

François Le Tacon

LES TRUFFES

Biologie, écologie et domestication



Préface de
François Guillaume

 AgroParisTech

Photographies de la couverture :
© Pierre Sourzat et François Le Tacon

© AgroParisTech – Centre de Nancy, 2017
ISBN : 978-2-85710-094-2

AgroParisTech
Service Éditions
14, rue Girardet – CS 14216
F-54042 NANCY CEDEX

Toute reproduction ou représentation, intégrale ou partielle, par quelque procédé que ce soit, du présent ouvrage, faite sans le consentement de l'auteur ou de ses ayants droit, est illicite (article L. 122-4 du Code de la Propriété intellectuelle).

L'autorisation d'effectuer des photocopies à usage collectif doit être obtenue auprès du Centre français d'exploitation du droit de copie (CFC), 20, rue des Grands-Augustins, 75006 PARIS.



L'édition de cet ouvrage bénéficie d'une aide de l'État
gérée par l'Agence nationale de la recherche au titre
du programme Investissements d'avenir portant la référence
n° ANR-11-LABX-0002-01 (Laboratoire d'excellence ARBRE).

LES TRUFFES

Biologie, écologie et domestication

François Le Tacon

Préface de
François Guillaume



AgroParisTech - Centre de Nancy



PRÉFACE

Les truffes, ces étranges fruits de la terre, appréciées depuis l'Antiquité comme l'affirment les écrivains grecs et latins, perdent de leurs secrets à la lecture de la remarquable étude scientifique de François Le Tacon qui, par son ouvrage, apporte une savante contribution à la maîtrise de sa culture par des producteurs qui souhaitent pouvoir répondre à une demande croissante résultant de l'augmentation générale du niveau de vie. Aussi la belle décoration d'une lamelle de « diamant noir du Périgord » sous la gelée d'un aspic de foie gras, les œufs brouillés à la truffe, mets préféré dit-on de Valéry Giscard d'Estaing pour son petit-déjeuner, la dinde truffée de Noël dégustée en famille, ne doivent plus être réservés aux riches tables. Chacun voudrait désormais pouvoir y goûter. Ne pouvaient y suffire les *truffières spontanées* que prospectaient à l'aide d'une truie ou d'un chien des paysans habiles à caver sous les chênes ces champignons souterrains d'exception, ni les anciennes *truffières artificielles* maintenant abandonnées. Or c'est encore avec cette image un peu bucolique que nos grands chefs se disputent à grand prix les plus beaux tubercules. Le marché appelant la production, la culture de la truffe est désormais tentée sur plusieurs continents. Mais pour répondre à la demande du grand public, des arômes de synthèse sont apparus sous des labels trompeurs. François Le Tacon avait toute compétence pour démystifier l'origine, la nutrition, le mode de reproduction du « diamant de la cuisine » et révéler les fraudes. Estimant nécessaire et possible le développement des truffières modernes, il en décrit les règles de culture et n'hésite pas à brandir le carton rouge contre les arômes artificiels très répandus sur les marchés et qui ne peuvent reproduire la complexité des parfums naturels.

Ingénieur agronome et docteur ès sciences, directeur de recherches émérite à l'INRA, ancien Président du centre INRA de Nancy, ancien conseiller en foresterie et agroforesterie à la Fondation internationale pour la Science, François Le Tacon a publié plusieurs centaines d'articles scientifiques ou divers ouvrages traitant de la forêt et des champignons qui y sont associés. Ces écrits témoignent d'une belle rigueur d'analyse et d'une grande humilité face à la Création.

La passion de ce Lorrain d'adoption pour la vie des plantes si variées dans leurs infinies beautés s'est aussi nourrie de la découverte des œuvres du grand botaniste et artiste Émile Gallé, le chef de file de l'École de Nancy, dont il n'est pas seulement l'admirateur, mais l'incontestable expert international.

François Guillaume

Ancien ministre de l'Agriculture

AVANT-PROPOS

Les truffes, et en particulier la truffe noire du Périgord, ont fait l'objet de très nombreux ouvrages¹ en français (Chatin, 1869 ; Pradel, 1914 ; Rebière, 1967, 1974, 1981 ; Grente, 1972, 1973, 1974 ; Delmas, 1983 ; Callot coordonnateur, 1999 ; Ricard, 2003 ; Olivier *et al.*, 1996, 2002, 2012), en italien (Mattirollo, 1914 ; Francolini, 1936 ; Manna, 2013) ou en espagnol (Morcillo *et al.*, 2007 ; Reyna *et al.*, 2007, 2012) et depuis peu en anglais (Hall et Brown, 1994 ; Hall *et al.*, 2007 ; Maser *et al.*, 2008 ; Morcillo *et al.*, 2015 ; Zambonelli *et al.*, 2016). Les connaissances scientifiques sur les truffes ont beaucoup évolué ces dernières années avec le décryptage du génome de la truffe noire du Périgord (Martin *et al.*, 2010) et les travaux menés par des équipes italiennes, espagnoles, américaines, chinoises ou françaises et, pour ces dernières, dans le cadre du programme Systruf.

Un premier objectif est d'aborder le genre *Tuber* dans son ensemble. Ce livre traite donc des truffes du monde, Europe, Asie et Amérique du Nord. Un second est de faire la synthèse entre les observations, les pratiques ou les expérimentations des trufficulteurs, y compris celles des premiers pionniers, et les nouvelles découvertes scientifiques. Il a ainsi pour ambition d'intégrer ces nouvelles connaissances aux itinéraires techniques des différents types de trufficulture en prenant en compte les progrès réalisés à la fois en Europe et en Australie. Cet ouvrage est une tentative de synthèse scientifique et technique, consacré à des tubercules mythiques, dont la biologie soulève encore beaucoup de questions et dont la domestication est inachevée. En effet, aucune autre culture ne demande la maîtrise d'autant de paramètres. Si certains peuvent l'être, comme la gestion de la ressource en eau, d'autres, comme la compétition entre champignons symbiotiques du sol, ne le seront jamais totalement. Malgré les progrès récents, mais partiels et évolutifs, des connaissances scientifiques et techniques, il restera toujours une part d'aléatoire qui ne pourra probablement jamais être complètement maîtrisée. Cet ouvrage n'est pas un manuel de trufficulture, ni un guide. Il a seulement pour objectif de mettre à disposition des praticiens des connaissances scientifiques et des avis d'aide à la gestion leur permettant de minimiser l'aléatoire et d'adapter leurs interventions aux diverses situations.

Il n'y a pas une seule trufficulture adaptable à toutes les conditions, mais des approches très diverses, allant de la simple récolte en milieu naturel, sans intervention spécifique, à la plantation de truffières gérées de manière intensive, en passant par des méthodes de simple accompagnement. Toutes ces variantes ont leur intérêt et leur place en fonction des régions, des conditions écologiques, des espèces de truffes, de la sensibilité ou de l'intérêt des trufficulteurs.

Cet ouvrage n'aborde pas les méthodes de récolte des truffes qui sont bien documentées, ni les différents problèmes sanitaires qui affectent les truffes ou leurs hôtes², ni les aspects économiques ou législatifs³. Enfin il n'aborde que très succinctement l'aspect gastronomique, qui est parfaitement traité dans beaucoup d'autres ouvrages⁴. Il pose cependant le problème des arômes artificiels dont l'arrivée dans le commerce a un effet destructeur sur la filière truffe.

Notes :

1. Nous ne citons ici que quelques-uns des nombreux ouvrages consacrés aux truffes et dont l'essentiel figure dans les références.

2. Voir Jean-Michel Ricard (2003) *La truffe. Guide technique de trufficulture*. CTIFL.

3. Voir Olivier et al. (2012) *Truffe et trufficulture*. Fanlac, Périgueux

4. Alexandre Dumas, *Grand Dictionnaire de cuisine*, 1870, publié en 1873 ainsi qu'Olivier et al. (2012).

SOMMAIRE

INTRODUCTION	12
--------------	----

LES DIFFÉRENTES ESPÈCES

Chapitre 1 / Taxonomie	19
Chapitre 2 / Paléogéographie	58

BIOLOGIE

Chapitre 1 / La découverte du statut symbiotique des espèces du genre <i>Tuber</i>	65
Chapitre 2 / Les mycorhizes et leur fonctionnement	70
Chapitre 3 / Les « brûlés »	76
Chapitre 4 / Les génomes	82
Chapitre 5 / Le cycle sexué	86
Chapitre 6 / La nutrition carbonée et azotée	106
Chapitre 7 / Les composés volatiles produits par les ascocarpes	124
Chapitre 8 / Les bactéries et autres micro-organismes associés aux ascocarpes, aux mycorhizes et au mycélium	126

LES ESPÈCES COMESTIBLES, LEUR DIVERSITÉ GÉNÉTIQUE, LEUR ÉCOLOGIE ET L'ÉTAT D'AVANCEMENT DE LEUR DOMESTICATION

Chapitre 1 / La truffe noire du Périgord ou truffe noire de Norcia, <i>Tuber melanosporum</i> Vittad. 1831	129
Chapitre 2 / La truffe noire de Chine, <i>Tuber indicum</i> Cooke et Masee 1892	200

Chapitre 3 / La truffe blanche d'Alba, <i>Tuber magnatum</i> Picco, 1788	208
Chapitre 4 / La truffe d'été ou de Bourgogne, <i>Tuber aestivum</i> (Wulfen) Spreng. 1827, Vittad. 1831	212
Chapitre 5 / Les autres truffes comestibles	230
CONCLUSION	233
ANNEXES	
Annexe 1 / La mycorhization contrôlée des truffes	239
Annexe 2 / Matière organique, complexe adsorbant, pH et calcium des solutions du sol	242
Annexe 3 / La réserve en eau utile des sols	248
Annexe 4 / Mesure de la disponibilité en eau des sols	254
Annexe 5 / Conduite de l'irrigation d'une truffière par tensiométrie	258
Annexe 6 / Variations climatiques annuelles et production truffière	262
Annexe 7 / Changements climatiques et production truffière	266
Annexe 8 / De la bonne manière de consommer les truffes	270
Annexe 9 / Les truffes ont-elles des vertus aphrodisiaques ?	274
Annexe 10 / Les arômes artificiels de truffes	278
BIBLIOGRAPHIE	283
GLOSSAIRE	302

Chapitre 5 / Le cycle sexué

Chez les Ascomycètes, il existe trois types de stratégie sexué : homothallisme, pseudohomothallisme (ou homothallisme secondaire) et hétérothallisme (Leislie et Klein, 1996). Contrairement aux espèces homothalliques ou pseudohomothalliques, chez les espèces hétérothalliques la conjugaison nécessite deux souches de type de compatibilité différent ou en anglais de *mating type* différent. Chez les Ascomycètes hétérothalliques, les deux gènes *Mat* ne sont jamais présents dans le même mycélium, sauf pendant la courte période qui se situe entre la plasmogamie et la méiose.

Les espèces du genre *Tuber* sont hétérothalliques

En raison de l'absence apparente d'hétérozygotes dans l'analyse d'une large population d'ascocarpes provenant de France et d'Italie par RAPD¹ et marqueurs microsatellites, Bertault *et al.* (1998, 2001) ont d'abord pensé que la truffe noire du Périgord était homothallique et se reproduisait exclusivement par *selfing*, c'est-à-dire sans partenaire extérieur. Cependant, en 2004, Murat *et al.* ont montré qu'il existait une différenciation génétique entre les populations européennes de *T. melanosporum*. En 2005, Rubini *et al.* ont démontré que *T. magnatum* se croisait avec des partenaires extérieurs, puis Riccioni *et al.* (2008) ont montré qu'il en était de même pour *T. melanosporum*. En analysant la gléba et les ascospores d'ascocarpes de *T. magnatum* et *T. melanosporum* avec des marqueurs microsatellites, Paolucci *et al.* (2006) puis Riccioni *et al.* (2008) ont prouvé qu'il existait dans les ascospores des allèles additionnels différents de ceux de la gléba, ce qui remettait en cause l'homothallisme ou le *selfing* chez le genre *Tuber*. La contradiction entre les résultats de Bertault *et al.* et les suivants provient, entre autres, du fait que, lorsque l'on extrait l'ADN de la gléba, seul l'ADN des tissus maternels homocaryotiques est extrait ; l'ADN des ascospores n'est pas accessible en raison de leur épaisse paroi. La preuve de l'hétérothallisme chez la truffe noire du Périgord a été la découverte de la structure des deux *mating types* *Mat1-1* et *Mat1-2* lors de l'analyse de son génome (Martin *et al.*, 2010). Depuis, la structure des deux *mating types* a été décryptée chez d'autres espèces (*T. magnatum*, *T. aestivum*, *T. indicum*, *T. borchii*, etc.).

Figure 79 bis.
**Détail d'un
 ascocarpe de
T. melanosporum
 en coupe.**
 Cliché François Le Tacon,
 UMR 1136,
 Centre Inra Grand
 Est-Nancy.

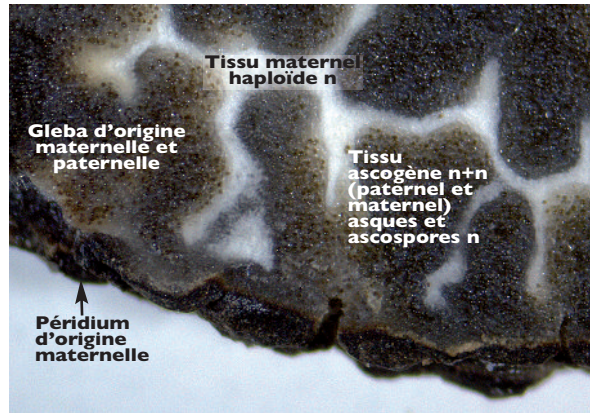
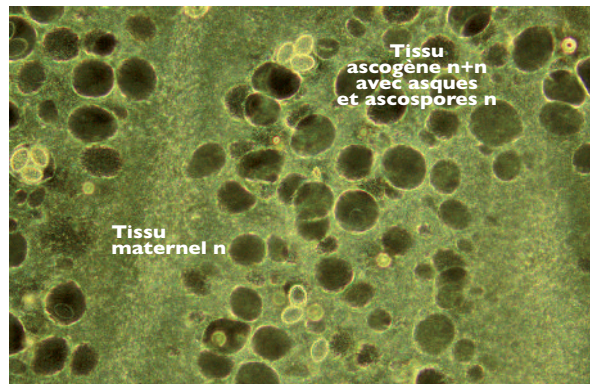


Figure 80.
**Coupe d'un
 ascocarpe de
T. melanosporum,
 tissu maternel n,
 tissu ascogène n+n,
 asques et ascospores n.**
 Cliché Aurélie Deveau,
 UMR 1136, Centre Inra
 Grand Est-Nancy.



Les ectomycorhizes des espèces du genre *Tuber* sont formées par du mycélium haploïde

L'utilisation de marqueurs microsatellites a aussi permis de déterminer le niveau de ploïdie d'ectomycorhizes de *T. magnatum* récoltées sur de jeunes plants artificiellement mycorhizés par des ascospores dont le génotype était connu (Paolucci *et al.*, 2006). Trois analyses différentes ont permis de montrer que ces ectomycorhizes étaient haploïdes et provenaient directement de la germination des ascospores. Le même résultat a été obtenu un peu plus tard avec *T. melanosporum* (Rubini *et al.*, 2011b), puis avec *T. borchii* (Belfiori *et al.*, 2016). Nous supposons qu'il en est de même pour toutes les espèces du genre *Tuber*. Il est à noter que chaque jeune plant est colonisé simultanément par de nombreux génotypes haploïdes portant l'un ou l'autre des *mating types* et que chaque génotype reste spatialement séparé des autres. En pépinière, les jeunes plants truffiers inoculés par des spores ont en moyenne 50 % de mycorhizes

de *mating type* 1 et 50 % de mycorhizes de *mating type* 2. Les proportions des deux *mating types* sont cependant variables d'un plant à un autre.

Il en est de même *in situ* dans les truffières où les génotypes restent séparés les uns des autres sur les racines. Mais comme nous le verrons ultérieurement, en plantation, les deux *mating types* s'excluent mutuellement au niveau des mycorhizes (Rubini *et al.*, 2011b ; Murat *et al.*, 2013). Pour tenter d'expliquer pourquoi sur les jeunes plants mycorhizés, où des génotypes différents portant l'un ou l'autre des deux *mating types* coexistent, mais sans fusionner, l'hypothèse la plus probable est que des facteurs indéterminés situés à la surface des parois des hyphes rendent les souches incompatibles bien qu'elles possèdent des *mating types* différents, ce qui théoriquement devraient les rendre compatibles (Paolucci *et al.*, 2006 ; Iotti *et al.*, 2012).

Définition d'un génotype chez les truffes

Un génotype est l'ensemble de l'information génétique qui caractérise un individu diploïde ou haploïde. Ce génotype est unique et ne peut se retrouver que chez des jumeaux vrais ou chez des clones.

On caractérise en général le génotype d'un individu diploïde par une toute petite partie de son information génétique et en général par quelques dizaines de séquences courtes appelées microsatellites (séquences de 2 à 6 nucléotides répétées). Chez les truffes, le génotype pourrait être celui des tissus ascogènes provenant de la fusion des génomes haploïdes maternels et paternels autrement dit des gamètes mâles et femelles. La difficulté réside dans le fait que ces tissus ascogènes ont une durée de vie très courte et ne sont que peu ou pas détectables. On ne peut donc pas analyser un génotype *diploïde* chez les truffes.

Seuls les génotypes *haploïdes*, c'est-à-dire ceux des mycorhizes, des ascospores ou des tissus maternels des ascocarpes peuvent être caractérisés.

Quels sont les gamètes ?

Les espèces du genre *Tuber* appartenant à l'ordre des Pézizales, leur cycle sexué ne doit guère différer de celui de la plupart des espèces de cet ordre. Chez les Pézizales, l'élément femelle est un ascogone qui se développe à partir du mycélium haploïde, quel que soit son *mating type*. Cet ascogone est la plupart du temps muni d'un récepteur apical, appelé trichogyne, dont le rôle est de capturer un élément mâle. Les éléments mâles, ou anthérozoïdes, sont produits par un anthéridium ou anthéridie qui se développe, comme les ascogones, à partir d'un mycélium haploïde quel que soit son *mating type*. Le même mycélium haploïde peut former indifféremment des ascogones ou des anthéridiums. Mais chez les Ascomycètes hétérothalliques comme les truffes, les éléments mâles et femelles provenant d'un mycélium hermaphrodite de même *mating type* ne sont pas compatibles et ne peuvent donc fusionner par plasmogamie (Nauta et Hoekstra, 1992).

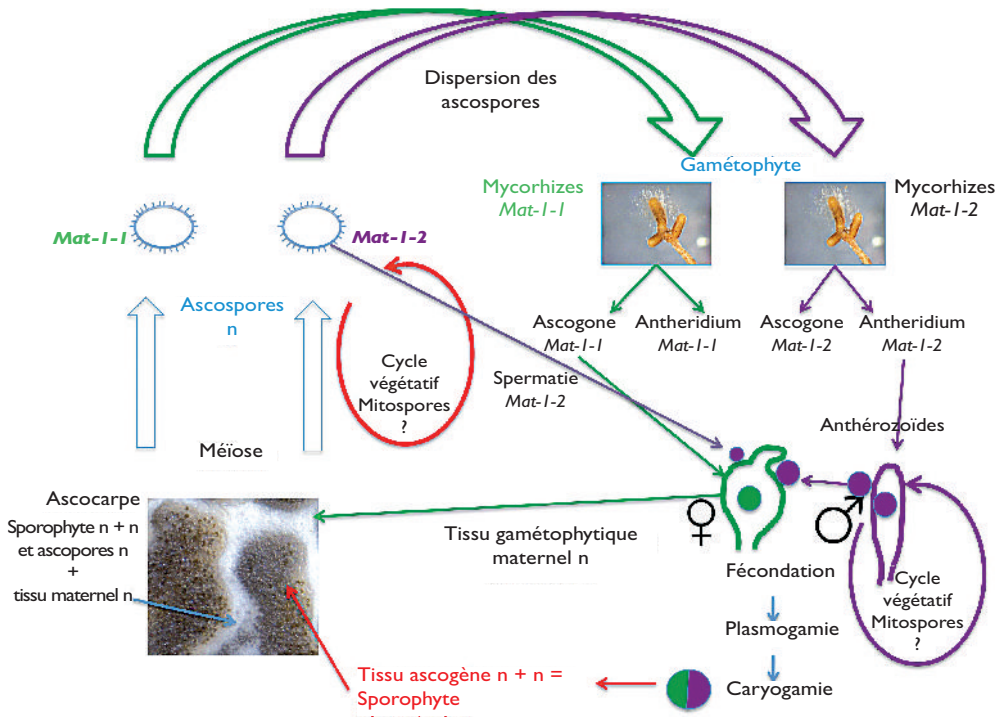


Figure 81. Cycle sexué en partie hypothétique de *T. melanosporum*.

En conséquence, nous faisons l’hypothèse que le mycélium haploïde de *T. melanosporum*, qui forme les mycorhizes, est le gamétophyte capable de donner indifféremment ascogone et anthéridium. Cette hypothèse est confortée par les résultats de Rollainville où trois génotypes se sont comportés à la fois comme père et mère et donc comme hermaphrodites (De La Varga *et al.*, 2016). Les ascogones de *Tuber* n’ont été que très rarement observés. Parguey-Leduc et Janex-Favre ont publié deux photographies d’ascogone, attribué à *T. melanosporum*, avec trichogyne et filament ascogonial, mais sans que cette attribution ait été confirmée par analyse d’ADN (*in* Callot *et al.*, 1999). Le fait que les tissus maternels des ascocarpes soient toujours de même génotype et de même *mating type* que les mycorhizes voisines semble bien indiquer qu’ils proviennent d’un ascogone formé par le mycélium symbiotique. Mais pour que cet ascogone soit fertilisé, il faut que l’élément mâle soit de *mating type* différent.

Les éléments mâles n’ont pas encore été identifiés dans le genre *Tuber*. Cette fonction pourrait être remplie par les anthérozoïdes issus de gamétophytes, c’est-à-dire des mycorhizes, ou par n’importe quel tissu haploïde, comme le mycélium issu des ascospores (Rubini *et al.*, 2011b) ou par des mitospores

(Healy *et al.*, 2012). Il est connu depuis longtemps que chez plusieurs espèces de *Neurospora* des conidies mitotiques peuvent jouer le rôle de spermaties, autrement dit assurer la fécondation (Dodge, 1932). En dehors du genre *Neurospora*, beaucoup d'Ascomycètes forment des spores asexuées (conidies ou mitospores) jouant le rôle d'éléments mâles (Nelson, 1996). En 2004, Urban *et al.* ont décrit dans des sols, où étaient présents des ascocarpes de *T. borchii* et de *T. oligospermum*, des structures qualifiées d'anamorphes et produisant des mitospores ou conidies qui pourraient jouer un rôle dans la propagation végétative de ces deux espèces de truffes ou dans la reproduction sexuée comme suggéré par Healy *et al.* (2013). Ces derniers auteurs ont observé ces mitospores chez plusieurs autres espèces de *Tuber*. Jusqu'à présent, ces structures n'ont pas été décrites chez *T. melanosporum*.

Les tissus maternels de la gléba ont le même *mating type* et le même génotype que les mycorhizes voisines

En 2008, Riccioni *et al.* ont démontré que les veines blanches stériles des ascocarpes de *T. melanosporum* étaient constituées par les tissus maternels haploïdes alors que les ascospores, dont l'ADN n'était pas détecté par une extraction classique, portaient des allèles en provenance des deux parents. Rubini *et al.* (2011b) ont été les premiers à démontrer que le génotype de ces tissus maternels de la gléba étaient le même que celui des mycorhizes voisines. Ce fait a ensuite été confirmé par Murat *et al.* (2013), puis par Taschen (2015) et Taschen *et al.* (2016) ; il démontre que les tissus maternels de la gléba (périidium et veines blanches) sont directement issus des mycorhizes haploïdes.

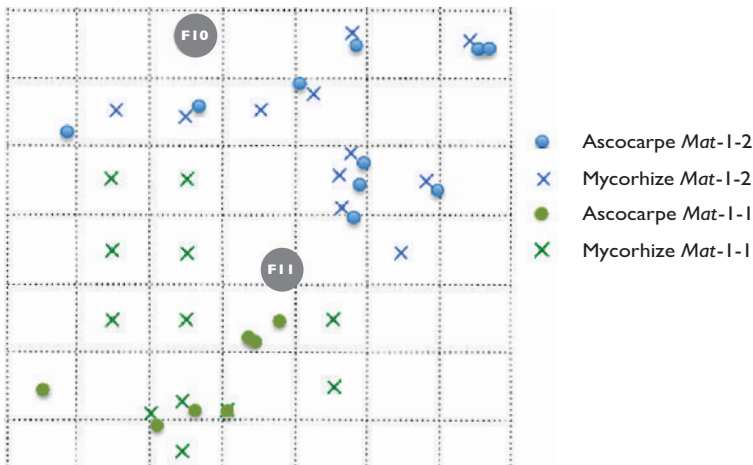


Figure 82. **Truffière de Rollainville. Distribution des *mating types* maternels des ascocarpes et des *mating types* des mycorhizes de *T. melanosporum* autour des noisetiers F10 et F11 en 2010-2011.** D'après Émila Akroume, 2012².

Le marquage au $^{13}\text{CO}_2$ de l'arbre hôte montre que le carbone des ascocarpes de *T. melanosporum* provient de la photosynthèse (d'après Le Tacon *et al.*, 2013⁶)

Un noisetier (*Corylus avellana* L.) et deux chênes verts (*Quercus ilex* L.) ont été marqués au $^{13}\text{CO}_2$ dans deux truffières différentes, l'une située à Rollainville dans les Vosges et l'autre à Visan dans le Vaucluse⁷.



▲

▲

Figures 106 et 106 bis. **Marquage au $^{13}\text{CO}_2$ de deux chênes verts à Pierre Blanche, Visan, Vaucluse, le 6 juillet 2011.** Clichés Christophe Robin, UMR 1121, Université de Lorraine, Centre Inra Grand Est-Nancy.



◀ **Figure 107. Marquage au $^{13}\text{CO}_2$ d'un noisetier producteur à Rollainville (Vosges) le 10 juillet 2010.** Cliché Christophe Robin, UMR 1121, Université de Lorraine, Centre Inra Grand Est-Nancy.

• **Rollainville**

Avant marquage, l'abondance naturelle des feuilles de noisetier était en moyenne de $-27,7\text{ ‰}$ (résultats non présentés) ; le $\delta^{13}\text{C}$ a atteint $+300,0\text{ ‰}$ quelques heures après le premier marquage pour redescendre rapidement, tout en restant positif jusqu'au second marquage, où il a atteint $+470,0\text{ ‰}$. Cette valeur a ensuite décliné et elle est redevenue négative avant la chute des feuilles (résultats non présentés).

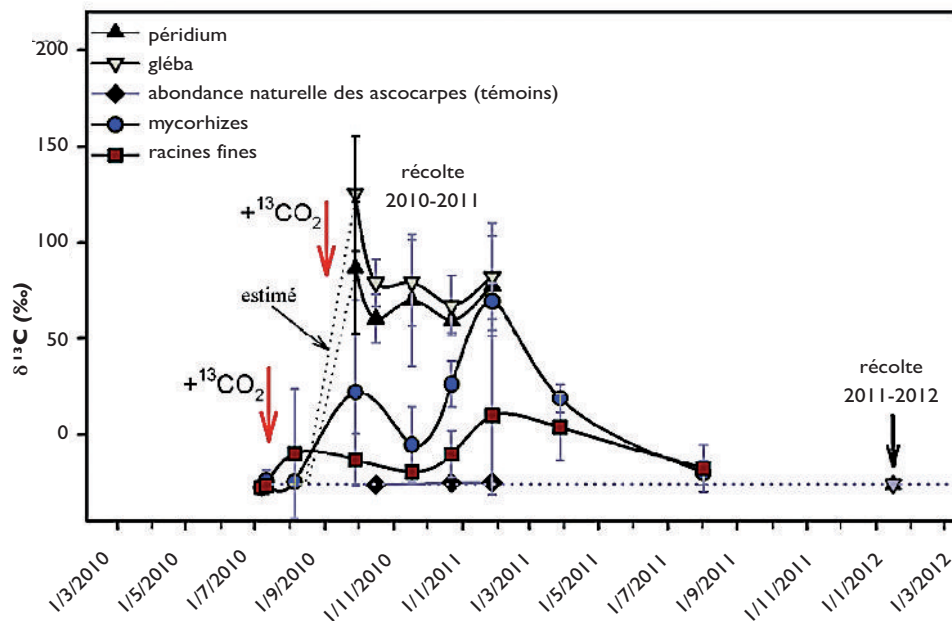


Figure 108. Évolution en fonction du temps du $\delta^{13}\text{C}$ des fines racines du noisetier marqué au $^{13}\text{CO}_2$, des mycorhizes de *T. melanosporum*, du périidium et de la gléba des ascocarpes de *T. melanosporum* Vittad. à Rollainville (Vosges). (24 ascocarpes récoltés pendant la période de production 2010-2011 de septembre à mars et 4 pendant la période de production 2011-2012). Adapté de Le Tacon *et al.* (2013).

Un accroissement (non significatif) du $\delta^{13}\text{C}$ est visible dans les fines racines 26 jours après le premier marquage (figure 108). La valeur du $\delta^{13}\text{C}$ reste inférieure à zéro pendant toute la période qui suit le premier marquage. Sa valeur est un peu plus élevée après le second marquage et atteint un maximum de + 9,9 ‰ en janvier 2011, 149 jours après le second marquage. On observe un transfert de ^{13}C des fines racines aux mycorhizes de *T. melanosporum*. Le $\delta^{13}\text{C}$ des mycorhizes s'élève à + 22,7 ‰ 80 jours après le premier marquage, puis décroît. Il augmente à nouveau après le second marquage, atteignant un maximum de + 55,3 ‰ avant de décroître à nouveau.

Les premiers ascocarpes (immatures, moins de 2 g en moyenne) ont été récoltés sous l'arbre marqué le 28 septembre 2010, 80 jours après le premier marquage et 28 après le second ; les derniers (matures) ont été récoltés le 27 janvier 2011, 201 jours après le premier marquage et 149 après le second. Au total, en 5 récoltes, 24 ascocarpes, présentant les principaux stades de maturité, ont été récoltés et analysés. Une sixième récolte de 4 ascocarpes a été effectuée le 16 janvier 2012 soit respectivement 555 et 503 jours après le premier et le second marquage.

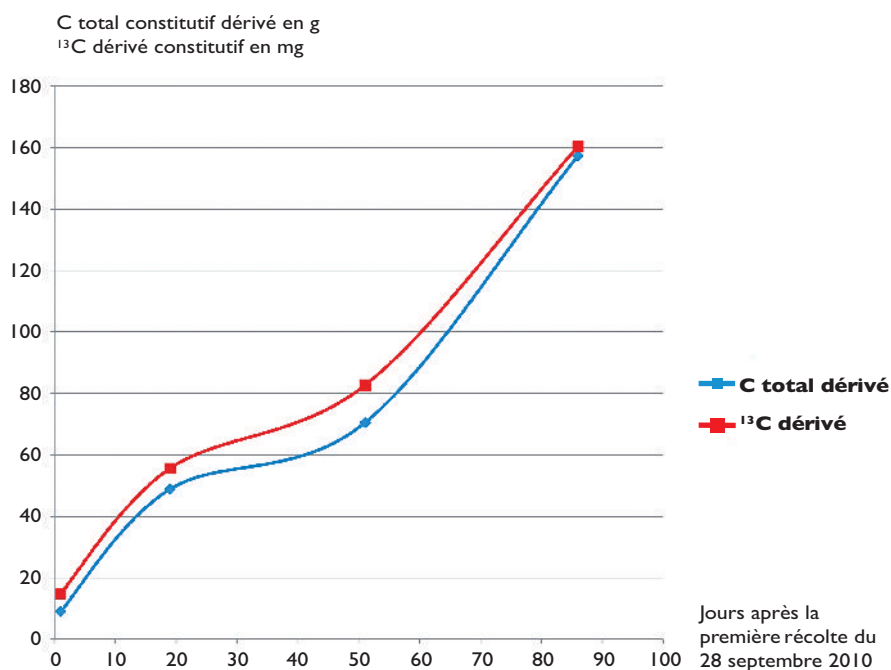


Figure 109. **Estimation, du 28 septembre 2010 au 22 décembre 2010, du flux de carbone constitutif des ascocarpes en provenance de l'arbre hôte et du flux de ¹³C constitutif des ascocarpes** sous le noisetier marqué à Rollainville au ¹³CO₂ le 10 juillet 2010 et le 1^{er} septembre 2010 (flux calculé sur 18 ascocarpes). Adapté de Le Tacon *et al.* (2013).

Le $\delta^{13}\text{C}$ du péridium et de la gléba a atteint son niveau le plus élevé à la première récolte (+ 87,0 et + 125,0 ‰ respectivement). Il a ensuite diminué pour augmenter à nouveau après le second marquage. À la fin décembre 2010, la gléba des ascocarpes, qui avaient atteint leur plein développement (poids moyen frais de 35 g), présentait un enrichissement en ¹³C de 35 % par rapport aux mycorrhizes et près de 3 fois celui des fines racines. Le $\delta^{13}\text{C}$ des ascocarpes récoltés en 2012, c'est-à-dire pendant la saison suivante, présentait une valeur identique à celle de l'abondance naturelle des témoins, dont le $\delta^{13}\text{C}$ est toujours resté stable entre - 25 et - 26 ‰, quelle que soit la date de récolte.

Nous avons pu mesurer le flux de ¹³C constitutif dérivé de l'arbre jusqu'au 22 décembre 2010 et la quantité totale de carbone constitutif des ascocarpes pendant la période de maturation (figure 109).

En dehors de l'échelle des valeurs, les deux courbes sont très voisines. Le flux cumulé de ¹³C dérivé a été en augmentation constante pendant le développement des ascocarpes pour atteindre 160,4 mg (0,96 % du ¹³C assimilé par l'arbre) le 22 décembre avec, sur la période, un flux moyen de 1,7 mg par jour. Ce flux

LES ESPÈCES COMESTIBLES, LEUR DIVERSITÉ GÉNÉTIQUE, LEUR ÉCOLOGIE ET L'ÉTAT D'AVANCEMENT DE LEUR DOMESTICATION

Jusqu'au début du XIX^e siècle, la principale truffe récoltée en Europe était *T. aestivum*, la truffe d'été ou truffe de Bourgogne. Récoltée dans des sites naturels, la production était relativement limitée. La truffe noire du Périgord ou truffe noire de Norcia, *T. melanosporum*, était aussi récoltée dans des formations forestières ouvertes en France, en Italie et dans une moindre mesure en Espagne, et consommée localement en petites quantités. Au XIX^e siècle, la récolte de *T. melanosporum* va supplanter celle de *T. aestivum* à la suite de la mise en place de nombreuses truffières artificielles par semis de glands ou plantations.

Chapitre I / La truffe noire du Périgord ou truffe noire de Norcia, *Tuber melanosporum* Vittad. 1831

La première description scientifique de *T. melanosporum* est probablement celle de Pior Antonio Micheli qui décrit en 1729 la Truffe noire de Norcia comme ayant une *pulpa obscura*. Mais il la dénomme *T. brumale*. L'appellation vernaculaire de truffe noire du Périgord est beaucoup moins ancienne. Pendant longtemps, jusqu'au moins le milieu du XIX^e siècle, elle a été simplement appelée truffe noire. Ce sont probablement les conserveurs du Lot, qui, à la fin du XIX^e siècle, pour des raisons de promotion commerciale, ont ajouté « du Périgord ».

• La conduite des truffières plantées

Les jeunes arbres et les mycorhizes de *T. melanosporum* étant établis, la truffière doit continuer à être gérée avec deux objectifs : favoriser la naissance des jeunes truffettes en initiant la reproduction sexuée, puis assurer leur survie et leur développement en optimisant le bilan hydrique estival.

Initiation et entretien de la reproduction sexuée

Des apports d'ascospores trois ou quatre ans après la plantation sont nécessaires pour les raisons que nous avons évoquées précédemment et que nous rappelons :

- Dans les premières années qui suivent la plantation, les apports de spores permettent d'initier la reproduction sexuée devenue impossible par exclusion d'un *mating type* par l'autre au niveau des mycorhizes.

- Lorsque la reproduction sexuée a débuté, les apports d'ascospores permettent le renouvellement des mycorhizes et donc des génotypes maternels dont le renouvellement est rapide.

- Ils permettent aussi de renouveler les génotypes paternels dont le renouvellement est encore plus rapide que celui des génotypes maternels.

- Enfin, un apport régulier de spores, en favorisant le développement des mycorhizes de *T. melanosporum*, limite la concurrence d'autres champignons ectomycorhiziens indésirables (*T. brumale*, *T. aestivum* et autres).

Ces apports d'ascospores peuvent s'effectuer en plein autour de l'arbre en début de plantation ou, lorsque le brûlé s'est installé, de manière localisée ou encore en plein.

Apports en plein

Nous pensons qu'il est souhaitable de favoriser l'initiation de la reproduction sexuée sur l'ensemble de la surface occupée par les mycorhizes, aussi bien après l'installation des jeunes arbres que pendant toute la durée de la truffière. Olivier *et al.* (2012) préconisent d'apporter par arbre 10 à 30 g de truffes broyées en mélange avec de la vermiculite.

Une autre possibilité est d'apporter dès les premières années après la plantation quelques grammes de truffes mures, parfaitement saines, bien conformées, conservées congelées, puis broyées et mises en suspension dans de l'eau, par exemple 20 litres d'eau, sur un cercle de 1 m de rayon centré sur l'arbre. En moyenne 1 g de truffe fraîche contient 10^5 à 10^7 spores. La surface d'apport sera régulièrement augmentée au fur et à mesure du développement des racines et pourrait se faire sur toute la surface dans les truffières âgées d'une quinzaine ou d'une vingtaine d'années. Cet apport de spores pourra être suivi d'un travail du sol de quelques centimètres pour optimiser l'incorporation des spores dans le milieu. D'autres doses ou modes d'apport de spores sont envisageables (injection dans le sol de spores en suspension dans l'eau). Des essais à venir ou en cours devraient permettre de préciser les meilleures modalités²⁵.

Apports localisés

L'apport d'ascospores mélangées à de la tourbe neutralisée par du calcaire ou d'autres substrats organiques mélangés à de la vermiculite dans des trous d'une vingtaine de centimètres de profondeur et d'une vingtaine de centimètres de diamètre est une pratique connue sous le nom de « pièges à truffes » ou « nids à truffes ». Cette pratique se développe actuellement rapidement en France et surtout en Espagne où elle fait l'objet d'une utilisation qui commence à devenir systématique. Les racines et



▲ Figure 127. Récolte de truffes groupées dans un « piège à truffes » où deux ans auparavant a été introduit un substrat à base de vermiculite et de terreau et contenant des ascospores. Cliché Lucien Bonneau.

▼ Figure 128. La totalité de la récolte dans un « piège à truffes » où l'inoculum contenant des ascospores a été introduit deux ans auparavant. Cliché Lucien Bonneau.



les mycorhizes ayant été éliminées, il faut attendre l'année suivante ou deux années pour qu'elles se reconstituent et recolonisent le trou avec son substrat et les spores. Il n'existe cependant pas pour l'instant d'analyse scientifique permettant d'évaluer les résultats de cette technique et de ses différentes modalités. Il existe néanmoins quelques données parues dans des revues techniques. Voici un exemple de résultat obtenu par Lucien Bonneau dans le département des Deux-Sèvres sur un sol développé sur calcaire du Jurassique (Bonneau, 2016). En mars 2013, dans une truffière plantée en 2007 en chênes verts de 1 ou 2 ans, 196 arbres sur les 948 que compte la truffière ont été réinoculés par apport d'un litre de substrat contenant des ascocarpes broyés à raison de 2,5 g/l. Ce substrat a été apporté dans des cavités creusées avec une bêche tranchante dans les brûlés (quatre cavités par arbre, soit un apport de 2,5 g d'ascocarpes broyés par arbre). Le substrat a été obtenu par broyage de truffes congelées dans un mélange de miel et d'eau, incorporé ensuite dans un substrat à base de vermiculite et de terreau (Fizzala, 2012 ; Bonneau, 2015). En 2013-2014, il n'y a pas eu de différences entre les arbres réinoculés et non réinoculés. En 2014-2015, la production par arbre réinoculé a été de 60,5 g de truffes, alors que la production des arbres témoins n'a été que de 19,68 g (Bonneau, 2016). D'autre part, sous les arbres réinoculés, 95,6 % des truffes ont été récoltées dans le substrat des cavités d'inoculation et le plus souvent par groupes (parfois plus de dix truffes au même stade de maturité par cavité).

En février 2016, nous avons eu l'occasion d'assister à deux cavages dans deux truffières espagnoles de la région de Vistabella del Maestrat. Sans exceptions, les truffes récoltées, une vingtaine, provenaient toutes de « pièges à truffes » comme dans l'essai de Lucien Bonneau.

La fréquence de ces apports localisés d'ascospores ou leur nombre par arbre ne sont pas pour l'instant bien définis. Ils devraient l'être dans les prochaines années, ce qui permettra d'améliorer l'efficacité de cette pratique. Une technique dérivée, pratiquée en Espagne et en France, qui consiste à introduire des ascospores en mélange avec de la tourbe et de la vermiculite dans un trou pratiqué à l'emplacement de chaque truffe récoltée, paraît très efficace et mériterait d'être analysée scientifiquement.

Optimisation du bilan hydrique

Comme pour la majorité des champignons, la fructification de la truffe noire du Périgord dépend en premier lieu de la disponibilité en eau du sol. *Tuber melanosporum* est un champignon se développant surtout en climat méditerranéen caractérisé par un déficit hydrique très important pendant la saison estivale. De plus, son cycle diffère fondamentalement de celui de la plupart des autres champignons supérieurs, dont la période de fructification est de quelques jours. Rappelons que les jeunes truffes qui naissent essentiellement

LES TRUFFES

Biologie, écologie et domestication



François Le Tacon, ingénieur agronome et docteur ès sciences, est directeur de recherches émérite à l'Institut national de la recherche agronomique. Il a été président du Centre INRA de Nancy pendant dix ans. Ses travaux de recherches ont essentiellement porté sur l'écologie forestière, la nutrition des arbres forestiers et leurs interactions avec les micro-organismes du sol.

Cet ouvrage est le fruit de près de quarante années de recherches sur les truffes. Il aborde le genre *Tuber* dans son ensemble. Il traite donc des truffes du monde, Europe, Asie et Amérique du Nord. Il décrit les différentes espèces, donne les caractères essentiels de leur écologie et traite ensuite de la paléogéographie et des relations existant entre les espèces des différents continents. Les différents aspects de la biologie du genre *Tuber* sont ensuite abordés : état symbiotique, génome, « brûlés », cycle sexué, nutrition carbonée et azotée, métabolisme secondaire, bactéries associées. Sont ensuite traitées les principales espèces comestibles et leur état de domestication dans une perspective historique. L'ouvrage intègre les nouvelles connaissances dans les itinéraires techniques des différents types de trufficulture en prenant en compte les progrès réalisés à la fois en Europe et en Australie. En annexe sont abordés des aspects plus techniques : mycorhization contrôlée, matière organique, eau, conduite de l'irrigation, changements climatiques, arômes artificiels. Ce livre est destiné à tous ceux qui s'intéressent aux truffes, scientifiques, ingénieurs et techniciens, trufficulteurs ou amateurs.

AgroParisTech
Nancy, 2017
ISBN : 978-2-85710-094-2

28 €

