

Truffes

d'Europe
et de Chine

L. et G. Riousset
G. Chevalier
M.-C. Bardet

éditions
Quæ

Truffes
d'Europe
et de Chine

Truffes
d'Europe
et de Chine

L. et G. RIOUSSET
G. CHEVALIER
M.-C. BARDET

Édition 2001, publiée avec la participation de la Fédération Française des Trufficulteurs
dans le cadre du projet Demeter du Pic-Adapt du Fonds Social Européen
© Inra, 2001 ISBN 978-2-7380-0932-6

Réimpression 2012
© Éditions Quae, 2012 ISBN 978-2-7592-1808-0

Le code de la propriété intellectuelle interdit la photocopie à usage collectif sans autorisation des ayants droits. Le non-respect de cette disposition met en danger l'édition, notamment scientifique, et est sanctionné pénalement. Toute reproduction, même partielle, du présent ouvrage est interdite sans autorisation du Centre français d'exploitation du droit de copie (CFC), 20 rue des Grands-Augustins, Paris 6^e.

Ce produit du terroir garde encore quelques secrets malgré les efforts de la recherche et de l'expérimentation.

Cette part de mystère a contribué à la parution de ce livre, mariage de la rigueur scientifique et de la passion pour les truffes.

Cet ouvrage en langue française, précis, clair, documenté, consacré aux truffes de nos terroirs et à celles venues d'ailleurs, sera utile tant aux scientifiques qu'aux amateurs, aux experts et aux services chargés du contrôle, à tous ceux qui veulent reconnaître ou mieux connaître les truffes et leur environnement.

Ceux qui connaissent leurs auteurs savent que tout ce savoir sur les truffes devait être écrit et illustré. Il est le résultat de leur curiosité scientifique, de connaissances acquises au fil des années consacrées particulièrement à l'identification microscopique et macroscopique de ces champignons hypogés. Il est l'aboutissement d'une passion ; les merveilleuses photos de M. Rioussset en témoignent.

Merci à M. Chevalier, à M. et M^{me} Rioussset, à M^{lle} Bardet pour ce précieux ouvrage ouvert sur les truffes d'Europe et d'Asie.

M^{me} C. Muckensturm
Ministère de l'Économie,
des Finances et de l'Industrie
DGCCRF

Remerciements

Nous exprimons toute notre gratitude et nos sentiments très amicaux à nos collègues et ami(e)s qui nous ont apporté une aide très précieuse, en particulier en nous procurant des échantillons, parfois d'espèces rares :

MM^{mes} Marie-Jo Bourrier (Montpellier), Marie-Josèphe Mauruc (Montpellier), Alessandra Zambonelli (Bologne, Italie)

MM. Lucien Ballureau (Commercy), François Beaucamp (Auxerre), Marcel Bon (Saint-Valéry-sur-Somme), Michel Buret (INRA, Avignon), Régis Courtecuisse (Lille), François Duprat (INRA, Avignon), Henri Frochot (INRA, Nancy), Gianluigi Gregori (Sant'Angelo in Vado, Italie), Gehrard Gross (Blieskastel-Webenheim, Allemagne), Jacques Guinberteau (INRA, Bordeaux), Michel Jalade (Tonnerre), Amer Montecchi (Scandiano, Italie), Loïc Pagès (INRA, Avignon), D.N. Pegler (Kiew, Grande Bretagne), Jean-Christophe Raquillet (Modène), Ernesto Rebaudengo (Ceva, Italie), Patrick Rejou (Périgueux), Jean-François Rey (Saint Hostien), Jean-Marie Rocchia (Aix-en-Provence), Jean-Jacques Roux (Draguignan), Gérard de Vries (Baarn, Pays-Bas).

Nous exprimons également notre profonde gratitude à Chantal Dupré (INRA, Clermont-Ferrand) et Annick Oudin (Société Aprotruffe) pour leur contribution importante à la caractérisation et l'identification des truffes à l'aide de marqueurs biochimiques et moléculaires.

Pendant longtemps, pour les Français, le terme de « truffe » a été synonyme de « truffe du Périgord » et les autres espèces, excepté la « truffe d'été », ont été négligées. Depuis quelques années, suivant l'exemple des Italiens qui ont fait preuve de davantage de largeur d'esprit et ont mieux su tirer parti des qualités olfactives et gustatives de chaque espèce de truffe, les Français se sont enfin rendu compte de l'intérêt gastronomique que pouvaient présenter différentes espèces. Cette prise de conscience s'est traduite par la signature de l'accord interprofessionnel « truffes fraîches » du 8 octobre 1996 », reconnaissant à neuf espèces le droit à la commercialisation.

Par ailleurs, la mondialisation des échanges a amené, en 1994, un afflux important sur les marchés français de truffes venues de Chine. La forte similitude entre ces truffes et celles dites de Périgord, jointe à un manque d'information des conserveurs français et des consommateurs sur les caractéristiques des diverses espèces de truffes susceptibles d'être présentées sur les marchés, ont fait qu'au début, les truffes de Chine ont été confondues avec celles du Périgord. Il s'en est suivi de nombreuses fraudes, volontaires ou non.

Pour ces raisons, entre autres, un ouvrage de détermination des truffes trouvait sa pleine justification. Or, il n'existe pas de livre moderne écrit par des auteurs français et traitant spécifiquement des truffes, dans un but descriptif et de vulgarisation.

Dans la pléthore de livres consacrés aux truffes, les espèces décrites sont toujours en nombre limité ; les descriptions sont courtes, souvent imprécises et font appel à des termes impropres ; le chapitre qui leur est consacré est toujours suivi de chapitres traitant de l'histoire de la truffe, la biologie du champignon, sa culture, la législation en vigueur... En Italie, trois livres font référence. D'abord, l'excellente monographie de Ceruti (1960), mais le nombre d'espèces étudiées est limité ; par ailleurs, le texte est écrit en latin. Ensuite, l'Atlas photographique des champignons hypogés de Montecchi et Lazzari (1993), ainsi que celui de Montecchi et Sarasini (2000) qui fournissent une contribution importante et indispensable à la description et la systématique des champignons hypogés, mais ils sont écrits en italien. En France, le livre récent de J. Astier (1998) est surtout axé sur les photos microscopiques de spores.

Notre ouvrage vise à permettre la reconnaissance et la détermination macroscopique et éventuellement microscopique de 29 taxa de truffes (appartenant à 26 espèces), essentiellement d'Europe et de deux espèces de Chine. A cet effet, il illustre un nombre important d'espèces, comptant parmi les plus fréquentes, mais aussi parmi les plus rares.

Le public concerné est très large : « tubérophages » évidemment, qui doivent apprendre à reconnaître les espèces de truffes comestibles de celles qui ne le sont pas (aucune espèce de vraie truffe n'est toxique), mycologues amateurs ou professionnels, mycophiles et naturalistes, désireux de mieux connaître le monde des champignons hypogés, agents de la Direction générale de la consommation, la concurrence et la répression des fraudes, voire enseignants et étudiants de disciplines biologiques.

Notre ouvrage a une triple vocation :

- c'est un atlas photographique, réalisé à partir d'échantillons examinés à l'état frais. Plus que les dessins qui peuvent représenter une interprétation plus ou moins partielle de la réalité, voire une idéalisation, les photographies, lorsqu'elles sont de qualité, offrent toujours une vision brute et inattaquable de la réalité, qu'un œil exercé peut facilement exploiter. Chaque espèce est décrite sous forme d'une petite monographie illustrée de planches photographiques. Un tel système permet la détermination du champignon à identifier en comparant directement les récoltes avec les planches. Cette méthode classique présente cependant un risque d'erreur dû à la variabilité morphologique au sein d'une même espèce. Nous pensons néanmoins avoir limité ce risque par la qualité des photographies proposées. Les espèces sont classées par groupe d'affinités et, dans chaque groupe, par ordre alphabétique ;

- c'est un livre d'initiation à la découverte de l'environnement des truffes. Pour chaque espèce, un chapitre plus ou moins long suivant l'importance économique de cette dernière traite des particularités écologiques qui distinguent telle ou telle espèce d'une autre et indique ainsi au lecteur les biotopes où il aura le plus de chances de trouver le précieux champignon ;
- c'est un livre didactique destiné au contrôle et à l'expertise des truffes susceptibles d'être rencontrées sur les marchés ou dans l'industrie alimentaire. Dans ce dernier cas, il est nécessaire d'identifier les espèces sur du matériel fragmenté ou cuit (conserves). Le microscope est alors le seul moyen d'investigation fiable. A cet effet, une clé de détermination faisant intervenir exclusivement les caractères microscopiques des asques et des spores, permet, par une approche scientifique et une observation rigoureuse des caractères, d'arriver au résultat logique.

Lors des études taxonomiques et systématiques classiques que nous avons menées et qui ont conduit à cet ouvrage, nous avons rencontré des difficultés pour délimiter certains taxa. Les méthodes biochimiques et génomiques les plus récentes que nous avons aussi utilisées ne nous ont pas permis de trancher. Chez certains taxa, à une variabilité morphologique importante correspondait également une variabilité génétique importante, des caractères génétiques identiques se retrouvant dans des morphotypes différents. Notre opinion en est sortie renforcée que les méthodes favorisées par la recherche « officielle » (comme la biologie moléculaire) au détriment des études taxonomiques et systématiques classiques pourtant indispensables, ne doivent pas être des fins en soi mais des compléments de ces dernières qui ont encore de beaux jours devant elles.

Nous espérons que l'utilisation de notre ouvrage, dans les trois directions précitées, permettra au lecteur d'acquérir une bonne connaissance du monde des truffes, et aussi de réaliser des identifications plus fiables, en comparant ses récoltes avec les planches de l'ouvrage ou en adoptant une démarche plus scientifique par l'utilisation des deux clés de détermination.

Table des matières

Aperçu historique	13
La place des truffes dans le règne fongique	21
Organographie des truffes	25
■ Le mycélium	25
■ Le péridium	26
■ La gléba	26
Les veines stériles.....	27
Les veines fertiles.....	28
Les asques.....	28
Les ascospores.....	28
Les méthodes d'identification des truffes basées sur la morphologie classique et leurs limites	31
■ Caractères macroscopiques des corps fructifères	31
Taille.....	31
Forme.....	31
Caractères du péridium	31
Couleur.....	31
Aspect.....	31
Structure microscopique.....	32
Mycélium superficiel.....	33
Caractères de la gléba	33
Couleur.....	33
Veines stériles.....	33
Consistance.....	34
Odeur	34
Goût	34
■ Caractères microscopiques des corps fructifères	35
Les asques	35
Les spores	35
Forme.....	35
Ornementation.....	35
Couleur.....	36
Nombre de spores par asque.....	37
Dimensions.....	37

Les nouvelles méthodes d'étude	39
■ Les critères biochimiques	39
Polymorphisme des protéines totales dans les corps fructifères	39
Polymorphisme des isoenzymes	39
■ Les critères génomiques	41
Polymorphisme des acides nucléiques	41
Clé de détermination des principales espèces de truffes	45
Clé de détermination des truffes par la morphologie des asques et des spores	49
Les différentes espèces de truffes	53
■ Truffes du groupe <i>Tuber melanosporum</i>	53
<i>Tuber brumale</i>	55
<i>Tuber hiemalbum</i>	59
<i>Tuber indicum</i>	62
<i>Tuber melanosporum</i>	66
■ Truffes du groupe <i>Tuber aestivum</i>	71
<i>Tuber aestivum</i>	73
<i>Tuber bellonae</i>	76
<i>Tuber mesentericum</i>	78
<i>Tuber uncinatum</i>	83
■ Truffes du groupe <i>Tuber rufum</i>	89
<i>Tuber nitidum</i>	91
<i>Tuber panniferum</i>	94
<i>Tuber requienii</i>	96
<i>Tuber rufum</i>	99
<i>Tuber rufum</i> fo. <i>lucidum</i>	102
■ Truffes du groupe <i>Tuber macrosporum</i>	105
<i>Tuber foetidum</i>	107
<i>Tuber macrosporum</i>	109
<i>Tuber malençonii</i>	111
<i>Tuber pseudoexcavatum</i>	114
<i>Tuber regianum</i>	116
■ Truffes du groupe <i>Tuber excavatum</i>	119
<i>Tuber excavatum</i> var. <i>excavatum</i>	121
<i>Tuber excavatum</i> var. <i>sulphureum</i>	124
<i>Tuber fulgens</i>	126
■ Truffes du groupe <i>Tuber magnatum</i>	129
<i>Tuber asa</i>	131

<i>Tuber borchii</i>	133
<i>Tuber borchii</i> var. <i>sphaerosperma</i>	137
<i>Tuber dryophilum</i>	139
<i>Tuber maculatum</i>	142
<i>Tuber magnatum</i>	145
<i>Tuber oligospermum</i>	150
<i>Tuber puberulum</i>	153
Références bibliographiques	157
Glossaire	167
Lexique des hôtes	179
Index des espèces de <i>Tuber</i>	181

Aperçu historique

Durant toute l'Antiquité et le Moyen-Age, les truffes, par suite de leur vie souterraine, n'ont pas été reconnues comme des champignons, supposés tous se développer à la surface du sol. Les auteurs anciens, en particulier Théophraste (3 siècles av. J.-C.), Nicandre (2 siècles av. J.-C.), Dioscoride (1 siècle av. J.-C.), Pline l'Ancien (23-79 apr. J.-C.), Plutarque (45-125), les attribuaient respectivement à des produits des pluies d'orage, à du limon modifié par la chaleur du centre de la terre, à des racines, à des callosités de la terre, aux résultats des effets conjugués de l'eau, de la chaleur et de la foudre.

C'est en Italie, à la Renaissance, qu'apparaissent les premières données intéressantes. Mattioli (1554), dans un ouvrage qui constitue la meilleure synthèse des connaissances de l'époque en sciences naturelles, fait allusion pour la première fois à deux espèces de truffes comestibles, l'une à écorce verruqueuse, l'autre à écorce lisse. Selon Montecchi et Lazzari (1993), il s'agirait de *T. aestivum* et *T. rufum*.

Cesalpino (1583), un autre Italien, est le premier à reconnaître les truffes comme des champignons. Il cite deux espèces, l'une à écorce noirâtre et très parfumée, l'autre de couleur blanchâtre et moins appréciée. Toujours selon Montecchi et Lazzari, il pourrait s'agir de *T. melanosporum* et *T. borchii*.

À la fin du XVII^e siècle (1699), l'Anglais Ray (1699) admet la présence, dans la truffe, de véritables « graines ». Au début du XVIII^e (1711), le Français Claude-Joseph Geoffroy, dit « Geoffroy le Jeune », reconnaît les veines qui parcourent la « pulpe » et observe à l'intérieur de la gléba de nombreux points sombres qu'il assimile aux « graines » de la truffe. Toutefois, l'Italien Micheli est le premier à mettre en évidence les asques (« capsules molles semblables à des vessies, presque rondes et très petites ») et les spores (« 2, 3, 4 graines presque rondes » contenues dans chaque vessie). En 1729, il est également le premier à dessiner les « graines » de la truffe. Il attribue aux truffes le mot *Tuber*, qui était déjà utilisé dans l'Antiquité, en référence à la forme particulière, en tubercule, du corps fructifère. Micheli est donc le « père » du genre *Tuber*. Il en décrit deux espèces : *T. brumale* (vulgairement truffe de Norcia), de saveur exquise et *T. aestivum* (vulgairement « tartufo nostrale »), plus commun et moins apprécié (probablement *T. melanosporum* et *T. aestivum*, selon Montecchi et Lazzari, 1993).

Au XVIII^e siècle, le naturaliste Polonais Michel-Jean, comte De Borch, consacre à la truffe un ouvrage publié à Milan en 1780 « *Lettres sur les truffes du Piémont* ». Il différencie les truffes noires (*T. melanosporum*, *brumale* et *aestivum* confondus), des truffes blanches (*T. magnatum*, qu'il considère comme le meilleur) et d'une troisième espèce, encore jamais décrite par d'autres auteurs, appelée « bianchetto » dans le Piémont, de couleur blanchâtre, à goût de terre et odeur très agréable (!). Montecchi et Lazzari (1993) pensent qu'il s'agit en fait de la truffe que Pico appellera plus tard *T. albidum* et Vittadini, *T. borchii*.

Peu de temps après De Borch, en 1787, Pico, professeur de médecine et de sciences naturelles de l'Université de Turin, fait quelque peu progresser la taxonomie et la nomenclature des truffes en décrivant 4 espèces : *T. magnatum* (truffe blanche du Piémont), *T. gulosorum*, *T. albidum* et *T. rufum*. Pico est donc le « père » de trois espèces reconnues actuellement : *T. magnatum*, *T. albidum* et *T. rufum*. Le binôme *T. albidum* qui était ambigu, puisque de nombreuses espèces de truffes sont « blanches », a été abandonné au profit de *T. borchii*. Quant au *T. gulosorum*, le binôme a été abandonné, car on ignore toujours de quelle truffe il s'agit.

Toujours durant le XVIII^e siècle, d'autres auteurs se sont intéressés aux truffes. Le Suédois Linné (1753), plus connu pour ses travaux de botanique, cite quelques hypogés dont *Lycoperdon tuber* (*T. brumale* ? *T. aestivum* ?). L'Anglais Sowerby (1797) mentionne un certain *T. cibarium* (notre actuel *T. aestivum* ?) et un *T. album* (*Choiromyces meandriformis* ?). Le Français Bulliard (1791), dans son « *Histoire des champignons de France* », décrit 4 espèces de truffes : *T. cibarium* (appelé *T. nigrum* après sa mort = *T. melanosporum*, notre truffe dite de Périgord), *T. moschatum* (= *Hymenogaster moschatus* (Bull. : Fr.)

Trappe), *T. parasiticum* (*Rhizoctonia* spp. ?) et *T. album* (*T. borchii* ? *Choiromyces meandriformis* ?).

Les connaissances sur les *Tuber* ont fait un pas essentiel au XIX^e siècle. L'Anglais Persoon (1801) différencie 5 espèces de *Tuber* : *T. griseum* (= *T. magnatum*), *T. cibarium* (= *T. melanosporum*), *T. moschatum* (*Hymenogaster moschatus*), *T. album* (*T. borchii* ? *Choiromyces meandriformis* ?), *T. album* var. *aestivum* (= *T. aestivum*). Aucune de ces espèces n'a été conservée.

Le Suédois Fries (1794-1878), qui est à la mycologie ce que Linné est à la botanique, dans son remarquable ouvrage « *Systema Mycologicum* » (1823), différencie 6 espèces de « *Tuber* » : *T. griseum* (*T. magnatum*), *T. cibarium* (*T. melanosporum*), *T. moschatum* (en fait *Hymenogaster moschatus*), *T. rufum*, *T. albidum* (*T. aestivum*), *T. niveum* (en fait *Tirmania nivea* (Desfontaine : Fries) Trappe).

C'est avec Carlo Vittadini (1800-1860), jeune scientifique milanais, assistant à la chaire de botanique de l'Université de Pavie, que naît vraiment l'hydnologie scientifique. Outre des découvertes importantes comme le rôle des spores dans la reproduction des truffes, le rôle des veines dans l'alimentation des corps fructifères, la phylogénie des truffes à partir d'ancêtres du groupe des Discomycètes, Vittadini a fait accomplir un bond décisif à la taxonomie et la systématique des hypogés en général et des *Tuber* en particulier. Non seulement il a créé de nombreuses espèces d'hypogés (dont le nombre est passé de 12 à 40), mais il les a classées les unes par rapport aux autres. Il a divisé les *Tuberaceae* du Suédois Fries en deux sous-ordres, les *Hymenogastreae* et les *Tuberaceae* (ce dernier contenant 8 genres dont les *Tuber*). Bien que, du point de vue systématique, le genre *Tuber* soit relativement homogène, Vittadini (1831) a été le premier à différencier au sein des *Tuber* deux tribus, à partir de caractères extérieurs : l'une à chair relativement tendre, saveur agréable, bonne qualité gustative (*Tubera genuina*, du latin « *genuinus* » = véritable, vrai, pur), l'autre au contraire à chair coriace, saveur désagréable, mauvaise qualité gustative (*Tubera spuria*, du latin « *spurius* » = faux). Par contre, il n'a pas utilisé les caractères des spores, disposant vraisemblablement d'un microscope insuffisamment performant. Au sein des *Tubera genuina*, il a distingué 2 groupes de truffes, les unes à écorce verruqueuse ou verruculeuse (*T. oligospermum*, *T. macrosporum*, *T. melanosporum*, *T. brumale*, *T. aestivum*, *T. mesentericum*, soit 6 espèces), les autres à écorce lisse ou au plus papillée (*T. foetidum*, *T. magnatum*, *T. borchii*, *T. maculatum*, *T. ferrugineum*, *T. microsporum*, *T. niveum*, soit 7 espèces). Au total, Vittadini a décrit 16 espèces de *Tuber*, dont 13 nouvelles : *T. aestivum*, *T. borchii*, *T. brumale*, *T. excavatum*, *T. ferrugineum*, *T. foetidum*, *T. oligosporum*, *T. macrosporum*, *T. maculatum*, *T. melanosporum*, *T. mesentericum*, *T. microsporum*, *T. nitidum*. Onze espèces sont encore valables. Trois n'ont pas été validées : *T. oligosporum* (à ne pas confondre avec *T. oligospermum*), *T. microsporum* et *T. niveum* (= *Tirmania nivea* (Desfontaine : Fries) Trappe). Quant à *T. ferrugineum* et *T. nitidum* ss. Vitt., elles seraient des formes de *T. rufum*.

Selon le Code international de nomenclature botanique, le binôme linnéen *T. cibarium* Bull. : Fr. devrait avoir la priorité sur *T. melanosporum* Vitt., *T. griseum* Pers. : Fr. sur *T. magnatum* Pico, *T. albidum* Fr. sur *T. aestivum* Vitt., *T. rufum* Pollini : Fr. sur *T. rufum* Pico (Trappe, 1999).

A l'époque de Fries, le nombre d'espèces de *Tuber* est donc encore très limité.

Après l'Italien Vittadini, ce sont des Français, les frères Louis-René et Charles Tulasne, qui ont fait accomplir le plus grand progrès à la taxonomie des hypogés qu'ils ont véritablement réformée. Dans leur remarquable ouvrage « *Fungi hypogaei* » (1851), ils présentent la première classification scientifique, mais également pratique, des *Tuber*. Leur classification utilise pour la première fois les caractères microscopiques (qu'ils ont pu observer plus facilement que Vittadini, disposant de microscopes plus performants), en particulier l'ornementation des spores (échinulée ou réticulo-alvéolée), mais les frères Tulasne ont également fait intervenir des caractères macroscopiques, comme l'aspect du périidium

(verruqueux, papilleux ou lisse ; charnu ou coriace) et la consistance de la gléba. Les truffes à péridium plus ou moins rugueux, verruqueux, papilleux ou légèrement rude au toucher comptent 13 espèces, dont 8 à péridium charnu, continu avec la gléba, généralement assez épais, pas bien défini, soit à spores échinulées (*T. brumale*, *T. melanosporum*), soit à spores réticulo-alvéolées (*T. aestivum*, *T. mesentericum*, *T. macrosporum*, *T. foetidum*, *T. oligosporum*, *T. ferrugineum*) et 5 espèces à péridium coriace, bien délimité, distinct de la gléba, constitué de cellules petites et serrées, à gléba dure et cornée (*Tubera spuria* de Vittadini), soit à spores échinulées (*T. rufum*, *T. nitidum*, *T. panniferum*, *T. requienii*), soit à spores réticulo-alvéolées (*T. excavatum*). Les truffes à péridium lisse, initialement blanc ou blanchâtre, puis devenant foncé, plus ou moins bien défini, constitué de cellules larges et non serrées ou au contraire petites et serrées, à spores réticulo-alvéolées, comptent 8 espèces, l'une d'elles à corps fructifère pourvu d'une base obconique saillante (*T. magnatum*), les autres à corps fructifère dépourvu de base (*T. borchii*, *T. dryophilum*, *T. rapaeodorum*, *T. puberulum*, *T. maculatum*, *T. microsporum*, *T. asa*).

Les frères Tulasne ont donc distingué 21 espèces de truffes, dont 16 déjà citées par Vittadini et 5 espèces nouvelles : *T. asa* Lespialt, *T. dryophilum* Tul., *T. panniferum* Tul., *T. rapaeodorum* Tul. et *T. requienii* Tul. Ils ont été les premiers à réexaminer la fonction des veines de la gléba des truffes, qualifiant celles communiquant avec l'extérieur de veines « aérifères » et les veines fertiles de veines « lymphatiques ». Ils ont pressenti que la nutrition des corps fructifères durant leur développement était assurée non par les veines aérifères, débouchant sur l'extérieur, mais par le mycélium encore présent, bien que souvent peu visible, à la surface du corps fructifère.

La fin du XIX^e siècle a vu la parution de plusieurs ouvrages consacrés à la truffe, importants certes pour avoir fait progresser les connaissances générales sur la truffe et la trufficulture, mais qui n'ont pas fait beaucoup évoluer la systématique des *Tuber*. L'ouvrage du Suisse Fischer fait cependant exception.

L'Allemand Hesse, dans « *Die Hypogaeen Deutschlands* » (1894) simplifie encore la classification des frères Tulasne, en ne tenant compte que du mode d'ornementation des spores (échinulées et réticulo-alvéolées), mais il introduit, pour les spores réticulo-alvéolées, un nouveau paramètre : les dimensions des mailles du réseau sporal (« larges » et « petites »). Hesse retient 27 espèces, dont 7 espèces à spores échinulées (*T. brumale* Vitt., *T. melanosporum* Vitt., *T. rufum* Pico, *T. nitidum* Vitt., *T. rutilum* Hesse, *T. requienii* Tul., *T. panniferum* Tul.) et 20 espèces à spores réticulo-alvéolées, dont 6 espèces à spores à mailles larges (*T. aestivum* Vitt., *T. mesentericum* Vitt., *T. excavatum* Vitt., *T. ferrugineum* Vitt., *T. de baryanum* Hesse, *T. magnatum* Pico) et 14 espèces à spores à mailles étroites (*T. murinum* Hesse, *T. macrosporum* Vitt., *T. borchii* Vitt., *T. dryophilum* Tul., *T. maculatum* Vitt., *T. rapaeodorum* Tul., *T. puberulum* Bk. & Br., *T. scruposum* Hesse, *T. exiguum* Hesse, *T. foetidum* Vitt., *T. oligosporum* Vitt., *T. asa* Lesp., *T. microsporum* Vitt., *T. suecicum* Wittr.). Hesse crée donc 5 nouvelles espèces dont la validité n'est pas admise par tous les auteurs : *T. de baryanum*, *T. exiguum*, *T. murinum*, *T. rutilum* et *T. scruposum*.

La subdivision des espèces proposée trois années plus tard par Fischer (1897) est bien meilleure et prend mieux en compte les caractéristiques extérieures et anatomiques des corps fructifères. Fischer subdivise les *Tuber* en 2 sous-genres : *Eutuber* (correspondant aux *Tubera genuina* de Vittadini), avec les veines externes débouchant en plusieurs points du péridium du corps fructifère qui est le plus souvent charnu) et *Aschion* (correspondant aux *Tubera spuria* de Vittadini), avec les veines externes convergeant et débouchant à la base du corps fructifère qui est dur, corné. Au sein des deux sous-genres, Fischer différencie les espèces en fonction de nombreux critères : morphologie générale du corps fructifère (présence ou non de fossette basilare), aspect extérieur du péridium (verruqueux, verruculeux, lisse), couleur du péridium (claire ou foncée), ornementation des spores (réticulo-alvéolée ou échinulée), dimensions et régularité des mailles du réseau sporal. Il introduit un nouveau paramètre : la structure du péridium (pseudoparenchymateux ou plectenchymateux). Il distingue ainsi vingt-six espèces de *Tuber*.

Les *Eutuber* comptent 18 espèces ; 9 ont un péridium noir ou brun sombre, avec des verrues pyramidales saillantes ou aplaties et des spores à ornementation réticulée (*T. aestivum* Vitt., *T. mesentericum* Vitt., *T. uncinatum* Chat., *T. bituminatum* Bk. & Br., *T. macrosporum* Vitt.) ou échinulée (*T. brumale* Vitt., *T. melanosporum* Vitt., *T. montanum* Chat., *T. moschatum* F. de la B.) ; 10 espèces ont un péridium jaunâtre, brunâtre ou rougeâtre, lisse ou verruculeux et des spores réticulées, les corps fructifères avec une nette attache mycélienne basale (*T. magnatum*) ou au contraire en étant dépourvues (9 espèces). Parmi ces 9 espèces, 5 ont des spores à réseau à mailles de dimensions inférieures à 10 µm et le péridium externe pseudoparenchymateux (*T. puberulum* Bk. & Br., *T. rapaeodorum* Tul., *T. borchii* Vitt.) ou dépourvu de couche pseudoparenchymateuse nette (*T. maculatum* Vitt., *T. murinum* Hesse), 4 ont des spores à réseau à grandes mailles (supérieures à 10 µm) et un péridium à couche externe pseudoparenchymateuse (*T. foetidum* Vitt., *T. ferrugineum* Vitt., *T. de baryanum* Hesse) ou dépourvu de couche externe pseudoparenchymateuse mais à hyphes densément entrelacées (*T. dryophilum* Tul.).

Les *Aschion* ne comptent que 8 espèces, dont 2 espèces à spores réticulées, corps fructifère sans fossette basilair (*T. exiguum* Hesse, *T. scruposum* Hesse), 3 espèces à spores réticulées, corps fructifères avec fossette (*T. excavatum* Vitt., *T. lapideum* Matt., *T. fulgens* Qué.), enfin 3 espèces à spores échinulées (*T. rufum* Pico, *T. nitidum* Vitt., *T. rutilum* Hesse).

Fischer cite également six espèces insuffisamment connues : *T. atrorubens* Tul., *T. filamentosum* Tul., *T. castaneum* Corda, *T. microsporum* Vitt., *T. oligosporum* Vitt., *T. mougeotii* Qué.

Les ouvrages bien connus de Chatin (1869, 1892) et Ferry de la Bellone (1888), s'ils font progresser la culture de la truffe, n'apportent pas grand chose de nouveau à la systématique des *Tuber* et sont même à l'origine de certaines confusions qui se sont perpétuées jusqu'à nos jours. Chatin décrit vingt et une espèces de *Tuber* en se basant essentiellement sur l'ornementation des spores (réticulées ou échinulées) et l'aspect du péridium (lisse ou verruculeux). Il crée les espèces longtemps sujettes à controverse *T. uncinatum* (en fait *T. aestivum* ss. Vitt.), *T. hiemalbum*, *T. montanum* et fait de *T. moschatum* F. de la B. une variété de *T. melanosporum*. Parmi les vingt et une espèces de Chatin, six seraient des synonymes d'autres espèces ou des espèces douteuses ; il s'agit de *T. melanosporum* var. *moschatum* (synonyme de *T. brumale* var. *moschatum*), *T. gulonum* Corda (voisin du *T. montanum* Chat., d'après Chatin lui-même), *T. montanum*, *T. bituminatum* Bk. & Br. et *T. mutabile* Qué. (synonymes de *T. mesentericum*) et *T. oligosporum* Vitt. La description de *T. brumale*, par Chatin, correspond à celle d'un *T. melanosporum* immature.

Pour sa part, Ferry de la Bellone (1888) décrit dix-sept espèces, dont trois douteuses : *T. stramineum* (vraisemblablement *T. rufum*), *T. moschatum* avec ses formes *suaveolens* et *graveolens* (*T. brumale* var. *moschatum*), *T. bituminatum*, avec ses formes *sphaerosporum* (= *T. bellonae* Qué., d'après Pacioni et Fantini, 1997) et *ellipsosporum*.

Si les Français Chatin et Ferry de la Bellone sont les spécialistes des truffes les plus connus, il ne faut pas oublier le franc-comtois Quélet qui, de 1879 à 1888 a ajouté à la liste déjà longue de la fin du siècle dernier quelques nouvelles espèces de *Tuber* dont *T. requienii* Tul. var. *stramineum* F. de la B. et Qué. (vraisemblablement un *T. rufum*), *T. bellonae*, *T. fulgens*, *T. mougeotii* et *T. mutabile*. Seule l'espèce *T. fulgens* était toujours valide. Quant au *T. bellonae* que l'on pensait synonyme de *T. mesentericum*, il vient d'être réhabilité par Pacioni et Fantini (1997) qui le différencie de *T. mesentericum* par ses spores constamment rondes.

Après une phase de latence au début du XX^e siècle, il faut attendre 1938 pour voir de nouveaux travaux consacrés à la systématique des *Tuber*. Le Français Malençon propose une clef analytique encore plus riche en espèces que celle de Fischer, en utilisant de nouveaux caractères, comme l'aspect des veines de la gléba (sinuosité, structure). Malençon décrit ainsi 32 espèces (six de plus que Fischer). Cependant, de nombreux caractères utilisés par Malençon (forme et dimensions des corps fructifères, taille des verrues, odeur...) sont subjectifs

et fluctuants. Malençon le reconnaît lui-même et n'utilise ces caractères qu'en second lieu, pour différencier les espèces à l'intérieur de grands groupes définis à l'aide d'autres caractères plus pertinents et plus constants (péridium verruqueux ou lisse, noir ou roux, spores réticulées ou échinulées, sphériques ou ovales...). De plus, comme l'auteur n'a pas observé la plupart des espèces qu'il décrit et se base sur des descriptions lues dans la littérature, une dizaine des espèces qu'il mentionne sont douteuses ou peuvent être synonymisées avec d'autres espèces. *T. bituminatum* Bk. & Br., *T. mutabile* Quél., *T. piperatum* Bonnet seraient des *T. mesentericum* à odeur forte et désagréable. *T. ferrugineum* Vitt. serait un *T. rufum*. *T. lucidum* Bonnet correspondrait à *T. rufum* fo. *lucidum* Mont. & Lazz., *T. montanum* Chat. serait un *T. melanosporum* se développant en altitude. *T. murinum* Hesse, *T. exiguum* Hesse et *T. scruposum* Hesse, sont aussi vraisemblablement synonymes d'autres espèces. Le *T. queletianum* F. de la B. fait partie des « truffes blanches », de petite taille, et est voisin de *T. borchii*. Quant au *T. microsporum* de Vittadini, les caractéristiques morphologiques font penser à un autre hypogé qu'un *Tuber*.

La même année, Fischer remanie sa classification de 1897. Les deux sections *Tubera genuina* (*Eutuber* de 1897) et *Tubera spuria* (*Aschion* de 1897) sont cependant conservées.

Dans les *Tubera genuina*, *T. mesentericum* et *T. uncinatum* sont considérés comme des sous-espèces de *T. aestivum*. *T. bituminatum* Bk. & Br., *T. montanum* Chat., *T. moschatum* F. de la B., *T. rapaeodorum* Tul., *T. murinum* Hesse, *T. ferrugineum* Vitt., *T. de baryanum* Hesse, *T. dryophilum* Tul. n'apparaissent plus. *T. maculatum* se voit attribuer deux variétés : *intermedium* Buch. et *sueticum* Wittr. *T. gulonum* Corda et *T. montanum* Chat. sont assimilés à *T. melanosporum*. *T. requienii* Tul. apparaît dans la nouvelle classification.

Dans les *Tubera spuria*, *T. exiguum* Hesse et *T. scruposum* Hesse disparaissent. *T. lapideum* Matt. devient *T. excavatum* ssp. *lapideum*, et *T. rutilum* Hesse, *T. rufum* var. *rutilum*. *T. panniferum* Tul. apparaît dans la nouvelle classification.

Dans les années 50, un mycologue Suisse, Knapp, dans la première partie d'un ouvrage intitulé « *Die europäischen Hypogaeen und ihre Gattungstypen* », consacrée aux *Tuberineae* (1950-1952) reprend les travaux de Fischer, en y apportant de nombreuses modifications. Knapp est le premier à avoir eu l'idée de réunir les *Tuber* dans des groupes adaptés, selon leurs affinités morphologiques et à les rassembler autour d'une espèce-type. Ces groupes correspondent pratiquement à des sous-genres.

Comme Fischer, Knapp distingue les *Tubera spuria*, à veines de la gléba (veines externes) débouchant à la base de l'ascocarpe, et les *Tubera genuina*, à veines de la gléba débouchant en divers points de la superficie de l'ascocarpe.

Les *Tubera spuria* comptent deux groupes, le groupe *excavatum* et le groupe *rufum* et une espèce de transition, *T. panniferum* Tul.

Les *Tubera genuina* comptent 3 groupes, le groupe *aestivum*, le groupe *puberulum* A et le groupe *puberulum* B.

Le groupe *excavatum* comprend des truffes à ascocarpes pourvus d'une cavité basale dans laquelle débouchent les veines externes. Les spores sont réticulo-alvéolées à réseau à mailles larges. Il compte 2 espèces : *T. excavatum* (avec ses sous-espèces et variétés : *T. excavatum* Vitt. *typicum*, *T. excavatum* var. *brevisporum* Fisch. et var. *longisporum* Fisch., *T. excavatum* ssp. *lapideum* Matt., ssp. *lapideum* var. *longisporum* Fisch. et ssp. *lapideum* var. *brevisporum* Fisch.) et *T. fulgens* Quél.

Le groupe *rufum* comprend des truffes à ascocarpes dépourvus de cavité mais présentant souvent une dépression basale. Les spores sont échinulées. Il compte 5 espèces : *T. rufum* Pico (avec ses sous-espèces et variétés : *T. rufum* ssp. *typicum* var. *apiculatum* Fisch., ssp. *typicum* var. *oblongisporum* Fisch., ssp. *rutilum* Hesse var. *brevisporum* Fisch. et ssp. *rutilum* Hesse var. *oblongisporum* Fisch.), *T. nitidum* Vitt., *T. malacodermum* Fisch., *T. ferrugineum* Vitt. et *T. requienii* Tul.

Le groupe *puberulum* A comprend des truffes à ascocarpe à surface lisse ou sublisse, rugueuse, papilleuse.

Les spores sont subsphériques ou ellipsoïdes, réticulo-alvéolées, à réseau à mailles régulières et petites (< 10 µm). Il compte 7 espèces : *T. puberulum* Bk. & Br., *T. albidum* Buch., *T. michailowskyanum* Buch., *T. rapaeodorum* Tul., *T. borchii* Vitt., *T. maculatum* Vitt., *T. mougeotii* Qué., *T. asa* Lesp. et *T. lacunosum* Matt.

Le groupe *puberulum* B comprend des truffes à ascocarpe à surface lisse ou papilleuse ou rugueuse. Les spores sont réticulo-alvéolées à réseau à grandes mailles irrégulières (largeur des mailles supérieure à 10 µm). Il compte 3 espèces : *T. dryophilum* Tul., *T. foetidum* Vitt. et *T. magnatum* Pico.

Le groupe *aestivum* comprend des truffes à ascocarpe à superficie toujours verruqueuse, avec des verrues plus ou moins grandes ou hautes. Les spores sont réticulo-alvéolées ou échinulées. Six espèces possèdent des spores réticulo-alvéolées : *T. aestivum* Vitt., *T. uncinatum* Chat., *T. mesentericum* Vitt., *T. bituminatum* Bk. & Br., *T. macrosporum* Vitt., *T. mutabile* Qué.

Cinq espèces possèdent des spores échinulées : *T. melanosporum* Vitt. et var. *moschatum* F. de la B., *T. brumale* Vitt., *T. hiemalbum* Chat., *T. montanum* Chat., *T. gulonum* Corda.

Au total, Knapp répertorie trente deux espèces, dont certaines sont cependant douteuses ou synonymes d'autres espèces. Par exemple, Knapp admet que *T. albidum* Buch. serait voisin de *T. borchii* Vitt., *T. michailowskyanum* Buch. serait synonyme de *T. rapaeodorum* Tul., *T. mougeotii* Qué. serait un *T. puberulum* Bk. & Br., *T. asa* Lesp. serait synonyme de *T. lacunosum* Matt., *Tuber gennadii* (Chat.) Pat. = *Terfezia gennadii* Chat.

D'autres travaux ont été réalisés sur les truffes, avec une partie systématique plus ou moins développée, en Suisse (Schwärzel, 1967), en Allemagne (Gross, 1987), en Hollande (De Vries, 1971-1977), en Belgique (Thöen, 1988), au Danemark (Lange, 1956), en Grande-Bretagne (Hawker, 1954 ; Pegler *et al.*, 1993), en Italie (Ceruti, 1960 ; Pacioni, 1988 ; Pacioni et Pomponi, 1989, 1991 ; Pacioni et Fantini, 1997 ; Montecchi et Lazzari, 1993), en Espagne (Calonge, 1988 ; Moreno, 1991, 1997), en Hongrie (Szmere, 1965), en France (Chevalier, Rioussset, 1985, 1988, 1994, 1997).

La dernière classification des *Tuber* et la plus complète est celle de Gross (1987). Outre les critères morphologiques de différenciation déjà utilisés par les autres auteurs, Gross prend en compte un nouveau paramètre, le volume des spores, dont il déduit un facteur volumique sporal. Gross arrive ainsi à différencier vingt-six espèces, dont certaines demandent cependant encore à être confirmées. D'après la couleur et les caractéristiques externes du péridium, Gross distingue deux grandes catégories de truffes, les « truffes noires » et les « truffes non noires ». Dans chaque catégorie, les truffes sont regroupées par affinité mais les groupes ne correspondent que partiellement à ceux de Knapp. Ainsi Gross distingue dans les « truffes noires » les groupes *brumale* (*T. brumale*, *T. melanosporum*, *T. hiemalbum*), *aestivum* (*T. aestivum*, *T. uncinatum*, *T. mesentericum*) et *macrosporum* (*T. macrosporum*, *T. malençonii*, *T. regianum*). Dans ce dernier groupe, les facteurs volumiques sont respectivement 1 pour *T. regianum*, 3 pour *T. malençonii* et 12 pour *T. macrosporum*. Dans les « truffes non noires », Gross distingue les groupes *rufum* (*T. panniferum*, *T. requienii*, *T. rufum* sl., *T. nitidum*), *excavatum* (*T. excavatum*, *T. fulgens*) et un groupe complexe correspondant aux « truffes naines » (*T. borchii* sl.), avec *T. borchii* ss., *Delastreopsis oligosperma* (= *Tuber oligospermum*), *T. maculatum*, *T. rapaeodorum*, *T. puberulum*, *T. dryophilum*, *T. foetidum*, *T. regianum* et les petites truffes de Hesse : *T. murinum*, *T. exiguum*, *T. scruposum*.

Par rapport aux classifications précédentes, Gross distingue une forme de *T. mesentericum* à spores à réseau bas (2 µm) différente de *T. mesentericum* Vitt., trois variétés de *T. rufum* (*apiculatum*, *rufum* et *rufum* pp. = *T. nitidum* Vitt.), une espèce *T. nitidum* ss. De Vries différente des *T. nitidum* ss. Rioussset et *T. nitidum* ss. Vitt., trois variétés de *T. excavatum* (*excavatum*, *fulgens* et *sulphureum*), deux variétés de *T. puberulum* (*puberulum* et