

Communication
de Monsieur François LE TACON



Séance du 19 janvier 2007



Phylogénie et paléogéographie du genre *Tuber*

Avec la collaboration de Yongjin Wang, Sylvain Jeandroz,
Grégory Bonito et Claude Murat

Cette communication non programmée a été faite de manière
impromptue à la suite de la soudaine indisponibilité du conférencier prévu.

Introduction

L'existence des truffes est connue depuis l'Antiquité. Pendant très longtemps il y a cependant eu confusion entre les truffes appartenant maintenant au genre *Tuber* et les truffes dites du désert appartenant au genre *Terfezia*. Quelle que soit leur appartenance, leur origine paraissait alors bien mystérieuse. Selon Chatin, Pythagore, Théophraste et Dicoride les considéraient comme des racines tubéreuses. Toujours selon Chatin, Cicéron les nommait *enfants de la terre*, tandis que Porphyre les appelait *enfants des dieux*. Pline l'Ancien les considérait comme des merveilles. Il écrit dans le livre IXX de son histoire naturelle :

Et puisque nous avons commencé par les merveilles, nous les examinerons l'une après l'autre : parmi ces merveilles, la plus grande est sans doute que quelque chose naisse ou vive sans racine. Tel est ce qu'on nomme la truffe : elle est entourée de tous côtés par la terre; elle n'est fixée par aucune fibre, pas même par du chevelu, et l'endroit où elles s'engendrent ne présente ni protubérance ni fente; elle n'est pas, non plus, adhérente à la terre ; elle est même enveloppée d'une écorce, de sorte que nous ne pouvons absolument dire ni qu'elle est de la terre, ni quelle est autre chose qu'une production calleuse de la terre. Les truffes viennent généralement dans les

lieux secs, sablonneux, et couverts de broussailles. Elles dépassent souvent un coing en grosseur, et elles pèsent jusqu'à une livre...

Quand il y a eu des pluies en automne et de fréquents tonnerres, alors elles naissent, et les tonnerres surtout contribuent à leur production; elles ne durent pas plus d'un an. Elles sont le plus tendres au printemps. En certains lieux on en attribue la naissance à des eaux : ainsi, on prétend qu'il n'en vient pas à Mytilène, à moins que les rivières, débordant, n'en apportent la graine de Tiare; Tiare est un lieu où elles sont abondantes. Les plus célèbres de l'Asie sont dans les environs de Lampsaque et d'Alapécônèse; les plus célèbres de la Grèce, dans les environs d'Élis.

Il semble bien que ces truffes décrites par Pline l'Ancien étaient en réalité des terfezes. Selon Chatin, l'idée de consommer des truffes noires en France vient d'Espagne et aurait débuté au XIV^{ème} siècle. Mais cette pratique aurait été ridiculisée à la cour de Charles VI par Eustache Deschamps (1346-1406). Il faudra donc attendre la Renaissance et François I^{er} pour que l'intérêt gastronomique pour les truffes naisse véritablement en France. Selon Chatin, François I^{er} aurait pris goût aux truffes d'Espagne, qui étaient probablement aussi des terfezes, pendant sa captivité en Espagne. Les terfezes étant quasi inexistantes en France, à son retour, François I^{er} s'intéresse aux truffes locales qui appartiennent au genre *Tuber*. Il s'agissait vraisemblablement de la truffe d'été, maintenant dénommée *T. aestivum*. Chatin appelle cette période la seconde époque ou le réveil. Philippe d'Orléans et Louis XV tenait les truffes d'été récoltées dans le centre de la France en grande faveur. Cependant selon Anthelme Brillat Savarin, vers 1780, les truffes étaient rares à Paris ; on n'en trouvait, et seulement en petite quantité, qu'à l'hôtel des Américains et à l'hôtel de Provence, et une dinde truffée était un objet de luxe, qu'on ne voyait qu'à la table des plus grands seigneurs, ou chez les filles entretenues.

C'est la troisième époque de Chatin, le temps où la truffe d'été est servie à la table des riches et des puissants.

En 1825, Anthelme Brillat Savarin (1755–1826), dans son ouvrage *Physiologie du goût*, dénomme la truffe *diamant de la cuisine*. C'est vers cette époque que commence réellement en France l'intérêt pour la consommation d'une autre truffe, la truffe noire, maintenant dénommée *T. melanosporum*. Cet avènement coïncide avec le développement des plantations de chênes en remplacement des vignes détruites par le Phylloxera. C'est la quatrième époque de Chatin, celle de la diffusion dans les classes moyennes. Les écrits de Brillat Savarin ne sont probablement pas étrangers à l'engouement pour la truffe en France. C'est en effet cet auteur qui vante le premier les propriétés aphrodisiaques de la truffe :

Qui dit truffe prononce un grand mot qui réveille des souvenirs érotiques et gourmands chez le sexe portant jupes, et souvenirs gourmands et érotiques chez le sexe portant barbe.

Cette duplication honorable vient de ce que cet éminent tubercule passe non seulement pour délicieux au goût, mais encore parce qu'on croit qu'il élève une puissance dont l'exercice est accompagné des plus doux plaisirs.

Au dix-neuvième siècle, la truffe devient progressivement un mythe célèbre entre autres par Jean Henri Fabre :

La truffe noire, de si grand renom culinaire, est arrondie, noire ou grise, dépourvue de toute espèce de racine ; sa surface est relevée de petites éminences ou verrues prismatiques. C'est au commencement de l'hiver qu'elle arrive à maturité. Alors sa surface est très noire et couverte de fines verrues, sa chair est noirâtre et marbrée de veines blanchâtres, son parfum est décidé. Les truffes viennent au voisinage d'un grand nombre d'arbres très différents, mais principalement des chênes et des châtaigniers. Elles préfèrent les terrains argileux, mêlés de sable et de parties ferrugineuses, où la chaleur et la pluie pénètrent aisément. Celles du Périgord sont les plus estimées.

Quelle variété de structure et surtout de fumet, qualité primordiale en cette question de flair ! Seule la vraie truffe possède l'arôme cher aux gourmets.

Dans cette communication, il ne sera question que des espèces appartenant au genre *Tuber*.

Répartition dans le monde

Le genre *Tuber* ne se rencontre que dans l'hémisphère nord entre 25° et 60° de latitude dans des climats très différents : climats tropicaux d'altitude, climats méditerranéens, climats tempérés ou tempérés froids, climats continentaux ou continentaux froids. Le développement des ascocarpes nécessite de bonnes conditions d'alimentation hydrique. Les truffes n'existent donc pas dans les climats arides, encore qu'il soit possible d'en trouver en Mongolie intérieure dans des conditions où la pluviosité annuelle est voisine de 350 mm.

Taxonomie

Après la Renaissance, l'Italie devint le berceau des travaux de recherches sur la truffe. En 1554, Mattioli décrit deux espèces de truffes, sans cependant les nommer. En 1583, Cesalpino décrit aussi deux espèces qu'il considère comme étant des champignons. En 1729, Micheli crée le genre *Tuber* et décrit aussi deux espèces. En 1780, De Borsch publie à Milan un ouvrage sur les truffes et reconnaît trois espèces dont les truffes noires et les truffes blanches.

En 1787, Pico porte le nombre d'espèces à quatre dont *Tuber magnatum*, la truffe blanche du Piémont, *T. rufum* et *T. albidum* qui sera ensuite nommée *T. borchii* (RiOUSSET *et al.*, 2001). De nombreux autres auteurs font progresser la taxonomie des truffes. En 1823, Fries reconnaît six espèces. Au milieu du dix-neuvième siècle, Vittadini reconnaît 16 espèces. Un peu plus tard, c'est au tour de Français, les Frères Tulasne, de se pencher sur la classification des truffes. Ils prennent en compte divers caractères macroscopiques ou microscopiques dont l'ornementation des spores et aboutissent à la différenciation de vingt-et-une espèces. En 1938, un autre Français, Malençon, propose 32 taxons. Depuis, le nombre d'espèces référencées s'est multiplié, en particulier avec la découverte des espèces d'Amérique du Nord et de Chine. *Index Fungorum* répertorie 227 espèces, sous-espèces ou variétés. Cependant, beaucoup d'espèces ont été mal identifiées ou mal décrites et le nombre d'espèces valides sur le plan taxonomique ne devrait pas dépasser 70. En Europe, il existerait 28 espèces valides auteurs (Knapp, 1950; RiOUSSET *et al.*, 2001; Halász *et al.*, 2005). En Amérique du Nord, il existe encore de nombreuses espèces non décrites (Bonito *et al.*, non publié).

Phylogénie et taxonomie moléculaire

Selon nos travaux, basés sur l'analyse des séquences de la région 5.8S ITS2 de l'ADN ribosomal de 120 échantillons, toutes les espèces du genre *Tuber* s'organisent en cinq groupes, les groupes *Aestivum*, *Excavatum*, *Melanosporum*, *Rufum* et *Puberulum*. Le groupe *Aestivum* est le plus ancien et le groupe *Puberulum* le plus récent. Ces cinq groupes s'organisent eux-mêmes en de nombreux sous-groupes.

I. Groupe *Aestivum sensu lato*

Le groupe *Aestivum sensu lato* est le premier groupe à s'être différencié. Il présente des caractéristiques morphologiques et microscopiques très variables : périidium lisse ou verruqueux, de couleur foncée ou claire ; spores réticulées ou échinulées ; gléba de couleur claire ou foncée. Ce groupe est essentiellement européen, mais quelques espèces peuvent se rencontrer en Afrique du Nord et une espèce est américaine (*T. caniculatum*). Il est constitué de trois sous-groupes : *Macrosporum/Caniculatum* qui est le plus basal, *Magnatum* et *Aestivum sensu stricto*. Le sous-groupe *Macrosporum/Caniculatum*, outre ces deux espèces, comprend semble-t-il aussi *T. asa*. Nous n'avons qu'une seule séquence de *T. asa* appartenant à un échantillon prélevé en Espagne. D'autres séquences sont cependant nécessaires avant de conclure. *T. regianum* Montecchi & Lazzari et *T. malençonii* Donadini, RiOUSSET, G. RiOUSSET & G. Chev. (Europe) appartiennent probablement au sous-groupe *Macrosporum/Caniculatum*. Mais pour le

moment, aucune séquence d'ITS rDNA n'étant disponible, il n'est pas possible de trancher. *T. foetidum* Vittad., parfois classé dans le groupe *Macrosporium* (Riousset *et al.*, 2003), appartient phylogénétiquement au groupe *Puberulum*, comme nous le verrons ultérieurement.

Le sous-groupe *Magnatum* ne comprend qu'une seule espèce, la truffe blanche du Piémont.

Le sous-groupe *Aestivum sensu stricto* comprend deux ensembles, un ensemble comprenant *T. mesentericum* et *T. panniferum* et un ensemble comprenant *T. aestivum* et *T. uncinatum*, qui, nous le savons maintenant, ne forment qu'une seule et même espèce (Weden *et al.*, 2004). La proximité de *T. panniferum* et de *T. mesentericum* est inattendue. En effet, *T. panniferum* se caractérise par un ascocarpe revêtu d'une toison cotonneuse et une cavité basale alors que *T. mesentericum* est caractérisé par un périidium noir à petites verrues. Cependant, sur le plan moléculaire, *T. panniferum* appartient sans doute possible au sous-groupe *Aestivum sensu-stricto*.

Selon certains, *T. aestivum* serait présent en Chine. Nous avons pu effectivement le vérifier a posteriori.

II. Groupe *Excavatum*

Ce groupe, représenté en Europe et en Afrique du Nord, ne comprend qu'une espèce, *T. excavatum* Vittad.. On rencontre *T. excavatum* de 40° à 58° de latitude Nord et de la Grande Bretagne à la Russie. Selon, Chen et Wang (2008), cette espèce serait aussi présente en Chine, comme nous avons pu le vérifier ultérieurement.

III Groupe *Melanosporum*

Ce groupe est caractérisé par un périidium verruqueux et des spores échinulées ou avec des épines présentant de larges connections basales formant un réseau. Ce groupe comprend plusieurs espèces comestibles dont la truffe noire du Périgord *T. melanosporum* Vittad. Le groupe *Melanosporum* est organisé en deux sous-groupes, le sous-groupe *Melanosporum sensu-stricto* et le sous-groupe *Brumale-Pseudoexcavatum*. Le sous-groupe *Melanosporum sensu-stricto* comprend *T. melanosporum*, *T. indicum* et *T. regimontaum*.

Nous considérons *T. indicum* comme un complexe constitué de deux ensembles, qui semblent s'être différenciés au cours d'une ou plusieurs migrations du Sud vers le Nord avec isolement par les contreforts de la chaîne.

Les espèces décrites comme *T. himalayense*, *T. pseudohimalayense* et *T. sinense* n'apparaissent pas différentes de *T. indicum* sur le plan moléculaire (Wang *et al.*, 2006).

T. regimontanum a été récemment découverte au Mexique, près de Monterrey, dans la sierra de Picachos au Nouveau Leon, dans une forêt naturelle de chênes (Guevara *et al.*, 2008). Elle possède toutes les caractéristiques morphologiques, microscopiques et moléculaires du groupe *Melanosporum*.

IV. Sous-groupe *Rufum*

Ce groupe très complexe se caractérise par un péridium aréolé, légèrement verruqueux ou lisse. Les spores sont échinulées. Il est très largement répandu et se rencontre en Asie, en Europe, en Afrique du Nord et en Amérique du Nord.

Il est organisé en plusieurs sous-groupes et ne contient pas d'espèces comestibles intéressantes. Les sous-groupes basaux sont constitués d'espèces américaines (*T. spinoreticulatum*, *lyonii*, *quercicola*, *candidum*) et d'une espèce chinoise uniquement caractérisée sur le plan moléculaire (*T. sp1*). Un sous-groupe central est constitué de *T. rufum* et d'espèces apparentées. *T. rufum* Pico (Europe et Afrique du Nord) semble présenter un polymorphisme important. Son aire de répartition est considérable (37 à 60° de latitude Nord). Diverses formes de *T. rufum* ont été décrites (var. *lucidum*, *rutilum*, *nigrum*, *oblongisporum*, *brevisporum*, *apicleatum*, etc.).

Tuber ferrugineum Vittad. est considéré comme synonyme de *T. requieni* Tul., ou de *T. rufum* Pico, var. *ferrugineum* Vittad. (Ceruti *et al.*, 2003). De même, *T. requieni* est considéré comme synonyme de *T. nitidum* Vittad. (Ceruti *et al.*, 2003).

Le sous-groupe terminal est uniquement constitué d'espèces asiatiques : *T. huidongense* Y. Wang, *T. huidongense* (Sichuan, centre de la Chine), *T. liaotongense* Y. Wang (Nord de la Chine, Liaoning et Mongolie intérieure) et *T. taiyuanense* B. Liu (Sichuan).

V. Groupe *Puberulum* (Asie, Europe, Afrique du Nord et Amérique du Nord)

Ce groupe est caractérisé par un ascocarpe lisse et des spores réticulées. Il comprend deux espèces comestibles, en Europe la blanquette, *T. borchii* Vittad, et en Amérique du Nord la truffe d'Orégon, *T. gibbosum* Harkn. Il est aussi complexe que le groupe *Rufum* et est organisé en au moins cinq sous-groupes.

Les sous-groupes basaux sont américains : *T. gibbosum*, synonyme de *T. whestonense*. Selon Bonito *et al.* (2006) et d'autres données, plusieurs autres espèces américaines pourraient appartenir au groupe *Puberulum* : *T. anniae* W. Colgan & Trappe, *T. besseyi* Gilkey), *T. gardneri* Gilkey, *T. irradians* Gilkey, *T. beyerlei* (nom. prov.), *T. monticola* Harkn., *T. rawlingsonii* (nom. prov.), *T. shearii* Harkn., *T. sphaerosporum* Gilkey.

T. scruposum R. Hess, espèce européenne nordique (50 et 56° de latitude Nord, Allemagne, Danemark, République Tchèque, Russie) (Ceruti *et al.*, 2003) est très proche de ces espèces américaines.

On retrouve ensuite un groupe central européen : *T. maculatum* Vittad., *T. rapaeodorum* Tul. et *T. foetidum* Vittad.

Les sous-groupes terminaux sont constitués d'espèces européennes (*T. borchii* Vittad., synonyme *T. albidum* Pico ; *T. dryophilum* Tul. ; *T. oligospermum* (Tul. & C. Tul.) Trappe ; *T. puberulum* Berk. & Broome) et d'espèces asiatiques (*Tuber* sp.2, sp.3, sp.4 (Wang *et al.*, 2007) ; *T. liui* A.S. Xu).

Estimation des dates de divergence entre espèces

L'utilisation d'analyses, dites de l'horloge moléculaire, basées sur le taux de mutation constant de gènes, permet de dater la divergence entre les principaux genres ou espèces. Le test de Tajima (Tajima, 1993) montre que les séquences 18S rRNA, 5.8S rRNA, 5.8S-ITS2 rRNA et β -tubuline peuvent être utilisés en horloge moléculaire pour le genre *Tuber*. Nous avons combiné les séquences 18S rRNA+5.8S rRNA et 18S rRNA+5.8S rRNA+ β -tubuline pour tenter d'estimer les dates de divergence entre les espèces.

L'ancêtre commun à toutes les espèces du genre *Tuber* serait apparu entre 271 et 140 millions d'années suivant les séquences utilisées. Le groupe *Aestivum sensu lato* aurait divergé entre 160 (18S+5.8S) et 140 millions d'années (5.8S-ITS2). Le groupe *Excavatum* serait apparu il y a environ 110 millions d'années Ma (5.8S-ITS2.), tandis que le groupe *Rufum* aurait divergé plus tard (70 millions d'années pour 5.8S-ITS2). Le groupe *Melanosporum* serait apparu vers 80 (18S), 85 (5.8S), 76 (5.8S-ITS2), 25 (β -tubuline) ou 52 millions d'années (18S+5.8S+ β -tubuline). Enfin le groupe *Puberulum* serait apparu entre 65 (5.8S-ITS2) et 53 Millions d'années (18S).

Analyse biogéographique

Les reconstructions phylogénétiques couplées aux informations concernant les aires de distribution actuelle des espèces peuvent permettre de reconstituer la biogéographie historique d'un groupe taxonomique, c'est-à-dire de retracer la succession des événements (historiques) qui ont conduit à la répartition géographique actuelle des espèces. Ces analyses consistent dans un premier temps à déterminer les aires de distribution ancestrales au niveau des différents nœuds de l'arbre phylogénétique en prenant en compte un nombre minimal d'événements de type dispersion, vicariance ou extinctions (Dispersion/ Vicariance Analysis, Ronquist 1997).

Les analyses ont été effectuées en prenant en compte trois zones de distribution géographique définies par les actuels centre de diversité du genre, Europe (E), Asie (Chine) (A) et Amérique du Nord (NA). Cinq espèces de *Tuber* appartenant à quatre groupes ou sous-groupes se rencontrent en Afrique du Nord. Ces cinq espèces nord-africaines se trouvent aussi en Europe. Nous les avons donc considérées comme appartenant au centre de diversité européen.

Un fait important doit être pris en compte dans les études de migration du genre *Tuber*. Les truffes étant des champignons hypogés, la dispersion des spores ne se fait pas par voie aérienne. Elle se fait par le sol, d'arbres en arbres, ou par des consommateurs ne couvrant que de faibles distances (limaces, rongeurs, suidés, etc.). La dispersion ne peut donc se faire qu'en situation forestière, ce qui exclut des transferts de continent à continent par dessus les océans ou les montagnes.

La reconstruction provisoire a nécessité 9 événements de dispersion. Pour différents nœuds, nous avons obtenus plusieurs possibilités, ce qui suggère différents scénarios possibles.

L'ancêtre commun à toutes les espèces du genre *Tuber* est originaire soit d'Europe, soit d'Eurasie. L'analyse de dispersion-vicariance démontre que l'ancêtre commun aux groupes *Aestivum sensu-lato* est européen. Au contraire, des origines ancestrales ambiguës ont été obtenues pour les autres groupes, Europe ou Eurasie pour les groupes *Excavatum*, *Puberulum* et *Rufum* et Europe et Asie pour le groupe *Melanosporum*.

D'autre part, nous devons avoir présent à l'esprit le fait que l'Europe, l'Asie et l'Amérique ont changé de position depuis la naissance du genre *Tuber*.

Nous avons conscience que ces différentes estimations sont hypothétiques. Néanmoins, à partir de ces trois types de résultats : phylogénie moléculaire, analyse biogéographique et datation par horloge moléculaire, il apparaît envisageable de reconstituer une possible histoire du genre *Tuber*.

Reconstitution de l'histoire possible du genre *Tuber*

La naissance de la famille des Tubercacées se situe probablement avant 200 millions d'années et a une origine pangéenne (un seul continent existant au Permien).

A la suite de la dislocation de la Pangée en deux sous-continentes, la Laurasia au Nord et le Gondwana au Sud, les ancêtres des genres *Dingleya*, *Labyrinthomyces* et *Reddelomyces* auraient migré vers l'hémisphère sud, alors que les ancêtres des genres *Choiromyces* et *Tuber* auraient gagné l'hémisphère nord. Rapidement la Laurasia s'est trouvée coupée en deux par une mer séparant l'ensemble Europe-Amérique du Nord de l'Asie. Deux groupes se seraient alors différenciés, un groupe européen, le groupe *Aestivum sensu lato* et quatre groupes asiatiques, *Excavatum*, *Melanosporum*, *Rufum* et *Puberulum*. Il y a environ 50 millions d'années, alors qu'il existait encore un pont entre l'Europe et l'Amérique du Nord, le groupe *Aestivum* a commencé à coloniser l'Amérique du Nord, ce qui expliquerait la présence de *T. caniculatum* aux USA. Une mer existant toujours entre l'Europe et l'Asie (mer de Turgai), les échanges entre ces deux continents étaient toujours impossibles.

Au Miocène (moins 25 millions d'années), le pont atlantique nord disparaît, rendant les échanges impossibles entre l'Europe et l'Amérique du Nord. La mer séparant l'Asie de l'Europe se comble ; les échanges deviennent alors possibles entre l'Europe et l'Asie. Le groupe *Excavatum* semble avoir migré vers l'Europe et s'être éteint en Asie. Les groupes *Melanosporum*, *Rufum* et *Puberulum* se seraient étendus à la fois vers l'Ouest et vers l'Est, gagnant l'Europe et pour certains l'Afrique du Nord pour les groupes, ainsi que la Sibérie orientale. Pendant le même temps, le groupe ancestral *Aestivum* aurait gagné l'Afrique du Nord en contournant la Méditerranée par l'Est.

Entre 16 et 3,5 millions d'années, le pont de Behring se forme, permettant la migration des groupes *Puberulum*, *Rufum* et *Melanosporum* de la Sibérie à l'Alaska via une forêt tempérée. A partir des terres émergées de Behring, les groupes *Melanosporum*, *Rufum* et *Puberulum* se seraient répandus en Amérique du Nord jusqu'au Mexique. Après la disparition du pont de Behring, la situation se fige et reste très proche de la période actuelle avec des fluctuations Nord/Sud au gré des glaciations (Murat et al., 2003).

Conclusion

Le genre *Tuber* semble avoir une origine laurasienne, ce qui expliquerait son absence dans l'hémisphère Sud. Dans l'état actuel de nos connaissances, il est impossible de choisir entre deux hypothèses : origine du genre *Tuber* dans une région de la Laurasia qui allait devenir plus tard l'Europe ou dans une

région plus large qui plus tard allait donner naissance à l'Eurasie. Cependant, le groupe basal *Aestivum* a bien une origine européenne. Il aurait pu migrer en Amérique du Nord par le pont atlantique Nord vers 50 millions d'années, ce qui expliquerait la présence de *T. canaliculatum* en Amérique du Nord. Les quatre autres groupes, *Excavatum*, *Melanosporum*, *Rufum* et *Puberulum* ont probablement une origine asiatique. Après la disparition au Miocène (25 millions d'années) de la mer de Turgai qui séparait l'Europe de l'Asie, les quatre groupes asiatiques, *Excavatum*, *Melanosporum*, *Rufum* et *Puberulum* auraient migré vers l'Ouest et vers l'Est. Ils auraient ainsi gagné l'Europe avec extinction du groupe *Excavatum* en Asie. Les trois autres groupes, *Melanosporum*, *Rufum* et *Puberulum* auraient colonisé la Sibérie et gagné l'Amérique du Nord via les terres émergées de Behring entre 16 et 3,5 millions d'années. L'Amérique du Nord aurait donc été colonisée deux fois, une première fois par le groupe ancestral européen *Aestivum* aux environs de 50 millions d'années via le pont atlantique Nord et une seconde fois au Miocène par les groupes plus tardifs, *Melanosporum*, *Rufum* et *Puberulum* via les terres de Behring. L'Afrique du Nord a pu être colonisée tardivement par deux voies, soit directement par les groupes *Rufum* et *Puberulum* en provenance d'Asie, soit par le groupe *Aestivum* en provenance d'Europe par contournement de la Méditerranée. Malgré les incertitudes et le fait que notre échantillonnage ne soit pas encore exhaustif, nous avons pu reconstituer une histoire plausible du genre *Tuber*. Nul doute cependant que l'histoire est plus complexe que celle que nous avons décrite.



Références

- ✂ Basinger J.F., Greenwood D.R., Sweda T. (1994) Early Tertiary vegetation of Arctic Canada and its relevance to paleoclimatic interpretation. *Cenozoic plants and climates of the Arctic*. (ed. by M.C. Boulter and H.V. Fisher), pp. 175-198, Vol 27, NATO ASI series, Springer, Berlin.
- ✂ Bonito G., Vilgalys R., Isikhuemhen O.S., Trappe J.M. (2006) Phylogeny of North American Truffles. North Carolina Agricultural and Technical State University, Greensboro; Duke University, Durham; Oregon State University, Corvallis. Joint Meeting of the American Phytopathological Society, Canadian Phytopathological Society, Mycological Society of America, July 29-August 2, Quebec City, Qc, Canada.
- ✂ Bonito (2008), communications personnelles.
- ✂ Bonito *et al.*, non publié
- ✂ Brillant Savarin A. (1825). *La physiologie du goût*. Réédité par Pierre Waleffe (1967).

- ☞ Bruyérin-Champier J. (1560) *L'alimentation de tous les peuples et de tous les temps jusqu'au XVI^{ème} siècle*.
- ☞ Ceruti A., Fontana A. and Nosenzo, C. (2003) *Le Specie Europee del Genere Tuber, Una revisione storica*. Museo regionale di scienze Naturali, monographie XXXVII.
- ☞ Chatin A. (1892) *La Truffe. Botanique de la truffe et des plantes truffières*. Librairie Baillière et Fils, Paris.
- ☞ De Borsch (1780). *Lettres sur les truffes du Piémont*, Milan. 51p.
- ☞ Fabre H. (1857). Notes sur le mode de reproduction des truffes. In *Bulletin de la Société d'Agriculture et d'Horticulture du Vaucluse, Avignon*.
- ☞ Fabre H. (1879 à 1907) *Souvenirs entomologiques*.
- ☞ Frank A. B., (1885) Über die auf Wurzelsymbiose beruhende Ernährung gewisser Bäume durch unterirdische Pilze. *Ber. Dt. Bot. Ges.*, 3 128-145.
- ☞ Frank J. L., Southworth, D. and Trappe, J.M. (2006). *Tuber quercicola* and *T. whetstonense*, new species from Oregon, and *T. candidum* redescribed. *Mycotaxon*, 95, 229-240.
- ☞ Guevara, G, Bonito G, Cázares E, Rodríguez J, Vilgalys R, Trappe J (2008). A new species of black truffle from Mexico, *Tuber regimontanum*. *Mexican Journal of Mycology*, 26: 17-20.
- ☞ Halász K., Bratek Z., Szego D., Rudnoy, S. Racz, I., Laszity D. and Trappe J.M. (2005). Tests of species concepts of the small, white, European group of *Tuber* spp. based on morphology and rDNA ITS sequences with special reference to *Tuber rapaeodorum*. *Mycological Progress*, 4, 281-290.
- ☞ Harkness H.W. (1899). California Hypogeous Fungi. *Proceedings of the California Academy of Sciences* July: 8.
- ☞ Jeandroz S, Murat C., Wang Y., and Le Tacon F. (2008). Molecular phylogeny and historical biogeography of the genus *Tuber*. *Journal of Biogeography*, 35 (5), 815-829.
- ☞ Knapp A. (1950). Die Europäischen Hypogaeen Gattungen und ihre Gattungstypen. *Schweiz Zeits Pilzk*, 28, 29-42, 101-118, 153-179.
- ☞ Malençon M. G. (1938). Les truffes européennes. *Rev. Mycol.* 3: 1-92.
- ☞ Micheli P. A. (1729). *Nova plantarum genera*. Florentiae.
- ☞ Murat C., Díez J., Luis P., Delaruelle C., Dupré C., Chevalier G., Bonfante P. et Martin F. (2004.) Polymorphism at the ribosomal DNA ITS and its relation to postglacial re-colonization routes of the Perigord truffle *Tuber melanosporum*. *New Phytologist* 164 (2): 401-412.

- ∞ Pline l'Ancien, Histoire naturelle, Paris : Dubochet, 1848-1850, édition d'Émile Littré.
- ∞ Ronquist F. (1997). Dispersal-Vicariance Analysis: A New Approach to the Quantification of Historical Biogeography. *Systematic Biology*, 46, 195-203.
- ∞ Rioussel G., Rioussel L., Chevalier G. and Bardet M.C. (2001). *Truffes d'Europe et de Chine*. INRA Paris.
- ∞ Tajima F. (1993). *Mechanisms of Molecular Evolution*, Sinauer Associates, Inc.
- ∞ Trappe J. M. (1968). Relazioni fra le specie di tartufi europee e nord-americana. *Atti Congresso Internazionale sul tartufo*, pp. 134-137, Spoleto.
- ∞ Trappe J.M., Castellano M.A. and Malajczuk N. (1990). Australasian truffle-like Fungi, II.* *Labyrinthomyces*, *Dingleya* and *Reddellomyces* gen. nov. (Ascomycotina). *Australian Systematic Botany*, 3, 653-70.
- ∞ Tulasne L. R. et Tulasne C. (1851). *Fungi Hypogaei*, Paris.
- ∞ Wang Y.J., Tan Z.M., Zhang D.C., Murat C., Jeandroz S. and Le Tacon F. (2006a). Phylogenetic relationships between *Tuber pseudoexcavatum*, a Chinese truffle, and other *Tuber* species based on parsimony and distance analysis of four different gene sequences. *FEMS Microbiology Letters*, 259, 269-281.
- ∞ Wang Y.J., Tan Z.M., Zhang D.C., Murat C., Jeandroz S. and Le Tacon F. (2006b). Phylogenetic and populational study of the *Tuber indicum* complex. *Mycological Research*, 110, 1034-1045.
- ∞ Wang Y.J., Tan Z.M., Murat C., Jeandroz S. and Le Tacon F. (2007). Molecular taxonomy of Chinese truffles belonging to the *Tuber rufum*- and *Tuber puberulum*-groups. *Fungal Diversity*, 24, 311-328.
- ∞ Weden C, Danell E., Camacho F. J. and Backlund A. (2004). The population of the hypogeous fungus *Tuber aestivum* syn. *T. uncinatum* on the island of Gotland. *Mycorrhiza*, 14, 19 – 23.



Note

Une partie de ce travail a fait l'objet d'une thèse présentée devant l'Université Nancy Henri Poincaré par Yongjin Wang, sous la direction de François Le Tacon, avec la collaboration de Sylvain Jeandroz et de Claude Murat. Ce travail a aussi bénéficié de la collaboration de Zhuming Tan et de Da Chen Zhang. Cette thèse a fait l'objet de quatre articles publiés.