

ecologia *mediterranea*

Vol. 33 – 2007

Revue internationale d'écologie méditerranéenne
Mediterranean Journal of Ecology



Editor-in-Chief: Pr. Thierry Dutoit

Institut méditerranéen d'écologie et de paléoécologie (IMEP)
Mediterranean Institute of Ecology and Paleoecology

Naturalia Publications

Modélisation de la formation de l'ascocarpe de la truffe noire *Tuber melanosporum*

en fonction du couple humidité-température du sol

*The modelling of the fruiting body formation
of the black truffle Tuber melanosporum functions
of the couple humidity-temperature of the soil*

A. COQUELIN¹, F. TORRE¹, R. DEL-NÉGR²

¹ IMEP, UMR-CNRS Europôle méditerranéen de l'Arbois
Bâtiment Villemin, BP 80, 13545 Aix-en-Provence, France

² Fédération française des trufficulteurs
7 bis, rue du Louvre, 75001 Paris, France

Résumé

Le cycle de vie de la truffe n'est que très peu étudié et n'a jamais fait l'objet d'une modélisation mathématique à notre connaissance. Les données de productions hebdomadaires de *Tuber melanosporum* entre 1987 et 2005 complétées par des connaissances plus ou moins formalisées nous permettent de proposer un modèle de processus d'évolution du nombre d'inductions fructifères par mètre carré. Le modèle « cycle biologique de *Tuber melanosporum* » (CBTM) permet notamment de caler dans le temps les différentes phases de développement de la truffe sur la base des productions et de quelques hypothèses de travail. Les simulations ont permis au moins partiellement de relier la production aux conditions pédo-climatiques. Les conditions pour avoir une « bonne saison » sont donc une température du sol comprise entre 7,5 et 11 °C en début d'induction et une humidité du sol en permanence supérieure à 16 %. Ce travail participe au renouvellement de l'approche quantitative sur ce type particulièrement recherché de champignon et à la proposition d'une méthodologie de culture dans un contexte de déclin important de la trufficulture depuis plus d'un siècle.

Abstract

The life cycle of the truffle has not been extensively studied and its mathematical modelling has never been proposed. Weekly production data of *Tuber melanosporum* (1987-2005) along with pedoclimatic data allow us to propose a process-based model of the number of fruit induction per square meter. The "Cycle biologique de *Tuber melanosporum*" (CBTM) model outputs give sound indications to locate in time the main stages of the development based on production data and some working hypothesis. Relationships with some pedo-climatic events are studied. Conditions for a "good season" are a soil temperature from 7.5 to 11°C at the start of the induction period and a soil moisture above 16% all season long. This paper offers a renewed quantitative approach on the production of this particularly appreciated fungus and an agricultural methodology in the context of the decline of trufficulture for more than a century.

Keywords: *Tuber melanosporum*, Process-based model, Truffiere, Truffle production, Pedoclimatic conditions.

Abridged version

Introduction

Edible mycorrhizal fungi (*i.e. Tuber melanosporum* Vitt.) are of economical and ecological values in Mediterranean mountain ecosystems (Garcia-Montero *et al.* 2006). During the last century, truffle production declined from 1000-1500 t/y (Chatin 1869) to around 15 t/y nowadays. Most studies on *Tuber melanosporum* fail to supply statistical data on carophore production and other quantitative data associated with truffle ecology, such as the development of its burns. Our purpose is to suggest a process-based model of the life cycle of *Tuber melanosporum* related to pedoclimatic events such as classified levels of annual production (very bad, bad, average, good). Furthermore, our objective is to locate in time the successive cycle periods to help to plan corrective cultural actions and to forecast production given the environmental constraints.

Material and Methods

Tuber melanosporum is a Hypogeous ascomycete living in symbiosis with tree species (*Quercus pubescens*, *Quercus ilex*, *Quercus robur* in southern France, *Quercus coccifera*, *Corylus sp.* et *Tilia sp.* as in other areas). The autonomy of ascocarp bodies soon after mycorrhization suggests the importance of its dependency on edaphical constraints and helps to justify its use as of an element of the life cycle model.

Weekly production as registered by “le Service national des marchés” (SNM) are representative of the French truffle trade. For the purpose of our study, production from year 1987 to 2005 were considered (figure 1) and retrospectively, four levels of production were defined: less than 5t (“very bad”); 5 to 10 t (“bad”); 10 to 17t (“average”); over 17 t (“good”). Corresponding weekly above-ground temperature and moisture were made available by “le Centre d’information régional d’agrométéorologie” (CIRAME, Figure 2).

Statistical procedures as well as the original model CBTM were implemented within R software environment (R Development Core Team 2006).

The model CBTM inputs are weekly production, initial values for the set of parameters. The model outputs are the estimated values for production along with the number of ascocarps induced, developed or removed per week. The script is available from the authors (F. Torre).

Induction and disappearance are defined by initial, final and maximum time where a peak of value is observed. Evolution curves were approximated using a parabolic equation (“bum” curves). Aromatisation stage is described by the inflexion point and slope of a sigmoid function (S-shaped curve). The model is retrospectively parameterised according to the observed peak of harvest at the end of the cycle (Figure 4).

Results

The fitting to the observed production determines the duration and time of developmental stages or processes. “Good seasons” are characterised by an early peak of production or induction. Induction stage of “good seasons” is lengthy (Table 1). “Average seasons” have a lower peak of induction as well as a higher level of disappearance and most of them have a delayed aromatisation process.

Despite its simplicity – parabolic equations could be changed to more flexible curves – the CBTM model outputs help to relate the different stages to some edaphical events. As a result, it appears that conditions for a “good season” are a soil temperature from 7.5 to 11°C at the start of the induction period and a soil moisture above 16% all season long.

This paper is a first attempt to locate in time the development stages and processes of *T. melanosporum* and to relate stage characteristics to edaphic events. Data processed were exclusively indirect measurements (commercial data to evaluate truffle production and agrometeorological *ex situ* records for environmental conditions). A more flexible model as well as *in situ* environmental and production measurements should help to better understand the functioning of a burn.

Introduction

Au cours du dernier siècle, la production de truffes a chuté dramatiquement et est passée de 1 000-1 500 tonnes/an (Chatin 1869) à environ 15 tonnes ces dernières années. Cette observation dénote la nécessité d'une relance de la trufficulture afin d'assurer (1) la récupération de zones en voie de désertification pour y relancer l'activité économique, (2) la récupération des paysages typiques des régions trufficoles.

Malgré des études et des expérimentations nombreuses on ne connaît pas de façon précise les conditions optimales d'humidité et de température du sol où « naît », survit, se développe et mûrit l'ascocarpe de truffe, ni la relation qui existe entre ces conditions et la récolte réalisée d'une truffière.

On se propose de mettre au point une modélisation des processus intervenant dans le déroulement du cycle annuel du champignon *Tuber melanosporum* et de définir quelles sont les plages de variations de l'humidité et de la température du sol qui conduisent à des récoltes quantitativement très mauvaises, mauvaises, moyennes ou bonnes.

Biologie et cycle de vie de *Tuber melanosporum*

Tuber melanosporum est un Ascomycète hypogé qui vit en symbiose avec un arbre (*Quercus pubescens*, *Quercus ilex*, *Quercus robur* en particulier dans le sud-est de la France, et *Quercus coccifera*, *Corylus sp.* et *Tilia sp.*) dans d'autres régions ; cette symbiose se produit au travers d'hyphes qui mycorhizent les racines. L'induction fructifère se reproduit selon deux modalités, sexuée et asexuée (Pacioni 1992 ; Giovanetti *et al.* 1992 ; Callot *et al.* 1999a ; Laberche 1999), pour donner des *primordia* dès le mois d'avril et jusqu'en début d'été (Kulifaj 1994). Le corps fructifère serait autonome dès les premiers stades de développement, ce qui lui conférerait une grande dépendance vis-à-vis des conditions pédologiques (Barry *et al.* 1993).

Les ascocarpes de truffe ont une durée de vie comprise entre 200 et 290 jours et peuvent subir au cours de cette période de nombreux aléas tels que le manque ou l'excès d'eau et/ou de température, la prédation et le manque d'aération du sol ; ces aléas peuvent être dus aux conditions pédoclimatiques, à la

flore, à la micro- et mésofaune, au gel, etc., qui influencent favorablement ou défavorablement leur nombre et leur qualité (Kulifaj 1994).

Exigences édaphiques de *Tuber melanosporum*

Selon Callot *et al.* (1999b), les sols où se développe *T. melanosporum* sont profonds, poreux, drainants avec un sous-sol perméable au contact d'un substratum calcaire et, selon Delmas et Poitou (1973), ils ont un comportement physico-chimique homogène, dû à la prédominance de calcaire, un pH égal ou supérieur à huit, et un rapport C/N voisin de dix. Dans ces conditions, *T. melanosporum* est présent dans la fine couche de rendzine (Calcaric Leptosol) (Bragato *et al.* 1999), sol pauvre en nutriments mais présentant une activité biologique intense. La taille moyenne des agrégats du sol et la composition en fer et manganèse réduits décroissent là où on observe un brûlis (Bragato *et al.* 2000). Le calcaire actif est très important pour *T. melanosporum* parce qu'il régule le pH (Delmas *et al.* 1981) du sol et la quantité de calcium disponible, et il participe à l'organisation et à la maintenance de la structure du sol. Il joue aussi un rôle dans la nutrition des truffes (García-Montero *et al.* 2006).

Il y a toujours un niveau très élevé d'activité faunique dans les sols potentiellement très producteurs en truffes. En participant à la formation de l'humus, la microfaune contribue à la formation du complexe argilo-humique dont dépend la stabilité structurale du sol, mais aussi la fertilité et la réserve en eau (Callot *et al.* 1999b).

Exigences climatiques de *Tuber melanosporum*

La production truffière est observée sous des climats tempérés de type méditerranéen dans des régions comprises entre le 40° et le 47° parallèle (Olivier *et al.* 1996).

D'après Olivier *et al.* (1996), *T. melanosporum* a besoin de chaleur et d'humidité au printemps afin que se produise l'initiation truffière, c'est-à-dire la naissance des *primordia*. Des gelées printanières tardives peuvent soit compromettre les naissances, soit détruire les jeunes truffes en surface. L'hypothèse d'un stress thermique qui préside à la naissance des truffes n'est pas démontrée.

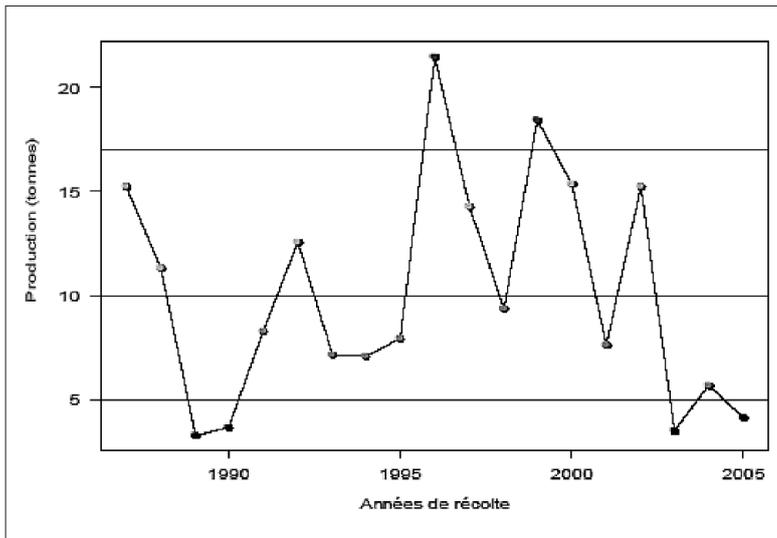


Figure 1 – Variations de la production annuelle de truffes (1987-2005). « 1987 » correspond à la saison 1987-1988, etc. Source : Service national des marchés (SNM).

Figure 1 – Variability of annual truffle production (1987-2005). « 1987 » stands for season 1987-1988, etc. Source : Service national des marchés (SNM).

L'expérience du terrain montre qu'un manque ou un excès d'humidité ou/et de température du sol durant des périodes de plusieurs semaines conduisent à une mauvaise récolte en quantité et/ou en qualité selon la nature des terrains. En effet, ces manques ou ces excès conduisent durant la phase de développement des ascocarpes soit à la disparition des truffettes, soit à un ralentissement de leur croissance, et durant la phase de maturation à un défaut de mélanisation et/ou d'aromatisation.

En hiver, les longues périodes de froid prononcé conduisent au gel des ascocarpes et les rendent impropres à la consommation.

L'objectif est ici de simuler les différentes phases du cycle annuel du champignon afin d'aider au diagnostic de la situation à un moment donné du cycle, de définir des actions culturelles correctrices éventuelles, et de faire un pronostic pour la qualité de la récolte à venir.

Matériel et méthodes

Nature des données exploitées

Pour mener cette étude, nous avons utilisé les récoltes hebdomadaires de truffes de dix-neuf années (1987 à 2005) fournies par le Service national des marchés (SNM). Les données concernent les apports sur les marchés de Carpentras, Richerenches et Grignan évalués

chaque semaine par le correspondant du SNM. Nous considérons que cette zone de récolte représente significativement la vallée du Rhône (France), qui constitue l'essentiel de la production nationale de *T. melanosporum*. Les apports hebdomadaires sont cohérents entre les marchés retenus ; c'est la raison pour laquelle nous nous sommes basés sur la somme des apports, soit annuels, soit hebdomadaires ; indépendamment de leurs fluctuations qui permettent de classer les saisons en diverses catégories. Ils présentent un maximum vers la mi-janvier qui varie avec la classe de la saison examinée. Nous remarquons dans le graphique des productions annuelles de 1987-1988 à 2005-2006 (figure 1) des groupes de productions distincts les uns des autres. Nous distinguons ainsi quatre classes de production :

- les très mauvaises saisons : de zéro à cinq tonnes,
- les mauvaises saisons : de cinq à dix tonnes,
- les saisons moyennes : de dix à 17 tonnes,
- les bonnes saisons : plus de 17 tonnes.

L'analyse des apports sur les marchés et l'expérience du terrain montrent que :

- les quantités commercialisées, donc les quantités produites, sont irrégulières d'une année sur l'autre avec des écarts importants de cinq à sept tonnes ;
- les apports sur les marchés permettent de classer les saisons de récolte en : mauvaises, moyennes et bonnes saisons selon les tonnages commercialisés ;
- une périodicité de l'ordre de quatre à cinq ans semble se produire ;
- s'il y a eu trop ou pas assez de pluie, s'il y a eu des températures trop basses ou trop élevées durant plusieurs semaines, les récoltes ne sont pas bonnes. Ce résultat a été constaté, que ces manques ou ces excès de température et/ou d'humidité aient été simultanés ou successifs, qu'ils aient eu lieu séparément ou concomitamment ;
- les apports hebdomadaires sont plus précoces les années où les conditions climatiques ont été plus favorables, plus tardifs les années où elles ont été défavorables.

Le Centre d'information régional agrométéorologique (CIRAME) de Carpentras nous a communiqué des relevés d'humidité et de température pris à différentes profondeurs dans le sol. Au titre de notre étude nous n'avons retenu que les valeurs prises à une profondeur de dix centimètres dans un sol viticole près de Visan (Vaucluse), de 1990 à 2003. Le lieu de prélèvement est situé au

centre d'une région truffière. Considérant que la plupart des sols sont producteurs de truffes dans la vallée du Rhône, le sol où ont été effectués ces prélèvements est considéré comme représentatif d'un sol truffier. Sur la figure 2, nous avons reporté les valeurs hebdomadaires de l'humidité (en trait plein) et de la température (en pointillés) prises à 10 cm dans le sol pour la meilleure saison (1996-1997, en gras) et pour la plus mauvaise (2003-2004, en maigre).

Méthodes statistiques

L'ensemble des analyses dont les résultats sont mentionnés dans cet article a été fait dans l'environnement logiciel R (R Development Core Team 2006).

Pour les besoins de l'étude, nous avons également développé une routine spécifique permettant de simuler le cycle biologique de *Tuber melanosporum*. Les phases d'induction, de disparition, d'aromatisation et de sénescence du cycle de la truffe ont ainsi été simulées à l'aide d'un script R qui optimise l'ajustement aux données hebdomadaires de production par la méthode des moindres carrés sous contraintes de Nelder-Mead (Lange 2001). Cette méthode ne requiert pas d'expression explicite du gradient de la fonction à optimiser. Le script est disponible auprès de l'un des auteurs (F. Torre).

Les arguments à rentrer sont les apports hebdomadaires, les contraintes sur les paramètres et les valeurs initiales de ces paramètres. On récupère en sortie de fonction les valeurs optimisées de paramètres, les valeurs des inductions cumulées, des disparitions cumulées, de l'aromatisation, des truffes présentes dans le sol à chaque semaine, des truffes détectées, et les apports hebdomadaires des marchés.

Modélisation du cycle biologique de *Tuber melanosporum* (modèle CBTM)

Conception du modèle

Tuber melanosporum est un champignon mycorhizien pérenne dans le sol ; il se développe en fonction des évolutions du système racinaire de son arbre hôte, du sol, de l'écosystème qui l'entoure et des conditions climatiques qui influent sur tous les constituants de ce que nous appellerons le « système truffier », à savoir : le sol, l'arbre, l'écosystème et le champignon lui-même (figure 3).

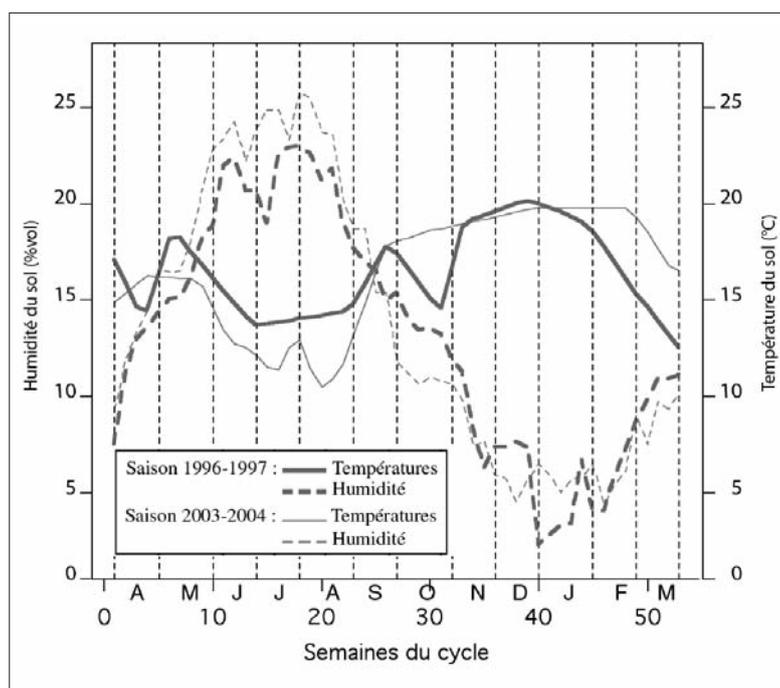


Figure 2 – Humidité et température hebdomadaires de la saison de plus forte (1996-1997) et de plus faible production truffière (2003-2004).

Figure 2 – Weekly soil moisture and temperature of the season with strongest (1996-1997) and weakest truffle production (2003-2004).

L'ascocarpe de *T. melanosporum* se détache des filaments mycéliens du champignon mère qui ont conduit à son induction.

Nous distinguerons quatre phases au sein du cycle annuel de l'ascocarpe, qui se déroule du 1^{er} avril de l'année n au 31 mars de l'année n + 1 :

- l'induction (ou la « naissance »), au printemps ;
- le développement du 1^{er} juillet à la mi-octobre ;
- la maturation qui comprend deux phénomènes : l'aromatisation et la mélanisation de mi-octobre à fin décembre ;
- la sénescence, en hiver, au cours de laquelle se produit la récolte de la semaine. Au moment de la récolte un certain nombre d'ascocarpes sont laissés dans le sol et vont libérer les spores qu'ils contiennent ; lesquelles vont enrichir le milieu et participer aux inductions des années ultérieures. Ceci dans des conditions non encore élucidées à ce jour.

L'ascocarpe de *T. melanosporum* « se nourrit » par des filaments mycéliens qui font quelques microns de diamètre et quelques millimètres de longueur ; ceci signifie que la fructification de la truffe survit, se développe et mûrit là où elle a été induite. Donc la plupart de ses nutriments doivent lui être appar-

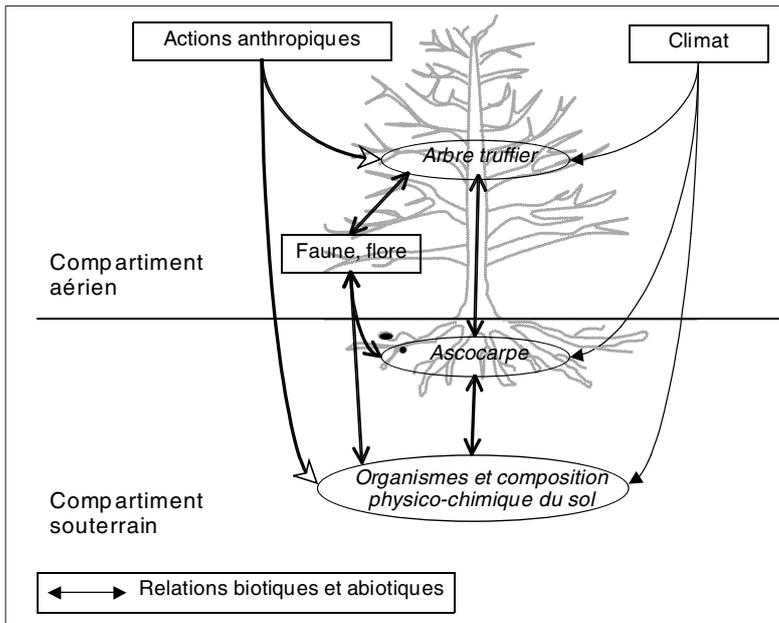


Figure 3 – Interactions biotiques et abiotiques dans une truffière.
 Figure 3 – Biotic and abiotic interactions in a truffiere.

tés par les mouvements de la solution nutritive du sol, ce qui la rend totalement dépendante des conditions pédoclimatiques, en particulier de l'humidité et de la température du sol.

Il est admis qu'une bonne année il « naît » une centaine de truffettes au mètre carré ; par contre, la récolte ne concerne que quelques ascocarpes au mètre carré de truffière, d'où l'importance de connaître les effets pédoclimatiques qui provoquent cette réduction drastique du nombre des truffettes après leur naissance.

Pour en faire l'analyse on décompose la récolte ou la production qui lui est proportionnelle en ses composantes principales que sont les naissances, les disparitions et le nombre des ascocarpes qui restent dans le sol, qui y sont récoltés. Nous négligerons les ascocarpes laissés dans le sol pour le réensemencement.

Le nombre d'ascocarpes qui se trouvent à un instant t dans un mètre carré de truffière est donné par :

$$n(t) = n_b(t) - n_d(t)$$

Avec $n_b(t)$ le nombre d'inductions par m^2 qui se produisent à l'instant t , et $n_d(t)$ le nombre de disparitions par m^2 qui se produisent à l'instant t .

Soit :

- N la capacité productrice maximale par m^2 de truffière,
- b : le taux de naissance des ascocarpes par m^2 de truffière,

– d : le taux de disparition des ascocarpes par m^2 de truffière.

En admettant que N , b et d sont constants pour un cycle donné, on montre que l'on a :

$$n_b(t) = N(1 - e^{-bt})$$

$$n_d(t) = [N/(b - d)].[b(1 - e^{-dt}) - d(1 - e^{-bt})]$$

et par différence :

$$n(t) = N.[b/(b - d)].[(1 - e^{-bt}) - (1 - e^{-dt})]$$

où e^{-bt} et e^{-dt} désignent la fonction exponentielle appliquée respectivement à $-bt$ et $-dt$. Le temps t est exprimé en semaines.

En différenciant les deux premières expressions et en prenant la semaine comme unité de temps nous obtenons :

– le nombre des naissances hebdomadaires, soit :

$$\frac{dn_b(t)}{dt} = Nbe^{-bt}$$

– le nombre des disparitions hebdomadaires, soit :

$$\frac{dn_d(t)}{dt} = N \frac{bd}{b - d} = (e^{-bt} - e^{-dt})$$

Pour ces différentes expressions les conditions aux limites doivent être conformes au cycle biologique, à savoir :

- à $t = 1$, elles sont toutes nulles ;
- à la fin de la phase d'induction, $n_b(t)$ est maximale, les naissances hebdomadaires sont nulles ;
- à la fin du cycle, $n(t)$ égale le nombre de truffes récoltées, les disparitions hebdomadaires sont nulles.

Ce sont les expressions des naissances et des disparitions hebdomadaires qui vont être modélisées.

Il s'agit de simuler la dynamique du nombre hebdomadaire d'ascocarpes par mètre carré durant les phases naturelles du cycle de l'ascocarpe, soit l'induction, la disparition et l'aromatisation, puis durant la période de récolte. La variable modélisée est le nombre d'individus par mètre carré. Les types de fonctions envisagés sont la parabole (induction, disparition) et la sigmoïde (aromatisation).

Les paragraphes suivants donnent les spécifications du modèle CBTM (figure 4).

Phase des inductions

Le pas de temps considéré est la semaine et on note le nombre d'inductions instantané. On peut représenter les inductions hebdomadaires par une courbe parabolique définie sur la période allant de t_{0i} (pour temps initial d'in-

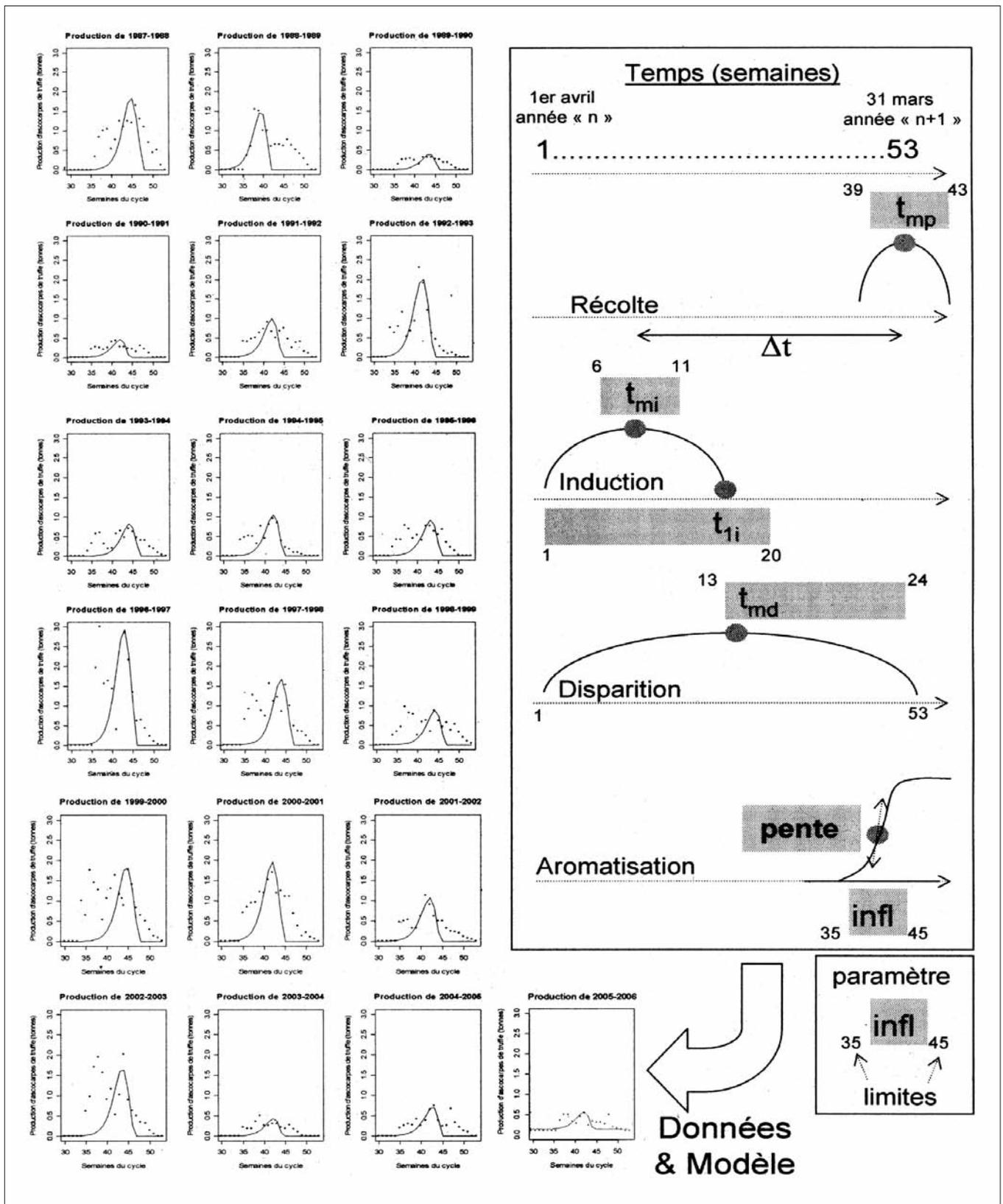


Figure 4 – Modélisation du cycle de vie de *T. melanosporum*. Le modèle se compose des différentes phases de développement (induction, aromatisation) et du processus de disparition. Chaque phase ou processus est déterminé par un ensemble de paramètres. L'ajustement aux données de production observées est basé sur la recherche des valeurs de paramètres optimales dans la gamme de valeurs schématisée en gris. La qualité de l'ajustement pour chaque saison s'apprécie sur les graphes par saison (courbes : données estimées, points : données observées).

Figure 4 – Modelling of the life cycle of *T. melanosporum* life cycle. The model mimics the different stages of development (induction, aromatisation) and the processus of disparition. Each stage or processus is defined by a set of parameters. The fitting to observed production data is based on a search of optimised values in an a priori range (grey zones). The fitting quality is assessed on graphs per season (curve: estimated values, points: observed values).

duction) à t_{1i} (temps final d'induction). Le pic de cette parabole est noté t_{mi} et correspond au taux maximum de naissances d'ascocarpes de truffes. L'intégrale de cette parabole correspond au nombre total de truffes nées, noté N_{real} (pour N réalisé). L'ensemble de ces contraintes permet de définir la fonction d'induction. L'expression de la fonction parabolique en fonction de N_{real} , t_{0i} , t_{mi} et t_{1i} est :

$$dn_b(t) = N_{real} / [(t_{1i}^3 - t_{0i}^3) / 3 + t_{mi} (t_{0i} - t_{1i})^2 + t_{1i}^2 (t_{0i} - t_{1i}) (t^2 - 2t_{mi} t + t_{1i} (2t_{mi} - t_{1i}))]$$

Processus de disparitions liées aux conditions pédoclimatiques

De même, pour représenter la variation du nombre des disparitions de truffes hebdomadaires on utilise une parabole définie sur $[t_{0d}; t_{1d}]$, avec un pic à t_{md} . L'intégrale de cette courbe correspond à la proportion de truffes ayant disparu, soit $P_d N_{real}$ avec P_d le pourcentage de disparitions. L'équation de la courbe des disparitions hebdomadaires en fonction de P_d , t_{0d} , t_{md} et t_{1d} est alors :

$$dn_d(t) = P_d N_{real} / [(t_{1d}^3 - t_{0d}^3) / 3 + t_{md} (t_{0d} - t_{1d})^2 + t_{1d}^2 (t_{0d} - t_{1d}) (t^2 - 2t_{md} t + t_{1d} (2t_{md} - t_{1d}))]$$

Phase d'aromatisation

Nous supposons que dès le début de la récolte un certain pourcentage des truffes est aromatisé, ce pourcentage ne cessant de croître jusqu'en dernière semaine du cycle. On représente alors la courbe d'aromatisation par une sigmoïde d'équation :

$$n_a(t) = p_{arom} / (1 + \text{pente} (\text{infl} - t))$$

où p_{arom} est le pourcentage d'aromatisation atteint en fin de cycle, pente est la vitesse d'accroissement de ce pourcentage et infl est le point d'inflexion de la sigmoïde.

Phase de récolte

Les truffes récoltées sont alors les truffes nées, qui n'ont pas disparu, et qui ont acquis un poids minimal et des propriétés aromatiques, donc qui sont détectables. On peut alors représenter la récolte d'ascocarpes de *T. melanosporum* par une courbe ayant pour équation la fonction « détection » suivante :

$$dn_t(t) = [dn_b(t) - dn_d(t)]. n_a(t)$$

Par ailleurs, la récolte est exprimée en tonnes et concerne toute la zone prospectée. Il nous faut donc incorporer un coefficient de conversion d'un nombre d'ascocarpes en tonnes. hectares noté PS.

Paramétrage du modèle

Un certain nombre de connaissances *a priori* ont permis de fixer l'ensemble des paramètres liés aux phases successives du cycle biologique de *Tuber melanosporum* :

- pour la phase d'induction, nous avons fixé le nombre de naissances de primordia effectif (noté N_{real}) à 100, le temps initial de l'induction (t_{0i}) à 1, le temps final (t_{1i}) à 14 et le temps du maximum d'inductions (t_{mi}) compris entre les semaines 6 et 11. Ce dernier paramètre est à relier par un Δt (fixé à 34 dans un premier temps) au temps du pic de récolte (t_{mp}) qui lui est à 39 pour les bonnes saisons, 41 pour les moyennes, 42 pour les mauvaises et 43 pour les très mauvaises ;
- pour le processus de disparition, nous avons fixé le pourcentage de disparitions P_d à 96 % pour les bonnes saisons, 97 % pour les moyennes, 98 % pour les mauvaises et 99 % pour les très mauvaises, le temps initial (t_{0d}) à 1, le temps final (t_{1d}) à 53 et le temps du maximum de disparitions (t_{md}) à 18 ou 19 selon l'allure des courbes ;
- pour la phase d'aromatisation, le pourcentage de truffes aromatisées en fin de cycle est définitivement fixé à 100, la pente (ou vitesse) d'aromatisation à 0,8 et le point d'inflexion de la sigmoïde est choisi à 40 dans un premier temps.
- le coefficient PS est fixé à 3.

Les paramètres pente et PS ne variant que très peu ont été fixés définitivement, ainsi que P_d , t_{0i} , t_{0d} et t_{1d} .

On obtient ainsi le cycle biologique annuel de l'ascocarpe de *Tuber melanosporum* pour toutes les saisons de production retenues.

Résultats

Valeurs optimisées des paramètres du modèle CBTM

D'après les valeurs des paramètres optimisés du modèle CBTM, on peut caractériser chaque phase du cycle de la truffe noire par type d'année (tableau 1). D'après ce tableau, les « bonnes saisons » ont toutes deux une phase d'induction longue avec un pic des naissances précoce. Leur pic de récolte est aussi précoce. Les saisons 1997-1998 et 2002-2003 ont une phase d'induction similaire à celles des bonnes années, mais elles ont moins de nais-

Tableau 1 – Estimation des paramètres du modèle CBTM.

Table 1 – Estimates of CBTM model parameters.

Saison	Type	t_{li}	t_{mp}	delta_t	P_d (%)	t_{md}	penete	infl
1987-1988	Moyenne	14,7	43,5	36,69	96,34	13,0	0,75	45,0
1988-1989	Moyenne	12,3	42,5	34,37	99,07	13,0	0,75	40,2
1989-1990	Très mauvaise	14,0	43,2	34,17	99,21	15,0	0,75	44,7
1990-1991	Très mauvaise	13,4	43,3	34,37	97,44	13,0	0,75	43,2
1991-1992	Mauvaise	14,6	42,9	33,17	97,19	13,0	0,75	42,9
1992-1993	Moyenne	14,3	42,9	33,85	96,85	13,0	0,75	42,1
1993-1994	Mauvaise	14,4	42,7	34,89	99,51	13,0	0,75	45,0
1994-1995	Mauvaise	13,9	42,9	34,21	99,51	13,0	0,75	42,8
1995-1996	Mauvaise	13,2	42,7	34,44	98,99	13,0	0,75	44,0
1996-1997	Bonne	16,0	39,0	33,02	95,32	17,2	0,75	43,0
1997-1998	Moyenne	15,9	43,6	37,29	97,71	13,0	0,75	44,2
1998-1999	Mauvaise	19,3	43,4	33,80	99,90	13,0	0,75	45,0
1999-2000	Bonne	18,2	39,4	33,40	96,83	13,0	0,75	44,9
2000-2001	Moyenne	14,4	43,5	34,05	94,88	13,0	0,75	42,3
2001-2002	Mauvaise	14,1	42,9	33,77	98,86	13,0	0,75	42,8
2002-2003	Moyenne	16,9	41,2	35,18	97,95	13,0	0,75	44,0
2003-2004	Très mauvaise	14,1	43,0	33,73	98,83	13,0	0,75	43,4
2004-2005	Mauvaise	14,2	43,1	33,77	99,74	23,7	0,75	44,0
2005-2006	Très mauvaise	16,4	43,6	32,77	98,62	13,0	0,75	43,2
Écart-type		1,76	1,31	1,14	1,49	2,58	0,00	1,24

sances et plus de disparitions. Les années 1993-1994, 1998-1999 et 1999-2000 ont un pic d'aromatization tardif.

Évaluation du modèle CBTM

La qualité de l'ajustement peut être évalué sur la base de la figure 4. Nous remarquons des résultats peu réalistes pour les saisons où l'induction est relativement précoce (figure 4). Numériquement, la fonction parabolique représentant l'évolution de truffes induites conviendra d'autant moins que le paramètre t_{mi} sera proche de t_{li} . Ceci est expliqué par le fait que cette courbe est entièrement déterminée par deux contraintes (son annulation en t_{li} et son maximum en t_{mi}) et ne peut donc pas intégrer une contrainte supplémentaire liée au fait que le nombre de truffes induites en t_{oi} est nul. Une évolution future du modèle devrait prendre en compte une fonction plus élaborée que la fonction parabolique.

Cette simulation nous permet cependant d'analyser les conditions d'humidité et de température rencontrées aux dates caractéristiques de la modélisation.

Caractérisation des bonnes saisons en termes d'humidité et de température du sol

D'après le tableau 2, nous constatons que l'humidité minimale vers la fin de la phase d'induction (semaine 13) est de 13,2 % durant

les bonnes saisons (1996-1997 et 1999-2000) contre 8,5 % sur l'ensemble des saisons. Par ailleurs, la température maximale de la même phase se situe entre 21 et 22,4 % pour les bonnes saisons et entre 20 et 24,2 % pour l'ensemble des saisons. En outre, les températures maximales et minimales au début de l'induction (semaine 1 à t_{mi}) sont relativement faibles en ce qui concerne les bonnes saisons : le printemps est donc doux. Sur la première partie de la phase d'induction et toujours durant les bonnes saisons, l'humidité minimale est comprise entre 14,3 et 16,3 % contre 12 à 16,3 % sur l'ensemble des saisons. L'humidité minimale est donc relativement élevée. La température maximale – sur l'année entière – est comprise entre 22,9 à 23 °C contre 22,5 à 27,2 °C sur l'ensemble des saisons. La température maximale est donc relativement faible : ceci confirme que l'été est doux et présente une sécheresse moindre.

Si on conduit le même type de comparaison sur la base de l'humidité et la température cumulées à la fin de l'induction (t_{li}) (tableau 3), on constate que les valeurs sont relativement élevées. Au contraire, la même comparaison au temps des inductions maximales (t_{mi}) montre que ces indices cumulés sont relativement faibles. L'humidité cumulée à t_{md} est relativement plus élevée pour les bonnes saisons que pour l'ensemble des saisons, et inversement la température cumulée est plus faible. Les bonnes saisons emmagasinent donc plus l'humidité et moins de degrés Celsius que l'ensemble des saisons. Au

Tableau 2 – Humidité et température max. et min. hebdomadaires du sol à – 10 cm des « bonnes » saisons et pour toutes saisons (quartiles 1 et 3 des distributions).

Table 2 – Weekly max. and min. moisture and temperature (10 cm below ground) of “good seasons” and overall seasons (quartile 1 and 3 of distributions).

	Bonnes saisons								Toutes saisons							
	Hmax (%vol)		Hmin (%vol)		Tmax (°C)		Tmin (°C)		Hmax (%vol)		Hmin (%vol)		Tmax (°C)		Tmin (°C)	
Quartiles	Q1	Q3	Q1	Q3	Q1	Q3	Q1	Q3	Q1	Q3	Q1	Q3	Q1	Q3	Q1	Q3
Semaines 1 à 13	17,3	18,2	13,2	14,1	21,0	22,4	7,5	9,6	16,0	20,0	8,5	14,0	20,0	24,2	7,5	11,0
Semaines 1 à t_{mi}	17,3	18,1	14,3	16,3	15,0	16,5	7,5	9,5	13,5	19,5	12,0	16,3	14,3	20,8	7,5	11,0
Semaines 1 à 53	17,5	20,1	9,5	12,5	22,9	23,0	2,3	3,5	17,5	19,7	8,5	12,5	22,5	27,2	1,7	4,4

Tableau 3 – Humidité et température hebdomadaires cumulées du sol à – 10 cm des « bonnes » saisons et pour toutes saisons (quartiles 1 et 3 des distributions).

Table 3 – Weekly cumulative moisture and temperature (10 cm below ground) of “good seasons” and overall seasons (quartile 1 and 3 of distributions).

	Bonnes saisons				Toutes saisons			
	Hcum (%Vol)		Tcum (°C)		Hcum (%Vol)		Tcum (°C)	
Quartiles	Q1	Q3	Q1	Q3	Q1	Q3	Q1	Q3
t_{1i}	250	260	270	320	180	260	225	320
t_{mi}	95	100	75	77	80	140	75	143
t_{md}	205 (pour $t_{md} = 13$)	265 (pour $t_{md} = 17$)	215 (pour $t_{md} = 13$)	295 (pour $t_{md} = 17$)	180 (205 pour $t_{md} = 13$)	265 (205 pour $t_{md} = 13$)	200 (230 pour $t_{md} = 13$)	295 (230 pour $t_{md} = 13$)

niveau du point d'inflexion de l'aromatisation, l'humidité cumulée est plus élevée et la température cumulée plus faible que pour l'ensemble des saisons.

Conditions d'humidité et de température du sol durant la phase d'induction

D'après la figure 5, pour les bonnes saisons, la température de la semaine t_{0i} est comprise entre 7,5 et 11 °C, ce qui correspond aux mêmes conditions que les autres saisons. Son humidité est, en revanche, plus élevée (entre 16,5 et 17 %) que celle des autres années (proche ou inférieure à 15 %). La saison 2001-2002 fait exception, mais son humidité chute à 15 % à t_{mi} , contrairement à celle des bonnes saisons qui se maintient entre 16 et 20 %. Cependant, à t_{mi} , d'autres saisons ont la même humidité que celle des meilleures années : 1998-1999, 1995-1996 et 1992-1993, mais leurs températures (proches de 20 °C) sont bien plus élevées que celles des bonnes années (entre 15 et 17 °C) ; 1994-1995, mais son humidité initiale (à t_{0i}) était trop basse, en dessous de 15 %. À t_{1i} , l'humidité des bonnes

saisons est comprise entre 9 et 14 %, et leur température entre 18 et 22 °C. Cependant, la saison 1999-2000 a une phase d'induction très longue, ce qui fait qu'à t_{1i} on est déjà en été. Pour ne pas biaiser les comparaisons avec les autres saisons, on ne tient pas compte de ses valeurs (14 % et 18 °C). On remarque alors que l'humidité du sol de 1996-1997 est supérieure à celle des mauvaises et très mauvaises saisons, sauf 2001-2002 et 2003-2004, mais leurs températures sont plus élevées (supérieures à 20 °C).

Les conditions pour avoir une bonne saison sont donc une température t_{0i} du sol comprise entre 7,5 et 11 °C et une humidité du sol en permanence supérieure à 16 % ($t_{mi} > 16$ %).

Bilan

Ce travail constitue une étude préliminaire à la mise au point d'une méthodologie pour exploiter les données de récolte de truffes en relation avec des relevés d'humidité et de température d'un sol représentatif de celui d'une truffière. On notera que nous avons

limité cette étude aux aspects quantitatifs ; nous n'avons pas traité des aspects qualitatifs de la récolte bien qu'ils dépendent aussi très fortement des humidités et températures du sol surtout en automne (aromatisation et mélanisation incomplètes) et en hiver (problèmes de gel qui affectent la qualité marchande des truffes). Le modèle qui traduit cette dépendance est physique et biochimique donc d'une autre nature que celui abordé ici.

En effet, ne disposant pas de données relevées sur une truffière et sur une période suffisamment longue, nous avons exploité :

- les publications du SNM sur dix-neuf ans donnant les apports sur les marchés de la vallée du Rhône (Carpentras, Richerenches, Grignan), principale zone de production nationale de truffes,
- les relevés fournis par le CIRAME de Carpentras, pour ce qui est des humidités et températures à – 10 cm dans le sol. Ces relevés effectués dans une zone productrice, nous avons considéré qu'ils étaient représentatifs de ceux d'un terrain truffier.

Premières constatations

Les apports globaux présentent des fluctuations importantes entre 3,5 et 21,4 tonnes par an. Nous constatons aussi des points singuliers qui donnent l'impression qu'il existe une périodicité de trois ou quatre ans. Ce travail devra être repris sur une période plus longue car cette périodicité est à rapprocher de l'évolution de la capacité productrice du milieu signalée plus haut.

Pris séparément et individuellement les relevés hebdomadaires de l'humidité et de la température ne permettent pas d'établir une relation directe avec les productions constatées. Cela provient certainement en partie de la représentativité des données et du mode de relevé de l'humidité qui est fait ponctuellement chaque semaine, ce qui est différent d'un relevé continu moyen sur la semaine correspondante comme le sont les relevés de température. Pour améliorer la connaissance de l'humidité locale, bien que celle-ci varie assez lentement, il faudra procéder à des enregistrements continus.

Cependant, si l'on regarde les courbes moyennes des années d'une même classe de production, on peut tirer des enseignements assez précis et importants pour la gestion d'une truffière ; ces enseignements sont confirmés et mieux mis en valeur si l'on compare les

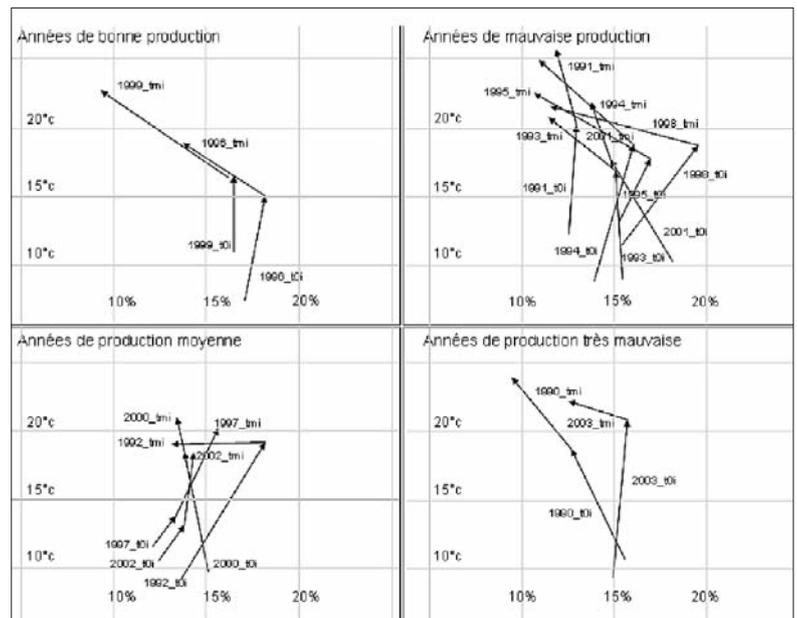


Figure 5 – Humidité et température du sol hebdomadaires de la phase d'induction par niveau de production.

Figure 5 – Weekly soil moisture and temperature of the induction by level of production.

évolutions des humidités et des températures de la meilleure année de production (1996-1997) avec celles de la plus mauvaise (2003-2004), d'autant plus que cette dernière est exceptionnelle par l'intensité et la durée des périodes de canicule et de sécheresse.

Apports de l'étude

Les paramètres du modèle CBTM développé dans cette étude sont à relier aux variations des conditions du milieu au cours du cycle annuel. Ceux-ci sont indépendants les uns des autres, ce qui implique des actions de gestion de la truffière différentes et adaptées à chaque phase. Nous avons noté que la différence entre les températures printanières des bonnes et des très mauvaises saisons est plutôt faible, ce qui est peut-être la cause des difficultés pour trouver le bon mode opératoire dans la gestion de la truffière. Des relations entre les paramètres du modèle et les humidités et températures mesurées ont été établies. Les acquis de ces relations sont résumés ci-après.

Phase d'induction

Pour les bonnes années, les températures maximale et minimale du sol au pic d'induction sont faibles, ce qui signifie que le printemps doit être doux. L'humidité du sol minimale de l'année est élevée, et la température maximale est faible : l'été doit donc être clémente et sans sécheresse.

Le début du cycle des bonnes saisons doit avoir une humidité du sol élevée (entre 16,5 et 17 %) et une température du sol entre 7,5 et 11 °C. Cette humidité doit être maintenue jusqu'au pic des naissances, en mai, et la température doit rester clémente (15-17 °C). D'après Kulifaj (1994), le nombre d'inductions diminue si les mois de mars, avril, mai sont pluvieux et froids, et s'il y a des inondations.

Phase des disparitions

Au pic de disparitions (t_{md}), l'humidité cumulée dans le sol est plus forte pour les bonnes saisons. Le système emmagasine donc plus l'humidité. Ce résultat est confirmé par Kulifaj (1994) qui trouve que le développement de l'ascocarpe requiert un taux optimal d'humidité totale du sol (15 %). Les conditions d'humidité de mai à août jouent un rôle primordial sur la quantité de la récolte. Les bonnes années ont tendance à être plus humides que les autres années. La gamme de variation d'humidité du sol, tout type d'année confondu, est entre 10 et 20 %.

Au pic de disparitions (t_{md}), la température cumulée dans le sol est plus faible pour les bonnes saisons. Le système emmagasine donc moins d'énergie, ce qui limite la disparition des jeunes truffes. Les conditions de température de mars à août jouent un rôle primordial sur la quantité de la récolte. Les bonnes années présentent des températures clémentes en été et plus hautes que la moyenne en hiver. Les températures du sol de toutes les années étudiées variaient entre 3 et 26 °C. Kulifaj (1994) trouve que l'ascocarpe de truffe est thermosensible : les températures atmosphériques faibles (10-12 °C) au début de sa formation peuvent atteindre des valeurs élevées (de l'ordre de 25 °C) pendant plusieurs jours (si l'on compense le déficit hydrique) au moment du taux maximal de croissance pour, au cours de la maturation, redescendre à un niveau plus faible (5-10 °C). Sauf en été où elles sont inférieures de 2 ou 3 °C, les conditions de température du sol des bonnes saisons ne sont pas si différentes de celles des très mauvaises saisons car elles n'en diffèrent que de l'ordre de 1 °C. Cela est sans doute compensé par un taux d'humidité plus fort, comme le suggère Kulifaj (1994).

Les bonnes saisons présentent un pourcentage de disparitions relativement plus faible que les autres types de saison et une précocité du pic de la récolte. Kulifaj (1994) observe d'ailleurs, en conditions contrôlées, une pré-

cocité de la récolte sans que les qualités organoleptiques ne soient altérées.

Limites et perspectives de l'étude

Nous avons posé le postulat que les relevés d'humidité et de température étaient significativement représentatifs d'un sol truffier. Nous avons décidé de négliger l'hétérogénéité des sols. Cependant, si nous avons travaillé sur des données météorologiques concernant uniquement la mesure de la température de l'air et la pluviométrie, la marge d'incertitude aurait été plus importante encore.

Le présent travail est une étude préliminaire. Il s'agissait de proposer une méthodologie pour analyser les variations de la production de *Tuber melanosporum* en fonction des conditions du milieu. Il conviendrait de faire des relevés d'humidité et de température dans un sol truffier, et d'étudier la production de ce même sol, ceci durant plusieurs cycles annuels. Par ailleurs, nous avons admis que nous nous trouvions dans des truffières productives, cette propriété est hétérogène et variable dans le temps, l'influence d'autres facteurs est donc à étudier, tels que le pH du sol, le rapport C/N, les échanges gazeux, la microflore, la microfaune et la mésofaune.

En outre, le modèle CBTM que nous avons développé est à améliorer sur le plan de son expression mathématique en développant une formulation plus réaliste pour les inductions et disparitions hebdomadaires. Tout d'abord, il faut entreprendre des études sur les reliquats de la production de truffes laissés dans le sol, sachant que les spores libérées restent viables et disponibles pour réensemencer le milieu et induire de nouvelles fructifications bien au-delà de la seule durée d'un cycle. D'autres études devront ensuite porter sur le nombre potentiel de naissances de truffes, et le nombre réalisé, en relation avec la capacité productrice et le rendement du système, propriétés qui dépendent des conditions du milieu.

Conclusion

Au cours du dernier siècle, la production de truffes noires (*Tuber melanosporum*) a tellement décliné qu'il est nécessaire de développer une méthodologie plus scientifique de leur culture.

Un des caractères originaux de ce travail a été de prendre en compte non pas les conditions météorologiques mais les conditions pédo-climatiques dans l'étude de la variation du nombre de truffes produites.

Avec le modèle CBTM présenté dans cette étude, et malgré ses imperfections, nous pouvons appréhender le type de récolte de l'année en cours, et ainsi conseiller le trufficulteur qui pourra intervenir pour régulariser l'humidité et la température du sol de ses truffières sur chaque phase du cycle par des méthodes de paillage et d'apport d'eau.

Le modèle a permis de préciser les conditions optimales de température et d'humidité durant les phases d'induction et de disparitions.

Tout d'abord, en ce qui concerne la phase d'induction fructifère, l'humidité du sol à - 10 cm doit être comprise entre 16,5 et 17 % jusqu'en mai et la température du sol à - 10 cm doit rester clémente, c'est-à-dire entre 15 et 17 °C.

Ensuite, le taux des disparitions des ascocarpes de truffes est d'autant plus faible que l'humidité du sol à - 10 cm reste proche de 15 % et que la température du sol à - 10 cm reste au-dessous de 25 °C.

Ces conditions seront maintenues par un travail du sol au printemps qui provoquera un ameublissement de la surface, ce qui limitera l'échauffement du sol et l'évaporation de l'eau qu'il contient. Pour un terrain équilibré et drainant, dès le mois de juin et jusqu'à fin août voire mi-septembre, selon les conditions météorologiques et l'évolution des humidités et températures mesurées dans le sol, les apports d'eau seront limités à 20-25 mm tous les 10 à 12 jours, sans laisser une période supérieure à trois semaines sans apport. Des opérations de paillage des zones productrices pourront être entreprises pour limiter les effets néfastes des périodes de canicule ; elles seront adaptées pour maintenir les conditions énumérées ci-dessus dans les plages indiquées.

Ainsi, c'est tout un travail de suivi qui doit être mis en place. Une connaissance approfondie de l'écologie de *Tuber melanosporum* est alors nécessaire pour la cultiver durablement. Des modèles pour décrire sur le plan physiologique le développement et la maturation des ascocarpes de truffe doivent être mis au point et une expérimentation avec une instrumentation appropriée doit être conduite sur des truffières en production pour valider cet ensemble de modèles qui rendront mieux

compte du cycle de la truffe et relieront plus étroitement la production truffière aux conditions d'humidité et de température qui règnent dans le sol.

Afin de maintenir la production de *T. melanosporum*, il faut éviter son surprélèvement et mettre en œuvre un entretien des truffières à base plus scientifique pour assurer une pérennité des capacités productrices du milieu. On attend des mycologues qui traitent de ces questions qu'ils relèvent ces challenges considérables pour les années à venir. Mais on attend surtout des trufficulteurs une meilleure gestion de leurs truffières car, finalement, les truffes ne sont pas un « don spontané » des dieux mais un produit d'exception qui nécessite un entretien rigoureux de son milieu de développement.

Remerciements

Cette étude a été réalisée dans le cadre du programme de recherche proposé par le Groupement européen truffe et trufficulture, constitué des fédérations nationales des trufficulteurs d'Espagne, de France, de Hongrie et d'Italie, et coordonnée par le Consortium en réseau européen truffe et trufficulture.

Références

- Barry D., Callot G., Janex-Favre M. C., Parguey-Leduc A., Pargney J.-C., 1993. Morphologie des hyphes externes observées sur le péridium à écailles : évolution au cours du développement de l'ascocarpe. *Canadian Journal of Botany*, 71, 4, 609-619.
- Bragato G., Gardin L., Lulli L., 1999. Occurrence of *Tuber melanosporum* in relation to soil surface layer properties and soil differentiation. *Plant and Soil*, volume 214, nos 1-2, août 1999, 85-92.
- Bragato G., Castrignanò A., Goovaerts P., Lulli L., 2000. A geostatistical approach to estimate probability of occurrence of *Tuber melanosporum* in relation to some soil properties. *Geoderma*, 98, 95-113.
- Callot G., Bye P., Raymond M., Fernandez D., Pargney J. C., Parguey Leduc A., Janex-Favre M. C., Moussa R., Pages L., 1999a. *La truffe, la terre, la vie*. INRA Ed. 210 p.
- Callot G., Daignières Y., Berthault G., Fernandez D., Raymond M., Salducci X., Andrieux P., Voltz M., 1999b. Effect of soil conditions on the fruiting of the Périgord truffle (*Tuber melanosporum*). *Actes du V^e Congrès international science et culture de la truffe*, Aix-en-Provence, 4-6 mars 1999, Paris, Fédération française des trufficulteurs. 257-259.

- Chatin A., 1869. *La truffe. Étude des conditions générales de la production truffière*. Paris, Ed. Bouchard-Husard, 202 p.
- Delmas J. et Poitou N., 1973. Contribution à la connaissance de l'écologie de *Tuber melanosporum* : la truffe du Périgord. *C. r. séances Acad. agric. Fr.*, 18: 1486-1493.
- Delmas J., Brian C., Delpech P., Soyer J.-P., 1981. Application de l'analyse en composantes principales à une tentative de caractérisation physico-chimique des sols trufficoles français. *Mushroom Science XI*, 855-867.
- Garcia-Montero L. G., Casermeiro M. A., Hernando J., Hernando I., 2006. Soil factors that influence the fruiting of *Tuber melanosporum* (black truffle). *Australian Journal of Soil Research*, 44(8), 731-738.
- Giovanetti G., Zanini E., Patetta A., 1992. Valutazioni morfologiche e pedochimiche di una possibile fase saprofitica di *Tuber spp.* *Attes du Congrès de l'Aquila*, 5-8 mars 1992, Vol. VII, n°1. 81-94.
- Kulifaj M., 1994. *Tuber melanosporum* Vitt. (truffe noire du Périgord). *Caractérisation des étapes du développement de l'ascocarpe, études des facteurs externes limitants*. Thèse de doctorat, Toulouse, Université Paul Sabatier, 203 p.
- Laberche J.-C., 1999. *Biologie végétale*. Paris, Dunod, 240 p.
- Lange K., 2001. *Numerical Analysis for Statisticians*. Springer, 185 p.
- Olivier J.-M., Savignac J.-C., Sourzat P., 1996. *Truffe et trufficulture*. Périgueux, Ed. Fanlac, 263 p.
- Pacioni G., 1992. Il tartufo: un profumo di centro milioni di anni fa. *Attes du Congrès de l'Aquila*, 5-8 mars 1992, vol. VII, n°1. 3-12.
- R Development Core Team, 2006. R: A language and environment for statistical computing. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria. ISBN 3-900051-07-0, URL <http://www.R-project.org>.