

le naturaliste canadien

Volume 146, numéro 1
2022

SOCIÉTÉ PROVANCHER

Revue de diffusion des connaissances en sciences naturelles et en environnement



Exemples de phénotypes de l'écureuil gris (*Sciurus carolinensis*).

Photos : A.-P. Drapeau Picard



Société
Provancher

Président

Daniel St-Onge

Trésorière

Catherine Thomassin

Administrateurs

Philippe Arsenault
Christine Bélanger
Agathe Cimon
René Nault

le **naturaliste**
canadien

Bureau de direction

Agathe Cimon
Bruno Drolet
Jean Hamann
Claude Lavoie
Pierre Périnet
Yvan Pouliot
Isabelle Simard
Denise Tousignant

Équipe éditoriale

Denise Tousignant,
rédactrice en chef
Martin Lavoie,
rédacteur en chef adjoint
Claude Samson,
rédacteur en chef adjoint
Yan Boucher
François Brassard
Marc-Antoine Couillard
Mathieu Cusson
Christian Hébert
Patrick Lajeunesse

Marc Mazerolle
Stéphanie Pellerin
Martin-Hugues
St-Laurent
Junior Tremblay

**Révision linguistique
et technique**

Louise Champoux
Agathe Cimon
Andrew P. Coughlan
Hélène Lahaise
Émilie Peco
Nancy Pelletier
Pierre Périnet
Yanick Plourde

**Correction
des épreuves**

Marc Dufresne
Pierre Périnet
Camille Rousseau

Mise en page

Emmanuel Gagnon

Le Naturaliste canadien est recensé par Repères, Cambridge Scientific Abstracts et Zoological Records. La version numérique est disponible sur la plateforme Érudit.

Droits d'auteur et droits de reproduction

Toutes les demandes de reproduction doivent être acheminées à : Copibec (reproduction papier)
514 288-1664 – 1 800 717-2022
licences@copibec.qc.ca

Dépôt légal : 1^{er} trimestre 2022

Bibliothèque nationale du Québec

© Société Provancher d'histoire
naturelle du Canada 2022

Bibliothèque nationale du Canada

ISSN 1929-3208 (En ligne)

LE MOT DE LA RÉDACTION

Un patrimoine inestimable maintenant disponible! 2
Denise Tousignant

MAMMALOGIE

Cinquante nuances d'écureuils gris: portrait du mélanisme chez une espèce emblématique des villes nord-américaines 3
André-Philippe Drapeau Picard

MYCOLOGIE

Une nouvelle espèce de champignon proche de l'*Inocybe curvipes* découverte au Québec: *Inocybe squalida* sp. nov. (Inocybaceae, Agaricales) 10
Claude Kaufholtz-Couture et Pierre-Arthur Moreau



Société
Provancher

Un patrimoine inestimable maintenant disponible !

L'année 2022 marque un jalon important dans l'histoire du *Naturaliste canadien* : dorénavant, tous les numéros publiés depuis plus de 12 mois¹ – et ce, depuis le lancement de la revue en 1868 – sont rassemblés au même endroit et disponibles en libre accès. Pour y accéder, il suffit de se rendre sur la page « [anciens numéros](#) » de la section du site de la Société Provancher consacrée à la revue et de parcourir la liste chronologique des numéros ou volumes. Chaque fichier (format PDF) a été traité pour la reconnaissance de caractères, ce qui permet d'effectuer des recherches de texte libre (en plein texte).

La mise en ligne de ces archives sous forme de numéros (ou de volumes) complets représente la première étape d'un projet encore plus ambitieux. À terme, nous souhaitons indexer et diffuser les articles individuels, conformément aux standards actuels de publication en ligne². En plus de faciliter le repérage et la recherche de contenu, cette indexation permettra d'intégrer le corpus de la revue à l'ensemble de la littérature scientifique mondiale. Le potentiel de consultation, de citation et de réutilisation de chaque article publié sera ainsi maximisé. Malgré tout l'intérêt qu'elle peut susciter, cette entreprise demeure toutefois tributaire des ressources dont nous disposerons³.

Jusqu'à présent, des fichiers numérisés n'existaient que pour les numéros parus depuis 1995 (volumes 119 et suivants, publiés par la Société Provancher) et pour certains volumes très anciens publiés de 1868 à 1923 (volumes 1-36 et 38-49, numérisés par la [Biodiversity Heritage Library](#)). Pour lire d'autres articles, il fallait consulter les exemplaires imprimés dans les bibliothèques spécialisées ou dans la collection de particuliers. Les quelque 70 volumes manquants n'auraient pu être mis en ligne sans la généreuse participation de la bibliothèque du ministère de l'Énergie et des Ressources naturelles et du ministère des Forêts, de la Faune et des Parcs du Québec. Nous remercions Francis Bédard et toute son équipe du centre de numérisation pour le traitement des fichiers et leur contrôle de qualité. Nos remerciements s'adressent aussi à Alexandre Dallaire-Théroux, à Yvan Pouliot et à Marianne Kugler pour le travail ayant permis de colliger, classer et mettre en ligne ces précieux fichiers. Finalement, nous remercions spécialement Bruno Drolet : pendant plusieurs années, il a rendu disponible sa collection personnelle pour nous permettre de répondre à la pièce aux demandes de tirés à part reçues pour du contenu non numérisé du *Naturaliste canadien*.

J'espère que de nombreux curieux, naturalistes et scientifiques plongeront dans cette riche collection. Au gré des clics, ils remonteront le fil du temps pour découvrir des observations ou des analyses historiques qui résonnent encore de nos jours. L'ensemble représente un patrimoine scientifique inestimable pour les sciences naturelles au Québec et en Amérique du Nord.

Bonne lecture !

Denise Tousignant,
rédactrice en chef

1. Les membres de la Société Provancher et les abonnés institutionnels ont un accès privilégié aux numéros les plus récents, publiés au cours des 12 derniers mois. Après cette période d'embargo, toutes les archives du *Naturaliste canadien* sont disponibles en libre accès.
2. À l'heure actuelle, seul le contenu publié depuis 2012 (volume 136, n° 2, printemps 2012) est diffusé et indexé sous forme d'articles individuels [sur la plateforme Érudit](#).
3. Les personnes souhaitant faire un don pour soutenir ce projet et la revue dans son ensemble peuvent se rendre à la page <https://www.provancher.org/le-naturaliste-canadien/>. Un reçu sera remis pour fins d'impôt.

Cinquante nuances d'écureuils gris : portrait du mélanisme chez une espèce emblématique des villes nord-américaines

André-Philippe Drapeau Picard

Résumé

L'écureuil gris (*Sciurus carolinensis*) est un mammifère largement répandu dans l'est de l'Amérique du Nord. Ce rongeur présente principalement 2 couleurs de pelage : gris et noir. L'albinisme et le leucisme sont des variations phénotypiques plus rares. La forme mélanique est particulièrement fréquente au nord de l'aire de répartition de l'espèce et en milieu urbain. Dès le début du 20^e siècle, des hypothèses ont été formulées pour tenter d'expliquer cette répartition phénotypique. Cette revue de littérature vise à synthétiser les connaissances scientifiques sur le mélanisme chez l'écureuil gris. Spécifiquement, elle a pour objectifs de : 1) dresser un portrait de la variabilité phénotypique chez cette espèce, en portant une attention particulière à la forme mélanique et à sa répartition ; 2) décrire les hypothèses avancées pour expliquer les variations dans la répartition de la forme mélanique et les recherches menées pour les tester ; 3) définir de futures avenues pour la recherche.

MOTS-CLÉS : adaptation, écureuil, mélanisme, polymorphisme de couleur, *Sciurus carolinensis*

Abstract

The grey squirrel (*Sciurus carolinensis*) is a mammal in the order Rodentia. It is widely distributed across eastern North America and has several colour morphs. The two most common pelage phenotypes are grey and black, with albino and leucistic individuals being rarer. The melanistic morph is especially common in the northern part of the range and in urban areas. Since the early 20th century, hypotheses have been proposed to explain this distribution. This literature review summarizes the scientific knowledge on melanism in the grey squirrel. Specifically, it aims to: 1) provide an overview of colour polymorphism in this species, with a focus on the melanistic form and its distribution; 2) present the hypotheses put forward to explain the distribution of the melanistic form and the studies conducted to test them; and 3) discuss avenues for future research.

KEYWORDS: adaptation, colour polymorphism, melanism, *Sciurus carolinensis*, squirrel

Introduction

Les variations phénotypiques intraspécifiques intriguent les biologistes au moins depuis le 19^e siècle (Darwin, 1868). Il existe toujours une certaine variation entre les individus d'une même espèce : la taille, la masse et la couleur sont des exemples de différences. Chez les mammifères, la pigmentation du pelage est principalement déterminée par les mélanocytes, des cellules de l'épiderme qui produisent des pigments (Caro et Mallarino, 2020). L'expression différentielle des gènes des mélanocytes engendre la diversité des motifs de couleurs que l'on connaît et qui permettent souvent de distinguer les espèces.

Le mélanisme est un exemple particulièrement frappant de variation intraspécifique. Le terme a pour racine *melanos*, qui signifie « noir » en grec ancien. Au sein des espèces chez lesquelles on peut observer ce phénomène, les individus mélaniques présentent un pelage, une peau, des écailles ou un plumage plus foncé que les individus non mélaniques. Cette coloration sombre, voire complètement noire, est due à une pigmentation plus concentrée en mélanine (Fox, 1976). L'écureuil gris (*Sciurus carolinensis*) est l'une des espèces de rongeurs les plus communes au sud du Canada, en particulier en milieu urbain. Il est également très abondant dans tout

l'est des États-Unis (Naughton, 2016). À l'instar de nombreux autres membres de la famille des sciuridés (Rodentia: Sciuridae), plusieurs populations d'écureuils gris comprennent une proportion plus ou moins grande d'individus mélaniques (Thorington et collab., 2012). Il existe aussi des formes leucique, albinos ou pie, qui sont plus rares (figure 1).

Dès le début du 20^e siècle, il a été avancé que le mélanisme pourrait procurer un avantage sélectif (p. ex., Rhoads, 1903). La présente revue de littérature fait une synthèse des connaissances sur le cas particulier du mélanisme chez l'écureuil gris. On y brosse un portrait de la répartition de l'espèce et de ses phénotypes, ainsi que des hypothèses avancées pour expliquer cette répartition. Les études menées pour tester les hypothèses écologiques et évolutives du mélanisme chez l'écureuil gris sont également présentées. Finalement, des avenues pour les recherches futures sont suggérées.

André-Philippe Drapeau Picard est biologiste et préposé aux renseignements entomologiques à l'Insectarium de Montréal. Il s'intéresse notamment à la biodiversité urbaine et aux sciences participatives.

Andre-Philippe.DrapeauPicard@montreal.ca



Figure 1. Exemples de phénotypes de l'écureuil gris: a) gris, ou dominant, b) intermédiaire, c) noir, d) leucique.

Description des phénotypes de l'écureuil gris

Le phénotype dominant de l'écureuil gris présente un pelage généralement gris ou gris-brun, avec une face ventrale blanche. Les poils en face dorsale sont en fait agouti, c'est-à-dire d'apparence lustrée et qui arborent une succession de bandes foncées et pâles, correspondant respectivement aux pigments eumélanine et phéomélanine. En été, le pelage est plus brunâtre qu'en hiver, saison pendant laquelle il paraît plus gris (Naughton, 2016). Ce phénotype est le plus commun dans l'ensemble de l'aire de répartition de l'espèce.

Le phénotype mélanique est le deuxième plus fréquent. Il est caractérisé par un pelage plus foncé, parfois complètement noir. Ce phénotype est la conséquence d'une mutation à dominance incomplète du gène récepteur de la mélanocortine de type 1, aussi appelé *Mc1r* (McRobie et collab., 2009). Le gène *Mc1r* est largement répandu chez les mammifères (Caro et Mallarino, 2020). Principalement exprimé dans les mélanocytes, ce gène code une protéine qui intervient dans la régulation

de la production de mélanine de ces cellules. Chez l'écureuil gris, les individus homozygotes possédant 2 allèles sauvages ont un pelage agouti, tandis que les hétérozygotes, qui possèdent un allèle sauvage et un allèle muté, ont des poils noirs mélangés à des poils agouti. Les individus homozygotes possédant 2 allèles mutés sont complètement noirs (McRobie et collab., 2009). Ainsi, le phénotype mélanique se décline en une forme intermédiaire (hétérozygote) et une forme noire (homozygote). Par contre, la plupart des auteurs ont traité ces 2 dernières formes sans distinction (mais voir Pasitschniak-Arts et Bendell, 1990; Stothart et Newman, 2021).

Finalement, certains individus ont un pelage plus pâle, conséquence de l'albinisme ou du leucisme (figure 1). Ainsi, un petit nombre d'écureuils gris arborent un pelage gris pâle, voire blanc. Il existe aussi des individus au pelage pie, c'est-à-dire présentant une mosaïque de taches foncées et pâles. Ces phénotypes sont plutôt rares.

Répartition de l'écureuil gris et de ses phénotypes

L'aire de répartition naturelle de l'écureuil gris comprend l'est de l'Amérique du Nord, de la Saskatchewan au Nouveau-Brunswick, et au sud jusqu'au Mexique (Naughton, 2016). L'espèce a été introduite dans certaines villes des provinces de l'Ouest comme Regina, Calgary et Vancouver (Gonzales, 2005), ainsi qu'en Californie (Creley et Muchlinski, 2017), en Afrique du Sud, et dans certains pays d'Europe, où elle est considérée comme envahissante (Bertolino, 2009).

L'écureuil gris est associé aux feuillus (chênes, caryers, hêtres, noyers et érables), dont il se nourrit des bourgeons, des fleurs, des fruits et des graines (Naughton, 2016). On le retrouve en milieu rural comme en milieu urbain, mais les populations urbaines sont considérablement plus denses (Merrick et collab., 2016). Cette densité plus grande en ville serait la conséquence de ressources alimentaires accrues d'origine anthropique, d'une diminution de la compétition interspécifique et de la prédation, ainsi que d'une capacité de dispersion moindre (Bonnington et collab., 2014; Parker et Nilon, 2008). Cette forte densité se traduit en une fréquence élevée d'interactions avec les humains. Certains citadins sont enchantés par la proximité avec cet animal synurbique, c'est-à-dire dont la densité des populations est plus élevée en milieu urbain qu'en milieu rural (Benson, 2013; Robert et Chadwick, 2012). Pour d'autres, il représente une source de frustration en raison de sa propension à se nourrir dans les mangeoires à oiseaux et les potagers (Prescott, 2011).

Le phénotype mélanique de l'écureuil gris est répandu, mais généralement minoritaire, dans l'ensemble de l'aire de répartition naturelle de l'espèce (Robertson, 1973). Sa fréquence augmente vers la limite nord de l'aire, les populations du sud présentant peu ou pas d'individus mélaniques tandis que les populations du nord présentent parfois une forte majorité d'individus mélaniques (Cosentino et Gibbs, 2022; Lehtinen et collab., 2020). Le phénotype mélanique est aussi plus fréquent en milieu urbain, représentant jusqu'à 66 % des écureuils gris de certaines villes ontariennes (Cosentino et Gibbs, 2022; Gibbs et collab., 2019). Ainsi, l'écureuil gris constitue une exception à la règle de Gloger, selon laquelle les phénotypes sombres seraient plus fréquents vers l'équateur (Gloger, 1833). Peu de données sont disponibles pour les autres phénotypes de cette espèce, mais Schorger (1949) mentionne que l'albinisme serait plus fréquent dans les régions où le mélanisme est présent. Certaines populations très localisées présentent des densités élevées d'individus leuciques, possiblement en raison d'introductions et du statut de protection dont elles jouissent (Steele et Koprowski, 2001).

Des analyses génétiques suggèrent qu'une introgression d'un allèle muté de l'écureuil fauve (*Sciurus niger*) vers l'écureuil gris serait à l'origine du phénotype mélanique chez ce dernier (McRobie et collab., 2019). Ce qui signifie qu'une mutation du gène *Mc1r* causant le mélanisme serait d'abord apparue chez l'écureuil fauve avant d'être transmise à l'écureuil gris, apparemment à la suite d'un accouplement

fructueux entre un individu de chaque espèce. Koprowski (1991) a documenté des comportements nuptiaux impliquant ces 2 espèces.

Historiquement, le phénotype mélanique aurait été dominant dans la moitié nord de l'aire de répartition de l'écureuil gris, avant de connaître un déclin à partir de la fin du 18^e siècle, à l'époque où les colons européens s'établissaient (Allen, 1943; Schorger, 1949). Différentes causes ont été évoquées pour expliquer ce déclin. Rhoads (1903) soutient que le phénotype mélanique était associé aux forêts de conifères. Selon cet auteur, les activités forestières des colons pour ouvrir le territoire ont remplacé les conifères comme essence dominante par les feuillus, ce qui aurait causé le recul des écureuils gris mélaniques. Cette explication a toutefois été écartée par Schorger (1949), qui souligne que la forme mélanique a déjà été abondante dans les régions où les conifères étaient absents. Creed et Sharp (1958) avancent quant à eux que les individus mélaniques ont peut-être été décimés par la chasse, soit parce qu'ils étaient plus faciles à cibler par les chasseurs, soit en raison d'une préférence du marché pour les fourrures plus foncées. En l'absence de données issues de relevés systématiques de cette époque, la ou les causes réelles du déclin historique du phénotype mélanique ne seront probablement jamais confirmées.

Après un recul historique, le phénotype mélanique est redevenu plus abondant dans certaines régions. Ce fut le cas en Ohio, l'un des États pour lequel on détient une grande quantité de données sur l'écureuil gris et ses phénotypes. En 1930, il ne restait plus d'écureuils gris mélaniques dans cet État (Creed et Sharp, 1958; Schorger, 1949). Toutefois, en 1961, une dizaine d'individus mélaniques ont été importés d'Ontario et libérés sur le campus de l'Université d'État de Kent (Perkins, 2010). Depuis cette introduction, les écureuils gris mélaniques se seraient répandus dans tout le nord-est de l'Ohio (Bohls et Koehnle, 2017).

Peu de données sont disponibles sur la prévalence du mélanisme hors de l'aire de répartition naturelle de l'écureuil gris. Thorington et collab. (2012) mentionnent qu'on trouve certains individus mélaniques en Californie. L'examen des observations soumises à iNaturalist, une autre plateforme de science participative, montre que des individus mélaniques sont également présents ailleurs sur la côte ouest de l'Amérique du Nord (iNaturalist, 2021). Des résultats préliminaires du projet de science participative SquirrelMapper montrent que la forme grise est de loin la plus répandue dans la région de Londres, même si le phénotype mélanique y a aussi été documenté (SquirrelMapper, 2019).

Avantage sélectif ou dérive génétique ?

Le mélanisme existe chez plusieurs espèces et pourrait conférer un avantage sélectif aux individus mélaniques. Chez l'écureuil gris, 2 hypothèses principales existent : le camouflage et la thermorégulation. On a aussi suggéré que les variations dans la fréquence des phénotypes seraient plutôt dues à la dérive génétique.

Hypothèse du camouflage

L'association entre un pelage plus foncé et un habitat sombre a été démontrée chez de nombreuses espèces de mammifères (Caro et collab., 2017). Pour certaines espèces au moins, cette combinaison leur confère un meilleur camouflage (Kiltie, 1992). Au sein des espèces de proies, comme les écureuils, les individus mélaniques bénéficieraient ainsi d'une pression de prédation réduite. Cette hypothèse n'a jamais été testée directement chez l'écureuil gris, mais certaines études comportementales ont tout de même été réalisées en ce sens.

Parmi celles-ci, Gustafson et VanDruff (1990) ont testé l'hypothèse selon laquelle les écureuils gris présentant un phénotype qui leur conférerait un meilleur camouflage qu'un autre devraient être moins méfiants envers une possible menace. En milieu urbain, les chercheurs ont comparé la méfiance des 2 phénotypes en mesurant la distance à laquelle les écureuils prenaient fuite à l'approche d'un humain ou d'un chien. Ils n'ont trouvé aucune différence. Par contre, Cronk et Palombit (2021), qui ont étudié les écureuils de Central Park, à New York, ont observé que les individus mélaniques sont plus prompts à fuir devant les humains que les phénotypes gris et cannelle (*cinnamon*). Dans une démarche similaire, Bohls et Koehnle (2017) ont comparé la réponse d'écureuils gris à différents stimuli auditifs, en fonction de leur phénotype. Ils ont observé que les individus mélaniques étaient moins prompts à fuir que les individus gris lorsqu'un enregistrement de prédateur était diffusé.

En Ohio, Pasitschniak-Arts et Bendell (1990) ont voulu déterminer s'il y avait des différences comportementales individuelles, notamment en rapport avec la coloration du pelage, chez l'écureuil gris et, le cas échéant, quels facteurs pourraient les expliquer. À l'été 1981, les auteurs ont capturé de jeunes écureuils dans leur nid ou récemment sortis du nid. L'hiver suivant, les rongeurs en captivité ont été soumis à des tests pour mesurer leurs niveaux d'agressivité et d'activité, ainsi que différentes données biométriques. Au printemps 1982, les écureuils ont été étiquetés de manière à pouvoir être identifiés, puis ont été relâchés dans un cimetière de Toronto. Finalement, les auteurs ont mené des inventaires chaque semaine pendant 3 mois pour dénombrer les écureuils établis dans le cimetière, supposant que les autres s'étaient dispersés. Ils ont observé que les individus qui étaient restés avaient, en moyenne, montré une plus grande agressivité lors des tests. De plus, les individus présentant un phénotype intermédiaire étaient plus nombreux à être restés que les individus homozygotes, gris ou noirs. Cependant, la faible taille de leur échantillon limite la portée de leurs conclusions.

Il apparaît pertinent de mentionner que des recherches similaires ont été réalisées sur une espèce proche, l'écureuil fauve (*Sciurus niger*). Celui-ci est présent dans l'est des États-Unis et se retrouve aussi depuis peu dans le sud du Manitoba et de la Saskatchewan (Naughton, 2016). Le phénotype dominant présente un pelage généralement gris-brun, mais l'espèce est très variable. Kiltie (1989) a observé une corrélation positive entre la fréquence des individus mélaniques et

celle des feux et des facteurs climatiques qui les favorisent, comme la température. De plus, les individus mélaniques se confondraient mieux sur les sols récemment brûlés, ce qui réduirait la pression de prédation (Kiltie, 1992). En revanche, Kiltie et Laine (1992) ont observé que la buse à queue rousse (*Buteo jamaicensis*), un prédateur de l'écureuil fauve, réagit moins rapidement à la vue de phénotypes intermédiaires qu'à la vue des phénotypes dominants et mélaniques.

Si les recherches sur l'écureuil fauve peuvent alimenter les réflexions sur les facteurs expliquant la fréquence du mélanisme chez l'écureuil gris, elles ne peuvent pas nécessairement y apporter de réponse définitive. En effet, à l'inverse de l'écureuil gris, la forme mélanique de l'écureuil fauve est plus fréquente au sud de l'aire de répartition de l'espèce (Naughton, 2016). Comme leurs aires de répartition se chevauchent largement, ce fait suggère que les facteurs qui favoriseraient le mélanisme ne sont pas les mêmes chez ces 2 espèces.

Les recherches mentionnées ci-dessus ont tenté de démontrer que le phénotype mélanique procure un meilleur camouflage, mais un pelage foncé pourrait procurer un avantage d'une nature différente selon le contexte. Ainsi, Gibbs et collab. (2019) ont suggéré que les individus mélaniques pourraient être plus visibles sur les routes, ce qui permettrait aux automobilistes de les éviter plus facilement. Il en résulterait donc une mortalité routière moindre.

Hypothèse de la thermorégulation

La forme mélanique de l'écureuil gris est particulièrement fréquente dans la moitié nord de l'aire de répartition de l'espèce (Cosentino et Gibbs, 2022; Robertson, 1973). Étant donnée l'association entre le climat plus froid et les latitudes plus élevées, l'hypothèse selon laquelle le mélanisme facilite la thermorégulation en hiver est séduisante. En effet, malgré sa petite taille, cette espèce est active toute l'année, à des températures aussi basses que -30°C . Les individus mélaniques pourraient ainsi profiter d'une absorption accrue du rayonnement solaire pour réduire le coût énergétique nécessaire au maintien d'une température interne constante en hiver (Innes et Lavigne, 1979).

Fratto et Davis (2011) ont comparé les caractéristiques des poils de différents phénotypes de l'écureuil fauve. Chez cette espèce proche de l'écureuil gris, le phénotype mélanique est plus fréquent au sud de l'aire de répartition. Ces auteurs ont observé que les poils sur le dos des individus mélaniques sont plus fins, tandis que les poils de la queue sont plus larges. Ils avancent que les poils plus fins du dos permettent de compenser l'absorption accrue d'énergie solaire par les poils noirs et d'éviter l'hyperthermie. Ils proposent que les poils plus larges de la queue permettent aux écureuils de conserver leur chaleur la nuit en s'emmitouflant dans leur appendice. Sans confirmer que le mélanisme procure un avantage, les résultats de Fratto et Davis (2011) montrent que celui-ci affecte la thermorégulation. À ce jour, ces caractéristiques des poils n'ont pas été étudiées chez l'écureuil gris.

Par contre, les recherches réalisées sur le terrain ont donné des résultats équivoques. Par exemple, Gibbs et collab. (2019) ont observé que la fréquence du phénotype mélanique de l'écureuil gris est négativement associée à la température, ce qui suggère que les individus mélaniques sont avantagés sous les climats plus froids. Toutefois, Lehtinen et collab. (2020) ont noté une fréquence du phénotype mélanique plus élevée au milieu du gradient latitudinal qu'ils ont étudié à partir des données disponibles sur la plateforme de science participative iNaturalist. Notons que ces données n'ont pas été récoltées systématiquement et sont sujettes à des biais.

Hypothèse de la dérive génétique

Les résultats équivoques des recherches visant à démontrer un avantage sélectif du mélanisme chez l'écureuil gris ont amené certains auteurs à considérer la dérive génétique comme principal facteur expliquant la fréquence des individus mélaniques. La dérive génétique est le phénomène par lequel les fréquences des allèles d'une population donnée varient aléatoirement, et non sous l'action de la sélection naturelle. Dans le cas des mammifères dont la couleur du pelage est déterminée par le gène *Mc1r*, la fréquence des allèles et des phénotypes qui en découlent variera de façon imprévisible si les phénotypes ne procurent pas d'avantages ou de désavantages évolutifs. La dérive génétique a été identifiée comme facteur important pour expliquer les variations géographiques des phénotypes d'autres espèces (McLean et Stuart-Fox, 2014).

Lehtinen et collab. (2020) ont étudié la répartition des écureuils gris mélaniques à différentes échelles spatiales dans l'État de l'Ohio. Pour ce faire, ils ont utilisé des données tirées de iNaturalist et de relevés systématiques menés pendant 8 ans. Ils ont observé une grande variabilité de la fréquence du phénotype mélanique, la répartition de ce dernier représentant une mosaïque plutôt qu'un gradient. Les auteurs concluent que la dérive génétique contribue largement aux variations spatiales de la fréquence des phénotypes de l'écureuil gris.

Discussion

Les recherches menées à ce jour sur les causes du mélanisme chez l'écureuil gris suggèrent que les individus mélaniques sont avantagés en hiver grâce à une thermorégulation plus efficace (Gibbs et collab., 2019; Innes et Lavigne, 1979). Néanmoins, les données analysées par Lehtinen et collab. (2020) montrent qu'il est difficile de prédire la répartition des écureuils mélaniques, un argument en faveur de la dérive génétique.

À ce jour, l'hypothèse du camouflage n'est pas retenue. Il ne faut pas pour autant l'écarter, puisqu'elle n'a pas été testée directement chez l'écureuil gris. Pour ce faire, il faudrait mesurer le taux de prédation en fonction du phénotype et du type d'habitat. Ce type d'étude représente un défi méthodologique considérable, mais non insurmontable, comme l'ont montré des études menées sur d'autres espèces (Harris et collab., 2020; Kiltie, 1992). L'un des principaux arguments en défaveur de l'hypothèse du camouflage demeure

l'important couvert nival associé aux hivers canadiens. En effet, on peut raisonnablement penser que les individus mélaniques ne jouissent pas d'un camouflage intéressant sur un substrat blanc, au contraire. Par contre, l'hétérogénéité des substrats en hiver en milieu urbain pourrait expliquer la fréquence plus élevée des individus mélaniques dans les villes.

L'hypothèse de la thermorégulation n'apparaît pas non plus suffisante. En effet, d'autres espèces de sciuridés arboricoles sont actives toute l'année aux mêmes latitudes que l'écureuil gris et au-delà. C'est le cas de l'écureuil roux (*Tamiasciurus hudsonicus*), du grand polatouche (*Glaucomys sabrinus*) (Naughton, 2016). Comparer la structure des poils des différents phénotypes de l'écureuil gris pourrait apporter des éléments de réponse quant à cette hypothèse (Fratto et Davis, 2011).

Le polymorphisme de couleur est souvent associé à l'hétérogénéité spatiale et temporelle en raison de la diversité des pressions de sélection qu'elle entraîne (Gray et McKinnon, 2007). Chez les populations de proies, par exemple, arborer une diversité de couleurs de pelage évite que les prédateurs ne se spécialisent dans l'identification d'un phénotype donné (Boraty ski et collab., 2014). Ce mécanisme pourrait contribuer à maintenir une diversité de formes chez l'écureuil gris dans l'ensemble de son aire de répartition.

Certains auteurs se sont intéressés aux interactions intraspécifiques entre les phénotypes de l'écureuil gris. Cronk et Palombit (2021) n'ont noté aucune différence d'agressivité entre les phénotypes gris et mélanique. De même, Gustafson et VanDruff (1990) n'ont pas observé qu'un phénotype dominait l'autre dans les agressions aux mangeoires. Les agressions plus fréquentes en milieu urbain seraient dues à une densité accrue davantage qu'au phénotype de couleur (Parker et Nilon, 2008).

Les résultats équivoques présentés dans cette revue de littérature pourraient en partie découler du fait que les phénotypes n'ont pas toujours été comparés de la même manière, ce qui peut mener à des conclusions différentes. Les bases génétiques du mélanisme chez l'écureuil gris indiquent qu'il existe 3 principaux phénotypes : gris, mélanique et intermédiaire (McRobie et collab., 2009). Pourtant, si certains auteurs ont bien considéré ces 3 phénotypes (p. ex., Pasitschniak-Arts et Bendell, 1990), la plupart n'ont tenu compte que de 2 phénotypes : gris et mélanique. Les recherches futures devraient considérer les mêmes phénotypes, c'est-à-dire gris, intermédiaire et noir, pour mieux les comparer et ultimement déterminer si l'un d'eux représente effectivement un avantage. Étudier la répartition et les bases moléculaires d'autres phénotypes comme les leuciques pourrait aussi apporter des éléments de réponse.

Par contrainte méthodologique, la plupart des études sur le mélanisme n'ont testé qu'une seule hypothèse. Il n'est pas exclu que plusieurs facteurs, sélectifs et stochastiques, influencent la répartition des phénotypes de l'écureuil gris à différentes échelles spatiales (Lehtinen et collab., 2020). Par exemple, à l'échelle continentale, le climat pourrait expliquer la fréquence accrue des individus mélaniques au nord, tandis que la dérive génétique pourrait influencer la fréquence

des phénotypes dans des populations à l'échelle locale. Une meilleure connaissance de la fréquence des phénotypes à différentes échelles spatiales devrait permettre d'éclaircir les mécanismes en cause.

Les sciences participatives fournissent l'occasion d'accumuler des quantités importantes de données à grande échelle spatiale et temporelle permettant d'étudier les variations dans les fréquences des phénotypes (Laitly et collab., 2021). L'écureuil gris est l'une des espèces les plus représentées dans les observations soumises à iNaturalist en Amérique du Nord. Par contre, malgré le potentiel des sciences participatives à générer beaucoup de données sur un grand territoire, les phénotypes non dominants risquent d'être surreprésentés (Lehtinen et collab., 2020). Comme il peut être difficile de distinguer les formes intermédiaire et noire sur le terrain ou à partir de photos, les analyses génétiques sont indispensables pour confirmer les gradients dans la fréquence des allèles du gène *Mc1r*. Pour traiter les quantités importantes de données disponibles, l'intelligence artificielle pourrait éventuellement être mise à profit pour déterminer automatiquement le phénotype des individus sur les images partagées.

Finalement, peut-être que le mélanisme chez l'écureuil gris est un trait pléiotropique, c'est-à-dire associé à un autre caractère qui pourrait lui conférer un avantage sélectif. Chez les mammifères, les gènes impliqués dans la couleur du pelage influencent aussi des fonctions physiologiques et comportementales (Ducrest et collab., 2008). Ainsi, la sélection d'un allèle muté du gène *Mc1r* dans un milieu donné pourrait passer par un trait différent, mais associé à la couleur du pelage. Par exemple, Stohart et Newman (2021) ont observé chez l'écureuil gris une association entre le phénotype et le microbiote indépendante de l'environnement. Ces résultats ouvrent la voie à d'autres recherches sur les liens entre le mélanisme et d'autres caractères.

Conclusion

À la lumière des études réalisées à ce jour au sujet du mélanisme chez l'écureuil gris, l'hypothèse de la thermorégulation comme avantage sélectif pour les individus mélaniques est mieux documentée que celle du camouflage. La fréquence élevée des individus mélaniques en milieu urbain est vraisemblablement due à des causes différentes. Dans tous les cas, l'hypothèse de la dérive génétique ne peut être exclue. Plusieurs questions demeurent néanmoins sans réponse, notamment celle du taux de prédation en fonction du phénotype et du type d'habitat. Les plateformes de science participative mettent à disposition des données qui pourraient y répondre. L'écureuil gris est si commun dans le sud du Canada qu'il peut sembler banal, mais il n'a pas encore livré tous ses secrets!

Remerciements

Je remercie Constance Morel, 2 réviseurs anonymes et l'équipe éditoriale du *Naturaliste canadien* pour leurs commentaires et leurs suggestions qui ont contribué à la qualité de cette revue de littérature. ◀

Références

- ALLEN, D.L., 1943. Michigan fox squirrel management. Game Division, Michigan Department of Conservation, Lansing, 404 p.
- BENSON, E., 2013. The urbanization of the eastern gray squirrel in the United States. *Journal of American History*, 100: 691-710. <https://doi.org/10.1093/jahist/jat353>.
- BERTOLINO, S., 2009. Animal trade and non-indigenous species introduction: The world-wide spread of squirrels. *Diversity and Distributions*, 15: 701-708. <https://doi.org/10.1111/j.1472-4642.2009.00574.x>.
- BOHLS, P. et T.J. KOEHNLE, 2017. Responses of eastern gray squirrels (*Sciurus carolinensis*) to predator calls and their modulation by coat color. *American Midland Naturalist*, 178: 226-236. <https://doi.org/10.1674/0003-0031-178.2.226>.
- BONNINGTON, C., K.J. GASTON et K.L. EVANS, 2014. Squirrels in suburbia: Influence of urbanisation on the occurrence and distribution of a common exotic mammal. *Urban Ecosystems*, 17: 533-546. <https://doi.org/10.1007/s11252-013-0331-2>.
- BORATYŃSKI, Z., J.C. BRITO, J.C. CAMPOS, M. KARALA et T. MAPPES, 2014. Large spatial scale of the phenotype-environment color matching in two cryptic species of African desert jerboas (Dipodidae: *Jaculus*). *PLoS One*, 9: e94342. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0094342>.
- CARO, T. et R. MALLARINO, 2020. Coloration in mammals. *Trends in Ecology and Evolution*, 35: 357-366. <https://doi.org/10.1016/j.tree.2019.12.008>.
- CARO, T., H. WALKER, Z. ROSSMAN, M. HENDRIX et T. STANKOWICH, 2017. Why is the panda black and white? *Behavioral Ecology*, 28: 657-667. <https://doi.org/10.1093/beheco/ax008>.
- COSENTINO, B.J. et J.P. GIBBS, 2022. Parallel evolution of urban-rural clines in a widespread mammal. *Scientific Reports*. <https://doi.org/10.1038/s41598-022-05746-2>.
- CREED, W.A. et W.M. SHARP, 1958. Melanistic gray squirrels in Cameron County, Pennsylvania. *Journal of Mammalogy*, 39: 532-537.
- CRELEY, C.M. et A.E. MUCHLINSKI, 2017. Distribution of the eastern gray squirrel (*Sciurus carolinensis*) within California as of 2015. *Bulletin of the Southern California Academy of Sciences*, 116: 204-213. <https://doi.org/10.3160/soca-116-03-204-213.1>.
- CRONK, L. et R. PALOMBIT, 2021. Eastern gray squirrel (*Sciurus carolinensis*) color morphs do not differ in aggressiveness. *Acta Ethologica*, 24: 143-147. <https://doi.org/10.1007/s10211-021-00372-z>.
- DARWIN, C., 1868. The variation of animals and plants under domestication. 1^{re} édition. John Murray, Londres, 411 p.
- DUCREST, A.-L., L. KELLER et A. ROULIN, 2008. Pleiotropy in the melanocortin system, coloration and behavioural syndromes. *Trends in Ecology and Evolution*, 23: 502-510. <https://doi.org/10.1016/j.tree.2008.06.001>.
- FOX, D.L., 1976. Animal biochromes and structural colours: Physical, chemical, distributional and physiological features of coloured bodies in the animal world. University of California Press, Berkeley, Californie, 456 p.
- FRATTO, M.A. et A.K. DAVIS, 2011. Do black-furred animals compensate for high solar absorption with smaller hairs? A test with a polymorphic squirrel species. *Current Zoology*, 57: 731-736. <https://doi.org/10.1093/czoolo/57.6.731>.
- GIBBS, J.P., M.F. BUFF et B.J. COSENTINO, 2019. The biological system — urban wildlife, adaptation, and evolution: Urbanization as a driver of contemporary evolution in gray squirrels (*Sciurus carolinensis*). Dans: HALL, M.H.P. et S.B. BALOGH (édit.). *Understanding urban ecology*. Springer, Cham, Suisse, p. 269-286. https://doi.org/10.1007/978-3-030-11259-2_12.
- GLOGER, C.W.L., 1833. *Das Abändern der Vögel durch Einfluss des Klima's*. Schulz & Co, Breslau, 159 p.
- GONZALES, E.K., 2005. The distribution and habitat selection of introduced Eastern Grey Squirrels, *Sciurus carolinensis*, in British Columbia. *The Canadian Field-Naturalist*, 119: 343-350. <https://doi.org/10.22621/cfn.v119i3.143>.

- GRAY, S.M. et J.S. MCKINNON, 2007. Linking color polymorphism maintenance and speciation. *Trends in Ecology and Evolution*, 22 : 71-79. <https://doi.org/10.1016/j.tree.2006.10.005>.
- GUSTAFSON, E.J. et L.W. VANDRUFF, 1990. Behavior of black and grey morphs of *Sciurus carolinensis* in an urban environment. *American Midland Naturalist*, 123 : 186-192. <https://doi.org/10.2307/2425772>.
- HARRIS, R.B., K. IRWIN, M.R. JONES, S. LAURENT, R.D.H. BARRETT, M.W. NACHMAN, J.M. GOOD, C.R. LINNEN, J.D. JENSEN et S.P. PFEIFER, 2020. The population genetics of crypsis in vertebrates: Recent insights from mice, hares, and lizards. *Heredity*, 124 : 1-14. <https://doi.org/10.1038/s41437-019-0257-4>.
- INATURALIST, 2021. Observations de *Sciurus carolinensis* sur la côte ouest de l'Amérique du Nord. Disponible en ligne à : https://www.inaturalist.org/observations?nelat=50.70033096023234&nelng=-107.960580090461&place_id=any&subview=map&swlat=42.41377528991204&swlng=-135.755990246711&taxon_id=46017. [Visité le 2021-07-03].
- INNES, S. et D.M. LAVIGNE, 1979. Comparative energetics of coat colour polymorphs in the eastern grey squirrel, *Sciurus carolinensis*. *Canadian Journal of Zoology*, 57 : 585-592.
- KILTIE, R.A., 1989. Wildfire and the evolution of dorsal melanism in fox squirrels *Sciurus niger*. *Journal of Mammalogy*, 70 : 726-739.
- KILTIE, R.A., 1992. Tests of hypotheses on predation as a factor maintaining polymorphic melanism in coastal-plain fox squirrels (*Sciurus niger* L.). *Biological Journal of the Linnean Society*, 45 : 17-37.
- KILTIE, R.A. et A.F. LAINE, 1992. Visual textures, machine vision and animal camouflage. *Trends in Ecology and Evolution*, 7 : 163-166.
- KOPROWSKI, J., 1991. Mixed-species mating chases of fox squirrels and eastern gray squirrels. *The Canadian Field-Naturalist*, 105 : 117-118.
- LAITLY, A., C.T. CALLAGHAN, K. DELHEY et W.K. CORNWELL, 2021. Is color data from citizen science photographs reliable for biodiversity research? *Ecology and Evolution*, 11 : 4071-4083. <https://doi.org/10.1002/ece3.7307>.
- LEHTINEN, R.M., B.M. CARLSON, A.R. HAMM, A.G. RILEY, M.M. MULLIN et W.J. GRAY, 2020. Dispatches from the neighborhood watch: Using citizen science and field survey data to document color morph frequency in space and time. *Ecology and Evolution*, 10 : 1526-1538. <https://doi.org/10.1002/ece3.6006>.
- MCLEAN, C.A. et D. STUART-FOX, 2014. Geographic variation in animal colour polymorphisms and its role in speciation. *Biological Reviews*, 89 : 860-873. <https://doi.org/10.1111/brv.12083>.
- MCRORBIE, H., A. THOMAS et J. KELLY, 2009. The genetic basis of melanism in the gray squirrel (*Sciurus carolinensis*). *Journal of Heredity*, 100 : 709-714. <https://doi.org/10.1093/jhered/esp059>.
- MERRICK, M.J., K.L. EVANS et S. BERTOLINO, 2016. Urban grey squirrel ecology, associated impacts, and management challenges. Dans : SHUTTLEWORTH, C., P. LURZ et J. GURNELL (édit.). *The grey squirrel: Ecology and management of an invasive species in Europe*. European Squirrel Initiative, Stoneleigh Park, Warwickshire, p. 57-77.
- NAUGHTON, D., 2016. Histoire naturelle des mammifères du Canada. Éditions Michel Quintin, Waterloo, Québec, 858 p.
- PARKER, T.S. et C.H. NILON, 2008. Gray squirrel density, habitat suitability, and behavior in urban parks. *Urban Ecosystems*, 11 : 243-255. <https://doi.org/10.1007/s11252-008-0060-0>.
- PASITSCHNIAK-Arts, M. et J.F. BENDELL, 1990. Behavioural differences between locally recruiting and dispersing gray squirrels, *Sciurus carolinensis*. *Canadian Journal of Zoology* 68 : 935-941.
- PERKINS, E.C., 2010. Kent state's unofficial mascot to celebrate 50 years on campus. elnside. Disponible en ligne à : <http://inside.kent.edu/Management%20Update%20Archive/einside/articledisplay839b.html?newsitem=AFEF95B8-A666-9B52-8E02ECBC671F6BB2>. [Visité le 2021-07-03].
- PRESCOTT, J., 2011. « Rencontres du troisième type » : la cohabitation des humains et des mammifères sauvages au Québec. *Le Naturaliste canadien*, 135 (2) : 82-88.
- RHOADS, S.N., 1903. *The mammals of Pennsylvania and New Jersey*. Publication privée, Philadelphie, Pennsylvanie, 266 p.
- ROBERT, F.A. et C.A. CHADWICK, 2012. What makes a species synurbic? *Applied Geography*, 32 : 514-521. <https://doi.org/10.1016/j.apgeog.2011.06.013>.
- ROBERTSON, G.I., 1973. Distribution of color morphs of *Sciurus carolinensis* in eastern North America. Mémoire de maîtrise, Université Western Ontario, London, 78 p.
- SCHORGER, A.W., 1949. Squirrels in early Wisconsin. *Transactions of the Wisconsin Academy of Sciences, Arts, and Letters*, 39 : 195-247.
- SQUIRRELMAPPER, 2019. Update-December 2019. Disponible en ligne à : <https://squirrelmapper.org/results.html>. [Visité le 2021-07-03].
- STEELE, S.M.A. et J.L. KOPROWSKI, 2001. *North American tree squirrels*. Smithsonian Institution Press, Washington, D.C., 224 p.
- STOTHART, M.R. et A.E.M. NEWMAN, 2021. Shades of grey: Host phenotype dependent effect of urbanization on the bacterial microbiome of a wild mammal. *Animal Microbiome*, 3 : 46. <https://doi.org/10.1186/s42523-021-00105-4>.
- THORINGTON, Jr., R.W., J.L. KOPROWSKI, M.A. STEELE et J.F. WHATTON, 2012. *Squirrels of the world*. John Hopkins University Press, Baltimore, Maryland, 472 p.



Une nouvelle espèce de champignon proche de *Inocybe curvipes* découverte au Québec: *Inocybe squalida* sp. nov. (Inocybaceae, Agaricales)

Claude Kaufholtz-Couture et Pierre-Arthur Moreau

Résumé

Le genre *Inocybe* regroupe plusieurs espèces de champignons réparties sur l'ensemble du globe, en particulier dans les régions tempérées et boréales, et leur identification est notoirement difficile. *Inocybe squalida* C. Kaufholtz-Couture sp. nov. a été découvert au Québec lors d'inventaires de la biodiversité. Ses caractéristiques morphologiques en font un représentant typique du genre *Inocybe*: macroscopiquement, on note un pileus dissocié en petites squames et méchules, des lames aux contours lamellaires arrondis, sinués à émarginés, jaunâtres devenant brun-olive par les spores, une absence de noircissement du stipe, une odeur spermatique typique du genre; au microscope, on observe des cystides hyméniales caractéristiques (à paroi épaisse et avec des cristaux d'oxalate de calcium au sommet) et des basidiospores brunes, gibbeuses à silhouette triangulaire, comparables à celles d'une espèce commune, *Inocybe curvipes*, et d'espèces voisines moins connues. Après une revue de la littérature canadienne et mondiale, les auteurs ont pu confirmer *Inocybe squalida* comme nouvelle espèce pour la science grâce à des analyses moléculaires. Ils présentent une description détaillée de l'espèce accompagnée de photographies et le résultat de l'analyse moléculaire du marqueur ITS sous forme d'arbre phylogénétique. Ils discutent ensuite des affinités morphologiques et phylogénétiques de l'espèce.

MOTS-CLÉS: Agaricales, marqueur ITS, phylogénie, taxonomie

Abstract

Inocybe is a large genus of fungi occurring across the globe, particularly in temperate and boreal regions. The identification of many of the species is notoriously difficult. *Inocybe squalida* C. Kaufholtz-Couture sp. nov. was discovered during biodiversity surveys in Québec (Canada). Its morphological characteristics and spermatoid odour are typical of those of the genus *Inocybe*. Macroscopic characteristics include a pileus dissociated into small scales and fibrils. The lamellae, which have a rounded, sinuate to emarginate insertion, are yellowish at first, becoming olive brown due to the presence of spores. The stipe is non-darkening. Microscopic characteristics include hymenial cystidia (thick-walled sterile cells with apical crystals of calcium oxalate) and brown, triangular-shaped gibbose basidiospores. These are similar to those of the common species, *Inocybe curvipes*, and to those of lesser-known related species. A review of the Canadian and world literature, together with support from molecular analyses, confirm that *Inocybe squalida* is a species new to science. A detailed description of the species is provided, along with photographs, results of the molecular analysis of the ITS marker illustrated by a phylogenetic tree, and a discussion on its morphological and phylogenetic affinities.

KEYWORDS: Agaricales, ITS marker, phylogeny, taxonomy

Introduction

Au sein du règne fongique, le genre *Inocybe* appartient à la famille des *Inocybaceae* (Basidiomycota), définie par des basidiomes agaricoïdes, formant des basidiospores brunes, lisses et non porées, par un chapeau généralement conique et fibrilleux ou squamuleux, par la présence de cystides ou de paracystides¹ (éléments stériles de l'arête des lames; Kuyper, 1986), et par un mode de vie ectomycorhizien (Heim, 1931; Singer, 1986). Bien que présentes dans les régions tropicales, les espèces du genre *Inocybe* sont surtout abondantes dans les zones tempérées, boréales et arctiques.

Ce genre a été récemment révisé par Matheny et collab. (2020), qui en ont exclu les espèces dépourvues de lamprocystides, à présent reclassées dans les genres *Auritella*, *Mallochybe*, *Inosperma* et *Pseudosperma*. Malgré cette amputation d'environ 15 % des espèces originelles, le genre *Inocybe* reste l'un des genres les plus diversifiés au sein des Agaricomycètes, avec plus de 850 espèces recensées dans le monde (Matheny et collab., 2020), et tout particulièrement en Europe, où les publications spécialisées sur ce genre sont innombrables.

Claude Kaufholtz-Couture, chercheur indépendant, directeur de *Fungiquebec.ca*.

kaufholtzcoutureclaud@gmail.com

Pierre-Arthur Moreau, Faculté de pharmacie de Lille, Équipe d'accueil 4515 (LGCgE), Université de Lille, 3 rue du Pr Laguesse, F-59000 Lille, France.

1. Les cystides sont des cellules stériles à paroi épaisse et formant des cristaux d'oxalate de calcium au sommet, appelées « lamprocystides métuloïdes ». Les paracystides s'en distinguent par une paroi fine et sans cristaux.

Kropp et Matheny (2004) observaient qu'au contraire de l'Europe, l'Amérique du Nord n'avait fait l'objet que de travaux partiels, surtout concentrés sur la côte ouest des États-Unis. Les mêmes auteurs montraient aussi, à travers la révision approfondie du groupe de l'*Inocybe chelanensis* Stuntz, comme auparavant avec le groupe de l'*Inocybe lanuginosa* (Matheny et Kropp, 2001) puis avec celui de l'*Inocybe splendens* (Kropp et collab., 2010), que chaque petit groupe d'espèces devait être analysé minutieusement, en comparant non seulement les espèces américaines, mais aussi les espèces européennes et asiatiques. Au Québec et dans les provinces maritimes, Fungiquebec² ne recense que 73 espèces pour ce genre, ce qui semble peu en regard des quelque 250 espèces décrites pour l'Amérique du Nord. Ce qui justifie de s'intéresser particulièrement à ce genre, surtout avec l'apport des outils de la biologie moléculaire utilisés dans les travaux précités.

À l'occasion d'une campagne d'inventaire de la biodiversité du territoire de la rivière des Roches, l'un de nous (C. K.-C.) a pu observer à plusieurs reprises une espèce encore inédite, dont les caractères morphologiques et microscopiques suggèrent une parenté avec le groupe d'*I. chelanensis*, révisé par Kropp et Matheny (2004), et particulièrement à 2 espèces courantes et cosmopolites : *I. curvipes* P. Karst. et *I. lacera* (Fr.) P. Kumm. Nous présentons ici cette espèce nommée *Inocybe squalida*, en décrivant et en illustrant l'ensemble de ses caractères morphologiques, microscopiques et phylogénétiques.

Matériel et méthodes

Collectes sur le terrain

Les prospections ont été effectuées sur le territoire de la rivière des Roches de 2016 à 2018 dans le cadre d'un inventaire de la biodiversité visant à étudier les champignons supérieurs de cette zone (particulièrement le genre *Inocybe*). Cette rivière est un affluent de la rivière du Berger et coule dans la ville de Québec, dans la région de la Capitale-Nationale. Prenant sa source dans le lac des Roches, elle a une longueur d'environ 5 km.

Dans le contexte d'une étude sur le sujet réalisée en 2018-2019 (*Inocybe of Quebec*³), en collaboration avec la Fungal Diversity Survey (FunDiS), une dizaine de spécimens récoltés ont été photographiés, prélevés et rapportés, puis préparés pour la sporulation et la déshydratation. Ensuite, un prélèvement de tissus a été fait dans les lames de l'un des spécimens de la récolte cKc0641; une partie du pileus a été placée dans une éprouvette pour l'envoi dans un laboratoire en vue d'une étude de l'ADN en 2019.

Descriptions

Les observations macroscopiques ont été effectuées sur des spécimens frais (figure 1), complétées par une description microscopique des basidiospores, de l'hyménium, du pileipellis et du stipitipellis. Les observations microscopiques ont été réalisées dans l'eau glycinée (solution aqueuse à 20 %) et dans l'ammoniaque (solution aqueuse à 10 %). Les mesures sporales

2. <https://www.fungiquebec.ca/>

3. <https://mycomap.com/projects/Inocybe-of-quebec>



Photo : C. Kaufholtz-Couture, 2016

Figure 1. Carpophores de l'*Inocybe squalida* C. Kaufholtz-Couture sp. nov. (cKc0556).

(sur 30 spores issues d'une sporée, montées sur lame dans l'eau glycinée à 20 %) ont été prises avec un oculaire gradué, afin de déterminer le quotient sporal Q (longueur/largeur).

Analyses moléculaires

Le séquençage de la région ITS de l'ADN ribosomal (ITS1, 5.8S et ITS2) a été réalisé en 2019 au laboratoire d'analyse génétique des champignons du professeur Todd Osmundson, à l'Université du Wisconsin. La séquence générée par la récolte QFB 32751 (cKc0641) a été comparée à celles disponibles dans les bases de séquences publiques GenBank⁴ et UNITE⁵ par la fonction BLAST. Parmi ces résultats, 56 séquences ont été sélectionnées, téléchargées et alignées avec la précédente avec le logiciel libre BioEdit (© T. Hall, 2009). L'alignement a été soumis à une analyse par maximum de vraisemblance (ML) sur le portail *phylogeny.lirmm.fr* (Dereeper et collab., 2008), d'après les paramètres par défaut du menu « one click » (analyse par PhyML 3.0, modèle de substitution : HKY85, test aLRT : SH-like; Guindon et collab. 2010). Le résultat a été visualisé comme un phylogramme avec TreeDyn 198.3 sur le même portail. Deux séquences représentant *I. lanuginosa* et *Inocybe teratargus* ont été désignées comme groupe externe de référence (*outgroup*) d'après Kropp et Matheny (2004). L'arbre phylogénétique définitif a été édité avec le logiciel libre Inkscape 1.0.

Résultats

Taxonomie

Inocybe squalida C. Kaufholtz-Couture sp. nov.

Mycobank 839100.

Étymologie : du latin *squalidus* signifiant d'aspect sale ou sali.

4. www.ncbi.nlm.nih.gov/genbank

5. unite.ut.ee

Diagnose

Inocybe squalida diffère d'*I. curvipes* par des basidiomes de petite taille, à chapeau mesurant 8-15 mm de diamètre, brun à brun-rouge avec de nombreuses écailles noirâtres vers le centre, des lames jaune crème à l'état jeune et un pied non noircissant; spores gibbeuses, mesurant 10,4-13 µm × 6-6,9 µm en moyenne; lamprocystides abondantes sur l'arête surtout fusiforme, à paroi incolore épaisse jusqu'à 4 µm. L'espèce croît sur des sols calcaires boueux, entourée de *Fagus grandifolia* et de *Betula* spp.

Diagnosis*

Inocybe squalida differs from *I. curvipes* by smaller basidiomata (8-15 mm in diameter), a brown to reddish-brown pileus with numerous blackish scales towards the disc, cream-yellow lamellae when young and a non-darkening stipe; spores gibbose, triangular in front view, measuring on average 10.4-13 µm × 6-6.9 µm; lamprocystidia abundant on edges, mostly fusiform, with a colourless wall up to 4 µm thick. The species grows on muddy calcareous soil, under *Fagus grandifolia* and *Betula* spp.

* La publication d'une diagnose en anglais, ou sinon, en latin, est une obligation du Code de nomenclature en vigueur pour les Fungi (https://www.iapt-https://www.iapt-taxon.org/nomen/pages/main/art_39.html).

Holotype

Canada, Québec, rivière des Roches, sous hêtre à grandes feuilles (*Fagus grandifolia*) avec bouleau jaune (*Betula alleghanensis*) et bouleau à papier (*Betula papyrifera*), 2017, leg. C. Kaufholtz-Couture, herb. QFB 32751 (isotype dans l'herbier privé C. Kaufholtz-Couture, coll. cKc0641).

Autres récoltes conservées: herbier privé C. Kaufholtz-Couture, cKc0556 (2016); cKc0624 (2017); cKc0638 (2017); cKc0641 (2017).

Écologie

Pour le moment, nous ne connaissons qu'une station où pousse cette espèce (46° 54' 15,62" N., 71° 17' 04,38" O.). L'habitat dans lequel les carpophores ont été trouvés est un milieu densément peuplé de hêtres à grandes feuilles accompagnés de quelques bouleaux jaunes et bouleaux à papier. Le champignon se trouvait sur un substrat calcaire, dans des ornières, le long d'un sentier pédestre boueux. Les récoltes (3 septembre 2016 et 20 juillet 2017), dans l'un des chemins pédestres de la rivière des Roches, montrent que le champignon peut pousser sur un substrat fortement perturbé. Son mode de croissance est dispersé à grégaire.

Phénologie

Les carpophores ont été observés de juillet à septembre.

Description macroscopique (figure 1)

Piléus (diamètre mesurant de 8 à 15 mm) plus ou moins conique au début, convexe à étalé, légèrement déprimé, et plus ou moins mamelonné; revêtement fibrilleux-squamuleux, plus ou moins méchuleux vers le centre, plus ou moins hérissé, de couleur brun à brun rougeâtre, plus foncé au centre; marge non appendiculée ou très fugacement.

Lames: 15-25 avec 1 à 3 lamellules par lame, émarginées à sinuées, espacées à subespacées, larges, de couleur crème jaunâtre, devenant brunes avec l'âge; arête blanchâtre.

Stipe mesurant 13-19 mm de longueur sur 1-2 mm de diamètre, cylindrique, plein, subbulbeux, légèrement radicant à la base, brun rougeâtre pâle, avec de petites fibrilles blanchâtres à l'apex; cortine blanchâtre présente sur les jeunes sujets.

Chair brun rougeâtre pâle. Odeur légèrement spermatique (pipéridine) dans les lames; saveur identique.

Sporée brune.

Description microscopique (figures 2 et 3)

Basidiospores de type goniosporé, subcylindracées, subamygdaliformes à lacéroïdes, parfois subrectangulaires à rectangulaires, avec apex subconique en vue frontale, à noduleuses anguleuses vues de profil, majoritairement pentagonales rarement hexagonales, à paroi mince, avec petit appendice hilare, à contenu uniguttulé, brun pâle à plus ou moins brun rougeâtre dans l'eau glycinée 20%, sans réaction dans le melzer, non cyanophiles, mesurant (9,5) 10,4-13 (15,5) µm × (5,8) 6-6,9 (7,1) µm⁶;

Q (quotient sporal) = (1,6) 1,7-2,0 (2,6); Me (mesure moyenne) = 11,9 µm × 6,4 µm; Qe (volume sporique) = 1,9.

Basides claviformes à cylindriques, tétrasporiques, bouclées 31,0-35,0 µm × 9,5-11,0 µm.

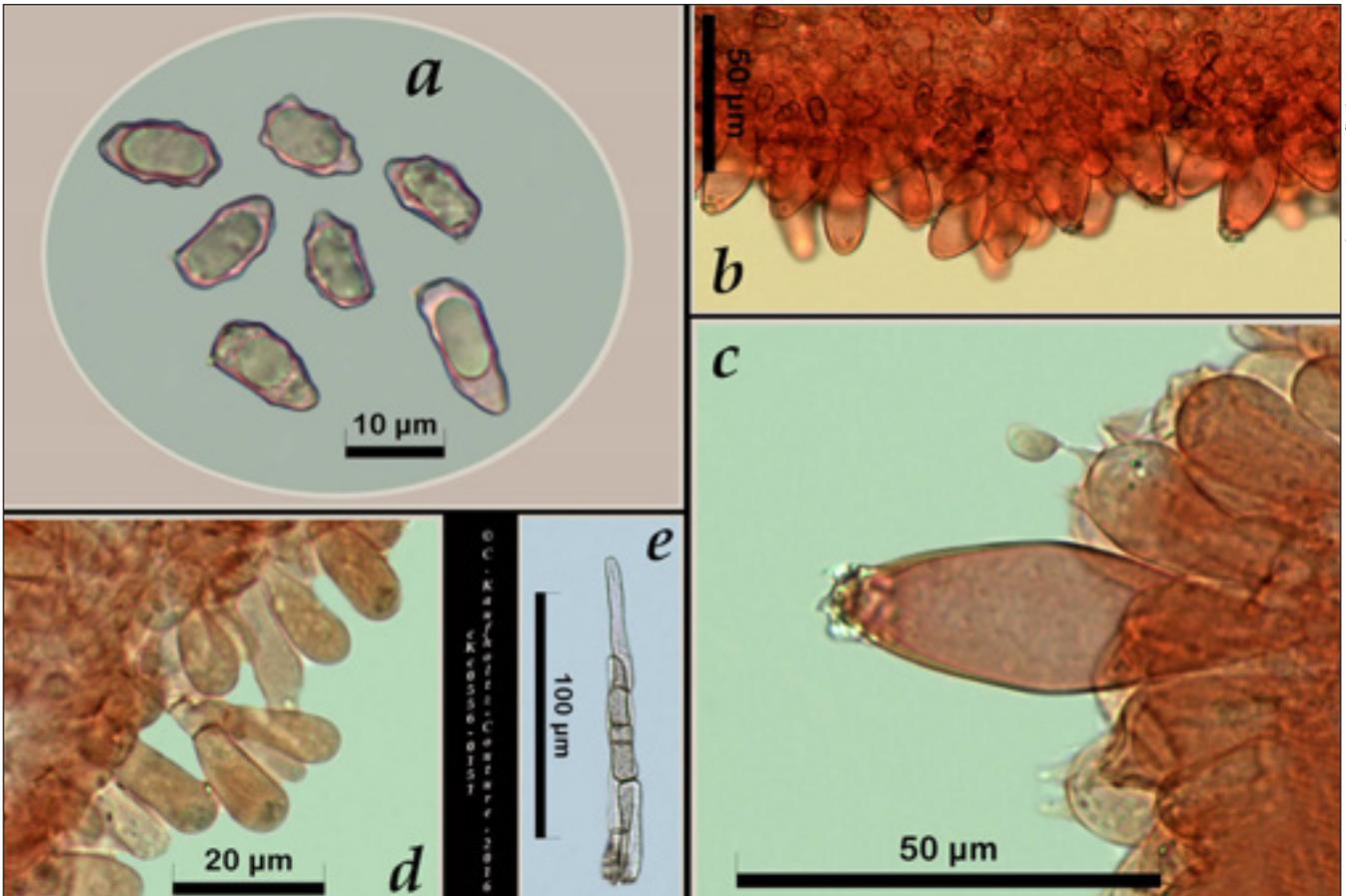
Paracystides, elliptiques à ovoïdes, courtement piriformes à piriformes, subcylindriques (14) 15,7-20,1 (25) µm × (6,1) 6,7-10,6 (11,4) µm.

Cheilolamprocystides (Cléménçon, 2012) abondantes, mesurant (35,6) 37,8-46,0 (53,6) µm × (15,6) 15,8-18,7 (21,3) µm, largement fusiformes, à paroi fine à épaisse (1,0-4,0 µm); cristaux d'oxalate de calcium très peu nombreux à l'apex, parfois absents; réaction ammoniac-négative (AN-) dans l'ammoniac à 10%.

Pleurolamprocystides occasionnelles, mesurant (55,6) 55,8-59,2 (59,6) µm × (16,1) 16,3-19,4 (22) µm, largement fusiformes, à paroi moyenne à épaisse (2,0-3,7 µm); réaction ammoniac-négative (AN-) dans l'ammoniac 10%; cristaux d'oxalate de calcium plus abondants que sur les cheilocystides.

Caulocystides absentes en deçà de la mi-hauteur du stipe, remplacées par des éléments terminaux des hyphes; les caulocystides sommitales sont occasionnelles et forment

6. Pour toutes les mesures présentées dans la section « Description microscopique », les valeurs entre parenthèses représentent les valeurs extrêmes minimales et maximales, alors que l'intervalle correspond à la valeur du 2^e et du 9^e décile des mesures obtenues, respectivement (soit l'intervalle contenant 80% des valeurs mesurées).



Photos : C. Kaufholtz-Couture

Figure 2. Planche micrographique : *Inocybe squalida* C. Kaufholtz-Couture sp. nov. (cKc0556) a) basidiospores (eau glycinée) 100×; b) arête des lames avec cheilocystides (rouge Congo ammoniacal) plan transversal, 40×; c) pleurolamprocystide et basides (rouge Congo ammoniacal) plan transversal, 100×; d) paracystides (cellules marginales) de l'arête (rouge Congo ammoniacal) plan transversal, 100×; e) hyphes terminales du pileipellis, plan transversal, 40×.

2 types : 1) type métuloïde : fusiformes à fusiformes ventrues, avec peu ou sans cristaux d'oxalate de calcium, mesurant $38,5-45,6 \mu\text{m} \times 12-16,9 \mu\text{m}$; 2) type cylindrique claviforme : parfois en faisceaux, ressemblant davantage à des terminaisons d'hyphes, à apex parfois subcapité, mesurant $(32,6) 39,1-52 (58,7) \mu\text{m} \times (6,2) 6,4-8,4 (9,2) \mu\text{m}$.

Trame lamellaire parallèle, formée d'hyphes de $5-14 \mu\text{m}$ de diamètre.

Pileipellis formé d'un suprapellis en cutis avec des éléments trichodermiques, avec hyphes septées et bouclées fasciculées et agglomérées à leur sommet ; éléments terminaux cylindriques caténulés, à pigment brun rouille à brun rougeâtre, mesurant $9,8-55,1 \mu\text{m} \times 2,0-10,3 \mu\text{m}$.

Les réactions macrochimiques sont les suivantes : (Paradiméthylaminobenzaldéhyde ou P.D.A.B.) = 0 ; lames deviennent rose pourpre faible (présence d'indole).

Discussion

Inocybe squalida est une petite espèce difficilement repérable sur le terrain. Nous avons soumis nos observations (figures 1-3) à plusieurs spécialistes du genre, car nous soupçonnions qu'il s'agissait d'une espèce inédite.

Dans une communication du 28 septembre 2017, le mycologue hollandais T. W. Kuyper nous indique :

The macroscopy looks curious indeed — but the microscopy would fit with I. curvipes; I. rennyi (which is likely an extreme form or a variety under that species). I have not seen specimens that were so scaly on the cap and also seemed to have some scales on the stipe. Also, the size is very small for I. curvipes, so I guess this may be some unknown (to me) North American species⁷.

7. La macroscopie paraît assurément curieuse, mais la microscopie correspondrait à *I. curvipes* ou à *I. rennyi* (qui est probablement une forme extrême ou une variété de cette espèce). Je n'ai jamais vu de spécimens qui soient aussi écailleux sur le chapeau et qui semble également écailleux sur le pied. De plus, la taille est très petite pour *I. curvipes* ; je présume donc qu'il peut s'agir d'une espèce nord-américaine inconnue (de moi). [Traduction des auteurs]

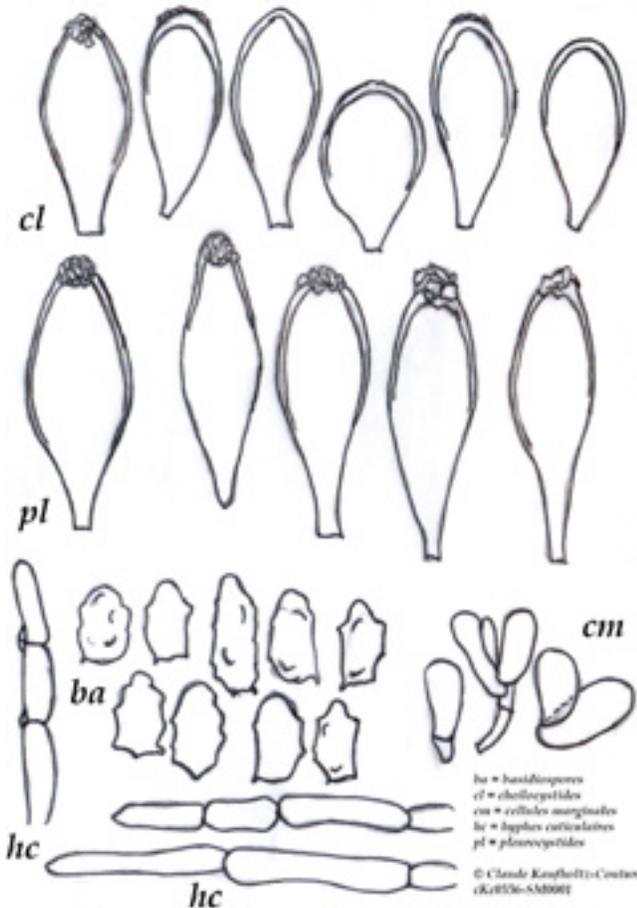


Figure 3. Schéma des caractéristiques microscopiques : *Inocybe squalida* C. Kaufholtz-Couture sp. nov.

Pour sa part, le spécialiste américain P. Brandon Matheny (communication du 30 juin 2019) nous indique, avec l'étude de la séquence ITS :

*One could argue that yes, the ITS differentiation would support recognition of your single sample. [...] Morphologically, the fruit bodies look a little different than typical curvipes, and they don't resemble lacera*⁸.

En effet, par ses basidiospores anguleuses et ses lamprocystides clavées sans col (figures 2 et 3), ainsi qu'en raison de la quasi-absence de caulocystides en dehors de l'apex, *Inocybe squalida* évoque fortement *I. curvipes*, une espèce cosmopolite et très polymorphe (Bon, 1998; Kropp et Matheny, 2004). Toutefois, comme le soulignent nos confrères, *I. squalida* s'en distingue par les écailles épineuses au centre du chapeau (*I. curvipes* présente un revêtement plutôt apprimé et très fibrilleux), des lames jaunâtres (dépourvues de tons de jaune chez *I. curvipes*) et par un pied entièrement blanchâtre et non noircissant, tandis qu'*I. curvipes* présente un noircissement prononcé du pied depuis la base avec l'âge (tableau 1).

L'analyse phylogénétique (figure 4) confirme la parenté avec *Inocybe curvipes* suggérée par la microscopie : le clade formé par l'ensemble *I. lacera*/*I. curvipes* se divise en 2 lignées bien distinctes, l'une rassemblant les taxons à spores non ou peu anguleuses (« lacéroïdes »), soit *I. lacera* et ses variétés : *I. impexa* (Lasch) Kuyper (= *I. maritima* P. Karst.) et *I. pluppiana* Bandini et collab. (Bandini et collab., 2020) ; l'autre regroupant les taxons à spores majoritairement gibbeuses (goniosporées) : *I. curvipes* et *I. polytrichi-norvegici* Kühner (Kühner, 1988). *I. squalida* occupe une position basale dans le clade *Curvipes*, au sein duquel se trouve également un groupe de séquences identifiées « *Inocybe lacera* » (« cf. *lacera* » sur la figure 4).

Tableau 1. Comparaison des caractéristiques macroscopiques de l'*Inocybe curvipes* et de l'*Inocybe squalida*.

| | <i>Inocybe curvipes</i> | | | <i>Inocybe squalida</i> | | |
|---------------|--|---|---|--|--|---|
| | Dimensions | Aspect | Couleur | Dimensions | Aspect | Couleur |
| Pileus | Diamètre : 30-70 mm | Tomenteux, soyeux, laineux, à squames pelucheuses | Brun châtain à brun fauvâtre | Diamètre : 8-15 mm | Fibrilleux, squamuleux à ± méchuleux à hérissé | Brun à brun rougeâtre, noirâtre au centre |
| Lames | 30-45 lames atteignant le pied | Adnées à adnexées | Blanchâtres au début, brun-beige | 15-25 lames atteignant le pied | Émarginées à sinuées | Blanchâtres au début, puis crème jaunâtre |
| Stipe | Longueur : 20-80 mm Diamètre : 3-7 mm | Strié longitudinalement, fibrilleux-pelucheux Base égale à subbulbeuse | Blanchâtre à beige, devenant brun rougeâtre ou gris-noir depuis la base | Longueur : 13-19 mm Diamètre : 1-2 mm | Strié de petites fibrilles Base subbulbeuse | Blanchâtre à l'apex ; brun jaunâtre en dessous ; pas de noircissement |
| Chair | | | Blanchâtre, gris-brun à brun purpurin dans le pied | | | Brun rougeâtre |

8. On peut en effet penser que les différences obtenues avec [le marqueur] ITS soutiennent la singularité de votre unique échantillon [...]. Morphologiquement les carpophores paraissent un peu différents des [récoltes] typiques d'*I. curvipes*, mais ils ne ressemblent pas à *I. lacera*. [Traduction des auteurs]

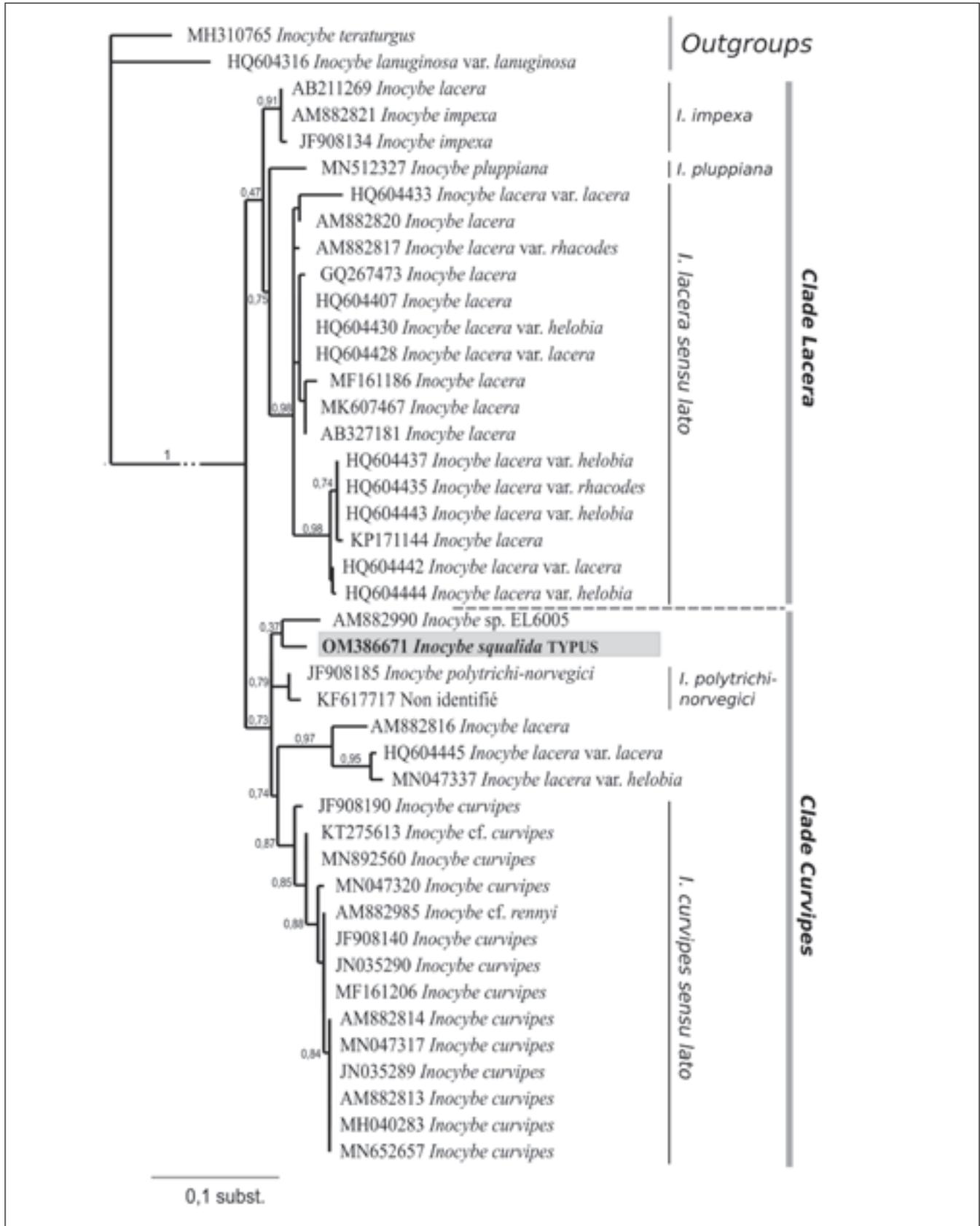


Figure 4. Arbre phylogénétique de la région ITS de l'ADN ribosomal (maximum de vraisemblance) du clade *Inocybe lacera*/*Inocybe curvipes*, montrant la position relative de l'*Inocybe squalida* sp. nov. au sein du genre *Inocybe*.

Ceci laisse supposer que les spores de ces récoltes, majoritairement arctiques-alpines, n'étaient pas suffisamment gibbeuses pour être rapprochées d'*I. curvipes* par leurs récolteurs.

Le polymorphisme des spores de l'*Inocybe lacera* a été souligné par de nombreux auteurs (Bon, 1998; Favre, 1955; Kühner, 1988), la grande proximité des groupes d'*I. lacera* et d'*I. curvipes* et leur intrication à travers le clade « cf. *lacera* » confirme l'instabilité du caractère lisse ou gibbeux des spores dans cet ensemble, comme Kropp et Matheny (2004) l'avaient déjà souligné dans leur étude du groupe d'*I. chelanensis*. La position basale d'*I. squalida* dans cet ensemble suggère que les spores « lacéroïdes » ont évolué à partir des spores gibbeuses de type *curvipes*, et que le noircissement du pied, caractéristique commune à l'ensemble de ce groupe, sauf *I. squalida*, serait un bon caractère de reconnaissance de notre espèce *in situ*.

Cette étude démontre la grande parenté entre *I. curvipes* et *I. squalida* au sein du groupe *lacera*. Elle montre aussi que *I. squalida* représente une espèce à caractère ancestral (position basale dans l'arbre phylogénétique) de ce groupe, avec comme caractéristiques notables l'absence de noircissement du pied, le chapeau écaillé et la couleur jaune dominante. Cette découverte ajoute un élément nouveau à la biodiversité, cette espèce sera sans doute retrouvée dans d'autres lieux analogues, en même temps qu'elle ajoute une pièce au grand « puzzle » de l'arbre évolutif des champignons.

Remerciements

Nous tenons à remercier chaleureusement Thomas W. Kuyper (Université de Wageningen, Pays-Bas) et P. Brandon Matheny (Université du Tennessee, États-Unis) pour leur expertise sur les récoltes; la Fungal Diversity Survey (FunDiS) et son projet de séquençage sous le titre: *Inocybe of Quebec*. Remerciements à l'équipe du *Naturaliste canadien*: Denise Tousignant, rédactrice en chef, Martin Lavoie, rédacteur en chef adjoint et Stéphanie Pellerin, rédactrice adjointe, pour leurs judicieux conseils à la préparation finale de l'article; aux réviseurs scientifiques anonymes ainsi qu'aux autres membres de l'équipe éditoriale de la revue. ◀

Références

- BANDINI, D., B. OERTEL, C. SCHÜSSLER et U. EBERHARDT, 2020. Noch mehr Risspilze: Fünfzehn neue und zwei wenig bekannte Arten der Gattung *Inocybe*. *Mycologia Bavarica*, 20: 13-101.
- BON, M., 1998. Clé monographique du genre *Inocybe* (Fr.) Fr. (3^e partie: sect. *Clypeus*, espèces gibbosporées). *Documents Mycologiques*, 28 (111): 1-45.
- CLÉMENÇON, H., 2012. *Cytology and plectology of the Hymenomycetes*. 2^e édition révisée. J. Cramer, Stuttgart, 520 p.
- DEREEPER, A., V. GUIGNON, G. BLANC, S. AUDIC, S. BUFFET, F. CHEVENET, J.-F. DUFAYARD, S. GUINDON, V. LEFORT, M. LESCOT, J.-M. CLAVERIE et O. GASCUEL, 2008. Phylogeny.fr: Robust phylogenetic analysis for the non-specialist. *Nucleic Acids Research*, 36 (Issue suppl_2): W465-W469. <https://doi.org/10.1093/nar/gkn180>.
- FAVRE, J., 1955. Les champignons supérieurs de la zone alpine du Parc national Suisse. *Ergebnisse der Wissenschaftlichen Untersuchungen des Schweizerischen Nationalparks*, 5: 1-212.
- GUINDON, S., J.-F. DUFAYARD, V. LEFORT, M. ANISIMOVA, W. HORDIJK et O. GASCUEL, 2010. New algorithms and methods to estimate maximum-likelihood phylogenies: Assessing the performance of PhyML 3.0. *Systematic Biology*, 59 (3): 307-321. <https://doi.org/10.1093/sysbio/syq010>.
- HEIM, R., 1931. Le genre *Inocybe*: précédé d'une introduction générale à l'étude des agarics ochrosporés. *Encyclopédie mycologique* vol. 1, P. Lechevalier et Fils, Paris, 429 p.
- KROPP, B.R. et B.P. MATHENY, 2004. Basidiospore homoplasy and variation in the *Inocybe chelanensis* group in North America. *Mycologia*, 96 (2): 295-309. PMID: 21148856.
- KROPP, B.R., P.B. MATHENY et S.G. NANAGYULYAN, 2010. Phylogenetic taxonomy of the *Inocybe splendens* group and evolution of supersection "Marginatae". *Mycologia*, 102 (3): 560-573. <https://doi.org/10.3852/08-032>.
- KÜHNER, R., 1988. Diagnoses de quelques nouveaux *Inocybes* récoltés en zone alpine de la Vanoise (Alpes françaises). *Documents Mycologiques*, 19 (74): 1-27.
- KUYPER, T.W., 1986. A revision of the genus *Inocybe* in Europe. I. Subgenus *Inosperma* and the smooth-spored species of subgenus *Inocybe*. *Persoonia supplement*, 3: 1-247.
- MATHENY, P.B., A.M. HOBBS et F. ESTEVE-RAVENTÓS, 2020. Genera of *Inocybe*: New skin for the old ceremony. *Mycologia*, 112 (1): 83-120. <https://doi.org/10.1080/00275514.2019.1668906>.
- MATHENY, P.B. et B.R. KROPP, 2001. A revision of the *Inocybe lanuginosa* group and allied species in North America. *Sydowia*, 53 (1): 93-139.
- SINGER, R., 1986. *The Agaricales in modern taxonomy*. 4^e édition. Cramer, Vaduz, 963 p.

EN ACTION

POUR LA FAUNE EN DANGER



Grâce à la générosité de nos donateurs et aux contributions des chasseurs, des pêcheurs et des piégeurs, la Fondation de la faune soutient des projets de protection et de restauration d'habitats des espèces menacées et vulnérables du Québec.



Fondation
de la faune
du Québec

› **Faites un don :** www.fondationdelafaune.qc.ca



Yvan Bedard
PHOTONATURE
Ph.D. Prof. émérite
Neuville, Qc
Canada G0A 2R0
1-418-561-7046

yvan_bedard@hotmail.com
PHOTOS-LICENCES-COURS-CONSEILS
<http://yvanbedardphotonature.com>