

**Écologie de la pollinisation du bleuetier sauvage (*Vaccinium angustifolium* Ait):
Quels facteurs limitent la mise à fruit?**

Par Vanessa Pilon

Superviseurs :

Dr. Adam Brown
Dr. Risa Sargent

Thèse soumise au Département de Biologie dans le but de satisfaire les exigences
du programme de B.Sc. spécialisé approfondi en biologie

Université d'Ottawa
Ottawa, Ontario

Le lundi 3 mai 2010

RESUMÉ

Écologie de la pollinisation du bleuetier sauvage (*Vaccinium angustifolium* Ait.): Quels facteurs limitent la mise à fruit?

Dans cette étude, nous avons entrepris de déterminer si la pollinisation naturelle limitait la mise à fruit de *Vaccinium angustifolium* Ait. (Ericaceae) ou si d'autres facteurs étaient impliqués. Le bleuetier sauvage produit un excès de fleurs qui ne deviennent pas des fruits. Les cultivateurs de bleuets supplémentent typiquement leurs champs avec des colonies d'abeilles commerciales pour remédier à ce problème. Par contre, la faible mise à fruit n'est pas nécessairement due à une pollinisation limitante. Chez plusieurs espèces pérennes, la surproduction de fleurs a une valeur adaptative. Nous avons comparé la mise à fruit, le poids ainsi que le nombre de graines des fruits produits par des plantes supplémentées par pollinisation manuelle à ceux de fruits produits par des plantes pollinisées naturellement seulement. Les résultats suggèrent que la pollinisation naturelle au site d'étude limite la qualité des fruits produits. La supplémentation n'a pas réussi à augmenter significativement la mise à fruits des plantes qui recevaient le traitement, mais la différence observée était tout de même importante. Sur une même plante, lorsque la pollinisation était constante pour toutes les fleurs, les fruits provenant des inflorescences basales avaient un plus grand poids et un nombre de graines matures plus important reflétant un investissement stratégique des ressources disponible pour la maturation des fruits. Ensemble, ces résultats suggèrent que la pollinisation est limitante, mais que d'autres facteurs sont impliqués dans la production de l'excès de fleurs. Les hypothèses quant aux avantages adaptatifs de cette stratégie sont discutées en plus grands détails. Nous avons aussi déterminé quelle était la composition de sa guildes de pollinisateurs et quels étaient leurs patrons d'activité quotidiens et saisonniers.

INTRODUCTION

Vaccinium angustifolium est une plante pérenne endémique au nord-est de l'Amérique de Nord, sa distribution s'étend de Terre-Neuve au Lac Winnipeg et du nord du Québec jusqu'en Virginie (Hall *et al.* 1979). Le bleuet est par conséquent un fruit de grande importance économique dans l'état du Maine, au Québec et dans les provinces maritimes où il est récolté et cultivé commercialement (Yarborough 2004).

Le bleuetier produit un excès de fleurs qui ne deviennent pas des fruits (ex. Usui *et al.* 2005, Mohr et Kevan 1987, Hunter *et al.* 2000). Le pourcentage de mise à fruit moyen en milieu cultivé se situe entre 25 et 30 % alors que le taux visé est de l'ordre de 50 à 60% (Gagnon 2009). Étant donné le rôle économique du bleuet, cette apparente surproduction de fleurs soulève un intérêt particulier.

La pollinisation du bleuetier sauvage est dépendante des insectes (Hall *et al.* 1979) pour plusieurs raisons. Premièrement, les plantes sont considérées auto-infertiles (Aalders et Hall 1961). En milieu cultivé, le niveau d'auto-fertilité peut varier entre les différentes variétés (voir Hall *et al.* 1979). Hokanson et Hancock (2000) ont observé une forte dépression de consanguinité précoce (avortement des graines) suite à l'auto fertilisation des ovules ce qui semble limiter la mise à fruit en absence de pollinisation croisée. Aussi, la morphologie florale favorise la pollinisation entomophile. Les fleurs sont de forme urcéolée et pendante obligeant le pollinisateur à s'accrocher et ramper à l'intérieur de la fleur pour avoir accès au nectar et/ou au pollen (Usui *et al.* 2005). De plus, la déhiscence du pollen se fait au travers un pore au bout des anthères (poricidales) (Mohr et Kevan 1987), les fleurs sont donc bien adaptées à la pollinisation vibratile (Javorek *et al.* 2002). Le bleuetier sauvage nécessite donc un vecteur actif, tel un

insecte, pour effectuer la pollinisation croisée afin d'initier la mise à fruit (Desjardins & de Oliveira 2006, Javorek *et al.* 2002).

En milieu agricole, la pollinisation naturelle a souvent été considérée limitante dû à l'augmentation des superficies cultivées, à l'utilisation de pesticide (Kevan *et al.* 1997), et dû à la réduction d'habitats propices à la nidification et l'alimentation des abeilles en dehors de la saison de floraison du bleuet (Gagnon 2009). Lorsque la superficie cultivée augmente, l'abondance de fleurs est telle que les pollinisateurs natifs sont insuffisants à leur pollinisation. De plus, l'augmentation de surface cultivée diminue la présence des pollinisateurs vu la réduction des habitats qui sont propices à leur nidification à proximité du champ. Les cultivateurs de bleuets supplémentent couramment les pollinisateurs naturels avec des colonies d'abeilles à miel (*Apis mellifera*) vu leur disponibilité et leur prix abordable (Yarborough 2004). Plus récemment, l'abeille découpeuse (*Mégachile rotundata*) a été introduite dans les champs commerciaux de bleuets pour supplémenter la pollinisation naturelle (MacKenzie *et al.* 2004). Le bourdon fébrile, *Bombus impatiens*, a aussi été évalué comme pollinisateur commercial pour *Vaccinium angustifolium* (ex. Stubbs & Drummond 2001, Desjardins & de Oliveira 2006). L'utilisation de l'abeille à miel pose un problème intrinsèque à la pollinisation du bleuetier sauvage puisqu'elles ne font pas la pollinisation vibratile (Mohr et Kevan 1987). L'abeille découpeuse, le bourdon fébrile et les abeilles indigènes qui font la pollinisation vibratile et sont des butineurs de pollen, ils sont donc des pollinisateurs plus efficaces à la pollinisation du bleuetier sauvage, malgré que cet effet soit masqué dû à la grande abondance de l'abeille à miel dans les colonies commerciales (Javorek *et al.* 2002).

D'un point de vue évolutif, plusieurs hypothèses non exclusives expliquent la surproduction de fleurs. Premièrement, l'excès de fleurs peut agir comme source de pollen et

ainsi augmenter l'aptitude phénotypique (*fitness*) par le biais des fonctions mâles (Willson & Price 1977). Ce trait peut aussi être une adaptation chez les plantes où l'abondance de ressources et/ou de pollinisateurs varie entre les saisons reproductives. Les espèces qui adoptent cette stratégie pourraient maximiser leurs succès reproducteurs en période favorable (Stephenson 1981, Lloyd 1980). La surproduction de fleurs peut aussi servir de protection contre les effets néfastes du climat, de la prédation et de l'herbivorie (Stephenson 1981, Holtsford 1985). Aussi, une inflorescence qui contient plus de fleurs pourrait attirer plus de pollinisateurs et ainsi maximiser la capture de pollen (Willson and Rathcke 1974). Janzen (1977) a aussi proposé que l'excès de fleurs serait un trait qui permettrait la sélection de fruits de meilleure qualité, selon le nombre de graines ou la qualité génétique de ces graines, maximisant ainsi l'aptitude phénotypique de la plante.

Avec cette étude, nous avons entrepris de déterminer quels facteurs limitent la mise à fruit du bleuetier sauvage en milieu naturel. Notre première hypothèse est que la pollinisation limite la mise à fruit. Par conséquent, les plantes qui reçoivent un traitement de pollinisation supplémentée devraient avoir une plus grande mise à fruit, et des fruits de meilleure qualité (plus grand poids, plus grand nombre de graines). Notre hypothèse alternative est que la surproduction de fleurs chez le bleuetier sauvage serait plutôt une stratégie pour maximiser son effort reproducteur. Dans ce cas, nous devrions observer un développement préférentiel des fleurs qui ont été pollinisées en premier et des fleurs basales (Stephenson 1981) dus au développement acropétal des bourgeons (Bell et Burchill 1955). Nous avons aussi entrepris de déterminer quelle est la guilda de pollinisateurs potentiels du bleuetier sauvage en observant les patrons d'abondance et d'activité des différents insectes visiteurs de fleurs.

MATÉRIEL ET MÉTHODE

Les expériences se sont déroulées entre le 12 mai et le 15 juillet de l'année 2009. Le site d'étude se situait en bordure du lac Ramsay, dans le parc de la Gatineau, Québec, Canada, (N45.60041° W076.09938°). La population choisie pour l'étude était à l'état naturel et n'était ni cultivée, ni récoltée. Un spécimen (no.19906) peut-être trouvé dans l'herbier de l'université d'Ottawa.

Afin de tester si la pollinisation naturelle était limitante, nous avons comparé la mise à fruit, le poids des fruits ainsi que le nombre de graines produites entre des plantes exposées à la pollinisation naturelle et des plantes supplémentées par pollinisation manuelle. Avant le début de la floraison, 60 plantes ayant 1 à 3 tiges reproductives ont été choisies dans la population. Nous avons aléatoirement attribué le traitement de pollinisation naturelle ou le traitement de pollinisation supplémentée à chacune des plantes. La pollinisation manuelle était effectuée les premiers et seconds jours où les fleurs étaient en phase femelle caractérisée un stigma qui dépasse la bordure de la corolle et qui change de texture. Une quantité suffisante de pollen était extraite de deux fleurs de plantes ne faisant pas partie de l'échantillon expérimental à l'aide d'une brosse à dents électrique et était transférée à deux fleurs expérimentales avec un pinceau. Le pollen était extrait de fleurs de plantes assez éloignées pour réduire les risques d'incompatibilité. Les fruits ont été récoltés le 15 juillet, lorsqu'environ 15 % d'entre eux avait atteint la maturité. Le poids frais des fruits a été mesuré, ils ont ensuite été préservés au congélateur. Le poids sec ainsi que le nombre de graines matures, caractérisées par leur forme gonflée et leur tégument foncé, et le nombre de graines immatures, caractérisées par leur plus petite taille et l'absence de tégument, ont été obtenus ultérieurement.

Afin de compléter l'expérience qui évaluait la pollinisation naturelle, nous avons comparé l'incidence de présence de tubes polliniques dans les styles de fruits en développement et de fleurs ou fruits avortés provenant de plantes qui ne faisaient pas partie de l'échantillon expérimental. 50 styles de fruits/fleurs avortés ainsi que 50 styles de fruits en développement ont été amassés au courant de la saison et préservés dans l'éthanol. Nous avons utilisé une méthode de fluorescence pour identifier la présence de tubes polliniques. Le protocole, auquel nous avons apporté des modifications, provient de Carol Goodwillie (*communication personnelle*). Les styles ont été rincés dans l'eau distillée pendant 24 h avant d'être transférés dans une solution NaOH 10M pendant 20h et teints avec une solution 0.1% de bleu d'aniline décolorée. Les styles ont ensuite été montés sur lames et observés sous microscope à épifluorescence afin de noter la présence ou absence de tubes polliniques à la base du style.

De plus, afin de déterminer si l'allocation des ressources se fait de façon différentielle suivant un patron temporel et/ou spatial, chacune des inflorescences ont été identifiées selon leur position sur la plante (1-plus proche de la base à 3-plus éloignée de la base). La position de chacune des fleurs sur les tiges, en plus de leur ordre d'ouverture, ont aussi été notées. La mise à fruit, le poids des fruits ainsi que le nombre de graines produites ont ensuite été comparés entre les différentes positions spatiales et temporelles.

Dans le but d'établir un plan de la phénologie de floraison du bleuetier sauvage, l'étape de développement de chacune des fleurs du traitement de pollinisation supplémentée (bourgeon, fleur mâle, fleur femelle) a été notée chaque jour pendant la saison de floraison. Le développement subséquent des fruits (approximation du diamètre du fruit) a aussi été noté tous les trois jours jusqu'à la récolte des fruits. Nous avons aussi noté quand les fruits étaient avortés ou tombés.

La collecte d'insectes a été effectuée à un site voisin (N4560012°,W07609676°) afin de déterminer la composition de la guildes de pollinisateurs potentiels ainsi que les patrons d'abondance et d'activité des principaux pollinisateurs au cours de la saison de floraison. Nous avons effectué la collecte d'insectes visiteurs de fleur trois fois par jour, pendant une heure, à 10h00, 12h00 et 14h00, pendant l'entièreté de la saison de floraison, soit du 12mai au 25 mai. Les insectes étaient refroidis dans une glacière et préservés au congélateur jusqu'au moment de leur identification. Aucune collecte n'a été effectuée lorsqu'il pleuvait. Les données de température de la figure 6. sont les données pour Luskville, Québec, Canada (voir référence Environnement Canada).

Les analyses statistiques ont été complétées en utilisant une ANOVA pour le poids. Une transformation arcsine a été utiliser sur la racine carrée des données exprimées sous forme de proportion (incidence de mise à fruit) et une transformation racine carrée a été utilisée sur les variables de dénombrement (nombre de graines) afin d'en normaliser les résidus. Dans les cas où les résidus n'étaient toujours pas distribués normalement, le test de somme des rangs de Kruskal-Wallis a été utilisé. Le test exact de Fisher a été utilisé pour comparer les données binomiales (analyse tube pollinique, mise à fruit). Les analyses statistiques ont été complétées à l'aide du logiciel S-plus 8.0 (insightful corp. 2007).

RÉSULTATS

La supplémentation par pollinisation manuelle n'a pas eu d'effet significatif sur l'incidence de mise à fruit ($P=0.0908$, $\chi^2=2.86$, $df=1$, Fig.1.A) et sur le poids frais ($df=1$, $\chi^2=1.95$, $p=0.1623$) des fruits. Par contre, les fruits des plantes qui ont été supplémentées par pollinisation

manuelle avaient un poids sec significativement plus grand ($df=1$, $\chi^2=4.26$, $p=0.039$, Fig.1.B).

Les fruits provenant des plantes supplémentées par pollinisation manuelle avaient significativement plus de graines totales (matures et immatures) ($df=1$, $F=3.99$, $p=0.05$, Fig.1.C) que les plantes pollinisées naturellement seulement. Par contre, il n'y avait aucune différence dans le nombre de graines matures uniquement ($df=1$, $\chi^2=1.28$, $p=0.26$, Fig.1.D).

L'incidence de présences de tubes polliniques était significativement plus grande dans les styles de fruits en développement ($n=53$) que dans les styles de fleurs et fruits avortés ($n=55$) ($p=0.0001$, $N=108$, Fig.2).

Les plantes avec 1 ($n=11$), 2 ($n=14$) ou 3 ($n=5$) inflorescences ne présentaient pas d'incidences de mise à fruits significativement différentes ($df=2$, $F=1.17$, $p=0.32$). Le nombre de fleurs produites par une plante dépendait de son nombre de tiges reproductives ($3>2>1$, $df=2$, $\chi^2=16.25$, $p<0.01$). La masse fraîche totale produite par les plantes ayant différents nombres de tiges reproductives est potentiellement différente ($df=2$, $F=3.39$, $p=0.05$), malgré que les méthodes de comparaison multiple ne détectent aucune différence significative. Ceci est probablement dû à un manque de puissance dû à un échantillon non équilibré et de petite taille ($n=24$). Les plantes dont les fruits matures ont été perdus avant la récolte, ainsi que les plantes qui avaient des larves dans leurs fruits ont dû être ignorées pour cette analyse. Le même problème s'applique à la masse sèche totale ($df=2$, $F=3.77$, $p=0.04$), au nombre de graines matures totales produites ($df=2$, $F=1.72$, $p=0.20$) et au nombre de graines matures et immatures total produites ($df=2$, $F=1.78$, $p=0.19$) par la plante.

L'incidence de mise à fruit des tiges ne varie pas significativement en fonction leur position (basal ($n=30$), central ($n=19$), distal ($n=5$)) sur la plante ($df=2$, $\chi^2=0.31$, $p=0.86$, Fig.3.A). Par contre, les fruits ($n=72$) des tiges basses ont en moyenne un poids frais ($df=2$,

F=5.57, p=0.01) et un poids sec (df=2, F=6.50, p<0.01, Fig.3.B) significativement plus grands que ceux des tiges centrales et distales. De la même façon, le nombre de graines matures moyen par fruit est significativement plus grand sur les tiges basales (df=2, $\chi^2=7.86$, p=0.02, Fig.3.D). Le nombre total de graines semble suivre la même tendance (df=2, F=3.69, p=0.03, Fig.3.C) malgré que les tests de comparaisons multiples ne détectent aucune différence significative. L'ordre d'ouverture des fleurs (n(1)=66, n(2)=42, n(3)=49, n(4)=31, n(5)=15) n'a pas affecté significativement le poids sec (df=5, F=0.94, p=0.46), le poids frais (df=5, F=0.93, p=0.47), le nombre de graines matures (df=4, F=0.68, p=0.61) et le nombre total de graines (df=4, F=0.80, p=0.53). La mise à fruit ne varie pas significativement non plus entre les différents ordres d'ouvertures (p=0.71).

Les tendances dans la phénologie de floraison de *Vaccinium angustifolium* (Fig.4) démontrent que la mise à fruit des fleurs pollinisées a été initiée 2 à 3 semaines après le début de la floraison. 78% (n=101) des avortements se sont produits après la mise à fruit, alors que 21% (n=28) se sont produits pendant la floraison dont 6% (n=8) après le flétrissement de la corolle et donc après la pollinisation (Hall *et al.* 1979).

La majorité des visiteurs de fleurs (78%) étaient des abeilles (super-famille Apoidea) faisant partie des familles Andrenidae (35%, n=56), Halictidae (27%, n=44), Mellitidae (9%, n=15), Megachillidae (4%, n=7) et Apidae (3%, n=5) (voir Fig.5). Les autres visiteurs de fleurs étaient des hyménoptères des familles Vespidae (4%, n=7), Tenthredinidae (<1%, n=1) et Ichneumonidae (<1%, n=1) ou des diptères des familles Syrphidae (5%, n=8), Tachinidae (3%, n=5), Calliphoridae (<1%, n=1), Scathophagidae (<1%, n=1), Culicidae (<1%, n=1), ou des lépidoptères de la famille Lycaenidae (6%, n=10). Les tendances semblent démontrer que les abeilles sont plus actives aux sessions de 12h00-13h00 et de 14h00-15h00 qu'à la session

matinale de 10h00-11h00 (Fig.7). La température semble avoir un effet important sur l'abondance des visiteurs de fleurs tout au long de la saison de floraison (Fig.6).

DISCUSSION

La supplémentation par pollinisation manuelle n'a pas réussi à augmenter significativement l'incidence de mise à fruit (Fig.1.A). Ceci suggère que la mise à fruit n'est pas limitée par la pollinisation naturelle. Par contre, la différence observée entre les traitements est grande et soulève un intérêt. Il est possible que l'échantillon soit trop petit et limite la puissance ou que l'effet de la pollinisation manuelle ne soit que marginal sur la mise à fruit. L'effet du traitement est toutefois notable sur la qualité des fruits (discuté plus bas) et pour cette raison, nous ne pouvons pas exclure la potentialité d'une pollinisation naturelle limitante.

De plus, l'analyse de tubes polliniques suggère que la pollinisation naturelle est insuffisante à la pollinisation de toutes les fleurs. Des styles provenant de fleurs/fruits avortés, 36% ne contenaient aucun tube pollinique et donc n'avaient pas été pollinisés ou avaient reçu du pollen incompatible alors que cette valeur n'est que d'environ 5% chez les styles de fruits en développement (Fig.2). Ceci suggère que l'absence de fertilisation est une raison suffisante pour l'avortement d'une fleur ou d'un fruit et que c'est le cas dans le tiers des avortements dans la population à l'étude. Par contre, ceci signifie aussi que 64% des fleurs/fruits avortées ont été pollinisés. Ces avortements pourraient être causés par une pollinisation limitante due à sa qualité. Même si les visites de pollinisateurs sont importantes en leur nombre, leur efficacité pourrait être moindre si le pollen déposé provient du même individu et donne lieu à une autofertilisation ou s'il provient d'un individu apparenté. La forte dépression consanguine précoce observée chez le

bleuetier sauvage (Hokanson et Hancock, 2000) pourrait faire en sorte que le comportement de butinage de certains pollinisateurs soit inadéquat à sa pollinisation et limite ainsi sa mise à fruit. Par contre, puisque la pollinisation manuelle n'a réussi qu'à produire une mise à fruit moyenne de 45%, il est fort probable qu'une partie de ces avortements soit impliquée dans une stratégie de maximisation de son effort reproducteur.

La supplémentation par pollinisation manuelle a significativement augmenté la qualité des fruits produits qui avaient un plus grand nombre total de graines produites et un poids sec plus grand (Fig.1B et C). Aucune différence significative n'a été observée au niveau du poids frais et du nombre de gaines matures. Ces résultats sont toutefois à prendre avec considérations puisque seulement 15% des fruits avaient atteint la maturité lors de la récolte, donc la majorité des fruits n'avaient donc pas atteint leur masse fraîche ou nombre de graines matures optimales. Il est aussi possible que le traitement de pollinisation manuelle ait été de qualité insuffisante à la maturation de plus de graines. La pollinisation manuelle était effectuée 2 fois et à chaque traitement le pollen provenait de 2 plantes seulement. La diversité génétique des grains de pollen transférés était potentiellement trop faible pour initier la maturation de plus de graines. Par contre, les fruits provenant des plantes pollinisées manuellement avaient un nombre supérieur de graines totales ce qui suggère que le traitement a permis la fertilisation de plus d'ovules par fruit que la pollinisation naturelle. Il y a donc une autre explication à considérer, la pollinisation manuelle pourrait fournir un plus grand *pool* de graines parmi lesquelles un nombre limité deviennent mature. Ce plus grand choix pourrait donc permettre à la plante d'augmenter son aptitude phénotypique (*fitness*) par la maturation d'embryons de qualité supérieure de la même façon que le surplus de fleurs peut permettre la sélection des fruits de meilleure qualité pour la maturation tel que décrit par Burd (1998). La pollinisation naturelle est donc limitante au site

d'étude puisqu'elle ne permet pas la fertilisation d'un nombre maximale d'ovules et que les fruits produits ont par conséquent un poids inférieur et ne sont pas de qualité optimale.

Lorsque la pollinisation est maximale et constante pour chacune des fleurs, le développement des fruits ce fait selon nos prédictions. L'incidence de mise à fruit ne variait pas significativement en fonction de la position de la tige reproductive (Fig.3.A). Par contre, les fruits des tiges les plus proximales étaient de meilleure qualité (Fig.3.B et D). Les fruits produits sur les premières tiges avaient un poids sec, et frais, significativement plus grand que les fruits des autres tiges. Ils avaient aussi un plus grand nombre de graines matures. Ces tendances sont cohérentes avec l'architecture interne de la plante (développement acropetal), les fruits seraient donc en compétition pour les ressources et les fruits des inflorescences basales auraient un accès préférentiel aux ressources et sont par conséquent de meilleure qualité. La prochaine étape serait de tester formellement cette hypothèse, par exemple si on procède à l'abscision des inflorescences basales, on s'attendrait à observer un plus grand investissement de ressources dans les tiges distales et a une production de fruits de meilleure qualité.

L'ordre d'ouverture des fleurs à l'intérieur d'une inflorescence n'a eu aucun effet significatif sur leur mise à fruits ou la qualité des produits. Il s'agit ici seulement de tendances descriptives, mais à première vue, l'architecture interne d'une inflorescence ne semble pas avoir d'effet sur le développement des fruits. Les tendances phénologiques suggèrent que le développement des fleurs se fait de façon continu et a un rythme égal, peu importe l'ordre d'ouverture de la fleur (Fig.4.A). L'incidence d'avortement augmente aussi de façon continue et à un même taux pour les différentes ordres d'ouverture (Fig.4.B.) La pente l'ordre d'ouverture 5 est plus irrégulière probablement dû au fait que seulement 15 fleurs avaient cette position dans l'échantillon et non pas dû a des vagues séquentielles d'avortement. Par exemple, la différence

de 26% observée entre les jours 34 et 40 ne représente que 4 fruits supplémentaires avortés(Fig.4.B).

Les principaux visiteurs de fleurs semblent adéquats pour la pollinisation de *Vaccinium angustifolium*. Le comportement de pollinisation vibratile est exhibé par un minimum de 30% et un maximum de 78% des individus récoltés (Fig.5). Les familles Halictidae, et Apidae (sauf Apis), font la pollinisation vibratile alors que le comportement est moins fréquent chez les familles Andrenidae, Melittidae et Megachillidae (Thorp, 2000) par contre, le genre *Andrena* (Andrenidae) qui est fortement associé à la pollinisation du bleuet (Eaton et al. 2004) présente le trait de sonification. Une identification plus détaillée des individus serait nécessaire pour déterminer s'ils font partie du genre *Andrena*, malgré que des observations primaires suggèrent qu'une majorité en font partie (données non publiées). Les abeilles qui ne font pas la pollinisation vibratile peuvent aussi exhiber différentes adaptations leur permettant de récolter le pollen des anthères à déhiscence poricidale (Thorp,2000). Toutefois, puisque la libération du pollen de *Vaccinium angustifolium* n'est pas passive, les visiteurs de fleurs qui ne recherchent pas activement le pollen sont possiblement des voleurs de nectar (ex. Simuliidae, Hunter *et al.* 2000). Même parmi les abeilles qui visite les fleurs du bleuetier sauvage, les butineuses de pollen (Apidae *Bombus spp.*, Andrenidae *Andrena spp.*, Halictidae *Halictus spp.*) sont des pollinisateurs plus efficaces que les butineurs de nectar (Javorek *et al.* 2002). Il serait aussi intéressant d'étudier les mouvements intra-plante et inter-plante des pollinisateurs, même si les pollinisateurs ont les traits comportementaux qui permettent la collection du pollen, leur comportement de butinage pourrait faire en sorte qu'il y a un taux important d'auto-fertilisation si, par exemple, ils visitent plusieurs fleurs sur la même plante. La mise à fruit pourrait potentiellement varier en fonction des différents mouvements lors du butinage.

Les tendances démontrent aussi une covariation dans l'abondance de pollinisateurs et les conditions météorologiques. Non seulement les pollinisateurs sont absents lorsqu'il y a des précipitations (données non publiées), mais la température semble aussi avoir un effet important sur l'activité des pollinisateurs au cours de la saison. Cet effet de la température pourrait donner lieu à un certain niveau de variation interannuel dans la pollinisation et par conséquent dans la production de fruits tel qu'observé par Eaton (1994) et Usui *et al.* (2005). Le nombre d'individus récoltés était plus important au cours des sessions du midi et de l'après-midi que le matin. Ces tendances sont possiblement dues à la température plus élevée plus tard dans la journée. Malgré cet apparent effet des conditions météorologique, les bourdons et les abeilles indigènes telles, celles des familles Andrenidae et Halictidae ont une plus grande tolérance aux basses températures, au vent et aux précipitations que les abeilles commerciales (Gagnon *et al.* 2009). La présence de pollinisateurs indigènes dans les agroécosystèmes pourrait par conséquent être un avantage significatif les années où les conditions climatiques sont précaires.

Malgré que nos résultats ne supportent que marginalement l'hypothèse que la faible mise à fruit du bleuetier sauvage soit due à la pollinisation naturelle limitante, ils démontrent que les fruits produits suite à la pollinisation naturelle ne sont pas de qualité optimale et que par conséquent la pollinisation naturelle est limitante. D'un côté évolutif, ceci signifie que le *fitness* des plantes est limité par la pollinisation naturelle qui produit des rejetons de qualité inférieure. D'un côté pratique agricole, une pollinisation supérieure augmenterait la production due à des fruits plus lourds, même si la mise à fruit demeure inchangée. Par contre, les tendances observées fournissent aussi support à la seconde hypothèse. Même lorsque la pollinisation de chacune des fleurs était maximale, la mise à fruit n'était pas de 100 % et les fruits produits n'étaient pas de qualité uniforme. Les tendances sont consistantes avec nos prédictions et démontre un

développement préférentiel des fruits proximaux. Le surplus de fleurs de *Vaccinium angustifolium* est donc possiblement un trait adaptatif lui permettant de maximiser son effort reproductif tel qu'observé chez la canneberge, *Vaccinium macrocarpon*, par Brown et McNeil (2006).

De toute évidence, si la pollinisation du bleuetier sauvage est limitante au lac Ramsay, à l'intérieur d'un air protégé, il est probable qu'elle soit limitante dans les agro-écosystèmes affectés par l'utilisation de pesticides et où les surfaces cultivées sont telles que les habitats propices aux abeilles sont limités comparativement à l'abondance des fleurs à polliniser. La préservation de la biodiversité indigène dans les agro-écosystèmes devrait être une solution favorisée pour remédier à la pollinisation limitante. Favoriser la présence de pollinisateurs indigènes est une solution durable qui adresse, en partie, la cause du déclin des pollinisateurs tandis que la location de colonies commerciales n'est qu'une solution temporaire. Malgré tout, les cultivateurs ne devraient pas s'attendre à ce que toutes les fleurs produisent un fruit, puisque d'autres facteurs semblent être impliqués dans la production d'un excès de fleurs.

Notre étude démontre aussi que la pollinisation en milieu naturel est limitante. Étant donné l'importance écologique des relations plante-pollinisateurs dans le maintien de l'intégrité des écosystèmes, la préservation de ceux-ci devrait être d'égale importance en conservation que dans le milieu agricole.

REMERCIEMENTS

Nous tenions à remercier Isabelle Beaudoin-Roy et le Parc de la Gatineau pour le droit d'accès au parc et la permission d'entreprendre l'étude. Nous aimerions aussi remercier Petar Igric pour son assistance sur le terrain et avec la préparation des insectes, Elizabeth Da Silva pour son aide avec les procédures de laboratoire, Nora Szabo pour son aide avec l'identification des abeilles et Dr. John Arnason pour le numéro de spécimen et ses commentaires sur la première version de ce document.

RÉFÉRENCES

- Aalders L.E. et I.V. Hall 1961.** Pollen incompatibility and fruit set in lowbush blueberries. *Can. J. Genet. Cytol.* 3 : 300
- Bell H.P. et J.Burchill.1955.** Flower development in the lowbush blueberry. *Can. J. Bot.*33: 251
- Brown, A.O., et J.N.McNeil. 2006.** Fruit production in cranberry (*Ericaceae* : *Vaccinium macrocarpon*): a bet-hedging strategy to optimize reproductive effort. *Am. J. Bot.* 93:910-916
- Burd M. 1998.** "Excess" flower production and selective fruit abortion: A model of potential benefits. *Ecology.* 79: 2123-2132
- Desjardins È-C., et D.de Oliveira. 2006.** Commercial bumble bee *Bombus impatiens* (Hymenoptera : Apidae) as a pollinator in lowbush blueberry (*Ericale*: *Ericaceae*) fields. *J. Econ. Entomol.*99 :443-449
- Eaton L.,K. Mackenzie, S. Javorek et D. McIsaac. 2004.** Indigenous bees and wild blueberry pollination. En ligne < <http://nsac.ca/wildblue/facts/pollination/indigenous.pdf>>, Nova Scotia Agricultural College.
- Eaton L.1994.** Long-term effects of herbicide and fertilizers on lowbush blueberry growth and production. *Can. J. Plant Sci.*46:87-88
- Environnement Canada.** Archives nationales d'information et de données climatologiques, rapport de données quotidienne pour mai 2009, Luskville, Québec, disponible en ligne <http://www.climat.meteo.gc.ca/climateData/dailydata_f.html?timeframe=2&Prov=CA&StationID=5604&Year=2009&Month=5&Day=1>
- Gagnon S., S. Javorek et M. Chagnon. 2009.** Essai et expérimentation sur la pollinisation et la réduction des herbicides dans la production du bleuët nain au Saguenay–Lac-Saint-Jean. En ligne < <http://www.uoguelph.ca/canpolin/Publications/FINAL%201187-POL.pdf>>, Agrinova.
- Hall I.V., L.E. Aalders, N.L. Nickerson et S.P. Vander Kloet. 1979.** Biological flora of Canada 1. *Vaccinium angustifolium* Ait. Sweet lowbush blueberry. *Can. Field Nat.* 93 : 415-430
- Hokanson K. et J. Hancock. 2000.** Early-acting inbreeding depression in three species of *Vaccinium* (*Ericaceae*). *Sex. Plant Reprod.*13:145-150
- Holtsford T.P. 1985.** Nonfruiting hermaphroditic flowers of *Calochortus leichtlinii* (*Liliaceae*): potential reproductive functions. *Am. J. Bot.* 72: 1687-1694
- Hunter F.F., S.G. Burgin et A. Woodhouse. 2000.** Shattering the folklore: black flies do not pollinate sweet lowbush blueberry. *Can. J. Zool.* 78: 2051-2054
- Janzen D.H. 1977.** A note on optimal mate selection by plants. *American Naturalist* 111:365-371

- Javorek S.K., K. E. MacKenzie et S. P. VanDer Kloet.2002.** Comparative pollination effectiveness among bees (Hymenoptera: Apoidea) on lowbush blueberry (Ericaceae: *Vaccinium angustifolium*)
- Kevan P.G., C.F. Greco et S. Belaoussoff. 1997.** Log-normality of biodiversity and abundance in diagnosis and measuring of ecosystemic Health: Pesticide stress on pollinators on blueberry heaths. *J. Appl. Ecol.* 34: 1122-1136
- Lloyd D.G.1980.** Sexual strategies in plants. An Hypothesis of serial adjustment of maternal investment during one reproductive session. *New phytologist* 86:69-79
- Mackenzie K., L. Eaton, S. Javorek et D. McIsaac.2004.**Use of Alfalfa Leafcutting bees in wild blueberry pollination. En ligne < http://nsac.ca/wildblue/facts/pollination/alfalfa_bees.pdf>, Nova Scotia Agricultural College.
- Mohr N.A. et P.G. Kevan. 1987.** Pollinators and pollination requirements of lowbush blueberry (*Vaccinium angustifolium* Ait. And *Vaccinium myrtilloides* Michx.) and cranberry (*Vaccinium macrocarpon* Ait.) in Ontario with notes on highbush blueberry (*Vaccinium corymbosum* L.) and lingonberry (*Vaccinium itis ideael*). *Proc. Entomol. Soc. Ontario* 118:149-154
- Stephenson A.G.1981.** Flower and fruit abortion- Proximate causes and ultimate functions. *Annu. Rev. Ecol. Syst.* 12 :153-279
- Stubbs C.S. et F.A. Drummond. 2001.** *Bombus impatiens*(Hymenoptera : Apidae): an alternative to *Apis mellifera*(Hymenoptera : Apidae) for lowbush blueberry pollination. *J. Econ. Entomol.* 94:609-616
- Thorp R.W. 2000.** The collection of pollen by bees. *Plant Syst. Evol.* 222: 211-223
- Usui M., P.G. Kevan et M. Obbard. 2005.** Pollination and breeding system of lowbush blueberries, *Vaccinium angustifolium* ait. And *V. Myrtilloides* Michx. (Ericaceae) in the boreal forest. *Can. Field Nat.* 119: 48-57
- Willson M.F. et P.W.1977.** The evolution of inflorescence size in *Asclepias* (Asclepiadaceae). *Evolution* 31:495-511
- Willson M.F. et B.J. Rathcke.1974.** Adaptative design of the floral display in *Asclepias syriaca*. *Am. Midl. Nat.* 92:47-57
- Yarborough D.E. 2004.** Factors contributing to the increase in productivity in the wild blueberry industry. *Small fruits rev.*3:33-43

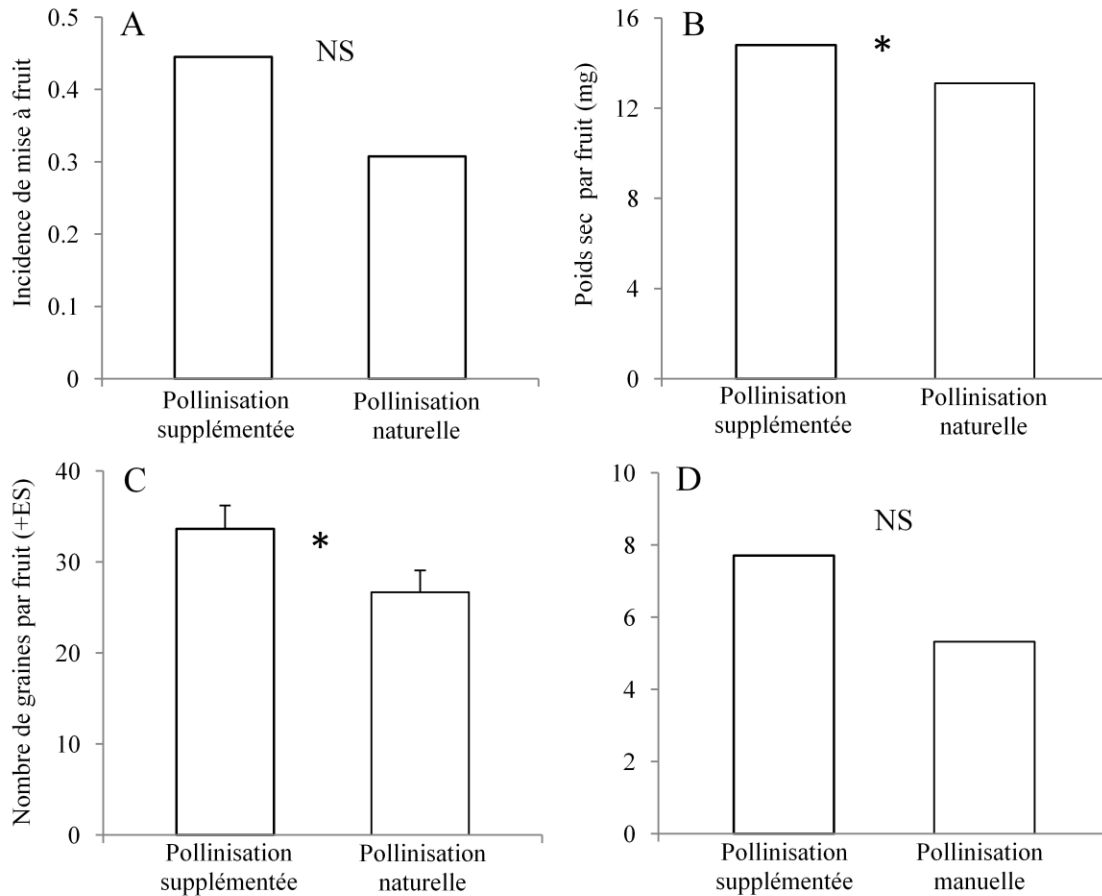


Figure 1. (A) Incidence de mise à fruit et (B) moyenne de poids sec, (C) nombre de graines total et (D) nombre de graines matures moyen par fruit de *Vaccinium angustifolium* Ait. en fonction du traitement de pollinisation au lac Ramsay, Québec, Canada, en 2009. Il y avait une différence significative entre les traitements au niveau du (B) poids sec des fruits ($P=0.039$) et du (C) nombre de graines total des fruits ($P=0.05$). Aucune différence significative n'a été détecté au niveau de l'incidence de mise à fruit et du nombre de graines matures selon un seuil de $P=0.05$.

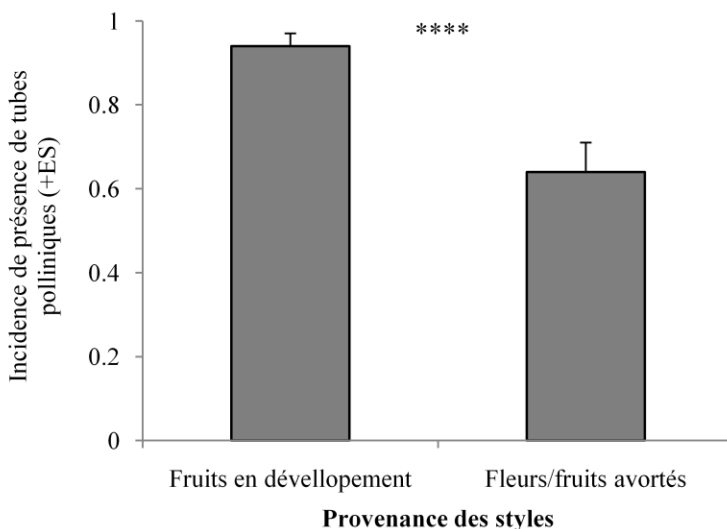


Figure 2. Incidence de présence de tubes polliniques dans les styles de fruits en développement et de fleurs/fruits avortés de *Vaccinium angustifolium* Ait. Les styles ont été récoltés au lac Ramsay, Québec, Canada, après la saison de floraison 2009. Les styles provenant de fruits en développement avaient une incidence de présence de tubes polliniques significativement plus grande ($P=0.0001$).

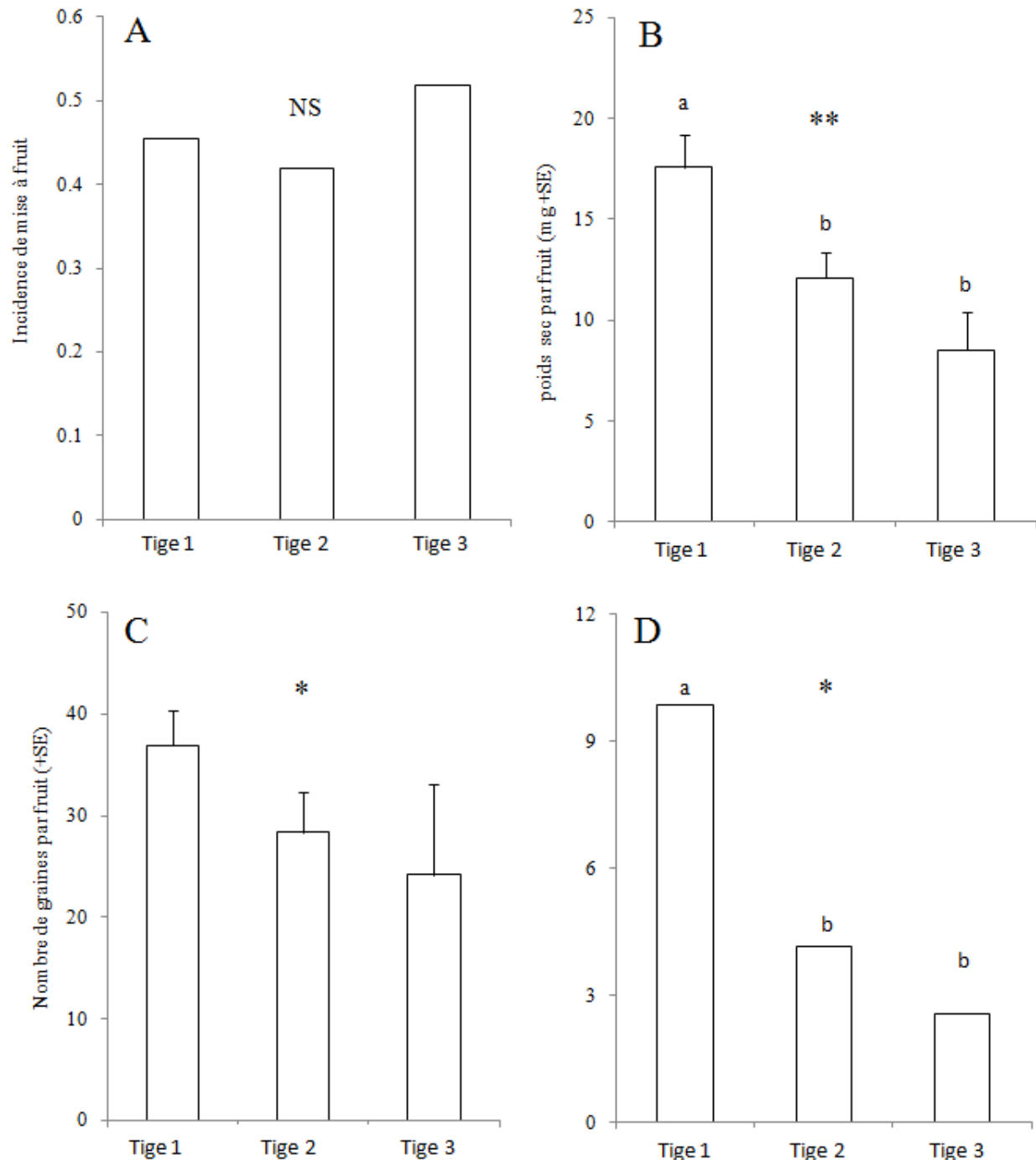


Figure 3. (A) Incidence de mise à fruit et (B) moyenne de poids sec, (C) nombre de graines total et (D) nombre de graines matures par fruit de *Vaccinium angustifolium* Ait. en fonction de la position de la tige reproductive sur les plantes supplémentée par pollinisation manuelle, au lac Ramsay, Québec, Canada en 2009. La position 1 est la plus proximale et la position 3 est la plus distale. Les fruits provenant de la tige 1 avaient un poids sec (B) ($P < 0.01$) et un nombre de graines matures (D) ($P = 0.02$) significativement plus grands que les fruits provenant des tiges 2 et 3. Le nombre de graines total (C) par fruits variait aussi en fonction de la position de la tige ($p = 0.03$) malgré que les tests de comparaison multiples ne détectent aucune différence. L'incidence de mise à fruit ne variait pas significativement en fonction de la position de la tige selon un seuil de $P = 0.05$.

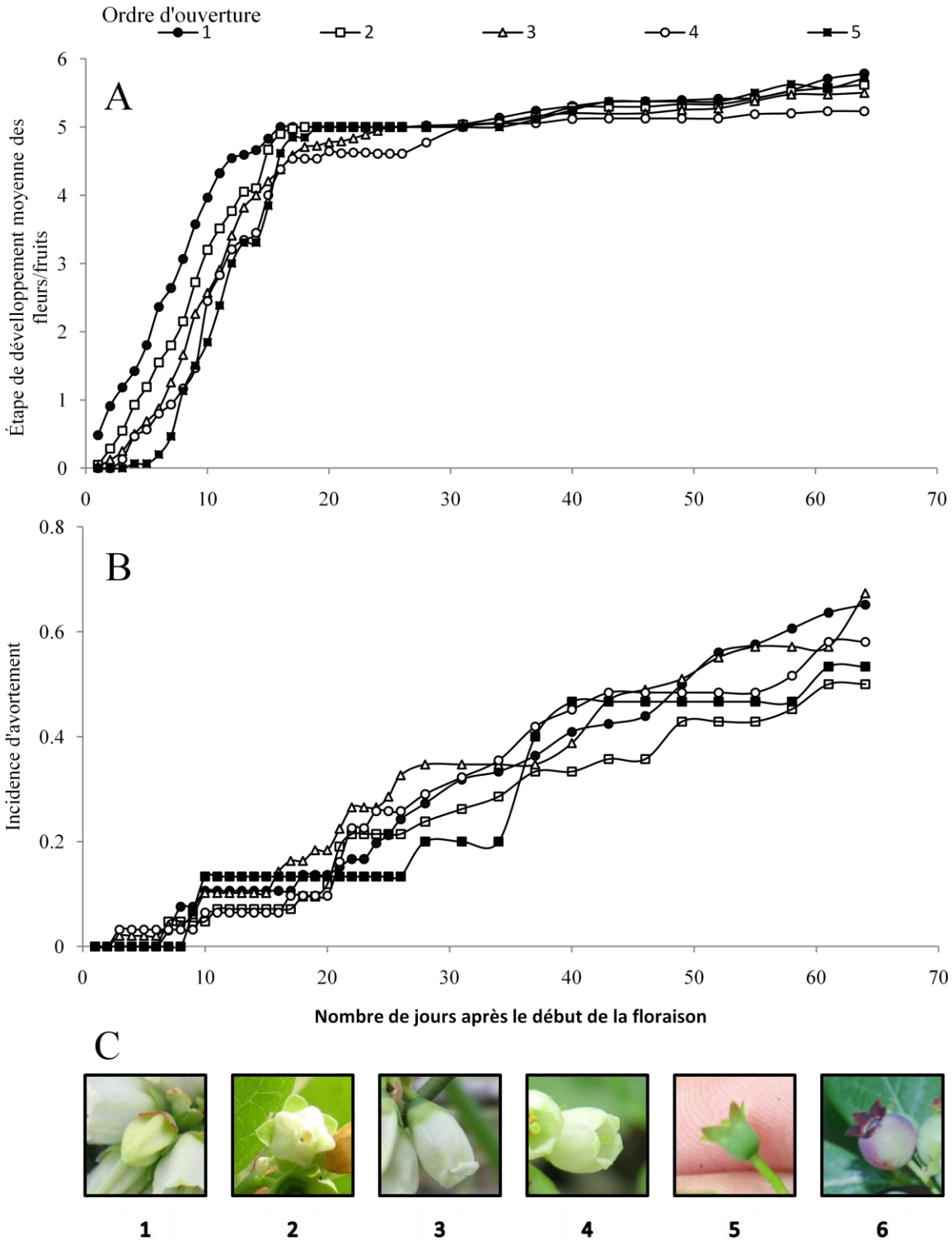


Figure 4. Phénologie de *Vaccinium angustifolium* Ait. au lac Ramsay, Québec, Canada en 2009. (A) développement des fleurs et fruits et (B) avortements en fonction de leur ordre d'ouverture dans l'inflorescence. L'ordre 1 est le premier bourgeons ouvert, 2 le deuxième etc. (C) Les étapes de développement sont (1) bourgeon, (2) ouverture du bourgeon, (3) fleur mâle, (4) fleur femelle, (5) fruit ≤ 4 mm de diamètre, (6) fruit ≥ 5 mm de diamètre.

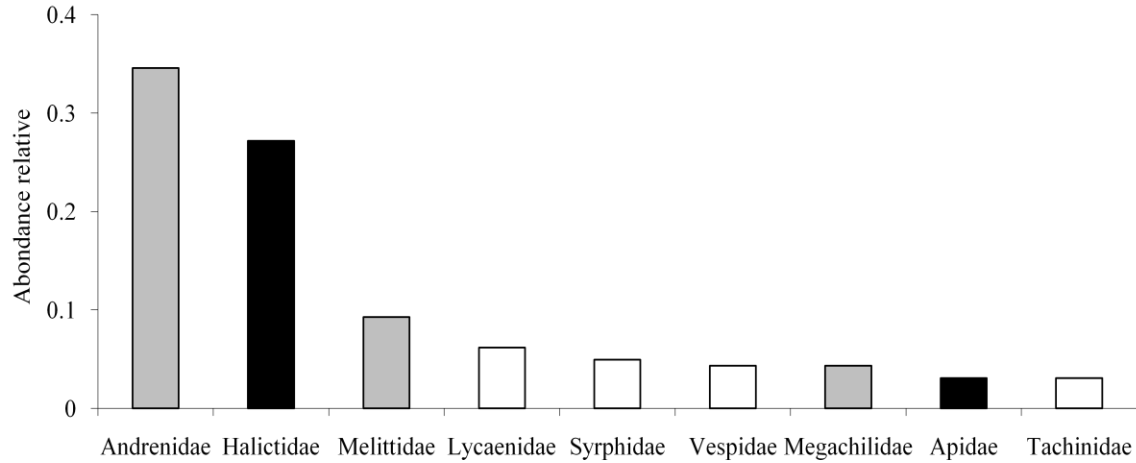


Figure 5. Abondance relative des familles d'insectes visiteurs de fleurs de *Vaccinium angustifolium* Ait. au Lac Ramsay, Québec, Canada pendant la saison de floraison 2009. Les bandes noirs représentent les familles qui font la pollinisation vibratile et les bandes grises représentent les familles dans lesquelles certaines espèces font la pollinisation vibratile (Thorp 2000). Les familles Culicidae, Ichneumonidae, Scathophagidae, Calliphoridae, Colletidae et Tenthredinidae ne sont pas représentées, 1 seul individu de chacune des familles a été récolté.

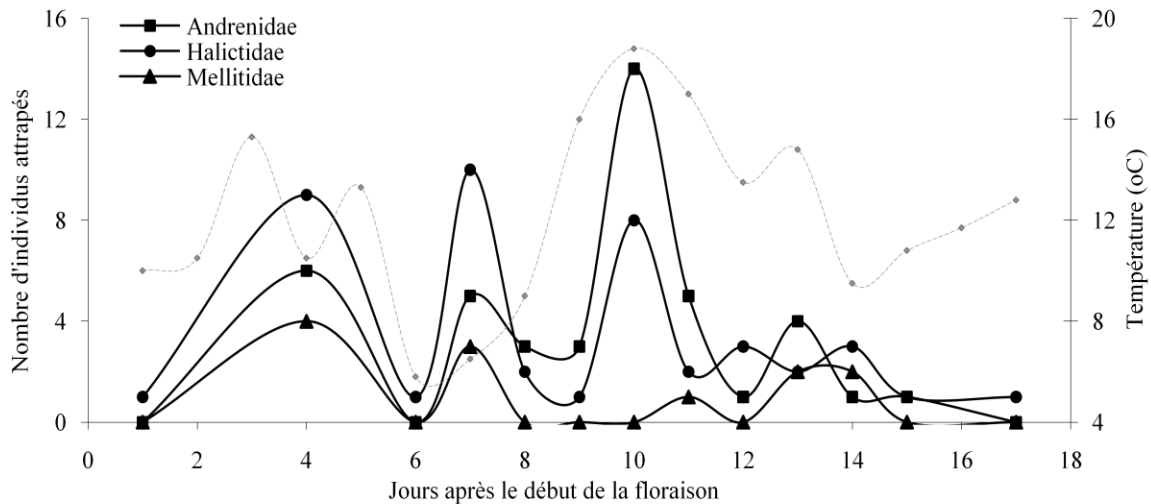


Figure 6. Abondance quotidienne de principales familles de visiteurs de fleurs de *Vaccinium angustifolium* Ait. et température pendant la saison de floraison 2009, au Lac Ramsay, Québec, Canada. Les jours 2,3,5 et 16 sont exclus puisqu'aucun individu n'a été récolté dû aux précipitations.

Figure 7. Nombre moyen d'abeilles des trois plus importantes familles récoltés par session d'échantillonnage au lac Ramsay, Québec, Canada pendant la saison de floraison 2009. Les sessions 1,2 et 3 étaient respectivement de 10h-11h, de 12h-13h, et de 14h-15h. Les sessions avec aucune collection du aux précipitations ont été exclues.

