

Écologie de la pollinisation du fraisier (*Fragaria vesca* L.)

Caroline Robert – 3461211

Thèse présentée à
Dr. Adam Oliver Brown
dans le cadre du cours BIO4009

Faculté de sciences
Département de biologie
Université d'Ottawa
Ottawa

10 avril 2007

TABLES DES MATIÈRES

1. Résumé	3
2. Introduction	5
2.1 La pollinisation entomophile	5
2.2 La reproduction chez les fraisiers	6
2.3 L'écologie du fraisier	9
2.4 Mon étude et ses objectifs	10
3. Hypothèses et prédictions	
11	
3.1 Effets des pollinisateurs	11
3.2 Effets positionnels	11
4. Méthodologie	12
4.1 Site de l'étude	12
4.2 Effets des pollinisateurs	12
4.3 Effets positionnels	12
4.4 Analyse de la guildes d'insectes	13
4.5 Analyse de la phénologie florale	13
4.6 Analyses statistiques	14
5. Résultats	15
5.1 Effets des pollinisateurs	15
5.2 Effets positionnels	15
5.3 Analyse de la guildes d'insectes	16
6. Discussion	
18	
7. Références	23
8. Annexes	26

1 RÉSUMÉ

La reproduction sexuée chez les plantes se fait par la production de fleurs qui peut être limitée par plusieurs facteurs comme une pollinisation insuffisante, une quantité de ressources restreinte, des effets néfastes du climat ou par l'herbivorie ou la prédation sur les fruits. Dans le cadre de mon projet de recherche, j'ai étudié, sur une ferme située dans l'est ontarien, l'écologie de la pollinisation chez le fraisier (*Fragaria vesca* L.) choisi pour son importance agricole et économique en Amérique du Nord. Le fraisier est une plante pérenne et herbacée se reproduisant de façon asexuelle par des stolons et de façon sexuelle par les gamètes. Il fleurit tôt en été donnant en moyenne de 5 à 6 petites fleurs blanches hermaphrodites situées sur la tige reproductrice donnant un fruit agrégat d'akènes par grossissement du réceptacle. Une pollinisation adéquate est nécessaire pour assurer une mise à fruit et une qualité de fruits maximales donnant aux fruits la forme recherchée et une masse convenable pour sa commercialisation. De précédentes études ont démontré que les premiers fruits du fraisier sont de masse supérieure comparativement aux fruits tardifs ce qui laisse sous-entendre qu'il existe une stratégie de reproduction. Des expériences ont été effectuées sur les plants pour analyser les effets des pollinisateurs sur la mise à fruit et la qualité des fruits (déterminée par la masse et le quantité d'akènes), pour analyser les effets positionnels de ces derniers sur la tige reproductrice et pour analyser l'abondance, l'activité journalière et saisonnière et l'efficacité relative de la guilda de pollinisateurs potentiels. Il a été démontré que, par des expériences de pollinisation entomophile, manuelle et anémophile que les insectes pollinisateurs sont nécessaires et suffisants à l'obtention de fruits de qualité maximale mais n'influencent en rien la mise à fruit. De plus, ces expériences ont démontré qu'il existait chez le fraisier une stratégie d'allocation temporelle des ressources attribuées aux fruits de façon à ce que le fruit primaire soit de qualité maximale, suivi des fruits secondaires et des fruits tertiaires ce qui

maximise l'effort reproducteur de la plante, ce qui vient appuyer les résultats d'études antérieures. De plus, en enlevant la compétition provenant des fruits hâtifs, il y a un réinvestissement des ressources chez la plante donnant des fruits tardifs de meilleure qualité ce qui suggère l'existence d'une stratégie d'assurance chez le fraisier garantissant un certain succès reproducteur. La plante peut donc compenser en cas de perte des premiers fruits dû à des événements imprévisibles tels que des conditions climatiques non-favorables ou une quantité de ressources restreintes. Finalement, la guildes d'insectes, principalement constituée de mouches syrphidées, d'abeilles Andrenidae et Halictidae, ne semble pas être la cause de la diminution de la qualité des fruits puisque leur activité est constante tout au long de la période de floraison. Les résultats obtenus nous permettent maintenant de comprendre la reproduction des fraisiers d'un point de vue plus écologique que commercial et nous guide vers une méthode d'agriculture plus biologique.

2 INTRODUCTION

2.1 La pollinisation entomophile

La pollinisation est un des services écologiques des plus importants provenant d'une longue coévolution et d'un grand nombre d'interactions entre les plantes et les insectes (Faegri et van der Pijl, 1979). Le transfert de pollen se fait par deux grands vecteurs en milieu terrestre soit par les insectes donc la pollinisation entomophile, ou par le vent donc la pollinisation anémophile et en milieu aquatique, par l'eau. Quand ces vecteurs sont absents, certaines plantes sont capable d'effectuer la mise à fruits par l'autopollinisation (Hove, 2007).

La pollinisation entomophile provient de l'étroite interaction mutualiste entre la fleur et l'insecte assurant à la plante une reproduction croisée par transfert du pollen exogamique et assurant à l'insecte de la nourriture par son nectar riche en glucides et son pollen riche en protéines, un site de reproduction, de ponte (Janzen, 1979) ou un refuge (Kevan, 1975). Chez les insectes, les pressions sélectives qui favorisent la coévolution sont morphologiques, comportementales et d'apprentissage pour maximiser leur efficacité pendant la quête alimentaire tandis que chez les fleurs, elles sont structurales, visuelles, olfactives et nutritives pour optimiser les visites.

Les insectes pollinisateurs les plus importants sont les hyménoptères faisant partie de la super-famille des Apoidea, les mouches et les papillons avec chacun leur spécialisation quand aux fleurs visitées et aux régions du globe selon leurs climats. Mais chaque groupe taxonomique d'insectes ne pollinise pas la fleur d'une espèce de plante de la même façon puisqu'il existe des différences quant à la fréquence et la durée des visites, aux interactions avec la fleur, à la capacité de porter le pollen et à la fidélité envers une espèce de plante. C'est pourquoi l'efficacité de pollinisation est importante à considérer pour connaître l'effet de chacun des groupes taxonomique sur la pollinisation d'une

fleur. Mais une grande controverse existe sur ce terme vague qu'il est définie comme étant n'importe quelle caractéristique contribuant à l'habileté que les insectes pollinisateurs possèdent à affecter le succès reproducteur chez les plantes qualitativement et quantitativement (Herrera, 1987; Utelli et Roy, 2000). Puisque cette définition est très large, différents auteurs ont estimé l'efficacité de différente façon comme décrit dans l'étude de Inouye et al (1994). Pour cette étude, le terme efficacité est utilisé pour décrire la performance d'un insecte à polliniser une fleur et sera calculer en fonction d'un indice de la portance du pollen corporel chaque insecte. Ce calcul n'est pas idéal puisqu'il fourni une surestimation de la quantité de pollen réellement disponible pour la pollinisation (Galloni, 2006). Le terme importance est utilisé pour décrire l'effet d'un groupe de pollinisateurs sur la pollinisation d'une espèce de plante dans une saison qui est calculé qui le produit de l'efficacité avec l'abondance relative de chacun des familles. C'est un indice qui inclut autant le coté qualitatif que quantitatif de l'interaction.

2.2 La reproduction chez les plantes

La reproduction chez les plantes pérennes peut être de façon asexuée par propagation clonale ou de façon sexuée par les gamètes. L'investissement relatif entre la croissance et la reproduction sexuelle dépend de plusieurs facteurs incluant le degré de stabilité de l'environnement et se fait sur une base énergétique permettant une utilisation optimale des ressources de la plante qui doivent être séparées pour la croissance, la maintenance, l'entreposage et la reproduction (Gardner et Mangel, 1999; Vilela, 2008). Des conditions environnementales stables offrent à la plante une occasion peu risquée d'investir ses ressources dans les fleurs et les fruits pour une reproduction sexuée ce qui assure le maintien d'un bassin génétique suffisant permettant l'évolution et l'adaptation à de nouveaux environnements. Des conditions environnement variables ou fluctuantes favorisent une reproduction asexuée où la plante entrepose ses ressources dans ses parties végétatives pour croître et répandre ses gènes donnant la possibilité à une reproduction future (Schaffer et Gadgil, 1975).

Divers stratégies de reproduction sexuée influencées autant par des facteurs évolutifs qu'écologiques existent chez les plantes suivant une différence temporelle. Les plantes annuelles ne se reproduisent qu'une seule fois avant de mourir tandis que les plantes pérennes se reproduisent de nombreuses fois sur plusieurs années (Brown, 2005). Les plantes pérennes doivent adopter des stratégies efficaces et optimiser l'utilisation de ses ressources puisqu'elles doivent survivre à travers plusieurs périodes de reproduction et ne peuvent donc pas tout investir dans la reproduction la première année comme le ferait une plante annuelle (Schaffer and Gadgil, 1975). Mais certains facteurs extrinsèques incluant une pollinisation insuffisante, une quantité de ressources limitées, des effets du climat comme le gel, l'herbivorie et la prédation des graines (Ågren et al., 2008; Stephenson, 1981) peuvent limiter le succès reproducteur qui se définit comme étant le ratio des ressources investies pour la croissance végétative versus celles investies pour la reproduction sexuée (Stearns, 1976). Les facteurs environnementaux pouvant limiter la production de fruits comme la température et les précipitations affectent directement la disponibilité des ressources pour la maturation des fruits mais aussi, indirectement, sur la production de fleur et l'abondance des pollinisateurs (Ågren, 2008).

Chez les plantes pérennes, qui font face à ce compromis, on observe toutefois une stratégie qui semble aller à l'encontre de l'optimisation des ressources lorsqu'il y a une surproduction de fleurs, puisque toutes les fleurs produites par la plante ne donnent pas toutes un fruit et finissent par avorter (*Asclepias*: Willson et Price, 1976; *Vaccinium macrocarpon*: Brown et McNeil, 2006; *Pancreaticum maritimum*: Medrano et al., 2000). Plusieurs hypothèses ont été proposées pour expliquer cette perte d'énergie pour la plante. La première étant de permettre une sélection optimale de la taille, du nombre de fruits et du nombre de graines, en avortant les fleurs de moins bonne qualité (Holtsford, 1985; Janzen, 1977; Charnov, 1979). La deuxième étant de compenser pour une pollinisation insuffisante (Lee, 1988; Stephenson, 1979), pour des ressources en quantité limitée (Wilson et Price, 1977), des pertes dues au climat ou la prédation des graines (Holtsford,

1985). Par exemple, un surplus de fleurs pourraient permettre à la plante de produire plus de fruits pendant les années favorables (Holtsford, 1985; Agren, 2008). Finalement, la dernière hypothèse étant d'augmenter le succès reproducteur de la plante par la disponibilité d'une plus grande quantité de pollen permettant une meilleure chance de paternité sur d'autres plantes et d'attirer plus de pollinisateurs potentiels (Holtsford, 1985; Stephenson, 1979).

Chez certaines plantes, les fleurs ayant des différences morphologiques et caractéristiques fonctionnelles sont regroupées sur une seule tige reproductrice. L'évolution de ce type d'arrangement est due aux avantages qu'il offre comme une plus grande attirance envers les pollinisateurs (Wilson et Price, 1976). Souvent, comme chez *Vaccinium macrocarpon*, une mise à fruit partielle est observée à l'intérieur de la tige reproductrice où les premiers fruits sont clairement avantagés quant à leur qualité dû à une allocation temporelle des ressources provenant de contraintes temporelles ou de stratégies évolutives (Brown et McNeil, 2006). Trois hypothèses potentielles expliquent la variation à l'intérieur de la tige reproductrice causant soit une mise à fruit partielle soit une qualité de fruit différente en fonction de la position sur la tige florale. La première hypothèse est celle de la compétition des ressources où la compétition entre les fleurs dirige la mise à fruit et la qualité des fruits dus à une quantité de ressources limitées. Les premiers fruits ou les fruits proximaux prennent plus de ressources causant une qualité moindre des fruits distaux voir même l'avortement des fleurs dans ces positions. La deuxième hypothèse est celle de la pollinisation non-uniforme où la différence quant à la qualité des fruits ou l'avortement provient d'une pollinisation insuffisante (quantité et qualité du pollen) de certaines fleurs sur la tige reproductrice pendant la période de floraison. Finalement, la troisième hypothèse touche l'effet architectural où le patron observé est dû à des limitations intrinsèques évoluées par la plante pour optimiser le succès reproducteur sur chacune des fleurs.

2.3 Écologie du fraisier

Le fraisier, *Fragaria vesca* [Rosaceae], est une plante largement distribuée en Amérique du Nord, de grande importance économique et agricole. C'est une plante herbacée et pérenne vivant dans des milieux tempérés d'origine de l'Asie tempérée, d'Europe et d'Amérique du Nord (USDA, ASR, National Genetic Resources Program). Elle a été par la suite naturalisée dans plusieurs pays et introduit dans les jardins comme plante agricole.

Les fleurs hermaphrodites sont petites et de couleur blanche possédant de 5 à 10 pétales, de nombreux styles et de 24 à 36 étamines. La reproduction de cette plante est majoritairement asexuée par des stolons.

Les fleurs sont situées sur la tige reproductrice suivant une disposition en branches doubles avec une fleur dans chacune des fourches. Le positionnement des fleurs détermine l'ordre de floraison et la qualité des fruits mesurée par la masse des fruits et la quantité d'akènes sur le fruit; la fleur primaire étant la première à s'ouvrir, suivit des 2 fleurs secondaires et des 4 fleurs tertiaires (Darrow, 1966). Suite à une pollinisation suffisante, les fleurs produisent des fruits agrégats d'akènes rouges et charnus par grossissement du réceptacle. La fleur primaire donne le fruit primaire qui est celui de meilleur qualité (Darrow, 1966) suivit des fruits secondaires et finalement les fruits tertiaires. La plante a évolué une stratégie assurant son succès reproducteur par laquelle si le fruit primaire est de pauvre qualité, les fruits suivant compenseront en étant de meilleure qualité (Darrow, 1966).

La pollinisation est d'une grande importance pour la production de fraises de qualité supérieure. Pour avoir un fruit de masse maximale, chaque ovule doit être fertilisé par un grain de pollen puisque le réceptacle grossit seulement autour des ovules fertilisés (Kakutani, 1993; Nitsch, 1950)). Le poids et la forme du fruit sont donc proportionnel au nombre d'ovules fertilisées. La pollinisation est effectuée soit par le vent, par les insectes ou par auto fertilisation mais en absence

d'insectes, le taux de pollinisation est de 60% et 48.5% des fraises sont malformés (Zaitoun, 2006) voir même jusqu'à 90% en serre (Kakutani, 1993). À cause de ceci, des pollinisateurs domestiqués sont souvent introduits pour obtenir une mise à fruit maximale et des fruits de qualité supérieure dans les fraisières. D'autres études précédentes indiquent que la pollinisation chez le fraisier se fait par 3 vecteurs importants soit par la gravité (auto fertilisation), le vent et les insectes pollinisateurs. Il a été démontré que la gravité est responsable de 50 à 80% du poids des fruits selon les conditions expérimentales et selon les cultivars, le vent d'environ 8% et les insectes pollinisateurs de 20 à 25% (Vincent et de Oliveira, 1998). Comme Kakutani (1993), ils suggèrent aussi l'utilisation de pollinisateurs domestiqués.

Pour les agriculteurs, obtenir une mise à fruit et une qualité de fruit maximale est une de leur considération première pour rentabiliser leur commerce. Malgré toutes les causes possibles d'une mise à fruit partielle ou à une qualité de fruits passable, les agriculteurs visent souvent la pollinisation comme étant la raison principale. Pour remédier à cela, ils louent des ruches de pollinisateurs domestiques (abeilles à miel et bourdons) pour accomplir le travail et pour leur permettre de rentabiliser leurs terres agricoles. Par contre, le rôle de la pollinisation versus les stratégies intrinsèques d'allocation de ressource n'a jamais été testé rigoureusement chez le fraisier.

2.4 Mon étude et ses objectifs

Les 4 objectifs de mon étude étaient :

- 1- D'évaluer les effets des pollinisateurs sur la mise à fruit et la qualité des fruits
- 2- D'évaluer les effets positionnels des fruits sur la tige reproductrice
- 3- D'analyser l'abondance, l'activité journalière et saisonnière et l'efficacité relative de la guilde de pollinisateurs potentiels
- 4- analyser la phénologie florale des plants de fraisiers

3 HYPOTHÈSES ET PRÉDICTIONS

3.1 Effets des pollinisateurs

Si la pollinisation entomophile est nécessaire alors l'exclusion des insectes produira une quantité et une qualité inférieures de fruits. Si la pollinisation entomophile est suffisante alors une pollinisation manuelle n'augmentera pas la mise à fruit ni la qualité des fruits.

3.2 Effets positionnelles

S'il y a de la compétition intra-plante pour des ressources alors en absence de la compétition chaque fleur aura le potentiel de produire un fruit de qualité maximale.

4 MATÉRIEL ET MÉTHODE

4.1 Site de l'étude

L'ensemble des expériences ont été effectuées dans une ferme située à l'extérieur du village d'Embrun, Ontario, Canada le 24 mai 2007.

4.2 Effets des pollinisateurs

Pour connaître l'importance de la pollinisation sur la mise à fruit et sur la qualité des fruits des fraisiers, on a appliqué trois traitements différents; soit la pollinisation entomophile donc l'état actuel sur le terrain, la pollinisation manuelle représentant la pollinisation maximale et la pollinisation avec les insectes exclus.

Avant la floraison des fraisiers, 75 plantes ont été choisies aléatoirement et standardisées selon une quantité de fleurs moyenne (5 à 8) et un couvert foliaire semblable, étiquetées et identifiées en fonction des trois traitements. Pour le traitement de pollinisation manuelle, chaque fleur était pollinisée par pinceau avec le pollen de 2 autres fleurs choisies par hasard pendant 2 jours consécutifs après l'ouverture de la fleur. Pour le traitement témoin, la pollinisation sans insectes, les fleurs ont été émasculées dès leurs ouvertures en enlevant complètement toutes les pétales. Ces manipulations ont été faites quotidiennement du 24 mai 2007 au 12 juin 2007 et ensuite aux deux jours du 12 juin 2007 au 16 juin 2007.

Pour les 3 traitements, les fruits ont été récoltés, identifiées par le traitement, le numéro de la plante et la position sur la tige reproductrice le 18 juin 2007. Les fruits ont été gardés au frais et apportés en laboratoire pour être pesés et pour faire le compte des akènes.

4.3 Effets positionnels

Pour connaître l'effet de la position florale sur la qualité des fruits et la stratégie utilisée par la plante quant à l'allocation de ses ressources, un autre 50 plantes ont été étiquetées et identifiées aléatoirement en fonction de ces 2 traitements de manipulation. Le premier traitement administré consistait à couper la branche ayant la fleur primaire laissant les 4 fleurs tardives et le deuxième consistait à couper la branche n'ayant pas la fleur primaire laissant les 4 fleurs hâtives sur la plante.

Pour les 2 traitements, les fruits ont été récoltés, identifiées par le traitement, le numéro de la plante et la position sur la tige reproductrice le 19 juin 2007. Les fruits ont été gardés au frais et apportés en laboratoire pour être pesés et pour faire le compte des akènes.

4.4 Analyse de la guildes d'insectes

Tous les insectes vus sur une fleur ont été échantillonnés à l'aide d'un filet papillon trois fois par jour, soit à 9 :00, 12 :30 et 15 :00 pendant une période de 20 minutes tout au long de la période de floraison. Chaque insecte a été identifié par la date, l'heure et la localisation de la capture, placé dans une fiole dans une glacière et par la suite dans un congélateur.

Pour chaque période de capture d'insectes, l'enregistrement qualitatif des facteurs abiotiques a été fait : la température, les précipitations, le vent et le couvert de nuage.

En laboratoire, chaque insecte récolté a été épinglé et identifié au niveau de la Famille pour permettre de calculer l'abondance relative.

En laboratoire, le pollen corporel de chaque insecte a été compté et identifié sous un microscope à dissection sur des sous-échantillons de 25 insectes sélectionnés aléatoirement. L'importance d'un groupe de pollinisation a été calculée par le produit de l'efficacité de la pollinisation et de l'abondance relative de chaque Famille.

4.5 Analyse de la phénologie florale

Les 125 plantes déjà étiquetées et identifiées dans la section mise à fruit (3.1) et effet des positions florales (3.2) ont été observées une fois par jour pour la même période temporelle que les manipulations précédentes pour faire la description de leur phénologie selon une échelle créée pour illustrer chaque stade du développement des bourgeons, des fleurs et des fruits.

Le nombre d'anthères vierges, celle offrant du pollen et les anthères vides ont été comptées quotidiennement pour en suivre le développement pour toutes les fleurs des plants pollinisés naturellement.

4.6 Analyses statistiques

Toutes les analyses ont été effectuées à l'aide du programme informatique S-plus. Des ANOVA ont été utilisés pour tester la différence entre les trois traitements de pollinisation, au niveau de la mise à fruit, de la masse moyenne des fruits et du nombre d'akène moyen par fruit. Ainsi que pour effectuer les mêmes comparaisons pour les effets positionnels. Finalement, pour les activités journalière et saisonnière des insectes pollinisateurs, des régressions linéaires et non-linéaire ont été utilisés.

5 RÉSULTATS

5.1 Effets des pollinisateurs

Il n'y avait pas de différence significative au niveau de la mise à fruit entre les 3 traitements de pollinisation (entomophile, manuelle et anémophile) de *Fragaria vesca* ($df=2$, $\chi^2=2.2170$, $P=0.3300$) avec en moyenne de 5 à 6 fruits par plantes et une mise à fruit de 97.94% (fig. 2). Le taux d'avortement est de 1.38%, sans différence significative entre les trois types de pollinisation ($df=2$, $\chi^2=2.5727$, $P=0.2763$). Si l'on compare les même 3 traitements au niveau de la qualité des fruits, il y a une différence significative au niveau de la masse, entre la pollinisation entomophile et la pollinisation anémophile ($df=2$, $\chi^2=8.6034$, $P=0.0135$; Fig. 3). Il y avait aussi des différences significatives au niveau du nombre d'akènes entre la pollinisation entomophile et la pollinisation anémophile ainsi qu'entre la pollinisation manuelle et la pollinisation anémophile ($df=2$, $\chi^2=16.7944$, $P=0.0002$; Fig. 4). Le régime de la pollinisation n'a pas influencé pas la mise à fruit mais les insectes pollinisateurs sont toutefois nécessaires à l'obtention de fruits de qualité maximale puisque la pollinisation anémophile donne des fruits de qualité moindre et les insectes sont suffisants puisque la pollinisation manuelle n'a pas donné une qualité de fruits supérieure.

5.2 Effets positionnels

Il n'y a pas de différences significatives quant à la mise à fruit, qui est de 95.15%, entre les deux traitements de manipulation où seulement les fruits hâtifs ou les fruits tardifs étaient présents ($Z=-0.4734$, $P=0.6359$; Fig. 5).

Si l'on compare la qualité des fruits hâtifs avec celle des fruits tardifs chez les plantes intactes, on voit une différence significative au niveau de la masse moyenne des fruits ($Z=7.4453$, $P<0.0001$; Fig. 6A) et au niveau du nombre d'akènes moyens ($Z=14.5374$, $P<0.0001$; Fig. 6B) avec

les fruits hâtifs étant de qualité supérieure. La même comparaison chez les plantes manipulées donne encore une fois une différence significative au niveau de la masse moyenne des fruits ($Z=7.6232$ $P<0.0001$; Fig. 7A) et au niveau du nombre d'akènes ($Z=16.0562$, $P<0.0001$; Fig. 7B) où les fruits hâtifs sont toujours de qualité supérieure.

En comparant les fruits hâtifs provenant des plantes intactes avec ceux des plantes manipulées, au niveau de la masse moyenne des fruits, il n'y a pas de différence significative entre les deux groupes ($Z=1.1408$, $P=0.2539$; Fig. 8A) mais au niveau du nombre d'akène moyen par fruit, il y en a significativement plus chez les fruits des plantes intactes que manipulées ($Z=15.4243$, $P<0.0001$; Fig. 8B). Ces résultats sont contraires à ce qu'on s'attendait puisqu'en réduisant la compétition chez les plantes manipulées, on s'attendait à voir une masse moyenne et un nombre d'akènes moyen plus élevés que chez les plantes intactes. Une explication possible est qu'en sectionnant une partie de la tige reproductrice, on a engendré un stress à la plante occasionnant une baisse dans la quantité de ressources allouées aux fruits.

Le patron contraire est observé en comparant les fruits tardifs provenant des plantes intactes avec ceux des plantes manipulées. Avec la compétition réduite, on observe une augmentation significative au niveau de la masse moyenne ($Z=7.3578$, $P<0.0001$; Fig. 9A). En absence des premiers fruits, la plante démontre une capacité de compenser en réinvestissant ses ressources envers les fruits tardifs. Toutefois, il n'y a pas de différence entre les deux groupes pour le nombre d'akène moyen par fruit ($df=2$, $F=1.3839$, $P= 0.2413$; Fig. 9B)

5.3 Analyse de la guildes d'insectes pollinisateurs

Au total, 346 insectes de 4 ordres et de 12 familles ont été échantillonnés sur les fleurs des fraisiers. Les quatre familles les plus importants (Andrenidae, Halictidae, Muscidae et Syrphidae) représentent 83.24% de la guildes totale (Fig. 10). La famille des mouches Syrphidae est toutefois la plus abondante et représente près de 50% de la guildes d'insectes pollinisateurs.

Quand à l'activité journalière des insectes, les abeilles Andrenidae sont significativement moins abondantes à 9h00 qu'à 12h00 et 15h00 ($df=2$, $\chi^2=1521633$, $P= 0.0005$; Fig. 11A). Il n'y a pas de différence significative entre les périodes d'échantillonnage pour les abeilles Halictidae ($df=2$, $\chi^2=0.239$, $P= 0.8873$; Fig. 11B) ni pour les mouches Muscidae ($df=2$, $\chi^2=0.665$, $P= 0.7171$; Fig. 11C) ou les mouches Syrphidae ($df=2$, $\chi^2=2.5214$, $P= 0.2835$; Fig. 11D).

Pour faciliter l'analyse, la saison de floraison a été divisé en trois périodes : tôt, milieu et fin. L'activité saisonnière est sans patron significatif pour les 3 périodes pour les abeilles Andrenidae ($df=2$, $F=0.7170$, $P= 0.1437$; Fig. 12A), ainsi que les abeilles Halictidae ($df=2$, $F=0.1056$, $P= 0.9004$; Fig. 12B), les mouches Muscidae ($df=2$, $\chi^2=0.4969$, $P= 0.78$; Fig. 12C) et les mouches Syrphidae ($df=2$, $F=0.008675$, $P= 0.9913$; Fig. 12D).

6 DISCUSSION

La qualité de la pollinisation, qu'elle soit entomophile, manuelle ou anémophile, n'affecte pas la mise à fruit de *Fragaria vesca* qui produit en moyenne de 5 à 6 fruits par plantes avec une mise à fruit de 97.94%. Quelques fleurs tertiaires ont été perdues par avortement mais beaucoup moins de ce qu'on s'attendait à observer puisque chez la canneberge qui est un exemple parmi tant d'autres, le taux d'avortement est d'environ 50% (Brown et McNeil, 2006). Avec si peu d'avortement, l'application des hypothèses proposées pour expliquer la surproduction de fleurs semble non-pertinente. De plus, puisque la pollinisation manuelle n'a pas augmenté la mise à fruits ni la qualité des fruits on peut conclure que les insectes ont été suffisants dans notre étude. En absence des insectes pollinisateurs, la mise à fruit est élevée mais les fruits ont été de qualité inférieure, donc les insectes sont nécessaires pour obtenir des fruits de qualité maximale sur notre site d'étude en 2007. Ceci nous informe aussi que l'autofécondation chez le fraisier est limitée surtout puisque les stigmates de la fleur sont réceptifs avant que le pollen de cette même fleur ne soit disponible favorisant la pollinisation croisée. Même lors de conditions où la pollinisation n'est pas optimale, la plante peut produire un fruit malgré leur qualité moindre.

Il est possible que les résultats du traitement par pollinisation anémophile soient surestimés puisque la méthode utilisée n'empêchait pas à 100% les visites des insectes qui pouvaient être attiré vers la fleur émasculinée par son odeur par exemple. L'exclusion des insectes à l'aide de moustiquaire aurait été plus efficace mais cette méthode n'a pu être utilisée dans cette étude à cause de contraintes logistiques.

En réduisant la compétition à l'intérieur de la plante en enlevant la moitié des fleurs, on cherchait à connaître les stratégies de la plante quant à la distribution de ses ressources. Puisque les fruits tardifs sans compétition sont de qualité supérieure, les fraisiers semblent démontrer une

stratégie d'allocation temporelle de la plante où le premier fruit est le premier servi : il est avantagé et reçoit plus de ressources en en laissant de moins en moins pour les fruits suivants. Mais en perdant ses premiers fruits, le fraisier compense en réinvestissant son énergie vers ses fruits tardifs leur donnant plus de ressources pour leur développement. Ces résultats appuient ce qui a déjà été observé antérieurement (Darrow, 1966). La qualité des fruits n'est donc pas due exclusivement à des limitations extrinsèques mais aussi à des stratégies de la plante et chaque fruit a le même potentiel, peu importe sa position. Par contre, en conditions optimales, la plante favorise ses premiers fruits par allocation temporelle des ressources mais elle possède également une stratégie d'assurance où, si les premiers fruits sont de qualité moindre, la plante peut réinvestir son énergie envers les fruits tardifs pour lui assurer une reproduction sexuée réussie.

Un autre facteur pouvant influencer la qualité des fruits est la différence physiologique entre les fleurs (Solomon, 1988; Stephenson, 1979). La fleur primaire est beaucoup plus grosse, suivit des fleurs secondaires et tertiaires. La fleur primaire, facilement identifiable, à plus de pétales, plus d'étamines et son réceptacle est plus volumineux comparativement aux autres fruits. Ces nombreuses différences physiologiques pourraient potentiellement avoir un effet sur la qualité des fruits puisqu'un réceptacle plus gros avec plus de stigmat au préalable a un potentiel plus élevé de produire un plus gros fruit avec plus d'akènes.

De plus, à partir des données sur la phénologie florale, on voit que la plante s'adapte au mode de pollinisation. En comparant les graphiques obtenus pour la pollinisation entomophile (Fig. 12) avec celui pour la pollinisation manuelle (Fig. 13), ils sont presque identiques puisque le régime de pollinisation était maximal dans les deux cas. Par exemple, on voit clairement que la plante s'adapte à la pollinisation inférieure anémophile (Fig.14) en allongeant la durée de l'ouverture et de réceptivité des fleurs pour donner plus d'occasion et plus de temps d'être pollinisée suggérant de la plasticité dans l'investissement temporelle des ressources dans les fleurs et les fruits en fonction

des conditions abiotiques et biotiques variables. Le même mécanisme à lieu lors de température plus froide où la fleur est réceptive jusqu'à 10 jours (Darrow, 1966).

Une étude future intéressante à effectuer pour connaître les effets de la limitation des ressources sur la production et la qualité des fruits serait de fournir autant de ressources qui serait nécessaires à la plante pour voir si elle utilisera encore la même stratégie d'allocation temporelle.

La pollinisation de *Fragaria vesca* est effectuée par une diversité d'insectes pollinisateurs indiquant que la plante est généraliste quant à son régime de pollinisation. Les 4 familles les plus abondantes, Syrphidae, Muscidae, Andrenidae et Halictidae représente 83% de la guildes totale. Les abeilles Andrenidae représente 20% de la guildes totale mais elles sont les plus importantes pour la pollinisation du fraisier tandis que les abeilles Apidae sont les plus efficaces (Fig. 13). Malgré la grande abondance des Syrphidae, ces mouches sont de deuxième importance puisqu'elles portent une quantité limitée de pollen. Il faut aussi noter qu'il existe une grande variété morphologique d'individus dans cette famille. Les mouches plus larges possèdent plus de poils et des poils plus longs que les mouches plus petits qui n'ont que quelques poils courts et durs les rendant beaucoup moins efficace.

La morphologie des abeilles et leur comportement les rend plus aptes à la pollinisation. Avec les observations effectuées sur le terrain, les abeilles en général passent en moyenne plus de temps sur chacune des fleurs et contrairement aux mouches, elles sont beaucoup moins perturbées par ce qui se passe autour d'eux. Leur corps, plus allongé que celui des mouches, recouvrent une plus grande partie du réceptacle de la fleur permettant un plus grand transfert de pollen. De plus, en cherchant le nectar, les abeilles tournent plusieurs fois sur elle-même en étant sur le réceptacle de la fleur se frottant le côté ventral sur les stigmates. Le pollen corporel sur les abeilles se retrouve majoritairement sur le côté ventral, autant sur l'abdomen que sur les pattes. Plus particulièrement, les abeilles Apidae, de plus grande taille que les abeilles Andrenidae et Halictidae, ont aussi plus de

contactent avec les stigmates permettant un plus grand transfert de pollen (Vincent et de Oliveira, 1998). Ces caractéristiques expliquent leur grande efficacité et importance quant à la pollinisation des fraisiers. Les mouches, de leur côté, sont beaucoup plus actives et volent de fleur en fleur rapidement. Les grains de pollen se collent dans leurs poils mais elles ne possèdent pas de caractéristiques morphologiques leur permettant d'accumuler le pollen comme le font les abeilles. Comme observé par Vincent et de Oliveira (1998), les mouches, surtout les plus petites, se posent sur les pétales de la fleur sans toucher les stigmates ou les anthères. Mais ces deux groupes, abeilles et mouches, sont complémentaires et à elles deux, offre une pollinisation complète puisque les mouches de plus petites tailles pollinisent surtout les stigmates situées à la base du réceptacle tandis que les abeilles pollinisent surtout la région apicale du réceptacle.

Les insectes pollinisateurs sur la ferme à Embrun, Ontario, Canada, lors de la période de floraison du fraisier de 2007, étaient suffisants pour une mise à fruit et une qualité de fruits maximales. Contrairement aux autres études proposant l'introduction d'abeilles domestiques pour obtenir une meilleure pollinisation donc un meilleur rendement (Vincent et de Oliveira, 1998; Kakutani 1993), cette méthode ne s'avèrent pas nécessaire dans ce cas-ci.

Pour assurer le même scénario d'année en année, il faut encourager les pollinisateurs indigènes de rester sur la ferme en conservant leur habitat naturel. En autres mots, il faut leur fournir des lieux de reproduction, de pontes, d'hivernation et des sources alimentaires alternatives hors de la période de floraison des fraisiers. Ces améliorations apportées aux pratiques agricoles pourront aussi aider à maintenir la grande biodiversité déjà existante chez les insectes pollinisateurs et des plantes entourant la ferme.

Encourager ces insectes va aussi à l'encontre de l'application de pesticides sur la ferme. Des contrôles biologiques, comme l'utilisation de *Beauveria bassiana* sur trois organismes pestes des fraisiers, existent mais nécessite encore des études plus poussées pour connaître, par exemple, les

effets non-voulus sur les insectes environnants (Sabbahi et al. 2008). Un autre exemple, l'utilisation de *Peristernus* spp. pour parasiter *Lygus lineolaris*, une peste des fraisiers causant des dommages économiques importants (Tilmon et Hoffman, 2002). Ces méthodes d'agriculture plus biologiques et plus soutenables à long terme permettrait de rapprocher la structure et la fonction de l'écosystème agricole à celles d'un écosystème.

7 RÉFÉRENCES

- Agren, J. Ehrlén, J. et C. Solbreck. 2008. Spatio-temporal variation in fruit production and seed predation in a perennial herb influenced by habitat quality and population size. *Journal of Ecology*. 96:334-345.
- Brown, A.O. et J.N. McNeil. 2006. Fruit production in cranberry (Ericaceae:*Vaccinium macrocarpon*): A bet-hedging strategy to optimize reproductive effort. *American Journal of Botany*. 93:910-916.
- Brown, A. O. 2005. L'écologie de la pollinisation de la chicouté (*Rubus chamaemorus* L.) et de la canneberge (*Vaccinium macrocarpon* ait.): des stratégies qui visent un compromis face à l'incertitude autour de la reproduction sexuée chez les espèces nordiques. PhD
- Burd, M., 1998. "Excess" flower production and selective fruit abortion: a model of potential benefits. *Ecology*. 79:2123-2132.
- Canada, Agriculture and Agri-Food Canada. our strawberries, Les fraises de chez nous.2005.
- Chapitre 7 : Small fruits and Brambles. Source gouvernementale.
- Charnov, E. L., 1979. Simultaneous hermaphroditism and sexual selection. *Proceedings of the National Academy of Science*. 76:2480-2484.
- Darrow G.M., 1966. The strawberry. Holt, Rinehart and Winston, New York.
- Emms, S. K., 1996. Temporal patterns of seed set and decelerating fitness returns on female allocation in *Zigadenus paniculatus* (Liliaceae), and andromonoecious lily. *American Journal of Botany*. 83:304-315.
- Faegri, K. et L. van der Pijl. 1979. *The principles of pollination ecology*, 3rd edition. Pergamon Press, Toronto, 244p.
- Galloni, M., L. Podda, D. Vivarelli et M. Quaranta. 2006. Visitor diversity and pollinator specialization in Mediterranean legumes. *Science Direct*. 203 94-102.
- Herrera, C. M., 1987. Components of pollinator "quality" comparative analysis of a diverse insect assemblage. *Oikos*. 50:79-90.
- Holtsford, T. P. 1985. Nonfruiting hermaphroditic flowers of *Calochortus leichtlinii* (Liliaceae): potential reproductive functions. *American Journal of Botany*. 72:1687-1694.
- Hove, A. A., 2007. Pollination biology of *Silene lemmonii* (Caryophyllaceae), a montane perennial herb. *Madroño*. 54: 293-305.
- Inouye, D. D. E. Gill, M.R. Dudash et C.B. Fenster. 1994. A model and lexicon for pollen fate. *American Journal of Botany*. 81: 1517-1530.
- Janzen, D.H. 1977. A note on optimal mate selection by plants. *American Naturalist*. 111:365-371.

- Janzen, D.H. 1979. How to be a fig. *Annual Review of Ecology and Systematics*. 10:13-51.
- Kakutani, T., T. Inoue, T. Tezuka et Y. Maeta. 1993. Pollination of strawberry by the stingless bee, *Trigona minangkabau*, and the honey bee, *Apis mellifera*: an experimental study of fertilization efficiency. *Res. Popul. Ecol.* 35:95-111.
- Kevan, P.G. 1975. Sun-tracking solar furnaces in high arctic flowers: significance for pollination and insects. *Science*. 189: 723-726.
- Medrano, M. Guitian, P. Et J. Guitian. 2000. Patterns of fruit and seed set within inflorescences of *Pancratium maritimum* (Amaryllidaceae): nonuniform pollination, resource limitation or architectural effects? *American Journal of Botany*. 87:493-501.
- Méndez, M., 1997, Sources of variation in seed mass in *Arum italicum*. *International Journal of plant science*. 158:298-305.
- Mooney, H. A., 1972. The carbon balance of plants.
- Nelson, K. et D. Hedgecock. 1975. A note on optimal mate selection by plants. *The American naturalist*.
- Nitsch, J. P., Growth and morphogenesis of the strawberry as related to auxin. *American Journal of Botany*. 37:211-215.
- Sabbahi, R., A. Merzouki et C. Guertin. 2008. Efficacy of *Beauveria bassiana* against the strawberry pests, *Lygus lineolaris*, *Anthrenus sordidus* and *Otiiorhynchus ovatus*. *Journ. Appl. Entomology*. 132:151-160.
- Schaffer, W.M. et M.D. Gadgil. 1975. Selection for optimal life histories in plants. Dans: M.L. Cody and J. Diamond (eds.). *Ecology and Evolution of Communities*. Belknap press, Cambridge, pp. 142-157.
- Solomon, B. P., 1988 Patterns of pre- and postfertilization resource allocation within and inflorescence: evidence for interovary competition. *American Journal Botany*. 75:1074-1079.
- Stephenson, A.G., 1979. An evolutionary examination of the floral display of *Catalpa speciosa* (Bignoniaceae). *Evolution*. 33:1200-1209.
- Tilmon, K. J. et M. P. Hoffman. 2003. Biological control of *Lygus lineolaris* by *Peristenus* spp. *Biological Control*. 26: 287-292.
- Vaughton, G. et M. Ramsey. 1997, Seed mass variation in the shrub *Banksia spinulosa* (Proteaceae): resource constraints and pollen source effects. *International Journal Plant Science*. 158:424-431.
- Vilela, A., R. Cariaga, L. Gonzalez-Paleo et D. Ravetta. 2008. Trade-offs between reproductive allocation and storage in species of *Oenothera* L. (Onagraceae) native to Argentina. *Acta oecologica*. 33:85-92.
- Vincent, C. et D. de Oliveira. Importance et aménagement des insectes en fraisières. Colloque sur la pollinisation (CPVQ Inc.) St-Hyacinthe, Québec, 4 février 1998.

Wilson , M.F. et P.W. Price, 1976. The evolution of inflorescence size in *Asclepias* (Asclepiadaceae). *Evolution*. 31:495-511.

Zaitoun, S.T., A.A. Al Ghzawi, H.D. Shannag et A. R. M. Al-Tawaha. 2006. Comparative study on the pollination of strawberry by bumble bees and honeybees under plastic house conditions in Jordan valley. *Journal of Food, Agriculture & Environment*. 4:237-240.

Zebrowska, J. 1998. Influence of pollinsation modes on yield components in strawberry (*Fragaria x anassa* Duch.) *Plant breeding* 117, 255-260.

8 ANNEXES

Stade et Description	Photos	Stade et Description	Photos
1 - La fleur est sous forme de bouton floral.		2 - Les pétales commencent à être visibles à travers les sépales. Le bouton floral s'ouvre.	
3- Les pétales de la fleur sont en forme de bol. Les stigmates et les étamines sont jaunes.		4 - La fleur est complètement ouverte. Au début, les stigmates et les étamines sont jaunes et deviennent orangées et brunes.	
5 - Les pétales fanent.		6- Les pétales tombent, laissant les stigmates à découvert.	
7- Les sépales se referment sur les stigmates.		8- Il y a un recourbement du pédoncule caractérisé par le grossissement des stigmates/réceptacle.	
9 - Le réceptacle mesure moins de 1 cm.		10 - Le réceptacle mesure entre 1 cm et 2 cm avec une apparition claire des akènes.	




11 - Le réceptacle mesure entre 2 et 3 cm.		12 - Le réceptacle mesure plus de 3 cm.	
13 - La fleur a avorté.			

Figure 1 – Index phénologique à 13 stades démontrant le développement de la fleur au fruit chez *Fragaria vesca* utilisé dans l'étude des stades phénologiques.

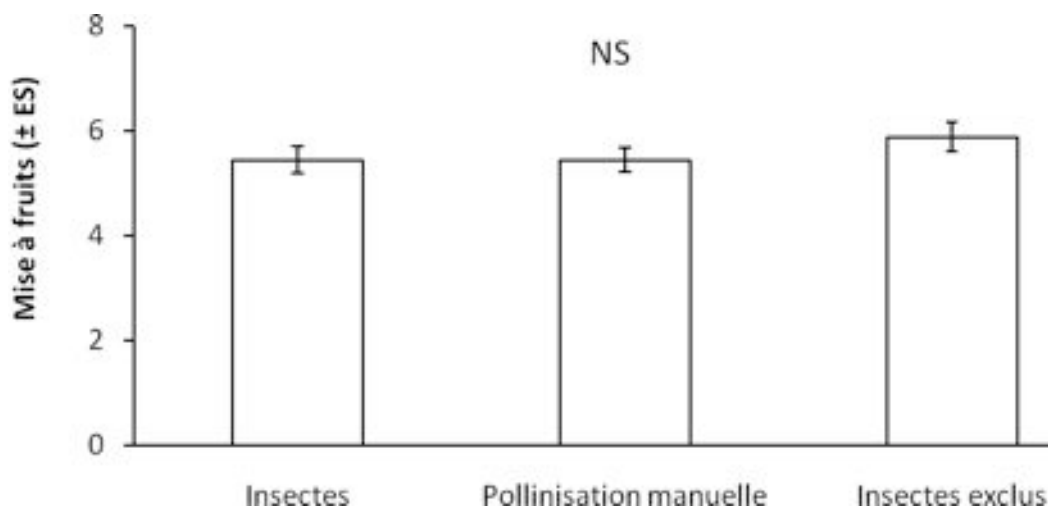


Figure 2 – Mise à fruits moyenne (\pm l'erreur standard) par plant de *Fragaria vesca* en fonction des trois traitements : pollinisation entomophile, pollinisation manuelle et pollinisation anémophile pour un total de 75 plants ($n=427$) à Embrun, Ontario, Canada en 2007. La différence de mise à fruit pour les trois traitements n'est pas significative à $P=0.05$.

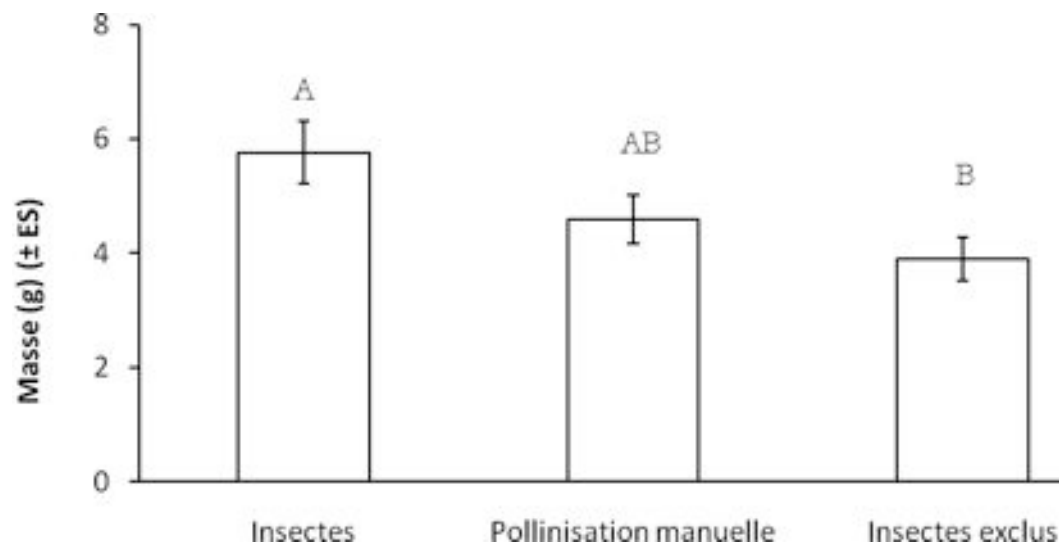


Figure 3 – Masse moyenne des fruits en grammes (\pm l'erreur standard) de *Fragaria vesca* en fonction des trois traitements: pollinisation entomophile, pollinisation manuelle et pollinisation anémophile pour un total de 75 plants ($n= 427$) à Embrun, Ontario, Canada en 2007. La différence entre indiquée par des lettres différentes est significative à $P<0.05$.

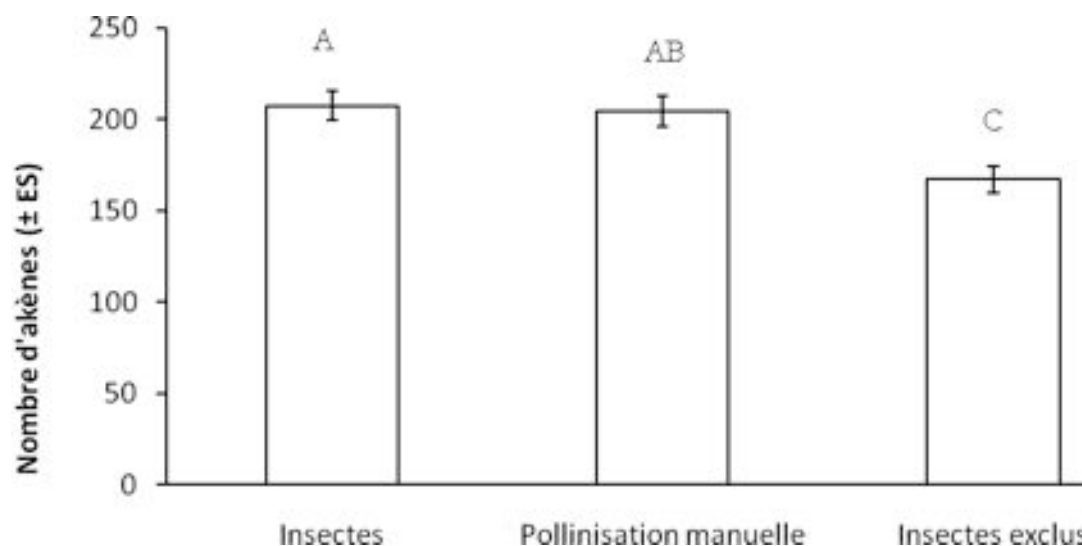


Figure 4 – Nombre d'akènes moyen par fruit \pm l'erreur standard de *Fragaria vesca* en fonction des trois traitements: pollinisation entomophile, pollinisation manuelle et pollinisation anémophile pour un total de 75 plants ($n= 427$) à Embrun, Ontario, Canada en 2007. La différence entre indiquée par des lettres différentes est significative à $P<0.01$.

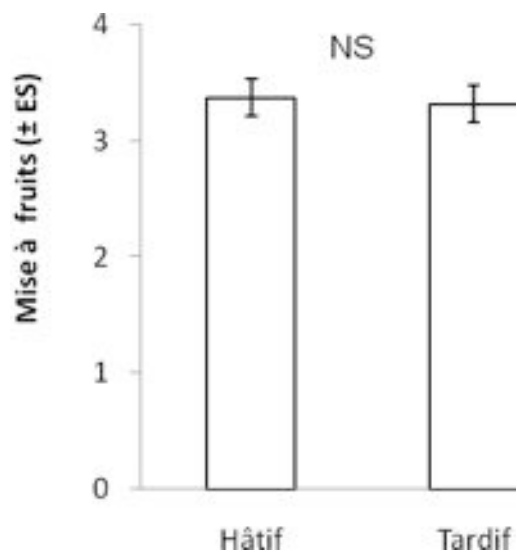


Figure 5– Quantité moyenne de fraises \pm l'erreur standard de *Fragaria vesca* en fonction des deux traitements de plantes manipulées : fleurs hâtives et fleurs tardives pour un total de 25 plants ($n=178$) à Embrun, Ontario, Canada en 2007. La différence de mise à fruit pour les deux traitements n'est pas significative à $P=0.05$.

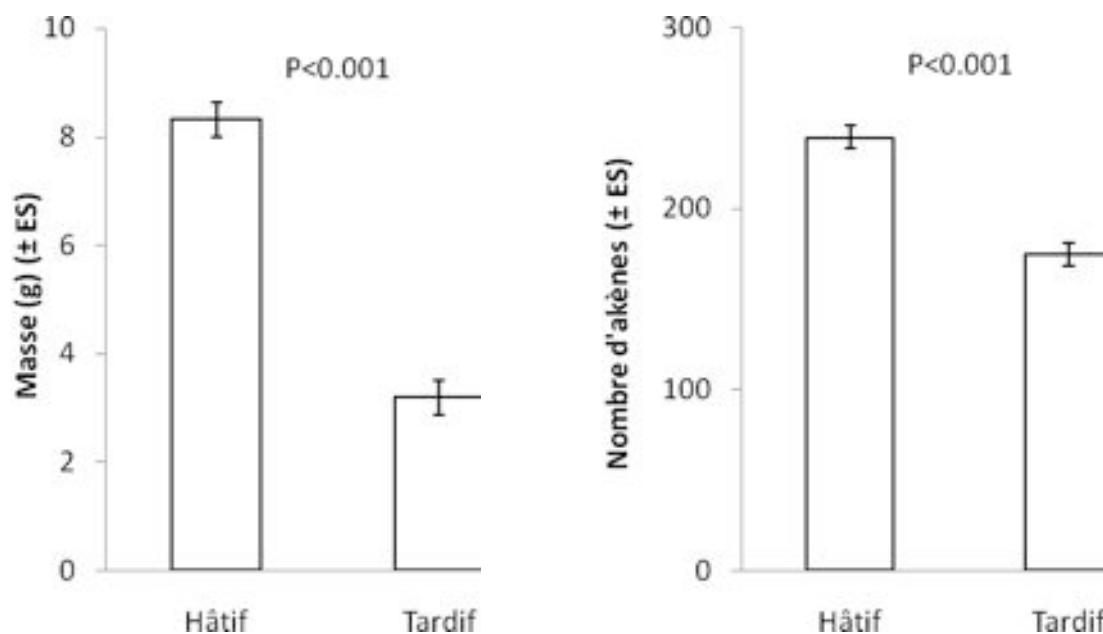


Figure 6– Masses moyennes en gramme et nombre d'akènes \pm l'erreur standard pour les fruits de *Fragaria vesca* en fonction des deux traitements chez les plantes intactes : fleurs hâtives et fleurs tardives pour un total de 25 plants ($n=137$) à Embrun, Ontario, Canada en 2007. Les différences entre les deux traitements pour la masse et pour le nombre d'akènes sont significatives à $P<0.001$.

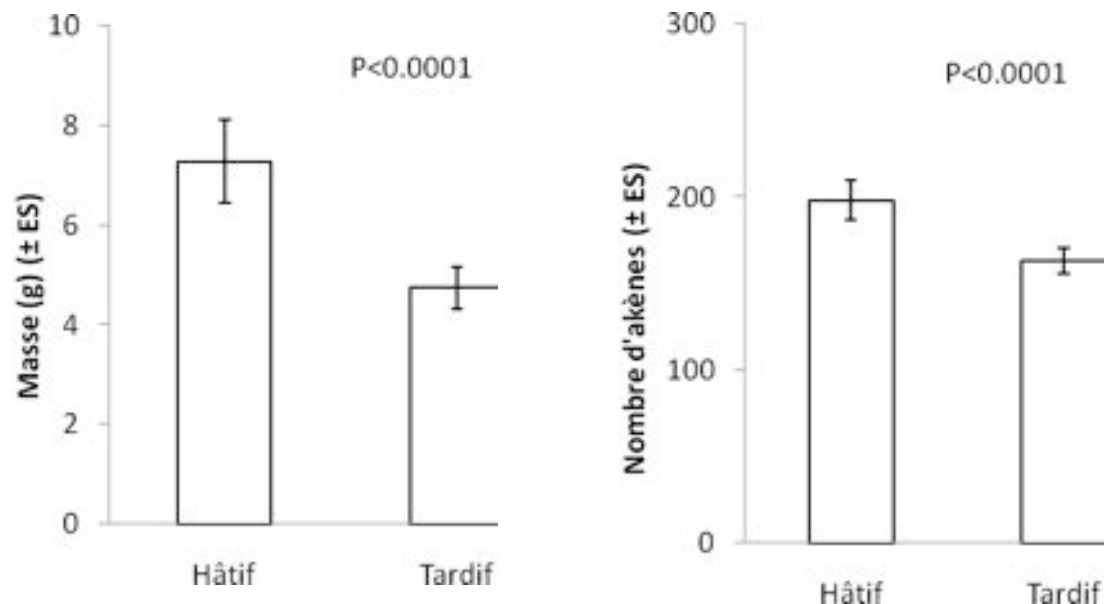


Figure 7– Masses moyennes en gramme et nombre d'akènes \pm l'erreur standard pour les fruits de *Fragaria vesca* en fonction des deux traitements chez les plantes manipulées : fleurs hâtives et fleurs tardives pour un total de 25 plants (n=178) à Embrun, Ontario, Canada en 2007. Les différences entre les deux traitements pour la masse et pour le nombre d'akènes sont significatives à $P < 0.001$.

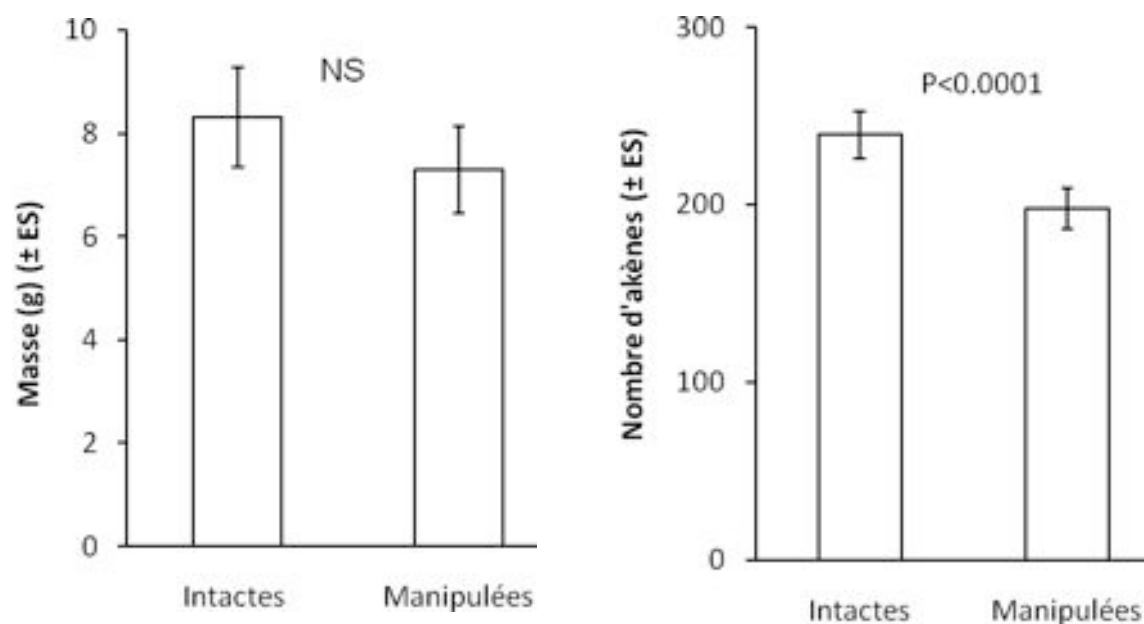


Figure 8 – Masses moyennes en gramme et nombre d'akènes \pm l'erreur standard pour les fruits hâtifs de *Fragaria vesca* pour les plantes intactes et les plantes manipulées pour un total de 50 plants (n=68 – plantes intactes, n=85 – plantes manipulées) à Embrun, Ontario, Canada en 2007. La différence entre les deux groupes pour la masse moyenne est non-significative à $P = 0.05$ mais significative pour le nombre d'akènes à $P < 0.001$.

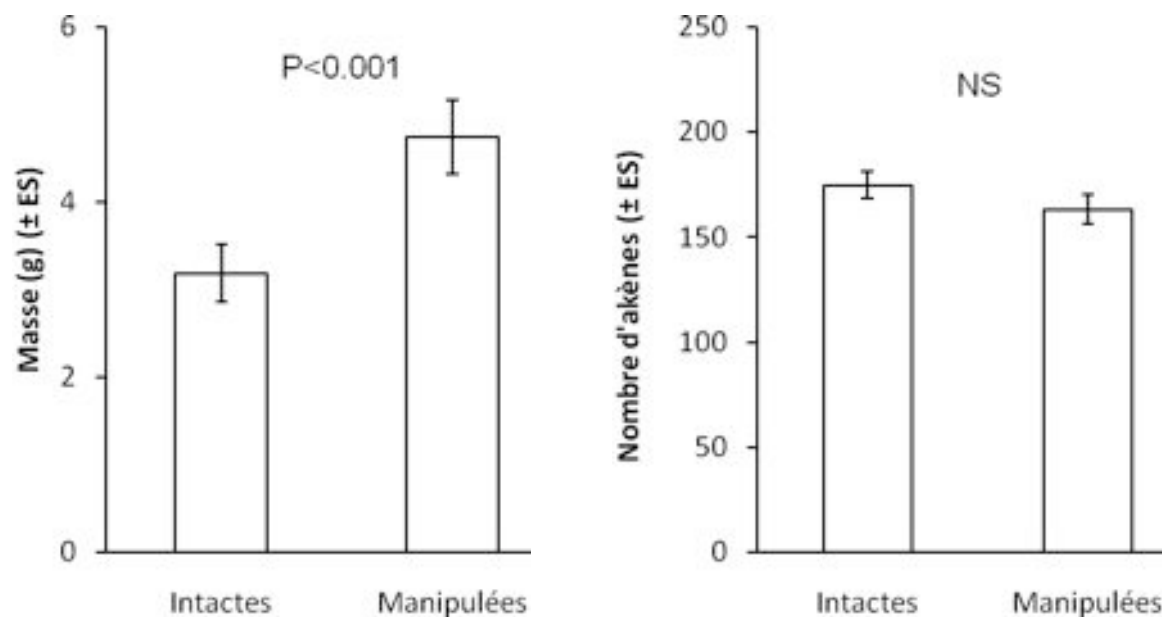


Figure 9 – Masses moyennes en gramme et nombre d'akènes \pm l'erreur standard pour les fruits tardifs de *Fragaria vesca* pour les plantes intactes et les plantes manipulées pour un total de 50 plants (n=69 – plantes intactes, n=85 – plantes manipulées) à Embrun, Ontario, Canada en 2007. La différence entre les deux groupes pour la masse moyenne est significative à $P < 0.001$ mais non-significative pour le nombre d'akènes à $P = 0.05$.

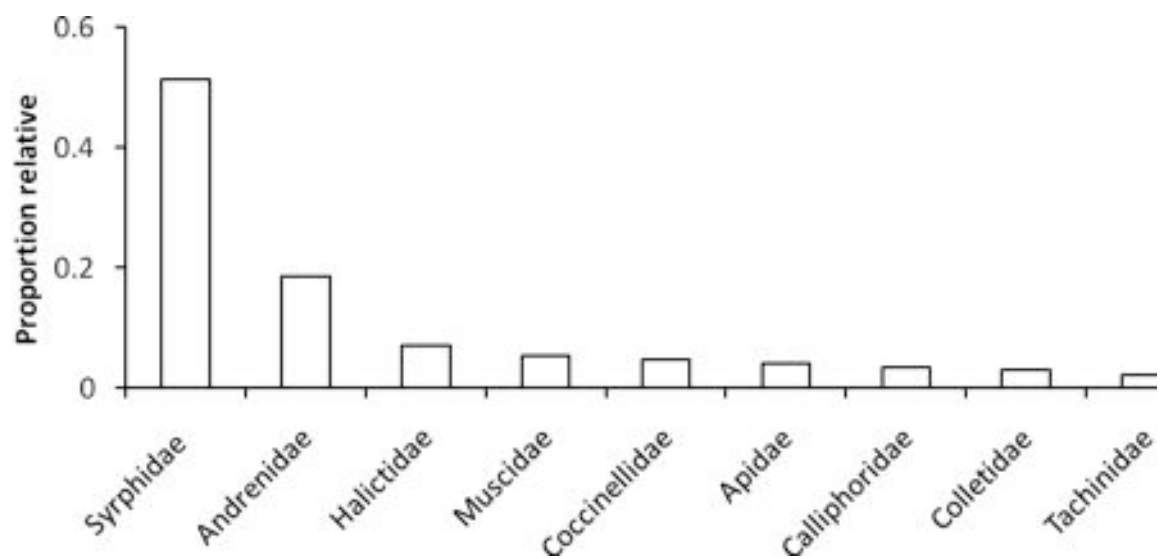


Figure 10 – Proportion relative des insectes pollinisateurs de *Fragaria vesca* échantillonnées du 25 mai au 14 juin 2007 à Embrun, Ontario, Canada sur 3 périodes de 20 minutes en fonction des familles. (n=345)

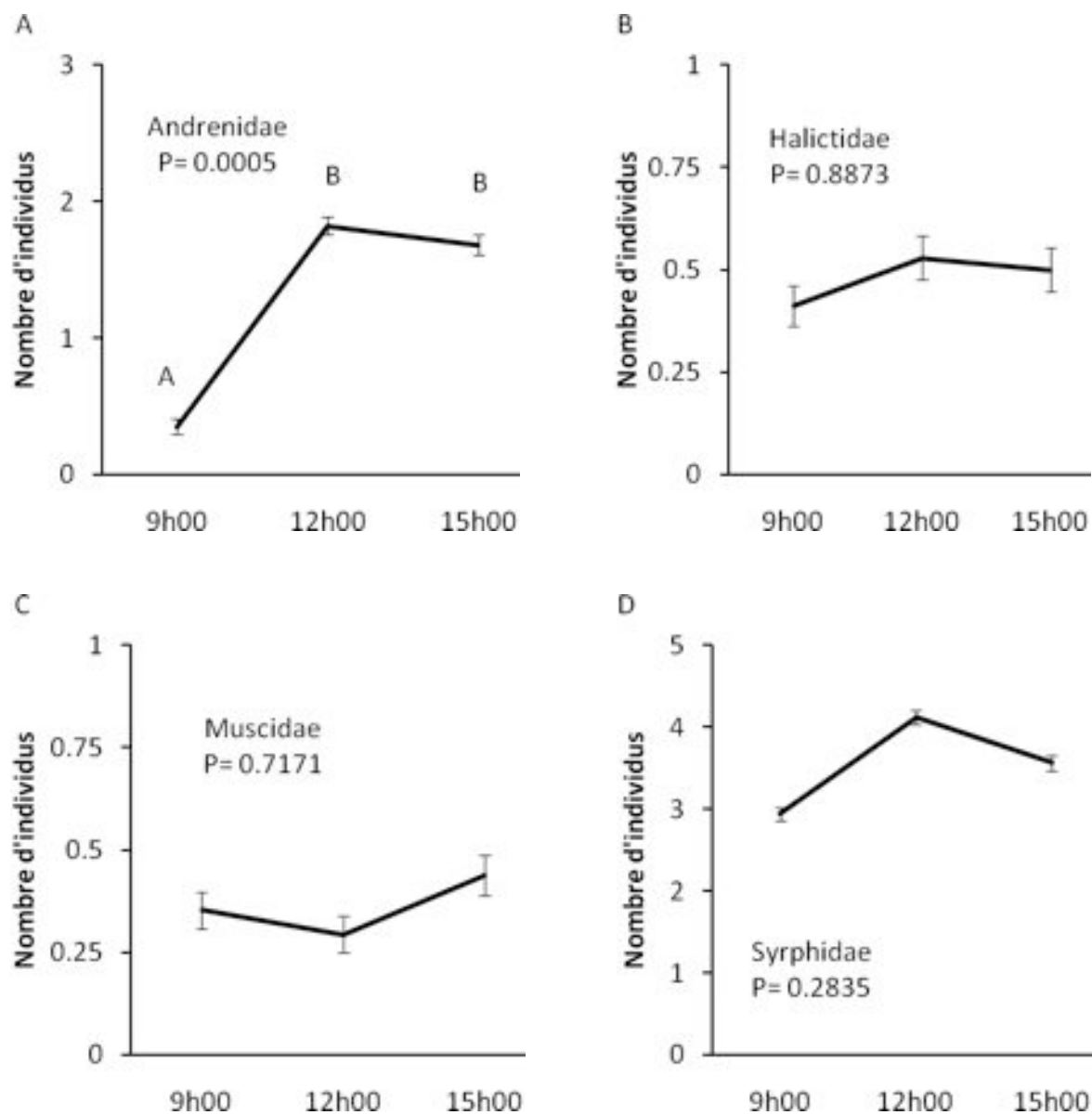


Figure 11- Nombre d'insectes pollinisateurs moyens capturés par session d'échantillonnage d'une durée de 20 minutes en fonction du temps de la journée - 9h00 (AM), 12h00 (M) et 15h00 (PM) et pour les 4 familles les plus abondantes : Andrenidae (A), Halictidae (B), Muscidae (C) et Syrphidae (D). (n= 283)

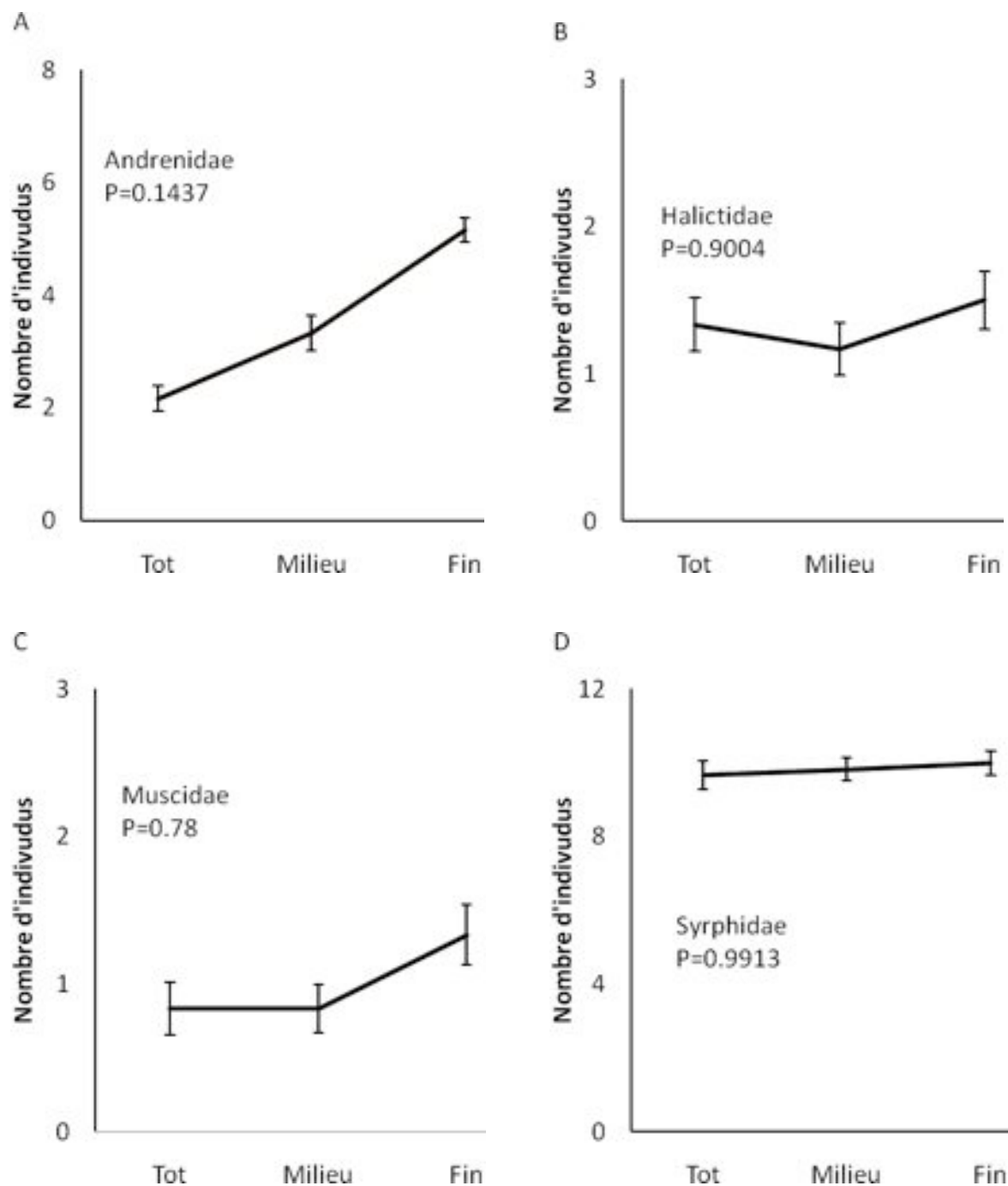


Figure 12 – Nombre d'insectes pollinisateurs moyens échantillonnés pendant des sessions d'échantillonnages, trois fois par jour en fonction de la saison de floraison divisée en trois périodes, tôt (25 mai au 31 mai), milieu (1 juin au 7 juin) et fin (8 juin au 14 juin) et pour les 4 familles les plus abondantes : Andrenidae (A), Halictidae (B), Muscidae (C) et Syrphidae (D). (n= 283).

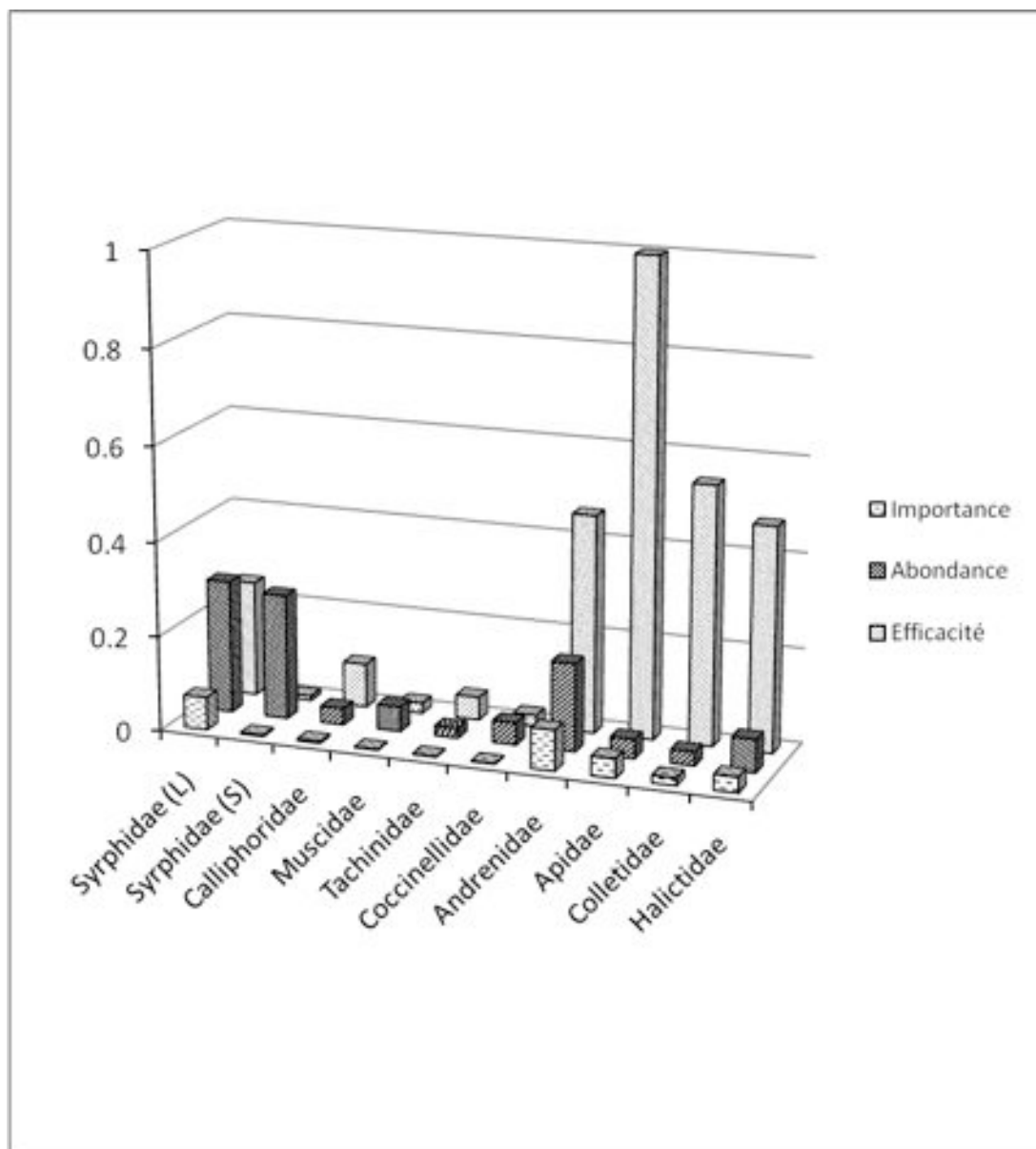


Figure 13 : L'importance estimée par le produit de l'efficacité et l'abondance relative des familles des pollinisateurs de *Fragaria vesca* à Embrun, Ontario, Canada en 2007. La famille des mouches Syrphidae sont séparées selon leur taille : L = large, S = Petit.

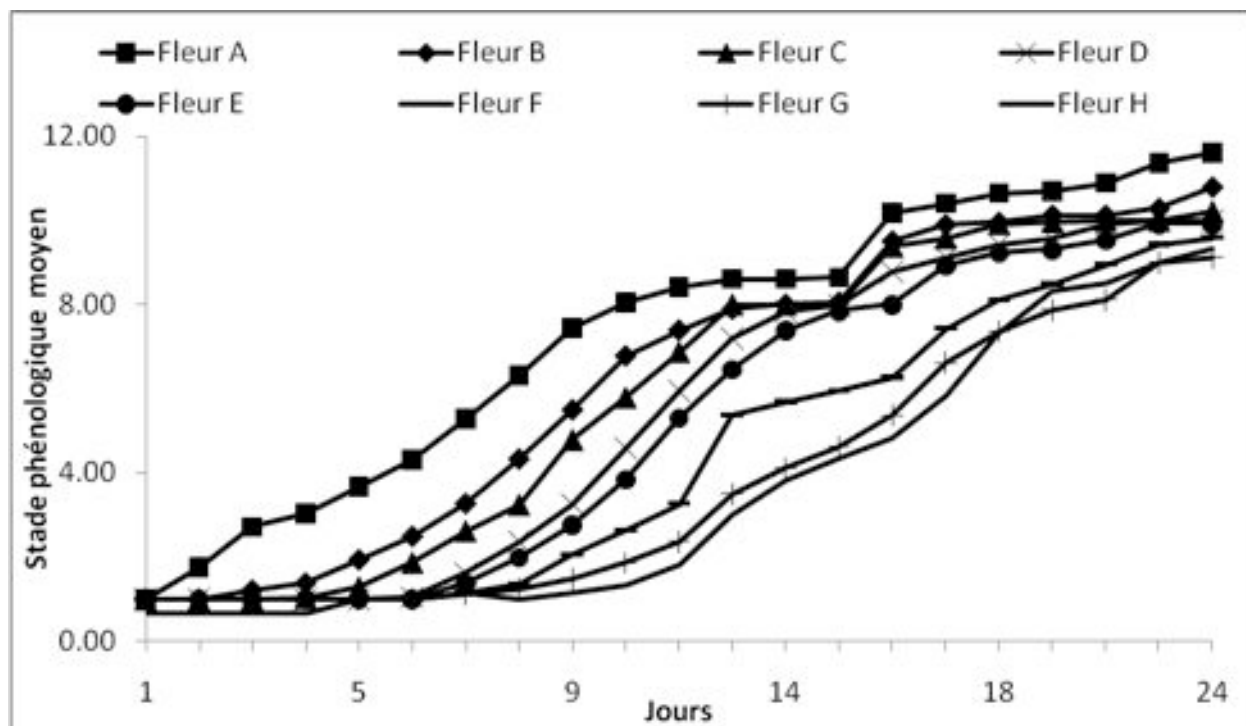


Figure 14 – Stade phénologique moyen des fleurs de *Fragaria vesca* en fonction des jours débutant le 24 mai 2007 et selon la position des fleurs sur la tige floral pour le traitement I (n=137)

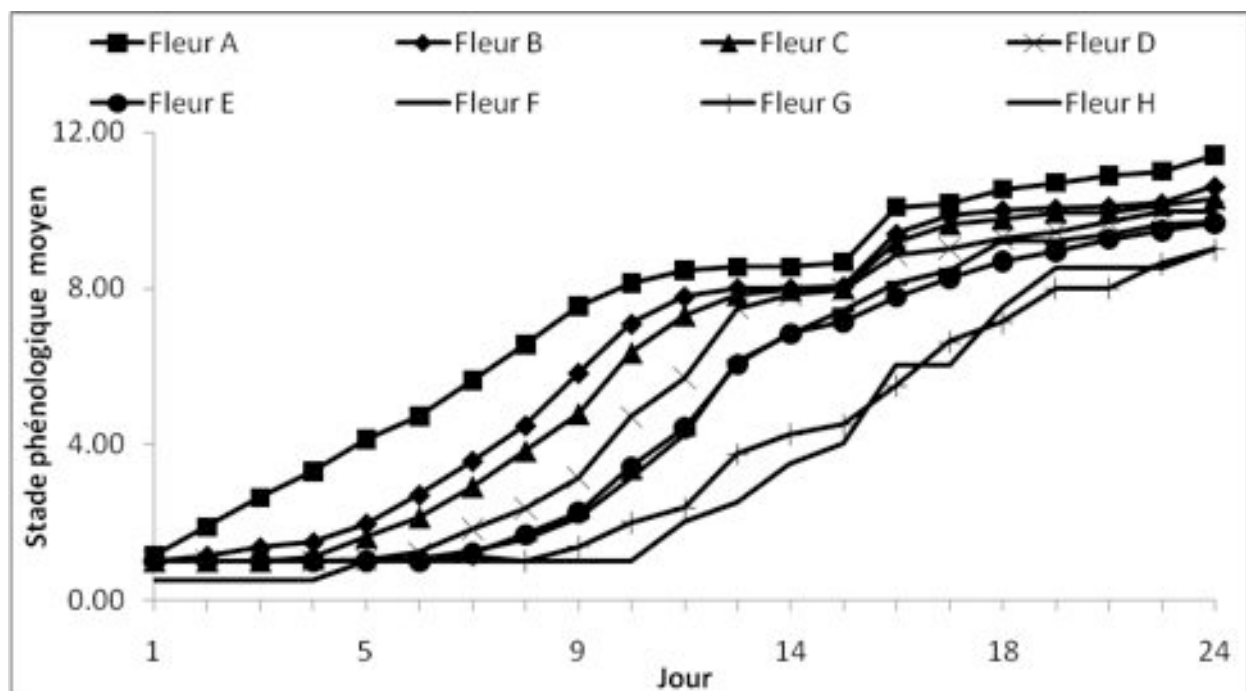


Figure 15 – Stade phénologique moyen des fleurs de *Fragaria vesca* en fonction des jours débutant le 24 mai 2007 et selon la position des fleurs sur la tige floral pour le traitement M (n=138)

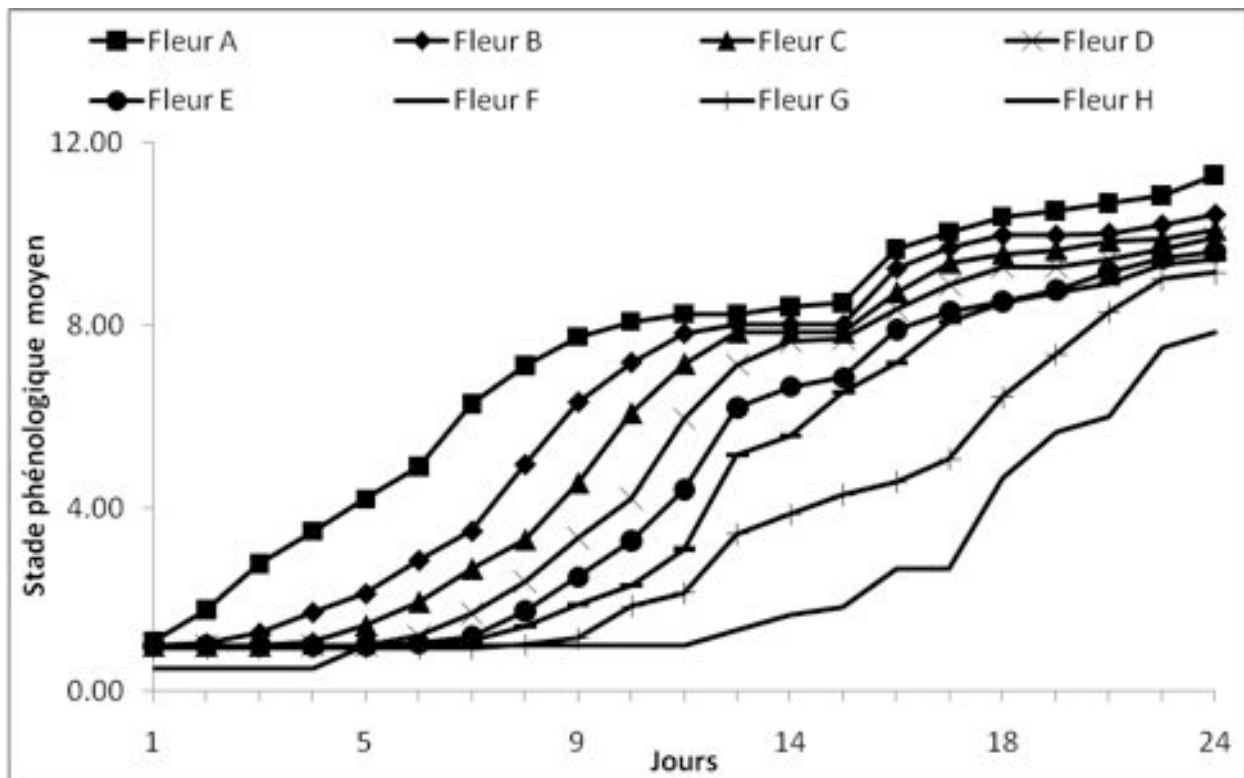


Figure 16 – Stade phénologique moyen des fleurs de *Fragaria vesca* en fonction des jours débutant le 24 mai 2007 et selon la position des fleurs sur la tige floral pour le traitement S (n=152)