

UNIVERSITÉ DU QUÉBEC À MONTRÉAL

LA POLLINISATION DE LA CANNEBERGE PAR TROIS
POLLINISATEURS : L'ABEILLE DOMESTIQUE, LE BOURDON FÉBRILE
ET LA MÉGACHILE DE LA LUZERNE

MÉMOIRE

PRÉSENTÉ
COMME EXIGENCE PARTIELLE
DE LA MAÎTRISE EN BIOLOGIE

PAR
MICHEL GIRARD

JANVIER 2009

UNIVERSITÉ DU QUÉBEC À MONTRÉAL
Service des bibliothèques

Avertissement

La diffusion de ce mémoire se fait dans le respect des droits de son auteur, qui a signé le formulaire *Autorisation de reproduire et de diffuser un travail de recherche de cycles supérieurs* (SDU-522 – Rév.01-2006). Cette autorisation stipule que «conformément à l'article 11 du Règlement no 8 des études de cycles supérieurs, [l'auteur] concède à l'Université du Québec à Montréal une licence non exclusive d'utilisation et de publication de la totalité ou d'une partie importante de [son] travail de recherche pour des fins pédagogiques et non commerciales. Plus précisément, [l'auteur] autorise l'Université du Québec à Montréal à reproduire, diffuser, prêter, distribuer ou vendre des copies de [son] travail de recherche à des fins non commerciales sur quelque support que ce soit, y compris l'Internet. Cette licence et cette autorisation n'entraînent pas une renonciation de [la] part [de l'auteur] à [ses] droits moraux ni à [ses] droits de propriété intellectuelle. Sauf entente contraire, [l'auteur] conserve la liberté de diffuser et de commercialiser ou non ce travail dont [il] possède un exemplaire.»

AVANT-PROPOS

L'étude des pollinisateurs et plus particulièrement de l'Abeille domestique est un intérêt pour moi depuis plusieurs années. Apiculteur amateur depuis 1994, un retour aux études en 2001 pour le baccalauréat en biologie, fut l'occasion d'aller plus loin dans l'étude des pollinisateurs et ainsi débiter cette maîtrise en 2005. Originaire du Saguenay et ayant vécu sur la moyenne Côte-Nord pendant plusieurs années, j'ai un grand intérêt pour le genre *Vaccinium* : les bleuets et les airelles en particulier.

Ce mémoire est rédigé sous forme de deux articles scientifiques. Pour les deux articles, j'ai effectué les expérimentations sur le terrain et en laboratoire, assisté d'aides de terrain. J'ai rédigé les articles et le mémoire seul, mais avec des révisions de mon directeur et de ma co-directrice. Les articles sont à soumettre et la liste des auteurs apparaîtra dans l'ordre suivant: Michel Girard, Domingos de Oliveira et Madeleine Chagnon.

Je dédie ce mémoire à mon petit Loup-Marin préféré, Loïc!

REMERCIEMENTS

Merci à mon directeur M. Domingos de Oliveira pour son soutien et son intérêt très soutenu envers ce projet et mes démarches académiques. Merci également à ma codirectrice, Mme Madeleine Chagnon, pour la gestion du projet de recherche global dont mon projet faisait partie et pour son aide et ses conseils. Je tiens de plus à remercier les personnes et organismes suivants pour leur soutien technique et financier: Richard Turmel et le MAPAQ Centre-du-Québec, Émile Houle et le CRSAD, le CDAQ, l'association des producteurs de canneberges du Québec. Rémi Asselin et l'équipe de la Cannebergière des Cyprès. Pierre Fortier et l'équipe de la cannebergière "Les atocas de l'érable". Toute l'équipe de collecte de données et de laboratoire : Olivier Aubry, Marika Gauthier-Ouellet, Hélène Leblanc, Jacinthe Leblanc et Virginie Mallette. Guillaume Bourque, Sylvie Laliberté et Yves Prairie. Je remercie le CRSNG pour l'octroi d'une bourse d'études supérieures du Canada.

TABLE DES MATIÈRES

AVANT-PROPOS	ii
LISTE DES FIGURES ET TABLEAUX.....	iv
LISTE DES ABRÉVIATIONS, SIGLES ET ACRONYMES.....	v
LISTE DES SYMBOLES.....	vi
RÉSUMÉ	viii
INTRODUCTION	1
CHAPITRE I: ÉTAT DES CONNAISSANCES	3
1.1 La culture de la canneberge.....	3
1.2 La biologie de la canneberge.....	4
1.3 Pollinisation de la canneberge.....	5
1.4 Efficacité pollinisatrice des pollinisateurs	6
1.5 Les pollinisateurs de la canneberge au Québec.....	8
1.6 L'Abeille domestique.....	9
1.7 Le Bourdon fébrile	10
1.8 La Mégachile de la Luzerne.....	13
CHAPITRE II: INTRODUCTION DE POLLINISATEURS ET PRODUCTION DE LA CANNEBERGE.....	15
2.1 Résumé.....	15
2.2 Introduction.....	16
2.3 Méthodologie	18
2.3.1 Sites.....	18
2.3.2 Pollinisateurs.....	19
2.3.3 Dispositif expérimental.....	19
2.3.4 Observations et méthodologie	20
2.3.5 Manipulations au laboratoire	20
2.3.6 Calculs et analyses statistiques	21
2.4 Résultats	21
2.4.1 Visites des pollinisateurs	21

2.4.2	Parcelles d'observation versus d'exclusion	23
2.4.3	Impacts de la quantité d'ovules fécondés sur le poids des fruits.....	23
2.5	Discussion	26
2.5.1	Visites des pollinisateurs	26
2.5.2	Parcelles exposées versus sous cage.....	28
2.5.3	Impacts de la quantité d'ovules fécondés sur le poids des fruits.....	29
2.6	Conclusion.....	29
2.7	Références	30
CHAPITRE III: LA MISE À FRUIT DE LA CANNEBERGE EST-ELLE LIMITÉE PAR LES RESSOURCES OU PAR LA POLLINISATION ?		34
3.1	Résumé.....	34
3.2	Introduction.....	35
3.3	Méthodologie	37
3.3.1	Sites.....	37
3.3.2	Dispositif expérimental.....	38
3.3.3	Observations et méthodologie	38
3.3.4	Manipulations au laboratoire	39
3.3.5	Calculs et analyses statistiques	40
3.4	Résultats	41
3.4.1	Allocation des ressources.....	41
3.4.2	Rang d'un fruit en fonction de sa position sur la tige.....	41
3.5	Discussion	43
3.5.1	Allocation des ressources.....	43
3.5.2	Rang d'un fruit en fonction de sa position sur la tige.....	45
3.6	Conclusion.....	48
3.7	Références	49
CHAPITRE IV.....		52
4.1	Conclusion générale.....	52
4.2	Références générales.....	54

LISTE DES FIGURES ET DES TABLEAUX

Figure		Page
2.1	Régression linéaire simple du poids par fruit en fonction de la quantité d'ovules fécondés en 2005.	25
2.2	Régression linéaire simple du poids par fruit en fonction de la quantité d'ovules fécondés en 2006.	25
3.1	Poids moyen par fruit (\pm S.E.) selon le nombre de fruits portés par tige en 2005 et 2006 dans les parcelles exposées.	42

Tableau		Page
2.1	Visites observées et abondance relative de chaque pollinisateur en 2005 et 2006.	22
2.2	Moyenne de fruits par tige et résultats des analyses de variance comparant les parcelles exposées et sous cages pour la mise à fruit, le poids, le taux de pollinisation et le total des ovules fécondés en 2005 et 2006.	24
3.1	Tables de contingence des fruits selon leur rang croissant en quantité d'ovules fécondés et leur position ordinale sur la tige, en 2005 et 2006.	44

LISTE DES ABRÉVIATIONS, SIGLES ET ACRONYMES

APCQ	Association des producteurs de canneberges du Québec
CDAQ	Conseil pour le développement de l'agriculture du Québec
CRSAD	Centre de recherche en sciences animales de Deschambault
CRSNG	Conseil de recherches en sciences naturelles et en génie du Canada
MAPAQ	Ministère de l'agriculture, des pêcheries et de l'alimentation du Québec

LISTE DES SYMBOLES

cm	Centimètre
°C	Température en degré Celsius
g	Gramme
h	Heure
ha	Hectare
kg	Kilogramme
km	Kilomètre
m ²	Mètre carré
n	Effectif
P	Probabilité
r_s	Coefficient de corrélation de Spearman
R^2	Coefficient de détermination de la régression linéaire
S.E.	Erreur-type
W	Watts
%	Pourcentage

RÉSUMÉ

La pollinisation des fleurs de la canneberge cultivée est principalement entomophile. L'apport de pollinisateurs introduits (Abeille domestique, Bourdon fébrile et Mégachile de la luzerne) et l'impact des insectes indigènes à l'effort de pollinisation ont été étudiés. Une comparaison de l'effet de la présence et de l'absence des pollinisateurs a été faite, ainsi que l'impact du nombre d'ovules fécondés sur l'augmentation du poids des fruits. Nous avons aussi tenté de déterminer le facteur limitant de la quantité de fruits portés par une tige et le poids total de ces fruits. Par la suite, en analysant le nombre d'ovules fécondés dans chaque fruit, nous avons investigué le mécanisme possible qui pourrait permettre à une tige de porter soit un seul fruit, soit jusqu'à cinq fruits. Des parcelles exposées et non-exposées aux pollinisateurs ont été mises en place. Des tiges de canneberges furent étiquetées, chaque fleur de ces tiges a été comptée et la position hiérarchique de chaque fruit sur sa tige a été notée à la récolte. Le poids et la quantité d'ovules fécondés de chacun des fruits ont été mesurés en laboratoire. L'Abeille domestique a été le pollinisateur le plus fréquent dans les parcelles d'observation lors des deux étés, suivis de la Mégachile de la luzerne. Les bourdons ont été plus abondants, en 2006, dans une cannebergière de petite superficie, entourée d'habitats propices, qu'en 2005, dans une cannebergière de grande superficie, entourée de boisés. Le poids, le pourcentage de mise à fruit, le taux de pollinisation et le total des ovules fécondés par fruit sont significativement plus élevés en présence des pollinisateurs indigènes et introduits qu'en leur absence et ce pour chaque année. Plus de 40% de l'augmentation du poids des fruits est expliqué par l'augmentation de la quantité d'ovules fécondés. La présence d'une diversité de pollinisateurs (introduits et indigènes) permet une meilleure pollinisation, ce qui augmente le nombre d'ovules fécondés et le poids des fruits. Une pollinisation adéquate donnera donc un rendement accru. Finalement, il n'y a généralement eu aucune différence significative dans le poids moyen des fruits quand la tige porte entre un et cinq fruits. Les analyses tendent à démontrer que, sur une tige, les fruits ayant moins d'ovules fécondés se retrouvent dans les premières positions et que les fruits suivants doivent avoir plus d'ovules fécondés pour se rendre à maturité.

Mots-clefs : Canneberge; Pollinisation; Abeille; Bourdon; Mégachile; Abscission.

INTRODUCTION

Ce mémoire traite de la pollinisation de la canneberge cultivée (*Vaccinium macrocarpon* Aiton) par des pollinisateurs introduits, soit: l'Abeille domestique (*Apis mellifera* L.), le Bourdon fébrile (*Bombus impatiens* Cresson) et la Mégachile de la luzerne (*Megachile rotundata* F), ainsi que par les pollinisateurs indigènes.

Les grandes superficies en culture, la fragmentation, la dégradation et la perte d'habitats naturels ainsi que l'utilisation des insecticides, la pollution, la présence d'espèces invasives, les maladies et les changements climatiques, causent une diminution de la diversité et de l'abondance des insectes pollinisateurs indigènes (MacKenzie et Winston, 1984; Payette et de Oliveira, 1989; Mackenzie et Averill, 1995; Barette, 2001; Cane et Tepedino, 2001). Comme la densité des pollinisateurs indigènes est du moins incertaine, sinon insuffisante, selon le type de végétation environnante, il devient nécessaire d'introduire des pollinisateurs pour assurer une pollinisation optimale dans les cannebergières. Ces pollinisateurs sont-ils réellement efficaces? Font-ils une différence au niveau de la quantité, mais aussi de la qualité des fruits? La quantité de ressources disponibles limite-t-elle la quantité de fruits produits ou bien est-ce la pollinisation? Ou les deux? Y a-t-il un mécanisme intrinsèque qui limite la quantité de fruits portés par une tige chez la canneberge?

Pour répondre à ces questions, il nous apparaissait intéressant de vérifier, d'une part, si la présence de ces trois pollinisateurs pouvait influencer positivement la pollinisation des fleurs de canneberge en augmentant la mise à fruit, la quantité et la qualité des graines, ainsi que le poids des fruits. D'autre part, nous avons vérifié la quantité de visites aux fleurs de la canneberge effectuées par chaque type de pollinisateur, tout au long de la floraison.

Dans un deuxième temps, nous avons voulu vérifier si la quantité de fruits portés par une tige et leur poids total étaient limités par les ressources. Nous avons également investigué un mécanisme qui permettrait à une tige de porter soit un seul fruit, soit jusqu'à cinq fruits, en comparant le nombre d'ovules fécondés dans chaque fruit.

Des parcelles exposées aux pollinisateurs et d'autres sous cages ont été placées dans des bassins de cannebergières commerciales pendant deux étés. Les trois pollinisateurs y ont été introduits. Dans chaque parcelle, des tiges ont été étiquetées, leurs fleurs comptées et leurs fruits récoltés en notant leur position sur la tige. Le poids des fruits et la quantité de graines et d'ovules non fécondés ont été déterminés en laboratoire.

Ce mémoire contient trois chapitres. Le premier fait état des connaissances sur la canneberge, sur sa pollinisation et sur les trois pollinisateurs introduits. Le deuxième chapitre traite de l'effet de la présence ou de l'absence de pollinisateurs sur le poids, le pourcentage de mise à fruit, le taux de pollinisation et le total des ovules fécondés par fruit. Dans le dernier chapitre, nous tentons de déterminer le facteur limitant du rendement (mise à fruit et grosseur des fruits) de la canneberge cultivée. Est-ce les ressources ou la pollinisation ?

CHAPITRE I

ÉTAT DES CONNAISSANCES

1.1 La culture de la canneberge

La culture de la canneberge (*Vaccinium macrocarpon* Aiton) a débuté vers 1800 aux États-Unis (Eck, 1990), en 1953 en Ontario (Kevan *et al.*, 1983) et en 1939 au Québec, mais c'est surtout à partir de 1990 que l'expansion de la production débute vraiment au Québec (Asselin, 2005). Elle est plus abondante dans la région du Centre du Québec, occupant 92% des superficies totales de cette culture. Celle-ci est en progression rapide car les superficies en culture sont passées de 87 hectares en 1990 avec deux producteurs, à 1330 hectares en 2006 avec 45 producteurs, dont 13 en production biologique (Rioux, 2004; Statistique Canada, 2005; Asselin, 2005; APCQ, 2008). La production est quant à elle passée de 9480 tonnes métriques (t.m.) en 1999, à 24 494 t.m. en 2004, puis à 39 168 t.m. en 2006. La consommation apparente au Canada passait de 0,58 kg/personne/année en 1993 à 1,66 kg/personne/année en 2003 (Rioux, 2004; Statistique Canada, 2005; ACPQ, 2008). La culture de la canneberge est en constante augmentation due surtout à ses effets bénéfiques sur la santé, dont, entre autres, dans la prévention des infections urinaires, par son action antiadhésive sur les bactéries, dont *E. coli* (Howell *et al.*, 2005) et à son effet potentiel dans les traitements du diabète et de l'hypertension, quand ce fruit est utilisé en synergie avec des extraits de certaines plantes dont l'origan et le romarin (Apostolidis *et al.*, 2006).

1.2 La biologie de la canneberge

La canneberge est une petite plante rampante et vivace de la famille des Éricacées. La plante fait de longues tiges rampantes (runners) d'où sortent l'année suivante, à partir des bourgeons axillaires, de nombreuses tiges aériennes (uprights) atteignant entre 15 et 45 cm. Seuls les 12 à 20 cm apicaux des tiges aériennes restent debout. Les plus vieilles portions deviennent rampantes et peuvent aussi produire d'autres tiges aériennes (Eck, 1990). La région apicale de ces tiges est la zone de développement des bourgeons floraux. La première année, le bourgeon terminal (mixte) de la tige aérienne est initié vers le début juillet et la différenciation de ses parties florales continue durant le reste de l'été et au printemps suivant. Avec l'accumulation de la chaleur, au printemps, le bourgeon terminal s'allonge, une tige et de nouvelles feuilles poussent ainsi que les bourgeons floraux axillaires apparaissant à la base de cette nouvelle tige. Les tiges aériennes ont tendance à ne porter des fruits qu'à tous les deux ans (Eck, 1990). Le méristème terminal de ces tiges demeure toujours végétatif et continue l'élongation de la tige pendant plusieurs années (Eck, 1990). D'un à dix bourgeons axillaires peuvent initier des fleurs sur les tiges productrices, mais il y a généralement entre trois et cinq fleurs (de 6 à 10 mm) de couleur blanche ou rosée qui produisent entre un et trois fruits par tige (Eck, 1990). Les bourgeons floraux deviennent apparents environ deux semaines après l'émergence du bourgeon terminal et la floraison débute 30 jours après leur initiation (McGregor, 1976; Galletta et Himelrick, 1990). La densité des tiges aériennes est généralement de 400 à 500 par pied carré, mais peut atteindre 1000, soit de 4300 à 5400 tiges par m², jusqu'à 11000 tiges par m² (Eck, 1990).

La fleur est protandre. Le bouton floral ouvre le matin et en deux heures, les quatre pétales sont complètement recourbés, les étamines sont pleinement exposées et le pollen est déjà mature. La phase mâle dure entre 24 et 36 heures. Il y a de cinq à huit étamines très serrées qui forment un tube autour du style et du stigmate. Pendant cette phase, le style est plus court que les étamines et on ne le voit pas car il est à l'intérieur du tube (McGregor, 1976). De plus, selon certains auteurs, le stigmate est alors sec et non-réceptif (Rigby et Dana, 1972). Pour d'autres, le stigmate serait déjà réceptif avant son émergence du tube des étamines, mais ils ne précisent pas à quel moment (Galletta et Himelrick, 1990). Cela dépendrait du cultivar. Rigby et Dana (1972) décrivent le cultivar Stevens (un

des plus utilisés au Québec) comme ayant le stigmate réceptif au moment où les pétales se séparent, donc en phase mâle. Le pollen est une tétrade (4 grains de pollen soudés) assez lourde qui ne peut être transportée par le vent (McGregor, 1976) et qui peut produire quatre tubes polliniques (Eck, 1990).

De 24 à 36 heures après son ouverture, la fleur devient femelle : le style s'allonge (McGregor, 1976; Galletta et Himelrick, 1990), dépasse le tube des étamines et le stigmate devient humide, collant et réceptif. À ce moment, les étamines ne sont plus fonctionnelles. À la base du style, il y a un anneau de nectaires. L'ovaire infère possède quatre carpelles et de 24 à 36 ovules (McGregor, 1976). Selon Galletta et Himelrick (1990) et Eck (1990), ce serait jusqu'à 50 ovules par carpelle. L'ovaire du cultivar "Stevens" possède, par contre, en moyenne $32,5 \pm 4$ ovules (Sarracino et Vorsa, 1991). Si la fleur n'est pas fécondée, elle peut rester réceptive deux à trois semaines et les pétales deviennent roses foncés (McGregor, 1976; Eck, 1990). Suivant la pollinisation, une période de 48 heures est nécessaire pour que les tubes polliniques atteignent l'ovaire et après 72 heures la fécondation a eu lieu (Rigby et Dana, 1972). Le fruit mûrit entre 60 et 120 jours après la fécondation, selon le cultivar et les conditions climatiques (Galletta et Himelrick, 1990).

1.3 Pollinisation de la canneberge

La pollinisation des fleurs de la canneberge cultivée est principalement entomophile (McGregor, 1976; Kevan *et al.*, 1983; Cane *et al.*, 1996; Cane et Schiffhauer, 2003). Bien que la plante soit auto-féconde (Sarracino et Vorsa, 1991; Cane et Schiffhauer, 2003), dans les faits cette auto-fécondité est faible due à la protandrie, ainsi qu'à la position du stigmate qui ne dépasse pas le bout des anthères au début (Cane et Schiffhauer, 2003). L'autopollinisation (pollinisation par le pollen du même cultivar) fait diminuer de façon significative le pourcentage de graines bien développées pour toutes les variétés de canneberges testées (la moyenne de diminution de graines bien développées par fruit est de 25%). Le mécanisme serait un avortement post-zygotique de la graine en développement, plutôt qu'une fécondité réduite. Cette conclusion est supportée par le fait que le nombre total de graines (peu et bien développées) est presque équivalent entre la

pollinisation croisée (entre des cultivars différents) et l'autopollinisation (Sarracino et Vorsa, 1991). La pollinisation croisée semble augmenter la mise à fruit (Sarracino et Vorsa, 1991).

Une bonne pollinisation aura un impact positif sur la mise à fruit, mais également sur la grosseur du fruit, son poids, le nombre de graines matures et la rapidité de maturation (Sarracino et Vorsa, 1991; Cane et Schiffhauer, 2003). Hall et Aalders (1965) ont trouvé une forte corrélation existant entre le nombre de graines viables et la grosseur des fruits chez le cultivar Howes. Les fruits n'ayant pas de graines dans un carpelle, ou une moyenne avoisinant une graine, sont des fruits non uniformes et petits (Eck, 1990). Cane et Schiffhauer (2003) ont trouvé qu'il y avait, lors de pollinisations manuelles sur le cultivar Stevens, un seuil minimum de tétrades de pollen (entre 8 et 16 tétrades) pour, respectivement, une bonne mise à fruit et un bon nombre de graines produites et que cette relation n'était pas linéaire, mais asymptotique, i.e. : que dépassé un certain seuil supérieur, le pollen additionnel ne fait pas augmenter la mise à fruit, ni le nombre de graines de façon significative. Aussi, dans 50 à 80% des cas, les quatre espèces de pollinisateurs utilisés dans leur étude déposent au moins 6 tétrades sur le stigmate ce qui est suffisant pour qu'entre trois et cinq fleurs par tige puissent produire des fruits (Cane et Schiffhauer, 2003). Ceci étant bien plus que l'attente des producteurs de deux fruits par tige (Kevan *et al.*, 1983). Dans l'étude de Sarracino et Vorsa (1991), ceux-ci ont trouvé que le poids du fruit était positivement corrélé avec le nombre de graines bien développées pour six des huit cultivars, dont le "Stevens". Lors d'une étude préliminaire effectuée dans les Bois-Francs avec la Mégachile de la luzerne, Chagnon (2004) a observé que pour une mise à fruit comparable, les parcelles exposées à des plus fortes densités de mégachiles contenaient un pourcentage supérieur de fruits plus gros.

1.4 Efficacité pollinisatrice des pollinisateurs

L'efficacité pollinisatrice est couramment comparée en contrôlant les visites aux fleurs des pollinisateurs et en mesurant soit la quantité de pollen reçue par le stigmate ou bien la mise à fruit résultante (Cane et Schiffhauer, 2003). Pour la méthode qui évalue la mise à fruit, on contrôle le développement du fruit ou des graines d'une fleur ayant reçu une

seule visite ou une séquence notée de visites. Les limitations de cette méthode peuvent être de plusieurs ordres car les processus post-pollinisation n'y sont pas calculés. Par exemple la limitation des ressources maternelles peut faire avorter un fruit qui a été bien pollinisé. Il y a aussi des risques d'herbivorie, de frugivorie, de prédation des graines, de maladies et de dommages physiques. Tous ces facteurs vont diminuer la précision de l'estimation de l'efficacité pollinisatrice (Cane et Schiffhauer, 2003). Par contre, ces processus sont normaux et on peut présumer, en conséquence, qu'ils arrivent toujours à différents degrés dans la réalité agricole.

D'un autre côté, la méthode qui consiste à compter le pollen sur le stigmate nécessite de couper la fleur. Ainsi, jamais on ne peut observer la résultante directe de la pollinisation. On peut seulement la comparer à des données de pollinisations manuelles en serres qui excluent presque toutes les possibilités d'herbivorie, etc. (Cane et Schiffhauer, 2003). Ceci peut également fausser les résultats.

Pour Javorek *et al.* (2002), l'efficacité pollinisatrice se divise en trois segments : 1- le taux de visite aux fleurs ; 2- le pourcentage de fleurs pollinisées (visite avec contact stigmatique et donc transfert de pollen) et 3- la quantité de pollen déposé sur le stigmate par l'insecte. Le taux de pollinisation étant calculé en multipliant 1 par 2 et l'efficacité pollinisatrice en multipliant 2 par 3.

Dans certaines études, les expérimentateurs utilisent plutôt des indices d'efficacité pour évaluer l'efficacité pollinisatrice. Ainsi, Barrette (2001) a estimé l'efficacité des pollinisateurs indigènes, par rapport à l'Abeille domestique introduite en champ dans les cannebergières des Bois-Francis, en utilisant un tel indice. Il est calculé à partir de la charge relative de pollen transportée (individus porteurs) multipliée par l'abondance relative de chaque espèce de pollinisateur. D'autres facteurs vont cependant aussi influencer l'efficacité : le temps de visite, la vitesse du vol, les comportements de butinage, la rusticité. Ces indices d'efficacité ne tiennent pas toujours compte de tous les facteurs possibles, ce qui démontre aussi leurs limites.

1.5 Les pollinisateurs de la canneberge au Québec

Les abeilles indigènes, en particulier les bourdons (*Bombus* spp.), sont les visiteurs les plus fréquents des fleurs de canneberges dans les tourbières naturelles et les cannebergières de petites dimensions au Massachusetts (Mackenzie et Averill, 1995). Les grandes superficies en culture, la fragmentation, la dégradation et la perte d'habitats naturels ainsi que l'utilisation des insecticides, la pollution, la présence d'espèces invasives, les maladies et les changements climatiques causent une diminution de la diversité et de l'abondance des insectes pollinisateurs indigènes (MacKenzie et Winston, 1984; Payette et de Oliveira, 1989; Mackenzie et Averill, 1995; Cane et Tepedino, 2001). Dans son étude sur la diversité et l'abondance des pollinisateurs des cannebergières des Bois-Francis (Centre du Québec), Barrette (2001) a d'ailleurs répertorié 32 espèces d'insectes pollinisateurs sur les deux années de l'étude, mais leur abondance était faible. À titre comparatif, MacKenzie et Averill (1995) avaient répertorié 36 espèces de pollinisateurs, appartenant à six familles, dans leur étude effectuée au Massachusetts sur des cannebergières en production ou abandonnées et dans des tourbières naturelles. L'abondance de chaque espèce était très faible, à l'exception de quelques espèces de bourdons et de l'Abeille domestique. Kevan *et al.* (1983) avaient, quant à eux, répertorié 25 espèces de pollinisateurs dans les cannebergières de l'Ontario, mais leur densité était également faible.

Comme les pollinisateurs naturels ne sont pas assez abondants (McGregor, 1976; MacKenzie et Winston, 1984; Mackenzie et Averill, 1995; Barrette, 2001) pour assurer une pollinisation optimale des fleurs de la canneberge, surtout dans les cultures commerciales de grandes dimensions (McGregor, 1976; Mackenzie et Averill, 1995), il est nécessaire d'introduire des insectes pollinisateurs non-indigènes en vue d'augmenter le rendement de cette culture. L'Abeille domestique a été utilisée depuis longtemps dans la culture de la canneberge ailleurs dans le monde et aussi au Québec (Eck, 1990; MacKenzie, 1994; Barrette, 2001). L'essai du Bourdon fébrile comme pollinisateur des *Vaccinium* (bleuets nains, canneberges) est plus récent (Whidden, 1996; Stubbs et Drummond, 2001; Millette, 2003; Desjardins et de Oliveira, 2006). Des essais préliminaires avec la Mégachile de la luzerne ont aussi été effectués, en 2004, dans les cannebergières du Centre du Québec (Chagnon, 2004).

Plusieurs problèmes ont été dénombrés dans l'utilisation de chacun de ces pollinisateurs introduits, dont l'efficacité pollinisatrice est variable (Kevan *et al.*, 1983; MacKenzie, 1994; Aras *et al.*, 1996; Cane et Schiffhauer, 2003; Chagnon, 2004; Desjardins et de Oliveira, 2006).

1.6 L'Abeille domestique

Chez l'Abeille domestique, plusieurs facteurs constituent des inquiétudes majeures pour l'avenir de cet élevage ainsi que la disponibilité et le prix de location des ruches pour la pollinisation. Notons par exemple, les importants problèmes de santé des colonies d'abeilles, notamment leur sensibilité plus grande aux pesticides et aux parasites, occasionnant l'acariose et la varroase. L'acarien *Varroa jacobsoni* ayant décimé un important nombre de ruches depuis quelques années en Amérique (Robinson *et al.*, 1989; Southwick et Southwick, 1992).

De plus, l'Abeille domestique ne peut pas sortir butiner dans toutes les conditions climatiques. En effet, un seuil minimum de température de 14-15 °C doit être atteint avant qu'elles sortent (Heinrich, 1979). La luminosité, le vent et la pluie l'affectent également, dépendamment de sa race (Winston, 1993).

Plusieurs études mettent aussi en doute l'efficacité pollinisatrice de l'abeille sur la fleur de la canneberge et ce pour plusieurs raisons. Cette fleur est pauvre en nectar (Kevan *et al.*, 1983; Cane et Schiffhauer, 1997) et le grand rayon d'action de l'abeille (2-3 km) lui permet de rechercher des sources alternatives de nectar plus généreuses (Kevan *et al.*, 1983; Evans et Spivak, 2006). Ce comportement diminue non seulement la pollinisation sur les fleurs de canneberge, mais fait aussi en sorte que lors d'un éventuel contact stigmatique sur cette fleur, il y a souvent des pollens étrangers qui sont transférés ce qui diminue la pollinisation et la fécondation (MacKenzie, 1994).

De plus, son comportement de communication (danse des abeilles), associé avec ses mécanismes d'orientation très développés, permettent le recrutement et l'exploitation des ressources (de meilleure qualité) trouvées en périphérie des bassins par les autres

butineuses de la colonie et accentuent encore ce transfert des butineuses vers ces ressources alternatives, contrairement aux espèces de pollinisateurs qui ne possèdent pas ces systèmes (Winston, 1993; Evans et Spivak, 2006). On note donc que la pureté des chargements de pollen de l'Abeille domestique, fourrageant sur la fleur de canneberge, est moindre (moyenne de 71,6%) comparée à celle de six espèces indigènes de bourdons (moyennes situées entre 88,8% et 95,5%) (MacKenzie, 1994). L'Abeille domestique est aussi un butineur plus lent que le Bourdon fébrile sur la fleur de canneberge et elle y butine plus souvent pour le nectar que pour le pollen (MacKenzie, 1994).

Finalement, lors du butinage sur cette fleur, l'Abeille domestique s'y positionne souvent soit sur le côté, ou sur les pétales, le pédicelle et même sur une fleur adjacente (MacKenzie, 1994; Cane et Schiffhauer, 2001). Dans ces positions, l'abeille vole le nectar en introduisant son proboscis directement dans les nectaires au travers de la base des étamines [60% des abeilles volaient le nectar dans l'étude de MacKenzie (1994)]. Sa position sur la fleur fait que, bien souvent, il n'y a pas de contact stigmatique possible car le corps de l'abeille ne touche pas le stigmate et alors il n'y a pas de transfert de pollen (MacKenzie, 1994; Cane et Schiffhauer, 2001 et 2003).

L'utilisation de l'Abeille domestique demeurerait cependant un choix avantageux pour les producteurs, surtout dans les grandes cannebergières où les pollinisateurs naturels sont peu abondants et où il y a peu de ressources alternatives (Kevan *et al.*, 1983; Evans et Spivak, 2006).

1.7 Le Bourdon fébrile

Le Bourdon fébrile, quant à lui, est disponible commercialement depuis quelques années. Il est beaucoup utilisé pour la pollinisation en serre (tomates, melons d'eau, poivrons) et aussi un peu en champ (melons; concombres; bleuets) (Whidden, 1996; Stubbs et Drummond, 2001; Millette, 2003; Desjardins et de Oliveira, 2006).

Le prix d'une ruchette d'environ 30 individus était d'environ 200\$ en 2005, ce qui est le double du prix de location d'une ruche d'abeilles. Ceci limite son utilisation potentielle, à

grande échelle, comme pollinisateur au champ, malgré ses avantages en terme d'efficacité pollinisatrice et de fidélité (Aras *et al.*, 1996; Whidden, 1996; Cane et Schiffhauer, 2003; Evans et Spivak, 2006). La ruchette atteint une maturité et un peu plus tard dans la saison, elle a un peu plus d'individus mais ceci n'est pas comparable aux abeilles.

Plusieurs études sur l'efficacité pollinisatrice de cette espèce de bourdon sur les fleurs du genre *Vaccinium* ont été effectuées (Stubbs et Drummond, 2001; Cane et Schiffhauer, 2003; Millette, 2003; Desjardins et de Oliveira, 2006) et il en ressort plusieurs points intéressants et quelques autres plus négatifs. Les bourdons, en général (incluant le Bourdon fébrile), résistent bien aux diverses conditions climatiques difficiles rencontrées à nos latitudes (Heinrich, 1979; Plowright et Laverty, 1987; Free, 1993; Stubbs et Drummond, 2001; Desjardins et de Oliveira, 2006). Ainsi, ils sont endothermiques (Willmer, 1983) et possèdent un système de thermorégulation qui leur permet de butiner à des températures plus froides et même sous la pluie (Heinrich, 1979; Pesson et Louveaux, 1984; Plowright et Laverty, 1987; Stubbs et Drummond, 2001), ce qui est moins possible pour l'Abeille domestique (Heinrich, 1979; Stubbs et Drummond, 2001) et la Mégachile de la luzerne (Lerer *et al.*, 1982).

De plus, les différentes espèces de bourdons sont des pollinisateurs indigènes retrouvés dans les tourbières où poussent les canneberges à l'état naturel et ils ont probablement co-évolué avec cette plante (entre autres) (Heinrich, 1979). Ceci en fait un pollinisateur non seulement très efficace, de par sa position sur la plante qui rend très fréquent le contact stigmatique (MacKenzie, 1994; Cane et Schiffhauer, 2003), mais aussi très fidèle, car il butine presque uniquement sur la fleur de canneberge (MacKenzie, 1994; Barrette, 2001) ou de bleuet (Whidden, 1996; Stubbs et Drummond, 2001) quand des ruchettes sont placées près de ces cultures. En effet, des études ont montré que le pollen recueilli par les bourdons indigènes dans les cannebergières est en fort pourcentage celui de la canneberge (MacKenzie, 1994) et que celui-ci est en plus grande quantité, dans un rapport de 3,5 pour 1, en comparaison avec l'Abeille domestique (Barrette, 2001).

Dans leur étude effectuée au New-Jersey, Cane et Schiffhauer (2003) ont estimé que la quantité de tétrades de pollen déposées sur le stigmate, le nombre de fruits produits, le poids des fruits ainsi que le nombre de graines par fruit sont tous supérieurs quand les

fleurs sont pollinisées par *Bombus affinis* (une espèce de bourdon indigène) que par les autres pollinisateurs (dont l'Abeille domestique et la Mégachile de la luzerne), ce qui en fait le pollinisateur le plus efficace.

L'étude de Desjardins et de Oliveira (2006), sur la pollinisation du bleuët nain (*Vaccinium angustifolium* Ait.), un proche parent de la canneberge, par le Bourdon fébrile, au Lac St-Jean, montre que ce pollinisateur contribue significativement à la mise à fruit et au poids des bleuëts. Dans une autre étude sur le bleuët nain dans le Maine, Stubbs et Drummond (2001) ont trouvé que ce bourdon est un pollinisateur aussi ou plus efficace que l'Abeille domestique pour les paramètres étudiés : pourcentage de mise à fruit, pourcentage de fruit récoltés, poids des fruits, nombre de graines par fruit et le temps de visite aux fleurs.

Cependant, la faible quantité d'individus dans chaque ruchette (entre 50 et 120 butineuses en fin de floraison), couplé au plus faible rayon d'action du Bourdon fébrile (400m) (Desjardins et de Oliveira, 2006) par rapport à l'abeille (2-3 km) (Aras *et al.*, 1996) laisse supposer que bien que son efficacité pollinisatrice par fleur soit plus élevée que celle de l'Abeille domestique et de la Mégachile de la luzerne (Cane et Schiffhauer, 2003; Evans et Spivak, 2006), son indice d'efficacité serait probablement plus faible que celui de l'Abeille domestique (Barrette, 2001). Barrette (2001) a en effet démontré que cet indice d'efficacité, sur la fleur de la canneberge, entre l'Abeille domestique et les bourdons indigènes, possédait un rapport de 1 : 0,28 en 1999 (une visite d'abeille pour 0,28 visite de bourdon) et 1 : 0,54 en 2000. Le même indice, entre l'Abeille domestique et les Megachilidae indigènes visitant les fleurs de canneberge, donnait un rapport de 1 : 0,24 en 1999 et de 1 : 0,89 en 2000. L'Abeille domestique ayant toujours un indice plus élevé que les autres pollinisateurs selon cette même évaluation.

Desjardins et de Oliveira (2006) ont aussi comparé l'activité du Bourdon fébrile à celle de l'Abeille domestique dans une bleuëtière du Lac-St-Jean. La période journalière d'activité intensive du Bourdon fébrile est de 12 heures comparée à 9,5 heures pour l'Abeille domestique. Ce bourdon butine plus intensivement en avant-midi et en fin d'après-midi alors que pour l'abeille, le pic d'activité est en après-midi.

1.8 La Mégachile de la luzerne

La Mégachile de la luzerne, *M. rotundata* (Megachilidae) est un petit hyménoptère solitaire de 0,9 cm de longueur. La femelle fait son nid dans des cavités tubulaires étroites de 5 à 10 cm de profond. En commençant au fond, elle bâti des cellules individuelles qu'elle tapisse de feuilles et dans lesquelles elle dépose du pollen, du nectar et un œuf. Quand le tube est plein, elle le scelle avec des feuilles et commence un nouveau nid (Campan et Lehrer, 2002). Pour construire et approvisionner une seule cellule, une femelle mégachile doit faire approximativement 50 voyages. Comme elle construit entre 25 et 30 cellules pendant les 4 semaines de sa saison reproductive, elle fait donc entre 1200 et 1500 voyages (Klostermeyer *et al.*, 1973).

La Mégachile de la luzerne est disponible commercialement sous forme de cocons qu'il faut incuber. La bonne marche de l'incubation est essentielle pour disposer des pollinisateurs au moment de la floraison des fleurs de canneberges. Celle-ci peut cependant être difficile à prévoir à cause des conditions climatiques qui varient d'une année à l'autre (Savard et Savard, 2003). Dans des études effectuées en Alberta, la Mégachile de la luzerne a montré un seuil minimal de température, situé entre 16 et 17°C, pour l'initiation des vols de pollinisation, mais une fois ce seuil atteint, c'était la force de la radiation solaire qui déterminait la poursuite des activités, celles-ci cessant au seuil minimum de 200 W / m² (Lerer *et al.*, 1982). Bien que l'humidité relative montrait une relation inverse significative avec la pollinisation, cette relation devenait minimale quand l'influence de la température y était incorporée (Bailey *et al.*, 1982). Ce pollinisateur est donc plus sensible aux conditions thermiques et lumineuses que les deux autres pollinisateurs.

Dans une étude effectuée au New-Jersey, Cane et Schiffhauer (2003) ont montré que l'efficacité pollinisatrice de quatre pollinisateurs sur les fleurs de la canneberge, était en ordre décroissant, du plus efficace au moins efficace, comme suit: *Bombus affinis*; *Megachile addenda*; *Megachile rotundata* (la Mégachile de la luzerne) et finalement *Apis mellifera* (l'Abeille domestique).

Selon une étude préliminaire, effectuée en 2004 dans les cannebergières des Bois-Francis, la grande partie de l'activité des mégachiles se fait entre 0 et 100 mètres du dôme (leur abri), mais elle diminue dépassé les 60 mètres. De plus, une densité de mégachiles supérieure à 5 gallons par dôme pourrait permettre d'obtenir de meilleurs rendements, notamment en augmentant le taux de pollinisation sur une plus grande surface (Chagnon, 2004). Un gallon de cocons de mégachiles coûte 40\$ et contient environ 10 000 individus, dont approximativement 40% de femelles, individus qui effectuent surtout la pollinisation (source : Greve farms en Saskatchewan: <http://www.grevefarms.com/main.html>).

Ainsi, chacune des trois espèces de pollinisateurs possède des forces et des faiblesses liées soit au comportement de butinage (position sur la fleur, fidélité, rayon d'action), soit à la résistance aux facteurs climatiques et lumineux.

CHAPITRE II

INTRODUCTION DE POLLINISATEURS ET PRODUCTION DE LA CANNEBERGE.

2.1 Résumé

La pollinisation des fleurs de la canneberge cultivée est principalement entomophile. L'impact des pollinisateurs indigènes et l'apport de trois pollinisateurs introduits sur l'ensemble du processus de pollinisation ont été étudiés. Une comparaison de l'effet de la présence et de l'absence de ces pollinisateurs a été faite, ainsi que l'impact du nombre d'ovules fécondés sur l'augmentation du poids des fruits. L'Abeille domestique a été le pollinisateur le plus abondant dans les parcelles d'observation lors des deux étés, suivie de la Mégachile de la luzerne. Les bourdons se sont montrés plus abondants, en 2006, dans une cannebergière de petite superficie, entourée d'habitats potentiellement plus favorables à ce genre, qu'en 2005 dans une cannebergière de plus grande superficie, entourée de boisés. Le poids, le pourcentage de mise à fruit, le taux de pollinisation et le total des ovules fécondés par fruit ont été significativement plus élevés en présence des pollinisateurs indigènes et introduits qu'en leur absence et ce pour chaque année. Plus de 40% de l'augmentation du poids des fruits est expliqué par l'augmentation de la quantité d'ovules fécondés. La présence d'une diversité de pollinisateurs (introduits et indigènes) permet une meilleure pollinisation, ce qui augmente le nombre d'ovules fécondés et le poids subséquent des fruits. Une pollinisation adéquate donnera donc un rendement accru.

Mots-clefs : Pollinisation; Canneberge; Abeille; Bourdon; Mégachile

2.2 Introduction

Les fleurs de la canneberge cultivée sont principalement pollinisées par les insectes (McGregor, 1976; Kevan *et al.*, 1983; Cane *et al.*, 1996; Cane et Schiffhauer, 2003). Leur auto-fécondité, bien qu'existante (Sarracino et Vorsa, 1991; Cane et Schiffhauer, 2003), est faible. Ce phénomène est dû à la protandrie, ainsi qu'à la position du stigmate qui dépasse le bout des anthères (alors non fonctionnelles) lorsque réceptif (Cane et Schiffhauer, 2003).

Les tiges productrices développent généralement entre trois et cinq fleurs qui produisent entre un et trois fruits par tige (Eck, 1990) et même jusqu'à cinq fruits, selon nos propres études (données personnelles non publiées). Les fleurs ouvrent de façon asynchrone, du bas de la tige vers le haut. La première phase, mâle, dure entre 24 et 36 heures et le pollen est une tétrade assez lourde qui ne peut être transportée par le vent (McGregor, 1976). Celle-ci peut produire quatre tubes polliniques (Eck, 1990). La fleur devient femelle de 24 à 36 heures après son ouverture, le style s'allonge (McGregor, 1976; Galletta et Himelrick, 1990), il dépasse le tube des étamines et le stigmate devient humide, collant et réceptif. À ce moment, les étamines ne sont plus fonctionnelles. L'ovaire du cultivar Stevens, un des plus utilisés au Québec, possède une moyenne de 32,5 ovules (Sarracino et Vorsa, 1991). La fleur non-fécondée peut demeurer réceptive durant deux à trois semaines (McGregor, 1976; Eck, 1990). La fécondation a lieu de 48 à 72 heures suivant la pollinisation, une période nécessaire pour que les tubes polliniques atteignent l'ovaire (Rigby et Dana, 1972). Selon certains auteurs (Kevan *et al.*, 1983; Baumann et Eaton, 1986; Brown et McNeil, 2006) et suivant une idée largement répandue chez les producteurs, le plant ne peut porter en moyenne que deux fruits par tige.

Au niveau des pollinisateurs, Mackenzie et Averill (1995) ont trouvé que les abeilles indigènes, en particulier les bourdons (*Bombus* spp.), sont les visiteurs les plus fréquents des fleurs de canneberges dans les tourbières naturelles et les exploitations de petites dimensions au Massachusetts. Les grandes superficies des cultures, la fragmentation, la dégradation et la perte d'habitats naturels, l'utilisation des insecticides, la pollution, la présence d'espèces invasives, les maladies et les changements climatiques, causent une diminution de la diversité et de l'abondance des insectes pollinisateurs indigènes

(MacKenzie et Winston, 1984; Mackenzie et Averill, 1995; Cane et Tepedino, 2001). Dans une étude sur la diversité et l'abondance des pollinisateurs des cannebergières des Bois-Francs (Centre du Québec), Barrette (2001) a répertorié 32 espèces d'insectes pollinisateurs qui étaient cependant toutes faiblement abondantes. À titre comparatif, MacKenzie et Averill (1995) avaient répertorié 36 espèces de pollinisateurs, appartenant à six familles. Leur étude avait été effectuée au Massachusetts sur des cannebergières en production ou abandonnées et dans des tourbières naturelles. L'abondance de chaque espèce était très basse, à l'exception de quelques espèces de bourdons et de l'Abeille domestique (*Apis mellifera* L.). Kevan *et al.* (1983) avaient, quant à eux, répertorié 25 espèces de pollinisateurs dans les cannebergières de l'Ontario, mais leur abondance était également faible.

Nous savons donc, d'une part, qu'une bonne pollinisation aura non seulement un impact positif sur la mise à fruit, mais également sur la grosseur du fruit, sur son poids et sur son nombre de graines matures (Nitsch, 1950 et 1952; Sarracino et Vorsa, 1991; Cane et Schiffhauer, 2003; Evans et Spivak, 2006). D'autre part, les pollinisateurs naturels ne sont pas suffisamment abondants (McGregor, 1976; MacKenzie et Winston, 1984; Mackenzie et Averill, 1995; Barrette, 2001) pour assurer une pollinisation optimale des fleurs de la canneberge, surtout dans les cultures commerciales de grandes dimensions (McGregor, 1976; Mackenzie et Averill, 1995). Il est donc nécessaire d'introduire des insectes pollinisateurs non-indigènes, de façon à augmenter le rendement de cette culture. L'Abeille domestique a été utilisée à cet effet depuis longtemps dans la culture de la canneberge ailleurs dans le monde et aussi au Québec (Eck, 1990; MacKenzie, 1994; Barrette, 2001). L'essai du Bourdon fébrile (*Bombus impatiens* Cresson) comme pollinisateur des *Vaccinium* (bleuets nains, canneberges) est relativement plus récent (Whidden, 1996; Stubbs et Drummond, 2001; Desjardins et de Oliveira, 2006). Des essais préliminaires d'introduction de la Mégachile de la luzerne (*Megachile rotundata* F.) ont aussi été effectués, en 2004, dans des cannebergières du Centre du Québec (Chagnon, 2004), tels que dans l'État du New-Jersey aux États-Unis (Cane et Schiffhauer, 2003).

Sachant donc que ces trois types de pollinisateurs sont utilisés pour la pollinisation de la canneberge, notre étude vise à vérifier, dans un premier temps, l'abondance relative des visites de chacune de ces trois espèces de pollinisateurs pendant la floraison. La

comparaison de l'effet de la présence et de l'absence des pollinisateurs sur le rendement, la mise à fruit, le poids des fruits, le taux de pollinisation et le nombre d'ovules fécondés seront également effectués. Finalement, nous tenterons de déterminer la relation entre la quantité d'ovules fécondés et l'augmentation du poids des fruits.

2.3 Méthodologie

2.3.1 Sites

Nous avons introduit l'Abeille domestique, le Bourdon fébrile et la Mégachile de la luzerne dans des cannebergières des Bois-Francs, pendant deux années consécutives en période de floraison de la canneberge.

Deux cannebergières différentes ont été utilisées pour des raisons de partenariats financiers.

En 2005, les observations ont été effectuées à la cannebergière commerciale "Les atocas de l'érable" située à Notre-Dame-de-Lourdes dans la région du Centre-du-Québec (46° 19' 00" N, 71° 49' 00" O). La superficie de la cannebergière était de 80 hectares en 2005, dont 68 en culture (environ 50 bassins). Les observations pour la floraison ont eu lieu du 18 juin au 20 juillet et la récolte a été faite les 27 et 28 septembre. La culture était entourée principalement de boisés et de petites prairies en friche.

En 2006, les observations ont été effectuées à la cannebergière commerciale "La cannebergière des Cyprès" située à St-Sylvere dans la région du Centre-du-Québec (46° 14' 00" N, 72° 13' 00" O), du 22 juin au 10 juillet, et la récolte a été faite le 18 septembre. La superficie de la cannebergière était de 12 hectares en culture (12 bassins). La surface cultivée, beaucoup plus petite que celle de la cannebergière étudiée en 2005, était entourée sur 3 des 4 côtés par une grande tourbière naturelle. Ces deux cannebergières exploitaient principalement le cultivar Stevens.

En 2005, les conditions météorologiques ont été exceptionnellement favorables à l'activité des pollinisateurs. Il a fait soleil et très chaud presque chaque jour et il n'y a pratiquement pas eu de pluie. En 2006, il y a eu beaucoup de pluie et les températures ont été plus fraîches qu'en 2005, bien qu'assez chaudes pour permettre l'activité de chaque espèce de pollinisateur étudié. Les journées sans pluie étaient souvent nuageuses.

2.3.2 Pollinisateurs

En 2005, on a introduit 2,9 ruches d'Abeille domestique à l'hectare ; 5 ruchettes de Bourdon fébrile à l'hectare (130 individus par ruchette) et 6,25 gallons de cocons de Mégachile de la luzerne à l'hectare. Tous les pollinisateurs ont été introduits sur le site dès le début de la floraison.

En 2006, on a introduit 2,5 ruches d'Abeille domestique à l'hectare; 8 ruchettes de Bourdon fébrile à l'hectare (50 individus par ruchette) et dix gallons de cocons de Mégachile de la luzerne à l'hectare. Les pollinisateurs ont été introduits sur le site dès le début de la floraison, sauf l'Abeille domestique, amenée sur le site au milieu de la période de floraison.

2.3.3 Dispositif expérimental

Trois bassins d'environ 1,6 hectare chacun en 2005 et d'environ un hectare chacun en 2006, ont servi de répliqués.

À chaque année, dans chacun de ces bassins, deux quads (8 ruchettes) de Bourdon fébrile furent installés à une extrémité et un dôme à Mégachile de la luzerne, contenant 10 gallons de cocons en émergence, à l'autre extrémité.

2.3.4 Observations et méthodologie

Dans chaque réplicat, des parcelles exposées aux pollinisateurs de 2 m² (1 x 2m), telles qu'utilisées par Kevan *et al.* (1983) et Aras *et al.* (1996) et des parcelles sous cages, sans pollinisateurs, de 0,5 x 1,0m furent installées. Ces dernières ont été recouvertes de filet moustiquaire (8 x 7 mailles / cm²) tel qu'utilisé par Millette (2003).

À chaque année, des observateurs ont noté les visites des pollinisateurs sur les fleurs, pendant 10 minutes, dans chaque parcelle exposée, selon des méthodes déjà reconnues (Kevan *et al.*, 1983; Mackenzie et Averill, 1995; Aras *et al.*, 1996; Desjardins et de Oliveira, 2006), et ce tout le long de la journée, pendant toute la floraison. Les visites des pollinisateurs ont été compilées en quatre classes : Abeille domestique, bourdons (introduits ou indigènes), Mégachile de la luzerne et autres.

En 2005, dans chaque parcelle exposée et sous cage, quinze tiges de canneberges (Kevan *et al.*, 1983) furent étiquetées et leurs boutons floraux et fleurs comptés, pour un effectif de 495 tiges exposées et 135 tiges sous cage. En 2006, dix tiges dans chaque parcelle exposée et quinze tiges sous cage furent étiquetées et leurs boutons floraux et fleurs comptés, pour un total de 150 tiges exposées et 90 tiges sous cage.

2.3.5 Manipulations au laboratoire

Chaque fruit récolté a été conservé dans des sacs en plastique pré-identifiés de type "ziplock" et a été placé au réfrigérateur. Tous les fruits ont été pesés en laboratoire en utilisant une balance électronique (Denver Instrument Company, DE series, modèle 100A, précision de ± 0,00005g). Ces mesures ont été effectuées dans les deux semaines suivant la récolte pour éviter les pertes de poids par dessiccation.

En 2005, huit tiges par parcelle (parmi les quinze initiales) ont été choisies au hasard et tous leurs fruits ont été décortiqués au laboratoire pour en extraire et déterminer le nombre total de graines, réparties en trois classes : petites ou ovules non-fécondés, moyennes, correspondant aux graines avortées et finalement graines bien développées.

Les deux dernières classes correspondent au total des ovules fécondés. En 2006, tous les fruits de chaque tige ont été utilisés pour déterminer le nombre de graines, selon la même méthode qu'en 2005.

2.3.6 Calculs et analyses statistiques

Les visites totales de toutes les observations au cours de la floraison, pour chaque groupe de pollinisateurs, ont été transposées en visites par heure et par mètre carré. La mise à fruit, le poids, le taux de pollinisation, ainsi que le total des ovules fécondés des parcelles exposées par rapport à celles sous cage ont été analysés par analyse de variance (ANOVA) à un critère, en utilisant le logiciel JMP, version 5.1.2 (SAS Institute, 2004). Les tiges sans fruit n'ont été utilisées que pour la mise à fruit. Le calcul de la mise à fruit a été effectué pour chaque parcelle (quantité totale de fruits / quantité totale de fleurs \times 100). La quantité moyenne de fruits par tige a été calculée avec le logiciel Excel (Microsoft Office, 2007). L'impact de la quantité d'ovules fécondés sur le poids des fruits a été analysé par régression linéaire simple avec le logiciel JMP version 5.1.2 (SAS Institute, 2004), en utilisant les données des parcelles exposées et sous cage, pour chaque année.

2.4 Résultats

2.4.1 Visites des pollinisateurs

A. mellifera a été le pollinisateur le plus abondant dans les parcelles exposées lors des deux étés, et ce malgré leur butinage extra-cannebergière. Leurs visites ont beaucoup diminué en 2006 comparativement à 2005, passant de 51,6% à 33% des visites totales (Tableau 2.1). En 2005, il y a eu peu de visites d'Abeille domestique avant la mi-floraison. Les visites ont été concentrées sur une période de huit jours dans la deuxième moitié de la floraison.

Tableau 2.1

Visites observées et abondance relative de chaque pollinisateur en 2005 et 2006

Pollinisateur	2005		2006	
	Visites / h / m ²	% du total des visites	Visites / h / m ²	% du total des visites
Abeilles	19.7	51.6	11.8*	33*
Mégachiles	15.4	40.4	8.1	22.4
Bourdons fébriles	1.1	2.8	4.4	12.2
Bourdons indigènes	1.11	2.9	8.5	23.7
Autres pollinisateurs	0.9	2.4	3.1	8.7
Total	38.17	100	35.9	100

* Les visites sont calculées sur 55h d'observations pour les abeilles et sur 77h pour les autres pollinisateurs, car les abeilles ont été amenées à la mi-floraison sur le site.

En 2005, l'émergence des cocons des mégachiles a été bonne et leurs présences sur les fleurs ont été assez régulières et beaucoup plus élevées (40,4% des visites), qu'en 2006 (22,44% des visites). Il faut dire qu'en 2006, les mégachiles n'ont pas bien émergé de l'incubation à cause des fortes pluies et du parasitisme. Leur densité réelle sur le site est donc inconnue, mais beaucoup plus faible qu'en 2005.

Elles ont été présentes sur les fleurs de façon sporadique et plus faible qu'en 2005, mais elles demeurent des pollinisateurs très présents en nombre. En 2005, leurs visites ont été assez constantes à partir du moment où le pourcentage de fleurs ouvertes a atteint 17%, tandis qu'en 2006, leurs visites ont été plus nombreuses à partir de la mi-floraison (50% de fleurs ouvertes) (Tableau 2.1).

En 2005, Le Bourdon fébrile (introduit), les bourdons et autres pollinisateurs indigènes ont été pratiquement absents des fleurs (8,1% des visites totales) et les analyses avec ces pollinisateurs ont dû être abandonnées. En 2006, tous ces pollinisateurs ont été très présents sur les fleurs effectuant 44,57% des visites, principalement en deuxième partie de floraison (Tableau 2.1).

Les quantités totales de visites de l'ensemble des pollinisateurs (visites / h / m²) sont très semblables pour les deux étés (Tableau 2.1).

2.4.2 Parcelles d'observation versus d'exclusion

Les analyses de variance sur les variables étudiées font ressortir que la mise à fruit, le poids, le taux de pollinisation et le total des ovules fécondés par fruit sont significativement plus élevés en présence des pollinisateurs indigènes et introduits qu'en leur absence et ce pour chaque année (Tableau 2.2).

2.4.3 Impacts de la quantité d'ovules fécondés sur le poids des fruits.

Les analyses de régression linéaire simple effectuées pour cette paire de variables (poids par fruit et ovules fécondés) sont hautement significatives pour les deux années. Les coefficients de détermination sont moyennement élevés. Plus de 40% de l'augmentation du poids des fruits est expliqué par l'augmentation de la quantité d'ovules fécondés (Figures 2.1 et 2.2).

Tableau 2.2

Moyenne de fruits par tige et résultats des analyses de variance comparant les parcelles exposées et sous cages pour la mise à fruit, le poids, le taux de pollinisation et le total des ovules fécondés en 2005 et 2006

	2005			
	P	n	Exposées (± SE)	Sous cage (± SE)
Fruits / tige	s/o	----	1,94 fruits / tige (n=495)	1,19 fruits / tige (n=135)
Mise à fruit (%)	<0,0001	42	43,7% ±1,3	24,8% ± 3,6
Poids / fruit (g)	<0,0001	1122	1,73g ± 0,02	1,28g ± 0,04
Taux de pollinisation (%)	<0,0001	658	34,6% ± 0,9	8,1% ± 0,96
Total ovules fécondés	<0,0001	658	14,1 ovules ± 0,04	3,1 ovules ± 0,3
Rendement estimé (kg/ha)*	----	----	26510 kg / ha	5165 kg / ha
	2006			
	P	n	Exposées (± SE)	Sous cage (±SE)
Fruits / tige	s/o	----	1,86 fruits / tige (n=150)	0,87 fruits / tige (n=90)
Mise à fruit (%)	0,0002	21	49,2% ± 2,8	23,8% ± 4,9
Poids / fruit (g)	<0,0001	507	1,61 ± 0,02	1,13 ± 0,05
Taux de pollinisation (%)	<0,0001	505	42,8% ±1,2	7,7% ± 1,3
Total ovules fécondés	<0,0001	505	16 ovules ± 0,4	2,7 ovules ± 0,4
Rendement estimé (kg/ha)*	----	----	31145 kg / ha	5590 kg / ha

*L'estimation du rendement a été faite à partir de la récolte des fruits d'un pied carré (0,09m²) dans chaque parcelle. La moyenne des poids totaux de tous les pieds carrés, de toutes les parcelles, a été faite, séparément, pour les parcelles exposées et pour les parcelles sous cage. On a ensuite estimé le rendement pour un hectare à partir de cette moyenne.

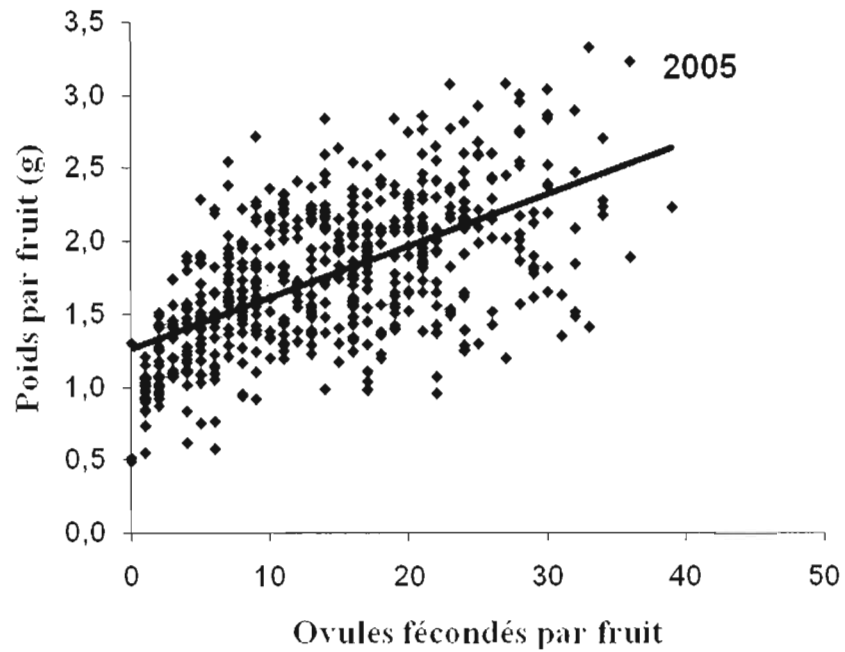


Figure 2.1 Régression linéaire simple du poids par fruit en fonction de la quantité d'ovules fécondés en 2005 ($R^2= 0,42$; $P<0.0001$; $n=658$).

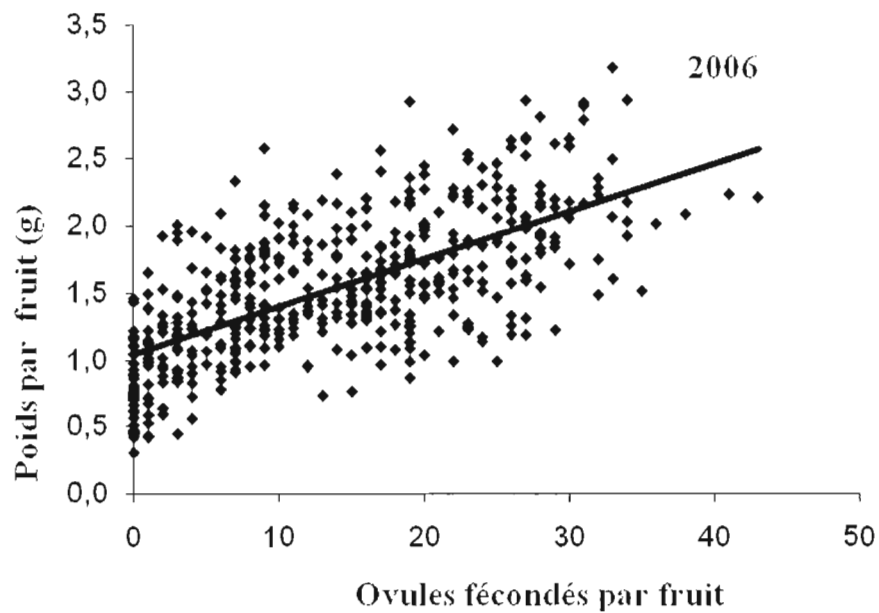


Figure 2.2 Régression linéaire simple du poids par fruit en fonction de la quantité d'ovules fécondés en 2006 ($R^2= 0,46$; $P<0.0001$; $n=507$).

2.5 Discussion

2.5.1 Visites des pollinisateurs

Suite à son introduction dans la culture, l'Abeille domestique a été présente en grand nombre sur les fleurs de canneberge pendant les deux étés de l'étude. Nous avons observé une activité intense aux ruches quand les conditions météorologiques étaient favorables, ce qui est arrivé à chaque jour en 2005 et presque chaque jour en 2006. La baisse notée de la présence de l'Abeille domestique en 2006 ne peut pas être expliquée par son introduction à la mi-floraison, car pour tous les pollinisateurs, les visites ont été calculées en visites par heure et par mètre carré pour l'ensemble de la période d'observation. Cependant, en 2006, la cannebergière était plus petite et il y avait beaucoup de plantes indigènes en fleur à proximité, dans la tourbière naturelle, et de plantes cultivées en fleur (trèfle blanc), dans une prairie tout près, à environ un kilomètre. La grande capacité de vol de l'Abeille domestique et la proximité de ces ressources, probablement plus riches en nectar que les fleurs de canneberge, expliquerait, en partie, la baisse du nombre de leurs visites (Evans et Spivak, 2006). Il faut considérer aussi la forte augmentation du nombre de visites des bourdons et des autres pollinisateurs qui font baisser le pourcentage relatif des visites d'*A. mellifera* par rapport à l'ensemble des visites aux fleurs observées. Néanmoins, l'Abeille domestique a été le pollinisateur le plus abondant dans nos parcelles à chaque année. Il faut tenir compte de ce fait lors du choix des pollinisateurs à introduire. Plusieurs auteurs ont mis en doute la pertinence d'utiliser l'Abeille domestique pour la pollinisation de la canneberge et ce pour plusieurs raisons. Entre autres, on mentionne leur plus faible efficacité pollinisatrice lors de la manipulation de la fleur (MacKenzie, 1994; Cane et Schiffhauer, 2001 et 2003), ainsi que leur faible fidélité à la fleur de canneberge, expliquée par leur plus grande capacité de vol et par leur système de communication et d'orientation très développé (Winston, 1993). Nos résultats démontrent clairement que, malgré ces raisons, elles demeurent un choix incontournable. La grande quantité de butineuses dans chaque ruche, ainsi que leur grand rayon d'action peuvent expliquer leur grande présence partout dans la cannebergière.

Le Bourdon fébrile a été rarement observé dans les parcelles tout au long de la floraison 2005. Il y avait cependant de l'activité aux ruchettes à chaque jour, mais les bourdons

allaient vraisemblablement butiner ailleurs. Les bourdons indigènes et les autres pollinisateurs n'étaient pas plus présents. Le peu d'habitats propices à ces pollinisateurs indigènes autour du site, ainsi que sa grande superficie, pourraient expliquer leur quasi-absence. En effet, les bourdons ont un rayon d'action plus limité que celui de l'Abeille domestique, soit un maximum de 400m (Desjardins et de Oliveira, 2006). Les conditions climatiques moins chaudes et plus pluvieuses, en 2006, expliquent, en partie, le plus grand nombre de visites des bourdons car ceux-ci sont plus résistants aux conditions météorologiques adverses (Heinrich, 1979; Plowright et Laverty, 1987; Free, 1993; Stubbs et Drummond, 2001; Desjardins et de Oliveira, 2006). Ainsi, pendant les journées pluvieuses, les bourdons, plus rustiques, pouvaient quand même butiner, ce qui n'était pas le cas de l'Abeille domestique et de la Mégachile de la luzerne, relativement plus sensibles. La forte présence des bourdons et des autres pollinisateurs indigènes, en 2006, peut aussi être expliquée par la proximité d'un milieu propice à leur survie et leur reproduction: une tourbière naturelle particulièrement grande (Évans et Spivak, 2006).

La diminution des visites de la Mégachile de la luzerne, en 2006, peut s'expliquer par les conditions climatiques qui leur étaient moins favorables qu'en 2005, ainsi que par leur plus faible densité dans les dômes. Cette baisse était due à une mortalité élevée causée par la présence de parasites, ainsi qu'aux fortes pluies ayant inondé les récipients contenant les cocons, pendant leur émergence dans les dômes. L'émergence avait été très bonne en 2005 et les densités étaient alors plus élevées. Les mégachiles demeurent tout de même des pollinisateurs assez présents sur le site à chaque année. Ils n'ont pas un très grand rayon de vol (environ 100 mètres) et sont, de ce fait, des pollinisateurs captifs des bassins dans les cannebergières, contrairement à l'Abeille domestique et aux bourdons. Il faut cependant noter que les mégachiles sont moins tolérantes aux températures fraîches et aux conditions nuageuses. Elles n'initient leur vol qu'à partir de 16-17°C, et elles arrêtent leur activité sous 200 W/ m² de rayonnement solaire (Lerer *et al.*, 1982). Lors de saisons plus fraîches et nuageuses, comme en 2006, il faut donc s'attendre à une moins grande activité de pollinisation de la part des mégachiles.

2.5.2 Parcelles exposées versus sous cage

Au niveau du potentiel producteur des plants de canneberges, les analyses, comparant les parcelles exposées et sous cage, démontrent toutes l'apport significatif des pollinisateurs dans l'augmentation du nombre de fruits par tige, de la mise à fruit, du poids des fruits, du taux de pollinisation et de la quantité d'ovules fécondés dans chaque fruit. La canneberge est donc, sans conteste, une espèce entomophile, tel que mentionné déjà par plusieurs auteurs dont McGregor (1976), Kevan *et al.* (1983), Cane *et al.* (1996) et Cane et Schiffhauer (2003).

D'autre part, la présence d'une mise à fruit de 24% en parcelles sous cage est probablement due, en partie, à l'introduction fortuite de pollinisateurs dans les cages et possiblement due aussi, à la pollinisation des fleurs femelles, situées plus bas, par du pollen de fleurs mâles, plus hautes sur les tiges.

Les rendements obtenus, selon nos estimations, montrent une production plus de cinq fois supérieure en parcelles visitées par les pollinisateurs (introduits et indigènes) qu'en parcelles sous cage. On peut penser qu'une cannebergière où l'on n'introduirait aucun pollinisateur aurait un rendement situé entre les deux valeurs ci-haut, dépendamment de la superficie exploitée et de la végétation environnante qui modulent la présence des pollinisateurs indigènes. La limitation du butinage de ces derniers est souvent due à la trop grande distance à parcourir pour atteindre la ressource, surtout quand l'ensemble des bassins est de grande dimension. On observe, dans ce cas, une présence plus importante, des pollinisateurs indigènes, dans les bassins en bordure, phénomène déjà constaté par Evans et Spivak (2006). Puisqu'en général, les cannebergières sont de grandes dimensions, il nous semble préférable de prévoir l'utilisation d'au moins deux types de pollinisateurs introduits. La densité à utiliser dépendra de la présence plus ou moins importante des pollinisateurs indigènes sur les fleurs de la culture.

2.5.3 Impacts de la quantité d'ovules fécondés sur le poids des fruits.

Il a été démontré dans la section précédente, que la présence des pollinisateurs a un effet positif sur la mise à fruit, le poids des fruits, le nombre de fruits par tige, le taux de pollinisation et la quantité d'ovules fécondés dans chaque fruit. Nos analyses de régression montrent également, de façon claire, que plus un fruit possède un grand nombre d'ovules fécondés, plus son poids sera élevé. Puisque c'est l'activité des pollinisateurs sur la fleur qui fait augmenter la quantité d'ovules fécondés, l'augmentation du rendement, dans les cannebergières, est donc en bonne partie tributaire de la présence, en quantité suffisante, des pollinisateurs indigènes et introduits.

L'explication scientifique de la corrélation entre le poids et le nombre de graines fut démontrée pour la première fois par Nitsch (1950) chez le fraisier. La suppression des fruits botaniques (ovules fécondés, nommés couramment achènes) fait cesser la croissance du réceptacle. Les auxines, produites par les achènes sont responsables de la croissance du réceptacle. De façon plus générale, la revue de littérature de Nitsch (1952) montre bien que les graines contrôlent la croissance du fruit en libérant un stimulus chimique provenant de substances de type auxine.

Dans la présente étude, les ovules fécondés représentaient le total des graines bien développées plus le total des graines avortées. Plus il y a d'ovules fécondés, plus le poids du fruit sera élevé, tel que démontré par divers chercheurs sur différents fruits (Nitsch, 1950 et 1952; Sarracino et Vorsa, 1991 ; Brault et de Oliveira, 1995 ; Desjardins et de Oliveira, 2006).

2.6 Conclusion

Bien que la pollinisation des fleurs de la canneberge soit principalement entomophile, la mise à fruit sans les insectes est possible. Nous avons vu cela dans nos parcelles sous cage où la mise à fruit diminue de moitié par rapport à celles sous libre pollinisation. De plus, le nombre de fruits par tige est beaucoup plus faible ainsi que le poids moyen des

fruits et la quantité d'ovules fécondés par fruit. Or, nos analyses démontrent pour les deux années que le poids des fruits augmente significativement en fonction de l'augmentation du nombre d'ovules fécondés.

L'Abeille domestique a été, parmi les trois pollinisateurs introduits, le plus abondant dans les parcelles d'observation, suivi de la Mégachile de la luzerne. Les bourdons (introduits et indigènes) ont été, quant à eux, plus abondants en 2006 dans une cannebergière de petite dimension qu'en 2005 dans une cannebergière de grande superficie.

Le choix d'introduire ou non des pollinisateurs dans une cannebergière dépend également du type de végétation environnante et de la superficie en culture, lesquelles vont déterminer la présence plus ou moins importante des pollinisateurs indigènes sur les fleurs de canneberge. La présence de végétation naturelle en pourtour d'une cannebergière et sa superficie en culture, de grandeur raisonnable, peuvent stimuler la conservation et la présence des espèces indigènes, précieux pollinisateurs gratuits. Une grande diversité de pollinisateurs (introduits et indigènes) permet une meilleure pollinisation, ce qui augmente la mise à fruit, le nombre d'ovules fécondés et donc le poids des fruits. Une pollinisation adéquate se traduira donc par un rendement accru.

2.7 Références

ARAS, P., de OLIVEIRA, D. et SAVOIE, L. 1996. Effect of a Honey Bee (Hymenoptera: Apidae) Gradient on the Pollination and Yield of Lowbush Blueberry. J. Econ. Entomol. 89 (5): 1080-1083.

BARRETTE, É. 2001. Biologie des visiteurs des fleurs dans la culture de la canneberge *Vaccinium macrocarpon* Aiton, région des Bois-Francs, Québec. Mémoire présenté comme exigence partielle de la maîtrise en biologie. Éditeur: Université Laval. Québec.

BAUMANN, T.E., et EATON, G.W. 1986. Competition among berries on the cranberry upright. J. Amer. Soc. Hort. Sci. 111 (6): 869-872.

- BRAULT, A.-M. et de OLIVEIRA, D. 1995. Seed number and an asymmetry index of 'McIntosh' apples. *HortSci.* 30 (1): 44-46.
- BROWN, A.O. et McNEIL, J.N. 2006. Fruit production in cranberry (Ericaceae: *Vaccinium macrocarpon*): a bet-hedging strategy to optimize reproductive effort. *Am. J. Bot.* 93 (6): 910-916.
- CANE, J.H., SCHIFFHAUER, D. et KERVIN, L.J. 1996. Pollination, foraging, and nesting ecology of the leafcutting bee *Megachile (Delomegachile) addenda* (Hymenoptera: Megachilidae) on cranberry beds. *Ann. Entomol. Soc. Am.* 89 (3): 361-367.
- CANE, J.H. et SCHIFFHAUER, D. 2001. Pollinator genetics and pollination: do honey bee colonies selected for pollen-hoarding field better pollinators of cranberry *Vaccinium macrocarpon*? *Ecol. Entomol.* 26: 117-123.
- CANE, J.H. et SCHIFFHAUER, D. 2003. Dose-response relationships between pollination and fruiting refine pollinator comparisons for cranberry (*Vaccinium macrocarpon* [Ericaceae]). *Am. J. Bot.* 90 (10): 1425-1432.
- CANE, J.H. et TEPEDINO, V.J. 2001. Causes and extent of declines among native North American invertebrate pollinators: detection, evidence, and consequences. *Conserv. Ecol.* 5 (1): 1. [Online] URL: <http://www.consecol.org/vol5/iss1/art1/>
- CHAGNON, M. 2004. Introduction de mégachiles dans une cannebergière de la région des Bois-Francs. Le Ministère de l'Agriculture, des Pêcheries et de l'Alimentation du Québec. Direction régionale du Centre du Québec.
- DESJARDINS, È.-C. et de OLIVEIRA, D. 2006. Commercial Bumble Bee *Bombus impatiens* (Hymenoptera: Apidae) as a Pollinator in Lowbush Blueberry (Ericales: Ericaceae) Fields. *J. Econ. Entomol.* 99 (2): 443-449.
- ECK, P. 1990. The American cranberry. Rutgers University Press. New Brunswick, NJ.
- EVANS, E.C. et SPIVAK, M. 2006. Effects of honey bee (Hymenoptera: Apidae) and bumble bee (Hymenoptera: Apidae) presence on cranberry (Ericales: Ericaceae) pollination. *J. Econ. Entomol.* 99 (3): 614-620.
- FREE, J.B. 1993. Insect pollination of crops. Second edition. Academic Press. San Diego.

- GALLETTA, G.J. et HIMELRICK, D.G. 1990. Small fruit crop management. Prentice Hall. New-Jersey.
- HEINRICH, B. 1979. Bumblebee Economics. Harvard University Press. Cambridge.
- KEVAN, P.G., GADAWSKI, R.M., KEVAN, S.D. et GADAWSKI, S.E. 1983. Pollination of cranberries, *Vaccinium macrocarpon*, on cultivated marshes in Ontario. Proc. Ent. Soc. Ont. 114: 45-53.
- LERER, H., BAILEY, W.G., MILLS, P.F. et PANKIW, P. 1982. Pollination activity of *Megachile rotundata* (Hymenoptera: Apoidea). Environ. Entomol. 11: 997-1000.
- MACKENZIE, K.E. 1994. The foraging behaviour of honey bees (*Apis mellifera* L.) and bumble bees (*Bombus* spp.) on cranberry (*Vaccinium macrocarpon* Ait). Apidol. 25: 375-383.
- MACKENZIE, K.E. et AVERILL, A.L. 1995. Bee (Hymenoptera: Apoidea) diversity and abundance on cranberry in Southeastern Massachusetts. Ann. Entomol. Soc. Am. 88 (3): 334-341.
- MACKENZIE, K.E. et WINSTON, M.L. 1984. Diversity and abundance of native bee pollinators on berry crops and natural vegetation in the lower Fraser Valley, British Columbia. Can. Ent. 116: 995-974.
- McGREGOR, S.E. 1976. Insect pollination of cultivated crops plants. Agriculture handbook no. 496. Agricultural Research Service. USDA.
- MICROSOFT OFFICE 2007. Logiciel Excel. Microsoft corporation 2006.
- MILLETTE, H. 2003. Efficacité réelle de pollinisation de l'abeille domestique (*Apis mellifera*) et du bourdon fébrile (*Bombus impatiens*) sur le bleuetier nain (*Vaccinium angustifolium*) en Sagamie. Mémoire présenté comme exigence partielle de la maîtrise en biologie. Éditeur: Montréal : Université du Québec à Montréal.
- NITSCH, J.P. 1950. Growth and morphogenesis of the strawberry as related to auxin. Am. J. Bot. 37 (3): 211-215.

- NITSCH, J.P. 1952. Plant hormones in the development of fruits. *Quart. Rev. Biol.* 28: 33-57.
- PLOWRIGHT, R.C. et LAVERTY, T.M. 1987. Bumble bees and crop pollination in Ontario. *Proc. Ent. Soc. Ont.* 118: 155-160.
- RIGBY, B. et DANA, M.N. 1972. Flower opening, pollen shedding, stigma receptivity and pollen tube growth in the cranberry. *HortSci.* 7: 84-85.
- SARRACINO, J.M. et VORSA, N. 1991. Self and cross fertility in cranberry. *Euphytica.* 58: 129-136.
- SAS INSTITUTE Inc. 2004. JMPin version 5.1.2. Cary, NC, USA.
- STUBBS, C.S. et DRUMMOND, F.A. 2001. *Bombus impatiens* (Hymenoptera: Apidae): An alternative to *Apis mellifera* (Hymenoptera: Apidae) for Lowbush Blueberry pollination. *J. Econ. Entomol.* 94 (3): 609-616.
- WHIDDEN, T.L. 1996. The fidelity of commercially reared colonies of *Bombus impatiens* Cresson (Hymenoptera: Apidae) to Lowbush Blueberry in southern New Brunswick. *Can. Ent.* 128: 957-958.
- WINSTON, M.L. 1993. *La biologie de l'abeille*. Éditions Frison-Roche. Paris.

CHAPITRE III

LA MISE À FRUIT DE LA CANNEBERGE EST-ELLE LIMITÉE PAR LES RESSOURCES OU PAR LA POLLINISATION ?

3.1 Résumé

Le but de cette étude est de vérifier si la quantité de fruits portés par une tige, ainsi que leur poids total, sont limités par les ressources du plant ou par d'autres facteurs. Par la suite, nous avons investigué le mécanisme qui permet à une tige de porter jusqu'à cinq fruits, en dénombrant le nombre d'ovules fécondés dans chacun des fruits. Des tiges de canneberges furent étiquetées et la position hiérarchique de chaque fruit sur sa tige a été notée à la récolte. En laboratoire, le poids de chacun des fruits a été noté et les ovules fécondés ont été dénombrés. Les données reliées au poids des fruits sur une même tige ont été analysées statistiquement avec des tests d'analyse de variance à un critère suivi de tests de comparaison des paires de Tukey-Kramer HSD. Les données reliées au mécanisme de développement et de rétention des fruits sur la tige ont été analysées statistiquement par des tests de corrélation non-paramétriques de Spearman. Il n'y a généralement aucune différence dans le poids moyen des fruits quand la tige porte entre un et cinq fruits. Les analyses tendent à démontrer qu'un fruit ayant moins d'ovules fécondés se retrouve dans les premières positions sur sa tige et que les fruits suivants doivent avoir plus d'ovules fécondés pour se rendre à maturité.

Mots-clefs : Canneberge; Pollinisation; Fécondation; Fruit; Abscission.

3.2 Introduction

La canneberge (*Vaccinium macrocarpon* AITON) est une petite plante rampante et vivace de la famille des Éricacées, de plus en plus cultivée en Amérique du Nord pour ses nombreuses propriétés positives sur la santé, entre autres dans la prévention des infections urinaires, par son action antiadhésive sur les bactéries, dont *E. coli* (Howell *et al.*, 2005). D'un à dix bourgeons axillaires peuvent initier des fleurs sur les tiges productrices, mais il y a, généralement, de trois à cinq fleurs qui produisent entre un et trois fruits par tige (Eck, 1990). Les fleurs ouvrent de façon asynchrone, du bas de la tige vers le haut. La fleur est protandre et la première phase, mâle, ne dure qu'entre 24 et 36 heures. Le pollen est une tétrade assez lourde qui peut produire quatre tubes polliniques (Eck, 1990) et qui ne peut être transportée par le vent (McGregor, 1976).

Au moment où les étamines ne sont plus fonctionnelles, la fleur devient femelle : le style s'allonge (McGregor, 1976; Galletta et Himelrick, 1990), il dépasse le tube formé par les étamines et le stigmate devient humide, collant et réceptif. L'ovaire du cultivar Stevens, le plus utilisé au Québec, possède en moyenne 32,5 ovules (Sarracino et Vorsa, 1991). La fleur femelle non-fécondée peut rester réceptive jusqu'à deux ou trois semaines (McGregor, 1976; Eck, 1990). La fécondation a lieu de 48 à 72 heures suivant la pollinisation, période nécessaire pour que les tubes polliniques atteignent l'ovaire (Rigby et Dana, 1972). La plante est autoféconde (Sarracino et Vorsa, 1991; Cane et Schiffhauer, 2003), mais dans les faits cette auto fécondité est faible due à la protandrie. En phase mâle, le stigmate est non-fonctionnel et plus court que le tube formé par les étamines. En phase femelle, le style s'allonge et dépasse le tube formé par les étamines; le stigmate est alors réceptif mais les anthères ne sont plus fonctionnelles (Cane et Schiffhauer, 2003). À ce moment les tétrades de pollen des fleurs mâles, situées plus haut sur la tige, pourraient polliniser les fleurs femelles plus basses, mais la position des fleurs fait que le stigmate pointe vers le sol rendant la pollinisation difficile. La pollinisation des fleurs de la canneberge est donc de ce fait principalement entomophile (McGregor, 1976; Kevan *et al.*, 1983; Cane *et al.*, 1996; Cane et Schiffhauer, 2003).

Selon certains auteurs (Kevan *et al.*, 1983; Baumann et Eaton, 1986; Brown et McNeil, 2006) et une idée largement répandue chez les producteurs, il ne peut y avoir en moyenne

qu'un peu moins de deux fruits par tige. Selon Baumann et Eaton (1986) la mise à fruit varie entre 40% et 50%. Plusieurs hypothèses sont évoquées pour l'expliquer, les unes plus vraisemblables que d'autres : le manque de ressources limite la production de fruits (Cane et Schiffhauer, 2003; Brown et McNeil, 2006); la plante utilise une stratégie d'avortement sélectif pour optimiser son effort reproductif (Brown et McNeil, 2006); les fleurs supérieures sont de moins bonne qualité (moins d'ovules) et ne sont là que comme réserve pour les mauvaises saisons (Brown et McNeil, 2006); la pollinisation est insuffisante (Baumann et Eaton, 1986; Brown et McNeil, 2006; Evans et Spivak, 2006).

Or, une bonne pollinisation aura un impact positif sur la mise à fruit, mais également sur la grosseur du fruit, son poids et le nombre de graines bien développées (Sarracino et Vorsa, 1991; Cane et Schiffhauer, 2003; Evans et Spivak, 2006).

Nitsch (1950) démontra que chez le fraisier, la corrélation entre le poids et le nombre de graines s'explique par la présence d'auxines, produites par les achènes (fruits botaniques), et qui sont responsables de la croissance du réceptacle. En effet, lorsque les fruits botaniques (les achènes) sont enlevés, on constate l'arrêt de la croissance du réceptacle. En 1952, la revue de littérature de Nitsch mentionne aussi que la croissance du fruit est contrôlée par les graines qui libèrent un stimulus biochimique provenant de substances de type auxine. De plus, l'absence ou la faible quantité d'auxines joueraient un rôle dans l'abscission des jeunes fruits (Nitsch, 1952).

Gärtel (1973) émet l'hypothèse que, chez la vigne, il existe un gradient décroissant d'hétéroauxines dans le sens distal-proximal entre la grappe et le rameau. Si ce gradient devient égal ou s'il s'inverse, des zones d'abscission se forment et l'organe distal (la grappe dans ce cas) avorte dû au déficit d'hétéroauxines. C'est une phase qui est observée en fin de floraison, à la nouaison.

Plus récemment, Ozga et al. (2002) ont démontré que le développement du jeune fruit, chez le pois (*Pisum sativum*), est régulé par les graines en développement et maintenu par l'interaction de deux classes d'hormones présentes dans les graines : les gibbérellines et les auxines. Bangerth (2000) émet l'hypothèse que le modèle généralement accepté

d'abscission des feuilles et des fruits matures ne s'applique pas à l'abscission des jeunes fruits. Il émet une seconde hypothèse (appelée "correlatively driven abscission" ou CDA) pouvant l'expliquer. Selon cette hypothèse, le fruit qui s'établi et se développe en premier domine ceux qui s'établissent par après et cause l'abscission de beaucoup d'entre eux. Parmi les fruits secondaires, il existe aussi une dominance, celle nommée "primigenic dominance". Cette dominance s'exprimerait par une inhibition du transport de l'auxine aux jonctions entre les trajectoires des auxines exportées par les fruits dominants et des auxines exportées par les fruits dominés. L'inhibition se faisant au dépend des fruits dominés. Toujours selon la même hypothèse, le degré de dominance d'un fruit sur un autre dépendrait : de la différence (en heures et en jours) entre la fécondation des deux fruits; de la quantité de graines par fruit (celle-ci étant un déterminant important de la quantité d'auxine pouvant être exportée par un fruit); de la proximité et de la vigueur de pousses végétatives et finalement de la quantité de fruits sur la grappe ou sur la tige. La résultante étant que le transport de l'auxine du fruit le plus dominé tombe sous un certain seuil critique où l'inhibition de l'éthylène (par l'auxine) n'est plus possible et donc, la zone d'abscission est activée.

Nous nous demandons si des phénomènes semblables à ceux décrits précédemment existent chez la canneberge.

Les buts de cette étude sont de déterminer si le nombre de fruits par tige, ainsi que le poids des fruits sont limités par les ressources physiologiques disponibles, par le niveau de pollinisation (quantité d'ovules fécondés) ou par les deux.

3.3 Méthodologie

3.3.1 Sites

Pendant la période de floraison de la canneberge en 2005 et 2006, l'Abeille domestique, le Bourdon fébrile et la Mégachile de la luzerne ont été introduits comme pollinisateurs dans des cannebergières des Bois-Francs.

En 2005, les observations ont été effectuées à la cannebergière commerciale ‘‘Les atocas de l’érable’’ située à Notre-Dame-de-Lourdes dans la région du Centre-du-Québec (46° 19’ 00’’ N, 71° 49’ 00’’ O). Cette cannebergière possédait 80 hectares en 2005, dont 68 en culture (environ 50 bassins). Les observations pour la floraison ont eu lieu du 18 juin au 20 juillet et la récolte le 27 et 28 septembre. La culture était entourée principalement de boisés et de petites prairies en friche.

En 2006, les observations ont été effectuées à la cannebergière commerciale ‘‘La cannebergière des Cyprès’’ située à St-Sylvère dans la région du Centre-du-Québec (46° 14’ 00’’ N, 72° 13’ 00’’ O), du 22 juin au 10 juillet, et la récolte le 18 septembre. Cette cannebergière possédait 12 hectares en culture (12 bassins). La surface cultivée, beaucoup plus petite qu’en 2005, était entourée sur trois des quatre côtés par une grande tourbière naturelle.

Ces deux cannebergières exploitaient principalement le cultivar Stevens.

3.3.2 Dispositif expérimental

À chaque année, trois bassins ont été choisis comme répliqués dans la cannebergière. En 2005, les bassins avaient une superficie d’environ 1,6 hectare chacun et en 2006, leur superficie était d’environ un hectare chacun. Dans chaque répliqué, des parcelles exposées aux pollinisateurs de 2 m² (1 x 2m), telles qu’utilisées par Kevan *et al.* (1983) et Aras *et al.* (1996), furent délimitées et identifiées.

3.3.3 Observations et méthodologie

À chaque année, les visites des pollinisateurs sur les fleurs ont été notées par des observateurs, pendant 10 minutes, dans chaque parcelle exposée, selon des méthodes déjà reconnues (Kevan *et al.*, 1983; Mackenzie et Averill, 1995; Aras *et al.*, 1996; Desjardins et de Oliveira, 2006). Ces observations ont eu lieu tout le long de la journée, pendant

toute la floraison. Les visites des pollinisateurs ont été compilées en quatre classes : Abeille domestique, bourdons (introduits ou indigènes), Mégachile de la luzerne et autres. En 2005, dans chaque parcelle exposée, quinze tiges de canneberges prises aléatoirement (Kevan *et al.*, 1983) furent étiquetées et leurs boutons floraux et fleurs comptés, pour un total de 495 tiges. En 2006, dans chaque parcelle exposée, dix tiges prises aléatoirement furent étiquetées et leurs boutons floraux et fleurs comptés, pour un total de 150 tiges.

À chaque année, à la nouaison (approximativement deux semaines après la fin de la floraison), les fruits en développement sur ces tiges furent comptés. Le niveau hiérarchique de chaque fruit sur sa tige a été noté à la récolte, ainsi que le nombre total de fruits par tige. Le fruit à la base de la tige est en position #1 et la hiérarchie augmente vers le haut de la tige (jusqu'à la position #9 dans cette étude). Chaque fruit récolté a été conservé dans des sacs en plastique pré-identifiés de type "ziplock" et placé au réfrigérateur.

3.3.4 Manipulations au laboratoire

Tous les fruits ont été pesés en laboratoire en utilisant une balance électronique (Denver Instrument Company, DE series, modèle 100A, précision de +/- 0,00005g). Ces mesures ont été effectuées dans les deux semaines suivant la récolte pour éviter les pertes de poids par dessiccation.

En 2005, huit tiges par parcelle (parmi les quinze initiales) ont été choisies au hasard et tous leurs fruits ont été décortiqués au laboratoire pour en extraire et déterminer le nombre total de graines, réparties en trois classes : petites ou ovules non-fécondés, moyennes, correspondant aux graines avortées et finalement graines bien développées. Les deux dernières classes correspondent aux ovules fécondés. En 2006, tous les fruits de chaque tige ont été décortiqués pour déterminer le nombre de graines selon la même méthode qu'en 2005.

3.3.5 Calculs et analyses statistiques

Au niveau de l'allocation des ressources, l'impact de la quantité de fruits par tige, sur le poids moyen des fruits, a été analysé par analyse de variance (ANOVA) à un critère, suivi d'un test de comparaison des paires de Tukey-Kramer HSD, en utilisant le logiciel JMP, version 5.1.2 (SAS Institute, 2004).

Les comparaisons du rang d'un fruit sur la tige en fonction de son niveau hiérarchique ou de sa position ordinale sur la tige ont été analysées par corrélations non-paramétriques de Spearman en utilisant le logiciel JMP, version 5.1.2 (SAS Institute, 2004).

Le rang d'un fruit a été attribué selon l'ordre croissant de la quantité d'ovules fécondés trouvés dans chacun des fruits d'une même tige. Le fruit ayant la plus petite quantité d'ovules fécondés reçoit donc le rang #1, quelle que soit sa position sur la tige, etc.

La position ordinale d'un fruit sur sa tige a été attribuée comme suit : le premier fruit en bas de la tige reçoit la position ordinale #1, le 2^e le numéro 2, etc. Cette position ne tient pas compte du niveau hiérarchique du fruit sur la tige qui, lui, correspond à la vraie position du fruit sur sa tige.

Par exemple, le premier fruit trouvé sur une tige pourrait avoir le niveau hiérarchique #3, puisque les deux premières fleurs n'auraient pas été pollinisées. Ce fruit recevrait la position ordinale #1.

En 2005, les fruits des parcelles d'observation et de tiges supplémentaires récoltées dans les bassins et ayant entre un et cinq fruits ont été utilisés pour les analyses avec le poids. Les fruits des parcelles exposées seulement ont été utilisés pour les autres analyses.

En 2006, les fruits des parcelles exposées et de tiges supplémentaires récoltées dans les bassins et ayant quatre et cinq fruits ont été utilisés pour toutes les analyses.

3.4 Résultats

3.4.1 Allocation des ressources

Pour l'analyse de l'impact de la quantité de fruits par tige sur le poids moyen des fruits, l'ANOVA est hautement non significative en 2005 ($P= 0,1410$; $n=1059$). Il n'y a aucune différence significative de poids moyen par fruit peu importe la quantité de fruits que porte une tige. L'analyse a été raffinée par un test de comparaison des paires de Tukey-Kramer HSD. Encore une fois, aucune différence significative de poids moyen par fruit, entre les différentes paires n'a été trouvée (Figure 3.1).

En 2006, l'ANOVA est non significative ($P= 0,0535$; $n=429$). Il n'y a aucune différence significative de poids moyen par fruit peu importe la quantité de fruits que porte une tige. L'analyse a été raffinée par un test de comparaison des paires de Tukey-Kramer HSD. Aucune différence significative de poids moyen par fruit, entre les différentes paires, n'a été trouvée sauf entre les tiges portant un et cinq fruits. En effet, le poids moyen par fruit des tiges ayant cinq fruits ($n=70$) est plus élevé que celui des tiges à un fruit ($n=46$) (1,69g comparé à 1,43g.) (Figure 3.1).

3.4.2 Rang d'un fruit en fonction de sa position sur la tige

3.4.2.1 Niveau hiérarchique

En 2005, nous avons comparé statistiquement les rangs numérotés 1 à 5 et les niveaux hiérarchiques numérotés 1 à 9. L'analyse de corrélation non-paramétrique de Spearman est positive et significative ($r_s= 0,25$; $P < 0,0001$; $n=478$).

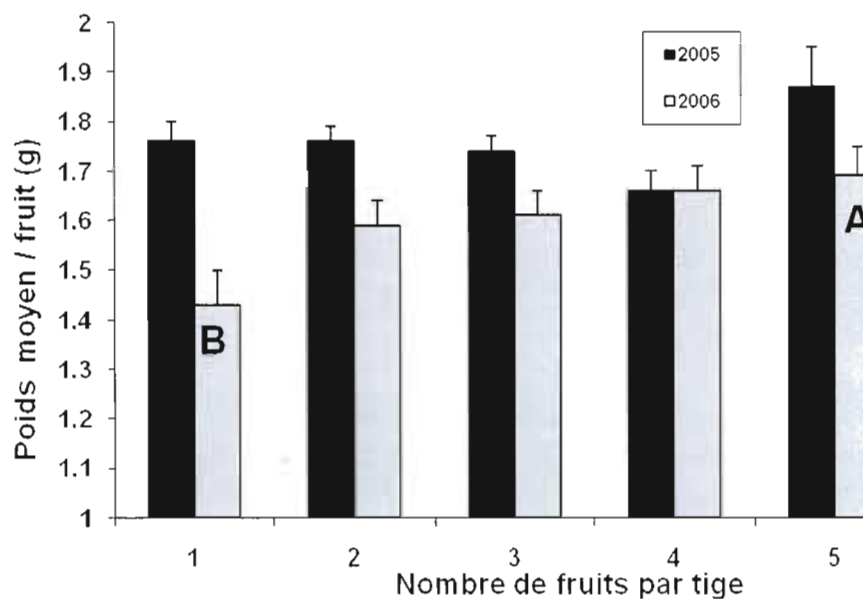


Figure 3.1 Poids moyen par fruit (\pm S.E.) selon le nombre de fruits portés par tige en 2005 et 2006 dans les parcelles exposées. Les colonnes avec des lettres différentes sont significativement différentes.

En 2006, nous avons analysé les rangs numérotés 1 à 5 et les niveaux hiérarchiques numérotés 1 à 6. L'analyse de corrélation non-paramétrique de Spearman est positive et significative ($r_s = 0,24$; $P < 0,0001$; $n = 381$).

Ces comparaisons indiquent que pour chaque année, il y a une corrélation positive et significative entre la quantité d'ovules fécondés dans un fruit (les rangs) et son niveau hiérarchique. Plus on monte de niveau hiérarchique sur la tige, plus il y a d'ovules fécondés dans le fruit.

3.4.2.2 Position ordinale

En 2005, nous avons analysé les rangs numérotés 1 à 5 et les positions ordinales numérotées 1 à 5. L'analyse de corrélation non-paramétrique de Spearman est positive et significative ($r_s = 0,33$; $P < 0,0001$; $n = 478$).

En 2006, nous avons analysé les rangs numérotés 1 à 5 et les positions ordinales numérotées 1 à 5. L'analyse de corrélation non-paramétrique de Spearman est positive et significative ($r_s = 0,38$; $P < 0,0001$; $n=381$).

Ces comparaisons indiquent, pour chaque année, qu'il y a une corrélation positive et significative entre la quantité d'ovules fécondés dans un fruit (les rangs) et sa position ordinale. Plus la position ordinale est élevée sur la tige, plus il y a d'ovules fécondés dans le fruit.

Nous avons par la suite comparé statistiquement les coefficients de corrélation de Spearman, entre les deux types d'analyses : rang en fonction du niveau hiérarchique et rang en fonction de la position ordinale. Cette comparaison montre qu'il y a une différence significative entre les deux coefficients et ce pour chaque année ($f(z) = 0$). Les coefficients des analyses comparant le rang et la position ordinale des fruits sont plus élevés. Ceci indique que le lien entre le rang et la position relative des fruits est plus fort que celui entre le rang et le niveau hiérarchique et qu'il correspond donc plus justement à la réalité.

Le tableau de contingence montre que les positions ordinales des fruits sur la tige correspondent généralement aux rangs attribués selon la quantité croissante d'ovules fécondés (Tableau 3.1).

3.5 Discussion

3.5.1 Allocation des ressources

Il n'y a généralement pas de différence significative du poids moyen par fruit quand la tige porte d'un à cinq fruits, sauf en 2006, où le poids moyen par fruit dans les tiges à cinq fruits était plus élevé que celui des tiges à un fruit. Il n'y a pas de diminution du poids moyen des fruits portés par une tige, quel que soit la quantité de fruits portés. On observe même, en 2006, que le poids moyen par fruit tend à augmenter avec la quantité

Tableau 3.1

Tables de contingence des fruits selon leur rang croissant en quantité d'ovules fécondés et leur position ordinale sur la tige, en 2005 et 2006

2005

Rangs	Position 1 (effectif)		Position 2 (effectif)		Position 3 (effectif)		Position 4 (effectif)		Position 5 (effectif)	
1	50,00%	(94)	41,49%	(78)	20,25%	(16)	0%	(0)	0%	(0)
2	35,11%	(66)	48,94%	(92)	35,44%	(28)	9,52%	(2)	0%	(0)
3	13,30%	(25)	9,04%	(17)	35,44%	(28)	38,10%	(8)	50%	(1)
4	1,60%	(3)	0,53%	(1)	7,59%	(6)	47,62%	(10)	50%	(1)
5	0%	(0)	0%	(0)	1,27%	(1)	4,76%	(1)	0%	(0)

2006

Rangs	Position 1 (effectif)		Position 2 (effectif)		Position 3 (effectif)		Position 4 (effectif)		Position 5 (effectif)	
1	46,46%	(59)	34,92%	(44)	21,92%	(16)	17,07%	(7)	7,14%	(1)
2	34,65%	(44)	43,65%	(55)	24,66%	(18)	17,07%	(7)	21,43%	(3)
3	13,39%	(17)	18,25%	(23)	32,88%	(24)	14,63%	(6)	21,43%	(3)
4	4,72%	(6)	3,17%	(4)	13,70%	(10)	43,90%	(18)	14,29%	(2)
5	0,79%	(1)	0%	(0)	6,85%	(5)	7,32%	(3)	35,71%	(5)

de fruits portés par les tiges.

On s'attendait que l'allocation des ressources physiologiques soit un facteur limitant le poids moyen des fruits sur les tiges portant plus de fruits, selon l'opinion largement répandue, mais ce ne fut pas le cas. Il semble que la plante peut parfaitement développer jusqu'à au moins cinq fruits de poids équivalents, malgré la moyenne habituelle de 1,9 fruits par tige (cf. chapitre 2, Baumann et Eaton, 1986, Brown et McNeil, 2006).

Pour Brown et McNeil (2006), les tiges de canneberges ne portent que 1 à 3 fruits, car, selon eux, la production est peu élevée aux positions hiérarchiques supérieures, due au manque de ressources.

Nos expériences indiquent clairement que l'allocation des ressources ne semble pas être le facteur limitant la quantité de fruits par tige, sinon les fruits placés plus haut sur la tige seraient plus petits et moins lourds. De plus, il faut rappeler que les fruits placés plus

hauts sur la tige disposent d'un temps de développement plus court dû à une floraison qui s'échelonne sur trois à quatre semaines et à une récolte unique.

On note aussi un poids moyen par fruit plus élevé en 2005 comparé à 2006. L'expérience a été effectuée avec le même cultivar les deux années, mais pas dans la même cannebergière. Les conditions climatiques ont été différentes ainsi que la régie de fertilisation et d'irrigation entre les deux cannebergières.

3.5.2 Rang d'un fruit en fonction de sa position sur la tige

Quels mécanismes pourraient expliquer l'absence de plus que 1,9 fruits par tige (en moyenne), puisque les ressources du plant semblent disponibles pour le développement d'au moins cinq fruits par tige ?

Pour expliquer ce phénomène, nous avançons l'hypothèse qu'une fleur pollinisée à un niveau inférieur sur la tige (et donc généralement en premier, puisque ces fleurs ouvrent les premières) crée un seuil de concentration hormonale affectant les fleurs pollinisées subséquemment. Ainsi, chaque nouvelle fleur pollinisée sur la tige devrait recevoir plus de tétrades de pollen que celle pollinisée précédemment, pour présenter un plus grand nombre d'ovules fécondés, assurant une concentration hormonale supérieure (Ozga et *al.*, 2002) au seuil établi par la fleur fécondée précédemment. Cela est la condition pour que la tige ne rejette pas le nouveau fruit en déclenchant la formation d'une zone d'abscission. Cette hypothèse entre en contradiction partielle avec l'hypothèse de la "correlatively driven abscission" (CDA) de Bangerth (2000). Selon cette hypothèse, les fruits fécondés subséquemment sur la tige sont dominés par le fruit fécondé en premier (le fruit dominant) et sont voués à l'abscission. Or, nos résultats montrent qu'il y a environ 25% des tiges qui portent trois, quatre ou cinq fruits de poids similaire, sinon supérieur, ce que ne peut pas expliquer l'hypothèse de Bangerth.

Toujours selon notre hypothèse, il deviendrait de plus en plus difficile pour une fleur d'être pollinisée et fécondée suffisamment à mesure qu'on monte de niveau sur la tige, puisqu'en plus de la nécessité de recevoir plus de tétrades de pollen, les fleurs des

niveaux supérieurs possèdent légèrement moins d'ovules que celles des niveaux inférieurs (Sarracino et Vorsa 1991; Brown et McNeil, 2006).

Cette hypothèse expliquerait ainsi la moyenne de fruits par tige plus faible (1,9 fruits par tige) observée lors des deux années d'expérimentation, mais aussi la présence significative de tiges ayant trois, quatre et même cinq fruits de poids similaire, sinon supérieur (environ 25% des tiges). Ces tiges auraient reçu le bon nombre de visites aux fleurs et en conséquence la bonne quantité de tétrades de pollen pour avoir, selon la hiérarchie, un plus grand nombre d'embryons en développement (structures productrices d'auxines) (Ozga et *al.*, 2002; Bangerth, 2000) que la fleur du rang précédent.

Pour être effectivement fécondée et donner un fruit viable, une fleur de niveau supérieur aurait besoin, toujours selon cette hypothèse, de la visite d'un pollinisateur plus efficace qui laisserait plus de tétrades, comme les bourdons par exemple (MacKenzie, 1994; Cane et Schiffhauer, 2003) ou bien encore de plus d'une visite d'un pollinisateur comme l'Abeille domestique ou la Mégachile de la luzerne, reconnues comme moins efficaces par MacKenzie (1994) et Cane et Schiffhauer (2001 et 2003). La probabilité que les fleurs supérieures puissent être fécondées et que leurs fruits se développent augmenterait si les premières fleurs fécondées sur la tige, l'avaient été avec très peu de tétrades de pollen, établissant en partant un seuil de concentration hormonale plus faible.

Cela est en contradiction partielle avec l'étude de Brown et McNeil (2006), qui suggèrent que la production de fruits aux positions hiérarchiques supérieures serait limitée, non seulement par manque de ressources (déjà cité au début de la discussion), mais aussi par des stratégies génétiques évolutives. Par exemple, une stratégie d'avortement sélectif (au dépend des fruits supérieurs) pour optimiser l'effort reproductif. Ainsi, il y aurait production de fruits aux positions supérieures seulement si les fruits inférieurs n'ont pas été pollinisés ou s'ils ont avortés. Si le mécanisme que nous décrivons fait partie de ces stratégies évolutives visant à limiter la quantité de fruits par tige, il pourrait, selon nos résultats, être contourné.

Dans le but de confirmer cette hypothèse, nous avons donc attribué un rang à chaque fruit sur sa tige, selon la quantité croissante d'ovules fécondés et nous avons fait les analyses avec les niveaux hiérarchiques des fruits sur les tiges, et aussi selon leur position ordinale sur la tige.

Les analyses de corrélation non-paramétriques de Spearman sont toutes hautement significatives. Néanmoins, pour les analyses avec le niveau hiérarchique, les coefficients sont plus faibles que pour les analyses avec la position ordinale. Le test de comparaison des coefficients de corrélation, entre le niveau hiérarchique et la position ordinale, montre qu'il y a une différence significative entre les deux. Comme les coefficients de la position ordinale sont plus élevés, on peut conclure que cette méthode d'analyse (rangs en fonction des positions ordinales) représente plus justement la réalité.

Ces analyses tendent à démontrer qu'il y a effectivement un lien entre les rangs et les positions ordinales des fruits sur la tige. Le tableau de contingence montre que les positions ordinales correspondent généralement aux rangs (Tableau 3.1). Ainsi un fruit qui a le rang un, donc la plus faible quantité d'ovules fécondés, se retrouve le plus souvent aux positions ordinales un et deux sur la tige. Un fruit qui est au rang quatre (plus d'ovules fécondés) se retrouve le plus souvent à la position ordinale quatre sur la tige. Ceci semble confirmer la véracité de cette hypothèse, à savoir qu'il existe un mécanisme de seuil pour que le fruit suivant sur la tige puisse y demeurer attaché et se développer jusqu'à maturité.

On expliquerait alors également que le poids moyen par fruit soit égal ou plus élevé pour les tiges portant plus de fruits, car ayant plus d'ovules fécondés, le poids de ces fruits serait supérieur. Ceci a été démontré par une régression positive et significative entre ces deux variables (cf. chapitre 2). Ajoutons en plus que ces derniers fruits disposent d'un nombre de jours de développement inférieur aux premiers car la récolte de tous les fruits est unique et simultanée.

Du point de vue appliqué, il serait alors possible d'obtenir un rendement deux fois supérieur par une régie des pollinisateurs qui permettrait un taux de pollinisation plus

faible au début de la floraison, mais qui augmenterait graduellement par la suite. Ainsi, chaque fleur produirait une concentration d'auxines supérieure à la précédente grâce à un plus grand nombre d'ovules fécondés. Cela veut dire qu'il faudrait introduire peu de pollinisateurs ou des pollinisateurs moins efficaces au début de la floraison et un grand nombre de pollinisateurs et/ou des pollinisateurs plus efficaces vers la deuxième partie de la floraison. Nous avons constaté au cours des deux étés d'observations sur le terrain que les pollinisateurs ne font la plupart de leurs visites sur les fleurs que lorsque la cannebergière atteint 50% de floraison. Ce fait avait aussi déjà été observé par Evans et Spivak (2006). La moyenne de près de deux fruits par tige que nous avons observé serait-elle le résultat de ces deux intensités de butinage, de pollinisation ? Une pollinisation faible en première moitié de floraison et plus intense en deuxième partie ? Il ne resterait qu'à le confirmer par l'introduction graduelle des pollinisateurs dans les cannebergières. Cette technique pourrait s'avérer très prometteuse.

3.6 Conclusion

Nos travaux permettent de conclure que chez la canneberge, la tige peut porter au moins jusqu'à cinq fruits et que leur poids par fruit n'est pas seulement inférieur mais montre une tendance à l'augmentation. Nos observations ont montré que 25% des tiges portaient entre trois et cinq fruits. La faible moyenne de fruits par tige observée (1,9 fruits par tige) n'est clairement pas due au manque de ressources.

Notre hypothèse pour expliquer ce faible nombre moyen de fruits par tige est qu'il existe un seuil de concentration hormonale croissant, que les fleurs pollinisées subséquent sur la tige doivent dépasser pour que le fruit en développement ne soit pas rejeté. Nous croyons que le faible nombre de fruits par tige est dû soit à un manque de pollinisation dans certains cas, soit à un seuil hormonal trop élevé dans le premier fruit fécondé, dû à une pollinisation trop efficace (un trop grand nombre d'ovules fécondés) de la première fleur pollinisée sur la tige. Si le seuil hormonal est trop élevé dans le premier fruit, il devient très difficile pour la plante de produire plus d'un ou deux fruits par tige.

Pour augmenter le rendement, si notre hypothèse s'avère exacte, il faudrait repenser la régie des pollinisateurs en fonction du mécanisme décrit. On pourrait introduire un pollinisateur moins efficace en première moitié de floraison, dans les cannebergières de grande superficie ou encore n'en introduire aucun dans celles ayant une superficie plus petite, mais entourées d'une végétation propice aux pollinisateurs naturels. À partir de la mi-floraison, on introduirait des pollinisateurs plus efficaces en quantité moyenne (le Bourdon fébrile par exemple) ou encore un pollinisateur moins efficace en grande quantité (Abeille domestique et / ou Mégachile de la luzerne, par exemple). L'application d'une telle régie des pollinisateurs pourrait déclencher un rendement deux fois supérieur à la moyenne commerciale actuelle.

3.7 Références

- ARAS, P., de OLIVEIRA, D. et SAVOIE, L. 1996. Effect of a Honey Bee (Hymenoptera: Apidae) Gradient on the Pollination and Yield of Lowbush Blueberry. J. Econ. Entomol. 89 (5): 1080-1083.
- BANGERTH, F. 2000. Abscission and thinning of young fruit and their regulation by plant hormones and bioregulators. Plant Growth Reg. 31: 43-59.
- BAUMANN, T.E., et EATON, G.W. 1986. Competition among berries on the cranberry upright. J. Amer. Soc. Hort. Sci. 111 (6): 869-872.
- BROWN, A.O. et McNEIL, J.N. 2006. Fruit production in cranberry (Ericaceae: *Vaccinium macrocarpon*): a bet-hedging strategy to optimize reproductive effort. Am. J. Bot. 93 (6): 910-916.
- CANE, J.H., SCHIFFHAUER, D. et KERVIN, L.J. 1996. Pollination, foraging, and nesting ecology of the leafcutting bee *Megachile (Delomegachile) addenda* (Hymenoptera: Megachilidae) on cranberry beds. Ann. Entomol. Soc. Am. 89 (3): 361-367.
- CANE, J.H. et SCHIFFHAUER, D. 2001. Pollinator genetics and pollination: do honey bee colonies selected for pollen-hoarding field better pollinators of cranberry *Vaccinium macrocarpon*? Ecol. Entomol. 26: 117-123.

- CANE, J.H. et SCHIFFHAUER, D. 2003. Dose-response relationships between pollination and fruiting refine pollinator comparisons for cranberry (*Vaccinium macrocarpon* [Ericaceae]). *Am. J. Bot.* 90 (10): 1425-1432.
- DESJARDINS, È.-C. et de OLIVEIRA, D. 2006. Commercial Bumble Bee *Bombus impatiens* (Hymenoptera: Apidae) as a Pollinator in Lowbush Blueberry (Ericales: Ericaceae) Fields. *J. Econ. Entomol.* 99 (2): 443-449.
- ECK, P. 1990. *The American Cranberry*. Rutgers University Press. New Brunswick, NJ.
- EVANS, E.C. et SPIVAK, M. 2006. Effects of honey bee (Hymenoptera: Apidae) and bumble bee (Hymenoptera: Apidae) presence on cranberry (Ericales: Ericaceae) pollination. *J. Econ. Entomol.* 99 (3): 614-620.
- GALLETTA, G.J. et HIMELRICK, D.G. 1990. *Small fruit crop management*. Prentice Hall. New-Jersey.
- GÄRTEL, W. 1973. Le flétrissement des grappes. Causes et traitements. Exposé à la 53e Assemblée Générale de l'Office International de la Vigne et du Vin. Madrid.
- HOWELL, A.B., REED, J.D., KRUEGER, C.G., WINTERBOTTOM, R., CUNNINGHAM, D.G. et LEAHY, M. 2005. A-type cranberry proantho-cyanidins and uropathogenic bacterial anti-adhesion activity. *Phytochemistry*. 66: 2281-2291.
- KEVAN, P.G., GADAWSKI, R.M., KEVAN, S.D. et GADAWSKI, S.E. 1983. Pollination of cranberries, *Vaccinium macrocarpon*, on cultivated marshes in Ontario. *Proc. Ent. Soc. Ont.* 114: 45-53.
- MACKENZIE, K.E. 1994. The foraging behaviour of honey bees (*Apis mellifera* L.) and bumble bees (*Bombus* spp.) on cranberry (*Vaccinium macrocarpon* Ait). *Apidol.* 25: 375-383.
- MACKENZIE, K.E. et AVERILL, A.L. 1995. Bee (Hymenoptera: Apoidea) diversity and abundance on cranberry in Southeastern Massachusetts. *Ann. Entomol. Soc. Am.* 88 (3): 334-341.
- McGREGOR, S.E. 1976. *Insect pollination of cultivated crops plants*. Agriculture handbook no. 496. Agricultural Research Service. USDA.

- NITSCH, J.P. 1950. Growth and morphogenesis of the strawberry as related to auxin. *Am. J. Bot.* 37 (3): 211-215.
- NITSCH, J.P. 1952. Plant hormones in the development of fruits. *Quart. Rev. Biol.* 28: 33-57.
- OZGA, J.A., VAN HUISEN, R. ET REINECKE, M. 2002. Hormone and seed-specific regulation of pea fruit growth. *Plant Physiol.* 128: 1379-1389.
- RIGBY, B. et DANA, M.N. 1972. Flower opening, pollen shedding, stigma receptivity and pollen tube growth in the cranberry. *HortSci.* 7: 84-85.
- SARRACINO, J.M. et VORSA, N. 1991. Self and cross fertility in cranberry. *Euphytica.* 58: 129-136.
- SAS INSTITUTE Inc. 2004. JMPin version 5.1.2. Cary, NC, USA.

CHAPITRE IV

4.1 Conclusion générale

La pollinisation des fleurs de la canneberge est principalement entomophile. La mise à fruit sans les insectes est possible, telle que nous l'avons vu dans nos parcelles sous cage, mais dans ce cas, elle diminue de moitié. De plus, le nombre de fruits par tige est beaucoup plus bas ainsi que le poids moyen des fruits. En analysant les fruits des parcelles sous cage, nous nous sommes également rendu compte qu'ils ne possédaient que très peu d'ovules fécondés, soit une moyenne de trois, comparé à 15 pour les fruits des parcelles exposées aux pollinisateurs. De plus, nos analyses démontrent, pour les deux années, que le poids des fruits augmente significativement en fonction de l'augmentation du nombre d'ovules fécondés.

En poussant plus loin les analyses, nous avons trouvé que la tige dont les fleurs sont en libre pollinisation peut porter jusqu'à cinq fruits et que le poids de ces derniers fruits n'est généralement pas significativement différent. Puisque 25% des tiges analysées portaient entre trois et cinq fruits, la faible moyenne de fruits par tige observée (1,9 fruits par tige) n'est clairement pas due au manque de ressources, mais plutôt à un manque de pollinisation, dans certains cas. Une autre hypothèse serait un seuil hormonal trop élevé dans le premier fruit fécondé, dû à une pollinisation trop efficace (soit un trop grand nombre d'ovules fécondés) de la première fleur sur la tige. Si le seuil hormonal est trop élevé dans le premier fruit, il deviendrait très difficile d'avoir plus d'un ou deux fruits par tige, car les fruits subséquents avorteraient alors dû à une concentration hormonale inférieure. Le système fonctionnant sous forme d'un seuil croissant à atteindre pour les fleurs pollinisées par la suite, sur la tige.

Des trois pollinisateurs que nous avons introduits pour cette expérience, c'est l'Abeille domestique qui a été le pollinisateur effectuant le plus grand nombre de contacts

stigmatiques et le plus abondant dans les parcelles d'observation suivies de la Mégachile de la luzerne. Les bourdons (introduits et indigènes) se sont montrés plus abondants, en 2006, dans une cannebergière de petite dimension, entourée d'habitats propices, que dans une ferme de grande superficie, entourée de boisés, en 2005.

Le choix d'introduire ou non des pollinisateurs dans une cannebergière dépend donc du type de végétation environnante et de la superficie en culture, lesquelles vont déterminer la présence plus ou moins importante des pollinisateurs indigènes. Nous avons bien vu, lors de nos deux étés d'expérimentations, l'importance de la présence de la végétation naturelle environnante et aussi d'avoir une superficie en culture de grandeur raisonnable, pour stimuler la conservation des espèces indigènes qui sont de précieux pollinisateurs gratuits. La présence d'une grande diversité de pollinisateurs (introduits et indigènes) permet une meilleure pollinisation, ce qui augmente la mise à fruit, le nombre d'ovules fécondés et donc le poids des fruits. Une pollinisation adéquate se traduit par un rendement accru.

Selon les hypothèses que nous avons émises pour expliquer nos résultats et pour tenter d'obtenir des rendements encore plus élevés, on pourrait modifier la régie des pollinisateurs en fonction du mécanisme de seuil hormonal tel que nous l'avons décrit, afin d'atteindre un taux de pollinisation plus élevé. On pourrait introduire un pollinisateur moins efficace en première moitié de floraison, dans les cannebergières de grande superficie ou encore n'en introduire aucun dans celles qui ont une superficie plus petite, mais qui sont entourées d'une végétation propice aux pollinisateurs naturels. À partir de la mi-floraison, on introduirait des pollinisateurs plus efficaces en quantité moyenne (le Bourdon fébrile par exemple) ou encore un pollinisateur moins efficace en grande quantité (l'Abeille domestique et/ou la Mégachile de la luzerne, par exemple). L'application d'une telle régie des pollinisateurs pourrait alors être à l'origine d'un rendement deux fois supérieur à la moyenne commerciale actuelle.

4.2 Références générales

- A.P.C.Q. 2008. Site Internet de l'association des producteurs de canneberges du Québec. <http://www.producteurscanneberge.com>
- APOSTOLIDIS, E., KWON, Y.I. et SHETTY, K. 2006. Potential of cranberry-based herbal synergies for diabetes and hypertension management. *Asia Pac. J. Clin. Nutr.* 15 (3): 433-441.
- ARAS, P., de OLIVEIRA, D. et SAVOIE, L. 1996. Effect of a Honey Bee (Hymenoptera: Apidae) Gradient on the Pollination and Yield of Lowbush Blueberry. *J. Econ. Entomol.* 89 (5): 1080-1083.
- ASSELIN, R. 2005. Bref portrait économique de la production de canneberges au Québec. MAPAQ- Direction régionale du Centre-du-Québec. Nicolet.
- BAILEY, W.G., LERER, H. et MILLS, P.F. 1982. Humidity and the pollination activity of *Megachile rotundata*. *Environ. Entomol.* 11: 1063-1066.
- BANGERTH, F. 2000. Abscission and thinning of young fruit and their regulation by plant hormones and bioregulators. *Plant Growth Reg.* 31: 43-59.
- BARRETTE, É. 2001. Biologie des visiteurs des fleurs dans la culture de la canneberge *Vaccinium macrocarpon* Aiton, région des Bois-Francs, Québec. Mémoire présenté comme exigence partielle de la maîtrise en biologie. Éditeur: Université Laval. Québec.
- BAUMANN, T.E. et EATON, G.W. 1986. Competition among berries on the cranberry upright. *J. Amer. Soc. Hort. Sci.* 111 (6): 869-872.
- BRAULT, A.-M. et de OLIVEIRA, D. 1995. Seed number and an asymmetry index of 'McIntosh' apples. *HortSci.* 30 (1): 44-46.
- BROWN, A.O. et McNEIL, J.N. 2006. Fruit production in cranberry (Ericaceae: *Vaccinium macrocarpon*): a bet-hedging strategy to optimize reproductive effort. *Am. J. Bot.* 93 (6): 910-916.
- CAMPAN, R. et LEHRER, M. 2002. Discrimination of closed shapes by two species of bee, *Apis mellifera* and *Megachile rotundata*. *J. Exp. Biol.* 205: 559-572.

- CANE, J.H., SCHIFFHAUER, D. et KERVIN, L.J. 1996. Pollination, foraging, and nesting ecology of the leafcutting bee *Megachile (Delomegachile) addenda* (Hymenoptera: Megachilidae) on cranberry beds. *Ann. Entomol. Soc. Am.* 89 (3): 361-367.
- CANE, J.H. et SCHIFFHAUER, D. 1997. Nectar production of cranberries: genotypic differences and insensitivity to soil fertility. *J. Am. Soc. for Hort. Sci.* 122: 665-667.
- CANE, J.H. et SCHIFFHAUER, D. 2001. Pollinator genetics and pollination: do honey bee colonies selected for pollen-hoarding field better pollinators of cranberry *Vaccinium macrocarpon*? *Ecol. Entomol.* 26: 117-123.
- CANE, J.H. et SCHIFFHAUER, D. 2003. Dose-response relationships between pollination and fruiting refine pollinator comparisons for cranberry (*Vaccinium macrocarpon* [Ericaceae]). *Am. J. Bot.* 90 (10): 1425-1432.
- CANE, J.H. et TEPEDINO, V.J. 2001. Causes and extent of declines among native North American invertebrate pollinators: detection, evidence, and consequences. *Conserv. Ecol.* 5 (1): 1. [Online] URL: <http://www.consecol.org/vol5/iss1/art1/>
- CHAGNON, M. 2004. Introduction de mégachiles dans une cannebergière de la région des Bois-Francs. Le Ministère de l'Agriculture, des Pêcheries et de l'Alimentation du Québec. Direction régionale du Centre du Québec.
- DESJARDINS, È.-C. et de OLIVEIRA, D. 2006. Commercial Bumble Bee *Bombus impatiens* (Hymenoptera: Apidae) as a Pollinator in Lowbush Blueberry (Ericale: *Ericaceae*) Fields. *J. Econ. Entomol.* 99 (2): 443-449.
- ECK, P. 1990. The American cranberry. Rutgers University Press. New Brunswick, NJ.
- EVANS, E.C. et SPIVAK, M. 2006. Effects of honey bee (Hymenoptera: Apidae) and bumble bee (Hymenoptera: Apidae) presence on cranberry (Ericales: Ericaceae) pollination. *J. Econ. Entomol.* 99 (3): 614-620.
- FREE, J.B. 1993. Insect pollination of crops. Second edition. Academic Press. San Diego.
- GALLETTA, G.J. et HIMELRICK, D.G. 1990. Small fruit crop management. Prentice Hall. New-Jersey.

- GÄRTEL, WILHELM. 1973. Le flétrissement des grappes. Causes et traitements. Exposé à la 53e Assemblée Générale de l'Office International de la Vigne et du Vin. Madrid.
- GREVE FARMS : <http://www.grevefarms.com/main.html>
- HALL, I.V. et AALDERS, L.E. 1965. The relation between seed number and berry weight in the cranberry. *Can. J. Plant Sci.* 45: 292.
- HEINRICH, B. 1979. *Bumblebee Economics*. Harvard University Press. Cambridge.
- HOWELL, A.B., REED, J.D., KRUEGER, C.G., WINTERBOTTOM, R., CUNNINGHAM, D.G. et LEAHY, M. 2005. A-type cranberry proanthocyanidins and uropathogenic bacterial anti-adhesion activity. *Phytochemistry*. 66: 2281-2291.
- JAVOREK, S.K., MACKENZIE, K.E. et VANDER KLOET, S.P. 2002. Comparative pollination effectiveness among bees (Hymenoptera: Apoidea) on Lowbush Blueberry (Ericaceae: *Vaccinium angustifolium*). *Ann. Entomol. Soc. Am.* 95 (3): 345- 351.
- KEVAN, P.G., GADAWSKI, R.M., KEVAN, S.D. et GADAWSKI, S.E. 1983. Pollination of cranberries, *Vaccinium macrocarpon*, on cultivated marshes in Ontario. *Proc. Ent. Soc. Ont.* 114: 45-53.
- KLOSTERMEYER, E.C., STEPHEN, J.M, Jr. et RASMUSSEN, W.B. 1973. Sex and Weight of *Megachile rotundata* (Hymenoptera: Megachilidae) progeny associated with provision weights. *J. Econ. Entomol.* 46: 536-548.
- LERER, H., BAILEY, W.G., MILLS, P.F. et PANKIW, P. 1982. Pollination activity of *Megachile rotundata* (Hymenoptera: Apoidea). *Environ. Entomol.* 11: 997-1000.
- MACKENZIE, K.E. 1994. The foraging behaviour of honey bees (*Apis mellifera* L.) and bumble bees (*Bombus* spp.) on cranberry (*Vaccinium macrocarpon* Ait). *Apidol.* 25: 375-383.
- MACKENZIE, K.E. et AVERILL, A.L. 1995. Bee (Hymenoptera: Apoidea) diversity and abundance on cranberry in Southeastern Massachusetts. *Ann. Entomol. Soc. Am.* 88 (3): 334-341.

- MACKENZIE, K.E. et WINSTON, M.L. 1984. Diversity and abundance of native bee pollinators on berry crops and natural vegetation in the lower Fraser Valley, British Columbia. *Can. Ent.* 116: 995-974.
- McGREGOR, S.E. 1976. Insect pollination of cultivated crops plants. Agriculture Handbook no. 496. Agricultural Research Service. USDA.
- MICROSOFT OFFICE 2007. Logiciel Excel. Microsoft corporation 2006.
- MILLETTE, H. 2003. Efficacité réelle de pollinisation de l'abeille domestique (*Apis mellifera*) et du bourdon fébrile (*Bombus impatiens*) sur le bleuetier nain (*Vaccinium angustifolium*) en Sagamie. Mémoire présenté comme exigence partielle de la maîtrise en biologie par Hugues Millette. Éditeur: Montréal : Université du Québec à Montréal.
- NITSCH, J.P. 1950. Growth and morphogenesis of the strawberry as related to auxin. *Am. J. Bot.* 37 (3): 211-215.
- NITSCH, J.P. 1952. Plant hormones in the development of fruits. *Quart. Rev. Biol.* 28: 33-57.
- OZGA, J.A., VAN HUISEN, R. ET REINECKE, M. 2002. Hormone and seed-specific regulation of pea fruit growth. *Plant Physiol.* 128: 1379-1389.
- PAYETTE, A. et de OLIVEIRA, D. 1989. Diversité et abondance des apoïdes (Hymenoptera: Apoidea) dans l'agrosystème de Saint-Hyacinthe, Québec. *Naturaliste canadien (Rev. Écol. Syst.)*. 116: 155-165.
- PESSON, P. et LOUVEAUX, J. 1984. Pollinisation et production végétale. Institut National de la Recherche Agronomique. Paris.
- PLOWRIGHT, R.C. et LAVERTY, T.M. 1987. Bumble bees and crop pollination in Ontario. *Proc. Ent. Soc. Ont.* 118: 155-160.
- RIGBY, B. et DANA, M.N. 1972. Flower opening, pollen shedding, stigma receptivity and pollen tube growth in the cranberry. *HortSci.* 7: 84-85.

- RIOUX, M.-C. 2004. L'horticulture en bref... au Québec. Portrait statistique 2004. Ministère de l'Agriculture, des Pêcheries et de l'Alimentation. Direction des études économiques et d'appui aux filières.
- ROBINSON, W.S., NOWOGRODZKI, R. et MORSE, R.A. 1989. The value of honey bees as pollinators of U.S. crops. *Am. Bee J.* 129: 411-423 et 477-487.
- SARRACINO, J.M. et VORSA, N. 1991. Self and cross fertility in cranberry. *Euphytica*. 58: 129-136.
- SAS INSTITUTE Inc. 2004. JMP in version 5.1.2. Cary, NC, USA.
- SAVARD, J., SAVARD, G. 2003. La pollinisation du bleuetier nain par la *Megachila rotundata*. Projet d'innovation technologique 2002. Direction régionale Saguenay-Lac-St-Jean-Côte-Nord. MAPAQ. Québec.
- SOUTHWICK, E.E. et SOUTHWICK, L.Jr. 1992. Estimating the economic value of honey bees (Hymenoptera : Apidae) as agricultural pollinators in the United States. *J. Econ. Entomol.* 85: 621-633.
- STATISTIQUE CANADA. 2005. Production de fruits et légumes. No. de catalogue 22003-XIB.
- STUBBS, C.S. et DRUMMOND, F.A. 2001. *Bombus impatiens* (Hymenoptera: Apidae): An alternative to *Apis mellifera* (Hymenoptera: Apidae) for Lowbush Blueberry pollination. *J. Econ. Entomol.* 94 (3): 609-616.
- WHIDDEN, T.L. 1996. The fidelity of commercially reared colonies of *Bombus impatiens* Cresson (Hymenoptera: Apidae) to Lowbush Blueberry in southern New Brunswick. *Can. Ent.* 128: 957-958.
- WILLMER, P.G. 1983. Thermal constraints on activity patterns in nectar-feeding insects. *Ecol. Entomol.* 8: 455-469.
- WINSTON, M.L. 1993. La biologie de l'abeille. Éditions Frison-Roche. Paris.