**LA VARIABILITÉ DE LA PRODUCTION DU MIEL
CHEZ L'ABEILLE DE RACE NOIRE (*APIS MELLIFICA* L.)
ET CHEZ QUELQUES HYBRIDES INTERRACIAUX**

*Über die Veränderlichkeit der Honigerzeugung bei
der schwarzen Honigbiene (*Apis mellifica* L.)
und bei einigen Rasse-Hybriden*

J. FRESNAYE, P. LAVIE et E. BOESIGER*

*Station expérimentale d'apiculture,
Centre de recherche agronomique d'Avignon, I.N.R.A., 84140 Montfavet*

**Laboratoire de génétique expérimentale des populations,
Université des Sciences et Techniques du Languedoc,
Place Eugène-Bataillon,
34000 Montpellier*

SUMMARY

**VARIABILITY OF THE HONEY YIELD OF THE BLACK HONEYBEE
(*Apis mellifica mellifica* L.) AND SOME INTERRACIAL HYBRIDS**

Heterozygotes and interracial hybrids are usually less variable with respect to their biometric characters than pure strain individuals. These homeostasis phenomena may also affect the features of organism's products (weight of eggs of the Japanese quail, for instance). It seemed interesting to confirm the hypothesis of developmental homeostasis for the honey yield of hybrid honeybee or pure strain honeybee colonies. Tests were carried out during six years (from 1965 to 1972) at the Station expérimentale d'apiculture of the I.N.R.A. *Apis mellifica mellifica*, *Apis mellifica ligustica*, *Apis mellifica caucasica* were studied, as well as various crossings of these races.

The heterosis effect among hybrids was found but it does not appear in every genetic combination. A very important decrease of the coefficient of variation of honey yield among hybrids is present. Every time when the honey yield increases, the coefficient of variation decreases. The phenomenon affects colonies whose queen is hybrid herself as well as those whose queen is of pure strain but fertilized by drones from another race. The difference in honey yield between control individuals and hybrids is reduced as honey flow conditions become more favorable.

The decrease in the honey yield variability among hybrid honeybees, which was made obvious by the described experiments, seems to be very comparable with some phenomena assigned to homeostasis among other animals.

The experiment therefore implies that a beekeeper must be alert to improve his profit-earning capacity by using hybrids.

RÉSUMÉ

En règle générale, les individus hétérozygotes et les hybrides inter-raciaux sont moins variables pour leurs caractères biométriques ou pour différents caractères physiologiques que les individus de « race pure ». Ces phénomènes d'homéostasie peuvent également intéresser les caractéristiques des *produits* des organismes (poids des œufs chez la caille japonaise par exemple). Il a semblé intéressant de vérifier l'hypothèse de l'homéostasie de développement pour le rendement en miel de colonies d'abeilles hybrides ou de race pure. Les essais ont été réalisés au cours de six années (entre 1965 et 1972) à la Station expérimentale d'apiculture de l'I.N.R.A. On a étudié *Apis mellifica mellifica*, *Apis mellifica ligustica*, *Apis mellifica caucasica* ainsi que divers croisements de ces races.

L'effet d'hétérosis chez les hybrides a été retrouvé mais il n'apparaît pas dans toutes les combinaisons génétiques. On note une diminution très importante du coefficient de variation du rendement en miel chez les hybrides. Dans tous les cas où le rendement en miel augmente le coefficient de variation diminue. Le phénomène intéresse aussi bien les colonies dont la reine est elle-même hybride que celles où elle est de race pure mais fécondée par des mâles d'une race différente. Plus les conditions de miellée sont favorables plus la différence entre témoins et hybrides s'atténue en ce qui concerne le rendement en miel.

La diminution de la variabilité de la production de miel chez les abeilles hybrides mise en évidence par les expériences décrites semble très comparable à certains phénomènes attribués à l'homéostasie chez d'autres animaux.

Si l'utilisation des hybrides permet d'améliorer la rentabilité de l'apiculture elle suppose cependant de nombreuses précautions.

INTRODUCTION

Pendant de longs siècles, zoologistes et botanistes avaient considéré les espèces comme des entités très homogènes et immuables. LAMARCK, plus tard DARWIN et d'autres évolutionnistes avaient insisté sur la variabilité intraspécifique qui permet les innovations évolutives des espèces.

Les nombreuses études approfondies de la structure génétique de populations naturelles d'animaux et de plantes, effectuées au cours des dernières décennies prouvent que la variabilité intraspécifique est beaucoup plus importante qu'on ne le pensa antérieurement. On a mis en évidence dans beaucoup d'espèces des polymorphismes, la coexistence dans la même population de différents nombres de chromosomes, d'aberrations chromosomiques, de différents groupes sanguins, de différents comportements, etc... (DOBZHANSKY et BOESIGER, 1968 — BOESIGER, 1967, 1969 a). L'étude des variantes biochimiques, notamment des systèmes enzymatiques, permet de conclure que non seulement la variation biologique déterminée par les conditions de milieu mais aussi l'hétérogénéité génétique est totale puisqu'on ne trouvera pas, au moins

dans une espèce diploïde à reproduction sexuée, deux fois exactement le même génotype.

La polygénotypie totale semble être en contradiction avec le fait que les individus d'une population de même espèce sont habituellement assez similaires, à l'exception des polychromatismes ou des polymorphismes, dans le vrai sens de ce mot, ainsi que des variations biométriques.

L'opposition paradoxale entre la production continue et considérable de nouvelles variantes génétiques par la mutation et par la recombinaison génétique et un certain degré de similarité des individus de même espèce, ainsi qu'une certaine stabilité des espèces au cours des temps, laissent supposer l'existence de mécanismes de régulation physiologique, morphologique et évolutive.

Nous présentons dans cette note une manifestation assez inattendue de la différence du degré de régulation de la production de miel dans des populations comportant une seule race d'abeilles et dans le cas d'hybrides interraciaux. Le mécanisme de régulation en cause est celui de l'homéostasie de développement (LERNER, 1954 — BOESIGER, 1969).

Homéostasie de développement

Le plus grand physiologiste du XIX^e siècle, Claude BERNARD (1878), avait génialement saisi et prouvé avec sa méthode expérimentale, révolutionnaire à l'époque, l'importance du maintien de la fixité du milieu intérieur des organismes, qui est la condition de la vie libre indépendante. Il avait montré la nécessité pour l'animal d'être en étroite relation avec le monde extérieur, de telle façon que son équilibre résulte d'une continue et délicate compensation établie comme la plus sensible des balances. CANNON (1932) a proposé pour ces mécanismes d'autorégulation le terme d'homéostasie physiologique. Par la suite, l'idée de l'homéostasie a été appliquée à la psychologie, à la sociologie, à l'écologie et à l'embryologie. Mais ce n'est qu'au milieu de notre siècle que des généticiens ont essayé d'éclaircir les facteurs génétiques responsables des phénomènes d'homéostasie.

MATHER (1943) et WADDINGTON (1948) ont montré que le développement embryonnaire a une forte tendance à se dérouler dans certaines voies ontogénétiques. Un embryon lésé ou perturbé dans sa morphogénèse procèdera à une régulation au cours d'un stade postérieur.

MATHER (1943) discute le rôle des systèmes polygéniques dans le tamponnement du développement embryonnaire. Il insiste sur l'interaction entre oligogènes et systèmes polygéniques.

LERNER postule, à côté de l'homéostasie de développement, une homéo-

stase génétique qui a tendance à maintenir dans les populations au cours des générations les pools de génotypes qui assurent la meilleure adaptation et il présente une interprétation génétique de l'homéostasie de développement, et par voie de conséquence de l'homéostasie génétique, fondée partiellement sur un postulat de HALDANE (1949, 1956). Les organismes possédant un degré élevé d'hétérozygotie disposent d'un grand nombre d'outils biochimiques. Ils sont, de ce fait, bien armés pour pallier aux diverses conditions de milieu. Ils sont mieux tamponnés que les organismes homozygotes. Puisque les individus hétérozygotes ont, en plus, une vigueur élevée, la sélection naturelle les favorisera. Ainsi s'accomplit dans les populations naturelles, par la sélection naturelle, le maintien de la vigueur et le maintien des normes homéostatiques.

Modalités de l'homéostasie de développement chez les animaux

Bien que l'homéostasie de développement soit encore peu étudiée, il y a déjà trop de résultats pour que nous puissions les résumer tous ici. Il semble pourtant utile d'en présenter quelques modalités.

Les individus hétérozygotes et les hybrides interraciaux sont, en règle générale, moins variables pour leurs caractères biométriques que ne le sont les individus issus de croisements consanguins ou les individus d'une race « pure ». Voyons maintenant quelques exemples.

Le poids d'embryons de cailles (*Coturnix c. japonica*) du sixième jour est plus faible chez les homozygotes de deuxième génération de croisement en stricte consanguinité que chez des hétérozygotes et la variance du poids est beaucoup plus élevée. La moyenne du poids passe de 340,7 mg dans la souche de référence « P », non consanguine, à 295,5 mg chez les consanguins F_2 . Le coefficient de variation passe de 12,11 en P à 24,62 en F_2 . Pour des embryons du 12^e jour le poids moyen passe de 3.121 mg à 2.627 mg et le coefficient de variation de 8,48 à 26,23 (BOESIGER, 1969).

Pour le poids de cailles adultes de 8 semaines on constate le même phénomène : poids plus faible et coefficient de variation plus élevé chez les consanguins (BOESIGER, 1969).

La loi de l'homéostasie de développement vaut également pour des organes ou pour des mesures partielles d'un élément de la morphologie des organismes. Nous citerons à titre d'exemple le poids d'organes de cailles comme le cœur, les testicules, les intestins, le foie ou encore d'une série de muscles de la caille (BOESIGER E. et BOESIGER B., non publié). Pour tous ces organes on constate un coefficient de variation beaucoup plus élevé chez des groupes d'individus homozygotes que chez des individus hétérozygotes. Des observations préliminaires que nous avons effectuées récemment nous permettent de penser qu'il en est de même chez l'abeille (FRESNAYE J., non publié).

L'homéostasie de développement se manifeste également sur différents types de caractères physiologiques qui dépendent de la conformation génétique de l'organisme. Ainsi, par exemple, le nombre de descendants engendrés après une seule copulation chez *Drosophila melanogaster* est beaucoup plus variable pour des femelles et des mâles homozygotes que pour des femelles et des mâles hétérozygotes (BOESIGER, 1963).

Chez la caille japonaise, le taux de fécondation des œufs donne un coefficient de variation de 25 chez des femelles hétérozygotes alors que ce coefficient est de 40 chez des femelles homozygotes après deux générations de croisements consanguins.

On trouve une situation analogue pour le taux d'éclosion des œufs chez la caille japonaise. Le coefficient de variation est de 10 pour les embryons hétérozygotes et de 25 pour des embryons homozygotes de deuxième génération (BOESIGER, 1969).

Il convient de mentionner encore un autre aspect de l'homéostasie de développement.

Quand des organismes hétérozygotes sont placés expérimentalement dans de mauvaises conditions, leur résistance contre ces conditions délétères du milieu est plus élevée que celle des homozygotes et la variabilité de caractères physiologiques mesurée dans ces conditions délétères est beaucoup plus faible que celle des homozygotes.

Prenons à titre d'exemple la résistance d'embryons homozygotes et hétérozygotes de la caille japonaise à une surélévation de la température d'incubation.

Dans ces mauvaises conditions d'incubation le taux d'éclosion est 1,31 fois plus faible chez des embryons hétérozygotes et 3,90 fois plus faible chez des embryons homozygotes de deuxième génération. Le coefficient de variation de ces taux d'éclosion est de 13,32 chez les embryons hétérozygotes alors qu'il est de 20,85 chez les embryons homozygotes de deuxième génération (BOESIGER, 1970).

On trouve une situation tout-à-fait analogue quand la température d'incubation chez la caille japonaise est abaissée de 2° C par rapport à la température optimale (BOESIGER, non publié).

DOBZHANSKY et LEVENE (1955) ont étudié l'homéostasie de développement dans des populations naturelles de *Drosophila pseudoobscura*. Par des croisements appropriés ils ont constitué des souches qui étaient, ou bien homozygotes, ou bien hétérozygotes, pour un chromosome N° 2 provenant d'une population naturelle. Les souches ainsi obtenues ont été élevées à différentes températures et nourries avec différentes souches de levures. Les moyennes de la variance du nombre des descendants obtenus dans des combinaisons

homozygotes ou dans des combinaisons hétérozygotes pour les chromosomes 2 sont de 3 à 6 fois plus élevées chez les homozygotes que chez les hétérozygotes.

On constate le phénomène de l'homéostasie, non seulement pour des caractères biométriques ou physiologiques, mais aussi pour les caractéristiques de *produits* d'organismes homozygotes et hétérozygotes. Citons, encore une fois, un exemple pris chez la caille japonaise.

Pour les œufs pondus par une femelle hétérozygote, le coefficient de variation du poids est de 7,25. Pour les œufs des filles de cette femelle obtenues par croisements consanguins, le coefficient de variation varie entre 8 et 13,90. Cette différence de la variation du produit d'un organisme, en l'occurrence des œufs de cailles, qui a été retrouvée chez un grand nombre de cailles homozygotes et hétérozygotes, est particulièrement intéressante lorsque l'on considère le problème du rendement en miel de colonies d'abeilles qui nous occupe ici.

Existe-t-il un phénomène d'homéostasie pour le rendement en miel de populations d'abeilles selon qu'il s'agit de colonies dont les reines sont hybrides de races ou de colonies dont les reines sont d'une seule race ? Il a semblé intéressant de vérifier l'hypothèse de l'homéostasie de développement dans ces différents cas en y ajoutant celui de colonies ayant une reine d'une seule race, fécondée par des mâles d'une autre race, et dont seules les ouvrières sont hybrides.

La chaîne de phénomènes qui interviennent entre le moment de la constitution du zygote d'une reine hybride, ou d'une ouvrière hybride, et la récolte de miel est particulièrement complexe.

Le génotype de l'œuf qui donnera naissance à une femelle représente un programme, ou une norme, de développement. Avec un même génotype l'individu finalement réalisé pourra être assez différent selon les conditions du milieu qui existent pendant le développement embryonnaire et post-embryonnaire. Dans le cas de la reine, celle-ci produit des ouvrières et nous retrouvons pour chacune d'elles cette interaction entre le programme génétique et les conditions du milieu qui interviennent dans la conformation de l'ouvrière. En plus, les génotypes des ouvrières, filles de la même reine, sont différents selon le hasard de la combinaison des chromosomes maternels et paternels, d'autant plus qu'une reine est fécondée en moyenne par six mâles, ce qui multiplie l'hétérogénéité de la descendance.

Chez l'abeille, une particularité génétique rend plus complexe encore la physiologie de la reproduction. Les travaux de Woyke (1963, 1972) ainsi que ceux de Maul (1972) montrent que la consanguinité, lorsque les allèles sexuels de la femelle sont les mêmes que ceux des mâles, provoque l'apparition de mâles diploïdes non viables dans les conditions naturelles. De ce fait, un pour-

centage variable mais non négligeable du potentiel de ponte est perdu, ce qui ne risque pas de se produire lorsque les abeilles sont hétérozygotes.

De nombreux facteurs extérieurs interviennent encore dans le rendement en miel de la population créée par la reine; ils peuvent être d'ordre écologique, sanitaire ou zootechnique.

Tenant compte de la complexité de cette chaîne de phénomènes, située entre le génotype de la reine étudiée ou de ses ouvrières, et le résultat final que représente le rendement en miel, il nous a semblé intéressant de vérifier l'hypothèse de l'homéostasie de développement dans ce cas particulier. Il est satisfaisant de constater que les résultats de l'expérience confirment le phénomène d'homéostasie.

MATÉRIEL ET MÉTHODES

Tous les essais dont il sera question ci-après ont été réalisés au cours de six années (1965, 1968 à 1972) à la Station expérimentale d'apiculture de l'I.N.R.A.

Les ruchers expérimentaux hivernent dans les Alpilles ou dans la Crau. On effectue ensuite une ou plusieurs transhumances après le mois de mai afin de profiter de diverses miellées dont la plus importante est celle de lavande dans la région située entre le plateau du Vaucluse et le Massif du Ventoux. Toutefois nos conditions d'expérimentation ne nous permettent pas d'effectuer autant de transhumances que les apiculteurs professionnels. De ce fait, une partie des récoltes annuelles possibles nous échappe.

Toutes les colonies subissent les mêmes déplacements. Elles se trouvent donc dans des conditions de milieu identiques. Des précautions sont prises pour éviter la « dérive » des butineuses, susceptible d'entraîner de grossières erreurs dans le calcul du rendement en miel (FRESNAYE, 1963). Toutes les interventions susceptibles de modifier le rendement, notamment les nourrissements spéculatifs, sont strictement évitées.

Dans ces conditions particulières de travail les résultats obtenus sont beaucoup plus fonction des qualités propres aux abeilles que des techniques apicoles, ce qui est essentiel dans des expériences dont l'objet est de comparer des colonies génétiquement différentes.

Les comparaisons entre les lots de colonies expérimentales portent sur le rendement en miel. Celui-ci est exprimé en kg et calculé selon la formule suivante :

$$R = (R_1 + R_2 + R_3 + \dots + H_2) - (H_1 + N)$$

où $R_1, R_2, R_3, \dots$ représentent le miel extrait des ruches au moment des différentes récoltes de l'année, H_1 le poids de la ruche avant l'hivernage précédant l'année de l'expérience, H_2 le poids de la ruche à la fin de l'année de l'expérience, N le poids du sucre donné en nourrissement en cas d'absolue nécessité.

On calcule sur les rendements :

$$\text{— l'écart-type } \sigma = \sqrt{\sigma^2} \quad \sigma^2 = \frac{(\sum x^2) - \frac{(\sum x)^2}{n}}{n - 1}$$

$$\text{— l'erreur-type de la moyenne } E = \frac{\sigma}{\sqrt{n}}$$

$$\text{— le coefficient de variation } V \% = \frac{\sigma}{\bar{m}} \times 100$$

(x = les données — $\bar{m}$ = la moyenne des données de chaque série — n = le nombre des données de chaque série).

Les mesures de couvain sont effectuées selon la méthode de FRESNAYE (1962) et exprimées en « points ». Un « point » vaut 40 cm² soit 150 cellules d'ouvrières; un corps de ruche Dadant 10 cadres tel que ceux qui sont utilisés représente un maximum de 500 points.

Les mesures de couvain n'intéressent qu'un nombre limité d'essais.

Aucune mesure de contrôle n'est effectuée au cours de l'année de création des colonies, du moins jusqu'à la mise en hivernage. En effet, durant cette période, les colonies nouvellement créées et dont les reines proviennent d'élevages échelonnés ne sont pas encore suffisamment homogènes. Elles le deviennent à la fin de l'été.

Chaque essai est ensuite poursuivi pendant deux années consécutives avec les mêmes colonies. Le nombre de ruches de la seconde année est généralement inférieur à celui de la première année en raison des pertes hivernales inévitables.

Les races géographiques utilisées dans les expériences sont les suivantes :

— *Apis mellifica mellifica* L., abeille noire commune originaire de Provence. Elle sera désignée, lorsqu'elle est pure, par le symbole ($M \times M$) dans le texte et par le symbole M dans les tableaux, dans un but de simplification.

— *Apis mellifica ligustica* Spinola, abeille italienne originaire de Bologne. Son symbole est ($L \times L$) ou L.

— *Apis mellifica caucasica* Gorbatshev, abeille caucasienne originaire des montagnes du Caucase. Son symbole est ($C \times C$) ou C.

Tous les lots de colonies subissent un contrôle biométrique selon les méthodes décrites par FRESNAYE (1965) et TOMASSONE et FRESNAYE (1971). On considère qu'une colonie est de race « pure » lorsque, pour l'ensemble des caractères morphologiques pris en considération, on reste dans les limites des normes fixées pour la race. Ces contrôles biométriques garantissent l'homogénéité du matériel utilisé en ce qui concerne la race géographique, ce qui, bien entendu, n'implique pas une homogénéité génétique totale¹.

Les lots peuvent être constitués de colonies possédant des reines sœurs (c'est-à-dire filles de la même reine) ou des reines sans lien de parenté connu mais appartenant à la même race géographique.

Les reines sœurs proviennent d'élevages artificiels réalisés selon nos méthodes habituelles, c'est-à-dire avec double transfert de la très jeune larve (FRESNAYE, non publié). Les tableaux précisent toujours les caractères génétiques, l'âge de la reine et son mode d'élevage et de fécondation, soit naturelle, soit par insémination artificielle.

On distingue toujours clairement les reines qui, étant elles-mêmes de « race pure », ont été fécondées par des mâles d'une autre race et les reines dont les parents appartiennent à deux races différentes. Dans le premier cas seules les ouvrières sont hybrides; dans le second cas la reine l'est également. C'est le cas le plus fréquent puisque seule la souche N° 56 est du premier type.

Les souches de race noire ($M \times M$) servant de témoins (T) portent les numéros 24, 44, 53, 66, 61, 39.

1. De nombreux travaux récents prouvent qu'il n'existe pas chez les organismes diploïdes à reproduction sexuée deux individus génétiquement identiques. Même les jumeaux monozygotiques peuvent être différents à cause de mutations somatiques. L'homogénéité génétique totale est donc exclue puisqu'on constate au contraire une hétérogénéité génétique totale. Par voie de conséquence, il est impossible qu'il existe des « races pures ».

Cette situation n'empêche pas de créer et ensuite de maintenir par une sélection continue des lignées ou des « races » qu'on peut rendre homozygotes pour certains locus, ou maintenir à l'intérieur des normes fixées pour des traits biométriques, ce qui permet de disposer de lignées ou de races différentes entre elles mais dont chacune reste pourtant hétérogène.

L'évolution naturelle des espèces aboutit d'ailleurs toujours à ce résultat sans aucune intervention de l'homme, en formant des races géographiques.

À l'intérieur de chaque population locale d'une espèce, on constate une hétérogénéité mais on trouve également des différences caractéristiques entre les pools de génotypes de différentes populations locales. Dans ce sens là, on pourrait parler de races locales qui se distinguent habituellement de plus en plus lorsque les distances entre deux populations locales sont grandes et quand l'échange de gènes entre ces populations ne se fait plus.

Avant l'intervention de l'homme il existait des différences entre les populations locales d'abeilles qui ont finalement abouti à la race italienne, la race caucasienne, etc...

RÉSULTATS

1. — *Hétérosis*

Différents auteurs (CALE et GOWEN, 1956 — TARANOV, 1956 — RUTTNER F., 1957 — SOLODKOVA et GUBA, 1960 — Frère ADAM, 1961 — FRESNAYE, 1966) ont montré qu'il existe chez l'abeille un effet d'hétérosis très net, perceptible sur le rendement en miel, l'effet le plus important étant obtenu avec des hybrides doubles. Cette particularité est utilisée en apiculture pratique quoique de façon généralement très empirique et, de ce fait, avec des résultats variables.

RUTTNER F. (1968) a signalé par ailleurs que l'hétérosis ne s'observe pas dans tous les croisements de races géographiques et que les différentes souches d'une même race montrent des différences dans leur aptitude à fournir de bons hybrides, fait que nous avons constaté nous-mêmes. D'après F. RUTTNER les croisements *cypria* × *carnica*, *cypria* × *mellifica* et *ligustica* × *carnica* n'apportent aucune augmentation du rendement en miel; dans de nombreux cas les effets du croisement sont plutôt néfastes.

Quand on croise des individus de deux lignées ou souches qui ont atteint un certain degré de consanguinité et qui ont, de ce fait, subi une dépression de leur vigueur, ce croisement entre des individus de deux souches consanguines différentes aboutit toujours à une augmentation de la vigueur par un effet d'hétérosis.

Mais quand on croise des individus de deux races ou populations locales différentes qui n'ont pas subi une dépression de vigueur par consanguinité, les hybrides peuvent manifester une valeur sélective inférieure, égale ou supérieure à celle de l'une ou des deux souches ou populations parentales. C'est une affaire de coadaptation des chromosomes homologues provenant des deux populations ou souches. A l'exception des croisements entre souches très consanguines où l'avantage des hétérozygotes est la règle par effet de dominance, les croisements entre des souches différentes et non consanguines ne donnent pas nécessairement des effets d'hétérosis ou des avantages des hétérozygotes.

Pour cette raison, il serait dangereux d'introduire de façon anarchique n'importe quel type d'abeilles pour faire des hybridations au hasard parce que celles-ci pourraient avoir des effets désastreux avant que la sélection naturelle n'ait rétabli un nouvel équilibre, ce qui demanderait de nombreuses années.

Remarquons toutefois qu'aucun des auteurs cités n'a souligné le fait que, dans les cas où l'hybridation se révèle favorable, la variabilité des rendements diminue lorsque ceux-ci augmentent.

2. — Diminution de la variabilité des rendements

La diminution de la variabilité du rendement en miel des abeilles hybrides nous est apparue clairement dès 1965 et 1966 au début de l'exécution d'un programme de recherches sur l'hétérosis chez l'abeille. Ces premiers résultats ont d'ailleurs fait l'objet d'un exposé par l'un de nous (LAVIE P.) lors d'une Journée d'étude organisée en janvier 1967 à la Station de recherches sur l'abeille et les insectes sociaux (LOUVEAUX, 1967). Nous avons alors comparé les rendements de deux groupes de colonies, les unes hybrides (souche N° 23, *mellifica* $\times$ *ligustica*) les autres de race noire pure (M $\times$ M), souche N° 24. Les résultats (Tableau 1) font apparaître une diminution très importante du coefficient de variation du rendement en miel chez les hybrides. Ce fait nous a intéressés en raison de son importance théorique et pratique mais la réduction de la variabilité chez les hybrides semblait pouvoir provenir d'un certain nombre de facteurs plus favorables aux hybrides qu'aux témoins : effet d'hétérosis, reines sœurs issues d'un même élevage artificiel. Les témoins, de leur côté, paraissaient cumuler des facteurs défavorables à une bonne homogénéité des rendements en miel : absence d'hétérosis, reines sans lien de parenté connu, élevage naturel dans des colonies banales.

Dans les expériences ultérieures nous avons pu faire la part des différents facteurs susceptibles d'intervenir. Les résultats obtenus sont condensés dans les tableaux 1 et 2. Pour plus de clarté nous prenons pour chaque essai la valeur 100 pour le rendement en miel des témoins. Pour chaque groupe les rendements en miel sont exprimés en valeur absolue suivie de l'erreur type de la moyenne et en valeur relative par rapport aux témoins.

Les résultats obtenus lorsque les colonies hybrides résultent de combinaisons hétérotiques (Tableau 1 et 2 A) sont bien en accord avec ceux qui ont été obtenus jusqu'ici par d'autres auteurs en ce qui concerne l'augmentation du rendement. On notera que cette augmentation peut atteindre des valeurs considérables et qu'elle ne doit rien à des techniques apicoles particulières puisque toutes les ruches sont conduites de la façon la plus simple possible.

Mais on constate en outre que dans tous les cas où le rendement moyen en miel augmente le coefficient de variation diminue et ceci dans des proportions également importantes.

Le phénomène intéresse aussi bien les colonies dont la reine est elle-même hybride que celles où elle est de race pure mais fécondée par des mâles d'une race différente (Tableau 2 A).

Dans la limite des deux années que dure chaque essai on peut dire que l'âge de la reine est sans influence aussi bien sur le rendement que sur sa variabilité.

TABL. 1. — Récapitulation des essais effectués

T : témoin σ : écart-type M : mellifica
 A : artificiel V % : coefficient de variation L : ligustica
 N : naturel E : erreur type de la moyenne C : caucasica

TAB. 1. — Aufstellung der durchgeführten Versuche

T : Kontrollen σ : Standardabweichung M : mellifica
 A : künstl. Besamung V % : Variationskoeffizient L : ligustica
 N : natürl. Begattung E : mittl. Fehler d. Durchschnitts C : kaukasica

Années Jahr	N° de la souche Nr. des Stammes	Nombre de ruches Anzahl der Bienenstöcke	Caractéristiques des ♀ testées Eigenschaften d. Versuchsköniginnen							Rendement moyen (kg de miel) et erreur type de la moyenne (E) Durchschnittsertrag (kg Honig) u. mittl. Fehler d. Durchschnitts (E)	% du rendement par rapport au témoin T = 100 % des Ertrags im Verhältnis zur Kontrolle T = 100	σ	V %
			Parents de la ♀ Eltern der ♀			Race des ♂ conjoints de la reine Rasse der die ♀ besamenden ♂♂	Mode de fécondation de la reine Art der Begattung der ♀	Technique d'élevage de la reine Art der Aufzucht der ♀	Age de la reine (en années) Alter der ♀ (in Jahren)				
			Mère de la reine Mutter der Königin	Père de la reine Vater der Königin	Mode de fécondation Art der Begattung								
1965	23	12	L	M	A	M	N	A	1	32,00 ± 1,368	304	4,74	14,81
1965	24	12	M	M	N	M	N	N	1	10,50 ± 1,911	T = 100	6,62	63,04
1969	42	9	M	C	A	M	N	A	1	31,44 ± 2,803	158	8,410	26,70
1969	40	9	M	M	A	M	N	A	1	29,44 ± 2,576	148	7,730	26,25
1969	43	10	M	M	A	M	N	A	1	20,30 ± 2,077	102	9,415	46,37
1969	44	9	M	M	N	M	N	N	1	19,88 ± 2,341	T = 100	7,025	35,33
1970	42	9	M	C	A	M	N	A	2	27,22 ± 2,378	178	7,135	26,20
1970	40	9	M	M	A	M	N	A	2	20,22 ± 2,463	132	7,390	36,54
1970	43	9	M	M	A	M	N	A	2	19,33 ± 1,383	126	4,150	21,46
1970	44	8	M	M	N	M	N	N	2	15,25 ± 4,296	T = 100	12,150	79,67
1970	52	7	L	C	A	M	N	A	1	32,20 ± 2,785	272	7,370	22,19
1970	49	10	M	M	A	M	N	A	1	11,00 ± 1,704	90	5,390	49,00
1970	53	9	M	M	N	M	N	A	1	12,20 ± 2,266	T = 100	6,800	55,80
1971	52	3	L	C	A	M	N	A	2	44,33 ± 3,178	236	5,505	12,41
1971	49	7	M	M	A	M	N	A	2	19,57 ± 2,123	104	5,620	28,71
1971	53	4	M	M	N	M	N	A	2	18,75 ± 2,324	T = 100	4,648	24,75
1972	62	11	L	C	A	M	N	A	1	59,00 ± 2,665	177	8,843	14,98
1972	66	17	M	M	N	M	N	A	1	33,23 ± 1,726	T = 100	7,118	21,42

TABL. 2 (A et B)

A — *Souche 56* : colonies dont la reine est de race caucasienne et fécondée par des mâles de race italienne.

B — *Souches 35 et 36* : colonies dont les reines sont hybrides mais où les combinaisons ne sont pas hétérotiques (ces souches n'ont pas les mêmes parents de race *ligustica* que la souche 23).

Même légende que le tableau 1

TAB. 2 (A + B)

A — *Stamm 56* : Völker mit Königinnen kaukasischer Rasse, von Italienerdrohnen begattet

B — *Stamm 35 und 36* : Völker mit Hybrid-Königinnen, deren Kombinationen jedoch nicht heterotisch sind. Diese Stämme haben nicht die gleichen *Ligustica*-Eltern wie Stamm 23.

Im übrigen wie Tab. 1

Années Jahr	N° de la souche Nr. des Stammes	Nombre de ruches Anzahl der Bienenstöcke	Caractéristiques des ♀ testées Eigenschaften d. Versuchsköniginnen							Rendement moyen (kg de miel) et erreur type de la moyenne (E) Durchschnittsertrag (kg Honig) u. mittl. Fehler d. Durchschnitts (E)	% du rendement par rapport au témoin T = 100 % des Ertrags im Verhältnis zur Kontrolle T = 100	Σ	V %
			Parents de la ♀ Eltern der ♀			Race des 3 conjoints de la reine Rasse der die 3 besamenden ♂	Mode de fécondation de la reine Art der Begattung der ♀	Technique d'élevage de la reine Art der Aufzucht der ♀	Age de la reine (en années) Alter der ♀ (in Jahren)				
			Mère de la reine Mutter der Königin	Père de la reine Vater der Königin	Mode de fécondation Art der Begattung								
1971	56	10	C	C	A	L	A	A	1	25,00 ± 1,173	217	3,710	14,84
1971	61	10	M	M	N	M	N	A	1	11,50 ± 0,980	T = 100	3,100	26,95
1972	56	10	C	C	A	L	A	A	2	54,90 ± 4,184	183	12,230	24,09
1972	61	6	M	M	N	M	N	A	2	30,00 ± 4,434	T = 100	10,860	36,20
1968	35	10	L	M	A	M	N	A	1	18,80 ± 3,823	100	12,09	64,30
1968	36	10	L	M	A	M	N	A	1	9,60 ± 3,080	51	9,74	101,45
1968	39	8	M	M	N	M	N	A	1	18,62 ± 3,617	T = 100	10,23	54,94
1969	35	9	L	M	A	M	N	A	2	13,00 ± 2,848	81	8,544	65,72
1969	36	9	L	M	A	M	N	A	2	11,00 ± 2,297	69	6,892	62,65
1969	39	10	M	M	N	M	N	A	2	15,90 ± 2,410	T = 100	7,622	47,93

Nous avons, par ailleurs, la possibilité de comparer des reines de même race (M × M) afin d'estimer l'influence de leur mode d'élevage (naturel ou artificiel) et de leur degré de parenté (reines sœurs ou non). La souche 49 possède des reines sœurs élevées artificiellement et la souche 53 des reines élevées naturellement et sans parenté connue. Nous constatons, aussi bien en 1970 qu'en 1971 qu'il n'existe pas de différences notables entre ces deux souches en ce qui concerne le rendement en miel et sa variabilité.

3. — *Combinaisons non hétérotiques*

Nous avons signalé précédemment que les croisements de races ne donnent pas obligatoirement des résultats favorables, certaines combinaisons génétiques n'étant pas hétérotiques. Nous avons un exemple caractéristique de l'absence d'hétérosis avec la souche 35 et la souche 36 (Tableau 2 B) qui correspondent à un croisement *ligustica* $\times$ *mellifica* étudié en 1968 et 1969. Les résultats sont nettement inférieurs à ceux des témoins et la dispersion des rendements est très forte. On ne manquera pas de rapprocher les résultats de 1968/69 et ceux de 1965; la combinaison raciale est la même dans les deux cas; les modes d'élevage et de fécondation des reines sont identiques. Cependant le résultat excellent obtenu en 1965 n'a pas été retrouvé en 1968 ce qui prouve qu'à l'intérieur d'une même race géographique toutes les souches sont loin de présenter les mêmes caractéristiques génétiques. La souche de *ligustica* utilisée en 1965 ayant été accidentellement perdue on avait fait appel en 1967 à une nouvelle souche fournie par le même éleveur. On a su par la suite que cet éleveur avait lui-même changé ses souches sans nous en avertir.

Le fait que deux lots d'animaux de type *ligustica* appartenant selon leur phénotype et les caractères raciaux conventionnels contrôlés par sélection, fournis successivement par le même éleveur, mais n'ayant aucune relation de filiation génétique, donnent des résultats différents, est en réalité très intéressant. Il s'agit de deux lots d'abeilles appartenant selon les conventions et selon les normes respectées par les sélectionneurs, à la race *ligustica*. Aux variations biologiques habituellement admises près, le matériel était donc phénotypiquement identique. Mais les résultats d'hybridations prouvent à l'évidence que les génotypes des deux lots de même « race » étaient suffisamment différents pour que les résultats de l'hybridation ne soient pas les mêmes. Or, les caractères génétiquement déterminés qui sont responsables du phénotype, du point de vue de la coloration ou de la biométrie des individus, ne sont pas les mêmes que ceux qui déterminent la fécondité ou la capacité de rendement en miel. Ces caractères là ne s'expriment pas dans le phénotype, ce qui signifie que le contrôle phénotypique d'une « race » n'assure nullement l'identité de l'ensemble des génotypes des individus, notamment en ce qui concerne les caractères de rendement, de fécondité, de vigueur, etc... des abeilles.

4. — *Influence de la valeur apicole de l'année*

Il nous a paru intéressant de rechercher les liens pouvant exister entre la valeur apicole générale de l'année, c'est-à-dire la qualité des miellées, le rendement en miel, sa variabilité et les caractéristiques génétiques des souches étudiées. Le tableau 3 regroupe un certain nombre de données obtenues au cours

TABL. 3

Influence du volume de la récolte sur le coefficient de variation du rendement en miel

TAB. 3.

Einfluss des Trachtangebotes auf den Variationskoeffizienten des Honigertrages

Années Jahr	Rendement moyen des ♀♀ témoins (kg de miel) Durchschnittsertrag d. Kontroll-♀♀ (kg Honig)	Rendement moyen des hybrides considérées Durchschnittsertrag d. beobachteten Hybrid-♀♀	V % des témoins V % der Kontrollen	V % des hybrides V % der Hybriden	Différence entre V % des témoins et V % des hybrides Unterschied zwischen d. V % d. Kontrollen und d. Hybriden
1965	10,5	32	63,04	14,81	48,23
1970	12,20	33,20	55,80	22,19	33,61
1971	15,12	44,33	24,75	12,41	12,34
1969	17,89	31,44	35,33	26,70	8,63
1972	31,61	59,00	21,42	14,98	7,44

des expériences en classant les années dans l'ordre croissant des rendements moyens des ruches témoins ce qui nous fournit une échelle des valeurs annuelles des miellées. On peut faire plusieurs remarques à la lecture de ce tableau :

— plus les conditions de miellée sont favorables plus la différence entre témoins et hybrides s'atténue en ce qui concerne le rendement en miel. Alors qu'en mauvaise année (1965) les hybrides donnent sensiblement 3 fois plus de miel que les témoins, en très bonne année (1972) les hybrides doublent à peine la récolte.

— plus les conditions de miellée sont favorables, plus le coefficient de variation du rendement des témoins est bas. Il passe du simple au triple entre l'année la plus favorable et l'année la plus mauvaise.

En règle générale, la capacité homéostatique des individus, donc des reines hybrides et hétérozygotes, est plus élevée que celle des individus moins hétérozygotes. La capacité homéostatique permet aux hybrides de s'adapter à une gamme plus large de conditions écologiques de toutes sortes. Or, il est évident que cette capacité d'adaptation homéostatique ne peut se manifester d'une façon très prononcée que dans des conditions soit très défavorables, soit très variables. Le fait que les différences de rendement entre témoins et hybrides soient particulièrement prononcées en années mauvaises est un argument

puissant en faveur de la plus grande capacité d'adaptation, donc de la plus grande homéostasie des reines hybrides et des ouvrières produites par elles.

— le coefficient de variation du rendement en miel des hybrides varie peu d'une année à l'autre comparé à celui des témoins.

— la différence entre le coefficient de variation des hybrides et des témoins est d'autant plus faible que l'année est favorable (colonne 6 du tableau 3).

On notera que les données concernant des combinaisons hybrides non hétérotiques n'ont pas été utilisées pour établir le tableau 3, ce qui nous paraît tout-à-fait légitime puisque le phénomène recherché n'a pas été obtenu avec ces combinaisons.

5. — Production du couvain

Nous avons essayé, enfin, de savoir si l'homéostasie s'appliquait à la production du couvain chez l'abeille. Les mesures que nous possédons et qui ne portent malheureusement que sur deux années ont été regroupées dans le tableau 4.

TABL. 4

Exemple de variabilité de la production de couvain chez des reines de 1 an
Les caractéristiques des reines sont indiquées dans le tableau 1

TAB. 4.

Beispiel der Veränderlichkeit der Bruterzeugung bei einjährigen Königinnen
Die Eigenschaften der Königinnen sind mit denen in Tab. 1 identisch

Années Jahr	N° de la souche Nr. des Stammes	Nombre de colonies Anzahl der Völker	Types de reines Königinnen- Typen	Au printemps Im Frühling			Au début de l'été, avant la miellée principale (Lavande) Zu Beginn des Sommers, vor d. Haupttracht (Lavendel)		
				Surface moyenne de couvain Brutfläche (Durchschnitt)	σ	V %	Surface moyenne de couvain durchschnittl. Brutfläche	σ	V %
1965	23	12	Hybrides	242,75	31,90	26,50	226,10	17,55	7,76
1965	24	12	Témoins	220,10	50,90	23,12	134,58	35,43	26,32
1970	52	7	Hybrides	171,1	48,26	28,21	241,0	36,10	16,70
1970	49	10	M [♂] sœurs	131,8	22,69	17,21	192,5	34,06	17,69
1970	53	9	Témoins	146,4	48,17	32,90	167,5	53,47	31,98

Au printemps les surfaces de couvain des colonies hybrides ne sont que légèrement supérieures à celles des témoins; la variabilité est très peu différente.

Par contre au début de l'été, lorsque va commencer la miellée de lavande, l'avance des colonies hybrides est importante, aussi bien en 1965 qu'en 1970. La variabilité diminue lorsque la surface augmente, tout comme lorsqu'il s'agit de rendements en miel.

DISCUSSION

La diminution de la variabilité de la production de miel chez les abeilles hybrides que nous avons mise en évidence par les expériences qui viennent d'être décrites nous semble très comparable à certains des phénomènes évoqués dans l'introduction de la présente note et qui sont attribués à l'homéostasie. La complexité des actions que le milieu exerce sur les colonies d'abeilles et sur leur production laisse cependant une marge importante pour la manifestation de caractères purement génétiques dont l'importance apparaît avec le plus de netteté chez les hybrides de races présentant un effet d'hétérosis important.

Il est bien évident que pour les caractères biométriques et physiologiques des abeilles et aussi, de ce fait, pour leur rendement en miel, il s'agit toujours d'une interaction entre le génotype des individus et les facteurs du milieu. C'est une interaction multiple de type cybernétique de tous les facteurs inscrits dans l'information génétique des individus et des facteurs biotiques et abiotiques du milieu. L'information génétique, qu'elle se trouve dans les molécules d'A.D.N. ou dans des facteurs du cytoplasme n'est qu'un programme qui fixe les limites de normes d'adaptations possibles qui permettent un certain nombre d'actions et de réactions. Mais, ce qu'un organisme est phénotypiquement et ce qu'il fait dans son milieu dépend évidemment dans une large mesure des conditions de ce milieu, de ce qu'il offre, donc des autres organismes qui vivent dans le même milieu et de toutes les conditions physiques de ce milieu.

Le même individu, le même génotype et, à plus forte raison des individus très divers entre eux bien qu'appartenant à la même « race », peuvent se comporter de façon diverse dans différentes conditions de milieu.

Du point de vue biologique on ne manquera pas de faire le rapprochement entre les résultats qui viennent d'être exposés et qui montrent à quel point les croisements de races peuvent, dans certains cas, transformer les capacités des colonies et ce que nous savons maintenant du comportement sexuel des abeilles dont tous les aspects physiologiques, écologiques et éthologiques prouvent à l'évidence qu'elles sont obligatoirement hétérozygotes et très sensibles à la consanguinité.

Il convient toutefois de s'interroger sur la signification biologique du caractère qui a été pris ici en considération, le rendement en miel. Du point de vue évolutif on peut se demander si une colonie qui récolte beaucoup de miel possède un avantage certain sur celles qui en récoltent moins. Il semble plutôt

que la colonie la plus apte à survivre soit celle qui est le mieux en équilibre avec le milieu extérieur et qui utilise le plus économiquement les ressources locales pour boucler son cycle annuel et assurer sa descendance par l'essaimage naturel. Cet équilibre avec le milieu comprend, bien entendu, la résistance à tous les facteurs délétères, qu'il s'agisse de facteurs climatiques ou d'agents pathogènes ou d'ennemis naturels.

Dans les conditions naturelles et sous réserve que les populations locales constituent un réservoir génétique suffisant, il est probable que les différents obstacles qui s'opposent à la consanguinité chez les abeilles et qui favorisent les croisements sont suffisants pour assurer la vigueur des colonies de toute une région et la formation d'écotypes parfaitement adaptés au milieu. Dans ces conditions, une population locale assez dense doit présenter une homéostasie parfaite dans la mesure où le milieu n'évolue pas trop d'une année à l'autre et où le mode d'exploitation des abeilles ne s'oppose pas à la sélection naturelle.

Mais nous ne savons pas si de telles populations existent encore dans les pays qui ont une agriculture moderne. Le meilleur critère pour le savoir serait peut-être de tester la variabilité des récoltes de miel dans différentes conditions de milieu. Une faible variabilité pourrait être considérée comme un signe de santé génétique de la population.

D'un point de vue pratique, il est indiscutable que l'utilisation d'hybrides de races judicieusement élaborés permet à la fois une élévation et une régularisation des rendements, donc une meilleure rentabilité de l'apiculture, les avantages étant d'autant plus nets que l'année apicole est moins bonne. On ne saurait cependant trop mettre en garde les apiculteurs contre les dangers d'hybridations mal conduites. Non seulement ce ne sont pas toutes les combinaisons génétiques qui sont hétérotiques mais on sait par expérience que les descendants des hybrides de races sont souvent sans valeur. Ainsi que nous l'avons déjà constaté à différentes reprises (LOUVEAUX, 1966, 1967) l'hybridation qui, dans une certaine mesure, fait disparaître ou atténue des caractères adaptatifs correspondant à un certain type de milieu, entraîne une libération des instincts de récolte, augmente les facultés d'élevage de la colonie mais suppose par ailleurs chez celui qui la pratique des connaissances techniques et biologiques suffisantes.

Reçu pour publication en novembre 1973.

Eingegangen im November 1973.

ZUSAMMENFASSUNG

Einige bei der japanischen Wachtel (*Coturnix c. japonica*) und bei *Drosophila* (*Drosophila melanogaster*) gemachte Erfahrungen zeigen, dass die heterozygoten Individuen und Rasse-Hybriden im allgemeinen, was ihre biometrischen oder einige physiologische Eigenschaften betrifft, weniger variabel sind als Individuen aus blutsverwandten Kreuzungen oder « rein-

rassige « Tiere. Diese Phänomene von Homöostasie können gleichermassen die Eigenschaften der Erzeugnisse von homozygoten wie heterozygoten Organismen betreffen. Dies trifft z.B. für das Eigewicht der japanischen Wachtel zu.

Besteht eine solche Homöostasie beim Honigertrag von Bienenvölkern, je nachdem, ob es sich um Völker handelt, deren Königinnen Rasse-Hybriden sind oder reinrassig und von Drohnen der gleichen Rasse begattet? Es schien uns interessant, die Richtigkeit der Hypothese von der Entwicklungs-Homöostasie in diesen verschiedenen Fällen zu überprüfen, indem wir Völker einbezogen, die eine reinrassige, von Drohnen einer anderen Rasse begattete Königin besitzen, und bei denen allein die Arbeiterinnen Hybriden sind.

Die Versuche wurden im Verlauf von sechs Jahren (1965, 1968 bis 1972) in der Station expérimentale d'Apiculture der I.N.R.A. durchgeführt.

Die Versuchsbienenstände überwinterten in den Alpilles oder in der Crau. Ab Ende Mai wurden eine oder mehrere Wanderungen unternommen, um verschiedene Trachten auszunützen, von denen die Lavendeltracht am wichtigsten ist. Alle Völker lebten unter den gleichen Milieubedingungen. Alle Eingriffe, die möglicherweise den Honigertrag beeinflussen könnten, besonders die Reizfütterung, wurden grundsätzlich unterlassen. Die Vergleiche beziehen sich auf die genetischen Eigenschaften der Bienen. Der Honigertrag wird nach einer angepassten Formel berechnet. Nach den Erträgen wird die Standardabweichung, der mittlere Fehler des Durchschnitts und der Variationskoeffizient berechnet. Die Brut wird nach der Methode von FRESNAYE (1962) berechnet.

Einige Versuche wurden in zwei aufeinanderfolgenden Jahren mit den gleichen Völkern durchgeführt. In den Versuchen wurden die folgenden geographischen Rassen benutzt :

Apis mellifica mellifica L., in den Tabellen mit M bezeichnet.

Apis mellifica ligustica Spinola; eine aus Bologna stammende Italienerbiene (mit dem Buchstaben L bezeichnet).

Apis mellifica caucasica Gorbatschew; aus dem Kaukasus stammende Kaukasierbiene (mit dem Buchstaben C bezeichnet).

Alle Völkergruppen wurden biometrisch überprüft. Die Tabellen geben die genetischen Eigenschaften der Königinnen, ihr Alter und die Art ihrer Begattung genau an.

Ergebnisse

Der Heterosiseffekt, auf den schon mehrere Autoren hingewiesen haben, wurde auch hier festgestellt. Er tritt sehr deutlich beim Honigertrag in Erscheinung, am auffallendsten bei den zweifachen Hybriden. Der Heterosiseffekt trat jedoch nicht in allen Versuchskombinationen auf.

Die Ergebnisse (Tab. 1) zeigen eine deutliche Abnahme des Variationskoeffizienten beim Honigertrag der Hybriden. In allen Fällen, in denen der Honigertrag zunimmt, nimmt der Variationskoeffizient ab und zwar ganz beträchtlich.

Dies Phänomen betrifft Völker, deren Königin eine Hybride ist, ebenso wie diejenigen mit reinrassiger aber fremdbegatteter Königin (Tab. 2 A).

Gewisse genetische Kombinationen sind nicht heterotisch (Tab. 2 B), was beweist, dass die Genotypen zweier Gruppen der gleichen geographischen Rasse sehr verschieden sein können, obwohl die phänotypischen Eigenschaften die gleichen sind.

Je günstiger die Trachtverhältnisse sind, umso geringer werden die Unterschiede zwischen Kontrollen und Hybriden in bezug auf den Honigertrag. Während in einem schlechten Jahr die Hybriden deutlich das Dreifache dessen an Honig erbringen, das die Kontrollvölker leisten, erbringen sie in einem guten Jahr kaum das Doppelte.

Je günstiger die Trachtverhältnisse sind, desto niedriger ist der Variationskoeffizient des Ertrages bei den Kontrollen. Er reicht vom Einfachen im günstigsten Jahr zum Dreifachen im schlechtesten Jahr.

Der Variationskoeffizient des Honigertrages bei den Hybriden — verglichen mit dem der Kontrollen — verändert sich nur wenig von einem Jahr zum andern.

Der Unterschied zwischen dem Variationskoeffizienten der Hybriden und der Kontrollen ist umso geringer, je günstiger das Jahr ist (Tab. 3).

Die wenigen Beobachtungen über die Brutflächen zeigen, dass die Variabilität mit zunehmender Oberfläche abnimmt, ganz so wie es sich beim Honigertrag verhält.

Diskussion

Die Abnahme der Veränderlichkeit in der Honigproduktion bei Bienenkreuzungen, wie sie in den vorliegenden Versuchen bewiesen wurde, scheint gewissen, der Homöostase zugeschriebenen Eigenschaften, von denen zu Beginn dieser Arbeit die Rede war, sehr wohl vergleichbar. Die Vielfalt der Milieu-Einflüsse lässt indessen einen weiten Spielraum für die Manifestation rein genetischer Eigenschaften, deren Bedeutung bei Rassenkreuzungen mit starkem Heterosiseffekt mit grösster Deutlichkeit zu tage tritt.

Unter natürlichen Bedingungen scheinen die Hindernisse, die sich der Reinrassigkeit der Honigbiene entgegenstellen, die Erhaltung einer hinreichenden Heterozygotie zu gewährleisten. Eine genügend dichte Bienenbevölkerung muss eine vollkommene Homöostase darstellen in dem Masse, wie sich das Milieu wenig ändert und wie sich die Betriebsweise der natürlichen Auslese nicht entgegenstellt.

Von praktischen Erwägungen aus gesehen, gestattet die Verwendung von Hybriden eine Rentabilitätssteigerung der Bienenzucht, besonders in ungünstigen Jahren. Man darf indessen die Gefahren schlecht durchgeführter Kreuzungen nicht ausser acht lassen; gewisse genetische Kombinationen sind nicht heterotisch und überdies sind die Nachkommen von Rasse-Hybriden sehr oft wertlos. Die Verwendung von Kreuzungen setzt voraus, dass der Bienenzüchter genügend technische und biologische Kenntnisse besitzt, um Fehler zu vermeiden.

RÉFÉRENCES BIBLIOGRAPHIQUES

- ADAM Br., 1961. Probleme der Kreuzungs- und Kombinationszucht. *Deutsche Bienenwirtschaft*, 12 (6), 133-137.
- BERNARD Cl., 1878. Leçons sur les phénomènes de la vie communs aux animaux et aux végétaux, Vol. 1, Paris.
- BOESIGER E., 1963. Comparaison du nombre de descendants engendrés par des mâles homozygotes et des mâles hétérozygotes de *D. melanogaster*. *C. R. Acad. Sci.*, 257, 531-533.
- BOESIGER E., 1967. La signification évolutive du polygéntypisme des populations naturelles. *Ann. Biol.*, 6, 445-464.
- BOESIGER E., 1969, a). Effets de la consanguinité sur la Caille japonaise. *Bull. Biol. France et Belgique*, Vol. 103, 285-304.
- BOESIGER E., 1969, b). Homéostase du développement et homéostase génétique. *Ann. Biol.*, 8, 581-614.
- BOESIGER E., 1970. Résistance d'embryons homozygotes et hétérozygotes de la Caille *Coturnix coturnix japonica* à la surélévation de la température d'incubation. *C. R. Soc. Biol.*, 164, 722-726.
- CALE G.-H., GOWEN J.-W., 1956. Hétérosis in the honey bee. *Genetics*, 41, 292-296.
- CANNON W.-B., 1932. The wisdom of the Body. New-York.
- DOBZHANSKY Th., BOESIGER E., 1968. Essais sur l'évolution. *Masson*, Paris, 182 p.

- DOBZHANSKY Th., LEVENE H., 1955. Genetic of natural populations XXIV. Developmental homeostasis in natural populations of *D. pseudoobscura*, *Genetics*, 40, 797-808.
- FRESNAYE J., 1962. Un appareil pour le calcul rapide des surfaces de couvain dans les ruches. *Ann. Abeille*, 5, 145-153.
- FRESNAYE J., 1963. Les erreurs d'orientation des abeilles (dérive) dans le rucher moderne. *Ann. Abeille*, 6, 185-200.
- FRESNAYE J., 1965. Étude biométrique de quelques caractères morphologiques de l'abeille noire française (*Apis mellifica mellifica*). *Ann. Abeille*, 8, 271-283.
- FRESNAYE J., 1966. Cinq années de sélection de l'Abeille noire française, *Revue française d'Apiculture*, 231, 133-137.
- HALDANE J.-B.-S., 1949. Diseases and evolution. Suppl. *La ricerca scientifica*. 19, 1-11.
- HALDANE J.-B.-S., 1956. Biochimie et génétique. P.U.F. Paris.
- LAVIE P., 1967. In LOUVEAUX J., les problèmes posés par la génétique et la Sélection de l'Abeille (compte rendu d'une journée d'Études) *Ann. Abeille*, 10, 238-239.
- LERNER I.-M., 1954. Genetic homeostasis., Edinburgh.
- LOUVEAUX J., 1966. Les modalités de l'adaptation des abeilles (*Apis mellifica* L.) au milieu naturel. *Ann. Abeille*, 9, 323-350.
- MATHER K., 1943. Polygenic balance in the canalization of development. *Nature*, 151, 68.
- MAUL V., 1972. Zuchtprogramm mit definierten sex-Allelen. Comptes rendus du symposium international de Lunz am See (Autriche), août 1972. *Apimondia*, Bucarest, Roumanie, 75-79.
- RUTTNER F., 1957. Aktuelle Probleme auf dem Gebiete der Fortpflanzung und Züchtungsforschung der Biene. *Deutsche Bienenwirtsch.*, 8, 81-87.
- RUTTNER F., 1968. In CHAUVIN R., Traité de Biologie de l'Abeille, tome IV, 181-236, 1^{re} édit. Masson, Paris.
- SOLODKOVA N., GUBA P., 1960. Expériences avec des colonies hybrides dans les kolkoses et sovskoses d'Ukraine (en Russe). *Pchelovodstvo*, 6, 28-30.
- TARANOV G.-F., 1956. Eigenarten der grauen kaukasischen Hochgebirgsbiene und deren Verwertung für Zuchtzwecke. 16^e Congrès international d'Apiculture, Vienne.
- TOMASSONE R., FRESNAYE J., 1971. Étude d'une méthode biométrique et statistique permettant la discrimination et la classification de populations d'abeilles (*Apis mellifica* L.). *Apidologie*, 2, 49-65.
- WADDINGTON C.-H., 1948. The concept of equilibrium in embryology. *Folia biotheoretica.*, 3, 127-138.
- WOYKE J., 1963. Drone larvae from fertilized eggs of the honeybee. *Journal of Apicultural research*, 2, 1, 19-24.
- WOYKE J., 1972. Sexallele und kontrollierte Paarung. Comptes rendus du symposium international de Lunz am See (Autriche), août 1972. *Apimondia*, Bucarest, Roumanie, 69-74-