DISCRIMINATION ET CLASSIFICATION DE POPULATIONS D'ABEILLES A PARTIR DE CARACTÈRES BIOMÉTRIQUES*

Unterscheidung und Klassifikation von Populationen der Honigbiene unter Auswertung biometrischer Merkmale

J.-M. CORNUET, J. FRESNAYE, Lucienne TASSENCOURT*

*Station expérimentale d'Apiculture,
Centre de Recherches d'Avignon, I.N.R.A.,
Cantarel 84140 Montfavet*

** Laboratoire de Biométrie
Centre national de Recherches zootechniques, I.N.R.A.,
78350 Jouy-en-Josas*

SUMMARY

DISCRIMINATION AND CLASSIFICATION OF HONEYBEES' POPULATIONS BY MEANS OF BIOMETRICAL CHARACTERS

By means of programmed on computer, statistical methods (dispersion analysis, hierarchical classification based upon ROUX's algorithm), it was possible to operate, in quite a satisfying way, the discrimination and the automatic classification of eight races of honeybees and three interracial hybrids with six measured morphological characters : colour, hairs, tomentum, tongue, components of cubital index.

The search of the nearest neighbours in the canonic space permitted to classify automatically unknown colonies in relation with reference populations, with a rate of errors lower than 10 %.

The same statistical methods applied to different populations of *Apis mellifica mellifica* furnished a discrimination which is a pretty good reflection of the differentiation into ecotypes based upon ecological observations.

The discriminant power of the different morphological characters is discussed and the question of the choice of these characters in relation with the finality of the study is tackled. Moreover, as far as the data collection as well as the statistical analysis are concerned, some improvements are proposed.

RÉSUMÉ

Par des méthodes statistiques programmées sur ordinateur (analyse discriminante, classification hiérarchique selon l'algorithme de ROUX), il a été possible d'effectuer de façon satisfaisante la discrimination et la classification automatique de huit races d'abeilles et de 3 hybrides

* Calculs effectués sur l'ordinateur IBM 360-50 du Centre de Traitement de l'Information du C.N.R.Z.

interraciaux à l'aide des six caractères morphologiques mesurés : coloration, pilosité, tomentum, langue, composantes de l'index cubital.

La recherche des plus proches voisins dans l'espace canonique a permis de classer automatiquement des colonies inconnues par rapport à une grille de référence constituée de populations d'origine connue avec un taux d'erreur inférieur à 10 %.

Les mêmes méthodes statistiques appliquées à diverses populations d'*Apis mellifica mellifica*, ont fourni une discrimination qui reflète assez bien la distinction en écotypes fondée sur des observations écologiques.

Le pouvoir discriminant des divers caractères morphologiques est discuté et la question du choix de ces caractères en fonction de la finalité de l'étude est abordée. De plus, aussi bien pour la collecte des données que pour les analyses statistiques, quelques améliorations sont proposées.

I. — INTRODUCTION

La détermination des races d'abeilles et de leurs hybrides est généralement obtenue à l'aide de mesures ou d'estimations de caractéristiques morphologiques. Le plus souvent, aucun de ces critères biométriques ne suffit, à lui seul, pour la discrimination escomptée, et l'utilisation simultanée d'un certain nombre d'entre eux s'avère indispensable. Cependant, l'interprétation correcte de telles analyses reste parfois difficile et donc aléatoire. Dans ces conditions, l'étude de populations d'abeilles morphologiquement très voisines devient pratiquement impossible sans un support mathématiquement plus élaboré.

Dans une étude antérieure (TOMASSONE et FRESNAYE, 1971), nous avons recherché les possibilités d'adaptation à des populations d'abeilles de méthodes d'analyses statistiques complexes programmées sur ordinateur. Des résultats positifs ont été obtenus en utilisant l'analyse discriminante complétée de deux algorithmes de classification opérant à partir des distances généralisées (D^2 de MAHALANOBIS) et produisant des hiérarchies représentées par des dendrogrammes.

Sous des dénominations différentes et des présentations variées, l'analyse discriminante a déjà été utilisée par divers auteurs pour la discrimination d'entités infraspécifiques chez l'abeille. DUPRAW (1965) a mis au point un certain nombre de fonctions discriminantes permettant la classification d'échantillons d'abeilles selon une taxonomie non linnéenne. LOUIS *et al* (1968) ont appliqué l'analyse discriminante à des lignées consanguines d'abeilles et ont utilisé les distances généralisées dans la comparaison des échantillons. Plus récemment, LOUIS et LEFEVRE (1971) ont abouti à une discrimination de colonies d'abeilles appartenant à divers races et écotypes par l'emploi de l'analyse discriminante.

Les études présentées ici ont porté à deux niveaux distincts de la taxonomie de l'espèce *Apis mellifica*.

D'une part, en complément de notre étude préliminaire (déjà citée), un échantillonnage de races géographiques d'abeilles domestiques a été soumis à l'analyse mathématique.

D'autre part, des travaux portant sur l'adaptation de diverses populations françaises (*Apis mellifica mellifica*) ont mis en évidence l'existence d'écotypes distincts au sein de cette race (LOUVEAUX 1966). Parallèlement à cette différenciation écologique et éthologique, il a pu s'établir une différenciation morphologique susceptible d'être analysée par ces mêmes méthodes statistiques. Il nous a donc paru logique de soumettre à l'analyse, des populations d'écotypes divers. Toutefois, la plus grande similitude morphologique de ces populations exige une finesse accrue de la part des méthodes employées. C'est pourquoi celles-ci ont subi quelques modifications depuis notre étude préliminaire.

Ainsi, pour chaque analyse, sont représentées, en plus du dendrogramme, les projections des observations sur les premiers plans principaux de l'analyse de dispersion. La confrontation de ces deux types de représentation permet, en effet, une interprétation plus féconde des résultats. D'autre part, l'utilisation de la couleur comme caractère morphologique mesuré et non plus estimé, l'emploi des mesures de A et de B de l'index cubital indépendamment de ce dernier, permettent de porter à quatorze le nombre maximal des variables biométriques de l'étude.

Enfin nous avons abordé le problème consistant à classer des colonies inconnues par rapport à des populations de référence.

II. — MATÉRIEL BIOLOGIQUE ET MÉTHODES DE MESURES

A. — Définition des variables biométriques

Les analyses biométriques comportent les cinq caractères morphologiques les plus utilisés sur les abeilles ouvrières par les spécialistes (GOETZE 1930 à 1963, RUTTNER et MACKENSEN 1954, RUTTNER 1963-1968, FRESNAYE 1965). Les mesures sont réalisées sous une loupe binoculaire selon les méthodes décrites par ailleurs (FRESNAYE 1974).

1. — *La coloration* est mesurée sur le 2^e tergite abdominal au grossissement $\times 10$. La détermination de la présence et de l'importance de taches jaunes sur les premiers tergites de l'abdomen a constitué, à l'origine, la base de la taxonomie des races d'abeilles. Elle est actuellement très controversée surtout en raison de sa grande variation naturelle (GOETZE 1940, RUTTNER 1952-1968, GIAVARINI 1953), mais aussi de l'imprécision des méthodes de mesures utilisées. GOETZE a établi une classification de 9 catégories, du noir au jaune; l'estimation est faite par comparaison avec des croquis de référence ou des abeilles conservées en collection. Cette méthode reste imprécise et subjective. Nous avons étudié une méthode plus précise pour ce caractère afin d'en permettre une utilisation statistique plus rigoureuse. La largeur des taches ou de la bande jaune sur le 2^e tergite (« couleur ») est mesurée : on obtient ainsi une échelle millimétrique de 0,00 à 2,40 mm. Dans notre étude préliminaire nous avons évité ce critère pour les raisons indiquées plus haut. Il nous est apparu qu'en dépit de ses défauts, qu'il faut reconnaître et ne pas négliger, celui-ci était trop important pour continuer à l'éliminer d'analyses approfondies.

2. — *La longueur des poils* (« pilosité ») sur le cinquième tergite abdominal est mesurée avec un réticule oculaire à 120 divisions au grossissement $\times 40$.

3. — *La largeur du tomentum* (« tomentum ») sur le quatrième tergite abdominal est mesurée au grossissement $\times 10$. A noter qu'ici, c'est la largeur de la bande pileuse qui est utilisée et non l'index du tomentum comme cela est souvent pratiqué par d'autres auteurs.

4. — *La longueur de la langue* (« *langue* ») est mesurée au grossissement $\times 16$ après avoir coupé et retourné la tête de l'abeille. La glosse est mise en extension à l'aide de pinces à dissection.

5. — *L'index cubital* est mesuré à l'aide du dispositif du RUTNER (1963) au grossissement $\times 40$. Son mode d'utilisation est différent de celui qui est appliqué dans les analyses courantes. Le rapport de deux variables aléatoires est une nouvelle variable aléatoire dont l'étude est en général complexe même si l'on connaît les lois de distributions des variables qui servent à le calculer. Pour cette raison, les statisticiens n'aiment généralement pas l'utiliser directement; ils préfèrent le faire apparaître plus logiquement, par exemple en calculant la différence du logarithme des deux variables, c'est-à-dire le logarithme du rapport.

L'estimation de la moyenne et de la variance de l'index cubital est calculée selon une des formules données par MYINT TIN (1965). En outre, le simple fait de « condenser » deux variables en une seule peut entraîner une perte d'information dont on ignore l'importance pour la suite de l'étude. Pour cette raison, et les données étant disponibles sans supplément de mesures, nous avons également utilisé les mesures de A et de B de l'index cubital comme variables dans les calculs.

La variabilité de ces caractères au sein des colonies peut être appréciée au moyen de leur écart-type que nous avons inclus dans certaines de nos analyses.

Les variables, au nombre maximum de 14, sont explicitées au tableau 1.

TABL. 1. — *Définition des variables biométriques*

TAB. 1. — *Erklärung der Symbole für die biometrischen Variablen*

Moyenne Mittelwert	Caractère Merkmal	Écart-type Standardabweichung (Streuung)
X ₁	« Couleur » Farbe	X ₈
X ₂	« Pilosité » Überhaar	X ₉
X ₃	« Tomentum » Filzbinde	X ₁₀
X ₄	« Langue » Rüssel	X ₁₁
X ₅	A	X ₁₂
X ₆	B	X ₁₃
X ₇	Index cubital Cubitalindex	X ₁₄

De ces 14 variables, certaines (les 8 dernières) ont été éliminées dans plusieurs de nos analyses :

Les 7 écarts-types ont été retirés pour plusieurs raisons :

— l'interprétation statistique de moyennes et même de variances d'écarts-types est discutable,
— leur très faible influence sur les résultats des analyses sont une bonne justification *a posteriori* de leur retrait.

L'index cubital a été éliminé, l'information qu'il apporte ayant été jugée redondante par rapport à celle de ses composantes A et B.

B. — Définition des observations et des populations

L'unité d'observation est la colonie d'abeilles sur laquelle sont estimées les 14 variables. L'estimation de l'index cubital et de ses composantes A et B est calculée à partir d'un échantillon de 30 abeilles de cette colonie, tandis que celle des autres variables est calculée à partir de 10 abeilles.

Les colonies (observations) sont regroupées en populations. Les relations entre colonies au sein d'une même population diffèrent selon leur origine. Donc, puisqu'on attribue le nom de « souche » à ces populations, ce terme (« souche ») présente des significations différentes suivant les cas.

Ainsi on distingue :

- a) les souches dites « consanguines », constituées à la Station Expérimentale d'Apiculture de Montfavet à partir de colonies apparentées. La fécondation des reines qui sont sœurs * entre elles a lieu par insémination artificielle. A la première génération, les mâles utilisés pour ces inséminations sont frères des reines et à la seconde génération, ils sont frères entre eux et cousins germains des reines.
- b) les souches constituées à Montfavet représentant l'écotype « Provence ». Dans chaque souche, les reines sont sœurs et fécondées naturellement dans un rucher situé dans une région où il n'y a pas eu d'introduction notable d'abeilles de races étrangères.
- c) les souches des écotypes « Bretagne », « Cévennes », « Essonne », et « Landes » constituées chacune dans les régions d'origine à partir des colonies non apparentées et n'ayant pas subi de croisements avec des races étrangères.
- d) les souches de races étrangères constituées, elles aussi, de colonies non apparentées et pour lesquelles la pureté de race est la seule certitude.

III. — MÉTHODES D'ANALYSES

A. — Logique d'utilisation des méthodes d'analyses et des programmes associés.

Celle-ci est résumée dans le tableau 2.

B. — Aspect statistique

Deux méthodes surtout ont été employées dans nos analyses. Elles correspondent aux programmes DIGRA et UNFALT. Tous les deux réalisent une analyse discriminante, l'unique différence étant la suivante : DIGRA fournit les projections des observations sur les plans factoriels tandis qu'UNFALT projette les points moyens de populations. De plus UNFALT opère la classification de ces populations.

Nous rappelons maintenant brièvement le principe de ces différentes analyses. Pour plus de détails, nous conseillons la lecture de l'article précédent (TOMASSONE et FRESNAYE 1971).

A chaque colonie, constituant une « observation », sont attribuées les 14 valeurs prises par les 14 variables morphologiques ($X_1, \dots, X_{14}$). Les données se présentent ainsi sous la forme d'un tableau comportant n lignes (les n observations) et 14 colonnes.

De plus, il faut tenir compte d'une information supplémentaire : les colonies (ou observations) sont groupées en souches (ou populations ou classes). Ceci conduit à partitionner la matrice des données étant entendu que les colonies appartenant à la même souche occupent des lignes consécutives.

1. — Analyse discriminante

Soit T la matrice des numérateurs des covariances des variables de départ calculée à partir du tableau des données.

* N. B. — Pour simplifier, on a dénommé sœurs des reines filles d'une seule reine mère. En réalité, elles peuvent être aussi bien sœurs véritables (full-sib) que demi-sœurs (half-sib).

TABL. 2.— *Logique d'utilisation des méthodes d'analyse et des programmes associés **TAB. 2. — *Logik der Verwendung der Analysemethoden und der eingesetzten Programme*

But Zweck	Méthode Methode	Programme Programm
Mettre les données en forme Verarbeitung der Daten zur geeigneten Form	Calcul des moyennes et écarts-types Berechnung von Mittelwert und Standardabweichung	Programme spécifique Spezifisches Programm
Mettre de l'ordre dans les variables et les observations Ordnung der Variablen und der Völkey	Analyse (factorielle) des correspondances ou en composantes principales (Faktorielle) Analyse der Korrelationen und in prinzipialen Komponenten	CORAN DIGRA CORAN DIGRA
Établir une classification : Aufstellung einer Klassifikation :		
I — d'individus		
1. der Individuen	Méthode ultramétrique dendrogramme Ultrametrische Dendrogramm-Methode	FACTA FACTA
	par différentes méthodes au choix Andere Methoden nach Wahl	JAMBU JAMBU
	recherche de l'arbre de classification de longueur minimum Untersuchung des « Baumes der Klassifikation mit der geringsten Länge »	ALM ALM
II — de populations		
2. der Populationen	méthode ultramétrique dendrogramme Ultrametrische Dendrogramm-Methode	UNFALT UNFALT
Classement (classer des individus isolés dans une classification préalable) Klassifizierung (Einordnung von Einzeltieren in eine vorgegebene Klassifizierung)	Calcul des distances généralisées de l'individu à classer avec toutes les populations classées Berechnung der generalisierten Distanzen des Individuums zu allen klassifizierten Populationen	Programme spécifique Spezifisches Programm

T peut se décomposer en une somme de 2 matrices B et W

$$(1) \quad T = B + W$$

B correspond à la covariance calculée sur les moyennes de souches.

W correspond à la covariance moyenne à l'intérieur des souches.

Le problème consiste à rechercher les combinaisons linéaires (2 à 2 indépendantes) des variables de départ qui discriminent le mieux les différentes souches.

Soit $u'X = u_1 X_1 + u_2 X_2 + \dots + u_{14} X_{14}$ une combinaison linéaire des variables de départ supposées centrées et notées X_i (i ∈ [1,14])

$$u = \begin{bmatrix} u_1 \\ u_2 \\ \vdots \\ u_{14} \end{bmatrix} \quad X = \begin{bmatrix} X_1 \\ X_2 \\ \vdots \\ X_{14} \end{bmatrix}$$

* Bibliothèque de programmes du C.N.R.Z. Station de biométrie du C.N.R.A.

Le calcul de la variance de $u'X$ pour l'ensemble des colonies observations aboutit au résultat : $\text{var.}(u'X) = u'Tu$.

D'après la relation (1), cette variance peut se décomposer en variance externe (= inter-classe) et variance interne (= intraclasse)

$$\text{var. interclasse} = V_B = u'Bu$$

$$\text{var. intraclasse} = V_W = u'Wu.$$

La discrimination des classes sera d'autant meilleure que la variance intraclasse sera faible (les éléments d'une classe étant le plus groupés) et que la variance interclasse sera grande (les centres de classe étant le plus dispersés).

La combinaison linéaire la plus discriminante sera donc celle qui rend maximal le rapport $\frac{V_B}{V_W} = \frac{u'Bu}{u'Wu}$. Cette combinaison linéaire n'étant définie qu'à un rapport de proportionnalité près, il est convenu d'imposer la condition supplémentaire $V_W = 1$.

La résolution de ce problème conduit à rechercher les valeurs et vecteurs propres de la matrice $W^{-1}B$. A la plus grande valeur propre λ_1 , correspond le vecteur propre V_1 tel que $V_1'X$ est la combinaison linéaire recherchée dont la variance est justement : $\lambda_1 + 1$.

$$\frac{V_{B_1}}{V_{W_1}} = \lambda_1 \Rightarrow V_{B_1} = \lambda_1 \Rightarrow V_{T_1} = \lambda_1 + 1$$

A la seconde valeur propre λ_2 , correspond le vecteur propre V_2 orthogonal à V_1 ($V_1'V_2 = 0$) tel que $V_2'X$ soit la combinaison linéaire indépendante (orthogonale) à $V_1'X$ et dont la variance est la plus grande (égale à $\lambda_2 + 1$)... etc.

Finalement, l'analyse discriminante permet d'obtenir les « variables canoniques » (ou fonctions discriminantes), combinaisons linéaires des variables de départ, ainsi que les coordonnées des moyennes de populations dans ce nouveau système d'axes (l'espace canonique). Des graphiques représentent les projections de ces moyennes de populations sur les plans le plus discriminants.

2. — Classification.

Afin de classer les populations, il est nécessaire de disposer d'une distance. Nous avons choisi la distance de Mahalanobis en vertu de sa signification statistique. De plus, elle possède l'avantage d'être égale à la distance géométrique dans l'espace canonique défini plus haut.

Parmi les différentes méthodes de classification, le choix initial a porté sur la méthode de Roux.

Celle-ci aboutit à la constitution d'un dendrogramme grâce à un algorithme transformant la métrique initiale en son « ultramétrique inférieure maxima ».

Principe de la méthode de Roux

Au départ, nous disposons d'une distance d qui vérifie les 3 conditions nécessaires et suffisantes pour être une *métrique* :

soit 3 points (ici des observations dans l'espace canonique) i, j, k .

— condition 1) $d(i, j) = 0$ si et seulement si $i = j$.

— condition 2) A i et j , $d(i, j) = d(j, i)$.

— condition 3) $d(i, j) \leq d(i, k) + d(k, j)$ (un côté du triangle est toujours inférieur ou égal à la somme des deux autres).

Or, à la fin de la transformation, nous disposons d'un arbre hiérarchique où la distance δ entre 2 points est égale à l'indice du nœud le plus élevé où convergent les branches issues des 2 points.

Considérons l'exemple suivant (figure 1).

$$\begin{aligned}\delta(A, B) &= 1 \\ \delta(A, C) &= 3 \\ \delta(A, E) &= 5\end{aligned}$$

Les conditions 1) et 2) sont respectées, mais considérons les relations de distance pour des triplets :

ABC	$\delta(A, B) = 1$	$\delta(A, C) = 3$	$\delta(B, C) = 3$
ABD	$\delta(A, B) = 1$	$\delta(A, D) = 5$	$\delta(B, D) = 5$
BCD	$\delta(B, C) = 3$	$\delta(B, D) = 5$	$\delta(C, D) = 5$

Nous voyons sur ces 3 exemples que les triangles sont isocèles avec la base inférieure aux 2 autres côtés.

Cette condition, qui s'écrit plus généralement :

$\delta(i, j) \leq \max. \{ \delta(i, k), \delta(j, k) \}$ pour i, j, k quelconques associée aux 2 premières, définit une *ultramétrie*.

On démontre qu'à toute hiérarchie indicée correspond une ultramétrie et réciproquement.

Le principe de l'algorithme de Roux consiste à rendre tous les triangles isocèles en attribuant au côté le plus grand la longueur du côté intermédiaire (qui peut être égal au côté le plus court). On obtient donc une ultramétrie « inférieure » à la métrique de départ (en ce sens que toutes les transformations effectuées sont des réductions de longueurs). Mais l'algorithme choisi minimise au mieux ces réductions de telle sorte qu'il aboutit à « l'ultramétrie inférieure maxima » de la métrique de départ.

Il reste à tenir compte dans l'interprétation du dendrogramme d'un inconvénient classique de cette méthode « l'effet de chaîne » qui est le suivant : deux points éloignés avant transformation peuvent devenir rapprochés, s'il existe une suite de points rapprochés permettant de passer de l'un à l'autre.

FIG. 1. — Exemple théorique de dendrogramme.

ABB. 1. — Theoretisches Beispiel für ein Dendrogramm.

IV. — RÉSULTATS

Les résultats les plus importants de cette étude ont trait essentiellement à la classification de populations d'abeilles, principal objet de notre recherche. Toutefois, nous mentionnerons aussi les éléments positifs obtenus dans l'essai de classement que nous avons effectué. Auparavant, au tableau 3 sont représentées les moyennes des caractères morphologiques des écotypes et races d'abeilles étudiés.

A. — Classification

Rappelons que les analyses ont porté sur deux niveaux taxonomiques distincts. Envisageons les donc successivement.

TABL. 3. — Moyennes des caractères morphologiques des populations étudiées
TAB. 3. — Mittelwerte der morphologischen Merkmale der untersuchten Populationen

Population	effectif Zahl (colonies) Völker	« couleur » Farbe (mm)	« pilosité » Überhaar (mm)	« tomentum » Filzbinde (mm)	« langue » Rüssel (mm)	index cubital Cubitalindex		
						A (mm)	B (mm)	A/B
Apis mellifica mellifica (Linné)	150	0,27	0,46	0,75	6,28	0,516	0,290	1,78
Apis mellifica caucasica (Gorbatschew)	7	0,30	0,29	0,97	7,08	0,536	0,275	1,97
Apis mellifica carnica (Pollman)	10	0,18	0,28	0,89	6,60	0,608	0,233	2,58
Apis mellifica ligustica (Spinola)	40	1,77	0,30	0,85	6,54	0,572	0,254	2,24
Apis mellifica intermissa (Buttel-Reepen)	5	0,19	0,20	0,66	6,38	0,544	0,236	2,27
Apis mellifica syriaca (Buttel-Reepen)	5	1,59	0,16	0,83	6,44	0,559	0,229	2,44
Apis mellifica lamarekii (Cockerell)	1	1,53	0,18	0,97	5,82	0,499	0,234	2,26
Apis mellifica sahariensis	5	1,53	0,20	0,53	5,91	0,536	0,271	2,01
.....								
Apis mellifica mellifica (Okotypen aus Frankreich)								
Ecotype Provence	88	0,21	0,46	0,74	6,45	0,511	0,287	1,79
Ecotype Landes	10	0,34	0,40	0,76	6,22	0,517	0,291	1,77
Ecotype Essonne	9	0,28	0,46	0,73	6,19	0,506	0,297	1,70
Ecotype Cévennes	16	0,27	0,46	0,74	6,27	0,520	0,276	1,88
Ecotype Bretagne	11	0,27	0,49	0,76	6,29	0,527	0,299	1,75

1. — *Classification de races géographiques*

A partir des souches dont nous disposions, nous avons constitué deux lots. Le premier lot ne comprenait que des souches de races (supposées) « pures ». Le second lot réunissait les souches hybrides issues de croisements entre parents de races différentes. Plusieurs analyses ont été réalisées avec diverses combinaisons de variables et de populations. Leurs caractéristiques sont résumées dans le tableau 4.

TABL. 4. — *Caractéristiques des analyses effectuées pour la classification des races géographiques*
TAB. 4. — *Charakteristika der für die Klassifikation der geographischen Rassen durchgeführten Analysen*

Analyse	Programme	Variables	Populations Populationen	Figures Abbildungen
1	UNFALT	$X_i, i \in [1, 14]$	racés purs + hybrides Reine Rassen + Hybriden	2, 3, 4, 5,
2	UNFALT	$X_i, i \in [2, 7] \cup [9, 14]$	racés purs + hybrides	6, 7
3	UNFALT	$X_i, i \in [1, 6]$	racés purs + hybrides	
4	UNFALT	$X_i, i \in [1, 6]$	racés purs Reine Rassen	8, 9, 10
5	DIGRA	$X_i, i \in [1, 6]$	racés purs	11, 12

Analyse 1.

C'est l'analyse complète telle que nous l'avons d'abord envisagée. Les trois premiers axes discriminants absorbant 85,1 % de la variabilité totale séparent totalement les diverses races de l'étude. Cette discrimination apparaît nettement à la simple vue des trois premiers plans factoriels (fig. 2, 3, 4).

Ainsi la race *Apis mellifica mellifica* est bien groupée en bas et à gauche du plan factoriel 1-2 (fig. 2). Puis viennent les autres races de couleur noire *Apis mellifica caucarica*, *Apis mellifica carnica*, *Apis mellifica intermissa*. A droite du même plan factoriel, sont situées les races de couleur jaune : *Apis mellifica ligustica* dans le coin inférieur et les 3 races *lamareckii*, *syriaca* et *sahariensis*. La « couleur » semble donc jouer un rôle prépondérant dans la constitution de la première fonction discriminante. L'examen des composantes du vecteur propre associé (tableau 5) confirme cette supposition puisque le coefficient de la variable « couleur » est très supérieur aux autres. Grâce à une étude analogue sur les autres fonctions discriminantes, il s'avère que les variables prépondérantes sont la « longueur des poils » et la « couleur » pour le second axe et la « longueur de la langue » pour le troisième axe. Ce dernier est d'ailleurs néces-

NOTATIONS

A - Races		B - Ecotypes	
●	mellifica	▲	Provence
○	(mellifica x caucasica) x mellifica	△	Provence (consanguin)
○	caucasica	●	Landes
*	(ligustica x caucasica) x mellifica	○	Landes (consanguin)
★	caucasica x ligustica	■	Essonne
■	carnica	▼	Bretagne
□	intermissa	◆	Cévennes
✦	ligustica		
+	fasciata		
◆	syriaca		
✦	sahariensis		
x	mellifica d'Allemagne

FIG. 2. — Analyse 1 : Projection des moyennes de souches sur le plan factoriel 1-2 (Notations A)

ABB. 2. — Analyse 2 : Projection der Mittelwerte der Stämme auf die Ebene der Faktoren 1-2 (Erklärung A).

saire à la discrimination des trois races jaunes : *lamarckii*, *syriaca* et *sahariensis*. Par ailleurs, notons que tous les hybrides occupent sur les plans factoriels des positions intermédiaires entre les races dont ils sont issus.

La classification obtenue sous forme de dendrogramme (fig. 5) correspond assez bien à nos espoirs. Ainsi, à une ou deux exceptions près, les souches se trouvent regroupées par races géographiques. De plus, il est presque possible de définir sur ce dendrogramme une distance ultramétrique δ_0 telle que la distance entre deux souches quelconques soit inférieure à δ_0 si elles appartiennent à la même race et soit supérieure à δ_0 si elles appartiennent à deux races différentes. Nous aurions ainsi à notre disposition un critère simple et automatique de définition de la race « pure ». En effet, il suffirait de tracer une droite à la distance δ_0 . Cette droite partagerait l'arbre en autant de rameaux distincts que de races géographiques participant à l'analyse.

Dans le cas présent, il est possible de prendre une valeur de δ_0 voisine de 16 mais alors les souches 711 (Landes consanguines) et 813-814 (*syriaca*) échappent à la règle.

FIG. 3. — Analyse 1 : Projection des moyennes de souches sur le plan factoriel 1-3 (Notations A).

ABB. 3. — Analyse 1 : Projektion der Mittelwerte der Stämme auf die Ebene der Faktoren 1-3 (Erklärung A).

FIG. 4. — Analyse 1 : Projection des moyennes de souches sur le plan factoriel 2-3 (Notations A).

ABB. 4. — Analyse 1 : Projektion der Mittelwerte der Stämme auf die Ebene der Faktoren 2-3 (Erklärung A).

A l'intérieur de la race *Apis mellifica mellifica*, les souches provençales non consanguines sont toutes regroupées. Par contre, les souches consanguines semblent se différencier nettement des souches de même origine mais non consanguines.

Analyse 2 (sans la « couleur »).

Certains spécialistes considèrent que la « couleur » est un caractère secondaire dans la différenciation raciale de l'espèce *Apis mellifica*. Aussi l'importance de ce critère morphologique, qui ressort très nettement à l'examen de la première analyse (cf. les deux premiers vecteurs propres — tableau 5 —) risque-t-elle de masquer des affinités ou bien des différences entre certaines des races prises en compte.

Par ailleurs, d'un point de vue méthodologique, il n'était pas sans intérêt d'apprécier l'influence du retrait de deux variables (X_1 et X_8) sur les résultats de l'analyse.

Quels sont les apports originaux de cette analyse ?

TABL. 5. — *Composantes des trois premiers vecteurs propres de l'analyse 1 en fonction des variables de départ (réduites)*TAB. 5. — *Komponenten der drei ersten Vektoren von Analyse 1 in Funktion der (reduzierten) Ausgangsvariablen*

Variables de départ Ausgangsvariable	Vecteur propre Vektor 1 64,5 % *	Vecteur propre Vektor 2 11,8 % *	Vecteur propre Vektor 3 8,8 % *
X ₁ (« couleur ») Farbe	1,0923	— 0,7366	— 0,0019
X ₂ (« pilosité ») Uberhaar	0,4839	— 0,7864	— 0,2302
X ₃ (« tomentum ») Filzbinde	0,0084	— 0,2381	0,4052
X ₄ (« langue ») Rüssel	— 0,0812	— 0,2299	0,7244
X ₅ (A)	0,1280	0,0780	0,0653
X ₆ (B)	— 0,0050	— 0,0562	0,0308
X ₇ (A/B = index cubital) Cubitalindex	0,0449	0,0163	0,2782
X ₈ (écart-type « couleur ») Streuung « Farbe »	— 0,6170	0,4182	0,1011
X ₉ (écart-type « pilosité ») Streuung « Uberhaar »	— 0,0111	0,1227	— 0,0541
X ₁₀ (écart-type « tomentum ») Streuung « Filzbinde »	0,0900	0,1434	— 0,2809
X ₁₁ (écart-type « langue ») Streuung « Rüssel »	0,1411	— 0,0872	0,0501
X ₁₂ (écart-type A) Streuung A	— 0,2005	0,0668	0,0665
X ₁₃ (écart-type B) Streuung B	0,0250	0,0024	0,0861
X ₁₄ (écart-type A/B) Streuung A/B	— 0,0204	0,1524	— 0,1037

* Pourcentage de la variabilité totale

Prozentsatz der Gesamtvariabilität

FIG. 5. — Analyse 1 : dendrogramme

c = caucasica

k = carnica

l = ligustica

m = mellifica

C = consanguin

P = Provence

ABB. 5. — Analyse 1: Dendrogramm.

FIG. 6. — Analyse 2 (sans la couleur) : projection des moyennes de souches sur le plan factoriel 1-2 (Notations A).

ABB. 6. — Analyse 2 : (ohne das Merkmal « Farbe ») : Projektion der Mittelwerte der Stämme auf die Ebene der Faktoren 1-2 (Erklärung A).

— premièrement, le plan factoriel 1-2 (fig. 6) sépare, d'un côté, les races « européennes » : *mellifica*, *ligustica*, *carnica* et *causasica* et de l'autre, les races d'Afrique et du proche Orient : *intermissa*, *lamarckii*, *sahariensis* et *syrriaca*.

— deuxièmement, l'affinité perçue sur les plans factoriels entre les souches italiennes et carnolienne se confirme sur le dendrogramme, (fig. 7). La souche carnolienne est classée tout à fait comme une souche italienne typique.

Analyse 3

Cette analyse dont les caractéristiques (données et variables) sont indiquées au tableau 4 sert essentiellement d'intermédiaire entre la première et la quatrième analyse. Ses résultats (non représentés) sont très voisins de ceux fournis par l'analyse 1. Il apparaît donc que la perte d'information imputable à l'élimination des 8 dernières variables est négligeable.

FIGURE 7

FIG. 7. — Analyse 2 : dendrogramme

c = caucasica
 k = carniva
 l = ligustica
 m = mellifica
 C = consanguin
 P = Provence

ABB. 7. — Analyse 2 : Dendrogramm.

FIG. 8. — Analyse 4 : Projection des moyennes de souches sur le plan factoriel 1-2 (Notations A).

ABB. 8. — Analyse 4 : Projektion der Mittelwerte der Stämme auf die Ebene der Faktoren 1-2 (Erklärung A).

Analyse 4

L'exclusion des hybrides par rapport à l'analyse précédente améliore sensiblement la clarté des résultats. (fig. 8, 9 et 10). Ainsi le deuxième axe discriminant (fig. 8) isole parfaitement *Apis mellifica mellifica* des autres races de couleur noire. Ces dernières sont d'ailleurs très bien discriminées par la troisième composante principale (fig. 9). L'allure du dendrogramme (fig. 10) est totalement nouvelle. Les souches sont séparées en deux blocs suivant leur couleur. La distance ultramétrique entre ces deux blocs est très élevée.

Remarquons que la règle taxonomique proposée lors du commentaire de la première analyse peut être appliquée ici, sans qu'aucune exception ne vienne l'infirmier : deux souches de la même race sont à une distance ultramétrique inférieure à 30 et deux souches de races différentes sont à plus de 30 unités l'une de l'autre.

FIG. 9. — Analyse 4 : Projection des moyennes de souches sur le plan factoriel 1-3 (Notations A).

ABB. 9. — Analyse 4 : Projektion der Mittelwerte der Stämme auf die Ebene der Faktoren 1-3 (Erklärung A).

Analyse 5

Bien que mettant en œuvre un programme différent, rappelons que cette analyse est très semblable à la précédente à cela près :

- qu'elle n'effectue pas de classification,
- qu'elle projette sur les plans factoriels les observations et non les barycentres des populations.

Elle permet ainsi la comparaison de la variabilité interne des populations et de la variabilité entre populations.

À l'intérieur d'une même race, certaines populations ont une variabilité importante, du même ordre que celle de la race tout entière (fig. 11 et 12). C'est le cas, par exemple, de la souche italienne 807 (notée ϕ) (fig. 12).

Une des colonies de la souche 818 (sahariensis-notée $\square$) se détache des autres suivant la troisième composante (fig. 12).

En règle générale, cependant, et bien que la dispersion des colonies d'une souche soit importante, la discrimination entre colonies de races différentes

FIG. 10. — Analyse 4 : dendrogramme.

ABB. 10. — Analyse 4 : Dendrogramm.

FIG. 11. — Analyse 5 : projection des colonies sur le plan factoriel 1-2 (Notations A).

Note : Le cercle au centre duquel se trouve le signe + représente une zone du plan où il n'y a que des colonies *mellifica* dont la forte densité ne permettait pas une lecture claire.

Sauf pour les colonies de race *mellifica*, quand une race est représentée par plusieurs souches, un signe distinctif pour chaque souche est indiqué à l'intérieur des marques raciales.

ABB. 11. — Analyse 5 : Projection der Völker auf die Ebene der Faktoren 1-2 (Erklärung A).

Anmerkung : Der Kreis, in dessen Zentrum sich das Zeichen + findet, zeigt eine Zone an, wo sich die Völker von *Mellifica* befinden, deren große Dichte keine klare Auflösung gestattet.

Abgesehen von den Völkern der Rasse *Mellifica*, wird für jede Rasse, die durch mehrere Stämme repräsentiert wird, ein Unterscheidungszeichen für jeden Stamm innerhalb der Rassenmarken gegeben.

FIG. 12. — Analyse 5 : projection des colonies sur le plan factoriel 1-3 (Notations A).
Note : voir « note » figure 11.

ABB. 12. — Analyse 5 : Projektion der Völker auf die Ebene der Faktoren 1-3 (Erklärung A).
Anmerkung : siehe Abbildung 11.

s'opère sans difficulté à partir des trois premiers axes discriminants. D'autre part, la grande dispersion interne des souches permet de justifier l'emploi d'un nombre restreint de souches pour représenter certaines races géographiques.

2. — Classification d'écotypes d'*Apis mellifica mellifica*

Dès l'analyse 1, nous remarquons que la consanguinité de certaines souches semblait leur conférer des caractéristiques différentes par rapport aux autres souches de même origine. Aussi avons-nous, cette fois aussi, séparé l'ensemble des souches d'*Apis mellifica mellifica* en deux lots selon la présence ou l'absence de consanguinité dans les colonies. Cette distinction nous a permis d'effectuer, ici encore, diverses analyses (tableau 6).

TABL. 6. — Caractéristiques des analyses effectuées pour la classification des écotypes d'*Apis mellifica mellifica*
TAB. 6. — Charakteristika der Analysen, die zur Klassifizierung der Ökotypen von *Apis mellifica mellifica* durchgeführt wurden

Analyse	Programme	Variables	Populations	Figures Abbildungen
6	UNFALT	$X_i, i \in [1, 14]$	non consanguines + consang.	13, 14, 15, 16
7	UNFALT	$X_i, i \in [1, 6]$	non consanguines + consang. Nicht-Inzucht + Inzucht	17, 18
8	UNFALT	$X_i, i \in [1, 6]$	non consanguines	19, 20, 21
9	DIGRA	$X_i, i \in [1, 6]$	non consanguines Nicht-Inzucht	22, 23

Analyse 6

La première composante absorbant 42,4 % de la variabilité totale oppose surtout les populations de Provence aux souches des Landes et de l'Essonne (fig. 13 et 14). A mi-chemin, sont situées les souches bretonne et cévenole. Cette composante fait particulièrement intervenir la longueur de la langue et la valeur de l'index cubital (tableau 7). Le principal intérêt de la seconde composante dont l'interprétation en fonction des variables de départ est complexe, est de permettre la discrimination entre les écotypes Essonne et Landes (fig. 13 et 15).

La troisième composante (fig. 14 et 15) met particulièrement en évidence le phénomène déjà évoqué et perceptible sur les deux premiers axes : alors que les souches provençales sont très bien groupées au niveau central de cet axe Z_3 , les souches provençales consanguines sont rejetées aux deux extrémités. Deux composantes du troisième vecteur propre sont prépondérantes : elles

correspondent au A de l'index cubital et à la pilosité (tableau 7). La consultation des moyennes de souches pour la variable « longueur de A » montre que les souches provençales consanguines occupent les deux extrémités de la distribution. En croisant des individus apparentés, on a provoqué, sans le savoir, une sélection disruptive au sein de l'écotype provençal.

FIG. 13. — *Analyse 6 : projection des moyennes de souches sur le plan factoriel 1-2. (Notations B).*

ABB. 13. — *Analyse 6 : Projektion der Mittelwerte der Stämme auf die Ebene der Faktoren 1-2. (Erklärung B).*

Sur le dendrogramme, (fig. 16) toutes les souches « Provence » non consanguines sont groupées en un rameau dont la base correspond à une distance de 6,65. Les souches de l'Essonne sont assez éloignées l'une de l'autre. Pour les autres écotypes, contentons-nous de remarquer qu'aucune distance entre écotypes différents n'est inférieure à 6,65.

Au terme de cette analyse, il semble donc possible de caractériser morphologiquement des écotypes, définis par ailleurs sur des critères physiologiques et éthologiques.

Analyse 7

Si l'on inverse les signes des deux premières composantes, les premiers plans factoriels (Z_1 - Z_2) de cette analyse (fig. 17) et de l'analyse précédente (6)

(fig. 13) fournissent des résultats extrêmement voisins. Donc, encore une fois, l'information apportée par les huit dernières variables est négligeable pour nos analyses.

FIG. 14. — Analyse 6 : projection des moyennes de souches sur le plan factoriel 1-3. (Notations B).

ABB. 14. — Analyse 6 : Projektion der Mittelwerte der Stämme auf die Ebene der Faktoren 1-3. (Erklärung B).

Dans le cas présent, l'explication des composantes en fonction des variables de départ est plus aisée :

$$\begin{aligned} Z_1 &\simeq \text{« langue »} \\ Z_2 &\simeq \text{« tomentum »}, \\ Z_3 &\simeq \text{« pilosité »} + A \end{aligned}$$

Les positions des souches sur le troisième axe sont identiques pour les 2 analyses (fig. 14 et 18). Cela n'est pas étonnant puisque cette composante possède des coordonnées voisines dans les deux analyses.

Analyse 8

Le retrait des souches consanguines améliore sensiblement la discrimination des écotypes (fig. 19 et 20). Le premier axe place d'un côté les souches proven-

çales et de l'autre les écotypes restants. Le deuxième axe (pilosité) isole la souche landaise (fig. 19). Le troisième axe (B) sépare très fortement la souche bretonne de la souche cévenole (fig. 20). Au total seuls les écotypes Essonne et Bretagne ne sont pas parfaitement discriminés.

FIG. 15. — Analyse 6 : projection des moyennes de souches sur le plan factoriel 2-3. (Notations B).

ABB. 15. — Analyse 6 : Projektion der Mittelwerte der Stämme auf die Ebene der Faktoren 2-3. (Erklärung B).

Sur le dendrogramme (fig. 21) on note que les 2 souches de l'Essonne sont aussi éloignées entre elles que chacune d'elle avec les écotypes Bretagne et Cévennes. A cette exception près, la distance entre 2 souches du même écotyle est bien inférieure à la distance entre 2 écotypes différents.

Analyse 9

Dans les plans factoriels, Z_1 - Z_2 (fig. 22) et Z_3 - Z_2 (fig. 23) la projection des individus-colonies ne fait plus apparaître des taches circonscrites séparées par des vides mais une couverture plus ou moins homogène. Cependant, il n'est pas impossible de définir des frontières valables pour la majorité sinon la totalité des colonies d'un écotyle. Ainsi dans le plan factoriel 1-2, (fig. 22) il est possible d'isoler respectivement la totalité des colonies provençales, la totalité des

TABL. 7. — *Composantes des trois premiers vecteurs propres de l'analyse 6 en fonction des variables de départ (réduites)*TAB. 7. — *Komponenten der drei ersten Vektoren von Analyse 6 in Funktion der (reduzierten) Ausgangsvariablen*

Variables de départ Ausgangsvariable	Vecteur propre Vektor	Vecteur propre Vektor	Vecteur propre Vektor
	1 42,4 % *	2 23,7 % *	3 10,5 % *
X ₁ (« couleur ») Farbe	0,3947	— 0,5706	— 0,2601
X ₂ (« pilosité ») Überhaar	0,2042	0,4902	0,6279
X ₃ (« tomentum ») Filzbinde	0,3284	— 0,8323	0,5484
X ₄ (« langue ») Rüssel	— 1,0320	— 0,3104	0,0520
X ₅ (A)	0,6809	0,5898	0,8569
X ₆ (B)	— 0,5214	0,1002	0,0289
X ₇ (A/B = index cubital)	— 0,9661	— 0,5516	— 0,4085
Cubitalindex			
X ₈ (écart-type « couleur »)	— 0,1080	0,7294	0,2761
Streuung « Farbe »			
X ₉ (écart-type « pilosité »)	— 0,0347	— 0,0533	— 0,1518
Streuung « Überhaar »			
X ₁₀ (écart-type « tomentum »)	0,0677	0,3393	— 0,0395
Streuung « Filzbinde »			
X ₁₁ (écart-type « langue »)	— 0,0519	— 0,0174	0,0794
Streuung « Rüssel »			
X ₁₂ (écart-type A)	0,0142	— 0,1080	0,2034
Streuung			
X ₁₃ (écart-type B)	— 0,0380	— 0,0804	— 0,0039
Streuung			
X ₁₄ (écart-type A/B)	0,1632	0,1199	0,1625
Streuung			

* Pourcentage de la variabilité totale
Prozentsatz der Gesamtvariabilität

FIG. 16. — Analyse 6 : dendrogramme.

ABB. 16. — Analyse 6 : Dendrogramm.

FIG. 17. — *Analyse 7 : projection des moyennes de souches sur le plan factoriel 1-2. (Notations B).*ABB. 17. — *Analyse 7 : Projektion der Mittelwerte der Stämme auf die Ebene der Faktoren 1-2. (Erklärung B).* FIG. 18. — *Analyse 7 : projection des moyennes de souches sur le plan factoriel 1-3. (Notations B).*ABB. 18. — *Analyse 7 : Projektion der Mittelwerte der Stämme auf die Ebene der Faktoren 1-3. (Erklärung B).*

FIG. 19. — *Analyse 8 : projection des moyennes de souches sur le plan factoriel 1-2. (Notations B).*

ABB. 19. — *Analyse 8 : Projektion der Mittelwerte der Stämme auf die Ebene der Faktoren 1-2. (Erklärung B).*

FIG. 20. — *Analyse 8 : projection des moyennes de souches sur le plan factoriel 1-3. (Notations B).*

ABB. 20. — *Analyse 8 : Projektion der Mittelwerte der Stämme auf die Ebene der Faktoren 1-3. (Erklärung B).*

FIG. 21. — Analyse 8 : dendrogramme.

ABB. 21. — Analyse 8 : Dendrogramm.

FIG. 22. — *Analyse 9 : projection des colonies sur le plan factoriel 1-2. (Notations B).*ABB. 22. — *Analyse 9 : Projektion der Mittelwerte der Stämme auf die Ebene der Faktoren 1-2. (Erklärung B).* FIG. 23. — *Analyse 9 : projection des colonies sur le plan factoriel 2-3. (Notations B).
(L'écotype Provence n'est pas représenté)*ABB. 23. — *Analyse 9 : Projektion der Mittelwerte der Stämme auf die Ebene der Faktoren 2-3. (Erklärung B).
(Der Ökotyp Provence ist nicht repräsentiert).*

colonies landaises et la majorité (80 %) des colonies de l'Essonne. La troisième composante sépare assez bien les écotypes Bretagne et Cévennes. Sur le plan factoriel 2-3 (fig. 23), on n'a pas représenté les colonies provençales pour lesquelles ce plan n'apporte pas de discrimination supplémentaire et dont la suppression clarifie hautement la lecture.

Ainsi, malgré une importante variabilité à l'intérieur de chaque souche, les analyses que nous avons réalisées permettent une bonne discrimination des colonies suivant leur appartenance à divers écotypes de l'abeille française.

Il apparaît donc possible de déterminer l'origine écotypique d'une colonie de race *mellifica* à partir de données uniquement morphologiques. C'est un tel type de problème que nous allons aborder à présent.

B. — Classement de colonies par rapport à des populations de référence

Pour opérer ce classement, nous avons procédé de la manière suivante : un échantillon de 24 souches a été choisi parmi les races et les écotypes à notre disposition, en vue de constituer une grille de base. Une analyse discriminante a été appliquée à ces 24 populations afin d'obtenir les coordonnées de chaque barycentre de population dans l'espace canonique et donc la matrice des distances généralisées pour tous les couples de souches.

Alors, par un programme adéquat, chaque colonie à classer est située dans l'espace canonique et sa distance avec toutes les souches de référence est calculée. La sortie du programme mentionne le nom, le rang et la distance respectifs des 3 souches les plus « proches » de la colonie à classer (tableau 8).

TABL. 8. — *Exemple de classement d'une colonie par rapport à des populations de référence (tiré des résultats du programme)*

TAB. 8. — *Beispiel für die Einordnung eines Volkes in Bezug auf schon klassifizierte Populationen (Auszug aus den Resultaten des Programmes)*

Individu : 714 312		
Individuum		
Population	Rang	Distance
705	1	27,141
706	2	33,753
713	3	35,227

La colonie à classer porte le n° 312 et appartient à la souche 714. Parmi les souches de référence, les trois souches dont cette colonie se rapproche le plus sont dans l'ordre la 705 (Landes), la 706 (Essonne) et la 713 (Cévennes).

Pour tester la valeur de ce classement, nous avons appliqué la méthode à un certain nombre de colonies d'origine connue. Ainsi dans l'exemple choisi, le classement se révèle satisfaisant puisque la souche 714 est d'origine landaise.

Toutefois, il faut reconnaître qu'il n'en est pas toujours ainsi. 156 colonies ont été classées. Les résultats au niveau de l'établissement de la race d'origine sont indiqués au tableau 9.

TABL. 9. — *Résultats obtenus pour l'établissement de la race géographique d'origine*

TAB. 9. — *Resultate hinsichtlich der Feststellung der Ursprungsrasse*

Résultat du classement Resultat d. Klassifizierung	Nombre de colonies Völkerzahl	Pourcentage Prozent
Race établie sans erreur Richtige Einordnung	147	94,2
Race erronée Falsche Einordnung	9	5,8

Les résultats sont presque aussi bons en ce qui concerne les écotypes d'*Apis mellifica mellifica* (104 colonies classées) tableau 10.

Au total ce procédé de classement, qui ne représente qu'un premier essai, est loin d'être totalement négatif puisque le taux d'erreur n'excède pas 10 % sur plus de cent essais.

TABL. 10. — *Résultats obtenus pour l'établissement de l'écotype d'origine d'Apis mellifica mellifica*

TAB. 10. — *Resultate hinsichtlich der Einordnung in einen Ökotyp der Rasse A. m. mellifica*

Résultat du classement Ergebnis d. Einordnung	Nombre de colonies Völkerzahl	Pourcentage Prozent
Écotype établi sans erreur Richtige Einordnung	94	90,4
Écotype erronée Falsche Einordnung	10	9,6

V. — DISCUSSION

A. — Résultats

Les résultats de nos analyses, exposés au chapitre précédent appellent certains commentaires. Mais avant ceux-ci, précisons que parmi tous ces

résultats, certains n'ont évidemment qu'une valeur relative conditionnée par la nature de notre échantillon. Par exemple, les projections sur les plans discriminants de même que les dendrogrammes auraient été différents si l'échantillon avait compris un grand nombre de souches de race *syriaca* et très peu de race *mellifica*, ceci pour des raisons exposées au cours de la discussion. Néanmoins, la discrimination et la classification auraient été, très vraisemblablement, tout aussi bonnes. Ceci posé, revenons à nos propres résultats.

a) Considérons, tout d'abord, les contributions des variables dans l'élaboration des fonctions discriminantes. Dans la discrimination des races, la « couleur » est le caractère qui vient en premier. A sa suite, la « pilosité », le « tomentum » et la « langue » représentent la majeure partie des trois premiers axes discriminants. La part de l'index cubital et de ses composantes y est extrêmement réduite. Il ne faudrait pas en déduire que son pouvoir discriminant entre races est nul et que son emploi n'offre aucun intérêt, mais plutôt qu'il n'apporte pas une information supplémentaire de grande valeur dès lors que l'on dispose déjà des quatre caractères cités. Cela tient principalement aux liaisons importantes de chacune de ces variables avec A et B (Tableau 11).

TABL. 11. — Coefficient de corrélation linéaire calculé sur les moyennes de souches
TAB. 11. — Linearer Korrelationskoeffizient errechnet aus den Mittelwerten der Stämme

Variables Variable	Estimation Schätzung	Intervalle de confiance au niveau 95 % Vertrauensbereich (95 %)	
		limite inférieure Untere Grenze	limite supérieure Obere Grenze
« Couleur », A Farbe.....	0,61	0,397	0,762
« Couleur », B Ueberhaar.....	— 0,63	— 0,774	— 0,422
« Pilosité », A Tilzbinde.....	— 0,65	— 0,788	— 0,450
« Pilosité », B Rüssel.....	0,79	0,653	0,876
« Tomentum », A.....	0,56	0,330	0,728
« Tomentum », B.....	— 0,41	— 0,620	— 0,140
« Langue », A.....	0,31	0,031	0,544
« Langue », B.....	— 0,27	— 0,512	0,013

L'important pouvoir discriminant de la « couleur » s'explique en partie par les deux faits suivants :

— une race pure est très homogène par rapport à ce critère, ou, si l'on préfère, la variabilité intra-race est très inférieure à la variabilité inter-race (la même qualité pour les souches est la première exigée de la part des fonctions discriminantes).

— la répartition de cette variable chez les diverses races étudiées est typiquement bimodale et aucune race pure ne présente une coloration intermédiaire.

Pour les écotypes d'*Apis mellifica mellifica*, tous de couleur noire, la variable de départ la plus discriminante et dont la contribution est prépondérante dans la première fonction discriminante est toujours la longueur de la langue; (viennent ensuite « pilosité », « tomentum » et index cubital).

Les Provençales se distinguent de toutes les autres abeilles françaises étudiées par leur langue plus longue. L'écotype Landes se distingue nettement des autres par sa pilosité plus courte. L'originalité (moins évidente d'après nos analyses) des autres écotypes ne semble pas s'établir en fonction d'un seul caractère morphologique mais d'une combinaison adéquate de l'ensemble de caractères (la recherche des meilleures combinaisons ayant été justement le but de ces analyses).

Que ce soit dans les classifications de races ou bien d'écotypes, l'usage des sept variables « écart-type » s'est avéré à peu près inutile puisque leur élimination a fourni des résultats très comparables aux résultats initiaux. Plusieurs raisons peuvent être avancées :

— la variabilité des caractères mesurés à l'intérieur d'une colonie peut être indépendante de son origine raciale ou écotypique.

— la précision dans l'estimation de l'écart-type peut être tout-à-fait insuffisante et la fluctuation due à l'échantillonnage risque alors de masquer la distribution réelle de cette variable parmi les colonies étudiées.

b) Nous avons constaté que les hybrides occupaient dans les plans factoriels des positions intermédiaires entre les races dont ils sont issus (fig. 2, 3 et 4). Cela signifie que l'ensemble des caractères mesurés est gouverné par des gènes dont les effets de dominance sont négligeables par rapport aux effets additifs. On peut donc en déduire une forte héritabilité de ces caractères morphologiques (cf. ROBERTS 1961). C'est d'ailleurs une des qualités primordiales des caractères intéressants en biométrie taxinomique. Cette dernière, en effet, étudie des caractères quantitatifs, donc à déterminisme polygénique chez des populations qui, à la suite de phénomènes de sélection ou de dérive génétique, se sont différenciées progressivement. La sélection n'a pu s'opérer efficacement que si les effets additifs des gènes intervenant dans chacun des caractères étaient prépondérants.

Puisque les hybrides ont des caractéristiques intermédiaires par rapport à celles de leurs parents, il devient possible de constituer une grille de base à partir des races pures uniquement et de déterminer à partir de celle-ci, la nature hybride de colonies inconnues.

c) La comparaison des distances généralisées entre souches permet d'établir un parallèle entre ces distances et l'éloignement géographique des écotypes ou des races (en tenant compte des barrières naturelles). La figure 24 situe l'ensemble des échantillons étudiés et indique pour chacun d'eux la distance

généralisée à l'écotype Provence, calculée à partir de l'analyse 2 (c'est-à-dire sans la « couleur »).

FIG. 24. — Distances généralisées calculées à partir de l'analyse 2 entre les principales races d'abeilles étudiées.
 ABB. 24. — Generalisierte Distanzen, berechnet aus der Analyse 2, zwischen den wichtigsten der untersuchten Rassen.

Bergketten über 1 000 m.

Toutefois, il faut être prudent si l'on veut établir une corrélation étroite entre ces distances mesurant une ressemblance morphologique et d'éventuelles liaisons phylétiques entre unités taxinomiques. De telles corrélations peuvent exister, mais elles ne sont pas obligatoires. Les résultats différents obtenus en supprimant le caractère « couleur » posent en effet la question de la valeur des critères morphologiques choisis par rapport à la finalité de l'étude entreprise. Nous nous sommes principalement intéressés à la discrimination des races d'abeilles sans souci de mettre en rapport des distances morphologiques avec des liaisons phylétiques entre populations. De par son grand pouvoir discriminant, la « couleur » nous a paru difficile à négliger dans cette étude. Mais il est certain que dans une recherche sur l'appareillement entre races, et dans la mesure où la « couleur » est considérée comme secondaire dans la différenciation de l'abeille, on peut être amené à ne pas en tenir compte, à moins de la définir d'une autre façon en tenant compte, par exemple, de la composition chimique ou de l'analyse spectrale des pigments cuticulaires.

Sa suppression dans notre deuxième analyse montre la très grande affinité entre les races *carnica* et *ligustica*. Ce résultat confirme une étude de RUTNER (1973) portant sur 38 caractères mesurés et qui établit une distinction entre une chaîne de races *sahariensis- intermissa- iberica- mellifica* et un autre groupe *carnica- ligustica*.

d) Pour certains caractères mesurés, (A pour l'écotype Provence) les souches non consanguines d'un écotype sont parfaitement groupées, tandis que s'écartent très nettement, et dans les deux directions, les souches à fort taux de consanguinité (fig. 14). Cette personnalisation des consanguins n'est certes pas surprenante. La consanguinité peut agir par deux voies majeures;

— 1) Par une réduction de la variabilité des caractères due à l'homozygote, qui s'exprimerait donc par des écart-types diminués.

— 2) Et par une différenciation des caractères morphologiques par sélection, puisqu'une partie, seulement, des gènes présents dans la population de départ participe à la constitution des génômes des souches consanguines.

Le premier mode d'action ne ressort pas dans nos analyses puisque :

— les résultats sont identiques si l'on élimine les écart-types (i.d. la contribution des écart-types dans les premiers axes discriminants est négligeable),

— la personnalisation des consanguins a lieu dans les deux directions de l'axe discriminant.

Ceci peut se comprendre si la précision dans l'estimation de ces écart-types est insuffisante.

Par contre, certains caractères se sont très nettement différenciés comme le A de l'index cubital pour les trois souches consanguines de l'écotype Provence. Ce caractère a subi une sélection divergente involontaire et il est curieux que sur trois souches, toutes aient subi une différenciation de ce caractère. Si ce résultat se confirmait, nous serions en présence d'un phénomène d'homéostasie maintenue par une sélection normalisante. A un tout autre niveau, puisqu'il s'agissait de caractères de production (production de miel et production de couvain) chez des colonies hybrides, l'homéostasie a déjà été mise en évidence chez l'abeille par FRESNAYE et al (1974).

e) Les deux souches de l'écotype Essonne n'indiquent pas une bonne homogénéité de celui-ci. Il faut noter qu'il est difficile de trouver des colonies de race pure dans cette région où des importations massives de diverses races étrangères ont été pratiquées depuis de nombreuses années. Par ailleurs, nous n'avons pu retrouver la discrimination de l'abeille de Bretagne signalée par LOUIS et LEFEVRE (1971). Il faut préciser que les colonies de notre étude proviennent de la région de Rennes qui serait, d'après nos résultats, plus proche, au point de vue abeille, du bassin Parisien, que de la région péninsulaire de Bretagne d'où étaient issus les échantillons de ces auteurs.

Bien que nos méthodes souffrent encore de nombreuses critiques, elles ont permis une discrimination précise et sûre et une classification automatique de nombreuses races d'abeilles. De plus, elles ont mis en évidence une différenciation écotypique de la race *mellifica* à partir de données morphologiques. Néanmoins, quelles solutions peuvent être envisagées pour répondre à ces critiques et améliorer la qualité de nos résultats ?

B. — Méthodes

a) Les données de base à partir desquelles ont été effectuées les analyses mathématiques méritent d'être discutées. A l'origine, ces données, concernant l'abeille locale, n'avaient pour but que de s'assurer de la pureté de la race des colonies testées. Pour ne pas abandonner ces très nombreuses valeurs, il a été décidé de conserver le même protocole de mesures pour les autres races et écotypes. Chaque colonie fut caractérisée par un certain nombre de variables dont certaines étaient des moyennes et les autres des écart-types, l'ensemble estimé à partir d'un nombre restreint de mesures. Pour un nombre équivalent de mesures, mais en transcrivant les résultats abeille par abeille, il est possible alors de considérer la colonie comme une population dans l'analyse discriminante et non comme un individu (qui serait ici l'abeille). Ce simple changement procure plusieurs avantages :

- la population n'est plus un regroupement arbitraire (une « souche ») mais prend une signification biologique (une colonie),

- la finesse de l'analyse est accrue par la connaissance des covariances entre variables à l'intérieur de chaque colonie (et non pas seulement de leur variance),

- l'analyse peut s'effectuer sur un nombre restreint de colonies et chacune d'elles est représentée comme moyenne de population,

- il est très facile d'obtenir des populations de même effectif en fixant le nombre d'abeilles mesurées par colonie.

Considérer une colonie comme un simple individu conduit à une perte d'information regrettable. Les ouvrières représentent par leurs gènes parentels, une partie de la population des ruches de la région : en probabilité, l'héritage paternel est identique pour toutes les filles des reines s'étant accouplées dans le même lieu de rassemblement de mâles.

b) En ce qui concerne les analyses mathématiques, la représentation très inégale des différentes unités taxonomiques a certainement influencé les résultats. Ceci est très net, par exemple dans la classification des écotypes : la première composante sépare d'un côté les provençales et de l'autre l'ensemble des autres écotypes. Il est à peu près sûr qu'il en aurait été tout autre-

ment s'il n'y avait eu qu'une ou deux populations de Provence. D'autre part, l'étalement de cet écotype aurait été bien inférieur.

Il faudrait donc veiller à diminuer cet effet de « poids » en égalisant les effectifs des populations de diverses origines.

c) Ainsi que nous l'avions signalé au début, des effets de chaînes peuvent s'introduire lors du passage métrique-ultramétrique. De tels effets sont clairement illustrés par la comparaison des dendrogrammes avec et sans hybrides. Les hybrides, de par leurs valeurs intermédiaires, « rapprochent » leurs races parentes. Un exemple simplifié permet d'en comprendre le mécanisme. Soient deux races A et B distantes de 100. Leur hybride (AB) est à la distance 45 de A et 65 de B. L'algorithme rend la distance la plus longue, égale à la distance intermédiaire. Les nouvelles distances ultramétriques sont donc :

$$\begin{array}{lcl} A & \longleftrightarrow & (AB) : 45 \\ B & \longleftrightarrow & (AB) : 65 \\ A & \longleftrightarrow & B : 65 \end{array}$$

Des dendrogrammes plus clairs sont donc obtenus en supprimant les intermédiaires quand cela est justifié.

d) L'essai de classement automatique que nous avons tenté peut être amélioré sur plus d'un point.

Tout d'abord, il serait possible d'envisager deux niveaux successifs (ou plus) dans le classement : un premier niveau serait la race et un second l'écotype. Les « meilleures » distances ne sont pas les mêmes dans les deux cas et leur emploi successif augmenterait la précision et la sûreté du diagnostic.

Ensuite, il serait plus juste de calculer les distances à partir des points centraux des races (respectivement des écotypes), et non de points souches réels et de déterminer un diamètre limite autour de ces centres pour définir le domaine de « pureté » de la race (de l'écotype). Enfin, la détermination d'hybrides récents nécessite de nouvelles études portant sur un nombre accru d'hybrides connus afin de circonscrire au mieux leurs domaines respectifs.

e) Parmi l'échantillonnage des méthodes de classification proposées au chapitre III, une seule a été utilisée. Il serait bon d'apprécier les qualités d'autres types d'analyses. Par exemple, il serait possible de comparer nos résultats de classification avec ceux que donnerait la méthode des nuées dynamiques. En outre, cette dernière précise les éléments les plus « typiques » de chaque groupe.

Pour étudier les liaisons phylétiques entre races, peut être pourrait-on adjoindre aux dendrogrammes des « arbres de longueur minimum ». Il s'agit de graphes reliant tous les points (ici les souches ou les colonies) et tels que :

- il n'y ait aucune boucle fermée,
 — leur longueur soit minimum.

Ces arbres pourraient mettre en évidence des chaînes de races comme l'a fait RUTTNER (1973). D'éventuelles ramifications illustreraient les diversifications de certaines populations à partir de groupes originels appartenant à la chaîne principale.

Reçu pour publication en mars 1975.

Eingegangen in März 1975.

REMERCIEMENTS

Nous adressons nos plus vifs remerciements à Mlle M. A. VECCHI de l'Institut National d'Apiculture (Italie); M. le Professeur F. RUTTNER Directeur de l'Institut de recherches apicoles d'Oberursel (Allemagne Fédérale), M. le Professeur BILASH Directeur de l'Institut de Recherches apicoles de Rybnoe (U.R.S.S.), M. BUYAT de la Station de Recherches apicoles de El Koudia (Maroc), M. BASBOUS du Ministère de l'Agriculture (Liban), ainsi qu'aux apiculteurs français et étrangers qui ont contribué à la réalisation de ce travail par l'envoi d'échantillons d'abeilles.

ZUSAMMENFASSUNG

Ausgehend von einer früheren Arbeit (Tomassone u. Fresnaye 1972) hat diese Untersuchung unter Auswertung biometrischer Daten folgende Zielsetzung :

1. Versuch einer Unterscheidung von 8 geographischen Rassen von *Apis mellifica* : *caucasica*, *mellifica*, *ligustica*, *carnica intermissa*, *sahariensis*, *lamarckii* und *syriaca*; von 3 Rassenhybriden : *caucasica* $\times$ *ligustica*, (*ligustica* $\times$ *caucasica*) $\times$ *mellifica*, (*mellifica* $\times$ *caucasica*) $\times$ *mellifica*; und schließlich von 5 Ökotypen von *Apis mellifica* aus Frankreich : Provence, Landes, Essonne, Bretagne und Cervennen.

2. Aufstellung einer hierarchischen Klassifikation dieser verschiedenen Populationen.

3. Versuch einer Klassifizierung von Völkern unbekannter Herkunft entsprechend den Bezugspopulationen der untersuchten Rassen und Ökotypen.

Es wurden folgende Körpermerkmale benutzt : *Farbe* (Breite des gelben Ringes auf der zweiten Rückenschuppe des Hinterleibes), *Überhaar* (Haarlänge auf der fünften Rückenschuppe), *Filzbinden* (Filzbindenbreite auf der vierten Rückenschuppe des Hinterleibes), *Rüssellänge* und die beiden Teilstrecken (A und B) des *Cubitalindex*.

Ein Volk bildet eine « Beobachtung », der 6 bis 14 Variable zugeordnet werden (je nach Art der Analyse) : Mittelwerte und Standardabweichungen von sechs morphologischen Merkmalen und des Cubital-Index; der letztere (bzw. seine Teilstrecken) wurde an Proben von je 30 Bienen gemessen, die übrigen Merkmale an Proben von 10 Bienen. Die Völker werden zu Stämmen (« Populationen ») gruppiert.

Mit Hilfe eines Computers wurden drei verschiedene statistische Analysen durchgeführt :

Die Diskriminanzanalyse (= Analyse mit kanonischen Variablen) liefert die Diskriminanzfunktionen, d. h. lineare Kombinationen der Ausgangsvariablen, welche die Variabilität zwischen den Populationen gegenüber der Variabilität innerhalb der Populationen maximiert. Ihre Resultate können auf den ersten Diskriminanzebenen dargestellt werden.

Die hierarchische Klassifikation arbeitet mit dem Algorithmus von Roux, der die « metrischen » Distanzen zwischen den Populationen im kanonischen Raum in ihre « ultrametrischen Distanzen unterhalb der Maxima » (« distances métriques inférieures maxima ») transformiert. Sie führt zur Konstruktion von Dendrogrammen.

Die Einordnung eines Volkes unbekannter Herkunft erfolgt mit Hilfe eines Spezialprogrammes, das dieses Volk in den kanonischen Raum einer Gruppe von Populationen bekannter Herkunft einordnet, und das eine Liste der drei diesem Volke am engsten benachbarten Bezugspopulationen ausstellt.

Durch Anwendung dieser Methode an verschiedenen Kombinationen von Variablen und Populationen konnten folgende Schlußfolgerungen gezogen werden :

— Die Trennung der geographischen Rassen erfolgt in zufriedenstellender Weise; dabei gelangen die Rassenhybriden in eine Zwischenposition zwischen den Ausgangsrassen.

— Die Klassifizierung der Rassen gelingt noch besser, wenn man die Hybriden ausscheidet.

— Wenn man das Merkmal « Farbe » wegläßt — es hat wahrscheinlich nur sekundäre Bedeutung bei der Differenzierung der Bienenrassen — so erscheinen zwei große Gruppen : die « europäischen » Rassen (*mellifica*, *ligustica*, *carnica* und *caucasica*) und auf der anderen Seite die « afro-asiatischen » Rassen (*intermissa*, *lamarckii*, *sahariensis* und *syriaca*) ; es erweist sich dann ferner als unmöglich, zwischen den Stämmen der Carnica und der Ligustica zu unterscheiden.

— Es hat sich herausgestellt, daß die untersuchten Ökotypen aus Frankreich morphologisch zu unterscheiden sind.

— Bei Inzucht ist es in den meisten Fällen möglich, die ingezüchtete Linie von nicht ingezüchteten Völkern desselben Ökotypus klar zu unterscheiden.

— Unsere Methode der Klassifizierung funktioniert recht gut (bei mehr als 100 Versuchen ergab sich eine Irrtumshäufigkeit von weniger als 10 %).

Bei der Diskrimination der Rassen ist das Merkmal mit dem stärksten Einfluß auf die Abgrenzung die *Farbe*. Diese Feststellung ist nicht überraschend, wenn man berücksichtigt, daß die Unterschiede zwischen den Rassen sehr groß sind im Verhältnis zu den Unterschieden innerhalb der Rasse. Außerdem zeigt dieses Merkmal bei den hier untersuchten Rassen eine typisch bimodale Verteilung. Dieses große Gewicht des Merkmals « Farbe » hat in den Augen des an der Phylogenie der Bienen interessierten Evolutionisten eine recht fragwürdige Bedeutung, da man bedenken muß, daß ein « Gelb » bei verschiedenen Rassen nicht unbedingt ein Zeichen der Verwandtschaft ist, sondern, auf verschiedenen Genen beruhend, völlig getrennt entstanden sein kann. Die Wahl der morphologischen Merkmale ist sehr delikat und muß dem Zweck der Untersuchung genau entsprechen. Unser Hauptziel ist die *morphologische Aufgliederung* der Rassen und Ökotypen. Dazu ist es uns nötig erschienen, ein Kriterium der Färbung zu benutzen. Es ist jedoch auch eine Analyse ohne Benutzung der Farbe durchgeführt worden, welche die Resultate von RUTTNER (1973) bestätigt.

Die intermediäre Stellung der Hybriden zwischen den Ausgangsrassen wird durch die starke Heritabilität der gemessenen Merkmale verständlich, eine Eigenschaft, die man bei dem Großteil der wichtigen biometrischen Merkmale findet.

Die Differenzierung der Inzuchtlinien in den Diskriminanzebenen läßt sich in erster Linie durch die Selektion einiger weniger Eltern-Individuen aus der Ausgangspopulation erklären. Im Falle der Teilstrecke A des Cubitalindex läßt die Differenzierung von allen Inzuchtlinien an ein Phänomen der Homoeostase bei der nicht ingezüchteten Population denken.

Merkliche Fortschritte ließen sich von einer Modifizierung bei der Gewinnung der Meßwerte erwarten (Verwendung der Einzelbiene als Einheit der « Beobachtung » und das Volk als Einheit der « Population »).

Andererseits wäre es günstiger, den Effektivbestand der Populationen verschiedener

Herkunft zu egalisieren, um gewisse Effekte als Folge eines unterschiedlichen « Gewichtes » dieser Kategorien zu verringern.

Da durch den Algorithmus von ROUX Ketteneffekte eingeführt werden, ist es vorteilhaft, Zwischenformen (wie Hybriden) auszuschneiden, um klarere Dendrogramme zu erhalten (sofern dies gerechtfertigt ist).

Das Programm der automatischen Klassifizierung würde sicherlich noch bessere Resultate liefern, wenn man eine Klassifizierung in zwei (oder mehr) Niveaus vornähme : zunächst Rassen, dann Ökotypen.

Schließlich werden noch andere Methoden der Klassifizierung vorgeschlagen, so z. B. die Methode der « dynamischen Wolken » oder diejenigen des « Baumes der geringsten Länge ».

RÉFÉRENCES BIBLIOGRAPHIQUES

- DUPRAW E.-J., 1965, Non-linlean taxonomy and the systematics of honeybees. *System. Zool.*, **14** (1), 1-24.
- DUPRAW E.-J., 1965, The recognition and handling of honeybee specimens in non linlean taxonomy *J. Apic. Res.*, **4** (2), 71-84.
- FRESNAYE J., 1965, Étude biométrique de quelques caractères morphologiques de l'abeille noire française (*Apis mellifica mellifica*) *Ann. Abeille*, **8** (4), 271-283.
- FRESNAYE J., 1974, Biométrie de l'abeille. *Bulletin Technique Apicole O.P.I.D.A.* **1** (2-3), 61370 Sainte-Gauburge.
- FRESNAYE J., LAVIE P., BOESIGER E., 1974, La variabilité de la production du miel chez l'abeille de race noire (*Apis mellifica* L.) et chez quelques hybrides interraciaux. *Apidologie*, **5** (1), 1-20.
- GIAVARINI I., 1953, Ricerche sui caratteri razziali dell' *Apis mellifica ligustica* spinola. *Estr. Mem. Soc. Entomol. Ital.* **32**, p. 119-128.
- GOETZE G., 1930, Variabilitäts- und Züchtungsstudien an der Honigbiene mit Berücksichtigung des Langrüsseligkeit. *Arch. Bienenkunde.*, **11**, 185-279.
- GOETZE G., 1963, *Die Honigbiene in natürlicher und künstlicher Zuchtauslese*. Paul Parey Hamburg, 212 p.
- LABORATOIRE DE BIOMÉTRIE DU C.N.R.A., Bibliothèque de programmes.
- LOUIS J., LEFEVRE J., MORATILLE R., FRESNAYE J., 1968, Essai de discrimination de lignées consanguines d'abeilles domestiques (*Apis mellifica mellifica* L.) obtenues par insémination artificielle. *C. R. Acad. Sci. Paris*, 267, 526-528.
- LOUIS J., LEFEVRE J., 1971, Les races d'abeilles (*Apis mellifica* L.) I détermination par l'analyse canonique. *Biométrie-Praximétrie*, **XII**, 1-41.
- LOUVEAUX J., 1966, Les modalités de l'adaptation des abeilles (*Apis mellifica* L.) au milieu naturel. *Ann. Abeille*, 1966, **9** (4) 323-350.
- MYINT TIN, 1965, Comparison of some ratio estimators *J.A.S.A.*, **60**, 309, 294-307.
- ROBERTS W.-C., 1961, Heterosis in the honeybee as shown by morphological characters in inbred and hybrid bees. *Ann. Ent. Soc. Am.*, **54**, 878-882.
- ROUX M., 1968, *Un algorithme pour construire une hiérarchie particulière*. Thèse 3^e cycle, Paris.
- RUTTNER F., 1952, Die Aussenmerkmale der Carnica. Stammes Troiseck *Oster. Imker.*, **2** (4), 67-69.
- RUTTNER F., 1963, Die Zuchtauslese bei der Biene N.Ö. Imkerschule Wr. Neustadt, Walthergasse 6, 79 pages.
- RUTTNER F., 1968, *Les races d'abeilles. Traité de biologie de l'abeille*. Tome I, Masson édit. Paris.
- RUTTNER F., 1973, Die Bienenrassen des mediterranen Beckens. *Apidologie*, **4** (2), 181.
- RUTTNER F., MACKENSEN O., 1952, The genetics of the honeybee, *Bee World*, **33**, 53-62, 71-79.
- STATION DE BIOMÉTRIE DU C.N.R.A., Programme DIGRA.
- 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** (1), 49-65.