



ÉTUDE THÉORIQUE SUR LA SÉLECTION DU CARACTÈRE " PRODUCTION DE MIEL " CHEZ L'ABEILLE. I. Modèle génétique et statistique

Chevalet Cl., Cornuet J.-M.

► To cite this version:

Chevalet Cl., Cornuet J.-M.. ÉTUDE THÉORIQUE SUR LA SÉLECTION DU CARACTÈRE " PRODUCTION DE MIEL " CHEZ L'ABEILLE. I. Modèle génétique et statistique. Apidologie, 1982, 13 (1), pp.39-65. hal-00890561

HAL Id: hal-00890561

<https://hal.science/hal-00890561>

Submitted on 11 May 2020

HAL is a multi-disciplinary open access archive for the deposit and dissemination of scientific research documents, whether they are published or not. The documents may come from teaching and research institutions in France or abroad, or from public or private research centers.

L'archive ouverte pluridisciplinaire **HAL**, est destinée au dépôt et à la diffusion de documents scientifiques de niveau recherche, publiés ou non, émanant des établissements d'enseignement et de recherche français ou étrangers, des laboratoires publics ou privés.

ÉTUDE THÉORIQUE SUR LA SÉLECTION DU CARACTÈRE « PRODUCTION DE MIEL » CHEZ L'ABEILLE

I. Modèle génétique et statistique

CHEVALET Cl.

I.N.R.A., Laboratoire de Génétique cellulaire, 31320 Castanet Tolosan

CORNUET J.-M.

I.N.R.A., Station de Zoologie, 84140 Montfavet

RÉSUMÉ

Dans cette étude, on élabore un modèle de génétique quantitative pour représenter la performance collective d'une colonie. On suppose que le rendement en miel est la somme d'une contribution du génotype de la reine, et d'une contribution d'un génotype moyen des ouvrières. Cette approche permet de donner des interprétations précises aux différentes définitions possibles de l'hérabilité de la production de miel. On indique ensuite les formules du calcul d'un indice de sélection, selon deux schémas : la sélection de reines d'après les performances individuelles et familiales, en fécondation naturelle; et la sélection de reines pour la production de mâles améliorateurs, avec le recours à l'insémination artificielle.

INTRODUCTION

L'amélioration génétique de l'abeille fait partie des préoccupations de la profession et de la recherche apicole depuis plus d'un quart de siècle (ROBERTS et MACKENSEN, 1951). Des travaux de sélection et d'hybridation ont été entrepris dans plusieurs pays et deux symposiums internationaux ont déjà été consacrés à cette question (Lunz am See, 1972; Moscou, 1976). Des résultats positifs ont été obtenus. Les plus connus sont certainement les souches carnioliennes *Troiseck* et *Sklenar* (TROPPER, 1972) et les doubles hybrides américains *Midnite* et *Starline* (WITHERELL, 1976). Les méthodes les plus utilisées ont été, d'une part, la sélection de lignées sur leur valeur propre et d'autre part, l'utilisation de l'hétérosis manifestée lors de croisements.

Toutefois, à part quelques rares exceptions évoquées plus loin, la méthodologie de la sélection chez l'abeille est restée extérieure au développement de la génétique quantitative qui a pourtant été à l'origine des progrès spectaculaires de la production chez d'autres espèces domestiques (bovins, ovins, porcins, lapins, volailles). C'est que la transposition de ces méthodes en apiculture se heurte à plusieurs difficultés liées à la biologie de cette espèce : les particularités de sa reproduction, sa grande sensibilité à la consanguinité et sa nature sociale.

Tout d'abord, la biologie de la reproduction de l'abeille soulève différents problèmes. Pour qu'une colonie puisse se développer normalement, la reine doit être fécondée par plusieurs mâles. Deux filles de la même reine peuvent donc être aussi bien vraies sœurs que demi-sœurs, sans que l'on puisse trancher à coup sûr. De plus, chaque mâle est génétiquement haploïde et produit des gamètes tous identiques à celui dont il est issu. La parenté entre abeilles vraies sœurs est donc plus étroite que chez les organismes diploïdes. Dans la nature, la fécondation des reines a lieu, sans contrôle possible par l'homme, avec des mâles qui peuvent provenir de plusieurs centaines de colonies du voisinage. Cela rend incertaine la connaissance des liens de parenté et complique la caractérisation statistique des corrélations phénotypiques et génétiques entre colonies apparentées. L'insémination artificielle reste la seule solution pour maîtriser réellement les parentés. Cette technique est à présent bien au point, mais son usage est encore très peu répandu.

La grande sensibilité à la consanguinité de l'abeille ne constitue pas en soi un obstacle à la transposition de la théorie de la génétique quantitative à l'apiculture, mais c'est un élément qu'il ne faut absolument pas négliger dans l'élaboration de plans de sélection sous peine de voir annuler le bénéfice de la sélection.

Enfin, le problème sans doute le plus ardu résulte de la nature sociale de l'abeille. Ainsi, les caractères que l'on cherche à améliorer, production de miel, douceur, résistance aux maladies, doivent être attribués à une colonie, c'est-à-dire une collectivité complexe constituée d'une reine, d'un grand nombre d'ouvrières et de mâles. Considérer la colonie comme un organisme, ainsi que l'a suggéré RUTTNER (1968), conduit à une impasse au niveau génétique : on ne peut pas attribuer ces performances collectives à un génotype bien défini. Jusqu'à présent, deux solutions extrêmes ont été considérées. La première, utilisée par PIRCHNER *et al.* (1960) a consisté à assimiler la performance d'une colonie à la valeur phénotypique d'une « ouvrière moyenne » dont la valeur génétique est la moyenne des valeurs génétiques de toutes les ouvrières. Cette approche permet de donner un sens précis aux relations de parenté entre colonies, mais elle ne prend pas en compte la contribution de la reine qui, par son intensité de ponte, influe sur la taille et par conséquent sur la force de la colonie. La seconde solution proposée par SOLLER et BAR-COHN (1967) est symétrique de la précédente : ces auteurs ont assimilé la colonie à sa reine, négligeant donc le rôle des ouvrières. Il en résulte que l'interprétation génétique du coefficient d'hérédité (défini à partir du coefficient de régression de la performance d'une colonie sur celle de sa « mère ») n'est pas la même dans les deux

cas. Dans un article plus récent, RINDERER (1977 *a*) a souligné l'importance d'attribuer clairement chaque caractère, soit à des ouvrières individuelles, soit à des groupes d'ouvrières. Mais dans le cas considéré ici où le caractère est en plus lié au nombre d'ouvrières et donc à la capacité de ponte de la reine, il n'indique pas de définition précise de l'héritabilité. Ces trois groupes d'auteurs se sont surtout penchés sur la question de l'estimation de l'héritabilité et des corrélations génétiques. Toutefois, l'équipe israélienne a poursuivi cette étude par une sélection de type massale (élevage de reines à partir des colonies les plus productives) qui sur 13 ans a permis une augmentation annuelle moyenne de 1,8 kg de miel par ruche (BAR-COHEN *et al.*, 1978). Ce résultat très positif en soi est néanmoins à comparer avec la réponse prédite par leur modèle et qui est de 4,7 kg/ruche/an.

L'objet de notre étude est de développer un modèle génétique d'une performance collective, par exemple le rendement en miel d'une colonie. L'analyse se fonde sur le modèle classique de la génétique quantitative (KEMPTHORNE, 1957), et s'inspire, d'une part des modèles tenant compte des effets maternels chez les mammifères, et d'autre part des modèles de corrélations entre caractères juvéniles et adultes chez les arbres. Ces modèles permettent de donner une interprétation génétique aux corrélations entre les performances de colonies apparentées par leur reine ou par les mâles qui ont fécondé leur reine. Cela permet ensuite d'envisager différents schémas de sélection, et de définir pour chacun les paramètres statistiques nécessaires au calcul des indices de sélection. La discussion des modalités pratiques de mise en œuvre de ces schémas et leur comparaison feront l'objet d'études ultérieures.

I. MODÈLE ET NOTATIONS

Pour représenter une performance collective, h , d'une colonie, nous adoptons l'approche qui permet, en génétique quantitative des mammifères, d'exprimer un caractère qui dépend de deux génotypes distincts mais apparentés : celui de l'individu sur lequel est faite la mesure, et celui de sa mère. Nous écrirons ici :

$$[1] \quad h = Q + \bar{W} + E$$

où : Q est la contribution du génotype de la reine;

$\bar{W}$ est la moyenne des contributions des génotypes des ouvrières et

E est la somme des effets de milieu.

Les quantités Q et $\bar{W}$ ne sont pas observables. Elles dépendent de deux ensembles de gènes, présents chez des individus apparentés. Certains gènes peuvent être communs aux deux ensembles et conduisent à l'existence d'une corrélation génétique entre les contributions Q et $\bar{W}$.

La décomposition additive [1] peut se justifier de la façon suivante : une performance collective y peut être considérée comme la somme des performances x_i des n ouvrières de la colonie :

$$y = x_1 + x_2 + \dots + x_n = n\bar{x}$$

où $\bar{x}$ représente la moyenne des x_i .

On peut alors écrire :

$$\log y = \log n + \log \bar{x}$$

et mettre en évidence une performance collective ($\log y$) égale à la somme d'une contribution attribuable à la reine ($\log n$), et d'une contribution ($\log \bar{x}$) attribuable au génotype moyen d'une ouvrière.

Le modèle [1] inclut les deux approches de PIRCHNER *et al.* (1960) et SOLLER et BAR-COHN (1967), et se traite comme les modèles d'effet maternel (KEMPTHORNE, 1955; WILLHAM, 1963). Les quantités Q et $\bar{W}$, non observables, sont introduites pour donner une interprétation aussi générale que possible aux corrélations entre les performances de colonies apparentées, et pour élaborer des plans de sélection quand seule une performance collective, comme le rendement en miel, est mesurable.

Cependant, on peut envisager la mesure de caractères effectuée soit sur la reine, soit sur les ouvrières. L'idée de telles mesures en amélioration génétique de l'abeille dérive des expériences de KULINCEVIC *et al.* (1973, 1974). Ces auteurs ont élaboré un test d'amassage (hoarding behaviour test). Ils disposent des abeilles naissantes dans des cagettes maintenues dans les conditions constantes du laboratoire et mesurent le temps qu'elles mettent pour vider un flacon de sirop de sucre. Cette performance apparaît corrélée avec l'augmentation de poids de la colonie pendant la saison apicole. A la suite de ces résultats, deux laboratoires ont décidé de fonder leur sélection apicole sur une batterie de tests de laboratoire. Le premier est le Bee breeding and Stock Center laboratory (Bâton Rouge, U.S.A.), ainsi que l'a précisé RINDERER (1977 *b*). Ce dernier a dressé la liste de tels tests disponibles à cette époque : consommation individuelle de sirop, amassage, nettoyage du nid, résistance à la nosémose et à la maladie noire, agressivité. Depuis, MILNE (1980 *a*, 1980 *b*, 1980 *c*), de l'Université de Guelph (Ontario, Canada), a perfectionné le test d'amassage et introduit deux nouveaux tests : longévité des ouvrières et poids des nymphes. Tous les tests étudiés jusqu'à présent portent sur des performances d'ouvrières. Par contre, il n'existe pas encore de mesure de valeur des reines réalisée indépendamment des ouvrières. Bien qu'ils semblent plus difficiles *a priori*, de tels tests ne doivent pas être irréalisables. Leur mise en œuvre permettrait d'envisager une sélection indirecte du rendement en miel dans la mesure où il existe une corrélation génétique assez grande entre le rendement h d'une colonie et les caractères mesurés sur la reine (q) ou chez un groupe d'ouvrières ($\bar{w}$). Cette approche présentera un intérêt certain si ces mesures (q et $\bar{w}$) sont réalisables de façon précoce, sans attendre la fin d'une récolte et si elles sont effectuées dans des conditions expérimentales qui leur assurent

des répétabilités et des héritabilités supérieures à celles de la performance collective h . Cette approche s'inspire des analyses génétiques de la corrélation entre caractères juvéniles et matures chez les arbres (BARADAT, 1976; NANSON, 1967).

Pour exprimer les corrélations entre performances de colonies apparentées, nous devons préciser le modèle génétique, en décomposant les contributions des génotypes en effets additifs et en interactions de dominance. Nous négligerons, dans les formules de covariance, les termes dus aux interactions épistatiques, en particulier parce qu'ils sont affectés de coefficients plus petits que les autres (COCKERHAM, 1954).

Les contributions génétiques Q et W du modèle [1] se décomposent en :

$$Q = A_Q + D_Q$$

$$W = A_W + D_W$$

ou A_Q et A_W sont les effets additifs et D_Q et D_W les effets de dominance des gènes responsables des contributions Q et W .

Nous supposons que la population n'est pas consanguine et que les fréquences génotypiques sont conformes à la loi de HARDY-WEINBERG. Les variables A_Q et D_Q sont donc non corrélées, de même que les variables A_W et D_W .

La variance de Q , notée $\text{Var}(Q)$ est égale à la somme des variances de A_Q et de D_Q , notées V_A^Q et V_D^Q :

$$\text{Var}(Q) = V_A^Q + V_D^Q$$

La variance de W s'exprime de la même façon, mais la variance de la moyenne $\bar{W}$ s'exprime au moyen de deux coefficients d'identité moyens entre les ouvrières. En effet puisque le nombre d'ouvrières est très grand, la variance de $\bar{W}$ est égale à la covariance moyenne entre deux ouvrières. Si $\bar{\phi}$ est le coefficient de parenté moyen entre deux ouvrières, et si $\bar{d}$ est la probabilité moyenne pour que deux ouvrières aient, en un même locus, le même génotype, on a la relation :

$$\text{Var}(\bar{W}) = 2 \bar{\phi} V_A^W + \bar{d} V_D^W$$

Enfin, la variance de la performance h fait intervenir la variance de E , notée V_E^h , mais aussi la covariance entre les contributions Q et $\bar{W}$, covariance qui correspond à une parenté entre mère et fille, donc :

$$\text{Cov}(Q, \bar{W}) = \frac{1}{2} V_A^{QW}$$

où V_A^{QW} représente la covariance des effets additifs A_Q et A_W définis chez un même individu diploïde. Finalement, on a :

$$[2] \quad \text{Var}(h) = V_A^Q + V_D^Q + V_A^{QW} + 2 \bar{\phi} V_A^W + \bar{d} V_D^W + V_E^h$$

De la même façon, nous décomposons les caractères q et w , attribuables à une reine ou à une ouvrière, en effets génétiques additifs et de dominance, et en effet de milieu :

$$\begin{aligned} q &= A_q + D_q + E_q \\ w &= A_w + D_w + E_{cw} + E_{tw} \end{aligned}$$

où nous distinguons une composante de milieu E_{cw} commune à toutes les ouvrières et une composante de milieu E_{tw} particulière à chacune. Si le test précoce porte sur un effectif suffisant d'ouvrières, E_{tw} sera négligeable. Avec des notations analogues à celles qui précèdent, nous écrirons :

$$\begin{aligned} \text{Var}(q) &= V_A^q + V_D^q + V_E^q \\ [3] \quad \text{Var}(\bar{w}) &= 2 \bar{\phi} V_A^w + \bar{d} V_D^w + V_{E_c}^w \\ \text{Cov}(q, \bar{w}) &= \frac{1}{2} V_A^{qw} + V_E^{qw} \quad \text{où} \quad V_E^{qw} = \text{Cov}(E_q, E_{cw}) \end{aligned}$$

Enfin, nous pouvons exprimer les covariances entre la performance h d'une colonie, et les performances q de sa reine, et $\bar{w}$ de ses ouvrières, en introduisant des covariances entre les effets A_Q, D_Q, A_w, D_w , et E et les effets analogues attachés aux caractères q et w . Nous aurons :

$$\begin{aligned} \text{Cov}(h, q) &= V_A^{qQ} + V_D^{qQ} + \frac{1}{2} V_A^{qw} + V_E^{qh} \\ [4] \quad \text{Cov}(h, \bar{w}) &= \frac{1}{2} V_A^{Qw} + 2 \bar{\phi} V_A^{ww} + \bar{d} V_D^{ww} + V_E^{wh} \end{aligned}$$

où $V_E^{qh} = \text{Cov}(E, E_q)$ et $V_E^{wh} = \text{Cov}(E, E_{cw})$

Les covariances entre performances de colonies apparentées se calculent selon les règles usuelles de la génétique quantitative. Elles font donc intervenir, pour les variances et covariances des effets additifs, le coefficient de parenté ϕ entre les individus concernés; et, pour les variances et covariances d'effets de dominance, le coefficient d'identité d . Le mode de reproduction particulier de l'abeille conduit à des valeurs inusuelles de ces coefficients. Les principaux types de parenté que l'on peut rencontrer dans des schémas de sélection sont présentés sur la figure 1, et les valeurs correspondantes des coefficients ϕ et d sont indiquées au tableau 1. Cela permet notamment d'exprimer les valeurs des coefficients moyens $\bar{\phi}$ et $\bar{d}$ définis entre les ouvrières d'une colonie. A cette fin, nous introduirons d'une part le paramètre f dont l'inverse est égal à la probabilité pour que deux ouvrières d'une colonie aient le même père (f représente en quelque sorte le *nombre efficace* de mâles qui ont fécondé la reine), et d'autre part le coefficient de parenté θ entre ces mâles. Avec une probabilité égale à $1/f$, deux ouvrières sont pleines sœurs ($\phi = 3/8$ et $d = 1/2$); avec une probabilité égale à $(1 - 1/f)$, elles sont demi-sœurs ($\phi = 1/8 + \theta/4$ et $d = \theta/2$).

Dans le cas général nous aurons donc :

$$[5] \quad \bar{\varphi} = \frac{3 + (f-1)(1+2\theta)}{8f} \quad \text{et} \quad \bar{d} = \frac{1 + (f-1)\theta}{2f}$$

Nous n'envisagerons ici que deux possibilités pour θ :

$\theta = 0$ si les mâles sont d'origine inconnue (fécondation naturelle);

$\theta = 1/2$ si les mâles sont tous frères (insémination artificielle).

Les cas importants seront les suivants :

a) Fécondation naturelle :

$$[5 a] \quad \bar{\varphi} = \frac{f+2}{8f} \quad \text{et} \quad \bar{d} = \frac{1}{2f}$$

Si nous prenons $f = 6$, nous obtenons $\bar{\varphi} = 1/6$ comme SOLLER et BAR-COHEN (1967) et $\bar{d} = 1/12$.

b) Insémination artificielle par du sperme de nombreux mâles non apparentés :

$$[5 b] \quad \bar{\varphi} \simeq \frac{1}{8} \quad \text{et} \quad \bar{d} \simeq 0$$

coefficients usuels entre demi-sœurs.

c) Insémination artificielle par du sperme de nombreux mâles frères :

$$[5 c] \quad \bar{\varphi} \simeq \frac{1}{4} \quad \text{et} \quad \bar{d} \simeq \frac{1}{4}$$

coefficients usuels entre pleines sœurs diploïdes.

Dans le cas d'une fécondation naturelle, il faut se rappeler que le mélange de la semence dans la spermathèque n'est pas complet (TABER, 1955). Cela peut conduire, dans les formules [2], [3] et [4] à adopter des valeurs différentes de f pour calculer $\bar{\varphi}$ et $\bar{d}$. Ainsi, ce nombre efficace de mâles sera vraisemblablement plus faible pour des caractères $\bar{w}$ mesurés précocement sur un groupe d'ouvrières de même âge, que pour la contribution $\bar{W}$ de l'ensemble des ouvrières; de même on peut penser qu'il faille adopter une valeur pratiquement nulle de $1/f$, pour le calcul des coefficients dans la formule [4].

A présent que le modèle est présenté, se pose la question de l'estimation des paramètres génétiques introduits, tout au moins ceux qui interviennent dans le calcul des plans de sélection. Pour cela, il est nécessaire de partir de plans de sélection définis, d'expliciter les quantités à estimer et de vérifier si le dispositif expérimental de la sélection n'est pas susceptible de fournir par lui-même ces estimations. Nous allons donc

présenter deux schémas de sélection. Pour chacun d'eux, nous envisagerons une sélection directe sur le rendement en miel et une sélection indirecte fondée sur des tests précoces, en explicitant la forme des indices de sélection utilisables selon l'information disponible.

II. SÉLECTION COMBINÉE DE REINES

Nous considérons le schéma présenté sur la figure 2. Sur chacune des R reines-mères, on élève S reines-filles. Le but est de sélectionner les meilleures des RS reines, pour renouveler le cheptel, sur la base de la performance de leur propre colonie, des performances de leurs colonies-sœurs, et éventuellement, des performances de leur colonie-mère. Nous considérerons comme *critère de sélection*, soit les rendements en miel, soit des tests précoces. Le but de la sélection est de retenir les colonies-filles susceptibles de donner naissance aux meilleurs reines : l'indice de sélection d'une colonie-fille sera défini comme l'espérance de la performance d'une colonie dont la reine est

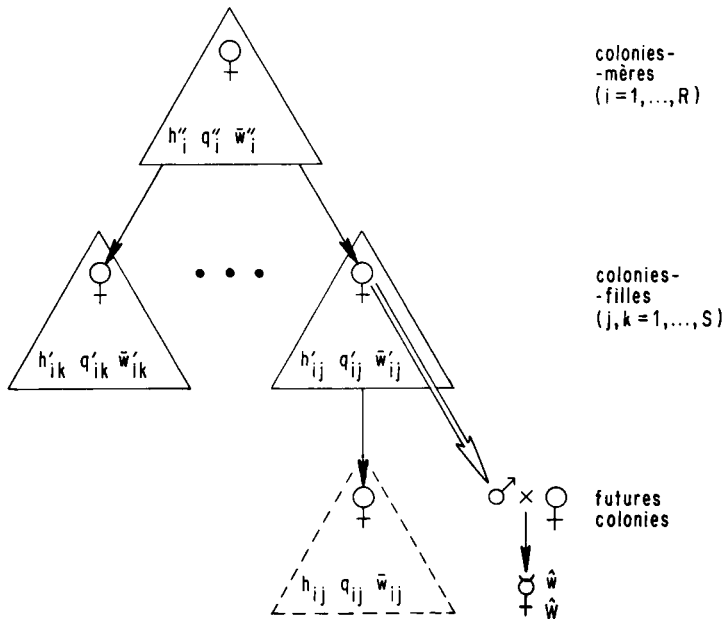


FIG. 2. — Schéma de parenté pour la sélection combinée de reines d'après les performances de leur propre colonie et de celles de leur famille. Chaque triangle représente une colonie.
Les notations sont explicitées dans le texte.

FIG. 2. — Relationship design in the combined selection of queens through their own value and family value.
Each triangle represents a colony.
Notations are explained in the text.

issue de cette colonie-fille. Cette performance, qui constitue *l'objectif de la sélection*, sera soit le rendement en miel, soit une fonction des performances précoces qui est corrélée avec le rendement.

Dans ce paragraphe, nous n'envisagerons pas de contrôle des mâles fécondant les reines.

1. Détermination de l'indice de sélection

Nous allons d'abord indiquer la forme générale de l'indice, en considérant que sur chaque colonie-mère et chaque colonie-fille, on mesure un ensemble de performances, attribuées à la reine, aux ouvrières et à la collectivité. Pour illustrer le calcul, nous considérerons une mesure q de la reine, et une mesure $\bar{w}$ des ouvrières, mais ces quantités peuvent être vectorielles sans que cela ne modifie la suite. Nous supposons connues les mesures faites chez les colonies-mères, soit q_i'' , $\bar{w}_i''$ ($i = 1, R$) et chez les colonies-filles, soit q_{ij}' , ($i = 1, R; j = 1, S$). L'indice J_{ij} sert à estimer les performances q_{ij} et $\bar{w}_{ij}$ d'une colonie dont la reine sera née dans la $(ij)^{\text{e}}$ colonie-fille (cf. fig. 2).

Selon la théorie de la régression linéaire, la solution s'écrit :

$$[6] \quad J = \tilde{A} \Pi^{-1} P \quad \text{avec} \quad \text{Var}(J) = \tilde{A} \Pi^{-1} A$$

où P est le vecteur des variables prédictrices q_{ij}' , $\bar{w}_{ij}'$, q_i'' et w_i'' ;

Π^{-1} est l'inverse de la matrice Π des variances et covariances des variables prédictrices;

$\tilde{A}$ est la transposée de la matrice A des covariances entre les variables prédictrices d'une part, et les variables prédites d'autre part, ici q_{ij} et $\bar{w}_{ij}$.

Rappelons que la variance de l'indice représente le carré de la réponse à la sélection par unité d'intensité de sélection : cette quantité permet donc de comparer l'efficacité de différentes méthodes de sélection.

En fait, si l'on suppose les reines-mères non apparentées, l'indice J_{ij} ne dépend que des mesures faites dans la i^{e} famille. De plus, l'homogénéité des parentés entre colonies-filles conduit à ne considérer que trois vecteurs prédicteurs pour J_{ij} , correspondant :

- aux performances de la colonie-mère (i);
- aux performances de la colonie-fille (ij);
- à la moyenne des performances des colonies-filles de la famille (i), notées q_i' et $\bar{w}_i'$.

La matrice Π prend alors la forme suivante :

$$[7 a] \quad \Pi = \begin{bmatrix} X & T & T \\ \tilde{T} & Y & Z \\ \tilde{T} & Z & Z \end{bmatrix}$$

$$\text{avec : } X = \begin{bmatrix} \text{Var}(q_i'') & \text{Cov}(q_i'', \bar{w}_i'') \\ \text{Cov}(q_i'', \bar{w}_i'') & \text{Var}(\bar{w}_i'') \end{bmatrix}$$

$$T = \begin{bmatrix} \text{Cov}(q''_{ij}, q'_{ij}) & \text{Cov}(q''_{ij}, \bar{w}'_{ij}) \\ \text{Cov}(\bar{w}''_{ij}, q'_{ij}) & \text{Cov}(\bar{w}''_{ij}, \bar{w}'_{ij}) \end{bmatrix}$$

$$Y = \begin{bmatrix} \text{Var}(q'_{ij}) & \text{Cov}(q'_{ij}, \bar{w}'_{ij}) \\ \text{Cov}(q'_{ij}, \bar{w}'_{ij}) & \text{Var}(\bar{w}'_{ij}) \end{bmatrix}$$

$$\text{et } Z = \begin{bmatrix} \text{Cov}(q'_{ij}, q'_{i.}) & \text{Cov}(q'_{ij}, \bar{w}'_{i.}) \\ \text{Cov}(\bar{w}'_{ij}, q'_{i.}) & \text{Cov}(\bar{w}'_{ij}, \bar{w}'_{i.}) \end{bmatrix} = \begin{bmatrix} \text{Var}(q'_{i.}) & \text{Cov}(q'_{i.}, \bar{w}'_{i.}) \\ \text{Cov}(q'_{i.}, \bar{w}'_{i.}) & \text{Var}(\bar{w}'_{i.}) \end{bmatrix}$$

Son inverse s'écrit alors simplement :

$$[7 b] \Pi^{-1} = \begin{bmatrix} K & O & U \\ O & (Y - Z)^{-1} & -(Y - Z)^{-1} \\ \tilde{U} & -(Y - Z)^{-1} & (Y - Z)^{-1} + (I - V)^{-1} Z^{-1} \end{bmatrix}$$

$$\text{avec : } V = Z^{-1} \tilde{T} X^{-1} T$$

$$U = -X^{-1} T (I - V)^{-1} Z^{-1}$$

$$K = (I - U \tilde{T}) X^{-1}$$

$$I = \begin{bmatrix} 1 & 0 \\ & 1 \\ 0 & 1 \end{bmatrix}$$

Les éléments de la matrice Π sont des variances et des covariances phénotypiques entre les variables prédictives. Elles sont donc accessibles à partir des données recueillies et représentent ici :

- des variances et covariances intra-colonie (matrices X et Y);
- des covariances entre colonies-sœurs (matrice C , telle que :

$$Z = \frac{1}{S} Y + \left(1 - \frac{1}{S}\right) C;$$

- des covariances entre colonies-mères et colonies-filles (matrice T).

La matrice A s'écrit :

$$[7 c] \quad A = \begin{bmatrix} \text{Cov}(q_{ij}, q''_{ij}) & \text{Cov}(\bar{w}_{ij}, q''_{ij}) \\ \text{Cov}(q_{ij}, \bar{w}''_{ij}) & \text{Cov}(\bar{w}_{ij}, \bar{w}''_{ij}) \\ \text{Cov}(q_{ij}, q'_{ij}) & \text{Cov}(\bar{w}_{ij}, q'_{ij}) \\ \text{Cov}(q_{ij}, \bar{w}'_{ij}) & \text{Cov}(\bar{w}_{ij}, \bar{w}'_{ij}) \\ \text{Cov}(q_{ij}, q'_{i.}) & \text{Cov}(\bar{w}_{ij}, q'_{i.}) \\ \text{Cov}(q_{ij}, \bar{w}'_{i.}) & \text{Cov}(\bar{w}_{ij}, \bar{w}'_{i.}) \end{bmatrix} = \begin{bmatrix} A_1 \\ A_2 \\ A_4 \end{bmatrix}$$

$$\text{avec : } A_4 = \frac{1}{S} A_2 + \left(1 - \frac{1}{S}\right) A_3.$$

Elle est formée de covariances entre les performances d'une colonie, d'une part, et celles de la colonie grand-mère (A_1), de la colonie-mère (A_2) et des colonies-tantes (A_3). On retrouve donc des covariances du type mère-fille, déjà présentes dans la matrice Π . Au contraire, les covariances des types grand-mère-petite-fille et tante-nièce ne sont pas présentes dans Π . Pour les déterminer expérimentalement, il faudrait envisager une extension du schéma expérimental de la figure 2, incluant trois générations. Dans une situation analogue, en génétique animale, on substitue aux quantités inconnues leurs valeurs déduites des quantités estimées d'après le modèle génétique. Ainsi, pour des caractères dépendant d'un génotype diploïde, la théorie prévoit que la covariance entre grand-mère et petite-fille est égale à la moitié de la covariance entre mère et fille, et que la covariance entre tante et nièce est égale à la covariance entre demi-sœurs. Pour les caractères collectifs envisagés ici, ces relations simples ne sont pas toujours vérifiées, en raison de la complexité du déterminisme génétique, et des incertitudes sur les relations de parenté, ainsi que nous le verrons dans les paragraphes suivants. Dans tous les cas, la matrice Π^{-1} peut s'écrire comme la somme de deux termes, dont le premier correspond au calcul d'un indice réduit, obtenu en ignorant les performances maternelles :

$$\Pi^{-1} = \begin{bmatrix} 0 & 0 & 0 \\ 0 & (Y-Z)^{-1} & -(Y-Z)^{-1} \\ 0 & -(Y-Z)^{-1} & Z^{-1} + (Y-Z)^{-1} \end{bmatrix} + \begin{bmatrix} K & 0 & U \\ 0 & 0 & 0 \\ \tilde{U} & 0 & [(I-V)^{-1} - I] Z^{-1} \end{bmatrix}$$

En désignant alors par P''_i , P'_{ij} et P'_i , les vecteurs des performances de la colonie-mère, de la colonie-fille, et de la moyenne des colonies-filles, l'indice J_{ij} s'écrit :

$$[8 a] \quad J_{ij} = (\tilde{A}_2 - \tilde{A}_4) (Y-Z)^{-1} (P'_{ij} - P'_i) + \tilde{A}_4 Z^{-1} P'_i + (\tilde{A}_1 - TZ^{-1} A_4) K (P''_i - TZ^{-1} P'_i)$$

avec :

$$[8 b] \quad \text{Var}(J_{ij}) = (\tilde{A}_2 - \tilde{A}_4) (Y-Z)^{-1} (A_2 - A_4) + \tilde{A}_4 Z^{-1} A_4 + (\tilde{A}_1 - TZ^{-1} A_4) K (A_1 - TZ^{-1} A_4)$$

Dans ces expressions, les premières lignes représentent les formules réduites obtenues sans tenir compte des performances de la colonie-mère.

Nous allons maintenant envisager les possibilités du calcul de l'indice, selon les objectifs et les critères de sélection, en nous appuyant sur le modèle génétique.

2. L'objectif et le critère de sélection sont le rendement en miel

Les mesures disponibles sont :

- le rendement h''_i de la colonie-mère (i);
- le rendement h'_{ij} de la colonie-fille (ij);

— la moyenne h'_{ij} des rendements des colonies-filles de la famille (i).

L'indice sert à estimer le rendement h_{ij} d'une colonie-fille de la colonie-fille (ij).

Les matrices Π et A sont alors respectivement de dimensions 3×3 et 3×1 .

D'après le modèle génétique, les éléments (ici scalaires) de Π s'écrivent :

$$X = V_A^Q + V_B^Q + V_A^{QW} + 2\bar{\phi}'' V_A^W + \bar{d}'' V_D^W + V_E^h$$

$$Y = v_A^Q + V_B^Q + V_A^{QW} + 2\bar{\phi}' V_A^W + \bar{d}' V_V^W + V_E^h$$

$$[9] \quad T = \frac{1}{2} V_A^Q + \left(\frac{1}{4} + 2\bar{\phi}'' \right) V_A^{QW} + \bar{d}'' V_D^{QW} + \bar{\phi}'' V_A^W$$

$$Z = \frac{1}{S} Y + \left(1 - \frac{1}{S} \right) C$$

$$C = 2\bar{\phi}'' V_A^Q + \bar{d}'' V_B^Q + 2\bar{\phi}'' V_A^{QW} + \frac{1}{2}\bar{\phi}'' V_A^W$$

Les paramètres $\bar{\phi}''$, $\bar{d}''$ et $\bar{\phi}'$, $\bar{d}'$, correspondent aux effectifs et à la parenté des mâles ayant fécondé la reine-mère et la reine-fille. De même, le vecteur A peut s'écrire :

$$[10] \quad A = \begin{bmatrix} A_1 \\ A_2 \\ \frac{1}{S} A_2 + \left(1 - \frac{1}{S} \right) A_3 \end{bmatrix} \quad \begin{aligned} A_1 &= \text{Cov}(h_{ij}, h'_{ij}) \\ &= \frac{1}{4} V_A^Q + \left(\frac{1}{8} + \bar{\phi}'' \right) V_A^{QW} + \frac{1}{2} \bar{\phi}'' V_A^W \\ \text{avec : } A_2 &= \text{Cov}(h_{ij}, h'_{ij'}) \\ &= \frac{1}{2} V_A^Q + \left(\frac{1}{4} + 2\bar{\phi}' \right) V_A^{QW} + \bar{d}' V_B^{QW} \\ &\quad + \bar{\phi}' V_A^W \\ A_3 &= \text{Cov}(h_{ij}, h'_{ik}) \text{ avec } (k \neq j) \\ &= \bar{\phi}'' V_A^Q + \bar{\phi}'' V_A^{QW} + \frac{1}{4} \bar{\phi}'' V_A^W \end{aligned}$$

La détermination des quantités A_1 , A_2 et A_3 n'est possible qu'au prix d'hypothèses supplémentaires :

Hypothèse 1 : les effectifs et la parenté des mâles ayant fécondé la reine-mère et la reine-fille sont identiques, de telle sorte que $\bar{\phi}'' = \bar{\phi}'$ et $\bar{d}'' = \bar{d}'$. Ceci permet d'écrire la relation $A_2 = T$.

Hypothèse 2 : le terme $\bar{d}'' V_B^{QW}$ dans T est négligeable. Ceci permet d'écrire la relation $A_1 = T/2$.

Hypothèse 3 : le terme $\bar{d}'' V_B^Q$ dans C est négligeable. Nous avons alors la relation

$$A_3 = \frac{1}{2} C.$$

Puisque nous sommes en fécondation naturelle, les paramètres $\hat{\phi}$ et $\bar{d}$ sont donnés par les formules [5 a]. Ils ne dépendent que du nombre efficace de mâles ayant fécondé les reines. Depuis les premiers travaux de OERTEL (1940) et ROBERTS (1944) qui ont démontré l'existence de l'accouplement multiple des reines, plusieurs chercheurs ont essayé d'estimer le nombre moyen de mâles fécondant une reine. Une revue des résultats qu'ils ont obtenus a été effectuée par ADAMS *et al.* (1977). Il semble à peu près établi qu'une reine est fécondée par environ une dizaine de mâles à chaque vol de fécondation, que près de 7 reines sur 10 effectuent plus d'un vol nuptial (WOYKE, 1960) et que seulement 10 % du sperme reçu par la reine est conservé dans la spermathèque (TRIASKO, 1956). De plus, il est vraisemblable, ainsi que le suggèrent ADAMS *et al.* que les conditions climatiques pendant la période de fécondation des reines influent sur le nombre de vols nuptiaux et donc sur le nombre d'accouplements. En mauvaises conditions, on pourra considérer un nombre d'accouplements voisin de 10, mais en conditions favorables ce dernier pourra être supérieur, par exemple entre 15 et 20 (ADAMS *et al.* l'ont estimé à 17,25 dans une population brésilienne). Lorsque f varie entre 10 et 20, $\hat{\phi}$ varie entre 0,15 et 0,1375, $\bar{d}$ entre 0,05 et 0,025, et T entre :

$$\begin{aligned} &0,50 V_A^Q + 0,55 V_A^{QW} + 0,05 V_B^{QW} + 0,15 V_A^W \\ \text{et} \quad &0,50 V_A^Q + 0,525 V_A^{QW} + 0,025 V_B^{QW} + 0,1375 V_A^W \end{aligned}$$

On constate d'une part que sur toute l'étendue de variation de f , T varie très peu sauf au niveau du coefficient de V_B^{QW} , d'autre part que ce coefficient est relativement très faible comparé aux autres et que pour peu que V_B^{QW} soit au plus du même ordre de grandeur que V_A^Q ou V_A^{QW} , le terme $\bar{d}'' V_B^{QW}$ peut être parfaitement négligé (hypothèse 2). Une fois ce terme négligé, on s'aperçoit que l'hypothèse 1 n'est plus indispensable, puisque dans les limites de variation de f , les coefficients des variances additives dans T et A_2 ne varient pratiquement pas.

Par contre, l'hypothèse 3 soulève un peu plus de difficultés car d'une part le rapport entre le coefficient de V_B^Q et les autres coefficients n'est pas aussi faible que précédemment et d'autre part V_B^Q peut être importante, la composante Q étant liée à des caractères de reproduction.

Si toutefois nous admettons qu'elle est vérifiée, l'indice J_{ij} s'explique de la manière suivante :

$$[11 a] \quad J_{ij} = \frac{T - C/2}{Y - C} (h'_{ij} - h'_i) + \frac{C/2 + \frac{1}{S}(T - C/2)}{Z} h'_i + \frac{1}{S} \frac{T(Y/2 - T)}{ZX - T^2} (h''_i - \frac{T}{Z} h'_i)$$

$$[11 b] \quad \text{Var}(J_{ij}) = \left(1 - \frac{1}{S}\right) \frac{(T - C/2)^2}{Y - C} + \frac{\left(C/2 + \frac{1}{S}(T - C/2)\right)^2}{Z} + \frac{1}{S^2} \frac{T^2(Y/2 - T)^2}{Z(ZX - T^2)}$$

Les deux premiers termes correspondent à l'indice réduit utilisable si les performances des mères (h_i'') n'ont pas été mesurées, et le troisième est la correction qu'il faut apporter à l'indice réduit pour tenir compte des performances maternelles.

3. *Les critères de sélection sont des caractères précoces et l'objectif de sélection est une fonction de ces caractères*

Si l'objectif de sélection est par exemple une combinaison linéaire de la forme $\alpha q + \beta \bar{w}$, l'indice J à calculer est simplement la combinaison linéaire $\alpha J_q + \beta J_w$ des indices J_q et J_w obtenus à partir de la formule [6], en utilisant respectivement comme matrices A_q et A_w les deux colonnes de la matrice A .

Comme précédemment, nous allons interpréter les matrices Π et A en termes génétiques, pour établir des relations entre leurs éléments. Nous n'explicitons pas les matrices X et Y de variances et covariances intra-colonies, qui comportent des composantes liées au milieu, dont l'estimation n'est ni utile, ni possible :

Nous avons ici :

$$[12] \quad T = \begin{bmatrix} \frac{1}{2} V_A^q & \frac{1}{4} V_A^{qw} \\ 2 \bar{\phi}'' V_A^{qw} + \bar{d}'' V_D^{qw} & \bar{\phi}'' V_A^w \end{bmatrix}$$

et $Z = \frac{1}{S} Y - \frac{S-1}{S} C$, avec :

$$C = \begin{bmatrix} 2 \bar{\phi}'' V_A^q + \bar{d}'' V_D^q & \bar{\phi}'' V_A^{qw} \\ \bar{\phi}'' V_A^{qw} & \frac{1}{2} \bar{\phi}'' V_A^w \end{bmatrix}$$

Par ailleurs les quantités A_1 , A_2 , et A_3 du paragraphe précédent deviennent comme T et C , des matrices 2×2 . La matrice A_2 admet la même expression que T , mais avec les paramètres $\bar{\phi}'$ et $\bar{d}'$ associés aux colonies-filles.

Les matrices A_1 et A_3 s'écrivent de même :

$$[13] \quad A_1 = \begin{bmatrix} \frac{1}{4} V_A^q & \frac{1}{8} V_A^{qw} \\ \bar{\phi}'' V_A^{qw} & \frac{1}{2} \bar{\phi}'' V_A^w \end{bmatrix}$$

$$A_3 = \begin{bmatrix} \bar{\phi}'' V_A^q & \frac{1}{2} \bar{\phi}'' V_A^{qw} \\ \frac{1}{2} \bar{\phi}'' V_A^{qw} & \frac{1}{4} \bar{\phi}'' V_A^w \end{bmatrix}$$

Sur les trois hypothèses évoquées précédemment, seule la première (mêmes conditions de fécondations dans les deux générations de telle sorte que $\bar{\varphi}'' = \bar{\varphi}'$ et $\bar{d}'' = \bar{d}'$) est nécessaire dans le cas présent, pour avoir le droit de remplacer A_2 par T. En effet, tous les éléments de A_1 et A_3 , à l'exception du terme $\bar{\varphi}'' V_A^{qQ}$ de A_3 , sont présents dans T ou C, directement ou au coefficient 1/2 près. L'estimation de ce terme $\bar{\varphi}'' V_A^{qQ}$ implique le choix d'une valeur de f . Ainsi que nous l'avons vu précédemment, le choix d'une valeur particulière de f n'est pas critique pour peu que l'on admette que ce paramètre reste compris entre 10 et 20.

Il semble donc que la mise en œuvre de cet indice de sélection indirecte soit possible en faisant moins d'hypothèses génétiques. Néanmoins, l'efficacité d'une sélection indirecte sur des caractères précoces dépend de leur corrélation avec la production de miel de la colonie et du gain de temps qu'elle autorise par rapport à une sélection directe sur la production de miel.

4. *Les critères de sélection sont des caractères précoces et l'objectif de sélection est le rendement en miel*

Dans cette éventualité, la matrice Π des covariances phénotypiques est celle du paragraphe précédent, mais les éléments de la matrice A font intervenir des covariances entre le rendement en miel d'une colonie et des caractères précoces d'une autre colonie, et ne peuvent donc être évalués à partir de ceux de Π . Par ailleurs, la connaissance des covariances intra-colonies (formules [4]) est inutile, car celles-ci comportent des covariances entre effets de milieu communs (V_E^{qh} et V_E^{wh}).

Les matrices A_1 , A_2 et A_3 sont ici des vecteurs 2×1 ; leurs expressions théoriques sont :

$$\begin{aligned}
 A_1 &= \begin{bmatrix} \frac{1}{4} V_A^{qQ} + \frac{1}{8} V_A^{qw} \\ \bar{\varphi}'' V_A^{wQ} + \frac{1}{2} \bar{\varphi}'' V_A^{ww} \end{bmatrix} \\
 [14] \quad A_2 &= \begin{bmatrix} \frac{1}{2} V_A^{qQ} + \frac{1}{4} V_A^{qw} \\ 2 \bar{\varphi}' V_A^{wQ} + \bar{d}' V_D^{wQ} + \bar{\varphi}' V_A^{ww} \end{bmatrix} \\
 A_3 &= \begin{bmatrix} \bar{\varphi}'' V_A^{qQ} + \frac{1}{2} \bar{\varphi}'' V_A^{qw} \\ \frac{1}{2} \bar{\varphi}'' V_A^{wQ} + \frac{1}{4} \bar{\varphi}'' V_A^{ww} \end{bmatrix}
 \end{aligned}$$

Pourvu que les paramètres $\bar{\varphi}$ et $\bar{d}$ soient les mêmes dans les deux générations, la matrice A_2 peut être déterminée si l'on a pu faire, selon le schéma de la figure 2, les

mesures des caractères précoces chez les colonies-mères, et celles des rendements en miel chez les colonies-filles. Il serait plus rapide d'estimer les covariances symétriques (rendement de colonie-mère avec caractères de colonie-fille), mais leurs expressions théoriques sont différentes et ne donnent pas accès à A_2 :

$$\text{Cov}(h'_i, q'_{ij}) = \frac{1}{2} V_A^{qQ} + 2 \bar{\varphi}'' V_A^{qW} + \bar{d}'' V_D^{qW}$$

$$\text{Cov}(h'_i, \bar{w}'_{ij}) = \frac{1}{4} V_A^{wQ} + \bar{\varphi}'' V_A^{wW}$$

Pour mettre en pratique cette méthode, il faut avoir au préalable étudié ces covariances entre rendement en miel et caractères précoces, chez des colonies apparentées. Si l'on suppose que les mesures ont été faites sur des colonies apparentées selon la figure 2, on disposera, d'une part des covariances figurant dans la matrice A_2 , et d'autre part des covariances entre demi-sœurs, soit :

$$\begin{aligned} [15] \quad \text{Cov}(h'_{ij}, q'_{ik}) &= 2 \bar{\varphi}'' V_A^{qQ} + d'' V_D^{qQ} + \bar{\varphi}'' V_A^{qW} \\ \text{Cov}(h'_{ij}, q'_{ij}) &= \bar{\varphi}'' V_A^{wQ} + \frac{1}{2} \bar{\varphi}'' V_A^{wW} \end{aligned}$$

Les seconds éléments des matrices A_1 et A_3 peuvent donc se déduire de la dernière formule [15]. Par ailleurs la première ligne de A_1 est égale à la moitié de la première ligne de A_2 . Enfin, le premier terme de A_3 : $\bar{\varphi}'' V_A^{qQ} + \frac{1}{2} \bar{\varphi}'' V_A^{wW}$ peut s'estimer à partir du premier terme de A_2 .

Enfin, en élevant les colonies-filles assez longtemps pour mesurer leur production de miel, il est possible d'envisager la construction d'un indice, qui utilise comme prédicteurs les caractères précoces et les rendements en miel. Les problèmes d'évaluation des covariances A sont les mêmes que ceux signalés ci-dessus.

5. Réponse indirecte, par les mâles, à la sélection combinée des reines

Les indices de sélection ont été définis en supposant que la reine dont on cherche à prévoir les performances ultérieures, sera fécondée par les mâles ayant le niveau génétique moyen de la population. En réalité, la sélection envisagée conduit à modifier le niveau génétique indirectement, par la voie mâle. Il faut donc déterminer la corrélation entre, d'un côté, l'indice de sélection d'une colonie ij et, de l'autre, les performances d'une colonie dont la reine, par ailleurs tirée au hasard, a été fécondée par des mâles issus de cette colonie ij (fig. 2). Seules les performances des ouvrières de cette seconde colonie sont affectées. De plus ces ouvrières sont en quelque sorte des filles de la reine

de la colonie ij . Par conséquent, la covariance recherchée est la même que la covariance entre l'indice et une performance d'ouvrières de la colonie indexée elle-même, à ceci près qu'il n'y a pas à tenir compte d'effets de milieu communs et que ces ouvrières sont des demi-sœurs strictes de celles de la colonie indexée.

Comme l'indice d'une colonie-fille (ij) est une combinaison linéaire des performances de sa « mère » (i), de ses « sœurs » (ik) et d'elle-même, il suffit de calculer les covariances entre ces performances et les contributions $\widehat{W}$ et $\widehat{w}$ des ouvrières d'une colonie « fille par les mâles » :

$$\begin{aligned}
 \text{Cov}(h'_i, \widehat{W}) &= \text{Cov}(h'_i, \widehat{W}_{ij}) = \frac{1}{4} V_A^{qw} + \bar{\varphi}'' V_A^w \\
 [16] \quad \text{Cov}(h'_{ik}, \widehat{W}) &= \text{Cov}(h'_{ik}, \widehat{W}_{ij}) = \bar{\varphi}'' V_A^{qw} + \frac{1}{2} \bar{\varphi}'' V_A^w \\
 &\quad (k \neq j) \\
 \text{Cov}(h'_{ij}, \widehat{W}) &= \frac{1}{2} V_A^{qw} + \frac{1}{4} V_A^w
 \end{aligned}$$

On remarque que ces quantités ne peuvent pas se déduire des expressions [9] et [10]. Pour les évaluer, un autre schéma expérimental, nécessitant l'insémination artificielle, est indispensable. Un tel schéma sera présenté plus loin.

De même nous obtenons :

$$\begin{aligned}
 \text{Cov}(q'_i, \widehat{w}) &= \text{Cov}(q'_i, \widehat{w}_{ij}) = \frac{1}{4} V_A^{qw} \\
 \text{Cov}(\bar{w}'_i, \widehat{w}) &= \text{Cov}(\bar{w}'_i, \widehat{w}_{ij}) = \bar{\varphi}'' V_A^w \\
 [17] \quad \text{Cov}(q'_{ik}, \widehat{w}) &= \text{Cov}(q'_{ik}, \widehat{w}_{ij}) = \bar{\varphi}'' V_A^{qw} \\
 \text{Cov}(\bar{w}'_{ik}, \widehat{w}) &= \text{Cov}(\bar{w}'_{ik}, \widehat{w}_{ij}) = \frac{1}{2} \bar{\varphi}'' V_A^w \quad (j \neq k) \\
 \text{Cov}(q'_{ij}, \widehat{w}) &= \frac{1}{2} V_A^{qw} \\
 \text{Cov}(w'_{ij}, \widehat{w}) &= \frac{1}{4} V_A^w
 \end{aligned}$$

La situation est analogue à celle du paragraphe 3; les cinq premières quantités se retrouvent dans les matrices T et C (formules [12]). En revanche, la dernière covariance, égale à $1/4 V_A^w$, oblige à fixer la valeur de $\bar{\varphi}''$, pour être estimée.

Enfin, pour la troisième situation envisagée (§ 4), il suffit de substituer $\widehat{W}$ à $\widehat{w}$ dans [17] :

$$\begin{aligned}
 [18] \quad \text{Cov}(q_i'', \widehat{W}) &= \text{Cov}(q_i'', \bar{w}_{ij}') = \frac{1}{4} V_A^{qw} \\
 \text{Cov}(\bar{w}_i'', \widehat{W}) &= \text{Cov}(\bar{w}_i'', \bar{w}_{ij}') = \bar{\phi}'' V_A^{ww} \\
 \text{Cov}(q_{ik}', \widehat{W}) &= \text{Cov}(q_{ik}', \bar{w}_{ij}') = \bar{\phi}'' V_A^{qw} \\
 \text{Cov}(\bar{w}_{ik}', \widehat{W}) &= \text{Cov}(\bar{w}_{ik}', \bar{w}_{ij}') = \frac{1}{2} \bar{\phi}'' V_A^{ww} \quad (k \neq j) \\
 \text{Cov}(q_{ij}', \widehat{W}) &= \frac{1}{2} V_A^{qw} \\
 \text{Cov}(\bar{w}_{ij}', \widehat{W}) &= \frac{1}{4} V_A^{ww}
 \end{aligned}$$

Ici encore, de nouvelles expériences doivent être envisagées pour évaluer ces covariances.

Comparée aux expressions [10], [13] et [14]; les formules [16], [17] et [18] font apparaître des covariances où les coefficients des composantes sont de l'ordre du double. Cela provient du fait, que par la voie mâle, on gagne une génération. En contrepartie, seules les contributions des ouvrières sont concernées. De plus l'amélioration génétique par cette voie sera limitée par la proportion de mâles « améliorateurs » dans la population mâle totale.

III. SÉLECTION DE REINES SUR LA VALEUR GÉNÉTIQUE DE LEURS MALES

L'étude de la réponse indirecte à la sélection des reines, due à une diffusion de mâles, a mis en évidence deux faits. Le premier est que la prédiction de cette réponse indirecte implique l'évaluation des covariances entre les performances collectives d'une colonie et les contributions des ouvrières à ces performances (formules [16] et [18]). La seconde observation est que cette réponse indirecte peut s'avérer importante grâce au gain d'une génération dans l'amélioration des performances d'ouvrières. Pour envisager un progrès génétique par la voie mâle, il faut que la contribution relative des ouvrières soit suffisante et que l'on puisse contraindre des colonies sélectionnées à produire, au moment voulu, de nombreux mâles.

L'estimation des covariances introduites au paragraphe II-5, ainsi que la sélection de reines « à mâles » exigent un contrôle des accouplements, et par conséquent l'insémination artificielle. Un même schéma peut servir simultanément ces deux objectifs (cf. fig. 3) : un même mélange des spermes de nombreux mâles issus d'une même « reine-mère » sert à inséminer S reines vierges non apparentées. Ces reines donnent alors naissance à des « colonies-filles » dont les ouvrières sont pleines sœurs normales ($\phi = 1/4$, $d = 1/4$) dans une même colonie, et demi-sœurs ($\phi = 1/8$, $d = 0$) dans deux colonies distinctes. Les mesures sont effectuées sur les colonies-filles et éventuellement sur les colonies des reines-mères.

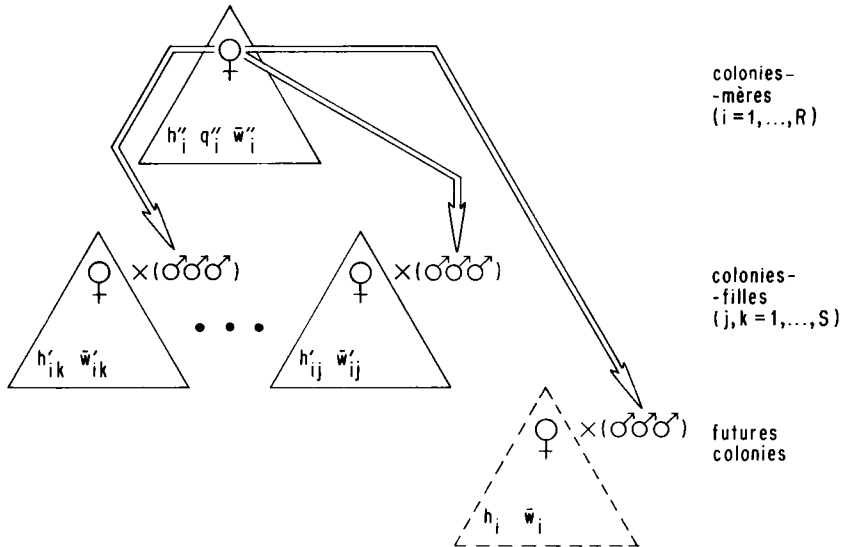


FIG. 3. — Schéma de parenté concernant la sélection de reines pour la production de mâles.

FIG. 3. — Relationship design in the selection of queens through their drones values.

La détermination d'un indice de sélection pour la i ème reine-mère de ce schéma est le calcul des performances attendues h_i ou $\bar{w}_i$ d'une future colonie dont la reine, quelconque, est inséminée par des mâles issus de la reine-mère (i). Pour cela, les mesures réalisées sur les colonies-filles, h'_{ij} et $\bar{w}'_{ij}$, suffisent (les performances q_i , q'_{ij} n'interviennent pas puisque les reines correspondantes sont supposées sans parenté). En revanche, pour estimer les covariances intervenant dans les formules [16] et [18], il faut aussi mesurer les performances h''_i et $\bar{w}''_i$ des colonies des reines-mères.

Comme dans le chapitre précédent, nous envisagerons trois possibilités de choix des critères et des objectifs de sélection.

1. Mesure et prévision du rendement en miel

La matrice Π des covariances phénotypiques s'écrit :

$$\Pi = \begin{bmatrix} \mathbf{X} & \mathbf{T} \\ \mathbf{T} & \mathbf{Z} \end{bmatrix}$$

avec : $\mathbf{X} = \text{Var}(h''_i)$

$$\mathbf{T} = \text{Cov}(h''_i, h'_i) = \frac{1}{2}V_{\Lambda}^{\text{QW}} + \frac{1}{4}V_{\Lambda}^{\text{W}}$$

$$\mathbf{Z} = \text{Var}(h'_i) = \frac{1}{S}\mathbf{Y} + \left(\frac{S-1}{S}\right)\mathbf{C}$$

$$Y = \text{Var}(h'_{ij})$$

$$C = \text{Cov}(h'_{ij}, h'_{ik}) = \frac{1}{4} V_A^w \quad (j \neq k)$$

Le vecteur A des covariances entre les performances mesurées et la performance à prédire s'écrit :

$$A = \begin{bmatrix} A_1 \\ A_2 \end{bmatrix}$$

$$\text{avec : } A_1 = \text{Cov}(h''_i, h_i) = \frac{1}{2} V_A^{QW} + \frac{1}{4} V_A^w$$

$$A_2 = \text{Cov}(h'_{ij}, h_i) = \frac{1}{4} V_A^w$$

Par conséquent, les quantités A_1 et A_2 s'identifient respectivement aux covariances T et C .

L'indice J_i de la reine-mère i s'écrit alors :

$$[19] \quad J_i = \frac{C}{Z} h'_{i.} + \frac{1}{S} \frac{T(Y - C)}{ZX - T^2} \left(h''_i - \frac{T}{Z} h'_{i.} \right)$$

$$\text{avec : } \text{Var}(J_{ij}) = \frac{C^2}{Z} + \frac{1}{S^2} \frac{T^2(Y - C)^2}{Z(ZX - T^2)}$$

Le premier terme est l'indice obtenu quand on ne tient pas compte de la mesure de la reine-mère; le second terme, d'autant plus petit que S est grand, est la correction à introduire pour prendre en compte les performances maternelles.

Remarquons que l'estimation simultanée de T et de C donne accès aux composantes V_A^w et V_A^{QW} , donc à l'évaluation des expressions [16], en fixant la valeur de $\bar{\varphi}''$. Cependant, il faut souligner que les symboles C et T ont ici des interprétations génétiques, et donc des valeurs numériques, différentes de celles qu'ils ont dans le premier schéma de sélection. La comparaison des formules [19] et [11] n'est donc possible qu'en y substituant des estimations correspondantes des paramètres.

2. Mesure et prévision de performances précoces de la reine et des ouvrières

Seules les performances $\bar{w}_i$ de la future colonie peuvent être prédites dans le cas présent. Les mesures portent, chez les colonies-filles, sur les performances d'ouvrières,

$\bar{w}'_{ij}$, et chez la reine-mère, sur les performances q''_i et $\bar{w}''_i$. La matrice Π des covariances phénotypiques s'écrit alors :

$$\Pi = \begin{bmatrix} X_1 & X_3 & T \\ X_3 & X_2 & U \\ T & U & Z \end{bmatrix}$$

avec : $X_1 = \text{Var}(q''_i)$

$X_2 = \text{Var}(\bar{w}''_i)$

$X_3 = \text{Cov}(q''_i, \bar{w}''_i)$

$T = \text{Cov}(q''_i, \bar{w}'_{i.}) = \frac{1}{2} V_A^{qw}$

$U = \text{Cov}(\bar{w}''_i, \bar{w}'_{i.}) = \frac{1}{4} V_A^w$

$Z = \text{Var}(\bar{w}'_{i.}) = \frac{1}{S} Y + \left(\frac{S-1}{S} \right) C$

$Y = \text{Var}(\bar{w}'_{ij})$

$C = \text{Cov}(\bar{w}'_{ij}, \bar{w}'_{ik}) = \frac{1}{4} V_A^w = U$

Le vecteur A , des covariances entre les prédicteurs et la performance prédite $\bar{w}_i$, s'écrit :

$$A = \begin{bmatrix} A_1 \\ A_2 \\ A_3 \end{bmatrix}$$

avec : $A_1 = \text{Cov}(q''_i, \bar{w}_i) = \frac{1}{2} V_A^{qw} = T$

$A_2 = \text{Cov}(\bar{w}''_i, \bar{w}_i) = \frac{1}{4} V_A^w = C = U$

$A_3 = \text{Cov}(\bar{w}'_{i.}, \bar{w}_i) = \frac{1}{4} V_A^w = C = U$

Cette expérience donne accès directement aux covariances recherchées pour le calcul de la réponse indirecte par la voie mâle (formules [17]).

L'indice s'écrit alors sous la forme suivante :

$$[20] \quad J_i = \frac{C}{Z} \bar{w}'_{i.} + \frac{1}{S} \frac{Y-C}{D} \left[(X_2 T - X_3 C) q''_i + (X_1 C - X_3 T) \bar{w}''_i - \frac{E}{Z} \bar{w}'_{i.} \right]$$

$$\begin{aligned} \text{avec :} \quad & E = C^2 X_1 - 2 CTX_3 + T^2 X_2 \\ \text{et} \quad & D = Z (X_1 X_2 - X_3^2) - E \end{aligned}$$

Le premier terme correspond à l'indice calculé sur la seule base des performances des colonies-filles et le second, à la correction introduite par celles de la colonie-mère.

3. Mesure de performances précoces et prévision du rendement en miel

La structure des covariances phénotypiques est identique à celle du cas précédent, mais les covariances A deviennent ici :

$$A_1 = \text{Cov}(q_i'', h_i) = \frac{1}{2} V_A^{qw}$$

$$A_2 = \text{Cov}(\bar{w}_i'', h_i) = \frac{1}{4} V_A^{ww}$$

$$A_3 = \text{Cov}(\bar{w}_i', h_i) = \frac{1}{4} V_A^{ww}$$

Ainsi que cela a déjà été mentionné au paragraphe II, 4, l'estimation de ces covariances nécessite d'autres mesures que celles envisagées ici comme prédicteurs.

Avec le schéma de la figure 3, il faut envisager les mesures successives, sur les colonies-filles, des performances d'ouvrières $\bar{w}'_{ij}$ et des rendements h'_{ij} , pour évaluer la covariance entre $\bar{w}'_{ij}$ et h'_{ik} ($k \neq j$) :

$$\text{Cov}(\bar{w}'_{ij}, h'_{ik}) = \frac{1}{4} V_A^{ww}$$

On pourra alors évaluer également :

$$\text{Cov}(q_i'', h'_{ij}) = \frac{1}{2} V_A^{qw}$$

$$\text{et} \quad \text{Cov}(\bar{w}_i'', h'_{ij}) = \frac{1}{4} V_A^{ww}$$

Mais, comme précédemment l'estimation de la covariance entre rendement h_i'' de la reine-mère, et performances des colonies-filles n'apporterait rien, car celle-ci, égale à $1/2 V_A^{qw} + 1/4 V_A^{ww}$, introduit une covariance supplémentaire, inutile dans le contexte précédent.

CONCLUSION

Dans cette première partie, nous avons proposé, pour exprimer le rendement en miel d'une colonie, un modèle incluant les contributions de la reine et des ouvrières. De plus, nous avons tenu compte d'une optique récemment développée en Amérique du

Nord et qui consiste à associer voire à substituer à la mesure du rendement dans la nature une batterie de tests effectués au laboratoire. Outre les paramètres classiques résultant de la décomposition des valeurs phénotypiques, il a fallu en introduire de nouveaux (f et θ) pour décrire les parentés particulières rencontrées chez l'abeille.

En ce qui concerne tout d'abord le seul rendement en miel, il ne semble pas exister de définition évidente de son héritabilité. Son estimation par SOLLER et BAR-COHEN (1967), fondée sur la corrélation entre colonies-sœurs, s'écrit avec nos notations :

$$\left(V_A^Q + V_A^{QW} + \frac{1}{4} V_A^W + \frac{1}{4} V_B^Q \right) / \text{Var}(h)$$

en supposant comme eux que la parenté moyenne entre deux sœurs est de $1/6$ (soit $f=6$). Celle de BAR-COHEN *et al.* (1978), calculée à partir de la régression fille/mère est équivalente à :

$$\left(V_A^Q + \frac{7}{6} V_A^{QW} + \frac{1}{3} V_A^W + \frac{1}{6} V_B^{QW} \right) / \text{Var}(h)$$

avec la même supposition. Enfin PIRCHNER *et al.* (1960) aboutissent à une troisième formulation.

Le plan de croisement de la figure 3 permet d'estimer séparément V_A^W et V_A^{QW} . Par contre, l'estimation directe de V_A^Q semble difficile. En effet, comment avoir des colonies dont les reines soient apparentées sans que les ouvrières le soient?

Ensuite, nous avons envisagé deux plans de sélection dont l'étude n'est esquissée puisqu'elle s'est limitée à la construction des indices de sélection et à la mise en évidence des hypothèses nécessaires à leur calcul. Ces hypothèses sont assez restrictives dans le premier cas, notamment en raison de l'incertitude sur le nombre d'accouplements efficaces des reines. Au contraire, dans le second cas, le calcul des indices n'implique aucune supposition particulière.

Nous n'avons pas cru opportun de comparer l'efficacité théorique de ces deux plans pour plusieurs raisons. D'abord il est nécessaire de disposer d'un ordre de grandeur des diverses corrélations pour que la comparaison présente une quelconque signification. En effet, les corrélations entre colonies-sœurs, ou entre colonies-mère et fille, n'ont pas les mêmes interprétations génétiques dans les deux plans de sélection envisagés. Ne disposant pas d'estimation de ces paramètres pour le second plan, la comparaison de l'efficacité des indices définis par les formules 11 et 19, par exemple, n'est pas possible. Ensuite, si le premier schéma représente un plan de sélection directement applicable, le second constitue plutôt un moyen d'estimer des paramètres génétiques (dont certains apparaissent nécessaires au calcul du progrès génétique du premier plan). Par ailleurs, quitte à utiliser l'insémination artificielle, autant essayer de concevoir des plans *a priori* plus efficaces et plus commodes à utiliser. Enfin, d'un point de vue pratique, ces deux schémas ne s'adressent pas aux mêmes utilisateurs. Le premier, qui ne fait appel qu'à la technique d'élevage de reines, est à la portée de nombreux apiculteurs, ce

qui n'est évidemment pas le cas du second. Aussi consacrerons-nous l'article suivant à une étude détaillée de ce premier plan de sélection.

Considérons à présent les performances particulières de reines ou d'ouvrières. L'estimation des variances additives et la construction des indices de sélection soulèvent bien moins de difficultés théoriques. Dans la mesure où la part de la variance additive n'est pas négligeable, ces caractères peuvent être améliorés avec succès. C'est ce qu'ont réussi à faire ROTHENBULER *et al.* (1979) sur le comportement d'amassage. Malheureusement, il n'est pas toujours apparu d'augmentation corrélative du rendement chez les colonies sélectionnées. Il convient donc d'utiliser ces tests avec prudence et peut-être de se contenter simplement de les associer à la mesure du rendement, ce qui permet de contrôler que les corrélations entre ces différentes performances n'évoluent pas dans un sens néfaste sous l'effet même de la sélection.

REMERCIEMENTS

Nous remercions vivement M. OLLIVIER qui a bien voulu relire le manuscrit de cet article et nous faire bénéficier de ses critiques et de ses conseils.

Reçu pour publication en juin 1981

Eingegangen im Juni 1981

ZUSAMMENFASSUNG

THEORETISCHE UNTERSUCHUNG ÜBER DIE SELEKTION DES MERKMALS « HONIGERTRAG » BEI DER BIENE

I. GENETISCHES UND STATISTISCHES MODELL

Dieser erste Beitrag soll ein allgemein genetisches Modell entwickeln, um dann Methoden der Selektion bei der Biene zu entwerfen und zu vergleichen.

In diesem ersten Teil wird ein geeignetes genetisches Modell entworfen, um die kollektive Leistung eines Volkes darzustellen, wobei angenommen wird, dass dies im entsprechenden Masstab die Summe der Beiträge der Königin und des mittleren Beitrages der Arbeiterinnen ist. Das Modell der quantitativen Genetik wurde in Analogie zur Untersuchung von Merkmalen bei Wirbeltieren entworfen, die maternellen Einflüssen unterworfen sind, und es wurden die Besonderheiten der Reproduktion bei der Biene berücksichtigt. Als Kriterien der Selektion wurde auch die Benutzung von « frühzeitigen Merkmalen » in Betracht gezogen, die entweder auf dem Genotyp der Königin oder auf dem Genotyp der Arbeiterinnen beruhen. Dieser Zugang schließt sowohl die Gesichtspunkte ein, die früher von PIRCHNER *et al.* (XI. Int. Congr. Ent., 1960, 2, 510-516) vorgebracht wurden, wie die von SOLLER und BAR-COHN (*J. Apic. Res.* 1967, 6, 37-43); dabei wird gezeigt, dass es sich bei dem Begriff der Heritabilität eines kollektiven Merkmals nicht um eine einfache Definition handelt. Das Modell gestattet, den verschiedenen Definitionen, die man für sie vorgeschlagen hat, eine Interpretation zu geben. Sie sind nicht äquivalent und deshalb schwer zu vergleichen.

Für zwei einfache Schemata wird der Ausdruck der Selektionsindices bestimmt. Das erste betrifft die Selektion von Königinnen auf ihre Eignung zur Erzeugung von Töchtern, die nach natürlicher Paarung Völker von höchster Leistung hervorbringen. Es wird die Möglichkeit in Betracht gezogen, frühzeitige Merkmale zu messen, um das einzige Mass « Honigertrag » zu ergänzen oder zu ersetzen.

Das zweite Schema betrifft die Selektion von Königinnen auf ihre Eignung zur Erzeugung von Drohnen von höherem genetischen Wert; in diesem Fall wird der Einsatz der instrumentellen Besamung vorausgesetzt. In beiden Fällen werden die Rechenverfahren besonders für die Indices diskutiert, gemäss der Möglichkeit der Schätzung der phänotypischen Kovarianzen zwischen den Leistungen der verwandten Völker. Dies geschieht auch in Bezug auf die nötigen Hypothesen, um bestimmte genetische Kovarianzen abzuschätzen, die sich nicht direkt bestimmen lassen.

Die Diskussion der praktischen Bedingungen bei der Aufstellung von Selektionsplänen und die Bestimmung der Bestandsgrösse, die für eine wirkungsvolle Selektion und für eine Begrenzung der Inzucht notwendig ist, wird in einer weiteren Untersuchung behandelt.

SUMMARY

THEORETICAL STUDY ON THE SELECTION OF THE HONEY YIELD CHARACTER

I. GENETICAL AND STATISTICAL MODEL

The aim of this first publication is to give a general genetic frame in order to conceive and compare selection methods in the Honeybee.

First, a genetical model is proposed to express the collective value of a colony, assuming that, in an adequate scale, it may be considered as the sum of the queen contribution and of an average contribution of the workers. This model is developed on the analogy of the study of maternal effects in Mammals, taking into account the particularities of honeybees reproduction. The use of early tests, unequivocally attributed to the queen or to the workers, is also considered. This work thus includes the approaches previously presented by PIRCHNER *et al.* (XI Int. Cong. Ent., 1960, 2, 510-516) and by SOLLER and BAR-COHN (J. Apic. Res., 1967, 6, 37-43). It shows that there is no evident definition of the heritability of a collective character. In fact, the model allows an interpretation of the previous definitions, which clearly shows that they are not equivalent and therefore not easy to compare.

Selection indices are expressed in two simple designs. The first one refers to queens selection based upon their ability to give birth to the most productive colonies, when naturally mated. In the second one, the queens are selected through their ability to produce improving drones. This last design requests artificial insemination. In both schemes, the modalities of an explicit calculation of the indices are discussed in relation to the ability of estimating the sib phenotypic correlations. The assumptions required for evaluating some genetic covariances that can not be directly estimated, are also considered.

The practical conditions needed for these selection designs, as well as the determination of the numbers of colonies consistent with an effective breeding and a controlled level of the consanguinity, will be presented in further publications.

BIBLIOGRAPHIE

- ADAMS J., ROTHMAN E. D., KERR W. E., PAULINO Z. L., 1977. — Estimation of the number of sex alleles and queen matings from diploid male frequencies in a population of *Apis mellifera*. *Genetics*, **86**, 583-596.
- BARADAT Ph., 1976. — Use of juvenile-mature relationships and information from relatives in combined multitrait selection. *Proc. Joint I.U.F.R.O. Meet.*, Bordeaux, I.N.R.A. éd., 121-138.
- BAR-COHN R., ALPERN G., BAR-ANAN R., 1978. — Progeny testing and selecting italian queens for brood area and honey production. *Apidologie*, **9**, 95-100.

- COCKERHAM C. C., 1954. — An extension of the concept of partitioning hereditary variance for analysis of covariances among relatives when epistasis is present. *Genetics*, **39**, 859-882.
- KEMPTORNE O., 1955. — The correlation between relatives in random mating populations. — *Cold Spring Harbor Symposium on quantitative biology*, **20**, 60-78.
- KEMPTORNE O., 1957. — An Introduction to Genetic Statistics. — John Wiley and Sons, New York, 545 p.
- KULINCEVIC J. M., ROTHENBUHLER W. C., 1973. — Laboratory and field measurements of hoarding behaviour in the honeybee. *J. apic. Res.*, **12**, 179-182.
- KULINCEVIC J. M., THOMPSON V. C., ROTHENBUHLER W. C., 1974. — Relationship between laboratory tests of hoarding behaviour and weight gained by honeybee colonies in the field. *Am. Bee J.*, **114**, 93-94.
- MILNE C. P. Jr., 1980 a. — Laboratory measurement of honey production in the honeybee. I-a. Model for hoarding behaviour by caged workers. *J. apic. Res.*, **19**, 122-126.
- MILNE C. P. Jr., 1980 b. — Laboratory measurement of honey production in the honeybee. II. Longevity or length of life of caged workers. *J. apic. Res.*, **19**, 172-175.
- MILNE C. P. Jr., 1980 c. — Laboratory measurement of honey production in the honeybee. III. Pupal weight of the worker. *J. apic. Res.*, **19**, 176-178.
- NANSON A., 1967. — Modèle théorique pour l'étude des tests précoces. — *Biométrie Praximétrie*, **8**, 84-107.
- OERTEL E., 1940. — Mating flights of queen bees. — *Glean. Bee Cult.*, **68**, 292-293, 333.
- PIRCHNER F., RUTTNER F., RUTTNER H., 1960. — Erbliche Unterschiede zwischen Ertragseigenschaften von Bienen. — *XIth Int. Cong. Ent.*, **2**, 510-516.
- RINDERER T. E., 1977 a. — Measuring the heritability of characters of honeybees. *J. apic. Res.*, **16**, 95-98.
- RINDERER T. E., 1977 b. — A new approach to honeybee breeding at the Baton Rouge U.S.D.A. laboratory. *Am. Bee J.*, **117**, 146-147.
- ROBERTS W. C., 1944. — Multiple mating of queen bees proved by progeny and flight tests. *Glean. Bee Cult.*, **72**, 255-269, 303.
- ROBERT W. C., MACKENSEN D., 1951. — Breeding improved honeybees. *Am. Bee J.*, **91**, 473-475.
- ROTHENBUHLER W. C., KULINCEVIC J. M., THOMPSON V. C., 1979. — Successful selection for fast and slow hoarding of sugar syrup in the laboratory by the honey bee. *J. apic. Res.*, **18**, 272-278.
- RUTTNER F., 1968. — L'amélioration du cheptel. In : CHAUVIN R., *Traité de Biologie de l'Abeille*. Tome IV, 181-236, 1^{re} éd., Masson, Paris.
- SOLLER M., BAR-COHEN R., 1967. — Some observations on the heritability and genetic correlation between honey production and brood area in the honey bee. — *J. apic. Res.*, **6**, 37-43.
- TABER S., 1955. — Sperm distribution in the spermathecae of multiple-mated queen honey bees. — *J. econ. Entomol.*, **48**, 522-525.
- TRIASKO V. V., 1956. — Polyandry in honey bees. — *XVIth Int. Beekeep. Congress Prelim. Sci. Meet. Abstracted in apicultural abstracts*, 233-56.
- TROPPER A., 1972. — L'élevage de l'abeille carnica en Autriche. *Symposium international de Lunz am See*, 25-32.
- WILLHAM R. L., 1963. — The covariance between relatives for characters composed of components contributed by related individuals. — *Biometrics*, **19**, 18-27.
- WITHERELL P. C., 1976. — A story of success. — The Starline and Midnite hybrid bee breeding program. *Am. Bee J.*, **116**, 63-64, 82.
- WOYKE J., 1960. — Naturalne i sztuczne unasienianie matek pszczelich. *Pszczel. Zes. Nauk.*, **4**, 183-273.