

LE TAUX INTRINSEQUE D'ACCROISSEMENT NATUREL  
CHEZ *DROSOPHILA MELANOGASTER* ;  
INTERET DE CE PARAMETRE  
POUR LES ETUDES DE DYNAMIQUE DES POPULATIONS

Jean DAVID et Pierre FOUILLET \*

*Laboratoire d'Entomologie expérimentale et de Génétique \*\*,  
Université de Lyon.*

Lorsque aucun facteur ne vient limiter sa multiplication, chaque espèce vivante est capable de présenter une augmentation exponentielle de ses effectifs. Si les lois de cette croissance sont bien connues et très utilisées chez les micro-organismes, elles sont au contraire beaucoup plus complexes chez les êtres pluricellulaires, en particulier dans le cas où les générations successives se chevauchent (Varley et Gradwell, 1970).

Dans les conditions naturelles, les populations sont toujours limitées. Cependant, des accroissements importants en nombre d'individus sont souvent observés pendant des durées plus ou moins brèves (colonisation d'une place vide, explosion démographique, pullulation, etc.). Par ailleurs, d'une façon générale, toute étude de dynamique des populations exige de connaître la capacité innée d'accroissement en nombre d'une espèce.

A cet effet, à la suite de Lotka (1925, 1945) et de Volterra (1931), on a l'habitude de définir cette capacité par un paramètre  $r$ , appelé souvent « taux intrinsèque d'accroissement naturel », mais qui a reçu de nombreuses autres désignations (paramètre de Malthus, capacité innée d'accroissement en nombre, taux ultime d'accroissement, etc. ; Mertz, 1970). Utilisé d'abord pour les études de démographie humaine, ce type de calcul a été appliqué avec succès aux insectes (Birch, 1948 ; Leslie et Park, 1949 ; Evans et Smith, 1952, etc.).

Cependant il semble que, jusqu'à présent, les études réalisées sur diverses espèces d'insectes sont assez peu nombreuses. Par

---

\* Avec la collaboration de Madame M.F. Arens, biologiste du CNRS.

\*\* Adresse : 16, quai Cl.-Bernard, 69 - Lyon (7<sup>e</sup>).

ailleurs les auteurs ont surtout considéré les effets de facteurs abiotiques sur le pouvoir reproducteur, tandis que les travaux d'ordre génétique sont plus rares (Birch *et al.*, 1963 ; Dobzhansky *et al.*, 1964 ; Lewontin, 1965).

Dans la mesure où la littérature en langue française sur ces problèmes de croissance des populations paraît peu abondante, il nous a semblé utile d'explicitier avec quelques détails les modalités de calcul de  $r$  et de quelques autres paramètres démographiques qui lui sont liés. L'influence de certaines variations des résultats biologiques ou de certaines modifications des techniques de calcul a ensuite été analysée. Enfin l'intérêt de ce genre de recherche comme base de départ de toute étude théorique sur la dynamique des populations a été discuté.

### MATERIEL ET METHODES

L'estimation de la capacité d'accroissement numérique d'une espèce exige de connaître avec une précision convenable la durée de développement, la mortalité au cours de cette période, la fécondité des femelles au cours de leur vie et leur courbe de survie en fonction du temps.

Pour la *Drosophile*, ces caractéristiques biologiques ont été mesurées sur des hétérozygotes  $F_1$ , très vigoureux, issus du croisement entre une souche du mutant *vestigial* et une souche sauvage *Champetières*. L'étude a été réalisée à 25° avec un milieu nutritif axénique à base de levure tuée (David, 1959). Les caractéristiques mesurées sont :

- la durée totale du développement, depuis l'œuf jusqu'à l'émergence des adultes ;
- la mortalité larvo-nymphale, calculée par différence entre le nombre des œufs éclos et le nombre des adultes obtenus ;
- la fécondité journalière, c'est-à-dire le nombre moyen d'œufs produit chaque jour par une femelle ;
- la fertilité ou pourcentage d'éclosion des œufs et ses variations au cours des jours successifs ;
- la mortalité des femelles exprimée par le pourcentage de survie en fonction de l'âge.

### RESULTATS

#### A) DONNÉES BIOLOGIQUES DE BASE.

Pour le génotype étudié la durée de développement, qui est sujette à de légères fluctuations d'une expérience à l'autre, est un peu supérieure à 200 heures (David, Fouillet, Van Herrewege, 1970). Pour les calculs, la durée de 204 heures, correspondant exactement à 8,5 jours, a été utilisée.

La mortalité larvo-nymphale varie elle aussi d'une expérience à l'autre. La valeur de 5 %, trouvée précédemment (David, Fouillet, Van Herrewege, 1970) a été retenue.

En ce qui concerne la fécondité journalière, les résultats de 10 groupes de 4 femelles ont permis de tracer la courbe moyenne représentée figure 1. De la même façon, les variations du pourcentage d'éclosion des œufs avec l'âge des femelles ont été déterminées et représentées graphiquement figure 2. On sait que (David et Croissant, 1956) la baisse de ce pourcentage avec l'âge correspond surtout à une absence de fécondation.

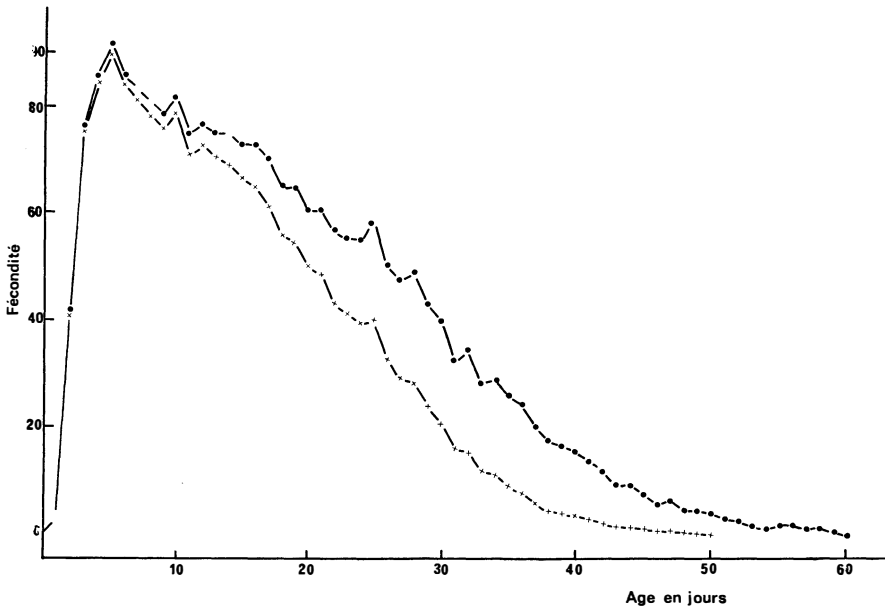


Fig. 1. — Variation de la fécondité avec l'âge des femelles.

- : nombre d'œufs pondus.
- x : nombre de descendants produits (œufs éclos).

Dans la mesure où la fertilité dépend largement de l'âge de la femelle, le nombre des œufs non éclos n'a pas été considéré comme une mortalité embryonnaire et intégré à la mortalité au cours du développement, comme cela se fait habituellement. Il a paru préférable, en multipliant la fécondité par la probabilité d'éclosion au jour considéré, d'établir une courbe (figure 1) correspondant au nombre de descendants produits.

Enfin la courbe de survie des femelles adultes, correspondant aux résultats de 46 mouches, est représentée figure 2 : on constate qu'une mortalité notable n'est observée qu'après le 35<sup>e</sup> jour.

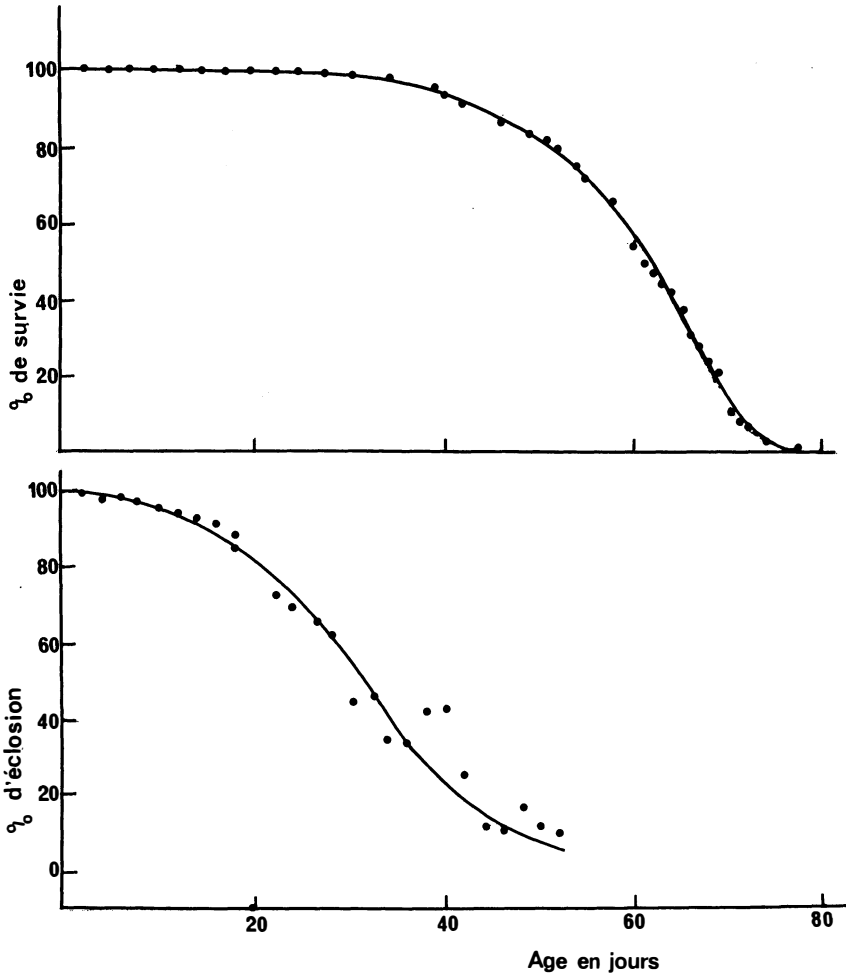


Fig. 2

Courbe du haut : Variation du pourcentage de survie des femelles avec l'âge.  
 Courbe du bas : Variation du pourcentage d'éclosion des œufs.

Pour la suite des calculs, on a l'habitude de ne tenir compte que des individus susceptibles de produire des descendants, c'est-à-dire des femelles. Pour les drosophiles étudiées, il a été vérifié que les deux sexes étaient sensiblement en nombres égaux. Ceci a conduit à diviser par deux le nombre des descendants produits chaque jour et indiqués figure 1.

#### B) RÉALISATION DES CALCULS ET ESTIMATION DES DIVERS PARAMÈTRES.

L'ensemble des calculs que l'on réalise habituellement est rassemblé dans le tableau 1.

TABLEAU I

Données numériques et calculs permettant d'estimer  $r$  (taux intrinsèque d'accroissement naturel) et la distribution stable des âges (voir texte).

1	2	3	4	5	6	7	8
$x$	$l_x$	$m_x$	$l_x m_x$	$e^{-rx}$	$\Sigma e^{-rx} l_x m_x$	$e^{-rx} l_x$	$p_x \times 100$
<i>Développement</i>							
0	1,000						
1	1,000			0,63763000		0,63763000	36,6281
2	0,994			0,40657201		0,40405126	23,2104
3	0,988			0,25924251		0,25600197	14,7058
4	0,981			0,16530080		0,16220967	9,3180
5	0,975			0,10540074		0,10276572	5,9033
6	0,969			0,06720667		0,06510982	3,7402
7	0,963			0,04285298		0,04124599	2,3693
8	0,956			0,02732434		0,02613026	1,5010
<i>Adultes</i>							
9	0,950	1,499	1,424	0,01742244	0,02480955	0,01655166	0,9508
10	0,950	20,717	19,681	0,01110907	0,24344715	0,01055383	0,6063
11	0,950	37,894	36,000	0,00708347	0,49845207	0,00672943	0,3866
12	0,950	42,342	40,225	0,00451663	0,68013351	0,00429088	0,2465
13	0,950	44,976	42,727	0,00287993	0,80318427	0,00273599	0,1572
14	0,950	41,944	39,847	0,00183632	0,87635611	0,00174454	0,1002
15	0,950	40,685	38,651	0,00117089	0,92161217	0,00111236	0,0639
16	0,950	39,195	37,235	0,00074659	0,94941144	0,00070927	0,0407
17	0,950	37,985	36,086	0,00047604	0,96658981	0,00045224	0,0260
18	0,950	39,483	37,509	0,00030353	0,97797491	0,00028826	0,0166
19	0,950	35,712	33,926	0,00019353	0,98454060	0,00018386	0,0106
20	0,950	36,403	34,583	0,00012340	0,98880814	0,00011723	0,0067
21	0,950	35,525	33,559	0,00007868	0,99144856	0,00007474	0,0043
22	0,950	34,595	32,865	0,00005016	0,99309706	0,00004765	0,0027
23	0,950	33,361	31,693	0,00003198	0,99411060	0,00003038	0,0017
24	0,949	32,760	31,089	0,00002039	0,99474450	0,00001935	0,0011
25	0,949	30,764	29,196	0,00001300	0,99512404	0,00001233	0,0007
26	0,949	28,026	26,597	0,00000828	0,99534426	0,00000785	0,0005
27	0,948	27,463	26,034	0,00000527	0,99548145	0,00000499	0,0003
28	0,948	24,915	23,619	0,00000336	0,99556081	0,00000318	0,0002
29	0,948	24,331	23,066	0,00000214	0,99561016	0,00000202	0,0001
30	0,947	21,791	20,636	0,00000136	0,99563822	0,00000128	0,0001
31	0,947	20,700	19,603	0,00000086	0,99565507	0,00000081	0,0000
32	0,945	19,800	18,711	0,00000054	0,99566517	0,00000051	
33	0,945	20,002	18,902	0,00000034	0,99567159	0,00000032	
34	0,944	16,315	15,401	0,00000021	0,99567482	0,00000019	
35	0,944	14,670	13,849	0,00000013	0,99567662	0,00000012	
36	0,943	14,250	13,437	0,00000008	0,99567769	0,00000007	
37	0,941	11,825	11,127	0,00000005	0,99567824	0,00000004	
38	0,940	10,300	9,682	0,00000003	0,99567853	0,00000002	
39	0,938	7,792	7,309	0,00000001	0,99567860	0,00000000	
40	0,936	7,695	7,203	0,00000000			
41	0,934	5,893	5,504				

TABLEAU I (suite)

1	2	3	4	5	6	7	8
$x$	$l_x$	$m_x$	$l_x m_x$	$e^{-rx} l_x m_x$	$\Sigma e^{-rx} l_x m_x$	$e^{-rx} l_x$	$p_x \times 100$
42	0,930	5,539	5,151				
43	0,924	4,550	4,204				
44	0,918	3,965	3,640				
45	0,912	2,950	2,690				
46	0,906	2,295	2,079				
47	0,897	2,058	1,846				
48	0,889	1,785	1,587				
49	0,881	1,421	1,252				
50	0,871	1,097	0,956				
51	0,862	0,799	0,689				
52	0,852	0,739	0,630				
53	0,841	0,513	0,431				
54	0,831	0,342	0,284				
55	0,821	0,330	0,271				
56	0,808	0,198	0,160				
57	0,795	0,168	0,133				
58	0,784	0,124	0,097				
59	0,766	0,077	0,059				
60	0,750	0,053	0,040				
61	0,730	0,026	0,019				
62	0,707	0,019	0,013				
63	0,689	0,019	0,013				
64	0,674	0,016	0,011				
65	0,645	0,009	0,006				
66	0,618	0,008	0,005				
67	0,589	0,002	0,001				
68	0,551	0,000	0,000				
Sommes		843,244			0,9956786	1,7408	99,999

1°) *Données numériques de base.* Elles sont indiquées dans les quatre premières colonnes du tableau 1. La première colonne ( $x$ ) correspond aux points médians des classes d'âge, exprimées en jours. La durée du développement étant exactement de 8,5 jours, le premier jour de vie des adultes correspond à l'intervalle 8,5-9,5 et son point médian est donc 9.

La seconde colonne ( $l_x$ ) indique la probabilité de survie d'un individu initialement présent au temps zéro. Ces valeurs supposent que la mortalité totale au cours du développement (5 %) est répartie également sur les jours successifs et indépendante du stade. Cependant, pour le premier jour, qui correspond principalement au développement embryonnaire, la mortalité a été considérée

comme nulle étant donné que le nombre des descendants produits indique en fait le nombre de jeunes larves. Au niveau des adultes, les  $l_x$  ont été calculés à partir de la courbe de survie des femelles tracée figure 2 et non à partir des points expérimentaux.

La troisième colonne ( $m_x$ ) indique le nombre des descendants (larves nouveau-nées) de sexe féminin produit chaque jour par une femelle adulte survivante.

La quatrième colonne ( $l_x m_x$ ) correspond au produit des valeurs des deux précédentes. Elle indique le nombre de descendants femelles produit chaque jour par une femelle initialement présente au temps 0. Ce produit est parfois désigné par  $Vx$  (Cole, 1954 ; Lewontin, 1965).

2°) *Calcul du paramètre r.* Dans une population croissante exponentielle, la variation d'effectif  $N$  par rapport au temps  $t$  suit l'équation différentielle :

$$dN/dt = rN$$

Intégrée, l'équation précédente devient :

$$N_t = N_0 e^{rt} \quad (1)$$

avec  $N_0$  = nombre d'individus au temps 0 ;  $N^t$  = nombre d'individus à l'instant  $t$ . La constante  $r$  correspond à la vitesse d'accroissement de la population par individu. Elle est appelée habituellement taux intrinsèque d'accroissement naturel.

On démontre que (Lotka, 1925 ; Mertz, 1970) au bout d'un certain temps, une telle population atteint une distribution stable des âges, c'est-à-dire que la proportion d'individus appartenant à une certaine classe d'âge est constante. A ce moment, les données doivent satisfaire à l'équation suivante :

$$\int_0^{\infty} e^{-rx} l_x m_x dx = 1 \quad (2)$$

Dans la mesure où  $r$  n'est pas trop grand, on peut utiliser l'approximation suivante (Birch, 1948) :

$$\sum e^{-rx} l_x m_x = 1 \quad (3)$$

L'équation (3) permet de calculer  $r$  par approximations successives. A cet effet il convient, pour diverses valeurs de  $r$ , de faire la somme des termes  $e^{-rx} l_x m_x$  et de choisir la valeur pour laquelle la somme trouvée est la plus proche de 1. Certaines méthodes (Birch, 1948) permettent pour commencer d'obtenir une valeur approximative de  $r$  afin d'éviter de trop longs tâtonnements.

Les résultats obtenus pour une valeur de  $r = 0,450$  sont indiqués dans les colonnes 5 et 6 du tableau 1. La somme des termes tels que  $e^{-rx} l_x m_x$  est indiquée colonne 6. Elle a été calculée jusqu'à

une valeur très proche de 1 (0,9957) atteinte le 40<sup>e</sup> jour, bien que la fécondité dure jusqu'au 67<sup>e</sup> jour.

3<sup>o</sup>) *Calcul de la distribution stable des âges.* Le calcul de  $r$  suppose que la population a atteint un état d'équilibre en ce qui concerne la fréquence de chaque âge. Si l'on appelle  $c_x$  la proportion d'individus correspondant à l'intervalle de temps  $x$  et  $x + dx$ , on a :

$$c_x = b e^{-rx} l_x \quad (4)$$

où  $b$  est le taux instantané de natalité (*birth rate*).

L'équation (4) peut aussi s'écrire :

$$1/b = \int_1^{\infty} e^{-rx} l_x dx \quad (5)$$

Le calcul de  $b$  est difficile. En pratique, on le remplace habituellement par un taux de natalité  $B$  correspondant à une durée plus longue et définie, par exemple l'intervalle de temps d'une classe d'âge. Si, dans une population d'effectif  $N_t$  il naît en un jour  $B_t$  femelles, on aura :

$$B = B_t / N_t \quad (6)$$

La proportion  $p_x$  d'individus correspondant à la classe d'âge  $x$  devient alors, par analogie avec l'équation (4)

$$p_x = B e^{-rx} l_x \quad (7)$$

d'où l'on tire :

$$1/B = \sum e^{-rx} l_x \quad (8)$$

Ces derniers termes figurent dans la colonne 7 du tableau 1. Leur somme permet de calculer

$$B = 1/1,7408 = 0,574$$

La colonne 8 contient les valeurs  $p_x \times 100$  calculées d'après l'équation (7).

Si le calcul de  $r$  demande seulement de connaître les résultats concernant les adultes, l'estimation des  $p_x$  doit s'effectuer, elle, pour tous les stades. Ceci conduit à calculer les  $l_x$  à partir du moment de la ponte. Or, dans le cas présent, un problème délicat se pose pour la définition des classes d'âge. Dans le tableau 1, nous avons vu que le premier jour de vie des adultes correspond exactement au 9<sup>e</sup> jour après la naissance. Les classes correspondant au développement ont naturellement été affectées de valeurs décroissantes de 8 à 1. En procédant ainsi, on introduit une certaine erreur dans les résultats, puisque la classe 1 correspond à l'intervalle 0,5-1,5 jour. Dans le tableau, il manque en fait une classe d'une



demi-journée, correspondant à l'intervalle 0-0,5 jour. Cette classe a été volontairement négligée. L'incidence de cette simplification sur les résultats est faible et sera envisagée plus loin.

Le principal intérêt de ces calculs est de nous montrer que, dans une population qui a atteint une distribution stable d'âge, les adultes ne constituent qu'une proportion extrêmement faible du total (2,6 %). La majorité des individus est constituée par des stades très jeunes : œufs et larves en début de croissance.

4°) *Durée d'une génération.* La somme des valeurs  $l_x m_x$  (colonne 4) indique le nombre de filles produites par une femelle de la génération précédente. Ce total désigné par  $R_0$  est appelé taux net de reproduction (*net reproduction rate*). Dans le cas présent, nous trouvons  $R_0 = 843,2$ .

Chez la Drosophile, la longévité des adultes dépasse largement la durée du développement de sorte que les générations successives se chevauchent largement. On a l'habitude de définir (Lotka, 1945) la durée  $T$  d'une génération comme le temps nécessaire pour que l'effectif de la population soit multiplié par  $R_0$ . C'est-à-dire que :

$$R_0 = e^{rT} \quad (9)$$

A partir des résultats du tableau 1, on calcule que :

$$T = \log_e R_0 / r = 14,97 \text{ jours}$$

Il convient de remarquer que ce calcul n'est possible que dans le cas où l'effectif de la population augmente. Dans une population stationnaire, d'autres définitions sont nécessaires (Leslie, 1966 ; Mertz, 1970).

5°) *Taux d'accroissement par unité de temps.* La formule générale d'accroissement de la population (1) montre que, par unité de temps, l'effectif se trouve multiplié par un facteur constant,  $\lambda = e^r = \text{antilog}_e r$ . Ce paramètre  $\lambda$ , taux d'accroissement par unité de temps, est appelé habituellement taux d'accroissement fini (*finite rate of increase*). Pour la Drosophile, on a

$$\lambda = e^{0,450} = 1,568.$$

Chaque jour, la population se trouve multipliée par 1,568. Remarquons que, si  $r = 0$ ,  $\lambda = 1$ , c'est-à-dire que la population est stationnaire.

6°) *Temps nécessaire pour doubler l'effectif.* D'après la définition de la durée d'une génération, on peut dire que tout les 15 jours la population se trouve multipliée par 843. Il est plus commode d'exprimer ce résultat en calculant le temps nécessaire pour que l'effectif de la population double. A partir de l'équation (1) et en posant  $N_0 = 1$ ,  $N_t = 2$ , on calcule facilement la valeur de  $t$  correspondante.

Pour la Drosophile, cette durée est de 1,54 jour.

7°) *Taux de naissance et taux de mortalité instantanés.* Nous avons vu que le taux de naissance journalier  $B$  est égal à 0,574. En d'autres termes il naît chaque jour un nombre d'individus égal à 57,4 % de l'effectif total de la population.

On peut aussi définir un taux de mortalité journalier  $D$  (*death rate*) qui se calcule ainsi :

$$D = B - (\lambda - 1) = 0,006$$

Il est souvent intéressant de calculer le taux de naissance instantanée  $b$  (équation 5) et le taux de mortalité instantané  $d$ . Ces deux valeurs sont liées à  $r$  par la relation :

$$r = b - d$$

On démontre que (Birch, 1948)

$$b = \frac{rB}{\lambda - 1} \quad (10)$$

Pour la *Drosophile*, on trouve  $b = 0,455$  et  $d = 0,005$ . Les paramètres  $b$  et  $d$  sont surtout utilisés dans les études démographiques des populations humaines.

### C) INFLUENCE DE DIVERSES MODIFICATIONS DES RÉSULTATS BIOLOGIQUES.

D'après les calculs précédents, la connaissance de  $r$  permet de prévoir la plupart des caractéristiques démographiques d'une population en expansion. Toute modification dans les conditions expérimentales entraîne généralement une variation des résultats biologiques et par conséquent un changement de la valeur de  $r$ . Ce problème a déjà été analysé par divers auteurs, comme Cole (1954) ou Lewontin (1965). Par ailleurs on est souvent conduit, pour faciliter les calculs, à effectuer des simplifications et par exemple à ne pas tenir compte des individus âgés qui, comme le montre le tableau 1, sont d'une importance négligeable.

Pour la *Drosophile*, il a été étudié l'incidence de variations dans la mortalité larvo-nymphale, la durée de développement et la fécondité. Les effets de certaines simplifications des calculs (non prise en compte de la fertilité ; limitation de la fécondité aux 10 ou 15 premiers jours de ponte) ont aussi été analysés. Les résultats concernant les paramètres  $r$ ,  $\lambda$  et  $T$  sont réunis dans le tableau 2. Ils appellent les commentaires suivants.

1°) *Variations de la mortalité larvo-nymphale.* Chez la *Drosophile*, la mortalité au cours du développement varie nettement selon le génotype et les conditions expérimentales (David et Clavel, 1965 ; David, Fouillet, Van Herrewege, 1970, etc.). Une valeur de 5 % est particulièrement faible et l'on observe souvent des pourcentages plus élevés dépassant par exemple 15 %. A partir des données du tableau 1, les calculs ont été repris en supposant des

mortalités de 10 et 15 %. On constate (tableau 2) que dans ces conditions les valeurs de  $r$  et de  $\lambda$  sont réduites tandis que la durée d'une génération est légèrement accrue. Mais les variations observées sont extrêmement faibles. Le doublement de la mortalité ne réduit  $r$  que de 1 % environ. La mortalité lors du développement intervient très peu dans la définition du potentiel reproducteur d'une espèce comme la *Drosophile*.

TABLEAU II

*Influence de diverses modifications des résultats biologiques sur les paramètres  $r$  (taux intrinsèque d'accroissement),  $\lambda$  (taux d'accroissement par jour) et  $T$  (durée d'une génération en jours).*

Conditions de calcul	$r$	$\lambda$	$T$
Résultats du tableau I .....	0,450	1,568	14,97
Mortalité larvo-nymphale 10 % .....	0,445	1,561	15,14
Mortalité larvo-nymphale 15 % .....	0,441	1,554	15,28
Durée de développement 9 jours .....	0,432	1,540	15,60
Durée de développement 9,5 jours .....	0,415	1,514	16,23
Fertilité supposée de 100 % .....	0,451	1,570	14,94
Fécondité étudiée pendant 10 jours .....	0,448	1,565	12,94
Fécondité étudiée pendant 15 jours .....	0,450	1,568	13,79
Fécondité sur milieu fermenté .....	0,489	1,631	12,80

2°) *Modification de la durée du développement.* La durée de développement est souvent supérieure à la valeur de 204 heures, utilisée dans le tableau 1 (David et Clavel, 1965). Les calculs ont été repris pour les durées de 216 et 228 heures, soit 9 et 9,5 jours. On constate que, si l'on augmente la durée de développement de 1 jour, la valeur de  $r$  est diminuée de près de 8 % et la durée d'une génération est accrue d'un peu plus de 24 heures.

Si la durée de développement ne correspond pas à un nombre de jours (ou de demi-journées) entier, il est possible de calculer  $r$  avec des classes d'âge comportant deux décimales et l'on obtiendra de cette façon une valeur précise.

Le problème est plus compliqué si l'on veut calculer la distribution stable des âges. Nous avons vu que, si le début de la vie des adultes ne correspond pas à un nombre entier de jours, il est nécessaire de faire au niveau du développement des classes inégales et, éventuellement, de négliger l'une d'entre elles, comme cela a été fait dans le tableau 1.

Dans le cas d'une durée de développement de 9 jours, une distribution d'âges exacte a pu être calculée. On trouve alors un pourcentage d'adultes plus faible, de 1,97 % au lieu de 2,6 %. Comme on pouvait donc s'y attendre, le fait de négliger une classe d'âge au niveau du développement provoque une certaine surestimation de la proportion des adultes dans la population. De toute façon il est beaucoup plus important, du point de vue biologique, d'estimer  $r$  exactement plutôt que la distribution des âges.

3°) *Pourcentage d'éclosion des œufs supposé de 100 %*. Le calcul montre que les résultats sont pratiquement identiques puisque  $r$  n'est accru que de 0,2 % environ. Ceci s'explique par le fait que, en début de vie, la fertilité réelle est presque de 100 % (Fig. 2) et aussi parce que la ponte des parents âgés ne compte pas dans une population en expansion.

4°) *Fécondité étudiée pendant une durée limitée*. Il est fastidieux d'établir une courbe de fécondité pendant toute la durée de ponte des femelles, c'est-à-dire pendant une cinquantaine de jours. Nous avons d'ailleurs vu (tableau 1) que l'importance des descendants produits après le 30<sup>e</sup> jour est à peu près nulle. Si l'on n'utilise que les résultats des 15 premiers jours, on trouve pour  $r$  et  $\lambda$  des valeurs identiques à celles obtenues après calcul complet. Et même si l'on se limite aux 10 premiers jours, on trouve encore des valeurs très proches.

Au contraire, le calcul de la durée d'une génération réelle révèle des écarts très nets. Ceci tient au fait que, en 10 jours, le nombre des descendants femelles produits est inférieur à la moitié du total ( $R_0 = 329,3$  au lieu de 843,2). Le calcul de  $T$  par la formule (9) est ainsi nettement biaisé. C'est donc seulement lorsqu'on veut connaître de façon précise la durée d'une génération que la détermination précise du taux net de reproduction ( $R_0$ ) est nécessaire.

5°) *Fécondité obtenue sur milieu fermenté*. Le milieu fermenté permet une ponte nettement plus importante que le milieu axénique (David, 1968 ; 1970) et le maximum journalier peut dépasser 120 œufs. Les calculs ont été repris avec la fécondité d'une quarantaine de femelles nourries de milieu fermenté et étudiées pendant 10 jours ( $R_0 = 522,0$ ). Les résultats fournissent des valeurs de  $r$  et  $\lambda$  nettement supérieures à celles obtenues sur milieu axénique. Pour la durée d'une génération, il convient de rappeler que la valeur indiquée dans le tableau 2 est fortement sous-estimée.

## DISCUSSION ET CONCLUSIONS

La détermination de la capacité intrinsèque d'accroissement en nombre d'une espèce exige habituellement des études réalisées en laboratoire dans des conditions artificielles. Il est bien facile de

montrer que, dans les conditions naturelles, les populations sont soumises à des situations infiniment plus complexes et surtout fluctuantes. En particulier on peut rappeler que l'espace, la nourriture, sont toujours limités, que chaque individu est soumis à l'influence d'autres individus ; que la plupart des espèces subissent l'action de prédateurs, de parasites ou de maladies ; enfin que les variations climatiques saisonnières entraînent généralement des changements importants dans l'échelonnement des âges et la proportion des différents stades (mortalité différentielle, diapause, etc.).

L'objet de cette discussion est cependant de montrer que, malgré toutes ces réserves, la connaissance de la capacité innée d'accroissement est susceptible de rendre des services certains et qu'elle ne doit pas être négligée.

Dans la nature, il existe assez souvent des cas où l'on observe, pendant un certain temps, une augmentation démographique rapide. La connaissance de  $r$  permet alors de prévoir la vitesse maximum de pullulation.

Un accroissement exponentiel des effectifs ne dure jamais très longtemps et toute population naturelle tend vers une limite, sorte de saturation. Afin de décrire les observations, on est conduit à rechercher des modèles mathématiques plus complexes, comme celui de la courbe logistique ou d'autres encore (Smith, 1952 ; Levins, 1969 ; Rabinovitch, 1969 ; etc.). Mais, dans les formules utilisées, on trouve presque toujours le paramètre  $r$  de sorte que les calculs exposés dans ce travail, bien qu'assez complexes et longs, se présentent comme le point de départ expérimental le plus simple possible pour une étude démographique.

Un autre intérêt de  $r$  est d'intégrer les diverses caractéristiques (durée de développement, mortalité, fécondité) qui conditionnent le pouvoir reproducteur d'une espèce. Son étude permet de se rendre compte de l'importance relative des diverses données biologiques. Chez un insecte comme la *Drosophile*, nous constatons la très faible importance de la mortalité larvaire et l'influence prépondérante de la fécondité du début de la vie des adultes. Ceci confirme une règle écologique classique, à savoir que, dans la nature, les animaux vivent beaucoup moins longtemps qu'en captivité. La très faible fréquence des stades adultes dans une population en expansion est un phénomène très frappant. Si l'on étudie une population naturelle en période d'accroissement (*drosophiles* à la fin de l'été par exemple) le fait de ne rencontrer pratiquement que des adultes jeunes ne signifiera pas que la mortalité imaginale est précoce mais simplement que les adultes âgés sont dilués dans un nombre considérable de nouveaux venus. Réciproquement, si l'on veut contrôler la pullulation éventuelle d'un insecte nuisible, il conviendra de se rappeler que l'observa-

tion d'un petit nombre d'adultes peut correspondre à l'existence d'un grand nombre de larves en train de causer des dégâts.

La connaissance de la capacité maximum d'accroissement peut permettre d'intéressantes comparaisons entre espèces. Ainsi une valeur de  $r$  proche de 0,5 apparaît supérieure à celles de la plupart des autres espèces d'insectes étudiées jusqu'à présent : *Calandra*, *Tribolium*, *Pediculus*, *Nasonia*, etc. (Birch, 1948 ; Leslie et Park, 1949 ; Evans et Smith, 1952 ; Howe, 1953 ; Nagel et Pimentel, 1964 ; Rabinovitch, 1968). Cependant, chez le puceron *Myzus persicae*, Legay et De Reggi (1964) ont trouvé des valeurs de  $r$  supérieures à 2. Ce pouvoir énorme de pullulation s'explique essentiellement par la rapidité du développement.

A l'intérieur du genre *Drosophila*, la capacité innée d'accroissement en nombre de *D. melanogaster* apparaît nettement supérieure à celle des autres espèces (Birch *et al.*, 1963 ; Dobzhansky *et al.*, 1964 ; Lewontin, 1965). Encore convient-il de rappeler que les Mouches étudiées ici correspondent à un génotype hétérozygote, très vigoureux et qui se caractérise par une forte fécondité. Les valeurs données dans les tableaux 1 et 2 sont certainement proches du maximum génétiquement possible chez *D. melanogaster*.

Le calcul du paramètre  $r$  dans diverses conditions de milieu permet aussi de résumer, de façon assez simple, les effets de facteurs abiotiques comme la température, l'humidité, la nourriture, etc. D'une façon générale, on pourra considérer que les conditions qui correspondent à  $r$  maximum correspondent à un optimum écologique. Réciproquement, les résultats obtenus doivent permettre de mesurer, autrement que de façon intuitive et partielle, l'adaptation d'une espèce à certaines conditions de milieu. On peut ainsi parfois expliquer pourquoi des espèces sont inféodées à un certain biotope et non à un autre (Birch, 1953 ; Pattee, 1970).

Notons enfin que les conceptions modernes accordent actuellement une grande importance aux facteurs héréditaires dans la répartition et l'évolution des espèces (Génétique écologique et Génétique des populations). Le paramètre  $r$  a le mérite de mesurer de façon simple le potentiel reproducteur d'une sous-espèce ou d'une race. Il dépend de caractères quantitatifs comme la vitesse de croissance ou la fécondité dont le déterminisme génétique est habituellement de type polygénique et qui sont, jusqu'à présent, peu étudiés.

## RESUME

A partir des résultats quantitatifs concernant la durée de développement, la mortalité larvo-nymphale, la fécondité, la fertilité et la longévité des femelles, il est possible de calculer le

taux intrinsèque d'accroissement  $r$  et divers autres paramètres concernant la capacité reproductrice de *D. melanogaster*. Pour des *Drosophiles* hétérozygotes très vigoureuses, élevées à 25° C, on trouve  $r = 0,450$ . Chaque jour la population peut être multipliée par 1,56. Le nombre des individus double tous les 1,54 jours et la durée d'une génération est de 15 jours. Dans une telle population, en accroissement exponentiel, les adultes représentent seulement 2 % environ du total.

L'incidence de certaines variations des données biologiques (changements de la durée de développement, de la mortalité, de la fécondité) ou de simplifications des calculs a été analysée. L'intérêt de la détermination de la capacité innée d'accroissement en nombre pour les études de dynamique des populations et de génétique écologique est discuté.

### SUMMARY

From quantitative data on duration of development, larval and pupal mortality, fecundity and female longevity of *Drosophila melanogaster*, the intrinsic rate of natural increase and other parameters concerning reproductive capacity were calculated. For heterozygous flies at 25° C,  $r = 0,450$ . The number of individuals may double every 1,54 days. The duration of a generation is 15 days. In such an exponentially increasing population, adults constitute only 2 % of the total population.

The incidence of some variations in results obtained (changes in duration of development, in mortality or in fecundity) and of some simplifications of calculation are analysed. The importance of determining the intrinsic rate of natural increase of a species for studies on population dynamics and ecological genetics is discussed.

### REMERCIEMENTS

Nous remercions le Professeur J. LEGAY qui a bien voulu accepter de relire et critiquer le manuscrit de ce travail.

### BIBLIOGRAPHIE

- BIRCH, L.C. (1948). — The intrinsic rate of natural increase of an insect population.. *J. Anim. Ecol.*, 17 : 15-26.
- BIRCH, L.C. (1953). — Experimental background to the study of the distribution and abundance of Insects. I - The influence of temperature, moisture and food on the innate capacity for increase of the grain beetle. *Ecology*, 34 : 698-711.
- BIRCH, L.C., DOBZHANSKY, Th., ELLIOT, P., LEWONTIN, R.C. (1963). — Relative fitness of geographic races of *Drosophila serrata*. *Evolution*, 17 : 72-83.

- COLE, L.C. (1954). — The population consequences of life history phenomena. *Quart. Rev. Biol.*, 29 : 103-137.
- DAVID, J. (1959). — Etude quantitative du développement de la *Drosophile* élevée en milieu axénique. *Bull. Biol. Fr. Belg.*, 93 : 472-505.
- DAVID, J. (1968). — Valeur nutritive comparée de trois milieux non synthétiques pour les *Drosophiles* adultes. *Ann. Nutr. Alim.*, 22 : 287-295.
- DAVID, J. (1970). — Le nombre d'ovarioles chez *Drosophila melanogaster* : relation avec la fécondité et valeur adaptative. *Arch. Zool. exp. Gén.*, 111 : 357-370.
- DAVID, J., CLAVEL, M.F. (1965). — Interaction entre le génotype et le milieu d'élevage. Conséquences sur les caractéristiques du développement de la *Drosophile*. *Bull. Biol. Fr. Belg.*, 99 : 369-378.
- DAVID, J., CROISSANT, J. (1956). — Recherches sur la fécondité et la fertilité chez *Drosophila melanogaster* Meig. *Ann. Univ. Lyon, Sect. C*, 9 : 73-128.
- DAVID, J., FOUILLET, P., VAN HERREWEGE, J. (1970). — Sous-alimentation quantitative chez la *Drosophile*. I - Action sur le développement larvaire et la taille des adultes. *Ann. Soc. Entomol. Fr.*, 6 : 367-378.
- DOBZHANSKY, Th., LEWONTIN, R.C., PAVLOVSKY, D. (1964). — The capacity for increase in chromosomally polymorphic and monomorphic populations of *D. pseudoobscura*. *Heredity*, 19 : 597-614.
- EVANS, F.C., SMITH, F.E. (1952). — The intrinsic rate of natural increase for the human louse, *Pediculus humanus* L. *Amer Nat.*, 86 : 299-310.
- HOWE, R.W. (1953). — Studies on beetles of the family Ptinidae. VIII - The intrinsic rate of increase of some Ptinid beetles. *Ann. Appl. Biol.*, 40 : 121-134.
- LEGAY, J.M., DE REGGI, L. (1964). — Longévité et fécondité chez *Myzus persicae* Sulzer élevé au laboratoire. *Bull. Soc. Linn. Lyon*, 33 : 256-263.
- LESLIE, P.H. (1966). — The intrinsic rate of increase and the overlap of successive generations in a population of Guillemots (*Uria aalge* Pont) *J. Anim. Ecol.*, 35 : 291-301.
- LESLIE, P.H., PARK, T. (1949). — The intrinsic rate of natural increase of *Tribolium castaneum* Herbst. - *Ecology*, 30 : 469-477.
- LEVINS, R. (1969). — The effect of random variations of different types on population growth. *Proc. Nat. Acad. Sci.*, 62 : 1061-1065.
- LEWONTIN, R.C. (1965). — Selection for colonizing ability, In : *The Genetics of colonizing Species*, Ed. by H.G. Baker and G. Stebbins, New York, Academic Press, pp. 77-91.
- LOTKA, A.J. (1925). — *Elements of Physical Biology*. Baltimore, Williams and Wilkins.
- LOTKA, A.J. (1945). — Population analysis as a chapter in the mathematical theory of evolution, In : *Essays on Growth and Form*, Ed. Legros Clark, W.E. and Medawar, P.B., Oxford University Press, pp. 355-385.
- MERTZ, D.B. (1970). — Notes on methods used in life history studies, In : *Readings in Ecology and Ecological Genetics*, Ed. by Connel, J.H., Mertz, D.B., Murdoch, W.W., New York, Harper and Raw, pp. 4-16.
- NAGEL, W.P., PIMENTEL, D. (1964). — The intrinsic rate of natural increase of the pteromalid parasite *Nasonia vitripennis* Walk, on its muscoid host *Musca domestica* L. *Ecology*, 45 : 658-660.
- PATTEE, E. (1970). — Coefficients thermiques et écologie de quelques Planaires d'eau douce, IV - La reproduction de *Dugesia gonocephala*, *Ann. Limn.*, 6 : 293-304.
- RABINOVITCH, J.E. (1968). — Contribucion al estudio de la dinamic de poblaciones. *Acta Biol. Ven.*, 6 : 68-81.



- RABINOVITCH, J.E. (1969). — The applicability of some population growth models to a single species laboratory population. *Ann. Entomol. Soc. Amer.*, 62 : 437-442.
- SMITH, F.E. (1952). — Experimental methods in population dynamics : a critique. *Ecology*, 33 : 441-450.
- VOLTERRA, V. (1931). — *Leçons sur la théorie mathématique de la lutte pour la vie*. Paris, Hermann.
- VARLEY, G.C., GRADWELL, G.R. (1970). — Recent advances in insect population dynamics. *Ann. Rev. Entomol.*, 15 : 1-24.