

***Emploi du modèle de Beverton et Holt :  
cas d'une mortalité naturelle variable  
et d'une croissance  
décrite par une équation de Gompertz***

Jacques MOREAU, Cécile BAYLE et Christian BRIÈRE (1)

RÉSUMÉ

*Le présent travail examine les possibilités de prendre en compte, dans le modèle de calcul prévisionnel du rendement par recrue de Beverton et Holt deux caractéristiques possibles des espèces tropicales :*

*La faible longévité souvent constatée amènent un développement de l'exploitation à un âge très précoce où le jeune subit encore des mortalités naturelles élevées qui lui sont spécifiques et dont l'importance décroît, généralement, avec l'âge.*

*Dans certains cas où la croissance linéaire du jeune est lente par rapport à celle des poissons plus âgés, un ajustement de la loi de croissance linéaire selon une équation de Gompertz pourrait se justifier.*

*Les développements mathématiques de l'équation de production sont développés dans les deux hypothèses citées ci-dessus et un sous-programme de calcul numérique de l'intégrale obtenue est proposé.*

*Des exemples numériques montrent les variations obtenues par rapport à l'équation de Beverton et Holt et celles-ci sont discutées.*

MOTS-CLÉS : Poissons tropicaux — Rendement par recrue — Modélisation.

SUMMARY

ABOUT THE MODEL OF BEVERTON AND HOLT : CASE OF A VARIABLE MORTALITY AND OF A GROWTH DESCRIBED BY AN EQUATION OF GOMPERTZ

*This paper is an attempt to include, in the general model of Beverton and Holt for the calculation of the expected yield per recruit, two possible characteristics of tropical fishspecies :*

*The short longevity, usually quoted for these populations, induces the exploitation at a very low age for which very high mortalities are typically observed, often decreasing with age.*

*In some situations, a low linear growth-rate in young fishes can be fitted with the general equation of Gompertz for linear growth.*

*With these two hypothesis, the production equation is mathematically developped and a subroutine for the numerical calculation of the obtained integral is included. Differences with the original equation of Beverton and Holt are shown with practical datas and discussed.*

KEY WORDS : Tropical fish — Yield per recruit — Modelisation.

(1) *Laboratoire de Biologie Quantitative et Laboratoire d'Ichtyologie Appliquée, École Nationale Supérieure Agronomique, 145, avenue de Muret, 31076 Toulouse cedex, France.*

## INTRODUCTION

L'équation générale de BEVERTON et HOLT (1957), destinée au calcul du rendement par recrue a été utilisée en plusieurs circonstances au sujet de populations de poissons des eaux continentales tropicales (SSENTONGO, 1971 ; DURAND, 1978 ; MOREAU, 1979).

Cependant le modèle de BEVERTON et HOLT n'est applicable en toute rigueur que dans les conditions suivantes :

— croissance décrite par une équation de Von Bertalanffy ;

— mortalité naturelle constante entre l'âge de recrutement et l'âge maximum observé ;

— mortalité par pêche constante au-delà de l'âge de première capture ;

— relation isométrique entre le poids  $W$  et la longueur  $L$  des poissons  $W = a L^3$ .

Ces hypothèses apparues rapidement contraignantes ont conduit plusieurs auteurs à élaborer des variantes plus évoluées (JONES, 1961 ; RICKER, 1958 in RICKER, 1975 ; PAULIK et BAYLIFF, 1967) destinées à permettre le calcul de  $Y/R$  dans des situations jugées trop éloignées des hypothèses de départ évoquées plus haut.

Le présent travail a cherché à prendre en considération des problèmes qui semblent spécifiques des eaux continentales tropicales.

Les poissons d'eaux douces tropicales sont caractérisés par leur courte longévité, un âge de recrutement et un âge de première capture souvent inférieurs à un an (MERONA, HECHT, MOREAU, 1984). Ceci suppose qu'ils sont exploités très tôt dans leur vie par les pêcheurs tout en étant encore soumis aux fortes mortalités naturelles normalement constatées chez les jeunes (PHILIPPART, 1975). Dans certains cas, cette mortalité, en majorité due à la prédation, diminue avec l'âge et l'on peut représenter de façon assez simple l'évolution de la mortalité naturelle avec l'âge, au moins pendant la phase exploitée de l'existence du poisson (MOREAU, BRIÈRE, 1980).

Par ailleurs, il arrive aussi que les jeunes poissons présentent, au début de leur vie, une croissance linéaire lente qui s'accélère ensuite et prend, simplement chez les poissons âgés, l'allure asymptotique habituellement rencontrée. En pareille circonstance, l'équation de Von Bertalanffy rend très imparfaitement compte de la croissance au début de la vie. Il convient alors d'essayer un ajustement selon l'équation générale de Gompertz employée quelquefois pour décrire la croissance linéaire chez les poissons (DAGET et LE GUEN, 1975).

Il a semblé intéressant d'étudier la possibilité de prendre en compte ces remarques dans l'évaluation

du rendement par recrue et de voir sur des cas concrets les modifications apportées dans le résultat.

## MÉTHODE

Les calculs mathématiques nécessaires à la présente recherche ont été conduits de la façon suivante :

## 1. Calcul de l'effectif d'une population

En dynamique de stocks exploités, on admet que le nombre d'individus qui disparaissent par unité de temps est proportionnel au nombre d'individus encore présents et au coefficient instantané de mortalité totale apparente  $Z$ .

$$\text{On a } \frac{dN}{dt} = -Z N(t)$$

où  $Z = M + F$  ;  $M$  étant la mortalité naturelle et  $F$  la mortalité par pêche

Si  $M$  est une fonction de  $t$  on a

$$\frac{dN}{dt} = -(M(t) + F) N(t) \quad (1)$$

Cette équation peut aussi s'écrire :

$$\frac{1}{N(t)} \frac{dN}{dt} = -(M(t) + F(t))$$

soit en intégrant

$$\text{Log } (N(t)) = - \int (M(t) + F) dt \quad (2)$$

Soit  $H$  une primitive de  $M$  ; l'équation (2) s'écrit alors :

$$\begin{aligned} \text{Log } N(t) &= -(H(t) + F t) \\ \text{et } N(t) &= C e^{-(H(t) + F t)} \end{aligned} \quad (3)$$

où la constante  $C$  dépend des conditions initiales. Soient  $t_r$  l'âge de recrutement,  $t_c$  l'âge de première capture et  $R$  l'effectif à l'âge de recrutement.

Pour  $t < t_c$ , la mortalité par pêche  $F$  est nulle, d'où

$$N(t) = C e^{-H(t)}$$

avec

$$C = R e^{H(t_r)}$$

L'effectif à l'âge de 1<sup>re</sup> capture est alors

$$N(t_c) = R e^{H(t_r) - H(t_c)}$$

Pour  $t \geq t_c$ , la relation (3) conduit à

$$N(t) = C e^{-(H(t) + F t)}$$

d'où

$$C = N(t_c) e^{H(t_c) - F t_c}$$

pour tout âge  $t \geq t_c$ ,  $N(t)$  s'écrit :

$$N(t) = R e^{H(t_r) - H(t) - F(t - t_c)} \quad (4)$$

2. Calcul de la production exploitée  $Y$ 

La croissance est supposée décrite par la relation de Von Bertalanffy (1938, 1951)

$$L(t) = L_{\infty} (1 - e^{-k(t-t_0)})$$

et

$$W(t) = W_{\infty} (1 - e^{-k(t-t_0)})$$

$$= W_{\infty} \sum_{n=0}^3 U_n e^{-nk(t-t_0)} \quad (5)$$

où  $U_n = 1, -3, 3, -1$  pour  $n = 0, 1, 2$  et  $3$ .

La production exploitée est

$$Y = \int_{t_0}^{t_m} FN(t) W(t) dt \quad (6)$$

où  $t_m =$  âge maximum observé,

$$Nt = R e^{H(tr)} e^{-Ht - F(t-t_0)}$$

Y s'écrit alors :

$$Y = FRW_{\infty} e^{H(tr)} \sum_{n=0}^3 U_n \int_{t_0}^{t_m} e^{-H(t) - F(t-t_0) - nk(t-t_0)} dt \quad (7)$$

### 3. Application au cas d'une mortalité naturelle décroissante

#### 3.1. $M(t)$ est une fonction homographique de l'âge

Nous admettons ici qu'au-delà de l'âge de recrutement, la mortalité naturelle décroît selon une fonction homographique du temps :

$$M(t) : M_{\infty} + \frac{b}{t-t_0} \quad (8)$$

où  $M_{\infty}$  et  $b$  sont des constantes dépendant de la population étudiée.

Dans ce cas, une primitive de la fonction  $M(t)$  (8) est :

$$H(t) : M_{\infty} t + b \text{Log}(t-t_0)$$

En remplaçant  $H(t)$  par sa valeur dans l'expression de  $Y$  et en regroupant les termes constants, on obtient finalement l'expression suivante de la fonction de production :

$$Y = FRW_{\infty} (t_r - t_0)^b e^{(M_{\infty}(t_r-t_0) - F(t_0-t_0))} \sum_{n=0}^3 U_n J_n \quad (9)$$

$$\text{avec } J_n = \int_{t_0}^{t_m} \frac{e^{-(F+M_{\infty}+nk)(t-t_0)}}{(t-t_0)^b} dt \quad (10)$$

En pratique, le calcul algébrique des intégrales  $J_n$  étant impossible sans avoir recours à des développements en série entière, il est nécessaire de les évaluer à l'aide d'une méthode d'intégration numérique, comme la méthode de SIMPSON (BECKETT *et al.*, 1967; NOUGIER, 1983). Celle-ci est relativement simple à programmer sur tout micro-ordinateur

(cf. listing du sous-programme donné en annexe). L'ensemble du programme de calcul de  $Y/R$ , conçu pour un micro-ordinateur HP 9845 B, est disponible auprès des auteurs.

#### 3.2. $M(t)$ est une fonction exponentielle négative du temps

Nous admettons de même qu'au-delà de l'âge de recrutement  $M(t)$  est une fonction de  $t$  qui s'écrit :

$$M(t) = M_{\infty} + b e^{-at}; \text{ une primitive de } M(t) \text{ est } H(t) = M_{\infty} t - b/a(e^{-at}); Y \text{ s'écrit alors :}$$

$$Y = FRW_{\infty} e^{(M_{\infty} t_r - b/a(e^{-at_r}))} \sum_{n=0}^3 U_n \int_{t_0}^{t_m} e^{-M_{\infty} t + b/a(e^{-at}) - F(t-t_0) - nk(t-t_0)}$$

en réarrangeant cette relation, on arrive à :

$$Y = FRW_{\infty} e^{(M_{\infty}(t_r-t_0) - F(t_0-t_0) - b/a(e^{-at_r}))} \sum U_n J_n \text{ avec}$$

$$J_n = \int_{t_0}^{t_m} e^{-(F+M_{\infty}+nk)(t-t_0) + b/a(e^{-at})} dt \quad (11)$$

Les calculs numériques sont à conduire selon les méthodes décrites précédemment.

A la ligne 2710, le sous-programme figurant en annexe est modifié :

$$2710 \text{ DEF FNF}(X) = \text{EXP}(-(F+M+(n*K))*(X-O) + (B/A)*\text{EXP}(-A*X))$$

### 4. Calcul de la production exploitée $Y$ : équation de croissance de Gompertz

Contrairement au cas précédent la mortalité naturelle est admise constante dans l'intervalle  $(t_r-t_m)$ .

L'équation de Gompertz décrivant la croissance linéaire s'écrit d'une façon générale :

$$L(t) = L_{\infty} e^{-be^{-k(t-t_0)}}$$

A cette équation correspond l'équation de croissance pondérale

$$W(t) : W_{\infty} e^{-3be^{-k(t-t_0)}}$$

en posant pour tout âge  $t$  :  $W(t) = aL(t)^3$

La production  $Y$  s'exprime par la relation habituelle de départ

$$Y : \int_{t_0}^{t_m} FN(t) W(t) dt \text{ qui s'écrit alors}$$

$$Y = FRW_{\infty} e^{-M(tc-tr)} \int_{t_0}^{t_m} e^{-(F+M)(t-t_0)} 3be^{-k(t-t_0)} dt \quad (12)$$

Comme dans le cas précédent, l'intégrale proprement dite ne s'exprime pas de façon algébrique simple et doit également donner lieu au calcul numérique de la valeur approchée par la méthode de Simpson. Le listing se trouve modifié à la ligne 2710 comme indiqué ci-dessous.

```
DEF FNF (X) = EXP(- (F+M)*(X - I)*EXP(-
(3*D*EXP(- C*(X - O)))
```

REMARQUE : Dans la mesure où l'on ne cherche pas une expression algébrique des 2 intégrales figurant respectivement dans les équations 7, 11 et 12 il est possible d'admettre pour le coefficient d'allométrie  $b$  de la relation  $W = aL^b$  une valeur différente de 3 ce qui permet de s'écarter d'une des contraintes de l'équation générale de Beverton et Holt.

EXEMPLES D'APPLICATION

1. Mortalité naturelle variable

Des données observées sur la mortalité naturelle aux jeunes âges sont disponibles sur une population de *T. rendalli* du lac de Mantasoa, sur les hauts plateaux malgaches (MOREAU, 1979 ; MOREAU, BRIÈRE, 1980), pour laquelle les paramètres de croissance sont également connus avec précision. En effet  $L_{\infty} = 25,85$  ;  $W_{\infty} = 779$  g ;  $k = 0,52$  ;  $T_0 = -0,115$  année.

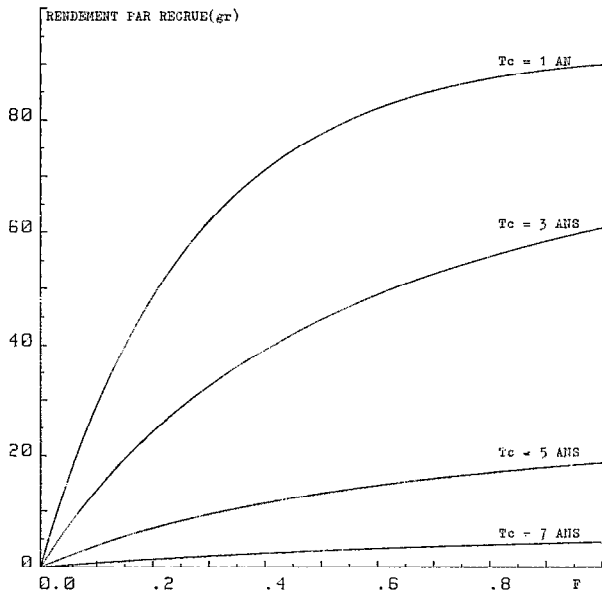


FIG. 1. — Évolution du rendement par recrue en fonction de  $T_c$  et de  $F$  chez *Tilapia rendalli* du lac de Mantasoa, équation générale de Beverton et Holt

Yield per recruit in relationship with  $F$  and  $T_c$  for *Tilapia rendalli* in Mantasoa lake : Beverton and Holt general equation

Avec  $t_r = 1$  an,  $t_m$  (âge maximum observé) = 9 ans et  $M = 0,75$  (valeur admise constante au-delà de 1 an) on obtient les courbes tracées sur la figure 1.

En tenant compte des variations de la mortalité naturelle avec l'âge chez les jeunes on peut écrire (fig. 2) :

$$M(T) : 0,7 + 0,35 (t - t_0)$$

On peut également écrire (fig. 2) :

$$M(t) = 0,7 + 0,8 \text{ Exp} (-t)$$

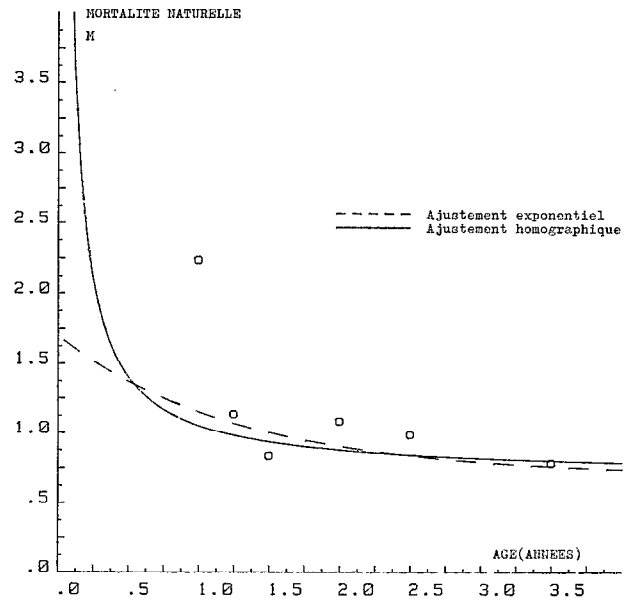


FIG. 2. — Variations de la mortalité naturelle avec l'âge chez *T. rendalli* du lac de Mantasoa  
Evolution of the natural mortality with age for *T. rendalli* in Mantasoa lake

$Y/R$  est calculé dans chaque cas comme exposé plus haut ce qui conduit aux figures 3 et 4, sur lesquelles on remarque une diminution sensible de  $Y/R$  par rapport à ce qui est porté sur la figure 1.

Cette diminution est imputable en première analyse au fait que les valeurs élevées de la mortalité naturelle chez les jeunes sont prises en compte, ce qui n'est pas le cas sur la figure 1.

2. Croissance décrite par une équation de Gompertz ; mortalité naturelle constante

Les données servant d'exemple concernent une population de *Tilapia rendalli* du lac Alaotra et sont résumées ci-dessous.

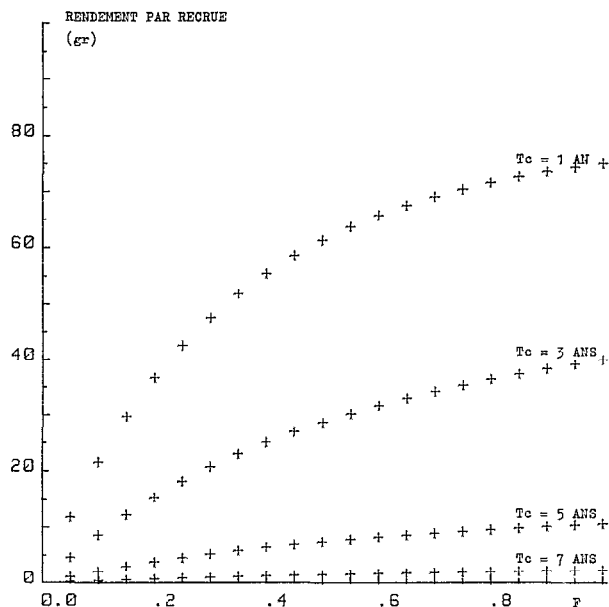


FIG. 3. — Rendement par recrue chez *T. rendalli* du lac Mantasoa ; mortalité naturelle décroissante (fonction homographique)

Yield per recruit for *T. rendalli* in lake Mantasoa ; decreasing natural mortality (homographical function)

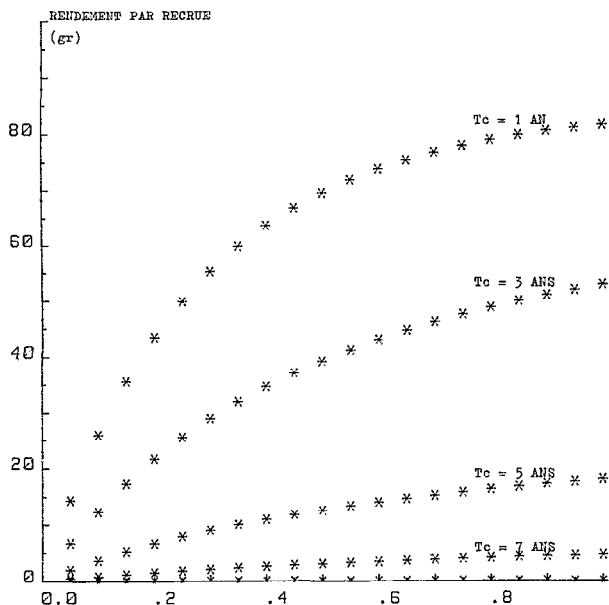


FIG. 4. — Rendement par recrue chez *T. rendalli* du lac de Mantasoa ; mortalité naturelle décroissante (fonction exponentielle)

Yield per recruit for *T. rendalli* in lake Mantasoa ; decreasing natural mortality (exponential function)

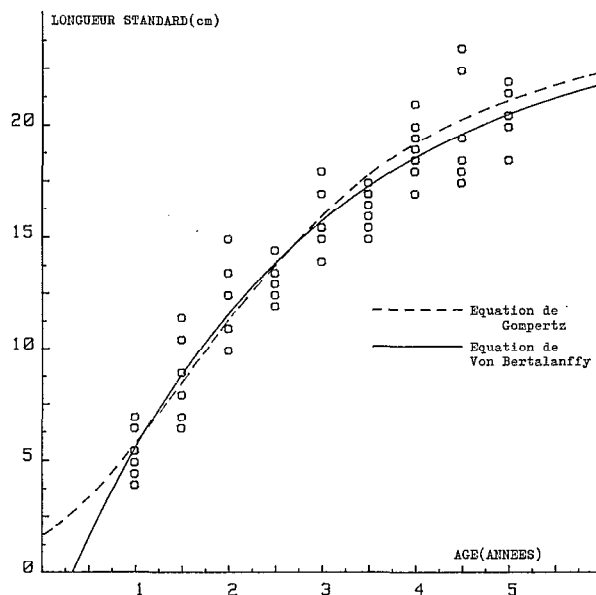


FIG. 5. — Croissance de *T. rendalli* au lac Alaotra  
Growth of *T. rendalli* in Alaotra lake

Si la croissance est décrite par une équation de Von Bertalanffy :

$$L(t) = 24,63 (1 - \exp(-0,381(t - 0,331))) \text{ (fig. 5)}$$

$W_{\infty}$  correspondant est 625 g ;  $M = 0,4$  ;  $t_r = 1$  an ;  $t_m = 6$  ans.

Si la croissance est décrite par une équation de Gompertz celle-ci s'écrit :

$$L(t) = 23,65 \exp(-2,679 \exp(-0,642 t))$$

et la courbe de croissance linéaire est de forme sigmoïde.  $W_{\infty}$  correspondant est de 539 g (fig. 5).

La figure 6 montre les résultats obtenus quant à  $Y/R$  dans les deux cas, le premier étant celui de l'équation originelle de Beverton et Holt.

On remarque que le remplacement du modèle de Von Bertalanffy par celui de Gompertz n'amène pas, dans l'exemple choisi de graves modifications de  $Y/R$ .

## DISCUSSION

### 1. Mortalité naturelle variable

Un travail préliminaire (MOREAU, BRIÈRE, 1980) avait montré que l'on pouvait, au moins sur la population de *T. rendalli* du lac de Mantasoa, dissocier, chez le jeune, 2 causes de mortalité naturelle : la prédation dont l'influence diminue avec

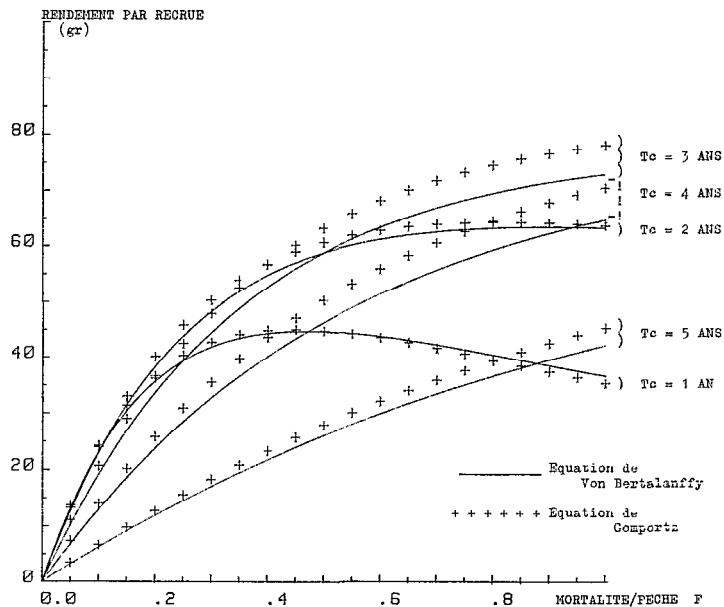


FIG. 6. — Rendement par recrue chez *T. rendalli* du lac Alaotra  
Yield per recruit for *T. rendalli* in lake Alaotra

l'âge de la proie et l'ensemble des stress physiologiques (maladies, pénuries alimentaire, stress écologiques) dont l'impact sur la démographie peut être en première approximation admis constant, au moins dans la tranche d'âge étudiée.

Contrairement aux relations proposées dans le travail cité ci-dessus les relations  $M(t) = f(t)$  proposées ici sont continues dans l'intervalle  $t_r - t_m$  ce qui permet leur emploi dans le calcul de  $Y/R$ .

En toute rigueur les 2 modèles proposés, comme tout ajustement en général ne sont applicables que dans l'intervalle étudié (ici  $t_r - t_m$ ). Renoncer *a priori* à la relation homographique pour laquelle  $M(t) = \infty$  si  $t = t_0$  serait à l'évidence, justifié du point de vue biologique ; ce ne l'est cependant pas du point de vue mathématique car aucune donnée observée n'est disponible à des âges inférieurs à 6 mois.

Les deux fonctions  $M(t) = f(t)$  évoquées admettent la décroissance de la mortalité naturelle avec l'âge, dans l'intervalle d'âge étudié. Il semble qu'il en soit assez souvent ainsi dans les eaux continentales tropicales ; en effet, des mortalités naturelles élevées chez les jeunes sont observées par BALON (1974) chez plusieurs espèces de poisson du lac Kariba. Par ailleurs, les modèles d'études des pêches dans les plaines d'inondations tropicales (WELCOMME et HAGBORG, 1977) font également état de telles observations.

Cependant il faut garder à l'esprit que dans d'autres circonstances la mortalité naturelle s'est au contraire révélée croissante avec l'âge (GARROD, 1963 ; FONTANA, 1979).

## 2. La croissance décrite par une équation de Gompertz

La population de *T. rendalli* du lac Alaotra qui a servi d'exemple a effectivement une croissance linéaire très faible au début de sa vie car les alevins sont concentrés en grande quantité dans des zones littorales peu profondes où ils semblent connaître des difficultés nutritionnelles ; il était donc logique de décrire la croissance linéaire de cette population par une équation de Gompertz.

Avec les mêmes données l'ajustement mathématique conduit à une courbe de croissance qui logiquement ne recouvre pas celle de Von Bertalanffy même dans sa partie asymptotique. Cette différence est naturellement amplifiée dans l'évaluation de  $W_\infty$  et se retrouve par conséquent dans l'évaluation de  $Y/R$  même si, comme on l'a vu, elle est relativement légère.

Cette faible croissance chez les jeunes âges est quelque fois constatée ; elle induit dans la recherche des paramètres de croissance selon le modèle de Von Bertalanffy de valeur  $t_0 > 0$  élevées qui peuvent alors inciter à rechercher un ajustement selon la méthode de Gompertz. De tels exemples sont quelque

fois rencontrés dans les eaux continentales tropicales (BALON, 1974) ; ils sont alors souvent le fait de poissons changeant de régime alimentaire au cours de leur vie comme les Ichthyophages.

## CONCLUSION

Les deux variantes proposées ici pour le modèle de Beverton et Holt sont, semble-t-il, originales dans la littérature synthétisée récemment par LAUREC et LEGUEN (1981) ; ils paraissent de nature à améliorer l'approche de rendement par recrue par rapport à l'équation générale de Beverton et Holt, seulement dans des conditions précises :

— soit connaissance suffisante de la démographie chez les jeunes poissons, ce qui est, malheureusement rarement le cas ;

— soit une croissance effectivement faible au début de la vie du poisson.

C'est dans ces deux cas seulement que les variantes en question peuvent effectivement apporter des compléments d'informations par rapport aux autres méthodes connues (LAUREC et LEGUEN, 1981). Cependant ces dernières ont l'avantage certain de permettre une discrétisation de l'échelle des temps pratiquement indispensable dès lors que varie la mortalité par pêche ou que, dans l'intervalle d'âge étudié, la croissance ne peut être décrite selon une expression algébrique simple.

La présente recherche et celles en cours sur le même sujet ne cherchent donc pas à substituer telle variante à telle autre jugée globalement inférieure, mais à diversifier les expressions possibles de l'équation générale de production pour rester au maximum fidèle aux réalités biologiques.

*Manuscrit reçu au Service des Éditions de l'O.R.S.T.O.M.  
le 25 avril 1984*

## RÉFÉRENCES BIBLIOGRAPHIQUES

- BALON (E. K.), 1974. — Fish Production in a tropical ecosystem. In: BALON E. K. and COCHE A. C. 1974 ; Lake Kariba : a man mad tropical ecosystem in Africa. Junk b. v. Publishers. La Haye : 253-676.
- BECKETT (R. et H.) et JAMES (I.), 1967. — Numerical calculations and algorithms. Mac Graw Hill, New York : 166-169.
- BEVERTON (R. E. V.) et HOLT (S. J.), 1957. — On dynamics of exploited fish populations. *Fish Invest. Lond.*, 19 (2) : 1-553.
- DAGET (J.) et LE GUEN (J.-C.), 1975. — Les critères d'âge chez les poissons. In: LAMOTTE M. et BOURLIÈRE F. (éd.) : Problèmes d'écologie : la démographie des populations de vertébrés. Masson, Paris : 395-443.
- DURAND (J.-R.), 1978. — Biologie et dynamique des populations d'*Alestes baremose* Pisces, Characidae du bassin tchadien. *Trav. Doc. O.R.S.T.O.M.*, 98, 331 p.
- FONTANA (A.), 1979. — Étude du stock démersal côtier congolais — Biologie et dynamique des principales espèces exploitées. Proposition d'aménagement de la pêche. *Trav. Doc. O.R.S.T.O.M.*, 131, 300 p.
- GARROD (D. J.), 1983. — An estimation of the mortality rates in a population of *Tilapia esculenta* Graham (Pisces, Cichlidae) in Lake Victoria, East Africa. *J. Fish. Res. Board Can.*, 20 (1) : 195-227.
- JONES (R.), 1961. — The assessment of the long term effects of changes in gear selectivity and fishing effort. *Mar. Res. Scotl.*, 2, 19 p.
- LAUREC (A.) et LEGUEN (J.-C.), 1981. — Dynamique des populations exploitées. Tome 1 : Concepts et modèles. *Doc. Sci. Tech. C.N.E.X.O.*, 45 : 47-101.
- MERONA (B. de), HECHT (T.) et MOREAU (J.), (sous presse). — La croissance. In: C. LÉVÊQUE, M. BRUTON et G. W. SSENTONGO (Eds), *Biology and Ecology of african fresh water fishes*.
- MOREAU (J.), 1979. — Influence des différents paramètres sur l'évaluation du rendement par recrue, le cas des espèces tropicales. *Cybium*, 4 : 179-190.
- MOREAU (J.) et BRIÈRE (C.), 1980. — Variations de la mortalité naturelle avec l'âge, essai d'étude simplifiée. *Cybium*, 5 : 83-89.
- NOUGIER (J.-C.), 1983. — Méthodes de calcul numérique. Éd. Masson, Paris.
- PHILIPPART (J.-C.), 1975. — Dynamique des populations de poissons d'eau douce non exploitées. In: M. LAMOTTE et F. BOURLIÈRE (éd.) : Problèmes d'Écologie : la démographie des populations de vertébrés. Masson, Paris : 291-394.
- RICKER (W. E.), 1975. — Computation and interpretation of biological statistics of fish populations. *Bull. Fish. Res. Board Can.*, 191, 382 p.
- PAULIK (G. J.) et BAYLIFF (W. H.), 1967. — A generalized computer Program for the Ricker model of equilibrium yield per recruitment. *J. Fish. Res. Bd. Can.*, 24 (21) : 249-259.
- SSENTONGO (G. W.), 1971. — Yield equations and indices for tropical freshwater fish populations. *Thès. Univ. Brit. Colum.*, 108 p.

## ANNEXE (\*)

Sous programme « Simp 1 » permettant le calcul de la valeur approchée d'une intégrale FN(X) par la méthode de Simpson.

```

2690 SUB Simp 1 (Int)
2700 COM R, T, K, B, O, C, D, G, F, M, I
2710 DEF FNF (X) = EXP (-(F+M)*(X - I))*(1 -
      EXP (-(k*(X - O))) )/3/(X - O)
2720 LOW = I
2730 Up = T
2740 Flg = - 1
2750 Itmax = 50
2760 Tol = 0001
2770 Int = L = 0
2780 Frst = 1
2790 X = Low
2800 Y = FNF (X)
2810 Int = Int+Y
2820 X = Up
2830 Y = FNF (X)
2840 Temp = Int = Int+Y
2850 L = L+1
2860 IFL < Itmax THEN 2890
2870 OUTPUT 16 ; « MAXIMUM D'ITÉRATIONS DÉ-
      PASSÉ »
2880 PAUSE
2890 N = 2*L
2900 Siz = (Up-Low)/N
2910 X = Siz+low
2920 Y = FNF (X)
2930 Int = Int+4*Y
2940 Darg = Low
2950 Darg = Darg+2*Siz
2960 IF Darg < Up THEN 3060
2970 Int = Siz*Int/3
2980 IF Frst = 0 THEN 3010
2990 Frst = 0
3000 GOTO 3030
3010 IF ABS (Intold-Int) > = Tol THEN 3030
3020 SUBEXIT
3030 Intold = Int
3040 Int = Temp
3050 GOTO 2850
3060 X = Darg
3070 Y = FNF (X)
3080 Int = Int+4*Y
3090 X = Darg+Siz
3100 Y = FNF (X)
3110 Int = Int+4*Y
3120 GOTO 2950
3130 SUBEND

```

(\*) Sous-Programme proposé par Hewlett-Packard et mis au point de façon détaillée par C. BRIÈRE.