

LA ECOLOGÍA POBLACIONAL HUMANA COMO PRIMERA ECOLOGÍA

AGUSTÍ GALIANA
Universitat de València

RESUMEN

En este artículo se defiende la idea de que la primera actividad científica ecológica corresponde a la Ecología Poblacional Humana, contrariamente a la opinión mayoritaria de que tuvo su inicio con la Ecología Vegetal.

Se comentan especialmente los primeros modelos de crecimiento poblacional (exponencial y logístico) y la aplicación de la teoría de la evolución a la especie humana. Se defiende la importancia de la Ecología Poblacional y Evolutiva y de la Ecología Humana dentro de la Ecología.

ABSTRACT

In this article the idea is advocated that the first strictly scientific activity on Ecology corresponds to Human Population Ecology, contrarily to the widespread opinion that it began with Plant Ecology.

The first population growth models —exponential and logistic— are highlighted together with the application of the theory of evolution to the human species. The relevance of Population and Evolutionary Ecology and of Human Ecology in Ecology is emphasized.

Palabras clave: Siglo XVII, Siglos XVIII-XIX, Demografía, Matemáticas, Evolución.

1. Introducción

En diversas obras donde se revisa la historia de la Ecología [McINTOSH, 1985; ACOT, 1988 y 1990; DELÉAGE, 1991; DROUIN, 1993; KINGSLAND,

1991; BARONA 1998] se propone que sus comienzos se encuentran en la Geobotánica de finales del siglo XVIII y principios del XIX, con autores tales como Augustin-Pyramus de Cándolle y Alexander von Humboldt. También se defiende generalmente en esas obras que los primeros ecólogos propiamente dichos fueron los ecólogos vegetales de la escuela de Chicago (Cowles, Clements, etc.). Desde luego hay precedentes más antiguos en autores greco-romanos—tales como Aristóteles, Plinio el Viejo y otros— y medievales, sin embargo hay un amplio consenso en considerar a estos autores clásicos, practicantes de lo que se llamaba Historia Natural, como precientíficos.

Ciertamente no hay unanimidad en considerar la Geobotánica como la primera Ecología en un sentido aproximadamente actual, pues algunos autores ven más los inicios de la Ecología en la Biogeografía [MAYR, 1982], con pioneros como Buffon, Alphonse de Candolle y, posteriormente, Darwin. Charles Darwin, por su parte, es considerado cada vez más un ecólogo adelantado a su tiempo [McINTOSH, 1985; KINGSLAND, 1985], que además de sus trabajos evolutivos escribió numerosas páginas sobre comportamiento, polinización, competencia, etc., que aún hoy resultan actuales (incluyendo experimentos de laboratorio).

En este artículo propongo, como reflexión nacida durante el ejercicio profesional de la Ecología y contrariamente a la impresión general expuesta más arriba, que la actividad más antigua de la ciencia ecológica se encuentra en la Ecología Poblacional Humana, con una tradición científica bastante independiente de la tradición geobotánica-fitosociológica. En general, en las obras sobre historia de la Ecología suele tratarse la Ecología de Poblaciones como una subdisciplina de desarrollo tardío, mientras que la Ecología Humana recibe todo lo más un trato esporádico. Dada esta situación, creo que esta reflexión mía puede resultar curiosa para el lector interesado en historia de la ciencia.

Afortunadamente, hay algunas obras sobre historia de la Ecología de Poblaciones [HUTCHINSON, 1978; KINGSLAND, 1985], en las que me apoyaré para defender mi tesis. Por desgracia no se puede decir lo mismo de la Ecología Humana, cuya historia ha sido muy poco estudiada y cuya misma práctica ha sufrido una gran dispersión de temas y un aislamiento atípico entre sus practicantes. McIntosh [1985] comentó que la Ecología Humana continuaba siendo un problema en vías de síntesis, sin haber cristalizado como disciplina científica, un comentario que sigue siendo válido hoy. En otro lugar he propuesto una síntesis esquemática de las diferentes propuestas sobre la Ecología de los seres humanos [GALIANA, 1999].

2. Principios demográficos

Evelyn Hutchinson (1978) ha descrito con algún detalle en su *Introducción a la ecología de poblaciones* el trabajo de los primeros demógrafos, autores ingleses —tales como John Graunt, Matthew Hale y William Petty— que en el siglo XVII elaboraron el primer modelo matemático de crecimiento poblacional, aplicado a las poblaciones humanas. (Soy consciente de que el término *poblacional* no está aceptado en el idioma, pero me parece un neologismo imprescindible. Ningún idioma tenía un término para referirse a propiedades de la población, ya que el concepto de población no es intuitivo. Entre los ecólogos se viene usando con total normalidad el adjetivo *poblacional*, tal como *individual*). En aquella época la población de Inglaterra, país pionero de la Revolución Industrial, ya se había lanzado a una fase de intenso crecimiento demográfico, hecho que atrajo la atención de algunos estudiosos.

Este primer modelo fue denominado por Hale *progresión geométrica*. Hoy en día lo denominamos *crecimiento exponencial*, y lo representamos por la siguiente fórmula:

$$N_t = N_0 e^{rt}, \text{ o en forma de derivada respecto al tiempo, } dN/dt = rN$$

Los demógrafos citados más arriba manejaban habitualmente el concepto de *tiempo de duplicación constante* para el crecimiento geométrico. La constancia del tiempo de duplicación en un crecimiento exponencial se deduce fácilmente:

$$2N_0 = N_0 e^{rt} \quad \Rightarrow \quad 2 = e^{rt} \quad \Rightarrow \quad t_{dup} = \ln 2 / r$$

El parámetro r , la tasa intrínseca de crecimiento poblacional, que representa el ritmo máximo de crecimiento (en condiciones óptimas para la población), recibe a veces el nombre de *parámetro malthusiano*. Aquí quisiera aclarar un malentendido frecuente, incluso entre especialistas. Suele decirse que el eminente economista pionero T. Robert Malthus (1766-1834) dio a conocer el crecimiento exponencial en su *Essay on the principle of population* de 1798, al asegurar que la población humana crece en progresión geométrica. Ya hemos visto que autores muy anteriores merecen el crédito por esa aportación. Además, lo que dijo Malthus fue más bien que la población humana, enfrentada a unos recursos que sólo parecía lógico suponer que crecieran como mucho en progresión aritmética, se vería abocada a frenar su crecimiento geométrico, y que eso lo haría a través de la operación de la miseria hasta llegar a una población estable, como la típica de los grandes imperios del

pasado. Por lo tanto, estrictamente, lo que hizo Malthus fue aportar una intuición sobre un tipo nuevo de modelo que incorporará un freno en el crecimiento, como el logístico que aparecería unos pocos años más tarde.

Un discípulo de corta vida profesional del matemático estadístico Lambert Quételet en su famosa escuela de Bruselas, Pierre-François Verhulst (1804-1849) dio una fórmula matemática para aquella idea que flotaba en el aire de un crecimiento poblacional que se frenara al aumentar el número de individuos [véanse HUTCHINSON, 1978 y KINGSLAND, 1985 para más datos sobre Verhulst], y lo llamó *crecimiento logístico* (parece ser que Verhulst entendía por *logístico* lo que hoy diríamos *paramétrico*, aunque persisten las dudas entre los especialistas sobre el porqué de esta denominación). El modelo introduce un parámetro nuevo sobre el modelo exponencial: K , la capacidad de carga, que representa la población máxima a la que finalmente se llega. Hutchinson [1978] repasa otros modelos de crecimiento con saturación que se han propuesto —incluyendo el de Michaelis-Menten en bioquímica—, y diferentes experimentos de laboratorio que se ajustan a uno u otro modelo.

Al generalizarse los cultivos de laboratorio de diferentes organismos (bacterias, levaduras, drosófilas, etc.), surgió un interés por estudiar el crecimiento de esos cultivos. Uno de los autores implicados en esta investigación fue el zoólogo Raymond Pearl, que descubrió el trabajo olvidado de Verhulst y lo dió a conocer al mundo [PEARL y REED, 1920]. Otros biólogos propusieron modelos de crecimiento poblacional a principios del siglo XX —como Carlson para la levadura de la cerveza en 1913 [HUTCHINSON, 1978]— pero no trascendieron. Buena parte de la popularidad del modelo logístico se debe a su unión con el polémico tema del crecimiento poblacional humano y su previsible parada en un futuro próximo, como establecieron desde un primer momento Pearl y Reed [1920]. De hecho ya Verhulst había aplicado el modelo al caso humano. Ignoro si Verhulst citó explícitamente a Malthus, aunque cabe suponer que se inspiró en su *Ensayo*.

Por otra parte, el gran matemático Leonhard Euler (1707-1783), entre sus muchas contribuciones originales a diversas ramas de la Matemáticas, había aportado la fórmula que hoy se conoce como *ecuación de Euler* en el campo de la demografía. Esta ecuación obtiene la tasa de crecimiento poblacional exponencial para una población con estructura de edades en la cual se conocen las tasas de natalidad y mortalidad para cada edad. Si estas tasas son fijas, la población llega a un crecimiento exponencial, con una composición estable de clases de edad. Aunque no

conozco el trabajo original de Euler, necesariamente tuvo que basarse en una tradición previa sobre el estudio del modelo exponencial.

Fue el norteamericano Alfred Lotka quien recuperara esta ecuación de Euler [LOTKA, 1922, 1925], que viene citada con ese nombre en varios tratados actuales, por ejemplo en Roughgarden [1998]. Véase Kingsland [1985] para la figura clave de Lotka, conocido sobre todo por los modelos Lotka-Volterra.

Fue Lotka quien estableció los símbolos de r y K para los parámetros del modelo logístico, entre otras muchas aportaciones teóricas. Lotka unió de forma consciente la tradición de modelos matemáticos demográficos comentada más arriba (modelos exponencial y logístico) con el trabajo demográfico de Euler, y elaboró una teoría más amplia, que ha estimulado la investigación ecológica hasta la actualidad. Por ejemplo, fue tomada por Gause como inspiración para sus famosos experimentos de laboratorio con paramecios [GAUSE, 1934, 1935], trabajo éste último que fue considerado fundamental en el influyente tratado de Allee et al. (1949). Así mismo hay argumentos demográficos básicos en la obra de Charles Elton sobre oscilaciones en el tamaño poblacional [ELTON, 1927, 1942] que no hubieron sido posibles sin una tradición científica anterior.

No he tenido acceso a la obra de Gustave du Pasquier [1918], de la que Hutchinson [1978] comenta que fue la única que citó Verhulst antes de que lo hiciera Pearl, y donde se propuso un modelo en que la población primero crece y luego decrece —algo que suena muy moderno hoy en día, en tiempos de crecimiento no sostenible por consumo de recursos no renovables. Ignoro si este autor aplicó el modelo a datos humanos, aunque parece lógico suponer que así lo hiciera. En los modelos aplicados a la especie humana se suele tener la idea optimista que la población crecerá hasta estabilizarse, sin que nunca pueda disminuir. Tanto demógrafos [LEE, 1986] como ecólogos [COHEN, 1995a,b] de entre los más prestigiosos han ignorado en sus modelos este importante detalle del crecimiento no sostenible.

Volviendo al siglo XVII, cabe destacar como antecedentes ecológicos algunas de las aportaciones pioneras del holandés Antonie van Leeuwenhoek (1632-1723). Son conocidas sus descripciones de las formas de vida microscópicas, que literalmente abrieron un nuevo mundo para la investigación científica, haciendo posible a partir de entonces la Limnología y la Microbiología. Pero, aún más que por eso, quiero citar aquí Leeuwenhoek por otras aportaciones expuestas en las comunicaciones científicas recogidas en sus cartas a la Royal Society [LEEUWENHOEK, 1948].

Frank Egerton (1968) descubrió en un carta de Leeuwenhoek de 25 de abril de 1679 —comentada en Cohen (1995a)— cómo éste explicaba la proliferación de unos *animálculos* dentro de una gota de agua, hasta ocuparla toda. En esta misma carta aprovechó para hacer la que por lo que se sabe es la primera estimación de la capacidad de carga de la Tierra para la especie humana. Partiendo de un cálculo de la superficie habitable de los continentes y tomando la densidad de población en ese momento de Holanda (que él tenía como difícilmente superable), calculó unos 13,000 millones de personas. Número que se acerca mucho a las proyecciones optimistas más recientes de los expertos de la ONU. Curiosamente, poco después William Petty dio una estimación semejante, suponiendo un promedio de una persona por hectárea sobre todos los continentes [HUTCHINSON, 1978; COHEN, 1995a,b].

En otra de sus cartas, Leeuwenhoek explica cómo dejó multiplicarse en sus medias una población de piojos, para estimar luego el ritmo de su crecimiento, lo que podría constituir el primer experimento en demografía (o ecología poblacional) animal.

Los experimentos y cálculos de Leeuwenhoek no establecieron ninguna tradición científica y no influyeron en la constitución de la Ecología. Sin embargo, hoy en día pueden considerarse precedentes relevantes de la Ecología Poblacional.

Está más que demostrada la existencia de una continuidad en la investigación científica de modelos matemáticos aplicables a la demografía humana. Además, estos modelos son una parte básica de la Ecología moderna, se explican en cualquier curso básico de Ecología, y están presentes en la inmensa mayoría de libros de texto. Por otra parte, en Ecología coexisten varias tradiciones científicas independientes [McINTOSH, 1985] y algunas de ellas han mostrado un menosprecio patente por la Ecología Poblacional. Sin embargo, este menosprecio no existía en algunos autores clásicos de la Ecología de Comunidades y Ecosistemas, como Allee y colaboradores, Elton o Hutchinson, citados más arriba. Es de esperar que en el futuro progrese la integración de las diferentes subdisciplinas ecológicas y se valore más la tradición demográfica que he descrito aquí.

3. Otras propuestas humanas

En general, en la época pionera de la Ecología, a finales del siglo XIX y principios del XX, muchos autores pusieron de manifiesto la importancia de aplicar la Ecología a los humanos, aunque casi siempre eran meras declaraciones de intenciones [McINTOSH, 1985; ACOT, 1988]. Aquí comentaré algunas

contribuciones a la Ecología de la especie humana que fueron más allá y que se plantearon en una aproximación claramente poblacional.

El *Descent of man* de Charles Darwin [1871], su obra más famosa tras el *Origin*, contiene la principal novedad conceptual de la selección sexual. En esta obra se defiende la importancia de las posibles parejas sexuales en el medio ambiente de los individuos. La investigación sobre la importancia de la selección sexual en el origen y evolución de los seres humanos, tras más de cien años de indiferencia, está actualmente conociendo un renacimiento esperanzador [MILLER, 2000].

Es bien conocido que Alfred Wallace, codescubridor del principio de selección natural, concedió total mérito a Darwin —de hecho llamó a su libro sobre evolución *Darwinism*. No aparece tanto en la literatura, sin embargo, que Wallace discrepó de Darwin principalmente en dos temas, y que la comunidad científica ha sido más *neowallacista* que neodarwinista precisamente en estos dos temas: el origen de las especies —casual en Darwin, adaptativo en Wallace— y la aplicación de la teoría de la evolución a los humanos —imprescindible en Darwin, inadmisible en Wallace. Estos son algunos de los temas más polémicos de toda la Biología, con una bibliografía inmensa que no intentaré resumir aquí. Simplemente comentaré que en los últimos años están recibiendo un mayor apoyo las tesis de Darwin.

Uno de los ecólogos de la escuela de Chicago citada más arriba, Warder Allee [ALLEE, et al., 1949], vio la conducta social como uno de los grandes temas de la Ecología, general y humana. Su punto de vista era, como el de otros autores de entonces (Spencer, Espinas, Kropotkin) y al contrario que el de Darwin [1859], el de explicar las conductas altruistas por argumentos hoy desprestigiados de selección de grupo, es decir, por *bien de la especie*. La relevancia que daba Allee a los asuntos humanos en Ecología queda patente en su denominación de *Sociología* para las ciencias que hoy llamamos Ecología y Sociología, conjuntamente. Hasta William Hamilton [1964] no se planteó el tema del altruismo desde una perspectiva darwiniana, ecológica y poblacional. Ante el objetivo final de comprender la conducta social humana, parece que sólo se han conseguido progresos significativos en fechas recientes [WRIGHT, 1994, RIDLEY, 1996 y MILLER, 2000].

Karl Möbius [1877] fue autor de un trabajo célebre adelantado a su tiempo sobre comunidades —un banco de ostras— en el que comprobó que la predación era un fenómeno importante en la abundancia de las poblaciones. Esta predación era la explotación humana de las ostras, y comentó sobre la necesidad de regularla para evitar la sobreexplotación del recurso. Otros usos aplicados al ámbito humano de

ecólogos pioneros son los de control de plagas de la agricultura y la investigación en parásitos en general [McINTOSH, 1985 y ACOT, 1988]. La aplicación de la teoría de la evolución a una agricultura más racional tuvo un primer valedor en Stephen Forbes [1880], según comenta Kingsland [1991]. Fue más tardía la primera aplicación de la ecología a gestión de caza y pesca, que podemos atribuir a Aldo Leopold.

Creo que estas propuestas constituyen unos antecedentes importantes de la Ecología Poblacional Humana, distintos de los demográficos, pese a que su influencia en la constitución de la Ecología actual ha sido muy escasa. Por otra parte, el estudio de la evolución biológica y su estrecha relación con la Ecología, el estudio particular de los aspectos adaptativos de la evolución humana, y la investigación en Ecología Aplicada, tienen tradiciones científicas extensas y que confluyen en la Ecología general.

4. El olvido de la demoecología

El botánico Carl Schröter creó hacia 1910 [McINTOSH, 1985] dos términos gemelos que nos han acompañado hasta ahora, autoecología y sinecología, que se refieren al estudio de las reacciones al ambiente de los organismos individuales y de los grandes conjuntos de individuos de muchas especies, respectivamente. Se puede notar que el nivel intermedio de poblaciones queda fuera de esta dualidad. Para muchos practicantes de la Ecología, entonces y aún hoy, el nivel de población es como si no existiese. Ya hemos comentado antes que el de *población* es un concepto no intuitivo. Malthus y Darwin lo introdujeron en la ciencia con su significado actual, pero no se generalizó su uso en Biología hasta la Síntesis Moderna de la teoría de la evolución.

Anteriormente a Malthus y Darwin, la palabra *población*, o designaba las personas de un lugar, o bien el conjunto de seres vivos de un lugar, significados muy diferentes al actual que han podido influir en la confusión. De hecho, las opiniones predominantes entre los ecólogos *convencionales* parecen haber sido dejar los asuntos poblacionales a los científicos sociales, o bien tomar despectivamente los fenómenos que sólo afectan a una especie como el colmo de la simplificación teórica de los ecosistemas.

Hago notar aquí que, aparentemente, la investigación ecológica poblacional y humana, si bien siempre fue practicada de forma algo dispersa, lo fue aún más esporádicamente a partir de 1930. Parece como si el éxito de la Síntesis Moderna

y/o la profesionalización de la Ecología hubieran tenido un efecto negativo sobre esta subdisciplina.

El término *demoecología* podría añadirse a los de autoecología y sinecología. Este término ha sido propuesto independientemente al menos en dos ocasiones, a cargo de Camarasa [1975] y Deléage [1991], aunque el que ha tenido éxito es el de *ecología de poblaciones*, que se debe a Thomas Park, según McIntosh [1985].

La proximidad de los temas de estudio con la Genética de Poblaciones y la Biología Evolutiva, y el carácter marcadamente teórico-matemático de la Ecología Poblacional quizá hicieron que muchos sinecólogos no vieran la Ecología de Poblaciones como parte de la Ecología que ellos practicaban. De hecho muchos artículos ecológicos de mitad de siglo aparecieron en revistas consideradas de Genética y Sistemática, y no de Ecología [McINTOSH, 1985], como, por citar un caso bien conocido, los de Francisco J. Ayala sobre experimentos con moscas del género *Drosophila* [AYALA, et al., 1973].

La estrecha relación entre la Genética de Poblaciones y la Ecología de Poblaciones —bien se puede decir que son una misma disciplina hoy en día— quizá haya hecho creer a muchos ecólogos de ecosistemas que la Ecología Poblacional era cosa de genetistas. Contrariamente, se puede admitir que la Genética de Poblaciones es parte de la Ecología. De hecho, la Genética de Poblaciones queda incluida en muchas definiciones de Ecología —por ejemplo para Hardin y Bajema [1978] la ecología es la biología por encima del nivel del individuo. Aunque los genetistas poblacionales han dado poca importancia explícita al medio ambiente, las diferencias en eficacia biológica entre genotipos no son sino formas de cuantificar su diferente adecuación al medio ambiente.

En cualquier caso, la compartimentación en disciplinas de la ciencia no debería servir para dificultar el progreso del conocimiento ni para dejar fuera del ámbito académico una parte. La Ecología Poblacional y la Ecología Evolutiva (o de forma más general la Biología Poblacional y la Biología Evolutiva) sufren en Epaña un retraso considerable en cuanto a su reconocimiento académico expreso. En otros lugares, por ejemplo en Estados Unidos, se han formado departamentos de Ecología y Evolución donde estos temas tienen una cabida natural.

Quisiera acabar comentando la posición central que, a mi parecer, ocupa la Ecología Poblacional Humana en cualquier proyecto de integración de las ciencias sociales con las ciencias naturales. Esta posición central se explica porque los

asuntos sociales humanos son fenómenos de las poblaciones humanas respecto a su medio ambiente o de los individuos humanos unos respecto a otros y, por lo tanto, constituyen objeto de estudio de la Ecología. Las nuevas disciplinas de la Economía Ecológica, la Historia Ecológica o Ambiental, la Medicina Darwinista o Evolutiva, o la Psicología Evolutiva —no es casualidad que todas ellas lleven el adjetivo *ecológico* o *evolutivo*— ganarian mucho de su interacción con una Ecología Poblacional Humana bien desarrollada y ampliamente reconocida. He tratado esto con más detalle en otro lugar [GALIANA, 1999], aunque pondré como ejemplo la relevancia de algo tan básico como las teorías ecológicas sobre el control demográfico —según lo ha expuesto brillantemente Garrett Hardin [1993, 1999]— en la investigación y en la práctica de disciplinas tales como la Economía, la Política y la Ética.

Espero que estas reflexiones sobre la antigüedad e importancia de la Ecología Poblacional Humana ayuden a aumentar su prestigio entre los ecólogos y los historiadores de la ciencia, así como en la comunidad científica en general.

BIBLIOGRAFÍA

- ACOT, P. (1988) *Histoire de l'ecologie*. Paris, PUF. Traducción castellana: *Historia de la ecología*, Madrid, Taurus, 1990.
- ACOT, P. (1990) «Cómo nació la ecología». *Mundo Científico*, octubre, 70-77.
- ALLEE, W.C.; EMERSON, A.E.; PARK, O.; PARK, T., y SCHMIDT, K.P. (1949) *Principles of animal ecology*. New York, Columbia University Press.
- AYALA, F.J.; GILPIN, M.E., y EHRENFELD, J.G. (1973) «Competition between species: theoretical models and experimental tests». *Theoretical Population Biology*, 4, 331-356.
- BARONA, J.L. (1998) *Història del pensament biològic*. Universitat de València.
- CAMARASA, J.M. (1975) *La ecología*. Barcelona, Salvat.
- COHEN, J.E. (1995a) «Population growth and the Earth's human carrying capacity». *Science*, 269, 341-346.
- COHEN, J.E. (1995b) *How many people can the Earth support?* New York, Norton.
- DARWIN, C. (1859) *On the origin of species by means of natural selection*. Londres, Murray. Diversas traducciones castellanas.
- DARWIN, C. (1871) *The descent of man, and selection in relation to sex*. Londres, Murray. Diversas traducciones castellanas.
- DELÉAGE, J.P. (1991) *Histoire de l'écologie. Une science de l'homme et de la nature*. Paris, La Découverte. Traducción castellana: *Historia de la ecología, Una ciencia del hombre y de la naturaleza*. Barcelona, Icaria, 1993.
- DROUIN, J.M. (1993) *L'écologie et son histoire*. Paris, Flammarion.

- DU PASQUIER, L.G. (1918) «Esquisse d'une nouvelle théorie de la population». *Vierteljahrschr. Naturforsch. Ges. Zürich*, 63, 236-249.
- EGERTON, F.N. (1968) «Leeuwenhoek as founder of animal demography». *Journal of the History of Biology*, 1, 1-22.
- ELTON, C.S. (1927) *Animal ecology*. New York, Macmillan.
- ELTON, C.S. (1942) *Voles, mice, and lemmings*. Oxford, Oxford University Press.
- FORBES, S.A. (1880) «On some interactions of organisms». *Bull. Ill. St. Lab. Nat. Hist.*, 1, 1-17.
- GALIANA, A. (1999) *Nosaltres els humans. L'ecologia d'uns animals mitjanament intel·ligents*. Alzira, Bromera.
- GAUSE, G.F. (1934) *The struggle for existence*. Baltimore, Williams & Wilkins. Reimpresión: New York, Hafner, 1964.
- GAUSE, G.F. (1935) «Experimental demonstration of Volterra's periodic oscillation in the numbers of animals». *Journal of experimental Biology*, 12, 44-48.
- HAMILTON, W.D. (1964) «The genetical evolution of social behaviour». *Journal of theoretical Biology*, 7, 1-32.
- HARDIN, G. (1993) *Living within limits. Ecology, economics, and population taboos*. New York, Oxford University Press.
- HARDIN, G. (1999) *The ostrich factor. Our population myopia*. New York, Oxford University Press.
- HARDIN, G. y BAJEMA, C.J. (1978) *Biology. Its principles and implications*. San Francisco, Freeman. 3ª ed.
- HUTCHINSON, G.E. (1978) *An introduction to population ecology*. New Haven, Yale University Press. Traducción castellana: *Introducción a la ecología de poblaciones*, Madrid, Blume, 1981.
- KINGSLAND, S.E. (1985) *Modeling nature. Episodes in the history of population ecology*. Chicago, University of Chicago Press.
- KINGSLAND, S.E. (1991) «Defining ecology as a science». En: L.A. Real y J.H. Brown (Eds.), *Foundations of ecology: classic papers*, Chicago, University of Chicago Press, 1-13.
- LEE, R.D. (1986) «Malthus and Boserup: a dynamic synthesis». En: D. Coleman y R. Schofield (Eds.), *The state of population theory: forward from Malthus*, Oxford, Blackwell, 96-130.
- LOTKA, A.J. (1922) «The stability of the normal age distribution». *Proceedings of the National Academy of Science of the USA*, 8, 339-345.
- LOTKA, A.J. (1925) *Elements of physical biology*, Baltimore, Williams & Wilkins. Revisado en *Elements of mathematical biology*, New York, Dover, 1956.
- MALTHUS, T.R. (1798) *An essay on the principle of population*. Londres, Johnson. Diversas traducciones al castellano.
- MAYR, E. (1982) *The growth of biological thought*. Cambridge (Mass.), Belknap Press.
- McINTOSH, R.P. (1985) *The background of ecology. Concept and theory*. Cambridge University Press.
- MILLER, G.F. (2000) *The mating mind*. New York, Heinemann.

- MÖBIUS, K. (1877) *Die Auster und die Austernwirtschaft*, Berlin, Wiegandt, Hempel & Pary. Traducción al inglés: *The oyster and oyster-culture*, Washington, DC, US Fisheries Commission, 1880. Reimpreso en 1983.
- PEARL, R. y REED, L.J. (1920) «On the rate of growth of the population of the United States since 1790 and its mathematical representation». *Proceedings of the National Academy of Science of the USA*, 6, 275-288.
- RIDLEY, M. (1996) *The origin of virtue*. New York, Viking.
- ROUGHGARDEN, J. (1998) *Primer of ecological theory*, New York, Prentice Hall.
- VAN LEEUWENHOEK, A. (1948) *Collected letters*. Amsterdam, Swets & Zeitlinger.
- WRIGHT, R. (1994) *The moral animal*. New York, Vintage.