scientiæ studia, São Paulo, v. 15, n. 2, p. 307-342, 2017

La red teórica de la dinámica de poblaciones

Martín Díaz
Pablo Lorenzano

RESUMEN

El objetivo general de este trabajo es realizar una reconstrucción de la teoría de dinámica de poblaciones (**DP**) en ecología, siguiendo los planteos generales de Castle (2001) en relación con la concepción semántica de las teorías, pero haciéndolo en el marco de la metateoría estructuralista. Es así que, primero, identificaremos el elemento teórico básico de la teoría de la dinámica de poblaciones (**DP**): su núcleo **K**(**DP**) – con la clase de sus modelos potenciales, la clase de sus modelos (a través de la identificación de su ley fundamental) y la clase de sus modelos parciales (aunque dejando para más adelante la identificación de sus condiciones de ligadura y de sus vínculos inter-teóricos) –, además de su dominio de aplicaciones intencionales **I**(**DP**). Luego, estableceremos los lineamientos generales de su red teórica, desarrollando con cierto detalle una de sus principales líneas de especialización – la relacionada con el denominado "crecimiento continuo" de las poblaciones consideradas –, con los principales "modelos" de **DP**, y dejando para otro trabajo el desarrollo sistemático de la otra de sus principales líneas de especialización – la relacionada con el denominado "crecimiento discreto".

Palabras-Clave • Dinámica de poblaciones. Ecología. Ley fundamental. Red teórica. Metateoría estructuralista.

Introducción

La ecología tuvo su inicio formal en 1866, cuando Ernst Haeckel, en su obra *Generelle Morphologie der Organismen*, designó a "la totalidad de la *ciencia de las relaciones de los organismos con su entorno*, dentro de las que podemos contar en un sentido amplio todas las 'condiciones de existencia'" con el nombre de "*Oecologie*" (Haeckel, 1866, II, p. 286; resaltado en el original). En la actualidad, la ecología es una disciplina compleja, debido a la diversidad de sus objetos de estudio (individuos, poblaciones, comunidades y ecosistemas), a la gran cantidad de patrones espaciales y temporales de la distribución y abundancia de los organismos que se han ido estableciendo y, finalmente, a la proliferación de teorías de distinto grado de generalidad que la componen (cf. Scheiner & Willig, 2008).

A pesar de sus más de dos siglos de existencia, la ecología es considerada por muchos autores como una ciencia inmadura en relación con sus teorías (cf. Lawton,

http://dx.doi.org/10.11606/51678-31662017000200006

1999; Mikkelson, 2003; Peters, 1991), en especial debido a las dudas sobre el estatus epistemológico de las generalidades que se establecen para explicar los diferentes patrones de distribución de los organismos (cf. Murray, 2001; Peters, 1991). Por un lado, existen trabajos que mencionan numerosos problemas que impedirían alcanzar la mencionada madurez teórica, mientras que, por otro lado, algunos análisis desde la filosofía de la ciencia han señalado que muchas de las críticas son hechas usando la concepción clásica de las teorías científicas, pero que, desde concepciones más actuales, como por ejemplo la semántica, puede obtenerse una visión más adecuada y acabada de las construcciones teóricas de la ecología (cf. Castle, 2001).

Una de las ramas de la ecología donde mayor discusión se ha presentado es dentro de la *ecología de poblaciones*, en particular en la *dinámica de poblaciones*, debido a que fue la primera que hizo uso intensivo de matemática numérica, por lo cual se pensó que a partir de la matematización alcanzada se podría lograr el establecimiento de leyes o teorías cuantitativas (cf. Turchin, 2001). Luego de casi cien años de existencia se han establecido distintas ecuaciones para representar el comportamiento dinámico de las poblaciones en el tiempo (logística, exponencial, depredador-presa, estructuradas etc.) y conviven al menos dos opiniones. Por un lado, los que afirman que el uso de la matemática transformó a la ecología de poblaciones en una ciencia abstracta cuyos modelos no tienen conexión con la realidad y por lo tanto carecen de valor empírico (cf. Cooper, 2003). Por otro, aquellos que discuten acerca de la existencia de "leyes" (empíricas), conviviendo al menos dos visiones: los que sostienen que la ecología de poblaciones no posee leyes y los que afirman que ella posee leyes similares a la física (Berryman, 2003; Colyvan, 2003; Turchin, 2001). Dentro de estos últimos están los ecólogos que argumentan que la *ley de crecimiento exponencial de la población*, derivada de la ecuación de Malthus, es la ley general de la dinámica de poblaciones (cf. Berryman, 2003; Ginzburg, 1986; Turchin, 2001).

En los últimos años se han realizado reconstrucciones con distinto grado de formalidad. Alan Hastings (2010), mediante una visión metateórica no tradicional y más cercana al semanticismo, propone una reconstrucción de la *teoría de dinámica poblacional de una especie* (cf. Hastings, 2010, p. 109), pero lo hace de manera informal y con un dominio acotado. El otro trabajo es la reconstrucción de Ibarra y Larrañaga (2011), en la cual se analizan algunas de las ecuaciones matemáticas utilizadas en la ecología de poblaciones y se concluye que "el ecólogo no dispone, en términos estructuralistas, de una teoría, de una red teórica, sino de constelaciones teóricas" (Ibarra & Larrañaga, 2011, p. 192). En ambos casos, el dominio de la teoría analizada no incorpora todos los "modelos" que la dinámica de poblaciones utiliza, como por ejemplo las metapoblaciones, poblaciones estructuradas, poblaciones de más de una especie etc. (cf. Begon *et al.*, 2006; Gotelli, 2001; Krebs, 2008) y que son objeto de este trabajo.

La metateoría estructuralista nos enseña que ambas problemáticas –[1] la relativa a la existencia o no de una ley general ("fundamental" o "principio-guía", en terminología estructuralista) en la dinámica de poblaciones y la de la estructura de dicha teoría – se encuentran estrechamente vinculadas: una ley sólo sería fundamental o principio-guía relativamente a una teoría considerada y las teorías (en el sentido habitual del término) poseen la forma de un árbol teórico, o red teórica arbórea, con (al menos) una ley fundamental o principio-guía en la cúspide.

Desde este punto de vista, el problema central es determinar si todo el conjunto de ecuaciones matemáticas desarrolladas en la dinámica de poblaciones para dar cuenta del comportamiento de diferentes tipos de poblaciones en el tiempo puede ser plausiblemente representado como un conjunto de elementos teóricos (jerárquicamente organizado) que conforman una red teórica que representaría la estructura de la *teoría de dinámica de poblaciones* o, más brevemente, de la *dinámica de poblaciones* (**DP**) en sus diferentes estratos (con el elemento teórico básico y su ley fundamental o principio-guía en la cúspide) y en sus diversos niveles de especificidad. La importancia de este problema es que mediante una reconstrucción estructuralista de la **DP** se puede dar un tratamiento metateórico adecuado a los problemas que mencionamos sobre las teorías de la ecología.

El objetivo general de este trabajo es realizar una reconstrucción desde el estructuralismo metateórico de la dinámica de poblaciones (**DP**) en ecología – siguiendo en ello los planteos generales de Castle (2001) en relación con la concepción semántica de las teorías, pero haciéndolo en el marco de la versión estructuralista –, con los siguientes objetivos específicos: **(1)** identificar el elemento teórico básico de la dinámica de poblaciones (**DP**) – su núcleo **K**(**DP**), con la clase de sus modelos potenciales, la clase de sus modelos (a través de la ident ificación de su ley fundamental/principio-guía) y la clase de sus modelos parciales (aunque dejando para más adelante la identificación de sus condiciones de ligadura y de sus vínculos interteóricos), además de su dominio de aplicaciones intencionales **I**(**DP**) – y **(2)** establecer los lineamientos generales de su red teórica, desarrollando con cierto detalle una de sus líneas de especialización – la relacionada con el denominado "crecimiento continuo" de las poblaciones consideradas –, con los principales "modelos" de **DP**, y dejando para otro trabajo el desarrollo sistemático de la otra de sus líneas de especialización, o sea, la relacionada con el denominado "crecimiento discreto".

Una vez llevada a cabo la reconstrucción estructuralista de **DP**, retomaremos la cuestión relativa a la existencia o no de una "ley general" en la dinámica de poblaciones, discutiendo, además, aquellas que han sido propuestas como candidatas a ocupar ese lugar, así como también, y estrechamente vinculada con la anterior, la de la mejor manera de representar la estructura de **DP**.

1 Para una presentación in extenso del estructuralismo metateórico (o concepción estructuralista de las teorías), ver Balzer, Moulines & Sneed (1987), mientras que, para una presentación sucinta, se puede ver Díez & Lorenzano (2002) o Moulines (2002).

1 Teoría de dinámica de poblaciones

1.1 El estudio de la dinámica poblacional

Si bien en el siglo xix nos encontramos con la obra de Malthus además de con la de Verhulst, podríamos decir que la ecología de poblaciones tuvo sus inicios formales en las primeras décadas del siglo xx, cuando los ecólogos empiezan a investigar lo que Elton (1927) denominó "el problema de la población", al referirse al estudio de los patrones de distribución y abundancia de los individuos de una especie en el espacio y/o el tiempo, en relación con las condiciones de existencia. Para hacerlo adoptaron una visión centrada en las poblaciones, mediante la cual intentaban explicar, por medio de ecuaciones matemáticas, su comportamiento a través del tiempo. A esta nueva área se la denominó "la nueva ecología" (cf. Jax, 2001; McIntosh, 1980) e involucró cambios en los tres componentes de la matriz disciplinar de la ecología, implicando para muchos autores un "cambio paradigmático" (Cooper, 2003; McIntosh, 1980).

El desarrollo más importante de la ecología de poblaciones se da cuando a las ecuaciones exponenciales de Malthus (1809), establecidas a principios del siglo xix, se agrega el desarrollo de la ecuación logística de Verhulst (1844) y luego las ecuaciones de competencia y depredación de Lotka (1925) y las curvas de Pearl (1925), entre otros. El trabajo de Alfred J. Lotka es fundamental, ya que en su libro *elements of physical biology* de 1925 expone las bases del programa de investigación de esta área, estableciendo, entre otras cosas, las ecuaciones fundamentales a partir de las cuales "se obtendría el resto" (Lotka, 1925, p. 44). Lo que buscaban estos autores con sus trabajos era estudiar las poblaciones, definidas como el conjunto de individuos de una misma especie que habitan en un área determinada, interesados en el tamaño de la población (N) y en determinar cómo se modificaba el número de individuos o tamaño de la población (ΔN) a partir de determinadas características de las especies y de factores externos a la población (cf. Lotka, 1925, p. 44).

La nueva matriz disciplinar implicó entonces nuevas preguntas fundamentales: ¿cómo se modifica el número de integrantes de una población en el tiempo?, ¿qué procesos pueden modificar el número de individuos de una población? Los ecólogos de poblaciones acuerdan en que solamente hay cuatro procesos capaces de modificar el número de individuos (N) que integran una población (Begon *et al.*, 2006; Gotelli, 2001; Krebs, 2008) (Figura 1). En primer término, hay sólo dos procesos que permiten el crecimiento de una población; estos son el nacimiento de nuevos individuos o natalidad (B) y la inmigración (I) desde otras poblaciones. Por otro lado, la mortandad (D) y la emigración (E) hacia a otras poblaciones provoca la disminución del tamaño poblacional (Gotelli, 2001; Turchin, 2001).

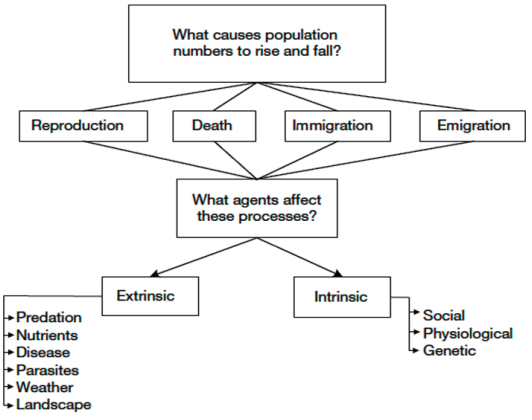

Figura 1. Esquema conceptual que sintetiza los procesos y factores que afectan el tamaño de una población (Tomado de Krebs, 2008.)

De esta manera, en un lapso de tiempo determinado (ΔT), los cambios observados en tamaño poblacional (ΔN) son debidos *exclusivamente* al balance de estos cuatros procesos demográficos y no hay otros mecanismos ecológicos que puedan modificar la cantidad de organismos que integran una población. A esta condición Turchin (2001) la menciona como "ley de conservación" (Turchin, 2001, p. 18), aunque no la contempla como ley general en el desarrollo de su trabajo. Autores como Begon, Townsend y Harper (2006) la mencionan como un "hecho ecológico fundamental" (Begon *et al.*, 2006, p. 89). Esta "ley" (empírica) o "hecho" queda expresada por alguna de las siguientes ecuaciones:

$$N_{t+1} = N_t + B - D + I - E \quad \textbf{(1)}$$

o

$$\Delta N = B - D + I - E \quad \textbf{(2)}$$

Estas ecuaciones representan en realidad lo que la teoría quiere explicar: la variación en el tamaño de la población en dos momentos diferentes. N_t representa el tamaño de la población en el instante t (o instante inicial) y N_{t+1} el tamaño de la población en un instante posterior. (La unidad de medición que se tome de t depende, como veremos, del tipo de organismos y, por lo tanto, el lapso de tiempo $t+1 - t$ está en función de la población bajo estudio.)

La ley de conservación de Turchin (2001) es una *ley* (o, mejor dicho, *generalización*) *empírica*. Y todas las poblaciones, sin importar sus características biológicas, se comportan de acuerdo con ella. Sin embargo, hay que tener en cuenta que, como afirman Begon, Townsend y Harper (2006), muchas veces es difícil medir la natalidad, mortalidad u otros procesos poblacionales, lo que dificulta obtener los resultados de estas ecuaciones, y, en definitiva, calcular N_{t+1} a partir de N_t.

Este problema es de importancia, porque, como afirma Moya (1986):

> El punto de partida para el análisis de los conceptos que aparecen en leyes y teorías en Biología es el de analizar el carácter métrico que tienen sus magnitudes. Esta tarea tiene importancia porque revela que los problemas que conciernen a las teorías biológicas no están tanto en sus magnitudes como en su medida (Moya, 1986, p. 39).

Ante el problema de la medición de los procesos demográficos, los ecólogos plantean ecuaciones matemáticas que representan el comportamiento de las poblaciones en el tiempo, evitando de esta manera el tener que contar todos los individuos en cada instante de interés (Begon *et al.*, 2006). Como menciona Lotka, una vez establecidas las ecuaciones se debe, mediante observación o experimentación, demostrar que la población bajo estudio se comportaba de acuerdo con ellas (Lotka, 1925, p. 69). De acuerdo con cierto uso extendido en ecología, las ecuaciones *son* "el" modelo. Las ideas de Lotka sobre la relación entre las ecuaciones matemáticas y las poblaciones naturales pueden,[2] sin embargo, vincularse fácilmente con lo que el estructuralismo plantea sobre el concepto de modelo, cuando afirma que "por lo tanto, en vez de decir que ciertas ecuaciones son un modelo de los fenómenos subatómicos o económicos, proponemos decir que los fenómenos subatómicos o económicos son modelos de la teoría representada por aquellas ecuaciones" (Balzer, Moulines & Sneed, 1987, p. 2). En particular, podríamos decir que lo que en ecología se llama usualmente "el" modelo (o, incluso, a veces, "la" teoría) es, en terminología estructuralista, o bien una ley especial (perteneciente a un elemento teórico especializado), que determina ciertos modelos y que se aplica a ciertos "sistemas empíricos", "fenómenos", esto es, a ciertas poblaciones (o sea, a poblaciones de cierto tipo), que devienen modelos efectivos si se comportan como lo establece dicha ley especial (o "ecuación matemática" particular), o bien a un elemento teórico especializado, que contiene, además de sus modelos, determinados por la ley especial (o "ecuación matemática" particular), otros componentes (otros tipos de modelos: potenciales y parciales, además de condiciones de ligadura, vínculos interteóricos y conjunto de aplicaciones intencionales).

El siguiente problema fue: ¿qué afecta la intensidad de los procesos poblacionales? Según los ecólogos, hay un grupo de factores que actúan sobre los procesos y por lo tanto tienen un efecto indirecto sobre la dinámica poblacional (Gotelli, 2001; Krebs, 2008; Lotka, 1925). Se usan al menos dos formas de clasificarlos; se los suele dividir en *factores externos* e *internos* de la población (Krebs, 2008), o en *factores ambientales*, *bióticos* y *genéticos* (cf. Begon *et al.*, 2006; Berryman, 2003; Turchin, 2001), correspondiendo los dos primeros a los externos y el último a los internos. Un problema a través de la historia de la disciplina ha sido la discusión sobre si son los factores ambientales

2 Este tema ha sido tratado en profundidad, pero de manera informal, en ecología por Scheiner y Willig (2008).

o los bióticos los máximos responsables de los patrones observados en la naturaleza (cf. Begon *et al.*, 2006).

Los *factores ambientales* están representados en especial por todos los componentes físicos y químicos del ambiente en el que se encuentra la población. Los más estudiados son los distintos componentes de los sistemas climáticos, edáficos y geográficos (Begon *et al.*, 2006). Los *factores bióticos* involucran todas las relaciones entre organismos, tales como la depredación, el parasitismo y la competencia (Begon *et al.*, 2006). Por último, están los *factores genéticos*, tales como estructura en edad, variación genética etc. La conjunción de estos factores influye sobre los cuatro procesos determinantes de la dinámica poblacional; en consecuencia, cada población está sujeta a una situación particular en cada período de tiempo, lo cual muchas veces ha sido señalado como la causa de la imposibilidad de establecer leyes generales (cf. Peters, 1991). Todo este conjunto de factores puede tener, o tiene, influencia sobre los procesos poblacionales. En la figura 1 se esquematiza la relación entre los componentes que venimos mencionando, el cual representa el marco teórico-conceptual de referencia para **DP**.

Todas las ecuaciones buscan determinar el valor del tamaño de la población en un instante posterior de tiempo (N_{t+1}), pero ¿en qué se diferencian las distintas ecuaciones matemáticas? En la cantidad de especies que tienen en cuenta, en la escala temporal y en la combinación de los distintos procesos y factores poblacionales a los que está sujeta la población. Todos estos elementos incorporan restricciones a las ecuaciones matemáticas utilizadas (Gotelli, 2001) y, así, cada nueva ecuación utilizada (exponencial, logística, estructurada etc.) implica un nuevo conjunto de regularidades (Ibarra & Larrañaga, 2011), dando como resultado una gran variedad de construcciones teóricas. Sin embargo, a pesar de que muchos autores señalan que existe un *núcleo común* de presupuestos biológicos (por ejemplo Cooper, 2003, p. 163) y que la diferencia en distintos componentes menores da como resultado una *familia de modelos matemáticos* (Cooper, 2003, p. 163), hasta ahora no se ha logrado establecer cuál es ese núcleo común y cuál/es es/son su/s ley/es fundamental/es.

1.2 Consideraciones previas a la reconstrucción

Según Moya (1986), en los modelos de la ecología de poblaciones se pueden medir dos tipos de magnitudes. Por un lado, las magnitudes *extensivas*, siendo la más usada el tamaño poblacional (N), que representa el *número total de organismos de una población* en un sitio y tiempo determinado. Este autor demuestra en su trabajo que N es un concepto cuantitativo y que, por lo tanto, si un conjunto de poblaciones se caracteriza por su tamaño (N), entonces podemos: identificar cualquier población por el número real de sus individuos; sostener que dos poblaciones coincidentes tienen el mismo número

de individuos; y que, si dos poblaciones están en la relación de precedencia, entonces el número de individuos de una es inferior al de la otra (cf. Moya, 1986).

El otro grupo de magnitudes que se usan en ecología de poblaciones son las *intensivas* (cf. Moya, 1986), siendo éstas las denominadas "*tasas*" (natalidad, mortalidad, migración etc.), que son derivadas respecto de *N*, ya que tienen la estructura de un cociente entre dos magnitudes de *N* en el tiempo (cf. Moya, 1986). Uno de los aspectos más importantes de las tasas es que cumplen, según este autor, con la *regla de valor nulo*, lo cual significa que "siempre que escojamos una población y no se presente en la misma la propiedad medida por la tasa, el valor de la tasa en esa población es cero" (p. 42). Este hecho es importante, ya que cada una de las diferentes ecuaciones (exponencial, logística etc.), se aplica a determinadas poblaciones en las cuales se asume que ciertas tasas tienen valor igual a cero (cf. Gotelli, 2001).

Ya que la teoría intenta explicar cómo se modifica el tamaño de la población a través del tiempo, es importante hacer algunas observaciones respecto de este último. El tiempo en esta teoría es una dimensión (cf. Schneider, 2009) que puede tomar distintas unidades. Por un lado, en función del tipo de organismos (cf. Gotelli, 2001, p. 2), tenemos segundos, minutos, horas, años etc. Por otro lado, el tiempo puede tomar valores relacionados con determinados lapsos de tiempo que están en función de los ciclos de vida de los organismos, pudiendo así tener un lapso de tiempo igual a una generación, a una clase etaria. En estos casos el tiempo parece ser discreto, por ser los organismos de reproducción anual o estacional. Pero si los organismos se reproducen de manera continua, el tiempo también lo es y puede ser diferenciable (cf. Gotelli, 2001). Esta situación respecto del tiempo va a tener una influencia sobre otros grupos de funciones, ya que de esta manera determina distintas escalas.

Como ya mencionamos, existe un grupo de funciones, que Lotka denomina "demográficas" (Lotka, 1925, p. 101), que le asignan valor a los cuatro procesos poblacionales que pueden modificar el tamaño de una población. Estas son: natalidad, mortalidad, emigración e inmigración. Ahora bien, en cualquier desarrollo de la dinámica de poblaciones encontramos que ellas reciben distintas caracterizaciones. Podemos encontrar que, por ejemplo, la natalidad *B* es entendida como el número de nacimientos en una generación; o que *B* es entendida como la tasa de natalidad que mide el número de nacimientos en cierto intervalo de tiempo (nacimientos/tiempo) o, finalmente, que b es entendida como la tasa instantánea de natalidad o *per cápita*, que mide el número de nacimientos por individuo por tiempo (nacimientos/individuos x tiempo). Pero, ¿son realmente diferentes conceptos? La respuesta es que no. Lo que tenemos en realidad es la extensión de un único concepto métrico, el cual no se identifica con una única función, sino con una clase de funciones equivalentes.

Muchos autores, críticos de la ecología, mencionan que uno de los problemas más notorios de la disciplina es la falta de unificación conceptual (cf. Jax, 2001; McIn-

tosh, 1980); sin embargo, creemos que lo que ocurre es que a veces se toma a cada una de las funciones que determinan la extensión del concepto métrico como un concepto diferente, sin tomar en cuenta que lo que ocurre es que cada una de estas funciones miden la misma propiedad. En este caso, como se ve en Moya (1986), lo que aparecen son distintas variables derivadas que se construyen a partir de los conceptos primitivos, pero en todos los casos son distintas metrizaciones del mismo concepto.

2 La estructura de la dinámica de poblaciones

2.1 El elemento teórico básico de la dinámica de poblaciones

El objetivo, en primer lugar, es reconstruir lo que podría ser el elemento teórico básico, con el correspondiente núcleo teórico de la dinámica de poblaciones, identificando sus componentes. Esto es sumamente importante, ya que permite identificar los conjuntos básicos y las funciones que formarían parte quizás de lo que Cooper (2003) ha denominado "núcleo común" cuando se refería a la "familia de modelos" de la ecología. Como ya dijimos, del núcleo teórico **K(DP)** del elemento teórico básico de **DP** identificaremos la clase de sus modelos potenciales, la clase de sus modelos – a través de la identificación de su ley fundamental – y la clase de sus modelos parciales, dejando para otra oportunidad la identificación de sus condiciones de ligadura y de sus vínculos interteóricos. En primer término, introduciremos los modelos potenciales de **DP**.

2.1.1 El núcleo teórico de la Dinámica de Poblaciones

2.1.1.1 Los modelos potenciales de la Dinámica de Poblaciones

El conjunto de los modelos potenciales $\mathbf{M}_p$ está constituido por estructuras que satisfacen ciertas condiciones estructurales (los axiomas impropios) para ciertos conceptos (los conceptos de la teoría), y de las que tiene sentido preguntarse si son modelos actuales o efectivos de la teoría.

Definición 1:

$\mathbf{M}_p(\mathbf{DP})$: $x = \langle O, T, (F_i)_{i<k}, N, B, D, E, I, TCP\rangle$ es una *dinámica de poblaciones potencial* ($x \in \mathbf{M}_p(\mathbf{DP})$) si y solo si

(1) O es un conjunto finito, no-vacío ("organismos": variable o);

(2) $\langle T, <\rangle$ es un orden lineal denso ("tiempo": variable t);

(3) $(F_i)_{i<k}$ es un conjunto finito, no vacío ("tipos de factores poblacionales": variable f_i)

(4) N_t: $POP \times T \rightarrow \mathbb{N}$;

(5) B: $POP \times T \rightarrow \mathbb{N}$;

(6) D: $POP \times T \rightarrow \mathbb{N}$;

(7) $E: POP \times T \rightarrow \mathbb{N}$;
(8) $I: POP \times T \rightarrow \mathbb{N}$;
(9) $TCP: PD \times N_t \times (F_i)_{i \leq k} \times T \rightarrow \mathbb{R}$.

Axiomas de interpretación:

Los objetos que ocurren en el predicado se *interpretan del siguiente modo*:

(1) Organismos: *O* representa el conjunto de *organismos*. Su característica distintiva es que pertenecen a la misma especie y se ubican en una misma área geográfica, constituyendo una población biológica; *o* se utiliza como variable de este conjunto. Se escribe, entonces, $o \in O$ para expresar que un individuo cualquiera *o* está en el modelo. Pueden existir diferentes criterios de identidad, los cuales se tratan en cada caso, por ejemplo si poseen estructura en edades, si son de ciclo reproductivo anual o continuo etc. A partir del conjunto de organismos, podemos, sin embargo, definir un conjunto de poblaciones *POP* mediante el conjunto potencia de organismos $Pot(O)$, tal que cada población **pop** es un subconjunto del conjunto potencia de individuos: $\mathbf{pop} \subseteq \mathrm{Pot}(O)$; el conjunto de poblaciones *POP* está formado por los organismos miembros de los conjuntos pop, tales que $\mathbf{pop} \in POP$.

> Definición auxiliar 1:
>
> Conjunto de poblaciones *POP*: $\mathbf{pop} \in POP$ & $\mathrm{pop} \subseteq Pot(O)$. Dentro del conjunto *POP* podemos distinguir distintas poblaciones de la misma especie, como por ejemplo **pop**, **pop'**, **pop''** etc., donde cada una de ellas se ubica en una región geográfica diferente, siendo entonces una población biológica diferente. Además, hay que tener en cuenta que cada población **pop** se va modificando a través del tiempo, siendo ese el dominio de estudio de la teoría. Por eso establecemos la
>
> Definición auxiliar 2:
>
> Conjunto de poblaciones $\mathbf{pop} = \{\mathbf{pop}_0, \mathbf{pop}_1, \ldots, \mathbf{pop}_n\}$, es un conjunto de una misma **población** pero en distintos instantes de tiempo $(t_0, t_1, \ldots, t_n)$. La **Dinámica de Poblaciones** estudia los cambios en una población (**pop**) a través del tiempo (*T*), por eso podemos distinguir algunos subconjuntos de **individuos** cuando tenemos en cuenta una población en dos instantes distintos de tiempo t_0 y t_1 ($\mathbf{pop}_0$ y $\mathbf{pop}_1$), o cuando nos referimos a dos poblaciones distintas ($\mathbf{pop}_t$ y $\mathbf{pop'}_t$), en un mismo instante de tiempo.

(2) Tiempo: *T* representa el tiempo. Viene dado por el par $\langle T, < \rangle$, que constituye un orden lineal denso, sobre el conjunto *T* de instantes, en donde < representa la relación temporal "es anterior a" (siendo el par $\langle \mathrm{T}, < \rangle$ isomórfico con el par $\langle \mathbb{R}, < \rangle$, consistente

en el conjunto de los números reales $\mathbb{R}$ y en la relación-menor-que sobre los números reales <). Se puede definir una función de distancia para números reales, estableciendo que $d(\alpha, \beta) = |\alpha - \beta|$, en donde $\alpha, \beta \in \mathbb{R}$ y $|\ |$ es la función del valor absoluto. Además, se pueden sumar números reales y definir la derivada para funciones de $\mathbb{R}$ en cualesquiera espacios numéricos. Si interpretamos $\mathbb{R}$ mediante T, la distancia entre instantes es lo que se conoce como "lapso", "duración" o "intervalo". Cada intervalo va de t a t_{+1}, donde t coincide con el inicio del intervalo y t_{+1} coincide con el final del intervalo, siendo entonces $\Delta T = t_{+1} - t$. Con respecto a las unidades de medición del tiempo, hay que tener en cuenta que, además de las tradicionales (segundos, minutos etc.), en las poblaciones de organismos de ciclo reproductivo anual, el lapso de tiempo coincide con él, por lo cual el tiempo parece discreto, pero lo es sólo por la unidad elegida, ya que para todos los organismos el tiempo es continuo.

(3) Factores poblacionales: $(F_i)_{i \leq k}$ es un conjunto de "*tipos de factores poblacionales*". Cada conjunto F_i debe ser considerado como un tipo de *factor poblacional* y los elementos $f_i \in F_i$ como variables o expresiones de factores poblacionales de ese tipo. Cada uno de los "*tipos de factores poblacionales*" son un conjunto de variables que pueden modificar la intensidad de los procesos poblacionales. En el planteo de Lotka, a este tipo de factores que tenían influencia sobre el crecimiento de la población los consideró como "un conjunto de parámetros $P_1, P_2, \ldots, P_j$" (Lotka, 1925, p. 43), los cuales permanecen inciertos hasta que se agregue información a las ecuaciones del sistema. En la literatura actual de la ecología, a estos factores se los suele clasificar de distinta manera. Por ejemplo, en externos o internos a la población, siendo entonces $1 \leq k \leq 2$, como en el caso de Krebs (2008). Una forma muy común de clasificarlos es en los siguientes subconjuntos: F_{amb} o "*factores ambientales*", que serían variables que representan algunos componentes del ambiente de los organismos, como los recursos y condiciones físicas y químicas del ambiente; F_{gen} o "*factores genéticos*", que serían las variables relacionadas con la estructura genética, estructuras sociales y características fisiológicas; y, por último, F_{bio} o "*factores bióticos (o biológicos)*", que serían variables que miden las interacciones bióticas tales como la depredación, parasitismo, y la competencia intra o interespecífica. De acuerdo con esta clasificación, entonces, el subíndice k estará comprendido entre $1 \leq k \leq 3$. Hay autores como Levins que señalan que estas categorías mutuamente excluyentes no hacen otra cosa que crear falsas dicotomías, como por ejemplo la de factores ambientales vs. factores bióticos (o biológicos) (Levins, 1993, p. 547).

Las *funciones* que ocurren en el predicado se interpretan por su parte del siguiente modo:

(4) Tamaño poblacional: N_t es una función que le asigna a una población (conjunto de organismos) en un tiempo t determinado, el *tamaño poblacional* (o cardinalidad del

conjunto), expresado en números naturales: $N(pop, t) = n_t$; sin embargo, se suele escribir directamente N_t por la función que le asigna un valor a la población (conjunto de organismos) en un tiempo *t* determinado, y que representa el número de organismos que componen ese conjunto (población) en ese instante de tiempo, y n_t por el valor que asume dicha función.[3]

(5) Natalidad: *B* es una función que le asigna a una población (conjunto de organismos) en un tiempo *t* determinado, su *natalidad* (o cardinalidad del conjunto) expresado en números naturales: $B(pop, t) = b_t$; se suele escribir *B* por la función que le asigna un valor a la población (conjunto de organismos) en un tiempo *t* determinado, y que representa el número de *organismos nacidos* (O_b) que componen ese conjunto en ese instante de tiempo, y b_t por el valor que asume dicha función.

(6) Mortalidad: *D* es una función que le asigna a una población (conjunto de organismos) en un tiempo *t* determinado, su *mortalidad* (o cardinalidad del conjunto) expresado en números naturales: $D(pop, t) = d_t$; se suele escribir *D* por la función que le asigna un valor a la población (conjunto de organismos) en un tiempo *t* determinado, y que representa el número de *organismos fallecidos* (O_d) que componen ese conjunto en ese instante de tiempo, y d_t por el valor que asume dicha función.

(7) Emigración: *E* es una función que le asigna a una población (conjunto de organismos) en un tiempo *t* determinado, su *emigración* (o cardinalidad del conjunto) expresado en números naturales: $E(pop, t) = e_t$; se suele escribir *E* por la función que le asigna un valor a la población (conjunto de organismos) en un tiempo *t* determinado, y que representa el número de *organismos emigrados* (O_e) que componen ese conjunto en ese instante de tiempo, y e_t por el valor que asume dicha función.

(8) Inmigración: *I* es una función que le asigna a una población (conjunto de organismos) en un tiempo *t* determinado, su *inmigración* (o cardinalidad del conjunto) expresado en números naturales: $I(pop, t) = i_t$; se suele escribir *I* por la función que le asigna un valor a la población (conjunto de organismos) en un tiempo *t* determinado, y que representa el número de *organismos inmigrados* (O_i) que componen ese conjunto en ese instante de tiempo, e i_t por el valor que asume dicha función.

Definición auxiliar 7:

$PD = \{B \cup D \cup E \cup I\}$, *procesos demográficos*, es la unión de todos los procesos demográficos (mortalidad, natalidad, emigración e inmigración). Todos los autores están de acuerdo que este conjunto está integrado por los procesos que tienen el carácter de únicos responsables de modificar el tamaño de la población.

3 Respecto de esta función, podemos mencionar el análisis anteriormente referido de Moya (1986).

Definición auxiliar 8:

FD:= PD/($N_t \cdot \Delta T$). Se denominan *funciones demográficas* (Lotka, 1925) a las funciones que expresan mediante *tasas* los valores de los *procesos demográficos* (mortalidad, natalidad, emigración e inmigración). Las tasas son distintas formas de medir, o asignarle valor a los procesos demográficos y el resultado depende además del lapso de tiempo establecido y de N_t. Le asigna a una función demográfica su expresión *per capita* y por lapso de tiempo, por medio de la ecuación *FD = [PD/N(pop, t) · (ΔT)]*. Por ejemplo, se puede obtener la *tasa de natalidad* (FD_b), la cual le asigna a una población (**pop**), en función de un lapso de *tiempo* (*ΔT*), un número de nacimientos (N_{tb}) y el tamaño de la población (N_t), el número de nacimientos por individuos por tiempo [(nacimientos/(individuos · tiempo)].

(9) Tasa de cambio poblacional (TCP): esta función calcula un número real que representa la variación en el número de individuos por individuo a partir del conjunto de *procesos demográficos* (*PD*), el *tamaño* de la población (N_t) y del conjunto de los *factores poblacionales* ($(F_i)_{i \leq k}$) en un instante de tiempo (*T*). Este concepto es controversial en ecología y, por lo tanto, es necesario hacer algunas aclaraciones. Lo primero que debemos mencionar es que, como afirman Begon, Townsend y Harper (2006), existe en ecología el uso de distintos nombres y simbolizaciones, aunque similares, para este mismo "parámetro". Según estos autores, esta función aparece en distintos casos específicos (nuestras distintas especializaciones de más delante) identificada con distintas letras (R_o, *R*, λ y *r*), por ejemplo cuando comparan R_o y *R*, al afirmar que "combinan el nacimiento de nuevos individuos con la supervivencia de los existentes" (Begon *et al.*, 2006, p. 106) o cuando mencionan que "*R* y *r* son medidas del mismo producto: natalidad más supervivencia o nacimientos menos muertes; la diferencia entre *R* y *r* no es más que un cambio de moneda" (Begon *et al.*, 2006, p. 151). Estas afirmaciones las realizan al analizar especializaciones en donde este parámetro depende solamente de los procesos de natalidad y mortalidad. Sin embargo, si tomamos el esquema general de Krebs (2008), sabemos que estos parámetros dependen entonces de los cuatro procesos demográficos, los cuales dependen a su vez del conjunto de factores poblacionales que, en función de cuáles actúen sobre una población en un determinado momento, determinará los valores particulares de *TCP*.

2.1.1.2 Los modelos de la dinámica de poblaciones

El *conjunto de modelos* **M** de la dinámica de poblaciones, por su parte, es un subconjunto de los modelos potenciales, cuyas estructuras satisfacen, además de los axiomas impropios, la siguiente ley fundamental.

M(DP): *si* $x = \langle O, T, (Fi)_{i \leq k}, Nt, B, D, E, I, TCP \rangle$ es un $\mathbf{M_p(DP)}$, entonces *x* es una **dinámica de poblaciones** ($x \in$ **M(DP)**) si y solo si:

(1) Para todo t, $t_{+1} \in T$: $\mathbf{pop}_t$, $\mathbf{pop}_{t+1} \in POP$ y siendo $N(pop, t) = nt$ y $N(pop, {}_{t+1}) = n_{t+1}$ tal que $\Delta N = n_{t+1} - n_t$, para todo PD y siendo $FD = f(PD, N_t, T)$ y para todo $f_i \in (F_i)_{i \leq k}$, existe una $TCP(\langle fd_1,\ldots, fd_4\rangle, n_t, \langle f_i,\ldots, f_x\rangle, t)$ (en $\mathbb{R}$) tal que: $\Delta N = TCP(\langle fd_1,\ldots, fd_4\rangle, n_t, \langle f_i,\ldots, f_x\rangle, t) \cdot N_t$.

La condición de definición, o axioma **(1)** formula la ley fundamental de la *dinámica de poblaciones*, la cual establece que:

- dada una población en dos instantes de tiempo (t y t_{+1}) con sus correspondientes tamaños poblacionales en cada uno de ellos (n_t y n_{t+1}),
- que esa población se modifica por un conjunto de funciones demográficas (FD) y por estar afectada por un conjunto de factores poblacionales (F_i) y que ambos conjuntos determinan la tasa de cambio poblacional,
- entonces el cambio en el tamaño de la población en un lapso de tiempo determinado se corresponde con el producto de la tasa de cambio poblacional multiplicado por el tamaño de la población al inicio del intervalo.

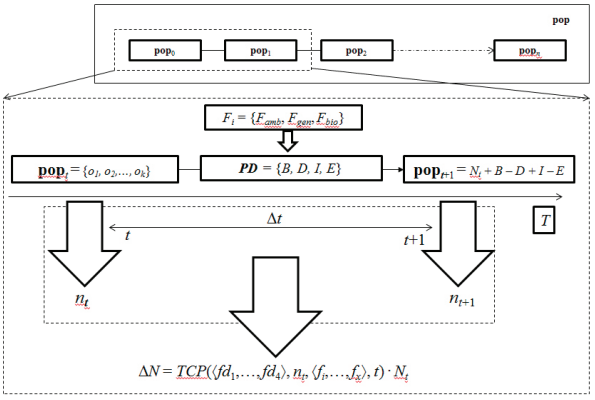

Figura 2. Objetos y funciones de la dinámica de poblaciones (DP).

Comentarios sobre este predicado:

Aquí no se presupone ninguna hipótesis especial sobre el número y tipo de procesos y factores, ni sobre la forma específica adoptada por *TCP*, ni, por lo tanto, sobre cómo calcular teóricamente N_{t+1} a partir de N_t; *TCP* se deja, antes bien, sin especificar. El axioma **(1)** formula la que consideramos la *ley fundamental de la dinámica de poblaciones*, que establece, repetimos, que, dada una población en dos instantes de tiempo (t y t_{+1}), que tiene sus correspondientes tamaños poblacionales en cada uno de ellos (n_t y n_{t+1}), que esa población se caracteriza por un conjunto de procesos demográficos (PD), que están afectados por un conjunto de factores poblacionales (F_i) y que en conjunto determinan el factor de cambio poblacional (TCP), entonces la variación en el tamaño

de la población (ΔN) en un lapso de tiempo determinado coincide con el producto del factor de cambio poblacional multiplicado por el tamaño de la población al inicio del intervalo (t).

El axioma **(1)** del anterior predicado conjuntista afirma, entonces:

(I) Para toda población de organismos de la misma especie, la variación en el tamaño de la población dada por la diferencia en el número de organismos que la componen en dos instantes de distintos de tiempo, coincidirá idealmente con los cambios que en conjunto producen los procesos demográficos y los factores poblacionales expresados por *TCP* y multiplicados por el tamaño de la población en el instante de inicio del intervalo.

Lo establecido en este axioma ha sido señalado, por ejemplo, por Begon, Townsend y Harper (2006), cuando afirman que la función *TCP* describe dos parámetros diferentes: por un lado, el número de descendientes por individuo; pero, por otro, "también el factor de multiplicación que convierte el tamaño original de una población en un nuevo tamaño poblacional" (Begon *et al.*, 2006, p. 105) y esta condición es la que nos permite establecer su papel en la ley fundamental. Mediante la multiplicación de *TCP* y el valor de la función N_t se puede calcular (teóricamente) el tamaño poblacional en un instante t+1 a partir del tamaño en el instante anterior t.

La propuesta de una ley fundamental en esta reconstrucción se contradice con análisis realizados desde el interior de la ecología, como el de Peters (1991), así como también con los realizados desde la metateoría estructuralista de Andoni y Larrañaga (2011). A partir de esta propuesta surgen tres preguntas, siendo la siguiente la primera de ellas: "¿cumple el axioma **(1)** con los criterios establecidos para una ley fundamental por el estructuralismo?" (ver, al respecto, Lorenzano, 2014/2015). La respuesta es afirmativa, ya que este axioma: **(i)** conecta de un modo inseparable los términos básicos de **DP** que hemos identificado (esta característica puramente sintáctica distingue a **(1)** como una ley sinóptica, de hecho, la ley sinóptica de **DP**); **(ii)** es válida en todos los modelos de **DP**; **(iii)** posee carácter cuasi-vacuo (esto es, es altamente abstracto, esquemático, lo suficientemente vacío y con ocurrencia esencial de términos *T*-teóricos como para resistir cualquier posible refutación, pero que, sin embargo, adquiere contenido empírico específico (y la posibilidad de ser contrastado) a través de un proceso no-deductivo conocido con el nombre de "especialización"); **(iv)** posee carácter sistematizador (o sea, posibilita incluir dentro de una misma teoría diversas aplicaciones a distintos sistemas empíricos, al proveer una guía y un marco conceptual para la formulación de otras leyes, las denominadas "especiales"), y **(v)** posee fuerza modal (en la medida en que expresa una regularidad no-accidental, susceptible de dar apoyo a contrafácticos (si se toma "junto-con-sus-especializaciones" dentro de la red teórica de **DP**), aun cuando sea sensible al contexto y con un dominio de aplicación local, y que, en su sentido mínimo, en lugar de atribuir *necesidad natural*, se atribuya

necesidad de los modelos, y, en ese sentido, debe considerarse como *necesario en su ámbito de aplicación*, aun cuando por fuera de dicho ámbito pudiera no ser así). Es así que este axioma pudiera ser visto como la ley fundamental de la dinámica de poblaciones.

La segunda pregunta es la siguiente: "la ley fundamental, ¿es también un caso de principio-guía?" La idea de concebir ciertas leyes fundamentales como *principios-guía* es debida a Moulines (2008) y ha sido tematizada recientemente por Lorenzano (2014/2015, por aparecer) y Falguera (por aparecer), los cuales se han ocupado de los análisis estructuralistas de ambos conceptos. Como señala el primero de ellos, un principio-guía es un subgénero de las leyes fundamentales, debiendo tenerse en cuenta dos criterios adicionales a los síntomas de legaliformidad fundamental. Primero, que sea plausible reconceptualizar al menos uno de los conceptos básicos que aparece en la ley como un funcional, es decir, como una función de funciones (o, incluso, como una función de funciones de funciones). Segundo, debe ser plausible reconstruir la ley en cuestión como una fórmula (muy abstracta) a la que se le antepone al menos un cuantificador existencial de segundo (o tercer) orden.

Vamos a analizar el primer criterio entonces. ¿Posee la ley un funcional? La respuesta es afirmativa, dado que uno de los conceptos básicos es una función de funciones, a saber, *TCP*. Esto se debe a que éste no es simplemente una función de poblaciones e instantes, las cuales son las variables primitivas de la población; *TCP* es una función de tuplos de funciones, en donde la variación en el número de organismos en una población se describe mediante una tasa de cambio, que es un funcional.

¿Por qué afirmamos que *TCP* es un funcional? Esto es debido a que, para cada población estudiada, la tasa de cambio considerada depende de una serie de parámetros adicionales que se especifican en cada modelo concreto. Por un lado, la tasa tiene entre sus argumentos funciones, como son N_t y los *PD* expresados como funciones poblacionales, siendo igualmente funciones de poblaciones e instantes (*pop* y *t*). Pero además están los factores poblacionales (F_i), los cuales hacen que *TCP* dependa de otros parámetros como, por ejemplo, coordenadas geográficas (en factores ambientales), número de poblaciones intervinientes y el tipo de relación entre ellas cuando hay más de una (factores biológicos), posibilidad de movimiento de los organismos (migración), la cantidad de recursos del ambiente (factores ambientales), de la estructura en edades (factores genéticos) etc. Esto determina que en cada caso la forma específica de la función *TCP* sea diferente.

Podemos afirmar que la ley fundamental de **DP** no especifica el número y tipo de funciones demográficas y factores poblacionales que intervendrán en casa caso, como así tampoco la forma en que *TCP* es función de ellos (continua, discreta, exponencial, lineal, logística etc.). Esto, al igual que lo que afirma Moulines (1982, p. 98), implica que "se presupone un número indeterminado de cuantificadores existenciales", en este caso sobre una variable funcional. Esta última afirmación nos da respuesta al segundo criterio establecido para los principios-guía.

La ley fundamental de **DP** es también principio-guía, ya que es similar en su forma al Segundo Principio de Newton (cuantifica existencialmente sobre funcionales), pues se puede expresar del siguiente modo: para toda *pop* y ΔT existe una *TCP* tal que: $\Delta N = TCP(\langle fd_1,\ldots, fd_4\rangle, n_t, \langle f_i,\ldots, f_x\rangle, t) \cdot N_t$, pero no idéntica, ya que aquí sólo se cuantifica existencialmente sobre un funcional (*TCP*) y no sobre un número indeterminado de ellos, como ocurre en el segundo principio de Newton. Aquí no se especifican las funciones de primer orden (funciones demográficas y factores poblacionales) cubiertas por el funcional, razón por la cual es menos irrestricto que el segundo principio de Newton, pero lo suficientemente vacuo para que podamos afirmar que es el principio-guía de la dinámica de poblaciones.

La última pregunta es: "¿ha sido esta ley fundamental/principio-guía formulada explícitamente por los ecólogos?". Un punto de partida para esta consideración la encontramos en los inicios de la ecología de poblaciones durante las primeras décadas del siglo xx, en especial en el trabajo de Alfred J. Lotka de 1925, *Elements of physical biology*. En este libro el autor establece lo que él denomina las ecuaciones fundamentales del programa de investigación de la *biología física*, representada por:

$$dX_i/dt = F_i\,(X_1, X_2,\ldots,X_n; P_1, P_2,\ldots, P_j; Q_1, Q_2,\ldots,Q_k) \quad \textbf{(2)}$$

Esta fórmula general contiene los distintos componentes biológicos de un sistema (X_i), un conjunto no definido de parámetros que representa los factores (P_i) y un conjunto no definido de características de los componentes (Q_i). Lo más importante es que el autor desarrolla en su libro las distintas ecuaciones para la tasa de crecimiento a partir de definir los componentes de estas ecuaciones **(2)**. Los ecólogos no han olvidado el trabajo de Lotka. Por ese motivo, en uno de los análisis más citados realizados desde el interior de la disciplina, Peter Turchin afirma:

> En particular, la dinámica de la población parece tener un conjunto de principios fundamentales que son muy similares, en espíritu y en lógica, a las leyes de Newton (Ginzburg 1972, 1986). En el resto de este artículo, esbozaré lo que creo que son estos principios fundamentales, y discutiré las similitudes entre los fundamentos lógicos de la dinámica de la población y de la mecánica de Newton. Advierto de inmediato, sin embargo, que no se debe esperar una visión profunda y novedosa. Mi principal argumento será esencialmente que teníamos, y utilizábamos, estos principios desde hace mucho tiempo (por lo menos desde la década de 1920), pero simplemente no los hemos llamado "leyes" (Turchin, 2001, p. 18).

En este artículo, sin embargo, sostenemos que las ecuaciones de Lotka no son la ley fundamental (principio-guía) de **DP**. Dicha ley, aunque nunca fue formulada explícitamente por los ecólogos, estaría implícita en lo propuesto por Lotka y eso es lo que menciona Turchin al afirmar "mi principal argumento es esencialmente que

hemos tenido y usado estos principios todo el tiempo (al menos desde 1920), pero simplemente no los hemos llamado leyes" (Turchin, 2001, p. 18). El hecho de encontrar implícita la ley fundamental se condice con otros análisis realizados desde el estructuralismo de otras teorías pertenecientes a las ciencias biológicas, bioquímicas y biomédicas.[4]

Vamos ahora a ampliar un aspecto de la ley fundamental/principio-guía propuesto para la dinámica de poblaciones. Es el hecho que además del carácter sinóptico, cumple con otro criterio de los que postula el estructuralismo, su carácter casi vacuo o empíricamente irrestricto (cf. Moulines, 1982). Dentro de la dinámica de poblaciones, esta condición está planteada originalmente en el trabajo de Lotka, cuando afirma que "el significado de estas ecuaciones **(2)** [generales] permanecen inciertas en la medida en que los componentes (...) no están definidos" (Lotka, 1925, p. 44). En esta misma línea, pero siendo más específico, en el análisis de Turchin (2001) de la función *TCP* (*r* en su trabajo), este autor establece que esta función depende no solamente del tamaño poblacional, sino de "'todo tipo de cosas'" (Turchin, 2001, p. 19) y presenta la expresión general de *r* (*TCP* para esta reconstrucción) de la siguiente manera:

$$r_t \equiv f(N_{t-1}, X_{t-1}, Z_{t-1}, \ldots) \quad \textbf{(3)}$$

En ella, este autor concluye que el cambio en la población depende del tamaño de la población, del tiempo y de un conjunto indefinido de factores que afectan a la población, como, por ejemplo, otras especies, el clima etc., no siendo otra cosa que el conjunto indefinido de funciones demográficas y factores poblacionales que hemos identificado y que mencionaba Lotka en su trabajo, aunque este último no para *TCP,* sino para las ecuaciones generales de cualquier sistema biológico.

Entonces, al igual que afirma Moulines (1982, p. 96), esta ley no tendría "ninguna restricción de contenido empírico, y por tanto es empíricamente vacuo" o, con una expresión más débil, "empíricamente irrestricto" (Moulines, 1982, p. 96). ¿Cuáles son las razones para afirmar esto acerca de la ley fundamental de la dinámica de poblaciones? Lo que plantea la ley es que siempre se puede encontrar una combinación de procesos demográficos y factores poblacionales que expliquen el cambio poblacional observado en un lapso de tiempo. Esta situación, como ya hemos mencionado, es similar a la planteada por Moulines (1982), cuando menciona, en relación con el segundo principio de Newton, que éste "no especifica ni su número ni su naturaleza, ni tampoco la forma que la fuerza es función de ellos" (Moulines, 1982, p. 98).[5]

4 Ver, por ejemplo, dentro de las ciencias biológicas, el análisis realizado por P. Lorenzano (1995, 2000, 2002, 2006, 2007) de la genética clásica y por P. Lorenzano (2008, 2011, 2014) de la genética (clásica) de poblaciones y sus leyes fundamentales; dentro de las ciencias bioquímicas, los análisis realizados por C. Lorenzano (2002, 2007) y Federico (2009) de la bioquímica dinámica y su ley fundamental; y, dentro de las ciencias biomédicas, el análisis de C. Lorenzano (2010) de la fisiología y su ley fundamental, entre otros.

5 Esta condición también es planteada por Ginnobili (2007, 2010) y Díez y Lorenzano (2013, 2015) para la ley fundamental de la Teoría de Selección Natural, por Lorenzano (1995, 2000, 2002, 2006, 2007) y Lorenzano (2008, 2011, 2014) para las leyes de concordancia de la genética clásica y de concordancia poblacional de la genética (clási-

Un aspecto a considerar es que podría objetarse a **(1)** su *trivialidad*, debido a que el axioma o bien posee *poco contenido empírico* o bien no es la ley fundamental/principio-guía de **DP**, sino que es una *ley* (o *generalización*) *empírica*. En relación con lo primero, si **(a)** n_t se determina empíricamente, **(b)** la forma precisa de *TCP* se postula hipotéticamente y **(c)** siempre es posible estimar por muestreo la diferencia en el tamaño de la población en dos instantes (ΔN), entonces el axioma permite afirmar que lo estimado como variación en el tamaño poblacional y lo obtenido por medio de *TCP* y n_t son iguales. En tanto que, con relación a lo segundo, si determinar la variación en el tamaño de la población es posible, lo mismo que el resto de los valores, se trataría entonces de una ley o generalización empírica al igual que la ley de conservación propuesta por Turchin (2001) y aceptada por los ecólogos, motivo por el cual no podría ser tomada como la ley fundamental/principio-guía de la dinámica de poblaciones. Sin embargo, esta no es la situación. El axioma **(1)** conecta el concepto teórico *TCP*, mediante n_t, con la noción más accesible empíricamente ΔN. Asimismo, hay que recordar que n_t es en general estimado por muestreo y no se dispone de su valor real. El axioma **(1)**, así, más bien, provee un marco en el cual pueden ser formuladas posteriores especializaciones concernientes a la forma de *TCP*.

Finalmente, quisiéramos mencionar que la búsqueda de ecuaciones matemáticas que permitieran representar el comportamiento de las poblaciones era el objetivo principal del trabajo del grupo de ecólogos (McIntosh, 1980) que buscaban poder "predecir" el comportamiento y así asemejarse a la física (Jax, 2001). Las especializaciones de esta ley fundamental/principio-guía permiten en cada caso pronosticar un futuro valor del tamaño de la población a partir de una función (*TCP*) específica, que tiene incorporada los mecanismos y factores causales del cambio particulares, presentes en la situación considerada, dejando atrás la visión más naturalista de los primeros ecólogos.

2.1.1.3 Los modelos parciales de la dinámica de poblaciones

La *clase de los modelos parciales* $\mathbf{M}_{pp}$ está constituida por aquello que se pretende sistematizar, explicar y predecir. Para poder caracterizar esta clase es necesario establecer la distinción entre conceptos teóricos y conceptos no-teóricos en el interior de dicha teoría, es decir, entre conceptos específicos de la dinámica de poblaciones (o **DP**-teóricos) y no específicos de la dinámica de poblaciones (o **DP**-no-teóricos). Para ello, seguiremos la distinción habitual planteada, por ejemplo, en Balzer, Moulines y Sneed (1987, p. 73-4). De acuerdo con estos autores, el criterio de **T**-teoricidad indica que un

ca) de poblaciones, todas ellas principios-guía de sus respectivas teorías (para otros análisis de teorías biológicas desde el estructuralismo metateórico, ver, entre otros, Casanueva, 1997, 1998, 2002; Casanueva & Méndez, 2005). Fuera de la biología, ésta también ha sido señalada para el caso de la ley de la bioquímica de las vías metabólicas (Federico, 2009) y para el caso de la ley de la teoría del movimiento circular de la sangre (Barutta & Lorenzano, 2012)

concepto es teórico para la teoría considerada (en este caso, **DP**), si su extensión sólo puede ser determinada presuponiendo las leyes de **DP** (esto es, los modelos de **DP**); la determinación del concepto sólo funciona en situaciones en las que se satisface la ley fundamental de **DP**. De otro modo, el concepto será **DP**-no-teórico. Examinemos los conceptos básicos de **DP**, a saber: $O, T, (F_i)_{i \leq k}, N, B, D, E, I, TCP$, a fines de determinar cuáles son **DP**-teóricos y cuáles **DP**-no-teóricos.

Comencemos con O. Este concepto representa un conjunto de organismos, que pertenecen a la misma especie y que habitan la misma área. Constituye uno de los conjuntos básicos principales que establecen la ontología de la teoría. Sin embargo, para averiguar si un organismo particular o pertenece al conjunto O no es necesario presuponer la validez de **DP**; bastarían, de hecho, métodos empíricos *independientes*. Lo mismo podría decirse del conjunto de poblaciones, definido sobre la base del conjunto de organismos, y del tiempo, representado mediante un orden lineal denso $\langle T, < \rangle$ de índices para instantes: pueden ser determinados mediante métodos **DP**-independientes.

El siguiente concepto es $(F_i)_{i \leq k}$, pero su discusión la haremos junto con la de TCP, dado que ambos guardan una relación significativa.

Es el caso ahora de N_t, el tamaño poblacional. Como afirman Begon, Townsend y Harper (2006), "determinar el tamaño de la población podría pensarse que es posible simplemente contando los individuos" (Begon *et al.*, 2006, p. 94); sin embargo,

> para la mayoría de las especies, por el contrario, tales "enumeraciones completas" son impracticables o imposibles: la observabilidad – nuestra habilidad para observar cada individuo presente – es casi siempre menor que 100%. Los ecólogos, por lo tanto, deben casi siempre *estimar* el número de individuos en una población más que contarlos (Begon *et al.*, 2006, p. 94).

Pero, para medir el tamaño de la población por medio de alguna de las dos técnicas mencionadas – la observación y la estimación – no se requiere de **DP**; en particular, en el segundo caso, la teoría supuesta es la del muestreo estadístico, pero no **DP**; por lo tanto, N_t es **DP**-no-teórico. Esto conlleva otro aspecto importante: dado que **DP** intenta explicar el cambio en el tamaño de la población (ΔN), esta determinación es también indepediente de la teoría y, por lo tanto, **DP**-no-teórico.

Seguimos con la función B, la natalidad, que representa la cantidad de aquellos que habíamos dado en llamar "organismos nacidos" dentro de una población en un lapso de tiempo determinado y medida en un instante de tiempo. Esta es una función que le asigna a cada población **pop** el número de individuos nacidos y se determina empíricamente, independientemente de si se aplica o no la ley fundamental/principio-guía de **DP**. Lo mismo ocurre con los otros tres procesos demográficos: mortalidad, emigración e inmigración. Por eso, podemos afirmar que los procesos demográficos son **DP**-no-teóricos. Por último, quisiéramos resaltar que "contar organismos"

ha sido, y sigue siendo, uno de los problemas centrales de la ecología, debido a que, como vimos en la cita anterior, muchas veces es impracticable o imposible mediante la observación y conteo directo, sino que lo que esto se realiza mediante estimación.

Finalmente, debemos considerar el caso de los factores poblacionales y del factor de cambio poblacional respecto de su **T**-teoricidad. En primer término, trataremos al conjunto $(F_i)_{i \leq k}$, el cual está integrado por distintas variables que se considera que tienen influencia sobre los procesos demográficos. Vimos que suele dividírselos en tres subconjuntos: ambientales (F_{amb}), biológicos (F_{bio}) y genéticos (F_{gen}), aunque también existen otras clasificaciones o podamos no usar ninguna; sin embargo, a los fines del análisis de la **T**-teoricidad, consideramos útil la separación mencionada. El efecto que tienen los factores poblacionales sobre los procesos demográficos de la población y, en especial, cuáles son los que tienen mayor importancia en la determinación de los cambios observados es siempre hipotetizado y durante décadas se planteó la discusión sobre si eran los factores ambientales o los bióticos (o biológicos) los más significativos (Cooper, 2003).

Empecemos considerando los denominados factores ambientales (F_{amb}). Ejemplo de este tipo de factores poblacionales son las variables relacionadas con el clima, con la topografía u otras variables que establecen el estado de los componentes químicos o físicos del ambiente en donde se encuentra la población. El efecto de estas variables sobre la distribución, u otras características de los organismos, se determina desde hace muchos siglos, antes del establecimiento de la ecología y aún más de la dinámica de poblaciones. La temperatura de la atmósfera, el desnivel del terreno etc., son magnitudes que no necesitan de la ley fundamental/principio-guía de **DP** para poder asignarles un valor. Por lo tanto, está claro que son **DP**-no-teóricas.

Otro tipo de factores son los genéticos (F_{gen}), de los cuales uno que aparece con frecuencia en algunos elementos teóricos es la estructura en edades, en las denominadas tablas de vida que se usan para estudiar la dinámica de poblaciones. Está claro en este caso que, para determinar las edades de los organismos, o cualquiera de las otras variables señaladas como pertenecientes a este tipo, no hace falta presuponer la ley fundamental/principio-guía de **DP** para poder asignarles un valor. Por lo tanto, este tipo de factores también son **DP**-no-teóricos.

El último tipo de factor poblacional que vamos a analizar son los bióticos (o biológicos) (F_{bio}), los cuales miden en general la intensidad de las distintas relaciones entre organismos que pueden ponerse en juego en una población. De aparición frecuente en muchas de las ecuaciones, es necesaria una discusión más detallada para determinar su **T**-teoricidad. La más usada en las distintas ecuaciones es la *capacidad de carga* (K), que representa el tamaño de la población máximo que puede soportar un ambiente sin que la competencia intraespecífica limite el proceso de natalidad. También tenemos los parámetros que miden la intensidad de la competencia entre espe-

cies o de depredación entre depredador-presa, ambos presentes en las ecuaciones desarrolladas por Lotka (1925) y Volterra (1926). En el caso de la capacidad de carga, los métodos para determinarla son en general representados mediante gráficos. Esto es, a partir de algunos datos tomados empíricamente en el "campo" se representan determinadas curvas a partir de las cuales se le asigna un valor a este parámetro (Gotelli, 2001). Una de estas técnicas es, por ejemplo, representar el comportamiento de las curvas de natalidad y mortalidad en función del tamaño de la población, siendo la capacidad de carga el punto donde ambas se cruzan. Pero tanto en este método como en otros, siempre se está presuponiendo la ley fundamental; esta determinación no es independiente de la aplicación de la ley fundamental/principio-guía de **DP**, dado que el gráfico se obtiene claramente a partir de la afirmación general de que los procesos demográficos están afectados por los factores poblacionales. Lo que hacen los métodos gráficos es asignarle el valor concreto, pero teniendo como marco teórico a la ley fundamental/principio-guía de **DP**. Por lo tanto, este tipo factor es **DP**-teórico. Para el caso de los factores relacionados con las ecuaciones de dinámica de poblaciones con competencia o depredación, tenemos la misma situación que en el caso anterior. Puede verse, por ejemplo en Begon, Townsend y Harper (2006) o en Gotelli (2001), que, para determinar variables que miden la intensidad de la competencia o de la depredación, se utilizan métodos gráficos, los cuales presuponen la ley fundamental/principio-guía de la dinámica de poblaciones. Por lo tanto, en este caso estos factores son también **DP**-teóricos. De manera general podemos afirmar que los factores bióticos (o biológicos) son **DP**-teóricos.

Nos queda finalmente analizar la función de factor de cambio poblacional (*TCP*), la cual constituye una función que toma como argumentos a las funciones demográficas, el tamaño poblacional y a los factores ambientales. Este concepto es el más complejo de analizar en relación con su teoricidad debido a la discusión que puede darse en torno a si es definible en términos de las funciones que la componen, en particular, a si es posible o no determinar unívocamente su valor a partir de (los valores de) las funciones que la componen. Por un lado, cuando se quieren obtener sus valores a partir de los datos "empíricos" (**DP**-no-teóricos), tenemos la **DP**-teoricidad de los factores ambientales ya discutida, lo cual hace que su valor no pueda determinarse unívocamente de manera no-teórica. Pero tampoco se puede determinar unívocamente de manera teórica, dado que los factores ambientales y *TCP* se determinan simultáneamente si se cumple la ley fundamental de **DP**.

Además, dado que los tipos de factores poblacionales se utilizan como uno de los argumentos de la función *TCP*, y debido a que hemos visto en párrafos anteriores que dentro de éstos el tipo de factor poblacional biótico (o biológico) es **DP**-teórico, podemos afirmar que *TCP* es, por lo tanto, **DP**-teórico, pues "hereda" su **DP**-teoricidad de aquel tipo de factor poblacional.

Pero hay otra razón que pudiera darse en favor de la **DP**-teoricidad de esta función. Como menciona Turchin en su análisis de la ecología de poblaciones al hablar de *r* (una de las especificaciones posibles de *TCP*), ella es una función de "'todo tipo de cosas'" (Turchin, 2001, p. 19). Esto se debe a que esta función es una hipótesis sobre el modo en que se relacionan los procesos demográficos, los factores poblacionales y el tamaño de la población. La corrección de esa hipótesis es algo que se somete a prueba mediante el intento de aplicación de la ley fundamental/principio-guía de **DP**, mediante la comprobación de la concordancia entre ΔN y *TCP* multiplicado por N_t, la cual se establecerá en la medida en que la construcción de esa función sea correcta. Una vez formulada una ecuación matemática que establece una hipótesis sobre qué tipo y número de factores poblacionales intervienen sobre determinado número de procesos demográficos, ella podrá no dar cuenta del cambio en el número poblacional, o sea, podrá no satisfacer la concordancia planteada por la ley fundamental/principio-guía de **DP**, debido a un número o tipo inadecuado de factores hipotetizado. Por ello, y como hemos visto, un subconjunto del conjunto $(F_i)_{i \leq k}$, a saber: el de tipo de factor poblacional biótico (o biológico), presupone la ley fundamental en su determinación y debe ser considerado como **DP**-teórico.

De manera similar a lo que ocurre en otras teorías reconstruidas, hay que tener en cuenta que, en el caso de la ley fundamental/principio-guía que hemos establecido para la dinámica de poblaciones, ésta tiene la forma de una concordancia, en este caso entre el valor de ΔN y el de *TCP* multiplicado por N_t, valores que, en principio, se miden de manera independiente entre sí, pero mientras que ΔN se mide (determina) **DP**-independientemente, *TCP* no.

Ahora estamos en condiciones de caracterizar la clase de los modelos parciales de **DP** del siguiente modo:

Definición 3:

Mpp(DP): y = ⟨O, T, Nt, B, D, E, I⟩ es una **dinámica de poblaciones parcial** (y ∈ $\mathbf{M}_{pp}$(**DP**))
si y sólo si existe una *x* tal que
(1) $x = \langle O, T, (F_i)_{i \leq k}, Nt, B, D, E, I, TCP \rangle$ es un $\mathbf{M}_p$(**DP**),
(2) $y = \langle O, T, Nt, B, D, E, I \rangle$.

2.1.1.4 El núcleo teórico del elemento teórico básico de la dinámica de poblaciones

En una reconstrucción verdaderamente completa de **DP** debiéramos incluir las condiciones de ligadura y los vínculos que esta teoría tiene con otras teorías (subyacentes). Sin embargo, en el presente análisis de la teoría de dinámica de poblaciones dejamos abierta la cuestión de las condiciones de ligadura y los vínculos esenciales de **DP** con otras teorías y no profundizamos en su tratamiento, asumiendo idealmente que no hay tales condiciones de ligadura ni tales vínculos, de modo tal que el *núcleo teórico del*

elemento teórico básico de la dinámica de poblaciones (**K**(**DP**)) puede ser caracterizado como sigue:

Definición 4:

K(**DP**): = ⟨$\mathbf{M}_p$(**DP**), **M**(**DP**), $\mathbf{M}_{pp}$(**DP**)⟩.

2.1.1.5 Las aplicaciones intencionales de la dinámica de poblaciones

El *dominio de aplicaciones intencionales* **I** constituye la clase de aquellos sistemas empíricos a los que uno desea aplicar la ley fundamental/principio-guía de la teoría. Ellos no pueden ser caracterizados por medios puramente formales. Lo único que podemos decir desde un punto de vista formal es que una aplicación intencional es un modelo parcial, lo cual significa que **I**(**DP**) ⊆ $\mathbf{M}_{pp}$(**DP**). Los miembros de **I**(**DP**), a los que se tiene la intención de aplicar la ley fundamental/principio-guía, son sistemas empíricos, caracterizados en términos **DP**-no-teóricos, en donde ciertos organismos que conforman una población en la que ocurren un conjunto de procesos demográficos (natalidad, mortalidad, emigración e inmigración) que determinan que el tamaño de la población se modifique en un intervalo determinado de tiempo.

El *elemento teórico básico de la dinámica de poblaciones* (**T**(**DP**)) puede ahora ser caracterizado como sigue:

Definición 5:

T(**DP**):= ⟨**K**(**DP**), **I**(**DP**)⟩.

2.1.1.6 La aserción empírica de la dinámica de poblaciones

La dinámica de poblaciones pretende que ciertos sistemas empíricos del tipo de los anteriormente caracterizados, descritos *dinámica de poblaciones*-no teóricamente, satisfacen las condiciones impuestas por ella en el siguiente sentido: esos son los datos de la experiencia que se deberían obtener, si la realidad se comportara como ella dice. Esta pretensión se expresa en la *aserción empírica* de la dinámica de poblaciones, que puede formularse de la siguiente manera:

(I) Todo sistema propuesto dado puede ser, añadiendo un conjunto de componentes teóricos $(F_i)_{i \leq k}$ y *TCP* a la parte no-teórica del núcleo teórico correspondiente (⟨*O, T, Nt, B, D, E, I*⟩), aproximadamente extendido a, o incrustado en, un modelo de **DP**.

Esta afirmación puede ser trivial, si las condiciones impuestas a los componentes teóricos por el núcleo teórico son débiles. Pero no por ello debe rechazarse el núcleo teórico como trivial. Este núcleo teórico sirve como núcleo teórico básico para todas

las aplicaciones propuestas de la dinámica de poblaciones. Afirmaciones no triviales pueden ser obtenidas incorporando restricciones adicionales a través de las llamadas "especializaciones".

2.1.2 Las especializaciones de la dinámica de poblaciones

Hay distintos modos posibles de especializar a la teoría de la dinámica de poblaciones. Las especializaciones consisten en especificaciones:

(A) del número y tipo de componentes de *TCP* que actúan conjuntamente (a saber, del número y tipo de *procesos demográficos* y del número y tipo de *factores poblacionales*),
(B) de la forma matemática concreta que asume *TCP*.

Las diversas posibilidades de especialización pueden ser realizadas parcial o totalmente, de manera aislada o conjuntamente. Cada especificación establecería condiciones que, frente a ciertas situaciones o sistemas particulares considerados, podrían ser calificadas como de "más realistas" y éste ha sido uno de los ejes de discusión de la matematización en ecología de poblaciones (cf. Cooper, 2003). Una especialización en la que los dos tipos de especificación hayan sido realizados totalmente se denomina "especialización terminal". Son las "aserciones empíricas" asociadas a dichas especializaciones las que en todo caso serían contrastadas y evaluadas, o sea, aceptadas o rechazadas, por constatar, o no, que los sistemas empíricos considerados cumplen con lo planteado por las especializaciones terminales propuestas. La red teórica presentada en este trabajo no es exhaustiva (Figura 3), ya que sólo desarrollaremos –en distintas líneas, o sublíneas, de especialización– una de las principales líneas de especialización, a saber: la relacionada con el denominado "crecimiento continuo" de las poblaciones consideradas.

2.1.2.1 Primera línea de especialización

Especificación del tipo a (componentes de *TCP*)
Dinámica de poblaciones cerradas de organismos no afectadas por los factores poblacionales ("poblaciones malthusianas")

Esta primera línea de especialización de **DP** caracteriza a una clase de modelos que concierne a las poblaciones cuya TCP depende solamente de los procesos demográficos de natalidad y mortalidad y no está afectada por los factores poblacionales.

M(M): x es una *dinámica de poblaciones cerrada y sin limitantes poblacionales* ($x \in$ **M(M)**) si y sólo si
(1) $x \in$ **M(DP)**

(2) Dado que $E = I = o \wedge PD = \{B \cup D\}$ y dado que $F_{amb} = f_{rec} = \infty \wedge F_{gen} = \varnothing \wedge F_{bio} = \varnothing$, se cumple que:
$\Delta N = TCP(b, d) \cdot N_t$.

Especificación del tipo b (forma matemática de *TCP*):

Especificaciones terminales

En las especializaciones siguientes se especifica, además del número y tipo de componentes de *TCP*, la forma matemática concreta de *TCP*. Esto significa que por su intermedio se alcanza una especialización terminal.

M(MC): x es una *dinámica de poblaciones cerrada, sin limitantes poblacionales de variación continua y exponencial* ($x \in$ **M(MC)**) si y sólo si
(1) $x \in$ **M(M)**
(2) para todo $d(\alpha, \beta) = |\alpha - \beta|$, en donde $\alpha, \beta \in \mathbb{R}$ y para todo $b \wedge d$ = cte., se cumple que:
$dN/dt = (b - d) \cdot n_t$.

2.1.2.2 Segunda línea de especialización

Especificación del tipo a (componentes de *TCP*)

Dinámica de poblaciones cerradas de organismos afectadas por los factores genéticos ("poblaciones estructuradas")

Esta segunda línea de especialización de **DP** caracteriza a una clase de modelos que concierne a las poblaciones cuya *TCP* depende de los procesos demográficos de natalidad y mortalidad y están afectadas por los factores genéticos.

M(E): x es una *dinámica de poblaciones cerrada y estructurada* ($x \in$ **M(E)**) si y sólo si
(1) $x \in$ **M(DP)**
(2) Dado que $E = I = o \wedge PD = \{B \cup D\}$ y dado que $F_{amb} = f_{rec} = \infty \wedge F_{gen} = \{x, G\} \wedge F_{bio} = \varnothing$, se cumple que:
$\Delta N = TCP(\langle b, d\rangle, \langle x, G\rangle) \cdot Nt$.

Especificación del tipo b (forma matemática de TCP)

Especificaciones terminales

En las especializaciones siguientes se especifica, además del número y tipo de componentes de *TCP*, la forma matemática concreta de *TCP*. Esto significa que por su intermedio alcanza una especialización terminal.

M(EC): x es una *dinámica de poblaciones cerradas estructurada con variación continua y exponencial* ($x \in$ **M(EC)**) si y sólo si

(1) $x \in$ **M(E)**

(2) para todo $d(\alpha, \beta) = |\alpha - \beta|$, en donde $\alpha, \beta \in \mathbb{R}$ y para todo $b \wedge d$ = cte., se cumple que:

$dN/dt = [In \sum_{x=0}^{\kappa} b(x)d(x)/G\,] \cdot n_G$.

Esta restricción caracteriza a una clase de modelos que concierne a las poblaciones de variación continua cuyos procesos demográficos son independientes del tamaño poblacional y poseen una estructura en edades ($F_{gen} \neq \varnothing$); por lo tanto, *TCP* es la sumatoria del valor de los procesos demográficos en función de la edad (x) de los individuos, del promedio de edad de los descendientes de una misma cohorte (G) y de la edad final que puedan alcanzar los organismos (k).

2.1.2.3 Tercera línea de especialización

Especificación del tipo a (componentes de **TCP**)

Dinámica de poblaciones cerradas de organismos afectadas por los factores ambientales y bióticos ("poblaciones Verhulst")

Esta tercera línea de especialización de **DP** caracteriza a una clase de modelos que concierne a las poblaciones cuya *TCP* depende de los procesos demográficos de natalidad y mortalidad y están afectadas por los factores ambientales y bióticos.

M(V): x es una *dinámica de poblaciones cerrada y limitada por factores poblacionales* ($x \in$ **M(V)**) si y sólo si

(1) $x \in$ **M(DP)**

(2) Dado que $E = I = 0 \wedge PD = \{B \cup D\}$ y dado que $F_{amb} = f_{rec} \neq \infty \wedge F_{gen} = \varnothing \wedge F_{bio} = \{K\}$, se cumple que:

$\Delta N = TCP(\langle b, d\rangle, K) \cdot N_t$.

Esta clase de modelos concierne a las poblaciones que están en un ambiente con recursos limitados y en el que se hipotetiza a partir de un determinado tamaño poblacional (K) y en donde se genera competencia intraespecífica.

Especificación del tipo b (forma matemática de *TCP*):

Especificaciones terminales

En las especializaciones siguientes se especifica, además del número y tipo de componentes de *TCP*, la forma matemática concreta de *TCP*. Esto significa que por su intermedio se alcanzan las especializaciones terminales.

M(VL): x es una *dinámica de poblaciones cerrada, con capacidad de carga y con variación continua logística con dependencia lineal* entre **b**, **d** *y* $\mathbf{N_t}$ ($x \in$ **M(VL)**) si y sólo si

(1) $x \in$ **M(V)**

(2) para todo $d(\alpha, \beta) = |\alpha - \beta|$, en donde $\alpha, \beta \in \mathbb{R}$ y para todo $b \wedge d$ dependientes linealmente de N_t, se cumple que:
$dN/dt = [(b-d)(1-n_t/K)] \cdot n_t$

Esta clase de modelos concierne a las poblaciones de variación continua cuyos procesos demográficos son dependientes del tamaño poblacional que no se mantiene constante en el tiempo y dan la forma logística.

La siguiente especialización especifica *TCP* de otro modo:

M(VR): x es una *dinámica de poblaciones cerradas, con capacidad de carga y con variación continua logística con dependencia lineal* entre **b**, **d** *y el tamaño poblacional en un instante de tiempo anterior a* **t** ($x \in$ **M(VR)**) si y sólo si

(1) $x \in$ **M(V)**

(2) para todo $d(\alpha, \beta) = |\alpha - \beta|$, en donde $\alpha, \beta \in \mathbb{R}$ y para todo $b \wedge d$ dependientes linealmente de $N_{t-\tau}$ *y dado que* $d(t, x) = \tau$, donde $x < t$, se cumple que:
$dN/dt = [(b-d)(1-n_{t-\tau}/K)] \cdot n_t$.

Esta clase de modelos concierne a las poblaciones de variación continua cuyos procesos demográficos dependen linealmente del tamaño poblacional que tenía la población en cierto instante de tiempo anterior (t - x).

La siguiente especialización especifica *TCP* de otro modo:

M(VA): x es una *dinámica de poblaciones cerrada, con capacidad de carga y con variación continua logística con dependencia no lineal entre* **b**, **d**, **Nt** *y* **C** ($x \in$ **M(VL)**) si y sólo si

(1) $x \in$ **M(V)**

(2) para todo $d(\alpha, \beta) = |\alpha - \beta|$, en donde $\alpha, \beta \in \mathbb{R}$ y para todo $b \wedge d$ dependientes no linealmente de N_t y N_C, se cumple que:
$dN/dt = [(b-d)(1-n_t/K)(1-C/N_t)] \cdot n_t$.

Esta clase de modelos concierne a las poblaciones de variación continua cuyos procesos demográficos son dependientes no linealmente del tamaño poblacional en el instante t porque también tienen una dependencia con un tamaño poblacional crítico (C).

La siguiente especialización especifica *TCP* de otro modo:

M(VT): x es una *dinámica de poblaciones cerradas, con capacidad de carga y con variación continua logística con dependencia no lineal entre* **b**, **d** *y* **Nt** ($x \in$ **M(CCLT)**) si y sólo si

(1) $x \in$ **M(DP)**

(2) para todo $d(\alpha, \beta) = |\alpha - \beta|$, en donde $\alpha, \beta \in \mathbb{R}$ y para todo $b \wedge d$ dependientes no linealmente de N_t, se cumple que:
$dN/dt = [(b - d)(1 - n_t/K)^{\theta}] \cdot n_t$.

Esta clase de modelos concierne a las poblaciones de variación continua cuyos procesos demográficos no dependen linealmente del tamaño poblacional (expresado por el parámetro θ de la ecuación).

2.1.2.4 Cuarta línea de especialización

Especificación del tipo a (componentes de *TCP*)

Dinámicas de poblaciones cerradas de organismos afectadas por las poblaciones de otras especies ("poblaciones con relaciones interespecíficas")

Esta tercera línea de especialización de **DP** caracteriza a una clase de modelos que concierne a las poblaciones cuya *TCP* depende de los procesos demográficos de natalidad y mortalidad y están afectadas por los factores bióticos (o biológicos) que involucran también a una población de otra especie.

M(I): x es una *dinámica de poblaciones cerradas, limitada con factores poblacionales intra e interespecíficos* ($x \in$ **M(I)**) si y sólo si

(1) $x \in$ **M(DP)**

(2) Dado que $E = I = 0 \wedge PD = \{B \cup D\}$ y dado que $F_{amb} \neq \emptyset \wedge F_{gen} = \emptyset \wedge F_{bio} = \{\alpha, \beta, K\}$, se cumple que:
$\Delta N = TCP(\langle b, d\rangle, \langle \alpha, \beta, K\rangle) \cdot N_t$.

Esta clase de modelos concierne a las poblaciones que interactúan con la población de otra especie a través de relaciones de depredador(*P*)-presa(*V*) o por competencia interespecífica.

Especificación del tipo b (forma matemática de *TCP*):

Especificaciones terminales

En las especializaciones siguientes se especifica, además del número y tipo de componentes de *TCP*, la forma matemática concreta de *TCP*. Esto significa que por su intermedio se alcanzan las especializaciones terminales.

M(IC): x es una *dinámica de poblaciones cerrada, con capacidad de carga y con variación continua logística con dependencia de* **b** *y* **d** *con* $\mathbf{N_{t1}}$, $\mathbf{K_1}$, $\mathbf{N_{t2}}$ *y* α ($x \in$ **M(IC)**) si y sólo si

(1) $x \in$ **M(I)**

(2) para todo $d(\alpha, \beta) = |\alpha - \beta|$, en donde $\alpha, \beta \in \mathbb{R}$ y para todo $b \wedge d$ dependientes linealmente de N_{t1}, K_1, N_{t2} y α, se cumple que:
$dN_{1/dt} = (b_1 - d_1)[(K_1 - n_{t1} - \alpha n_{t2})/K_1] \cdot n_t$.

Esta clase de modelos concierne a las poblaciones de variación continua logística cuyos procesos demográficos son dependientes del tamaño poblacional propio (n_{t1}), debido a que están en un ambiente con recursos limitados que genera competencia intraespecífica a partir de un determinado tamaño poblacional (K_1) y que además compiten con otra especie y por lo tanto están afectadas por su tamaño poblacional (n_{t2}) y por un factor de competencia (α).

La siguiente especialización especifica *TCP* de otro modo:

M(IV): x es una *dinámica de poblaciones cerradas depredadas con variación continua exponencial y por lo tanto con procesos demográficos sin dependencia del tamaño poblacional* ($x \in$ **M(IV)**) si y sólo si

(1) $x \in$ **M(I)**

(2) para todo $d(\alpha, \beta) = |\alpha - \beta|$, en donde $\alpha, \beta \in \mathbb{R}$ y para todo $b \wedge d$ independientes de N_t se cumple que:
$dN/dt = [(b - d) - \alpha P] \cdot n_t$.

Esta clase de modelos concierne a las poblaciones de variación continua cuyos procesos demográficos son independientes del tamaño poblacional, pero están afectadas por el tamaño poblacional del depredador (P) y la eficiencia de captura (α).

La siguiente especialización especifica *TCP* de otro modo:

M(IP): x es una *dinámica de poblaciones cerradas predadoras con variación continua exponencial y por lo tanto con procesos demográficos sin dependencia del tamaño poblacional* ($x \in$ **M(IP)**) si y sólo si

(1) $x \in$ **M(I)**

(2) para todo $d(\alpha, \beta) = |\alpha - \beta|$, en donde $\alpha, \beta \in \mathbb{R}$ y para todo $b \wedge d$ independientes de N_t se cumple que:
$dN/dt = [(-d) + \beta V] \cdot n_t$.

Esta clase de modelos concierne a las poblaciones de variación continua cuyos procesos demográficos son independientes del tamaño poblacional, pero están afectadas

por el tamaño poblacional de su presa (V) y de una tasa de conversión (β) que mide la relación entre depredador y la presa.

Ahora estamos en condiciones de representar gráficamente la estructura de la dinámica de poblaciones como una red teórica – al menos de una parte de su estructura, a saber: la parte aquí reconstruida, que contempla el denominado "crecimiento continuo" de las poblaciones consideradas, y que constituye una de las principales líneas de especialización de la red –, en donde los "nudos" están dados por los distintos elementos teóricos, y las "cuerdas" de la red, por las distintas relaciones de especialización, establecidas entre los distintos nudos de dicha red (Figura 3).

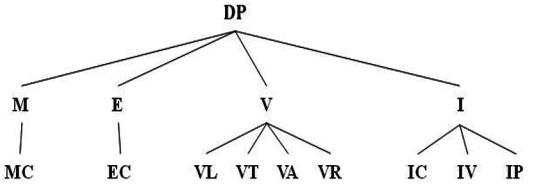

Figura 3. Red teórica de la dinámica de poblaciones.

A modo de conclusión

En función de los objetivos planteados en este trabajo y del análisis realizado de la dinámica de poblaciones, podemos concluir en primer término que se identificó una parte central del elemento teórico básico de la teoría de dinámica de poblaciones. Por lo tanto, se pudo establecer el "núcleo común" del que algunos autores hablaban, de modo tal de ver los distintos modelos de esta teoría como los miembros de una "familia" pertenecientes a una red teórica; o sea, pudiendo obtenérselos como especializaciones dentro de una red teórica, con un elemento teórico básico, y un núcleo teórico en donde se identificaron los modelos potenciales, los modelos (y, para ello, su ley fundamental/principio-guía), los modelos parciales y las aplicaciones intencionales junto con su aserción empírica. Queda para más adelante identificar sus condiciones de ligadura y vínculos interteóricos.

La red teórica presentada permite demostrar que el pensamiento que ciertos ecólogos como Levins vienen sosteniendo hace unas décadas al referirse a los modelos en dinámica de poblaciones es correcto:

> esta es una secuencia de modelado desde lo general a lo particular, adaptando conocimiento general a los casos particulares por sucesivas especificaciones que pueden alcanzar su punto final al asignarle valores numéricos. A cada estado de

especificación el modelo es más preciso y realista pero menos general (Levins, 1993, p. 551).

Los niveles de especialización propuestos en la red permiten establecer los presupuestos biológicos (en este caso poblacionales) que integraría el núcleo común desde donde obtener las leyes especiales de la teoría y que en los libros de texto de ecología están desarrollados como los "presupuestos del modelo" de manera explícita.

En relación con los trabajos de análisis informal de la ecología de poblaciones, esta reconstrucción deja claro que ninguna de las leyes propuestas hasta ahora, y discutidas como eventuales candidatas a ser ley fundamental/principio-guía de **DP** (mayormente la llamada "ley de Malthus"), tienen el estatus de ley fundamental y que, por el contrario, debieran ser consideradas leyes especiales terminales. Queda para etapas posteriores de trabajo reconstruir y analizar las especializaciones denominadas de "crecimiento discreto", así como también incorporar en los de "crecimiento continuo" otros "modelos" de esta teoría, como por ejemplo los de variación estocástica.

Uno de los aspectos más importantes de esta reconstrucción es que permite dar respuesta a las críticas a la ecología que indicaban la ausencia de leyes generales en la disciplina y que por lo tanto sus teorías constituyentes se encontraban en una condición inmadura. En nuestra reconstrucción hemos podido identificar la ley fundamental/ principio-guía de la dinámica de poblaciones de manera análoga a como se han identificado otras leyes fundamentales (o principios-guía) en distintas teorías reconstruidas desde el estructuralismo metateórico.

Finamente, podemos concluir que, al igual que como afirmaban algunos autores (por ejemplo Castle, 2001), si se deja de lado la visión tradicional de las teorías para analizar la ecología y se lo hace desde la concepción semántica, en particular, como sostenemos aquí, desde la concepción estructuralista, los resultados son completamente distintos y satisfactorios.

Agradecimientos. Este trabajo ha sido realizado con la ayuda de los proyectos de investigación PICT-2012 No. 2662 (ANPCyT, Argentina), PICT-2014 No. 1741 (ANPCyT, Argentina), FFI2012-37354/CONSOLIDER INGENIO CSD2009-0056 (España) y FFI2013-41415-P (España).

Martín Díaz
Universidad Nacional de Tres de Febrero (UNTREF),
Centro de Estudios de Filosofía e Historia de la Ciencia (CEFHIC).
Universidad Nacional de Quilmes (UNQ),
Buenos Aires, Argentina
biomartindiaz@gmail.com

Pablo Lorenzano
Centro de Estudios de Filosofía e Historia de la Ciencia (CEFHIC),
Universidad Nacional de Quilmes (UNQ),
Consejo Nacional de Investigaciones Científicas y Técnicas (CONICET),
Buenos Aires, Argentina.
pablo.lorenzano@gmail.com

The theory-net of population dynamics

Abstract

The general aim of this article is to carry out a reconstruction of the theory of Population Dynamics (**DP**) in Ecology, according to Castle's (2001) general stance with regard to the semantic view of theories, but doing it within the framework of metatheoretical structuralism. Thus, we will first identify Population Dynamics' basic theory-element: its core **K**(**DP**) – with the class of potential models, the class of models (through the identification of its fundamental law) and the class of partial potential models (though leaving aside the identification of its constraints and its intertheoretical links) –, and its domain of intended applications **I**(**DP**). Then, we will establish the general guiding lines of its theory-net, developing in some detail one of its main lines of specialization – namely, that related to the so-called "continuous growing" of the considered populations –, with **DP**'s principal "models", and leave developing of the other of its main lines of specialization – namely, that related to the so-called "discrete growing" of the considered populations – for a further publication.

Keywords • Population Dynamics. Ecology. Fundamental law. Theory-net. Metatheoretical structuralism.

referências bibliográficas

Abrantes, P. C. (Ed.). *Filosofia da biologia*. Porto Alegre: Artmed, 2011.

Balzer, W.; Moulines, C. U. & Sneed, J. D. *An Architectonic for Science. The Structuralist Program*, Dordrecht: Reidel, 1987. (Traducción al castellano de P. Lorenzano: *Una arquitectónica para la ciencia. El programa estructuralista*, Bernal: Universidad Nacional de Quilmes, 2012.)

Balzer, W.; Moulines, C. U. & Sneed, J. D. (Ed.). *Structuralist knowledge representation: paradigmatic examples*. Amsterdam: Rodopi, 2000.

Barutta, J. & Lorenzano, P. Reconstrucción estructuralista de la teoría del movimiento circular de la sangre, de William Harvey. *Scientiæ Studia,* 10, 2, p. 219-41, 2012.

Begon, M.; Townsend, C. & *Harper*, J. *Ecology: from individuals to ecosystem*. Malden: Blackwell Publishing, 2006.

Berryman, A. On Principles, Laws and Theory in Population Ecology. *Oikos*, 103(3), p. 695-701, 2003.

Casanueva, M. Genetics and fertilization: a good marriage. In: Ibarra, A. & Mormann, T. (Ed.). *Representations of scientific rationality. Contemporary formal philosophy of science in Spain*. Amsterdam: Rodopi, 1997. p. 321- 58.

____. *Mendeliana y anexos* (tesis doctoral). Barcelona: Universitat Autònoma de Barcelona, 1998.

____. La red teórica de la hibridación mendeliana. In: Díez, J. & Lorenzano, P. (Ed.). *Desarrollos actuales de la metateoría estructuralista: problemas y discusiones*. Quilmes: Universidad Nacional de Quilmes/Universidad Autónoma de Zacatecas/ Universidad Rovira i Virgili, 2002. p. 231-61.

Casanueva, M. *Mendeliana y anexos*. 2ed. México: Universidad Autónoma Metropolitana (Unidad Iztapalapa)/Miguel Ángel Porrúa, 2003. (Colección Signos).

Casanueva, M. & Méndez, D. Tres teorías y tres niveles en la genética del siglo XX. In: Estany, A. (Ed.). *Ciencias matemáticas, naturales y sociales*. Madrid: Trotta, 2005. p. 197-224.

Castle, D. A Semantic View of Ecological Theories. *Dialectica*, 55, 1, p. 51-65, 2001.

Chapman, R. N. (Ed.). *Animal ecology*. New York: McGraw-Hill, 1926.

Colyvan, M. Laws of Nature and Laws of Ecology. *Oikos*, 101(3), p. 649-53, 2003.

Cooper, G. *The Science of the Struggle for Existence*. On the Foundations of Ecology. New York: Cambridge University Press, 2003.

Díez, J. (Ed.). *Exploraciones pluralistas*. México/Madrid: UNAM/Biblioteca Nueva. En prenta.

Díez, J. & Lorenzano, P. La concepción estructuralista en el contexto de la filosofía de la ciencia del siglo XX. In: Díez, J. & Lorenzano, P. (Ed.). *Desarrollos actuales de la metateoría estructuralista: problemas y discusiones*. Quilmes: Universidad Nacional de Quilmes/Universidad Autónoma de Zacatecas/ Universidad Rovira i Virgili, 2002. p. 13-78.

____ & ____. Who got what wrong? Sober and F&PP on Darwin: guiding principles and explanatory models in natural selection. *Erkenntnis*, 78, 5, p. 1143-75, 2013.

____ &____. Are natural selection explanatory models a priori?. *Biology & Philosophy*, 30, 6, p. 787-809, 2015.

Díez, J. & Lorenzano, P. (Ed.). *Desarrollos actuales de la metateoría estructuralista: problemas y discusiones*. Quilmes: Universidad Nacional de Quilmes/Universidad Autónoma de Zacatecas/ Universidad Rovira i Virgili, 2002.

Díez, J. & Moulines, C. U. *Fundamentos de filosofía de la ciencia*. Barcelona: Ariel, 1999.

Elton, C. *Animal ecology*. New York: The MacMillan Company, 1927.

Ernst, G. & Niebergall, K. G. (Ed.). *Philosophie der Wissenschaft – Wissenschaft der Philosophie. Festschrift für C. Ulises Moulines zum 60. Geburstag*. Paderborn: Mentis-Verlag, 2006.

Estany, A. (Ed.). *Ciencias matemáticas, naturales y sociales*. Madrid: Trotta, 2005.

Falguera, J. L. El papel constitutivo de los principios-guía. In: Díez, J. (Ed.). *Exploraciones pluralistas*. México/Madrid: UNAM/Biblioteca Nueva. En prenta.

Federico, L. *Un análisis metateórico de cómo se estructura las teorías científicas en los libros de texto universitarios*. El caso de la bioquímica dinámica (tesis doctoral). Buenos Aires: Universidad Nacional de Tres de Febrero, 2009.

Galavotti, M. C.; Nemeth, E. & Stadler, F. (Ed.). *European philosophy of science – philosophy of science in Europe and the Viennese heritage*. Dordrecht: Springer, 2014. (Vienna Circle Institute Yearbook 17).

Ginnobili, S. Hay lo que queda. Sobre la presunta tautologicidad de la teoría de la selección natural. *Análisis Filosófico*, 12, 1, p. 75-89, 2007.

____. La teoría de la selección natural darwiniana. *Theoria*, 25, 1, p. 37-58, 2010.

Ginzburg, L. R. 1972. The analysis of the ''free motion'' and ''force'' concepts in population theory (in Russian). In: Ratner, V. A. (Ed.). *Studies in theoretical genetics*. Novosibirsk: Academy of Sciences of the USSR, 1972. p. 65-85.

Ginzburg, L. The theory of population dynamics I. Back to first principles. *Journal of Theoretical Biology*, 122, p. 385-99, 1986.

Gotelli, N. *A primer of ecology*. Massachusetts: Sinauer, 2001.

Haeckel, E. *Generelle Morphologie der Organismen*. Berlin: Georf Reimer, 1866.

Hastings, A. Single species population dynamics and its theoretical underpinnings. In: Scheiner, S. & Willig, M. (Ed.). *The theory of ecology*. Chicago: The University of Chicago Press, 2010. cap. 6, p. 137-52.

Ibarra, A & Larrañaga, J. De las redes teóricas a las constelaciones de elementos teóricos: las prácticas científicas en la Ecología de Poblaciones. *Metatheoria*, 1, 2, p. 167-93, 2011.

Ibarra, A. & Mormann, T. (Ed.). *Representations of scientific rationality. Contemporary formal philosophy of science in Spain*. Amsterdam: Rodopi, 1997.

Jax, K. History of ecology. In: *Encyclopedia of Life Sciences* [ELS]. Disponible en: <http://www.els.net/[doi:10.1002/9780470015902.a0003084.pub2>. Chichester: John Wiley & Sons, 2001.

Krebs, C. *The ecological world view*. Collingwood: CSIRO Publishing, 2008.

Lawton, J. Are there general laws in ecology? *Oikos,* 84, 2, p. 177-92, 1999.

Levins, R. A Response to Orzack and Sober: formal analysis and the fluidity of science. *The Quarterly Review of Biology*, 68, 4, p, 547-55, 1993.

Lorenzano, C. Una reconstrucción estructural de la bioquímica. In: Díez, J. & Lorenzano, C. (Ed.). *Desarrollos actuales de la metateoría estructuralista: problemas y discusiones*. Quilmes: Universidad Nacional de Quilmes/Universidad Autónoma de Zacatecas/Universidad Rovira i Virgili, 2002. p. 209-30.

____. La estructura ejemplar de la bioquímica. *Revista de Filosofía*, 32, 1, p. 7-31, 2007.

____. La estructura ejemplar de la bioquímica. *Scientiae Studia*, 8, 1, p. 41-67, 2010.

Lorenzano, P. *Geschichte und Struktur der klassischen Genetik*. Frankfurt am Main: Peter Lang, 1995.

____. Classical genetics and the theory-net of genetics. In: Balzer, W.; Moulines, C. U. & Sneed, J. D. (Ed.). *Structuralist knowledge representation: paradigmatic examples*. Amsterdam: Rodopi, 2000. p. 251-84.

____. La teoría del gen y la red teórica de la genética. In: Díez, J. & Lorenzano, P. (Ed.). *Desarrollos actuales de la metateoría estructuralista: problemas y discusiones*. Bernal: Universidad Nacional de Quilmes/Universidad Autónoma de Zacatecas/Universidad Rovira i Virgili, 2002. p. 285-330.

____. Fundamental laws and laws of biology. In: Ernst, G. & Niebergall, K. G. (Ed.). *Philosophie der Wissenschaft – Wissenschaft der Philosophie. Festschrift für C.Ulises Moulines zum 60. Geburstag*. Paderborn: Mentis-Verlag, 2006. p. 129-55.

____. Leyes fundamentales y leyes de la biología. *Scientiae Studia*, 5, 2, p. 185-214, 2007.

____. Bas van Fraassen y la ley de Hardy-Weinberg: una discusión y desarrollo de su diagnóstico. *Principia*, 12, 2, p. 121-54, 2008.

____. Leis e teorias em biologia. In: Abrantes, P. C. (Ed.). *Filosofia da biologia*. Porto Alegre: Artmed, 2011. p. 53-82.

____. Base empírica global de contrastación, base empírica local de contrastación y aserción empírica de una teoría. *Agora*, 31, 2, p. 71-107, 2012.

____. What is the status of the Hardy-Weinberg law within population genetics? In: Galavotti, M. C.; Nemeth, E. & Stadler, F. (Ed.). *European philosophy of science – philosophy of science in Europe and the Viennese heritage*. Dordrecht: Springer, 2014. (Vienna Circle Institute Yearbook 17). p. 159-72.

____. Principios-guía y leyes fundamentales en la metateoría estructuralista. *Cuadernos del Sur*, 43, 4, p. 35-74, 2014/2015.

____. Leyes fundamentales y principios-guía en la metateoría estructuralista. In: Díez, J. (Ed.). *Exploraciones pluralistas*. México-Madrid: UNAM/Biblioteca Nueva. En prenta.

Lotka, A. J. *Elements of physical biology*. Baltimore: Williams & Wilkins, 1925.

Malthus, T. *An essay on the principles of population*. Washington: Roger Weighman, 1809.

McIntosh, R. The Background and Some Current Problems of Theoretical Ecology. *Synthese*, 43,p. 195-255, 1980.

Mikkelson, G. Ecological Kinds and Ecological Laws. *Philosophy of Science*, 70, p. 1390-400, 2003.

Moulines, C. U. Cuantificadores existenciales y principios-guía en las teorías físicas. *Crítica*, 10, p. 59-88, 1978.

____. *Exploraciones metacientificas*, Madrid: Alianza, 1982.

Moulines, C. U. Forma y función de los principios-guía en las teorías físicas. In: Moulines, C.U. *Exploraciones metacientíficas*. Madrid: Alianza, 1982. p. 88-107.

____. Existential quantifiers and guiding principles in physical theories. In: Gracia, J.J.E.; Rabossi, E.; Villanueva, E. & Dascal, M. (Ed.). *Philosophical analysis in Latin America*. Dordrecht: Reidel, 1984. p. 173-98.

____. Introduction: structuralism as a program for modelling theoretical science. *Synthese*, 130, p. 1-11, 2002.

Moya, A. Problemas de metrización y medición en biología de poblaciones. *Qüestió*, 10, 1, p. 39-44, 1986.

Murray, B. Are ecological and evolutionary theories scientific? *Biological Review*, 76, p. 255-89, 2001.

Pearl, R. *The biology of population growth*. New York: Knopf, 1925.

Peters, R.H. *A critique for ecology.* Cambridge: Cambridge University Press, 1991.

Ratner, V. A. (Ed.). *Studies in theoretical genetics*. Novosibirsk: Academy of Sciences of the USSR, 1972.

Scheiner, S. & Willig, M. A general theory of ecology. *Theoretical Ecology*, 1, p. 21-8, 2008.

Schneider, D. *Quantitative ecology: measurement, models, and scaling*. London: Elsevier, 2009.

Turchin, P. Does population ecology have general laws? *Oikos*, 94, p. 17-26, 2001.

Verhulst, P. Recherches mathématiques sur la loi d'accroissement de la population. *Nouveaux Mémoires de l'Académie Royale des Sciences, des Lettres et des Beaux-Arts de Belgique*, 18, p. 1-42, 1844.

Volterra, V. Variations and fluctuations of the numbers of individuals in animal species living together. In: Chapman, R. N. (Ed.). *Animal ecology*. New York: McGraw-Hill, 1926. p. 409-48.