

El Significado Cuantitativo del Crecimiento Exponencial (Quantitative Meaning of Exponential Growth)

Badii, M.H; A. Guillén; D. Castillo-Martínez; M. García-Martínez y J.L. Abreu

UANL, San Nicolás, N.L., México

Resumen. Se describen e explican analíticamente, los crecimientos de tipo exponencial y logístico de las poblaciones. Se presentan ejemplos simples para mejor ilustración del concepto. Se mencionan de forma breve las implicaciones analíticas y prácticas de estas clases de expansión poblacional.

Palabras Clave: Crecimiento exponencial, Crecimiento logístico, modelos analíticos

Abstract. Population exponential y logistic growth are described and explained. Simple examples for better comprehension are presented. Analytical as well as practical implications of these types of population growth are noted briefly.

Keywords: Analytical models; exponential growth, logistic growth

En discutir la expansión del universo desde el Big Bang o el enorme cambio socio-económico ocurrido en el Planeta desde la Revolución Industrial, se ha usado la palabra “expansión exponencial” o “crecimiento exponencial”, asumiendo que se conoce el significado verdadero de éstos términos. A lo mejor se sub-estima el poder intelectual del entendimiento del público en general, sin embargo, no es inusual escuchar la palabra “exponencial” utilizado por reporteros bien educados, los gurús de las medias informativas, los políticos y los directores generales de las empresas prestigiosas en una manera que claramente indica que ellos no entienden completamente su significado o su enorme implicación. De hecho si hubieran comprendido este término hubiera sido mucho más sencillo convencer a estas gentes sobre la urgencia de pensar de forma correcta y estratégica acerca de desafíos en largo plazo sobre el desarrollo sustentable. Por tanto, debido al enorme relevancia del término de “expansión exponencial”, sería bueno elaborar sobre su significado y sus implicaciones.

La palabra “exponencial” es una de éstas palabras técnicas como “momento”, o “cuanto” que se originaron en el contexto científico con una definición precisa, pero han entrado en el lenguaje común porque transmitan un concepto útil que no ha sido comunicado de forma correcta en nuestra idioma. Coloquialmente, con la frase “crecimiento exponencial” se entiende una idea de crecimiento rápido. En realidad el crecimiento exponencial comienza despacio, casi

inconspícua antes de transitar de forma suave a lo que podemos llamar crecimiento rápido. Pero en realidad este es mucho más de lo que pensamos (Southwood, 1978; Pratt, 1995).

Una población que crece exponencial, se define matemáticamente como una que la tasa del crecimiento de su tamaño (por segundo, por minuto, por día, por semana, etc.) es directamente proporcional al tamaño inicial de la población que ya está allá. Por tanto, a mayor tamaño de la población también es mayor la tasa de crecimiento. Por ejemplo, cuando el tamaño de la población la cual crece de forma exponencial, se duplica, la tasa al cual ésta incrementado también se duplica, en otras palabras, crece más rápido a medida que se incrementa en el tamaño. Creciendo así sin ningún control, tanto la población como su tasa de crecimiento se incrementarán infinitamente grande.

La gente está familiarizada con el crecimiento exponencial en su vida diaria, la frase “la tasa de crecimiento por unidad de tiempo es directamente proporcional al tamaño o la cantidad disponible en este momento” equivale a que “el porciento del crecimiento es constante”. Estas frases suenan bastante inocuas. Este es nada más que el interés clásico compuesto utilizado por los bancos para calcular la tasa de retorno sobre la inversión de una persona. Por tanto, cuando los presidentes, los ministros financieros, los primer ministros y los directores generales de las empresas anuncian que sus países o sus organizaciones están creciendo a un tasa de 5% este año o el banco anuncia que la tasa interés de su inversión es igual a 5%, en realidad indican que éstas están creciendo exponencialmente y que la tasa *absoluta* del crecimiento en el próximo año va a ser 5% mayor que lo que fue el presente año. De hecho, cuando el presidente de forma triste indica que la economía solamente creció a un tasa de 1.2% este trimestre, en realidad está diciendo que la economía creció exponencialmente y todavía estamos en la vía de crecer más y más rápida a la medida que el volumen de la economía sea mayor, solamente a una tasa más lenta. Bajo una tasa constante de crecimiento, todo el mundo está poniéndose más rico y más próspero, por tanto, no hay ninguna sorpresa que en la actualidad estamos enganchados o adictos a una droga llamada “crecimiento exponencial”, lo cual es una manifestación explícita del gran éxito de nuestra dinámica económica.

El crecimiento de un sistema dígame una economía o una población se presenta normalmente por medio de una cantidad llamada el “tiempo de duplicación”, lo cual es simplemente, el tiempo que se tarda para que el tamaño del sistema se duplica. El crecimiento exponencial se caracteriza por tener un “tiempo de duplicación constante”, lo cual parece sin peligro

hasta que una se dé cuenta su implicación verdadera. Por ejemplo, Se llevará el mismo tiempo para una población a duplicar desde 10,000 a 20,000, y por tanto agregar solo 10,000 personas, como si fuera de 20 millones a 40 millones, por ende agregando una cantidad enorme de 20 millones de personas (Badii et al., 2007; Badii y Castillo, 2008). Asombrosamente, el tiempo de duplicación de la población global ha disminuido sistemáticamente, por ejemplo se tomó 300 años desde 1500 a 1800 para que la población se duplicara de 500 millones a un billón (mil millones), pero luego solo 126 años (1804-1930) para duplicarse a 2 billones y solamente, 45 año (1930-1975) para duplicarse otra vez para llegar a 4 billones. Por tanto, hasta muy reciente, hemos incrementado a una tasa aceleradora lo cual es de hecho más rápido que un crecimiento exponencial puro! A pesar de que esa aceleración se ha puesto más lento durante los últimos 50 años, pero todavía estamos creciendo a una tasa exponencial (Badii y Guillen, 2010, Badii et al., 2010a, 2010b, 2012, 2014).

Modelos estadísticos

Suponemos que durante un periodo donde observamos el crecimiento poblacional, la tasa de crecimiento per cápita es constante. Una hembra en término promedio produce dos hijas en la siguiente generación; dos hembras producen cuatro hembras, diez hembras producen veinte y así sucesivamente. En otras palabras, si la tasa de crecimiento es constante, entonces la tasa al cual la población en su conjunto crece es una simple múltiple del número de individuos presentes en la población. Una población con 10 hembras reproduce 10 veces más rápido que una población con solo una hembra, a pesar de que la tasa de crecimiento por hembra (cápita) es similar. A este tipo del crecimiento se refiere a “crecimiento exponencial”, a veces también se le denominan como crecimiento geométrico o logarítmico. En los organismos que reproducen solamente durante una estación del año, el cálculo del crecimiento población es muy sencilla (Deevey, 1947; Morris, 1947a; 1947b; Bellow et al, 1992; Badii, et al, 2000). En el ejemplo mencionado arriba, cada hembra produce dos hembras para la siguiente generación, y cada macho (en caso de la reproducción sexual) produce dos machos. Una condición adicional es el reemplazo completo de una generación por la siguiente generación. De allí sigue que con cada generación la población se duplica en el tamaño. Por ejemplo, si empieza con 10 individuos, en la siguiente generación tendremos: $2 \times 10 = 20$ individuos, la generación subsecuente: $2 \times 2 \times 10 = 40$ individuos y etc.

1.- Modelo exponencial

Para generalizar, suponemos que la tasa neta de reemplazo por generación será “ R_0 ” (en el ejemplo arriba $R_0 = 2$), deja que “ N_0 ” sea el tamaño de la población al inicio, la “ N ” sea el tamaño de la población durante la generación reproductiva, y la “ t ” sea número de generaciones, entonces (Lotka, A.J., 1925; 1948; Southwood, 1978; Badii y McMurtry, 1984; Badii et al, 1990; Badii y Hernández, 1993, Gotelli, 2001):

$$N = R_0^t N_0$$

Suponer $R_0 = 2$, y comenzamos con $N_0 = 1000$ individuos, los cuales van a crecer durante 5 generaciones. El tamaño de la población, entonces debe ser

$$\begin{aligned} N &= 2^5 \times 1000 \\ &= 32 \times 1000 \\ &= 32,000 \end{aligned}$$

Vamos a tomar un segundo ejemplo imaginario, en donde usted observó que una población incrementó su tamaño por 50% en una generación. ¿Qué tamaño usted espera que esta población tenga después de tres generaciones? En este caso, $R_0 = 1.5$. Después de 3 generaciones, el tamaño esperado de la población sería

$$\begin{aligned} N &= (1.5)^3 N_0 \\ &= 3.375 N_0 \end{aligned}$$

Problema. Cierta especie de un insecto reproduce en el verano y deja solamente huevecillos para sobrevivir el invierno. Una población local de esta especie fue observada que incrementó de 5,000 a 6,0000 individuos durante un año. Predice el tamaño de la población después de 2 años

Respuesta. La especie se reproduce durante una estación del año. Su tasa de crecimiento por generación (R_0) es $6,0000/5,000 = 1.2$. Por tanto, después de 2 generaciones:

$$\begin{aligned} N &= (R_0)^t N_0 \\ &= (1.2)^2 \times 5,000 \\ &= 7.200 \end{aligned}$$

Ahora vamos a considerar un caso opuesto de crecimiento exponencial, lo que se encuentra en las poblaciones donde reproducción ocurre todo el tiempo y no solo durante una generación. La ecuación que describe este caso se puede usar de forma aproximada para el caso anterior (reproducción durante un tiempo específico y no-continuo). La precisión de la predicción en este caso se incrementa con el número de generaciones de forma proporcional. Por esta razón la ecuación siguiente es la más general para el crecimiento poblacional:

$$\begin{aligned} dN/dt &= rN \\ &= (b_0 - d_0)N \end{aligned}$$

Donde,

N = Número de los individuos en la población en cada momento dado

t = Tiempo, medido en cualquier unidad (segundo, minuto, hora, día, mes, año, etc.)

r = Un constante llamado, “tasa instantánea del crecimiento”, o el parámetro Maltusiano, su valor depende en unidades de tiempo seleccionado

b_0 = Tasa de nacimiento del individuo: el número de progenies que un individuo tendrá, en término medio, por unidad de tiempo; el suscrito “o” indica que ésta tasa del nacimiento se mide cuando la población es muy pequeña (“ N ” está cerca de cero), o que la población está creciendo muy rápido si fuese muy pequeño en el tamaño

d_0 = Tasa de mortalidad por individuo: promedio de las muertas por cada individuo por unidad de tiempo (si uno en diez mueren por cada día, entonces “ d_0 ” = 0.1 individuos por individuo por día), de nuevo el suscrito “o” tiene la misma definición que para el caso de “ b_0 ”.

La ecuación arriba indica que dN/dt , la tasa del crecimiento por unidad de tiempo es igual a un constante multiplicado por el tamaño de la población ya existente (“N”). Este constante (tasa instantánea del crecimiento) es la diferencia entre la tasa de los individuos nacidos por cada individuo y la tasa de los individuos muertos por cada individuo, en otras palabras, la “r” es igual a “bo – do”. El parámetro “r” varía entre diferentes ambientes; en los ambientes pobres (en término de los recursos), el valor de “do” es mayor que el valor de “bo”, y de hecho cuando “do” es mayor que “bo”, la “r” será un valor negativo, es decir, el tamaño de la población disminuye exponencialmente. Cabe señalar que las tasas del nacimiento y mortalidad individual, casi nunca son constantes a través del tiempo aun en el mismo ambiente. Estas tasas desvían del “bo” y “do” a medida que cambia la “N”, en una manera que normalmente existe algún valor de “N” para el cual, las “bo” y “do” son iguales y por tanto el valor de “N” ya queda constante y sin cambio. A pesar de todos estos puntos, existen condiciones donde durante un periodo de tiempo, por lo menos la población crece, como *si fueran* esta 3 parámetros “r”, “bo”, “do” constantes. Ésto, en el mundo real ocurre cuando el tamaño de la población está bastante por debajo de la capacidad de soporte ambiental (la población máxima sostenible por el ambiente).

La ecuación del crecimiento exponencial de la población se puede utilizar para proyectar tamaños poblacionales durante un número limitado de generaciones para este ambiente específico. En hacer esto, hay que recordar la magnitud que la “r” puede tomar. Los ecólogos opinan, al menos en teoría, que cada población viviendo en un ambiente óptima, con recursos abundante, factores físico-químico ideales y libre de depredadores, parásitos y enfermedades, su valor de “r” alcanza el máximo posible llamado r_{max} , la “máxima tasa instantánea del crecimiento”. Obviamente, el valor realizado o real de la “tasa instantánea del crecimiento” en la mayoría de los ambientes menos óptimos son bastante por debajo de r_{max} . Por ejemplo, a pesar de que los valores reales de “r” para la población humana son muy altos para generar explosión poblacional actual, todavía están varios niveles por debajo de posible r_{max} , el valor que se consigue si la humanidad hiciera su esfuerzo máximo reproductivo en un ambiente favorable.

Problema. Una población de una especie de insecto crece exponencialmente y su valor de “r” fue calculado igual a 0.111 por día. ¿Cuál sería la tasa de crecimiento de la población de 100 individuos?

Respuesta. La población crece a una tasa de $rN = 0.111 \times 100 = 11.1$ por día.

Problema. Entre 1700 y 1800 A.D., la población humana a nivel global creció de forma estable. Esta población creció de aproximadamente 600 millones a 900 millones durante éste lapso del tiempo. ¿Cuál fue el valor de “r”?

Respuesta. La tasa del crecimiento “r” se puede calcular de forma aproximada como:

$$\begin{aligned} & [(900,000,000 - 600,000,000) / 600,000,000] \text{ por } 100 \text{ años} \\ & = 300,000,000 / 600,000,000] \text{ por } 100 \text{ años} \\ & = 0.5 \text{ por } 100 \text{ años} \\ & = 0.5 / 100 \\ & = 0.005 \text{ por año} \end{aligned}$$

Esta estimación, de hecho es un poco arriba de lo real, ya que no tome en cuenta que la población crecía de forma continua durante cada año bajo el estudio. Un valor más preciso ($r = 0.004$) se puede obtener, utilizando la solución de ecuación diferencial del crecimiento que lo presentamos más adelante.

Problema. Por el año de 1959, la población humana había alcanzado el valor de 2,907,000,000 y estaba creciendo aún más rápido que los tiempos anteriores. A nivel global, la tasa de nacimiento era 36 por 1000 personas por año y la tasa de mortalidad era 19 por 1000 personas por año. ¿Cuál era la tasa de crecimiento de la población humana en 1959?

Respuesta. La $b_0 = 36/1000 = 0.036$ por año, y $d_0 = 19/1000 = 0.019$ por año. Por tanto $r = 0.036 - 0.019 = 0.017$ por año. La tasa estimada de crecimiento poblacional en 1959 era: $dN/dt = 0.017 \times 2,907,000,000 = 49,419,000$ personas por año.

Es necesario mencionar que el valor de “r” es sujeto a cambio en la población humana, debido a que los % en diferentes grupos de edades cambian. Solamente, cuando las proporciones de varios grupos de edades se estabilizan, el valor de la “r” será constante. Estrictamente, hay que basar el

valor de la “r” en las distribuciones de edades estables. Mientras tanto, debemos considerar el valor de “r” para el humano como un valor aproximado calculado de las tasas de nacimiento y mortalidad; a este valor de “r”, los demógrafos se denominan la “tasa cruda de crecimiento natural”.

Al resolver la ecuación diferencial de arriba ($dN/dt = rN$), se puede obtener, una segunda y más útil ecuación que permite una proyección rápida de “N” a través del cualquier tiempo largo en el futuro o en el pasado que uno desea estimar. Esta ecuación de crecimiento es

$$N = N_0 e^{rt}$$

Donde

“ N_0 ” = el número de los individuo al momento que comenzamos la observación (este puede ser cualquier punto en el tiempo seleccionado por la conveniencia).

“ t ” = el tiempo que ha ocurrido después del comienzo de la observación.

“ e ” = el constante igual a 2.71828 lo cual es la base de logaritmo natural o Neperiana.

Comenzando con “ N_0 ” individuos, deseamos conocer cuántos individuos (“N”) habrá después de “ t ” horas, semanas, años o generaciones, etc.

Problema. América del sur tiene una de las tasas más elevadas del crecimiento de la población humana en el mundo; $r = 0.023$ por año.

En 1959, la población de esta región era cerca de 137,000,000. Estime cual era el valor de la población para el año 1975.

Respuesta. El tiempo de ocurrido (t) fue $1975 - 1959 = 16$ años.

$$\begin{aligned} N &= N_0 e^{rt} \\ &= 137,000,000 \times e^{(0.023 \times 16)} \\ &= 198,000,000 \end{aligned}$$

Problema. Cuando unos roedores invaden una bodega nueva, donde las condiciones son ideales para el crecimiento poblacional, ellos se multiplican a una tasa rápida de $R = 0.0147$ por día. ¿Cuántos días son requeridas para que la población se duplique en el tamaño?

Respuesta. Deseamos estimar cuántos días (“t” en la ecuación) son requeridos para llevar la “N” a “2N”

$$\begin{aligned} N &= N_0 e^{rt} \\ &= N_0 \times 2 \end{aligned}$$

De allí que $e^{rt} = 2$. Ya que tenemos que $r = 0.0147$, Entonces necesitamos resolver el valor de “t”.

En base a logaritmo natural o neperiana sabemos que $\ln 2 = 0.693$.

Por tanto, $rt = 0.693$, es decir, $0.0147 * t = 0.693$.

Consecuentemente, $t = 0.693 / 0.0147 = 47.14$ días.

Conclusión: Mientras las condiciones de la bodega sean ideales para el crecimiento, esperaríamos que la población de roedor se duplica en su tamaño cada 47.14 días.

2.- Modelo logístico

Crecimiento poblacional obedece la ecuación exponencial solamente bajo ciertas circunstancias y por periodos de tiempo corto. Cualquier población permitida de forma milagrosa crecer a una tasa completamente exponencial, solamente, por unos pocos años, llegará a pesar el peso del universo visible y expandiría hacia a fuera a una velocidad cercana a la luz. El ser humano una de las especies más lentas para reproducir, podría alcanzar dicho nivel de arriba en aproximadamente, 5,000 años, si algún poder nos permitiría crecer a multiplicar al nivel actual para la especie. Claramente, el crecimiento exponencial del hombre y otras pocas especies donde ha sido registrado, normalmente, bajo condiciones ideales controladas, es un fenómeno de poca duración.

A través de un tiempo largo, en todos los seres vivos, la dN/dt llegaría a promediar a cero o a un valor muy cercana al cero. En otras palabras, la “N”, el tamaño de la población, fluctuaría por encima y por debajo de algún valor promedio; cada incremento temporal en la población, tarde o temprano estaría cancelada por decrementos o incrementos compensatorios (Pratt, 1995). El

crecimiento logístico ejemplificado por una curva de forma “s” es un tipo de crecimiento donde las poblaciones que crecen exponencialmente llegan a su límite del crecimiento. Este límite es el tamaño de la población “N” al cual dN/dt es cero y se denomina la “capacidad de porte o soporte del ambiente” y se simboliza por la letra “K”. Al estudiar crecimiento exponencial y crecimiento logístico, se nota que los dos parámetros “r” y “K” son independientes el uno del otro. Una especie rara en término de la abundancia (bajo valor de “K”) tendrá un valor alto de “r”, esto implica que está especie alcanza su “K” muy rápido (Pianka, 1970). Al contrario, una especie abundante con un alto valor de “K”, tendrá un valor bajo de “r”, significando que ésta especie llega a su “K” muy lentamente (Pearl, 1930; Podoler y Rogers, 1975; Southwood, 1978).

Ahora vamos a examinar el crecimiento logístico en más detalle. La expresión diferencial declarando la tasa del crecimiento se denomina la “ecuación logística”, frecuentemente referido como “Ecuación Logística de Verhulst-Pearl” (Pearl, 1930) y toma la forma de:

$$dN/dt = rN ([K-N]/K)$$

La cual simplemente, es la “ecuación exponencial”, multiplicada por el término “[K-N]/K”. Este último término se incorpora en la “ecuación exponencial” para indicar que a medida que la “N” incrementa, la “dN/dt” se disminuye. Cuando $N = K$, el término de “[K-N]/K” se iguala a cero, y “dN/dt” también es igual a cero. Cuando la “N” es cercana al cero, en otras palabras la población apenas está comenzando a llenar el ambiente, la “dN/dt” llega muy cercana de “rN”; en otras palabras, el crecimiento es puramente exponencial. El término “[K-N]/K” reúne nuestra idea intuitiva simple en donde una población puede crecer y expandir hasta un nivel de equilibrio “K”. Si el valor de la “N” excede el valor de la “K”, es decir, si la población excede la capacidad de soporte del ambiente, este término se convierte a un valor negativo y el valor de la “N” acercaría el valor de la “K” desde arriba (Varley y Gradwell, 1960, 1963, 1971). De hecho cualquier perturbación en el tamaño de la población desde la “K” (nivel equilibrio) afectaría la tasa del crecimiento para que el tamaño de la población se regrese a su nivel de equilibrio. La “K” según los matemáticos es el nivel estable, persistente o equilibrio. A repetir, la ecuación logística, es un solo modelo del crecimiento, y sin duda, sobre-simplifica como una generalización, sin embargo, provee un ajusta razonablemente buena tanto en poblaciones bajo condiciones de laboratorio como en el campo natural. En otras palabras, muchas curvas poblacionales permitidos comenzar desde

el inicio del crecimiento son de forma de la letra “s” (Sigmoidal) y se ajustan a la ecuación logística de crecimiento.

Referencias

- Badii, M. H. J. A. McMurtry. 1984. Life history of and life table parameters for *Phytoseiulus longipes* with comparative studies on *P. Persimilis* and *Typhlodromus occidentalis* (Acarina: Phytoseiidae). *Acarologia*, 25(2): 111-123.
- Badii, M. H. Y E. Hernández. 1993. Ciclo y tablas de vida de *Euseius mesembrinus* (Dean) en diferentes tipos de alimento. *Southwestern Entomologist*, 18(4): 305-314.
- Badii, M. H., A. J. McMurtry y H. G. Hohnson. 1990. Coparative life-history studies on the predaceous mites *Typhlodromus annectans* and *T. porresi* (Acari: Phytoseiidae). *Exp. Appl. Acaol.* 10: 129-136.
- Badii, M.H., J. Castillo, J. Landeros & K. Cortez. 2007. Papel de la estadística en la investigación científica. *InnOvacIOnes de NegOciOs.* 4(1): 107-145.
- Badii, M.H. & J. Castillo. 2008. Una tabla estadística para los K-valores. *CULCYT*, 5(29): 24-29.
- Badii, M.H. & A. Guillen. 2010. Decisiones estadísticas: bases teóricas: *Daena.* 5(1): 185-207.
- Badii, M.H., L.A. Araiza & A. Guillen. 2010. Esenciales de la estadística: Un acercamiento descriptivo. *Daena intenational J. Good Conscience.* 5(1): 208-236.
- Badii, M.H., A. Guillen & L.A. Araiza. 2010. Estimaciones estadísticas: Un acercamiento analítico. *Daena international J. Good Conscience.* 5(1): 237-255.
- Badii, M.H., A. Guillen, E. Cerna, J. Landeros, J. Valenzuela & Y. Ochoa. 2012. Estimación poblacional por muestreo de distancia. *Daena.* 7(1): 85-96.
- Badii, M.H., A. Guillen & J.L. Abreu. 2014. Tamaño Óptimo de Muestra en Ciencias Sociales y Naturales. *Daena* 9(2):41-51.
- Bellows, T. S., R. G. Van Drieche y J. S. Elkinton. 1992. Life-table construction and analyses in the evaluation of natural enemies. *Annu. Rev. Entomol.* 37: 587-614.
- Birch, L. C. 1948. The intrinsic rate of natural increase of an insect population. *J. Anim. Ecol.* 17: 15-26.
- Deevey, E. S. 1947. Life tables for natural populations of animals. *Quart. Rev. Biol.* 22: 283-314.
- Gotelli, N. 2001. *A Primer of Ecology*, 3ed. Ed. Sinauer, Sunderland, Massachusetts.
- Lotka, A.J. 1925. *Elements of Physical Biology.* Williams and Wilkins, Baltimore.
- Morris, R. F. 1963_a. The development of a population model for the spruce budworm through the analysis of survival rates. *Mem. Entomol. Soc. Can.* 31: 30-32.
- Morris, R. F. 1963_b. The analysis of generation survival in relation to age-interval survival in the unsprayed area. *Mem. Entomol. Soc. Can.* 31: 32-37.
- Pearl, R. 1930. *Introduction to Medical Biometry and Statistics.* Saunders, Philadelphia.
- Pianka, E.R. 1970. On r- and k-selection. *Amer. Nat.* 104. 592-597.
- Podoler, H. y D. Rogers. 1975. A new method for identification of key factors from life-table data. *J. Anim. Ecol.* 44: 85-114.
- Pratt, C.R 1995. *Ecology.* Springhouse, Pennsylvania.
- Southwood, T. R. E. 1978. *Ecological Methods With Particular References to the Study of Insect Populations.* 2nd ed. Chapman y Hall, London.

- Varley, G. C. y G. R. Gradwell. 1960. Key factors in population studies. *J. Anim. Ecol.* 29: 399-401.
- Varley, G. C. y G. R. Gradwell. 1963. The interpretation of insect population changes. *Proc. Ceylon. Assoc. Adv. Sci.* 18: 142-156.
- Varley, G. C. y G. R. Gradwell. 1971. The Use of Models and Life Tables in Assessing the Role of Natural Enemies. Pp. 93-112. En: C. B. Huffaker (ed.). *Biological Control*. Plenum Press, N. Y.