

**Plan pedagógico: Profesorado de Educación Secundaria en Biología**

**Fecha:** 08 al 16/06/2020

**Asignatura:** Ecología y Etología

**Docente:** Prof. Y Lic. Florencia E. Román (florenciaemmanuel@yahoo.com.ar)

- **Actividades para 10 y 12/06/2020 4 Hs. Cátedra**

**Contenido o tema a desarrollar:** Unidad 2. Estrategias r y K; Clasificación de Grime: C, S, R.

**Bibliografía:**

- Begon, M., Harper, J.L. y C.R. Townsend. 1997. Ecología Individuos, poblaciones y comunidades. Ed. Omega, S.A. Barcelona. 886 pp.
- Mayr, E. 1998. Así es la Biología. Ed. Debate Pensamiento. Madrid. España. 326 pp.
- Morales G. E. 1988. Diferentes enfoques para entender las adaptaciones de los organismos. Estrategias de ciclo de vida. En Ciencias revista de difusión. Centro de Ecología UNAM.
- Revista de Educación secundaria EDIBA EUDEBA.
- <http://www.elergonomista.com/ecologia/eco.htm>

**Guía de Actividades:**

- 1- Describa y caracterice los distintos tipos de estrategias r, K. Elabore un cuadro comparativo. Cite ejemplos.
- 2- Grafique y explique la clasificación de Grime. ¿Cuáles características presenta cada estrategia vital?
- 3- Dados los siguientes animales, analiza su comportamiento a la hora de reproducirse, ciclo de vida, producción de crías (temprana o tardía), número de crías, cuidado de las crías entre otras e indica en cada caso el tipo de estrategia reproductiva r o K.

**El pavo real**

El macho está provisto de un pico fuerte, su cabeza está cubierta de un plumaje azul brillante y coronada por un copete de plumas. Alcanza una longitud de 2,2 m y un peso de hasta 5 kg. Su plumaje, de color azul iridiscente con reflejos verdosos, es usado por el macho para defender su territorio y también a fin de conseguir a la hembra para el apareamiento. Tiene co-beteras de hasta 2 m de longitud, que -al desplegarse- forman un majestuoso abanico tachonado por ocelos en tonos dorado, azul y verde.

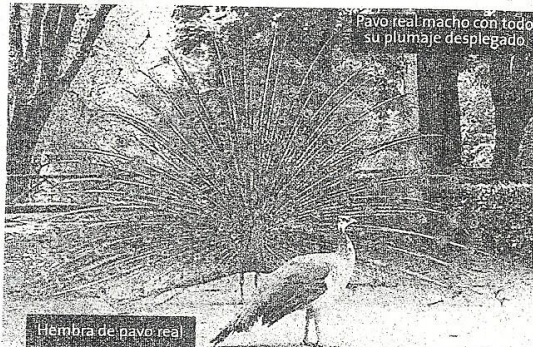
La hembra, en cambio, tiene hasta 1 m de largo y 3 kg de peso. Su plumaje es ceniciento, blanco en el cuello y con reflejos verdes en el pecho. Su penacho es pequeño y de color café.

El macho produce una serie de sonidos o llamados



de apareamiento: graznidos o chillidos parecidos a maullidos de gato o a un niño pidiendo socorro.

En primavera, la hembra hace una puesta de 1 a 3 huevos en un nido hueco en el suelo. Los incuba durante 28 días y permanece en el hueco sin salir de él. Transcurrido este tiempo, nacen los polluelos, con muy poquitas plumas parduzcas a modo de penacho.



### El sapo

Los machos migran hacia las zonas de desove. Si al llegar al lugar no ha encontrado ninguna hembra para aparearse, el macho emite llamados para atraerlas.

Al encontrarla, el macho abraza a la hembra (amplexo) con las patas anteriores y se mantiene así hasta que la hembra adopta una posición desencadenadora curvando su dorso.

El macho forma con sus patas traseras una cavidad alrededor de la cloaca de la hembra, de modo que cuando ésta desova, los huevos son recibidos en esta cavidad y allí son fertilizados.

Esto puede repetirse en varias oportunidades, hasta que la hembra adopta la posición señal pero no desova. Entonces, el macho interrumpe su abrazo y se separa de ella.

Las crías sufren una serie de transformaciones en los primeros meses de vida (metamorfosis), hasta llegar a tener el aspecto de los adultos.

No todos los anfibios ponen gran cantidad de huevos en el agua, puesto que hay algunos padres tan cariñosos que acompañan a sus hijos durante una gran parte de su juventud. Hay anfibios que llevan los huevos o renacuajos en la espalda o en bolsas de la piel, o incluso en el estómago.



### Los ovinos

Para que el macho empiece a buscar la hembra, el principal requisito es la presencia de celo. Durante este período, la hembra libera algunas hormonas cuyo olor

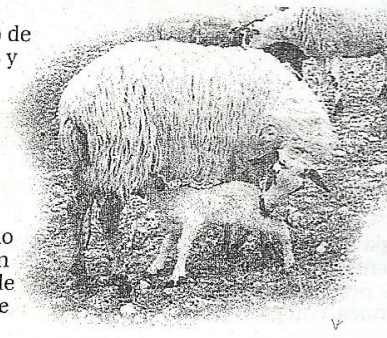
es fácilmente detectado por los machos.

Otros signos que evidencian la presencia del celo son:

- Vulva sonrojada y edematosa.
- Vulva húmeda con descarga de flujo vaginal transparente, blancuzco o cremoso.
- Orina frecuente.
- Balidos frecuentes.
- Movimiento rápido de la cola hacia los lados y este movimiento es más precipitado cuando están cerca del macho.
- Intranquilidad.

Una vez que el macho ha detectado el celo en su compañera, procede a cortejarla. En caso de la presencia de varios machos, se desencadenan enfrentamientos entre ellos y, siempre, los más fuertes se quedan con las hembras.

Transcurridos 150 días nacen las crías. Los corderitos maman de su madre hasta que alcanzan los cuatro meses, pero comienzan a mostrar interés por las plantas verdes a las tres semanas.



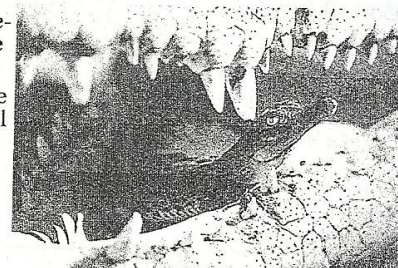
### El cocodrilo

Llegan a la edad reproductiva luego de los 10 años de vida.

El apareamiento se realiza en la orilla; el macho corteja a la hembra golpeándola fuertemente con el hocico a la vez que hace salpicar el agua con su cola, luego empieza a nadar en círculo hasta que se aproxima lo suficiente para realizar la cópula.

Las hembras elaboran sus nidos no muy alejados de la orilla, en la tierra o en montículos de vegetación. Tapan sus huevos y, dependiendo de la especie, se quedan a cuidar el nido. Algunas hembras lo cuidan con tanta devoción que prefieren morir antes de permitir que algún depredador se acerque al nido.

La postura puede ser de 20 a 90 huevos y el tiempo de eclosión es de cuatro meses. Cuando las crías nacen, la hembra las transporta en su hocico para mantenerlas agrupadas, y las lleva al agua, donde comienzan a alimentarse por sí mismas.



### El avestruz

El avestruz macho se diferencia de la hembra por ser más grande. También tiene las plumas del cuerpo negras y las del borde de las alas y la cola blancas. El plumaje de las hembras es color gris opaco, con menos plumas blancas en las alas.

El avestruz macho llega a alcanzar los 2,7 metros de al-



tura y pesar 145 kilos.

Viven reunidos en familias formadas por un macho y por dos o cuatro hembras. Cuando se acerca la época de celo, el cuello y los muslos del macho se vuelven rojos. Los machos, en el ceremonial del cortejo, se sientan sobre sus patas con las alas abiertas, dejando oscilar la cabeza y el cuello. Las hembras giran alrededor agitando las alas y bajando la cabeza.

La hembra mayor es la que comienza a poner los huevos; pocos días después, los ponen las otras. Estos huevos, que son blancos y grandes, y pesan alrededor de 1,6 kg, son esparcidos por la hembra mayor alrededor de los suyos. De esta manera, los resguarda de posibles depredadores.

### El caballito de mar

El macho es distinto de la hembra. Tanto la cola como el morro del macho son mucho más largos que los de la hembra.

Estos animales buscan pareja para aparearse toda su vida. El ritual de apareamiento comienza con un cortejo. El macho inicia una danza alrededor de la hembra produciendo chasquidos con el cráneo y tanto el macho como la hembra cambian de color. La pareja se oculta entre los corales, esponjas o algas y se sujetan con la cola. Luego se aventuran a dejar su escondite para flotar con las colas entrelazadas por el fondo del mar. Después de un tiempo, la hembra estira el cuerpo apuntando con la cola hacia abajo y con la nariz hacia la superficie. En este momento, el macho retrae la cola y comienza a succionar y bombear agua por una bolsa del vientre. Después de enjuagar la bolsa, el macho estira el cuerpo y une su vientre al de la hembra. La pareja se engancha cuando la hembra pone su órgano desovador o tubo para depositar los huevos, en la bolsa del macho. Por este tubo, sale de la hembra una serie de huevos grandes y pegajosos en forma de pera que se depositan en la bolsa. Una vez que los huevos están seguros en la bolsa, el macho libera el esperma para fecundarlos. Después de que todos los huevos han pasado a la bolsa, el macho desciende al fondo marino meneándose de un lado al otro para asentar los huevos en el fondo de la bolsa.

La mañana después del inicio del embarazo del macho, la pareja se reúne y realiza los primeros pasos de su ritual de apareamiento. Cambian de color, danzan y entrelazan las colas. Después de este saludo matutino, la hembra deja al macho por el resto del día y regresa a la mañana siguiente para repetir el ritual. Las crías nacen en las primeras horas de la mañana, mu-



chas veces cuando aún está oscuro. El macho contrae la bolsa para ayudar a las crías a encontrar la salida. Una vez que nace la nidada, debe sobrevivir por su cuenta. Ninguno de los progenitores cuida de las crías, que miden apenas de 6 a 12 mm de longitud. El día que el macho da a luz, la hembra regresa para depositar un nuevo lote de huevos. El padre embarazado no tiene tiempo para descansar y recuperarse.

### El pulpo

Los pulpos no seleccionan a la primera hembra que les pasa por delante, sino que la elección de pareja es un proceso extremadamente cuidadoso, con un cortejo y una seducción, con la capacidad de "ponerse celosos", como los humanos, lo que los obliga a luchar con sus rivales "por el amor de una hembra", pudiendo ser luchas de hasta media hora y, casi siempre, conllevando la muerte del rival.

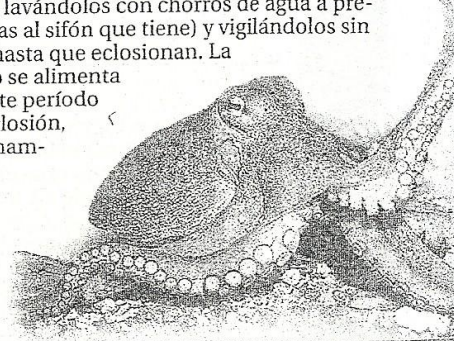
Durante el cortejo, los pulpos tienen producción de iridiscencia para atraer a las hembras, gracias a que presentan unos órganos cromatóforos realmente complejos que están controlados por músculos.

Para cambiar de color, el individuo deforma el tamaño o la forma del sacculus por medio de contracciones musculares, logrando así variar el estado de translucidez, reflexión u opacidad de los pigmentos.

Cuando seleccionan a la hembra, los pulpos alargan un brazo modificado, denominado brazo hectocótilo (tercero por la derecha) y hacen que el brazo toque a la hembra. El brazo hectocótilo recoge los espermatóforos que salen por el sifón y son conducidos por un surco profundo entre las dos ventosas, para acabar en una especie de cuchara, en la que retiene los espermatóforos.

Cuando los tiene preparados, introduce el brazo hectocótilo en la cavidad paleal de la hembra, en una situación cercana a los oviductos de la hembra. Después de que el macho de pulpo ha fecundado los huevos en la cavidad paleal de la hembra, ésta busca una pequeña cueva en la roca.

Cuando encuentra el lugar apropiado, produce una especie de gelatina para adherir una serie de huevos en la cueva, pudiendo albergar en ese espacio unos 1.000 huevos de unos 6 mm de longitud. De esta forma, en determinadas ocasiones, una hembra podría poner hasta 180.000 huevos en unas dos semanas. Mientras tanto, el macho monta guardia fuera de la cueva para que nadie venga, al mismo tiempo que la hembra va lavándolos con chorros de agua a presión (gracias al sifón que tiene) y vigilándolos sin descanso hasta que eclosionan. La hembra no se alimenta durante este período y, tras la eclosión, muere de hambre.



### Selección $r$ y selección $K$

El concepto de selección  $r$  y selección  $K$ , propuesto por MacArthur y Wilson (1967) y desarrollado por Pianka (1970). Se utilizan para indicar que los individuos seleccionados por  $r$  han sido favorecidos por su capacidad de reproducirse rápidamente, mientras que los individuos seleccionados por  $K$  han sido favorecidos por su capacidad de efectuar una contribución proporcional importante a una población que permanece en su capacidad portadora ( $K$ ). Por consiguiente, el concepto se basa en la existencia de dos tipos opuestos de hábitats: con selección  $r$  y con selección  $K$ . Al igual que todas las generalizaciones esta dicotomía es una simplificación.

Se considera que una población seleccionada por  $K$  (Fig. 14.12.a):

- ✓ Vive en un hábitat que es *constante* o bien *predeciblemente estacional* en el tiempo.
- ✓ Experimenta muy pocas fluctuaciones ambientales aleatorias.
- ✓ Establece una población densa con un tamaño bastante constante.
- ✓ Existe una intensa competencia entre adultos (lo que determina en gran parte las tasas de supervivencia y fecundidad de los adultos).
- ✓ Los jóvenes también han de competir por su supervivencia en este ambiente abarrotado.

Por consiguiente, las características de estos individuos seleccionados por  $K$  son:

- ✓ Un gran tamaño.
- ✓ Una reproducción retardada.
- ✓ Iteroparidad (reproducción más extendida).
- ✓ Asignación reproductiva más baja.
- ✓ Descendientes de mayor tamaño (y en menor número).
- ✓ Mayor cuidado parental.
- ✓ Los individuos invierten en una mayor supervivencia.

Una población seleccionada por  $r$  (Fig. 14.12.b):

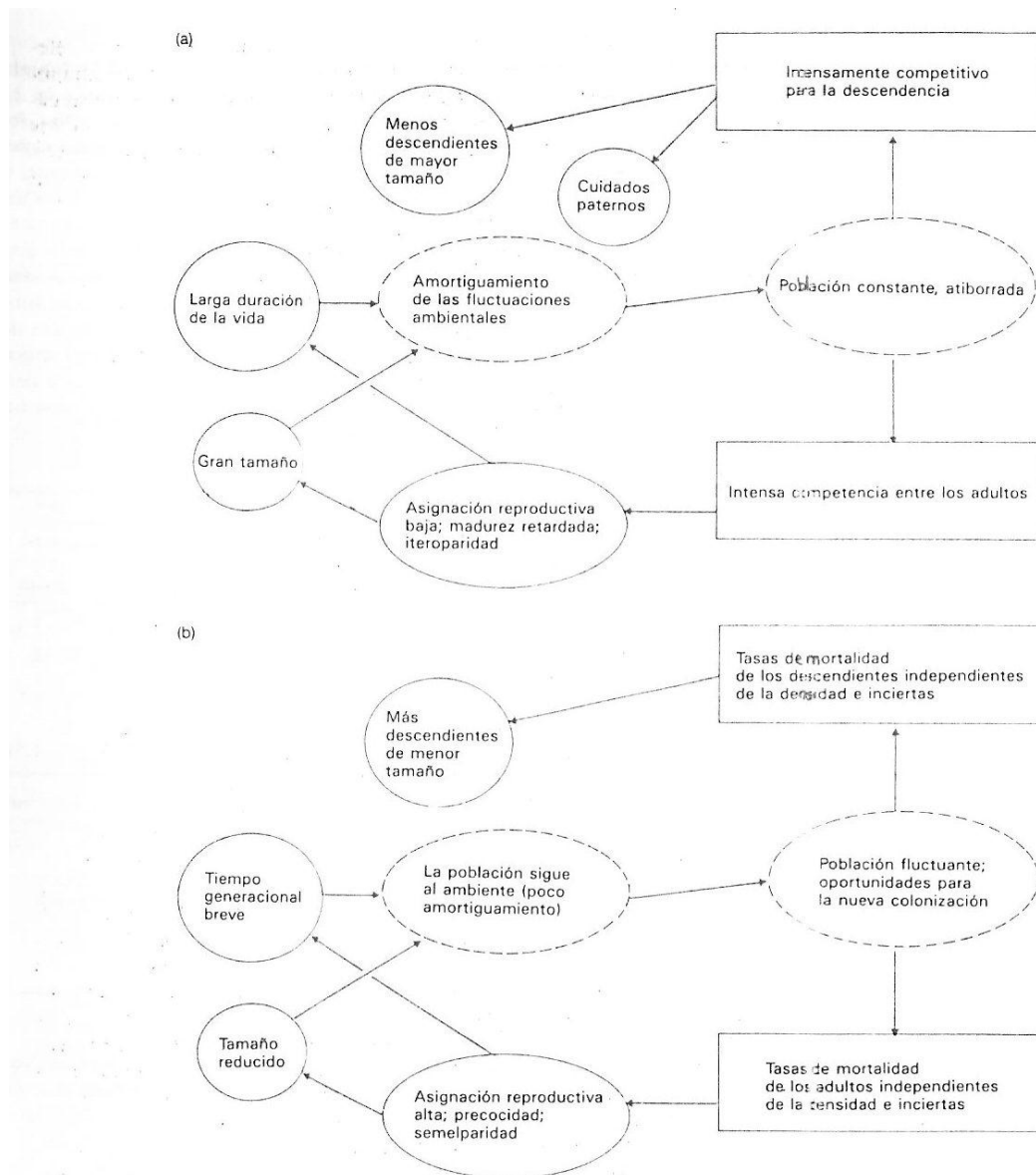
- ✓ Vive en un hábitat que es *impredecible* en el tiempo o bien *efímero*.
- ✓ La población experimenta períodos benignos de rápido crecimiento demográfico.
- ✓ Se encuentran libres de competencia.
- ✓ Los períodos benignos están entremezclados con períodos desfavorables de mortalidad inevitable.
- ✓ Las tasas de mortalidad de los adultos y de las formas juveniles son altamente variables e impredecibles, y con frecuencia son independientes de la densidad de la población y del tamaño y estado del individuo en cuestión.

Por consiguiente, las características de los individuos seleccionados por  $r$  son:

- ✓ Tamaño reducido.
- ✓ Madurez precoz
- ✓ Posible semelpariedad.
- ✓ Mayor asignación reproductiva.
- ✓ Descendientes de menor tamaño (y más numerosos).
- ✓ No hay cuidado parental.
- ✓ Los individuos invertirán poco en la supervivencia (su supervivencia real variará en función del ambiente).

El concepto  $r/K$  considera dos tipos contrarios de individuos (poblaciones o especies), y predice la asociación de individuos de tipo  $r$  con ambientes seleccionados por  $r$ , y de individuos de tipo  $K$  con ambientes con selección  $K$ . Surgió del contraste entre las especies que eran eficaces en la rápida colonización de islas relativamente "vacías" (especies  $r$ ) y las especies que eran eficaces en mantenerse a sí mismas en islas a las que habían llegado ya numerosos colonizadores (especies  $K$ ).





**Figura 14.12** Cadenas de causalidad que se supone que dan lugar (a) a los individuos seleccionados por K en los ambientes con selección K, y (b) a los individuos seleccionados por r en ambientes con selección r. Óvalos de línea continua = rasgos del ciclo vital; óvalos de líneas discontinuas = atributos de la población; rectángulos = factores de mortalidad que actúan sobre los individuos. El tipo de dinámica de poblaciones (centro y derecha) conduce a un tipo y esquema particular de mortalidad, que selecciona determinados rasgos del ciclo vital. Pero la larga duración de la vida y el gran tamaño de los individuos seleccionados por K hacen que el ambiente les «parezca» a ellos menos variable incluso; mientras que el reducido tamaño y el breve tiempo generacional de los individuos seleccionados por r hacen que éstos respondan rápidamente a los cambios ambientales. Las cadenas de causalidad han dado una vuelta completa; las presiones originales se ven reforzadas, y se seleccionan las estrategias r o K opuestas. (Modificado a partir de Horn, 1978.)

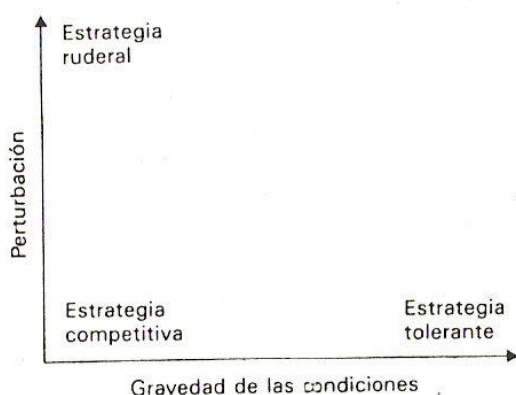
### Pruebas para el concepto r/K

El concepto r/K puede ser de utilidad para describir algunas de las diferencias generales entre los taxones. Por ejemplo, los vertebrados superiores con su tamaño relativamente grande, su vida prolongada, su output reproductivo bajo y su elevado grado de control homeostático, pueden ser considerados como seleccionados comparativamente por K; mientras que los insectos, con su tamaño relativamente reducido, su vida breve, su elevado output reproductivo, etc. Pueden ser considerados como seleccionados comparativamente por r.

### La clasificación de Grime

Grime (1974, 1979) ha desarrollado una clasificación de los hábitats y de los ciclos vitales de los vegetales que se esboza en la figura 14.15. Se considera que los hábitats varían en cuanto a su nivel de **perturbación** (ocasionada por herbívoros, patógenos, pisoteo, desastres ambientales, etc.) y al grado en experimentan deficiencias de luz, agua, minerales, etc.

- ❖ Grime sugiere que cuando las perturbaciones son raras y los recursos abundantes, se establece una población atiborrada y resulta apropiada la **estrategia competitiva**.
- ❖ La **estrategia tolerante** es apropiada cuando los recursos son escasos o las condiciones severas, pero las perturbaciones poco frecuentes.
- ❖ La **estrategia ruderal** es apropiada cuando los niveles de perturbación son altos, pero las condiciones son benignas y los recursos abundantes.



**Figura 14.15** La clasificación de Grime de los hábitats y los ciclos vitales de las plantas. Los hábitats varían en la gravedad de las condiciones y en la cantidad de perturbaciones. En el caso de poca gravedad y escasa perturbación es apropiada una estrategia competitiva. Cuando las condiciones son severas, pero la perturbación es reducida, es apropiada una estrategia tolerante. Y en los hábitats perturbados en donde las condiciones son benignas, es apropiada una estrategia ruderal.

Los organismos ruderales y los hábitats perturbados corresponden en gran medida a los organismos y hábitats de tipo *r*; y parece que los organismos competitivos y los hábitats ricos en recursos, con pocas perturbaciones, corresponden a los organismos y hábitats de tipo *K*. Por consiguiente, la clasificación de Grime sirve para subrayar el hecho de que existen muchos organismos que viven en hábitats que son predecibles, pero predeciblemente hostiles (por ej. desiertos áridos, hábitats polares y estériles).

La diferencia entre el esquema de Grime y el concepto *r/K* es: que el esquema de Grime es una clasificación en la que todos los vegetales pueden ser incluidos en una categoría que los describe en términos absolutos, mientras que el esquema *r/K* es esencialmente comparativo.

### Estrategias vitales

La mortalidad y la natalidad son factores muy importantes para la dinámica de las poblaciones. Además también debemos conocer el ciclo vital de la especie. En función de la natalidad se distinguen dos estrategias:

**Semelparidad.** Especies que se reproducen una sola vez en su vida. Después esos individuos mueren. Normalmente este tipo de estrategia está asociada con las plantas anuales. También podemos encontrarla muchos insectos y en plantas perennes que viven durante años en estado vegetativo (*Saxifraga langifolia*).

**Iteroparidad.** Aparece en especies capaces de reproducirse más de una vez en su vida. Después de reproducirse siguen viviendo (mayoría de aves, mamíferos, mayoría de árboles y plantas perennes).

En función de la reproductividad también se distinguen dos estrategias:

**Estrategia r.** Corresponde a especies que incrementan su tasa de natalidad y presentan una reproducción precoz. Tienen una tasa de natalidad muy alta, producen descendientes de tamaño pequeño y en gran cantidad, pero tienen una probabilidad de supervivencia muy baja.

**Estrategia K.** Corresponde a especies que disminuyen su tasa de mortalidad y se reproducen en etapas más avanzadas de su ciclo de vida. Generalmente son de tamaño más grande, tienen una vida más prolongada y en general suelen ser grandes competidores. Producen pocos descendientes pero con una tasa de mortalidad muy baja.

### **Estrategias en vegetales**

Según GRIME, basándose en dos aspectos del medio en que habitaban las plantas definió tres estrategias de vida distintas. Esos aspectos en los que se fijó son:

Intensidad de perturbación, como por ejemplo fuego, obras...

Intensidad del nivel de estrés: alta concentración de sales, aridez extrema...

Teniendo en cuenta estos factores se puede obtener la siguiente clasificación de estrategias de vida vegetales:

**Plantas ruderales.** Son aquellas que viven en unos medios con altos niveles de perturbación. Están adaptadas a sufrir grandes cambios en su medio. Normalmente son especies colonizadoras, cumplen su ciclo vital de forma rápida. Gastan mucha de su energía en la reproducción.

**Plantas estrés tolerante.** Son por ejemplo las plantas de marismas. Invierten mucha energía a hacer frente a ese factor estresante, tendrán pues, menor energía disponible para la reproducción.

**Plantas competitivas.** Son aquellas que viven en zonas donde no existe una intensidad de perturbación o esta es muy baja, y donde tampoco hay un factor estresante, por lo que estas plantas viven en un lugar apto para competir. Por ejemplo esta estrategia corresponde a las gramíneas de las praderas, especies forestales...

**Fuente:** <http://www.elergonomista.com/ecologia/eco.htm>

caso de los animales, suele ser el alimento; en el caso de las plantas de bosque, puede ser la luz; en el caso de los habitantes del sustrato puede ser el espacio, como sucede con muchos organismos marinos bentónicos de aguas poco profundas. Se puede competir por cualquiera de los factores físicos o bióticos que son esenciales para los organismos. La competencia suele ser más fuerte cuanto más densa es la población. Junto con la depredación, es el más importante de los factores dependientes de la densidad que regulan el crecimiento de las poblaciones.

#### *Estrategias reproductivas y densidad de las poblaciones*

Los biólogos de poblaciones han descubierto que casi todas las especies se pueden clasificar en dos categorías, según el tamaño de sus poblaciones y sus estrategias reproductivas. Por un lado están las especies con poblaciones de tamaño muy variable, a menudo sometidas a catástrofes, con poca competencia intraespecífica. Estas especies tienden a tener una enorme fecundidad; es decir, han adoptado una estrategia de selección-r. Otras especies tienen una población casi constante año tras año, cercana a la capacidad máxima de mantenimiento, y están sometidas a fuerte competencia intra e interespecífica. Tienden a tener una vida más larga y en ellas se selecciona el desarrollo lento, la reproducción espaciada y el nacimiento de pocas crías. A esto se le llama estrategia de selección-K.

Aun teniendo en cuenta estas diferencias en la estrategia reproductiva, la fecundidad de todas las especies es tan alta que si se llegaran a reproducir todos los descendientes de una pareja, el tamaño de la población se iría acercando al infinito. Sin embargo, se sabe desde la antigüedad que sólo una fracción de los individuos engendrados en cada generación sobrevive para engendrar la siguiente. Entre los factores responsables de esta reducción en cada generación figuran la competencia por recursos limitados, las variaciones climáticas, la depredación, las enfermedades y el fracaso reproductivo. El resultado es que las poblaciones de casi todas las especies alcanzan un estado estacionario, a pesar de la variación, de las fluctuaciones y de las continuas muertes de individuos. Cómo se alcanza este equilibrio es otra cuestión que ha dado origen a numerosas controversias en la literatura ecológica.

Los ecólogos se dieron cuenta muy pronto (gracias a las convincentes pruebas aportadas por David Lack) de que gran parte de la mortalidad en las poblaciones naturales depende de la densidad. Esto significa que cuando aumenta la densidad de una población, los factores adversos como la depredación, la competencia, las enfermedades, la escasez de



alimentos y de escondrijos, ejercen más impacto y provocan una mortalidad mayor, frenando así el crecimiento de la población. Este descubrimiento hizo pensar que las poblaciones tienen una capacidad de autorregulación<sup>8</sup>, que se ejerce a través de mecanismos limitadores del crecimiento de la población, tales como el establecimiento de territorios, la reducción del volumen de la puesta en el caso de las aves, el aumento de la dispersión en el caso de algunas plantas, y muchos otros. Sin embargo, para que pudiera funcionar esta capacidad de autorregulación habría que aceptar la existencia de la selección de grupo (véase Capítulo 8), un proceso que, tras un período inicial de aceptación, se demostró que no actúa más que en las especies sociales. Lack, G. C. Williams y otros demostraron que la selección natural que actúa sobre los individuos, en combinación con la selección de parentesco (véase Capítulo 12), bastan para explicar la territorialidad, la baja tasa reproductiva, la dispersión y todos los demás fenómenos conocidos que en otro tiempo se atribuyeron a la autorregulación. Ya nadie considera en serio la teoría de la autorregulación.

Andrewartha y Birch sostenían que el clima podía dominar sobre todos los factores adversos relacionados con la densidad, y controlar él solo el tamaño de la población independientemente de la densidad. De hecho, todo el mundo sabe que ciertos factores climáticos, como los inviernos rigurosos, los veranos tórridos, las sequías y las precipitaciones excesivas, pueden tener efectos catastróficos sobre las poblaciones, en especial las de insectos y otros invertebrados. Un concienzudo análisis de las variaciones de población no influidas por la densidad ha demostrado que el efecto de la densidad se superpone a las fluctuaciones inducidas por el clima. Evidentemente, el tamaño de las poblaciones está controlado a la vez por factores físicos y biológicos.

#### *Depredadores, presas y coevolución*

Mientras que algunas especies tienen poblaciones que apenas varían de tamaño de un año para otro, otras se caracterizan por las fluctuaciones irregulares o cíclicas de sus poblaciones. Elton (1924) demostró que estas fluctuaciones en poblaciones de herbívoros pequeños (ratones, liebres, lemmings) provocaban fluctuaciones similares en las poblaciones de sus depredadores, como el zorro ártico. Los pequeños roedores árticos suelen presentar ciclos de tres o cuatro años, y lo mismo les ocurre

<sup>8</sup> V. C. Wynne-Edwards (1962, 1986).