

Unidad 1

Introducción a la ecología

Tema 1

La ecología como ciencia

Ecología

- ↳ Concepto utilizado como un marco para comprender la relación de los seres humanos con su entorno
- Más aún desde el crecimiento de la preocupación por el cuidado del ambiente desde finales de 1960s e inicios de 1970s
 - Concepto que se ha confundido con otros conceptos como “ambiente” y “ambientalismo”*

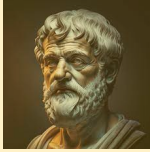


Entonces, ¿qué es ecología?

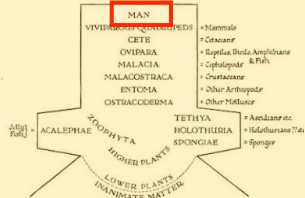
* **Ambientalismo:** activismo (programas de educación pública, promoción, legislación y tratados) cuyo objetivo es proteger el medio ambiente natural de los impactos negativos de las actividades humanas



Anaximandro (610–546 a.C.)
• **Vida surge en el agua;**
Las formas más simples
precedieron a las
complejas



Aristóteles (384–322 a.C.)
• **No creía en la**
evolución
• **Formas inmutables**
• **Seres vivos**
clasificados en una
escala de mayor a
menor en grados de
perfección (Scala
Naturae)



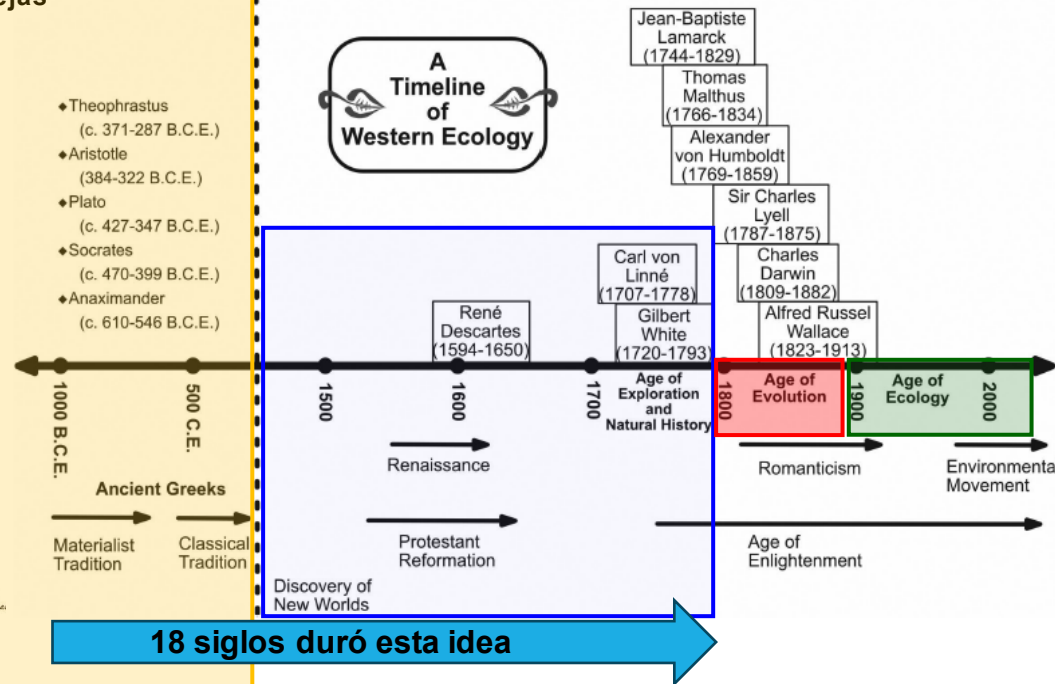
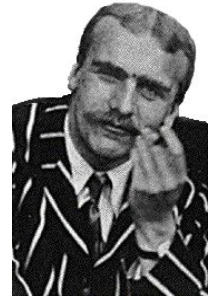
Ecología es una ciencia

Varias definiciones (visión occidental) desde 1866

1893*: John B. S. Haldane
(India –fundador de genética
de poblaciones)

**“Ciencia que estudia las
relaciones externas de
plantas y animales entre
si y con las condiciones
pasadas y presentes de
sus existencias”**

***Burdon-Sanderson, J.S.**
(1893) Inaugural address.
Nature 48: 464-472



18 siglos duró esta idea

Inicios del Siglo XX: desarrollo de las ecologías vegetal y animal

Botánica: 1904*: Arthur G. Tansley
(Inglaterra)

**“Estudio de las relaciones de las
plantas, con su medio y con alguna
otra planta, las cuales dependen
directamente de las diferencias de
hábitat entre plantas”**

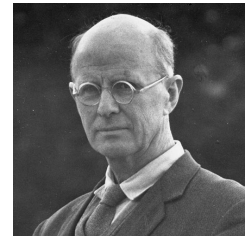
***Tansley, A.G. (1904) The problems of
ecology. New Phytologist 3: 191-200**



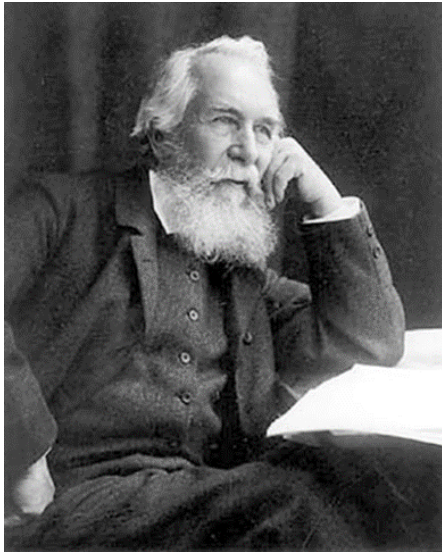
Zoología: 1927*: Charles S. Elton (Inglaterra)

**“Ciencia principalmente relacionada con lo
que puede ser llamado la sociología y la
economía de los animales en vez de la
estructura y otras adaptaciones que ellos
poseen”**

***Elton, C. (1927) Animal Ecology. Sidgwick & Jackson. London**



Definición más común:



1866*: Ernst Haeckel (Alemania)

Ökologie (Gr., **oikos** = hogar): “ciencia comprensiva de la relación de un organismo con su ambiente”



* **Haeckel, E. (1866)**. *Generelle Morphologie der Organismen : allgemeine Grundzüge der organischen Formen-Wissenschaft, mechanisch begründet durch die von Charles Darwin reformirte Descendenz-Theorie*. Berlin

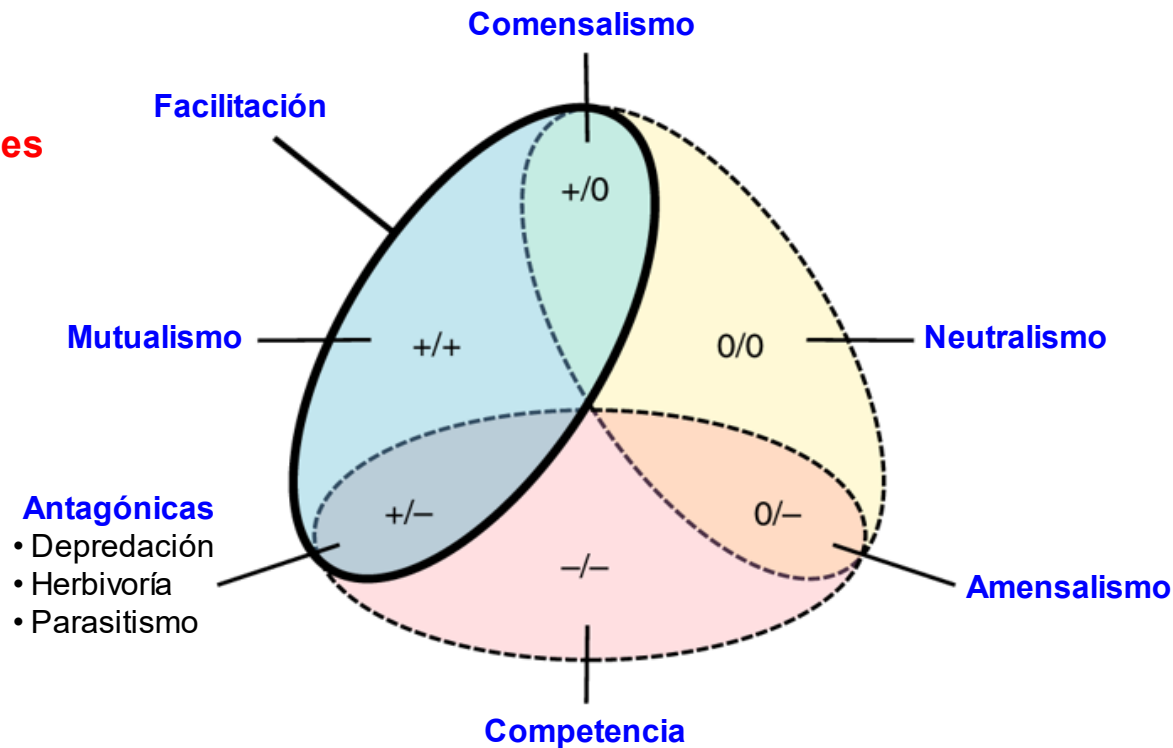
Estudio científico de las interacciones entre organismos y su ambiente

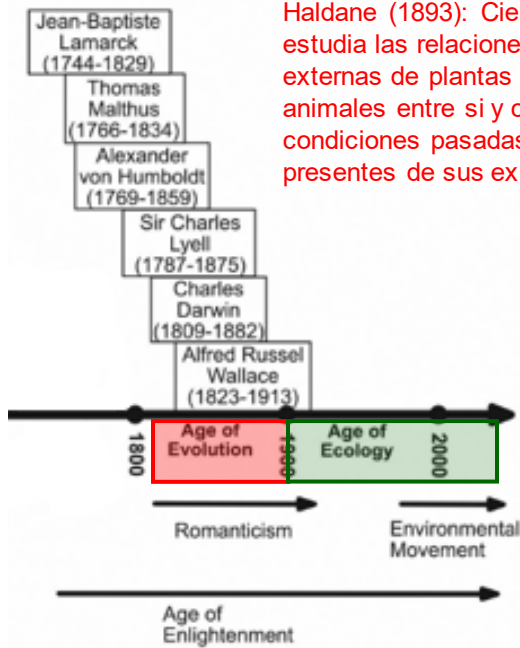


Las interacciones entre los organismos y con los ambientes físico y biológico

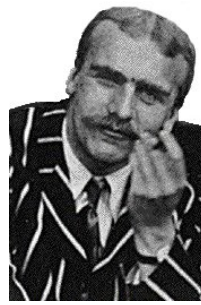
- Intraespecífica
- Interspecífica
- Con su ambiente (flujos de energía y ciclaje de materia)

Tipos de interacciones entre organismos





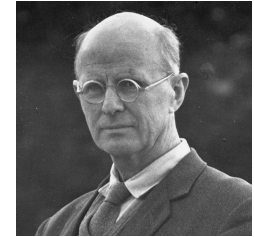
Haldane (1893): Ciencia que estudia las relaciones externas de plantas y animales entre si y con las condiciones pasadas y presentes de sus existencias



Tansley (1904): Estudio de las relaciones de las plantas, con su medio y con alguna otra planta, las cuales dependen directamente de las diferencias de hábitat entre plantas



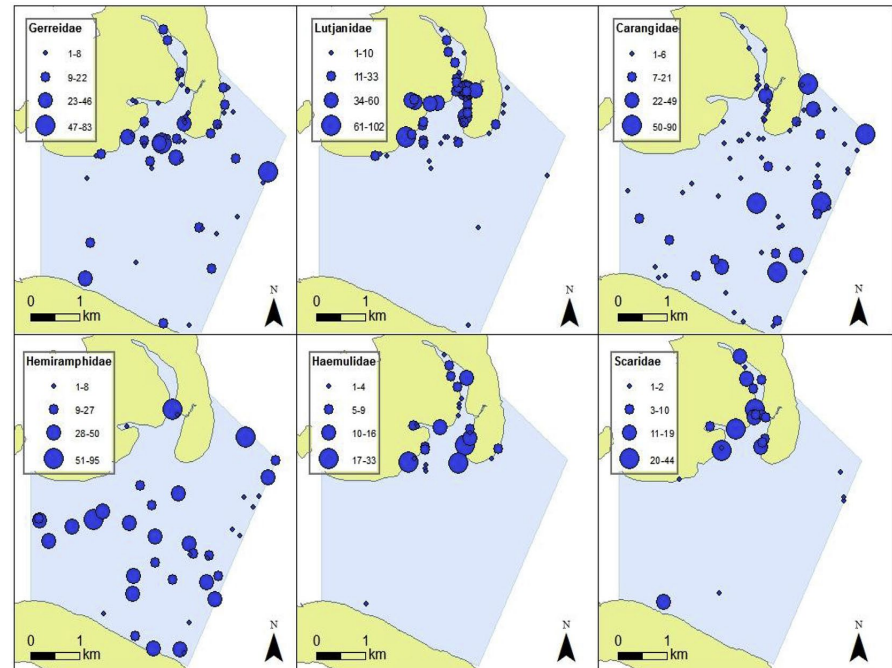
Elton (1927): Ciencia principalmente relacionada con lo que puede ser llamado la sociología y la economía de los animales en vez de la estructura y otras adaptaciones que ellos poseen



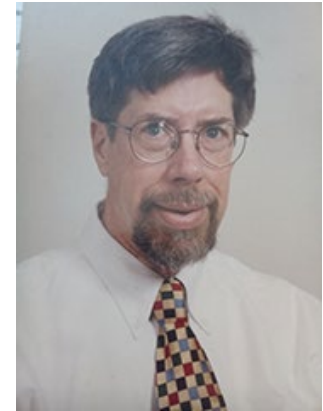
Herbert G. Andrewartha (1961): estudio científico de la distribución y la abundancia de los organismos



***Andrewartha, H.G. (1961)**
Introduction to the Study of Animal Populations. Methuen. London



Definición más moderna (y menos vaga):



1972*: Charles J. Krebs (Estados Unidos)

“Ecología es el estudio científico de las interacciones que **determinan** la distribución y la abundancia de los organismos”



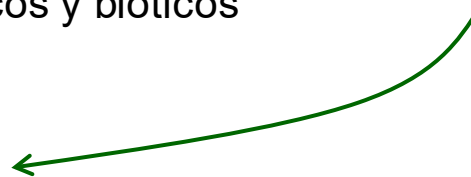
No está la palabra “**ambiente**” (**ambiente**: todos los factores y fenómenos abióticos y bióticos que influyen a los organismos)



“**Interacciones**”: las de los organismos con todos los factores abióticos y bióticos



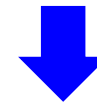
Palabras “**distribución**” y “**abundancia**” (temas fundamentales de la ecología)



- ¿Dónde se encuentran los organismos?
- ¿Cuántos individuos hay en donde están?
- ¿Por qué están donde están?

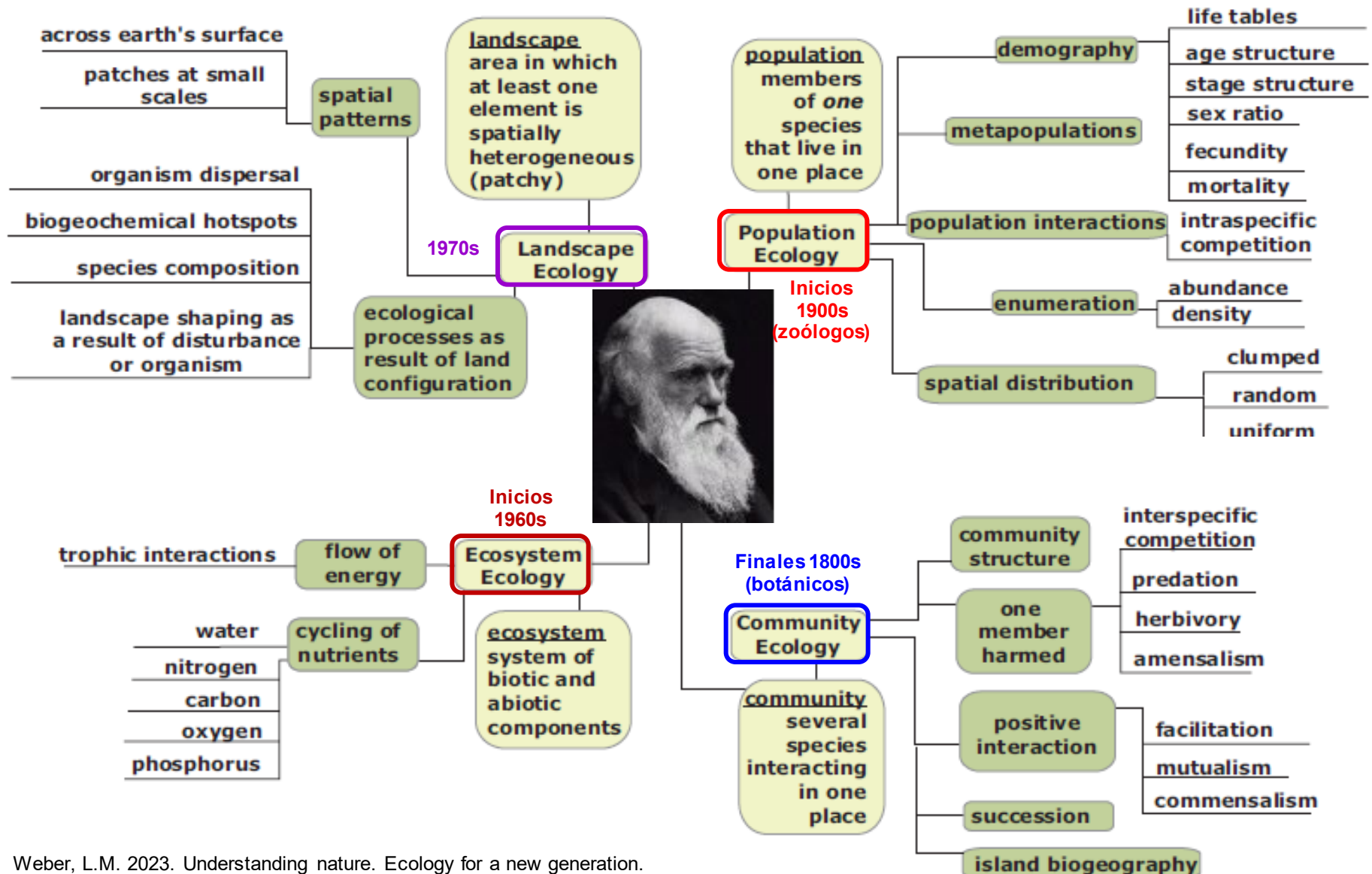


“El estudio científico de la **distribución y abundancia** de los organismos y las **interacciones** que determinan su **distribución y abundancia**”



Implica explicar porque los organismos están donde están y en la cantidad que hay

Charles Darwin (considerado fundador de la ecología): teoría de la evolución dio bases para explicar la distribución y abundancia de las especies

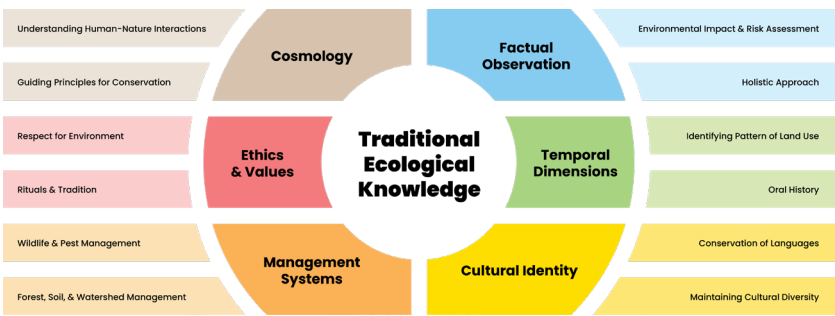
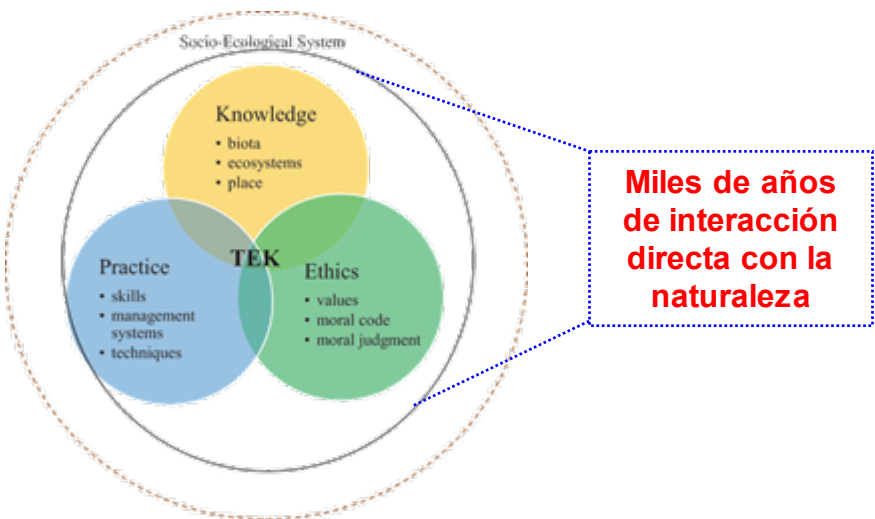
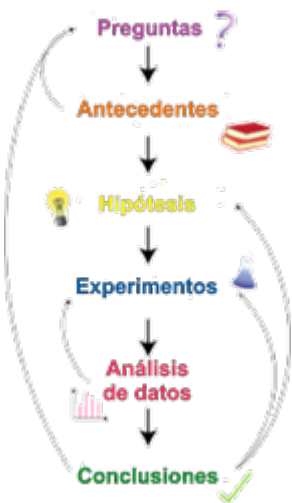


Estudio y comprensión de la ecología

Requiere conocimientos científicos
(**conocimientos ecológicos científicos - SEK**)

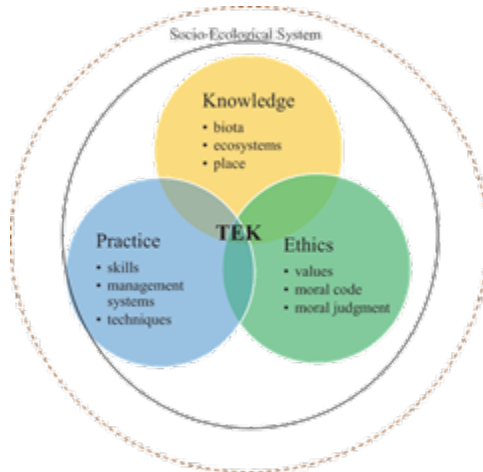
Y también:

- **Conocimientos ecológicos tradicionales (TEK)**

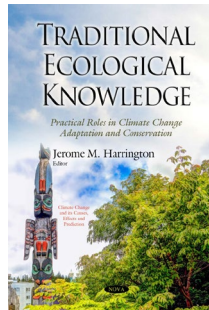


- **Datos de historia natural**

Distintas formas de ver la naturaleza

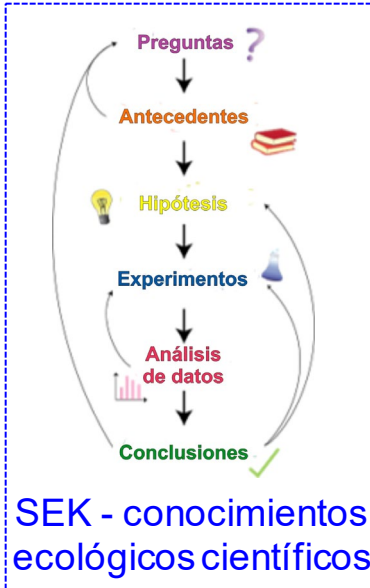


TEK -conocimientos ecológicos tradicionales



Conocimiento indígena

Conocimiento local



SEK: Conjunto acumulativo de conocimientos y prácticas

- Surgidos de: observación y resolución de problemas mediante hipótesis evaluadas con experimentos y datos

Otros enfoques de la ecología:

- Ecofisiología
- Ecología evolutiva
- Ecología comportamental

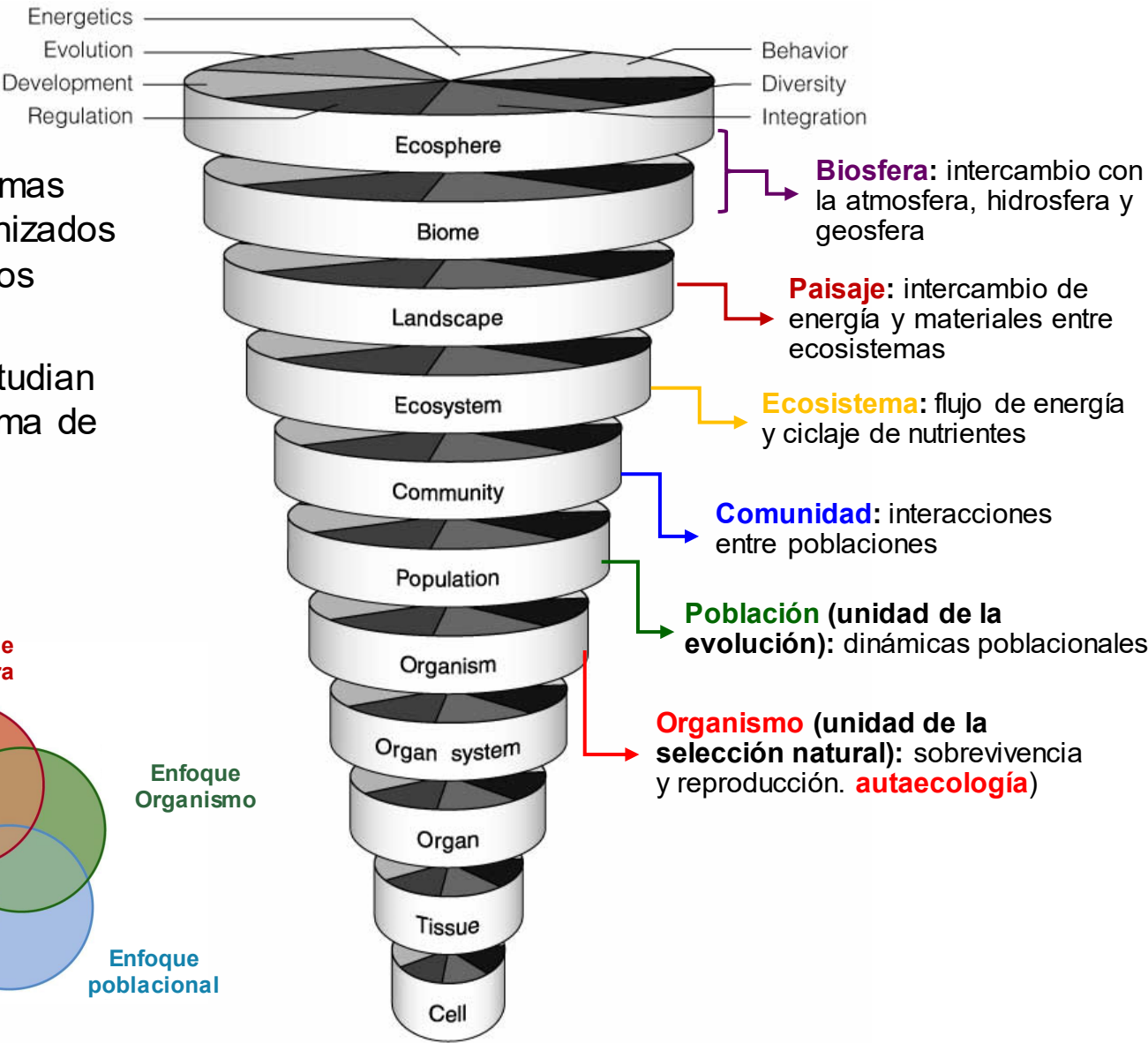
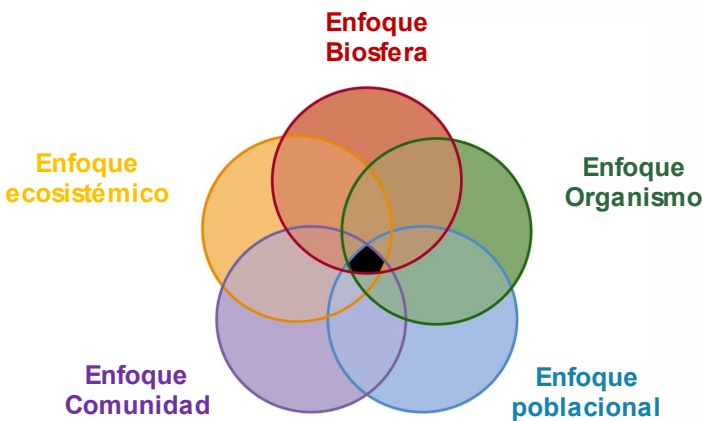
Metas, objetivos y enfoques en ecología

Metas	Objetivos	Enfoques
Dilucidar los principios que rigen la naturaleza, logrado mediante la comprensión de:		
1. Las relaciones entre los organismos y las de ellos con el ambiente 2. La abundancia y la distribución de los organismos en diferentes escalas espaciales y temporales 3. El flujo de energía y el ciclaje de materiales en los ecosistemas 4. Como la evolución aplica a la ecología 5. El esfuerzo mundial para apreciar, respetar y proteger mejor la Tierra	1. Desarrollar teoría para fomentar la predicción, no solo la observación de la naturaleza 2. Desarrollar técnicas para la aplicación de la ecología 3. Aplicar la teoría para proteger y restaurar la naturaleza, combatir problemas ambientales, gestionar el medio ambiente y obtener recursos de manera sostenible 4. Enseñar ecología a niveles cada vez más profundos y a audiencias cada vez más amplias catalogando el vocabulario, los principios, las técnicas y los logros principales dentro de la ecología	1. Ecología de poblaciones 2. Ecología de comunidades 3. Ecología de ecosistemas 4. Ecología del paisaje

¿Cuáles son los sistemas ecológicos de estudio en la ecología?

En **biología**, los sistemas biológicos están organizados en niveles jerarquizados

En **ecología**, se estudian los niveles por encima de los órganos



Dos enfoques amplios para trabajar en cada nivel jerárquico

1. Crear información a partir de propiedades por debajo del nivel de interés:

- Fisiología al estudiar ecología de organismos
- Tamaño y supervivencia de nidada cuando se investigan las dinámicas poblacionales
- Tasas de consumo de alimento al estudiar interacciones depredador-presa
- Límites a las similitudes de coexistencia de especies al estudiar comunidades

2. Investigar las propiedades directas del nivel jerárquico de interés:

- Amplitud de nicho al nivel del organismo y de la especie
- Importancia relativa de los procesos denso-dependientes en las poblaciones
- Diversidad de especies en las comunidades
- Tasa de producción de biomasa en los ecosistemas

- Entender las razones mecánicas que se observa en una determinada propiedad en cualquier nivel de organización biológica: **requiere conocer el nivel de organización inmediatamente inferior**

- En cualquiera de los enfoques, **tratar de relacionarlos a los aspectos bióticos y abióticos del ambiente**

Explicación, descripción, predicción y control

En cada nivel de organización ecológica se busca **explicar** o **entender** los fenómenos allí sucedidos

Explicar: búsqueda del conocimiento (~ tradición científica)

- **Primero:** hacer una **descripción** de lo que se desea entender
 - Forma adicional de obtener conocimiento
 - Si queremos entender algo, primero hay que saber que es lo que deseamos entender

En ecología se requiere **predecir***

¿Qué sucederá en una población de organismos bajo un conjunto determinado de circunstancias?

* No se puede predecir sin un soporte **teórico**

Teoría:

1. Crea esquemas organizados: simplificando ideas complejas en categorías para una mejor comprensión.
 2. Permite la predicción (importante en una disciplina con aplicaciones)
- Con base en las predicciones se puede lograr tener **control** de las situaciones
 - “se busca minimizar los efectos de plagas de langostas previendo cuando ellas probablemente aparecerán y actuar de acuerdo a ello”



Buenas predicciones

- Predicciones y controles se pueden lograr sin explicaciones
- **Pero:** predicciones confiables y precisas de lo que sucederá en condiciones inusuales requiere explicación de lo que esta sucediendo
 - Entra en juego la importancia de los modelos matemáticos (virtualidad)
 - Valiosos en términos de que sus resultados expresen lo que sucede en el mundo real

Estudiar ecología...

Se requiere tener en cuenta:

- Fenómenos ecológicos suceden en una variedad de **escalas**
- La evidencia ecológica proviene de una variedad de fuentes diferentes
- La ecología cuenta con evidencias verdaderamente científicas y la aplicación de la estadística

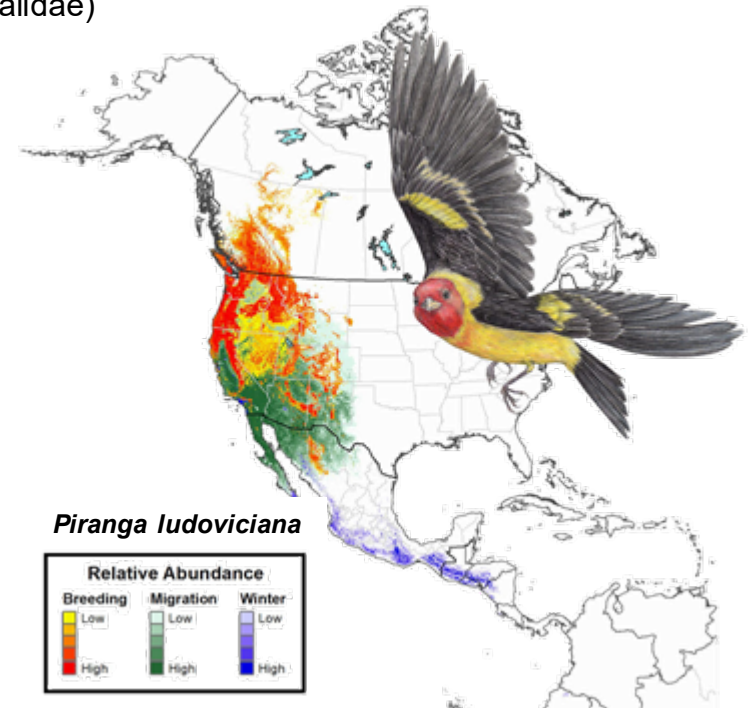
Dos tipos de explicaciones

- **Explicaciones próximas y últimas**

Próxima: distribución y abundancia de una especie es explicada en términos de:

- **Ambiente físico** que tolera
- **Recursos** que demanda
- **Parásitos** y **depredadores** que la atacan
- Explicación próxima es en función de lo que sucede “**aquí y ahora**”

Distribución y abundancia de *Piranga ludoviciana* (Cardinalidae)



Otra pregunta sería: **¿cómo esta especie adquirió esas propiedades que parecen ahora gobernar su vida?**

- Requiere de una explicación evolutiva (**una explicación última**)
 - **Explicación última:** distribución y abundancia de esa especie esta basada en las experiencias ecológicas de sus ancestros

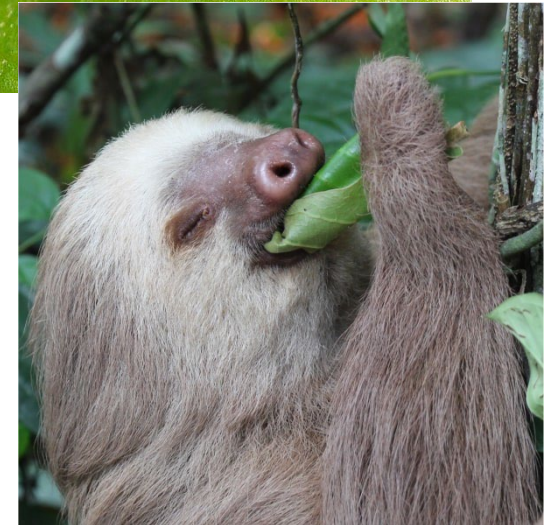


Sistemas y procesos: variación en tiempo y espacio

Todo en la naturaleza que sea medible va a presentar variación

- **Fenómenos ecológicos varían en escala espacial y temporal**
 - Importancia de replicas y repeticiones en los estudios

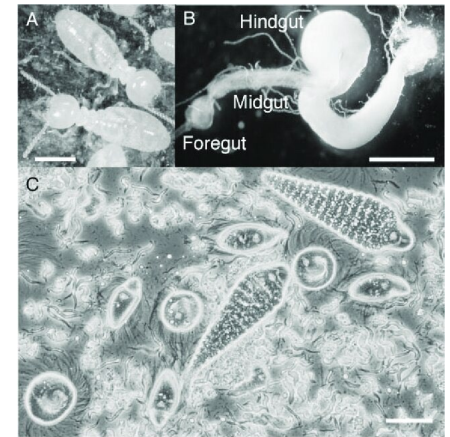
- En la variación hay que tener en cuenta la escala
 - La **escala** es una función del organismo:
 - Pulgones (áfidos) en una hoja
 - Un **folívoro** no le importa el lado de la hoja, ya que se la come completa



Variación espacial

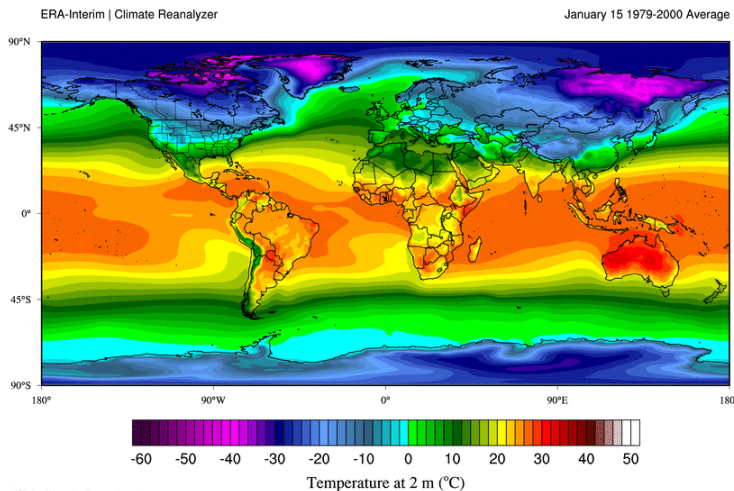
En cualquier ambiente (en cualquier escala) ocurren fenómenos ecológicos

- Intestino de una termita: hábitat para bacterias, protozoarios y otros organismos
 - Comunidad cuya diversidad es comparable a aquella en un bosque tropical lluvioso



Microbiota en intestino de una termita

- Escalas pequeñas (luz en un bosque)
- Escalas grandes (variación latitudinal de la luz solar)



Functional Ecology 1989,
3, 385-397

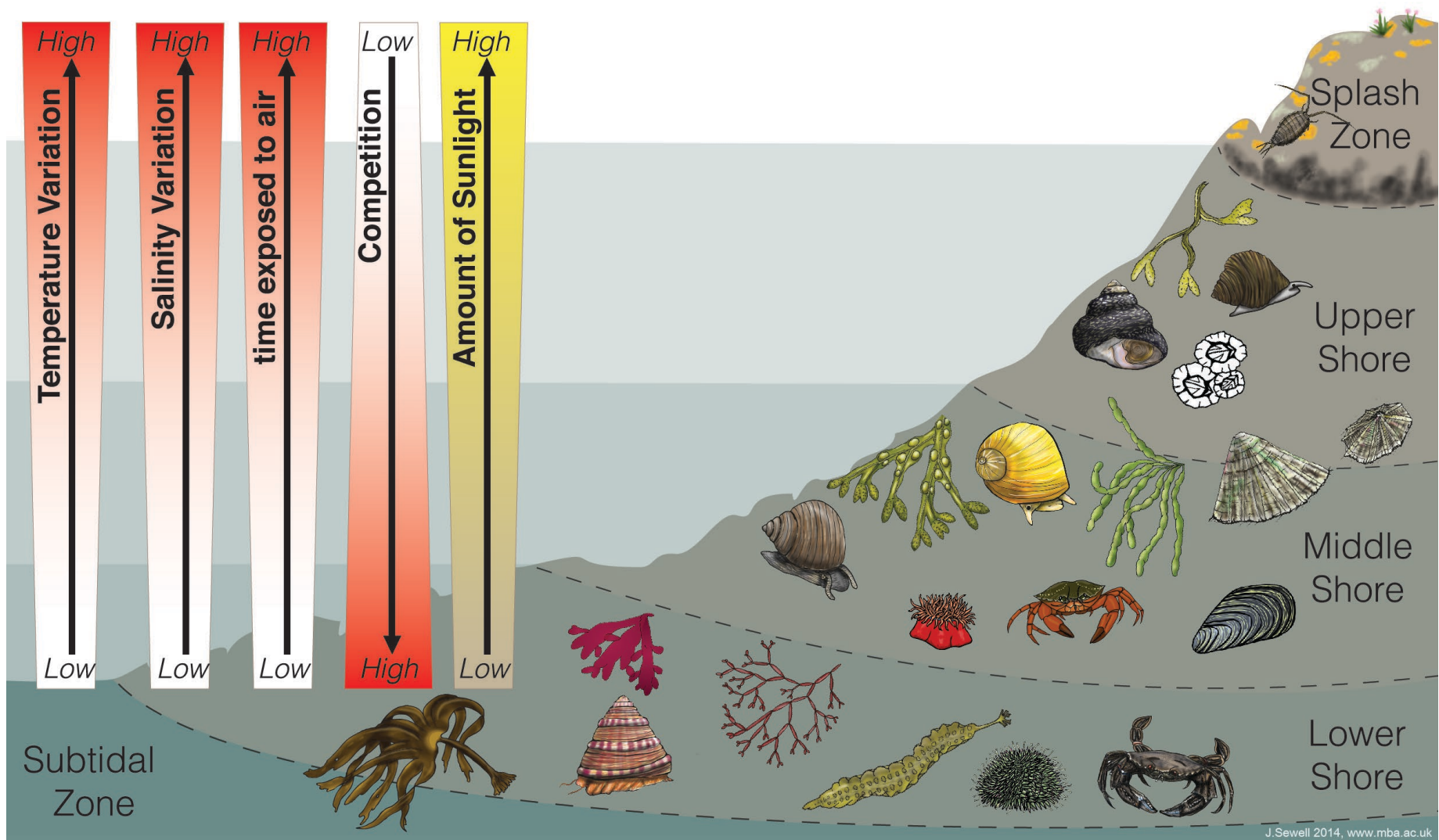
ESSAY REVIEW

Spatial scaling in ecology

J. A. WIENS

Department of Biology and Natural Resource Ecology Laboratory, Colorado State University, Fort Collins, Colorado 80523, USA

Variación espacial de diferentes tipos de organismos marinos en relación a la exposición al aire (y otras variables) y al movimiento de las olas

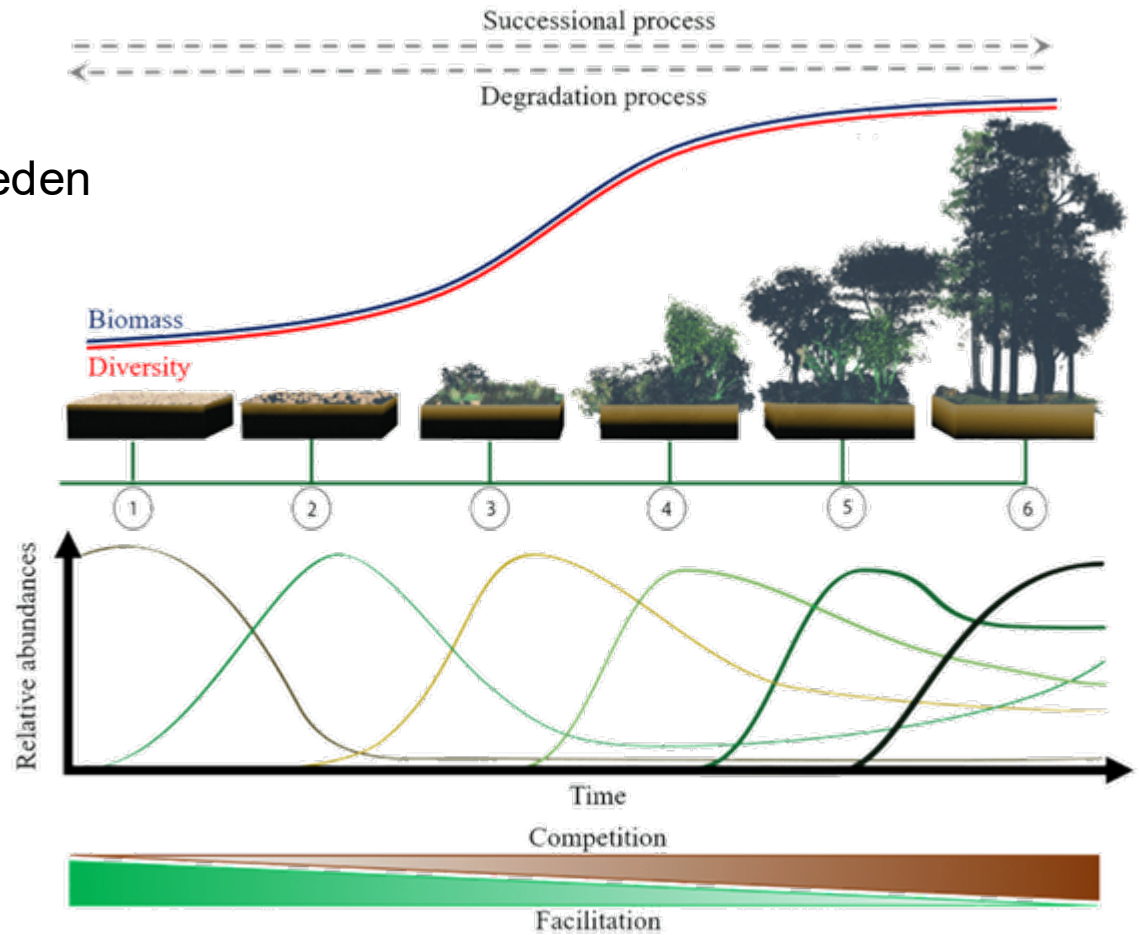


Variación temporal

Las variaciones ecológicas suceden a través del tiempo

Sucesión ecológica:

colonización sucesiva y continua de un sitio por ciertas especies, acompañado de la extinción local de otras

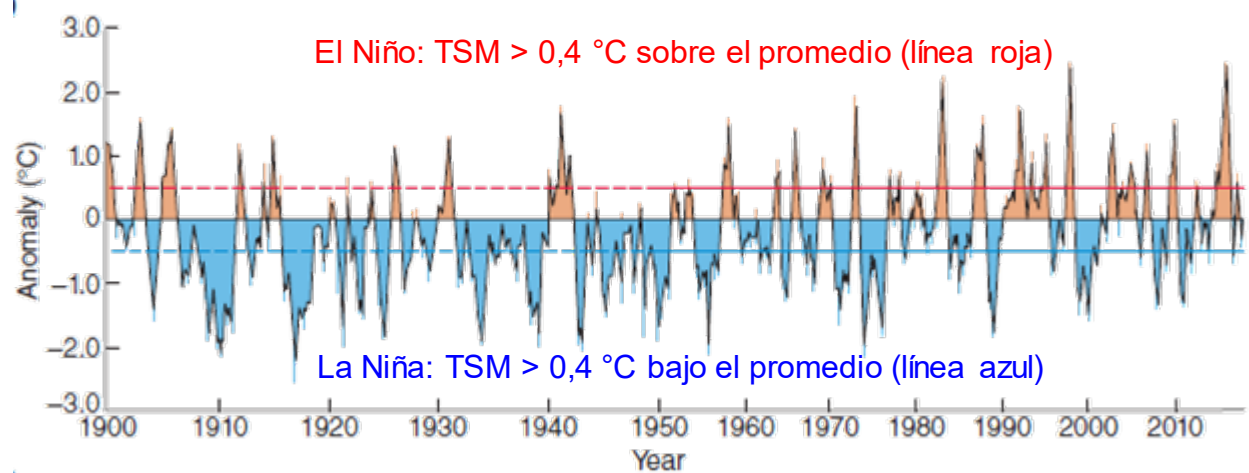


- Sucesión en periodo de **semanas**:
 - Desde la deposición de pedazo de estiércol
- **De años a décadas**:
 - Desde el abandono de un parche de bosque tropical clareado para agricultura temporal (chagras)
- **Por siglos**:
 - Desde el desarrollo de un nuevo bosque sobre un suelo desnudo por la retirada de un glaciar en el Ártico o en las altas montañas

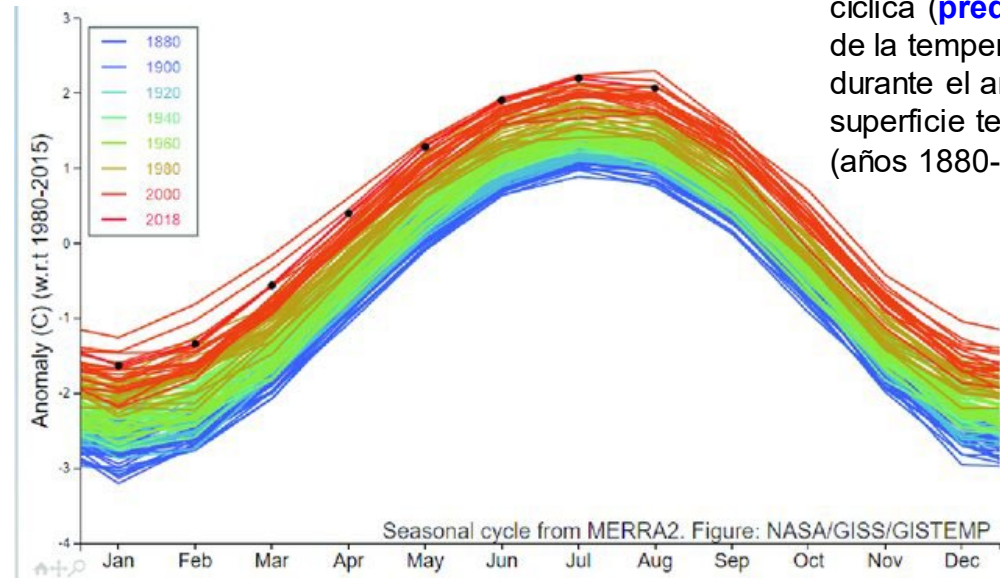
Variaciones temporales irregulares y cíclicas:

Variaciones **irregulares** (impredecibles)

Variación **irregular impredecible** anual (histórica) de las anomalías de la temperatura de la superficie del mar (TSM) en el El Niño-Oscilación del Sur (ENOS) entre 1900-2017



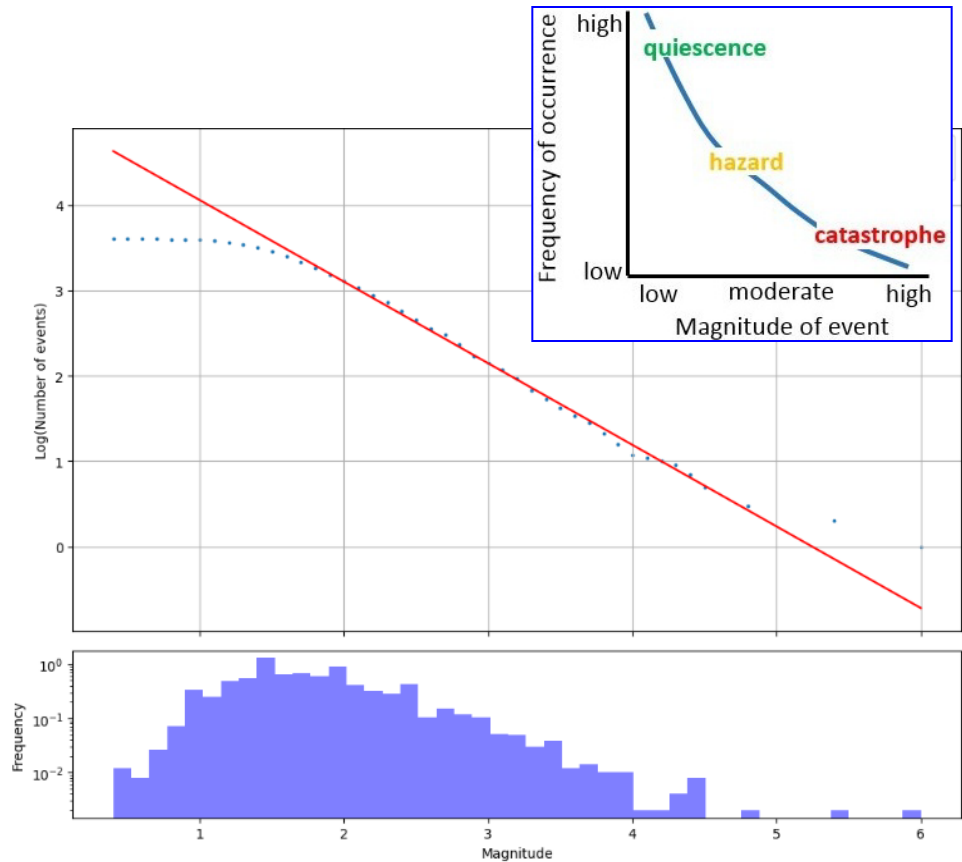
Variaciones **cíclicas** (**predecibles**) (e.g., diaria; estacional)



Variación estacional cíclica (**predecible**) de la temperatura durante el año en la superficie terrestre (años 1880-2018)

“Regla del pulgar” temporal:

- Entre mas extrema la condición, es menos **frecuente** (e.g., comparar los frentes fríos y los huracanes)
- Pero la **frecuencia** y la severidad (magnitud) son términos relativos, que dependen ampliamente del tipo de organismo!



Espacio y tiempo

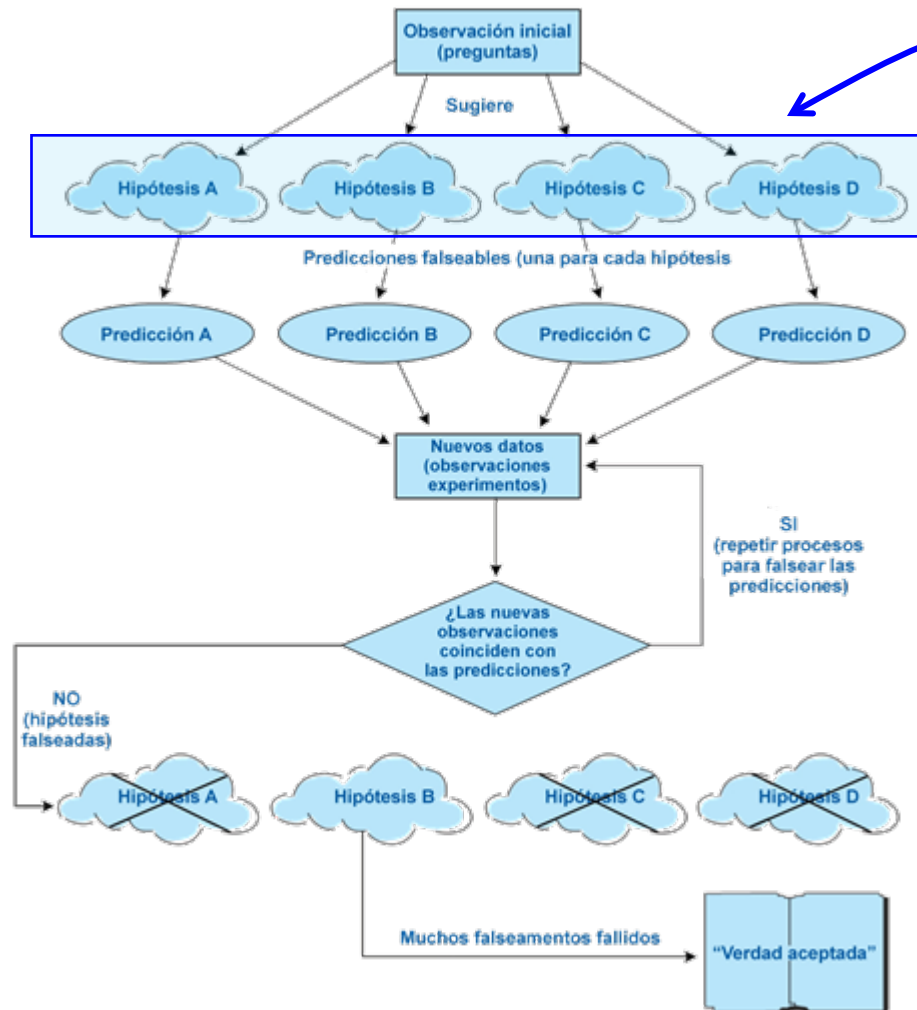
- Cuando los organismos se mueven, experimentan variaciones espaciales y temporales (e.g., migraciones)
- Escalas espacial y temporal están correlacionadas

La ecología es una ciencia aplicada, fundamental y pura

- Experimental
- Colecta sistemática de datos
- Tiene un rigor científico = **método científico**

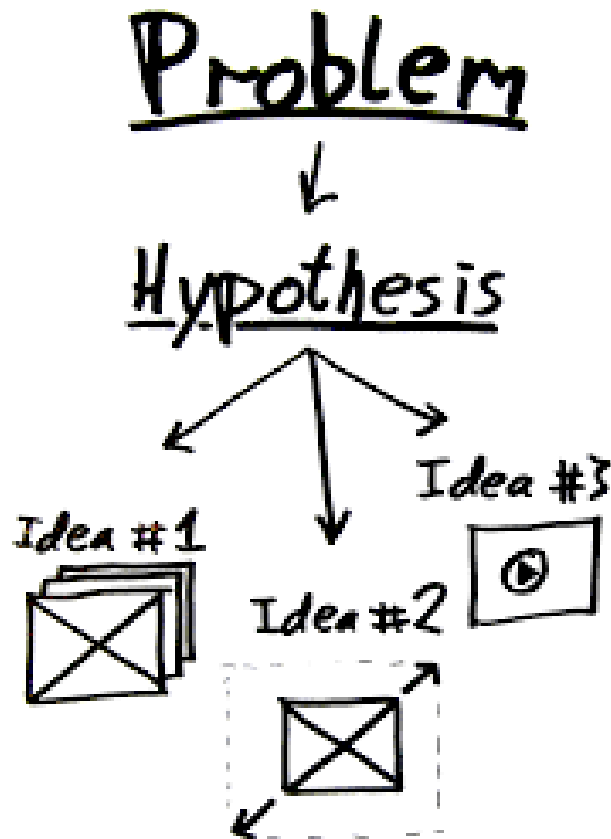
Ecólogos, como otros científicos, emplean el **método científico**

- Método formal que permite **replicar** los estudios bajo las mismas condiciones
- Especificación de metodologías para que sean replicadas



Se examinan distintas **hipótesis**, porque muchas explicaciones son plausibles

¿Qué es una hipótesis?

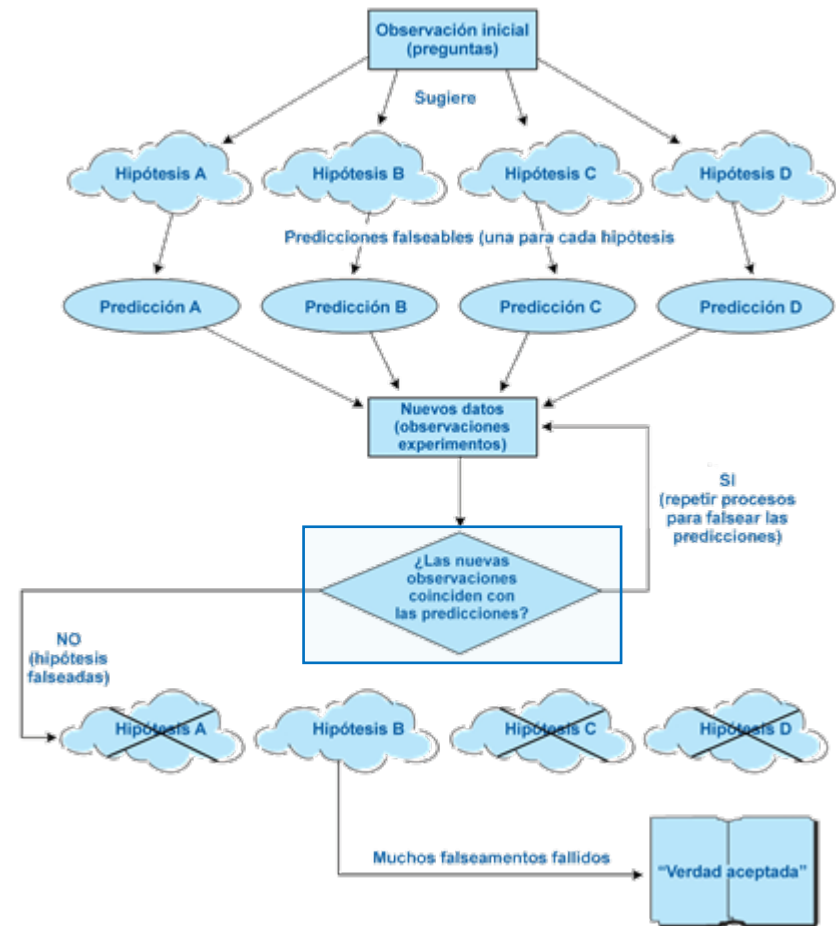


- Una respuesta (**explicación tentativa**) a la pregunta de investigación (fenómeno investigado) propuesta como una proposición de la **relación causa y efecto entre dos variables**
- Una buena hipótesis debe ser...
 - **Concreta**: basada en variables definidas operacionalmente
 - **Comprobable**: debe haber procedimientos disponibles para probarlo
 - **Falseable**: capaz de ser probada incorrecto
 - **Parsimoniosa**: tan simple como sea posible

Observaciones/experimentos examinan predicciones

Hipótesis generan **predicciones examinables (testable)**:

- Si las observaciones concuerdan con la predicción:
 - **Hipótesis fortalecida**: recolectar más observaciones para desarrollar más hipótesis y predicciones para ampliar el alcance del problema que se está abordando
- Si las observaciones fallan en confirmar la predicción:
 - **Hipótesis debilitada**: reconsiderar el modelo conceptual de cómo funciona el sistema y construir una nueva hipótesis



Las mejores evaluaciones de las hipótesis son los **experimentos**:

- Manipulación de variables y observación de sus respuestas
- Mantenimiento de otras variables constantes o controladas

Haciendo ecología

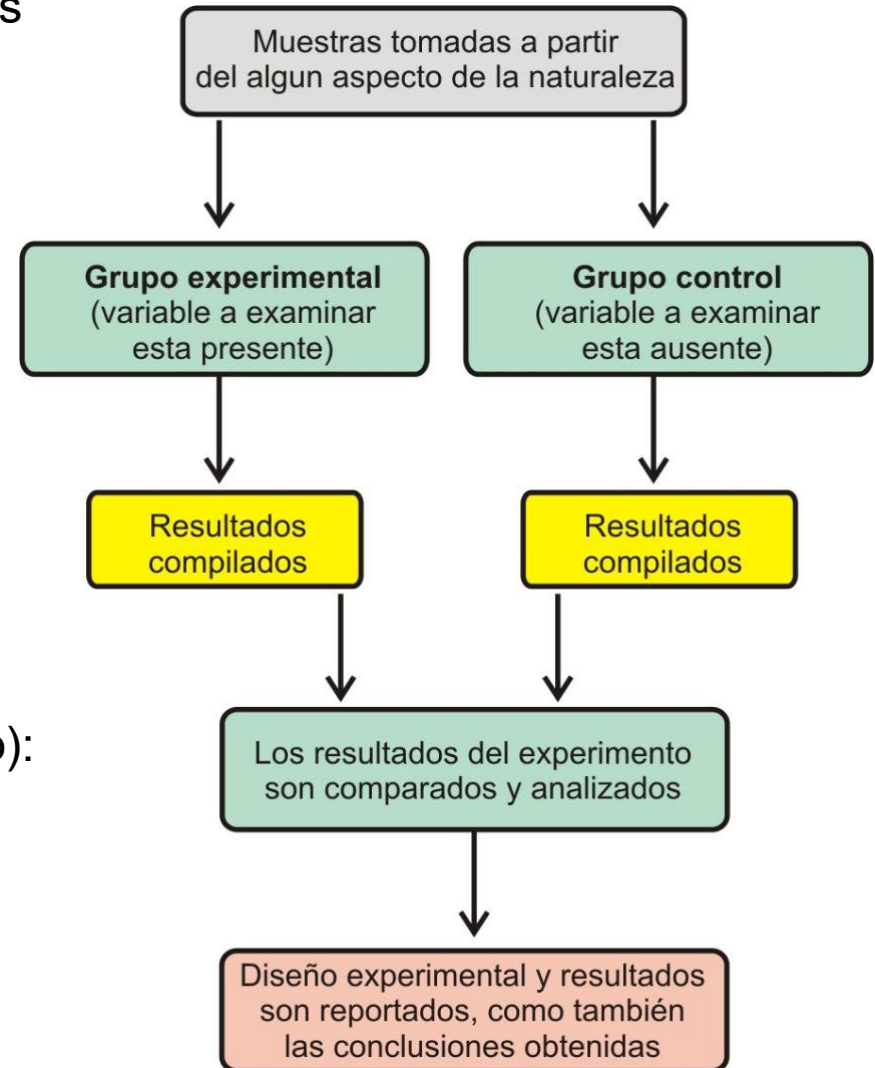
Evidencia ecológica proviene de diferentes fuentes y enfoques: observaciones, experimentos y modelos matemáticos

Observaciones:

- Información registrada en la naturaleza, sin manipulaciones
- Se pueden encontrar patrones

Experimentos (base del método científico):

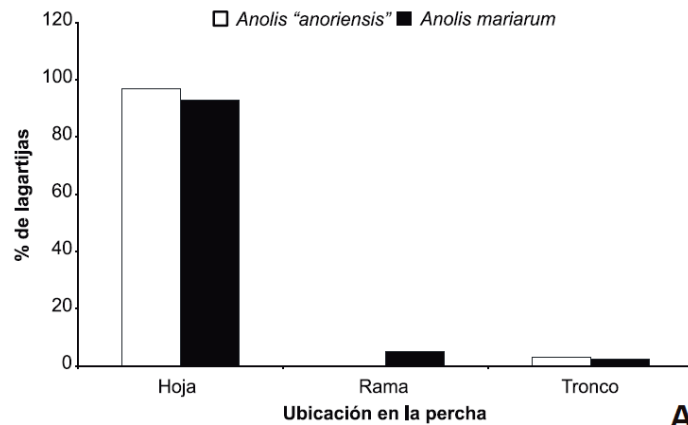
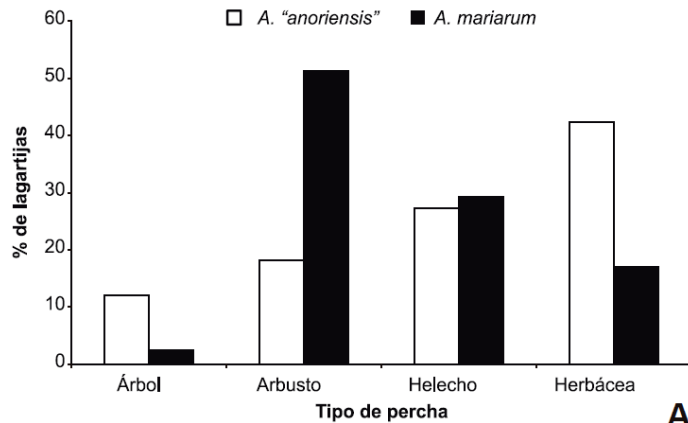
- Cierta manipulación del ambiente
- Características:
 - Grupos **tratamiento** vs. grupos **control**
 - Repetitividad (**replicación** y **repetición**)



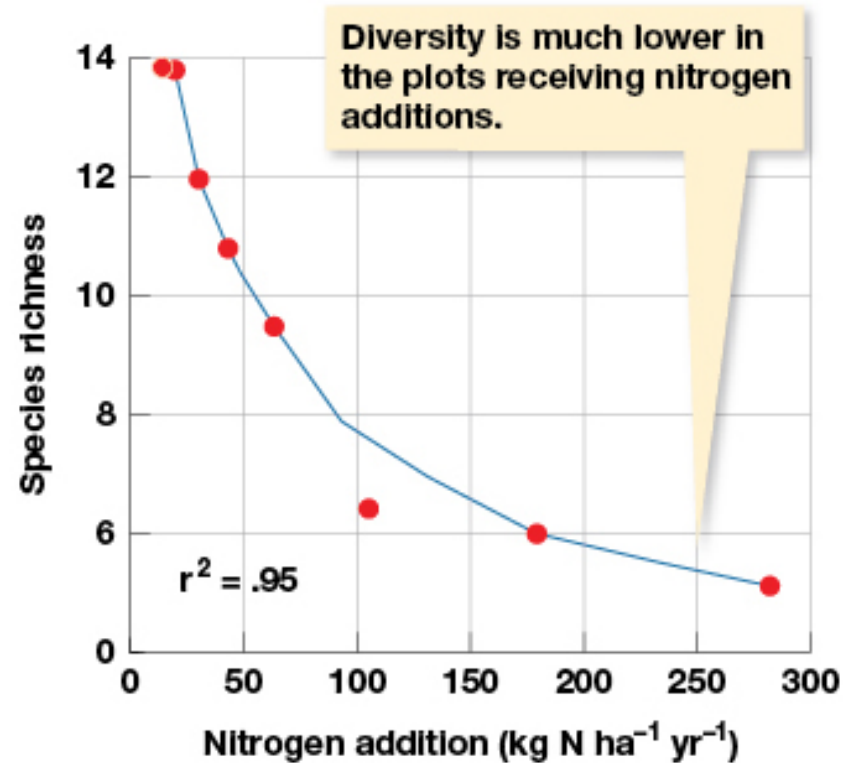
- Estudios ecológicos con observaciones y monitoreo en el ambiente natural

USO NOCTURNO DE PERCHAS EN DOS ESPECIES DE *ANOLIS* (SQUAMATA: POLYCHROTIDAE) EN UN BOSQUE ANDINO DE COLOMBIA

CLAUDIA MOLINA-ZULUAGA¹
PAUL D.A. GUTIÉRREZ-CÁRDENAS^{1,2}



- Experimento de campo manipulativo: enfoque para evaluar una hipótesis



Ambos enfoques, experimentos manipulados y observaciones, son críticos en ecología:

- ecólogos gana confianza en su entendimiento de la naturaleza cuando a través de ambos enfoques se llega a las mismas conclusiones

Tipos de experimentos

Tres herramientas clave en ecología

1. Experimentos de laboratorio
2. Experimentos de campo
3. Experimentos “naturales”

Experimentos fenomenológicos

- Manipulando **A**, se espera respuesta **B**
- **Conclusión:** **A** causa **B**

Experimentos mecanísticos

- Habiendo manipulado **A**, se explica porque la respuesta **B**
- **Conclusión:** **A** causa **B** por un mecanismo en particular



"Five thousand hours, and his vital signs are still strong."



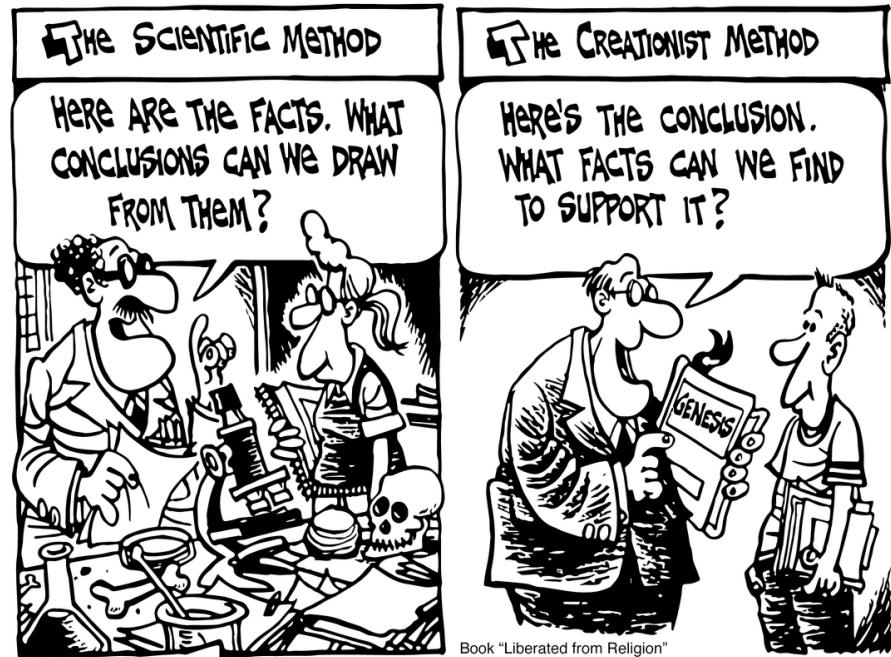
Diamond, J.M. 1983. Ecology: laboratory, field and natural experiments. *Nature* 304: 586-587

Gotelli, N.J. & Graves, G.R. 1996. Null models in ecology. Smithsonian Institution Press, Washington. 368 pp.

Cuerpo cambiante de conocimiento

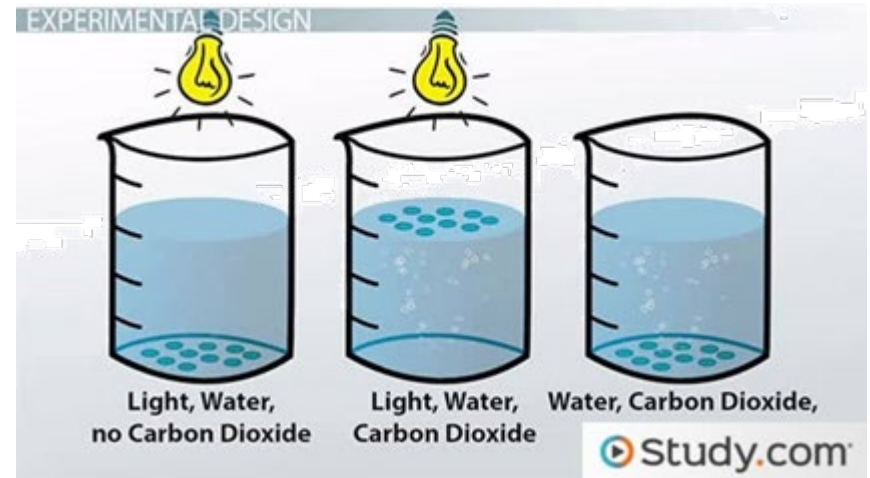
Avance a través de **conclusiones** que **se logran con datos/hechos** (obtenidos de los experimentos)

- Interpretación difícil y costosa
- No hay conclusiones ni generalización
- Decisiones criticadas cuando se toman con estudios no concluyentes



1. Experimentos de laboratorio

- Permiten un alto nivel de control de **variables independientes (variables causales/factor/explicativas)**
 - Probar con mayor rigurosidad las hipótesis **mientras se manipulan las variables de interés**



- Producen datos que son difíciles de recopilar en el campo
 - e.g. estimaciones de parámetros para modelos de crecimiento de la población (excepciones)
- En un entorno simplificado: son "simulaciones" que utilizan organismos reales en lugar de una computadora
- **Debilidad:** realismo biológico sacrificado a cambio de precisión
 - Dificulta aplicar resultados experimentales a comunidades reales

2. Experimentos de campo

- *Sine qua non* ('sin la cual no') se comprendería la naturaleza
 - **Manipulación de variables factor en campo** para medir sus efectos



- **Experimento significativo:**
 - "señal" de manipulación (variable manipulada; controlada) debe ser detectable por encima del "ruido" de fondo de factores incontrolados (variables no controladas)
 - **Importancia de las replicas**
- **Fortaleza:** realismo biológico está presente en el experimento
 - Ha permitido una comprensión detallada de la estructura de una comunidad

• Limitaciones (= debilidades)

a) Tiempo/dinero/otros recursos: afectan replicación y las dimensiones espaciales

- Experimentos de pequeña escala (e.g. parcelas 1x1 m)
- Experimentos a pequeña escala impide generalizar a fenómenos que ocurren a gran escala

b) Imposible manipular un factor, y solo uno, en un experimento de campo

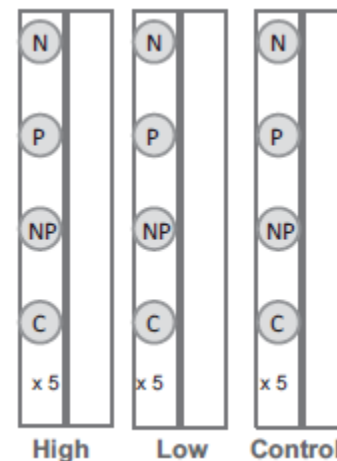
- Difícil establecer controles apropiados

Control of periphyton standing crop in an Atlantic Forest stream: the relative roles of nutrients, grazers and predators

CHRISTINE LOURENÇO-AMORIM, VINICIUS NERES-LIMA, TIMOTHY PETER MOULTON, CRISTIANO YUJI SASADA-SATO, PRISCILA OLIVEIRA-CUNHA AND EUGENIA ZANDONÀ
Departamento de Ecologia, IBRAG, Universidade do Estado do Rio de Janeiro, Rio de Janeiro, RJ, Brazil



Fig. 1 Schematic representation of the experimental set-up with the three replicates of control, low-intensity, and high-intensity electric enclosures. Nutrient-diffusing substrata were located within each enclosure. Each nutrient treatment (N, NP, P and C) within the electric enclosures had five replicates.



c) **Limitados** número de tratamientos para revelar interacciones a nivel comunitario puede ser prohibitivo.

- e.g., mínimo de cinco combinaciones de tratamiento replicadas para controlar los efectos intraespecíficos en un experimento de competencia de dos especies
- Si hay interacciones estructuradas por edad o tamaño entre especies: **número de combinaciones y replicas aumentará** varias veces

d) Mayoría de experimentos de campo: utilización de organismos pequeños / vida corta

- Potencialmente poca relevancia para la ecología de los organismos de vida larga

Debido a estas limitaciones (individuales o en conjunto)...

Hay preguntas en ecología (e.g. comunidades) que no se podrán nunca responder con experimento de campo

- e.g. origen de los gradientes latitudinales en la diversidad de especies



**Se necesita
otro enfoque**

Algunos enfoques para problemas difíciles

Mesocosmos

- Replican características esenciales del sistema en instalaciones de campo *in situ* o *ex situ* (laboratorio)
- Mezclas de especies, en diseños de diferentes niveles de interacción biótica y abiótica.
- Son encierros de volúmenes de agua (mesocosmos pelágicos) o áreas del fondo del estanque o del mar (mesocosmos bentónicos) mediante barreras físicas
- Impermeables (plástico) o permeables (mallas; paso de químicos / permisible-exclusión de organismos dependiendo del ojo de la malla)
- Los mesocosmos instalados en “laboratorio” llenando tanques con agua
- Permite manipulación de condiciones ambientales (sombra, adición de sustancias químicas; adición/remoción de especies; acceso a depredadores vágiles)



Ejemplos

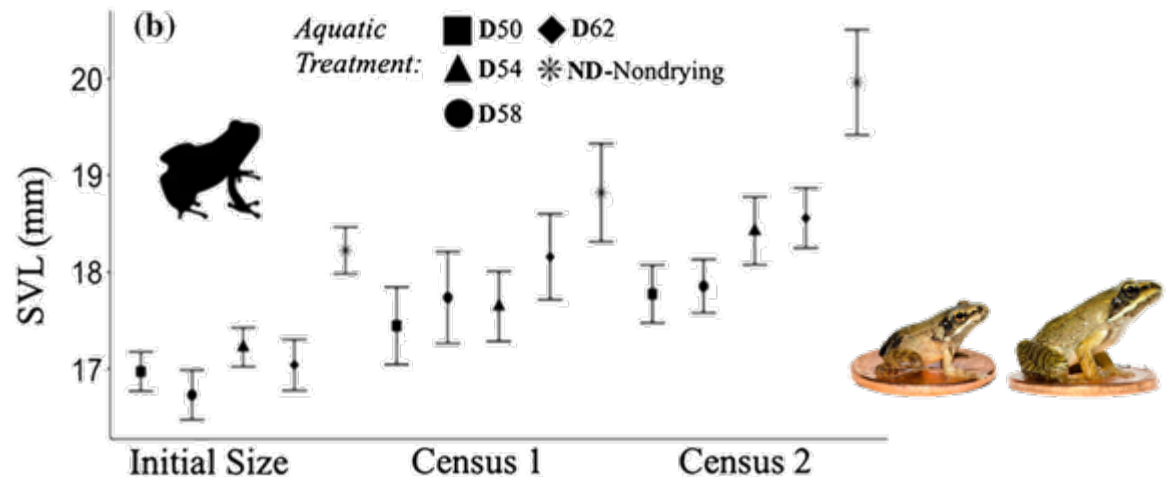
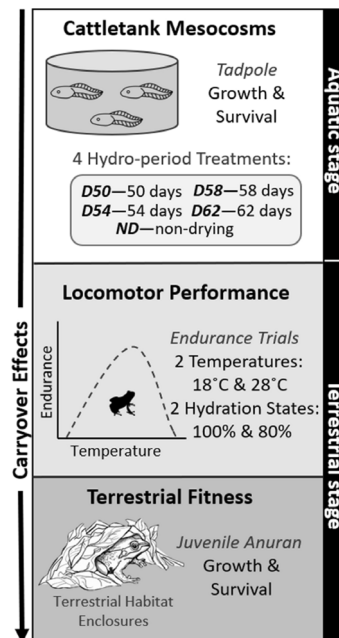
The effects of pesticides, pH, and predatory stress on amphibians under mesocosm conditions

Effects of intra- and interspecific interactions on species responses to environmental change

Oecologia (2021) 195:1071–1081

Complex hydroperiod induced carryover responses for survival, growth, and endurance of a pond-breeding amphibian

Cassandra M. Thompson¹  · Viorel D. Popescu^{1,2,3}

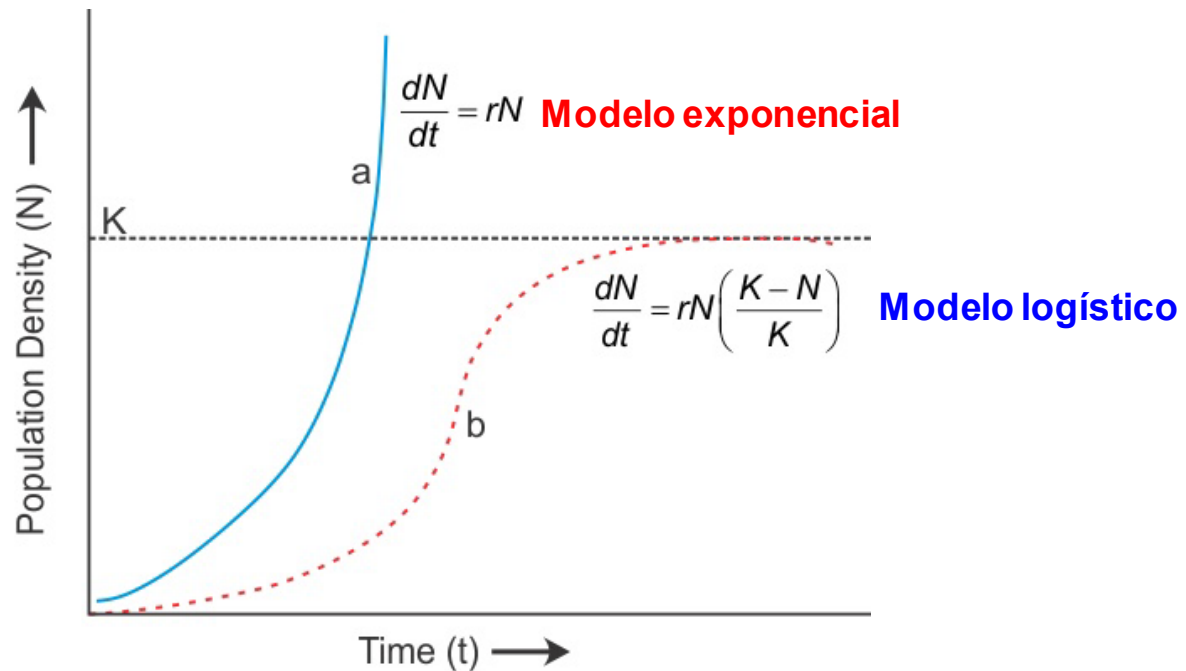


- Tasas de supervivencia similares entre tratamientos
- Ranas pequeñas no saltan tan largo
 - No viajan tan lejos ni tan rápido como sus contrapartes de tamaño mayor

Modelos matemáticos ecológicos (o gráficos): herramientas poderosas:

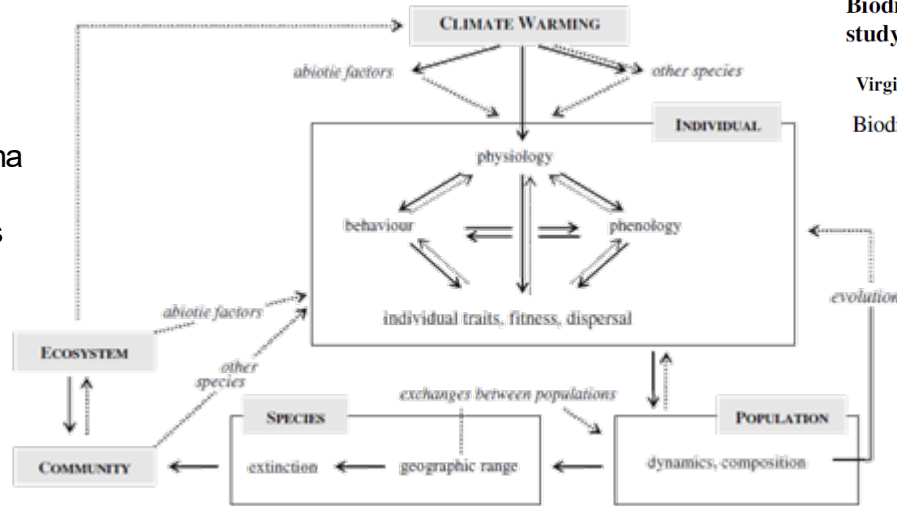
- Simulaciones matemáticas simples/complejas de sistemas para hacer predicciones
- Capturan algún componente de las interacciones ecológicas, y la función y la estructura
- Explicación afirmativa de lo que sucede en la naturaleza
- Retrato del sistema en un set de ecuaciones o graficas
- Una hipótesis con predicciones que pueden ser examinadas

Modelos de crecimiento poblacional



Utilidad de modelos y experimentos para entender procesos ecológicos y evolutivos

Esquema del marco general sobre la cadena de efectos del cambio climático considerados para alguna especie



Biodiversity monitoring: some proposals to adequately study species' responses to climate change

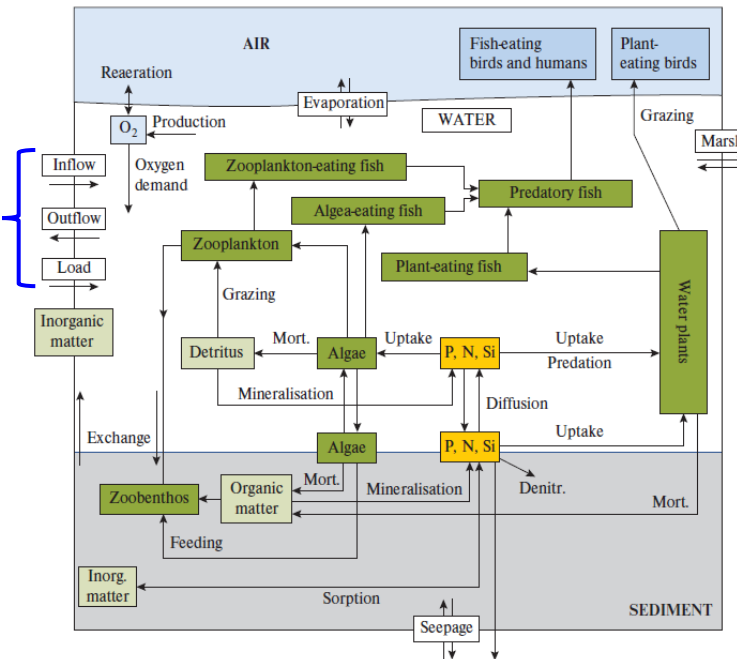
Virginie Lepetz · Manuel Massot · Dirk S. Schmelzer · Jean Clobert

Biodivers Conserv (2009) 18:3185–3203

- *Flechas continuas:* efectos directos
- *Flechas punteadas:* efectos indirectos y de retroalimentación

Modelo conceptual (modificado) de un ecosistema lacustre basado en procesos que se creó para predecir la proliferación de algas en diferentes condiciones ambientales

Las flechas indican movimiento de energía o materia



PCLake+: A process-based ecological model to assess the trophic state of stratified and non-stratified freshwater lakes worldwide

Annette B.G. Janssen^{a,b,*}, Sven Teurlincx^b, Arthur H.W. Beusen^{c,d}, Mark A.J. Huijbregts^e, Jasmijn Rost^d, Aafke M. Schipper^{d,e}, Laura M.S. Seelen^{b,f}, Wolf M. Mooij^{b,f}, Jan H. Janse^{b,d}

3. Experimentos “naturales” (Cody 1974)

- Supera limitaciones de experimentos de campo y de laboratorio
 - No es un verdadero experimento porque **no se manipulan variables**
- Comparación de dos o más grupos que se cree difieren principalmente en el factor de interés
 - e.g., **Evaluar** el efecto de los depredadores sobre la abundancia de presas: **comparar** la distribución de presas en islas con y sin depredadores
- **Debilidad:** el problema no es el descubrimiento de patrones, sino la inferencia del mecanismo
 - La abundancia de depredadores y presas puede depender del nivel de una tercera variable no medida, como la frecuencia de perturbación
 - Aun si las variables de confusión se controlan estadísticamente, la dirección de causa y efecto puede no ser obvia
 - ¿Los depredadores controlan la estructura de la comunidad de presas o los conjuntos de presas dictan la estructura de la comunidad de depredadores?

Un experimento natural plantearía preguntas tales como: **¿qué conjuntos de depredadores y presas existirían en ausencia de interacciones tróficas?**

¿Cómo abordar (resolver/evaluar) esta pregunta?



NULL MODELS
IN ECOLOGY

Evaluar preguntas en ecología de comunidades:

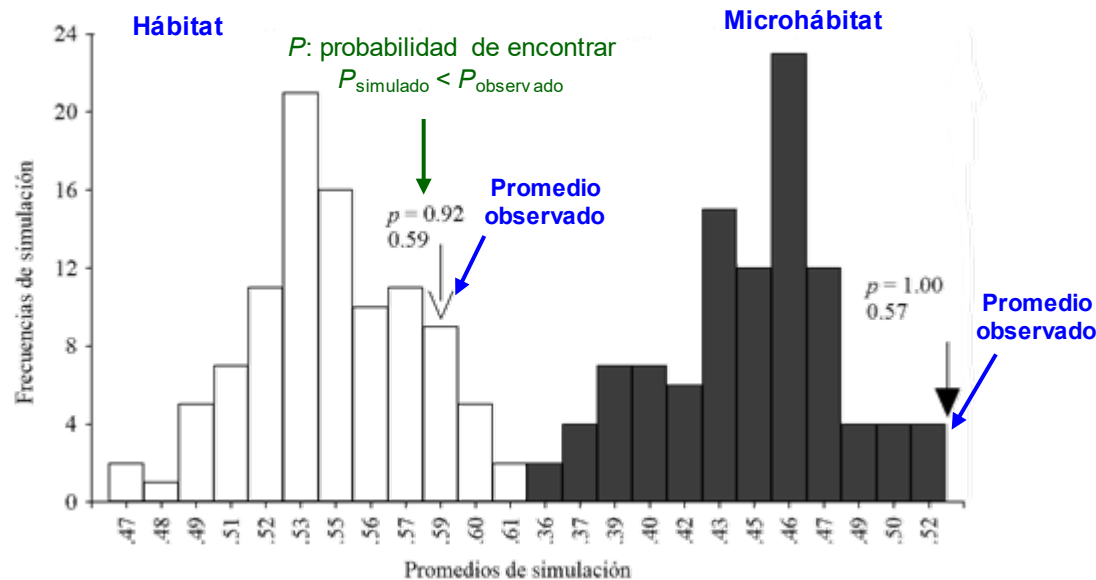
- ¿Cómo las especies particionan (se dividen) los recursos?
- ¿Qué controla la diversidad de especies y cómo medirla?
- ¿Cómo están organizadas las comunidades en diferentes niveles tróficos?

- **Herramientas de simulación estadística bajo modelos diseñados (algoritmos):**
- Generar patrones a partir de aleatorización de datos ecológicos originales, excluyendo un mecanismo ecológico particular (e.g., competencia; depredación)
 - Algunos datos se mantienen constantes y otros pueden variar estocásticamente para crear nuevos patrones de ensamble (depende del algoritmo utilizado)
- **Modelo nulo actúa como “hipótesis de control”:** Si los datos reales no difieren significativamente de lo que predice el modelo nulo, se concluye que el mecanismo biológico sospechado no tiene un efecto dominante

¿Cómo funciona?

Genera **pseudocomunidades** (a partir de la matriz de datos reales) que se espera ocurran en ausencia de un mecanismo particular

- Patrón resultado en las **pseudocomunidades** (probabilidad esperada) se compara estadísticamente con el patrón observado en la **comunidad real** (probabilidad observada)
- Desviaciones del modelo nulo se comparan con las predicciones de la teoría ecológica



- **No existe una estructura en el ensamble** [Gutiérrez, P. (2005, tesis): Diversidad y segregación de nichos en anfibios de montaña en la Reserva La Forzosa (Anorí, Antioquia)]