

Unidad 1

Introducción a la ecología

Tema 1

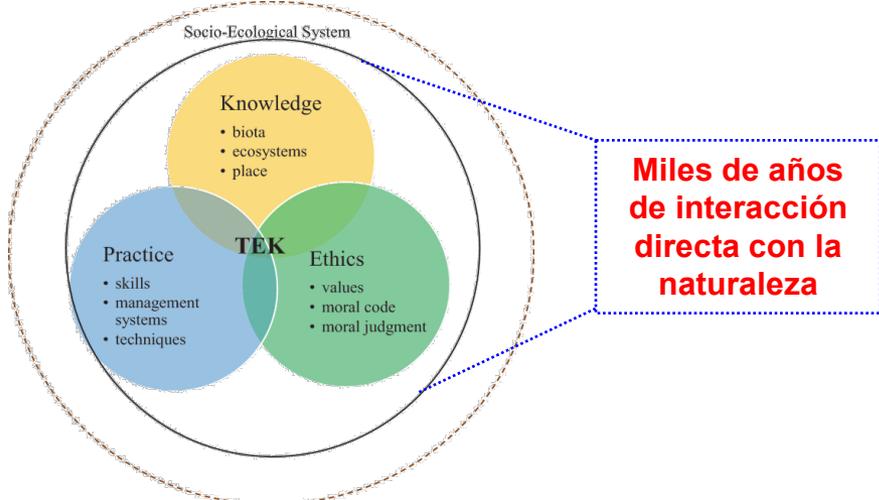
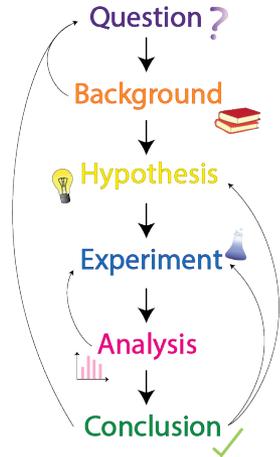
La ecología como ciencia

¿Qué es Ecología?

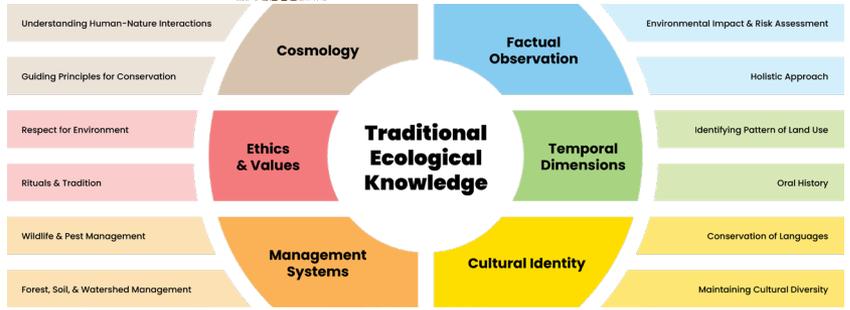
Ecología: es una ciencia



- Requiere conocimientos científicos (**conocimientos ecológicos científicos - SEK**)
- Pero...
 - También:
 - Conocimientos ecológicos tradicionales (TEK)
 - Datos de historia natural

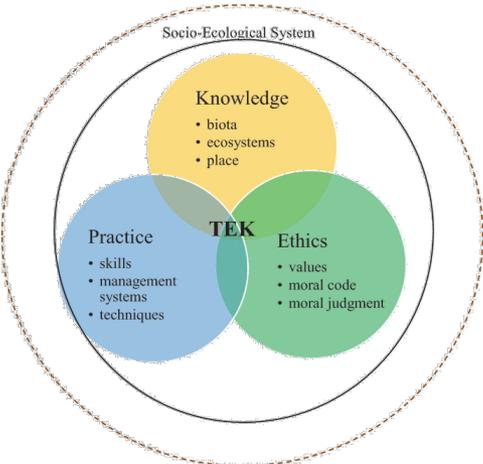


Miles de años de interacción directa con la naturaleza

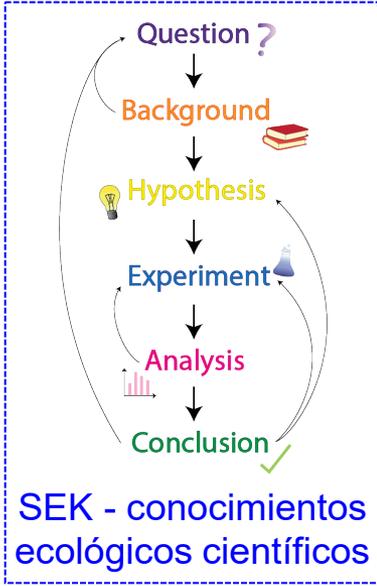


Estudio y comprensión de la ecología

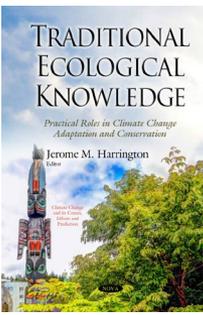
Distintas formas de ver la naturaleza



TEK -conocimientos ecológicos tradicionales



SEK - conocimientos ecológicos científicos



Otros enfoques de la ecología:

- Ecofisiología
- Ecología evolutiva
- Ecología comportamental



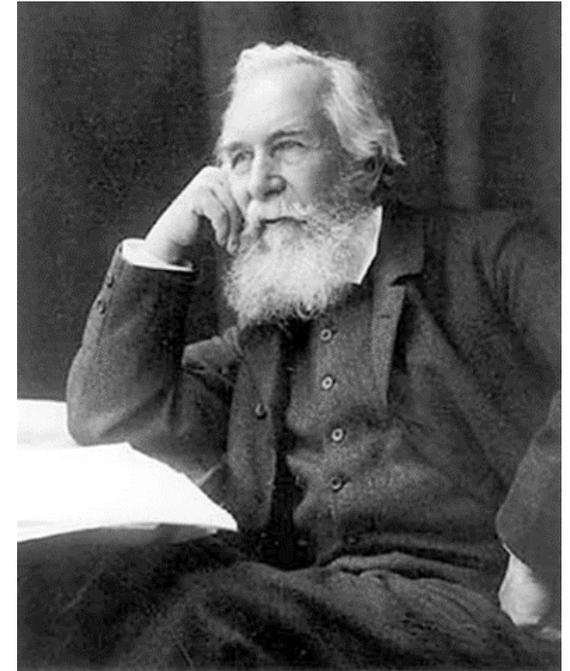
SEK: Conjunto acumulativo de conocimientos y prácticas

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

Definición del concepto Ecología

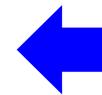
1866*: Ernst Haeckel (Alemania)

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



En otras palabras...:

“**Estudio científico de las interacciones entre los organismos y con su ambiente (= hogar)**”



Definición más común

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

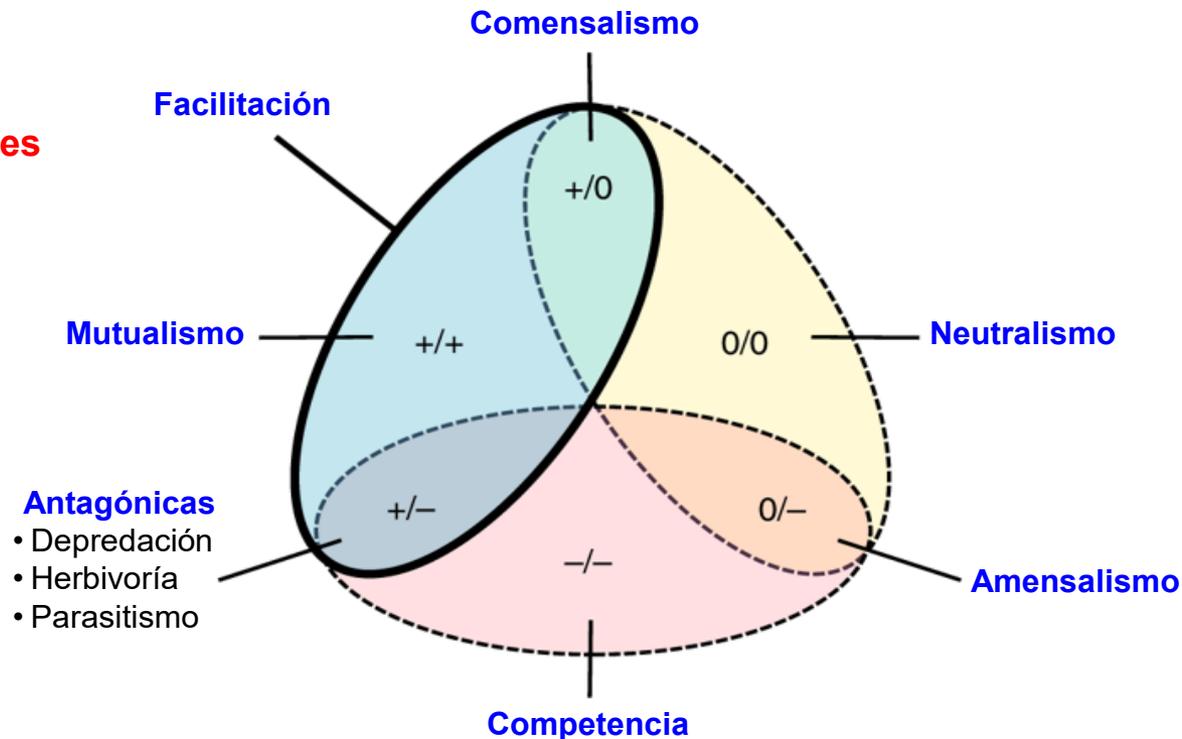
Estudio científico de las interacciones entre organismos y su ambiente



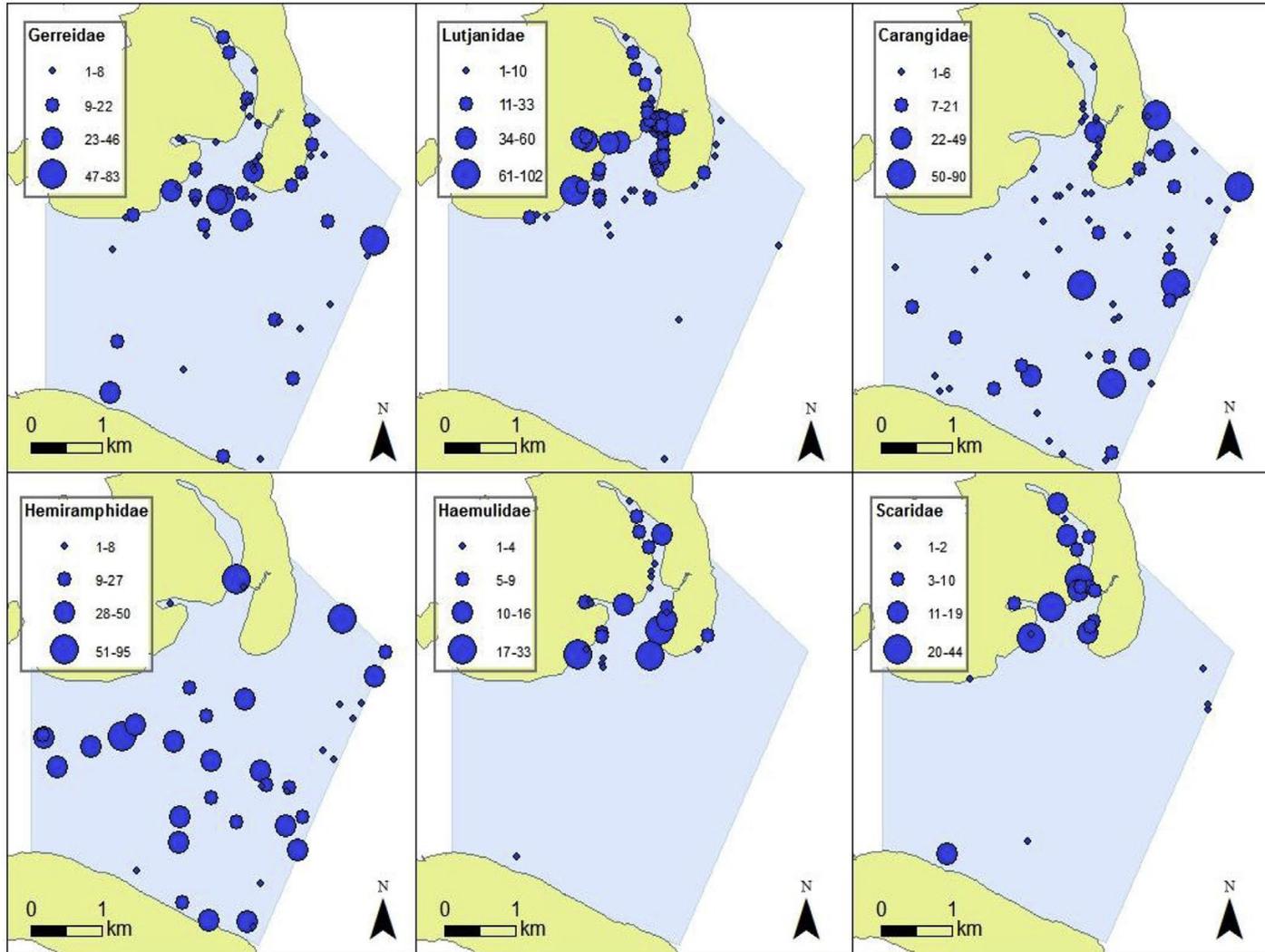
Las interacciones entre los organismos y con los ambientes físico y biológico

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

Tipos de interacciones entre organismos



Ecología (otra común): estudio científico de la distribución y la abundancia de los organismos (**1961***: Herbert G. Andrewartha - Australia)



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



Anaximandro (610–546 a.C)

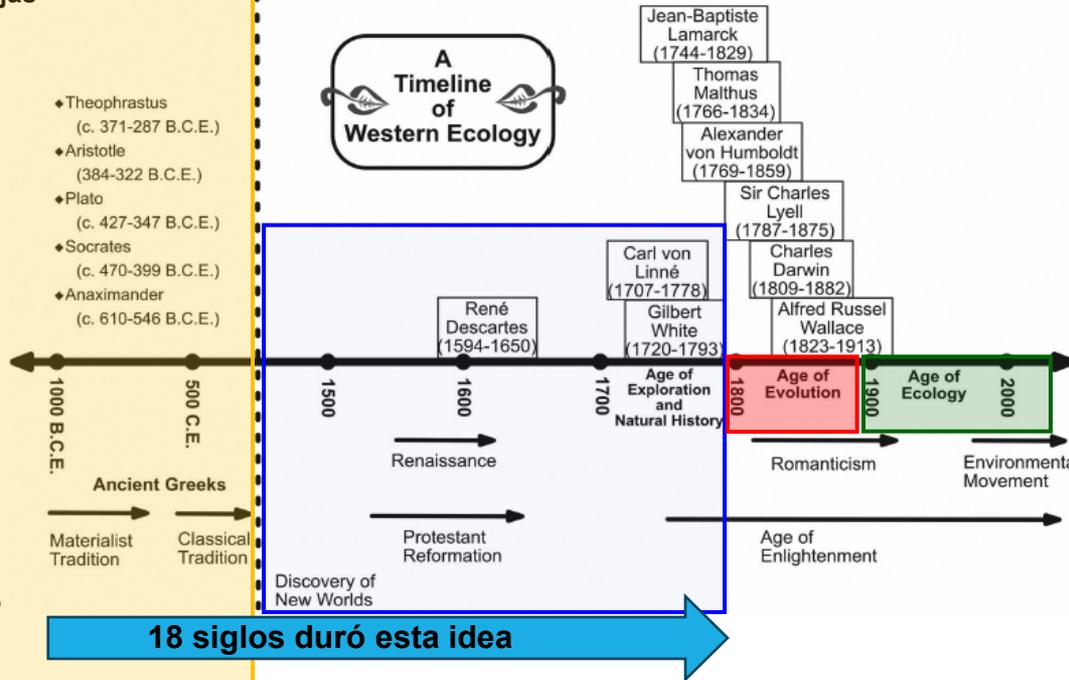
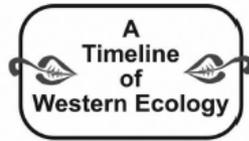
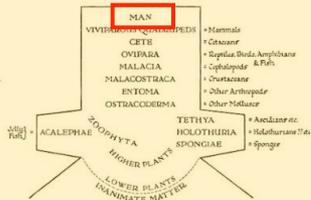
- **Vida surge en el agua;**
- **Las formas más simples precedieron a las complejas**



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)**

- Theophrastus (c. 371-287 B.C.E.)
- Aristotle (384-322 B.C.E.)
- Plato (c. 427-347 B.C.E.)
- Sócrates (c. 470-399 B.C.E.)
- Anaximander (c. 610-546 B.C.E.)



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**



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)

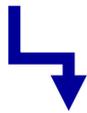
“Ciencia principalmente relacionada con lo que puede ser llamado la sociología y la economía de los animales en vez de la estructura y otras adaptaciones que ellos poseen”

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



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 hay la palabra “**ambiente**” (ambiente: todos los factores abióticos y bióticos que influyen a los organismos)

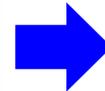


- “**Interacciones**”: organismos con todos los factores abióticos y bióticos

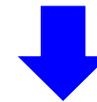


- Palabras “**distribución**” y “**abundancia**”

¿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

Preguntas y objetivos en ecología

Dos clases de problemas en ecología

- 1) Aquellos que se han intentado resolver, pero donde las soluciones han permanecido esquivas
- 2) Problemas que se han detectado como potencialmente enormes, pero no examinados



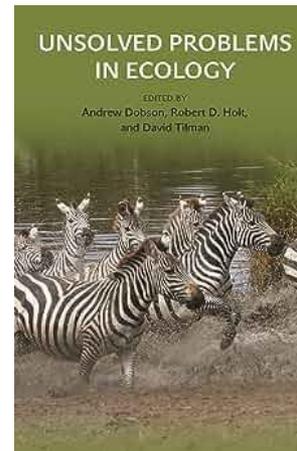
Journal of Ecology 2013, 101, 58–67

doi: 10.1111/1365-2745.12025

FORUM

**Identification of 100 fundamental ecological questions
Sutherland et al. 2013**

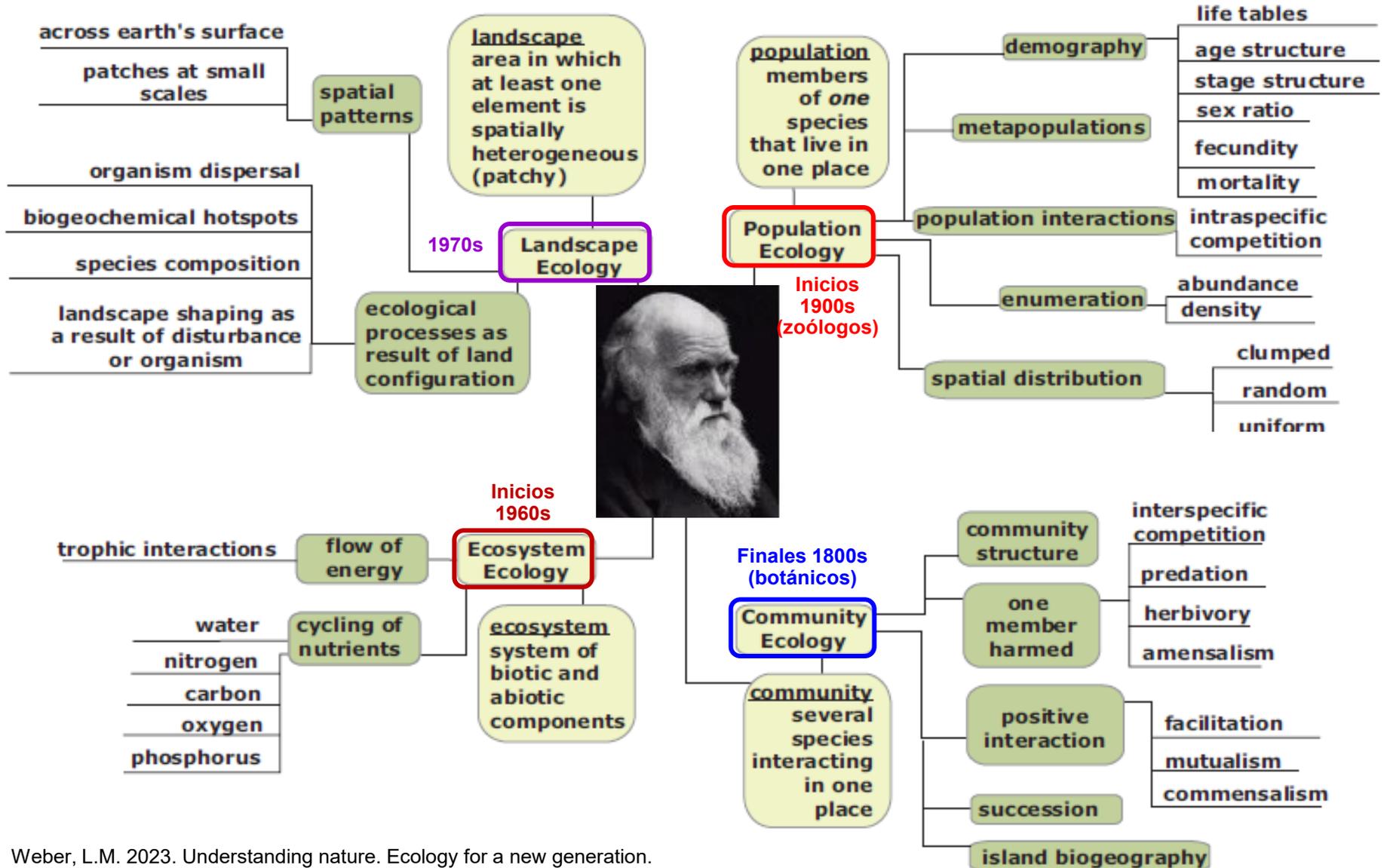
- ✓ Reflejo del estado de la ecología hoy
 - Se crea una agenda para futuras investigaciones que mejorarían la comprensión de la ecología
 - Relevante para la conservación de la biodiversidad y la función del ecosistema



Dobson, A., Holt, R.D. & Tilman, D. 2020. Princeton University Press. Princeton, New Jersey. 393 pp

- ✓ Reflexión más discursiva sobre cuestiones abiertas e importantes en forma de ensayos
 - Visión más amplia de posibles paisajes intelectuales futuros

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



Explicación, descripción, predicción y control

- Estudiar ecología requiere **explicar** e **comprender**

Explicar: búsqueda del conocimiento (~ tradición científica)

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

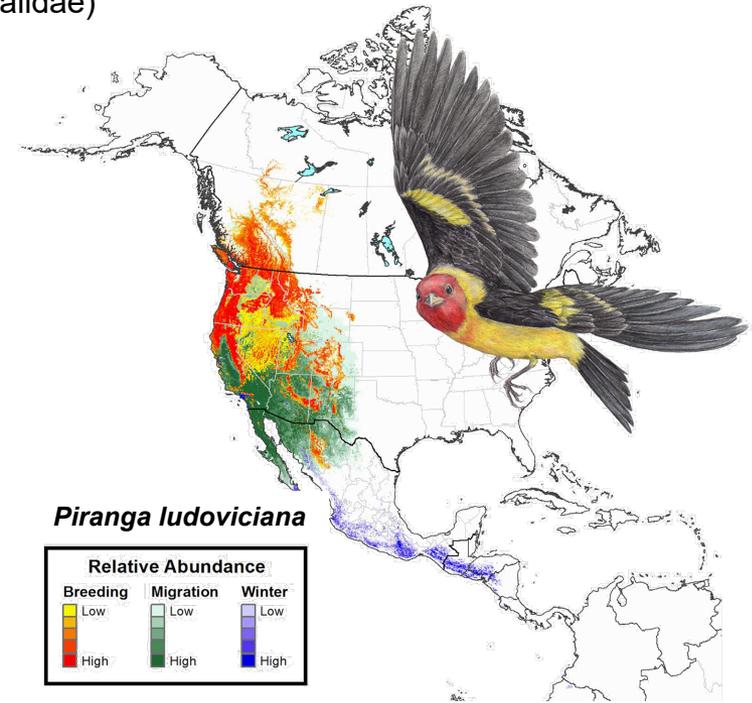
Dos tipos de explicaciones

- **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



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)



- En tales circunstancias hay que tener **control** de algunas de ellas
- “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

Escalas

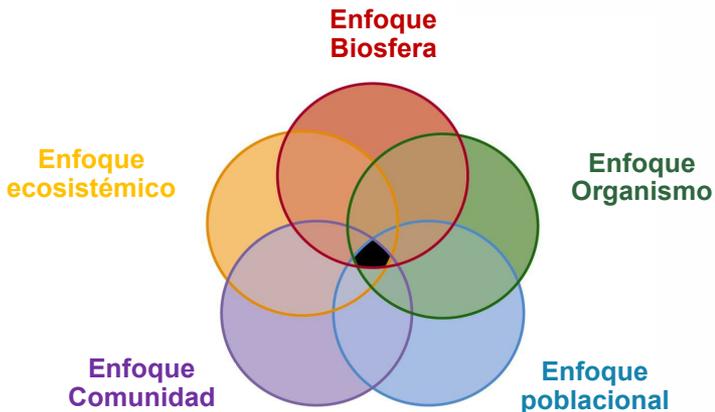
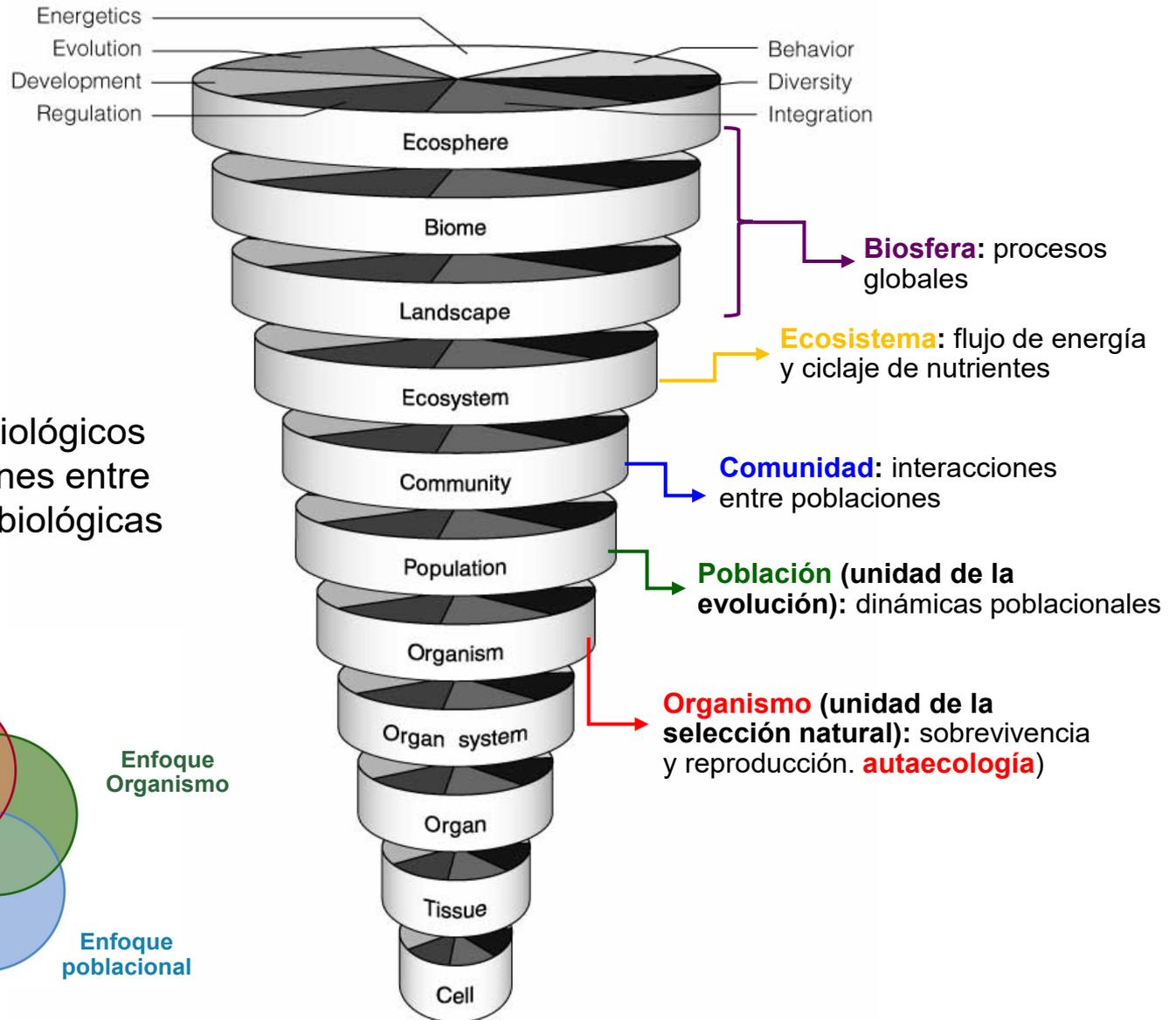
Fenómenos ecológicos suceden en una variedad de escalas

Tres tipos

1. Biológicas
2. Temporales
3. Espaciales

Biológicas

Sistemas (= escalas) biológicas (jerarquía) e interacciones entre tópicos en las escalas biológicas



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 de las especies
- 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, **se necesita conocer el nivel de organización inmediatamente inferior**

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

Sistemas y procesos: variación en tiempo y espacio

Todo en la naturaleza que sea medible va a presentar variación

- Variación es espacial y temporal
 - **Importancia de replicas y repeticiones en los estudios**

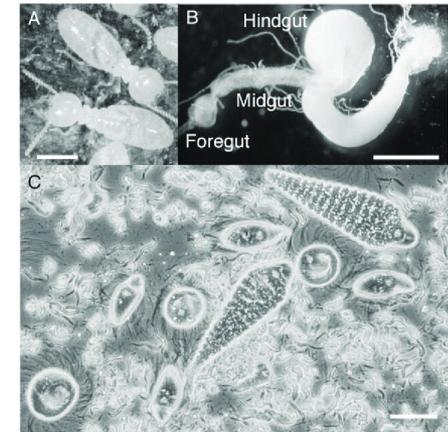
- **En la variación hay que tener en cuenta la escala**
 - La **escala** es una función del organismo:
 - Pulgones (áfidos) en una hoja
 - Un **folívoro** no le importa el lado de la hoja, ya que se la come completa



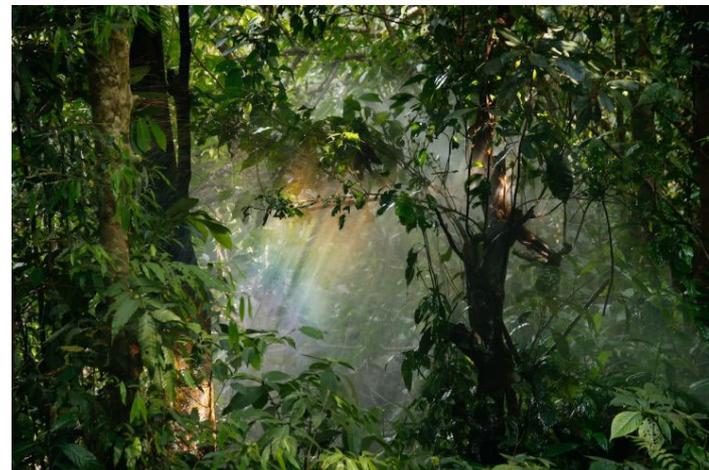
Variación espacial

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



Microbiota en intestino de una termita



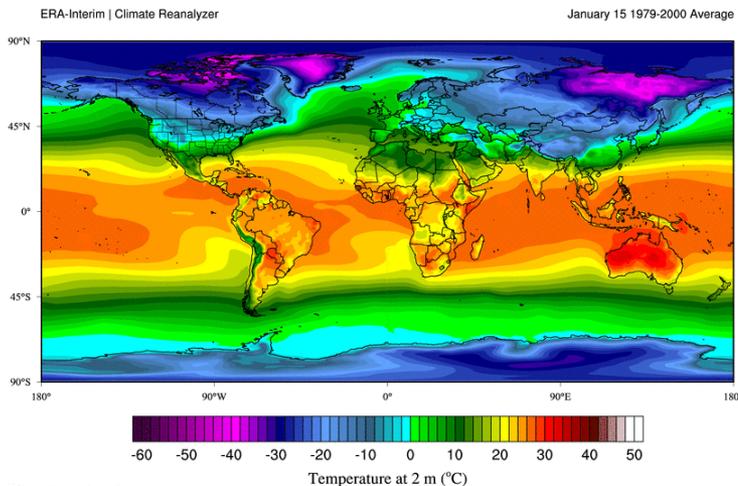
Functional Ecology 1989, 3, 385-397

ESSAY REVIEW

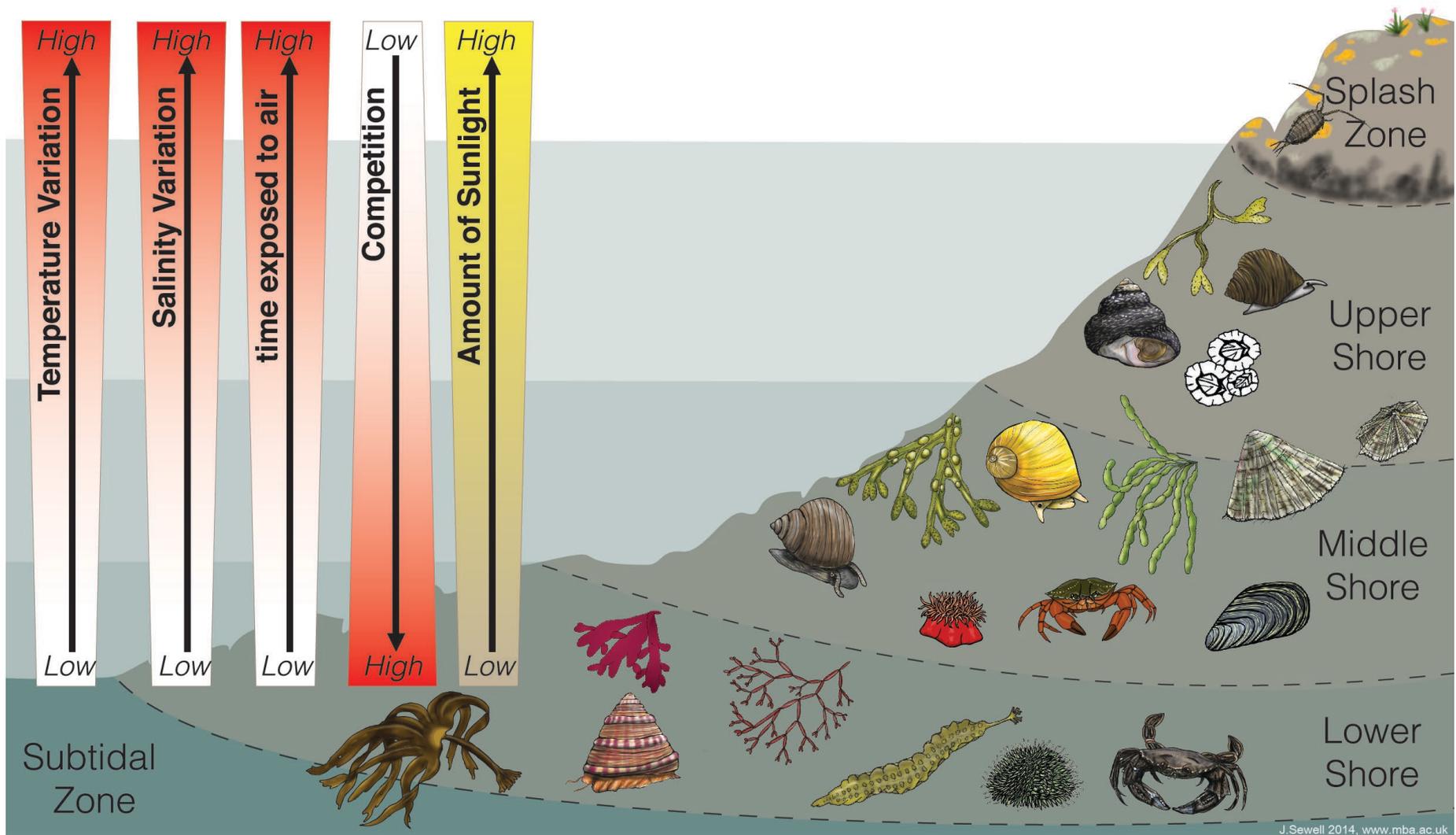
Spatial scaling in ecology

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

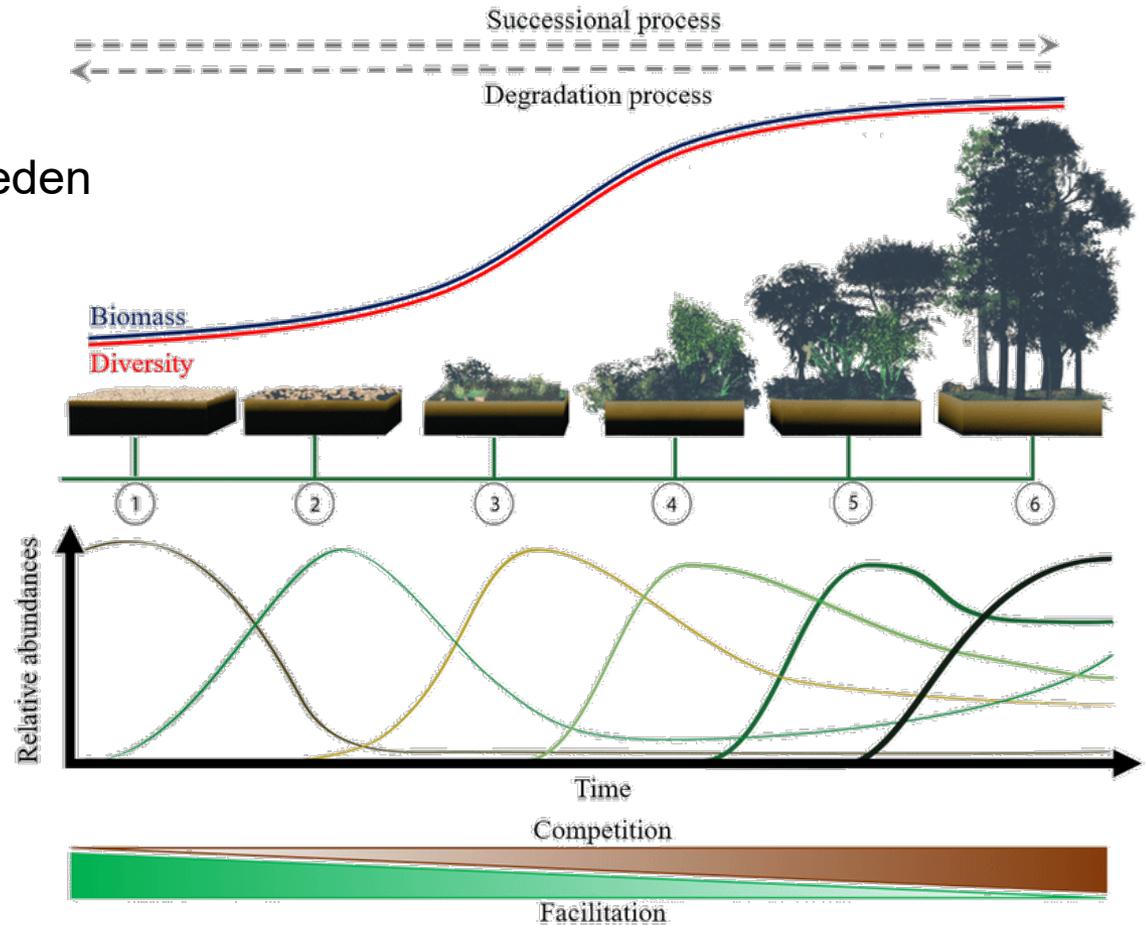


Variación temporal

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

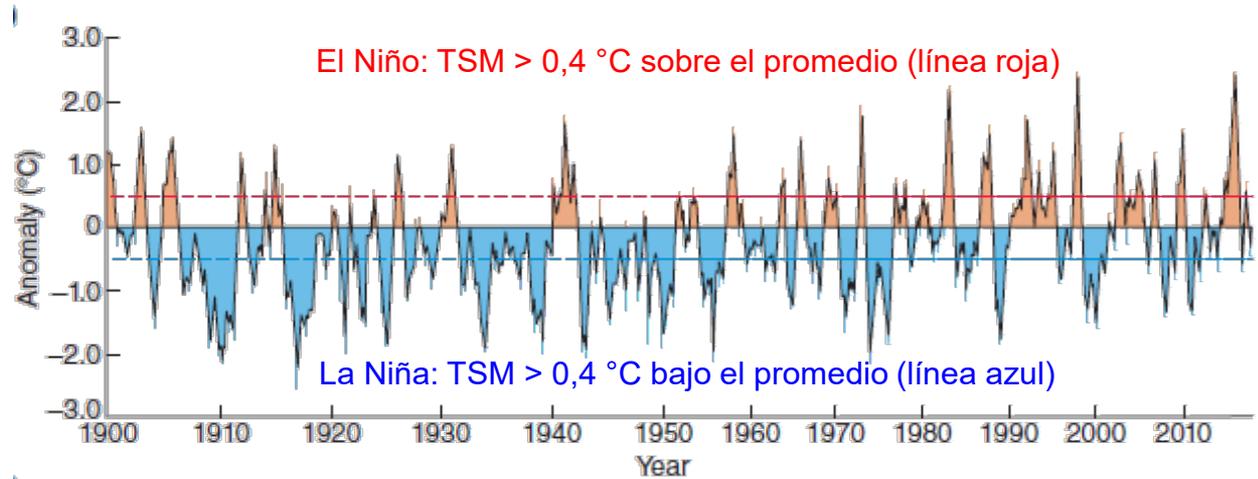


- Sucesión en periodo de **semanas**:
 - Desde la deposición de pedazo de estiércol
- **De años a décadas**:
 - Desde el abandono de un parche de bosque tropical clareado para agricultura temporal (chagras)
- **Por siglos**:
 - Desde el desarrollo de un nuevo bosque sobre un suelo desnudo por la retirada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

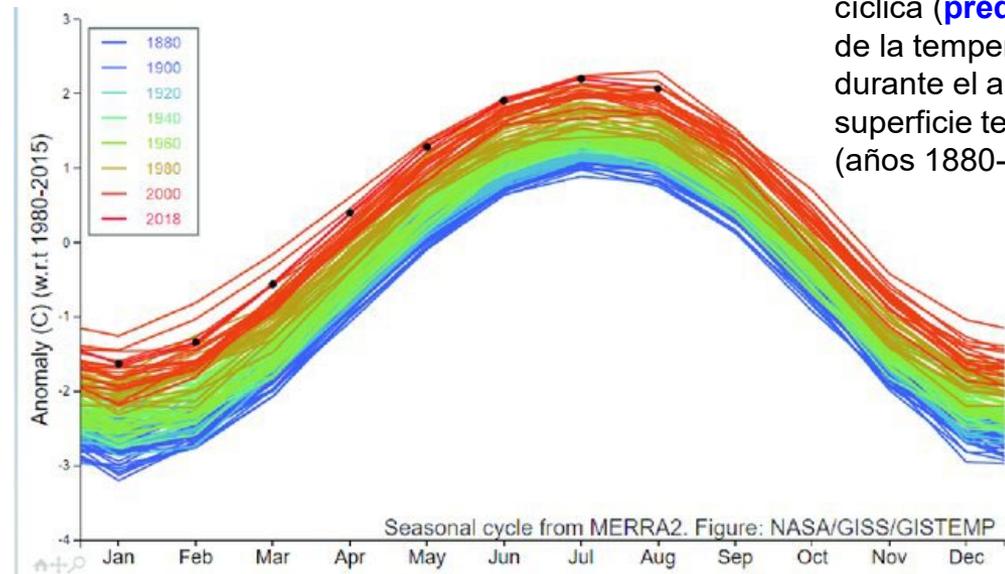
Variaciones temporales irregulares y cíclicas:

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)

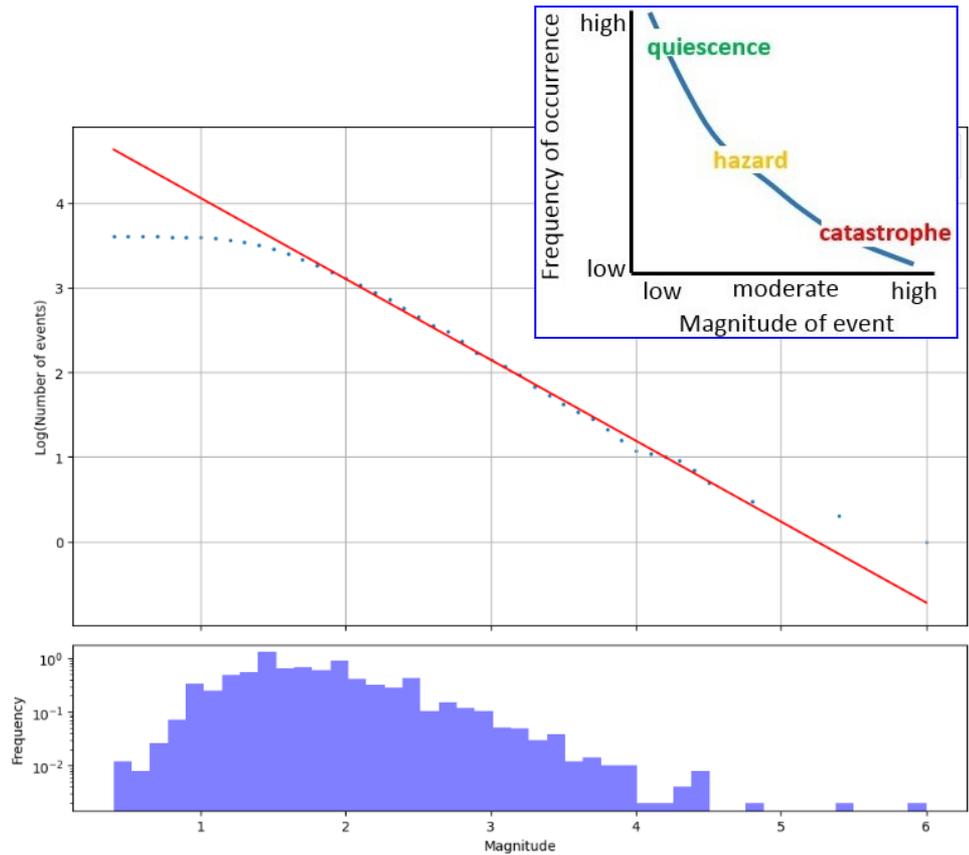


Variación estacional cíclica (**predecible**) de la temperatura durante el año en la superficie terrestre (años 1880-2018)

Seasonal cycle from MERRA2. Figure: NASA/GISS/GISTEMP

“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

Ecología

Ciencia aplicada,
fundamental y pura

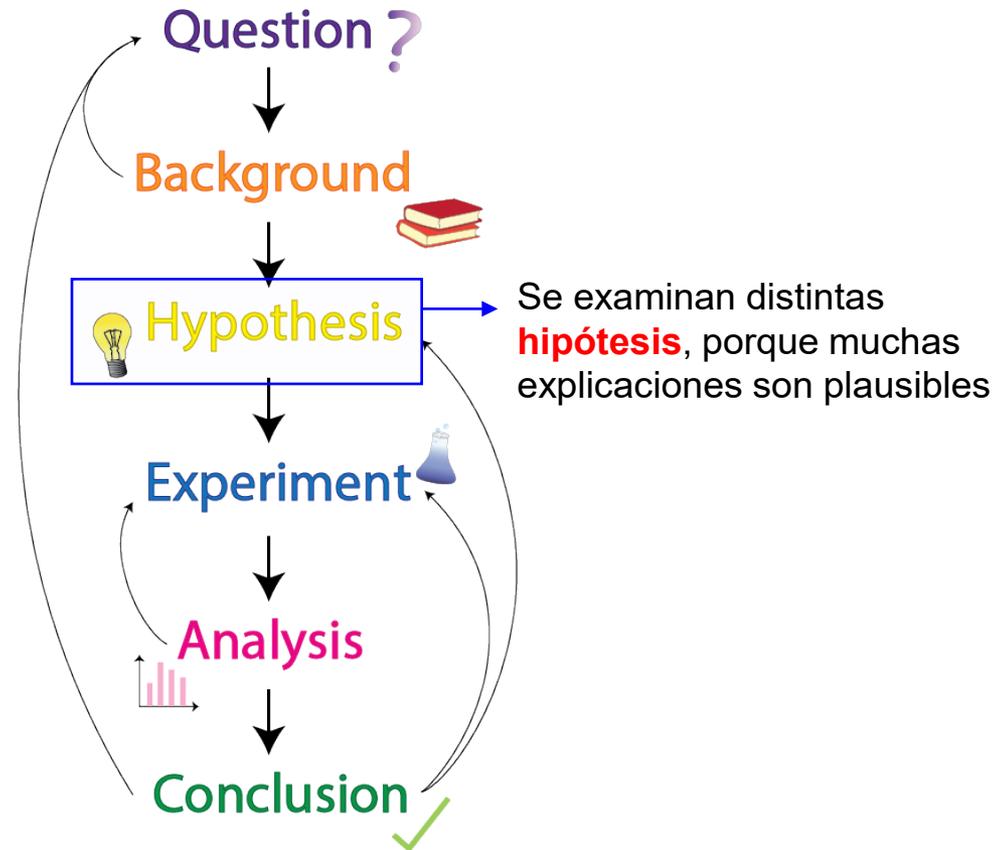


- Experimental
- Colecta sistemática de datos
- Tiene un rigor científico = **método científico**

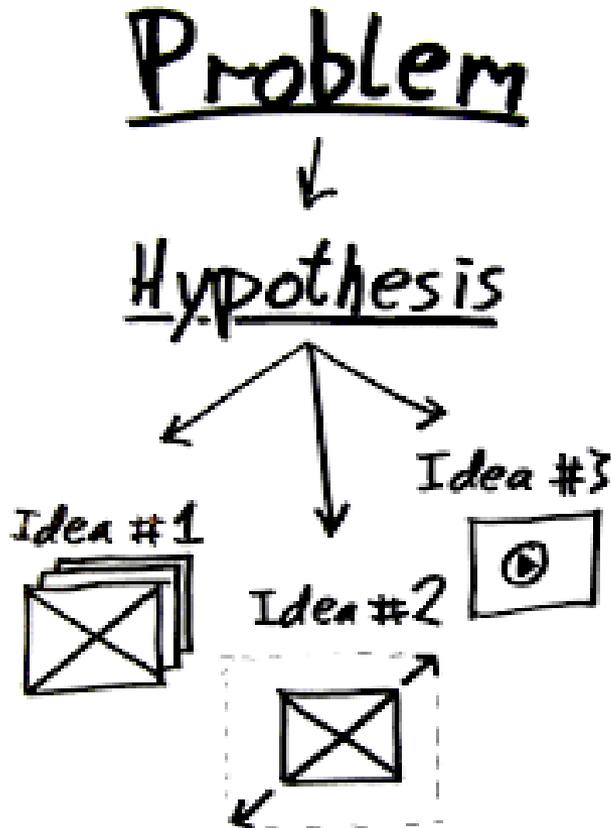
¿**Cómo** estudiar ecología?

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



Qué es una hipótesis?



- Suposición hecha a partir de unos datos que sirve de base para iniciar una investigación o una argumentación
- Explicación tentativa del fenómeno investigado formulada como proposición
- Una declaración de la relación entre dos variables (**mecanismo particular o relación de causa-efecto**).
- 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

- **Observación:** “Las ranas cantan en las noches calientes, después de las lluvias”



Lo que se desea entender son dos componentes de este fenómeno (el de las ranas):

- **¿Cómo?** = abarca procesos fisiológicos
- **¿Por qué?** = Abarca costos y beneficios del comportamiento del individuo

Haciendo ecología

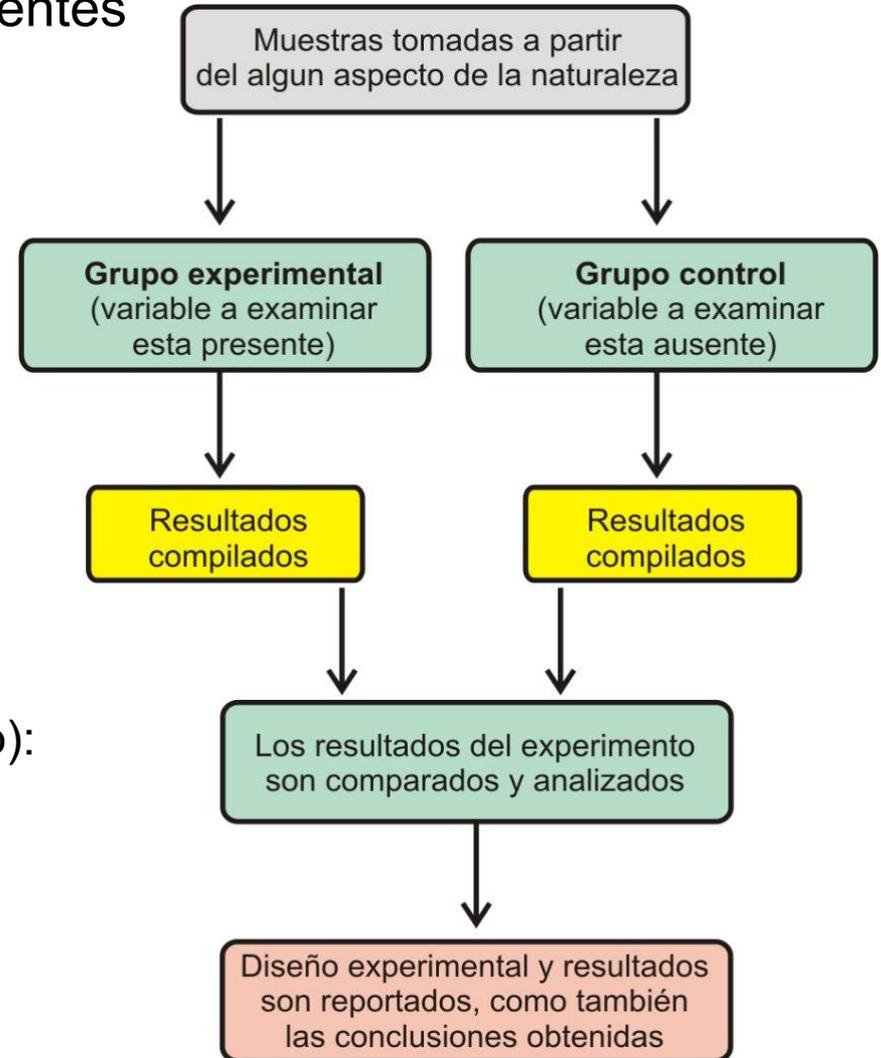
Evidencia ecológica proviene de diferentes fuentes y enfoques: observaciones, experimentos y modelos matemáticos

Observaciones:

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

Experimentos (base del método científico):

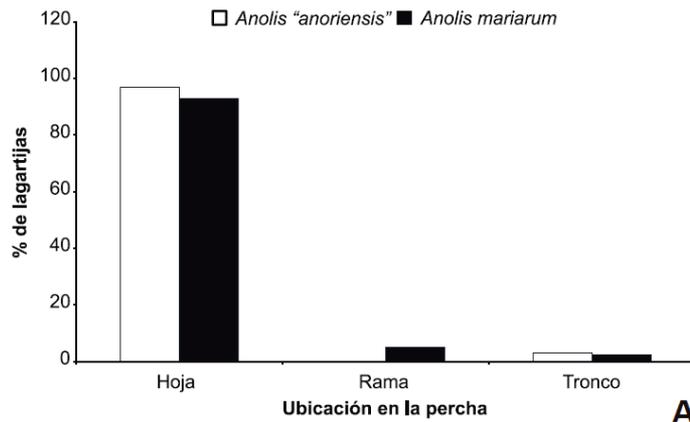
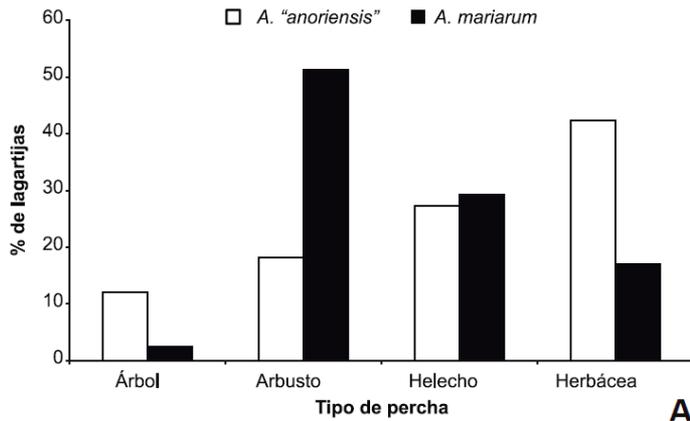
- Cierta manipulación del ambiente
- Características:
 - Grupos **tratamiento** vs. grupos **control**
 - Repetitividad (**replicación** y **repetición**)



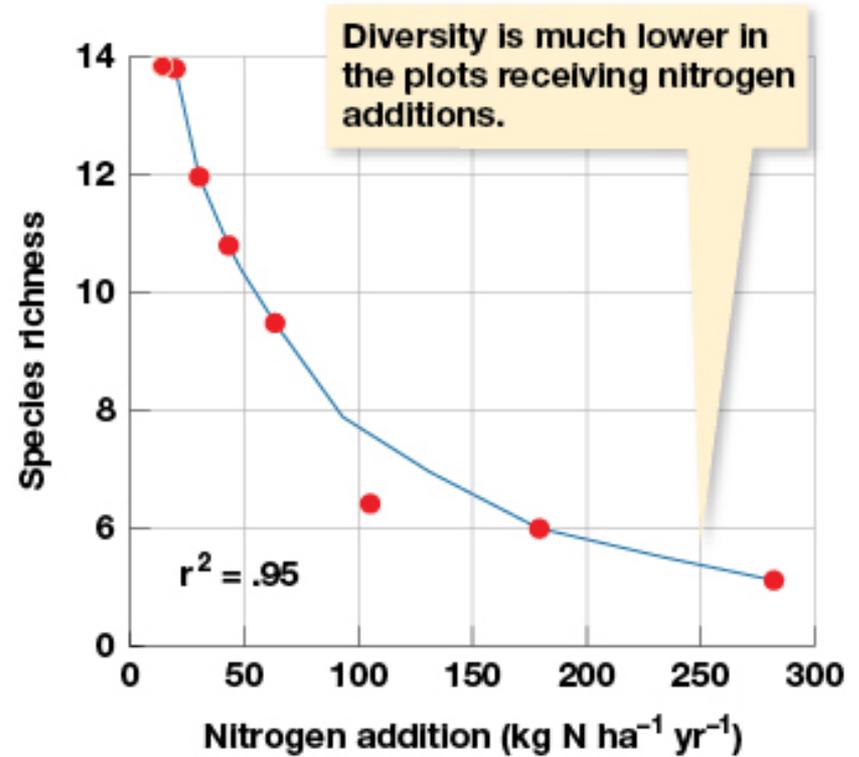
- Estudios ecológicos con observaciones y monitoreo en el ambiente natural

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



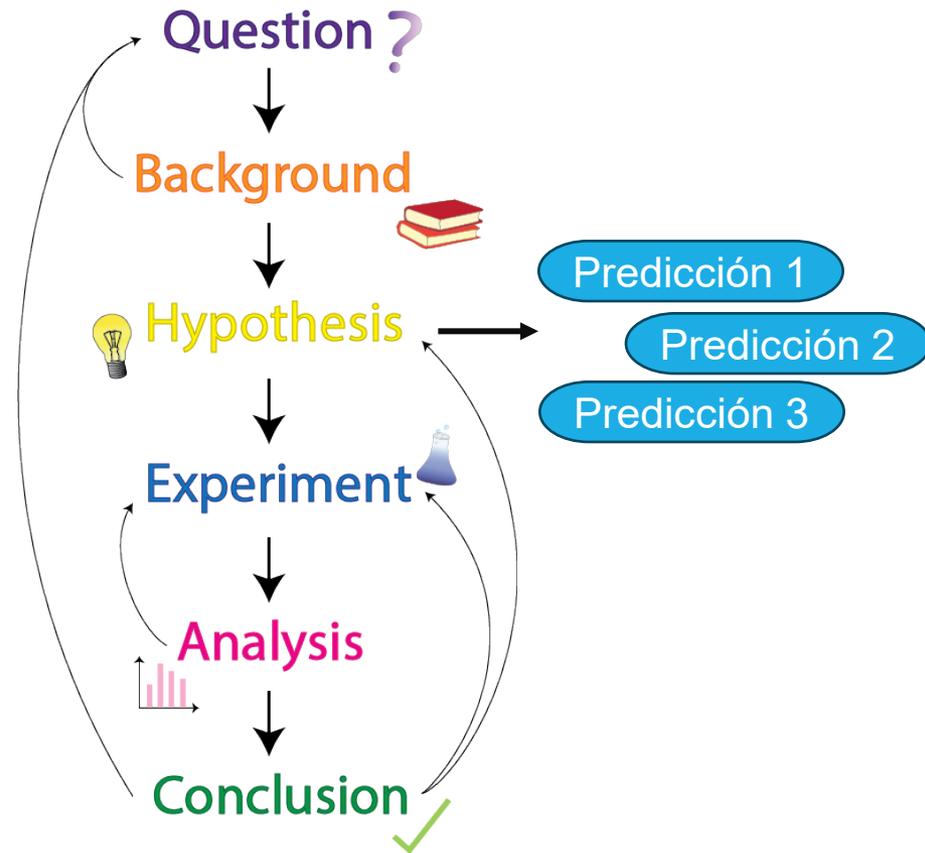
Ambos enfoques, experimentos manipulados y observaciones, son críticos en ecología:

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

Experimentos examinan predicciones

Hipótesis generan predicciones:

- Si las observaciones confirman la predicción:
 - Hipótesis fortalecida (pero, no probada; la hipótesis nula fue rechazada)
- Si las observaciones fallan en confirmar la predicción:
 - Hipótesis debilitada (o rechazada)



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

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

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 mecánicos

- 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."



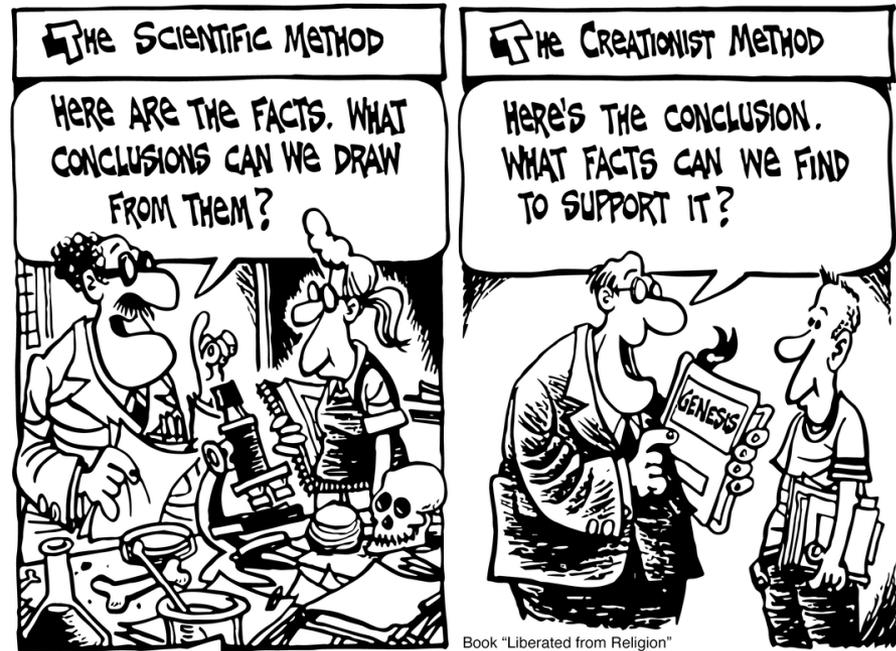
Diamond, J.M. 1983. Ecology: laboratory, field and natural experiments. *Nature* 304: 586-587

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

Cuerpo cambiante de conocimiento

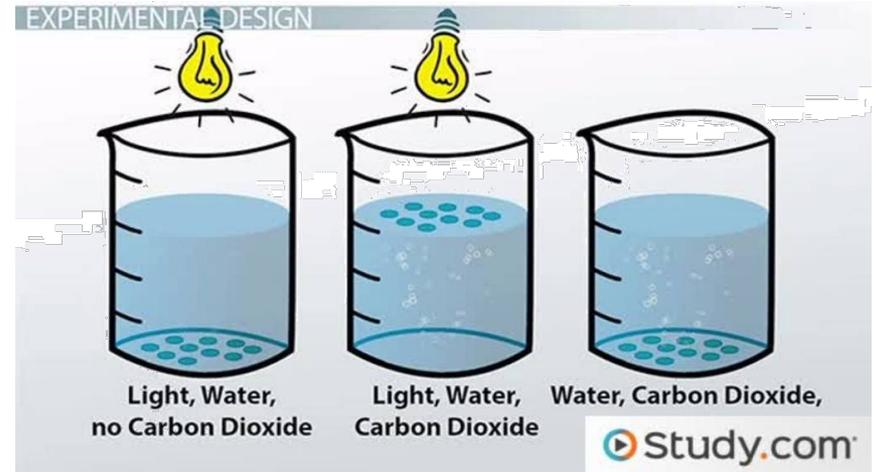
Avance a través de **conclusiones** que **se logran con datos/hechos** (obtenidos de los experimentos)

- 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

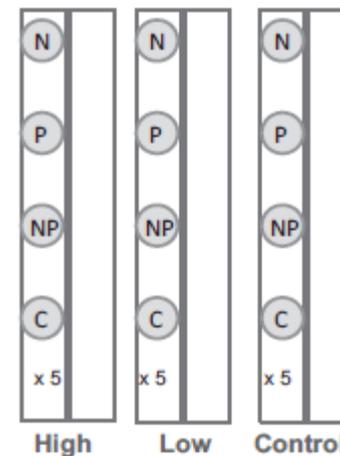


Fig. 1 Schematic representation of the experimental set-up with the three replicates of control, low-intensity, and high-intensity electric enclosures. Nutrient-diffusing substrata were located within each enclosure. Each nutrient treatment (N, NP, P and C) within the electric enclosures had five replicates.

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

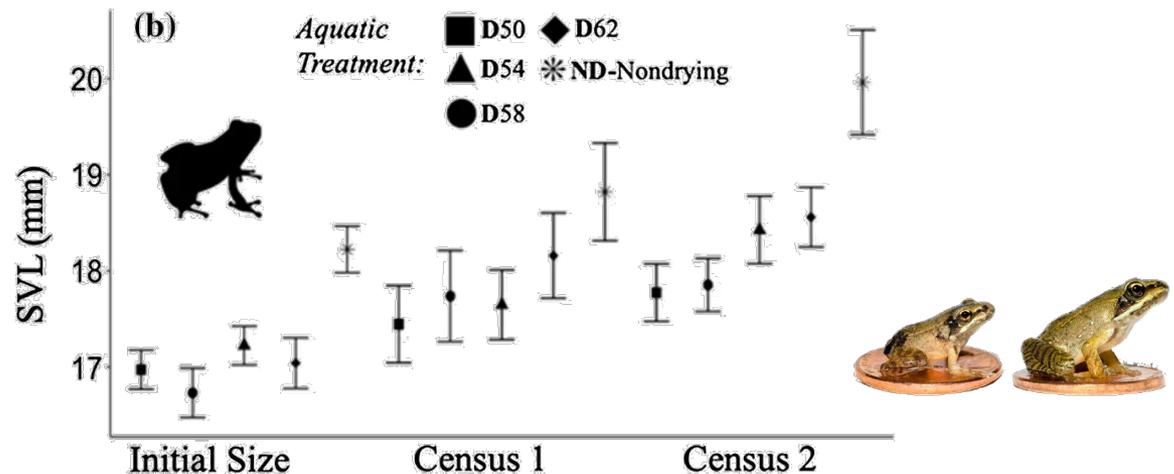
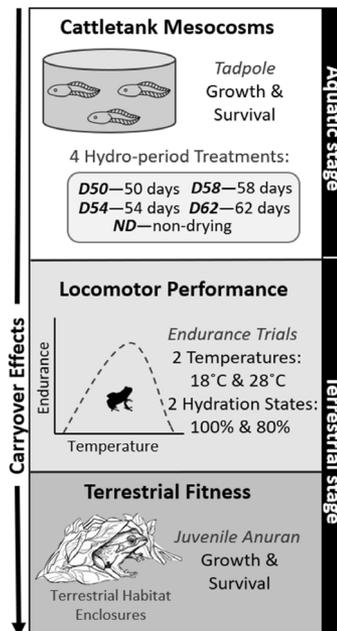
The effects of pesticides, pH, and predatory stress on amphibians under mesocosm conditions

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}

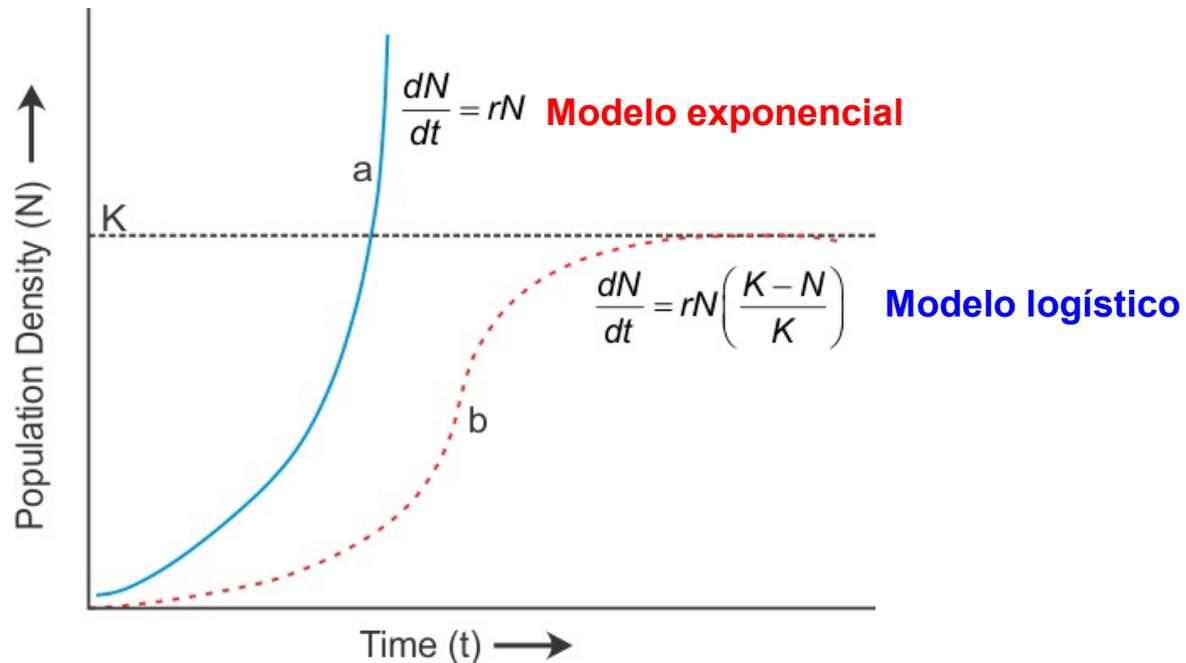


- Tasas de supervivencia similares entre tratamientos
- Ranas pequeñas no saltan tan largo
 - No viajan tan lejos ni tan rápido como sus contrapartes de tamaño mayor

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



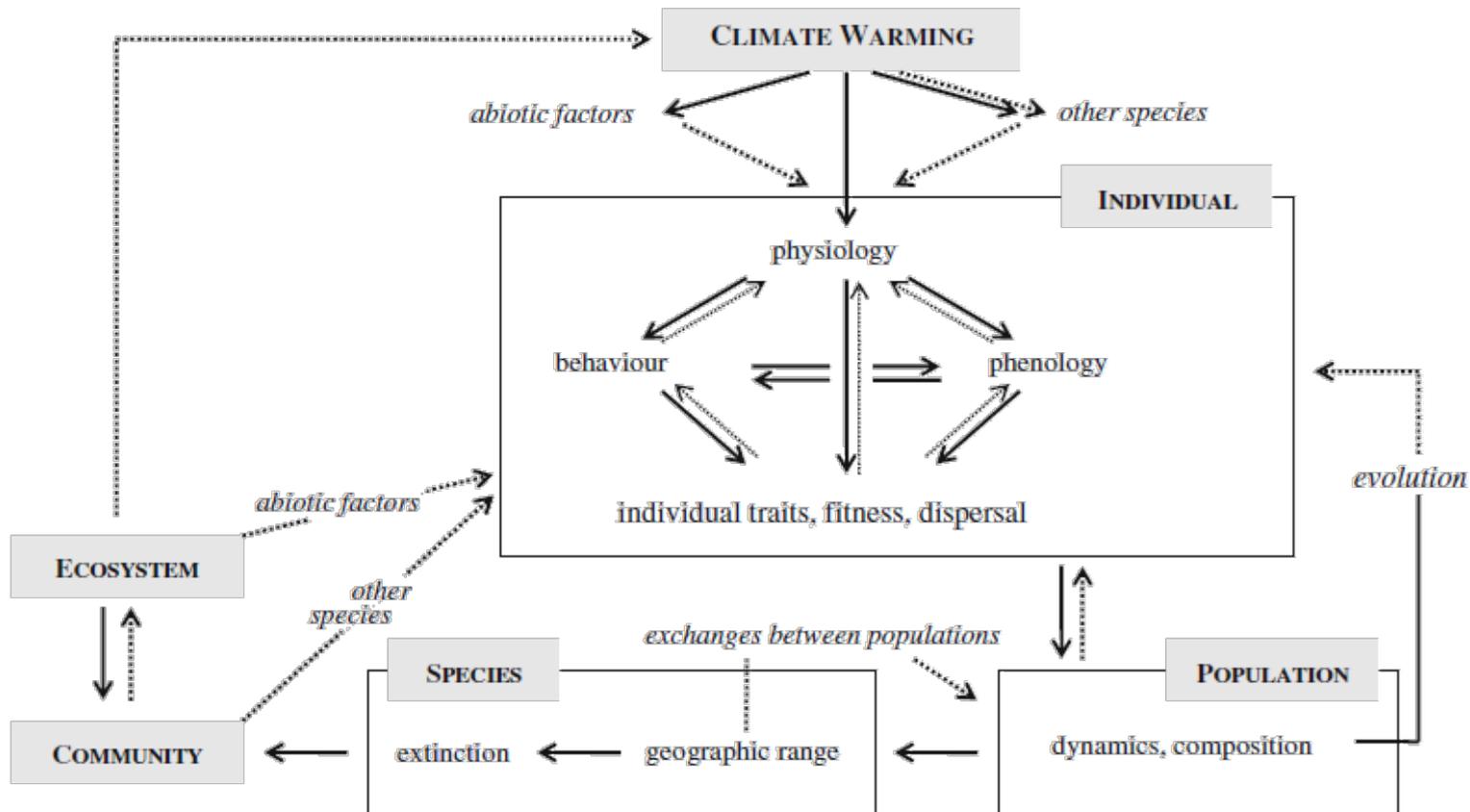
Utilidad de modelos y experimentos para entender procesos ecológicos y evolutivos

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. Schmedler · Jean Clobert

Biodivers Conserv (2009) 18:3185–3203



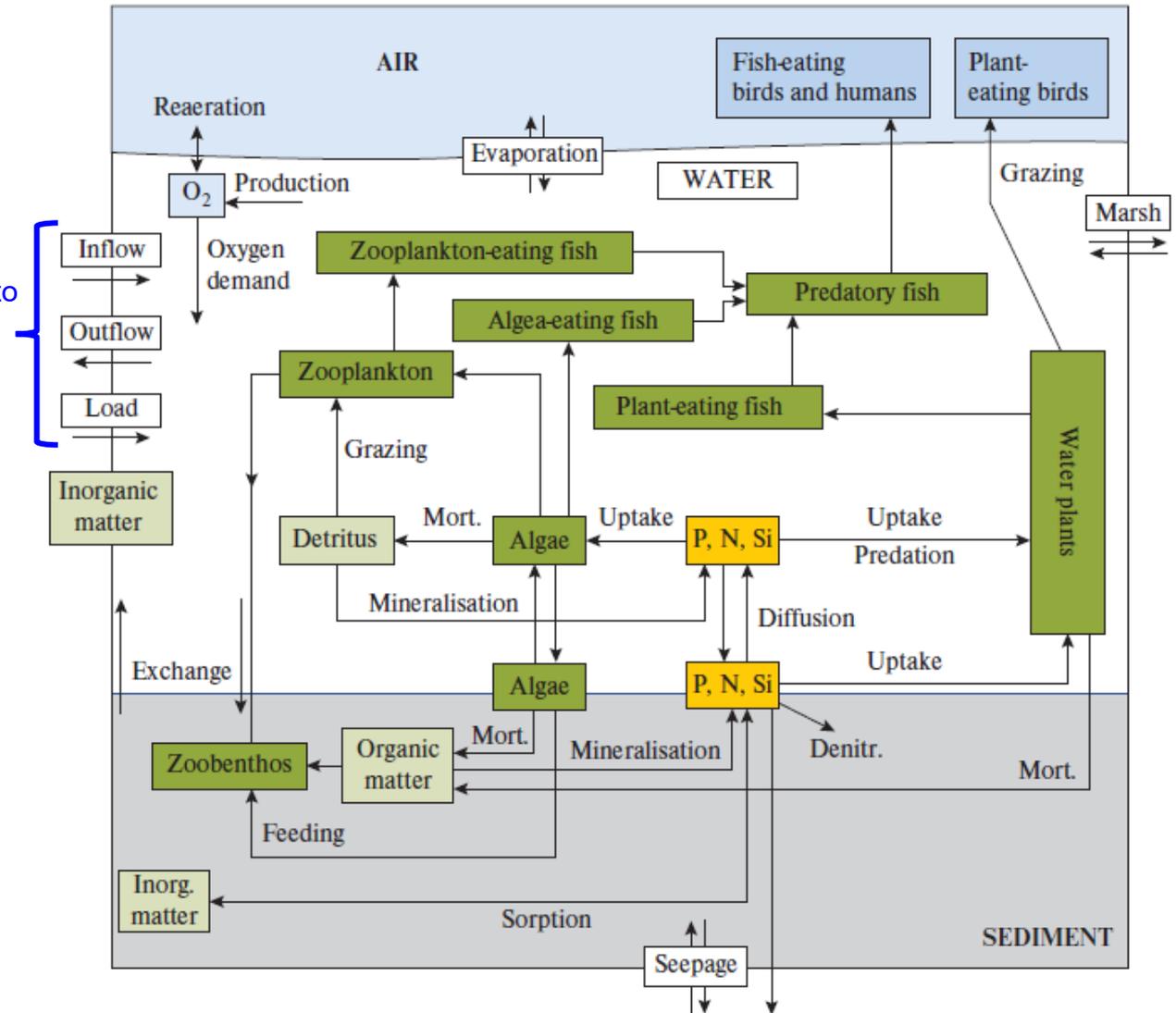
Modelo conceptual (modificado) de un ecosistema lacustre basado en procesos que se creó para predecir la proliferación de algas en diferentes condiciones ambientales

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}

Ecological Modelling 396 (2019) 23–32

Las flechas indican movimiento de energía o materia



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?

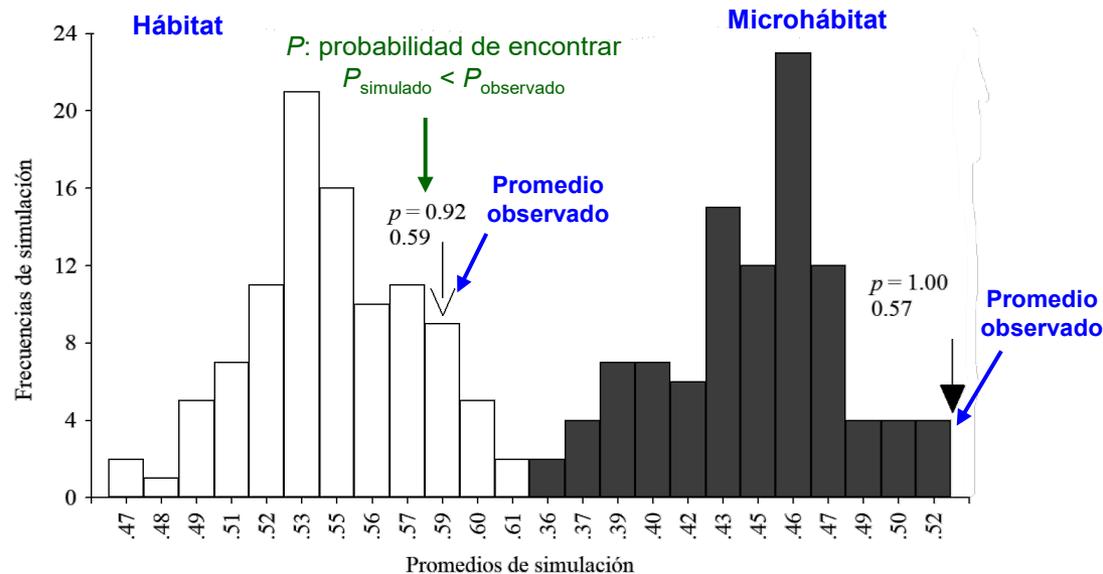
• **Pruebas estadísticas bajo modelos diseñados (algoritmos):**

- Distinguir patrones ecológicos al nivel de comunidad o en biología evolutiva del azar
- Generación de patrones basados en datos ecológicos aleatorizados o un muestreo aleatorio de una distribución conocida o imaginada
 - Diseñado con respecto a algún proceso ecológico o evolutivo de interés
 - Algunos datos se mantienen constantes y otros pueden variar estocásticamente para crear nuevos patrones de ensamble (depende del algoritmo utilizado)
 - La aleatorización está diseñada para producir un patrón que se esperaría en ausencia de un mecanismo ecológico particular

¿Cómo funciona?

Genera **pseudocomunidades** (a partir de la matriz real de datos) 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)]