

Interacciones competitivas en una comunidad de líquenes murícola

Renato GARCÍA^{1,2}, María J. KRISTENSEN^{3,4} & Vilma ROSATO^{1,5,6}

¹LEMIT, Av. 52 s/n La Plata, Buenos Aires, Argentina, garciarenato86@gmail.com. ²Becario de perfeccionamiento CIC-PBA. ³IGS-CISAU, UNLP, calle 3 N° 584 - La Plata, Buenos Aires, Argentina. ⁴CINEA, FCH, UNICEN, Paraje Arroyo Seco s/n, Tandil, Buenos Aires, Argentina. ⁵UTN, FRLP, La Plata Argentina Av.60 esq. 124 s/n, La Plata, Buenos Aires, Argentina. ⁶CONICET.

Abstract: Competitive interactions in a community of lichens in a wall. Interspecific competition determines the distribution of species and the structure of communities. Crustose lichens are the first colonizers on rocky substrates and they compete among themselves for space and light. Previous studies have mentioned three possible situations resulting from the interaction that occur by contact between thalli of different species of lichens: species that grow over the other (+), species that are killed or retract (-), or the stop of the growth of both species at the contact point (□). We analyzed the interactions between crustose lichens that colonize urban walls. On a transect of 30 m traced on the wall of a building in La Plata (Argentina), with sampling units of 20x20 cm (n=20), we recorded species coverage and the type of contact between the lichen thalli of different species. We estimated richness and relative frequency. The average coverage of the community was $83 \pm 8.6\%$ and the absolute species richness was eight. The dominant species were *Flavoplaca austrocitrina* and *Caloplaca teicholyta* that were recorded in all sampling units. The remaining species had frequencies $\leq 50\%$ and $\leq 1\%$ coverage. All contacts involve some dominant. Among them, the most frequent interaction was the stop of growth (□), which occurred in 82% of contacts. Overgrowth (wins (+) – loss (-)) occurred in the 18% of contacts, always positive for the dominant. It is concluded that among the observed species, in this community, the two dominant species have equal competitive ability and suppress the rest. *F. austrocitrina* had advantage in colonizing the substrate.

Key words: interspecific competition, coverage, contact between thalli, colonization.

Resumen: La competencia interespecífica condiciona la distribución de las especies y determina la estructura de las comunidades. Los líquenes crustosos son los primeros colonizadores sobre sustratos rocosos y compiten por el espacio y la luz. Estudios previos han señalado tres posibles situaciones resultantes de la interacción que ocurre al contactarse los talos liquénicos: sobrecrecimiento de una especie sobre otra (+), eliminación de una especie (-), o interrupción del crecimiento de ambas especies en el punto de contacto (□). Con objeto de interpretar aspectos dinámicos de las comunidades, se analizaron interacciones entre líquenes crustosos que colonizan muros urbanos. Se trazaron transectas sobre el muro de un edificio (La Plata, Argentina), y utilizando unidades de muestreo de 20x20 cm (n=20), se registraron la cobertura específica y el tipo de contacto entre los talos liquénicos de distintas especies. Se estimó riqueza y frecuencia relativa. La cobertura total promedio de la comunidad fue de $83 \pm 8,6\%$ y la riqueza absoluta de 8. *Flavoplaca austrocitrina* y *Caloplaca teicholyta* fueron dominantes y con frecuencia de 100%. Las restantes especies presentaron frecuencias $\leq 50\%$ y cobertura $\leq 1\%$. Todos los contactos involucraron a alguna dominante. Entre ellas, la interacción habitual fue el empate (□), sucedió en el 82% de los contactos. El sobrecrecimiento (victoria (+) – derrota (-)) ocurrió en el 18% de los contactos, siempre positivo para la dominante. Se concluye que en esta comunidad las dos especies dominantes poseen igual habilidad competitiva y suprimen al resto. *F. austrocitrina* mostró ventaja en la colonización del sustrato.

Palabras clave: competencia interespecífica, cobertura, contacto entre talos, colonización.

INTRODUCCIÓN

Las definiciones modernas consideran a los líquenes como hongos liquenizados. Constituyen una asociación simbiótica entre un hongo o micobionte (Ascomycota y Basidiomycota) y un sim-

bionte fotosintético o fotobionte (Chlorophyta o Cyanobacteria), de cuya interacción se origina un talo estable, con estructura y fisiología específicas (Nash, 2008; Rambold & Triebel, 1992). Según el tipo de sustrato específico sobre el que se desarrollan, se los denomina saxícolas (rocas), cortí-

colas (corteza), muscícolas (musgo), terrícolas (suelo) y folícolas (hojas). Los que crecen sobre materiales antrópicos reciben denominaciones que dependen de dónde se los encuentre, *e.g.* murícolas (muros), plasticícolas (plástico), ferrícolas (metales), entre otros (Brightman & Seaward, 1977; Lücking, 1998; Aptroot *et al.*, 2014).

En ecología, el tratamiento de la sucesión, como proceso funcional central en el funcionamiento de las comunidades, incorpora como ejemplo obligado al hacer referencia a la sucesión primaria, el caso de la colonización de sustratos vacíos por líquenes (*e.g.* Begon, 2006). Ésta implica un proceso lento que en algunos casos puede llegar a tardar décadas incluso centurias (Hale, 1974; Woolhouse *et al.*, 1985; Armstrong & Welch, 2007). No es un proceso que haya sido acabadamente estudiado y requeriría de profundizar en el conocimiento de las interacciones de las especies en un marco temporal. De las interacciones interespecíficas que se producen entre las especies durante la sucesión, la competencia es propuesta como la interacción más común y de mayor influencia en la estructura de la comunidad (Topham, 1977; Seaward, 2008; Matthew *et al.*, 2010).

En el caso de las comunidades de líquenes crustosos, quienes son los primeros colonizadores sobre sustratos rocosos, la disponibilidad de espacio y el acceso a la luz son recursos por los que las especies compiten (Oksanen, 1984; Stone, 1989; Hilmo, 1994; Ruchty *et al.*, 2001; Armstrong, 2002; Armstrong & Welch, 2007).

La interacción entre especies crustosas se manifiesta en el contacto entre los bordes de los talos. Aunque las especies pioneras tienden a no invertir energía en el desarrollo de defensas químicas (Rogers, 1990), se ha constatado que hay especies que pueden crecer sobre otra o impedir su crecimiento por medio de sustancias alelopáticas (Dale, 1985). Pentecost (1980) propone tres tipos de interacciones que se producen en el contacto entre talos de diferentes especies: una especie crece sobre la otra (que denomina “sobrecrecimiento”), una especie se retrae o es eliminada por el contacto (“derrota”), ninguna de las especies crece en el punto de contacto (“empate”). A pesar de la prevalencia del sobrecrecimiento en las comunidades de líquenes, es posible que tal interacción no conduzca inevitablemente a la eliminación de especies (Armstrong, 1982). Muchos talos degeneran las porciones centrales creando espacios o “ventanas”, que son ocupados por líquenes de la misma u otra especie. Por lo tanto, la exclusión de un competidor débil es evitada si

es capaz de colonizar estas ventanas (Pentecost, 1980; Armstrong, 1982; Armstrong & Smith, 1997). Se han constatado situaciones en que los colonizadores posteriores han sido incapaces de dominar por completo los hábitats de roca y que esto, combinado con altas tasas de recolonización, mantienen especies pioneras en las comunidades ricas en especies (Woolhouse *et al.*, 1985; John, 1989).

Crowley *et al.* (2005) proponen que la competencia por el espacio involucra tres mecanismos primarios: expansión, azar y sobrecrecimiento. La expansión es el proceso en el cual la especie ocupa el espacio vacío de competidores. Esta puede incluir extensión continua del tejido y la producción y establecimiento de propágulos sexuales o asexuales. El azar es el proceso por el cual una especie ocupa la superficie dejada por los competidores muertos. En él cobra importancia el factor de incertidumbre en cuanto a la posibilidad de hallar un espacio y de desarrollarse, que dependerá de sus propágulos y de las expansiones de los talos adyacentes al espacio vacío dejado por el competidor. Expansión y azar involucran la colonización de espacios no ocupados previamente y pueden ser usados alternativamente por la misma especie en distintas situaciones. Por último el sobrecrecimiento es el proceso de ocupación de un espacio previamente ocupado por otra especie; luego de contactar el borde de sus talos, el espacio perdido por una especie es ganado por otra.

En Argentina, Rosato (2006), Guiamet *et al.* (2012) y García *et al.* (2014) han estudiado los líquenes que crecen sobre los muros de la ciudad de La Plata y observaron que existe una variada gama de especies, en su mayoría con morfología crustosa, algunas foliosas y excepcionalmente fruticosas. En ellos, *Flavoplaca austroclitrina* (Vondrák, Říha, Arup & Søchting) Arup, Søchting & Frödén y *Caloplaca teicholyta* (Ach.) J. Steiner se encontraron sobre todos los edificios con la mayor cobertura.

Por todo lo expuesto se deduce que aunque se considere *a priori* a los líquenes como organismos pioneros, caracterizados como hábiles para colonizar espacios vacíos y malos competidores en las relaciones interespecíficas, es de esperar que en el seno de las comunidades que integran, a menudo de alta riqueza específica, participen especies con distintas estrategias que cumplan funciones diferentes en cada etapa seral progresiva.

Este trabajo intenta contribuir a la interpretación de las interacciones que ocurren en las comunidades de líquenes saxícolas, que en las ciudades se manifiestan en los muros de los edi-



Fig. 1. A: Muro del edificio donde se realizó el muestreo; B: Detalle de las especies *F. austrocitrina*, *C. teicholyta* y *S. monosporoides*.

ficios. Para ello se propone aquí analizar a las especies que han colonizado un edificio urbano de acuerdo a sus capacidades competitivas dentro de la comunidad.

MATERIALES Y MÉTODOS

El área de estudio se localiza en el área urbana de la ciudad de La Plata (Buenos Aires, Argentina) próxima al Paseo del Bosque, un área de recreo densamente arbolada, bajo un clima templado-húmedo (Auge *et al.*, 1995).

Para el muestreo se seleccionó un muro que presentaba una cobertura cementicia (revoque) en un edificio con una antigüedad aproximada de 70 años (Fig. 1). Para mantener la homogeneidad del sustrato y de las condiciones abióticas que pudieran influir en la distribución de los líquenes, se localizó un sector horizontal con igual pendiente y exposición a la luz. Sobre este se trazó una transecta de 30 m, sobre la cual se ubicaron aleatoriamente 20 unidades de muestreo de 20x20 cm. Se estimó el área mínima mediante

un método gráfico (n° de especies acumuladas por n° de unidades de muestreo) para estimar el tamaño de la muestra a utilizar (Fig. 2). En cada unidad se registraron la cobertura específica relativa (%), los contactos entre talos y el resultado del contacto. Se calculó la frecuencia relativa de cada especie, la riqueza de la comunidad.

Para la identificación de las especies se observaron los caracteres externos y las reacciones puntuales con los reactivos K (OHK) y C (HCiNa) siguiendo la nomenclatura taxonómica utilizada en las claves específicas de los siguientes autores: Nimis *et al.* (1987), Nash *et al.* (2004), de la Rosa *et al.* (2012) y Rosato & García (2014).

Siguiendo la terminología empleada por Pentecost (1980), se consideraron tres tipos de contactos: “victoria” (+) cuando el talo de una especie crece sobre el talo de otra especie; “empate” (□) existe el contacto entre el talo de dos especies diferentes pero ninguno de ambos crece sobre el otro; “derrota” (-) cuando el talo de una especie es tapado por el talo de otra especie (inversa de victoria). El tipo de interacción se

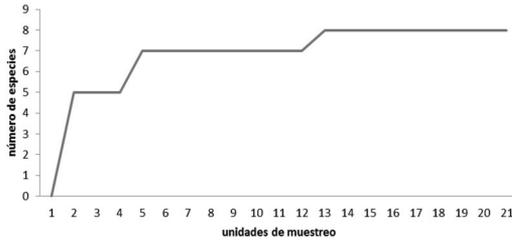


Fig. 2. Gráfico para el cálculo de área mínima. Número de especies acumuladas por unidad de muestreo. ($n = 20$).

constata mediante la observación de la zona de contacto de los líquenes.

Para detectar si existe una interacción predominante entre cada par de especies que entran en contacto, primero se utilizó una prueba no paramétrica, el test de Kruskal-Wallis. De este modo se pudo verificar si hay diferencias significativas entre el número de victorias, empates y derrotas ocurridas entre dos especies dadas. Con posterioridad a éste se utilizó el test de T para comprobar especie por especie si entre las interacciones existía una predominante (Sheskin, 2003). Ambas pruebas se realizaron mediante el programa *Statgraphics 7.0*.

RESULTADOS

El biotipo liquénico dominante y único, fue el crustoso, la riqueza total de la comunidad fue de 8 especies de las cuales 4 fueron epilíticas (su talo se desarrolla sobre el sustrato) y 4 endolíticas (su talo se desarrolla dentro del sustrato). La cobertura total promedio de la comunidad fue de $83 \pm 8,6\%$. De todas las especies encontradas dos especies epilíticas fueron dominantes, *F. austrocitrina* y *C. teicholyta*, con coberturas medias de 46 y 26,5% respectivamente. Ambas, al igual que *Staurothele monosporoides* R. Sant., se registraron en casi la totalidad de las unidades de muestreo (Tabla 1). Las restantes especies *Candelariella aurella* (Hoffm.) Zahlbr., *Athallia holocarpa* (Hoffm.) Arup, Frödén & Söchting, *Lecania erysibe* (Ach.) Mudd, *Lecanora dispersa* (Pers.) Röhl. y *Lecidea sp.* presentaron frecuencias $\leq 50\%$ y coberturas $\leq 1\%$.

Todos los contactos registrados incluyeron a alguna de las dos especies dominantes, con la excepción de solo en una ocasión en que *C. aurella* creció sobre *S. monosporoides* (Fig. 3). Siendo que solo las interacciones entre las dos especies dominantes presentaban un número significativo para analizar, se procedió con el test de Kruskal-Wallis entre las tres posibles interacciones (vic-

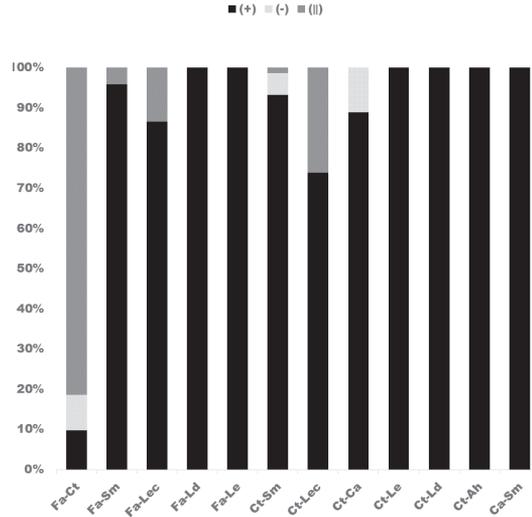


Fig. 3. Importancia relativa de las situaciones de victoria (+), derrota (-) y empate (□), que se produjeron al contactarse dos especies de la comunidad. ($n = 1294$). Ct= *C. teicholyta*; Fa= *F. austrocitrina*; Cau= *C. aurella*; Sm= *S. monosporoides*; Lec= *Lecidea sp.*; Le= *L. erysibe*; Ld= *L. dispersa*. Ah= *A. holocarpa*.

toria (+), derrota (-) y empate (□) y se constató que fueron significativamente diferentes ($P = 0,0001$). Siendo el 8,75% de los casos sobrecrecimiento (+) de *F. austrocitrina* sobre *C. teicholyta*; 9,80 % se produce la situación inversa (-) y por último el 81,45% de los casos ninguna de las especies sobrecrece a la otra sino que se detiene su crecimiento (□). Mediante el test T se evaluó por pares de interacción para encontrar si existe diferencia entre las situaciones de empate-victoria (□)-(+) ; empate-derrota (□)-(-) y victoria-derrota (+)-(-). Este mostró que la condición de empate fue significativamente diferente ($P = 0,0001$) a las situaciones de victoria y de derrota. La situación de sobrecrecimiento de una sobre otra (victoria-derrota), no mostraron diferencias significativas ($P = 0,8$). No se consideraron los contactos entre individuos de la misma especie debido a que al producirse el contacto los talos se fusionan no pudiendo diferenciar individuos.

El contacto de las dominantes con cualquiera de las otras especies siempre determinó una victoria, a excepción de un solo caso en que *C. aurella* y *S. monosporoides* crecieron sobre *C. teicholyta*.

DISCUSIÓN

Todas las especies encontradas fueron registradas anteriormente sobre edificios de la provin-

Tabla 1. Cobertura relativa media, frecuencia relativa y forma de vida de los líquenes crustosos de la comunidad murícola estudiada (n=20).

Especie	Cobertura promedio (%)	Frecuencia (%)	Forma de vida
<i>F. austrocitrina</i>	46,0	100	epilítico
<i>C. teicholyta</i>	26,5	100	epilítico
<i>S. monosporoides</i>	8,8	95	epilítico
<i>Lecidea sp.</i>	1,0	50	epilítico
<i>L. erysibe</i>	0,5	45	endolítico
<i>C. aurella</i>	0,1	25	endolítico
<i>L. dispersa</i>	0,1	15	endolítico
<i>A. holocarpa</i>	0,1	5	endolítico

cia de Buenos Aires (Rosato, 2006). La riqueza total de esta comunidad fue 8; comparado por lo encontrado por García et al. (2014) hace pensar en esta como una riqueza alta para edificios, ya que ellos registraron una riqueza igual en un edificio de La Plata, de 130 años de antigüedad, que fue limpiado y restaurado hace 100 años, y obtuvieron riquezas menores en edificios de antigüedad menor o sujetos a limpiezas y restauraciones de los muros en los últimos años.

Todas las especies presentaron una morfología crustosa, lo que podría sugerir que estamos observando las primeras etapas de la sucesión sobre el muro y no sería raro esperar que con el paso del tiempo aparecieran especies de morfología foliosa. La sucesión en comunidades de líquenes ha sido debatida, y hay autores que han propuesto que no existe un patrón secuencial de aparición de los biotipos (crustoso, folioso, fruticoso) sino que éste depende del tipo de sustrato colonizado y del ambiente en el que se encuentra (Topham, 1977). Se ha encontrado además, que especies que se consideraban pioneras han podido mantenerse en el sustrato después de la llegada de las especies tardías, con mayor habilidad competitiva (Orwin, 1970). En la ciudad de La Plata sobre muros de 50 y 130 años con una cobertura de revoque, Guiamet et al. (2012) y García et al. (2014) observaron especies crustosas y foliosas coexistiendo.

La morfología crustosa endolítica estuvo presente en el 50% de las especies relevadas, ya que el resto, entre ellas las dominantes, fueron epilíticas. Si bien su estudio es complejo debido a su forma de vida inmersa en el sustrato, algunos autores han propuesto que esta es una estrategia para sobrevivir en ambientes extremos como desiertos y la Antártida (Kappen, 1988; Bungartz et al., 2004; de los Ríos et al., 2005). Por otro lado

en condiciones ambientales menos extremas sería una estrategia de escapar a la competencia que se da sobre la superficie (Tretiach, 1995). Es posible que con la alta cobertura que ya ha alcanzado el muro estudiado, esta forma de vida sea un mecanismo útil para evitar la exclusión.

Las especies *F. austrocitrina* y *C. teicholyta* mostraron una estrategia de sobrecrecimiento (Crowley et al., 2005) sobre las restantes especies. Por lo que no solo serían especies colonizadoras de sustratos vacíos, sino que mostrarían una habilidad competitiva mayor frente a otras especies. Esto les conferiría características tanto de estrategias *r* como *K* (Begon et al., 2006), por lo que proponemos a estas especies como estrategias intermedias. La mayor cobertura correspondió a *F. austrocitrina* cuyo crecimiento irregular, con alta cantidad de apotecios y talo cubierto por soredios (Rosato & Arup, 2010), le permitiría colonizar rápidamente el sustrato. En cambio *C. teicholyta* presenta un crecimiento radial, una escasa cantidad de apotecios y ausencia de estructuras de reproducción asexual, lo que podría determinar tasas más lentas de colonización del sustrato.

Topham (1977) y posteriormente Rogers (1990) sugieren que las especies con propágulos vegetativos de mayor tamaño (isidios) tienden a ser más competitivas con una estrategia de tipo *K*, mientras que las que cuentan con propágulos pequeños (soredios o esporas) tienden a ser tolerantes al estrés o ruderales, relacionados a una estrategia de tipo *r*. De las especies encontradas todas presentaron apotecios y por lo consiguiente esporas, pero solo *F. austrocitrina* además de esporas también posee soredios. Siguiendo la clasificación de Roger (1990) todas las especies encontradas sobre el muro entrarían en la categoría ruderal o tolerantes al estrés.

Según los mecanismos propuestos por Crowley *et al.* (2005) podríamos asumir que la expansión y el azar están más desarrolladas en *F. austrocitrina* que en *C. teicholyta*, mientras que en el sobrecrecimiento están igualadas. Por ello era de esperar que la condición de empate entre las especies dominantes fuera la más habitual, tal como lo corroboraron los datos obtenidos, además de coincidir con lo observado para otras especies crustosas por Pentecost (1980). El mecanismo por el cual los líquenes crustosos dejan de crecer cuando sus talos se encuentran, no ha sido estudiado aquí, pero es un tema que está en discusión actualmente (Armstrong & Welch, 2007).

La competencia interespecífica puede ser interpretada como una relación que resulta por la limitación de uno o varios recursos y de la interacción entre los nichos ecológicos de las especies (Begon *et al.*, 2006). Estudios descriptivos y experimentales sobre comunidades de líquenes han provisto evidencia de que la competencia condiciona la distribución de las especies, determina la estructura de las comunidades y es un factor clave dentro de la sucesión (Barkman, 1958; James *et al.*, 1977; Armstrong, 1982; Oksanen, 1984; Woolhouse *et al.*, 1985). Se ha sugerido que esta interacción puede aumentar o disminuir a causa del estrés ambiental a que estén sometidas (Bertness & Callaway, 1994), pero Matthew *et al.* (2010) demostraron que esta afirmación es válida para plantas vasculares, pero no para comunidades de líquenes y musgos.

En este caso particular podemos agrupar a las especies murícolas por su aptitudes competitivas en dos grupos, uno de estos con una capacidad competitiva alta formado por las especies *F. austrocitrina* y *C. teicholyta* y un grupo con una baja capacidad competitiva conformado por *S. monosporoides*, *C. aurella*, *L. dispersa*, *L. erysibe* y *Lecidea sp.*

La convivencia de múltiples especies se debe a que las especies con mayor habilidad competitiva no pueden ocupar todos los sitios al mismo tiempo, dejando espacios para que otras especies puedan ocuparlos (Tilman & Kareiva, 1997). Además, el desplazamiento local nunca es permanente por lo que, cuando los mejores competidores mueren por senescencia, factores ambientales, o factores bióticos (Seaward, 2008), los sitios quedarán disponibles creándose ventanas para ser colonizadas por competidores menos hábiles (Armstrong, 1982). De esta manera se prevé que la comunidad se irá complejizando y aumentando la riqueza en el tiempo.

Se concluye que sobre el muro observado y

en este tipo de ambiente las especies exhibieron distintas estrategias, no todas características de pioneras con estrategia *r.*, sino que algunas mostraron habilidades competitivas que les dieron ventajas al entrar en contacto con otras especies. En esta comunidad las dos especies dominantes poseen igual habilidad competitiva y son capaces de crecer sobre el talo de las restantes especies. Dada la mayor frecuencia en sobrecrecimiento tras los contactos marginales con otros talos y el tipo de reproducción que presenta *F. austrocitrina*, se deduce que exhibe una estrategia mixta ya que muestra una fuerte capacidad competitiva a la vez que es una colonizadora exitosa, al menos, en los muros estudiados y en estas condiciones ambientales. Esperamos que este aporte ayude en futuros estudios orientados a la modelización y al entendimiento de la competencia dentro de este grupo.

AGRADECIMIENTOS

Se agradece a la Comisión de Investigaciones Científicas de la provincia de Buenos Aires por el financiamiento y al revisor anónimo quien enriqueció este trabajo con sus comentarios.

BIBLIOGRAFÍA

- Aptroot, A., J.A. Mercado-Díaz, A. Bárcenas-Peña, M.E.S. Cáceres, L.F. Coca, M. Dal Forno, S.C. Feuerstein, M.A. Herrera-Campos, S. Joshi, P.M. Kirika, E. Kraichak, H.T. Lumbsch, R. Miranda-González, B. Moncada, M.P. Nelsen, R.E.P. Pérez, K. Scharnagl, E.S. Medina, A.Y. Ayabaca & R. Lücking. 2014. Rapid assessment of the diversity of vehiculicolous lichens on a thirty years old Ford Bronco truck in central Puerto Rico. *Fungi Magazine* 7(2/3): 22-27.
- Armstrong, R.A. 1982. Competition between three saxicolous species of *Parmelia* (Lichens). *New Phytologist* 90: 67-72.
- Armstrong, R.A. 2002. The effect of rock surface aspect on growth, size structure and competition in the lichen *Rhizocarpon geographicum*. *Environmental and Experimental Botany* 48: 187-194.
- Armstrong, R.A. & S.N. Smith. 1997. Factors associated with degeneration of the thallus centre in foliose lichens. *Symbiosis* 22: 293-302.
- Armstrong, R.A. & A.R. Welch. 2007. Competition in lichen communities. *Symbiosis* 43: 1-12.
- Auge, M.P., N. González & M.I. Nagy. 1995. Manejo del agua subterránea en La Plata, Argentina. Convenio Universidad de Buenos Aires-International Development Research Centre. Buenos Aires, 138pp.
- Barkman, J.J. 1958. Phytosociology and ecology of cryptogamic epiphytes, including a taxonomic survey and description of their vegetation units in Europe. Van Gorcum & Co., Amsterdam, 628 pp.

- Begon, M., C.R. Townsend & J.L. Harper. 2006. *Ecology, from Individuals to Ecosystems*. Blackwell Publishing, Oxford, 755 pp.
- Bertness, M. & R.M. Callaway. 1994. Positive interactions in communities. *Trends in Ecology and Evolution* 9: 191-193.
- Brightman, F.H. & M.R.D. Seaward. 1977. Lichens of man-made substrates. En: M.R.D. Seaward (ed.), *Lichen Ecology*, pp. 253-293, London Academic Press.
- Bungartz, F., L.A.J. Garvie & T.H. Nash III. 2004. Anatomy of the endolithic Sonoran Desert lichen *Verrucaria rubrocincta* Breuss: implications for biodeterioration and biomineralization. *The Lichenologist* 36(1): 55-73.
- Crowley, P.H., H.M. Davis, A.L. Ensminger, L.C. Fuselier, J.K. Jackson & D.N. McLetchie. 2005. A general model of local competition for space. *Ecology Letters* 8(2): 176-188.
- Dale, M.R.T. 1985. A geometric technique for evaluating lichen growth models using the boundaries of competing thalli. *The Lichenologist* 17: 141-148.
- De la Rosa, I.N., M.I. Messuti & L. Śliwa. 2012. The *Lecanora dispersa* group (Lecanoraceae) in Argentina. *The Lichenologist* 44: 1011-14.
- De los Ríos, A., J. Wierzchos, L.G. Sancho, A. Green & C. Ascaso. 2005. Ecology of endolithic lichens colonizing granite in continental Antarctica. *The Lichenologist* 37(05): 383-395.
- García, R., V. Rosato & M.J. Kristensen. 2014. Análisis de las comunidades líquénicas presentes en construcciones edilicias de la ciudad de La Plata. *Ciencia y Tecnología de los Materiales* 4: 71-79.
- Guamet, P.S., V. Rosato, S. Gómez de Saravia, A.M. García & D.A. Moreno. 2012. Biofouling of crypts of historical and architectural interest at La Plata cemetery (Argentina). *Journal of Cultural Heritage* 13(3): 339-344.
- Hale, M.E. 1974. *The Biology of Lichens*. Edward Arnold, London, 181 pp.
- Hilmo, O. 1994. Distribution and succession of epiphytic lichens on *Picea abies* branches in a boreal forest, Central Norway. *The Lichenologist* 26: 149-169.
- James, P.W., D.L. Hawksworth & F. Rose. 1977. Lichen communities in the British Isles: a preliminary conspectus. En: M.R.D. Seaward (ed.), *Lichen Ecology*, pp. 295-419, Academic Press, London.
- John, E.A. 1989. An assessment of the role of biotic interactions and dynamic processes in the organization of a species in a saxicolous lichen community. *Canadian Journal of Botany* 67: 2025-2037.
- Kappen, L. 1988. Ecophysiological relationships in different climatic regions. En: M. Galun (ed.), *Handbook of Lichenology*, pp. 37-100, CRC Press, Boca Raton.
- Lücking, R. 1998. "Plasticolous" lichens in a tropical rain forest at La Selva Biological Station, Costa Rica. *The Lichenologist* 30(3): 287-291.
- Matthew, A.B., S. Soliveres & F.T. Maestre. 2010. Competition increases with abiotic stress and regulates the diversity of biological soil crusts. *Journal of Ecology* 98: 551-560.
- Nash III, T.H. 2008. *Lichen Biology*. Cambridge University Press, England, 477 pp.
- Nash III, T.H., B.D. Ryan, P. Diederich, C. Gries & F. Bungartz. 2004. *Lichen Flora of the Greater Sonoran Desert Region*. Lichens Unlimited, Arizona State University, Tempe, 720 pp.
- Nimis, P.L., M. Monte & M. Tretiach. 1987. Flora e vegetazione lichenica di aree archeologiche del Lazio. *Studia Geobotanica* 7: 3-161.
- Oksanen, J. 1984. Interspecific contact and association in sand dune vegetation dominated by bryophytes and lichens. *Annales Botanici Fennici* 21: 189-199.
- Orwin, J. 1970. Lichen succession on recently deposited rock surfaces. *New Zealand Journal of Botany* 8(4): 452-477.
- Pentecost, A. 1980. Aspects of competition in saxicolous lichen communities. *The Lichenologist* 12: 135-144.
- Rambold, G. & D. Triebel. 1992. The inter-lecanoralean associations. *Bibliotheca Lichenologica* 48: 3-201.
- Rogers, R.W. 1990. Ecological strategies of lichens. *The Lichenologist* 22: 149-162.
- Rosato, V.G. 2006. Diversity and distribution of lichens on mortar and concrete in Buenos Aires province, Argentina. *Darwiniana* 44(1): 89-97.
- Rosato, V.G. & U. Arup. 2010. *Caloplaca austrocitrina* (Teloschistaceae) new for South America, based on molecular and morphological studies. *The Bryologist* 113(1):1-5.
- Rosato, V. & R. García. 2014. Clave de líquenes creciendo sobre cemento y hormigón en la provincia de Buenos Aires, Argentina. *Galatia* 6(1): 1-14.
- Ruchty, A., A.L. Rosso & B. McCune. 2001. Changes in epiphyte communities as the shrub, *Acer circinatum*, develops and ages. *The Bryologist* 104: 272-281.
- Seaward, M.R.D. 2008. Environmental role of lichens. En: T.H. Nash III (ed.), *Lichen Biology*, pp. 274-298, Cambridge University Press, Cambridge.
- Sheskin, D.J. 2003. *Handbook of Parametric and Nonparametric Statistical Procedures*. CRC Press, Boca Raton, 1926 pp.
- Stone, D.F. 1989. Epiphytic succession on *Quercus garryana* branches in the Willamette Valley of western Oregon. *The Bryologist* 92: 81-94.
- Tilman, D. & P. Kareiva. 1997. *Spatial Ecology: The role of space in population dynamics and interspecific interactions*. Monographs in Population Biology, Princeton University Press, Princeton, 416 pp.
- Topham, P.B. 1977. Colonization, growth, succession and competition. In: M.D.R. Seaward (ed.), *Lichen Ecology*, pp. 31-68, Academic Press, London.
- Tretiach, M. 1995. Ecophysiology of calcicolous endolithic lichens: progress and problems. *Giornale Botanico Italiano* 129: 159-184.
- Woolhouse, M.E.J., R. Harmsen & L. Fahrig. 1985. On succession in a saxicolous lichen community. *The Lichenologist* 17(2): 167-172.

