



Universidad
Rey Juan Carlos

GRADO EN BIOLOGÍA
Curso Académico 2022/23
Trabajo de Fin de Grado

**SEMEJANZA FUNCIONAL Y ASOCIACIÓN
ESPACIAL EN UNA COMUNIDAD DE COSTRA DE
LÍQUENES GIPSÓFITOS**

Autor: Álvaro Escolar Ruiz

**Tutores URJC: Marcelino de la Cruz Rot; Sergio Muriel
Marín**

ÍNDICE

1. RESUMEN	3
2. INTRODUCCIÓN	3
3. MATERIALES Y MÉTODOS.....	5
3.1 ÁREA DE ESTUDIO	5
3.2 RECOLECCIÓN DE DATOS	6
3.2.1 CARTOGRAFÍA DE LA COMUNIDAD LIQUÉNICA	6
3.2.2 RASGOS FUNCIONALES.....	7
3.3 ANÁLISIS ESTADÍSTICO	8
3.3.1 TEST DE ALEATORIEDAD ESPACIAL COMPLETA (CSR).	8
3.3.2 AJUSTE DE SUPERFICIES DE INTENSIDAD	8
3.3.3 ASOCIACIÓN ESPACIAL INTERESPECÍFICA	8
3.3.4 DISIMILITUD INTERESPECÍFICA BASADA EN RASGOS.....	10
3.3.5 ANÁLISIS DE CORRELACIÓN ENTRE LAS MATRICES DE ASOCIACIÓN ESPACIAL Y DE DISIMILITUD FUNCIONAL	11
4. RESULTADOS	11
4.1 ASOCIACIÓN ESPACIAL INTERESPECÍFICA	13
4.2 RASGOS FUNCIONALES	15
4.3 CORRELACIÓN ENTRE LA DISIMILITUD FUNCIONAL Y LA ASOCIACIÓN ESPACIAL	16
5. DISCUSIÓN.....	17
6. CONCLUSIONES	20
7. BIBLIOGRAFÍA.....	21
8. APÉNDICE	28

1. RESUMEN

En los ecosistemas hay situaciones en donde se produce la agrupación o segregación espacial de determinadas especies. Estudios que han analizado la influencia de la similitud de rasgos funcionales en estos patrones han establecido dos corrientes ideológicas: el filtrado ambiental, que sostiene que la asociación espacial se produce cuando existe semejanza funcional, y la similitud limitante, que defiende que la agrupación ocurre cuando hay mayor disimilitud entre sus rasgos. A pesar de la importancia de las costras biológicas del suelo y su papel en los ecosistemas áridos, poco se sabe sobre sus mecanismos de ensamblaje. La relevancia de este trabajo puede asociarse con los Objetivos de Desarrollo Sostenible 2030 de la Organización Mundial de la Salud. Por tanto, a partir de un conjunto de datos de una comunidad de líquenes de costra en una parcela de 2,0 x 2,5 m, realizamos una serie de análisis con el objetivo de obtener las matrices de asociación espacial y de distancia funcional interespecíficas. Todo ello con el objetivo de observar si existe una correlación entre estos dos factores. Se realizaron test de independencia basados tanto en modelos de Poisson homogéneos como inhomogéneos. Los resultados sugieren un importante papel del filtrado ambiental y de la similitud limitante en el ensamblaje de la comunidad. Sin embargo, la correlación entre la asociación espacial y la diferencia funcional resultó sólo marginalmente significativa para algunos rasgos. Las principales causas que han podido llevar a estos resultados son el tamaño del área de estudio, al ser demasiado reducida, y un conjunto de rasgos funcionales con un rango de valores no idóneo para análisis espaciales. Por tanto, es necesario tener en cuenta estos factores para futuros proyectos.

Palabras clave: asociación espacial, competencia, costra biológica del suelo, CBS, filtrado ambiental, similitud funcional, similitud limitante.

2. INTRODUCCIÓN

Un elemento esencial en la composición de los ecosistemas son los diferentes tipos de interacciones que se producen entre las especies que coexisten en sus comunidades (Bascompte & Jordano, 2008; Mateos, 2019; Pugnaire et al., 2021). Existen situaciones en donde distintos grupos de organismos se encuentran espacialmente asociados o segregados entre sí (Call & Nilsen, 2003; Yang et al., 2010; Martínez et al., 2010). Este fenómeno surge como consecuencia de diversos procesos bióticos y abióticos que actúan sobre las especies, produciéndose así un efecto de filtrado que delimita la disposición de las mismas, formando patrones espaciales convergentes o divergentes (Lebrija-Trejos et al., 2010; Wang et al., 2020). Estas situaciones son interesantes de estudiar ya que desde hace tiempo se ha tratado de desentrañar la relación entre los patrones de ensamblaje y los procesos ecológicos que los conforman (Biswas et al., 2016). Y, a pesar de casos en los que no se ha podido discernir un vínculo claro entre ellos, no se puede negar la posibilidad de que esta relación realmente exista y pueda ser explicada, al menos

parcialmente, mediante análisis espaciales (McIntire & Fajardo, 2009). De esta manera, ha surgido un amplio campo dentro de la ecología de comunidades que busca analizar detalladamente estos patrones de biodiversidad y sus causas, centrándose en el papel que desempeñan los rasgos funcionales en este proceso al estar implicados tanto en la respuesta de las especies a los factores ambientales como en las interacciones entre especies (Lasky et al., 2014; Velázquez et al., 2015; Cadotte et al., 2019; Várbró et al., 2020). Todo ello con el objetivo de comprender mejor el funcionamiento de los ecosistemas para su mantenimiento y restauración.

Existen dos teorías contrapuestas que explican el papel de los rasgos funcionales en el ensamblaje de las comunidades (Velázquez et al., 2015; He & Biswas, 2019). La teoría del filtrado ambiental sugiere que las especies aparecerán asociadas espacialmente cuando presenten semejanza en sus rasgos, ya que esta semejanza hará que presenten respuestas similares a dichos filtros ambientales (Southwood, 1977; Weiher et al., 1998). Por el contrario, la teoría de la similitud limitante declara que aquellas especies que coexistan deberían presentar diferencias en sus rasgos para obtener diferentes recursos, y así no sufrir una competencia tan intensa (MacArthur & Levins, 1967; Stubbs & Wilson, 2004; Wilson & Stubbs, 2012). Dentro de esta controversia es relevante considerar la escala espacial (Chase, 2014; Pescador et al., 2020). A medida que aumenta el tamaño del área de estudio y la región examinada se vuelve más extensa, los factores ambientales adquieren más relevancia al poder presentar mayor variación, haciendo que el filtrado biológico adquiera más importancia (Cornwell & Ackerly, 2009; Cadotte & Tucker, 2017). Del mismo modo, cuando el área de estudio es pequeña predomina la competencia, ya que las interacciones de los organismos son más marcadas a este nivel (De La Cruz et al., 2008; Chacón-Labela et al., 2016)

Dentro de esta línea de investigación, la mayoría de los estudios realizados hasta la fecha han tenido como objetivo comunidades de plantas o animales (Bartlett et al., 2016; Fang et al., 2019; Wong et al., 2021; Elo et al., 2023). Sin embargo, pocos estudios han abordado este aspecto en comunidades criptogámicas como las costras biológicas del suelo (CBS), a pesar de su importancia (Bowker et al., 2010a; Maestre et al., 2011; Büdel et al., 2014). La CBS está formada por líquenes, briofitos, hongos y otros microorganismos del suelo como cianobacterias y algas (Belnap et al., 2003; Weber et al., 2022). Esta asociación biológica tiene una importancia relevante dentro de los ecosistemas áridos y semiáridos, entre los que se incluyen los hábitats yesíferos (Rodríguez-Caballero et al., 2018).

En suelos yesíferos, los líquenes son los componentes principales dentro de la CBS (Gutiérrez-Carretero & Casares-Porcel, 2011). Estos organismos han despertado el interés sobre sus patrones de ensamblaje, llevándose a cabo estudios que han mostrado tanto la agregación como la segregación interespecífica, y donde los resultados se han interpretado habitualmente desde el

punto de vista del filtrado ambiental (Prieto et al., 2017; Koch et al., 2013, 2022). Sin embargo, la mayoría de estos trabajos han analizado comunidades de líquenes epífitos, y en escalas espaciales amplias. En el caso de las CBS, existen unos pocos estudios que han analizado la asociación espacial de los líquenes con otros componentes de las mismas y con matorrales (Maestre, 2003; Romero et al., 2020). En fecha relativamente reciente se ha iniciado la investigación sobre el papel de los rasgos funcionales en la ecología de estos organismos simbióticos, y su influencia en la composición y funcionamiento de los ecosistemas (e.g., Ellis & Coppins, 2006; Cornelissen et al., 2007; Ellis et al., 2021). Aun así, el conocimiento sobre los procesos de asociación entre distintas especies de líquenes, así como la influencia de la similitud de sus caracteres funcionales en dichos mecanismos de ensamblaje sigue siendo reducido.

Este proyecto, destinado a profundizar en los procesos de asociación de las comunidades en ecosistemas áridos, puede contribuir a la consecución del objetivo 15 de los Objetivos de Desarrollo Sostenible (ODS) 2030, el cual busca: gestionar sosteniblemente los bosques, luchar contra la desertificación, detener e invertir la degradación de las tierras y detener la pérdida de biodiversidad. Concretamente se alinea con las metas 15.1, 15.3, 15.5 y 15.9, orientadas a la conservación de los hábitats y su biodiversidad.

En este Trabajo de Fin de Grado trabajaremos con una comunidad de costra de líquenes desarrollada sobre suelo yesífero, con el objetivo de cuantificar el grado de asociación espacial entre las distintas especies y el grado de semejanza en base a sus rasgos funcionales. Una vez logrados estos dos objetivos nos centraremos en el objetivo principal del estudio, que es determinar si existe correlación entre el nivel de similitud funcional de las especies y su grado de asociación espacial sobre el terreno, a dos escalas diferentes. Nuestra hipótesis es que a una escala espacial fina, en la que predominan las interacciones entre individuos (talos), aquellas especies que presenten mayor disimilitud funcional se encontrarán asociadas espacialmente, mientras que a una escala mayor, donde tienen más relevancia los procesos del filtrado ambiental, encontraremos asociaciones positivas entre especies con rasgos similares.

3. MATERIALES Y MÉTODOS

3.1 ÁREA DE ESTUDIO

La recolección de los datos fue llevada a cabo en Chinchón (Comunidad de Madrid, 40° 9'49.59"N, 3°26'0.92"O, 650 m.s.n.m.) en el verano de 2013, por miembros de la Universidad Rey Juan Carlos pertenecientes al área de Biodiversidad y Conservación. La zona de estudio se caracteriza por pertenecer a la región biogeográfica Mediterránea, presentando suelos ricos en yeso y con un elevado uso antrópico para el aprovechamiento agrícola. Las condiciones

climatológicas se caracterizan por inviernos templados y con escasez de lluvias, y por veranos calurosos acompañados de la sequía estival. La precipitación media anual y la temperatura media anual son de entorno a los 443 mm y los 14°C. En referencia a la vegetación de la zona, debido al amplio uso agrícola la matriz paisajística suele estar conformada por matorrales gipsícolas, dominados por caméfitos como *Lepidium subulatum* y *Helianthemum squamatum*, intercalados con espartales de *Stipa tenacissima*.

3.2 RECOLECCIÓN DE DATOS

3.2.1 CARTOGRAFÍA DE LA COMUNIDAD LIQUÉNICA

Se dispuso una parcela de 2,0 x 2,5 m y, tratando de evitar las zonas con presencia de vegetación vascular, se fragmentó en recuadros de 50 x 50 cm en los que existía una costra biológica dominada por líquenes (Fig. 1). Una vez dividido el terreno se procedió a apuntar las coordenadas de cada talo, midiendo también su diámetro. La identificación se produjo a nivel de especie o género, debido a la incapacidad en ciertos casos de realizar *in situ* una identificación inequívoca de los organismos.

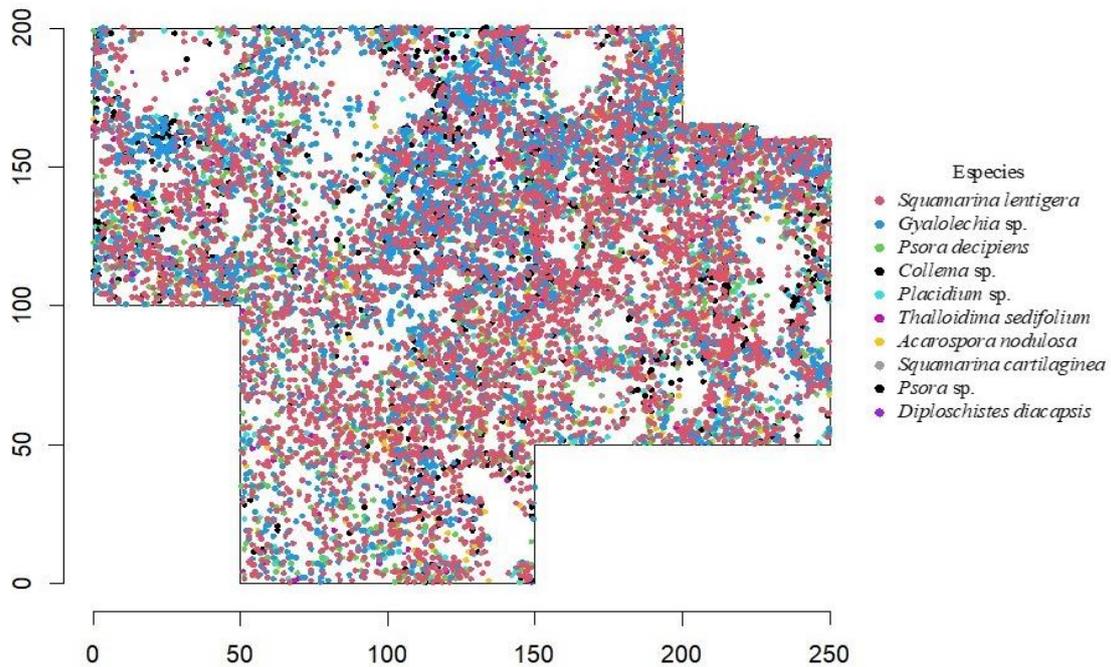


Fig. 1. Mapa de la parcela estudiada y posición de los talos cartografiados. Los colores representan a cada una de las especies. La leyenda está ordenada de la especie más abundante a la que menos, en orden descendente. Las unidades de las escalas son centímetros. Aquellas especies con <25 individuos no han sido coloreadas.

3.2.2 RASGOS FUNCIONALES

Para cada especie se recolectaron, a partir de la base de datos ITALIC 7.0 (Martellos, 2012), un total de 6 rasgos funcionales (Tabla A-1): tipo de fotobionte, color, continuidad del talo, biotipo, y, también la presencia/ausencia de estructuras de agarre y, pruina. Además, se anotó la presencia/ausencia de algunos compuestos secundarios o componentes químicos (fotoprotector, antiherbivoría y antimicrobiano) a partir del trabajo de Bhattacharyya et al. (2016). Finalmente, incluimos también el diámetro máximo para cada especie y el área máxima (calculada asumiendo una forma circular del talo). En aquellos casos en los que contamos con una especie identificada y otra no identificada pero perteneciente al mismo género, se le asignaron los mismos valores que a la especie identificada, a menos que existiesen pruebas de que dichos valores no son los mayoritarios en el género.

Todos los rasgos considerados son comunes en la taxonomía de líquenes desempeñando diversas funciones (Giordani et al., 2012; Benítez et al., 2018). El fotobionte tiene un papel importante en la fotosíntesis, teniendo los cianolíquenes una actividad fotosintética mayor que los clorolíquenes (las especies que poseen alga verde) (Cornelissen et al., 2007). También se ha observado que costras dominadas por clorolíquenes (costras liquénicas más desarrolladas) proporcionan una mayor rugosidad al suelo (reducen la erosión) que las de la mayoría cianoliquénica (Rodríguez-Caballero et al., 2012). El biotipo también desempeña funciones relevantes como reducir la erosión del suelo, en donde los líquenes escumulosos confieren mayor rugosidad (Concostrina-Zubiri et al., 2014), o aumentar la absorción/retención de agua, siendo los líquenes gelatinosos los más eficaces al necesitar compensar sus elevadas tasas de evaporación (Eldridge & Rosentreter, 1999). El diámetro y área máximos están directamente relacionados con la masa del talo, influyendo en la eficacia competitiva por el espacio (Ellis et al., 2021). La continuidad del talo y las estructuras de unión actúan en la estabilización del suelo (Aguilar et al., 2009). El color tiene efectos en la regulación de la temperatura y las tasas de evaporación (Karnieli et al., 2003; Phinney et al., 2022). La presencia de pruina está muy ligada a zonas abiertas con una escasa matriz arbustiva debido a su papel en reflejar la radiación solar, mientras que otros compuestos químicos son frecuentes en paisajes con vegetación donde la mayor fertilidad desemboca en competencia (Concostrina-Zubiri et al., 2014). Existen algunos rasgos que muestran relaciones directas e indirectas entre sí (Ellis et al., 2021). Por ejemplo, la coloración está relacionada con otras características como la absorción solar y la actividad fotosintética, de tal modo que especies melánicas con una pigmentación oscura absorben mayor radiación solar mientras que especies con una pigmentación pálida deben desarrollar compuestos secundarios para reflejarla (Phinney et al., 2022).

3.3 ANÁLISIS ESTADÍSTICO

3.3.1 TEST DE ALEATORIEDAD ESPACIAL COMPLETA (CSR).

Para examinar el patrón espacial de cada una de las especies, realizamos en primer lugar un test CSR con la función K de Ripley (1976). La función K se define como:

$$K(r) = \frac{n(r)}{\lambda}$$

Donde $n(r)$ representa el número esperado de vecinos dentro de un radio r alrededor de un punto cualquiera del patrón y, λ es la intensidad (densidad) de puntos.

El test CSR consiste en comparar la función K del patrón observado con las funciones K de simulaciones de un proceso homogéneo de Poisson de la misma intensidad que el patrón observado (De la Cruz, 2008). La representación gráfica de la función $L(r)$ observada (la normalización de la función $K(r)$) y sus “envueltas” (los valores extremos observados para las funciones K simuladas) permiten detectar si el patrón observado es agregado (función observada por encima de las envueltas), uniforme (función observada por debajo de las envueltas), o aleatorio (función observada dentro de las envueltas). Además, permite detectar si el patrón presenta síntomas de inhomogeneidad (densidad que varía con la posición en el espacio), de lo cual tenemos indicios a partir del mapa de distribuciones de las especies (Fig. 1). Esto resulta evidente si la función observada queda fuera de las envueltas a la escala máxima considerada en el estudio (Getzin et al., 2008). El test CSR fue llevado a cabo mediante la realización de 39 simulaciones para cada especie evaluada.

3.3.2 AJUSTE DE SUPERFICIES DE INTENSIDAD

Como la mayoría de especies mostraron síntomas de agregación virtual (inhomogeneidad), para cada una de ellas se estimó una superficie de intensidad inhomogénea $\lambda(s)$. La estimación se realizó empleando funciones núcleo (*kernel*) de tipo gaussiano (Blanco-Moreno, 2013) y eligiendo el ancho de banda (de entre un conjunto de 10 valores entre $\sigma=10$ cm y $\sigma=100$ cm) que produjo el mejor ajuste de un modelo Poisson inhomogéneo (Jara-Guerrero et al., 2015).

3.3.3 ASOCIACIÓN ESPACIAL INTERESPECÍFICA

Para determinar la asociación entre cada par de especies i y j a una distancia determinada r empleamos la función cruzada de correlación de par ($g_{ij}(r)$). La función de correlación de par $g(r)$, en la que se basa $g_{ij}(r)$, estima la densidad de puntos en una circunferencia de radio r alrededor de un punto cualquiera del patrón, dividida por el cuadrado de la densidad de puntos

promedio en el área (Diggle, 1983). La función cruzada $g_{ij}(r)$ estima la densidad de puntos de tipo j alrededor de un punto cualquiera de tipo i . Se define como:

$$g_{ij}(r) = \frac{1}{\lambda_i \lambda_j} \frac{1}{2\pi r A} \sum_{m=1}^M \sum_{n=1}^N w_{ij}^{-1} k_h(\|x_i - x_j\| - r)$$

Donde λ_i y λ_j se corresponden con las intensidades de las especies i y j respectivamente dentro del área A . x_i y x_j representan las localizaciones de las especies, mientras que M y N son la cantidad de puntos de las especies i y j respectivamente. La k_h es la función núcleo (*kernel*) utilizada para cuantificar la densidad de puntos en la circunferencia definida por r , y w_{ij} es una función para controlar el efecto borde. Su interpretación es de tal modo que si $g_{ij}(r) > 1$ indica que a una distancia r de los individuos de la especie i hay más individuos de la especie j de los que cabría esperar por azar (o dicho de otra forma, que a la escala espacial r la especie j se agrega alrededor de la especie i). Del mismo modo, $g_{ij}(r) < 1$ indica que la especie j se segrega alrededor de la especie i y $g_{ij}(r) = 1$ indica que la distribución de los individuos de la especie j es independiente de la distribución de los individuos de la especie i a la escala r . (He & Biswas, 2019).

Para tener en cuenta la inhomogeneidad de la mayoría de las especies (Fig. 2), hemos usado también la función $g_{ij}(r)$ inhomogénea, cuya definición es semejante a la anterior pero en donde las intensidades de los patrones se remplazan por superficies de intensidad variable (es decir, inhomogéneas) $\lambda_i(x_i)$ y $\lambda_j(x_j)$.

Para testar la significación estadística de las asociaciones detectadas con las funciones anteriores hemos empleado dos modelos nulos de independencia: Poisson homogéneo y Poisson inhomogéneo (Chacón-Labela et al., 2016, He and Biswas et al., 2019, Pescador et al., 2020).

El modelo de independencia Poisson homogéneo considera que los procesos espaciales de ambas especies son independientes entre sí y estacionarios, sirviendo como referencia para valorar los efectos del filtro ambiental (habitualmente a escalas grandes). Para testar este modelo se comparó la función de correlación par cruzada g_{ij} observada frente a g_{ij} simuladas mediante un modelo nulo de independencia Poisson homogéneo para la especie j , es decir, se simularon patrones de puntos en los que las ubicaciones de la especie focal i se mantienen fijas y las ubicaciones de la especie j se distribuyen al azar e independientemente de la especie focal con una densidad λ_j idéntica a la observada.

El modelo de independencia Poisson inhomogéneo considera por el contrario que los procesos espaciales no son estacionarios y permite controlar los efectos (la confusión) de la heterogeneidad

espacial sobre los patrones espaciales a escala fina, lo que permite abordar los procesos de limitación a la similitud (Wiegand et al., 2007). Permitiendo valorar los efectos del filtro ambiental al compararlo con el modelo de independencia Poisson homogéneo. Para testar este modelo se comparó la función g_{ij} inhomogénea observada frente a g_{ij} inhomogéneas simuladas mediante un modelo nulo de independencia Poisson inhomogéneo para la especie j , es decir, un modelo en el cual las ubicaciones de los individuos de la especie focal i se mantienen fijas y las ubicaciones de la segunda especie j se aleatorizan siguiendo la función de intensidad inhomogénea $\lambda_j(x)$ que estimamos anteriormente.

En ambos casos se realizaron 199 simulaciones del correspondiente modelo nulo y se calcularon las envueltas para la función g_{ij} homogénea e inhomogénea. A partir de todos los test realizados con cada función, calculamos la proporción de pares de especies que presentaron asociaciones positivas significativas (agregación), asociaciones negativas significativas (segregación) o asociaciones neutras (independencia) a cada escala espacial.

A partir de los test de asociación interespecífica realizados contra el modelo de independencia Poisson inhomogéneo (Fig. 3) seleccionamos las dos escalas r en las que fue máxima la proporción de asociaciones positivas ($r = 4$ cm) y negativas ($r = 28,7$ cm). Para cada una de las dos escalas R calculamos el *área bajo la función de correlación de par* $A_{ij}(R)$ (Brown et al., 2013; He & Biswas, 2019):

$$A_{ij}(R) = \int_0^R \log(g_{ij}(r)) dr$$

Este estimador mide la fuerza de la asociación espacial entre cada par de especies (Brown et al., 2013; He & Biswas, 2019). La interpretación de A_{ij} consiste en que valores positivos y negativos indican respectivamente agregación o segregación, y a medida que los valores son mayores o menores indican más fuerza en su respectivo tipo de asociación (Brown et al., 2013).

Finalmente, para comprobar que las asociaciones espaciales interespecíficas son simétricas ($A_{ij} = A_{ji}$) se realizó un test de Mantel (Legendre & Legendre, 2012) que determinó una fuerte correlación entre ambas matrices en las dos escalas ($R = 4$, $r_M = 0,991$, $p = 0,001$; $R = 28,7$, $r_M = 0,992$, $p = 0,001$), por lo que en el resto del trabajo empleamos únicamente $A_{ij}(R)$.

3.3.4 DISIMILITUD INTERESPECÍFICA BASADA EN RASGOS

Para cada uno de los t rasgos funcionales considerados y para cada par de especies i y j se calculó la disimilitud univariada (${}^tD_{ij}$). En el caso de los rasgos categóricos, se asignaron los valores ${}^tD_{ij} = 1$ y ${}^tD_{ij} = 0$ para las especies que respectivamente diferían o coincidían en la categoría para el

rasgo considerado. En el caso de rasgos cuantitativos (diámetro y área del talo), ${}^tD_{ij}$ se estimó mediante la distancia euclídea.

Además, se calculó una disimilitud "multirasgo" o multivariada. Para ello, se generó previamente una matriz en la que se anotó para cada especie la presencia (1) o ausencia (0) de cada una de las categorías de todos los rasgos funcionales categóricos. A esta matriz se añadieron las variables cuantitativas (diámetro máximo y área máxima) re-escaladas para un rango entre 0 y 1 (Legendre & Legendre, 2012). A partir de dicha matriz se calculó la disimilitud multivariada ${}^{mt}D_{ij}$ como la distancia euclídea entre las especies i y j en el espacio multivariante definido por la matriz de rasgos.

3.3.5 ANÁLISIS DE CORRELACIÓN ENTRE LAS MATRICES DE ASOCIACIÓN ESPACIAL Y DE DISIMILITUD FUNCIONAL

Para llevar a cabo los análisis de correlación entre la matriz de asociación espacial de las especies $A_{ij}(R)$ (para las dos escalas $R = 4,0$ cm y $R = 28,7$ cm) y las matrices de disimilitud funcional ${}^tD_{ij}$ univariadas y multivariada se emplearon test de Mantel. Los test se basaron en 999 permutaciones, a partir de las cuales se obtuvieron valores p para la hipótesis nula $r_M = 0$. Además, se obtuvieron intervalos de confianza del 95% para el coeficiente de correlación de Mantel r_M mediante *bootstrapping*.

Como herramienta de análisis se empleó el lenguaje de programación R versión 4.2.2, siendo necesarios los paquetes "spatspat" (Baddeley & Turner, 2005) y "ecodist" (Goslee & Urban, 2007).

4. RESULTADOS

Se cartografiaron un total de 11.970 puntos pertenecientes a 12 géneros o especies diferentes (Tabla 1). Sin embargo, dos de estas especies presentaban un número demasiado bajo de observaciones (<25 individuos), por lo que fueron excluidas de los análisis posteriores con el objetivo de evitar la influencia de la estocasticidad en nuestros resultados. Todo ello para garantizar la robustez y la fiabilidad de los análisis, permitiéndonos enfocarnos en los datos más representativos.

En cuanto a los anchos de banda seleccionados para el ajuste de inhomogeneidad varió entre 40 y 80 cm (Tabla 1).

Tabla 1. Número de observaciones y ancho de banda (σ) óptimo del *kernel* gaussiano empleado para el ajuste de la superficie de inhomogeneidad de cada especie.

	Nº de talos contabilizados	Ancho de banda (cm)
<i>Acarospora nodulosa</i> (Dufour) Hue	304	70
<i>Collema</i> sp.	676	60
<i>Diploschistes diacapsis</i> (Ach.) Lumbsch	130	80
<i>Gyalolechia</i> sp.	3678	50
<i>Placidium</i> sp.	584	70
<i>Psora decipiens</i> (Hedw.) Hoffm	1481	40
<i>Psora</i> sp.	211	70
<i>Squamarina cartilaginea</i> (With.) P. James	217	70
<i>Squamarina lentigera</i> (Weber) Poelt	4314	50
<i>Thalloidima sedifolium</i> (Scop.) Kistenich, Tindal, Bendiksby & S.Ekman	347	60
<i>Lepraria crassissima</i> (Hue) Lettau	7	-
<i>Placidium rufescens</i> (Ach.) A. Massal.	21	-

*Las especies que no alcanzaron el número mínimo de observaciones (>25) no formaron parte del resto de análisis, y, por tanto, no presentan representación en cuanto a ancho de banda.

Los resultados de los test CSR mostraron que la función $L(r)$ sobresalía por encima de las envueltas para la mayoría del rango espacial considerado en la mayoría de especies, indicando una agregación virtual, es decir, una distribución no homogénea de los talos en el espacio (Fig. 2).

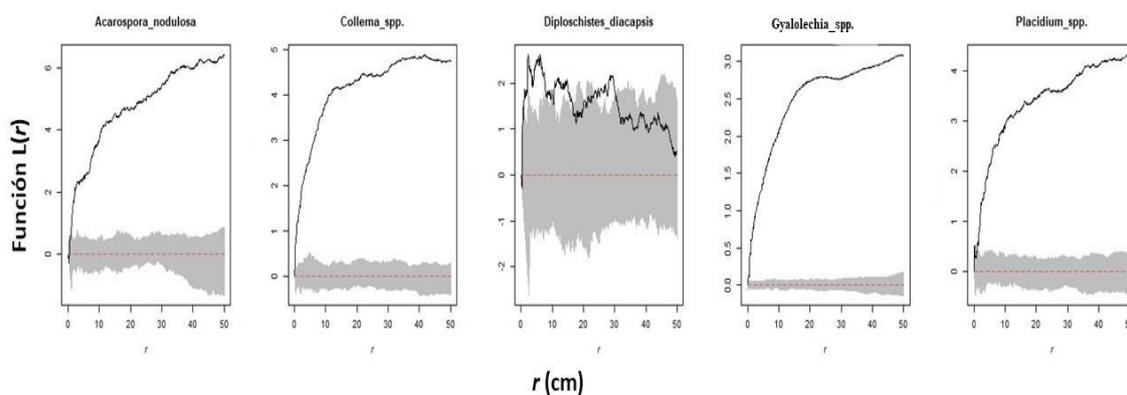


Fig. 2. Resultados de los test CSR para cada una de las especies. La línea continua representa los valores de $L(r)$. La línea roja discontinua representa el valor teórico de la hipótesis CSR. Y las marcas sombreadas representan los máximos de las envueltas en 39 simulaciones.

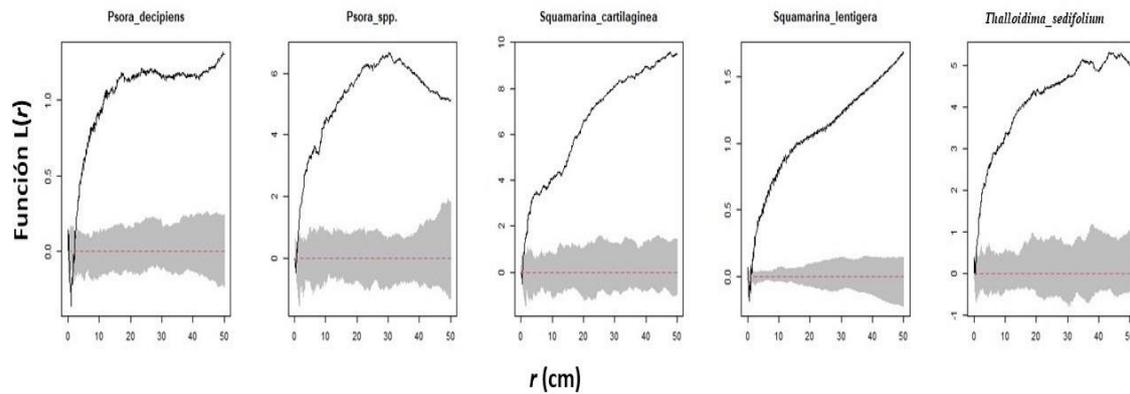


Fig. 2. Continuación.

4.1 ASOCIACIÓN ESPACIAL INTERESPECÍFICA

El porcentaje de asociaciones positivas (agregación), negativas (segregación) y neutras (independencia) varió según la escala y el modelo nulo empleado. En el caso del modelo de independencia Poisson homogéneo, las asociaciones positivas predominaron sobre las negativas a todas las escalas espaciales consideradas, con una prevalencia superior al 35 % de todos los pares de especies, y llegando a ser de aproximadamente el 70 % a la escala de $r = 5$ cm. Por el contrario, las asociaciones negativas no superaron el 15 % (a los 29 cm) manteniéndose en general por debajo del 8% (Fig. 3A). Cuando se testaron las asociaciones frente al modelo de independencia Poisson inhomogéneo, las asociaciones positivas disminuyeron, especialmente a escalas de $r > 10$ cm, misma escala a la que aumentaron (considerablemente, hasta un 30%) las asociaciones negativas, que incluso superaron a las positivas, pero en general se mostró un predominio de las relaciones de independencia. Se detectó también un incremento de asociaciones negativas significativas (hasta un 13%) a escalas muy finas: entre $r = 0$ y $r = 1$ cm (Fig. 3B).

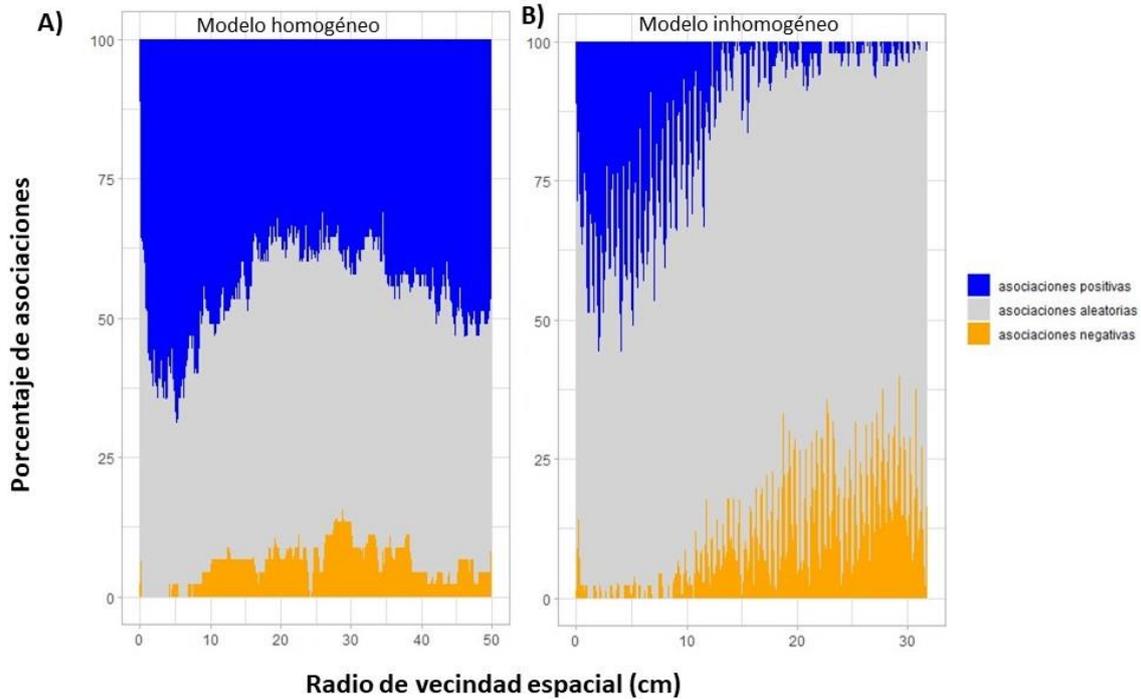


Fig. 3. Proporciones de los diferentes tipos de asociación significativas ($\alpha = 0,05$) en base a 199 simulaciones de modelos de independencia Poisson homogéneo (A) y Poisson inhomogéneo (B) para cada par de especies.

En concreto, con el modelo inhomogéneo (Fig. 3B), el máximo de asociaciones positivas significativas se encontró a los 4 cm, donde se mostraron para aproximadamente el 60% de todos los pares de especies considerados. Por el contrario, el porcentaje de asociaciones negativas significativas alcanzó su máximo a los 28,7 cm incluyendo en torno al 40% del total de pares de especies.

Para las asociaciones calculadas con la función $g_{ij}(r)$ inhomogénea, la matriz de asociación A_{ij} ($R = 4$ cm) mostró que, independientemente de la significación estadística, el 53% de los pares de especies presentaban asociación positiva, mientras que el 47 % mostraban una asociación negativa. En cambio, en A_{ij} ($R = 28,7$ cm) las proporciones se invirtieron, resultando en un 27% de asociaciones positivas y un 73% negativas. En este caso, la asociación fue más fuerte para algunos pares concretos de especies, pero también seguían siendo valores relativamente bajos (Fig. 4).

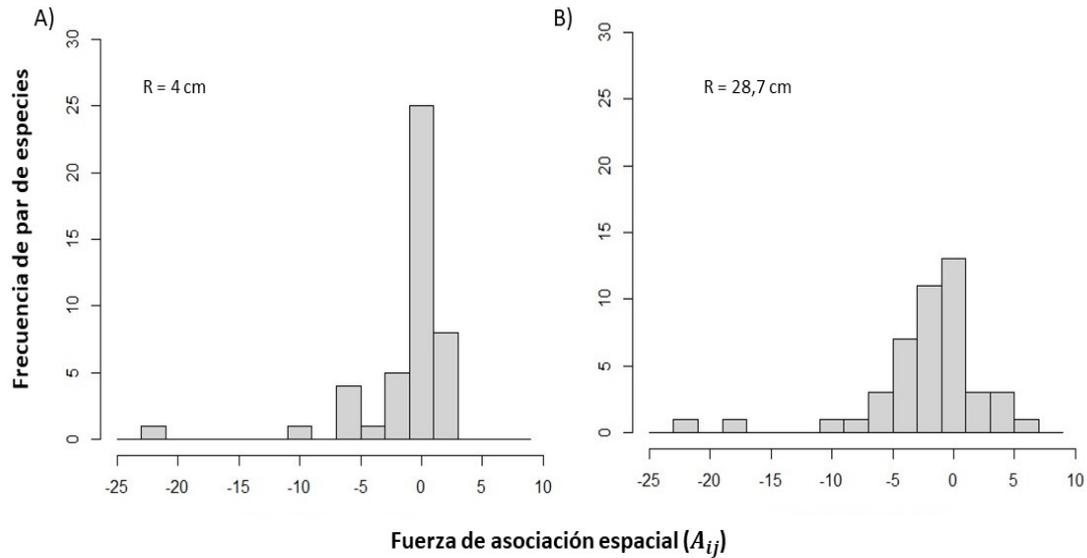


Fig. 4. Distribución de las intensidades de asociación interespecífica $A_{ij}(R)$ a la escala $R = 4$ cm (A) y $R = 28,7$ cm (B) obtenidas a partir de un modelo no homogéneo.

4.2 RASGOS FUNCIONALES

Los rasgos funcionales mostraron un predominio de ciertos caracteres: biotipo escumuloso, fotobionte verde, ausencia de estructuras de agarre, presencia de pruina, coloración clara y talo continuo (Tabla A-1). En cuanto a los componentes químicos predominó la presencia de mecanismos antimicrobiales. Las variables cuantitativas mostraron unos valores medios de entorno a 13,5 mm y 11,9 mm² respectivamente para el diámetro (valor máximo = 37,8 mm y valor mínimo = 3 mm) y área máxima (valor máximo = 30,7 mm² y valor mínimo = 3,1 mm²). Respecto a los rangos de disimilitud funcional, la matriz multivariada (que tiene en cuenta todos los rasgos a la vez) indicó que las especies *Psora decipiens* y *Collema* sp. presentaron la mayor diferencia entre ellas en cuanto a rasgos, mientras que las más semejantes fueron *Acarospora nodulosa* y *Gyalolechia* sp. (Fig. 5).

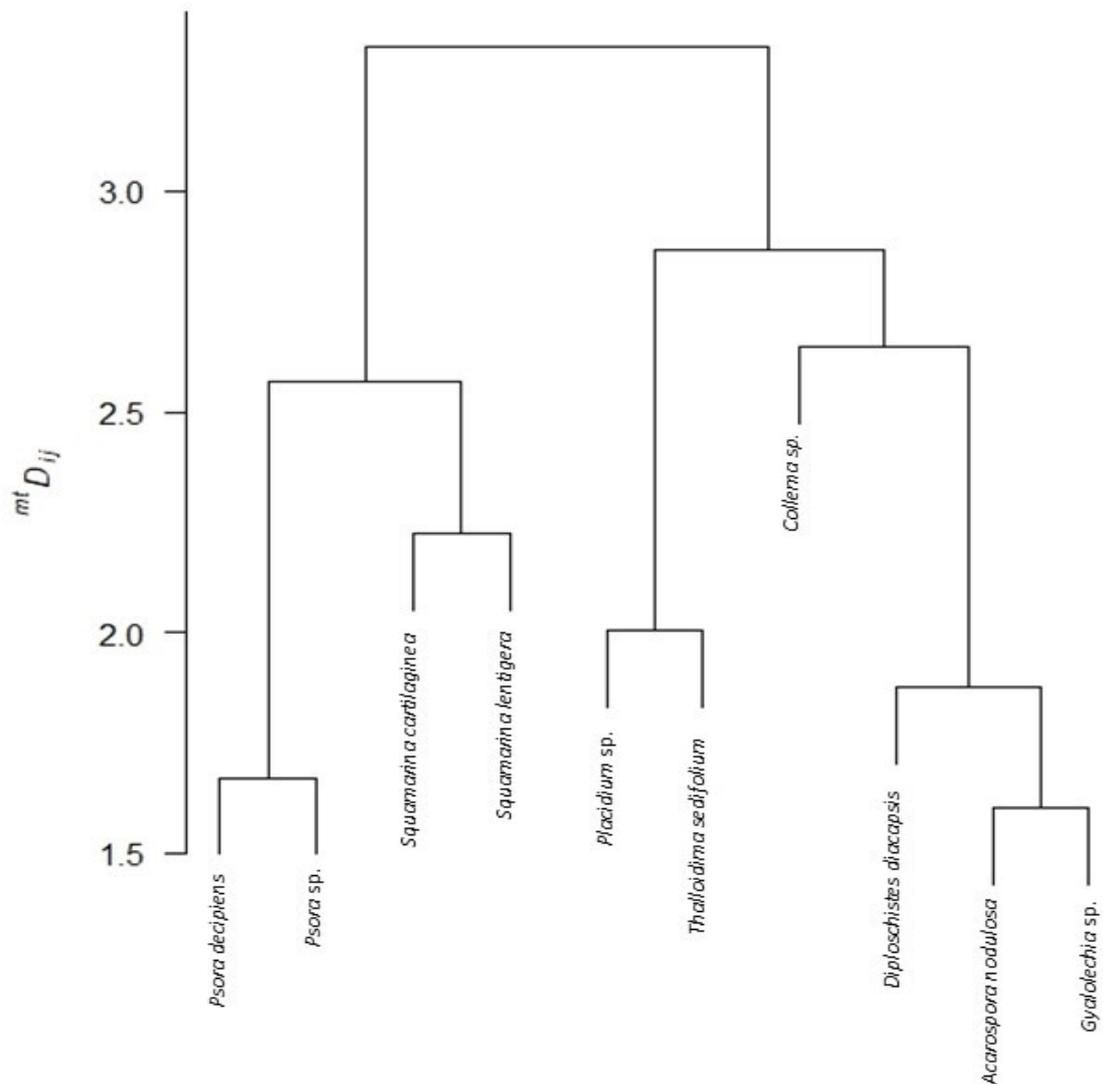


Fig. 5. Agrupación jerárquica de las especies en base a su disimilitud funcional a partir de la matriz multivariada de distancias funcionales (mtD_{ij}) y el algoritmo de ligamiento completo (Legendre & Legendre, 2012).

4.3 CORRELACIÓN ENTRE LA DISIMILITUD FUNCIONAL Y LA ASOCIACIÓN ESPACIAL

En las dos escalas consideradas se encontraron tendencias semejantes. Para la mayoría de rasgos se encontró una correlación positiva entre la disimilitud funcional y la asociación espacial (Fig. 6), es decir, que a mayor diferencia funcional, mayor agregación espacial. Tan sólo para la composición química (fotoprotector y antimicrobial) y las estructuras de agarre se encontraron correlaciones negativas entre la disimilitud funcional y la asociación espacial (Fig. 6), es decir, que a mayor diferencia funcional, mayor segregación espacial. Sin embargo, en ninguno de los test el coeficiente de Mantel resultó estadísticamente significativo. A una escala de 4 cm (Fig.

6A), se obtuvieron test marginalmente significativos para tres rasgos: biotipo ($r_M = 0,24$, $p = 0,082$), diámetro máximo ($r_M = 0,31$, $p = 0,061$) y área máxima ($r_M = 0,31$, $p = 0,067$), los cuales mostraron una tendencia positiva. Mientras, a una escala de 28,7 cm (Fig. 6B), también se obtuvieron valores marginalmente significativos por parte del rasgo biotipo ($r_M = 0,27$, $p = 0,076$), mostrando una tendencia positiva.

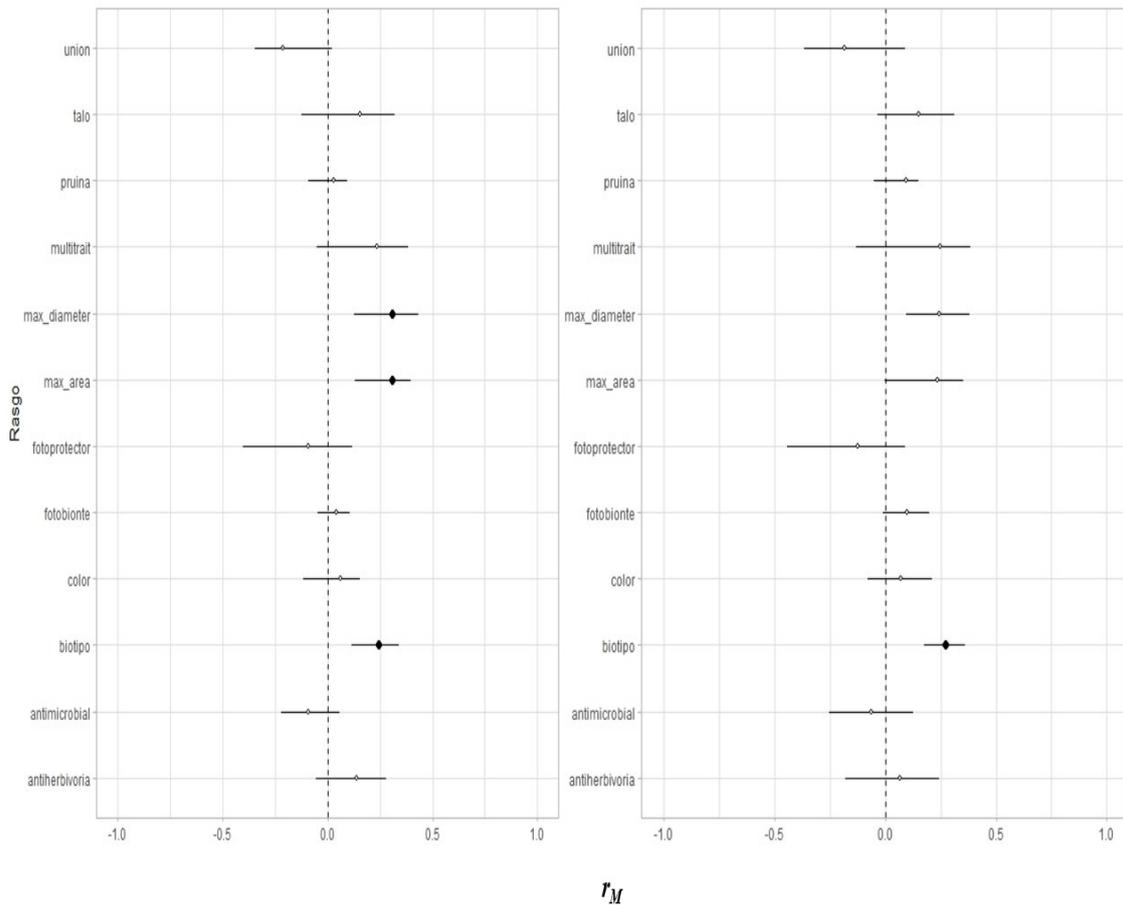


Fig. 6. Resultados de los test de Mantel entre las matrices de asociación espacial $A_{ij}(R)$ y las matrices de disimilitud funcional ${}^tD_{ij}$ para dos escalas espaciales R distintas. La barras representan intervalos de confianza del 95% obtenidos mediante *bootstrap*. Los rasgos abreviados son: "max_area", área máxima del talo; "max_diametro", diámetro máximo del talo; "unión": estructura de agarre. Los puntos negros indican test marginalmente significativos ($p < 0,1$) y los puntos blancos test no significativos ($p > 0,1$).

5. DISCUSIÓN

Es un hecho ampliamente aceptado en la literatura ecológica que del estudio de patrones de puntos espaciales se pueden inferir las interacciones y procesos ecológicos responsables de la organización de las comunidades (McIntire & Fajardo, 2009). Nuestro estudio muestra que un importante porcentaje de especies de la comunidad de líquenes estudiada coexisten siguiendo patrones no aleatorios. Aunque los test realizados con el modelo de independencia Poisson

homogéneo, que asume condiciones ambientales estacionarias, sugieren un predominio de asociaciones positivas a todas las escalas (Fig. 3A), el modelo de independencia Poisson inhomogéneo, que permite separar los efectos de la afinidad ambiental de los debidos a las interacciones bióticas (Wiegand et al., 2007) muestra que las asociaciones positivas son predominantes tan sólo a escalas por debajo de $r = 10$ cm (Fig. 3B) y en menor porcentaje que asumiendo condiciones de estacionariedad ambiental, mientras que a escalas más gruesas predominan las relaciones de independencia. Estos resultados confirman el importante papel que juega el filtrado ambiental en el ensamblaje de la comunidad de costra líquénica estudiada, en el que buena parte de las especies presentes tienden a aparecer juntas en respuesta a la heterogeneidad microambiental. Esto es concordante con lo encontrado en otros estudios (He & Biswas, 2019; Rodríguez, 2023), dando a entender la influencia de la heterogeneidad ambiental sobre el ensamblaje de comunidades en suelos yesíferos (Delalandre & Montesinos-Navarro, 2018; Luzuriaga, et al., 2020).

Un resultado importante es lo que ocurre con las asociaciones entre especies a escalas muy finas (r entre 0 y 2 cm), en donde es más probable que ocurran las interacciones directas entre talos. Cuando se testan las asociaciones frente al modelo de independencia homogéneo, se presentan hasta un 6% de asociaciones negativas y hasta un 35% de asociaciones positivas significativas. Mientras que cuando se tiene en cuenta el efecto de las preferencias ambientales con el modelo Poisson inhomogéneo se detectan hasta un 12% de asociaciones negativas y hasta un 25% de asociaciones positivas significativas. Si asumimos que este modelo homogéneo descuenta las preferencias ambientales, las asociaciones negativas detectadas solo serían explicables en términos de interacciones competitivas, mientras que las asociaciones positivas no serían la respuesta por similitud de preferencias ambientales sino por algún tipo de interacción facilitativa. Estos mecanismos de facilitación en líquenes de costra pueden producirse de distintos modos, pueden ser consecuencia de una complementariedad en los métodos de obtención de nutrientes (Bowker et al., 2010b) o una facilitación en la colonización a partir de fotobiontes superpuestos (Muggia et al., 2013; Belinchón et al., 2015; Svensson et al., 2016). También son posibles las asociaciones positivas (no facultativas) en los casos de parasitismo en los que un líquen utiliza el fotobionte de otro para poder desarrollarse (Friedl, 1987; Schaper & Ott, 2003). De hecho, se ha observado que *Acarospora nodulosa* actúa como parásito de *Diploschistes diacapsis* durante sus primeras etapas de desarrollo (Moya et al., 2020).

A una escala más intermedia ($r = 10$ cm) se observa, en el modelo de independencia homogéneo, una ligera disminución de las asociaciones positivas y un aumento de las asociaciones negativas. Sin embargo, donde realmente es interesante es en el modelo inhomogéneo ya que a partir de este radio de vecindad comienza una inversión en la tendencia de asociaciones, pasando a predominar la segregación espacial. Esto puede ser consecuencia de un proceso multicausal en el que se

produzca una variación microambiental que ocasiona la repartición segregada de las especies a lo largo del gradiente ambiental, un aumento en la intensidad competitiva al hacer frente a más de un talo o incluso la disminución de los efectos facilitadores.

Los test de Mantel no han podido demostrar una correlación significativa entre el grado de semejanza funcional de las especies y el grado de asociación espacial que ocurre entre ellas. Aun así, la tendencia general de los análisis, y principalmente los test marginalmente significativos, muestran una inclinación hacia una correlación positiva (Fig. 6), lo que sugiere un efecto de la competencia a través de la similitud limitante, lo cual coincide en parte con los resultados del análisis de asociaciones interespecíficas y ha sido observado con anterioridad en otras comunidades de líquenes (Prieto et al., 2017) y plantas (Luo et al., 2021; Wilson & Stubbs, 2012). En concreto, los rasgos para los que se encontraron correlaciones marginalmente significativas (biotipo, área máxima y diámetro máximo) están bastante relacionados con la forma y procesos de crecimiento de los líquenes (Armstrong & Welch, 2007; Armstrong & Bradwell, 2010, 2011), lo cual puede derivar en una competencia por un recurso vital como es el espacio (Pentecost, 1980). En cuanto a los rasgos con tendencias a la correlación negativa (Fig. 6), indican una tendencia a la agrupación basada en preferencias medioambientales. Esto podría significar que las especies con presencia de compuestos de fotoprotección se agruparían en parches sin sombra, presentando dicho compuesto químico para combatir la luz solar (Molnár & Farkas, 2010). Del mismo modo, variaciones en la composición del suelo podrían llevar a una asociación de especies con presencia o ausencia de estructuras de agarre en determinadas zonas, dependiendo de la necesidad de una mayor estabilidad (Eldridge & Greene, 1994). La presencia de mecanismos de defensa antimicrobiales puede estar ligada a zonas con una mayor actividad microbiana patógena, desarrollando metabolitos secundarios como el ácido úsnico para protegerse (Tay et al., 2004; Molnár & Farkas, 2010).

Un aspecto a mencionar es que, a diferencia de la mayoría de estudios, nuestros datos no abarcan amplios gradientes geográficos. En ellos el filtrado ambiental es un fenómeno frecuente (De Bello et al., 2013, Cadotte & Tucker, 2017), aunque no es raro que el filtrado ambiental ocurra también a escalas pequeñas (Baldeck et al., 2013; Chang et al., 2013; Pescador et al., 2020). Por tanto, hay que ser conscientes que el analizar una parcela topográfica de pequeño tamaño puede estar ocasionando ciertas limitaciones en nuestro estudio, debido a la relevancia de la escala en los patrones de ensamblaje (Jonsson & Moen, 1998; Kraft & Ackerly, 2010). Este factor puede haber sido el causante de que los valores de intensidad de asociación hayan sido bajos, debido a no contar con el suficiente tamaño de muestra para vislumbrar claramente patrones de asociación.

La carencia de correlaciones significativas puede ser consecuencia de la matriz de distancias funcionales y de los rasgos que la conforman, ya que al ser la mayoría de carácter cualitativo

binario la categorización puede ser demasiado grosera (Bartlett et al., 2016; Ellis et al., 2021). Esta ausencia de gradación en la caracterización funcional podría ser útil a escalas más amplias donde se comparen varias comunidades, pero en este estudio puede estar resultando en valores no idóneos para relacionarlos con el ensamblaje de especies. Aun así, las tendencias mostradas pueden servir como un indicador de qué tipo de rasgos podrían mantenerse para futuros estudios. De hecho, los valores prevalentes para la mayoría de rasgos considerados coinciden en gran medida con los observados en el estudio de Concostrina-Zubiri et al. (2014), indicando ciertas tendencias repetitivas en suelos yesíferos como el biotipo o una elevada refracción de la luz solar. Estas predilecciones pueden ser la consecuencia de un ambiente árido o semiárido con una matriz vegetal escasa o nula que proteja a estas biocostras de la radiación solar y, por tanto, obligue a desarrollar estrategias para disminuir el estrés abiótico.

A partir de ahí sería necesario hacer un refinamiento, escogiendo rasgos que cuenten con un balance entre la complejidad de su recolección y la aportación que desempeñan en la funcionalidad ecológica (Ellis et al., 2021). En esta selección habría que indagar no solo en la variación interespecífica, sino también en la variación intraespecífica ya que se ha demostrado que tiene influencia en los patrones de comunidades liquénicas (Coyle, 2017; Hurtado et al., 2020). El empleo de más variables cuantitativas puede ser una buena metodología a emplear, sin dejar de lado los rasgos cualitativos que ofrezcan complementariedad a nuestros datos .

Una futura línea de investigación que sería interesante y podría dar resultados más significativos consistiría en realizar este mismo estudio a lo largo de un gradiente más amplio. De este modo, se lograría un área de estudio que contaría con más organismos y permitiría vislumbrar variaciones ambientales. Estas deberían ser medidas para poder caracterizar las preferencias de las especies. Entre ellas habría que prestar especial atención a las condiciones edáficas como la composición química del suelo, textura o pH. Estudios previos han observado que la composición de especies a escala local está influida por parámetros bióticos, topográficos y edáficos (Bowker et al., 2016). De este modo, se podría caracterizar directamente las preferencias ambientales de los líquenes y afinar en la separación de la influencia de la competencia y el filtrado ambiental sobre el ensamblaje. Por otro lado, el refinamiento de los rasgos y el carácter cuantitativo/cualitativo de estos es un aspecto que se debería abordar también en esos futuros proyectos.

6. CONCLUSIONES

Se ha observado que la heterogeneidad ambiental (estimada mediante la inhomogeneidad espacial) tiene un papel importante en el ensamblaje de comunidades liquénicas yesíferas a través de cambios en la proporción de asociaciones positivas y negativas. Los resultados sugieren la

existencia de una relación entre el grado de asociación espacial y el grado de similitud funcional, aunque marginal en la mayoría de los casos. Esto puede ser consecuencia de un tamaño no idóneo para analizar patrones de puntos que ocasione fuerzas de asociación demasiado débiles o, más probablemente, el uso de rasgos cualitativos con valores discretos (y limitados a dos opciones) que no permiten estimar con la necesaria precisión su influencia en el ensamblaje de una comunidad de este tamaño y a las escalas estudiadas. Por tanto, sería necesario desarrollar nuevos proyectos que refuercen estos puntos débiles.

7. BIBLIOGRAFÍA

- Aguilar, A. J., Huber-Sannwald, E., Belnap, J., Smart, D. R. & Moreno, J. A. (2009). Biological soil crusts exhibit a dynamic response to seasonal rain and release from grazing with implications for soil stability. *Journal of Arid Environments*, 73, 1158-1169.
- Armstrong, R. A. & Bradwell, T. (2010). Growth of crustose lichens: a review. *Geografiska Annaler: Series A, Physical Geography*, 92, 3-17.
- Armstrong, R. A. & Bradwell, T. (2011). Growth of foliose lichens: a review. *Symbiosis*, 53, 1-16.
- Armstrong, R. A. & Welch, A. R. (2007). Competition in lichen communities. *Symbiosis*, 43, 1-12.
- Baddeley, A. J. & Turner, R. (2005). Spatstat: an R package for analyzing spatial point patterns. *Journal of Statistical Software*, 12: 1-42.
- Baldeck, C. A., Harms, K. E., Yavitt, J. B., John, R., Turner, B. L., Valencia, R., Navarrete, H., Davies, S. J., Chuyong, G. B., Kenfack, D., et al. (2013). Soil resources and topography shape local tree community structure in tropical forests. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, 280, 20122532.
- Bartlett, M.K., Zhang, Y., Yang, J., Kreidler, N., Sun, S. W., Lin, L., Hu, Y. H., Cao, K. F. & Sack, L. (2016). Drought tolerance as a driver of tropical forest assembly: resolving spatial signatures for multiple processes. *Ecology*, 97: 503-514.
- Bascompte, J. & Jordano, P. (2008). Redes mutualistas de especies. *Investigación y Ciencia*, 384, 50-59.
- Belinchón, R., Yahr, R. & Ellis, C. J. (2015). Interactions among species with contrasting dispersal modes explain distributions for epiphytic lichens. *Ecography*, 38, 762-768.
- Belnap, J., Büdel, B. & Lange, O. L. (2003). *Biological soil crusts: characteristics and distribution*. En: Belnap, J. & Lange, O. L. (eds.) *Biological soil crusts: structure, function, and management*, 3-30, Springer, Berlin.
- Benítez, A., Aragón, G., González, Y. & Prieto, M. (2018). Functional traits of epiphytic lichens in response to forest disturbance and as predictors of total richness and diversity. *Ecological Indicators*, 86, 18-26.
- Bhattacharyya, S., Deep, P. R., Singh, S. & Nayak, B. (2016). Lichen secondary metabolites and its biological activity. *American Journal of PharmTech Research*, 6, 1-7.
- Biswas, S. R., Mallik, A. U., Braithwaite, N. T. & Wagner, H. H. (2016). A conceptual framework for the spatial analysis of functional trait diversity. *Oikos*, 125, 192-200.

- Blanco-Moreno, J. M. (2013) *Aplicaciones de las funciones de núcleo en ecología espacial*. En : De la Cruz, M., Maestre, F. T. (eds.) *Avances en el Análisis Espacial de Datos Ecológicos: Aspectos Metodológicos y Aplicados*, 79-124, ECESPA-Asociación Española de Ecología Terrestre, Móstoles.
- Bowker, M. A., Maestre, F. T. & Escolar, C. (2010a). Biological crusts as a model system for examining the biodiversity–ecosystem function relationship in soils. *Soil Biology and Biochemistry*, 42, 405-417.
- Bowker, M. A., Soliveres, S. & Maestre, F. T. (2010b). Competition increases with abiotic stress and regulates the diversity of biological soil crusts. *Journal of Ecology*, 98, 551-560.
- Bowker, M. A., Belnap, J., Büdel, B., Sannier, C., Pietrasiak, N., Eldridge, D. J. & Rivera-Aguilar, V. (2016). *Controls on distribution patterns of biological soil crusts at micro-to global scales* En: Belnap, J., Weber, B. & Büdel, B (eds.) *Biological soil crusts: an organizing principle in drylands*, 173-197, Springer, Berlin.
- Brown C., Burslem D. F. R. P., Illian J. B., Bao L., Brockelman W., Cao M., Chang L. W., Dattaraja H. S., Davies S., Gunatilleke C. V. S., et al. (2013). Multispecies coexistence of trees in tropical forests: spatial signals of topographic niche differentiation increase with environmental heterogeneity. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, 280: 20130502. 20130502.
- Büdel, B., Colesie, C., Green, T. A., Grube, M., Lázaro Suau, R., Loewen-Schneider, K., Mair, S., Peer, T., Pintado, A., Raggio, J., et al. (2014). Improved appreciation of the functioning and importance of biological soil crusts in Europe: the Soil Crust International Project (SCIN). *Biodiversity and Conservation*, 23, 1639-1658.
- Cadotte, M. W. & Tucker, C. M. (2017). Should environmental filtering be abandoned?. *Trends in ecology & evolution*, 32, 429-437.
- Cadotte, M. W., Carboni, M., Si, X. & Tatsumi, S. (2019). Do traits and phylogeny support congruent community diversity patterns and assembly inferences?. *Journal of Ecology*, 107, 2065-2077.
- Call, L. J. & Nilsen, E. T. (2003). Analysis of spatial patterns and spatial association between the invasive tree-of-heaven (*Ailanthus altissima*) and the native black locust (*Robinia pseudoacacia*). *The American Midland Naturalist*, 150, 1-14.
- Chacón-Labela, J., Cruz, M. & Escudero, A. (2016). Beyond the classical nurse species effect: Diversity assembly in a Mediterranean semi-arid dwarf shrubland. *Journal of Vegetation Science*, 27, 80–88.
- Chang, L. W., Zelený, D., Li, C. F., Chiu, S. T. & Hsieh, C. F. (2013). Better environmental data may reverse conclusions about niche-and dispersal-based processes in community assembly. *Ecology*, 94, 2145-2151.
- Chase, J. M. (2014). Spatial scale resolves the niche versus neutral theory debate. *Journal of Vegetation Science*, 25, 319-322.
- Concostrina-Zubiri, L., Pescador, D. S., Martínez, I. & Escudero, A. (2014). Climate and small scale factors determine functional diversity shifts of biological soil crusts in Iberian drylands. *Biodiversity and Conservation*, 23, 1757-1770.
- Cornelissen, J. H., Lang, S. I., Soudzilovskaia, N. A. & During, H. J. (2007). Comparative cryptogam ecology: a review of bryophyte and lichen traits that drive biogeochemistry. *Annals of Botany*, 99, 987-1001.

- Cornwell, W. K. & Ackerly, D. D. (2009). Community assembly and shifts in plant trait distributions across an environmental gradient in coastal California. *Ecological Monographs*, 79, 109–126.
- Coyle, J. R. (2017). Intraspecific variation in epiphyte functional traits reveals limited effects of microclimate on community assembly in temperate deciduous oak canopies. *Oikos*, 126, 111-120.
- De Bello, F., Vandewalle, M., Reitalu, T., Lepš, J., Prentice, H. C., Lavorel, S. & Sykes, M. T. (2013). Evidence for scale-and disturbance-dependent trait assembly patterns in dry semi-natural grasslands. *Journal of Ecology*, 101, 1237-1244.
- De La Cruz, M. (2008). *Métodos para analizar datos puntuales*. En: Maestre, F. T., Escudero, A. & Bonet, A. (eds.) *Introducción al análisis espacial de datos en ecología y ciencias ambientales: métodos y aplicaciones*, 75-127, Dykinson, Madrid.
- De La Cruz, M., Romao, R. L., Escudero, A. & Maestre, F. T. (2008). Where do seedlings go? A spatio-temporal analysis of seedling mortality in a semi-arid gypsophyte. *Ecography*, 31, 720–730.
- Delalandre, L. & Montesinos-Navarro, A. (2018). Can co-occurrence networks predict plant-plant interactions in a semi-arid gypsum community?. *Perspectives in Plant Ecology, Evolution and Systematics*, 31, 36-43.
- Diggle, P. J. (1983). *Statistical analysis of spatial point patterns*, Academic Press, New York.
- Eldridge, D. J. & Greene, R. S. B. (1994). Microbiotic soil crusts-a review of their roles in soil and ecological processes in the rangelands of Australia. *Soil Research*, 32, 389-415.
- Eldridge, D. J., & Rosentreter, R. (1999). Morphological groups: a framework for monitoring microphytic crusts in arid landscapes. *Journal of Arid Environments*, 41, 11-25.
- Ellis, C. J. & Coppins, B. J. (2006). Contrasting functional traits maintain lichen epiphyte diversity in response to climate and autogenic succession. *Journal of Biogeography*, 33, 1643–1656.
- Ellis, C. J., Asplund, J., Benesperi, R., Branquinho, C., Di Nuzzo, L., Hurtado, P., Martínez, I., Matos, P., Nascimbene, J., Pinho, P., et al. (2021). Functional Traits in Lichen Ecology: A Review of Challenge and Opportunity. *Microorganisms*, 9, 766.
- Elo, M., Kajanus, M. H., Tolvanen, J., Devictor, V., Forsman, J. T., Lehikoinen, A., Mönkkönen, M., Thorson, J. T., Vollstädt, M. G. R. & Kivelä, S. M. (2023). Do large-scale associations in birds imply biotic interactions or environmental filtering?. *Journal of Biogeography*, 50, 169– 182.
- Fang, S., Cadotte, M. W., Yuan, Z., Lin, F., Ye, J., Hao, Z. & Wang, X. (2019). Intraspecific trait variation improves the detection of deterministic community assembly processes in early successional forests, but not in late successional forests. *Journal of Plant Ecology*, 12, 593-602.
- Friedl, T. (1987). Thallus development and phycobionts of the parasitic lichen *Diploschistes muscorum*. *The Lichenologist*, 19, 183-191.
- Getzin, S., Wiegand, T., Wiegand, K. & He, F. (2008). Heterogeneity influences spatial patterns and demographics in forest stands. *Journal of Ecology*, 96, 807-820.
- Giordani, P., Brunialti, G., Bacaro, G. & Nascimbene, J. (2012). Functional traits of epiphytic lichens as potential indicators of environmental conditions in forest ecosystems. *Ecological Indicators*, 18, 413-420.
- Goslee, S. C. & Urban, D. L. (2007). The ecodist package for dissimilarity-based analysis of ecological data. *Journal of Statistical Software*, 22, 1-19.

- Gutiérrez-Carretero, L. & Casares-Porcel, M. (2011). *Los líquenes de los afloramientos de yeso de la Península Ibérica*. En Mota, J.F., Sánchez-Gómez, P. & Guirado, J. S. (eds.) *Diversidad vegetal de las yeseras ibéricas*, 549-567, ADIF-Mediterráneo Asesores Consultores, Almería..
- He, D. & Biswas, S. R. (2019). Negative relationship between interspecies spatial association and trait dissimilarity. *Oikos*, 128, 659-667.
- Hurtado, P., Prieto, M., Aragón, G., de Bello, F. & Martínez, I. (2020). Intraspecific variability drives functional changes in lichen epiphytic communities across Europe. *Ecology*, 101, e03017.
- Jara-Guerrero, A., De la Cruz, M., Espinosa, C. I., Méndez, M. & Escudero, A. (2015). Does spatial heterogeneity blur the signature of dispersal syndromes on spatial patterns of woody species? A test in a tropical dry forest. *Oikos*, 124, 1360-1366.
- Jonsson, B. G. & Moen, J. (1998). Patterns in species associations in plant communities: the importance of scale. *Journal of Vegetation Science*, 9, 327-332.
- Karnieli, A., Kokaly, R. F., West, N. E. & Clark, R. N. (2003). *Remote sensing of biological soil crusts*. En: Belnap, J. & Lange, O. L. (eds.) *Biological soil crusts: structure, function, and management*, 431-455, Springer, Berlin.
- Koch, N. M., de Azevedo Martins, S. M., Lucheta, F. & Müller, S. C. (2013). Functional diversity and traits assembly patterns of lichens as indicators of successional stages in a tropical rainforest. *Ecological Indicators*, 34, 22-30.
- Koch, N. M., Stanton, D., Müller, S. C., Duarte, L., Spielmann, A. A. & Lücking, R. (2022). Nuanced qualitative trait approaches reveal environmental filtering and phylogenetic constraints on lichen communities. *Ecosphere*, 13, e4042.
- Kraft, N. J. & Ackerly, D. D. (2010). Functional trait and phylogenetic tests of community assembly across spatial scales in an Amazonian forest. *Ecological Monographs*, 80, 401-422.
- Lasky, J. R., Uriarte, M., Boukili, V. K. & Chazdon, R. L. (2014). Trait-mediated assembly processes predict successional changes in community diversity of tropical forests. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 111, 5616-5621.
- Lebrija-Trejos, E., Pérez-García, E. A., Meave, J. A., Bongers, F. & Poorter, L. (2010). Functional traits and environmental filtering drive community assembly in a species-rich tropical system. *Ecology*, 91, 386-398.
- Legendre, P. & Legendre, L. (2012). *Numerical ecology*, 3^a ed. Elsevier. Oxford.
- Luo, W., Lan, R., Chen, D., Zhang, B., Xi, N., Li, Y., Fang, S., Valverde-Barrantes, O., Eissenstat, D., Chu, C., & Wang, Y. (2021). Limiting similarity shapes the functional and phylogenetic structure of root neighborhoods in a subtropical forest. *New Phytologist*, 229, 1078-1090.
- Luzuriaga, A. L., Ferrandis, P., Flores, J. & Escudero, A. (2020). Effect of aridity on species assembly in gypsum drylands: a response mediated by the soil affinity of species. *AoB Plants*, 12, plaa020.
- MacArthur, R. & Levins, R. (1967). The limiting similarity, convergence, and divergence of coexisting species. *The American Naturalist*. 101, 377-385.
- Maestre, F. T. (2003). Small-scale spatial patterns of two soil lichens in semi-arid Mediterranean steppe. *The Lichenologist*, 35, 71-81.

- Maestre, F. T., Bowker, M. A., Cantón, Y., Castillo-Monroy, A. P., Cortina, J., Escolar, C., Escudero, A., Lázaro, R. & Martínez, I. (2011). Ecology and functional roles of biological soil crusts in semi-arid ecosystems of Spain. *Journal of Arid Environments*, 75, 1282-1291.
- Martellos S., (2012) - From a textual checklist to an information system: The case study of ITALIC, the Information System on Italian Lichens. *Plant Biosystems*, 146, 764-770
- Martínez, I., Wiegand, T., González-Taboada, F. & Obeso, J. R. (2010). Spatial associations among tree species in a temperate forest community in North-western Spain. *Forest Ecology and Management*, 260, 456-465.
- Mateos, D. M. (2019). Restauración de interacciones. *Ecosistemas*, 28, 1-3.
- McIntire, E. J. & Fajardo, A. (2009). Beyond description: the active and effective way to infer processes from spatial patterns. *Ecology*, 90, 46-56.
- Molnár, K., & Farkas, E. (2010). Current results on biological activities of lichen secondary metabolites: a review. *Zeitschrift für Naturforschung C*, 65, 157-173.
- Moya, P., Molins, A., Chiva, S., Bastida, J. & Barreno, E. (2020). Symbiotic microalgal diversity within lichenicolous lichens and crustose hosts on Iberian Peninsula gypsum biocrusts. *Scientific Reports*, 10, 14060.
- Muggia, L., Vancurova, L., Škaloud, P., Peksa, O., Wedin, M. & Grube, M. (2013). The symbiotic playground of lichen thalli—a highly flexible photobiont association in rock-inhabiting lichens. *FEMS Microbiology Ecology*, 85, 313-323.
- Pentecost, A. (1980). Aspects of competition in saxicolous lichen communities. *The Lichenologist*, 12, 135-144.
- Pescador, D. S., de la Cruz, M., Chacón-Labela, J., Pavón-García, J. & Escudero, A. (2020). Tales from the underground: Soil heterogeneity and not only above-ground plant interactions explain fine-scale species patterns in a Mediterranean dwarf-shrubland. *Journal of Vegetation Science*, 31, 497-508.
- Phinney, N. H., Asplund, J. & Gauslaa, Y. (2022). The lichen cushion: A functional perspective of color and size of a dominant growth form on glacier forelands. *Fungal Biology*, 126, 375-384.
- Prieto, M., Martínez, I., Aragón, G. & Verdú, M. (2017). Phylogenetic and functional structure of lichen communities under contrasting environmental conditions. *Journal of Vegetation Science*, 28, 871-881.
- Pugnaire, F. I., Losapio, G. & Schöb, C. (2021). Species interactions involving cushion plants in high-elevation environments under a changing climate. *Ecosistemas*, 30, 2186.
- Ripley, B. D. (1976). The second-order analysis of stationary point processes. *Journal of Applied Probability*, 13, 255-266.
- Rodríguez, P. M., (2023). *Semejanza funcional y asociación espacial en un matorral gypsófito*. Trabajo de Fin de Grado. Universidad Rey Juan Carlos. Móstoles.
- Rodríguez-Caballero, E., Cantón, Y., Chamizo, S., Afana, A. & Solé-Benet, A. (2012). Effects of biological soil crusts on surface roughness and implications for runoff and erosion. *Geomorphology*, 145, 81-89.

- Rodríguez-Caballero, E., Castro, A. J., Chamizo, S., Quintas-Soriano, C., Garcia-Llorente, M., Cantón, Y. & Weber, B. (2018). Ecosystem services provided by biocrusts: From ecosystem functions to social values. *Journal of Arid Environments*, 159, 45-53.
- Romero, A. L. N., Moratta, M. A. H., Carretero, E. M., Rodriguez, R. A. & Vento, B. (2020). Spatial distribution of biological soil crusts along an aridity gradient in the central-west of Argentina. *Journal of Arid Environments*, 176, 104099.
- Schaper, T. & Ott, S. (2003). Photobiont selectivity and interspecific interactions in lichen communities. I. Culture experiments with the mycobiont *Fulgensia bracteata*. *Plant Biology*, 5, 441-450.
- Southwood, T. R. (1977). Habitat, the templet for ecological strategies?. *Journal of Animal Ecology*, 46, 337-365.
- Stubbs, W. J. & Bastow Wilson, J. (2004). Evidence for limiting similarity in a sand dune community. *Journal of Ecology*, 92, 557-567.
- Svensson, M., Caruso, A., Yahr, R., Ellis, C., Thor, G. & Snäll, T. (2016). Combined observational and experimental data provide limited support for facilitation in lichens. *Oikos*, 125, 278-283.
- Tay, T., Türk, A. Ö., Yılmaz, M., Türk, H. & Kıvanç, M. (2004). Evaluation of the antimicrobial activity of the acetone extract of the lichen *Ramalina farinacea* and its (+) usnic acid, norstictic acid, and protocetraric acid constituents. *Zeitschrift für Naturforschung C*, 59, 384-388.
- Várbíró, G., Borics, G., Novais, M. H., Morais, M. M., Rimet, F., Bouchez, A., Tapolczai, K., Bácsi, I., Usseglio-Polatera, P. & B-Béres, V. (2020). Environmental filtering and limiting similarity as main forces driving diatom community structure in Mediterranean and continental temporary and perennial streams. *Science of the Total Environment*, 741, 140459.
- Velázquez, E., Paine, C. T., May, F. & Wiegand, T. (2015). Linking trait similarity to interspecific spatial associations in a moist tropical forest. *Journal of Vegetation Science*, 26, 1068-1079.
- Wang, C., Michalet, R., Liu, Z., Jiang, X., Wang, X., Zhang, G., An, L., Chen, S. & Xiao, S. (2020). Disentangling large-and small-scale abiotic and biotic factors shaping soil microbial communities in an alpine cushion plant system. *Frontiers in Microbiology*, 11, 925.
- Weber, B., Belnap, J., Büdel, B., Antoninka, A. J., Barger, N. N., Chaudhary, V. B., Darrouzet-Nardi, A., Eldridge, D. J., Faist, A. M., Ferrenberg, S., et al (2022). What is a biocrust? A refined, contemporary definition for a broadening research community. *Biological Reviews*, 97, 1768-1785.
- Weiher, E., Clarke, G. P. & Keddy, P. A. (1998). Community assembly rules, morphological dispersion, and the coexistence of plant species. *Oikos*, 81, 309-322.
- Wiegand, T., Gunatilleke, S. & Gunatilleke, N. (2007). Species associations in a heterogeneous Sri Lankan dipterocarp forest. *The American Naturalist*, 170, E77-E95.
- Wilson, J. B. & Stubbs, W. J. (2012). Evidence for assembly rules: limiting similarity within a saltmarsh. *Journal of Ecology*, 100, 210-221.
- Wong, M. K., Tsang, T. P., Lewis, O. T. & Guénard, B. (2021). Trait-similarity and trait-hierarchy jointly determine fine-scale spatial associations of resident and invasive ant species. *Ecography*, 44, 589-601.

Yang, Y., Niu, Y., Cavieres, L. A. & Sun, H. (2010). Positive associations between the cushion plant *Arenaria polytrichoides* (Caryophyllaceae) and other alpine plant species increase with altitude in the Sino-Himalayas. *Journal of Vegetation Science*, 21, 1048-1057.

8. APÉNDICE

Tabla A-1. Conjunto de especies con sus rasgos funcionales

	Biotipo	Fotobionte	Unión	Pruina	Color	Talo	Fotoprotector	Antiherviboria	Antimicrobial	Diámetro máximo (mm)	Área máxima (mm ²)
<i>Acarospora nodulosa</i>	Crustáceo	Verde	Presente	Presente	Claro	Continuo	Ausente	Ausente	Ausente	3.5	3.40
<i>Collema sp.</i>	Folioso	Cianobacteria	Ausente	Ausente	Oscuro	Continuo	Ausente	Ausente	Ausente	3	3.10
<i>Diploschistes diacapsis</i>	Crustáceo	Verde	Ausente	Presente	Claro	Continuo	Ausente	Ausente	Presente	4.5	4
<i>Gyalolechia sp.</i>	Crustáceo	Verde	Ausente	Presente	Claro	Continuo	Ausente	Ausente	Ausente	23	17.30
<i>Lepraria crassissima</i>	Leproso	Verde	Ausente	Ausente	Claro	Continuo	Ausente	Presente	Presente	-	-
<i>Placidium sp.</i>	Escuamuloso	Verde	Presente	Ausente	Oscuro	Discontinuo	Ausente	Ausente	Ausente	13.91	14.61
<i>Placidium rufescens</i>	Escuamuloso	Verde	Presente	Ausente	Oscuro	Discontinuo	Ausente	Ausente	Ausente	-	-
<i>Psora decipiens</i>	Escuamuloso	Verde	Ausente	Presente	Claro	Discontinuo	Ausente	Presente	Presente	24.61	26.08
<i>Psora sp.</i>	Escuamuloso	Verde	Ausente	Presente	Claro	Discontinuo	Ausente	Presente	Presente	7	5.92
<i>Squamarina cartilaginea</i>	Escuamuloso	Verde	Ausente	Presente	Claro	Continuo	Presente	Presente	Presente	4	3.16
<i>Squamarina lentigera</i>	Crustáceo	Verde	Ausente	Presente	Claro	Continuo	Presente	Presente	Presente	37.85	30.70
<i>Thalloidima sedifolium</i>	Escuamuloso	Verde	Ausente	Presente	Oscuro	Discontinuo	Ausente	Ausente	Ausente	13.62	11.56