



UNIVERSIDAD NACIONAL AUTÓNOMA DE MÉXICO
POSGRADO EN CIENCIAS BIOLÓGICAS
INSTITUTO DE ECOLOGÍA
Ecología

**Efecto de la pérdida de hábitat y cambio de uso de suelo en la
diversidad de macromicetos (Marasmiaceae y Polyporaceae) y
coleópteros asociados en la selva lluviosa de la región de Lachuá,
A.V. Guatemala**

TESIS

QUE PARA OPTAR POR EL GRADO DE:
DOCTORA EN CIENCIAS

PRESENTA:
Maura Liseth Quezada Aguilar

TUTORA: Dra. Evangelina Pérez-Silva. Instituto de Biología. UNAM.
MIEMBROS DEL COMITÉ TUTOR: Dr. Juan Fernando Hernández. Esc. Biología. USAC.
Posgrado en Ciencias Biológicas
Dr. Juan Nuñez Farfán. Instituto de Ecología. UNAM.

MÉXICO, D.F. SEPTIEMBRE 2014



Universidad Nacional
Autónoma de México

Dirección General de Bibliotecas de la UNAM

Biblioteca Central



UNAM – Dirección General de Bibliotecas
Tesis Digitales
Restricciones de uso

DERECHOS RESERVADOS ©
PROHIBIDA SU REPRODUCCIÓN TOTAL O PARCIAL

Todo el material contenido en esta tesis esta protegido por la Ley Federal del Derecho de Autor (LFDA) de los Estados Unidos Mexicanos (México).

El uso de imágenes, fragmentos de videos, y demás material que sea objeto de protección de los derechos de autor, será exclusivamente para fines educativos e informativos y deberá citar la fuente donde la obtuvo mencionando el autor o autores. Cualquier uso distinto como el lucro, reproducción, edición o modificación, será perseguido y sancionado por el respectivo titular de los Derechos de Autor.



UNIVERSIDAD NACIONAL AUTÓNOMA DE MÉXICO
POSGRADO EN CIENCIAS BIOLÓGICAS
INSTITUTO DE ECOLOGÍA
Ecología

**Efecto de la pérdida de hábitat y cambio de uso de suelo en la
diversidad de macromicetos (Marasmiaceae y Polyporaceae) y
coleópteros asociados en la selva lluviosa de la región de Lachuá,
A.V. Guatemala**

TESIS

QUE PARA OPTAR POR EL GRADO DE:
DOCTORA EN CIENCIAS

PRESENTA:
Maura Liseth Quezada Aguilar

TUTORA: Dra. Evangelina Pérez-Silva. Instituto de Biología. UNAM.
MIEMBROS DEL COMITÉ TUTOR: Dr. Juan Fernando Hernández. Esc. Biología. USAC.
Dr. Juan Nuñez Farfán. Instituto de Ecología. UNAM.

MÉXICO, D.F. SEPTIEMBRE 2014



Dr. Isidro Ávila Martínez
Director General de Administración Escolar, UNAM
Presente

Me permito informar a usted que en la reunión del Subcomité por Campo de Conocimiento de Biología Evolutiva y Sistemática del Posgrado en Ciencias Biológicas, celebrada el día 19 de mayo de 2014, se aprobó el siguiente jurado para el examen de grado de **DOCTORA EN CIENCIAS** de la alumna **QUEZADA AGUILAR MAURA LISETH** con número de cuenta **510452140** con la tesis titulada: **"Efecto de la pérdida de hábitat y cambio de uso de suelo en la diversidad de macromicetos (Marasmiaceae y Polyporaceae) y coleópteros asociados en la selva lluviosa de la región de Lachuá, A. V. Guatemala"**, realizada bajo la dirección de la **DRA. EVANGELINA PÉREZ SILVA**.

Presidente:	DR. SANTIAGO ZARAGOZA CABALLERO
Vocal:	DR. JOAQUÍN CIFUENTES BLANCO
Secretario:	DR. JUAN SERVANDO NÚÑEZ FARFÁN
Suplente:	DR. VÍCTOR ARROYO RODRÍGUEZ
Suplente	DR. ROBERTO GARIBAY ORIJEL

Sin otro particular, me es grato enviarle un cordial saludo.

ATENTAMENTE
"POR MI RAZA HABLARA EL ESPIRITU"
Cd. Universitaria, D.F. a 6 de agosto de 2014.

DRA. MARÍA DEL CORO ARIZMENDI ARRIAGA
COORDINADORA DEL PROGRAMA

c.c.p. Expediente del (la) interesado (a).

AGRADECIMIENTOS

Al **Posgrado en Ciencias Biológicas**, UNAM por el establecimiento del programa de doctorado en modalidad a distancia en Guatemala a través del convenio entre la Universidad de San Carlos de Guatemala (USAC) y la Universidad Autónoma de México (UNAM).

Al **Laboratorio de Macromicetos del Instituto de Biología, UNAM**, y a la **Sección de Hongos, Herbario BIGU**, Escuela de Biología de la Facultad de Ciencias Químicas y Farmacia, USAC; por brindarme el espacio físico para desarrollar la presente tesis.

Se agradece el apoyo financiero de las siguientes instituciones:

UNAM: Instituto de Biología, fondos para el intercambio académico. Años 2011–2013. **Apoyos PAEP**, para estancias académicas 2011–2013.

USAC: Beca de estudios y ayuda económica para estancias en México, Dirección General de Docencia (**DIGED**) 2009–2014, Fase de campo financiado gracias a los proyectos **DIGI 7.95–2010**; **FODECYT 29–2011**.

Red Latinoamericana de Botánica a través del Grand RLB-Andrew W. Foundation Mellon 2010–2011.

A mi tutora principal **Dra. Evangelina Pérez-Silva**, la confianza para desarrollar la presente tesis y apoyo en todo momento

A los Doctores **Juan Fernando Hernández** y **Juan Núñez-Farfán**, de los cuales siempre recibí las sugerencias precisas para el desarrollo de la tesis.

AGRADECIMIENTOS PERSONALES

La vida me ha permitido compartir y aprender de excelentes personas, las cuales he considerado como mis maestros, y esta vez no ha sido la excepción, por ello quiero agradecer:

A mi tutora **Dra. Evangelina Pérez-Silva**, quien sin conocerme se aventuró a desarrollar la presente tesis, por su confianza, sus consejos, su amistad y apoyo durante todo momento.

De la misma manera, mi agradecimiento al comité tutorial, Doctores **Juan Fernando Hernández** y **Juan Núñez-Farfán** quienes compartieron conmigo esta tarea, de los cuales siempre recibí las sugerencias precisas para mejorar esta tesis, pero más que nada su ánimo para concluirla. En especial a **Juan Nuñez** quien es de los principales gestores del programa en Guatemala.

En nuestra vida académica existen personas que marcan nuestro camino académico, y por ello quiero agradecer de una manera muy especial al **Dr. Javier Simonetti** de la Red Latinoamericana de Botánica, porque el sembró en mí la inquietud de comprender las interacciones biológicas en paisajes fragmentados y su impacto en conservación biológica.

Esta tesis no hubiera podido llevarse a cabo sin la intervención de muchas personas quienes con sus ideas y su esfuerzo este proyecto fue posible, y por ello quiero agradecer:

Al excelente equipo de trabajo, quienes hicieron de esta tesis una realidad, y que me han acompañado durante todas las etapas de la misma: **Rosa Sunum, Samanta Orellana, Roxanda López, Gandhi Ponce, Emmanuel Agreda, Gretchen Cohn, Ángel Xo**, Gracias por su esfuerzo, apoyo y ánimo en todo momento, no lo hubiera logrado sin ustedes.

A **Víctor Arroyo-Rodríguez** por compartir conmigo sus conocimientos en paisajes fragmentados, su entusiasmo, motivación y sobre todo por su amistad.

A **Fernando Castillo, Dawno Chew** y **Raúl Quezada** por todo su apoyo en Sistemas de Información Geográfica, para desarrollar la primera etapa de ésta tesis. En especial a Fernando por los valiosos momentos de discusión de ideas.

A los Doctores **Santiago Zaragoza, Joaquín Cifuentes-Blanco, Roberto Garibay**, revisores de tesis por lo comentarios oportunos para mejorar la presente tesis.

Al Dr. **Óscar Cobar Pinto** por su compromiso con el programa de doctorado en Guatemala, sus consejos y apoyo incondicional en todo momento.

A la administración del Parque Nacional Laguna Lachuá, especialmente a la Licda. **Leticia Lemus**, Sres. **Paulino Baleu** y **Ernesto Caal** por su entusiasmo y apoyo en el campo.

A las comunidades **Santa Lucía Lachuá, Pie de Cerro, Tzetoc, Las Promesas, Unión Buena Vista, Finca Entre Ríos**, por permitirme desarrollar esta tesis dentro de sus parcelas.

A M.C. **Marleny Rosales Meda** y M.C. **María Susana Hermes**, Lic. **Julio Morales Alvarez**, Sres. **Felipe Caal, Eustaquio Catalán, Alberto Cucul, Noé Pérez López** y **Jaime Hazar**, quienes con su valioso apoyo facilitaron la realización de los viajes de recolecta.

A los micólogos mexicanos que hicieron muy enriquecedoras mis estancias en México: Dr. **Teófilo Herrera**, M.C. **Elvira Aguirre**, M.C. **Silvia Bautista**, Dr. **Joaquín Cifuentes**, Dra. **Tania Raymundo**, y Dr. **Ricardo Valenzuela**.

A **Claudio Méndez** del Museo de Historia Natural de la Universidad de San Carlos de Guatemala, por el préstamo de equipo de microscopía. A **Enio Cano** y al Dr. **Jack Schuster** del Laboratorio de Entomología Sistemática de la Universidad del Valle de Guatemala, por permitir la revisión de colecciones y por el préstamo de literatura. Al Dr. **Ángel Solís**, del Instituto Nacional de Biodiversidad de Costa Rica, al Dr. **José Luis Navarrete-Heredia**, de la Universidad de Guadalajara, y al Dr. **Juan Márquez** por la ayuda brindada a Samanta Orellana con la identificación de coleópteros.

A **Adelaida Ocampo**, por todos sus consejos y apoyo durante mis estancias en México.

Al personal de la Biblioteca del Instituto de Biología, en especial a **Miguel Vilchez** y **Georgina Ortega** por su apoyo incondicional en la búsqueda información actualizada y su disposición para ayudarme.

Un agradecimiento especial a **Lilia Espinosa**, por su paciencia y estar siempre al pendiente de que cumpliera todos los requerimientos administrativos para lograr esta meta.

A todas aquellas personas que me impulsaron llegar a esta meta, por los ánimos y oraciones: **mi familia, amigos** (en especial a la familia **López Mayorga**) y colegas.

Y no estaría en este momento de mi vida, sin el ejemplo de **mis papás**, quienes me enseñaron que los sueños pueden hacerse realidad con trabajo, dedicación, y perseverancia, pero sobre todo, con AMOR. En especial, mi mamá, quién a pesar del tiempo sigue cuidando de mí y de mi mayor tesoro (JD). **¡Gracias Mami, la amo!**, no lo hubiera logrado sin usted.

Y para la persona que llena mi vida, un agradecimiento más que especial a **José Domingo**, por todo el tiempo que me concediste, por tu paciencia y comprensión. ¡Sos mi mayor pretexto para ser mejor cada día! **Te amo hijo**.

A Dios quién hace todo posible.

Por vos y para vos, mi Guatemala.

*“... Pero yo siempre respondía,
que te quiero tanto,
porque aún sumido en la tiniebla
oyendo el largo llanto
de tus hijos,
no puedo ignorar
que detrás de mí
comienza, en verdad,
tu madrugada...”*

***Tu madrugada, Patria.
Otto René Castillo***

INDICE

Resumen	1
Abstract	3
1. Introducción	1
2. Objetivos	4
2.1 General	4
2.2 Específicos	4
3. Antecedentes	5
3.1 El reino de los hongos y papel en los ecosistemas	5
3.1.1 Función de los hongos saprófitos en el ecosistema	7
3.1.2 Hongos saprófitos en bosques tropicales	8
3.2 Interacciones entre hongos e insectos	10
3.2.1 Fungivoría en insectos	11
3.3 Interacciones entre basidiomicetos y coleópteros	12
3.3.1 Familias de coleópteros asociados a hongos	12
3.3.2 Ecología de las interacciones entre coleópteros y hongos	13
3.3.3 Factores que afectan las interacciones entre coleópteros y hongos	13
3.4 Pérdida y fragmentación del hábitat	14
3.4.1 Pérdida de hábitat y hongos	16
3.4.2 Pérdida de hábitat y coleópteros fungívoros	16
3.4.3 Pérdida de hábitat y asociaciones hongo-coleóptero	17
4. Materiales y métodos	18
4.1 Sitio de estudio	18
4.2 Diseño experimental	18
4.3 Recolección y determinación de macromicetos y coleópteros asociados	22
4.3.1 Determinación taxonómica de macromicetos	23
4.3.2 Determinación taxonómica de coleópteros fungívoros	23
4.4 Análisis de datos	24
4.4.1 Estructura y composición del paisaje	24
4.4.2 Análisis de la diversidad de macromicetos y coleópteros fungívoros en la Ecorregión Lachuá	24
4.5 Estructura y composición del paisaje en la Ecorregión Lachuá	26
5. Resultados	28
5.1 Análisis de la historia de la pérdida de hábitat y cambio de uso de suelo en la Ecorregión Lachuá	28
5.2 Diversidad de macromicetos (Marasmiaceae y Polyporaceae) en la Ecorregión Lachuá	28
5.3 Efecto de la pérdida de hábitat y cambio de uso de suelo en la composición de macromicetos (Marasmiaceae y Polyporaceae) en la Ecorregión Lachuá	33

5.4 Diversidad de coleópteros fungívoros asociados a Marasmiaceae y Polyporaceae en la Ecorregión Lachuá.....	37
5.5 Efecto de la pérdida y cambio de uso de suelo en la diversidad de coleópteros asociados a macromicetos (Marasmiaceae y Polyporaceae) en la Ecorregión Lachuá.....	43
5.6 Macromicetos como indicadores de hábitat.....	49
6. Discusión	53
6.1 Diversidad de macromicetos (Marasmiaceae y Polyporaceae) en la Ecorregión Lachuá.....	53
6.2 Efecto de la pérdida de hábitat y cambio de uso de suelo en la composición de macromicetos (Marasmiaceae y Polyporaceae) en la Ecorregión Lachuá	56
6.3 Diversidad de coleópteros fungívoros asociados a Marasmiaceae y Polyporaceae en la Ecorregión Lachuá.....	59
6.4 Efecto de la pérdida y cambio de uso de suelo en la diversidad de coleópteros asociados a macromicetos (Marasmiaceae y Polyporaceae) en la Ecorregión Lachuá	62
6.5 Macromicetos como indicadores de hábitat.....	65
7. Conclusiones generales	67
8. Literatura citada.....	70
9. Anexos.....	83
9.1 Quezada ML, Arroyo-Rodríguez V, Pérez-Silva E, Aide TM (2014) <i>Land cover changes in the Lachuá Region, Guatemala: patterns, proximate causes, and underlying driving forces over the last 50 years</i> . Reg Environ Change, DOI 10.1007/s10113-0548-x.....	83
9.2 Ilustración de géneros de Marasmiaceae identificados para la Ecorregión Lachuá.....	95
9.3 Ilustración de géneros de Polyporaceae identificados para la Ecorregión Lachuá.....	96
9.4 Ilustración de familias de coleópteros fungívoros en la Ecorregión Lachuá	97
9.5 Ilustración de las especies indicadoras de lugares conservados en la Ecorregión Lachuá.....	98
9.6 Ilustración de especies indicadoras de lugares perturbados en la Ecorregión Lachuá.....	99
9.7 Quezada ML, Pérez-Silva E, Sunum R (2013) <i>Nuevos registros de Agaricales para la Ecorregión Lachuá, alta verapaz, Guatemala</i> . Bol. Soc. Micol. Madrid 37: 49–57.....	100
9.8 Quezada ML, Pérez-Silva E, Sunum R (2013). <i>Macromicetos marasmiáceos como indicadores de calidad de hábitat en selvas tropicales</i> . Capítulo de libro en memorias en extenso. X encuentro “Participación de la Mujer en la Ciencia”. Centro de Investigaciones en Optica (CIO). ISBN: 978-607-95228-4-1. México.....	110

LISTA DE FIGURAS

Figura 1. Ubicación de la Ecorregión Lachuá, Cobán, Alta Verapaz, Guatemala.	19
Figura 2. Ubicación de las ocho muestras de paisaje seleccionadas para las recolectas de macromicetos y coléopteros fungívoros.	20
Figura 3. Características de los paisajes utilizados.	27
Figura 4. Riqueza de morfoespecies de Marasmiaceae y Polyporaceae en los diferentes de paisaje y usos de suelo de la Ecorregión Lachuá.	30
Figura 5. Frecuencia por género de Marasmiaceae y Polyporaceae en los diferentes paisajes y uso de suelo de la Ecorregión Lachuá.	32
Figura 6. Porcentaje de especies únicas y compartidas de Marasmiaceae y Polyporaceae por paisaje y uso de suelo de la Ecorregión Lachuá.	33
Figura 7. Análisis de ordenación (NMDS) y agrupamiento jerárquico de morfoespecies de macromicetos en relación al paisaje.	34
Figura 8. Análisis de ordenación (NMDS) y agrupamiento jerárquico de morfoespecies de macromicetos en relación al uso de suelo.	36
Figura 9. Abundancia familias de coleópteros asociados a hongos de la Ecorregión Lachuá.	37
Figura 10. Riqueza y abundancia de coleópteros por familia de hongo en la Ecorregión Lachuá.	40
Figura 11. Análisis de ordenación (NMDS) las morfoespecies coleópteros fungívoros en relación a las morfoespecies de macromicetos.	41
Figura 12. Porcentaje de evidencia de fungivoría en ejemplares de macromicetos y estructura de los basidiomas.	42
Figura 13. Abundancia de coleópteros asociados a Marasmiaceae y Polyporaceae por paisaje y uso de suelo en la Ecorregión Lachuá.	44
Figura 14. Análisis de ordenación (NMDS) de distribución de coleópteros fungívoros en relación al paisaje y usos de suelo en la Ecorregión Lachuá.	46
Figura 15. Porcentaje de evidencia de fungivoría en macromicetos en los distintos paisajes y tipos de uso de suelo en la Ecorregión Lachuá.	48
Figura 16. Análisis de ordenación (NMDS) de macromicetos indicadores en relación al paisaje y uso de suelo en la Ecorregión Lachuá.	50

LISTA DE CUADROS

Cuadro 1. Georreferenciación de los ocho sitios de recolecta dentro de la Ecorregión Lachuá, seleccionados para la recolecta de macromicetos y coleópteros fungívoros.	20
Cuadro 2. Ubicación de las cuarenta parcelas evaluadas durante 2010 y 2011, en ocho muestras de paisajes seleccionadas dentro de la Ecorregión Lachuá.	21
Cuadro 3. Medidas de composición y estructura de paisaje para cada uno de los paisajes utilizados en el presente estudio.	27
Cuadro 4. . Riqueza de especies y frecuencia de recolecta por género de macromicetos, Marasmiaceae y Polyporaceae.	29
Cuadro 5. Valores de diversidad orden q1 (Shannon) de macromicetos y cobertura de muestreo por paisaje y uso de suelo. Se incorpora el número de sitios por paisaje y uso de suelo donde fueron recolectados los basidiomas.	31
Cuadro 6. Regresiones lineales simples del efecto de paisaje, cobertura y matriz en la frecuencia relativa del total de morfoespecies, por familia y los géneros <i>Marasmius</i> y <i>Polyporus</i> .	35
Cuadro 7. Regresiones lineales simples del efecto de uso de suelo en frecuencia relativa del total de morfoespecies, por familia y los géneros <i>Marasmius</i> y <i>Polyporus</i> .	36
Cuadro 8. Taxones de coleópteros recolectados, riqueza, abundancia y grupos funcionales a los que pertenecen.	38
Cuadro 9. Morfoespecies de coleópteros asociados a las diferentes morfoespecies de macromicetos.	39
Cuadro 10. Regresiones lineales simples del efecto de la frecuencia de macromicetos en la presencia de fungívoros obligados totales (FOT); fungívoros obligados en Marasmiaceae (FOM); fungívoros obligados en Polyporaceae (FOP).	42
Cuadro 11. Valores de diversidad orden q1 (Shannon) de coleópteros asociados a hongos y cobertura de muestreo por paisaje y uso de suelo. Se incorpora el número de sitios por paisaje y uso de suelo donde fueron recolectados los coleópteros.	45
Cuadro 12. Regresiones lineales simples del efecto de paisaje, cobertura, matriz y uso de suelo en abundancia de fungívoros obligados totales (FOT); fungívoros obligados en Marasmiaceae (FOM); fungívoros obligados en Polyporaceae (FOP).	47
Cuadro 13. Regresiones lineales simples del efecto de paisaje y uso de suelo en frecuencia relativa para cada una de las especies analizadas como indicadoras de hábitat.	51
Cuadro 14. Evaluación de las especies de macromicetos en relación a las características propuestas para especies indicadoras.	52

RESUMEN

Las selvas lluviosas tropicales se reconocen como los ecosistemas terrestres más productivos a nivel mundial y proveen servicios ecosistémicos vitales como la regulación del clima y reciclaje de nutrientes. En contraste, son a su vez los ecosistemas más amenazados por actividades antrópicas, donde las selvas de Mesoamérica son de los puntos con mayor deforestación en la última década. La Ecorregión Lachuá ubicada al norte de Guatemala, constituye uno de los últimos remanentes de las selvas altas del país, la cual posee un alto grado de fragmentación dado el cambio de uso de suelo en la región durante los últimos años. Los hongos saprófitos forman un componente importante en el reciclaje de nutrientes en estos ecosistemas. Sin embargo, es uno de los grupos menos estudiados en la región. En este sentido, el presente estudio genera un análisis de la historia de cambio de uso de suelo en la región y su efecto sobre la diversidad de macromicetos saprófitos (Marasmiaceae y Polyporaceae) y coleópteros fungívoros asociados. Para ello se seleccionaron ocho muestras de paisaje de 1 km² en la Ecorregión, estableciéndose en cada una de ellas cinco parcelas de 20 x 50 metros, recolectándose los organismos en siete meses durante la época de lluvias en 2010 y 2011. Se determinó que la región ha perdido el 55 % de cobertura original con una tasa promedio de pérdida anual de 1.6 %. La tasa de deforestación más alta se ha dado durante los últimos cinco años (2.8 %), en donde el 75 % de la cobertura original se ha perdido fuera de las áreas protegidas, principalmente por el incremento de tierras para cultivo y ganadería. En relación a la diversidad de macromicetos, se determinaron 258 morfoespecies (msp), siendo Marasmiaceae la familia más diversa (198 msp) donde destaca el género *Marasmius* con 119 msp. Polyporaceae presentó 60 msp, de las cuales 20 correspondieron a *Polyporus*. Los paisajes que presentaron la mayor riqueza fueron PL2 y TZE, los cuales correspondieron a paisajes heterogéneos (con más de un tipo de cobertura). Marasmiaceae fue mucho más diversa en paisajes con mayor cobertura de selva, mientras Polyporaceae presentó mayor diversidad de géneros en los paisajes con mayor porcentaje de áreas abiertas. Los géneros *Marasmius* y *Polyporus* presentaron mayor diversidad en selva. La composición de macromicetos en el paisaje se conformó en dos grupos principales, uno por paisajes donde predominó la cobertura arbórea y otro por paisajes donde predominaron las áreas abiertas. Asimismo, la composición de macromicetos en relación al uso de suelo se conformó de dos grupos: uno por parcelas de selva y el otro por parcelas de áreas abiertas. Por otro lado, para coleópteros fungívoros se determinaron 44 msp, asociados a 25 msp de macromicetos, principalmente de la familia Marasmiaceae. Los coleópteros fungívoros se incluyeron en ocho familias, siendo Staphylinidae la más diversa con 24 msp, seguida por Erotylidae, Nitidulidae, Ciidae, Curculionidae, Endomychidae, Tenebrionidae y Ptiliidae. Se reconocieron como fungívoros obligados a 177 ejemplares (31 msp; 91 %), los cuales corresponden a los grupos Gyrophaenina (Staphylinidae), Ptiliidae, Erotylini y Tritomini (Erotylidae), Ciinae (Ciidae), Anamorphinae y Stenotarsinae (Endomychidae). El género *Marasmius* presentó mayor riqueza de coleópteros, mientras que en Polyporaceae fue la especie *Favolus tenuiculus*. La estructura fúngica que presentó mayor evidencia de fungivoría es el himenio en conjunto con el píleo (95 %), lo cual manifiesta que las esporas son las estructuras más consumidas por los insectos. Al igual que los macromicetos, la composición de coleópteros fungívoros a nivel de paisaje presentó un patrón similar, donde los paisajes más heterogéneos (con mayor cobertura arbórea y con más de un tipo cobertura) fueron los que presentaron mayor diversidad de fungívoros. En relación al uso de suelo, la mayor riqueza de fungívoros se presentó en selva (20

msp), seguidos de áreas abiertas (12 msp) y cultivos perennes (11msp). Cabe resaltar que las áreas abiertas que presentaron la mayor riqueza de coleópteros fungívoros, fueron aquellas que se encuentran rodeadas de áreas boscosas. Por otro lado, la mayor diversidad de macromicetos, principalmente de *Marasmius* y *Polyporus* se observó en selva. Estos géneros se reconocen por ser degradadores de hojarasca y ramas pequeñas, cuyo sustrato no se encuentra disponible en áreas abiertas. Por tanto, se explica la disminución de coleópteros de Gyrophaenina, los cuales son los más diversos y se asocian principalmente a Marasmiaceae en la Ecorregión. Para finalizar, se evaluaron como especies indicadoras seis de Marasmiaceae y diez de Polyporaceae. Cinco especies, *Caripia montagnei*, *Marasmius helvolus*, *Polyporus guianensis*, *P. dictyopus* y *Polyporus* sp. 9, presentaron una relación significativa con paisajes con mayor cobertura boscosa. En contraste, las especies *Earliella scabrosa*, *Funalia polizona*, *Lentinus strigosus*, *L. swartzii*, *Pycnopours sanguineus* y *Trametes villosa*, se proponen como indicadoras de áreas con alto grado de perturbación natural o antrópica. Por tanto, estos resultados muestran la vulnerabilidad de estos organismos a la pérdida de hábitat y cambio de uso de suelo, donde solamente especies generalistas son las que predominan en paisajes abiertos y la presencia de coleópteros en estas áreas está asociada a la cercanía de fragmentos boscosos. Por ende, se recomienda la incorporación de macromicetos y coleópteros asociados en los protocolos para el monitoreo de conservación biológica, dado que existe un recambio de especies en los distintos tipos cobertura presentes en paisajes fragmentados de selvas lluviosas.

ABSTRACT

Tropical rainforests are recognized as the most productive terrestrial ecosystems worldwide and provide vital ecosystem services such as climate regulation and nutrient recycling. However, they are the most threatened ecosystems by human activities, being Tropical rainforests in Mesoamerica the areas with more deforestation in the last decade. An important remaining rainforest in Guatemala is the Lachuá region located in the northwest part of the country, which has been threatened by land use change in the last decades, generating a fragmented landscape. The saprophytic fungi form an important component of nutrient cycling and climate regulation in these ecosystems. However, they are one of the least studied groups in the region. In this sense, this study generated an analysis of the history of land use change in the region and its effect on the diversity of saprophytic macrofungi (Marasmiaceae and Polyporaceae) as well as sporocarp-associated beetles. The organisms were collected at eight different landscape sites of 1 km², in each landscape site five parcels of 20 x 50 m were established. The sampling was done in a total period of seven months divided during the rainy seasons of 2010 and 2011. We determined that the region has lost 55 % of its original coverage with an average annual loss of 1.6 %. The highest rate of deforestation has occurred over the last five years (2.8 %), where 75 % of the original forest has been lost outside protected areas, due to the use of land for annual crops and cattle ranching. In relation to the diversity of macrofungi, we determined 258 morphospecies (msp), being the most diverse family Marasmiaceae with 198 msp, highlighting the genus *Marasmius* with 119 msp. Meanwhile, Polyporaceae reported 60 msp, of which 20 belong to the genus *Polyporus*. The landscapes with the most richness were PL2 and TZE, which appertain to landscapes with high coverage and more than one type of land use. Marasmiaceae was more diverse in landscapes with more forest cover, while Polyporaceae showed greater diversity at genus level in landscapes with a greater cover of open areas. The genus *Marasmius* and *Polyporus* exhibit greater diversity in rainforest plots. The composition of macrofungi at landscape level differ in two main groups, one consisting of landscapes where forest cover was dominant and a second group consisting of landscapes where open areas were predominant. Furthermore, the composition of macrofungi at a land use level, differ in two main groups, one consisting of rainforest plots and the second group consisting of open area plots. On the other hand, we determined 44 msp of fungivorous Coleoptera associated to 25 msp of saprophytic macrofungi, mainly Marasmiaceae. The fungivorous Coleoptera include eight families, being the most diverse Staphylinidae with 24 msp, followed by Erotylidae, Nitidulidae, Ciidae, Curculionidae, Endomychidae, Tenebrionidae, and Ptiliidae. They were recognized as obliged fungivores from 177 specimens (31msp, 91 %), which correspond to groups Gyrophaenina (Staphylinidae), Ptiliidae, Erotylini, Tritomini (Erotylidae), Ciinae (Ciidae), Anamorphinae and Stenotarsinae (Endomychidae). The genus *Marasmius* (Marasmiaceae) has greater richness of beetles, while for Polyporaceae, *Favolus tenuiculus* presented the greatest richness for the group. The fungal structures which provided higher fungivory evidence was the hymenium with pileus (95 %), which confirm that spores are the structures most consumed by insects. Just like what was found for macrofungi, the composition of fungivorous Coleoptera at landscape level, clearly differs in landscapes with greater forest cover, being those that have greater diversity of fungivorous. Furthermore, in relation to the response of land use, the greatest richness of fungivorous Coleoptera is in a rainforest (20 msp), followed by open areas (12 msp) and finally shade crops (11msp). It should be noted that the open areas that had the highest richness of fungivorous Coleoptera were

those that were surrounded by forested areas. These results show the high vulnerability of these organisms to habitat loss and land use change, where only generalist species are dominant in open landscapes and the presence of beetles in these areas is associated with the proximity of forest fragments. Moreover, the greatest diversity of macrofungi of *Marasmius* and *Polyporus* was observed in the rainforest. These genus are recognized for being decomposers of litter and small branches, whose substrate is not available in open areas. Therefore, this explains the decrease of Gyrophaenina beetles, which are the most diverse and are mainly associated with Marasmiaceae in the Lachuá region. Finally, we evaluated six species of Marasmiaceae and ten species of Polyporaceae as indicator species. Five species had a significant relationship with conserved landscapes: *Caripia montagnei*, *Marasmius helvolus*, *Polyporus guianensis*, *P. dictyopus* and *Polyporus* sp. 9. In contrast, the species *Earliella scabrosa*, *Funalia polizona*, *Lentinus strigosus*, *L. swartzii*, *Trametes villosa*, and *Pycnoporus sanguineus* were proposed as indicator species of areas with high natural or anthropogenic disturbance. Therefore, we recommended the use of saprophytic fungi and associated beetles as indicator species, as there a replacement of species in the different land use types at fragmented landscapes of rainforests.

1. INTRODUCCIÓN

Las selvas lluviosas tropicales son los ecosistemas terrestres más productivos a nivel mundial, albergan una alta diversidad biológica (Gentry 1982, 1986; Myers 2000) y proveen servicios ecosistémicos como la regulación del clima y reciclaje de nutrientes (Myers 1996; FAO 2011). Sin embargo, son a su vez los ecosistemas más amenazados por actividades antrópicas, incrementándose las tierras para agricultura y ganadería (Myers 1991; Geist y Lambin 2002; Gibbs et al. 2010; FAO 2011), generando una amenaza para el mantenimiento de la diversidad biológica mundial y los servicios ecosistémicos que ellos proveen (Myers 1996, Steffan-Dewenter et al. 2007; Laurance et al. 2014). A nivel mundial, la deforestación se ha concentrado en Latinoamérica, África y sureste de Asia (Mayaux et al. 2005; Aide et al. 2013); siendo un importante punto la deforestación en Latinoamérica, las selvas de Mesoamérica, donde el Sur de México y el Norte de Guatemala son las que presentan las mayores tasas de deforestación en las últimas décadas (Mendoza y Dirzo 1999; Hayes et al. 2002; Carr 2005; Wassenaar et al. 2007; Díaz-Gallegos et al. 2010; Redo et al. 2012; Aide et al. 2013). El Parque Nacional Laguna Lachuá –PNLL- y su Zona de Influencia -ZI-, conforman la Ecorregión Lachuá, ubicada al Noroeste de Guatemala. Esta constituye uno de los últimos remanentes de las selvas alta y mediana perennifolia del país. Sin embargo, en las últimas tres décadas ha perdido más de la mitad de cobertura original (CONAP 2003), originando un paisaje fragmentado aislando cada vez más los grandes remanentes boscosos en el área (Ficha informativa de los humedales RAMSAR 2004). Por lo tanto, comprender el funcionamiento de las diferentes comunidades biológicas en paisajes modificados por el ser humano puede ayudar a crear acciones de manejo efectivas que permitan el desarrollo sostenible en paisajes heterogéneos, dada la alta demanda de tierras para fines agroindustriales (Otte et al. 2007; Fahrig et al. 2011).

En estos ecosistemas, se citan a los hongos como uno de los taxa con mayor diversidad (Hawksworth 2001; 2012) los cuales proporcionan una serie de servicios ecosistémicos como: asistencia en la producción primaria, degradación de material vegetal, reciclaje de carbono, nitrógeno y fósforo (Swift 1982; Dighton y Mason 1985; Mueller y Bills 2004; Tlalka et al. 2008). Las familias Marasmiaceae (Agaricales, descomponedores de hojarasca) y Polyporaceae (Polyporales, descomponedores de

madera) son los grupos más numerosos de hongos en las selvas lluviosas (Cannon y Kirk 2007). Por tanto, son un importante componente que contribuye sustancialmente al proceso de reciclaje de carbono dado que la madera y hojarasca representan un volumen de biomasa considerable en el ecosistema (Singer y Araujo 1979; Hawksworth y Colwell 1992; Cannon y Kirk 2007; Braga-Neto et al. 2008). Sin embargo, a pesar de su importancia funcional, los efectos de perturbaciones antrópicas en estos organismos han sido poco estudiados (Morris y Robertson 2005; Lodge et al. 2008), dejando un vacío de información para comprender la dinámica del suelo en paisajes fragmentados. Por otro lado, se conoce que la estabilidad de las selvas lluviosas está condicionada a las interacciones bióticas que en ellas se llevan a cabo (Turner 1996). En este sentido, si consideramos que los hongos e invertebrados son dos de los grupos más diversos (Hawksworth, 1991; Triplehorn y Johnson 2005; Boddy y Jones 2008), las interacciones entre ellos son inevitables. La presencia de basidiomas, además de representar el éxito reproductivo del hongo, sirve como fuente alimenticia y refugio, principalmente, para los insectos (Jakovlev 2012). La fungivoría, la cual se define como el consumo de micelio, cuerpos fructíferos o esporas de hongos (Rawlins 1984; Bruns 1984; Boddy y Jones 2008; Schigel 2012), dada la fácil obtención de nutrientes y minerales, hace que muchos organismos hayan adaptado su sistema digestivo a la digestión de quitina (Boddy y Jones 2008). Dentro de los grupos de invertebrados con hábitos fungívoros están los oligoquetos, nemátodos, artrópodos y moluscos, siendo el grupo con más especies asociadas el orden Coleoptera, con alrededor de 40 familias con cierto grado de fungivoría (Triplehorn y Johnson 2005). Los coleópteros fungívoros pueden dividirse en varios grupos funcionales, dependiendo de sus hábitos alimenticios, que van desde la fungivoría obligada, fungivoría facultativa u ocasional, hasta la depredación de larvas o adultos de otros insectos (Lawrence 1989). Hasta la fecha se desconoce la diversidad de coleópteros asociados a basidiomas en ecosistemas tropicales y cómo se ve afectada con el cambio de uso de suelo y fragmentación de hábitat.

Identificar los patrones de cambio de uso de suelo y los factores que los originan, es hoy en día necesario para desarrollar estrategias de conservación adecuadas para los ecosistemas tropicales (Dale et al, 2000; Wu and Hobbs, 2002). Comprender la historia de la dinámica de uso de suelo ayuda a entender los patrones actuales de distribución de organismos, así como la resiliencia del ecosistema hacia diferentes

perturbaciones y temporalidad de las mismas (Dale, et al. 2000; Bürgi et al. 2004). Los cambios en el microclima en el suelo son los efectos más evidentes de la pérdida y cambio de uso de suelo en los ecosistemas (Saunders et al. 1991; Murcia 1995; Didham y Lawton 1999; Santos y Tellería 2006). Se ha documentado que los cambios en la composición de las especies fúngicas descomponedoras de madera y hojarasca están asociados a las características abióticas, principalmente por el microclima (agua, luz, temperatura) y las interacciones con otros organismos (Boddy y Heilmann-Clausen 2008; Heilmann-Clausen y Boddy 2008). En áreas tropicales, el efecto de las perturbaciones antrópicas del paisaje en hongos degradadores ha sido pobremente estudiado (Morris y Robertson 2005; Lodge et al. 2008).

En este contexto, el presente estudio tuvo como objetivo evaluar el efecto de la pérdida de hábitat y cambio de uso de suelo en Marasmiaceae, Polyporaceae y coleópteros asociados en diferentes muestras de paisaje de la Ecorregión Lachuá. Se pretende que en un futuro estas taxa puedan incorporarse como indicadores biológicos en estrategias de conservación, dado que proporcionan información acerca de la velocidad del reciclaje de nutrientes en el suelo y las cadenas tróficas que allí se llevan a cabo. Esto con el fin de proveer información necesaria para el desarrollo de estrategias efectivas que permitan la conservación y sustentabilidad de la región.

2. OBJETIVOS

2.1 General

Analizar la diversidad de macromicetos (*Marasmiaceae* y *Polyporaceae*) y de coleópteros fungívoros asociados en relación a la pérdida del hábitat y cambio de uso de suelo en la Ecorregión Lachuá, Guatemala.

2.2 Específicos

- Analizar la historia y las principales causas de la pérdida de hábitat y el cambio de uso de suelo en la Ecorregión Lachuá (1960-2011), Guatemala.
- Determinar la diversidad de basidiomas de *Marasmiaceae* y *Polyporaceae* en relación a la pérdida de hábitat y el cambio de uso de suelo en ocho paisajes en la Ecorregión Lachuá, Guatemala.
- Determinar la diversidad de coleópteros fungívoros asociados a basidiomas de *Marasmiaceae* y *Polyporaceae* en ocho paisajes en la Ecorregión Lachuá, Guatemala.
- Analizar la interacción entre macromicetos y coleópteros fungívoros.
- Evaluar macromicetos y coleópteros fungívoros como indicadores biológicos de grado de perturbación del ecosistema.

3. ANTECEDENTES

3.1 El reino de los hongos y su papel en los ecosistemas

Los hongos pertenecen al reino Fungi, uno de los grupos más diversos de organismos unicelulares o pluricelulares que poseen células eucariotas con una pared celular compuesta de quitina. De acuerdo a su forma de nutrición se clasifican como heterótrofos por absorción, debido a que se alimentan de materia orgánica en descomposición mediante la absorción directa de los nutrientes presentes en el sustrato. Se pueden reproducir de forma sexual (cariogamia y meiosis) y/o parasexual (cariogamia, seguida de una haploidización), y/o asexualmente por mitosis (Webster y Weber 2007). Pueden encontrarse creciendo en climas tropicales, templados y polares; desde el nivel del mar, hasta altitudes de 4,000 msnm (Herrera y Ulloa 1990; Alexopoulos et al. 1996; Webster y Weber 2007; Moore et al. 2011). Se caracterizan por presentar células alargadas que se unen para formar estructuras ramificadas llamadas hifas. Las hifas son las unidades básicas y estructurales de la mayoría de los hongos, y su conjunto constituye el micelio o cuerpo vegetativo del hongo. En condiciones ambientales óptimas, el micelio produce cuerpos fructíferos, esporocarpos o carpóforos (Alexopoulos et al. 1996; Franco-Molano et al. 2005; Webster y Weber 2007; Moore et al. 2011).

Los hongos forman un grupo de organismos poco estudiados y con un papel ecológico importante como descomponedores de materia orgánica ya que contribuyen a la formación de suelo y al reciclaje de elementos en los ecosistemas (Harley 1971; Hawksworth 1991; 2001; 2012; Mata 1999). Son simbioses de plantas, algas y cianobacterias (Pérez-Moreno y Read 2004; Chaparro y Aguirre 2002). Sirven de alimento a insectos, anélidos, moluscos, reptiles y mamíferos; parasitan diversos organismos sirviendo de agentes para control biológico (Hammond y Lawrence 1989; Lacy 1992; Hawksworth 1991; 2012; Hailey et al. 1997; Mata 1999; Hanson et al. 2003; Amat-García et al. 2004; Toledo et al. 2004).

Actualmente los hongos se agrupan en 5 filas: Chytridiomycota, Zygomycota, Glomeromycota, Ascomycota y Basidiomycota. El filo Chytridiomycota incluye los organismos más primitivos, acuáticos, con presencia de zoosporas. El filo

Zygomycota incluye organismos de hifas aseptadas que producen zygosporas. El filo Glomeromycota incluye organismos que carecen de reproducción sexual y son simbioses obligados de plantas terrestres. El filo Ascomycota incluye organismos parásitos de plantas, que forman líquenes, con producción de esporas endógenas dentro de un asca. El filo Basidiomycota incluye organismos que producen esporas en un basidio, presentan estructuras de conexión entre células llamadas fíbulas y septos complejos que presentan un poro central (dolíporo) rodeados de una serie de membranas llamadas pantosoma (Webster y Weber 2007; Kirk et al. 2008).

Los basidiomicetos presentan numerosas formas que incluyen sombrilla, costra, oreja, estrella, coraloide, trompeta, entre otras. Los más comunes están formados por un sombrero o píleo, con el tejido fértil o himenóforo en la porción inferior. El píleo es sostenido por un pie o estípite, la parte interna del píleo y estípite es llamada contexto. A nivel microscópico su característica principal es la presencia de estructuras reproductoras llamadas basidios, los cuales dan origen a las basidiosporas sostenidas por los esterigmas. Generalmente en cada basidio se forman cuatro basidiosporas (Mata 1999). Se dividen en tres clados principales: Agaricomycotina, Pucciniomycotina y Ustilaginomycotina. La clasificación aceptada actualmente, reconoce que Agaricomycotina comprende cinco clases independientes: Agaricomycetes, Tremellomycetes, Dacrymycetes, Wallemiomycetes y Entorrhizomycetes. La clase Agaricomycetes se divide en diecisiete órdenes, donde están incluidos los órdenes Agaricales y Polyporales (Kirk et al. 2008; Moore et al. 2011).

En el orden Agaricales se encuentran la mayoría de hongos formadores de setas. Se han descrito más de 13,233 especies, 413 géneros y 33 familias (Kirk et al. 2008; Moore et al. 2011). La mayoría de estos hongos son terrestres, lignícolas, saprófitos o micorrízicos (Zhao et al. 2008). Dentro de éste orden, destaca Marasmiaceae, cuyas especies son importantes componentes en los bosques tropicales debido a que constituyen uno de los grupos más abundantes, juegan un papel ecológico importante en la descomposición de materia vegetal (hojarasca, troncos, lianas, humus, gramíneas, madera muerta, incluso árboles vivos), en el reciclaje de nutrientes, formación de suelo y sirven como fuente de alimento para miriápodos, moluscos,

artropodos y pequeños vertebrados (Singer 1986; Braga-Neto 2006; Cannon y Kirk 2007; Braga-Neto et al. 2008; Tan et al. 2009).

Por otro lado, los hongos del orden Polyporales son importantes por ser degradadores de lignina y celulosa, del cual se han descrito más de 1800 especies, 216 géneros y 13 familias. Destaca la familia Polyporaceae de amplia distribución a nivel mundial. Son abundantes en los trópicos, encontrándose principalmente en ramas pequeñas. Las especies pueden ser anuales o perennes, con sistema hifal mono-, di- ó trimítico. Actualmente se citan 636 especies distribuidas en 92 géneros (Alexopoulos et al. 1996; Kirk et al. 2008). La mayoría de las especies son saprobias. Sin embargo, algunas pueden ser parásitas de árboles, ocasionando pudriciones fúngicas que ablandan la madera haciendo posible la construcción de cavidades para nidos de aves. Diversas relaciones específicas entre ciertos grupos de Polyporales y algunos insectos son conocidas. Algunas especies proveen sitios de alimentación y crianza para escarabajos. Otras especies son asociadas con avispas de la familia Siricidae y con termitas (Alexopoulos et al. 1996).

3.1.1 Función de los hongos saprófitos en el ecosistema

Los hongos saprófitos son conocidos por su papel como degradadores y recicladores de materia orgánica en los ecosistemas. Estos poseen un extraordinario espectro enzimático que incluyen hidrolasas, liasas, oxidasas y peroxidasas que les permiten degradar sustratos orgánicos de origen vegetal, principalmente celulosa, hemicelulosa, lignina y pectina (Kendrick 2001; Moore et al. 2008; Moore et al. 2011). Mediante la degradación vegetal los hongos saprófitos participan en los ciclos biogeoquímicos descomponiendo la materia vegetal muerta en unidades más sencillas y reintegrando los nutrientes a la atmósfera. En el ciclo del carbono, que involucra la fijación del CO₂ atmosférico en moléculas orgánicas mediante la fotosíntesis, por parte de las plantas y algas. Los hongos saprófitos por medio de la degradación integran nuevamente el CO₂ a la atmósfera (Franco-Molano et al. 2000; Allison y Treseder 2011; Osono 2011). Durante este proceso de degradación vegetal se reciclan otros elementos como nitrógeno, fósforo y potasio que son aprovechados por las plantas para la formación de algunos de sus componentes, siendo las redes miceliales las encargadas de conducir los nutrientes y minerales en el suelo

(nitrógeno, fósforo, potasio y magnesio), así como compuestos de carbono, los cuales son la “moneda energética” en el ecosistema (Tlalka et al. 2008; Moore et al. 2011).

Los hongos saprófitos pueden ser clasificados como descomponedores primarios o secundarios, según su capacidad para colonizar nuevos sustratos. La competencia por esta colonización hace que entre algunas especies de hongos existan relaciones antagónicas y de competencia entre ellas. Esta relación antagónica puede manifestarse por la distancia entre los dos micelios, o el contacto a nivel de las hifas o entre ambos micelios. La relación antagónica se evidencia por la producción de enzimas, productos volátiles y algunas toxinas que pueden considerarse antifúngicos; las cuales les permiten competir por los recursos (Woodward y Boddy 2008). Sin embargo, la mayoría de estudios de antagonismo entre diferentes especies de hongos se han hecho a nivel de laboratorio, por lo que aún es pobre el conocimiento de estas interacciones a nivel de campo. La dominancia de una especie sobre otra está condicionada por las aptitudes para poder colonizar y defender los recursos disponibles (Woodward y Boddy 2008). Los hongos suelen presentar una jerarquía en la competencia por los recursos. Sin embargo, esto está determinado por la combinación de especies fúngicas, interacciones con otros organismos y los factores abióticos del medio donde se desarrollan. El tamaño del micelio de los individuos en competencia también es un factor a considerar, así como la cantidad y calidad de los recursos disponibles (Woodward y Boddy 2008). A pesar de esto, los resultados de estos estudios han proporcionado lineamientos que permiten entender la importancia de las interacciones hongo-hongo para el funcionamiento de los ecosistemas, principalmente en la liberación de nutrientes al suelo y su efecto en las tasas de descomposición biológica (Woodward y Boddy 2008).

3.1.2 Hongos saprófitos en bosques tropicales

Son pocos los estudios de ecología de hongos saprófitos en bosques tropicales, sin embargo los principios de descomposición son los mismos que en bosques templados. Por tanto, la importancia en el reciclaje de nutrientes y translocación de los mismos debe tener la misma magnitud en bosques tropicales. Los basidiomicetos tienen la capacidad de deslignificar la hojarasca con alto contenido de lignina y bajo contenido de nutrientes. Por tanto, tienen el potencial de colonizar y degradar

recursos de baja calidad con mayor rapidez, dada la translocación de nutrientes por medio de cordones miceliales o rizomorfos de un lugar a otro (Lodge et al. 2008). Santana et al. (2005) documentaron que los basidiomicetos aumentan en un 22 % la tasa de descomposición de la hojarasca de baja calidad en relación a la descomposición de la misma causada por hongos microscópicos. La aceleración de la descomposición prematura de las hojas de algunos basidiomicetos puede ser atribuida a su capacidad de colonizar rápidamente y trasladar los alimentos a través de los cordones miceliales y rizomorfos. Esto les permite construir biomasa rápidamente en los recursos donde los nutrientes son escasos. El nutriente limitante en los bosques templados es el nitrógeno, mientras que en los bosques tropicales es el fósforo en lugares con baja altitud y; nitrógeno y fósforo en los bosques tropicales de montaña (Lodge et al. 2008).

También, se ha observado que los cambios de humedad influyen en la tasa de descomposición. Cuando existen perturbaciones naturales o de origen antrópico en el dosel de selva, estos tienden a provocar cambios drásticos en el suelo de los bosques. La hojarasca tiende a secarse más rápido debido a una mayor exposición a la radiación solar y acción eólica. Esto resulta en una mayor mortalidad de hongos degradadores de hojarasca, mientras que otras especies que tienen límites de tolerancia superiores se ven favorecidas. Sin embargo, han sido poco los esfuerzos por conocer el efecto de las perturbaciones antrópicas en el cambio de la comunidad de hongos saprófitos en los diferentes ecosistemas (Lodge et al. 2008).

La influencia de las condiciones microclimáticas en los patrones de distribución de los hongos ha sido pobremente documentada. Por tanto, se desconoce si el efecto de los gradientes de temperatura y precipitación en la distribución de los hongos descomponedores es similar al que se presenta en las plantas. Sin embargo, se ha documentado que los hongos descomponedores de madera están condicionados a los patrones de distribución de sus hospederos. Un ejemplo de ello son *Ganoderma pfeifferi*, *Innotus cuticularis* y *Spongipellis delectans*, cuya distribución refleja la de sus árboles hospederos, siempre y cuando las condiciones microclimáticas les favorezcan, en este caso las condiciones de clima cálido (Heilmann-Clausen y Boddy 2008).

Dentro de los fenómenos que afectan actualmente la distribución de los hongos se consideran el cambio en el uso de suelo y la pérdida de grandes regiones boscosas. En Europa se estima que en los últimos dos milenios se ha perdido el 90-99 % de la cobertura boscosa original (Heilmann-Clausen y Boddy 2008). Por lo tanto, la disponibilidad de recursos se ha reducido para muchos hongos descomponedores de madera, principalmente aquellos adaptados a madera con mayor diámetro. Mientras se observa un aumento de hongos adaptados a ramas y troncos de diámetro pequeños (Heilmann-Clausen y Boddy 2008). Asimismo, el aislamiento de los remanentes boscosos y la matriz formada de tierras agrícolas y áreas urbanas disminuyen el éxito de dispersión y colonización de nuevos sustratos para muchas especies. Además de la pérdida y fragmentación del hábitat, el cambio de uso de suelo para prácticas como la silvicultura, donde se seleccionan solamente especies de interés comercial, reduce considerablemente la diversidad fúngica en un lugar determinado. Sin embargo, muchas de estas prácticas han mejorado en los últimos años, creando un ambiente menos hostil para muchas especies de hongos (Heilmann-Clausen y Boddy 2008).

3.2 Interacciones entre hongos e insectos

Los hongos y los insectos se reconocen como los grupos más diversos de organismos (Triplehorn y Johnson 2005; Mora et al. 2011) y por ende, entre ellos existe un gran número de interacciones que afectan a ambos de una manera directa o indirecta, y de forma positiva o negativa (Vega y Blackwell 2005; Boddy y Jones 2008). Entre las interacciones directas se incluye la fungivoría y el aprovechamiento de los fluidos corporales de los insectos por hongos entomopatógenos (Pedrini y Juárez 2008; Schigel 2012). Dentro de las interacciones indirectas se encuentran la alteración del comportamiento de los insectos por parte de los hongos, y el cambio en la fisiología de los hongos ocasionada por los insectos (e.g. las hormigas de la tribu Attini estimulan a los hongos que cultivan para producir engrosamientos en algunas secciones del micelio, para utilizarlo como alimento; Sánchez-Peña 2005). Estas interacciones indirectas en ocasiones son benéficas para ambos grupos o nula para alguno de ellos (e.g. la digestión parcial de nutrientes como celulosa y lignina por los hongos, para que los insectos puedan aprovecharlos; y la dispersión de esporas fúngicas por los insectos, lo cual ayuda con su reproducción, Boddy y Jones 2008).

La mayoría de interacciones se da entre insectos y hongos del phylum Basidiomycota, que por su tamaño y la capacidad de producir cuerpos fructíferos (basidiomas) se incluyen dentro de los macromicetos o macrohongos (Amat-García et al. 2004; Kirk et al. 2008).

3.2.1 Fungivoría en insectos

Existe una gran variedad de organismos que incluyen hongos dentro de su dieta (e.g. protozoos, nemátodos, arácnidos, reptiles, mamíferos, Hanson et al. 2003; Toledo et al. 2004; Bandyopadhyay et al. 2009). Sin embargo, por la cantidad de especies de insectos, se encuentra un mayor número de citas de fungivoría para este grupo, principalmente para Coleoptera y Díptera (Amat-García et al. 2004; Schigel 2012). Otros órdenes de insectos con especies fungívoras son: Lepidoptera, Hemiptera, Isoptera, Embioptera, Psocoptera y Thysanoptera (Schigel 2009).

Los insectos fungívoros pueden ser incluidos en tres principales categorías: micetobiontes (obligados o primarios) los cuales se alimentan exclusivamente de material fúngico; micetófilos (facultativos o secundarios) que pueden ingerir hongos y otro tipo de alimento; y micetóxentos cuando consumen hongos en raras ocasiones (Rawlins 1984). Por otra parte, Amat-García et al. (2004) describieron cuatro grupos funcionales de la entomofauna asociada a hongos en Colombia, dividiendo las categorías por las preferencias de los insectos hacia el hospedero y su dependencia por el hongo, incluyendo insectos detritívoros y predadores además de fungívoros micetobiontes y micetófilos.

- *Fungívoros primarios*: insectos cuya asociación con el hongo es obligada. Exhiben una leve preferencia por algunos grupos de hongos, tienden a presentarse en los primeros estadíos del hongo aunque es común también encontrarlos en estados más desarrollados de maduración.
- *Fungívoros secundarios*: insectos cuya asociación no es del todo dependiente; se encuentran principalmente en los últimos estadíos de desarrollo del hongo, especialmente cuando se inicia su proceso de descomposición.

- *Detritívoros*: se alimentan de una amplia variedad de material orgánico en descomposición incluyendo hongos. Al igual que los fungívoros secundarios, se encuentran en los últimos estadios avanzados de desarrollo del hongo.
- *Predadores*: este grupo se alimenta principalmente de los individuos inmaduros de los grupos anteriores; en esta categoría se incluyen los insectos que conforman el último escalón de la cadena trófica, incluyendo parasitoides.

3.3 Interacciones entre basidiomicetos y coleópteros

Los coleópteros comprenden el grupo más diverso de organismos, con 387,100 especies descritas, distribuidas en 176 familias extantes y 31 extintas (Slipinski et al. 2011). La mayoría de sus especies son terrestres y pasan gran parte de su vida en ambientes crípticos como madera en descomposición, hojarasca o bajo el suelo, aunque también existen coleópteros acuáticos o semiacuáticos (Thomas 2008; Triplehorn y Johnson, 2005). Los coleópteros y los insectos en general pueden ser clasificados en grupos funcionales por sus hábitos alimenticios (e.g. predadores, fitófagos, saprófagos, parasitoides, consumidores de néctar, chupadores de savia, seminívoros, carroñeros, raspadores y fungívoros, Susilo et al. 2009; Buschke y Seaman 2011).

Por lo general, los hongos representan un recurso impredecible y disperso. No obstante, existe una gran cantidad de interacciones entre este grupo y los integrantes del orden Coleoptera (Schigel 2012). Muchas especies de este taxón dependen de los basidiomas para sobrevivir, al poseer una dieta exclusivamente fungívora y al utilizarlos como el sustrato donde completan su ciclo de vida. Por otro lado, especies depredadoras aprovechan la abundancia de fungívoros para alimentarse, incluso desde su estado larval (Cline y Leschen 2005; Schigel 2012).

3.3.1 Familias de coleópteros asociados a hongos

Como se mencionó con anterioridad, existen 176 familias de coleópteros (Slipinski et al. 2011) de las cuales al menos 44 poseen especies fungívoras o algún tipo de asociación con esporocarpos (Anduaga 2000; Guevara et al. 2000; Cline y Leschen 2005; Takahashi et al. 2005; Epps y Arnold 2010; Zeran et al. 2007; Schigel 2012). La presencia de especies fungívoras en muchos clados de Coleoptera indica la

importancia de la fungivoría en la historia evolutiva de este grupo (Schigel, 2012). Todos los coleópteros reportados asociados a hongos pertenecen al suborden Polyphaga, incluyendo ocho superfamilias (Slipinski et al. 2011). Varios estudios reportan a la familia Staphylinidae como la más abundante en basidiomas (principalmente de los órdenes Polyporales y Agaricales), conformando hasta el 98 % de los individuos recolectados. Además de otras familias como Erotylidae, Nitidulidae, Ciidae, Tenebrionidae, Melandryidae, Tetratomidae, Zopheridae, Mycetophagidae, Leiodidae, Endomychidae (Epps y Arnold 2010; Zeran et al. 2007).

3.3.2 Ecología de las interacciones entre coleópteros y hongos

Las asociaciones entre coleópteros y hongos se toman como análogas a la herbivoría. Esto debido a que plantas y hongos proveen recursos alimenticios que varían en química, calidad nutricional y apariencia. Sin embargo, también pueden compararse con la dispersión de semillas, ya que los insectos pueden aumentar la adecuabilidad de los hongos al dispersar esporas hacia sitios favorables para su germinación (Epps y Arnold 2010).

Los basidiomas y las esporas representan una excelente fuente alimenticia para los coleópteros, ya que son estructuras ricas en carbohidratos y proteínas, necesarios para el desarrollo de estos insectos (Schigel 2012). El valor nutricional de los cuerpos fructíferos está correlacionado con la especie, la edad, el microhábitat, los factores ambientales y las diferencias individuales entre los basidiomas. Además, existe evidencia de que los coleópteros complementan su dieta con nutrientes sintetizados por levaduras que poseen en el tracto digestivo (Suh y Blackwell 2005).

3.3.3 Factores que afectan las interacciones entre coleópteros y hongos

Una de las condiciones para que se den las asociaciones coleóptero-hongo es el desarrollo de cuerpos fructíferos. Aunque algunas especies utilizan el micelio vegetativo, es en los basidiomas donde ocurre la mayoría de las interacciones (Boddy y Jones 2008; Schigel 2012). Como se mencionó anteriormente, la fructificación de un hongo se ve afectada por la disponibilidad de nutrientes y por factores ambientales (Moore et al. 2008). Por tanto, una vez que se forma la fructificación, la presencia, composición y riqueza de coleópteros se ven afectadas principalmente por la

estructura hifal del hongo, su dureza, su duración y las adaptaciones que posean estos insectos en el aparato bucal (Schigel 2009).

En los bosques templados de América del Norte, Europa y Asia se ha reportado una mayor abundancia de coleópteros en los basidiomas del orden Polyporales, debido principalmente a su durabilidad, lo que permite el desarrollo larval largo de muchos de estos insectos (Epps y Arnold 2010; Schigel 2012; Yamashita y Hiji 2007). Por otro lado, los basidiomas de Agaricales pueden limitar la presencia de coleópteros por su aparición efímera e impredecible, además de su estructura suave y húmeda, preferida por los dípteros (Schigel, 2009).

En cuanto a la abundancia de los cuerpos fructíferos, se ha determinado que los coleópteros se ven beneficiados por la presencia de especies que se caracterizan por producir grandes basidiomas o agregados de basidiomas, comparado con las que poseen fructificaciones solitarias. Esto se da posiblemente por la ventaja que representa para las larvas el poder movilizarse de un cuerpo fructífero a otro para buscar más alimento, considerando que muchas especies poseen patas locomotoras. Por otro lado, se ha evidenciado que el tamaño del basidioma no es significativo para la presencia de coleópteros (Takahashi et al. 2005).

3.4 Pérdida y fragmentación del hábitat

El cambio de uso del suelo trae como consecuencia la pérdida y fragmentación del hábitat, siendo la pérdida de hábitat la amenaza actual más directa para la diversidad biológica, principalmente en los tropicos (Dunham 2008; Feeley y Terborgh 2008; Brosi 2009; Herrera et al. 2011; Vetter et al. 2011). Esto es motivo de preocupación dado que estos bosques juegan un papel crucial en el ciclo del agua y carbono (Fearnside 2000; Avissar y Werth 2005). A pesar de esto, su pérdida anual es de 13 millones de hectáreas (FAO 2011), donde la prevalencia de deforestación continúa (Hansen et al. 2013)

Actualmente los ecosistemas son dominados por paisajes agrícolas, donde los remanentes de bosques primarios se encuentran sumergidos en una matriz heterogénea (Fahrig et al. 2011), mientras que los grandes macizos de bosque

primario están principalmente bajo algún régimen de protección o son inaccesibles (FAO 2011). A pesar de esto, las áreas protegidas son insuficientes para albergar la diversidad de organismos en los ecosistemas (Laurance et al 2012). Por ello, la conservación de los remanentes dentro de los paisajes agrícolas surge como una alternativa complementaria a las áreas protegidas (Fahrig 2011). Entender cómo se desarrolla la dinámica de las comunidades dentro de paisajes fragmentados nos permite tener una mejor perspectiva de los patrones de diversidad a nivel regional para establecer alternativas de manejo y conservación para la diversidad biológica de los diferentes ecosistemas (Schüepp et al. 2011).

En los últimos años, la ecología del paisaje ha tomado un papel importante para entender los patrones de comportamiento de las comunidades en este tipo de paisajes (Didham et al. 1996; Tschardtke y Brandl 2004; Van Nouhuys 2005; Fáveri et al. 2008; Feeley y Terborgh 2008; González-Varo 2010). La pérdida del hábitat lleva implícita la fragmentación del mismo. Sin embargo, se hace muy difícil separar los efectos de cada uno en la respuesta de los organismos en un lugar determinado (Fahrig 2003; Holzschuh et al. 2010; Schüepp et al. 2011). La pérdida de hábitat está directamente relacionada con la pérdida de la riqueza de alelos, especies, interacciones y flujos importantes de factores abióticos como temperatura y humedad (Saunders et al. 1991; Fahrig 2003)

Las interacciones bióticas juegan un papel clave para mantener el equilibrio en una comunidad biótica y la alteración de estas puede ocasionar la pérdida de especies claves, desencadenando una cascada de extinciones locales en los paisajes fragmentados (Didham et al. 1996; Tschardtke y Brandl 2004; Van Nouhuys 2005; Dobson et al. 2006; McRaid et al. 2010). Los patrones de diversidad y de las interacciones bióticas se han establecido por procesos que no se limitan a un solo fragmento de hábitat, sino dependen de recursos complementarios que se encuentran en otros tipos de hábitat (Tschardtke y Brandl 2004; Farwig et al. 2009; Schüepp et al. 2011). A pesar de la importancia de las interacciones bióticas, los estudios acerca del efecto de la pérdida de hábitat y cambio de uso de suelo sobre éstas son escasos comparados con los relacionados a la pérdida de hábitat y poblaciones y/o especies. La mayoría de éstos están enfocados en la interacción entre dos especies (Reser et al. 2005).

Debido al interés de los efectos de la pérdida y fragmentación sobre taxa superiores, la mayoría de estudios se han enfocado en el efecto de la fragmentación en interacciones como polinización, depredación de frutos y semillas, parasitismo y mamíferos depredadores (Bacles y Ennos 2008; Slagle y Hendrix 2009; González-Varo 2010; McRaid et al. 2010; Baggio et al. 2011). Sin embargo, existe muy poca documentación de su efecto sobre otros grupos incluyendo los hongos e invertebrados. Asimismo, hay muy pocos estudios donde se incluye el tipo de uso de la matriz circundante, el cual ha sido obviado en estudios de paisaje clásico (Santos y Tellería 2006).

3.4.1 Pérdida de hábitat y hongos

Existen pocos estudios de la respuesta de hongos a pérdida de hábitat y cambio de uso de suelo. Edman et al. (2004) estudiaron la viabilidad de esporas fúngicas a lo largo de un gradiente boscoso, determinando que la pérdida de hábitat influye negativamente a la dispersión de esporas. Por otro lado, Brown et al. (2006) realizaron un estudio de la diversidad de macromicetos en bosques perturbados, determinando que la composición de hongos está condicionada al requerimiento de hábitat. La disminución de basidiomas de hongos saprófitos puede ser una respuesta a cambios de uso de suelo y pérdida de hábitat dado que la mayoría poseen micelio superficial y éste tiende a ser muy sensible a cambios microclimáticos ocasionados por el cambio de uso de suelo en paisajes antrópicos (Lodge et al. 2008).

3.4.2 Pérdida de hábitat y coleópteros fungívoros

Se conoce que los insectos son altamente susceptibles a la pérdida del hábitat, causada mayormente por la fragmentación del paisaje. Los efectos negativos sobre la entomofauna incluyen cambios en la abundancia y riqueza de muchos grupos como los coleópteros (Didham et al. 1996). En estudios realizados en Finlandia se ha determinado que muchas especies de coleópteros fungívoros están relacionados con bosques no explotados, ya que tienen asociaciones muy especializadas con sus hospederos. Además se sabe que los insectos fungívoros tienen poca dispersión, por lo que les es muy difícil moverse entre hábitats aislados (Komonen et al. 2001).

Para medir de una mejor manera las consecuencias de la pérdida y fragmentación del hábitat sobre la entomofauna a nivel de paisaje se han realizado estudios que utilizan grupos funcionales en lugar de taxa individuales, ya que en algunas ocasiones las medidas de diversidad no reflejan necesariamente los cambios en la composición de las especies y la función que tienen en el ecosistema (Schmidt y Roland 2006).

3.4.3 Pérdida de hábitat y asociaciones hongo-coleóptero

Este tipo de interacciones ha sido poco estudiada en paisajes fragmentados. En 1996 se realizó un trabajo acerca de las respuestas de los coleópteros en bosques fragmentados en la Amazonia Central (Didham et al. 1996). Se concluyó que las proporciones de especies en diferentes grupos tróficos (funcionales) variaron significativamente con la distancia del borde del bosque, encontrando más predadores y menos xilófagos en el borde. No hubo cambios en la proporción de fungívoros, herbívoros, saprófagos y xilomicetófagos (fungívoros secundarios). En otra investigación más específica realizada en Finlandia, Komonen et al. (2001) evaluaron el efecto de la fragmentación del paisaje sobre la estructura de las comunidades de coleópteros fungívoros, sin encontrar efectos negativos a escala de paisaje, ellos indican que estos resultados se explican posiblemente a que la fragmentación y pérdida de hábitat eran muy recientes para encontrar una respuestas en las comunidades de coleópteros fungívoros.

4. MATERIALES Y MÉTODOS

4.1 Sitio de Estudio

La ecorregión Lachuá se encuentran ubicada en el municipio de Cobán, Alta Verapaz, Guatemala dentro de las coordenadas 15°46'54", 15°49'16", 15°59'11", 15°57'19" latitud norte y 90°45'14", 90°34'48", 90°29'56", 90°45'26" longitud oeste. Está limitada en el noreste y oeste por los ríos Chixoy e Icbolay, y en la parte sur por las montañas de la Sultana y el Peyán (CONAP, 2003; Fig. 1). Forma parte de un cinturón de selva lluviosa verdadera, con clima cálido y húmedo donde la temperatura promedio anual es de 30°C (máxima de 41°C y una mínima de 15°C), la humedad relativa anual alcanza el 91.02 %, y la época de lluvia se extiende todo el año con una precipitación promedio anual de 3,000 mm. Los meses de mayor precipitación son de junio a noviembre y los meses de menor precipitación (época seca) son de febrero a abril (CONAP, 2003). Actualmente se encuentran establecidas 49 comunidades humanas con aproximadamente 12,500 habitantes y de las cuales 19 colindan con los límites del PNLL. Las comunidades humanas son en su mayoría (95 %) de origen Q'eqchi' (CONAP, 2003).

4.2 Diseño Experimental

Los ejemplares de macromicetos y coleópteros fungívoros fueron recolectados en ocho paisajes de 1 km² dentro de la Ecorregión Lachuá, con al menos un remanente de bosque (Cuadro 1; Fig. 2a). En cada uno de ellos se marcaron cinco parcelas de 20 x 50 m distanciadas 300 m una de la otra (Fig. 2b). En cada parcela se realizaron cinco subparcelas circulares de 20 m², obteniendo un área total de muestreo para macromicetos 500 m² por paisaje (Fig. 2c). Para cada una de las parcelas se describió el uso de suelo al cual correspondía (Cuadro 2).

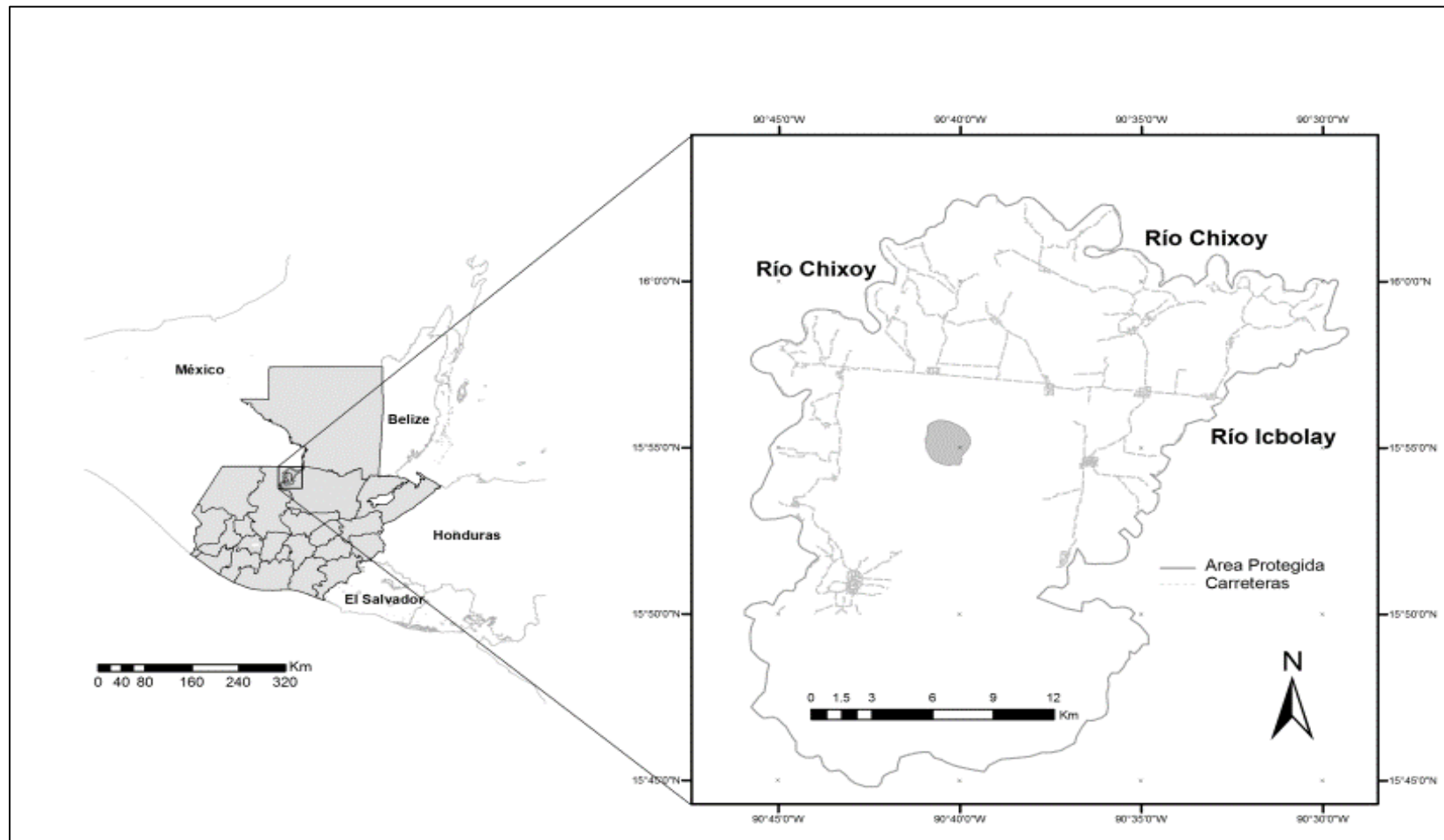


Figura 1. Ubicación de la Ecorregión Lachuá, Cobán, Alta Verapaz, Guatemala

Cuadro 1. Georreferenciación de los ocho sitios de recolecta dentro de la Ecorregión Lachuá, seleccionados para la recolecta de macromicetos y coleópteros fungívoros.

Nombre	Latitud	Longitud	Altitud (m)	Código
Finca Entre Ríos, Icbolay	15°57'47"	-90°33'25"	165	FER
Pie de Cerro	16°00'34"	-90°37'35"	162	PDC
Parque Nacional Laguna Lachuá 1	15°46'27"	-90°40'27"	181	PL1
Parque Nacional Laguna Lachuá 2	15°56'27"	-90°38'02"	180	PL2
Las Promesas	15°59'04"	-90°40'11"	213	PRO
Santa Lucía Lachuá	15°57'59"	-90°38'06"	172	SLL
Tzetoc	15°54'34"	-90°37'14"	179	TZE
Unión Buena Vista	15°59'54"	-90°41'26"	192	UBV

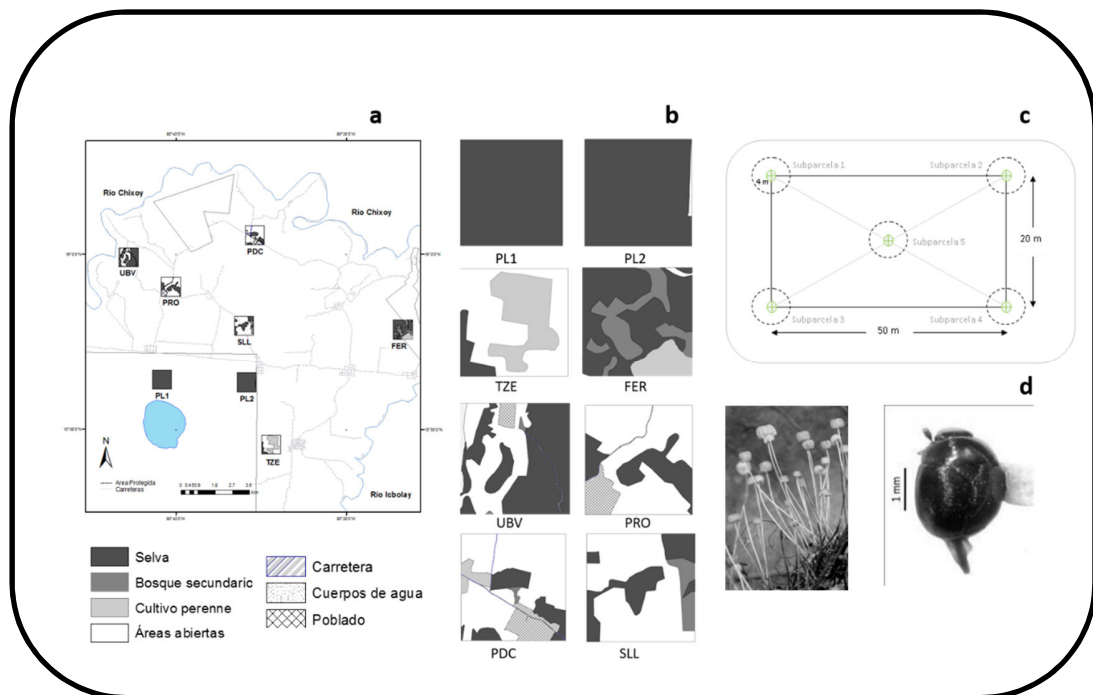


Figura 2. (a). Ubicación de las ocho muestras de paisaje seleccionadas para las recolectas de macromicetos y coleópteros fungívoros. (b) Ocho muestras de paisaje (c) Parcela de 20 x 50 m, con sus respectivas subparcelas donde se llevaron a cabo las recolectas de organismos. (d) Organismos recolectados dentro de las subparcelas.

Cuadro 2. Ubicación de las cuarenta parcelas evaluadas durante 2010 y 2011, en ocho muestras de paisajes seleccionadas dentro de la Ecorregión Lachuá.

Nombre localidad	Código	Parcela	Coordenadas		Altitud (msnm)	Cobertura
			N	O		
Finca Entre Ríos	FER	Norte	15°57'59"	-90°33'22"	155	Selva alta
	FER	Sur	15°57'40"	-90°33'18"	156	Cultivo de caucho
	FER	Este	15°57'50"	-90°33'09"	148	Regeneración natural de ocho años
	FER	Oeste	15°57'49"	-90°33'28"	171	Reforestación sobre pastizal
	FER	Centro	15°57'47"	-90°33'25"	165	Selva alta
Pie de Cerro	PDC	Norte	16°00'42"	-90°37'42"	166	Cultivo joven de cardamomo
	PDC	Sur				Cultivo anual de maíz
	PDC	Este	16°00'35"	-90°37'36"	162	Cultivo anual de maíz
	PDC	Oeste	16°00'32"	-90°37'55"	170	Cultivo anual de maíz
	PDC	Centro	16°00'34"	-90°37'35"	148	Selva alta
PN Laguna Lachuá 1	PL1	Norte	15°56'33"	-90°40'27"	197	Selva alta
	PL1	Sur	15°56'17"	-90°40'27"	187	Selva alta
	PL1	Este	15°56'25"	-90°40'35"	218	Selva alta
	PL1	Oeste	15°56'25"	-90°40'16"	192	Selva alta
	PL1	Centro	15°56'27"	-90°40'27"	181	Selva alta
PN Laguna Lachuá 2	PL2	Norte	15°56'05"	-90°37'46"	184	Selva alta
	PL2	Sur	15°56'11"	-90°37'55"	167	Selva alta
	PL2	Este	15°56'18"	-90°37'45"	175	Selva alta
	PL2	Oeste	15°56'26"	-90°38'01"	180	Selva alta
	PL2	Centro	15°56'27"	-90°38'02"	178	Selva alta
Las Promesas	PRO	Norte	15°59'13"	-90°40'10"	231	Cultivo anual de piña, maíz
	PRO	Sur	15°58'56"	-90°40'10"	224	Cultivo anual de maíz
	PRO	Este	15°59'05"	-90°40'21"	199	Selva alta
	PRO	Oeste	15°59'01"	-90°40'04"	235	Selva alta
	PRO	Centro	15°59'04"	-90°40'11"	213	Selva alta
Santa Lucía Lachuá	SLL	Norte	15°58'07"	-90°38'01"	177	Cultivo anual de maíz
	SLL	Sur	15°57'48"	-90°38'02"	191	Pastizal
	SLL	Este	15°58'00"	-90°37'50"	165	Cultivo anual de maíz
	SLL	Oeste	15°58'01"	-90°38'06"	194	Cultivo anual de maíz
	SLL	Centro	15°57'59"	-90°38'06"	172	Selva alta
Tzetoc	TZE	Norte	15°54'45"	-90°37'13"	192	Cultivo de cardamomo con diez años de abandono
	TZE	Sur	15°54'24"	-90°37'13"	197	Cultivo de cardamomo con diez años de abandono
	TZE	Este	15°54'33"	-90°37'01"	184	Cultivo joven de cardamomo
	TZE	Oeste	15°54'33"	-90°37'22"	174	Cultivo anual de maíz
	TZE	Centro	15°54'34"	-90°37'14"	179	Cultivo de cardamomo con diez años de abandono
Unión Buena Vista	UBV	Norte	16°00'04"	-90°41'22"	174	Regeneración natural de ocho años
	UBV	Sur	15°59'44"	-90°41'28"	171	Cultivo anual de maíz
	UBV	Este	15°59'54"	-90°41'15"	188	Selva alta
	UBV	Oeste	15°59'58"	-90°41'34"	179	Cultivo anual de maíz
	UBV	Centro	15°59'54"	-90°41'26"	192	Selva alta

4.3 Recolecta y determinación de macromicetos y coleópteros asociados

Se realizaron siete recolectas durante la época de lluvias de los años 2010 (junio, julio, agosto, octubre, noviembre) y 2011 (octubre y noviembre). En las parcelas seleccionadas se recolectaron todos los ejemplares de macromicetos de Marasmiaceae y Polyporaceae, se capturaron manualmente los coleópteros y otros artrópodos encontrados sobre o dentro de cada cuerpo fructífero. Se consideró la frecuencia relativa de cada morfoespecie de macromiceto, según su presencia en cada una de las subparcelas (0 a 5), siendo la mayor frecuencia 5 por cada parcela de 20 x 50m. Se recolectaron solamente los ejemplares que presentaran 5 o más cuerpos fructíferos, dado su tamaño, para que existiera suficiente muestra para su determinación posterior. Las recolectas se realizaron entre 3–4 días consecutivos para evitar la variación temporal en cada mes de recolecta.

Los ejemplares de macromicetos fueron fotografiados en su hábitat natural, posteriormente fueron colocados en sobres de papel parafinado y se les asignó un código de recolecta impreso. El papel parafinado evita que los hongos se deshidraten y aquellos hongos que tienen píleo o estructuras víscidas o pegajosas se adhieran al papel (Franco-Molano et al. 2005). Los sobres se depositaron dentro de cajas plásticas para su transporte. Cuando los ejemplares recolectados fueron muy pequeños y frágiles, se realizó la descripción macroscópica en el campo. Se anotaron los siguientes datos en la libreta de campo: la fecha, localidad, subparcela, datos del espécimen como caracteres macroscópicos sobresalientes, abundancia relativa y datos ecológicos (e.g. hábito: solitario, disperso, gregario o cespitoso, tipo sustrato: lignícola, húmicola; Halling 1996; Mata 1999, Huhndorf et al. 2004; Lodge et al. 2004). Luego, en la Estación Biológica Santa Lucía Lachuá, los ejemplares fueron descritos macroscópicamente, utilizando la boleta asignada para cada taxón. En esta boleta fueron anotados los datos de presencia de fungivoría en las diferentes estructuras de los ejemplares (Anexos 9.9 y 9.10). Enseguida se colocaron en una secadora a una temperatura de entre 35°C y 50°C hasta que el secado se completara (Largent y Baroni 1977; 1988; Lodge et al. 2004).

Los coleópteros y otros artrópodos se colocaron bolsas herméticas con alcohol etílico al 95 % y se etiquetaron con el código del ejemplar de macromiceto donde fueron capturados. Los hongos demasiado grandes para ser revisados en el campo fueron

llevados al laboratorio, en bolsas herméticas individuales, para su disección y revisión bajo el estereoscopio. Posteriormente, los ejemplares fueron separados y se procedió a elaborar una colección entomológica, la cual consiste en el montaje, secado y etiquetado de los especímenes. Sin embargo, debido a su tamaño, algunos de ellos permanecieron en alcohol (70 %) para su futuro estudio (Triplehorn y Johnson 2005).

4.3.1 Determinación taxonómica de macromicetos

Previo a la determinación, se realizaron descripciones macroscópicas y microscópicas de los ejemplares. Posteriormente, tomando como base las descripciones realizadas, fotografías en campo y la bibliografía correspondiente, los ejemplares fueron determinados taxonómicamente hasta donde fue posible (género y especie/morfoespecie). Para la determinación de Marasmiaceae (Agaricales) se utilizaron las claves dicotómicas de Singer (1986), Largent y Baroni (1977,1988) para *Marasmius*: Singer (1986), Desjardin (1987; 1989), Desjardin y Ovrebo (2006) y Puccinelli (2007). Para ejemplares de Polyporaceae se utilizaron las claves taxonómicas de Ryvarden (1991, 2004, 2007, sin publicar), Gilbertson y Ryvarden (1987) y las guías de campo de Mata (1999), Franco-Molano et al. (2005). Después de esto, los ejemplares fueron depositados en la Sección de Hongos, Herbario BIGU y algunos ejemplares en el Herbario MEXU.

4.3.2 Determinación taxonómica de coleópteros fungívoros

Con los especímenes de coleópteros curados adecuadamente se realizó la determinación taxonómica hasta familia con la clave de Triplehorn y Johnson (2005). Posteriormente se realizó la determinación hasta donde fue posible: tribu, género y especie/morfoespecie, utilizando claves especializadas para cada familia (Goram 1899; Boyle 1956; Tomaszewska 2000; Navarrete-Heredia et al. 2002; Wegrzynowicz 2002; Arriaga-Varela et al. 2007; 2013). Una vez identificado el espécimen, se utilizó información bibliográfica para ubicarlo dentro de uno de los grupos funcionales a evaluar (e.g. fungívoro obligado, fungívoro facultativo, predador). Al mismo tiempo, se realizó un registro gráfico de especímenes, las fotografías fueron tomadas con una cámara Sony Cybershot, con la ayuda de un Estereomicroscopio Zoom Olympus S2X7 y fueron editadas digitalmente para mejorar la calidad.

4.4 Análisis de datos

4.4.1 Estructura y composición del paisaje

Para cada una de las ocho muestras de paisaje evaluadas en la Ecorregión Lachuá, se consideró: a) riqueza relativa del paisaje (número de tipos de uso de suelo; Cuadro 3) b) proporción ocupada por cada tipo de uso; c) sumatoria de porcentaje de cobertura arbórea (serán considerados paisajes con alta cobertura, aquellos que presenten una cobertura mayor a 60 %); y d) conectividad, utilizando la permeabilidad de la matriz dentro del paisaje (Fahrig 2003). Además se obtuvieron medidas de tamaño medio de parche (MPE), número de parches (NP), índice de forma (MSI), media de perímetro y área de parches (MPAR) y media de la dimensión fractal de parches (MFRACT) analizando 40 ortofotos correspondientes a las hojas cartográficas 2064-II-Río-Chixoy (17–19, 21–25), 2063-I-Laguna-Lachuá (1–25), 2063-IV-Río-Tzeja (5,10,15,20), 2163-IV-Canrujá(1,6) y 2164-III-Tierra-Blanca (21); así como datos de campo recolectados en 2011. El análisis se llevó a cabo en el programa ArcGIS, con la extensión V-Late (Lang y Tiede 2003). La permeabilidad de la matriz se obtuvo categorizando los usos de suelo, donde selva= 3 (permeable); bosque secundario y cultivo perenne= 2 (permeable intermedio) y áreas abiertas= 1 (no permeable). Para cada paisaje se multiplicó la cobertura de cada uso por la categoría, y se obtuvo un valor ponderado por categoría. Posteriormente se realizó un análisis de ordenación NMDS y agrupamiento jerárquico utilizando el índice de Morisita-Horn y el método de varianza mínima (Ward).

4.4.2 Análisis de la diversidad de macromicetos y coleópteros fungívoros en la Ecorregión Lachuá.

Los datos se analizaron a partir de ocho matrices, dos contenían los datos de morfoespecies de macromicetos por paisaje y uso de suelo. Otras dos contenían los datos de coleópteros por paisaje y uso de suelo, una contenía los datos de las métricas de los paisajes, una con datos de coleópteros y macromicetos, otra con datos de evidencia de fungivoría por paisaje y familia de macromicetos y una última con los macromicetos más frecuentes y con potencialidad de utilizarse como indicadores. Para el procesamiento de la información se utilizaron los programas Microsoft Office Excel 2010® y R 3.0.2 (paquetes MASS, CAR, VEGAN, BiodiversityR, R Development Core Team, 2011).

La diversidad de macromicetos y coleópteros fungívoros fue analizada por medio de índices de diversidad alfa, beta y gamma, transformadas a número efectivo de especies y/o comunidades (Jost, 2006; 2007; 2010). Para determinar los patrones de distribución de comunidades de macromicetos y coleópteros fungívoros se realizaron análisis de ordenación (NMDS) y agrupamiento jerárquico utilizando el índice de similitud Morisita-Horn y el método de varianza mínima (Ward) (McCune y Grace 2002, Zak y Willig 2004). Además se evaluó la cobertura del muestreo (Chao y Lee 1992; Chao y Jost 2012) por muestra de paisaje y por uso de suelo, para medir cuán completas fueron las colectas de macromicetos y de coleópteros asociados.

Para analizar el efecto de la pérdida de hábitat a nivel de paisaje se realizaron modelos de regresión utilizando como variables explicativas: la composición del paisaje, el porcentaje de cobertura boscosa y la permeabilidad de la matriz (como medida de conectividad), mientras que para analizar el efecto del uso de suelo se realizaron regresiones utilizando como variable explicativa el tipo de uso de suelo. Se utilizaron como variables de respuesta, (a) la totalidad de morfoespecies de macromicetos (b) morfoespecies de Marasmiaceae (c) morfoespecies de Polyporaceae (d) morfoespecies de *Marasmius* y (e) morfoespecies de *Polyporus*, éstos últimos dado que son los géneros más diversos.

La interacción entre macromicetos y coleópteros fungívoros fue analizada por medio de figuras descriptivas, análisis de ordenación (NMDS) y modelos de regresión (Zak y Willig 2004; McCune y Grace 2002), utilizando como variable de respuesta los fungívoros obligados totales y fungívoros obligados encontrados en Marasmiaceae y Polyporaceae individualmente. Para completar, se incorporan datos de evidencia de fungivoría en 790 ejemplares de macromicetos, y las estructuras de los macromicetos donde se presentó la evidencia de fungivoría.

Para analizar las especies indicadoras de hábitat se seleccionaron aquellas especies que presentaron mayor frecuencia y con la mayor certeza taxonómica, de las cuales seis especies son de Marasmiaceae: *Caripia montagnei* (Berk.) Kuntze; *Gymnopus neotropicus* (Singer) J.L. Mata; *Marasmiellus volvatus* Singer; *Marasmius helvolus* Berk; *Marasmius tageticolor* Berk; y *Trogia cantharelloides* (Berk. ex Sacc.); y diez

especies son de Polyporaceae: *Earliella scabrosa* (Pers.) Gilb. y Ryvardeen; *Favolus tenuiculus* P. Beauv; *Funalia polyzona* (Pers.) Niemelä; *Lentinus strigosus* (Schwein.) Fr; *Lentinus swartzii* Berk; *Pycnoporus sanguineus* (L.) Murrill; *Trametes villosa* (Sw.) Kreisel; *Polyporus guianensis* Mont; *Polyporus dictyopus* Mont; y *Polyporus* sp. 9. Posteriormente se empleó un análisis de escalamiento multidimensional (NMDS) para representar la distribución de las especies en los ocho paisajes y en relación al tipo de uso de suelo. Asimismo, se realizaron modelos de regresión utilizando las mismas variables, realizándose posteriormente la evaluación de supuestos estadísticos (normalidad, homocedasticidad de varianza, ausencia de valores extremos; Shapiro y Wilk, 1965; Kutner et al. 2005). Asimismo, para cada una de las especies se evaluaron las siguientes características para cada una de las especies: 1) fáciles de recolectar por ser abundantes, 2) taxonomía y ecología bien conocidas, 3) distribución en una amplia zona geográfica, 4) especialización del hábitat, 5) independencia relativa del tamaño de muestra, 6) su respuesta refleja la respuesta de otras especies, 7) organismos sensibles a la contaminación orgánica, 8) importancia económica potencial (Alba-Tercedor y Sanchez-Ortega 1988; Noss 1990; Pearson y Cassola 1992; Kremen et al. 1993; Pearson 1995; Gutiérrez et al. 2006; Heink y Kowarik 2010).

4.5 Estructura y composición del paisaje en la Ecorregión Lachuá

La cobertura arbórea de los paisajes seleccionados se encuentra entre 22.5–100 %, siendo PDC y PRO los que presentan la menor cobertura con 22.5 % y 25.2 %, respectivamente. El paisaje más heterogéneo y fragmentado es FER, con presencia de los cuatro usos y 11 parches; los paisajes PDC, SLL, TZE y UBV presentan tres usos; PL2 y PRO dos usos y PL1 que se encuentra dentro del Parque Nacional solamente selva (Cuadro 3; Fig. 3a). La permeabilidad de la matriz fue mayor en los sitios con mayor porcentaje de cobertura PL1, PL2, FER, UVB.

Las gráficas de los análisis de ordenación (NMDS; $stress= 0.048$, $R^2=0.985$) y agrupamiento manifiestan una separación de los lugares con mayor cobertura boscosa, menor número de parches y mayor conectividad (PL1 y PL2) del resto de los paisajes (Fig. 3b y 3c). Los cuales corresponden a muestras de paisaje ubicados dentro del área protegida. Por tanto, fuera del área protegida los paisajes no

manifiestan una separación clara en relación a las medidas de composición y estructura utilizadas en este estudio.

Cuadro 3. Medidas de composición y estructura de paisaje para cada uno de los paisajes utilizados en el presente estudio.

Código Paisaje	SE	AA	BS	CP	% Cobertura arbórea	Riqueza uso	No. Parches	Permeabilidad matriz
FER	60.4	14.6	11.5	13.5	85.4	4	11	2.458
PDC	17.3	76.6	0	5.2	22.5	3	13	1.389
PL1	100	0	0	0	100	1	1	3.000
PL2	98.6	1.4	0	0	98.6	2	2	2.972
PRO	25.2	74.7	0	0	25.2	2	4	1.503
SLL	23.6	67.8	8.5	0	32.1	3	6	1.556
TZE	8.3	33.7	0	58	66.3	3	3	1.746
UBV	63.3	35.1	1.6	0	64.9	3	9	2.282

SE=selva, AA=áreas abiertas, BS=bosque secundario, CP=cultivo perenne.

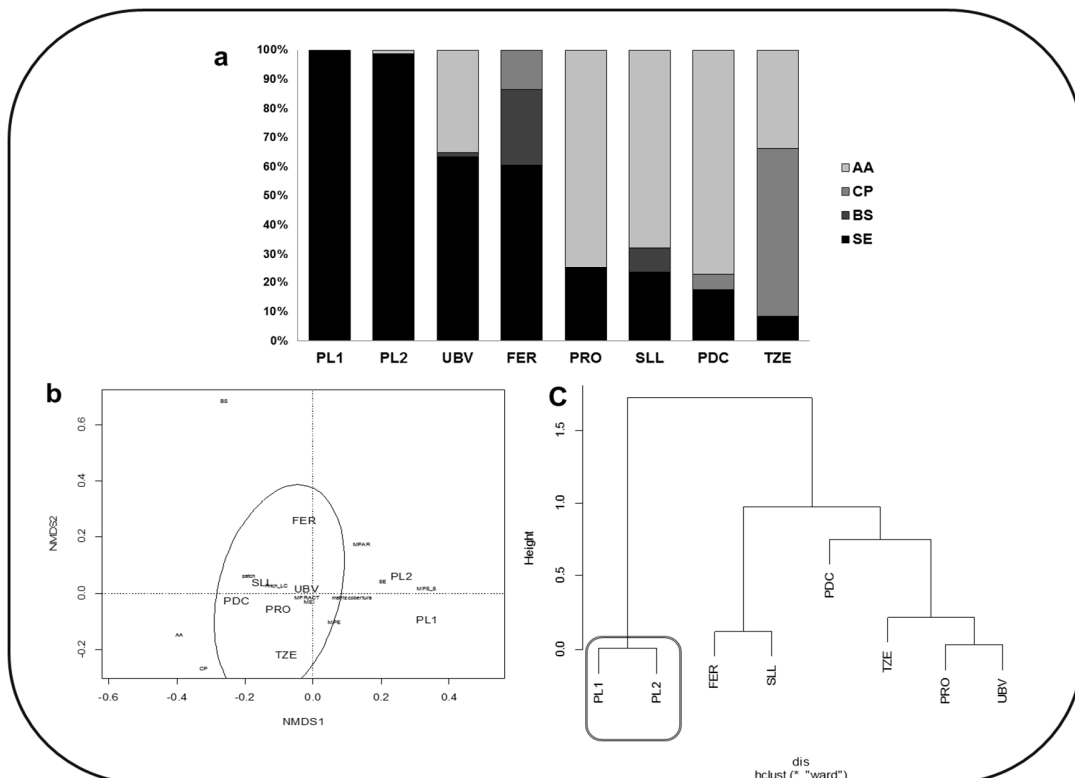


Figura 3. Características de los paisajes utilizados. **(a)** Porcentaje de cobertura de los diferentes usos de paisaje **(b)** Análisis de ordenación, NMDS ($stress= 0.048$, $R^2=0.985$). **(c)** Análisis de agrupamiento.

5. RESULTADOS

5.1 Análisis de la historia de la pérdida de hábitat y cambio de uso de suelo en la Ecorregión Lachuá

Los resultados obtenidos en esta fase de la tesis, se publicaron en el artículo "***Land cover changes in the Lachuá region, Guatemala: patterns, proximate causes and underlying driving forces over the last 50 years***" (Anexo 9.1) en la revista *Regional Environmental Change*, donde se evaluaron los cambios de uso de suelo en la Ecorregión de Lachuá en los últimos cincuenta años y los factores políticos y socioeconómicos que estuvieron asociados a dichos cambios. Se determinó que la Ecorregión ha perdido el 55% de cobertura original con una tasa promedio anual de 1.6 %. La tasa de deforestación más baja se dio en el primer período de tiempo evaluado (0.6 %) y la más alta durante los últimos cinco años (2.8 %), presentando alta heterogeneidad espacial. Las muestras de paisaje ubicadas fuera de áreas protegidas y cercanas a carreteras han perdido entre el 80–100 % de la cubierta original, mientras que la cobertura forestal de muestras de paisaje dentro de áreas protegidas se mantuvo intacta durante el período de estudio. El establecimiento de comunidades humanas, carreteras y cultivos anuales fueron las principales causas del cambio de uso durante el primer período de tiempo, mientras que para el segundo y tercer período evaluado la principal causa del cambio de uso de suelo fue el incremento de áreas destinadas principalmente para actividades ganaderas. Aproximadamente el 75 % de la cobertura original se ha perdido fuera de las áreas protegidas en la Ecorregión. Por tanto, la conservación de esta región de selva lluviosa en Guatemala se encuentra altamente amenazada si no se toman acciones inmediatas que permitan el mantenimiento de los servicios ecosistémicos de la región, tales como actividades económicas que permitan la sustentabilidad de este tipo de ecosistema.

5.2 Diversidad de macromicetos (Marasmiaceae y Polyporaceae) en la Ecorregión Lachuá.

En esta zona se recolectaron 1089 ejemplares de macromicetos, correspondientes a 258 morfoespecies (msp). En Marasmiaceae se reportaron 198 msp (n=785)

incluidas en 9 géneros (Anexo 9.2), siendo *Marasmius* el más diverso con 119 msp (n=323). En Polyporaceae se reportaron 60 msp (n=304) incluidas en 12 géneros siendo *Polyporus* el más diverso con 20 msp (n=73; Cuadro 4; Anexo 9.3).

Cuadro 4. Riqueza de especies y frecuencia de recolecta por género de macromicetos, Marasmiaceae y Polyporaceae.

Familia	Género y/o especie	Riqueza	Frecuencia
Marasmiaceae	<i>Caripia montagnei</i>	1	39
	<i>Crinipellis</i> sp.	3	51
	<i>Gerronema</i> sp.	4	8
	<i>Gymnopus</i> sp.	9	56
	<i>Hydropus</i> sp.	3	12
	<i>Tetrapyrgos negripes</i>	1	25
	<i>Trogia</i> sp.	4	98
	<i>Marasmiellus</i> sp.	11	87
	<i>Marasmius</i> sp.	119	323
	Sin determinar	42	86
	Polyporaceae	<i>Corioloopsis caperata</i>	1
<i>Earliella scabrosa</i>		1	32
<i>Favolus tenuiculus</i>		1	16
<i>Lentinus</i> sp.		4	50
<i>Hexagonia hydroides</i>		1	4
<i>Funalia polyzona</i>		1	27
<i>Lenzites elegans</i>		1	4
<i>Oligoporus</i> sp.		1	1
<i>Polyporus</i> sp.		20	73
<i>Pycnoporus</i> sp.		2	45
<i>Trametes</i> sp.		6	21
<i>Trichaptum</i> sp.		1	1
Sin determinar		20	24

Los paisajes con mayor riqueza fueron PL2 (79 msp, n=177) y TZE (78 msp, n=178) mientras que los sitios con menor riqueza fueron SLL (44 msp, n=98) y PDC (46 msp, n=107; Fig. 4a). En relación al uso de suelo, el tipo de uso que presentó la mayor riqueza es SE (199 msp, n=618), seguido de CP (69 msp, n=163) y AA (54 msp, n=240), siendo BS (33 msp, n=69) el que presentó la menor riqueza (Fig. 4c).

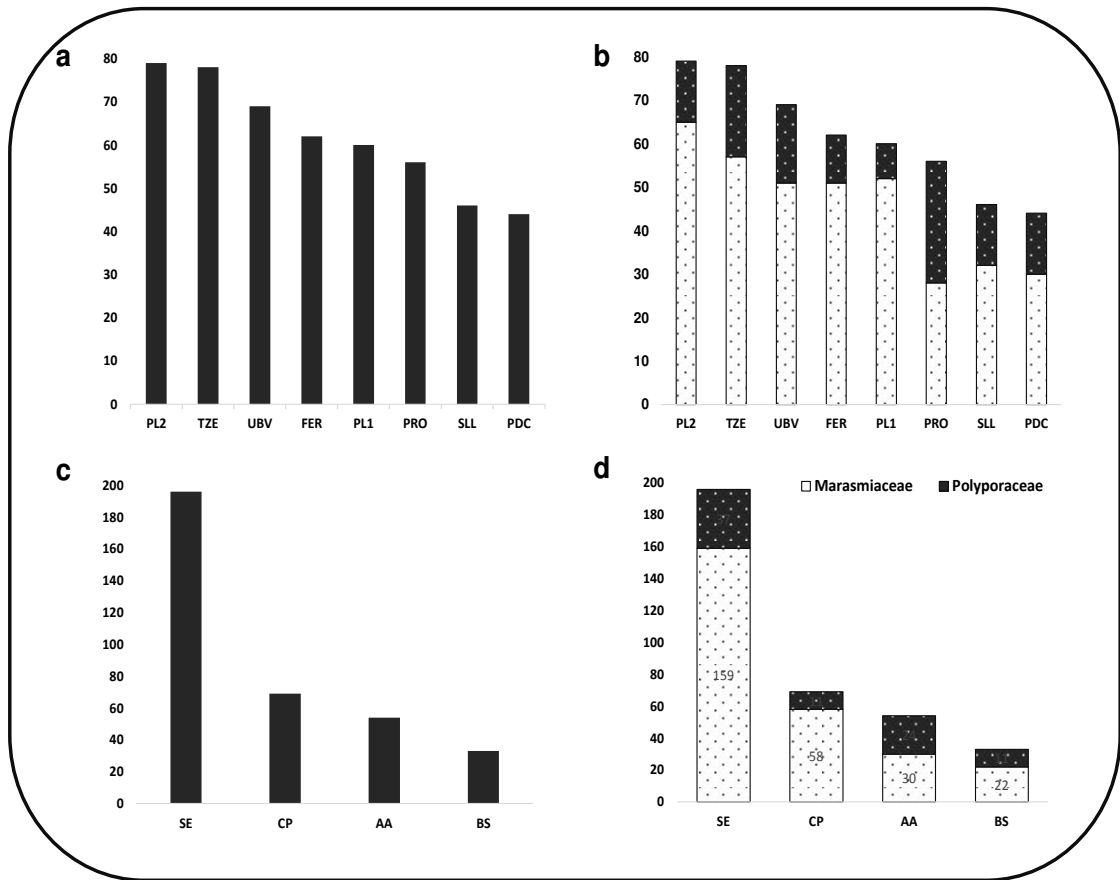


Figura 4. (a) Riqueza de morfoespecies de macromicetos en los diferentes de paisaje de la Ecorregión Lachuá (b) Riqueza de morfoespecies de Marasmiaceae y Polyporaceae en los diferentes de paisaje de la Ecorregión Lachuá. (c) Riqueza de morfoespecies de macromicetos en los diferentes de usos de suelo de la Ecorregión Lachuá. (d) Riqueza de morfoespecies de Marasmiaceae y Polyporaceae en los diferentes de usos de suelo de la Ecorregión Lachuá.

El paisaje PL2 fue el que presentó la mayor diversidad de especies de Marasmiaceae ($n=65$), seguidos de los paisajes TZE y PL1 ($n=57, 52$). Sin embargo, no es así para Polyporaceae donde PL2 solamente presentó 15 especies de cinco géneros citados, PL1 ocho especies de dos géneros, mientras que TZE presentó 21 especies y la totalidad de géneros reportados para Polyporaceae. En contraste, el paisaje de SLL es el que presentó la menor diversidad de géneros en Marasmiaceae, y la totalidad de géneros de Polyporaceae (Fig. 4b). El uso de suelo SE fue quien presentó la mayor riqueza para ambas familias; 96 msp (Marasmiaceae) y 37 msp (Polyporaceae), mientras que BS presentó las menores riquezas 33 msp (Marasmiaceae) y 11 msp (Polyporaceae; Fig. 4d)

La cobertura de muestreo por paisaje fue de 0.79–0.90, siendo los paisajes PDC y PRO los que presentaron la mayor cobertura, y el paisaje más heterogéneo, FER, el que presentó la menor cobertura de muestreo (Cuadro 5). En los valores de cobertura de muestreo por uso de suelo, las áreas abiertas y cultivo perenne presentan las mayores coberturas, mientras que el bosque secundario presentó la cobertura de muestreo más baja (Cuadro 5).

Cuadro 5. Número efectivo de especies/comunidades en orden q1 (Exponencial de Shannon) de macromicetos y cobertura de muestreo por paisaje y uso de suelo. Se incorpora el número de sitios por paisaje y uso de suelo donde fueron recolectados los basidiomas.

	No. Muestras	No. Meses	diversidad α	diversidad β	diversidad γ	Cobertura muestreo
paisajes	8	7	49.00	2.22	108.78	0.85
FER	5	7	8.63	3.14	27.10	0.77
PDC	5	7	10.21	2.84	29.00	0.90
PL1	5	7	17.04	2.23	38.00	0.85
PL2	5	7	22.68	2.23	50.58	0.79
PRO	5	7	16.77	2.64	44.27	0.89
SLL	5	7	7.56	3.32	25.10	0.81
TZE	5	7	17.14	3.02	51.76	0.88
UBV	5	7	12.72	3.44	43.75	0.85
SE	19	7	16.74	5.12	85.71	0.74
BS	3	7	9.76	2.69	26.25	0.67
CP	6	7	13.99	3.32	46.45	0.82
AA	12	7	3.68	4.93	18.14	0.89

En relación a los índices de diversidad, los paisajes con mayor diversidad por subparcela (diversidad α) fueron los paisajes PL2 y TZE, mientras los que presentaron mayor heterogeneidad dado su valor de diversidad β son UBV y SLL. Los paisajes con mayor diversidad (diversidad γ) fueron PL2 y TZE respectivamente (Cuadro 5).

Los paisajes con mayor cobertura y heterogeneidad de uso de suelo presentaron una alta diversidad de Marasmiaceae principalmente del género *Marasmius* (Fig. 5a),

mientras que la mayor diversidad de géneros de Polyporaceae se presentó en paisajes con mayor porcentaje de AA, no así para el género *Polyporus* el cual fue altamente diverso en paisajes con alta cobertura boscosa (Fig. 5b). El 62 % (n=525) de ejemplares de Marasmiaceae fue recolectado en SE, mientras que la mayor frecuencia de Polyporaceae se reportó en AA (53 %, n=160), presentando la totalidad de los géneros reportados. Sin embargo, se observó que los géneros *Marasmius* y *Polyporus* fueron los más diversos en las SE (Fig. 5c y 5d).

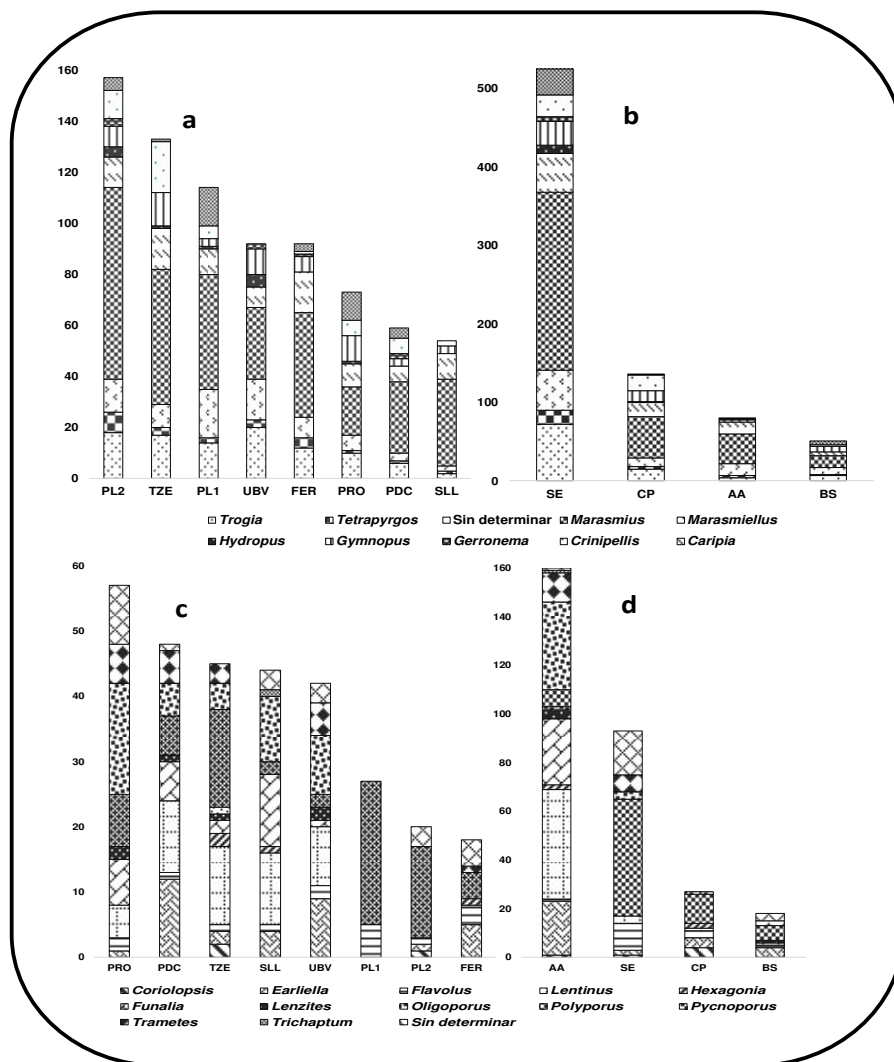


Figura 5. (a) Frecuencia por género de Marasmiaceae en los ocho paisajes. (b) Frecuencia por género de Marasmiaceae en los cuatro usos de suelo. (c) Frecuencia por género de Polyporaceae en los ocho paisajes (d) Frecuencia de Polyporaceae en los cuatro usos de suelo.

De las 258 morfoespecies recolectadas, 161 fueron recolectadas solamente en una ocasión, dando un alto porcentaje de especies únicas (62 %). El paisaje PL2 presentó

la mayor proporción de especies únicas de Marasmiaceae, mientras que PRO lo fue para especies únicas de Polyporaceae (Fig. 6a y 6b). El uso SE presenta la mayor proporción de especies únicas de Marasmiaceae y Polyporaceae (Fig. 6c y 6d).

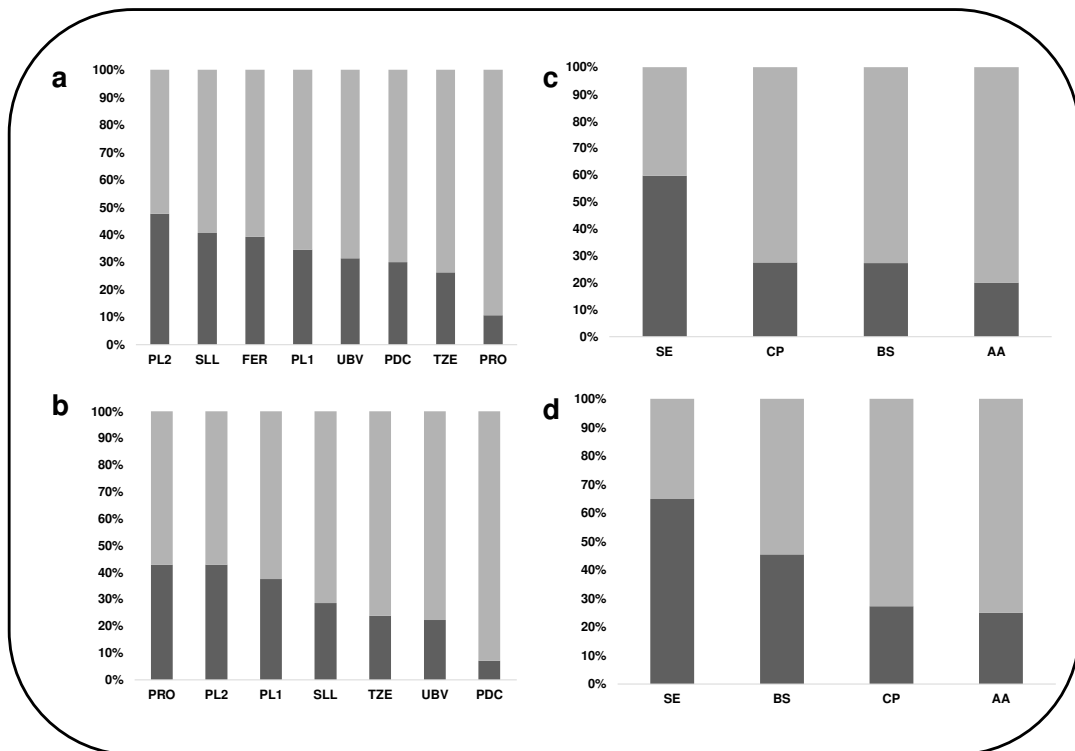


Figura 6. (a) Porcentaje de especies únicas (oscuro) y compartidas (claro) de Marasmiaceae en los ocho paisajes. (b) Porcentaje de especies únicas y compartidas de Polyporaceae en los ocho paisajes. (c) Porcentaje de especies únicas y compartidas de Marasmiaceae en los cuatro usos de suelo. (d) Porcentaje de especies únicas y compartidas de Polyporaceae en los cuatro usos de suelo.

5.3 Efecto de la pérdida de hábitat y cambio de uso de suelo en la composición de macromicetos (Marasmiaceae y Polyporaceae) en la Ecorregión Lachuá.

Los cambios en la composición de macromicetos saprofitos (Marasmiaceae y Polyporaceae) en los ocho paisajes de la Ecorregión Lachuá, manifiestaron una clara separación en dos grupos (NMDS, $stress= 0.074$, $R^2=0.97$; análisis de agrupamiento jerárquico; índice de similitud Morisita-Horn; método de distancia mínima). Un grupo se conformó por PL2, FER, PL1 y TZE, los cuales corresponden a paisajes con alta cobertura arbórea y el otro grupo conformado por PRO, UBV, SLL y PDC los cuales presentan menor cobertura arbórea, siendo SLL y PDC, los más alejados del resto de paisajes y que a su vez presentaron menor cobertura arbórea (Fig. 7a y 7b).

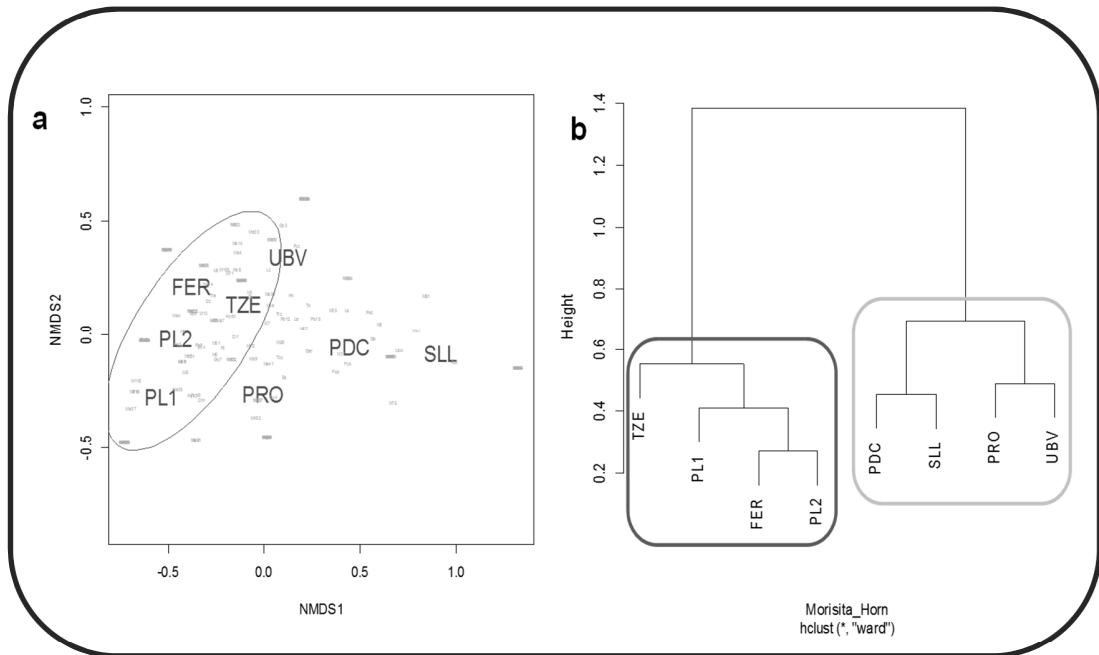


Figura 7 (a) Análisis de ordenación NMDS ($stress$ 0.074, $R^2=0.97$) de los ocho paisajes. (b) Análisis de agrupamiento jerárquico (índice de similitud Morisita-Horn; método distancia mínima, Ward)).

Se obtuvieron quince regresiones lineales utilizando la frecuencia de las especies para cada una de las variables evaluadas (paisaje, cobertura, matriz). Las regresiones donde la variable de respuesta fue *Polyporus* y *Marasmius* obtuvieron los AIC más bajos (Cuadro 6). Los valores de R^2 ajustado obtenidos manifiestan una relación significativa entre 1–10% en la fructificación de los basidiomas en función del paisaje, siendo en *Polyporus* el que presentó una mayor relación significativa (Cuadro 6).

En relación al uso del suelo, el cambio en la composición de macromicetos saprofitos (Marasmiaceae y Polyporaceae) manifestó una clara separación de la composición de morfoespecies de acuerdo a los usos SE y AA (NMDS; $stress$ 0.195, $R^2=0.96$; análisis de agrupamiento jerárquico distancia Horn; método Ward; Fig. 8a y 8b). Cabe resaltar que las parcelas de CP de TZE conformaron un subgrupo dentro de parcelas de SE, mientras que las parcelas del CP de FER y PDC se encuentran agrupadas dentro del grupo de áreas abiertas. Asimismo, de las tres parcelas de BS, solamente la parcela oeste de FER se agrupa dentro de SE (Fig. 8a y 8b).

Cuadro 6. Regresiones lineales simples del efecto de paisaje, cobertura y matriz en la frecuencia relativa del total de morfoespecies, por familia y los géneros *Marasmius* y *Polyporus*.

Variable dependiente	Variable predictora	R ² ajustado	Valor p	Parámetro estimado β	Error estándar	AIC
morfoespecies	Paisaje	0.048	0.00418***	0.682	0.437	341.02
morfoespecies	Cobertura	0.012	0.030*	0.651	0.445	345.72
morfoespecies	Matriz	0.013	0.028*	0.565	0.443	345.34
Marasmiaceae	Paisaje	0.096	1.37e ⁻⁵ ***	0.576	0.459	368.79
Marasmiaceae	Cobertura	0.077	1.29e ⁻⁶ ***	0.318	0.464	368.79
Marasmiaceae	Matriz	0.041	1.60e ⁻⁶ ***	0.115	0.466	369.21
<i>Marasmius</i>	Paisaje	0.032	0.024*	0.300	0.380	263.45
<i>Marasmius</i>	Cobertura	0.027	0.0029**	0.177	0.381	258.96
<i>Marasmius</i>	Matriz	0.024	0.0052**	0.088	0.382	260.02
Polyporaceae	Paisaje	0.059	0.0012**	0.183	0.337	196.77
Polyporaceae	Cobertura	0.042	0.0002***	0.453	0.340	195.79
Polyporaceae	Matriz	0.036	0.0007***	0.549	0.341	197.49
<i>Polyporus</i>	Paisaje	0.108	2.49e ⁻⁶ ***	0.051	0.192	-117.25
<i>Polyporus</i>	Cobertura	0.031	0.0017***	0.023	0.201	-99.89
<i>Polyporus</i>	Matriz	0.033	0.0012***	-0.037	0.200	-100.49

a. Nivel de sign* Nivel de significancia p<0.05

** Nivel de significancia p<0.001

*** Nivel de significancia p<0.0001

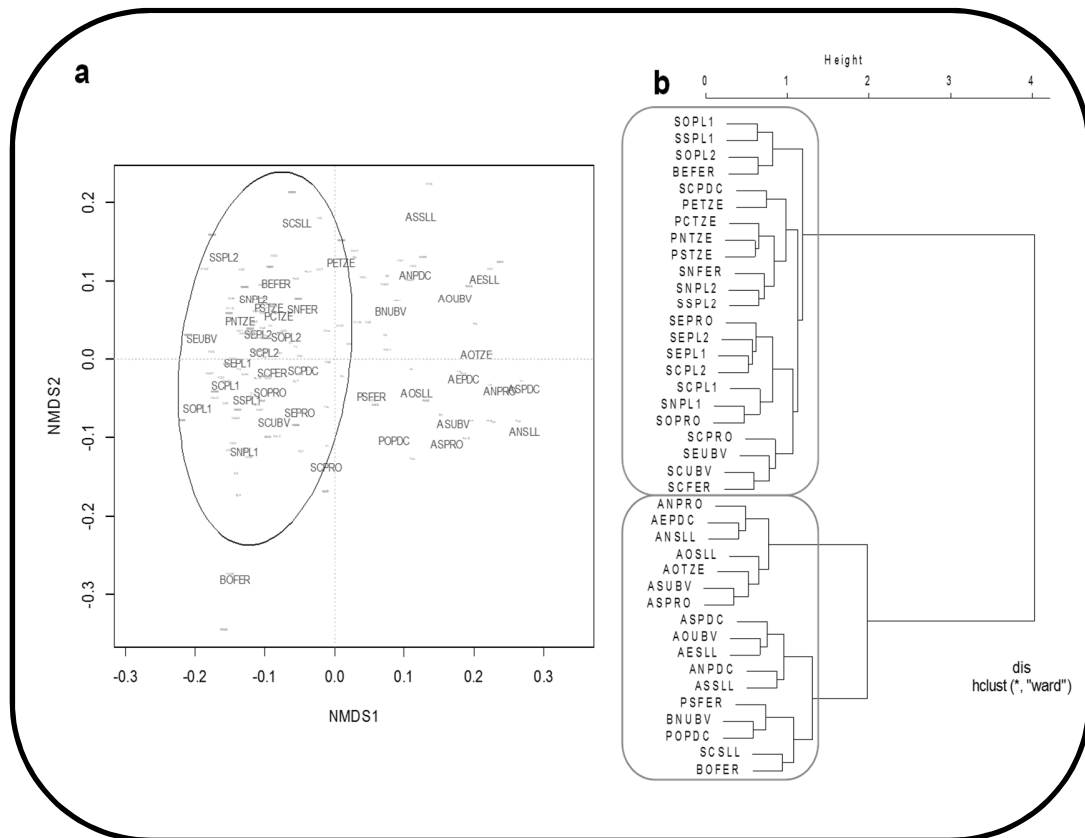


Figura 8 (a) Análisis de ordenación NMDS (*stress* 0.195, $R^2=0.96$) de las cuarenta parcelas de recolecta, las iniciales reconocen el tipo de uso, donde S= Selva, B=Bosque secundario, C=cultivo perenne y A=áreas abiertas. (b) Análisis de agrupamiento jerárquico (distancia Morisita-Horn; método Ward) de las cuarenta parcelas de recolecta, las iniciales reconocen el tipo de uso, donde S= Selva, B=Bosque secundario, C=cultivo perenne y A=áreas abiertas.

Cuadro. 7. Regresiones lineales simples del efecto de uso de suelo en la frecuencia relativa del total de morfoespecies, por familia y los géneros *Marasmius* y *Polyporus*.

Variable dependiente	Variable predictora	R ² ajustado	Valor p	Parámetro estimado β	Error estándar	AIC
Morfoespecies	Uso	0.080	2.89e ⁻⁶ ***	0.545	0.713	611.37
Marasmiaceae	Uso	0.204	2.76e ⁻¹⁴ ***	0.154	0.600	515.06
<i>Marasmius</i>	Uso	0.105	2.14e ⁻⁷ ***	0.078	0.378	255.77
Polyporaceae	Uso	0.086	3.84e ⁻⁶ ***	0.390	0.350	213.22
<i>Polyporus</i>	Uso	0.077	1.41e ⁻⁵ ***	0.023	0.115	-407.64

* Nivel de significancia p<0.05
 ** Nivel de significancia p<0.001
 *** Nivel de significancia p<0.0001

Se obtuvieron cinco regresiones lineales utilizando la frecuencia de las especies para evaluar el efecto de los diferentes usos de suelo en la composición de macromicetos. Las regresiones donde la variable de respuesta fue *Marasmius* y Polyporaceae tuvieron los AIC más bajos (Cuadro 7). Los valores de R^2 ajustado obtenidos reportaron que el uso de suelo explica entre 7–20% de la fructificación de basidiomas (Cuadro 7).

5.4 Diversidad de coleópteros fungívoros asociados a Marasmiaceae y Polyporaceae en la Ecorregión Lachuá.

Se recolectaron 211 ejemplares de coleópteros, correspondientes a 44 morfoespecies (msp) incluidas en ocho familias (Anexo 9.4), siendo Staphylinidae la más diversa con 24 msp (n=158 individuos), seguida por Erotylidae (5 msp, n=9), Nitidulidae (5 msp, n=8), Ciidae (3 msp, n=12), Curculionidae (2 msp, n=6), Endomychidae (2 msp, n=4), Tenebrionidae (2 msp, n=3), Ptiliidae (1 msp, n=10) y un individuo que no pudo ser determinado a nivel de familia (Figura 9, Cuadro 8).

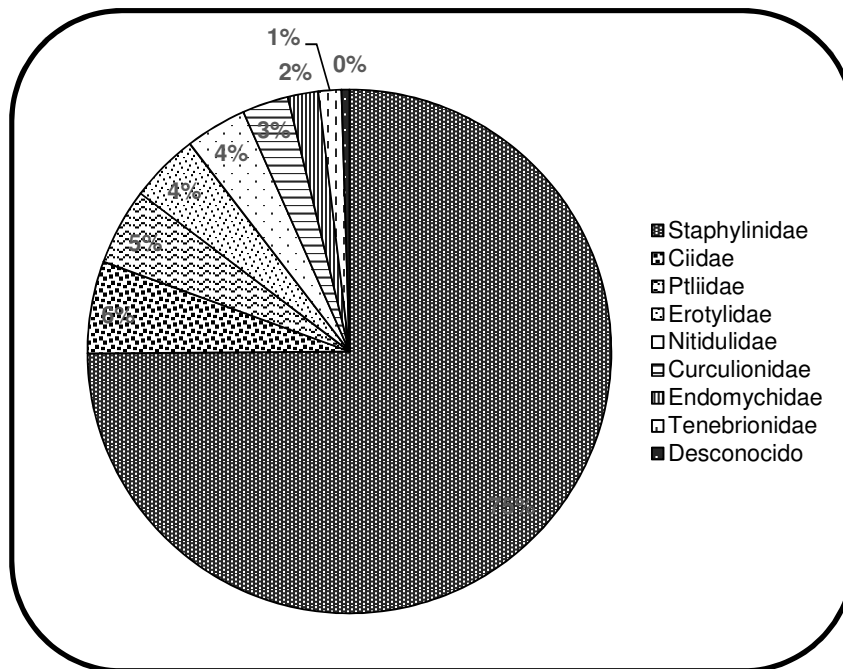


Figura 9. Abundancia de coleópteros asociados a hongos de la Ecorregión Lachuá.

De los coleópteros recolectados, 189 ejemplares (33 msp) pertenecen a grupos reconocidos como fungívoros obligados: Gyrophaenina (Staphylinidae), Ptiliidae, Erotylini y Tritomini (Erotylidae), Anamorphinae y Stenotarsinae (Endomychidae) y Ciinae (Ciidae). El resto, reconocidos como fungívoros facultativos, no fueron utilizados para los análisis estadísticos (Cuadro 8).

Cuadro 8. Taxones de coleópteros recolectados, riqueza, abundancia y grupos funcionales a los que pertenecen.

Familia	Subfamilia	Tribu	Subtribu	Grupo funcional*	Riqueza	N**
Staphylinidae	Aleocharinae	Homalotini	Gyrophaenina	FO	22	157
	Tachyporinae			FF	1	1
Ptiliidae	Ptiliinae	Nanosellini		FO	1	10
Erotylidae	Erotylinae	Erotylini		FO	1	3
		Tritomini		FO	4	6
Nitidulidae	Nitidulinae			FF	5	8
Endomychidae	Anamorphinae			FO	1	2
	Stenotarsinae			FO	1	2
Ciidae	Ciinae			FO	3	12
Tenebrionidae	Tenebrioninae	Amarygmini		FF	1	1
		Bolitophagini		FF	1	2
Curculionidae	Scolytinae	Scolytini		FF	2	6
Desconocido					1	1

* Grupo funcional: FO=fungívoros obligados; FF= fungívoros facultativos; ** N= número de individuos

La familia de hongos con mayor riqueza de coleópteros fue Marasmiaceae con 30 morfoespecies (n=133) las cuales se incluyeron en seis familias (Staphylinidae, Erotylidae, Ciidae, Curculionidae, Nitidulidae, Tenebrionidae). Por otro lado, la familia Polyporaceae tuvo una riqueza de 22 msp (n=77), las que se incluyeron en ocho familias (Staphylinidae, Erotylidae, Ciidae, Endomychidae, Curculionidae, Ptiliidae, Nitidulidae, Tenebrionidae; Cuadro 9, Fig.10a). De las 30 morfoespecies citadas para Marasmiaceae, 23 (n=122) correspondieron a fungívoros obligados de las familias: Staphylinidae, Erotylidae y Ciidae. Por otro lado, 22 morfoespecies citadas para Polyporaceae, 16 (n=70) correspondieron a fungívoros obligados en las familias: Staphylinidae, Erotylidae, Endomychidae, Ciidae, Ptiliidae (Cuadro 9, Fig. 10b)

Cuadro 9. Morfoespecies* de coleópteros asociados a las diferentes morfoespecies de macromicetos.

Familia	Especie /morfoespecie	C	C2	C3	E1	E2	E3	E4	E5	G1	G2	G3	G4	G5	G6	G7	G8	G9	G10	G11	G12	G13	G15	G16	G17	G18	G19	G21	G22	G23	G24	T1	S1	S2	En1	En2	N1	N2	N3	N4	N5	R1	R2	P1	ND										
Marasmiaceae	<i>Crinipellis</i> 1	1												3					1																																				
	<i>Gymnopus</i> 7										3																																												
	<i>Gymnopus neotropicus</i>														2										2																														
	Marasmiaceae 20										5																																												
	<i>Marasmiellus</i> 7			1	1										1		1	2	4	1																																			
	<i>Marasmiellus</i> 9						1																			1																													
	<i>Marasmius</i> 112																																																						
	<i>Marasmius</i> 116											1																																											
	<i>Marasmius</i> 30																					1	1																																
	<i>Marasmius</i> 52															1																																							
	<i>Marasmius</i> 6												1																																										
	<i>Marasmius</i> 61																												1																										
	<i>Marasmius</i> 7	8																																																					
	<i>Marasmius</i> 79												1																																										
	<i>Marasmius</i> 85									6															42																														
	<i>Marasmius</i> 88																												1																										
	<i>Marasmius</i> 90											2																			1																								
	<i>Marasmius hematocephalus</i>																																																						
	<i>Marasmius tageticolor</i>																									1																													
	<i>Tetrapyrgos nigripes</i>											3	2																																										
	<i>Trogia</i> 1																																																						
	<i>Trogia</i> aff basivillosa														15																																								
	<i>Trogia alba</i> v. <i>brasiliensis</i> .														3																																								
<i>Trogia cantharelloides</i>																																																							
Polyoporaceae	<i>Earliella scabrosa</i>											1																																											
	<i>Favolus tenuiculus</i>							3	6				1																																										
	<i>Funalia polyzona</i>																1																																						
	<i>Hexagonia hydnooides</i>								2																																														
	<i>Lentinus</i> aff <i>velutinus</i>																																																						
	<i>Lentinus strigosus</i>																																																						
	<i>Lentinus swartzii</i>																																																						
	<i>Lenzites elegans</i>									1																																													
	<i>Trametes maxima</i>									3																																													
	<i>Trametes villosa</i>																																																						

*Las morfoespecies de coleópteros se abreviaron a la letra inicial de la familia y al número de morfoespecie correspondiente.

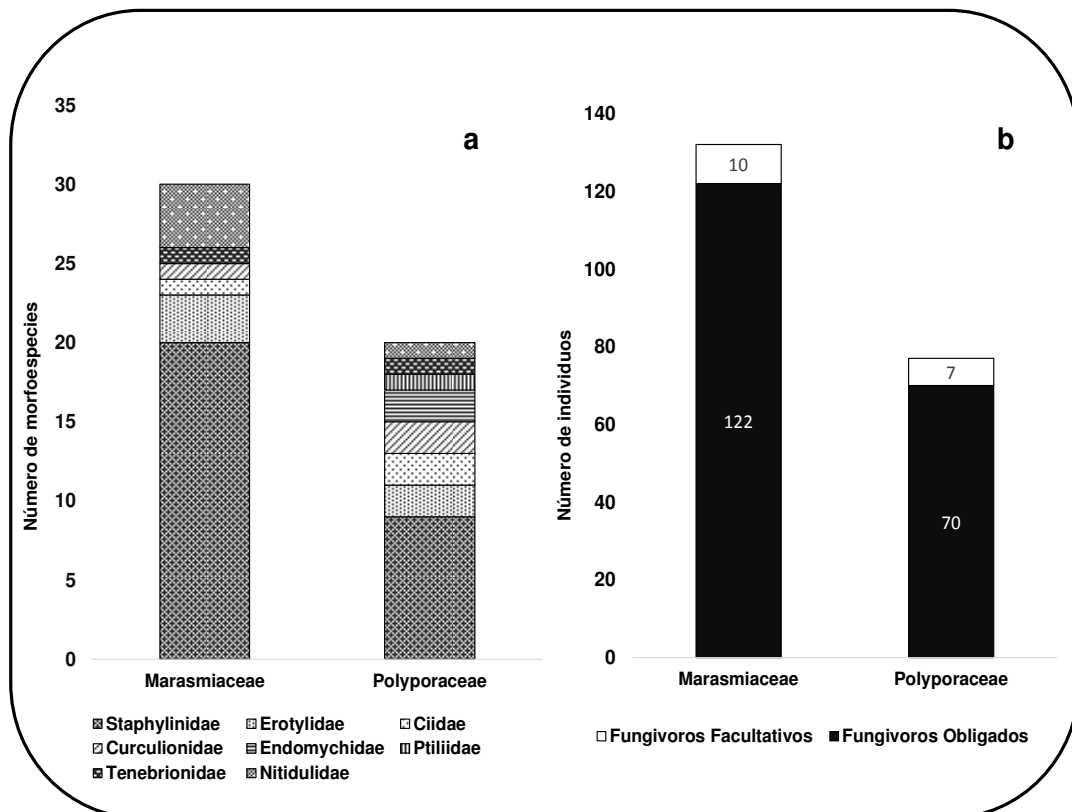


Figura 10. (a) Riqueza de familias de coleópteros fungívoros por familia de macromicetos en la Ecorregión Lachuá. **(b)** Abundancia de grupos funcionales de coleópteros por familia de macromicetos en la Ecorregión Lachuá.

Los coleópteros fungívoros fueron recolectados en 25 msp de macromicetos, incluidas en seis géneros de Marasmiaceae, siendo el género *Marasmius* el que presentó mayor riqueza con 16 msp ($n=76$). En Polyporaceae los coleópteros fungívoros fueron recolectados en 10 especies de 7 géneros, siendo *Favolus tenuiculus* la especie con mayor riqueza con seis morfoespecies ($n=18$; Cuadro 9).

La composición de fungívoros en relación a especies de macromicetos no evidencia alguna agrupación en particular (NMDS; $stress$ 0.068, $R^2=0.972$), solamente se observa una distribución hacia el centro de las especies de macromicetos que comparten morfoespecies de coleópteros, dado que la mayoría de morfoespecies de coleópteros fueron recolectados una sola vez (Fig. 11).

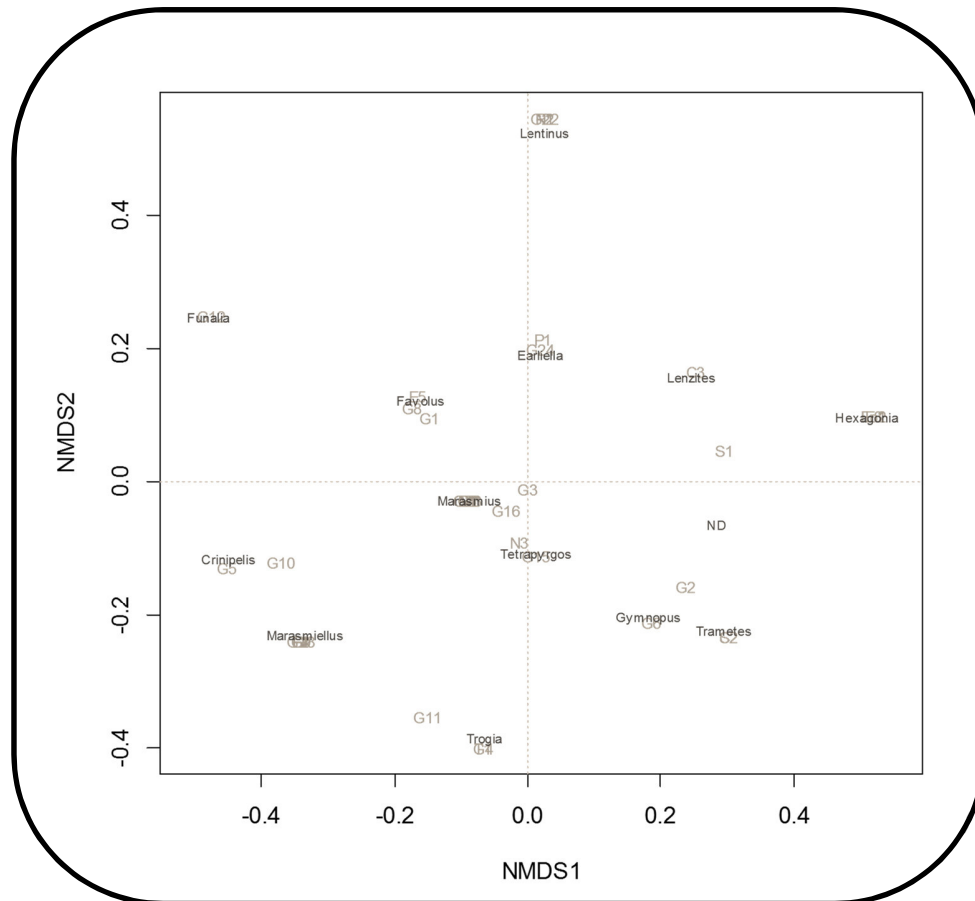


Figura 11. Análisis de ordenación NMDS (*stress* 0.068, $R^2=0.972$) de las morfoespecies coleópteros fungívoros asociados a macromicetos, en donde no se observa preferencia de fungívoros en relación a especies de macromicetos.

Se obtuvieron tres regresiones lineales utilizando la abundancia de coleópteros fungívoros obligados totales y por familia de hongos. Para cada uno de ellos se utilizaron como variables predictoras la frecuencia de macromicetos totales y la frecuencia de macromicetos por familia. Las regresiones manifestaron una relación significativa (R^2 ajustado= 1.4–3.8 %) entre la frecuencia de macromicetos y la presencia de coleópteros fungívoros (Cuadro 10).

Cuadro 10. Regresiones lineales simples del efecto de la frecuencia de macromicetos en la presencia de fungívoros obligados totales (FOT); fungívoros obligados en Marasmiaceae (FOM); fungívoros obligados en Polyporaceae (FOP)

Variable dependiente	Variable predictora	R ² ajustado	Valor p	Parámetro estimado (β)	Error estándar	AIC
FOT	Frecuencia macromicetos	0.038	0.0005***	-0.05	0.758	643.65
FOM	Frecuencia Marasmiaceae	0.037	0.0006***	-0.009	0.617	523.38
FOP	Frecuencia Polyporaceae	0.014	0.025*	0.028	0.475	382.13

* Nivel de significancia p<0.05

***Nivel de significancia p<0.001

Evidencia de fungivoría en ejemplares de macromicetos de Marasmiaceae y Polyporaceae.

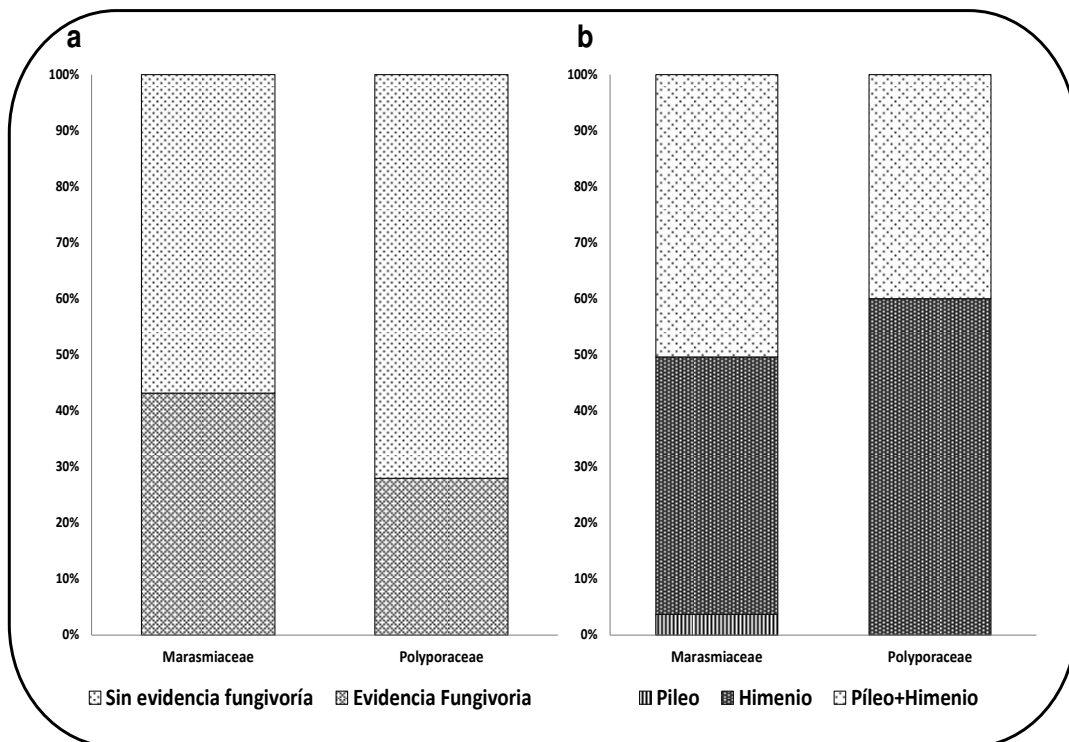


Figura 12. (a) Porcentaje de ejemplares de Marasmiaceae y Polyporaceae que presentaron evidencia de fungivoría **(b)** Porcentaje por estructura del macromiceto que presentó evidencia de fungivoría por familia de macromicetos.

De los 790 ejemplares de macromicetos revisados, el 39 % presentó evidencia de fungivoría en alguna de sus estructuras (píleo, himenio y estípote), siendo Marasmiaceae, la que presentó mayor porcentaje de evidencia de fungivoría 43 % (n=572), mientras que Polyporaceae presentó solamente el 29 % (n=218, Fig. 12a). La estructura de hongos que más evidenció fungivoría es el himenio (estructura reproductiva) con el 49 % (n=149), seguido por himenio+píleo con el 48 % (n=148) y píleo solamente el 3 % (n=9). Marasmiaceae fue quien presentó mayor porcentaje (50 %) de evidencia de fungivoría en la combinación píleo+himenio= (n=124) seguido del himenio 45 % (n=113) y píleo con el 5 % (n=9). En Polyporaceae, la mayor evidencia de fungivoría (59 %) se dio en el himenio, seguida de la combinación píleo+himenio con el 41 % (n=24; Fig. 12b).

5.5 Efecto de la pérdida y cambio de uso de suelo en la diversidad de coleópteros asociados a macromicetos (Marasmiaceae y Polyporaceae) en la Ecorregión Lachuá

Los paisajes con mayor riqueza de coleópteros asociados a macromicetos fueron TZE (17 msp, n=69), UBV (15 msp, n=58), PL1 (11 msp, n=21), PL2 (8 msp, n=41), PDC (5 msp, n=6), SLL (4 msp, n=8), PRO (3 msp, n=4), FER (3 msp, n=3; Fig 13a). El tipo uso de suelo con mayor riqueza de coleópteros fue SE con 24 morfoespecies (n=101), seguido por AA (20 msp, n=51) y CP (11 msp, n=59), BS no tuvo presencia de coleópteros asociados a hongos (Fig. 13b).

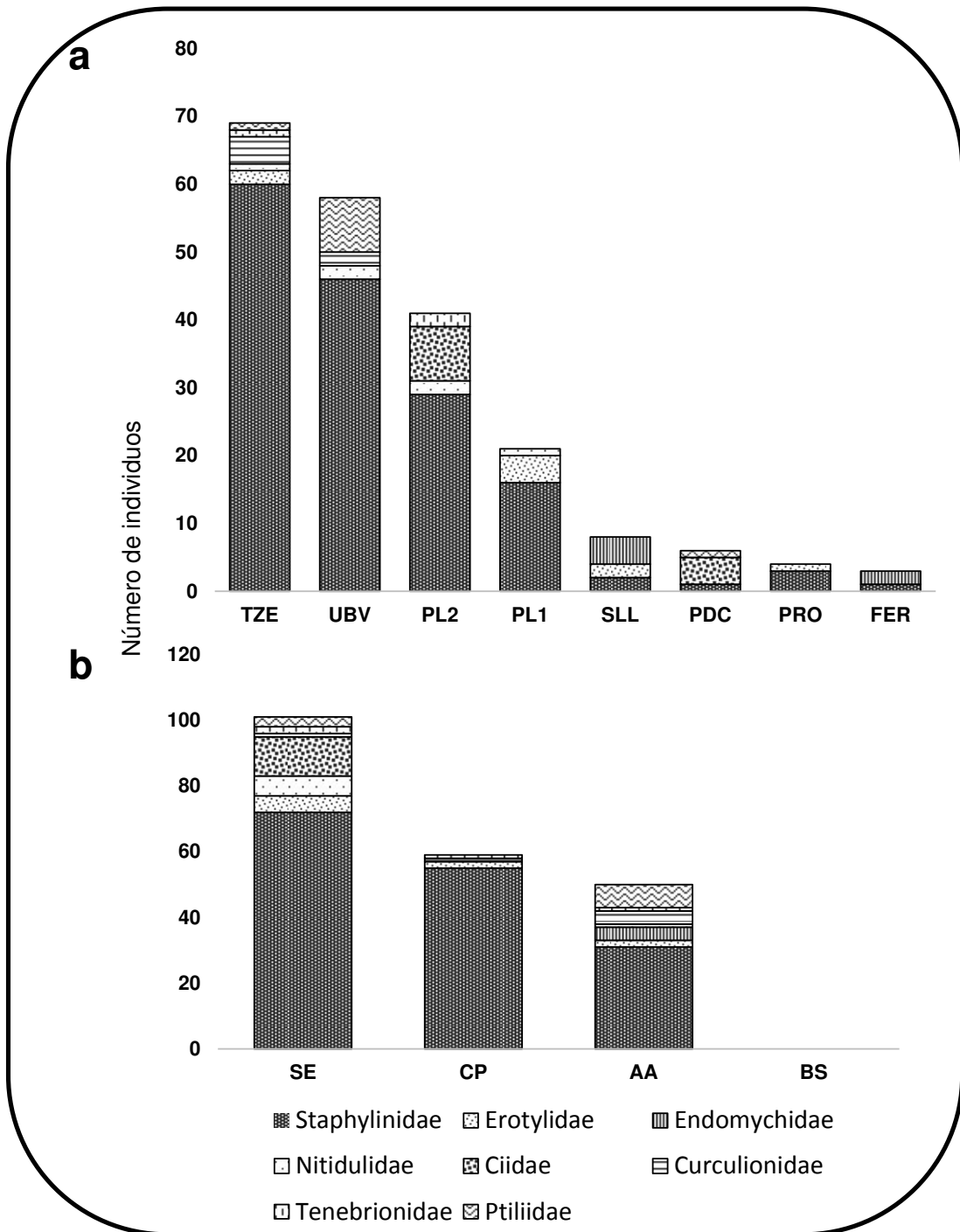


Figura 13. (a) Abundancia de coleópteros asociados a Marasmiaceae y Polyporaceae en las diferentes muestras paisaje de la Ecorregión Lachuá. (b) Abundancia de coleópteros asociados a Marasmiaceae y Polyporaceae en los diferentes usos de suelo de la Ecorregión Lachuá.

La cobertura de muestreo por paisaje fue entre 0.62–1.00, siendo SLL el paisaje con menor cobertura. Los paisajes FER, PRO y PDC presentaron una mayor cobertura de muestreo (Cuadro 11). En relación a los índices de diversidad, solamente se consideró a nivel de paisaje y uso de suelo, dado que no existen suficientes datos para realizarlo por paisaje y uso de suelo por separado. A nivel de paisaje, se reporta una diversidad $\gamma = 20.09$, con una diversidad α promedio = 4.83 especies por paisaje, y diversidad $\beta = 4.15$ (Cuadro 11). Por uso de suelo la diversidad $\gamma = 19.90$, con un α promedio = 9.00 especies por uso, y diversidad $\beta = 2.20$ (Cuadro 11).

Cuadro 11. Número efectivo de especies/comunidades en orden q_1 (Exponencial de Shannon) de coleópteros asociados a hongos y cobertura de muestreo por paisaje y uso de suelo. Se incorpora el número de sitios por paisaje y uso de suelo donde fueron recolectados los coleópteros.

	No. Muestras	No. Meses	Diversidad α	Diversidad β	Diversidad γ	Cobertura muestreo
paisajes	8	7	4.88	4.15	20.09	0.88
FER	5	7	-	-	-	1.00
PDC	5	7	-	-	-	1.00
PL1	5	7	-	-	-	0.87
PL2	5	7	-	-	-	0.95
PRO	5	7	-	-	-	1.00
SLL	5	7	-	-	-	0.62
TZE	5	7	-	-	-	0.85
UBV	5	7	-	-	-	0.87
Uso de suelo	40	7	9.00	2.20	19.90	0.82
SE	19	7	-	-	-	0.87
CP	6	7	-	-	-	0.89
AA	12	7	-	-	-	0.75

El análisis de ordenación para evaluar la distribución de coleópteros fungívoros en relación al paisaje, NMDS (*stress* 0.033, $R^2=0.992$), manifestó la separación de los paisajes con menor cobertura (PDC y SLL) del resto de paisajes (Fig. 14a). Por otro lado, el análisis de ordenación en relación al tipo de uso de suelo, NMDS (*stress* $9.65e^{-5}$, $R^2=0.999$) presentó a cada uno de los tipos de usos con una composición particular para cada uno de ellos (Fig. 14b).

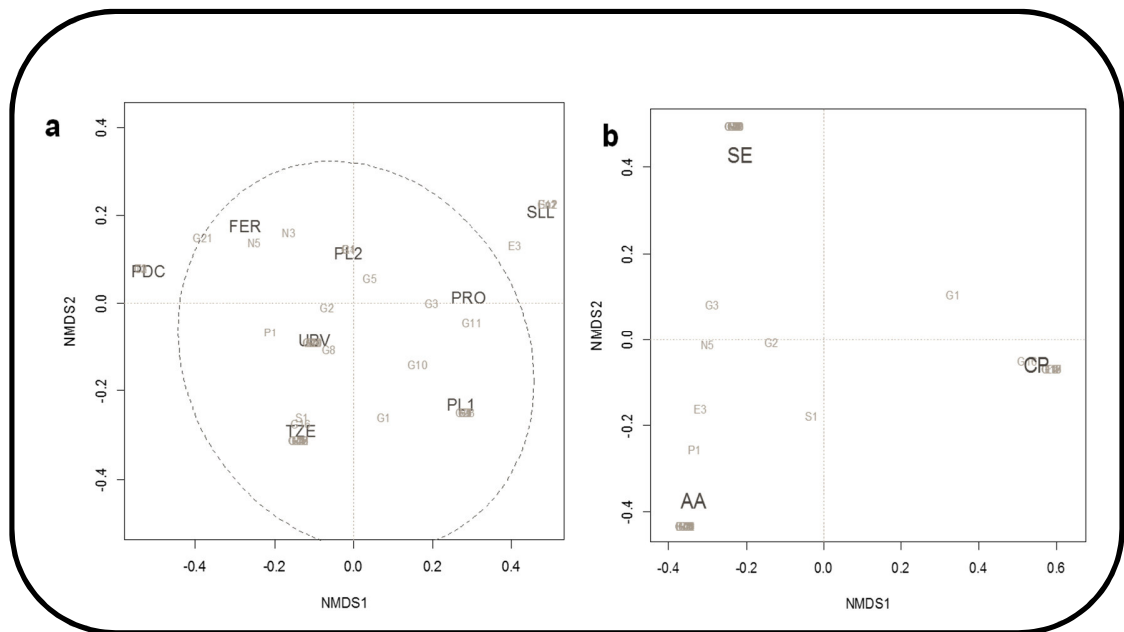


Figura 14 (a) Análisis de ordenación NMDS (*stress* 0.074, $R^2=0.97$) de los ocho paisajes en función de coleópteros fungívoros. (b). Análisis de ordenación NMDS (*stress* 0.074, $R^2=0.97$) de los tres usos de suelo donde se recolectaron coleópteros fungívoros.

Se obtuvieron tres regresiones lineales utilizando la abundancia de coleópteros fungívoros obligados totales y por familia de hongos. Para cada uno de ellos se utilizaron como variables predictoras paisaje, cobertura, matriz y uso de suelo. En las regresiones donde la variable de predictora fue el paisaje se obtuvieron relaciones significativas y AIC más bajos (Cuadro 12). Los valores de R^2 ajustado fueron bajos entre 1–2 % de la relación explicada.

Cuadro 12. Regresiones lineales simples del efecto de paisaje, cobertura, matriz y uso en abundancia de fungívoros obligados totales (FOT); fungívoros obligados en Marasmiaceae (FOM); fungívoros obligados en Polyporaceae (FOP)

Variable dependiente	Variable predictora	R ² ajustado	Valor p	Parámetro estimado	Error estándar	AIC
FOT	Paisaje	0.021	0.007*	0.028	0.764	654.42
FOT	Cobertura	1.34e ⁻⁵	0.317	0.128	0.773	654.53
FOT	Matriz	0.0007	0.372	0.076	0.773	654.74
FOT	Uso	0.0001	0.410	0.173	0.773	656.63
FOM	Paisaje	0.026	0.406**	2.85e ⁻²	0.615	532.42
FOM	Cobertura	0.002	0.177	0.044	0.622	533.16
FOM	Matriz	0.0006	0.277	0.002	0.623	533.81
FOM	Uso	0.015	0.059*	0.035	0.618	531.49
FOP	Paisaje	0.027	0.039**	2.67e ⁻¹⁷	0.472	384.15
FOP	Cobertura	-0.003	0.823	0.097	0.476	387.11
FOP	Matriz	-0.003	0.959	0.090	0.479	387.16
FOP	Uso	0.004	0.246	0.161	0.471	386.97

* Nivel de significancia p<0.01

** Nivel de significancia p<0.05

Por lo tanto, la evidencia de fungivoría en los diferentes paisajes muestra un patrón similar al encontrado en ejemplares de Marasmiaceae, donde SLL y PRO fueron los paisajes que presentaron los menores porcentajes de evidencia de fungivoría (Fig.15a). Por otro lado, Polyporaceae presentó una diferencia evidente en los paisajes de SLL y PRO con los mayores porcentajes de evidencia de fungivoría, y PL2 con el menor porcentaje (Fig. 15b).

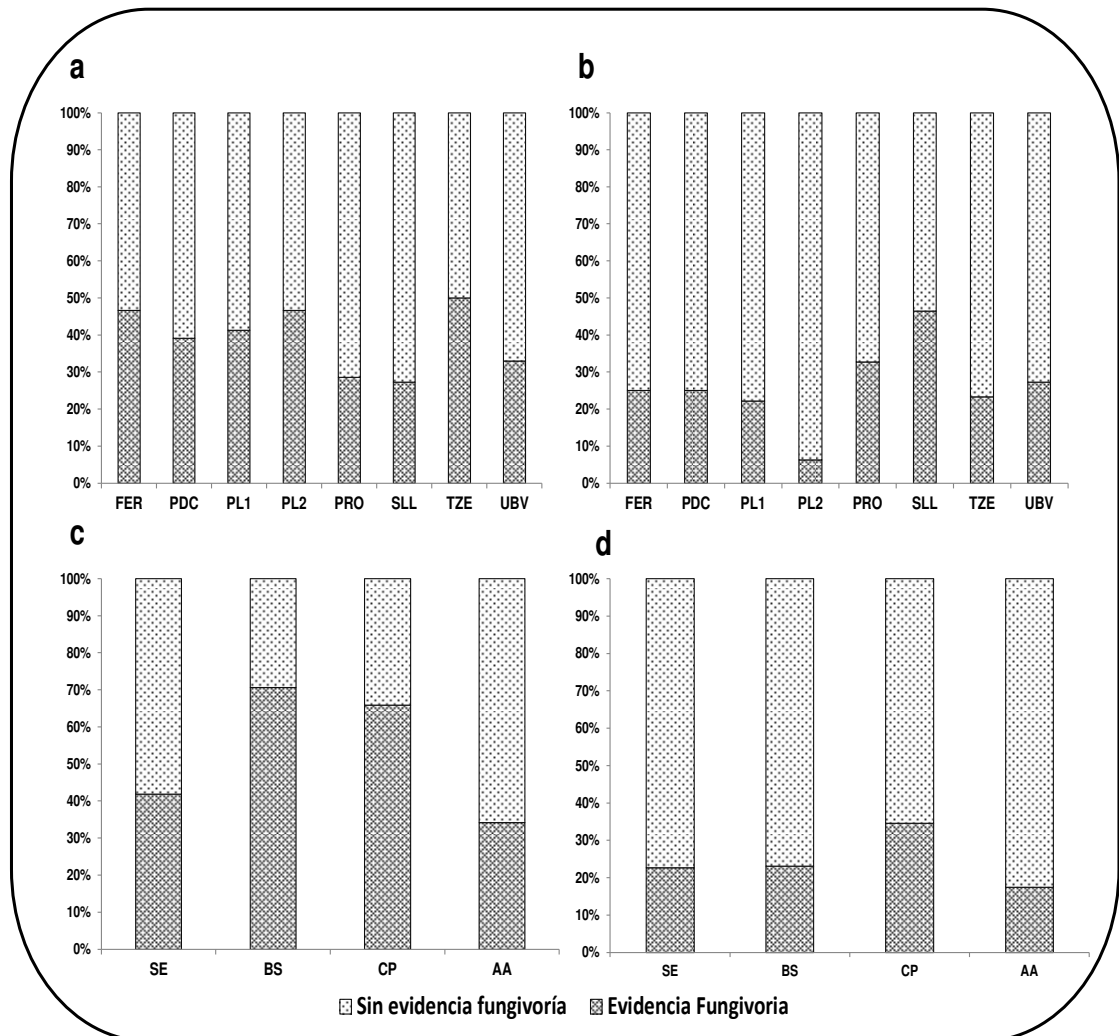


Figura 15. (a) Porcentaje de ejemplares de Marasmiaceae que presentaron evidencia de fungivoría por paisaje. (b) Porcentaje de ejemplares de Polyporaceae que presentaron evidencia de fungivoría por paisaje. (c) Porcentaje de ejemplares de Marasmiaceae que presentaron evidencia de fungivoría por uso de suelo. (d) Porcentaje de ejemplares de Polyporaceae que presentaron evidencia por uso de suelo.

En los diferentes tipos uso de suelo, los mayores porcentajes de evidencia de fungivoría se dieron en Marasmiaceae, principalmente en BS (66 %) y CP (48 %), seguido de la SE (41 %) y AA con el menor porcentaje (31 %; Fig.15c). En contraste, Polyporaceae presentó una evidencia de fungivoría homogénea en los cuatro diferentes usos de suelo (15 %–34 %), siendo CP el que presentó el mayor porcentaje de evidencia de fungivoría (34 %; Fig. 15d).

5.6 Macromicetos cómo indicadores de hábitat

Las especies analizadas presentaron un patrón de distribución espacial según el porcentaje de cobertura arbórea en los paisajes (NMDS, *stress* 0.024, $R^2=0.97$) y por tipo de uso de suelo (NMDS, *stress* 0.153, $R^2=0.89$; Fig. 16a y 16b). A escala de paisaje se agruparon los paisajes PL1, PL2 y FER, los cuales presentan el mayor porcentaje de cobertura arbórea. Las especies características de este tipo de paisaje con predominancia de selva fueron *Marasmius helvolus*, *Caripia montagnei*, *Polyporus dictyopus*, *P. guianensis* y *Polyporus* sp. 9. (Anexo 9.5) Los paisajes con perturbación intermedia como TZE, UBV y PRO se agruparon por medio de especies como *Gymnopus neotropicus*, *M. tageticolor*, *Marasmiellus volvatus*, *Trogia cantharelloides* y *Favolus tenuiculus* (Anexo 9.5). Los paisajes con mayor porcentaje de áreas abiertas (SLL y PDC) presentaron mayor frecuencia de especies características como: *Earliella scabrosa*, *Funalia polyzona*, *Lentinus strigosus*, *L. swartzii*, *Pycnoporus sanguineus* y *Trametes villosa* (Anexo 9.6). Un patrón similar puede observarse en el análisis de ordenación por tipo de uso de hábitat, sin embargo en este análisis no hay separación de especies de lugares conservados e intermedios (Fig. 16b).

Se obtuvieron 30 regresiones lineales utilizando la raíz cuadrada de las frecuencias de las especies datos, y con ello disminuir la magnitud de los valores extremos. Se evaluó el efecto de los diferentes paisajes y tipos de uso de suelo. De las 16 especies evaluadas, *Caripia montagnei*, *Gymnopus neotropicus*, *Marasmius helvolus*, *Polyporus guianensis* y *P. dictyopus*, presentaron una relación significativa a nivel de paisaje (Cuadro 13). Asimismo, 13 de las especies evaluadas presentaron una relación significativa con el tipo de uso de suelo. Las especies que no presentaron una relación significativa fueron *Marasmiellus volvatus*, *Marasmius tageticolor*, *Favolus tenuiculus* (Cuadro 13). Las regresiones donde la variable explicativa fue el uso de suelo, los valores de R^2 fueron más altos, y valores de AIC más bajos (Cuadro 13).

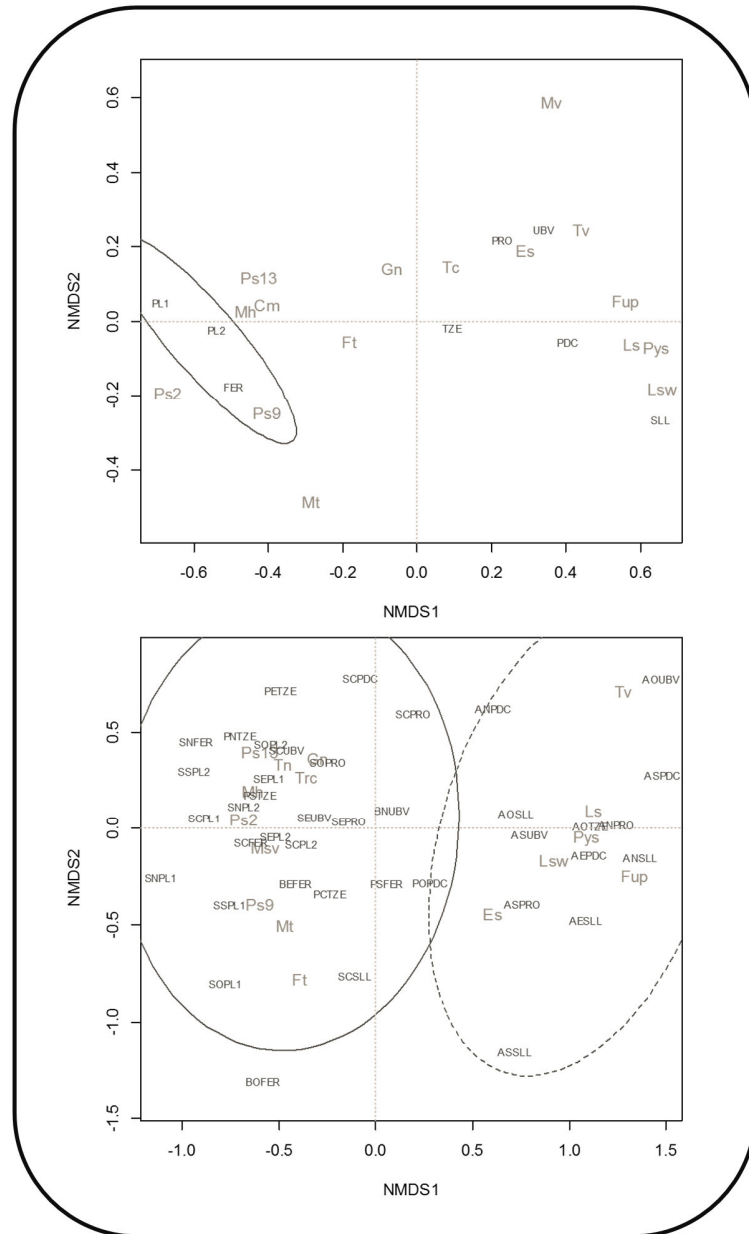


Figura 16. (a) Análisis de ordenación NMDS ($stress\ 0.024$, $R^2=0.99$) de los ocho paisajes **(b)** Análisis de ordenación NMDS ($stress\ 0.153$, $R^2=0.89$) de las cuarenta parcelas de recolecta, las iniciales reconocen el tipo de uso, donde S= Selva, B=Bosque secundario, C=cultivo perenne y A=áreas abiertas. Ambos agrupados por la frecuencia de 16 especies analizadas como indicadores de hábitat *Caripia montagnei* (Cm), *Gymnopus neotropicus* (Gn), *Marasmiellus volvatus* (Mv) *Marasmius helvolus* (Mh), *M. tageticolor* (Mt), *Trogia cantharelloides* (Tc), *Earliella scabrosa* (Es), *Favolus tenuiculus* (Fv); *Funalia polyzona* (Fup.), *Lentinus strigosus* (Ls), *L. swartzii* (Lsw), *Pycnoporus sanguineus* (Pys), *Trametes villosa* (Tv), *Polyporus guianensis* (Ps2), *P. dictyopus* (Ps13), *Polyporus* sp. 9 (Ps9).

Cuadro 13. Regresiones lineales simples del efecto de paisaje y uso de suelo en frecuencia relativa para cada una de las especies analizadas como indicadores de hábitat.

Variable dependiente	Variable predictora	R ² ajustado	Valor p	Error estándar	AIC
<i>Caripia montagnei</i>	Paisaje	0.290	0.009**	0.704	94.60
<i>Gymnopus neotropicus</i>	Paisaje	0.161	0.075	0.585	79.72
<i>Marasmius helvolus</i>	Paisaje	0.225	0.017*	0.818	106.58
<i>M. tageticolor</i>	Paisaje	-0.024	0.543	0.273	18.97
<i>Marasmiellus volvatus</i>	Paisaje	0.248	0.020*	0.387	46.70
<i>Trogia cantharelloides</i>	Paisaje	-0.016	0.511	0.738	98.36
<i>Earliella scabrosa</i>	Paisaje	-0.122	0.495	0.803	105.16
<i>Favolus tenuiculus</i>	Paisaje	-0.043	0.617	0.542	73.64
<i>Funalia polyzona</i>	Paisaje	0.02	0.359	0.746	99.16
<i>Lentinus strigosus</i>	Paisaje	0.117	0.134	0.565	77.12
<i>L. swartzii</i>	Paisaje	0.083	0.199	0.610	83.05
<i>Polyporus guianensis</i>	Paisaje	0.492	0.0001***	0.375	43.58
<i>P. dyctiopus</i>	Paisaje	0.237	0.024*	0.510	68.72
<i>Polyporus sp. 9</i>	Paisaje	0.075	0.210	0.484	64.57
<i>P. sanguineus</i>	Paisaje	0.114	0.138	0.835	108.30
<i>Trametes villosa</i>	Paisaje	-0.023	0.526	0.453	59.65
<i>Caripia montagnei</i>	Uso de Suelo	0.347	0.0003***	0.676	88.01
<i>Gymnopus neotropicus</i>	Uso de Suelo	0.253	0.0003***	0.552	71.74
<i>Marasmius helvolus</i>	Uso de Suelo	0.331	0.0005***	0.776	99.01
<i>M. tageticolor</i>	Uso de Suelo	0.007	0.360	0.269	14.39
<i>Marasmiellus volvatus</i>	Uso de Suelo	0.080	0.112	0.428	51.48
<i>Trogia cantharelloides</i>	Uso de Suelo	0.132	0.043*	0.684	88.72
<i>Earliella scabrosa</i>	Uso de Suelo	0.207	0.009**	0.711	92.01
<i>Favolus tenuiculus</i>	Uso de Suelo	0.046	0.1999	0.518	66.76
<i>Funalia polizona</i>	Uso de Suelo	0.450	1.73 ⁻⁵ ***	0.560	72.97
<i>Lentinus strigosus</i>	Uso de Suelo	0.617	2.41 ⁻⁸ ***	0.373	40.43
<i>L. swartzii</i>	Uso de Suelo	0.323	0.0006***	0.524	67.66
<i>Polyporus guianensis</i>	Uso de Suelo	0.195	0.012*	0.468	58.57
<i>P. dyctiopus</i>	Uso de Suelo	0.339	0.0004***	0.477	59.69
<i>Polyporus sp 9</i>	Uso de Suelo	0.120	0.050*	0.472	59.29
<i>Pycnoporus sanguineus</i>	Uso de Suelo	0.395	9.31 ⁻⁵ ***	0.691	89.78
<i>Trametes villosa</i>	Uso de suelo	0.129	0.046*	0.427	50.02

* Nivel de significancia p<0.05

** Nivel de significancia p<0.001

*** Nivel de significancia p<0.0001

Cuadro 14. Evaluación de las especies de macromicetos en relación a las características propuestas para especies indicadoras.

Especie	1	2	3	4	5	6	7	8
<i>Caripia montagnei</i>	✓	✓	✓	✓	✓	✓	NE	×
<i>Gymnopus neotropicus</i>	✓	✓	✓	✓	✓	✓	NE	×
<i>Marasmius helvolus</i>	✓	✓	✓	✓	✓	✓	NE	×
<i>M. tageticolor</i>	✓	✓	×	✓	✓	✓	NE	×
<i>Marasmiellus volvatus</i>	✓	✓	✓	✓	✓	✓	NE	×
<i>Trogia cantharelloides</i>	✓	✓	✓	✓	✓	✓	NE	×
<i>Earliella scabrosa</i>	✓	✓	✓	✓	✓	✓	NE	×
<i>Favolus tenuiculus</i>	✓	✓	×	✓	✓	✓	NE	✓
<i>Funalia polyzona</i>	✓	✓	✓	✓	✓	✓	NE	×
<i>Lentinus strigosus</i>	✓	✓	✓	✓	✓	✓	NE	×
<i>L. swartzii</i>	✓	✓	✓	✓	✓	✓	NE	×
<i>Polyporus guianensis</i>	✓	×	✓	✓	✓	✓	NE	×
<i>P. dictyopus</i>	✓	×	✓	✓	✓	✓	NE	×
<i>Polyporus sp, 9</i>	✓	×	✓	✓	✓	✓	NE	×
<i>Pycnoporus sanguineus</i>	✓	✓	✓	✓	✓	✓	NE	✓
<i>Trametes villosa</i>	✓	✓	✓	✓	✓	✓	NE	×

1. Fáciles de recolectar ya que presentan altas abundancias, 2. Taxonomía y ecología bien conocidas, 3. Distribución en una amplia zona geográfica, 4. Especialización del hábitat, 5. Independencia relativa del tamaño de muestra, 6. Su respuesta refleja la respuesta de otras especies, 7. Organismos sensibles a la contaminación orgánica, 8. Importancia económica potencial. NE= No hay evidencia.

Las especies evaluadas cumplieron con al menos cinco de las ocho características evaluadas, considerando que para estas especies la característica 8 (organismos sensibles a contaminación orgánica) no fue posible evaluarla (Cuadro 14). *Pycnoporus sanguineus* y *Flavolus tenuiculus* fueron las especies que cumplieron con el mayor número de características evaluadas.

6. DISCUSION

6.1 Diversidad de macromicetos (Marasmiaceae y Polyporaceae) en la Ecorregión Lachuá.

En el presente estudio se citan 258 morfoespecies para dos familias de macromicetos saprófitos. Marasmiaceae presentó mayor número de morfoespecies (198), siendo *Marasmius* el género más diverso (119), del cual a la fecha se han citado más de 500 especies en bosques tropicales. (Cannon y Kirk 2007; Kirk et al. 2008). La familia Polyporaceae presentó menor número de especies. Sin embargo, resalta el alto número de morfoespecies para *Polyporus* (20) considerando que a nivel mundial se encuentran citadas solamente 26 especies (Kirk et al. 2008). Cabe resaltar que esta diversidad puede incrementarse al realizar recolectas más frecuentes (15 días o menos) y considerando todos los ejemplares presentes. La alta diversidad de macromicetos documentada en el presente estudio coincide con lo citado para otras en selvas lluviosas, donde la familia Marasmiaceae es de las más diversas (Singer 1958, 1976, 1986; Braga-Neto 2006; Braga-Neto et al. 2008; Desjardin y Obrevo 2006; Mueller et al. 2007; Rosa y Capelari 2009).

En Guatemala, a pesar de reconocerse como país megadiverso, la diversidad fúngica ha sido pobremente documentada. Hasta el 2012 se habían citado 367 especies (Flores et al. 2012; Morales et al. 2012), de las cuales, solamente 12 se citan para Marasmiaceae y de éstas, seis son del género *Marasmius*. En Polyporaceae se citan 30 especies, y solamente tres para *Polyporus*. Aunque en el presente estudio, la mayoría de ejemplares fueron reconocidos solamente como morfoespecies, se han descrito ocho nuevos registros para Guatemala, cuatro de ellos de Marasmiaceae: *Gymnopus neotropicus* (Singer) J.L. Mata, *Hydropus angustispermus* Singer, *Marasmius helvolus* Berk., *M. tageticolor* Berk (Quezada et al. 2013b, Anexo 9.7). Estas especies han sido citadas en otras selvas tropicales como Brasil, Ecuador, Bolivia (Singer 1958), Guadalupe y Trinidad (Pegler 1983), Panamá (Desjardin y Obrevo 2006), México y Venezuela (Singer 1976). Sin embargo, la falta de certeza taxonómica denota el largo camino por recorrer para documentar la diversidad fúngica de un país que se encuentra dentro de una región megadiversa, considerando que en países cercanos como Panamá se han citado 1,807 especies (Piepenbring 2007), para México 4,500 de entre 9,000–11,000 que se estiman (Aguirre-Acosta et al. 2014)

y Mueller et al. (2007) estiman para Centroamérica una diversidad macrofúngica entre 6,000–15,000 especies.

La diversidad β reportada (Cuadro 5) muestra claramente que los paisajes más homogéneos presentan un menor recambio de especies (PL1, PL2, PDC, PRO; Fig. 3a), mientras que los paisajes más heterogéneos presentaron mayor recambio de especies, siendo FER el más heterogéneo de todos (Fig. 3a). Sin embargo, a nivel de los ocho paisajes, la diversidad ($\beta=2.22$) es baja, lo que manifiesta que el paisaje de la Ecorregión es bastante homogéneo en la diversidad de macromicetos saprófitos. A nivel de uso de suelo, BS presentó la mayor tasa de recambio ($\beta=2.69$). Esto puede explicarse por el número limitado de parcelas y la dinámica sucesional de la vegetación (Durall et al. 2006; López-Quintero et al. 2012). El uso de suelo más homogéneo fue AA, con una diversidad $\beta=4.93$ pequeña, explicándose por la presencia muchas especies generalistas y adaptadas a lugares perturbados (Guzmán 2003; Durall et al. 2006; Gates et al. 2011a). Estos resultados coinciden con otros estudios donde han documentado que la riqueza y composición de macromicetos está altamente correlacionada con la diversidad de plantas en los hábitats donde ocurren (Lodge et al. 1995; 2004; 2008; Moore et al. 2008; Gates et al. 2011b; 2011c; Gómez-Hernández y Williams 2011, Gómez-Hernández et al. 2012; Bässler et al. 2012; Hattori et al. 2012; Abrego y Salcedo 2014).

La cobertura de esfuerzo de muestreo alcanzó un 85%, lo cual es un porcentaje alto si se consideran las fluctuaciones en la fructificación de basidiomas dadas por la temporalidad y las condiciones microclimáticas del hábitat donde se desarrollan (Lodge et al. 2004; Gómez-Hernández y Williams 2011; Gómez-Hernández et al. 2012; Abrego y Salcedo 2014). Los paisajes con mayores coberturas de muestro fueron PDC, PRO, TZE siendo éstos muy homogéneos en relación al uso de suelo (Fig. 3a). Por otro lado, los paisajes con las menores coberturas son FER y PL2, siendo FER el paisaje más heterogéneo, lo cual explica la disminución en la cobertura de muestreo. La baja cobertura de muestreo en PL2 puede explicarse porque es un área ubicada en el borde del PNLL, por lo cual presenta mayor variabilidad en el clima (Santos y Tellería 2006). Por otro lado, las mayores coberturas de muestreo por tipo de uso las presentaron AA y CP. Esto puede explicarse debido a que AA presenta la mayor homogeneidad de especies (Fig. 5c y 5d), mientras que los usos SE y BS,

presentaron las menores coberturas de muestro. SE, a pesar de poseer el mayor número de parcelas en el estudio ($n=19$, Cuadro 2), denota la alta riqueza de macromicetos que alberga, por tanto, evidencia la importancia de este tipo de hábitat para la diversidad de hongos saprófitos. La baja cobertura muestreada de bosques secundarios se explica por las pocas parcelas de este tipo de uso ($n=3$). Además hay que destacar que dentro de ellos son bastante heterogéneos ($\beta=2.69$), dada la temporalidad y características de sucesión de la vegetación que presentan (Gómez-Hernández y Williams 2011; Gómez-Hernández et al. 2012; Hattori et al. 2012).

La fructificación de macromicetos presentó una alta heterogeneidad espacial (Fig. 6) y un alto porcentaje (62%) de especies recolectadas solamente en una ocasión (Fig. 6), lo cual puede explicarse por la temporalidad, sustrato y condiciones microclimáticas que presenta cada uno de los usos de suelo en los paisajes muestreados (Lodge et al. 2004; Braga-Neto et al. 2008; Yamashita et al. 2008; Gómez-Hernández y Williams 2011; Gómez-Hernández et al. 2012; Osono 2011; Hattori et al. 2012; López-Quintero et al. 2012; Trierveiler-Pereira et al. 2013; Abrego y Salcedo 2014). Este alto recambio espacial y temporal de especies en bosques tropicales ha sido documentado por otros autores, (Egli et al. 1997; Huhndorf et al. 2004; Braga-Neto et al. 2008; Gómez-Hernández y Williams 2011; Gómez-Hernández et al. 2012; López-Quintero et al. 2012; Trierveiler-Pereira et al. 2013), donde sugieren que para una mejor recolecta, las especies tropicales deberían muestrearse a intervalos de una o dos semanas, reportando una pérdida en el registro de especies debido a una reducción de la frecuencia de muestreo semanal a intervalos mensuales, lo que puede explicar que más de la mitad de especies fueran recolectadas solamente una vez.

Por lo tanto se puede concluir que la diversidad encontrada en la Ecorregión Lachuá es similar a la citada en otras selvas tropicales en Latinoamérica (Singer 1958, 1976, 1986; Hawksworth 1991; 2001; 2012; Guzmán 2003; Braga-Neto 2006; Braga Neto et al. 2008; Desjardin y Obrevo 2006; Mueller et al. 2007; Rosa y Capelari 2009). Sin embargo, la diversidad de estas familias es diferente a nivel de paisaje y uso de suelo, siendo Marasmiaceae la más diversa (géneros y especies) en paisajes con alta cobertura boscosa, mientras que Polyporaceae presentó mayor diversidad de géneros y mayor abundancia en paisajes con mayor cobertura de áreas abiertas. El

paisaje TZE ($\alpha= 51.73$) presentó el mayor número de morfoespecies, el cual corresponde a un paisaje con alta heterogeneidad, seguido del PL2 ($\alpha= 50.65$), el cual presentó mayor diversidad de Marasmiaceae. Mientras que el uso de suelo más diverso es SE ($\alpha= 85.77$) y las AA las menos diversas ($\alpha= 18.21$). Por tanto, al incrementarse áreas abiertas en la región existe la amenaza de una considerable pérdida de diversidad macrofúngica, principalmente degradadores de hojarasca, los cuales contribuyen al reciclaje de los nutrientes en estos ecosistemas.

6.2 Efecto de la pérdida de hábitat y cambio de uso de suelo en la composición de macromicetos (Marasmiaceae y Polyporaceae) en la Ecorregión Lachuá.

La Ecorregión Lachuá ha perdido en los últimos 50 años más del 50% de la cobertura original, siendo los últimos cinco años los que presentan la tasa más alta de deforestación anual (2.8%; Quezada et al. 2014). Los hongos saprófitos cumplen una función vital dentro de los ecosistemas dado su papel en el reciclaje y translocación de nutrientes en el suelo (Lodge et al. 2008). Sin embargo, los estudios con la utilización de macromicetos para evaluar la pérdida de hábitat han sido escasos y la mayoría han sido desarrollados en bosques templados o boreales (Komonen et al. 2001; Sverdrup-Thygeson y Lindenmayer 2003; Edman et al. 2004). Los datos obtenidos manifiestan una clara diferenciación entre paisajes que poseen cobertura arbórea arriba del 50% y una matriz permeable (FER, PL1, PL2, TZE) y los que tienen cobertura arbórea menor al 25% y una matriz abierta (PDC, PRO, SLL, UBV). Estos resultados reflejan la importancia de los remanentes fuera de áreas protegidas, ya que a pesar de presentar pérdida del hábitat, los paisajes con más de 50% de cobertura arbórea, aún albergan una composición similar a la esperada en sitios con cobertura original. Sin embargo, el paisaje UBV con una cobertura mayor al 50% se ubica dentro del grupo de paisajes con predominancia de áreas abiertas. Esto puede explicarse debido a que el fragmento boscoso donde se ubicó una de las parcelas presenta forma rectangular y es pequeño, generando un efecto de borde mayor. Este mismo patrón de la disminución de especies en esta forma del remanente se cita por López (2009) en la misma zona. Otros factores que pueden incidir en el bajo número de especies en UBV son: a) que los remanente se encuentran muy utilizados para búsqueda de leña por las personas de la comunidad y b) están rodeados totalmente de áreas abiertas, cambiando las condiciones microclimáticas del remanente. Sin embargo, dentro de este grupo con predominancia de áreas abiertas se diferencian

entre ellos los que poseen una matriz completamente abierta (PDC, SLL) y los que poseen una matriz más heterogénea (UBV, PRO; Fig. 7b). Otros estudios han evidenciado la importancia de la matriz en el mantenimiento de la diversidad de macromicetos (Sverdrup-Thygeson y Lindermayer 2003; Edman et al. 2004). Esto resalta la importancia de la matriz que rodea al remanente boscoso, ya que esto influye directamente en la velocidad del viento, incidencia de luz y cambios de humedad, a los cuales estos organismos son muy sensibles (Lodge et al. 1995; 2004; Gómez-Hernández et al. 2012; Abrego y Salcedo 2014).

Asimismo, se ha reportado en la literatura que los umbrales de cobertura para el mantenimiento de los servicios ecosistémicos se encuentran entre 10%–30% de cobertura original (Dobson et al. 2006; Feeley y Terborgh 2008; Schmitt et al. 2009), patrón que puede observarse en el presente estudio donde los remanentes boscosos de los paisajes SLL y PDC son los que presentan la menor diversidad. De esta forma, son estos los remanentes boscosos más vulnerables debido al aislamiento o destinados a desaparecer por el avance de la frontera agrícola y ganadera en la región (Quezada et al. 2014)

El cambio de uso de suelo a tierras agrícolas es la principal causa de deforestación de las selvas tropicales (Myers 1991; Geist y Lambin 2002; Gibbs et al. 2010; FAO 2011). Los patrones de riqueza y composición de macromicetos saprófitos en los diferentes paisajes y usos de suelo en la Ecorregión Lachuá soportan la información citada por otros estudios en selvas lluviosas (Singer y Araujo 1979; Lodge et al. 1995; 2004; Quezada 2005; Brown et al. 2006). Donde la composición macrofúngica está determinada por el tipo de vegetación donde se recolectan. En el presente estudio, SE presentó la mayor riqueza para la familia Marasmiaceae y del género *Polyporus*, mientras que AA presentó una alta diversidad de géneros de Polyporaceae, los cuales en otros estudios han sido documentados como indicadores de perturbación, tal es el caso de *Pycnoporus*, *Earliella*, *Lentinus* (Gastón 2003; Quezada 2005; Durall et al. 2006; Bässler et al. 2012; Hattori et al. 2012). Estos cambios en la riqueza y composición de macromicetos obedecen principalmente a las fluctuaciones de temperatura y humedad ocasionados por el cambio de uso de suelo (Didham et al. 1996; Didham y Lawton 1999; Quezada 2005; Santos y Tellería 2006) los cuales son determinantes para la fructificación de hongos (Lodge et al. 1995; 2004 Lindblad 2001;

Toljander et al. 2006; Edman et al. 2007; Gilbert et al. 2007; Braga-Neto et al. 2008). La disponibilidad de sustrato a degradar y las condiciones microclimáticas de cada uso de suelo explican la diversidad de macromicetos saprofitos encontrados (López-Quintero et al. 2012; Trierveiler-Pereira et al. 2013; Abrego y Salcedo 2014). En el análisis de agrupamiento (Fig. 8b) parcelas de cultivo perenne de cardamomo y bosque secundario de más de 10 años se agrupan dentro de las parcelas de SE, manifestando que son muy similares en riqueza y composición. Estos datos sugieren una alta velocidad de recuperación de este ecosistema, y que en poco tiempo puede alcanzarse una riqueza y composición de macromicetos similar a la SE. Por otro lado, las parcelas de BS en estado sucesional reciente y los CP con alto manejo de sotobosque como el caucho se agrupan dentro de las parcelas de AA. Esto se explica por el tipo de manejo, el cual no permite una acumulación de hojarasca, por tanto estas parcelas presenta baja riqueza de especies principalmente de la familia Marasmiaceae y del género *Polyporus* (Fig 5c y 5d; Cuadro 7). Estas taxa se caracterizan por ser degradadores de hojarasca y ramas cortas, por lo tanto estos tipos de usos de suelo cuentan con muy poca biomasa para degradar, disminuyendo la colonización de estos grupos en estas áreas.

La respuesta inmediata de estos organismos a los cambios de uso de suelo puede explicarse debido a su función como degradadores de hojarasca y ramas pequeñas. Este grupo de hongos saprófitos posee un micelio superficial, el cual tiende a ser muy sensible a los cambios microclimáticos generados por la pérdida de hábitat, principalmente la humedad y temperatura (Lodge 1996; Lodge et al. 2008; López-Quintero et al. 2012; Trierveiler-Pereira et al. 2013; Abrego y Salcedo 2014). Asimismo, el cambio de hábitat disminuye el éxito de dispersión y colonización de nuevos sustratos para los macromicetos (Heilmann-Clausen y Boddy 2008). Lodge et al. (2008) destacan que la hojarasca en lugares más fragmentados tiende a secarse más rápido por una mayor exposición a la radiación solar y la acción eólica, lo que resulta en una mayor mortalidad de hongos degradadores de hojarasca, mientras que otras especies que tienen límites de tolerancia superiores de ven favorecidas.

En términos generales, los datos aquí presentados sugieren que la zona de influencia del PNLL, a pesar de estar altamente fragmentada con solamente el 25% de cobertura original (Quezada et al. 2014), alberga aún una alta diversidad de hongos saprófitos

dentro de los remanentes boscosos, principalmente aquellos que se encuentran rodeados de una matriz permeable. Cabe resaltar que la diversidad de macromicetos saprófitos dentro del PNLL es inferior al 50% de la totalidad de morfoespecies recolectadas para la Ecorregión, por lo tanto la dinámica de los fragmentos fuera del área permiten mantener una alta diversidad en la zona. Asimismo, los paisajes con mayor cobertura albergan las especies de Marasmiaceae y Polyporaceae que solamente se recolectaron una vez, lo que resalta la importancia de los fragmentos boscosos fuera del área protegida.

La eficacia de la resiliencia de un ecosistema o hábitat es medido por la productividad que a su vez está sujeta a la diversidad que hay en el paisaje. Por tanto, se puede concluir que el paisaje fragmentado de la Ecorregión Lachuá aún cuenta con una alta diversidad de macromicetos, los cuales se pueden considerar como una medida indirecta de la velocidad de reciclaje de nutrientes en un lugar determinado. Si se toma en cuenta que la fragmentación de Ecorregión Lachuá es de tiempo reciente, puede considerarse que la Ecorregión aún mantiene los procesos ecológicos propios del ecosistema, y con alta diversidad de hongos saprófitos dentro los remanentes fuera del área protegida. En la actualidad los esfuerzos de conservación de la diversidad biológica se orientan a un manejo adecuado de los paisajes heterogéneos (Otte et al. 2007; Fahrig et al. 2011). Por lo tanto, este estudio sugiere que la Ecorregión Lachuá, con la implementación de acciones de manejo y conservación en este momento, permitiría a largo plazo el mantenimiento y restauración de los servicios que este ecosistema provee, tanto ambientalmente como recreacional para las poblaciones aledañas.

6.3 Diversidad de coleópteros fungívoros asociados a Marasmiaceae y Polyporaceae en la Ecorregión Lachuá.

La riqueza de morfoespecies de coleópteros fungívoros (msp=44) asociados a 25 msp de macromicetos de las familias Marasmiaceae y Polyporaceae, confirman la relación existente entre éstos taxa en la selva tropical de la Ecorregión Lachuá (Anduaga 2000; Guevara et al. 2000; Cline y Leschen 2005; Takahashi et al. 2005; Triplehorn y Johnson 2005; Zeran et al. 2007; Epps y Arnold 2010; Schigel 2012). El 91.5 % de los ejemplares recolectados corresponden a fungívoros obligados, lo que evidencia la

utilización de macromicetos como fuente alimenticia y de refugio para coleópteros en este ecosistema. La mayoría de coleópteros fungívoros (23 msp, n=157) recolectados corresponden a la subtribu Gyrophaenina (Staphylinidae; Aleocharinae: Homalotini); esta subtribu se reconoce por ser exclusivamente fungivora, dada su especialización para alimentarse de las esporas en el himenio activo en lugar de poseer hábitos de “excavadores de túneles” dentro de los hongos como otros fungívoros (Ashe 1984). Esta abundancia de Gyrophaenina también puede entenderse, dado que la mayoría de basidiomas de Marasmiaceae y Polyporaceae que se citan para la Ecorregión Lachuá son pequeños y no presentaron abundante tejido en píleo y estípite, por lo que las esporas en el tejido del himenio fueron el sustrato alimenticio más atractivo para los coleópteros (Fig. 12b). Cabe resaltar que hasta la fecha se han citado 18 géneros para la subtribu Gyrophaenina, (500 especies hasta 1984) a nivel mundial, todos (larvas y adultos) se alimentan específicamente de las esporas, basidios, cistidios e hifas de la superficie del himenio de Agaricales y Polyporales (Ashe 1984; Navarrete-Heredia et al. 2002). El resto de familias recolectadas en el presente estudio, Erotylidae, Nitidulidae, Ciidae, Tenebrionidae, Ptiliidae, Endomychidae han sido citadas como fungívoros (Epps y Arnold 2010; Arriaga-Varela et al. 2007; Zeran et al. 2007).

De las familias de macromicetos, Marasmiaceae presentó la mayor riqueza de morfoespecies fungívoros obligados (msp=22, n=114), en relación a Polyporaceae. Esta relación tiene una correlación con la riqueza y abundancia de ésta familia en la región (Fig. 4). Sin embargo, en bosques templados de América del Norte, Europa y Asia, se ha citado una mayor abundancia de coleópteros en los basidiomas del orden Polyporales, debido principalmente a su durabilidad, lo que permite el desarrollo larval largo de muchos de estos insectos (Epps y Arnold 2010; Schigel 2011; 2012; Yamashita y Hiji 2007).

La composición de fungívoros en el presente estudio en las diferentes familias no presentó un patrón determinado (Fig. 11), por lo que la especificidad de fungívoros en la zona no es evidente. Esto puede explicarse por la dinámica de las selvas, donde las especies citadas para Polyporaceae en este estudio no tienden a ser perennes como en bosques templados, comportándose de forma muy similar a los basidiomas de Agaricales, los cuales se caracterizan por su aparición efímera e impredecible,

además de su estructura suave y húmeda, limitando la especificidad de coleópteros a ciertas especies de hongos (Schigel 2009; 2011; Yamashita y Hiji 2007). Los datos presentados demuestran la alta diversidad de especies fungívoras de Coleoptera, indicando el importante rol de los hongos en la evolución del grupo más grande de organismos (Schigel 2012).

La relación entre la presencia de macromicetos y coleópteros fungívoros citada en este estudio fue baja (1–3%; Cuadro 10), explicándose por la ausencia de especificidad por especie de macromicetos. Algunos autores han documentado que los ensambles de invertebrados que habitan en el suelo, presentan vulnerabilidad a los cambios microclimáticos y de condiciones químicas ocasionadas en los fragmentos boscosos a causa de la pérdida de hábitat (Didham et al. 1996; Didham y Lawton 1999; Boddy y Jones 2008), por lo que el presente estudio abre una puerta para el inicio de otras iniciativas que permitan comprender la dinámica de esta interacción en selvas lluviosas, las cuales en la actualidad presentan cambios drásticos dado el cambio de uso de suelo.

La evidencia de fungivoría en los ejemplares de macromicetos recolectados exhibe un porcentaje considerable de basidiomas utilizados por insectos fungívoros (39 %), siendo Marasmiaceae la que presentó el mayor porcentaje de evidencia de fungivoría (43 %, Fig. 13a). Esto coincide con los resultados anteriores, donde la mayoría de coleópteros fungívoros fueron recolectados en esta familia. Además, Marasmiaceae se caracteriza por basidiomas mucho más suaves que Polyporaceae, lo que puede considerarse que estos ejemplares sean preferidos por los insectos para su alimentación. De las estructuras fúngicas evaluadas, el píleo+himenio resultaron con el mayor porcentaje de evidencia de fungivoría (97 %), lo cual coincide con lo citado por Boddy y Jones 2008; y Schigel 2012. El himenio, siendo la estructura donde se lleva a cabo la meiosis y formación de esporas, se reconoce por ser una fuente rica en carbohidratos y proteínas necesarios para el desarrollo de estos insectos (Boddy y Jones 2008; Schigel 2012). Estos datos coinciden a su vez con la abundancia de coleópteros de la subtribu Gyrophaenina, los cuales poseen un aparato bucal especializado para su alimentación de esporas, por otro lado, el alto porcentaje de evidencia de fungivoría en píleo+himenio puede explicarse en vista que la mayoría de basidiomas de Marasmiaceae no son carnosos, poseen poco tejido hifal entre el píleo

e himenio. En Polyporaceae, también el mayor porcentaje de evidencia de fungivoría se encontró en el himenio debido a que los basidiomas de este grupo son coriáceos en comparación con Marasmiaceae.

En conclusión, el presente estudio evidencia la alta dinámica existente entre coleópteros fungívoros y macromicetos en las selvas lluviosas de la región, encontrándose 44 msp en 25 msp de macromicetos. Aunque no se encontró un patrón distintivo de especificidad, en Marasmiaceae se encontró la mayor riqueza de morfoespecies, principalmente de la subtribu Gyrophaenina; que posee una especialización en el consumo de esporas y estructuras del himenio. Éstas son las estructuras fúngicas que presentaron mayor evidencia de ser consumidas por algún insecto. Estos resultados son el inicio para comprender la dinámica de esta interacción en estos ecosistemas tan importantes para la región.

6.4 Efecto de la pérdida y cambio de uso de suelo en la diversidad de coleópteros asociados a macromicetos (Marasmiaceae y Polyporaceae) en la Ecorregión Lachuá.

Los paisajes TZE y UBV fueron los que presentaron la mayor diversidad de coleópteros fungívoros (Fig. 14a), los cuales corresponden a paisajes que pueden considerarse con perturbación intermedia (Connell 1978). Donde según esta hipótesis, las perturbaciones intermedias fomentan el aumento de interacciones antes de alcanzar un colapso dado por la pérdida de hábitat (Dobson et al. 2006; MacRaid et al. 2010). De esta forma se percibe en los paisajes de PDC y SLL, los cuales presentaron la menor cobertura arbórea y la menor riqueza de macromicetos y coleópteros asociados. En este mismo sentido, la diversidad β (4.15) denota claramente la alta heterogeneidad en la composición de fungívoros en los diferentes paisajes. A pesar de la alta heterogeneidad, el análisis de ordenación NMDS (Fig. 14a) agrupa a los seis paisajes con las mayores coberturas, dejando fuera a SLL y PDC, los cuales son los paisajes que poseen mayor porcentaje de áreas abiertas y donde los fragmentos son más aislados y con menor riqueza de macromicetos. Asimismo, el paisaje presentó una relación significativa con la abundancia de fungívoros obligados (Cuadro 12), demostrando que la comunidad de fungívoros

responde a condiciones microclimáticas que proporcionan cada uno de los paisajes evaluados (Didham et al 1996; Didham y Lawton 1999).

La agrupación de seis de los ocho paisajes (Fig. 14a), manifiesta que la composición de fungívoros es similar. Esto coincide con otros autores como Komonen et al. (2001; 2003) y Zeran et al. (2007), donde citan que en paisajes de reciente perturbación no existe una diferencia entre las comunidades de fungívoros. Por tanto, la reciente deforestación de la Ecorregión Lachuá (Quezada et al. 2014) y la respuesta de estos taxa, permite considerar a la Ecorregión como un paisaje con alto potencial para la recuperación del remanentes boscosos que permitan servir de corredores biológicos en un mediano plazo en donde sí se implementan acciones de manejo y conservación en un corto tiempo, se permitirá la permanencia de las funciones ecológicas en la región.

La composición de fungívoros en relación a los diferentes usos de suelo fue más diversa en SE (msp= 24; n=95) y AA (msp=20; n=51). Sin embargo, cabe resaltar que las áreas abiertas con mayor número de especies son aquellas que están rodeadas por cobertura arbórea (UBV y TZE). En estas parcelas fueron recolectadas 16 de las 20 morfoespecies citadas para AA. Esto puede explicarse por la presencia de corredores de cobertura arbórea que permiten la movilización de los fungívoros a lo largo del paisaje (Collinge 2000). La alta diversidad β (2.20) denota que la composición de especies de fungívoros es única para cada uso, lo que se visualiza en el análisis de ordenación NMDS (Fig. 14b), donde cada uso tiene sus especies exclusivas dado que solamente el 21% de las morfoespecies son compartidas entre los diferentes usos. Esta alta heterogeneidad encontrada puede explicarse que los ensambles de insectos pueden modificarse al cambiar las condiciones ambientales del ecosistema donde habitan (Fagan et al. 1999; Boddy y Jones 2008). Asimismo, la composición de macromicetos es diferente entre diferentes usos de suelo (Fig. 5 y 8), principalmente en Marasmiaceae, donde su diversidad decrece en usos con mayor perturbación antrópica. Por otro lado, la composición de insectos fungívoros puede responder a la dinámica de un ecosistema en función al cambio en donde los nutrientes disponibles, afecta la cascada de interacciones a nivel de ecosistema (Didham et al. 1996; Dobson et al. 2006; Boddy y Jones 2008).

La heterogeneidad de fungívoros encontrada en los diferentes usos de suelo demuestra la diferencia en la funcionalidad de los coleópteros fungívoros y especificidad de sustrato de algunos grupos. Tal es el caso de la subtribu Gyrophaerina (Cuadro 8), la cual es la más abundante en ejemplares de Marasmiaceae, los cuales decrecen considerablemente en los diferentes usos de suelo (Fig. 5c) dado su papel como degradadores de hojarasca. Por tanto, este grupo de fungívoros responde a este cambio en la composición fúngica, evidenciando la historia evolutiva de este grupo (Yamashita y Hijii 2007). En este sentido, Fukami et al. (2010) destacan la importancia de considerar la historia evolutiva de las interacciones para determinar la magnitud de los cambios en el ensamble de especies a través del tiempo y su interacción con el reciclaje de nutrientes en el ecosistema.

En cuanto a la evidencia de fungivoría, a nivel de paisaje no se observa una diferencia evidente entre Marasmiaceae y Polyporaceae (Fig. 15a y 15b) Sin embargo, los paisajes PRO y SLL presentan menor porcentaje de fungivoría para Marasmiaceae y mayor para Polyporaceae. Este patrón obedece a que Polyporaceae resulta ser la familia más abundante en áreas abiertas, dado que toleran de mejor manera estas condiciones y existe sustrato para que estos hongos puedan desarrollarse. Por consiguiente, son los hongos polyporáceos son la principal fuente de alimento para los insectos fungívoros en paisajes con predominancia en áreas abiertas. Por otro lado, en relación a uso de suelo, Marasmiaceae es la familia que presenta más diferencia en el porcentaje de evidencia de fungivoría, siendo los usos BS y CP los que presentan los mayores porcentajes. Esta diferencia puede deberse a las condiciones que presentan estos usos de suelo, como por ejemplo una mayor incidencia de sol, lo que genera cambios en condiciones climáticas. Asimismo, en este tipo de uso de suelo la riqueza de macromicetos es menor que en SE, por lo que el porcentaje de hongos afectados por la fungivoría es mayor y puede estar respondiendo a que el recurso hongo sea más limitado. Sin embargo, no se tiene suficiente evidencia para ser concluyentes y se necesita un estudio más específico para comprender esta interacción a nivel de paisajes fragmentados a escala temporal y espacial.

6.5 Macromicetos cómo indicadores de hábitat

De las 16 especies evaluadas, cinco presentaron una relación significativa con el paisaje siendo éstas *C. montagnei*, *M. helvolus*, *M. volvatus*, *P. guianensis* y *P. dictyopus* (Figura 16, Cuadro 13), soportando que estas especies ocurren en paisajes mejor conservados y con mayor cobertura (PL1, PL2, FER) resaltando su sensibilidad a los cambios en el paisaje dado los cambios micro climáticos que en estos ocurren. Esto concuerda con lo citado por Galindo-Leal (1999), de que las especies cuanto más estenoicas sean, mayor será su utilidad como indicador ecológico. Por lo tanto, en el presente estudio según el cotejo de estas especies con las características de especies indicadoras, éstas se proponen como indicadoras de perturbaciones antrópicas y madurez de los bosques (Caro y O'Doherty 1999).

En relación al uso de suelo, de las especies evaluadas 13 presentan una relación significativa. Las únicas especies que no presentan una relación significativa son *M. tageticolor*, *M. volvatus* y *F. tenuiculus*, posiblemente por la baja frecuencia con las que éstas ocurren. Sin embargo por observación en el campo, éstas se encuentran regularmente en bosques secundarios o bosques perturbados. Cabe destacar que en el presente estudio no se consideró la biomasa, por lo cual podría incorporarse ya que esta puede ser una medida indirecta de la productividad del hábitat (Tlalka et al. 2008). El resto de especies presentaron un R^2 ajustado de entre 12%–45% explicando la especificidad de estas especies en relación al uso de suelo. Considerando que cumplen con la mayoría de las características para considerarse como indicadoras propuestas por Alba-Tercedor y Sanchez-Ortega (1988), Noss (1990), Pearson y Cassola (1992), Kremen et al. (1993), Pearson (1995) y Gutiérrez et al. (2006); las siguientes pueden utilizarse como especies de calidad de hábitat: *C. montagnei*, *G. neotropicus*, *M. helvolus*, *T. cantharelloides*, *P. dictyopus*, *P. guianensis* y *Polyporus* sp. 9 para áreas en buen estado de conservación (Quezada et al. 2013a), mientras que las especies. *E. scabrosa*, *F. polizona*, *L. strigosus*, *L. swartzii*, *P. sanguineus*, *T. villosa* pueden ser indicadoras de áreas con alto grado de perturbación natural o antrópica, ya que éstas se caracterizan por crecer en lugares con alta insolación. *P. sanguineus* ha sido citado por Guzmán (2003) como característico de áreas abiertas, lo cual coincide con lo registrado en el presente estudio.

Estos resultados concuerdan con otros estudios, donde citan que algunas prácticas de manejo del suelo alteran la diversidad de hongos degradadores de madera, ya que cambian las proporciones de disponibilidad de recursos, principalmente en zonas fragmentadas (Lindblad 2001; Heilmann-Clausen & Vesterholt 2008; Gates et al. 2011a; Bässer et al. 2012). Asimismo, Gates et al. (2011) determinaron que existen a su vez especies que se encuentran con mayor proporción en lugares perturbados y especies que su presencia está restringida a bosques maduros. Por tanto, entender la distribución de los hongos saprófitos en relación a los patrones climáticos, por su rol en el ciclo de carbono, es crucial ya que ellos pueden proveer información de los futuros cambios en la diversidad y funcionamiento de los ecosistemas boscosos y su respuesta a perturbaciones naturales o antrópicas, así como el efecto del calentamiento global en los ecosistemas (Osono 2011).

Por lo anterior, y considerando que las selvas tropicales son ecosistemas frágiles y de alta importancia para el mantenimiento del clima a nivel mundial (Myers 1996; Turner 1996; Geist y Lambin 2002; Gibbs et al. 2010) valdría la pena la incorporación de los hongos en estrategias de conservación y como instrumento de monitoreo, dado que éstos pueden proporcionar información acerca de la velocidad del reciclaje de nutrientes en el suelo y las cadenas tróficas que allí se llevan a cabo (Woodward y Boddy 2008; Heilmann-Clausen y Vesterholt 2008).

7. CONCLUSIONES GENERALES

7.1 Se determinó que la Ecorregión Lachuá ha perdido el 55 % de cobertura original con una tasa promedio anual de 1.6 %. La tasa de deforestación alta se ha dado durante los últimos cinco años (2.8 %). Las áreas ubicadas fuera de áreas protegidas y cercanas a carreteras han perdido entre el 80–100 % de la cubierta original, mientras que la cobertura forestal de muestras de paisaje dentro de áreas protegidas se mantuvo intacta durante el período de estudio. El establecimiento de comunidades humanas, carreteras y cultivos anuales fueron las primeras causas de la deforestación. En la actualidad la deforestación se debe al incremento de áreas destinadas principalmente para actividades ganaderas. Aproximadamente el 75% de la cobertura original se ha perdido fuera de las áreas protegidas en la Ecorregión, por lo que la conservación de esta región de selva lluviosa en Guatemala se encuentra altamente amenazada si no se toman acciones inmediatas que permitan el mantenimiento de los servicios ecosistémicos de la región, tales como actividades económicas que permitan la sustentabilidad de este tipo de ecosistema.

7.2 Se citan para la Ecorregión Lachuá un total 258 morfoespecies de macromicetos de un total de 1089 ejemplares recolectados, donde Marasmiaceae presentó el mayor número de morfoespecies (198) siendo el género *Marasmius* el más diverso (119 msp). Polyporaceae presentó 60 morfoespecies, siendo el género *Polyporus* es el más diverso (20 msp). Los paisajes que presentaron la mayor riqueza son PL2 y TZE, los cuales corresponden a paisajes con alta cobertura y con más de un tipo de uso de suelo presente. Marasmiaceae fue mucho más diversa en paisajes con mayor cobertura de selva, mientras que Polyporaceae presentó mayor diversidad de géneros en los paisajes con mayor porcentaje de áreas abiertas. Sin embargo, cabe resaltar que los géneros *Marasmius* y *Polyporus* presentaron alta diversidad en Selva, por lo tanto en paisajes con mayor cobertura de éste uso de suelo.

7.3 La composición de macromicetos saprófitos a nivel de paisaje se encontró diferenciada en dos grupos principales, uno conformado por paisajes donde predomina la cobertura arbórea y otro por paisajes donde predominan las áreas abiertas. Asimismo, el análisis de ordenación de la composición de macromicetos por tipo de uso de suelo manifestó una formación clara de dos grupos, el conformado

por los sitios de SE y el grupo de AA. Por otro lado, la mayor diversidad de macromicetos, principalmente de *Marasmius* y *Polyporus* se observó en SE. Dichos géneros corresponden a degradadores de hojarasca y ramas pequeñas, cuyo sustrato no se encuentra disponible en áreas abiertas. Estos resultados muestran la vulnerabilidad de estos organismos a la pérdida de hábitat y cambio de uso de suelo, donde solamente especies generalistas son las que predominan en paisajes abiertos.

7.4 En relación a la diversidad de coleópteros fungívoros, en el presente estudio se citan 44 morfoespecies, incluidas en ocho familias de coleópteros fungívoros siendo Staphylinidae la más diversa con 24 msp, seguida por Erotylidae, Nitidulidae, Ciidae, Curculionidae, Endomychidae, Tenebrionidae, Ptiliidae. Estos se encuentran asociados a 25 morfoespecies de macromicetos, principalmente de la familia Marasmiaceae: *Marasmius* sp. Se reconocieron como fungívoros obligados a 189 ejemplares (33 msp), los cuales corresponden a los grupos Gyrophaenina (Staphylinidae), Ptiliidae, Erotylini y Tritomini (Erotylidae), Anamorphinae y Stenotarsinae (Endomychidae). Para Polyporaceae fueron recolectados 10 morfoespecies, siendo *Favolus tenuiculus* la especie que presentó mayor riqueza de fungívoros (6 msp). En ambas familias, la estructura fúngica que presentó mayor evidencia de fungivoría fue el himenio en conjunto con el píleo (95 %).

7.5 En relación al análisis de la riqueza y composición de coleópteros fungívoros en ocho muestras de paisaje, se señala que los paisajes que presentan mayor porcentaje de cobertura arbórea y con más de un tipo de uso de suelo son los que presentan mayor diversidad de fungívoros (TZE, UBV, PL1, PL2), y son menos diversos aquellos que presentan mayor porcentaje de áreas antrópicas (PDC, SLL, PRO). En relación al uso de suelo, la mayor riqueza de fungívoros se presenta en SE (20msp), seguido AA (20 msp) y CP (11 msp), mientras que no se citan para BS. Cabe resaltar que las AA que presentaron la mayor riqueza de coleópteros fungívoros fueron aquellas que se encuentran rodeadas de áreas boscosas (TZE, UBV).

7.6 La composición de coleópteros fungívoros manifiesta la separación de los paisajes con menor cobertura (PDC y SLL) del resto de paisajes (NMDS; *stress*= 0.033,

$R^2=0.992$). Por otra parte, la composición de fungívoros por uso de suelo presenta una clara separación entre los diferentes tipos de uso (NMDS; $stress=9.65e^{-5}$, $R^2=0.999$). En consecuencia, las regresiones manifiestan que hay una relación entre el paisaje y la riqueza de coleópteros fungívoros, lo cual está relacionado con la presencia de macromicetos en los diferentes paisajes. La evidencia de fungivoría manifiesta un patrón similar a la riqueza de coleópteros fungívoros, siendo ejemplares de Marasmiaceae los que presentan los mayores porcentajes de evidencia de fungivoría.

7.7 Se evaluaron como especies indicadoras seis especies en Marasmiaceae: *Caripia montagnei* (Berk.) Kuntze; *Gymnopus neotropicus* (Singer) J.L. Mata; *Marasmiellus volvatus* Singer; *Marasmius helvolus* Berk; *Marasmius tageticolor* Berk; y *Trogia cantharelloides* (Berk. ex Sacc.) y diez especies en Polyporaceae: *Earliella scabrosa* (Pers.) Gilb. & Ryvardeen; *Favolus tenuiculus* P. Beauv; *Funalia polyzona* (Pers.) Niemelä; *Lentinus strigosus* (Schwein.) Fr; *L. swartzii* Berk; *Pycnoporus sanguineus* (L.) Murrill; *Trametes villosa* (Sw.) Kreisel; *Polyporus guianensis* Mont; *P. dictyopus* Mont; y *Polyporus* sp. 9. De las 16 especies evaluadas, cinco presentaron una relación significativa con el paisaje siendo éstas *C. montagnei*, *M. helvolus*, *M. volvatus*, *P. guianensis* y *P. dictyopus* soportando que estas especies ocurren en paisajes mejor conservados y con mayor cobertura arbórea, haciendo evidente la sensibilidad de estas especies a los cambios en el paisaje dado los cambios micro climáticos que en estos ocurren. En contraste, las especies *E. scabrosa*, *F. polizona*, *L. strigosus*, *L. swartzii*, *P. sanguineus* y *T. villosa* amplían su distribución en Guatemala como como indicadoras de áreas con alto grado de perturbación antrópica. Por lo tanto, se recomienda la utilización de hongos como indicadores para ayudar a medir de forma indirecta la ecología de los suelos en las selvas lluviosas, dado que su fructificación está condicionada a las características del suelo, luz y humedad.

8. LITERATURA CITADA

- Abrego N, Salcedo I (2014) Response of wood-inhabiting fungal community to fragmentation in a beech forest landscape. *Fungal Ecol* 8:18–27
- Aguirre-Acosta E, Ulloa M, Aguilar S, Cifuentes J, Valenzuela R (2014) Biodiversidad de hongos en México. *Revista Mexicana de Biodiversidad* 85:S76–S81
- Aide TM, Clark ML, Grau HR, López-Carr D, Levy MA, Redo D, et al. (2013) Deforestation and Reforestation of Latin America and the Caribbean (2001-2010). *Biotropica* 45:262–271
- Alba-Tercedor J, Sánchez-Ortega A (1988) Un método rápido y simple para evaluar la calidad biológica de las aguas corrientes basado en el de Hellawell (1978). *Limnetica* 4:51–56
- Alexopoulos CJ, Mins CW, Blackwell M (1996) *Introductory Mycology*, 4th ed. John Wiley and Sons, Inc, EUA
- Allison SD, Treseder KK (2011) Climate change geedbacks to microbial descomposition in boreal soils. *Fungal Ecol* 4:362–274
- Amat-García E, Amat-García G, Henao L (2004) Diversidad taxonómica y ecológica de la entomofauna micófaga en un bosque altoandino de la cordillera Oriental de Colombia. *Revista de la Academia Colombiana de Ciencias Exactas* 28:223–231
- Anduaga S (2000) Escarabajos coprófagos (Col. Scarabaeoidea) asociados a hongos en la Sierra Madre Occidental, Durango, México: con una compilación de las especies micetófagas. *Acta Zool Mex* 80:119–130
- Ashe JS (1984) Generic revision of the subtribe Gyrophaenina (Coleoptera: Staphylinidae: Aleocharinae) with review of the described subgenera and major features of evolution. *Questiones Entomologicae* 20:129–349
- Arriaga-Varela E, Tomaszewska KW, Navarrete-Heredia JL (2007) A sinopsis of the Endomychidae (Coleoptera: Cucujoidea) of México. *Zootaxa* 1594:1–38
- Arriaga-Varela E, Zaragoza-Caballero S, Tomaszewska KW, Navarrete-Heredia JL. (2013) Preliminary review of the genus *Stenotarsus* Perty (Coleoptera: Endomychidae) from México, Guatemala and Belize, with descriptions of twelve new species. *Zootaxa* 3645:001–079
- Avissar R, Werth D (2005) Global hydroclimatological teleconnections resulting from tropical deforestation. *J Hydrometeorol* 6: 134–145
- Baggio JA, Salau K, Janssen MA, Schoon ML, Bodin Ö (2011) Landscape connectivity and predator-prey population dynamics. *Landscape Ecol* 26:33–45
- Bacles CFE, Ennos RA (2008) Paternity analysis of pollen-mediated gene flow for *Fraxinus excelsior* L. in a chronically fragmented landscape. *Heredity* 101:368–380
- Bandyopadhyay P, Khatun S, Chatterjee N (2009) Isolation of Gut Fungi and Feeding Behavior of Some Selected Soil Microarthropods of Wastelands of Brudwan District. *Asian J Exp Sci* 23:253–259
- Boddy L, Heilmann-Clausen J (2008) Basidiomycete Community Development in Temperate Angiosperm Wood. En: Boddy L, Frankland J, van West P (eds) *Ecology of Saprotrophic Basidiomycetes*. Elsevier, Londres, pp 211–237

- Boddy L, Jones TH (2008) Interactions between Basidiomycota and Invertebrates. En Boddy L, Frankland J, van West P (eds) Ecology of Saprotrophic Basidiomycetes. Elsevier, Londres, pp 155–175
- Boyle WW (1956) A revision of the Erotylidae of America North of Mexico (Coleoptera). B Am Mus Nat Hist 110:61–172
- Braga-Neto R (2006) Diversidade e padrões de distribuição espacial de fungos de liteira sobre o solo em florestas de terra firme na Amazônia Central (Tesis de Doctorado). Universidade Federal do Amazonas, Brasil.
- Braga-Neto R, Costa R, Magnusson W, Zuquim, G and Volkmer C (2008) Leaf litter fungi in a Central Amazonian forest: the influence of rainfall, soil and topography on the distribution of fruiting bodies. Biodivers Conserv 17: 2701–2712
- Brown N, Bhagwat S, Watkinson S (2006) Macrofungal diversity in fragmented and disturbed forest of the Western Ghats of India. J App Ecol 43:11–17
- Brosi B (2009) The complex responses of social stingless bees (Apidae: Meliponini) to tropical deforestation. Forest Ecol Manag 258:1830–1837
- Bruns T (1984) Insect mycophagy in the Boletales: Fungivore diversity and the mushroom habitat. En: Wheeler Q, Blackwell M (eds) Fungus-Insect Relationships: Perspectives in Ecology and Evolution. Columbia University Press, EUA pp 302
- Bürgi M, Hersperger AM, Shneeberger N (2004) Driving forces of landscape change- current an new directions. Landscape Ecol 19: 857-868
- Buschke F, Seaman M (2011) Functional feeding groups as a taxonomic surrogate for a grassland arthropod assemblage. Afr Invertebr 52:217–228.
- Cannon P, Kirk P (2007) Fungal families of the world, tenth ed. CAB International, Reino Unido.
- Caro TM, O'Doherty G (1999) On the use of surrogate species in conservation biology. Consev Biol 13:805–814
- Carr DL (2005) Forest clearing among farm households in the Maya Biosphere Reserve. Prof Geogr 57:157–168
- Chao A, Lee S (1992) Estimating the number of classes via sample coverage. J Am Statist Assoc 417(87):210–217
- Chao A, Jost L (2012) Coverage-based rarefaction and extrapolation: standardizing samples by completeness rather than size. Ecology 93(12):2533–2547
- Chaparro M, Aguirre J (2002) Hongos Liquenizados. Universidad Nacional de Colombia. Bogotá, Colombia
- Cline A, Leschen R (2005) Coleoptera Associated with the Oyster Mushroom, *Pleurotus ostreatus* Fries, in North America. Southeastern Naturalist 4:409–420
- CONAP (2003) Plan Maestro del Parque Nacional Laguna Lachuá. Proyecto Nacional Laguna Lachuá, INAB, UICN, Embajada Real de los Países Bajos (eds). Guatemala. Recuperado mde:<http://www.conap.gob.gt/Members/admin/documentos/documentos-centro-de-documentacion/planes-maestros/parque-20nacional-20laguna-20de-20lachua.pdf>

- Collinge SK (2000) Effects of Grassland fragmentation on insect species loss, colonization, and movement patterns. *Ecology* 81:2211–2226
- Connell JH (1978) Diversity in tropical rain forest and coral reefs. *Science* 199:1302–1310
- Dale VH, Brown S, Haeuber RA, Hobbs NT, Huntly N, Niman RJ et al. (2000) Ecological principles and guidelines for managing the use of land. *Ecol Appl* 10:639–670
- Desjardin, D. (1987). New and noteworthy Marasmioid fungi from California. *Mycologia*, 79(1), 123-134.
- Desjardin, D. (1989). The genus *Marasmius* from the southern Appalachian Mountains (Tesis de Doctorado). University of Tennessee. Knoxville.
- Desjardin D, Ovrebo C (2006) New species and new records of *Marasmius* from Panamá. *Fungal Diversity* 21:19–39
- Díaz-Gallegos JR, Mas JF, Velázquez A (2010) Trends of tropical deforestation in Southeast Mexico. *Sing Jour Trop Geo* 31:180–196
- Didham R, Ghazoul J, Stork N, Davis A (1996) Insects in fragmented forest: a functional approach. *Perspectives Elsevier Science* 11:255–260.
- Didham R, Lawton J. (1999). Edge structure determines the magnitude of changes in microclimate and vegetation structure in tropical forest fragments. *Biotropica* 31(1) 17-30.
- Dighton J, Mason P (1985) Mycorrhizal dynamics during forest tree development. En Moore D, Casselton L, Wood D, Frankland (eds) *Developmental Biology of Higher Fungi* Cambridge, University Press: Cambridge, Reino Unido. pp117–139
- Dobson A, Lodge D, Alder J, Cumming GS, Keymer J, McGlade J, et al. (2006) Habitat loss, trophic collapse, and the decline of ecosystem services. *Ecology* 87:1915–1924
- Dunham A (2008) Above and below ground impacts of terrestrial mammals and birds in a tropical forest. *Oikos* 117:571–579
- Durall DM, Gamiet A, Simard SW, Kudrna L, Sakakibara SM (2006) Effects of clearcut logging and tree species composition on the diversity and community composition of epigeous fruit bodies formed by ectomycorrhizal fungi. *Can J Bot* 84:966–980
- Edman M, Gustafsson M, Stenlid J, Ericson L (2004) Abundance and viability of fungal spores along a forestry gradient – responses to habitat loss and isolation? *Oikos* 104:35–42
- Edman M, Jönsson M, Jonsso BG (2007) Fungi and wind strongly influence the temporal availability of logs in and old-growth spruce forest. *Ecol Appl* 17: 482–490
- Egli S, Ayer F, Chatelain F (1997) Die Beschreibung der Diversität von Makromyzeten. Erfahrungen aus pilzoekologischen Langzeitstudien Im Pilzreservat La Chaneaz, FR. *Mycologia Helvetica* 9: 19–32
- Epps M, Arnold A (2010) Diversity, abundance and community network structure in sporocarp-associated beetle communities of the central Appalachian Mountains. *Mycologia* 102:785–802

- Fagan WF, Cantrell RS, Cosner C (1999) How habitat edges species interactions. *Amer Nat* 153: 165–182
- Fahrig L (2003) Effects of habitat fragmentation on biodiversity. *Ann Rev Ecol Evol Syst* 34:487–515
- Fahrig L, Baudry J, Brotons L, Burel FG, Crist TO, Fuller RJ, et al. (2011) Functional landscape heterogeneity and animal biodiversity in agricultural landscapes. *Ecol Lett* 14:101–112
- FAO (2011) Situación de los Bosques del Mundo. Organización de las Naciones Unidas para la Agricultura y la Alimentación, Italia
- Farwig N, Bailey D, Bochud E, Herrmann JD, Kindler E, Reusser N, et al (2009) Isolation from forest reduces pollination, seed predation and insect scavenging in Swiss farmland. *Landscape Ecol* 24:919–927
- Fáveri AB, Vasconcelos HL, Dirzo R (2008) Effects of Amazonian forest fragmentation on the interaction between plants, insect herbivores, and their natural enemies. *J Trop Ecol* 24:57–64
- Fearnside PM (2000) Global warming and tropical land-use change: greenhouse gas emissions from biomass burning, decomposition and soils in forest conversion, shifting cultivation and secondary vegetation. *Clim Change* 46:115–158
- Feeley K, Terborgh J (2008) Direct versus indirect effects of habitat reduction on the loss of avian species from tropical fragments . *Anim Conserv* 11:366–368
- Ficha informativa de los humedales Ramsar (2004). Sitio Eco-región Lachuá. Recuperado de <http://ramsar.wetlands.org/Database/SearchforRamsarsites/tabid/765/Default.aspx>
- Flores R, Comandini O, Rinaldi A (2012) A preliminary checklist of macrofungi of Guatemala, with notes on edibility and traditional knowledge. *Mycosphere* 3:1–21
- Franco-Molano A, Aldana R, Halling R (2000) Setas de Colombia (Agaricales, Boletales y otros hongos) Guía de Campo, COLCIENCIAS, Colombia
- Franco-Molano E, Vasco A, López C, Boekhout T (2005). Macrohongos de la región media de Caquetá, Colombia: Guía de campo. Colombia: Universidad de Antioquia.
- Fukami T, Dickie IA, Wilkie JP, Paulus BC, Park D, Roberts A et al. (2010) Assembly history dictates ecosystem functioning: evidence from wood decomposer communities. *Ecol Lett* 13:675–684
- Gates GM, Mohammed C, Wardlaw T, Ratkowsky DA, Davidson NJ (2011a) The ecology and diversity of wood-inhabiting macrofungi in a native *Eucalyptus obliqua* forest of southern Tasmania, Australia. *Fungal Ecol* 4:56–67
- Gates GM, Mohammed C, Wardlaw T, Davidson NJ, Ratkowsky DA (2011b) Diversity and phenology of the macrofungal assemblages supported by litter in a tall, wet *Eucalyptus obliqua* forest in southern Tasmania, Australia. *Fungal Ecol* 4:68–75
- Gates GM, Mohammed C, Ratkowsky DA, Wardlaw T, Davidson NJ (2011c) Diversity and ecology of epigeous ectomycorrhizal fungal assemblages in a native wet eucalypt forest in Tasmania, Australia. *Fungal Ecol* 4:290–298

- Galindo-Leal C (1999) Monitoreo Biológico. En Carr A, Stoll A (eds), Monitoreo Biológico en la Selva Maya. Recuperado de <http://www.afn.org/~wcsfl/selva/monbioesp.pdf>
- Geist HJ, Lambin EF (2002) Proximate causes and underlying driving forces of tropical deforestation. *BioScience* 52:143–150
- Gentry AH (1982) Neotropical floristic diversity. *Annals of the Missouri Botanical Garden* 69: 557–593
- Gentry AH (1986) Endemism in forest versus temperate plant communities. En: Solule ME (ed) *Conservation biology: the science of scarcity and diversity*. Sinauer Associates, Sunderland, Massachusetts, pp 153–181
- Gibbs HK, Ruesch AS, Achard F, Clayton MK, Holmgren P, Ramankutty N, et al. (2010) Tropical forests were the primary sources of new agricultural land in the 1980s and 1990s. *Proc Natl Aca Sci EUA* 107:16732–16737
- Gilbert GS, Gorospe J, Ryvardeen L (2007) Host and habitat preference of polypore fungi in Micronesian tropical flooded forest. *Mycol Res* 112:674–680
- Gilbertson RL, Ryvardeen L (1987) *North American Polypores (Vols. 1 y 2)*. Fungiflora, Noruega
- González-Varo J (2010) Fragmentation, habitat composition and dispersal/predation balance in interactions between the Mediterranean myrtle and avian frugivores. *Ecography* 33:185–197
- Gómez-Hernández M, Williams-Linera G (2011) Diversity of macromycetes determined by tree species, vegetation structure, and microenvironment in tropical cloud forests in Veracruz, Mexico. *Botany* 89:203–216
- Gómez-Hernández M, Williams-Linera G, Guevara R, Lodge JD (2012) Patterns of macromycete community assemblage along an elevation gradient: options for fungal gradient and metacommunity analyses. *Biodivers Conserv* 21:2247–2268
- Goram HS (1899). *Erotylidae, Endomychidae, and Coccinellidae*. *Biologia Centrali-Americana*. Londres.
- Guevara R, Rayner A, Reynolds S (2000) Effects of fungivory by two specialist ciid beetles (*Octotemnus glabriculus* and *Cis boleti*) on the reproductive fitness of their host fungus, *Coriolus versicolor*. *New Phytologist* 145:137–144
- Guzmán G (2003) *Los Hongos de “El Edén” Quintana Roo*. Introducción a la micobiota tropical de México. INECOL y CONABIO, México.
- Gutiérrez J, Riss W, Ospina R (2006) Bioindicación de la calidad del agua en la sabana de Bogota-Colombia, mediante la utilización de la Lógica difusa neuro-adaptativa como herramienta. *Caldasia* 28:45–56
- Hailey A, Coulson I, Chidavaenzi R (1997) Fungus-eating by the African tortoise *Kinixys spekii*. *J Trop Ecol* 13:469–474
- Halling R (1996) Recommendations for collecting mushrooms. En: Alexiades M (Ed) *Selected Guidelines for Ethnobotanical Research: A field manual*, The New York Botanical Garden, EUA, pp 135–141

- Hammond P, Lawrence J (1989) Mycophagy in insects: A summary. En: Wilding N, Colliris N, Hammond P, Weber J (eds) *Insect-Fungus Interactions*, Academic Press, Londres, pp 275–324
- Hansen MC, Potapov PV, Moore R, Hancher M, Turubanova SA, Tyukavina A et al. (2013) High-Resolution Global Maps of 21st-Century Forest Cover Change. *Science* 342: 850–853
- Hanson A, Hodge K, Porter L (2003). Mycophagy among Primates. *Mycologist* 18:6–10
- Harley JL (1971) Fungi in ecosystems. *J App Ecol* 8:627–642
- Hattori, T, Yamashita S, Lee SS (2012) Diversity and conservation of wood-inhabiting polypores and other aphylophoraceous fungi in Malaysia. *Biodivers Conserv* 21:2375–2396
- Hawksworth DL (1991) The fungal dimension of biodiversity: magnitude, significance, and conservation. *Mycol Res* 6: 641–55.
- Hawksworth DL, Colwell RR (1992) Microbial Diversity: biodiversity amongst micro-organisms and its relevance. *Biodivers Conserv* 1:221–226
- Hawksworth DL (2001) The magnitude of fungal diversity: the 1.5 million species estimate revisited. *Mycol Res* 105:1422–1432
- Hawksworth DL (2012) Global species numbers of fungi: are tropical studies and molecular approaches contributing to a more robust estimate? *Biodivers Conserv* 21:2425–2433
- Hayes DJ, Sader SA, Schwartz NB (2002) Analyzing a forest conversion history database to explore the spatial and temporal characteristics of land cover change in Guatemala's Maya Biosphere Reserve. *Landscape Ecol* 17:299–314
- Heilmann-Clausen J, Boddy L (2008) Distribution Patterns of Wood-Decay Basidiomycetes at the Landscape to Global Scale. En Boddy L, Frankland J, van West P (eds) *Ecology of Saprotrophic Basidiomycetes*. Elsevier, Londres, pp 261–299
- Heilmann-Clausen J, Vesterholt J (2008) Conservation: Selection Criteria and Approaches. En Boddy L, Frankland J, van West P (eds) *Ecology of Saprotrophic Basidiomycetes*. Elsevier, Londres, pp 325–343
- Heink U, Kowarik I (2010) What criteria should be used to select biodiversity indicators? *Biodivers Conserv* 19:3769–3797
- Herrera T, Ulloa M (1990) *El reino de los hongos, Micología básica y aplicada*. Fondo de Cultura Económica, SA de C, México
- Herrera JM, García D, Morales JM (2011) Matrix on plant-frugivore and plant-depredator interactions in forest fragments. *Landscape Ecol* 26:125–135
- Holzschuh A, Steffan-Dewenter I, Tscharnke T (2010) How do landscape composition and configuration, organic farming and fallow strips affect the diversity of bees, wasps and their parasitoids? *J Anim Ecol* 79:491–500
- Huhndorf S, Lodge J, Wang C, Stokland J (2004) Macrofungi on woody substrata. En: Muller GM, Bills GF, Foster MS (eds) *Biodiversity of fungi: inventory and monitoring methods*, Elsevier Academic Press, San Diego, pp 159–172

- Jakovlev J (2012) Fungal hosts of mycetophilids (Diptera: Sciarioidea excluding Sciaridae): a review. *Mycology* 3:11–23.
- Jost L (2006) Entropy and diversity. *Oikos: Opinion* 113(2):363–375
- Jost L (2007) Partitioning diversity into independent alpha and beta components. *Ecology* 88(10):2427–2439
- Jost L (2010) Independent of alpha and beta diversities. *Ecology* 91(7):1969–1974
- Kendrick B (2001) *The Fifth Kingdom* (3rd ed) Mycologue Publications, EUA
- Kirk P, Cannon P, Minter D, Stalpers J (2008) *Dictionary of the Fungi* (tenth ed) CAB International, Londres
- Komonen A, Penttilä R, Lindgren M, Hansky I (2001) Forest fragmentation truncates a food chain based on an old-growth forest bracket fungus. *Oikos* 90:119–126
- Komonen A, Ikävalko J, Weiyang W (2003) Diversity patterns of fungivorous insects: comparison between glaciated vs. refugial boreal forests. *J Biogeogr* 30:1873–1881
- Kremen C, Colwell R, Erwin T, Murhpy D, Noss R, Sanjayan M (1993) Terrestrial arthropod assemblages: Their use in conservation planning. *Conserv Biol* 4:796–808
- Kutner M, Nachtsheim C, Neter J, Li W (2005) *Applied Linear Statistical Models*, 5th ed, McGraw-Hill, New York
- Lacy R (1992) Predictability, toxicity and trophic niche breadth in fungus feeding Drosophilidae (Diptera). *Ecol Entomol* 9:43–54
- Lang S, Tiede D (2003) vLATE Extension für ArcGIS – vektorbasiertes Tool zur quantitativen Landschaftsstrukturanalyse, ESRI Anwenderkonferenz 2003 Innsbruck
- Largent D, Baroni T (1977) *How to Identify Mushrooms to Genus IV: Microscopic Features*. Eureka: Mad River Press, Inc. EUA
- Largent D, Baroni T (1988) *How identify mushrooms to genus I: modern genera*. Eureka: Mad River Press, Inc. EUA
- Laurance WF, Useche DC, Rendeiro J, Kalka M, Bradshaw CJA, Sloan SP, et al. (2012) Averting biodiversity collapse in tropical forest protected areas. *Nature* 489:490–494
- Laurance WF, Sayer J, Cassman KG (2014) Agricultural expansion and its impacts on tropical nature. *Trends Ecol Evol* 29: 108–116
- Lawrence JF (1989) Mycophagy in the Coleoptera: Feeding Strategies and Morphological Adaptations. En: Wilding NM, Collins PM, Hammond JF, Webber (eds). *Insect-Fungus Interactions*. Academic Press, New York, pp 1–23
- Lindblad I (2001) Diversity of poroid and some corticoid wood-inhabiting fungi along the rainfall gradient in tropical forest, Costa Rica. *J Trop Ecol* 17:353–369
- Lodge J, Chapela I, Samuels G, Uecker F, Desjardin D, Horak E, et al. (1995) A Survey of Patterns of Diversity in Non-Lichenized Fungi. *Eidgenössische Forschungsanstalt für Wald, Schnee und Landschaft* 70:157–173

- Lodge J (1996) Microorganisms. En: Regan DP and Waide RB (eds) *The Food Web of a Tropical Forest*. University of Chicago Press, Chicago, USA, pp 53–108
- Lodge J, Ammirati JF, O'Dell TE, Mueller GM, Huhndorf SM, Chun-Juan W, et al. (2004) Terrestrial and Lignicolous Macrofungi. En: Muller GM, Bills GF, Foster MS (eds) *Biodiversity of fungi: inventory and monitoring methods*, Elsevier Academic Press, San Diego, pp 127–172
- Lodge J, McDowell W, Macy J, Ward SK, Leisso R, Claudio-Campos K, et al. (2008) Distribution and Role of Mat-Forming Saprobiic Basidiomycetes in a Tropical Forest. En: Boddy L, Frankland J, van West P (eds) *Ecology of Saprotrrophic Basidiomycetes*. Elsevier, Londres, pp 197–209
- López RF (2009) Distribución de macrohongos (Agaricomycetes) en remanentes de bosque de la zona de influencia del Parque Nacional Laguna de Lachuá, Cobán Alta Verapaz. Tesis Licenciatura. USAC
- López-Quintero CA, Straatsma G, Franco-Molano A, Boekhout T (2012) Macrofungal diversity in Colombian Amazon forests varies with regions and regimes of disturbance. *Biodivers Conserv* 21:2221–2243
- Mata M (1999) *Hongos de Costa Rica Vol. 1* INBIO, Costa Rica
- McCune B, Grace J (2002) *Analysis of Ecological Communities*. MjM Software Design. Oregon
- Mayaux P, Holmgren P, Achard F, Eva H, Stibig HJ, Branthomme A (2005) Tropical forest cover change in the 1990s and options for future monitoring. *Phil Trans R Soc B* 360:373–384
- MacRaid LM, Radford JQ, Bennett A. (2010) Non-linear effects of landscape properties on mistletoe parasitism in fragmented agricultural landscapes. *Landscape Ecol* 25:395–406
- Mendoza E, Dirzo R (1999) Deforestation in Lacandonia (southeast Mexico): evidence for the declaration of the northernmost tropical hot-spot. *Biodiv Conserv* 8:1661–1641
- Mora C, Tittensor D, Adl S, Simpson A, Worm B (2011) How Many Species Are There on Earth and in the Ocean? *Plos Biol* 9:1–8
- Moore D, Gange A, Gange E, Boddy L (2008) Fruit bodies, their production and development in relation to environment. In: Boddy L, Frankland J, van West P (eds) *Ecology of Saprotrrophic Basidiomycetes*, Elsevier, Londres, pp 79–103
- Moore D, Robson GD, Trinci APJ (2011) *21st century guidebook to fungi*. Cambridge University Press, EUA
- Morales O, Cáceres R, Gurriarán N, Flores R, Bran M (2012) Especies de macrohongos reportadas para Guatemala. En: Cano E, Schuster J (eds) *Biodiversidad de Guatemala Volumen 2* Universidad del Valle Guatemala, Guatemala, pp 45–61
- Morris SJ, Robertson GP (2005) Linking function between scales of resolution. In Dighton J, Oudemans PV, White JF (eds) *The fungal community*, 3rd edn. Marcel Dekker, Nueva York, pp 13–26

- Mueller GM, Bills GF (2004) Introduction. In Muller GM, Bills GF, Foster MS (eds) Biodiversity of fungi: inventory and monitoring methods. Elsevier Academic Press, San Diego, pp 1–4
- Mueller GM, Schmit JP, Leacock BB, Cifuentes J, Desjardin DE, Buyck B, et al. (2007) Global diversity and distribution of macrofungi. *Biodivers Conserv* 16:27–48
- Murcia C (1995) Edge effects in fragmented forest: implications for conservation. *Trends Ecol Evol* 10: 58–62
- Myers N (1991) Tropical Forest: present status and future outlook. *Climatic Change* 19:3–32
- Myers N (1996) Environmental services of biodiversity. *Proc Natl Acad Sci USA* 93:2664–2769
- Myers N, et al. (2000) Biodiversity hotspots for conservation priorities. *Nature* 403: 853–858
- Navarrete-Heredia J, Newton A, Thayer M, Ashe J, Chandler D (2002) Guía ilustrada para los géneros de Staphylinidae (Coleoptera) de México. Universidad de Guadalajara, México
- Noss R (1990) Indicators for monitoring biodiversity: a hierarchical approach. *Conserv Biol* 4:355–364
- Osono T (2011) Diversity and functioning of fungi associated with leaf litter decomposition in Asian forests of different climatic regions. *Fungal Ecol* 4:375–385
- Otte A, Simmering D, Wolters V (2007) Biodiversity at the landscape level: recent concepts and perspectives for multifunctional land use. *Landsc Ecol* 22:639–642
- Pegler D (1983) Agaric Flora of the Lesser Antilles. Kew Bulletin Additional Series IX. Londres
- Pearson D (1995) Selecting indicator taxa for the quantitative assessment of biodiversity. *Biodiversity measurement and estimation* 345(1311):75–79
- Pearson D, Cassola F (1992) World-wide species richness patterns of Tiger Beetles (Coleoptera: Cicindelidae): Indicator taxon for biodiversity and conservation studies. *Conserv Biol* 6:376–391
- Pérez-Moreno J, Read D (2004) Los Hongos Ectomicorrízicos, lazos vivientes que conectan y nutren a los árboles en la naturaleza. *Interciencia* 29:239–245
- Pedrini N, Juárez P (2008) Entomopathogenic Fungi and their Host Cuticle. In: Capinera J, (Ed) *Encyclopedia of Entomology*, Springer Science, United States, pp 1333
- Piepenbring M (2007) Inventoring the fungi of Panama. *Biodivers Conserv* 16:73–84
- Puccinelli C (2007) *Marasmius* (Basidiomycota - Marasmiaceae) do Parque Estadual das Fontes do Ipiranga (PEFI), São Paulo, SP, Brasil (Tesis de Maestría). Instituto de Botânica da Secretaria do Meio Ambiente. Brasil.
- Quezada ML (2005) Análisis de la diversidad y distribución de Macrohongos (Ordenes Agaricales y Aphylloporales) en relación con los paisajes antropogénicos en la zona de influencia del Parque Nacional Laguna de Lachua, Cobán Alta Verapaz. USAC, Guatemala.
- Quezada ML, Pérez-Silva E, Sunum R (2013a) Macromicetos marasmiáceos como indicadores de calidad de hábitat en selvas tropicales. Capítulo de libro en *Memorias en*

- Extenso. X encuentro "Participación Mujer en la Ciencia". Centro de Investigaciones en Óptica (CIO) ISBN: 978-607-95228-4-1 México
- Quezada ML, Pérez-Silva E, Sunum R (2013b) Nuevos registros de Agaricales para la ecorregión Lachuá, Alta Verapaz, Guatemala. *Bol. Soc. Micol. Madrid* 37:49–57
- Quezada ML, Arroyo-Rodríguez V, Pérez-Silva E, Aide TM (2014) Land cover changes in the Lachuá region, Guatemala: patterns, proximate causes, and underlying driving forces over the last 50 years. *Reg Environ Change*, 14:1139–1149 DOI 10.1007/s10113-0548-x
- R Development Core Team (2011) R: A language and environment for statistical computing. Vienna, Austria: R Foundation for Statistical Computing. Recuperado de <http://www.R-project.org>
- Rawlins J (1984) Mycophagy in Lepidoptera. In: Wheeler Q, Blackwell M (eds) *Fungus-Insect Relationships: Perspectives in Ecology and Evolution*. Columbia University Press, EUA, pp 382
- Redo D, Grau HG, Aide TM, Clark ML (2012) Asymmetric forest transition driving by the interaction of socioeconomics development and environmental heterogeneity in Central America. *Proc Natl Acad Sci EUA* 109:8839–8844
- Reserartis WJ, Bincley CA, Chalcraft DR (2005) Habitat selection, species interactions, and processes of community assembly in complex landscapes: A metacommunity perspective. In: Holyoak M, Leibold MA, Holt RD (eds) *Metacommunities: Spatial Dynamics and Ecological communities*, The University of Chicago Press, EUA, pp 374–398
- Rosa LH, Capelari M (2009) Agaricales fungi from Atlantic rain forest fragments in Minas Gerais, Brasil. *Braz J Microbiol* 40:846–851
- Ryvarden L (1991) Genera of Polypores: Nomenclature and Taxonomy (*Synopsis Fungorum* 5). Noruega: Fungiflora.
- Ryvarden L (2004) Neotropical Polypores Part 1 (*Synopsis Fungorum* 19) Noruega: Fungiflora
- Ryvarden L (2007) *Synopsis Fungorum* 22, Noruega: Fungiflora
- Ryvarden L (Sin publicar) Preliminary Checklist of Neotropical Polypores
- Santana M, Lodge DJ, Lebow P (2005). Relationship of host recurrence in fungi to rates of tropical leaf decomposition. *Pedobiologia*, 49:549–564
- Santos T, Telleria J (2006) Pérdida y fragmentación del hábitat: efecto sobre la conservación de las especies. *Ecosistemas* 15:3–12
- Saunders D, Hobbs D, Margules R (1991) Biological consequences of ecosystem fragmentation: A review. *Conserv Biol* 5:18–32
- Sánchez-Peña S (2005) New View on Origin of Attine Ant-Fungus Mutualism: Exploitation of a Preexisting Insect-Fungus Symbiosis (Hymenoptera: Formicidae). *Ann Soc Entomol Am* 98:151–164
- Schigel D (2009) Polypore assemblages in boreal old-growth forests, and associated Coleoptera. Academic Dissertation. University of Helsinki. Finlandia

- Schigel D (2011) Polypore-beetle associations in Finland. *Ann Zool Fennici* 48(6):319–348
- Schigel D (2012) Fungivory and host associations of Coleoptera: a bibliography and review of research approaches. *Mycology* 3:258–272
- Schmidt BC, Roland J (2006) Moth Diversity in a Fragmented Habitat: Importance of Functional Groups and Landscape Scale in the Boreal Forest. *Ann Entomol Soc Am* 99:1110–1120
- Schüepf C, Herrmann JD, Herzog F, Schmidt-Entling MH (2011) Differential effects of habitat isolation and landscape composition on wasps, bees, and their enemies. *Oecologia* 165:713–721
- Shapiro S, Wilk M (1965) An analysis of variance test for normality. *Biométrica* 52:591–599
- Singer R (1958) Studies toward a monograph of the South American species of *Marasmius*. *Sydowia* 12:54–145
- Singer R (1976) *Marasmiaceae (Basidiomycetes–Tricholomataceae)*. Flora Neotropica. The New York Botanical Garden, Nueva York, EUA.
- Singer R, Araujo IJS (1979). A comparison of litter decomposing and ectomycorrhizal Basidiomycetes in latosol-terra-firme rain forest and white podzol campinarana. *Acta Amazonica* 9:25–41
- Singer R (1986) *The Agaricales in modern taxonomy*. 4th ed, Koeltz Scientific Books, Alemania
- Slagle MW, Hendrix SD (2009) Reproduction of *Amorpha canescens* (Fabaceae) and diversity of its bee community in a fragmented landscape. *Oecologia* 161:813–823
- Slipinski S, Leschen R, Lawrence J (2011) Order Coleoptera Linnaeus, 1758. In: Zhang Z (Ed) *Animal biodiversity: An outline of higher-level classification and survey of taxonomic richness*, Magnolia Press, Nueva Zelanda, pp 203
- Susilo F, Indriyati, Hardiwinoto S (2009) Diversity and Abundance of Beetle (Coleoptera) Functional Groups in a Range of Land Use System in Jambi, Sumatra. *Biodiversitas* 10: 195–200
- Steffan-Dewenter I, Kessler M, Barkmann J, Bos MM, Buchori M, Erasmi S, et al. (2007) Tradeoffs between income, biodiversity, and ecosystem functioning during tropical rainforest conversion and agroforestry intensification. *PNAS* 104:4973–4978, doi:10.1073/pnas.0608409104
- Suh S, Blackwell M (2005) The Beetle Gut as a Habitat for New Species of Yeasts. En: Vega F, Blackwell M (eds) *Insect-Fungal Associations*, Oxford University Press, EUA pp 246
- Sverdrup-Thygeson A, Lindenmayer DB (2003) Ecological continuity and assumed indicator fungi in boreal forest: the importance of the landscape matrix. *Forest Ecol Manag* 174:353–363
- Swift MJ (1982) Basidiomycetes as components of forest ecosystems. En: Frankland JC, Hedger J, Swift MJ (eds) *Decomposer basidiomycetes: their biology and ecology*. Cambridge University Press, Londres, pp 308–337
- Tan Y, Desjardin D, Perry B, Vikineswary S, Noorlidah A (2009) *Marasmius sensu stricto* in Peninsular Malaysia. *Fungal Diversity* 37: 9–100

- Takahashi K, Tuno N, Kagaya T (2005) Abundance of mycophagous arthropods present on different species of fungi in relation to resource abundance at different spatial scales. *Eur J Entomol* 102:39–46
- Tlalka M, Bebber D, Darrah P, Watkinson S (2008) Mycelial Networks: Nutrient uptake, translocation and role in Ecosystems. En: Boddy L, Frankland J, van West P (eds) *Ecology of saprotrophic Basidiomycetes*. Elsevier, Londres, pp 43–62
- Thomas M (2008) Beetles. En: Capinera J (Ed) *Encyclopedia of Entomology*, Springer Science, EUA, pp 437
- Toledo L, Peralta C, Vieira D (2004) *Tupinambis merianae* (Tegu Lizard). *Fungivory*. *Herpetol Rev* 35:173–174
- Toljander YK, Lindahl D, Holmer L, Hogberg NOS (2006) Environmental fluctuations facilitate species co-existence and increase decomposition in communities of wood decay fungi *Oecologia* 148:625–631
- Tomaszewska, KW (2000) Morphology, phylogeny and classification of adult Endomychidae (Coleoptera: Cucujoidea). *Ann Zool Warszawa* 50:449–558
- Trierveiler-Pereira L, Santos PJP, Baseia IG (2013) Ecological aspects of epigeous gasteromycetes (Agaricomycetes, Basidiomycota) in four remnants of the Brazilian Atlantic Forest. *Fungal Ecol* 6:471–478
- Triplehorn C, Johnson N (2005) *Borror and DeLong's Introduction to the Study of Insects*. Thomson-Brooks/Cole, EUA
- Tsaliki M, Diekmann M (2011) Population size, pollination and reproductive success in two endangered *Genista* species. *Flora* 206:246–250
- Tscharntke T, Brandl R (2004) Plant-Insect Interactions in fragmented landscape. *Annu Rev Entomol* 49:405–430
- Turner, IM (1996) Species loss in fragments of tropical rain forest: a review of the evidence. *J Appl Ecol* 33(2):200–209
- Vega FE, Blackwell M (eds) (2005) *Insect-fungal associations: ecology and evolution*. Oxford University Press, Oxford
- Van Nouhuys S (2005) Effects of habitat fragmentation at different trophic levels in insect communities. *Ann Zool Fennici* 42:433–447
- Vetter D, Hansbauer MM, Végvári Z, Storch I (2011) Predictors of forest fragmentation sensitivity in Neotropical vertebrates: a quantitative review. *Ecography* 34:1–8
- Wassenaar T, Gerber P, Verburg PH, Rosales M, Ibrahim M, Steinfeld H (2007) Projecting land use change in the Neotropics: The geography of pasture expansion into forest. *Global Environ Change* 17:86–104
- Di
- Webster J, RWS Weber (2007) *Introduction to Fungi*, 3rd edn. Cambridge University Press, EUA
- Wegrzynowicz P (2002) Morphology, phylogeny and classification of the family Erotylidae based on adult characters (Coleoptera: Cucujoidea). *Genus* 13:435–504

- Woodward S, Boddy L (2008) Interactions between Saprotrophic Fungi. En: Boddy L, Frankland J, van West P (eds) *Ecology of saprotrophic Basidiomycetes*. Elsevier, Londres, pp 125–153
- Wu J, Hobbs R (2002) Key issues and research priorities in landscape ecology: an idiosyncratic synthesis. *Landscape Ecol* 17:355–365
- Yamashita S, Hiji N (2007) The role of fungal taxa and developmental stage of mushrooms in determining the composition of the mycophagous insect community in a Japanese forest. *Eur J Entomol* 104:225–233
- Yamashita S, Hattori T, Mormose K, Nakagawa M, Aiba M, Nakashizuka T (2008) Effects of forest use on Aphylloporaceus fungal community structure in Sarawak, Malaysia. *Biotropica* 40:354–362
- Zak JC, Willig MR (2004) Fungal biodiversity patterns. En: Muller GM, Bills GF, Foster MS (eds) *Biodiversity of fungi: inventory and monitoring methods*, Elsevier Academic Press, San Diego, pp 59–75
- Zeran R, Anderson R, Wheeler T (2007) Effect of small-scale forest management on fungivorous Coleoptera in old growth forest fragments in southeastern Ontario, Canada. *Can Entomol* 139:118–130
- Zhao R, Desjardin D, Soytong K, Hyde D (2008) Advances in the phylogenesis of Agaricales and its higher ranks and strategies for establishing phylogenetic hypotheses. *J Zhejiang Univ Sci B* 9:779–786

9. ANEXOS

9.1 *Land cover changes in the Lachuá region, Guatemala: patterns, proximate causes, and underlying driving forces over the last 50 years.*

Regional Environmental Change
ISSN 1436-3798
Volume 14
Number 3

Reg Environ Change (2014)
14:1139-1149
DOI 10.1007/s10113-0548-x

Maura L. Quezada^{1,2*}, Víctor Arroyo-Rodríguez³, Evangelina Pérez-Silva¹ and T. Mitchell Aide⁴

¹Laboratorio de Macromicetos. Instituto de Biología. Universidad Nacional Autónoma de México (UNAM), Av. Ciudad Universitaria 3000, 04360 Mexico City, Mexico

² Herbario USCG. Centro de Estudios Conservacionistas, Universidad de San Carlos de Guatemala (USAC), Ave. Reforma 0-63 Zona 10, 10010 Guatemala City, Guatemala

³Laboratorio de Ecología de Paisajes Fragmentados. Centro de Investigaciones en Ecosistemas, Universidad Nacional Autónoma de México (UNAM). Antigua Carretera a Pátzcuaro, No. 8701, Ex Hacienda de San José de la Huerta, 58190 Morelia, Michoacán, Mexico.

⁴Department of Biology, University of Puerto Rico, PO Box 23360, San Juan, PR, 00931-3360, U.S.A.

Land cover changes in the Lachuá region, Guatemala: patterns, proximate causes, and underlying driving forces over the last 50 years

Maura L. Quezada · Víctor Arroyo-Rodríguez ·
Evangelina Pérez-Silva · T. Mitchell Aide

Received: 20 June 2013 / Accepted: 26 October 2013 / Published online: 17 November 2013
© Springer-Verlag Berlin Heidelberg 2013

Abstract Identifying the patterns of land cover change (LCC) and their main proximate causes and underlying driving forces in tropical rainforests is an urgent task for designing adequate management and conservation policies. The Lachuá region maintains the largest lowland rainforest remnant in Guatemala, but it has been highly deforested and fragmented during the last decades. This is the first paper to describe the patterns of LCC and the associated political and socioeconomic factors in the region over the last 50 years. We estimated spatial and temporal variations in LCC from a random sample of 24 1-km² landscape plots during three time periods (1962–1987, 1987–2006, and 2006–2011) and evaluated how they were related to some important proximate causes and underlying driving forces. During the study period, 55 % of forest cover disappeared, at an annual rate of 1.6 %. The deforestation rate increased

from 0.6 % (during the first study period) to 2.8 % (last period), but there was very high spatial variation. Landscape plots located outside conservation areas and close to roads lost between 80 and 100 % of forest cover, whereas the forest cover in landscapes located within protected areas remained intact during the study period. The establishment of new human settlements, roads, and annual crops was the main proximate cause during the first period, but during the second and third periods, open areas were mainly created to establish cattle pastures. Because ~75 % of forest cover has disappeared outside the protected areas, the conservation of this biodiversity hot spot will depend on the expansion of protected areas, and the promotion of forest regrowth and alternative biodiversity-friendly land uses in the landscape matrix.

Keywords Forest loss · Mesoamerica · Land use policy · Lowland forest

M. L. Quezada (✉)
Laboratorio de Macromicetos, Instituto de Biología, Universidad Nacional Autónoma de México (UNAM), Av. Ciudad Universitaria 3000, 04360 Mexico City, Mexico
e-mail: mlquezadaa@gmail.com

M. L. Quezada · E. Pérez-Silva
Herbario USCG, Centro de Estudios Conservacionistas, Universidad de San Carlos de Guatemala (USAC), Ave. Reforma 0-63 Zona 10, 10010 Guatemala City, Guatemala

V. Arroyo-Rodríguez
Laboratorio de Ecología de Paisajes Fragmentados, Centro de Investigaciones en Ecosistemas, Universidad Nacional Autónoma de México (UNAM), Antigua Carretera a Pátzcuaro, No. 8701, Ex Hacienda de San José de la Huerta, 58190 Morelia, Michoacán, Mexico

T. M. Aide
Department of Biology, University of Puerto Rico, PO Box 23360, San Juan, PR 00931-3360, USA

Introduction

Tropical rainforests maintain the highest number of species in terrestrial ecosystems and play a key role in climate regulation through their interaction with carbon and water cycles (Myers 1996; FAO 2011; Shi et al. 2011), but in recent decades they have been the primary sources of new agricultural lands (Meyer and Turner 1992; Turner and Meyer 1994; Gibbs et al. 2010; FAO 2011). This transformation threatens the biodiversity in this ecosystem, and the environmental services they provide (e.g., Hersperger and Bürgi 2009; Sala et al. 2000). To counteract these threats, it is urgent to identify the patterns of land cover change and the main driving forces that are leading to the degradation of these forests (Dale et al. 2000; Bürgi and

Turner 2002; Wu and Hobbs 2002; Bürgi et al. 2004; Alig et al. 2005; Bürgi et al. 2010), because this information is essential for developing effective management and conservation policies. Although this topic has received much attention during the last decades, and some important global patterns have emerged (e.g., Reid et al. 2000; Achard et al. 2002; Mayaux et al. 2005; Wassenaar et al. 2007; Gibbs et al. 2010; Wulf et al. 2010; Nelson and Chomitz 2011; Zhou et al. 2011; Wang et al. 2008; Aide et al. 2013), additional studies at regional and local scales are needed because land cover changes (LCCs) can vary widely among regions and localities (e.g., FAO 2011; Aide et al. 2013; Redo et al. 2012), and most management and conservation policies are usually carried out at the local or regional scales.

Globally, deforestation has been concentrated in hot spots of Latin America, Africa, and Southeast Asia (Mayaux et al. 2005; FAO 2010; Aide et al. 2013). An important deforestation hot spot in Latin America is located in Mesoamerica, where several Mexican and Guatemalan tropical forests have been heavily deforested during the last decades (Mayaux et al. 2005; Díaz-Gallegos et al. 2008; Aide et al. 2013), particularly in southeastern Mexico and northeastern Guatemala (Mendoza and Dirzo 1999; Carr 2005; Wassenaar et al. 2007; Díaz-Gallegos et al. 2010; Aide et al. 2013). Although several protected areas have been established in this region, in practice, all reserves are highly threatened by LCC, especially along the boundaries of the reserves (Mendoza and Dirzo 1999; Schmitt et al. 2009; Díaz-Gallegos et al. 2010; Laurance et al. 2012). Most studies of LCC and the associate driving forces in Mesoamerica have focused on Mexican forests (Mendoza and Dirzo 1999; Roy Chowdhury 2006; Mora 2008; Velázquez et al. 2010; Díaz-Gallegos et al. 2010; but see Redo et al. 2012). It is therefore urgent to identify both the patterns of LCC and the main proximate causes and underlying driving forces that are leading to the degradation of Guatemalan rainforests, as this information is needed for management and conservation policies, particularly in the context of the 'Mesoamerican Biological Corridor'; a region-wide initiative (including the neighboring Montes Azules, Calakmul and Sian Ka'an Biosphere Reserves) intended to conserve biological and ecosystem diversity in a manner that promotes sustainable social and economic development in Mesoamerica (Miller et al. 2001; Mora 2008).

In Guatemala, the loss of tropical forests during the last decade (2000–2010) has been larger than in the 1990s (Rudel et al. 2009; FAO 2011; Redo et al. 2012). The Lachuá region of Guatemala is considered one of the last remaining rainforests of the country, but it is also one of the most threatened due to agricultural expansion. Here, we assessed temporal and spatial variations in LCC in this region over the last

50 years (1962–2011) and relate these changes with important political and socioeconomic factors. These factors included underlying driving forces related to demographic and economical factors, as well as proximate causes such as those associated with agricultural and infrastructure expansions (Mendoza and Dirzo 1999; Hayes et al. 2002; Nagendra et al. 2003; Bray and Klepeis 2005; Carr 2005; Roy Chowdhury 2006; Díaz-Gallegos et al. 2008; Ellis and Porter-Bolland 2008; Bush and Geoghegan 2010; Bonilla-Moheno et al. 2012). To have a better understanding of the underlying driving forces of LCC, we also review and discuss the potential impacts of several political and institutional factors, such as the civil war and the most important national decrees during the study period. Although biophysical factors can be important drivers of LCC in other tropical regions (e.g., Roy Chowdhury 2006), we did not consider them because the biophysical conditions are highly homogeneous in the study region.

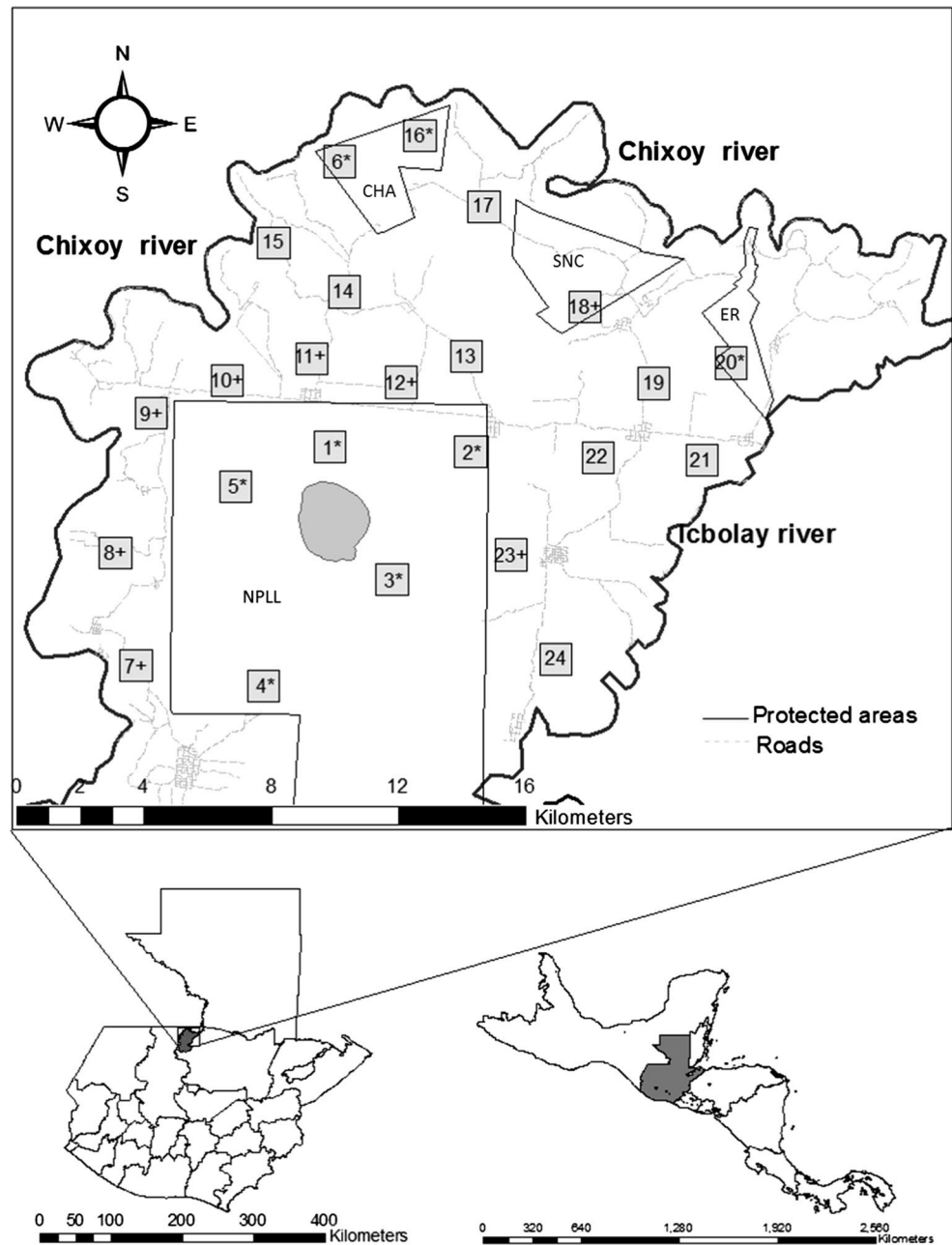
Methods and data

Study area

The Lachuá region of Alta Verapaz, Guatemala, is part of the Petén-Veracruz Moist Forest ecoregion, and this ecoregion is considered critically endangered due to rapid land use change (ecocode NT0154; http://wwf.panda.org/about_our_earth/ecoregions/ecoregion_list/). The region covers 535.2 km², and it is located next to a major road project (Franja Transversal del Norte, FTN), which will connect Belize to Mexico (Fig. 1). The region is limited to the north, west, and east by the Chixoy and Icbolay rivers and to the south by the Sultana mountains (15°58', 16°02'N; 90°42', 90°40'W). The climate is warm and humid, with a mean annual temperature of 25.3 °C and an annual rainfall >2,500 mm. The original vegetation is tropical rainforest, and it is considered one of the most important rainforests in Guatemala (CONAP 2003).

A total of 49 rural communities inhabit the region, with 12,500 persons. Most inhabitants belong to the Maya-Q'eqchi' ethnic group. Nineteen of these communities are located within the limits of the National Park Laguna Lachuá (NPLL), which was established in 1975 and covers 396.7 km² (including its surrounding buffer zone) (Fig. 1). Two additional private reserves were established in 2001: Chajumpec (9.8 km²) and Entre Rios (4.3 km²) (CONAP 2003; Fig. 1). The Salinas Nueve Cerros protected area is a municipal reserve that has not been included in the Guatemalan System of Protected Areas, but it covers 6.6 km² of old-growth forests (CONAP 2003). Approximately 75 % of forest cover has disappeared outside these protected areas, and the region is presently composed of a

Fig. 1 The study area with sampled landscapes (1–24) in the Lachuá region, northeastern Guatemala. Protected areas: *NPLL* National Park Laguna Lachuá, *SNC* Salinas Nueve Cerros, *CHA* Chajumpec and *ER* Entre Rios. The plots with (*) are located within reserves, and plots with (+) are located near the boundary of the reserves



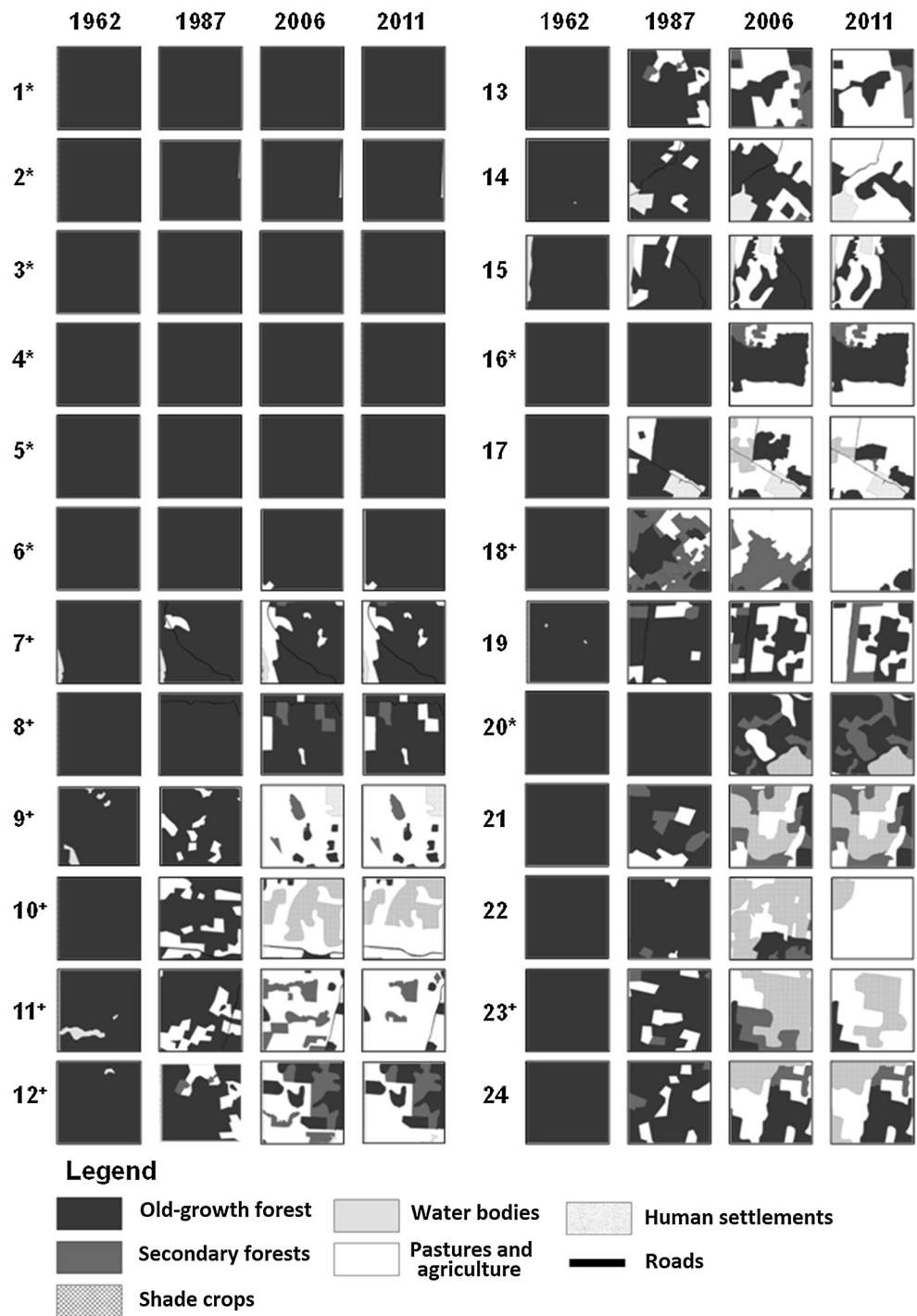
mosaic of rainforest patches, secondary forests, agricultural lands, human settlements, and roads.

Data processing

To create a spatiotemporal database of the region, spatial analysis of four time slices (1962, 1987, 2006, and 2011) was used in 24 randomly selected landscape plots of 1-km², with a minimum distance of 1 km between plots (Figs. 1, 2). This was done with the aim of obtaining representative samples of the region that could be verified in the field. Changes in land cover were analyzed by creating a superimposed image of aerial photographs (1962 and 1987,

1:60,000), high-resolution orthophotos (pixels of 0.5 × 0.5 m) from the National Institute of Geography (2006) and the Ministry of Agriculture (MAGA by its name in Spanish) using ArcGIS™ 9.3 software. The maps for 2011 were digitized through careful field verifications for all land use classes with GPS in July 2011. All black-and-white photographs from 1962 and 1987 were scanned at a resolution of 400 dpi and then were individually georectified using the 2006 orthophotos and image-to-image georeferencing techniques. A minimum of 4 points were used for georeferencing and superimposing; distinguishable features, such as rivers and the Lachuá Lake, were utilized for this purpose.

Fig. 2 The time course of the land cover in the sampled landscapes in the Lachuá region, northeastern Guatemala. The landscape numbers (1–24) are the same as in Fig. 1. The plots with (*) are located within reserves, and plots with (+) are located near the boundary of the reserves



In each landscape plot, we estimated LCC over time and across space by calculating the percentage of cover of each class with the V-late extension for ArcGIS (Lang and Tiede 2003). Seven land cover classes were distinguished (Table 1), but only four were considered in our analyses (i.e., old-growth forest, secondary forest, pastures and agriculture, and human settlements). These classes were the most representative land covers in the region, and they were easily recognized in the aerial photographs and high-

resolution orthophotos. Although shade crops were introduced in the region in 1985, we could not identify this land cover type in the 1987 aerial photographs. The area of shade crops in 2011 was estimated by field verification with GPS. At the same time, we interviewed at least seven people in each plot, to determine the size and spatial location of each patch of shade crops in 2006.

We quantified three underlying driving forces: population density, percentage of economically active population

Table 1 Land cover types assessed in this study

Land cover type	Description
Old-growth forest	Rainforest without distinguishable signals of disturbance, with a continuous canopy of up to 30–40 m tall and with some emergent trees reaching up to 45 m tall
Secondary forest	Forest that regrows after a major disturbance (e.g., fire, timber harvest, land cover change), dominated by smaller trees, most of them from light-demanding pioneer genera such as <i>Cecropia</i> , <i>Ochroma</i> , <i>Piper</i> , <i>Miconia</i> , and <i>Helioparpus</i> , which usually form a discontinuous canopy of less than 20 m tall
Shade crops	An agroforestry system dominated by thick and tall trees that in this region provides shade to the cultivation of cardamom (<i>Cardamomum elletari</i> Garsault) and rubber plantation
Pastures and agriculture	Cleared areas for cattle ranching and agricultural purposes, including shrub crops such as corn, beans, squash, rice, chili, watermelon, and pineapple
Human settlements	Small rural communities, mainly houses
Water bodies	Rivers, lakes, and naturally flooded sites
Roads	Nonpaved roads

(PEAP), and proportion of ethnic population; and three proximate causes: main economic activity, distance to the nearest road, and type of access to the plots. Population density, PEAP, and proportion of ethnic population were obtained from census data for each community (ejidos) of the National Institute of Statistics for the years 1981, 1994, and 2002. The absence of recent census data did not allow us to evaluate these driving forces during the last time period. The main economic activities were categorized as type I (annual crops, such as corn and beans), type II (shade crops, such as cocoa and cardamom), type III (cattle ranch), and no economic activity. The distance of each landscape plot to the nearest road was estimated with ArcGIS. Finally, to assess the effect of the type of access to

the plots on the deforestation rate, the landscape plots were classified as those without roads and those with roads (all roads in the region are nonpaved).

Data analyses

To calculate annual deforestation rates, we used the FAO formula [$q = ((A2/A1)^{1/(t2-t1)} - 1)$], where A is area and t is time (FAO 1996; Puyravaud 2003). We compared the total proportion of forest loss among landscape plots located within protected areas (NPLL, SNC, Chajumpec, and Entre Ríos, $n = 8$), plots located near the boundary of the reserves ($n = 6$), and those located outside of the reserves ($n = 10$) using a one-way ANOVA. Although plot 18 seems to be located within the SNC reserve (Fig. 1), we considered this plot in the boundary of this reserve because it was located in a buffer area where a variety of human activities are permitted (i.e., it was not located in the core area of the reserve).

To assess differences in land use through time, we used r -Pearson correlations. To avoid spatial autocorrelation's problems, we averaged the values from all plots within each year. We made a separate correlation analysis for each land cover category (i.e., old-growth forest, secondary forest, pastures and agriculture, and human settlements). In all analyses, proportion data were arcsine-square-root transformed.

To assess the effect of each proximate cause and underlying driving force on the annual rate of deforestation, we made two complementary nonparametric analyses because the annual rate of deforestation did not have a normal distribution (Shapiro–Wilk test, $p < 0.05$ in all cases). First, Mann–Whitney U and Kruskal–Wallis k tests were used to assess for differences in the annual rate of deforestation between 1962 and 1987 and the types of access to the plots and principal economic activity in 1981, respectively. Second, we used Spearman rank correlations to relate the population density, PEAP, and proportion of ethnic population within each plot in 1981 to the annual

Table 2 Land cover, annual change, and annual rate of change of five land cover classes over four time periods in 24 1-km² landscape plots located in the Lachuá region, Guatemala

Land cover type	Land cover (ha)				Annual change (ha year ⁻¹)				Annual rate of change (%)			
	1962	1987	2006	2011	62–87	87–06	06–11	Total (62–11)	62–87	87–06	06–11	Total (62–11)
Old-growth forest	2384.5	2074.5	1226.5	1066.8	-12.4	-44.6	-31.9	-26.35	-0.56	-2.73	-2.75	-1.60
Secondary forest	0.05	85.3	204.8	126.6	3.4	6.3	-15.6	2.53	34.71	4.71	-9.17	16.98
Shade crops	0	0	237.6	156.3	0	12.5	-16.3	3.13	0	33.37	-8.03	10.63
Pastures and agriculture	0	208.4	688.2	857.5	8.3	25.2	33.9	17.15	23.81	6.49	4.50	14.46
Human Settlements	0	18.1	30.7	31.4	0.7	0.7	0.1	0.63	12.28	2.81	0.47	7.14

rate of deforestation between 1962 and 1987. These same groups of nonparametric analyses were used to correlate the driving forces in 1994 to the annual rate of deforestation between 1987 and 2006.

Results

In the 24 plots (2,400 ha), rainforest cover decreased from 2,390 ha in 1962 to 1,070 ha in 2011. This represents a total loss of 55.3 % of forest cover in 50 years and an average annual rate of deforestation of 1.6 % (Table 2). Secondary forest was almost absent in 1962 (5 ha), but it covered approximately 130 ha in 2011, representing an annual rate of increase of 17 %. Shade crops, pastures and agriculture, and human settlements increased from zero in 1962 to 160, 860, and 30 ha in 2011, respectively, representing annual rates of increase of 11, 15, and 7 %, respectively. Although the overall trends are clear, LCC varied among landscape plots and time periods (Table 2; Fig. 2).

Temporal variations in LCC

The percentage cover of each land cover category was significantly correlated with time (Fig. 3). The rainforest cover was significantly lower in 2006 and 2011 than in previous time periods ($r = 0.99$, $p = 0.014$). In fact, the annual deforestation rate varied among periods, being five times higher between 1987 and 2006 (-2.73 %), than between 1962 and 1987 (-0.56 %; Table 2). In contrast, the percentage cover of secondary forest increased significantly from 1962 to 1987 and then increased again to a peak of 8 % in 2006 ($r = 0.93$, $p = 0.046$), with the highest annual rate of increase between 1962 and 1987 (34.7 %; Fig. 3). There was a significant positive correlation between pastures and agriculture cover and time ($r = 0.99$, $p < 0.001$), but the annual rate of increase was noticeably higher during the first period (23.8 % compared to the following periods (Table 2). Finally, the percentage cover of human settlements also increased significantly with time, particularly between 1962 and 1987, but the rate of change was lower after 2006 ($r = 0.97$, $p = 0.032$; Table 2; Fig. 3).

Spatial variations in land cover

While five landscapes remained unaltered over the last 50 years, one landscape was totally deforested; however, in most cases (16 landscapes, 54 %), the remaining forest cover in 2011 varied between 0.6 and 33 % (Fig. 2). This notable spatial heterogeneity in forest cover loss was highly related with the presence of protected areas, as

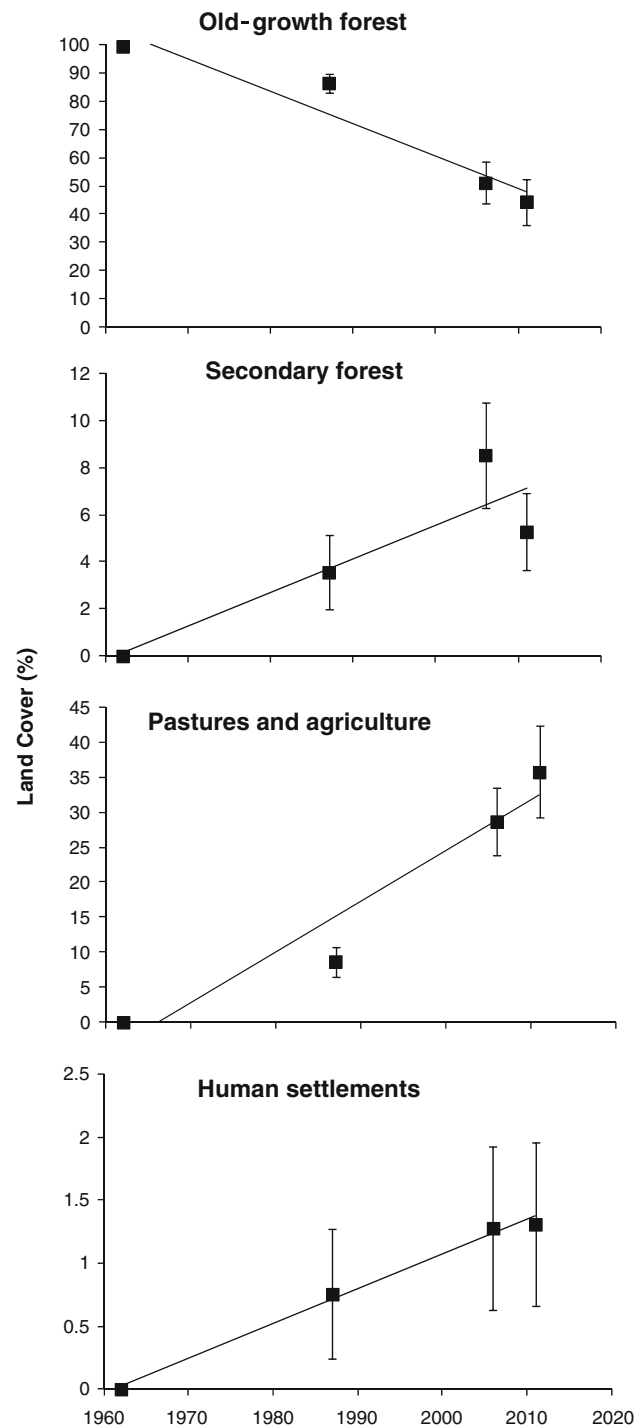


Fig. 3 Changes in land cover change (%) from 1962 to 2011 in the Lachuá region, northeastern Guatemala. In each year, means (\pm SE) are indicated. Lines indicate the general linear trend of change of mean values (points)

landscapes located within protected areas ($n = 8$) showed a significantly lower deforestation level (16.9 ± 11.9 % of forest cover loss, mean \pm SE) than the landscapes located on both the reserve's limits (80.0 ± 12.4 %, $n = 6$) and

outside the reserves ($71.3 \pm 8.4 \%$, $n = 10$) ($F_{2,21} = 13.1$, $p < 0.001$; Figs. 1, 2).

Proximate causes and underlying driving forces of land cover change

The annual rate of deforestation was significantly higher in landscapes with roads than in landscapes without roads in both time periods (1962–1987: $Z = 3.22$, $p < 0.001$; 1987–2006: $Z = 3.38$, $p < 0.001$; Fig. 4a, b). During the first time period, the landscapes dominated by the economic activity type I (annual crops) showed the highest annual rate of deforestation, compared with landscapes without economic activity and landscapes with the economic activity type III (cattle ranch) ($H = 6.30$, $p = 0.04$; Fig. 4c). During the second time period, some landscapes were dominated by cattle ranching (Fig. 2), and we found that these landscapes showed a higher deforestation rate than the landscapes without any economic activity ($H = 13.30$, $p = 0.004$; Fig. 4d).

The landscapes with higher population density showed higher deforestation rates in both time periods, but rates were substantially higher during the second time period (1962–1987: $r_s = -0.44$, $p < 0.05$; 1987–2006: $r_s = -0.70$, $p < 0.01$). The PEAP ($r_s = -0.49$, $p < 0.05$), and the proportion of indigenous people ($r_s = -0.46$, $p < 0.05$) were

good predictors of deforestation during the first time period evaluated, but not during the second period ($p > 0.05$).

Discussion

This study shows that the Lachuá region in Guatemala has lost 55.3 % of rainforest cover during the last 50 years, representing an annual deforestation rate of 1.6 %. This result concurs with previous studies that have documented extensive deforestation in the northeastern part of the country (Hayes et al. 2002; Carr 2005; Aide et al. 2013). In fact, the deforestation rate found in this region is similar to that reported for other neighboring regions in Mexico and Guatemala (0.4–2.1 %) (Myers 1991; Dirzo and García 1992; Mendoza and Dirzo 1999; De Jong et al. 2000; Hayes et al. 2002; Díaz-Gallegos et al. 2008, 2010). As reported for other Mesoamerican wet forests, deforestation was principally associated with subsistence agriculture (annual crops) and cattle pastures (De Jong et al. 2000; Geist and Lambin 2002; Wassenaar et al. 2007; Rudel et al. 2009; Díaz-Gallegos et al. 2010; Turner 2010; Velázquez et al. 2010; Armenteras et al. 2011; Bonilla-Moheno et al. 2012; Müller et al. 2012; Aide et al. 2013). However, the spatial and temporal patterns of LCC, and its main proximate causes and underlying driving forces,

Fig. 4 Annual rate of deforestation within each time period associated with the types of access to the plots (i.e., plots with and without roads) (a, b) and the main economic activity (c, d). Economic activities: type 0, no economic activity; type I, annual crops (e.g., corn and beans); type II, shade crops (e.g., cocoa and cardamom); and type III, cattle ranch

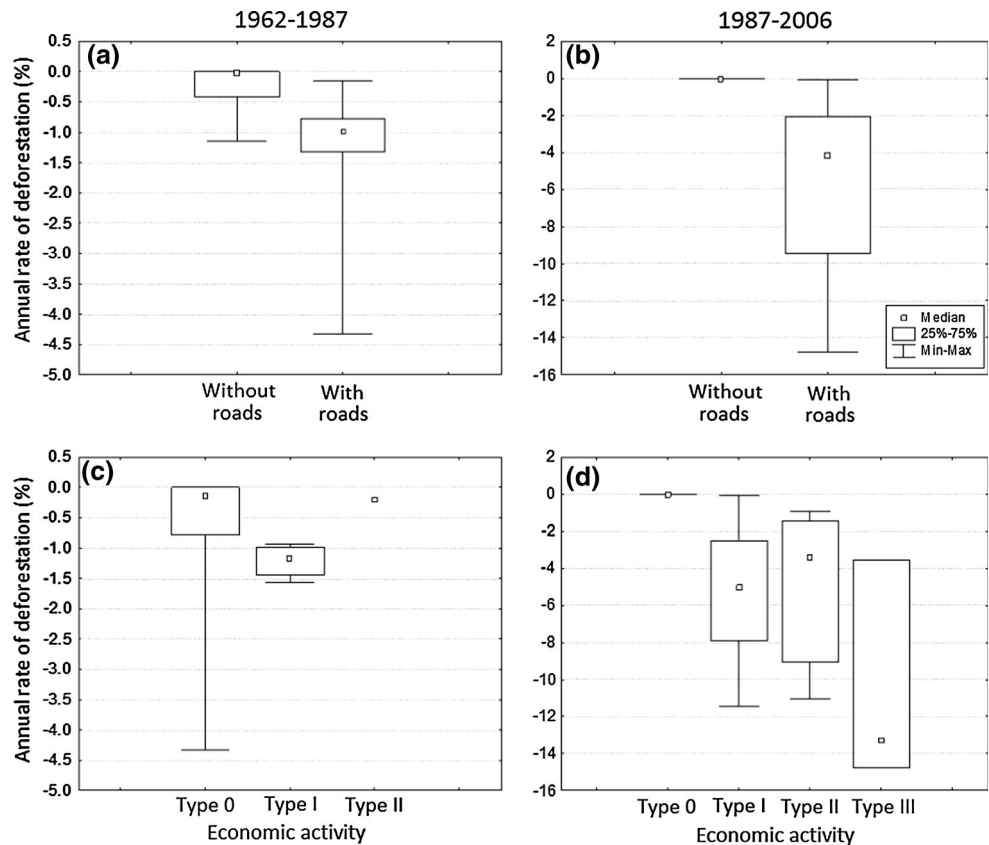
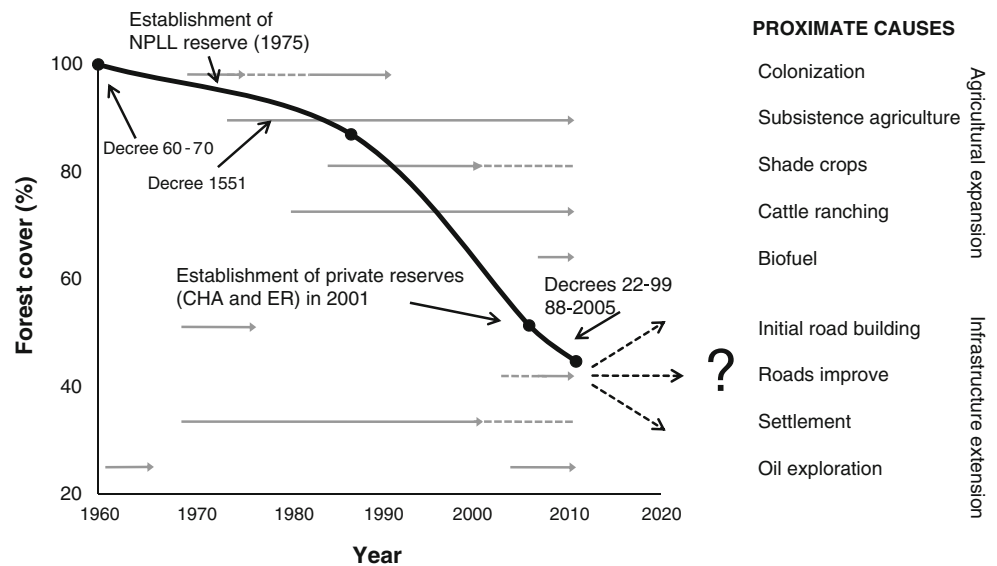


Fig. 5 Timeline of change in forest cover and the major changes in the proximate causes (gray arrows) and some important underlying driving forces (black arrows) in the Lachuá region, northeastern Guatemala. Dotted lines indicated proximate causes with a smaller influence on forest cover change



were not constant over time periods and across landscape plots.

The first time period (1962–1987) showed the lowest annual deforestation rate (0.56 %). During this period, deforestation was associated with the establishment of human settlements, road construction, and annual crops. The colonization of the Lachuá region began in the late 1960s to early 1970s (Fig. 5) promoted by the Decree 60–70 ‘*Ley de Establecimiento de Zonas de Desarrollo Agrario*’; a governmental program that promoted colonization and agricultural development in large unoccupied forests during the 1960s and 1970s. The first colonizers were from the ethnic group Maya-Q’eqchi’. To support this colonization movement and to expand oil and mineral exploration, the government began the construction of the road ‘*Franja Transversal del Norte*’ in early 1970s (Hurtado 2008; INTRAPAZ 2009; Fig. 5). During the first period, deforestation was associated with population density, and particularly with the proportion of ethnic population and economic activity type I (annual crops) because the household economies of the first colonists, ethnic Q’eqchi’, are characterized by subsistence crops such as corn, beans, and chili (Fig. 5). The second colonization event occurred between 1981 and 1988 (Fig. 5), promoted by a counterinsurgent policy during the Guatemalan civil war (1971–1996), and was dominated by nonindigenous people (Hurtado 2008; Rogers 2013). A similar situation has been observed in the El Petén (Hayes et al. 2002; Carr 2005; INTRAPAZ 2009) and other neighboring Latin American regions (Bray and Klepeis 2005; Redo et al. 2012), as several countries in Latin America were pushed by the ‘Alliance for Progress’ program, an agrarian reform and colonization program for reducing the attractiveness for revolutionary movements (Rudel et al. 2009). Fortunately, the largest protected area in the region (NPLL)

was established during this period (1975; Fig. 5), preventing the deforestation of a larger percentage of forest (CONAP 2003).

During the second time period (1987–2006), the Lachuá region suffered a deforestation rate (2.73 %) five times higher than during the first period. The area covered by human settlements increased, as did the population density, and both factors were also associated with increasing deforestation during this period. Additionally, this high rate of deforestation was stimulated by the application of Article 12 from Decree 1551, by which the lands that were not being used for agriculture or livestock were considered ‘leisure’ or abandoned lands, and the penalty for this was the payment of high taxes or the loss of the property (Hurtado 2008). Although some secondary forests emerged as a consequence of the abandonment of some annual crops, this situation stimulated the expansion of agriculture and pastures in the region (Fig. 5). Shade crops of cardamom (*Elettaria cardamomum*) were established in this time period, principally by indigenous people (small producers). Most nonindigenous colonists focused their efforts on cattle ranching (CONAP 2003; Hurtado 2008), which resulted in the loss of hundreds of hectares of forest, representing one of the main proximate causes of deforestation between 1987 and 2006. Furthermore, between 2001 and 2004, the price of cardamom declined, and many farmers transformed areas in cardamom production to cattle ranching. Both small-scale and extensive cattle ranching are well-known proximate causes of deforestation in Latin America (Myers 1991; Geist and Lambin 2002; Armenteras et al. 2011; Aide et al. 2013), probably because it can provide the highest profit per day of labor invested (Bush and Geoghegan 2010). The continued deforestation during this period was also associated with better access, as roads were improved. These

results concur with many previous studies that have shown how the creation and improvement of roads are critical determinants of land cover transformation in the tropics (Geist and Lambin 2002; Hayes et al. 2002; Nagendra et al. 2003; Carr 2005; Bonilla-Moheno et al. 2012).

The last time period (2006–2011) showed the highest annual deforestation rate (2.75 %). The percentage of secondary forests and shade crops decreased, and the cover of pastures and agriculture increased (Table 2; Fig. 3). Although we did not have census data to relate this LCC to population characteristics, government policies, such as Decrees 22–99 and 88–2005, that promoted the paving of the ‘Franja Transversal del Norte’ road are likely to be important factors (SEGEPLAN 2011). This road crosses the country and was created for facilitating the economical development of the region. Economic activities such as cattle ranching, crop and biofuel cultivation, and petroleum exploration increased during this period in the region, and these activities were partially financed by governmental incentives, a situation similar to that reported in other parts of Mesoamerica (Hayes et al. 2002; Carr 2005; Sánchez-Azofeifa et al. 2009; FAO 2010; Bonilla-Moheno et al. 2012).

Despite the extensive deforestation in the region, the creation of forest reserves played an important role in limiting forest loss in these particular areas. Landscape plots located within protected areas were significantly less deforested than plots outside these areas. A similar pattern has been observed in other parts of the Maya forests, such as the Lacandona rainforest in Mexico (De Jong et al. 2000; Mora 2008), and other rainforests in Costa Rica, Brazil, Indonesia, and Madagascar (Nelson and Chomitz 2011). Thus, although tropical forest protected areas alone cannot impede habitat degradation, hunting, and forest-product exploitation (Laurance et al. 2012), the present study and others demonstrate that the creation of protected areas is an effective management strategy to prevent deforestation (Mora 2008; Nelson and Chomitz 2011). Because tropical protected areas are strongly linked ecologically to their surrounding habitats (Laurance et al. 2012), the effectiveness of protected areas in preserving biodiversity and ecosystem services will depend not only on the creation of protected areas, but also on the promotion of lower-impact land uses near reserves (Bruner et al. 2001; Porter-Bolland et al. 2012; Laurance et al. 2012).

Conclusions and future directions

The Lachuá region of Guatemala has suffered a rapid loss of rainforest cover during the last 50 years, but LCC and its main proximate causes and underlying driving forces varied across the time and space. Over the last 50 years, the rates of deforestation have increased principally due to improved

infrastructure (e.g., better roads) and governmental policies that promoted colonization and subsidized development of the region. Although these incentives stimulated extensive deforestation, the four protected areas established in the region have been effective in protecting the approximately 78 % of remaining forest cover in the region.

The future of this region is uncertain. In 2012 the government started paving roads and has promoted petroleum exploration and the expansion of monocultures (e.g., African oil palm) (SEGEPLAN 2011) (Fig. 5). In contrast, a number of communities (ejidatarios) have initiated efforts to expand shade crops, such as cacao and cardamom, and they have received governmental support to link their local markets with regional, national, and international markets. The expansion of this type of low-impact land uses outside these reserves will contribute to increasing forest cover in the region (Porter-Bolland et al. 2012). Although these activities will greatly improve the matrix, the future of this biodiversity hot spot will depend on the creation of new protected areas, and the fomentation of forest regeneration outside these reserves (Porter-Bolland et al. 2012; Laurance et al. 2012).

Acknowledgments This research was supported by grants from the RLB-Andrew W. Foundation Mellon. This paper constitutes a partial fulfillment of the Programa de Posgrado en Ciencias Biológicas of the Universidad Nacional Autónoma de México (UNAM). The Centro de Investigaciones en Ecosistemas, UNAM, provided logistical support. We thank Fernando Castillo, Dauno Chew, and Raul Quezada for their assistance with GIS analyses and for their comments on this research. H. J. Geist and two anonymous reviewers provided very thoughtful advice.

References

- Achard F, Eva HD, Stibig HJ, Mayaux P, Galleo J, Richards T et al (2002) Determination of deforestation rates of the world's humid tropical forests. *Science* 297:999–1002
- Aide TM, Clark ML, Grau HR, López-Carr D, Levy MA, Redo D et al (2013) Deforestation and reforestation of Latin America and the Caribbean (2001–2010). *Biotropica* 45:262–271
- Alig RJ, Lewis DJ, Swenson JJ (2005) Is forest fragmentation driven by the spatial configuration of land quality? *Forest Ecol Manag* 217:266–274
- Armenteras D, Rodríguez N, Retana J, Morales M (2011) Understanding deforestation in montane and lowland forest of the Colombian Andes. *Reg Environ Chang* 11:693–705
- Bonilla-Moheno M, Aide TM, Clark ML (2012) The influence of socioeconomic, environmental, and demographic factors on municipality-scale land-cover change in Mexico. *Reg Environ Chang* 12:543–557
- Bray DB, Klepeis P (2005) Deforestation, forest transitions, and institutions for sustainability in Southeastern Mexico, 1900–2000. *Environ Hist* 11:195–223
- Bruner AG, Gullison RE, Rice RE, da Fonseca GAB (2001) Effectiveness of parks in protecting tropical biodiversity. *Science* 291:125–128
- Bürgi M, Turner MG (2002) Factors and process shaping land cover and land cover changes along the Wisconsin River. *Ecosystems* 5:184–201

- Bürgi M, Hersperger AM, Shneeberger N (2004) Driving forces of landscape change—current and new directions. *Landscape Ecol* 19:857–868
- Bürgi M, Straub A, Gimmi U, Salzmann D (2010) The recent landscape history of Limpach valley, Switzerland: considering three empirical hypotheses on driving forces of landscape change. *Landscape Ecol* 25:287
- Bush C, Geoghegan J (2010) Labor scarcity as an underlying cause of the increasing prevalence of deforestation due to cattle pasture development in the southern Yucatán region. *Reg Environ Chang* 10:191–203
- Carr DL (2005) Forest clearing among farm households in the Maya Biosphere Reserve. *Prof Geogr* 57:157–168
- CONAP (2003) Plan Maestro del Parque Nacional Laguna Lachuá 2004–2009. Proyecto Nacional Laguna Lachuá, INAB, UICN, Embajada Real de los Países Bajos (eds) Guatemala
- Dale VH, Brown S, Haeuber RA, Hobbs NT, Huntly N, Niman RJ et al (2000) Ecological principles and guidelines for managing the use of land. *Ecol Appl* 10:639–670
- De Jong BJ, Ochoa-Gaona S, Castillo-Santiago MA, Ramirez-Marcial N, Cairns MA (2000) Carbon flux and patterns of land use/land cover change in the Selva Lacandona, Mexico. *Ambio* 29:504–511
- Díaz-Gallegos JR, Mas JF, Velázquez A (2008) Monitoreo de los patrones de deforestación en el Corredor Biológico Mesoamericano, México. *Interciencia* 33:882–890
- Díaz-Gallegos JR, Mas JF, Velázquez A (2010) Trends of tropical deforestation in Southeast Mexico. *Singap J Trop Geo* 31:180–196
- Dirzo R, García M (1992) Rates of deforestation in Los Tuxtlas, a neotropical area in Southeast Mexico. *Conserv Biol* 6:84–90
- Ellis EA, Porter-Bolland L (2008) Is community-based forest management more effective than protected area?: A comparison of land use/land cover change in two neighboring study areas of the Central Yucatan Peninsula, Mexico. *For Ecol Manag* 256:1971–1983
- FAO (1996) Forest resources assessment 1990. Survey of tropical forest cover and study of change processes. Food and Agriculture Organization of the United Nations, Roma
- FAO (2010) Global forest resources assessment 2010. Food and Agriculture Organization of the United Nations, Roma
- FAO (2011) State of the world's forests 2011. Food and Agriculture Organization of the United Nations, Roma
- Geist HJ, Lambin EF (2002) Proximate causes and underlying driving forces of tropical deforestation. *Bioscience* 52:143–150
- Gibbs HK, Ruesch AS, Achard F, Clayton MK, Holmgren P, Ramankutty N et al (2010) Tropical forests were the primary sources of new agricultural land in the 1980s and 1990s. *Proc Natl Acad Sci USA* 107:16732–16737
- Hayes DJ, Sader SA, Schwartz NB (2002) Analyzing a forest conversion history database to explore the spatial and temporal characteristics of land cover change in Guatemala's Maya Biosphere Reserve. *Landscape Ecol* 17:299–314
- Hersperger AM, Bürgi M (2009) Going beyond landscape change description: quantifying the importance of driving forces of landscape change in a Central Europe case study. *Land Use Policy* 26:640–648
- Hurtado L (2008) Dinámicas agrarias y reproducción campesina en la Globalización: El caso de Alta Verapaz, 1970–2007. F&G Editores, Guatemala
- INTRAPAZ (2009) Conflicto y uso de la tierra. Nuevas expresiones de la conflictividad agraria en Guatemala. Universidad San Rafael Landívar, Guatemala
- Lang S, Tiede D (2003) vLATE Extension für ArcGIS—vektorbasiertes Tool zur quantitativen Landschaftsstrukturanalyse, ESRI Anwenderkonferenz 2003 Innsbruck
- Laurance WF, Useche DC, Rendeiro J, Kalka M, Bradshaw CJA, Sloan SP et al (2012) Averting biodiversity collapse in tropical forest protected areas. *Nature* 489:490–494
- Mayaux P, Holmgren P, Achard F, Eva H, Stibig HJ, Branthomme A (2005) Tropical forest cover change in the 1990s and options for future monitoring. *Phil Trans R Soc B* 360:373–384
- Mendoza E, Dirzo R (1999) Deforestation in Lacandonia (southeast Mexico): evidence for the declaration of the northernmost tropical hot-spot. *Biodiv Conserv* 8:1641–1661
- Meyer WB, Turner BL (1992) Human population growth and land-use/cover change. *Ann Rev Ecol Syst* 23:39–61
- Miller K, Chang E, Johnson N (2001) Defining common ground for the Mesoamerican Biological Corridor. World Resources Institute, Washington, DC
- Mora F (2008) Caracterización de la cobertura forestal en el Corredor Biológico Mesoamericano-México: patrones espaciales en la pérdida y fragmentación de bosques. Importancia del capital ecológico de la región del Corredor Biológico Mesoamericano-México. Centro de Investigación en Geografía y Geomática & CONABIO, Mexico City, pp 55–83
- Müller R, Müller D, Schierhorn F, Gerold G, Pacheco P (2012) Proximate causes of deforestation in the Bolivian lowlands; an analysis of spatial dynamics. *Reg Environ Chang* 12:445–459
- Myers N (1991) Tropical Forest: present status and future outlook. *Clim Chang* 19:3–32
- Myers N (1996) Environmental services of biodiversity. *Proc Natl Acad Sci USA* 93:2764–2769
- Nagendra H, Southworth J, Tucker C (2003) Accessibility as a determinant of landscape transformation in western Honduras: linking pattern and process. *Landscape Ecol* 18:141–158
- Nelson A, Chomitz KM (2011) Effectiveness of strict vs. multiple use protected areas in reducing tropical forest fires: a global analysis using matching methods. *PLoS ONE* 6(8):e22722
- Porter-Bolland L, Ellis EA, Guariguata MR, Ruiz-Mallén I, Negrete-Yankelevich S, Reyes-García V (2012) Community-managed forests and protected areas: an assessment of their conservation effectiveness across the tropics. *For Ecol Manag* 256:6–17
- Puyravaud JP (2003) Standardizing the calculation of the annual rate of deforestation. *For Ecol Manag* 117:593–596
- Redo DJ, Grau HR, Aide TM, Clark ML (2012) Asymmetric forest transition driving by the interaction of socioeconomic development and environmental heterogeneity in Central America. *Proc Natl Acad Sci USA* 109:8839–8844
- Reid RS, Kruska RL, Muthui N, Taye A, Wotton S, Wilson CJ et al (2000) Land-use and land-cover dynamics in response to changes in climatic biological and socio-political forces: the case of southwestern Ethiopia. *Landscape Ecol* 15:335–339
- Rogers OJ (2013) Abriendo Brechas. El proyecto vial de la Franja Transversal del Norte; desarrollo y territorio en Huehuetenango. CEDFOG, Guatemala
- Roy Chowdhury R (2006) Landscape change in the Calakmul Biosphere Reserve, Mexico: modeling the driving forces of smallholder deforestation in land parcels. *Appl Geography* 26:129–152
- Rudel TK, DeFries R, Asner GP, Laurance WF (2009) Changing drivers of deforestation and new opportunities for conservation. *Conserv Biol* 23:1396–1405
- Sala OE, Chapin FS, Armesto JJ, Berlow E, Bloomfield J, Dirzo R et al (2000) Global biodiversity scenarios for the year 2100. *Science* 287:1770–1774
- Sánchez-Azofeifa GA, Quesada M, Cuevas-Reyes P, Castillo A, Sánchez-Montoya G (2009) Land cover and conservation in the area of influence of the Chamela-Cuixmala biosphere reserve, Mexico. *For Ecol Manag* 258:907–912
- Schmitt CB, Burgess ND, Coad L, Belokurov A, Besançon C, Boisrobert L et al (2009) Global analysis of the protection status of the world's forests. *Biol Conserv* 142:2122–2130

- SEGEPLAN (2011) Plan de Desarrollo Integral, Franja Transversal del Norte. Diagnóstico Territorial. Tomo 1. Gobierno de Guatemala, Guatemala
- Shi Z-H, Li L, Yin W, Ai L, Fang N-F, Song Y-T (2011) Use of multi-temporal Landsat images for analyzing forest transition in relation to socioeconomic factors and the environment. *Int J Appl Earth Obs Geoinf* 13:468–476
- Turner BL (2010) Land change in the southern Yucatán: case studies in land change science. *Reg Environ Chang* 10:169–174
- Turner BL, Meyer WB (1994) Global land-use and land-cover change: an overview. In: Meyer WB, Turner BL (eds) *Changes in land use and land cover: a global perspective*. Cambridge University Press, Cambridge, UK, pp 3–10
- Velázquez A, Mas JF, Bocco G, Palacio-Prieto JL (2010) Mapping land cover changes in Mexico 1976–2000 and applications for guiding environmental management policy. *Singap J Trop Geogr* 31:152–162
- Wang X, Zheng D, Shen Y (2008) Land use change and its driving forces on the Tibetan Plateau during 1990–2000. *Catena* 72: 56–66
- Wassenaar T, Gerber P, Verburg PH, Rosales M, Ibrahim M, Steinfeld H (2007) Projecting land use change in the neotropics: the geography of pasture expansion into forest. *Glob Environ Chang* 17:86–104
- Wu J, Hobbs R (2002) Key issues and research priorities in landscape ecology: an idiosyncratic synthesis. *Landscape Ecol* 17:355–365
- Wulf M, Sommer M, Schmidt R (2010) Forest cover change in the Prignitz region (NE Germany) between 1790 and 1960 in relation to soils and others driving forces. *Landscape Ecol* 25:299–313
- Zhou W, Huang G, Pickett STA, Cadenasso ML (2011) 90 years of forest cover change in an urbanizing watershed: spatial and temporal dynamics. *Landscape Ecol* 26:645–649

9.2 Ilustración de géneros de Marasmiaceae identificados para la Ecorregión Lachuá.



Géneros de Marasmiaceae. 1. *Caripia montagnei* 2. *Crinipellis* spp 3. *Gerronema* spp
 4. *Gymnopus neotropicus* 5. *Hydropus* spp. 6. *Marasmiellus volvatus* 7. *Tetrapyrgos negripes* 8. *Trogia cantharelloides* 9. *Marasmius tageticolor*. 10 *Marasmius* spp.
 Fotografías: Gandhi Ponce, Maura Quezada

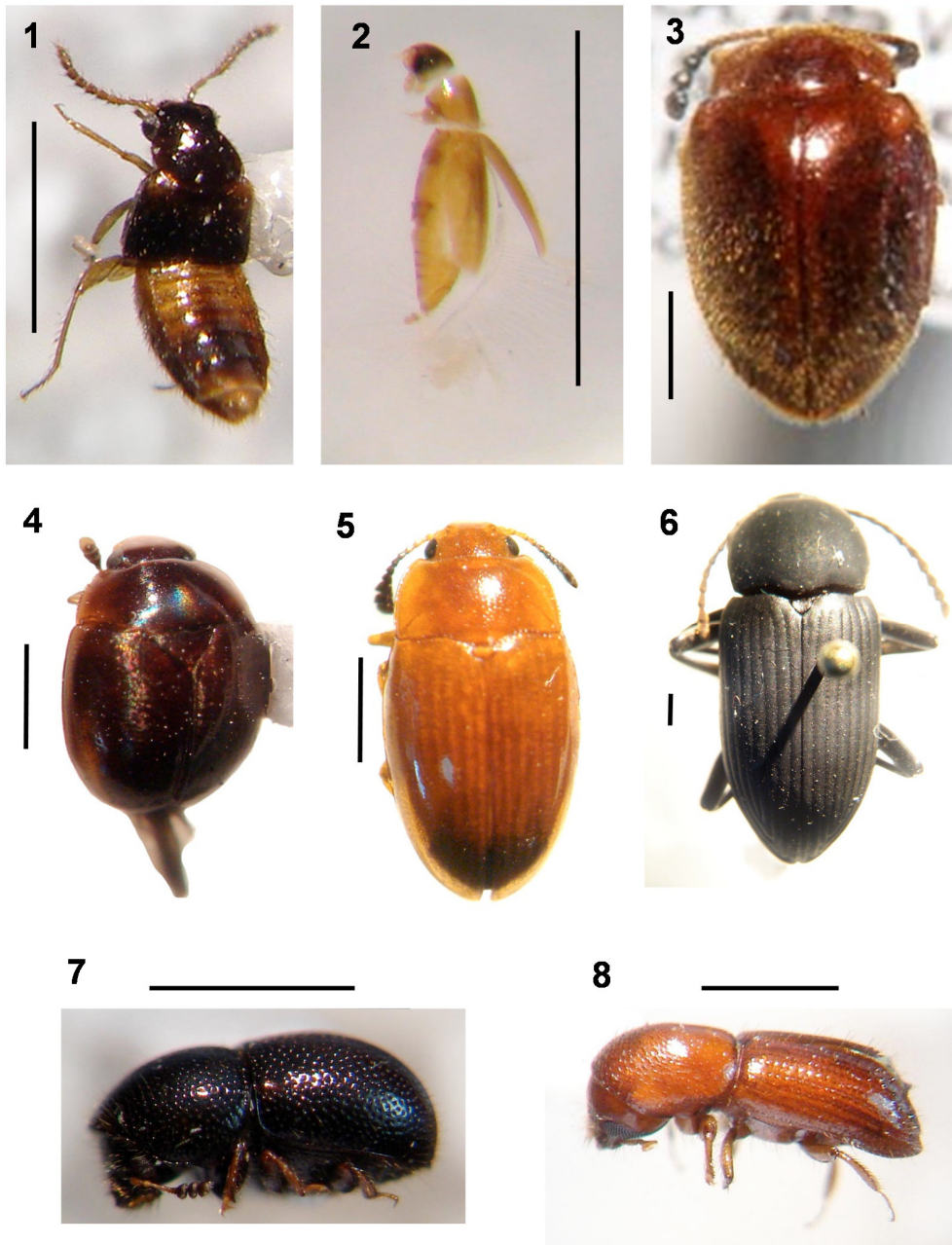
9.3 Ilustración de géneros de Polyporaceae identificados para la Ecorregión Lachuá



Géneros de Polyporaceae. 1. *Datronia caperata* 2. *Earliella scabrosa* 3. *Favolus tenuiculus* 4. *Lentinus swartzii* 5. *Hexagonia hydroides* 6. *Lenzites elegans* 7. *Funalia polizona* 8. *Oligoporus* spp. 9. *Pycnoporus sanguineus* 10. *Polyporus* ssp. 11. *Trametes cubensis*.

Fotografías: Gandhi Ponce, Maura Quezada

9.4 Ilustración de familias de coleópteros fungívoros en la Ecorregión Lachuá



Familias de coleópteros fungívoros. 1. Staphylinidae 2. Ptilidae 3. Endomychidae
4. Nitidulidae 5. Erotylidae 6. Tenebrionidae 7. Ciidae 8. Curculionidae.
Fotografías: Samanta Orellana

9.5 Ilustración de las especies indicadoras de lugares conservados en la Ecorregión Lachúa



Especies indicadoras de selva conservada: 1. *Caripia montagnei* 2. *Gymnopus neotropicus*, 3. *Marasmius helvolus* 4. *Marasmiellus volvatus*. 5. *Trogia cantharelloides* 6. *M. tageticolor* 7. *Favolus tenuiculus* 8. *Polyporus dictyopus*, 9. *Polyporus sp.* 9 10. *P. guianensis*
 Regleta= 5 mm. Fotografías: Gandhi Ponce, Maura Quezada

9.6 Ilustración de especies indicadores de lugares perturbados en la Ecorregión Lachuá



Especies indicadoras de sitios abiertos. 1. *Earliella scabrosa* 2. *Lentinus swartzii* 3. *L. strigosus* 4. *Pycnoporus sanguineus* 5. *Funalia polizona* 6. *Trametes villosa*. Regleta= 1 cm. Fotografías: Gandhi Ponce, Maura Quezada

9.7 Nuevos registros de Agaricales para la ecorregión Lachúa, Alta Verapaz, Guatemala.

Boletín de la Sociedad Micológica de Madrid
Volumen 37. Páginas 49–57

Maura L. Quezada^{1,2*}, Evangelina Pérez-Silva², Rosa Sunum³

¹Herbario USCG, Centro de Estudios Conservacionistas, Facultad de Ciencias Químicas y Farmacia. Universidad de San Carlos de Guatemala.

Avenida Reforma 0-63 Zona 10. 01001 Guatemala, Guatemala.

mlquezadaa@gmail.com

²Laboratorio de Micología, Depto. Botánica. Instituto de Biología. Universidad Nacional Autónoma de México.

Ciudad Universitaria, 04510 México D.F., México.

psilva@ibunam2.ibiologia.unam.mx

³Sección Hongos, Herbario BIGU, Escuela de Biología, Facultad de Ciencias Químicas y Farmacia. Universidad de San Carlos de Guatemala.

NUEVOS REGISTROS DE AGARICALES PARA LA ECORREGIÓN LACHUÁ, ALTA VERAPAZ, GUATEMALA

M.L. QUEZADA¹, E. PÉREZ-SILVA² & R. SUNUM³

¹ Herbario USCG, Centro de Estudios Conservacionistas, Fac. Ciencias Químicas y Farmacia, Univ. San Carlos de Guatemala, Avda. Reforma 0-63 Zona 10, 01001 Guatemala, Guatemala.
mlquezadaa@gmail.com

² Laboratorio de Micología, Depto. Botánica, Instituto de Biología, Univ. Nacional Autónoma de México, Ciudad Universitaria, 04510 México D.F., México.
psilva@ibunam2.ibiologia.unam.mx

³ Sección Hongos, Herbario BIGU, Escuela de Biología, Fac. Ciencias Químicas y Farmacia, Univ. San Carlos de Guatemala, Edificio T-10 Segundo Nivel, Ciudad Universitaria Z 12.
Guatemala, Guatemala.

Summary. QUEZADA M.L., E. PÉREZ-SILVA & R. SUNUM (2013). New records of *Agaricales* for the ecoregion Lachuá, Alta Verapaz, Guatemala. *Bol. Soc. Micol. Madrid* 37: 49-57.
Here are recorded for the first time to Guatemala, 8 species of *Agaricales* (*Basidiomycota*) *Entoloma alboubonatum*, *E. conferendum* var. *pusillum*, *E. cuboideum*, *E. ochraceum*, *Gymnopus neotropicus*, *Hydropus angustispermus*, *Marasmius helvolus* and *M. tageticolor*. All for the rainforest in Lachuá region, Guatemala.

Key words: *Entolomataceae*, *Marasmiaceae*, Rainforest.

Resumen. QUEZADA M.L., E. PÉREZ-SILVA & R. SUNUM (2013). Nuevos registros de *Agaricales* para la ecorregión Lachuá, Alta Verapaz, Guatemala. *Bol. Soc. Micol. Madrid* 37: 49-57.

Se registran por primera vez para Guatemala 8 especies de *Agaricales* (*Basidiomycota*) *Entoloma ochraceum*, *E. conferendum* var. *pusillum*, *E. cuboideum*, *E. alboubonatum*, *Gymnopus neotropicus*, *Hydropus angustispermus*, *Marasmius helvolus*, *M. tageticolor*. Todas provenientes de selva tropical de la Ecorregión Lachuá, Guatemala.

Palabras clave: *Entolomataceae*, *Marasmiaceae*, Selva tropical húmeda.

INTRODUCCIÓN

Guatemala es uno de los países considerados foco de diversidad biológica (CONAP, 2004). Sin embargo, es a la vez uno de los más amenazados por pérdida de cobertura boscosa y fragmentación de la misma, principalmente por el avance de la frontera agrícola y ganadera (HAYES &

al., 2002; LOENING & MARKUSSEN, 2003; CARR, 2005). La Ecorregión Lachuá fue reconocida por la convención sobre Humedales (RAMSAR, 2006) por su alta importancia a nivel biológico, hídrico y paisajístico.

Los macromicetos son un grupo poco estudiado, menos del 5% a nivel mundial (HAWKSWORTH, 1991) y de gran importan-

cia en los ciclos biogeoquímicos por su papel de recicladores de nutrientes, contribuidores a la formación de suelos, y como parte de las cadenas alimenticias de varios taxa de organismos (HARLEY, 1971; HAWKSWORTH, 1991; MATA, 1999). En Guatemala, se han citado a la fecha 350 especies de macromicetos (FLORES & *al.*, 2012) principalmente comestibles y de importancia económica; sin embargo, su diversidad en el país es aún desconocida.

En el presente trabajo se presenta el primer registro de 8 especies de *Agaricales* para el bosque tropical húmedo de la Ecorregión Lachuá, en Guatemala, con el objetivo de incrementar el conocimiento de la diversidad micológica del país.

MATERIALES Y MÉTODOS

Área de Estudio:

El Parque Nacional Laguna Lachuá y su zona de influencia (Ecorregión Lachuá) se encuentran ubicados en el municipio de Cobán, departamento de Alta Verapaz. Está limitada en el noreste y oeste por los ríos Chixoy e Icbolay, y en el sur por las montañas de la Sultana y el Peyán (CONAP, 2004). Los macromicetos se recolectaron en cinco localidades dentro de la Ecorregión Lachuá (Tabla 1).

Recolecta de macromicetos:

Las recolectas se realizaron durante el año 2010 en los meses de julio, agosto, octubre y noviembre en las localidades seleccionadas. Los ejemplares de macromicetos fueron fotografiados en su hábitat natural, llevados a la estación

biológica de Santa Lucía Lachuá donde se caracterizaron macroscópicamente (LARGENT & *al.*, 1986; MATA, 1999; MATA & *al.*, 2003; MUELLER & *al.*, 2004), los colores se indican según KORNERUP & WANSCHER (1978). Posteriormente los hongos fueron colocados en una secadora a una temperatura comprendida entre 35° C a 50° C hasta su secado completo. En cada taxón se incluye la localidad (tabla 1), recolector, fecha y herbario. Los recolectores están indicados con iniciales: M. Quezada (MQ), R. López (RL), R. Sunum (SR), G. Ponce (GP). El material estudiado se encuentra depositado en la colección de hongos del herbario BIGU, Escuela de Biología, Facultad de Ciencias Químicas y Farmacia, Guatemala.

Para la identificación de los taxones, las estructuras microscópicas se observaron al microscopio óptico con agua destilada o con reactivos como KOH 5%, Melzer y algunos colorantes, v.g. rojo neutro al 1% y azul de algodón en ácido láctico. En algunas especies para revisar con detalle la ornamentación esporal se estudiaron al microscopio electrónico de barrido (MEB) con la técnica de punto crítico (MORENO & *al.*, 1995). La determinación está basada en los trabajos de SINGER (1976, 1982, 1986), HESLER (1976) y PEGLER (1983), entre otros.

RESULTADOS, *ENTOLOMATACEAE*

Entoloma alboumbonatum Hesler (Figs. 1-2)

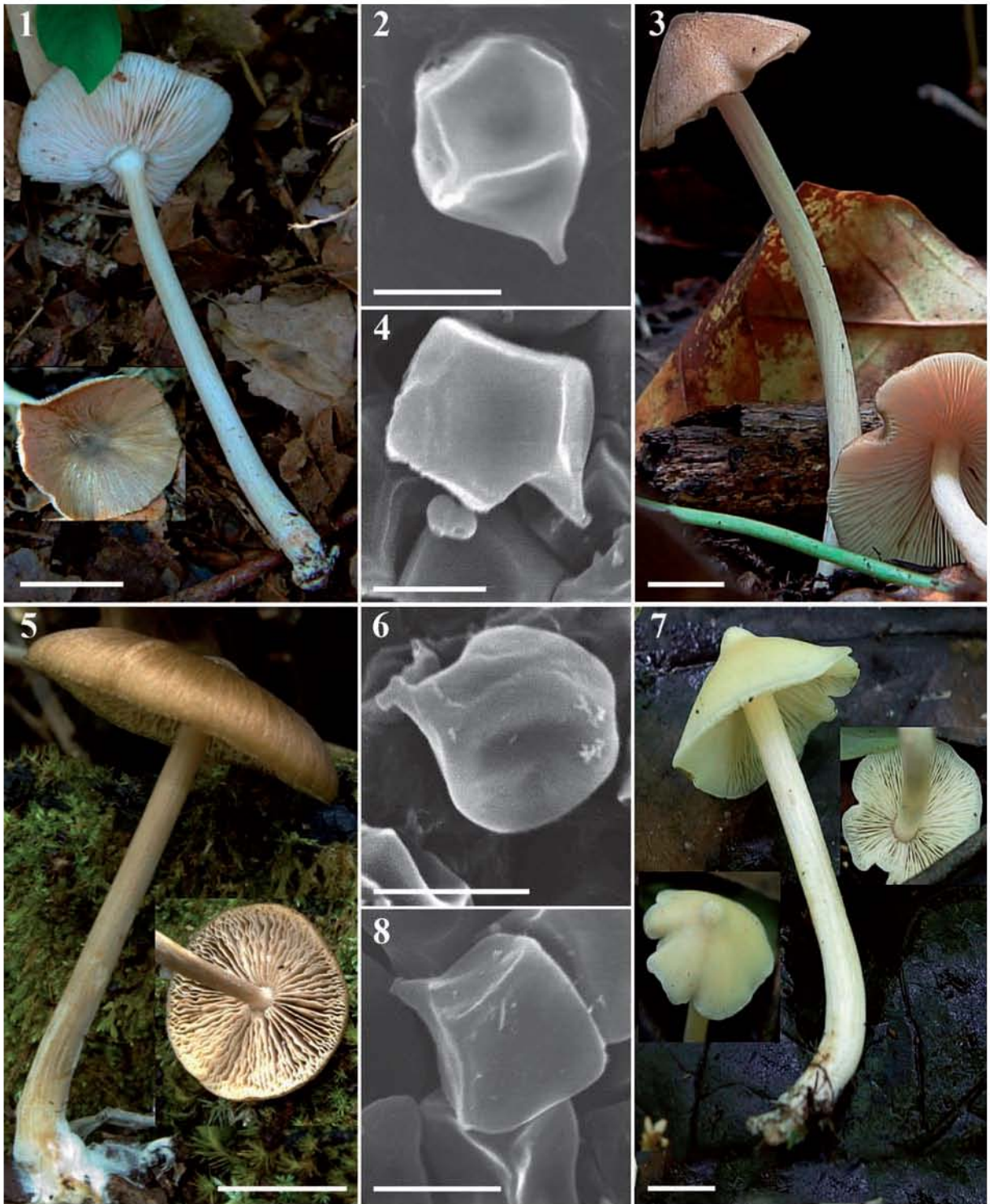
Material estudiado: Loc. 1, solitario sobre hojarasca en selva tropical húmeda, MQ 4028, GP 188, 26-VIII-2010, BIGU 58313.

Píleo cónico a ligeramente umbonado, plano

Número	Localidad	Latitud	Longitud	Altitud (m)	Vegetación
1	Parque Nacional Laguna Lachuá 1	15.94076	-90.6741	181	ST*
2	Parque Nacional Laguna Lachuá 2	15.94073	-90.6338	180	ST
3	Tzetoc	15.90952	-90.6206	179	ST
4	Unión Buena Vista	15.99837	-90.6905	192	ST
5	Finca Entre Ríos, Icbolay	15.96402	-90.557	165	ST

*ST=Selva Tropical

Tabla 1. Coordenadas, altitud y vegetación de las ocho localidades en la Ecorregión Lachuá, Cobán, Alta Verapaz, Guatemala.



Figs. 1-2 *Entoloma alboubonatum* Hesler. 1. Basidioma. 2. Espora (MEB). **Figs. 3-4** *Entoloma conferendum* var. *pusillum* (Velen.) Noordel. 3. Basidioma. 4. Espora (MEB). **Figs. 5-6** *Entoloma cuboideum* Hesler. 5. Basidioma. 6. Espora (MEB). **Figs. 7-8** *Entoloma ochraceum* Hesler. 7. Basidiomas. 8. Espora (MEB).
 Regletas: Figs. 1, 3, 5 y 7 = 1 cm, Figs. 2, 4, 6 y 8 = 5 μ m.

en individuos maduros, de 37 mm de diám., de color pardo grisáceo (8D3), con superficie ligeramente escamosa en el umbo, margen entero, ligeramente decurvado. Láminas adnatas, ventradas, de color crema rosado (8A2), de 5 mm ancho, arista ligeramente erodada. Lamélulas presentes. Estípites central, de 78 x 4 mm, cilíndrico, de color bayo rosado (6B3) y con superficie fibrilosa. Olor y sabor no apreciados.

Hifas postradas con pigmentos vacuolares, de 5-9 μm de diám., con fíbulas y sin pileocistidios. Trama de la lámina regular con hifas de 4-6 μm de diám., hialinas en KOH 3%, sin fíbulas. Esporas cuboides a subcuboides, con cinco aristas de 10(-11) x 7(-10) μm , de pared delgada, ligeramente rosadas en KOH 10%. Esporada rosada. Basidios cilíndricos a claviformes, de 32-38 x 9-12 μm , con esterigmas de 1-2 μm de longitud. Pleurocistidios claviformes, subfusiformes a submucronados, de pared delgada, de 45-52 x 17-20 μm de diám. Queilocistidios similares a los pleurocistidios de 40-70 x 18-22 μm .

Observaciones: Macroscópicamente se reconoce por presentar el píleo cónico, campanulado, ligeramente umbonado, de color pardo grisáceo (8D3) y láminas blanquecinas rosadas (8A2). Microscópicamente por sus esporas cuboides a subcuboides, ocasionalmente presentan 5 aristas. Según HESLER (1967) esta especie es cercana a *E. subcuadratum*, pero la presencia de pleuro y queilocistidios característicos de esta última especie, no se presentan en *E. alboumbonatum*. No se obtuvieron datos sobre su consumo o algún otro uso en la zona estudiada.

La especie aparece citada en Carolina del Norte (HESLER, 1967). Se cita por primera vez para Guatemala.

Entoloma conferendum* var. *pusillum (Velen.) Noordel. (Figs. 3-4)

Material Estudiado. Loc. 5, sobre madera podrida en selva tropical húmeda, RL 4060, 11-XI-2010, BIGU 58319.

Píleo extendido a convexo, ligeramente mamiforme de 28 mm de diám., de color pardo ferruginoso (5E6), disco más oscuro (5F6), de super-

ficie fibrilosa a velutina y ligeramente furfurácea en el umbo, no viscido. Margen del píleo recto. Láminas adnadas, de color beige rosáceo (5B3), de 11 mm de ancho en la parte media, arista recta. Lamélulas presentes. Estípites central, cilíndrico, ligeramente ensanchado en la base, de color pardo rosáceo (5C4) más claro en la base, de hasta 50 x 3 mm de diám. en el ápice. Superficie fibrilosa, quebradiza, con micelio blanquecino en la base. Olor fúngico, sabor no detectado. Crecimiento solitario.

Hifas del píleo con pigmentos vacuolares de 6-8 μm de diám., sin fíbulas. Trama regular con hifas hialinas en KOH 10%. Esporas prismáticas con 5 a 6 aristas, de 8-10 x 8(-10) μm . Basidios claviformes, cortos de 23(-30) x 12(-14) μm , esterigmas de hasta 5-7 μm de longitud, hialinos en KOH.

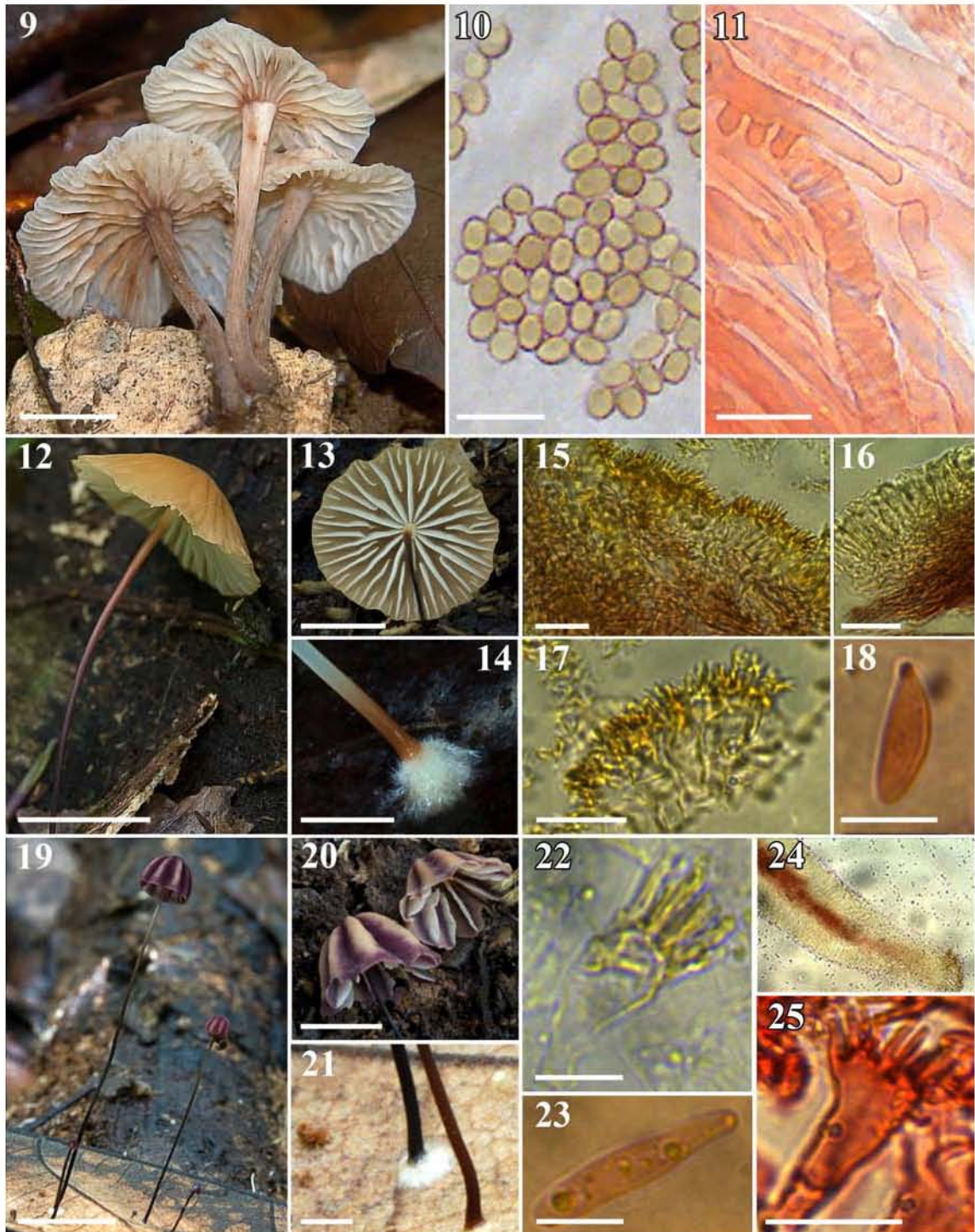
Observaciones: Esta variedad se caracteriza por su pequeño tamaño, de color parduzco, su amplio rango ecológico y su crecimiento sobre madera. Microscópicamente se distingue por sus esporas prismáticas pentagonales y por la ausencia de queilocistidios. No se obtuvieron datos sobre su consumo o algún otro uso en la zona estudiada. Aparece citada de Europa, y se cita por primera vez para la micobiota de Guatemala.

Entoloma cuboideum Hesler (Figs. 5-6)

Material Estudiado: Loc. 4, solitario sobre hojarasca en selva tropical húmeda, MQ 4615, 11-XI-2010, BIGU 58322.

Píleo extendido ligeramente umbonado, de 20-35 mm de diám., de color pardo (7C3), de superficie fibrilosa a escuamulosa, margen del píleo recto. Láminas adnatas, de color rosado pálido (7B3), de 2 mm de ancho en la parte media, arista irregular. Lamélulas presentes. Estípites central de 60-70 x 3 mm, de color pardo grisáceo (5B4), cilíndrico, con restos de micelio en la base. Superficie fibrilosa. Olor fúngico, sabor no detectado.

Hifas del píleo en empalizada de 6-10 μm de diám., con pigmento vacuolar, sin fíbulas. Trama regular con hifas de 5-7 μm de diám., hialinas en KOH 10% y sin fíbulas. Esporas rosadas, prismáticas, angulares con 5 aristas, raramente cuboides, de 7(-10) x 10(-12) μm . Basidios claviformes,



Figs. 9-11 *Gymnopus neotropicus* (Singer) J.L. Mata. 9. Basidiomas. 10. Esporas. 11. Hifas del píleo en rojo congo. **Figs. 12-18** *Marasmius helvolus* Berk. 12. Basidioma. 13. Láminas. 14. Hifas de la base del pie. 15. Hifas del píleo en Melzer. 17. Células del píleo. 18. Espora. **Figs. 19-25** *Marasmius tageticolor* Berk. 19. Basidiomas. 20. Píleo y láminas. 21. Hifas de la base del pie. 22. Queilocistidio. 23. Espora. 24. Lámina en Melzer. 25. Células del píleo.
Regletas: Fig. 9 = 1 cm, Figs. 10, 15-16 = 20 µm, Figs. 11, 17-18, 22-23, 25 = 10 µm, Figs. 12-14, 19-20 = 5 mm, 21 = 1 mm.

cortos de 28(-30) x 9(-10) μm , esterigmas de hasta 3 μm de longitud.

Observaciones: Se reconoce por presentar el píleo ligeramente deprimido, de color pardo rosado (7C2), láminas blanquecinas rosadas (7B3), por sus esporas prismáticas, así como por la ausencia de pleurocistidios y queilocistidios. Según HESLER (1967), esta especie es cercana a *Entoloma subcuadratum* Hesler, pero la presencia de pleuro y queilocistidios característicos de esta última especie, no se presentan en *E. cuboideum* y *E. quadratum* (Berk. & M.A. Curtis) E. Horak. Esta última se diferencia por presentar color amarillo, y por sus esporas cuadradas de hasta 14 μm de diám. No se obtuvieron datos sobre su consumo o algún otro uso en la zona estudiada. *Entoloma cuboideum* se ha citado de Carolina del Norte (HESLER, 1967). En esta ocasión se cita por primera vez para Guatemala.

***Entoloma ochraceum* Hesler (Figs. 7-8)**

Material Estudiado: Loc. 2 y 3, sobre hojarasca en selva tropical húmeda, MQ 4186, 26-VIII-2010, GP 234, 27-VIII-2010, BIGU 58314.

Píleo cónico umbonado, de 35 mm de diám., color amarillo pálido (3A3), de superficie fibrilosa, glabra, víscida, margen del píleo liso. Láminas adnatas, de color blanco amarillento (3A2) de 1,6 mm de ancho en la parte media, arista entera. Lamélulas presentes. Estípite central de 40-56 x 3 mm de diám., concoloro con el píleo, cilíndrico. Superficie fibrilosa. Olor fúngico, sabor no detectado. Solitario.

Hifas de la cutis del píleo de 9-16 μm de diám., hialinas en KOH 10%, sin pigmento vacuolar y sin fíbulas. Trama regular, con hifas de 6-12 μm de diám., hialinas en KOH 10%, apéndice hilar corto, sin fíbulas. Esporas cuboides de 9(-10) x 9(-10) μm , de pared delgada, ligeramente rosadas en KOH 10%. Basidios cilíndricos a claviformes de 21-30 x 9-11 μm , con esterigmas de hasta 2-3 μm de longitud.

Observaciones: Esta especie se caracteriza por el color llamativo amarillo pálido y por la presencia de sus esporas cuboides o cuadrangulares. Se cita por primera vez para la micobiota guatemalteca.

MARASMIACEAE

***Gymnopus neotropicus* (Singer) J.L. Mata (Figs. 9-11)**

Material estudiado. Loc. 2, disperso sobre hojarasca en selva tropical húmeda, MQ 4174, 26-VIII-2010, BIGU 60906.

Píleo cónico, hemisférico de 16-45 mm de diám., depreso en ejemplares adultos. Color pardo claro (5C3) con centro más oscuro (7E4). Superficie fibrilosa, traslúcida, surcada-estriada, higrófana. Margen del píleo agrietado. Contexto de menos de 1 mm de anchura. Láminas regulares, emarginadas, subdistantes, de color pardo (5C3), concoloro con el píleo, de 5 mm de diám., arista entera. Lamélulas presentes. Estípite central, de color pardo oscuro (6E8), de 25 x 1.5-2 mm; radicante, hueco. Superficie pubescente, surcada, retorcida. Micelio presente en la base del pie. Olor no apreciado.

Hifas de la cutis de 5 μm de diám., cilíndricas, septadas, con pared delgada y con incrustaciones en espiral y formando anillos. Pigmentación plasmáticos e intraparietales de coloración pardusca. Fíbulas presentes. Sistema hifal monomítico. Esporas 6(-8) x (3-)4 μm , Q = 2,2, oblongas, cilíndricas, lisas, de pared delgada, hialinas. Basidios de 20 x 5 μm de diám., tetraspóricos, con esterigmas de hasta 3 μm de longitud. Basidiolos abundantes, claviformes. Queilocistidios de hasta 25 x 7 μm , de morfología irregular, pared lisa, delgada e hialina. Trama lamelar entrecruzada con hifas de 5 μm de diám. Todas las estructuras no reaccionan con Melzer.

Observaciones: Esta especie se caracteriza por el píleo traslúcido y estriado, las láminas distantes y el estípite pubescente. Está ampliamente distribuida en América, ha sido citada para Costa Rica y Panamá (MATA & OVREBO, 2009), Antillas menores (PEGLER, 1983) y Venezuela (DENNIS, 1970). El género es abundante en bosques tropicales, fructificando principalmente sobre hojarasca.

***Hydropus angustispermus* Singer**

Material estudiado: Loc. 2, dispersa sobre restos de madera de dicotiledóneas y hojarasca en

selva tropical húmeda, MQ 4064, 22-VII-2010, BIGU 58312.

Píleo extendido a ligeramente depresso, de 19-30 mm de diám., de color pardo oscuro acentuándose en el centro. Superficie fibrilosa, furfurácea, opaca, surcada, margen plisado-estriado a surcado. Láminas emarginadas a subdecurrentes, de color blanco cremoso a isabelino, concoloro con el píleo, de 3 mm de ancho en la parte media. Lamélulas presentes, distantes. Estípote central, de color beige en el ápice a oscuro en la base, de 7-15 x 3 mm, claviforme. Superficie lisa a fibrilosa, con micelio en la base. Sin olor ni sabor apreciables.

Hifas del píleo en tricodermis de 5-8 μm de diám. con pigmentación intraparietal pardusca. Trama irregular, con hifas delgadas de 3 μm de diám., sin fíbulas. Cistidios ausentes. Esporas elipsoides de 7(-9) x 4(-5) μm de pared lisa, delgada, no reaccionan al Melzer. Basidios claviformes, de 40 x 8 μm , con esterigmas de hasta 8 μm de longitud.

Observaciones: Esta especie es muy cercana a *Hydropus cylindrosporus* (Dennis) Singer e *H. dubius* Singer, se diferencia de la primera por no poseer un píleo umbilicado y láminas decurrentes y de la segunda por el tamaño esporal, ya que para esta última especie son mayores de 12 μm . Este género es característico de bosques lluviosos tropicales.

***Marasmius helvolus* Berk. (Figs. 12-18)**

Material estudiado. Loc. 3, disperso sobre hojarasca en descomposición en selva tropical húmeda, MQ 3935, 17-VI-2010, BIGU 61434.

Píleo de 10-21 mm de diám., convexo a plano-convexo en ejemplares maduros, de color naranja pálido (5A5). Superficie velutina, aterciopelada. Margen del píleo entero, surcado. Láminas adnatas, no formando un collar, subventricosas, distantes, de color blanco-crema (1A2), de 1-4 mm de ancho, de 9-11 láminas por basidioma, arista entera. Margen ligeramente marrón, observable solamente con lupa. Lamélulas presentes. Estípote central, de 15-57 x 1 mm, cilíndrico, hueco, de color pardo rojizo (12D8) más claro en el ápice

(5D8). Superficie glabra. Consistencia cartilaginosa. Micelio amarillo (5A5), abundante en la base del pie (Fig. 14). Olor y sabor no detectado.

Superficie del píleo con células tipo "siccus" (Fig. 17), de 9-15 x 9-20 μm , claviformes e hialinas; setas de 5-6 x 1 μm , cilíndricas, agudas en el ápice, erectas, de color pardo claro. Contexto del píleo con hifas cilíndricas, de 8-10 μm de diám., septadas, de pared delgada y dextrinoides. Fíbulas presentes. Trama lamelar entrecruzada con hifas de 5-10 μm de diám., de pared gruesa, dextrinoides. Sistema hifal monomítico. Esporas 12-13 x 3.5-5 μm , Q = 8,7, subalantoides, lisas, de pared delgada e hialinas. Basidios de 20-21 x 6 μm de diám., tetraspóricos, con esterigmas de hasta 1 μm de longitud. Queilocistidios de tipo "siccus", 11-13 x 5-5,5 μm , claviformes, hialinos; setas 5-6 x 1 μm , cilíndricas, redondas en el ápice, erectas, color pardo amarillento claro.

Observaciones: *Marasmius helvolus* se caracteriza por su color naranja, láminas distantes y el micelio amarillo de la base del pie. Microscópicamente carece de pleurocistidios, aunque SINGER (1976) indica que presentan pleurocistidios inconspicuos en algunas ejemplares. Ha sido citado para Brasil, Ecuador, Bolivia (SINGER, 1976), Guadalupe y Trinidad (PEGLER, 1983) y Panamá (DESJARDIN & OBREVO, 2006). Esta especie es abundante en la hojarasca de selvas tropicales.

***Marasmius tageticolor* Berk. (Figs. 19-25)**

Material estudiado. Loc. 3, disperso sobre hojarasca en descomposición en selva tropical húmeda, MQ 3929, 17-VI-2010. RS 348, 21-VII-2010, BIGU 61417.

Píleo de 4-8 mm de diám., convexo, en ejemplares jóvenes, con el centro ligeramente depresso, de color púrpura (15E5) y con líneas blanquecinas (15B3). Superficie glabra, surcada. Láminas adnatas, sin formar collar, distantes, de color blanco (1A2) que se oscurecen al llegar al píleo, de 3-4 mm de ancho, presentan 9-11 láminas por basidioma. Margen concoloro con la lámina, arista entera. Lamélulas ausentes. Estípote central de 24-43 x 0,5 mm, cilíndrico, glabro, de color pardo

rojizo (12F4) mas claro hacia el ápice (7D3), de superficie fibrilosa y consistencia cartilaginosa. Micelio algodonoso opaco en la base (Fig. 21). Olor no apreciable.

Superficie del píleo con células tipo "siccus" (Fig. 22), de 10-15 x 7-10 µm, cilíndricas, hialinas. Setas 5-8 x 1 µm, cilíndricas, redondeadas en el ápice, erectas y ocráceas. Contexto del píleo formado por hifas cilíndricas de 5 µm de diám., septadas, de pared delgada y dextrinoides. Fíbulas presentes. Sistema hifal monomítico. Esporas 17-21 x 3,5-4 µm, Q = 15,38, elongadas, fusoides de perfil, lisas, de pared delgada, hialinas. Basidios de 40-51 x 5-8 µm, tetraspóricos, con esterigmas de hasta 1 µm de longitud. Queilocistidios formado por células de tipo "siccus" (Fig. 25), de 7-8 x 6-10 µm, claviformes, hialinas. Setas de 4-9 x 1-1.5 µm, cilíndricas, cónicas, redondeadas en el ápice, erectas y ocráceas. Trama lamelar subparalela con hifas de 4-7 µm de diám., hialinas, dextrinoides, de pared gruesa.

Observaciones: Esta especie se reconoce fácilmente por su coloración púrpura y por el número de láminas por basidioma. Fue descrita de Brasil y ha sido citada posteriormente para México y Venezuela (SINGER, 1976) y Panamá (DESJARDIN & OBREVO, 2006).

AGRADECIMIENTOS

E. Pérez-Silva agradece al SNI, CONACYT el financiamiento concedido. A la Coordinación de la Investigación Científica de la UNAM por el apoyo de intercambio académico, así como a la M en C. Berenit Mendoza Garfias por la obtención de las imágenes digitales al MEB,. Las autoras agradecen al Dr. Teófilo Herrera por la revisión y sugerencias al presente manuscrito.

M. Quezada-Aguilar agradece al programa de Posgrado en Ciencias Biológicas de la UNAM su colaboración con el programa de doctorado en Ciencias Biológicas de la Universidad de San Carlos de Guatemala. A la Dirección General de Docencia por la beca otorgada para el posgrado y estancias en México. Asimismo, agradece a la Dirección General de Investigación, Fondo de Ciencia y Tecnología, CONCYT (DIGI 7.95-2010, FODECYT 29-2011) y RLB-Andrew W.

Mellon Foundation Grant 2010-2011, por la financiación concedida para salidas de campo. Además, se agradece a Roxanda López, Gandhi Ponce, Emmanuel Agreda, Ángel Xó, Gretchen Cohn por su apoyo en la recolección y manejo de las muestras de hongos. Finalmente agradecemos a los dueños de los terrenos de estudio las facilidades otorgadas para llevar a cabo esta investigación.

BIBLIOGRAFÍA

- CARR, D.L. (2005). Forest clearing among farm households in the Maya Biosphere Reserve. *Profess. Geogr.* 57: 157-168.
- CONAP (2004). Plan Maestro del Parque Nacional Laguna Lachuá. 2004-2009. Editores. *Proyecto Nacional Laguna Lachuá, INAB, UICN, Embajada Real de los Países Bajos.*
- DESJARDIN, D. & C. OBREVO (2006). New species and new records of *Marasmius* from Panamá. *Fungal Diversity* 21: 19-39.
- DENNIS, R.W. (1970). Fungus flora of Venezuela and adjacent countries. *Kew Bull., Addit. Ser. III.* 531 pp.
- FLORES, R., O. COMANDINI & A.C. RINALDI (2012). A preliminary checklist of Macrofungi of Guatemala, with notes on edibility and traditional knowledge. *Mycosphere* Doi 10.5943/mycosphere/3/1/1/
- HARLEY, J. (1971). *Fungi in ecosystems.* Brit. Ecological Soc.: 627-642.
- HAWKSWORTH, D.L. (1991). The fungal dimension of biodiversity: magnitude, significance and conservation. *Mycol. Res.* 95: 641-655.
- HAYES, D.J., S.A. SADER & N.B. SCHWARTZ (2002). Analyzing a forest conversion history database to explore the spatial and temporal characteristics of land cover change in Guatemala's Maya Biosphere Reserve. *Landscape Ecology* 17: 299-314.
- HESLER, L. (1967). *Entoloma* in Southeastern North America. *Nova Hedwigia* 23: 1-196.
- KORNERUP, A. & J.H. WANSCHER (1978). *Methuen Handdbook of color.* Eyre Methuen. London. 252 pp.
- LARGENT D, S. HADLEY & D. STUZ (1986).

- How to Identify Mushrooms to Genus I. Macroscopic Features.* Mad River Press. USA. 165 pp.
- LOENING, J.L. & M. MARKUSSEN (2003). Poverty, Deforestation and Biodiversity Loss in Guatemala. Ibero-America Institute for Economic Research Discussion Paper 91. en SSRN: <http://ssrn.com/abstract=379984> or doi:10.2139/ssrn.379984
- MATA, M. (1999). *Macromicetos de Costa Rica*. Vol. 1. Instituto Nacional de Biodiversidad. Costa Rica.
- MATA, M, R. HALLING & G. MUELLER (2003). *Macromicetos de Costa Rica*. Vol. 2. Instituto Nacional de Biodiversidad. Costa Rica.
- MATA, J.L. & C.L. OVREBO (2009). New reports and illustrations of *Gymnopus* for Costa Rica and Panama. *Fungal Diversity* 38: 125-131.
- MORENO, G., C. OCHOA & E. WRIGHT (1995). Contribution to the study of the family *Tulostomataceae* in Baja California, México. *Mycologia* (87): 96-120.
- MUELLER G., G. BILLS & M. FOSTER (2004). *Biodiversity of Fungi: Inventory and Monitoring Methods*. USA. Elsevier. 777 pp.
- PEGLER, D. (1983). Agaric Flora of the Lesser Antilles. *Kew Bull., Addit. Ser. IX*. 669 pp.
- SINGER, R. (1976). *Marasmieae (Basidiomycetes-Tricholomataceae)*. *Fl. Neotrop. Monogr.* 17: 1-347.
- SINGER, R. (1982). *Hydropus (Basidiomycetes-Tricholomataceae-Myceneae)*. *Fl. Neotrop. Monogr.* 32: 1-153.
- SINGER, R. (1986). *The Agaricales in the modern taxonomy*. Koeltz Scientific Book. Germany. 981pp
- RAMSAR (2006). Guatemala 24/05/06. Eco-región Lachuá. http://www.ramsar.org/pdf/site-list_order.pdf

9.8 *Macromicetos marasmiáceos como indicadores de calidad de hábitat en selvas tropicales.*

Capítulo de libro en Memorias en Extenso. X encuentro “Participación Mujer en la Ciencia”.

Centro de Investigaciones en Optica (CIO). ISBN: 978-607-95228-4-1. México.

Maura L. Quezada^{1,2*}, Evangelina Pérez-Silva², Rosa Sunum³

¹Herbario USCG, Centro de Estudios Conservacionistas, Facultad de Ciencias Químicas y Farmacia. Universidad de San Carlos de Guatemala.

Avenida Reforma 0-63 Zona 10. 01001 Guatemala, Guatemala.

mlquezadaa@gmail.com

²Laboratorio de Micología, Depto. Botánica. Instituto de Biología. Universidad Nacional Autónoma de México.

Ciudad Universitaria, 04510 México D.F., México.

psilva@ibunam2.ibiologia.unam.mx

³Sección Hongos, Herbario BIGU, Escuela de Biología, Facultad de Ciencias Químicas y Farmacia. Universidad de San Carlos de Guatemala.



X encuentro
Participación de la
Mujer
en la Ciencia



MACROMICETOS MARASMIÁCEOS COMO INDICADORES DE CALIDAD DE HÁBITAT EN SELVAS TROPICALES

Maura L. Quezada ^{a,b}, Evangelina Pérez-Silva ^a, Rosa Sunum ^c

^a Laboratorio de Macromicetos. Instituto de Biología. Universidad Nacional Autónoma de México. 04360 (México) psilva@ibunam2@ibiologia.unam.mx, mlquezadaa@gmail.com

^b Herbario USCG. CECON. Universidad de San Carlos de Guatemala. 10010. (Guatemala) mlquezadaa@gmail.com

^c Herbario BIGU. E. Biología. Facultad de CCQQ y Farmacia. Universidad de San Carlos de Guatemala 10012. (Guatemala) r.summ@gmail.com

RESUMEN:

Las selvas tropicales son hoy en día el hábitat más amenazado por el cambio de uso de suelo. Siendo la región mesoamericana (Sur de México, Guatemala, Salvador y Honduras) la que cita el mayor porcentaje de pérdida de cobertura boscosa en las últimas décadas. Los hongos son un grupo de organismos poco estudiados y con un papel ecológico importante como descomponedores de materia orgánica; por su tipo de nutrición (absorción) son sensibles a los cambios de las condiciones climáticas y disponibilidad de recursos. Por lo tanto, la presencia o ausencia de éstos puede utilizarse como indicador de calidad de hábitat. Este estudio presenta un análisis preliminar de especies de macromicetos de la familia Marasmiaceae como indicadores de calidad de hábitat. Este estudio se llevó a cabo en la selva guatemalteca conocida como Ecorregión Lachuá, la cual en las dos últimas décadas ha perdido más del 50% de cobertura original. Los macromicetos se recolectaron en ocho muestras de paisaje de 1Km², con diferente grado de fragmentación durante siete meses de la época de lluvias de los años 2010 y 2011. Se reconocieron en los paisajes cuatro usos principales: selva, bosque secundario, cultivo perenne y áreas abiertas. Se recolectó un total de 688 ejemplares correspondientes a 198 morfoespecies, distribuidas en 9 géneros, siendo *Marasmius* el más abundante con 119 morfoespecies. La riqueza fue mayor en selva con 159 morfoespecies, mientras que en las áreas abiertas solamente se recolectaron 30. Se proponen seis especies indicadoras para selvas no alteradas: *Caripia montagnei*, *Gymnopus neotropicus*, *Marasmiellus volvatus*, *Marasmius helvolus*, *M. tageticolor* y *Trogia cantharelloides*

1. INTRODUCCIÓN

Las selvas tropicales mantienen la mayor diversidad biológica en ecosistemas terrestres. A su vez, juegan un papel importante para la regulación del clima, por su interacción con los ciclos de carbono y agua (Myers, 1996; FAO, 2011). A pesar de su importancia, estos ecosistemas son hoy en día los más presionados para el establecimiento de nuevas tierras para la agricultura y ganadería (Gibbs et al. 2010; FAO 2011). El Parque Nacional Laguna Lachuá –PNLL- y su Zona de Influencia -ZI-, llamada también Ecorregión Lachuá, constituye uno de los últimos remanentes de las selvas alta y mediana perennifolia de Guatemala. En los últimos 30 años, la ecorregión ha perdido más del 50% de vegetación original, debido al incremento de zonas ganaderas y monocultivos, dejando fragmentos de bosques aislados de los macizos boscosos (PNLL y Finca



X encuentro
Participación de la
Mujer
en la Ciencia



Municipal Salinas Nueve Cerros), por lo que la zona de influencia posee un mosaico de hábitats definidos según el uso del suelo (CONAP, 2003).

Los hongos son un grupo de organismos poco estudiados y con un papel ecológico importante como descomponedores de materia orgánica y simbioses de plantas vasculares. Contribuyen a la formación de suelo y al reciclaje de elementos en los ecosistemas. Los hongos por su tipo de nutrición (absorción) son sensibles a los cambios en temperatura, humedad y disponibilidad de recursos; por lo que la presencia o ausencia de éstos está condicionada a las características antes mencionadas (Pearson, 1995). Este grupo es considerado el segundo taxón más diverso después de los insectos, se estima que existen alrededor de 1.5 millones de especies, de las cuales solamente se ha registrado el 5% de la diversidad a nivel mundial (Hawksworth, 1991). De las familias de Agaricales (Basidiomycota) Marasmiaceae es considerada actualmente dentro de los grupos más grandes del Orden Agaricales y uno de los componentes más importantes en bosques tropicales (Cannon & Kirk, 2007).

En este estudio se evaluó el cambio en la composición de morfoespecies de la familia Marasmiaceae, como un indicador de la calidad de hábitat en 8 muestras de paisaje de 1 Km² durante siete meses en la Ecorregión Lachuá. Para ello se realizaron recolectas durante la época lluviosa de 2010 (agosto, octubre y noviembre) y 2011 (octubre y noviembre). Se determinó el cambio en la riqueza por medio de diagramas de barras, y cambio de composición de morfoespecies utilizando análisis de ordenación. Finalmente se evaluaron ocho características propuestas por Alba-Tercedor y Sánchez-Ortega (1988), Noss (1990), Pearson & Cassola (1992), Kremen et al. (1993), y Gutiérrez (2006) para proponer especies indicadoras de calidad de hábitat en la ecorregión.

2. PARTE EXPERIMENTAL

MÉTODO

Sitio de estudio

La ecorregión Lachuá se encuentran ubicada en el municipio de Cobán, Alta Verapaz, Guatemala dentro de las coordenadas 15°46'54", 15°49'16", 15°59'11", 15°57'19" latitud norte y 90°45'14", 90°34'48", 90°29'56", 90°45'26" longitud oeste. Está limitada en el noreste y oeste por los ríos Chixoy e Icbolay, y en la parte sur por las montañas de la Sultana y el Peyán (CONAP, 2004). La región es parte de un cinturón de selva lluviosa verdadera (con precipitaciones superiores a los 2,500mm.) que Miranda (1978) define como Selvas altas y medias perennifolias, condición que gradualmente varía hacia el Noreste con la reducción de la precipitación, estableciéndose las Selvas altas, medias y bajas subperennifolias de transición características del centro de Petén. La época de lluvias está extendida durante todo el año; sin embargo, los meses de mayor precipitación corresponden de junio a octubre, existiendo solamente cuatro meses de baja precipitación, durante febrero a mayo (Monzón, 1999). Actualmente se encuentran establecidas 49 comunidades humanas con aproximadamente 12,500 habitantes y de las cuales 19 colindan con los límites del PNLL. Las comunidades humanas son en su mayoría (95%) de origen Q'eqchi' (CONAP, 2004).

Establecimiento de los sitios de recolecta

Se seleccionaron ocho sitios de un 1km² de recolecta dentro de la ecorregión Lachuá, dos dentro del PNLL y seis en comunidades de la ecorregión (Cuadro 1, Figura 1). En cada uno de ellos se marcaron cinco parcelas de 20 x 50 m distanciadas 300 m una de la otra orientadas hacia los



X encuentro
Participación de la
Mujer
en la Ciencia



cuatro puntos cardinales. En cada parcela se realizaron cinco subparcelas circulares de 20 m², obteniendo un área total de muestreo para hongos de 500 m² por sitio.

Cuadro 1. Georeferenciación de los ocho sitios de recolecta dentro de la Ecorregión Lachuá, seleccionados para la recolecta de hongos.

Nombre	Latitud	Longitud	Altitud (m)	% Selva	%Bosque secundario	% Cultivo perenne	%Áreas Abiertas	Código
Parque Nacional Laguna Lachuá 1	15.94076	-90.6741	181	100	0	0	0	PL1
Parque Nacional Laguna Lachuá 2	15.94073	-90.6338	180	98.65	0	0	1.35	PL2
Tzetoc	15.90952	-90.6206	179	8.32	0	33.68	58.01	TZE
Unión Buena Vista	15.99837	-90.6905	192	61.98	0.63	0	33.87	UVB
Finca Entre Ríos, Icbolay	15.96402	-90.557	165	60.28	25.09	13.5	1.13	FER
Las Promesas	15.98437	-90.6697	213	22.65	0	0	67.13	PRO
Pie de Cerro	16.00964	-90.6263	162	15.28	0.77	4.62	67.84	PDC
Santa Lucía Lachuá	15.96638	-90.6335	172	23.63	8.53	0	67.84	SLL

Fuente: datos de campo

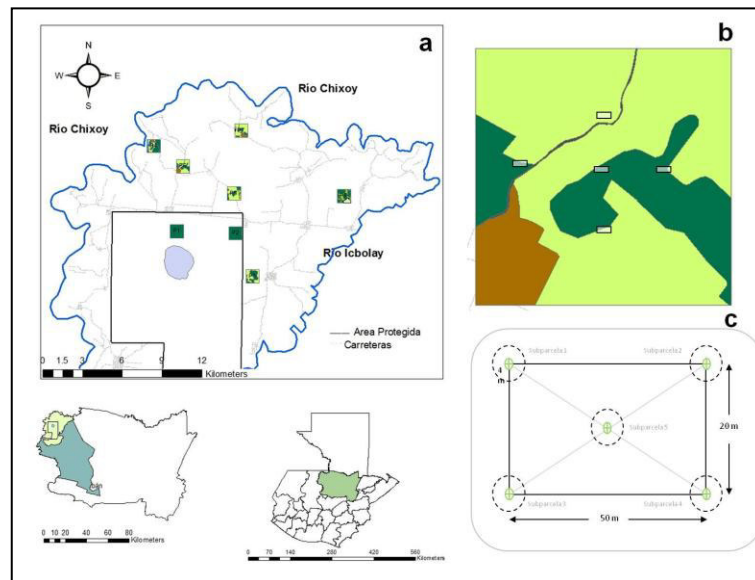


Figura 1. a) Ubicación de los ocho sitios de colecta en la ecorregión Lachuá, b) Ubicación de las cinco parcelas de 20m x 50m dentro de las ventanas móviles, c) Parcela para recolecta de hongos. Los puntos grises indican la localización de subparcelas y la circunferencia a su alrededor representa un punto de recolecta de 4 m de diámetro.

Recolecta de hongos marasmiáceos

Se realizaron siete recolectas en los meses de junio, julio, agosto, octubre y noviembre de 2010 y octubre y noviembre de 2011 en los sitios seleccionados. Se recolectaron todos los ejemplares de hongos en cada una de las parcelas. Los cuerpos fructíferos de la misma morfoespecie que se recolectaron dentro de cada subparcela se consideraron como un mismo individuo. Los ejemplares



X encuentro
Participación de la
Mujer
en la Ciencia



de hongos se describieron macroscópicamente (Largent, 1986; Mata, 1999, Mueller et al., 2004), utilizando la boleta asignada. Posteriormente se determinaron los ejemplares de macromicetos utilizando características morfológicas y macroscópicas (Largent, 1986).

Análisis Estadísticos

La riqueza de macromicetos en los diferentes sitios de recolecta se representaron por gráficos de barra. Asimismo, se representó la riqueza de macromicetos marasmíáceos por tipo de uso de suelo. Para proponer especies de Marasmiaceae como indicadores de calidad de hábitat en la Ecorregión Lachuá, donde se evaluaron las características propuestas por Alba-Tercedor y Sánchez-Ortega (1988), Noss (1990), Pearson & Cassola (1992), Kremen et al. (1993), y Gutierrez (2006).

3. RESULTADOS

Riqueza de macromicetos Marasmíáceos en la Ecorregión Lachuá.

Se recolectaron un total de 688 ejemplares correspondientes a 198 morfoespecies, distribuidas en 9 géneros, siendo *Marasmius* el más abundante con 119 morfoespecies (Figura 2). La riqueza fue mayor en selva con 159 morfoespecies, mientras que las áreas abiertas solamente se recolectaron 30. *C. montagnei* y *M. helvolus*, presentó una mayor abundancia en paisajes donde hay mayor cobertura de selva (38,51) mientras que las otras especies estuvieron homogéneamente distribuidas a lo largo de los paisajes. Las especies propuestas presentan alta abundancia en selva, mientras que en otros sitios son inexistentes a excepción de *T. cantharelloides*.

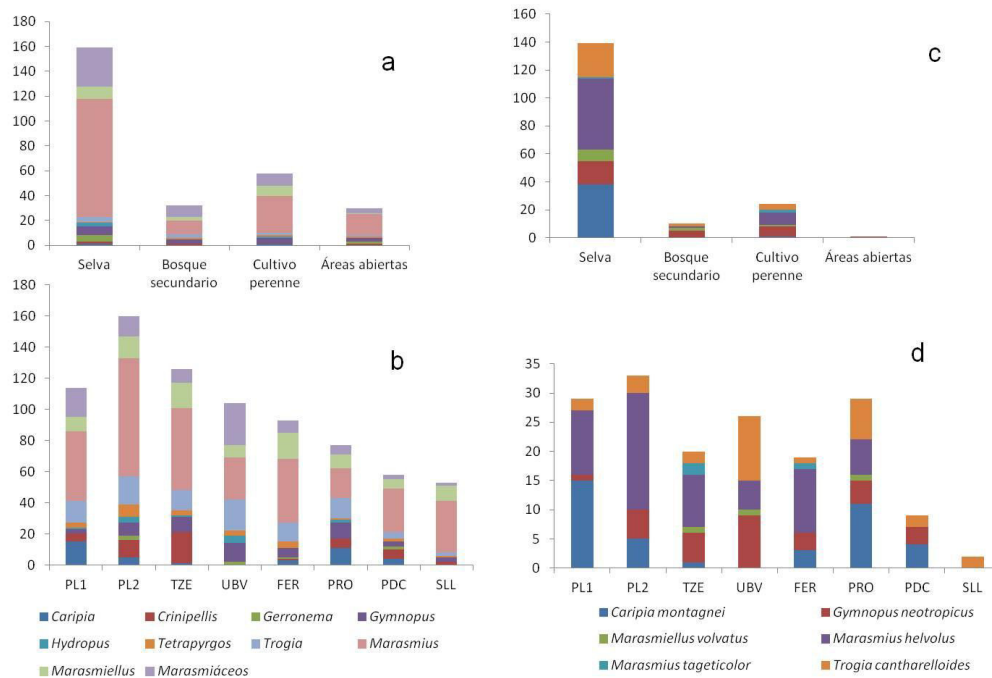


Figura 2. a) Riqueza de géneros de Marasmiaceae según el tipo de uso. b) Riqueza de géneros de Marasmiaceae en los diferentes sitios de estudio. c) Abundancia de especies indicadoras según el tipo de uso. d) Abundancia de especies indicadoras en los diferentes sitios de recolecta.



X encuentro
Participación de la
Mujer
en la Ciencia



Especies de Marasmiáceos como indicadores de cambio climático en la Ecorregión Lachúa

De las 198 morfoespecies, solamente estas seis especies cumplen con la mayoría de características para considerarlas indicadoras.

Tabla 2. Características evaluadas en las seis especies propuestas como indicadoras de calidad de hábitat

Indicador	<i>C. montagnei</i>	<i>G. neotropicus</i>	<i>M. volvatus</i>	<i>M. helvolus</i>	<i>M. tageticolor</i>	<i>T. cantharelloides</i>
Fáciles de recolectar por ser abundantes	Si	Si	Si	Si	No	Si
Taxonomía y ecología bien conocidas	Si	Si	Si	Si	Si	Si
Distribución en la zona estudiada	Si	Si	Si	Si	Si	Si
Especialización del hábitat	Si	No	Si	Si	Si	Si
Independencia relativa del tamaño de la muestra	Si	Si	Si	Si	Si	Si
Su respuesta refleja la respuesta de otras especies	Si	Si	Si	Si	Si	Si
Organismos sensibles a la contaminación	No	No	No	No	No	No
Importancia económica potencial	No	No	No	No	No	No

Fuente: elaboración propia

4. CONCLUSIONES

- La familia marasmiaceae manifiesta una disminución en riqueza de especies en paisajes que presentan una menor cobertura boscosa, lo que se evidencia el mayor uso de suelo en los diferentes sitios.
- El género *Marasmius* presenta la mayor riqueza en selva, mientras que disminuye abruptamente en áreas abiertas, esto principalmente por su función como degradador de hojarasca.
- *Caripia montagnei*, *Gymnopus neotropicus*, *Marasmiellus volvatus*, *Marasmius helvolus*, *M. tageticolor* y *Trogia cantharelloides*, pueden considerarse indicadores de calidad de hábitat, ya que cumplen con la mayoría de características propuestas, y su fructificación está condicionada principalmente al uso del suelo. *C. montagnei* y *M. helvolus* son los que presentan mayor abundancia en selvas maduras o que no presentan intervención humana.

AGRADECIMIENTOS

El primer autor agradece al Programa de Posgrado en Ciencias Biológicas UNAM y DIGED, USAC por el establecimiento del programa en Guatemala. Al equipo de investigación de la Sección de Hongos BIGU, por el apoyo en la colecta y procesamiento de ejemplares. A los proyectos, DIGI 7.95-2010, FODECYT 29-2011, RLB-Andrew W. Foundation Mellon Grant en 2010-2011, por el financiamiento otorgado para los viajes de campo. Asimismo, se agradece al proyecto de la DGAPA, UNAM con el no. de proyecto IN-207311 y al SIN, CONACYT por el apoyo financiero para



X encuentro
Participación de la
Mujer
en la Ciencia



la realización de este estudio, así como al Dr. Teófilo Herrera por sus comentarios y observaciones en este estudio y publicación.

BIBLIOGRAFÍA

1. Alba-Tercedor, J y Sánchez-Ortega. "Un método rápido y simple para evaluar la calidad biológica de las aguas corrientes basado en el de Hellawell" 1978. Asociación Española de Limnología. *Limnética*, 1988, 4, 51-56.
2. Cannon, P., & Kirk, P. "Fungal families of the world (tenth ed.)". United Kingdom: CAB International 2007.
3. CONAP, "Plan Maestro del Parque Nacional Laguna Lachuá. 2004-2009". Proyecto Nacional Laguna Lachuá, INAB, UICN, Embajada Real de los Países Bajos (eds). Guatemala, 2003.
4. FAO, "State of the World's Forests 2011" Food and Agriculture Organization of the United Nations, Roma, 2011.
5. Gibbs, H.K, Ruesch, A.S, Achard, F., Clayton, M.K, Holmgren, P., Ramankutty N, Foley, J.A, "Tropical forests were the primary sources of new agricultural land in the 1980s and 1990s". *Proc Natl Aca Sci*, 2010, 107:16732–16737
6. Gutiérrez, J., Riss, W., y Ospina, R. "Bioindicación de la calidad del agua en la sabana de Bogotá-Colombia, mediante la utilización de la Lógica difusa neuro-adaptativa como herramienta". *Caldasia*, 2006, 28 (1): 45-56.
7. Hawksworth, D. The fungal dimension of biodiversity: magnitude, significance, and conservation. *Mycological Research*, 1991, 6, 641-55.
8. Kremen, C., Colwell, R., Erwin, T., Murhpy, D., Noss, R., & Sanjayan, M. "Terrestrial arthropod assemblages: Their use in conservation planning" *Conserv Biol*, 1993 4(7), 796-808.
9. Largent, D., Hadley, S., & Stuz, D. "How to Identify Mushrooms to Genus I. Macroscopic Features". Eureka: Mad River Press. USA, 1986.
10. Mata, M. "Hongos de Costa Rica (Vol. 1)". Santo Domingo de Heredia: INBIO.1999.
11. Miranda, F. "Vegetación de la Península Yucateca". Colegio de Postgraduados. Chapingo, México, 1978
12. Monzón, R. "Estudio general de los recursos agua, suelo y uso de la tierra en el Parque Nacional Laguna Lachuá y su zona de influencia, Cobán, Alta Verapaz (Tesis de Ingeniero Agrónomo) Universidad de San Carlos de Guatemala. Guatemala",1999.
13. Mueller G., Bills, G., & Foster, M. "Biodiversity of Fungy: Inventory and Monitoring Methods". USA: Elsevier, 2004.
14. Myers N. "Tropical Forest: present status and future outlook". *Climatic Change*, 1991, 19:3–32
15. Noss, R. "Indicators for monitoring biodiversity: a hierarchical approach". *Conserv Biol*, 1990, 4:355-364.
16. Pearson, D., & Cassola, F. "World-wide species richness patterns of Tiger Beetles (Coleoptera: Cicindelidae): Indicator taxon for biodiversity and conservation studies". *Conserv Biol*, 1992, 6, 376-391.
17. Pearson, D. "Selecting indicator taxa for the quantitative assessment of biodiversity". *Biodiversity measurement and estimation*, 1995, 345(1311), 75-79.