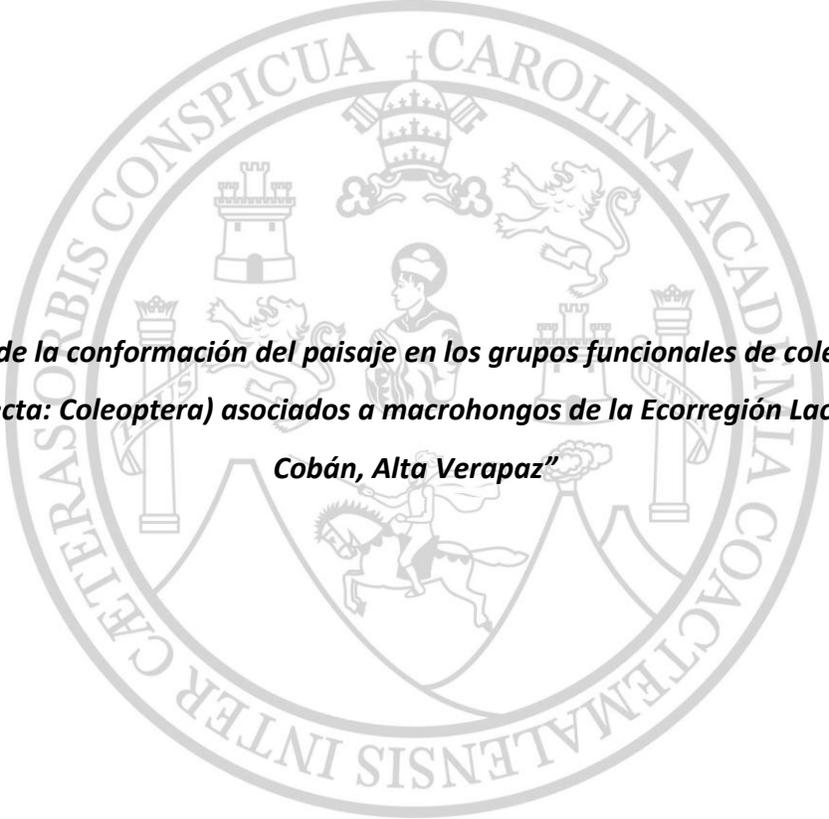


UNIVERSIDAD DE SAN CARLOS DE GUATEMALA
FACULTAD DE CIENCIAS QUÍMICAS Y FARMACIA



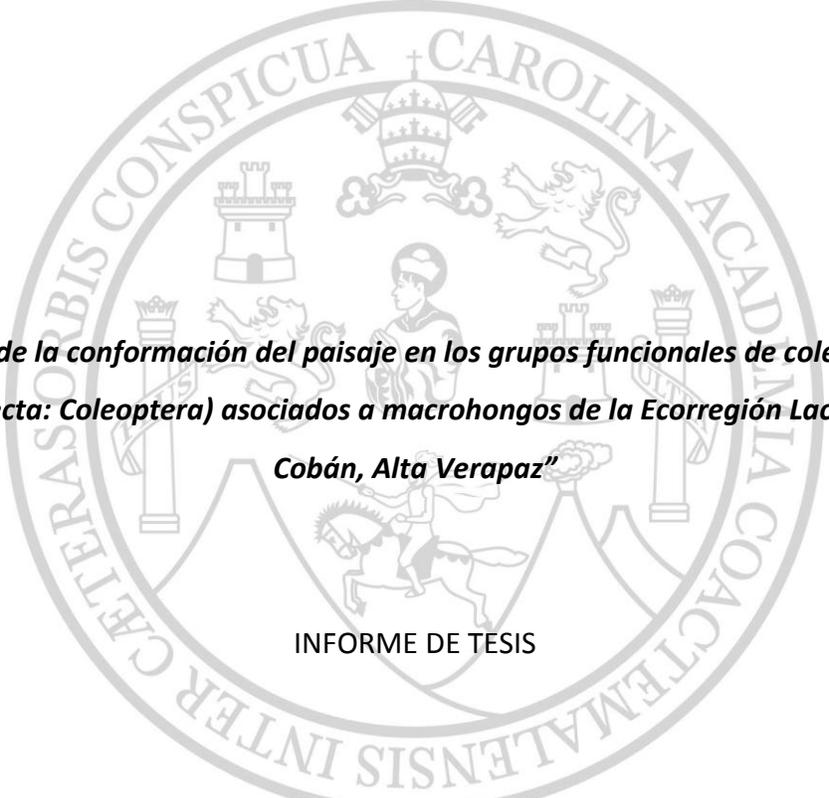
***“Efecto de la conformación del paisaje en los grupos funcionales de coleópteros
(Insecta: Coleoptera) asociados a macrohongos de la Ecorregión Lachuá,
Cobán, Alta Verapaz”***

Karla Samanta Orellana Arévalo

Bióloga

Guatemala, julio de 2014

UNIVERSIDAD DE SAN CARLOS DE GUATEMALA
FACULTAD DE CIENCIAS QUÍMICAS Y FARMACIA

The seal of the University of San Carlos of Guatemala is a circular emblem. It features a central figure of a man on horseback, surrounded by various symbols including a castle, a lion, and a cross. The text "UNIVERSITAS CAROLINA ACAD. COACTEMALENSIS" is inscribed around the perimeter of the seal.

***“Efecto de la conformación del paisaje en los grupos funcionales de coleópteros
(Insecta: Coleoptera) asociados a macrohongos de la Ecorregión Lachuá,
Cobán, Alta Verapaz”***

INFORME DE TESIS

Presentado por

Karla Samanta Orellana Arévalo

Para optar al título de

Bióloga

Guatemala, julio de 2014

JUNTA DIRECTIVA

Oscar Manuel Cóbar Pinto, Ph.D.	Decano
Lic. Pablo Ernesto Oliva Soto, M.A.	Secretario
Licda. Liliana Vides de Urizar	Vocal I
Dr. Sergio Alejandro Melgar Valladares	Vocal II
Lic. Rodrigo José Vargas Rosales	Vocal III
Br. Lourdes Virginia Nuñez Portales	Vocal IV
Br. Julio Alberto Ramos Paz	Vocal V

AGRADECIMIENTOS

Agradezco especialmente a Maura Quezada, por confiarme las colectas del Proyecto de Investigación DIGI 7-95, por la información de los hongos de la Ecorregión Lachuá y por su asesoría durante este trabajo de tesis. A Emmanuel Agreda, Ángel Xo, Roxanda López, Rosa Sunum y Gandhi Ponce por la colecta de coleópteros y hongos. A la Dirección General de Investigación de la Universidad de San Carlos de Guatemala, por financiar las colectas de los especímenes utilizados durante esta investigación. A German Peña de la Escuela de Biología de la Universidad de San Carlos de Guatemala, a Boris McDonald de la Sección de Plantas Acuáticas del Herbario BIGU y al personal 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 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 con la identificación de coleópteros. A Claudio Méndez por la revisión del documento final.

ÍNDICE

1. RESUMEN	1
2. INTRODUCCIÓN	2
3. ANTECEDENTES	4
3.1. Interacciones entre hongos e insectos en general	4
3.1.1. Fungivoría en insectos	4
3.2. Interacciones entre hongos y coleópteros	6
3.2.1. Orden Coleoptera	6
3.2.1.1. Familias de coleópteros asociados a hongos	8
3.2.2. Ecología de las interacciones entre coleópteros y hongos	10
3.2.3. Factores que afectan las interacciones entre coleópteros y hongos	11
3.2.3.1. Presencia y características de los hongos	11
3.2.3.2. Pérdida de hábitat	13
3.3. Estudios previos	14
3.3.1. Diversidad e interacciones de coleópteros asociados a hongos	14
3.3.2. Efectos de la pérdida de hábitat sobre las asociaciones coleóptero-hongo	15
3.4. Estudios previos en Guatemala	15
4. JUSTIFICACIÓN	17
5. OBJETIVOS	18
5.1. General	18
5.2. Específicos	18
6. HIPÓTESIS	19
7. MATERIALES Y MÉTODOS	20
7.1. Universo	20
7.1.1. Población	20
7.1.2. Muestra	20
7.1.3. Unidad experimental	20
7.2. Materiales	20
7.2.1. Trabajo de laboratorio	21
7.2.2. Preparación de colección entomológica	21
7.2.3. Reactivos	22

7.2.4. Equipo	22
7.3. Métodos	22
7.3.1. Área de estudio	22
7.3.2. Diseño experimental	24
7.3.3. Selección de paisajes	24
7.3.4. Colecta de coleópteros asociados a hongos	24
7.3.5. Trabajo de laboratorio	25
7.3.5.1. Preparación de colección entomológica	26
7.3.5.2. Determinación taxonómica y definición de morfoespecies	28
7.2.5.3. Captura de imágenes	29
7.3.6. Análisis de datos	29
7.3.6.1. Estructura y composición de las muestras de paisaje	29
7.3.6.2. Riqueza y distribución de coleópteros asociados a hongos	31
7.3.6.3. Diversidad de coleópteros asociados a hongos	31
7.3.6.4 Grupos funcionales de coleópteros asociados a hongos	32
8. RESULTADOS	33
8.1. Estructura y composición de las muestras de paisaje de la Ecorregión Lachuá	33
8.1.1. Uso de suelo	33
8.1.2. Cobertura boscosa y conectividad	34
8.2. Coleópteros asociados a hongos	36
8.2.1. Abundancia y distribución de coleópteros asociados a hongos	36
8.2.1.1. Abundancia de coleópteros por muestra de paisaje	36
8.2.1.2. Abundancia de coleópteros por uso de suelo	37
8.2.1.3. Abundancia de coleópteros por mes	37
8.2.2. Abundancia y distribución por familia de coleópteros	38
8.2.2.1. Familias de coleópteros por muestra de paisaje	38
8.2.2.2. Familias de coleópteros por uso de suelo	39
8.2.3. Riqueza de coleópteros asociados a hongos	41
8.2.3.1. Riqueza de coleópteros por muestra de paisaje	41
8.2.3.2. Riqueza de coleópteros por uso de suelo	43
8.2.4. Diversidad de coleópteros asociados a hongos	44
8.2.5. Grupos funcionales de coleópteros asociados a hongos	46

8.2.5.1. Distribución de grupos funcionales por muestra de paisaje	46
8.2.5.2. Distribución de grupos funcionales por uso de suelo	48
9. DISCUSIÓN	50
9.1. Estructura y composición de las muestras de paisaje de la Ecorregión Lachuá	50
9.2. Coleópteros asociados a hongos de la Ecorregión Lachuá	50
9.2.1. Riqueza de coleópteros asociados a hongos en la Ecorregión Lachuá	51
9.2.2. Efecto de la conformación del paisaje en la diversidad de coleópteros asociados a hongos de la Ecorregión Lachuá	53
9.2.3. Efecto de la conformación del paisaje en las proporciones de grupos funcionales de coleópteros asociados a hongos en la Ecorregión Lachuá	54
10. CONCLUSIONES	56
11. RECOMENDACIONES	58
12. BIBLIOGRAFÍA	59
13. ANEXOS	69

1. RESUMEN

Durante las últimas décadas, la Ecorregión Lachuá, en Cobán, Alta Verapaz, ha sufrido un cambio drástico del uso de suelo, en el que se han sustituido grandes porciones de selva tropical por cultivos, pastos para ganado o asentamientos humanos. Durante este proceso, se ha perdido más del 50% de cobertura boscosa afectando la distribución de distintos grupos de organismos, especialmente a los que son más sensibles al cambio de condiciones de suelo, como los macrohongos y los organismos asociados a ellos. Particularmente, en esta investigación se determinó el efecto de la conformación del paisaje en la diversidad y las proporciones de tres grupos funcionales de coleópteros asociados a cuerpos fructíferos de macrohongos, en ocho muestras de paisaje de la Ecorregión Lachuá, durante 2010 y 2011.

En un principio, se evaluaron las variables de las muestras de paisaje (e.g. total de cobertura boscosa, tipos de uso de suelo, número de parches, permeabilidad de matriz), y se clasificaron según su conformación. Se obtuvieron dos grupos: el primero, conformado por las áreas con mayor cobertura de selva y menor perturbación (PL1 y PL2); y el segundo, constituido por el resto de muestras de paisaje con menor cobertura, mayor cantidad de fragmentos y distintos tipos de uso de suelo (TZE, UBV, PRO, FER, PDC, SLL). Estas dos últimas muestras de paisaje son las que presentan un mayor grado de perturbación, al poseer grandes extensiones de áreas abiertas, específicamente pastos para ganado y cultivos anuales de piña y maíz.

En el total de muestras de paisaje, se colectaron 71 morfoespecies de coleópteros, en doce familias, incluyendo fungívoros obligados, fungívoros facultativos, predadores y visitantes casuales. La familia de coleópteros más diversa fue Staphylinidae, en especial la subtribu Gyrophaenina, incluida en el 88% de los ejemplares fungívoros obligados obtenidos. La diversidad de coleópteros fue más alta en las muestras con mayor cobertura y baja fragmentación (PL1 y TZE), así como en las parcelas con cobertura de selva (SE). Los niveles más bajos de diversidad se encontraron en las áreas con menor cobertura arbórea y más fragmentos (PDC y PRO). Asimismo, se evidenció que la proporción de coleópteros fungívoros obligados disminuye en las muestras de paisaje con menor cobertura de selva (TZE) y alto grado de fragmentación (FER).

2. INTRODUCCIÓN

La Ecorregión Lachuá -que comprende el Parque Nacional Laguna de Lachuá (PNLL) y su zona de influencia (ZI)- se encuentra en el municipio de Cobán, Alta Verapaz, en el norte de Guatemala. Forma parte de un cinturón de selva lluviosa verdadera, con precipitaciones superiores a los 2,500 mm anuales, que Miranda (1978) clasifica como selva alta y media perennifolia (Ficha Ramsar, 2004, p. 2; CONAP, 2003, p. 8-13). La cobertura boscosa de la Ecorregión empezó a perderse a un ritmo acelerado desde mediados del siglo pasado. A partir de 1954, se registra una reducción de 207.07 km² de área boscosa, con un promedio de 4.93 km² perdidos al año, hasta 1996 (Monzón, 1999, p. 47). La causa principal de la reducción del bosque, ha sido el desarrollo de cultivos anuales y la ganadería extensiva (Ficha Ramsar, 2004, p. 2).

Uno de los grupos afectados por esta pérdida de hábitat son los hongos, debido a su sensibilidad al cambio en las condiciones del suelo y a la ausencia de cobertura vegetal. En ambientes naturales, la temperatura y la cantidad de lluvia son consideradas como los factores principales que afectan la aparición y la productividad (e.g. cantidad de esporas) de los cuerpos fructíferos, respectivamente. La cantidad de luz recibida –especialmente de ondas entre 320-400 nm-, la humedad relativa y el pH también influyen en la fructificación de los hongos (Moore, Gange, Gange & Boddy, 2008, p. 92-94). En el estudio realizado por Quezada (2005, p. 39), se concluye que las condiciones desfavorables como falta de materia en descomposición (e.g. hojarasca) y degradación de la cobertura boscosa, restringen la distribución de los hongos y reducen su diversidad en la Zona de Influencia del PNLL.

La presencia de cuerpos fructíferos de hongos es importante ya que sirven como fuente alimenticia y refugio, principalmente, para grupos tan diversos como los insectos (Jakovlev, 2012, p. 11). Uno de los grupos con más especies asociadas a hongos es el orden Coleoptera, con alrededor de 40 familias con cierto grado de fungivoría (Triplehorn & Johnson, 2005, p. 365-468). Los coleópteros fungívoros pueden dividirse en varios grupos funcionales, dependiendo de sus hábitos alimenticios, que van desde la **fungivoría obligada** (micofagia en algunos documentos), la **fungivoría facultativa** u ocasional, hasta

la **depredación** de larvas o adultos de otros insectos. Otros grupos reconocidos se basan en la morfología de las partes bucales de los coleópteros y sus fuentes alimenticias (i.e. micrófagos y macrófagos) (Lawrence, 1989); o por el nivel de especialización que poseen en cuanto a la cantidad especies de hongos que consumen (i.e. monofagia, oligofagia y polifagia) (Anduaga, 2000, p. 129; Guevara, Rayner & Reynolds, 2000, p. 137; Schigel, 2012, p. 259; Triplehorn & Johnson, 2005, p. 365-468).

En trabajos recientes, se ha propuesto el estudio de los grupos funcionales insectos para evaluar los efectos de la pérdida de hábitat y fragmentación en sus comunidades, ya que las medidas de diversidad no reflejan necesariamente los cambios en la composición de las especies y la función que tienen en el ecosistema (Schmidt & Roland, 2006, p. 1110). En este trabajo, se evaluó el efecto de la conformación del paisaje en ocho muestras de 1 km² de la Ecorregión Lachuá, sobre las proporciones de los grupos funcionales de los coleópteros asociados a los cuerpos fructíferos de hongos, específicamente basidiomicetos. Con esto, además, se generó información taxonómica de grupos de coleópteros poco estudiados en Guatemala.

3. ANTECEDENTES

3.1. Interacciones entre hongos e insectos en general

Los hongos y los insectos comprenden dos de los grupos más diversos de organismos (Triplehorn & Johnson, 2005, p. 153; Mora, Tittensor, Adl, Simpson & Worm, 2011, p. 5), y entre ellos existe un gran número de interacciones que afectan a ambos de una manera directa o indirecta, ya sea de una forma positiva o negativa. Entre las **interacciones directas** se incluye el consumo de hongos por insectos (i.e. **fungivoría**), y el aprovechamiento de los fluidos corporales de los insectos por hongos entomopatógenos (Pedrini & Juárez, 2008, p. 1333). Las **interacciones indirectas** comprenden principalmente 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, p. 158). Las interacciones indirectas no siempre son negativas, y en ocasiones son beneficiosas para ambos grupos o nula para alguno. Se puede mencionar la digestión parcial de nutrientes (e.g. celulosa, lignina) por parte de los hongos, para que los insectos puedan aprovecharlos, y la dispersión de esporas fúngicas por los insectos, lo cual ayuda con su reproducción (Boddy & Hefin, 2008, p. 156). La mayoría de interacciones se da entre insectos y hongos del phylum Basidiomycota (Amat-García, Amat-García & Henao, 2004, p. 223), que por su tamaño y la capacidad de producir cuerpos fructíferos (basidiocarpos) se incluyen dentro de los macromicetos o **macrohongos** (Kirk, Cannon, Minter & Stalpers, 2008, p. 396).

3.1.1. Fungivoría en insectos

La **fungivoría**, anteriormente denominada **micofagia** (Rawlins, 1984, p. 382; Newton, 1984, p. 302; Bruns, 1984, p. 91; Boddy & Hefin, 2008, p. 156), se define como el consumo de micelio, cuerpos fructíferos o esporas de hongos (Schigel, 2012, p. 258). Existe una gran variedad de organismos que incluyen hongos dentro de su dieta (e.g. protozoos, nematodos, arácnidos, reptiles, mamíferos) (Toledo, Peralta, Vieira, 2004, p. 173; Bandyopadhyay, Khatun, Chatterjee, 2009, p. 253; Hanson, Hodge, Porter, 2003, p.

6), sin embargo, por la cantidad de especies de insectos, se encuentra un mayor número de reportes de fungivoría para este grupo, principalmente para Coleoptera y Diptera (Amat-García, Amat-García & Henao, 2004, p. 223; Schigel, 2012, p. 259). Otros órdenes de insectos que poseen especies fungívoras son Lepidoptera, Hemiptera, Isoptera, Embioptera, Psocoptera y Thysanoptera (Schigel, 2008, p. 8).

La larga lista de insectos fungívoros pueden ser incluidos en tres categorías principales: 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, p. 382). Amat-García y colaboradores (2004, p. 225) describieron con más amplitud 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. Incluyeron, además de fungívoros micetobiontes (primarios) y micetófilos (secundarios), a insectos detritívoros y predadores:

- *“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 estadios 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 estados 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 estados 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.”*

En cuanto a la forma del consumo del hongo, los insectos por lo general ingieren porciones de cuerpo fructífero o esporas, digiriendo la pared celular de quitina. Otros microorganismos (e.g. nematodos, protozoos) perforan un agujero en la hifa para ingerir el citoplasma, sin consumir la pared celular, que es difícil de procesar. A estos tipos de fungivoría también se les conoce como macrofagia y microfagia, respectivamente. También debe tenerse en cuenta que muchos organismos pueden consumir estructuras fúngicas, pero no necesariamente son digeridas (Adl, 2003, p. 175; Guevara, Rayner, Reynolds, 2000, p. 137; Gullan & Cranston, 2010, p. 251).

3.2. Interacciones entre hongos y coleópteros

3.2.1. Orden Coleoptera

Los coleópteros comprenden el grupo más diverso de organismos, con 387,100 especies descritas, distribuidas en 176 familias extantes y 31 extintas (Slipinski, Leschen & Lawrence, 2011, p. 203). Este orden pertenece a la clase Insecta, incluido en el subphylum Hexapoda y el phylum Arthropoda (Triplehorn & Johnson, 2005, p. 153).

Como la mayoría de insectos, los coleópteros poseen dos pares de alas, pero pueden ser distinguidos fácilmente de otros grupos porque el primer par está endurecido (i.e. **élitros**), y es utilizado como escudos protectores cuando está en reposo; el segundo par de alas es membranoso y es utilizado para el vuelo. Los coleópteros presentan una gran variedad de tamaños, que van desde menos de un milímetro, hasta 125 mm de longitud. La mayoría de especies poseen aparato bucal masticador, con fuertes mandíbulas adaptadas para consumir una gran variedad de alimentos. Los integrantes de este orden son holometábolos, lo que quiere decir que tienen metamorfosis completa –larva, pupa, imago- (Triplehorn & Johnson, 2005, p. 365)

La mayoría de especies son terrestres y pasan gran parte de su vida en ambientes crípticos como madera en descomposición, hojarasca o bajo el suelo, sin embargo existen coleópteros acuáticos o semiacuáticos (Thomas, 2008, p. 437; Triplehorn & Johnson, 2005, p. 365). 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, semillívoros, carroñeros, raspadores y fungívoros) (Susilo, Indriyati & Hardiwinoto, 2009, p. 195; Buschke & Seaman, 2011, p. 220), sin embargo, cada uno de estos grupos puede ser dividido según el estudio realizado (Amat-García, Amat-García & Henao, 2004, p. 225).

Taxonómicamente, este orden se divide en cuatro subórdenes extantes (i.e. Archostemata, Myxophaga, Adephaga y Polyphaga), que a su vez se dividen en series, superfamilias, familias (176), subfamilias, tribus, géneros (295,000) y especies (386,500) (Slipinski, Leschen & Lawrence, 2011, pp. 203-208). Para su clasificación se utilizan rasgos morfológicos de la cabeza (e.g. antenas, piezas bucales, forma del rostro), el tórax (e.g. élitros, patas), y el abdomen (e.g. genitalia). Por lo general es necesario utilizar aumento para distinguir adecuadamente estos rasgos (Triplehorn & Johnson, 2005, p. 377).

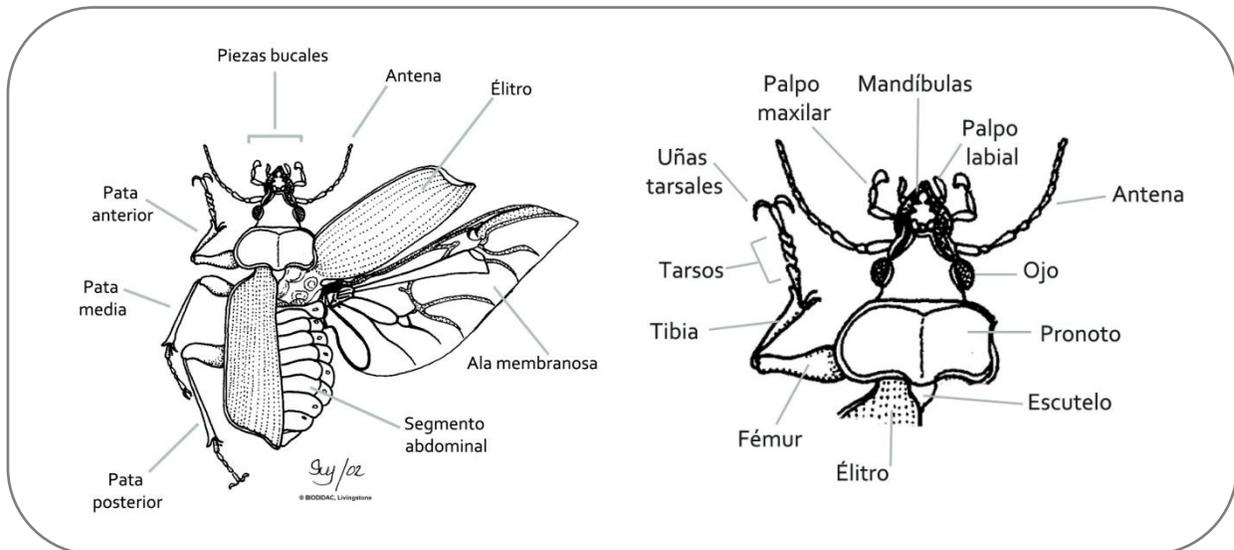


Figura 1. Morfología general de Coleoptera (Modificado de Biodidac, 2002).

3.2.1.1. Familias de coleópteros asociados a hongos

Como se mencionó con anterioridad, existen 176 familias extantes de coleópteros (Slipinski, Leschen & Lawrence, 2011, p. 203) de las cuales al menos 44 poseen especies fungívoras o que presentan algún tipo de asociación con esporocarpos (Anduaga, 2000, p. 122; Cline & Leschen, 2005, p. 416; Guevara, Rayner & Reynolds, 2000, p. 137; Schigel, 2012, p. 259; Epps & Arnold, 2010, p. 790; Takahashi, Tuno & Kagaya, 2005, p. 46; Triplehorn & Johnson, 2005, p. 365-468; Zeran, Anderson & Wheeler, 2007, p. 121). La presencia de especies fungívoras en muchas ramas filogenéticas de Coleoptera indica la importancia de la fungivoría en la historia evolutiva de este grupo (Schigel, 2005, p. 7).

Todos los coleópteros asociados a hongos reportados pertenecen al suborden Polyphaga, incluyendo ocho superfamilias, dentro de cinco series (Slipinski, Leschen & Lawrence, 2011, pp. 203-208):

Orden Coleoptera Linnaeus, 1758

Suborden Polyphaga Emery, 1886

Serie Staphyliniformia Latreille, 1802

Superfamilia Hydrophiloidea Latreille, 1802

Familia **Hydrophilidae** Latreille, 1802

Familia **Histeridae** Gyllenhal, 1808

Superfamilia Staphylinoidea Latreille, 1802

Familia **Ptiliidae** Erichson, 1845

Familia **Leiodidae** Fleming, 1821

Familia **Silphidae** Latreille, 1807

Familia **Staphylinidae** Latreille, 1802

Serie Scarabaeiformia Crowson, 1960

Superfamilia Scarabaeoidea Latreille, 1802

Familia **Geotrupidae** Latreille, 1802

Familia **Trogidae** W. S. MacLeay, 1819

Familia **Glaresidae** Kolbe, 1905

Familia **Hybosoridae** Erichson, 1874

Familia **Scarabaeidae** Latreille, 1802

Serie Scirtiformia Fleming, 1821

Superfamilia Scirtoidea Fleming, 1821

Familia **Eucinetidae** Lacordaire, 1857

Familia **Clambidae** Fischer von Waldheim, 1821

Serie Elateriformia Crowson, 1960

Superfamilia Elateroidea Leach, 1815

Familia **Throscidae** Laporte, 1840

Serie Derodontiformia LeConte, 1861

Superfamilia Derodontoidea LeConte, 1861

Familia **Derodontidae** LeConte, 1861

Serie Bostrichiformia Forbes, 1926

Superfamilia Bostrichoidea Latreille, 1802

Familia **Ptinidae** Latreille, 1802 (=Anobiidae Fleming, 1821)

Serie Cucujiformia Lameere, 1938

Superfamilia Cleroidea Latreille, 1802

Familia **Trogossitidae** Latreille, 1802

Superfamilia Cucujoidea Latreille, 1802

Familia **Sphindidae** Jacquelin du Val, 1860

Familia **Biphyllidae** LeConte, 1861

Familia **Erotylidae** Latreille, 1802

Familia **Monotomidae** Laporte, 1840

Familia **Cryptophagidae** Kirby, 1826

Familia **Silvanidae** Kirby, 1837

Familia **Cucujidae** Latreille, 1802

Familia **Phalacridae** Leach, 1815

Familia **Laemophloeidae** Ganglbauer, 1899

Familia **Nitidulidae** Latreille, 1802

Familia **Bothrideridae** Erichson, 1845

Familia **Cerylonidae** Billberg, 1820

Familia **Endomychidae** Leach, 1815

Familia **Coccinellidae** Latreille, 1807

Familia **Corylophidae** LeConte, 1852

Familia **Latridiidae** Erichson, 1842

Superfamilia Tenebrionoidea **Latreille, 1802**

Familia **Mycetophagidae** Leach, 1815

Familia **Ciidae** Leach, 1819

Familia **Tetratomidae** Billberg, 1820

Familia **Melandryidae** Leach, 1815

Familia **Mordellidae** Latreille, 1802

Familia **Zopheridae** Solier, 1834

Familia **Tenebrionidae** Latreille, 1802

Familia **Mycteridae** Oken, 1843

Familia **Salpingidae** Leach, 1815

Superfamilia Curculionoidea Latreille, 1802

Familia **Anthribidae** Billberg, 1802

Familia **Curculionidae** Latreille, 1802

Varios estudios reportan a la familia Staphylinidae como la más abundante en basidiocarpos (principalmente de los órdenes Polyporales y Agaricales), conformando hasta el 98% de los individuos colectados (Epps & Arnold, 2010, p. 789). Otras familias colectadas con frecuencia son Erotylidae, Nitidulidae, Ciidae, Tenebrionidae, Melandryidae, Tetratomidae, Zopheridae, Mycetophagidae, Leiodidae, Endomychidae (Epps & Arnold, 2010, p. 789, Zeran, Anderson & Wheeler, 2007, p. 121).

3.2.2. Ecología de las interacciones entre coleópteros y hongos

Las asociaciones entre coleópteros y hongos se toman como análogas a la herbivoría, ya que plantas y hongos son recursos que 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 la germinación (Epps & Arnold, 2010, p. 2010).

Por lo general, los hongos representan un recurso impredecible y disperso, a pesar de ello, existe una gran cantidad de interacciones entre este grupo y los integrantes del orden Coleoptera (Schiegel, 2012, p. 258). Muchas especies de este taxón de insectos dependen de los basidiocarpos, incluyendo los hipógeos (i.e. subterráneos). Esto debido a que poseen una dieta exclusivamente fungívora, y a su vez los utilizan como sustrato para completar su ciclo de vida. Por otro lado, especies depredadoras aprovechan la abundancia de fungívoros para alimentarse, incluso desde su estado larval (Cline & Leschen, 2005, p. 411; Fogel & Peck, 1975, p. 742; Schigel, 2012, p. 259).

Los basidiocarpos 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 (Lundgren, 2009, p. 298; Schiegel, 2012, p. 258). Aunque 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 basidiocarpos. Además, existe evidencia de que los coleópteros complementan su dieta con nutrientes sintetizados por levaduras que poseen en el tracto digestivo (Suh & Blackwell, 2005, p. 246).

La importancia de este tipo de asociaciones, radica en que se encuentran entre las más ricas en cuanto a especies, diversidad y complejidad en los ecosistemas terrestres. Existen adaptaciones únicas en cuanto a las habilidades de dispersión de ambos grupos, generando una gran cantidad de tipos de interacciones. La alta diversidad de especies fungívoras en distintos clados filogenéticos, por lo general distantes, de Coleoptera indica un rol especial de los hongos en la evolución del grupo más grande de organismos (Schigel, 2012, p. 258).

3.2.3. Factores que afectan las interacciones entre coleópteros y hongos

3.2.3.1. Presencia y características de los hongos

Una de las condiciones para que se den las asociaciones coleóptero-hongo es la producción de esporocarpos. A pesar que algunas especies utilizan el micelio

vegetativo, es en los esporocarpos donde ocurre la mayoría de las interacciones (Boddy & Hefin, 2008, p. 160; Schigel, 2001, 319; Shigel, 2012, p. 258).

La fructificación de un hongo se ve afectada por la **disponibilidad de nutrientes** de carbono y minerales (materia orgánica para degradar, en el caso de los saprófitos), y por **factores ambientales** como temperatura, disponibilidad de agua, presencia de CO₂, luz, nivel de pH y las interacciones con otros hongos o bacterias (Moore, Gange, Gange & Boddy, 2008, p. 79). Una vez se forma la fructificación, la presencia, composición y riqueza de coleópteros, se ve afectada principalmente por la estructura hifal del hongo, su dureza, su duración y las adaptaciones que posean estos insectos en el aparato bucal (Schigel, 2009, p. 8).

En los bosques templados de América del Norte, Europa y Asia, se ha reportado una mayor abundancia de coleópteros en los esporocarpos del orden Polyporales, debido principalmente a su durabilidad, lo que permite el desarrollo larval largo de muchos de estos insectos (Epps & Arnold, 2010, p. 795; Schigel, 2011, p. 342; Yamashita & Hiji, 2007, p. 231). Por otro lado, los esporocarpos 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, p. 8).

En cuanto a la **abundancia** de los cuerpos fructíferos, se ha determinado que los coleópteros se ven beneficiados por la presencia de especies que producen grupos grandes de basidiocarpos, 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, evidenciaron el **tamaño** del basidiocarpo no es significativo para la presencia de coleópteros (Takahashi, Tuno & Kagaya, 2005, p. 42).

En algunos estudios se ha sugerido que los **metabolitos secundarios** de los cuerpos fructíferos de macrohongos, han evolucionado como mecanismos de defensa hacia consumidores mamíferos, más que hacia insectos fungívoros (Guevara & Dirzo, 1999,

p. 614). En estudios con diversos géneros de macrohongos, se ha evidenciado que los compuestos químicos no afectan en gran manera la composición de especies en comunidades de insectos fungívoros (Yamashita & Hiji, 2007, p. 232). En otros aspectos como el **color** del cuerpo fructífero, no se ha encontrado una relación significativa con la presencia de fungívoros (Guevara & Dirzo, 1999, p.614).

3.2.3.2. Pérdida de hábitat

La fragmentación del paisaje se define como el fraccionamiento de un hábitat natural continuo en fragmentos de menor tamaño. Implica cuatro efectos en el patrón del hábitat: a) **reducción en la cantidad del hábitat**, b) incremento en el número de parches, c) reducción en el tamaño de los parches de hábitat, d) incremento del aislamiento de los parches. La pérdida de hábitat tiene efectos negativos grandes sobre la biodiversidad, ya que se ha evidenciado que reduce la longitud de la cadena trófica, altera interacciones entre especies, reduce el número de especialistas y de especies de gran tamaño (Fahrig, 2003, p. 491-499).

El número de especies de una localidad se ve afectada por factores que operan a diferentes escalas espaciales, que se definen principalmente por la movilidad de los organismos y la conectividad entre las poblaciones. A escala local (dentro de un mismo parche) los procesos que afectan la riqueza son las fluctuaciones poblacionales y la competencia, mientras que a escala de paisaje, la heterogeneidad ambiental es lo que influye en los procesos ecológicos (Yaacobi, Ziv & Rosenzweig, 2007, p. 287)

La ciencia encargada de evaluar cómo la estructura de un paisaje afecta los procesos que determinan la abundancia y distribución de los organismos se denomina ecología del paisaje. Estadísticamente, en estudios del paisaje, las variables de independientes o de respuesta son abundancia y distribución, mientras que las variables dependientes o predictoras son las variables que describen la estructura del paisaje (e.g. el tamaño, la forma y el aislamiento de los parches; Fahrig, 2005, p. 5).

Se conoce que los insectos son altamente susceptibles a la pérdida del hábitat, causado 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, Ghazoui, Stork & Davis, 1996, p. 255).

En estudios realizados en Finlandia, se ha determinado que muchas especies de coleópteros fungívoros están relacionadas 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, 2001, p. 72).

Para medir de una mejor manera las consecuencias sobre la entomofauna a nivel de paisaje, se han realizado estudios que utilizan grupos funcionales, en lugar de taxa individuales, ya que las medidas de diversidad no reflejan necesariamente los cambios en la composición de las especies y la función que tienen en el ecosistema (Schmidt & Roland, 2006, p. 1110).

3.3. Estudios previos

3.3.1. Diversidad e interacciones de coleópteros asociados a hongos

Existe una extensa cantidad de literatura acerca de las interacciones entre coleópteros y hongos (Schigel, 2012, p. 260). Sin embargo, las investigaciones se concentran en los bosques templados de Norteamérica, Europa y Asia (Kaila, Martikainen, Punttila & Yakovlev, 1994, p. 97; Takahashi, Tuno & Kagaya, 2005, p. 40; Yamashita & Hijii, 2007, p. 225; Zeran, Anderson & Wheeler, 2007, p. 118). La mayoría de estos trabajos se enfocan en la diversidad de coleópteros asociados a hongos Polyporales, debido a que es un grupo bastante estudiado y constituyen un hábitat estable para los coleópteros (Schigel, 2009, p. 8; Schigel, 2011, p. 319). Por tanto, se encuentran muy pocos trabajos que evalúen otros grupos de hongos, como los Agaricales (Cline & Leschen, 2005, p. 409).

Son muy pocos los trabajos que se han publicado para la región neotropical, con temas como el consumo de cuerpos fructíferos por parte de artrópodos en los bosques nubosos tropicales (Guevara & Dirzo, 1999, p. 603), descripciones de coleópteros (Staphylinidae) asociadas a macrohongos (Navarrete-Heredia & Novelo Gutiérrez, 1990) y asociaciones entre escarabajos coprófagos (Scarabaeidae) y hongos (Anduaga, 2000, p. 129), todos realizados en México. Además, se pueden mencionar tres estudios realizados en bosques tropicales de Brasil, dos de coleópteros (Ciidae) en poliporáceos (Gumier-Costa, Lopes-Andrade & Dilson, 2003, p. 359; Graf-Peters, Lopes-Andrade, Da Silveira, Moura, Reck & Nogueira, 2011, p. 553) y uno de hábitos alimenticios de coleópteros fungívoros (Scarabaeidae; Falqueto, Vaz-de-Mello & Schoereder, 2005, p. 17).

2.3.2. Efectos de la pérdida de hábitat sobre las asociaciones coleóptero-hongo

En 1998 se realizó un trabajo acerca de las respuestas de los coleópteros a la fragmentación de un paisaje de bosque tropical en la Amazonia Central (Didham, Hammond, Lawton, Eggleton & Stork, 1998, p. 295). 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, 2001, p. 72), se evaluó el efecto de la fragmentación del paisaje sobre la estructura de las comunidades de coleópteros fungívoros, sin encontrar efectos negativos a escala de paisaje. Komonen indica que esto posiblemente se debió a que la fragmentación y pérdida de hábitat era muy reciente.

3.4. Estudios previos en Guatemala

En Guatemala, se conoce únicamente un trabajo que trata las relaciones entre hongos y coleópteros (Mayorga, 1990), a pesar de que este tipo de interacción involucra a una gran cantidad de especies (Schigel, 2012, p. 258). En el estudio de Mayorga (1990, p. 34), se

colectaron cuerpos fructíferos de basidiomicetos en trece localidades del país y se reportaron 92 morfoespecies de coleópteros, incluidas en dieciséis familias -catorce con una clasificación actualizada- (e.g. Staphylinidae, Ciidae, Erotylidae, Tenebrionidae, Curculionidae), en 16 especies de hongos. Esto evidencia la gran cantidad de grupos que utilizan a los hongos como hábitat o como recurso alimenticio, a pesar de que se colectaron pocas especies de basidiomicetos. En la Ecorregión Lachuá, se ha realizado un trabajo acerca del efecto de la fragmentación del paisaje sobre la composición de coleópteros coprófagos (Avendaño-Mendoza, Morón-Ríos, Cano, León-Cortés, 2005, p. 816), en el cual se encontró una mayor riqueza de especies en bosques continuos, que en parches de bosques secundarios y áreas cultivadas. También existe una publicación acerca del efecto de factores climáticos en la distribución de macrohongos saprófagos (Quezada, 2005, p. 38), donde se evidenció que los factores físicos que determinan la diversidad y distribución de estos organismos, son la cantidad de hojarasca (materia orgánica para degradar), y la densidad de luz causada por los cambios en la cobertura vegetal.

4. JUSTIFICACIÓN

Se han reportado alrededor de 44 familias de coleópteros con asociaciones fúngicas de algún tipo (i.e. fungivoría obligada, fungivoría facultativa, depredación) (Anduaga, 2000, p. 129; Guevara, Rayner & Reynolds, 2000, p. 137; Schigel, 2012, p. 259, Triplehorn & Johnson, 2005, p. 365-468). Sin embargo, la mayoría de estos estudios se han realizado en bosques templados de Norteamérica, Europa y Asia (Zeran, Anderson & Wheeler, 2007, p. 118; Komonen, Ikävalko & Weiyang, 2003, p. 1873; Takahashi, Tuno & Kagaya, 2005, p. 40; Yamashita & Hijii, 2007, p. 225; Kaila, Martikainen, Punttila & Yakovlev, 1994, p. 97), y no existen suficientes datos acerca de los coleópteros asociados a hongos de bosques tropicales, específicamente de selvas lluviosas verdaderas como la que se conserva en algunos fragmentos de la Ecorregión Lachuá. En Guatemala, se conoce solamente una investigación acerca de las relaciones entre hongos basidiomicetos y coleópteros (Mayorga, 1990), a pesar de que este tipo de interacción involucra a una gran cantidad de especies de ambos grupos (Schigel, 2012, p. 258).

Tan sólo en la Ecorregión Lachuá, se conocen 256 morfoespecies de basidiomicetos (Quezada, 2005, p. 2), por lo que se esperaría encontrar una gran diversidad de coleópteros asociados a ellos. Lamentablemente, con la pérdida veloz de cobertura forestal en la Ecorregión, aumenta el riesgo de no poder registrar la diversidad de dichos organismos.

En esta investigación, se evaluó la respuesta de tres grupos funcionales de coleópteros asociados a hongos (i.e. fungívoros obligados, fungívoros facultativos y depredadores), a la composición del paisaje en ocho muestras de 1 km² de la Ecorregión Lachuá. Además, se realizó un estudio taxonómico para contribuir con el conocimiento de la diversidad de coleópteros de Guatemala.

5. OBJETIVOS

5.1. General

Determinar el efecto de la conformación del paisaje en la proporción de los grupos funcionales de coleópteros asociados a cuerpos fructíferos de macrohongos, en ocho muestras de paisaje de la Ecorregión Lachuá.

5.2. Específicos

5.2.1. Analizar la conformación paisajística y clasificar ocho muestras de paisaje de la Ecorregión Lachuá.

5.2.2. Evaluar la diversidad de coleópteros asociados a cuerpos fructíferos de macrohongos de ocho muestras de paisaje de la Ecorregión Lachuá.

5.2.3. Analizar el efecto de la conformación del paisaje de ocho muestras de la Ecorregión Lachuá en la diversidad de coleópteros asociados a hongos.

5.2.4. Analizar el efecto de la conformación del paisaje de ocho muestras de la Ecorregión Lachuá, en las proporciones de tres grupos funcionales de coleópteros asociados a hongos (i.e. fungívoros obligados, fungívoros facultativos y depredadores).

6. HIPÓTESIS

La diversidad de coleópteros asociados a hongos, y la proporción de los coleópteros especialistas en hongos (i.e. fungívoros obligados) disminuyen en las muestras de paisaje con mayor pérdida, fragmentación y aislamiento del hábitat en la Ecorregión Lachuá (Fahring, 2003, p. 499; Didham, Hammond, Lawton, Eggleton & Stork, p. 313; Didham, Ghazoui, Stork & Davis, 1996, p. 255).

7. MATERIALES Y MÉTODOS

7.1. Universo

7.1.1. Población

Coleópteros (Insecta: Coleoptera) asociados a cuerpos fructíferos de macrohongos (Ascomycota y Basidiomycota) de la Ecorregión Lachuá, Cobán, Alta Verapaz.

7.1.2. Muestra

Coleópteros (Insecta: Coleoptera) asociados a cuerpos fructíferos de macrohongos (Ascomycota y Basidiomycota) de las ocho muestras de paisaje de la Ecorregión Lachuá, así como las variables de composición de cada uno de los paisajes (riqueza relativa del paisaje, proporción ocupada por cada tipo de uso, porcentaje de cobertura arbórea, conectividad) y las variables de estructura por cada paisaje –distintos tipos de uso de suelo- (tamaño medio de parche, número de parches, índice de forma, media de perímetro, área de parches, media de la dimensión fractal de parches).

7.1.3. Unidad experimental

Cinco parcelas de 20/50 m (40 en total) situadas en ocho muestras de paisaje de 1 km² localizadas en EL Parque Nacional Laguna Lachuá (PL1 y PL2), y seis comunidades de la Ecorregión Lachuá: Santa Lucía Lachuá (SLL), Tzetoc (TZE), Promesas (PRO), Unión Buena Vista (UBV), Pie de Cerro (PDC) y Entre Ríos (FER) (Anexo 1, p. 70; Anexo 2, p.71)

7.2. Materiales

7.2.1. Trabajo de campo

- GPS MAP® marca Garmin 60CSx
- Bolsas herméticas
- Bandejas blancas

- Pinzas entomológicas
- Pinceles
- Agujas de disección
- Micropipetas plásticas
- Cajas de Petri
- Papel algodón
- Rapidógrafos indelebles
- Libreta de campo

7.2.2. Trabajo de laboratorio

- Tubos pequeños marca Eppendorf®
- Cajas organizadoras plásticas
- Pisetas
- Micropipetas plásticas
- Pinzas entomológicas de punta delgada
- Agujas de disección
- Cajas de Petri
- Vidrios de reloj

7.2.3. Preparación de colección entomológica

- Alfileres entomológicos de acero inoxidable No. 2 y No. 3
- Papel de algodón grueso y delgado, libre de ácido
- Point punch de base redondeada (Boquip #1150A)
- Point punch de base cuadrada (Bioquip #1150B)
- Gradilla para montar
- Goma blanca
- Tijeras
- Regla
- Pincel delgado
- Marcadores de tinta indeleble
- Libreta
- Caja entomológica portátil

- Cajas entomológica de madera de pino Cornell®
- Cajas pequeñas tipo unit tray
- Claves taxonómicas

7.2.4. Reactivos

- Alcohol etílico al 95%
- Agua destilada
- Paradiclorobenceno

7.2.4. Equipo

- Computadora portátil
- Estereomicroscopio Zoom Olympus S2X7, con tubo de dibujo
- Microscopio óptico
- Cámara fotográfica digital Sony Cybershot®
- Escáner
- Impresora Lexmark® con tinta indeleble
- Programa ArcGIS con paquete V-Late
- Software estadístico R

7.3. Métodos

7.3.1. Área de estudio

La Ecorregión Lachuá -que comprende el Parque Nacional Laguna de Lachuá (PNLL) y su zona de influencia (ZI)- se encuentra en el municipio de Cobán, Alta Verapaz, 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 al noroeste por el río Chixoy, al este por el río Icbolay, y al sur por las montañas de la Sultana (Figura 2). Esta región corresponde a las tierras bajas del norte de Guatemala, de origen cretácico y características kársticas (CONAP, 2003, p. 8-13). En cuanto a la vegetación, la Ecorregión Lachuá forma parte de un cinturón de selva lluviosa verdadera, con precipitaciones

superiores a los 2,500 mm anuales, que Miranda (1978) clasifica como selva alta y media perennifolia (Ficha Ramsar, 2004, p. 2).

La cobertura boscosa empezó a perderse a un ritmo acelerado desde mediados del siglo pasado. A partir de 1954, se registra una reducción de 207.07 km² de área boscosa, con un promedio de 4.93 km² de perdidos al año, hasta 1996 (Monzón, 1999, p. 47). La principal causa de la reducción del bosque, ha sido el desarrollo de cultivos anuales y la ganadería extensiva (Ficha Ramsar, 2004, p. 2).

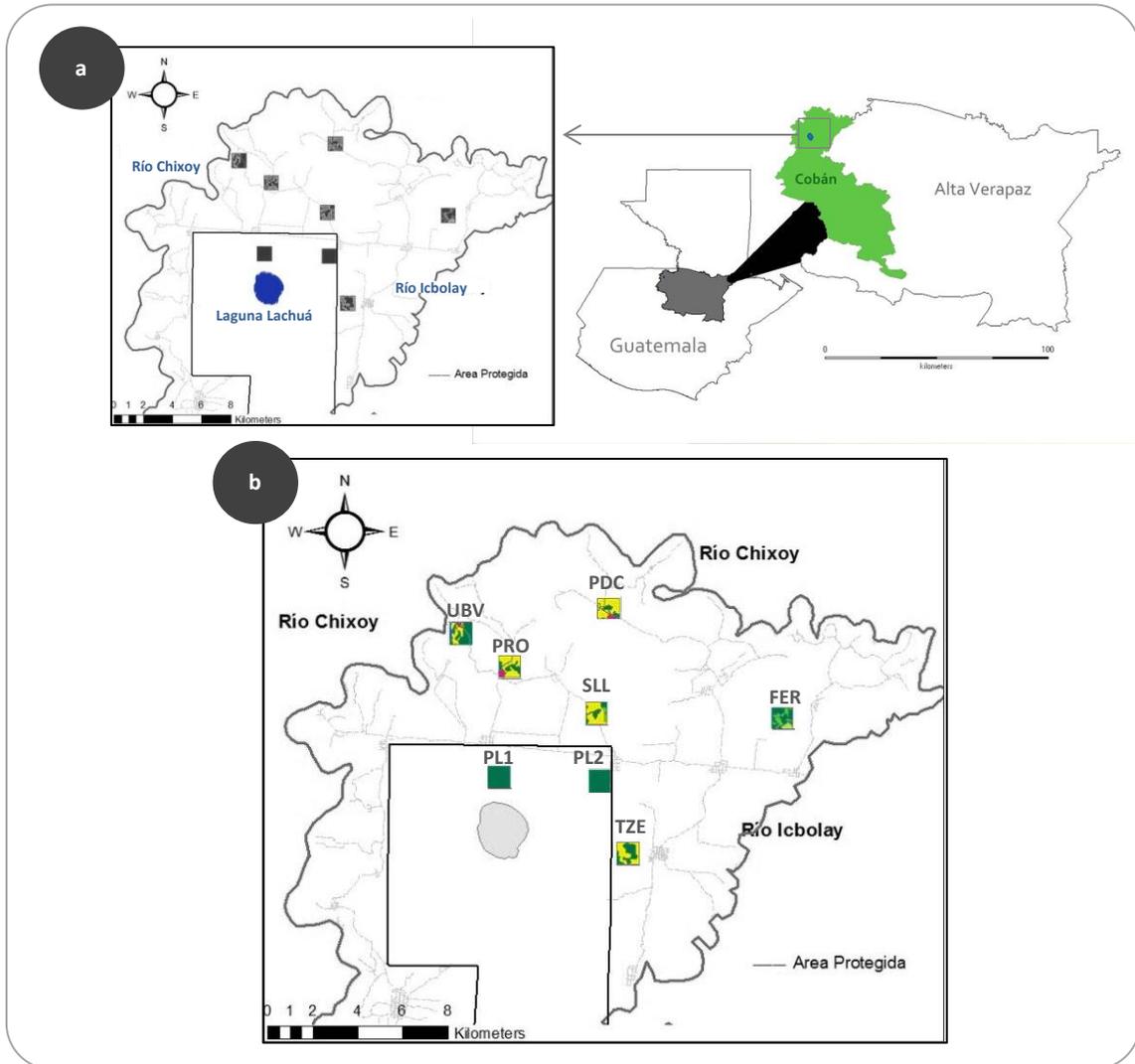


Figura 2. Área de estudio: a.) Ubicación de la Ecorregión Lachuá en el municipio de Cobán, Alta Verapaz, Guatemala. b.) Los ocho paisajes de 1km² estudiados (PL1, PL2, TZE, SLL, PRO, UBV, FER, PDC); la cobertura de selva lluviosa se representa con color verde oscuro. Mapas: Maura Quezada y Samanta Orellana.

7.3.2. Diseño experimental

Se determinó el **efecto de la conformación del paisaje** (riqueza relativa del paisaje, proporción de cada tipo de uso de suelo, porcentaje de cobertura arbórea, conectividad, entre otras medidas) **en las proporciones de tres grupos funcionales de coleópteros** asociados a macrohongos (i.e. fungívoros obligados, fungívoros facultativos y predadores), en ocho muestras de paisaje de 1 km² de la Ecorregión Lachuá, Cobán, Alta Verapaz. La colecta de coleópteros se realizó durante la época lluviosa de 2010 (de junio a noviembre) y 2011 (octubre y noviembre).

7.3.3. Selección de paisajes

Se eligieron ocho muestras de paisaje de la Ecorregión Lachuá, con base en la presencia de remanentes boscosos y la accesibilidad a los puntos. Seis de los paisajes corresponden a matrices heterogéneas de bosques primarios, bosques secundarios, cultivos bajo sombra, áreas abiertas y asentamientos humanos en las comunidades de: **Santa Lucía Lachuá (SLL)**, **Tzetoc (TZE)**, **Promesas (PRO)**, **Unión Buena Vista (UBV)**, **Pie de Cerro (PDC)** y **Finca Entre Ríos (FER)**. Los dos puntos restantes se encuentran dentro del **Parque Nacional Laguna Lachuá**, uno al centro del parque (PL1) y el otro en el borde (PL2) (Figura 2, Anexo 1, p. 70).

7.3.4. Colecta de coleópteros asociados a hongos

Las colectas se realizaron con el proyecto DIGI 7.95 *“Evaluación de diversidad de invertebrados fungívoros en distintos remanentes de bosque de la Ecorregión Lachuá”* (Quezada, Agreda, López, Ponce, Sunum y Cohn, 2010, p.2), de junio a noviembre de 2010 (excepto septiembre), y en octubre y noviembre de 2011, durante la época lluviosa.

En cada una de las ocho muestras de paisaje de la Ecorregión Lachuá, se delimitaron cinco parcelas de 20x50 m, distanciadas 300 m una de la otra (e.g. PL1-norte, PL1-sur, PL1-este, PL1-oeste, PL1-centro) dando un total de 40 parcelas. Dentro de cada parcela se estableció el tipo de uso de suelo (Anexo 1, p. 70) y se marcaron cinco puntos de

colecta (uno en cada esquina y uno en el centro) de donde se colectaron todos los basidiocarpos presentes, y se capturaron los coleópteros que se encontraban sobre o dentro de estos. En el trabajo de Quezada y colaboradores se midió la abundancia relativa de macrohongos, utilizando cada punto de colecta como una muestra (25 muestras por paisaje), sin embargo, para este trabajo los cinco puntos de colecta de una parcela constituyen una sola muestra de coleópteros (se colectaron cinco muestras de coleópteros por paisaje, durante cada mes trabajado).

En cada parcela se colectaron los cuerpos fructíferos de macrohongos (Ascomycota y Basidiomycota), y se capturaron manualmente los coleópteros y otros artrópodos encontrados sobre o dentro de cada cuerpo fructífero –los ascocarpos o basidiocarpos gregarios de una misma especie, se consideraron como un espécimen (Quezada, Agreda, López, Ponce, Sunum y Cohn, 2010, p.11). Los coleópteros y otros artrópodos se colocaron en bolsas herméticas con alcohol etílico al 95% y se etiquetaron con el código del macrohongo 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.

Todos los cuerpos fructíferos fueron almacenados para su posterior identificación, aún si no presentaban coleópteros. Los ejemplares se encuentran depositados en la Colección de Hongos del Herbario BIGU de la Universidad de San Carlos de Guatemala, y actualmente se encuentran en proceso de determinación taxonómica.

7.3.5. Trabajo de laboratorio

Las muestras colectadas durante 2010 y 2011 consistían en bolsas herméticas pequeñas que contenían a todos los artrópodos colectados, y en algunos casos, hongos completos que necesitaron ser revisados. La preparación de las muestras, inició con revisión del contenido de estas bolsas bajo el estereoscopio, separando con ayuda de pinzas entomológicas los coleópteros colectados. Una vez separados los coleópteros, se almacenaron en viales tipo Eppendorf® de 2ml con alcohol etílico al 95%, y se

etiquetaron con todos los datos de colecta y con los códigos de los hongos donde fueron encontrados.

Las muestras en líquido se almacenaron en cajas plásticas herméticas, separadas por parcela, por paisaje y por mes de colecta. Posteriormente, algunos de los ejemplares fueron preparados en montajes entomológicos, para su almacenaje en seco.

7.3.5.1. Preparación de colección entomológica

Luego de separar las muestras en líquido, se procedió a elaborar una colección entomológica, lo cual consiste en el a) **montaje**, b) **secado** y c) **etiquetado** de los especímenes. Algunas muestras permanecieron en líquido debido a su tamaño, abundancia o futuro uso para investigaciones moleculares (Triplehorn & Johnson, 2005, p. 755-763).

a) Montaje

Los coleópteros fueron pinchados con alfileres entomológicos No. 3 en el élitro derecho (Figura 3a); los más pequeños fueron preparados con la técnica de doble montaje preparación (Navarrete-Heredia, Newton, Thayer, Ashe & Chandler, 2002, p. 14), utilizando puntos de papel de algodón grueso libre de ácido, elaborados con un perforador especial (Figura 3b). Se utilizó goma blanca para pegar los especímenes a los puntos de papel algodón.

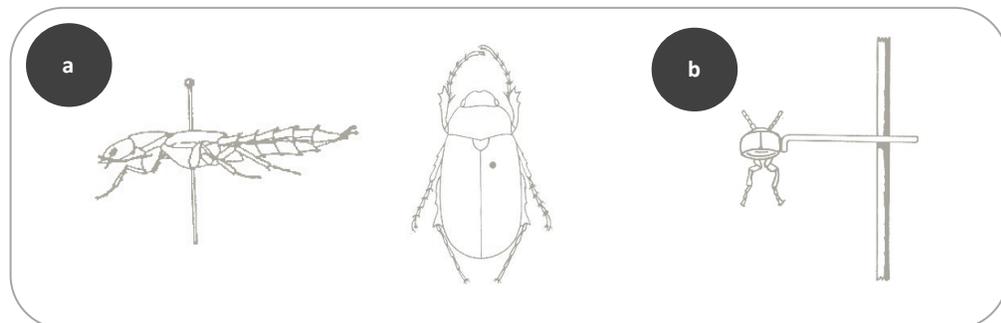


Figura 3. Preparación de especímenes. a.) Esquemas que indican la forma correcta de pinchar coleópteros –en el élitro derecho, con el alfiler perpendicular al cuerpo. b.) Ejemplo de coleóptero pequeño montado sobre un punto de papel algodón –pegado del lado derecho-. (Esquemas modificados de Triplehorn & Johnson 2005; Navarrete-Heredia, Newton, Thayer, Ashe y Chandler 2002).

b) Secado

Los coleópteros pinchados o preparados sobre puntos de papel algodón, se introdujeron por tres días a un horno secador, a 40°C, para deshidratarlos por completo y así evitar la contaminación por moho.

c) Etiquetado

Para cada individuo, se generó una etiqueta con todos los datos de colecta correspondientes: País con mayúsculas (luego dos puntos): departamento, municipio, localidad, coordenadas geográficas, fecha completa, altitud, colector y método de colecta. Se elaborará una segunda etiqueta con los datos del hongo hospedero y el hábitat (Figura 4). Las etiquetas fueron diseñadas en Microsoft Word®, con fuente tipo Arial número 3, y fueron impresas en papel algodón libre de ácido con tinta indeleble, utilizando una impresora Lexmark®.

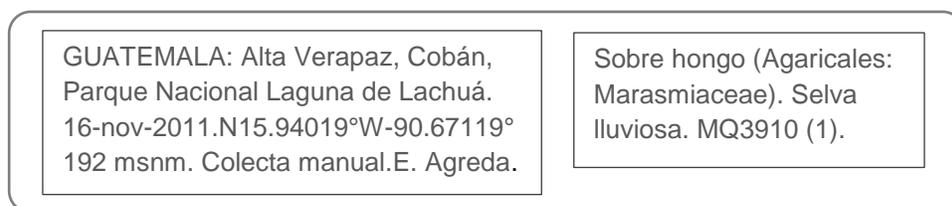


Figura 4. Etiquetas. Formato de etiquetas con datos geográficos y ecológicos.

Para colocar las etiquetas a los especímenes, fueron cortadas al ras y atravesadas con el alfiler del insecto (en el centro en montaje normal, o al lado derecho en el caso del montaje con puntos) (Figura 5a).

Las etiquetas de datos geográficos y ecológicos se colocaron a una altura estándar, utilizando una gradilla de madera, graduada con las alturas correspondientes (Figura 5b). Los individuos preservados en líquido, también fueron identificados con las etiquetas respectivas, dentro del recipiente contenedor. La tinta indeleble Lexmark® y el papel algodón son resistentes al alcohol. El proceso de etiquetado es sumamente importante y es el paso final de la curación previa al ingreso a la colección entomológica (MUSHNAT, 2010, p. 3).

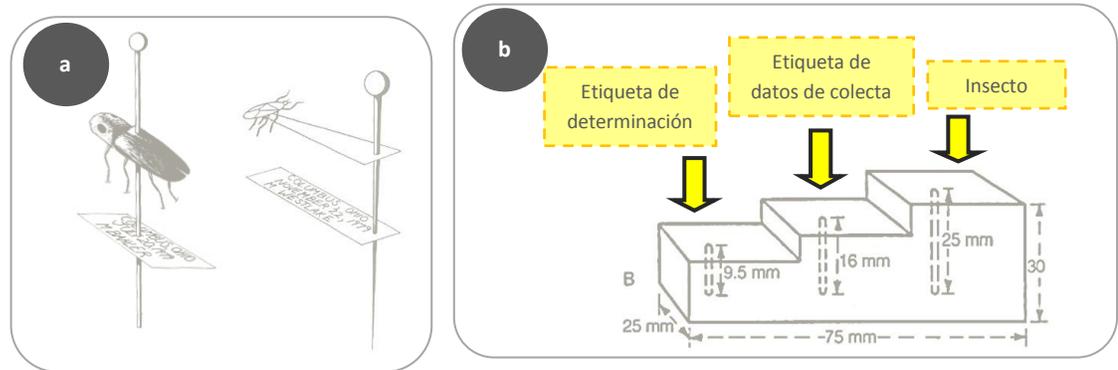


Figura 5. Etiquetado. a.) Posición de la etiqueta dependiendo del método de montaje. b.) Gradilla de montaje, señalando la altura a la que se colocan las distintas etiquetas. (Esquemas modificados de Triplehorn & Johnson, 2005).

7.3.5.2. Determinación taxonómica y definición de morfoespecies

Con los especímenes de coleópteros curados adecuadamente, se realizó la determinación taxonómica hasta familia con la clave taxonómica de Triplehorn & Johnson (2005, p. 377-400), y hasta subfamilia, tribu, subtribu y género, cuando fue posible, utilizando claves especializadas para cada familia (**Staphylinidae**: Navarrete-Heredia, Newton, Thayer, Ashe & Chandler, 2002; **Erotylidae**: Boyle, 1956; Wêgrzynowicz, 2002; **Endomychidae**: Tomaszewska, 2000; Arriaga-Varela, Tomaszewska, Navarrete-Heredia, 2007; Arriaga-Varela, Zaragoza-Caballero, Tomaszewska, Navarrete-Heredia, 2013; **Tenebrionidae**: Aalbu, Triplehorn, Campbell, Brown, Somerby & Thomas, 2002; **Ptiliidae**: Hall, 2001). Además, se revisaron las colecciones entomológicas de referencia de la Universidad del Valle de Guatemala y del Museo de Historia Natural de la Universidad de San Carlos de Guatemala para identificar y corroborar algunos grupos (Staphylinidae, Nitidulidae, Erotylidae, Endomychidae). La clasificación de los coleópteros de la familia Staphylinidae fue confirmada por el Dr. Juan Márquez Luna, de la Universidad Autónoma del Estado de Hidalgo, por vía electrónica. El Dr. Ángel Solís, del Departamento de Entomología del Instituto Nacional de Biodiversidad de Costa Rica, confirmó la identidad de la familia Ciidae. Por la falta de literatura y claves taxonómicas para nuestro país, no fue posible identificar los ejemplares a nivel de especie, por lo tanto, luego de identificarlos al menor nivel taxonómico posible, fueron clasificados como morfoespecies (**m**sp),

evaluando sus características morfológicas externas (e.g. longitud, tamaño de ojos, forma de pronoto, escutelo, uñas). Posteriormente, se utilizó información bibliográfica para ubicar a los coleópteros dentro de uno de los grupos funcionales a evaluar (i.e. fungívoro obligado, fungívoro facultativo, predador) (Arriaga-Varela, Tomaszewska & Navarrete-Heredia, 2007, p. 2; Ashe, 1984, p. 240; Boyle, 1956, p. 76; Dybas, 1956, p. 447; Fierros-López, 2006, p. 39; Guevara, Rayner & Reynolds, 2000, p. 138; Gumier-Costa, Lopes-Andrade & Zacaro, 2003, p. 359; Hanley & Goodrich, 1995, p. 267; Leschen, 2005, p. 40; Leschen & Buckley, 2007, p. 98; Navarrete-Heredia, Newton, Thayer, Ashe & Chandler, 2002; p. 105, 180, 201, 203, 266, 295, 333; Triplehorn & Johnson, 2005, p. 433, 434).

7.3.5.3. Captura de imágenes

El registro gráfico de especímenes es muy valioso ya que las fotografías ayudan a almacenar evidencia de características que pueden perderse –como color y forma-, y también permiten analizar mejor a un individuo, al poder verlo sin necesidad de un microscopio o estereoscopio (Hernández y Bieler, 1999, p. 157). Las fotografías fueron tomadas con una cámara Sony Cybershot®, con la ayuda de un Estereomicroscopio Zoom Olympus® S2X7 y de un microscopio óptico, y posteriormente fueron editadas digitalmente para mejorar la calidad de brillo y contraste.

7.3.6. Análisis de datos

7.3.6.1. Estructura y composición de las muestras de paisaje

Se realizó una base de datos en Microsoft Excel® con las medidas de composición y estructura de cada una de las ocho muestras de paisaje evaluadas en la Ecorregión Lachuá, a partir del análisis de ortofotos -píxeles de 0.5x0.5 m- (ING, MAGA, 2006) y datos de campo (Quezada en el programa ArcGIS™ 9.3, con la extensión V-Late (Lang & Tiede, 2003). Las medidas obtenidas fueron: 1) **Riqueza relativa del paisaje** –número de tipos de uso presentes; 2) **Proporción ocupada por cada tipo de uso**; 3) **Sumatoria de porcentaje de cobertura arbórea**; 4)

Conectividad –permeabilidad de la matriz dentro del paisaje (Turner, Gardner & O'Neill, 2001, p. 108-111). Además se calcularon las medidas de los parches que componen cada paisaje: tamaño medio de parche (MPE), número de parches (NP), índice de forma (MSI), media de perímetro y área de parches (MPAR), media de la dimensión fractal de parches (MFRACT). La permeabilidad de la matriz se obtuvo categorizando los usos de suelo (i.e. **selva**=3 [permeable]-, **bosque secundario** y **cultivos perennes**=2 [permeabilidad intermedia] y **áreas abiertas**=1 [impermeable]). Para cada paisaje se multiplicó el porcentaje de cada tipo de uso por la categoría de permeabilidad, obteniendo un valor ponderado para la totalidad del paisaje.

Mediante el programa R versión 2.15.2 –paquete VEGAN- (R Development Core Team, 2012), se efectuó un análisis de ordenación NMDS (Escalamiento Multidimensional No Métrico), con todas las medidas de paisaje obtenidas. El NMDS es una técnica multivariada que analiza la configuración de las muestras en el espacio de ordenación para que las distancias entre las muestras correspondan a las disimilitudes en la composición de especies (Leps & Smilauer, 199, p. 26).

Para complementar el análisis de ordenación, también utilizando el paquete VEGAN del programa R, se realizó un análisis de agrupamiento jerárquico con una matriz de similitud, empleando el índice de Morisita-Horn y el método de varianza mínima (Ward). Un análisis de agrupamiento organiza los meses o sitios en grupos que son similares en composición de especies, esto es establecido por una distancia ecológica determinada. De esta manera, el análisis de agrupamiento proporciona un resumen de la similitud en la composición de especies de varios meses o sitios (Kindt & Coe, 2005). Por último, se realizó un análisis de varianza – nivel alfa (0.05)- para evaluar si las muestras de paisaje son significativamente distintas. En situaciones donde los datos no cumplieron con los criterios de normalidad, se realizó un análisis Kruskal Wallis –nivel alfa (0.05).

7.3.6.2. Riqueza y distribución de coleópteros asociados a hongos

Los datos de colecta y taxonómicos de los coleópteros fueron ingresados en una base de datos realizada en Microsoft Excel®, a partir de la cual se elaboró una matriz con la abundancia de las morfoespecies obtenidas durante cada muestreo (ocho paisajes, 40 parcelas, siete meses de colecta). Se elaboraron tablas y gráficas de barras para representar la abundancia, riqueza y distribución de los coleópteros por cada muestra de paisaje estudiada, así como por cada tipo de uso de suelo reportado.

7.3.6.3. Diversidad de coleópteros asociados a hongos

Para evaluar la diversidad de coleópteros en las ocho muestras de paisaje estudiadas, se obtuvo el valor de las diversidades alfa, beta y gamma, transformadas a número efectivo de especies (ver Jost, 2006, p. 364; Jost, 2007, p. 2428), utilizando la siguiente fórmula:

$${}^1D = \exp\left(-\sum_{i=1}^S p_i \ln p_i\right) = \exp(H)$$

Donde p_i es la abundancia relativa de la especie i (i.e. la abundancia de la especie i dividida entre la suma total de abundancias de las S especies que integran la comunidad), y el exponente ($q= 0, 1, 2$) es el orden de diversidad. El orden de diversidad indica la sensibilidad a las especies comunes y a las especies raras (i.e. El orden de diversidad $q=0$, es insensible a la frecuencia de especies, mientras que $q=1$ favorece a las especies raras y $q>1$, favorece a las especies comunes). Además se evaluó la cobertura del muestreo por muestra de paisaje, para medir cuán completas fueron las colectas de coleópteros asociados a hongos, utilizando la siguiente fórmula (Chao & Lee, 1992, p. 211).

$$\hat{C} = 1 - f_1/n,$$

Por otro lado, se realizó un análisis de agrupamiento jerárquico con una matriz de similitud, empleando el índice de Morisita-Horn y el método de varianza mínima (Ward), con la abundancia por morfoespecie de coleópteros asociados a hongos, de las ocho muestras de paisaje evaluadas, así como de los cuatro tipos de uso de suelo descritos.

7.3.6.4. Grupos funcionales de coleópteros asociados a hongos

Se calcularon y representaron en gráficas de barras, las proporciones de abundancia por **cada grupo funcional** de coleópteros asociados a hongos, por cada una de las ocho muestras de paisaje y por cada tipo de uso de suelo. Asimismo, se realizó un análisis de agrupamiento jerárquico con una matriz de similitud, empleando el índice de Morisita-Horn y el método de varianza mínima (Ward), con las proporciones de los grupos funcionales de coleópteros asociados a hongos, de las ocho muestras de paisaje evaluadas, así como de los cuatro tipos de uso de suelo descritos.

8. RESULTADOS

8.1. Estructura y composición de las muestras de paisaje de la Ecorregión Lachuá

8.1.1 Uso de suelo

Se identificaron nueve tipos de cobertura vegetal dentro de las cuarenta parcelas evaluadas en ocho muestras de paisaje (cinco parcelas por muestra de paisaje), incluyendo selvas lluviosas, regeneraciones naturales, reforestaciones, cultivos y pastizales (Anexo 1, p. 70). Estos tipos de vegetación fueron clasificados en cuatro categorías de uso de suelo para analizar la composición de los paisajes: selva (**SE**), bosque secundario (**BS**), cultivo perenne (**CP**) y área abierta (**AA**) (Figura 6). De las cuarenta parcelas, 19 poseen cobertura de SE, 12 son AA, seis son CP y tres representan BS. El paisaje más heterogéneo es FER, ya que cuenta con la presencia de las cuatro categorías de uso de suelo; el resto de paisajes cuentan con tres categorías (PDC, SLL, TZE y UBV), dos categorías (PL2 y PRO), y una categoría de uso (PL1) (Cuadro 1).

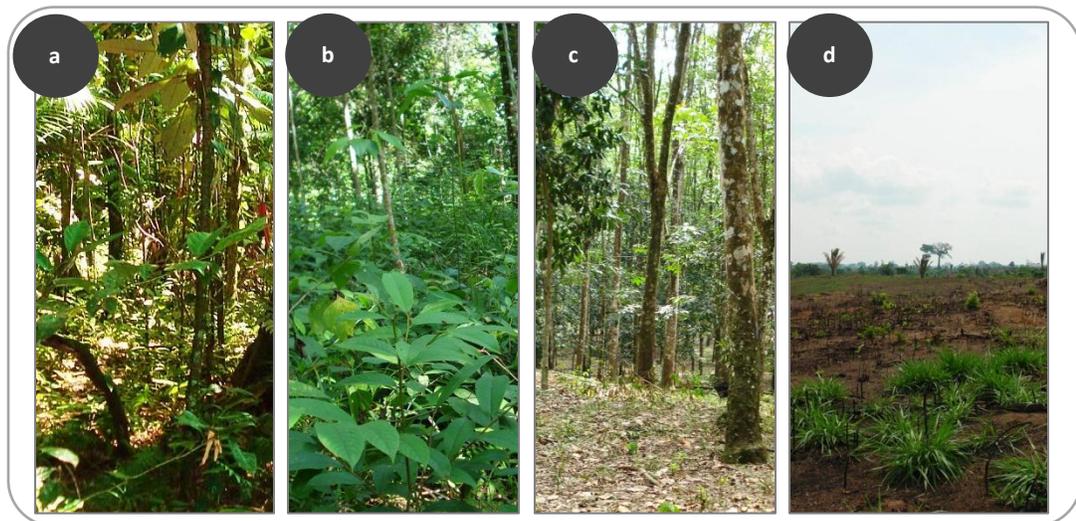


Figura 6. Tipos de uso de suelo de la Ecorregión Lachuá. a.) Selva (SE); b.) Bosque secundario (BS): regeneración o reforestación; c.) Cultivo perenne (CP): plantaciones de hule o cardamomo; d.) Área abierta (AA): cultivos anuales de maíz, piña o pastizales. Fotografías: Samanta Orellana (a,b,c) y Maura Quezada (d).

8.1.2 Cobertura boscosa y conectividad

Los sitios con mayor cobertura boscosa (SE) son PL1 y PL2, con 100 y 98.6% respectivamente; en contraste, PRO y PDC son lo que poseen mayor porcentaje de AA (76.6 y 74.7%) (Cuadro 1, Figura 8a). Asimismo, los paisajes con mayor cobertura, son los que poseen mayor conectividad, indicado por los valores altos de permeabilidad de matriz (Cuadro 1).

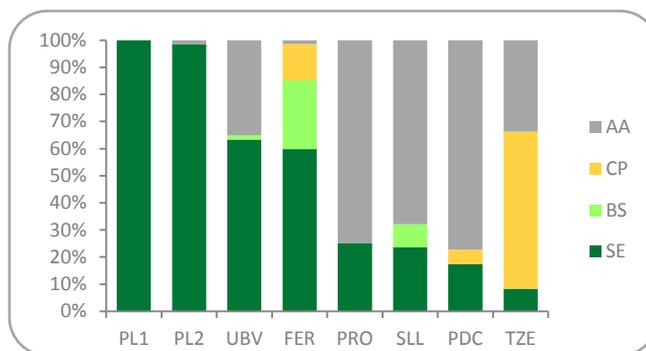


Figura 7. Porcentaje de cobertura de los diferentes usos del suelo en ocho muestras de paisaje de la Ecorregión Lachuá (SE=Selva; BS=Bosque Secundario; CP=Cultivo Perenne; AA= Área Abierta).

Cuadro 1. Medidas de paisaje para cada uno de los paisajes muestreados.

Código Paisaje	SE	AA	BS	CP	% Cobertura	Riqueza uso	No. Parches	Permeabilidad matriz
PL1	100	0	0	0	100	1	1	3.000
PL2	98.6	1.4	0	0	98.6	2	2	2.972
FER	60.4	1.5	11.5	13.5	85.4	4	11	2.458
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
SLL	23.6	67.8	8.5	0	32.1	3	6	1.556
PRO	25.2	74.7	0	0	25.2	2	4	1.503
PDC	17.3	76.6	0	5.2	22.5	3	13	1.389

SE=Selva, AA=Áreas abiertas, BS=Bosque secundario, CP=Cultivo perenne

El análisis de ordenación NMDS (stress=0.048, $R^2=0.985$) y agrupamiento manifiestan una separación de los lugares con mayor cobertura boscosa (PL1 y PL2) del resto de paisajes (Fig. 7a), sin embargo, en el análisis de varianza no se evidenció diferencia significativa entre las muestras de paisaje ($F_{(7,96)}=0.5982$, $p=0.75$).

En general, de acuerdo con las medidas de paisaje evaluadas, las ocho muestras se separan en tres grupos (Figura 8): el primer grupo **(1)** que se separa está conformado por PL1 y PL2, el segundo grupo **(2)** consiste en las seis muestras de paisaje restantes que, a su vez, se separan en dos grupos: **(2a)** FER y SLL; y **(2b)** PRO, UBV, TZE, PDC.

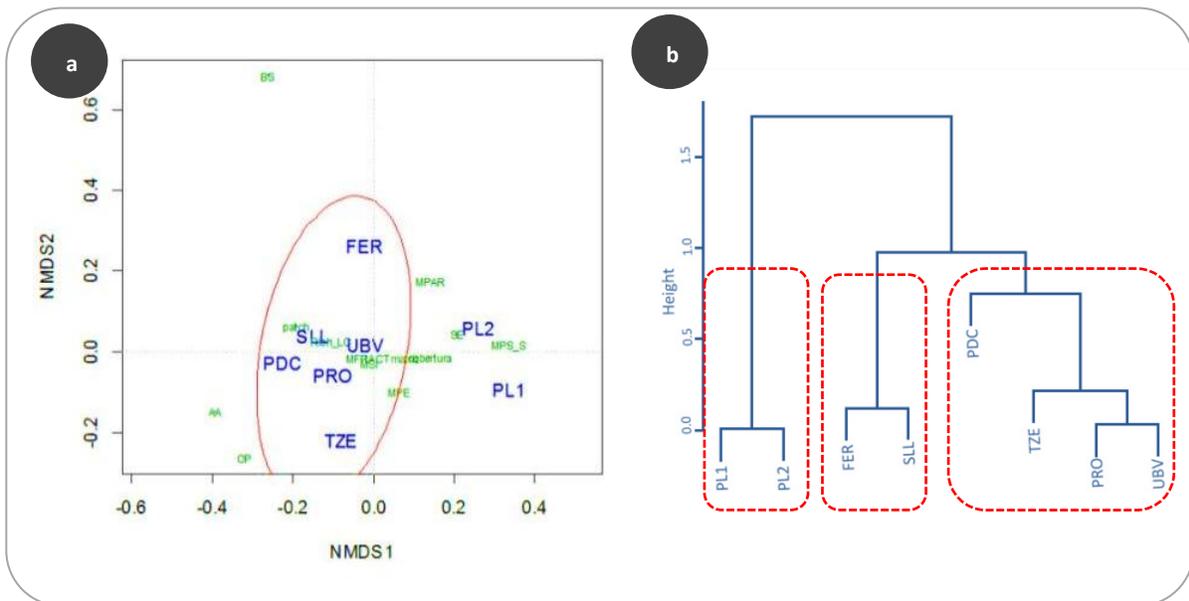


Figura 8. Características de los paisajes evaluados. a.) Análisis de Escalamiento Multidimensional No Métrico (NMDS) (stress=0.048, $R^2=0.985$). b.) Paisajes agrupados jerárquicamente con el método Ward.

8.2. Coleópteros asociados a hongos

8.2.1. Abundancia y distribución de coleópteros asociados a hongos

De 1750 cuerpos fructíferos colectados durante siete meses de los años 2010 y 2011, en 40 parcelas distribuidas en ocho muestras de paisaje de la Ecorregión Lachuá, 165 (9.5%) tuvieron presencia de coleópteros, que fueron colectados. En total, se obtuvieron **477 ejemplares de coleópteros adultos**, en macromicetos incluidos cinco órdenes (Figura 9): Xylariales (Ascomycota: Sordariomycetes: Xylariomycetidae), Pezizales (Ascomycota: Pezizomycotina: Pezizomycetes), Agaricales, Phallales y Polyporales (Basidiomycota: Agaricomycotina: Agaricomycetes). El orden de macrohongos en el cual se colectó una mayor cantidad de coleópteros fue Agaricales (n=324), seguido por Polyporales (n=117), Xylariales (n=19), Pezizales (n=9) y Phallales (n=3), más cinco individuos sin información del hongo donde fueron colectados (Ver Anexo 5, p. 74 y Anexo 6, p. 77).

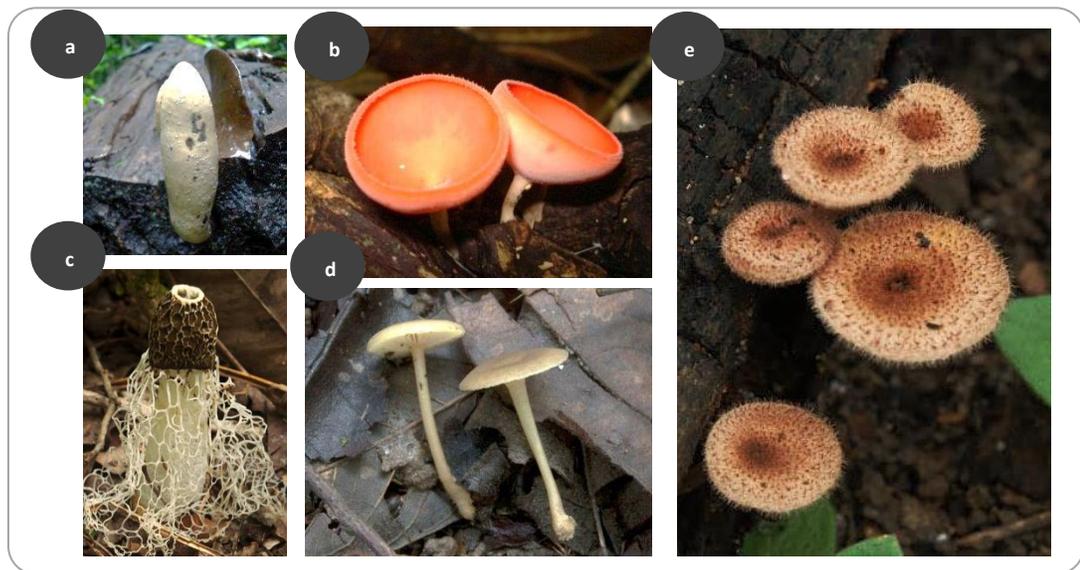


Figura 9. Órdenes de hongos con presencia de coleópteros en la Ecorregión Lachuá. a.) Xylariales, b.) Pezizales, c.) Phallales, d.) Agaricales y e.) Polyporales. Fotografías: Maura Quezada (c y e), Gandhi Ponce (d), Samanta Orellana (a y b). *Fotografías con fines ilustrativos, no necesariamente son los especímenes que contenían coleópteros.

8.2.1.1. Abundancia de coleópteros por muestra de paisaje

El promedio de coleópteros colectados para cada muestra de paisaje fue de 59.5 individuos, con un coeficiente de variación (cv) de 70.2%. La muestra con la mayor

abundancia fue **TZE** con el 26.8% de individuos ($n=128$), seguido por **UBV** con el 21.2% ($n=101$), **PRO** con el 16.4% ($n=78$), **PL2** con el 14.0% ($n=67$), **PL1** con el 10.5% ($n=50$), **FER** con el 6.1% ($n=29$), **SLL** con el 2.7% ($n=13$) y **PDC** con el 2.3% ($n=11$) (Figura 10a). Los paisajes presentaron diferencia significativa en cuanto a la abundancia de coleópteros ($H=23.475$, 7 gl, $p=0.0014$, Kruskal Wallis). Al realizar la prueba *post hoc* de Wilcoxon, con corrección de Bonferroni se determinó que los paisajes TZE y UBV difieren significativamente de SLL ($p=0.0035$ y $p=0.016$, respectivamente), así como UBV de PDC ($p=0.044$).

8.2.1.2. Abundancia de coleópteros por uso de suelo

En cuanto al uso de suelo, **CP** fue el que obtuvo un mayor promedio de coleópteros, con 16.7 individuos por parcela ($n=100$, 6 parcelas, $cv=147.2\%$), seguido por **SE** con individuos 14.5 por parcela ($n=275$, 19 parcelas, $cv=121.92\%$), **AA** con 7.1 individuos por parcela ($n=85$, 12 parcelas, $cv=168.0\%$), y **BS** con 5.7 individuos por parcela ($n=17$, 3 parcelas, $cv=106.4\%$) (Figura 10b).

8.2.1.3. Abundancia de coleópteros por mes

En promedio, se colectaron 68 coleópteros por mes en toda la Ecorregión, con un coeficiente de variación de 74%. El mes con mayor abundancia de coleópteros fue octubre/2010 ($n=172$), seguido por noviembre/2010 ($n=84$), julio/2010 ($n=62$), junio/2010 ($n=51$), agosto/2010 ($n=46$), noviembre/2011 ($n=32$) y octubre/2011 ($n=29$) (Figura 10c). No hubo diferencia significativa en la abundancia de coleópteros según el mes de colecta ($H=5.062$, 6 gl, $p=0.5359$).

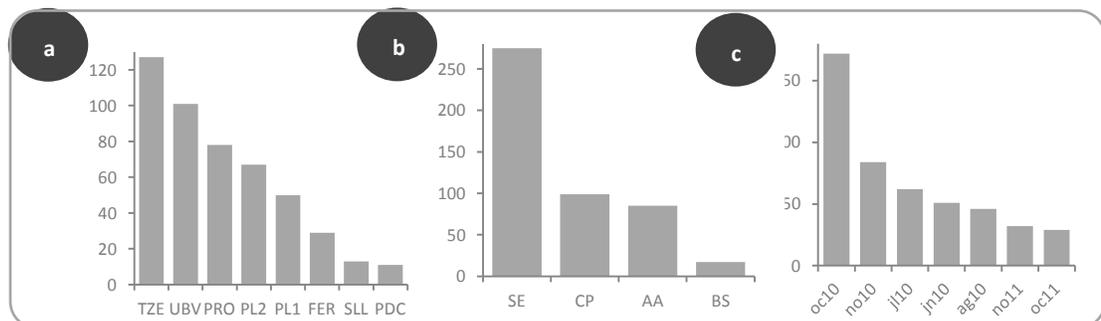


Figura 10. Abundancia de coleópteros colectados en hongos en la Ecorregión Lachuá. a.) Abundancia por sitio, b.) Abundancia por uso de suelo; c.) Abundancia por mes de colecta.

8.2.2. Abundancia y distribución por familia de coleópteros

Los ejemplares colectados fueron clasificados en doce familias, excepto uno que no fue posible identificar. La familia **Staphylinidae** fue la más abundante ($n=336$), seguida por **Ptiliidae** ($n=42$), **Erotylidae** ($n=29$), **Nitidulidae** ($n=19$), **Tenebrionidae** ($n=18$), **Ciidae** ($n=12$), **Curculionidae** ($n=8$), **Endomychidae** ($n=6$), **Silvanidae** ($n=3$), **Hybosoridae** ($n=1$), **Carabidae** ($n=1$), **Lycidae** ($n=1$) (Figura 11).

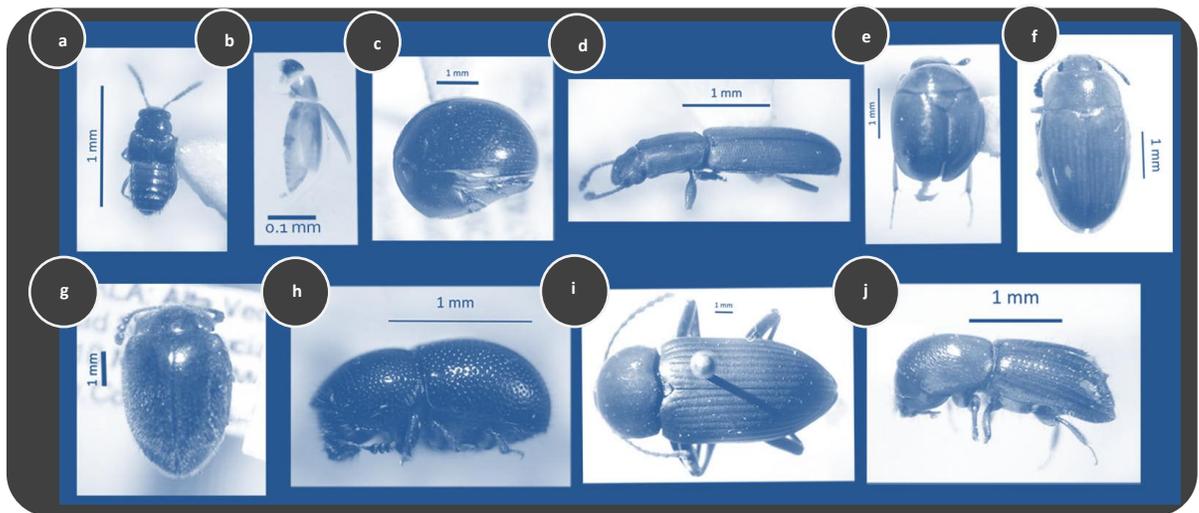


Figura 11. Familias de coleópteros colectados en hongos de la Ecorregión Lachuá. a.) Staphylinidae, b.) Ptiliidae, c.) Hybosoridae, d.) Silvanidae, e.) Nitidulidae, f.) Erotylidae, g.) Endomychidae, h.) Ciidae, i.) Tenebrionidae, j.) Curculionidae. Fotografías: Samanta Orellana. Escala de 1 mm, excepto en Ptiliidae.

8.2.2.1. Familias de coleópteros por muestra de paisaje

Se reportó un promedio de 4.9 familias ($cv=43.58\%$) por muestra de paisaje, siendo TZE la muestra con la mayor cantidad de familias (siete familias), seguida por PL1 y PL2 (seis familias), UBV (cinco familias), PRO (cuatro familias), FER, SLL y PDC (tres familias) (Figura 12a). La familia Staphylinidae estuvo presente en las ocho muestras de paisaje, Ptiliidae en seis (TZE, UBV, PL1, PL2, PRO, PDC), Nitidulidae en seis (TZE, UBV, PL1, PL2, PRO, FER), Erotylidae en cinco (TZE, UBV, PRO, PL1, SLL), Curculionidae en cuatro (TZE, UBV, PL1, PL2), Tenebrionidae en tres (TZE, FER, PL2) y Ciidae en dos (PL2, PDC). Cinco familias fueron colectadas solamente en una muestra de paisaje: Endomychidae (SLL), Silvanidae (TZE),

Hybosoridae (PL1). Los ejemplares de las familias Carabidae y Lycidae se colectaron en FER, y el individuo de familia no determinada, en TZE (Cuadro 2).

Cuadro 2. Abundancia por familia de coleópteros colectados en macrohongos en ocho muestras de paisaje de la Ecorregión Lachuá, durante 2010 y 2011.

FAMILIA	ABUNDANCIA		ABUNDANCIA POR MUESTRA DE PAISAJE							
	n	%	PL1	PL2	TZE	UBV	FER	PRO	PDC	SLL
Staphylinidae	336	70.44	38	50	89	81	21	46	6	5
Ptiliidae	42	8.81	2	3	2	8		26	1	
Erotylidae	29	6.08	5		13	6		3		2
Nitidulidae	19	3.98	3	3	1	4	5	3		
Tenebrionidae	18	3.77		2	15		1			
Ciidae	12	2.52		8					4	
Curculionidae	8	1.68	1	1	4	2				
Endomychidae	6	1.26								6
Silvanidae	3	0.63			3					
Hybosoridae	1	0.21	1							
Carabidae	1	0.21					1			
Lycidae	1	0.21					1			
ND	1	0.21			1					
TOTAL	477	100	50	67	128	101	29	78	11	13

*ND=Familia no determinada

8.2.2.2. Familias de coleópteros por uso de suelo

El tipo de uso de suelo SE fue el que presentó un mayor promedio de familias de coleópteros, con 1.95 familias por parcela (19 parcelas, cv=71.76%), seguido por CP con un promedio de 1.83 familias por parcela (6 parcelas, cv=41.60%), BS, con un promedio de 1.33 familias por parcela (cv=86.60%), y AA con un promedio de 1.33 familias por parcela (cv=140.62%). En total se registraron nueve familias de coleópteros en SE, ocho en AA, cinco familias en CP y únicamente tres en parcelas cubiertas con BS. Las familias Staphylinidae y Erotylidae fueron colectadas en los cuatro tipos de uso de suelo; Tenebrionidae, Curculionidae y Ptiliidae en tres (SE, CP y AA), Nitidulidae en tres (SE, BS, AA). Las familias Hybosoridae y Ciidae únicamente se colectaron en SE, mientras que Silvanidae y Endomychidae se encontraron sólo en parcelas con AA (Figura 12c).

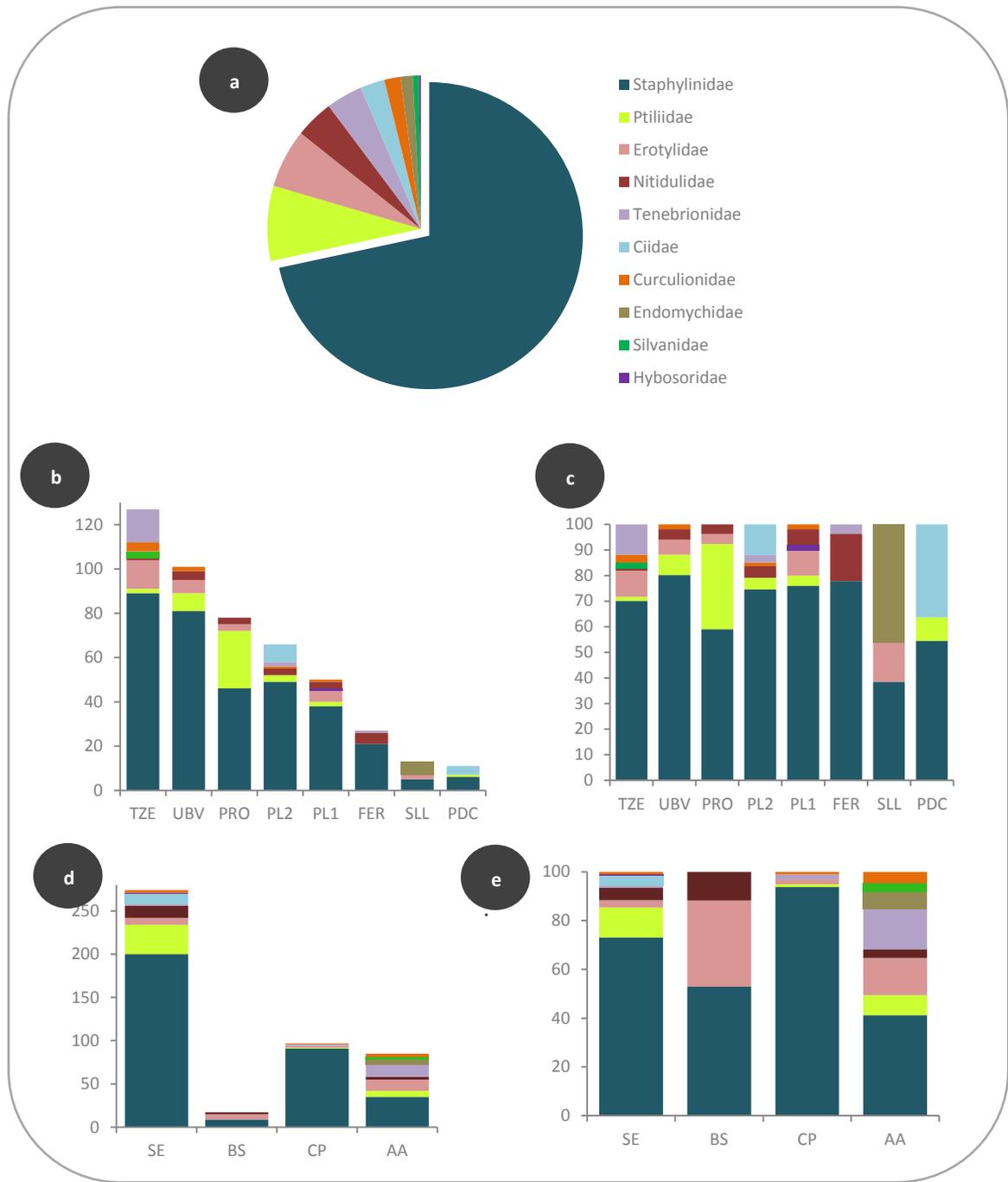


Figura 12. Abundancia de coleópteros colectados en macrohongos en la Ecorregión Lachuá, durante 2010 y 2011. a.) Abundancia por familia de coleópteros. b.) Abundancia por familia en cada muestra de paisaje. c.) Proporciones de coleópteros por familia en cada muestra de paisaje. d.) Abundancia por familia en cada tipo de uso de suelo; e) Proporciones de coleópteros por familia en cada tipo de uso de suelo. SE=Selva, BS= Bosque secundario, CP= Cultivo perenne, AA= Área abierta.

8.2.3. Riqueza de coleópteros asociados a hongos

De los 476 individuos identificados a nivel de familia, el 1.05% se quedó a este nivel (Carabidae, Lycidae y Silvanidae; n=5), el 11.58% fue identificado a nivel de subfamilia (n=55), el 10.94% a nivel de tribu (n=52), el 69.05% a nivel de subtribu (n=328) y el 7.37% a nivel de género (n=35) (Anexo 3, p. 72). Trece especímenes de la tribu Gyrophaenina (Staphylinidae: Aleocharinae: Homalotini) presentaban daño en el tórax o abdomen, por lo que sólo 462 especímenes fueron separados en morfoespecies (msp) (Anexo 3, p. 72).

Se identificaron **71 msp** de coleópteros, con la mayoría (49.30%) dentro de la subtribu **Gyrophaenina** (Staphylinidae: Aleocharinae: Homalotini) (30 msp, n=314). Otros grupos de estafilínidos constituyeron el 7.04% de las msp (5 msp, n=7), incluyendo las subfamilias **Paederinae**, **Scaphiidiinae**, **Staphylininae** y **Tachyporinae**. La familia Nitidulidae fue la siguiente en número de msp, con el 26.76% (9 msp, n=19), todas clasificadas en la subfamilia **Nitidulinae**. Los ejemplares de la subfamilia **Tenebrioninae** (Tenebrionidae) representaron el 25.35% (8 msp, n=18), incluyendo una msp de la tribu **Amarygmini** y dos de la tribu **Bolitophagini**. Las msp de la subfamilia **Erotylinae** (Erotylidae) constituyeron el 9.86% (7 msp, n=29), incluyendo una msp de la tribu **Encaustini**, una de **Erotylini**, y cinco de **Tritomini**. La subfamilia **Ciinae** (Ciidae), representa el 4.22% de las msp (3 msp, n=12), mientras que la tribu **Scolytini** (Curculionidae: Scolytinae) posee el 2.82% (2 msp, n=8) al igual que la familia Endomychidae (2 msp, n=4). Esta última familia incluye una msp de la tribu **Anamorphinae** y una de la tribu **Stenotarsinae**. La tribu **Nanosellini** (Ptiliidae: Ptiliinae) (n=42), la subfamilia **Ceratocanthinae** (Hybosoridae) (n=1) y las familias Carabidae (n=1) y Lycidae (n=1) presentaron una msp cada una (1.41% del total de msp para cada grupo) (Cuadro 3). Los ejemplares de Carabidae y Lycidae se consideraron como visitantes casuales, y no se les tomó en cuenta para los análisis posteriores.

8.2.3.1. Riqueza de coleópteros por muestra de paisaje

El promedio de morfoespecies por muestra de paisaje fue de 13.5 msp (cv=51.06%), siendo la muestra con mayor riqueza específica (número de msp) **TZE**

con el 33.80% (24 msp), seguido por **PL1** con el 28.16% (20 msp), **UBV** con el 25.35% (18 msp), **PL2** con el 21.13% (15 msp), **FER** con el 14.08% (10 msp), **PRO** con el 4.23% (9 msp), **PDC** con el 8.45% (6 msp) y **SLL** con el 8.45% (6 msp) (Cuadro 4). La muestra de paisaje que presentó un mayor número de msp únicas fue TZE, con 14 msp que se registraron únicamente para esa muestra de paisaje; mientras que la muestra de paisaje con menos especies únicas es PRO, con 2 msp. En total, 27 msp están representadas por un solo individuo (Anexo 4, p. 74).

Cuadro 3. Grupos de coleópteros colectados en macrohongos de ocho sitios de la Ecorregión Lachuá durante 2010 y 2011.

SUPERFAMILIA	FAMILIA	SUBFAMILIA	TRIBU	SUBTRIBU	GÉNERO	GF*	Riqueza ⁺	n
	Carabidae					VC	1	1
Staphylinoidea	Ptiliidae	Ptiliinae	Nanosellini			FO	1	42
	Staphylinidae	Aleocharinae	Homalotini	Gyrophaeina		FO	30	314
		Paederinae	Phinophilini		<i>Palaminus</i>	PR	1	1
		Scaphidiinae	Scaphisomatini		<i>Toxidium</i>	FO	1	1
		Staphylininae				PR	1	3
			Staphylinini	Philontina		PR	1	1
		Tachyporinae				FF	1	1
Scarabaeoidea	Hybosoridae	Ceratocanthinae				FF	1	1
Elateroidea	Lycidae					VC	1	1
Cucujoidea	Erotylidae	Erotylinae	Encaustini		<i>Megalodacne</i>	FO	1	11
			Erotylini		<i>Aegithus</i>	FO	1	4
			Tritomini		<i>Ischyrus</i>	FO	1	3
					<i>Triplax</i>	FO	3	3
					<i>Tritoma</i>	FO	1	8
	Silvanidae					FF	1	3
	Nitidulidae	Nitidulinae				FF	8	19
	Endomychidae	Anamorphinae				FO	1	4
		Stenotarsinae			<i>Stenotarsus</i>	FO	1	2
Tenebrionoidea	Ciidae	Ciinae				FO	3	12
	Tenebrionidae	Tenebrioninae				FF	5	15
			Amarygmini			FF	1	1
			Bolitophagini		<i>Rhipidandrus</i>	FF	2	2
Curculionoidea	Curculionidae	Scolytinae	Scolytini			FF	2	8
	Sin determinar						1	1

*Grupos funcionales: FO=Fungívoros obligados, FF=Fungívoros facultativos, PR=Predadores, VC=Visitantes casuales.

+Riqueza=# de morfoespecies.

8.2.3.2. Riqueza de coleópteros por uso de suelo

El uso de suelo SE es el que posee el mayor promedio de morfoespecies de coleópteros asociados a hongos, con 3.89 msp por parcela (cv=88.07%, 19 parcelas), seguido por CP con una media de 3.5 msp por parcela (cv=88.06%, 6 parcelas), BS con 2.33 msp por parcela (cv=65.37%, 3 parcelas), y AA con 2.17 msp por parcela (cv=152%, 12 parcelas). En el total de parcelas con cobertura SE fueron registradas 43 msp (n=268, 19 parcelas) de coleópteros, en AA 25 msp (n=80, 12 parcelas), en CP 18 msp (n=90, 6 parcelas) y en BS 6 msp (n=17, 3 parcelas).

Cuadro 4. Distribución y riqueza (no. de morfoespecies) de las familias de coleópteros colectadas en macrohongos de ocho muestras de paisaje de la Ecorregión Lachuá durante 2010 y 2011.

FAMILIA	SUBFAMILIA	GF	PL1	PL2	FER	PDC	PRO	SLL	TZE	UBV
Staphylinidae	Aleocharinae	FO	11	8	4	2	5	2	12	11
	Paederinae	PR			1					
	Scaphidiinae	FO		1						
	Staphylininae	PR			1			1		
	Tachyporinae	FF				1				
Ptiliidae	Ptiliinae	FO	2	3		1		1	1	1
Hybosoridae	Ceratocanthinae	FF	1							
Erotylidae	Erotylinae	FO	3				2	1	3	1
Silvanidae		FF							1	
Nitidulidae	Nitidulinae	FF	3	1	3		1		1	3
Endomychidae	Anamorphinae	FO						1		
	Stenotarsinae	FO						1		
Ciidae		FO		1		2				
Tenebrionidae	Tenebrioninae	FF		2	1				5	
Curculionidae	Scolytinae	FF	1	1					1	

Debido a la existencia de especies dominantes (Anexo 5), se utilizó únicamente presencia y ausencia de morfoespecies para realizar los análisis de ordenación NMDS (stress=0.1, $R^2=0.99$) y de agrupamiento jerárquico (distancia Horn, método Ward). En ambos análisis se muestra una separación de los sitios PDC, FER y SLL, del resto de muestras de paisaje (Figuras 13a y 13b). Estos sitios poseen similares condiciones de perturbación (e.g. bajo porcentaje de selva, gran cantidad de fragmentos) (Cuadro 1).

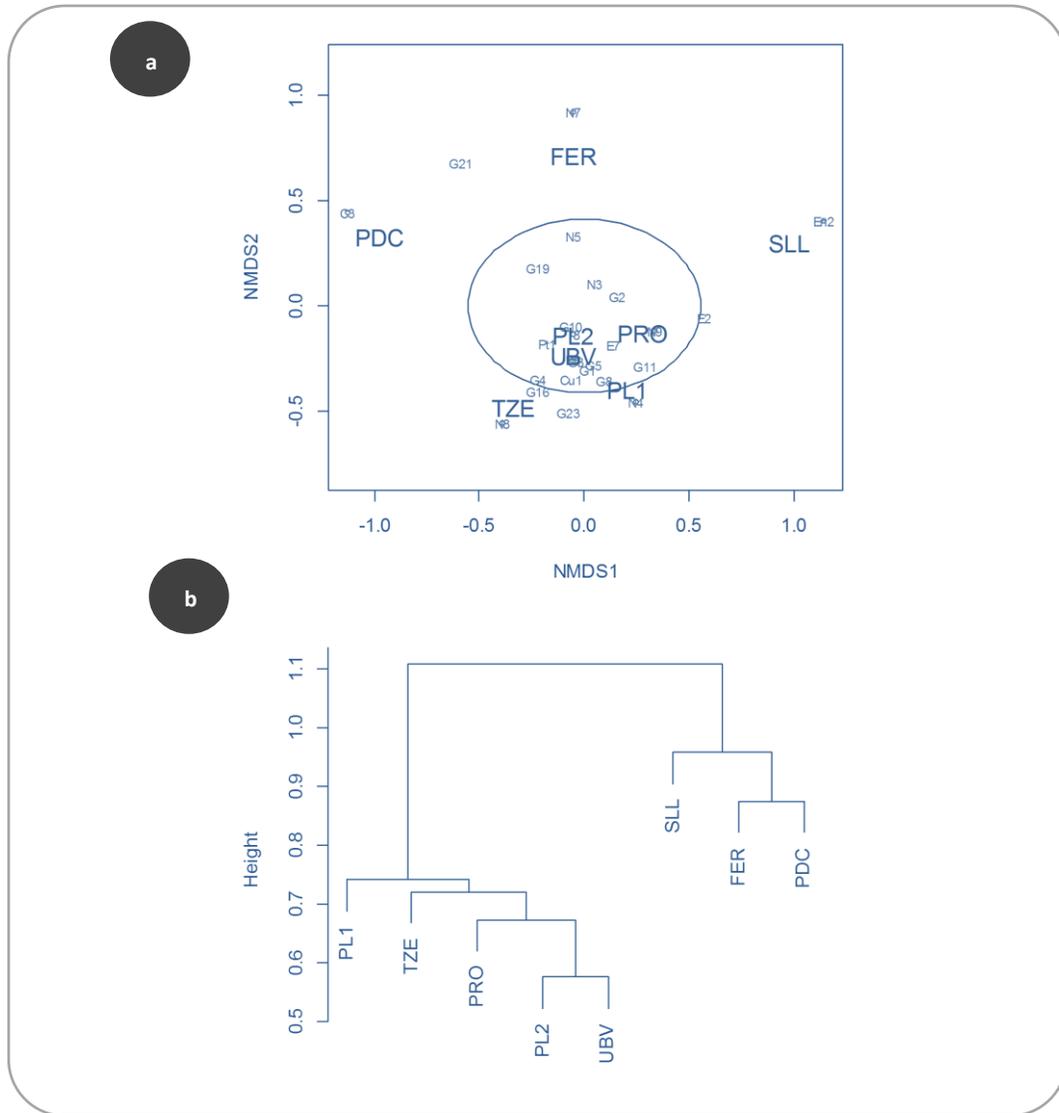


Figura 13. a.) Análisis de Escalamiento Multidimensional No Métrico (NMDS) (stress=0.014, $R^2=0.99$) y b.) Análisis de agrupamiento jerárquico (distancia Horn, método Ward) de las muestras de paisaje, de acuerdo con la presencia-ausencia de coleópteros asociados a hongos.

8.2.4. Diversidad de coleópteros asociados a hongos

Al evaluar la diversidad de orden q_1 (Índice de Shannon) y transformarlo al número de elementos efectivos, ee (en este caso morfoespecies; Jost, 2007, p. 2428), se estableció que la muestra de paisaje con mayor diversidad α es **UBV**, con un promedio de 3.15 ee por parcela muestreada, seguida por TZE y PL2, con 2.86 y 2.47 ee por parcela, respectivamente. Por otro lado, PDC es el sitio con menor diversidad

α , con 1.28 *ee*. La muestra de paisaje con un valor más alto de diversidad γ es **TZE**, con una diversidad equivalente a 11.31 *ee*, seguida por PL1 (11.52 *ee*) y UBV (10.73 *ee*). En cuanto a la diversidad β , el valor más alto es para **PL1** (4.78), por lo que se considera que es el sitio más heterogéneo en cuanto a morfoespecies de coleópteros asociados a hongos. Asimismo, se observa que el valor más alto de diversidad α es para las parcelas constituidas por selva (**SE**), con 2.41 *ee* por parcela muestreada, y el valor más bajo es para AA, con 1.42 *ee* por parcela. El uso de suelo con mayor diversidad γ es nuevamente SE (17.63 *ee*), mientras que el menor valor es para BS (5.21 *ee*). De acuerdo con la diversidad β , las parcelas con AA poseen casi tantas unidades efectivas (ensambles de coleópteros), como número de parcelas, por lo que se considera como el uso de suelo más heterogéneo en cuanto a composición de coleópteros. La cobertura total del muestreo fue de 0.94, y por cada muestra de paisaje varió de 1 (PRO) a 0.73 (PDC); y de 1 (BS) a 0.92 (CP) en los distintos usos de suelo (Cuadro 5).

Cuadro 5. Diversidad orden q1 (Shannon) de coleópteros colectados en macrohongos y cobertura de muestreo de ocho muestras de paisaje, y cuatro tipos de uso de suelo de la Ecorregión Lachuá, durante 2010 y 2011. Se incorpora el número de sitios y meses de colecta, así como la riqueza de coleópteros por paisaje.

Paisaje	Número de sitios	Número de meses	Riqueza	α	β	γ	Cobertura
TODOS	8	7	69	7.57	3.49	26.49	0.94
TZE	5	7	24	2.86	3.95	11.31	0.92
UBV	5	7	18	3.15	3.40	10.73	0.97
PL1	5	7	19	2.41	4.78	11.52	0.88
PL2	5	7	14	2.47	3.55	8.78	0.95
FER	5	7	10	1.80	4.44	7.98	0.93
SLL	5	7	6	1.34	3.85	5.16	0.82
PDC	5	7	6	1.28	3.84	4.92	0.73
PRO	5	7	9	1.74	2.51	4.35	1
SE	19	7	43	2.41	7.32	17.63	0.96
BS	3	7	6	1.87	2.79	5.21	1
CP	6	7	19	1.80	4.19	7.56	0.92
AA	12	7	24	1.42	11.04	15.65	0.95

8.2.5. Grupos funcionales de coleópteros asociados a hongos

Cada una de las msp de coleópteros determinadas (con excepción de los ejemplares de Carabidae y Lycidae), fue asignada a un grupo funcional (GF). Los GF identificados son: fungívoros obligados (**FO**), fungívoros facultativos (**FF**) y predadores (**PR**) (Cuadro 3). Los coleópteros FO fueron los más abundantes con el 88.04% (n=405), seguidos por los FF con 10.87% (n=50) y PR con tan sólo el 1.09% de los ejemplares (n=5).

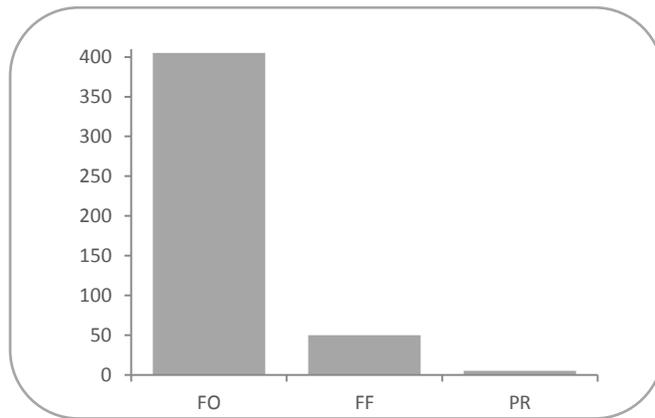


Figura 14. Abundancia de coleópteros asociados a hongos de la Ecorregión Lachuá, por grupo funcional. FO=Fungívoros obligados, FF=Fungívoros facultativos, PR=Predadores.

8.2.5.1. Distribución de grupos funcionales por muestra de paisaje

Los coleópteros FO fueron colectados en las ocho muestras de paisaje estudiadas, mientras que los FF fueron registrados en seis de los sitios (PL1, PL2, TZE, UBV, PRO y FER) y los PR únicamente en dos (FER y SLL) (Cuadro 6, Figura 15a). El paisaje **TZE** presentó la **mayor abundancia** de **FO** y **FF**, con el 25.93% (n=105) y el 44% (n=22) de cada grupo; los coleópteros **PR** fueron **más abundantes** en **PDC** con el 80% (n=4). Los paisajes en los que se presentaron los tres grupos funcionales fueron FER y PDC, el resto de sitios tuvo la presencia de FO y FF (TZE, UBV, PL2 y PL1), de FO y PRE (SLL), o únicamente de FO (PRO).

Cuadro 6. Abundancia por grupo funcional (GF) de coleópteros colectados en macrohongos en ocho muestras de paisaje de la Ecorregión Lachuá, durante 2010 y 2011. FO=Fungívoros obligados, FF=Fungívoros facultativos, PR=Predadores.

GF	ABUNDANCIA		ABUNDANCIA POR MUESTRA DE PAISAJE							
	n	%	PL1	PL2	TZE	UBV	FER	PRO	PDC	SLL
FO	405	88.04	48	64	105	99	22	76	10	12
FF	50	10.87	2	3	22	2	1		1	
PR	5	1.09					4			1
TOTAL	477	100	50	67	128	101	29	78	11	13

Al evaluar las proporciones de cada grupo funcional, por muestra de paisaje, se obtuvieron los siguientes resultados (Figura 15b): **PRO** es el sitio con **mayor proporción de FO** (1:1), seguido por UBV (0.98:1), PL1 y PL2 (ambos con 0.96:1); TZE es el paisaje con **mayor proporción de FF** (0.17:1), seguido por PDC (0.09:1); los coleópteros **PR** tuvieron una **mayor proporción** en FER (0.15:1), seguido por SLL (0.08:1).

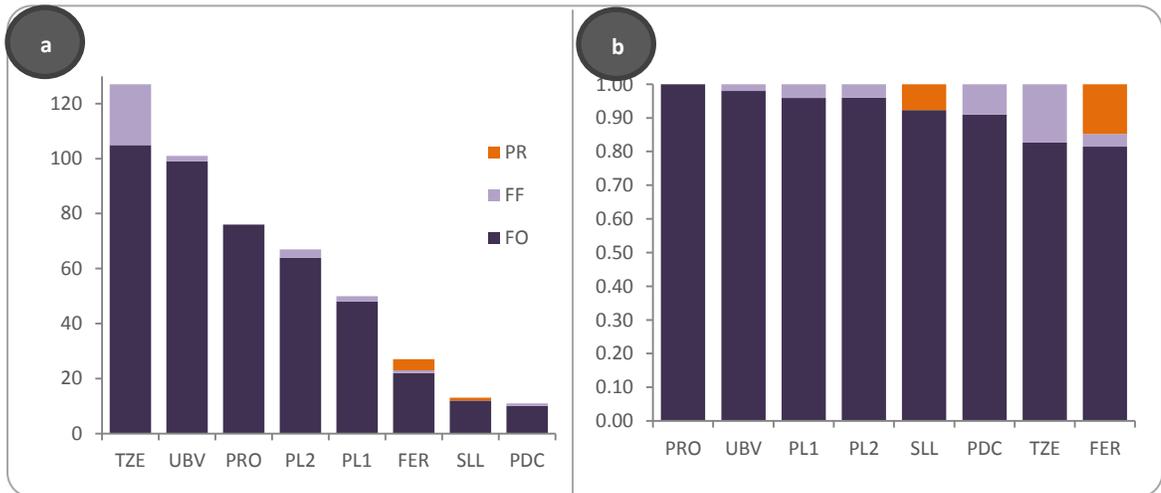


Figura 15. a.) Abundancia y distribución de grupos funcionales de coleópteros asociados a hongos en ocho muestras de paisaje de la Ecorregión Lachuá. **b.)** Proporciones de los grupos funcionales por paisaje.

El análisis de agrupamiento jerárquico (distancia Horn, método Ward), muestra una separación de las muestras de paisaje FER y TZE, de acuerdo con las proporciones de cada grupo funcional de coleópteros presentes en cada sitio (Figura 16).

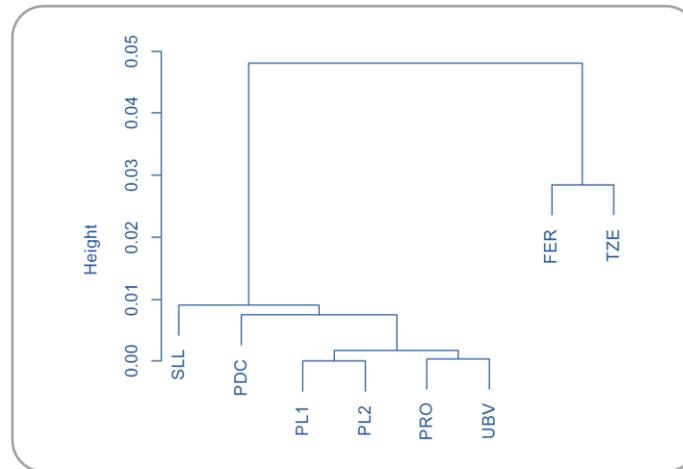


Figura 16. Análisis de agrupamiento jerárquico (distancia Horn, método Ward) de las muestras de paisaje, de acuerdo con las proporciones de grupos funcionales de coleópteros colectados en hongos de la Ecorregión Lachuá.

8.2.5.2. Distribución de grupos funcionales por uso de suelo

Los coleópteros FO y FF fueron colectados en los cuatro tipos de uso de suelo, mientras que los PR, únicamente en dos (SE y CP) (Figura 16a). El uso **CP** fue el que presentó un **mayor promedio** de **FO** con 15.17 coleópteros por parcela (6 parcelas, $cv=278.07\%$), seguido por SE con un promedio de 13.79 coleópteros por parcela (19 parcelas, $cv=125.15\%$), BS con un promedio de 5.67 coleópteros por parcela (3 parcelas, $cv=176.96\%$) y AA con un promedio de 5.25 coleópteros FO por parcela (12 parcelas, $cv=148.2\%$). En cuanto a los coleópteros **FF**, el uso **AA** fue el que tuvo **mayor promedio** con 1.83 coleópteros por parcela (12 parcelas, $cv=312.76\%$), seguido por BS con 0.67 coleópteros por parcela (3 parcelas, $cv=223.6\%$), CP con 0.5 coleópteros por parcela (6 parcelas, $cv=279.28\%$) y SE con 0.32 coleópteros por parcela (19 parcelas, $cv=212.5\%$). Los coleópteros **PR** tuvieron un mayor promedio de abundancia en el uso CP con 0.5 coleópteros por parcela (6 parcelas, $cv=331.66\%$) y en SE con 0.1 coleópteros por parcela (19 parcelas, $cv=299.54\%$) (Cuadro 7, Figura 17a).

Cuadro 7. Abundancia por grupo funcional (GF) de coleópteros colectados en macrohongos en cuatro tipos de uso de paisaje de la Ecorregión Lachuá, durante 2010 y 2011. FO=Fungívoros obligados, FF= Fungívoros facultativos, PR=Predadores. SE=Selva, BS=Bosque secundario, CP=Cultivo perenne, AA=Área abierta.

GF	ABUNDANCIA		ABUNDANCIA PROMEDIO POR USO DE SUELO			
	N	%	SE	BS	CP	AA
			(19 parcelas)	(3 parcelas)	(6 parcelas)	(12 parcelas)
FO	405	88.04	13.79	5.67	15.17	5.25
FF	50	10.87	0.32	0.67	0.5	1.83
PR	5	1.09	0.11		0.5	
TOTAL	477	100	14.22	6.34	16.17	7.08

Al evaluar las proporciones de los grupos funcionales por uso de suelo, se obtuvieron los siguientes resultados (Figura 17b): **CP** es el uso con **mayor** proporción de **FO** (0.923:1), seguido por SE (0.922:1), BS (0.882:1) y AA (0.696:1); **AA** posee la mayor proporción de FF (0.304:1), seguido por BS (0.118:1), SE (0.071:1) y CP (0.044:1); los coleópteros PR tuvieron una mayor proporción en CP (0.033:1), seguido por SE (0.007:1).

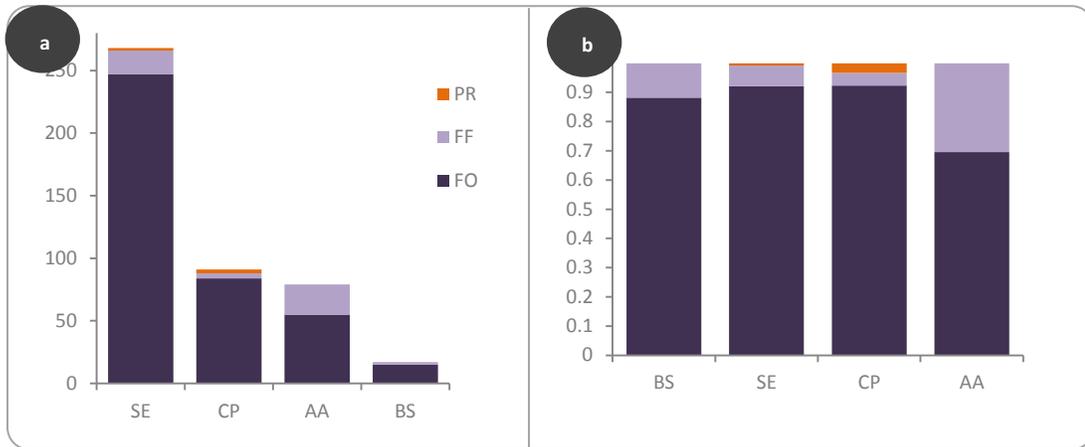


Figura 17. a.) Abundancia y distribución de grupos funcionales de coleópteros asociados a hongos en cuatro tipos de uso de suelo de la Ecorregión Lachuá b.) Proporciones de los grupos funcionales por uso de suelo.

9. DISCUSIÓN

9.1. Estructura y composición de las muestras de paisaje de la Ecorregión Lachuá

La Ecorregión Lachuá ha sufrido cambios drásticos desde mediados del siglo pasado, perdiendo más del 50% cobertura forestal durante este tiempo debido principalmente a actividades antropogénicas como construcción de carreteras, agricultura y ganadería (Quezada, Arroyo-Rodríguez, Pérez-Silva & Aide, 2013, p. 7; Ficha Ramsar, 2004, p.2). Esto ha dado como resultado una región sumamente heterogénea, con componentes muy variados que van desde parches de bosque primario -selva alta y media perennifolia- (PL1 y PL2), hasta regiones deforestadas casi por completo, con áreas utilizadas para cultivos o como pastizales para ganado (PDC y PRO). Del total del área evaluada (ocho muestras de paisaje = 8 km², hasta 2011), un 49.59% constituye bosque primario, un 36.18% consiste en áreas abiertas y cultivos anuales, un 9.59% son cultivos perennes y un 4.40% es bosque secundario; lo que evidencia la alta tasa de deforestación y cambio de uso de suelo que existe en la Ecorregión Lachuá.

En general, de acuerdo con las medidas de paisaje evaluadas en esta investigación, las ocho muestras fueron separadas en tres grupos (Figura 8): el primero **(1)** está conformado por PL1 y PL2, evidentemente debido a la gran cantidad de selva que aún poseen (100 y 98.6%); el segundo grupo **(2)** consiste en las seis muestras de paisaje restantes que, a su vez, se separan en dos grupos: **(2a)** FER y SLL, caracterizados por poseer la mayor cantidad de bosque secundario entre las muestras de paisaje (25.5 y 8.5%); **(2b)** con cuatro muestras de paisaje con alto porcentaje de áreas abiertas y cultivos perennes (PRO, UBV, TZE, PDC), siendo PDC el más separado, debido a que posee los niveles más bajos de cobertura (25.2%), conectividad y permeabilidad de matriz (Cuadro 1).

9.2. Coleópteros asociados a hongos de la Ecorregión Lachuá

En total, se colectaron 477 ejemplares del orden Coleoptera sobre cinco órdenes de macrohongos saprófitos de la Ecorregión Lachuá, principalmente Agaricales y Polyporales. Estos órdenes de hongos son más diversos en Guatemala, con 142 y 48 especies

reportadas, respectivamente (Morales, Cáceres, Guirriarán, Flores & Bran, 2012, p. 48). Además, son los órdenes de hongos más estudiados en la Ecorregión Lachuá, con registros de hasta 456 morfoespecies para el área (ver López, 2009; Ponce, 2012, Quezada 2005 y 2014). La gran diversidad de macrohongos en la Ecorregión Lachuá, representa un recurso alimenticio valioso para los insectos, especialmente para los coleópteros fungívoros identificados durante esta investigación.

9.2.1. Riqueza de coleópteros asociados a hongos en la Ecorregión Lachuá

Se reportan **71 morfoespecies de coleópteros**, incluidas en 12 familias, con el 95.8% de las msp (98.9% de los individuos) asociadas a hongos de una manera obligada o facultativa (Cuadro 3). La riqueza de familias de coleópteros asociados a hongos de la Ecorregión Lachuá es similar a la encontrada por el estudio de Mayorga (1990, p. 32), con colectas en basidiomicetos de trece localidades de Guatemala, donde obtuvo 16 familias de coleópteros (14 con una clasificación actualizada). Además, en estudios de bosques templados de Estados Unidos, Japón y Colombia, donde se han realizado colectas intensivas de cuerpos fructíferos de Agaricales y Polyporales, se han obtenido resultados parecidos en cuanto a familias de coleópteros (15, diez, y siete familias respectivamente) (Epps & Arnold, 2010, p. 799; Takahashi, Tuno & Kagaya, 2005, p.45; Amat-García, Amat-García y Henao-M, 2004, p. 228).

Como en la mayoría de los estudios mencionados en el párrafo anterior, excepto el de Mayorga, la familia Staphylinidae fue la más diversa y abundante, en especial la subtribu **Gyrophaenina** (Staphylinidae: Aleocharinae: Homalotini), que representó el 68% de los individuos colectados y el 42.5% de las morfoespecies. Esta subtribu es conocida por depender completamente de los cuerpos fructíferos de los hongos, especialmente de las esporas de los Agaricales y Polyporaceae (Polyporales) (Ashe, 1984, p. 227) sobre los cuales, en efecto, fue colectada la mayoría de especímenes (Anexo 5, p. 74). Además, 27 individuos (5 msp) fueron colectados sobre cuerpos fructíferos de los órdenes Pezizales y Xylariales (Ascomycota), y es importante resaltar que Ashe (1984, p. 240) indica que los Gyrophaenina casi nunca son encontrados en esos grupos de hongos. Hasta el momento, se cuenta con **20 especies** (16 descritas y cuatro sin describir) de esta subtribu

registradas para Guatemala (Sharp, 1883, p. 254-264; Ashe, 1984, p. 234-236). Sin embargo, la mayoría de colectas datan de más de 100 años atrás, en localidades que no incluyen la Ecorregión Lachuá. Por tanto, los individuos obtenidos durante esta investigación (30 msp), son un sujeto muy interesante para estudios taxonómicos posteriores, ya que es posible que se cuente con nuevos registros para el país, e incluso nuevas especies.

El resto de grupos determinados como fungívoros obligados pertenecen al género *Toxidium* sp. (Staphylinidae: Scaphidiinae: Scaphisomatini), a cinco géneros de la familia Erotylidae (*Aegithus* sp., *Ischyryus* sp., *Megalodacne* sp., *Triplax* sp., *Tritoma* spp.), tres morfoespecies de la familia Ciidae, dos morfoespecies de la familia Endomychidae y una morfoespecie de la tribu Nanosellini (Ptiliidae: Ptiliinae) que, probablemente, con la revisión de los especímenes con equipo óptico adecuado para su pequeño tamaño (<0.5 mm), resultarán ser varias especies. Los otros grupos colectados incluyen coleópteros que pueden alimentarse con hongos, pero que no dependen completamente de ellos para su ciclo de vida, como la subfamilia Tachyporinae (Staphylinidae), y las familias Nitidulidae, Tenebrionidae, Curculionidae, Hybosoridae y Silvanidae. La clasificación de estos grupos como fungívoros facultativos se basó en información recopilada para las familias o subfamilias en general (Triplehorn & Johnson, 2005, p. 430, 431, 436; Navarrete-Heredia, Newton, Thayer, Ashe, & Chandler, 2002, p. 105; Epps & Arnold, 2010, p. 799), por lo que al determinar los ejemplares al nivel específico pueden encontrarse más asociaciones obligadas a los hongos, especialmente en la familia Nitidulidae (Cline, 2005, p. 20) y Tenebrionidae (Leschen, 1990, p. 169). Otras tres morfoespecies de las subfamilias Paederinae y Staphylininae (Staphylinidae) fueron clasificadas como depredadoras, mientras que dos individuos de las familias Carabidae y Lycidae fueron considerados como visitantes casuales, considerando sus hábitos. En general queda mucho trabajo por hacer con respecto de la taxonomía de los grupos de coleópteros colectados, ya que en esta investigación no fue posible determinarlos a un nivel específico por falta de claves y experiencia con todas las familias obtenidas. Es necesario continuar, no sólo con la determinación a nivel de especie, sino con investigaciones acerca de las interacciones de los grupos de coleópteros con los distintos grupos de macrohongos.

Por otro lado, al realizar análisis de agrupamiento para las muestras de paisaje (Figura 13), utilizando únicamente la riqueza de coleópteros (i.e. presencia o ausencia), se observó una clara separación de las especies de los sitios con mayor porcentaje de selva, mayor cobertura boscosa (incluyendo sombra de cultivos perennes), y menor fragmentación (PL1, PL2, UBV, TZE, PRO), de las que se encuentran en el resto de paisajes con alto nivel de perturbación (i.e. mayor cantidad de fragmentos y menos cobertura boscosa) (Fig. 13a y 13b). En cuanto al uso de suelo, las parcelas con cobertura de selva fueron evidentemente más diversas, con la presencia del 60% de morfoespecies colectadas, 28 de ellas, encontradas únicamente en este tipo de uso. En cuanto al uso de suelo, las parcelas con cobertura de selva fueron evidentemente más diversas, con la presencia del 60% de morfoespecies colectadas, 28 de ellas, encontradas únicamente en este tipo de uso.

9.2.2. Efecto de la conformación del paisaje en la diversidad de coleópteros asociados a hongos de la Ecorregión Lachuá

Las muestras de paisaje con mayor diversidad α (Cuadro 5), corresponden a las que poseen un mayor porcentaje de cobertura de selva (PL1, PL2, UBV) o están cercanas a un área con estas características (TZE). Por el contrario, la muestra de paisaje con menor diversidad α (PDC) se caracteriza por tener el mayor porcentaje de áreas abiertas y estar alejada de las muestras más diversas. En cuanto a la diversidad β , se reporta un menor recambio de especies para PRO, que cuenta con uno de los mayores porcentajes de áreas abiertas (74.7%) que consisten en cultivos anuales de piña y maíz, lo que ocasiona que posea uno de los valores de permeabilidad de matriz más bajos (Cuadro 1). El paisaje con mayor recambio de especies es PL1, lo que se explica por la alta conectividad que posee, por contar con el valor más alto de permeabilidad de matriz.

En general, la diversidad beta de la Ecorregión Lachuá es baja ($\beta=3.49$), lo que indica que hay poco recambio de especies de coleópteros asociados a hongos entre las muestras de paisaje, sin embargo, la baja cobertura de muestreo obtenida en varias muestras de paisaje (e.g. PDC, SLL, PL1) indican que debe intensificarse el esfuerzo de colecta para obtener mejores resultados. Además, debe considerarse que muchas especies de

coleópteros asociadas a hongos son sumamente pequeñas (e.g. Gyrophaenina, Ptiliidae), lo que ocasiona que las distancias, incluso entre hongos, sean relativamente largas y difíciles de recorrer (Ashe, 1984, p. 324).

Entre los distintos tipos de uso de suelo, el valor diversidad β más alto, lo poseen las parcelas con cobertura AA (Cuadro 5), evidenciando “ensambles efectivos” de coleópteros asociados a hongos, distintos para cada una de las parcelas. El valor de la diversidad β entre las parcelas con cobertura de SE, indica que los “ensambles efectivos” de coleópteros poseen cierto grado de diferencia, pero manteniendo similitudes. Esto parece indicar que, a pesar de los cambios ocurridos a su alrededor, los parches de selva de la Ecorregión Lachuá aún no han tenido cambios muy distintivos en la diversidad coleópteros asociados a hongos. Por el contrario, aunque aún poseen algunas especies que habitan en selva, en las áreas abiertas existe un alto porcentaje de especies únicas (Anexo 7, p. 80), posiblemente más resistentes o adaptadas a sitios con alta perturbación.

9.2.3. Efecto de la conformación del paisaje en las proporciones de grupos funcionales de coleópteros asociados a hongos en la Ecorregión Lachuá

Se obtuvieron tres grupos funcionales de coleópteros asociados a hongos de la Ecorregión Lachuá (i.e. fungívoros obligados, fungívoros facultativos y predadores), debido a que se colectaron únicamente cuerpos fructíferos frescos, para que fuera posible la determinación taxonómica de los hongos hospederos. De haber colectado esporocarpos en descomposición, se habría obtenido otros grupos saprófagos y detritívoros de coleópteros (Schigel, 2008, p. 8; Triplehorn & Johnson, 2005, p. 92, 405, 412). La mayoría de ejemplares colectados en hongos (88.04%) fueron clasificados como fungívoros obligados (Figura 13), lo que indica que el método de colecta directa es una manera efectiva de obtener estos grupos especializados y, además, reportar información confiable acerca del hongo hospedero para, posteriormente, identificar las interacciones (Schigel, 2008, p. 8).

Al evaluar las proporciones de cada grupo funcional de coleópteros presentes en cada muestra de paisaje, se observó que una separación de los sitios con **menor porcentaje** de fungívoros obligados (FER y TZE), del resto de muestras. La muestra FER posee uno de los porcentajes de cobertura más altos (99.4%) y TZE uno de los más bajos (25.2%), sin embargo, la cobertura en el primer sitio está constituida mayormente por regeneraciones naturales, reforestaciones sobre potreros y cultivos permanentes de caucho. Por su parte, TZE posee menor cobertura, e incluye parcelas con cultivos anuales de maíz, además de las plantaciones permanentes de cardamomo. El porcentaje de selva lluviosa en ambos sitios es mínimo, por lo que su similitud se explica por la historia similar de uso de suelos, que hace que ambos sitios sean considerados como perturbados. Por otro lado, el grupo de las muestras de paisaje con **mayor proporción** de fungívoros está conformado por un sitio con un alto porcentaje de cobertura de selva, pero que está altamente fragmentada (Cuadro 1) y rodeada por cultivos anuales de maíz (UBV); por otra muestra de paisaje con poca cobertura de selva, pero menos fragmentada e igualmente rodeada por cultivos anuales de piña y maíz (PRO); y por dos sitios con cobertura total de selva lluviosa, ubicados dentro del Parque Nacional Laguna Lachuá (PL1 y PL2). En cuanto a los fungívoros obligados, se observó una mayor proporción en TZE y PDC, las dos muestras de paisaje con menor cobertura de selva; mientras que los predadores estuvieron presentes en mayor porcentaje (y únicamente) en FER y SLL, dos muestras de paisaje sumamente heterogéneas en cuanto a su conformación.

Estos resultados indican que aún existe similitud en cuanto a las proporciones de fungívoros obligados dentro, y fuera del área protegida, lo cual es semejante a resultados obtenidos en otros estudios, donde los fungívoros no muestran una respuesta significativa al cambio de uso de suelo (Susilo, Indriyati & Hardiwinoto, 2009, p. 198). Sin embargo, para obtener datos más certeros, es necesario realizar colectas del resto de grupos funcionales de coleópteros (e.g. fitófagos, predadores, coprófagos, saprófagos) de la Ecorregión Lachuá.

10. CONCLUSIONES

- 10.1. La Ecorregión Lachuá es una región sumamente heterogénea, debido a la pérdida de cobertura boscosa y su sustitución por cultivos perennes, cultivos anuales y áreas abiertas, principalmente.
- 10.2. Las ocho muestras de paisaje de la Ecorregión Lachuá evaluadas, se agrupan de acuerdo con su conformación (cantidad de selva, porcentaje de cobertura y número de fragmentos que las constituyen). Las muestras menos perturbadas se encuentran dentro del área protegida del Parque Nacional Laguna Lachuá.
- 10.3. Se registran doce familias de coleópteros asociados a hongos en ocho muestras de paisaje de la Ecorregión Lachuá, de las cuales Staphylinidae es la más diversa, especialmente la subtribu **Gyrophaeina** (Staphylinidae: Aleocharinae: Homalotini), con el 49.30% de las morfoespecies.
- 10.4. Solamente un 40% de las especies restringidas al uso selva (SE), fueron colectadas dentro del Parque Nacional Laguna Lachuá, lo que evidencia la importancia de los remanentes boscosos fuera del área protegida.
- 10.5. La mayor diversidad de coleópteros asociados a hongos se encontró en PL1 y TZE, áreas con alto porcentaje de cobertura (selva, bosques secundarios y cultivos perennes) y baja fragmentación. Por el contrario, las áreas menos diversas fueron PDC y PRO, muestras con los menores niveles de cobertura y gran cantidad de fragmentos.
- 10.6. El tipo de uso con una mayor diversidad es selva (SE), seguido por las áreas abiertas (AA). Sin embargo, las áreas abiertas son las que poseen menor cantidad de especies por parcela muestreada. Ambos tipos de uso de suelo poseen especies únicas por lo que, con más estudios, es probable que sean consideradas como especies indicadoras de calidad de hábitat.

- 10.7. El valor de diversidad beta para las ocho muestras de paisaje de la Ecorregión Lachuá, indica que aún existe cierta similitud entre los ensambles de coleópteros asociados a hongos, lo cual establece que aún es un área relativamente homogénea en cuanto a la composición de estos insectos especialistas.
- 10.8. Se encontraron tres grupos funcionales de coleópteros asociados a hongos en la Ecorregión Lachuá: fungívoros obligados, fungívoros, facultativos y predadores. Otras especies fueron consideradas como visitantes casuales.
- 10.9. La gran mayoría de coleópteros colectados en hongos (88% de los ejemplares), pertenecen al grupo funcional de los fungívoros obligados, los cuales dependen de los hongos para completar su ciclo de vida. Esto indica que el método de colecta manual utilizado, es ideal para coleccionar estos grupos especializados.
- 10.10. Se observó una disminución en la proporción de coleópteros fungívoros obligados en las muestras de paisaje con menor cantidad de selva alta (TZE) y con mayor grado de fragmentación (FER), así como en las parcelas constituidas por áreas abiertas.

11. RECOMENDACIONES

- 11.1. Es necesario continuar con las colectas de coleópteros asociados a hongos, junto con sus hospederos, para aumentar el conocimiento de la diversidad de ambos grupos además de sus interacciones ecológicas en las selvas tropicales.
- 11.2. Se recomienda la continuación de los estudios taxonómicos para identificar a un nivel específico los ejemplares obtenidos durante esta investigación. Particularmente, la subtribu Gyrophaenina ha sido muy poco estudiada en selvas tropicales, por lo que es posible que se encuentren nuevos registros para el país e incluso nuevas especies para la ciencia.
- 11.3. En investigaciones posteriores, deben ser consideradas otras variables de microhábitat, como temperatura, humedad, cantidad de luz, distancia del borde del bosque y disponibilidad de alimento para obtener resultados más certeros en cuanto a los efectos de la composición del paisaje en la diversidad de coleópteros fungívoros y las proporciones en los grupos funcionales.
- 11.4. Las morfoespecies colectadas únicamente en selva o en áreas abiertas, deben ser evaluadas para su futuro uso como indicadores de calidad de hábitat.

12. BIBLIOGRAFÍA

Aalbu, R. L., Triplehorn, C. A., Campbell, J. M., Brown, K. W., Somerby, R. E. & Thomas, D. B. (2002). Tenebrionidae Latreille 1802. In: Arnett, R. H. & Thomas, M. C. (Eds.) *American Beetles: Polyphaga: Scarabaeoidea through Curculionoidea* (p. 463-509). Boca Raton, Florida. CRC Press.

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 Zoológica Mexicana (nueva serie)* 80, pp. 119-130.

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(107), pp. 223-231.

Arriaga-Varela, E., Tomaszewska, K. W., Navarrete-Heredia, J. L. (2007). A synopsis of the Endomychidae (Coleoptera: Cucujoidea) of México. *Zootaxa* 1594, pp. 1-38.

Arriaga-Varela, E., Zaragoza-Caballero, S., Tomaszewska, K. W., Navarrete-Heredia, J. L. (2013). Preliminary review of the genus *Stenotarsus* Perty (Coleoptera: Endomychidae) from México, Guatemala and Belize, with descriptions of twelve new species. *Zootaxa* 3645(1), pp. 001-079.

Ashe, J. (1984). Major features of the evolution of relationships between Gyrophaenine Staphylinid Beetles (Coleoptera: Staphylinidae: Aleocharinae) and fresh mushrooms. In: Wheeler, Q. & Blackwell, M. (Eds.) *Fungus-Insect Relationships: Perspectives in Ecology and Evolution* (p. 227-254).

Ashe, J. (1984). Generic revision of the subtribe Gyrophaenina (Coleoptera: Staphylinidae: Aleocharinae) with a review of the described subgenera and major features of evolution. *Quaestiones Entomologicae* (20), pp. 129-349.

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 Journal of Experimental Sciences* 23(1), pp. 253-259.

Boddy, L. & Hefin, T. (2008). Interactions between Basidiomycota and Invertebrates. In: Boddy, L., Frankland, J. & van West, P. (Eds.) *Ecology of Saprotrophic Basidiomycetes* (p. 156). United Kingdom: Elsevier Ltd.

Boyle, W. W. (1956). A revision of the Erotylidae of America North of Mexico (Coleoptera). *Bulletin of the American Museum of Natural History* 110(2), pp. 61-172.

Bruns, T. (1984). Insect mycophagy in the Boletales: Fungivore diversity and the mushroom habitat. In: Wheeler, Q. & Blackwell, M. (Eds.) *Fungus-Insect Relationships: Perspectives in Ecology and Evolution* (p. 302). United States: Columbia University Press.

Buschke, F. & Seaman, M. (2011). Functional feeding groups as a taxonomic surrogate for a grassland arthropod assemblage. *African Invertebrates* 52(1), pp. 217-228.

Chao, A. & Lee, S. (1992). Estimating the number of classes via sample coverage. *Journal of the American Statistical Association* 417(87), p. 210-217.

Cline, A. (2005). Revision of *Pocadius* Erichson (Coleoptera: Nitidulidae). (PhD. Thesis). Louisiana State University and Agricultural and Mechanical College. United States of America.

Cline, A. & Leschen, R. (2005). Coleoptera Associated with the Oyster Mushroom, *Pleurotus ostreatus* Fries, in North America. *Southeastern Naturalist* 4(3), p. 409-420.

Clinton, P., Buchanan, P. & Allen, R. (1999). Nutrient composition of epigeous fungal sporocarps growing on different substrates in a New Zealand mountain beech forest. *New Zealand Journal of Botany* 37, pp. 149-153.

CONAP. (2003). Plan Maestro: Parque Nacional Laguna Lachuá, Cobán, Alta Verapaz. Guatemala: Instituto Nacional de Bosques.

Didham, R., Ghazoui, J., Stork, N. & Davis, A. (1996). Insects in fragmented forests: a functional approach. *Tree* 11(6), pp. 255-260.

Didham, R., Hammond, P., Lawton, J., Eggleton, P. & Stork, N. (1998). Beetle species responses to tropical forest fragmentation. *Ecological Monographs* 68(3), pp. 295-323.

Dybas, H. (1956). A new genus of minute fungus-pore beetles from Oregon (Coleoptera: Ptiliidae). *Fieldiana-Zoology* 34(38), p. 441-448.

Epps, M. & Arnold, A. (2010). Diversity, abundance and community network structure in sporocarp-associated beetle communities of the central Appalachian Mountains. *Mycologia* 102(4), pp. 785-802.

Fahrig, L. (2003). Effects of Habitat Fragmentation on Biodiversity. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics* 34, pp. 487-515.

Fahrig, L. (2005). When is a landscape perspective important? In: Wiens, J. & Moss, M. (Eds.) *Issues and Perspectives in Landscape Ecology* (p. 3). United Kingdom: Cambridge University Press.

Falqueto, S., Vaz-de-Mello, F. & Schoereder, J. (2005). Are fungivorous Scarabaeidae less specialist? *Ecología Austral* 15, p. 17-22.

Ficha Ramsar. (2004). Ficha Informativa de los Humedales Ramsar (FIR). Convención de Ramsar. Suiza.

Fierros-López, H. (2006). Datos nuevos de distribución de algunas especies de Scaphidiinae Neotropicales (Coleoptera: Staphylinidae). *Dugesiana* 13(1), p. 39-43.

Fogel, R. & Peck, A. (1975). Ecological studies of hypogeous fungi. I. Coleoptera associated with sporocarps. *Mycologia LXVII*(4), pp. 741-747.

Gorham, H.S. (1899). Insecta. Coleoptera. *Erotylidae, Endomychidae and Coccinellidae*. Biologia Centrali-Americana. London.

Guevara, R. & Dirzo, R. (1999). Consumption of macro-fungi by invertebrates in a Mexican tropical cloud forest: do fruit body characteristics matter? *Journal of Tropical Ecology 15*, pp. 603-617.

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*, pp. 137-144.

Gullan, P. & Cranston, P. (2010). The insects: an outline of entomology. United Kingdom: Wiley-Blackwell.

Gumier-Costa, F., Lopes-Andrade, C. & Zacaro, A. (2003). Association of *Ceracis cornifer* (Mellié) (Coleoptera: Ciidae) with the Bracket Fungus *Pycnoporus sanguineus* (Basidiomycetes: Polyporaceae). *Neotropical Entomology 32*(2), pp. 359-360.

Hall, W.E. (2001). Ptiliidae Erichson, 1845. In: Arnett, R.H. & Thomas, M.C. (Eds.) *American Beetles, Volume 1: Archostemata, Myxophaga, Adepaga, Polyphaga: Staphyliniformia* (p. 231). Boca Raton, Florida. CRC Press.

Hammond, P. & Lawrence, J. (1989). Mycophagy in insects: A summary. In: Wilding, N., Colliris, N., Hammond, P. & Weber (Eds.) *Insect –Fungus Interactions* (p. 275). United Kingdom: Academic Press.

Hanley, R. & Goodrich, M. (1995). Review of mycophagy, host relationships and behavior in the New World Oxyporinae (Coleoptera: Staphylinidae). *The Coleopterists Bulletin, 49*(3), p. 267-280.

Hanson, A., Hodge, K., Porter, L. (2003). Mycophagy among Primates. *Mycologist* 18(1), pp. 6-10.

Hernández, J. y Bieler, A. (1999). Fotografía. En: Papavero, N. y Llorente J. (Eds.) *Herramientas prácticas para el ejercicio de la taxonomía zoológica* (p. 157). México: Fondo de Cultura Económica.

Jakovlev, J. (2012). Fungal hosts of mycetophilids (Diptera: Sciaroidea excluding Sciaridae): a review. *Mycology* 3(1), pp. 11-23.

Jost, L. (2006). Entropy and diversity. *Oikos: Opinion* 113(2), p. 363-375.

Jost, L. (2007). Partitioning diversity into independent alpha and beta components. *Ecology* 88(10), p. 2427-2439.

Kaila, L., Martikainen, P., Punttila, P. & Yakovlev, E. (1994). Saproxylic beetles (Coleoptera) on dead birch trunks decayed by different polypore species. *Ann. Zool. Fennici* (31), pp. 97-107.

Kirk, P., Cannon, P., Minter, D. & Stalpers, J. (2008). Dictionary of the Fungi. United Kingdom: Cab International.

Komonen, A., Ikävalko, J. & Weiying, W. (2003). Diversity patterns of fungivorous insects: comparison between glaciated vs. refugial boreal forests. *Journal of Biogeography* (30), pp. 1873-1881.

Lacy, R. (1992). Predictability, toxicity and trophic niche breadth in fungus feeding Drosophilidae (Diptera). *Ecological Entomology* 9, pp. 43-54.

Lang, S., Tiede, D. (2003). V-Late Extension für ArcGIS – vektorbasiertes Tool zur quantitativen Landschaftsstrukturanalyse, ESRI Anwenderkonferenz 2003 Innsbruck.

Lawrence, J. (1973). Host preference in ciid beetles (Coleoptera: Ciidae) inhabiting the fruiting bodies of Basidiomycetes in North America. *Bolletín of the Museum of Comparative Zoology* 145(3), pp. 163-212.

Leps, J., Smilauer, P. (1999). *Multivariate Analysis of Ecological Data*. České Budejovice: University of South Bohemia.

Leschen, R. (1990). Tenebrionid-Basidiomycete relationships with comments of feeding ecology and the evolution of fungal monophagy (Coleoptera/Hymenomycetes). *The University of Kansas Science Bulletin* 54(5), pp. 165-177.

Leschen, R. (2005). Phylogeny and classification of Scaphisomatini (Staphylinidae: Scaphidiinae) with notes on mycophagy, termitophily, and functional morphology. *Coleopterists Society Monograph* (3), p. 1-63.

Leschen, R. & Buckley, T. (2007). Multistate characters and diet shifts: Evolution of Erotylidae (Coleoptera). *Systematic Biology* 56(1), p. 97-112.

López, R. (2009). Distribución de macrohongos (Agaricomycetes) en remanentes de bosque de la Zona de Influencia del Parque Nacional Laguna Lachuá, Cobán, Alta Verapaz. (Tesis de Licenciatura). Universidad de San Carlos de Guatemala. Guatemala.

Mayorga, P. (1990). Coleópteros asociados con las fructificaciones de algunos basidiomicetos en Guatemala. (Tesis de Licenciatura). Universidad del Valle de Guatemala. Guatemala.

Monzón, R. (1999). Estudio General de los Recursos Agua, Suelo y del Uso de la Tierra del Parque Nacional Laguna Lachuá y su Zona de Influencia, Cobán, Alta Verapaz. (Tesis de Licenciatura). Universidad de San Carlos de Guatemala. Guatemala.

Moore, D., Gange, A. C., Gange, E. G. & Boddy, L. (2008). Fruit bodies: Their Production and Development in Relation to Environment. In: Boddy, L., Frankland, J. & van West, P. (Eds.) *Ecology of Saprotrophic Basidiomycetes* (p. 79-103). United Kingdom: Elsevier Ltd.

Mora, C., Tittensor, D., Adl, S., Simpson, A., Worm, B. (2011). How Many Species Are There on Earth and in the Ocean? *Plos Biology* 9(8), pp. 1-8.

Moreno, C. (2001). Métodos para medir la biodiversidad. Zaragoza: M&T Manuales y Tesis. España: Sociedad Entomológica Aragonesa.

MUSHNAT. (2010). Manual de uso y manejo de Colecciones Zoológicas. Guatemala: Museo de Historia Natural de la Universidad de San Carlos de Guatemala.

Navarrete-Heredia, J., Newton, A., Thayer, M., Ashe, J. & Chandler, D. (2002). Guía ilustrada para los géneros de Staphylinidae (Coleoptera) de México. México: Universidad de Guadalajara.

Newton, A. (1984). Mycophagy in Staphylinoida (Coleoptera). In: Wheeler, Q. & Blackwell, M. (Eds.) *Fungus-Insect Relationships: Perspectives in Ecology and Evolution* (p. 302). United States: Columbia University Press.

Pedrini, N. & Juarez, P. (2008). Entomopathogenic Fungi and their Host Cuticle. In: Capinera, J. (Ed.) *Encyclopedia of Entomology* (p. 1333). United States: Springer Science.

Ponce, G. (2012). Contribución a la taxonomía de las colecciones de Ganodermatales, Hymenochaetales y Polyporales (Basidiomycota: Holobasidiomycetidae) ingresadas en la Sección de Hongos del Herbario BIGU, Escuela de Biología, Universidad de San Carlos de Guatemala. (Tesis de Licenciatura). Universidad de San Carlos de Guatemala. Guatemala.

Quezada, M. (2005). Análisis de la diversidad y distribución de macrohongos (Órdenes Agaricales y Aphyloporales) en relación con los paisajes antropogénicos en la zona de influencia del Parque Nacional Laguna Lachuá, Cobán, Alta Verapaz. (Tesis de Licenciatura). Universidad de San Carlos de Guatemala. Guatemala.

Quezada, M., Agreda, E., López, R., Ponce, G., Sunum, R. (2010). Evaluación de diversidad de invertebrados fungívoros en distintos remanentes de bosque de la Ecorregión Lachuá; su potencialidad como bioindicadores. Guatemala: DIGI-USAC.

Quezada, M., Arroyo-Rodríguez, V., Pérez-Silva, E. & Aide, T. M. (2013). Land cover changes in the Lachuá region, Guatemala: patterns, proximate causes, and underlying driving forces over the last 50 years. *Regional Environmental Change*, p. 1-11.

Quezada, M. (2014). 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. Universidad Nacional Autónoma de México. (Tesis de Doctorado). México.

R Development Core Team. (2012). R 2.15.2.: A language and environment for statistical computing. R Foundation for Statistical Computing. Austria. Recuperado de <http://www.RHproject.org>

Rawlins, J. (1984). Mycophagy in Lepidoptera. In: Wheeler, Q. & Blackwell, M. (Eds.) *Fungus-Insect Relationships: Perspectives in Ecology and Evolution* (p. 382). United States: Columbia University Press.

Sánchez-Peña, S. (2005). New View on Origin of Attine Ant-Fungus Mutualism: Exploitation of a Preexisting Insect-Fungus Symbiosis (Hymenoptera: Formicidae). *Annals of the Entomological Society of America* 98(3), p. 151-164.

Schigel, D. (2008). Collecting and rearing fungivorous Coleoptera. *Rev. Écol. (Terre Vie)* 63, pp. 7-12.

Schigel, D. (2009). Polypore assemblages in boreal old-growth forests, and associated Coleoptera. Academic Dissertation. Finland: University of Helsinki.

Schigel, D. (2011). Polypore-beetle associations in Finland. *Annales Zoologici Fennici* 48(6), p. 319-348.

Schigel, D. (2012). Fungivory and host associations of Coleoptera: a bibliography and review of research approaches. *Mycology* 3(4), pp. 258-272.

Schmidt, B.C. & Roland, J. (2006). Moth diversity in a fragmented habitat: importance of functional groups and landscape scale in the boreal forest. *Annals of the Entomological Society of America* 99(6), pp. 1110-1120.

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* (p. 203). New Zealand: Magnolia Press.

Sharp, D. (1882-1887). Insecta. Coleoptera. Volume I, Part 2. *Biología Centrali-Americana*. London.

Shockley, F. W. (2010). *Microspsephodes bahamaensis*, a new species of Anamorphae (Coleoptera: Cucujoidea: Endomychidae) from the Bahamas, with a key to the New World genera of Anamorphae. *Insecta Mundi* 112, pp. 1-11.

Suh, S. & Blackwell, M. (2005). The Beetle Gut as a Habitat for New Species of Yeasts. In: Vega, F. & Blackwell, M. (Eds.) *Insect-Fungal Associations* (p. 246). United States: Oxford University Press.

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(4), pp. 195-200.

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. *European Journal of Entomology* 102, pp. 39-46.

Thomas, M. (2008). Beetles. In: Capinera, J. (Ed.) *Encyclopedia of Entomology* (p. 437). United States: Springer Science.

Toledo, L., Peralta, C., Vieira, D. (2004). *Tupinambis merianae* (Tegu Lizard). Fungivory. *Herpetological Review* 35(2), pp. 173-174.

Tomaszewska, K. W. (2000). Morphology, phylogeny and classification of adult Endomychidae (Coleoptera: Cucujoidea). *Annales Zoologici* 50(4), pp. 449-558.

Triplehorn, C. & Johnson, N. (2005). Borror and Delong's Introduction to the Study of Insects. United States of America: Thomson-Brooks/Cole.

Turner, M., Gardner, R. & O'Neill, R. (2001). Landscape Ecology in Theory and Practice, Pattern and Process. New York: Springer.

Wêgrzynowicz, P. (2002). Morphology, phylogeny and classification of the family Erotylidae based on adult characters (Coleoptera: Cucujoidea). *Genus* 13(4), pp. 435-504.

Wheeler, Q. & Blackwell, M. (1984). Fungus-Insect Relationships: Perspectives in Ecology and Evolution. United States: Columbia University Press.

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. *European Journal of Entomology* 104, pp. 225-233.

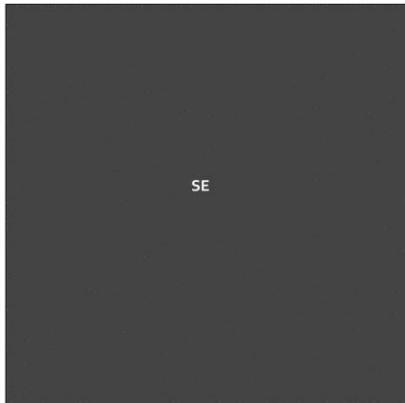
Zeran, R., Anderson, R. & Wheeler, T. (2007). Effect of small-scale forest management on fungivorous Coleoptera in old growth forest fragments in southeastern Ontario, Canada. *Canadian Entomologist* 139, pp. 118-130.

ANEXOS

Anexo 1. Ubicación de las cuarenta parcelas evaluadas durante 2010 y 2011, en ocho muestras de paisaje de la Ecorregión Lachuá.

Nombre localidad	Código	Parcela	Coordenadas		Altitud (msnm)	Cobertura
			N	O		
Promesas	PRO	Norte	15.98696	-90.66954	231	Cultivo anual de piña
	PRO	Sur	15.98213	-90.6697	224	Cultivo anual de maíz
	PRO	Este	15.98476	-90.67276	199	Selva alta
	PRO	Oeste	15.98376	-90.66789	235	Selva alta
	PRO	Centro	15.98437	-90.66965	213	Selva alta
Tzetoc	TZE	Norte	15.91251	-90.62025	192	Cultivo de cardamomo con diez años de abandono
	TZE	Sur	15.90669	-90.62025	197	Cultivo de cardamomo con diez años de abandono
	TZE	Este	15.90941	-90.61713	184	Cultivo joven de cardamomo
	TZE	Oeste	15.90944	-90.6229	174	Cultivo anual de maíz
	TZE	Centro	15.90952	-90.62055	179	Cultivo anual de maíz
Pie de Cerro	PDC	Norte	16.0117	-90.62834	166	Cultivo joven de cardamomo
	PDC	Sur				Cultivo anual de maíz
	PDC	Este	16.00964	-90.6263	162	Cultivo anual de maíz
	PDC	Oeste	16.00906	-90.63188	170	Cultivo anual de maíz
	PDC	Centro	16.0094	-90.62879	148	Selva alta
Entre Ríos	FER	Norte	15.96641	-90.55615	155	Selva alta
	FER	Sur	15.96163	-90.5552	156	Cultivo de caucho
	FER	Este	15.96406	-90.55249	148	Regeneración natural de ocho años
	FER	Oeste	15.96371	-90.558	171	Reforestación sobre pastizal
	FER	Centro				Selva alta
Santa Lucía Lachuá	SLL	Norte	15.96888	-90.63341	177	Cultivo anual de maíz
	SLL	Sur	15.96354	-90.63386	191	Pastizal
	SLL	Este	15.96656	-90.63065	165	Cultivo anual de maíz
	SLL	Oeste	15.967	-90.63635	194	Cultivo anual de maíz
	SLL	Centro	15.96638	-90.63352	172	Selva alta
Unión Buena Vista	UBV	Norte	16.00108	-90.68954	174	Regeneración natural de ocho años
	UBV	Sur	15.99562	-90.69165	171	Cultivo anual de maíz
	UBV	Este	15.99848	-90.68758	188	Selva alta
	UBV	Oeste	15.99919	-90.69271	179	Cultivo anual de maíz
	UBV	Centro	15.99837	-90.6905	192	Selva alta
PN Laguna Lachuá	PL1	Norte	15.9426	-90.67424	197	Selva alta
	PL1	Sur	15.9381	-90.67431	187	Selva alta
	PL1	Este	15.94035	-90.67658	218	Selva alta
	PL1	Oeste	15.94019	-90.67119	192	Selva alta
	PL1	Centro	15.94076	-90.67407	181	Selva alta
PN Laguna Lachuá	PL2	Norte	15.90013	-90.62937	184	Selva alta
	PL2	Sur	15.93656	-90.63197	167	Selva alta
	PL2	Este	15.93834	-90.62917	175	Selva alta
	PL2	Oeste	15.94073	-90.63384	180	Selva alta
	PL2	Centro	15.9333	-90.6167	178	Selva alta

Anexo 2. Ubicación de los parches de selva lluviosa (SE) en las ocho muestras de paisaje de la Ecorregión Lachuá, evaluadas durante 2010 y 2011. (Modificado de Quezada, Arroyo-Rodríguez, Pérez-Silva & Aide, 2013, p. 4, con permiso).



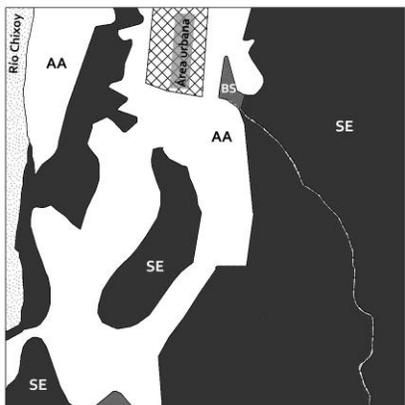
Parque Nacional Laguna Lachuá (PL1)



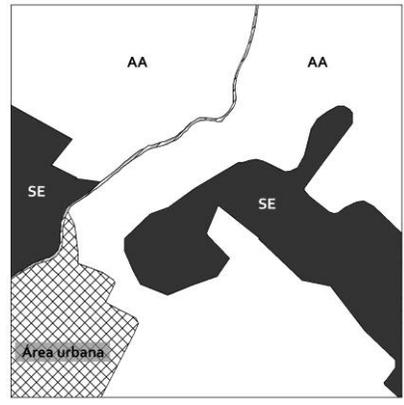
Parque Nacional Laguna Lachuá (PL2)



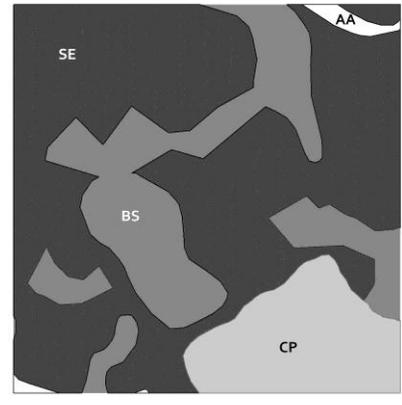
Tzetoc (TZE)



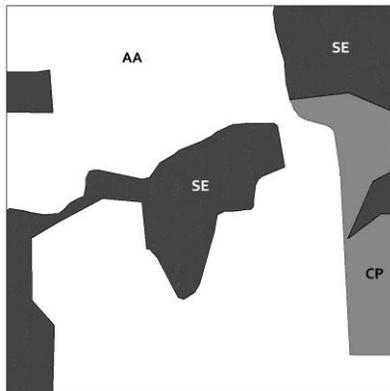
Unión Buena Vista (UBV)



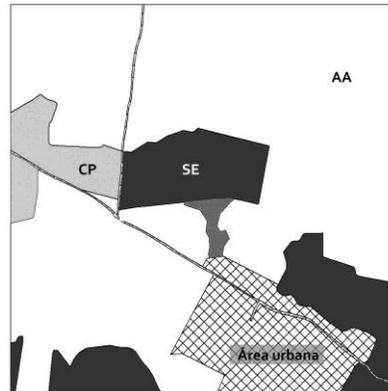
Promesas (PRO)



Finca Entre Ríos (FER)



Santa Lucía Lachuá (SLL)



Pie de Cerro (PDC)

Anexo 3. Clasificación de las morfoespecies de coleópteros asociados a hongos, colectados en la Ecorregión Lachuá durante 2010 y 2011.

ORDEN COLEOPTERA

SUBORDEN ADEPHAGA

Familia Carabidae

SUBORDEN POLYPHAGA

SUPERFAMILIA STAPHYLINOIDEA

Familia Ptiliidae

Subfamilia Ptiliinae

Tribu Nanosellini: Nanosellini sp.1 (**Pt1**)

Familia Staphylinidae

Subfamilia Aleocharinae

Tribu Homalotini

Subtribu Gyrophaenina: Gyrophaenina sp.1 (**G1**) a Gyrophaenina sp.30 (**G30**)

Subfamilia Paederinae

Tribu Phinophilini: *Pallaminus* sp. (**Pa1**)

Subfamilia Scaphidiinae

Tribu Scaphisomatini: *Toxidium* sp. (**Sc1**)

Subfamilia Staphylininae: Staphylininae sp. 1 (**St1**)

Tribu Philotini: Philotini sp. 1 (**St2**)

Subfamilia Tachyporinae: Tachyporinae sp. 1 (**Ta1**)

SUPERFAMILIA SCARABAEOIDEA

Familia Hybosoridae

Subfamilia Ceratocanthinae: Ceratocanthinae sp. 1 (**H1**)

SUPERFAMILIA ELATEROIDEA

Familia Lycidae: Lycidae sp. 1

SUPERFAMILIA CUCUJOIDEA

Familia Erotylidae

Subfamilia Erotylinae

Tribu Encaustini: *Megalodacne* sp. (**E1**)

Tribu Erotylini: *Aegithus* sp. (**E2**), *Ischyryus* sp. (**E3**), *Triplax* sp. 1 (**E4**), *Triplax* sp. 2 (**E5**),

Triplax sp. 3 (**E6**), *Tritoma* sp. 1 (**E7**)

Familia Silvanidae: Silvanidae sp. 1 (**Si1**)

Familia Nitidulidae

Subfamilia Nitidulinae: Nitidulinae sp. 1 (**N1**) a Nitidulinae sp. 9 (**N9**)

Familia Endomychidae

Subfamilia Anamorphinae: Anamorphinae sp. 1 (**En1**)

Subfamilia Stenotarsinae: *Stenotarsus* sp. (**En2**)

SUPERFAMILIA TENEBRIONOIDEA

Familia Ciidae

Subfamilia Ciinae: Ciinae sp. 1 (**C1**), Ciinae sp. 2 (**C2**), Ciinae sp. 3 (**C3**)

Familia Tenebrionidae

Subfamilia Tenebrioninae: Tenebrioninae sp. 1 (**T1**) a Tenebrioninae sp. 5 (**T5**)

Tribu Amarygmini: Amarygmini sp. 1 (**T6**)

Tribu Bolitophagini: *Rhipidandrus* sp. 1 (**T7**), *Rhipidandrus* sp. 2 (**T8**)

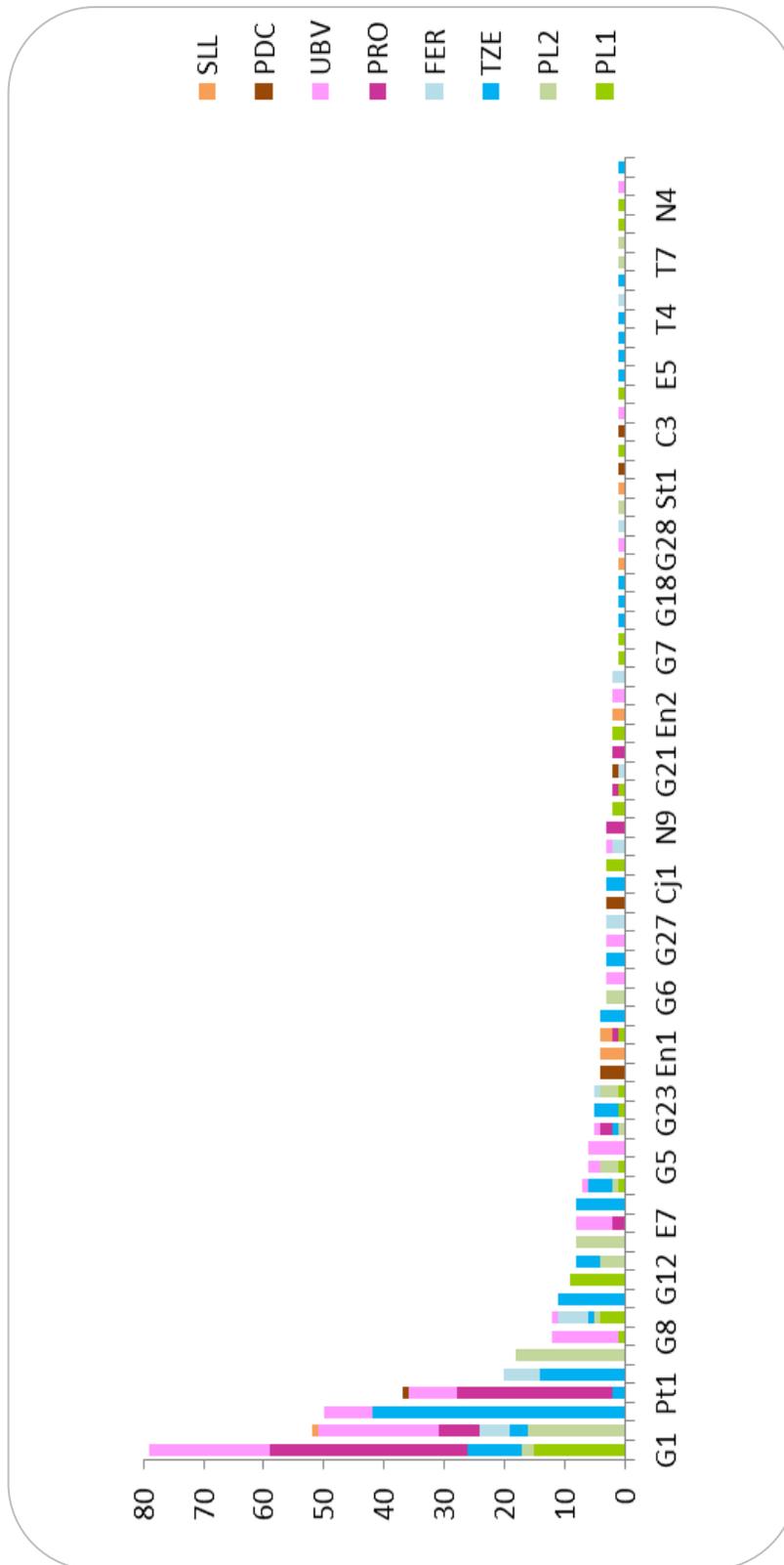
SUPERFAMILIA CURCULIONOIDEA

Familia Curculionidae

Subfamilia Scolytinae

Tribu Scolytini: Scolytini sp. 1 (**Cu1**), Scolytini sp. 2 (**Cu2**)

Anexo 4. Distribución de las abundancias de las morfoespecies de coleópteros colectados en hongos de ocho muestras de paisaje de la Ecorregión Lachuá, durante 2010 y 2011.



Anexo 5. Información taxonómica de los macrohongos hospederos de morfoespecies de coleópteros colectados en ocho muestras de paisaje de la Ecorregión Lachuá, durante 2010 y 2011. Determinación de Fungi: Sección de Hongos-BIGU, M. Quezada, 2012.

COLEOPTERA			FUNGI	
Familia	Subfamilia	Morfoespecie	Orden	Familia
Carabidae		Carabidae sp. 1	Polyporales	Polyporaceae
Ptiliidae	Ptiliinae	Nanossellini sp.1 (Pt1)	Agaricales	Marasmiaceae, Mycenaceae, Tricholomatacea
			Polyporales	Polyporaceae
Staphylinidae	Aleocharinae	Gyrophaenina sp. 1 (G1)	Agaricales	Agaricaceae, Marasmiaceae, Tricholomataceae
			Polyporales	Polyporaceae
			Xylariales	Xylariaceae
		Gyrophaenina sp. 2 (G2)	Agaricales	Entolomataceae, Hygrophoraceae, Marasmiaceae, Strophariaceae, Tricholomataceae
			Pezizales	Sarcoscyphaceae
			Polyporales	Polyporaceae
		Gyrophaenina sp. 3 (G3)	Agaricales	Marasmiaceae
			Polyporales	Polyporaceae
		Gyrophaenina sp. 4 (G4)	Agaricales	Tricholomataceae
			Polyporales	Polyporaceae
		Gyrophaenina sp. 5 (G5)	Agaricales	Marasmiaceae, Tricholomataceae
		Gyrophaenina sp. 6 (G6)	Agaricales	Tricholomataceae
		Gyrophaenina sp. 7 (G7)	Agaricales	Marasmiaceae
		Gyrophaenina sp. 8 (G8)	Polyporales	Polyporaceae
		Gyrophaenina sp. 9 (G9)	Agaricales	Marasmiaceae
		Gyrophaenina sp. 10 (G10)	Agaricales	Marasmiaceae, Mycenaceae
			Pezizales	Sarcoscyphaceae
			Polyporales	Polyporaceae
		Gyrophaenina sp. 11 (G11)	Agaricales	Marasmiaceae

	Gyrophaenina sp. 12 (G12)	Agaricales	Tricholomataceae
		Xylariales	Xylariaceae
	Gyrophaenina sp. 13 (G13)	Agaricales	Tricholomataceae
	Gyrophaenina sp. 14 (G14)	Agaricales	Tricholomataceae
	Gyrophaenina sp. 15 (G15)	Agaricales	Tricholomataceae
	Gyrophaenina sp. 16 (G16)	Agaricales	Entolomataceae, Marasmiaceae
		Polyporales	Polyporaceae
	Gyrophaenina sp. 17 (G17)	Agaricales	Marasmiaceae
	Gyrophaenina sp. 18 (G18)	Agaricales	Marasmiaceae
	Gyrophaenina sp. 19 (G19)	Agaricales	Agaricaceae, Tricholomataceae
	Gyrophaenina sp. 20 (G20)	Agaricales	Tricholomataceae
	Gyrophaenina sp. 21 (G21)	Agaricales	Marasmiaceae
	Gyrophaenina sp. 22 (G22)	Polyporales	Polyporaceae
	Gyrophaenina sp. 23 (G23)	Agaricales	Entolomataceae, Marasmiaceae, Tricholomataceae
	Gyrophaenina sp. 24 (G24)	Agaricales	Tricholomataceae
	Gyrophaenina sp. 25 (G25)	Agaricales	Entolomataceae, Marasmiaceae, Tricholomataceae
	Gyrophaenina sp. 26 (G26)	Agaricales	Marasmiaceae, Tricholomataceae
	Gyrophaenina sp. 27 (G27)	Polyporales	Polyporaceae
	Gyrophaenina sp. 28 (G28)	Pezizales	Sarcoscyphaceae
	Gyrophaenina sp. 29 (G29)	Agaricales	Tricholomataceae
	Gyrophaenina sp. 30 (G30)	Agaricales	Strophariaceae
Paederinae	<i>Pallaminus</i> sp. (Pa1)	Phallales	Phallaceae
Scaphidiinae	<i>Toxidium</i> sp. (Sc1)	Agaricales	Cortinariaceae
Staphylininae	Staphylininae sp. 1 (St1)	Agaricales	Tricholomataceae
	Philotini sp. 1 (St2)	Polyporales	Polyporaceae
Tachyporinae	Tachyporinae sp. 1 (Ta1)	Agaricales	Marasmiaceae
Hybosoridae	Ceratocanthinae	Ceratocanthinae sp. 1 (H1)	Xylariales
			Xylariaceae
Lycidae	Lycidae sp. 1	Polyporales	Polyporaceae
Erotylidae	Erotylinae	<i>Megalodacne</i> sp. 1 (E1)	Polyporales
			Ganodermataceae

		<i>Aegithus</i> sp. 1 (E2)	Polyporales	Polyporaceae
		<i>Ischyryus</i> sp.(E3)	Polyporales	Polyporaceae
		<i>Triplax</i> sp. 1 (E4)	Agaricales	Marasmiaceae
		<i>Triplax</i> sp. 2 (E5)	Agaricales	Marasmiaceae
		<i>Triplax</i> sp. 3 (E6)	Agaricales	Marasmiaceae
		<i>Tritoma</i> sp. (E7)	Agaricales	Tricholomataceae
Silvanidae		Silvanidae sp. 1 (Si1)	Polyporales	Ganodermataceae
Nitidulidae	Nitidulinae	Nitidulinae sp.1 (N1)	Agaricales	Agaricaceae
		Nitidulinae sp.2 (N2)	Agaricales	Inocybaceae, Marasmiaceae
		Nitidulinae sp. 3 (N3)	Agaricales	Agaricaceae, Marasmiaceae, Tricholomataceae
		Nitidulinae sp. 4 (N4)	Agaricales	Marasmiaceae
		Nitidulinae sp. 5 (N5)	Agaricales	Marasmiaceae, Mycenaceae
		Nitidulinae sp. 6 (N6)	Agaricales	
		Nitidulinae sp. 7 (N7)	Phallales	Phallaceae
		Nitidulinae sp. 8 (N8)	Polyporales	Polyporaceae
		Nitidulinae sp. 9 (N9)	Agaricales	Physalacriaceae
Endomychidae	Anamorphinae	Anamorphinae sp. 1 (En1)	Agaricales	Strophariaceae
			Polyporales	Polyporaceae
	Stenotarsinae	<i>Stenotarsus</i> sp. 1 (En2)	Polyporales	Polyporaceae
Ciidae	Ciinae	Ciinae sp. 1 (C1)	Agaricales	Marasmiaceae
		Ciinae sp. 2 (C2)	Polyporales	Polyporaceae
		Ciinae sp. 3 (C3)	Polyporales	Polyporaceae
Tenebrionidae	Tenebrioninae	Tenebrioninae sp. 1 (T1)	Polyporales	Ganodermataceae
		Tenebrioninae sp. 2 (T2)	Polyporales	Ganodermataceae
		Tenebrioninae sp. 3 (T3)	Polyporales	Ganodermataceae
		Tenebrioninae sp. 4 (T4)	Polyporales	
		Tenebrioninae sp. 5 (T5)	Polyporales	Polyporaceae
		Amarygmini sp. 1 (T7)	Polyporales	Polyporaceae
		<i>Rhipidandrus</i> sp. 1 (T8)	Agaricales	Marasmiaceae
		<i>Rhipidandrus</i> sp. 2 (T9)	Agaricales	Marasmiaceae
Curculionidae	Scolytinae	Scolytini sp. 1 (Cu1)	Agaricales	Tricholomataceae, Marasmiaceae
			Polyporales	Polyporaceae
		Scolytini sp. 2 (Cu2)	Polyporales	Polyporaceae

Anexo 6. Coleópteros colectados en las distintas familias de macrohongos de la Ecorregión Lachuá, durante 2010 y 2011. Determinación de Fungi: Sección de Hongos-BIGU, M. Quezada, 2012.

FUNGI		COLEOPTERA	
Orden	Familia	Familias	Morfoespecies
Agaricales	Agaricaceae	Staphylinidae	Gyrophaenina spp. 1 y 19
		Nitidulidae	Nitidulinae spp. 1 y 3
	Cortinariaceae	Staphylinidae	<i>Toxidium</i> sp.
	Entolomataceae	Staphylinidae	Gyrophaenina spp. 2, 16, 23 y 25
	Hygrophoraceae	Staphylinidae	Gyrophaenina sp. 2
	Inocybaceae	Nitidulidae	Nitidulinae sp. 2
	Marasmiaceae	Ptiliidae	Nanosellini sp. 1
		Staphylinidae	Gyrophaenina spp. 1, 2, 3, 5, 7, 9, 10, 11, 16, 17, 18, 21, 23, 25, 26; Tachyporinae sp. 1
		Erotylidae	<i>Triplax</i> spp. 1, 2, 3
		Nitidulidae	Nitidulinae spp. 2, 3, 4, 5
		Ciidae	Ciinae sp. 1
		Tenebrionidae	<i>Rhipidandrus</i> spp. 1 y 2
		Curculionidae	Scolytinae sp. 1
		Mycenaceae	Ptiliidae
	Staphylinidae		Gyrophaenina sp. 10
	Nitidulidae		Nitidulinae sp. 5
	Physalariaceae	Nitidulidae	Nitidulinae sp. 9
	Strophariaceae	Staphylinidae	Gyrophaenina spp. 2 y 30
		Endomychidae	Anamorphinae sp. 1
Tricholomataceae	Ptiliidae	Nanosellini sp. 1	
	Staphylinidae	Gyrophaenina spp. 1,2, 4, 5, 6, 12, 13, 14, 15, 19, 20, 23, 24, 25, 26, 29; Staphylininae sp. 1	
	Erotylidae	<i>Tritoma</i> sp. 1	
	Nitidulidae	Nitidulinae sp. 3	
	Curculionidae	Scolytinae sp. 1	
	Polyporaceae	Ganodermataceae	Erotylidae
Silvanidae			Silvanidae sp.
Tenebrionidae			Tenebrioninae spp. 1, 2 y 3
Polyporaceae		Carabidae	Carabidae sp.
		Ptiliidae	Nanosellini sp. 1

		Staphylinidae	Gyrophaenina spp. 1, 2, 3, 4, 8, 10, 16, 22, 27; Philotini sp. 1
		Lycidae	Lycidae sp.
		Erotylidae	<i>Aegithus</i> sp. 1, <i>Ischyrus</i> sp. 1
		Nitidulidae	Nitidulinae sp. 8
		Endomychidae	Anamorphinae sp. 1, <i>Stenotarsus</i> sp. 1
		Ciidae	Ciinae spp. 2 y 3
		Tenebrionidae	Tenebrioninae sp. 5, Amarygmini sp. 1
		Curculionidae	Scolytinae spp. 1 y 2
Pezizales	Sarcoscyphaceae	Staphylinidae	Gyrophaenina spp. 2, 10, 28
Phallales	Phallaceae	Staphylinidae	<i>Pallaminus</i> sp. 1
		Nitidulidae	Nitidulinae sp. 7
Xylariales	Xylariaceae	Staphylinidae	Gyrophaenina spp. 1 y 12
		Hybosoridae	Ceratocanthinae sp. 1

Anexo 7. Coleópteros colectados en las distintas muestras de paisaje de la Ecorregión Lachuá, durante 2010 y 2011. (Ver códigos en Anexo 1, p.70 y Anexo 3, p. 72).

SITIO	COLEOPTERA Morfoespecies
PL1	Staphylinidae: G1, G5, G7, G8, G9, G10, G11, G12, G13, G23, G30. Ptiliidae: Pt1. Hybosoridae: H1. Erotylidae: E2, E3, E4. Nitidulidae: N1, N3, N4. Curculionidae: Cu1.
PL2	Staphylinidae: G1, G2, G3, G4, G5, G6, G10, G26, Sc1. Ptiliidae: Pt1. Ciidae: C1. Tenebrionidae: T7, T8. Nitidulidae: N3. Curculionidae: Cu1.
FER	Staphylinidae: G2, G10, G19, G21, Pa1, St2. Tenebrionidae: T5. Nitidulidae: N3, N5, N7.
PDC	Staphylinidae: G21, G24, Ta1. Ptiliidae: Pt1. Ciidae: C2, C3.
PRO	Staphylinidae: G1, G2, G3, G11, G29. Ptiliidae: Pt1. Erotylidae: E2, E7. Nitidulidae: N9.
SLL	Staphylinidae: G2, G25, St1. Endomychidae: En1, En2. Erotylidae: E2.
TZE	Staphylinidae: G1, G2, G3, G4, G10, G16, G17, G18, G19, G20, G22, G23. Ptiliidae: Pt1. Silvanidae: Si1. Erotylidae: E1, E5, E6. Tenebrionidae: T1, T2, T3, T4, T6. Nitidulidae: N8. Curculionidae: Cu1.
UBV	Staphylinidae: G1, G2, G3, G5, G8, G10, G14, G15, G16, G27, G28. Ptiliidae: Pt1. Erotylidae: E7. Nitidulidae: N2, N5, N6. Curculionidae: Cu1, Cu2.

Anexo 7. Coleópteros colectados en los distintos usos de suelo de la Ecorregión Lachuá, durante 2010 y 2011. ((Ver códigos en Anexo 1, p.70 y Anexo 3, p. 72).

USO	COLEOPTERA Morfoespecies
Selva (SE)	Staphylinidae: G1, G2, G3, G4, G5, G6, G7, G8, G9, G10, G11, G12, G13, G15, G16, G19, G21, G23, G26, G29, G30, Pa1, Sc1, St1. Ptiliidae: Pt1. Hybosoridae: H1. Ciidae: C1, C2, C3. Erotylidae: E2, E3, E4, E7. Tenebrionidae: T7, T8. Nitidulidae: N1, N2, N3, N4, N5, N6, N9. Curculionidae: Cu1.
Bosque secundario (BS)	Staphylinidae: G2, G10, G14, G27. Erotylidae: E7. Nitidulidae: N7.
Cultivo perenne (CP)	Staphylinidae: G1, G2, G3, G4 G10, G16, G17, G18, G19, G20, G23, St2, G24. Ptiliidae: Pt1. Erotylidae: E5, E6. Tenebrionidae: T4, T5. Curculionidae: Cu1.
Área abierta (AA)	Staphylinidae: G2, G3, G8, G16, G22, G25, G27, G28. Ptiliidae: Pt1. Silvanidae: Si1. Endomychidae: E1, E2. Erotylidae: E1, E2. Tenebrionidae: T1, T2, T3, T6. Nitidulidae: N2, N5, N8. Curculionidae: Cu1, Cu2.