

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

“Efecto de los factores climáticos en la producción de cuerpos fructíferos de Marasmius Fr. (Marasmiaceae: Agaricales) en ocho remanentes de bosque en la Ecorregión Lachuá, Cobán, Alta Verapaz.”

INFORME DE TESIS

Presentado por

Rosa Delfina Sunum Orellana

Para optar al título de

BIÓLOGA

Guatemala, noviembre de 2013

**Junta Directiva de la
Facultad de Ciencias Químicas y Farmacia**

DECANO	Dr. Óscar Manuel Cobar Pinto
SECRETARIO	Lic. Pablo Ernesto Oliva Soto
VOCAL 1°	Licda. Liliana Vides de Urizar
VOCAL 2°	Dr. Sergio Alejandro Melgar Valladares
VOCAL 3°	Lic. Rodrigo José Vargas Rosales
VOCAL 4°	Br. Fayver Manuel De León Mayorga
VOCAL 5°	Br. Maily Graciela Córdova Audón

ACTO QUE DEDICO

A DIOS:

Por darme la existencia, inteligencia y perseverancia que me han permitido lograr esta meta.

A MI FAMILIA:

Porque debido a ellos soy lo que soy. A mi madre Alma Guisela por su infinito amor y por enseñarme que no debo apartarme del camino de Dios; sus consejos y valores que me han motivado a ser una mejor persona. A mi padre César Augusto por su ejemplo de constancia y perseverancia, por proporcionarme los recursos necesarios para estudiar. Por enseñarme que debo salir adelante a pesar de las adversidades. A mi hermana María Alejandra por apoyarme en cada momento, por su sinceridad en las buenas y en las malas, por darme el regalo de ser tía. A mi sobrina Luna Camila quien ha sido y es mi motivación, inspiración y felicidad. A mi abuela Rosa Catalina por estar siempre presente y demostrarme su amor a cada momento.

A SERGIO AIFÁN:

Por brindarme una amistad sincera y un amor puro, por acompañarme y demostrarme en todo momento que cuento con él.

A LA FAMILIA AIFÁN GONZÁLES:

A Doña Sandry, Don Ramiro, Mónica, Nyron, Esteban, Doña Carmen y Don René por hacerme sentir parte de su familia, por sus consejos, apoyo y cariño.

A MIS AMIGAS Y AMIGOS:

A Fabiola Corona, Samanta Orellana, Raiza Barahona, Astrid Jump, Carla del Cid, Celeste Méndez, Roxanda López, Gandhi Ponce, María Eugenia Papa, David

Cabrera, Carolina Díaz y Luis Trujillo, por la amistad incondicional, por los momentos vividos y por el ánimo que me transmitieron para finalizar este trabajo.

A MIS ASESORAS:

A la Dra. Maura Quezada y Dra. Dulce Bustamante por tenerme paciencia, compartirme sus conocimientos y brindarme valioso tiempo para la elaboración de este trabajo.

AL PERSONAL DE LA SECCIÓN DE HONGOS:

Por darme la oportunidad de formar parte de su equipo, la amistad brindada y sobre todo por la calidad humana compartida.

“La ausencia de pruebas no es prueba de ausencia”

Michael Crichton

AGRADECIMIENTOS

Agradezco a la Facultad de Ciencias Químicas y Farmacia, y de manera especial a mis profesores porque a ellos debo mi formación académica.

A la Dirección General de Investigación (DIGI), el Fondo Nacional de Ciencia y Tecnología (FONACYT) y la Red Latinoamericana de Botánica (RLB) por proporcionar el financiamiento para la realización de este trabajo.

A la Licda. Roxanda López, Emanuel Agreda y Gretchen Cohn por su apoyo en los viajes de recolecta. Y al Lic. Gandhi Ponce por su colaboración en la toma de fotografías de hongos.

Agradezco a la Dra. Evangelina Pérez–Silva por su colaboración en la obtención de valiosas referencias para este trabajo.

A la administración del Parque Nacional Laguna Lachuá, especialmente a la Sra. Leticia Lemus.

A las siguientes personas ya que por su valioso apoyo facilitaron la realización de los viajes de recolecta: Sr. Ángel Xo, Sr. Paulino Baleu, Sr. Ernesto Caal, Sr. Felipe Caal, Sr. Eustaquio Catalán, Sr. Alberto Cucul, Sr. Noe Pérez López, y Sr. Jaime Hazard.

A todas las personas que de una y otra manera me apoyaron en la culminación de este trabajo.

INDICE

PAG.

1. RESUMEN.....	8
2. INTRODUCCION.....	10
3. ANTECEDENTES	12
3.1 Generalidades de los hongos.....	12
3.2 El género <i>Marasmius</i> Fr.....	14
3.3 Cuerpos fructíferos.....	21
3.4 Factores que afectan la producción de cuerpos fructíferos.....	21
3.5 Importancia de los hongos saprófitos.....	25
3.6 Estudios anteriores.....	26
3.7 Hongos de la Ecorregión Lachuá.....	29
4. JUSTIFICACION.....	31
5. OBJETIVOS	33
5.1 General:	33
5.2 Específicos:	33
6. HIPOTESIS	34
7. MATERIALES Y METODOS	35
7.1 Universo	35
7.2 Materiales	35
7.3 Métodos	37
8. RESULTADOS.....	53
8.1 Valores de temperatura, precipitación y humedad relativa en los meses de colecta.	54
8.2 Efecto de las variables estudiadas en la fructificación de <i>Marasmius</i> Fr.....	55

8.3 Cambio en la composición temporal y espacial de <i>Marasmius</i> Fr.	61
9. DISCUSION DE RESULTADOS.....	65
9.1 Efecto de los factores climáticos, temporalidad y tamaño de remanente en la producción de cuerpos fructíferos de <i>Marasmius</i> Fr.....	66
9.2 Cambio en la composición temporal y espacial de <i>Marasmius</i>	70
10. CONCLUSIONES	73
11. RECOMENDACIONES.....	75
12. REFERENCIAS.....	77
13. ANEXOS	91

1. RESUMEN

Los hongos del género *Marasmius* son importantes degradadores de hojarasca y se reportan como los más abundantes en los trópicos. La Ecorregión Lachuá es uno de los remanentes más importantes de selvas tropicales en Guatemala, y de los más amenazados por el avance de la frontera agrícola. Por lo tanto, evaluar los cambios en la producción de cuerpos fructíferos de *Marasmius* en relación a variables climáticas y tamaño de remanente boscoso podría ser indicador del efecto del cambio climático y la pérdida de hábitat en procesos de descomposición y reciclaje de nutrientes en el ecosistema.

En este estudio se evaluó el efecto de la temperatura, humedad relativa, precipitación, temporalidad y tamaño de remanente en la producción de cuerpos fructíferos del género *Marasmius* Fr., en época de lluvias durante 2010 (agosto, octubre y noviembre) y 2011 (octubre y noviembre) en ocho remanentes boscosos en la Ecorregión Lachuá.

Se recolectaron 98 ejemplares de *Marasmius*, pertenecientes a 58 morfoespecies. Los rangos de las variables climáticas donde se presentó mayor abundancia relativa fue $T^{\circ} = 26^{\circ}\text{C}-27^{\circ}\text{C}$; Precipitación= 8-12 mm y 40mm y $H\% = 88-90\%$. Las mayores riquezas y abundancias acumuladas de cuerpos fructíferos se presentaron en el mes de junio (16, 21) y el remanente de Santa Lucía Lachuá SLL (15, 16). De los factores evaluados se determinó que la humedad relativa (R^2 Adj = 0.02, AIC=110.18), la temporalidad (R^2 Adj = 0.02, AIC = 113.23) y el modelo 1 que incluye T° , humedad relativa y precipitación (R^2 Adj = 0.1, AIC = 111.89) tienen mayor influencia en la fructificación de *Marasmius*, mientras que no se encontró que el tamaño de remanente ejerciera un efecto. La composición de *Marasmius* está influenciada por la temporalidad donde los meses de junio

a agosto presentan mayor riqueza y especies compartidas. Especialmente hay una diferenciación entre remanentes rodeados por una matriz continua y remanentes aislados por una matriz abierta, determinando que este género responde a los cambios de hábitat.

2. INTRODUCCION

Los hongos juegan un papel importante como descomponedores de materia orgánica. Las especies del género *Marasmius* Fr. (Marasmiaceae, Agaricales) se caracterizan por ser organismos saprófitos que colonizan hojarasca, troncos, lianas, humus, gramíneas, madera muerta, incluso árboles vivos (Gilliam, 1976, p. 3; Singer, 1986, p. 360; Braga-Neto, 2006, p. 4). Las especies de este género se reconocen como los principales recicladores de materia orgánica en los trópicos (Cannon & Kirk, 2007, p. 198). Morfológicamente se distinguen por presentar cuerpos fructíferos pequeños (1-65mm) marcescentes; esporas lisas y blancas; estípites central y cartilaginoso (Gilliam, 1976, p. 4).

En la Ecorregión Lachuá este género ha sido reportado como el más abundante en remanentes de bosque. Esta ecorregión es considerada actualmente uno de los humedales más amenazados en Guatemala, como consecuencia de la pérdida y fragmentación de hábitat y el creciente cambio climático (Ficha informativa de los humedales RAMSAR, 2004, p. 12; Quezada, 2005, p. 22). En este estudio se evaluó el efecto de los factores climáticos (temperatura, humedad relativa y precipitación), temporalidad y tamaño de remanente boscoso en la producción de cuerpos fructíferos de *Marasmius*. Se utilizaron datos de especímenes colectados en ocho remanentes boscosos durante la época de lluvias de 2010 (Agosto, Octubre, Noviembre) y 2011 (Octubre-Noviembre). Se realizaron gráficos de dispersión de los factores climáticos y la abundancia acumulada de cuerpos fructíferos para establecer los rangos de producción de cuerpos fructíferos. Regresiones lineales simples y múltiples se realizaron para establecer el efecto de los factores climáticos, temporalidad y tamaño de remanente en la producción de cuerpos fructíferos.

Este estudio constituye el primer acercamiento para comprender como responde este grupo de hongos a las fluctuaciones causadas por el cambio climático y su vulnerabilidad a la pérdida de hábitat. Los cambios en la composición y abundancia acumulada de hongos en el tiempo y el espacio, pueden ser utilizados como indicadores de estas perturbaciones. La información generada permitirá proponer a largo plazo estrategias adecuadas para la conservación de la Ecorregión Lachuá.

3. ANTECEDENTES

3.1 Generalidades de los hongos

Los hongos pertenecen al reino Fungi, un grupo diverso de organismos unicelulares o pluricelulares que poseen células eucariotas con una membrana celular compuesta de quitina. De acuerdo a su forma de nutrición se clasifican como heterótrofos por absorción, debido a que se alimentan de materia orgánica en descomposición mediante la absorción directa de los nutrientes presentes en el sustrato. Se reproducen sexualmente por medio de la formación de esporas y asexualmente por formación de conidios. Pueden encontrarse creciendo en climas ecuatoriales, sub-tropicales o tropicales, templados y polares; desde el nivel del mar, hasta altitudes de 4,000 msnm (Herrera y Ulloa, 1990, p. 25; Alexopoulos, Mins & Blackwell, 1996, p. 2).

Se caracterizan por presentar células alargadas que se unen para formar estructuras ramificadas llamadas hifas. Una hifa es la unidad básica y estructural de la mayoría de los hongos, y su conjunto constituye el micelio o cuerpo vegetativo del hongo (Alexopoulos et al., 1996, p. 7). En condiciones ambientales óptimas, el micelio fructifica y produce cuerpos fructíferos también llamados carpóforos o esporocarpos (Moore, Clark & Stren, 1995, p. 79-80; Franco-Molano, Vasco, López y Boekhout, 2005, p. 25).

Los hongos son un grupo de organismos poco estudiados y con un papel ecológico importante como descomponedores de materia orgánica, contribuyen a la formación de suelo y al reciclaje de elementos en los ecosistemas (Harley, 1971, p. 632; Hawksworth, 1991, p. 649; Mata, 1999, p. 11). Son simbioses de plantas (Pérez-Moreno y Read, 2004, p. 239), algas y cianobacterias (Chaparro y Aguirre, 2002, p. 9). Sirven de

alimento a insectos, anélidos (Hammond & Lawrence, 1989, p. 15; Lacy 1992, p. 43; Amat-García, Amat-García y Henao, 2004, p. 5); moluscos (Hawksworth, 1991, p. 649); reptiles (Hailey et al., 1997, p. 469-470; Toledo et al., 2004, p. 174) y mamíferos (Hanson et al., 2003, p. 6). Otros por su parte, parasitan diversos organismos sirviendo de biocontrol (Mata, 1999, p. 14).

Actualmente los hongos se agrupan en 5 fila: Chytridiomycota, Zygomycota, Glomeromycota, Ascomycota y Basidiomycota. El filo Chytridiomycota incluye los organismos más primitivos, acuáticos, con presencia de zoosporas flageladas (Kirk et al., 2008, p. 142). El filo Zygomycota incluye organismos de hifas aceptadas que producen zygosporas. El filo Glomeromycota incluye organismos que carecen de reproducción sexual y son simbioses obligados de plantas terrestres (Kirk et al., 2008, p.286). El filo Ascomycota incluye organismos parásitos de plantas, que forman líquenes, con producción de esporas endógenas dentro de un asca (Kirk et al., 2008, p. 55). El filo Basidiomycota incluye organismos que producen esporas en un basidio, presentan de fíbulas y doliporo (Kirk et al., 2008, p. 78).

Los Basidiomycetos comprenden numerosas formas que incluyen sombrillas, costra, oreja, estrella, coral o trompeta. Los más comunes están formados por un sombrero o píleo, con el tejido fértil o himenóforo en la porción inferior. El píleo es sostenido por un pie o estípite, la parte interna del píleo y el estípite es llamada contexto (Mata, 1999, p. 34). A nivel microscópico su característica principal es la presencia de estructuras reproductoras llamadas basidios, las cuales dan origen a las basidiosporas que se localizan en las puntas de las hifas del himenio (estructura reproductiva del cuerpo fructífero). Generalmente en cada basidio se forman cuatro basidiosporas (Mata, 1999, p. 21).

Basidiomycota se divide en tres clases principales: Agaricomycotina, Pucciniomycotina y Ustilaginomycotina. La clasificación aceptada actualmente, reconoce que Agaricomycotina comprende cinco clados independientes: Agaricomycetes, Tremellomycetes, Dacrymycetes, Wallemiomycetes y Entorrhizomycetes. La clase Agaricomycetes se divide en dos subclases: Agaricomycetidae y Phallomycetidae. A su vez, la subclase Agaricomycetidae comprende tres órdenes: Agaricales, Atheliales y Boletales (Kirk, Cannon, Minter & Stalpers, 2008, p. 531); Binder et al., 2005, p. 37-40; James et al., 2006, p. 821; Matheny et al., 2006, p. 983; Matheny et al., 2007, p. 437; Hibbett et al., 2007, p. 533-538).

De estos clados, Agaricales también conocido como hongos formadores de setas comprende el orden más grande. Se han descrito más de 13,233 especies, 413 géneros y 33 familias (Kirk et al., 2008, p. 12). La mayoría de ellos son terrestres, lignícolas, saprófitos o micorrízicos (Zhao et al., 2008, p. 781). En los Agaricales, destaca Marasmiaceae, una familia dominada por hongos saprófitos de esporas hialinas que son abundantes en los trópicos (Singer, 1986, p. 360). La familia Marasmiaceae incluye actualmente 1,590 especies distribuidas en 54 géneros, de los cuales *Marasmius* es el más abundante (Kirk et al., 2008, p. 401).

3.2 El género *Marasmius* Fr.

Marasmius fue establecido en 1835 por Elias Magnus Fries. Históricamente el género pertenecía a la familia Tricholomataceae R. Heim ex Pouzar (Braga-Neto, 2006, p. 5). Su nombre hace referencia a especies que presentan cuerpos fructíferos pequeños; esporas lisas y blancas; estípites central y cartilaginoso; y marcescentes (capaces de rehidratarse) (Gilliam, 1976, p. 4; Wilson & Desjardin, 2005, p.667). El término es ampliamente utilizado para describir especies que pueden permanecer en el ambiente en

períodos secos, rehidratándose nuevamente en períodos húmedos y que inclusive pueden volver a producir esporas (Puccinelli, 2007, p. 1).

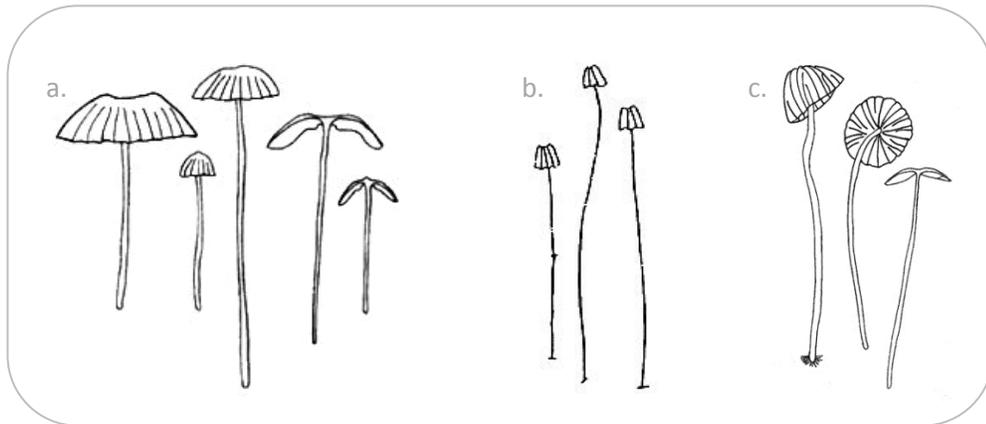
3.2.1 Morfología

Las características macroscópicas que permiten reconocerlo son:

Píleo pequeño a moderadamente grande (1-65 mm de ancho), convexo o campanulado, algunas veces papilado, umbonado, depreso; superficie a menudo estriada o marcadamente sulcada, glabra, aterciopelada, ligeramente velutinosa; aspecto delgado, correoso y marcescente. Olor y sabor ausentes, fétido, espermático, a ajo o cebolla.

Himenio: en forma de láminas, angostas a anchas, algunas veniformes; delgadas; pocas o raramente numerosas; distantes a cercanas; adnadas a libres, parcialmente adnadas o formando un collar (Gilliam, 1976, p. 15; Largent & Baroni, 1988, p. 85; Wilson & Desjardin, 2005, p. 667).

Estípite central o excéntrico (algunas veces ausente en especies tropicales o subtropicales); superficie glabra o pubescente a estrigoso; delgado, igual o cónico hacia el ápice/base, aspecto de cerda o pelo de caballo; consistencia cartilaginosa; flexible o correoso; inserto o con micelio basal, algunas veces con pseudorriza corta. Rizomorfos o estípites estériles negros algunas veces presentes (Figura No. 1) (Gilliam, 1976, p. 15; Largent & Baroni, 1988, p. 85).



Tomado de Tan et al., 2009

Figura No. 1. Morfología de *Marasmius*. Las figuras a, b y c muestran el aspecto general de diferentes especies pertenecientes al género.

Entre las características microscópicas destacan:

Esporas: de color blanco o raramente amarillo-naranja pálido; clavadas, cilíndricas, obovadas o en forma de semilla; hialinas; lisas; inamiloides, no metacromáticas, acianofílicas.

Basidios: clavados a subclavados, 4 o raramente con 2 esporas, fíbulados, inamiloides. Basidiolos subclavados o subfusiformes a fusiformes (Gilliam, 1976, p. 15).

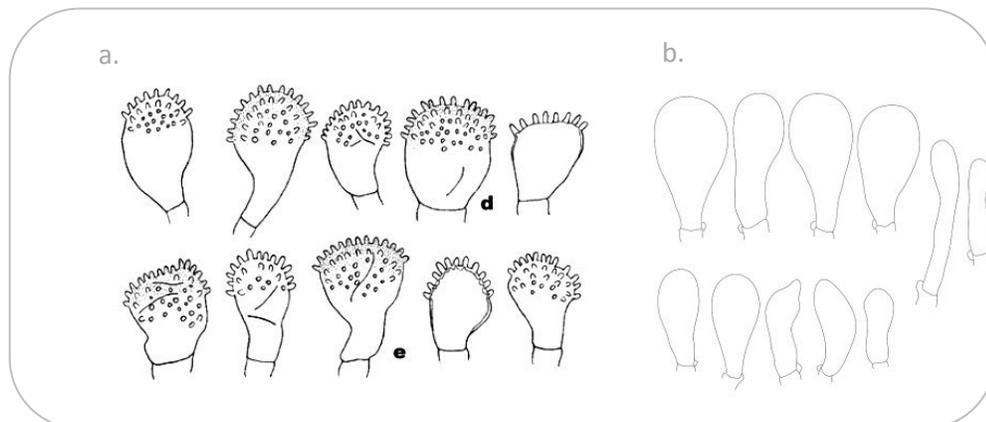
Cistidios himeniales: a menudo presentes, clavados, cilíndricos, o fusoides ventricosos, capitados, submoniliformes, cortamente apendiculados, redondeados a apicalmente cortos, hialinas a amarillo-naranja pálido. Células en escoba himeniales a menudo presentes en los márgenes de las lamelas, similares a las células en escoba cuticulares (Figura No. 2).

Trama lamelar: paralela a entrecruzada, septada, ramificada, hifas conectivas inamiloides o dextrinoides. Fíbulas usualmente presentes (Gilliam, 1976, p. 15-16).

Cutícula del píleo o epicutis: compuesta de una capa himeniforme de células lisas, diverticuladas, o en escoba, con setas ocasionales o cistidios cortos, o una capa densa de hifas entrecruzadas, diverticuladas o raramente lisas (en este caso rizomorfos negros presentes y estípites inserto).

Trama del píleo: entrecruzada, a menudo con hifas infladas o similares a las de la trama lamelar. Subcutis del píleo raramente presente, sin células infladas (Gilliam, 1976, p. 16).

Estípites: delgadamente corticados, hifas corticales de color oscuro y pared gruesa. Recubrimiento del estípites, si esta presente, de células en escoba, cistidios, o pelos de pared delgada a gruesa (Gilliam, 1976, p. 16).



Tomado de Tan et al., 2009

Figura No. 2. Morfología microscópica de *Marasmius*. a) Células en escoba, y b) Elementos globulares.

3.2.2 Hábitat y distribución

Marasmius incluye organismos saprobios que colonizan hojarasca, troncos, lianas, humus, gramíneas, madera muerta, incluso árboles vivos (Gilliam, 1976, p. 16; Singer, 1986, p. 360; Braga-Neto, 2006, p. 4). Un gran número de especies ocurren en bosques de encino, encino-nogal y coníferas deciduas que contienen encino. Las especies que crecen en praderas y hojarasca de dicotiledóneas herbáceas en áreas abiertas, son probablemente las más abundantes. Unas pocas especies ocurren en bosques de hayas y arces, y áreas pantanosas (Gilliam, 1976, p. 2-3; Singer, 1976, p. 2).

La distribución varía de áreas muy restringidas en el Neotropico a Panneotropical, o inclusive Pantropical. Algunas especies están restringidas a zonas andinas, por arriba de los 5,000 m de altitud; otras a regiones subxerofíticas y xerofíticas. El resto está restringido a bosques húmedos tropicales y subtropicales (Singer, 1976, p. 2). La diversidad de *Marasmius* está fuertemente correlacionada con la diversidad de plantas en los hábitats donde ocurren, de modo que se ha determinado que existe una diversidad más alta en áreas tropicales y menor diversidad de especies en áreas templadas (Lodge et al., 1995, p. 165; Tan et al., 2009, p. 9).

3.2.3 Ecología

Las especies pertenecientes a *Marasmius* son importantes componentes en los bosques tropicales debido a que constituyen uno de los grupos más abundantes y a su papel como recicladores de materia orgánica (Cannon & Kirk, 2007, p.198). Debido a la naturaleza saprófita de las especies de *Marasmius*, juegan un importante papel ecológico en la descomposición de hojarasca, reciclaje de nutrientes,

formación de suelo y sirven como fuente de alimento para miriápodos, moluscos, artrópodos y pequeños vertebrados (Tan et al., 2009, p. 9).

Son mayormente lignícolas y humícolas, todas son epígeas con producción de esporas exógenas. La mayoría son saprófitas, mientras otras son exclusivamente parásitas (p.e. *Marasmius viegasii* Singer, *M. crinisequi* Muller ex Kalchbrenner). Algunas de las especies saprófitas son específicas para los géneros y familias de hospederos que utilizan, como coníferas, pteridofitas, monocotiledoneas o dicotiledoneas. Otras por su parte, ocurren en un amplio rango de hospederos (Singer, 1976, p. 2). Son capaces de degradar lignina, celulosa, hemicelulosa y probablemente también quitina y almidón (Baldrian, 2008, p. 20).

3.2.4 Taxonomía y filogenia

Marasmius Fr. es actualmente uno de los géneros más grandes del Orden Agaricales con más de 1774 nombres de especies y variedades publicadas (<http://www.indexfungorum.org/Names/Names.asp> 2004), basadas principalmente en caracteres morfológicos y anatómicos (Douanla-Meli & Langer, 2008, p. 445).

Marasmius fue considerado como un grupo homogéneo hasta finales del siglo pasado (Antonín & Noordeloos, 1993). Owings & Desjardin (1997) sugirieron que *Marasmius sensu lato* definido por Singer (1976, 1986) no era monofilético, siendo compuesto por diferentes linajes (Wilson & Desjardin, 2005, p. 668). El uso de caracteres moleculares en estudios filogenéticos posteriores corroboró esta hipótesis (Moncalvo et al., 2000, p. 293; Moncalvo et al., 2002, p. 373-374; Wilson & Desjardin, 2005, p. 668). Moncalvo et al., (2002) demostraron que *Marasmius* es un grupo polifilético y sus miembros pertenecen a diferentes clados: Omphalotaceae, Physalacriaceae y Marasmiaceae.

Dada la similitud morfológica externa, hongos con estas características usualmente son llamados “hongos marasmioides” (Braga-Neto, 2006, p. 4). Para simplificar la taxonomía de este grupo, se han delimitado secciones utilizando como base la variabilidad de los caracteres (Singer 1958, 1976, 1986, Desjardin, 1989). De acuerdo a varios estudios (Wilson & Desjardin, 2005, p. 668), solo las secciones *Marasmius*, *Globulares* y *Sicci* pertenecen a *Marasmius sensu stricto* (Familia Marasmiaceae) (Singer, 1976, p. 159; Singer, 1986, p. 360; Desjardin, 1989).

El estatus polifilético de *Marasmius* y las secciones delimitadas en base a características morfológicas se han reevaluado utilizando sistemas de apareamiento y enfoques moleculares (Douanla-Meli & Langer, 2008, p. 445; Wilson & Desjardin, 2005, p. 669). Actualmente, se divide en 11 secciones: *Alliacei*, *Androsacei*, *Epiphylli*, *Fusicystides*, *Globulares*, *Hygrometrici*, *Leveilleani*, *Marasmius*, *Neossesiles*, *Scotyphysini*, *Sicci* (Singer, 1986, p. 360-370) y 500 especies (Kirk et al., 2008, p. 401).

3.2.5 Historia evolutiva

De acuerdo con estimaciones basadas en el reloj molecular, los basidiomicetos surgieron hace 0.5-1.2 millones de años (Heckman et al., 2001, p. 1131). Las estimaciones tienen como referencia un fósil preservado en ámbar, *Archaeomarasmius leggeti* Hibbett. Estudios de Grimaldi & Donohue indican que el clado de los hongos verdaderos o “euagaricales”, que engloba hongos marasmioides, colibioides y crepidotoides de la hojarasca, tiene por lo menos 90 millones de años de existencia (Hibbett et al., 1995, p. 989). Esta datación hace referencia a los hongos marasmioides del Cretácico (135-66.4 millones de años atrás) período en que las Angiospermas se diversificaron y

expandieron, y permitió una extensa interacción evolutiva entre plantas con flores y hongos marasmioides.

3.3 Cuerpos fructíferos

Los cuerpos fructíferos son estructuras multicelulares cuyo objetivo es la producción y dispersión de meiosporas como resultado de la reproducción sexual en los basidiomicetos. El desarrollo de éstos cuerpos fructíferos responde a una serie de ajustes en el desarrollo del hongo y presentan un patrón característico de morfogénesis (Moore, Gange, Gange & Boddy, 2008, p. 80). En latitudes no tropicales la producción de cuerpos fructíferos en condiciones naturales se da en otoño, después del crecimiento micelial y la actividad de descomposición en primavera y verano (Moore et al., 2008, p. 94).

3.4 Factores que afectan la producción de cuerpos fructíferos

La producción de cuerpos fructíferos en hongos saprobios es resultado de la interacción de factores genéticos (expresión diferencial de genes) con señales físicas externas (temperatura, humedad, luz, gravedad) y señales químicas del medio ambiente y otras estructuras. Dentro de las señales físicas externas se encuentran los factores climáticos, luz, disponibilidad de agua y de sustrato.

3.4.1 Temperatura: un rango de temperatura óptimo permite el funcionamiento del micelio y aumenta la producción de primordios (Moore et al., 2008, p. 92). La respuesta de crecimiento de los hongos a la temperatura es variable, pero en general la bibliografía sugiere que la producción de cuerpos fructíferos ocurre dentro de un rango que va de 10 a 25°C (Mata, 1999, p. 26).

Estos rangos óptimos para la producción de cuerpos fructíferos han sido estudiados mayormente en los Polyporales u hongos descomponedores de madera, en los cuales se ha documentado para muchas especies que el rango varía entre 5° a 41°C y que algunas tienden a tolerar temperaturas altas entre 40°-50°C (Walker & White, 2005, p. 26; Magan, 2008, p. 65). Otros estudios se han enfocado en diferencias en los rangos de producción de cuerpos fructíferos en regiones tropicales y templadas, estos han determinado que la temperatura óptima en regiones templadas oscila entre 25°-30°C (Walker & White, 2005, p. 26; Magan, 2008, p. 65). Muchas especies de hongos descomponedores de madera en tropicales, como el género *Trametes* pueden crecer en un rango óptimo de 30°-40°C, en comparación con 20°-30°C de especies distribuidas de lugares templados (Magan, 2008, p. 65).

Es posible que los hongos de los trópicos puedan presentar una temperatura óptima más alta para el crecimiento y tolerancia que sus contrapartes en regiones templadas, pero esto aún no ha sido objeto de estudio. Está demostrado que la temperatura afecta marcadamente la distribución de los hongos dentro de sus hábitats, con estudios realizados con especies tropicales principalmente *Trametes* se detectó que la temperatura óptima de crecimiento coincidía con el lugar de origen de la especie (Magan, 2008, p. 65).

3.4.2 Precipitación: la temperatura y precipitación se consideran los dos principales factores que afectan la productividad. La temperatura y precipitación de 5 días previos parece tener un efecto en la producción de cuerpos fructíferos (Moore et al., 2008, p. 94). La mayoría de Basidiomycetes muestran mayor diversidad de especies en regiones que presentan precipitaciones altas, en contraste con otros pocos grupos que presentan mayor diversidad en regiones con precipitaciones

intermedias (Lodge et al., 1995, p. 161). Bajo condiciones secas u otras condiciones desfavorables, los cuerpos fructíferos pueden dejar de desarrollarse normalmente y pueden producir cuerpos fructíferos semigasteroides (p.e. *Marasmius scorodoni* y *M. oreades*) (Gilliam, 1976, p. 3).

3.4.3 Disponibilidad de agua: los hongos descomponedores pueden verse afectados por la disponibilidad de agua por dos fuerzas principales, potencial matricial (absorción de agua por capilaridad) ejercida por el sustrato, y el potencial osmótico debido a las sales disueltas (Magan, 2008, p. 67). Los hongos que habitan en la madera varían considerablemente su capacidad para crecer e en condiciones de bajo flujo de agua. La mayoría de estudios relacionados con el tema, examinan el efecto de los solutos iónicos (NaCl, KCl) y no iónicos (glicerol) y el estrés hídrico matricial en basidiomicetos, han mostrado una disminución en la tasa de crecimiento con un aumento en la imposición de estrés hídrico. El crecimiento en la mayoría de basidiomicetos es más sensible a la reducción de la presión matricial, que la de los solutos (Magan, 2008, p. 67).

3.4.4 Humedad: los cambios de humedad también influyen en la tasa de descomposición, cuando existen perturbaciones naturales o de origen antrópico en el dosel de selva, este tiende a tener cambios drásticos en el suelo de los bosques. La hojarasca tiende a secarse más rápido por una mayor exposición a la radiación solar y eólica, lo que resulta una mayor mortalidad de hongos degradadores de hojarasca, mientras que otras especies que tienen límites de tolerancia superiores se ven favorecidas (Lodge et al., 2008, p. 205).

3.4.5 Luz: la iluminación también es un factor físico importante para la generación de cuerpos fructíferos, aumentando o disminuyendo su número. El espectro cercano a la luz ultravioleta y longitudes de ondas azules, típicos de suelos del bosque sombreado y con suficiente hojarasca, tienden a favorecer la producción de cuerpos fructíferos (Moore et al., 2008, p. 91).

3.4.6 Disponibilidad de sustrato: los basidiomicetos tienen la capacidad de deslignificar la hojarasca con alto contenido de lignina y bajo contenido de nutrientes, por lo que tienen el potencial de colonizar y degradar recursos de baja calidad con mayor rapidez, por la traslocación de nutrientes por rizomorfos de un lugar a otro (Lodge et al., 2008, p. 200). En especies cuyo micelio vegetativo puede descomponer diferentes tipos de sustratos, el tamaño y aspecto de los cuerpos fructíferos puede variar dependiendo el tipo de sustrato (Gilliam, 1976, p. 3). En estos hongos los factores edáficos como composición física y química de los suelos son de menor importancia debido a que muchos de estos hongos son humícolas, lignícolas, parásitos o viven como epífitos sobre plantas vivas (Singer, 1976, p. 2).

3.4.7 Temporalidad: muchos basidiomicetos muestran una temporalidad o periodicidad marcada, lo cual significa que la producción de cuerpos fructíferos está restringida a cierta época del año. La periodicidad está fuertemente relacionada a condiciones climáticas y es más pronunciada en áreas donde las estaciones seca/húmeda o cálida/fría son marcadas. La mayoría de las especies en regiones templadas producen cuerpos fructíferos al finalizar el verano y otoño, pero muchos otros hongos presentan requerimientos óptimos dentro de éste período. Algunas especies producen cuerpos fructíferos mayor o exclusivamente en

diferentes estaciones, sin embargo, son pocos los datos disponibles sobre los ciclos de especies individuales (Arnolds, 1995, p. 339-340).

La periodicidad de las especies puede variar en diferentes hábitats y entre regiones debido a las diferentes condiciones climáticas. En bosques boreales escandinavos, la mayoría de especies ectomicorrízicas producen cuerpos fructíferos en Julio o Agosto, mientras que las mismas especies producen cuerpos fructíferos en Septiembre al noreste de Alemania y Países Bajos, y en Diciembre en el Mediterráneo. A su vez, condiciones excepcionales de clima también pueden influenciar patrones normales de producción de cuerpos fructíferos, por ejemplo la producción temprana en especies otoñales en veranos frescos y húmedos (Arnolds, 1995, p. 341).

El mecanismo responsable de las diferencias en la periodicidad aún permanece sin explicación. Es probable que estas diferencias sean causadas en parte por factores genéticos, factores climáticos y la disponibilidad de recursos necesarios para el crecimiento de micelio. En hongos saprófitos, muchas de las especies producen cuerpos fructíferos en otoño antes de la caída de las hojas, de manera que no dependen de sustrato fresco. Es claro que el invierno y verano usualmente ofrecen condiciones sub óptimas para producir cuerpos fructíferos pero las condiciones del clima en primavera y otoño pueden ser comparables en muchos aspectos (Arnolds, 1995, p. 346).

3.5 Importancia de los hongos saprófitos

Los hongos saprófitos son conocidos por su papel como degradadores y recicladores de materia orgánica en los ecosistemas, estos poseen un extraordinario espectro enzimático que incluyen hidrolasas, liasas, oxidasas y peroxidasas que les permiten degradar sustratos orgánicos de origen

vegetal compuestos principalmente por celulosa, hemicelulosa, lignina y pectina (Moore et al., 2008, p. 20; Kendrick, 1992, p. 152-153).

Mediante la degradación vegetal los hongos saprófitos participan en los ciclos biogeoquímicos descomponiendo la materia vegetal muerta en unidades más sencillas y reintegrando los nutrientes a la atmósfera. En el ciclo del carbono, que involucra la fijación del bióxido de carbono atmosférico en moléculas orgánicas mediante la fotosíntesis, los hongos degradan la materia orgánica vegetal integrando el CO₂ a la atmósfera (Franco-Molano, Aldana y Halling, 2000, p.12).

Este proceso de degradación vegetal también permite el reciclaje de otros elementos como nitrógeno, fósforo y potasio que son aprovechados por las plantas para la formación de algunos de sus componentes. Las redes miceliales conducen nutrientes y minerales, como nitrógeno, fósforo, potasio y magnesio, así como compuestos del carbono, el cual es la moneda energética en el ecosistema (Tlalka, Bebbber, Darrah, & Watkinson, 2008, p. 45).

3.6 Estudios anteriores

3.6.1 Efecto de los factores climáticos sobre la producción de cuerpos fructíferos

A la fecha se cuenta con pocos estudios que documenten el efecto de las variables climáticas en la producción de cuerpos fructíferos de hongos en condiciones naturales. Estudios recientes se han enfocado principalmente en hongos de interés comercial como *Agaricus bisporus* (Magan, 2008, p. 92), en estos casos la fructificación se ha estudiado bajo condiciones de laboratorio donde las variables han sido controladas.

La producción de cuerpos fructíferos en condiciones de laboratorio tiende a tener un rango de temperatura limitado y este tiende a ser inferior a la temperatura óptima del funcionamiento del micelio. Normalmente cuando se baja la temperatura, se aumenta la producción de primordios, pero como se mencionó antes, la culminación de éstos requieren otros aspectos fisiológicos (Moore et al., 2008, p. 92).

Se han realizado algunas observaciones de campo por Singer (1976), Braga-Neto (2006), Braga-Neto et al., (2008) y Heilmann-Claussen & Boddy (2008): En 1976, Singer estudió el género en cinco localidades de selva virgen en el Amazonas (neotrópico). Las localidades fueron seleccionadas con el objetivo de observar si la producción de cuerpos fructíferos era similar en los sitios. Subdividió las localidades en: vegetación de tierras bajas de la Amazonía y en bosque inundado o inundable justo después de retirarse los desbordamientos. Los resultados mostraron que pocas especies fueron comunes en las cinco localidades, incluso cuando se agruparon de acuerdo a la inundabilidad. Estas observaciones lo llevaron a proponer que este grupo es extremadamente sensible a pequeños cambios en el microclima, distribución del hospedero y aislamiento geográfico (p. 3).

Braga-Neto (2006) y Braga-Neto et al., (2008) evaluaron la influencia de la precipitación, características del suelo y la topografía en la distribución de cuerpos fructíferos de hongos de la hojarasca en un bosque de la Amazonía Central. Encontraron que la precipitación y el contenido de arcilla en suelo influenciaron la riqueza de morfoespecies. Períodos más lluviosos aparentemente disminuyen las condiciones limitantes de humedad en áreas más elevadas permitiendo actividad y producción de cuerpos fructíferos. La influencia del contenido de arcilla en los hongos fue probablemente indirecta debido a que el contenido de

arcilla estuvo correlacionado con la altitud, la comunidad de plantas y la disponibilidad de nitrógeno (p. 45-47, p. 2709-2710). Concluyeron que las especies de hongos de la hojarasca no se encuentran distribuidas al azar en el paisaje, y que el ambiente ejerce influencia en dicha distribución. En períodos secos el número de morfoespecies se relaciona negativamente con el porcentaje de arcilla y positivamente con la precipitación. A su vez, la topografía y la estructura de la vegetación determinan su distribución espacial a través de un gradiente de humedad en períodos de baja precipitación (Braga-Neto, 2006, p. 55; Braga-Neto et al., 2008, p. 2708).

Heilmann-Claussen & Boddy (2008), documentaron la influencia del hospedero en los patrones de distribución para hongos descomponedores de madera. Determinaron que los patrones de distribución están condicionados a los de sus hospederos, por ejemplo *Ganoderma pfeifferi*, *Innotus cuticularis* y *Spongipellis delectans* reflejan la distribución de sus árboles hospederos, siempre y cuando las condiciones microclimáticas les favorezcan, en este caso las condiciones de clima cálido (p. 265-266).

Otros estudios han determinado el efecto del cambio climático en los patrones de distribución de hongos (Moore, 2001, p. 228), en Reino Unido se analizaron registros (de 20 años) de producción de cuerpos fructíferos de 200 especies de hongos descomponedores. Los resultados demostraron que el cambio climático ocasiona cambios en la fecha de inicio y finalización de la producción de cuerpos fructíferos promedio de todas las especies. De modo que el inicio ocurre antes y su finalización sobrepasa al período registrado en años anteriores (Moore et al., 2008, p. 94).

3.6.2 Estudios en Guatemala

Guatemala cuenta con un solo estudio que documenta el efecto de factores climáticos en la distribución de macrohongos. En 2005, Quezada estudió el efecto de los factores físicos pH, textura de suelo, humedad de suelo, cobertura vegetal, cantidad de hojarasca y cantidad de materia orgánica, en la diversidad y distribución de macrohongos en relación con paisajes antropogénicos en la zona de influencia del Parque Nacional Laguna Lachuá. Sus resultados mostraron que los sitios se agruparon de acuerdo a la cantidad de hojarasca y cobertura vegetal. Concluyó que los factores físicos que determinaron la diversidad y distribución de macrohongos fueron la cantidad de hojarasca (disponibilidad de materia orgánica a degradar) y la densidad de luz provocada por los cambios de la cobertura vegetal (p. 38-39).

3.7 Hongos de la Ecorregión Lachuá

A partir del año 2006, Quezada y otros han realizado una serie de estudios en la Ecorregión Lachuá con la finalidad de determinar la diversidad fúngica del lugar. A la fecha, se han registrado 2,652 especímenes pertenecientes a 30 familias, 23 géneros y 546 morfoespecies (Quezada y otros, p. 22; Ponce, 2012, p. 61), donde la mayor parte de los especímenes colectados se distribuyen en los órdenes Agaricales y Polyporales y en las familias Marasmiaceae y Polyporaceae, respectivamente (p. 28-35).

Con estos estudios se han identificado 20 nuevos registros de géneros, 50 nuevos registros de especies, un nuevo registro de especie comestible para el país, y nuevo registro de especie para el continente; se ha ampliado el área de distribución conocida para tres especies; y se han propuesto cinco géneros y dos especies bioindicadoras de áreas perturbadas, y cuatro géneros y ocho especies bioindicadoras de áreas no perturbadas (Quezada y otros, 2006, p. 24; López y otros, 2010, p. 52; Ponce, 2012, p. 61

Cabe mencionar que aunque no todos los especímenes han sido identificados a especie, muchos de ellos han sido separados y clasificados sistemática y eficientemente utilizando descripciones macroscópicas, fotografías de los especímenes en fresco, guías de campo y claves taxonómicas.

4. JUSTIFICACION

La importancia de los hongos saprófitos en bosques tropicales, está dada por su participación en los procesos de degradación de fuentes de carbono. Estos degradan polímeros de origen vegetal donde se incluye la celulosa, hemicelulosa, lignina y pectina, y los convierten en moléculas sencillas como azúcares y aminoácidos que pueden ser asimiladas por otros organismos. A su vez, juegan un papel primordial en el funcionamiento de los ecosistemas, ya que se encargan de la absorción y desplazamiento de nutrientes en el suelo, y participan activamente en el reciclaje de carbono y nitrógeno en el mismo (Tlalka, Bebbber, Darrah, & Watkinson, 2008, p. 45).

Marasmiaceae (Tricholomataceae *sensu lato*) constituye una de las familias de hongos saprófitos más prominentes en los bosques tropicales, incluye especies degradadoras de hojarasca y madera muerta (Cannon & Kirk, 2007, p. 198). Estas participan en la formación de suelo y sirven como fuente de alimento para miriápodos, moluscos, artrópodos y pequeños vertebrados (Tan et al., 2009, p. 9). Dentro de esta familia, el género *Marasmius* es el más abundante, incluye hongos que colonizan hojarasca, troncos, lianas y madera muerta (Singer, 1986, p. 360; Braga-Neto, 2006, p.4).

Marasmius ha sido documentado como el género más abundante en remanentes de bosque de la Ecorregión Lachuá (Quezada, 2005, p. 22). La Ecorregión Lachuá es uno de los escasos remanentes boscosos del arco húmedo de Selva Alta Perennifolia con *Terminalia* y *Vochysia*. (Miranda, 1978). Actualmente, es uno de los humedales más amenazados, debido a la intervención humana por la pérdida de cobertura boscosa, la fragmentación y el cambio climático en la última década (Ficha informativa de los humedales RAMSAR, 2004, p. 2).

Dada la importancia de *Marasmius* en remanentes boscosos como uno de los grupos más abundantes y a su papel como hongos degradadores de hojarasca, el evaluar el efecto de las variables climáticas y el tamaño de remanente boscoso sobre la producción de cuerpos fructíferos podría evidenciar cómo responde este grupo a las fluctuaciones causadas por el cambio climático y la pérdida de hábitat.

Es posible que los hongos de los trópicos presenten una temperatura óptima más alta para el crecimiento y tolerancia que sus contrapartes en regiones templadas, pero esto aún no ha sido objeto de estudio (Magan, 2008, p. 65). Por otro lado, aunque la pérdida del hábitat es considerada como una de las causas principales de la actual crisis de biodiversidad (Santos y Telleria, 2006, p. 3), sus efectos aún no han sido estudiados en este grupo. La pérdida de hábitat está directamente relacionada con la pérdida de la riqueza de alelos y especies, éxito de reproducción, tasa de predación, reducción de la longitud de la cadena trófica y flujos importantes de factores abióticos como temperatura y humedad (Saunders et al., 1991, p. 20; Fahrig, 2003, p. 499-500; Karsai & Kampis, 2011, p. 445).

El estimar los rangos óptimos de las variables climáticas para la producción de cuerpos fructíferos de *Marasmius* y el evaluar si el tamaño de remanente con cobertura boscosa es determinante en este proceso podría poner de manifiesto la potencialidad del grupo como bioindicador del cambio climático, así como su vulnerabilidad a la pérdida de hábitat.

5. OBJETIVOS

5.1 General:

Evaluar el efecto de los factores climáticos (temperatura, precipitación y humedad relativa), temporalidad y tamaño de remanente boscoso en la de producción de cuerpos fructíferos de *Marasmius* Fr. (Marasmiaceae: Agaricales) en ocho remanentes de bosque en la Ecorregión Lachuá.

5.2 Específicos:

- 5.2.1 Determinar qué modelo estadístico explica la relación entre los factores climáticos con la producción de cuerpos fructíferos de *Marasmius* Fr. (Marasmiaceae: Agaricales).
- 5.2.2 Evaluar si la producción de cuerpos fructíferos de *Marasmius* Fr. (Marasmiaceae: Agaricales) *varía* de acuerdo a la temporalidad.
- 5.2.3 Evaluar si la producción de cuerpos fructíferos de *Marasmius* Fr. (Marasmiaceae: Agaricales) *varía* de acuerdo al tamaño de remanente boscoso.

6. HIPOTESIS

6.1 La relación de la abundancia acumulada de cuerpos fructíferos del género *Marasmius* con los factores climáticos, la temporalidad y el tamaño de remanente boscoso puede explicarse por un modelo estadístico.

6.2 La abundancia acumulada de cuerpos fructíferos del género *Marasmius* podría disminuir cuando los factores climáticos están fuera de los siguientes rangos: temperatura: 10-25°C; precipitación: 100-270 mm/mes; y humedad relativa: >70% (Calonge, 1990, p. 31; Mata, 1999, p. 26; Mata, 2011, p. 3).

7. MATERIALES Y METODOS

7.1 Universo

7.1.1 Población: cuerpos fructíferos de *Marasmius* presentes en la Ecorregión Lachuá.

7.1.2 Muestra: cuerpos fructíferos de *Marasmius* presentes en ocho remanentes boscosos en la Ecorregión Lachuá.

7.1.3 Unidad experimental: parcelas de 20x50 m² situadas en ocho remanentes boscosos localizados en el Parque Nacional Laguna Lachuá y seis comunidades de la Ecorregión Lachuá: Santa Lucía Lachuá, Tzetoc, Promesas, Unión Buena Vista, Pie de Cerro y Finca Entre Ríos.

7.2 Materiales

7.2.1 Colecta

- Brújula
- Lupa
- Navaja
- Papel encerado
- Cajas plásticas
- Libreta de campo
- Números de colecta
- Lápiz
- Boletas de colecta
- Cámara fotográfica

7.2.2 Laboratorio

- Pinzas

- Agujas de disección
- Hojas de afeitar
- Tijeras
- Goma blanca
- Papel libre de ácido
- Papel absorbente
- Papel limpia-lentes
- Cajas de texcote
- Cajas de cartón
- Cubreobjetos
- Portaobjetos
- Claves taxonómicas
- Vidrio de reloj

7.2.3 Reactivos

- Hidróxido de potasio (KOH) 10%
- Reactivo de Melzer
- Azul de lactofenol
- Rojo congo
- Aceite de inmersión
- Etanol 95%
- Agua destilada

7.2.4 Equipo

- Congelador
- Secadora
- Estereoscopio
- Microscopio
- Ocular micrométrico
- Cámara digital para microscopio

7.3 Métodos

7.3.1 Sitio de Estudio, Ecorregión Lachuá

El Parque Nacional Laguna Lachuá (PNLL) y su Zona de Influencia (ZI) la Ecorregión Lachuá, se encuentran ubicados en el municipio de Cobán, Alta Verapaz. Se sitúan 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. Limitan al noreste y oeste con los ríos Chixoy e Icbolay, y al sur con las montañas la Sultana y el Peyan (DIGEBOS, 1995).

El PNLL comprende 14,500 hectáreas y su zona de influencia es de aproximadamente 27,500 hectáreas. La altura promedio es de 170 msnm (Avenidaño, 2002, p. 4) y la época de lluvias está extendida durante todo el año. Sin embargo, los meses de mayor precipitación corresponden de junio a octubre, existiendo solamente cuatro meses de baja precipitación, febrero a mayo (Monzón, 1999).

La Ecorregión Lachuá corresponde a tierras bajas del Norte de Guatemala, cuya región fisiográfica pertenece al "Cinturón Plegado del Lacandón" caracterizado por ser una región Kárstica con orígenes en el Cretácico superior. La región es parte de un cinturón de selva lluviosa verdadera (con precipitaciones superiores a los 2,500mm.) que Miranda (1978) define como Selvas altas y medias perennifolias, condición que gradualmente varía hacia el Noreste (Ficha informativa de los humedales RAMSAR, 2004, p. 2).

A pesar de representar un remanente de selva original, en el área habita una quinta parte de las especies de mamíferos silvestres de Guatemala tales como el jaguar (*Panthera onca*), el tapir (*Tapirus bairdii*), el mono saraguato (*Alouatta pigra*) y 35 especies de peces en el sistema hidrológico formado por ríos y la laguna Lachuá, los que son parte de la gran cuenca del río Usumacinta, una de las regiones de mayor precipitación

y endemismo ictiológico de toda Mesoamérica”. Así mismo se han reportado 29 especies de murciélagos dentro de las cuales *Carollia brevicauda* es la más abundante en la zona (Cajas y otros, 2006, p. 96).

Los primeros asentamientos humanos (Salacuim y Rocja Purribal) llegaron en los años cincuenta, sin embargo en los años sesenta y setenta la población creció drásticamente, causando demanda por la tierra de la región. Actualmente se encuentran establecidas 49 comunidades humanas con aproximadamente 12,500 habitantes y de las cuales 19 colindan con los límites del PNLL. Las comunidades humanas son en su mayoría (95%) de origen Q'eqchi' (Freyemuth y Hernández, 1992, p. 2; Cleaves, 2001).

7.3.2 Establecimiento de parcelas y colecta de hongos

La fase de campo incluyó la ubicación de sitios de colecta, colecta de hongos, descripción macroscópica y preservación de campo, las cuales se llevaron a cabo durante 2010 y 2011. La variación espacial y temporal fue evaluada mediante la colecta sucesiva de ejemplares de *Marasmius*, utilizando un muestreo sistemático de parcelas permanentes en ocho remanentes de bosque en la Ecorregión Lachuá (Tabla No. 1). Se evaluó la matriz que rodea al remanente en tres categorías 1. Cuando el remanente es parte del bosque continuo. 2. Cuando el remanente se encuentra rodeado de algún tipo de cobertura como cultivo baja sombra (cardamomo, hule, entre otros), bosque secundario y otros remanentes boscosos. 3. Cuando el remanente se encuentra rodeado de lugares abiertos (cultivos anuales y potreros).

Tabla No. 1. Georeferenciación de los ocho sitios de recolecta dentro de la Ecorregión Lachuá, seleccionados para la recolecta de hongos pertenecientes del género *Marasmius*.

Remanente	Código	Latitud	Longitud	Altitud (m)	Tamaño del remanente (m ²)	Matriz que rodea al remanente
Parque Nacional Laguna Lachuá 1	PL1	15.94076	-90.6741	181	1000000	1
Parque Nacional Laguna Lachuá 2	PL2	15.94073	-90.6338	180	986532	1
Tzetoc	TZE	15.90952	-90.6206	179	336783	2
Unión Buena Vista	UBV	15.99837	-90.6905	192	52384	2
Finca Entre Ríos, Icbolay	FER	15.96402	-90.557	165	596843	2
Las Promesas	PRO	15.98437	-90.6697	213	174368	3
Pie de Cerro	PDC	16.00964	-90.6263	162	60916	3
Santa Lucía Lachuá	SLL	15.96638	-90.6335	172	145718	3

7.3.2.1 Ubicación de los sitios de colecta

Se estableció una parcela de 20x50 m² en cada uno de los remanentes boscosos, la ubicación de la parcela dependió de la forma y tamaño del remanente, así como el acceso al mismo. Dentro de cada parcela, se ubicaron cinco subparcelas, en las esquinas y una en el centro de la parcela. Dentro de cada subparcela se colectó alrededor de una circunferencia de 4 m de diámetro (Quezada, comunicación personal, octubre 24, 2010) (Figura No. 3) para obtener un área de 20m² por subparcela y 100m² por parcela.

Los cuerpos fructíferos de la misma morfoespecie que fueron colectados dentro de una subparcela se consideraron pertenecientes al mismo individuo. La abundancia de cuerpos fructíferos por morfoespecie se estimó sumando el número de cuerpos fructíferos por parcela, esta variable solo podía tomar valores de 0 a 5. La abundancia acumulada de cuerpos fructíferos se estimó sumando la abundancia total de las morfoespecies por parcela.

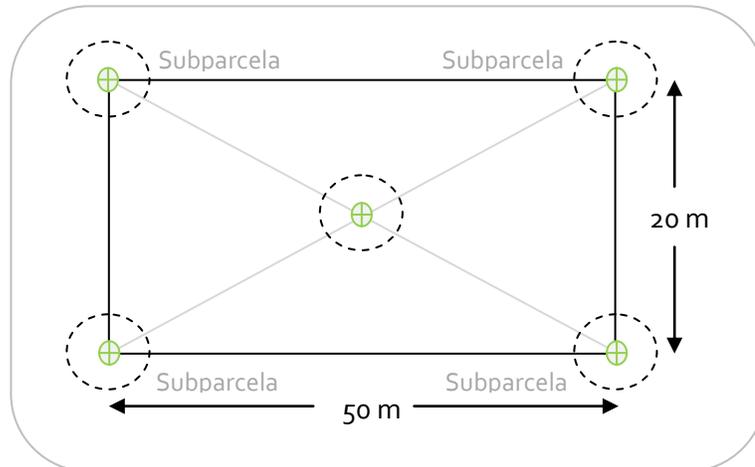


Figura No. 3. Parcela para colecta de hongos. Los puntos grises indican la localización de subparcelas y la circunferencia a su alrededor representa un punto de colecta de 4 m de diámetro.

7.3.2.2 Colecta de hongos

La colecta de hongos se llevó a cabo una vez en cada mes de la época lluviosa, Junio, Julio, Agosto, Octubre, Noviembre de 2010 y Octubre-Noviembre de 2011. Al localizar un ejemplar dentro de una subparcela se tomó una fotografía en su hábitat natural. Las fotografías digitales se tomaron con una cámara digital acoplada a un lente macro y un trípode. Cuando fue posible se obtuvieron fotografías del cuerpo fructífero entero, incluyendo variaciones morfológicas del píleo, superficie himenial y estípite.

Posteriormente cada ejemplar fue colectado como se describe a continuación: se introdujo una navaja 1 cm debajo de la base del hongo removiendo una pequeña porción del sustrato (Mata, 1999, p. 41) y evitando dañar el estípite. Se recolectaron cuerpos fructíferos jóvenes y maduros de cada individuo, dejando algunos sobre el sustrato (Halling, 1996, p. 136; Mata, 1999, p. 41). Se colectó 5 o más cuerpos fructíferos por individuo cuando estuvieron presentes, ya que estos hongos suelen presentar diferentes hábitos de crecimiento (cuerpos fructíferos solitarios, dispersos, gregarios).

Los especímenes colectados se colocaron en sobres de papel encerado y se les asignó un código de colecta impreso. El papel parafinado evita que los hongos se deshidraten y que aquellos que tienen píleo o estructuras víscidas o pegajosas se adhieran al papel (Franco-Molano y otros, 2005, p. 31). Los sobres se depositaron dentro de cajas plásticas, y estas dentro de una bolsa de rafia para su transporte. Cuando los ejemplares colectados fueron muy pequeños y frágiles, se realizó la descripción macroscópica en el campo. Se anotaron los siguientes datos en la libreta de campo: la fecha, localidad, subparcela, datos del espécimen como caracteres macroscópicos sobresalientes, abundancia relativa y datos ecológicos (pe. hábito: solitario, disperso, gregario o cespitoso, y tipo sustrato: lignícola, humícola) (Halling, 1996, p. 136; Mata, 1999, p. 28; Mueller, Bills & Foster, 2004, p. 135- 136).

7.3.2.3 Descripción macroscópica

Los hongos se transportaron a la Estación Biológica Santa Lucía Lachuá, donde se describieron macroscópicamente con ayuda de una boleta especial (Anexo No. 2), un estereoscopio y la fotografía correspondiente.

Las características macroscópicas descritas fueron las siguientes:

- Píleo: se midió el diámetro del ejemplar más pequeño y del más grande (cm o mm). Forma del píleo, centro, forma y tipo de margen, superficie y ornamentación, tipo de cutícula, desprendible o no y el color del contexto bajo la cutícula. Es recomendable cortar el espécimen longitudinalmente para facilitar las mediciones (Franco-Molano y otros, 2005, p. 33-36).
- Himenóforo: se anotó la forma, color, margen, textura, distancia, unión con el estípite y presencia de lamélulas (Mata, 1999, p. 26).
- Esporada: se observó el color que deja la masa de esporas del píleo sobre la superficie de papel encerado (Mata, 1999, p. 40).
- Estípite: se midió el tamaño y el diámetro de un ejemplar pequeño y de uno grande (cm o mm). El tamaño del estípite incluye la longitud tomada de la base al ápice. Algunos prefieren considerar el diámetro del estípite

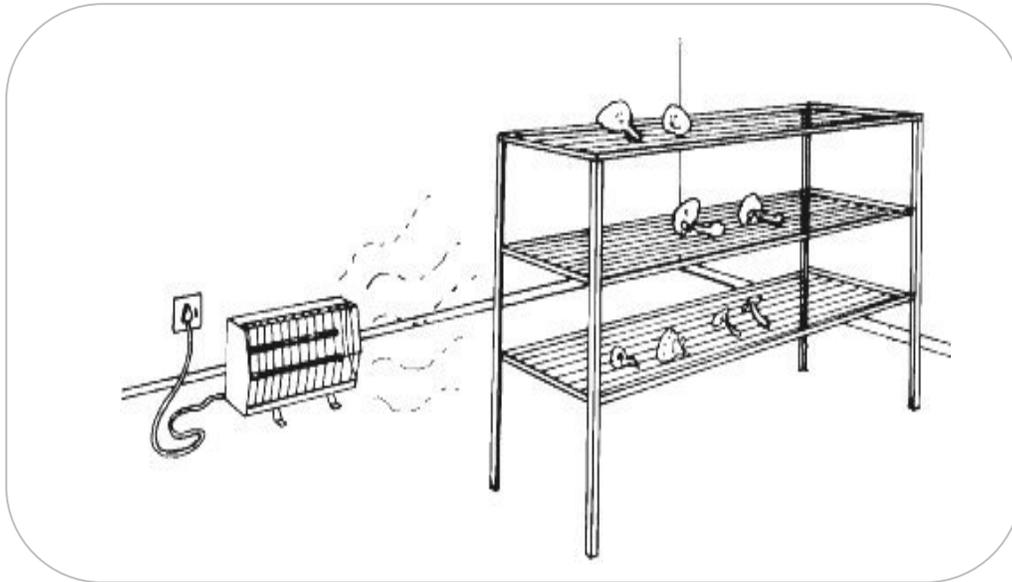
en el ápice, la parte media y la base. Además se describió la forma, color, textura y diámetro, posición respecto al píleo, contexto, forma de unión al sustrato, presencia de micelio basal y presencia de rizomorfos (Franco-Molano y otros, 2005, p. 40; Braga-Neto, 2006, p. 16-17).

- Contexto: es el tejido que forma parte del píleo y que se encuentra entre la superficie de este y el himenóforo. Si estaba presente, se midió el grosor (mm), así como el cambio de coloración y la consistencia (carnosa, cartilaginosa, gelatinosa, correosa, corchosa o leñosa) (Mata, 1999, p. 34; Franco-Molano y otros, 2005, p. 40).
- Color y cambios de color: es recomendable usar una tabla con código para tener anotaciones precisas (Buyck, Laessøe, Meyer & Hofstetter, 2010, p. 324). Se empleó la guía Methuen Handbook of Colour (Kornerup & Wanscher, 1978, p. 2-30).
- Olor y sabor: estos factores son importantes para la identificación taxonómica. Dado que la percepción de estas características puede variar de persona a persona, se relacionó la sensación con aromas y sabores familiares (Buyck et al., 2010, p. 324).
- Sustrato: el micelio de los hongos crece y produce cuerpos fructíferos sobre una gran variedad de sustratos. De acuerdo al sustrato utilizado se clasificaron en terrícolas, húmícolas, lignícolas o saprófitos (Mata, 1999, p. 22; Franco-Molano y otros, 2005, p. 43; Mata, 2011, p. 3).

7.3.2.4 Preservación de campo

Al finalizar la descripción de los ejemplares se colocaron en una secadora (Figura No. 4). La secadora consiste en una estructura de madera semejante a un armario que contiene bastidores forrados con malla de cuadrícula muy fina. Estos se encuentran separados a una distancia de 25 cm aproximadamente. La parte inferior de la secadora se encuentra libre para poder colocar una estufa debajo (SAFRINET, 1999, p. 16).

Los especímenes fueron secados lentamente, sin exceder los 50°C, ya que cuerpos fructíferos de hongos muy pequeños y frágiles necesitan temperaturas bajas. Al finalizar el secado se depositaron en bolsas de papel individuales que fueron identificadas con el código de colecta (Mata, 2011, p. 15).



Tomado de SAFRINET, 1999

Figura No. 4. Diseño de la secadora de hongos. Los hongos carnosos deben secarse lentamente a temperatura media. Se colocan los hongos sobre una malla cerca de una fuente de calor.

7.3.3 Determinación taxonómica

Ya secos los ejemplares se trasladaron a la Sección de Hongos del Herbario BIGU para realizar la descripción microscópica correspondiente.

7.3.3.1 Descripción microscópica

Disección y montaje

Para obtener muestras de material a describir se rehidrataron los tejidos, se realizaron cortes y posteriormente se tiñeron con diversos reactivos. Para rehidratar el tejido del píleo se colocó una porción de este en un vidrio de

reloj con etanol (95%) y se dejó por 30 segundos, luego se transfirió a un recipiente con agua desmineralizada hasta que estuvo totalmente flexible, y finalmente se secó con papel absorbente.

Para rehidratar el tejido del estípite se cortó por la mitad y longitudinalmente, se tomó una porción cortada y se repitió el mismo procedimiento de que con el píleo. Luego de rehidratar los tejidos, se tomaron porciones de los mismos y con ayuda de pinzas de disección se colocaron sobre un portaobjeto. De igual forma se realizaron cortes transversales del píleo y se colocaron sobre un portaobjeto (Figura No. 5). Los cortes se tiñeron utilizando KOH (10%), Reactivo de Melzer, azul de lactofenol y rojo congo (Largent & Baroni, 1977, p. 17; p. 96-107; Franco-Molano y otros, 2005, p. 48).

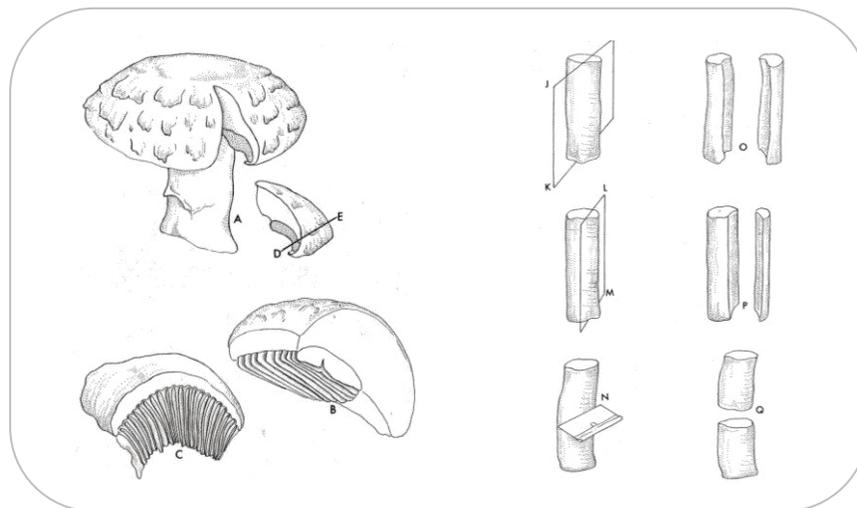


Figura No. 5. Disección de un hongo. a. Corte tangencial de una sección del píleo, b. Corte longitudinal y transversal del estípite de un hongo.

Observación

Los montajes se observaron al microscopio y describieron las siguientes estructuras:

- Esporas: forma, color, tamaño, poro germinal y ornamentación de la pared. Se midió el largo y el ancho de al menos 20 esporas. Y se anotaron características importantes (presencia de gotas de grasa, pared delgada o gruesa, reacciones de las esporas con las sustancias de montaje, etc.) (Largent & Baroni, 1977, p. 85).
- Basidios: forma, color, tamaño, longitud del esterigma y ornamentación de la pared. Número de esterigmas y tamaño de estos. Se tomó la medida de varios ejemplares para sacar un promedio de las mismas.
- Cutis o pilipelis: esta es la membrana superficial del píleo o sombrero, se observó la forma y tipo de células, presencia de capas, coloración, ornamentación de las hifas y tinción con los reactivos (Largent & Baroni, 1977, p. 44-47).
- Trama: tipo de trama y la coloración de las hifas (Largent & Baroni, 1977, p. 63).
- Cistidios: ubicación (extremo, parte media o base de la lámina), forma, color, tamaño y ornamentación de la pared. Existen algunos cistidios especiales con cristalizaciones que pueden ser solubles con los reactivos por lo que hay que actuar con precaución pues se pueden disolver (Largent & Baroni, 1977, p. 72-76).
- Broom-cells: forma, tamaño y coloración.
- Reacciones químicas: se observó la coloración de las esporas al reaccionar con el reactivo de Melzer: amiloides, dextrinoides o inamiloides (Franco-Molano y otros, 2005, p. 48).

Determinación

Usando la bibliografía disponible, la descripción macroscópica, descripción microscópica y fotografía cada ejemplar fue determinado hasta donde fue posible. Los ejemplares que no lograron de determinarse a especie se confirmaron a género y se agruparon en morfoespecies tomando como

base las características macroscópicas y microscópicas. Se usaron las claves dicotómicas de Singer (1986), Largent & Baroni (1977; 1988), Halling (1983), Desjardin (1987), Desjardin & Ovrebo (2006) y Puccinelli (2007), y las guías de campo de Mata (1999) y Franco-Molano et al., (2005).

7.3.4 Manejo de ejemplares

Curación de ejemplares:

Los hongos se colocaron en un congelador a temperaturas bajo 0°C para eliminar parásitos y hospederos. Luego se trasladaron a la secadora donde se secaron a temperatura menor a 50°C (SAFRINET, 2010, p. 50) y se eliminó el exceso de agua que adquirieron del ambiente. Posteriormente se colocaron dentro de sobres de papel libre de ácido junto a su número de colecta y se depositaron dentro de cajas de papel texcote de 6cm x 5cm x 2.5cm.

Digitalización:

Se ingresaron los datos de las boletas de campo de cada espécimen a una base de datos creada en el programa Microsoft Office AccesMT®. La información que se ingresó a la base de datos estaba distribuida de la siguiente manera:

- a. Información del proyecto y datos del área de colecta
- b. Colector y fecha de determinación
- c. Información taxonómica y descripción macroscópica
- d. Descripción microscópica

Etiquetado y almacenaje:

Con la información digitalizada, Microsoft AccesMT® generó etiquetas para cada ejemplar. Estas etiquetas se imprimieron y pegaron en la caja correspondiente a cada ejemplar. Posteriormente los datos de los hongos se ingresaron a la base general de datos del Herbario BIGU y finalmente

todos los ejemplares se ingresaron en la colección de Hongos. Para ello se colocaron las cajas de textcote dentro de cajas de cartón, se identificaron con el nombre de la familia y se intercalaron dentro de los armarios de la colección.

7.3.5 Variables climáticas

Los datos de temperatura, precipitación y humedad relativa se obtuvieron de la Estación Meteorológica del Parque Nacional Laguna Lachuá que se localiza en el Centro de Visitantes de la laguna. Esta es una estación tipo WATCHDOG 2000 que toma información del ambiente a intervalos de una hora y los almacena en extensión SWD que puede visualizarse con Microsoft Office Excel®. No se obtuvieron registros para los meses de Junio y Julio de 2010 debido a que la estación climática presentó dificultades en la toma de datos. Los datos de las variables climáticas fueron editados y promediados para tres días previos a la fecha de colecta dado que la bibliografía sugiere que el período adecuado para estudiar respuestas de hongos de hojarasca (Braga-Neto, 2006, p. 20). Como una medida de contraste se analizaron los mismos datos utilizando promedios para diez días previos a la fecha de colecta.

7.3.6 Análisis de datos

Se determinó el efecto de los factores climáticos (temperatura, humedad relativa y precipitación), la temporalidad y el tamaño de remanente boscoso sobre la producción de cuerpos fructíferos (abundancia acumulada) de *Marasmius* en parcelas de 20x50 m² situadas en ocho remanentes de bosque de la Ecorregión Lachuá. Los datos se analizaron a partir de cuatro matrices elaboradas en el programa Microsoft Office Excel 2010®. Dos contenían los promedios de los factores climáticos (3 o 10 días), temporalidad, tamaño de remanente boscoso y abundancia acumulada de

cuerpos fructíferos. Las matrices restantes contenían la abundancia acumulada de cuerpos fructíferos por mes y remanente boscoso.

7.3.7.1 Riqueza de *Marasmius* en siete meses de recolecta en ocho remanentes boscosos de la Ecorregión Lachuá

La riqueza de *Marasmius* a lo largo de siete meses de recolecta en ocho remanentes boscosos de la Ecorregión Lachuá se observó por medio de una figura que contiene la riqueza de morfoespecies por mes y lugar. Para estimar el esfuerzo de muestreo se calculó la proporción de la cobertura muestreada total (Chao & Jost, 2012, p. 2537), para ello se calculó la cobertura para cada remanente y posteriormente se promedió. La fórmula utilizada es la siguiente:

$$\text{Cobertura} = 1 - \frac{f_1}{n}$$

Donde:

f1= número de especies comunes en los sitios

n = número total de especies colectadas

7.3.7.2 Valores de temperatura, precipitación y humedad relativa en los meses de colecta.

Para observar diferencias en los promedios de los factores climáticos obtenidos se realizó una tabla con los promedios y desviaciones estándar de temperatura, precipitación y humedad relativa por mes y año. Dado que no se realizaron recolectas en agosto de 2011, la casilla se indicó como SD = sin datos.

7.3.7.3 Efecto de las variables estudiadas en la fructificación de *Marasmius* Fr.

Para observar los rangos de los factores climáticos en los que hubo mayor producción de cuerpos fructíferos se utilizaron figuras de dispersión de la abundancia acumulada de cuerpos fructíferos con la temperatura, precipitación y humedad relativa. También se realizó una figura para la temporalidad y el tamaño de remanente boscoso para observar si la producción de cuerpos fructíferos varía con los meses de recolecta y el tamaño de remanente boscoso.

7.3.7.4 Efecto de los factores climáticos, temporalidad y remanente en la producción de cuerpos fructíferos de *Marasmius*

Para evaluar la posible asociación de los factores climáticos (3 y 10 días), temporalidad y tamaño del remanente boscoso con la abundancia acumulada de cuerpos fructíferos se empleó análisis de regresión lineal simple y múltiple. La regresión lineal es un método de análisis que permite construir regresiones para explicar la relación entre dos o más variables. El objetivo es explicar el comportamiento de una variable Y, variable explicada (dependiente o endógena), a partir de una o más variables X (X1, X2, X3), variables explicativas (independientes o exógenas) (Gibergans, 2003, p. 5). La significancia estadística de las regresiones generadas se evaluó utilizando el valor p. Valores de $p < 0.05$ indican que la regresión es estadísticamente significativa.

Para cada regresión generada se evaluaron los supuestos de normalidad, homocedasticidad (homogeneidad de varianza), linealidad y valores extremos utilizando pruebas paramétricas y análisis gráfico de residuos (Kutner et al., 2005, p. 103). La normalidad se evaluó utilizando la prueba de Shapiro Wilk (Shapiro & Wilk, 1965, p. 591) y el gráfico de probabilidad normal de los residuos (qq-plot), que grafica cada residuo junto con su valor

esperado. La homocedasticidad, linealidad y valores extremos en la variable independiente se evaluaron a partir del gráfico de residuos estandarizados contra cada uno de los predictores en la regresión lineal simple y valores predichos en la regresión lineal múltiple. Los valores extremos en la variable dependiente se evaluaron utilizando el gráfico de residuos estudentizados contra cada uno de los predictores o valores predichos (Kutner et al., 2005, p. 104-112). Para la regresión lineal múltiple se calculó el valor VIF (*Variance Inflation Factor*). El VIF cuantifica la severidad de la multicolinealidad en la regresión, provee un índice que mide cuánto se incrementa la varianza debido a la colinearidad. Valores de VIF mayores de 10 indican presencia de colinearidad (Zuur et al., 2007, p.469).

Dado que el análisis de residuos evidenció que no se cumplían los supuestos en las regresiones generadas, se aplicó una transformación de raíz cuadrada a la variable de respuesta (Kutner et al., 2005, p. 132). La transformación de raíz cuadrada acerca los datos (y estructura de los errores) a una distribución normal, mejora la relación lineal entre las variables, estabiliza la varianza y reduce la influencia de valores extremos (Crawley, 2006, p.206; Zuur et al., 2007, p. 495). Los valores predichos obtenidos de las regresiones sobre la variable transformada fueron posteriormente elevados al cuadrado.

A partir del modelo de regresión lineal múltiple transformado se generaron sub-modelos con el objeto de simplificar el modelo obtenido. Para ello se emplearon tres métodos: 1) regresión escalonada hacia atrás (backward-stepwise) consiste en eliminar del modelo una a una las variables explicativas menos significativas (Zuur et al., 2007, p. 472); 2) construcción y comparación de modelos con variables biológicamente importantes seleccionadas *a priori* (Bustamante, comunicación personal, marzo 23, 2012); y 3) regresión escalonada mixta (backward/forward stepwise) este

procedimiento permite que una variable incluida sea posteriormente desechada cuando la presencia de otra u otras hacen que su contribución al modelo sea menor (Seber, 2003, p. 418).

Para seleccionar el sub-modelo que mejor se ajustó a los datos se empleó el Criterio de Información de Akaike (AIC del inglés *Akaike Information Criterion*). El AIC mide la cantidad de información que se pierde cuando se utiliza un modelo para representar la realidad que generó los datos observados, el modelo con el menor AIC es indicador de mejor ajuste (Burnham & Anderson, 2002, p. 62; Crawley, 2006, p. 353; Tsujino et al., 2009, p. 390). Los resultados se presentaron en dos tablas, una para las regresiones simples (3 y 10 días), y una para las regresiones múltiples (3 y 10 días) donde cada una fue numerada de la siguiente manera: modelo 1, modelo 2, modelo 3 y modelo 4.

7.3.7.5 Cambio en la composición temporal y espacial de *Marasmius* Fr. en ocho remanentes de bosque

Para evaluar el cambio en la composición de *Marasmius* en tiempo y espacio se calculó el porcentaje de morfoespecies compartidas y se obtuvieron figuras de la riqueza de morfoespecies con la temporalidad (mes y año) y el remanente boscoso. Para complementar estos resultados se realizaron análisis de agrupamiento temporal y espacial utilizando la distancia Bray-Curtis. Un análisis de agrupamiento organiza los meses o sitios en grupos que son similares en su composición de especies, esto es determinado 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, p. 139). La distancia utilizada Bray-Curtis se calcula a partir de las diferencias en la abundancia de cada especie, de manera que la distancia final está

influenciada por las especies con mayores abundancias (Kindt & Coe, 2005, p. 127).

Finalmente para analizar el cambio en la composición espacio-temporal se realizaron análisis de ordenación NMDS (Escalamiento Multidimensional No Métrico). El NMDS o NMS es una técnica multivariante que trata de representar en un espacio geométrico de pocas dimensiones las proximidades existentes entre un conjunto de objetos (Velásquez et al., 2013). En este análisis la estadística que refleja que tal bien la configuración representa la distancia es llamada “estrés”. Un estrés pequeño muestra que se ha calculado una mejor ordenación. Los valores finales de estrés idealmente deben ser menores del 10% y no mayores de 30% para representarla abundancia de especies con precisión (Kindt & Coe, 2005, p. 166). Para el procesamiento de la información se utilizaron los programas Microsoft Office Excel 2010® y R (paquetes MASS, CAR y VEGAN) (R Development Core Team, 2011).

8. RESULTADOS

Se recolectó un total de 98 ejemplares de *Marasmius* correspondientes a 56 morfoespecies y dos especies, *M. helvolus* Berk. y *M. tageticolor* Berk; lo cual corresponde al 0.75 de la cobertura de muestreo. El mes y el remanente que presentaron mayor riqueza fue junio y SLL (Figura No. 6).

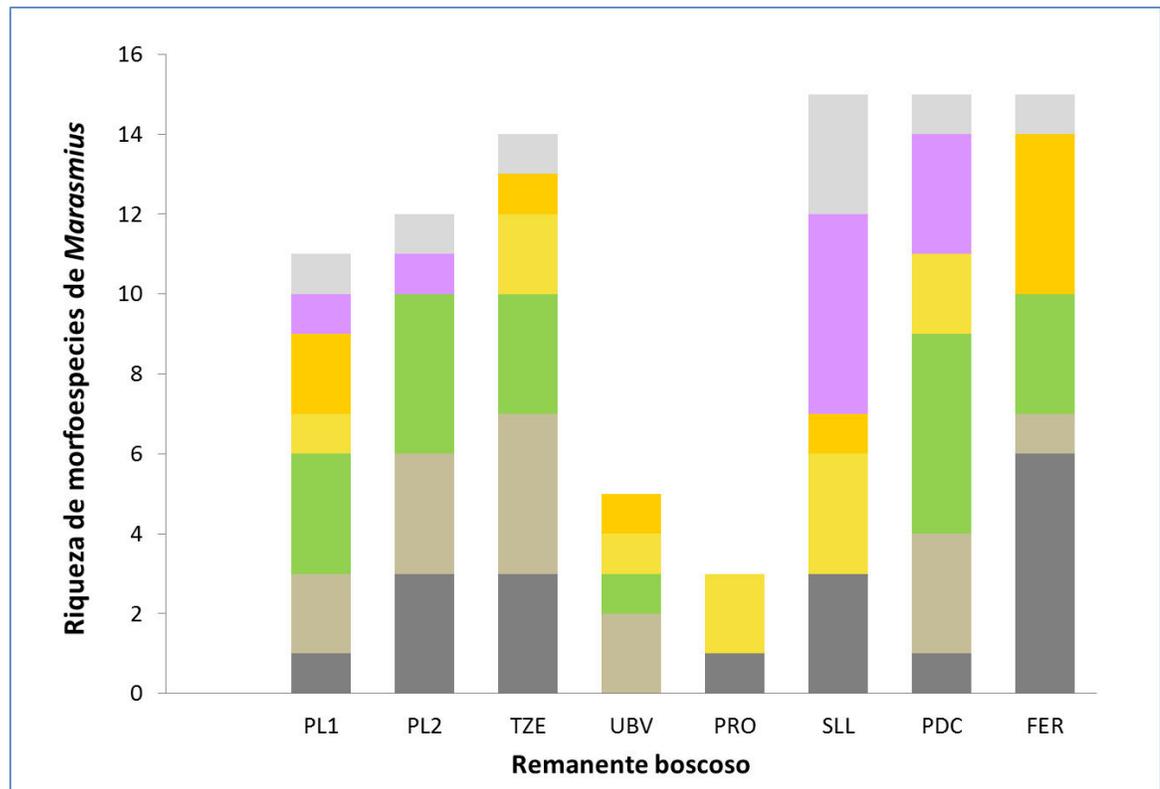


Figura No. 6. Riqueza de morfoespecies de *Marasmius* a lo largo de siete meses en ocho remanentes boscosos en la Ecorregión Lachuá. Color gris oscuro = junio (2010), café claro = julio (2010), verde = agosto (2010), amarillo = octubre (2010), naranja = noviembre (2010), morado = octubre (2011) y gris claro = noviembre (2011).

8.1 Valores de temperatura, precipitación y humedad relativa en los meses de colecta.

Los valores promedio de los factores climáticos en la ecorregión variaron de la siguiente manera: la temperatura presentó fluctuaciones entre 20.78°C a 26.55°C, la mayor temperatura se registró en agosto de 2010 y la menor temperatura en noviembre de 2010. El año 2011 presentó mayores temperaturas en relación al 2010, con una diferencia de +2.22 °C en octubre y +4.18°C en noviembre (Tabla No. 3).

La precipitación presentó fluctuaciones entre 0.05 mm y 25.65 mm, las mayores precipitaciones se registraron en agosto de 2010 y las menores precipitaciones en noviembre de 2011. El mes de octubre de 2011 presentó mayor precipitación (3.04 mm) mientras que en noviembre 2011 fue menor (0.46 mm) en relación al 2010 (Tabla No. 3).

Tabla No. 3. Valores promedio y desviación estándar de los factores que influyen en la producción de cuerpos fructíferos de *Marasmius* Fr. en ocho remanentes boscosos de la Ecorregión Lachuá.

Mes	Temperatura °C				Precipitación mm				Humedad relativa %			
	2010		2011		2010		2011		2010		2011	
	x	Σ	X	Σ	x	σ	x	σ	x	σ	x	Σ
Ago	26.25	0.25	SD	SD	25.65	0.69	SD	SD	88.89	0.35	SD	SD
Oct	24.33	0.72	26.55	0.29	1.02	0.05	4.06	0.06	83.55	4.43	87.71	2.19
Nov	20.78	0.50	24.96	0.79	0.51	0.02	0.05	0.01	85.46	2.22	85.21	0.86

La humedad relativa presentó fluctuaciones entre 83.55% y 88.89%, el mayor porcentaje de humedad se registró en agosto de 2010 y el menor porcentaje de

humedad en octubre de 2010. El año 2011 presentó mayores porcentajes de humedad en relación al 2010, con una diferencia de +4.16% en octubre y +0.25% en noviembre (Tabla No. 3).

8.2 Efecto de las variables estudiadas en la fructificación de *Marasmius* Fr.

8.2.1 Abundancia acumulada de *Marasmius* en función de los factores climáticos evaluados

La producción de cuerpos fructíferos ocurre a intervalos específicos de los factores climáticos evaluados. La mayor producción de cuerpos fructíferos se observó en un rango de temperatura entre 26°C- 27°C, precipitación de 8-12mm y de 40mm, y humedad relativa entre 88-90% (Figura No. 6, a- c).

8.2.2 Abundancia acumulada de *Marasmius* en función de la temporalidad

Las mayores abundancias acumuladas de *Marasmius* se registraron en los meses de junio, agosto y octubre de 2010, alcanzándose dos picos de producción en los meses de junio (21) y agosto (21) (Figura No. 6, d). Las menores abundancias acumuladas se registraron en los meses de octubre de 2010 (9) y 2011 (8).

8.2.3 Abundancia acumulada de *Marasmius* en función del tamaño de remanente boscoso

El tamaño de remanente boscoso no presentó un rango específico para la producción de cuerpos fructíferos, se registraron individuos fructificando en remanentes boscosos de gran tamaño como PL1 y PL2, así como remanentes boscosos de menor tamaño como PDC y FER. Las mayores abundancias acumuladas se registraron en los remanentes boscosos de SLL (16) y la FER (18). Las menores abundancias acumuladas se registró en los remanentes boscosos de UBV (6) y PRO (3) (Figura No. 6, e).

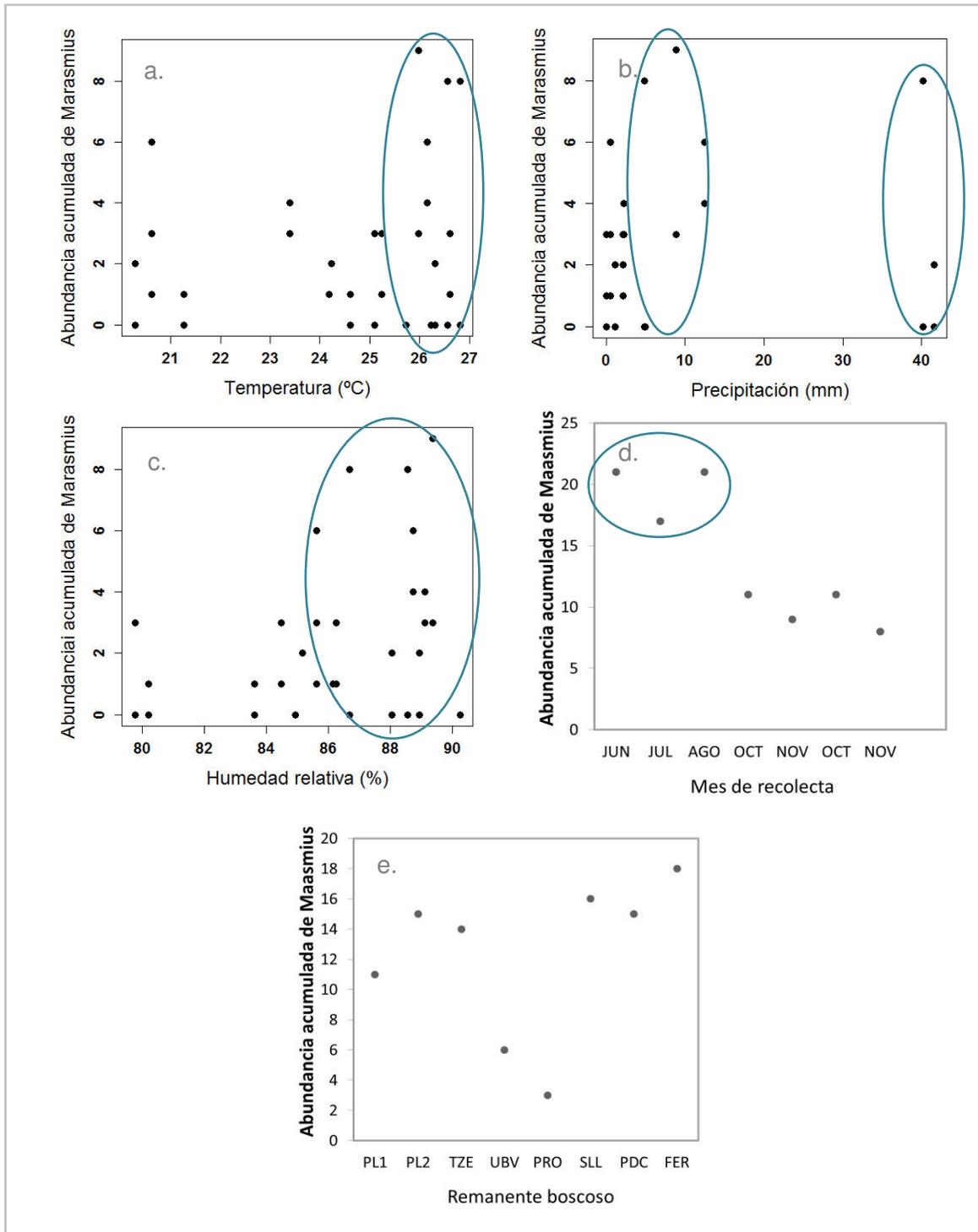


Figura No. 6. a. Abundancia acumulada de *Marasmius* en función de las variables estudiadas. a. Temperatura. b. Precipitación. c. Humedad relativa (los círculos muestran los rangos donde se observó mayor producción de cuerpos fructíferos). d. Temporalidad y e. Tamaño de remanente boscoso.

8.2.4 Efecto de los factores climáticos, temporalidad y tamaño de remanente en la producción de cuerpos fructíferos de *Marasmius* Fr.

Se obtuvieron 14 regresiones lineales para evaluar el efecto de los factores climáticos, la temporalidad y el tamaño de remanente con cobertura boscosa sobre la producción de cuerpos fructíferos de *Marasmius*. De estas, diez corresponden a regresiones lineales simples y cuatro a regresiones lineales múltiples (Tablas No. 4 y 5). De las regresiones obtenidas, la regresión simple de la humedad relativa para tres días y la temporalidad diez días previos a la fecha de colecta cumplieron con los supuestos normalidad, homocedasticidad, y ausencia de valores extremos. La humedad relativa obtuvo un AIC = 110.18 y no fue estadísticamente significativa, a diferencia de la temporalidad la cual obtuvo un AIC = 113.23 y fue estadísticamente significativa ($p < 0.05$). Estas variables tienen una asociación con la variable explicada: la raíz de la abundancia acumulada aumentará en 0.0058 unidades por cada incremento de la humedad relativa (promedio de 3 días) y un incremento de 0.5401 unidades por mes transcurrido. La regresión simple de la temporalidad para tres días previos a la fecha de colecta se mostró como significativa, sin embargo la regresión no cumplió el supuesto de homocedasticidad (Tablas No. 4).

Las regresiones restantes cumplieron solamente uno de los supuestos. La colinealidad en las regresiones múltiples se evaluó utilizando VIF (*Variance Inflation Factor*). Se obtuvieron valores de 528 y 20,659 ($VIF < 10$) para la temporalidad de tres y diez días respectivamente, esto mostró claramente que las variables climáticas y la temporalidad son colineales.

En la selección de modelos, los valores de AIC obtenidos para las regresiones de tres días y diez días previos a la fecha de colecta evidenciaron que una combinación de las variables climáticas más la temporalidad producen AIC más bajos. Se obtuvieron valores de 110.18 –

113.23 para las regresiones de tres días y de 110.28 – 113.23 para las regresiones de diez días previos a la fecha de colecta considerando solamente las variables climáticas y la temporalidad (Tabla No. 4). Dado que los AIC de estas regresiones fueron similares (± 4 unidades de diferencia), es posible afirmar que poseen similares poderes predictivos y no es posible identificar un solo modelo que presente un mejor ajuste. Los valores de AIC obtenidos para las regresiones que consideran el tamaño de remanente (116.85 – 117.54) indicaron que esta variable no ejerce un efecto importante en la abundancia acumulada de cuerpos fructíferos de *Marasmius*. Cuando se incluye esta variable el AIC de los modelos se incrementa en más de 4 unidades (Tabla No. 4).

Tabla No. 4. Regresiones lineales simples para la abundancia acumulada de cuerpos fructíferos de *Marasmius* con tres factores climáticos, la temporalidad y el tamaño de remanente con cobertura boscosa. Todas las regresiones se hicieron sobre la variable explicada transformada (raíz cuadrada).

Variablen	R ² Adj.	Normalidad	Homocedasticidad	Parámetro estimado	Error estándar	Valor t	Pr(> t)	AIC
FACTORES CLIMÁTICOS								
3 DIAS ANTES DE LA COLECTA								
Temperatura	0.02	No	Si	0.00015	0.0048	0.0327	0.7361	112.34
Precipitación	0.02	No	Si	0.0440 E-3	0.0002	0.2894	0.3516	112.07
Humedad relativa *	0.03	Si	Si	0.0058	0.0027	2.1374	0.0231	110.18
10 DIAS ANTES DE LA COLECTA								
Temperatura	0.01	No	Si	0.0094	0.0124	0.7621	0.1505	111.58
Precipitación	0.01	No	Si	0.0967E-3	0.0002	0.4395	0.2611	111.91
Humedad relativa	0.03	No	Si	0.00002	0.0029	0.0082	0.8611	112.37
TEMPORALIDAD Y TAMAÑO DE REMANENTE								
Temporalidad *	0.02	Si	No	0.5401	0.1234	4.3764	0.0018	113.23
Tamaño de remanente	0.01	Si	No	0.0252	0.2006	0.1250	0.5249	116.85

* Significativo p<0.05

Tabla No. 5. Regresiones lineales múltiples para la abundancia acumulada de cuerpos fructíferos de *Marasmius* con tres factores climáticos, la temporalidad y el tamaño de remanente con cobertura boscosa. Todas las regresiones se hicieron sobre la variable explicada transformada (raíz cuadrada).

Variables	R ² Adj.	Normalidad	Homocedasticidad	Parámetro estimado	Error estándar	Valor t	Pr(> t)	AIC
3 DIAS ANTES DE LA COLECTA								
¹ Temperatura				0.0008	0.0050	0.1739	0.4615	
Precipitación				0.0016	0.0004	3.9641	0.0029	
Humedad relativa	0.10	Si	No	0.0019	0.0033	0.5715	0.2070	111.89
Temporalidad *				2.6227	0.3779	6.9379	0.0001	
² Temperatura				0.0008	0.0052	0.1697	0.4668	
Precipitación				0.0016	0.0004	3.7287	0.0038	
Humedad relativa	0.08	Si	No	0.0019	0.0034	0.5550	0.2128	117.06
Temporalidad *				2.6384	0.3999	6.5997	0.0002	
Tamaño de remanente				0.0004	0.1857	0.0021	0.9281	
10 DIAS ANTES DE LA COLECTA								
³ Temperatura				0.00005	0.0298	0.0016	0.9354	
Precipitación				0.5614 E -3	0.0011	0.4886	0.2391	
Humedad relativa	0.13	Si	No	0.0005	0.0075	0.0772	0.6129	110.88
Temporalidad				1.1442	0.2748	4.1616	0.0023	
⁴ Temperatura				0.0077 E -3	0.0308	0.0002	0.9749	
Precipitación				0.0005	0.0012	0.4199	0.2721	
Humedad relativa	0.07	Si	No	0.0004	0.0078	0.0561	0.6625	117.54
Temporalidad *				1.1293	0.2828	3.9920	0.0028	
Tamaño de remanente				0.0172	0.1997	0.0864	0.5939	

* Significativo p<0.05

8.3 Cambio en la composición temporal y espacial de *Marasmius* Fr.

8.3.1 Cambio en la composición temporal

En relación a la composición temporal, el mes de agosto presentó la mayor proporción de morfoespecies compartidas (0.72), seguido de julio (0.60) y junio (0.44). Durante estos meses la especie con mayor número de registros fue *M. helvolus* Berk. (18). Las menores proporciones de especies compartidas se presentaron en los meses de octubre de 2010 (0.18) y octubre de 2011 (0.11). El mes de noviembre de 2011 no presentó especies compartidas (Figura No. 7). El análisis de agrupamiento evidencia la existencia de dos grupos, uno formado por junio, julio y agosto; y otro grupo formado por octubre y noviembre de 2010 y 2011 (Figura No.8).

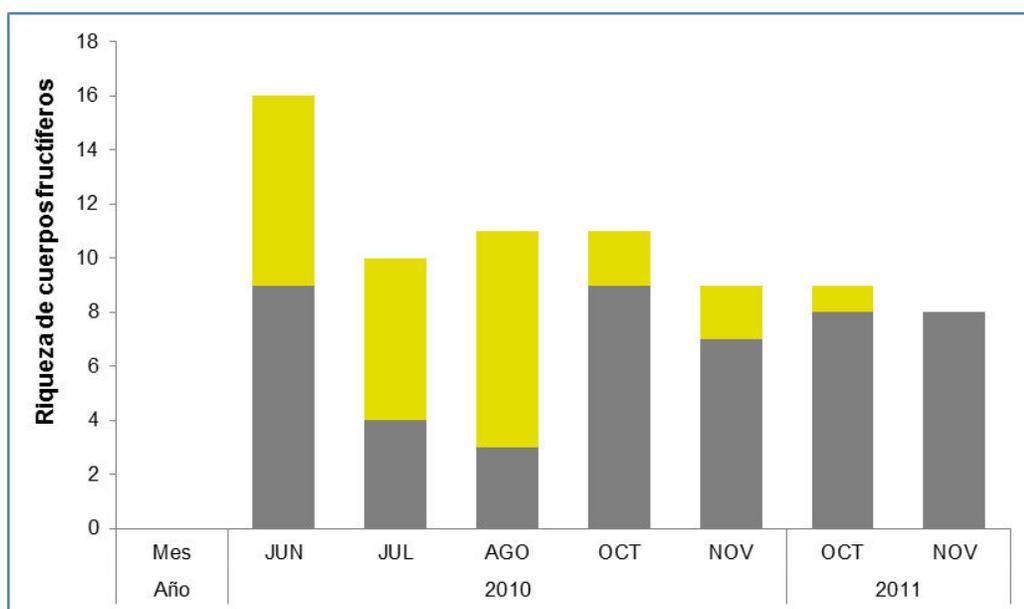


Figura No. 7. Composición temporal de *Marasmius* Fr. a lo largo de siete meses de recolecta (2010-2011) en la Ecorregión Lachuá. El color amarillo representa las morfoespecies compartidas y el color gris las morfoespecies únicas.

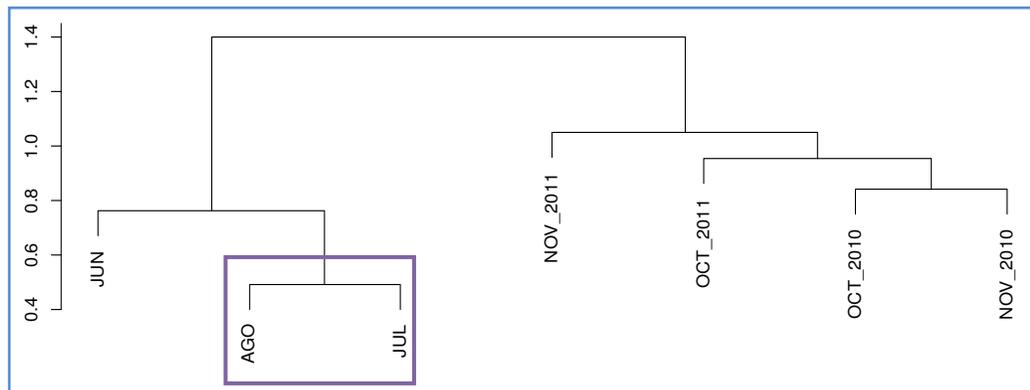


Figura No. 8. Análisis de Agrupamiento Jerárquico (Distancia Bray-Curtis) para la composición de *Marasmius* a lo largo de siete meses de recolecta.

8.3.2 Cambio en la composición espacial

En relación a la composición espacial, TZE presentó la mayor proporción de morfoespecies compartidas (0.6), seguido de PL2 (0.55) y PDC (0.42). Las menores proporciones se presentaron en los remanentes de FER (0.28), SLL (0.27) y UBV (0.25) (Figura No. 9).

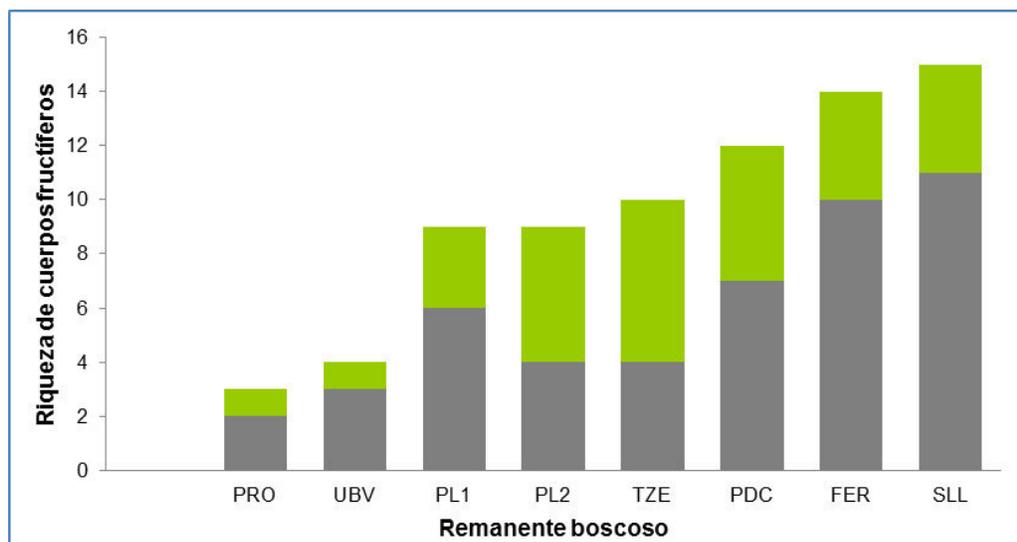


Figura No. 9. Composición espacial de *Marasmius* Fr. en ocho remanentes boscosos en la Ecorregión Lachuá. El color verde representa las morfoespecies compartidas y el color gris las morfoespecies únicas.

El análisis de agrupamiento para los remanentes boscosos evidenció la existencia de dos grupos, uno formado por PL2, FER, UBV, PL1 y TZE, los cuales presentan una continuidad boscosa y otro grupo formado por SLL, PRO y PDC, que se caracterizan por estar rodeados de una matriz abierta (Figura No.10).

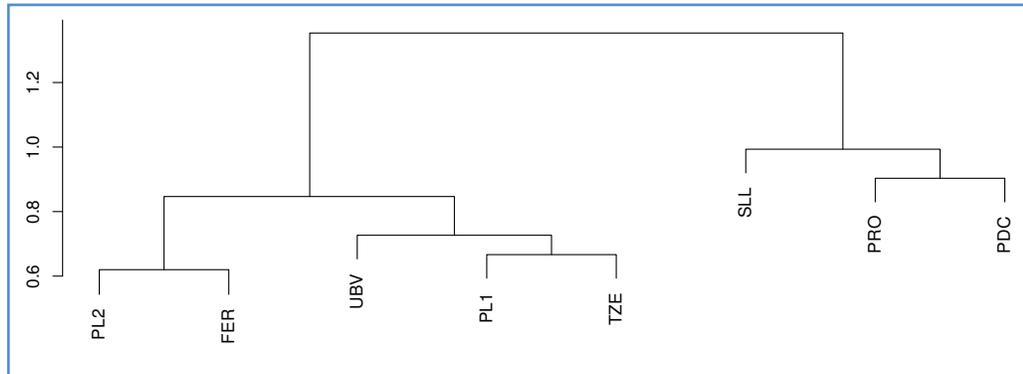


Figura No. 10. Análisis de Agrupamiento Jerárquico (Distancia Bray-Curtis) para la composición de *Marasmius* en ocho remanentes boscosos de la Ecorregión Lachuá

8.3.3 Cambio en la composición espacio-temporal

En relación a la influencia de temporalidad y espacialidad en la composición de *Marasmius*, el NMDS evidenció que la composición de hongos está determinada principalmente por la temporalidad, los grupos observados corresponden a los mismos grupos obtenidos con el análisis de temporalidad (Figura No. 11). Se obtuvo un estrés de 0.071.

9. DISCUSION DE RESULTADOS

Marasmius es un género que hasta la fecha se citan alrededor de 1,500 especies, y con alta riqueza principalmente en los trópicos. Este género es principalmente descomponedor de hojarasca y está fuertemente correlacionado con la diversidad de plantas en los hábitats donde ocurren (Lodge et al., 1995, p. 165; Rosa & Capelari, 2009, p 850). A pesar de su alta riqueza, en Guatemala solamente se han citado siete especies (Flores, Comandini & Rinaldi, 2012, p. 9; Morales, Cáceres, Gurriarán, Flores y Bran, 2012, p. 57). Algunas de las especies reportadas en este estudio, *M. helvolus* Berk. y *M. tageticolor* Berk. (Figura No. 6) han sido reportas en selvas tropicales como Brasil, Ecuador, Bolivia (Singer, 1976), Guadalupe y Trinidad (Pegler, 1983), Panamá (Desjardin & Ovrebo, 2006, p. 26). México y Venezuela (Singer, 1976).

Se reportan 58 especies/morfoespecies de *Marasmius* en ocho remanentes boscosos con alta heterogeneidad en su fructificación espacial como temporal en la Ecorregión Lachuá. Estos representan una proporción de cobertura muestreada de 0.75, lo que evidencia un alto número de especies esperadas. Estos resultados coinciden con Singer (1976) y Braga-Neto (2008) quienes estudiaron el género y reportaron altos número de especies, Singer reporta 233 especies para regiones tropicales y subtropicales (p. 3); y Braga-Neto reporta 148 para amazonia central (p. 4707).

Es importante resaltar que aunque se obtuvo un alto número de registros realizando colectas mensuales, es posible que se logre detectar un mayor número de especies/morfoespecies aumentando la frecuencia de muestreo de mensual a semanal. Huhndorf et al., (2004) indican que la frecuencia de muestreo depende de la cantidad de especies diferentes entre cada muestreo, en el caso de especies agaricales como *Marasmius*, donde el recambio de especies es alto en bosques tropicales, estas especies deberían muestrearse a

intervalos de una o dos semanas (p. 163). Resultados similares obtuvieron Egli, Ayer & Chatelai (1997) en un estudio donde cuantificaron la pérdida en el registro de especies debido a una reducción de la frecuencia de muestreo semanal a intervalos mensuales (p.515).

9.1 Efecto de los factores climáticos, temporalidad y tamaño de remanente en la producción de cuerpos fructíferos de *Marasmius* Fr.

Los resultados obtenidos mostraron que la producción de cuerpos fructíferos de *Marasmius* responde a determinadas condiciones ambientales (Figura No.10). Al analizar el efecto individual de las variables evaluadas sobre la abundancia acumulada de *Marasmius* se observó que la temporalidad y la humedad relativa $\geq 80\%$ (3 días) fueron las variables dentro de aquellas consideradas, que mejor explican la abundancia de *Marasmius* (Tabla No. 4). El efecto de la humedad relativa en hongos saprófitos ha sido estudiado por Calonge (1990) y Mata (1999) quienes han documentado que una humedad relativa $>70\%$ es capaz de incrementar la producción de cuerpos fructíferos. El efecto de la humedad relativa sobre la abundancia acumulada de cuerpos fructíferos puede deberse a su acción directa sobre la tasa de descomposición de la hojarasca, que unido a la acción de la temperatura puede ofrecer condiciones favorables para la actividad de la biota responsable de la descomposición (Smith & Bradford, 2003, p. 200). Arteaga y Moreno (2006) estudiaron la producción promedio de hongos en bosques de pino y encino, y encontraron que la humedad relativa ejercía un efecto importante aumentando la producción de cuerpos fructíferos (0.0388 kg-ha/1%) (p. 130).

Al evaluar el efecto aditivo de las variables se observó que un análisis de los factores climáticos y la temporalidad simultáneamente (modelos 1 y 3) son capaces de explicar de mejor manera la abundancia acumulada de cuerpos fructíferos (Tabla No. 5). Es importante resaltar que si bien las regresiones de

los factores climáticos con la temporalidad obtuvieron los menores AIC, la descripción del fenómeno es pobre con las variables explicatorias medidas (R^2 Adj.= 0.07-0.13). Moore et al. (2008) y Braga-Neto et al., (2008) sugieren que la precipitación y temperatura de cinco y tres días previos provee el tiempo necesario para la producción de cuerpos fructíferos en respuesta a estos factores climáticos (p.94). Si bien, las observaciones en este estudio indican que tres días previos proveen el tiempo necesario para la inducción de una respuesta de fructificación, es posible que la forma en que se trataron los datos pudiera estar aportando algún grado de variación a los resultados. En este caso se emplearon promedios acumulados de horas por día. Braga-Neto et al., estudiaron la influencia de la precipitación, características del suelo y la topografía en la distribución de cuerpos fructíferos de hongos de la hojarasca en un bosque de la Amazonía Central (p. 2709-2710). En su estudio utilizaron datos de precipitación diaria obtenida a partir de una estación climática. De igual forma, Straatsma et al., estudiaron la riqueza, abundancia y fenología de hongos y basaron su análisis en valores de medias mensuales de temperatura y sumas mensuales de precipitación (2001, p. 516).

Aunque el efecto aditivo de los factores climáticos logra explicar de mejor manera la abundancia acumulada de cuerpos fructíferos, es fundamental comprender el efecto que ejercen las otras variables climáticas evaluadas en el proceso de fructificación. Por una parte, la temperatura está relacionada con el potencial de evaporación del aire, la capacidad del aire de llevar agua se duplica cuando la temperatura aumenta 10°C. El tejido de los hongos se deshidrata con mayor facilidad a temperaturas altas y esta vulnerabilidad puede provocar retraso en el desarrollo de cuerpos fructíferos y en su crecimiento para madurar (Straatsma et al., 2001, p. 522). Los rangos de temperatura para la producción de cuerpos fructíferos han sido estudiados mayormente en hongos descomponedores de madera donde se ha determinado que puede variar entre 5° y 41°C, siendo de 25°-30°C la temperatura óptima en regiones templadas y

de 30°-40°C en regiones tropicales (Walker & White, 2005; Magan, 2008). En comparación con este grupo de hongos, *Marasmius* muestra rangos muy específicos que van de 26 – 27°C (Figura No. 6).

El efecto de la precipitación es evidente a partir de los primeros análisis realizados donde se observan picos de riqueza y abundancia acumulada en los meses de julio y agosto, meses que de acuerdo con Monzon (1999) son reportados como los de mayor precipitación en la ecorregión. La existencia de dos picos para la producción de cuerpos fructíferos puede ser resultado de rangos específicos requeridos por diferentes grupos hongos marasmioides, si bien la mayoría de ellos se caracteriza por resistir en cierto grado a la falta de agua, se han reportado algunas especies susceptibles a la desecación (Braga-Neto, 2006). Los rangos donde se observó mayor producción de cuerpos fructíferos son menores (Figura No. 6) al rango reportado para los hongos (100 a 270mm/mes) (Calonge, 1990). La precipitación puede considerarse como una variable importante para la fructificación de hongos marasmioides ya que dependen de condiciones adecuadas para mantener la actividad del micelio, crecer y reproducirse (Braga-Neto, 2006). La característica principal de *Marasmius* es la marcescencia o capacidad de revivir luego de haber perdido agua, que les permite responder a fluctuaciones del ambiente donde se desarrollan (Lodge et al., 1995).

En este estudio la temporalidad fue un factor importante, aunque no todas las regresiones de la temporalidad cumplieron con el supuesto de homocedasticidad, se observó que esta variable está correlacionada con los factores climáticos. De acuerdo con Arnolds (1995) la temporalidad está fuertemente relacionada a condiciones climáticas y es más pronunciada en áreas donde las condiciones climáticas son marcadas. Si bien en los trópicos estas condiciones no son tan pronunciadas, los resultados evidencian que existe relación entre la temporalidad y los factores climáticos, por lo tanto la

temporalidad ejerce un efecto indirecto sobre la producción de cuerpos fructíferos de *Marasmius*.

El tamaño de remanente no logró explicar la abundancia acumulada de cuerpos fructíferos. Los valores de AIC obtenidos para las regresiones mostraron que cuando se incluye esta variable el AIC de los modelos se incrementa en más de 4 unidades (Tabla No. 4). Al parecer la abundancia acumulada de cuerpos fructíferos de *Marasmius* no está restringida por el área del remanente, se registraron altas abundancias acumuladas tanto en remanentes grandes como pequeños. Esto evidencia la importancia de cada remanente en los procesos de descomposición y reciclaje de nutrientes en la ecorregión. Los cuerpos fructíferos evidencian la descomposición de hongos en los ecosistemas, como resultado de este proceso los cuerpos fructíferos exportan nutrientes como Ca, Fe, K, Mn, N, P, Zn de la madera y hojarasca y la restituyen al bosque cuando son ingeridos por insectos y otros animales, o durante la senescencia del cuerpo fructífero (Vogt et al., 1992). Si bien en este estudio el tamaño del remanente no tuvo un efecto sobre la abundancia acumulada de cuerpos fructíferos, es posible que analizando otros aspectos e incluso utilizando otras técnicas se obtenga un valor significativo para esta variable.

Es importante resaltar que las variables analizadas corresponden a nivel regional (Ecorregión Lachuá), no obteniéndose datos de los cambios climáticos en cada remanente. De los factores evaluados la humedad relativa es la que mayor impacto tiene en la fructificación de basidiomicetes (Lodge, 1996) lo que corresponde con lo observado con la fructificación de *Marasmius* en este estudio, manifestando la susceptibilidad a cambios en la humedad del sustrato. Por otra parte, Didham & Lawton (1999) determinaron que la humedad del suelo es de las variables que se modifican rápidamente en paisajes fragmentados.

9.2 Cambio en la composición temporal y espacial de *Marasmius*

Los análisis realizados a partir de los meses de recolecta y los remanentes de selva con cobertura boscosa indican que la composición de *Marasmius* en la Ecorregión Lachuá está compuesta temporal y espacialmente.

9.2.1 Cambio en la composición temporal de *Marasmius*

A escala temporal es evidente una disminución en la proporción de morfoespecies compartidas en los meses de junio de 2010 a noviembre de 2011 (Figura No.7). Estos cambios en la composición pueden ser explicados principalmente a través de cambios en los factores climáticos evaluados. De octubre a noviembre de 2011, en relación a 2010, se registró un aumento de temperatura y precipitación, es posible que este aumento favorezca la fructificación de diferentes especies con requerimientos específicos, lo que explica el cambio en la composición de las mismas. De acuerdo con Pinna et al., (2010) los patrones de producción de cuerpos fructíferos pueden variar grandemente entre especies (variación interespecífica) o incluso entre años en las mismas especies (variación intraespecífica) (p.290); y están asociados a la disponibilidad de factores limitantes como agua, humedad del suelo y temperatura (Cooke, 1948; Slankis, 1974; Manachère, 1980).

Aunque no se obtuvieron registros de los factores climáticos para agosto de 2011, es posible observar algunas tendencias de su comportamiento entre 2010 y 2011. Estas tendencias evidencian la relación que existe entre los factores climáticos y la temporalidad. Esto también se hace evidente en el análisis de agrupamiento donde se observan dos grupos, uno donde sobresalen julio y agosto (Figura No. 7), y otro donde se agrupan octubre y noviembre de 2010 y 2011.

9.2.2 Cambio en la composición espacial de *Marasmius*

A escala espacial se observó que cada remanente presenta una composición de especies particular (Figura No. 8). El análisis de agrupamiento resalta la existencia de dos grupos, uno formado por remanentes con una matriz continua y una con matriz abierta. La dinámica en cada matriz influye en la composición de cada remanente. En remanentes con matriz abierta, los efectos de cambios en temperatura, evapotranspiración y humedad ejercen mayor efecto que en remanentes con una matriz continua (Didham, et al., 1996, p 257; Didham & Lawton, 1999, p. 24). Esto puede observarse cuando altas temperaturas inducen un aumento en el potencial de evapotranspiración, lo que a su vez provoca un aumento de humedad disponible en el sustrato. Esta humedad es capaz de activar el micelio y esto favorece un aumento en la fructificación de los hongos (Lodge, 1996, p 61; Moore, et al., 2008, p. 94).

La alta heterogeneidad en composición espacial, también puede responder a la especificidad de sustrato donde los hongos se desarrollan (Lodge, 1996, p. 61). Singer (1976) evaluó el género *Marasmius* en cinco localidades de selva virgen en el Amazonas (vegetación de tierras bajas y bosque inundable). De acuerdo con sus resultados, pocas especies fueron comunes incluso cuando se agruparon de acuerdo a la inundabilidad. Estas observaciones lo llevaron a proponer que este grupo es extremadamente sensible a pequeños cambios en el microclima, distribución del hospedero y aislamiento geográfico (p.3).

Algunos estudios indican que la producción de cuerpos fructíferos puede variar espacialmente como consecuencia de las características del hábitat, entre ellas la composición vegetal, la edad y origen de la población (Pinna et al., 2010, p.300). Last et al., (1981) han documentado que *Amanita muscaria* reacciona más rápidamente en bosques maduros que en rodales

jóvenes. Molina (1982) encontró que la fructificación de *Laccaria laccata* puede ser estimulada o retrasada dependiendo de su huésped. Otros autores difieren en esta idea, afirmando que el tipo de hábitat no tiene efecto en la fructificación, Wilkins & Harris (1946) documentaron que el tipo de conífera no tiene efecto significativo en la fructificación de las especies, sin embargo *Boletus aff. edulis* demostró cierta variación en los patrones de fructificación en plantaciones jóvenes de abeto rojo (Pinna et al., 2010, p.300). El tipo de uso de suelo también es un factor importante, en áreas cultivadas la carga de nitrógeno y otros elementos pueden causar cambios en la composición de las características del suelo, lo que a su vez también puede afectar a los hongos que se desarrollan en estos lugares.

Los resultados evidencian que *Marasmius* responde a cambios en factores climáticos los cuales dependen de la temporalidad, y en menor medida a la espacialidad. Sin embargo, los factores evaluados no son las únicas variables capaces de explicar la producción de cuerpos fructíferos en los remanentes de bosque. Para explicar de mejor manera este fenómeno en tiempo y espacio será necesario considerar otros factores tales como luz, edad y estructura de la vegetación, propiedades químicas del suelo y estructura del paisaje, así como el efecto de borde en los remanentes (Dighton & Mason, 1985; Vogt et al., 1981).

10.CONCLUSIONES

10.1 Se recolectaron 98 ejemplares pertenecientes a 58 morfoespecies del género *Marasmius* Fr. De estos 56 fueron determinados a nivel de morfoespecie y dos a nivel de especie: *M. helvolus* Berk. y *M. tageticolor* Berk.

10.2 Las variables analizadas corresponden a rangos observados a nivel regional en la Ecorregión Lachuá. De estos, los rangos de las variables climáticas donde se presentó mayor abundancia acumulada fueron $T^{\circ}= 26^{\circ}\text{C}-27^{\circ}\text{C}$; precipitación= 8-12 mm y 40mm; y humedad relativa= 88-90%. Esto evidencia que el género *Marasmius* tiende a presentar rangos más específicos en comparación con los rangos establecidos por otros autores.

10.3 Las mayores riquezas y abundancias acumuladas de cuerpos fructíferos se registraron temporalmente en junio y agosto, y espacialmente en el remanente de SLL y FER.

10.4 No se encontró evidencia de que el tamaño de remanente ejerciera un efecto importante en la abundancia acumulada de cuerpos fructíferos de *Marasmius*. Cuando se consideró el tamaño en las regresiones el AIC se incrementó considerablemente.

10.5 De los factores evaluados se determinó que la humedad relativa (R^2 Adj = 0.02, AIC=110.18); la temporalidad (R^2 Adj = 0.02, AIC =113.23); y el modelo 1 que incluye temperatura, precipitación, humedad relativa y temporalidad de 3 días antes (R^2 Adj = 0.10, AIC = 111.89) tiene el mejor poder explicatorio de los patrones de la fructificación de *Marasmius* en comparación con otros factores considerados. A pesar que el poder explicatorio de estos modelos es bajo (R^2 Adj $\leq 10\%$) es bien conocido que

los factores climáticos tienen un efecto y son capaces de modificar la abundancia de cuerpos fructíferos.

10.6 Se evidenció la existencia de dos grupos, uno compuesto por julio y agosto y otro por los meses de octubre y noviembre. De estos dos grupos el primero registra la mayor producción de cuerpos fructíferos y estos tienden a disminuir en los meses de octubre y noviembre.

10.7 A escala espacial se evidenciaron dos grupos que se separan por estar rodeados de matriz abierta y matriz continua. Los fragmentos rodeados de una matriz abierta presentaron mayor producción de cuerpos fructíferos, esto puede ser resultado de un efecto positivo de las altas temperaturas sobre el micelio.

10.8 El género *Marasmius* puede ser utilizado como indicador de las fluctuaciones de humedad relativa en la Ecorregión Lachuá debido a que pequeños cambios en la humedad relativa pueden afectar la producción de los cuerpos fructíferos.

11.RECOMENDACIONES

11.1 Los resultados obtenidos manifiestan la necesidad de necesidad de la certeza taxonómica de las especies para poder proponer especies para ser evaluadas en futuros monitoreos.

11.2 Dado que los resultados de este estudio demuestran que *Marasmius* es un género susceptible a cambios del ambiente, se recomienda obtener datos climáticos para cada sitio de colecta. Para ello es aconsejable el uso de termohigrómetros Data Logger ya que poseen tamaño pequeño, resistencia a condiciones drásticas y capacidad de registrar temperatura y humedad a intervalos fijos.

11.3 Realizar el análisis incluyendo recolectas en los meses de Mayo a Octubre. Esto permitirá completar los datos de fenología para *Marasmius*, así como obtener modelos que expliquen de mejor manera la producción de cuerpos fructíferos en la época lluviosa.

11.4 Evaluar la estructura y composición del paisaje que rodea a cada remanente, permitirá establecer la influencia de este en la fructificación de *Marasmius*.

11.5 Dada la gran diversidad fúngica estimada para los trópicos y a la poca información disponible en la Ecorregión Lachuá, se recomienda establecer parcelas permanentes para el monitoreo de cuerpos fructíferos. Ello permitirá detectar especies que no fueron documentadas en este estudio, incorporar datos de distribución geográfica, niveles de endemismo, así como especificidad de hospedero.

11.6 Evaluar otras mediciones de paisaje tales como efecto de borde, conectividad, número de fragmentos para establecer su influencia en la fructificación de *Marasmius*.

12.REFERENCIAS

Alexopoulos, C., Mins, C., & Blackwell, M. (1996). *Introductory Mycology* (4th ed.) USA: John Wiley & Sons, Inc.

Amat-García, E., Amat-García, G., y 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, Físicas y Naturales*, 28(107), 223-231.

Antonín, V., & Noordeloos, M. (1993). *A monograph of Marasmius, Collybia, and related genera in Europe 1: Marasmius, Setulipes, and Marasmius. Libri Botanini*, 8, 1–229.

Arnolds, E. (1995). Problems in measurements of species diversity of macrofungi. In D. Allsopp, R. Colwell, & D. Hawksworth (Eds.), *Microbial Diversity and Ecosystem Function* (pp. 337–353). Wallingfor: CAB International.

Arteaga, B., y Moreno, C. (2006). *Los hongos comestibles silvestres de Santa Catarina del Monte, Estado de México. Revista Chapingo, Serie Ciencias Forestales y del ambiente*, 12(2), 125-131.

ASIDER. (2010). Guía de Educación Ambiental de los Hongos. Recuperado de <http://www.asider.org/recursos/documentos/guiahongos.pdf>

Avendaño, C. (2002). *Diversidad de escarabajos coprófagos (Coleoptera: Scarabaeidae: Scarabaeinae) en un paisaje tropical de la Región Lachuá, Guatemala* (Tesis de Maestría). Colegio de la Frontera Sur. México.

Baldrian, P. (2008). Enzymes of saprotrophic Basidiomycetes. In L. Boddy, J. Frankland, & P. van West (Eds.), *Ecology of Saprotrophic Basidiomycetes* (pp. 20-36). London: Elsevier.

Binder, M., Hibbett, D., Larsson, K., Larsson, E., Langer, E., & Langer, G. (2005). *The phylogenetic distribution of resupinate forms across the major clades of mushroom-forming fungi (Homobasidiomycetes). Systematics and Biodiversity*, 3(2), 113-157.

Braga-Neto, R. (2006). *Diversidade e padrões de distribuição espacial de fungos de liteira sobre o solo em florestas de terra firme na Amazônia central* (Tesis de Doctorado). Universidade Federal do Amazonas. Brasil.

Braga-Neto, R., Costa, R., Magnusson, W., Zuquim, G., & Volkmer, C. (2008). *Leaf litter fungi in a Central Amazonian forest: the influence of rainfall, soil and topography on the distribution of fruiting bodies*. *Biodiversity and Conservation*, 17, 2701-2712.

Burnham, K., & Anderson, D. (2002). *Model selection and multi-model inference: a practical information-theoretic approach*. New York: Springer.

Buyck, B., Laessøe, T., Meyer, M., & Hofstetter, V. (2010). Collecting the neglected kingdom: Guidelines for the field mycologist with emphasis on the larger fungi. In J. Eymann, J. Degreef, Ch. Häuser, J. Monje, Y. Samyn, & D. VandenSpiegel (Eds.), *Manual on field recording techniques and protocols for All Taxa Biodiversity Inventories and Monitoring, Part. 1* (pp. 308-330). Suecia: European Distributed Institute of Taxonomy.

Cajas, C., Ávila, S., Grajeda, A., Machuca, O., y Benítez, L. (2006). Aves y murciélagos dispersores de semillas en tres etapas sucesionales de la regeneración del bosque en la Ecorregión Lachúa, Alta Verapaz, Guatemala (Informe Final de Proyecto). Universidad de San Carlos de Guatemala. Guatemala.

Calonge, D. (1990). *Setas (Hongos) Guía Ilustrada* (2da. Ed.). Madrid: Ediciones Mundi-Prensa.

Cannon, P., & Kirk, P. (2007). *Fungal families of the world* (tenth ed.). United Kingdom: CAB International.

Chao, A., & Jost, L. (2012). *Coverage-based rarefaction and extrapolation: standardizing samples by completeness rather than size*. *Ecology*, 93(12), 2533–2547

Chaparro, M., y Aguirre, J. (2002). *Hongos Liqueñizados*. Bogotá, Colombia: Universidad Nacional de Colombia.

Cardinale, B., Duffy, E., Gonzales, A., Hooper, D., Perrings, C., Venail, P., Narwani, A., Mace, G., Tilman, D., Wardle, D., Kinzig, A., Daily, G., Loreau, M., Grace, J., Lerigauderie, A., Srivastava, D., & Naeem, S. (2012). *Biodiversity lost and its impact on humanity. Nature, 486*, 59-67.

Cleaves, C. (2001). *Etnobotánica Médica Participativa en Siete Comunidades de la Zona de Influencia del Parque Nacional Laguna Lachuá, Cobán, Alta Verapaz. Guatemala* (Tesis de Biólogo). Universidad de San Carlos de Guatemala. Guatemala.

CONAP. (2004). Plan Maestro del Parque Nacional Laguna Lachuá. Recuperado de: <http://www.conap.gob.gt/Members/admin/documentos/documentos-centro-de-documentacion/planes-maestros/parque-20nacional20laguna-20de-20lachua.pdf>

Cooke, W. (1948). *A survey of literature on fungus sociology and ecology. Ecology 29*, 376–382.

Crawley, M. (2006). *The R Book*. United Kingdom: John Wiley & Sons.

Desjardin, D. (1987). *New and noteworthy Marasmioid fungi from California. Mycologia, 79*(1), 123-134.

Desjardin, D. (1989). *The genus Marasmius from the southern Appalachian Mountains* (Tesis de Doctorado). University of Tennessee. Knoxville.

Desjardin, D., & Ovrebo, C. (2006). *New species and new records of Marasmius from Panamá. Fungal Diversity, 21*, 19-39.

Didham, R., & Lawton, J. (1999). *Edge structure determines the magnitude of changes in microclimate and vegetation structure in tropical forest fragments. Biotropica, 31*(1), 17-30.

Didham, R., Ghazoul, J., Stork, N., & Davis, A. (1996). *Insects in fragmented forest: a functional approach. Perspectives Elsevier Science, 11*(6), 255-260.

DIGEBOS, UICN, PAFG. (1995). Proyecto Conservación del PNLL y Desarrollo Sostenible de su Zona de Influencia. Documento de Proyecto Guatemala. 49, 7-13

Dighton, J., & Mason, P. (1985) Mycorrhizal dynamics during forest tree development. In D. Moore, L. Casselton, D. Wood & J. Frankland (Eds), *Developmental Biology of Higher Fungi* (pp.117-139). Cambridge, University Press: Cambridge, UK.

Douanla-Meli, C., & Langer, E. (2008). *Phylogenetic relationship of Marasmius mbalmayoensis sp. nov. to the tropical African Marasmius bekolacongoli complex based on nuc-LSU rDNA sequences. Mycologia, 100(3), 445-454.*

Egli, S., Ayer, F., & Chatelain, F. (1997). *Die Beschreibung der Diversitaet von Makromyzeten. Erfahrungen aus pilzoekologischen Langzeitstudien Im Pilzreservat La Chaneaz, FR. Mycologia Helvetica 9: 19-32.*

Fahrig, L. (2003). *Effects of habitat fragmentation on biodiversity. Ann. Rev. Ecology. Evolution and Systematics, 34, 487–515.*

Ficha informativa de los humedales Ramsar. (2004). Sitio Eco-región Lachuá. Recuperado de <http://es.scribd.com/doc/72119085/Ficha-RAMSAR-Lachua>

Flores, R., Comandini, O., & Rinaldi, A. (2012). *A preliminary checklist of macrofungi of Guatemala, with notes on edibility and traditional knowledge. Mycosphere, 3, 1-21.*

Franco-Molano, A., Aldana, R., y Halling, R. (2000). *Setas de Colombia (Agaricales, Boletales y otros hongos) Guía de Campo. Colombia: COLCIENCIAS.*

Franco-Molano, E., Vasco, A., López, C., y Boekhout, T. (2005). *Macrohongos de la región media de Caquetá, Colombia: Guía de campo. Colombia: Universidad de Antioquia.*

Freyemuth, G., y Hernández, R. (1992). Una Década de Refugio en México. Los refugiados guatemaltecos y los Derechos Humanos. CIESAS. ICC. Academia Mexicana de Derechos Humanos. México.

Galindo-Leal, C. (1999, Agosto). Monitoreo Biológico. En A. Carr y A. Stoll (Eds.), *Monitoreo Biológico en la Selva Maya* (Cap. 1). Recuperado de <http://www.afn.org/~wcsfl/selva/monbioesp.pdf>

Gibergans, J. (2003). Regresión Lineal Simple. Recuperado de <http://materials.cv.uoc.edu/cdocent/15TB1WLOWYUI8NVB52CU.pdf>

Gilliam, M. (1976). *The genus Marasmius in the Northeastern United States and adjacent Canada. Mycotaxon, 4, 1-44.*

Hailey, A., Coulson, I., & Chidavaenzi, R. (1997). *Fungus-eating by the African tortoise Kinixys spekii. Journal of Tropical Ecology, 13, 469-474.*

Halling, R. (1996). Recommendations for collecting mushrooms. In M. Alexiades (Ed.), *Selected Guidelines for Ethnobotanical Research: A field manual* (pp. 135-141). USA: The New York Botanical Garden.

Hammond, P., & Lawrence, J. (1989). Mycophagy in insects: A summary. In N. Wilding, N. Colliris, P. Hammond, & J. Weber (Eds.), *Insect-Fungus Interactions* (pp. 275-324). London: Academic Press.

Hanson, A., Hodge, K., & Porter, L. (2003). *Mycophagy among Primates. Mycologist 17(1), 6-10.*

Harley, J. (1971). *Fungi in ecosystems. Journal of Ecology, 59(3), 627-642.*

Hawksworth, D. (1991). *The fungal dimension of biodiversity: magnitude, significance, and conservation. Mycological Research, 6, 641-55.*

Heckman, D., Geiser, D., Eidell, B., Stauffer, R., Kardos, N., & Hedges, S. (2001). *Molecular evidence for the early colonization of land by fungi and plants. Science, 293, 1129 – 1133.*

Heilmann-Claussen, J., & Boddy, L. (2008). Distribution Patterns of Wood-Decay Basidiomycetes at the Landscape to Global Scale. In L. Boddy, J.

Frankland, & P. van West, *Ecology of Saprotrophic Basidiomycetes* (pp. 261-299). London: Elsevier.

Herrera, T., y Ulloa, M. (1990). *El reino de los hongos. Micología básica y aplicada*. (1ra ed.). México: Fondo de Cultura Económica, SA de CV.

Hibbett, D., Grimaldi, D., & Donoghue, M. (1995). *Cretaceous Mushrooms in Amber*. *Nature*, 377(6549), 487-487.

Hibbett, D., Binder, M., Bischoff, J., Blackwell, M., Cannon, P., Eriksson, O., Huhndorf, S., James, T., Kirk, P., & Lücking, R. (2007). *A higher-level phylogenetic classification of the fungi*. *Mycological Research*, 111(5), 509-548.

Hosmer, D., & Lemeshow, S. (1989). *Applied Logistic Regression*. New York: John Wiley & Sons.

James, T., Kauff, F., Schoch, C., Matheny, P., Hofstetter, V., Cox, C., Celio, G., Gueidan, C., Fraker, E., & Miadlikowska, J. (2006). *Reconstructing the early evolution of the fungi using a six gene phylogeny*. *Nature*, 443(7113), 818-822.

Karsai, I. & Kampis, G. (2011) *Connected fragmented habitats facilitate stale coexistence dynamics*. *Ecological Modelling*, 222, 447-455.

Kendrick, B. (2001). *The Fifth Kingdom* (3rd ed.). USA: Mycologue Publications.

Kindt, R., & Coe, R. (2005). *Tree Diversity Analysis. A manual and software for common statistical methods for ecological and biodiversity studies*. Nairobi: World Agroforestry Centre (ICRAF).

Kirk, P., Cannon, P., David, J., & Stalpers, J. (2001). *Dictionary of the Fungi* (9th ed.). London : CAB International.

Kirk, P., Cannon, P., Minter, D., & Stalpers, J. (2008). *Dictionary of the Fungi* (tenth ed.). London : CAB International.

Kornerup, A., & Wanscher, J. (1978). *Methuen Handbook of Colour* (3rd ed.). London, England: Methuen.

Kraker, C. (2005). *Diversidad de aves en distinta cobertura vegetal de la Zona de Influencia del Parque Nacional Laguna Lachuá (PNLL) en época migratoria* (Informe Final Experiencia Docente con la Comunidad). Universidad de San Carlos de Guatemala. Guatemala.

Kutner, M., Nachtsheim, C., Neter, J., & Li, W. (2005). *Applied Linear Statistical Models* (5th ed.). New York: McGraw-Hill.

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

Largent, D., & Baroni, T. (1977). *How to Identify Mushrooms to Genus IV: Microscopic Features*. Eureka: Mad River Press, Inc.

Largent D., & T. Baroni. (1988). *How identify mushrooms to genus I: modern genera*. Eureka: Mad River Press, Inc.

Last, F., Mason, P., Smith, R., Pelham, J., Bhoja Shetty, K., Mahmood Hussain, A. (1981). *Factors affecting the production of fruitbodies of Amanita muscaria in plantations of Pinus patula*. *Proc. Indian Acad. Sci. (Plant Sci.)* 90, 91–98.

Lodge, J., Chapela, I., Samuels, G., Uecker, F., Desjardin, D., Horak, E., Miller, O., Hennebert, G., Decock, C., Ammirati, J., Burdsall, H., Kirk, P., Minter, D., Halling, R., Laessoe, T., Mueller, G., Huhndorf, S., Oberwinkler, F., Pegler, D., Spooner, B., Peterson, R., Rogers, J., Ryvarden, L., Watling, R., Turnbull, E. & Whalley, A. (1995). *A Survey of Patterns of Diversity in Non-Lichenized Fungi*. *Eidgenössische Forschungsanstalt für Wald, Schnee und Landschaft*, 70(1), 157-173.

Lodge, J. (1996). Diversidad mundial y regional de hongos. En H. Hernández, A. García, F. Alvarez y M. Ulloa, *Enfoque contemporáneos para el estudio de la biodiversidad* (pp. 291-304). México: Instituto de Biología, UNAM.

Lodge, J., McDowell, W., Macy, J., Ward, S., Leisso, R., Claudio-Campos, K., & otros. (2008). Distribution and Role of Mat-Forming Saprobic Basidiomycetes in a Tropical Forest. In L. Boddy, J. Frankland, & P. van West, *Ecology of Saprotrophic Basidiomycetes* (pp. 197-209). London: Elsevier.

López, R., Quezada, M., Cohn, G., y Sunum, R. (2010). Determinación taxonómica de macrohongos pertenecientes a la familia Tricholomataceae *sensu lato* del Orden Agaricales, depositados en el Herbario BIGU. Escuela de Biología. (Informe Final de Proyecto). Universidad de San Carlos de Guatemala. Guatemala.

Magan, N. (2008). Ecophysiology: Impact of environment on growth, synthesis of compatible solutes and enzyme production. In L. Boddy, J. Frankland, & P. van West, *Ecology of Saprotrophic Basidiomycetes* (pp. 63-78). London: Elsevier.

Manachère, G. (1980). *Conditions essential for controlled fruiting of macromycetes a review. Trans. Br. Mycol. Soc.* 75, 255–270.

Mata, M. (1999). *Hongos de Costa Rica* (Vol. 1). Santo Domingo de Heredia: INBIO.

Mata, M. (2011). *Manual recolección, descripción y preservación de macrohongos*. Costa Rica: INBIO.

Martínez, B., y Moreno, C. (2006). *Los hongos comestibles silvestres de Santa Catarina del Monte, Estado de México. Revista Chapingo. Serie Ciencias Forestales y del Ambiente*, 12(2), 125-131.

Matheny, P., Curtus, J., Hofstetter, V., Aime, M., Moncalvo, J., Ge, Z., Yang, Z., Slot, J., Ammirati, J., & Baroni, T. (2006). *Major clades of Agaricales: a multilocus phylogenetic overview. Mycologia*, 98(6), 982-995.

Matheny, P., Wang, Z., Binder, M., Curtis, J., Lim, Y., Nilsson, R., Hughes, K., Hofstetter, V., Ammirati, J., & Schoch, C. (2007). *Contributions of rpb2 and tef1 to the phylogeny of mushrooms and allies (Basidiomycota, Fungi). Molecular Phylogenetics and Evolution*, 43(2), 430-451.

McCune, B., & Grace, J. (2002). *Analysis of Ecological Communities*. Oregon: MjM Software Design.

Miranda, F. (1978). *Vegetación de la Península Yucateca*. Colegio de Postgraduados. Chapingo, México.

Moncalvo, J., Lutzoni, F., Rehner, S., Johnson, J., & Vilgalys, R. (2000). *Phylogenetic relationships of agaric fungi based on nuclear large subunit ribosomal DNA sequences*. *Systematics and Biodiversity*, 49, 278–305.

Molina, R. (1982). *Use of the ectomycorrhizal fungus Laccaria laccata in forestry. I. Consistency between isolates in effective colonization of containerized conifer seedlings*. *Can.J.ForestRes.* 12, 469–473.

Moncalvo, J., Vilgalys, R., Redhead, S., Johnson, J., James, T., Aime, M., Hofstetter, V., Verduin, S., Larsson, E., Baroni, T., Thorn, R., Jacobsson, S., Cléménçon, H., & Miller, O. (2002). *One hundred and seventeen clades of euagarics*. *Molecular Phylogenetics and Evolution*, 23, 357–400.

Monzón, R. (1999). *Estudio general de los recursos agua, suelo y uso de la tierra en el Parque Nacional Laguna Lachuá y su zona de influencia, Cobán, Alta Verapaz* (Tesis de Ingeniero Agrónomo) Universidad de San Carlos de Guatemala. Guatemala.

Moore, R., Clark, W., & Stren, K. (1995). *Botany*. Dubuque, Iowa: Brown Publishers.

Moore, D. (2001). The contribution of national mycological societies: establishing a British Mycological Society policy. In D. Moore, M. Nauta, S. Evans, & M. Rotheroe (Eds.), *Fungal Conservation* (pp. 223-241). Cambridge: Cambridge University Press.

Moore, D., Gange, A., Gange, E., & Boddy, L. (2008). Fruit bodies, their production and development in relation to environment. In L. Boddy, J. Frankland, & P. van West (Eds.), *Ecology of Saprotrophic Basidiomycetes* (pp. 79-103). London: Elsevier.

Morales, O., Cáceres, R., Gurriarán, N., Flores, R., y Bran, M. (2012). Especies de macrohongos reportadas para Guatemala. En E. Cano, y J.

Schuster (Eds.), *Biodiversidad de Guatemala Volumen 2* (pp. 45-61). Guatemala: Universidad del Valle Guatemala.

Mueller G., Bills, G., & Foster, M. (2004). *Biodiversity of Fungy: Inventory and Monitoring Methods*. USA: Elsevier.

O'Dell, T., Lodge, D., & Mueller, G. (2004). Approaches to sampling macrofungi. In G. Mueller (Ed.), *Biodiversity of fungi: inventory and monitoring methods* (pp. 163-168). Amsterdam: Elsevier Academic Press.

Owings, P., & Desjardin, D. (1997). *Evolutionary relationship within the genus Marasmius inferred by morphological and nrDNA sequence comparison* (Master's thesis). San Francisco State University. San Francisco, California.

Pasturas y forrajes. (2012). Consociación y competencia en la pasture. Recuperado de <http://www.pasturasyforrajes.com/pasturas-base-alfalfa/con-sociacion-y-competencia>

Pearson, D. (1994). *Selecting indicator taxa for the quantitative assessment of biodiversity. Biodiversity measurement and estimation*, 345(1311), 75-79.

Pegler, D. (1983). *Agaric flora of the Lesser Antilles. Kew Bulletin Additional Series 9*: 1-668.

Pérez-Moreno, J., y Read, D. (2004). *Los Hongos Ectomicorrízicos, lazos vivientes que conectan y nutren a los árboles en la naturaleza. Interciencia*, 29(5), 239-245.

Perry, J., Rothery, P., Clark, S., Heard, M., & Hawes, S. (2003). *Design, analysis and statistical power of the farm-scale evaluation of genetically modified herbicide-tolerant crops. Journal of Applied Ecology*, 40, 17–31.

Pinna, S., Gévry, M., Coté, M., & Sirois, M. (2010). *Factors influencing fructification phenology of edible mushrooms in a boreal mixed forest of Eastern Canadá. Forest Ecology and Management*, 260, 294-301.

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 (Tesis de Biólogo). Universidad de San Carlos de Guatemala. Guatemala.

Puccinelli, C. (2007). *Marasmius (Basidiomycota - Marasmiaceae) do Parque Estadual das Fontes do Ipiranga (PEFI), São Paulo, SP, Brasil* (Tesis de Maestría). Instituto de Botânica da Secretaria do Meio Ambiente. Brasil.

Quezada, M., López, R., y Ponce, G. (2006). Análisis de la Distribución y Composición de la Subclase Himenomicetes (Macromicetos) dentro de la Clases Vegetales propuestas para la Zona de Influencia del Parque Nacional Laguna Lachuá, Cobán, Alta Verapaz. Informe Final Proyecto AGROCYT-16-2004, Facultad de Ciencias Químicas y Farmacia. Universidad de San Carlos de Guatemala.

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

Quezada, M. (24 octubre 2010). Comunicación personal.

R Development Core Team. (2011). R: A language and environment for statistical computing. Vienna, Austria: R Foundation for Statistical Computing. Recuperado de <http://www.R-project.org/>.

Rosa L., & Capelari, M. (2009). *Agaricales fungi from atlantic rain forest fragments in Minas Gerais, Brazil. Brazilian Journal of Microbiology 40: 846-851.*

Ruehling, A., & Tyler, G. (1990) *Soil factors influencing the distribution of macrofungi in oak forests of southern Sweden. Holarctic Ecology 13: 11-18.*

Runge, F. (1964) *Pflanzengesellschaften als Pilzstandorte. Zeitschrift fuer Pilzkunde 30: 14-21.*

Huhndorf, S., Lodge, J., Wang, C., & Stokland, J. (2004). Macrofungi on woody substrata. In L. G. Mueller, G. Bills & M. Foster (Eds.), *Biodiversity of fungi. Inventory and Monitoring Methods* (pp. 159-172). London: Elsevier.

SAFRINET. (2010). Collecting and processing of field material. In Baxter, A., & Van der Linde, P (Eds.), *Collecting and Preserving Fungi. A manual for Mycology* (pp. 13-19). Johannesburg: BioNET International.

Santos, T., y Telleria, J. (2006). *Pérdida y fragmentación del hábitat: efecto sobre la conservación de las especies. Ecosistemas, 15(2), 3-12.*

Saunders, D., Hobbs, D., & Margules, R. (1991). *Biological consequences of ecosystem fragmentation: A review. Conservation Biology, 5(1), 18-32.*

Seber, G., & Lee, A. (2003). *Linear regression analysis* (2nd ed.). New Jersey: John Wiley & Sons.

Shapiro S., & Wilk, M. (1965). *An analysis of variance test for normality. Biométrica, 52(3), 591-9.*

Singer, R. (1958). *Studies toward a monograph of the South American species of Marasmius. Sydowia, 12, 54–145.*

Singer, R. (1976). *Marasmiaceae (Basidiomycetes–Tricholomataceae)*. Flora Neotropica. Nueva York, EUA: The New York Botanical Garden.

Singer, R. (1986). *The Agaricales in modern taxonomy* (4th ed). Germany: Koeltz Scientific Books.

Slankis, V., (1974). *Soil factors influencing formation of mycorrhizae. Ann. Rev. Phytopathol. 12, 437–457.*

Smith, V., & Bradford, M. (2003). *Litter quality impacts on grassland litter decomposition are differently dependent on soil fauna across time. Applied Soil Ecology 24, 197–203.*

Straatsma, G., Ayer, F., & Egli, S. (2001). *Species richness, abundance, and phenology of fungal fruit bodies over 21 years in a Swiss forest plot. Mycol. Res. 105(5), 515-523.*

Tan, Y., Desjardin, D., Perry, B., Vikineswary, S., & Noorlidah, A. (2009). *Marasmius sensu stricto in Peninsular Malaysia*. *Fungal Diversity*, 37, 9-100.

Taylor, L. (1961). *Aggregation, variance and the mean*. *Nature*, 189, 732–735.

Tlalka, M., Bebber, D., Darrah, P., & Watkinson, S. (2008). Mycelial networks: nutrient uptake, translocation and role in ecosystems. In L. Boddy, J. Frankland, & P. van West (Eds.), *Ecology of Saprotrophic Basidiomycetes* (pp. 43-62). London: Elsevier.

Tibuhwa, D. (2007). *Substrate specificity and phenology of macrofungi community at the university of Dar es Salaam main campus, Tanzania*. *Journal of Applied Biosciences*, 46, 3173- 3147.

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

Tsujino, R., Sato, H., Imamura, A., & Yumoto, T. (2009). *Topography-emergence of fungal fruiting bodies in warm temperate evergreen broad-leaved forests on Yakushima Island, Japan*. *Mycoscience*, 5, 388-399.

Vogt, K., Edmonds, R., & Grier, C. (1981). *Biomass and nutrient concentrations of sporocarps produced by mycorrhizal and decomposer fungi in Abies amabilis stands*. *Oecologia* 50: 170-175.

Vogt, K., Bloomfield, J., Ammirati, J., & Ammirati, S. (1992) Sporocarp production by Basidiomycetes, with emphasis on Forest Ecosystems. In G. Carroll & D. Wicklow, (Eds), *The Fungal Community; its organization and role in the ecosystem* (pp. 563 – 581). Marel Dekker : New York.

Walker, G., & White, N. (2005). In K. Kavanagh (Ed.), *Fungi, biology and applications* (pp. 26-33). England: John Wiley & Sons.

Wilkins, W., & Harris, G. (1946). *The ecology of larger fungi.V. An investigation into the influence of rainfall and temperature on the seasonal production of fungi in abeech wood and apine wood*. *Ann.Appl.Biol.*33,179–188.

Wilson, A., & Desjardin, D. (2005). *Phylogenetic relationships in the gymnopoid and marasmioid fungi (Basidiomycetes, euagarics clade)*. *Mycologia*, 97(3), 667–679.

Zhao, R., Desjardin, D., Soyong, K., & Hyde, D. (2008). *Advances in the phylogenesis of Agaricales and its higher ranks and strategies for establishing phylogenetic hypotheses*. *Journal of Zhejiang University*, 9(10):779-786.

Zuur, A., Ieno, E., & Smith, G. (2007). *Analysing Ecological Data*. USA: Springer.

13.ANEXOS

Anexo No. 1: Regresiones lineales simples múltiples para estudiar la relación de los factores climáticos, temporalidad y tamaño de remanente con la densidad de cuerpos fructíferos de *Marasmius Fr.*

Variable	Ecuación
FACTORES CLIMATICOS	
3 DIAS ANTES DE LA COLECTA	
Temperatura	$Dn = 0.6088 + 0.00015 T$
Precipitación	$Dn = 1.0997 + 0.0440 E-3 P$
Humedad relativa	$Dn = 30.1004 + 0.0058 HR$
T + P + HR + TM	$Dn = 0.1623 + 0.0008 T + 1.0016 P + 0.0019 HR + 2.6227 TM$
T + P + HR + TM + TR	$Dn = 0.0300 + 0.0008 T + 0.0016 P + 0.0019 HR + 2.6384 TM + 0.0004 TR$
10 DIAS ANTES DE LA COLECTA	
Temperatura	$Dn = 0.3882 + 0.0094 T$
Precipitación	$Dn = 0.9791 + 0.0967 E-3 P$
Humedad relativa	$Dn = 0.4254 + 0.00002 HR$
T + P + HR + TM	$Dn = 0.0112 + 0.00005 T + 0.3621 P + 0.0005 HR + 1.1442 TM$
T + P + HR + TM + TR	$Dn = 0.0148 + 0.0077 E-3 T + 0.0005 P + 0.0004 HR + 1.1293 TM + 0.172 TR$
TEMPORALIDAD Y TAMAÑO DE REMANENTE	
TM	$Dn = 1.1376 + 0.5401 TM$
TR	$Dn = 1.5111 + 0.0252 TR$

Dn: Raíz cuadrada de la densidad de cuerpos fructíferos

T: Temperatura

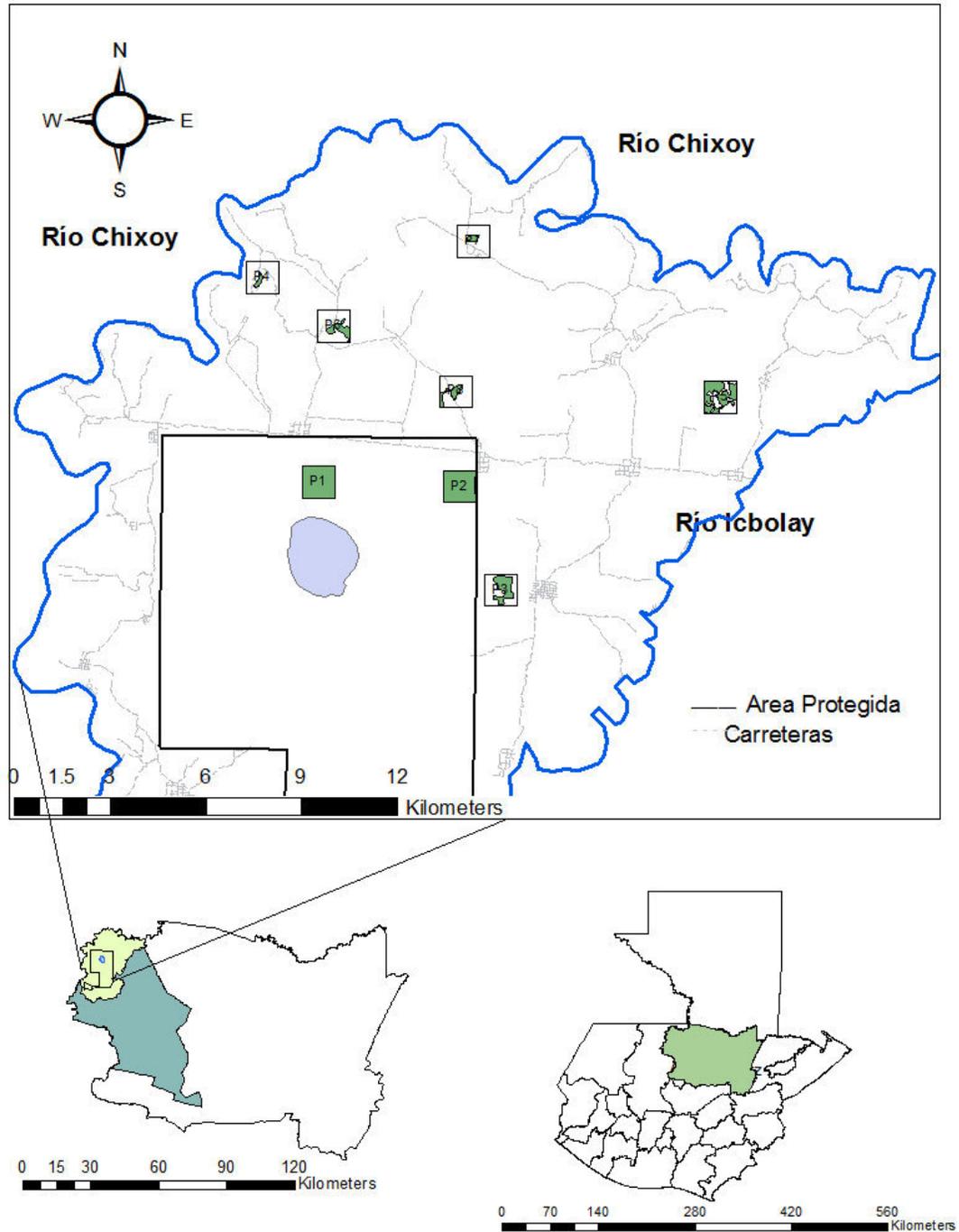
P: Precipitación

HR: Humedad relativa

TM: Temporalidad

TR: Tamaño de remanente

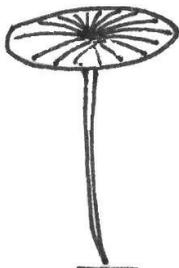
Anexo No. 2: Localización del Área de Estudio. La Ecorregión Lachuá se ubica al norte del Departamento de Alta Verapaz. Los ocho sitios de colecta se distribuyen en el Parque Nacional Laguna Lachuá (P1 y P2), y seis comunidades: Tzetoc (P3), Unión Buena Vista (P4), Pie de Cerro (P5), Promesas (P6), Entre Ríos (P7) y Santa Lucía Lachuá (P8).



Anexo No. 3: Boleta de colecta para hongos Agaricales. La boleta permite describir las principales características macroscópicas de hongos Agaricales.

Número de colecta: _____ Colector: _____ Fecha: _____ Familia: _____ Especie: _____ Localización: _____ Proyecto: _____		Boleta de colecta "Agaricales"	Observaciones: _____ _____ _____
Descrito por: _____ Determinado por: _____ Fecha: _____ Número herbario: _____			
Pileo color: _____ mm - cm contexto: _____ mm - cm, color: _____ olor: _____ sabor: _____			
Forma Plano sub-infundibuliforme infundibuliforme convexo Hemisférico Parabólico Campanulado Ampliamente cónico Cónico truncado cónico cóncavo otro: _____	Inserción central lateral excéntrica ligemente excéntrica con papila maniforme umbonado otro: _____		Superficie alveolada lacunosa escuamulosa escamosa escurrosa hirsuta hispida estrigosa fibrilosa fibrilosa adpresa pruinosa pulverulenta pubescente velutinosa areolada agrietada reticulada teselada rugosa rugulosa sulcada tomentosa verrucosa costrosa villosa granular zonada concentríamente verrucosa ligemente excéntrica otra: _____
Margen liso entero apendiculado enrollado estriado plicado-estriado translúcido-estriado sulcado decurvado incurvado agrietado elevado crenado crispado tuberculado apendiculado lacerado desgarrado ondulado tomentoso		Base cespitosa con rizoides inserta estrigosa con almohadilla de micelio abundante moderada escasa pegado a un rizomorfo	
Himenio Lamelado: regular, intervenoso, anastomosado, bifurcado en el margen, bifurcado hacia atrás, crispado, fusionado Poroide: meruloide o daedaloides - irregular - poros compuesto - poros elongados - poros angulares - regular Dentado: _____ color: _____ ancho: _____ mm/cm			
Forma subventricosa lineal segmentiforme arqueada ventricosa ampliamente ventricosa triangular Espaciamiento Subdistantes Cercanas Distantes Apretadas	Unión libre anexas emarginadas sinuadas con diente decurrente con collar ligemente adnadas adnadas emarginadas sinuado con diente con collar		Margen entero serrado serrulado crenado ondulado fimbriado erodado Fungivoría presente ausente pileo himenio estípite Observaciones: _____ _____ _____
Estípite color: _____ mm/cm Forma cilíndrico tapón hacia arriba clavado bulboso Tapón hacia abajo subclavado subbulboso con rizomorfos con pseudoriza radicado bulboso margina damente bulboso abruptamente		Anillo Posición: apical - central - basal Consistencia: membranoso fibriloso borde sencillo borde doble invertido cortina otro: _____ Volva desprendible saco vaina collar hendida partida granular marginada depresa otro: _____	
Contenido: sólido - igual hueco - relleno - depresso _____ mm/cm ápice _____ mm/cm base Consistencia: cartilaginoso fibriloso coriáceo con apariencia de yeso con apariencia de corcho		Superficie fibrilosa reticulada torcida lisa escamosa estrigosa diminuta costillada glandular pruinosa pubescente escabrosa - escuamulosa - villosa - tomentosa velutinosa - areolado otra: _____	
Otras características Hábito: solitario - disperso - gregario - cespitoso Sustrato: terrestre - coprófilo - lignícola - húmicola fungícola - parásito - micorrízico marcescente-putrescente Tomado y modificado de: Mueller, G. Bills y M. Foster, 2004. Biodiversity of Fungi.			

Morfo	Píleo			Himenio				Estípite			Fotografía
	Forma	Tamaño	Color	Unión/Frecuencia	Series	Tamaño	Color	Forma	Tamaño	Color	
<i>M. helvolus</i> Berk	Convexo, hemisférico ampliamente convexo al madurar; centro ruguloso; margen sulcado; contexto delgado	3-22mm	Naranja pálido que oscurece a café en el disco	Anexas, no unidas a un collar; subven tricosas; distantes; margen entero	3	2-9mm	Crema con el margen concoloro con el píleo	Cilíndrico a tapón hacia abajo; glabro; hueco; con almohadilla de micelio blanco en la base	15-30 mm de largo x 0.5-1mm de ancho	Café oscuro que aclara a amarillo canela en el ápice	
<i>M. tageticolor</i> Berk	Convexo, hemisférico, plano-convexo al madurar; superficie aterciopelada, margen sulcado; contexto delgado	5-22mm	Rayado crema con púrpura claro	Anexas a libres, no unidas a un collar; subven tricosas; distantes; margen entero	0	3-9mm	Crema	Cilíndrico; glabro; con aspecto fibriloso al tacto; sólido; con una almohadilla de micelio blanco en la base	35-45 mm de largo x 1mm de ancho	Púrpura claro a café mate	
1	Plano; superficie velutinosa; margen levantado, sulcado; contexto <1mm	17-44mm	Café rosáceo muy claro que oscurece a café rosáceo en el disco	Anexas; no unidas a un collar; subven tricosas; subdistantes; margen entero	5	8-20mm	Café rosáceo claro	Cilíndrico; glabro con aspecto cartilaginoso al tacto; hueco; inserto	18-49 mm de largo x 1.5mm de ancho	Negro opaco	
2	Plano-convexo, depresso; superficie fibrilosa adpresa; margen sulcado, estriado, decurvado; contexto <1mm	5mm	Blanco crema	Regulares a intervenosas; unidas a un collar; ventricosas; distantes; margen entero	1	1mm	Blanco	Cilíndrico; pruinoso; con aspecto cartilaginoso al tacto; hueco; con rizoides	3-5mm de largo x <1mm de ancho	Café oscuro que aclara a crema en el ápice	

Morfo	Píleo			Himenio				Estípite			Fotografía
	Forma	Tamaño	Color	Unión/Frecuencia	Series	Tamaño	Color	Forma	Tamaño	Color	
3	Convexo; fimbrioso, velutinoso; margen entero, levemente incurvado; contexto delgado	<3mm	Blanco	Adnadas, no unidas a un collar; subventricosas; distantes; margen entero	1	2mm	Blanco	Cilíndrico; pruinoso; con aspecto fibriloso, hueco; inserto	4mm de largo x 0.5-1mm de ancho	Café translúcido que se aclara a crema en el ápice	
4	Convexo; superficie fibrilosa, rugulosa, furfurácea; Margen entero, decurvado; contexto delgado	1-3mm	Blanco translúcido	Unidas a un collar; ventricosas; distantes; margen entero	1	1mm	Blanco	Cilíndrico; pruinoso; con aspecto fibriloso, sólido; inserto	3-6 mm de largo x <1mm de ancho	Café muy claro que se aclara a crema en el ápice	
5	Convexo, hemisférico; superficie escumulosa, rugulosa, sulcada, higrófana; margen lacerado desgarrado; contexto <1mm	2-6mm	Café claro beige mostaza	Anexas; no unidas a un collar; ventricosas; distantes; margen entero	1	1mm	Amarillo mostaza	Cilíndrico; pruinoso, diminuto; con aspecto fibriloso, hueco; inserto	15-35 mm de largo x <1mm de ancho	Café negro brillante muy delgado	
6	Convexo; superficie escumulosa, furfurácea; margen sulcado, decurvado; contexto <1mm	5-6mm	Café chocolate oscuro	No unidas a un collar; subventricosas; subdistantes; margen entero	1	1mm	Blanco	Cilíndrico; fibriloso, torcido, diminuto; con aspecto fibriloso; hueco; con almohadilla de micelio en la base	3-5mm de largo x >1mm de ancho	Blanco	

Morfo	Píleo			Himenio				Estípite			Fotografía
	Forma	Tamaño	Color	Unión/Frecuencia	Series	Tamaño	Color	Forma	Tamaño	Color	
7	Hemisférico, parabólico; superficie sulcada, aterciopelada; margen entero, estriado; contexto <1mm	1mm	Rojo óxido	Unidas a un collar; lineales; distantes; margen entero	1	1mm	Blanco con el margen rojo óxido	Cilíndrica, con aspecto cartilaginoso al tacto; sólido; con rizoides; fibriloso	3-5mm de largo x <1mm de ancho	Negro semejante a pelo de caballo, lustroso.	
8	Convexo, papilado; superficie sulcada, aterciopelada; margen plicado; contexto <1mm	1-1.5 mm	Corinto	Unidas a un collar; lineales, distantes; margen entero	0	<1mm	Crema-beige	Cilíndrico, liso, con aspecto fibriloso; sólido; inserto	3.5mm de largo x <1mm de ancho	Negro brillante con aspecto de pelo de caballo.	
9	Plano-convexo, convexo, campanulado; superficie sulcada, aterciopelada; margen entero, sulcado; contexto 1mm	Hasta 12 msnm	Rojo óxido	No unidas a un collar; ligeramente adnadas; cercanas; margen erodado	3	<1mm	Crema	Cilíndrico, glabro; con aspecto fibriloso; hueco; con almohadilla de micelio en la base	33mm de largo x <1mm de ancho	Café oscuro que aclara a crema en el ápice	
10	Plano-convexo, de-preso; superficie fibrilosa adpresa; margen sulcado, estriado, decurvado; contexto <1mm	56mm	Naranja	No unidas a un collar; ventricosas; distantes; margen entero	0	1mm	Crema	Cilíndrico; glabro; con aspecto fibriloso al tacto; hueco; con rizoides	3-3.5mm de largo x 2mm de ancho	Café oscuro que aclara en el ápice	

Morfo	Píleo			Himeno				Estípite			Fotografía
	Forma	Tamaño	Color	Unión/Frecuencia	Series	Tamaño	Color	Forma	Tamaño	Color	
11	Convexo, hemisférico; superficie grietada, granular; margen sulcado; contexto delgado	3-22mm	Café oxidado	Adnadas, unidas a un collar; lineales; distantes; margen entero	0	1-8mm	Blanco con el margen concoloro con el píleo	Cilíndrico a tapón hacia abajo; glabro; con aspecto fibriloso; hueco; inserto	30 mm de largo x 0.5-1mm de ancho	Café oscuro que aclara a blanco en el ápice	
12	Convexo, hemisférico; superficie aterciopelada, velutinosa, furfurácea; margen entero, crispado; contexto delgado	2-3.5 mm	Café cocoa naranja claro	Unidas a un collar; lineales; distantes; margen entero	0	<1mm	Crema con el margen concoloro con el píleo	Cilíndrico; glabro; sólido; con aspecto fibriloso; inserto	16-18 mm de largo x 1mm de ancho	Amarillo rubio brillante que se colorea crema en el ápice	
13	Convexo, depresso, ligeramente depresso; superficie rugulosa, sulcada, entera; contexto <1mm	2-3mm	Café claro	Anexas, adnadas unidas a un collar, subventricosas; subdistantes; margen entero	1	1mm	Crema	Cilíndrico; glabro, brillante; con aspecto cartilaginoso al tacto; igual; inserto	3 mm de largo x >>1mm de ancho. Estípite corto	Café muy oscuro muy delgado como pelo.	
14	Convexo, plano-convexo, hemisférico; superficie velutinosa, higrófana, contexto <1mm	8-22mm	Naranja	Anexas; no unidas a un collar; subventricosas; subdistantes a distantes; margen entero	2-3	2-6mm	Blanco	Cilíndrico; glabro; con aspecto fibriloso al tacto; hueco; inserto	18-49mm de largo x 2mm de ancho	Naranja concoloro con el píleo que aclara a crema en el ápice	

Morfo	Píleo			Himenio				Estípite			Fotografía
	Forma	Tamaño	Color	Unión/Frecuencia	Series	Tamaño	Color	Forma	Tamaño	Color	
15	Convexo, hemisférico, cónico; superficie fibrilosa; margen sulcado; contexto delgado	4-10mm	Café claro que se oscurece a café en el disco	Anexas, no unidas a un collar; subventricosas; subdistantes a cercanas; margen entero	3	2-5mm	Crema	Cilíndrico a tapón hacia abajo; glabro; hueco; inserto	15-30 mm de largo x 4-6mm de ancho	Café medio que aclara a blanco en el ápice	
16	Plano-convexo, plano; superficie aterciopelada, fimbriada, velutinosa; margen sulcado; contexto delgado	2-10mm	Blanco	Formando venas; adnadas, no unidas a un collar; lineales; distantes; margen entero	0	1-5mm	Blanco	Lateral; cilíndrico; glabro; sólido; inserto	<1 mm de largo x <1mm de ancho	Blanco	
17	Depreso, ligeramente depresso; superficie escuarrosa, fibrilosa adpresa, glutinosa; margen entero, decurvado; contexto <1mm	3-10mm	Blanco que oscurece a gris en el centro	Decurrentes, subdecurrentes; no unidas a un collar; arqueadas; cercanas; margen entero	3	1mm	Blanco	Cilíndrico a tapón hacia abajo; glabro, glutinoso; con aspecto fibriloso al tacto; hueco; inserto	18-49 mm de largo x 1.5mm de ancho	Grisáceo que aclara a blanco translúcido	
18	Convexo, depresso, ligeramente depresso; superficie furfurácea; margen liso, entero; contexto <1mm	6mm	Gris claro	Subdecurrentes; no unidas a un collar; subventricosas; subdistantes; margen entero	2	1mm	Gris claro con coloro con el píleo	Tapón hacia abajo; liso a diminuto; con aspecto fibriloso al tacto; sólido; inserto	5-10mm de largo x <1mm de ancho	Café negruzco	

Morfo	Píleo			Himenio				Estípite			Fotografía
	Forma	Tamaño	Color	Unión/Frecuencia	Series	Tamaño	Color	Forma	Tamaño	Color	
19	Plano-convexo, plano, umbonado; superficie fimbriosa, velutinosa; margen decurvado; contexto <1mm	5mm	Blanco	Decurrentes a subdecurrentes; no unidas a un collar; arqueadas; subdistantes; margen entero	2	2mm	Blanco	Cilíndrico; fibriloso; con aspecto fibriloso al tacto; sólido; inserto	7 mm de largo x <1mm de ancho	Negro que aclara a blanco en el ápice	
20	Convexo, hemisférico; superficie rugulosa, furfurácea; margen sulcado; plicado-estriado; contexto 1mm	2-6mm	Blanco con el disco oscuro	Adnadas, no unidas a un collar; lineares; distantes; margen entero	1	<1-2.5 mm	Crema	Cilíndrico, bulboso; diminuto pubescencias blancas; con aspecto fibriloso al tacto; sólido; inserto	3-6 mm de largo x <1mm de ancho	Café oscuro	
21	Plano, plano-convexo; superficie glabra, quebradiza; margen sulcado, ligeramente agrietado; contexto <1mm	2mm	Crema amarillento que se oscurece a café claro en el disco	Sinuadas; no unidas a un collar; ventricosas a subventricosas; subdistantes; margen entero	1	1mm	Crema amarillento	Cilíndrico, tapón hacia abajo; glabro a escuamuloso; con aspecto fibriloso al tacto; hueco; con una almohadilla de micelio	20 mm de largo x <1mm de ancho	Beige claro que aclara a blanco en el ápice, escamas blancas abundantes en el ápice	
22	Plano-convexo, convexo, hemisférico; superficie aterciopelada; margen apendiculado, plicado-estriado, contexto <1mm	5-15mm	Rojo óxido	Unidas a un collar, pegado al estípite; ventricosas; distantes; margen entero	1	4-7mm	Blanco con el margen concoloro con el píleo	Cilíndrico; glabro; con aspecto fibriloso al tacto; sólido; con una almohadilla de micelio en la base	15-35mm de largo x <1mm de ancho	Café oscuro lustroso que aclara a crema en el ápice	

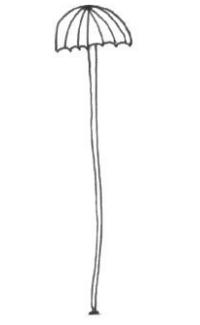
Morfo	Píleo			Himeno				Estípite			Fotografía
	Forma	Tamaño	Color	Unión/Frecuencia	Serie	Tamaño	Color	Forma	Tamaño	Color	
23	Hemisférico; superficie estrigosa, furfurácea; margen sulcado; contexto delgado	1-1.5 mm	Blanco	Adnadas, unidas a un collar; lineales; distantes; margen entero	1	<1mm	Blanco	Cilíndrico; estrigoso; con aspecto fibriloso al tacto; hueco; inserto	8-10 mm de largo x <1mm de ancho	Blanco	
24	Plano-convexo, depresso; superficie aterciopelada; margen sulcado, irregular; contexto delgado	24mm	Naranja con líneas que desaparecen en el disco	Adnadas, no unidas a un collar; triangulares; subdistantes; margen entero	2	35mm	Naranja intenso	Tapón hacia abajo; diminuto; con aspecto fibriloso al tacto; sólido; con una almohadilla de micelio en la base	35mm de largo x 2mm de ancho	Naranja concoloro con el píleo	
25	Campanulado, ampliamente cónico; superficie glabra; margen entero, incurvado; contexto <1mm	2-4mm	Grisáceo claro	Adnadas; no unidas a un collar; lineales; subdistantes; margen entero	1	1-2mm	Gris concoloro con el píleo	Cilíndrico; glabro; con aspecto fibriloso al tacto; hueco; inserto	25-30 mm de largo x 1.5mm de ancho	Gris claro concoloro con el píleo	
26	Convexo, hemisférico; superficie aterciopelada; margen sulcado; contexto delgado	3mm	Naranja pálido que oscurece a café en el disco	Anexas, no unidas a un collar; subven tricosas; distantes; margen entero	2	1mm	Crema con el margen concoloro con el píleo	Cilíndrico a tapón hacia abajo; glabro; con aspecto fibriloso al tacto; hueco; con almohadilla de micelio blanco en la base	20 mm de largo x 1mm de ancho	Café oscuro que aclara a amarillo canela en el ápice	

Morfo	Píleo			Himenio				Estípite			Fotografía
	Forma	Tamaño	Color	Unión/Frecuencia	Series	Tamaño	Color	Forma	Tamaño	Color	
27	Convexo, parabólico, umbonado; superficie pubescente, villosa; margen sulcado, levemente levantado; contexto 1mm	3.5-10 mm	Café que se oscurece en el disco	Ligeramente adnadas a adnadas, no unidas a un collar; lineales; distantes a subdistantes; margen entero	2	1.5-4mm	Crema con el margen concoloro con el píleo	Cilíndrico; viloso; con aspecto fibriloso al tacto; sólido; inserto	15-24 mm de largo x <1mm de ancho	Negro que aclara a café canela oscuro en el ápice	
28	Convexo, hemisférico; superficie velutinosa, furfurácea, reticulada; margen enrollado; contexto delgado	Hasta 2mm	Café morado a grisáceo	Regulares a bifurcadas en el margen; ligeramente adnadas, no unidas a un collar; segmentiformes; distantes; margen entero	1	>1mm	Blanco	Lateral, cilíndrico; diminuto, tomentoso; con aspecto fibriloso al tacto; hueco; inserto	1-2mm de largo x >1mm de ancho	Gris negruzco	
29	Convexo; superficie aterciopelada, rugulosa; margen sulcado; contexto <1mm	2-6mm	Café claro	Anexas; no unidas a un collar; triangulares; distantes; margen entero	1	1mm	Crema rosáceo claro	Lateral, excéntrico; cilíndrico; fibriloso; con aspecto fibriloso al tacto; hueco; inserto	1 mm de largo x <<1mm de ancho	Gris oscuro	
30	Plano-conve-xo, convexo; superficie fibrilosa ad-presa; margen sulcado, translúcido estriado; contexto <1mm	14-15 mm	Café chocolate claro translúcido	Regulares a anastomosadas; anexas; no unidas a un collar; lineales; subdistantes; margen entero	0	1mm	Café chocolate claro translúcido concoloro con el píleo	Lateral, excéntrico, casi invisible, cilíndrico	1-2mm de largo x <1mm de ancho	Café chocolate claro translúcido concoloro con el píleo	

Morfo	Píleo			Himeno				Estípite			Fotografía
	Forma	Tamaño	Color	Unión/Frecuencia	Series	Tamaño	Color	Forma	Tamaño	Color	
31	Plano, ligeramente depresso; textura fibrilosa, sulcada, verrucosa; margen sulcado, translúcido estriado; contexto 1mm	4-17mm	Café chocolate claro	Subdecurrentes; no unidas a un collar; segmentiformes; distantes; margen entero	1	2-3mm	Beige con margen más oscuro	Tapón hacia abajo; fibriloso, torcido velutinoso; con aspecto fibriloso al tacto; hueco; inserto	20-30 mm de largo x 1-1.5mm de ancho	Café oscuro que aclara a beige en el ápice	
32	Convexo, plano-convexo; superficie fibrilosa, margen sulcado; contexto <1mm	6-10mm	Café grisáceo que se aclara en el disco	Emarginadas, sinuadas, no unidas a un collar; ventricosas; cercanas; margen entero	1	>1mm	Crema rosáceo	Cilíndrico; torcido; con aspecto cartilaginoso hueco; sólido; con una almohadilla de micelio en la base	15 mm de largo x 1mm de ancho	Blanco rosáceo translúcido	
33	Convexo; superficie rugulosa, agrietada, higrófana; margen entero, estriado, decurvado; contexto 1mm	7-13mm	Naranja óxido claro que se oscurece a naranja óxido en el disco	Anatomosadas a fusionadas; no unidas a un collar; cercanas a subdistantes; margen entero	0	3-6mm	Amarillo, con el margen concoloro con el píleo	Cilíndrico; glabro; con aspecto fibriloso al tacto; hueco; con una almohadilla de micelio en la base	40-45 mm de largo x 1mm de ancho	Café oscuro que aclara a café rosáceo pálido en el ápice	
34	Plano-convexo, ligeramente depresso; superficie velutinosa rugulosa; margen decurvado; contexto <1mm	9mm	Café claro que se oscurece en el disco	Adnadas; no unidas a un collar; lineales; distantes a subdistantes; margen entero	0	4mm	Crema a café claro	Cilíndrico, tapón hacia abajo; aplanado, torcido, velutinoso; con aspecto fibriloso al tacto; sólido; inserto	4-15mm de largo x <1mm de ancho	Negro que aclara a café claro concoloro con el píleo en el ápice	

Morfo	Píleo			Himenio				Estípite			Fotografía
	Forma	Tamaño	Color	Unión/Frecuencia	Series	Tamaño	Color	Forma	Tamaño	Color	
35	Plano, plano-convexo; superficie pruinosa, furfurácea; margen entero, sulcado; contexto 1mm	9-15mm	Café medio que se oscurece a negro en el disco	Anexas, no unidas a un collar; subventricosas a cercanas; subdistantes; margen entero	3	1mm	Beige rosáceo	Tapón hacia abajo; fibriloso, diminuto a furfurácea; con aspecto fibriloso al tacto; hueco; inserto	12-16 mm de largo x 1-2mm de ancho	Café oscuro que aclara a beige en el ápice	
36	Convexo, hemisférico; superficie fibrilosa, margen estriado; contexto delgado	4-8mm	Grisáceo a rosáceo	Anexas, no unidas a un collar; subventricosas; cercanas; margen entero	4	1mm	Crema	Cilíndrico; glabro, torcido; con aspecto fibriloso al tacto; hueco; inserto	30 mm de largo x <1mm de ancho	Grisáceo a rosáceo concoloro con el píleo	
37	Plano, plano-convexo; superficie fibrilosa, levemente escumulosa; margen entero translúcido-estriado; contexto <1mm	2-8mm	Blanco translúcido con escamas muy pequeñas de color café en el disco	Regulares a anastomosadas; subdecurrentes; no unidas a un collar; segmentiformes; cercanas; margen entero	0	>1mm	Blanco	Cilíndrico; fibriloso; con aspecto fibriloso al tacto; hueco; inserto	8-12 mm de largo x <1mm de ancho	Base café que aclara a blanco en el ápice	
38	Plano-convexo; superficie sulcada; margen levantado, contexto <1mm	3.5mm	Blanco	Adnadas; no unidas a un collar; triangulares; distantes; margen entero	0	1mm	Blanco	Cilíndrico; costillado; con aspecto fibriloso al tacto; igual; inserto	20mm de largo x <1mm de ancho	Negro brillante que aclara a blanco en el ápice	

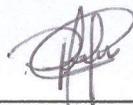
Morfo	Píleo			Himenio				Estípite			Fotografía
	Forma	Tamaño	Color	Unión/Frecuencia	Series	Tamaño	Color	Forma	Tamaño	Color	
39	Plano, convexo; superficie velutinosa pubescente; margen sulcado; contexto <1mm	1-4.5 mm	Crema	Anexas, no unidas a un collar; subven tricosas; distantes; margen entero	2-3	<1mm	Crema	Cilíndrico; velutinoso; con aspecto fibriloso al tacto; sólido; inserto	10-17 mm de largo x 0.5mm de ancho	Café oscuro que aclara a crema en el ápice	
40	Convexo, umbonado; superficie tomentosa, margen sulcado, crenado; contexto delgado	Hasta 8mm	Gris translúcido que se oscurece a café en el disco	Subdecurrentes, no unidas a un collar; arqueadas; subdistantes; margen entero	1	3.5mm	Blanco	Cilíndrico; viloso; con aspecto fibriloso al tacto; sólido; con una almohadilla de micelio en la base	Hasta 9 mm de largo x <1mm de ancho	Café concoloro con el píleo que se aclara a gris en el ápice	
41	Plano-convexo, ligeramente depresso; superficie alveolada, rugulosa; margen decurvado; contexto <1mm	2-6mm	Crema que se oscurece a crema oscuro en el disco	Adnadas; no unidas a un collar; triangulares; distantes; margen entero	3-4	<1-3mm	Crema	Cilíndrico, tapón hacia arriba, bulboso; diminuto; con aspecto fibriloso al tacto; hueco; inserto	18-494-6 mm de largo x <1mm de ancho	Crema	
42	Convexo, depresso, ligeramente depres; superficie fibrilosa fimbriosa; margen sulcado; contexto <1mm	14mm	Crema	Adnadas; no unidas a un collar; lineales; distantes a subdistantes; margen entero	3	6mm	Crema	Cilíndrico; glabro; con aspecto fibriloso al tacto; sólido; con una almohadilla de micelio en la base	26mm de largo x 1mm de ancho	Blanco brillante	

Morfo	Píleo			Himenio				Estípite			Fotografía
	Forma	Tamaño	Color	Unión/Frecuencia	Series	Tamaño	Color	Forma	Tamaño	Color	
43	Plano-convexo, convexo; superficie lacunosa, sulcada, aterciopelada; margen entero; contexto <1mm	5-6mm	Grisáceo	Adnadas, no unidas a un collar; lineales; distantes; margen entero	2	2-3mm	Grisáceo concoloro con el píleo	Cilíndrico a tapón hacia abajo; torcido, diminuto; con aspecto fibriloso al tacto; sólido; inserto	18 mm de largo x 1mm de ancho	Negro opaco que aclara a gris translúcido en el ápice	
44	Depreso con papila; superficie velutinosa, plicada; margen sulcado, plicado-estriado; contexto <1mm	2-3mm	Crema opaco a beige que se oscurece a café claro en el disco	Adnadas, unidas a un collar; ventricosas; distantes; margen entero	0	1mm	Blanco crema con el margen café	Cilíndrico; glabro, torcido; con aspecto fibriloso al tacto; hueco; con una almohadilla de micelio en la base	20-25 mm de largo x 1mm de ancho	Café claro muy brillante con aspecto de pelo de caballo	
45	Convexo, hemisférico; superficie fibrilosa; margen sulcado, incurvad; contexto <1mm	2-3mm	Corinto	Anexas; unidas a un collar; subventricosas; distantes; margen entero	0	<1mm	Crema con el margen concoloro con el píleo	Cilíndrico; glabro, torcido; con aspecto fibriloso al tacto; sólido; inserto	19 mm de largo x <1mm de ancho	Negro brillante con aspecto de pelo de caballo	
46	Convexo, ligeramente depresso; superficie sulcada; margen sulcado; contexto <1mm	4-9mm	Café rosáceo claro	Adnadas; no unidas a un collar; subventricosas; subdistantes; margen entero	1	1mm	Crema rosáceo claro	Cilíndrico; fibriloso, diminuto; con aspecto fibriloso al tacto; hueco; inserto	5mm de largo x <1mm de ancho	Café corinto que aclara a crema rosáceo concoloro con el píleo en el ápice	

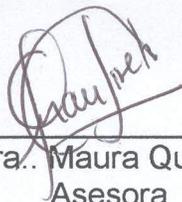
Morfo	Píleo			Himenio				Estípite			Fotografía
	Forma	Tamaño	Color	Unión/Frecuencia	Series	Tamaño	Color	Forma	Tamaño	Color	
47	Convexo, hemisférico; superficie aterciopelada, velutinosa; margen entero, sulcado, decurvado; contexto <1mm	2-2.5 mm	Blanco	Adnadas, no unidas a un collar; lineales; distantes; margen entero	3	<1mm	Blanco	Cilíndrico; diminuto; con aspecto fibriloso al tacto; hueco; inserto	8 mm de largo x <1mm de ancho	Blanco	
48	Hemisférico; superficie aterciopelada, velutinosa, higrófana, víscida; margen sulcado; contexto 1mm	9-14mm	Café verde oliva	Adnadas, unidas a un collar; triangulares; cercanas; margen ondulado	3	4-5mm	Crema rosáceo co el margen concoloro con el píleo	Tapón hacia abajo; glabro, torcido; con aspecto fibriloso al tacto; hueco; con una almohadilla de micelio en la base	9-12 mm de largo x <1mm de ancho	Negro que se aclara a blanco en el ápice	
49	Infundibuliforme; superficie rugosa a rugulosa; margen sulcado; contexto <1mm	14mm	Naranja	Subdecurrentes; no unidas a un collar; triangulares; distantes; margen entero	1	6-7mm	Crema	Cilíndrico; fibriloso, hirsuto; con aspecto fibriloso al tacto; igual; inserto	0.5-2 mm de largo x <1mm de ancho	Naranja que aclara a naranja claro en el ápice	
50	Convexo; superficie fibrilosa fimbriosa, plicada; margen decurvado, plicado-estriado; contexto <1mm	8-15mm	Blanco rosáceo opaco	Adnadas; no unidas a un collar; lineales; subdistantes; margen erodado	3	1-2mm	Blanco	Excéntrico, cilíndrico; diminuto, con escamas rosadas; con aspecto fibriloso al tacto; hueco; con una almohadilla de micelio	2-3mm de largo x >1mm de ancho	Blanco brillante	

Morfo	Píleo			Himenio				Estípite			Fotografía
	Forma	Tamaño	Color	Unión/Frecuencia	Serie	Tamaño	Color	Forma	Tamaño	Color	
51	Convexo; superficie glabra; margen entero; contexto <1mm	10-17 mm	Café claro rosáceo	Anexas, no unidas a un collar; segmentiformes; cercanas; margen entero	2	>1mm	Blanco	Cilíndrico, tapón hacia abajo; glabro, fibriloso; con aspecto fibriloso al tacto; hueco; inserto	20 mm de largo x >1mm de ancho	Café claro rosáceo que aclara a blanco en el ápice	
52	Plano-convexo, plano con umbo; superficie aterciopelada; margen entero; contexto <1mm	7-15mm	Fondo crema que se oscurece a café claro en el disco	Anexas; no unidas a un collar; lineales; apretadas; margen entero	4	<<1mm	Blanco	Cilíndrico; fibriloso, velutinoso; con aspecto fibriloso al tacto; sólido; con una almohadilla de micelio en la base	10-20 mm de largo x 1mm de ancho	Café canela que se aclara a café claro en el ápice	
53	Plano-convexo; superficie fibrilosa; margen enrollado, sulcado; contexto <1mm	2-3mm	Café claro que se oscurece en el disco	Adnadas; unidas a un collar; arqueadas; cercanas; margen entero	51	<1mm	Crema	Cilíndrico, tapón hacia abajo; fibriloso, diminuto; con aspecto fibriloso al tacto; sólido; inserto	20-30 mm de largo x <0.5mm de ancho	Café negro, tipo pelo de caballo	
54	Convexo; superficie fibrilosa, furfurácea; margen estriado; contexto <1mm	6-15mm	Crema que se oscurece a café opaco en el disco	Sinuadas; no unidas a un collar; segmentiformes; cercanas; margen entero	3	1mm	Crema	Tapón hacia arriba; pruinoso; con aspecto fibriloso al tacto; hueco; con una almohadilla de micelio en la base	20-40mm de largo x 1-2mm de ancho	Café opaco con coloro con el píleo que aclara a crema en el ápice	

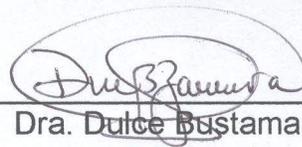
Morfo	Píleo			Himeno				Estípite			Fotografía
	Forma	Tamaño	Color	Unión/Frecuencia	Series	Tamaño	Color	Forma	Tamaño	Color	
55	Convexo; superficie velutinosa, aterciopelada; margen sulcado; contexto <1mm	1.5-2 mm	Blanco	Adnadas, no unidas a un collar; lineales; distantes; margen entero	1	<1mm	Blanco concoloro con el píleo	Cilíndrico; velutinoso; con aspecto fibriloso al tacto; hueco; inserto	8-9 mm de largo x <1mm de ancho	Blanco amarillento	
56	Convexo; superficie velutinosa, aterciopelada; margen entero, sulcado, incurvado; contexto <1mm	5-14mm	Crema rosáceo que se oscurece en el disco	Adnadas; no unidas a un collar; lineales; distantes; margen entero	0	3-7mm	Crema	Excéntrico; Cilíndrico; glabro, fibriloso; con aspecto fibriloso al tacto; hueco; inserto	<1mm mm de largo x <1mm de ancho	Rosáceo oscuro que aclara a crema rosáceo concoloro con el píleo en el ápice	



Br. Rosa Sunum
Autora



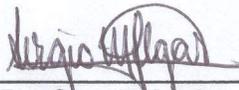
Dra. Maura Quezada
Asesora



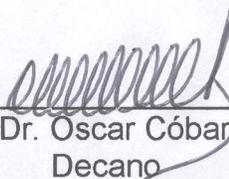
Dra. Dulce Bustamante
Asesora



Dr. Juan Hernández
Revisor



Dr. Sergio Melgar
Director
Escuela de Biología



Dr. Oscar Cobar
Decano
Fac. de Ciencias Químicas y Farmacia