

**ARTROPODOFAUNA ASOCIADA A GEASTRUM TRIPLEX JUNGH  
(GASTEROMYCETES, BASIDIOMYCOTINA). V REGIÓN, CHILE**

**ARTHROPODS ASSOCIATED TO GEASTRUM TRIPLEX JUNGH  
(GASTEROMYCETES, BASIDIOMYCOTINA). V REGION, CHILE**

VIVIANA ESCUDERO y FRANCISCO SÁIZ<sup>1</sup>

ABSTRACT

The purpose of the present paper is to survey the insects –*Geastrum triplex* relationships during the fruiting period of fungus.

The study was carried out in the Reserva Forestal Peñuelas, V Region, under mediterranean climate, between 06-01-1996 and 08-17-1996.

Members of 23 species, distributed in 11 taxa of arthropods, were collected from fructifications of *Geastrum triplex*: 13 mycetoxenes, 6 mycetophilous and 4 mycetobionts. Eleven out of twenty three species were found only in fructifications. The most abundant taxa were Collembola and Coleoptera, as well as in the area of study.

The main conclusions are: a) Peñuelas is a new record for *Geastrum triplex* in Chile, b) biological aspects of development of principal mycetobionts, *Caenocara humeralis* White (Anobiidae) and *Metophthalmoides castrii* Dajoz (Lathridiidae), are described, c) *Geastrum triplex* is recorded for first time as host of *C. humeralis* and *M. castrii*. d) a positive correlation between damage of the gleba and the number of insects is established.

KEY WORDS: *Geastrum triplex*, arthropods, fruiting period, Chile.

INTRODUCCIÓN

Los hongos, como reino, presentan una distribución cosmopolita, a excepción de las especies mutualistas y parásitas, cuyo desarrollo depende del hábitat del elemento mutualista o del hospedero. De acuerdo a los micotopos de Dirimont se pueden identificar especies terrícolas, humícolas, lignícolas y fimícolas (Cifuentes 1991), siendo los terrícolas los más conspicuos. Ellos abundan en suelos ricos en materia orgánica o en relación a acumulaciones orgánicas temporales como fecas y otros materiales en descomposición, situación que les permite ocupar incluso lugares semidesérticos o desérticos (Guzmán y Herrera 1969, Calonge 1979, Hudson 1986, Piontelli y Toro 1989, Herrera y Ulloa 1990).

Como grupo, los hongos participan de una amplia gama de relaciones con otros organismos, en especial con plantas vasculares y animales. El mutualismo con

plantas se establece a través de relaciones micorrízicas, mediante las cuales la planta traspasa al hongo compuestos carbonados, proteínas, lípidos y vitaminas mientras que el hongo entrega agua, minerales, auxinas y compuestos antibióticos (Garrido *et al.* 1982, Setälä 1995). El sistema micelial, además, actúa como reservorio de elementos como fósforo y glicógeno o bien como conexión interplantas para la transferencia bidireccional de carbono (Fogel 1988, Read 1997). A esta categoría pertenece la relación entre *Geastrum* y coníferas (Herrera y Ulloa 1990), sustrato de la presente investigación.

Las relaciones de los hongos con animales son de múltiple naturaleza (Herrera y Ulloa 1990, Fogel 1988, Bozinovic y Muñoz 1995), destacando: mutualismo, parasitismo, depredación. Una gran diversidad de hongos infestan a los artrópodos, algunos de los cuales son usados como biocontroladores (Hudson 1986, Sampedro y Rosas 1989, Herrera y Ulloa 1990, Osborne y Landa 1992).

En las relaciones mutualistas el hongo básicamente aporta recurso trófico o de hábitat y el artrópodo la acción de dispersión de las esporas de los hongos, especialmente de los hipogeos, los que en su mayoría no

<sup>1</sup> Ecología. Universidad Católica de Valparaíso  
Casilla 4059, FAX 56-32-212746, Valparaíso  
E-mail fsaiz@ucv.cl

pueden descargarlas debido a que sus esporocarpos están cubiertos con tejido estéril (Fogel y Peck 1975, Galindo 1991, Hudson 1986, Herrera y Ulloa 1990).

Entre los taxa de invertebrados que utilizan el tejido fúngico como sustrato trófico, los más frecuentes son: Thysanoptera, Coleoptera, Collembola, Hemiptera, Neuroptera, Lepidoptera, Diptera e Hymenoptera entre los insectos y Araneae y Acari entre los arácnidos, además de representantes de Miriapoda (Thiele 1977, Blackwell 1984, Bruns 1984, Gilbertson 1984, Locquin 1984, Newton 1984, Oconnor 1984, Rawlins 1984, Finlay 1985, Shaw 1985, Visser 1985, Hudson 1986, Kukor y Martin 1987, Fogel 1988, Hammond y Lawrence 1989, Lawrence 1989, Sáiz *et al.* 1989, Leschen 1991, Navarrete 1991, Navarrete y Quiroz 1991, Palacios y Gómez 1991, Skelley *et al.* 1991, Wheeler 1991, Delgado *et al.* 1993). Hanski (1989), entrega una visión global del problema ecológico que significa la asociación insecto-hongo, mientras que Fogel (1975), compila una bibliografía preliminar de 271 títulos sobre micofagia por insectos.

Los términos fungívoro y micófago han sido empleados con connotaciones muy amplias, en que se considera como tal a cualquier organismo encontrado en el hongo sin importar su nivel de dependencia. La consideración de los estados de desarrollo de éstos, las preferencias exhibidas y el grado de dependencia de un sustrato particular, permitieron a Scheerpeltz y

Höfler (1948, en Navarrete y Quiroz 1991) elaborar una clasificación de los insectos allí presente, la cual, modificada por Navarrete (1991), quien agrega sub-categorías, se expone en Tabla 1.

En los insectos micetocolos se observa un alto grado de polifagia, siendo poco comunes las especies oligófagas o monófagas. Hanski (1989) propone dos posibles explicaciones al respecto. La hipótesis cuantitativa señala que sería respuesta a un número pequeño de hongos efímeros, por lo tanto impredecibles. Por su parte la hipótesis cualitativa indica que sólo existirían diferencias menores en las cualidades químicas de las diferentes especies. De acuerdo a este autor las diferencias estructurales de los esporocarpos y su distribución temporal y espacial serían las características determinantes de la polifagia. Kukor y Martin (1987) sostienen algo semejante a la primera hipótesis. Sin embargo, es lógico pensar que las características nutricionales de los hongos tienen un rol importante en el nivel de micofagia que los afecta, las que sustentarían su calidad de sustrato trófico.

Los hongos concentran nutrientes tales como nitrógeno, fósforo y potasio aun si se desarrollan en sustratos diluidos (Kukor y Martin 1987). Un análisis comparativo entre hojas de *Populus tremuloides* y cuerpos fructíferos de hongos demostró que éstos presentan mayor concentración de nutrientes (Swift *et al.* 1979). Kukor y Martin (1987) señalan que un insecto debería consumir 36,2 gr de madera donde

TABLA I  
CLASIFICACIÓN DE LOS INSECTOS MICETOCOLOS SEGÚN  
SCHEERPELTZ & HÖFLER (1948)  
MODIFICADA POR NAVARRETE (1991)

<b>Micetobiontes:</b>	Insectos cuya asociación con los hongos es obligatoria. Los hongos son utilizados como alimento por las larvas y los adultos. Se alimentan preferentemente de hongos cuyos cuerpos fructíferos están maduros o inmaduros. Su ciclo de vida depende de los basidiocarpos.
<b>Micetofilos:</b>	Insectos cuya asociación es facultativa. Se encuentran de preferencia asociados a hongos en descomposición, ya sea carnosos o secos. Se reconocen 2 categorías.  a) <b>M. depredadores:</b> Se alimentan de otros insectos que habitan en los hongos. b) <b>M. saprófagos:</b> Se alimentan de hongos y otros alimentos en descomposición.
<b>Micetoxenos:</b>	Insectos ocasionales. Son poco frecuentes en los basidiocarpos y no tienen una interacción definida. Generalmente utilizan a los hongos como refugio temporal.

crece el hongo *Ganoderma applanatum* para obtener la misma cantidad de nitrógeno presente en 2,7 gr de tejido del esporóforo o en 1,0 gr de esporas. Además, el alto contenido relativo de polisacáridos los califica como buen alimento para insectos (Locquin 1984). Sus metabolitos secundarios, como polienos, poliace-tilenos, terpenos, furanos, pironas, fenoles, quinonas, melaninas, aminoácidos no proteicos, alcaloides, péptidos, etc., pueden tener algún rol en la localización, aceptación o rechazo del hongo por parte de los insectos micetocolos (Kukor y Martín 1987). Según Smith (1955) muchos de los basidiocarpos subterráneos emiten olores que atraen a estos animales.

En cuanto a la relación insecto-hongo, para el género *Geastrum* Persoon sólo existen cuatro antecedentes:

- a) Presencia de coleópteros del género *Creagrophorus* en cuerpos fructíferos de *Geastrum* sp en Panamá (Newton 1984).
- b) Presencia de colémbolos asociados a *Geastrum* sp en México: *Americabrya arida*, *Lepidocyrtus finus*, *L. helenae*, *Isotoma* sp, *Isotoma viridis*, *Sphaeridia pumilis* y *Odontella (Superodontella) cornifer* (Palacios y Gómez 1991).
- c) Registro de *Lycoperdina bovistae* (Fabr.) (Coleoptera Endomychiidae) en la gleba madura de *G. striatum* en la isla de Öland, Suecia (Sunhede 1989).
- d) Presencia de *Lycoperdina succinta* L. en *G. elegans* y *G. triplex* en la isla de Gotland, Suecia (Sunhede 1989). Cabe mencionar que esta es la única cita referida a insectos asociados a *G. triplex*.

Para Chile se han descrito alrededor de 2.340 especies de hongos, de las cuales cerca del 40% son terrícolas, categoría en la cual se incluye el género *Geastrum* (Mujica et al. 1980). En cuanto a los insectos relacionados con los hongos chilenos, la literatura sólo hace mención del carácter micófago sin tratar con mayor detalle dicha relación (Coiffait y Sáiz 1968, Sáiz et al. 1989, Peña 1986). Las referencias corresponden generalmente a la indicación del sitio en que fueron colectados más que a la calificación de la relación misma.

En atención a los antecedentes anteriores nos hemos propuesto investigar las relaciones ecológicas entre *Geastrum triplex*, hongo que en la V Región forma asociaciones micorríticas con *Cupressus macrocarpa* Gord., y la comunidad de artrópodos asociadas a él. Se trabajará bajo la hipótesis de que las

fructificaciones de *Geastrum triplex* son efímeras, escasas y químicamente características, por lo que configuran un sustrato particular que sustenta elementos faunísticos propios. Para su consecución se plantean los siguientes objetivos específicos:

1. Determinar la fenología y características nutricionales (H<sub>2</sub>O y N<sub>2</sub>) de *Geastrum triplex*.
2. Caracterizar la comunidad de artrópodos concomitante al ciclo de vida de *Geastrum triplex*.
3. Identificar y caracterizar los artrópodos asociados a las fructificaciones de *Geastrum triplex*.
4. Analizar la sucesión heterotrófica producida en relación al desarrollo de *Geastrum triplex*.
5. Evaluar el posible daño provocado por los artrópodos asociados a *Geastrum triplex*.

#### MATERIALES Y MÉTODOS

La investigación se realizó en la Reserva Nacional Lago Peñuelas (30°09'S, 71°32'W), Valparaíso, V Región, entre el 1 de junio y el 17 de agosto de 1996, fecha, esta última, en que ya no había más cuerpos reproductivos de *Geastrum triplex* que analizar. Esta área de estudio está inserta en clima mediterráneo con precipitaciones concentradas entre mayo y agosto y un período seco entre noviembre y marzo. El total de precipitaciones anuales es del orden de los 350 mm.

Dentro de la Reserva existe un pequeño bosque de *Cupressus macrocarpa*, especie introducida, el que colinda con plantaciones de *Pinus radiata* D. Don. y de *Eucalyptus globulus* Labill., donde se tenía conocimiento del desarrollo de cuerpos fructíferos de *G. triplex*. El sotobosque presenta algunos elementos nativos de forma arbustiva como *Quillaja saponaria* Mol., y especies introducidas como *Rubus ulmifolius* Schott.

La información referente a la fenología de *G. triplex* se obtuvo mediante el seguimiento de la totalidad de las fructificaciones del hongo desarrolladas en el área de estudio, las que fueron debidamente marcadas. Semanalmente se evaluó en terreno su estado de desarrollo según las siguientes categorías:

- N1: cuerpos fructíferos nuevos sin expandir (Figura 1a)
- N2: cuerpos fructíferos nuevos expandidos, sin liberación de esporas (Figura 1b)
- M: cuerpos fructíferos maduros con liberación de esporas (Figura 1c).
- Pm: cuerpos fructíferos postmaduros sin liberación de

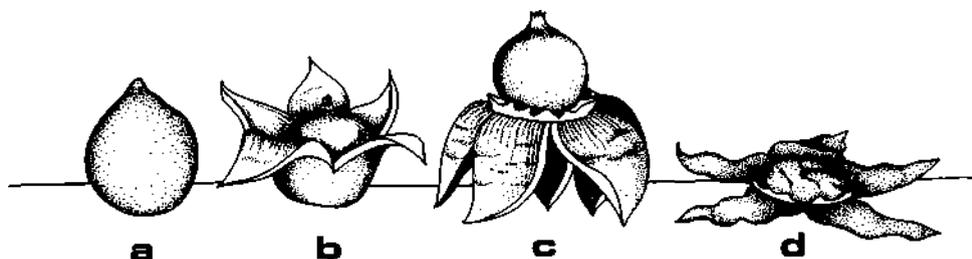


Figura 1. Estados de desarrollo de *Geastrum triplex*. a = nuevo (N1); b = nuevo abriendo (N2); c = maduro (M) y d = postmaduro (Pm).

esporas y con deshidratación total del endo y exoperidio (Figura 1d).

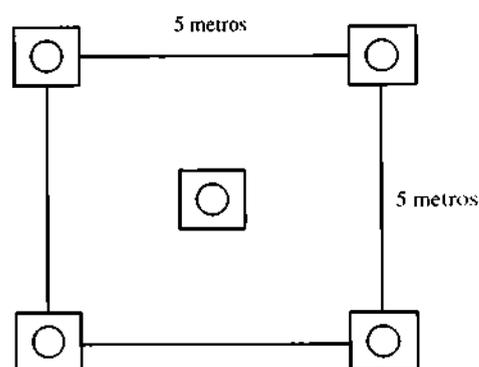
El daño externo se evaluó porcentualmente sobre el área superficial total del hongo de acuerdo a la siguiente categorización:

1 = 0- 5% de daño	3 = 15- 30%	5 = 50- 75%
2 = 5- 15%	4 = 30- 50%	6 = 75-100%

Paralelamente, se colectó aproximadamente el 25% de los basidiocarpos presentes en cada ocasión, los que en el laboratorio se dividieron en dos fracciones: a) un 70% se disectó inmediatamente para registrar el daño interno (%), morfometría, identificación y cuantificación de la artropodofauna presente y b) el 30% restante se mantuvo en cámaras especiales (entre 10 -16°C) para detectar emergencias de la artropodofauna posteriores a la recolección del hongo.

En forma adicional se colectaron especímenes de *G. triplex* fuera de las áreas de estudio para complementar la información faunística y realizar análisis de contenido de agua (método gravimétrico) y de nitrógeno (método Kjeldahl). Igualmente, se analizaron hongos de otras especies presentes en el área.

La caracterización de la comunidad de artrópodos en el área en que se desarrolla *G. triplex* se hizo mediante su captura con trampas de intercepción, utilizando diferentes cebos efímeros: fecas de conejo, detritos vegetales, cadáveres de insectos y control sin cebo. Para ello se definieron 4 parcelas de 5 x 5 m, una por tipo de cebo, incluyendo cada una 5 trampas de acción permanente y revisión semanal, de acuerdo al siguiente diseño, el cual permitió evaluar la oferta ambiental de artrópodos y las respectivas preferencias por sustratos temporales que pueden ser competitivos o alternativos de *G. triplex*.



## RESULTADOS Y DISCUSIÓN

### A) Fenología y características nutricionales de *Geastrum triplex*

Las condiciones climáticas bajo las que se realizó el estudio corresponden al cuarto año de un período con precipitaciones inferiores en más de un 50% de las de años precedentes (Figura 2). En estas condiciones *G. triplex* presentó un período único de fructificación (Tabla 2), colectándose cuerpos recién expandidos (N1 y N2) desde el 22 de junio hasta el 13 de julio, período en que se dan las mayores precipitaciones, a diferencia de la maduración (M), la que se extiende entre mediados de junio a fines de agosto. La postmaduración (Pm) está presente desde principios de julio a fines de agosto (Figura 3 y Tabla 2). En la figura, los valores de precipitaciones corresponden a los siete días previos al muestreo de hongos. Lo breve del período favorable estimula una rápida maduración de las fructificaciones, de modo que en el lapso de una semana algunas varían del estado inicial (N1) al terminal (Pm) (Tabla 2). Estos antecedentes corroboran la calificación de este sustrato dentro de la categoría

TABLA 2  
DISTRIBUCIÓN TEMPORAL DE LAS FRUCTIFICACIONES DE *G. TRIPLEX*

Fecha de muestreo	Estado de desarrollo/ Individuos retirados				DH	Total muestreado	Total retirado
	N1	N2	M	Pm			
1 de junio	-	-	-	-	-	-	-
8 de junio	-	-	-	-	-	-	-
15 de junio	-	-	-	-	-	-	-
22 de junio	4/0	5/1	5/2	-	-	14	3
29 de junio	No se realizó muestreo				-	-	-
8 de julio	2/1	14/2	8/0	11/1	-	35	4
13 de julio	-	1/0	24/4	14/4	3/0	42	8
20 de julio	-	-	13/3	18/2	4/2	35	7
3 de agosto	-	-	10/3	15/2	3/1	28	6
10 de agosto	-	-	9/0	11/0	2/0	22	0
17 de agosto	-	-	7/7	13/13	2/2	22	22

(N1: Nuevo 1; 2: Nuevo 2; M: Maduro; Pm: Postmaduro; DH: Descomposición Húmeda)

de recurso efímero y escaso, ya que el promedio de fructificaciones por micelio fue de 5,6 con un mínimo de 1 y un máximo de 17.

Aproximadamente un 10% de los cuerpos reproductivos presentó "Descomposición húmeda" o pudrición por acumulación de agua entre las capas del peridio, fenómeno que impide su normal desarrollo, siendo la categoría N2 la más afectada debido a su forma de copa.

Desde el punto de vista nutricional se compararon los contenidos de agua y nitrógeno de 2 estados de desarrollo (N2 y M) y de 2 fracciones (gleba y exoperidio) de la fructificación, por ser los estados y fracciones más directamente relacionados con los artrópodos, con los siguientes resultados: el contenido de

agua es superior en el exoperidio respecto a la gleba, siendo la gleba madura la que presenta un porcentaje de agua significativamente menor que el resto de las situaciones (t-Student,  $p = 0,005$ ) (Tabla 3).

Por su parte, las concentraciones de nitrógeno registradas son elevadas comparadas con las de los vegetales (Swift *et al.* 1979). No se encontraron diferencias significativas entre estados de desarrollo; solamente existen entre exoperidio maduro y los dos estados de desarrollo de la gleba (t-Student,  $p = 0,05$ ) (Tabla 3). En general, la concentración de nitrógeno para estos hongos es superior a lo reconocido para hongos lignícolas (1,87%) (Swift *et al.* 1979), ubicándose dentro del rango señalado para esporocarpos (1% a más de 10% (Hanski 1989)). Estas concentraciones son muy semejantes a las indicadas para animales, superando incluso a lo señalado para semillas (Strong *et al.* 1984). Tomando en cuenta lo esencial del nitrógeno y del agua en el metabolismo de los artrópodos, podemos inferir que *G. triplex* es una alternativa nutricional muy importante para ellos.

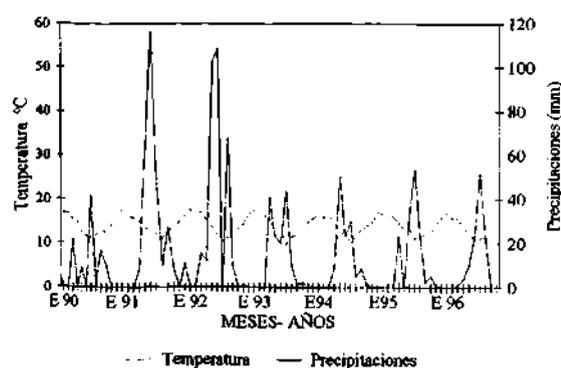


Figura 2. Diagramas ombrotérmicos de 1990 a 1996 para Punta Ángeles, Valparaíso.

TABLA 3  
CONTENIDO DE AGUA Y NITRÓGENO EN *G. TRIPLEX*

Fración analizada	% de agua	% de nitrógeno
Gleba nueva	67,4 ± 8,486	5,883 ± 0,210
Gleba madura	40,2 ± 6,421	5,720 ± 0,571
Exoperidio nuevo	89,4 ± 1,928	6,696 ± 1,021
Exoperidio maduro	90,1 ± 0,666	7,200 ± 0,211

TABLA 4  
DISTRIBUCIÓN DE LAS DIFERENTES MORFOESPECIES  
DE ARTRÓPODOS SEGÚN TIPO DE CEBÓ

Orden	N° total de especies	individuos/parcela N=individuos S=especies							
		Fecas conejo		Restos vegetales		Macerado insectos		Sin cebo	
		N	S	N	S	N	S	N	S
Acari	6	390	6	301	6	187	6	249	3
Araneae	16	106	12	99	10	96	11	94	13
Opilioniida	1	45	1	94	1	77	1	145	1
Pseudoscorpionida	2	17	2	9	2	22	2	18	2
Diplopoda	2	6	2	13	2	15	2	21	2
Isopoda	1	7	1	4	1	2	1	14	1
Collembola	3	3368	3	2578	3	5346	3	1634	3
Psocoptera	3	41	2	45	3	27	3	60	3
Blattaria	1	1	1	0	0	0	0	0	0
Hemiptera	2	11	2	16	1	33	1	9	2
Coleoptera	18	122	12	146	15	208	15	173	18
Diptera	7	59	7	54	6	43	7	68	5
Hymenoptera	5	12	4	21	5	12	3	12	5
Lepidoptera	2	14	2	28	2	16	2	11	2
TOTAL	69	4199	57	3408	57	6084	57	2509	60
Sin Collembola	66	8314	54	830	54	738	54	875	57
H' Total		2,19		1,90		1,72		2,49	
H' Sin Collembola		4,08		4,28		4,37		4,34	

### B) Comunidad de artrópodos del medio en que se desarrolla *Gastrum triplex*

La oferta ambiental de artrópodos en el medio en que se desarrolla *G. triplex* está compuesta por un total de 16.212 artrópodos, distribuidos en 66 morfoespecies, pertenecientes a 14 órdenes (Tabla 4).

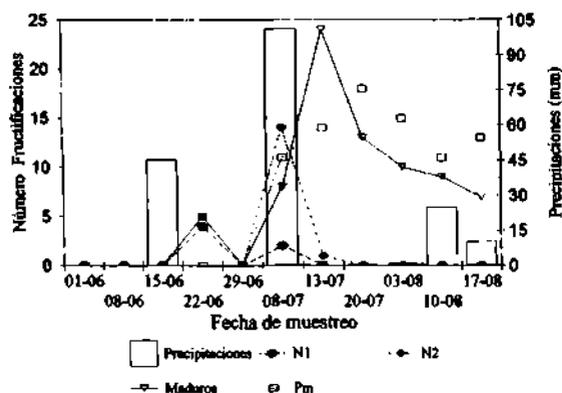


Figura 3. Fenología de *Gastrum triplex*. Relación temporal entre estados de desarrollo y precipitaciones.

De su análisis se desprende un predominio de Collembola en los tres tipos de cebos y en el control. Entre el 65 al 87% de los individuos colectados corresponden a este orden, siendo claramente menor su presencia en el control. Ello indica una acción selectiva positiva de los cebos frente al grupo. En todos los tratamientos utilizados acompañan a Collembola, como grupos de alta incidencia, Coleoptera, Opilioniida y Araneae. En general, y comparativamente con el control, todos los cebos muestran algún grado de selectividad sobre la arthropodofauna existente en la zona de muestreo, ya sea por incremento o decremento de la densidad de captura (Tabla 4).

Las diversidades específicas totales para los diferentes tratamientos (Tabla 4) concuerdan con la información anterior, siendo la baja diversidad general producto de la redundancia de Collembola en todos los casos (entre 1,72 y 2,49 bits). Destaca, sin embargo, el tratamiento control por su mayor diversidad comparativa, confirmando la selectividad de los cebos. Descartado este taxón, las diversidades tienden a ser altas y similares (entre 4,082-4,371 bits.).

A pesar del descrito efecto selectivo de los diferentes cebos, las similitudes taxonómicas ( $S_j$ ) y biocenó-

TABLA 5  
DISTRIBUCIÓN DE LAS ESPECIES PRESENTES EN LAS  
FRUCTIFICACIONES DE *G. TRIPLEX* SEGÚN GRUPO TAXONÓMICO

Clase y Orden	Suborden y/o Familia	Especie	Nº de individuos
<i>ARACHNIDA</i>			
Acari: Parasitiformes	Gamasida	#sp	11
Acariformes	Acaridida	sp	5
Acariformes	Actinedida	sp	1
Araneida: Araneae		#sp1	6
		#sp2	1
Oplionida: Oplionida		sp	2
<i>CRUSTACEA</i>			
Isopoda		#sp	12
<i>DIPLOPODA</i>			
Polydesmida		#sp	4
Polyxenida		#sp	4
<i>INSECTA</i>			
Collembola	Poduromorpha	#sp	1904
	Entomobryomorpha	#sp	3
Psocoptera		#sp	2
Coleoptera	Ciidae	sp	31
	Corylophidae	sp	5
	Lathridiidae	<i>Aridius</i> sp1	1
	Lathridiidae	# <i>Metopthalmoides</i> <i>castrii</i>	67
	Ceratocanthidae	# <i>Germarostes posticus</i>	8
	Staphylinidae	<i>Atheta</i> sp	2
	Anobiidae	<i>Caenocara humeralis</i>	292
		sp3	19
Diptera		sp1	11
		#sp2	2
Lepidoptera		#sp1	5

ticas (Sw) (Sáiz 1980) para el total de artrópodo-fauna son muy altas entre fecas de conejo, restos vegetales, macerado de insectos y control (Figura 4), ya sea por la gran redundancia de Collembola (Sw = 0,956-0,993) o por el alto número de especies comunes (Sj = 0,701-0,809). Las similitudes biocenóticas bajan al descartar al grupo redundante (Collembola) (Sw = 0,805-0,947) (Figura 5), haciendo más evidente la selectividad de los cebos.

### C) Artrópodo-fauna asociada a *Geastrum triplex*

En las fructificaciones de *G. triplex* se obtuvo un total de 2.398 individuos, distribuidos en 23 especies, pertenecientes a 11 órdenes de artrópodos (Tabla 5)

Como en el medio circundante, el taxón dominante es Collembola. El 79,4% de los artrópodos asociados

a *G. triplex* pertenece a una de las dos especies de este grupo (Poduromorpha sp.) (Tabla 4). Igualmente, destaca el orden Coleoptera (Tabla 4). Palacios y Gómez (1991) ya habían observado en México un gran número y diversidad de colémbolos en fructificaciones de *Geastrum* sp., pero no existían datos de una presencia tan importante de Coleoptera.

De las 23 especies citadas, 13 también están presentes en el medio circundante (#, en Tabla 5), siendo solamente 10 propias de *G. triplex*, con lo que se confirma que el hongo configura un hábitat particular, en el que se encuentra solamente un 15% de las especies detectadas en el medio circundante.

La diversidad específica asociada a las fructificaciones es baja ( $H' = 1,22$ ) y debida también a la redundancia de Collembola. Eliminada la influencia de este taxón la diversidad sube considerablemente

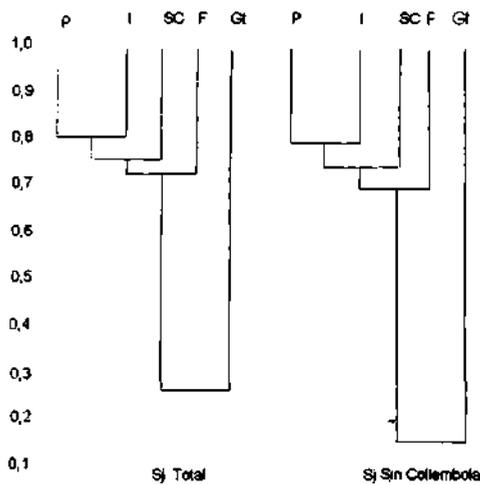


Figura 4. Dendrograma de similaridad faunística taxonómica (Sj) entre: F=fecas de conejo; I=cadáveres de insectos; P=detritos vegetales; SC=control y Gt=*Geastrum triplex*.

( $H' = 2,32$ ). Sin embargo, es muy inferior a los valores estimados para los distintos tipos de cebos o para la parcela control, lo que ratifica que las fructificaciones

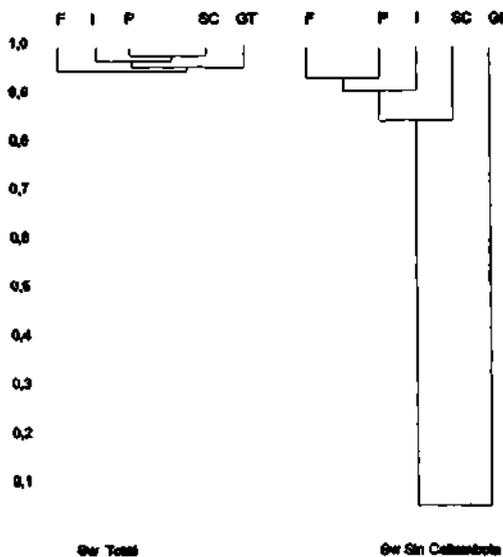


Figura 5. Dendrograma de similaridad faunística biocenótica (Sw) entre: F=fecas de conejo; I=cadáveres de insectos; P=detritos vegetales; SC=control y Gt=*Geastrum triplex*.

son un sustrato peculiar altamente selectivo de la fauna.

La similitud biocenótica (Sw) (Figura 5) entre los artrópodos capturados en los distintos tratamientos en el medio circundante y en la de las fructificaciones se acentúa por la presencia redundante de Collembola (Sw = 0,982-0,942). Al no considerar a dicho grupo, la similitud biocenótica sufre un violento descenso (Sw = 0,045-0,032), indicando una comunidad de artrópodos en *G. triplex* bastante distinta a la existente en la zona de muestreo (Figura 5).

En cuanto a la asociación de la arthropodofauna con los estados de desarrollo de *G. triplex*, un porcentaje importante de ellos fue encontrado en fructificaciones maduras (M) (20,1%) y postmaduras (Pm) (77,3%) (Figura 6). Esta tendencia puede ser explicada por los cambios morfológicos que sufre la fructificación a medida que va madurando y por el diferente contenido de nitrógeno y agua que presentan las fracciones del hongo. En el estado inicial (N1) (Figura 1a) la fructificación está completamente cerrada, presenta una cubierta externa muy resistente (capa fibrosa del exoperidio) y se asemeja a un huevo, por lo que es lógico pensar que los artrópodos solo tengan acceso al micelio que se encuentra en la base de la fructificación, el que en este estado se encuentra oculto en el sustrato, justificándose su escaso número (Figura 6).

El estado siguiente (N2) (Figura 1b) es muy semejante a una copa, luego, los artrópodos pueden acceder fácilmente a cualquiera de las fracciones. La distribución de la escasa fauna registrada (Figura 6) estaría determinada por la presencia de esporas en la

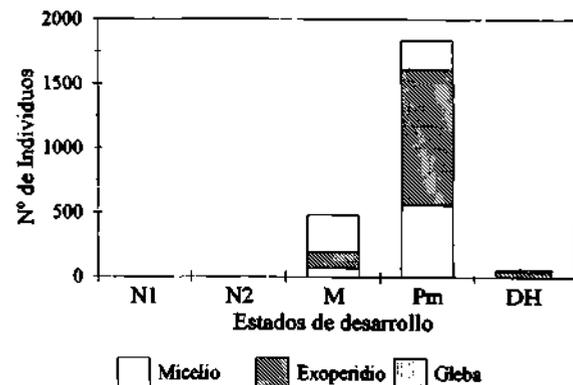


Figura 6. Distribución de los artrópodos encontrados en las fructificaciones de *Geastrum triplex*, según estado de desarrollo del hongo. N1=Nuevo 1; N2=Nuevo 2; M=Maduro; Pm=Postmaduro y DH=Descomposición húmeda.

gleba más que por el contenido de N y H<sub>2</sub>O, ya que el total de individuos capturados se encontraba en ella a pesar de que su contenido de nitrógeno y agua ( $5,88 \pm 0,21\%$  y  $67,4 \pm 8,4\%$  respectivamente) es inferior al presentado por el exoperidio ( $6,69 \pm 1,02$  y  $89,4 \pm 1,92$  respectivamente) (Tabla 3).

En la condición posterior (M) (Figura 1c) la fructificación sufre una deshidratación paulatina como producto de los procesos fisiológicos de liberación de esporas maduras al medio. En este estado, el nitrógeno de la gleba baja levemente a un  $5,72 \pm 0,57\%$  mientras que el agua desciende drásticamente a un  $40,2 \pm 6,42\%$  factor que favorecería la tendencia a ocupar el exoperidio, quien presenta mayores porcentajes de nitrógeno ( $7,20 \pm 0,21\%$ ) y de agua ( $90,1 \pm 0,6\%$ ). Si bien aumenta la cantidad de artrópodos, se mantiene la mayor proporción de artrópodos en la gleba, especialmente de las especies micetobiontes (Figura 6), entre las que destacan *Metophtalmoides castrii* Dajoz, *Caenocara humeralis* White y Ciidae sp.

Finalmente, la situación de postmadurez (Pm) (Figura 1d) se caracteriza por la ausencia de esporas en la gleba, ya sea porque han sido liberadas al medio como parte del proceso reproductivo del hongo, o porque han sido ingeridas en los estados previos por los artrópodos asociados, quedando la gleba reducida sólo a algunas hifas, sin mayor atractivo nutricional para los artrópodos. Así se ve aumentado el rol del exoperidio y del micelio basal, observándose un gran número de artrópodos asociados a estas fracciones. La gran mayoría de los insectos encontrados en este estado son micetoxenos o micetófilos, es decir, visitantes ocasionales que aprovechan los restos de la fructificación como refugio, lugar de captura de presas o simplemente como alimento (Figura 6).

En el caso de las fructificaciones afectadas por descomposición húmeda (DH), el número de artrópodos encontrados es bajo (Figura 6), debido posiblemente al exceso de humedad que presenta la fructificación y a que, en general, este tipo de descomposición afecta al estado N2, el cual en condiciones normales no presenta un número importante de artrópodos asociados. Simultáneamente, en ellos se detectó una gran cantidad de microhongos desarrollándose sobre la gleba y la capa interna del exoperidio, partícipes de los procesos de descomposición de la fructificación. Estos hongos son del tipo *Aspergillus* sp. y, probablemente, son éstos y no la fructificación de *G. triplex* el sustrato utilizado por los artrópodos presentes, entre los que destaca *Germarostes*

*posticus* (Germar), especie que sólo fue encontrada en este tipo de fructificaciones y que habitualmente está asociada a ambientes con alto contenido de materia orgánica en el suelo y a fecas (Sáiz *et al.* 1989).

Desde el punto de vista del tamaño de la fructificación no existe correlación entre éste y el número de individuos de artrópodos presentes ( $r=0,108$ ,  $p=0,05$ ). Por otra parte, la relación artrópodos-porcentaje de daño externo de la fructificación tampoco es significativa ( $r=0,310$ ,  $p=0,05$ ); en cambio se observa una correlación positiva entre los artrópodos presentes en la gleba y el porcentaje de daño que presenta esta misma ( $r=0,573$ ,  $p=0,0007$ ).

Al analizar el grado de dependencia trófica que presentan las 23 especies micetocolas encontradas en *G. triplex* se establece la siguiente categorización:

#### Especies micetoxenas:

Acari:	Gamasida sp, Acaridida sp, Actinedida sp
Araneae:	2 sp
Isopoda:	1 sp
Diplopoda:	Polydesmida sp, Polyxenida sp
Psocoptera:	1 sp
Coleoptera:	<i>Aridius</i> sp, <i>Germarostes posticus</i> (Germar)
Diptera:	1 sp (larva)
Lepidoptera:	1 sp (larva)

#### Micetófilas depredadoras:

Opiliona:	1 sp
Coleoptera:	<i>Atheta</i> sp

#### Micetófilas saprófagas:

Collembola:	Poduromorpha sp, Entomobryomorpha sp
Coleoptera:	Corylophidae sp
Diptera:	1 sp (larva)

#### Micetobiontes:

Coleoptera:	Ciidae sp, 1 sp (larva), <i>Metophtalmoides castrii</i> Dajoz, <i>Caenocara humeralis</i> White.
-------------	--

Los dos últimos niveles de dependencia (micetófilos saprófagos y micetobiontes) son los más íntimamente ligados al hongo, ya que incluyen el consumo de la fructificación y el desarrollo de los estadios juveniles en ella, en el caso de los micetobiontes, por

lo cual se hará un análisis más detallado de ambos grupos de artrópodos.

### Micetofilos saprófagos

1. Una especie de Diptera fue encontrada en estado larval sobre el exoperidio y el micelio del estado M. Si bien no fue observada comiendo al momento de la colecta ni en los cultivos de laboratorio, creemos que debe alimentarse de este hongo debido a que presenta una escasa vagilidad, la que limita su desplazamiento hacia otros sustratos.
2. Dos especies de colémbolos fueron detectados: *Entomobryomorpha* sp y *Poduromorpha* sp. La primera sólo fue registrada en el micelio del estado Pm, mientras que *Poduromorpha* sp, la predominante, además de encontrarse en el exoperidio y micelio basal de los estados M y Pm de las fructificaciones de *G. triplex*, también fue registrado en gran número en el medio circundante. Palacios y Gómez (1991) ya habían establecido la existencia de una relación trófica entre *Collembola* y *Geastrum*, y también los clasifica como micetófilos. Esta clasificación se confirma con los antecedentes de su presencia en relación con un variado tipo de hongos (Finlay 1985, Shaw 1985, Rabatin y Stinner 1988, Palacios y Gómez 1991, Bengtsson *et al.* 1993).
3. El coleóptero *Corylophidae* sp sólo se encontró en el exoperidio del estado Pm de *G. triplex*. Su inclusión dentro de esta categoría radica en la exclusividad del sustrato utilizado, en el reducido número de individuos presentes, todos adultos, y en el conocimiento anterior que se tiene de los hábitos alimenticios de este grupo de insectos (Lawrence 1989).

### Micetobiontes

1. Se colectaron sólo individuos larvales de un coleóptero indeterminado, los cuales se alimentan de la capa pseudoparenquimatosa del exoperidio del estado M. Los ejemplares que fueron criados en el laboratorio murieron al poco tiempo, ya que eran extremadamente sensibles a la deshidratación del sustrato del que se alimentaban, siendo imposible observar pupas o individuos adultos de esta especie.
2. Los ejemplares colectados de *Ciidae* sp, todos adultos, estaban asociados en su gran mayoría a la gleba del estado M y en menor número al exoperidio del estado Pm, estado en que la gleba ha perdido casi totalmente sus esporas. No se encontraron

individuos de esta especie en el medio circundante ni en hongos concomitantes. Tampoco fue posible observar ejemplares comiendo ya que por encontrarse en la gleba la única forma de observarlos era cortando longitudinalmente la fructificación, lo que inhibía fuertemente su comportamiento, haciéndolos huir hacia zonas protegidas. Sin embargo, al analizar sus fecas se comprobó que estaban formadas por esporas de *G. triplex*.

Si bien la categoría de micetobionte incluye sólo especies en que tanto larvas como adultos se alimenta del mismo hongo, y en este caso no fue posible observar larvas de esta especie, creemos que las características antes mencionadas justifican su inclusión dentro de los micetobiontes.

### 3. *Metophtalmoides castrii* Dajoz

De esta especie de Lathridiidae presenta todos sus estadios asociados a las fructificaciones de *G. triplex*. Huevos y larvas, de color blanco, siempre estuvieron presentes en la gleba del estado M. Los huevos son elípticos, no sobrepasan el milímetro de largo y se encontraban dispersos en la gleba. Las larvas (entre 1-2 mm), se alimentan sólo de esporas y no fue posible advertir mudas. Al analizar la fenología de la especie, observamos que el desarrollo es muy rápido, siendo el período julio-agosto donde se encuentra una mayor concentración de larvas, las que en un par de semanas se transforman en pupas (Figura 7). Estas no desarrollan ningún tipo de pupario, presentándose libres en la gleba, pudiéndose observar claramente los cambios que va experimentando. El 90% de las

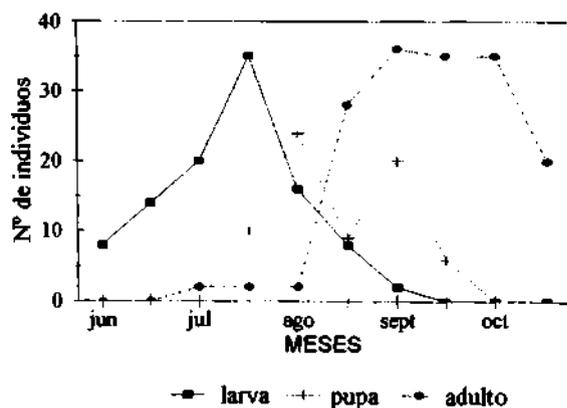


Figura 7. Aspectos fenológicos de *Metophtalmoides castrii* Dajoz.

pupas que fueron retiradas de los hongos murieron, mientras que el porcentaje restante completó su desarrollo en forma normal. Los adultos no fueron observados comiendo y se registró su presencia en la gleba (estado M y Pm), exoperidio (Pm), micelio basal (Pm) y en el medio circundante. Probablemente estos últimos ejemplares corresponden a individuos que se desarrollaron en las fructificaciones y que posteriormente las abandonaron. Gran parte del daño externo que presentaba la gleba correspondía a orificios de salida hechos por los adultos de esta especie.

#### 4. *Caenocara humeralis* White

Al igual que *Metophtalmoides castrii*, todo el ciclo de vida de este Anobiidae está estrechamente ligada a las fructificaciones de *G. triplex*. En este caso todos los estadios se desarrollaron en la gleba de los estados M y Pm. Los huevos, de color blanco, elípticos y muy pequeños (aproximadamente 1 mm), estaban mezclados con las esporas y las hifas de la gleba, no presentando ningún mecanismo de fijación o de protección especial. Las larvas son blancas, del tipo escarabeiforme, con escasa movilidad corporal, con grandes y robustas mandíbulas y se alimentan de esporas. El análisis del contenido estomodeal y de las heces confirmó una alimentación exclusivamente en base a esporas. En el último instar larval los individuos, que en promedio han alcanzado los 3.5 mm, mudan y se dirigen a la zona central de la gleba, donde se encuentra la columela (columna formada por hifas estériles) y comienzan a formar una cámara pupal, circular o elíptica, usando las hifas de esta estructura, la cual es sellada con el mismo material. La cámara en sí consta de un solo compartimiento y

está tapizada en su interior por una película coriácea negra, probablemente derivada de la saliva, la que pone rígida la superficie interior de la cámara. Cada larva forma su propia cámara por lo que puede observarse claramente como la columela se transforma desde una simple columna (Figura 9a) a una formación análoga a una frambuesa, donde cada grano corresponde a una cámara pupal (Figura 9b). Si el número de larvas supera la capacidad de la columela, las larvas se rodean con hifas sueltas que encuentran en la gleba, formando de esta manera su cámara pupal. Si la larva no encuentra hifas para formar dicha cámara, muere, al igual que si la pupa es retirada de la cámara. Las pupas son muy gruesas y blanquecinas y se fijan por la región anal a la cámara pupal. Al cabo de unas semanas emergen los adultos, los cuales perforan la cámara, saliendo posteriormente de la fructificación. Esta última queda convertida en un saco en cuyo interior sólo encontramos las cámaras vacías y gran cantidad de heces y exuvias cefálicas. Los adultos no se alimentan. Este hecho fue corroborado con un análisis digestivo, el cual permitió observar un tubo digestivo muy reducido y carente de todo tipo de restos orgánicos.

Al analizar el ciclo fenológico de la especie (Figura 8) se detecta que el tiempo implicado es mucho más largo que en *Metophtalmoides castrii*, siendo el período agosto-septiembre donde se observa una mayor cantidad de larvas. Esto permite establecer que si bien ambas especies utilizan el mismo recurso (gleba) no llegan a excluirse, existiendo un desfase entre ambos ciclos fenológicos el que facilitaría un uso diferenciado del recurso espora en el tiempo.

Se estima oportuno indicar que si bien los adultos

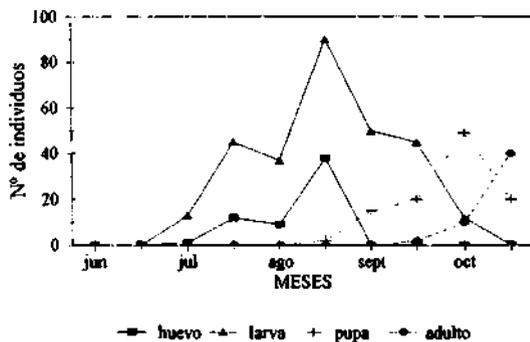


Figura 8. Aspectos fenológicos de *Caenocara humeralis* White.

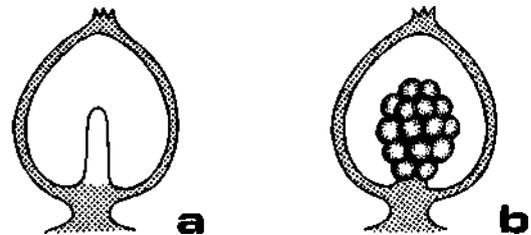


Figura 9. Modificación de la columela de *Geastrum triplex* como resultado de la construcción de las cámaras pupales por las larvas de *Caenocara humeralis* White; a) columela no afectada y b) columela con las cámaras pupales desarrolladas.

de *Caenocara humealis* y *Metophtalmoides castrii* no se alimentaban de las fructificaciones de *G. triplex*, de todas formas se incluye a estas especies en la categoría de micetobionte, justificando tal decisión en el hecho que todos los otros estados del insecto son dependientes de las fructificaciones del hongo, siendo imposible el desarrollo completo de los individuos sin la presencia de este sustrato.

Hammond y Lawrence (1989) ya habían mencionado a *Caenocara sp* como una especie micófaga que se desarrolla en fructificaciones de Gasteromycetes, sin embargo no indican la especie fúngica que sirve como hospedero ni la especie del Anóbido, por lo tanto, *G. triplex* sería el primer registro, a nivel específico, de un hospedero de *C. humeralis*.

#### CONCLUSIONES

Se incorpora la localidad de Lago Peñuelas, Valparaíso, V Región, como nuevo registro para la distribución de *G. triplex* en Chile, localidad en que presenta un único período de fructificación, el que está directamente asociado con la época de mayores precipitaciones.

Las fructificaciones de *G. triplex* tienen concentraciones de nitrógeno y agua altas y muy cercanas a los valores indicados para semillas, constituyéndose en un sustrato nutricional muy favorable para los artrópodos.

En el medio circundante a las fructificaciones de *G. triplex* se estableció la presencia de una comunidad de artrópodos conformada por 66 especies pertenecientes a 14 órdenes, destacando el predominio de Collembola, al cual acompañan, con menor abundancia, Coleoptera, Opiliones y Araneae.

Por su parte, la comunidad de artrópodos asociada a las fructificaciones de *G. triplex* está constituida por 23 especies pertenecientes a 11 taxa de artrópodos, siendo desde el punto de vista numérico, Collembola y Coleoptera los grupos más importantes. De las 23 especies, 13 son micetoxenas, 2 micetófilas depredadoras, 4 micetófilas saprófagas y 4 micetobiontes. Ello conforma una comunidad particular respecto a la registrada en el medio circundante.

Las especies micetobiontes fueron predominantes en la gleba durante la etapa de madurez, mientras que en la etapa posterior disminuyen aumentando la presencia de especies micetoxenas y micetófilas, especialmente en la zona del exoperidio y del micelio basal.

Sólo es posible establecer una correlación positiva entre el porcentaje de daño externo de la gleba y el número de insectos asociados a la misma. Los resultados obtenidos para la relación "artrópodos totales/daño externo de la fructificación" no son significativos.

El ciclo fenológico de *Caenocara humeralis* implica un tiempo mucho mayor y un desarrollo más tardío que el de *Metophtalmoides castrii*, situación que permite establecer que ambas especies utilizan el mismo recurso (gleba) sin llegar a excluirse.

Se registra por primera vez a *Geastrum triplex* Jungh como hospedero de *Caenocara humeralis* White y *Metophtalmoides castrii* Dajoz.

#### REFERENCIAS

- BENGTSSON, G., K. HEDLUND & R. RUNGREN, 1993. Patchiness and Compensatory growth in Fungus-Collembola System. *Oecologia*, 93: 296-302.
- BLACKWELL, M., 1984. Myxomycetes and Their Arthropod Associates. In: *Fungus-Insect Relationships. Perspectives in Ecology and Evolution*. Wheeler & Blackwell (eds.), pp. 67-90. New York, Columbia University Press.
- BOZINOVIC, F. y A. MUÑOZ, 1995. Nutritional Ecology and Digestive Responses of an Omnivorous-Insectivorous Rodent (*Abrothrix longipilis*) Feeding on Fungus. *Physiological Zoology* 68(3): 474-489.
- BRUNS, T., 1984. Insect Mycophagy in Boletales: Fungivore Diversity and the Mushrooms Habitat. En: *Fungus-Insect Relationships. Perspective in Ecology and Evolution*. Wheeler & Blackwell (eds.), pp. 91-129, New York, Columbia University Press.
- CALONGE, F.D., 1979. Setas (Hongos) Guía Ilustrada. Ediciones Mundi-Prensa, Madrid, 315 pp.
- CIFUENTES, J., 1991. Aspectos ecológicos de los macromicetos. En: I Simposio Nacional sobre la Interacción Insecto-Hongo. Navarrete & Quiroz (eds.), pp. 4-12, Veracruz, México.
- COIFFAIS, H. et F. SÁIZ, 1968. Les Staphylinidae (*sensu lato*) du Chili. *Biologie de l'Amérique Australe*, 4: 339-472.
- DELGADO, L., J. NAVARRETE & J. BLACKWELL, 1993. A New Mexican Species of *Onthophagus* with Mycophagous Habits (Coleoptera: Scarabaeidae, Scarabaeinae). *The Coleopterists Bulletin* 47(2): 121-126.
- FINLAY, R., 1985. Interactions between soil microarthropods and endomycorrhizal associations of higher plants. En: *Ecological Interactions in soil. Plants, Microbes and Animals*. Fitter *et al.* (eds.), pp. 319-331, Blackwell Sc. Pub., Oxford.
- FOGEL, R., 1975. Insect Mycophagy: a preliminary bibliography. USDA-Forest Service General Technical Report PNW-36. 21 pp.
- FOGEL, R., 1988. Interactions Among Soil Biota in Coniferous Ecosystems. En: *Biological Interactions in soil*. Edwards *et al.* (eds.), pp. 69-85. Elsevier Science Publisher, Amsterdam.
- FOGEL, R. & S. PECK, 1975. Ecological studies of hypogeous fungi. 1. Coleoptera associated with sporocarps. *Mycologia* 67: 741-747.
- GALINDO, N., 1991. Los micetoma, un análisis morfofisiológico de

- su interacción con los Cicadellidae. En: I Simposio Nacional sobre la Interacción Insecto-Hongo. Navarrete y Quiroz (eds.), pp. 83-97. Veracruz, México.
- GARRIDO, N.; J. BECERRA; C. MARTICORENA; E. OEHRENS; M. SILVA y E. HORAK. 1982. Antibiotic Properties of Ectomycorrhizae and Saprophytic Fungi Growing on *Pinus radiata* D. Don I. Mycopathologia 77: 93-98.
- GILBERTSON, R., 1984. Relationships Between Insects and Wood-Rotting Basidiomycetes. En: Fungus-Insect Relationships. Perspective in Ecology and Evolution. Wheeler & Blackwell (eds.), pp. 130-165. Columbia University Press, New York.
- GUZMÁN, G. y T. HERRERA, 1969. Macromicetos de las zonas áridas de México. An. Inst. Biol. Univ. Nac. Autón. México 40(1): 1-146.
- HAMMOND, P. y J.F. LAWRENCE, 1989. Mycophagy in insects: a summary. En: Insect-Fungus Interactions. Wilding *et al.* (eds.), pp. 275-324. Academic Press, London.
- HANSKI, I., 1989. Fungivory: fungi, insects and ecology. In: Insect-Fungus Interactions. Wilding *et al.* (eds.), pp. 25-68. Academic Press, London.
- HERRERA, T. y M. ULLOA, 1990. El Reino de los Hongos. Micología básica y aplicada. Universidad Nacional Autónoma de México. Fondo de Cultura Económica. S.A. de C.V. México, 552 pp.
- HUDSON, H., 1986. Fungal Biology. Edward Arnold (Publishers), Baltimore, 298 pp.
- KUKOR, J. y M. MARTIN, 1987. Nutritional Ecology of Fungus-Feeding Arthropods. En: Nutritional Ecology of insects, mites, spiders and related invertebrates. Slansky & Rodríguez (eds.), pp. 791-814. John Wiley and Sons, New York.
- LAWRENCE, J., 1989. Mycophagy in the Coleoptera: Feeding Strategies and Morphological Adaptations. En: Insect-Fungus Interactions. Wilding *et al.* (eds.), pp. 2-24. Academic Press, London.
- LESCHEN, R., 1991. Ecological and Behavioral correlates among Mycophagous Coleoptera: En: I Simposio Nacional sobre la Interacción Insecto-Hongo. Navarrete y Quiroz (eds.), pp. 171-192. Veracruz, México.
- LOCQUIN, M., 1984. Micologie générale et structurale. Masson, Paris.
- MUJICA, F.; C. VERGARA y E. OEHRENS, 1980. Flora Fungosa Chilena. Editorial Univ. Chile. Santiago. 2ª Edición. 308 pp.
- NAVARRETE, J., 1991. Análisis preliminar de los coleópteros micetocólos de San José de Los Laureles, Mor. México. En: I Simposio Nacional sobre la Interacción Insecto-Hongo. Navarrete & Quiroz (eds.), pp. 115-149, Veracruz, México.
- NAVARRETE, J. y G. QUIROZ, 1991. Los insectos asociados a hongos: Antecedentes y perspectivas para México. En: I Simposio Nacional sobre la Interacción Insecto-Hongo. Navarrete y Quiroz (eds.), pp. 45-72, Veracruz, México.
- NEWTON, A., 1984. Mycophagy in Staphylinoida (Coleoptera). En: Fungus-Insect Relationships. Perspective in Ecology and Evolution. Wheeler and Blackwell (eds.), pp. 302-353, Columbia University Press, New York.
- O'CONNOR, B., 1984. Acarine-Fungal Relationships. The evolution of symbiotic Associations. En: Fungus-Insect Relationships. Perspectives in Ecology and Evolution. Wheeler & Blackwell (eds.), pp. 354-381, Columbia University Press, New York.
- OSBORNE, L. y Z. LANDA, 1992. Biological Control of white flies with entomopathogenic. Fungi. Florida Ent. 75(4): 456-471.
- PALACIOS, J. y J. GÓMEZ, 1991. Los colémbolos y su relación con los hongos. En: I Simposio Nacional sobre la Interacción Insecto-Hongo. Navarrete y Quiroz (eds.), pp. 99-114, Veracruz, México.
- PEÑA, L., 1986. Introducción a los insectos de Chile. 3ª Edición. Ed. Universitaria. Santiago. 256 pp.
- PIONTELLI, E. y M.A. TORO, 1989. Introducción al estudio de los microhongos. Guía de identificación genérica. Parte I. Cátedra de Micología, Facultad de Medicina. Universidad de Valparaíso, Valparaíso.
- RABATIN, S. y B. STINNER, 1988. Indirect Effects of Interactions Between VAM Fungi and Soil-Inhabiting Invertebrates on Plant Processes. In: Biological Interactions in soil. Edwards *et al.* (eds.), pp. 135-146, Elsevier Science Publisher, Amsterdam.
- RAWLINS, J., 1984. Mycophagy in Lepidoptera. En: Fungus-Insect Relationships. Perspectives in Ecology and Evolution. Wheeler & Blackwell (eds.), pp. 382-423, Columbia University Press, New York.
- READ, D., 1997. The ties that bind. Nature 388: 517-518.
- SÁIZ, F., 1980. Experiencias en el Uso de Criterios de Similitud en el Estudio de Comunidades. Arch. Biol. Med. Exp. 13: 387-402.
- SÁIZ, F.; J. SOLERVICENS y P. OJEDA, 1989. Coleópteros del Parque Nacional La Campana y de Chile Central. Edic. Univ. de Valparaíso, Valparaíso, 124 pp.
- SAMPEDRO, L. y J.L. ROSAS, 1989. Selección de cepas de *Hirsutiella thompsonii* Fisher para combatir el ácaro del cocotero *Eriophyes guerrenonis*. Keifer. I. Bioensayos de patogenicidad. Rev. Méx. Mic. 5: 225-231.
- SMITH, G., 1955. Cryptogamic Botany. Algae and Fungi. Mac Graw-Hill Book Company, New York, 546 pp.
- SETÁLA, H., 1995. Growth of birch and Pine seedlings in relation to grazing by soil fauna on ectomycorrhizal fungi. Ecology 76(6): 1844-1851.
- SHAW, P., 1985. Grazing preferences of *Onychiurus armatus* (Insecta: Collembola) for mycorrhizal and saprophytic fungi of pine plantations. In: Ecological Interactions in soil, Plants, Microbes and Animals. Fitter *et al.* (eds.), pp. 333-338, Blackwell Sci. Pub., Oxford.
- SKELLEY, P.; M. GOODRICH & R. LESCHEN, 1991. Fungal Host Record for Erotylidae (Coleoptera: Cucujoidea) of America North of Mexico. Ent. News 102(2): 57-72.
- STRONG, D.; J. LAWTON & R. SOUTHWOOD, 1984. Insects on Plants. Blackwell Sci. Pub., Oxford, 313 pp.
- SUNHEDE, S., 1989. Geastraceae (Basidiomycotina). Synopsis Fungorum 7: 1-534.
- SWIFT, M.; O. HEAL & J. ANDERSON, 1979. Decomposition in Terrestrial Ecosystems. Blackwell Sc. Pub. Oxford. 372 pp.
- THIELE, H., 1977. Carabid Beetles in their Environments. Springer-Verlag. Berlin. 369 pp.
- WHEELER, O., 1991. Fungus-Coleoptera associations of Mexico: Analysis of Biodiversity. En: I Simposio Nacional sobre la Interacción Insecto-Hongo. Navarrete y Quiroz (eds.), pp. 13-44, Veracruz, México.