

Ectomycorrhizal association of *Astraeus* aff. *hygrometricus* (Pers.) Morgan with an oak forest relict in the Altiplano Potosino, Mexico

Asociación ectomicorrícica de *Astraeus* aff. *hygrometricus* (Pers.) Morgan con encinares relicto del Altiplano Potosino, México

Alejandra Cabrera-Rodríguez¹; Jesús Pérez-Moreno²; Margarita Torres-Aquino^{1*}; Genaro Olmos-Oropeza¹; Juan F. Martínez-Montoya¹; Jorge Palacio-Nuñez¹; Jorge A. Flores-Cano³

¹Colegio de Postgraduados, Campus San Luis Potosí, Postgrado de Innovación en Manejo de Recursos Naturales. Iturbide 73, Salinas de Hidalgo. C. P. 78600. San Luis Potosí, México.

²Colegio de Postgraduados, Campus Montecillo, Edafología. km 36.5 carretera México-Texcoco. C. P. 56230. Texcoco, Estado de México, México.

³Universidad Autónoma de San Luis Potosí, Facultad de Agronomía y Veterinaria. Carretera San Luis-Matehuala km 14.5, ejido Palma de la Cruz. C. P. 78321. Soledad de Graciano Sánchez, San Luis Potosí, México.

*Corresponding author: maquino@colpos.mx; tel.: +52 (496) 963 0240.

Abstract

Introduction: In the high mountain ranges of the Altiplano Potosino there are relict forests of *Quercus* spp. The species of ectomycorrhizal fungi associated with these ecosystems are so far unknown.

Objective: To know the morphology of *Astraeus* aff. *hygrometricus* (Pers.) Morgan associated with *Quercus* species in three sites of scarce precipitation in the Altiplano Potosino.

Materials and methods: Ectomycorrhizal fungi and vegetative structures of oak were collected during the rainy season for morphological characterization and identification. Soil physicochemical variables were evaluated by Tukey's analysis of variance and least significant difference ($P = 0.05$), to identify differences among the studied sites (Cerro El Peñon Blanco, Sierras de Guanamá and La Mojonera).

Results and discussion: The ectomycorrhizal species *A.* aff. *hygrometricus* was associated with *Quercus potosina* Trel., *Q. pringlei* Seemen ex Loes., *Q. tinkhamii* C. H. Muller and *Q. striatula* Trel. The fungi had five to 14 laciniae per basidiomata and the following diameter ranges: 13 to 20 mm (endoperidium), 42.3 to 57.4 mm (exoperidium), 8 to 10.1 μm (spore length), 4.4 to 6.9 μm (endoperidium hyphae) and 4.9 to 9.2 μm (exoperidium hyphae). Oak and fungal species were found in friable soils (sandy to clayey) with pH 5 to 7.7 and low nitrogen (<2 %) and high phosphorus contents (85 mg·kg⁻¹).

Conclusion: The ectomycorrhizal association of *A.* aff. *hygrometricus* with oak species explains the survival of these shrub oak forests under the semi-arid environments of the studied sites.

Keywords: *Quercus*; ectomycorrhizal fungi; ecological plasticity; semiarid ecosystems; edaphic characteristics.

Resumen

Introducción: En las partes altas de sierras del Altiplano Potosino existen bosques relicto de *Quercus* spp. Hasta ahora se desconocen las especies de hongos ectomicorrícicos asociados a dichos ecosistemas.

Objetivo: Conocer la morfología de *Astraeus* aff. *hygrometricus* (Pers.) Morgan asociado a especies de *Quercus* en tres sitios de precipitación escasa del Altiplano Potosino.

Materiales y métodos: En la temporada de lluvia se recolectaron hongos ectomicorrícicos y estructuras vegetativas de encino para su caracterización morfológica e identificación. Las variables fisicoquímicas del suelo se examinaron mediante análisis de varianza y diferencia mínima significativa de Tukey ($P = 0.05$), para identificar diferencias entre los sitios estudiados (cerro El Peñon Blanco, sierras de Guanamá y La Mojonera).

Resultados y discusión: La especie ectomicorrícica *A.* aff. *hygrometricus* se asoció con *Quercus potosina* Trel., *Q. pringlei* Seemen ex Loes., *Q. tinkhamii* C. H. Muller y *Q. striatula* Trel. El hongo tuvo de cinco a 14 lacinias por basidioma y los siguientes rangos de diámetro: 13 a 20 mm (endoperidio), 42.3 a 57.4 mm (exoperidio), 8 a 10.1 μm (longitud de esporas), 4.4 a 6.9 μm (hifas de endoperidio) y 4.9 a 9.2 μm (hifas de exoperidio). Las especies de encino y del hongo se encontraron en suelo de textura migajón (arenosa a arcillosa) con pH 5 a 7.7 y contenidos bajos de nitrógeno (<2 %) y altos de fósforo (85 mg·kg⁻¹).

Conclusión: La asociación ectomicorrícica de *A.* aff. *hygrometricus* con las especies de encino contribuye a explicar la supervivencia de estos encinares arbustivos en los ambientes semiáridos de los sitios estudiados.

Palabras clave: *Quercus*; hongos ectomicorrícicos; plasticidad ecológica; ecosistemas semiáridos; características edáficas.

Introduction

In Mexico, the genus *Quercus* L. provides a wide variety of ecosystem, economic, and social services (Galicia et al., 2018; Wallace et al., 2015). Some oak species grow and develop in dry climate regions (Villarreal, Encina, & Carranza, 2008). In these areas with a water-restrictive nature, it is important to consider ectomycorrhizal symbiosis (Smith & Read, 2008). Ectomycorrhizal (ECM) fungi are an essential component in most forested communities (Tedersoo, Suvi, Larson, & Koljalg, 2006), because they are involved in nutrient cycling and ecosystem function (Cheeke et al., 2017). Studies of ECM that succeed in semi-arid relict oak ecosystems are scarce.

Astraeus hygrometricus (Pers.) Morgan has been shown to establish ectomycorrhizal symbiosis with the genus *Quercus* (Kayama & Yamanaka, 2014, 2016). Because of its high nutritional, economic and commercial value, the immature stages of this species are widely consumed in several Southeast Asian countries, including Thailand, India and China (Biswas, Nandi, Kuila, & Acharya, 2017; Fangfuk et al., 2010). This species is known for its mycochemical contents with medicinal properties (Biswas et al., 2017), as well as for its positive effect on root elongation, aboveground growth, nutrition and photosynthesis of *Quercus* species under diverse soil conditions (Kayama & Yamanaka, 2014, 2016; Makita, Hirano, Yamanaka, Yoshimura, & Kosugi, 2012).

In Mexico, *A. hygrometricus* is associated with oak, oak-pine, oak-juniper-pine, low deciduous forest, subtropical scrub, and gallery forest (Aguilar-Aguilar, González-Mendoza, & Grimaldo-Juárez, 2011; Esqueda et al., 2009, 2011, 2012; Párdave, Flores, Franco, & Robledo, 2007; Piña-Páez, Esqueda, Gutiérrez, & González-Ríos, 2013; Quiñónez et al., 2008). However, the study of these fungi has received little attention in the arid and semi-arid regions of the country, including the Altiplano Potosino, where fungi are distributed mainly in the mountain ranges (Sabás-Rosales, Sosa-Ramírez, & Luna-Ruiz, 2015).

Because of its high ecological, biotechnological and economic potential, as well as its potential value as food, and the scarce information on the ectomycorrhizal association, the present research aimed to know the morphology of *A. aff. hygrometricus* associated with *Quercus* species in three sites with scarce precipitation in the Altiplano Potosino.

Materials and methods

The research was carried out in the localities of Cerro El Peñón Blanco (PB), Sierra de Guanamé (SG) and Sierra La Mojonera (SM), located in the municipalities of Salinas, Venado and Vanegas, and San Luis Potosí,

Introducción

En México, el género *Quercus* L. proporciona una variedad amplia de servicios ecosistémicos, económicos y sociales (Galicia et al., 2018; Wallace et al., 2015). Algunas especies de encinos crecen y se desarrollan en regiones de clima seco (Villarreal, Encina, & Carranza, 2008). En estas áreas de naturaleza restrictiva en agua, es importante considerar la simbiosis ectomicorrícica (Smith & Read, 2008). Los hongos ectomicorrícicos (HECM) son un componente esencial en la mayoría de las comunidades forestales (Tedersoo, Suvi, Larson, & Koljalg, 2006), debido a que intervienen en el ciclo de los nutrientes y función de los ecosistemas (Cheeke et al., 2017). En términos generales, son escasos los estudios de los HECM que prosperan en ecosistemas semiáridos de encinos relicto.

Se ha demostrado que *Astraeus hygrometricus* (Pers.) Morgan establece simbiosis ectomicorrícica con el género *Quercus* (Kayama & Yamanaka, 2014, 2016). Por su elevado valor nutricional, económico y comercial, los estadios inmaduros de esta especie fúngica son consumidos ampliamente en diversos países del sureste asiático, incluyendo Tailandia, India y China (Biswas, Nandi, Kuila, & Acharya, 2017; Fangfuk et al., 2010). Esta especie se conoce por sus contenidos micoquímicos con propiedades medicinales (Biswas et al., 2017), al igual que por su efecto positivo en la elongación radical, crecimiento de la parte aérea, nutrición y fotosíntesis de especies de *Quercus* en diversas condiciones de suelo (Kayama & Yamanaka, 2014, 2016; Makita, Hirano, Yamanaka, Yoshimura, & Kosugi, 2012).

En México, los estudios indican que *A. hygrometricus* está asociado a bosques de encino, encino-pino, encino-junípero-pino, selva baja caducifolia, matorral subtropical y bosque de galería (Aguilar-Aguilar, González-Mendoza, & Grimaldo-Juárez, 2011; Esqueda et al., 2009, 2011, 2012; Párdave, Flores, Franco, & Robledo, 2007; Piña-Páez, Esqueda, Gutiérrez, & González-Ríos, 2013; Quiñónez et al., 2008). No obstante, el estudio de este hongo ha recibido escasa atención en las regiones áridas y semiáridas del país, entre las cuales se ubica el Altiplano Potosino, donde se distribuye principalmente en las sierras (Sabás-Rosales, Sosa-Ramírez, & Luna-Ruiz, 2015).

Por su alto potencial ecológico, biotecnológico y económico, así como por su posible importancia alimenticia, aunado a la información escasa sobre la asociación ectomicorrícica, la presente investigación tuvo como objetivo conocer la morfología de *A. aff. hygrometricus* asociado a especies de *Quercus* en tres sitios de precipitación escasa del Altiplano Potosino.

Materiales y métodos

La investigación se realizó en las localidades del cerro El Peñón Blanco (PB), sierra de Guanamé (SG) y sierra La

respectively. It should be noted that a portion of the Sierra La Mojonera belongs to the municipality of Concepción del Oro, Zacatecas (Figure 1).

Macro and microscopic characterization of *A. aff. hygrometricus*

In spring and summer of 2014 and 2015, specimens of *A. aff. hygrometricus* were collected in each of the three study sites thriving under the shaded area of arboreal and shrubby oak forests. The laciniae were counted and the diameter of the exoperidium and endoperidium of 10 representative *Astraeus* specimens were measured. Surface sections of these structures were cut and examined in Melzer solution and cotton blue to determine the diameter of hyphae and spores extracted from the spore sac, using an optical microscope (Olympus BX51®) with a digital camera (H100H®) and software (Olympus Microscope Screen Saver, Large Version).

Botanical identification of *Quercus* species

Vegetative structures of five oak trees were collected at each of the three sites, finding sporomes of *A. aff. hygrometricus*. Specimens were classified and identified according to Zavala-Chávez (2003) and matched with the collections of the Isidro Palacios Herbarium of the Universidad Autónoma de San Luis Potosí, Herbario Nacional de México and Herbario de la Universidad Autónoma de Aguascalientes.

Mojonera (SM), ubicadas en los municipios de Salinas, Venado y Vanegas, y San Luis Potosí, respectivamente. Cabe señalar que una porción de la sierra La Mojonera pertenece al municipio Concepción del Oro, Zacatecas (Figura 1).

Caracterización macro y microscópica de *A. aff. hygrometricus*

En primavera y verano del 2014 y 2015, en cada uno de los tres sitios de estudio se recolectaron ejemplares de *A. aff. hygrometricus* prosperando debajo del área de sombra de encinares arbóreos y arbustivos. Las lacinias se contabilizaron y el diámetro del exoperidio y endoperidio de 10 especímenes representativos de *Astraeus* se midieron. Asimismo, se hicieron cortes superficiales de estas estructuras y se examinaron en solución Melzer y azul de algodón, para determinar el diámetro de hifas y esporas extraídas del saco esporal, mediante un microscopio óptico (Olympus BX51®) con cámara digital (H100H®) y software (Olympus Microscope Screen Saver, Large Version).

Identificación botánica de especies de *Quercus*

Las estructuras vegetativas de cinco encinos se recolectaron en cada uno de los tres sitios, bajo los cuales se localizaron esporomas de *A. aff. hygrometricus*. Los especímenes se clasificaron e identificaron conforme a Zavala-Chávez (2003) y se cotejaron con las colecciones del Herbario Isidro Palacios de la Universidad Autónoma

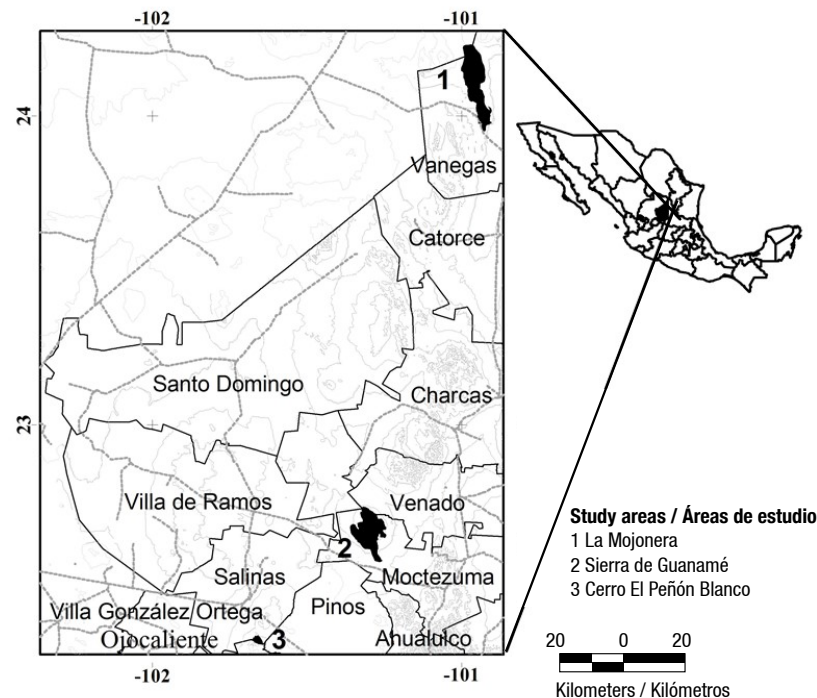


Figure 1. Location of the study area in the Altiplano Potosino, Mexico, where associations of *Astraeus aff. hygrometricus* grow. Figura 1. Localización de la zona de estudio en el Altiplano Potosino, México, donde prosperan asociaciones de *Astraeus aff. hygrometricus*.

Physicochemical characterization of the soil

A subsample of soil (0 to 20 cm depth) was taken from each of the oak trees in each cardinal point of the shaded area where sporomes were found, to integrate them into a composite sample, for a total of five samples per site. The soil was analyzed in the Plant Nutrition laboratory of the Colegio de Postgraduados, Campus Montecillo. This analysis included texture, pH, organic matter (OM), carbon percentage (C), carbon-nitrogen ratio (C/N), total nitrogen (TN) and phosphorus (P), according to NOM-021-RECNAT-2000 (Secretaría de Medio Ambiente y Recursos Naturales [SEMARNAT], 2000). The values of these measurements were subjected to an ANOVA and Tukey comparison of means ($P \leq 0.05$) with the InfoStat® software (Di Rienzo et al., 2015).

Results and Discussion

At the three studied sites, *A. aff. hygrometricus* was associated with *Quercus potosina* Trel., *Q. pringlei* Seemen ex Loes., *Q. tinkhamii* C. H. Muller and *Q. striatula* Trel. (Table 1). These species were recorded in an altitudinal range from 1820 to 2740 m (Table 1), consistent with that reported by Giménez de Azcárate and González (2011) and Sabás et al. (2015). Other studies report the association of *A. hygrometricus* with *Q. petraea* (Mattuschka) Liebl., *Q. robur* L., *Q. cerris* L., *Q. ilex* L., *Q. serrata* Thunb., *Q. crispula* Blume, *Q. suber* L., *Q. faginea* Lam. subsp. *broteroi* A. Camus, *Q. glauca* Thunb. and *Q. salicina* Blume (Barrico et al., 2012; Fangfuk, Petchang, To-annun, Fukuda, & Yamada, 2010; Kayama & Yamanaka, 2014; Torrejón, 2007).

In Mexico, *A. hygrometricus* has been previously reported from oak forests, shrubby oak forests, disturbed oak forests and pine-oak forests, without specifying the *Quercus* species in these ecosystems (Esqueda et al., 2009; Pardavé et al., 2007; Piña-Páez et al., 2013; Terríquez,

de San Luis Potosí, Herbario Nacional de México y Herbario de la Universidad Autónoma de Aguascalientes.

Caracterización fisicoquímica del suelo

En cada uno de los encinos se tomó una submuestra de suelo (0 a 20 cm de profundidad) en cada punto cardinal del área de sombra donde se encontraron esporomas, para integrarlas en una muestra compuesta, dando un total de cinco muestras por sitio. El suelo se analizó en el laboratorio de Nutrición Vegetal del Colegio de Postgraduados, Campus Montecillo; el análisis incluyó textura, pH, materia orgánica (MO), porcentaje de carbono (C), relación carbono nitrógeno (C/N), nitrógeno total (NT) y fósforo (P), de acuerdo con la NOM-021-RECNAT-2000 (Secretaría de Medio Ambiente y Recursos Naturales [SEMARNAT], 2000). Los valores de estas determinaciones se sometieron a un análisis de varianza y comparación de medias de Tukey ($P \leq 0.05$) con el software InfoStat® (Di Rienzo et al., 2015).

Resultados y discusión

En los tres sitios estudiados, *A. aff. hygrometricus* estuvo asociado a *Quercus potosina* Trel., *Q. pringlei* Seemen ex Loes., *Q. tinkhamii* C. H. Muller y *Q. striatula* Trel. (Cuadro 1). Dichas especies se registraron en un intervalo altitudinal de 1820 a 2740 m (Cuadro 1), lo cual concuerda con lo reportado por Giménez de Azcárate y González (2011) y Sabás et al. (2015). Otros estudios reportan la asociación de *A. hygrometricus* con *Q. petraea* (Mattuschka) Liebl., *Q. robur* L., *Q. cerris* L., *Q. ilex* L., *Q. serrata* Thunb., *Q. crispula* Blume, *Q. suber* L., *Q. faginea* Lam. subsp. *broteroi* A. Camus, *Q. glauca* Thunb. y *Q. salicina* Blume (Barrico et al., 2012; Fangfuk, Petchang, To-annun, Fukuda, & Yamada, 2010; Kayama & Yamanaka, 2014; Torrejón, 2007).

En México, diversos estudios indican que *A. hygrometricus* está presente en bosques de encino,

Table 1. Characteristics of oak trees in association with *Astraeus* aff. *hygrometricus*, located in the three study areas of the Altiplano Potosino in Mexico.

Cuadro 1. Características de los encinos en asociación con *Astraeus* aff. *hygrometricus*, localizados en las tres áreas de estudio del Altiplano Potosino en México.

Study site/ Sitio de estudio	Species /Especie	Habitat/Hábito	Altitude range (m)/ Rango de altitud (m)	Precipitation (mm)/ Precipitación (mm)
El Peñón Blanco	<i>Quercus potosina</i>	Shrubby-arboreal/ Arbustivo-arbóreo	2270 - 2740	335
Sierra de Guanamé	<i>Quercus tinkhamii</i> <i>Quercus pringlei</i>	Shrubby-arboreal Shrub/ Arbustivo-arbóreo Arbustivo	2130 - 2380	446
Sierra La Mojonera	<i>Quercus striatula</i>	Shrub/ Arbustivo	1820 - 2480	344

Herrera, & Rodríguez, 2017; Torres, Rodríguez, Herrera-Fonseca, & Figueroa-García, 2020). In Chihuahua, these fungi have been associated with *Q. striatula* in disturbed areas (44.0 to 63.6 % fungal abundance due to logging and burning, respectively), with *Q. depressipes* Trel. in areas of forest regeneration, and with *Q. sideroxylla* Humb. & Bonpl. and *Q. crassifolia* Humb. & Bonpl. in natural forests (Quiñónez et al., 2008).

In the present study, *A. aff. hygrometricus* was associated with four *Quercus* species distributed in a semi-arid environment with a mean annual precipitation of 375 mm (range 335 to 446 mm; Table 1). In this regard, it has been shown that mycorrhizal associations with woody plant species facilitate their absorption of water and minerals, due to the fungal absorptive capacity and different morphophysiological and biochemical strategies (Bréda, Huc, Granier, & Dreyer, 2006). This highlights the importance of *A. aff. hygrometricus* in the ecological survival of *Quercus* in the Altiplano Potosino. Gehring, Sthultz, Flores-Rentería, and Whipple (2017) pointed out that ECMs with the capacity to improve plant survival and growth, under conditions with water scarcity, will have a great relevance to forest vulnerability due to the warming and drought conditions predicted for the future. However, the development of mycorrhizal synthesis of *Astraeus* species is necessary to test the biotechnological and ecophysiological potential that this fungal species could have on the survival of the studied oak forests under semi-arid conditions.

Macro and microscopic characterization of *Astraeus aff. hygrometricus*

Results and comparison with other studies carried out in different climates and, generally, in mixed forests, are shown in Table 2, where it is observed that the morphological characteristics vary depending on the climate according to the geography of the reports. In the study area, the diameter of the endoperidium (13 to 20 mm) was larger than that reported in France (13 to 14 mm). Pérez-Calderón, Botello-Camacho, González-Fernández, and Valero-Galván (2015) indicate that there is an inverse relationship between diameter and amount of rainfall; in this regard, the average annual precipitation was 375 mm in the study area (Phosri, Martín, & Watling, 2013).

The number of laciniae (7 to 10) was found to be in the global range between regions (5 to 14 per basidiomata); likewise, hyphal diameter (4.4 to 9.2 μm) was similar with that reported in Argentina (4.5 to 8 μm) and France (4.5 a 6.5 μm).

Variations in macroscopic and microscopic characteristics are an indicator of climatic characteristics that directly

encinares arbustivos, encinar perturbado y bosque de pino-encino, pero sin especificar la especie de *Quercus* (Esqueda et al., 2009; Pardavé et al., 2007; Piña-Páez et al., 2013; Terríquez, Herrera, & Rodríguez, 2017; Torres, Rodríguez, Herrera-Fonseca, & Figueroa-García, 2020). En Chihuahua, este hongo se ha asociado con *Q. striatula* en zonas de disturbio (44.0 a 63.6 % de abundancia fúngica por tala y quema, respectivamente), con *Q. depressipes* Trel. en áreas de regeneración forestal y con *Q. sideroxylla* Humb. & Bonpl. y *Q. crassifolia* Humb. & Bonpl. en bosques naturales (Quiñónez et al., 2008).

En el presente estudio, *A. aff. hygrometricus* estuvo asociado a cuatro especies de *Quercus* distribuidas en un ambiente semiárido con precipitación promedio anual de 375 mm (rango de 335 a 446 mm; Cuadro 1). Al respecto, se ha demostrado que las asociaciones micorrícicas con especies de plantas leñosas facilitan a estas la absorción de agua y minerales, debido a la capacidad absorptiva del hongo y diversas estrategias morfofisiológicas y bioquímicas (Bréda, Huc, Granier, & Dreyer, 2006). Lo anterior resalta la importancia de *A. aff. hygrometricus* en la supervivencia ecológica de *Quercus* en el Altiplano Potosino. Gehring, Sthultz, Flores-Rentería, y Whipple (2017) mencionan que los HECM con capacidad de mejorar la supervivencia y crecimiento de las plantas, bajo condiciones de escasez de agua, tendrán mayor relevancia ante la vulnerabilidad de los bosques debido a las condiciones de calentamiento y sequía previstas para el futuro. No obstante, es necesario el desarrollo de síntesis de micorriza de la especie *Astraeus* con la finalidad de comprobar el potencial biotecnológico y ecofisiológico que podría tener en la supervivencia de los encinares estudiados en condiciones semiáridas.

Caracterización macro y microscópica de *Astraeus aff. hygrometricus*

Los resultados y su comparación con otros estudios realizados en diversos climas y, por lo general, en bosques mixtos, se muestran en el Cuadro 2, donde se observa que las características morfológicas varían dependiendo del clima en función de la geografía de los reportes. En la zona de estudio, el diámetro del endoperidio (13 a 20 mm) fue mayor que el reportado en Francia (13 a 14 mm). Pérez-Calderón, Botello-Camacho, González-Fernández, y Valero-Galván (2015) indican que existe relación inversa entre el diámetro y la cantidad de lluvia; al respecto, la precipitación promedio anual fue de 375 mm en el área de estudio (Comisión Nacional del Agua [CONAGUA], 2017) y de 709 mm en Francia (Phosri, Martín, & Watling, 2013).

El número de lacinias (7 a 10) se encontró en el rango global entre regiones (5 a 14 por basidioma); asimismo, el diámetro de hifas (4.4 a 9.2 μm) fue similar con lo reportado en Argentina (4.5 a 8 μm) y Francia (4.5 a 6.5 μm).

Table 2. Comparison of macroscopic and microscopic characteristics of *Astraeus* aff. *hygrometricus* in some world regions. Cuadro 2. Comparación de características macroscópicas y microscópicas de *Astraeus* aff. *hygrometricus* en otras regiones del mundo.

Macroscopic/Macroscópicas			Microscopic/Microscópicas			Country/ País
DEXP (mm)	DENDP (mm)	Number of laciniae/ Número de lacinias	Spore diameter (μm)/ Diámetro de esporas (μm)	DENDPH (μm) / DHENDP (μm)	DEXPH (μm) / DHEXP (μm)	
42.3-57.4	13-20	7-10	8-10.1	4.4-6.9	4.9-9.2	Mexico (current study)/ México (presente estudio)
30-70	12-25	5-8	6.5-11.0	5-8	4.5	Argentina (Nouhra & Domínguez, 1998)
20-25	13-14	12-14	10-12.5		4.5-6.5	France (Phosri et al., 2013)
48.4-58.5	15.6-20	6-8	7.5-9.1			Mexico (Pérez- Calderón et al., 2015)

DEXP: diameter of exoperidium, DENDP: diameter of endoperidium; DENDPH: diameter of endoperidium hyphae; DEXPH: diameter of exoperidium hyphae.
DEXP: diámetro exoperidio, DENDP: diámetro endoperidio; DHENDP: diámetro de hifas de endoperidio; DHEXP: diámetro de hifas de exoperidio.

affect fungal development and plasticity of *Astraeus* species to thrive in diverse ecosystems. Figure 2 shows some morphological characteristics of *A. aff. hygrometricus*, analyzed in the present study.

Soil characterization

Table 3 shows the soil characteristics of the sites analyzed. The fungal species *A. aff. hygrometricus* developed in soils with both clayey and sandy loam texture. In Sonora and other regions of the world, *A. hygrometricus* has been found in soils with sandy loam and loam texture (Esqueda et al., 2011; Pavithra, Greeshma, Karun, & Sridhar, 2015). The common feature in these studies is the presence of such fungi in soils with a significant proportion of sand.

The soil of El Peñón Blanco site had the lowest H^+ concentration (reported as pH) ($P < 0.05$). *A. aff. hygrometricus* showed a wide adaptation to soil pH variation (5.0 to 7.8). This coincides with that reported in the state of Sonora, where these fungi grow in soils with pH from 4.5 to 7.8 (Esqueda et al., 2009, 2011). Tolerance to different pH is the basis for recommending inoculation of *A. hygrometricus* during oak establishment, both in acidic and calcareous environments (Kayama & Yamanaka, 2014, 2016).

OM, C, C/N and TN values were similar ($P > 0.05$) for the three sites. The soils were classified as low in TN (1.39-2.0 %). With respect to P, the soils of the Mountain

Las variaciones de las características macroscópicas y microscópicas son un indicador de las características climáticas que afectan directamente el desarrollo del hongo y de la plasticidad de las especies de *Astraeus* para prosperar en diversos ecosistemas. La Figura 2 muestra algunas características morfológicas de *A. aff. hygrometricus*, analizadas en el presente estudio.

Caracterización edáfica

El Cuadro 3 presenta las características del suelo de los sitios analizados. La especie fúngica *A. aff. hygrometricus* se desarrolló en suelos con textura tanto migajón arcillosa como migajón arenosa. En Sonora y en otras regiones del mundo, *A. hygrometricus* se ha encontrado en suelos con textura franco arenosa y franca (Esqueda et al., 2011; Pavithra, Greeshma, Karun, & Sridhar, 2015). La característica común en estos estudios es la presencia de dicho hongo en suelos con una proporción importante de arena.

El suelo del sitio El Peñón Blanco presentó la menor concentración de H^+ (reportado como pH) ($P < 0.05$). El hongo *A. aff. hygrometricus* mostró amplia adaptación a la variación del pH del suelo (5.0 a 7.8). Esto coincide con lo reportado en el estado de Sonora, donde el hongo prospera en suelos con pH de 4.5 a 7.8 (Esqueda et al., 2009, 2011). La tolerancia a diferentes pH es la base para recomendar la inoculación de *A. hygrometricus* durante el establecimiento de encinos, tanto en ambientes ácidos como calcáreos (Kayama & Yamanaka, 2014, 2016).

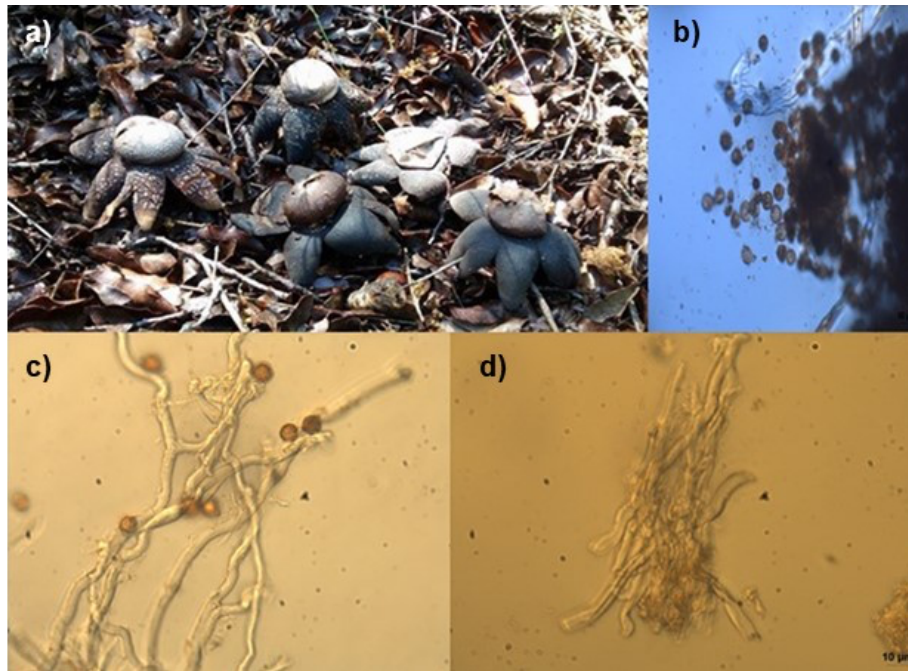


Figure 2. Structures of *Astraeus* aff. *hygrometricus* in oak forest relicts of the Altiplano Potosino: (a) sporomes; (b) verrucose globose spores (40x); (c) cylindrical to tortuous hyphae of external exoperidium, septate with y-connections, bifurcate, thick-walled, hyaline (40x); (d) smooth, slightly ornamented to sparsely verrucose hyphae of internal exoperidium, cylindrical and thin-walled, with y-connections, sometimes with attenuated apices, hyaline, non-amyloid, with rounded hyphal termination and sparse clamp-connections (40x).

Figura 2. Estructuras de *Astraeus* aff. *hygrometricus* en encinares relicto del Altiplano Potosino: a) esporomas; b) esporas globosas verrugosas (40x); c) hifas de exoperidio externo, cilíndricas a tortuosas, septadas con conexiones en “y”, bifurcadas, paredes gruesas, hialinas (40x); d) hifas de exoperidio interno, lisas ligeramente ornamentadas a escasamente verrugosas, paredes delgadas y cilíndricas, con conexiones en “y”, en algunas ocasiones con ápices atenuados, hialinas, no amiloides, con terminación de la hifa redondeada y escasamente fibuladas (40x).

Table 3. Physical and chemical characteristics of soil where *Astraeus* aff. *hygrometricus* grows in association with *Quercus* in the Altiplano Potosino.

Cuadro 3. Propiedades físicas y químicas del suelo donde prospera *Astraeus* aff. *hygrometricus* en asociación con *Quercus* en el Altiplano Potosino.

Characteristics/ Propiedades	Study sites/Sitios de estudio			Probability F/ Probabilidad F	CV (%)	LSD/DMS
	PB	SM	SG			
Texture/Textura	Sandy crumb/ Migajón arenoso	Clayey crumb/ Migajón arcilloso	Clayey crumb/ Migajón arcilloso			
pH	5.00 a	7.80 b	7.70 b	<0.0001	2.78	0.32
Organic matter (%) / Materia orgánica (%)	39.92 a	35.04 a	29.08 a	0.3427	36.75	21.24
Carbon (%) / Carbono (%)	23.16 a	18.61 a	14.99 a	0.1655	33.41	10.66
C/N ratio (%) / Relación C/N (%)	11.60 a	11.60 a	11.60 a	0.4914	0.03	0.005
Total nitrogen (%) / Nitrógeno total (%)	2.00 a	1.75 a	1.39 a	0.3430	36.76	1.06
P (mg·kg ⁻¹)	84.97 b	3.75 a	0.77 a	0.0091	134.20	67.54

PB: El Peñón Blanco hill, SG: Sierra de Guanamé, SM: Sierra La Mojenera. Characteristics with the same letter are similar between sites according to Tukey's least significant difference (LSD, $P = 0.05$). CV: coefficient of variation.

PB: cerro El Peñón Blanco, SG: sierra de Guanamé, SM: sierra La Mojenera. Propiedades con la misma letra son similares entre sitios de acuerdo con la diferencia mínima significativa de Tukey (DMS, $P = 0.05$). CV: coeficiente de variación.

Ranges Guanamé and La Mojonera were classified as low in P (0.77 to 3.75 mg·kg⁻¹) and only the soil of El Peñón Blanco was classified as high in this nutrient ($P < 0.05$, 84.97 mg·kg⁻¹). Arteaga, León, and Amador (2003) reported that the high percentage of OM, composed mostly of oak leaves, is closely related to higher contents of P and other nutrients in the soil. Dieleman, Venter, Ramachandra, Krockenberger, and Bird (2013) indicated that at higher altitudes, colder and wetter conditions prevail, in addition to higher soil acidity, conditions that reduce microbial activity, which is responsible for degradation of forest substrates.

Soil C content was slightly higher (not significant) in El Peñón Blanco (23.16 %); this element, besides being related to the OM content, is also explained by the parent material. This is different between sites: granite in El Peñón Blanco; calcareous shale, siltstone and limestone in Sierra La Mojonera; and limestone-limolite in Sierra de Guanamé. Higher organic C content of soil derived from granite (5.3 kg·m⁻²) has been reported compared to that originating from limestone (3.5 kg·m⁻²); moreover, the type of parent material has indirect control over soil C dynamics, through its influence on microbiota (Heckman, Welty-Bernard, Rasmussen, & Schwartz, 2009), fertility, soil quality, and environmental impact (Cristóbal-Acevedo, Tinoco-Rueda, Prado-Hernández, & Hernández-Acosta, 2019).

Altitude may be determining the presence of *Quercus* species; also, the interaction of these with the parental material and environmental factors could influence soil fertility. In this study, *Q. potosina* (present in El Peñón Blanco with an average altitude of 2505 m) was associated with higher nutrient and OM contents, while the lowest values were found in the lower altitude sites, where *Q. tinkhamii* and *Q. pringlei* (Sierra de Guanamé, 2225 m) and *Q. striatula* (Sierra La Mojonera, 2150 m) grow.

The study of soil conditions where *A. aff. hygrometricus* grows contributes to the knowledge related to this species, since certain ECM may be adapted to specific niches. This helps to a better use of soil resources (Kranabetter, Durall, & Mackenzie, 2009) by the production of mycelium that can potentially act as an extension of the root system of woody species, which enhances their nutrient and water acquisition efficiency for the host plant (Chalot & Plassard, 2011; Liu, Li, & Kou, 2020) and decreases nutrient losses from the ecosystem (Van Der Heijden & Horton, 2015). The pH is one of the soil characteristics that has a close relationship with the beneficial effect of ECM, since, under acidic conditions, fungal communities will be dominated by taxa that are dependent and efficient in releasing organic P from soil organic matter (Carrino-Kyker et al., 2016). It has been shown that mycorrhizal

Los valores de MO, C, C/N y NT fueron similares ($P > 0.05$) en los tres sitios. Los suelos se clasificaron como bajos en NT (1.39-2.0 %). Con respecto al P, los suelos de las sierras de Guanamé y La Mojonera se clasificaron con bajo contenido (0.77 a 3.75 mg·kg⁻¹) y solo el suelo de El Peñón Blanco se clasificó como alto en este nutrimento ($P < 0.05$, 84.97 mg·kg⁻¹). Arteaga, León, y Amador (2003) reportaron que el porcentaje alto de MO, compuesto en su mayor parte por hojas de encino, está estrechamente relacionado con mayores contenidos de P y otros nutrimentos en el suelo. Por su parte, Dieleman, Venter, Ramachandra, Krockenberger, y Bird (2013) señalan que a mayor altitud prevalecen condiciones más frías y húmedas, además de mayor acidez del suelo, ambientes que reducen la actividad microbiana, la cual es responsable de la degradación del sustrato de bosque.

El contenido de C en el suelo fue ligeramente superior (no significativo) en El Peñón Blanco (23.16 %); dicho elemento, además de estar relacionado con el contenido de MO, también es explicado por el material parental. Este es diferente entre sitios: granito en El Peñón Blanco; lutita calcárea, limolita y caliza en sierra La Mojonera; y caliza-limolita en sierra de Guanamé. Se ha reportado mayor contenido de C orgánico del suelo derivado de granito (5.3 kg·m⁻²) respecto al que se origina de caliza (3.5 kg·m⁻²); además, el tipo de material parental ejerce control indirecto sobre la dinámica del C del suelo, a través de su influencia sobre la microbiota (Heckman, Welty-Bernard, Rasmussen, & Schwartz, 2009), fertilidad, calidad edáfica e impacto ambiental (Cristóbal-Acevedo, Tinoco-Rueda, Prado-Hernández, & Hernández-Acosta, 2019).

La altitud puede estar determinando la presencia de especies de *Quercus*; asimismo, la interacción de estas con el material parental y los factores ambientales podría condicionar la fertilidad del suelo. En este estudio, *Q. potosina* (presente en El Peñón Blanco con altitud promedio de 2505 m) se asoció con mayores contenidos nutrimentales y de MO, mientras que los valores más bajos se identificaron en los sitios de menor altitud, donde prosperan *Q. tinkhamii* y *Q. pringlei* (sierra de Guanamé, 2225 m) y *Q. striatula* (sierra La Mojonera, 2150 m).

El estudio de las condiciones edáficas donde prospera *A. aff. hygrometricus* aporta al conocimiento sobre esta especie, ya que ciertos HECM pueden estar adaptados a nichos específicos. Lo anterior contribuye al mejor uso de los recursos del suelo (Kranabetter, Durall, & Mackenzie, 2009) mediante la producción de micelio que potencialmente puede actuar como una prolongación del sistema radical de especies leñosas, lo cual amplía su eficiencia de adquisición de nutrientes y agua para la planta hospedera (Chalot & Plassard,

fungi can increase P availability by the secretion of phosphatases that degrade organic P (Burke, Smemo, & Hewins, 2014). This could explain the high P content in the soil of this study, associated with acid pH.

Conclusions

The ectomycorrhizal fungus *Astraeus* aff. *hygrometricus*, associated with four *Quercus* species (*Q. potosina*, *Q. tinkhamii*, *Q. pringlei* and *Q. striatula*) was found for the first time in oak forests relicts of the semi-arid Altiplano Potosino at altitudes ranging from 1820 to 2740 m. This indicates the ability to establish ectomycorrhizal symbiosis in semiarid environments with low precipitation (375 mm per year) and in soils with acid to basic pH (5.0 to 7.8) with low N and high P levels. The study contributes to strengthen the knowledge related to the macro- and microscopic morphological characteristics of *A. aff. hygrometricus* (which may vary depending on the study site), its plasticity to thrive in diverse ecosystems, and the importance and survival of *Quercus* and *Astraeus* in vulnerable environments.

Acknowledgments

The authors would like to thank the Consejo Nacional de Ciencia y Tecnología for the scholarship granted to the first author for her graduate studies. We also thank Dr. Faustino Hernández Santiago for his support and advice.

End of English version

References / Referencias

- Aguilar-Aguilar, S., González-Mendoza, D., & Grimaldo-Juárez, O. (2011). Ectomicorrizas asociadas a *Pinus jeffreyi* en el Parque Nacional "Constitución de 1857" en Baja California, México. *Revista Chapingo Serie Ciencias Forestales y del Ambiente*, 17(3), 325–332. doi: 10.5154/rchscfa.2011.01.007
- Arteaga, B., León, S., & Amador, C. (2003). Efecto de la mezcla de sustratos y fertilización sobre el crecimiento de *Pinus durangensis* Martínez en vivero. *Foresta Veracruzana*, 5(2), 9–16. Retrieved from <https://www.redalyc.org/html/497/49750202/>
- Barrico, L., Azul, A. M., Morais, M. C., Coutinho, A. P., Freitas, H., & Castro, P. (2012). Landscape and urban planning biodiversity in urban ecosystems: Plants and macromycetes as indicators for conservation planning in the city of Coimbra (Portugal). *Landscape and Urban Planning*, 106(1), 88–102. doi: 10.1016/j.landurbplan.2012.02.011
- Biswas, G., Nandi, S., Kuila, D., & Acharya, K. (2017). A comprehensive review on food and medicinal prospects of *Astraeus hygrometricus*. *Pharmacognosy Journal*, 9(6), 799–806. doi: 10.5530/pj.2017.6.125

2011; Liu, Li, & Kou, 2020) y disminuye las pérdidas de nutrientes del ecosistema (Van Der Heijden & Horton, 2015). El pH es una de las características del suelo que tiene estrecha relación con el efecto benéfico de los HECM, ya que, bajo condiciones ácidas, las comunidades fúngicas estarán dominadas por taxones dependientes y eficientes para liberar el P orgánico de la materia orgánica del suelo (Carrino-Kyker et al., 2016). Se ha demostrado que los hongos micorrícicos pueden incrementar la disponibilidad de P a través de la secreción de fosfatasa que degradan el P orgánico (Burke, Smemo, & Hewins, 2014). Lo anterior podría explicar el contenido alto de P en el suelo del presente estudio, asociado a pH ácido.

Conclusiones

En encinares relicto del Altiplano Potosino semiárido se encontró por primera vez al hongo ectomicorrícico *Astraeus* aff. *hygrometricus*, asociado a cuatro especies de *Quercus* (*Q. potosina*, *Q. tinkhamii*, *Q. pringlei* y *Q. striatula*) en rangos altitudinales de 1820 a 2740 m. Esto indica la capacidad de establecer simbiosis ectomicorrícica en ambientes semiáridos con precipitación escasa (375 mm anuales) y en suelos con pH de ácido a básico (5.0 a 7.8) con niveles bajos de N y altos de P. El estudio contribuye a fortalecer el conocimiento sobre las características morfológicas macro y microscópicas de *A. aff. hygrometricus* (que pueden variar en función del sitio de estudio), su plasticidad para prosperar en diversos ecosistemas, y la importancia y supervivencia de *Quercus* y *Astraeus* en ambientes vulnerables.

Agradecimientos

Los autores agradecen al Consejo Nacional de Ciencia y Tecnología la beca otorgada a la primera autora para realizar sus estudios de posgrado. Asimismo, se agradece el apoyo y asesoría del Dr. Faustino Hernández Santiago.

Fin de la versión en español

- Bréda, N., Huc, R., Granier, A., & Dreyer, E. (2006). Temperate forest trees and stands under severe drought: a review of ecophysiological responses, adaptation processes and long-term consequences. *Annals of Forest Science*, 63, 625–644. doi: 10.1051/forest:2006042
- Burke, D. J., Smemo, K. A., & Hewins, C. R. (2014). Soil biology & biochemistry ectomycorrhizal fungi isolated from old-growth northern hardwood forest display variability in extracellular enzyme activity in the presence of plant litter. *Soil Biology and Biochemistry*, 68, 219–222. doi: 10.1016/j.soilbio.2013.10.013
- Carrino-Kyker, S., Kluber, L., Petersen, S., Coyle, K., Hewins, C., De Forest, J., & Burke, D. (2016). Mycorrhizal fungal communities respond to experimental elevation of

- soil pH and P availability in temperate hardwood forests. *FEMS Microbiology Ecology*, 92(3), 1–24. doi: 10.1093/femsec/fiw024
- Comisión Nacional del Agua (CONAGUA). (2017). Normales climatológicas por estación, Retrieved from http://smn.cna.gob.mx/index.php?option=com_content&view=article&id=42&Itemid=75
- Cristóbal-Acevedo, D., Tinoco-Rueda, J., Prado-Hernández, J., & Hernández-Acosta, E. (2019). Soil carbon and nitrogen in tropical montane cloud forest, agroforestry and coffee monoculture systems. *Revista Chapingo Serie Ciencias Forestales y del Ambiente*, 25(2), 169–184. doi: 10.5154/r.rchscfa.2018.09.070
- Chalot, M., & Plassard, C. (2011). Ectomycorrhiza and nitrogen provision to the host tree. In J. C. Polacco, & C. D. Todd (Eds.), *Ecological aspects of nitrogen metabolism in plants* (pp. 69–94). New York, USA: Wiley. doi: 10.1002/9780470959404.ch4
- Cheeke, T. E., Phillips, R. P., Brzostek, E. R., Rosling, A., Bever, J. D., & Fransson, P. (2017). Dominant mycorrhizal association of trees alters carbon and nutrient cycling by selecting for microbial groups with distinct enzyme function. *New Phytologist*, 214(1), 432–442. doi: 10.1111/nph.14343
- Dieleman, W. I. J., Venter, M., Ramachandra, A., Krockenberger, A. K., & Bird, M. I. (2013). Soil carbon stocks vary predictably with altitude in tropical forests: Implications for soil carbon storage. *Geoderma*, 204, 59–67. doi: 10.1016/j.geoderma.2013.04.005
- Di Rienzo, J. A., Casanoves, F., Balzarini, F., Gonzalez, M. G., Tablada, L. M., & Robledo, C. W. (2015). InfoStat: software para análisis estadístico. Argentina: Universidad Nacional de Córdoba.
- Esqueda, M., Gutiérrez, A., Coronado, M. L., Lizárraga, M., Raymundo, T., & Valenzuela, R. (2012). Distribución de algunos hongos gasteroides (Agaricomycetes) en la planicie central del Desierto Sonorense. *Revista Mexicana de Micología*, 36(4), 1–8. Retrieved from http://www.scielo.org.mx/scielo.php?pid=S0187-31802012000200002&script=sci_arttext
- Esqueda, M., Sánchez, A., Coronado, M., Gutiérrez, A., Lizárraga, M., & Valenzuela, R. (2011). Nuevos registros de hongos gasteroides en la Reserva de Biosfera Sierra de Álamos-Río Cuchujaqui. *Revista Mexicana de Micología*, 32, 43–51. Retrieved from <http://www.scielo.org.mx/pdf/rmm/v34/v34a7.pdf>
- Esqueda, M., Sánchez, A., Rivera, M., Coronado, M., Lizárraga, & Valenzuela, R. (2009). Primeros registros de hongos gasteroides en la Reserva Forestal Nacional y Refugio de Fauna Silvestre Ajos-Bavispe, Sonora, México. *Revista Mexicana de Micología*, 30, 19–29. Retrieved from <http://www.scielo.org.mx/pdf/rmm/v30/v30a3.pdf>
- Fangfuk, W., Okada, K., Petchang, R., To-annun, C., Fakuda, M., & Yamada, M. (2010). In vitro mycorrhization of edible *Astraeus* mushrooms and their morphological characterization. *Mycoscience*, 51(3), 234–241. doi: 10.1007/s10267-009-0031-1
- Fangfuk, W., Petchang, R., To-annun, C., Fukuda, M., & Yamada, A. (2010). Identification of Japanese *Astraeus*, based on morphological and phylogenetic analyses. *Mycoscience*, 51(4), 291–299. doi: 10.1007/s10267-010-0039-6
- Galicia, L., Chávez-Vergara, B., Kolb, M., Jasso-Flores, R. I., Rodríguez-Bustos, L., Solís, L., ... Villanueva, A. (2018). Perspectivas del enfoque socioecológico en la conservación, el aprovechamiento y pago de servicios ambientales de los bosques templados de México. *Madera y Bosques*, 24(2), 1–18. doi: 10.21829/myb.2018.2421443
- Gehring, C. A., Sthultz, C. M., Flores-Rentería, L., & Whipple, A. V. (2017). Tree genetics defines fungal partner communities that may confer drought tolerance. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 114(42), 11169–11174. doi: 10.1073/pnas.1704022114
- Giménez de Azcárate, J., & González, O. (2011). Pisos de vegetación de la Sierra de Catorce y territorios circundantes (San Luis Potosí, México). *Acta Botánica Mexicana*, 123, 91–123. Retrieved from <http://www.scielo.org.mx/pdf/abm/n94/n94a4.pdf>
- Heckman, K., Welty-Bernard, A., Rasmussen, C., & Schwartz, E. (2009). Geologic controls of soil carbon cycling and microbial dynamics in temperate conifer forests. *Chemical Geology*, 267(1-2), 12–23. doi: 10.1016/j.chemgeo.2009.01.004
- Kayama, M., & Yamanaka, T. (2014). Growth characteristics of ectomycorrhizal seedlings of *Quercus glauca*, *Quercus salicina*, and *Castanopsis cuspidata* planted on acidic soil. *Trees*, 28, 569–583. doi: 10.1007/s00468-013-0973-y
- Kayama, M., & Yamanaka, T. (2016). Growth characteristics of ectomycorrhizal seedlings of *Quercus glauca*, *Quercus salicina*, *Quercus myrsinaefolia*, and *Castanopsis cuspidata* planted in calcareous soil. *Forests*, 7(11), 266. doi: 10.3390/f7110266
- Kranabetter, J. M., Durall, D. M., & Mackenzie, W. H. (2009). Diversity and species distribution of ectomycorrhizal fungi along productivity gradients of a southern boreal forest. *Mycorrhiza*, 19, 99–111. doi: 10.1007/s00572-008-0208-z
- Liu, Y., Li, X., & Kou, Y. (2020). Ectomycorrhizal fungi: participation in nutrient turnover and community assembly pattern in forest ecosystems. *Forests*, 11(4), 453. doi: 10.3390/f11040453
- Makita, N., Hirano, Y., Yamanaka, T., Yoshimura, K., & Kosugi, Y. (2012). Ectomycorrhizal-fungal colonization induces physio-morphological changes in *Quercus serrata* leaves and roots. *Journal of Plant Nutrition and Soil Science*, 175(6), 900–906. doi: 10.1002/jpln.201100417
- Nouhra, E. R., & Dominguez De Toledo, L. (1998). The first record of *Astraeus hygrometricus* from Argentina. *Mycologist*, 12(3), 112–113. doi: 10.1016/S0269-915X(98)80009-8
- Pavithra, M., Greeshma, A. A., Karun, N. C., & Sridhar, K. R. (2015). Observations on the *Astraeus* spp. of

- Southwestern India. *Mycosphere*, 6(4), 421–432. doi: 10.5943/mycosphe/6/4/4
- Párdave, D. L. M., Flores, P. L., Franco, E. E. V., & Robledo, C. M. (2007). Contribución al conocimiento de los hongos (Macromicetos) de la Sierra Fría, Aguascalientes. *Investigación y Ciencia*, 15(37), 4–12. Retrieved from <https://www.redalyc.org/articulo.oa?id=67403702>
- Pérez-Calderón, J. R., Botello-Camacho, A., González-Fernández, R., & Valero-Galván, J. (2015). Variación morfológica en el género *Astraeus* (Boletales, Basidiomycota) en relación con las condiciones climáticas y geográficas en las islas de montaña de Chihuahua y Sonora, México. *Acta Universitaria*, 25(4), 3–10. doi: 10.15174/au.2015.734
- Phosri, C., Martín, M. P., & Watling, R. (2013). *Astraeus*: hidden dimensions. *IMA Fungus*, 4(2), 347–356. doi: 10.5598/ima fungus.2013.04.02.13
- Piña-Páez, A. C., Esqueda, M., Gutiérrez, A., & González-Ríos, H. (2013). Diversity of gasteroid fungi in the Sierra de Mazatán, Sonora, Mexico. *The Southwestern Naturalist*, 58(3), 351–356. doi:10.1894/0038-4909-58.3.351
- Quiñónez, M. M., Garza, O. F., Sosa, C. M., Lebgue, C. T., Lavin, M. P., & Bernal, C. S. (2008). Índices de diversidad y similitud de hongos ectomicorrizógenos en bosques de Bocoyna, Chihuahua, México. *Revista Ciencia Forestal en México*, 33(103), 59–78. Retrieved from <http://cienciasforestales.inifap.gob.mx/index.php/forestales/article/view/741/1903>
- Sabás-Rosales, J. L., Sosa-Ramírez, J., & Luna-Ruiz, J. J. (2015). Diversidad, distribución y caracterización básica del hábitat de los encinos (*Quercus*: Fagaceae) del estado de San Luis Potosí, México. *Botanical Sciences*, 93(4), 881–897. doi: 10.17129/botsci.205
- Secretaría de Medio Ambiente y Recursos Naturales (SEMARNAT). (2000). Norma Oficial Mexicana NOM-021-RECNAT-2000, Que establece las especificaciones de fertilidad, salinidad y clasificación de suelos. Estudios, muestreo y análisis. México: Diario Oficial de la Federación.
- Smith, S. E., & Read, D. J. (2008). *Mycorrhizal symbiosis* (3rd ed.). Elsevier.
- Tedersoo, L., Suvi, T., Larson, E., & Koljalg, U. (2006). Diversity and community structure of ectomycorrhizal fungi in a wooded meadow. *Mycological Research*, 110(6), 734–748. doi: 10.1016/j.mycres.2006.04.007
- Terríquez, V. A. K., Herrera, F. M. de J., & Rodríguez, A. O. (2017). Contribución al conocimiento de la micobiota del cerro Punta Grande, Mezcala, municipio de Poncitlán, Jalisco, México. *Scientia Fungorum*, 45, 53–66. Retrieved from http://www.scielo.org.mx/scielo.php?script=sci_arttext&pid=S01873180201700100053&lng=es&tlng=es
- Torrejón, H. M. (2007). Contribución al estudio de los hongos del parque natural de la Sierra Calderona y su área de influencia: Castelló-València (España). *Revista Catalana de Micología*, 29, 17–28. Retrieved from http://micocat.net/UNCINULA09/rcmPdf/RCM29_2007/1728_Contribucion_estudio_hongos_parque_natura_Serra_Calderona-Jarales.pdf
- Torres, P. C. O., Rodríguez, A. O., Herrera-Fonseca, M. de J., & Figueroa-García, D. (2020). Catálogo de la micobiota del Complejo Volcánico de Colima, México. *Acta Botánica Mexicana*, 127, e1686. doi: 10.21829/abm127.2020.1686
- Van Der Heijden, M. G., & Horton, T. (2015). Socialism in soil? The importance of mycorrhizal fungal networks for facilitation in natural ecosystems. *Journal of Ecology*, 97(6), 1139–1150. doi: 10.1111/j.1365-2745.2009.01570.x
- Villarreal, J. A., Encina, J. A., & Carranza, M. A. (2008). Los encinos (*Quercus*: Fagaceae) de Coahuila, México. *Journal of the Botanical Research Institute of Texas*, 2(2), 1235–1278. Retrieved from <https://www.biodiversitylibrary.org/page/41536502#page/484/mode/1up>
- Wallace, J., Aquilué, N., Archambault, Ch., Carpentier, S., Francoeur, X., Greffard, M. E., ... Messier, Ch. (2015). Present forest management structures and policies in temperate forests of Mexico: Challenges and prospects for unique tree species assemblages. *The Forestry Chronicle*, 91(3), 306–317. Retrieved from <https://pubs.cif-ifc.org/doi/pdf/10.5558/tfc2015-052>
- Zavala-Chávez, F. (2003). *Identificación de encinos de México*. México: División de Ciencias Forestales, Universidad Autónoma Chapingo.