



Agaricus subrufescens en México: un recurso forestal no maderable, comestible, medicinal y potencialmente cultivable

Agaricus subrufescens in México: an edible, medicinal, and potentially cultivable non-wood forest resource

A. Carlos Velázquez-Narváez¹, Rosario Medel², Gerardo Mata^{1*} y Alejandro Espinosa de los Monteros¹

¹ Instituto de Ecología, A.C., Xalapa, Veracruz, México.

² Universidad Veracruzana. Instituto de
Investigaciones Forestales. Xalapa, Veracruz,
México.

* Autor de correspondencia. gerardo.mata@inecol.mx

RESUMEN

Agaricus subrufescens es un hongo comestible con propiedades medicinales que se cultiva con fines comerciales en varios países. De manera natural, este hongo tiene una amplia distribución en casi todo el mundo. Particularmente para México, esta especie no había sido descrita, por lo que en este estudio se presenta por primera vez su caracterización morfológica y molecular, a partir de una recolecta silvestre proveniente del bosque mesófilo de montaña en la región central del estado de Veracruz. Además, se aisló una cepa a partir del espécimen recolectado, la cual fue propagada vegetativamente. Con este trabajo se confirma la presencia de *A. subrufescens* en México con un ejemplar cuya localidad es la más meridional en América del Norte, y se propone como una especie forestal no maderable potencialmente cultivable.

PALABRAS CLAVE: *Agaricus brasiliensis*, bosque de niebla, cultivo de hongos, identificación molecular.

ABSTRACT

Agaricus subrufescens is an edible fungus with medicinal properties which is cultivated with commercial aims in several countries; in nature, it has a wide distribution almost worldwide. This species has not been recorded in the wild for Mexico, thereby herein it was morphologically and molecularly characterized for the first time from a wild collection coming from the cloud forest in the central part of the State of Veracruz, Mexico. In addition, a strain was isolated from the collected specimen, which was grown. In this study, we confirm the occurrence of *A. subrufescens* in Mexico, being the southernmost collection in North America, and it is proposed as a forest, non-timber, and potentially cultivable species.

KEYWORDS: *Agaricus brasiliensis*, cloud forest, mushrooms cultivation, molecular identification.

INTRODUCCIÓN

Los productos forestales no maderables son todos aquellos recursos de origen biológico que provienen de los bosques, exceptuando la madera. Tienen un gran significado cultural y de valor para habitantes de zonas rurales y urbanas. Entre ellos se encuentran los hongos (Rivera-García, Dávalos-Sotelo y Lascurain-Rangel, 2013). Los hongos silvestres son un recurso forestal no maderable que ha generado un gran impacto sobre los grupos culturales del mundo, incluyendo principalmente su importancia como alimento, medicina, uso recreativo y lúdico

(López-García, Jiménez-Ruiz y Pérez-Moreno, 2017). En México, como en otros países, muchas personas están familiarizadas con el cultivo de hongos comestibles y para otros usos (Okhuoya *et al.*, 2010). El número de hongos comestibles registrado en el mundo es de alrededor de 14 000 especies (Chang y Wasser, 2012), mientras que en nuestro país se han registrado cerca de 300 especies comestibles y medicinales provenientes principalmente de los bosques templados (Garibay-Orijel, Ruán-Soto y Estrada-Martínez, 2010). Entre los hongos cultivados comercialmente, 85% es producido por especies de tan solo cinco géneros y en

2013 la producción mundial se estimó en 34 millones de toneladas (Royse, Baars y Tan, 2017). *Agaricus* L. (Agaricaceae, Agaricomycetes, Basidiomycota) es un género cosmopolita que incluye entre 200 y 450 especies de hongos saprobios (Cappelli, 1984; Bas, 1991; Kirk, Cannon, Minter y Stalpers, 2008; Zhao *et al.*, 2011b; Karunarathna *et al.*, 2016; International Mycological Association [IMA], 2018), algunas de ellas con importancia nutricional e incluso medicinal [e.g. *Agaricus bisporus* (J.E. Lange) Imbach]. Zhao *et al.* (2011b) reconocieron 386 especies alrededor del mundo (203 de zonas templadas, 183 de zonas tropicales), y enfatizaron que la diversidad de especies de *Agaricus* en zonas tropicales está subestimada y que el número de especies presentes en dichas regiones probablemente sea mayor a aquel en regiones templadas. Debe considerarse que la taxonomía de este género es muy compleja (Cappelli, 1984; Karunarathna *et al.*, 2016). A pesar de su gran diversidad taxonómica y de su importancia económica, este género ha sido poco estudiado en México; solo destacan los trabajos de Gutiérrez-Ruiz y Cifuentes (1990) para todo el país y de Medel, Palestina-Villa y Mata (2015) para el estado de Veracruz. Al menos 43 especies de *Agaricus* han sido citadas para México (Herrera y Guzmán, 1972; Bandala-Muñoz, Guzmán y Montoya-Bello, 1988; *inter alia*), que equivalen a alrededor de 10% de la diversidad global conocida de este género.

Agaricus subrufescens Peck (1894) es un hongo comestible al que se le atribuyen propiedades medicinales (e.g. antigenotóxicas y antitumorales), por lo que ha sido estudiado y cultivado en varias partes del mundo (Wisitrassameewong *et al.*, 2012b). Fue descrito de Nueva York, EE.UU. Sus poblaciones naturales están ampliamente distribuidas en el mundo, pues se han citado de casi todos los continentes (excepto de Australia y Antártica) y de algunas islas del Pacífico y del Índico (e.g. Peck, 1897; Kauffman, 1918; Murrill, 1922; Zeller, 1922; Kerrigan, 1986; Nauta, 1999, 2001 [como *A. rufotegulis* Nauta]; Wasser *et al.*, 2002 [como *A. brasiliensis* Wasser, Didukh, De Amazonas & Stamets]; Peterson, Desjardin y Hemmes, 2000; Arrillaga y Parra, 2006; Ludwig, 2007; Wisitrassameewong *et al.*, 2012a; Parra, 2013; Gui *et al.*, 2015; Thongklang *et al.*, 2016 [como sinónimo de *A. bambusae* Beeli var. *bambusae*]). La especie pertenece a la sección *Arvenses* (Konrad & Maubl.) Konrad & Maubl. del subgénero *Flavoagaricus* Wasser, y varios estudios filogenéticos han confirmado la posición de *A. subrufescens* dentro de esta sección (e.g. Zhao *et al.*, 2011b). Los

representantes de dicha sección se caracterizan por presentar anillo súpero y doble (dos capas sobre el estípite); contexto que se mancha de amarillo al maltratarse; queilocistidios catenulados frecuentemente presentes; reacción positiva al KOH (coloración amarillenta) y a la mezcla de Schäffer (coloración amarillo-anaranjada a rojo); y olor y sabor a anís o almendra. Particularmente, *A. subrufescens* se caracteriza por la pigmentación café-rojiza de las fibrillas sobre el píleo (e.g. Nauta, 2001).

Existen discrepancias en cuanto a la circunscripción de esta especie. Por un lado, algunos autores propusieron un concepto restringido para *A. subrufescens* (i.e. Wasser *et al.*, 2002, 2005; Didukh, Wasser y Nevo, 2003; Didukh, Vilgalys, Wasser, Isikhuemhen y Nevo, 2005), pues reconocieron a otras como especies independientes; a saber: *A. brasiliensis* (descrita de América del Sur) y *A. rufotegulis* (descrita de Europa). Por otro lado, la mayoría de los autores aceptan un concepto más amplio (e.g. Kerrigan, 2005, 2007), pues consideran a dichas especies como sinónimos de *A. subrufescens*, el nombre actualmente aceptado *sensu auctorum*. Thongklang *et al.* (2016) agregaron un sinónimo más para *A. subrufescens*, a saber: *A. bambusae* var. *bambusae*). Además, la referencia errónea para este hongo y sus cepas cultivadas bajo el nombre de *A. blazei* Murrill fue acertada y detalladamente aclarada por Wasser *et al.* (2002), de manera que actualmente se considera que *A. blazei sensu* Heinemann es también un sinónimo de *A. subrufescens*. En este trabajo se acepta el *sensu lato* para *A. subrufescens*, que considera a todas estas especies como sinónimos. De hecho, esta especie es cultivada y comercializada en varias partes del mundo bajo los nombres de *A. blazei* Murrill y *A. sylvaticus* Schaeff. (Wasser *et al.*, 2002; Kerrigan, 2005; Wisitrassameewong *et al.*, 2012b; Kerrigan, 2016), pero solamente se trata de denominaciones taxonómicas mal aplicadas; asimismo, es conocida con varios nombres vernáculos según el área geográfica de donde que provenga (e.g. ‘Himematsutake’, ‘Agarikusutake’ y ‘Kawariharatake’ en Japón; Cogumelo-do-sol, ‘Cogumelo de Deus’ o ‘Cogumelo de vida’ en Brasil; Sun Mushroom y Royal Sun Agaricus en la mayor parte de Europa; ‘Mandelpilz’ en Alemania; ‘Almond mushroom’ en EUA; y ‘Champiñón almendra’ en España) (Wasser *et al.*, 2002, 2005; Kerrigan, 2005; Wisitrassameewong *et al.*, 2012b; Parra, 2013).



La importancia nutracéutica, terapéutica y farmacéutica de esta especie está fuertemente sustentada, pues desde 1968 se han publicado al menos 1000 artículos clínicos dedicados a sus propiedades benéficas (e.g. Wisitrassameewong *et al.*, 2012b). Se han aislado e identificado varios compuestos bioactivos a partir de los basidiomas y del micelio de este hongo, los cuales han mostrado actividad contra distintas enfermedades tan relevantes como cáncer de pulmón y de estómago (Itoh, Ito y Hibasami, 2008). Debido a estas propiedades culinario-medicinales, *A. subrufescens* representa uno de los recursos forestales no maderables más prometedores en cuanto a su alto potencial de aprovechamiento a escala mundial.

A. subrufescens fue registrado de México por Martínez-Carrera *et al.* (2001) haciendo referencia a una cepa aislada de un espécimen silvestre recolectado en el estado de Puebla. Sin embargo, este reporte no está sustentado ya que dichos autores no proporcionan datos sobre el ejemplar de herbario y/o una secuencia de DNA disponible, ni aportaron una descripción morfológica, por lo que su registro no puede ser confirmado formalmente y tampoco se tiene información sobre su morfología, hábitat, distribución o variabilidad genética. Así, el objetivo de este trabajo es ampliar el conocimiento sobre *A. subrufescens* mediante la caracterización morfológica y molecular (región ITS nuc-rDNA) de nuevas recolectas silvestres, a fin de respaldar y corroborar la presencia de dicha especie en México, lo cual representaría un potencial económico para el país.

MATERIALES Y MÉTODOS

Recolectas y descripción morfológica

Se realizaron exploraciones dirigidas a la búsqueda de especímenes de *Agaricus subrufescens* en distintas localidades de la porción central del estado de Veracruz durante 2011, 2012 y 2013, incluyendo sitios con bosque de coníferas, bosque de encino, bosque mesófilo de montaña y bosque tropical perennifolio (*sensu* Rzedowski, 1978). Los basidiomas frescos recolectados fueron caracterizados morfológicamente siguiendo la terminología de Largent (1977) y de Parra (2008). La codificación de los colores se basó en el sistema de Munsell (1979). Además, sobre la superficie de las distintas porciones del basidioma se hicieron las pruebas macroquímicas de KOH (al 10%) y reacción de Schaeffer

(solución acuosa de anilina + solución de ácido nítrico al 5%) (Arranz *et al.*, 2000; Parra, 2008). Se seleccionaron y separaron los basidiomas para el aislamiento de cepas abajo descrito. El resto de los especímenes fueron secados a temperaturas entre 40 °C y 60 °C. Para el estudio micromorfológico, se montaron preparaciones temporales usando KOH al 5%, solución de floxina ácida, Rojo Congo, y reactivo de Melzer (Largent, Johnson y Watling, 1977) de las distintas partes del basidioma (píleo, estípites, contexto e himenio) en fresco y en seco, y se observaron bajo el microscopio óptico (Carl Zeiss Primo Star). Todas las medidas fueron presentadas en forma de intervalo (valores mínimo-máximo) cuando se hizo más de una medición. Para el caso de las medidas de los elementos microscópicos, el número de mediciones siempre fue de al menos 30; el valor x_m corresponde al intervalo de medias aritméticas parciales calculadas a partir de las mediciones realizadas en cada preparación fija ($n > 30$). El índice Q representa la proporción individual longitud/anchura de cada espora medida y es presentado como un intervalo de valores sin media aritmética. La identificación taxonómica del material mediante morfología se basó en los trabajos de Peck (1897), Kerrigan (1986, 2016) y Parra (2013). El código MB es el número de registro en la base de datos Mycobank (IMA, 2018). El material estudiado se depositó en la colección de hongos del herbario XAL (Instituto de Ecología, A.C., Xalapa, Veracruz, México).

Propagación de cepas

Para la propagación de cepas, se aisló tejido micelial a partir del contexto del píleo de los basidiomas frescos, usando como medios de cultivo papa-dextrosa-agar (PDA) y medio completo básico (CMB, descrito en Maia *et al.*, 2012). Las cepas aisladas se incubaron a 25 °C, se observaron y caracterizaron en fresco haciendo preparaciones temporales para microscopía óptica usando KOH al 5%, Rojo Congo y reactivo de Melzer (Largent *et al.*, 1977). Posteriormente, las cepas fueron sembradas en los mismos medios de cultivo, además de medio en agar de extracto de composta comercial para *Agaricus bisporus*, y se mantuvieron en refrigeración a 4 °C. Después, las cepas fueron inoculadas en semilla esterilizada de sorgo y de mijo, e incubadas a 25 °C. Finalmente, el inóculo obtenido en semilla fue sembrado en pacas

de 4 kg de composta comercial usada para cultivo de *A. bisporus*, e incubado a 25 °C.

Caracterización y análisis moleculares

1. *Extracción de DNA, PCR y secuenciación.* Para el aislamiento de DNA a partir de los basidiomas frescos y de las cepas puras, se colocaron 1 mm² - 2 mm² de micelio en tubos Eppendorf de 0.6 µL con el kit Extract-NAmp™ (Sigma-Aldrich, Missouri, EUA), los cuales se agitaron en *vortex* y se incubaron durante dos minutos a 90 °C. La región ITS se amplificó utilizando los iniciadores ITS1F y ITS4 descritos por Gardes y Bruns (1993) usando 25 µL del kit de PCR USB® RubyTaq™ PCR Master Mix (Sigma-Aldrich, Missouri, EUA) mezclado con 0.5 µL de cada iniciador [concentración 50 µMol/ µL], 11 µL de H₂O miliQ y 1 µL de cada muestra de DNA; el termociclador estuvo bajo las condiciones descritas por Izzo, Agbowo y Burns (2005). Los productos positivos de PCR fueron limpiados usando el KIT de purificación GeneJET PCR Purification Kit (Thermo Scientific, Massachusetts, EUA). Los productos de purificación y los iniciadores usados en la PCR fueron enviados a Macrogen Inc. (Seúl, Rép. de Corea) para su secuenciación. La secuencia recibida fue editada en el programa Sequencher (Gene Codes Co., Michigan, EUA) y está disponible en la base de datos GenBank de Ncbi con el número de acceso KY114572.

2. *Análisis filogenéticos.* Para corroborar la identificación taxonómica y la ubicación filogenética del material estudiado, se hicieron reconstrucciones filogenéticas. Para ello, se hizo una primera matriz de la secuencia obtenida junto con secuencias seleccionadas identificadas como *A. subrufescens* o cercanas a esta especie, utilizando la herramienta de búsqueda Blast en la base de datos GenBank de Ncbi (Maryland, EUA). Solamente se consideraron secuencias ya publicadas (*e.g.* Didukh *et al.*, 2005; Geml, Geiser y Royse, 2004; Geml, Laursen y Taylor, 2008; Kerrigan 2005; Zhao *et al.*, 2011b; Gui *et al.*, 2015), y se descartaron secuencias provenientes de cepas de cultivo, híbridos y especímenes de origen incierto. Con base en el estudio de Zhao *et al.* (2011b), en la matriz también se incluyeron secuencias de algunas especies de la sección *Arvenses*, y se usaron secuencias de

cuatro especies de la sección *Minores* como grupo externo, ambas secciones representativas del subgénero *Flavoagaricus* dentro del género *Agaricus*. Esta matriz se sometió a un alineamiento múltiple con la herramienta Clustal W implementada en el programa BioEdit 7.2.5 (Hall, 1999). El alineamiento resultante se editó manualmente en el mismo programa y se analizó con los métodos de inferencia bayesiana de probabilidades posteriores (BPP), máxima verosimilitud (ML) y parsimonia (MP). El análisis de BPP (Fig. 1) fue realizado usando el programa MrBayes (Huelsenbeck y Ronquist, 2001; Ronquist y Huelsenbeck, 2003), considerando el modelo GTR de sustitución de nucleótidos y una tasa de variación con forma gamma; se montaron cuatro cadenas de 4 Monte Carlo sobre 1 111 000 generaciones con un submuestreo cada 400 generaciones y un calentamiento de cadena de 0.2; la longitud de ramas fue mantenida al estimar su probabilidad posterior, la cual se indica en la figura 1 (a la izquierda por encima de cada rama). El análisis de ML (resultado no mostrado) se realizó en el programa PhyML v3.0 (Guindon *et al.*, 2010) implementado en el sitio ATGC usando el modelo HKY85 de sustitución de nucleótidos y una proporción estimada de sitios invariables de 0.403, suponiendo seis categorías de tasa de distribución gamma para explicar la tasa de heterogeneidad a través de sitios; como árbol inicial se construyó un dendrograma de consenso de neighbor-joining con la misma matriz, usando el modelo de distancia genética de Tamura-Nei con un remuestreo de *bootstrap* con 1 000 pseudoréplicas; el parámetro de la forma *gamma* fue estimado directamente desde la matriz (*gamma* = 0.513); la verosimilitud se incrementó usando el mejoramiento de árbol SPR; se usaron 100 pseudoréplicas de *bootstrap* para el cálculo del soporte de ramas (Fig. 1, a la derecha por encima cada clado). El análisis de MP (resultado no mostrado) fue realizado en el programa Paup 4.0b10 (Swofford, 2003), sin peso de caracteres; se obtuvieron 68 árboles igualmente parsimoniosos (314 pasos); este análisis reveló 98 sitios variables informativos en la matriz; finalmente se construyó un árbol de consenso estricto con todos los árboles obtenidos; se hicieron 10 000 pseudoréplicas de *bootstrap* para el cálculo del soporte de ramas (Fig. 1, por debajo de cada clado).

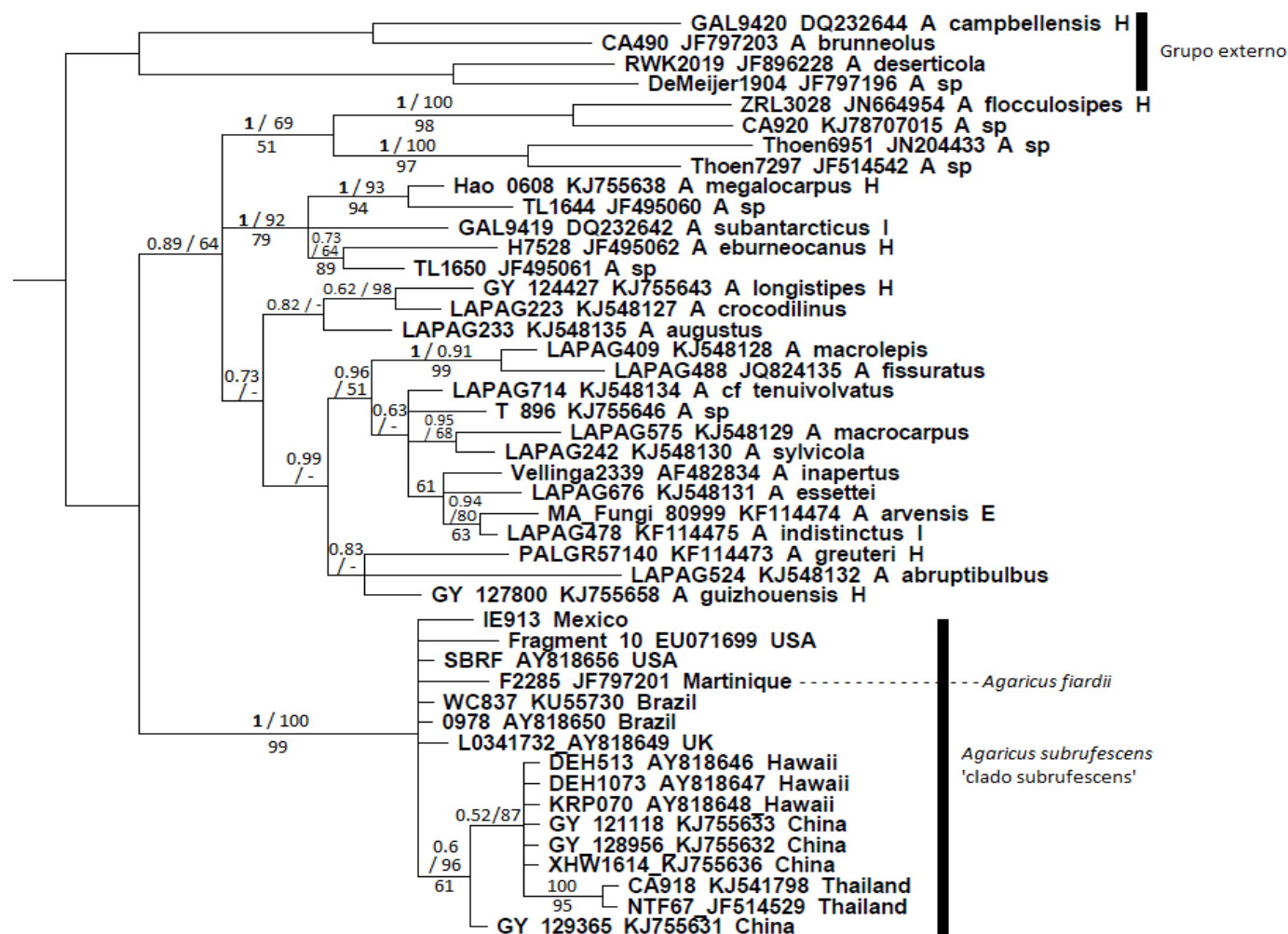


FIGURA 1. Cladograma de consenso del análisis filogenético por inferencia bayesiana que muestra la posición filogenética de la cepa IE913 dentro del 'clado subrufescens' en la sección *Arvenses* del género *Agaricus*.

Los valores de probabilidad posterior de cada rama se muestran del lado izquierdo por encima las líneas basales de cada clado; los valores de soporte de ramas por bootstrap de máxima verosimilitud se muestran del lado derecho por encima las líneas basales de cada clado; los valores de soporte por bootstrap del análisis de parsimonia se muestran por debajo de las líneas basales de cada clado.

3. *Análisis de distancia genética.* En los tres análisis filogenéticos (*i.e.* BPP, ML y MP) estuvo representado un clado monofilético, aquí nombrado 'clado subrufescens', el cual agrupó a 16 secuencias referidas a *A. subrufescens* o sus sinónimos. Con las 16 secuencias pertenecientes al 'clado subrufescens', se construyó una segunda matriz cuyo alineamiento se realizó con herramienta Clustal W implementada en el programa BioEdit 7.2.5 (Hall, 1999), el cual se editó manualmente en el mismo programa. El segundo alineamiento resultante fue analizado mediante métodos de distancia genética: Upgma (Mega 6.06), neighbor-joining (BioEdit 7.2.5), splits tree (V.4.13.1), minimum spanning tree

(WinArlequin 3.5.1.2) y red de haplotipos (TCS 1.21). Los análisis de splits tree y minimum spanning tree se realizaron considerando la matriz entera como una sola población; en tanto, para el análisis de red de haplotipos se consideró 95% de similitud genética como umbral de conectividad. Debido a que los polimorfismos de la región ITS se han considerado útiles para caracterizar especies y variedades dentro del género *Agaricus* (Callac *et al.*, 2003; Challen, Kerrigan y Callac, 2003; Gui *et al.*, 2015), estos fueron usados en este estudio para tratar la secuencia de material mexicano.

RESULTADOS

Recolecciones y cepas

De todos los sitios explorados, solo en una localidad con bosque mesófilo de montaña se encontró un espécimen cuyas características tanto macro- como micromorfológicas coincidieron con lo descrito para *A. subrufescens* en la bibliografía (Peck, 1894; 1897; Kauffman, 1918; Murrill, 1922; Zeller, 1922; Kerrigan, 1986; Nauta, 1999, 2001; Wasser *et al.*, 2002; Peterson *et al.*, 2000; Arrillaga y Parra, 2006; Ludwig, 2007; Wisitrassameewong *et al.*, 2012a; Parra, 2013; Gui *et al.*, 2015; Thongklang *et al.*, 2016). Su respectiva cepa aislada y pura fue depositada en el Cepario de Hongos del Instituto de Ecología, A.C., Xalapa, Veracruz, México (IE) bajo la clave IE913. Se obtuvo crecimiento miceliar de la cepa en todos los medios de cultivo y semilla utilizados; en cambio, el crecimiento del inóculo en composta comercial para *A. bisporus* fue limitado y no se obtuvo fructificación. Asimismo, el aislamiento de DNA de la cepa y su secuenciación de DNA fueron efectivos.

Análisis filogenéticos

Las topologías obtenidas en los tres métodos filogenéticos (*i.e.* BPP, ML y MP) fueron congruentes en lo general; por tanto, solamente el cladograma de BPP es presentado en la figura 1, en donde se muestran como soporte de ramas los valores de probabilidad posterior para el análisis de BPP y los de *bootstrap* para los análisis de MP y ML. Estos análisis fueron coincidentes en ubicar la secuencia obtenida del material proveniente de México (IE913) junto con otras 14 secuencias referidas como *A. subrufescens*, como alguno de sus sinónimos (*A. brasiliensis* y *A. rufotegulis*) o como el nombre mal aplicado de *A. blazei*, además de la secuencia F2285-JF797201 identificada como *A. fiardii*, todas ellas formando un clado monofilético dentro de la sección *Arvenses* con un alto soporte de ramas (probabilidades posteriores = 1; ML bootstrap = 100%; MP bootstrap = 99%), el ‘clado subrufescens’.

Particularmente para el ‘clado subrufescens’, no se recobró una estructura histórica interna consistente en los tres análisis filogenéticos (*i.e.* BPP, ML y MP), sino que prácticamente se presentó como una politomía; el único grupo constantemente

definido dentro de este clado corresponde al que agrupa a las secuencias de China, Hawái y Tailandia en dichos análisis con soporte (probabilidades posteriores = 0.6; ML bootstrap = 96%; MP bootstrap = 61%) (Fig. 1).

Análisis de distancia genética

Los análisis de distancia genética (aquellos realizados al segundo alineamiento, el cual incluye solo secuencias agrupadas en el ‘clado subrufescens’) muestran que la secuencia de México tiene dos sitios polimórficos únicos, es decir, que no están representados en el resto de las secuencias (únicamente se muestran los resultados de la red de haplotipos, Fig. 2). Estos análisis también muestran que las secuencias de China, Hawái y Tailandia son las más disjuntas con cuatro sitios polimórficos únicos. La similitud genética mínima para la región ITS del ‘clado subrufescens’ fue 98.52%, por lo que en el análisis de la red de haplotipos no hubo corte de conectividad entre las secuencias; en tanto, la tasa de sustitución promedio por sitio fue 0.008.

Caracterización morfológica (Figs. 3-4)

Basidioma agaricoide y placomicetoide (con tendencia a ser más alto que ancho). **Píleo** 83 mm de diámetro; convexo a convexo-plano, sin umbo; cubierto de escamas flocoso-fibrilosas, adpresas, de color café rojizo (2.5YR 6/6) a café rosado (2.5RP 6/6), y densamente agrupadas hacia el centro del píleo, sobre un fondo blanquecino a beige (5Y 9/2 – 5Y 8/4); superficie seca. **Láminas** libres; estrechas a segmentiformes; muy juntas a densamente dispuestas; de color blanquecino a rosáceo (5Y 9/2 – 7.5RP 9/4) cuando inmaduras, y de color café-púrpura negruzco (2.5RP 1/2) al madurar; con lamélulas de tres diferentes tamaños; con arista lisa y concolora. **Estípite** 108 mm × 18 mm; subcilíndrico; liso a ligeramente fibriloso bajo el anillo; blanco; con base bulbosa (26 mm de ancho), sin rizomorfos. **Anillo** súpero; blanco; y doble (la capa superior como un anillo membranoso, colgante, más o menos amplio, flácido y con la cara superior lisa; y la capa inferior como parches esquamuloso-fibrilosos sobre la cara inferior del anillo). **Contexto** carnoso; blanquecino (N10 – 5Y 9/2), con ligero cambio a amarillento al maltrato o al corte (5Y 8/2 – 8/4); olor y sabor dulce (a almendras). **Esporada** de color café-rojo negruzco (5RP 1/2).

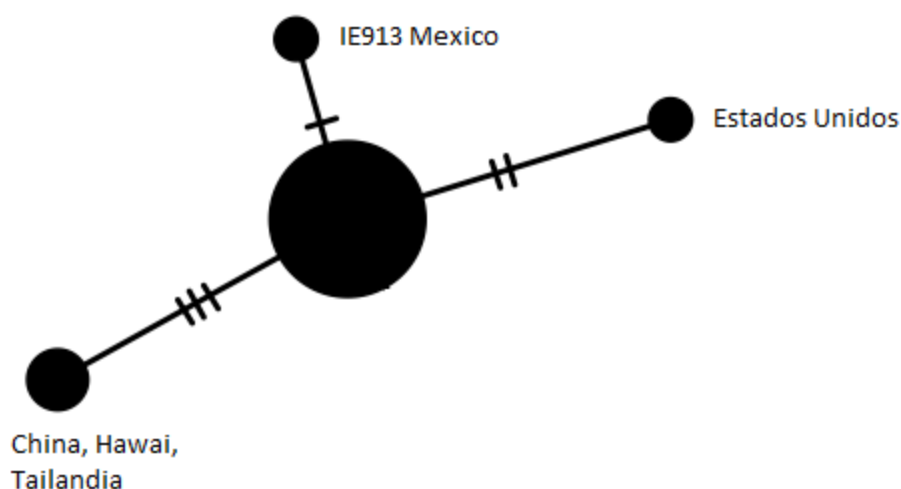


FIGURA 2. Red de haplotipos que muestra la variación genética del 'clado subrufescens'.

Cada línea transversal representa el cambio en una sola posición de la secuencia de ITS nuc-rDNA.

Basidiosporas $5.6 - 6.9$ (7.5) \times $3.5 - 4.6$ (4.9) μm ($x_m = 6.1 - 6.4 \times 4.1 - 4.4 \mu\text{m}$), $Q = 1.28 - 1.73$, suboblargas u ovoides a subelípticas; de color café oscuro a café rojizo; de pared gruesa ($0.4 \mu\text{m} - 0.6 \mu\text{m}$); poro germinal no distinguible. **Basidios** $13.5 - 16 \times 5.6 - 7 \mu\text{m}$; clavados; tetraspóricos; de pared delgada; hialinos. **Queilocistidios** $7 - 12 \times 6 - 10 \mu\text{m}$; subglobosos; simples o catenulados; hialinos; de pared delgada; frecuentes a abundantes. **Reacciones macroquímicas:** reacción de Schaffer positiva (anaranjado-amarillo a anaranjado-rojo) sobre la superficie del píleo, el contexto (menos evidente) y la superficie del estípite; y reacción al KOH positiva (amarillento con tinte oliváceo) sobre la superficie del píleo y del estípite.

Hábito solitario. **Hábitat** terrícola al pie de un árbol latifoliado en el interior de bosque mesófilo de montaña a 1340 m snm.

Material estudiado. Veracruz, mpio. Xalapa, Santuario del Bosque de Niebla; $19^\circ 30' 48.71''$ N, $96^\circ 56' 35.59''$ O; 31/enero/2012; Velázquez-Narváez 2289 (XAL) (cepa IE913).

DISCUSIÓN

La presencia de *Agaricus subrufescens* en México es confirmada, y este es el primer registro respaldado, pues tanto el estudio morfológico como los análisis filogenéticos realizados en este trabajo confirman la identificación taxonómica del material estudiado y su ubicación en el 'clado subrufescens' dentro de la

sección *Arvenses*. Dicho clado incluyó todas las secuencias referidas como *A. subrufescens*, como sus supuestos sinónimos *A. brasiliensis* y *A. rufotegulis* o como *A. blazei* (nombre mal aplicado). El hecho de que dicho clado haya agrupado también a una secuencia referida en GenBank como *A. fiardii*, sugiere que esta última se trata de una especie filogenéticamente muy cercana a *A. subrufescens* o incluso de su probable sinónimo. *A. fiardii* fue descrita por Pegler (1983) de las Antillas Menores en el Caribe, y en general los caracteres morfológicos señalados en el protólogo son bastante semejantes a los de *A. subrufescens*, salvo que el tamaño de esporas es ligeramente menor en la primera especie: $4.7 - 6 \times 3.2 - 4.5 \mu\text{m}$ ($x_m = 5.3 \pm 0.29 \times 3.6 \pm 0.27 \mu\text{m}$). El análisis filogenético realizado por Zhao *et al.* (2011b) apoya la idea de la cercanía filogenética de *A. fiardii* con *A. subrufescens*, aunque tales autores no lo suscriben.

Existen algunas especies de la sección *Arvenses* que presentan fibrillas pigmentadas sobre la superficie del píleo, al igual que *A. subrufescens*; pero el color de la pigmentación es distinto: en *A. augustus* Fr. y *A. salicophilus* M. Lange es café-dorado (Cappelli, 1984; Kerrigan, 1986, 2016; Parra, 2013), en *A. flocculosipes* R.L. Zhao, Desjardin, J. Guinbertau & K.D. Hyde y en *A. subtilipes* Thongklang, L.J. Chen, Callac & K.D. Hyde es café-gris a café-anaranjado (Zhao *et al.*, 2011a; Thongklang *et al.*, 2016) y en *A. nanaugustus* Kerrigan es café-anaranjado (Kerrigan, 2016). De ellas, solamente *A. augustus* está registrada de México

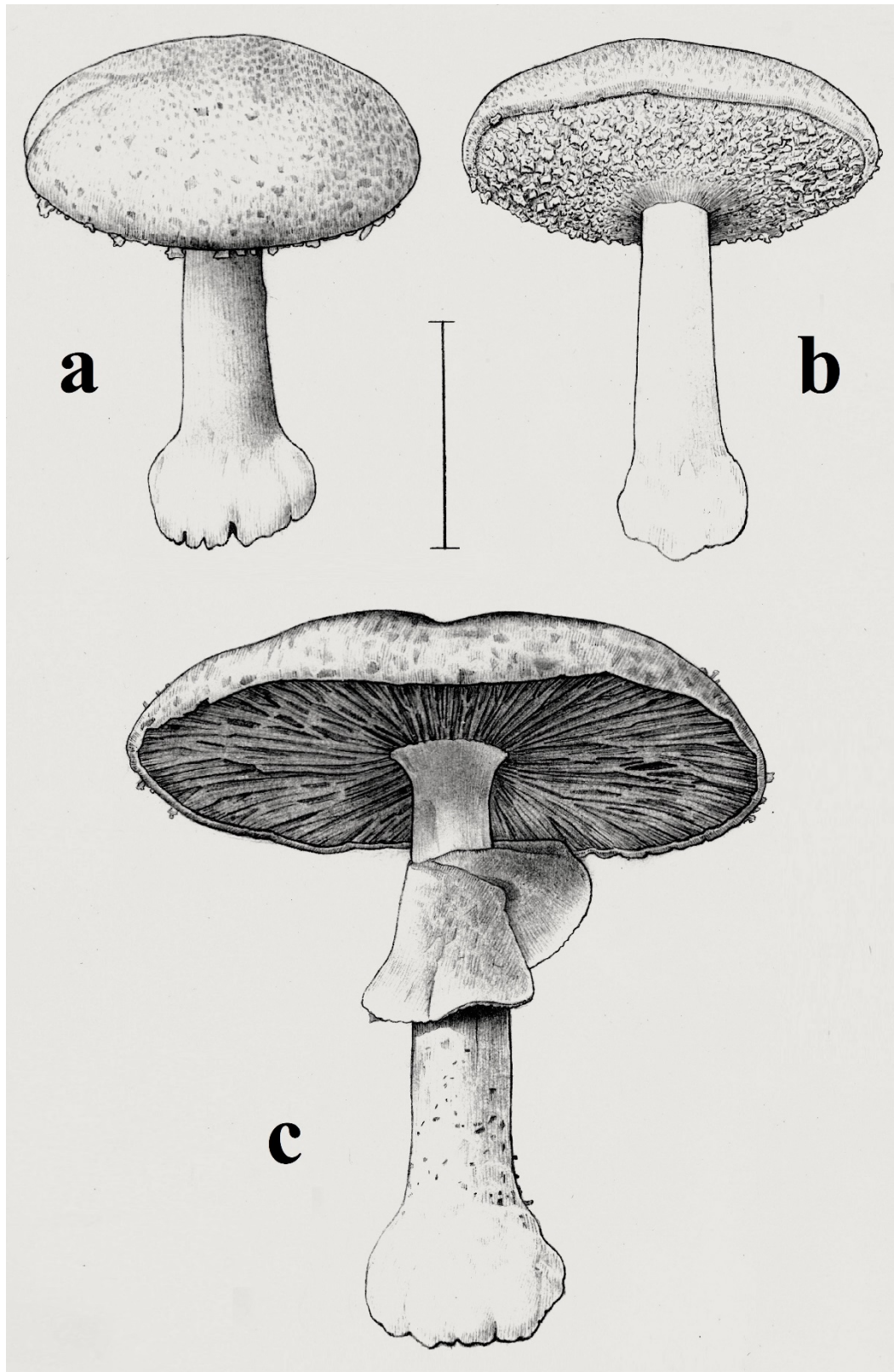


FIGURA 3. Esquemas del basidioma del espécimen mexicano de *Agaricus subrufescens* mostrando distintos aspectos de su morfología (barra = 2 cm).

a: patrón de escamas en el pileo y borde del mismo, base del estípite bulbosa. b: aspecto del patrón de escamas en el anillo de aspecto fibriloso. c: patrón de distribución de las láminas en el himenio y anillo colgante.

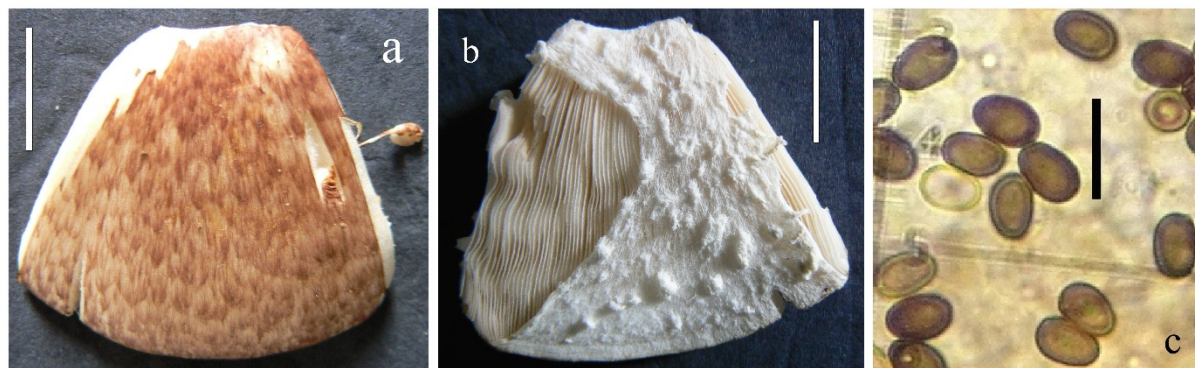


FIGURA 4. Morfología del espécimen mexicano de *Agaricus subrufescens*.

a: detalle de la superficie del píleo mostrando el patrón de las escamas (barra = 20 mm). b: detalle de la superficie inferior del anillo que muestra el patrón de escamas (barra = 20 mm). c: esporas en KOH al 5% bajo microscopía óptica (barra = 10 μ m).

(Gutiérrez-Ruiz y Cifuentes, 1990), y también se distingue de *A. subrufescens* por un tamaño mayor de basidiosporas ($7.5 - 10.7 \times 4.8 - 6.9 \mu\text{m}$; $x_m = 8.6 \times 5.5 \mu\text{m}$) (Parra, 2013). *A. subantarcticus* Geml, Laursen & D. Lee Taylor (descrita de Nueva Zelanda) presenta escamas sobre el píleo con una pigmentación semejante (gris-beige a café-rojizo sobre un fondo amarillo miel), pero estas son mayores a las de *A. subrufescens*; además, sus basidiosporas son claramente más largas ($7 - 9 \times 4 - 5.5 \mu\text{m}$; $x_m = 7.9 \times 4.8 \mu\text{m}$; $Q = 1.54 - 1.85$) (Geml, Laursen, Nusbaum y Taylor, 2007); filogenéticamente, se acerca más a otras especies (Fig. 1). El resto de las especies de la sección *Arvenses* se distingue por presentar escamas sin pigmentación o por carecer de ellas. Las especies de la sección *Minores* macromorfológicamente similares a *A. subrufescens* [e.g. *A. diminutivus* Peck, *A. porphyrix* P.D. Orton, *A. purpurellus* (F.H. Möller) F.H. Möller], se distinguen por tener un píleo menor [generalmente menor a 50 (60) mm] y basidiosporas más cortas [$x_m < 5$ (5.5) μm de longitud] (Cappelli, 1984; Parra, 2013); ninguna de ellas se conoce de México.

Los análisis de distancia genética de la región ITS para esta especie aquí realizados indican que la secuencia mexicana presenta dos polimorfismos exclusivos que no están representados en las secuencias de los ejemplares provenientes del resto del mundo, lo que la separa del núcleo genético más común; esto es especialmente visible en el análisis de red de haplotipos (Fig. 2); es importante destacar esto, ya que el hecho de presentar polimorfismos exclusivos, sugiere que el espécimen encontrado en México representa una población nativa, es decir,

que dichos polimorfismos son geográficamente locales. Kerrigan (2005) señaló que la mayoría de las cepas de cultivo comerciales provienen de Brasil y mostró que sus respectivas secuencias de ITS son altamente similares o idénticas entre sí; en relación con dichas cepas, el espécimen mexicano tampoco tiene ninguna correspondencia genética, por lo que se puede afirmar que no proviene de alguna cepa cultivada. Kerrigan (*op. cit.*) también afirmó que entre las secuencias de *A. subrufescens* (y todos sus sinónimos) hay poca variación en la región del ITS. La similitud genética menor y la tasa de sustitución mayor aquí calculadas, indican que la diferenciación genética para el ITS de esta especie es relativamente baja, lo cual coincide con el resultado de Kerrigan (*op. cit.*), aun incluyendo a la cepa mexicana; por esta razón, la conectividad de la red de haplotipos debería considerarse como una sola especie. Kerrigan (*op. cit.*) encontró que las secuencias hawaianas eran las más diferenciadas entre las secuencias de *A. subrufescens* y sus sinónimos; tal disyunción genética (apoyada por los análisis de distancia genética aquí realizados) explica que el clado que agrupa a las secuencias de China, Hawái y Tailandia sea constantemente soportado por los análisis filogenéticos, aunque esto no implica su separación como especie dado que, al menos en el caso de las cepas tailandesas, su interfertilidad con cepas de Brasil y Francia ha sido positiva (Thongklang *et al.*, 2014).

Freeman (1979a,b) indicó que la reacción de Schäffer es negativa para *A. subrufescens*; sin embargo, Kerrigan (1986), Arrillaga y Parra (2006), Wisitrassameewong *et al.* (2012a) y Parra

(2013) señalaron que esta especie presenta una reacción de Schäffer positiva, lo cual es confirmado con las observaciones de este estudio, siendo la reacción de color anaranjado-amarillo a anaranjado-rojo. Es posible que Freeman (*op. cit.*) haya realizado esta reacción sobre especímenes herborizados. Tal reacción también es positiva en la mayoría de las especies de la sección *Arvenses*, a la cual pertenece *A. subrufescens*.

A. subrufescens tiene una distribución geográfica muy amplia, que abarca regiones templadas y tropicales. Para América del Norte ha sido reportada de varias partes de Estados Unidos (Peck, 1894; Kauffman, 1918; Murrill, 1922; Zeller, 1922; Freeman, 1979b; Kerrigan, 1986, 2016), por lo que con este trabajo se amplía su distribución conocida al bosque de niebla de la vertiente del Golfo de México. En América del Sur se distribuye en Brasil (Wasser *et al.*, 2002); en Europa de Alemania (Ludwig, 2007), España (Arrillaga y Parra, 2006), Francia (Thongklang *et al.*, 2014) y Reino Unido (Nauta, 1999, 2001); en Asia de China (Gui *et al.*, 2015) y Tailandia (Wisitrassameewong *et al.*, 2012a); en África de Congo y Rep. Dem. del Congo (Thongklang *et al.*, 2016); y en Islas del Pacífico de Hawái (Peterson *et al.*, 2000). Kerrigan (2005) mostró que las cepas japonesas y estadounidenses son interfértiles; en tanto, Thongklang *et al.* (2014) mostraron que las cepas brasileñas, francesas y tailandesas son interfértiles.

CONCLUSIONES

Hasta ahora, la presencia de *A. subrufescens* en México está circunscrita al bosque mesófilo de montaña, que es un ecosistema caracterizado por tener vegetación con elementos de origen Neártico y Neotropical con un clima húmedo con alta cantidad de lluvia y subtropical. Los registros de esta especie en China (Gui *et al.*, 2015) y Tailandia (Wisitrassameewong *et al.*, 2012a) también incluyen localidades subtropicales. No obstante, si se consideran los registros de esta especie en el estado mexicano de Puebla (Martínez-Carrera *et al.*, 2001), en América del Norte (Kerrigan, 2016) y en Europa (Parra, 2013), es factible su presencia en las zonas templadas de México; asimismo, si se consideran los registros en zonas tropicales de Brasil, Congo, Hawái y Rep. Dem. del Congo (Peterson *et al.*, 2000; Wasser *et al.*, 2002; Thongklang *et al.*, 2016) también lo es en las zonas tropicales de México. La presencia de *A. subrufescens* en México (particularmente en

Veracruz) y el aislamiento de una cepa logrado en este trabajo, representan la posibilidad de realizar estudios sobre su cultivo y desarrollar el potencial aprovechamiento de un recurso forestal no maderable presente en el bosque mesófilo de montaña, el cual podría ser cultivado en el país, pues la población mexicana de esta especie muy probablemente es nativa.

RECONOCIMIENTOS

Este estudio fue financiado principalmente por el proyecto binacional México-Francia “AgaSub: Biology of the gourmet and medicinal mushroom *Agaricus subrufescens*, development of its cultivation and of new products of therapeutic interest for disease prevention” (proyecto CONACyT 115790 en México; proyecto ANR – 09 – BLAN – 0391 - 01, en Francia). El primer autor agradece al Conacyt por el otorgamiento de una beca de manutención (CVU - 275440) para la obtención del grado de doctorado en el Instituto de Ecología, A.C. Agradecemos al Dr. Gastón Guzmán†, quien fuera curador de la Colección de Hongos del herbario XAL durante la realización de este estudio y quien siempre incentivó las investigaciones relacionadas con hongos, por las facilidades de trabajo en dicha colección; asimismo, a los técnicos de la colección (Biól. Florencia Ramírez-Guillén y Téc. Juan Lara Carmona) por su valiosa ayuda en la búsqueda, tratamiento y preservación de especímenes en la Colección de Hongos XAL. Se agradece también al Téc. Edmundo Saavedra por la elaboración de los dibujos de la figura 3; y finalmente a la Dra. Margarita Villegas Ríos y a la Dra. Dulce Salmenes Blásquez por la valiosa revisión de este manuscrito.

REFERENCIAS

- Arranz, J. D., Cuesta, J., Calonge, F. D., Garcia-Rollan, M., Moreno, G., Parra, L. A., Navarro, J., Pérez-Daniels, P., Roque-Sanz, F., & Santos, J. M. (2000). *Agaricus, Setas de Madrid y alrededores. Vol. 3*. Madrid: Sociedad Micológica de Madrid.
- Arrillaga, P., & Parra, L.A. (2006). El género *Agaricus* L. en España, XI. *Agaricus subrufescens*, primera cita para España. *Boletín de la Sociedad Micológica de Madrid*, 30, 201-207.
- Bas, C. (1991). A short introduction to the ecology, taxonomy and nomenclature of the genus *Agaricus*. En L. J. L. D. Van Grievsen (Ed.), *Genetics and breeding of Agaricus. Proceedings of the First International Seminar on Mushroom Science* (p. 21-24). Wageningen: Pudoe.



- Bandala-Muñoz, V. M., Guzmán, G., & Montoya-Bello, L. (1998). Especies de macromicetos citadas de México, VII. Agaricales, Parte II (1972-1987). *Revista Mexicana de Micología*, 4, 205-250.
- Callac, P., de Haut, I. J., Imbernon, M., Guinbertau, J., Desmerger, C., & Theochari, I. (2003). A novel homothallic variety of *Agaricus bisporus* comprises rare tetrasporic isolates from Europe. *Mycologia*, 95, 222-231. doi: 10.1080/15572536.2004.11833107
- Cappelli, A. (1984). *Agaricus L.: Fr., Fungi Europaei. Vol. 1*. Saronno: Libreria editrice Biella Giovanna.
- Challen, M.P., Kerrigan, R.W., & Callac, P. (2003). A phylogenetic reconstruction and emendation of *Agaricus* section *Duploannulatae*. *Mycologia*, 95, 61-73. doi: 10.1080/15572536.2004.11833132
- Chang, S. T., & Wasser, S. P. (2012). The role of culinary-medicinal mushrooms on human welfare with a pyramid mode for human health. *International Journal of Medicinal Mushrooms*, 14, 95-134. doi: 10.1615/IntJMedMushr.v14i2.10
- Didukh, M. Y., Vilgalys, R., Wasser, S. P., Isikhuemhen, O. S., & Nevo, E. (2005). Notes on *Agaricus* section *Duploannulati* using molecular and morphological data. *Mycological Research*, 109, 729-740. doi: 10.1017/S0953756205002443
- Didukh, M. Y., Wasser, S. P., & Nevo, E. (2003). Lectotypification of the name *Agaricus subrufescens* Peck (Agaricaceae, higher basidiomycetes). *Ukrainian Botanical Journal*, 60, 494-500.
- Freeman, A. E. H. (1979a). *Agaricus* in North America: Type studies. *Mycotaxon*, 8, 1-49.
- Freeman, A. E. H. (1979b). *Agaricus* in the southern United States. *Mycotaxon*, 8, 50-118.
- Gardes, M., & Bruns, T. D. (1993). ITS primers with enhanced specificity for basidiomycetes. Application to the identification of mycorrhizae and rusts. *Molecular Ecology*, 2, 113-118. doi: 10.1111/j.1365-294X.1993.tb00005.x
- Garibay-Orijel, R., Ruán-Soto, F., & Estrada-Martínez, E. (2010). El conocimiento micológico tradicional, motor para el desarrollo del aprovechamiento de los hongos comestibles y medicinales. En D. Martínez-Carrera, N. Curvetto, M. Sobal, P. Morales, & V. M. Mora (Eds.), *Hacia un desarrollo sostenible del sistema de producción-consumo de los hongos comestibles y medicinales en Latinoamérica: avances y perspectivas en el siglo XXI* (pp. 243-270). Puebla, Pue., México: Red Latinoamericana de Hongos Comestibles y Medicinales-Colpos-UNS-Conacyt-AMC-UAEM-UPAEP-IMINAP.
- Geml, J., Geiser, D. M., & Royse, D. J. (2004). Molecular evolution of *Agaricus* species based on ITS and LSU rDNA sequences. *Mycological Progress*, 3, 157-176. doi: 10.1007/s11557-006-0086-8
- Geml, J., Laursen, G. A., Nusbaum, H. C., & Taylor, D. L. (2007). Two new species of *Agaricus* from the Subantarctic. *Mycotaxon*, 100, 193-208.
- Geml, J., Laursen, G. A., & Taylor, D. L. (2008). Molecular diversity assessment of arctic and boreal *Agaricus* taxa. *Mycologia*, 100, 577-589. doi: 10.3852/07-042R1
- Gui, Y., Zhu, G. S., Callac, P., Hyde, K. D., Parra, L. A., Chen, J., Yang, T. J., Huang, W. B., Gong, G. L., & Liu, Z. Y. (2015). *Agaricus* section *Arvenses*: three new species in highland subtropical Southwest China. *Fungal biology*, 119, 79-94. doi: 10.1016/j.funbio.2014.10.005
- Guindon, S., Dufayard, J. F., Lefort, V., Anisimova, M., Hordijk, W., & Gascuel, O. (2010). New algorithms and methods to estimate maximum-likelihood phylogenies: assessing the performance of PhyML 3.0. *Systematic Biology*, 59 (3), 307-321. doi: 10.1093/sysbio/syq010
- Gutiérrez-Ruiz, J., & Cifuentes, J. (1990). Contribución al conocimiento del género *Agaricus* subgénero *Agaricus* en México, I. *Revista Mexicana de Micología*, 6, 151-177.
- Hall, T. A. (1999). BioEdit: a user-friendly biological sequence alignment editor and analysis program for Windows 95/98/NT. *Nucleic Acids Symposium Series*, 41, 95-98.
- Herrera, T., & Guzmán, G. (1972). Especies de macromicetos citadas de México, III. Agaricales. *Boletín de la Sociedad Mexicana de Micología*, 6, 61-91.
- Huelsenbeck, J. P., & Ronquist, F. (2001). MrBayes: Bayesian inference of phylogenetic trees. *Bioinformatics*, 17(8), 754-755. doi: 10.1093/bioinformatics/17.8.754
- International Mycological Association [IMA]. (2018). *Mycobank database*. Recuperado de <http://www.mycobank.org>
- Itoh, H., Ito, H., & Hibasami, H. (2008). Blazein of a new steroid isolated from *Agaricus blazei* Murrill (himematsutake) induces cell death and morphological change indicative of apoptotic chromatin condensation in human lung cancer LU99 and stomach cancer KATO III cells. *Oncology Reports*, 20, 1359-1361. doi: 10.3892/or_00000152
- Izzo, A., Agbowo, J., & Bruns, T. D. (2005). Detection of plot-level changes in ectomycorrhizal communities across years in and old-growth mixed-conifer forest. *New Phytologist*, 166, 619-630. doi: 10.1111/j.1469-8137.2005.01354.x
- Karunarathna, S. C., Chen, J., Mortimer, P. E., Xu, J. C., Zhao, R. L., Callac, P., & Hyde, K. D. (2016). A review of genus *Agaricus* in tropical and humid subtropical regions of Asia. *Mycosphere*, 7(4), 417-439. doi: 10.5943/mycosphere/7/4/3
- Kauffman, C. H. (1918). *The Agaricaceae of Michigan*. Michigan: Michigan Geological and Biological Survey (publication 26, Biological series 5), vol 1.
- Kerrigan, R. W. (1986). *The Agaricales (gilled fungi) of California*, 6. *Agaricaceae*. California: Mad River Press.

- Kerrigan, R. W. (2005). *Agaricus subrufescens*, a cultivated edible and medicinal mushroom, and its synonyms. *Mycologia*, 97(1), 12-24. doi: 10.1080/15572536.2006.11832834
- Kerrigan, R.W. (2007). Inclusive and exclusive concepts of *Agaricus subrufescens* Peck: A reply to Wasser *et al.* *International Journal of Medicinal Mushrooms*, 9, 79-84. doi: 10.1615/IntJMedMushr.v9.i1.100
- Kerrigan, R. W. (2016). *Agaricus of North America*. Memoirs of The New York Botanical Garden, volume 114. New York: New York Botanical Garden Press.
- Kirk, P. M., Cannon, P. F., Minter, D. W., & Stalpers, J.A. (2008). *Ainsworth & Bisby's dictionary of the fungi*. 10th ed. Oxon: CAB International.
- Largent, D. (1977). *How to identify mushrooms to genus, I: Macroscopic features*. California: Mad River Press Inc.
- Largent, D., Johnson, D., & Watling, R. (1977). *How to identify mushrooms to genus, III: Microscopic features*. California: Mad River Press Inc.
- López-García, A., Jiménez-Ruiz, M., Pérez-Moreno, J. (2017). Vocablos relacionados con el recurso micológico en el idioma de la cultura chinanteca de la Sierra Norte del estado de Oaxaca, México. *Scientia Fungorum*, 46, 9-18.
- Ludwig, E. (2007). *Pilzkompendium 2*. Berlin: Fungicon-Verlag.
- Maia, S. C., Toledo, R. C., Almeida, A. P., da Silva, R., Rinker, D. L., & Dias, E. (2012). Low-cost and low maintenance preservation of *Agaricus brasiliensis* cultures. *World Journal of Microbiology and Biotechnology*, 28(6), 2411-2416. doi: 10.1007/s11274-012-1050-1
- Martínez-Carrera, D., Bonilla, M., Martínez, W., Sobal, M., Aguilar, A., & Pellicer-González, E. (2001). Characterization and cultivation of wild *Agaricus* species from Mexico. *Micología Aplicada Internacional*, 13, 9-24.
- Medel, R., Palestina-Villa, E. N., & Mata, G. (2015). El género *Agaricus* (Agaricales, Agaricaceae) en Veracruz: nuevos registros. *Revista Mexicana de Micología*, 42, 53-63.
- Munsell, A. H. (1979). *A color notation: an illustrated system defining all colors and their relations by measured scales of hue, value and chroma* (13^a ed). Maryland: Kollmorgen Co.
- Murrill, W. A. (1922). Dark-spored agarics-III. *Agaricus*. *Mycologia*, 14, 220-221.
- Nauta, M. M. (1999). Notulae ad floram agaricinam Neerlandicam-XXXIII. Notes on *Agaricus* section *Spissicaules*. *Persoonia*, 17, 221-233.
- Nauta, M. M. (2001). Genus *Agaricus*. En M. E. Noordeloos, T. W. Kuyper, & E. C. Vellinga. *Flora Agaricina Neerlandica: Critical monographs on families of agarics and boleti occurring in the Netherlands* (p. 23-61). Vol. 5. Lisse: Balkema Publishers.
- Okhuoya, J. A., Akpaja, E. O., Osemwegie, O. O., Oghenekaro, A. O., & Ihayere, C. A. (2010). Nigerian mushrooms: underutilized non-wood forest resources. *Journal of Applied Sciences and Environmental Management* 14, 43-54. doi: dx.doi.org/10.4314/jasem.v14i1.56488
- Parra, L. A. (2008). *Agaricus L. Allopsalliota Nauta & Bas, part 1. Fungi Europaei*. Allassio: Edizioni Candusso.
- Parra, L. A. (2013). *Agaricus L. Allopsalliota Nauta & Bas, part 2. Fungi Europaei*. Allassio: Edizioni Candusso.
- Peck, C. (1894) [1893]. *46th annual report of the New York State Botanist, 1892*. New York: University of the State of New York.
- Peck, C. (1897). *48th annual report of the New York State Botanist, 1895*. New York: University of the State of New York.
- Pegler, D. N. (1983). *Agaric flora of the Lesser Antilles*. Kew Bulletin Additional Series. London: Royal Botanic Gardens, Kew.
- Peterson, K. R., Desjardin, D. E., & Hemmes, D. E. (2000). Agaricales of the Hawaiian Islands. 6. Agaricaceae, I. Agariceae: *Agaricus* and *Melanophyllum*. *Sydowia*, 52(2), 204-257.
- Rivera-García, E., Dávalos-Sotelo, R., & Lascrain-Rangel, M. (2013). A holistic vision on sustainable forest management for the 21st century. En A. Yáñez-Arancibia, R. Dávalos-Sotelo, J. W. Day, & E. Reyes (Eds.) *Ecological dimensions for sustainable socio economic development* (pp. 537-556). Southampton, Boston: WIT Press.
- Royse, D. J., Baars, J., & Tan, Q. (2017). Current overview of mushroom production in the world. En D. Cunha Zied, & A. Pardo-Giménez (Eds.), *Edible and medicinal mushrooms. Technology and applications* (pp. 5-13). Chichester, West Sussex: Wiley Blackwell.
- Rzedowski, J. (1978). *La vegetación de México*. México, D.F.: LIMUSA.
- Ronquist, F., & Huelsenbeck, J. P. (2003). MrBayes 3: Bayesian phylogenetic inference under mixed models. *Bioinformatics*, 19, 1572-1574. doi: 10.1093/bioinformatics/btg180
- Swofford, D. L. (2003). PAUP*. *Phylogenetic Analysis Using Parsimony (*and other methods)*. Version 4.0b10. Massachusetts: Sinauer Associates.
- Thongklang, N., Hoang, E., Rodriguez-Estrada, A., Sysouphanthong, P., Moirard, M., Hyde, K., Kerrigan, R., Foulongne-Oriol, M., & Callac, P. (2014). Evidence for amphithallism and broad geographical hybridization potential among *Agaricus subrufescens* isolates from Brazil, France, and Thailand. *Fungal Biology*, 118, 1013-1023. doi: 10.1016/j.funbio.2014.10.004
- Thongklang, N., Chen, J., Bandara, A. R., Hyde, K., Raspé, O., Parra, L. A., & Callac, P. (2016). Studies on *Agaricus subtilipes*, a new cultivatable species from Thailand, incidentally reveal the presence of *Agaricus subrufescens* in Africa. *Mycoscience*, 57(4), 239-250. doi: 10.1016/j.myc.2016.02.003
- Wasser, S. P., Didukh, M. Y., de Amazonas, M. A. L., Nevo, E., Stamets, P., & da Eira, A. F. (2002). Is a widely cultivated culinary-medicinal Royal Sun *Agaricus* (the Himematsutake Mushroom) indeed *Agaricus blazei* Murrill? *International Journal of Medicinal Mushrooms*, 4, 267-290. doi: 10.1615/IntJMedMushr.v4.i4.10



- Wasser, S. P., Didukh, M. Y., de Amazonas, M. A. L., Nevo, E., Stamets, P., & da Eira, A. F. (2005). Is a widely cultivated culinary-medicinal Royal Sun Agaricus (Champignon do Brazil, or the Himematsutake Mushroom) *Agaricus brasiliensis* S. Wasser *et al.* indeed a synonym of *A. subrufescens* Peck? *International Journal of Medicinal Mushrooms*, 7, 507-511. doi: 10.1615/IntJMedMushr.v7.i3.70
- Wisitrassameewong, K., Karunarathna, S. C., Thongklang, N., Zhao, R., Callac, P., Chukeatirote, E., Bahkali, A. H., & Hyde, K. D. (2012a). *Agaricus subrufescens*: new to Thailand. *Chiang Mai Journal of Science*, 39(2), 281-291.
- Wisitrassameewong, K., Karunarathna, S. C., Thongklang, N., Zhao, R., Callac, P., Moukha, S., Férandon, C., Chukeatirote, E., & Hyde, K. D. (2012b). *Agaricus subrufescens*: A review. *Saudi Journal of Biological Sciences*, 19, 131-146. doi: 10.1016/j.sjbs.2012.01.003
- Zeller, S. M. (1922). Contributions to our knowledge of Oregon Fungi – I. *Mycologia*, 14(4), 173-199.
- Zhao, R., Hyde, K.D., Desjardin, D.E. Raspé, O., Soyong, K., Guinbertau, J., Karunarathna, S., & Callac, P. (2011a). *Agaricus flocculosipes* sp. nov., a new potentially cultivatable species from the palaeotropics. *Mycoscience*, 53(4), 300-311. doi: 10.1007/s10267-011-0169-5
- Zhao, R., Karunarathna, S., Raspé, O., Parra, L. A., Guinbertau, J., Moinard, M., De Kesel, A., Barroso, G., Courtecuisse, R., Hyde, K. D., Guelly, A. K., Desjardin, D. E., & Callac, P. (2011b). Major clades in tropical *Agaricus*. *Fungal Diversity*, 51, 279-296. doi: 10.1007/s13225-011-0136-7

Manuscrito recibido el: 24 de mayo de 2017

Aceptado el: 21 de febrero de 2018

Publicado el: 22 de agosto de 2018

Este documento se debe citar como:

Velázquez-Narváez, A. C., Medel, R., Mata, G., & Espinosa de los Monteros, A. (2018). *Agaricus subrufescens* en México: un recurso forestal, comestible, medicinal y potencialmente cultivable. *Madera y Bosques*, 24(2), e2421574. doi: 10.21829/myb.2018.2421574



Madera y Bosques por Instituto de Ecología, A.C. se distribuye bajo una Licencia Creative Commons Atribución-NoComercial-CompartirIgual 4.0 Internacional.