



UNIVERSIDAD NACIONAL AUTÓNOMA  
DE MÉXICO

---

---

FACULTAD DE CIENCIAS

Aumento de la distribución potencial en México del  
hongo tóxico *Amanita phalloides* (Amanitaceae) en  
condiciones de clima actual y bajo cambio climático

T E S I S

PARA OBTENER EL TÍTULO DE:

BIÓLOGA

P R E S E N T A:

ABRIL ADRIANA VILLAGRÁN VÁZQUEZ



TUTORA:  
DRA. CAROLINA URETA SÁNCHEZ

Ciudad Universitaria, CD.MX.,2021



Universidad Nacional  
Autónoma de México



**UNAM – Dirección General de Bibliotecas**  
**Tesis Digitales**  
**Restricciones de uso**

**DERECHOS RESERVADOS ©**  
**PROHIBIDA SU REPRODUCCIÓN TOTAL O PARCIAL**

Todo el material contenido en esta tesis esta protegido por la Ley Federal del Derecho de Autor (LFDA) de los Estados Unidos Mexicanos (México).

El uso de imágenes, fragmentos de videos, y demás material que sea objeto de protección de los derechos de autor, será exclusivamente para fines educativos e informativos y deberá citar la fuente donde la obtuvo mencionando el autor o autores. Cualquier uso distinto como el lucro, reproducción, edición o modificación, será perseguido y sancionado por el respectivo titular de los Derechos de Autor.

1. Datos del alumno  
Villagrán  
Vázquez  
Abril  
Adriana  
Universidad Nacional Autónoma de  
México  
Biología  
310334891

2. Datos del tutor  
Dra.  
Carolina  
Ureta  
Sánchez

3. Datos del sinodal 1  
Dr.  
Sigfrido  
Sierra  
Galván

4. Datos del sinodal 2  
Dr.  
Roberto  
Garibay  
Orijel

5. Datos del sinodal 3  
Dra.  
Ana  
Cecilia  
Conde  
Álvarez

6. Datos del sinodal 4  
Dra.  
Camille Thu Yen Valerie  
Truong

7. Datos del trabajo escrito

Aumento de la distribución potencial en México del hongo tóxico *Amanita phalloides* (Amanitaceae) en condiciones de clima actual y bajo cambio climático.

69 p. 2021

***Para Aura***

## **AGRADECIMIENTOS**

A la Universidad Nacional Autónoma de México por darme la oportunidad de pertenecer a la máxima casa de estudios.

A mi asesora, la Dra. Carolina Ureta Sánchez, por todas sus enseñanzas, consejos e innumerables lecciones; por su interés en mi futuro y mi formación como científica; por su amistad, tiempo y paciencia; pero sobre todo por compartirme su conocimiento y mostrarme el camino del pensamiento analítico, ¡Muchas Gracias, Caro!

Al Dr. Roberto Garibay Orijel, por su apoyo a la hora de estructurar esta investigación, por sus múltiples consejos, enseñanzas y orientación; particularmente por la revisión de la tesis y sus observaciones. Por enseñarme que el conocimiento se construye entre todos.

A la Ph.D. Anne Pringle y Ph.D. Benjamin E. Wolfe, por orientarme, compartir información sobre la especie de estudio y aclarar mis dudas. Por demostrarme que el conocimiento debe compartirse.

A mis sinodales: Dra. Carolina Ureta Sánchez, Dr. Sigfrido Sierra Galván, Dr. Roberto Garibay Orijel, Dra. Cecilia Conde Álvarez y Dra. Camille Truong, por su revisión de la tesis; por sus comentarios, correcciones y aportaciones; por ayudarme a mejorar y concluir satisfactoriamente este trabajo.

A los administrativos de la Facultad de Ciencias por apoyarme en todos los trámites para poder llevar a cabo mi titulación pese a la contingencia sanitaria.

## AGRADECIMIENTOS PERSONALES

A mi mamá, Nico, por su bondad, amor y comprensión, por estar siempre presente, por motivarme a lograr mis objetivos y enseñarme a ser una mejor persona. Por siempre estar en los buenos y en los malos ratos, por ser mi amiga y mi consejera, por demostrarme que soy capaz de lograr grandes cosas, y, sí yo quiero, de alcanzar todo aquello que me proponga.

A mi papá, Andrés, por todo su amor, cariño y motivación; por todo su apoyo para mi preparación profesional. Por preocuparse siempre por mí y mi futuro. Por su gran generosidad y darme una mano (o dos) siempre que lo necesitara.

A ambos, por qué yo sé que nunca hubiera llegado hasta acá sin su apoyo y eso nunca ha sido más cierto.

A mi hermano Oscar, por todo el amor, apoyo y protección que me ha brindado; por todo lo que me ha enseñado y por siempre tenderme una mano en los malos momentos y una sonrisa en los buenos. *Failure is not an option.*

A mi hermana Pam, por todo su cariño; por preocuparse por mí y estar siempre conmigo. Por su singular alegría y su maravillosa forma de ser.

A mi hermano Pável, por ser un consejero, amigo y un gran escucha, por todo su apoyo y cariño. Por toda su bondad y su gran corazón.

A mi amiga y cuñada Ivonne Zagal, por brindarme su valiosa amistad, su cariño y amor, por preocuparse por mí, escucharme y estar siempre conmigo. Pero sobre todo por ser mi confidente y motivarme a salir adelante.

A mi amiga y cuñada Laura Escobar por ser mi amiga, escucharme, por su confianza y preocuparse por mí. Por su cariño y amistad.

En particular, quiero agradecer a mis hermanos y cuñadas por todo el apoyo brindado durante la realización de esta tesis, por su interés en mi desarrollo profesional y en la elaboración de este trabajo. Por escucharme cada vez que les hablaba sobre el tema, revisar de manera crítica mi trabajo y brindarme los mejores consejos para una buena presentación. Por demostrarme que a pesar de la distancia siempre estamos juntos.

A mi mamá Juanita y papá Fidel por todo su amor y cariño, por cuidarme, enseñarme a salir adelante y no rendirme. Especialmente a mi mamá Juanita, que constantemente me preguntaba si llegaría a verme titular (mamá sí me vió, yo sé que usted no sabe leer, pero sí sabe lo mucho qué la quiero y lo feliz que me hace que me esté viendo llegar hasta acá).

A mi tío Agustín Tagle, por brindarme todo su apoyo durante la licenciatura y darme la dicha de ampliar mi experiencia como bióloga en el Parque Nacional Iztac-

Popo. Especialmente por resolver todas mis dudas y sus múltiples lecciones en ArcGis.

A mis tíos: Silvia, Ave, Lulú, Jesús, Jorge, Tere, Lety, Ángel y Blanca, por su amor y cuidado. Especialmente a mi tía y amiga Lulú, por su cariño y amistad; por estar conmigo en mis malos momentos y motivarme a salir adelante.

A mis primos: Ricardo, Toño, Hugo, Carlos y Alexis. Por ser cómo unos hermanos para mí, por todo su cariño y protección.

A mis primas: Gaby, Samy, Diana, Andy y Cynthia. Por su amistad y cariño; por siempre estar en todo lo bueno y también en todo lo malo.

A mi gran amigo Ulises Castillo, por todas las experiencias compartidas durante la licenciatura, por todas las clases, salidas de campo y las buenas fiestas. Por enseñarme a utilizar Mendeley y motivarme a concluir la tesis cuando ya estaba harta, por tomarse el tiempo de leer algunas ideas y dar su opinión sobre la redacción, por escuchar, ensayar la presentación conmigo y brindarme su opinión de manera crítica. Por su invaluable amistad, el poyo cantoqui, “mucho audio”, los alambritos, el cinito, “no olvides adjuntar evidencias”, gracias por hacerme tan feliz, amigo.

A mi amiga Danaé Vázquez, por las clases, prácticas, comidas y fiestas compartidas durante y después de la carrera. Por siempre estar dispuesta a ayudar y escuchar en todo momento (podcast). Por motivarme a terminar la tesis y echarme porras cuando estaba muy agobiada. Por tomarse el tiempo de ver mi presentación y brindarme los mejores consejos para una clara exposición. Por su gran amistad de tantos años.

A mi amiga Gabs, por ofrecerme su invaluable amistad, por escucharme, preocuparse por mí y estar ahí para sacar los mejores consejos. Por el cinito, por escuchar mis audios interminables y tomarse el tiempo de escuchar mi presentación.

A mi amiga Jann, por su amistad de tantos años dentro y fuera de la fac. Por todas las clases, fiestas, risas y salidas de campo que vivimos juntas.

A todos los amigos y compañeros que conocí dentro de la Licenciatura en Biología, independientemente si ya no existe el vínculo de amistad que hubo alguna vez, gracias por su amistad, por todos los buenos momentos dentro y fuera de las aulas y los buenos momentos compartidos. Gracias por todo lo bueno y perdón por todo lo malo.

Finalmente, quiero agradecer a todos y cada uno de los profesores que tuve durante la licenciatura, por motivarme a cuestionarme más allá de lo visto en las aulas, por enseñarme a desarrollar mi capacidad de pensar de manera analítica y crítica, a trabajar en equipo, a no entregar trabajos sólo por cumplir, a querer cada vez más a mi país y su gente.

## Contenido

<b>Resumen</b> .....	<b>9</b>
<b>1. Introducción</b> .....	<b>11</b>
1.1 Distribución de <i>Amanita phalloides</i> .....	11
1.2 Biología, toxicología y ecología de <i>Amanita phalloides</i> .....	13
1.3 Cambio climático.....	15
1.4 Modelado de Nicho Ecológico.....	18
<b>2. Objetivos</b> .....	<b>20</b>
2.1 General .....	20
2.2 Específicos.....	20
<b>3. Hipótesis</b> .....	<b>20</b>
<b>4. Métodos</b> .....	<b>21</b>
4.1 Especie de estudio.....	21
4.2 Obtención y depuración de datos de presencias .....	22
4.3 Obtención y selección de variables bioclimáticas .....	25
4.4 Selección del algoritmo .....	27
4.5 MaxEnt y ENMeval.....	30
4.6 Distribución potencial de <i>Amanita phalloides</i> bajo escenario base y de cambio climático .....	32
<b>5. Resultados</b> .....	<b>35</b>
5.1 Comparación de la distribución de <i>Amanita phalloides</i> a través del siglo XX-XXI 35	
5.2 Métricas del modelado de nicho ecológico.....	38
5.3 Distribución potencial de <i>Amanita phalloides</i> en Norteamérica bajo condiciones de clima actual .....	39
5.4 Distribución potencial de <i>Amanita phalloides</i> en Norteamérica bajo condiciones de cambio climático.....	46
<b>6. Discusión</b> .....	<b>49</b>
6.1 Cambios en la distribución histórica de <i>A. phalloides</i> .....	49
6.2 Modificación del rango de distribución de <i>A. phalloides</i> bajo condiciones climáticas actuales y de cambio climático en Norteamérica.....	52
<b>7. Conclusiones</b> .....	<b>59</b>
<b>8. Referencias</b> .....	<b>61</b>

## Resumen

*Amanita phalloides* es una especie de hongo ectomicorrízico nativa de Europa que ha sido introducida en Sudamérica, África, Nueva Zelanda, Australasia y Norteamérica. En los últimos veinte años su distribución ha aumentado en Norteamérica, principalmente en las costas este y oeste de Estados Unidos. Esta especie es responsable de un gran número de intoxicaciones e incluso varias muertes. Por tanto, la expansión de *A. phalloides* hacia México puede llegar a representar un problema de seguridad alimentaria para las comunidades rurales que utilizan a los hongos para autoconsumo y comercialización. A pesar de que todavía no hay registros de esta especie en nuestro país, se necesita generar información sobre su distribución potencial bajo condiciones climáticas actuales y futuras para poder alertar a la población y tomadores de decisiones. Es por esta razón que, el objetivo de la presente tesis es, con ayuda del modelado de nicho ecológico, predecir la distribución potencial de *A. phalloides* en Norteamérica a partir de su distribución original en Europa. El propósito es conocer qué áreas geográficas dentro de México presentan idoneidad climática en el presente y si se espera un incremento de la distribución bajo condiciones de cambio climático. Las proyecciones de cambio climático fueron realizadas hacia dos tiempos 2050 (2041-2060) y 2070 (2061-2080) para el escenario climático más pesimista (RCP 8.5) de cuatro posibles escenarios. Se utilizó la herramienta de modelado de nicho ecológico que facilita la creación de un perfil ambiental a partir de presencias y variables ambientales. Este perfil se proyecta posteriormente a otras regiones geográficas y tiempos. Existen varios algoritmos, pero en este caso se utilizó MaxEnt porque fue el algoritmo que obtuvo mejores métricas de validación en comparación a otros seis algoritmos evaluados. Los resultados muestran que la tendencia general de la distribución potencial de *A. phalloides* bajo condiciones de clima actual es hacia el incremento en su área de distribución en las costas este y

oeste de Estados Unidos de América y Canadá, así como una parte importante de México. En nuestro país, bajo condiciones de clima actual, se observa una idoneidad climática de 33.61%; mientras que, para Estados Unidos el 41.99% del territorio muestra idoneidad climática para la especie y en Canadá es del 12%. Contrario a lo esperado, en condiciones de cambio climático, la distribución se desplaza hacia el sur y se aumenta el área de distribución potencial en México alcanzando 66.02% de área geográfica con idoneidad en 2050 que se ve reducida en 2070 a 46%. En contraste, las áreas con idoneidad en Estados Unidos de América disminuyen de 41.99 a 25% (dependiendo del escenario) tanto para el 2050 como para el 2070. Mientras tanto, Canadá prácticamente mantiene el rango de distribución potencial de la especie en ambos futuros. La literatura científica muestra que la mayoría de las especies ectomicorrízicas suelen desplazar sus condiciones de idoneidad al norte, por lo que el desplazamiento de *A. phalloides* hacia el sur es poco esperado, pero relacionado con el hecho de que la distribución de la especie en estudio se ha desplazado hacia el sur de Europa en las últimas décadas indicando que la especie tiene el potencial de distribuirse en condiciones más cálidas. Las modificaciones en el rango de distribución de esta especie tanto en condiciones climáticas actuales como futuras se atribuyen principalmente al incremento de la temperatura, así como la capacidad de la especie para establecerse y adaptarse a nuevos hospederos. Actualmente ya hay idoneidad climática en México para que la especie pueda expandirse al país y esta idoneidad se verá incrementada bajo condiciones de cambio climático. Esta situación tendrá implicaciones en las poblaciones rurales por lo que es importante que tomadores de decisiones tengan acceso a este tipo de información para alertar con anticipación a la población sobre el riesgo mortal que representa el consumo de esta especie.

## 1. Introducción

### 1.1 Distribución de *Amanita phalloides*

*Amanita phalloides* es una especie de hongo tóxica, potencialmente mortal (por su parecido con especies de hongos comestibles silvestres) que forma relaciones simbióticas obligadas (ectomicorrizas) con las raíces de los árboles. Fue descrita por Vaillant (1727) (ver Pringle y Vellinga, 2006). Sin embargo, a pesar de ser una especie nativa de Europa, *A. phalloides* ha sido introducida, asociada a las raíces de diferentes árboles, en Sudamérica (Singer, 1953; Takacs, 1961), el este y sur de África (Walley y Rammeloo, 1994), Australia (Talbot, 1976; Shepherd y Totterdell, 1988), Asia (Karlson-Stiber y Persson, 2003), Nueva Zelanda (Taylor, 1982; Ridley, 1991), y la costa este y oeste de Norteamérica (Pringle y Vellinga, 2006). El primer reporte de *A. phalloides* en Norteamérica fue en California en 1938 (Pringle et al., 2009) y a partir de entonces ha habido varios registros en otras regiones, es decir, el conocimiento de su distribución en Norteamérica se ha expandido. En la costa oeste, *A. phalloides* se distribuye por todo el noroeste del Pacífico desde la Bahía de San Francisco hasta la Columbia Británica. En esta región geográfica se asocia con especies de encinos endémicos como *Quercus agrifolia*, mientras que en la costa este, es menos abundante y su distribución se encuentra restringida a parques y plantaciones forestales en hábitats perturbados, comúnmente con especies como *Pinus strobus* (Pringle et al., 2009; Wolfe y Pringle, 2012). Estas observaciones han llevado a la hipótesis de que *A. phalloides* se introdujo en Norteamérica más de una vez, y que las diferentes introducciones involucraron genotipos adaptados a encinos o coníferas (Berch et al., 2017). Aunado a esto, la combinación de datos sobre diversidad genética, redes de haplotipos y accesiones de

herbarios, proporcionan evidencia sobre las diferentes introducciones de la especie (Pringle et al., 2009).

Este hongo ectomicorrízico se caracteriza por ser una especie con esporomas altamente tóxicos, y desde su introducción a Norteamérica, ha sido responsable de numerosas intoxicaciones, incluidas varias muertes (Beug et al., 2006). En las últimas décadas, los hongos comestibles han incrementado su popularidad en la dieta humana como resultado de su exquisito sabor y su alto valor nutricional (Cheung, 2010). Sin embargo, en México, el consumo de hongos comestibles se remonta desde tiempos prehispánicos hasta las sociedades actuales (Garibay-Orijel et al., 2010). De acuerdo con Garibay-Orijel y Ruan-Soto (2014), en México, existen al menos 371 especies de hongos comestibles silvestres, consideradas como un recurso forestal no maderable de importancia alimenticia, ecológica, cultural y económica para las comunidades rurales. Cabe mencionar que este recurso es recolectado en muchas regiones de nuestro país y el mundo durante época de lluvias tanto para el autoconsumo como para su comercialización, debido a que constituyen un complemento importante de proteínas y una fuente de ingresos moderadamente altos (Burrola-Aguilar et al., 2012; Garibay-Orijel y Ruan-Soto, 2014).

En México se consideraba que la intoxicación por hongos silvestres era un evento fuera de lo común, sin embargo, desde principios del siglo XXI, se han registrado más de 200 casos en siete estados de la República; debido a una identificación errónea basada en características morfológicas (Ramírez-Terrazo, 2017). De acuerdo con García et al. (2015), *A. phalloides* carece de estructuras morfológicas llamativas y son fácilmente confundibles con otras especies como el hongo comestible

*Agaricus arvensis* y otras especies comestibles de *Amanita* como *A. rubescens*. En consecuencia, la llegada de *A. phalloides* a México es preocupante, pues se corre el riesgo de que aumente el número de muertes por envenenamiento; esta posible expansión podría acelerarse debido a las condiciones cambiantes del clima, representando un problema de seguridad alimentaria para nuestro país.

## 1.2 Biología, toxicología y ecología de *Amanita phalloides*

Actualmente, en el mundo, hay numerosos estudios sobre *A. phalloides* desde una perspectiva médica, toxicológica y fisiológica, sin embargo, se tiene poca información sobre su biogeografía y ecología. Santi et al. (2012), indica que *A. phalloides* está involucrada en la mayoría de los casos fatales de envenenamiento por hongos en el occidente de Europa y Estados Unidos, principalmente. Las principales afectaciones se dan en hígado, donde se ocasiona necrosis celular, seguido de falla hepática y renal; y eventualmente la muerte, siendo el trasplante de hígado el tratamiento definitivo.

De acuerdo con García et al. (2015), los esporomas de esta especie se caracterizan por contener tres grupos de toxinas: amatoxinas, falotoxinas y virotoxinas, siendo las amatoxinas, especialmente la  $\alpha$ -amanitina, la responsable de los efectos tóxicos en humanos. Existen diversos estudios acerca del contenido y distribución de las toxinas en los tejidos y en los diferentes estados de desarrollo de *A. phalloides* (Enjarbert et al., 1993, 1996, 1999;) donde se reporta una distribución desigual de toxinas en el hongo siendo las amatoxinas las más abundantes, por un lado, distribuidas en el anillo, píleo e himenio, principalmente; mientras que las falotoxinas,

son más abundantes en la volva (Enjalbert et al., 1993). Respecto al estado de maduración del hongo, el contenido de amatoxinas es alto durante las primeras etapas de desarrollo, sin embargo, estos niveles decrecen cuando se complementa el desarrollo del cuerpo fructífero (García et al., 2015).

En el trabajo de Wolfe et al., (2010), se indica que la falta de estudios ecológicos de este hongo está relacionada con el hecho de que hay pocos datos sobre la abundancia de esporomas, raíces y/o micelios dentro de los bosques dónde se ha establecido la especie. Esta escasez de información ha dificultado el entendimiento de las interacciones entre *A. phalloides* y las especies que fungen como hospederos. En su estudio proponen el uso del Modelado de Nicho Ecológico (MNE), que es una herramienta que puede dar mucha luz sobre la ecología de una especie a partir de información mínima: presencias y variables ambientales. Se relacionan presencias con variables y se buscan perfiles ambientales similares en otras zonas geográficas u otros tiempos. Ellos emplearon ocurrencias georreferenciadas de Europa para proyectar su distribución potencial a Norteamérica. Los autores concluyen que gran parte del sureste de los Estados Unidos de Norteamérica, México y Canadá parecen tener las condiciones bioclimáticas idóneas para expandir su distribución en un futuro.

Dada la importancia en términos de seguridad alimentaria que el hongo podría tener si su distribución alcanza México, es de gran relevancia complementar el conocimiento que actualmente existe sobre su distribución potencial en el presente y generar información sobre su futuro para crear medidas de prevención. En esta tesis se realizó un modelado de nicho ecológico (MNE) para conocer la distribución potencial de

esta especie introducida en Norteamérica e identificar las regiones geográficas mexicanas en las que se podría distribuir. Se emplearon variables bioclimáticas y presencias europeas y norteamericanas. La proyección de la distribución se llevó a cabo bajo condiciones climáticas actuales (1970-2000) y de cambio climático (RCP 8.5 W/m<sup>2</sup>) en dos periodos de tiempo: 2050 (2041-2060) y 2070 (2061-2080); para saber si el cambio climático acelerará la expansión de la distribución de la especie.

### 1.3 Cambio climático

El cambio climático se refiere a un cambio en el estado del clima que puede identificarse (por ejemplo, mediante el uso de pruebas estadísticas) por cambios en la media y/o la variabilidad de sus propiedades, y que persiste durante un período de tiempo prolongado, generalmente décadas o más. El cambio climático puede deberse a procesos internos naturales o forzamientos externos como modulaciones de los ciclos solares, erupciones volcánicas y cambios antropogénicos persistentes en la composición de la atmósfera o en el uso del suelo. La Convención Marco De las Naciones Unidas Sobre el Cambio Climático (CMNUCC), en su artículo 1, define el cambio climático como un cambio de clima que se atribuye directa o indirectamente a la actividad humana que altera la composición de la atmósfera global y que se suma a variabilidad climática natural observada durante períodos de tiempo comparables. Por tanto, la CMNUCC hace una distinción entre el cambio climático atribuible a las actividades humanas que alteran la composición atmosférica y la variabilidad climática atribuible a causas naturales (IPCC, 2018). Pese a que existen causas naturales que han propiciado los cambios climáticos a lo largo de la historia de la Tierra, el cambio

climático al que actualmente nos estamos enfrentando es ocasionado por factores antropogénicos.

Los efectos del cambio climático pueden estudiarse mediante la aplicación de técnicas estadísticas a partir de valores observados, o mediante la implementación de modelos de circulación general que por sus siglas en inglés se conocen como GCMs (general circulation models). Estos modelos representan los procesos fundamentales de la atmósfera, el océano, la criósfera y la superficie de la tierra e intentan simular las dinámicas del sistema climático a gran escala (Van Ulden y Van Oldenborgh, 2006; Bonilla-Ovallos y Mesa, 2017). Los GCMs se utilizan para simular el clima a futuro y con ello se generan escenarios climáticos.

Los escenarios de cambio climático se definen como una representación del clima futuro, basada en un conjunto de relaciones climatológicas y utilizadas explícitamente para investigar las posibles consecuencias del cambio climático antropógeno. El Grupo Intergubernamental de Expertos sobre el Cambio Climático que por sus siglas en inglés se conoce como IPCC, en su quinto informe de evaluación publicado en el 2014 propuso cuatro escenarios llamados Trayectorias de Concentraciones Representativas (Representative Concentration Pathways: RCP). Los RCP son una representación del clima futuro que describen cuatro escenarios distintos de las emisiones y las concentraciones atmosféricas de gases de efecto invernadero, las emisiones de contaminantes atmosféricos y el uso del suelo. Estas trayectorias incluyen un escenario de mitigación estricto (RCP 2.6), dos escenarios intermedios (RCP 4.5 y RCP 6.0), y un escenario con un nivel muy alto de emisiones de gases de

efecto invernadero (RCP 8.5). Estos escenarios representan qué tanta energía que proviene del sol es liberada hacia el espacio dada la cantidad de gases de efecto invernadero presentes en la atmósfera (IPCC, 2014). Esta energía se mide en  $W/m^2$ . Estos escenarios no son pronósticos climáticos ya que cada escenario es una alternativa de cómo se puede comportar el clima futuro (IPCC, 2014).

El cambio climático es una de las principales amenazas de la biodiversidad (IPCC, 2014) ya que el clima es un factor que influye en el crecimiento y reproducción de las especies y, por lo tanto, es un factor determinante en su distribución. De igual manera, controla parcialmente la estructura y función de los ecosistemas terrestres, por lo que es probable que cambios futuros en el clima propicien la pérdida de la biodiversidad, cambios en la distribución de las especies y un mayor riesgo de extinción de especies catalogadas en peligro (Guo et al., 2017). Estos autores refieren que existe evidencia empírica que demuestra que las especies han respondido ante el reciente cambio climático modificando sus distribuciones hacia los polos y hacia altitudes más elevadas. Es probable que estos cambios de distribución continúen, dando como resultado una expansión o disminución de rango, o incluso en la extinción de algunas otras especies.

En las últimas décadas, diversos estudios se han enfocado en el efecto que tiene el cambio climático en la distribución espacial de las especies (Thomas et al., 2004; Martínez-Meyer, 2005; Aráujo y Rahbek, 2006). Sin embargo, pocos son los estudios que han abordado el impacto del cambio climático sobre hongos, y menos sobre los hongos ectomicorrízicos (Kauserud et al., 2012; Lankau et al., 2015; Guo et al., 2017).

Algunos de los principales efectos del cambio climático afectan directamente en la reproducción, distribución geográfica, fisiología y actividad de este grupo taxonómico (Bidartondo et al., 2018). Por lo tanto, determinar la distribución potencial de *A. phalloides* y predecir cómo el cambio climático afectará su rango geográfico es necesario y significativo.

#### 1.4 Modelado de Nicho Ecológico

Para poder estimar la distribución potencial bajo condiciones climáticas actuales y de cambio climático de *A. phalloides* utilizamos la teoría del nicho ecológico. El nicho ecológico de acuerdo con Hutchinson (1957) es un hipervolumen de n-dimensiones bióticas y abióticas donde una especie es capaz de subsistir a largo plazo. De esta forma el nicho involucra a todos los recursos presentes del ambiente, las adaptaciones de los organismos y cómo se relacionan estos dos (Illoldi y Escalante, 2008). El nicho ecológico es modelado mediante una aproximación matemática empírica que tiene como propósito relacionar diferentes variables ambientales con presencias georreferenciadas para obtener mapas predictivos de distribución potencial (Soberón, 2010). El MNE estima la distribución potencial en áreas con condiciones ambientales semejantes a la de los puntos de presencia de la especie (Peterson et al., 2011).

El MNE se utiliza cada vez más para estimar los posibles cambios en la distribución de las especies bajo diferentes escenarios de cambio climático, utilizando principalmente variables climáticas que permiten identificar las áreas con características similares a los sitios en donde previamente han sido observadas las especies (Fischer et al., 2001) así como evaluar las posibles respuestas de las especies ante las

modificaciones en el clima, particularmente si se consideran grandes escalas espaciales y temporales (Guo et al. 2017). Asimismo, pueden predecir la presencia de una especie en un hábitat idóneo, en áreas poco o nada muestreadas (Engler et al., 2004) o en el futuro, según cambios previsibles en el entorno (Teixeira y Arntzen, 2002; Araújo y Rahbek, 2006).

## **2. Objetivos**

### 2.1 General

Estimar la distribución potencial en México y el resto de Norteamérica, del hongo ectomicorrízico exótico y tóxico *Amanita phalloides*, a partir de su distribución original en Europa, bajo condiciones climáticas actuales y de cambio climático.

### 2.2 Específicos

- a) Comparar los registros de presencias de *A. phalloides* en Norteamérica y Europa durante el siglo XX-XXI para conocer los cambios en la distribución de esta especie a través del tiempo.
  
- b) Comparar la distribución actual conocida con la distribución potencial de *A. phalloides* para conocer las áreas geográficas en Norteamérica con condiciones climáticas óptimas para la especie y saber si hay idoneidad en México.
  
- c) Comparar la distribución potencial bajo condiciones climáticas actuales con la distribución bajo condiciones de cambio climático para saber si se reducen o incrementan las condiciones óptimas para la especie en México y el resto de Norteamérica.

## **3. Hipótesis**

Dado que en México se encuentran las condiciones climáticas idóneas para *A. phalloides*, se espera que la especie amplíe su rango de distribución potencial bajo condiciones de clima actual y de cambio climático.

## 4. Métodos

### 4.1 Especie de estudio

*Amanita phalloides* es un hongo ectomicorrízico nativo de Europa que ha invadido Norteamérica, que forma relaciones simbióticas con una gran variedad de árboles entre las que destacan el pino y el encino (Wolfe y Pringle, 2012). Este hongo se introdujo desde Europa hace muchas décadas probablemente en las raíces de plantas importadas (García et al., 2015; Berch et., 2017). *A. phalloides* es predominante en Europa Central y Occidental (García et al., 2015), sin embargo, se han reportado diversos registros en Sudamérica (Singer, 1953; Takacs, 1961), el este y sur de África (Walley y Rammeloo, 1994), Asia (Karlson-Stiber y Persson, 2003), Australia (Talbot, 1976; Shepherd y Totterdell, 1988), Nueva Zelanda (Taylor, 1982; Ridley, 1991) y la costa este y oeste de Norteamérica (Pringle y Vellinga, 2006).

El píleo de esta especie es liso, carnoso, de color amarillo verdoso, esférico u ovalado, con láminas blancas radiadas en su base, más oscuro en el centro y ligeramente rayado radialmente, 6-12.5 cm de ancho; el estípite es liso, de color blanco, de 6-12.5 cm de alto. Con un anillo irregular cerca de la parte superior del estípite y una copa bulbosa en la base (Figura 1). El cuerpo fructífero emana un olor dulce y no desagradable. Su sabor es agradable de acuerdo con sobrevivientes después de intoxicación (García et al., 2015).



Figura 1. *Amanita phalloides*. Píleo liso, color amarillo-verdoso, rayado radialmente hacia el centro, estípote blanco, volva presente, barra =1cm. Foto: Geoffrey Balme.

#### 4.2 Obtención y depuración de datos de presencias

Para la elaboración del Modelado del Nicho Ecológico (MNE), se obtuvieron los registros de presencias georreferenciadas de Europa del Global Biodiversity Information Facility (GBIF), que es una red internacional cuyo propósito es brindar acceso a datos sobre dónde y cuándo han sido registradas las especies. GBIF recopila datos de

especímenes de museos recolectados desde los siglos XVIII y XIX hasta nuestros días. Esta información puede venir de colecciones nacionales e internacionales provenientes de museos y universidades.

De un total de 9,638 ocurrencias de *A. phalloides* (Vaill. ex Fr.) Link registradas en GBIF a nivel mundial, se limitó la búsqueda a registros encontrados únicamente en el continente europeo en un periodo de 1970 al 2019 debido a que los registros de esta zona y periodo de tiempo parecen no tener conflicto taxonómico, y coinciden con el escenario de clima actual (1970-2000); obteniendo un total de 1293 registros.

Posteriormente, se redujeron las presencias georreferenciadas en países como Reino Unido, Dinamarca, Suecia y Holanda; con el propósito de evitar un posible sesgo de los datos debido al exceso de muestreo en estos países (alta concentración de observaciones en un área muy estrecha); reduciendo la muestra a un total de 435 presencias. El sesgo por muestreo puede llegar a afectar de manera negativa el desempeño del MNE y, por lo tanto, se debe buscar que éste sea mínimo (Phillips et al., 2009). Para llevar a cabo este proceso se utilizó *R* (3.5.0) y el paquete *spThin* (Functions for Spatial Thinning of Species Occurrence Records for Use in Ecological Models). Este paquete genera nuevas bases de datos con las presencias georreferenciadas después de haber aplicado entre ellos una distancia (en km) de adelgazamiento (Aiello-Lammens et al., 2015). La distancia establecida fue de 30 km, pero se hicieron varias pruebas antes de decidir.

También se utilizó una base de registros en Norteamérica que comprende de 1970 hasta el año 2007 publicada por Wolfe et al., 2010. Esta base fue actualizada hasta el año 2019 en la presente tesis alcanzando un total de 369 registros. Para la

actualización, los registros de presencias se obtuvieron del sitio Mushroom Observer (<https://mushroomobserver.org/>). Esta base tiene la finalidad de ser utilizada como puntos de validación del modelo y para obtener un valor umbral que nos ayudó a convertir los mapas en binarios. El valor umbral fue obtenido extrayendo el valor de idoneidad mínimo en el que hubiera una observación.

Las presencias fueron guardadas en archivos de texto con la siguiente información: nombre científico de la especie, longitud y latitud. Aquellos registros georreferenciados de manera incompleta, es decir sin latitud, longitud o ambas fueron descartados. Aunado a esto, se utilizó el programa ArcMap (10.6.1) para eliminar aquellos registros que estuvieran georreferenciados de manera incorrecta (ubicados en el mar).

Finalmente, con los datos de presencia se llevó a cabo una comparación de la distribución de *A. phalloides*, tomando como punto de inicio el año 1950 y hasta 2019 con el fin de conocer cómo se ha modificado dicha distribución a través del tiempo. A pesar de que hay registros previos al año 1950, expertos señalan que hay menos incertidumbre en la identificación taxonómica porque ya se empleaba un mismo concepto de especie (Pringle y Vellinga, 2006). Para realizar este proceso, se obtuvieron de GBIF las presencias georreferenciadas de Norteamérica y Europa y se organizaron en bases de datos específicas con la siguiente información: nombre científico de la especie, longitud, latitud, año. En este proceso, el año fue un dato importante debido a que la comparación se realizó de la siguiente manera: 1950-1975, 1975-2000 y 2000-2019.

### 4.3 Obtención y selección de variables bioclimáticas

Para la elaboración del MNE se pueden emplear diferentes variables ambientales ej.: clima, suelo, altitud, y/o humedad. Sin embargo, en esta tesis se usaron únicamente variables climáticas con el propósito de conocer cómo estas variables afectarán en la distribución de *Amanita phalloides* bajo escenarios de cambio climático. En la plataforma de WorldClim existen 19 variables bioclimáticas (WorldClim, 2017) que han sido ampliamente utilizadas en el modelado de nicho ecológico debido a su significancia biológica al sintetizar condiciones medias anuales y estacionales, valores extremos y estacionalidad a lo largo del año (Nix, 1986).

Las variables bioclimáticas son las siguientes: BIO1= temperatura media anual, BIO2= rango diurno medio, BIO3=isotermia, BIO4= temperatura media anual, BIO5= temperatura máxima del mes más cálido, BIO6= temperatura mínima del mes más frío, BIO7= rango anual de temperatura, BIO8= temperatura media del trimestre más húmedo, BIO9= temperatura media del trimestre más seco, BIO10= temperatura media del trimestre más cálido, BIO11= temperatura media del trimestre más frío, BIO12= precipitación anual, BIO13= precipitación del mes más húmedo, BIO14= precipitación del mes más seco, BIO15= temporada de precipitación, BIO16= precipitación del cuarto más húmedo, BIO17= precipitación del cuarto más seco, BIO18= precipitación del cuarto más cálido y BIO19= precipitación del cuarto más frío.

Para evitar problemas de multicolinealidad en el modelo producido al utilizar variables altamente correlacionadas en un área geográfica determinada, se emplearon dos métodos estadísticos: 1) una matriz de correlación para conocer la relación de una variable respecto a otra, en este caso se hizo para los datos de Europa; y 2) por medio del factor de inflación de la varianza que por sus siglas en inglés se conoce como VIF

(*variance inflation factor*). El VIF indica mediante la varianza si existe o no multicolinealidad entre las variables, es decir, si las variables guardan mucha o poca relación entre ellas. Este estadístico permite eliminar las variables colineales quedando únicamente con aquellas variables que aporten información al MNE.

Finalmente, también utilizamos como criterio la biología de la especie. Tanto los criterios estadísticos como biológicos nos ayudaron a seleccionar las variables que tienen una mayor influencia sobre la fisiología y por lo tanto distribución de la especie en estudio (Tabla 1):

**Tabla 1. Variables bioclimáticas empleadas en el modelado de nicho ecológico.**

<b>ID</b>	<b>Variable</b>
<b>BIO4</b>	Estacionalidad de Temperatura (desviación estándar *100)
<b>BIO5</b>	Temperatura máxima del mes más cálido
<b>BIO6</b>	Temperatura mínima del mes más frío
<b>BIO12</b>	Precipitación anual
<b>BIO14</b>	Precipitación del mes más seco
<b>BIO17</b>	Precipitación del trimestre más seco
<b>BIO18</b>	Precipitación del trimestre más cálido
<b>BIO19</b>	Precipitación del trimestre más frío

Las variables bioclimáticas seleccionadas (Tabla 1) se recortaron al tamaño del continente europeo, con una resolución de 5 min. Estas variables se utilizaron para generar los modelos de distribución potencial bajo el escenario base (presente, 1970-2000) y se proyectaron a futuro, a dos periodos de tiempo: 2050 (que va de 2041-2060) y 2070 (que comprende de 2061-2080) con el RCP 8.5 W/m<sup>2</sup>. Los escenarios fueron obtenidos de capas de Modelos de Circulación General (GCMs), que son simulaciones de los movimientos atmosféricos en la Tierra y los procesos en escalas espacio temporales (IPCC, 2014). Los RCP son distintos escenarios que representan qué tanta energía proveniente del sol logra ser absorbida por el planeta o es lanzada al espacio

dada la cantidad de gases de efecto invernadero presentes en la atmósfera (IPCC, 2014). El IPCC en su quinto informe de evaluación propuso cuatro escenarios: RCP 2.6 W/m<sup>2</sup>, RCP 4.5 W/m<sup>2</sup>, RCP 6 W/m<sup>2</sup>, RCP 8.5 W/m<sup>2</sup>. Nosotros escogimos el 8.5 porque es el escenario más pesimista. Se eligió el más pesimista para saber cuáles podrían ser las consecuencias en un futuro si no se toman medidas adecuadas (“principio precautorio”).

#### 4.4 Selección del algoritmo para el Modelado de Nicho Ecológico

Existe una gran variedad de algoritmos para la creación de un MNE (ej. MaxEnt, MARS, CTA, SVM, RF, GBM, ANN) (Tabla 2); estos se utilizan dependiendo del planteamiento del problema y la naturaleza de los datos. Dichos algoritmos pueden emplear distintos datos de entrada como datos de presencia, presencia-absencia, presencia-entorno o pseudoausencia (Peterson et al., 2011). En general, son métodos correlativos, pero se diferencian por el planteamiento matemático.

**Tabla 2. Algoritmos que pueden ser utilizados para la elaboración de MNE y el tipo de datos de entrada requerido para su funcionamiento. P: Presencia, A: Ausencia, E: Entorno.**

Algoritmo	Nombre del algoritmo	Tipo de datos
MaxEnt	Máxima entropía	P/E
MARS	La regresión adaptativa multivariada por tramos	P/A
CTA	Análisis del árbol de clasificación	P/A
SVM	Máquinas de vectores de soporte	P/A
RF	Bosques aleatorios	P/A
GBM	Algoritmos de aumento gradiente	P/A
ANN	Redes neuronales artificiales	P/A

En la presente tesis se evaluaron diversos algoritmos como: MaxEnt, MARS, CTA, SVM, Random Forest (RF), GVM y ANN, mediante diferentes métricas de validación como: Área bajo la curva (AUC), tasa de omisión, sensibilidad y especificidad, Kappa y el estadístico de habilidad verdadero (TSS); con el propósito de evaluar la capacidad predictiva de todos los algoritmos. Como resultado del uso de estas métricas de validación, MaxEnt fue el algoritmo con mejor desempeño, por lo tanto, se decidió trabajar con él.

Los valores de AUC son resultado de una prueba característica operativa del receptor, que por sus siglas en inglés se conoce como ROC (*receiver operating characteristic curve*). Estos valores van de  $> 0.5$  a 1 (Hanley y McNeil, 1982) en este caso, MaxEnt obtuvo el valor promedio más alto (0.84), considerándose un buen predictor. Por otro lado, a diferencia de AUC, los valores de omisión van de 0 a 1 porque es una tasa (porcentaje de presencias no predichas por el modelo). Las tasas

de omisión bajas pero distintas a cero pueden ser aceptables (incluso deseables). Un error de omisión bajo es un buen indicador de un buen modelo. En este caso, MaxEnt presentó el valor promedio más bajo de error de omisión (0.15).

La especificidad y la sensibilidad son dos medidas derivadas de la matriz de confusión que se relacionan y grafican en ROC. La especificidad es equivalente a 1- error de comisión (representando ausencia del error de comisión) mientras que la sensibilidad es equivalente a 1- error de omisión (representando ausencia del error de omisión). Un modelo que discrimine adecuadamente entre presencias y ausencias presenta una baja omisión (alta sensibilidad) y una baja comisión (alta especificidad) (Peterson et al., 2011). En este caso, MaxEnt presentó valores de 0.84 para ambas medidas.

Kappa de Cohen (1960) es una medida que tiene como fundamento comparar la concordancia observada en un conjunto de datos respecto a la que podría ocurrir por azar. Peterson et al. (2011) mencionan que el estadístico de Kappa incluye una combinación de información de errores de comisión y omisión y sus valores van de 0 a 1. Este estadístico indica el desempeño global del modelo y está definido como la precisión de la predicción en relación con la predicción al azar (Naoki et al., 2006). En este caso, el algoritmo SVM resultó ser el mejor evaluado por Kappa con un valor de 0.67. El estadístico de habilidad verdadero (TSS) a diferencia de Kappa, elimina el efecto de la prevalencia en el cálculo de ajuste de los modelos (sensibilidad, etc). Los valores de TSS varían entre -1 y +1, siendo los valores próximos a cero una indicación de que el modelo carece de capacidad para ajustar la proyección a los datos. En este caso, el valor más alto fue de 0.68 que corresponde a MaxEnt.

#### 4.5 MaxEnt y ENMeval

MaxEnt fue desarrollado por Phillips et al. (2006) como un algoritmo capaz de estimar la distribución potencial de una especie con base en el principio de máxima entropía, es decir, lo más cercano a la uniformidad; donde se pronostican las condiciones óptimas para la especie, cada celda de la gradilla proyecta las condiciones climáticas idóneas donde puede estar una especie (Ortega-Huerta y Peterson, 2008).

De acuerdo con diversos autores (Phillips et al., 2006; Elith et al., 2006; Peterson et al., 2011) el algoritmo MaxEnt ha demostrado ser robusto en comparación con otros métodos. Realiza predicciones basadas en diferentes condiciones (ej.: climáticas, geográficas, entre otras) proyectando los valores de los datos del escenario base sobre el nuevo escenario. La principal ventaja de utilizar MaxEnt es que permite estimar además de la distribución potencial de una especie, el nicho ecológico fundamental (parcialmente) empleando únicamente datos de presencia a diferencia de los Modelos Lineales Generalizados (GLM's) y los Modelos Aditivos Generalizados (GAM's), los cuales deben utilizar datos de presencias y verdaderas ausencias para ser más confiables (Elith et al., 2006). MaxEnt emplea una serie de puntos aleatorios que son registrados como pseudoausencias (también conocidas como background) y de esta forma realiza una comparación entre los sitios que se ha registrado (observado) la especie y en los que no (Soberón y Nakamura, 2009).

Algunos autores aseguran que MaxEnt tiene la capacidad para extraer relaciones altamente complejas entre la especie y el ambiente, las cuales pueden ser más representativas de lo que realmente ocurre en sistemas naturales, confiriéndole una

gran capacidad predictiva (Olden et al., 2008; Evans et al., 2013). Sin embargo, pueden presentarse problemas relacionados con un sobreajuste de la información asociados a la alta complejidad de este algoritmo, por lo que, en este caso, los modelos pueden llegar a convertirse en una representación de los problemas asociados a los datos (ej.: muestreo incompleto o sesgado) reduciendo su capacidad predictiva o incluso invalidando su utilidad (Anderson, 2012; Merow et al., 2013).

Por otro lado, aunque MaxEnt permite al usuario variar la complejidad del modelo mediante el uso de diferentes argumentos y niveles de regularización, las evaluaciones implementadas por este software no toman en cuenta la autocorrelación espacial entre los datos de calibración y validación lo que resulta en valores artificialmente inflados para las métricas de evaluación (Cuervo-Robayo et al., 2017). Por ello, Muscarella et al., (2014) desarrollaron un paquete denominado ENMeval, el cual permite desde la plataforma de *R* calibrar múltiples modelos en MaxEnt y de manera simultánea, evaluarlos a través de diversas métricas y particiones de los datos. En la presente tesis utilizamos el paquete ENMeval para obtener las mejores diez configuraciones sugeridas para la construcción de nuestros modelos. Estas diez diferentes configuraciones nos sirvieron para generar los modelos de distribución potencial bajo el escenario base y a Los criterios para seleccionar las configuraciones estuvieron en el siguiente orden: AUC, tasa de omisión y AICc. Definimos AUC (área bajo la curva) como la probabilidad de que, seleccionando al azar una presencia o una ausencia, el modelo otorgue a la presencia un valor mayor de idoneidad. La tasa de omisión consiste en clasificar una presencia como una ausencia (Mateo et al., 2011) y finalmente el AICc (criterio de

Akaike) se define como un estadístico ajustado, que permite la comparación y selección del modelo menos complejo (Akaike, 1973).

#### 4.6 Distribución potencial de *Amanita phalloides* bajo escenario base y de cambio climático

En la presente tesis, se realizaron dos MNE bajo el escenario base (presente, del año 1970-2000) y cuatro proyectados a dos periodos: 2050 y 2070; bajo condiciones de cambio climático considerando un escenario pesimista (RCP 8.5 W/m<sup>2</sup>). Para utilizar la plataforma de MaxEnt (3.6), se introdujeron las presencias georreferenciadas y las variables ambientales previamente seleccionadas (recortadas anteriormente según el área de calibración).

En MaxEnt, se generan cuatro tipos de salidas: raw (cruda), acumulativa (cumulative), logística (logistic) y cloglog (Phillips et al., 2017). Estas salidas calculan distintas probabilidades, proporcionando mapas e interpretaciones diferentes. Recientemente, Phillips et al. (2017) sugieren utilizar esta última, ya que es la más apropiada para estimar la probabilidad de presencia. En la presente tesis se utilizó la salida cloglog. Así mismo, con el fin de identificar las variables con mayor aporte en la distribución potencial de la especie se seleccionó la opción de generar una prueba de Jackknife. Esta prueba genera para cada una de las variables un modelo empleando únicamente la variable correspondiente y un modelo empleando las demás variables sin contemplar la variable previamente mencionada. Los resultados de esta prueba expresan el aporte que tiene cada una de las variables a la ganancia del modelo y por ende determinar aquellas que tienen un mayor efecto sobre la distribución potencial de

la especie (Phillips et al., 2006; Elith et al., 2011). Aunado a esto, se generaron curvas de respuesta de cada variable. Las curvas de respuesta de las variables seleccionadas de acuerdo con los resultados de Jackknife indican cuáles son aquellas variables que tienen un mayor efecto en la distribución de la especie.

Para poder comprobar que el ENMeval es una buena herramienta para generar modelos con mejores métricas de validación, corrimos el MaxEnt con sus parámetros por default (10 réplicas) y con las 10 mejores configuraciones obtenidas por el ENMeval. Los resultados de los modelos obtenidos de las configuraciones propuestas por el ENMeval fueron ensamblados en un solo mapa que fue comparado con el mapa obtenido con parámetros por default. En ambos casos utilizamos 70% de los datos para calibrar el modelo y 30% para validarlo. Realizamos el mismo procedimiento bajo condiciones de cambio climático bajo los tiempos 2050 y 2070 (RCP 8.5).

Una vez obtenidos los MNE en condiciones climáticas actuales se empalmaron las observaciones de presencia en Norteamérica como una segunda forma de validación para nuestro modelo. Con estos datos se determinó la tasa de omisión de acuerdo con los registros georreferenciados que no caían dentro del área de distribución potencial de los mapas arrojados por los MNE. Una tercera manera en la que validamos nuestros resultados fue realizar dos MNE adicionales. En el primer modelo utilizamos la base de datos de presencias de Norteamérica para saber qué tan distinto salía nuestro modelo con respecto al modelo producido con datos de presencia de Europa. Posteriormente, utilizamos los datos del sur de Europa únicamente, para conocer si las predicciones en el sur del continente americano estaban determinadas por la presencia de la especie en el sur de Europa.

*Amanita phalloides* establece relaciones ectomicorrízicas, por lo que su distribución no sólo depende de condiciones climáticas idóneas, sino de sus interacciones bióticas. Por tal motivo, se realizó un empalme con los tipos de vegetación presentes en Norteamérica en los que se distribuyen las especies con las que generalmente se asocia *A. phalloides*: sistema montañoso boreal, bosque de coníferas boreal, sistema montañoso templado, bosque continental templado, bosque húmedo subtropical, sistema montañoso subtropical.

## Resultados

### 5.1 Comparación de la distribución de *Amanita phalloides* a través del siglo XX-XXI

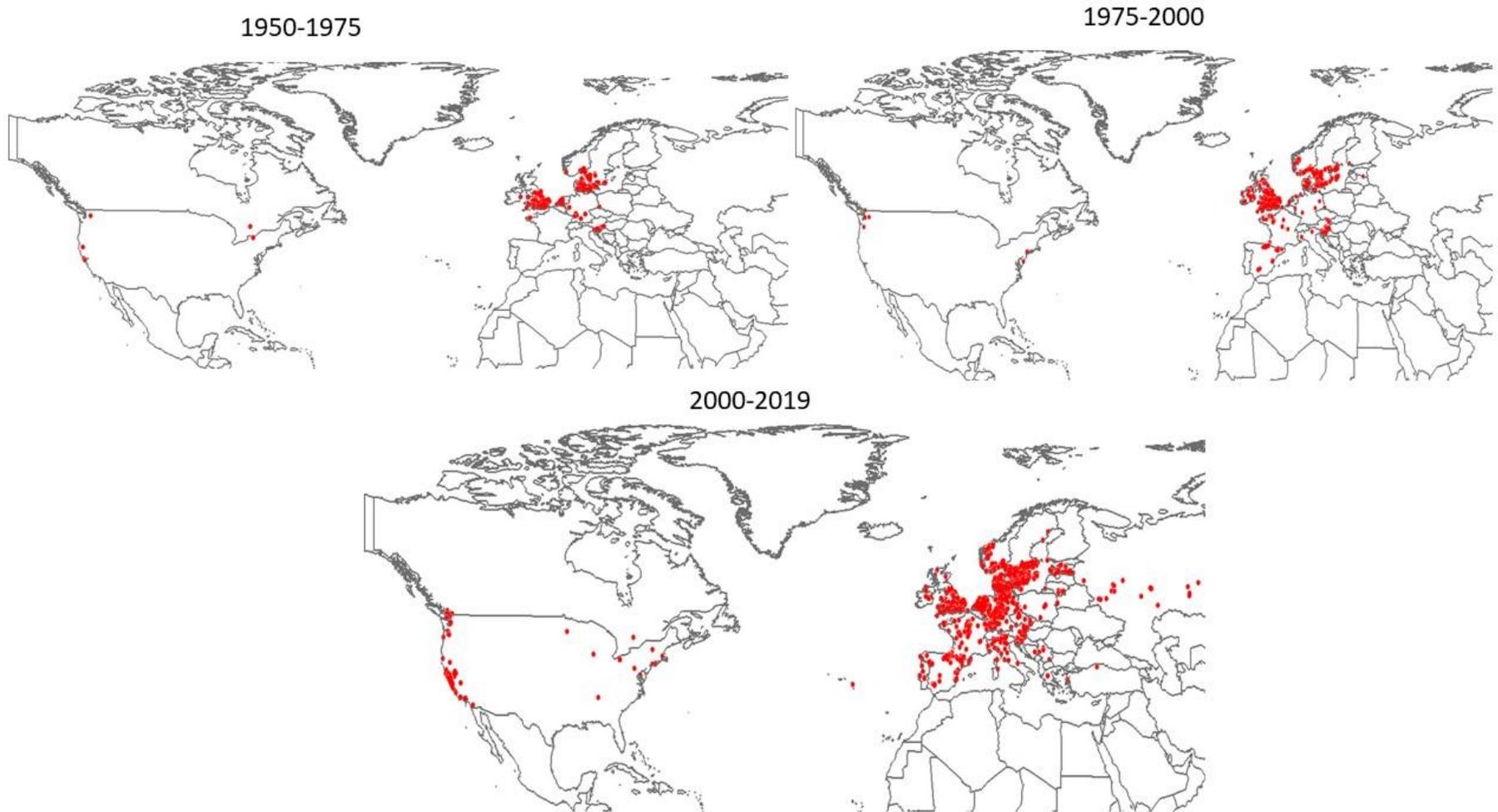
Los cambios en el rango de distribución de *A. phalloides* en un periodo de 1950 a 2019 pueden visualizarse en la Figura 2; por un lado, observamos que en el periodo comprendido entre 1950-1975, los registros de esta especie se concentran en el norte del continente europeo, es decir, en regiones con latitudes más elevadas como Irlanda, Reino Unido, Países Bajos, Bélgica, Dinamarca, Estonia, Noruega y Suecia. En Norteamérica, la distribución de esta especie se concentra en la costa este y oeste de los Estados Unidos, así como un número reducido de registros en Canadá.

En contraste, en el periodo comprendido entre 1975-2000, los registros de *A. phalloides* incrementaron notoriamente en Europa, principalmente en el sur y el este del continente, ubicándose en latitudes medias como el norte de Francia, Austria, Suiza, Polonia y la República Checa; es decir, que el conocimiento de la distribución de *A. phalloides* durante este periodo comprendía desde el norte hasta la parte media del continente; mientras que, en Norteamérica, los registros de esta especie se concentran principalmente en la costa este y oeste de Estados Unidos.

Finalmente, entre el 2000 y 2019, los registros de *A. phalloides* aumentaron de manera importante, mostrando una expansión en el conocimiento de la distribución de la especie tanto en Europa como en Norteamérica. Por un lado, en el continente europeo, los registros de esta especie reflejan que el conocimiento de la distribución de *A. phalloides* se extendió notoriamente por todo el continente y se registran nuevos puntos georreferenciados en Europa central y occidental, así como en la región Ibérica. Por otro lado, en Norteamérica, los registros georreferenciados se localizan

mayoritariamente en la costa oeste, mientras que los registros ubicados en la costa este son escasos.

**Fig.2. Cambios en la distribución de *A. phalloides* en Norteamérica y Europa entre 1950 y 2019 basada registros georrerenciados. Los puntos de color rojo indican los registros de presencia de la especie.**



## 5.2 Métricas del modelado de nicho ecológico

Según los valores de AUC (Tabla 3), la mayoría de los algoritmos (a excepción de RF) ofrecen una buena capacidad predictiva, con escasas diferencias entre sí, sin embargo, MaxEnt obtuvo los mejores valores. Al igual que los valores de AUC, los resultados generados con el TSS, la sensibilidad y la especificidad siguieron el mismo patrón; en los tres casos, MaxEnt presentó el valor más alto (Tabla 3). Según los resultados obtenidos con la tasa de omisión, el algoritmo de máxima entropía es el que presenta el valor más pequeño de tasa de omisión; el resto de los algoritmos (excepto RF) también presentan tasas de omisión relativamente bajas (Tabla 3). En contraste, MaxEnt obtuvo el peor resultado de acuerdo con los valores obtenidos con Kappa, mientras que, los mejores resultados se obtuvieron con SVM, seguido de GVM. De acuerdo con los resultados de validación de los algoritmos (Tabla 3), todos los algoritmos muestran un buen desempeño, sin embargo, MaxEnt fue el que presentó mejores resultados según cinco de las seis métricas de validación utilizadas, seguido de SVM y GVM, mientras que los peores resultados fueron obtenidos con RF.

**Tabla 3. Métricas de validación utilizadas para evaluar la capacidad predictiva de diferentes algoritmos.**

	AUC	Tasa de omisión	Sensibilidad	Especificidad	Kappa	TSS
Maxent	0.8415	0.1585	0.8414	0.8415	0.2465	0.6830
MARS	0.8339	0.1662	0.8337	0.8342	0.5851	0.6679
CTA	0.8219	0.1735	0.8264	0.8175	0.6435	0.6439
SVM	0.8371	0.1634	0.8365	0.8377	0.6741	0.6743
RF	0.5267	0.8004	0.1995	0.805	0.0490	- 0.1504
GVM	0.8344	0.1662	0.8337	0.8351	0.6686	0.6688
ANN	0.8179	0.1821	0.8178	0.8179	0.6355	0.6358

### 5.3 Distribución potencial de *Amanita phalloides* en Norteamérica bajo condiciones de clima actual

De acuerdo con el MNE, *A. phalloides* puede expandir su rango de distribución hacia México bajo condiciones climáticas actuales. Los resultados del MNE creados a partir del escenario base, pueden visualizarse en el mapa de la Figura 3A; en donde observamos que el rango de distribución potencial se extiende a partir de la zona noroeste del continente hasta México, así como el sureste de Canadá, la zona centro-este de Estados Unidos y el noreste y sureste de México. Por otro lado, para México, bajo condiciones climáticas actuales, el porcentaje de área con idoneidad climática se proyecta de un 33.61%, mientras que, en Estados Unidos y Canadá, la idoneidad para la especie se proyecta de 41.99 % y 12%, respectivamente.

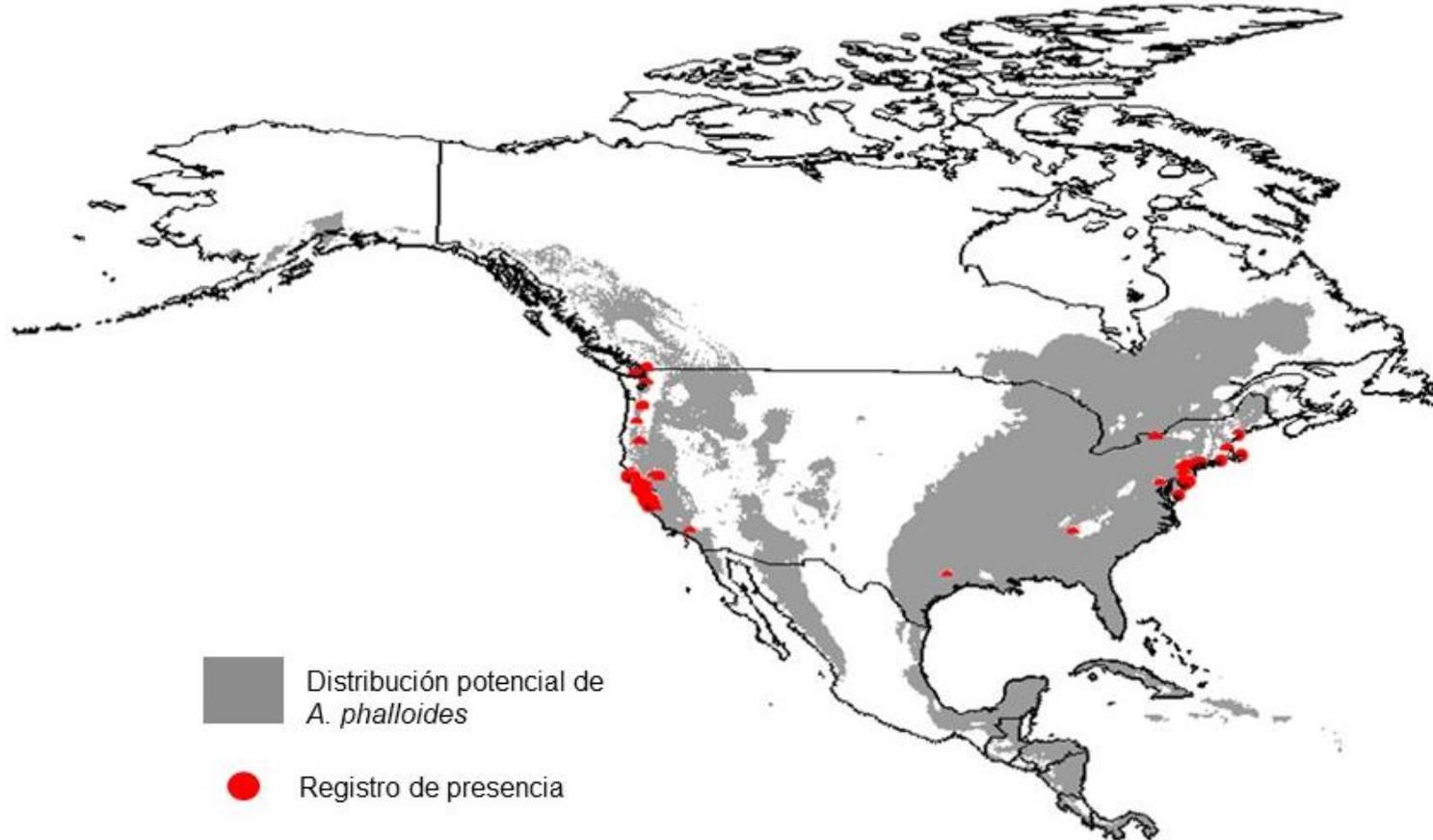
Asimismo, a partir del mapa de distribución potencial generado por el modelado de nicho ecológico y su empalme con los datos de presencia registrados en Norteamérica, se estimó la tasa de omisión, obteniendo un valor de 11%, es decir, el espacio que debería estar siendo ocupado por la especie y que no es considerado por el modelo. Como podemos observar en el mapa de la Figura 3A, los registros de presencia de *A. phalloides* están dentro de la distribución potencial estimada bajo condiciones climáticas actuales.

De acuerdo con el mapa de distribución potencial de *A. phalloides* bajo condiciones de clima actual, el rango de expansión de esta especie coincide en parte con el rango de distribución de especies con las que generalmente se asocia como el pino y encino. En el mapa de la Figura 3B, observamos que existen áreas dentro Canadá, Estados Unidos de América y México donde potencialmente se distribuyen

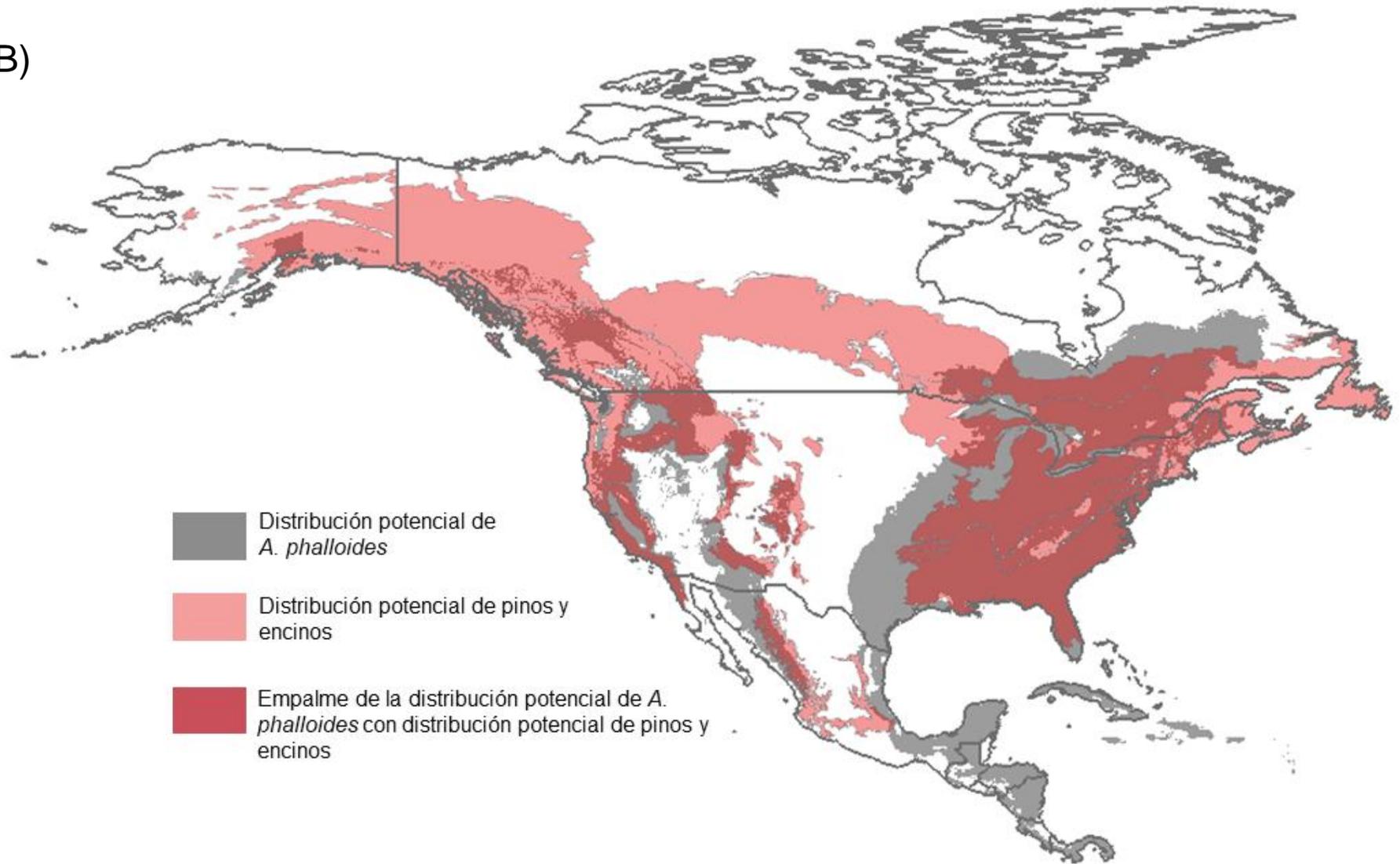
algunos de los hospederos con los que se asocia esta especie y que coinciden con la distribución potencial de *A. phalloides* obtenida en el presente estudio (Figura 3A). Específicamente para México, el rango de distribución potencial de *A. phalloides* coincide parcialmente con el sistema montañoso subtropical donde se distribuyen especies de coníferas y encinos.

Figura 3. Distribución potencial de *A. phalloides* bajo condiciones de clima actual y distribución potencial de pino/encino en Norteamérica. A) Mapa de la distribución potencial de *A. phalloides* bajo clima actual. B) Empalme de la distribución potencial de *A. phalloides* con la distribución potencial de pino y encino en Norteamérica.

A)



B)



Dado que en nuestro mapa de distribución potencial bajo condiciones actuales obtuvimos idoneidad climática en la Península de Yucatán (Figura 3A), donde no coincide con los tipos de vegetación con los que comúnmente se asocia *A. phalloides*, se llevaron a cabo dos pruebas adicionales para comprobar si nuestro primer modelado generado era acertado. La primera prueba constó en utilizar los datos únicamente del sur de Europa para hacer las proyecciones a Norteamérica. Intuíamos que posiblemente las zonas cálidas de Europa eran las que estaban asociadas a proyectar idoneidad en zonas calientes en México. Posteriormente, realizamos una segunda validación utilizando los datos de presencia de Estados Unidos para crear mapas de distribución potencial en Norteamérica (Figura 4B) y comparar con el resultado del mapa proveniente de datos de presencia europeos (Figura 4A). Los resultados nos muestran que cuando únicamente utilizamos los datos del sur de Europa, se proyecta idoneidad en la Península de Yucatán y zonas más cálidas de México y Estados Unidos (Figura 4A). En contraste, si empleamos los datos de presencias de Estados Unidos, no hay una proyección de idoneidad climática en ninguna parte de México (Figura 4B).

Fig. 4. Validaciones al modelo de distribución potencial de *A. phalloides* en Norteamérica bajo condiciones de clima actual empleando datos de Norteamérica y el sur de Europa: A) Mapa de distribución potencial de *A. phalloides* generado con registros de Norteamérica y B) Mapa de distribución potencial de *A. phalloides* generado con registros del sur de Europa. Se muestra marcado en color gris el área de distribución potencial bajo condiciones climáticas actuales.

A)



B)



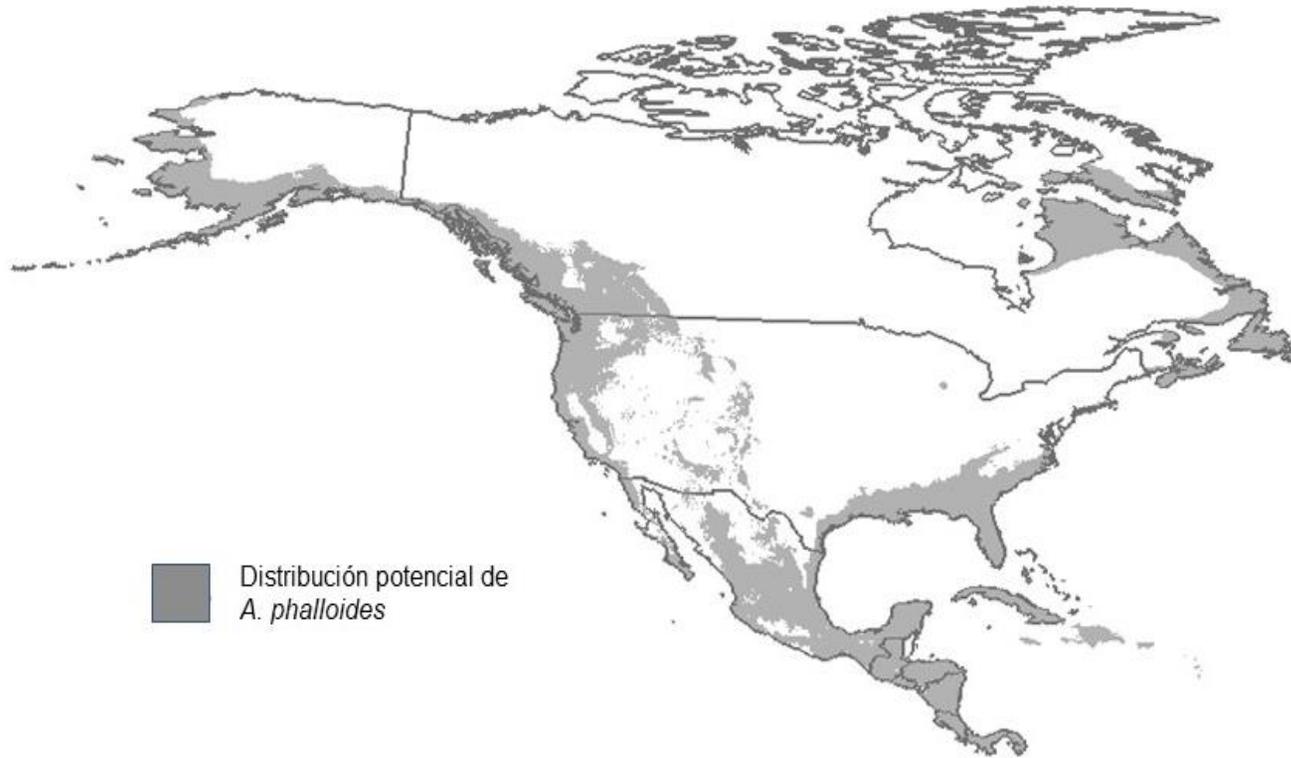
#### 5.4 Distribución potencial de *Amanita phalloides* en Norteamérica bajo condiciones de cambio climático

Los resultados de los MNE elaborados bajo condiciones de cambio climático considerando un escenario pesimista (RCP 8.5 W/m<sup>2</sup>) y proyectados a 2050 y 2070, pueden visualizarse en los mapas de la Figura 5, en donde observamos que para el 2050 (Figura 5A) la especie reduce de manera importante su área de distribución en Estados Unidos (25%), mientras que en Canadá se mantiene la distribución potencial de la especie (12%). En contraste, se incrementa el rango de distribución potencial en la zona centro y suroeste de México (66.02%), Es decir, la idoneidad climática de la especie se desplaza hacia el sur. Para el año 2070 (Figura 5B), *A. phalloides* mantendrá su distribución potencial en Estados Unidos y Canadá, la cual solo proyecta una pequeña disminución de 3% y 2%, respectivamente, en comparación al año 2050. Con respecto a México, se observa una disminución del 20% en el rango de distribución de esta especie en relación con el año 2050.

**Fig. 5. Modelo de distribución potencial para *A. phalloides* en Norteamérica bajo escenario de cambio climático proyectado a dos tiempos: A) 2050 (2041-2060) y B) 2070 (2061-2080). Se muestra marcado en color gris el área de distribución potencial bajo condiciones de cambio climático considerando un escenario pesimista (RCP 8.5 W/m<sup>2</sup>).**

2050

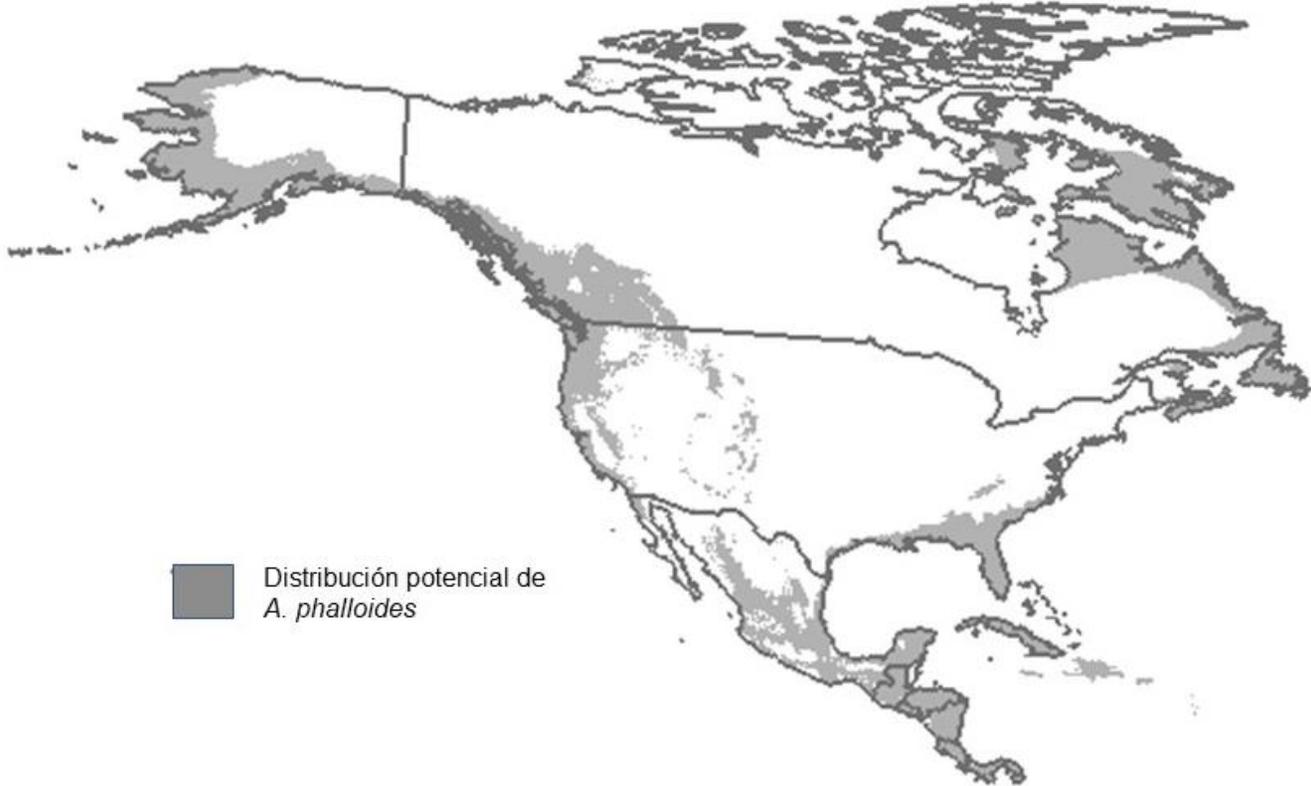
A)



■ Distribución potencial de  
*A. phalloides*

2070

B)



## 6. Discusión

### 6.1 Cambios en la distribución histórica de *A. phalloides*

Los registros de presencias revisados en el presente trabajo, entre 1950 y 2019, muestran que el conocimiento de la distribución de la especie se ha ampliado notoriamente en Europa y Norteamérica. En Norteamérica, a pesar de que no mostramos los registros previos a 1950 por una mayor incertidumbre en una correcta identificación de la especie (Pringle y Vellinga, 2006), hay una cantidad importante de registros en esta época ubicados mayoritariamente en la costa este de Estados Unidos, y un número reducido de registros en el sureste de Canadá. En contraste, en el periodo comprendido entre 1975 y 2000, *A. phalloides* se localiza tanto en la costa este y oeste de Norteamérica, sugiriendo que, para este periodo, la especie se reportó por primera vez en la costa oeste de Norteamérica. Este hecho concuerda con las descripciones de esta especie realizadas por Ammirati et al. (1977), siendo los primeros en describir especímenes inequívocos de esta especie con una morfología europea en ambos sitios de introducción. Adicionalmente, en este mismo periodo existen registros de presencia en el centro de México, sin embargo, Aroche et al. (1984) concluyen que estos registros en realidad corresponden con la especie *A. arocheae*; por lo que todavía no hay confirmaciones de la presencia de *A. phalloides* en nuestro país. Asimismo, es importante destacar que, Pringle et al. (2009) identificaron correctamente ejemplares de los que no se sabía si correspondían a la especie *A. phalloides*, colectados en 1938 y 1945, de manera que estas identificaciones representan los registros más tempranos de esta especie en la costa oeste.

Por último, en el periodo que va de 2000 a 2019, el incremento en el conocimiento de la distribución de *A. phalloides* en la costa oeste de Estados Unidos,

es bastante evidente a diferencia del rango de distribución de la especie en la costa este. Lo anterior concuerda con el hecho de que *A. phalloides* presenta mayor abundancia en la costa oeste, debido a la asociación con hospederos endémicos del lugar permitiéndole expandir su rango de distribución. Mientras que, en la costa este, la distribución de esta especie está restringida a parques o plantaciones forestales.

En Europa, nuestros resultados revelan una tendencia general en el aumento del conocimiento de la distribución de *A. phalloides*. Los registros de presencia entre 1900 a 1940, se concentran únicamente en la región norte del continente europeo, lo anterior responde con el hecho de que el norte de Europa es una de las regiones del mundo donde los hongos han sido investigados más a fondo, por lo que existen extensos registros de herbarios que datan de principios del siglo XX, incluyendo *A. phalloides* (Wollan et al., 2008). Asimismo, entre 1941 y 1980 se registran por primera vez presencias de *A. phalloides* en el este del continente europeo, indicando una expansión del rango de distribución hacia lo que hoy conocemos como Europa Oriental. De tal manera que previo a 1980, la especie se localizaba solo en las zonas del norte y este de Europa, es decir en zonas mayormente frías. Esta distribución coincide con los primeros reportes de *A. phalloides* en Polonia y los Balcanes referidos en la literatura (Lange, 1974). Sin embargo, de acuerdo con nuestros resultados, en el periodo comprendido entre 1981 y 2000, el conocimiento de la distribución de esta especie se incrementa notoriamente alcanzando el sur del continente europeo, donde predomina un clima mediterráneo.

Finalmente, los datos de presencia registrados entre 2000 y 2019 indican que la especie se distribuye en la mayor parte de Europa. Por ello, concluimos que el

conocimiento del rango de distribución de *A. phalloides* se incrementó notoriamente en el continente europeo, pues abarca desde el norte hasta el sur de Europa. Lo anterior puede ser explicado por la capacidad que tiene esta especie de formar relaciones simbióticas con diferentes hospederos y establecerse en un nuevo hábitat, así como la posible existencia de más de un genotipo (Vellinga et al.,2009), que le permitió a la especie expandir su rango de distribución a zonas del continente europeo con condiciones climáticas más cálidas. De igual manera, dicho incremento en el rango de distribución también puede ser atribuido a los efectos producidos por los cambios en el clima induciendo modificaciones en la distribución de las especies, dinámica poblacional e interacciones bióticas.

Wolfe y Pringle (2012) describen diversas asociaciones simbióticas en ambos continentes que pueden explicar la diferencia en los rangos de distribución de la especie. Por ejemplo, en Europa, *A. phalloides* se asocia más frecuentemente con encinos y otras especies de la familia Fagaceae, mientras que, en la costa este de Norteamérica, donde la distribución de *A. phalloides* es restringida y rara vez se encuentra en los bosques nativos, esta especie se asocia más frecuentemente con pinos, que raramente son huéspedes del hongo en Europa. En contraste, en la costa oeste de Norteamérica, donde *A. phalloides* es abundante y se encuentra comúnmente en bosques nativos, las asociaciones son más similares a las asociaciones documentadas para las poblaciones europeas, donde los encinos son el hospedero más frecuente (Wolfe y Pringle, 2012).

Asimismo, en la costa oeste, donde la distribución de *A. phalloides* se encuentra mayormente extendida y es abundante localmente, se asocia casi exclusivamente con

encinos, reflejando las asociaciones de hospederos observadas en Europa (Wolfe y Pringle, 2012). El huésped más común de esta especie es una especie endémica de la costa (*Quercus agrifolia*), y la distribución actual de *A. phalloides* parece restringida dentro de la distribución de *Q. agrifolia*. El cambio de hospederos de una especie de árbol proveniente de rango nativo de *A. phalloides* a especies endémicas del rango introducido le han permitido a esta especie expandir su rango en la costa oeste.

Asimismo, es importante destacar que, la capacidad que tiene esta especie de cambiar de un huésped proveniente de su rango nativo a un huésped endémico en su sitio de introducción, le ha permitido expandir su área de distribución (Wolfe y Pringle, 2012). Un escenario similar es descrito por Vellinga et al. (2009). Esta situación se presenta en la especie *Amanita muscaria*; que ha sido introducida en Australia, Nueva Zelanda, África, Sudamérica y Hawaii. En estas zonas, no existen ejemplares con los que la especie suele asociarse en su rango nativo (a excepción de los árboles introducidos). En consecuencia, *A. muscaria* no puede expandir su rango de distribución (Vellinga et al. 2009). No obstante, en Nueva Zelanda y Tasmania, *A. muscaria* ha cambiado del hospedero con el que fue introducido a especies nativas de *Nothofagus*, permitiendo la expansión del área de distribución en puntos de introducción donde no se distribuyen los hospederos con los que generalmente se asocia la especie (Vellinga et al. (2009).

## 6.2 Modificación del rango de distribución de *A. phalloides* bajo condiciones climáticas actuales y de cambio climático en Norteamérica

Los modelos de distribución generados revelan una modificación drástica del rango de distribución potencial de *A. phalloides* en Norteamérica bajo condiciones de clima actual

y de cambio climático en comparación con la distribución conocida. Nuestros resultados indican que la especie ampliará su rango de distribución en el futuro con respecto a las condiciones climáticas actuales. En el mapa de distribución potencial existen dos rangos distintos de distribución de la especie: 1) a lo largo de la costa oeste (desde California hasta la Columbia Británica) y 2) en la costa este (desde Maryland hasta Maine). De acuerdo con el MNE, nuestros resultados indican que, bajo condiciones de clima actual, el rango de distribución de la costa oeste es más amplio. Lo anterior concuerda con el hecho de que la presencia de *A. phalloides* en la costa oeste es más abundante que en la costa este (Pringle y Vellinga, 2006). Por otro lado, Neville y Poumarat (2004) refieren que, en Europa es común encontrar a *A. phalloides* en regiones que tienen un clima mediterráneo con inviernos templados, por lo que los fríos inviernos del noreste de los Estados Unidos de América pueden ser la razón de limitar la distribución de *A. phalloides* en esta zona (Wolfe et al., 2010).

De acuerdo con nuestros resultados, al analizar la influencia de las variables bioclimáticas, la correspondiente a la estacionalidad de la temperatura (BIO4), es la que tuvo mayor contribución en los modelos de nicho ecológico generados. Además de las variables de temperatura mínima del mes más frío (BIO6) y la temperatura máxima del mes más cálido (BIO5), sugiriendo que la temperatura juega un papel importante en la distribución de *A. phalloides*. Estas tres variables están relacionadas con los diferentes rangos de temperatura durante el año, lo cual es importante en los límites de la distribución de la especie. Nuestros resultados están en la misma línea con resultados obtenidos en otros trabajos (Wollan et al., 2008; Wolfe et al., 2010) en donde

mencionan que variables como la temperatura presentan una mayor contribución al desempeño predictivo de un modelo para esta especie.

Por un lado, nuestros resultados indican que, bajo condiciones de clima actual, el sureste de los Estados Unidos, al igual que gran parte de México, tienen áreas geográficas con condiciones climáticas óptimas para la especie. Estos resultados están en la misma dirección que lo que se obtuvo por Wolfe et al. (2010). Tanto en el sureste de Estados Unidos como en México se presentan las condiciones climáticas idóneas para *A. phalloides*. Estas regiones puedan ser lugares donde se producirán futuras expansiones del rango de distribución de esta especie. Nuestros resultados también muestran que la distribución potencial de *A. phalloides* bajo condiciones de clima actual concuerda con regiones ecológicas pertenecientes a algunos sistemas forestales presentes en Norteamérica, tales como: sistema montañoso boreal, bosque de coníferas boreal, sistema montañoso templado, bosque continental templado, bosque húmedo subtropical y sistema montañoso subtropical. Lo anterior indica que la distribución estimada a partir de variables climáticas coincide en parte con seis zonas ecológicas en donde se distribuyen especies de los principales géneros hospederos de *A. phalloides* reportados en Norteamérica (*Pinus* y *Quercus*).

Por otro lado, nuestros resultados muestran que existen otras áreas geográficas que presentaron idoneidad climática pero no coinciden con los tipos de vegetación con los que comúnmente se asocia la especie, como es el caso de la Península de Yucatán. De acuerdo con las dos validaciones adicionales que realizamos al MNE original, esta idoneidad climática está determinada por datos de presencia localizados en el sur del continente europeo. En contraste, los resultados de la segunda validación, empleando

los datos de presencia de Estados Unidos, no indican una proyección de idoneidad climática en México. Lo anterior sugiere fuertemente que, al no predecir áreas en México con condiciones idóneas para la especie, las zonas cálidas predichas como la Península de Yucatán son resultado de la presencia de *A. phalloides* en zonas cálidas de Europa, porque las zonas de presencia de Estados Unidos proyectadas en el mapa de distribución potencial están siendo muy bien predichas por el modelo a través de las presencias europeas.

Estos resultados sugieren que posiblemente existe un genotipo adaptado a temperaturas más elevadas que aún no ha llegado a Norteamérica, pero que si llega encontraría una amplia área geográfica climáticamente idónea en México. A su vez, es importante destacar que, aunque existen una variedad de factores intrínsecos y extrínsecos que pueden limitar la distribución de los hongos ectomicorrízicos como *A. phalloides*, el hecho de que sea una especie simbiótica obligada limita su distribución a la presencia de las especies hospedadoras (Vellinga et al., 2009).

Hasta el momento, se sabe que los hongos ectomicorrízicos establecen relaciones principalmente con árboles de bosques templados, generalmente con especies de los géneros *Pinus*, *Quercus*, *Fagus*, *Populus*, *Arbutus* y *Abies* (Garibay-Orijel, 2014). Las asociaciones de este hongo con diferentes hospedadores, dentro y fuera de los rangos de los hospedadores conocidos, pueden ser una influencia clave de su expansión, pero cualquier mecanismo potencial que media la dinámica sigue siendo desconocido (Golan et al., 2019). A pesar de que la distribución de esta especie depende de la presencia de cobertura vegetal arbórea, la presencia de esa cobertura a su vez depende de ciertos rangos climáticos. Por lo que es posible tener una idea de la

distribución potencial de la especie en estudio a partir de variables climáticas. Sin embargo, idealmente se deberían incorporar las interacciones bióticas para proyectar de manera más precisa la distribución potencial. La falta de capacidad para modelar interacciones bióticas con los MNE es una limitante reconocida (Soberón y Peterson, 2005). En esta tesis, el objetivo era contestar si en México había idoneidad climática y si se espera que ésta incremente en área en el futuro.

Finalmente, los modelos bajo escenario de cambio climático proyectados hacia el futuro prevén que la distribución de *A. phalloides* tiende a disminuir notoriamente en la costa este y oeste de Estados Unidos y Canadá. Sin embargo, al mismo tiempo que la especie reduce su rango de distribución en estas dos regiones, nuestros resultados revelan que en México se presentan áreas geográficas con condiciones climáticas idóneas para que la especie amplíe en mayor proporción su área de distribución en el noroeste, sureste y el centro de México, lo que representaría un serio problema de salud pública para las comunidades rurales, principalmente.

Si bien las intoxicaciones por hongos comestibles silvestres no son una de las principales causas de muerte dentro de las comunidades rurales, sí representan un problema de salud pública que impactan una práctica cultural ancestral y afectan directamente en la economía local (Ruan-Soto, 2007). Es importante mencionar que, aunque hace años los casos de envenenamiento eran considerados como excepcionales, se han registrado un número considerable de intoxicaciones a lo largo del país. Lo anterior se debe a la falta de experiencia en el reconocimiento de hongos tóxicos o la falta de conocimiento de las personas en cuanto a combinaciones dañinas (Guzmán, 1987), por lo que la ampliación del rango de distribución potencial de *A.*

*phalloides* a nuestro país se debe considerar como un problema de seguridad alimentaria grave, sobre todo en los estados en los que se lleva a cabo la recolección y venta de los hongos comestibles silvestres.

Por otra parte, las modificaciones en el área de distribución potencial pueden atribuirse a cambios en las condiciones climáticas idóneas como el incremento de la temperatura. Wollan et al.(2008) refieren que las temperaturas altas aumentan la probabilidad de presencia de *A. phalloides* indicando que los hongos pueden responder fuertemente al calentamiento global. De acuerdo con Rustad et al. (2012) el clima en Norteamérica se ha modificado notoriamente en los últimos 100 años, por ejemplo, la temperatura del aire en la superficie ha incrementado alrededor de 0.8° C, aproximadamente, mientras que la cantidad y los patrones de precipitación se han modificado. Asimismo, las proyecciones del IPCC (2019) sugieren que el calentamiento global llegue a 1.5°C entre 2030 y 2052 si continúa aumentando la temperatura al ritmo actual. Por ello, concluimos que el cambio en la distribución potencial de *A. phalloides* está determinado por la modificación de las condiciones climáticas bajo escenario de cambio climático, específicamente el incremento en la temperatura.

Es importante destacar que, diversos estudios sugieren que las especies suelen modificar su distribución hacia los polos o latitudes más altas por efecto del cambio climático. Una situación similar es descrita por Guo et al. (2017) donde indican que la especie ectomicorrízica, *Tricholoma matsutake*, bajo diferentes escenarios de cambio climático, reducirá su área de distribución potencial y modificará su rango de distribución hacia los polos. En contraste, en la presente tesis, nuestros resultados

indican fuertemente que la distribución de *A. phalloides* se desplazará hacia zonas más cálidas como México, sugiriendo que la especie es capaz de adaptarse a áreas geográficas con condiciones climáticas más calientes. Lo anterior concuerda con datos empíricos sobre la expansión del rango de distribución de esta especie en Europa hacia zonas más cálidas. Posiblemente exista más de un genotipo en el rango nativo de la especie, y haya poblaciones adaptadas a condiciones climáticas más calurosas.

## 7. Conclusiones

Mediante este estudio, fue posible generar mapas de distribución que nos permitieron conocer el rango de distribución potencial de *A. phalloides* bajo condiciones climáticas actuales y de cambio climático para identificar las áreas geográficas climáticamente idóneas en México, Estados Unidos y Canadá, así como las modificaciones del área de distribución potencial de la especie, resaltando el incremento en la distribución de *A. phalloides* en México y la reducción del rango de distribución en Estados Unidos y Canadá en condiciones climáticas futuras (2050 y 2070). De igual manera este trabajo nos permitió observar que *A. phalloides* ha expandido su rango de distribución notoriamente hacia zonas más cálidas de Europa a través del siglo XX y principios del XXI, indicando que *A. phalloides* sigue este mismo patrón de distribución en Norteamérica y sugiriendo que la especie se ve beneficiada por el cambio climático.

El incremento del rango de distribución potencial de *A. phalloides* hacia México se debe de considerar un asunto prioritario para los tomadores de decisiones pues su llegada a nuestro país representa un problema de seguridad alimentaria, principalmente en los estados de la República donde se utiliza este recurso para el autoconsumo y comercialización. Por lo que, resulta pertinente la generación y difusión de información entre las poblaciones con el fin de identificar a los hongos comestibles silvestres y así evitar confusiones.

Es fundamental resaltar que México representa el primer lugar en diversidad de especies de pinos y el segundo lugar como centro de diversidad de especies de encino a nivel mundial, de tal manera que además de presentarse las condiciones climáticas idóneas para que *A. phalloides* amplíe su rango de distribución bajo condiciones de

clima actual y de cambio climático, existen hospederos disponibles dentro del área de distribución potencial con los que la especie establece asociaciones.

Finalmente, es importante mencionar que *A. phalloides* es una especie que forma ectomicorrizas, particularmente con pinos y encinos, por ello, se debe de considerar que la distribución potencial presentada en este estudio está basada únicamente en características climáticas que delimitan la distribución de la especie como la temperatura, sin considerar la distribución del hospedero. Por último, es importante destacar que la distribución de esta especie depende en su totalidad de la presencia de cobertura forestal; por ello, si disminuye dicha cobertura, habrá una disminución de la riqueza y la abundancia de la especie por pérdida de hábitat (Ruan-Soto, 2018).

## 8. Referencias

- Aiello-Lammens, M. E., Boria, R. A., Radosavljevic, A., Vilela, B., & Anderson, R. P. (2015). spThin: An R package for spatial thinning of species occurrence records for use in ecological niche models. *Ecography*, 38(5), 541–545. <https://doi.org/10.1111/ecog.01132>
- Akaike, H. 1973. Information theory and an extension of the maximum likelihood principle. Páginas 267-281 in B. N. Petrov and F. Csaki, editors. Second international symposium on information theory. Akademiai Kiado, Budapest, Hungary.
- Ammirati, J. F., Thiers, H. D., & Horgen, P. A. (1977). Amatoxin-containing mushrooms: *Amanita ocreata* and *A. phalloides* in California. *Mycologia*, 69(6), 1095-1108.
- Anderson, R. P. (2012). Harnessing the world's biodiversity data: Promise and peril in ecological niche modeling of species distributions. *Annals of the New York Academy of Sciences*, 1260(1), 66–80. <https://doi.org/10.1111/j.1749-6632.2011.06440.x>
- Araújo, M. B., & Rahbek, C. (2006). How does climate change affect biodiversity? *Science*, 313(5792), 1396–1397. <https://doi.org/10.1126/science.1131758>
- Aroche, R. M., Cifuentes, J., Lorea, F., Fuentes, P., Benavides, J., Galicia, H., ... & Valenzuela, V. (1984). Macromicetos tóxicos y comestibles de una región comunal del Valle de México, I. *Scientia Fungorum*, 2(19), 291-318.
- Berch, S. M., Kroeger, P., & Finston, T. (2017). The death cap mushroom (*Amanita phalloides*) moves to a native tree in Victoria, British Columbia. *Botany*, 95(4), 435–440. <https://doi.org/10.1139/cjb-2016-0183>
- Beug MW, Shaw M, Cochran KW. (2006). Thirty-plus years of mushroom poisoning: summary of the approximately 2,000 reports in the NAMA Case registry. *Mcllvainea* 16: 47–68.
- Bidartondo, M. I., Ellis, C., Kennedy, P. G., Lilleskov, E. A., Suz, L. M., & Andrew, C. (2018). Climate change: Fungal responses and effects. *State of the World's Fungi. Report*, 62–69
- Bonnet, M. S., & Basson, P. W. (2002). The toxicology of *Amanita phalloides*. *Homeopathy*, 91(4), 249–254. <https://doi.org/10.1054/homp.2002.0056>
- Boa, E. R. (2004). Wild edible fungi: a global overview of their use and importance to people (No. 17). Food & Agriculture Org.

- Bonilla-Ovallos, C. A., & Sánchez, O. J. M. (2017). Validación de la precipitación estimada por modelos climáticos acoplados del proyecto de intercomparación CMIP5 en Colombia. *Revista de la Academia Colombiana de Ciencias Exactas, Físicas y Naturales*, 41(158), 107-118.
  - Burrola-Aguilar, C., Garibay-Orijel, R., & Villarreal, L. Z. (2012). Conocimiento tradicional y aprovechamiento de los hongos comestibles silvestres en la región de Amanalco, Estado de México. *Revista Mexicana de Micología*, 35(November), 1–16.
  - Carter, W. S. (1901). The Physiological Action of Three Poisonous Toadstools—*Amanita Muscaria*, *Amanita Verna* or *Bulbosa*, and *Amanita phalloides*. *American Journal of Physiology-Legacy Content*, 5(3), 158-174.
  - Cheung, P. C. K. (2010). *The nutritional and health benefits of*. 292–299.
  - Cohen, J. (1960). A coefficient of agreement for nominal scales. *Educational and Psychological Measurement*, 20(1), 37-46 ST-A coefficient of agreement for nominal. <http://epm.sagepub.com>
  - Cuervo-Robayo, A. P., Escobar, L. E., Osorio-Olvera, L. A., Nori, J., Varela, S., Martínez-Meyer, E., Velasquez-Tibata, J., Rodríguez-Soto, C., Munguia, M., Castaneda-Alvarez, N. P., Lira-Noriega, A., Soley-Guardia, M., Serra-Diaz, J. M., & Peterson, A. T. (2017). Seminarios En Línea Sobre Análisis Espaciales Con Énfasis En Modelos De Nicho Ecológico. *Biodiversity Informatics*, 12, 45–57. <https://doi.org/10.17161/bi.v12i0.6507>
  - Elith, J., H. Graham, C., P. Anderson, R., Dudík, M., Ferrier, S., Guisan, A., J. Hijmans, R., Huettmann, F., R. Leathwick, J., Lehmann, A., Li, J., G. Lohmann, L., A. Loiselle, B., Manion, G., Moritz, C., Nakamura, M., Nakazawa, Y., McC. M. Overton, J., Townsend Peterson, A., ... E. Zimmermann, N. (2006). Novel methods improve prediction of species' distributions from occurrence data. *Ecography*, 29(2), 129–151. <https://doi.org/10.1111/j.2006.0906-7590.04596.x>
  - Elith, J., Phillips, S. J., Hastie, T., Dudík, M., Chee, Y. E., & Yates, C. J. (2011). A statistical explanation of MaxEnt for ecologists. *Diversity and Distributions*, 17(1), 43–57. <https://doi.org/10.1111/j.1472-4642.2010.00725.x>
- Engler, R., Guisan, A., & Rechsteiner, L. (2004). *An improved approach for predicting the distribution of rare and endangered species from occurrence and pseudo-absence data*. *Journal of applied ecology*, 41(2), 263-274.
- Enjalbert, F., Gallion, C., Jehl, F., & Monteil, H. (1993). Toxin content, phallotoxin and amatoxin composition of *Amanita phalloides* tissues. *Toxicon*, 31(6), 803–807. [https://doi.org/10.1016/0041-0101\(93\)90386-W](https://doi.org/10.1016/0041-0101(93)90386-W)

- Enjalbert, F., Cassanas, G., Guinchard, G., & Chaumont, J. P. (1996). Toxin composition of *Amanita phalloides* tissues in relation to the collection site. *Mycologia*, 88(6), 909–921. <https://doi.org/10.2307/3761053>
- Enjalbert, F., Cassanas, G., Salhi, S. L., Guinchard, C., & Chaumont, J.-P. (1999). Distribution of the amatoxins and phallotoxins in *Amanita phalloides*. Influence of the tissues and the collection site. *Comptes Rendus de l'Académie Des Sciences - Series III - Sciences de La Vie*, 322(10), 855–862. [https://doi.org/10.1016/s0764-4469\(00\)86651-2](https://doi.org/10.1016/s0764-4469(00)86651-2)
- Evans, M. R., Grimm, V., Johst, K., Knuuttila, T., de Langhe, R., Lessells, C. M., Merz, M., O'Malley, M. A., Orzack, S. H., Weisberg, M., Wilkinson, D. J., Wolkenhauer, O., & Benton, T. G. (2013). Do simple models lead to generality in ecology? *Trends in Ecology and Evolution*, 28(10), 578–583. <https://doi.org/10.1016/j.tree.2013.05.022>
- Fischer, J., Lindenmayer, D. B., Nix, H. A., Stein, J. L., & Stein, J. A. (2001). Climate and animal distribution: A climatic analysis of the Australian marsupial *Trichosurus caninus*. *Journal of Biogeography*, 28(3), 293–304. <https://doi.org/10.1046/j.1365-2699.2001.00554.x>
- García, J., Costa, V. M., Carvalho, A., Baptista, P., de Pinho, P. G., de Lourdes Bastos, M., & Carvalho, F. (2015). *Amanita phalloides* poisoning: Mechanisms of toxicity and treatment. *Food and Chemical Toxicology*, 86, 41–55. <https://doi.org/10.1016/j.fct.2015.09.008>
- Garibay-Orijel, R., F. Ruan-Soto, E. Estrada-Martínez (2010). El conocimiento micológico tradicional, motor para el desarrollo del aprovechamiento de los hongos comestibles y medicinales. In: Martínez-Carrera, D. (ed.), Hacia un desarrollo sostenible del sistema de producción-consumo de los hongos comestibles y medicinales en Latinoamérica: avances y perspectivas en el siglo XXI, Red Latinoamericana de Hongos Comestibles y Medicinales, México, D.F. pp. 243-270.
- Garibay-Orijel, R. (2014). Códigos de barras de hongos ectomicorrízicos de localidades selectas del neotrópico mexicano. Universidad Nacional Autónoma de México. Instituto de Biología. Informe final SNIB-CONABIO, proyecto HB028. México, D.F.
- Garibay-Orijel, R., F. Ruan-Soto (2014). Listado de los hongos silvestres consumidos como alimento tradicional en México. En: Moreno-Fuentes, A., R. Garibay-Orijel (eds.), La Etnomicología en México. Estado del Arte. Red de Etnoecología y Patrimonio Biocultural (CONACYT) - Universidad Autónoma del Estado de Hidalgo - Instituto de Biología UNAM - Sociedad Mexicana de Micología - Asociación Etnobiológica Mexicana A.C. - Grupo Interdisciplinario para el Desarrollo de la Etnomicología en México - Sociedad Latinoamericana de Etnobiología, México, D.F. Pp 91-112.

- Global Biodiversity Information Facility (GBIF) <https://www.gbif.org/>
  - Golan, J., Adams, C. A., Cross, H., Elmore, H., Gardes, M., Glassman, S. I., Gonçalves, S. C., Hess, J., Richard, F., Wang, Y.-W., Wolfe, B., & Pringle, A. (2019). Native and invasive populations of the ectomycorrhizal death cap *Amanita phalloides* are highly sexual but dispersal limited. In *bioRxiv* (Issue October). <https://doi.org/10.1101/799254>
  - Guo, Y., Li, X., Zhao, Z., Wei, H., Gao, B., & Gu, W. (2017). Prediction of the potential geographic distribution of the ectomycorrhizal mushroom *Tricholoma matsutake* under multiple climate change scenarios. *Scientific Reports*, 7(April), 1–11 <https://doi.org/10.1038/srep46221>
- Guzmán, G. (1987). Un caso especial de envenenamiento mortal producido por hongos en el Estado de Veracruz. *Rev. Mex. Mic*, 3, 203-209.
- Hanley, J. A., & McNeil, B. J. (1982). The meaning and use of the area under a receiver operating characteristic (ROC) curve. *Radiology*, 143(1), 29-36.
  - Hutchinson, G. E. 1957. Concluding remarks. *Cold Spring Harbor Symposia on Quantitative Biology*, 22: 415-427.
  - Illoldi, P., & Escalante, T. (2008). De los modelos de nicho ecológico a las áreas de distribución geográfica. *Biogeografía*, 3(January 2008), 7–12.
  - IPCC. (2014). Cambio climático 2014: Informe de Síntesis. In *Contribución de los Grupos de trabajo I, II y III al Quinto Informe de Evaluación del Grupo Intergubernamental de Expertos sobre el Cambio Climático*.
  - IPCC, 2018: Annex I: Glossary [Matthews, J.B.R. (ed.)]. In: Global Warming of 1.5°C. An IPCC Special Report on the impacts of global warming of 1.5°C above pre-industrial levels and related global greenhouse gas emission pathways, in the context of strengthening the global response to the threat of climate change, sustainable development, and efforts to eradicate poverty [Masson-Delmotte, V., P. Zhai, H.-O. Pörtner, D. Roberts, J. Skea, P.R. Shukla, A. Pirani, W. Moufouma-Okia, C. Péan, R. Pidcock, S. Connors, J.B.R. Matthews, Y. Chen, X. Zhou, M.I. Gomis, E. Lonnoy, T. Maycock, M. Tignor, and T. Waterfield (eds.)]. In Press. <https://www.ipcc.ch/sr15/chapter/glossary>
  - IPCC. (2019). Calentamiento Global de 1,5 °C. In *Intergovernmental Panel on Climate Change*.

- Karlson-Stiber, C., & Persson, H. (2003). Cytotoxic fungi—an overview. *Toxicon*, 42(4), 339-349.
- Kauserud, H., Heegaard, E., Büntgen, U., Halvorsen, R., Egli, S., Senn-Irlet, B., Krisai-Greilhuber, I., Dämon, W., Sparks, T., Nordén, J., Høiland, K., Kirk, P., Semenov, M., Boddy, L., & Stenseth, N. C. (2012). Warming-induced shift in European mushroom fruiting phenology. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 109(36), 14488–14493. <https://doi.org/10.1073/pnas.1200789109>
- Lange, L. (1974) The distribution of macromycetes in Europe. A report of a survey undertaken by the committee for mapping of macromycetes in Europe. First half century. *Dansk Botanisk Arkiv* 30: 5–105
- Lankau, R. A., Zhu, K., & Ordonez, A. (2015). Mycorrhizal strategies of tree species correlate with trailing range edge responses to current and past climate change. *Ecology*, 96(6), 1451–1458. <https://doi.org/10.1890/14-2419.1>
- Martinez-Meyer, E. (2005). Climate Change and Biodiversity: Some Considerations in Forecasting Shifts in Species' Potential Distributions. *Biodiversity Informatics*, 2(0), 42–55. <https://doi.org/10.17161/bi.v2i0.8>
- Mateo, Rubén G, Felicísimo, Ángel M, & Muñoz, Jesús. (2011). Modelos de distribución de especies: Una revisión sintética. *Revista chilena de historia natural*, 84(2), 217-240. <https://dx.doi.org/10.4067/S0716-078X2011000200008>
- Merow, C., Smith, M. J., & Silander, J. A. (2013). A practical guide to MaxEnt for modeling species' distributions: What it does, and why inputs and settings matter. *Ecography*, 36(10), 1058–1069. <https://doi.org/10.1111/j.1600-0587.2013.07872.x>
- Muscarella, R., Galante, P. J., Soley-Guardia, M., Boria, R. A., Kass, J. M., Uriarte, M., & Anderson, R. P. (2014). ENMeval: An R package for conducting spatially independent evaluations and estimating optimal model complexity for Maxent ecological niche models. *Methods in Ecology and Evolution*, 5(11), 1198–1205. <https://doi.org/10.1111/2041-210x.12261>
- Mushroom Observer. (2019). Mushroom Observer List [https://mushroomobserver.org/observer/list\\_observations](https://mushroomobserver.org/observer/list_observations)
- Naoki, K., Gómez, M., López, R., Meneses, R., & Vargas, J. (2006). Comparación de modelos de distribución de especies para predecir la distribución potencial de vida silvestre en Bolivia. *Ecología En Bolivia: Revista Del Instituto de Ecología*, 41(1), 65–78.
- Neville P, Poumarat S. 2004. Amaniteae. 1. Fungi Europaei 9: 1–1119. p, J. D.,

Lawler, J. J., & Poff, N. L. (2008). Machine learning methods without tears: A primer for ecologists. *Quarterly Review of Biology*, 83(2), 171–193.  
<https://doi.org/10.1086/587826>

- Nix HA (1986). A biogeographic analysis of Australian elapid snakes. Australian Government Publishing Service, Australia, Canberra.
- Olden, J. D., Lawler, J. J., & Poff, N. L. (2008). Machine learning methods without tears: A primer for ecologists. *Quarterly Review of Biology*, 83(2), 171–193.  
<https://doi.org/10.1086/587826>
- Ortega-Huerta, M. A., & Peterson, A. T. (2008). Modeling ecological niches and predicting geographic distributions: A test of six presence-only methods. *Revista Mexicana de Biodiversidad*, 79(1), 205–216.
- Peterson, A. T., Soberón, J., Pearson R.G., Anderson, R.P., Martínez-Meyer, E., Nakamura, M., & Araújo, M. B. (2011.). *Ecological Niches and Geographic Distributions (MPB-49)*.
- Phillips, S. B., Aneja, V. P., Kang, D., & Arya, S. P. (2006). Modelling and analysis of the atmospheric nitrogen deposition in North Carolina. *International Journal of Global Environmental Issues*, 6(2–3), 231–252.  
<https://doi.org/10.1016/j.ecolmodel.2005.03.026>
- Phillips, S. J., Dudík, M., Elith, J., Graham, C. H., Lehmann, A., Leathwick, J., & Ferrier, S. (2009). Sample selection bias and presence-only distribution models: Implications for background and pseudo-absence data. *Ecological Applications*, 19(1), 181–197. <https://doi.org/10.1890/07-2153.1>
- Phillips, S. J., Anderson, R. P., Dudík, M., Schapire, R. E., & Blair, M. E. (2017). Opening the black box: an open-source release of Maxent. *Ecography*, 40(7), 887–893. <https://doi.org/10.1111/ecog.03049>
- Phillips, S. J., Miroslav, D., Schapire, R. E. [Internet] Maxent software for modeling species niche and distributios (Version 3.4.1). Available from [https://biodiversityinformatics.amnh.org/open\\_source/maxent/](https://biodiversityinformatics.amnh.org/open_source/maxent/). Accessed on 2019-12-17.
- Pringle, A., & Vellinga, E. C. (2006). Last chance to know? Using literature to explore the biogeography and invasion biology of the death cap mushroom *Amanita phalloides* (Vaill. ex Fr. :Fr.) link. *Biological Invasions*, 8(5), 1131–1144.
- Pringle, A., Adams, R. I., Cross, H. B., & Bruns, T. D. (2009). The ectomycorrhizal fungus *Amanita phalloides* was introduced and is expanding its range on the west coast of North America. *Molecular Ecology*, 18(5), 817–833.  
<https://doi.org/10.1111/j.1365-294X.2008.04030.x>

- Ramírez-Terrazo, Amaranta (2017). “Importancia cultural de los hongos no comestibles en dos comunidades de las faldas del volcán La Malintzi, Tlaxcala” (Tesis de maestría). Instituto de Biología-unam, México.
  - Ridley GS. 1991. The New Zealand species of *Amanita* (Fungi: Agaricales). *Australian Systematic Botany* 4: 325–354.
- Ruan-Soto, F., Méndez, R. M., Cifuentes, J., Aguirre, F. L., Pérez-Ramírez, L., & Sierra-Galván, S. (2007). Nomenclatura, clasificación y percepciones locales acerca de los hongos en dos comunidades de la selva lacandona, Chiapas, México. *Etnobiología*, 5(1), 1-20.
- Ruan-Soto, F. (2018a). Intoxicaciones por consumo de hongos silvestres entre los tsotsiles de Chamula, Chiapas, México. *Sociedad y ambiente*, (17), 7-31.
  - Ruan-Soto, F. (2018b). Recolección de hongos comestibles silvestres y estrategias para el reconocimiento de especies tóxicas entre los tsotsiles de Chamula, Chiapas, México. *Scientia fungorum*, 48, 1-13.
  - Rustad, L., Campbell, J., Dukes, J. S., Huntington, T., Lambert, K. F., Mohan, J., & Rodenhouse, N. (2012). Changing Climate , Changing Forests : The Impacts of Climate Change on Forests of the Northeastern United States and Eastern Canada. *U.S.Forest Service, February*, 56.
  - Santi, L., Maggioli, C., Mastroberto, M., Tufoni, M., Napoli, L., & Caraceni, P. (2012). Acute liver failure caused by *Amanita phalloides* poisoning. *International Journal of Hepatology*, 2012. <https://doi.org/10.1155/2012/487480>
  - Shepherd CJ, Totterdell CJ. 1988. Mushrooms and toadstools of Australia. Melbourne: InkataPress
  - Singer R. 1953. Four years of mycological work in southern South America. *Mycologia* 45:727 865–891.
  - Soberón, J., & Peterson, A. T. (2005). Interpretation of models of fundamental ecological niches and species’ distributional areas.
  - Soberón, J., & Nakamura, M. (2009). Niches and distributional areas: Concepts, methods, and assumptions. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 106(SUPPL. 2), 19644–19650.
  - Soberón, J. M. (2010). Niche and area of distribution modeling: A population ecology perspective. *Ecography*, 33(1), 159–167. <https://doi.org/10.1111/j.1600-0587.2009.06074.x>

- Talbot P. 1976. Notes on some edible and poisonous mushrooms. In: Toadstools and Mushrooms and Other Larger Fungi of South Australia I and II (1934– 1936) (PhotolithoReprint). South Australia: A. B. James, Government Printer
- Takacs EA. 1961. Algunas especies de hongos formadores de micorrizas en arboles forestales cultivados en la Argentina. *Revista Forestal Argentina* 3: 80–82.
- Taylor, M. 1982. Mushrooms and Toadstools. Auckland: Reed Books.
- Teixeira, J., & Arntzen, J. W. (2002). Potential impact of climate warming on the distribution of the Golden-striped salamander, *Chioglossa lusitanica*, on the Iberian Peninsula. *Biodiversity & Conservation*, 11(12), 2167-2176.
- Thomas, C. D., Cameron, A., Green, R. E., Bakkenes, M., Beaumont, L. J., Collingham, Y. C., Erasmus, B. F. N., de Siqueira, M. F., Grainger, A., Hannah, L., Hughes, L., Huntley, B., va Jaarsveld, A.S., Midgley, G. F., Miles, L., Ortega-Huerta, M.A., Peterson, A. T., Phillips, O. L., & Williams, S. E. (2004). Extinction risk from climate change. *Nature*, 427(6970), 145-148.
- Van Ulden, A. P. y G. J. Van Oldenborgh (2006): Large scale atmospheric circulation biases and changes in global climate model simulation and their importance for climate change in central Europe. *Atmos. Chem. Phys.*, 6, 863-881.
- Vellinga, E. C., Wolfe, B. E., & Pringle, A. (2009). Global patterns of ectomycorrhizal introductions. *New Phytologist*, 181(4), 960–973. <https://doi.org/10.1111/j.1469-8137.2008.02728.x>
- Walley, R. & Rammeloo J. 1994. The poisonous and useful fungi of Africa south of the Sahara: a literature survey. Meise: National Botanic Garden of Belgium
- Wolfe, B. E., Richard, F., Cross, H. B., & Pringle, A. (2010). Distribution and abundance of the introduced ectomycorrhizal fungus *Amanita phalloides* in North America. *New Phytologist*, 185(3), 803–816. <https://doi.org/10.1111/j.1469-8137.2009.03097.x>
- Wolfe, B. E., & Pringle, A. (2012). Geographically structured host specificity is caused by the range expansions and host shifts of a symbiotic fungus. *ISME Journal*, 6(4), 745–755. <https://doi.org/10.1038/ismej.2011.155>
- Wollan, A. K., Bakkestuen, V., Kauserud, H., Gulden, G., & Halvorsen, R. (2008). Modelling and predicting fungal distribution patterns using herbarium data. *Journal of Biogeography*, 35(12), 2298–2310. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2699.2008.01965.x>

- WorldClim. (2017). WorldClim-Global Climate Data.  
<https://www.worldclim.org/bioclimate>