



Revista mexicana de biodiversidad

ISSN: 1870-3453

ISSN: 2007-8706

Instituto de Biología

Escobar-Gómez, Dalia Nallely; Horta-Vega, Jorge Víctor; Venegas-Barrera, Crystian Sadiel;
Coronado-Blanco, Juana María; Vanoye-Eligio, Maximiliano; Correa-Sandoval, Alfonso

Distribución geográfica potencial de las especies del género
Tachysphex (Hymenoptera: Crabronidae) en México

Revista mexicana de biodiversidad, vol. 92, e923721, 2021
Instituto de Biología

DOI: <https://doi.org/10.22201/ib.20078706e.2021.92.3721>

Disponible en: <https://www.redalyc.org/articulo.oa?id=42571635055>

- Cómo citar el artículo
- Número completo
- Más información del artículo
- Página de la revista en redalyc.org

UAEH  redalyc.org

Sistema de Información Científica Redalyc

Red de Revistas Científicas de América Latina y el Caribe, España y Portugal

Proyecto académico sin fines de lucro, desarrollado bajo la iniciativa de acceso
abierto

Biogeografía

Distribución geográfica potencial de las especies del género *Tachysphex* (Hymenoptera: Crabronidae) en México

Potential geographical distribution of species of the genus Tachysphex (Hymenoptera: Crabronidae) in Mexico

Dalia Nallely Escobar-Gómez ^a, Jorge Víctor Horta-Vega ^{a,*}, Crystian Sadiel Venegas-Barrera ^a,
Juana María Coronado-Blanco ^b, Maximiliano Vanoye-Eligio ^c y Alfonso Correa-Sandoval ^a

^a Tecnológico Nacional de México, Instituto Tecnológico de Ciudad Victoria, Blvd. Emilio Portes Gil 1301 Pte., 87010 Ciudad Victoria, Tamaulipas, México

^b Universidad Autónoma Tamaulipas, Facultad de Ingeniería y Ciencias, 87149 Ciudad Victoria, Tamaulipas, México

^c Tecnológico Nacional de México, Instituto Tecnológico Superior de Escárcega, Calle 85 s/n entre 10-B, Col. Unidad Esfuerzo y Trabajo Núm. 1, 24350 Escárcega, Campeche, México

*Autor para correspondencia: jorge.hv@cdvictoria.tecnm.mx (J.V. Horta-Vega)

Recibido: 20 agosto 2020; aceptado: 21 febrero 2021

Resumen

Las avispas del género *Tachysphex* (Hymenoptera: Crabronidae) son cosmopolitas con 56 especies conocidas en México. Utilizando la herramienta MaxEnt y estadística multivariada se caracterizó la distribución geográfica potencial de 48 de esas especies, más 4 de la frontera sur de EUA, en relación a las provincias biogeográficas, áreas de conservación, actividad humana y variables ambientales. El género se distribuyó en el 89.4% del territorio y en promedio cada especie se encontró en el 12.4% de México. Las provincias California y de Baja California presentan los sitios de mayor riqueza y similitud. Las 4 provincias mayores del noroeste corresponden a la distribución neártica y las del resto del territorio mexicano marcan la tendencia de distribución neotropical. El 5.8% de las especies ocuparon áreas con alto impacto antrópico y 61.5% en áreas sin transformar. La precipitación invernal y la radiación solar en septiembre fueron las variables más relacionadas con la distribución potencial de las avispas. La mayor riqueza de especies se presentó en áreas con baja humedad, consistente con la tendencia observada hacia zonas de baja humedad en EUA. La alta precipitación invernal caracteriza al clima mediterráneo continentalizado seco que ocurre en amplias zonas de la península de Baja California.

Palabras clave: Biogeografía; Avispas depredadoras; MaxEnt; Provincias biogeográficas

Abstract

Wasps of genus *Tachysphex* (Hymenoptera: Crabronidae) are cosmopolitan with 56 known species in Mexico. Using the MaxEnt tool and multivariate statistics, the potential geographic distribution of 48 of these species, plus 4

from the southern border of the USA, was characterized in relation to biogeographic provinces, conservation areas, human activity sites, and environmental variables. The genus was distributed in 89.4% of the territory and on average each species was found in 12.4% of Mexico. The California and Baja California provinces present the sites with the greatest richness and similarity. The four largest provinces of the northwest correspond to the Nearctic distribution and those of the rest of the Mexican territory mark the trend of Neotropical distribution. The 5.8% of the species occupied areas with high anthropic impact and 61.5% in untransformed areas. Winter precipitation and solar radiation in September were the variables most related to the potential distribution of wasps. The highest species richness occurred in areas with low humidity, consistent with the trend observed towards areas of low humidity in the USA. The high winter precipitation characterizes the dry continentalized Mediterranean climate that occurs in large areas of the Baja California Peninsula.

Keywords: Biogeography; Predatory wasps; MaxEnt; Biogeographic provinces

Introducción

Tachysphex es un género de la familia Crabronidae (Hymenoptera) con distribución cosmopolita que comprende avispas solitarias cazadoras que construyen nidos en el suelo (Bohart y Menke, 1976). Las hembras de estas especies suministran los nidos con insectos ortopteroides paralizados o de grupos afines como saltamontes, esperanzas, grillos, cucarachas y mantis (Krombein, 1979). El género comprende 453 especies alrededor del mundo (Pulawski, 2020). En Sudamérica se reportan 31 especies (Fernández, 2001; Pulawski, 1974), mientras en América del Norte, Centroamérica y el Caribe se registran 83 especies, de las cuales 56 se distribuyen en México (Pulawski, 1988). La distribución geográfica de las especies en los EUA varía longitudinal, latitudinal y altitudinalmente, muchas especies son endémicas y pocas se extienden desde las costas del Atlántico a las del Pacífico. Pulawski (1988) propone que la humedad relativa es el principal factor que limita la distribución de las especies de EUA. Pulawski menciona que en el oeste de los EUA, en donde la humedad relativa es marcadamente menor en distintos momentos del año, el número de especies con distribución restringida (41) es 4 veces más alto que en el este (10). En esa revisión de Pulawski (1988), se muestra un mayor número de especies en la zona de la península de Baja California que en el resto del país. Sin embargo, el patrón de riqueza y ecología de este género es poco conocido para México.

México es un país con una alta diversidad biológica, derivada de la variabilidad ambiental, pero también posee 4 áreas de alta diversidad de especies de plantas en las cuales se perdió más del 70% de la cobertura de terreno nativa ("biodiversity hotspots"), que incluyen a Mesoamérica, bosques de pino-encino del Madrean, provincia florística de California y las planicies costeras de Norteamérica (Myers et al., 2000). Por ello, es necesario identificar las áreas de mayor riqueza de especies y estimar el grado

de riesgo que tienen estas especies empalme, dado las modificaciones que el hombre hace sobre el medio. En la presente investigación se analizó la distribución potencial de 52 especies de *Tachysphex* en México, se identificaron los factores ambientales mejor relacionados con su distribución, así como el porcentaje de su distribución en las áreas de conservación y en las modificadas por el hombre. El estudio analiza por primera vez los patrones de distribución geográfico potencial de una muestra de especies *Tachysphex* lo que incrementa el conocimiento de la biogeografía ecológica de avispas depredadoras solitarias para la República Mexicana.

Materiales y métodos

La predicción de la distribución de las especies se generó desde 600 km al norte (38°6' 31" N) hasta 290 al sur (11°56'4" N) y a 580 al oeste (-123°18'20" E) y 300 al este (83°48'23" E) de México, debido a que es la zona más boreal en que se reportan las especies que se registran en el país (Pulawski, 1988). El algoritmo de máxima entropía fue utilizado para predecir la distribución (MaxEnt ver 3.3; Phillips et al., 2006, 2016). MaxEnt es un método para generar la distribución potencial de especies, el cual utiliza los registros de presencia y atributos ambientales para predecir en donde más se puede encontrar la especie (Phillips et al., 2006). El método se basa en un sistema de generación de respuestas por aprendizaje diseñado para hacer predicciones a partir de datos incompletos (Baldwin, 2009). El algoritmo estima la distribución más uniforme (máxima entropía) de puntos muestrales en un espacio determinado en función de las restricciones derivadas de las variables ambientales (Phillips et al., 2006). Como el modelo es determinístico y conduce a la distribución entrópica más probable, los resultados de salida son el mejor modelo de ajuste de la localización de los datos para una distribución uniforme (Phillips et al., 2006, 2017). El método es efectivo en la determinación de hábitat y

distribución de especies o localidades, y también robusto comparado con otros algoritmos (Baldwin, 2009; Elith et al., 2006). Además, MaxEnt permite el uso de variables tanto continuas como categóricas (Baldwin, 2009).

Los registros de recolecta de las especies utilizadas en los análisis se obtuvieron de la revisión del género *Tachysphex* realizada por Pulawski (1988), quien examinó más de 40,100 especímenes, de Norteamérica, Centroamérica y el Caribe, provenientes de 61 colecciones institucionales y personales, los cuales carecen de fecha de recolecta. Además, se incluyeron registros disponibles en “Global Biodiversity Information Facility” (GBIF.org) y Horta-Vega et al. (2014). Los registros de recolecta fueron depurados, reteniendo aquellos que se encontraran a una distancia mínima de 3 km para evitar la autocorrelación espacial. Los modelos se generaron sólo en aquellas especies que tuvieran al menos 9 registros de recolecta, debido a que ese es un número mínimo estable para el algoritmo (Wisn et al., 2008). Las especies con menos de 20 registros de recolecta se les aplicó el método jackknife propuesto por Pearson et al. (2007) para comprobar el desempeño predictivo de los modelos. Por lo tanto, el número de predicciones que se realizaron fueron igual al número de registros por especie, excluyendo en cada caso uno de los registros observados. La capacidad de predicción de la localidad excluida fue determinada a partir de la presencia-ausencia de la especie y el valor de la probabilidad de éxito bajo la aleatoriedad. El umbral de decisión utilizado fue el de 10 (basado en las localidades de entrenamiento). El valor de probabilidad de que el modelo generado fue mejor que si fuera generado al azar se calculó en el programa pValueCompute (Pearson et al., 2007). La distribución potencial de 52 especies fue generada a partir de 2,987 localidades del territorio mexicano y aquellas de las especies de la frontera sur de EUA, además de 8 registros de Centroamérica (material suplementario 1).

La selección de las variables para generar los modelos de distribución se basó en los valores del factor de inflación de la varianza ($VIF = 1/(1-r^2)$), el cual permite excluir la variación redundante entre ellas (Fois et al., 2015). El conjunto inicial de variables incluyó 34 continuas y 3 categóricas, de las cuales se redujo a 11 variables ambientales y las 3 categóricas. Las 34 variables reflejan la productividad primaria (temperatura, precipitación, radiación solar e índice de aridez), condiciones locales relacionadas con la vegetación (cobertura por tipo de forma de crecimiento y altura de dosel), variables indirectas posiblemente asociadas a factores no incluidos (topografía) y factores categóricos que podrían restringir la distribución de la especie (cuenca, tipo de bioma y ecoregiones). El coeficiente de correlación (r) se obtuvo de la regresión

múltiple utilizando la variable con el mayor coeficiente de correlación como variable predictora y el resto como variables independientes. Las variables excluidas fueron aquellas que tuvieron un VIF mayor a 5.0, debido a que su variación estaba contenida en las otras variables independientes (Fois et al., 2015). El procedimiento se repitió hasta que ninguna variable tuvo un valor de VIF superior a 5.0 (material suplementario 2). La elección de variables categóricas en la predicción de su distribución permitió restringir la distribución en áreas que pueden presentar las condiciones climáticas para su persistencia, pero debido a procesos ecológico-biogeográficos (bioma y ecoregiones) y barreras geográficas (cuencas), limitan la distribución de las especies. Las variables de cobertura son un consenso de distintos sensores remotos que representan la probabilidad de que se presenten distintas formas de vida vegetal (herbáceas, arbustos, árboles) y su fenología, las cuales reflejan las variaciones ambientales que determinan su presencia (Tuanmu y Jetz, 2014).

Los modelos fueron generados con la configuración predeterminada de MaxEnt, 75% de los registros para generar el modelo y 25% para probarlo. Debido a este proceso aleatorio, se generaron 10 modelos para compilar un mapa de consenso a través del método del promedio ponderado (Marmion et al., 2009). El promedio ponderado consiste en obtener el promedio de los modelos generados que fueron multiplicados por el valor del área bajo la curva. El mapa resultante es de tipo continuo, por lo que para obtener un mapa de presencia/ausencia de cada especie, se utilizó el promedio del umbral de incidencia promedio de cada mapa individual. El umbral fue el valor acumulativo fijo de 10% de probabilidad de presencia, donde los valores por arriba del umbral indicaron presencia de la especie y, por consiguiente, la pseudoausencia cuando el valor se encontró por abajo del umbral. El resultado fue la obtención de un mapa de consenso binario de mayor precisión y menor incertidumbre que los modelos individuales (Arriaga-Flores et al., 2018). Los mapas binarios fueron empalmados para generar un mapa de riqueza específica y convertidos a un formato vectorial y con la proyección cónica conforme de Lamber, para estimar las hectáreas en las que habitan las especies. El mapa de riqueza fue recortado con el polígono de los límites políticos de México.

Los mapas binarios fueron utilizados para estimar la representatividad de estas especies en México, provincias biogeográficas y áreas de conservación, así como identificar a las especies de mayor riesgo por la actividad humana. Los mapas de riqueza y binarios fueron empalmados con las capas de áreas de conservación que cuentan con diferentes políticas de conservación, la huella humana y

las provincias biogeográficas para obtener el porcentaje de la distribución de las especies en estas fuentes de información.

Las áreas naturales protegidas federales (ANPf), estatales (ANPe), áreas voluntarias destinadas a la conservación (AVDC), sitios de áreas prioritarias (SAP) y sitios terrestres prioritarios (STP) para la conservación de la biodiversidad fueron empalmadas con la presencia-ausencia de las especies y la riqueza. Las ANPf son espacios de conservación de competencia federal en la que existe un decreto federal que limita las acciones negativas del hombre sobre su medio (Conanp, 2018). Las ANPe son áreas de competencia estatal que cuentan con un decreto que las protege (Conabio, 2015). Las áreas voluntarias destinadas a la conservación son porciones de terreno privadas que incorporan parte de su territorio a un régimen especial de manejo y de protección (UNEP-WCMC y UICN, 2018). Los SAP para la conservación de la biodiversidad buscan mantener los hábitats conservados, restaurar los que requieren acciones más urgentes y albergan elementos únicos de la diversidad biológica (Conabio et al., 2016). Los STP son lugares que enfrentan una alta amenaza a la biodiversidad debido a los altos índices de deforestación y degradación ambiental (Conabio et al., 2007).

Las provincias biogeográficas de México representan un análisis elaborado por 15 especialistas de diferentes instituciones, nacionales y extranjeras. La capa consiste en 19 provincias biogeográficas, las cuales fueron delimitadas en función de 4 sistemas de clasificación, 3 biogeográficas y el de principales rasgos morfotectónicos (Conabio, 1997). El empalme de las provincias con la riqueza y composición de especie permitió identificar las afinidades biogeográficas de las especies y las provincias con mayor riqueza específica.

La huella humana fue utilizada para identificar a las especies que se encuentran en riesgo por la actividad del hombre. La capa de huella humana representa el uso de la tierra y los corredores de transporte, la cual presenta 5 intervalos de transformación antrópica de la superficie terrestre (González-Abraham et al., 2015).

La asociación del área de distribución de las especies en las provincias biogeográficas y la huella humana se realizó con el análisis de correspondencia. El análisis de correspondencia es una técnica multivariada de ordenación modificada de la prueba de χ^2 , que utiliza una tabla de contingencia para asociar las clases de 2 variables categóricas y crea un diagrama cartesiano basado en la asociación entre clases (Legendre y Legendre, 2003). El objetivo del análisis fue crear un gráfico de la posición relativa de las categorías de las variables cualitativas estudiadas. Las posiciones de las categorías de las variables reflejaron el grado de asociación entre ellas. El análisis

de correspondencia se utilizó para asociar la distribución potencial de las 52 especies de avispas en las 19 provincias biogeográficas. El número de hectáreas en que se registró cada especie en las provincias se obtuvo a partir de la intersección de las 2 capas. Además, este análisis se utilizó para asociar las hectáreas en que se distribuyen las especies de avispas en las 5 categorías de huella humana.

Después del análisis de correspondencia, la agrupación de las 52 especies, 19 provincias biogeográficas y las 5 huellas humanas se realizó en función de las hectáreas en que se distribuyeron las especies con el análisis aglomerativo. La agrupación se realizó con la medida de distancia euclidiana, dado que es una variable continua, y el algoritmo amalgamación de Ward, ya que minimiza la variación dentro de los grupos y maximiza la variación entre grupos (Legendre y Legendre, 2003). El umbral de corte fue estimado para definir el número de grupos con la gráfica de pasos sucesivos de agrupación, donde el umbral de corte correspondió al valor en que se estabilizó la distancia de unión entre los objetos. Los dendrogramas fueron presentados en la gráfica de dispersión del análisis de correspondencia.

La presencia-ausencia de las especies en México fue agrupada a partir del análisis de k-medias generalizado para variables categóricas. Los mapas binarios fueron unidos para crear un mapa vectorial que contuvo la presencia-ausencia de las 52 especies, el cual generó polígonos irregulares que presentaban una composición de especies diferente, mismos que fueron utilizados para agruparlos. El análisis es una versión inversa de la prueba de χ^2 para variables categóricas que busca los elementos con características similares y que maximicen las diferencias entre grupos y minimicen las variaciones dentro de los grupos. La prueba de k-medias requiere que el usuario especifique el número de grupos, por lo cual se realizó la prueba de 3 a 13 grupos eligiendo la prueba que generara el valor promedio de χ^2 más grande. El porcentaje del área por intervalo de riqueza fue estimado para los grupos que fueron generados.

La segregación de las especies con respecto a las condiciones ambientales promedio del área de estudio se estimó con el índice de marginalidad media (OMI). El análisis devolvió la distancia entre la condición promedio en donde se registró a la especie (centroide) con respecto a las condiciones promedio del área de estudio (marginalidad) y la amplitud de las condiciones en donde fue registrada cada especie (Dolédec et al., 2000). Con el OMI se generan 11 variables continuas que representan la mayor variabilidad de las características ambientales de los sitios, las cuales son asociadas con los sitios donde las especies fueron registradas. La posición canónica de los centroides de las especies fue determinada por el peso de

las variables, la cual reflejó la relación que existe entre el valor original de la variable y la variable canónica.

El análisis de OMI se realizó con el software ADE-4 (Thioulouse et al., 1997), el cual relacionó la matriz de la presencia-ausencia de las especies y la matriz de las características ambientales en 5,000 sitios generados al azar. Los sitios al azar fueron generados con el software de QGIS ver 3.0.0 con una distancia mínima entre ellos de 3 km. Los renglones de la matriz de presencia-ausencia de las especies fueron los mismos 5,000 sitios, mientras que las columnas fueron las 52 especies. Además, se incluyeron 4 columnas adicionales de los sitios donde el género fue ausente (AU1 = bosques húmedos de hoja ancha tropicales y subtropicales, AU2 = bosques secos de hoja ancha tropicales y subtropicales, AU3 = bosque de coníferas tropical y subtropical, y AU4 = matorral desértico xérico) para identificar las condiciones ambientales que limitan la presencia de las especies del género. La matriz ambiental incorpora a 11 variables continuas en los mismos 5,000 sitios generados al azar. Las variables ambientales reflejan las variaciones climáticas, de cobertura vegetal, elevación. La significancia estadística de la marginalidad de las especies se calculó con la prueba de permutación de Monte Carlo (1,000 permutaciones), donde si una de las permutaciones fue similar al azar, entonces se tiene una probabilidad de 0.001 de que la marginalidad se deba al azar.

Resultados

Los modelos de distribución geográfica potencial se realizaron con 52 especies, que corresponde a 48 especies de las 56 especies con registros en México más 4 especies que no se tiene registro en el país, pero si se conocen dentro el margen del territorio más allá de las fronteras que se incluyó en el análisis (fig. 1, material suplementario 1). El total de localidades en el estudio fueron 2,987: 84.77% obtenidas de Pulawski (1988), 14.86% de GBIF y 0.37% de Horta-Vega et al. (2014). Las localidades mexicanas fueron 632. Solo en 5 especies el número de localidades fue menor de 20 registros.

El género *Tachysphex* presentó una distribución potencial en cerca de 89.4% de la superficie de la República Mexicana y en promedio por especie la ocupación en el territorio mexicano fue del 12.4% (tabla 1). Las especies *T. terminatus* (F. Smith), *T. crassiformis* Viereck y *T. ruficaudis* (Taschenberg) presentaron, en ese orden, la mayor extensión geográfica. Con el mayor número de localidades en el análisis fueron *T. ashmeadii* W. Fox, *T. crassiformis* Viereck y *T. apicalis* W. Fox. La especie *T. spatulifer* Pulawski presentó la menor distribución en México (0.3%), seguida de *T. miwok* Pulawski, *T.*

psammobius (Kohl) y *T. similis* Rohwer, las 3 con un 0.7% (tabla 1). Las especies se encontraron en promedio mejor representadas en los SAP y STP, seguido de las ANPf y en mucha menor proporción en las ANPe y AVDC (tabla 1). Las especies que se encuentran mejor representadas en las áreas de conservación fueron *T. mirandus* Pulawski, *T. solaris* Pulawski y *T. tahoe* Pulawski, mientras que las menos representadas fueron *T. similis*, *T. inconspicuus* (Kirby) y *T. iridipennis* (F. Smith) (tabla 1).

Los sitios de mayor riqueza presentaron de 37 a 39 especies entre las 52 del estudio, aunque estos sitios apenas ocupan 0.2% de superficie del territorio mexicano (fig. 2a). En cambio, en 40.5% del territorio, potencialmente se pueden encontrar de 1 a 4 especies de avispa *Tachysphex* (fig. 2b). Las provincias biogeográficas con mayor riqueza son las 3 de la península de Baja California (California, Baja California y Del Cabo), así como la provincia Sonorense y la franja fronteriza de Altiplano Norte (fig. 2a). Las provincias con sitios de una riqueza intermedia fueron la Tamaulipeca, Golfo de México y la zona noroccidental de la Costa del Pacífico (fig. 2a). Las provincias con amplias zonas de baja riqueza fueron Petén, Soconusco y Oaxaca. Las provincias Altiplano Sur, Tamaulipeca y Golfo de México presentaron el mayor número de sitios con nula riqueza de avispa *Tachysphex* (fig. 2c).

La asociación de la distribución de especies de *Tachysphex* y las provincias biogeográficas fue significativa ($\chi^2_{g.l.=918} = 10254.8, p < 0.0001$) separándose en 3 grupos. Las especies *T. crenulatus* W. Fox, *T. huchiti* Pulawski, *T. mirandus* Pulawski, *T. miwok*, *T. musciventris* Pulawski, *T. psammobius*, *T. semirufus* (Cresson), *T. sulcatus* Pulawski, *T. tahoe* Pulawski, *T. tipai* Pulawski, *T. verticalis* Pulawski, *T. yuma* Pulawski, se asociaron con las 2 provincias mayores de la península de Baja California (fig. 3a). Las especies *T. acanthophorus* Pulawski, *T. aequalis* W. Fox, *T. aethiops* (Cresson), *T. amplus* W. Fox, *T. apricus* Pulawski, *T. arizonae* Pulawski, *T. armatus* Pulawski, *T. clarconis* Viereck, *T. coquilletti* Rohwer, *T. hurdi* R. Bohart, *T. idiotrichus* Pulawski, *T. linsleyi* R. Bohart, *T. menkei* Pulawski, *T. opata* Pulawski, *T. pinal* Pulawski, *T. solaris*, *T. sonorensis* (Cameron), *T. spatulifer*, *T. texanus* (Cresson), *T. yolo* Pulawski, formaron otro grupo asociado con las provincias Altiplano Norte y Sonorense (fig. 3a). El resto de las especies formaron el tercer grupo en asociación con las provincias del centro, costas del pacífico y golfo y la región sur del país (fig. 3a). Las especies asociadas con las provincias del norte del país y aquellas del centro, costas y sur, están más relacionadas entre ellas que el grupo de especies asociadas a las 2 provincias mayores de la península de California (fig. 3b).

Las provincias biogeográficas de México, en concordancia con la agrupación de las especies, forman

Tabla 1

Número de registros y porcentaje de la distribución tanto en México como en las áreas de conservación.

Especie	PTO	México (%)	Porcentaje de distribución (%)				
			Áreas de conservación				
			ANPf	ANPe	AVDC	STP	SAP
<i>T. acanthophorus</i>	0.003	17.3	11.5	0.3	0.2	20.6	36.6
<i>T. aequalis</i>	0.009	6.1	3.9	0.2	0.2	29.2	31.4
<i>T. aethiops</i>	0.028	5.6	20.2	0.2	0.3	26.8	54.4
<i>T. alpestris</i>	0.004	9.0	22.1	1.1	0.1	35.9	37.4
<i>T. amplus</i>	0.004	9.5	22.9	0.6	0.3	28.7	50.5
<i>T. antennatus</i>	0.004	35.6	14.4	2.0	0.2	28.1	34.1
<i>T. apicalis</i>	0.001	35.6	13.9	1.0	0.2	25.3	34.9
<i>T. apricus</i>	0.000	8.7	30.2	0.3	0.3	35.3	55.2
<i>T. arizonac</i>	0.012	9.7	20.6	0.2	0.4	34.1	49.8
<i>T. armatus</i>	0.016	9.1	22.8	0.1	0.4	22.1	48.7
<i>T. ashmeadii</i>	0.000	37.0	12.3	0.7	0.1	24.2	30.9
<i>T. clarconis</i>	0.007	4.6	34.9	0.1	0.5	33.0	64.4
<i>T. cockerellae</i>	0.010	32.5	11.4	1.2	0.3	27.8	33.4
<i>T. coquilletti</i>	0.000	19.8	18.9	0.5	0.2	26.9	42.8
<i>T. crassiformis</i>	0.003	41.4	13.2	1.6	0.2	28.7	32.7
<i>T. crenulatus</i>	0.000	5.3	43.7	0.0	0.2	30.9	63.4
<i>T. glabrior</i>	0.033	7.3	9.5	1.7	0.3	28.0	26.7
<i>T. huchiti</i>	0.005	7.3	34.2	0.0	0.2	29.7	59.9
<i>T. hurdi</i>	0.005	5.2	17.4	0.2	0.6	34.7	51.2
<i>T. idiotrichus</i>	0.000	2.9	12.0	0.0	0.5	28.1	47.2
<i>T. inconspicuous</i>	0.000	5.2	6.8	1.1	0.0	23.7	13.1
<i>T. iridipennis</i>	0.000	3.2	5.1	0.9	0.1	25.8	14.2
<i>T. lamellatus</i>	0.014	31.6	9.1	1.3	0.0	29.6	31.6
<i>T. linsleyi</i>	0.014	22.9	18.6	0.3	0.2	23.4	41.3
<i>T. maurus</i>	0.020	23.4	6.8	0.8	0.2	26.1	27.5
<i>T. menkei</i>	0.012	5.8	22.9	0.4	0.3	23.7	48.3
<i>T. mirandus</i>	0.010	2.5	48.4	0.0	0.1	50.2	73.2
<i>T. miwok</i>	0.007	0.7	5.4	0.0	0.0	94.3	52.8
<i>T. mundus</i>	0.035	8.7	12.2	1.3	0.4	35.5	32.4
<i>T. musciventris</i>	0.000	7.0	40.2	0.0	0.2	30.2	65.3
<i>T. occidentalis</i>	0.003	6.3	41.3	0.0	0.3	28.9	66.2
<i>T. opata</i>	0.019	9.9	24.3	0.1	0.3	25.3	53.0
<i>T. pinal</i>	0.009	5.6	37.7	0.0	0.9	30.7	64.3
<i>T. psammobius</i>	0.009	0.7	1.5	0.0	0.5	64.4	47.2
<i>T. psilocerus</i>	0.038	5.1	14.7	0.9	0.3	41.3	36.2
<i>T. robustior</i>	0.019	5.8	12.3	1.1	0.4	30.6	32.9

Tabla 1. Continúa

Especie	PTO	México (%)	Porcentaje de distribución (%)				
			Áreas de conservación				
			ANPf	ANPe	AVDC	STP	SAP
<i>T. ruficaudis</i>	0.015	40.5	8.3	2.6	0.2	37.1	30.2
<i>T. scopaeus</i>	0.000	1.0	22.4	0.0	3.2	21.9	28.4
<i>T. semirufus</i>	0.008	1.7	29.6	0.0	0.1	66.9	66.2
<i>T. similis</i>	0.023	0.7	7.6	0.0	0.0	20.9	8.9
<i>T. solaris</i>	0.002	1.5	53.1	0.0	0.1	10.3	70.3
<i>T. sonorensis</i>	0.001	18.8	18.3	0.7	0.1	25.2	41.6
<i>T. spatulifer</i>	0.008	0.3	13.9	0.0	0.0	6.7	46.8
<i>T. sulcatus</i>	0.017	0.9	5.3	0.0	0.0	88.9	62.2
<i>T. tahoe</i>	0.021	2.2	33.7	0.0	0.2	61.6	69.9
<i>T. tarsatus</i>	0.000	14.9	10.3	1.6	0.1	34.3	30.6
<i>T. terminatus</i>	0.003	60.7	7.5	1.8	0.2	26.7	26.9
<i>T. texanus</i>	0.003	16.5	11.1	0.5	0.2	24.1	34.0
<i>T. tipai</i>	0.005	9.9	32.1	0.2	0.2	28.6	58.7
<i>T. verticalis</i>	0.000	2.2	4.7	0.0	0.7	49.8	51.2
<i>T. yolo</i>	0.001	10.4	32.0	0.0	0.3	19.6	56.6
<i>T. yuma</i>	0.017	7.2	38.0	0.0	0.1	31.0	62.6
Promedio	0.009	12.4	19.7	0.5	0.3	33.0	44.8

PTO: Valor de probabilidad de prueba de la tasa de omisión; ANPf: áreas naturales protegidas federales; ANPe: áreas naturales protegidas estatales; AVDV: áreas voluntarias destinadas a la conservación; STP: sitios terrestres prioritarios; SAP: sitios de áreas prioritarias.

3 grupos de acuerdo con la composición de avispas *Tachysphex*. Un grupo lo forman las provincias California y Baja California, otro está constituido por las provincias Sonorense y Altiplano Norte, ambos con mayor relación entre ellos que el grupo que forman las 15 provincias restantes (fig. 3c).

La asociación de la distribución de las especies en relación con la huella humana fue significativa ($\chi^2_{g.1.} = 204 = 936.9, p < 0.0001$). Las especies se asociaron en 3 distintos grupos (fig. 4a). En el grupo de bajo riesgo se ubicaron *T. acanthophorus*, *T. aequalis*, *T. aethiops*, *T. amplus*, *T. apricus*, *T. arizonac*, *T. armatus*, *T. clarconis*, *T. coquillettii*, *T. crenulatus*, *T. huchiti*, *T. hurdi*, *T. idiotrichus*, *T. linsleyi*, *T. menkei*, *T. mirandus*, *T. miwok*, *T. musciventrus*, *T. occidentalis*, *T. opata*, *T. pinal*, *T. psammobius*, *T. semirufus*, *T. sulcatus*, *T. solaris*, *T. sonorensis*, *T. tahoe*, *T. tipai*, *T. texanus*, *T. verticalis*, *T. yolo*, *T. yuma*. El grupo de mediano riesgo, estrechamente relacionado con el de bajo riesgo (fig. 4b), lo conforman las especies *T. alpestris* Rohwer, *T. antennatus* W. Fox,

T. apicalis, *T. ashmeadii*, *T. cockerellae* Rohwer, *T. crassiformis*, *T. glabrior* Williams, *T. lamellatus* Pulawski, *T. maurus* Rohwer, *T. mundus* W. Fox, *T. psilocerus* Kohl, *T. robustior* Williams, *T. ruficaudis*, *T. spatulifer*, *T. scopaeus* Pulawski, *T. tarsatus* (Say), *T. terminatus* (fig. 4a, b). Las especies *T. inconspicuus* *T. iridipennis* y *T. similis* conformaron el tercer grupo, el de alto riesgo (fig. 4a). La agrupación de las especies en alto, mediano y bajo riesgo, se asociaron correspondientemente con las 3 categorías de los 5 intervalos de transformación de la huella humana: muy alto-alto, medio-bajo y sin transformar, respectivamente (fig. 4c).

El análisis de la agrupación de presencia-ausencia permitió definir áreas con composición similar de especies y establecer diferencias en composición con otras zonas en el país (fig. 5). El análisis de k-medias que presentó el valor promedio de χ^2 más alta fue el de 10 grupos de sitios. El grupo G1 que aglomera sitios con menos presencia de especies compartidas cubre 39.9% de la superficie mexicana, mientras en el otro extremo, el grupo

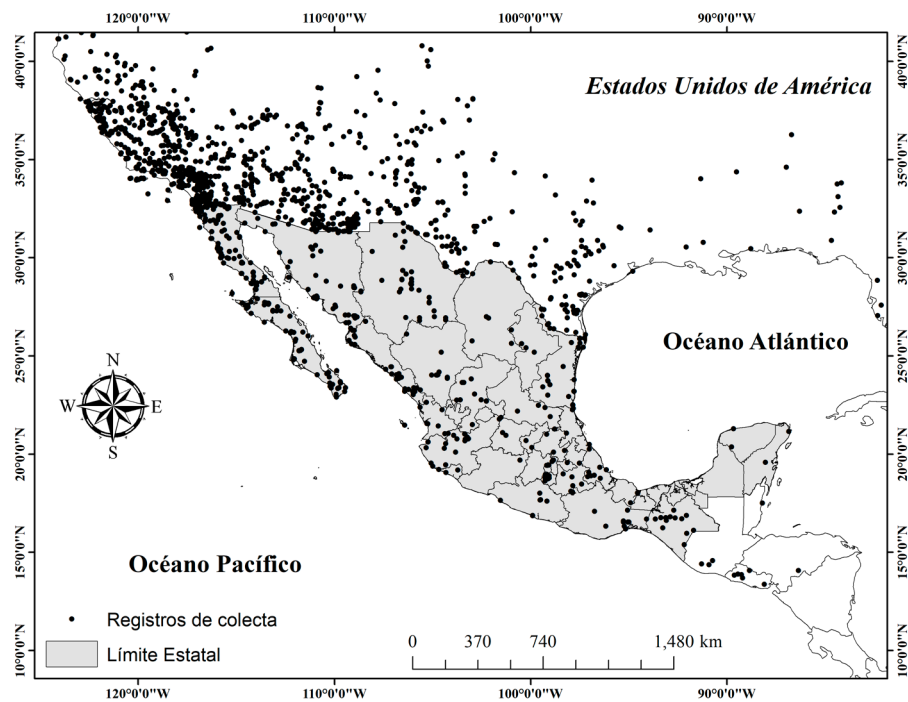


Figura 1. Registros de las 52 especies de *Tachysphex* en el estudio.

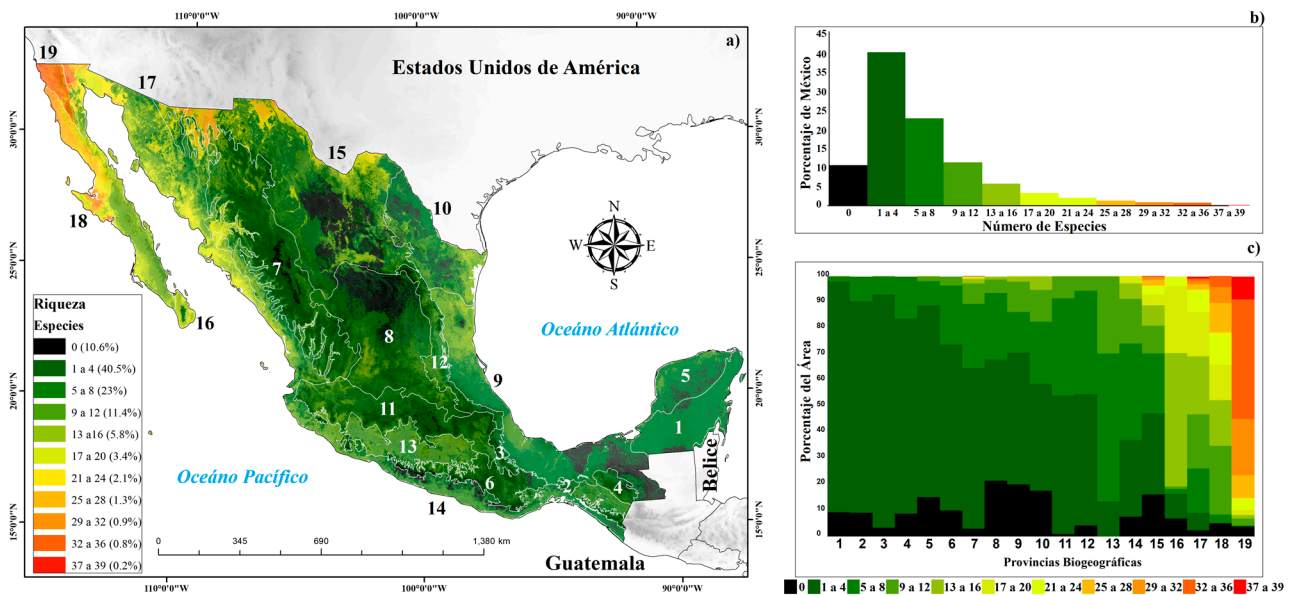


Figura 2. a) Distribución espacial de la riqueza en México; b) porcentaje de área por número de especies de *Tachysphex* en el país; c) por provincia biogeográfica. Los números dentro del mapa corresponden a la provincia biogeográfica. 1 = Petén, 2 = Soconusco, 3 = Oaxaca, 4 = Altos de Chiapas, 5 = Yucatán, 6 = Sierra Madre del Sur, 7 = Sierra Madre Occidental, 8 = Altiplano Sur, 9 = Golfo de México, 10 = Tamaulipeca, 11 = Eje Volcánico, 12 = Sierra Madre Oriental, 13 = Depresión del Balsas, 14 = Costas del Pacífico, 15 = Altiplano Norte, 16 = Del Cabo, 17 = Sonorense, 18 = Baja California y 19 = California.

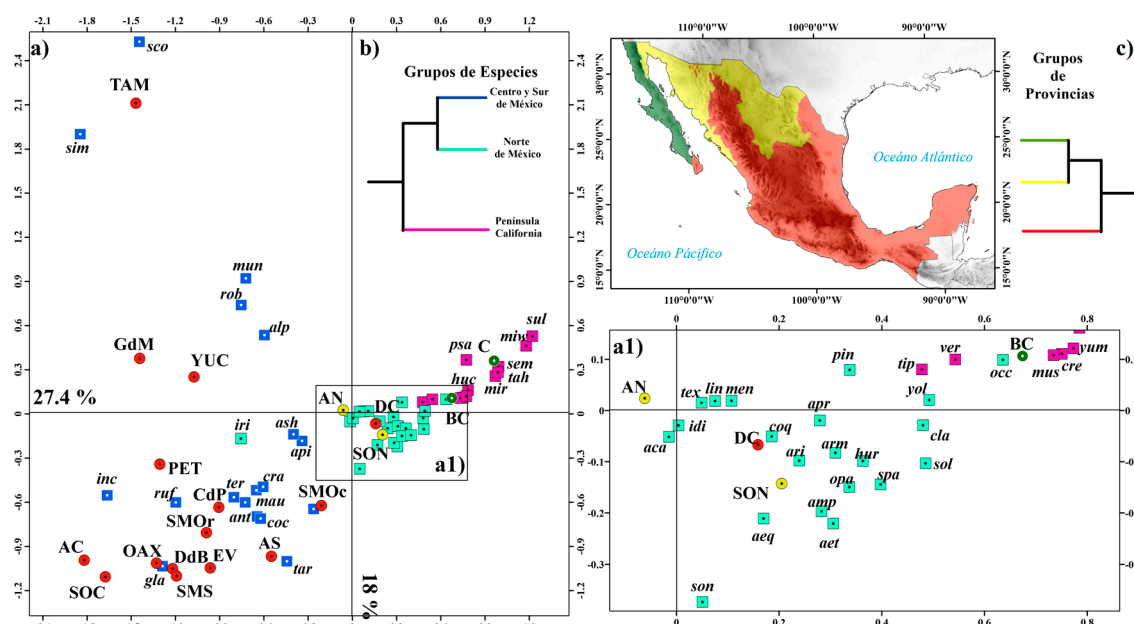


Figura 3. a) Posición de las especies de *Tachysphex* y provincias biogeográficas derivado del análisis de correspondencia; b) dendrograma del análisis aglomerativo de las especies; c) dendrograma del análisis aglomerativo de las provincias.

G10, los sitios con el mayor número especies comunes fue 0.1% del territorio nacional (fig. 5a). La distribución de los grupos fue similar a la distribución de la riqueza específica presentada en la figura 2. Por el número de especies similares, se observa que la presencia de 1-4 especies cubre superficie principalmente de G1 pero también de G2 y aunque menos, de G3; la presencia del mayor número, de 37-39 especies, cubre superficie de G9 principalmente, pero también en G8, G10 y otros grupos en menor porcentaje (fig. 5b). Con relación a los grupos, tenemos que en casi la totalidad de la superficie de G1 son sitios compartiendo de 1-4 especies y en G10, casi la totalidad del área la comparten de 37-39 especies (fig. 5c).

La distribución de las especies con relación a los grupos fue significativa ($\chi^2_{g.l. = 459} = 7526.5, p < 0.0001$, fig. 6). Las especies desde el extremo derecho de la gráfica son *T. sulcatus*, *T. miwok*, *T. semirufus*, *T. mirandus*, *T. tahoe*, *T. psammobius*, *T. solaris*, *T. spatulifer*, *T. crenulatus*, *T. occidentalis*, *T. musciventris*, *T. yuma* y *T. verticalis*, las cuales se asocian con los grupos más hacia la derecha G8, G9 y G10. Estas especies tienen una distribución casi exclusivamente en áreas de mayor riqueza del país. Del centro hacia la izquierda de la gráfica, en donde se ubican los grupos con menor composición similar de especies, se encuentran aquellas con una distribución en localidades más distantes en el país como *T. ashmeadii*, *T. glabrior*,

T. psilocerus y *T. terminatus*, o con tendencia neotropical como las especies *T. inconspicuus*, *T. iridipennis* y *T. ruficaudis*.

La marginalidad de las especies fue significativamente ($p < 0.00001$) diferente a las condiciones ambientales promedio de los 5,000 sitios generados al azar (OMI). Los 2 primeros ejes del análisis contribuyeron con 89.7% de la variación, donde el eje horizontal explicó 81.6% de la distribución de estas avispas, mientras que el eje vertical contribuye solo con 8.1%. Por lo tanto, variables de precipitación en invierno y radiación en septiembre a lo largo del eje horizontal son los principales factores ambientales que determinan dispersión y riqueza de avispas *Tachysphex* en México (fig. 7a, b). La distribución de especies en función de la precipitación en invierno (fig. 7a) es prácticamente equivalente a la dispersión de las especies en correspondencia con los grupos de sitios con riqueza compartida de la figura 6.

Los sitios de ausencia de especies *Tachysphex* se ubicaron en zonas de precipitación baja en invierno, así como de mediana y baja radiación de septiembre. Tales condiciones se encontraron en los bosques húmedos de hojas anchas tropicales y subtropicales, bosques secos de hojas anchas tropicales y subtropicales, bosque de coníferas tropical y subtropical y matorral desértico xérico (fig. 7a, b).

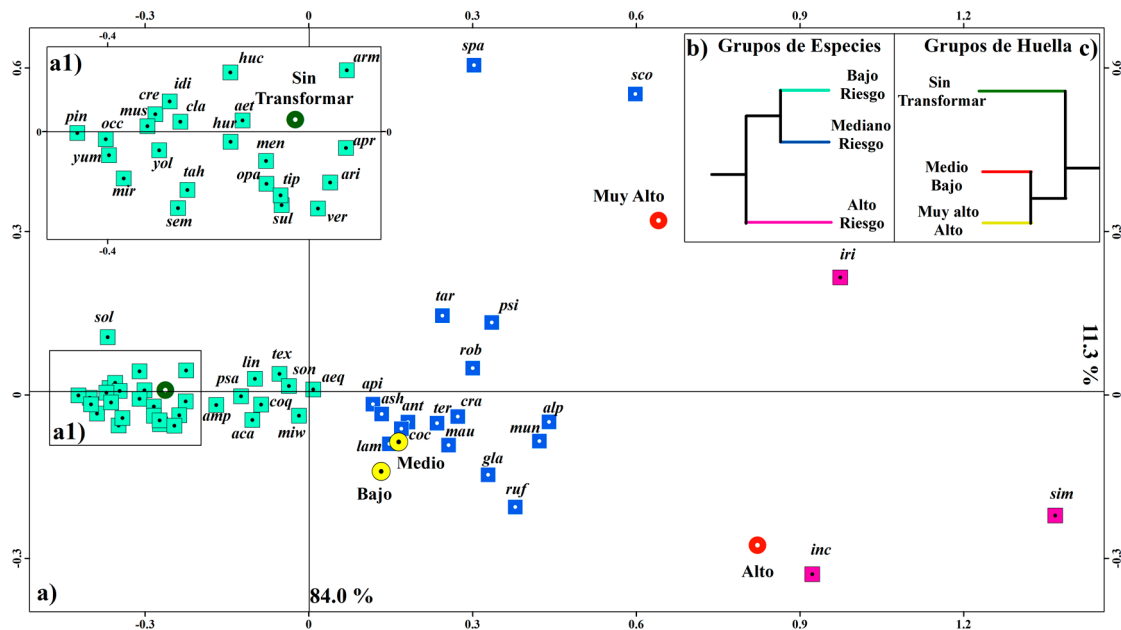


Figura 4. a) Posición canónica de las especies de *Tachysphex* y categorías de huella humana en los 2 primeros ejes del análisis de correspondencia; b) dendrograma del análisis aglomerativo de las especies; c) dendrograma del análisis aglomerativo de las categorías de huella humana.

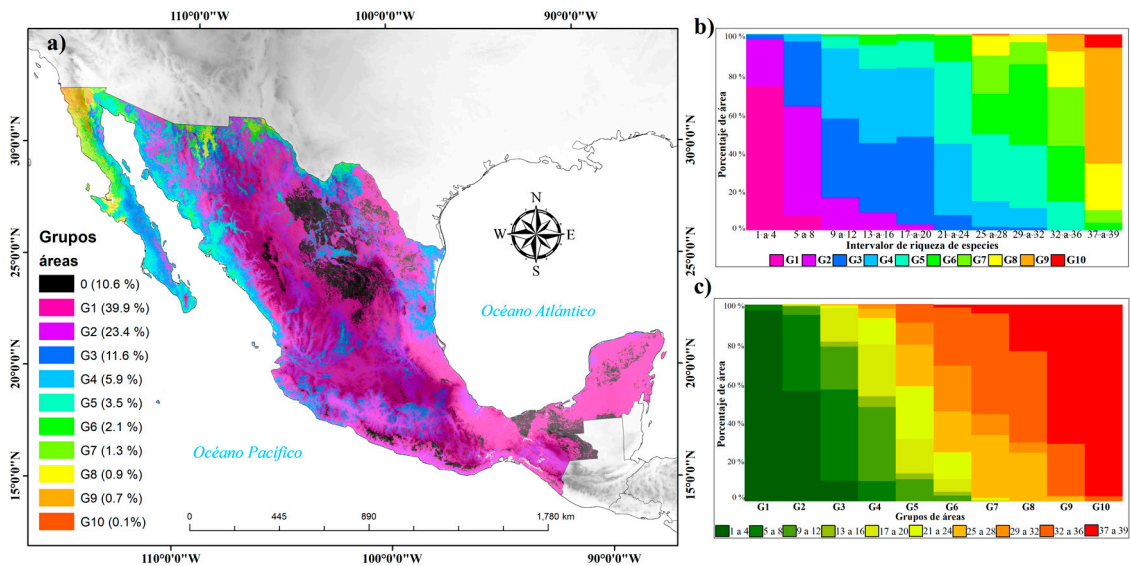


Figura 5. a) Distribución geográfica de los 10 grupos con una composición similar de especies; b) porcentaje de área por intervalo de riqueza; c) porcentaje de área por grupo.

Discusión

Además de la revisión de Pulawski (1988) sobre Norteamérica, Centroamérica y El Caribe, es escaso lo que

se conoce sobre la biogeografía ecológica de *Tachysphex* en México. En 2002 se publicó un recopilado de especies de Sphecoidea incluyendo a especies de *Tachysphex* y los estados de la República Mexicana donde se han registrado

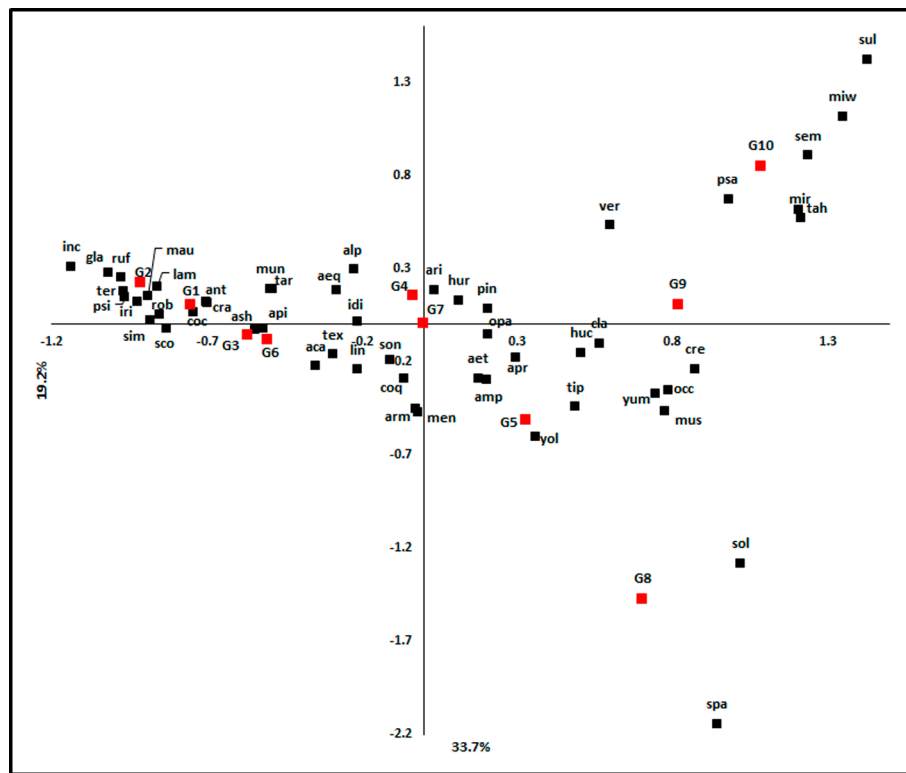


Figura 6. Composición y riqueza de especies de *Tachysphex* en los grupos. Las especies se identifican por las primeras letras del nombre. Los grupos con la letra G.

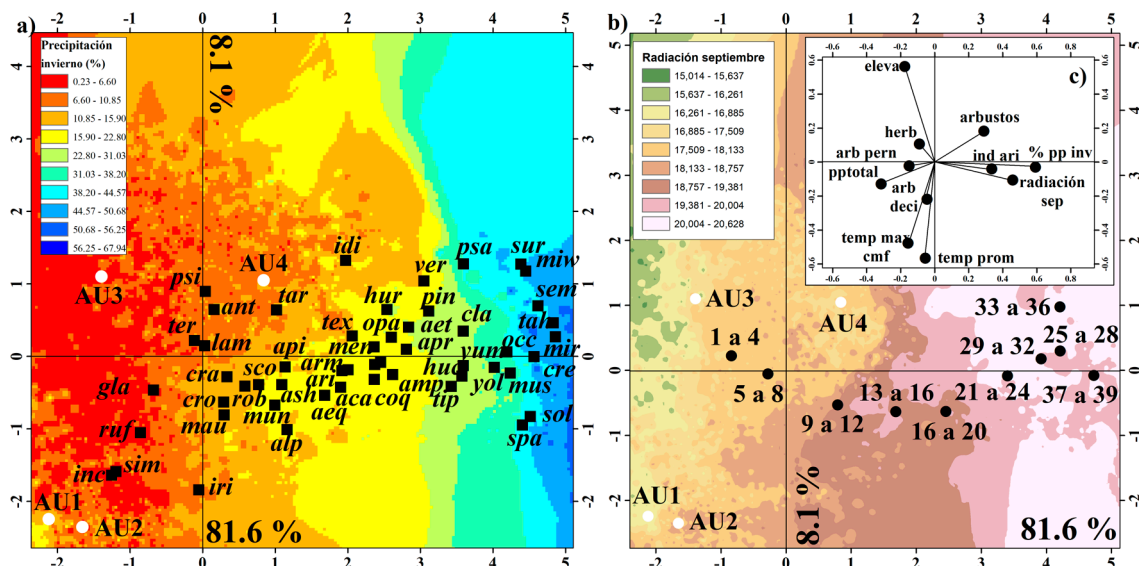


Figura 7. Gráficas derivadas del análisis de marginalidad media, donde: a) centroides de las especies, las áreas de ausencia del género (AU1-AU4) y gradiente de la precipitación en invierno; b) centroides de los sitios por intervalo de riqueza específica de *Tachysphex* en el gradiente de la radiación en septiembre; c) estructura de factores de las variables ambientales en la segregación de las especies.

(Ruiz-Cancino et al., 2002). Para el estado de Tamaulipas, se registraron 7 morfoespecies del género en varios municipios (Horta-Vega et al., 2007); en una localidad del centro de Tamaulipas se registraron 11 especies (Horta-Vega et al., 2013) y posteriormente se publicó un listado de 21 especies para ese mismo estado del noreste de México (Horta-Vega et al., 2014). Más recientemente, en 2 estudios de avispas depredadoras de Yucatán, solo se reportó a *T. ruficaudis* y *T. antennatus* (Vanoye-Eligio et al., 2015, 2019).

En este estudio se estableció la distribución geográfica potencial de 52 especies de avispas mexicanas del género *Tachysphex* utilizando el modelo de máxima entropía (MaxEnt). La investigación parte del hecho de que no hay 2 especies con idénticos rangos de hábitat, pero sí existen distintos grados de similitud (Pulawski, 2007). A partir de los mapas potenciales se determinaron los distintos niveles de riqueza de especies a lo largo de territorio nacional y su porcentaje de presencia en áreas de conservación. Con los modelos de distribución y aplicación de técnicas multivariadas, se establecieron asociaciones con las provincias biogeográficas del país, así como con las zonas reconocidas como huella humana. Un análisis de agrupación con el método de k-medias generó un mapa de sitios de composición similar de especies y con el método de marginalidad media, se identificaron las variables ambientales principalmente determinantes de la distribución potencial de estas avispas.

La distribución potencial de *Tachysphex* se obtuvo prácticamente para todo el territorio nacional. Las especies con gran dispersión fueron *T. terminatus*, *T. crassiformis* y *T. ruficaudis*, que habitan, potencialmente, cada una por arriba de 35% del área de estudio. Consistente con esto, las 3 especies están entre las 5 con mayor número de registros en el país (material suplementario 1). *T. terminatus* se distribuye ampliamente por el centro y este de los EUA y prácticamente no habita la costa oeste (Pulawski, 1988). La amplia cobertura potencial de *T. crassiformis* es consistente con la distribución transcontinental y se podría considerar una especie tolerante a amplios rangos de humedad relativa (Pulawski, 1988). La amplia distribución de *T. ruficaudis* es consistente con su extensa ocurrencia desde Sudamérica hasta el sureste de EUA. *T. alpestris* está estrechamente relacionada con *T. terminatus* pero esta poco presente y reducida su distribución potencial en México. Hay registros, aunque escasos, hasta Centroamérica, pero su presencia en EUA es sobre la parte oeste de ese país, distinto a lo reportado para *T. terminatus*. Este puede ser un caso de un ancestro común de 2 especies con un rango geográfico continuo como lo menciona Pulawski (1988).

La escasa distribución potencial las especies en México se debe principalmente a su baja o nula presencia

en el país, como es el caso de *T. miwok* y *T. spatulifer*, respectivamente. Estas 2 especies también son poco frecuentes en los EUA. La avispa *T. similis* se distribuye ampliamente en la costa este de EUA y solo se conoce un registro de México, en el estado de Veracruz.

La única referencia de la riqueza de especies de *Tachysphex* en diferentes zonas del país es la revisión de Pulawski (1988). En ese trabajo se muestra un mapa del número de especies por cuadrante de 5° de longitud y 5° de latitud en toda la región de América del Norte, Centroamérica e islas del Caribe. Con 18 cuadrantes parciales o completos se cubre el territorio nacional y los cuadrantes con el mayor número de especies corresponden a las zonas de mayor riqueza de especies en el presente estudio, es decir, la península de Baja California, Sonora y Sinaloa. Según Pulawski (1988), en la península de Baja California hay zonas en donde habitan de 34-49 especies. En este estudio, los sitios de mayor riqueza contenían entre 37 y 39 especies de avispas *Tachysphex*.

Las áreas que tienen algún estatus de conservación, en general tienen alta representación de avispas *Tachysphex*, incluso en los sitios y regiones terrestres prioritarios, el promedio entre las especies es más alta que el promedio nacional. En las áreas naturales protegidas, el promedio de la distribución de estas avispas es baja, lo cual se puede deberse a la baja proporción de estas áreas a nivel nacional. Sin embargo, hay especies con poca cobertura a lo largo del país, como es el caso de *T. solaris* con 1.5% a nivel nacional, pero 53.1% en áreas naturales protegidas federales, o *T. mundus* con 2.5% nacional y 48.4% en ANPf. Esto puede ser consecuencia de un sobremuestreo, pero serán necesarios más estudios para afirmarlo. Asimismo, es necesario ampliar los estudios en áreas naturales protegidas estatales, ya que tienen también sobrerrepresentación de *Tachysphex*.

Las provincias biogeográficas mexicanas reconocidas por la Conabio (2015) se fundamentan en la distribución espacial de plantas vasculares, anfibios, reptiles y mamíferos. En este estudio, el análisis de la dispersión de las especies de avispas *Tachysphex* en las provincias biogeográficas definió un grupo de 12 especies fuertemente asociadas a las provincias de Baja California y California y otro grupo de 20 especies mejor asociadas con las provincias Sonorense y Altiplano Norte. Las 20 especies restantes formaron el tercer grupo asociado a las provincias del centro y sur de México. El agrupamiento de la distribución potencial de estas avispas sugiere que las especies mexicanas se pueden clasificar como marcadamente neárticas, moderadamente neárticas y neotropicales. Además, las provincias Sonorense y Altiplano Norte, con composición de especies similar entre ellas y más afín a las provincias de la península de Baja California que con el resto del país,

podrían contener especies dentro de zonas de transición entre las regiones Neártica y Neotropical. El Altiplano Norte se propuso como zona transicional mexicana con base en un análisis entomofaunístico (Halfpeter, 1987) y se sigue considerando así en análisis recientes (Morrone, 2019; Morrone y Márquez, 2008). Sin embargo, no se descarta que algunas de estas avispas depredadoras dependan de características particulares de microhábitats y eso determine su distribución. En el país es muy reducida la superficie que presenta características ambientales que comparten la mayoría de las especies *Tachysphex*. Contrariamente, la mayor parte del territorio corresponde a sitios que comparten pocas especies. Esta variabilidad adaptativa en cuanto a tolerancia a factores climáticos del género ha sido puntualizada por Pulawski (1988).

La distribución potencial de *Tachysphex*, en general, no está asociada con áreas de marcada afectación antrópica, aunque la agrupación en bajo y mediano grados de riesgo con relación a la huella humana podría indicar también algún grado de diferencias en la tolerancia entre especies. Un porcentaje alto (62%) de las especies se catalogaron como de bajo riesgo, otras 17 se clasificaron con riesgo mediano y se asociaron con áreas de huella humana de las categorías media y baja, y solo 3 especies se relacionaron con sitios de alto riesgo y categorías alta y muy alta de impacto antrópico. Dos de estas especies, *T. inconspicuus* y *T. iridipennis*, son neotropicales y los pocos registros en México son, principalmente, del centro y hacia el sur, en donde existen amplias zonas transformadas. La otra especie (*T. similis*) es difícil de interpretar con un solo registro en el estado de Veracruz, aunque su presencia alcanza Canadá, pero se distribuye preferentemente del centro a la costa este de EUA.

El factor ambiental determinante, obtenido por el análisis OMI, que favorece la presencia de especies de *Tachysphex* fue la precipitación en invierno. Este factor climático es difícil de asociar con los sitios de baja humedad que parecen favorecer la diversidad de las avispas *Tachysphex* de acuerdo con Pulawski (1988). Sin embargo, en la península de Baja California predominan los climas secos desérticos y secos esteparios y es donde se presentó la mayor diversidad de avispas taquífex, especialmente en las provincias California y Baja California (Palma-Ordaz y Delgadillo-Rodríguez, 2014). En la vertiente pacífica de la provincia Californiana, el clima es seco y árido (Morrone, 2019). Los ambientes de baja humedad en estas zonas de gran diversidad para estas avispas sí coinciden con los segundos factores ambientales del análisis OMI: radiación en septiembre e índice de aridez. La precipitación en invierno posiblemente se relaciona con los climas mediterráneos que suceden en

la península de Baja California (Morrone, 2019; Palma-Ordaz y Delgadillo-Rodríguez, 2014).

En conclusión, el modelo de máxima entropía permitió conocer la distribución potencial de las especies de *Tachysphex* en México, de tal manera que se pudieron aportar conocimientos sobre su asociación con áreas naturales con algún tipo de protección, provincias biogeográficas y establecer su patrón de riqueza en el territorio mexicano, así como su mayor presencia en áreas de baja influencia antrópica. Las asociaciones y agrupamiento de sitios y especies puede ser consecuencia de las diferentes zonas de transición entre las regiones Neártica y Neotropical. La baja humedad relativa fue la condición ambiental propuesta para explicar la presencia de estas avispas, pero el presente estudio encontró que la precipitación invernal fue la variable que más se relacionó con la distribución de las especies. Los climas presentes en las zonas del noroeste de México, donde es más diverso el género, permiten sostener que los resultados del estudio son consistentes con los resultados obtenidos por Pulawski (1988).

Agradecimientos

Agradecemos especialmente al Programa para el Desarrollo del Personal Docente (PRODEP), para el tipo Superior, Subsecretaría de Educación Superior, SEP, por el apoyo a través del proyecto “Efectividad de las Áreas de Conservación en México” del Cuerpo Académico Ecosistemas Terrestres y Acuáticos, IDCA 21215, Clave ITCVIV-CA-4. Al Consejo Nacional de Ciencia y Tecnología (Conacyt) por el apoyo de la beca de doctorado de la primera autora (número de apoyo 445856). Así como a los 2 revisores que enriquecieron la calidad del manuscrito con sus observaciones.

Referencias

- Arriaga-Flores, J. C., Rodríguez-Moreno, A., Correa-Sandoval, A., Castro-Arellano, I., Vázquez-Reyes, C. J. y Venegas-Barrera, C. S. (2018). Spatial and environmental variation in phyllostomid bat (Chiroptera, Phyllostomidae) distribution in Mexico. *Animal Biodiversity and Conservation*, 41, 141–159. <https://doi.org/10.32800/abc.2018.41.0141>
- Baldwin, R. A. (2009). Use of Maximum Entropy Modeling in Wildlife Research. *Entropy*, 11, 854–866. <https://doi.org/10.3390/e11040854>
- Bohart, R. M. y Menke, A. S. (1976). *Sphecids wasps of the world: a generic revision*. Berkeley, Ca.: University of California Press.
- Conabio (Comisión Nacional para el Conocimiento y Uso de la Biodiversidad). (1997). *Provincias biogeográficas de*

- México. Escala 1:4 000 000. Recuperado el 20 de abril, 2020 de: http://www.conabio.gob.mx/informacion/gis/maps/ccl/rbiog4mgw_c.zip
- Conabio (Comisión Nacional para el Conocimiento y Uso de la Biodiversidad), Comisión Nacional de Áreas Naturales Protegidas (Conanp), The Nature Conservancy - Programa México (TNC), Pronatura. (2007). *Sitios prioritarios terrestres para la conservación de la biodiversidad*. Escala 1: 1000000. México D.F., Recuperado el 24 de diciembre, 2020 de: http://www.conabio.gob.mx/informacion/metadatos/gis/sap_gw.xml?_httpcache=yes&_xsl=/db/metadatos/xsl/fgdc_html.xsl&_indent=no
- Conabio (Comisión Nacional para el Conocimiento y Uso de la Biodiversidad). (2015). Áreas Naturales Protegidas Estatales, Municipales, Ejidales y Privadas de México. Comisión Nacional de Áreas Naturales Protegidas. Recuperado el 5 de abril, 2019 de: http://www.conabio.gob.mx/informacion/metadatos/gis/anpest15gw.xml?_httpcache=yes&_xsl=/db/metadatos/xsl/fgdc_html.xsl&_indent=no
- Conabio (Comisión Nacional para el Conocimiento y Uso de la Biodiversidad). (2016). *Sitios de atención prioritaria para la conservación de la biodiversidad*. Escala: 1:1 000 000. Comisión Nacional para el Conocimiento y Uso de la Biodiversidad. México. Recuperado el 5 de abril de 2020 de: http://www.conabio.gob.mx/informacion/metadatos/gis/sap_gw.xml?_httpcache=yes&_xsl=/db/metadatos/xsl/fgdc_html.xsl&_indent=no
- Conanp (Comisión Nacional de Áreas Naturales Protegidas). (2018). *100 años de conservación en México: Áreas Naturales Protegidas de México*. Semarnat-Conanp. México. Recuperado el 20 de abril, 2020 de: <https://www.gob.mx/conanp/documentos/libro-100-anos-de-conservacion>
- Dolédéc, S., Chessel, D. y Gimaret-Carpentier, C. (2000). Niche separation in community analysis: a new method. *Ecology*, 81, 2914–2927. [https://doi.org/10.1890/0012-9658\(2000\)081\[2914:NSICAA\]2.0.CO;2](https://doi.org/10.1890/0012-9658(2000)081[2914:NSICAA]2.0.CO;2)
- Elith, J., Graham, C. H., Anderson, R. P., Dudík, M., Ferrier, S., Guisan, A. et al. (2006). Novel methods improve prediction of species of species' distributions from occurrence data. *Ecography*, 29, 129–151. <https://www.jstor.org/stable/3683475>
- Fernández, F. (2001). Checklist of Genera and Subgenera of Aculeate Hymenoptera of the Neotropical Region (Hymenoptera: Vespomorpha). *Biota Colombiana*, 2, 87–130.
- Fois, M., Fenu, G., Lombrana, A. C., Cogoni, D. y Bacchetta, G. 2015. A practical method to speed up the discovery of unknown populations using species distribution models. *Journal for Natural Conservation*, 24, 42–48. <https://doi.org/10.1016/j.jnc.2015.02.001>
- GBIF.org (Global Biodiversity Information Facility)- Custom data export (23 December 2020) GBIF Occurrence download <https://doi.org/10.15468/dl.uaw5dv> Recuperado el 23 de diciembre, 2020 de <https://www.gbif.org/occurrence/search>
- González-Abraham, C., Ezcurra, E., Garcillán, P. P., Ortega-Rubio, A., Kolb, M. y Bezaury-Creel, J. E. (2015). The human footprint in Mexico: physical geography and historical legacies. *Plos One*, 10, e0121203. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0121203>
- Halfiter, G. (1987). Biogeography of the montane entomofauna of México and Central América. *Annual Review of Entomology*, 32, 95–114. <https://doi.org/10.1146/annurev.en.32.010187.000523>
- Horta-Vega, J. V., García-Gutiérrez, M. E., Vanoye-Eligio, M. y Barrientos-Lozano, L. (2014). El género *Tachysphex* Kohl, 1883 (Hymenoptera: Apoidea: Crabronidae) en el estado de Tamaulipas, México. En A. Correa-Sandoval, J. V. Horta-Vega, J. García-Jiménez y L. Barrientos-Lozano (Eds.), *Biodiversidad tamaulipeca, Volumen 2, Número 2* (pp. 199–204). Tamaulipas, México: Tecnológico Nacional de México/Instituto Tecnológico de Ciudad Victoria.
- Horta-Vega, J. V., Pinson-Domínguez, O. N., Barrientos-Lozano, L. y Correa-Sandoval, A. (2007). Sphecidae y Crabronidae (Hymenoptera) de algunos municipios del centro y sur de Tamaulipas, México. *Acta Zoológica Mexicana (n.s.)*, 23, 35–48. <https://doi.org/10.21829/azm.2007.233584>
- Horta-Vega, J. V., Vanoye-Eligio, M., García-Gutiérrez, M. E., Coronado-Blanco, J. M. y Barrientos-Lozano, L. (2013). Crabronidae (Hymenoptera) de la localidad Cañón del Novillo, Victoria, Tamaulipas, México. *Acta Zoológica Mexicana (n.s.)*, 29, 376–387. <https://doi.org/10.21829/azm.2013.2921115>
- Krombein, K. V. (1979). Superfamily Sphecoidea. En K. V. Krombein, P. D. Hurd, Jr., D. R. Smith y B. D. Burks (Eds.). *Catalog of Hymenoptera in America North of Mexico. Volume 2* (pp. 1573–1740). Washington D.C.: Smithsonian Institution Press.
- Legendre, P. y Legendre, L. (2003). *Numerical Ecology*. Amsterdam: Elsevier.
- Marmion, M., Parviainen, M., Luoto, M., Heikkinen, R. K. y Thuillier, W. (2009). Evaluation of consensus methods in predictive species distribution modelling. *Diversity and Distributions*, 15, 59–69. <https://doi.org/10.1111/j.1472-4642.2008.00491.x>
- Morrone, J. J. (2019). Regionalización biogeográfica y evolución biótica de México: encrucijada de la biodiversidad del nuevo mundo. *Revista Mexicana de Biodiversidad*, 90, e902980. <https://doi.org/10.22201/ib.20078706e.2019.90.2980>
- Morrone, J. J. y Márquez, J. (2008). Biodiversity of Mexican terrestrial arthropods (Arachnida and Hexapoda): a biogeographical puzzle. *Acta Zoológica Mexicana (n.s.)*, 24, 15–41. <https://doi.org/10.21829/azm.2008.241613>
- Myers, N., Mittermeier, E. A., Mittermeier, C. G., da Fonseca, G. A. B. y Kent, J. (2000). Biodiversity hotspots for conservation priorities. *Nature*, 403, 853–858. <https://doi.org/10.1038/35002501>
- Palma-Ordaz, S. y Delgadillo-Rodríguez, J. (2014). Distribución potencial de ocho especies exóticas de carácter invasor en el estado de baja california, México. *Botanical Sciences*, 92, 587–597. <https://doi.org/10.22201/ib.20078706e.2019.90.2980>

- Pearson, R. G., Raxworthy, C. J., Nakamura, M. y Peterson, A. T. (2007). Predicting species distributions from small numbers of occurrence records: a test case using cryptic geckos in Madagascar. *Journal of Biogeography*, 34, 102–117. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2699.2006.01594.x>
- Phillips, S. J., Anderson, R. P., Dudík, M., Schapire, R. E. y Blair, R. B. (2017). Opening the black box: an open-source release of Maxent. *Ecography*, 40, 887–893. <https://doi.org/10.1111/ecog.03049>
- Phillips, S. J., Anderson, R. P. y Schapire, R. E. (2006). Maximum entropy modeling of species geographic distributions. *Ecological Modelling*, 190, 231–259. <https://doi.org/10.1016/j.ecolmodel.2005.03.026>
- Phillips, S. J., Dudík, M. y Schapire, R. E. (2016). Maxent software for modeling species niches and distributions (Version 3.3). Recuperado el 20 de abril, 2016 de: <https://github.com/mrmaxent/Maxent/tree/master/ArchivedReleases/3.3.3k>
- Pulawski, W. J. (1974). A revisión of the Neotropical *Tachysphex* (Hym., Sphecidae). *Bulletin Entomologique de Pologne*, 44, 3–102.
- Pulawski, W. J. (1988). Revisión of North America *Tachysphex* wasps including Central American and Caribbean species (Hymenoptera: Sphecidae). *Memoirs of the California Academy of Science*, Number 10. San Francisco, Ca.
- Pulawski, W. J. (2007). The wasp genus *Tachysphex* Kohl, 1883, of Sahara, Sub-Sahara Africa, the Arabian Peninsula, and Madagascar (Hymenoptera: Apoidea: Crabronidae). *Proceedings of the California Academy of Science*, Fourth Series, San Francisco, Ca.
- Pulawski, W. J. (2020). Institute for biodiversity science and sustainability. California Academy of Science. San Francisco, Ca. Recuperado el 28 de julio, 2020 de: http://researcharchive.calacademy.org/research/entomology/entomology_resources/hymenoptera/sphecidae/genera/Tachysphex.pdf
- Ruiz-Cancino, E., Coronado-Blanco, J. M., Varela-Fuentes, S. E. y Horta-Vega, J. V. (2002). Sphecoidea. En J. Llorente Bousquets y J. J. Morrone (Eds), *Biodiversidad, taxonomía y biogeografía de artrópodos de México: hacia una síntesis de su conocimiento. Volumen III* (pp. 657–670). Ciudad de México: Universidad Nacional Autónoma de México.
- Thioulouse, J., Chessel, D., Dolédec, S. y Oliver, J. M. (1997). ADE-4: A multivariate analysis and graphical display software. *Statistics and Computing*, 7, 75–83. <https://doi.org/10.1023/A:1018513530268>
- Tuanmu, M. N. y Jetz, W. (2014). A global 1-km consensus land-cover product for biodiversity and ecosystem modeling. *Global Ecology and Biogeography*, 23, 1031–1045. <https://doi.org/10.1111/geb.12182>
- UNEP-WCMC and UICN. (2018). The World Database on Protected Areas (WDPA)/The Global Database on Protected Areas Management Effectiveness (GD-PAME)]. Cambridge, UK. Recuperado el 20 de abril, 2020 de: www.protectedplanet.net
- Vanoye-Eligio, M., Meléndez-Ramírez, V., Ayala-Barajas, R., Delfín-González, H. y Horta-Vega, J. V. (2019). Diversidad de avispas depredadoras en dos tipos de vegetación del estado de Yucatán en México. *Revista Mexicana de Biodiversidad*, 90, e902885. <https://doi.org/10.22201/ib.20078706e.2019.90.2885>
- Vanoye-Eligio, M., Meléndez-Ramírez, V., Ayala-Barajas, R., Navarro-Alberto, J. y Delfín-González, H. (2015). Avispas depredadoras de áreas naturales protegidas del estado de Yucatán, México. *Revista Mexicana de Biodiversidad*, 86, 989–997. <https://doi.org/10.1016/j.rmb.2015.04.037>
- Wisz, M. S., Hijmans, R. J., Peterson, A. T., Graham, C. H., Guisan, A. y NCEAS Predicting Species Distributions Working Group. (2008). Effects of sample size on the performance of species distribution models. *Diversity and Distribution*, 14, 763–773. <https://doi.org/10.1111/j.1472-4642.2008.00482.x>