



**UNIVERSIDAD NACIONAL AUTÓNOMA DE
MÉXICO**

**POSGRADO EN CIENCIAS
BIOLÓGICAS**

ENFOQUE EN BIOLOGÍA AMBIENTAL

**Patrones de actividad y dinámica poblacional de los
perros llaneros (*Cynomys ludovicianus*) en Janos,
Chihuahua.**

TESIS

QUE PARA OBTENER EL GRADO ACADÉMICO DE

**MAESTRO EN CIENCIAS
(BIOLOGÍA AMBIENTAL)**

**PRESENTA
EMMANUEL RIVERA TÉLLEZ**

DIRECTOR DE TESIS: DR. GERARDO J. CEBALLOS GONZÁLEZ

MÉXICO, D. F.

2009



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.

Dr. Isidro Ávila Martínez
Director General de Administración Escolar, UNAM
Presente

Me permito informar a usted que en la reunión ordinaria del Comité Académico del Posgrado en Ciencias Biológicas, celebrada el día 9 de marzo de 2009, se aprobó el siguiente jurado para el examen de grado de **MAESTRO EN CIENCIAS BIOLÓGICAS (BIOLOGÍA AMBIENTAL)** del (la) alumno (a) **RIVERA TELLEZ EMMANUEL** con número de cuenta **97111056** con la tesis titulada "**PATRONES DE ACTIVIDAD Y DINÁMICA POBLACIONAL DE LOS PERROS LLANEROS (*Cynomys ludovicianus*) EN JANOS, CHIHUAHUA**", realizada bajo la dirección del (la) **DR. GERARDO JORGE CEBALLOS GONZALEZ**:

Presidente: DR. HUGH M. DRUMMOND DUREY
Vocal: DR. ARMANDO MARTINEZ CHACON
Secretario: DR. GERARDO JORGE CEBALLOS GONZALEZ
Suplente: DR. RURIK HERMANN LIST SANCHEZ
Suplente: DRA. LAURA ROXANA TORRES AVILES

Sin otro particular, me es grato enviarle un cordial saludo.

Atentamente
"POR MI RAZA HABLARA EL ESPIRITU"
Cd. Universitaria, D.F., a 13 de mayo de 2009.


Dr. Juan Núñez Farfán
Coordinador del Programa

c.c.p. Expediente del (la) interesado (a)



Ilustración por Emmanuel Rivera T. Perrito llanero en temporada de lluvias en Janos. Chihuahua. "El pasto verde sabe mejor".



AGRADECIMIENTOS



Bueno... al fin tengo que escribir la parte más difícil de toda la tesis, los agradecimientos. Primero los agradecimientos institucionales: Agradezco al Posgrado del Instituto de Ecología de la UNAM, al laboratorio de Ecología y Conservación de Fauna Silvestre, al apoyo financiero otorgado por la fundación Kaplan y las becas de T&E inc. y CONACYT así como a las facilidades otorgadas en el trabajo en campo por PRONATURA y TNC.

También quiero agradecer a mi asesor Gerardo C. y a todo el comité tutorial quienes mejoraron el presente documento ayudándome a ordenar mis ideas en papel. En especial a Jesús Pacheco y Rurik List por su apoyo en las etapas iniciales, intermedias y finales jajaj del diseño y logística del trabajo en campo.

Un gran reconocimiento a todos mis asistentes en campo: Alejandra de Villa, Paulina Núñez y Karina Tavera por haber soportado y disfrutado del trabajo en campo con esta especie tan simpática. A Lalo, Rodrigo, Karla así como Daniel y Octavio, los nuevos miembros del equipo de campo de la estación biológica "La Pradera" en el pueblito escondido de San Pedro en Janos, Chihuahua. Al equipo de la "Reserva Ecológica del Uno", a Nere y Mané por enseñarme que a pesar de que las jornadas de trabajo sean de más de 8 horas, aún hay tiempo para divertirse, así como para atrapar algún oso descarriado. A José Luis y Luis Humberto, así como a sus respectivas familias por auxiliarme en esos días cuando la moto se quedaba sin gasolina o por invitarme un tan bien recibido café en los días más fríos del trabajo en campo. A los administradores de la Reserva, Manuel Bujanda, Manuel Valdés, Francisco y Albino Parra. También a todos los asistentes de campo y encargados de otros proyectos con quienes compartimos la estación. A todo el Dream Team con quienes en conjunto logramos aprender que por extraño que parezca 1800+200 pueden llegar a ser 2185.64.

A todos mis amigos del D.F., que a pesar de que casi nunca estoy todavía se acuerdan de mí. También a todos los miembros de los laboratorios de Ecología y Conservación de Fauna Silvestre y de Ecología y Conservación de Vertebrados con los que he compartido tanto experiencias en campo, como los pocos ratos de descanso... que espero sean mas seguido.

A mi familia por su apoyo y comprensión de mis largas jornadas en campo y otras aun mas largas de trabajo en casa. Al patrocinio de la Fundación Téllez (mi familia), en los momentos más críticos.

A todas las estrellas, nubes y atardeceres de Janos y a los chapulines kamikazes, quienes en su conjunto confabularon para acercarme a mi noviecita linda quien me ha ayudado a ver la vida un poco menos acelerada y darle sentido a la palabra Kosomys.

A los perritos de la pradera de Janos, por hacer de cuenta que no los observaba, portarse justo como esperaba y además enseñarme a vocalizar como ellos. Por último a todos los que seguramente se me pasaron de agradecer, pero que su contribución ha sido significativa ($p < 0.05$).

Perdón pero estas líneas las escribí antes de que el impresor se llevara la hoja a la imprenta!!



CONTENIDO



	Página
AGRADECIMIENTOS	i
CONTENIDO	ii
RESÚMEN	1
ABSTRACT	2
INTRODUCCIÓN	3
AREA DE ESTUDIO	6
MÉTODOS	7
RESULTADOS	11
DISCUSIÓN	14
CONCLUSION	18
REFERENCIAS	19
ANEXOS	24



RESUMEN



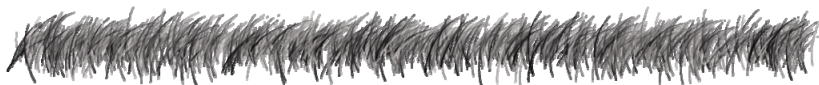
Los perros llaneros de cola negra (*Cynomys ludovicianus*) son considerados especies clave de los pastizales de Norteamérica. El mayor complejo de colonias del perro llanero se encuentra en Janos, Chihuahua, México (CJCG). Sin embargo, su superficie se ha reducido en un 74% en 20 años, contando en la última estimación con 20 000 ha. La ganadería es la principal actividad económica en la mayor parte del complejo. Un factor clave en el manejo del ganado en la zona y en la conservación del ecosistema depende de identificar los impactos de la ganadería en la diversidad biológica en general y en particular en los perros llaneros.

En este sentido el objetivo de este trabajo fue evaluar el efecto del pastoreo, en la cantidad de biomasa vegetal; así como en los patrones de actividad y dinámica poblacional de los perros llaneros. Para ello se realizaron tres muestreos (2005, 2006 y 2007) en los que se evaluaron sitios sin y con ganado (cuadrantes de 2.6 ha con tres replicas por tratamiento) en dos temporadas críticas del ciclo de vida de los perros llaneros (pre-invernal y post-reproductiva). En ambos tratamientos se registró la biomasa vegetal, y para los perros llaneros, la masa corporal, densidad, índice de depredación individual y patrones de asignación del tiempo en las conductas de forrajeo, vigilancia, descanso y otras.

Al comparar las temporadas de muestreo, los resultados indicaron que los sitios con ganado presentan variaciones significativas en los valores promedio de biomasa vegetal, densidad de perros llaneros y su resultante cambio en patrones de actividad. Al contrario de los sitios sin ganado donde hay menor variación las variables de respuesta empleadas. Esto nos indica que los sitios sin ganado son más estables que los sitios con ganado. No obstante la presencia de vacas no afecta la masa corporal de los perros llaneros y ésta solamente presenta cambios estacionales.

En la fase de forrajeo pre-invernal del 2005 los perros llaneros se comportaron como especies maximizadoras de energía, incrementando el forrajeo cuando el recurso alimenticio se encuentra en baja cantidad. Durante los muestreos de la fase post-reproductiva (2006 y 2007) no hay diferencia en la biomasa vegetal entre tratamientos, por lo cual se estimó el efecto debido solamente a la presencia de ganado. En este caso los perros llaneros incrementan el tiempo asignado a la búsqueda de recursos alimenticios como resultado de la competencia interespecífica con un herbívoro de mayor tamaño.

Los perros llaneros ajustan el tiempo asignado al forrajeo dependiendo de la cantidad de recurso disponible y la presencia de competidores como el ganado sin poner en riesgo su sobrevivencia. No obstante, en sitios con sobrepastoreo o cuando las condiciones ambientales no son favorables (retraso en lluvias o sequías prolongadas) es necesario reducir la intensidad de pastoreo en la zona. Medida con la cual se reducirá el impacto del ganado sobre las poblaciones del perro llanero de cola negra y en el ecosistema.





ABSTRACT



Black-tailed prairie dogs (*Cynomys ludovicianus*) are considered keystone species of the North American grasslands. The largest black-tailed prairie dog town complex is located in Janos, Chihuahua, Mexico (CJCG). It has been reduced to about 74% of its original extent, the last estimation relays on 20 000 ha. Ranching, farming or both affect most of this complex. A key factor in cattle management is to assess the impact of Ranching over the biological diversity and particularly on prairie dogs.

Therefore our main objective was to evaluate the effect of ranching over vegetal biomass as well as over population dynamics and activity patters of prairie dogs. In this sense, we made three visits to prairie dog colonies (2005, 2006 and 2007) evaluating two critical phases on the annual cycle of prairie dogs (pre-winter and post-reproductive phases) under two treatments, with and without cattle (three 2.6 ha plots per treatment). On each treatment we recorded plant biomass. Also, body weight, population density, predation risk index and time budget patterns for foraging and vigilance behavior of prairie dogs were monitored.

As outcome of sampling season comparisons cattle treatments showed significant variations on mean vegetal biomass, prairie dog density and time budgeting patterns. On the other hand treatments without cattle showed less seasonal variation on all the measured variables. Of particular attention is the fact that treatment condition did not affected body weight, this variable was only affected by sampling season.

At the pre-wintering stage of 2005, prairie dogs behave like energy maximizers, thereby increasing foraging behavior when food is scarce. On post-reproductive stage (2006 and 2007), there were no significant differences on vegetation biomass allowing us to identify the isolated effect of cattle presence over prairie dog's foraging behavior. For these seasons, prairie dogs within cattle treatments increased time budget on foraging behavior as outcome of interspecific competition imposed by cattle foraging behavior.

Prairie dogs can adjust its allocated time on foraging behavior depending on the amount of food available and presence of foraging competitors as cattle, without putting their survival in danger. In overgrazed sites and with unfavorable environmental conditions (as rainfall delays or prolonged droughts) there is the need to alleviate cattle pressure. With this management action reduced impact will be shown on prairie dog's populations as well as on the entire ecosystem.

INTRODUCCIÓN

El Desierto Chihuahuense ocupa cerca del 25% de la superficie total de México, y alberga una amplia riqueza biológica (Ceballos *et al* 2005, Hernández y Gómez-Hinostrosa 2005). Entre estas especies destacan la única población en vida libre de bisonte (*Bison bison*), borrego cimarrón (*Ovis canadensis mexicana*), el reintroducido hurón de patas negras (*Mustela nigripes*) y la colonia más grande de Norteamérica de perros llaneros de cola negra (*Cynomys ludovicianus*) dentro del complejo Janos-Casas Grandes (Ceballos *et al* 1993).

Los perros llaneros han sido considerados como especies clave, ya que sus actividades diarias de forrajeo y aeración del sustrato, modifican la estructura y composición de las comunidades vegetales de donde habitan, con lo cual impactan la heterogeneidad y el reciclaje de nutrientes, entre otros (Miller *et al* 2000). Estas actividades y las modificaciones concomitantes al ecosistema dan como resultado que las colonias activas de perros llaneros mantengan una gran diversidad de vertebrados e invertebrados asociados que forrajean y/o habitan dentro de los límites de las colonias, entre los cuales se encuentran sus propios depredadores, como son: coyotes (*Canis latrans*), águilas reales (*Aquila chrysaetos*), tejones (*Taxidea taxus*) y serpientes de cascabel (*Crotalus* spp) (Ceballos *et al* 1999, Miller *et al* 2000, Kotliar 2000).

Las colonias de los perros llaneros del género *Cynomys* se extendían desde el sur de Canadá hasta el Norte de México. Sin embargo, la conjunción de factores tales como el cambio en el uso de suelo hacia agricultura y ganadería, campañas de erradicación y enfermedades como la peste (*Yersinia pestis*) han sido los principales agentes causales de la desaparición de las colonias del perro llanero a lo largo de su distribución (List y Macdonald 2003). Actualmente el mayor complejo de colonias del perro llanero de Norteamérica se encuentra en Janos, Chihuahua, México (CJCG) y éste ha reducido su extensión en un 74% en un periodo de 10 años, hasta quedar únicamente 20 000 de las 55 178 que se registraron en 1988 (Marcé 2001).

La magnitud y efecto que puede infringir la ganadería en el ecosistema del pastizal, depende de un conjunto de factores, tales como la composición vegetal, extensión del sitio pastoreado, así como su historia e intensidad de pastoreo (Fleischner 1994). De esta forma, los efectos de la ganadería sobre la biodiversidad y productividad de los pastizales pueden ser negativos o positivos (Olf y Ritchie 1998). Así uno de los efectos negativos más estudiados que produce el sobrepastoreo en los pastizales, es el de la reducción en la productividad vegetal (Fleischner 1994), con repercusiones en la densidad, masa corporal y reproducción de los herbívoros (Millar 1977, White 1981, Keith 1983, Haukioja *et al* 1983) y de ellos particularmente en los roedores (Reynolds y Trost 1980, Batzli 1983, Medin y Clary 1989).

Una causa posible del impacto negativo del sobrepastoreo en las poblaciones de mamíferos silvestres pequeños, puede ser la reducción en la biomasa vegetal disponible, lo cual conlleva a incrementar el tiempo que los mamíferos silvestres pequeños invierten



en actividades como búsqueda y manipulación del alimento (Stearns 1989, Abrams 1991). Esta mayor inversión en el tiempo de forrajeo reduce el tiempo disponible para otras actividades como la vigilancia y en casos críticos esto puede afectar su sobrevivencia (Batzli 1983). Esto puede presentarse en ambientes con recursos alimenticios bajos en donde los animales cambian su patrón de actividades, reduciendo el tiempo que invierten en vigilancia para completar la demanda energética mínima diaria (Lima y Dill 1990, Houston *et al* 1993, Nolet y Klaassen 2005).

Una de las causas del tiempo asignado a estas conductas en los perros llaneros, es la estrategia de forrajeo empleada. Pudiendo ser maximizadores de energía o minimizadores de tiempo (Schoener 1971, Hixon y Carpenter 1988). “...El éxito reproductivo potencial de una especie que sea maximizadora de energía, incrementara proporcionalmente al tiempo que asigna a forrajear, mientras que dicho éxito para una especie que sea minimizadora de tiempo, incrementará si una vez que satisface sus requerimientos energéticos asigna más tiempo a otras conductas que no sean el forrajeo...Hilxon y Carpenter (1988)”. Donde habitan, la máxima disponibilidad de alimento se presenta durante verano en una reducida ventana de tiempo. En otoño e invierno, a pesar de que los perros llaneros continúan forrajeando, el valor nutricional del forraje no compensa las pérdidas ocasionadas por la constante actividad (Lehmer y Van Horne 2001). Por lo que para maximizar su éxito reproductivo potencial, los perros llaneros asignarán más tiempo al forrajeo en las temporada de mayor disponibilidad de alimento.

En vida libre los perros llaneros presentan oscilaciones en el peso corporal, de acuerdo a su ciclo anual de reproducción (Schoener 1971, Lehmer y Van Horne 2001). El nivel más bajo lo presentan hacia el final de la primavera e inicio del verano (mayo-agosto), cuando las crías emergen (Hoogland 1996). A finales de septiembre-noviembre los perros llaneros alcanzan la máxima masa corporal (Lehmer y Van Horne 2001, Hoogland 2003) y se alistan para pasar el invierno (Lehmer *et al* 2001). Dadas éstas oscilaciones en la masa corporal, podemos considerar cuatro fases principales cuyos límites dependerán de la latitud a la que se encuentre la población (para Janos, Chihuahua, los tiempos aproximados se especifican) (Hoogland 1995, Lehmer y Van Horne 2001, Hoogland 2003, obs. pers.):

a) post-reproductiva: Abarca de mayo a agosto y en ella las crías de los perros llaneros emergen y los adultos inician una recuperación del peso corporal perdido durante la reproducción e invierten energía en el cuidado parental.

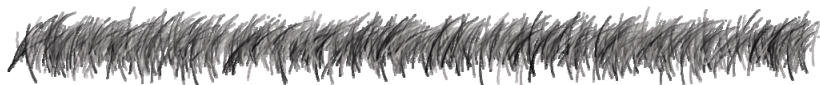
b) pre-invernal: Abarca de septiembre a noviembre. En ella los perros llaneros alcanzan su máxima cantidad de masa corporal, lo cual aumenta sus probabilidades de sobrevivir el invierno para copular en primavera y producir camadas más numerosas.

c) invernal: Se extiende de diciembre a febrero, en esta etapa los perros llaneros reducen su actividad al mínimo y aunque continúan forrajeando, presentan reducción en la masa corporal y reservas grasas.

d) reproductiva: Sucede entre marzo y mayo, cuando los perros llaneros machos inician el cortejo sexual hacia las hembras para después copular con ellas y fertilizarlas. En esta fase la masa corporal alcanza los niveles más bajos de toda la temporada.



De 1987 a 1997 la extensión de las colonias de perros llaneros del complejo Janos-Casas Grandes (CJCG), se vio reducida en un 74%, de su extensión original, la estimación más actual es de 20 000 ha (Ceballos *et al* 2005). Esta reducción tiene como una de sus principales causas al sobrepastoreo vacuno en algunas regiones y al desarrollo agrícola de la zona (Ceballos *et al* 2005). Por tanto, el objetivo central de este trabajo es analizar, (mediante la selección de sitios con y sin ganado) si la presencia de ganado vacuno afecta la productividad vegetal del sitio y ello causa decrementos en la densidad, peso corporal y patrones de actividad en dos fases críticas de la historia de vida de los perros llaneros, la fase post-reproductiva y pre-invernal.



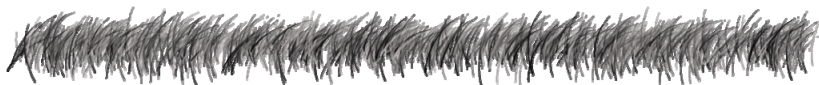
ÁREA DE ESTUDIO

El clima es seco árido continental donde la evaporación siempre excede la tasa de precipitación y por lo tanto hay un déficit hídrico, con temperaturas medias anuales mayores a 18°C (BSh) (Peel 2007). La precipitación promedio anual es de 300 mm³, y cerca del 70% de ésta se presenta de julio-septiembre (Estado de Chihuahua 2005).

A nivel de paisaje, la región de Janos, Casas Grandes se compone por un mosaico de pastizales y matorrales, con algunas regiones riparias. El área de las colonias de los perros llaneros se caracteriza por tener inclinaciones de entre 0 y 8% y altitudes de 1450-1500 msnm. La principal vegetación es de pradera o pastizales de pastos cortos que nativamente se encuentran compuestos de especies como navajita (*Bouteloua gracilis*) y navajita negra (*B. eriopoda*) (Royo y Melgoza 2001).

La tenencia de los pastizales en Janos corresponde a pueblos locales (ejidos), comunidades menonitas y ranchos privados, los cuales utilizan como actividades económicas la ganadería y agricultura. Los ejidos y comunidades menonitas realizan ganadería extensiva sin planes de manejo formales, con una tendencia general a sobrepastorear sus tierras. Este impacto es ligeramente menor en los ranchos privados, pues normalmente son de mayor extensión que los ejidos. Debido a este manejo de los pastizales, la vegetación nativa solamente se encuentra en parches de vegetación y ha sido desplazada por vegetación secundaria compuesta por pastos anuales y arbustos.

Los cuadrantes de estudio (tanto sitios con ganado como sin ganado), se encuentran en promedio a 250 ± DE 108m de áreas dominadas por arbustos como mezquite (*Prosopis glandulosa*), popotillo (*Ephedra trifurca*), cholla (*Opuntia imbricata*), largoncillo (*Acacia constricta*) y uña de gato (*Mimosa biuncifera*). Dentro de los cuadrantes, la vegetación dominante es el pastizal que se compone por especies como saetilla (*Aristida adscensionis*), zacate librero barbudo (*Bouteloua barbata*) y escobilla (*Gutierrezia sarothrae*), entre otras (Royo y Melgoza 2001, Ceballos *et al* 2005, Rzendowski 2006).



MÉTODOS

Delimitación de cuadrantes

Se delimitaron seis cuadrantes de 2.6 ha (160x160m) en dos colonias de perros llaneros, ubicadas en el municipio de Janos, Chihuahua, México (Figura 1), usando piedras pintadas de color naranja a cada 30 m. (figura 1). Tres de ellos correspondieron a un tratamiento sin ganado, dentro La Reserva Ecológica El Uno, en un potrero de 3,200 ha. Los tres restantes se ubicaron en un área con ganado vacuno (en el texto se utilizará "ganado" refiriéndose a ganado vacuno), dentro de tierras ejidales en el predio "Ampliación Pancho Villa", donde el ganado forrajea *ad libitum* en un terreno de 1,340 ha, manteniendo una densidad promedio de 0.16 cabezas de ganado/ha, a lo largo del estudio.

En Janos, los perros llaneros se reproducen de marzo a mayo y para junio la totalidad de las crías han emergido (obs. pers.). Para ambos tratamientos se realizaron tres muestreos: en otoño del 2005 durante la fase pre-invernal, y en el verano de 2006 y 2007 en la fase post-reproductiva.

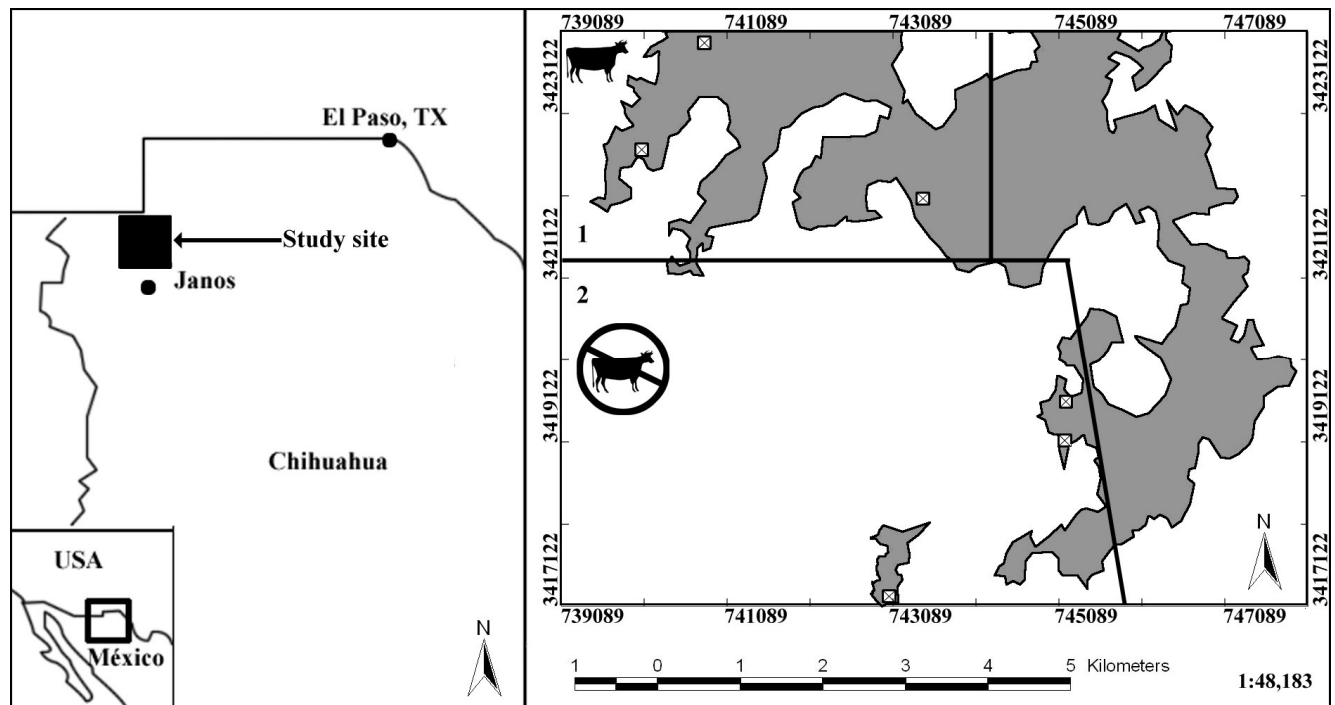


Figura 1. Izquierda- sitio de estudio. Derecha- colonias de perros llaneros (en gris) dentro del sitio de estudio. Se muestran ambos tratamientos. La línea continua indica los límites de cada tratamiento: 1. Ampliación Pancho Villa (tratamiento con ganado) y 2. "El Uno" (sin ganado). Se muestran tres cuadrantes por tratamiento, indicados por rectángulos.



Biomasa vegetal

En cada temporada de muestreo se estimó la biomasa vegetal seca disponible en los seis cuadrantes de estudio. En cada muestreo se seleccionaron al azar 10 cuadros de 1m² por cuadrante, a los que se les cortó toda la vegetación al nivel del suelo (Bonham 1989). Las muestras fueron colectadas dentro de bolsas de papel y secadas en un horno (Modelo 1325F, VWR International) por 24 hrs a una temperatura constante de 65°C (adaptado de Uresk 1985, Owensby *et al* 1993, Aref *et al* 2003, Mellado y Olvera 2008). Debido a restricciones logísticas, en el muestreo pre-invernal del 2005 sólo se lograron obtener cuatro muestras de vegetación por cuadrante. Las muestras fueron pesadas con una báscula digital (± 0.1 gr, Scout Pro SPU2001, Ohaus). En cada temporada todas las muestras por cuadrante fueron agrupadas por tratamiento para obtener la biomasa vegetal seca promedio por tratamiento por temporada.

Marcado y medición de perros llaneros

Los perros llaneros fueron capturados utilizando trampas tomahawk (modelo 102, Tomahawk Livetraps Company). Se colocaron 25 trampas por cuadrante separadas 25 m entre sí, en una formación de rejilla. Se cebaron con una mezcla de cereales (avena, trigo y salvado) con melaza. Las trampas fueron precebadas un día antes de iniciar el trampeo. Las trampas estuvieron activas cuatro horas después del amanecer y cuatro antes del ocaso, 10 días por cuadrante.

A todos los individuos capturados se les registró peso corporal, sexo y categoría de edad, diferenciando por tamaño y peso a las crías recién emergidas (LT<30cm, P<400 gr) de los adultos, Se les colocaron aretes numerados en ambas orejas (modelo 1005-1, National Band & Tag Company) y se marcaron con un patrón distintivo individual con base en la numeración maya (anexo 1), con el tinte Nyanzol-D (Greenville Colorants NJ, USA) aplicado con ayuda de un gotero.

Registros conductuales

Una vez transcurrido el periodo de trampeo se realizaron observaciones conductuales utilizando un telescopio (30X60, Pentax) desde un escondite de 1x1x2m, con orificios de observación a 1.5m de altura del piso, y ubicado a 40m del cuadrante.

Se registraron: 1) Forrajeo (cuando el perro llanero busca, manipula e ingiere alimento con la boca y/o las patas delanteras manteniendo una postura bípeda o cuadrúpeda), 2) Vigilancia (cuando el perro llanero emite un ladrido y/o mantiene la vista hacia el horizonte por más de tres segundos en posición bípeda o cuadrúpeda sin estar forrajeando) y 3) Descanso (cuando el perro llanero adopta una postura en la cual hace contacto toda la región ventral de su cuerpo y extremidades delanteras y traseras, con el piso, o bien sentado sin estar forrajeando, con las rodillas flexionadas, patas delanteras relajadas y la vista hacia el piso). El resto de conductas fueron registradas como "Otras". Se realizaron cuatro días de observaciones por cuadrante, con ocho horas al día de registros conductuales, divididas en dos sesiones de cuatro horas, después del amanecer y



antes del ocaso. A medio día no se realizaron observaciones debido a que la actividad es muy baja o nula (King 1955, List 1997, obs. pers.).

Cada sesión de registro fue dividida en ocho ciclos de observación con duración de media hora cada uno. Durante un ciclo de observación, se realizaron muestreos focales de dos individuos con duración de cinco minutos cada uno, en el que se registró la duración total de cada conducta empleando una palm (m125 y treo 650, Palm inc.) cargada con el programa Tiktok (McCollister, 2003). Diariamente se elaboró una lista con los números de los individuos seleccionados aleatoriamente que se observarían. Si en un ciclo no se localizaba al individuo correspondiente, se procedía a buscar al siguiente en la lista. Ningún individuo marcado aportó más de un registro por día (Altmann 1974). Todos los registros focales de cada cuadrante fueron agrupados por tratamiento al final de cada temporada para obtener los valores promedio para cada categoría conductual.

Densidad de perros llaneros

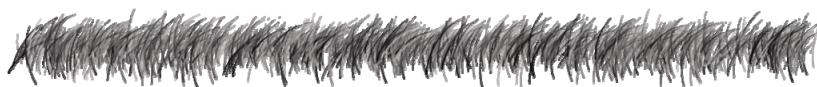
Siguiendo el calendario de los registros conductuales, a intervalos de una hora, se contó el número total de perros llaneros dentro de cada cuadrante. Al final de cada temporada de muestreo se obtuvieron cuatro registros de densidad máxima por cuadrante tomando en cuenta el número máximo de perros llaneros observados dentro de cada cuadrante por día. Éstos registros fueron agrupados por tratamiento para estimar la densidad promedio (perros llaneros/ha) de cada tratamiento por temporada.

Índice de depredación individual.

Durante los periodos de observación conductual, se registraron los intentos de depredación por parte de aves de presa, coyotes y tejones, dentro de un radio de 200 m, siempre y cuando hubiera una respuesta conductual de alerta en los perros llaneros (típicamente un ladrido o escape con vocalización subsecuente). Al final de cada temporada se obtuvo el índice de depredación individual de cada cuadrante sumando todos los intentos de depredación para ese cuadrante y dividiéndolo entre el número máximo de perros llaneros observados en el mismo. Estos valores fueron agrupados por tratamiento para obtener el índice de depredación individual promedio por tratamiento de cada temporada de muestreo (Verdolin y Slobodchikoff 2002).

Análisis estadístico

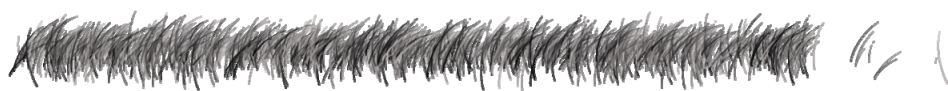
Se siguieron dos procedimientos para el análisis estadístico, uno para biomasa vegetal, masa corporal, densidad de perros llaneros e índice de depredación individual y otro para las variables de conducta. En todos los análisis aplicados se consideró un alfa de 0.05 como criterio de significancia. Todas las medias se expresan \pm E.E. Dado que no hubieron diferencias significativas entre tratamientos para la proporción sexual machos:hembras ($\chi^2_{prop.sexual/tratamiento,2,n=266} = 0.39$ $P>0.05$) ni entre proporción de juveniles:adultos de perritos llaneros ($\chi^2_{prop.edad/tratamiento,1,n=266} = 0.10$ $P>0.05$); se decidió no subdividir la muestra por edad o sexo.



Para las variables de biomasa vegetal, masa corporal, densidad de perros llaneros e índice de depredación individual: Se empleó el ANDEVA de dos vías para explorar el efecto e interacción de los factores temporada y tratamiento sobre las variables de respuesta, comprobando los supuestos de normalidad y homogeneidad de varianzas mediante las pruebas de Shapiro-Wilk's, Kolmogorov-Smirnov y Lilliefors y Levene. Las variables que requirieron ser transformadas para cumplir con los supuestos fueron la masa corporal y la biomasa vegetal a las que se les transformó empleando la raíz cuadrada (Sokal y Rohlf 1973). Una vez encontrado un efecto significativo (efecto de temporada = $F_{temporada}$, tratamiento = $F_{tratamiento}$ o efecto interactivo = $F_{interacción}$), se procedió a utilizar comparaciones múltiples para explorar interacciones significativas. El problema de las comparaciones múltiples es que al incrementar el número de comparaciones sucesivas se puede cometer el llamado "*familywise error*" o error Tipo 1 (Zolman 1993a, Hinton 2004). Para evitar este error, se emplearon pruebas que reducen de forma progresiva el nivel de significancia establecido al incrementar el número de comparaciones realizadas. Con esto se reduce el tamaño de la región crítica empleada para determinar si dos muestras son iguales. En el caso de las variables con *n*'s desiguales (biomasa vegetal y masa corporal) se empleó la prueba de Scheffé (que contrasta la diferencia entre cada par de promedios analizados contra un valor mayor de F que se calcula a partir del obtenido en la ANDEVA y de tomar en cuenta el número de comparaciones realizadas, las *n*'s comparadas y el cuadrado medio resultante de la ANDEVA Mean squared, MS) y para variables con *n*'s balanceadas (densidad de perros llaneros e índice de depredación individual) se utilizó la prueba de Tukey HSD (la que emplea *q* un estadístico similar a la *t* de student, solamente que en lugar de calcular un valor de *t* esperado para cada comparación, calcula un solo valor de *q* con el cuadrado medio y la *n* total corregida, por tanto empleando este mismo valor para cualquier comparación realizada) (Zolman 1993b, Hinton 2004).

Para las variables de conducta: A pesar de haber aplicado una transformación con función arcoseno para el forrajeo, vigilancia, descanso y varias, no se logró cumplir con los supuestos de normalidad y homogeneidad de varianzas, por lo que se emplearon Modelos Lineales Generalizados (GZLM) para probar el efecto de los factores temporada y tratamiento, así como su interacción (SAS/STAT 9.0, 2002-2005; Statistica 7.0, Statsoft 1984-2004).





RESULTADOS

Biomasa vegetal

El pastoreo tuvo efectos significativos en la biomasa vegetal promedio de los tratamientos, y esto varió temporalmente ($F_{tratamiento,1,127}=8.95$ $P<0.05$; $F_{temporada,2,127}=14.37$ $P<0.05$; $F_{interacción,2,127}=4.08$ $P<0.05$). En el muestreo pre-invernal (2005), los sitios con ganado tuvieron mayor biomasa que los sitios sin ganado (557.9 kg/ha ± 57.9 vs. 259.3 kg/ha ± 23.3 , Scheffé, $P<0.05$). En ninguna otra temporada hubo diferencia significativa entre tratamientos (Scheffé, $P>0.05$). Los sitios sin ganado no mostraron diferencias en la producción de biomasa vegetal en las comparaciones entre temporadas con excepción del muestreo post-reproductivo (2007) (468.76 ± 37.21 kg/ha, Scheffé, $P<0.05$). Para los sitios con ganado, hubo una reducción significativa en la biomasa vegetal en el muestreo de la temporada post-reproductiva (2006) (328.2 kg/ha ± 58.7 , Scheffé, $P<0.05$) (figura 1, tabla 1 Anexo II).

Masa corporal

El pastoreo no tuvo un efecto significativo en la masa corporal de los perros llaneros ($F_{tratamiento,1,262}=1.14$ $P>0.05$). La masa corporal de ambos tratamientos solamente varió entre temporadas ($F_{temporada,2,262}=36.49$ $P<0.05$; $F_{interacción,2,262}=0.414$ $P>0.05$). En el muestreo post-invernal (2005) se registraron las mayores masas corporales para ambos tratamientos (sin ganado, 1035 g ± 65.2 ; con ganado 915 g ± 27.4 ; Scheffé $P<0.05$). No se encontraron diferencias significativas al comparar entre tratamientos en ninguna temporada (Schaffé, $P<0.05$) (figura 1, tabla 1 Anexo II).

Densidad de perros llaneros

El efecto del pastoreo sobre la densidad de los perros llaneros solamente fue evidente al ser tomado en cuenta junto con el efecto de la temporada de muestreo ($F_{interacción,2,66}=3.39$ $P<0.05$; $F_{tratamiento,1,66}=0.36$ $P>0.05$; $F_{temporada,2,66}=1.84$ $P>0.05$) En el año del 2006, no existió producción de juveniles evidente (ninguna observación de juveniles en todo el complejo), a pesar de ello la densidad de perros llaneros no varió significativamente entre temporadas para el tratamiento sin ganado (7.3 ± 0.87 vs. 6.6 ± 0.57 vs. 6.02 ± 1.47 prueba de Tukey HSD, $P>0.05$). Para el tratamiento con ganado, la densidad se incrementó significativamente en el muestreo post-reproductivo (2007) (9.1 ± 1.9 perros llaneros/ha, Tukey HSD, $P<0.05$). No se encontraron diferencias entre tratamientos para ninguna de las temporadas de muestreo (figura 1, tabla 1 Anexo II).

Registros conductuales

El pastoreo tuvo efectos significativos en el tiempo asignado a las cuatro categorías conductuales, y esto varió temporalmente (forrajeo, $\chi^2_{interacción,2,n=1314} = 5566.44$ $P<0.05$, $\chi^2_{tratamiento,2,n=1314} = 461.12$ $P<0.05$, $\chi^2_{temporada,2,n=1314} = 7413.92$ $P<0.05$; vigilancia $\chi^2_{interacción,2,n=1314} = 7539.59$ $P<0.05$, $\chi^2_{tratamiento,n=1314} = 374.91$ $P<0.05$, $\chi^2_{temporada,2,n=1314} = 6600.74$ $P<0.05$; descanso, $\chi^2_{interacción,2,n=1314} = 2055.03$ $P<0.05$, $\chi^2_{tratamiento,2,n=1314} =$

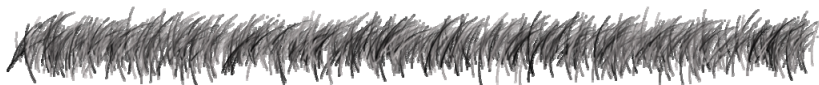


107.97 $P < 0.05$, $\chi^2_{temporada, 2, n=1314} = 9951.23$ $P < 0.05$; y otras, $\chi^2_{interacción, 2, n=1314} = 401.82$ $P < 0.05$, $\chi^2_{tratamiento, 2, n=1314} = 16.78$ $P < 0.05$, $\chi^2_{temporada, 2, n=1314} = 299.94$ $P < 0.05$).

Durante el muestreo pre-invernal (2005), los perros llaneros en los sitios con ganado, en comparación con los sitios sin ganado se caracterizaron por asignar menos tiempo al forrajeo (35.95±3.06% vs. 71.23±2.10%) y mayor tiempo a la vigilancia (43.27±3.09% vs. 16.96±1.57%) y descanso (18.13±2.70% vs. 9.14±1.54%) (figura 1, tabla 1 Anexo II). Para los muestreos post-reproductivos (2006-2007), los perros llaneros en sitios con ganado, en comparación con los sitios sin ganado, se caracterizaron por asignar más tiempo al forrajeo (86.69±1.35% vs. 71.74±1.76% y 84.65±1.70% vs. 76.86±2.26%, 2006 y 2007 respectivamente), menor tiempo a la vigilancia (8.03±1.00% vs. 16.86±1.28% y 9.56±1.26% vs. 17.23±2.00%, 2006 y 2007 resp.), descanso (1.76±0.71% vs. 6.24±1.12% y 2.04±0.73% vs. 3.03±0.93%, 2006 y 2007 resp.) y otras conductas (3.50±0.49% vs. 5.02±0.55%, 2006). En las comparaciones entre temporadas de muestreo los sitios con ganado muestran las mayores variaciones, sobre todo en la primer temporada de muestreo (figura 1, tabla 1 Anexo II).

Índice de depredación individual

El índice de depredación individual no mostró diferencias significativas entre tratamientos o temporadas ($F_{tratamiento, 1, 12} = 0.001$ $P > 0.05$; $F_{temporada, 2, 12} = 2.51$ $P > 0.05$; $F_{interacción, 2, 12} = 0.25$ $P > 0.05$) (figura 1, tabla 1 Anexo II).



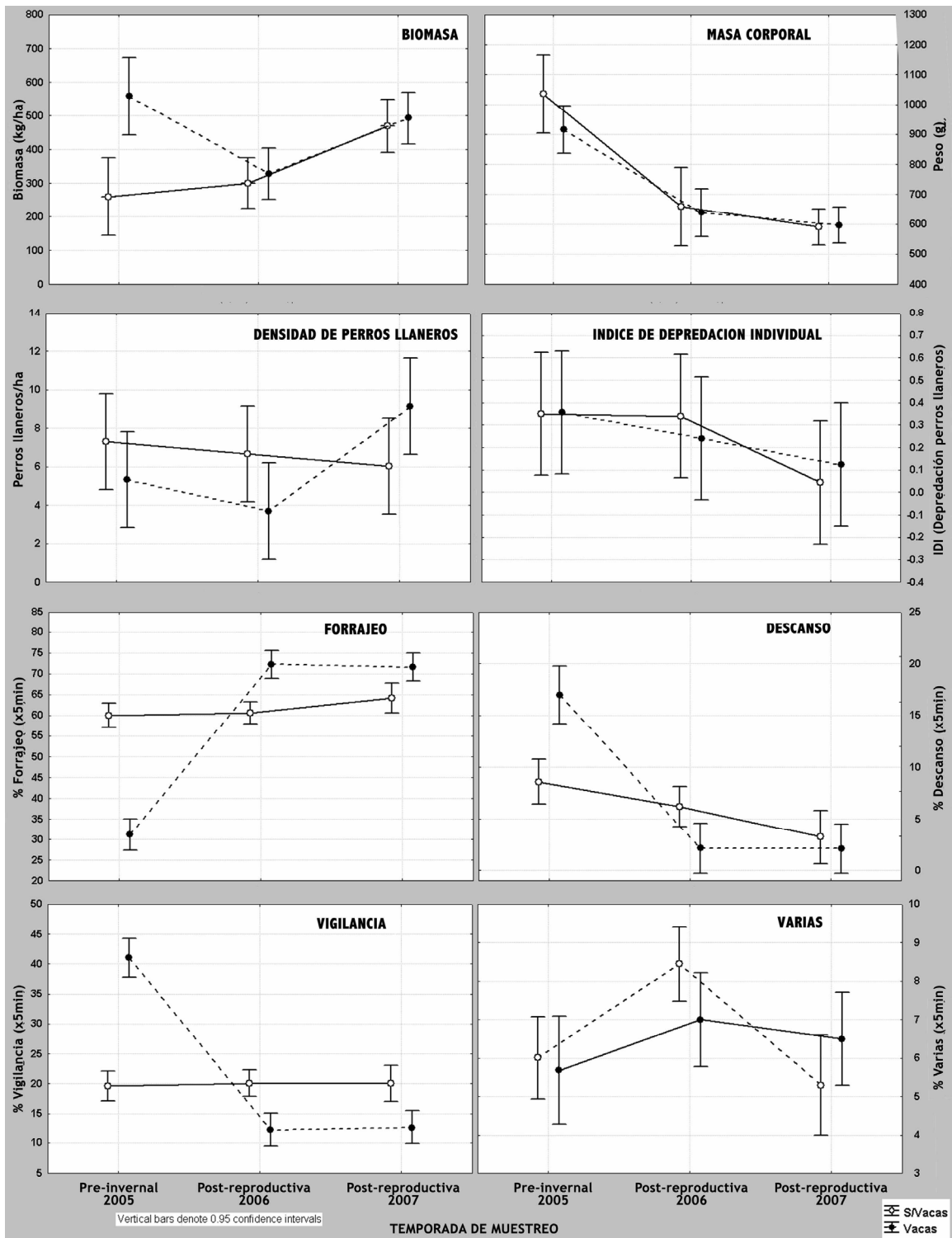
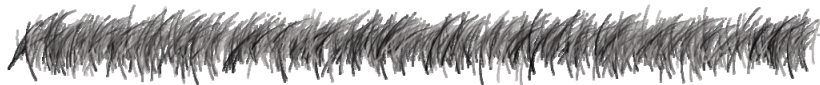


Figura 1. Muestra gráficamente las diferencias encontradas para las variables de respuesta cuantificadas. Las medias se indican por círculos (SV, sin vacas círculos blancos; V, con vacas círculos negros), las líneas verticales indican intervalos de confianza al 95%. Las n's en orden cronológico (2005, 2006, 2007) son: a (sv, 12, 28, 26; v 12, 28, 27), b (sv 16, 16, 74; v 44, 43, 75), c (12 c/u), d (3 c/u), e-h (sv, 263, 319, 176; v 152, 199, 205). Para un resumen de la estadística descriptiva de cada variable consultar la tabla 1 del anexo II.



DISCUSIÓN

Biomasa vegetal

Altas intensidades de pastoreo generan efectos negativos en la productividad de biomasa vegetal (Fleischner 1994), y se argumenta que la mayoría de la evidencia sobre un efecto positivo está basada en estudios en laboratorio y bajo condiciones controladas (Belsky 1986). Revisiones subsecuentes, han encontrado evidencia tanto de efectos positivos, como negativos sobre la productividad vegetal ocasionados por el pastoreo de ganado, dependiendo de varios factores, como la historia de pastoreo del sitio, intensidad y manejo de pastoreo (Milchunas y Lauenroth 1993, Olf y Ritchie 1998, Kruess y Tscharrntke 2002, Milchunas 2006).

La intensidad de pastoreo empleada en este estudio, de 0.16 cabezas de ganado/ha (6.09 ha/Unidad Animal), sobrepasa los límites mínimos establecidos por la COTECOCA, de considerar al menos 8 ha/UA (COTECOCA 2002); por otra parte, es catalogada como moderada en estudios realizados en pastizales de Kansas y Texas en E.U.A. (Herbel y Anderson 1959, Baker y Guthery 1990). A pesar de tener un tratamiento con una intensidad de pastoreo mayor a la estipulada, hemos encontrado evidencia en campo de un incremento temporal en la productividad vegetal en sitios con ganado (temporada pre-invernal 2005). Lo cual habla de que en estos sitios hay efectos positivos del ganado al promover el crecimiento de materia vegetal mediante el forrajeo y relajación de la competencia en el sistema al consumir a las especies dominantes (Olf y Ritchie 1998).

Resultados similares son reportados por estudios con bajas intensidades de pastoreo, donde se registraron efectos positivos en la productividad vegetal (McNaughton 1983, Herbel y Gibbens 1996, Holechek J *et al* 2006). No obstante, en nuestro estudio, esta alta producción no se mantuvo a lo largo de todo el muestreo (temporadas post-reproductivas). Por lo cual es posible que ésta intensidad de pastoreo se encuentre en el límite de la capacidad del sistema. Además de la productividad, puede existir un impacto sobre la diversidad y abundancia de especies vegetales (Herbel y Anderson 1959), aspectos que en este estudio no fueron evaluados.

Densidad y masa corporal

Otro efecto negativo asociado al sobrepastoreo, es una baja en la densidad y diversidad de insectos, reptiles, aves y mamíferos (Jones 1981, Bock *et al* 1984, Baker y Guthery 1990, Heske y Campbell 1991, Fleischner 1994, Kruess y Tscharrntke 2002). Al menos dos estudios han reportado que el pastoreo afecta negativamente el peso corporal de la comunidad de roedores en pastizales (Grant *et al* 1982, Keesing 1998). En los tres muestreos realizados, la intensidad de pastoreo en los sitios con ganado no afectó la masa corporal de los perros llaneros *C. ludovicianus*, siendo éste en promedio similar a la masa corporal de los individuos que habitan en los sitios sin ganado.

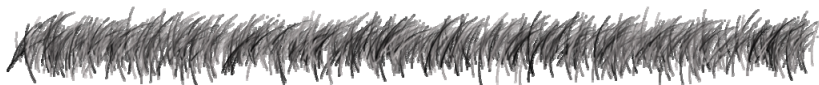
La variación de la masa corporal entre los tres muestreos realizados, corresponden a las diferentes etapas en su ciclo de vida (Lehmer y Van Horne 2001, Hoogland 2001,



Hoogland 2003). La diferencia entre ambas temporadas post-reproductivas en el peso corporal, probablemente es debida a que los perros llaneros en el 2007 sí se reprodujeron, lo cual se refleja en el bajo peso registrado como consecuencia de los altos costos de la reproducción (Blueweiss 1978).

En vida libre, la dinámica poblacional de los mamíferos pequeños se encuentra íntimamente acoplada a las variaciones en la precipitación y disponibilidad de alimento. La temporada con mayor precipitación es seguida por una alta producción de biomasa vegetal y una temporada después le sigue el pico reproductivo de los mamíferos pequeños (Ernest *et al* 2000). Por lo que la reducción o ausencia en la precipitación del sitio, detiene toda la cadena de eventos subsecuentes, repercutiendo en las poblaciones de mamíferos pequeños (Ernest *et al* 2000, Klemola *et al* 2000, Brown y Ernest 2002). En nuestro sitio de estudio, para el año del 2005 el 30% de la precipitación anual se presentó en mayo y junio, en el 2006 se redujo al 12% y para el 2007 de nuevo se incremento a un 20% (Estación meteorológica 762250, Universidad de Chihuahua). Esta reducción probablemente estuvo asociada a la mortandad de perros llaneros observada en algunas colonias durante julio del 2006, incluyendo nuestros sitios de estudio (obs. pers.). Así como a la ausencia general de juveniles para este año en todas las colonias del CJCG. Sin embargo estos eventos no quedaron registrados en el grueso de nuestros datos de masa corporal y densidad de perros llaneros. De acuerdo al plan de trabajo, el final de nuestro muestreo en el 2006 se calendarizó dentro de los primeros 15 días de julio al inicio de las primeras lluvias, pero éstas no ocurrieron. Por lo que de este fenómeno solo hay datos cuantitativos para el último cuadrante registrado dentro del tratamiento sin ganado (cuadrante D), que reportó densidades de cero individuos durante los muestreos que se hicieron los primeros 15 días de julio del 2006. Al término de las observaciones en este cuadrante se hizo una visita rápida a los demás sitios. Encontrado que en los sitios sin ganado, los perros llaneros huían de nuestra presencia, no permitiendo una distancia menor a 100 m entre el perro llanero y el humano, lo cual es la conducta habitual de esta especie. Por otra parte, en los sitios con ganado los perros llaneros, intentaban correr de nuestra presencia, pero lo hacían tan lenta y tortuosamente (corriendo menos de un metro y cayendo al suelo) que nos fue posible observar su baja condición física a una distancia menor de 5 m. A pesar de no haber logrado pesar a estos individuos, esta respuesta conductual nos da un claro indicio de que los perros llaneros se encontraban en estrés energético. En roedores la respuesta ante una situación de estrés energético es una ausencia del estro o reabsorción fetal (Beatley 1969, Wauters y Dhondt 1989) como respuesta al compromiso existente entre reproducción y sobrevivencia (Gittleman y Thompson 1988, Stearns 1989, Thompson 1992, Wunder 1992). En los perros llaneros de Gunnison el estrés energético ocasiona una baja en el peso corporal de los juveniles y una lenta maduración (Raylor 1985).

La información que aportan los datos en la siguiente temporada de muestreo (post-reproductiva 2007), es una alta densidad de perros llaneros para los sitios con ganado. Este efecto puede ser causado por la dependencia que existe entre el crecimiento poblacional y la densidad poblacional que para insectos es una relación cóncava vista desde arriba, convexa para mamíferos grandes, e inversamente proporcional para especies intermedias (Sibly y Hone 2002). De esta forma la reducción en la densidad de perros



llaneros que ocurrió en la temporada anterior, propició una explosión poblacional de los perros llaneros en los sitios con ganado. No obstante, esta aseveración debe de tomarse con cautela ya que carecemos de datos cuantitativos para todos los cuadrantes del tratamiento con ganado en las fechas en las que inferimos un decremento poblacional.

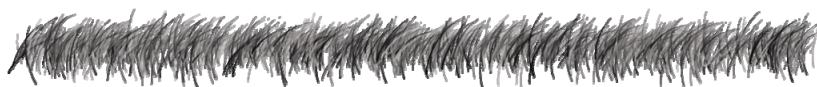
Una historia diferente ocurrió para los sitios sin ganado, pues a pesar de haber estado sujeto a las mismas condiciones climáticas, su densidad no varió entre las temporadas de muestreo. De forma natural, las poblaciones de roedores presentan fluctuaciones en sus densidades poblacionales presentando extinciones locales temporales y el factor principal que puede mantener una estabilidad en ellas es la presencia de una alta diversidad vegetal en el sitio (Ritchie 1999).

Registros conductuales e índice de depredación individual

Diversos trabajos han abordado el tema de la asignación diferencial de tiempo para las conductas de forrajeo y vigilancia en animales gregarios, teniendo varios factores como posibles causas de este compromiso. La gran mayoría identifica al tamaño del grupo como un agente clave, pues se postula que al incrementar el tamaño del grupo, existe una reducción en el tiempo asignado a las conductas de vigilancia (la llamada “Many eyes hypothesis”), lo cual permite a los individuos incrementar el tiempo dedicado al forrajeo (Hamilton 1971, McNamara y Houston 1992a, Roberts 1996, Clutton-Brock *et al* 1999). Esta hipótesis ha sido comprobada en aves (Caraco 1979, Pöysä 1994) y en el género *Cynomys* (Hoogland 1979, Davenport 1989, Verdolin y Slobodchikoff 2002). Para este caso la única diferencia en densidad encontrada fue entre la temporada post-reproductiva 2006 vs. 2007 y en estas temporadas no se registró evidencia que apoyara lo antes expuesto. De igual forma, el que exista un mayor riesgo de depredación puede ocasionar que los individuos inviertan más tiempo en la vigilancia, reduciendo el tiempo disponible para forrajear (Pöysä 1994, Carey y Moore 1986, Manno 2007, Pauli y Buskirk 2007). En éste estudio, el índice de depredación individual no mostró diferencias entre tratamientos, por lo cual no tuvo efecto alguno sobre este compromiso.

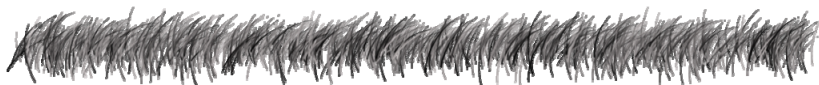
Es así que los muestreos aportan información justo en la etapa en la que los perros llaneros maximizan la energía (temporadas post-reproductiva y pre-invernal), asignando gran porcentaje del tiempo de actividad total al forrajeo lo cual también ha sido reportado para otras poblaciones de esta especie (King 1955, Senkiw 2007). En este sentido concuerda con Loughry (1993), quien documenta una mayor asignación a las conductas de forrajeo en la fase post-reproductiva. Etapa, en la cual los perros llaneros se encuentran maximizando la energía obtenida; las diferencias en el tiempo asignado para el forrajeo entre tratamientos pueden ser explicadas principalmente por dos causas:

a) En la fase pre-invernal del 2005, existen diferencias en la productividad y la asignación de tiempo obedece a la disponibilidad de recurso, invirtiendo más tiempo en el forrajeo en los sitios con poco recurso alimenticio (Emlen 1966, Norberg 1977, McNamara y Houston 1992b), mientras que en los sitios con mayor recurso alimenticio, los perros llaneros reducen el tiempo invertido en el forrajeo permitiéndoles incrementar la vigilancia y descanso.



b) En la fase post-reproductiva 2006-2007, no existen diferencias en la productividad o en otras variables evaluadas, y la diferencia entre las medias del tiempo asignado al forrajeo, es menor que en la temporada pre-invernal. Puesto que los perros llaneros y el ganado comparten hasta el 68% de la dieta, es probable que el esfuerzo de forrajeo sea mayor que en sitios sin ganado, por la competencia interespecífica que representa el ganado (Mitchell 1990, Mellado y Olvera 2005).

Se debe enfatizar que en el estudio no se evaluaron las diferencias en la asignación de tiempo tomando en cuenta el sexo de los individuos, que podría ser otra fuente de variación (Loughry 1993). Sin embargo, el patrón de diferencias encontrado muestra una marcada estacionalidad y asociación con la presencia de ganado. Además los perros llaneros evolucionaron compitiendo con grandes manadas de herbívoros de gran tamaño como los bisontes (Flores 1991, Benedict *et al* 1996). Por lo cual deben de ser capaces de ajustar el tiempo que dedican al forrajeo sin poner en riesgo su sobrevivencia y capacidad de reproducción. De tal forma que el estudio aporta evidencias en este sentido, siempre y cuando los sitios con ganado no se encuentren sobrepastoreados y no ocurra un retraso en la precipitación o bien sequías prolongadas.





CONCLUSIONES



Los sitios sin ganado proveen a los perros llaneros de ambientes más estables, en términos de su biomasa vegetal, lo que permite la estabilización de su densidad poblacional y patrones de actividad.

Los sitios con ganado son propensos a presentar inestabilidad en la producción de biomasa vegetal y en las densidades poblacionales de los perros llaneros, de igual forma los perros llaneros presentes en estos sitios incrementan el tiempo asignado al forrajeo reduciendo el tiempo disponible para el resto de las conductas.

A pesar de ello, es posible la convivencia de estos dos herbívoros en vida libre. Los efectos positivos ocasionados por el pastoreo moderado del ganado en el hábitat de los perros llaneros, tales como el incremento en la biomasa vegetal, se mantendrán siempre y cuando se realice un manejo adecuado de los pastizales. Dicho manejo debe incluir el reducir la cantidad de ganado presente en la zona y en condiciones de estrés hídrico ambiental (sequías o retraso de las lluvias) proporcionar alimento suplementario al ganado.



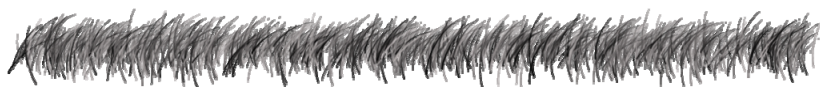


REFERENCIAS



- Abrams P. 1991. Life history and relationship between food availability and foraging effort. *Ecology*. 72: 1242-1252.
- Altmann J. 1974. Observational study of behavior: sampling methods. *Behaviour*. 49: 227-265.
- Aref I., L. El-Juhany, S. Hegazy. 2003. Comparison of the growth and biomass production of six acacia species in Riyadh, Saudi Arabia after 4 years of irrigated cultivation. *Journal of Arid Environments*. 54: 783-792.
- Baker D., F. Guthery. 1990. Effects of continuous grazing on habitat and density of ground-foraging birds in south Texas. *Journal of Range Management*. 43: 2-5.
- Batzli G. 1983. Responses of arctic rodent populations to nutritional factors. *Oikos*. 40: 396-406.
- Beatley J. 1969. Dependence of desert rodents on winter annuals and precipitation. *Ecology*. 50: 721-724.
- Belsky A. 1986. Does herbivory benefit plants? A review of the evidence. *The American Naturalist*. 127: 870-892.
- Benedict R., P. Freeman, H. Genoways. 1996. Prairie legacies-Mammals. En Samson F., L. Fritz y F. Knopf (eds). *Prairie conservation*. Island Press. Pp 149-169.
- Blueweiss L., H. Fox, V. Kudzma, D. Nakashima, R. Peters, S. Sams. 1978. Relationships between body size and some life history parameters. *Oecologia*. 37: 257-272.
- Bock C., J. Bock, W. Kenney, V. Hawthorne. 1984. Responses of birds, rodents, and vegetation to livestock enclosure in a semidesert grassland site. *Journal of Range Management*. 37: 239-242.
- Bonham C.. 1989. Capítulo 6. Biomass. En Bonham C. *Measurements for terrestrial vegetation*. John Wiley and Sons. Pp. 199-226.
- Brown J., S. Ernest. 2002. Rain and rodents: Complex dynamics of desert consumers. *Bioscience*. 52: 979-987.
- Caraco T.. 1979. Time budgeting and group size: A test of theory. *Ecology*. 60: 618-627.
- Carey H., P. Moore. 1986. Foraging and predation risk in yellow-bellied marmots. *American Midland Naturalist*. 116: 267-275.
- Ceballos G., E. Mellink, L. Hanebury. 1993. Distribution and conservation status of prairie dogs *Cynomys mexicanus* and *Cynomys ludovicianus* in Mexico. *Biological Conservation*. 63: 105-112.
- Ceballos G., J. Pacheco, R. List. 1999. Influence of prairie dogs (*Cynomys ludovicianus*) on habitat heterogeneity and mammalian diversity in Mexico. *Journal of Arid Environments*. 41: 123-230.
- Ceballos G., R. List, P. Manzano-Fischer, G. Santos, M. Royo. 2005. Prairie dogs, cattle, and crops: Diversity and conservation of the grassland-shrubland habitat mosaic in northwestern Chihuahua. En Cartron J. *Biodiversity, Ecosystems, and Conservation in Northern Mexico*. Oxford University Press US. Pp. 425-438.
- Clutton-Brock T.H., M. O'Riain, P. Brotherton, D. Gaynor, R. Kansky, A. Griffin, M. Manser. 1999. Selfish sentinels in cooperative mammals. *Science*. 284: 1640-1644.

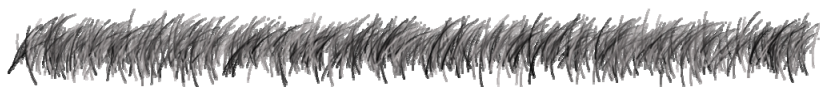
- COTECOCA. 2002. Coeficientes de agostadero por entidad federativa. En COTECOCA, SARH. Memorias de Coeficientes de Agostadero.
- Devenport J.. 1989. Social influences on foraging in black-tailed prairie dogs. *Journal of Mammalogy*. 70: 166-168.
- Emlen J.. 1966. The role of time and energy in food preference. *The American Naturalist*. 100: 611-617.
- Ernest S., J. Brown, R. Parmenter. 2000. Rodents, plants, and precipitation: spatial and temporal dynamics of consumers and resources. *Oikos*. 88: 470-482.
- Estado de Chihuahua. 2005. "Janos". Enciclopedia de los Municipios de México [documento WWW]. URL <http://www.e-local.gob.mx/work/templates/enciclo/chihuahua/> [revisado en marzo 7, 2009].
- Fleischner T.. 1994. Ecological costs of livestock grazing in western North America. *Conservation Biology*. 8: 629-644.
- Flores D.. 1991. Bison ecology and bison diplomacy: The southern plains from 1800 to 1850. *The Journal of American History*. 78: 468-485.
- Gittleman J., S. Thompson. 1988. Energy allocation in mammalian reproduction. *American Zoologist*. 28: 863-875.
- Grant W., E. Birney, N. French, D. Swift. 1982. Structure and productivity of grassland small mammal communities related to grazing-induced changes in vegetative cover. *Journal of Mammalogy*. 63: 248-260.
- Hamilton W.. 1971. Geometry of the selfish herd. *Journal of Theoretical Biology*. 31: 295-311.
- Haukioja E., K. Kapiainen, P. Niemelä, J. Tuomi. 1983. Plant availability hypothesis and other explanations of herbivore cycles: Complementary or exclusive alternatives?. *Oikos*. 40: 419-432.
- Herbel C., K. Anderson. 1959. Response of true prairie vegetation on Major Flint Hills range sites to grazing treatment. *Ecological Monographs*. 29: 171-186.
- Herbel C., R. Gibbens. 1996. Post-drought vegetation dynamics on arid rangelands of New Mexico. New Mexico Agricultural Experiment Station. Bulletin #776.
- Hernandez H., C. Gomez-Hinojosa. 2005. Cactus diversity and endemism in the Chihuahuan Desert Region. En Hernández H. Biodiversity, Ecosystems, and Conservation in Northern Mexico. Oxford University Press US.
- Heske E., M. Campbell. 1991. Effects of an 11-year livestock enclosure on rodent and ant numbers in the Chihuahuan Desert, southwestern Arizona. *The Southwestern Naturalist*. 36: 89-93.
- Hinton P., 2004. Multiple comparisons. Pp. 137-148 En. *Statistics Explained: A guide for social science students*. Hinton P. Taylor & Francis Group. London and New York. 379 pp.
- Hixon M., F. Carpenter. 1988. Distinguishing energy maximizers from time minimizers: A comparative study of two hummingbird species. *American Zoologist*. 28: 913-925.
- Holechek J., T. Baker, J. Boren, D. Galt. 2006. Grazing impacts on rangeland vegetation: What we have learned. *Rangelands*. 28: 7-13.
- Hoogland J.. 1979. The effect of colony size on individual alertness of prairie dogs (*Sciuridae: Cynomys* spp.). *Animal Behaviour*. 27: 394-407.



- Hoogland J.. 1995. The black-tailed prairie dog: Social life of a burrowing mammal. University of Chicago Press U.S.A.
- Hoogland J.. 1996. *Cynomys ludovicianus*. Mammalian Species. 535: 1-10.
- Hoogland J.. 2001. Black-tailed, Gunnison's, and Utah prairie dogs reproduce slowly. Journal of Mammalogy. 82: 917-927.
- Hoogland J.. 2003. Sexual dimorphism of prairie dogs. Journal of Mammalogy. 84: 1254-1266.
- Houston A., J. McNamara, J. Hutchinson. 1993. General results concerning the trade-off between gaining energy and avoiding predation. Philosophical Transactions: Biological Sciences. 341: 375-397.
- Jones B. 1981. Effects of grazing on lizard abundance and diversity in western Arizona. The Southwestern Naturalist. 26: 107-115.
- Keesing F. 1998. Impacts of ungulates on the demography and diversity of small mammals in central Kenya. Oecologia. 116: 381-389.
- Keith L. 1983. Role of food in hare population cycles. Oikos. 40: 385-395.
- King J. 1955. Social Behaviour, social organization, and population dynamics in a black-tailed prairie dog town in the black hills of south Dakota. Contributions from the laboratory of vertebrate biology. 67:120.
- Klemola T., K. Norrdahl, E. Korpimäki. 2000. Do delayed effects of overgrazing explain population cycles in voles?. Oikos. 90: 509-516.
- Kotliar N. 2000. Application of the new keystone species concept to prairie dogs: How does it work?. Conservation Biology. 14: 1715-1721.
- Kruess A., T. Tschardtke. 2002. Contrasting responses of plant and insect diversity to variation in grazing intensity. Biological Conservation. 106: 293-302.
- Lehmer E., B. Van Horne, B. Kulbartz, G. Florant. 2001. Facultative torpor in free-ranging black-tailed prairie dogs (*Cynomys ludovicianus*). Journal of Mammalogy. 82: 551-557.
- Lehmer E., B. Van Horne. 2001. Seasonal changes in lipids, diet, and body composition of free-ranging black-tailed prairie dogs (*Cynomys ludovicianus*). Canadian Journal of Zoology. 6: 955-965.
- Lima S., L. Dill. 1990. Behavioral decisions made under the risk of predation: a review and prospectus. Canadian Journal of Zoology. 68: 619-640.
- List R. 1997. Ecology of kit fox (*Vulpes macrotis*) and coyote (*Canis latrans*) and the conservation of the prairie dog ecosystem in northern Mexico. Tesis de Doctorado. University of Oxford
- List R., D. Macdonald. 2003. Home range and habitat use of the kit fox (*Vulpes macrotis*) in a prairie dog (*Cynomys ludovicianus*) complex. Journal of Zoology. 259: 1-5.
- Loughry W.. 1993. Determinants of time allocation by adult and yearling black-tailed prairie dogs. Behaviour. 124: 23-42.
- Manno T.. 2007. Why are Utah prairie dogs vigilant?. Journal of Mammalogy. 88: 555-563.
- Marcé E.. 2001. Distribución actual y fragmentación de las colonias de perros llaneros de cola negra (*Cynomys ludovicianus*) en el noreste de Chihuahua, México. Tesis de Licenciatura F. Ciencias, UNAM.



- McCollister M. 2004. Tiktok palm software. Descargado de <http://mikemccollister.com/palm/>.
- McNamara J., A. Houston. 1992a. Evolutionary stable levels of vigilance as function of group size. *Animal Behaviour*. 43: 641-658.
- McNamara J., A. Houston. 1992b. Risk-Sensitive foraging: A review of the theory. *Bulletin of Mathematical Biology*. 54: 355-378.
- McNaughton S.. 1983. Compensatory plant growth as a response to herbivory. *Oikos*. 40: 329-336.
- Medin, D.E., and W.P. Clary. 1989. Small mammal populations in a grazed and ungrazed riparian habitat in Nevada. USDA Forest Serv. Res. Pap. INT-413.
- Mellado M, A. Olvera, A. Quero, G. Mendoza. 2005. Dietary overlap between prairie dog (*Cynomys mexicanus*) and beef cattle in a desert rangeland of northern Mexico. *Journal of Arid Environments*. 62: 449-458.
- Mellado M, A. Olvera. 2008. Dies of prairie dogs (*Cynomys mexicanus*) co-existing with cattle or goats. *Mammalian Biology*. 73: 33-39.
- Milchunas D., W. Lauenroth. 1993. Quatitative effects of grazing on vegetation and soils over a global range of environments. *Ecological Monographs*. 63: 327-366.
- Milchunas D.. 2006. Responses of plant communities to grazing in the southwestern United States. U.S. Department of Agriculture, Forest Service. Gen. Tech. Rep. RMRS-GTR-169.
- Millar J.. 1977. Adaptative features of mammalian reproduction. *Evolution*. 31: 370-386.
- Miller B., R. Reading, J. Hoogland, T. Clark, G. Ceballos, R. List, S. Forrest, L. Hanebury, P. Manzano, J. Pacheco, D. Uresk. 2000. The role of prairie dogs as keystone species: Response to Stapp. *Conservation Biology*. 14: 318-321.
- Miller, B., G. Ceballos, y R. P. Reading. 1994. The prairie dogs and biotic diversity. *Conservation Biology*. 8: 677-681.
- Mitchell W., Z. Abramsky, B. Kotler, B. Pinshow, J. Brown. 1990. The effect of competition on foraging activity in desert rodents: Theory and experiments. *Ecology*. 71: 844-854.
- Nolet B., M. Klaassen. 2005. Time and energy constraints in demanding phases of the annual cycle: an example of time limitation in refuelling migratory swans. *Oikos*. 111: 302-310.
- Norberg R.. 1977. An ecological theory on foraging time and energetics and choice of optimal food-searching method. *The Journal of Animal Ecology*. 26: 511-529.
- Olf H., M. Ritchie. 1998. Effects of herbivores on grassland plant diversity. *Tree*. 13: 261-265.
- Owensby C., P. Coyne, J. Ham, L. Auen, A. Knapp. 1993. Biomass production in a tallgrass prairie ecosystem exposed to ambient and elevated CO₂. *Ecological Applications*. 3: 644-653.
- Pauli J., S. Buskirk. 2007. Risk-disturbance overrides density dependence in a hunted colonial rodent, the black-tailed prairie dog *Cynomys ludovicianus*. *Journal of Applied Ecology*. 44: 1219-1230.
- Peel M., B. Finlayson, T. McMahon. 2007. Updated world map of the Köppen-Geiger climate classification. *Hydrology and Earth System Sciences*. 11: 1633-1644.

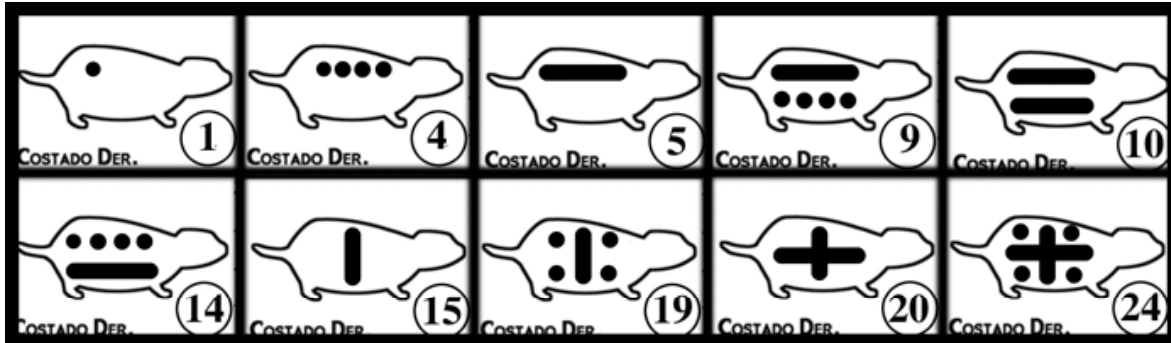


- Pöysä H.. 1994. Group foraging, distance to cover and vigilance in the teal, *Anas crecca*. *Animal Behaviour*. 48: 921-928.
- Raylor L.. 1985. Effects of habitat quality on growth, age of first reproduction, and dispersal in Gunnison's prairie dogs (*Cynomys gunnisoni*). *Canadian Journal of Zoology*. 63: 2835-2840.
- Reynolds T., C. Trost. 1980. The response of native vertebrate populations to crested wheatgrass planting and grazing by sheep. *Journal of Range Management*. 33: 122-125.
- Ritchie M.. 1999. Biodiversity and reduced extinction risk in spatially isolated rodent populations. *Ecology Letters*. 2: 11-13.
- Roberts G.. 1996. Why individual vigilance declines as group size increases. *Animal Behaviour*. 51: 1077-1086.
- Royo M., A. Melgoza. 2001. Listado florístico del Campo Experimental La Campana y usos de su flora. *Técnica Pecuaria en México*. may-ago: 105-125.
- Rzedowski, J.. 2006. Vegetación de México. Comisión Nacional para el Conocimiento y Uso de la Biodiversidad, México D.F.
- Schoener T.. 1971. Theory of feeding strategies. *Annual Review of Ecology and Systematics*. 2: 369-404.
- Senkiw R.. 2007. The jump-yip display, vigilance, and foraging behaviour of the black-tailed prairie dog (*Cynomys ludovicianus*). Master Thesis. University of Manitoba.
- Sibly R., J. Hone. 2002. Population growth rate and its determinants: an overview. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London B*. 357: 1153-1170.
- Sokal R., F. Rohlf. 1973. Introduction to biostatistics. W.H. Freeman San Francisco California U.S.A.
- Stearns S. C.. 1989. Trade-offs in Life-History evolution. *Functional Ecology*. 3: 259-268.
- Thompson S.. 1992. Gestation and lactation in small mammals: Basal metabolic rate and the limits of energy use. En Tomasi T., T. Horton. *Mammalian Energetics: Interdisciplinary reviews of metabolism and reproduction*. Cornell University Press. Pp. 213-259.
- Uresk D.. 1985. Effects of controlling black-tailed prairie dogs on plant production. *Journal of Range Management*. 38: 466-468.
- Verdolin J., C. Siobodchikoff. 2002. Vigilance and predation risk in gunnison's prairie dogs (*Cynomys gunnisoni*). *Canadian Journal of Zoology*. 80: 1197-1203.
- Wauters L., A. Dhondt. 1989. Body weight, longevity and reproductive success in red squirrels (*Sciurus vulgaris*). *The Journal of Animal Ecology*. 58: 637-651.
- White R.. 1981. Foraging patterns and their multiplier-effects on productivity of northern ungulates. *Oikos*. 40: 377-384.
- Wunder B.. 1992. Morphophysiological indicators of the energy state of small mammals. Tomasi T., T. Horton. *Mammalian Energetics: Interdisciplinary reviews of metabolism and reproduction*. Cornell University Press. Pp. 83-104.
- Zolman J. 1993a. Biostatistics. Experimental design and statistical inference. Oxford University Press New York. Pp 109-111.
- Zolman J. 1993b. Chapter 10. Popular Post Hoc multiple comparison tests. En Zolman J. *Biostatistics. Experimental design and statistical inference*. Oxford University Press New York. Pp 147-152



ANEXOS

Anexo 1. Patrón de marcaje empleado para identificar individualmente a los perros llaneros.



Este patrón se basó en un inicio en la numeración maya, sin embargo ésta desde el número 5 ya se hace muy compleja, por lo que en esta versión se modificó radicalmente. El patrón básico es útil para números desde el 1-24, del 25-49 se pueden reutilizar marcando la superficie dorsal de la cola completamente negra, del 50-74 agregando una marca en la parte superior de la cabeza y del 75 al 99 marcando cabeza y cola además del patrón numérico. Otra ventaja de este patrón es que puede ser reconocido con la ayuda de un telescopio o binoculares a una distancia máxima de 200m.



Anexo II. Tablas

Tabla 1. Resumen de la estadística descriptiva para cada variable. N (número de individuos), media, DE (desviación estándar de la media), EE (error estándar de la media), IC (Intervalos de confianza $\pm 95\%$).

Temporada	Tratamiento	N	Media	DE	EE	IC -95%	IC 95%	N	Media	DE	EE	IC -95%	IC 95%
BIOMASA VEGETAL (Kg/ha)								MASA CORPORAL (g)					
2005	S/V	16	1035.00	260.92	65.23	895.96	1174.04	16	1035.00	260.92	65.23	895.96	1174.04
	V	44	915.68	182.35	27.49	860.24	971.12	44	915.68	182.35	27.49	860.24	971.12
2006	S/V	16	658.75	137.16	34.29	585.66	731.84	16	658.75	137.16	34.29	585.66	731.84
	V	43	638.84	159.53	24.33	589.74	687.93	43	638.84	159.53	24.33	589.74	687.93
2007	S/V	74	590.14	286.33	33.29	523.80	656.47	74	590.14	286.33	33.29	523.80	656.47
	V	75	596.20	345.87	39.94	516.62	675.78	75	596.20	345.87	39.94	516.62	675.78
DENSIDAD (perros llaneros/ha)								IDI (Intentos depred/perros llaneros por cuadrante)					
2005	S/V	12	7.31	3.04	0.88	5.38	9.24	3	0.35	0.35	0.20	-0.52	1.22
	V	12	5.32	3.86	1.11	2.87	7.77	3	0.36	0.03	0.01	0.29	0.42
2006	S/V	12	6.67	2.00	0.58	5.39	7.94	3	0.34	0.33	0.19	-0.47	1.15
	V	12	3.69	3.79	1.09	1.28	6.09	3	0.24	0.21	0.12	-0.29	0.77
2007	S/V	12	6.03	5.11	1.47	2.78	9.27	3	0.04	0.08	0.04	-0.14	0.23
	V	12	9.13	6.68	1.93	4.89	13.38	3	0.12	0.08	0.04	-0.06	0.31
FORRAJEJO (% de 5min)								VIGILANCIA (% de 5min)					
2005	S/V	263	71.24	34.18	2.11	67.09	75.39	263	16.97	25.58	1.58	13.86	20.08
	V	152	35.95	37.74	3.06	29.91	42.00	152	43.28	38.10	3.09	37.17	49.38
2006	S/V	319	71.75	31.45	1.76	68.28	75.21	319	16.87	22.99	1.29	14.34	19.40
	V	199	86.70	19.16	1.36	84.02	89.37	199	8.03	14.22	1.01	6.05	10.02
2007	S/V	176	76.87	30.10	2.27	72.39	81.34	176	17.23	26.59	2.00	13.27	21.19
	V	205	84.65	24.48	1.71	81.28	88.02	205	9.57	18.16	1.27	7.07	12.07
DESCANSO (% de 5min)								VARIAS (% de 5min)					
2005	S/V	263	9.15	25.13	1.55	6.10	12.20	263	2.64	6.92	0.43	1.80	3.48
	V	152	18.13	33.30	2.70	12.80	23.47	152	2.64	6.20	0.50	1.64	3.63
2006	S/V	319	6.25	20.10	1.13	4.04	8.46	319	5.03	9.99	0.56	3.93	6.13
	V	199	1.76	10.07	0.71	0.35	3.17	199	3.51	6.92	0.49	2.54	4.48
2007	S/V	176	3.03	12.47	0.94	1.18	4.89	176	2.10	3.54	0.27	1.58	2.63
	V	205	2.05	10.53	0.74	0.60	3.50	205	3.47	8.19	0.57	2.34	4.60

