



**Universidad Nacional Autónoma
de México**



Facultad de Ciencias

**Estado actual y estrategia de conservación de los perros
llaneros de cola negra (*Cynomys ludovicianus*) en la
Reserva de la Biósfera de Janos, Chihuahua, México**

T E S I S

para obtener el título de Biólogo
presenta:

Alejandro Ganesh Marín Méndez

Tutor
Dr. Gerardo Jorge Ceballos González

2016

Ciudad Universitaria, CDMX



Universidad Nacional
Autónoma de México



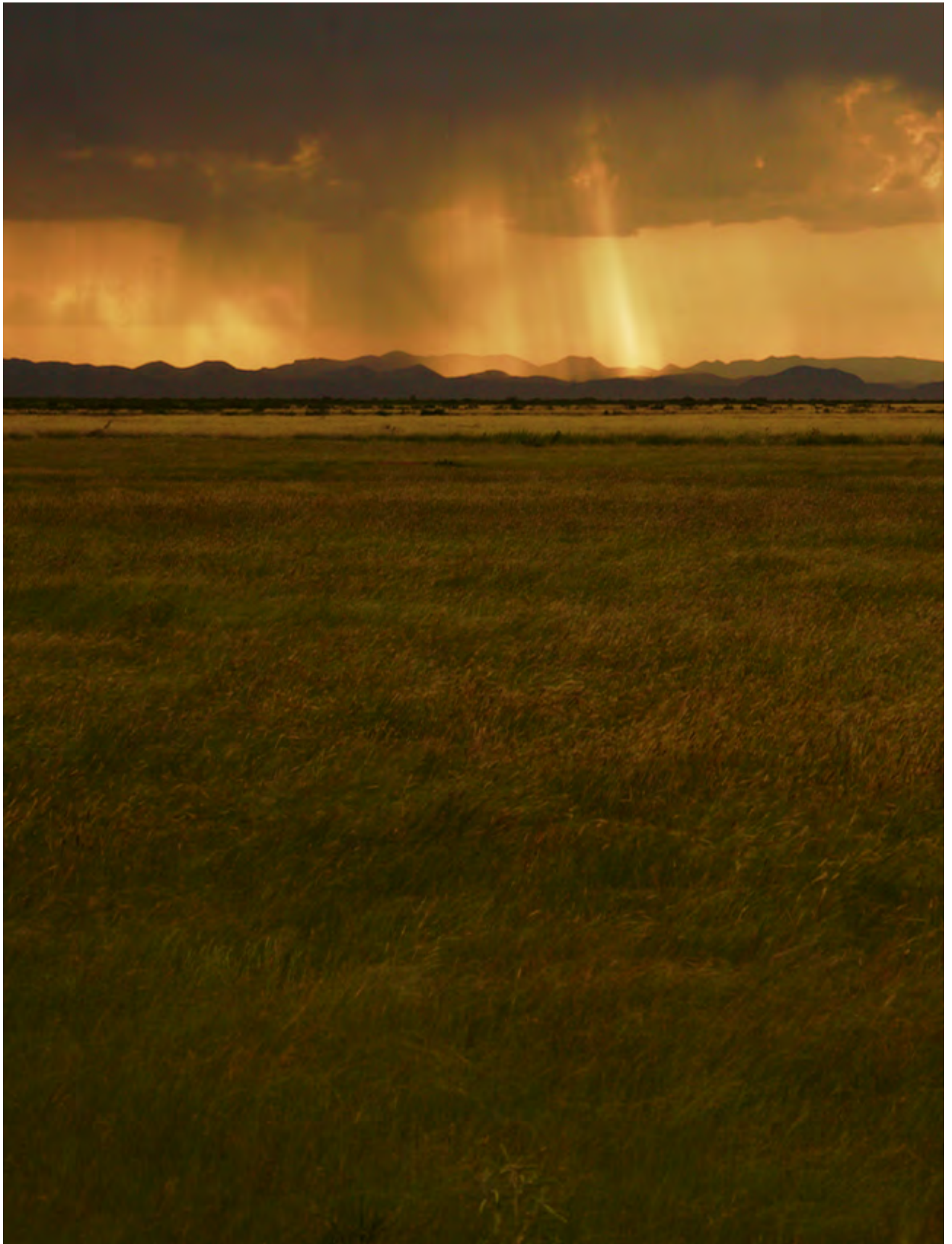
UNAM – Dirección General de Bibliotecas
Tesis Digitales
Restricciones de uso

DERECHOS RESERVADOS ©
PROHIBIDA SU REPRODUCCIÓN TOTAL O PARCIAL

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

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

1. Datos del alumno
Marín
Méndez
Alejandro Ganesh
5513910068
Universidad Nacional Autónoma de México
Facultad de Ciencias
Biología
412015759
2. Datos del tutor
Dr.
Gerardo Jorge
Ceballos
González
3. Datos de sinodal 1
Dr.
Adolfo Gerardo
Navarro
Sigüenza
4. Datos de sinodal 2
Dr.
Rurik Hermann
List
Sánchez
5. Datos de sinodal 3
Dra.
Julieta
Jujnovsky
Orlandini
6. Datos de sinodal 4
Dr.
Rodrigo
Sierra
Corona
7. Datos de trabajo escrito
Estado actual y estrategia de conservación de los perros llaneros de cola negra
(*Cynomys ludovicianus*) en la Reserva de la Biósfera de Janos, Chihuahua, México
111 p.
2016



**Por la pasión, la curiosidad, por los que sueñan y luchan,
por el deseo de explorar y compartir,
por un mundo lleno de vida.**



AGRADECIMIENTOS

Hace casi tres años mientras viajaba en autobús por primera vez hacia Janos, Chihuahua para tomar los datos de este trabajo, miraba por la ventana y me preguntaba como podía haber vida en aquel paraje aparentemente yermo y homogéneo. Ese mismo día poco más tarde mientras compartía esa reflexión a Rodrigo Sierra, atravesaron frente al jeep dos venados bura disolviendo mis prejuicios. Más noche conejos, liebres, cascabeles y tortugas siguieron la lista de fauna vista y modificaron mi concepto de vida silvestre. A la mañana siguiente vi por primera vez a los perros llaneros, comenzó un proyecto nuevo en mi vida.

Han pasado muchos kilómetros, experiencias, vuelos, llantas ponchadas, enojos, placeres, revisiones, noches estrelladas, atardeceres y emociones. Ha cambiado la mirada de aquel paisaje y una historia se sigue escribiendo.

Como todo proyecto, como toda historia, esta cuenta con muchos actores que la hicieron y hacen posible, por su apoyo, guía y la oportunidad de ser parte del equipo de conservación de fauna silvestre agradezco profundamente a mi asesor Gerardo Ceballos, de igual manera por el apoyo, la confianza y las enseñanzas a lo largo de todo el desarrollo de este proyecto agradezco a Rodrigo Sierra. También agradezco a Eduardo Ponce, Jesús Pacheco, Yolanda Castellanos, Heliot Zarza y a todo el equipo que conforma el laboratorio de Ecología y Conservación de Fauna Silvestre. También agradezco los patrocinadores y órganos gubernamentales que hicieron posible la realización y el seguimiento del proyecto, a la CONANP, la fundación Rufford, la fundación WWF México - Carlos Slim, la fundación Whitley, la fundación IDEA WILD, la fundación The Nature Conservancy, el personal del Instituto de Ecología de la UNAM, la Academia Mexicana de Ciencias y el Programa de Apoyo a Proyectos para la Innovación y Mejoramiento de la Enseñanza PAPIME Proyecto PE203315 de la Universidad Nacional Autónoma de México.

Hasta el ejido San Pedro doy las gracias por todo el apoyo a Jorge Díaz, Chentillo y el equipo de la estación. A todos los propietarios y ejidatarios que me permitieron acceder a sus tierras.

De la toma de datos y amigos de campo agradezco por todos esos kilómetros y aprendizaje a Sara Arias, también a Ricardo Reyes por apoyarme en las fases posteriores y en los proyectos conjuntos.

De la Facultad de Ciencias y el Instituto de Ecología, agradezco a todos los profesores que hicieron parte de mi formación, a mis compañeros y amigos de carrera, al personal de trámites que me ayudó a estudiar biología estando fuera de la facultad.

Al Dr. Adolfo Navarro, al Dr. Rurik List, a la Dra. Julieta Jujnovsky, Rodrigo Sierra, Eduardo Ponce, Gerardo Ceballos y todos los demás revisores de éste trabajo, por su paciencia y útiles comentarios que enriquecieron el escrito en todas las fases.

A todos mis amigos y amigas, aquellas delicadas coincidencias que me definen y me hacen parte de su historia. A la de mirada constelada.

A mi familia,
a mi hermana, la mejor definición de querer y diversión que tengo,
a mis padres incansables ejemplos de sueños, lucha y amor por la vida.

Para que esta historia tenga aun mucho que contar.

A handwritten signature in black ink, appearing to read 'Carlos Pineda' with a stylized flourish at the end.

Ciudad de México a 1 de abril de 2016.

ÍNDICE

| | |
|---|-----|
| Agradecimientos | vii |
| Resumen | x |
| Abstract | xii |
| Introducción | 1 |
| <i>El perro llanero de cola negra y su papel en el pastizal</i> | 5 |
| <i>Monitoreos en México</i> | 7 |
| <i>Amenazas a su conservación</i> | 12 |
| Objetivos | 17 |
| Métodos | 18 |
| <i>Sitio de estudio</i> | 18 |
| <i>Estimación de la distribución</i> | 21 |
| <i>Estimación de densidades</i> | 23 |
| <i>Estimación del área perdida por agricultura</i> | 25 |
| <i>Conectividad, aislamiento y vecinos más cercanos</i> | 26 |
| <i>Correlación entre las variables</i> | 29 |
| <i>Escenarios de conservación</i> | 29 |
| Resultados | 31 |
| <i>Distribución y dinámica de las colonias</i> | 31 |
| <i>Densidades y abundancia</i> | 45 |
| <i>Área de las colonias de perros llaneros perdidas por agricultura</i> | 46 |
| <i>Conectividad, aislamiento y vecinos más cercanos</i> | 46 |
| <i>Correlación entre las variables</i> | 56 |
| <i>Escenarios de conservación</i> | 57 |
| Discusión | 60 |
| <i>Distribución y dinámica de las colonias</i> | 60 |
| <i>Densidades y abundancia</i> | 64 |
| <i>Conectividad, aislamiento y vecinos más cercanos</i> | 67 |
| <i>Factores causantes del declive de las colonias</i> | 68 |
| <i>Recomendaciones para la conservación</i> | 75 |
| Conclusiones | 80 |
| Literatura citada | 83 |

RESUMEN

Los perros llaneros de cola negra (*Cynomys ludovicianus*) solían distribuirse a lo largo de las planicies centrales de Norteamérica desde el sur de Canadá hasta el noroeste de México. Campañas de erradicación desde inicio del siglo pasado hasta ahora y el cambio de uso de suelo han reducido dramáticamente las poblaciones a un 2% de su distribución histórica. En México esta especie se distribuye en los pastizales del noroeste de México, donde una de las primeras estimaciones obtuvo una extensión ocupada por colonias de perros llaneros de 55 mil hectáreas en 1988. Para 2005 la extensión ocupada por las colonias se redujo un 73% en comparación con lo ocupado en 1989. En este estudio se evaluó el estado actual de las poblaciones de perros llaneros de cola negra en la Reserva de la Biósfera Janos durante el 2013, por lo que se actualizaron los mapas de las colonias y se estimó la densidad y abundancia de individuos. También se obtuvieron los valores de conectividad y aislamiento de las colonias durante el periodo 2005-2013. Posteriormente se hizo un esquema de conservación basado en los valores de área, conectividad y aislamiento para cada colonia con la finalidad de recomendar acciones específicas para la conservación y el manejo de las colonias en la reserva. Se encontraron un total de 85 colonias ocupando una extensión total de 2,298 ha en todo el complejo, representando una reducción del 84.56% respecto a la extensión reportada en 2005. La densidad media estimada fue de 6.2 ± 3.1 individuos/hectárea, por lo que la población total estimada para el complejo es entre los 7,379 y 21,127 individuos. Se encontró que la mediana de la conectividad en 2013 es de 13 colonias y se registró un aumento significativo respecto a la mediana de conectividad de siete colonias en 2005. El aislamiento de las colonias en 2013 se obtuvo una mediana de 3 km y no se observaron diferencias significativas respecto a 2005. Se piensa que el aumento de la conectividad en el periodo 2005-2013 refleja el aumento de la fragmentación de las colonias. Por otro lado, se tuvo registro de la

pérdida de área directa por agricultura de 404 ha, por lo que la pérdida de las poco más de 12 mil hectáreas durante el 2005-2013 fueron causadas por múltiples factores en sinergia como la sequía y el sobrepastoreo. Además, dado el patrón de reducción hasta en un 97% de las colonias más grandes y el reporte positivo de peste en 2009, se sugiere que la ocurrencia de un brote de plaga entre el 2010-2013 influyó en el declive de las colonias del complejo. Se recomienda realizar acciones de prevención/contingencia de la peste en el complejo, así como iniciar un protocolo de monitoreo orientado a carnívoros y roedores enzoóticos de la región. Por otro lado se recomienda incrementar la conectividad mediante la translocación de individuos a colonias vulnerables, suplementar colonias con alimento en temporada de secas y reintroducir individuos donde el hábitat siga siendo favorable.

ABSTRACT

The black-tailed prairie dogs (*Cynomys ludovicianus*) used to be distributed along the central plains in North America from south of Canada to the northwest of Mexico. Intense past eradication campaigns and land use change have decreased the populations to represent only 2% of their historic distribution. In Mexico this species is only distributed in the Northwest grasslands plains, where in 1988 an area of 55,000 ha was occupied of prairie dog colonies. For 2005 the prairie dog complex show a 73% reduction compared with 1989. In this study we evaluate the actual status of black-tailed prairie dog populations in Janos Biosphere Reserve in 2013, for so, we actualized the map of the colonies and estimated the density and abundance of individuals. We also obtained the connectivity and isolation values for the colonies during the 2005-2013 period. Then we made a conservation scheme based on area, connectivity and isolation for each colony in order to recommend specific actions for conservation and management of the colonies in the reserve. We found a total of 85 colonies occupying 2,298 ha in all the complex, representing a reduction of 84.56% respect the extension reported in 2005. The estimated density was 6.2 ± 3.1 individuals/ha, so the total population estimated for the complex was between 7,279 and 21,127 individuals. We found that the median of the connectivity in 2013 was of 13 colonies and we register a significant increment respect the median connectivity value of seven colonies in 2005. The isolation of the colonies in 2013 obtained a median of 3 km and no significant differences was recorded respect 2005. We think that the increase of connectivity in the 2005-2013 period reflect the increase of fragmentation of colonies. In other hand, we record the direct loss of area by agriculture of 404 ha, so the loss of almost 12,000 ha during the 2005-2013 was caused by synergic multiple factors like droughts and overgrazing. Also, giving the observed pattern of reduction until 97% in

the bigger colonies and the positive report for presence of pest in 2009, we suggest that the occurrence of a pest outbreak between 2010-2013 contribute for the decline of the colonies in the complex. We recommend actions of prevention/contingence for pest in the complex, also start a monitoring protocol oriented to carnivores and enzootic rodents in the region. In other hand, we recommend to increment the connectivity of the colonies using translocations of individuals to vulnerable colonies, supplement colonies in dry season and recolonize where the habitat are still favorable.

INTRODUCCIÓN

El perro llanero de cola negra (*Cynomys ludovicianus*), de aquí en adelante abreviado como "PLCN", se distribuía ampliamente en las planicies centrales de Norteamérica, desde el sur de Canadá hasta el norte de México (Figura 1), ocupando varios tipos de pastizal que incluyen el pastizal mixto del sureste, el pastizal alto del norte y el pastizal desértico chihuahuense (Facka *et al.* 2008). Se estima que hace doscientos años ocupaban más de 32 millones de hectáreas (Proctor *et al.* 2006), sin embargo a finales de el siglo XVIII el gobierno de los Estados Unidos los clasificó erróneamente como una plaga, iniciando fuertes campañas de control por envenenamiento en toda su área de distribución en los E.E.U.U.A. a la par de campañas realizadas en México, reduciendo y eliminando drásticamente sus poblaciones. Es hasta la prohibición del compuesto tóxico 1080 en el año de 1973 en los Estados Unidos que en el noroeste de ese país se reducen las campañas de erradicación y se ven ligeras recuperaciones en las poblaciones de los PLCN (Cully y Williams 2001). Además de las campañas de erradicación, las poblaciones de PLCN se han visto mermadas por brotes de peste bubónica causada por la bacteria *Yersinia pestis* traída de Europa, convirtiéndolos en víctimas y reservorios de esta enfermedad (Mulhern y Knowles 1997; Johnson y Collinge 2003). Actualmente se estima que ocupan entre 0.5-0.8 millones de hectáreas, lo que representa sólo un 2% de su distribución histórica (Miller *et al.* 1996; Proctor *et al.* 2006).

Los PLCN pertenecen al orden de los roedores de la familia Sciuridae, subfamilia Sciuromorpha, donde el género *Cynomys* cuenta con cinco especies de las cuales solo *C. ludovicianus* y *C. mexicanus* se encuentran en México (Wilson y Reeder 2005). En este estudio se reporta el estado de la especie *Cynomys ludovicianus* (Ord, 1815), que en México sus poblaciones corresponden a la subespecie *Cynomys ludovicianus arizonensis*

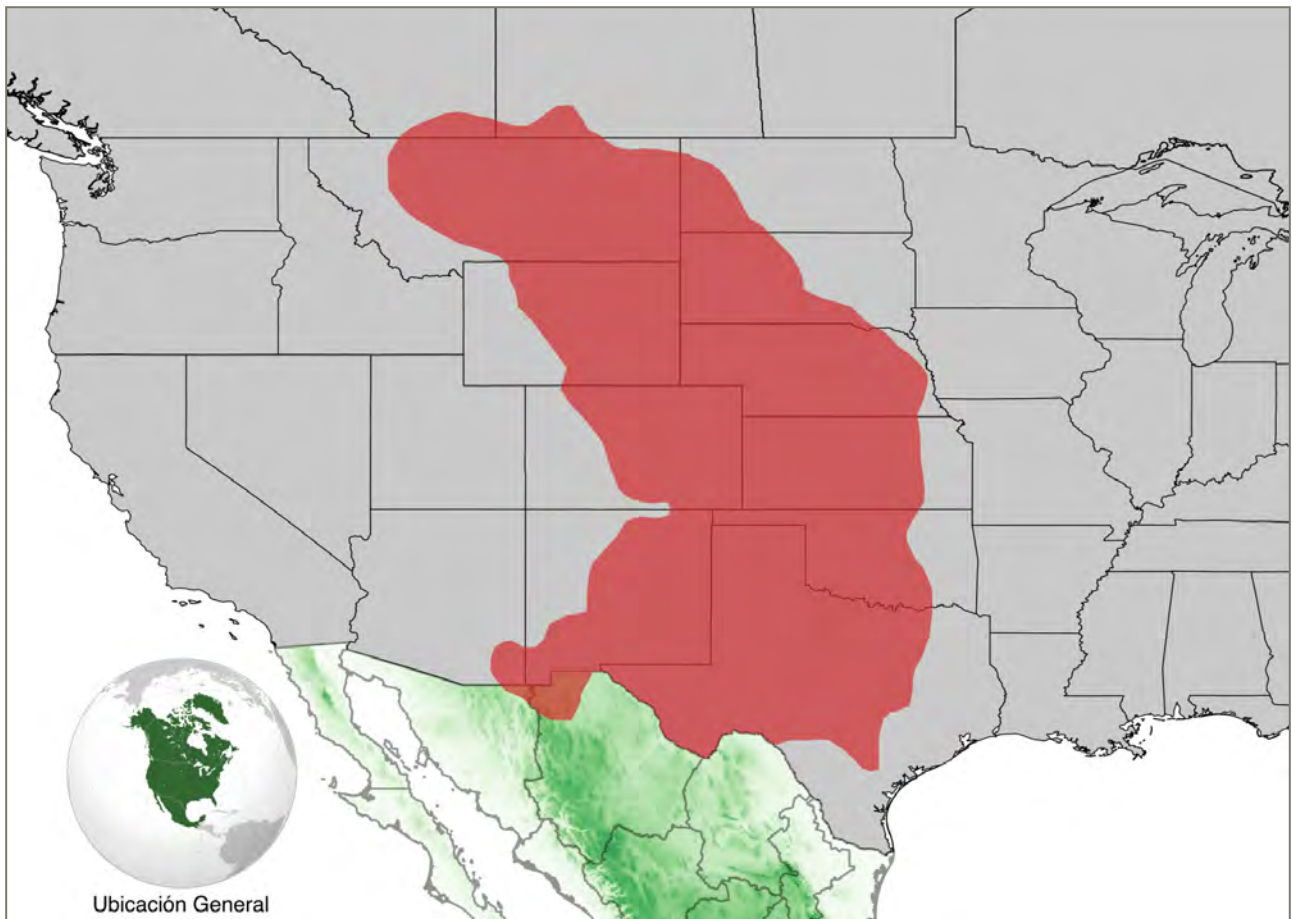


Figura 1. Distribución histórica del PLCN en Norteamérica. Modificado de Proctor *et al.* (2006).

(Mearns, 1890). Los nombres comunes para esta especie son perrito de las praderas o perro llanero de cola negra (SEMARNAT 2010), y se localiza exclusivamente en dos complejos de colonias ubicados en los municipios de Santa Cruz y Cananea en el estado de Sonora, y el otro complejo en los municipios de Janos y Casas Grandes en el estado de Chihuahua. Ambos complejos se encuentran muy cerca de la frontera con Estados Unidos de América en un intervalo de altitud de 1400 a 1600 msnm, convirtiéndolos en las poblaciones más sureñas de su distribución (Ceballos *et al.* 1993; Castellanos-Morales *et al.* 2014).

Los PLCN son organismos diurnos y crean un complejo de madrigueras interconectadas en las cuales se refugian durante la noche y realizan algunas conductas como la cópula y el cuidado de las crías (Hoogland 1996). Estas madrigueras pueden estar a una

profundidad de 1 a 3 metros y tener un largo de hasta 15 metros (Whicker y Detling 1988). Esta especie vive en colonias las cuales se componen de varios núcleos familiares con una organización social de harem polígino. Los residentes de un núcleo normalmente se ven y comunican entre ellos así como con otros núcleos adyacentes, aunque los movimientos entre éstos son restringidos (Hoogland 1996).

Los PLCN alcanzan la madurez sexual aproximadamente a los 21 meses de haber emergido de la madriguera donde nacieron, sin embargo algunos individuos pueden adelantar la cópula mientras son juveniles o retrasarla hasta el tercer año de vida (Hoogland 1996). La cópula se realiza en un 84 % con los machos del mismo núcleo, para contrarrestar el entrecruzamiento intenso, algunas veces los machos inmaduros migran a otros grupos. Se tiene registro que las hembras no entran en estro cuando solamente existen en el grupo machos residentes relacionados como padre, hermano o hijo. La gestación tiene una duración promedio de 35 días, después del cual nacen entre uno y ocho individuos, sin embargo el promedio que se tiene de los individuos nuevos que emergen al exterior es de tres individuos (Hoogland 1996).

El hecho de que el perro llanero sea colonial le ofrece ventajas ante los depredadores ya que posee un sistema de alerta a través de vocalizaciones que le permiten detectar e informar al resto de la colonia. Sin embargo, el vivir en colonias de hasta miles de individuos los vuelve hospederos de parásitos como pulgas (*Opisocrostis hirsutus*, *O. tuberculatus*, *O. lanis*, *Pulex simulans*, *P. irritans* y *Leptopsylla segnis*) y garrapatas (*Ixodes kingi* y *Atricholaelaps glasgowi*). A su vez, algunas especies de pulgas son hospederos de bacterias como *Yersinia pestis*, la cual es la causante de la peste. Esta enfermedad zoonótica ha afectado severamente al PLCN en gran parte de su área de distribución. Aunque la bacteria es de origen asiático, se introdujo en América a principios

del siglo XX y desde entonces se dispersó en gran parte de Norteamérica, ya que no solo el PLCN, si no una gran cantidad de roedores son altamente susceptibles a ser atacados por esta enfermedad con consecuencias catastróficas para sus poblaciones. La peste ha disminuido las poblaciones de perros llaneros y representa una fuente potencial de infección a los humanos (Antolin *et al.* 2002). Los brotes de la peste son impredecibles y pueden causar una mortalidad superior al 90 por ciento de las colonias infectadas (Hoogland 1996; Cully y Williams 2001), a diferencia de las colonias en donde no se ha tenido reporte de peste, en las que el primer factor de riesgo de extinción de las poblaciones es el área de la colonia y su aislamiento con colonias cercanas (Lomolino y Smith 2001).

En lo que respecta a la variación genética de las poblaciones en México, Castellanos-Morales y colaboradores (2014), analizaron 13 colonias del complejo de Janos-Casas Grandes y encontraron que a pesar de que las poblaciones mexicanas se encuentran en el límite sur de la distribución del PLCN, estas presentan la misma diversidad que en otros sitios en su rango de distribución. De igual manera encontraron en marcadores nucleares una correlación negativa entre el tamaño poblacional y el tamaño de la colonia en relación a la diferenciación genética, explicado como un posible efecto de deriva génica en colonias poco pobladas y con áreas pequeñas (Castellanos-Morales *et al.* 2014). Desde la perspectiva de variación genética entre las poblaciones, se ha encontrado que a lo largo de las poblaciones del PLCN en Norteamérica existe un patrón de autonomía demográfica entre las poblaciones, sugiriendo que dicho patrón es un efecto de la fragmentación de una especie ampliamente distribuida (Castellanos-Morales *et al.* 2015). En el caso particular de las poblaciones de Chihuahua y Sonora, Castellanos-Morales y colaboradores (2015) utilizando marcadores moleculares, sugieren que ambas poblaciones se ven separadas por la Sierra Madre Occidental, impidiendo el flujo génico y

generando una mayor conectividad de las colonias chihuahuenses con el resto de las poblaciones en Norteamérica. Por lo que las poblaciones de Sonora deben ser tratadas como una unidad separada (Castellanos-Morales *et al.* 2015).

El perro llanero de cola negra y su papel en el pastizal

El PLCN se considera una especie clave en el ambiente en el que habita, dado el efecto sobre el ecosistema de acuerdo al ecosistema en el que habita (Miller *et al.* 1994; Power *et al.* 1996; Kotliar *et al.* 2006), de igual manera se clasifica como una especie ingeniera del ecosistema (Slobodchikoff *et al.* 2009), ya que modifica de manera significativa la estructura del sistema ecológico (Figura 2), influyendo en la composición química del suelo, sus propiedades y biota asociada mediante la construcción de túneles que airean el suelo, aumenta el nitrógeno disponible en la biomasa arriba del suelo (Whicker y Detling 1988), así como aumenta la cantidad de materia orgánica en el suelo y la infiltración del agua (Martínez-Estévez *et al.* 2013). Los PLCN por medio la actividad del forrajeo y como una estrategia para eliminar sitios de escondite para sus depredadores naturales terrestres, alteran el paisaje de pastizal creando una matriz con parches de pasto y arbustos recortados a un altura entre 5 y 10 cm del nivel del suelo (Clark *et al.* 1989; Whicker y Detling 1988). Es por medio de esta matriz de condiciones como los PLCN generan diferentes hábitats, utilizados por otros animales del pastizal. De tal manera son las variaciones dentro y afuera de las colonias que se ha reportado que en el exterior de las colonias hay de dos a un tercio más de biomasa arriba del suelo, sin embargo en el interior de las colonias mejoran las condiciones nutricionales del forraje al aumentar de dos a cuatro veces la proporción entre la biomasa viva en pie en relación con la biomasa muerta (Whicker y Detling 1988), atrayendo por consiguiente a grandes herbívoros y sus depredadores (Coppock *et al.* 1983; Miller *et al.* 1994; Knapp *et al.* 1999; Agnew *et al.*

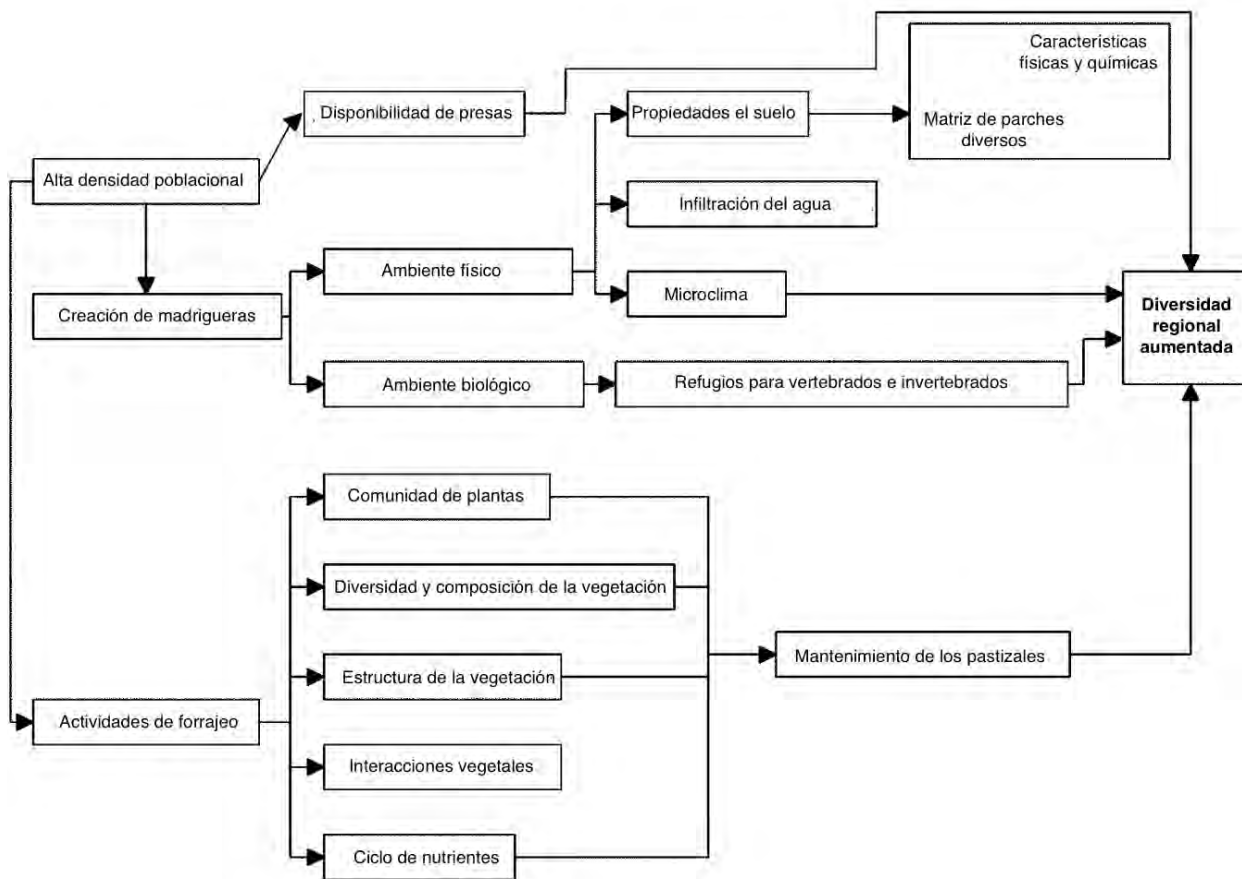


Figura 2. Diagrama de los impactos de los PLCN y sus actividades en el funcionamiento del ecosistema y la diversidad biológica asociada en México. Modificado de Ceballos *et al.* 1999.

1986; Cid *et al.* 1991; Fahnestock y Detling 2002; Kotliar 2006; Davidson y Lightfoot 2006).

Dentro de la red trófica, los PLCN son una fuente de alimento para múltiples depredadores vertebrados, mientras que sus túneles proveen a muchas especies, incluyendo invertebrados, reptiles, aves y mamíferos, de sitios de refugio y protección (Clark *et al.* 1989; Ceballos *et al.* 1999; Kotliar 2006; Augustine y Baker 2013). A pesar de ser una especie clave en el ecosistema y su papel en el mantenimiento de los servicios ecosistémicos, los PLCN han sido catalogados como una especie indeseada por presunta competencia con el ganado por el forraje, resultando en la aplicación de intensos programas de control y erradicación que continúan reduciendo hasta la fecha sus poblaciones a lo largo de su distribución histórica (Miller *et al.* 2007; Ceballos *et al.* 2010).

Monitoreos en México

En México, las primeras estimaciones del área ocupada por los PLCN en el estado de Chihuahua fueron hechas en el año de 1988 por Ceballos y colaboradores (1993). Se estimó un área ocupada de 55,258 hectáreas distribuidas en 39 colonias en lo que denominaron el complejo Janos-Casas Grandes (CJCG). Cabe mencionar los mapas de las colonias se hicieron mediante reconocimiento aéreo y confirmaciones terrestres usando mapas topográficos (Figura 3). La colonia más grande que reportaron fue la de “El Cuervo” con 34,949 ha, la siguiente colonia más grande fue la de “Los Ratones” con 4,930 ha y la colonia “Buenos Aires” con 4,817 ha. También reportaron que la densidad de madrigueras en el complejo era de 79.45 madrigueras/ha. Sobre la densidad de individuos, esta se evaluó en la colonia de “Loma Los Ratones” en el año de 1985, y reportaron densidades entre los 20.9 y 30.7 individuos/hectárea (Ceballos *et al.* 1993).

En un segundo monitoreo del CJCG en 1996 (Figura 3), se tuvo registro de la pérdida de 8,915 hectáreas debido a la actividad ganadera y 1,629 hectáreas por envenenamiento en sitios de agricultura, sumando en total 10,544 hectáreas (Marcé 2001).

Durante los años de 1999 y 2000 se evaluó el estado de las colonias en el CJCG por medio de vuelos para ubicar nuevas colonias y determinar la extensión de la colonia más grande, “El Cuervo”. Posteriormente se realizaron mapeos terrestres georreferenciando el borde de las colonias (Marcé 2001). En este monitoreo se tuvo registro de 58 colonias en un área ocupada total de 20,000 hectáreas (Figura 3), representando solamente un 36% de la extensión reportada en 1988. Al igual que lo reportado en el mapeo de Ceballos y Mellink (1993), la colonia “El Cuervo” continuó siendo la colonia más grande con una extensión de $15,077 \pm 1,971$ hectáreas (Marcé 2001). Cabe mencionar que todas las

colonias mapeadas en el estudio de Ceballos y Mellink (1993) y las colonias de Monteverde y Santa Anita en el estudio de Marcé (2001), fueron georreferenciadas usando mapas topográficos y su extensión no fue confirmada, por lo que representan más un registro de la presencia de los PLCN y de los límites hasta donde se distribuían en el CJCG.

Acerca de la dinámica de las colonias reportadas por Marcé (2001), se describe la reducción y ampliación de colonias, su extinción o formación y la fragmentación, con una tasa de pérdida de 1,318 hectáreas por año entre el periodo 1988-1996 y una tasa de pérdida de 6% entre el periodo 1996-2000. De esta pérdida de área, la reducción de las colonias ha sido un patrón que se observa al comparar las colonias entre el periodo 1988-2000, sin embargo entre el periodo 1996-2000 no se encontraron cambios significativos en el tamaño de las colonias. Por otro lado dicho periodo se caracterizó por la desaparición de las colonias de tamaño mediano, aquellas que tienen una extensión de 100 a 1,000 hectáreas. De igual manera se reportó una disminución de las colonias grandes y bien conectadas, donde había un 17% de estas colonias en 1996 y solo un 10% en el año 2000. Lo anterior acoplado con un aumento de las colonias pequeñas poco conectadas pasando de un 33% de estas en 1996 a un 55% en el 2000 (Marcé 2001).

En el 2005 se volvió a realizar un monitoreo de la distribución de los PLCN en el complejo de Janos-Casas Grandes (Figura 3). En este estudio se encontraron un total de 91 colonias que ocupaban una superficie de 14,881 hectáreas (Ávila-Flores 2009). También se estimaron las densidades en el complejo durante el periodo 2005-2007, en 2005 la densidad media fue de 9 ind/ha, en 2006 de 4 ind/ha y en 2007 de 5 ind/ha (Ávila-Flores 2009). Respecto a los cambios durante el periodo 2000-2005, se encontró que un 33% de las colonias se redujeron, 30% se expandieron, un 28% quedó estable y 9% de ellas se

extinguieron. Los resultados de Ávila-Flores en el 2009 no demostraron un incremento de la densidad de PLCN en colonias de tamaño grande, sin embargo en el caso de colonias pequeñas, estas sí exhibieron densidades bajas. Otro resultado interesante es el reporte de que colonias aisladas de otras, y cercanas a establecimientos humanos o hábitat hostil mostraron altas densidades, donde el autor lo explica como el “efecto de cerca o refugio” descrito por Krebs *et al.* (1969).

Durante el periodo 2005-2007 Rivera-Téllez (2009) llevó a cabo un estudio de patrones de actividad y dinámica poblacional realizado durante las temporadas de otoño de 2005 y verano de 2006 y 2007. En este estudio se estimaron las densidades de PLCN en seis cuadrantes de 160x160 metros, tres de ellos en la Reserva Ecológica “El Uno” en ausencia de ganado y otros tres cuadrantes en el ejido “Ampliación Pancho Villa” con presencia de ganado. Durante las tres temporadas y bajo los dos tratamientos se estimó una densidad media aproximada de 6 individuos por hectárea y no se encontraron diferencias significativas ambos tratamientos (Rivera-Téllez 2009).

Otro de los estudios realizados en el complejo de colonias Janos-Casas Grandes, se realizó durante mayo y julio de 2009, donde se evaluaron un total de 11 colonias en el complejo con una variación de tamaño entre las colonias de 30-60,77 ha. En este estudio por medio del método de captura-recaptura de Schabel (Sutherland 2002), se estimó una densidad entre 2.7 y 6.6 individuos/ha (Montiel-Arteaga *et al.* 2015). Por otro lado se encontró una correlación positiva entre la densidad y la distancia a asentamientos humanos, donde Montiel y colaboradores proponen un efecto de refugio causado por la pérdida de hábitat. En ese mismo estudio se encontró que en los 266 perros llaneros capturados, el 79% presento prevalencia para el parásito *Leptospira interrogans*, donde las colonias de mayor tamaño presentan un menor prevalencia del parásito *Leptospira*

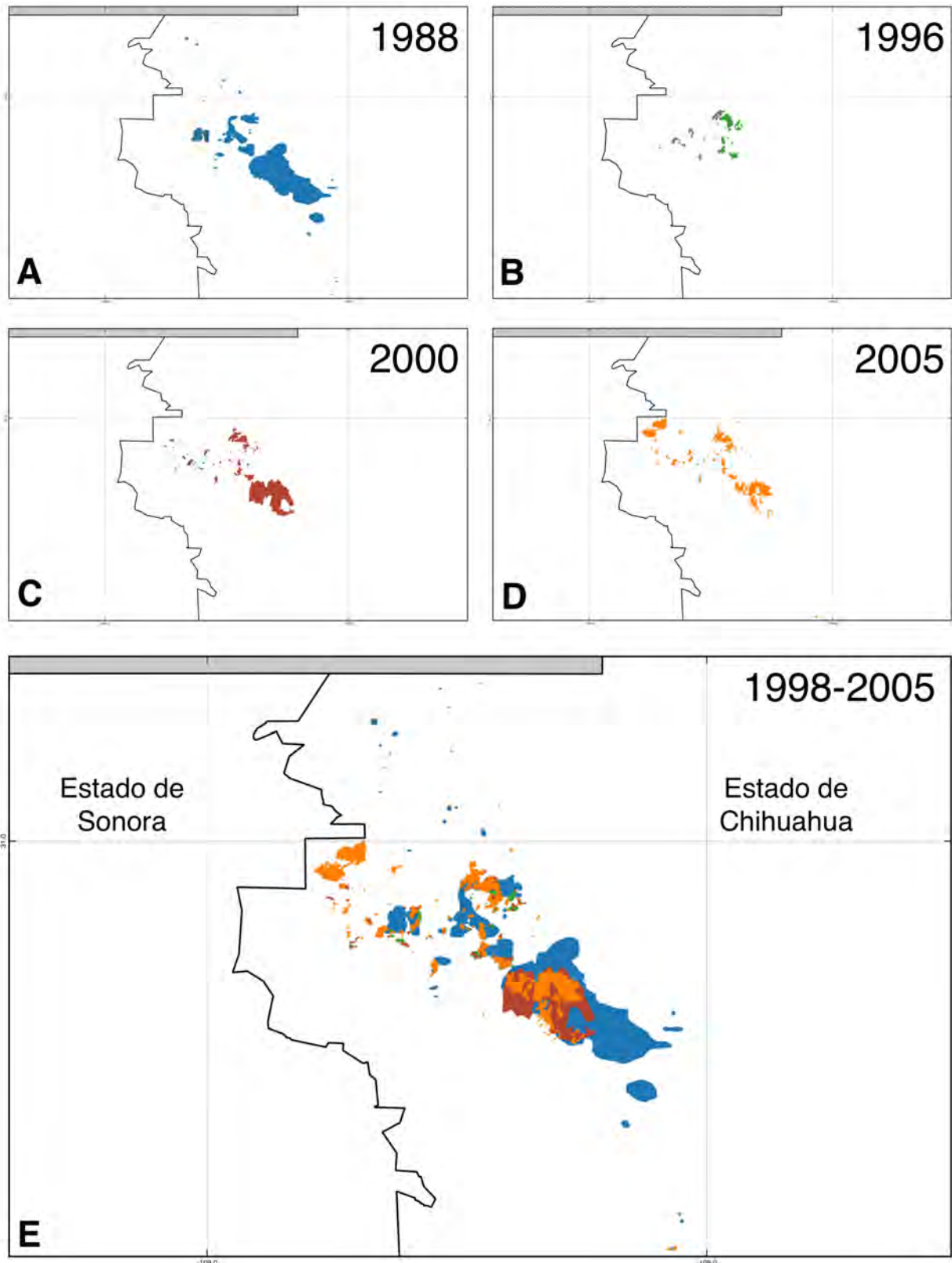


Figura 3. Distribución en los diferentes monitoreos de los PLCN en el complejo Janos-Casas Grandes Chihuahua. A) Distribución en 1998 por Ceballos *et al.* (1993). B) Distribución en 1996 por List (1997), en este estudio no se realizaron los mapas de las colonias del Cuervo situadas al sur del complejo. C) Distribución en 2000 por Marcé (2001). D) Distribución en 2005 por Ávila-Flores (2009). E) Distribución empalmada durante el periodo 1988-2005, nótese como la colonia de Monteverde (al oeste del complejo) no fue reportada su extensión hasta el año 2005.

sp., sin embargo la prevalencia no tuvo una correlación positiva en relación a las densidades en las colonias (Montiel-Arteaga *et al.* 2015).

Durante la misma temporada de campo también se determinó la diversidad de pulgas en las colonias. En total se encontraron cuatro especies de pulgas (*Pulex simulans*, *Echidnophaga gallinacea*, *Oropsylla hirsuta* y *Cediopsylla sp.*), donde las primeras tres se encontraron en 10 de las 11 colonias evaluadas y el 90% de los PLCN tuvo una o más especies de pulgas (Montiel-Arteaga 2015). Otro de los resultados a notar es la correlación positiva encontrada entre la densidad de perros llaneros y la carga total de pulgas de la especie *O. hirsuta*, y dado que *O. hirsuta* es el vector más competente de la peste, se analizaron las 349 muestras de esta especie de pulga en busca de *Yersinia pestis*, pero todas las muestras salieron negativas (Montiel-Arteaga 2015).

Durante el verano de 2010 se evaluaron las densidades de PLCN en el complejo, para ello se colocaron 15 parcelas de conteo en 14 diferentes colonias. Se estimó una densidad de 14.3 individuos/hectárea, siendo la densidad más baja de 7.4 individuo/ha y la más alta de 31.2 individuos/ha (Sánchez-Giraldo 2012). El mismo autor compiló las densidades reportadas en el complejo durante el periodo 2001-2009 y reportó una densidad promedio de 14.3 individuos por hectárea (Sánchez-Giraldo 2012).

Respecto a otras poblaciones de PLCN en México, estas se localizan en el estado de Sonora, en la cuenca del río San Pedro, y representan el límite noroeste de la distribución de PLCN en México (Moreno-Arzate *et al.* 2013). Uno de los primeros monitoreos en 2004 reporta que la colonia “La Mesa” tenía una extensión aproximada de 183 ha y en 2010 de 123 ha (Moreno-Arzate 2013). El último monitoreo de estas colonias fue realizado entre los años 2010 y 2012 para las dos colonias existentes: “La Mesa” y

“Palmitas”. Para la colonia de “La Mesa” la extensión estimada fue de 101.79 hectáreas con un perímetro de 5.13 km, en la cual se estimó la densidad entre 1.99 y 3.06 individuos/hectárea. Respecto a la población total de la colonia, Moreno-Arzate (2013) reporta una población máxima estimada de 770 individuos, calculada en el mes de julio de 2012.

Para la colonia “Palmitas” se reportó una extensión de 69.9 hectáreas y un perímetro de 3.54 km. La densidad anual promedio por el método de transecto de ancho variable fue de 3.23 individuos/hectárea y la densidad mediante el método de transecto de ancho fijo fue de 1.21 individuos/hectárea. La población máxima estimada reportada en esta colonia es de 387 individuos encontrados en el mes de septiembre de 2011 (Moreno 2013).

Amenazas a su conservación

Los perros llaneros de cola negra (*Cynomys ludovicianus*) fueron descritos científicamente como parte de las llanuras norteamericanas desde inicios del siglo XIX. Para finales de este siglo se presumía que, el PLCN, junto con las demás especies de perros llaneros del género *Cynomys* ocupaban más de 280 millones de hectáreas (Merriam 1902). Justo al pasar al siglo XX, en un prestigioso periódico de Texas, Merriam relata sobre invasiones a granjas, mermas en cultivos y un 50-75% de reducción de forraje debido a los perros de las praderas, iniciando de esta manera una campaña mediática sobre las pérdidas económicas que se pensaba provocaban los perros llaneros (Barko 1997). Es en el año de 1915 cuando el gobierno de los Estados Unidos toma la erradicación de los perros llaneros como un asunto de estado, proveyendo veneno a agricultores y ganaderos, así como designando agencias gubernamentales especializadas para su erradicación. Después de desaparecer millones de hectáreas en toda su área de distribución, el

gobierno federal estadounidense cesa el envenenamiento de perros llaneros de manera institucional, a la vez que prohíbe el uso del poderoso compuesto tóxico 1080 que era comúnmente empleado para su envenenamiento, sin embargo las técnicas de erradicación pasaron al uso de otros químicos tóxicos como Estricnina, Fosforo de Zinc, entre otros (Barko 1997). A pesar del cese del envenenamiento por vías gubernamentales, las agencias del Servicio de Vida silvestre favorecen la adquisición de tales compuestos a particulares para que ellos lleven a cabo envenenamiento. Hasta hoy en día la práctica de envenenar perros llaneros como medio de control, sigue vigente por muchos particulares en toda la distribución del PLCN (Hoogland 2006).

A lo largo de la última mitad del siglo XX y hasta la fecha, diferentes estudios han propuesto opiniones encontradas respecto al efecto de los perros llaneros en el pastizal, donde autores como Hassien reportaron mayores pérdidas de ganado en sitios con perros llaneros a comparación de sitios no colonizados, así como una disminución de la calidad del forraje (Hassien 1976), otros como Garret y colaboradores (1982) reportaron un aumento de vegetación poco útil para el ganado en colonias de perros llaneros. Por otro lado Whicker y Detling (1988), reportaban que a pesar que en el exterior de las colonias hay de dos a un tercio más de biomasa arriba del suelo, en el interior de las colonias mejoran las condiciones nutricionales del forraje al aumentar de dos a cuatro veces la proporción entre la biomasa viva en pie en relación con la biomasa muerta, así como un aumento en la cantidad del nitrógeno disponible. Es solo hace unas décadas, que con base en estudios ecológicos, se reconoció el papel de los perros llaneros como una especie ingeniera del ecosistema (Slobodchikoff *et al.* 2009) y una especie clave (Miller 1994; Kotliar 2006; Augustine y Baker 2013).

Actualmente los complejos de colonias de perros llaneros se encuentran dispersos a lo largo de su distribución histórica, donde las colonias persistentes representan refugios para la conservación de ésta especie, la biodiversidad asociada así como los pastizales de Norteamérica (Miller *et al.* 1996; Proctor *et al.* 2006; Ceballos *et al.* 2010).

La conversión del uso del suelo, y en específico los pastizales nativos dentro de la zona donde se encuentra una de las colonias más grandes de PLCN en México, que es actualmente la Reserva de la Biosfera Janos, a cultivos de manera ilegal o a matorrales desertificados como una causa del sobrepastoreo (Ceballos *et al.* 2010), es una tendencia a nivel mundial que se refleja claramente en México. De igual manera, la pérdida y fragmentación de dicho ecosistema ha llevado a la extinción a incontables poblaciones y especies, así como cambios en la dinámica del ecosistema alterando la estructura y función. Esta degradación tiene un efecto en los servicios ecosistémicos que estos roedores proveen llevando a una reducción de la calidad de vida para los humanos que se sirven de ellos (Ceballos *et al.* 2010; Estévez-Martínez *et al.* 2013).

La pérdida de hábitat por lo tanto, es una de las principales amenazas para los perros llaneros, actualmente en Norteamérica apenas un poco menos del 20% de los pastizales centrales no han sido convertidos en cultivos o a otro uso de suelo, y la mayoría de ellos permanece siendo utilizado para la ganadería. Se tiene el reporte que en la región de Janos-Casas Grandes, sitio donde se encuentra el complejo de colonias de perros llaneros mas grande del país, el área convertida de pastizal a suelo desnudo entre la década 1990-2000 se ha multiplicado 142 veces. De igual manera la superficie usada para agricultura intensiva, principalmente por cultivos de regadío con un pivote central, se ha multiplicado 1757 veces del periodo de 1993-2008 (Ceballos *et al.* 2005).

En el caso de la ganadería mal administrada, esta afecta principalmente en la eliminación de los pastos perennes (aquellos que perduran en todas las temporadas por varios años), transformándose en pastizales compuestos de especies anuales de bajo valor nutricional, además de que a través del ganado se favorece la dispersión de semillas de plantas leñosas como el mesquite (*Prosopis glandulosa*), dejando el lugar abierto para la invasión de arbustos y cambiando totalmente la estructura de la comunidad al transformarla a un matorral árido que limita la existencia de los perros llaneros, además de disminuir la productividad para actividades como la ganadería (Ceballos *et al.* 2010). Muchas de las veces éstos matorrales se componen de plantas no comestibles para el ganado como el popotillo (*Ephedra trifurca*) las cuales crean un ambiente hostil para el establecimiento de las colonias de PLCN, ya que impiden el crecimiento de otros pastos y reducen la visibilidad ampliando la probabilidad de que sean depredados. De igual manera dichos arbustos resultan hostiles para el ganado y la agricultura, elevando los gastos para la preparación de la tierra al ser extremadamente difíciles de remover (Ceballos *et al.* 1993; Hoogland 2006).

Otra de las amenazas antropogénicas sobre los PLCN en la Reserva de la Biósfera de Janos, es el envenenamiento como método de erradicación en las áreas en que habita para instalar cultivos. Estas actividades ampliamente fomentadas en décadas pasadas en campañas gubernamentales con fondos para su erradicación, encuentran motivo en la actualidad con la falsa idea de que compiten con el ganado por el pasto o que las madrigueras provocan que el ganado y los caballos se rompan las patas aunque no se tenga ningún reporte formal de ello (Hoogland 2006). A pesar de estar actualmente protegidos por las leyes Mexicanas (NOM-059) y de estar dentro de la Reserva de la Biosfera Janos que es una categoría dentro del sistema de áreas naturales protegidas

mexicano, sus poblaciones en México siguen siendo afectadas por envenenamiento directo.

Ante este panorama el presente estudio busca responder cuáles han sido los cambios en la distribución geográfica de los PLCN desde su último monitoreo en 2005 en el CJCG, cuál ha sido la variación de la densidad y abundancia de perros llaneros de cola negra y qué recomendaciones específicas a cada colonia se pueden proponer para favorecer su conservación en el futuro en la región.

OBJETIVOS

Este estudio tiene como objetivo principal determinar el estado de conservación de los perros llaneros de cola negra (*Cynomys ludovicianus*) en el noroeste de Chihuahua, México, así como recomendar acciones específicas para su conservación.

Objetivos particulares

- Determinar la distribución y abundancia de los perros llaneros de cola negra.
- Comparar los cambios en la distribución y abundancia de perros llaneros de cola negra en el periodo 1988-2013.
- Recomendar acciones de conservación en las diferentes escalas espaciales.

MÉTODOS

Sitio de estudio

Las colonias de perros llaneros de cola negra (PLCN) que se evaluaron en este estudio se encuentran en el noroeste del estado de Chihuahua en México (Figura 4). El complejo de colonias Janos-Casas Grandes (CJCG) se encuentra en una cuenca amplia en donde la vegetación está dominada por pastos como el zacate tres barbas (*Aristida adscensionis*), zacate de tres barbas abierto (*Aristida divaricata*), navajita anual (*Bouteloua aristidoides*), navajita de agua (*B. barbata*), navajita azul y negra (*B. gracilis* y *B. eriopoda*), zacate guía (*Panicum obtusum*), zacate toboso (*Pleuraphis mutica*) y hierbas como (*Erodium cicutarium*), el trigo indio (*Plantago sp.*) (CONANP 2013).

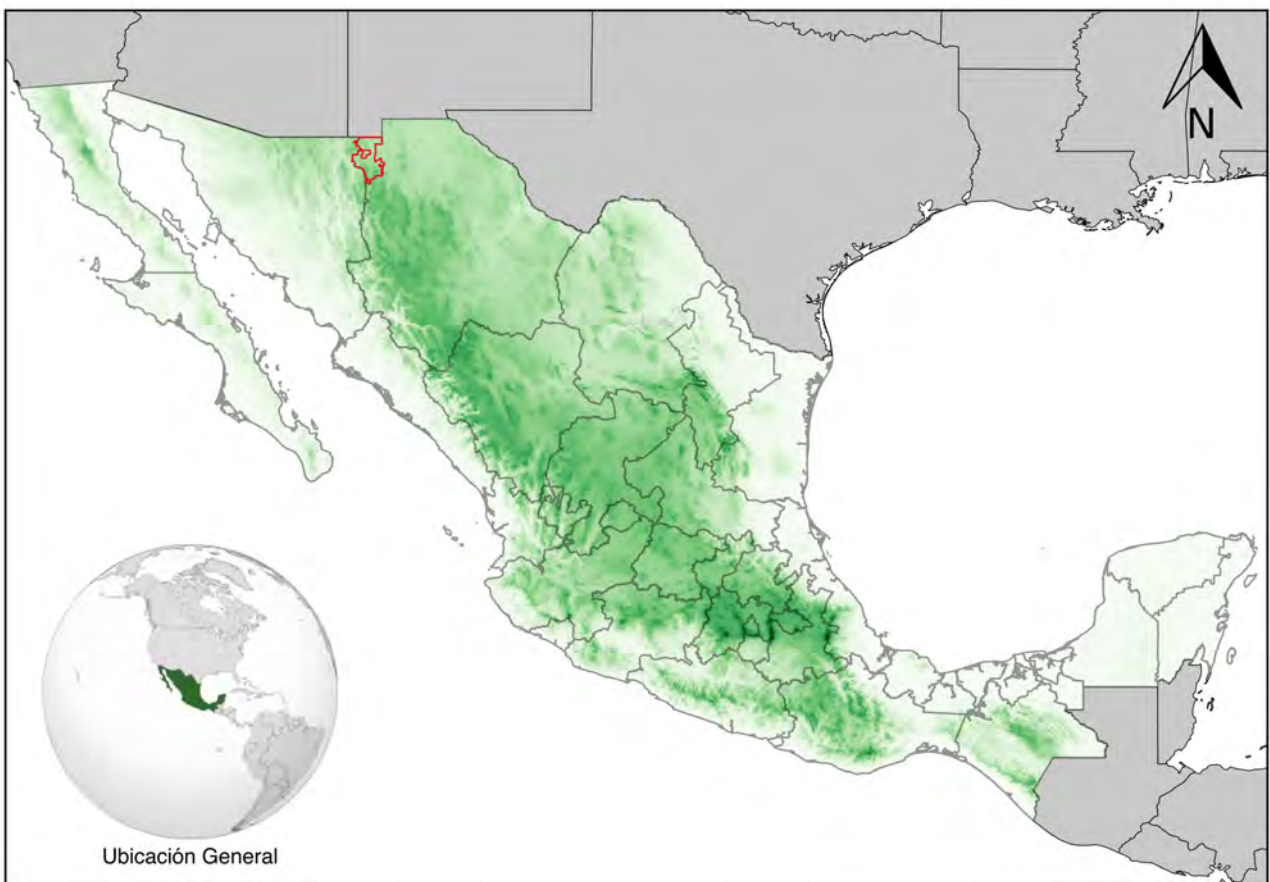


Figura 4. Ubicación general del sitio de estudio en México. El polígono en rojo muestra los límites de la Reserva de la Biósfera de Janos en el estado de Chihuahua.

El clima en la región es árido templado con veranos calientes, lluvias invernales y una oscilación térmica de más de 14°C (CONANP 2013). Para obtener la información climática durante el periodo 2005-2013, se empleó la información de la estación meteorológica de Antelope Wells, Nuevo México en los Estados Unidos de América, la cual se encuentra aproximadamente a 17 km al norte de la colonia más cercana reportada en este estudio. Durante el periodo 2006-2013 (Figura 6), la precipitación media anual fue de 307.7 mm, donde el año más seco fue 2012 con 227.4 mm y el más húmedo 2009 con 372.7 mm. En el mismo periodo la temperatura media anual fue de 15.8°C, la temperatura mínima media anual de 6.3°C y la máxima media anual de 25.3°C (Menne *et al.* 2012). Durante el periodo 2006-2013 se tuvo registro durante el mes de febrero de 2011 un descenso anormal de la temperatura alcanzando los -21.1°C (Figura 5; Menne *et al.* 2012). Posteriormente se registró una sequía en el municipio de Janos cuyo pico de intensidad

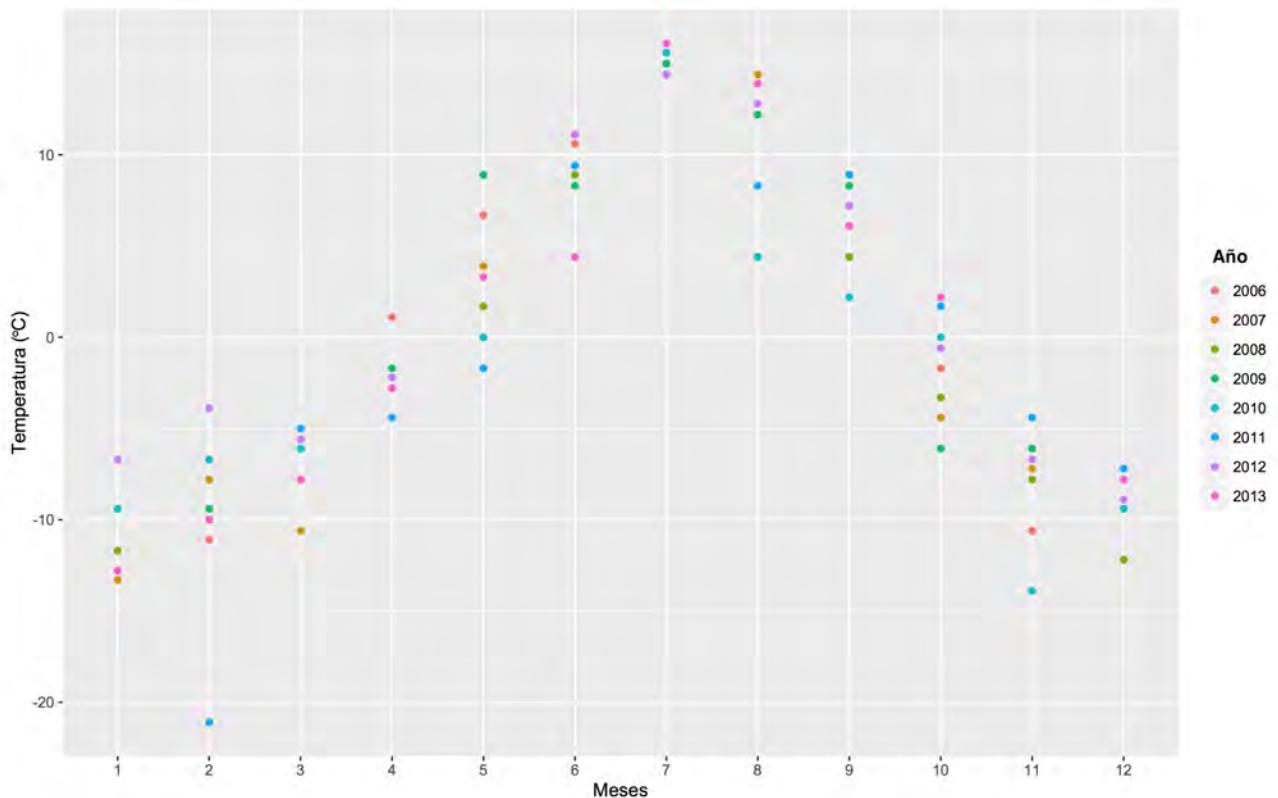


Figura 5. Temperatura mínima extrema registrada por mes en la zona durante el periodo 2006-2013. Obsérvese que en el año 2011 en el mes de febrero ocurrió una helada en la que se alcanzó una temperatura mínima de -21.1 °C. Fuente: National Ocean and Atmospheric Administration (Menne *et al.* 2012).

fue en el año 2011 de marzo a noviembre, en los que se registraron sequías extremas y excepcionales (SMN-CONAGUA 2016).

La región es una matriz de ranchos ganaderos, ejidos y comunidades menonitas. Las principales actividades han sido la agricultura y ganadería, las cuales han sido la principal causa de la degradación de los pastizales (Davidson *et al.* 2010; Ceballos *et al.* 2010). La mayor parte de la distribución reportada de PLCN en el estado de Chihuahua, las colonias se encuentran actualmente dentro de la Reserva de la Biósfera de Janos (RBJ). La RBJ se localiza en el municipio de Janos en el noroeste del estado Chihuahua, colindando al oeste con Sonora y al norte con la frontera de los Estados Unidos de América. Las coordenadas extremas de la reserva son 31.185454 y 30.19095967 latitud Norte, 108.946992 y 108.989472 longitud Oeste (CONANP 2013).

La RBJ está dentro del esquema de protección de Reserva de la Biósfera desde 2009, con la intención de proteger flora, fauna y ecosistemas enteros representativos de México. En conjunto la RBJ comprende un total de 526,482 hectáreas. En aspectos ecológicos la RBJ tiene afinidad neártica ya que tiene elementos que están mejor representados a mayores latitudes (Brown 1994), sin embargo también tiene influencia neotropical ya que representa el límite norte de la Sierra Madre Occidental que discurre hacia el sur de México (CONANP 2013).

En el contexto social, la Reserva de la Biósfera de Janos (RBJ) tiene 53 localidades con una población total de 2,572 habitantes (CONANP 2006). Donde la mayoría de sus habitantes se dedican a actividades del sector primario, incluyendo ganadería extensiva, la agricultura de irrigación y la silvicultura en la parte serrana (CONANP 2013). Estas dos primeras actividades han tenido un impacto negativo en la reserva debido al

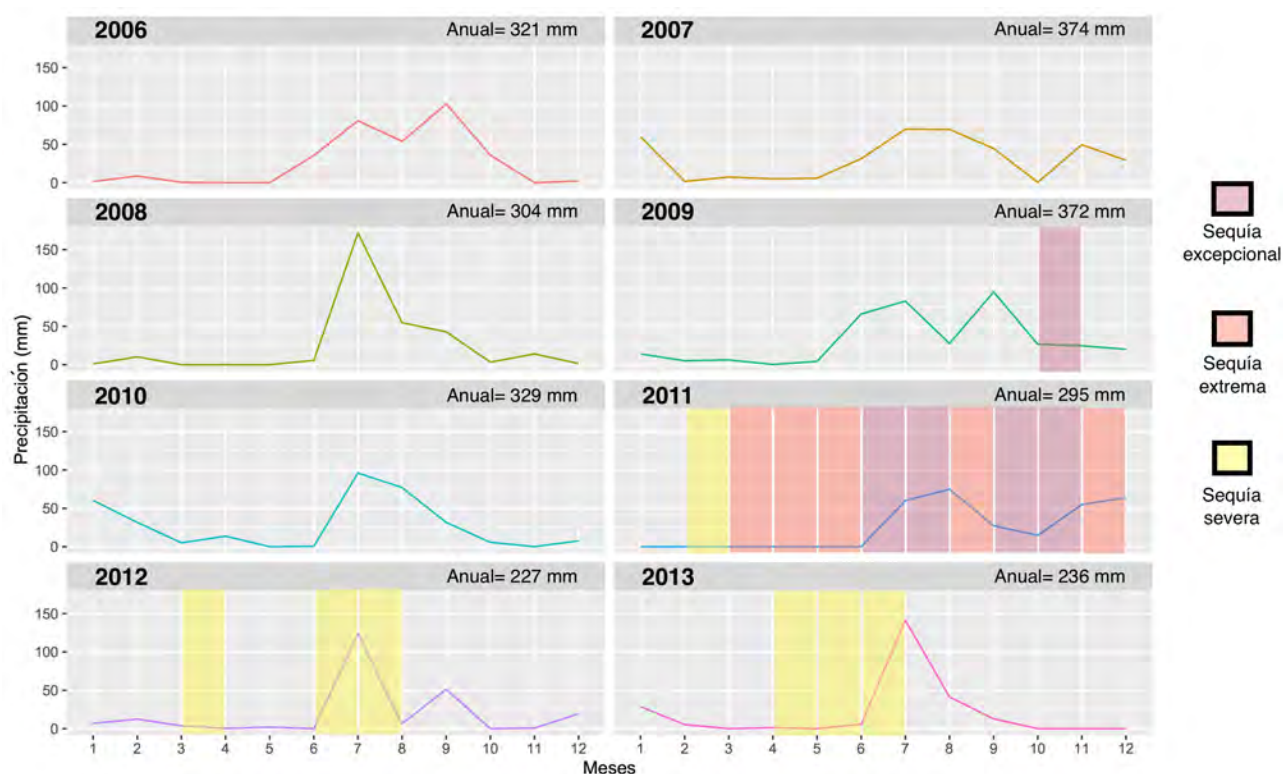


Figura 6. Monitoreo mensual de precipitación y sequía en el municipio de Janos Chihuahua, durante el periodo 2008-2013. La clasificación de sequía es de acuerdo al Monitor de Sequía de América del Norte (NADM). Fuente: Servicio Meteorológico Nacional (SMN-CONAGUA 2016). Los datos de la precipitación son de la estación meteorológica de Antelope Wells, Nuevo México en los Estados Unidos de América. Proporcionados por la National Ocean and Atmospheric Administration (Menne *et al.* 2012).

sobrepastoreo y cambios en el uso del suelo (Ávila-Flores *et al.* 2012). Respecto a la tenencia de la tierra el área de la RBJ se conforma por 90 propiedades, de las cuales 70 son propiedad privada y 20 propiedad ejidal (CONANP 2006).

Estimación de la distribución

La actualización de los mapas de distribución de las colonias de PLCN se llevó a cabo en los meses de julio y agosto del 2013, tomando como base para la localización de las colonias en el estado de Chihuahua, las mismas colonias reportadas en el monitoreo previo en 2005 realizado por Ávila-Flores (2009).

La confirmación en campo se realizó ubicando un observador en el centroide de la colonia reportada en 2005, el cuál determinó la presencia o ausencia de PLCN en el área de cobertura de la colonia de 2005. En el caso de que la colonia fuera extensa y no fuera posible visualizar los límites desde el centro, se recorrió desde el centro hacia los cuatro puntos cardinales en busca de fragmentos internos o para ubicar el borde de la colonia.

Las colonias activas (con presencia de perros llaneros), fueron delimitadas siguiendo el borde de las mismas empleando GPS Garmin de la serie e-trex 20 y 30 (Figura 7). El borde se definió mediante los siguientes criterios: a) búsqueda de madrigueras activas (presencia de excretas o escarbadas recientemente), b) presencia de perros llaneros vigilantes y c) visibilidad del borde por efectos de forrajeo. La geoposición de los bordes de las colonias fueron descargados y procesados a polígonos mediante el sistema de información geográfica QGIS (2015).

Para cada una de las colonias se obtuvo el área y el perímetro. Una vez obtenidos los metadatos de cada colonia se determinó la superficie total que ocupa el complejo para posteriormente compararlos con los mapas de distribución realizados en años pasados.

Para comparar la superficie ganada, perdida y estable en relación al complejo de colonias en el 2005, se superpusieron los mapas de las colonias en ambos años mediante el sistema de información geográfica QGIS (2015). Se consideró como área perdida a aquellas colonias que se encontraban presentes en el año 2005 y en el 2013 ya no estaban, como área ganada el área que no se encontraba ocupada por PLCN en 2005 y en 2013 se encontró ocupada y la superficie estable se considera aquella que permaneció ocupada en 2005 y en 2013.



Figura 7. Delimitación del borde de las colonias para determinar su ubicación y extensión. Durante el trabajo de campo se emplearon bicicletas como medio de transporte.

Estimación de densidades

La estimación de las densidades se llevó a cabo durante el otoño de 2013 en las colonias del CJCG (Figura 8). Para estimar las densidades se empleó el método de conteo máximo sobre la superficie (MAGC por sus siglas en inglés) como una adaptación del método de conteo visual empleado por Severson y Plumb (1998), y de acuerdo a la metodología seguida en monitoreos previos en el complejo Janos-Casas Grandes de Ávila-Flores (2009). Se establecieron 40 parcelas de conteo de 150 x 150 metros en 24 colonias del complejo, donde el número de parcelas por colonia dependió del tamaño de la colonia con una variación de una a siete parcelas por colonia.

Los conteos se hicieron durante dos días consecutivos para cada una de las parcelas durante los meses de septiembre y octubre de 2013. El procedimiento de conteo consistió en delimitar las orillas de las parcelas con banderas de colores un día anterior. El día del conteo un observador llegaba a la parcela antes de que comenzaran a emerger de las madrigueras los PLCN basados en observaciones de días anteriores, que fue aproximadamente a las 06:30 am, posteriormente un observador se colocaba de 30 a 40 metros afuera del límite oriental de la parcela y comenzaba las observaciones 30 minutos

después de su llegada para que los animales se habituaran a su presencia. Los PLCN se contaron con la ayuda de binoculares de 8x40 mm mediante el barrido de la parcela en intervalos de 15 minutos entre las 07:00 y 09:00 a.m., tomando registro por separado de adultos y juveniles. Como un índice de la densidad de población, se usó el conteo máximo sobre la superficie (MAGC), definido como el conteo más alto durante los dos días. El MAGC ha resultado efectivo en el monitoreo del tamaño poblacional (Biggins *et al.* 2006; Miller y Cully 2001), además de que ha mostrado una alta correlación con estimados más precisos y laboriosos como el de captura-recaptura (Menkens *et al.* 1990; Fagerstone y Biggins 1986; Menkens y Anderson 1993; Severson y Plumb 1998), y los de captura-reavistamiento (Facka *et al.* 2008). Otra de las ventajas del MAGC es que no sobrestima las poblaciones al no estar basado en conteos de madrigueras (Menkens *et al.* 1998; Facka *et al.* 2008).

Para estandarizar la densidad entre las parcelas, se dividió el MAGC entre el área de cada parcela (1.25 hectáreas). Dado que las condiciones del microrelieve y la altura del pastizal no dificultaban la visibilidad de los PLCN de manera considerable, no se aplicó ningún factor de corrección, a diferencia de otros trabajos realizados (Severson y Plumb



Figura 8. (Izquierda) Establecimiento de parcelas de conteo de densidades en las colonias del “Cuervo”. (Derecha). Observadores contando PLCN durante la estimación de las densidades.

1998; Facka *et al.* 2008), por otro lado únicamente se asignaron observadores más experimentados a parcelas con un microrelieve más accidentado.

Estimación del área perdida por agricultura

Una vez obtenida el mapa de la distribución de las colonias de PLCN en 2013, empleando el sistema de información geográfica QGIS 2.8.1-Wien (QGIS 2015), se colocó el mapa de las colonias en 2005 con la finalidad de ubicar el área perdida en el periodo. Posteriormente para determinar el área perdida por cultivos se utilizó una imagen satelital del momento en el que se realizó el monitoreo (junio de 2013) con una resolución de 30 metros. Para esto se emplearon las imágenes satelitales LANDSAT 8 con el sensor OLI_TIRS en la banda 8 y con una nubosidad de menor al 11% con fecha del mes de junio de 2013 (Imágenes LC80340392013196LGN00 y LC80340382013196LGN00), cortesía del U.S. Geological Survey. Una vez identificados los cultivos que ocupaban parte del área perdida en el periodo 2005-2013, se trazó un polígono para poder estimar el número de parches y el total de área perdida por agricultura en el complejo (Figura 9).

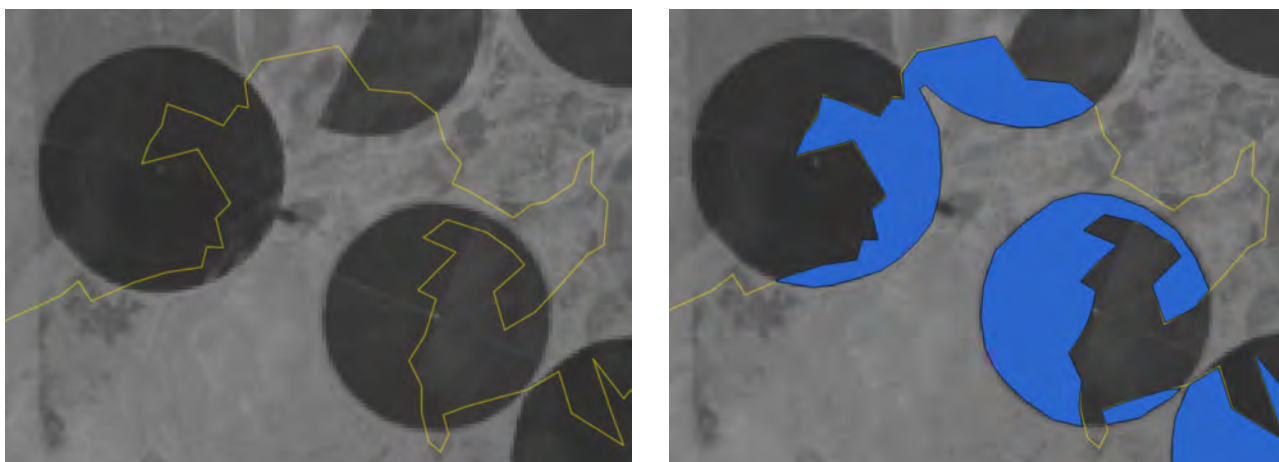


Figura 9. Determinación del área perdida por agricultura en el periodo 2005-2013. El borde en amarillo representa el borde de la colonia de PLCN en 2005 (izquierda), la imagen satelital en 2013 nos muestra la ocupación del área por cultivo (cultivos de pivote vistos como círculos negros en la imagen satelital) y posteriormente en la imagen de la derecha nos muestra el trazado de los polígonos del pérdida del área ocupada por agricultura. Imágenes satelitales LANDSAT cortesía del U.S. Geological Survey.

Conectividad, aislamiento y vecinos más cercanos

En el presente estudio se define la conectividad de una colonia específica como el número de posibles colonias a las cuales un PLCN puede migrar, tomando como límite el promedio de dispersión intercolonial de 5 km (Garret y Frankilin 1988).

La conectividad de las colonias (Figura 10), se estimó mediante el sistema de información geográfica QGIS 2.8.1-Wien (QGIS 2015), donde primero se obtuvo un centroide de cada una de las colonias en los años 2005 y 2013, posteriormente mediante la función de *Matriz de distancia*, se obtuvo una matriz con la distancia que existe entre cada centroide a todos los demás, luego mediante la plataforma R (R Core Team 2015) se filtraron los centroides de las colonias que estuvieran a una distancia menor o igual a 5000 metros. Por último con los resultados del filtro aplicado, se obtuvo la conectividad para cada colonia contando el número de colonias asociadas que tuviera cada colonia.

El análisis del aislamiento de las colonias del complejo se llevó a cabo siguiendo la fórmula de Forman y Godron (1986), donde el aislamiento de cada colonia se calcula del producto del inverso de su conectividad por la suma de las distancias a todas las colonias vecinas. El aislamiento tiene un rango de valores que van desde las colonias menos aisladas (valores cercanos al cero) y colonias muy aisladas (valor máximo de 5 km a aquellas colonias que no tienen ninguna colonia vecina). Los análisis para obtener las medias, medianas, así como para comprobar su normalidad y diferencias entre los años, se realizaron sin tomar en cuenta aquellas colonias sin colonias vecinas (aquellas colonias con valor de conectividad igual a cero).



Figura 10. Esquema de la determinación de la conectividad de las colonias. Con base en el centroide de cada colonia se estimó la distancia de esta con el resto, y solo aquellas colonias cuya distancia entre ellas fue menor al máximo de dispersión de los PLCN (5 km) se consideraron como vecinas. El número de colonias vecinas determina el valor asignado de conectividad para cada colonia. En el ejemplo se observa la colonia focal “Tierras Prietas Oeste” (marcada con la estrella roja), la cual tiene dos colonias vecinas: “El Águila A” y “Buenos Aires B1”, por lo tanto el valor de la conectividad para esta colonia es de 2 colonias.

El análisis de vecinos más cercanos nos ofrece el índice **ANN**, (por sus siglas en inglés: Average Nearest Neighbor), el cual determina el patrón de distribución agregado o disperso de distintos elementos en un espacio determinado. En este estudio, para observar el patrón de distribución de las colonias en el año 2013 respecto al último monitoreo realizado en el año 2005 (Ávila-Flores 2009), se emplearon los mapas de los complejos de colonias de PLCN obtenidos en el año 2005 y en el año 2013 para después analizarlos mediante la herramienta *Vecinos más próximos* en el sistema de información geográfica QGIS (2015). El análisis consta en primer lugar con la determinación del centroide de cada colonia, posteriormente se calcula el promedio de la distancia de cada centroide con su vecino más cercano de la siguiente manera:

$$\bar{D}_0 = \frac{\sum_{i=1}^n d_i}{n}$$

donde D_o es la distancia promedio observada del total de colonias n , considerando la distancia del centroide de cada colonia d_i con su vecino más cercano. Posteriormente se calcula la distancia promedio hipotética entre los centroides considerando una distribución aleatoria de la siguiente manera:

$$\bar{D}_E = \frac{0.5}{\sqrt{n/A}}$$

donde D_E es la distancia esperada promedio para todas las colonias n , y A representa el área del rectángulo mínimo que incluya todas las colonias. Posteriormente se calcula el índice de vecinos más cercanos (ANN por sus siglas en inglés) obteniendo la razón de la distancia promedio observada D_o , entre la distancia promedio esperada D_E . En el caso de que el valor de la distancia observada sea menor que la distancia esperada se considera el patrón de distribución de las colonias como agregado, en cambio si el valor de la distancia esperada es mayor se considera un patrón de distribución disperso. Por lo tanto en caso de obtener valores del índice ANN menores a 1 se considera un patrón agregado, en cambio si se obtienen valores mayores a 1 se considera un patrón disperso. Por último, el valor z del estadístico se calcula de la siguiente manera:

$$z = \frac{\bar{D}_O - \bar{D}_E}{SE}$$

donde

$$SE = \frac{0.26136}{\sqrt{n^2/A}}$$

Los límites de confianza con un 95% de confianza para la distancia promedio esperada D_E , se estimaron duplicando el error estándar y el producto sumado y restado. Utilizando

los límites de confianza superior e inferior de la D_E dividido entre el valor estimado de D_E , se calculó el rango que debe tener el valor de AAN para asumir la regularidad o la agrupación de las colonias *sensu* Pinder y Whiterick (1972). Tomando un $\alpha=0.05$, consideraremos que el índice es significativo para un patrón de distribución agregado si el valor de z es inferior a -1.96 y el patrón de distribución disperso es significativo si el valor de z es mayor a 1.96 .

Correlaciones entre las variables

Posteriormente para determinar la existencia de correlaciones entre las variables obtenidas de las colonias se corrieron análisis de correlación de Pearson por medio del programa de R (R Core Team 2015). Las variables confrontadas fueron la densidad de la colonia, el área, el perímetro, la conectividad y el aislamiento. Para hacer las correlaciones se utilizaron los valores de las 85 colonias. Únicamente en el caso de las correlaciones que se confrontaron con los valores de la densidad, se analizaron solamente los valores de las 24 colonias en las que se estimó la densidad.

Escenarios de conservación

Con la finalidad de recomendar acciones de conservación, de acuerdo al estado y principales riesgos de cada colonia, se diseñaron cuatro escenarios de conservación con base en la conectividad y el aislamiento de cada colonia (List 1996; Marcé 2001). Dado que el tamaño de la colonia es uno de los principales factores de riesgo para la prevalencia de las colonias (Lomolino y Smith 2001), esta variable es considerada en todos los escenarios, teniendo como referencia que el área mínima necesaria para que el pastizal sea funcional con toda la biodiversidad asociada a las colonias de PLCN es de

4000 hectáreas (Conservation Breeding Specialist Group 2004). Para definir los escenarios de conservación, se emplearon los valores de las medianas de la conectividad y el aislamiento de las colonias en 2013 como límites para definir dos grupos para cada parámetro, de esta manera se asignaron cuatro categorías de la siguiente manera:

- 1) Colonias poco conectadas y muy aisladas
- 2) Colonias poco conectadas y poco aisladas
- 3) Colonias muy conectadas y muy aisladas
- 4) Colonias muy conectadas y poco aisladas

Posteriormente, las recomendaciones de acciones para la conservación de las colonias de PLCN en todo el complejo y en cada uno de los cuatro escenarios se basaron en acciones similares realizadas y recomendaciones de manejo en otros sitios de la distribución del PLCN.

RESULTADOS

Distribución y dinámica de las colonias

En la actualización de la distribución del perro llanero de cola negra (*Cynomys ludovicianus*) en el estado de Chihuahua llevado a cabo en 2013, se registró un polígono

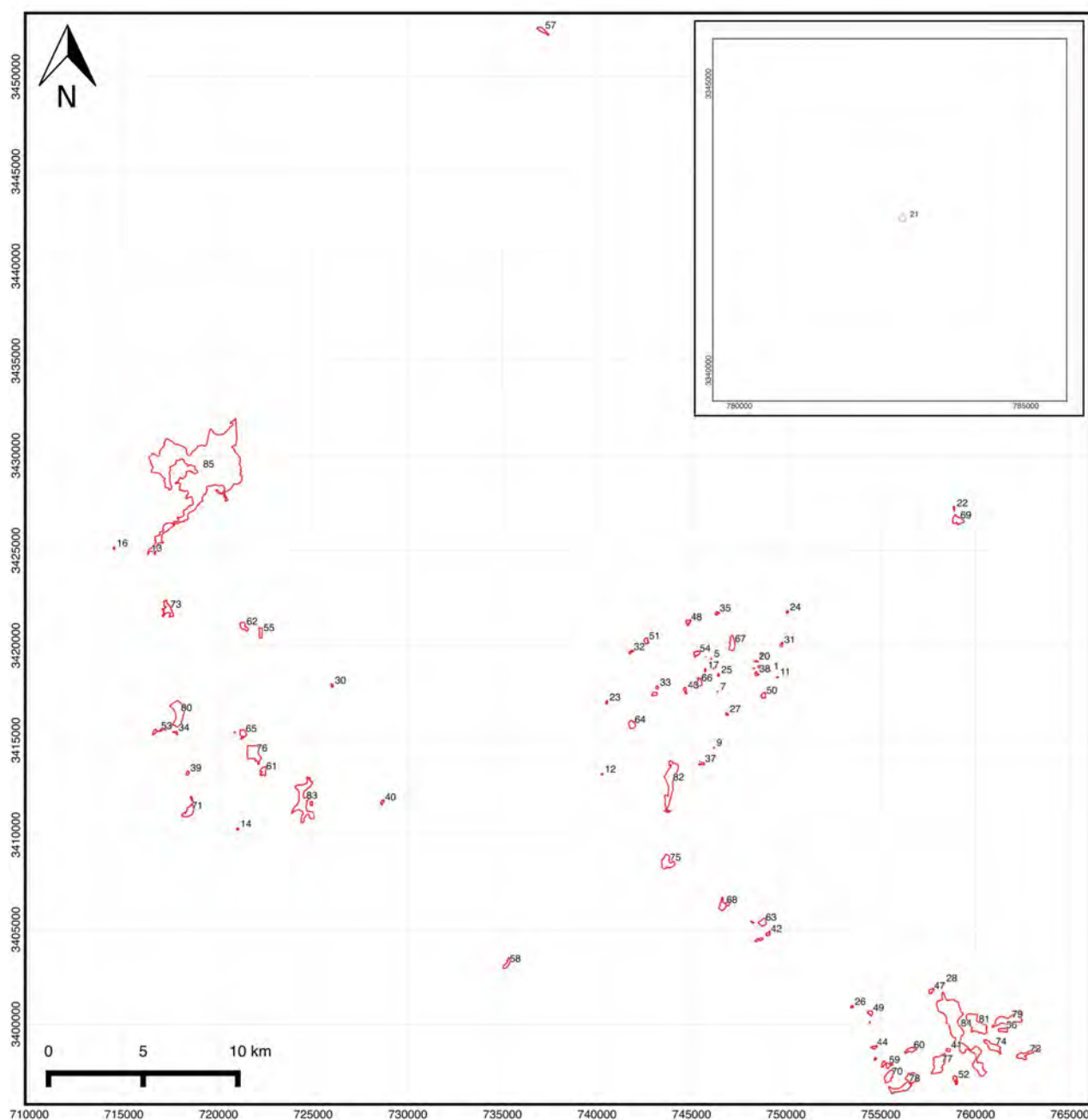


Figura 11. Mapa de las colonias de PLCN en 2013 en el estado de Chihuahua. Los números indican el número de identificación de la colonia empleado en el presente estudio. El recuadro en la esquina superior izquierda muestra la colonia "Mata Ortiz", la cual es el límite sureste de la distribución en México.

mínimo convexo de 288,095 hectáreas. Los límites en su distribución en este estado son los siguientes: al norte (31.2522° latitud N), al sur (30.1818° latitud N), al oeste (108.7553° longitud O) y al Este (108.061800° longitud O). Por otro lado las colonias se encuentran en un rango de altitud que va desde los 1300 a los 1600 metros sobre el nivel del mar.

En total se encontraron 85 colonias (Figura 11), de las cuales 84 de ellas se encuentran en el municipio de Janos y únicamente la colonia de “Mata Ortiz” en el municipio de Casas Grandes. En lo que respecta a la Reserva de la Biósfera de Janos, sólo trece colonias están afuera del polígono de la reserva y son las colonias de: “Monteverde 7”, “Monteverde G”, “Nevárez A”, “Nevárez B”, “Nevárez C”, “Nevárez D”, una parte de la colonia “Pancho Villa D2”, “Carretas”, “Km 10 A”, “Km 10 B”, “El Gavilán B”, una parte de la colonia “Gavilán H” y la colonia de “Mata Ortiz”.

En total, las 85 colonias de PLCN en Chihuahua suman una superficie ocupada de 2,298.98 hectáreas (Tabla 1), siendo la colonia más pequeña “El Gavilán F” en la cual sólo se encontró una madriguera y fue marcado como un punto. La colonia más grande fue la de “Monteverde A2” con una extensión de 1,120.45 ha. El tamaño medio de las colonias encontrado fue de 27.04 ± 26.4 y un coeficiente de variación de 4.56. En suma el borde de todas las colonias de Chihuahua es de 170.8 km, donde la colonia de “Monteverde A2” tuvo el perímetro más grande con 37.63 km y la más pequeña 20 metros.

Tabla 1. Listado de las colonias con sus atributos en 2013 en el estado de Chihuahua.

| ID | Colonia | Área (ha) | Perímetro (km) | Conectividad | Aislamiento | Categoría |
|----|---------------|-----------|----------------|--------------|-------------|-----------|
| 1 | El Gavilán F | 0.003 | 0.02 | 21 | 2.49 | 1 |
| 2 | El Águila C | 0.004 | 0.03 | 14 | 3.57 | 1 |
| 3 | La Báscula 11 | 0.01 | 0.04 | 27 | 2.61 | 1 |

| ID | Colonia | Área (ha) | Perímetro (km) | Conectividad | Aislamiento | Categoría |
|----|---------------------|-----------|----------------|--------------|-------------|-----------|
| 4 | La Báscula 9 | 0.07 | 0.11 | 28 | 2.55 | 1 |
| 5 | La Báscula 10 | 0.08 | 0.19 | 27 | 2.52 | 1 |
| 6 | El Uno Norte A | 0.16 | 0.17 | 23 | 2.25 | 1 |
| 7 | El Gavilan A5 | 0.16 | 0.19 | 28 | 2.74 | 1 |
| 8 | El Cuervo A3 | 0.19 | 0.19 | 13 | 2.94 | 1 |
| 9 | El Águila D | 0.2 | 0.19 | 19 | 3.65 | 1 |
| 10 | Nevarez C | 0.27 | 0.2 | 8 | 2.86 | 1 |
| 11 | El Gavilán G | 0.38 | 0.39 | 21 | 2.8 | 1 |
| 12 | Los Ratones Oeste | 0.45 | 0.34 | 3 | 3.5 | 1 |
| 13 | Monteverde A3 | 0.47 | 0.29 | 2 | 2.47 | 1 |
| 14 | Pancho Villa C | 0.65 | 0.41 | 6 | 3.67 | 1 |
| 15 | Buenos Aires B2 | 0.72 | 0.46 | 4 | 1.09 | 1 |
| 16 | Monteverde A1 | 0.77 | 0.35 | 2 | 3.05 | 1 |
| 17 | La Báscula 4 | 0.8 | 0.49 | 29 | 2.7 | 1 |
| 18 | El Gavilán A1 | 0.81 | 0.43 | 22 | 2.41 | 1 |
| 19 | El Cuervo A5 | 0.92 | 0.43 | 13 | 2.68 | 1 |
| 20 | El Gavilán A2 | 0.96 | 0.55 | 22 | 2.19 | 1 |
| 21 | Mata Ortiz | 1.04 | 0.4 | 0 | 5 | 2 |
| 22 | Km10 A | 1.09 | 0.55 | 1 | 0.66 | 2 |
| 23 | La Cal | 1.1 | 0.51 | 8 | 3.36 | 2 |
| 24 | El Gavilán B | 1.11 | 0.61 | 15 | 3.7 | 2 |
| 25 | La Báscula 3 | 1.12 | 0.44 | 29 | 2.63 | 2 |
| 26 | El Cuervo A1 | 1.19 | 0.44 | 10 | 3.36 | 2 |
| 27 | El Uno Norte B | 1.2 | 0.5 | 25 | 3.03 | 2 |
| 28 | El Cuervo A10 | 1.29 | 0.45 | 13 | 3.73 | 2 |
| 29 | El Gavilán A3 | 1.29 | 0.45 | 23 | 2.34 | 2 |
| 30 | Carretas | 1.37 | 0.52 | 1 | 4.69 | 2 |
| 31 | El Gavilán H | 1.69 | 0.71 | 20 | 3.01 | 2 |
| 32 | La Báscula 13 | 1.73 | 0.86 | 15 | 3.56 | 2 |
| 33 | El Uno-La Báscula B | 1.73 | 0.49 | 20 | 3.07 | 2 |
| 34 | Santa Anita C | 2.08 | 0.75 | 7 | 2.76 | 2 |
| 35 | La Báscula 6 | 2.11 | 0.69 | 23 | 3.47 | 2 |
| 36 | Pancho Villa D1 | 2.23 | 0.63 | 5 | 3.08 | 2 |
| 37 | El Águila B | 2.23 | 0.89 | 13 | 3.56 | 2 |

| ID | Colonia | Área (ha) | Perímetro (km) | Conectividad | Aislamiento | Categoría |
|----|---------------------|-----------|----------------|--------------|-------------|-----------|
| 38 | El Gavilán A4 | 2.26 | 0.78 | 23 | 2.33 | 2 |
| 39 | Pancho Villa A | 2.49 | 0.68 | 9 | 3.18 | 2 |
| 40 | Los Bejucos B | 2.59 | 0.75 | 2 | 3.96 | 2 |
| 41 | El Cuervo A15 | 2.75 | 0.67 | 18 | 3.01 | 2 |
| 42 | Buenos Aires E | 2.92 | 0.95 | 4 | 1.27 | 2 |
| 43 | La Báscula 2 | 3.09 | 1 | 30 | 3.19 | 2 |
| 44 | El Cuervo A4 | 3.11 | 0.83 | 14 | 2.81 | 2 |
| 45 | El Uno-La Báscula A | 3.8 | 0.88 | 21 | 3.25 | 2 |
| 46 | Buenos Aires D | 4.04 | 1.2 | 4 | 1.28 | 2 |
| 47 | El Cuervo A9 | 4.22 | 0.96 | 16 | 3.71 | 2 |
| 48 | La Báscula 5 | 4.38 | 1.31 | 20 | 3.26 | 2 |
| 49 | El Cuervo A2 | 4.47 | 0.83 | 13 | 3.12 | 2 |
| 50 | Papalote San Pedro | 5.09 | 0.97 | 24 | 3.02 | 2 |
| 51 | La Báscula 12 | 5.23 | 1.09 | 17 | 3.43 | 2 |
| 52 | El Cuervo A11 | 5.7 | 1.85 | 15 | 3.32 | 2 |
| 53 | Santa Anita B | 6.36 | 2.03 | 6 | 3.02 | 2 |
| 54 | La Báscula 8 | 6.56 | 1.69 | 25 | 2.65 | 2 |
| 55 | Monteverde 7 | 7.25 | 1.43 | 2 | 2.83 | 2 |
| 56 | El Cuervo A17 | 7.52 | 1.26 | 11 | 2.84 | 2 |
| 57 | Loma Huerfano | 8.5 | 1.68 | 0 | 5 | 2 |
| 58 | Ojitos Sur | 8.94 | 1.69 | 0 | 5 | 2 |
| 59 | El Cuervo A6 | 9.27 | 2.04 | 13 | 2.53 | 2 |
| 60 | El Cuervo A8 | 9.72 | 1.66 | 17 | 2.81 | 2 |
| 61 | Nevárez D | 10.25 | 1.65 | 8 | 2.92 | 3 |
| 62 | Monteverde G | 10.64 | 1.56 | 2 | 2.54 | 3 |
| 63 | Buenos Aires C | 10.91 | 1.4 | 4 | 1.11 | 3 |
| 64 | La Cal Este | 10.93 | 1.31 | 14 | 3.66 | 3 |
| 65 | Nevárez B | 10.95 | 1.72 | 9 | 3.2 | 3 |
| 66 | La Báscula | 12.8 | 1.86 | 30 | 2.9 | 3 |
| 67 | La Báscula 7 | 17.39 | 1.98 | 25 | 2.59 | 3 |
| 68 | Buenos Aires B1 | 17.65 | 2.63 | 5 | 2.64 | 3 |
| 69 | Km10 B | 18.39 | 2.16 | 1 | 0.66 | 3 |
| 70 | El Cuervo A7 | 19.81 | 2.15 | 12 | 2.6 | 3 |
| 71 | Pancho Villa B | 22.77 | 3.24 | 8 | 4.03 | 3 |

| ID | Colonia | Área (ha) | Perímetro (km) | Conectividad | Aislamiento | Categoría |
|----|-----------------------|-----------|----------------|--------------|-------------|-----------|
| 72 | El Cuervo A19 | 23.77 | 3.54 | 8 | 3.2 | 3 |
| 73 | Monteverde D | 23.83 | 3.73 | 3 | 3.84 | 3 |
| 74 | El Cuervo A16 | 24.85 | 2.77 | 12 | 2.84 | 3 |
| 75 | Tierras Prietas Oeste | 31.21 | 2.71 | 2 | 3.99 | 3 |
| 76 | Nevárez A | 46.27 | 3.33 | 10 | 3.25 | 3 |
| 77 | El Cuervo A14 | 48.39 | 3.37 | 18 | 3.11 | 3 |
| 78 | El Cuervo B | 53.77 | 5.61 | 14 | 3.07 | 3 |
| 79 | El Cuervo A13 | 56.6 | 4.53 | 10 | 2.95 | 3 |
| 80 | Santa Anita A | 61.78 | 4.13 | 6 | 2.83 | 3 |
| 81 | El Cuervo A12 | 65.23 | 4.16 | 12 | 2.59 | 3 |
| 82 | El Águila A | 80.77 | 7.35 | 9 | 3.63 | 3 |
| 83 | Pancho Villa D2 | 97.84 | 8.82 | 6 | 3.24 | 3 |
| 84 | El Cuervo A18 | 247.8 | 13.87 | 18 | 3.17 | 4 |
| 85 | Monteverde A2 | 1120.45 | 37.63 | 0 | 5 | 5 |

De las 14,881 hectáreas ocupadas por PLCN distribuidas en 91 colonias que reportó Ávila-Flores (2009), se encontró que todas las colonias monitoreadas en 2005 presentaron una reducción de su extensión respecto a la actualización de su distribución realizada en 2013 (Tabla 2), donde la mitad de las colonias tuvieron una reducción igual o mayor al 99.37%, además de que un total de ocho colonias ya no se encontraron en el monitoreo realizado en este estudio.

La superficie total perdida entre el periodo 2005-2013 es de 12,753.92 hectáreas (Figura 12), donde la colonia “El Cuervo A” es la que presenta una mayor reducción en área perdiendo 4,762.74 ha de las 5,277.01 reportadas en 2005. De igual manera la colonia “La Báscula” perdió 2,358 ha lo que representa un 97.5% de su extensión en 2005 y la colonia “Monteverde A” tuvo una reducción del 65.3% perdiendo 2,095.66 ha en relación a la superficie ocupada en 2005.

El área total que permaneció estable en el periodo 2005-2013 es de 2,042.73 hectáreas (Figura 12), encontrándose en 70 colonias de las 85 reportadas en este estudio. De estas 70 colonias en las que parte de su extensión también fueron ocupadas por PLCN en 2005, en la mitad de ellas la superficie estable representa un 96.5% de su extensión total en 2013, donde las colonias “El Gavilán A1”, “El Gavilán A3”, “El Uno Norte A”, “La Báscula 10”, “La Báscula 11”, “La Báscula 9” y “Monteverde A3” son colonias cuya extensión en su totalidad fue ocupada por PLCN en 2005.

Tabla 2. Comparación de los atributos de los complejos de colonias de perros llaneros en los años 2005 y 2013 en el estado de Chihuahua.

| | Área (ha) | | Perímetro (km) | |
|--|--------------|-------------|----------------|------------|
| | 2005 | 2013 | 2005 | 2013 |
| n | 91 | 85 | 91 | 85 |
| Suma | 14,881.58 | 2,298.98 | 555.05 | 170.8 |
| Media | 163.53 | 27.04 | 6.09 | 2 |
| Desviación estándar | 685.36 | 123.45 | 15.96 | 4.39 |
| Intervalo de Confianza ($\alpha=0.05$) | ± 140.81 | ± 26.24 | ± 3.27 | ± 0.93 |
| Colonia más pequeña | 0.16 | 0.0008 | 0.19 | 0.02 |
| Colonia más grande | 5,277 | 1,120.45 | 112.3 | 37.63 |
| Coeficiente de variación | 4.1909 | 4.560 | 2.6174 | 2.18 |
| Rango | 5,276.84 | 1,120.45 | 112.11 | 37.61 |
| Mediana | 9.8 | 3.09 | 1.66 | 0.88 |

Respecto a la superficie ganada, en un total de 60 colonias se encontró superficie de nueva ocupación respecto a las colonias mapeadas en 2005 (Figura 12), el total de la superficie de nueva ocupación por colonias de PLCN es de 242.93 hectáreas. Las nuevas colonias encontradas en 2013 son “El Águila D”, “El Águila B”, “El Cuervo A3”, “La Báscula 13”, “La Báscula 12”, “El Gavilán A5”, “El Gavilán G”, “El Gavilán H”, “El Uno Norte B”, “Km

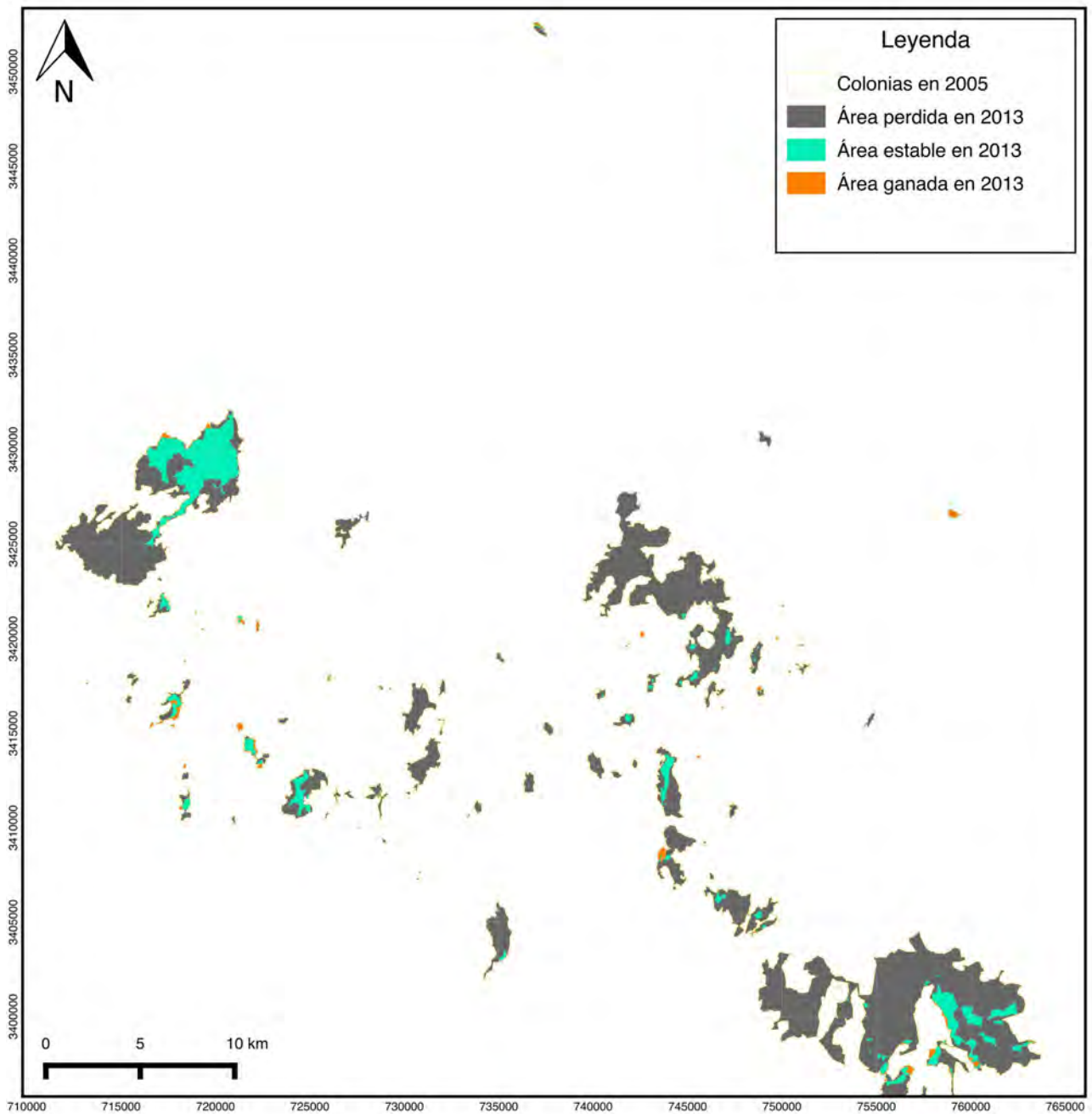


Figura 12. Área perdida, ganada y estable de las colonias de PLCN en el estado de Chihuahua en relación al último monitoreo de las colonias realizado en 2005 por Ávila-Flores *et al.* (2012).

10 A”, “Km 10 B”, “Nevarez C”, “Nevarez B”, “Pancho Villa A”, “Santa Anita B” y “Santa Anita C”.

Toda la información derivada de la actualización de la distribución de las colonias de PLCN en este estudio, fue añadida a los resultados de monitoreos previos dentro del periodo 1988-2013. En la Tabla 3, se presenta una recopilación de la trayectoria histórica de las colonias inicialmente reportadas en 1988 donde se ilustran los cambios en la

fragmentación, reporte de nuevas colonias y pérdida de otras. Además se muestran los atributos espaciales de cada una de las colonias en cada uno de los monitoreos durante el periodo 1998-2013.

Tabla 3. Trayectoria histórica y espacial de las colonias de PLCN. Información de las colonias en 1998 por Ceballos *et al.* (1993); en 1996 por List (1997); en 2000 por Marcé (2001); en 2005 por Ávila-Flores (2009) y en 2013 en el presente estudio.

| 1988 | | 1996 | | 2000 | | 2005 | | 2013 | |
|-----------|--------------------------|------------|----------------------|-----------|-------------------------|-------------|-------------------------|---------------|-----------------------|
| Colonia | Atributos espaciales | Colonia | Atributos espaciales | Colonia | Atributos espaciales | Colonia | Atributos espaciales | Colonia | Atributos espaciales |
| El Cuervo | 36865.65 ha 107.78 km | No Mapeada | | El Cuervo | 15607.96 ha 97.62 km | El Cuervo 1 | 5247.53 ha 112.35 km | El Cuervo A1 | 1.19 ha 0.44 km |
| | | | | | | | | El Cuervo A2 | 4.47 ha 0.83 km |
| | | | | | | | | El Cuervo A3 | 0.19 ha 0.19 km |
| | | | | | | | | El Cuervo A4 | 3.11 ha 0.83 km |
| | | | | | | | | El Cuervo A5 | 0.92 ha 0.43 km |
| | | | | | | | | El Cuervo A6 | 9.27 ha 2.03 km |
| | | | | | | | | El Cuervo A7 | 19.81 ha 2.15 km |
| | | | | | | | | El Cuervo A8 | 9.72 ha 1.66 km |
| | | | | | | | | El Cuervo A9 | 4.22 ha 0.96 km |
| | | | | | | | | El Cuervo A10 | 1.29 ha 0.45 km |
| | | | | | | | | El Cuervo A11 | 5.70 ha 1.85 km |
| | | | | | | | | El Cuervo A12 | 65.23 ha 4.16 km |
| | | | | | | | | El Cuervo A13 | 56.60 ha 4.53 km |
| | | | | | | | | El Cuervo A14 | 48.39 ha 3.37 km |
| | | | | | | | | El Cuervo A15 | 2.75 ha 0.67 km |
| | | | | | | | | El Cuervo A16 | 24.85 ha 2.77 km |
| | | | | | | | | El Cuervo A17 | 7.52 ha 1.26 km |
| | | | | | | | | El Cuervo A18 | 247.80 ha 13.87 km |
| | | | | | | | | El Cuervo A19 | 23.77 ha 3.54 km |
| | | | | | | | | El Cuervo 2 | 797.65 ha 31.68 km |

| 1988 | | 1996 | | 2000 | | 2005 | | 2013 | |
|--------------------------------|------------------------|-----------------|-----------------------|-----------------|-----------------------|-------------------|-----------------------|-----------------------|----------------------|
| Colonia | Atributos espaciales | Colonia | Atributos espaciales | Colonia | Atributos espaciales | Colonia | Atributos espaciales | Colonia | Atributos espaciales |
| | | | | | | El Cuervo 3 | 3.1 ha 1.33 km | No Encontrada | |
| | | | | | | El Cuervo 4 | 0.56 ha 0.32 km | No Encontrada | |
| | | | | | | El Cuervo 5 | 2.58 ha 1.25 km | No Encontrada | |
| | | | | | | El Cuervo 6 | 8.89 ha 1.79 km | No Encontrada | |
| | | | | | | El Cuervo 7 | 1.33 ha 0.62 km | No Encontrada | |
| | | | | | | El Cuervo 8 | 14.97 ha 3.53 km | No Encontrada | |
| | | | | | | El Cuervo 9 | 1.45 ha 0.50 km | No Encontrada | |
| | | | | | | El Cuervo 10 | 3.33 ha 0.78 km | No Encontrada | |
| | | | | | | El Cuervo 11 | 15.06 ha 1.98 km | No Encontrada | |
| | | | | | | El Cuervo 12 | 1.46 ha 0.54 km | No Encontrada | |
| | | | | | | El Cuervo 13 | 18.77 ha 2.12 km | No Encontrada | |
| | | | | | | El Cuervo 14 | 56.38 ha 5.37 km | No Encontrada | |
| | | | | | | El Cuervo 15 | 79.41 ha 6.51 km | No Encontrada | |
| | | | | | | El Cuervo 16 | 26 ha 2.5 km | No Encontrada | |
| | | | | | | El Cuervo 17 | 4.74 ha 1.13 km | No Encontrada | |
| Buenos Aires - Tierras Prietas | 2319.16 ha 20.95 km | Buenos Aires | 587.31 ha 15.63 km | Buenos Aires | 598.3 ha 16.42 km | Buenos Aires 1 | 4.89 ha 0.98 km | No Encontrada | |
| | | | | | | Buenos Aires 2 | 265.89 ha 11.52 km | Buenos Aires B1 | 17.65 ha 2.63 km |
| | | | | | | | | Buenos Aires B2 | 0.72 ha 0.46 km |
| | | | | | | Buenos Aires 3 | 101 ha 7.15 km | Buenos Aires C | 10.91 ha 1.40 km |
| | | | | | | Buenos Aires 4 | 1.13 ha 0.55 km | Buenos Aires D | 4.04 ha 1.20 km |
| | | Buenos Aires 5 | 27.75 ha 3.29 km | Buenos Aires E | 2.92 ha 0.95 km | | | | |
| | | Tierras Prietas | 480 ha 15.05 km | Tierras Prietas | 398.86 ha 18.09 km | Tierras Prietas 1 | 254.98 ha 16.04 km | Tierras Prietas Oeste | 31.21 ha 2.71 km |
| Tierras Prietas 2 | 1.19 ha 0.45 km | | | | | No Encontrada | | | |
| | | | | | | La Báscula | 12.80 ha 1.86 km | | |
| | | | | | | La Báscula 3 | 1.12 ha 0.44 km | | |
| | | | | | | La Báscula 4 | 0.80 ha 0.49 km | | |

| 1988 | | 1996 | | 2000 | | 2005 | | 2013 | |
|-----------------|------------------------|---------------------|------------------------|---------------|------------------------|------------------------|------------------------|--------------------|----------------------|
| Colonia | Atributos espaciales | Colonia | Atributos espaciales | Colonia | Atributos espaciales | Colonia | Atributos espaciales | Colonia | Atributos espaciales |
| La Báscula A NE | 2162.90 ha 24.24 km | La Báscula A | 1550.74 ha 29.30 km | La Báscula A | 1278.88 ha 30.54 km | La Báscula | 2405.67 ha 79.97 km | La Báscula 5 | 4.38 ha 1.31 km |
| | | | | | | | | La Báscula 6 | 2.11 ha 0.69 km |
| | | | | | | | | La Báscula 7 | 17.39 ha 1.98 km |
| | | | | | | | | La Báscula 8 | 6.56 ha 1.69 km |
| | | | | | | | | La Báscula 9 | 0.07 ha 0.11 km |
| | | | | | | | | La Báscula 10 | 0.08 ha 0.19 km |
| | | | | | | | | La Báscula 11 | 0.01 ha 0.04 km |
| | | La Basculita S | 6.67 ha 1.07 km | La Basculita | 1.21 ha 0.92 km | La Báscula 2 | 3.09 ha 1 km | | |
| | | El Gavilán A | 240.13 ha 11.31 km | El Gavilán A1 | 7.25 ha 1.52 km | El Gavilán A1 | 56.59 ha 4.82 km | El Gavilán A1 | 0.81 ha 0.43 km |
| | | | | | | | | El Gavilán A2 | 0.96 ha 0.55 km |
| | | | | | | | | El Gavilán A3 | 1.29 ha 0.45 km |
| | | | | | | | | El Gavilán A4 | 2.26 ha 0.78 km |
| | | | | | | | | El Gavilán A5 | 0.16 ha 0.19 km |
| El Gavilán A2 | 8.83 ha 1.18 km | | | | | | | El Gavilán A2 | 0.91 ha 0.43 km |
| El Gavilán A3 | 0.10 ha 0.22 km | No Encontrada | | No Encontrada | | | | | |
| La Báscula A1 | | 2.04 ha 0.58 km | No Encontrada | | No Encontrada | | No Encontrada | | |
| La Báscula A2 | | 12.84 ha 1.53 km | No Encontrada | | No Encontrada | | La Báscula 13 | 1.73 ha 0.86 km | |
| La Basculita N | | 4.44 ha 0.83 km | No Encontrada | | No Encontrada | | No Encontrada | | |
| La Báscula B | 4677 ha 51.37 km | La Báscula B | 737 ha 28.08 km | La Báscula B | 943.57 ha 34.98 km | Unión con La Báscula A | | | |
| | | La Cal | 5.26 ha 0.93 km | La Cal | 13.24 ha 1.47 km | La Cal 1 | 15.16 ha 2.1 km km | La Cal | 1.10 ha 0.51 km |
| | | No Encontrada | | No Encontrada | | La Cal 2 | 42.8 ha 3.55 km | La Cal Este | 10.93 ha 1.31 km |
| | | Los Ratones 1 | 21.49 ha 2.22 km | Los Ratones 1 | 13.1 ha 1.94 km | Los Ratones 1 | 10.36 ha 1.45 km | No Encontrada | |
| | | Los Ratones 2 | 10.77 ha 1.22 km | Los Ratones 2 | 34.69 ha 2.72 km | Los Ratones 2 | 63 ha 4.13 km | Los Ratones Oeste | 0.45 ha 0.34 km |
| | | | | | | Los Ratones 3 | 7.51 ha 1.13 km | No Encontrada | |
| | | El Águila 1 | 294.31 ha 10.25 km | El Águila 1 | 184.36 ha 8.66 km | El Águila 1 | 303.39 ha 12.67 km | El Águila A | 80.77 ha 7.35 km |
| | | El Águila 2 | 25.94 ha 3.63 km | El Águila 2 | 6.72 ha 1.29 km | No Encontrada | | El Águila B | 2.23 ha 0.89 km |

| 1988 | | 1996 | | 2000 | | 2005 | | 2013 | |
|----------------|------------------------|----------------|----------------------|-------------------------|-----------------------|-----------------|-----------------------|-------------------------|----------------------|
| Colonia | Atributos espaciales | Colonia | Atributos espaciales | Colonia | Atributos espaciales | Colonia | Atributos espaciales | Colonia | Atributos espaciales |
| | | | | El Águila 3 | 0.11 ha 0.18 km | No Encontrada | | El Águila C | 0.0008 ha 0.03 km |
| La Báscula C | 65.08 ha 2.95 km | No Encontrada | | No Encontrada | | La Báscula C | 20.06 ha 1.84 km | No Encontrada | |
| Nifay | 120.44 ha 4.19 km | Nifay | 60.04 ha 3.73 km | Nifay | 57 ha 3.55 km | Nifay | 43.20 ha 3.36 km | No Encontrada | |
| Ojitos 1 | 447 ha 8.57 km | Ojitos 1 | 204.96 ha 6.77 km | Ojitos 1 | 1787.98 ha 8.95 km | Ojitos 1 | 246.66 ha 11.11 km | Ojitos Sur | 8.94 ha 1.69 km |
| Ojitos 2 | 37.43 ha 2.60 km | No Encontrada | | No Encontrada | | No Encontrada | | No Encontrada | |
| Ojitos 3 | 78.82 ha 4.07 km | No Encontrada | | No Encontrada | | No Encontrada | | No Encontrada | |
| Ojitos 4 | 13.07 ha 1.36 km | No Encontrada | | No Encontrada | | No Encontrada | | No Encontrada | |
| Los Bejucos | 3039.43 ha 32.92 km | Los Bejucos 1 | 36.17 ha 3.46 km | Los Bejucos 1 | 6.93 ha 1.84 km | Los Bejucos 1 | 7.08 ha 1.63 km | No Encontrada | |
| | | | | | | Pancho Villa 6 | 2.36 ha 1.18 km | No Encontrada | |
| | | | | | | Pancho Villa 7 | 3.96 ha 1.37 km | No Encontrada | |
| | | Los Bejucos 2 | 141.43 ha 7.61 km | Los Bejucos 2 | 230.06 ha 9.82 km | Los Bejucos 2 | 194.21 ha 9.96 km | No Encontrada | |
| | | | | | | | | Unión con Los Bejucos 3 | |
| | | Los Bejucos 3 | 99.51 ha 5.43 km | Unión con Los Bejucos 2 | | Los Bejucos 3.2 | 14.29 ha 2.27 km | No Encontrada | |
| | | | | | | | | No Encontrada | |
| | | Los Bejucos 4 | 75.1 ha 3.84 km | No Encontrada | | Los Bejucos 4.1 | 186.93 ha 10.25 ha | No Encontrada | |
| | | | | | | | | Los Bejucos 4.2 | 4.50 ha 2.42 km |
| | | No Encontrada | | Los Bejucos 5 | 2.03 ha 0.71 km | Los Bejucos 5 | 43.24 ha 7.56 km | | |
| Pancho Villa 4 | 264.72 ha 11.3 km | Pancho Villa 4 | 293.15 ha 10.4 km | Pancho Villa 4 | 309.86 ha 12.55 km | Pancho Villa D2 | 97.84 ha 8.82 km | Pancho Villa D1 | 2.23 ha 0.63 km |
| | | | | | | No Encontrada | | | |
| | | | | Los Nogales | 10.28 ha 1.53 km | Los Nogales 1 | 2.08 ha 0.73 km | No Encontrada | |
| | | | | | | Los Nogales 2 | 0.56 ha 0.33 km | No Encontrada | |
| El Uno A | 39.61 ha 2.29 km | El Gavilán B | 199.21 ha 7.94 km | El Gavilán B.1 | 38.8 ha 3.67 km | El Gavilán B.1 | 0.85 ha 0.51 km | El Gavilán G | 0.38 ha 0.39 km |
| | | | | El Gavilán B.2 | 7.93 ha 1.52 km | No Encontrada | | No Encontrada | |
| | | | | El Gavilán B.3 | 2.98 ha 0.84 km | El Gavilán B.3 | 8.04 ha 1.66 km | Papalote San Pedro | 5.09 ha 0.97 km |
| El Uno B | 46.85 ha 2.53 km | No Encontrada | | No Encontrada | | No Encontrada | | No Encontrada | |
| Mata Ortiz | 20.06 ha 1.74 km | No Encontrada | | No Encontrada | | Mata Ortiz | 71.26 ha 6.74 km | Mata Ortiz | 1.04 ha 0.40 km |
| Mata Ortiz A | 35.94 ha 2.16 km | No Encontrada | | No Encontrada | | No Encontrada | | No Encontrada | |
| Mata Ortiz B | 21.34 ha 1.68 km | No Encontrada | | No Encontrada | | No Encontrada | | No Encontrada | |

| 1988 | | 1996 | | 2000 | | 2005 | | 2013 | |
|-----------------|------------------------|----------------|----------------------|-----------------|----------------------|-----------------|----------------------|----------------|----------------------|
| Colonia | Atributos espaciales | Colonia | Atributos espaciales | Colonia | Atributos espaciales | Colonia | Atributos espaciales | Colonia | Atributos espaciales |
| El Cuervito A | 2061.31 ha 17.13 km | No Encontrada | | No Encontrada | | No Encontrada | | No Encontrada | |
| El Cuervito B | 168.45 ha 4.78 km | No Encontrada | | No Encontrada | | No Encontrada | | No Encontrada | |
| El Cuervito C | 281.01 ha 8.38 km | No Encontrada | | No Encontrada | | No Encontrada | | No Encontrada | |
| El Cuervito D | 39.01 ha 2.27 km | No Encontrada | | No Encontrada | | No Encontrada | | No Encontrada | |
| El Cíbulo A | 10.32 ha 1.2 km | No Encontrada | | No Encontrada | | No Encontrada | | No Encontrada | |
| El Cibulo B | 8.14 ha 1.06 km | No Encontrada | | No Encontrada | | No Encontrada | | No Encontrada | |
| El Berrendo | 6.12 ha 0.9 km | No Encontrada | | No Encontrada | | No Encontrada | | No Encontrada | |
| San Francisco A | 139.05 ha 4.23 km | No Encontrada | | No Encontrada | | No Encontrada | | No Encontrada | |
| San Francisco B | 72 ha 3.15 km | No Encontrada | | No Encontrada | | No Encontrada | | No Encontrada | |
| Los Mimbres A | 13.92 ha 1.53 km | No Encontrada | | No Encontrada | | No Encontrada | | No Encontrada | |
| Los Mimbres B | 9.06 ha 1.14 km | No Encontrada | | No Encontrada | | No Encontrada | | No Encontrada | |
| Buenavista | 6.47 ha 1.32 km | No Encontrada | | No Encontrada | | No Encontrada | | No Encontrada | |
| El Carrizo | 9.54 ha 1.18 km | No Encontrada | | No Encontrada | | No Encontrada | | No Encontrada | |
| Los Guerigos A | 69.76 ha 3.03 km | No Encontrada | | No Encontrada | | No Encontrada | | No Encontrada | |
| Los Guerigos B | 33.37 ha 2.22 km | No Encontrada | | No Encontrada | | No Encontrada | | No Encontrada | |
| Los Guerigos C | 15.98 ha 1.47 km | No Encontrada | | No Encontrada | | No Encontrada | | No Encontrada | |
| El Peasco | 115.33 ha 4.15 km | No Encontrada | | No Encontrada | | NE | - | No Encontrada | |
| San Basilio | 5.96 ha 0.93 km | No Encontrada | | No Encontrada | | No Encontrada | | No Encontrada | |
| Las Virginias | 19.77 ha 2.01 km | No Encontrada | | No Encontrada | | No Encontrada | | No Encontrada | |
| | | Pancho Villa C | 44.68 ha 4.29 km | Pancho Villa C | 56.40 ha 10.88 km | Pancho Villa C | 4.14 ha 1.06 km | Pancho Villa C | 0.65 ha 0.41 km |
| | | Pancho Villa H | 115.76 ha 6.29 km | Pancho Villa H1 | 76.25 ha 4.77 km | Pancho Villa H1 | 2.54 ha 0.75 km | No Encontrada | |
| | | | | Pancho Villa H2 | 0.51 ha 0.34 km | Pancho Villa H2 | 0.34 ha 0.31 km | No Encontrada | |
| | | Pancho Villa E | 28.81 ha 3.32 km | Pancho Villa E | 14.31 ha 1.66 km | Pancho Villa E | 1.73 ha 0.82 km | No Encontrada | |
| | | Los Alisios | 5 ha 0.89 km | Los Alisios | 0.26 ha 0.3 km | Los Alisios | 0.94 ha 0.41 km | No Encontrada | |
| | | Tres Álamos | 4.88 ha 0.96 km | No Encontrada | | Tres Álamos | 12.29 ha 2.8 km | No Encontrada | |
| | | El Uno SSE | 39.39 ha 3.81 km | El Uno SSE | 41.15 ha 2.86 km | El Uno SSE | 16.78 ha 2.33 km | No Encontrada | |

| 1988 | | 1996 | | 2000 | | 2005 | | 2013 | |
|---------|----------------------|---------------------|----------------------|---------------------|----------------------|---------------------|-----------------------|-----------------------|----------------------|
| Colonia | Atributos espaciales | Colonia | Atributos espaciales | Colonia | Atributos espaciales | Colonia | Atributos espaciales | Colonia | Atributos espaciales |
| | | El Uno - La Báscula | 7.25 ha 1.44 km | El Uno - La Báscula | 2.04 ha 0.6 km | El Uno - La Báscula | 29.74 ha 3.61 km | El Uno - La Báscula A | 3.80 ha 0.88 km |
| | | | | | | | | El Uno - La Báscula B | 1.73 ha 0.49 km |
| | | El Uno N NE | 85.05 ha 4.18 km | El Uno N NE | 291.39 ha 4.40 km | El Uno N NE | 36.09 ha 6.06 km | El Uno Norte A | 0.16 ha 0.17 km |
| | | | | | | | | El Uno Norte B | 1.20 ha 0.50 km |
| | | El Gavilán C | 53.91 ha 4.29 km | El Gavilán E | 42.94 ha 5.77 km | El Gavilán D | 1.56 ha 0.88 km | No Encontrada | |
| | | | | | | El Gavilán E | 10.24 ha 3.45 km | No Encontrada | |
| | | | | El Gavilán F | 9.64 ha 1.89 km | No Encontrada | | No Encontrada | |
| | | | | San Blas | 21.31 ha 2.26 km | San Blas | 1.73 ha 0.55 km | No Encontrada | |
| | | | | Rogelio | 10.17 ha 1.46 km | Rogelio | 9.86 ha 1.38 km | No Encontrada | |
| | | | | El Apache | 20.18 ha 2.14 km | El Apache | 15.58 ha 2.01 km | No Encontrada | |
| | | | | Santa Anita | 1.54 ha 0.70 ha | Santa Anita | 89.82 ha 10.33 km | Santa Anita A | 61.78 ha 4.13 km |
| | | | | | | | | Santa Anita B | 6.36 ha 2.03 km |
| | | | | | | | | Santa Anita C | 2.08 ha 0.75 km |
| | | | | Nevárez | 102.45 ha 5.34 km | Nevárez | 57.69 ha 6.27 km | Nevárez A | 46.27 ha 3.33 km |
| | | | | | | | | Nevárez D | 10.25 ha 1.65 km |
| | | | | | | | | Nevárez B | 10.95 ha 1.72 km |
| | | | | | | | | Nevárez C | 0.27 ha 0.20 km |
| | | | | Monteverde H | 17.08 ha 1.76 km | Monteverde H | 0.46 ha 0.29 km | No Encontrada | |
| | | | | La Ciénaga N | 37.63 ha 3.68 km | No Encontrada | | No Encontrada | |
| | | | | La Ciénaga E | 1.39 ha 0.70 km | La Ciénaga E | 15.87 ha 3.14 km | No Encontrada | |
| | | | | | | La Ciénaga SW | 7.48 ha 1.36 km | No Encontrada | |
| | | | | Monteverde D | 94.77 ha 8.77 km | Monteverde D | 54.43 ha 5.22 km | Monteverde D | 23.83 ha 3.73 km |
| | | | | | | Monteverde C | 4.60 ha 1.64 km | No Encontrada | |
| | | | | | | Loma Huérfano | 16.49 ha 2.05 km | Loma Huérfano | 8.50 ha 1.68 km |
| | | | | | | Pancho Villa B | 45.84 ha 4.49 km | Pancho Villa B | 22.77 ha 3.24 km |
| | | | | | | El Toro | 100.10 ha 10.96 km | No Encontrada | |
| | | | | | | Presa Casa de Janos | 6.51 ha 2.00 km | No Encontrada | |

| 1988 | | 1996 | | 2000 | | 2005 | | 2013 | |
|---------|----------------------|---------|----------------------|---------|----------------------|----------------|------------------------|------------------------|----------------------|
| Colonia | Atributos espaciales | Colonia | Atributos espaciales | Colonia | Atributos espaciales | Colonia | Atributos espaciales | Colonia | Atributos espaciales |
| | | | | | | Pancho Villa K | 0.41 ha 0.26 km | No Encontrada | |
| | | | | | | Pancho Villa J | 0.79 ha 0.56 km | No Encontrada | |
| | | | | | | Pancho Villa A | 9.74 ha 1.30 km | No Encontrada | |
| | | | | | | Monteverde F | 0.45 ha 0.34 km | No Encontrada | |
| | | | | | | Monteverde A | 3190.14 ha 68.76 km | Monteverde A1 | 0.77 ha 0.35 km |
| | | | | | Monteverde A2 | | | 1120.45 ha 37.63 km | |
| | | | | | Monteverde A3 | | | 0.47 ha 0.29 km | |
| | | | | | | Monteverde 7 | 0.58 ha 0.43 km | Monteverde 7 | 7.25 ha 1.43 km |
| | | | | | | Monteverde G | 5.57 ha 1.45 km | Monteverde G | 10.64 ha 1.56 km |
| | | | | | | Monteverde B | 2.09 ha 0.59 km | No Encontrada | |
| | | | | | | Monteverde G | 0.51 ha 0.56 km | No Encontrada | |
| | | | | | | El Peñasco | 25.37 ha 2.74 km | No Encontrada | |
| | | | | | | El Monte | 9.76 ha 1.58 km | No Encontrada | |
| | | | | | | Carretas A | 1.41 ha 0.71 km | Carretas | 1.37 ha 0.52 km |
| | | | | | | Carretas B | 0.68 ha 0.40 km | | |
| | | | | | | Carretas C | 0.20 ha 0.19 km | No Encontrada | |
| | | | | | | Carretas D | 0.16 ha 0.26 km | No Encontrada | |
| | | | | | | | | La Báscula 12 | 5.23 ha 1.09 km |
| | | | | | | | | Km 10 A | 1.09 ha 0.55 km |
| | | | | | | | | Km 10 B | 18.39 ha 2.16 km |
| | | | | | | | | Pancho Villa A | 2.49 ha 0.68 km |
| | | | | | | | | El Gavilán F | 0.001 ha 0.02 km |
| | | | | | | | | El Gavilán H | 1.69 ha 0.71 km |
| | | | | | | | | El Águila D | 0.20 ha 0.19 km |

Densidades y abundancia

En las 24 colonias que se estimaron densidades (Figura 13), se encontró un rango de 0.89 a 36.6 perros llaneros por hectárea, siendo “El Águila” la colonia menos densamente poblada y el “Gavilán A7” la más densamente poblada (Tabla 4). La densidad media encontrada fue de 6.20 individuos por hectárea con una desviación estándar de 7.47 individuos por hectárea. El intervalo de confianza obtenido para la densidad con un $\alpha=0.05$ es de 3.04 a 9.36 individuos por hectárea.

Tabla 4. Densidades de perros llaneros en las 24 colonias evaluadas en el complejo.

| ID | Colonia | Área | Perímetro | Conectividad | Aislamiento | Densidad individuos/ha |
|----|-----------------|-------|-----------|--------------|-------------|------------------------|
| 46 | Buenos Aires D | 4.04 | 1.2 | 4 | 1.28 | 4.72 |
| 42 | Buenos Aires E | 2.92 | 0.95 | 4 | 1.27 | 3.44 |
| 82 | El Águila A | 80.77 | 7.35 | 9 | 3.63 | 0.89 |
| 70 | El Cuervo A7 | 19.81 | 2.15 | 12 | 2.6 | 5.33 |
| 79 | El Cuervo A13 | 56.6 | 4.53 | 10 | 2.95 | 2.67 |
| 74 | El Cuervo A16 | 24.85 | 2.77 | 12 | 2.84 | 3.11 |
| 84 | El Cuervo A18 | 247.8 | 13.87 | 18 | 3.17 | 11.11 |
| 72 | El Cuervo A19 | 23.77 | 3.54 | 8 | 3.2 | 4.44 |
| 11 | EL Gavilán G | 0.38 | 0.39 | 21 | 2.8 | 36.6 |
| 69 | Km 10 B | 18.39 | 2.16 | 1 | 0.66 | 1.78 |
| 67 | La Báscula 7 | 17.39 | 1.98 | 25 | 2.59 | 1.56 |
| 25 | La Báscula 3 | 1.12 | 0.44 | 29 | 2.63 | 2.22 |
| 66 | La Báscula | 12.8 | 1.86 | 30 | 2.9 | 2 |
| 64 | La Cal Este | 10.93 | 1.31 | 14 | 3.66 | 1.33 |
| 57 | Loma Huerfano | 8.5 | 1.68 | 0 | 5 | 6.44 |
| 16 | Monteverde A1 | 0.77 | 0.35 | 2 | 3.05 | 5.71 |
| 73 | Monteverde D | 23.83 | 3.73 | 3 | 3.84 | 18.67 |
| 62 | Monteverde G | 10.64 | 1.56 | 2 | 3.57 | 4 |
| 76 | Nvarez A | 46.27 | 3.33 | 10 | 3.25 | 5.33 |
| 36 | Pancho Villa D1 | 2.23 | 0.63 | 5 | 3.08 | 8.12 |
| 83 | Pancho Villa D2 | 97.84 | 8.82 | 6 | 3.24 | 4.33 |

| | | | | | | |
|----|-----------------------|-------|------|----|------|------|
| 50 | Papalote San Pedro | 5.09 | 0.97 | 14 | 3.02 | 4.94 |
| 80 | Santa Anita A | 61.78 | 4.13 | 6 | 2.83 | 6.44 |
| 75 | Tierras Prietas Oeste | 31.21 | 2.71 | 2 | 3.99 | 3.78 |

Empleando el límite de confianza de las estimaciones de densidad y el área total ocupada por los PLCN, se estima que en el complejo de colonias en CJCG la población total se encuentra entre los 7,379 y 21,127 individuos.

Área de las colonias de perros llaneros perdidas por agricultura

En el complejo CJCG al evaluar el área perdida causada por agricultura en el periodo 2005-2013, se encontraron un total de 39 parches que ocupan un área de 404 ha en todo el complejo (Figura 14). De los 39 parches un total de 10 de ellos se encuentran fuera del límite de la RBJ y dos más ocupan una parte dentro y otra afuera de la reserva.

Conectividad, aislamiento y vecinos más cercanos

Al evaluar la conectividad del complejo de colonias en los años 2005 y 2013 se obtuvo que las colonias en el año 2005 tenían una conectividad media de 7.42 colonias y una mediana de 7 colonias (Figura 15). Las colonias en 2013 mostraron una conectividad media de 13.70 colonias y una mediana de 13 colonias (Figura 16). Al hacer la prueba de normalidad de Shapiro-Wilk en los valores de conectividad de las colonias de 2013, se rechazó la hipótesis nula, rechazando la distribución normal ($W=0.9517$, valor de $p=0.004$), para las colonias de 2005 no se pudo rechazar la hipótesis nula de normalidad con esta prueba ($W=0.9831$, valor de $p=0.3461$). Para evaluar si existen diferencias significativas entre la conectividad entre los dos años se realizó la prueba de suma de

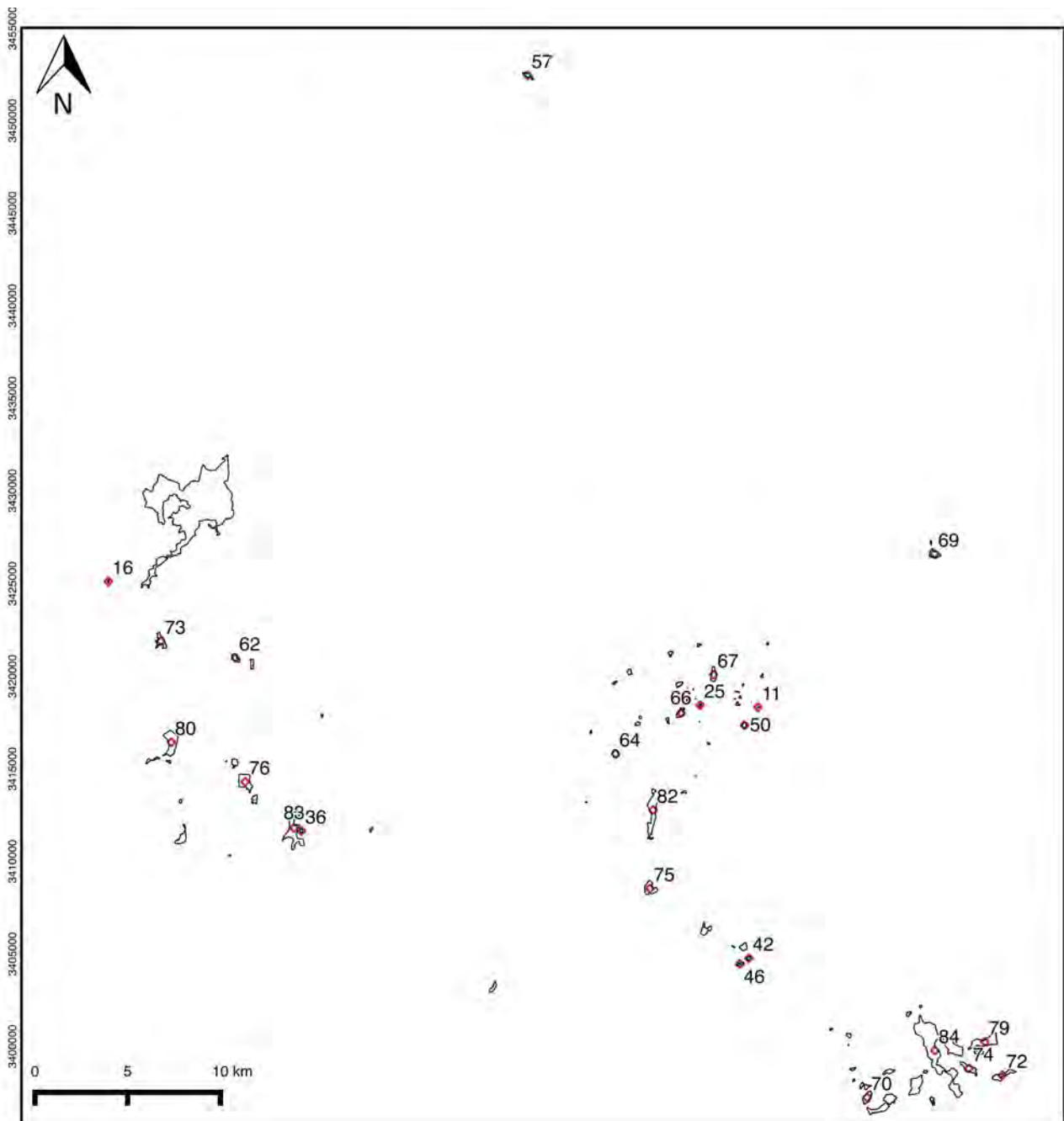


Figura 13. Ubicación de las 24 colonias en el CJCG en las que se establecieron parcelas de conteo para estimar las densidades (puntos rojos). Los números indican el identificador de cada colonia.

rangos de Wilcoxon con corrección continua y mostró que las medianas de las dos muestras son diferentes entre sí (Figura 16; $W=1920$, valor de $p=2.038 \times 10^{-6}$).

Al evaluar el aislamiento de las colonias (Figura 17), en el 2005 se analizaron un total de 83 colonias de las 91, por lo que ocho colonias se encuentran completamente aisladas y fueron consideradas en el análisis. En el 2013 se analizaron un total de 80 colonias, por lo

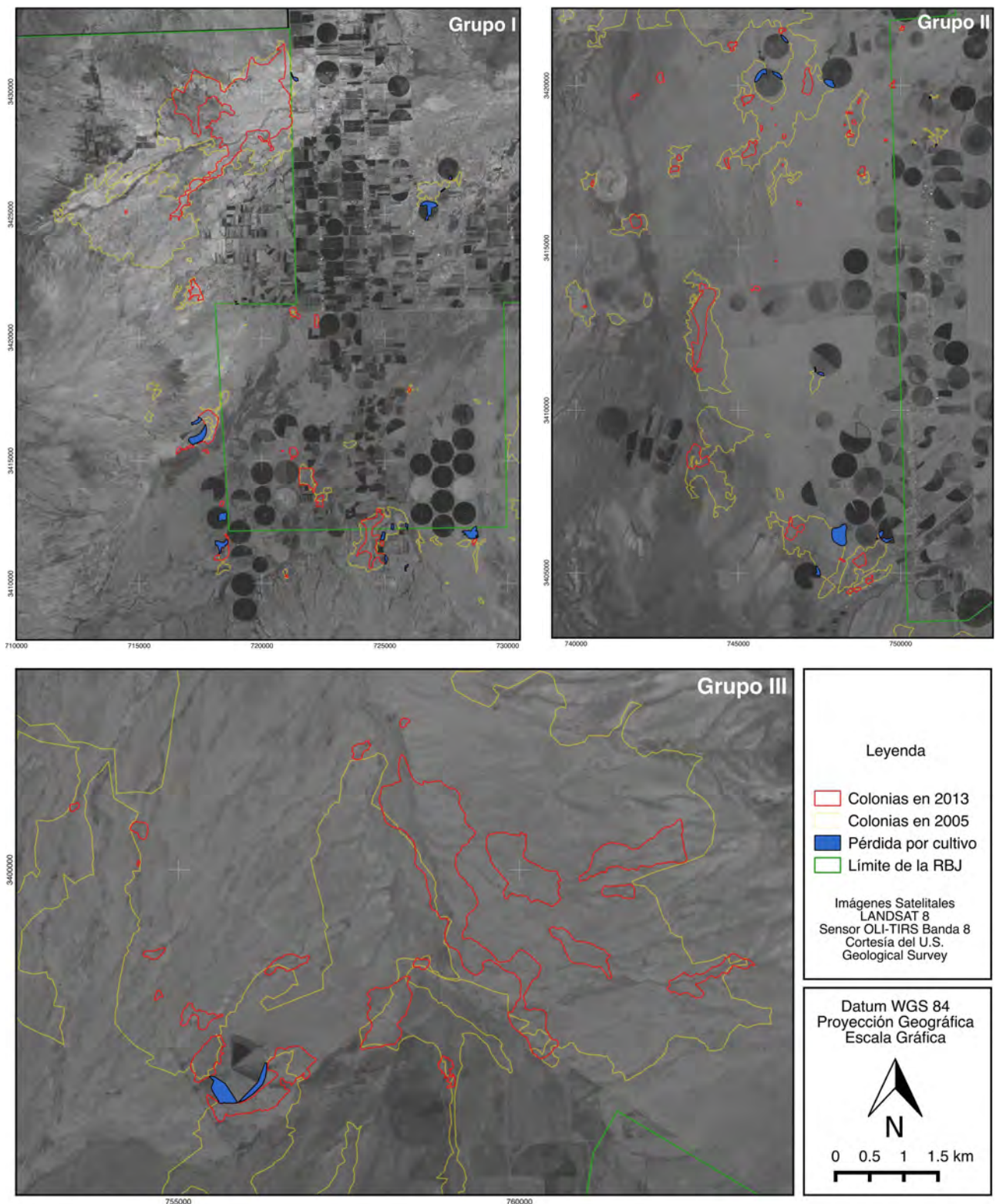


Figura 14. Área perdida de las colonias de PLCN en 2013 debido a cambio de uso de tierra por agricultura en el periodo 2005-2013. Obsérvese como esta marcado en azul el área que estaba ocupada por colonias de PLCN en 2005 y que en el 2013 esta ocupada por cultivos. La definición de los grupos de colonias se describe más abajo. Imágenes satelitales LANDSAT cortesía del U.S. Geological Survey.

que cinco colonias se encuentran totalmente aisladas y se les asignó un valor de 5 km sin ser consideradas en los análisis. Los valores del aislamiento de las colonias en el año de 2005 mostraron una media de 3.05 km y una mediana de 3.02 km (Figura 16), la colonia

que tuvo un aislamiento menor tuvo un valor de 1.83 km. Al evaluar la normalidad de los valores del aislamiento mediante la prueba de Shapiro-Wilk, se aceptó la normalidad de los valores ($W=0.9906$, valor de $p=0.8124$). En las colonias en 2013 el aislamiento tuvo una media de 2.91 km y una mediana de 3 km. En este año la colonia que tuvo un aislamiento menor tuvo un valor de 0.66 km, al evaluar la normalidad de los valores del aislamiento para este año, no se pudo aceptar la normalidad en su distribución mediante la prueba Shapiro-Wilk ($W=0.9117$, valor de $p=3.54 \times 10^{-5}$). Posteriormente al comparar las medianas, para determinar si existen diferencias entre los valores de aislamiento de 2005 y 2013, se aplicó la prueba no paramétrica de suma de rangos de Wilcoxon con corrección continua, los resultados mostraron que no existen diferencias significativas entre las medianas entre ambos años ($W=3612$, valor de $p=0.4109$).

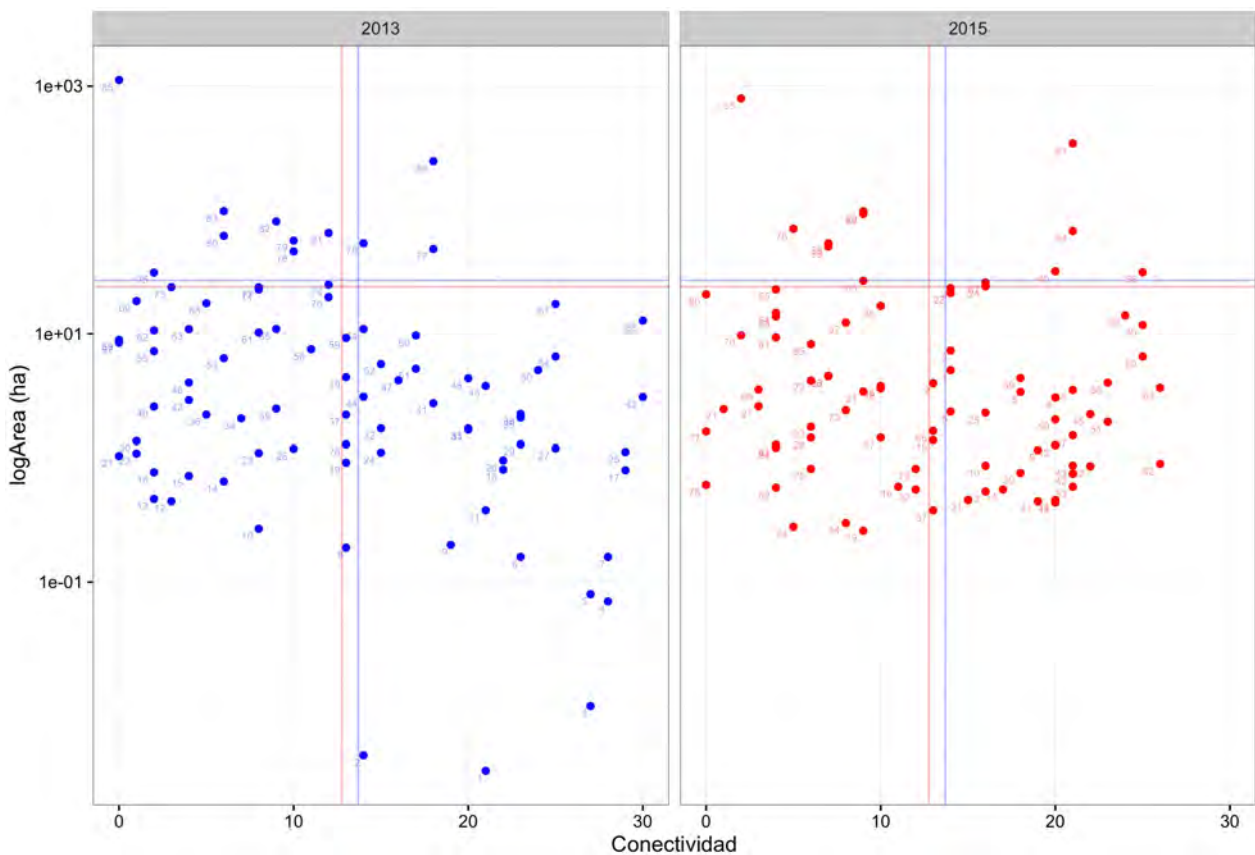


Figura 15. Distribución de las colonias del complejo Janos-Casas Grandes de acuerdo al área ($\log \text{Área}$ ha) y conectividad de cada colonia. Las líneas de color en ambos ejes representan los valores de la mediana para cada parámetro (azul 2005 y rojo 2013). Se encontró que entre el 2005 y el 2013 hubo un incremento la conectividad del complejo ($W=1920$, valor de $p<0.05$).

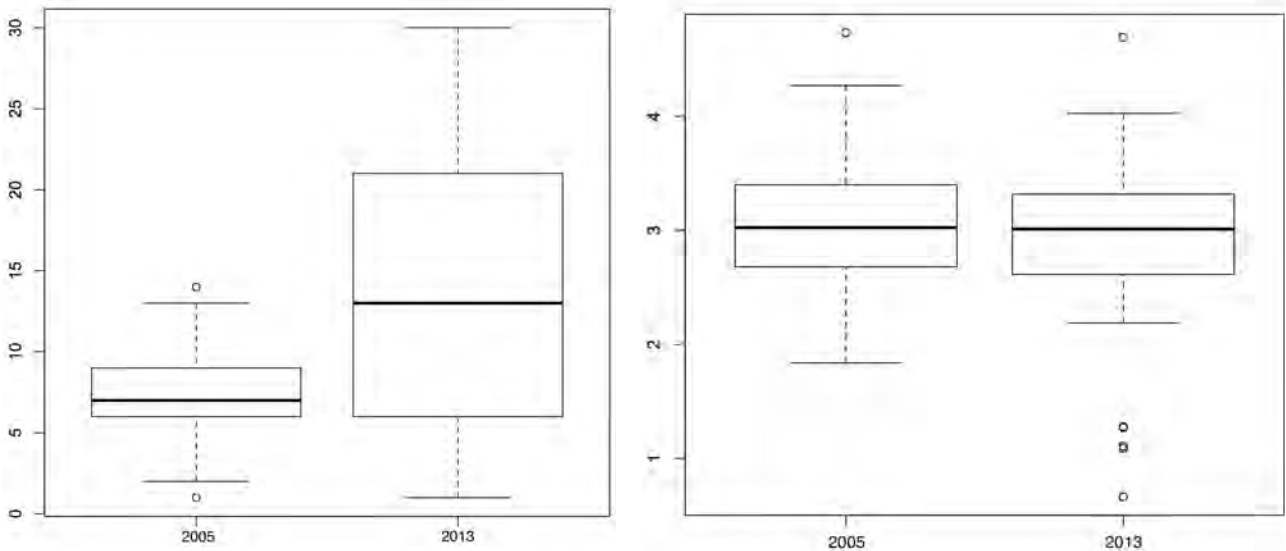


Figura 16. Comparación entre los valores obtenidos de conectividad (izquierda) y aislamiento (derecha) entre los años 2005 y 2013.

Basados en la conectividad de las colonias, al agregar un buffer de 2.5 km alrededor del borde de cada colonia ignorando las barreras físicas que pudieran limitar la dispersión de los PLCN, se pueden distinguir tres grandes grupos de colonias conectadas (Figura 19).

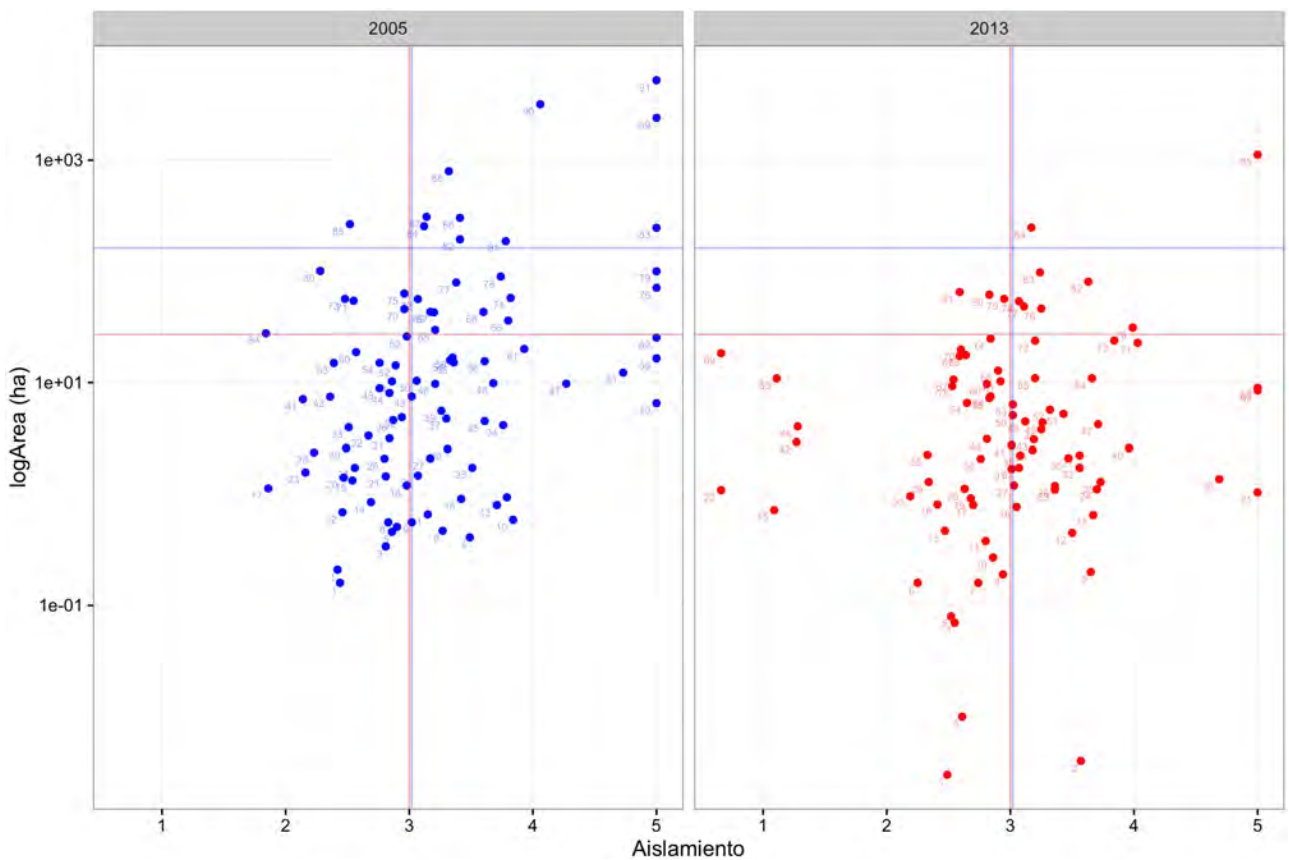


Figura 17. Distribución de las colonias del complejo Janos-Casas Grandes de acuerdo al área ($\log \text{Área ha}$) y el aislamiento de cada colonia. Las líneas de color en ambos ejes representan los valores de la mediana para cada parámetro (azul 2005 y rojo 2013). No se encontraron diferencias significativas entre los valores de aislamiento entre ambos años.

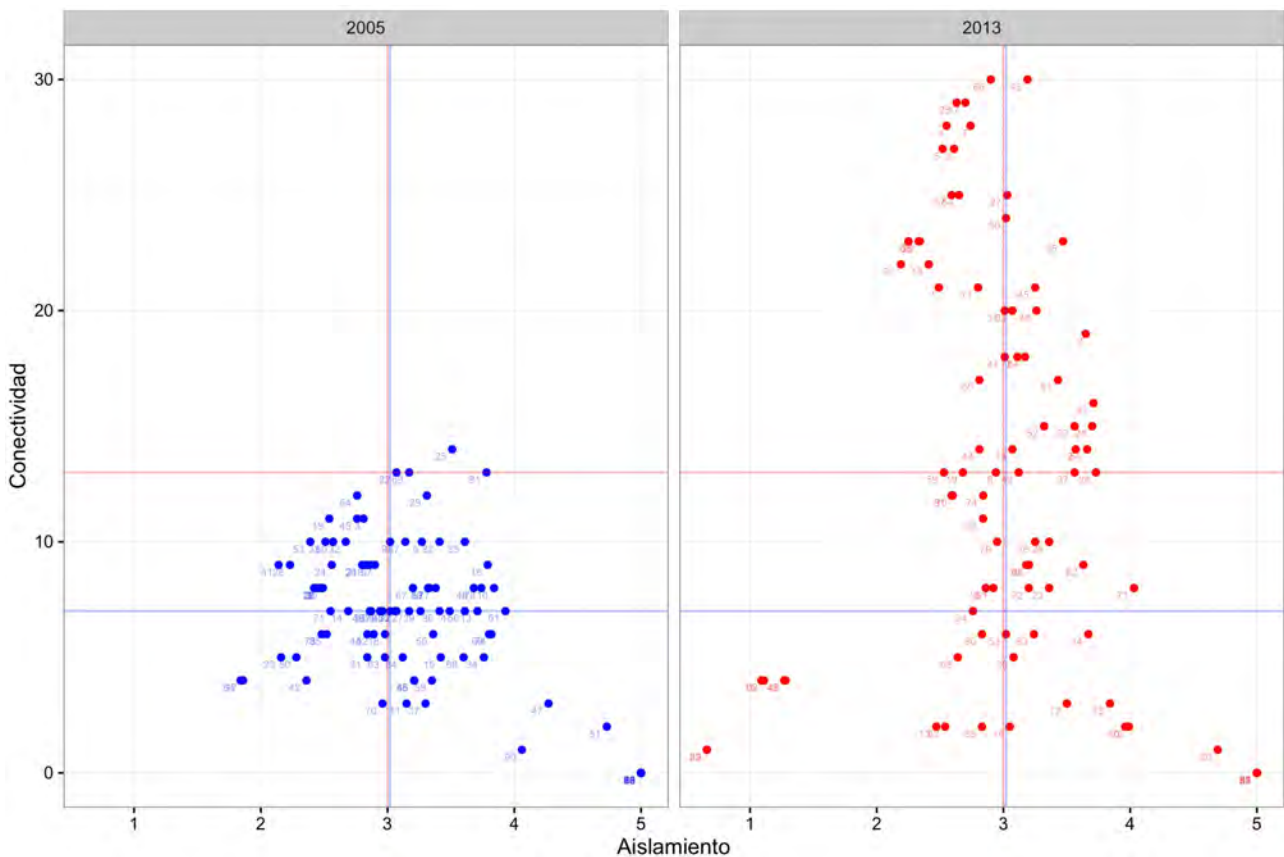


Figura 18. Distribución de las colonias del complejo Janos-Casas Grandes de acuerdo a la conectividad y el aislamiento de cada colonia. Las líneas de color en ambos ejes representan los valores de la mediana para cada parámetro (azul 2005 y rojo 2013). Al comparar la medianas de ambos parámetros entre el 2005 y 2013, se obtuvo que en 2013 hubo un incremento en la conectividad del complejo y un aumento en el aislamiento ($p < 0.05$). Posteriormente la mediana en 2013 (línea roja) se utilizó como criterio para clasificar a las colonias en las categorías de conservación.

El primer grupo (Grupo I) incluye las colonias de Monteverde, Carretas, Pancho Villa, Nevárez, Santa Anita y Los Bejucos B (Figura 20). El segundo grupo (Grupo II) incluye las colonias de la Báscula, El Uno, La Cal, Tierras Prietas, El Gavilán, Papalote San Pedro y Buenos Aires (Figura 21). El tercer grupo (Grupo III) está formado por las colonias del Cuervo (Figura 22). Adicionalmente las colonias “Km 10 A” y “Km 10 B” forman un cuarto grupo (Grupo IV) y las colonias de “Loma Huérfano”, “Ojitos Sur” y “Mata Ortiz” son colonias que se encuentran aisladas de cualquier otra.

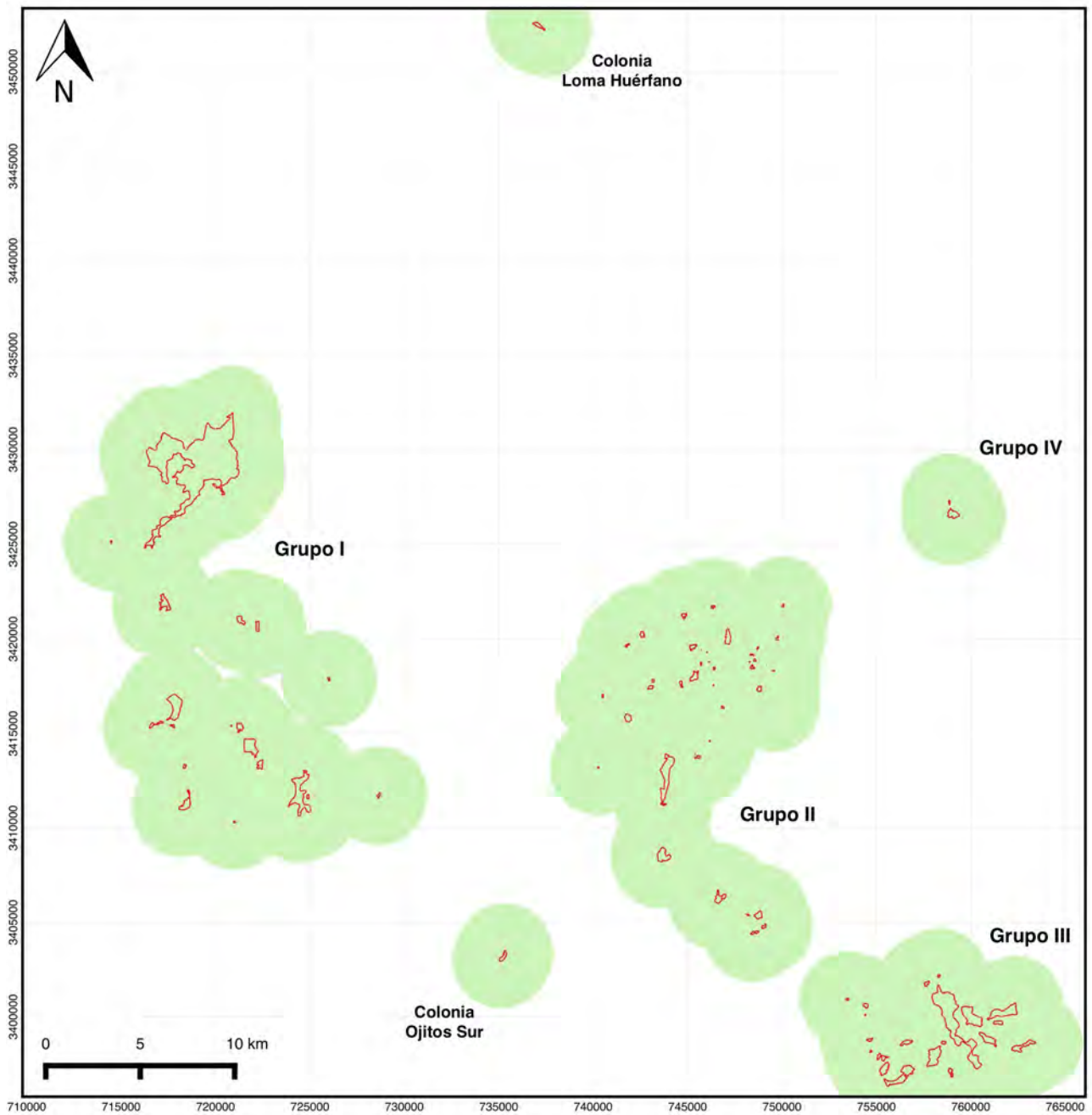


Figura 19. Colonias del CJCG con un buffer (color verde) de 2.5 km ilustrando la conectividad basada en una dispersión máxima de los PLCN de 5 km. En el mapa se observan cuatro grupos de colonias con base en su conectividad. La colonia aislada de “Mata Ortiz” no se muestran en el mapa.

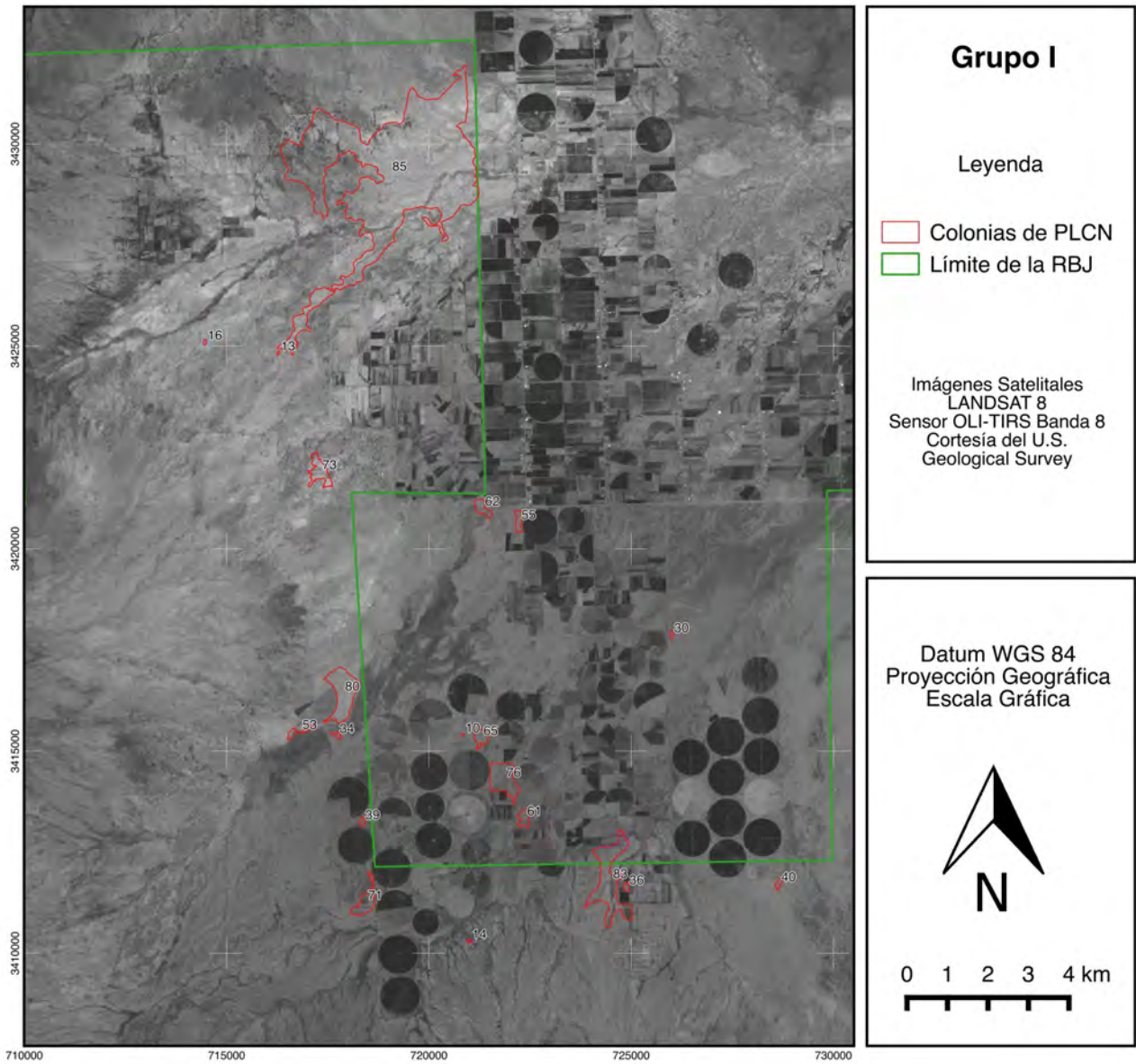


Figura 20. Colonias del grupo I del CJCG. Obsérvese como afuera del límite de la Reserva de la Biósfera de Janos (marcado con la línea verde) hay una gran cantidad de cultivos de pivote (círculos de color más oscuro en la imagen satelital).

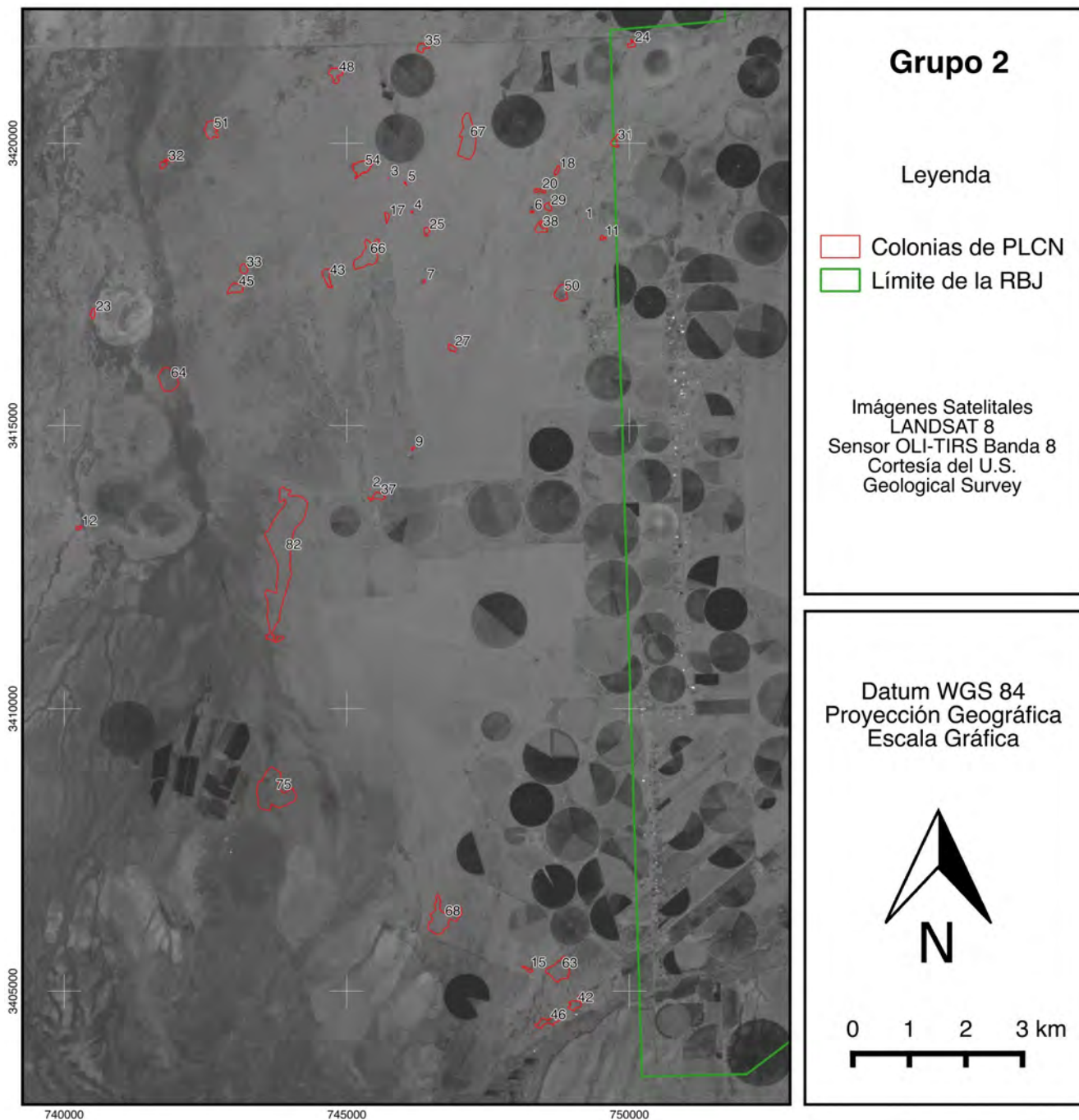


Figura 21. Colonias del grupo II del CJCJG. Al lado derecho del límite de la Reserva de la Biósfera de Janos (marcado con la línea verde) se observan las casas del ejido San Pedro en el municipio de Janos.

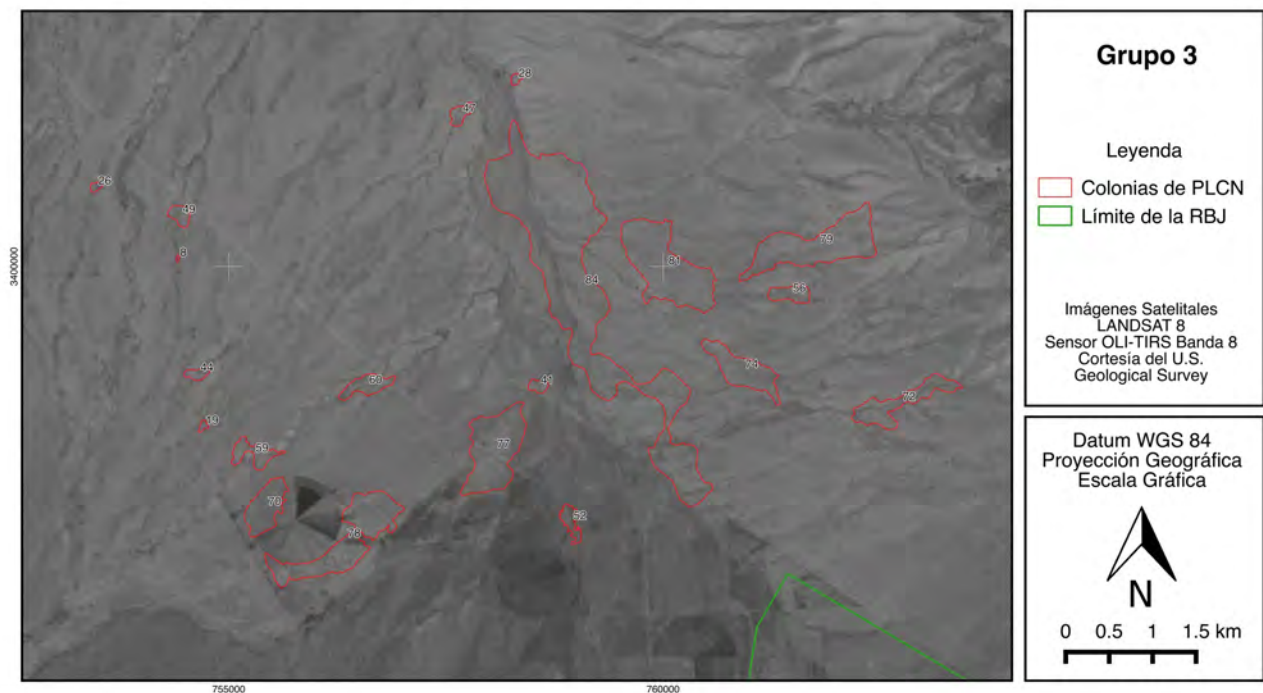


Figura 22. Colonias del grupo III del CJCG. Los números indican el identificador de las colonias.

Al realizar el análisis de vecinos más cercanos en el CJCG en los años 2005 y 2013, se obtuvo que la distancia media esperada entre las colonias en el 2005 era de 4558.97 ± 499.62 y en el año 2013 de 4644.83 ± 532.85 . La distancia media observada entre las colonias en 2005 fue de 2581.04 metros y en 2013 de 2199.77 metros. Al obtener el índice de vecinos más próximos, en ambos complejos índice calculado es menor al rango de aleatoriedad de cada año, por lo que se asume que el patrón en ambos años es agregado (Tabla 5).

Tabla 5. Valores del análisis de vecinos más cercanos en las colonias de Chihuahua en los años 2005 y 2013.

| | 2005 | 2013 |
|--|----------------------|----------------------|
| n (Número de colonias) | 91 | 85 |
| Área (ha) | 756,547.9734 ha | 750,792.8418 |
| Desviación estándar | 249.8135 | 266.4282 |
| Distancia media esperada (metros) | 4558.97 ± 499.62 | 4644.83 ± 532.85 |
| Intervalo de confianza (95 %) | 4,059.35 - 5,058.59 | 4,111.98 - 5,177.68 |

| | 2005 | 2013 |
|---|-----------------|-----------------|
| Distancia media observada (metros) | 2581.04 | 2199.77 |
| Rango de aleatoriedad (α 0.05) | 0.8904 - 1.1095 | 0.8852 - 1.1147 |
| Índice de vecinos más próximos | 0.5661 | 0.4748 |
| Valor Z | -7.91 | -9.39 |
| Patrón encontrado | Agregado | Agregado |

Correlación entre las variables

Al realizar los análisis de correlación entre las variables de las colonias, los resultados de las correlaciones de Pearson entre el área de la colonia y la conectividad no mostraron una correlación significativa ($r=-0.17$, valor de $p=0.1066$). Al evaluar el área de la colonia y el aislamiento se encontró una correlación positiva y significativa ($r=0.2688$, valor de $p=0.0128$). En el caso de la correlación entre la conectividad y el aislamiento, se encontró una correlación negativa pero no significativa ($r=-0.1574$, valor de $p=0.1501$).

En las 24 colonias en las que se evaluó la densidad, al hacer la correlación entre la densidad de las colonias con: el área de la colonia, el perímetro de la colonia y su conectividad con otras colonias, no mostraron ninguna correlación significativa, donde la correlación de la densidad con el área de la colonia obtuvo un valor de $r=0.0177$ y un valor de $p=0.9345$. La correlación entre la densidad y el perímetro, un valor de $r=-0.0241$ y un valor de $p=0.9109$. La correlación entre la densidad y la conectividad de la colonia obtuvo un valor de $r=0.089$ y un valor de $p=0.6791$ y la correlación entre la densidad y el aislamiento un valor de $r=0.1089$ y un valor de $p=0.6125$.

Escenarios de conservación

Por último, usando los valores obtenidos para las colonias de PLCN en todo el complejo para la conectividad (mediana = 12.76 colonias) y el aislamiento (mediana = 3 km), se generaron las siguientes reglas lógicas para definir los cuatro escenarios.

| | Definición | Regla lógica |
|-------------|--|--|
| Escenario 1 | Colonias poco conectadas y poco aisladas | (Conectividad \leq 12.76 y Aislamiento \leq 3) |
| Escenario 2 | Colonias muy conectadas y muy aisladas | (Conectividad $>$ 12.76 y Aislamiento $>$ 3) |
| Escenario 3 | Colonias muy conectadas y poco aisladas | (Conectividad $>$ 12.76 y Aislamiento \leq 3) |
| Escenario 4 | Colonias poco conectadas y muy aisladas | (Conectividad \leq 12.76 y Aislamiento $>$ 3) |

De las 85 colonias encontradas en 2013, 22 (25.88%) de las colonias se encontraron en el escenario 1 como colonias poco conectadas y poco aisladas. Otras 20 colonias (23.52%) en el escenario 2 como colonias muy conectadas y muy aisladas. 18 colonias (21.17%) en el escenario 3 como colonias muy conectadas y poco aisladas. Por último 25 de las colonias (29.41%) en el escenario 4 como colonias poco conectadas y muy aisladas (Figuras 23 y 24).

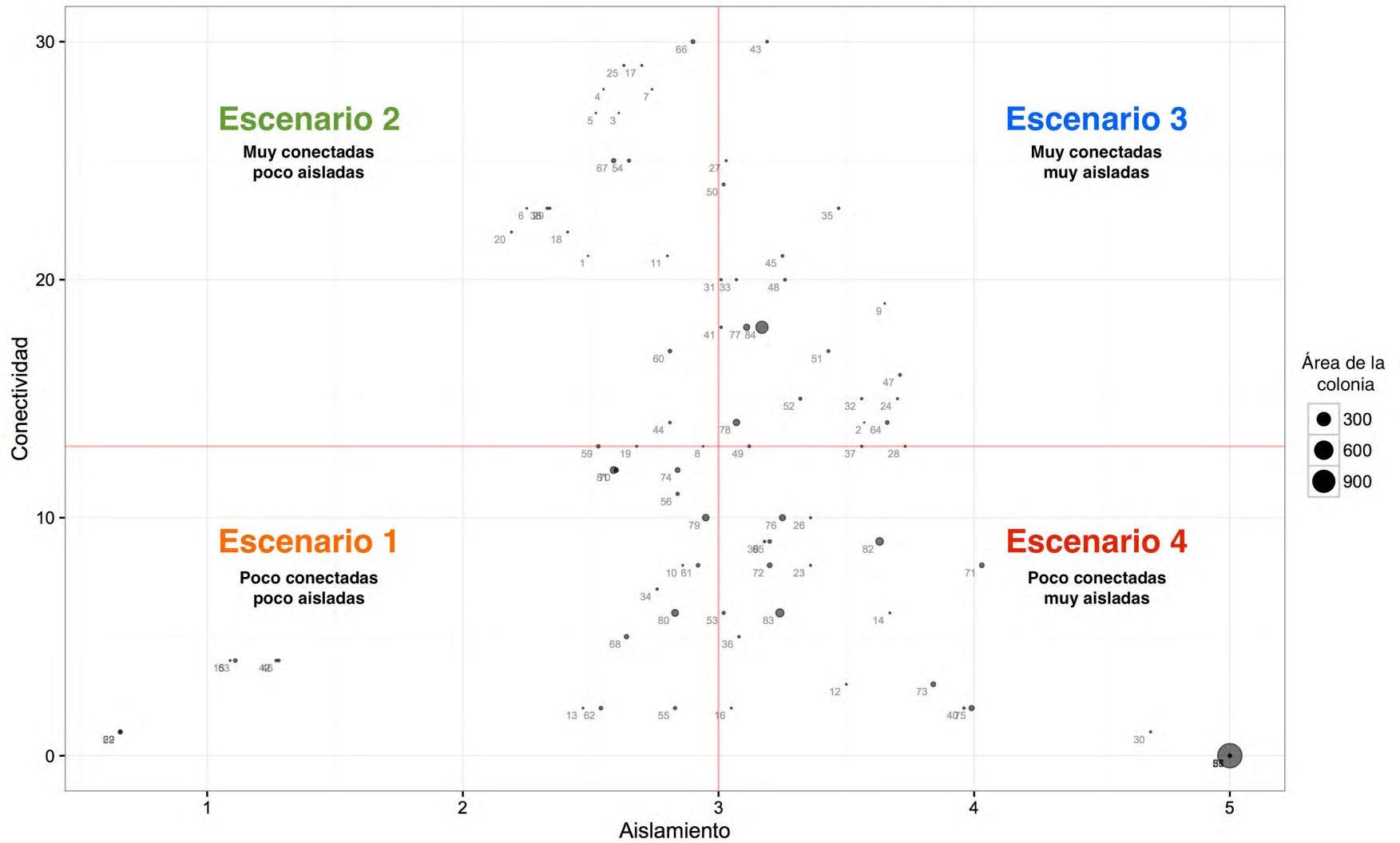


Figura 23. Clasificación de las colonias dentro de los cuatro escenarios de conservación. Se emplearon las medianas de los valores de conectividad (12.76 colonias) y de aislamiento (3 km), para definir las cuatro categorías. El tamaño de los círculos es proporcional al área de cada colonia de PLCN. En este caso ninguna la colonia más grande es la de Monteverde (círculo en la esquina inferior derecha) con poco más de 1,000 ha.

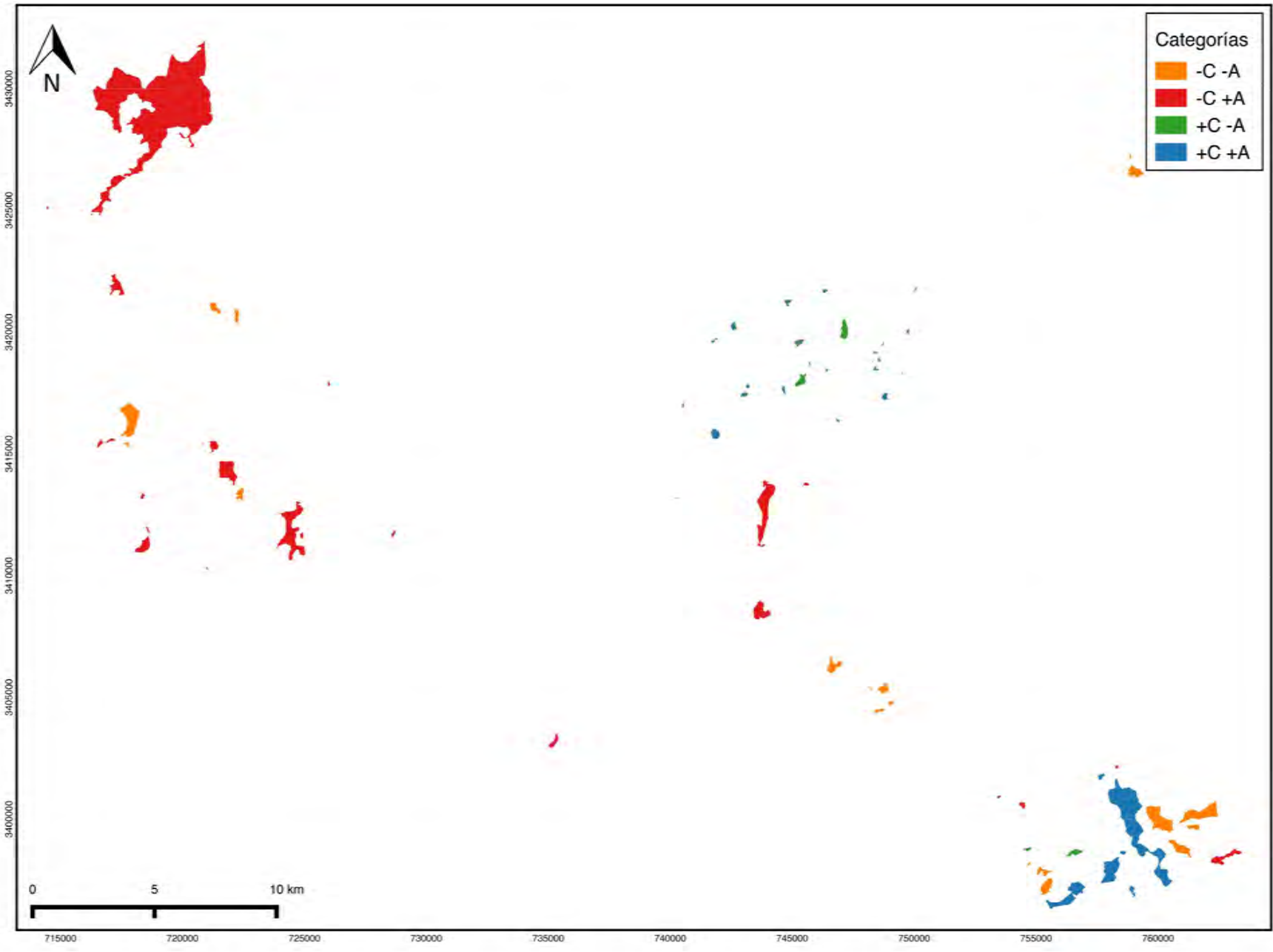


Figura 24. Mapa de las colonias de acuerdo a los escenarios de conservación. Escenario 1 (color naranja), colonias poco conectadas y poco aisladas; Escenario 2 (color azul), colonias muy conectadas y muy aisladas; Escenario 3 (color verde), colonias muy conectadas y poco aisladas; Escenario 4 (color rojo), colonias poco conectadas y muy aisladas. Las colonias aisladas no se muestran en el mapa pero se encuentran en el escenario 4.

DISCUSIÓN

Distribución y dinámica de las colonias

En el presente estudio se encontró un área ocupada por colonias de PLCN de 2,298 ha. Esto representa solo un 15.5% de lo reportado en 2005 en el complejo Janos-Casas Grandes, donde se había reportado una área ocupada de 14,796 ha (Ávila-Flores 2009). Este porcentaje de área remanente en el periodo 2005-2013 es el más bajo reportado desde el primer monitoreo sistematizado en la región en 1988. A comparación del periodo 1988-2000 donde el porcentaje remanente fue de 44% y del periodo 2000-2005 que fue de 73.98% (Ávila-Flores *et al.* 2012). Cabe mencionar que en los monitoreos realizados entre los años 1988 y 2000, no se incluyeron algunas de las colonias que se reportaron hasta el monitoreo de 2005 (e.g. las colonias de Monteverde), hecho por el cual Ávila-Flores y colaboradores (2012), únicamente compararon las colonias monitoreadas en los tres años (1988, 2000 y 2005). Sin embargo, dado que en el monitoreo de 2013 se utilizaron como referencia las localidades reportadas en 2005, es posible comparar las áreas ocupadas por las colonias de PLCN en el periodo 2005-2013.

Sobre el área ocupada por colonias que se perdió entre el periodo 2005-2013 es de 12,753.92 ha, resalta que el 72% de dicha pérdida corresponde a la reducción del área de las tres colonias más grandes del complejo, “El Cuervo”, “La Báscula” y “Monteverde”. De estas tres colonias, la colonia más grande que reportaron en 2005, llamada “El Cuervo A” se fragmentó en 11 colonias en 2013, así también la colonia de “La Báscula” se fragmentó en 11 colonias. Por otro lado la colonia de “Monteverde A”, a pesar de la dramática reducción del área ocupada no presentó una alta fragmentación.

Considerando lo anterior, podemos afirmar que en el periodo 2005-2013, las colonias más grandes son las que más aportan a la reducción del área del complejo, ya que la tendencia principal de estas colonias fue la reducción del área y posteriormente la fragmentación. Esta reducción drástica de las colonias más grandes, como patrón, contrasta con el patrón de extinción en el periodo 1988-2000, en el cual las colonias más pequeñas eran las más vulnerables (Marcé 2001), sin embargo durante el periodo 2005-2013 ninguna de las colonias que estaban en la categoría de tamaño 1 (con un tamaño menor a 1 ha) en 2005, prevaleció hasta el 2013, por lo que la tasa de extinción es del 100% continuando con el patrón descrito para el periodo 1988-2000. De igual manera, el patrón de reducción en 2013 contrasta con los patrones del periodo de 2000-2005, donde las colonias más norteñas fueron las que presentaron la mayoría de las extinciones y reducción de área (Ávila-Flores *et al.* 2012), a diferencia de las colonias grandes en el periodo 2005-2013 que tuvieron una mayor reducción de área, y que se encuentran distribuidas a lo largo de todo el complejo.

Sobre las nuevas colonias que se encontraron en 2013 podemos afirmar que las colonias “El Águila B”, “El Águila D”, “El Gavilán H”, “El Gavilán G” y “El Uno Norte”, por el hecho de que se encuentran al lado de un camino de frecuente uso, son colonias que se formaron por dispersión dentro del periodo 2005-2013. Otras colonias como “El Gavilán A5”, “Nevarez B” y “Nevarez C” se encuentran cerca de los bordes de colonias existentes en 2005, por lo que su formación pudo ser un efecto de la fragmentación durante el periodo. Por otro lado existen algunas colonias como “La Báscula 12”, “La Báscula 12”, “Km 10 A” y “Km 10 B”, en las que no es posible determinar si ya existían en el año 2005 y no fueron encontradas previamente, o son de nueva formación por dispersión. Por último, un caso que llama la atención es el de las colonias de Santa Anita B y C, las cuales a partir de una colonia preexistente en 2005 donde en algún momento entre los

monitoreos de 2005 y 2013 fue colocado un cultivo de pivote a la mitad de la colonia, se generaron nuevas colonias en la periferia del cultivo, indicando que en la presencia de hábitat adecuado alrededor de un cultivo, y cuando los PLCN no son eliminados en su totalidad, pueden desplazarse y colonizar sitios aledaños, o bien repoblar y formar una nueva colonia en las cercanías.

Respecto a las colonias en el estado de Chihuahua, un aspecto a notar es que de las 85 colonias encontradas, 72 de ellas se encuentran dentro de la Reserva de la Biósfera de Janos, donde uno de los objetivos específicos de la reserva de acuerdo a su plan de manejo es “mantener la permanencia [...] y continuidad del complejo de colonias de perros llaneros más importante de México” (CONANP 2013). Sobre las trece colonias que se encuentran afuera de los límites de la RBJ, siete de ellas se localizan en un polígono interior que no forma parte de la RBJ, conformado principalmente por las colonias menonitas de las Virginias y porciones del ejido Pancho Villa, en donde los fragmentos de colonias remanentes se encuentran inmersas en una densa matriz de cultivos. De este hecho se puede inferir el papel activo de la figura de la Reserva de la Biósfera en la conservación del PLCN. Otro aspecto de interés, es que al observar los mapas de las colonias de PLCN en 2005, momento previo al decreto de la RBJ en el año 2009, se puede notar que las colonias dentro de este polígono interior que esta fuera de la RBJ ya eran pocas. De esta manera la alta proporción de colonias dentro de la RBJ, parece obedecer a la inclusión previa de las principales colonias de perros llaneros dentro del polígono trazado de la RBJ.

Sobre las otras colonias fuera de la RBJ, las colonias de “El Gavilán B” y “El Gavilán H” se encuentran muy cercanas al límite de la RBJ y a pesar de que no superan las dos hectáreas, están conectadas con otras colonias que sí están dentro de la RBJ,

volviéndolas menos propensas a la extinción y en todo caso más fáciles de recolonizar si el hábitat se mantiene. A diferencia de las colonias anteriores, las colonias “Km 10 A”, “Km 10 B” y “Mata Ortiz”, se encuentran muy aisladas del resto del complejo, a una distancia superior a los 15 km de la colonia más cercana, volviéndolas inalcanzables para efectos de la dispersión reportada de PLCN de 5 km. De estas colonias aisladas resalta el caso de la colonia “Mata Ortiz” por tres motivos, el primero es su localización, ya que es la colonia de PLCN más sureña de la que se tiene reporte, definiendo el límite sureste del polígono de la distribución de los PLCN en México y el límite sur de su distribución en toda Norteamérica. El segundo punto es su prevalencia a pesar de su reducido tamaño y aislamiento, ya que se tiene el reporte de su existencia desde 1988, donde Marcé (2001), discutía la prevalencia de esta colonia como un ejemplo donde; en la ausencia de presiones antrópicas, una colonia incluso de tamaño pequeño podía prevalecer. El tercer motivo de interés, es que a pesar del aislamiento, aproximadamente a 48 km en dirección norte de la colonia más cercana, la colonia de “Mata Ortiz” también sufrió una reducción considerable, pasando de tener poco más de 70 ha en el año de 2005 a apenas una hectárea en 2013. Esto es de interés ya que nos obliga a pensar que los factores causantes de la reducción de las colonias de PLCN en el complejo pueden ser; i) de naturaleza similar en toda la región (e.g. sequía, sobrepastoreo o su combinación), ii) que si fue producto de un evento epizoótico (e.g. peste), tuvo un alcance regional donde la dispersión no fue a través de los perros llaneros, o iii) que las causas de reducción de las colonias fueron diferentes en la región, pero todos comprendidos durante el periodo 2005-2013.

Densidades y abundancia

La densidad promedio encontrada en el complejo de colonias en Chihuahua, fue de 6.20 ± 3.1 individuos por hectárea. En comparación a la densidad media de 15.08 individuos/ha reportada para el complejo en el 2010 por Sánchez-Giraldo (2012), las estimaciones obtenidas en 2013 son menores. Sin embargo se encuentran en el rango reportado en el periodo 2007-2009, donde las densidades medias fueron entre los 5 y 9 individuos por hectárea (Ávila-Flores 2009). Por otro lado, las densidades en 2013 también resultan menores en comparación con las densidades entre 20 y 30 individuos reportada para la colonia "Loma Los Ratones" en el año de 1985 por Ceballos y colaboradores (1993). En general parece que las densidades de PLCN en el complejo son muy variables dentro de una colonia a otra, donde además la variación entre diferentes años quizá se deba a factores ambientales de larga duración, como ciclos de sequías.

Un aspecto a considerar en las estimaciones obtenidas es el valor atípico de la densidad estimada para la colonia de "El Gavilan G", el cual es de 36.6 individuos/ha, siendo la densidad más alta registrada en el complejo y casi duplicando el valor inmediato menor de 18.67 individuos/ha. Otra consideración es la extensión de la colonia, que es de 0.38 ha, lo que implica que el cuadrante de conteo incluyó en su totalidad la colonia donde se tuvo un conteo máximo de 14 individuos en toda la colonia. Sobre los factores causantes de la alta densidad de esta colonia, se ha reportado que al reducirse el hábitat disponible y en hábitats fragmentados por urbanización hay una tendencia al incremento de la densidad (Magle y Crooks 2008). En el caso de la colonia el " El Gavilán G", se encuentra entre un camino de terracería frecuentemente transitado y una loma de pendiente pronunciada, sugiriendo que las altas densidades encontradas sea un efecto del hacinamiento. Por último, y como una demostración del efecto que tiene los valores de la densidad de esta

colonia en las estimación para el complejo, al omitir la densidad de 36.6 individuos/ha, se tiene que el promedio para el complejo es de 4.88 ± 1.56 individuos/ha, reduciendo de esta manera el estimado de abundancia total entre los 7,632 y 14,805 individuos en todo el complejo.

Comparando la densidad media encontrada en el CJCG con las densidades promedio encontradas en sitios más norteños dentro de la distribución de PLCN, las densidades encontradas en Chihuahua son en comparación mucho más bajas. Esto de acuerdo a lo reportado en el norte de Montana de 30.34 ± 1.96 individuos/ha, en Boulder, Colorado de 68 individuos/ha y en el suroeste de Kansas de 57 individuos/ha (Reading y Matchett 1997; Johnson y Coolinge 2004; Power *et al.* 1994). Uno de los estudios en los que la variación de la densidad es similar a los encontrados en el CJCG, es el de Biggins y colaboradores (1993), el cual incluyó poblaciones en tres estados de los E.E.U.U.A. y encontraron colonias con densidades entre los 0.8-54.2 individuos por hectárea. En este aspecto, la hipótesis de encontrar densidades más bajas como un efecto de que las poblaciones de Chihuahua representan el límite de rango geográfico de distribución del perro llanero de cola negra se ve favorecida. Una de las implicaciones discutidas de este principio general de variación en la abundancia, es el supuesto de que el centro de la distribución debe ofrecer mejores condiciones ambientales para la especie, permitiendo así mayores abundancias (Sexton *et al.* 2009). Dicho principio parece corresponder con la situación en los pastizales de Chihuahua, donde la baja precipitación anual y el tipo de suelo, funcionan como los factores limitantes en la distribución del PLCN y a la vez limitantes de las abundancias de las poblaciones locales.

Una de las fuentes de variación que están siendo omitidas en las aseveraciones anteriores, y que ha sido reconocida como una de las causas de errores en la abundancia

de las especies, es la variación temporal (Sexton *et al.* 2009). Esto debido a que en el presente estudio, únicamente se evaluaron las densidades en el mes de octubre al terminar la temporada de lluvias, por lo que deberíamos esperar ciclos de fluctuaciones anuales y entre diferentes años. Por otro lado hay que considerar que en el año en que se realizó el estudio, la región del noroeste mexicano había estado sufriendo una sequía intensa, habiendo capturado en este estudio uno de los momentos donde las condiciones ambientales eran más hostiles para los perros llaneros del complejo. De estas consideraciones desprendemos la necesidad de evaluar la fluctuación anual de las densidades de perros llaneros en la zona de Janos-Casas Grandes para poder comparar con mayor sustento el efecto del límite de su distribución.

Por último, tomando en cuenta la posible fuente de variación temporal de las densidades y en comparación con los resultados obtenidos en 2009 por el método de captura-recaptura. Se insta a la implementación de un monitoreo estandarizado que se realice en la misma temporada del año y en los mismos sitios a lo largo del complejo, para así poder trazar con mayor certeza las tendencias y variaciones en la densidad de los perros llaneros. Por otro lado, considerando la extensión del complejo de colonias en Chihuahua y la experiencia de este trabajo, recomendamos el método visual empleado en este estudio, como es el conteo máximo sobre la superficie (MAGC). Esto debido a la reducción del costo de llevarlo a cabo en comparación con otros métodos, la facilidad logística y el mínimo entrenamiento básico requerido para que los técnicos de campo e incluso voluntarios entrenados puedan realizarlo.

Conectividad, aislamiento y vecinos más cercanos

En el periodo evaluado se observó un aumento significativo de la conectividad de las colonias, siendo la mediana en 2005 de siete colonias vecinas y en 2013 de 13 colonias. Añadiendo los resultados de Marcé (2001), en los que reporta que la conectividad de las colonias en 1996 fue de seis colonias en promedio y de cuatro colonias en el año 2000, se puede observar una tendencia al aumento de la conectividad desde el año 2000 a la fecha. Considerando que para la permanencia de una población, es favorable la conectividad con otras poblaciones, y trasladándolo a las colonias de perros llaneros, entonces parece una contradicción observar una tendencia al aumento de la conectividad de las colonias cuando se ha reducido el área que ocupaban las colonias en 2000 a aproximadamente el 10% en 2013. Se piensa que este efecto de aumento en la conectividad de las colonias es producto de la fragmentación de las colonias, donde a partir de un parche extenso ocupado por PLCN, por diversas causas se fragmenta en parches más pequeños, que a pesar de representar una fracción de la ocupación original, se encuentran bien conectados entre sí por haberse originado del mismo parche. En el caso del aislamiento de las colonias del complejo en 2013, se encontró que la mediana es de 3 km y no mostró diferencia significativa en relación al valor de 3.02 km obtenido para las colonias en 2005. Sin embargo, el resultado de ambos años es mayor al reportado por Marcé en 2001 con una media del aislamiento de 2.5 km para el complejo.

Al considerar la tendencia al aumento de la conectividad y del aislamiento, mientras el resultado del análisis de vecinos más cercano nos muestra que el patrón agregado de las colonias se ha mantenido en 2005 y 2013, es posible inferir que la disminución del área ocupada por las colonias muestra un patrón de fragmentación agregado, donde la fragmentación forma parches de colonias bien conectadas, pero aisladas de otros

parches. Esto a su vez puede ser resultado de la desaparición de las colonias que en el año 2000 estaban más aisladas y poco conectadas, teniendo mayor prevalencia aquellas que tuvieran más colonias vecinas, dando origen al patrón observado en 2013.

Factores causantes del declive de las colonias

El cambio de 14,796 hectáreas a 2,298 hectáreas ocupadas por colonias de PLCN en el complejo CJCG en el periodo 2005-2013 implica una dramática reducción en las poblaciones del PLCN en esta parte del país. Debido a que el lapso del periodo de estudio es de ocho años, donde únicamente tenemos información detallada del estado de todas las colonias de PLCN al inicio y al final del periodo, en conjunto con la información ambiental recopilada durante el periodo, la pérdida por agricultura reportada y el hecho de que las colonias grandes fueron las más afectadas, podemos inferir que la causa del declive de las colonias se debe a varios factores. Empleando la información del estado de las colonias de PLCN en este estudio y comparando con los factores de declive en monitoreos pasados en el CJCG desde 1988, así como las problemáticas y amenazas en otras regiones de la distribución del PLCN, se plantean como probables factores de declive las siguientes causas: el cambio de uso de suelo por agricultura, la fragmentación del complejo, eventos climáticos excepcionales y eventos zoonóticos como la peste.

El cambio de uso del suelo, principalmente para establecer campos de cultivo y que en la mayoría de los casos se ve precedido por el envenenamiento de los PLCN fue la principal causa de pérdida de área ocupada por las colonias de PLCN en el periodo 1996-2000 (Marcé 2001), sin embargo en el periodo 2005-2013 evaluado en este estudio, de las 12,753.92 hectáreas perdidas respecto al área ocupada en 2005, únicamente 404

hectáreas se perdieron debido al establecimiento de nuevos cultivos. Aunado a esta pérdida hay que considerar el incremento de la fragmentación inducido por los parches de cultivo en el complejo y que también afectan la prevalencia de las colonias al aumentar la densidad de individuos favoreciendo la transmisión de enfermedades y por ende disminuir su adecuación y capacidad de respuesta a eventos desfavorables y sequías (Magle y Crooks 2008). A pesar de que esta causa de pérdida de colonias debe ser ilegal y limitada de acuerdo a los lineamientos de la Reserva de la Biósfera de Janos, dada la proporción de pérdida por agricultura en este periodo, parece improbable que esta sea la principal causa del declive de las colonias.

La fragmentación como un efecto de otras causas como el sobrepastoreo o agricultura, se convierte también en una causa del declive a largo plazo ya que afecta la dinámica de dispersión al dificultar la colonización de parches perdidos, así como ir disminuyendo el recambio genético de las colonias del complejo (Johnson y Coolinge 2004). Como ya se mencionó en el apartado anterior, el incremento de la conectividad y aislamiento observado en el complejo, parece indicar un aumento en la fragmentación de las colonias.

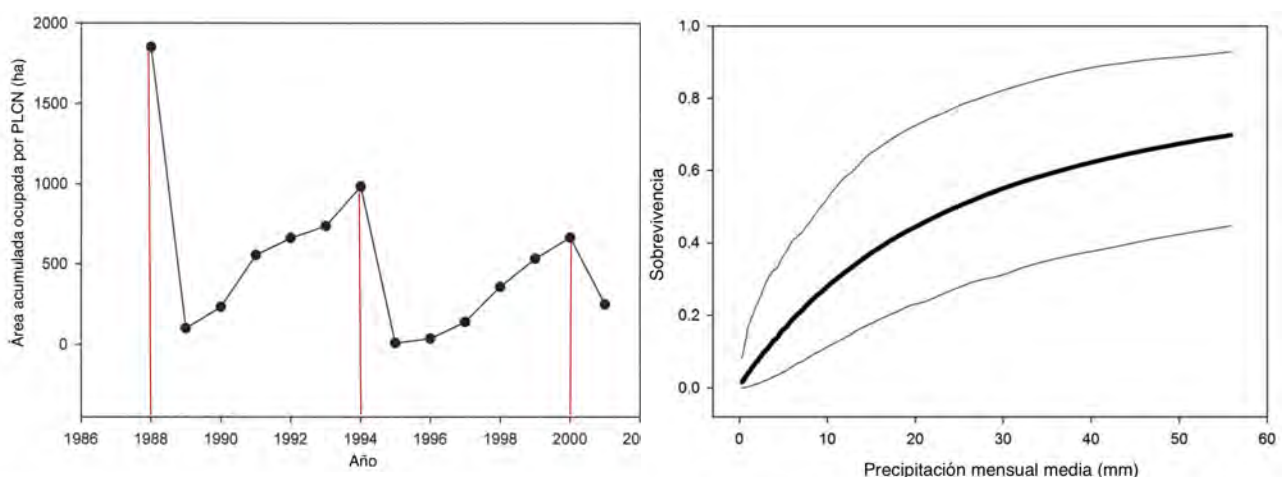


Figura 25. (Izquierda) Variación en el área ocupada por PLCN después de eventos de peste (marcados con líneas verticales rojas) en el Refugio de Vida Silvestre Rocky Mountain Arsenal en Colorado, E.E.U.U.A. Modificado de Hoogland (2005). (Derecha) Relación modelada entre la precipitación mensual y la sobrevivencia anual de perros llaneros de Gunnison en el Refugio de Vida Silvestre Sevilleta en Nuevo México, E.E.U.U.A. La modelación es una función lineal logit, la línea negra oscura es la sobrevivencia media y las líneas delgadas marcan el 95% del intervalo de confianza. Modificado de Davidson *et al.* (2014).

A pesar de que el periodo estudiado es largo y se cuenta con poca información sobre el estado de las colonias de PLCN durante dicho periodo, en el momento en el que la fragmentación se incrementa, las colonias entran en una dinámica de fragmentación retroalimentada por los mismos efectos que produce, como disminución de área y el incremento del efecto de borde en las colonias (Lomolino y Smith 2001). Por otro lado, aún cuando se ha reportado una diversidad genética alta comparable con otros sitios de la distribución del PLCN (Castellanos-Morales *et al.* 2014), es posible que debido a la corta escala de tiempo en la que las colonias del CJCG se han mermado, no sea posible observar el impacto de la fragmentación y declive en la diversidad genética.

Respecto a los factores de declive climáticos, se considera la sequía, que tuvo sus fases más severas durante el 2011 y que duró hasta el mes de septiembre de 2013, como otra de las causas en el declive de las poblaciones de PLCN. Sobre la manera en que la sequía afecta las poblaciones del perro llanero, se ha documentado ampliamente la correlación entre la productividad de la vegetación y la precipitación (Bredenkamp *et al.* 2002; Yarnell *et al.* 2007), mermando la abundancia y calidad del forraje disponible para los PLCN.

Sobre el impacto de las sequías en las poblaciones de pequeños mamíferos, se han reportado grandes fluctuaciones poblacionales asociadas a sequías intensas, en sinergia con la disminución en la precipitación e incendios, que a largo plazo derivaron en el colapso de las poblaciones de varias especies de mamíferos australianos (Dickman *et al.* 1999; Recher *et al.* 2009). Por otro lado, se tiene el reporte que después de una sequía de dos años en Sudáfrica, la abundancia de pequeños mamíferos se vio mermada, así como la estructura y diversidad de comunidades (Yarnell *et al.* 2007). En pastizales en Norteamérica también se ha documentado reducción del 19% de la producción primaria

neta sobre el suelo, causada por un año de sequía, la cual a su vez, causó reducciones no solo en los mamíferos pequeños, sino también en las poblaciones de grandes mamíferos, como el bisonte y el elk, por varios años (Frank y McNaughton 1992).

Dada la historia natural de los PLCN, la sequía tiene diferente impacto dependiendo de la temporada del año, teniendo una mayor afectación durante los meses de marzo a junio, durante los cuales los requerimientos de apareamiento, preñez y lactancia los hace más vulnerables (Hoogland 2003; Davidson *et al.* 2014). Considerando lo anterior y los meses (marzo-noviembre de 2011), en los que la sequía en el CJCG estuvo catalogada como “extrema” y “excepcional”, se piensa que esta tuvo un efecto magnificado en el declive de las poblaciones.

Uno de los factores que pueden actuar en sinergia con la sequía afectando las poblaciones de PLCN, es el sobrepastoreo. Se tiene el reporte de que después de una sequía en pastizales con sobrepastoreo hay una dramática reducción de la abundancia, riqueza y diversidad de pequeños mamíferos, en comparación con pastizales con menos presión de pastoreo (Yarnell *et al.* 2007). A pesar de que el tipo de manejo ganadero así como las presiones del pastoreo del ganado sobre el terreno no fue medido en este trabajo, es de esperar que aquellas colonias de PLCN en las que hubo sobrepastoreo, con la sequía, su persistencia se viera agravada e incluso llegaran a desaparecer las colonias por el conjunto de estas causas.

Otro aspecto a considerar y que también pudo magnificar el efecto de la sequía, es el hecho de que las poblaciones de PLCN del CJCG representan el límite sur de la distribución de *Cynomys ludovicianus*, estando más expuestos a condiciones extremas adversas que afecten la permanencia de las poblaciones en comparación de poblaciones

en el centro de su distribución. Recientemente en la especie hermana del PLCN, los perros llaneros de Gunninson (*Cynomys gunninsoni*), en un esfuerzo de reintroducción en la porción sur de su distribución (al igual que las poblaciones mexicanas del PLCN en este estudio), se observó una correlación positiva entre la precipitación mensual y la supervivencia de los perros llaneros (Davidson *et al.* 2014), donde incluso un año después de la sequía la población reintroducida colapsó (Figura 25).

Continuando con los factores climáticos excepcionales, el descenso anormal de la temperatura que se registró en febrero de 2011, en la que se alcanzó una temperatura mínima de -21.1 °C, también pudo haber tenido un efecto directo y a corto plazo en la supervivencia de los PLCN. En situaciones de frío intenso, en el caso de los PLCN, se ha observado torpor en condiciones de laboratorio (Menkens 1986), también se han reportado individuos con torpor en diferentes días en condiciones naturales y bajo situaciones de estrés por frío (Lehmer *et al.* 2001), sin embargo hay que tener en cuenta que los PLCN no tienen la capacidad de hibernar en casos de frío más extremo (Harlow y Menkens 1986; Hoogland 1995; Lehmer *et al.* 2001).

En este sentido, existen reportes escasos sobre afectaciones a mamíferos pequeños por heladas. En la década de los sesentas, en una población de ardillas en Norteamérica, se reportó la disminución a un sexto de la población inicial después de una helada intensa en primavera. Además de que la población al año siguiente exhibió un declive en las densidades, fecundidad disminuida, así como disminución del peso de los individuos (Nixon y McClain 1969).

En el caso de los PLCN es difícil determinar el impacto del descenso anormal de la temperatura, puesto que en invierno se observan esporádicamente fuera de sus

madrigueras, alterando los índices para estimar la densidad. En otro sentido hay que reconocer que en sitios más al norte de su distribución, los PLCN experimentan continuamente temperaturas similares a las registradas de manera anormal en el CJCG sin que se tenga reporte de mortalidad debido a esta causa. Sin embargo es de interés notar que precisamente después del mes en que se registró el descenso anormal de la temperatura, se registraron los meses más intensos de la sequía, apoyando de esta forma la multicausalidad del declive de las poblaciones de PLCN.

Por último, la peste bubónica causada por la bacteria *Yersinia pestis*, como una causa del declive de las colonias de PLCN en el CJCG durante el periodo 2005-2013, puede haber sido un factor bajo las siguientes consideraciones. Respecto a la dinámica de la peste en los PLCN, los brotes son explosivos, tienen una alta mortalidad, rápida dispersión y poca resistencia (Antolin *et al.* 2002). Además, después de un evento de peste, ninguna población de PLCN ha recuperado el área de cobertura ni su número poblacional previo (Figura 25; US Fish and Wildlife Service 2000). Por lo que durante el lapso que no se realizaron monitoreos en las colonias es posible que haya ocurrido el brote en algunas de las colonias o incluso en todo el complejo. De ser así, la distribución y abundancia de PLCN en el complejo reportadas en este estudio, serían las de los perros llaneros que sobrevivieron el brote y ahora se están expandiendo o de aquellas colonias que no fueron afectadas.

En este sentido, incluso cuando en 2009 once colonias de PLCN del CJCG se analizaron pulgas obtenidas directamente de los perros llaneros en busca de la bacteria *Y. pestis*, obteniendo resultados negativos (Montiel-Arteaga 2015). Hay que considerar que debido a la alta mortalidad de los PLCN, que puede llegar a alcanzar el 100%, es menos probable encontrar a *Y. pestis* en los perros llaneros, a diferencia de otras especies de

roedores como el ratón ciervo (*Peromyscus maniculatus*), las ratas canguro (*Dipodomys spectabilis*) y (*D. ordii*), y el ratón chapulinero del norte (*Onychomys leucogaster*), o en carnívoros como el coyote (*Canis latrans*), las cuales actúan como especies hospederas enzoóticas por su alta resistencia a la enfermedad (Antolin *et al.* 2002). Respecto a la presencia de peste en otras especies dentro del Complejo Janos-Casas Grandes, en 2009 Camilo Sánchez-Giraldo obtuvo el resultado positivo para anticuerpos de *Yersinia pestis* en tiras de Nobuto en una pulga (no identificada y de paradero desconocido), de una zorra del desierto (*Vulpes macrotis*) capturada en el CJCG. Sin embargo, dado que se desconoce el paradero de la pulga y los resultados del análisis de las tiras de Nobuto fueron de comunicados tres años después de la captura, no se formalizó el reporte (Rurik List y Gerardo Suzan com. pers.). Este indicio, a pesar de que no es corroborable, adquiere relevancia ante el hecho de que es durante el periodo 2010-2013 en el que se piensa ocurrió el declive de las colonias de PLCN.

Por otro lado, durante el monitoreo de las colonias en el presente estudio se observó que en las colonias más grandes del complejo en 2005 (“La Báscula”, “El Cuervo A” y “Monteverde A”), las cuales se redujeron su área en 2013 de un 65 hasta un 97%, el área que solía ocupar la colonia en 2005 permanecía con hábitat favorable para la presencia del PLCN, sin embargo únicamente se encontraron restringidos en pequeños parches a lo largo de la colonia. Además, dado que otros proyectos de investigación se llevaron a cabo en las propiedades donde se encontraban las colonias mencionadas, se sabe que el manejo ganadero en tales propiedades no cambió durante el periodo 2010-2013 (Rodrigo Sierra com. pers.), por lo que el sobrepastoreo como una causa del declive para estas colonias en específico, parece improbable.

En el escenario en el que un evento de peste haya ocurrido en el periodo 2010-2013, estas observaciones pueden explicarse considerando el hecho de que el PLCN actúa como un hospedero epizootico para la peste y tiene una mortalidad alta que puede llegar incluso desaparecer una colonia entera (Antolin *et al.* 2002), por lo que encontrar el hábitat sin perros llaneros indicaría el estado de las colonias posterior a un evento de peste.

Considerando lo expuesto, el declive de las colonias a causa de la peste, es un factor que no puede descartarse hasta que sean evaluados otros mamíferos en el CJCG, e incluso aunque se encontrara, no sería posible conocer la magnitud del impacto que tuvo en las colonias. Sin embargo, la necesidad de hacer el monitoreo en busca de la presencia de peste no se ve disminuida por este hecho, por el contrario ofrece un marco más sólido para llevar a cabo las acciones de conservación necesarias, así como enfrentar las principales amenazas de los PLCN en el complejo en la búsqueda de la preservación de las colonias.

Recomendaciones para la conservación

La dramática reducción del área ocupada por perros llaneros desde 1988 a la fecha, donde las 2,298 ha encontradas en 2013 representan aproximadamente un 4.17% de la distribución de hace poco más de 25 años, hacen patente la necesidad de implementar una estrategia de conservación enfocada a cada colonia y a nivel de paisaje. De acuerdo con Lomolino y Smith (2001), la reducción del tamaño del complejo y de las colonias es el primer factor de riesgo en la extinción de las poblaciones de perros llaneros en sitios donde no se encuentra la peste.

En el caso del CJCG, a pesar de que en los muestreos realizados en 2009 por Montiel-Arteaga (2015) para PLCN, no se encontró evidencia de la presencia de *Yersinia pestis*, su presencia no puede ser descartada. Sugiriendo en este sentido, realizar en todo el CJCG un monitoreo de carnívoros orientado a la confirmación de la presencia de peste. Esto debido a que cuando la peste está presente en cierta área, son los carnívoros en los que la detección de la peste es más eficiente, ya que muestran altos títulos de anticuerpos (Luce *et al.* 1997).

En cuestiones de manejo, se recomienda para futuras acciones de conservación del PLCN, una estrategia que asuma el riesgo de peste dentro de los planes de manejo. Ya que debido a la cercanía geográfica con los reportes de peste en los Estados Unidos, que no van más allá de 50 km, y considerando el estado actual de las colonias de PLCN, el no tomar acciones preventivas en este sentido pondría en riesgo de extinción las colonias del CJCG en el caso de que la peste no haya llegado aún al complejo. En el caso contrario, donde se confirme la presencia de peste, dichas acciones mantendrán su utilidad como medida de contención en el caso de futuros brotes.

Más a detalle y bajo este escenario, en otros sitios de estudio se ha recomendado que el trabajo con las colonias con riesgo de peste, debe enfocarse a el mantenimiento del hábitat y la conectividad para favorecer la recolonización (Antolin *et al.* 2002). En este sentido, para asegurar la conservación de PLCN en presencia de peste, el manejo a escala regional resulta más complicado (Antolin *et al.* 2002). Siendo más apropiado un manejo colonia por colonia que atienda la aplicación de vacunas, insecticidas, suplemento y lleve a cabo translocaciones y reintroducciones de ser necesario.

Tomando estas consideraciones, a continuación se presentan acciones de conservación de manera específica a cada colonia, donde la asignación de cuatro categorías de acuerdo a los valores de conectividad y aislamiento nos brindan una guía para determinar las prioridades de conservación de cada colonia. Tomando en cuenta que la principal prioridad para la conservación de las colonias en el complejo Janos-Casas Grandes es el mantenimiento y la ampliación del área ocupada por las colonias, dentro de un marco de riesgo de peste.

En el caso de las colonias poco conectadas y poco aisladas de la categoría 1, se recomiendan actividades que incrementen las densidades y el área ocupada de cada colonia buscando un aumento en la conectividad. Las actividades con estos fines es la suplementación de alimento en las colonias en sequías y en temporada de secas, para disminuir la mortalidad y ocupación de la colonia. Actividades que requieren un intenso manejo debido a la condición marginal de su distribución de las poblaciones de PLCN en este estudio (Facka *et al.* 2010; Davidson *et al.* 2014).

Las colonias que se encuentran en este caso, son las colonias al Este del grupo III del “Cuervo”, todas las colonias de “Buenos Aires” del Grupo II y las colonias de “Santa Anita A”, “Santa Anita C”, “Monteverde G”, “Monteverde 7” y la de “Nevarez D” en el grupo I.

En el caso de las colonias de la categoría 2, dado que su conectividad es alta, son más vulnerables a eventos epizooticos como la peste (Lopez *et al.* 2005; Lomolino y Smith 2001; Sackett *et al.* 2012) y debido a su aislamiento es menor la posibilidad de ser recolonizadas, por lo que hay que considerarlos como sitios de prioridad en esquemas de vacunación, ya que el consumo de la vacuna oral RCN-F1 ofrece una protección entre el 40 y el 50% en contra de la exposición a la peste de forma subcutanea (Mencher *et al.*

2004; Rocke *et al.* 2008). Algunas de las colonias en esta categoría es la colonia más grande del grupo III (Colonia “El Cuervo A18”) y las colonias de la Báscula que se encuentran en la periferia dentro del grupo II.

Sobre cuándo debería llevarse a cabo, en experimentos de laboratorio, se ha encontrado que los PLCN que consumen la vacuna oral en dos tiempos diferentes, tienen una mayor probabilidad de sobrevivencia (Rocke *et al.* 2008), por lo que se recomienda que el esquema de vacunación sea realizado durante dos temporadas al año de manera regular.

Las colonias que se encuentran en la categoría 3 se caracterizan por estar bien conectadas y poco aisladas, aunque esta categoría es la deseada para la conservación del PLCN, al considerar el efecto de la transmisión de enfermedades en colonias bien conectadas, como la peste, es importante tener monitoreos continuos para este tipo de enfermedades. Las colonias en esta categoría son las centrales de la Báscula en el grupo II, sin embargo dado su tamaño menor a las 20 ha la prioridad para su conservación es aumentar la densidad y ocupación de PLCN, disminuyendo el riesgo de extinción de colonias por eventos estocásticos. Debido al reducido tamaño de estas colonias y a la consecuente pérdida de sus funciones ecológicas (Davidson *et al.* 2012), este grupo de colonias son viables para la reintroducción de PLCN en caso de su pérdida y en sitios donde el hábitat persista y las amenazas no sigan latentes (Davidson *et al.* 2014).

Por último, las colonias de la categoría 4, las cuales representan casi el 30% de las colonias del complejo. En donde están las colonias del “Águila” y “Tierras Prietas” del grupo II, la mayoría de las colonias de “Pancho Villa” en el grupo I, así como todas las colonias aisladas (“Mata Ortiz”, “Km10 A”, “Km10 B”, “Loma Huérfano” y “Ojitos”), las cuales están poco conectadas y muy aisladas, son las que merecen la mayor atención por

su vulnerabilidad a desaparecer sin posibilidad de ser recolonizadas por colonias vecinas. Sin embargo dado que están muy aisladas las hace menos propensas a eventos de peste.

Por otro lado, Marcé (2001), ya reportaba la permanencia continua de este tipo de colonias aisladas y poco conectadas desde 1988, y que en 2013 siguieron presentes. Sin embargo dada la magnitud de la reducción del área de estas colonias (E.g. La colonia "Mata Ortiz" que pasó de tener más de 70 ha en 2005 y en 2013 solo ocupó una superficie de apenas 1 ha), su vulnerabilidad es mayor y la permanencia en los años próximos parece precaria. Por esto, en escenarios y sitios donde la desaparición de colonias se vislumbre a corto plazo, podrá considerarse y de ser posible, la translocación de colonias enteras a sitios más favorables.

CONCLUSIONES

- Se registraron y evaluaron un total de 85 colonias de perros llaneros de cola negra en el Complejo Janos-Casas Grandes, las cuales suman una superficie ocupada de 2,298 hectáreas en todo el complejo.
- Se estima que la población de PLCN en el complejo se encuentra entre los 7,379 y 21,127 individuos con una densidad media de 6.1 ± 3.16 individuos por hectárea.
- En comparación a lo reportado en el complejo en 1988 queda únicamente el 4.17% del área ocupada. Durante el periodo 2005-2013 hubo una reducción del 84.56% del área ocupada por colonias de PLCN en el CJCG.
- En el periodo 2005-2013 únicamente 404 hectáreas ocupadas por PLCN se perdieron directamente por cambio de uso de suelo a agricultura. Esto representa que aproximadamente solo un 3.1% de las poco más de 12 mil hectáreas perdidas en el periodo se pueden explicar por esta causa de forma directa.
- A pesar de la reducción de más de 12 mil hectáreas en el complejo de colonias en comparación con lo reportado en 2005 por Ávila-Flores (2005), durante los estudios realizados en las colonias de PLCN en el CJCG entre los años 2005-2010 no se reportó la extinción de colonias o la reducción dramática de su extensión (Rivera-Téllez 2009; Sánchez-Giraldo 2012; Martínez-Estévez *et al.* 2013; Castellanos-Morales *et al.* 2014; Montiel-Arteaga 2015). Por lo que se piensa que la mayor parte de la reducción de las colonias ocurrió entre el final del año 2010 y el verano de 2013.

- Las causas de la reducción del área ocupada por las colonias son múltiples y actuaron en sinergia.
- El declive de las colonias de PLCN fue causado en parte por las presiones ambientales extremas ocurridas en el periodo 2011-2013; las sequías extremas y excepcionales registradas durante la mayor parte de 2011, las sequías severas en algunos meses durante 2012 y 2013, la disminución de la precipitación anual en 2012 (80 mm debajo del promedio anual de 307 mm), así como el efecto en sinergia del sobrepastoreo exacerbado por la sequía, actuaron como los principales factores.
- Por otro lado a pesar de que Montiel-Arteaga no encontró evidencia de la presencia de peste en once colonias de PLCN evaluadas en 2009, en el mismo año se tiene el reporte positivo de peste de una pulga capturada en una zorrilla del desierto (*Vulpes macrotis*) en el CJCG (Rurik List com. pers.). Lo anterior, en conjunto con el patrón de contracción de las colonias más grandes, que redujeron hasta en un 97% su extensión respecto a 2005, sugiere la ocurrencia de un brote de peste en el CJCG entre los años 2010-2013 que influyó en el declive de las colonias del complejo. Esto se ve apoyado por la observación de que en la mayoría del área que ocupaban las colonias en 2005, sigue estando el hábitat pero no se observaron PLCN.
- En el 2013 las colonias de PLCN en el complejo aumentaron su conectividad respecto a las colonias existentes en 2005. Se piensa que este registro del incremento de la conectividad es un efecto de la fragmentación del complejo y de las colonias. En el caso del aislamiento de las colonias, este no cambió entre el 2005 y el 2013.

- Se recomienda incluir acciones de manejo orientadas a la prevención/contingencia de la peste en el complejo. Tales como aplicar un esquema de vacunación oral a los PLCN en colonias con alta conectividad e iniciar un protocolo de monitoreo de peste en las colonias de todo el complejo.
- Para las colonias con un área menor a las 10 hectáreas (Categorías de tamaño 1 y 2), se recomienda suplementarlas con alimento en la temporada de secas con la finalidad de favorecer la persistencia de la colonia, así como mantener y aumentar el área de la colonia.
- Se recomienda establecer un programa de monitoreo de enfermedades en mamíferos a largo plazo en el complejo Janos-Casas Grandes, orientado a la detección y seguimiento de la peste. Se recomienda evaluar especialmente las poblaciones de carnívoros y roedores enzoóticos a la peste.
- Las colonias más vulnerables en el complejo Janos-Casas Grandes son aquellas que presentan una baja conectividad con otras colonias y están aisladas del resto del complejo.
- Para incrementar la conectividad se recomienda translocar PLCN de colonias con abundancias que lo permitan, a sitios donde se encontraban las colonias en 2005 y sigue permaneciendo el hábitat adecuado.
- Para estas colonias (que representan aproximadamente el 30% de las colonias en el CJCG) se recomienda llevar a cabo acciones de suplementación en temporada de secas, reintroducciones para incrementar las densidades, o en caso de ser necesario y

en condiciones en las que la persistencia de la colonia se ve comprometida a corto plazo, translocar los perros llaneros de la colonia a sitios más favorables.

LITERATURA CITADA

- Antolin M., Gober P., Luce B., Biggins D., Van Pelt W., Seery D., Lockhart M. y Mark B. 2002. The influence of sylvatic plague on north american wildlife at the landscape leve, with special emphasis on the black-footed ferret and prairie dog conservation. 104-127. En: Jennifer Rahm (ed.). Transactions of the sixty-seventh north american wildlife and natural resources conference. 2002. Washington, D.C. Estados Unidos de América
- Ávila-Flores R. 2009. Black-tailed prairie dog declines in northwestern Mexico: species-habitat relationships in changing landscape. Tesis doctoral, Universidad de Alberta. Edmonton, Canadá. 180 pp.
- Ávila-Flores R., Ceballos G., Villa-Meza A., List R., Marcé E., Pacheco J., Sánchez-Azofeifa A. y Boutin S. 2012. Factors associated with long-term changes in distribution of black-tailed prairie dogs in northwestern Mexico. *Biological Conservation*. 145(2012):54-61.
- Agnew W., Uresk D.W. y Hansen R.M. 1986. Flora and fauna associated with prairie dog colonies and adjacent ungrazed mixed-grass prairie un western south Dakota. *Journal of Range Management*. 39(2):135-139.
- Augustine D.J. y Baker B.W. 2013. Associations of Grassland Bird Communities with Black-Tailed Prairie Dogs in the North American Great Plains. *Conservation Biology*. 27(2):324-334.

- Barko A.V. 1997. History of policies concerning the black-tailed prairie dog: a review. Proceedings of Oklahoma Academy of Sciences. 77:27-33.
- Biggins D.E., Sidle J.G., Seery D.B. y Ernst A. 2006. Estimating the abundance of prairie dogs. Pp. 94-107 en: Conservation of the black-tailed prairie dog: saving north America's western grasslands (J.L. Hoogland, ed.). Island Press, Washington, DC. Estados Unidos de América.
- Biggins D.E., Miller B.J., Hanebury L., Oakleaf R., Farmer A., Crete R. y Dood A. 1993. A technique for evaluating black-footed ferret habitat. 73-88 pp. En: Oldemeyer J., Biggins D.E., Miller B.J. y Crete R. (editores). Management of prairie dog complexes for reintroductions of the black-footed ferret. USFWS, Biological Report 13. Washington D.C. Estados Unidos de América.
- Bredenkamp G., Spada F. y Kazmierczak E. 2002. On the origin of northern and southern hemisphere grasslands. Plant Ecology. 163:209-229.
- Brown D.E. 1994. Biotic communities of the Southwestern United States and Northwestern Mexico. University of Utah Press. Salt Lake City. Estados Unidos de América.
- Castellanos-Morales G., Gasca-Pineda J., Ceballos G. y Ortega J. 2014. Genetic variation in a peripheral and declining population of black tailed prairie dogs (*Cynomys ludovicianus*) from Mexico. Journal of Mammalogy. 95(3):467-479.

- Castellanos-Morales G., Ortega J., Castillo-Gómez R., Sackett L. y Eguiarte L. 2015. Genetic variation and structure in contrasting geographic distributions: Widespread versus restricted black-tailed prairie dogs (Subgenus *Cynomys*). *Journal of Heredity*. 478-490.
- Castillo A. 2004. Evaluación de las poblaciones del perrito llanero (*Cynomys ludovicianus*) y su hábitat en Sonora, México. Informe técnico final presentado a World Wildlife Fund, Programa Desierto Chihuahuense.
- Ceballos G., Pacheco J. y List R. 1999. Influence of prairie dogs (*Cynomys ludovicianus*) on habitat heterogeneity and mammalian diversity in Mexico. *Journal of Arid Environments*. 41:161-172.
- Ceballos G., List R., Pacheco J., Manzano-Fischer P., Santos G. y Royo M. 2005. Prairie dogs, cattle, and crops: Diversity and conservation of the grassland-shrubland habitat mosaic in northwestern Chihuahua. *Natural Resource Impacts and Conservation at a population, species, and landscape level*. 425-438.
- Ceballos G., Davidson A., List R., Pacheco J., Manzano-Fischer P., Santos-Barrera G. y Cruzado J. 2010. Rapid decline of a grassland system and its ecological and conservation implications. *PlosOne*. 5:1.
- Cid M.S., Detling J.K., Whicker A.D. y Brizuela M.A. 1991. Vegetational response of a mixed-grass prairie site following exclusion of prairie dogs and bison. *Journal of Range Management*. 44:100-105.

- Clark T.W., Hinckley D. y Rich T. 1989. The prairie dog ecosystem: Managing for biodiversity. Technical Bulletin 2. Montana Bureau of Land Management Wildlife, Billings, Montana. Estados Unidos de América. 72 pp.
- Comisión Nacional de Áreas Naturales Protegidas (CONANP). 2006. Estudio Previo Justificativo para el establecimiento del Área Natural Protegida: “Reserva de la Biosfera Janos”, Chihuahua, México. 82 pp.
- Comisión Nacional de Áreas Naturales Protegidas (CONANP). 2013. Programa de manejo Reserva de la Biosfera Janos. Primera edición. Distrito Federal, México. 176 pp.
- Conservation Breeding Specialist Group. 2004. Black-footed ferret population management planning workshop. Final report. Apple Valley, Minnesota. Estados Unidos de América.
- Coppock D.L., Ellis J.E., Detling J.K. y Dyer M.I. 1983. Plant-herbivore interactions in a North American mixed-grass prairie. I. Effects of black-tailed prairie dogs on intraseasonal aboveground plant biomass and nutrient dynamics and plant species diversity. *Oecologia*. 56:1-9.
- Cully J. y Williams E. 2001. Interspecific comparisons of sylvatic plague in prairie dogs. *Journal of Mammalogy*. 82(4):894-905.
- Davidson A.D. y Lightfoot D.L. 2006. Keystone rodent interactions: prairie dogs and kangaroo rats structure the biotic composition of a desertified grassland. *Ecography*. 29:755-756.

- Davidson A.D., Friggens M., Shoemaker K., Hayes C., Erz J. y Duran R. 2014. Population dynamics of reintroduced Gunninson's prairie dogs in the southern portion of their range. *Journal of Wildlife Management*. 78(3):429-439.
- Davidson A.D., Detling J. y Brown J. 2012. Ecological roles and conservation challenges of social, burrowing, herbivorous mammals in the world's grasslands. *Frontier in Ecology and the Environment*. 10:477-486.
- Dawson R.E. 1991. Comparison of body mass and demography between urban and rural populations of black-tailed prairie dogs (*Cynomys ludovicianus*). Tesis de Maestría. University of Colorado. Boulder, Estados Unidos de América.
- Delibes-Mateos M., Smith A., Slobodchikoff C. y Swenson J. 2011. The paradox of keystone species persecuted as pest: A call for the conservation of abundant small mammals in their native range. *Biological Conservation*. 144:1335-1346.
- Dickman C., Mahon P., Masters P. y Gibson D. 1999. Long-term dynamics of rodent populations in arid Australia: the influence of rainfall. *Wildlife Restoration*. 26:389-403.
- Fahnestock J.T. y Detling J.K. 2002. Bison-prairie dog-plant interactions in a North American mixed-grass prairie. *Oecologia*. 32:86-95.
- Facka A., Paulette F. y Roemer G. 2008. A novel approach for assessing density and range-wide abundance of prairie dogs. *Journal of Mammalogy*. 89(2):356-364.

- Facka A., Roemer G., Mathis V., Kam M. y Geffer E. 2010. Drought leads to collapse of black-tailed prairie dog populations reintroduced to the Chihuahuan desert. *Journal of Wildlife Management*. 74(8):1752-1762.
- Forman R.T. y Godron M. 1986. *Landscape Ecology*. John Wiley & Sons Inc. Nueva York, Estados Unidos de América. 619 pp.
- Frank D. y McNaughton S. 1992. The ecology of plants, large mammalian herbivores, and drought in Yellowstone National Park. *Ecology*. 73(6):2043-2058.
- Hall E. R. 1981. *The Mammals of North America*. John Wiley and Sons. Nueva York, Estados Unidos de América.
- Harlow H. y Menkens G. 1986. A comparison of hibernation in the black-tailed prairie dog, white-tailed prairie dog, and Wyoming ground squirrel. *Canadian Journal of Zoology*. 64:793-796.
- Hassien F.D. 1976. A search for black-footed ferrets in the Oklahoma Panhandle and adjacent area and an ecological study of black-tailed prairie dogs in Texas county, Oklahoma. M.S. thesis, Oklahoma State University,. Stillwater, Oklahoma. Estados Unidos de América. 111 pp.
- Hoogland J. 1996. *Cynomys ludovicianus*. *Mammalian Species*. 535:1-10.
- Hoogland J. 2006. *Conservation of the black-tailed prairie dog: saving north America's grasslands*. Island Press, Washington, D.C. Estados Unidos de América.

- Johnson W. y Collinge S. 2004. Landscape effects on black-tailed prairie dogs colonies. *Biological Conservation*. 115(2004):487-497.
- Knapp A.K., Blair J.M., Briggs J.M., Collins S.L., Hartnett D.C., Johnson L.C. y Towne E.G. 1999. The keystone role of bison in North American tallgrass prairie. *BioScience*. 49(1):39-50.
- Kotliar N.B., Miller B.J., Reading R.P., y Clark R. 2006. The prairie dog as a keystone species. 53-64 in: J. L. Hoogland (Ed.), *Conservation of the Black-Tailed Prairie Dog*. Island Press. Washington, D.C., Estados Unidos de América.
- Krebs C.J., Keller B.L. y Tamarin R.H. 1969. *Microtus* population biology: demographic changes in fluctuating population of *M. ochrogaster* and *M. pennsylvanicus* in southern Indiana. *Ecology*. 50:587-607.
- Lehmer E., Van Horne B., Kulbartz B. y Florant G. 2001. Facultative torpor in free-ranging black-tailed prairie dogs (*Cynomys ludovicianus*). *Journal of Mammalogy*. 82(2): 551-557.
- List R. 1997. Ecology of the kit fox (*Vulpes macrotis*) and coyote (*Canis latrans*) and the conservation of the prairie dog ecosystem in northern Mexico. Ph.D. dissertation, Oxford University. Oxford, Reino Unido.

- Lomolino M. y Smith A. 2001. Dynamic biogeography of prairie dog (*Cynomys ludovicianus*) towns near the edge of their range. *Journal of Mammalogy*. 82:937-945.
- Lomolino M., Smith G. y Vidal V. 2003. Long-term persistence of prairie dog towns: insights for designing networks of prairie reserves. *Biological Conservation*. 115(2003):111-120.
- Lopez J., Gallinot L. y Wade M. 2005. Spread of parasites in metapopulations: an experimental study of the effects of host migration rate and local host population size. *Parasitology*. 130:323-332.
- López-Saavedra E., Valencia G., Maldonado B., Esquer A., Lasch C. y Morales G. 2008. Plan de conservación para la cuenca alta del río San Pedro, Sonora, México. The Nature Conservancy, Biodiversidad y Desarrollo Armónico A.C. y Comité para la Conservación de Especies Silvestres, A.C. México. 79 pp.
- Luce R. 2001. An umbrella multi-state approach for the conservation of the black-tailed prairie dog, *Cynomys ludovicianus*, in the United States. An addendum to the black-tailed prairie dog conservations assesment and strategy (van Pelt 1999). Black-tailed prairie dog conservation team. Cheyenne. Wyoming. Estados Unidos de América. 37 pp.

- Magle S.B. y Crooks K.R. 2008. Interactions between black-tailed prairie dogs (*Cynomys ludovicianus*) and vegetation in habitat fragmented by urbanization. *Journal of Arid Environments*. 72(2008):238-246.
- Marcé E. 2001. Distribución actual y fragmentación de las colonias de perros llaneros de cola negra (*Cynomys ludovicianus*) en el noroeste de Chihuahua, México. Tesis. Universidad Nacional Autónoma de México. Distrito Federal, México.
- Martínez-Estévez L., Balvanera P., Pacheco J. y Ceballos G. 2013. Prairie dog decline reduces the supply of ecosystem services and leads to desertification of semiarid grasslands. *Plos ONE*. 8(10).
- Mencher J., Smith J., Powell T., Stinchcomb D., Osorio J. y Rocke T. 2004. Protection of black-tailed prairie dogs (*Cynomys ludovicianus*) against plague after voluntary consumption of baits containing recombinant racoon poxvirus vaccine. *Infection and Immunity*. 72:5502-5505.
- Menkens G.E. y Anderson H. 1993. Mark-recapture and visual counts for estimating population size of white-tailed prairie dogs. Pp. 67-72 en: Proceedings of the symposium on management of prairie dog complexes for the reintroductions of the black-footed ferret (Oldenmeyer J.L., Bachman G.C. y Miller B. editores) United States Fish and Wildlife Service Biological Reports. 13:1-96.
- Menne M., Durre I., Korzeniewski B., McNeal S., Thomas K., Yin X., Anthony S., Ray R., Vose R., Gleason B.E. y Houston T.G. 2012. Global Historical Climatology Network-Daily (GHCN-Daily), Version 3. NOAA National Climatic Data Center. <http://doi.org/10.7289/V5D21VHZ> [Descargado el 7 de febrero de 2016].

- Merriam C.H. 1902. The prairie dog of the Great Planis, Yearbook of the U.S. Department of Agriculture 1901, U.S. Government Printing Office, Wahsington, DC. Estados Unidos de América. 381-398 pp.
- Miller B., Ceballos G. y Reading R. 1994. The prairie dog and biotic diversity. *Conservation Biology*. 8(3):677-681.
- Miller B., Reading R., Biggins D., Detling J., Forrest S., Hoogland J., Javersak J., Miller S., Proctor J., Truett J. y Uresk D. 2007. Prairie Dogs: An Ecological Review and Current Biopolitics. *Journal of Wildlife Management*. 71(8):2801-2810.
- Montiel-Arteaga A. 2015. Factores de riesgo sobre la prevalencia de anticuerpos a *Leptospira spp.* y la carga de ectoparásitos en perritos llaneros de cola negra (*Cynomys ludovicianus*) en Chihuahua, México. Tesis Doctoral. Universidad Nacional Autónoma de México, Instituto de Ecología. Distrito Federal, México. 60 pp.
- Montiel-Arteaga A., Atilano D., Ayanegui A., Ceballos G. y Suzan G. 2015. Risk factors associated with prevalence of antibodies to *Leptospira interrogans* in a metapopulation of black-tailed prairie dogs in Mexico. *Journal of Wildlife Diseases*. 51(1):28-35.
- Moreno-Arzate E. 2013. Estado poblacional de las colonias de perrito de la pradera (*Cynomys ludovicianus*) en Sonora, México. Tesis. Universidad Autónoma de Querétaro. Facultad de Ciencias Naturales. México. 77 pp.

Mulhern D. y Knowles C. 1997. Black-tailed prairie dogs status and future conservation planning. 19-30 pp. en: Conserving biodiversity on native rangelands: symposium proceedings; August 17,1995; Fort Robinson State Park, Nebraska. (Uresk D., Schenbeck G., O'Rourke J. coordinadores). Reporte técnico general RM-GTR-298. Fort Collins, CO: U.S. Department of Agriculture, Forest Service, Rocky Mountain and Range Experiment Station. Estados Unidos de América. 38 pp.

Moreno-Arzate E., López-González C. y Carreón G. 2013. Population status of prairie dog (*Cynomys ludovicianus*) in the San Pedro river basin, Sonora. En: Gottfried G., Ffolliott P., Gebow B., Eskew L., Collins L., Loa c. compiladores. 2013. Merging science and management of the Madrean Archipelago III; 2012 May 1-5; Tucson, AZ. Proceedings. RMRS-P-67. Fort Collins, CO: U.S. Department of Agriculture, Forest Service, Rocky Mountain Research Station.

Nixon C. y McClain M. 1969. Squirrel population decline following a late spring frost. The Journal of Wildlife Management. 33(2):353-357.

Norma Oficial Mexicana NOM-059-SEMARNAT-2010, Protección ambiental-Especies nativas de México de flora y fauna silvestres-Categorías de riesgo y especificaciones para su inclusión, exclusión o cambio-Lista de especies en riesgo.

Pinder D.A. y Witherick M.E. 1972. Principles, practice and pitfalls of nearest-neighbour analysis. Geography. 57(4):277-288.

- Powell K.L., Robel R.J., Kemp K.E. y Nellis M.D. 1994. Above-ground counts of black-tailed prairie dogs temporal nature and relationship to burrow entrance density. *Journal of Wildlife Management*. 58:351-355.
- Proctor J., Haskins B. y Forrest S.C. 2006. Focal areas for the conservation of prairie dogs and the grassland ecosystem. Pp 232-247 en: *Conservation of the black-tailed prairie dog: saving north America's western grasslands* (J.L. Hoogland ed.). Island Press. Washington, D.C. Estados Unidos de América.
- QGIS. 2015. QGIS. Versión 2.8.1-Wien. Distribuido bajo la Licencia Pública General GNU. <<http://www.gnu.org/licenses>>. [Descargado en febrero de 2015].
- R Core Team. 2015. R: A language and environment for statistical computing. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria. URL <<http://www.R-project.org/>>.
- Rayor L.S. 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.
- Reading R.P. y Matchett R. 1997. Attributes of black-tailed prairie dog colonies in northcentral Montana. *Journal of Wildlife Management*. 61(3):664-673.

- Recher H., Lunney D. y Matthews A. 2009. Small mammal population in a eucalypt forest affected by fire and drought. I. Long-term pattern in an era of climate change. *Wildlife Research*. 36:143-158.
- Rivera-Téllez E. 2009. Patrones de actividad y dinámica poblacional de los perros llaneros (*Cynomys ludovicianus*) en Janos, Chihuahua. Tesis de maestría. Universidad Nacional Autónoma de México. Distrito Federal, México. 33 pp.
- Rocke T., Smith S., Stinchcomb D. y Osorio J. 2008. Immunization of black-tailed prairie dog against plague through consumption of vaccine-laden baits. *Journal of Wildlife Diseases*. 44(4):930-937.
- Sackett L., Cross T., Jones R., Johnson W., Ballare K., Ray C., Collinge S. y Martin A. 2012. Connectivity of prairie dogs colonies in an altered landscape: inferences from analysis of microsatellite DNA variation. *Conservation Genetics*. 13:407-418.
- Salkeld D., Salathé M., Stapp P. y Holland J. 2010. Plague outbreaks in prairie dog populations explained by percolation thresholds of alternate host abundance. *Proceedings of the National Academy of Sciences*. 107(32):14247-14250.
- Sánchez-Giraldo C. 2012. Determinación de los efectos potenciales de la sequía, peste bubónica y reintroducción de hurones de patas negras (*Mustela nigripes*) en una población de perros llaneros (*Cynomys ludovicianus*) mediante el uso de un análisis

de viabilidad poblacional. Tesis. Instituto de Ecología, Universidad Nacional Autónoma de México. Distrito Federal, México. 118 pp.

Servicio Meteorológico Nacional-Comisión Nacional del Agua (SMN-CONAGUA). 2016. Monitor de sequía en México: Contabilidad de municipios con sequía del 2008-2013. Portal web <http://smn.cna.gob.mx/index.php?option=com_content&view=article&id=20&Itemid=74>. [Descargado el 19 de enero de 2016].

Severson K.E. y Plumb G.E. 1998. Comparison of methods to estimate population densities of black tailed prairie dogs. Wildlife Society Bulletin. 26:859-866.

Sierra-Corona R, Davidson A, Fredrickson EL, Luna-Soria H, Suzan-Azpiri H, Ponce-Guevara E, et al. 2015. Black-Tailed Prairie Dogs, Cattle, and the Conservation of North America's Arid Grasslands. PLoS ONE. 10(3):e0118602.

Slobodchikoff C., Perla B.S. y Verdolin J.L. 2009. Prairie dogs: communication and community in an animal society. Harvard University Press. Cambridge, Massachusetts. Estados Unidos de América.

Sutherland W. 1996. Ecological census techniques: a handbook. Cambridge University Press. Estados Unidos de América. 336 pp.

Thomas M., Mohamed A., Sawalhah M., Holechek J., Bailey D., Hawkes J., Luna-Nevarez P., Molinar F. y Khumalo G. 2015. Long-term forage cow-calf performance and economic considerations of two stocking levels on Chihuahuan desert rangeland. Rangeland Ecology & Management. 68(2):158-165.

United States Fish and Wildlife Service. 2000. Endangered and threatened wildlife and plants; 12-month finding for a petition to list the black-tailed prairie dog as threatened. Federal Register. 65(5):476-488.

Van Horne B. 1983. Density as a misleading indicator of habitat quality. Journal of Wildlife Management. 47:893-901.

Wilson D. y Reeder D. 2005. Mammal species of the world: a taxonomic and geographic reference. 3rd ed. The Johns Hopkins University Press. Estados Unidos de América.

Whicker A. y Detling J. 1988. Ecological consequences of prairie dog disturbances. BioScience. 38(11):778-785.

Yarnell R., Scott D., Chimimba C. y Metcalfe D. 2007. Untangling the roles of fire, grazing and rainfall on small mammal communities in grassland ecosystems. Oecologia. 154:387-402.