



UNIVERSIDAD NACIONAL AUTÓNOMA DE MÉXICO

POSGRADO EN CIENCIAS BIOLÓGICAS

Instituto de Ecología

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

QUE PARA OBTENER EL GRADO ACADÉMICO DE

**MAESTRO EN CIENCIAS BIOLÓGICAS
(BIOLOGÍA AMBIENTAL)**

P R E S E N T A

CAMILO SÁNCHEZ GIRALDO

TUTOR PRINCIPAL: DR. RURIK HERMANN LIST SÁNCHEZ
COMITÉ TUTOR: DR. GERARDO JORGE CEBALLOS GONZÁLEZ
COMITÉ TUTOR: DR. DAVID VALENZUELA GALVÁN

MÉXICO, D.F.

FEBRERO, 2012



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.



UNIVERSIDAD NACIONAL AUTÓNOMA DE MÉXICO

POSGRADO EN CIENCIAS BIOLÓGICAS

Instituto de Ecología

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

QUE PARA OBTENER EL GRADO ACADÉMICO DE

**MAESTRO EN CIENCIAS BIOLÓGICAS
(BIOLOGÍA AMBIENTAL)**

P R E S E N T A

CAMILO SÁNCHEZ GIRALDO

TUTOR PRINCIPAL: DR. RURIK HERMANN LIST SÁNCHEZ
COMITÉ TUTOR: DR. GERARDO JORGE CEBALLOS GONZÁLEZ
COMITÉ TUTOR: DR. DAVID VALENZUELA GALVÁN

MÉXICO, D.F.

FEBRERO, 2012



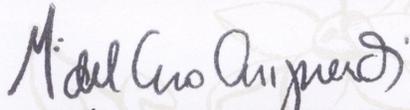
Dr. Isidro Ávila Martínez
Director General de Administración Escolar, UNAM
Presente

Me permito informar a usted que en la reunión ordinaria del Comité Académico del Posgrado en Ciencias Biológicas, celebrada el día 27 de junio de 2011, se aprobó el siguiente jurado para el examen de grado de **MAESTRO EN CIENCIAS BIOLÓGICAS (BIOLOGÍA AMBIENTAL)** del alumno **SÁNCHEZ GIRALDO CAMILO** con número de cuenta **510450926** con la tesis titulada **"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"**, realizada bajo la dirección del DR. RURIK HERMANN LIST SÁNCHEZ.

Presidente: DR. ENRIQUE MARTÍNEZ MEYER
Vocal: DR. RAFAEL ÁVILA FLORES
Secretario: DR. GERARDO JORGE CEBALLOS GONZÁLEZ
Suplente: DR. JORGE DE JESÚS CANCINO HERNÁNDEZ
Suplente: DR. DAVID VALENZUELA GALVÁN

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

ATENTAMENTE
"POR MI RAZA HABLARA EL ESPIRITU"
Cd. Universitaria, D.F., a 15 de febrero de 2012.


DRA. MARÍA DEL CORO ARIZMENDI ARRIAGA
COORDINADORA DEL PROGRAMA

c.c.p. Expediente del interesado.

AGRADECIMIENTOS

Al Posgrado en Ciencias Biológicas y la Universidad Nacional Autónoma de México – UNAM. Al Consejo Nacional de Ciencia y Tecnología – CONACyT por la beca para mis estudios de Maestría (Cuenta No. 233709) y a J.M. Kaplan Fund por el apoyo recibido.

A mi tutor principal el Dr. Rurik List por aceptarme como su estudiante y por la asesoría y acompañamiento durante el desarrollo del proyecto de investigación. A los miembros de mi comité tutorial, Dr. Gerardo Ceballos González y Dr. David Valenzuela Galván, por sus valiosos comentarios y sugerencias al proyecto. Al Dr. Rafael Ávila Flores, Dr. Jorge Cancino, Dr. Enrique Martínez Meyer, Dr. Gerardo Ceballos y Dr. David Valenzuela, miembros del jurado evaluador, por la revisión detallada y las correcciones al manuscrito final.

Agradezco al laboratorio de Ecología y Conservación de Fauna Silvestre del Instituto de Ecología por el apoyo financiero recibido, el espacio de trabajo proporcionado y por el préstamo de las coberturas y mapas del complejo Janos-Casas Grandes. Igualmente, a la Estación Biológica La Pradera, en el municipio de Janos Chihuahua, por la ayuda logística en las labores de campo durante el invierno de 2009 y verano de 2010.

A Rafael Ávila Flores, M. en C. Jesús Pacheco y el Biól. Emmanuel Rivera por el préstamo desinteresado de sus datos de densidades de perros llaneros del complejo JCG, sin los cuales no hubiese sido posible estimar las capacidades de carga. Al Dr. Phil Miller (CBSG), quien nos facilitó sus análisis de viabilidad poblacional para otras especies de *Cynomys*, los cuales fueron una guía en la construcción de los modelos iniciales de esta investigación.

Mis más sinceros agradecimientos a la Biól. Ana Laura Nolasco por toda la ayuda en campo, y porque su amistad y compañía hicieron más agradables los difíciles y fríos meses de muestreo en mi primer proyecto (invierno de 2009). A Mirka Zapletal por la colaboración en los conteos y el mapeo de las colonias de perros llaneros durante el verano de 2010. A los biólogos Daniel Aceves, Nancy Ontiveros y Héctor Olguín por su ayuda en las noches de monitoreo, la compañía en la navidad de 2009 y el año nuevo de 2010.

A la comunidad del Ejido San Pedro de Janos y al personal de la Reserva Ecológica El Uno por permitirnos el acceso a sus predios para el conteo y mapeo de las colonias de perros llaneros.

AGRADECIMIENTOS PERSONALES

A mi familia, parte fundamental de mi vida, por el apoyo incondicional a pesar de la distancia, su confianza ciega en mí y su constante presencia que me ha permitido salir de momentos muy difíciles y mantenerme durante estos años en México. A mi madre y su amor infinito, por ser un ejemplo de perseverancia en mi vida (“fue maestra antes que yo”), por demostrarme que siempre se puede dar más y que nunca es tarde para empezar. A mi padre, a quien me parezco más cada día, por todos estos años de esfuerzo y por su apoyo incondicional a esta “empresa”. A mis hermanos les agradezco la certeza de poder contar siempre con su presencia y afecto, sus palabras y risas en la distancia que siempre me hicieron sentir cerca de mi casa. A *Sofía*, que este año me convirtió en el “tío Camilo”. A mi tía Lala y mi tío Moncho porque siempre tuvieron tiempo para la infaltable llamada el último domingo de cada mes.

Mi agradecimiento personal a Rurik List. A pesar de las dificultades en campo que me obligaron a cambiar de rumbo y empezar de nuevo, siempre recibí su apoyo incondicional para el desarrollo de la propuesta de investigación. Gracias de verdad.

A Claudia Molina y Carolina Maya con quienes viví recién llegué al país y me abrieron las puertas de su departamento. Gracias por su amistad, por mostrarme este “monstruo” de ciudad y enseñarme todas las claves para los trámites en el posgrado y migración. A Marys (Marylin Bejarano) por ser mi amiga, por este año y medio de compañía y escucharme en los momentos que me sentí más sólo. A Diana y Luisa, las otras “mujeres de mi harén”, que junto con Mary se convirtieron en mi familia durante este año.

A quien movió el “tapete” de mi vida y me hizo sentir vivo otra vez después de tanta pasividad existencial, por su querer y compañía, sus enojos y risas, las clases de música, los días de “conociendo la ciudad” y los kilómetros recorridos. El tiempo en México no hubiese sido lo mismo sin vos. Espero que sigamos *despertando a muchos sueños más!!!*

A mis compañeros de laboratorio y amigos, Ana Laura Nolasco (Anita), Heliot Zarza, Andrea Gallardo, Eduardo Ponce (Dr. Mezcal), Rodrigo Sierra, Luli Martínez, Paulina Arias, José Fernando Maya, Rurik List, Cuauhtémoc Chávez, Jesús Pacheco, Yolanda Domínguez y Sandra Pompa por la compañía durante este tiempo, por hacer del laboratorio un sitio agradable y por todos los cafés, cervezas y mezcales. A mis amigos del laboratorio vecino, Angélica Menchaca, María Clara Arteaga, Rafael Ávila y Guillermo Lacy.

A Lorena, Marcela y Vicky, mis "otras" amigas colombianas, compañeras de tarde, tertulia, literatura, cine, comida y fiesta.

A Rosalía y toda su familia, ya que se convirtieron en mi familia adoptiva mexicana. Por tenerme en cuenta para todos los eventos familiares, incluidos cumpleaños, bautizos, fiestas patrias y navidades. Les agradezco de todo corazón que me abrieron las puertas de su hogar, que me hicieron sentir un miembro más de su familia y lograron que este tiempo fuese más cálido. A la familia Rivillas Cardona por poder contar siempre con su amistad, las tardes de fútbol y los frijolitos!!!!. Bueno, también al Rotterdam Fútbol Club, el equipo mexicano de mis amores.

A mis eternos amigos, Juliana, Juancho, Paulo, Diego, Carlos y María por mantener los vínculos y enterarnos en la distancia de los "ires y venires" de la vida de cada uno, ya fuera desde Puerto Rico, Canadá, Australia, Minnesota o las montañas de Colombia. Espero verlos pronto en Carlos E. A Ale, que pese a la distancia siempre estuvo ahí para escucharme.

Finalmente, a *México* y su gente por acogerme en estos años. No me he dejado de maravillar de su legado histórico, ruinas, playas de arena blanca, pastizales, sierras, costumbres y tradiciones. *Gracias.*

ÍNDICE

RESUMEN	1
ABSTRACT	3
INTRODUCCIÓN GENERAL	5
Literatura Citada	8

CAPÍTULO I. EFECTOS POTENCIALES DE LA SEQUÍA Y LA PESTE BUBÓNICA EN POBLACIONES DE PERROS LLANEROS DE COLA NEGRA (*Cynomys ludovicianus*)

INTRODUCCIÓN	11
MÉTODOS	14
Área de Estudio	14
Análisis de Viabilidad Poblacional	15
Análisis de Sensibilidad	20
Análisis Alternativos	
Eventos de Sequía	20
Peste Bubónica	22
Viabilidad del Complejo JCG	23
RESULTADOS	
Modelo Base y Análisis de Sensibilidad	24
Análisis Alternativos	26
Eventos de Sequía	26
Peste Bubónica	29
Viabilidad del Complejo JCG	32
DISCUSIÓN	
Modelo Base y Análisis de Sensibilidad	34
Peste Bubónica y Sequía	36

Implicaciones para la Conservación	41
LITERATURA CITADA	42
CAPÍTULO II. EFECTO POTENCIAL DE HURONES DE PATAS NEGRAS (<i>Mustela nigripes</i>) REINTRODUCIDOS EN UNA COLONIA DE PERROS LLANEROS DE COLA NEGRA (<i>Cynomys ludovicianus</i>) EN EL EXTREMO SUR DE SU DISTRIBUCIÓN	
INTRODUCCIÓN	51
MÉTODOS	
Área de Estudio	53
Cambios en la Densidad de Perros Llaneros y en la Extensión del Complejo JCG	54
Análisis de Viabilidad Poblacional	55
Análisis de Datos	60
RESULTADOS	
Cambios en la Densidad de Perros Llaneros y en la Extensión del Complejo JCG	61
Análisis de Viabilidad Poblacional – Reintroducción de Hurones de Patas Negras	63
DISCUSIÓN	73
Implicaciones para la Conservación	79
LITERATURA CITADA	80
DISCUSIÓN GENERAL Y CONCLUSIONES	87
Literatura Citada	92
APÉNDICES	97

ÍNDICE DE TABLAS Y FIGURAS

CAPÍTULO I. EFECTOS POTENCIALES DE LA SEQUÍA Y LA PESTE BUBÓNICA EN UNA POBLACIÓN DE PERROS LLANEROS DE COLA NEGRA (*Cynomys ludovicianus*)

Tabla 1. Parámetros empleados en la construcción del modelo base para el AVP de <i>C. ludovicianus</i> y los análisis de sequía y peste bubónica	16
Tabla 2. Parámetros reproductivos densodependientes utilizados en el modelo base y los análisis alternativos de sequía y peste bubónica	18
Tabla 3. Parámetros empleados y resultados del análisis de sensibilidad demográfica del modelo base	24
Tabla 4. Parámetros empleados y resultados del análisis de sensibilidad para los modelos de sequía y peste bubónica en escenarios de reproducción normal y alta (K=10,000 inds.)	27
Tabla 5. Variaciones del modelo base con diferentes tamaños poblacionales en los escenarios de reproducción normal y alta	27
Figura 1. Impacto relativo del análisis de sensibilidad en (A) la tasa de crecimiento poblacional y (B) la tasa estocástica del modelo base	25
Figura 2. Comportamiento de las probabilidades de extinción para poblaciones simuladas con variaciones en la capacidad de carga, escenario reproductivo, frecuencia de ocurrencia y severidad del evento de sequía	28
Figura 3. Comportamiento de la probabilidad de extinción con la variación en el tamaño inicial de la población para modelos de sequía y peste bubónica con diferentes capacidades de carga en escenarios de reproducción normal y alta	30
Figura 4. Comportamiento de las probabilidades de extinción para poblaciones simuladas con variaciones en la capacidad de carga, escenario reproductivo, frecuencia de ocurrencia y severidad del episodio epizoótico de peste bubónica	31
Figura 5. Viabilidad de las colonias monitoreadas entre 2001-2009 y el complejo JCG frente a la ocurrencia de eventos de sequía y peste bubónica de frecuencia variada con niveles de riesgo bajo y tolerante	33

CAPÍTULO II. EFECTO POTENCIAL DE HURONES DE PATAS NEGRAS (*Mustela nigripes*) REINTRODUCIDOS EN UNA COLONIA DE PERROS LLANEROS DE COLA NEGRA (*Cynomys ludovicianus*) EN EL EXTREMO SUR DE SU DISTRIBUCIÓN.

Tabla 1. Parámetros empleados en la construcción del modelo base para el AVP de <i>C. ludovicianus</i> y el análisis de depredación	56
Tabla 2. Parámetros reproductivos densodependientes utilizados en el modelo base y el análisis de depredación	57
Tabla 3. Número estimado de perros llaneros consumidos por año en cada escenario de depredación	60
Tabla 4. Densidad relativa promedio de perros llaneros en las colonias de reintroducción El Cuervo y La Báscula entre 2001 y 2010	62
Tabla 5. Predicciones de los escenarios de depredación sobre <i>C. ludovicianus</i> en condiciones de reproducción normal y alta (K=42,000 individuos)	68
Tabla 6. Modelos alternativos de máxima depredación sobre <i>C. ludovicianus</i> en un escenario de reproducción normal	72
Figura 1. Cambios en la extensión del Complejo de perros llaneros Janos-Casas Grandes entre los años 2000 y 2005	62
Figura 2. Densidad relativa promedio de perros llaneros en el complejo JCG entre 2001 y 2010	63
Figura 3. Tendencias en el tamaño promedio de la población de perros llaneros con (A) variaciones en el porcentaje de hembras adultas reproductivas y (B) en las condiciones de sequía en un escenario de reproducción alta	64
Figura 4. Tendencias en el tamaño promedio de la población de perros llaneros con variaciones en el tamaño inicial de la población en escenarios de reproducción (A) normal y (B) alta	66
Figura 5. Variación en la tasa estocástica de crecimiento de la población de perros llaneros en diferentes escenarios de depredación, capacidades de carga y condiciones de reproducción normal y alta	67

Figura 6. Variación en las probabilidades de extinción de la población de perros llaneros en diferentes escenarios de depredación, capacidades de carga y condiciones de reproducción normal y alta 70

Figura 7. Tendencias en el tamaño promedio de la población de perros llaneros en diferentes escenarios de depredación (K=42,000 individuos y 25 años de permanencia) y condiciones de reproducción (A) normal y (B) alta 71

RESUMEN

El perro llanero de cola negra *Cynomys ludovicianus* es una especie clave de los pastizales de Norteamérica, pero sus poblaciones actuales representan alrededor del 2% que hace un siglo. El complejo de perros llaneros Janos-Casas Grandes (JCG) en el norte de México es prioritario para la conservación de la especie en Norteamérica y de muchas especies asociadas a su presencia, incluyendo al hurón de patas negras *Mustela nigripes*, especie reintroducida en el área en 2001. Durante los últimos 25 años una combinación de disturbios antropogénicos y periodos de sequía han contribuido a la pérdida del 70% de la extensión del complejo. El efecto de la reintroducción *M. nigripes* en el complejo se desconoce, y las proyecciones climáticas para la región predicen un incremento en la intensidad y duración de los periodos de sequía, lo que podría impactar drásticamente la persistencia de las poblaciones de perros. Comprender el impacto de los eventos ambientales sobre las poblaciones de perros, incluida la ocurrencia potencial de la peste bubónica, y las consecuencias de la reintroducción de hurones es fundamental en la planeación y desarrollo de estrategias para la conservación del complejo y la restauración del ecosistema del pastizal.

Implementamos un análisis de viabilidad poblacional (AVP) para evaluar los impactos potenciales de eventos sequía, episodios epizooticos de peste bubónica (Capítulo I) y la presencia de *M. nigripes* (Capítulo II) en la persistencia y dinámica de poblaciones de perros llaneros de cola negra, con énfasis en el complejo JCG. Utilizamos la plataforma *VORTEX 9.98* para realizar todas las simulaciones, considerando 1,000 iteraciones y 25 años de proyección. A partir del modelo base desarrollamos tres grupos de modelos para simular los efectos independientes de la sequía, la peste y la presencia de hurones. Todos los modelos incluyeron un efecto densodependiente sobre el tamaño de camada y el porcentaje de hembras reproductivas, variaciones en la capacidad de carga (K) y en el tamaño inicial de la población de perros, y dos escenarios de reproducción, normal y alta. Las estimaciones de K fueron basadas en datos acumulados de densidad de perros entre 2001 y 2010 y los mapas de distribución del complejo del año 2005.

El análisis de sequía y peste bubónica (Capítulo I) incluyó un análisis de sensibilidad demográfica con variaciones del 10% en los principales parámetros poblacionales. Posteriormente, evaluamos el impacto de ambos eventos con variaciones en la frecuencia de ocurrencia (12-24% sequía, 2-20% peste) y la severidad sobre la reproducción (89-98% sequía) y la supervivencia (10% sequía, 92-99% peste) para poblaciones de perros con K entre 50 y 10,000 individuos. El modelo base tuvo una tendencia a la disminución poblacional en el escenario de reproducción normal ($r_s = -0.068$) y alta sensibilidad a cambios en el tamaño de camada ($S = 0.060$) y el porcentaje de hembras reproductivas ($S = 0.050$). Los cambios en la frecuencia de ocurrencia de ambos eventos generaron mayor impacto sobre el crecimiento de la población y la P(E). El incremento de K, el tamaño inicial de la población y el porcentaje de hembras reproductivas disminuyó la P(E) frente a eventos de sequía y peste bubónica. Niveles bajos de riesgo de extinción ($P(E) \leq 0.05$) fueron encontrados sólo a partir de $K \geq 750$ en todas las variaciones de severidad y frecuencia de ocurrencia de la sequía. El aumento en la frecuencia de ocurrencia de la sequía generó un incremento generalizado en P(E), mientras que el incremento en la severidad no ocasionó cambios considerables. Los límites de viabilidad frente a un

episodio de peste fueron mayores, con niveles bajos de riesgo sólo en $K \geq 10,000$ y frecuencia de ocurrencia de 4%. Frecuencias de ocurrencia mayores a 12% generaron $P(E)$ superiores a 0.8 en la totalidad de modelos, pero en episodios más severos (99%) la frecuencia no fue relevante en el comportamiento de la $P(E)$.

En el análisis de reintroducción de hurones (Capítulo II), describimos los cambios en la extensión y densidad de perros en el complejo JCG en los años posteriores a la liberación de hurones y evaluamos el impacto de la presencia de una población de hurones sobre una población de perros llaneros mediante la simulación de eventos de depredación. Utilizamos variantes del tamaño de la población de hurones (8–30 hurones) y el tiempo de permanencia (5–25 años) en una colonia de perros de tamaño similar a la colonia El Cuervo (principal colonia de reintroducción), con variantes de K de 24,000 y 42,000 perros. Entre 2000 y 2005 el complejo registró una disminución del 27% en su extensión y la colonia El Cuervo de 48%. En el periodo 2001-2010 la densidad de perros para todo el complejo fue de 8.1 perros/ha y de 3.48 perros /ha para la colonia El Cuervo. La presencia de una población de hurones generó la disminución de r_s y el incremento de $P(E)$ en la población de perros simulada. El incremento en K y en el porcentaje de hembras reproductivas minimizó dichos impactos. Disminuciones considerables en r_s fueron evidentes con poblaciones de 15 hurones y de 10 años de permanencia. Respecto al modelo base ($P(E)=0.0$), la probabilidad de extinción incrementó significativamente, entre 0.014 y 1.00, con la presencia de una población de hurones durante 25 años de permanencia. El incremento en K estuvo asociado con una disminución de 17% a 95% en la $P(E)$ de la población de perros en ambos escenarios reproductivos, mientras las $P(E)$ fueron significativamente más bajas en el escenario de reproducción alta. En un escenario con 30 hurones la $P(E)$ para una población con $K=42,000$ perros fue 1.0 en un escenario de reproducción normal y 0.70 en uno de reproducción alta.

El incremento en la conectividad entre las colonias del complejo JCG, el aumento en su tamaño y en la densidad de perros son estrategias que podrían incrementar las probabilidades de persistencia y la estabilidad poblacional ante el aumento en la frecuencia y severidad de los eventos de sequía y el posible surgimiento de peste bubónica, además de incrementar la probabilidad de éxito en el establecimiento de una población viable de hurones. Nuestros resultados sugieren la necesidad de obtener parámetros demográficos para las poblaciones en el complejo JCG que permitan comprender su dinámica en el largo plazo y la evaluación de su potencial como requisito previo para la continuación del programa de reintroducción de hurones. Parámetros poblacionales adicionales a la densidad de perros y el tamaño de las colonias deberían ser considerados en la evaluación del hábitat para una futura reintroducción de hurones.

ABSTRACT

The Black-tailed prairie dog *Cynomys ludovicianus* is considered a keystone species of the North American grassland, but its current distribution represent about 2% of that existing a century ago. Northern Mexico holds one of the largest prairie dog complexes in North America. The Janos-Casas Grandes Complex (JCG) is considered a priority for the conservation of prairie dogs and of many species associated to them, including the black-footed ferret *Mustela nigripes*, which was reintroduced to the area in 2001. Over the past 25 years a combination of anthropogenic disturbances and drought events have contributed to the loss of 70% of JCG complex surface. The effect of the ferret reintroduction on the prairie dog JCG complex is unknown, and the climatic models predict more severe and longer drought events for the region, which could drastically affect the persistence of the prairie dog populations. Understanding the impacts of natural disturbances on the prairie dog populations, including the potential occurrence of sylvatic plague, and the consequences of ferret reintroduction are critical factors in the planning and developing of conservation strategies for JCG complex and grassland ecosystem in Mexico.

We conducted a population viability analysis (PVA) to evaluate the relative impact of drought, sylvatic plague epizootics (Chapter I), and the presence of *M. nigripes* (Chapter II) on the persistence and dynamics of black-tailed prairie dog populations, focusing on the JCG complex populations. We used *VORTEX 9.98* to perform all simulations, with 1,000 iterations and projections of 25 years. Utilizing a baseline model, we developed three sets of models to simulate the independent effects of drought, sylvatic plague, and the presence of ferrets. Models included a density-dependent effect on litter size and the percentage of adult females breeding, variations in the carrying capacity (K) and in the initial size of the prairie dog population, and two reproductive scenarios, normal and high. K estimates were calculated from prairie dog density data between 2001 and 2010, and a JCG complex map for 2005.

Drought and sylvatic plague analysis (Chapter I) included a demographic sensitivity analysis with variations of 10% on the main population parameters. Next we evaluated the impact of both events on prairie dog populations with K between 50 and 10,000 dogs, considering variations in the frequency of event occurrence (12-24% drought and 2-20% sylvatic plague) and in the severity on the reproduction (89 and 98% drought) and survival (10% drought and 92-99% sylvatic plague) of prairie dogs. The baseline model had a negative population trend in normal reproduction scenario ($r_s = -0.068$) and was highly sensitive to changes on litter size ($S = 0.060$) and the percentage of adult females breeding ($S = 0.050$). Variations in the frequency of occurrence of both events had a greater impact than proportional variations in the severity of its effects on the population growth and the extinction probability. The increase in the carrying capacity, the initial population size and the percentage of adult females breeding of prairie dog population reduced the P(E) in drought and sylvatic plague models. Low levels of extinction risk ($P(E) \leq 0.05$) were found across scenarios of severity and frequency of occurrence in drought models with $K \geq 750$ individuals. Increase in the frequency of occurrence of drought led to general increase in P(E), but increased severity caused no significant changes. Viability thresholds in epizootic episodes of sylvatic plague were greater than in

drought, with low levels of extinction risk in models with $K \geq 10,000$ and frequency of plague occurrence of 4%, and severity of 92%. Frequency of plague occurrence higher than 12% led to $P(E)$ higher than 0.8 in all models, but it was not significant in the behavior of $P(E)$ in more severe episodes (99%).

In the analysis of ferret reintroduction (Chapter II), we describe the changes in the colony area and the prairie dog density of JCG complex after the ferret release, and assess the impact of the ferret population on prairie dog populations by simulating predation events. We simulated variations of the population size (8 to 30 ferrets) and permanence time (5 to 25 years) of ferrets on a prairie dog town supporting a population size similar to that El Cuervo town (main reintroduction town), including K variations of 24,000 and 42,000 dogs. From 2000 to 2005 the surface of JCG complex and the El Cuervo town decreased about 27% and 48% respectively. Between 2001 and 2010 the prairie dog density in JCG complex was 8.1pd/ha, and 3.48 pd/ha in the El Cuervo town. The presence of the ferret population led to the decrease of r_s and the increase of $P(E)$ in simulated prairie dog populations, which was intensified with the increase of the ferret population size and the permanence time; the increase in K and in the reproductive potential of prairie dog populations decreased such impacts. Significant decrease in r_s was evident at ferret population sizes ≥ 15 ferrets and 10 years of permanence time in both reproductive scenarios. The presence of a ferret population led to a significant increase in $P(E)$, from 0.014 to 1.00, in 25 years of permanence time compared with the baseline model ($P(E)=0.0$). In both reproductive scenarios, the increase in K was associated with a decrease, from 17% to 95%, in $P(E)$ of prairie dog population in all models, but $P(E)$ s were significantly lower in high reproduction scenario. On the scenario with 30 ferrets, the $P(E)$ of the prairie dog population with $K=42,000$ dogs was 1.0 in normal reproductive scenario, and over 0.7 in high reproductive one.

Increase in connectivity between towns in JCG complex, and increase of both prairie dog town size and densities are strategies that could raise the persistence and the stability of prairie dog populations in the face of more frequent and severe drought events, and the possible occurrence of sylvatic plague; this could also improve the probability of establishing a viable ferret population. It is also necessary obtain accurate demographic parameters for prairie dog populations in the JCG complex to understand and project their dynamics in the long-term, and to evaluate the potential of the JCG complex for continuing the ferret reintroduction program. In addition to prairie dog density and town area, other population parameters (i.e. reproductive parameters) should be considered in the assessment of the ferret reintroduction sites.

INTRODUCCIÓN GENERAL

El pastizal templado representa uno de los biomas más ampliamente distribuidos, productivos y diversos, y es considerado uno de los más alterados (Henwood 1998 y 2010). Los pastizales están siendo modificados por las actividades humanas, las cuales han generado su transformación a tierras de cultivo y matorrales desérticos como consecuencia del sobrepastoreo, al grado de quedar muy poco de su cobertura en estado natural (Peters et al. 2006, Ceballos et al. 2010, Henwood 2010). A pesar de haber sido el tipo de vegetación dominante en Norteamérica, el pastizal templado es uno de los ecosistemas más degradados y menos protegidos del continente (Samson et al. 2004, Henwood 2010). La disminución en su cobertura y el incremento en la fragmentación han generado cambios en el funcionamiento de los ecosistemas, la reducción de los servicios ambientales que proveen y la pérdida de biodiversidad (e.g. Miller et al. 1990, Zavaleta y Hulvey 2004 y 2007, Brennan y Kuvlesky 2005, Ceballos et al. 2010). La degradación de los pastizales de Norteamérica ha estado directamente ligada a la reducción de uno de los grupos más representativos y con mayor influencia en la estructuración y funcionamiento de este ecosistema, los perros llaneros *Cynomys* spp., de cuya presencia y actividades depende la presencia y la persistencia de diversas especies (Kotliar et al. 2006, Proctor et al. 2006, Ávila-Flores 2009).

Los perros llaneros de cola negra *Cynomys ludovicianus* son la especie del género más ampliamente distribuida en Norteamérica y han sido considerados especie clave e ingenieros del ecosistema debido al impacto de sus actividades en los procesos de los pastizales (Miller et al. 1994, Davidson y Lightfoot 2006, Kotliar et al. 2006). El forrajeo y la construcción de sus madrigueras influye en la estructura y composición de la vegetación, los procesos hidrológicos, la química del suelo y el ciclo de nutrientes (Miller et al. 2000, Kotliar et al. 2006). Los perros llaneros son presa para muchos depredadores y sus colonias proveen un importante hábitat estructural para más de 100 especies animales que forrajean o habitan dentro de sus límites, lo que altera los patrones de diversidad e incrementa la heterogeneidad ambiental en los pastizales (Ceballos et al. 2000, Kotliar 2000, Miller et al. 2000, Kotliar et al. 2006); además, también pueden tener un papel significativo en el control y prevención de la invasión de especies arbustivas a través del consumo de sus semillas y plántulas (Weltzin et al. 1997). La conservación de las colonias de perros llaneros es fundamental en el mantenimiento de los procesos en el ecosistema del pastizal; la reducción de sus poblaciones puede generar la pérdida o reducción a nivel local de especies dependientes (i.e. *Mustela nigripes*, *Charadrius montanus*), contribuir al empobrecimiento

de la comunidad de vertebrados del pastizal y acelerar la pérdida de pastizal debido a la invasión de especies arbustivas (e.g. List 1997, Ceballos et al. 2010).

C. ludovicianus llegó a ocupar un área estimada de 30 millones de hectáreas a lo largo de las planicies de Norteamérica durante el siglo XIX, desde el sur de Canadá hasta el norte de México y desde el este de Nebraska hasta las laderas de las Montañas Rocosas (Ceballos et al. 1993, Miller y Cully 2001, Proctor et al. 2006). A lo largo del siglo XX, los efectos conjuntos de la disminución y fragmentación del hábitat, resultantes de la expansión de las actividades agrícolas y ganaderas, el envenenamiento, la cacería recreativa y la peste bubónica ocasionaron la pérdida de cerca del 98% de áreas ocupadas históricamente por la especie (Miller y Cully 2001, Knowles et al. 2002, Proctor et al. 2006). En la actualidad, el área total ocupada por *C. ludovicianus* es estimada entre 0.5 a 0.8 millones de hectáreas, y sus poblaciones se encuentran distribuidas en colonias reducidas y aisladas, en complejos¹ que en su mayoría no superan las 2,000 ha (Proctor et al. 2006). Complejos con extensiones superiores a 4,000 ha han sido considerados de tamaño necesario para proveer un ecosistema de pastizal completamente funcional e identificados como sitios prioritarios para la conservación de la especie, el ecosistema y las especies asociadas (Proctor et al. 2006).

Los pastizales del norte de México albergan uno de los complejos de perros llaneros de cola negra más extensos del continente (14,796 ha), el complejo Janos-Casas Grandes (JCG), ubicado al noroeste del Estado de Chihuahua (Ceballos et al. 2005). El complejo JCG ha sido considerado prioritario para la conservación de *C. ludovicianus*, y es el único de extensión considerable en el extremo sur de la distribución, incluyendo el norte de México y el sureste de Estados Unidos (Ceballos et al. 2005, Proctor 2006). El complejo no ha estado libre de los problemas enfrentados por otras poblaciones de la especie en Norteamérica, y durante los últimos 25 años ha tenido una drástica reducción en su extensión como consecuencia de una combinación de disturbios antropogénicos y naturales que han generado la transformación de los pastizales en la región de Janos-Casas Grandes. El sobrepastoreo, el envenenamiento de algunas colonias, la conversión de tierras para la agricultura y la ocurrencia de periodos prolongados de sequía, han llevado a la disminución en las densidades de perros, el incremento en la fragmentación del complejo y la pérdida de cerca del 73% de su extensión (1988 a 2005) (Marcé 2001, Ceballos et al. 2010, Ávila-Flores et al. 2011). Estos cambios probablemente han contribuido a la disminución en la

¹ Se define como complejo al grupo de dos o más colonias separadas entre sí por distancias menores a 7 km, lo que facilita la dispersión de individuos entre colonias (Hoogland 2006).

abundancia de algunos grupos de vertebrados (aves, mamíferos y reptiles) y han afectado de manera negativa el mantenimiento de los pastizales, incrementando su transformación a zonas de matorral (Ceballos et al. 2010).

Además de las presiones antropogénicas y naturales, en años recientes el complejo enfrentó cambios en la composición de la comunidad de carnívoros asociada y albergó la presencia adicional de un depredador especializado dependiente exclusivamente de las poblaciones de perros para su supervivencia, el hurón de patas negras *Mustela nigripes* (Pacheco et al. 2009). Entre 2001 y 2008 fueron liberados 302 hurones en dos de las colonias más grandes del complejo, como parte del programa de reintroducción para la recuperación de la especie en Norteamérica (Lockhart et al. 2003, Pacheco et al. 2009). A pesar de la disminución en su extensión entre 1988 y 2000 (de 55,000 ha a cerca de 20,000 ha), el complejo JCG fue seleccionado como sitio viable para la reintroducción considerando su tamaño y la ausencia de peste bubónica en la región. El primer periodo de liberación de hurones (2001-2003) fue seguido de una disminución considerable en la densidad de perros llaneros y en la extensión de la principal colonia de reintroducción (El Cuervo) (Ávila-Flores 2009). Aunque aún se desconoce su impacto sobre las colonias, la reintroducción de hurones probablemente no fue la causa directa de dichos cambios. La disminución en la densidad fue un fenómeno generalizado en el complejo, asociado a un periodo de sequía moderado (2003-2004), y las causas de la reducción en la extensión de la colonia de reintroducción fueron indeterminadas y probablemente obedecieron a los efectos combinados de la sequía y cambios en la cobertura (Ávila-Flores 2009). Sin embargo, este hecho generó fuertes cuestionamientos sobre el efecto potencial de la reintroducción de hurones en la persistencia de las colonias en una región sometida a variaciones ambientales drásticas y presiones antropogénicas constantes.

En la actualidad el complejo JCG no enfrenta amenazas comunes en otras áreas de la distribución de la especie como el envenenamiento, la cacería deportiva y la presencia de peste bubónica, que es una de las principales causas de muerte de los perros llaneros (Cully y Williams 2001). Sin embargo, es probable que algunos disturbios sobre el complejo y el pastizal continúen y tiendan a incrementar su impacto. Las proyecciones climáticas prevén un clima más seco y un incremento en la aridez y en la ocurrencia de sequías para el desierto Chihuahuense (Seager et al. 2007, Stahle et al. 2009), lo que podría generar condiciones ambientales extremas en la región, y en combinación con el sobrepastoreo y la conversión de los pastizales para actividades agrícolas, generaría cambios drásticos en la distribución y tamaño del complejo (e.g. Ávila-Flores 2009, Ceballos et al. 2010).

El rápido deterioro del pastizal en la región de JCG, así como el papel fundamental de los perros en la estructuración y mantenimiento del ecosistema (Ceballos et al. 2005 y 2010) y su potencial en el programa de recuperación de *M. nigripes* en Norteamérica (Lockhart et al. 2003), hacen necesario el desarrollo de estrategias dirigidas a la conservación y restauración de los pastizales y las poblaciones de perros llaneros en la región. Una primera iniciativa ha sido la creación de la Reserva de la Biosfera de Janos (aproximadamente 500,000 ha) para la conservación del ecosistema de pastizal en el norte de México, que favorece el desarrollo de estrategias de manejo para su restauración, y la disminución de las presiones sobre el complejo JCG (Ceballos et al. 2010). Para asegurar la viabilidad de las colonias de perros llaneros es necesario que las estrategias de conservación y restauración del ecosistema consideren la implementación de métodos para evaluar las amenazas sobre sus poblaciones, incluidos cambios ambientales, la ocurrencia de enfermedades y los impactos de la reintroducción de hurones. En esta investigación analizamos las consecuencias potenciales de la reintroducción de hurones de patas negras, la sequía y la peste bubónica en la persistencia de las colonias de perros llaneros de cola negra *C. ludovicianus* a través de un análisis de viabilidad poblacional bajo diferentes escenarios de riesgo, con énfasis en el complejo JCG, e identificamos las estrategias de investigación y manejo que podrían implementarse a partir de los resultados de nuestros modelos.

LITERATURA CITADA

- Ávila-Flores, R. 2009. Black-tailed prairie dog declines in northwestern Mexico: species-habitat relationships in a changing landscape. Ph.D. Thesis, University of Alberta, Alberta, Canada. 180 pp.
- Ávila-Flores, R., G. Ceballos, A. de Villa-Meza, R. List, E. Marcé, J. Pacheco, G. A. Sánchez-Azofeifa y S. Boutin. 2011. Factors associated with long-term changes in distribution of black-tailed prairie dogs in northwestern Mexico. *Biological Conservation*. doi:10.1016/j.biocon.2011.10.005
- Brennan, L.A., y W.P. Jr Kuvlesky. 2005. North American Grassland Birds: An Unfolding Conservation Crisis ?. *The Journal of Wildlife Management* 69(1): 1-13
- Ceballos G, E. Mellink, y L.R. Hanebury. 1993. Distribution and conservation status of prairie dogs *Cynomys mexicanus* and *Cynomys ludovicianus* in Mexico. *Biological Conservation* 63:105–112.

- Ceballos, G., J. Pacheco, R. List, P. Manzano-Fischer, G. Santos, y M. Royo. 2005. Prairie dogs, cattle, and crops: diversity and conservation of the grassland-shrubland mosaics in northwestern Chihuahua, Mexico. Páginas 1-19 en J.L.E. Cartron, G. Ceballos, y R.S. Felger, editores. Biodiversity, ecosystems, and conservation in northern Mexico. Oxford University Press, Oxford.
- Ceballos, G., A. Davidson, R. List, J. Pacheco, P. Manzano-Fischer, G. Santos-Barrera, y J. Cruzado. 2010. Rapid decline of a grassland system and its ecological and conservation implications. PlosOne 5: 1-12.
- Cully, J.F., y E.S. Williams. 2001. Interspecific comparisons of sylvatic plague in prairie dogs. Journal of Mammalogy 82: 894-905
- Davidson, A.D., y D.C. Lighfoot. 2006. Interactive effects of keystone rodents on the structure of desert grassland arthropod communities. Ecography 30: 515-525.
- Henwood, W.D. 1998. An overview of protected areas in the temperate grassland biome. Parks The International Journal for protected area Managers 8(3): 3-8.
- Henwood, W.D. 2010. Towards a strategy for the conservation and protection of the world's temperate grassland. Great Plains Research 20: 121-134.
- Hoogland, J. L. 2006. Social behavior of prairie dogs. Páginas 7–26 en J. L. Hoogland, editor. Conservation of the black-tailed prairie dog: saving North America's western grasslands. Island Press, Washington, D.C., USA.
- Knowles, C., J. Proctor, y S. Forest. 2002. Black-Tailed prairie dog abundance and distribution in Great Plains based on historic and contemporary information. Great Plains Research 12: 219-254.
- Kotliar, N. 2000. Application of the new keystone species concept to prairie dogs: How does it work?. Conservation Biology 14: 1715-1721.
- Kotliar, N., B.J. Miller, R.P. Reading RP, y T. Clark. 2006. The prairie dog as a keystone species. Páginas 53-64 en J.L. Hoogland, editores. Conservation of Black-Tailed prairie dog. IslandPress, Washington D.C., USA.
- 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. Dissertation, University of Oxford, Oxford, England.172 pp.
- Lockhart, J.M., J. Pacheco, R. List, y G. Ceballos. 2003. Black-footed ferrets thrive in Mexico. Endangered Species Bulletin 23(3): 12-13.

- Marcé, E. 2001. Distribución y fragmentación de las colonias de perros llaneros de cola negra (*Cynomys ludovicianus*), en el noroeste de Chihuahua México. Tesis de licenciatura, Universidad Nacional Autónoma de México, México.
- Miller, B., C. Wemmer, D. Biggins, y R. Reading. 1990. A proposal to conserve Black-footed ferrets and the prairie dog ecosystem. *Environmental Management* 14(6): 763-769.
- Miller, B., G. Ceballos, y R. Reading. 1994. The Prairie Dog and Biotic Diversity. *Conservation Biology* 8(3): 677-681.
- Miller, B., R. Reading, J. Hoogland, T. Clark, G. Ceballos, R. List, S. Forrest, L. Hanebury, P. Manzano, J. Pacheco, y D. Uresk. 2000. The role of prairie dogs as keystone species: Response to Stapp. *Conservation Biology* 14: 318-321
- Miller, S.D., y J.F. Cully. 2001. Conservation of black-tailed prairie dogs (*Cynomys ludovicianus*). *Journal of Mammalogy* 82: 889–893.
- Pacheco, J., R. List, G. Ceballos, y L. Martínez. 2009. The reintroduction of species and their importance in conservation: the case of black-footed ferret (*Mustela nigripes*) in Mexico. 10th Mammalogical Congress, Mendoza, Argentina.
- Peters, D.P.C., B.T. Bestelmeyer BT, J.E. Herrick, E.L. Fredrickson, H.C. Monger, y K.M. Havstad. 2006. Disentangling complex landscapes: new insights into arid and semiarid system dynamics. *Bioscience* 56: 491–501.
- Samson, F.B., F.L. Knopf, y W.R. Ostlie. 2004. Great plains ecosystems: past, present, and future. *Wildlife Society Bulletin* 32(1): 6-15.
- Seager, R., T. Mingfang, I. Held, Y. Kushnir, J. Lu, G. Vecchi, H. P. Huang, N. Harnik, A. Leetmaa, N. C. Lau, C. Li, J. Velez, y N. Naik. 2007. Model projections of an imminent transition to a more arid climate in southwestern North America. *Science* 316: 1181–1184
- Stahle, D.W., E.R. Cook, J. Villanueva-Díaz, F.K. Fye, D.J. Burnette, R.D. Griffin, R. Acuña-Soto, R. Seager, y R.R. Jr. Heim. 2009. Early 21st-century drought in Mexico. *EOS* 90:89–91.
- Weltzin, J.F., S.L. Dowhower, y R.K. Heitschmidt. 1997. Prairie dog effects on plant community structure in southern mixed-grass prairie. *The Southwestern Naturalist* 42:251–258.
- Zavaleta, E.S., y K.B. Hulvey. 2004. Realistic species losses disproportionately reduce grassland resistance to biological invaders. *Science* 306(12): 1175–1177.
- Zavaleta, E.S., y K.B. Hulvey. 2007. Realistic variation in species composition affects grassland production, resource use and invasion resistance. *Plant Ecology* 188:39-51.

CAPÍTULO I

EFECTOS POTENCIALES DE LA SEQUÍA Y LA PESTE BUBÓNICA EN POBLACIONES DE PERROS LLANEROS DE COLA NEGRA (*Cynomys ludovicianus*)

INTRODUCCIÓN

Los disturbios, naturales o antropogénicos, están considerados entre los principales factores que inciden en la estructura de las comunidades ecológicas, y pueden influir significativamente en la persistencia de poblaciones naturales (Dood y Dreslik 2008, Martin et al. 2008). Aunque variables en intensidad y frecuencia, los disturbios naturales son percibidos a menudo como eventos catastróficos, generalmente impredecibles y de alta intensidad, que generan grandes respuestas numéricas en poblaciones naturales y que incluyen factores físicos (sequías, inundaciones) o biológicos (enfermedades) (Vincenzi et al. 2011). Los disturbios naturales pueden ser determinantes en la persistencia de poblaciones y jugar un papel fundamental en la organización de los ecosistemas; sin embargo, en condiciones severas ocasionan altos niveles de mortalidad y reducción en la reproducción, degradación del hábitat y disminución de los recursos disponibles, con consecuencias a largo plazo para las poblaciones afectadas (Reevers et al. 1995, Dood y Dreslik 2008).

El incremento de la capacidad de las poblaciones para enfrentar disturbios extremos, al igual que la evaluación de los tiempos de persistencia y el riesgo de extinción en poblaciones amenazadas, se han convertido en aspectos centrales de la biología de la conservación y han sido una de las principales herramientas en la toma de decisiones para el manejo de hábitats y especies (Beissinger 2002, Reed et al. 2002, Weese et al. 2011). El análisis de estos aspectos se ha valido del uso de métodos de modelación poblacional, entre ellos el análisis de viabilidad poblacional (AVP), propuesto como herramienta en la evaluación del riesgo de extinción y la planeación de estrategias de conservación y manejo para especies amenazadas (Brook et al. 2000, Reed et al. 2002). El AVP provee uno de los enfoques más útiles para la evaluación de los efectos potenciales de los disturbios en las tendencias demográficas y la persistencia de poblaciones (Morris y Doak 2002, Bessiinger 2002), y ha sido empleado recientemente en la evaluación del impacto de disturbios naturales asociados a fenómenos climáticos (e.g. Vargas et al. 2007) y enfermedades (e.g. Rolland et al. 2009). Entender el impacto y la importancia relativa de los disturbios naturales en la persistencia de poblaciones y especies amenazadas, y de aquellas con un gran impacto

en el ecosistema, es fundamental para la conservación de los sistemas naturales (Martin et al. 2008, Griffiths et al. 2010).

El perro llanero de cola negra *Cynomys ludovicianus* es una especie clave para los pastizales de Norteamérica debido al impacto de sus actividades en los procesos del ecosistema (e.g. Miller et al. 1994, Kotliar et al. 2005). Además de ser presas y proveer a través de sus colonias hábitat estructural para más de 100 especies animales, el forrajeo y construcción de sus madrigueras altera la estructura y composición de la vegetación, el ciclo de nutrientes y los patrones de biodiversidad (Miller et al. 2000, Kotliar et al. 2005, Ceballos et al. 2010). A lo largo de su área de distribución, *C. ludovicianus* enfrenta múltiples disturbios que alteran la dinámica y persistencia de sus poblaciones, y que en conjunto han contribuido a la reducción de cerca del 98% de su distribución en el último siglo (Miller y Cully 2001). La pérdida y fragmentación del hábitat y el envenenamiento son las actividades humanas responsables de la disminución de sus poblaciones (Miller y Cully 2001, Knowles et al. 2002); mientras la peste bubónica y las sequías frecuentes, generadas por drásticas variaciones climáticas en temperatura y precipitación, son los principales disturbios naturales que afectan a las poblaciones en algunas porciones de su distribución (Pauli et al. 2006, Facka et al. 2008 y 2010).

La peste bubónica, una enfermedad exótica para el Nuevo Mundo causada por la bacteria *Yersinia pestis*, es el principal mecanismo responsable de la disminución generalizada de la distribución y abundancia de los perros llaneros (*Cynomys* spp.) en Norteamérica (Cully y William 2001). Las poblaciones de *C. ludovicianus* son altamente susceptibles a esta enfermedad y pueden experimentar reducciones mayores al 95% de la población y 80% en la extensión de los complejos (Cully et al. 2006, Pauli et al., 2006). Este impacto conlleva a la extinción local, reducción en el tamaño y número de las colonias, pérdida de conectividad e incremento de la probabilidad de extinción de los complejos infectados (Cully y William 2001, Augustine et al. 2008). Por otra parte, aunque la magnitud de sus efectos es variable y puede depender de las condiciones locales, la ocurrencia de sequía está asociada a una limitación en la disponibilidad de recursos que genera en *C. ludovicianus* y en otras especies del género una reducción en la reproducción, la supervivencia de juveniles y adultos, la tasa de crecimiento poblacional y el tamaño de la población (e.g. Hoogland 2006, Yeaton y Flores-Flores 2006, Facka et al. 2010). Bajo estas condiciones, las poblaciones de perros llaneros en ambientes áridos y sometidas a drásticas fluctuaciones climáticas podrían tener un alto riesgo de extinción local (Facka et al. 2010).

La disminución y fragmentación de las poblaciones de perros llaneros de cola negra continúa en muchas áreas de Norteamérica (Miller y Cully 2001). En la porción sur de su distribución, las poblaciones se encuentran aisladas y fragmentadas (Lomolino y Smith 2001), con una tendencia a densidades poblacionales más bajas (Facka et al. 2008) y en donde la ocurrencia de disturbios como la peste bubónica y la sequía es alta. La ocurrencia de peste afecta principalmente a las poblaciones al oeste del meridiano 102, aunque aquellas en el extremo sur ubicadas en México se encuentran aparentemente libres de la presencia de la enfermedad (Zapata *en prensa*, Treviño-Villareal et al. 1998, Cully y Williams 2001). En la margen sur de su distribución, que comprende principalmente la ecoregión del Desierto Chihuahuense, las poblaciones de *C. ludovicianus* están expuestas a condiciones de bajos y variables niveles de precipitación media anual, que incluyen años frecuentes de sequía (Facka et al. 2010), y en donde las proyecciones climáticas predicen un clima más variable y un incremento en la frecuencia e intensidad de dichos eventos (Seager et al. 2007). Comprender el efecto de estos disturbios en la dinámica y persistencia de las poblaciones de perros llaneros, incluyendo el aumento en la frecuencia e intensidad de la sequía y la ocurrencia de peste bubónica en poblaciones aparentemente libres de la enfermedad, puede ser fundamental para su conservación y la del ecosistema del pastizal (e.g. Cully et al. 2010, Facka et al. 2010).

Los efectos potenciales de la peste bubónica en la persistencia de poblaciones han sido evaluados en algunas especies del género *Cynomys* mediante la implementación de AVP (e.g. Miller 2008), pero ningún esfuerzo previo ha sido dirigido a hacerlo en *C. ludovicianus* ni a contemplar los efectos de la sequía. En este trabajo, exploramos los efectos potenciales de eventos de sequía y la peste bubónica en *C. ludovicianus* mediante el desarrollo de un análisis de viabilidad poblacional. Generamos un modelo base para la especie y desarrollamos un análisis de sensibilidad para evaluar los efectos potenciales del incremento en la frecuencia e intensidad de ambos eventos sobre el riesgo de extinción; asimismo, identificamos los parámetros demográficos que podrían ser relevantes en la persistencia de las poblaciones frente a la ocurrencia de dichos eventos. Finalmente, aplicamos nuestros resultados para analizar la viabilidad del complejo de perros Janos-Casas Grandes, ubicado en el extremo sur de la distribución, y que ha enfrentado eventos de sequía durante los últimos 20 años y en el que la ocurrencia de peste no ha sido evidenciada.

MÉTODOS

Las poblaciones simuladas en el presente trabajo representan poblaciones hipotéticas de perros llaneros *C. ludovicianus*, en las que se emplean parámetros poblacionales generales para la especie y algunos específicos (i.e densidades, capacidades de carga, frecuencia e impacto de sequía) provenientes de las poblaciones del complejo Janos-Casas Grandes (JCG). La aplicación de los resultados obtenidos fue enfocada particularmente a este complejo.

Área de Estudio

El complejo de perros llaneros JCG está localizado en la región noroccidental del Estado de Chihuahua, México (30° 57.8' N, 108° 23.9' W; 30° 37.5' N, 108° 17.3' W; 30° 43' N, 108° 12.5' W; 30° 50' N, 108° 40.3' W, Ceballos et al. 1993), dentro de la Reserva de la Biosfera de Janos, una de las áreas prioritarias para la conservación de mamíferos en México (Ceballos et al. 2005). El clima de la zona es árido templado, caracterizado por veranos calurosos e inviernos fríos, con temperatura media anual de 15.7°C y extremos históricos entre -15 a 50°C (García 1988). La precipitación media anual es de 300 mm, con un periodo principal de lluvias de julio a septiembre (Rzedowsky 1981).

El paisaje está dominado por una planicie a 1,400 m.s.n.m., compuesta por un mosaico de pastizal semiárido y matorrales, con algunos arroyos intermitentes con vegetación riparia, tierras para la agricultura y asentamientos humanos. Los pastizales semiáridos son la formación dominante y están caracterizados por gramíneas perennes y anuales (e.g. *Bouteloua gracilis*, *B. curtipendula*, *B. hirsuta*, *Aristida hamulosa*, *Festuca imbricata*), herbáceas anuales y arbustos (e.g. *Fouqueria splendens* y *Prosopis laevigata*), en tanto los matorrales son dominados principalmente por mezquite (*Prosopis* spp.), con presencia de cholla (*Opuntia* spp.) y yuca (*Yucca* spp.) (Ceballos et al. 2005).

Las colonias de perros llaneros del complejo están ubicadas en el pastizal semiárido (Ceballos et al. 2010), cubriendo un área aproximada de 14,800 ha, distribuidas en 91 colonias con tamaños entre >1 a 5,247 ha (estimaciones 2005, J. Pacheco datos sin publicar). Desde 1988 el complejo ha perdido cerca de un 73% de su extensión original y ha incrementado su fragmentación como consecuencia de los efectos del envenenamiento, los eventos de sequía, el sobrepastoreo y la conversión de tierras para la agricultura (Marcé 2001, Ávila-Flores 2009, Ceballos et al. 2010).

Análisis de Viabilidad Poblacional

Para explorar los efectos potenciales de la sequía y la peste bubónica en las colonias de perros llaneros de cola negra realizamos un análisis de viabilidad poblacional (AVP) en el que simulamos la ocurrencia de eventos de sequía y de episodios epizooticos de peste de frecuencia e intensidad variable. Empleamos la plataforma *VORTEX* v. 9.98 (Lacy et al. 2008) para realizar todas las simulaciones en el análisis de viabilidad poblacional. *VORTEX* es un modelo individual de simulación estocástica poblacional (simulación de Monte Carlo) que cuantifica los efectos de la variación en los eventos demográficos, ambientales y genéticos en la dinámica de las poblaciones naturales (Miller y Lacy 2005). El modelo permite incluir la ocurrencia de eventos ambientales drásticos mediante la función *Catástrofe* y evaluar su impacto en la dinámica poblacional, al considerar la frecuencia de ocurrencia del evento y su severidad sobre la reproducción y la supervivencia (Miller y Lacy 2005).

Inicialmente, generamos un modelo base a partir de los parámetros demográficos y características de historia de vida (sistema social, apareamiento, reproducción) de *C. ludovicianus*. La información demográfica es escasa para las poblaciones de *C. ludovicianus* en el norte de México, por lo que usamos parámetros derivados de estudios de larga duración para poblaciones en Norteamérica e información de otras especies del género *Cynomys* (e.g. Hoogland 1995, 2001 y 2006, Facka et al. 2010). Los principales parámetros empleados en la construcción del modelo base para todos los análisis y simulaciones son detallados a continuación (Tabla 1).

Edad de la primera reproducción. *VORTEX* define la edad de la primera reproducción como la edad en la que una hembra produce por primera vez descendencia y no aquella en la que es sexualmente madura (Miller y Lacy 2005). La mayor parte de machos y hembras de *C. ludovicianus* alcanzan la madurez sexual y primera copula a una edad de 2 años, correspondiente a aproximadamente 21 meses después de la emergencia de la madriguera natal; cerca del 90% de las hembras que copulan a esta edad producen juveniles (Stockrahm y Seabloom 19(8), Hoogland 1995). Aunque algunos individuos llegan a ser sexualmente maduros y copular durante el primer año (35% de las hembras y 6% de los machos), la probabilidad de producir juveniles emergentes es menor del 10% en ambos sexos (Hoogland 2006).

Tabla 1. Parámetros empleados en la construcción del modelo base para el AVP de *C. ludovicianus* y los análisis de sequía y peste bubónica.

Parámetros	Modelo Base	Análisis	
		Sequía	Peste
Sistema reproductivo	Polígamo - Harén ^{a b}		
Edad de primera reproducción	2 años (machos y hembras) ^{bc}		
Máxima edad de reproducción ^e	6 años (machos y hembras) ^a		
Número máximo de camadas por año	1 por año		
Número máximo de crías por camada	6 crías		
Tamaño promedio de camada (DE)	3.08 crías (DE=1.06) Efecto densodependiente		
Proporción de sexos	1:1 (53:47%) ^b		
% Hembras adultas reproductivas	43% (DE=15%) Efecto densodependiente	43% - 73%	43% - 73%
Mortalidad de Hembras			
Edad 0 – 1	45.7% (DE=15%) ^d		
Edad 1 – 2	23.3% (DE=10%)		
Mortalidad anual después de la edad 2	38.5 % (DE=5%)		
Mortalidad de Machos			
Edad 0 – 1	53.2 % (DE=15%) ^d		
Edad 1 – 2	38.7 % (DE=10%)		
Mortalidad anual después de la edad 2	58.5 % (DE=5%)		
% Machos reproductivos	100		
Tamaño inicial de la población (N)	K/2	Variable	Variable
Capacidad de carga (K)	10,000 individuos	50 – 750 inds.	50 – 10,000 inds.
Depresión endogámica	No	No	No
Sequía (Frecuencia) ^f	No	12.5 - 24%	No
Sequía (Severidad reproducción)	No	89% - 98%	No
Sequía (Severidad supervivencia)	No	10%	No
Peste (Frecuencia)	No	No	4, 8, 12 y 20%
Peste (Severidad supervivencia)	No	No	92% - 99%

Referencias: ^aHoogland (1996), ^b Hoogland (1995), ^c Stockrahm y Seabloom (1988).

^d Los valores de desviación estándar para cada clase de edad fueron tomados de Miller (2008)

^e No consideramos una reducción en la tendencia reproductiva con el aumento en la edad

^f Afecta únicamente el porcentaje de hembras adultas que se reproducen.

Edad máxima de reproducción. La edad máxima de vida documentada para individuos de *C. ludovicianus* es de 9 años, con una edad máxima de reproducción de 7 años en hembras y 6 en machos (Hoogland 1995). Aparentemente no existe una reducción significativa en la tendencia reproductiva de la especie con el incremento en la edad (ausencia de senectud reproductiva), ya que en las hembras no es evidente la menopausia y los machos se reproducen exitosamente hasta los 6 años (Hoogland 1995). En esta investigación consideramos como edad máxima de reproducción el valor mínimo documentado para los machos, 6 años.

Parámetros reproductivos. Incluimos un efecto de densodependencia sobre el tamaño de camada y el porcentaje de hembras adultas reproductivas en la población, basados en la ocurrencia de un efecto similar en algunas poblaciones y otras especies del género. Mayor rendimiento reproductivo ha sido observado en densidades más bajas de perros llaneros en años posteriores a reducciones de la población generados por peste bubónica o envenenamiento (Cully 1997), y una relación inversa entre la densidad de adultos y la producción de juveniles ha sido documentada en *C. ludovicianus* (Hoogland et al. 1988). Utilizamos el método implementado por Miller (2008) en el AVP de algunas especies de *Cynomys* para incluir el efecto de la densidad en el tamaño de camada y el porcentaje de hembras adultas reproductivas. Definimos ambos parámetros en función de la densidad de la población, a partir de la relación entre el tamaño poblacional (N) y la capacidad de carga (K), categorizando la densidad como *baja*, *media* y *alta* (Miller 2008, Tabla 2). En densidades *bajas* ($0 \geq N/K < 0.2$) el tamaño de camada tomó valores entre el valor máximo y el promedio, y el porcentaje de hembras adultas reproductivas lo hizo entre el 100% y el promedio; en *medias* ($0.2 > N/K < 0.7$) el valor de cada parámetro permaneció estable en el promedio; y en *altas* ($0.7 \geq N/K \leq 1$) tuvo valores entre el promedio y el valor mínimo documentado (Tabla 2).

Las hembras de *C. ludovicianus* paren bajo tierra, lo que dificulta el registro de las camadas y de las hembras inmediatamente después del nacimiento (Hoogland 1995). Por tal motivo, los datos de tamaño de camada corresponden al número de juveniles que emergen de la madriguera (Hoogland 1995), y el porcentaje de hembras adultas reproductivas representa el porcentaje de hembras que logran destetar una camada de juveniles emergentes (e.g. Miller 2008). Para *C. ludovicianus* han sido registrados tamaños de camada en la primera emergencia de la madriguera de entre 1 y 6 crías, con un tamaño promedio de 3.08 (DE=1.06, n=361) (Hoogland 1995); mientras que el porcentaje de hembras que logran destetar una camada cada año es en promedio 43% (DE=15%), con valores mínimo y máximo de 30% y 73% (Hoogland et al. 1988, Hoogland 2001).

Tabla 2. Parámetros reproductivos densodependientes utilizados en el modelo base y los análisis alternativos de sequía y peste bubónica (tomado con modificaciones de Miller 2008).

Parámetros reproductivos	Densidad poblacional		
	Baja	Media	Alta
	$0 \geq N/K < 0.2$	$0.2 > N/K < 0.7$	$0.7 \geq N/K \leq 1$
Porcentaje de hembras adultas reproductivas			
Reproducción normal (Promedio)	100	43	30
Reproducción alta (Máximo)	100	73	30
Tamaño de camada (crías) ^a	4.02	3.08	2.0

^a El tamaño de camada en alta y baja densidad corresponde al incremento y disminución de la desviación estándar sobre el valor promedio.

El porcentaje de hembras adultas reproductivas en *C. ludovicianus* es el más bajo entre las especies del género (Hoogland 2001). Hoogland (2001) sugirió que el bajo potencial reproductivo documentado en las hembras de *C. ludovicianus* podría ser consecuencia de las condiciones de su población de estudio, la cual contaba con más de 20 años, se localizaba en un hábitat desfavorable y tenía pocas posibilidades de expansión; situación diferente a la que enfrentan las colonias en el complejo JCG, donde las posibilidades de expansión son mayores pero la disponibilidad de alimento es escasa. El porcentaje de hembras adultas reproductivas, al igual que el tamaño de camada, han sido identificados como los parámetros más influyentes sobre la tasa de crecimiento poblacional en AVP previos para especies del género (Miller 2008). Considerando la incertidumbre en su estimación para las poblaciones en el complejo JCG, y su posible influencia en el comportamiento del modelo, incluimos dos posibles escenarios reproductivos en todos los análisis: un escenario de *reproducción normal*, con 43% de hembras adultas reproductivas (valor promedio), y uno de *reproducción alta*, en el que el promedio fue el valor máximo registrado para la especie, 73% (Tabla 2).

Proporción de sexos al nacimiento. En los perros llaneros la proporción de sexos es estimada a partir de las camadas que emergen de la madriguera, por lo que la relación no corresponde a la proporción en el nacimiento, pues la mortalidad de juveniles antes de emerger no puede ser estimada (Hoogland 1995). En *C. ludovicianus* la proporción de machos y hembras en juveniles emergentes puede ser considerada igual (1:1) (Garrett y Franklin 1988, Hoogland 1995).

Mortalidad. *VORTEX* define la mortalidad como la tasa qx , o el porcentaje de individuos en la edad x que mueren antes de alcanzar la edad $x + 1$ (Miller y Lacy 2005). No existen estimativos de mortalidad para las poblaciones en el complejo JCG, por lo que utilizamos las tasas de mortalidad para machos y hembras provenientes de tablas de vida acumulativas de cohorte de poblaciones naturales de *C. ludovicianus* desde 1975 a 1988 (Hoogland 1995, pag. 394). Para ingresar los datos en el modelo, consideramos las mortalidades del primer y segundo año directamente de los datos de Hoogland, y calculamos una tasa de mortalidad anual después del segundo año para cada uno de los sexos (Tabla 1.). Debido a la ausencia de valores de desviación estándar asociados a las tasas de mortalidad, usamos valores de desviación específicos para cada categoría de edad y sexo provenientes de AVP para otras especies del género *Cynomys* (Miller 2008).

Capacidad de carga (K) y tamaño inicial de la población (N). En el modelo base simulamos una colonia con una capacidad de carga de 10,000 individuos y realizamos todas las simulaciones con un tamaño inicial de la población igual a la mitad de la capacidad de carga, suponiendo que la colonia probablemente no se encuentra al nivel de su capacidad de carga ecológica (Miller 2008). El tamaño inicial de la población y la capacidad de carga empleados son lo suficientemente grandes para evitar la incertidumbre demográfica característica de poblaciones más pequeñas (Miller 2008). La poblacional inicial fue distribuida de acuerdo a una distribución estable de edades, ya que no observamos cambios considerables en la dinámica y los resultados del modelo respecto a la distribución de edades proveniente de datos en poblaciones naturales (e.g. Hoogland 1995).

Número de iteraciones y años de proyección. Llevamos a cabo todas las proyecciones poblaciones simulando 1,000 iteraciones para 25 años. Dentro de los resultados reportamos la tasa de crecimiento poblacional (r , inds/inds/año), la tasa estocástica promedio de crecimiento poblacional (r_s , inds/inds/año), el número promedio de individuos de la población al final de la simulación (N_{25}) y la probabilidad de extinción de la población ($P(E)$). Consideramos la extinción como la ausencia de cualquiera de los sexos dentro de la población, y la probabilidad de extinción, para un escenario determinado, como la proporción de 1,000 iteraciones que generan la extinción de la población durante los 25 años de simulación (Miller y Lacy 2005).

Análisis de Sensibilidad

El uso de información demográfica proveniente de otras poblaciones hace necesario evaluar la sensibilidad del modelo base a cambios en los parámetros demográficos. Para identificar los parámetros más sensibles en el comportamiento del modelo realizamos un análisis de sensibilidad que incluyó variaciones en la mortalidad de machos y hembras en todas las edades, el porcentaje de hembras reproductivas y el tamaño promedio de camada, cuyos estimativos pueden presentar mayor incertidumbre en nuestro modelo. Generamos modelos alternativos con un incremento o disminución del 10% en cada uno de los parámetros, bajo un escenario de reproducción normal y una población con $N=5,000$ y $K=10,000$ individuos (Tabla 3).

Estimamos la sensibilidad proporcional del modelo base (S) a la variación en cada parámetro mediante: $S = [(\lambda_{\text{mínimo}} - \lambda_{\text{máximo}}) / (0.2 * \lambda_{\text{ModeloBase}})]$; en donde, $\lambda_{\text{mínimo}}$ es el valor de la tasa de crecimiento poblacional para el modelo con una reducción del 10% en el parámetro, $\lambda_{\text{máximo}}$ el valor con un incremento del 10%, y $\lambda_{\text{ModeloBase}}$ corresponde al valor del modelo base (Heppell et al. 2000, Kohlmann et al. 2005, Miller 2008). Los parámetros con valores absolutos de S mayores indicaron efectos más drásticos en la tasa de crecimiento de la población. Además del análisis de sensibilidad, incluimos simulaciones adicionales para el modelo base con variantes de tamaño inicial de la población ($N= 500, 1\ 000, 2\ 500, 5\ 000, 7\ 500$ individuos) en cada uno de los escenarios reproductivos

Análisis Alternativos

Eventos de Sequía

Evaluamos los efectos de la sequía, abordada desde el enfoque meteorológico como el déficit de precipitación, mediante la simulación de la ocurrencia de un evento de sequía de un año de duración. Utilizamos series de datos de precipitación anual de la estación meteorológica del municipio de Janos (1961 a 1993, registro incompleto) y de la estación Antelope Wells (1958 a 2008), lugar más cercano con un registro completo de precipitación, para estimar la frecuencia de ocurrencia del evento en la región (Apéndice I). Empleamos el índice de severidad de sequía meteorológica, que estima la diferencia porcentual entre la precipitación media anual y el promedio de la serie de datos para categorizar cada uno de los años (Sancho y Cervera et al. 1980, Apéndice I). A partir de los años categorizados como de sequía, estimamos una probabilidad anual de ocurrencia de un evento fuerte a muy severo de 0.125, equivalente a una frecuencia de ocurrencia de 12.5% (Índice de severidad

entre > 0.8 a 0.35 ; Sancho y Cervera et al. 1980), lo que significa que en 25 años de simulación se espera la ocurrencia promedio de tres eventos.

Las consecuencias de la sequía en las tasas vitales para las poblaciones de perros llaneros en el complejo JCG no han sido cuantificadas. Sin embargo, durante el periodo de sequía 2005-2006 fue observada una reducción generalizada en la reproducción, y documentada una disminución en el reclutamiento de algunas colonias (Ávila-Flores 2009). En este periodo la relación juveniles/adultos, un indicador del reclutamiento, disminuyó en promedio un 89% en 19 colonias del complejo ($DE=30\%$, $n=23$ cuadrantes); mientras la densidad de adultos entre años no presentó cambios considerables (Ávila-Flores 2009). Basados en esta disminución, incluimos como severidad en la reproducción una disminución del 89% en el porcentaje de hembras adultas reproductivas durante el evento de sequía. Aunque no fueron identificados cambios en la supervivencia durante el periodo de sequía 2005-2006, es probable que su ocurrencia haya generado algún grado de disminución en dicho parámetro, por lo que en un escenario alternativo consideramos una disminución del 10% en la supervivencia en todas las edades.

Inicialmente, realizamos un análisis comparativo mediante el método de sensibilidad discutido previamente (*Análisis de Sensibilidad*) para identificar el factor del evento de sequía, probabilidad de ocurrencia y severidad sobre la reproducción, con mayor impacto sobre el modelo base generado. A partir del modelo con frecuencia de ocurrencia de 12.5% y 89% de reducción en el porcentaje de hembras reproductivas generamos modelos alternativos para cada factor, considerando un incremento o reducción del 25% sobre el valor original. Realizamos el análisis para el modelo en ambos escenarios reproductivos y variaciones de la capacidad de carga (entre 250 y 10,000 individuos) (Tabla 4). Estimamos la sensibilidad del modelo a cambios en la frecuencia de ocurrencia y la severidad del evento mediante el cálculo de la sensibilidad proporcional (S).

Construimos modelos para simular un evento de sequía con frecuencia de ocurrencia de 12.5% y severidad del 89% en la reproducción, y considerando variaciones en la reproducción (escenario de reproducción normal y alta), la capacidad de carga ($K= 50, 75, 100, 150, 250, 500$ y 750 individuos) y tamaño inicial de la población ($N= 12.5, 25, 50, 75$ y 87.5% de K) con el fin de explorar la influencia de dichos cambios en la probabilidad de extinción. Para cada combinación KN y escenario reproductivo generamos variaciones en la frecuencia de ocurrencia del evento de 16, 20, y 24 %, es decir un promedio de aproximadamente 4, 5 y 6 eventos de sequía a lo largo de 25 años de simulación; y un

incremento del 10% en la severidad sobre la reproducción. En un escenario final, incluimos el efecto combinado del incremento en severidad sobre la reproducción (98%) y la supervivencia (10%). En total generamos 780 modelos incluyendo todas las posibles combinaciones de parámetros (Apéndice III).

Peste Bubónica

Debido a que no existen antecedentes de episodios de peste bubónica en el complejo JCG, inicialmente simulamos la ocurrencia de un único episodio epizoótico en 25 años de proyección, lo que equivale a una probabilidad anual de ocurrencia 0.04, o frecuencia de ocurrencia de 4%. Generamos dos niveles de severidad sobre la supervivencia, tomando como referencia el AVP previo para otras especies del género (Miller 2008), uno moderado con el 92% (89-95%) de los individuos muertos durante el episodio, y uno alto con 99% (89.5-99.5%). En ambos niveles la severidad fue ajustada de acuerdo a una distribución normal con el valor promedio especificado.

De manera similar al análisis de sequía, realizamos un análisis comparativo previo para determinar la sensibilidad del modelo a cambios en la probabilidad de ocurrencia y la severidad en la supervivencia. Tomamos como referencia el modelo con frecuencia de ocurrencia de 4% y nivel de severidad moderado, y sobre éste generamos modelos alternativos con incremento y disminución del 25% sobre el valor original de cada parámetro (Tabla 4). Realizamos el análisis para ambos escenarios reproductivos, considerando variaciones de la capacidad de carga entre 250 y 10,000 individuos, y estimamos los valores de sensibilidad proporcional (S) en cada caso (Tabla 4).

Para evaluar el efecto de la variación en los parámetros de la población y en la severidad del episodio sobre la probabilidad de extinción, generamos modelos con variaciones en los niveles de severidad sobre la supervivencia (92% y 99%), la reproducción (escenarios de reproducción normal y alta), capacidad de carga ($K= 50, 100, 250, 500, 750, 1\ 000, 2\ 000, 3\ 000, 5\ 000, 1\ 0000$ individuos) y tamaño inicial de la población ($N= 12.5, 25, 50, 75$ y 87% de K). Para cada combinación de nivel de severidad, KN y escenario reproductivo construimos escenarios alternativos con frecuencias de ocurrencia del episodio epizoótico de 8, 12 y 20%, es decir, en promedio 2, 3 y 5 episodios en 25 años, con el fin de determinar el impacto de su incremento en la probabilidad de extinción. Ejecutamos un total de 720 modelos incluyendo todas las posibles combinaciones de parámetros (Apéndice III).

Viabilidad del Complejo JCG

Utilizamos las probabilidades de extinción ($P(E)$) obtenidas de los modelos de sequía y peste bubónica para explorar la viabilidad potencial de las colonias del complejo JCG a dichos eventos. Para ambos fenómenos consideramos los modelos con reproducción normal, una población inicial de $K/2$ y niveles de severidad moderados, 89% de reducción en la reproducción en eventos de sequía y 92% en la supervivencia frente a un episodio de peste. Empleamos dos niveles de ocurrencia para cada evento, frecuencias de ocurrencia de 12.5% y 20% en eventos de sequía, y 4% y 8% para episodios epizooticos de peste bubónica. De acuerdo a la capacidad de carga de cada colonia, asignamos la probabilidad de extinción del modelo correspondiente a cada combinación de parámetros. Categorizamos cada colonia de acuerdo a dos umbrales de riesgo de extinción, uno *bajo* con una probabilidad de extinción de $P(E) \leq 0.05$, que es el comúnmente empleado en análisis de viabilidad (Beissinger y Westphal 1998), y otro *tolerante* con $P(E) \leq 0.20$ (Miller 2008).

Definimos la capacidad de carga de cada colonia en el complejo JCG como el número total estimado de individuos o tamaño de la colonia (Hoogland et al. 2006), obtenido del producto entre la densidad relativa de perros (individuos/ha) y el área total de la colonia (ha) (Scott-Morales et al. 2005). Usamos las densidades relativas promedio de perros llaneros provenientes de 35 colonias del complejo para el periodo 2001-2010 (136 cuadrantes analizados) (Apéndice II) y las áreas provenientes del mapa de distribución del año 2005 elaborado por el Laboratorio de Ecología y Conservación de Fauna Silvestre, del Instituto de Ecología-UNAM. Los valores de densidad que empleamos provienen del monitoreo de las colonias de perros llaneros realizado por el personal del mismo laboratorio entre 2001 y 2009 (J. Pacheco datos no publicados), de Ávila-Flores (2009), y las registradas como parte de esta investigación durante el verano de 2010. Debido a que las densidades empleadas fueron obtenidas de datos provenientes de conteos visuales, método que tiende a subestimar los valores de densidad, usamos un índice de observabilidad de 0.566 para corregir dicha subestimación y ajustar los valores calculados (Biggins et al. 1993). El índice empleado es específico para *C. ludovicianus*, pero ha sido generado a partir de datos de monitoreo de poblaciones en la porción norte de su distribución (Biggins et al. 1993). Realizamos un primer análisis con datos de densidad para las 35 colonias, y posteriormente utilizamos el valor de densidad relativa promedio estimado para todo el complejo JCG entre 2001-2009, 14.31 perros/ha, para realizar el análisis con el total de colonias. Consideramos como colonias independientes aquellas separadas por mínimo 200 m de distancia (L. Scott-Morales y J. Pacheco com. per.)

RESULTADOS

Modelo Base y Análisis de Sensibilidad

El modelo base para *C. ludovicianus* tuvo una tasa de crecimiento de $r=0.217$ ind/ind/año, y posterior a su proyección, una tendencia al decrecimiento con una tasa estocástica promedio de crecimiento poblacional $r_s=-0.055$ ind/ind/año (DE=0.246) y un tamaño poblacional promedio al final de la simulación de 1,310 individuos (DE=368 individuos). La probabilidad de extinción para la población simulada bajo las condiciones del modelo base fue nula. Los parámetros asociados a la mortalidad de las hembras y a la reproducción fueron los de mayor influencia en la tasa de crecimiento poblacional (r) y en la tasa estocástica de crecimiento (r_s) (Fig. 1B, Tabla 3). La variación en el tamaño promedio de camada generó los cambios más significativos en la tasa estocástica de crecimiento poblacional, $S=0.060$, seguido por el porcentaje de hembras reproductivas y la mortalidad de las hembras de 0-1 año, con valores absolutos de sensibilidad de 0.050 y 0.049 (Tabla 3). El modelo fue menos sensible a cambios en la mortalidad de los machos (Fig. 1, Tabla 3).

Tabla 3. Parámetros empleados y resultados del análisis de sensibilidad demográfica del modelo base. Tasa estocástica de crecimiento poblacional (r_s) y sensibilidad proporcional (S). Los valores entre paréntesis corresponden a la variación del 10% en cada parámetro demográfico. Modelo base $r_s=-0.055$.

Parámetros	Mínimo -10%		Máximo +10%		S
	r_s		r_s		
Mortalidad Hembras					
0 - 1 años	-0.051	(41.13)	-0.061	(50.27)	0.049
1 - 2 años	-0.054	(20.07)	-0.057	(24.53)	0.015
2 años	-0.051	(34.20)	-0.061	(41.80)	0.040
Mortalidad Machos					
0 - 1 años	-0.056	(47.88)	-0.055	(58.52)	-0.005
1 - 2 años	-0.055	(34.83)	-0.055	(42.57)	0.000
2 años	-0.055	(52.65)	-0.056	(64.35)	0.005
% Hembras reproductivas	-0.062	(38.70)	-0.052	(47.30)	-0.050
Tamaño promedio de camada	-0.060	(2.80)	-0.049	(3.40)	-0.060

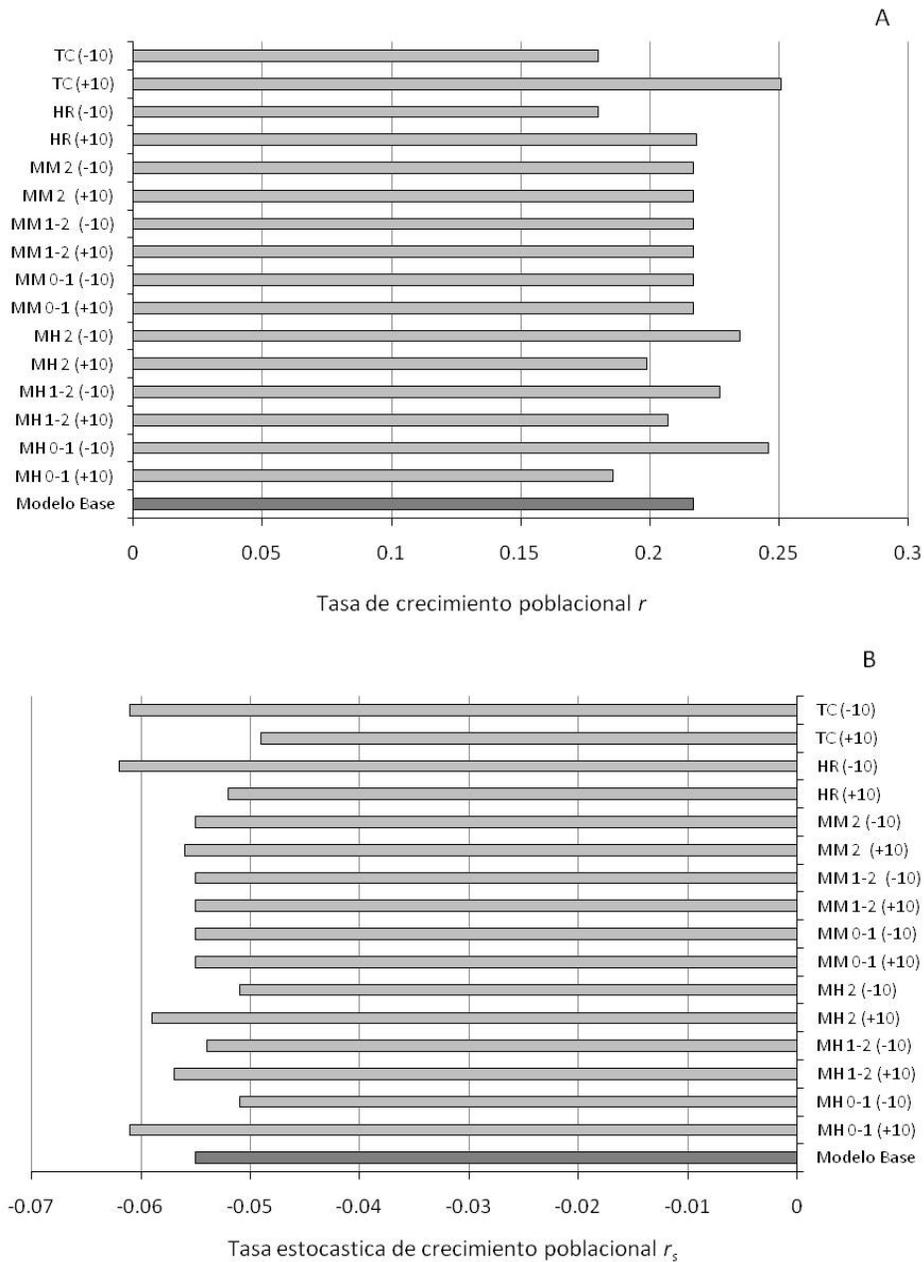


Figura 1. Impacto relativo del análisis de sensibilidad en (A) la tasa de crecimiento poblacional y (B) la tasa estocástica del modelo base. Mortalidad de hembras (MH), mortalidad de machos (MM), porcentaje hembras reproductivas (HR), tamaño de camada (TC), incremento (+10) y disminución (-10) del 10% en el valor del parámetro.

La variación en el tamaño inicial de la población (250 a 7,500 individuos) tuvo efectos similares sobre la tasa estocástica de crecimiento poblacional en ambos escenarios reproductivos, las tasas incrementaron como resultado de la disminución del tamaño

poblacional inicial (Tabla 5). En el escenario de reproducción normal la tasa estocástica de crecimiento registró un valor positivo, $r_s=0.037$, en tamaños iniciales menores a 500 individuos, mientras que en el escenario de alta reproducción lo hizo en tamaños menores a 2,500 individuos (Tabla 5). La variación en el tamaño poblacional inicial no afectó la persistencia de la población en ninguno de los escenarios reproductivos, el riesgo de extinción fue cero en todas las simulaciones.

Análisis Alternativos

Analizamos de manera conjunta los resultados de todos los escenarios para los análisis de sequía y peste bubónica con el propósito de comparar los efectos relativos de las variaciones en la frecuencia y severidad de cada evento, así como del tamaño poblacional inicial, la capacidad de carga y el porcentaje de hembras reproductivas sobre la probabilidad de extinción (Apéndices V-VII). Definimos cuatro categorías o niveles de riesgo de extinción para categorizar cada uno de los modelos, *alto* ($P(E) \geq 0.50$), *moderado* ($0.20 < P(E) < 0.50$), *tolerante* ($0.05 < P(E) \leq 0.20$) y *bajo* ($P(E) \leq 0.05$) (Apéndice V, Miller 2008 con modificaciones).

Eventos de Sequía

El modelo base que incluyó sequía fue relativamente más sensible a cambios en la frecuencia de ocurrencia del evento que a cambios proporcionales sobre la severidad en la reproducción (Tabla 4). Los cambios en la frecuencia generaron mayor impacto sobre la tasa estocástica de crecimiento poblacional, registrando altos valores absolutos de sensibilidad proporcional (S) en ambos escenarios reproductivos (Tabla 4). Esta tendencia no varió con respecto a la capacidad de carga de la población, dado que en todas las variaciones de K los cambios en la probabilidad de ocurrencia tuvieron S mayores (Apéndice IV).

El análisis conjunto de los modelos de sequía evidenció patrones generales en el comportamiento de la probabilidad de extinción de las poblaciones simuladas. El aumento en la capacidad de carga, el tamaño inicial de la población y el porcentaje de hembras adultas reproductivas incrementaron la probabilidad de persistencia a los eventos de sequía (Fig. 2, Apéndice VI). La probabilidad de extinción disminuyó progresivamente con el incremento en la capacidad de carga, alcanzando niveles tolerantes ($P(E) \leq 0.2$) a partir de $K \geq 500$ individuos en todas las variaciones de severidad, frecuencia de ocurrencia y para ambos escenarios reproductivos; mientras que niveles bajos de riesgo ($P(E) \leq 0.05$) fueron

encontrados en modelos con capacidades de carga superiores a 750 individuos y frecuencias de ocurrencia moderadas (Apéndice VI).

Tabla 4. Parámetros empleados y resultados del análisis de sensibilidad para los modelos de sequía y peste bubónica en escenarios de reproducción normal (RN) y alta (RA) (K=10,000 individuos). Tasa estocástica de crecimiento poblacional (r_s) y sensibilidad proporcional (S).

Modelos	Probabilidad de ocurrencia	r_s		Severidad	r_s	
		RN	RA		RN	RA
<i>Sequia</i>						
Modelo Base	0.125	-0.065	-0.028	0.110	-0.065	-0.028
Mínimo (+25%)	0.093	-0.062	-0.020	0.137	-0.065	-0.026
Máximo (- 25%)	0.156	-0.067	-0.030	0.082	-0.063	-0.025
S		0.025	0.050		-0.010	-0.005
<i>Peste Bubónica</i>						
Modelo Base	0.040	-0.094	-0.056	0.080	-0.094	-0.056
Mínimo (+25%)	0.030	-0.083	-0.042	0.010	-0.104	-0.061
Máximo (- 25%)	0.050	-0.106	-0.070	0.060	-0.089	-0.050
S		0.115	0.140		-0.075	-0.055

^a El incremento y disminución en la severidad son aplicados al factor multiplicativo que afecta a la reproducción o la supervivencia en el modelo y no sobre el porcentaje.

Tabla 5. Variaciones del modelo base con diferentes tamaños poblacionales en los escenarios de reproducción normal y alta. Tasa estocástica de crecimiento poblacional (r_s), desviación estándar (DE) y número promedio de individuos al final de la simulación (N_{25}).

Tamaño poblacional	Normal (43%)				Alta (73%)			
	r_s	DE	N_{25}	DE	r_s	DE	N_{25}	DE
250	0.064	0.243	1285	363	0.091	0.247	2699	1317
500	0.037	0.246	1326	360	0.067	0.225	2976	1531
1,000	-0.083	0.245	1314	377	0.042	0.223	3260	1718
2,500	-0.028	0.246	1309	390	0.013	0.225	3950	1935
5,000	-0.055	0.242	1306	368	-0.005	0.226	4808	2074
7,500	-0.070	0.247	1341	373	-0.019	0.234	5010	2016

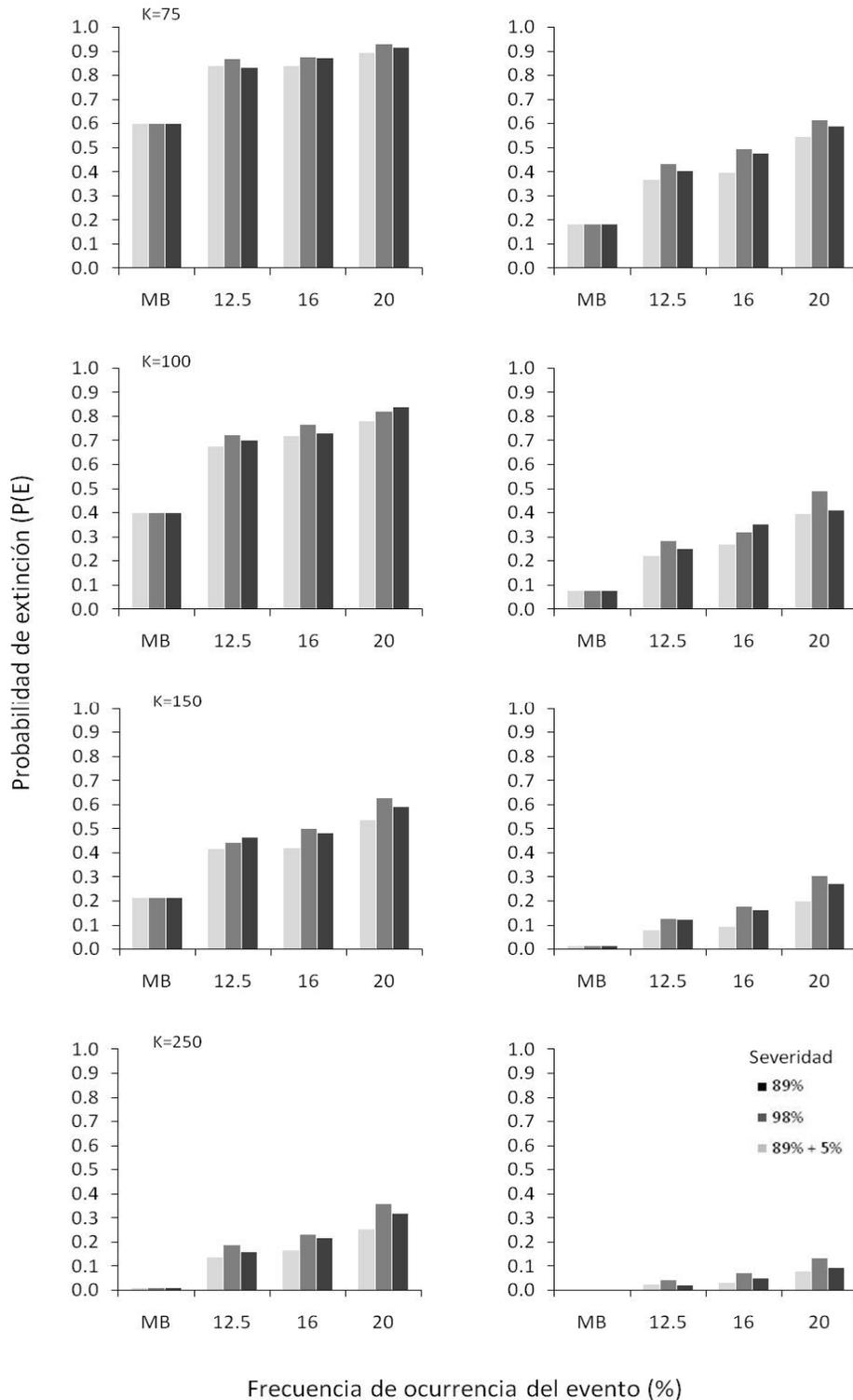


Figura 2. Probabilidades de extinción para poblaciones simuladas con capacidades de carga de 75 a 250 individuos en escenarios de reproducción normal (izquierda) y alta (derecha), variación en la frecuencia de ocurrencia (12.5% a 20%), severidad del evento de sequía (89% y 98%) y supervivencia (5%). Modelo base (MB).

En el análisis de cada grupo de modelos (K) observamos claras diferencias entre escenarios reproductivos. En los escenarios de alta reproducción (73%) las probabilidades de de extinción fueron menores, con diferencias porcentuales de hasta un 20% en comparación con escenarios normales. Estas diferencias disminuyeron con el aumento en el valor de la capacidad de carga; en modelos con $K \geq 500$ individuos y frecuencias de ocurrencia moderadas (12.5%) los niveles de riesgo fueron bajos en ambos escenarios reproductivos (Fig. 2, Apéndice VI). Aunque la probabilidad de extinción disminuyó con el aumento en el tamaño inicial de la población, observamos diferencias entre escenarios reproductivos (Fig. 3). En los escenarios de reproducción alta la probabilidad de extinción disminuyó drásticamente hasta que la población inicial alcanzó el 50% de la capacidad de carga, punto a partir del cual la disminución fue menor, mientras que en los escenarios normales el incremento en el tamaño poblacional generó una disminución progresiva de la probabilidad de riesgo (Fig. 3A y C).

En congruencia con nuestro análisis comparativo inicial, el incremento de la severidad sobre la reproducción y la supervivencia no generó cambios considerables en la probabilidad de extinción dentro de cada grupo de modelos (Fig. 2, Apéndice VI). Observamos un incremento general en la probabilidad de extinción con el aumento en la frecuencia de ocurrencia de la sequía (Fig. 2, Apéndice VI), el cual fue dependiente de la capacidad de carga del modelo. En $K=750$ el aumento de la frecuencia no generó cambios considerables en la probabilidad de persistencia, ya que la mayor parte de los modelos presentaron niveles bajos de riesgo. Finalmente, en los modelos con $K=50$ y $K=75$ (escenario de reproducción normal) los efectos de la sequía, la variación en la severidad y el tamaño inicial de la población no pudieron ser evaluados debido a que a las probabilidades de extinción en el modelo base (ausencia de sequía) fueron superiores al 0.80 en todos los casos.

Peste Bubónica

Al igual que en los eventos de sequía, nuestro modelo base que incluyó a la peste fue más sensible a cambios en la frecuencia de ocurrencia del episodio epizoótico que a cambios proporcionales en la severidad sobre la supervivencia (Tabla 4). Los valores de sensibilidad proporcional (S) fueron consistentemente mayores para la frecuencia en ambos escenarios reproductivos y en todas las variaciones de capacidad de carga (Tabla 5, Apéndice IV).

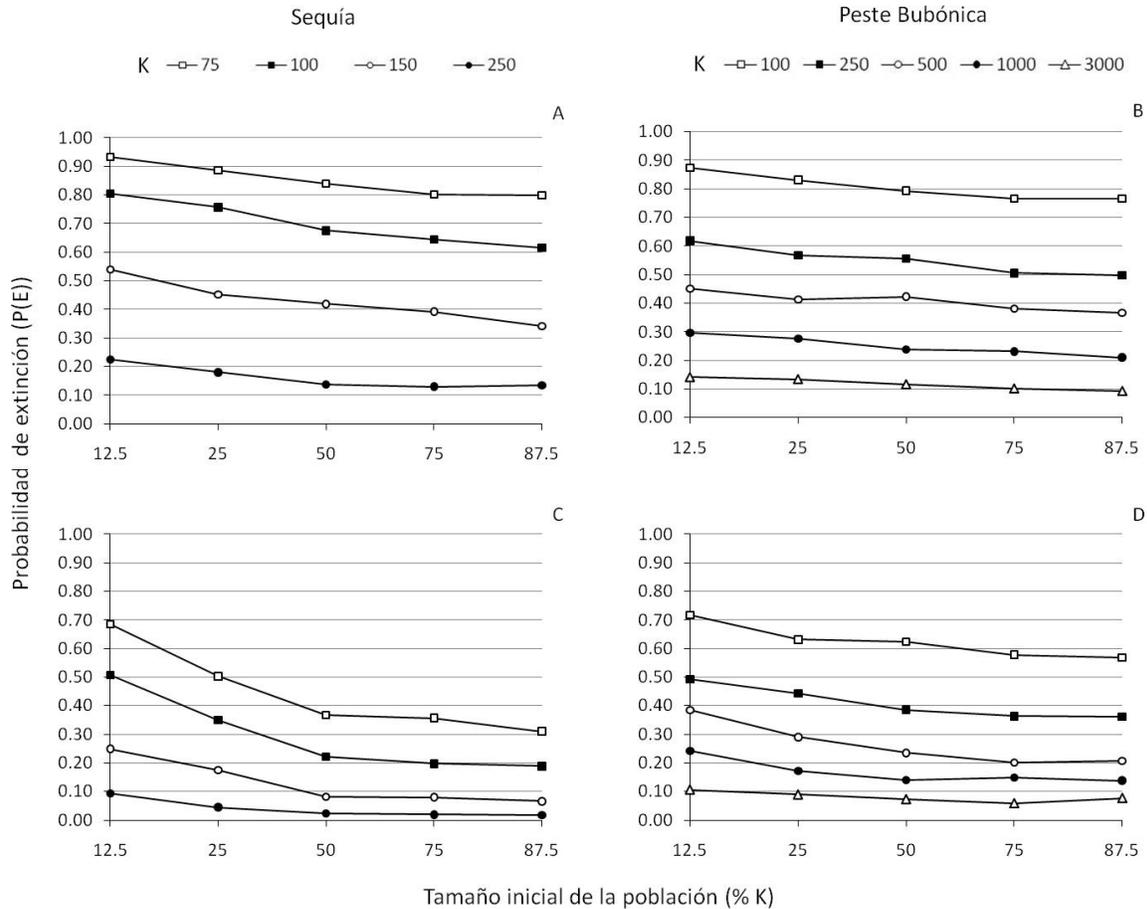


Figura 3. Comportamiento de la probabilidad de extinción con la variación en el tamaño inicial de la población (% K) para modelos de sequía y peste bubónica con diferentes capacidades de carga (K), en escenarios de reproducción (A y B) normal y (C y D) alta.

Observamos un patrón similar al del análisis de sequía en el comportamiento de las probabilidades de extinción para los modelos de peste bubónica frente al incremento en la capacidad de carga, el porcentaje de hembras y el tamaño inicial de la población, influenciado por la frecuencia del evento y su severidad sobre la supervivencia. El aumento en la capacidad de carga incrementó la probabilidad de persistencia, pero en comparación con un evento de sequía, los umbrales de viabilidad frente a un episodio de peste fueron mayores. Niveles moderados de riesgo de extinción $P(E) \leq 0.20$ fueron observados a partir de modelos con $K \geq 2,000$ individuos, y niveles bajos sólo en $K \geq 10,000$ individuos, únicamente en frecuencia de ocurrencia moderada (4%) y severidad de 92% (Fig. 4). En los modelos con máxima ocurrencia del evento (20%), el incremento en la capacidad de carga (hasta un máximo de 10,000 individuos) no generó cambios en el riesgo de extinción; las

probabilidades en todos los modelos fueron superiores al 0.80. En modelos con frecuencia de 12% las probabilidades de extinción solo alcanzaron niveles moderados en capacidades de carga máximas y severidad del 92% (Apéndice VII).

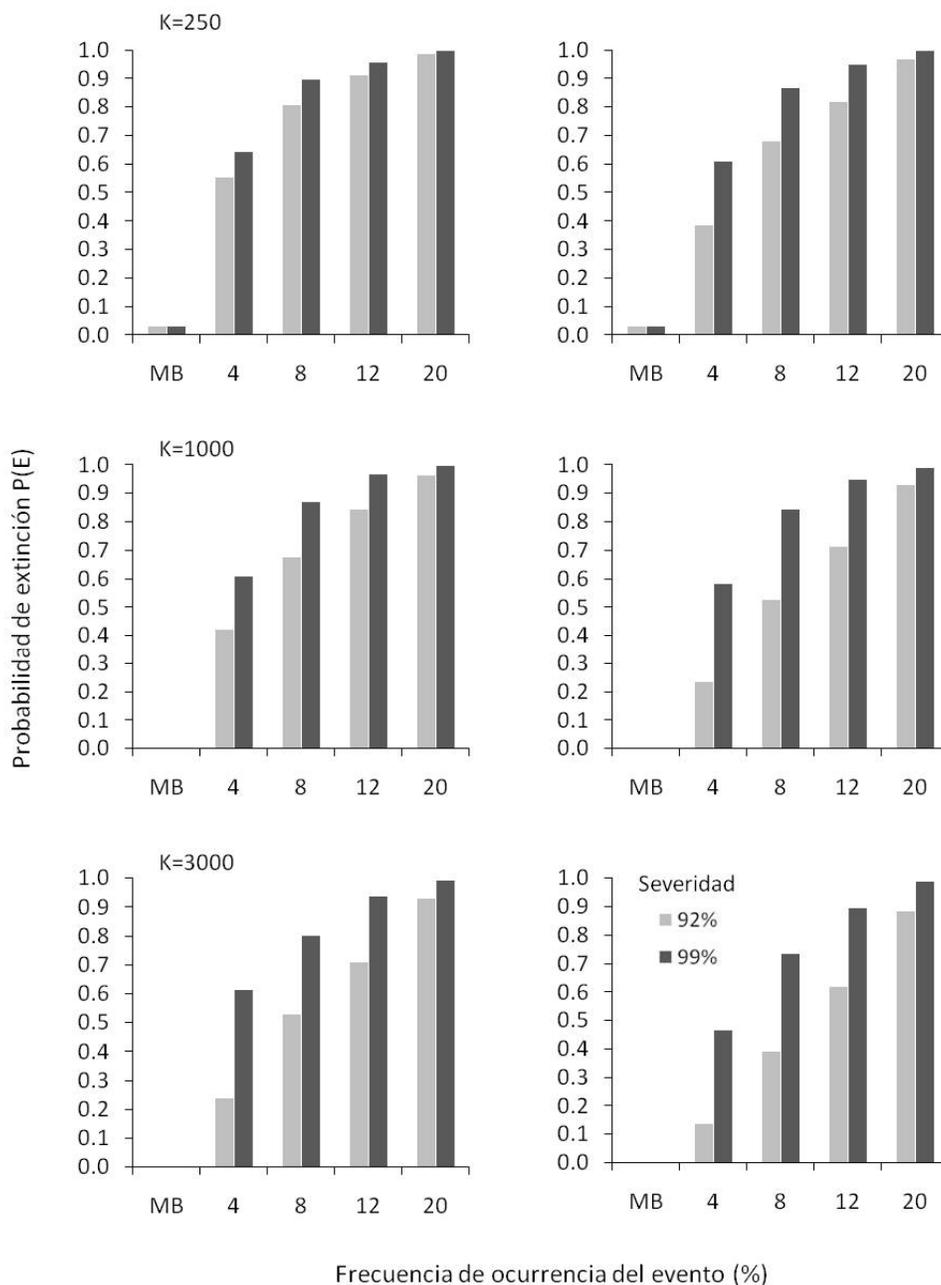


Figura 4. Probabilidades de extinción para poblaciones simuladas con capacidades de carga de 250, 1,000 y 3,000 individuos en escenarios de reproducción normal (izquierda) y alta (derecha), variación en la frecuencia de ocurrencia (4% a 20%) y severidad del episodio epizootico de peste (92% y 99%). Modelo base (MB).

El incremento en el porcentaje de hembras reproductivas aumentó la probabilidad de persistencia ante un evento epizoótico de peste. En general, modelos con reproducción alta (73%) tuvieron probabilidades de extinción menores que en un escenario normal. Sin embargo, cambios en los niveles de riesgo entre escenarios reproductivos solo fueron evidentes en los modelos con frecuencias de ocurrencia de 4% y 8% en severidad moderada (92%) (Fig. 4, Apéndice VII). En modelos con frecuencias de ocurrencia de 20% el potencial reproductivo no generó cambios en la probabilidad de extinción (Fig. 4, Apéndice VII).

El aumento de la severidad sobre la supervivencia incrementó el riesgo de extinción en todas las capacidades de carga y ambos escenarios reproductivos (Apéndice VII). El surgimiento de una epidemia de peste con una severidad del 99% generó niveles de riesgo alto ($P(E) \geq 0.50$), incluso en probabilidades de ocurrencia bajas. En modelos con severidad del 99% las probabilidades de extinción fueron superiores al 0.60 a partir de frecuencias de ocurrencia del 8%, y cercana a 0.90 en modelos con frecuencias del 20%. Probabilidades de riesgo tolerantes ($P(E) \leq 0.20$) ante un 99% de severidad sólo fueron alcanzadas en modelos con $K \geq 2,000$ individuos y frecuencias del 4%. La interacción entre la severidad sobre la supervivencia y la frecuencia del evento parece ser el principal moderador del comportamiento de las probabilidades de extinción en un episodio de peste bubónica. En los casos con severidad del 92%, la frecuencia de ocurrencia de la enfermedad fue el factor que determinó el nivel riesgo de extinción de la población, una mayor frecuencia de ocurrencia ocasionó más altos niveles de riesgo. Ante el surgimiento de episodios más severos (99%), la frecuencia de ocurrencia del evento no es un factor relevante en el comportamiento de los niveles de riesgo de extinción.

Viabilidad del Complejo JCG

Debemos aclarar que este análisis está limitado a las condiciones y parámetros del modelo base generado y a los niveles de severidad y frecuencia establecidos, por lo que no pretendemos proporcionar resultados puntuales en relación a la viabilidad del complejo JCG, sino un panorama de su susceptibilidad potencial ante eventos de peste bubónica y sequía. Bajo un umbral de riesgo tolerante ($P(E) \leq 0.2$), las colonias con capacidades de carga superiores a 250 individuos tendrían la probabilidad de tolerar un evento de sequía, y a partir de $K=2,000$ individuos un episodio epizoótico de peste bubónica, de ocurrencia y severidad mínimas. En un escenario más drástico, es decir mayor frecuencia de ocurrencia de los eventos y un umbral de riesgo bajo ($P(E) \leq 0.05$), estos valores incrementan y las

colonias con capacidades de carga iguales o superiores a 750 y 10,000 individuos podrían ser viables frente a sequía y peste bubónica.

Entre las 35 colonias monitoreadas entre 2001-2009, el 43% tendrían una probabilidad baja de riesgo de extinción ($P(E) \leq 0.05$) ante eventos de sequía con una frecuencia de 12.5%, y 34% serían potencialmente viables frente a eventos de sequía con una frecuencia del 20%, es decir 5 eventos a lo largo 25 años (Fig. 5A). Observamos una tendencia similar al analizar la totalidad de colonias en el complejo JCG. De 73 colonias, el 41% podrían ser viables frente a la ocurrencia de aproximadamente 3 eventos de sequía en 25 años (frecuencia 12.5%), y 31% podrían tolerar el incremento de hasta 5 eventos (Fig. 5C). Al usar un umbral de riesgo tolerante ($P(E) \leq 0.20$), el porcentaje de colonias viables en el complejo incrementa, alcanzando valores máximos de 55% y 41% para 3 y 5 eventos, respectivamente (Fig. 5C).

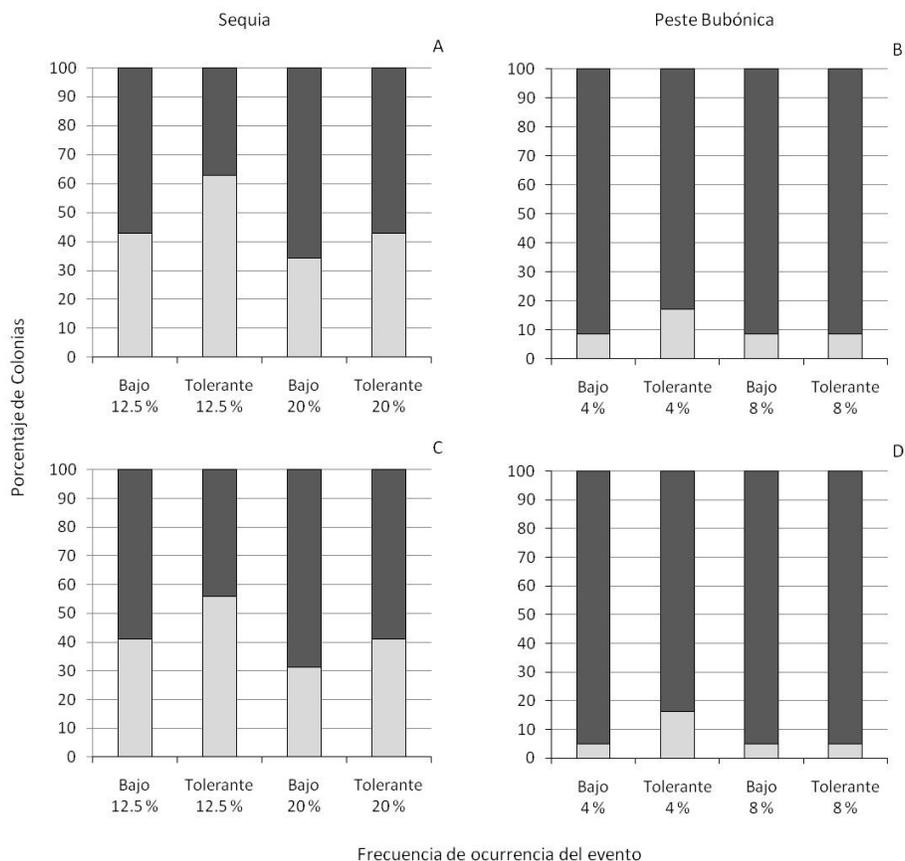


Figura 5. Viabilidad de las colonias monitoreadas (A y B) entre 2001-2009 y (C y D) el complejo JCG frente a eventos de sequía y peste bubónica de frecuencia variada con niveles de riesgo bajo ($P(E) \leq 0.05$) y tolerante ($P(E) \leq 0.20$).

La susceptibilidad de las colonias y el complejo a la ocurrencia de episodios epizooticos de peste bubónica fue mayor que a la ocurrencia de eventos de sequía; el porcentaje de colonias viables fue más bajo comparado con la viabilidad frente a un evento de sequía en todos los casos. En ambos análisis el porcentaje máximo de colonias que serían viables ante un episodio epizootico de peste (4%) fue solo 17%, con un umbral de riesgo tolerante (Fig. 5B y D). Frente a la ocurrencia de 2 episodios en 25 años de simulación (8%) y un umbral de riesgo bajo, el porcentaje no supera el 9% entre las colonias monitoreadas y el 5% para el complejo JCG (Fig. 5B y D). Un bajo porcentaje de las colonias del complejo JCG, 5% en eventos de peste y 30% en sequía, tendrían la probabilidad de persistir a las condiciones más drásticas de ocurrencia de ambos eventos. Sin embargo, estos valores representan más del 70% del total de la población estimada de perros llaneros, considerando la densidad promedio (14.31 perros/ha) para el periodo 2001-2009. Esto es consecuencia de la distribución de tamaños de las colonias del complejo, aunque está conformado por colonias de entre 0.3 a 6,000 ha sólo tres de ellas, con extensiones mayores a 4,000 ha, representan cerca del 80% de la extensión y del tamaño poblacional potencial.

DISCUSIÓN

Modelo Base y Análisis de Sensibilidad

Nuestro modelo base para *C. ludovicianus* estuvo caracterizado por el decrecimiento de la población a lo largo del tiempo de simulación, sin efecto alguno en la probabilidad de persistencia, y por una alta sensibilidad a cambios en los parámetros asociados al potencial reproductivo y la supervivencia de las hembras juveniles. La tendencia poblacional del modelo difiere con el comportamiento de AVP para *C. leucurus* y *C. gunnisoni*, que incluyen estructuras y parámetros similares (i.e. densodependencia en la reproducción, tamaños poblacionales), en donde las poblaciones simuladas alcanzan altas tasas de crecimiento poblacional en ausencia de disturbios, incluso en tamaños poblacionales iniciales bajos (menores a $K/2$) (Miller 2008). A pesar de esta diferencia, los modelos para las tres especies tienen un patrón de sensibilidad similar, con la supervivencia de hembras juveniles y los parámetros reproductivos generando el mayor impacto en el crecimiento de la población, y un impacto mínimo de la supervivencia de los machos (Miller 2008).

Aunque el modelo base representa una población hipotética de *C. ludovicinaus*, el escenario de crecimiento poblacional lento o negativo contrasta con la estabilidad o el

crecimiento observado en poblaciones naturales de la especie ante la ausencia de disturbios severos (e.g. Antolin et al. 2002). Este comportamiento del modelo puede ser consecuencia de la estimación de los parámetros asociados al potencial reproductivo. El porcentaje promedio de hembras adultas reproductivas (43%) y el tamaño de camada (3.1 crías) fueron derivados de estudios de larga duración en poblaciones donde las condiciones desfavorables del hábitat probablemente restringieron el potencial reproductivo (Hoogland 2001, Hoogland et al. 1988); estos valores podrían ser conservadores y llegar a subestimar el éxito en poblaciones con parámetros mayores. Debido a la alta sensibilidad del modelo a dichos parámetros, la subestimación generaría tasas de crecimiento más bajas para la población simulada (e.g. Kohlmann et al. 2005). Este aspecto es evidente al comparar los escenarios reproductivos empleados en el análisis, en donde un incremento en el porcentaje de hembras reproductivas, de 43% a 73%, altera considerablemente el crecimiento de la población (Tabla 5).

Las diferencias en las tendencias de crecimiento del modelo de *C. ludovicianus* con las especies del género también podrían ser reflejo de las diferencias en el éxito reproductivo entre especies. El éxito reproductivo de *C. ludovicianus* es más bajo que en las otras especies, tiene el tamaño promedio de camada y el porcentaje de hembras reproductivas más bajo, 3.1 crías y 43%, comparado con 5.5 crías y 67% en *C. leucurus*, y 4 crías y 82% en *C. gunnisoni* (Hoogland 2001). A pesar de que no fue incluido en el análisis de sensibilidad pero sí en la estructura del modelo, *C. ludovicianus* es también la especie que más retrasa su reproducción, la mayoría de las hembras alcanza su edad reproductiva al segundo año (Hoogland 1995). Las hembras de las tres especies pueden reproducirse desde el primer año de edad y producir juveniles emergentes, pero en *C. gunnisoni* y *C. leucurus* las hembras que copulan a esta edad pueden llegar al 50% y 100%, mientras que en *C. ludovicianus* es de 35%, con sólo el 9% produciendo juveniles emergentes (Hoogland 1995, 2001). Bajo condiciones naturales y los parámetros reproductivos incluidos en el modelo, *C. ludovicianus* se reemplaza más lentamente que *C. gunnisoni* y *C. leucurus*, lo que tiene consecuencias directas en el comportamiento del modelo base.

La predominante sensibilidad del modelo base de *C. ludovicianus* y las demás especies a los parámetros reproductivos y la supervivencia de las hembras, y el efecto reducido de la supervivencia de los machos, está asociado a la estrategia reproductiva dominante en el género (e.g. Kohlmann et al. 2005). *C. ludovicianus* es una especie polígama, organizada en grupos territoriales de harems de hembras controlados por un macho, lo que genera una población sesgada hacia las hembras (Hoogland 1995). Unidades

sociales similares y un sistema polígamo caracterizan a las otras especies del género, pero pueden variar con cambios en la densidad poblacional y disponibilidad de recursos (Travis et al. 1995, Hoogland 1999). En sistemas considerados monógamos, la dinámica poblacional es más sensible a alteraciones en la proporción de sexos y la disminución de los machos tiende a reducir drásticamente el éxito reproductivo de las hembras y a afectar el crecimiento de la población (e.g. Rankin y Kokko 2007). Por el contrario, en un sistema polígamo (sesgado hacia las hembras) la dinámica poblacional es menos sensible a la pérdida de machos, los efectos tienden a ser muy reducidos debido a que un único individuo puede fertilizar a múltiples hembras (Emlen y Oring 1977, Saether et al. 2004).

El análisis de sensibilidad para el modelo base de *C. ludovicianus* sugiere la necesidad de mayor precisión en la estimación de los parámetros reproductivos y la supervivencia de las hembras, que resulte en predicciones más precisas e información para el desarrollo futuro de modelos con poblaciones específicas (Kedwell 2004). Asimismo, el incremento de los esfuerzos para realizar estudios demográficos detallados en otras porciones de la distribución de la especie, que permitan incrementar el conocimiento del impacto de dichos parámetros en la dinámica de las poblaciones de perros llaneros.

Peste Bubónica y Sequía

El análisis conjunto de los modelos para peste y sequía evidenciaron algunas tendencias generales en el comportamiento de las poblaciones simuladas. La frecuencia de ocurrencia de los eventos fue el factor con mayor impacto sobre el modelo y el responsable de los cambios más notables en probabilidad de extinción. La ocurrencia mínima de un evento de sequía o peste bubónica con severidades moderadas puede generar efectos considerables sobre la dinámica y reducir la persistencia de las poblaciones de perros llaneros de cola negra. El incremento en el potencial reproductivo de la población (porcentaje de hembras reproductivas) y en el tamaño poblacional (capacidad de carga) son los dos parámetros que bajo las condiciones de nuestro modelo pueden incrementar la probabilidad de persistencia.

El impacto de la frecuencia de la sequía en el modelo y en la probabilidad de extinción de las poblaciones simuladas es un aspecto de consideración ante el incremento proyectado en la variabilidad de la precipitación y los años de sequía sugeridos por modelos climáticos, que podrían afectar algunas porciones de la distribución de los perros llaneros y limitar sus poblaciones (Seager et al. 2007, Stahle et al. 2009, Facka et al. 2010). En nuestro

modelo la sequía genera la reducción en uno de los parámetros que generó mayor sensibilidad, el porcentaje de hembras reproductivas, y que impacta directamente la tasa de crecimiento, por lo que periodos más cortos entre años de sequía disminuyen la posibilidad de recuperación de la población posterior a un evento e incrementan su riesgo de extinción. A pesar de que la frecuencia de la sequía es un factor clave para las poblaciones de perros llaneros y otros roedores sociales sometidos a regímenes de precipitación variable, la duración e intensidad son también aspectos relevantes que pueden afectar la persistencia de las poblaciones (Lima et al. 2008, Facka et al. 2010). Nuestro modelo de sequía fue conservador al incluir eventos de sólo un año de duración y considerar un mayor impacto sobre la reproducción (porcentaje de hembras) y uno reducido en la supervivencia.

El déficit hídrico y la reducción en la disponibilidad de recursos generados por la sequía pueden reducir otros parámetros demográficos asociados al éxito reproductivo, como el tamaño de camada, y disminuir considerablemente la supervivencia de adultos y juveniles, afectando de manera directa la tasa de crecimiento de la población (e.g. Van Horne et al. 1997, Lima et al. 2008, Facka et al. 2010). El impacto de la sequía sobre la reproducción y supervivencia está influenciado por la intensidad y duración del evento (Rodenhouse et al. 2009, Facka et al. 2010). Las poblaciones de perros llaneros están expuestas a eventos de sequía variables en intensidad y duración; generalmente pueden enfrentar periodos secos de varios años con intensidades anuales variables, en donde algunos corresponden a años de sequía severa (e.g. Ávila-Flores 2009, Facka et al. 2010). Aunque aún hay aspectos por comprender del efecto de estos eventos en las poblaciones, la disminución en la supervivencia y reproducción generados por un año de sequía parecen ser consecuencia de las condiciones específicas del año, es decir que no hay un efecto acumulativo, pero la ocurrencia de años secos previos al evento más intenso pueden afectar negativamente el tamaño poblacional y disminuir la respuesta de la población (e.g. Facka et al. 2010).

La dinámica de la peste bubónica en colonias de perros llaneros sigue un patrón de brotes esporádicos o epizoóticos, causantes de alta mortalidad, alternados con periodos enzoóticos o fases de mantenimiento (Antolin et al. 2002, Salkeld et al. 2010). En nuestro modelo el incremento en la frecuencia del episodio epizoótico redujo la capacidad de las poblaciones para recuperarse demográficamente después del evento; mientras que la disminución (ocurrencia de un único evento), incluso en condiciones más severas (99% de reducción en la supervivencia), permitió la recuperación en algunos casos. La frecuencia de ocurrencia del episodio epizoótico ha sido identificada como el factor más influyente en la

dinámica y persistencia en modelos poblacionales para otras especies del género (Miller 2008), y considerada una variable clave que rige el impacto de la peste en las poblaciones de *C. ludovicianus* (Cully et al. 2010). El periodo entre eventos epizoóticos es fundamental en la dinámica de la enfermedad y la respuesta de la población, ya que en este tiempo la tasa de transmisión disminuye y permite el crecimiento y recuperación de la población (Cully y Williams 2001). Durante este periodo *Yersinia pestis* puede persistir en suelo (Eisen y Cage 2009), en las colonias de perros a bajas tasas de transmisión (e.g. Biggins et al. 2010), en especies de hospederos alternos (Stapp et al. 2009) y en las especies de vectores (Salkeld y Stapp 2008). Aunque las condiciones específicas que dan lugar a un episodio epizoótico no son claras, su ocurrencia resulta del incremento en las tasas de transmisión de la enfermedad, lo que ha sido asociado a cambios en las condiciones climáticas (i.e temperatura y precipitación), el incremento en la densidad de los perros llaneros, cambios en la abundancia de las especies vector y de las poblaciones de hospederos alternos (Cully y William 2001, Stapp et al. 2004, Salkeld et al. 2010).

La prevención y disminución de la ocurrencia de eventos epizoóticos, a través del control en la fase enzoótica de los factores que los desencadenan, podría ser la mejor estrategia en el manejo de la enfermedad en las colonias de perros llaneros de cola negra. Los esfuerzos para su control entre y durante episodios epizoóticos han sido focalizados principalmente en el control de las especies de pulgas vectores a través del uso de pesticidas en los sistemas de madrigueras (Cully et al. 2006). Este método permite también el control de vectores en otras especies de roedores potenciales hospederos dentro de las colonias de perros (Biggins 2001 en Cully et al. 2006), y ha demostrado ser eficaz en la detención de episodios epizoóticos (e.g. Hoogland et al. 2004), en la disminución de la transmisión de la enfermedad y en el incremento de las tasas de supervivencia durante periodos enzoóticos (e.g. Biggins et al. 2010). Un enfoque reciente y alternativo ha sido dirigido al desarrollo y uso de vacunas en cebos orales para perros llaneros, las cuales pueden generar inmunidad contra la enfermedad e incrementar la supervivencia (Mencher et al. 2004, Rocke et al. 2008); la vacunación podría contribuir a disminuir la severidad del episodio de peste en la supervivencia de las poblaciones de perros. Evaluar la eficacia relativa, en términos de costos económicos y efectividad en el control y prevención de la enfermedad, de los métodos diseñados para reducir y prevenir la ocurrencia de episodios epizoóticos en comparación con aquellos que disminuyen su severidad sobre las poblaciones, probablemente será un tema de discusión necesario en la planeación de estrategias de manejo y conservación de la especie en el contexto de la peste (e.g. Miller 2008).

De acuerdo con nuestro análisis, el aumento en el tamaño poblacional podría incrementar la probabilidad de persistencia de las poblaciones de perros llaneros ante la ocurrencia de los eventos. Dependiendo de la severidad del disturbio y de la tasa de crecimiento poblacional (r), el incremento en el tamaño poblacional tiende a aumentar el tiempo de persistencia de la población, lo que ha generado que sea una de las más recomendaciones más comunes para minimizar el riesgo de extinción de poblaciones ante la ocurrencia de disturbios severos (Lande 1993, Mangel y Tier 1993). Sin embargo, el resultado de esta recomendación puede ser variable dependiendo del comportamiento del disturbio en relación con la densidad poblacional (Wilcox y Elderd 2003).

La probabilidad de ocurrencia de disturbios asociados a fenómenos ambientales (i.e. sequía, inundaciones) es independiente de la densidad poblacional, pero el impacto generado sobre la población es generalmente un fenómeno densodependiente (e.g. Wilcox y Elderd 2003, Previtalli et al. 2009). En el caso de la sequía y las poblaciones de perros llaneros, el déficit de precipitación limita la productividad primaria y puede reducir la cantidad de recursos disponibles, lo que tiene efectos en las tasas vitales y el crecimiento de la población (Hoogland 2006, Yeaton y Flores-Flores 2006, Ávila-Flores 2009), y podría incrementar la competencia intraespecífica al nivel de la colonia. Nuestro modelo para sequía no contempló un efecto de la densidad sobre la severidad del evento (reproducción y supervivencia), por lo que nuestra conclusión sobre la disminución del riesgo de extinción con el incremento en el tamaño poblacional podría estar sesgada. Sin embargo, la evidencia disponible sobre el impacto de la sequía en la persistencia de las colonias de perros es consistente con nuestros resultados (e.g. Facka et al. 2010, Ávila-Flores 2011).

El tamaño de las poblaciones de perros llaneros, estimado desde el tamaño o área de la colonia (e.g. Cully et al. 2010), puede llegar a ser un factor determinante en su persistencia ante eventos de sequía. Ávila-Flores (2009) evaluó el efecto potencial del paisaje, el hábitat y la biomasa vegetal sobre la probabilidad de extinción de las colonias del complejo JCG durante periodos con eventos de sequía severa (1988-2000) y moderada (2000-2005). Durante el periodo de sequía severa, el área de la colonia fue la variable más importante en predecir la probabilidad de extinción; colonias más pequeñas, en áreas con menor biomasa vegetal, presentaron mayor probabilidad de extinción que las de mayor tamaño. El efecto de la sequía sobre la probabilidad de extinción no pudo ser separado del generado por el sobrepastoreo y otros factores, y la asociación encontrada fue mediada por la pérdida de biomasa vegetal; sin embargo, es claro que el incremento en el tamaño pudo disminuir la probabilidad de extinción ante la ocurrencia de evento de sequía actuando en

conjunto con otras amenazas. Por otra parte, el análisis de los efectos de la sequía en colonias de perros llaneros reintroducidas han mostrados una tendencia similar. Facka y colaboradores (2010) han sugerido que poblaciones pequeñas de perros llaneros pueden ser afectadas negativamente (disminución tamaño poblacional) por las condiciones climáticas en áreas desérticas y sometidas a eventos de sequía frecuentes, incrementando el riesgo de extinción de las poblaciones reintroducidas.

En el caso de la peste, la probabilidad de ocurrencia y la severidad de un episodio epizootico son afectadas directamente por la densidad poblacional. Aunque el aumento en el tamaño poblacional podría incrementar la probabilidad de persistencia de una colonia, también incrementaría la probabilidad de ocurrencia del episodio y la tasa de dispersión de la enfermedad (Antolin et al. 2002). En regiones históricamente afectadas por la peste, las colonias de mayor tamaño en un complejo son más susceptibles a la ocurrencia de la enfermedad, generando una reducción en su tamaño o completa desaparición (Cully y Williams 2001, Lomolino y Smith 2001, Collinge et al. 2005, Snall et al. 2008, Cully et al. 2010). Esta tendencia obedece a la dinámica de la infección y a los mecanismos implicados en la dispersión de la enfermedad. Colonias más grandes albergan poblaciones mayores de reservorios o de hospederos alternos para vectores de la enfermedad (pulgas), lo que puede incrementar el contacto de los perros llaneros con hospederos infectados y la conectividad entre grupos de perros, ocasionando la diseminación de la enfermedad a través de la población (Cully y William 2001, Salkeld et al. 2010). Asimismo, el comportamiento de forrajeo de los depredadores también puede explicar la relación positiva entre el tamaño poblacional y la probabilidad de ocurrencia de la enfermedad; las colonias de mayor tamaño podrían ser preferidas por más depredadores llevando pulgas infectadas entre las colonias de perros (William y Cully 2001, Collinge et al. 2005).

A pesar de que las colonias de menor tamaño podrían ser menos susceptibles a la ocurrencia de peste bubónica, el riesgo de extinción posterior a la infección sería mayor y su capacidad de recolonización más baja (Snall et al. 2008, Cully et al. 2010). El tamaño poblacional parece estar implicado en un efecto combinado respecto a la ocurrencia de peste en la colonia y su persistencia después del evento. Mientras que la probabilidad de ocurrencia o riesgo de infección aumenta con el tamaño poblacional, el riesgo de extinción subsecuente al evento disminuye (Snall et al. 2008). El tamaño poblacional es un factor clave en el proceso de recuperación de una colonia y del complejo después de un episodio de peste. Los individuos sobrevivientes contribuyen a la recuperación de la colonia después de un episodio, ya que pueden organizarse en grupos funcionales y en algunos casos desarrollar

respuesta inmune a la enfermedad; cerca del 5% de los individuos en una colonia pueden sobrevivir a un episodio epizootico, y 50% de estos desarrollar anticuerpos para *Y. pestis* (e.g. Pauli et al. 2006). Así, podría esperarse que colonias con tamaños poblacionales mayores pudiesen alcanzar mayor número de sobrevivientes y de individuos resistentes después de un episodio de peste y contribuir en mayor proporción a la recuperación de la colonia y el complejo.

Implicaciones para la Conservación

La ocurrencia de peste bubónica no ha sido reportada en el complejo JCG, ni en ningún otro complejo de perros llaneros en territorio mexicano (A. Montiel y C. Zapata datos no publicados, Treviño-Villareal et al. 1998, Cully y Williams 2001). La ubicación del complejo en el extremo sur de la distribución de la especie y el aislamiento de áreas donde la enfermedad ha sido reportada le han mantenido alejado del proceso de contagio (e.g. Cully et al. 1997, Cully et al. 2010), además de que las naturalmente bajas densidades de perros llaneros en el Desierto Chihuahuense, parecen reducir el riesgo de dispersión de la peste bubónica (Truett et al. en prensa); sin embargo, esto no implica que el complejo esté completamente libre de la ocurrencia futura de la enfermedad. Bajo las condiciones de nuestro modelo el complejo JCG sería altamente susceptible a la ocurrencia de la peste y a la dinámica de la enfermedad que enfrentan otras poblaciones de la especie, en donde episodios epizooticos son recurrentes y más severos (e.g. Antolin et al. 2002). Por el contrario, la sequía probablemente llegue a ser un disturbio frecuente en el complejo; en un escenario de calentamiento global, el clima en regiones como el desierto Chihuahuense llegará a ser más seco, caliente y variable en precipitación, con eventos de sequía más frecuentes y severos (Seager et al. 2007, Stahle et al. 2009). Aunque nuestros modelos sugieren que el complejo JCG podría ser más tolerante a la ocurrencia de eventos de sequía, los datos empíricos sugieren que a largo plazo el incremento en su frecuencia y severidad podrían tener consecuencias drásticas, generando la extinción de las colonias y afectando su viabilidad (Ávila-Flores 2009).

La distribución actual de las colonias en el complejo JCG (gran tamaño y distancia reducida entre colonias) podría incrementar su susceptibilidad ante un evento epizootico de peste bubónica. En zonas donde la peste llega a estar presente, los complejos con alta conectividad y presencia de colonias de gran tamaño son más susceptibles al colapso poblacional, ya que la diseminación de la enfermedad entre colonias tiende incrementarse

(Lomolino y Smith 2001, Cully et al. 2010). Pero por otro lado, si un episodio epizootico causa la extinción local de colonias, el mantenimiento de la conectividad entre las mismas y corredores para dispersión de individuos sobrevivientes permitiría tanto la recolonización de las colonias vacías, como de áreas no ocupadas (Roach et al. 2001).

El desarrollo de estrategias de manejo y conservación de complejos de perros llaneros en el contexto de la peste bubónica puede llegar a ser complicado e incierto (Antolin et al. 2002), más aun si consideramos un escenario en el que la sequía es frecuente. Las estrategias para prevenir los efectos de la peste deben incluir los siguientes aspectos: 1) asegurar la conectividad entre las colonias para permitir la dispersión de individuos y mantener la dinámica metapoblacional; 2) la protección de colonias estables o en crecimiento y la expansión asistida de las colonias; 3) la protección a largo plazo de colonias en el centro del complejo, las cuales tienen mayor probabilidad de persistencia y podrían ser fuente de recolonización (Ávila-Flores 2009), 4) un sistema de monitoreo periódico de vectores y hospederos para detectar la presencia de la enfermedad de forma oportuna; 5) contar con un plan de acción en respuesta a la presencia de peste bubónica. En relación a los eventos de sequía, el efecto negativo sobre las colonias de perros podría ser mitigado con la reducción del índice de agostadero en años de sequía, para reducir el sobrepastoreo y la consecuente reducción en el forraje para los perros llaneros que genera la reducción de las colonias (Ávila-Flores et al. prensa).

LITERATURA CITADA

- Antolin, M.F., P. Gober, B. Luce, D.E. Biggins, W.E. Van Pelt, D.B. Seery, M. Lockhart, y M. Ball. 2002. The influence of sylvatic plague on North American wildlife at the landscape level, with special emphasis on black-footed ferret and prairie dog conservation. Transactions of the 67th North American Wildlife and Natural Resources Conference. 104–127pp.
- Ávila-Flores, R. 2009. Black-tailed prairie dog declines in northwestern Mexico: species-habitat relationships in a changing landscape. Ph.D. Thesis, University of Alberta, Alberta, Canada. 180 pp.
- Ávila-Flores, R., G. Ceballos, A. de Villa-Meza, R. List, E. Marcé, J. Pacheco, G. A. Sánchez-Azofeifa y S. Boutin. 2011. Factors associated with long-term changes in distribution

- of black-tailed prairie dogs in northwestern Mexico. *Biological Conservation*. doi:10.1016/j.biocon.2011.10.005.
- Augustine, D.J., M.R. Matchett, T.P. Toombs, J.F. Cully Jr., T.L. Johnson, y J.G. Sidle. 2008. Spatiotemporal dynamics of black-tailed prairie dogs affected by plague. *Landscape Ecology* 23:255–267.
- Beissinger, S.R. 2002. Population viability analysis: past, present, future. Páginas 5-17 in R. Beissinger, D.R. McCullough DR, editors. *Population viability analysis*. The University of Chicago Press, Chicago.
- Beissinger, S.R., y M.I. Westphal. 1998. On the use of demographic models of population viability in endangered species management. *Journal of Wildlife Management*. 62: 821-841.
- Biggins, D.E., J.L. Godbey, K.L. Gage, L.G. Carter, y J.A. Montenieri. 2010. Vector control improves survival of three species of prairie dogs (*Cynomys*) in areas considered enzootic for plague. *Vector-Born and Zoonotic Diseases* 10(1):17-26.
- Biggins, D.E., B.J. Miller, L. Hanebury, R. Oakleaf, A. Farmer, R. Crete, y A. Dodd. 1993. A Technique for evaluating Black-Footed Ferrets habitat. Páginas 73-88 en J.L. Oldemeyer, D.E. Biggins, B.J. Miller, y R. Crete, editores. *Proceedings of the symposium on the Management of Prairie Dog Complexes for Reintroduction of the Black-Footed Ferret*. U.S. Fish and Wild Service, Washington, D.C.
- Brook, B.W., J.J. O'Grady, A.P. Chapman, M.A. Burgman, H.R. Akcakaya, y R. Frankham. 2000. Predictive accuracy of population viability analysis in conservation biology. *Nature* 404: 385-387.
- Ceballos, G., E. Mellink, y L.R. Hanebury. 1993. Distribution and conservation status of prairie dogs *Cynomys mexicanus* and *Cynomys ludovicianus* in Mexico. *Biological Conservation* 63: 105-112.
- Ceballos, G., J. Pacheco, R. List, P. Manzano-Fischer, G. Santos, y M. Royo. 2005. Prairie dogs, cattle, and crops: diversity and conservation of the grassland-shrubland mosaics in northwestern Chihuahua, Mexico. Páginas 1-19 en J.L.E. Cartron, G. Ceballos, y R.S. Felger, editores. *Biodiversity, ecosystems, and conservation in northern Mexico*. Oxford University Press, Oxford.
- Ceballos, G., A. Davidson, R. List, J. Pacheco, P. Manzano-Fischer, G. Santos-Barrera, y J. Cruzado. 2010. Rapid decline of a grassland system and its ecological and conservation implications. *PlosOne* 5: 1-12.

- Collinge, S.K., W.C. Johnson, C. Ray, R. Matchett, J. Grensten, J.J.F. Cully, K.L. Gage, M.Y. Kosoy, J.E. Loye, y A.P. Martin. 2005. Landscape structure and plague occurrence in black-tailed prairie dogs on grasslands of the western USA. *Landscape Ecology* 20:941–955.
- Cully, J.F., Jr. 1997. Growth and life-history changes in Gunnison's prairie dogs after a plague epizootic. *Journal of Mammalogy* 78: 146–157.
- Cully, J.F., Jr., A.M. Barnes, T.J. Quan, y G. Maupin. 1997. Dynamics of plague in a gunnison's prairie dog colony complex from New Mexico. *Journal of Wildlife Diseases* 33:706-719.
- Cully, J.F., y E.S. Williams. 2001. Interspecific comparisons of sylvatic plague in prairie dogs. *Journal of Mammalogy* 82:894-905.
- Cully, J.F., D.E. Biggins, y D.B. Seery. 2006. Conservation of prairie dogs in areas with plague. Páginas 157-168 en J.L. Hoogland, editor. *Conservation of the Black-Tailed Prairie Dog*. Washington, D.C., Island Press.
- Cully, J.F., Jr., T.M. Johnson, S.K. Collinge, y C. Ray. 2010. Disease limits populations: Plague and Black-Tailed prairie dogs. *Vectors-Borne and Zoonotic Diseases* 10(1):7-15.
- Dodd, C.K., y M.J. Dreslik. 2008. Habitat disturbances differentially affect individual growth rates in a long-lived turtle. *Journal of Zoology* 275:18-25.
- Eisen, R.J., y K.L. Gage. 2009. Adaptive strategies of *Yersinia pestis* to persist during inter-epizootic and epizootic periods. *Veterinary Research* 40(2).
- Emlen, S.T., y L.W. Oring. 1977. Ecology, sexual selection, and the evolution of mating systems. *Science*, 197, 215-223.
- Facka, A.N., P.L. Ford, y G.W. Roemer. 2008. A novel approach for assessing density and range-wide abundance of prairie dogs. *Journal of Mammalogy* 89(2):356-364.
- Facka, A.N., G.W. Roemer, V.L. Mathis, M. Kam, y E. Geffen. 2010. Drought leads to collapse of Black-Tailed prairie dog populations reintroduced to the Chihuahuan Desert. *Journal of Wildlife Management* 74:1752-1762.
- García, E. 1988. Modificaciones al sistema de clasificación climática de Köeppen. México, Distrito Federal: Offset Larios, S. A. 217 pp.
- Griffiths, R.A., D. Sewell, y R.S. McCrea. 2010. Dynamics of a declining amphibian metapopulation: Survival, dispersal and the impact of climate. *Biological Conservation* 143:485-491.

- Heppell, S.S., H. Caswell, y L.B. Crowder. 2000. Life histories and elasticity patterns: perturbation analysis for species with minimal demographic data. *Ecology* 81: 654–665.
- Hoogland, J.L. 1995. *The black-tailed prairie dog, social life of a burrowing mammal*. The University of Chicago Press, Chicago, Illinois, EUA
- Hoogland, J.L. 1999. Philopatry, dispersal, and social organization of Gunnison's prairie dogs. *Journal of Mammalogy* 80:243–251
- Hoogland, J.L. 2001. Black-Tailed, Gunnison's, and Utah prairie dogs reproduce slowly. *Journal of Mammalogy* 82:917-927.
- Hoogland, J. L. 2006. Demography and population dynamics of prairie dogs. Páginas 27–52 en J. L. Hoogland, editor. *Conservation of the black-tailed prairie dog: saving North America's western grasslands*. Island Press, Washington, D.C., USA.
- Hoogland, J.L., D.K. Angell, J.G. Daley, y M.C. Radcliffe. 1988. Demography and populations dynamics of prairie dogs. Páginas 18-22 en *Eighth Great Plains wildlife damage control workshop*. U.S. Forest Service General Technical Report RM-154
- Hoogland, J.L., S. Davis, S. Benson-Amram, D. Labruna, B. Goossens, y M.A. Hoogland. 2004. Pyreperm kills fleas and halts plague among Utah prairie dogs. *The Southwestern Naturalist* 49(3):376-383.
- Keedwell, R.J. 2004. Use of population viability analysis in conservation management in New Zealand. *Science for Conservation* 243:1-58.
- Kohlmann, S.G., G.A. Schmidt, y D.K. Garcelon. 2005. A population viability analysis for the Island Fox on Santa Catalina Island, California. *Ecological Modelling* 183:77-94.
- Kotliar, N., B.J. Miller, R.P. Reading RP, y T. Clark. 2005. The prairie dog as a keystone species. Páginas 53-64 en J.L. Hoogland, editor. *Conservation of Black-Tailed prairie dog*. IslandPress, Washington D.C., USA.
- Knowles, C., J. Proctor, y S. Forest. 2002. Black-Tailed prairie dog abundance and distribution in Great Plains based on historic and contemporary information. *Great Plains Research* 12:219-254.
- Lacy, R., M. Borbat, y Pollak, J.P. 2008. *VORTEX: A Stochastic Simulation of the Extinction Process*. Version 9.98. Brookfield, IL: Chicago Zoological Society.
- Lande, R. 1993. Risks of population extinction from demographic and environmental stochasticity and random catastrophes. *American Naturalist* 142: 911–927.

- Lima, M., S.K. Morgan Ernest, J.H. Brown, A. Belgrano, y N. Stenseth. 2008. Chihuahuan desert kangaroo rats: nonlinear effects on populations dynamics, competition, and rainfall. *Ecology* 89(9):2594-2603.
- Lomolino, M.V., y G.A. Smith. 2001. Dynamic biogeography of prairie dog (*Cynomys ludovicianus*) towns near the edge of their range. *Journal of Mammalogy* 82(4):937–945.
- Mangel, M, y C. Tier. 1993. A simple direct method for finding persistence times of populations and application to conservation problems. *PNAS* 90:1083–1086.
- Marcé, E. 2001. Distribución y fragmentación de las colonias de perros llaneros de cola negra (*Cynomys ludovicianus*), en el noroeste de Chihuahua México. Tesis de licenciatura, Universidad Nacional Autónoma de México, México
- Martin, J., W.M. Kitchens, C.E. Cattau, y M.K. Oli. 2008. Relative importance of natural disturbances and habitat degradation on snail kite population dynamics. *Endangered Species Research* 6:25-39.
- Mencher, J.S., S.R. Smith, T.D. Powell, D.T. Stinchcomb, J.E. Osorio, y T.E. Rocke. 2004. Protection of Black-Tailed prairie dogs (*Cynomys ludovicianus*) against plague after voluntary consumption of baits containing recombinant raccoon poxvirus vaccine. *Infection and Immunity* 72(9):5502-5505.
- Miller, B., G. Ceballos, y R. Reading. 1994. The Prairie Dog and Biotic Diversity. *Conservation Biology* 8(3): 677-681.
- Miller, B., R. Reading, J. Hoogland, T. Clark, G. Ceballos, R. List, S. Forrest, L. Hanebury, P. Manzano, J. Pacheco, y D. Uresk. 2000. The role of prairie dogs as keystone species: Response to Stapp. *Conservation Biology* 14: 318-321.
- Miller, S.D., y J.F. Cully. 2001. Conservation of black-tailed prairie dogs (*Cynomys ludovicianus*). *Journal of Mammalogy* 82:889–893.
- Miller, P. 2008. Population Viability Analysis for Gunnison’s Prairie Dog (*Cynomys gunnisoni*) and White-tailed Prairie Dog (*Cynomys leucurus*) in Colorado. Páginas 11-38 en P. Schnurr, A. Seglund, P. Miller, editores. White-Tailed and Gunnison’s Prairie Dogs in Colorado: Statewide Conservation Planning Workshop Final Report. IUCN/SSC Conservation Breeding Specialist Group, Apple Valley, MN.
- Miller, P., y R. Lacy. 2005. VORTEX: A Stochastic Simulation of the Extinction Process. Version 9.50. User’s Manual. Conservation Breeding Specialist Group (SSC/IUCN), Apple Valley, MN.

- Morris, W.H., y D.F. Doak. 2002. Quantitative Conservation Biology: Theory and Practice of Population Viability Analysis. Sinauer Associates, Sunderland, MA.
- Pauli, J.N., S.W. Buskirk, E.S. Williams, y W.H. Edwards. 2006. A plague epizootic in the Black-Tailed prairie dog (*Cynomys ludovicianus*). *Journal of Wildlife Diseases* 42(1):74-80.
- Previtali, M.A., M. Lima, P.L. Meserve, D.A. Kelt, y J.R. Gutiérrez. 2009. Population dynamics of two sympatric rodents in a variable environment: rainfall, resource availability, and predation. *Ecology* 90(7):1996-2006.
- Rankin, D.J., y H. Kokko. 2007. Do males matter? The role of males in population dynamics. *Oikos* 116:335-348.
- Reed, J.M., L. Scott Mills, J.B. Dunning Jr., E.S. Menges, K.S. McKelvey, R. Frye, S.R. Beissinger, M. Anstett, y P. Miller. 2002. Emerging issues in population viability analysis. *Conservation Biology* 16(1):7-19.
- Roach J.L., Stapp P., Van Horne B. y Antolin M.F. 2001. Genetic structure of a metapopulation of black-tailed prairie dogs. *Journal of Mammalogy* 82: 946–959.
- Rocke, T.E., S.R. Smith, D.T. Stinchcomb, y J.E. Osorio. 2008. Immunization of Black-Tailed prairie dog against plague through consumption of vaccine-laden baits. *Journal of Wildlife Diseases* 44(4):930-937.
- Rodenhouse, N.L., L.M. Christenson, D. Parry, y L.E. Green. 2009. Climate change effects on native fauna of northeastern forests. *Canadian Journal Forest Research* 39:249-263.
- Rolland, V., C. Barbraud, y H. Weimerskirch. 2009. Assessing the impact of fisheries, climate and disease on the dynamics of the Indian yellow-nosed albatross. *Biological Conservation* 142:1084–1095.
- Rzedowski, J. 1981. Vegetación de México. Editorial Limusa, México, Distrito Federal. Mexico. 432 pp.
- Saether, B.E., S. Engen, R. Lande, A.P. Moller, S. Bensch, D. Hasselquist, J. Beier, y B. Leisler. 2004. Time to extinction in relation to mating system and type of density regulation in populations with two sexes. *Journal of Animal Ecology* 73:925-934.
- Salkeld, D.J., y P. Stapp. 2008. Prevalence and abundance of fleas in black-tailed prairie dog burrows: implications for the transmission of plague (*Yersinia pestis*). *Journal of Parasitology* 94(3):616-621.
- Sancho y Cervera, J., Z.F. Zavala, V.M. Sánchez, y V.V. Martínez. 1980. Monitoreo de sequías y heladas. México: Comisión del plan nacional hidráulico. Dirección de inventarios de agua y suelo. Proyecto IA 800/.

- Salkeld, D.J., M. Salathé, P. Stapp, y J.H. Jones. 2010. Plague outbreaks in prairie dog populations explained by percolation thresholds of alternate host abundance. *PNAS* 107(32):14247-14250.
- Scott-Morales, L.M., E. Gottschalk, y M. Mühlenberg. 2005. Decline in the endemic Mexican prairie dog *Cynomys mexicanus*: what do we know about extinction risk?. *Oryx* 39:389-397.
- Seager, R., T. Mingfang, I. Held, Y. Kushnir, J. Lu, G. Vecchi, H. P. Huang, N. Harnik, A. Leetmaa, N. C. Lau, C. Li, J. Velez, y N. Naik. 2007. Model projections of an imminent transition to a more arid climate in southwestern North America. *Science* 316:1181–1184.
- Snall, T., R.B. O’Hara, C. Ray, y S.K. Collinge. 2008. Climate-Driven spatial dynamics of plague among prairie dog colonies. *The American Naturalist* 171(2):238-248.
- Stockrahm, D.M.B., y R.W. Seabloom .1988. Comparative reproductive performance of black-tailed prairie dog populations in North Dakota. *Journal of Mammalogy* 69: 160-164.
- Stahle, D.W., E.R. Cook, J. Villanueva-Díaz, F.K. Fye, D.J. Burnette, R.D. Griffin, R. Acuña-Soto, R. Seager, y R.R. Jr. Heim. 2009. Early 21st-century drought in Mexico. *EOS* 90:89–91.
- Stapp, P., M.F. Antolin, y M. Ball. 2004. Patterns of extinction in prairie dog metapopulations: plague outbreaks follow El Niño events. *Frontiers in Ecology and the Environment* 2:235–240.
- Stapp, P., D.J. Salkeld, H.A. Franklin, J.P. Kraft, D.W. Tripp, M.F. Antolin, y K.L. Gage. 2009. Evidence for the involvement of an alternate rodent host in the dynamics of introduced plague in prairie dogs. *Journal of Animal Ecology* 78:807-817.
- Travis, S.E., C.N. Slobodchikoff, y P. Keim. 1995. Ecological and demographic effects on intraspecific variation in the social system of prairie dogs. *Ecology* 76: 1794—1803.
- Treviño-Villareal, I.M. Berk, A. Aguirre, y W.E. Grant. 1998. Survey for sylvatic plague in the Mexican prairie dog (*Cynomys mexicanus*). *The Southwestern Naturalist* 43(2):147-154.
- Truett, J. C., Gober, D. P., Ernst, A. E., List, R., Whitlaw, H., Hayes, C. L., Schmitt, G., Van Pelt, y W. E. En prensa. Prairie dogs in the Chihuahuan Desert: history, ecology and conservation

- Van Horne, B., G.S. Olson, R.L. Schooley, J.G. Corn, y K.P. Burnham. 1997. Effects of drought and prolonged winter on townsend's ground squirrel demography in shrubsteppe habitats. *Ecological Monography* 67(3):295-315.
- Vargas, F.H., R.C. Lacy, P.J. Johnson, A. Steinfurthe, R.J.M. Crawford, P.D. Boersmag, y D.W. Macdonald. 2007. Modelling the effect of El Niño on the persistence of small populations: The Galápagos penguin as a case study. *Biological Conservation* 137:138-148.
- Vincenzi, S., A.J. Crivelli, J. Giske, W.H. Satterthwaite, y M. Mangel. 2011. Selective consequences of catastrophes for growth rates in a stream-dwelling salmonid. *Oecologia* 2001:1-12.
- Weese, D.J., A.K. Schwartz, P. Bentzen, A. P. Hendry, y M.T. Kinnison. Eco-evolutionary effects on population recovery following catastrophic disturbance. *Evolutionary Applications* 4:354-366.
- Wilcox, C., y B. Elderd. 2003. The effect of density-dependent catastrophes on population persistence time. *Journal of Applied Ecology* 40:859-871.
- Yeaton, R.I., y J.L. Flores-Flores. 2006. Patterns of occurrence and abundance in colony complexes of the Mexican prairie dog (*Cynomys mexicanus*) in productive and unproductive grassland. *Acta Zoológica Mexicana (n.s.)* 22:107-130.

CAPÍTULO II

EFFECTO POTENCIAL DE HURONES DE PATAS NEGRAS (*Mustela nigripes*) REINTRODUCIDOS EN UNA COLONIA DE PERROS LLANEROS DE COLA NEGRA (*Cynomys ludovicianus*) EN EL EXTREMO SUR DE SU DISTRIBUCIÓN

INTRODUCCIÓN

El proceso de reintroducción de especies ha ganado importancia como herramienta para la restauración ecológica y el manejo de vida silvestre en años recientes (Wolf et al. 1996, Van Wieren 2006, Jule et al. 2008). Diversos programas de reintroducción han sido implementados para restaurar y conservar poblaciones de diferentes grupos animales, incluidos mamíferos, aves, peces y reptiles, pero su uso ha sido predominante en las especies del orden Carnivora (carnívoros) (Seddon et al. 2005, 2007). Los carnívoros enfrentan una reducción global en su distribución y abundancia como consecuencia de la pérdida de hábitat, la disminución en las densidades de sus presas y la competencia con los humanos, lo que ha generado que cerca del 25% de las especies existentes estén amenazadas de extinción (Ginsberg 2001, Jule et al. 2008). En este contexto, los programas de reintroducción de especies podrían desempeñar un papel importante en los esfuerzos actuales para la conservación de carnívoros.

El éxito de los programas de reintroducción de carnívoros está influenciado por diversos factores biológicos y ecológicos asociados a la especie reintroducida, que incluyen el conocimiento de la genética, la demografía, los aspectos comportamentales y los requerimientos de hábitat (Miller et al. 1999, Jule et al. 2008). Asegurar la disponibilidad de hábitat de alta calidad ha sido considerado el factor más importante para el éxito de los procesos de reintroducción (Wolf et al. 1996), y es especialmente crítico para el restablecimiento y la conservación de las especies de carnívoros, para quienes la presencia del tipo y el número adecuado de presas es fundamental en una reintroducción exitosa (Miller et al. 1999, Dinerstein et al. 2007). A pesar de la relevancia que las presas pueden llegar a tener en un proceso de reintroducción de carnívoros, ha sido menor la importancia dada a los posibles efectos de la reintroducción sobre su persistencia.

La reintroducción de carnívoros es un proceso arriesgado y costoso, lo que hace que la información sobre la calidad del hábitat y otros factores relevantes en el proceso sea fundamental para la planificación de estrategias de liberación óptimas que incrementen el éxito de un programa (Miller et al. 1999, Steury y Murray 2004, Jachowski et al. 2011). Los

modelos poblacionales, incluidos los análisis de viabilidad poblacional (AVP), han sido ampliamente utilizados como herramienta en la identificación de los factores relevantes para la reintroducción de especies, y su uso ha sido recomendando como parte de cada evaluación del proceso de reintroducción (Steury y Murray 2004, Seddon et al. 2007). AVP han sido implementados antes y después de los eventos de liberación para el diseño y la planificación de estrategias de reintroducción (e.g. Armstrong et al. 2006, Wakamiya y Roy 2009), la identificación de parámetros demográficos clave (e.g. Armstrong y Ewen 2002), y la evaluación de la persistencia y viabilidad a largo plazo de poblaciones reintroducidas (e.g. Kramer-Schadt et al. 2005, List et al. 2005).

Desde 1987, cuando estuvo cerca a su extinción, el hurón de patas negras (*Mustela nigripes*) ha sido objeto de un programa intensivo de reproducción en cautiverio y de reintroducción para la recuperación de sus poblaciones. El programa ha incluido 20 sitios de reintroducción en Norteamérica, 18 en Estados Unidos, uno en México y uno en Canadá. Un factor considerado clave en la reintroducción del hurón de patas negras es el mantenimiento de poblaciones de perros llaneros (*Cynomys* spp.) estables y de tamaño adecuado, ya que los hurones habitan exclusivamente en sus colonias y el 90% de su dieta está compuesta de perros (Houston et al. 1986, Biggins et al. 1993, Jachowski et al. 2011). La viabilidad de la reintroducción del hurón de patas negras ha sido generalmente evaluada desde la perspectiva de los hurones, considerando la distribución y abundancia de los perros llaneros como el principal factor limitante. Sin embargo, menos esfuerzos han sido realizados para evaluar el impacto de la reintroducción en las poblaciones de sus presas (e.g. List et al. 2005, Jachowski et al. 2011). Las poblaciones de perros llaneros están en continua disminución y fragmentación en Norteamérica (Miller y Cully 2001, Ceballos et al. 2010), por lo que el aumento del tamaño y la densidad de sus poblaciones y el entendimiento de las consecuencias potenciales de la reintroducción del hurón son aspectos esenciales en la planificación de estrategias conservación de ambas especies, depredador y presa.

El complejo de perros llaneros de cola negra Janos-Casas Grandes (JCG) es el único sitio de reintroducción de hurones en México, con cerca de 300 individuos liberados desde el año 2001. El complejo está situado en el extremo sur del área de distribución de *Cynomys ludovicianus*, especie considera vulnerable en México (Secretaría del Medio Ambiente y Recursos Naturales 2011). La extensión del complejo JCG, aproximadamente 55,000 ha en 1988 (Ceballos et al. 1993), y el interés de restaurar la comunidad de mamíferos nativos en las praderas de Janos fueron los principales motivos para la reintroducción del hurón de patas negras en México. Para el año 2000, el efecto conjunto del envenenamiento de los

perros llaneros, la sequía y el sobrepastoreo, y la conversión de pastizales a tierras de uso agrícola ocasionó la reducción en la extensión del complejo a cerca de 20,000 ha (List 1997, Marcé 2001, Ávila-Flores 2009). A pesar de la considerable reducción en su tamaño, el complejo JCG siguió siendo uno de los más grandes en Norteamérica y fue considerado un sitio de liberación adecuado para hurones, con la ventaja adicional de que la peste bubónica, la principal amenaza para las poblaciones de perros llaneros, no había sido registrada en el región (Cully y Williams 2001). Después una reducción en las densidades de perros llaneros en el complejo JCG, que al parecer se produjeron de forma simultánea con la reintroducción del hurón de patas negras, fueron planteadas fuertes interrogantes sobre el impacto potencial de los hurones en la reducción del número de perros. Con el fin de abordar esta problemática, analizamos los cambios en la densidad de perros llaneros en el complejo JCG en la última década y utilizamos un AVP para explorar el efecto potencial de la reintroducción del hurón de patas negras en sus poblaciones. Asimismo, identificamos los parámetros demográficos clave en la persistencia de las poblaciones de perros que podrían ser relevantes en la planificación de futuras estrategias para el programa de reintroducción.

MÉTODOS

Área de Estudio

El complejo de perros llaneros JCG está localizado en la región noroccidental del Estado de Chihuahua, México (30° 57.8' N, 108° 23.9' W; 30° 37.5' N, 108° 17.3' W; 30° 43' N, 108° 12.5' W; 30° 50' N, 108° 40.3' W, Ceballos et al. 1993), en una vasta planicie a 1,400 m.s.n.m., dentro de la Reserva de la Biosfera de Janos, una de las áreas prioritarias para la conservación de mamíferos en México (Ceballos et al. 2005). El clima de la zona es árido templado, caracterizado por veranos calurosos e inviernos fríos, con una temperatura media anual de 15.7°C y extremos históricos entre -15°C en invierno y 50°C durante el verano (García 1988). La precipitación media anual es de 300 mm, con un periodo principal de lluvias de julio a septiembre y uno de menor intensidad durante el invierno (Rzedowsky 1981). El paisaje está compuesto por un mosaico de pastizal semiárido y matorrales, con algunos arroyos intermitentes con vegetación riparia, tierras para la agricultura y asentamientos humanos. Los pastizales semiáridos son la formación dominante y están caracterizados por gramíneas perennes y anuales (e.g. *Bouteloua gracilis*, *B. curtipendula*, *B. hirsuta*, *Aristida hamulosa*, *Festuca imbricata*), herbáceas anuales y arbustos (e.g. *Fouquieria splendens* y *Prosopis laevigata*) (Ceballos et al. 2005). Los matorrales son dominados

principalmente por mezquite (*Prosopis* spp.), con presencia de cholla (*Opuntia* spp.), yucca (*Yucca* spp.) y efedra (*Ephedra trifurca*) (Ceballos et al. 2005). Las colonias de perros llaneros del complejo JCG están ubicadas en el pastizal semiárido (Ceballos et al. 2010)

Cambios en la Densidad de Perros Llaneros y en la Extensión del Complejo JCG

Analizamos los cambios y las tendencias en la extensión y la densidad de perros llaneros del complejo JCG durante la última década, incluidos los periodos de tiempo para los primeros eventos de reintroducción de hurones. Utilizamos los mapas del complejo JCG para los periodos 1999-2000 y 2005, generados por el Laboratorio de Ecología y Conservación de Fauna Silvestre (LECF), Instituto de Ecología-UNAM, para evaluar los cambios en la extensión del complejo y las colonias de reintroducción.

Para analizar los cambios en la densidad de perros llaneros durante la última década, utilizamos estimaciones de densidad realizadas entre 2005 y 2007 (Ávila-Flores 2009), para el verano de 2010 (C. Sánchez-Giraldo) y los datos de densidad colectados por el personal del LECF entre los años 2001 y 2008 (Apéndices VIII y IX). Únicamente fueron considerados los datos y conteos registrados durante la época postreproductivo de los perros llaneros, entre mayo y julio, justo después de la primera salida de los juveniles de sus madrigueras. Previo a la primer reintroducción de hurones en 2001, la densidad de perros fue estimada a partir del conteo de madrigueras activas e inactivas a lo largo de transectos paralelos de 1 km de longitud y 3 m de ancho, separados entre sí por 40 m de distancia. La densidad fue estimada mediante la siguiente fórmula (Biggins et al 1993): $Densidad = (0.179 \times \text{densidad de madrigueras activas}) / (0.566)$. Aunque este método ha sido utilizado ampliamente en los Estados Unidos, podría no reflejar con precisión la densidad de perros en colonias bajo condiciones más secas y cálidas como las que ocurren en el sur de México.

Todas las estimaciones de densidad entre 2002 y 2010 fueron basadas en el conteo del número máximo de individuos sobre la superficie (MAGC por sus siglas en inglés) en un cuadrante determinado. A pesar de que la forma y el tamaño de los cuadrantes varió entre muestreos y años (triángulos de 4.5 ha en 2001-2008, y rectángulos de 2.56 y 1.96 ha en 2005-2007 y 2010), estandarizamos las estimaciones de densidad al dividir el número máximo de perros observados en superficie en un evento de conteo entre el área de cada cuadrante (perros llaneros/ha). Finalmente, estimamos la densidad promedio de perros llaneros para cada año de muestreo (perros llaneros/ha).

El análisis de la densidad de perros no incluyó ningún factor de corrección en los conteos visuales (MAGC) para ajustar la subestimación generada por las diferencias en la detección de los individuos; suponemos que dichas densidades representan entre el 45% y 57% de estimaciones basadas en métodos de captura-recaptura (Biggins et al. 1993, Facka et al. 2008). Utilizamos un índice de 0.566 para la corrección de las estimaciones de densidad en el cálculo de la capacidad de carga de las colonias de reintroducción (ver detalles en *Análisis de Viabilidad Poblacional*).

Análisis de Viabilidad Poblacional

Implementamos un análisis de viabilidad poblacional (AVP) para explorar los efectos potenciales de la reintroducción del hurón de patas negras en poblaciones de perros llaneros, e identificar los parámetros demográficos clave en las poblaciones de perros que pueden ser relevantes en la planificación de futuras estrategias para el programa de reintroducción. Para ello, simulamos la presencia de una población de hurones en una colonia hipotética de perros llaneros de tamaño similar a la colonia de reintroducción más grande del complejo JCG (El Cuervo) y evaluamos las consecuencias de su presencia en la dinámica y persistencia de la población de perros. El AVP es un método utilizado para estimar el riesgo de extinción de poblaciones a partir de la variación en sus características de historia de vida, los parámetros demográficos, genéticos y ambientales (Shaffer 1990, Brook et al. 1999, 2000). El AVP incorpora estos parámetros como variables en un proceso de simulación y modelado para generar un modelo que proyecta la dinámica de la población y permite estimar su tamaño futuro (Brook et al. 2000, Reed et al. 2002).

Utilizamos *VORTEX v. 9.98* (Lacy et al. 2003) para realizar todas las simulaciones en el AVP. *VORTEX* es un modelo individual de simulación estocástica que ha demostrado ser una herramienta útil en la generación de información para la toma de decisiones de manejo y conservación de especies amenazadas (e.g. Nilsson 2003, Heinsohn et al. 2004, Cancino et al. 2010). Para el AVP utilizamos el modelo base de *C. ludovicianus* construido en el análisis de eventos de sequía y peste bubónica (Capítulo I), y empleamos densidades de perros llaneros y valores reclutamiento de juveniles de algunas colonias del complejo JCG para estimar la capacidad de carga y explorar las consecuencias de los eventos de sequía. A continuación detallamos los principales cambios en el modelo base y los parámetros adicionales empleados en el análisis de reintroducción (Tabla 1).

Tabla 1. Parámetros empleados en la construcción del modelo base para el AVP de *C. ludovicianus* y el análisis de depredación.

Parámetros	Modelo Base	Variación
Sistema reproductivo	Polígamo - Harén ^a	
Edad de primera reproducción	2 años (machos y hembras) ^b	
Máxima edad de reproducción ^e	6 años (machos y hembras) ^a	
Número máximo de camadas por año	1 por año ^a	
Número máximo de crías por camada	6 crías	
Tamaño promedio de camada (DE)	3.08 crías (DE=1.06) Efecto densodependiente	
Proporción de sexos	1:1 (53:47%)	
% Hembras adultas reproductivas	43% y 67% (DE=15%) Efecto densodependiente	67% y 82%
Mortalidad de Hembras ^b		
Edad 0 – 1	45.7% (DE=15%) ^c	
Edad 1 – 2	23.3% (DE=10%)	
Mortalidad anual después de la edad 2	38.5 % (DE=5%)	
Mortalidad de Machos ^b		
Edad 0 – 1	53.2 % (DE=15%) ^d	
Edad 1 – 2	38.7 % (DE=10%)	
Mortalidad anual después de la edad 2	58.5 % (DE=5%)	
% Machos reproductivos	100 ^d	
Tamaño inicial de la población (N)	K/2	2,000 -24,000 individuos
Capacidad de carga (K)	24,000 individuos	42,000 individuos
Depresión endogámica	No	No
Depredación	No	Si (ver detalles en texto)
Sequía (Frecuencia)	No	12.5% y 15%
Sequía (Severidad reproducción) ^f	No	89% y 98%

Referencias: ^aHoogland (1996), ^b Hoogland (1995), ^c Hoogland (2005), ^d Miller (2008)

^e Los valores de desviación estándar para cada clase de edad fueron tomados de Miller (2008)

^f Afecta únicamente el porcentaje de hembras adultas que se reproducen.

Parámetros reproductivos. Al igual que en el análisis de los eventos de sequía y peste bubónica (Capítulo I), incluimos un efecto densodependiente sobre el tamaño de camada y el porcentaje de hembras adultas reproductivas en la población, especificado como una

función del tamaño poblacional (N) y la capacidad de carga (K) (ver detalles en Capítulo I) (Tabla 2). Asimismo, consideramos dos escenarios de reproducción definidos por el porcentaje de hembras adultas reproductivas, uno de reproducción *normal* (43%) y otro de *alta* (73%), y empleamos los porcentajes para otras especies del género, *C. gunnisoni* (82%) y *C. leucurus* (67%), con el fin de evaluar su impacto en las tendencias de la población (Hoogland 2001, 2007 en Miller 2008) (Tabla 2).

Tabla 2. Parámetros reproductivos densodependientes utilizados en el modelo base y el análisis de depredación (tomado con modificaciones de Miller 2008).

Parámetros reproductivos	Densidad poblacional		
	Baja $0 \geq N/K < 0.2$	Media $0.2 > N/K < 0.7$	Alta $0.7 \geq N/K \leq 1$
Porcentaje de hembras adultas reproductivas			
Reproducción normal (Promedio)	100	43	30
Reproducción alta (Máximo)	100	73	30
<i>C. gunnisoni</i>	100	82	30
<i>C. leucurus</i>	100	67	30
Tamaño de camada (crías) ^a	4.02	3.08	2.0

^a El tamaño de camada en alta y baja densidad corresponde al incremento y disminución de la desviación estándar sobre el valor promedio.

Capacidad de carga (K). Consideramos la capacidad de carga en la colonia de perros llaneros como el número total de individuos, estimado a partir del producto entre la densidad promedio de perros y el área total de la colonia (Scott-Morales et al. 2005). Debido a que las estimaciones de densidad a partir de conteos visuales subestiman la densidad de perros llaneros en una colonia (Biggins et al. 2006a), utilizamos dos valores alternativos para el cálculo de K. En el modelo base, usamos las densidades de perros de la colonia de reintroducción El Cuervo entre 2001 y 2009 para calcular la densidad promedio (Tabla 4, Apéndice IX), y los mapas del complejo JCG en 2005 para obtener el área total de la colonia. Estimamos una capacidad de carga de 24,000 perros (6,683 ha x 3.48 perros/ha). Adicionalmente, aplicamos un índice de corrección de 0.566 en la densidad promedio y calculamos una capacidad de carga de 42,000 perros (6,683 ha x 6.14 perros/ha), que fue utilizada en el segundo grupo de modelos. No incluimos la desviación estándar de K, cercana al 50%, en el análisis ya que valores mayores a K/3 suelen causar problemas en las

estimaciones de la probabilidad de extinción (Miller y Lacy 2005). Además, no podemos determinar si el total de la variación en K es producto de la variación en las condiciones ambientales o consecuencia de diferencias en los métodos de muestreo. Sin embargo, la capacidad de carga en El Cuervo probablemente sea afectada por las variaciones ambientales, por lo que incluimos una desviación estándar de 20%.

Tamaño inicial de la población (N). Realizamos todos los análisis con un tamaño inicial de la población igual a $K/2$. Asumimos que la colonia de perros llaneros no se encuentra en el máximo de su capacidad de carga ecológica, lo que permite el crecimiento o disminución durante el proceso de simulación y podría reflejar la variación en la densidad de perros observada en el complejo JCG (Miller 2008). Incluimos análisis adicionales con variaciones en el tamaño inicial de la población de perros (2,000 a 24,000 individuos) para evaluar la influencia de este parámetro en el comportamiento del modelo (Tabla 1).

Depresión endogámica. *VORTEX* incluye los efectos de la depresión endogámica a través de una reducción en la supervivencia de los juveniles generados de individuos consanguíneos (Miller y Lacy 2005). Castellanos (2009) estimó valores del coeficiente de endogamia (F_{is}) en 13 colonias del complejo JCG, sugiriendo la presencia de depresión endogámica en 8 colonias, incluida El Cuervo. No incluimos la depresión endogámica como un factor en nuestro análisis, ya que es probable que sus efectos sean insignificantes debido al tamaño de la población de perros en la colonia El Cuervo (P. Miller com. pers.).

Catástrofes. Las poblaciones de perros llaneros en la Eco región del Desierto Chihuahuense se encuentran sometidas a precipitaciones variables y eventos de sequía frecuentes (Facka et al. 2010). La sequía es un factor clave en la dinámica de las poblaciones de perros llaneros en los sistemas de pastizal desértico, ya que su ocurrencia limita la disponibilidad de alimento y altera significativamente los parámetros reproductivos, la mortalidad y el crecimiento de la población (e.g. Hoogland 2006, Yeaton y Flores-Flores 2006, Facka et al. 2010). Basados en las estimaciones del análisis de sequía previo (Capítulo I), incluimos la ocurrencia de un evento de sequía con una frecuencia de ocurrencia anual de 12.5% y una severidad sobre la reproducción de los perros del 89% (reducción en el porcentaje de hembras adultas reproductivas). Asimismo, evaluamos los efectos del incremento en la frecuencia de ocurrencia (25%) y la severidad (98%) de la sequía sobre la población de perros simulada (Tabla 1).

Depredación – Reintroducción de hurones. Entre 2001 y 2008 fueron liberados en el complejo JCG 301 hurones de patas negras, 139 hembras y 162 machos, en seis eventos de

reintroducción en las colonias La Báscula y El Cuervo (Pacheco et al. 2009). En El Cuervo fueron liberados 259 hurones en cuatro eventos de liberación entre 2001 y 2006, y en la Báscula únicamente 42 en 2007 y 2008. Limitamos el análisis a la colonia El Cuervo por ser la de mayor extensión histórica en el complejo JCG y en la que mayores esfuerzos de reintroducción han sido realizados.

Para explorar los posibles efectos de la reintroducción de hurones de patas negras en las colonias de perros llaneros utilizamos la función *Cosecha* (función *Harvest*) en *VORTEX*. Esta función permite remover individuos de la población durante la simulación, representando la depredación de perros por los hurones (Miller y Lacy 2005). Para cada escenario de reproducción, *normal* y *alto*, generamos cuatro escenarios de depredación con poblaciones de hurones residentes de 8, 15, 20 y 30 individuos, tratando de cubrir la posible variación en la supervivencia después de la liberación. Tomamos como valor de referencia el número mínimo estimado de hurones residentes en la colonia El Cuervo después de 257 individuos liberados, 17 hurones (Jachowski y Lockhart 2009). Usamos un máximo de 30 hurones residentes considerando que ha sido el tamaño mínimo poblacional usado para categorizar exitoso un sitio de reintroducción (Jachowski y Lockhart 2009).

En todos los escenarios la proporción sexual en la población de hurones fue 45% de hembras y 55% de machos, con 70% de hembras adultas reproductivas, de acuerdo a los datos de las historias de liberación en el complejo JCG (List et al. 2005, Pacheco et al. 2009). Para cada escenario de depredación generamos escenarios alternativos de tiempo de permanencia (tiempo de depredación) de la población de hurones de 5, 10 y 25 años, con el fin de simular un proceso de liberación continua que mantiene una población estable. Asumimos que la depredación de perros por los hurones no fue densodependiente, por lo que en cada uno de los escenarios de depredación la población de hurones tomó un número fijo de perros llaneros en cada año (e.g. McCallum et al. 1995). El tamaño y las proporciones sexuales de las poblaciones de hurones fueron constantes a lo largo de la simulación en cada escenario reproductivo.

La cantidad de perros llaneros consumida por la población de hurones fue estimada mediante el uso de un modelo de gasto energético, el cual está basado en el cálculo de la biomasa anual de perros llaneros necesaria para mantener un grupo familiar de hurones (Biggins et al. 1993). Empleamos el componente inicial del modelo para estimar las necesidades energéticas (número de perros llaneros por año) de las poblaciones de hurones durante un año en cada escenario de depredación (Tabla 3; Biggins et al 1993, ver detalles

en la pag. 76). Utilizamos una masa promedio para los perros llaneros de 790 g (N=910 perros, DE=322), derivada de los pesos de adultos y juveniles para las colonias del complejo JCG entre 2004 y 2007 (R. Ávila-Flores y E. Rivera datos no publicados). Las estimaciones de consumo y energía fueron realizadas para hembras adultas, hembras adultas reproductivas y machos adultos; no consideramos estimaciones para hurones juveniles. El número de perros consumidos al año por los hurones fue extraído de la población de perros llaneros de acuerdo con su distribución estable de edades.

Tabla 3. Número estimado de perros llaneros consumidos por año en cada escenario de depredación

Escenarios de Depredación	No. de Hurones		Biomasa de perros llaneros (g)			Total perros por año
	Hembras	Machos	Hembras	Machos	Total	
8	4	4	96,908	91,960	188,868	311
15	7	8	181,703	172,425	354,128	582
20	9	11	242,271	229,900	472,171	777
30	13	17	363,407	344 850	708,256	1,165

Número de iteraciones y años de proyección. Realizamos todas las simulaciones poblacionales con 1,000 iteraciones y 25 años de proyección. Reportamos para cada modelo la tasa estocástica promedio de crecimiento poblacional r_s (inds/inds/año), el tamaño promedio de la población al final de la simulación (N_{25}), la probabilidad de extinción de la población ($P(E)_{25}$), y en algunos casos, el tiempo medio de extinción (mT) (sólo cuando la probabilidad de extinción fue mayor a 0.50). Consideramos la extinción como la ausencia de cualquiera de los sexos en la población, y la probabilidad de extinción como la proporción de 1,000 iteraciones que generan la extinción de la población durante los 25 años de simulación (Miller y Lacy 2005).

Análisis de Datos

Utilizamos la prueba estadística de Kolmogorov-Smirnov D (prueba KS) (Sokal y Rohlf 1995) para comparar las probabilidades de extinción entre cada escenario de depredación y el modelo base, y para el mismo escenario de depredación entre diferentes escenarios reproductivos (e.g. Stream 2008). El objetivo de la comparación entre pares de modelos fue determinar qué escenarios tuvieron mayor impacto sobre las probabilidades de extinción de la población simulada. Empleamos la correlación no paramétrica de Spearman para

establecer las relaciones entre la tasa estocástica de crecimiento poblacional y la probabilidad de extinción en cada escenario de reproducción. En todas las pruebas aplicamos un nivel de significancia de 0.05.

RESULTADOS

Cambios en la Densidad de Perros Llaneros y en la extensión del Complejo JCG

El análisis de los cambios en la extensión del complejo JCG evidenció una reducción en su superficie total entre los años 2000 y 2005 (Fig. 1). En el 2000, el complejo contaba con 45 colonias de perros llaneros, con tamaños entre 1 a 15,521 ha ($\bar{x}=454$ ha, $DE=2,310$), y una superficie de 20,433 ha. La Colonia El Cuervo, en donde los primeros hurones fueron liberados en 2001, alcanzaba 15,521 ha en 2000, mientras que la colonia La Báscula tenía 2,209 ha (Fig. 1). La reducción en la extensión del complejo fue evidente para el año 2005. La superficie total disminuyó a 14,796 ha, 27% menos que en 2000, y el número de colonias se incrementó a 91, con tamaños entre 0.2 y 5 247 ha ($\bar{x}=163$ ha, $DE=685$). Para ese mismo año la extensión de la colonia El Cuervo disminuyó 48%, 6,683 ha (Fig. 1), mientras La Báscula aumentó ligeramente a 2,405 ha (9.8%) y continuó siendo una única colonia.

Estimamos una densidad relativa promedio de 8.1 perros/ha (2 a 52 perros/ha, $DE=7.01$) para el complejo JCG en el periodo 2001 a 2010, calculada a partir de 138 cuadrantes pertenecientes a 38 colonias. En este periodo la densidad de perros llaneros tuvo una gran variación interanual, con valores de 1.81 perros/ha en 2004 a 14 perros/ha en 2010, y una variación intranual representada por desviaciones estándar superiores al 40% de la densidad promedio para cada año. Durante el año 2007 el complejo registró la mayor variación en la densidad, con valores entre 2 y 52 perros/ha ($\bar{x}=10.26$ perros/ha, $DE=9.54$), que correspondieron a la densidad máxima y mínima para el periodo 2001-2010 (Fig. 2). Entre las colonias de reintroducción la densidad promedio de perros fue mayor en La Báscula (9.24 perros/ha, $DE=5.74$) que en El Cuervo (3.48 perros/ha, $DE=2.50$, Tabla 4), con variaciones interanuales similares a las de todo el complejo (Tabla 4).

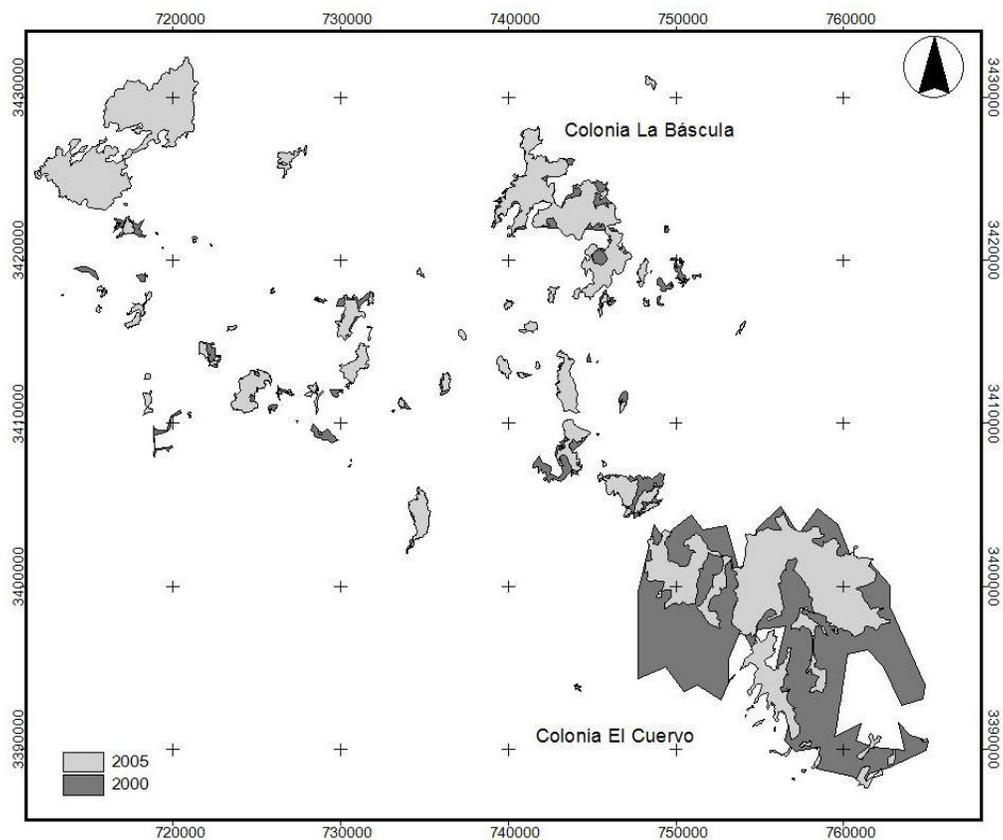


Figura 1. Cambios en la extensión del complejo de perros llaneros Janos-Casas Grandes entre los años 2000 y 2005.

Tabla 4. Densidad relativa promedio de perros llaneros en las colonias de reintroducción El Cuervo y La Báscula entre 2001 y 2010. Desviación estándar (DE).

Año	El Cuervo			La Báscula		
	No. Cuadrantes	Densidad (perros/ha)	DE	No. Cuadrantes	Densidad (perros/ha)	DE
2001	4	6.95	2.69			
2002	2	4.44	0.63			
2004	7	1.30	0.20	1	5.33	
2005	4	3.99	2.44	4	11.16	3.83
2006	3	2.70	0.69	9	4.74	2.68
2007	2	4.30	2.26	9	11.32	8.74
2008	1	1.50		2	4.50	0.71
2010				13	11.34	3.53
Total	23	3.48	2.50	38	9.24	5.73

Análisis de Viabilidad Poblacional - Reintroducción de Hurones de Patas Negras

Los valores de la tasa estocástica de crecimiento y del tamaño poblacional al final de la simulación (N_{25}) usados en los gráficos y tablas corresponden al promedio del total de iteraciones (1,000 iteraciones) para cada modelo, y representan la tendencia de cambio más probable en cada uno de los parámetros. El modelo base y sus variaciones presentaron una alta aleatoriedad expresada en cada una de las iteraciones individuales, generada probablemente por los altos valores de desviación estándar en algunos de los parámetros demográficos de la población de perros.

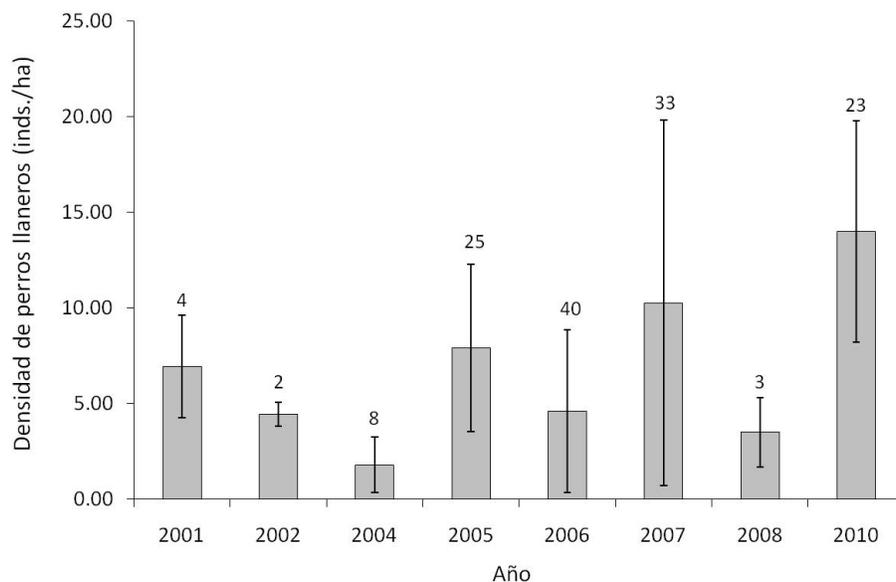


Figura 2. Densidad relativa promedio de perros llaneros (\pm DE) en el complejo JCG entre 2001 y 2010. El valor en la parte superior de la barra indica el número de cuadrantes utilizados en la estimación de la densidad.

El modelo base para *C. ludovicianus* tuvo una tendencia a la disminución en el crecimiento poblacional, con una tasa estocástica de crecimiento de $r_s = -0.055$ inds/inds/año (DE=0.246) y un tamaño población al final de la simulación $N_{25} = 3,198$ individuos (DE=910). La probabilidad de extinción de la población simulada fue cero. El modelo fue sensible a cambios en el porcentaje de hembras adultas reproductivas y su comportamiento fue contrastante entre los escenarios reproductivos (Fig. 3A). En el escenario de reproducción normal, el tamaño poblacional disminuyó ($r_s = -0.055$) y la población se estabilizó en aproximadamente en 3,200 individuos. Por el contrario, en el escenario de reproducción alta

(73%) la población se mantuvo estable y cerca de su tamaño inicial, con una ligera reducción en el tamaño de la población ($r_s = -0.004$). La población incrementó su tamaño, $r_s = 0.008$, sólo cuando el porcentaje de hembras adultas reproductivas fue 82% (porcentaje promedio en *C. gunnisoni*, Fig. 3).

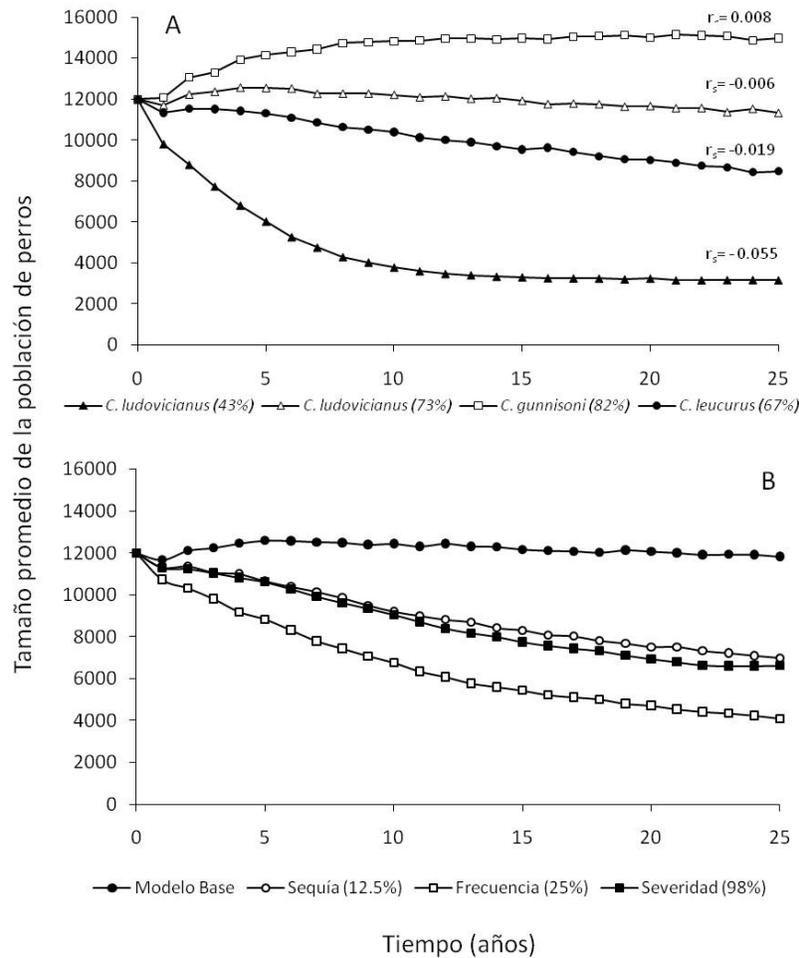


Figura 3. Tendencias en el tamaño promedio de la población de perros llaneros con (A) variaciones en el porcentaje de hembras adultas reproductivas y (B) en las condiciones de sequía en un escenario de reproducción alta.

La variación en el tamaño inicial de la población generó efectos similares en la tasa estocástica de crecimiento poblacional en ambos escenarios reproductivos. Las tasas de crecimiento aumentaron como resultado de una disminución en el tamaño inicial de la población. En el escenario de reproducción normal, la tasa alcanzó un valor mínimo de $r_s = -0.083$ cuando el tamaño inicial de la población fue máximo (N=24,000 individuos), mientras

que fue positiva ($r_s=0.016$) en $N=2,000$ individuos. Independientemente de la variación en el tamaño inicial, en $N \geq 5,000$ individuos la población decreció y posteriormente se estabilizó (Fig. 4A). En el escenario de reproducción alta la tasa fue positiva para los modelos con $N \leq 10,000$ individuos, alcanzando su máximo valor ($r_s=0.049$) en $N=2,000$ (Fig. 4B). La variación en el tamaño inicial no afectó la persistencia de la población de perros simulada en ninguno de los escenarios reproductivos, la probabilidad de extinción fue cero en todos los casos.

La sequía generó un efecto similar en los dos escenarios reproductivos, pero su impacto en la tasa estocástica de crecimiento fue proporcionalmente mayor en el de reproducción alta. La ocurrencia de un evento de sequía (12.5%) provocó una disminución en la tasa estocástica de crecimiento de $r_{s \text{ Modelo Base}}=-0.004$ a $r_{s \text{ Sequía}}=-0.029$ en el escenario de reproducción alta, y de $r_{s \text{ Modelo Base}}=-0.056$ a $r_{s \text{ Sequía}}=-0.064$ en el escenario normal (Fig. 3B). El aumento en la frecuencia de ocurrencia (25%) de la sequía tuvo mayor impacto que el incremento en la severidad (98%) sobre el crecimiento de la población (Fig. 3). En ambos escenarios reproductivos el incremento en la frecuencia generó una mayor disminución en la tasa estocástica de crecimiento en comparación con la severidad (reproducción alta: $r_{s \text{ frecuencia}}=-0.052$, $r_{s \text{ severidad}}=-0.032$; reproducción normal: $r_{s \text{ frecuencia}}=-0.078$, $r_{s \text{ severidad}}=-0.064$). La sequía no fue un factor condicionante en la persistencia de la población simulada ($P(E)=0.0$) en ninguna de sus variaciones de severidad y frecuencia de ocurrencia, ni cuando tamaño inicial de la población disminuyó hasta $N=6,000$ individuos.

En el análisis de depredación (reintroducción) el modelo base incluyó la ocurrencia de un evento de sequía moderada (12.5% de frecuencia de ocurrencia y 89% de severidad en la reproducción), considerando que se trata de un disturbio natural de ocurrencia común en la región de Janos. El impacto de la depredación sobre la población simulada de perros llaneros varió de acuerdo a la capacidad de carga (K) y al porcentaje de hembras adultas reproductivas (potencial reproductivo), y fue proporcional al tamaño de la población de hurones residentes y su tiempo de permanencia en la colonia (Fig. 5 y 6). El incremento en K y en el potencial reproductivo minimizó el impacto negativo de la depredación en la tasa estocástica de crecimiento (Fig. 5).

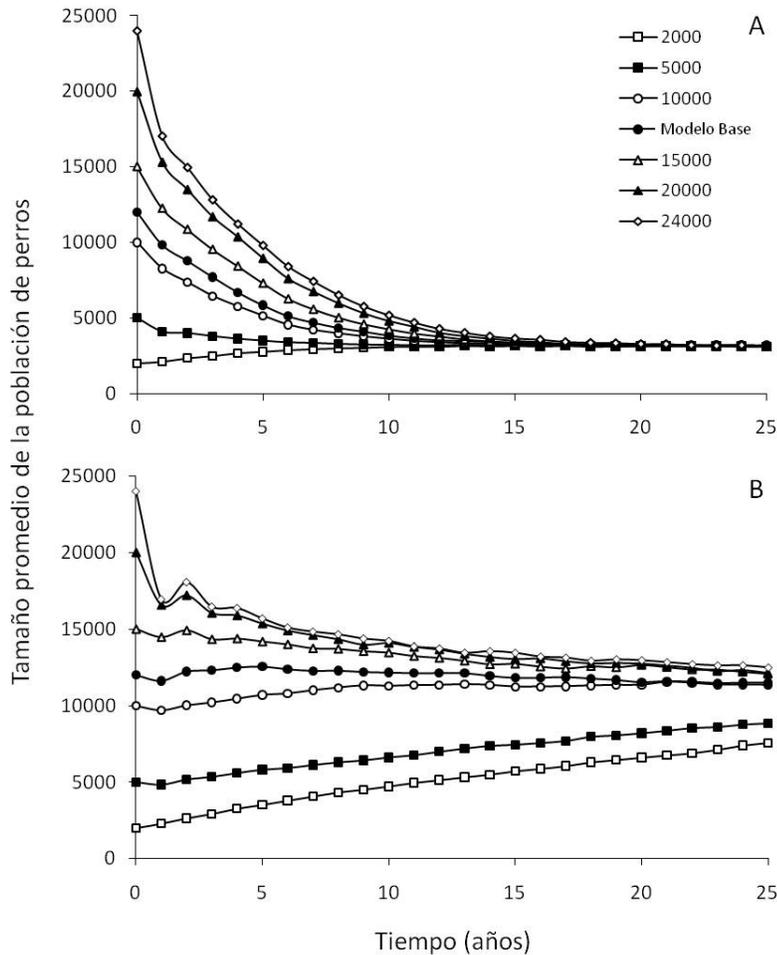


Figura 4. Tendencias en el tamaño promedio de la población de perros llaneros con variaciones en el tamaño inicial de la población en escenarios de reproducción (A) normal y (B) alta.

En ausencia de depredación (modelo base), la tasa estocástica de crecimiento fue 54% mayor en el escenario de reproducción alta ($r_s = -0.029$) que en reproducción normal ($r_s = -0.064$). En ambas capacidades de carga, la disminución de la tasa estocástica de crecimiento con respecto al modelo base fue menor en los escenarios de reproducción alta (30 hurones y 25 años de permanencia, $r_{s\ 24000} = -0.252$, $r_{s\ 42000} = -0.155$) que en los de reproducción normal ($r_{s\ 24000} = -0.424$, $r_{s\ 42000} = -0.306$), al igual que las diferencias en la tasa de crecimiento entre escenarios de depredación en diferentes tiempos de permanencia (Fig. 5A-D). Aunque el aumento de la capacidad de carga disminuyó el efecto negativo de la depredación sobre la población de perros simulada (en el mismo escenario reproductivo), el incremento en el porcentaje de hembras adultas reproductivas tuvo un mayor impacto (Fig. 5A-D).

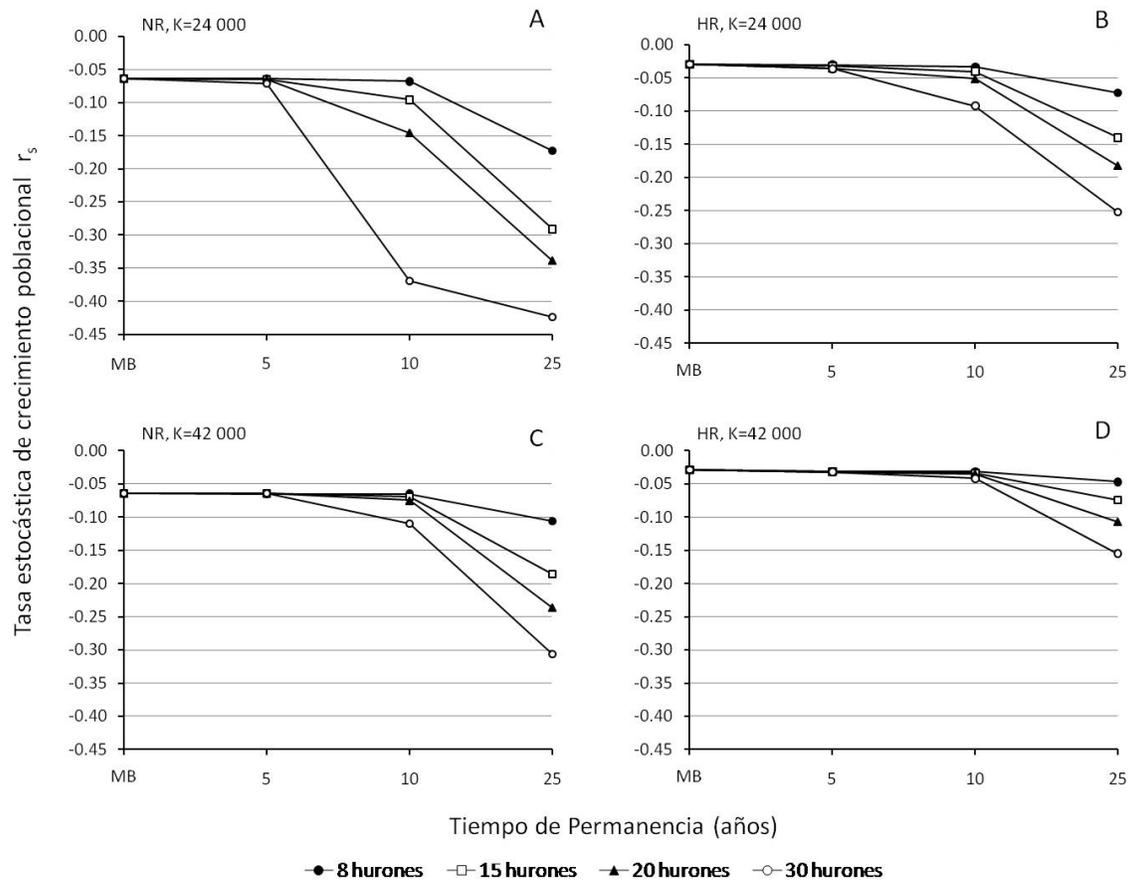


Figura 5. Variación en la tasa estocástica de crecimiento (r_s) de la población de perros llaneros en diferentes escenarios de depredación, capacidades de carga, $K=24,000$ y $K=42,000$, y condiciones de reproducción (A-C) normal y (B-D) alta.

La presencia de una población de hurones generó algún grado de disminución en el tamaño y la tasa estocástica de crecimiento de la población de perros simulada, lo cual incrementó con el aumento en el número de hurones y el tiempo de permanencia (Fig. 5A-D, Fig. 7A-B, Tabla 5). No se presentaron cambios considerables en la tasa estocástica de crecimiento en los modelos de depredación con 5 años de permanencia; la disminución máxima con respecto al modelo base fue de 17%, generada por la presencia de 30 hurones en un escenario de reproducción alta y $K=24,000$ individuos ($r_{s \text{ Modelo Base}}=-0.029$ y $r_{s \text{ 30 Hurones}}=-0.036$) (Fig. 5A). Observamos cambios significativos en la tasa de crecimiento a partir del escenario con 15 hurones, 10 años de permanencia y $K=24,000$ individuos ($r_{s \text{ RN}}=-0.096$ y $r_{s \text{ RA}}=-0.040$), y en 25 años de permanencia y $K=42,000$ ($r_{s \text{ RN}}=-0.186$ y $r_{s \text{ RA}}=-0.074$) (Fig. 5A-D). En todos los escenarios la mayor disminución en la tasa de crecimiento ocurrió con la

presencia de 30 hurones y 25 años de permanencia, pero fue máxima en reproducción normal y $K=24,000$ individuos, $r_s \text{ Modelo Base}=-0.064$ y $r_s \text{ 30 Hurones}=-0.424$ (Fig. 5A).

Tabla 5. Predicciones de los escenarios de depredación sobre *C. ludovicianus* en condiciones de reproducción normal y alta ($K=42,000$ individuos). Tasa estocástica de crecimiento poblacional (r_s), desviación estándar (DE), probabilidad de extinción de la población (P(E)) y tiempo medio de extinción (solo para $P(E)>0.50$).

Escenarios de depredación	Escenarios reproductivos					
	Normal 43%			Alta 73%		
	r_s	DE	P(E) ^a	r_s	DE	P(E) ^a
Modelo Base (Sequía)	-0.063	0.303	0.000	-0.030	0.281	0.000
8 Hurones						
5 años	-0.065	0.305	0.000	-0.031	0.283	0.000
10 años	-0.065	0.315	0.002	-0.031	0.286	0.000
25 años	-0.091	0.333	0.151	-0.047	0.301	0.014
15 Hurones						
5 años	-0.064	0.312	0.000	-0.031	0.286	0.000
10 años	-0.069	0.335	0.024	-0.034	0.296	0.001
25 años	-0.186	0.390	0.701 (21)	-0.074	0.325	0.139
20 Hurones						
5 años	-0.064	0.317	0.000	-0.032	0.287	0.000
10 años	-0.075	0.347	0.069	-0.035	0.298	0.004
25 años	-0.236	0.397	0.941 (17)	-0.107	0.354	0.339
30 Hurones						
5 años	-0.064	0.323	0.007	-0.032	0.291	0.003
10 años	-0.110	0.396	0.304	-0.042	0.317	0.043
25 años	-0.306	0.405	1.000 (12)	-0.155	0.381	0.715 (20)

^a Los valores entre paréntesis corresponden al tiempo medio de extinción.

Los cambios en la tasa estocástica de crecimiento poblacional fueron consistentes con los observados en la probabilidad de extinción (Tabla 5). Ambos parámetros mostraron

un alto grado de correlación en el escenario de reproducción alta ($R_{\text{Spearman}} = -0.973$, $p=0.000$) y normal ($R_{\text{Spearman}} = -0.968$, $p=0.000$), con un incremento generalizado de la probabilidad de extinción al disminuir de la tasa estocástica de crecimiento. Por lo tanto, las consecuencias de la depredación sobre la probabilidad de extinción fueron de comportamiento similar frente a cambios en las capacidades de carga, variaciones del potencial reproductivo y el tamaño de la población de hurones (Fig. 6A-D). En ambos escenarios reproductivos, el aumento de la capacidad de carga estuvo asociado con una disminución generalizada en la probabilidad de extinción en todos escenarios de depredación (número de hurones). Las probabilidades fueron entre 17% y 95% más altas en los modelos con $K=24,000$ individuos que en aquellos con $K=42,000$ (Fig. 6A-D). El análisis detallado de los modelos con $K=42,000$ evidenció un incremento en la probabilidad de persistencia de la población influenciada por el potencial reproductivo, ya que las probabilidades de extinción fueron significativamente menores en el escenario de reproducción alta que en el normal (prueba KS, $p < 0.001$; Apéndice X).

La probabilidad de extinción de la población simulada incrementó con el aumento en el número de hurones residentes y el tiempo de permanencia en ambos escenarios de reproducción ($K=42,000$ individuos) (Fig. 6C y D; Tabla 5). La presencia de una población de hurones durante 5 años generó cambios significativos en la probabilidad de extinción únicamente en el modelo con 30 hurones y reproducción normal ($P(E)=0.07$; prueba KS, $p < 0.001$; Apéndice X); sin embargo, la probabilidad fue tan baja ($P(E) \leq 0.10$) que probablemente no represente una amenaza a la persistencia de la población de perros. Observamos cambios significativos en la probabilidad de extinción en los modelos con 15 hurones y 10 años de permanencia en el escenario de reproducción normal, y a partir de 20 años en reproducción alta (prueba KS, $p < 0.001$; Apéndice X). El incremento en la probabilidad de extinción fue máximo en los modelos con una población de 30 hurones, $P(E)_{RN}=0.304$ y $P(E)_{RA}=0.043$ (prueba KS, $D= 0.692$, $p < 0.001$).

La presencia de una población de hurones generó un aumento significativo en la probabilidad de extinción de la población de perros simulada en comparación con el modelo base, con valores entre 0.014 y 1.000 después de 25 años de permanencia (prueba KS, $p < 0.001$; Apéndice X). En el escenario de reproducción normal, la presencia adicional de hurones generó una disminución considerable en la persistencia de la población. La probabilidad de extinción se incrementó a 0.701 en el modelo con 15 hurones y fue casi uno en el modelo con 20 ($P(E)=0.941$). Bajo condiciones de reproducción alta el incremento en la probabilidad de extinción fue menor, alcanzando un valor de 0.339 con la presencia de una

población de 20 hurones (Tabla 5). Finalmente, en los modelos con 30 hurones y 25 años la persistencia de la población de perros llaneros fue nula ($P(E)=1.000$) en el escenario de reproducción normal y cercana a 30% en reproducción alta ($P(E)=0.701$).

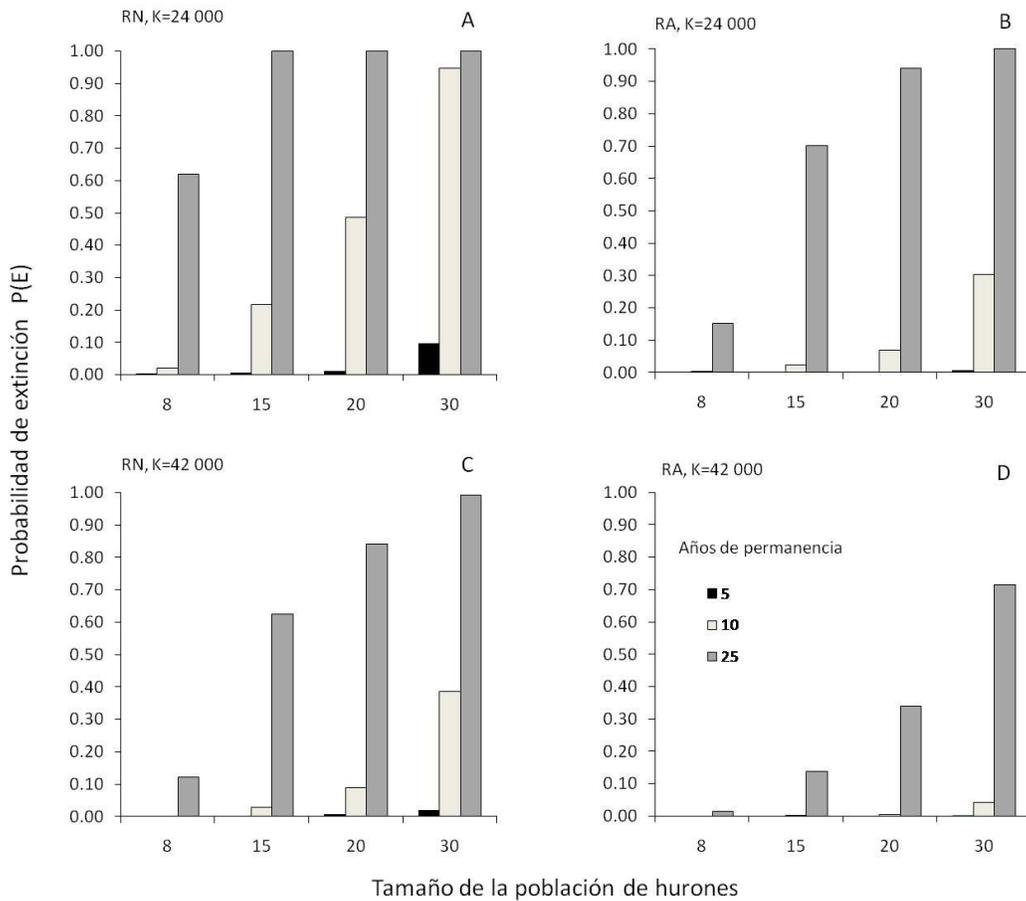


Figura 6. Variación en las probabilidades de extinción de la población de perros llaneros en diferentes escenarios de depredación, capacidades de carga, $K=24,000$ y $K=42,000$, y condiciones de reproducción (A-C) normal y (B-D) alta.

Los modelos y resultados generados en este estudio están limitados a condiciones y parámetros específicos, por lo que deben ser analizados en términos relativos y no como predicciones absolutas, es decir, mediante la comparación de los efectos de un escenario con respecto a otro (e.g. Beissinger 2002, Reed et al. 2002, Miller y Lacy 2005). Los resultados del modelo pueden cambiar con variaciones en los valores de sus parámetros más sensibles, lo que puede alterar significativamente las conclusiones generadas. AVP recientes para especies del género *Cynomys* han identificado el tamaño de camada, el

porcentaje de hembras adultas reproductivas y la mortalidad de las hembras juveniles como los parámetros más sensibles en el comportamiento de las poblaciones simuladas (Capítulo I, Miller 2008).

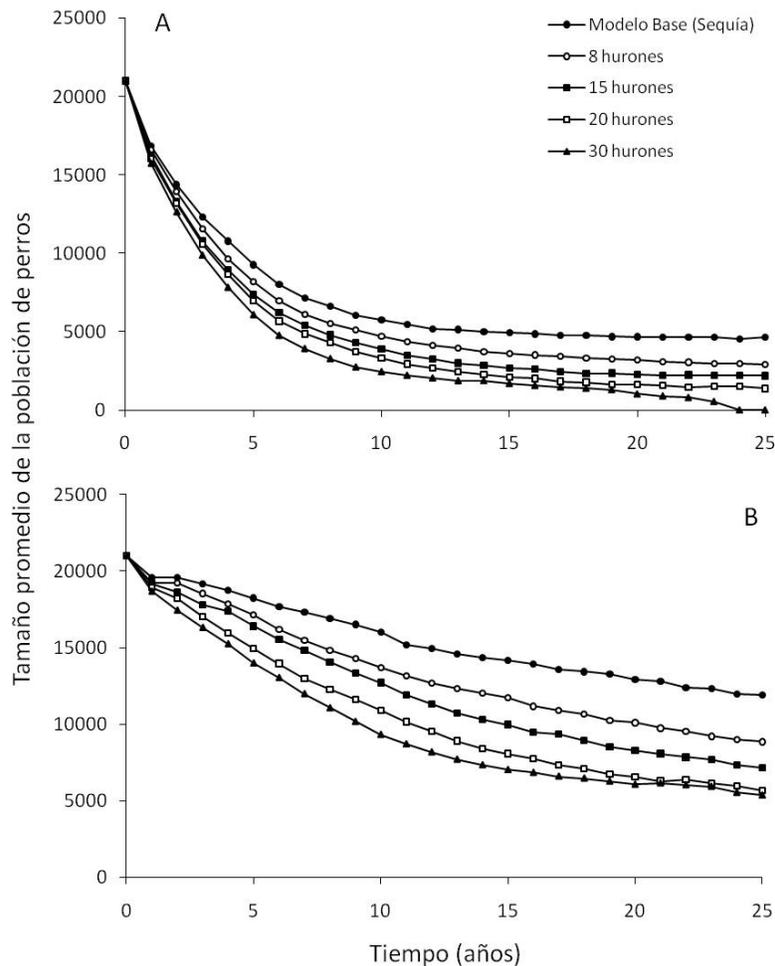


Figura 7. Tendencias en el tamaño promedio de la población de perros llaneros en diferentes escenarios de depredación ($K=42,000$ individuo y 25 años de permanencia) y condiciones de reproducción (A) normal y (B) alta.

Aunque la población de perros llaneros simulada presentó una tendencia a disminuir su tamaño poblacional, la variación en los parámetros más sensibles bajo condiciones de máxima depredación (30 hurones y 25 años permanencia), además de corroborar que los resultados son específicos para los parámetros establecidos, podría también identificar parámetros adicionales que influyen en la persistencia de la población de perros llaneros bajo condiciones de depredación. Generamos modelos alternativos bajo un escenario de

máxima depredación y reproducción normal, en ambas capacidades de carga, que incluyeron un aumento en el tamaño de camada, el porcentaje de hembras adultas reproductivas, el tamaño inicial de la población y una disminución en la mortalidad de las hembras y la severidad de la sequía (Tabla 6).

Tabla 6. Modelos alternativos de máxima depredación sobre *C. ludovicianus* en un escenario de reproducción normal. Capacidad de carga (K), tamaño inicial de la población (N), tasa estocástica de crecimiento poblacional (r_s), desviación estándar (DE), probabilidad de extinción (P(E)) y tiempo medio de extinción (mT).

Modelo	r_s	DE	P(E)	mT
K=24,000				
N= 12,000				
Modelo base (30 hurones y 25 años)	-0.418	0.411	1.000	8
Ausencia de sequía	-0.394	0.398	1.000	8
Tamaño de camada(4 perros)	-0.303	0.410	0.999	10
Hembras adultas reproductivas (+25%)	-0.354	0.411	1.000	9
Mortalidad de hembras juveniles (-25%)	-0.301	0.402	1.000	9
N=20,000				
Modelo base (30 hurones y 25 años)	-0.401	0.356	1.000	9
Tamaño de camada(4 perros)	-0.289	0.402	0.970	12
Mortalidad de hembras juveniles (-25%)	-0.283	0.384	0.990	12
K=42,000				
N=21,000				
Modelo base (30 hurones y 25 años)	-0.315	0.415	1.000	12
Ausencia de sequía	-0.267	0.370	0.997	14
Tamaño de camada(4 perros)	-0.194	0.445	0.862	18
Hembras adultas reproductivas (+25%)	-0.258	0.414	0.942	14
Mortalidad de hembras juveniles (-25%)	-0.197	0.415	0.935	15
N=30,000				
Modelo base (30 hurones y 25 años)	-0.307	0.399	0.998	13
Tamaño de camada(4 perros)	-0.186	0.426	0.762	20
Hembras adultas reproductivas (+25%)	-0.249	0.386	0.907	16
Mortalidad de hembras juveniles (-25%)	-0.192	0.394	0.878	17

La variación en todos los parámetros produjo un incremento en la tasa estocástica de crecimiento poblacional, pero no todos correspondieron con una reducción en la probabilidad y el tiempo de extinción. En los modelos con $K=24,000$ individuos, el aumento en el tamaño de camada (4 perros) ($r_s=-0.289$) y una reducción de 25% en la mortalidad de las hembras juveniles ($r_s=-0.283$), en combinación con un aumento en el tamaño inicial de la población ($N=20,000$ individuos), generaron el incremento más notable en la tasa estocástica de crecimiento, pero no una disminución en la probabilidad y el tiempo de extinción (Tabla 6). En modelos con $K=42,000$ individuos, el cambio en el tamaño de camada ($r_s=-0.194$, $P(E)=0.862$) y la reducción en la mortalidad de las hembras juveniles ($r_s=-0.197$, $P(E)=0.935$) produjeron incrementos similares en el crecimiento poblacional, pero la disminución de la probabilidad de extinción fue mayor en el primero caso (Tabla 6). Aunque el aumento en el tamaño inicial de la población ($N=30,000$ individuos) no generó cambios considerables, cuando fue combinado con variaciones en otros parámetros su impacto en la tasa de crecimiento, la probabilidad y el tiempo de extinción se incrementó (Tabla 6). El modelo que incluyó un tamaño de camada de 4 perros y $N=30,000$ individuos alcanzó una tasa estocástica de crecimiento de $r_s=-0.186$ y redujo considerablemente la probabilidad ($P(E)=0.762$) y tiempo de extinción ($mT=20$ años; Tabla 6).

DISCUSIÓN

En 1988, el complejo Janos-Casas Grandes (JCG) se convirtió en centro de interés para la conservación de los perros llaneros de cola negra debido a su gran tamaño (55,000 ha), en el momento en que la única población de hurones de patas negras de Norteamérica estaba siendo puesta en cautiverio. Aunque la presencia de hurones en el complejo JCG no fue registrada durante los muestreos realizados antes del primer evento de liberación en 2001 (Pacheco et al. 2009), la evaluación de su extensión mostró que soportaba una de las más grandes colonias de perros en Norteamérica, ideal para el mantenimiento de una población viable de hurones (Ceballos et al. 1993). En la actualidad, las colonias de perros en el complejo JCG son más pequeñas, fragmentadas y distantes entre sí que en años previos a la reintroducción (Marcé 2001, Ceballos et al. 2005, Ávila-Flores 2009), haciendo que la recuperación y establecimiento de una población de hurones en Janos pueda ser más complicada. A pesar de que el tamaño de las colonias de reintroducción aún es considerablemente grande, la mayor parte de sus áreas son inaccesibles para llevar a cabo los protocolos estándar de monitoreo. Recientemente, la situación de violencia en la región

de Janos ha impedido por completo el monitoreo nocturno de los hurones y limitado las posibilidades de obtener información directa sobre la situación de la población. Bajo estas condiciones, el uso de métodos alternativos se convierte en una opción adecuada para evaluar la situación de los hurones reintroducidos, sus presas y establecer estrategias futuras para el programa de reintroducción.

En este contexto, los programas de reintroducción pueden beneficiarse del uso de los análisis de viabilidad poblacional como una herramienta para evaluar su factibilidad, entender el efecto potencial que pueden tener variables específicas (i.e. demográfica y ambientales) para el éxito del programa y evaluar diversos escenarios de manejo (e.g. McCallum et al. 1995, Coulson et al. 2001, Kramer-Schadt et al. 2005, Armstrong y Davidson 2006). Sin embargo, como cualquier modelo, los AVP son únicamente representaciones de la realidad, y por lo tanto sus resultados deben ser interpretados con cuidado antes de tomar decisiones o establecer conclusiones específicas de manejo (Reed et al. 2002, Miller y Lacy 2005). Nuestro AVP sugiere que la persistencia de los perros llaneros de cola negra, en el contexto de la reintroducción del hurón de patas negras, podría ser afectada por variaciones en el tamaño de la población, estimado a partir de la densidad y el área de la colonia, el porcentaje de hembras adultas reproductivas, el tamaño de camada y la mortalidad de las hembras juveniles. También indica que la permanencia de una población pequeña de hurones residentes podría ser suficiente para disminuir el tamaño de una población hipotética de perros llaneros bajo cualquiera de las condiciones de depredación simuladas. Además, al considerar que las poblaciones de perros llaneros en la región de Janos pueden llegar a tener una baja tasa de reproducción, el establecimiento de una población grande de hurones podría afectar negativamente la persistencia de las colonias en el complejo JCG.

Es necesario considerar que la extrapolación de los resultados de nuestro modelo está limitada por la escasa información demográfica disponible para los perros llaneros de cola negra, en particular para las poblaciones en la margen sur de su distribución. Sin embargo, en ausencia de mejor información, los resultados del modelo resaltan la necesidad de incrementar los esfuerzos para realizar estudios demográficos con las poblaciones de perros en la zona, con el fin de comprender mejor la dinámica entre las poblaciones de depredador y presa, que en este caso significaría tomar mejores decisiones para la conservación de ambas especies.

El incremento en el tamaño de las poblaciones de perros llaneros ha sido propuesto como medida de manejo para la recuperación de las poblaciones del hurón de patas negras

(Biggins et al. 1993, Jachoswski y Lockhart 2009, Jachowski et al. 2011). El complejo JCG albergaba una de las colonias de perros llaneros más grande de Norteamérica (El Cuervo), y aunque su extensión se ha reducido considerablemente en los últimos 20 años, aun cuenta con colonias de gran tamaño (>3,000 ha). Sin embargo, las densidades de perros en el complejo son tal vez las más bajas en toda el área de distribución de *Cynomys ludovicianus* (Ávila-Flores 2009). La densidad promedio en el complejo JCG, basados en el conteo máximo de individuos en superficie (MAGC), fue de 8.1 perros/ha (2 a 52 perros/ha, DE=7.01) para el periodo 2001-2010. Al aplicar el índice de densidad de S & P [$N=(MAGC-3.04)/0.4$] (Severson y Plumb 1998), la densidad llegó a 11.5 perros/ha (DE=9.92), y alcanzó 14.13 perros/ha con un índice de observabilidad de 0.566 (Biggins et al. 1993). Las estimaciones de densidad basadas en el conteo máximo de individuos en superficie para poblaciones en el norte de la distribución oscilan entre 32 y 120 perros/ha (Johnson y Collinge 2004), y entre 19.5 y 199.6 perros/ha con el índice S & P (Milne-Laux y Sweitzer 2006, Magle et al. 2007). Estimaciones para otras poblaciones en el sur de la distribución, localizadas en la Ecoregión del Desierto Chihuahuense, son similares a las obtenidas en el complejo JCG (7 a 61 perros/ha, basado en conteos máximos, Facka et al. 2008). Valores de densidad estimados con métodos más robustos (captura-recaptura) indican que la densidad promedio para poblaciones en el extremo sur (11.33 perros/ha, DE=9.4) es más baja que para poblaciones en el norte (18.3 a 90.3 perros/ha), lo cual sugiere una fuerte variación asociada a las diferencias en las condiciones ambientales locales (Facka et al. 2008, 2010). La variación en la densidad de los perros llaneros es relevante para el programa de reintroducción del hurón de patas negras porque la densidad ha sido uno de los principales parámetros usados en la evaluación de las colonias de reintroducción.

El modelo estándar utilizado para evaluar las áreas o hábitats adecuados para la reintroducción del hurón de patas negras está basado en la capacidad de carga de las colonias de perros llaneros, en términos del número de hurones que pueden albergar. Las estimaciones del modelo consideran las necesidades energéticas de los hurones y las densidades de perros llaneros de la colonia evaluada, y en años recientes ha sido incluido el efecto de la territorialidad de los hurones (Biggins et al. 1993, 2006b). De acuerdo al modelo, una densidad de 3.63 perros/ha (aplicando un índice de 0.566) es el valor mínimo en una colonia de perros llaneros de cola negra capaz de soportar una familia de hurones en reproducción (Biggins et al. 1993). Al igual que en las principales áreas de reintroducción en Norteamérica, la densidad y el área de la colonia han sido los parámetros usados en la selección de las colonias para la reintroducción del hurón de patas negras en el complejo

JCG. Previo a cada evento de reintroducción en el complejo, la densidad promedio de perros llaneros fue mayor que la densidad mínima establecida por el modelo (J. Pacheco datos no publicados). Sin embargo, dos de los supuestos más importantes del modelo, los cuales son indicadores de la dinámica y persistencia de la población, no fueron considerados en las evaluaciones iniciales: una tasa intrínseca de crecimiento (λ) igual o superior a 1.0 y una población estable. Ambos supuestos son esenciales para los eventos de reintroducción en la región de Janos al considerar la ocurrencia de sequías frecuentes, la alta variabilidad en la densidad de los perros llaneros y la reducción en la extensión de la colonia de reintroducción El Cuervo durante la última década.

El tamaño de la población de perros llaneros y la extensión de sus colonias han sido los factores asociados al éxito de la reintroducción del hurón de patas negras (Jachowski et al. 2011), mientras la densidad de perros ha sido considerada como indicador de la calidad del hábitat (Biggins et al. 1993). Sin embargo, el comportamiento de las poblaciones de hurones en algunos sitios de reintroducción sugiere que aun no se comprende en su totalidad los factores específicos que influyen en el establecimiento y la recuperación de las poblaciones de hurones (Jachowski y Lockhart 2009), y que es probable que factores adicionales puedan contribuir y deban ser considerados en la evaluación de los sitios. Por ejemplo, algunas poblaciones de hurones reintroducidos que tuvieron una baja tasa de supervivencia posterior a la liberación, han tenido en los últimos años un incremento considerable y acelerado en sus tamaños poblacionales, convirtiéndose en poblaciones estables y exitosas (Grenier et al. 2007, Jachowski y Lockhart 2009, Jachowski et al. 2011).

La identidad de las especies del género *Cynomys* no ha sido un factor relacionado con el éxito de la reintroducción del hurón de patas negras (Jachowski et al. 2011), pero es probable que las diferencias en algunos parámetros reproductivos entre especies puedan influenciar la dinámica y persistencia de las poblaciones de perros llaneros, y en consecuencia el éxito de la reintroducción. De acuerdo con nuestro modelo y AVP previos para algunas especies del género, la variación en el porcentaje de hembras adultas reproductivas, el tamaño de camada y la mortalidad de las hembras juveniles son los parámetros de mayor influencia en el crecimiento de sus poblaciones (Capítulo I, Miller 2008). Al igual que los demás miembros del género, *C. ludovicianus* es considerada una especie con una tasa de reemplazo lenta en condiciones naturales, consecuencia de la baja supervivencia durante el primer año (<60%) y la producción de una sola camada al año (Hoogland 2001). Sin embargo, características adicionales de la historia de vida difieren entre las especies de *Cynomys* y probablemente causan un reemplazo más lento en *C.*

ludovicianus. El tamaño promedio de camada es de 3.1 crías en *C. ludovicianus*, de 4 en *C. gunnisoni*, y 5.47 en *C. leucurus* (Hoogland 2001, 2007, Miller 2004). La probabilidad de que una hembra adulta destete una camada (porcentaje de hembras adultas reproductivas) en un año es de sólo 43% en *C. ludovicianus*, mientras que para *C. leucurus* y *C. gunnisoni* es de 67% y 82% (Hoogland 2001, 2007, Miller 2008). Además, aunque no fue incluido en nuestro análisis, el porcentaje de hembras que se reproducen como juveniles es del 35% en *C. ludovicianus*, en comparación con el 100% de las hembras en *C. gunnisoni* y 50% en *C. leucurus*.

Un análisis reciente de los sitios de reintroducción de hurones identificó que aquellos compuestos por poblaciones de *C. ludovicianus* son los más comunes (7 de 11 sitios analizados), pero también son proporcionalmente los menos exitosos, con sólo dos manteniendo poblaciones viables de hurones (Jachowski et al. 2011). De dos sitios con poblaciones de *C. leucurus*, uno ha sido exitoso en el mantenimiento de hurones, y el único con *C. gunnisoni* incluido en el programa de reintroducción ha tenido éxito también (Jachowski et al. 2011). Las colonias de *C. leucurus* han sido consideradas subóptimas debido a la baja densidad poblacional, que puede llegar a ser 10 veces menor que en colonias de *C. ludovicianus* y *C. gunnisoni* (Cully y Williams 2001). A pesar de ello, la localidad de Shirley Basin (Wyoming), compuesta por colonias de *C. leucurus*, ha tenido un crecimiento acelerado de la población de hurones desde el año 2000 y es uno de los sitios más exitosos en el programa de reintroducción (Greiner et al. 2007). Esta información no es una evidencia directa de que la variación en los parámetros reproductivos entre las especies de *Cynomys* sea responsable de las diferencias en el éxito y el mantenimiento de poblaciones de hurones entre sitios. Sin embargo, consideramos que además de la densidad de perros llaneros y la extensión de la colonia, los parámetros reproductivos asociados a dicha variación y a la probabilidad de persistencia deben ser incluidos en las evaluaciones futuras de los sitios de reintroducción. Asimismo, las estrategias de investigación y manejo para los hurones también deberían estar dirigidas al incremento de la supervivencia de las hembras juveniles y el éxito reproductivo de las hembras adultas de los perros llaneros, como una alternativa para la recuperación y conservación de ambas especies.

El análisis de depredación realizado es una aproximación inicial y simple, ya que consideramos una población de hurones constante y una tasa de consumo de perros llaneros fija, lo que significa que los eventos de sequía no afectaron la dinámica de la población de hurones y la tasa de consumo no fue alterada por los cambios en el tamaño de la población de perros. Utilizamos esta aproximación porque probablemente representa el

peor escenario de depredación que la población de perros llaneros pueda enfrentar, y en el que las consecuencias de la reintroducción del hurón podrían ser extremas y evidentes. Sin embargo, al igual que otros depredadores especializados, es probable que el hurón de patas negras responda a los cambios en la disponibilidad de perros llaneros (e.g. Lode 2000, Sundell et al. 2000). En los ecosistemas dominados por perros llaneros de cola negra, particularmente en el extremo sur de su distribución, los eventos de sequía son uno de los principales factores responsables en la reducción de las poblaciones de perros y de su disponibilidad como presas (Barry et al. 2005). La reducción en las presas aparentemente tienen un impacto negativo sobre la reproducción del hurón y ocasiona una menor producción de crías en años de sequía (Barry et al. 2005).

La respuesta de los depredadores a los cambios en la disponibilidad de presas (densidad de presas) esta caracterizada por dos componentes, una respuesta funcional y una numérica. La respuesta funcional indica la manera en que un depredador responde a los cambios en la densidad de las presas mediante una amplia gama de comportamientos involucrados en la búsqueda de alimento, mientras que la respuesta numérica se refiere a los cambios en el tamaño de la población de depredadores en función de la densidad o disponibilidad de las presas (Sinclair et al. 1998, Sundell et al. 2000). No existe información empírica sobre el tipo de respuesta funcional y numérica del hurón de patas negras frente a los cambios en la densidad de perros llaneros. Sin embargo, al igual que en otras especies del género *Mustela* con alta especialización alimenticia, es probable que los hurones exhiban una respuesta funcional tipo II, ya que son depredadores especializados que sustentan más del 90% de su dieta en perros llaneros (Campbell et al. 1987, Sundell et al. 2000).

La respuesta funcional tipo II se caracteriza por un rápido incremento inicial en la tasa de depredación a medida que aumenta la densidad de presas, lo que significa que el depredador consume más a medida que aumenta la densidad, hasta alcanzar una posterior estabilización en la tasa (Sinclair et al. 1998). Las diferencias en la respuesta de los depredadores a las variaciones en la densidad de las presas tienen consecuencias importantes sobre la dinámica depredador-presa y pueden ser responsables de su estabilidad, lo cual podría ser de considerable importancia para la conservación de poblaciones amenazadas de presa y depredador en un proceso de reintroducción (Sinclair et al. 1998, Sundell et al. 2000). Por ejemplo, una respuesta de tipo II predecirá un descenso de la tasa per cápita de consumo a medida que disminuye la densidad de presas (i.e. inversamente dependiente de la densidad), por lo menos en bajas densidades, y en algunos casos llegará a ser negativa por debajo del valor crítico de la densidad (Sinclair et al. 1998).

Esto podría hacer el sistema depredador-presa potencialmente inestable en bajas densidades de presas y llevar a una disminución rápida de la población hasta su extinción. Asimismo, la respuesta tipo II implicaría una mayor probabilidad de supervivencia de las presas en densidades más altas (e.g. Sundell et al. 2000). Dada la alta variación en la densidad de perros llaneros de cola negra en su área de distribución, y las posibles consecuencias que podría tener en la dinámica depredador-presa, sería relevante considerar la dinámica hurón-perros llaneros un tema clave en el contexto del programa de reintroducción y la conservación de ambas especies.

Implicaciones para la Conservación

Cuando la primera reintroducción de hurones de patas negras se realizó en Janos en 2001, el complejo JCG ya había perdido cerca del 63% de las 55,000 ha que lo componían en 1988, con una población estimada de más de un millón de perros llaneros (Ceballos et al. 1993). Entre 2000 y 2005, el complejo perdió más del 24% de su extensión; la mayor parte de esta pérdida tuvo lugar en la colonia El Cuervo, en donde las densidades de perros también disminuyeron durante este periodo. La región sufrió una severa y prolongada sequía desde 1993 que se prolongó por más de 10 años (Stahle et al. 2009). Aunque esta ha sido propuesta como una de las principales causas en la disminución de las poblaciones de perros llaneros en el complejo (Ávila-Flores 2009), otras posibles causas deberían ser consideradas ya que la peste bubónica no ha sido reportada para la región y el envenenamiento de las poblaciones no ha ocurrido como un factor de gran intensidad durante los últimos 10 años (R. List obs. pers., Cully y Williams 2001). Cuando las condiciones de sequía persisten durante varios años, actuando en sinergia con el sobrepastoreo de ganado para reducir el forraje de los perros llaneros, nuestro modelo sugiere que la reintroducción simultánea de un gran número de hurones de patas negras podría ser un factor clave en la reducción de poblaciones de perros que ya se encuentran reducidas en número, y por lo tanto señala la necesidad de evaluar continuamente cuándo y cómo la reintroducción es viable para el depredador y la presa. En el escenario de cambio climático, Janos está ubicado en una región que se espera tenga un cambio significativo en la riqueza de especies, y en donde los efectos de los patrones alterados del clima ya son evidentes (Peterson et al. 2002, Ceballos et al. 2010). Para tener éxito en el establecimiento de una población viable de hurones de patas negras y asegurar la persistencia de las poblaciones de perros llaneros en Janos, dada la incertidumbre de los patrones climáticos, será necesario incrementar tanto el tamaño como

la densidad de las colonias en el complejo JCG. En la actualidad están siendo realizados grandes esfuerzos para reducir la cobertura de arbustos mediante el manejo del pastoreo y permitir la expansión de las poblaciones de perros llaneros, e individuos están siendo trasladados desde colonias estables a colonias reducidas en los últimos años. Asimismo, la interacción entre el ganado y los perros llaneros está siendo estudiada para determinar el tipo de manejo y raza de ganado que puede reducir la competencia con las poblaciones de perros e incrementar la productividad y el mantenimiento de la biodiversidad (Davidson et al. 2010, Ceballos et al. 2010).

LITERATURA CITADA

- Armstrong, D.P., y R.S. Davidson. 2006. Modeling the reintroduction of island-marooned birds to the New Zealand mainland. *New Zealand Journal of Ecology* 30:73-85.
- Armstrong, D.P., y J.G. Ewen. 2002. Dynamics and viability of a New Zealand robin population reintroduced to regenerating fragmented habitat. *Conservation Biology* 16: 1074-1085.
- Ávila-Flores, R. 2009. Black-tailed prairie dog declines in northwestern Mexico: species-habitat relationships in a changing landscape. Ph.D. Thesis, University of Alberta, Alberta, Canada. 180 pp.
- Barry, S., P. Fargey, D. Gummer, T. Livieri, C. Lynch, K. Prior, K. Traylor-Holzer, y J. Tuckwell. 2005. Working Group Report: Mexican Population Management. Páginas 31-46 en P.S. Miller, J. Cornejo, y R. List, editores, International Black-Footed Ferret Reovery Workshop, Final Report. IUCN/SSC Conservation Breeding Specialist Group, Apple Valley, MN.
- Beissinger, S.R. 2002. Population viability analysis: past, present, future. Páginas 5-17 en R. Beissinger, D.R. McCullough DR, editores, Population viability analysis. The University of Chicago Press, Chicago.
- Biggins, D.E., B.J. Miller, L. Hanebury, R. Oakleaf, A. Farmer, R. Crete, y A. Dodd. 1993. A Technique for evaluating Black-Footed Ferrets habitat. Páginas 73-88 en J.L. Oldemeyer, D.E. Biggins, B.J. Miller, y R. Crete, editores. Proceedings of the symposium on the Management of Prairie Dog Complexes for Reintroduction of the Black-Footed Ferret. U.S. Fish and Wild Service, Washington, D.C.
- Biggins, D.E., J.G. Sidle, D.B. Seery, y A.E. Ernest. 2006a. Estimating the abundance of prairie dogs.. Páginas 94–107 en J. L. Hoogland, editor. Conservation of the black-tailed

prairie dog: saving North America's western grasslands. Island Press, Washington, D.C., USA.

- Biggins, D.E., J.L. Godbey, M.R. Matchett, y T.M. Livieri. 2006b. Habitat preferences and intraspecific competition in black-footed ferrets. Páginas 129-142 en J.E. Rolle, B.J. Miller, J.L. Godbey, and D.E. Biggins, editores, Recovery of the black-footed ferret – progress and continuing challenges. U.S. Geological Survey Scientific Investigations Report 2005-5293. 288 pp.
- Brook, B.W., J.R. Cannon, R.C. Lacy, C. Mirande, y R. Frankham. 1999. A comparison of the population viability analysis packages GAPPS, INMAT, RAMAS and VORTEX for the Whooping Crane (*Grus americana*). *Animal Conservation* 2:23-31.
- Brook, B.W., J.J. O'Grady, A.P. Chapman, M.A. Burgman, H.R. Akcakaya, y R. Frankham. 2000. Predictive accuracy of population viability analysis in conservation biology. *Nature* 404: 385-387.
- Campbell III, T.M., T.W. Clark, L. Richardson, S.C. Forrest, y B.R. Houston. 1987. Food habits of Wyoming black-footed ferrets. *American Midland Naturalist* 117:208-210.
- Cancino J., R. Rodriguez-Estrella, y P. Miller. 2010. Using a population viability analysis for management recommendations of the endangered endemic Peninsular Pronghorn. *Acta Zoologica Mexicana (n.s.)* 26:173-189.
- Castellanos, G. 2009. El efecto de la fragmentación en la variabilidad genética de los perros llaneros (*Cynomys ludovicianus*) en Janos – Nuevo Casas Grandes, Chihuahua, México. Master Thesis, Maestría en Ciencias Biológicas (Biología Ambiental), Universidad Nacional Autónoma de México. México D. F.
- Ceballos, G., E. Mellink, y L.R. Hanebury. 1993. Distribution and conservation status of prairie dogs *Cynomys mexicanus* and *Cynomys ludovicianus* in Mexico. *Biological Conservation* 63: 105-112.
- Ceballos, G., J. Pacheco, R. List, P. Manzano-Fischer, G. Santos, y M. Royo. 2005. Prairie dogs, cattle, and crops: diversity and conservation of the grassland-shrubland mosaics in northwestern Chihuahua, Mexico. Páginas 1-19 en J-LE. Cartron J-LE, G. Ceballos, y R.S. Felger RS, editores. Biodiversity, ecosystems, and conservation in northern Mexico. Oxford University Press, Oxford.
- Ceballos, G., A. Davidson, R. List, J. Pacheco, P. Manzano-Fischer, G. Santos-Barrera, y J. Cruzado. 2010. Rapid decline of a grassland system and its ecological and conservation implications. *PlosOne* 5: 1-12.

- Coulson, T., G.M. Mace, E. Hudson y H. Possingham. 2001. The use and abuse of population viability analysis. *Trends in Ecology and Evolution* 16: 219-221.
- Cully, J.F., y E.S. Williams. 2001. Interspecific comparisons of sylvatic plague in prairie dogs. *Journal of Mammalogy* 82:894-905.
- Davidson, A.D., E. Ponce, D. C. Lightfoot, E. L. Fredrickson, J. H. Brown, J. Cruzado, S. L. Brantley, R. Sierra, R. List, D. Toledo, y G. Ceballos. 2010. Rapid response of a grassland ecosystem to an experimental manipulation of a keystone rodent and domestic livestock. *Ecology* 9:3189–3200.
- Dinerstein, E., C. Loucks, E. Wikramanayake, J. Ginsberg, E. Sanderson, J. Seidensticker, J. Forrest, G. Bryja, A. Heydlauff, S. Klenzendorf, P. Leimgruber, J. Mills, T.G. O'Brien, M. Shrestha, R. Simons, y M. Songer. 2007. The fate of wild tigers. *Bioscience* 57:508–514.
- Facka, A.N., P.L. Ford, y G.W. Roemer. 2008. A novel approach for assessing density and range-wide abundance of prairie dogs. *Journal of Mammalogy* 89(2):356-364.
- Facka, A.N., G.W. Roemer, V.L. Mathis, M. Kam, y E. Geffen. 2010. Drought leads to collapse of Black-Tailed prairie dog populations reintroduced to the Chihuahuan Desert. *Journal of Wildlife Management* 74:1752-1762.
- García, E. 1988. Modificaciones al sistema de clasificación climática de Köeppen. México, Distrito Federal: Offset Larios, S. A. 217 pp.
- Ginsberg, J.R. 2001. Setting priorities for carnivore conservation: what makes carnivores different?. Páginas: 498-523 en J.L. Gittleman, S.M. Funk, D.W. Macdonald, y R.K. Wayne, editores. *Carnivore Conservation*. Cambridge University Press and The Zoological Society of London, Cambridge.
- Grenier, M.B., D.B. McDonald y S.W. Buskirk. 2007. Rapid population growth of a critically endangered carnivore. *Science* 317:779.
- Heinsohn, R., R.C. Lacy, D.B. Lindenmayer, H. Marsh, D. Kwan, y I.R. Lawler. 2004. Unsustainable harvest of dugongs in Torres Strait and Cape York (Australia) waters: two case studies using population viability analysis. *Animal Conservation* 7:417-425.
- Hoogland, J.L., D.K. Angell, J.G. Daley, y M.C. Radcliffe. 1988. Demography and populations dynamics of prairie dogs. Páginas 18-22 en Eighth Great Plains wildlife damage control workshop. U.S. Forest Service General Technical Report RM-154.
- Hoogland, J.L. 1995. The black-tailed prairie dog, social life of a burrowing mammal. The University of Chicago Press, Chicago, Illinois, EUA
- Hoogland, J.L. 1996. *Cynomys ludovicianus*. *Mammalian Species* 535:1-10.

- Hoogland, J.L. 2001. Black-Tailed, Gunnison's, and Utah prairie dogs reproduce slowly. *Journal of Mammalogy* 82:917-927.
- Hoogland, J. L. 2006. Demography and population dynamics of prairie dogs. Páginas 27–52 en J. L. Hoogland, editor. *Conservation of the black-tailed prairie dog: saving North America's western grasslands*. Island Press, Washington, D.C., USA.
- Hoogland, J.L. 2007. Annual report of John Hoogland's research with white-tailed prairie dogs in 2006. Unpublished report to the Colorado Division of Wildlife.
- Hoogland, J.L., D.K. Angell, J.G. Daley, y M.C. Radcliffe. 1988. Demography and populations dynamics of prairie dogs. Páginas 18-22 en Eighth Great Plains wildlife damage control workshop. U.S. Forest Service General Technical Report RM-154
- Houston, B.R.; T.W. Clark, y S.C. Minta. 1986. Habitat suitability index model for the black-footed ferret: A method to locate transplant site. *Great Basin Naturalist Memoirs* 8:89-114.
- Jachowski, D.S., y J.M. Lockhart. 2009. Reintroducing the Black-footed Ferret *Mustela nigripes* to the Great Plains of North America. *Small Carnivore Conservation* 41:58-64.
- Jachowski, D.S., R.A. Gitzen, M.B. Greiner, B. Holmes, y J.J. Millsbaugh. 2011. The importance of thinking big: Large-scale prey conservation drives black-footed ferret reintroduction success. *Biological Conservation* 144:1560-1566.
- Johnson, W.C., y S.K. Collinge. 2004. Landscape effects on black-tailed prairie dog colonies. *Biological Conservation* 115:487-497.
- Jule, K. R., L.A. Leaver, y S.E.G. Lea. 2008. The effects of captive experience in reintroduction survival in carnivores: a review and analysis. *Biological Conservation* 141: 355-363.
- Kramer-Schadt, S., E. Revilla, y T. Wiegand. 2005. Lynx reintroductions in fragmented landscapes of Germany: Projects with a future or misunderstood wildlife conservation?. *Biological Conservation* 125:169-182.
- Lacy, R., M. Borbat, y J.P. Pollak. 2003. *Vortex: A stochastic simulation of the extinction process*. Version 9. Chicago Zoological Society, Brookfield, IL.
- 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.Thesis, Oxford University, Oxford. 189 pp.
- List, R., J. Pacheco, J. Cornejo, A. Moehrensclager, T. Livieri, y S. Forrest. 2005. Working Group Report: Mexican Population Management. Páginas 57-74 en P.S. Miller, J. Cornejo, y R. List, editores, *International Black-Footed Ferret Reovery Workshop, Final Report*. IUCN/SSC Conservation Breeding Specialist Group, Apple Valley, MN.

- Lode, T. 2000. Functional response and area-restricted search in a predator: seasonal exploitation of anurans by the European polecat, *Mustela putorius*. *Austral Ecology* 25:223-231.
- Magle, S.B., B.T. McClintock, D.W. Tripp, G.C. White, M.F. Antolin, y K.R. Crooks. 2007. Mark-Resight methodology for estimating population densities for prairie dogs. *The Journal of Wildlife Management* 71(6):2067-2073.
- Marcé, E. 2001. Distribución y fragmentación de las colonias de perros llaneros de cola negra (*Cynomys ludovicianus*), en el noroeste de Chihuahua México. Tesis de licenciatura, Universidad Nacional Autónoma de México, México.
- McCallum, H., P. Timmers, y S. Hoyle. 1995. Modelling the impact of predation on reintroductions of Bridled Naitale Wallabies. *Wildlife Research* (22):163-171.
- Miller, B., K. Ralls, R.P. Reading, J.M. Scott, y J. Estes. 1999. Biological and technical considerations of carnivore translocation: a review. *Animal Conservation* 2:59-68.
- Miller, P.S. 2008. Population Viability Analysis for Gunnison's Prairie Dog (*Cynomys gunnisoni*) and White-tailed Prairie Dog (*Cynomys leucurus*) in Colorado. Páginas 11-38 en P. Schnurr, A. Seglund, y P. Miller, editores. White-Tailed and Gunnison's Prairie Dogs in Colorado: Statewide Conservation Planning Workshop Final Report. IUCN/SSC Conservation Breeding Specialist Group, Apple Valley, MN.
- Miller, P., y R. Lacy. 2005. VORTEX: A Stochastic Simulation of the Extinction Process. Version 9.50. User's Manual. Conservation Breeding Specialist Group (SSC/IUCN), Apple Valley, MN.
- Miller, S.D., y J.F. Cully. 2001. Conservation of black-tailed prairie dogs (*Cynomys ludovicianus*). *Journal of Mammalogy* 82:889-893.
- Milne-Laux, S., y R.A. Sweitzer. 2006. Experimentally induced colony expansion by black-tailed prairie dogs (*Cynomys ludovicianus*) and implications for conservation. *Journal of Mammalogy* 87(2):296-303.
- Nilsson, T. 2003. Integrating effects of hunting policy, catastrophic events, and inbreeding depression, in PVA simulation: the Scandinavian wolf population as an example. *Biological Conservation* 115:227-239.
- Pacheco, J., R. List, G. Ceballos, y L. Martínez. 2009. The reintroduction of species and their importance in conservation: the case of black-footed ferret (*Mustela nigripes*) in Mexico. 10th Mammalogical Congress, Mendoza, Argentina.

- Peterson, A.T., M.A. Ortega-Huerta, J. Bartley, V. Sánchez-Cordero, J. Soberón, R.H. Buddemeier, y D.R.B. Stockwell. 2002. Future projections for Mexican faunas under global climate change scenarios. *Nature* 416:626-629.
- Reed, J.M., L. Scott Mills, J.B. Dunning Jr., E.S. Menges, K.S. McKelvey, R. Frye, S.R. Beissinger, M. Anstett, y P. Miller. 2002. Emerging issues in population viability analysis. *Conservation Biology* 16(1):7-19.
- Rzedowski, J. 1981. *Vegetación de México*. Editorial Limusa, México, Distrito Federal. Mexico. 432 pp.
- Sancho y Cervera, J., Z.F. Zavala, V.M. Sánchez, y V.V. Martínez. 1980. Monitoreo de sequías y heladas. México: Comisión del plan nacional hidráulico. Dirección de inventarios de agua y suelo. Proyecto IA 800/.
- Scott-Morales, L.M., E. Gottschalk, y M. Mühlenberg. 2005. Decline in the endemic Mexican prairie dog *Cynomys mexicanus*: what do we know about extinction risk?. *Oryx* 39:389-397.
- Sokal, R.R., y F. J. Rohlf. 1995. *Biometry: the principles and practice of statistics in biological research*. 3rd edition. W. H. Freeman and Co. New York. 887 pp.
- Stahle, D.W., M.K. Cleaveland, H.D. Grissino-Mayer, R.D. Griffin, F.K. Fye, M.D. Therrell, D.J. Burnette, D.M. Meko, y J. Villanueva Diaz. 2009. Cool- and Warm-Season Precipitation Reconstructions over Western New Mexico. *Journal of Climate* 22:3729-3750.
- Seddon, P.J., P.S. Soorae, y F. Launy. 2005. Taxonomic bias in reintroduction projects. *Animal Conservation* 8:51-58.
- Seddon, P.J., D.P. Armstrong, y R.F. Maloney. 2007. Developing the science of reintroduction biology. *Conservation Biology* 21: 302-313.
- Severson, K.E., y G.E. Plumb. 1998. Comparison of methods to estimate population densities of black-tailed prairie dog. *Wildlife Society Bulletin* 26(4):859-866.
- Shaffer, M.L. 1990. Population viability analysis. *Conservation Biology* 4:39-40.
- Sinclair, A.R.E., R.P. Pech, C.R. Dickman, D. Hik, P. Mahon, y A.E. Newsome. 1998. Predicting effects of predation on conservation of endangered prey. *Conservation Biology* 12(3):564-575.
- Stockrahm, D.M.B., y R.W. Seabloom. 1988. Comparative reproductive performance of black-tailed prairie dog populations in North Dakota. *Journal of Mammalogy* 69: 160-164.

- Steury, T.D., y D.L. Murray. 2004. Modeling the reintroduction of lynx to the southern portion of its range. *Biological Conservation* 117:127-141.
- Stream, R.I. 2008. Population viability analysis of the Blue-Throated macaw (*Ara glaucogularis*) using individual-based and cohort-based PVA programs. M. Sci. Thesis. Graduate College of Bowling Green State University. Bowling Green, Ohio, USA.
- Sundell, J., K. Norrdahl, E. Korpimaki, y I. Hanski. 2000. Functional response of the least weasel, *Mustela nivalis nivalis*. *Oikos* 90:501-508.
- Van Wieren, S.E. 2006. Populations: re-introductions. Páginas 82-92 en J. van Andel, y J. Aronson, editores. *Restoration Ecology: The New Frontier*. Blackwell Publishing, Malden, USA.
- Wakamiya, S.M., y C.L. Roy. 2009. Use of monitoring data and population viability analysis to inform reintroduction decisions: Peregrine falcons in the Midwestern United States. *Biological Conservation* 142:1767-1776.
- Wolf, C. M., B. Griffith, C. Reed, y S. A. Temple. 1996. Avian and mammalian translocations: update and reanalysis of 1987 survey data. *Conservation Biology* 10:1142–1154.
- Yeaton, R.I., y J.L. Flores-Flores. 2006. Patterns of occurrence and abundance in colony complexes of the Mexican prairie dog (*Cynomys mexicanus*) in productive and unproductive grassland. *Acta Zoológica Mexicana (n.s.)* 22:107-130.

DISCUSIÓN GENERAL Y CONCLUSIONES

En la construcción de un Análisis de Viabilidad Poblacional, la calidad de los datos asociados a la especie o población analizada determinan el tipo de análisis que puede ser realizado, la precisión de los parámetros y el alcance de las conclusiones generadas (Coulson et al. 2001, Brook et al. 2002, Ellner et al. 2002, Miller 2008b). La disponibilidad de datos demográficos, de historia de vida y de las amenazas que enfrenta la población permiten un AVP en el que es posible cuantificar con precisión la tasa de crecimiento poblacional, la probabilidad de persistencia, el impacto de amenazas sobre los parámetros demográficos y establecer umbrales específicos de manejo (Miller 2008b). La ausencia de información condiciona el alcance del AVP y limita su uso a identificar los parámetros demográficos más sensibles en la dinámica poblacional y realizar análisis comparativos para evaluar los efectos relativos de amenazas. Asimismo, la falta de información específica puede dificultar la estimación de los parámetros en el análisis y generar probabilidades de extinción imprecisas que lleven a sub o sobreestimar el riesgo real de una población (Ellner et al. 2002, Miller 2008b)

La información para especies amenazadas o en peligro generalmente es escasa o insuficiente, lo que reduce las posibilidades de realizar un AVP completo y obliga al uso de datos de otras poblaciones o especies cercanas para su construcción. El conocimiento de la dinámica poblacional e información demográfica de *C. ludovicianus* está restringido a las zonas más templadas de su área de distribución y es deficiente para las poblaciones en la margen sur (Knowles 1987, Hoogland 1995 y 2006, Facka et al. 2010). Las poblaciones en la región de Janos carecen de información demográfica detallada, por lo que los análisis de sequía, peste bubónica (Capítulo I) y reintroducción de hurones (Capítulo II) fueron basados en los datos provenientes del estudio sobre dinámica poblacional más completo para la especie (Wind Cave National Park, Dakota del Sur, USA; Hoogland 1995). Los datos demográficos usados pueden considerarse completos al provenir de un estudio a largo plazo (1976-1989) y contemplar periodos extensos de variación, pero ya que no son específicos para la población analizada, la dinámica poblacional obtenida puede diferir considerablemente con las poblaciones en la región de Janos.

La dinámica de las poblaciones de perros llaneros varía significativamente a través de su área de distribución y puede fluctuar a nivel local (Hoogland 1995) en respuesta a cambios en la calidad y cantidad de los recursos, las condiciones climáticas (Rayor 1985,

Yeaton y Flores-Flores 2006, Facka et al. 2008), el tamaño poblacional (Robinette et al. 1995), la edad de la colonia (Garret et al. 1981) y la configuración espacial (Lomolino y Smith 2001, Johnson y Collinge 2004, Magle et al. 2007). La información empleada en el modelo base proviene de una colonia pequeña (6 ha) y con limitadas posibilidades de expansión debido a la cobertura boscosa que la rodeaba durante el estudio (Hoogland 1995); además de estar ubicada en el norte del área de distribución de *C. ludovicianus*, donde la vegetación, las condiciones climáticas y la productividad primaria difieren respecto a las poblaciones en la región sur, principalmente en el Desierto Chihuahuense (Facka et al. 2008, Truett et al. en prensa, Ávila-Flores et al. 2011).

Las colonias en el complejo JCG, en particular aquellas donde los hurones han sido reintroducidos (Capítulo II), son superiores en extensión y las posibilidades de expansión probablemente son mayores al estar rodeadas en su mayoría por una matriz de pastizal y matorral. Las diferencias en las condiciones ambientales y la vegetación entre poblaciones en el norte y sur de la distribución podrían ser los principales factores responsables de las diferencias en la dinámica poblacional (Facka et al. 2008, Ávila-Flores et al. 2011). Los pastizales desérticos ocupan las áreas más secas y calurosas de las grandes llanuras, con sequías frecuentes y bajos y variables niveles de precipitación, y tienen los niveles de productividad primaria más bajos entre los pastizales de Norteamérica (Sims et al. 1978, Facka et al. 2010). En comparación con poblaciones en climas más septentrionales, las poblaciones de perros en esta región registran una amplia variación temporal y espacial en las tasas de supervivencia y reproducción, las cuales pueden llegar a ser muy bajas como consecuencia de la limitación de recursos debido a la baja precipitación y pobre calidad del hábitat (Facka et al. 2008, Ávila-Flores et al. 2011).

Los parámetros demográficos utilizados en el modelo no pueden reflejar completamente la dinámica poblacional de las colonias de perros en la región de Janos, lo que delimita los resultados y las conclusiones de esta investigación. Los análisis no pretenden la obtención de tasas de crecimiento o probabilidades de extinción ajustadas, sino que limitan su alcance a la identificación de los parámetros demográficos que pueden ser claves en la persistencia de la población simulada bajo condiciones de sequía, peste bubónica (Capítulo I) y reintroducción de hurones (Capítulo II), y a la evaluación de los impactos relativos de dichos eventos en su dinámica. Esto es congruente con las condiciones del AVP, ya que en ausencia o uso de información no específica, el análisis está dirigido a cumplir un papel alternativo como herramienta de apoyo en la toma de decisiones de conservación y en la evaluación de su impacto relativo sobre la población analizada, lo que

no necesita de una alta confiabilidad en la estimación de las probabilidades de extinción y otros parámetros (Possingham et al. 2002). Asimismo, los resultados y parámetros generados en un AVP de esta clase deben ser usados en términos relativos y no absolutos, a través de la comparación entre escenarios de manejo o riesgo para la población (e.g. Beissinger 2002, Ellner et al. 2002, Reed et al. 2002).

A pesar de las limitaciones en nuestro análisis, las tendencias similares en el comportamiento del modelo de *C. ludovicianus* ante eventos de sequía, peste y reintroducción de hurones permitieron identificar los parámetros poblacionales y demográficos más sensibles en la dinámica poblacional. El tamaño de la población y la capacidad de carga, estimados a partir la densidad y el área de la colonia, el tamaño de camada, el porcentaje de hembras adultas reproductivas y la mortalidad de las hembras juveniles fueron los parámetros con mayor influencia en el crecimiento y la probabilidad de extinción de la población. El aumento en la capacidad de carga, y en el tamaño poblacional en algunos casos, incrementó la probabilidad de persistencia de las poblaciones en todos los análisis (Capítulos I y II).

El mantenimiento de colonias más grandes y densamente pobladas es uno de los principales objetivos en las acciones de conservación para las poblaciones de perros llaneros de cola negra en Norteamérica (USFWS 2000). El aumento en los tamaños poblacionales de los perros llaneros, a través del incremento en la densidad y el tamaño de la colonia, ha sido asociado a la recuperación de las poblaciones de hurones de patas negras reintroducidos y propuesta como una de las estrategias de manejo para el incremento en las posibilidades de éxito en el programa (Jachoswski y Lockhart 2009, Jachoswski et al. 2011). El tamaño poblacional también ha demostrado ser un factor decisivo en la persistencia de las poblaciones frente a la sequía, ya que la probabilidad de extinción de las colonias más grandes tiende a disminuir ante eventos fuertes y prolongados, incluso actuando en sincronía con otras amenazas (i.e. sobrepastoreo) (Ávila-Flores 2009, Facka et al. 2010). Aunque en poblaciones de perros llaneros el aumento en el tamaño poblacional está asociado al incremento en la probabilidad de ocurrencia de un episodio de peste bubónica, de acuerdo con nuestros análisis (Capítulo I) y datos para otras poblaciones, la probabilidad de persistencia podría incrementarse en colonias con tamaños poblacionales mayores, debido al mayor número potencial de sobrevivientes y a la capacidad superior de recolonización posterior al episodio (Snall et al. 2008).

Considerando que las densidades de perros llaneros en el complejo JCG y en el extremo sur de la distribución podrían ser las más bajas para la especie (Capítulo II, Facka et al. 2008, Ávila-Flores 2009), su incremento o mantenimiento en niveles óptimos, así como el incremento en las posibilidades de crecimiento de las colonias mediante la reducción de la cobertura arbustiva y el mantenimiento del forraje, son estrategias que podrían aumentar las posibilidades de persistencia del complejo JCG frente a eventos de sequía y a la probable ocurrencia de peste bubónica. Asimismo, podrían incrementar el éxito en el establecimiento de una población viable de hurones, a la vez que se mantienen poblaciones de perros llaneros viables y con altas probabilidades de persistencia (Jachowski et al. 2011). Cuando una especie de carnívoro en peligro de extinción depende de una presa que se encuentra en riesgo, como en el caso de hurones de patas negras y perros llaneros, la conservación y mantenimiento de las poblaciones de la presa es esencial para el éxito a largo plazo de los esfuerzos de recuperación del carnívoro (Jachowski et al. 2011).

En todos los modelos de sequía, peste y reintroducción el tamaño de camada, el porcentaje de hembras reproductivas y la supervivencia de las hembras juveniles fueron los parámetros más sensibles para el crecimiento poblacional, y los cambios sobre sus valores estuvieron asociados a variaciones considerables en la probabilidad de persistencia de las poblaciones simuladas. Análisis para otras especies del género *Cynomys* evidencian un patrón de sensibilidad similar, con la supervivencia de las hembras juveniles y los parámetros reproductivos generando los mayores cambios en el crecimiento de la población (Miller 2008a). En otras poblaciones de especies de ardillas de tierra (i.e. *Spermophilus brunneus*), la supervivencia de las hembras juveniles ha sido el parámetro más sensible en el crecimiento de la población, y la reducción en el tamaño de camada y en el porcentaje de hembras adultas reproductivas (aquellas que destetaron con éxito una camada) ha sido asociada a la disminución gradual del tamaño poblacional y su posterior colapso (Sherman y Runge 2002).

El aumento en el porcentaje de hembras adultas reproductivas generó la disminución de las probabilidades de extinción en los análisis de sequía y peste (Capítulo I), y junto con el tamaño de camada, fue el responsable de los incrementos más significativos en la persistencia de la población de perros en el contexto de la reintroducción de hurones (Capítulo II). A pesar de su importancia en el comportamiento de los modelos, los valores empleados para ambos parámetros pueden tener una alta incertidumbre, generada por el posible sesgo asociado a la edad y las posibilidades de expansión de la colonia de estudio de

la que provienen los datos (Hoogland 1995, 2001). No sabemos si el porcentaje de hembras reproductivas es mayor para las poblaciones del complejo JCG, pero considerando que el tamaño pequeño de la colonia y un hábitat desfavorable para la expansión pudieron haber alterado las estimaciones y restringir el potencial reproductivo (Hoogland 1995), es más probable que los valores no sean tan bajos como los estimados inicialmente para la especie, que sólo alcanza un promedio de 43% (Hoogland 2001). En el caso del tamaño de camada, aunque la información es limitada, las estimaciones para poblaciones en la margen sur de la distribución muestran una amplia variación en el parámetro y un promedio levemente mayor al previsto para poblaciones en el norte, 3.6 perros ($N=14$, $DE=1.4$) (Facka et al. 2010).

La importancia de parámetros como el tamaño de camada, el porcentaje de hembras reproductivas y la supervivencia de las hembras juveniles en la dinámica y la probabilidad de extinción de la población en todos los análisis, señalan la necesidad de mayores esfuerzos dirigidos a obtener datos demográficos específicos para las poblaciones en el sur de la distribución y en el complejo JCG. Variaciones en estos parámetros, de acuerdo a nuestro análisis, podrían ser la diferencia en la persistencia de una colonia de tamaño determinado ante un evento de peste o sequía, o ser determinantes para un evento de reintroducción exitoso que asegure el establecimiento de una población viable de hurones y el mantenimiento de una población estable de perros llaneros. Asimismo, es necesario considerar su evaluación en los planes de conservación y manejo de la especie en Norteamérica, e incluirlos como un factor adicional en los protocolos de evaluación de hábitat para los sitios de reintroducción de hurones. La estimación de las tasas vitales (i.e. supervivencia y reproducción), responsables de la dinámica poblacional, son fundamentales para la planificación de estrategias de conservación y manejo en especies de vertebrados (Morris y Doak 2002). El desconocimiento de esta información para poblaciones de *C. ludovicianus* en algunas porciones del área de distribución ha generado que su integración en los planes de conservación de la especie en Norteamérica sea esporádica (Facka 2006), y en el caso específico de México, que no haya podido ser integrada en las evaluaciones previas para la reintroducción de hurones en el complejo JCG (Capítulo II).

Nuestro análisis no permite estimar con exactitud el tamaño poblacional mínimo de hurones reintroducidos para asegurar la persistencia de una colonia de perros llaneros en el complejo JCG. Sin embargo, el análisis sugiere que la presencia de una población de hurones en una colonia con tendencia a la disminución poblacional (como ocurrió en todos los modelos) podría reducir considerablemente las probabilidades de persistencia de la población de perros, y más importante aún, identifica los parámetros demográficos que

podrían ser incluidos en las evaluaciones para un nuevo evento de reintroducción en el complejo. Próximas reintroducciones deberían contemplar, además de las estimaciones estándar de densidad, una estimación aproximada del potencial de crecimiento de la población de perros llaneros a través de la evaluación de los parámetros claves identificados (i.e. tamaño de camada, porcentaje de hembras reproductivas y supervivencia de las hembras juveniles). Por otra parte, los análisis de sequía y peste bubónica generaron un panorama general de la posible respuesta del complejo e identificaron cuales pueden ser las colonias en peligro potencial frente a la ocurrencia de ambos eventos. Los resultados del análisis permiten recomendar como estrategia preventiva para incrementar la viabilidad de las colonias a eventos de sequía y peste, además del desarrollo de acciones para aumentar el tamaño poblacional (extensión y densidad de las colonias), el mantenimiento de la conectividad entre colonias y la protección de colonias estables y en crecimiento, que aseguren la permanencia de poblaciones de gran tamaño con mayor probabilidad de persistencia y potencial de recolonización.

LITERATURA CITADA

- Ávila-Flores, R. 2009. Black-tailed prairie dog declines in northwestern Mexico: species-habitat relationships in a changing landscape. Ph.D. Thesis, University of Alberta, Alberta, Canada. 180 pp.
- Ávila-Flores, R., G. Ceballos, A. de Villa-Meza, R. List, E. Marcé, J. Pacheco, G. A. Sánchez-Azofeifa y S. Boutin. 2011. Factors associated with long-term changes in distribution of black-tailed prairie dogs in northwestern Mexico. *Biological Conservation*. doi:10.1016/j.biocon.2011.10.005
- Beissinger, S.R. 2002. Population viability analysis: past, present, future. Páginas 5-17 in R. Beissinger, D.R. McCullough DR, editors. *Population viability analysis*. The University of Chicago Press, Chicago.
- Brook, B.W., M.A. Burgman, H.R. Akçakaya, J.J. O'Grady, y R. Frankham. 2002. Critiques of PVA Ask the Wrong Questions: Throwing the Heuristic Baby Out with the Numerical Bath Water. *Conservation Biology* 16(1):262-263.
- Coulson, T., G.M. Mace, E. Hudson, y H. Possingham. 2001. The use and abuse of population viability analysis. *Trends in Ecology and Evolution* 16:219–221.

- Ellner, S.P., J. Fieberg, y C. Wilcox. 2002. Precision of population viability analysis. *Conservation Biology* 16:258-261.
- Facka, A.N. 2006. Vitally Important: the role of demography in assessing the current and future status of Black-tailed prairie dogs. Master of Science Thesis, New Mexico State University, Las Cruces, New Mexico, USA. 97 pp.
- Facka, A.N., P.L. Ford, y G.W. Roemer. 2008. A novel approach for assessing density and range-wide abundance of prairie dogs. *Journal of Mammalogy* 89(2):356-364.
- Facka, A.N., G.W. Roemer, V.L. Mathis, M. Kam, y E. Geffen. 2010. Drought leads to collapse of Black-Tailed prairie dog populations reintroduced to the Chihuahuan Desert. *Journal of Wildlife Management* 74:1752-1762.
- Garret, M.G., J.L. Hoogland, y W. Franklin. 1981. Demographic differences between an old and new colony of black-tailed prairie dogs (*Cynomys ludovicianus*). *The American Midland Naturalist* 108:5 1-59.
- Hoogland, J.L. 1995. The black-tailed prairie dog, social life of a burrowing mammal. The University of Chicago Press, Chicago, Illinois, EUA
- Hoogland, J.L. 2001. Black-Tailed, Gunnison's, and Utah prairie dogs reproduce slowly. *Journal of Mammalogy* 82:917-927
- Hoogland, J. L. 2006. Demography and population dynamics of prairie dogs. Páginas 27–52 en J. L. Hoogland, editor. *Conservation of the black-tailed prairie dog: saving North America's western grasslands*. Island Press, Washington, D.C., USA.
- Jachowski, D.S., y J.M. Lockhart. 2009. Reintroducing the Black-footed Ferret *Mustela nigripes* to the Great Plains of North America. *Small Carnivore Conservation* 41:58-64.
- Jachowski, D.S., R.A. Gitzen, M.B. Greinier, B. Holmes, y J.J. Millspaugh. 2011. The importance of thinking big: Large-scale prey conservation drives black-footed ferret reintroduction success. *Biological Conservation* 144:1560-1566.
- Johnson, W.C., y S.K. Collinge. 2004. Landscape effects on black-tailed prairie dog colonies. *Biological Conservation* 115:487-497.
- Knowles, C. J. 1987. Reproductive ecology of black-tailed prairie dogs in Montana USA. *Great Basin Naturalist* 47:202-206.
- Lomolino, M.V., y G.A. Smith. 2001. Dynamic biogeography of prairie dog (*Cynomys ludovicianus*) towns near the edge of their range. *Journal of Mammalogy* 82(4):937–945.

- Magle, S.B., B.T. McClintock, D.W. Tripp, G.C. White, M.F. Antolin, y K.R. Crooks. 2007. Mark–Resight methodology for estimating population densities for prairie dogs. *The Journal of Wildlife Management* 71(6):2067-2073.
- Miller, P. 2008 a. Population Viability Analysis for Gunnison’s Prairie Dog (*Cynomys gunnisoni*) and White-tailed Prairie Dog (*Cynomys leucurus*) in Colorado. Páginas 11-38 en P. Schnurr, A. Seglund, P. Miller, editores. White-Tailed and Gunnison’s Prairie Dogs in Colorado: Statewide Conservation Planning Workshop Final Report. IUCN/SSC Conservation Breeding Specialist Group, Apple Valley, MN.
- Miller, P. 2008 b. “What types of models should I run in my PVA?”. Some thoughts on data availability, analysis objectives, and scenario construction in population viability analysis. CBEG Europe Vortex Course Teaching Materials. Apple Valley, MN, IUCN/SSC Conservation Breeding Specialist Group.
- Morris, W.F., y D. Doak. 2002. Quantitative conservation biology: Theory and practice of population viability analysis. Sinauer Associates, Sunderland, Massachusetts.
- Possingham, H., D. Lindenmayer, y G. Tuck. 2002. Decision theory thinking for PVA. Páginas 470-489 en S. Beissinger, D. McCulloch, editors. Population viability analysis. Chicago, University of Chicago Press.
- Rayor, L. S. 1985. Effects of habitat quality on growth, age, and first reproduction, and dispersal in Gunnison's prairie dog (*Cynomys gunnisoni*). *Canadian Journal of Zoology* 62:2835-2840.
- Reed, J.M., L. Scott Mills, J.B. Dunning Jr., E.S. Menges, K.S. McKelvey, R. Frye, S.R. Beissinger, M. Anstett, y P. Miller. 2002. Emerging issues in population viability analysis. *Conservation Biology* 16(1):7-19.
- Robinette, K.W., W.F. Andelt, y K.P. Burnham. 1995. Effect of group size on survival of relocated prairie dogs. *Journal of Wildlife Management* 59:867- 874.
- Scott-Morales, L.M., E. Gottschalk, y M. Mühlenberg. 2005. Decline in the endemic Mexican prairie dog *Cynomys mexicanus*: what do we know about extinction risk?. *Oryx* 39:389-397.
- Sherman, P.W., y M.C. Runge. 2002. Demography of a population collapse: the northern Idaho ground squirrel (*Spermophilus brunneus brunneus*). *Ecology* 83(10):2816-2831.
- Sims, P.L., J.S. Singh, y W.K. Lauenroth. 1978. The structure and function of ten western North American grasslands. *Journal of Ecology* 66:251–285.

- Snall, T., R.B. O'Hara, C. Ray, y S.K. Collinge. 2008. Climate-Driven spatial dynamics of plague among prairie dog colonies. *The American Naturalist* 171(2):238-248.
- Truett, J. C., Gober, D. P., Ernst, A. E., List, R., Whitlaw, H., Hayes, C. L., Schmitt, G., Van Pelt, y W. E. En prensa. *Prairie dogs in the Chihuahuan Desert: history, ecology and conservation*.
- U.S. Department of the Interior Fish and Wildlife Service. 2000. Endangered and threatened wildlife and plants: twelve-month finding for a petition to list the black-tailed prairie dog as threatened. *Federal Register* 65:5476–5488. U.S. Department of the Interior Fish and Wildlife Service, Washington, D.C., USA.
- Yeaton, R.I., y J.L. Flores-Flores. 2006. Patterns of occurrence and abundance in colony complexes of the Mexican prairie dog (*Cynomys mexicanus*) in productive and unproductive grassland. *Acta Zoológica Mexicana* (n.s.) 22:107-130.

APÉNDICES

Apéndice I. Datos de precipitación anual (PA) de las estaciones meteorológicas del municipio de Janos (Chihuahua) y Antelope Wells (Nuevo Mexico, USA). Los valores negativos de índice de severidad de sequía (IS) indican déficit de precipitación respecto al promedio anual. Los años de sequía son categorizados como extremadamente severo (mayor de 0.8), muy severo (0.6 a 0.8), severo (0.5 a 0.6), muy fuerte (0.4 a 0.5), fuerte (0.35 a 0.4), leve (0.2 a 0.35) y ausente (<0.2) (Sancho y Cervera et al. 1980).

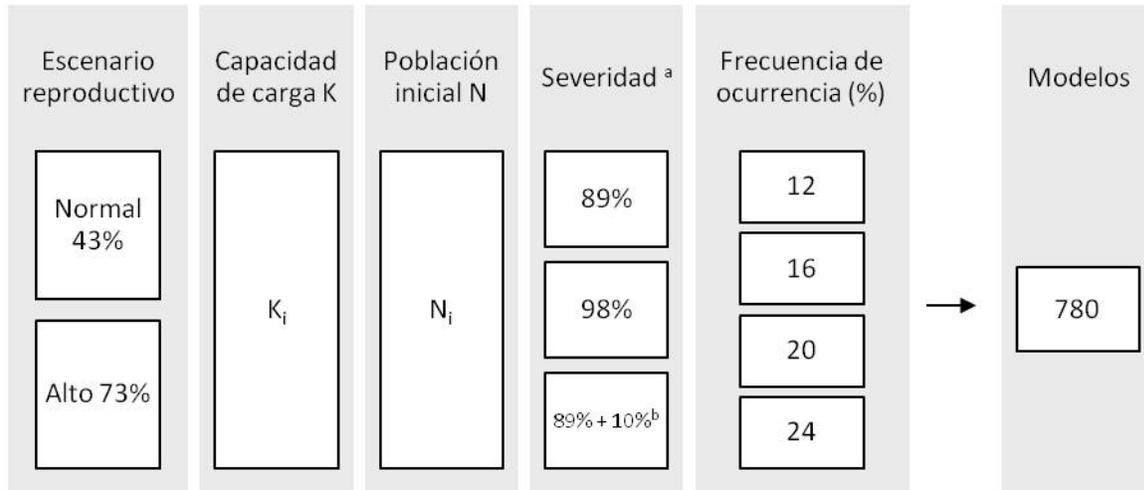
Estación de Janos			Antelope Wells					
Año	PA (mm)	IS	Año	PA (mm)	IS	Año	PA (mm)	IS
1961	340.0	0.04	1958	361.7	0.16	1991	496.0	0.59
1962	274.5	-0.16	1959	292.0	-0.06	1992	350.0	0.13
1963	407.0	0.24	1960	195.0	-0.37	1993	303.4	-0.02
1964	315.5	-0.04	1961	306.1	-0.02	1994	184.9	-0.41
1965	231.2	-0.30	1962	381.6	0.23	1995	260.7	-0.16
1966	240.2	-0.27	1963	406.1	0.31	1996	237.0	-0.24
1967	232.0	-0.29	1964	416.5	0.34	1997	358.8	0.15
1968	313.0	-0.05	1965	238.0	-0.23	1998	248.5	-0.20
1969	324.1	-0.01	1966	417.1	0.34	1999	209.4	-0.33
1970	274.1	-0.16	1967	339.2	0.09	2000	278.0	-0.11
1971	224.1	-0.32	1968	300.0	-0.04	2001	231.5	-0.26
1972	401.1	0.22	1969	268.3	-0.14	2002	199.2	-0.36
1973	304.1	-0.07	1970	289.0	-0.07	2003	122.3	-0.61
1974	401.2	0.22	1971	216.0	-0.31	2004	378.5	0.22
1975	333.9	0.02	1972	473.0	0.52	2005	241.1	-0.22
1976	411.0	0.25	1973	278.2	-0.11	2006	309.7	0.00
1977	468.2	0.43	1974	344.2	0.11	2007	320.2	0.03
1978	281.1	-0.14	1975	150.2	-0.52	2008	137.0	-0.56
1979	161.2	-0.51	1976	289.0	-0.07			
1980	142.1	-0.57	1977	528.4	0.70			
1981	385.0	0.17	1978	254.9	-0.18			
1982	266.0	-0.19	1979	250.6	-0.19			
1983	408.0	0.24	1980	148.4	-0.52			
1984	364.0	0.11	1981	356.3	0.15			
1985	344.0	0.05	1982	288.9	-0.07			
1986	458.5	0.40	1983	402.1	0.29			
1987	371.5	0.13	1984	388.5	0.25			
1988	447.8	0.37	1985	309.9	0.00			
1989	220.3	-0.33	1986	547.5	0.76			
1990	358.4	0.09	1987	410.1	0.32			
1991	486.4	0.48	1988	400.6	0.29			
1992	313.5	-0.04	1989	298.3	-0.04			
1993	319.8	-0.03	1990	452.4	0.45			

Apéndice II. Tamaño poblacional estimado (capacidad de carga) para 35 colonias del Complejo JCG. Número de cuadrantes (NC), densidad relativa promedio para el periodo 2001-2010 (Den), desviación estándar (DE) y densidad ajustada por índice de observabilidad (DenC).

Colonia	NC	Den (perros/ha)	DE	DenC (perros/ha)	Área (ha)	Tamaño estimado
Buenos Aires c	2	4.30	2.83	7.60	101	767
El Águila	3	8.84	6.09	15.63	303	4,741
El Apache	3	7.93	2.96	14.02	16	218
El Cuervo	17	3.95	2.76	6.98	6,683	46,647
El Cuervo S1	2	2.50	0.28	4.42	8	33
El Cuervo m	2	4.70	1.70	8.30	19	156
El Gavilán a	3	10.42	4.97	18.42	54	985
El Gavilán b	1	8.57		15.14	1	17
El Gavilán d	1	2.30		4.06	2	6
El Gavilán e	2	9.00	7.21	15.90	10	163
El Gavilán f	1	31.25		55.21	9	513
El Gavilán S	4	9.19	4.16	16.23	32	515
El Toro	3	6.13	1.46	10.84	100	1,085
El Uno La Bascula	1	16.02		28.30	23	651
El Uno N	3	5.63	4.13	9.94	27	265
El Uno NA	1	13.02		23.01	6	143
El Uno S1	3	14.21	8.98	25.11	16	398
La Bascula	28	8.49	4.33	14.99	2,406	36,067
Loma El Huérfano	5	2.86	1.20	5.05	16	83
Los Bejucos a	2	6.60	3.96	11.66	7	83
Los Bejucos b	2	5.70	5.80	10.07	43	436
Los Ratones E	2	5.70	6.36	10.07	8	76
Los Ratones S	4	7.32	4.65	12.93	9	116
Los Ratones W	3	8.20	7.85	14.48	64	932
Mata Ortiz	2	3.50	1.13	6.18	71	441
Monteverde a	11	8.69	4.42	15.35	3,190	48,985
Monteverde g	2	9.40	6.65	16.61	6	93
Ojitos S	1	2.70		4.77	247	1,177
Pancho Villa b	2	2.90	0.85	5.12	46	235
Pancho Villa c	2	39.00	18.38	68.90	4	285
Pancho Villa d	4	8.40	6.06	14.84	310	4,599
Papalote San Pedro	3	16.41	13.56	28.99	12	342
Presa Casa de Janos	3	8.60	5.31	15.19	7	99
Tierras Prietas W	3	4.43	3.96	7.83	255	1,997
Tres Álamos	5	12.88	7.36	22.75	15	350

Apéndice III. Combinación de parámetros para la generación de modelos en los análisis de (A) sequía y (B) episodios epizooticos de peste bubónica.

A



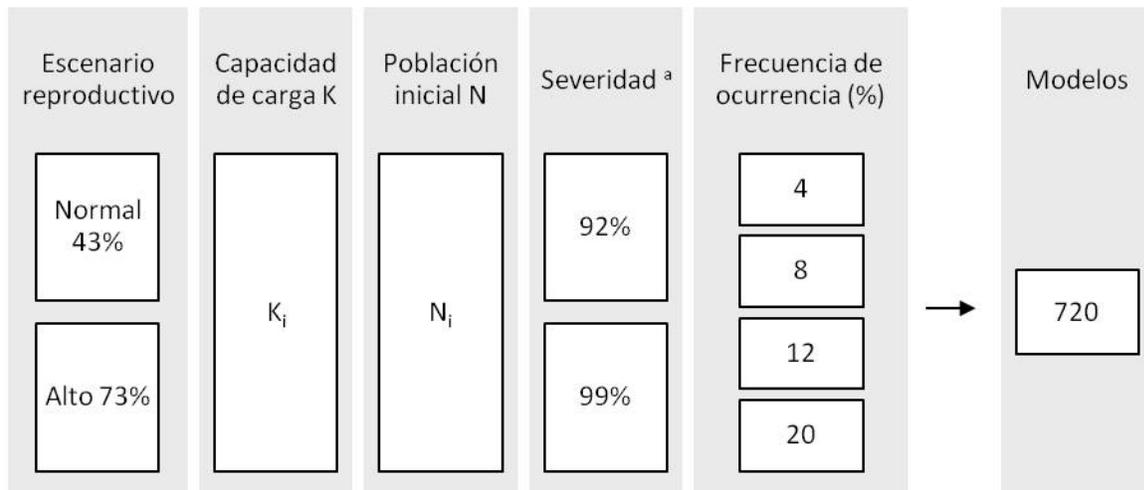
^a Severidad en la reproducción (reducción en el porcentaje de hembras adultas reproductivas).

^b Incluye severidad adicional (10%) en la supervivencia de los individuos.

K_i=50, 75, 100, 150, 250, 500 y 750 individuos.

N_i= 12.5, 25, 50, 75 y 87.5 % de K.

B



^a Severidad en la supervivencia de los individuos.

K_i=50, 100, 250, 500, 750, 1 000, 2 000, 3 000, 5 000 y 10 000 individuos

N_i= 12.5, 25, 50, 75 y 87.5 % de K

Apéndice IV. Valores de sensibilidad proporcional (S) obtenidos del análisis comparativo para los modelos de sequía y peste bubónica con variaciones de la capacidad de carga (K) en escenarios de reproducción normal y alta.

K	Escenario Reproductivo	Sequía		Peste Bubónica	
		Probabilidad ocurrencia	Severidad	Probabilidad ocurrencia	Severidad
250	Normal	0.035	-0.005	0.164	0.000
	Alta	0.075	-0.010	0.145	-0.060
500	Normal	0.050	-0.005	0.135	-0.060
	Alta	0.070	-0.020	0.170	-0.070
1,000	Normal	0.025	-0.005	0.140	-0.055
	Alta	0.055	-0.005	0.140	-0.075
3,000	Normal	0.025	-0.005	0.100	-0.060
	Alta	0.055	0.010	0.145	-0.050
5,000	Normal	0.031	-0.010	0.140	-0.050
	Alta	0.060	-0.010	0.130	-0.085
10,000	Normal	0.025	-0.098	0.115	-0.075
	Alta	0.050	-0.005	0.140	-0.055

Apéndice V. Unidad básica de presentación para las probabilidades de extinción en el análisis de los modelos de (A) sequía y (B) peste bubónica, presentadas conjuntamente en los apéndices VI y VII. La cuadrícula representa el conjunto de modelos para una determinada capacidad de carga (K) y frecuencia de ocurrencia del evento (tomado con modificaciones de Miller 2008). Las filas corresponden al modelo base (MB) y a las variaciones en la severidad del evento (i.e. 89%, 98%), mientras las columnas a los cambios del tamaño inicial de la población (12.5 a 87.5% de K). Cada recuadro representa un modelo y la probabilidad de extinción para una combinación de parámetros específica. La probabilidad de extinción fue clasificada en niveles de riesgo de extinción *alto* ($P(E) \geq 0.50$), *moderado* ($P(E) < 0.50$), *tolerante* ($P(E) \leq 0.20$) y *bajo* ($P(E) \leq 0.05$), y (C) representados por colores independientes.

A

Análisis de Sequia

K=250	12.5	25	50	75	87.5
Modelo Base					
89%					
98%					
89% + 5%					

B

Análisis de Peste

	12.5	25	50	75	87.5
Modelo Base					
92%					
99%					

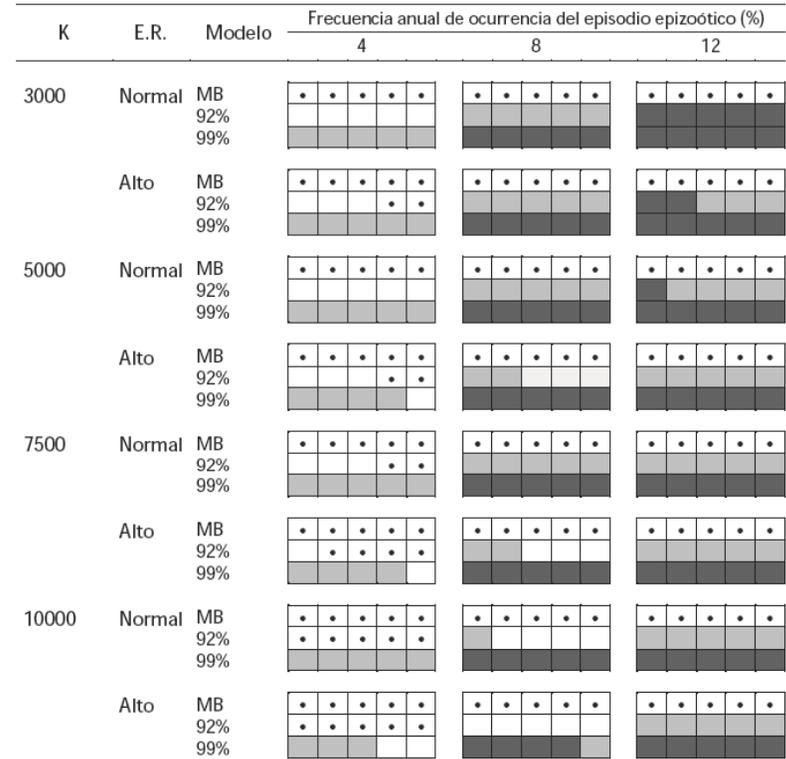
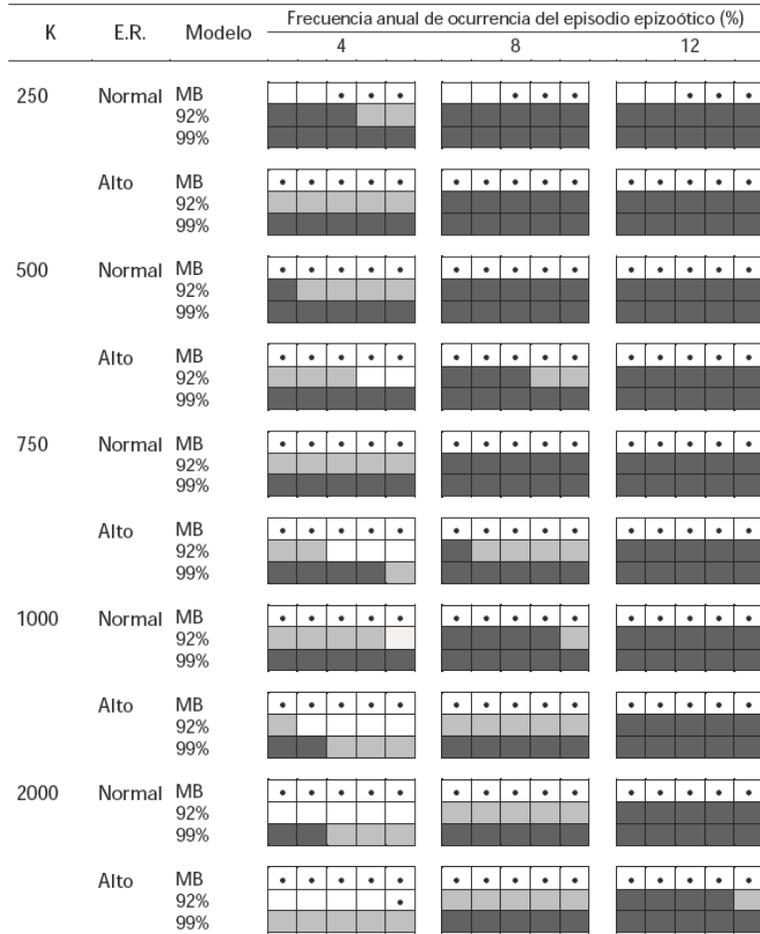
C

Riesgo	P(E)	
Alto	≥ 0.50	
Moderado	0.20 - 0.50	
Tolerante	0.05 - 0.20	
Bajo	≤ 0.05	

Apéndice VI. Probabilidades de extinción para los modelos generados en el análisis de eventos de sequía. Capacidad de carga (K), escenario reproductivo (E.R.) y modelo base (MB).

K	E.R.	Modelo	Frecuencia anual de ocurrencia del evento de sequía (%)			
			12.5	16	20	24
75	Normal	MB 89% 98% 89% + 10%				
		Alta MB 89% 98% 89% + 10%				
100	Normal	MB 89% 98% 89% + 10%				
		Alta MB 89% 98% 89% + 10%				
150	Normal	MB 89% 98% 89% + 10%				
		Alta MB 89% 98% 89% + 10%				
250	Normal	MB 89% 98% 89% + 10%				
		Alta MB 89% 98% 89% + 10%				
500	Normal	MB 89% 98% 89% + 10%				
		Alta MB 89% 98% 89% + 10%				
750	Normal	MB 89% 98% 89% + 10%				
		Alta MB 89% 98% 89% + 10%				

Apéndice VII. Probabilidades de extinción para los modelos generados en el análisis de peste bubónica. Capacidad de carga (K), escenario reproductivo (E.R.) y modelo base (MB).



Apéndice VIII. Estimaciones de densidad relativa de perros llaneros para 15 colonias del Complejo JCG en el verano de 2010.

Colonia	No. Cuadrantes	Área Cuadrante (ha)	No. Perros Llaneros ^a	Densidad (perros/ha)
Papalote San Pedro	1	2.56	19	7.42
El Gavilán b	1	1.4	12	8.57
El Uno N	1	1.92	18	9.38
La Báscula	8	2.56	28	11.21
La Báscula 1	1	1.92	25	13.02
El Uno NA	1	1.92	25	13.02
Los Ratones S	1	2.56	34	13.28
El Gavilán a	1	2.56	35	13.67
El Gavilán S	1	2.56	37	14.45
El Águila	1	2.56	39	15.23
El Uno-La Báscula	1	2.56	41	16.02
Los Ratones W	1	2.56	44	17.19
Tres Álamos	2	2.56	43	19.14
El Águila 1	1	1.92	45	23.44
El Gavilán F	1	1.92	60	31.25

^a Conteo máximo de perros llaneros en la superficie

Apéndice IX. Estimaciones de densidad relativa de perros llaneros en las colonias de reintroducción La Báscula y El Cuervo entre 2001 y 2010.

El Cuervo			La Báscula		
Año	Densidad (perros/ha)	Fuente ^a	Año	Densidad (perros/ha)	Fuente ^a
2001	9.00	LECFS	2004	5.33	LECFS
2001	8.10	LECFS	2005	5.56	LECFS
2001	7.70	LECFS	2005	14.10	Ávila-Flores 2009
2001	3.00	LECFS	2005	12.90	Ávila-Flores 2009
2002	4.89	LECFS	2005	12.10	Ávila-Flores 2009
2002	4.00	LECFS	2006	9.80	Ávila-Flores 2009
2004	1.56	LECFS	2006	6.60	Ávila-Flores 2009
2004	1.56	LECFS	2006	6.30	Ávila-Flores 2009
2004	1.33	LECFS	2006	5.50	Ávila-Flores 2009
2004	1.33	LECFS	2006	4.70	Ávila-Flores 2009
2004	1.11	LECFS	2006	3.50	Ávila-Flores 2009
2004	1.11	LECFS	2006	3.50	Ávila-Flores 2009
2004	1.11	LECFS	2006	1.60	Ávila-Flores 2009
2005	1.78	LECFS	2006	1.20	Ávila-Flores 2009
2005	6.30	Ávila-Flores 2009	2007	32.00	Ávila-Flores 2009
2005	5.90	Ávila-Flores 2009	2007	14.80	Ávila-Flores 2009
2005	2.00	Ávila-Flores 2009	2007	12.90	Ávila-Flores 2009
2006	3.50	Ávila-Flores 2009	2007	11.70	Ávila-Flores 2009
2006	2.30	Ávila-Flores 2009	2007	10.20	Ávila-Flores 2009
2006	2.30	Ávila-Flores 2009	2007	7.00	Ávila-Flores 2009
2007	5.90	Ávila-Flores 2009	2007	6.30	Ávila-Flores 2009
2007	2.70	Ávila-Flores 2009	2007	4.30	Ávila-Flores 2009
2008	1.50	LECFS	2007	2.70	Ávila-Flores 2009
			2008	5.00	LECFS
			2008	4.00	LECFS
			2010	16.02	CSG
			2010	16.02	CSG
			2010	15.63	CSG
			2010	13.67	CSG
			2010	13.28	CSG
			2010	13.02	CSG
			2010	11.72	CSG
			2010	9.38	CSG
			2010	9.38	CSG
			2010	8.20	CSG
			2010	7.81	CSG
			2010	7.42	CSG
			2010	5.86	CSG

^a LECFS: Estimaciones de densidad basadas en los datos de monitoreo del Laboratorio de Ecología y Conservación de Fauna Silvestre. CSG: Estimaciones de densidad provenientes de conteos de perros realizados por el autor en el verano de 2010.

Apéndice X. Resultados de la prueba de Kolmogorov-Smirnov (D) para las comparaciones entre las probabilidades de extinción (P(E)) del modelo base y cada uno de los escenarios de depredación (número de hurones) en escenarios de reproducción normal (RN) y alta (RA), y entre escenarios de reproducción para un mismo escenario de depredación (RN vs. RA)

Modelos	Reproducción Normal (43%)			Reproducción Alta (73%)			RN vs RA	
	P(E)	D	P	P(E)	D	P	D	P
Modelo Base	0.000			0.000				
8 Hurones								
5 años	0.000	0.000	p > 0.10	0.000	0.000	p > 0.10	0.000	p > 0.10
10 años	0.002	0.077	p > 0.10	0.000	0.000	p > 0.10	0.077	p > 0.10
25 años	0.151	0.731	p < 0.001	0.014	0.577	p < 0.001	0.423	p < 0.025
15 Hurones								
5 años	0.000	0.000	p > 0.10	0.000	0.000	p > 0.10	0.000	p > 0.10
10 años	0.024	0.731	p < 0.001	0.001	0.038	p > 0.10	0.038	p < 0.001
25 años	0.701	0.769	p < 0.001	0.139	0.654	p < 0.001	0.423	p < 0.025
20 Hurones								
5 años	0.000	0.000	p > 0.10	0.000	0.000	p > 0.10	0.000	p > 0.10
10 años	0.069	0.769	p < 0.001	0.004	0.731	p < 0.001	0.731	p < 0.001
25 años	0.941	0.808	p < 0.001	0.339	0.731	p < 0.001	0.423	p < 0.025
30 Hurones								
5 años	0.007	0.846	p < 0.001	0.002	0.192	p > 0.10	0.808	p < 0.001
10 años	0.304	0.846	p < 0.001	0.043	0.769	p < 0.001	0.692	p < 0.001
25 años	1.000	0.808	p < 0.001	0.715	0.808	p < 0.001	0.462	p < 0.01