

MODELADO DE LA DISTRIBUCIÓN ESPACIAL DE *Cynomys* spp.: ¿MODELAR EL GÉNERO O LA ESPECIE?

Tamara Mila Rioja Paradela, Carolina Orantes García, María Elena Torres Olave, Segundo Jordán Orantes Alborez, Eduardo Espinoza Medinilla, Dulce María Pozo Gómez, Arturo Carrillo Reyes, Jorge Paz Tenorio

RESUMEN

Pocos estudios se han centrado en modelar la distribución espacial de las cinco especies de *Cynomys*, a pesar de que se reconoce su importante papel ecológico en la composición del suelo, los patrones de vegetación y de la biodiversidad. Mediante el uso de Modelos de Distribución de Especies (MDE), integrados con registros de campo y variables ambientales, la investigación buscó determinar si es posible utilizar el concepto de la transferencia de MDE, y contestar a la pregunta de si es más eficaz modelar a nivel de género que a nivel de especie. Se utilizó el algoritmo de MaxEnt, correlacionando la presencia de las especies con factores ambientales en una vasta área desde Canadá hasta México. Se encontraron diferencias considerables en la distribución espacial entre las especies, siendo *C. ludovicianus* la que presentó áreas de distribución espacial más extensas y *C. parvidens* las más reducidas, así como bajos valores de superposición. Modelar cada especie individualmente es más eficaz que modelar el género debido a las significativas diferencias interspecíficas en preferencias ambientales y rasgos genéticos y comportamentales. La investigación destaca las adaptaciones ecológicas, fisiológicas y comportamentales únicas de cada especie, moldeadas por sus condiciones ambientales específicas y su historia evolutiva.

Palabras clave: MaxEnt; modelado; Norteamérica; perrito llanero; presencia.

SPATIAL DISTRIBUTION MODELLING OF *Cynomys* spp.: MODEL THE GENUS OR THE SPECIES?

ABSTRACT

Few studies have focused on modeling the spatial distribution of the five *Cynomys* species, despite their recognized ecological role in soil composition, vegetation patterns, and biodiversity. Using Species Distribution Models (SDMs), integrated with field records and environmental variables, this study seeks to determine whether the concept of SDM transfer is feasible and to answer the question of whether modeling at the genus level is more effective than at the species level. The MaxEnt algorithm was used, correlating species presence with environmental factors across a vast area from Canada to Mexico. The results indicate considerable differences in spatial distribution among the species, with *C. ludovicianus* having the largest spatial distribution areas and *C. parvidens* the smallest, as well as low overlap. The results indicated that modeling each species individually is more effective than modeling the genus due to significant interspecific differences in environmental preferences and genetic and behavioral traits. The research highlights the unique ecological, physiological, and behavioral adaptations of each species, shaped by its specific environmental conditions and evolutionary history.

Key words: MaxEnt; modeling method; North America; prairie dog; presence.

1. INTRODUCCIÓN

Cynomys es un género perteneciente a la familia Sciuridae, el cual incluye cinco especies de roedores: *C. ludovicianus*, *C. leucurus*, *C. parvidens*, *C. gunnisoni* y *C. mexicanus*. Estas especies desempeñan un papel ecológico crucial, no solo para su propia supervivencia, sino también para la salud de sus ecosistemas y la biodiversidad que sustentan: Cynomys influye significativamente en la composición y las propiedades del suelo, lo que a su vez afecta los patrones de vegetación y la infiltración de agua, configurando así el paisaje mediante sus actividades de pastoreo y de formación de madrigueras; su ingeniería ecosistémica crea diversos hábitats que sustentan una amplia gama de especies. Cynomys también tiene profundas implicaciones en la dinámica depredador-presa y en sus interacciones con otros herbívoros; su dinámica poblacional puede tener efectos en cascada sobre la comunidad ecológica en general (PIZZIMENTI Y HOFFMANN, 1973; PIZZIMENTI Y COLLIER, 1975; CEBALLOS *et al.*, 1993; CEBALLOS *et al.*, 1999; LOMOLINO Y SMITH, 2001; LOMOLINO Y SMITH, 2004; SCOTT-MORALES *et al.*, 2004; SCOTT-MORALES *et al.*, 2005; MAGLE *et al.*, 2005; LEHMER *et al.*, 2006; PAULI *et al.*, 2006; SHIPLEY Y READING, 2006; RIOJA *et al.*, 2009; ESTRADA-CASTILLÓN *et al.*, 2010; GUERNSEY *et al.*, 2023).

Todas las especies de Cynomys se distribuyen en Norte América y están incluidas en la Lista Roja de la UICN debido a la disminución de sus poblaciones a lo largo de su área de distribución geográfica; *C. mexicanus* y *C. parvidens* están catalogadas como Amenazadas debido a que sus poblaciones están gravemente fragmentadas (ROACH, 2018; ÁLVAREZ-CASTAÑEDA *et al.*, 2019), mientras que el resto están catalogadas como Preocupación Menor (CASSOLA, 2016a, 2016b, CASSOLA, 2019). Las principales amenazas son la pérdida y fragmentación del hábitat por la agricultura, la ganadería y la urbanización; la extracción de agua superficial (uso agrícola); la caza; las especies invasoras y otras especies problemáticas; poca variabilidad genética y enfermedades exóticas a las que los perritos de las praderas son muy susceptibles; las actividades de control por parte del gobierno, organizaciones privadas e individuos mediante envenenamiento y disparos; y las sequías por el cambio climático y las condiciones meteorológicas severas (CEBALLOS *et al.*, 1999; SCOTT-MORALES *et al.*, 2005; ESTRADA-CASTILLÓN *et al.*, 2010; CASSOLA, 2016b; ROACH, 2018; ÁLVAREZ-CASTAÑEDA *et al.*, 2019, CASSOLA, 2019). Estos autores sugieren que los estudios relativos al tamaño, la distribución y las dinámicas poblacionales son necesarios para el adecuado establecimiento de futuras acciones de conservación de las cinco especies de Cynomys.

Los Modelos de Distribución de Especies (MDE) se han convertido en herramientas clave para la planificación de la conservación, especialmente ante los desafíos que plantea el cambio climático. Al integrar datos de ocurrencia de especies con variables ambientales, los MDE permiten predecir su distribución espacial en diversos escenarios ambientales. Sin embargo, estos modelos presentan incertidumbres, especialmente en cuanto a las interacciones con otras especies y variables ambientales (CARNEIRO *et al.* 2016). A pesar de estas limitaciones, los MDE siguen siendo una de las mejores herramientas disponibles para transmitir visualmente las condiciones futuras y los resultados espaciales (PORFIRIO *et al.*, 2014; QIAO *et al.* 2017). Los MDE pueden utilizarse con especies raras o con pocos registros, e incluso se ha evaluado la posibilidad de utilizar estos modelos con registros de especies o subespecies relacionadas, lo que permite modelar especies poco conocidas o analizar posibles relaciones de distribución entre especies relacionadas a diversos niveles. En los MDE, el concepto denominado transferencia implica el uso de los datos de presencia de una especie para modelar la distribución de otra, generalmente bajo el supuesto de preferencias ecológicas o ambientales compartidas (STEPHENSON *et al.*, et al. 2006; MANZOR *et al.*, 2018). La integración de datos de ocurrencia de especies estrechamente relacionadas con distintos grados de superposición de nichos mejora la precisión de los MDE para especies focales, especialmente cuando hay una superposición de nichos significativa (QIAO *et al.*, 2017); en el caso de Cynomys, al menos *C. ludovicianus*, *C. parvidens* y *C. leucurus* comparten parte de la misma distribución histórica y actual (CHOI, 2015; ROACH, 2018). Es por ello que nos planteamos contestar a la pregunta de si es posible aplicar el concepto de transferibilidad a Cynomys, es decir, determinar qué es más efectivo, si modelar cada especie

individualmente o modelar todo el género, y con ello contribuir al uso eficaz de los MDE para el desarrollo de protocolos futuros de conservación de estos roedores.

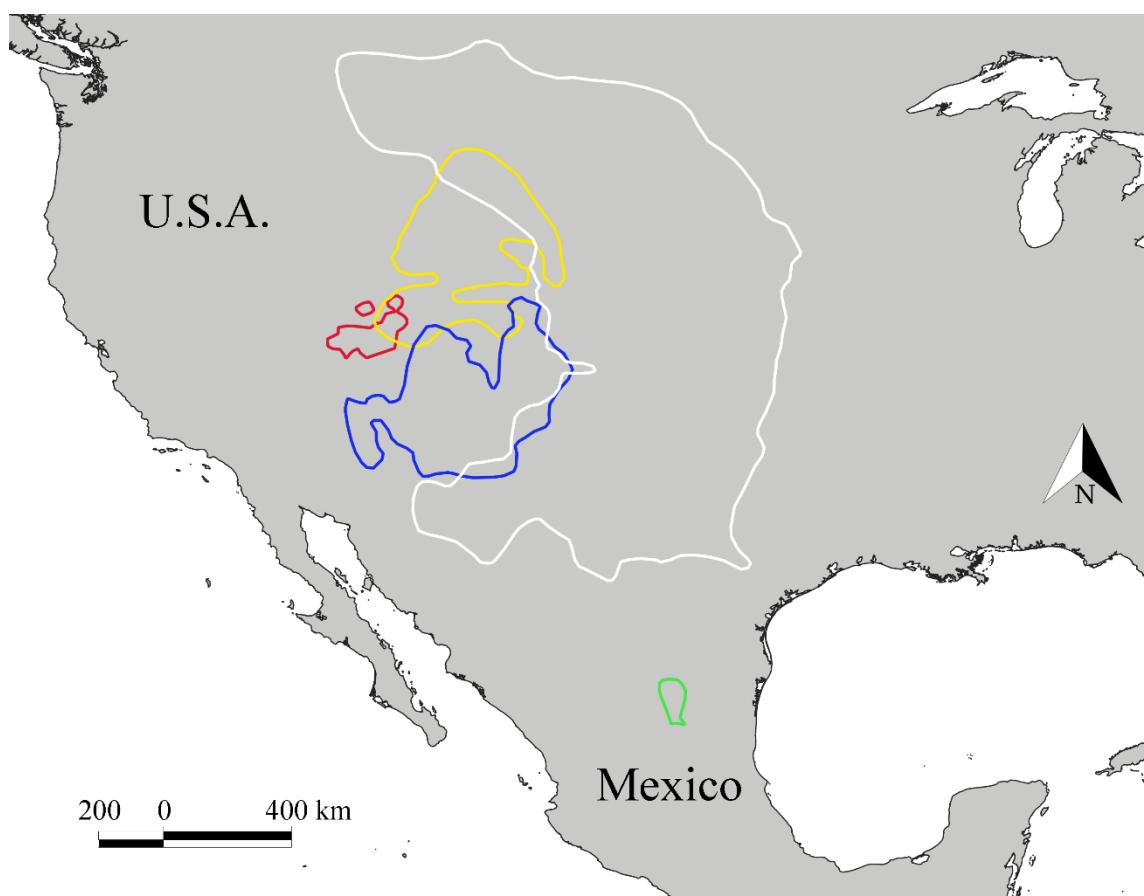
2. MÉTODOS

ÁREA DE ESTUDIO

Se utilizó el área de distribución total del género *Cynomys* (desde Canadá hasta México) como área de calibración para los modelos, abarcando un área de 11 132 400 km². El área total incluyó la distribución de *C. leucurus*, *C. gunnisoni*, *C. parvidens*, *C. ludovicianus* y (Figura 1).

FIGURA 1.

Distribución de las cinco especies de *Cynomys* según la Lista Roja de la IUCN. *C. mexicanus* (polígono verde), *C. ludovicianus* (polígono blanco), *C. gunnisoni* (polígono azul), *C. leucurus* (polígono amarillo), *C. parvidens* (polígono rojo).



Fuente: Elaboración propia

BASE DE DATOS

Se creó una base de datos con los registros de individuos de *Cynomys* spp. en Canadá, Estados Unidos y México, desde el año 2000 al año 2024. La información se obtuvo de las siguientes bases de datos científicas: Sistema Nacional de Información sobre Biodiversidad de México de la Comisión Nacional para el Conocimiento de la Biodiversidad (CONABIO, 2024), y Biodiversity Information Facility (GBIF, 2024). En total se obtuvieron 12 431 registros de *Cynomys* spp. (*C.*

leucurus: 435, *C. gunnisoni*: 1 049, *C. parvidens*: 197, *C. ludovicianus*: 6 524 y *C. mexicanus*: 4 226). Posteriormente, para reducir la correlación espacial entre los registros de presencia de especies, se aplicó una limpieza espacial de datos con ayuda del paquete “spThin” para el software R y su interfaz gráfica Rstudio (AIELLO-LAMMENS *et al.*, 2015; POSIT TEAM, 2024, R CORE TEAM, 2024). Se obtuvieron 3439 registros finales para *Cynomys* spp. (*C. leucurus*: 239, *C. gunnisoni*: 513, *C. parvidens*: 154, *C. ludovicianus*: 1 836 and *C. mexicanus*: 697).

VARIABLES AMBIENTALES

Para la calibración y ajuste del modelo se utilizaron 19 variables bioclimáticas generadas para el proyecto WorldClim versión 2.1, así como una capa de elevación con una resolución espacial de 30 arc-seconds (~1 km² por pixel), que resulta de interpolar los promedios mensuales de las estaciones meteorológicas mundiales de 1950 a 2000 (FICK Y HIJMANS, 2017). Todas las variables ambientales se recortaron utilizando el área de calibración, incluyendo los límites de distribución de *Cynomys* spp. (Figura 1). Se realizó una selección de capas mediante la prueba del coeficiente de correlación de Pearson entre todas las variables bioclimáticas y climáticas, seleccionando aquellas con valores de correlación inferiores a 0,7 (PHILLIPS Y DUSÍK, 2008; GORMELY *et al.*, 2011). Los análisis de correlación se desarrollaron utilizando el paquete “base” del software R y su interfaz gráfica Rstudio (PORIT TEAM, 2024; R CORE TEAM, 2024).

MODELOS DE DISTRIBUCIÓN

Para crear los modelos se utilizó el algoritmo MaxEnt 4.4.4, el cual ha demostrado tener buenos resultados no sólo en Biogeografía, sino en Biología de la Conservación y en Ecología (RADOSAVLIJEVIC Y ANDERSON, 2014; DEB *et al.*, 2020; LÓPEZ-GONZÁLEZ *et al.*, 2023). MaxEnt 4.4.4 funciona con datos de presencia de una especie dada para predecir su distribución geográfica, basándose en la entropía máxima (más cercana a la homogeneidad), sujeta a restricciones y dependiendo de variables ambientales tanto cuantitativas como cualitativas, utilizando una transformación de la tasa de ocurrencia relativa (PHILLIPS Y DUDÍK, 2008). Se usó el 75 % de los datos de ocurrencia para el modelado, mientras que el 25 % restante se empleó para evaluar errores de omisión y comisión. El modelo se configuró con la función logística como formato de salida, generando curvas de respuesta. Se desarrollaron 10 réplicas mediante una validación cruzada, que consistió en la reordenación de los datos para el modelado y la evaluación del modelo obtenido bajo los nuevos parámetros (PHILLIPS *et al.*, 2006). Se seleccionó “Random seed”, lo que evita que MaxEnt 4.4.4 repita el mismo muestreo en cada instancia; además, se seleccionaron las opciones “do clamping” y se desactivó “extrapolation”, para evitar que MaxEnt 4.4.4 tome un valor límite de la región de calibración y lo extienda, evitando así extrapolaciones indeseables del modelo. Mediante una prueba Jackknife, se evaluaron las variables utilizadas en el modelo y se obtuvo la información que proporcionan y el porcentaje del modelo que explican. Mediante el área bajo la curva (AUC), ese evaluó la capacidad predictiva de los modelos de distribución generados mediante un gráfico. Los valores de AUC pueden interpretarse como la probabilidad de que, al elegir aleatoriamente un punto de presencia y uno de ausencia, el punto de presencia tenga un mayor valor de idoneidad o probabilidad de presencia en el modelo (PHILLIPS *et al.*, 2006; PHILLIPS Y DUDÍK, 2008). El mapa de probabilidad de distribución se recategorizó en un mapa binario (0 = ausencia, 1 = presencia), utilizando el valor de presencia de entrenamiento del percentil 10 como línea de corte (LIU *et al.*, 2005), se utilizó este método considerando su eficiencia, y que la mayoría de los estudios lo utilizan, facilitando su comparabilidad. Se eliminaron aquellos pixeles totalmente fuera de los polígonos de distribución proyectada o en áreas evidentemente no accesibles para las especies.

Se calcularon las matrices de confusión y las tasas de comisión/omisión de los modelos para cada una de las especies (ALLOUCHE *et al.*, 2006). Los mapas finales de distribución espacial se generaron utilizando QGIS 3.2 (QGIS.org, 2024).

COMPARACIÓN DE MODELOS

Se realizó un análisis de superposición para determinar en qué medida el modelado de cada especie predijo la distribución de las demás especies modeladas entre sí. Para efectos de este análisis se asumió que una mayor superposición en el área de distribución modelada significa que el modelo no reconoce diferencias entre especies y por lo tanto puede utilizarse para predecir la distribución de especies relacionadas. Para comparar las condiciones ambientales entre las áreas de distribución de las cinco especies, se obtuvo una muestra aleatoria de 100 presencias para cada especie de *Cynomys* spp. Posteriormente, del conjunto de variables bioclimáticas del WorldClim versión 2.1 se seleccionaron la temperatura y precipitación promedio mensuales, que son fundamentales para determinar la distribución espacial de especies tanto animales como vegetales (BUCLINK *et al.*, 2015; PEARCE-HIGGINS *et al.*, 2015). Para dichas variables se obtuvo el valor correspondiente para todo el conjunto de 100 registros aleatorios.

Posteriormente, se realizó una comparación entre los valores de ambas variables mediante una prueba ANOVA y una prueba de Tukey para determinar si existía una diferencia significativa de las variables ambientales entre las áreas de distribución de las cinco especies de *Cynomys*, bajo el supuesto de que al no encontrar una diferencia estadísticamente significativa en los valores de temperatura o de precipitación al comparar el género y las especies, el modelo puede utilizarse para predecir la distribución de especies relacionadas.

Finalmente, se calculó el índice D de Schoener para estimar el grado de traslape entre las distribuciones potenciales binarizadas de cada especie y del género (WARREN *et al.*, 2008). El análisis de superposición y estadístico se realizó mediante R, RStudio y el paquete "raster" y sus dependencias (HIJMANS, 2023; POSIT TEAM, 2024; R CORE TEAM, 2024). Todas las capas y el script utilizado para los análisis se encuentran disponibles en el repositorio: <https://doi.org/10.5281/zenodo.17771244>

3. RESULTADOS

Los MDE mostraron que *C. ludovicianus* ocupa la mayor superficie, mientras que *C. parvidens* ocupa la menor (*Cynomys* spp.: 2 113 072 km², *C. ludovicianus*: 1 249 538 km², *C. gunnisoni*: 274 098 km², *C. leucurus*: 233 583 km², *C. mexicanus*: 23 078 km², *C. parvidens*: 13 956 km²; Figura 2).

Por otro lado, de acuerdo con los valores de AUC, todos los modelos predijeron eficientemente la presencia de cada una de las especies de *Cynomys*. Sin embargo, al modelar la presencia de las cinco especies simultáneamente (todo el género), el valor de AUC se redujo a 0.87 en promedio, resultando en un modelo menos preciso.

El resultado del análisis de superposición entre las distribuciones de las especies resultó en valores bajos, siendo la superposición entre *C. ludovicianus* y *C. gunnisoni* la que obtuvo el valor más alto. Al comparar las condiciones ambientales (temperatura y precipitación) de la presencia de las cinco especies, se encontró una diferencia estadísticamente significativa entre *C. mexicanus* ($p < 0.05$) y el resto de las especies, así como entre *C. ludovicianus* y *C. parvidens* ($p < 0.05$). Estos resultados fueron confirmados por el cálculo del índice D de Schoener, con un bajo nivel de traslape entre las áreas predichas para las especies en concordancia con el análisis de superposición (Tabla 1).

Al analizar las matrices de confusión, así como las tasas de comisión/omisión, los modelos mostraron ser eficientes en la predicción de las áreas de distribución de las especies y del género (Tabla 2).

TABLA 1.

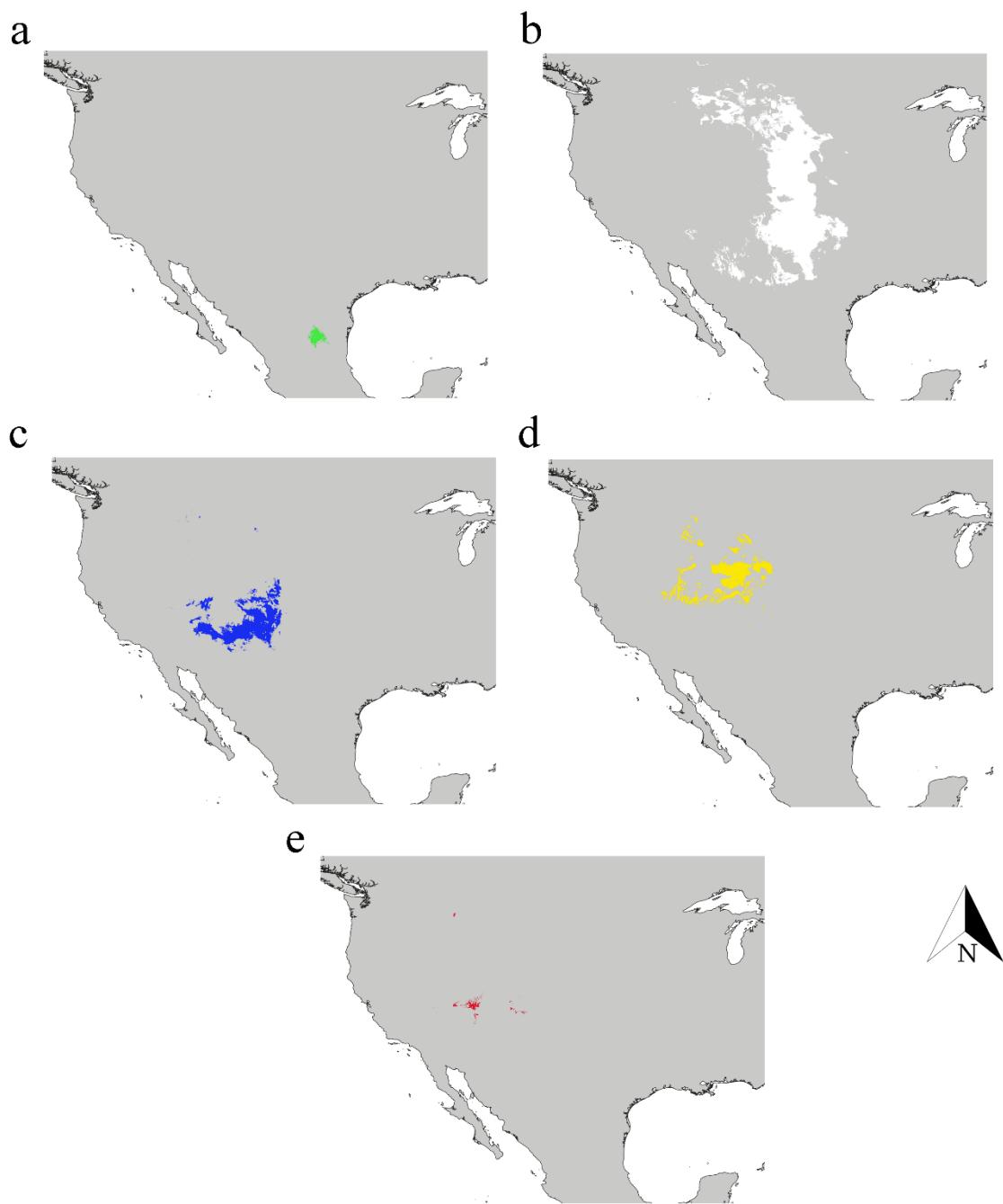
Área de superposición en el área de distribución potencial entre las cinco especies de *Cynomys* (kilómetros cuadrados) y mediante el índice D de Schoener.

Área de superposición				
	<i>C. mexicanus</i>	<i>C. ludovicianus</i>	<i>C. leucurus</i>	<i>C. gunnisoni</i>
<i>C. parvidens</i>	0	0	120	9 709
<i>C. mexicanus</i>		0	0	0
<i>C. ludovicianus</i>			21	20 632
<i>C. leucurus</i>				5 303

Índice D de Schoener				
	<i>C. mexicanus</i>	<i>C. ludovicianus</i>	<i>C. leucurus</i>	<i>C. gunnisoni</i>
<i>C. parvidens</i>	0.0000	0.0000	9.8552e-04	0.0674
<i>C. mexicanus</i>		0.0000	0.0000	0.0000
<i>C. ludovicianus</i>			2.8312e-05	0.0271
<i>C. leucurus</i>				0.0209

FIGURA 2.

Distribución espacial de especies del género *Cynomys* utilizando el MDE del algoritmo de Maxent. *C. mexicanus* (a), *C. ludovicianus* (b), *C. gunnisoni* (c), *C. leucurus* (d), *C. parvidens* (e).



Fuente: Elaboración propia

TABLA 2.
Matrices de confusión y tasas de comisión/omisión por especie.

<i>C. gunnisoni</i>	
	0 (fondo) 1 (presencias)
0 (ausencias)	4911 79
1 (presencias)	78 434
Tasas de comisión/omisión	
Presencias Observadas:	513
Puntos de Fondo Generados:	4989

Tasa de Omisión: <i>0.154</i>	Tasa de Comisión: <i>0.0156</i>
<i>C. ludovicianus</i>	
0 (fondo)	1 (presencias)
0 (ausencias)	4879 223
1 (presencias)	51 1613
Tasas de comisión/omisión	
Presencias Observadas: <i>1813</i>	Puntos de Fondo Generados: <i>4930</i>
Tasa de Omisión: <i>0.1215</i>	Tasa de Comisión: <i>0.0103</i>
<i>C. parvidens</i>	
0 (fondo)	1 (presencias)
0 (ausencias)	4884 28
1 (presencias)	86 126
Tasas de comisión/omisión	
Presencias Observadas: <i>154</i>	Puntos de Fondo Generados: <i>4970</i>
Tasa de Omisión: <i>0.1818</i>	Tasa de Comisión: <i>0.0173</i>
<i>C. mexicanus</i>	
0 (fondo)	1 (presencias)
0 (ausencias)	4810 74
1 (presencias)	94 623
Tasas de comisión/omisión	
Presencias Observadas: <i>697</i>	Puntos de Fondo Generados: <i>4904</i>
Tasa de Omisión: <i>0.1062</i>	Tasa de Comisión: <i>0.0192</i>
<i>C. leucurus</i>	
0 (fondo)	1 (presencias)
0 (ausencias)	4868 39
1 (presencias)	68 200
Tasas de comisión/omisión	
Presencias Observadas: <i>239</i>	Puntos de Fondo Generados: <i>4936</i>
Tasa de Omisión: <i>0.1632</i>	Tasa de Comisión: <i>0.0138</i>
<i>Cynomys</i>	
0 (fondo)	1 (presencias)
0 (ausencias)	4937 407
1 (presencias)	73 3022
Tasas de comisión/omisión	
Presencias Observadas: <i>3429</i>	Puntos de Fondo Generados: <i>5010</i>
Tasa de Omisión: <i>0.1187</i>	Tasa de Comisión: <i>0.0146</i>

4. DISCUSIÓN

En todos los casos, según los MDE, la superficie para cada especie de *Cynomys* fue mayor a la reportada en la literatura. Por ejemplo, para *C. mexicanus*, el área ocupada reportada va de entre 231.20 km² a 322 km² (SCOTT-MORALES *et al.*, 2005; GONZÁLEZ-URIIBE *et al.*, 2024), mientras que el modelo reportó un área de distribución espacial de 23 078 km². Esto es porque los MDE muestran toda superficie que cumpla con las características ambientales adecuadas para la presencia de cada especie, basándose en las presencias de entrenamiento. Los resultados del MDE representan datos espacialmente continuos de idoneidad del hábitat (LISSOVSKY *et al.*, 2021), lo que implica que el modelo reconoce áreas aptas para la presencia de las especies, pero

no considera otras características, como la presencia de barreras geográficas e infraestructura humana, entre otras, mismas que afectan a la actual distribución geográfica de *Cynomys* y que han sido reportadas en la literatura (GONZÁLEZ-URIBE *et al.*, 2024). Por ello, es importante señalar que, si bien, en cuatro de las cinco especies, la distribución geográfica llega a ser adyacente en ciertos puntos a lo largo del oeste de Norte América, en otros puntos se ve interrumpida por las barreras geográficas; aunado a ello, *Cynomys mexicanus* se encuentra completamente aislada del resto de las especies. Es claro que estas barreras geográficas juegan un papel clave en la distribución y dinámica poblacional de estos roedores, aunque las cinco especies se localicen en hábitats similares (tipo de suelo, estructura y cobertura de la vegetación; SHOEMAKER *et al.*, 2017; STEPHENS *et al.*, 2018).

Los resultados también muestran que el modelo menos eficiente fue el que consideró las presencias simultáneas de las cinco especies (modelado del género *Cynomys*); es altamente probable que esta baja eficiencia se deba a la alta variabilidad de las condiciones ambientales y climáticas que incluyó el modelado, ya que consideró las temperaturas y precipitaciones del noreste de México y las altamente contrastantes condiciones ambientales y climáticas del norte de los Estados Unidos de América y del sur de Canadá. Aunque la literatura sugiere que la fusión directa de ocurrencias de especies emparentadas para generar los MDE pueden mostrar un mejor rendimiento que los modelos basados únicamente en la especie focal (STEPHENSON *et al.*, 2006; QIAO *et al.* 2017; MANZOOR *et al.*, 2018), en nuestro estudio el modelado de todas las especies de *Cynomys* (todo el género) no fue eficiente cuando se usó para predecir la distribución de una sola especie, ya que si bien es cierto que todas las especies de *Cynomys* provienen de un ancestro genético común, lo que dio lugar a distribuciones históricas más continuas y extensas, las actuales condiciones climáticas, ambientales y de uso del suelo en las áreas de distribución geográfica de cada especie de *Cynomys* son diferentes, lo que resulta en adaptaciones fisiológicas, ecológicas y comportamentales únicas para cada especie:

Los factores clave que contribuyen a la amplia distribución de *C. ludovicianus*, probablemente incluyen su adaptabilidad a diversos entornos, estructura social, estrategias reproductivas y resiliencia a los desafíos ambientales. Uno de los aspectos ecológicos que permiten a *C. ludovicianus* prosperar en una amplia gama de áreas geográficas, superando a sus congéneres en distribución espacial, es su capacidad para habitar varios tipos de hábitat naturales (sabanas, pastizales, matorrales y desiertos), hasta tipos de hábitat artificiales (urbanización rural, cultivos y tierras ganaderas) en tres países diferentes (Canadá, Estados Unidos y México; ARCHER *et al.*, 1987; CEBALLOS *et al.*; 1993; CEBALLOS *et al.*, 1999; LOMOLINO Y SMITH, 2001; SINGHURST *et al.*, 2010; CASTELLANOS-MORALES, 2015; CASSOLA, 2016b). Históricamente *C. ludovicianus* y *C. parvidens* comparten cierta superposición de su distribución geográfica histórica, sin embargo, sus distribuciones actuales son en gran medida distintas.

C. parvidens habita únicamente pastizales entre 1 500 y 2 700 m.s.n.m en Utah, en los Estados Unidos de América (ROACH, 2018); aunado a ello, el área de distribución de *C. parvidens* experimentó una disminución del 87% del área ocupada durante la década de los 80's debido a factores como la pérdida de hábitat y las enfermedades (CLARK Y INNIS, 1982); históricamente, *C. ludovicianus* ocupó también la Gran Cuenca, pero se retiró a un rango más restringido debido a cambios climáticos y actividades humanas como asentamientos humanos y ganadería excesiva (CLARK Y INNIS, 1982; UTAH DIVISION OF WILDLIFE RESOURCES, 2023). Aunado a ello, ambas especies tienen preferencias de alimentación y requerimientos nutricionales distintos, por ejemplo, *C. parvidens* muestra una preferencia por plantas con alto contenido de ácido α -linolénico, lo que influye en su comportamiento de hibernación; esta preferencia dietética se alinea con su necesidad de ciertos ácidos grasos para facilitar un letargo efectivo, una estrategia de supervivencia crítica en duras condiciones invernales que *C. ludovicianus* no requiere (LEHMER *et al.*, 2006).

Nuestros resultados sugieren que los valores más altos de superposición de distribución espacial se dan entre *C. ludovicianus* y *C. gunnisoni*, sin embargo, dicha superposición sólo se da en parte de los Estados Unidos de América, donde ambas especies comparten parte del hábitat; a diferencia de *C. ludovicianus*, *C. gunnisoni* se distribuye únicamente en tres tipos de hábitat naturales diferentes (matorrales, pastizales y desiertos), desde los 1 830 msnm hasta los 3 660

msnm, y sólo a través de Colorado, Arizona, Utah y Nuevo México (Estados Unidos, CASSOLA, 2016a), mientras que la distribución de *C. ludovicianus* abarca tres países diferentes con una gran variedad de condiciones climáticas, de topografía y asociaciones vegetales. La distribución geográfica única de *C. gunnisoni* es atribuible a una combinación de factores ecológicos y evolutivos, ya que como PIZZIMENTI (1976) y SACKETT *et al.*, (2014) ilustran, las divergencias genéticas y morfológicas entre *C. gunnisoni* con otras especies de perritos llaneros, sugieren adaptaciones a nichos ecológicos distintos, lo que se refleja en su ocupación de hábitats con vegetación, clima y topografía específicos, como se detalla en los estudios de VERDOLIN (2007, 2009) y JORDÁN *et al.* (2021). Estas adaptaciones ecológicas han resultado en una clara separación geográfica de otras especies del género, evitando así la competencia directa por los recursos y la superposición de superficies extensas con *C. ludovicianus* (FARID *et al.*, 2022).

En cuanto a *C. mexicanus*, esta especie habita solo en pastizales entre 1 600 msnm y 2 200 msnm a través de Coahuila, Nuevo León y San Luis Potosí en México (ÁLVAREZ-CASTAÑEDA *et al.*, 2019). La distribución geográfica única de *C. mexicanus*, que no se superpone con ninguna otra especie de *Cynomys*, se puede atribuir a una combinación de factores ecológicos, evolutivos y antropogénicos. Ecológicamente, *C. mexicanus*, conocido comúnmente como perrito llanero mexicano, está adaptado a las condiciones de hábitat específicas que prevalecen sólo en el noreste de México, a diferencia de los hábitats de otras especies de perritos llaneros; esta especie prospera en zonas con pastos cortos y evita las zonas con arbustos y pastos altos, que son más comunes en regiones habitadas por otras especies de *Cynomys* (CEBALLOS *et al.*, 1993; SCOTT-MORALES *et al.*, 2004; RIOJA *et al.*, 2009; ESTRADA-CASTILLÓN *et al.*, 2010; MORALES Y COIFFIER, 2017; GONZÁLEZ-URIBE *et al.*, 2024). Los factores evolutivos también desempeñan un papel crucial; estudios genéticos indican que *C. mexicanus* ha evolucionado independientemente de sus parientes más cercanos, lo que ha dado lugar a características físicas y comportamentales distintivas que limitan su capacidad de coexistir con otras especies de perritos llaneros. Existe una divergencia reciente de *C. mexicanus* (hace aproximadamente 230 000 años) a partir de una población relictiva de *C. ludovicianus*, probablemente debido al aislamiento geográfico y a las diferentes presiones evolutivas en su hábitat específico (CASTELLANOS-MORALES, 2015). Finalmente, las influencias antropogénicas, en particular los cambios en el uso del suelo y la destrucción del hábitat en el noreste de México, han restringido aún más la distribución de *C. mexicanus*. La expansión agrícola, la urbanización y el pastoreo de ganado han provocado la fragmentación y pérdida del hábitat, confinando a esta especie a un rango geográfico más reducido; por ejemplo, GONZÁLEZ-URIBE *et al.* (2024) hablan de la pérdida de un 28.20% de su territorio desde el año 2004. Estos cambios ambientales inducidos por la actividad antropogénica no solo han reducido la disponibilidad de hábitat para *C. mexicanus*, sino que también han creado barreras físicas que impiden su desplazamiento y su posible superposición con otras especies (ESTRADA-CASTILLÓN *et al.*, 2010; MORALES Y COIFFIER, 2017).

Por su parte, *C. leucurus* sólo habita matorrales y pastizales a lo largo de Montana, Wyoming, Colorado y Utah en los Estados Unidos América (CASSOLA, 2019). Sus preferencias de hábitat son distintivas, prefiriendo los pastizales y matorrales de altitud media; esta preferencia contrasta con la del perrito llanero de cola negra (*C. ludovicianus*), que ocupa pastizales de menor altitud (CHOI, 2015) o con *C. mexicanus* que evita las zonas con arbustos y pastos altos (SCOTT-MORALES *et al.*, 2004; RIOJA *et al.*, 2009; GONZÁLEZ-URIBE *et al.*, 2024). *C. leucurus* no mantiene una vegetación baja para detectar depredadores, sino que prefiere hábitats con mayor cobertura vegetal para esconderse de ellos, exhibiendo un comportamiento individual más alerta y dando menor importancia a la detección de señales de cohortes (KEINATH, 2004; VERDOLIN *et al.*, 2009). Además, la diferenciación genética y la historia evolutiva de *C. leucurus* también influyen en su distribución distintiva. Esta especie, junto con el perrito llanero de Utah (*C. parvidens*), pertenece al subgénero *Leucocrossuromys*, lo que sugiere una relación evolutiva más estrecha con esta especie que con *C. ludovicianus*. La divergencia genética dentro del género *Cynomys*, evidenciada por los análisis del genoma mitocondrial, indica una historia evolutiva compleja que ha contribuido a la distribución geográfica actual de las diferentes especies (PIZZIMENTI, 1976; HOOGLAND *et al.*, 2013; LI *et al.*, 2016). Otra causa que puede explicar

su distribución geográfica es que *C. leucurus* hiberna durante el invierno. Esta especie se enfrenta al reto de las bajas temperaturas invernales, que exigen altos costos metabólicos para mantener la endotermia y coinciden con la escasez de alimentos, por lo que la hibernación es una adaptación estratégica a este problema que le permite disminuir su temperatura corporal y reducir significativamente su consumo de energía (ENGLISH Y STOREY, 2000). Durante la hibernación, los niveles totales de adenilato en el músculo esquelético del perrito llanero de cola blanca disminuyen, pero la carga energética se mantiene mediante la regulación controlada de enzimas como la AMP desaminasa (AMPD) y la adenilato quinasa (AK); este ajuste metabólico es crucial para preservar la carga energética y asegurar la supervivencia durante largos períodos de hibernación (ENGLISH Y STOREY, 2000). Esta adaptación es clave para la supervivencia de *C. leucurus* en regiones geográficas específicas, donde prevalecen duras condiciones invernales. Por lo tanto, la distribución restringida de *C. leucurus* está estrechamente vinculada a su estrategia de hibernación, que responde a las limitaciones ambientales de un hábitat en específico (ENGLISH Y STOREY, 2000). En resumen, la distribución de *C. leucurus* está determinada en gran medida por sus preferencias de hábitat específicas, influenciadas por factores ambientales y la historia evolutiva, que han llevado a su separación de otras especies del género, con la excepción de cierta superposición con *C. ludovicianus* en áreas con elevaciones más bajas (CHOI, 2015).

Por otra parte, la distribución espacial de las especies de *Cynomys* también está relacionada con la actividad de construcción de madrigueras y el tipo de suelo para ello; en términos generales, los perritos llaneros prefieren construir sus madrigueras en suelos fracos y bien drenados, que son más fáciles de excavar y proporcionan estabilidad a sus complejas estructuras. No obstante, VERDOLIN *et al.* (2009) sugieren que los sistemas de madrigueras de *C. gunnisoni* varían de estructuras simples a complejas, con más del 50% de los sistemas de madrigueras con múltiples entradas sobre el suelo; las madrigueras de *C. parvidens* y *C. gunnisoni* tienen más entradas sobre el suelo que *C. ludovicianus* o *C. leucurus*, y los sistemas de madrigueras de *C. ludovicianus* son significativamente más profundos que los de *C. gunnisoni*. En general, *C. ludovicianus*, son un rango más amplio de distribución, utiliza una gran variedad de tipos de suelo, desde suelos fracos hasta suelos más arcillosos, dependiendo de la región, mientras que *C. parvidens*, está mejor adaptada a los tipos de suelo del sur de Utah, que incluyen una mezcla de suelos arenosos y fracos. De igual manera, *C. leucurus*, *C. gunnisoni* y *C. mexicanus*, con sus distintas áreas de distribución geográfica, probablemente presenten adaptaciones a los tipos de suelo predominantes en sus respectivos hábitats (SCOTT-MORALES *et al.*, 2004; VERDOLIN *et al.*, 2009).

Finalmente, CARNEIRO *et al.* (2016) señalan que la escala también es relevante al modelar y transferir MDE entre especies. Cuanto mayor sea la escala, más variables serán las que entran en juego. Al comparar las variables de temperatura y precipitación, se encontró una diferencia estadísticamente significativa entre algunas especies. Dado que los MDE que utilizan un algoritmo como Maxent se limitan a la información ambiental que proporcionan las capas ambientales y la presencia de especies (LISSOVSKY Y DUDOV, 2021), es probable que dichas diferencias entre las especies de *Cynomys* resulten en distribuciones con poca superposición. Las condiciones ambientales y las características genéticas y etológicas de las especies de *Cynomys* hacen que su modelado sea muy complejo, lo que limita su transferibilidad (CARNEIRO *et al.*, 2016; MANZOOR *et al.*, 2018; LIU *et al.*, 2020).

5. CONCLUSIONES

Todo esto lleva a concluir que en el caso de *Cynomys*, la transferencia de MDE no es viable, probablemente debido las diferencias genéticas, comportamentales y de preferencias en las condiciones ambientales existentes, y que esta herramienta debe utilizarse con cautela debido a sus limitaciones.

6. REFERENCIAS

- AIELLO-LAMMENS ME, BORIA RA, RADOSAVLJEVIC A, et al. (2015). spThin: an R package for spatial thinning of species occurrence records for use in ecological niche models. *Ecography* 38:541–545. <https://doi.org/10.1111/ecog.01132>
- ALLOUCHE O, TSOAR A, KADMON R. (2006). Assessing the accuracy of species distribution models: prevalence, threshold dependence and the true skill statistic. *Journal of Applied Ecology* 43:1223-1232. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2664.2006.01214.x>
- ÁLVAREZ-CASTAÑEDA ST, LACHER TE, VÁZQUEZ E. (2019). *Cynomys mexicanus*. In: The IUCN Red List of Threatened Species 2019: e.T6089A139607891. <https://dx.doi.org/10.2305/IUCN.UK.2019-3.RLTS.T6089A139607891.en>. Accessed 19 Jan 2024
- ARCHER S, GARRETT MG, DETLING JK. (1987). Rates of vegetation change associated with prairie dog (*Cynomys ludovicianus*) grazing in North American mixed-grass prairie. *Vegetatio*, 72:159–166. <https://doi.org/10.1007/BF00039837>
- CARNEIRO LR DE A, LIMA AP, MACHADO RB, MAGNUSSON WE. (2016). Limitations to the Use of Species-Distribution Models for Environmental-Impact Assessments in the Amazon. *PLOS ONE* 11:e0146543. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0146543>
- CASSOLA F. (2016a). *Cynomys gunnisoni*. In: The IUCN Red List of Threatened Species 2016: e.T42453A115189620. <https://dx.doi.org/10.2305/IUCN.UK.20163.RLTS.T42453A22261232.en>. Accessed 19 Jan 2024
- CASSOLA F. (2016b). *Cynomys ludovicianus*. In: The IUCN Red List of Threatened Species 2016:e.T6091A115080297. <https://dx.doi.org/10.2305/IUCN.UK.20163.RLTS.T6091A22261137.en>. Accessed 19 Jan 2024
- CASSOLA F. (2019). *Cynomys leucurus*. In: he IUCN Red List of Threatened Species 2016: e.T42454A22261371. <https://dx.doi.org/10.2305/IUCN.UK.20162.RLTS.T42454A22261371.en>. Accessed 19 Jan 2024
- CASTELLANOS-MORALES G. (2015). Filogeografía y genética de la conservación de dos especies de perros de las praderas de cola negra (*Cynomys ludovicianus* y *Cynomys mexicanus*) con distribución en México. Universidad Nacional Autónoma de México.
- CEBALLOS G, MALLINK E, HANEURY LR. (1993). Distribution and conservation status of prairie dogs *Cynomys mexicanus* and *Cynomys ludovicianus* in Mexico. *Biological Conservation*, 63:105–112. [https://doi.org/10.1016/0006-3207\(93\)90497-O](https://doi.org/10.1016/0006-3207(93)90497-O)
- CEBALLOS G, PACHECO J, LIST R. (1999). Influence of prairie dogs (*Cynomus ludovicianus*) on habitat heterogeneity and mammalian diversity in Mexico. *Journal of Arid Environments*, 41:161–172
- CHOI K. (2015). Exploration of the range overlap between *Cynomys leucurus* and *Cynomys ludovicianus*. Honors Theses, Andrews University
- CLARK WR y INNIS GS (1982). Forage interactions and Black-Tailed Jack Rabbit population dynamics: A simulation model. *The Journal of Wildlife Management*, 46:1018–1035. <https://doi.org/10.2307/3808235>
- COMADRE Animal Matrix Database. (2024). COMADRE Animal Matrix Database. <http://www.comadre-db.org/>. Accessed 23 Dic 2024
- CONABIO. (2024). Sistema Nacional de Información sobre Biodiversidad. Registros de ejemplares de *Cynomys* spp.
- DEB JC, FORBES G, MACLEAN DA. (2020). Modelling the spatial distribution of selected North American woodland mammals under future climate scenarios. *Mammal Review*, 50:440–452. <https://doi.org/10.1111/mam.12210>
- ENGLISH TE y STOREY KB. (2000). Enzymes of Adenylate Metabolism and Their Role in Hibernation of the White-Tailed Prairie Dog, *Cynomys leucurus*. *Archives of Biochemistry and Biophysics*, 376:91–100. <https://doi.org/10.1006/abbi.1999.1686>

- ESTRADA-CASTILLÓ ME, SCOTT-MORALES L, VILLARREAL-QUINTANILLA JA, et al. (2010). Clasificación de los pastizales halófilos del noreste de México asociados con perrito de las praderas (*Cynomys mexicanus*): diversidad y endemismo de especies. *Revista mexicana de biodiversidad*, 81:401–416
- FARID RH, KARELUS DL, HULL V. (2022). Age- and sex-specific survival of the Gunnison's prairie dog (*Cynomys gunnisoni*). *Ecosphere*, 13:e3937. <https://doi.org/10.1002/ecs2.3937>
- FICK SE y HIJMANS RJ. (2017). WorldClim 2: new 1-km spatial resolution climate surfaces for global land areas. *Inrnational Journal of Climatology* 37:4302–4315. <https://doi.org/10.1002/joc.5086>
- GBIF. (2024). GBIF: The Global Biodiversity Information Facility. In: GBIF: The Global Biodiversity Information Facility. <https://www.gbif.org/what-is-gbif>. Accessed 21 Dic 2024
- GONZÁLEZ-URIBE DU, GARCÍA-ARANDA MA, Heredia-Pineda F, Uvalle-Sauceda JI. (2024) Distribución geográfica de *Cynomys mexicanus*. *Ecosistemas y Recursos Agropecuarios* 11(1): e3766, <https://doi.org/10.19136/era.a11n1.3766>
- GORMLEY AM, FORSYTH DM, GRIFFIOEN P, et al. (2011). Using presence-only and presence-absence data to estimate the current and potential distributions of established invasive species. *Journal of Applied Ecology*, 48:25–34. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2664.2010.01911.x>
- GUERNSEY N, LENDRUM P, KRANK L, GRASSEL S (2023) Post-translocation dynamics of black-tailed prairie dogs (*Cynomys ludovicianus*): A successful conservation and human–wildlife conflict mitigation tool. *Ecology and Evolution*, 13:. <https://doi.org/10.1002/ece3.9738>
- HIJMANS RJ. (2023). Raster: Geographic Data Analysis and Modeling
- HOOGLAND JL, HALE SL, KIRK AD, SUI YD. (2013). Individual Variation In Vigilance Among White-Tailed Prairie Dogs (*Cynomys leucurus*). *The Southwestern Naturalist*, 58:279–285. <https://doi.org/10.1894/0038-4909-58.3.279>
- JORDÁN F, KOVÁCS B, VERDOLIN JL. (2021). Resource availability influences global social network properties in Gunnison's prairie dogs (*Cynomys gunnisoni*). *Behavior*, 159:321–338. <https://doi.org/10.1163/1568539X-bja10118>
- KEINATH DA. (2004). Species assessment for white-tailed prairie dog (*Cynomys leucurus*) in Wyoming. Bureau of Land Management, Wyoming State Office, Cheyenne, Wyoming
- LEHMER E, BIGGINS D, ANTOLIN M. (2006). Forage preferences in two species of prairie dog (*Cynomys parvidens* and *Cynomys ludovicianus*): Implications for hibernation and facultative heterothermy. *Journal of Zoology*, 269:249–259. <https://doi.org/10.1111/j.1469-7998.2006.00085.x>
- LI B, YU D, CHENG H, et al. (2016). The complete mitochondrial genomes of *Cynomys leucurus* and *C. ludovicianus* (Rodentia: Sciuridae). *Mitochondrial DNA Part A* 27:3295–3296. <https://doi.org/10.3109/19401736.2015.1015010>
- LISSOVSKY AA y DUDOV SV. (2021). Species-Distribution Modeling: Advantages and Limitations of Its Application. 2. MaxEnt. *Biol Bull Rev*, 11:265–275. <https://doi.org/10.1134/S2079086421030087>
- LIU C, BERRY PM, DAWSON TP, PEARSON RG. (2005). Selecting thresholds of occurrence in the prediction of species distributions. *Ecography*, 28:385–393. <https://doi.org/10.1111/j.0906-7590.2005.03957.x>
- LIU C, WOLTER C, XIAN W, JESCHKE JM. (2020). Species distribution models have limited spatial transferability for invasive species. *Ecology Letters*, 23:1682–1692. <https://doi.org/10.1111/ele.13577>
- LOMOLINO MV y SMITH GA. (2001). Dynamic Biogeography of Prairie Dog (*Cynomys ludovicianus*) Towns Near the Edge of Their Range. *Journal of Mammalogy*, 82:937–945. [https://doi.org/10.1644/1545-1542\(2001\)082<0937:DBOPDC>2.0.CO;2](https://doi.org/10.1644/1545-1542(2001)082<0937:DBOPDC>2.0.CO;2)

- LOMOLINO M y SMITH G. (2004). Terrestrial vertebrate communities at black-tailed prairie dog (*Cynomys ludovicianus*) towns. *Biological Conservation*, 115:89–100. [https://doi.org/10.1016/S0006-3207\(03\)00097-1](https://doi.org/10.1016/S0006-3207(03)00097-1)
- LÓPEZ-GONZÁLEZ C, SANDOVAL S, ESCOBAR-FLORES JG. (2023). An ecoregionalization of the Sierra Madre Occidental, México, based on non-volant, small mammal distributions. *Écoscience*, 30:65–81. <https://doi.org/10.1080/11956860.2023.2207947>
- MAGLE S, ZHU J, CROOKS KR. (2005). Behavioral Responses to Repeated Human Intrusion by Black-Tailed Prairie Dogs (*Cynomys ludovicianus*). *Journal of Mammalogy* 86:524–530. [https://doi.org/10.1644/1545-1542\(2005\)86\[524:BRTRHI\]2.0.CO;2](https://doi.org/10.1644/1545-1542(2005)86[524:BRTRHI]2.0.CO;2)
- MANZOOR SA, GRIFFITHS G, LUKAC M. (2018). Species distribution model transferability and model grain size – finer may not always be better. *Sci Rep* 8:7168. <https://doi.org/10.1038/s41598-018-25437-1>
- MORALES LS y COIFFER P. (2017). Modelos predictivos de distribución geográfica para *Spizella wortheni*, *Cynomys mexicanus*, *Vulpes macrotis zinseri* y *Taxidea taxus berlandieri*. Universidad Autónoma de Nuevo León. Facultad de Ciencias Forestales. Informe final SNIB-CONABIO, México, D. F.
- PAULI JN, BUSKIRK SW, WILLIAMS ES, EDWARDS WH. (2006). A plague epizotic in the black-tailed prairie dog (*Cynomys ludovicianus*). *Journal of Wildlife Diseases*, 42:74–80. <https://doi.org/10.7589/0090-3558-42.1.74>
- PHILLIPS SJ, ANDERSON RP, SCHAPIRE RE. (2006). Maximum entropy modeling of species geographic distributions. *Ecological Modelling*, 190:231–259. <https://doi.org/10.1016/j.ecolmodel.2005.03.026>
- PHILLIPS SJ y DUDÍK M. (2008). Modeling of species distributions with Maxent: new extensions and a comprehensive evaluation. *Ecography*, 31:161–175. <https://doi.org/10.1111/j.0906-7590.2008.5203.x>
- PIZZIMENTI JJ. (1976). Genetic divergence and morphological convergence in the prairie dogs *Cynomys gunnisoni* and *Cynomys leucurus* II. Genetic analyses. *Evolution*, 30:367–379. <https://doi.org/10.1111/j.1558-5646.1976.tb00914.x>
- PIZZIMENTI JJ y COLLIER GD. (1975). *Cynomys parvidens*. *Mammalian Species*, 1–3. <https://doi.org/10.2307/3503977>
- PIZZIMENTI JJ y HOFFMANN RS. (1973). *Cynomys gunnisoni*. *Mammalian Species*, 1–4. <https://doi.org/10.2307/3503995>
- PORFIRIO LL, HARRIS RMB, LEFROY EC, et al. (2014). Improving the Use of Species Distribution Models in Conservation Planning and Management under Climate Change. *PLOS ONE*, 9:e113749. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0113749>
- POSIT TEAM. (2024). RStudio: Integrated Development Environment for R
- QGIS.org. (2024). QGIS Geographic Information System
- QIAO H, PETEERSON AT, JI L, HU J. (2017). Using data from related species to overcome spatial sampling bias and associated limitations in ecological niche modelling. *Methods in Ecology and Evolution*, 8:1804–1812. <https://doi.org/10.1111/2041-210X.12832>
- R CORE TEAM. (2024). R: A Language and Environment for Statistical Computing
- RADOSAVLJEVIC A y ANDERSON RP. (2014). Making better Maxent models of species distributions: complexity, overfitting and evaluation. *Journal of Biogeography*, 41:629–643. <https://doi.org/10.1111/jbi.12227>
- RIOJA T, SCOTT-MORALES L, COTERA-CORREA M, ESTRADA E. (2009). Reproduction and Behavior of the Mexican Prairie Dog (*Cynomys mexicanus*). *The Southwestern Naturalist*, 53:520–523. <https://doi.org/10.1894/ME-33.1>
- ROACH N. (2018). *Cynomys parvidens*. In: The IUCN Red List of Threatened Species 2018: e.T6090A22260975. <https://dx.doi.org/10.2305/IUCN.UK.2018-2.RLTS.T6090A22260975.en>

Accessed 19 Jan 2024

- SACKETT LC, SEGLUND A, GURALNICK RP, et al. (2014). Evidence for two subspecies of Gunnison's prairie dogs (*Cynomys gunnisoni*), and the general importance of the subspecies concept. *Biological Conservation*, 174:1–11. <https://doi.org/10.1016/j.biocon.2014.03.010>
- SCOTT-MORALES L, ESTRADA E, CHÁVEZ-RAMÍREZ F, COTERA M. (2004). Continued Decline in Geographic Distribution of the Mexican Prairie Dog (*Cynomys mexicanus*). *Journal of Mammalogy*, 85:1095–1101. <https://doi.org/10.1644/BER-107.1>
- SCOTT-MORALES LM, GOTTSCHALK E, MÜLENBERG. (2005). Decline in the endemic Mexican prairie dog *Cynomys mexicanus*: what do we know about extinction risk? *Oryx*, 39:389–397. <https://doi.org/10.1017/S0030605305001055>
- SHIPLEY BK, READING RP. (2006). A comparison of herpetofauna and small mammal diversity on black-tailed prairie dog (*Cynomys ludovicianus*) colonies and non-colonized grasslands in Colorado. *Journal of Arid Environments*, 66:27–41. <https://doi.org/10.1016/j.jaridenv.2005.10.013>
- SHOEMAKER KT, O'DONNELL MS, GEROW KG. (2017). Species status assessment report for the white-tailed prairie dog (*Cynomys leucurus*). U.S. Fish and Wildlife Service.
- SINGHURST JR, YOUNG JH, KAROUAC G, WHITLAW HA. (2010). Estimating black-tailed prairie dog (*Cynomys ludovicianus*) distribution in Texas. *The Texas Journal of Science*, 62: 9–17
- STEPHENS T, WILMERS CC, VOLPI C. (2018). Climate-driven range shifts of a grassland mammal: Implications for prairie dog conservation. *Global Change Biology*, 24(1), 50–62. <https://doi.org/10.1111/gcb.13855>
- STEPHENSON CM, MACKENZIE ML, EDWARDS C, TRAVIS JMJ. (2006). Modelling establishment probabilities of an exotic plant, *Rhododendron ponticum*, invading a heterogeneous, woodland landscape using logistic regression with spatial autocorrelation. *Ecological Modelling*, 193:747–758. <https://doi.org/10.1016/j.ecolmodel.2005.09.007>
- UTAH DIVISION OF WILDLIFE RESOURCES. (2023). Utah Prairie Dog (*Cynomys parvidens*) conservation strategy. Utah Division of Wildlife Resources, Salt Lake City, Utah
- VERDOLIN. (2007). Resources, not male mating strategies, are a determinant of social structure in Gunnison's prairie dogs (*Cynomys gunnisoni*). *Behaviour*, 144:1361–1382. <https://doi.org/10.1163/156853907782418231>
- VERDOLIN J. (2009). Gunnison's prairie dog (*Cynomys gunnisoni*): Testing the resource dispersion hypothesis. *Behav Ecol Sociobiol*, 63:789–799. <https://doi.org/10.1007/s00265-009-0712-y>
- VERDOLIN, J., LEWIS, K., SLOBODCHIKOFF. C. (2009). Morphology of Burrow Systems: A Comparison of Gunnison's (*Cynomys gunnisoni*), White-Tailed (*C. leucurus*), Black-Tailed (*C. ludovicianus*), and Utah (*C. parvidens*) Prairie Dogs. *The Southwestern Naturalist*, 53:201–207. [https://doi.org/10.1894/0038-4909\(2008\)53\[201:MOBSAC\]2.0.CO;2](https://doi.org/10.1894/0038-4909(2008)53[201:MOBSAC]2.0.CO;2)
- WARREN DL, GLOR RE, TURELLI M. (2008). Environmental niche equivalency versus conservatism: tools for testing evolutionary hypotheses. *Evolution*, 62:2868–2883.