



Casa abierta al tiempo

UNIVERSIDAD AUTÓNOMA METROPOLITANA

**DOCTORADO EN CIENCIAS BIOLÓGICAS Y DE LA
SALUD**

Influencia del pasto invasivo *Rhynchelytrum repens* (zacate rosado)
en la diversidad, estructura poblacional y alimentación de las aves
de pastizales del norte de México

TESIS QUE PARA OBTENER
EL GRADO DE DOCTOR EN CIENCIAS BIOLÓGICAS Y DE
LA SALUD

PRESENTA

M. en Biol. Manuel Palomo Morales

COMITÉ TUTORAL

Dr. Pedro Luis Valverde Padilla (Codirector)

Dr. Luis Gerardo Herrera Montalvo (Codirector)

Dr. Adolfo Gerardo Navarro Sigüenza (Asesor)

Ciudad de México, 27 de mayo de 2026

El presente trabajo fue realizado en el Laboratorio de Ecología de Zonas Áridas y el Laboratorio Divisional de Biología Molecular, ambos del Departamento de Biología de la División de Ciencias Biológicas y de la Salud, bajo la dirección del Dr. Pedro Luis Valverde Padilla y la Dra. Yanin Islas Barrios. En colaboración con la Estación de Biología Chamela del Instituto de Biología y el Museo de Zoología “Alfons L. Herrera” de la Facultad de Ciencias ambos de la Universidad Nacional Autónoma de México, bajo la dirección del Dr. Luis Gerardo Herrera Montalvo y el Dr. Adolfo Gerardo Navarro Sigüenza. El asesoramiento del presente trabajo estuvo a cargo del Dr. Pedro Luis Valverde Padilla y el Dr. Luis Gerardo Herrera Montalvo.

El autor agradece al Secretaría de Ciencia, Humanidades, Tecnología e Innovación (SECIHTI) por la beca otorgada para sus estudios de doctorado, con el número de registro 775892, que comprendió del periodo de 01/08/2020 al 31/08/2024. El Doctorado de Ciencias Biológicas y de la Salud de la Universidad Autónoma Metropolitana pertenece al Sistema Nacional de Posgrados del SECIHTI, con número de referencia 001480.

La presente investigación forma parte de los requisitos para la obtención del grado de Doctor de Manuel Palomo Morales en el programa de Doctorado en Ciencias Biológicas y de la Salud de la Universidad Autónoma Metropolitana, y que contó con una beca del SECIHTI (CVU 718731).

Agradezco el apoyo financiero de la Dirección general de Asuntos del Personal Académico UNAM a través del programa PAPIIT-UNAM (IN214621 a AGN-S; e IN203822 a LGH-M), y del Proyecto UAM 143.05.027 (a PLV).

El jurado designado por La Comisión Académica del Doctorado en Ciencias Biológicas y de la Salud, de la Universidad Autónoma Metropolitana aprobó la tesis que presentó:

M en Biol. Manuel Palomo Morales

27 de Mayo de 2027

JURADO:

Presidente: Dr. Pedro Luis Valverde Padilla



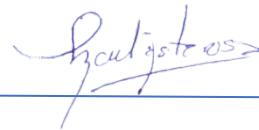
Secretario: Dr. Luis Gerardo Herrera Montalvo



Vocal: Dr. Adolfo Gerardo Navarro Sigüenza



Vocal: Dra. Claudia Ballesteros Barrera



Vocal: Dr. Leopoldo Daniel Vázquez Reyes





Casa abierta al tiempo

UNIVERSIDAD AUTÓNOMA METROPOLITANA

ACTA DE DISERTACIÓN PÚBLICA

No. 00170

Matrícula: 2202800862

Influencia del pasto
invasivo *Rhynchelytrum*
repens (zacate rosado) en la
diversidad, estructura
poblacional y alimentación
de las aves de pastizales
del norte de México.

En la Ciudad de México, se presentaron a las 16:00 horas
del día 27 del mes de mayo del año 2026 en la Unidad
Iztapalapa de la Universidad Autónoma Metropolitana, los
suscritos miembros del jurado:

DR. PEDRO LUIS VALVERDE PADILLA
DR. ADOLFO GERARDO NAVARRO SIGÜENZA
DR. LEOPOLDO DANIEL VAZQUEZ REYES
DRA. CLAUDIA BALLESTEROS BARRERA
DR. LUIS GERARDO HERRERA MONTALVO

Bajo la Presidencia del primero y con carácter de
Secretario el último, se reunieron a la presentación de la
Disertación Pública cuya denominación aparece al margen,
para la obtención del grado de:

DOCTOR EN CIENCIAS BIOLÓGICAS Y DE LA SALUD

DE: MANUEL PALOMO MORALES

y de acuerdo con el artículo 78 fracción IV del Reglamento
de Estudios Superiores de la Universidad Autónoma
Metropolitana, los miembros del jurado resolvieron:

Aprobar

Acto continuo, el presidente del jurado comunicó al
interesado el resultado de la evaluación y, en caso
aprobatorio, le fue tomada la protesta.

REVISÓ

MTRA. ROSALÍA SERRANO DE LA PAZ
DIRECTORA DE SISTEMAS ESCOLARES

DIRECTORA DE LA DIVISIÓN DE CBS

DRA. EDITH ARENÁS RÍOS

PRESIDENTE

DR. PEDRO LUIS VALVERDE PADILLA

VOCAL

DR. ADOLFO GERARDO NAVARRO SIGÜENZA

VOCAL

DR. LEOPOLDO DANIEL VAZQUEZ REYES

VOCAL

DRA. CLAUDIA BALLESTEROS BARRERA

SECRETARIO

DR. LUIS GERARDO HERRERA MONTALVO

AGRADECIMIENTOS

Al Doctorado en Ciencias Biológicas y de la Salud de la Universidad Autónoma Metropolitana y al Secretaría de Ciencia, Humanidades, Tecnología e Innovación (SECIHTI), por la beca otorgada (775892) para la realización de este proyecto.

A los integrantes de mi comité tutorial por todo su tiempo, dedicación y conocimiento para guiar la expresión individual de este educando para unirse al sueño colectivo de la ciencia a través de esta investigación.

A los integrantes del jurado de examen predoctoral por aceptar ser parte de esta disertación, gracias por sus valiosos comentarios y correcciones para la mejora de esta tesis.

A la Universidad Autónoma Metropolitana, mi casa de estudios, por brindarme las herramientas para mi formación profesional y académica.

A título personal a mis padres por su amor, guía inquebrantable y cuidado a lo largo de mi vida.

A mis hermanos, por su compañía y cariño desde mi niñez.

A Emelia Celycet Gálvez Covarrubias, la mujer que amo y con quien compartiré el resto de mi vida.

A mis compañeros y colegas del Museo de Zoología “Alfonso L. Herrera” — Alejandro Gordillo, Alexander Llanes, Reinhard Matadamas, Enrique Sánchez, Rodolfo Flores, Pak Tsun Chan, Jorge Valle, Leopoldo Vázquez, Vicente Castillo, Orlando Espinosa, Israel Moreno, José Zazueta, Patrícia Mendonça y Alexandra Contreras por su invaluable apoyo logístico y aportes durante el desarrollo de esta tesis.

DECLARACIÓN DE ORIGINALIDAD

El que suscribe el **M. en Biol. Manuel Palomo Morales**, alumno del Doctorado en Ciencias Biológicas y de la Salud, de la División de Ciencias Biológicas y de la Salud, de la Universidad Autónoma Metropolitana, Unidad Iztapalapa, y autor de la tesis o titulada: **“Influencia del pasto invasivo *Rhynchelytrum repens* (zacate rosado) en la diversidad, estructura poblacional y alimentación de las aves de pastizales del norte de México”**,

Declaro que:

1. La tesis que presento ante el Doctorado en Ciencias Biológicas y de la Salud, para lo obtención del grado de Doctor es de mi autoría y original creación, producto del resultado de mi trabajo de investigación personal e individual; el cual cuenta con las correspondientes citas textuales del material bibliográfico utilizado y con el debido otorgamiento de los créditos autorales.
2. En la tesis no he reproducido párrafos completos; ilustraciones, fotografías, diagramas, cuadros y tablas, sin otorgamiento del crédito autoral y/o fuente correspondiente.
3. En consecuencia, relevo de toda responsabilidad a la Universidad Autónoma Metropolitana de cualquier demanda o reclamación que llegara a formular alguna persona física o moral que se considere con derecho sobre la tesis o idónea comunicación de resultados, respondiendo por la autoría y originalidad de la misma, asumiendo todas las consecuencias económicas y jurídicas si ésta no fuese de mi creación.

La presente declaración de originalidad se firma en la Ciudad de México el 24 de Octubre del 2025.

Atentamente



M. en Biol. Manuel Palomo Morales

CARTA DE CESIÓN DE DERECHOS

En la Ciudad de México, el día 24 de Octubre del año 2025, quien suscribe Manuel Palomo Morales, alumno del Doctorado en Ciencias Biológicas y de la Salud de la Universidad Autónoma Metropolitana, manifiesta que es autor intelectual de la tesis titulada “Influencia del pasto invasivo *Rhynchelytrum repens* (zacate rosado) en la diversidad, estructura poblacional y alimentación de las aves de pastizales del norte de México”, bajo la dirección del Comité Tutorial conformado por el Dr. Pedro Luis Valverde Padilla, el Dr. Luis Gerardo Herrera Montalvo y el Dr. Adolfo Gerardo Navarro Sigüenza, cede los derechos del trabajo de tesis a la Universidad Autónoma Metropolitana para su difusión, con fines académicos y de investigación.

Los usuarios de la información no deben reproducir el contenido textual, gráficas o datos del trabajo sin permiso expreso del autor o del Comité Tutorial del trabajo. Con el fin de solicitar autorización, los usuarios podrán escribir al correo electrónico manuelpm.biol@gmail.com; si el permiso es otorgado, el usuario deberá dar el seguimiento correspondiente y citar la fuente del mismo.



M. en Biol. Manuel Palomo Morales

2202800862

ÍNDICE GENERAL

INDICE DE TABLAS.....	9
INDICE DE FIGURAS.....	9
RESUMEN.....	10
ABSTRACT	11
INTRODUCCIÓN	12
MARCO TEÓRICO	13
Contexto histórico de la introducción de pastos no nativos en México.....	13
Los pastos no nativos y su impacto actual en zonas semiáridas del Norte de México	14
<i>Rhynchelytrum repens</i> y la alteración trófica sobre las aves de pastizal del Norte de México	15
El análisis de isótopos estables como una herramienta para determinar alteraciones tróficas ..	16
PREGUNTAS DE INVESTIGACIÓN	18
HIPÓTESIS	18
Hipótesis sobre composición regional	18
Hipótesis sobre estructura local	19
Hipótesis sobre patrones dietéticos	19
OBJETIVO GENERAL	19
MATERIALES Y MÉTODOS	20
Área de estudio a nivel regional	20
Unidades de análisis geográfico	21
Selección de especies	22
Obtención de datos de presencia	22
Zonas de estudio a nivel local.....	23
Diseño de muestreo a nivel local.....	24
Obtención de datos diversidad alfa	24
Obtención de las muestras para isótopos estables	25
Análisis isotópico	26
Análisis estadísticos	27
Riqueza regional	27
Índices de disimilitud regional y prevalencia de pastos nativos	27
Evaluación de riqueza específica en el tiempo	28
Diversidad alfa local.....	28
Modelos de mezcla para isótopos estables	30

RESULTADOS.....	31
A nivel regional	31
Riqueza de especies.....	31
Índices de diversidad beta (θ).....	32
Riqueza y Prevalencia de Pastos Nativos.....	33
A nivel local.....	36
Diversidad alfa (α).....	36
Isótopos estables ($\delta^{13}\text{C}$ y $\delta^{15}\text{N}$) y proporción isotópica	43
Análisis general por grupo funcional	43
Especies compartidas	45
Especies no compartidas	45
DISCUSIÓN	48
Interpretación General	48
A Escala regional.....	48
Periodo de 1930-1964	49
Periodo de 1965-1981	50
Periodo de 1982-2019	51
A nivel local.....	53
Diversidad alfa	53
Plasticidad trófica en aves de pastizales bajo diferentes presiones antrópicas	56
CONCLUSIONES.....	58
PERSPECTIVAS.....	59
Implicaciones a nivel regional.....	59
Implicaciones para la conservación de zonas prioritarias	60
Síntesis final.....	60
REFERENCIAS BIBLIOGRAFICAS.....	61
MATERIAL SUPLEMENTARIO	79
ANEXOS (ARTÍCULO)	88

INDICE DE TABLAS

Tabla 1	31
Tabla 2	41
Tabla 3	44
Tabla 4	44

INDICE DE FIGURAS

Figura 1(a)	21
Figura 1(b)	22
Figura 2	24
Figura 3	32
Figura 4	34
Figura 5	35
Figura 6	35
Figura 7	36
Figura 8	37
Figura 9	38
Figura 10	38
Figura 11	39
Figura 12	40
Figura 13	40
Figura 14	42
Figura 15	43
Figura 16	45
Figura 17	46
Figura 18	47

RESUMEN

Los pastos exóticos han colonizado varias zonas de pastizal nativo en el norte de México, lo que supone un riesgo para la diversidad de aves a nivel regional, debido a que dichas invasiones implican cambios ecológicos en el hábitat del cual dependen las aves de los pastizales para su supervivencia. La presente investigación evaluó la diversidad de pastos nativos, pastos no nativos y aves de pastizal en el Norte de México en una aproximación a diferentes escalas. Primero, en un contexto histórico-ambiental de presión antropogénica en los periodos de 1930-1964, 1965-1981 y 1982-2019, se analizó la riqueza regional, la diversidad beta y la composición de 41 especies de aves de pastizal, 149 especies de pastos nativos y 60 especies de pastos no nativos, así como la prevalencia de pastos nativos y su correlación con las aves de pastizal en cada periodo. Posteriormente, se analizó el cambio en las comunidades de aves de pastizal como consecuencia de la introducción de pastos no nativos mediante el análisis de la variación de las comunidades de aves de pastizal a nivel local entre una zona dominada por una combinación de pastos nativos en Cuchillas de la Zarca en el estado de Durango y otra en el Noreste de Guanajuato dominada por el pasto introducido *Rhynchelytrum repens*. Finalmente, a través del análisis de isótopos estables de C y N, se examinó la influencia del pasto introducido *R. repens* en la alimentación de aves granívoras para comprobar si el nivel de consumo de esta planta es similar al de pastos nativos por aves de pastizal. Los resultados sugieren que la expansión de pastos no nativos en el Desierto Chihuahuense, favorecida por la ganadería extensiva a lo largo del tiempo, ha conformado un ensamble de pastizales mixtos, lo que actualmente no muestra una influencia en la composición taxonómica de las aves de pastizal a escala regional. Los pastizales nativos parecen mostrar una mayor variabilidad estructural en el tiempo, lo que podría contribuir a una mayor complejidad en los hábitats disponibles para las aves de pastizal. Finalmente, los análisis isotópicos revelaron que la plasticidad trófica, específicamente el cambio hacia el consumo de insectos C3/C4 y plantas C3, es un mecanismo clave que permite la persistencia de aves de pastizal en zonas homogenizadas por pastos exóticos. Sin embargo, al comparar especies compartidas entre zonas, solo una especie granívora (*Spizella passerina*) cambio su preferencia de semillas de pastos C4 por insectos C3 en el área invadida, mientras que las demás mantuvieron su dependencia de recursos C4. En el Noreste de Guanajuato, la invasión de *R. repens* actúa como un filtro ecológico que selecciona especies con plasticidad trófica, reestructurando las redes alimenticias hacia una mayor dependencia de recursos alternativos (insectos C3/C4 y semillas de plantas C3) disponibles en la zona. Esto podría comprometer la estabilidad a largo plazo de los ensambles de aves especialistas de pastizal.

PALABRAS CLAVE: Diversidad beta, diversidad alfa, pastos no nativos, plasticidad trófica, isótopos estables, homogenización.

ABSTRACT

Introduced exotic grasses have colonized several areas of native, even homogenized, grassland in northern Mexico. This currently poses a risk to the loss of grassland bird diversity at a regional level, reducing their populations and altering their diets, as these birds depend on grassland habitats for survival. This research evaluated the diversity of native grasses, non-native grasses, and grassland birds in the Northern Mexico in a historical-environmental context of anthropogenic pressure during the periods 1930-1964, 1965-1981, and 1982-2019. This research analyzed the regional richness, beta diversity, and composition of 41 grassland bird species, 149 native grass species, and 60 non-native grass species, as well as the prevalence of native grasses and their correlation with grassland birds during each period. The change in grassland bird communities due to the introduction of non-native grasses was then analyzed. I analyzed the variation in grassland bird communities at the local level between an area dominated by a mixture of native grasses in Cuchillas de la Zarca, Durango State, and another in northeastern Guanajuato State dominated by the introduced grass *R. repens*. Finally, through stable isotope analysis, the influence of the introduced grass *R. repens* on the diet of granivorous birds was examined to verify in the field whether this plant can be consumed by grassland birds at the same rate as native grasses. The results showed that the current distribution of grassland birds was independent of grass type at the regional level. The expansion of non-native grasses in the Chihuahuan Desert, favored by public policies over time, has formed a mixed grassland assemblage, which currently does not affect the composition of grassland birds at the regional level. Field research underscores the importance of native grasslands for the population dynamics of grassland birds, especially during migratory periods. Non-native grasslands appear to offer potentially less attractive habitat for grassland birds. Native grasslands appear to show greater structural variability over time, which could contribute to greater complexity in the habitats available to grassland birds. Finally, isotopic analyses revealed that trophic plasticity, specifically the shift toward consuming C3/C4 insects and C3 plants, is a key mechanism enabling the persistence of grassland birds in areas homogenized by exotic grasses. However, when comparing species shared between areas, only one granivorous species (*Spizella passerina*) changed its preference from C4 grass seeds to C3 insects in the invaded area, while the others maintained their dependence on C4 resources. In northeastern Guanajuato, the invasion of *R. repens* acts as an ecological filter that selects for species with trophic plasticity, restructuring food webs toward a greater reliance on alternative resources (C3/C4 insects and C3 plant seeds) available in the area. This could compromise the long-term stability of grassland specialist bird assemblages.

KEYWORDS: Beta diversity, alpha diversity, non-native grasses, trophic plasticity, stable isotopes, homogenization.

INTRODUCCIÓN

Las especies introducidas de animales y plantas alteran la composición y ecología de las comunidades biológicas, tanto a nivel local como regional (Davis, 2003). En particular, las investigaciones sobre plantas introducidas e invasoras se han centrado en cuantificar y describir sus impactos a diversos niveles, desde poblaciones y especies, hasta comunidades y ecosistemas (Hejda et al., 2009; Pyšek et al., 2012). Con el tiempo, muchas especies de plantas introducidas se han expandido y pueden acelerar la extirpación de poblaciones de especies nativas de forma localizada y eventualmente aumentar la homogeneidad biótica del hábitat, lo que reduce la diferenciación de las floras a nivel regional (Qian y Ricklefs, 2006).

Las diversas especies de pastos (Familia Poaceae) que han sido introducidas en diferentes regiones y son el principal agente que ha perturbado los pastizales nativos de extensas regiones del mundo, como ha sucedido, por ejemplo, en las praderas de California, las Grandes Planicies del centro de los Estados Unidos, así como en varias regiones del centro de Australia, entre otras (Gibson, 2009). Los efectos negativos de la invasión de pastos exóticos dependen, en parte, de las condiciones ambientales o del régimen de perturbación humana, como el pastoreo excesivo, la sequía, la frecuencia de incendios, el pisoteo del ganado, la fragmentación del hábitat y la cercanía con tierras agrícolas que favorecen su dispersión (Chaneton et al., 2002; Gibson 2009; Hamilton, 1999; Weaver et al., 1996). Algunas de las consecuencias de las invasiones por estos pastos incluyen la simplificación de la estructura de la vegetación, la reducción de la biodiversidad al disminuir la disponibilidad del hábitat preferido de muchas especies de vida silvestre, así como la alteración de los regímenes naturales de incendios y ciclo de nutrientes, entre otras (Wied et al., 2020).

En Norteamérica, las regiones de pastizales naturales ocupan cerca del 42 % de la superficie continental (Vickery, et al; 1999; Gibson, 2009). Se pueden encontrar áreas importantes de este tipo de vegetación desde Canadá hasta el centro de México (APCP, 2010), albergando una gran biodiversidad a lo largo de su extensión. En México, este tipo de vegetación ocupa aproximadamente 118,320 km² (Challenger, 1998), siendo las áreas más importantes las encontradas en extensas zonas del norte del país, principalmente en el Desierto Chihuahuense (Desmond y Montoya, 2006). Existe también una gran diversidad de condiciones en las que los pastizales naturales se presentan en el país, como por ejemplo los pastizales submontanos del Eje Neovolcánico (dispersos en zonas como la Sierra Nevada del sistema Popocatepetl-Iztaccíhuatl, el Nevado de Colima, y el volcán Ajusco; Challenger y Soberón, 2009). Otras zonas de pastizal húmedo se pueden encontrar en áreas de selva tropical con distribución restringida en Tabasco y Campeche (Challenger, 1998). Sin embargo, también existe una considerable extensión de pastizales inducidos dispersa por el país derivado de

actividades ganaderas desde hace varias décadas (Challenger y Soberón, 2009; Palomo-Morales et al. 2024).

Ante la presencia cada vez mayor de pastizales inducidos, el sistema de pastizales nativos del Desierto Chihuahuense, pese a su fisonomía y estructura aparentemente simples con respecto a ecosistemas de tipo bosque, representa una región de gran importancia para la conservación de los pastizales semiáridos por la considerable riqueza de especies vegetales y presencia de pastos endémicos (Challenger y Soberón, 2009; Desmond y Montoya, 2006). Los pastizales son un ecosistema identitario de Norteamérica y albergan a algunas especies de aves ecológicamente vinculadas a sus condiciones ecológicas, como *Ammodramus savannarum*, *Eremophila alpestris*, *Poocetes gramineus*, *Spizella wortheni*, *S. brewerii*. Por otro lado, al menos hay 59 especies de aves de pastizal compartidas entre Canadá, EEUU y México (Vickery et al., 1999; Macías-Duarte et al., 2009). Factores como la pérdida del hábitat y el reemplazo de las comunidades de pastos nativos por paisajes agrícolas, han contribuido al deterioro a gran escala de los pastizales, siendo a la vez los responsables de la disminución de las poblaciones de aves de pastizal (Brennan y Kuvlesky, 2005). Adicionalmente, se puede considerar que las zonas semiáridas del norte de México son de las menos susceptibles a la invasión de plantas exóticas debido a un menor desarrollo urbano, en contraste con los enormes centros urbanos en el centro y sur de México (del Val et al., 2015). La gran extensión de pastizales naturales del norte de México ha sido ocupada por varias especies de pastos no nativos que se han establecido desde principios del siglo XX (Melgoza-Castillo et al., 2014; Valenzuela-Núñez et al., 2009). Las zonas de pastizales invadidas por gramíneas no nativas proveen una menor cantidad de hábitats disponibles y, por lo tanto, menos recursos en comparación con aquellas zonas de pasto nativo que soportan un mayor conjunto de aves de pastizal (George et al., 2013). Por ello, se vuelve necesario mantener y restaurar las condiciones originales de los pastizales para evitar la reducción de las poblaciones de aves residentes y migratorias de pastizal (Macías-Duarte et al., 2017).

MARCO TEÓRICO

Contexto histórico de la introducción de pastos no nativos en México

Los pastos no nativos, sinónimo de gramíneas exóticas, son taxones cuya presencia en una región se debe a introducciones humanas, intencionales o accidentales, desde sus áreas de origen nativo (Pyšek et al., 2004). En México su introducción y posterior expansión pastos no nativos han estado vinculadas y orientadas principalmente a impulsar la producción ganadera (Challenger y Soberón, 2009). En la historia del desarrollo agropecuario de México se pueden distinguir tres periodos principales que implican cambios radicales en las prácticas ganaderas y que guiaron la transformación de los pastizales naturales (Chauvet-Sánchez, 1999). El primero de 1930 a 1964 se

caracterizó por la sustitución de las importaciones ganaderas para incentivar el mercado nacional, los intentos de erradicación de la tuberculosis y la fiebre aftosa en el ganado, así como la consolidación de la medicina veterinaria en México (Cervantes-Sánchez y Román de Carlos, 2001; Chauvet-Sánchez, 1999). En los últimos años de este periodo la Oficina de Estudios Especiales del Gobierno de México comenzó la introducción de pastos exóticos en el país, con la intención de mejorar la producción de forraje para el ganado (Ortega et al., 2013). El segundo periodo refleja la consolidación del mercado ganadero de exportación de cárnicos de manera constante, lo que dio lugar al “auge ganadero” nacional entre 1965-1981 con la ganaderización de la agricultura caracterizado por la sobreexplotación y agotamiento de los pastizales (Chauvet-Sánchez, 1999). Posteriormente, la eliminación de las políticas proteccionistas y el incremento de importación de cárnicos en el inicio de las políticas neoliberales dieron lugar al tercer periodo considerando la “decadencia ganadera” de 1982 hasta la actualidad (Chauvet-Sánchez, 1999). Cabe mencionar que durante este periodo surgen políticas de manejo y conservación de pastizales en varios sitios del Desierto Chihuahuense como consecuencia del auge de la ciencia de la ecología y una mayor preocupación por la conservación de los recursos naturales (Hoth, 2012). Además, el cambio de modelo económico posterior a la firma del Tratado de Libre Comercio de América del Norte (TLCAN) produjo una menor presión sobre el pastizal al reducir el tiempo de cría del ganado para su engorde en Estados Unidos y posterior retorno a nuestro país como productos cárnicos procesados (Carrera-Chávez et al., 2010; Chauvet-Sánchez, 1999).

Estas etapas en el país enmarcan el tiempo en que la presión antropogénica pudo ser relevante para favorecer la introducción y expansión de pastos no nativos dentro del Desierto Chihuahuense, sobre todo porque estas especies de pastos se expandieron con el tiempo, ampliando su área de distribución geográfica (Guo et al., 2006). Comprender la dinámica temporal de cambio en la biodiversidad vegetal sobre las especies nativas es crucial para las estrategias de conservación a nivel regional. Estos cambios se han abordado a través de análisis de la diversidad beta (Qian, 2008; Qian y Ricklefs, 2006), entendida como los cambios en la composición de especies a nivel espacial, temporal y ambiental (Calderón-Patrón y Moreno, 2019).

Los pastos no nativos y su impacto actual en zonas semiáridas del Norte de México

Las transformaciones de los pastizales nativos a través de la introducción de especies de gramíneas exóticas se consideran un elemento de impacto negativo sobre la diversidad de las aves de pastizales del sur de Norteamérica y norte de México (Titulaer et al., 2018, George et al., 2013). Además caracteres intrínsecos de su historia de vida pueden influir en el éxito de estos pastos, como poblaciones no son reguladas por los herbívoros o competidores que existen en su lugar de origen (Ward et al. 2008), un proceso que a menudo sustituye especies endémicas por especies ya extendidas

(Olden, 2006). A este proceso se le denomina homogenización biótica, el cual sucede cuando las invasiones y extinciones aumentan la similitud genética, taxonómica o funcional entre comunidades a lo largo del tiempo (Olden, 2006). La idea general que se tiene sobre los pastos no nativos es que con el tiempo conforman un hábitat homogenizado y poco ideal para la diversidad de aves de los pastizales en contraste con los pastizales nativos (Possley y Maschinski 2006). Se sabe que estas aves dependen estrictamente de una mayor composición florística, productividad y refugio que les ofrecen los pastizales nativos del Norte de México (Macías-Duarte et al., 2009; Levandoski y Panjabi, 2014). En el Desierto Chihuahuense los pastos invasores con mayor proliferación han sido los de origen africano, e inclusive han llegado a sustituir a los pastos nativos en varias zonas (Melgoza-Castillo et al., 2014; Melgoza-Castillo y Royo, 2014). En estas zonas predominaban pastizales formados por una combinación de varias especies nativas como *Bouteloua gracilis*, *B. cartipendula*, e *Hilaria mutica*, entre otras (Challenger y Soberón, 2009; González-Medrano, 2012). Sin embargo, la presión por desplazamiento ejercida por la introducción de especies como el zacate rosado (*Rhynchelytrum repens*), el zacate africano (*Eragrostis lehmanniana*) y el zacate buffel (*Cenchrus ciliaris*), entre otras especies (Valenzuela-Núñez et al., 2009; Melgoza-Castillo et al., 2014), así como el conjunto de factores como la deforestación, la fragmentación del hábitat, el reemplazo de la vegetación de los pastos por un paisaje agrícola y el deterioro a gran escala de los pastizales, han provocado la disminución de las densidades de aves de pastizal (Brennan y Kuvlesky, 2005).

***Rhynchelytrum repens* y la alteración trófica sobre las aves de pastizal del Norte de México**

Las aves de pastizales del Desierto Chihuahuense, especialmente los gorriones granívoros, dependen en gran parte de las semillas de los pastos nativos que se encuentran en esta región (Ruvalcaba-Ortega y Panjabi, 2018). Estas aves, al alimentarse de semillas, pueden verse fuertemente influenciadas por las variaciones en la disponibilidad de este recurso (Pulliam, 1985; Marone et al., 2016). Por ejemplo, los cambios en las características de la vegetación debido a las especies de pastos introducidos influyen negativamente en el hábitat, lo que podría conducir a una reducción en la disponibilidad de alimento para aves que se alimentan en el suelo o cerca de él (Flanders et al., 2006; George et al., 2013; Fulbright et al., 2013, Fulbright et al., 2019). Una de las especies de gramíneas introducidas más extendidas en los pastizales del Desierto Chihuahuense es *Rhynchelytrum repens*, actualmente se le considera una especie naturalizada puesto que no se requiere de la intervención humana para la dispersión de sus propágulos y forma parte de la flora del país (Melgoza-Castillo et al., 2014). Este pasto ha desplazado a otras gramíneas nativas y ha homogenizado extensiones de pastizal en el sur del altiplano mexicano como San Luis Potosí, Guanajuato, Querétaro e Hidalgo (Rzedowski y Calderón, 1990; Stevens y Fehmi, 2009; Rosales-Serna et al., 2025). Aunque *R. repens*

puede aportar recursos y cobertura, la evidencia actual indica que las áreas dominadas por este pasto no equivalen funcionalmente a los pastizales nativos para la comunidad de aves de pastizal, mostrando menor riqueza de especies especialistas o alteraciones en la estructura trófica (Titulaer et al., 2018; Titulaer et al., 2024). En ese sentido, realizar comparaciones entre zonas dominadas por pastos introducidos y pastos nativos sobre la diversidad de aves de pastizal en una región tan extensa como el Desierto Chihuahuense se vuelven focales para la conservación de las poblaciones de aves en pastizales nativos.

El análisis de isótopos estables como una herramienta para determinar alteraciones tróficas

Una alternativa para estudiar las alteraciones en la ecología trófica en aves es el análisis de isótopos estables de carbono (^{12}C y ^{13}C) y nitrógeno (^{14}N y ^{15}N), dado que estos elementos son asimilados por las aves al alimentarse y, por lo tanto, se incorporan en sus tejidos (Herrera et al., 2013). Esta técnica tiene aplicaciones en el estudio de una amplia variedad de procesos bióticos y abióticos, tales como los patrones globales del ciclo de CO_2 (Battipaglia et al., 2020), la fluctuación de energía y nutrientes a lo largo de los ecosistemas (Archer, 1995), la determinación de movimientos migratorios de algunos animales (Van Wilgenburg et al., 2012), y la estimación del uso de fuentes de tipo animal y vegetal en la dieta (Hobson et al., 1993).

El uso del análisis de isótopos estables de carbono para reconstruir patrones alimentarios se basa en la existencia de diferencias isotópicas entre distintos recursos alimenticios derivados de diversas rutas fotosintéticas (C3, C4 y CAM). Estas diferencias isotópicas se reflejan posteriormente en los tejidos de los consumidores (Hobson y Clark, 1992a, 1992b). Las plantas C3 discriminan en contra del ^{13}C presente en el CO_2 durante la difusión o disolución y durante la carboxilación por la enzima RUBISCO en el ciclo de Calvin (Farquhar et al., 1989; González-Medrano, 2012). La difusión a través de las estomas y la disolución en el agua del tejido fotosintético produce un fraccionamiento contra el ^{13}C de aproximadamente 2‰. La carboxilación por la enzima RUBISCO discrimina contra el ^{13}C con un efecto $\approx 19\text{‰}$ (Farquhar et al., 1989). El resultado de estos dos procesos es que los tejidos de las plantas C3 están empobrecidos en ^{13}C , con valores de $\delta^{13}\text{C}$ de entre -35‰ a -22‰, mientras que el CO_2 atmosférico tiene un valor de aproximadamente -8‰. Las plantas C4 (como los pastos) tienen procesos fotosintéticos acompañados de menores fraccionamientos que las plantas C3 (la mayoría de las plantas leñosas) (Farquhar et al., 1989; González-Medrano, 2012). La diferencia es que la actividad de la enzima RUBISCO tiene lugar bajo condiciones más o menos cerradas, en donde el CO_2 que contiene el isótopo ^{13}C no puede ser liberado a la atmósfera y tiene que ser utilizado. En contraste, las plantas C4 (como los pastos) presentan un sistema de doble carboxilación que minimiza el fraccionamiento isotópico. Primero, el CO_2 es fijado en las células del mesófilo por la enzima PEP

carboxilasa (PEPC), la cual tiene una afinidad superior por el CO₂ atmosférico y casi no discrimina contra el ¹³C (fraccionamiento de solo -0.5‰ a -2‰; O’Leary, 1988). Este paso inicial produce compuestos de 4 carbonos (ácidos málico o aspártico) que son transportados a las células de la vaina del haz. Allí, el CO₂ es liberado y vuelto a fijar por la RUBISCO en el ciclo de Calvin, pero como ocurre en un ambiente cerrado (alta concentración de CO₂), la discriminación isotópica posterior es mínima (Farquhar et al., 1989). Por lo tanto, los tejidos de las plantas C₄ son isotópicamente más similares a la atmósfera (entre -14 y -10 ‰) que los de las plantas C₃ (Hobson y Clark, 1992a, 1992b).

Con respecto al análisis de isótopos estables de nitrógeno, el uso más común en ecología de aves se basa en el enriquecimiento gradual de ¹⁵N a través de las cadenas alimentarias lo que proporciona información sobre el nivel trófico de los consumidores (Hobson et al., 1993). El análisis de isótopos estables nos provee una herramienta para describir las dietas de los animales a partir de los valores de $\delta^{15}\text{N}$ y $\delta^{13}\text{C}$ sin reducirlos a categorías como insectívoro, herbívoro, frugívoro, nectarívoro, entre otras (Hobson y Clark, 1992a, 1992b; Hobson et al., 1993). Esta técnica puede de ser muy útil poder determinar posibles alteraciones tróficas al comparar entre la dieta de aves de pastizales dominados por pastos nativos e introducidos.

Los isótopos estables han avanzado en la comprensión del comportamiento de búsqueda de alimento en aves de pastizales al proporcionar información sobre sus preferencias dietéticas y el uso del hábitat. Los isótopos de carbono ($\delta^{13}\text{C}$) y nitrógeno ($\delta^{15}\text{N}$), permiten rastrear los orígenes de los nutrientes en los tejidos de las aves, ofreciendo una visión más completa de sus interacciones ecológicas que los métodos de observación tradicionales (Inger y Bearhop, 2008). Este enfoque ha revelado patrones dietéticos matizados y dependencias del hábitat que son cruciales para los esfuerzos de conservación. Por ejemplo, al analizar en el comportamiento de forrajeo de aves de pastizales, se pudo revelar como individuos de la especie *Melospiza melodia* consumen principalmente invertebrados de pastizales seminaturales y agrícolas, incluso cuando estos tipos hábitats son limitados (Girard et al., 2012). Estos hallazgos pueden orientar las prácticas de manejo sobre las poblaciones de aves de pastizal sin comprometer la productividad agrícola.

En el contexto de pastizales invadidos por pastos exóticos como *R. repens*, es posible esperar patrones isotópicos diferentes entre los pastizales nativos y los pastizales invadidos. En pastizales nativos, es de esperar que las aves presentarán valores de $\delta^{13}\text{C}$ consistentes con un consumo predominante pastos nativos e insectos asociados, con una huella isotópica de recursos C₄, así como una señal de $\delta^{15}\text{N}$ que refleje su posición trófica dentro de una red alimenticia nativa (Herrera-Montalvo et al., 2013; Costa et al., 2025). En contraste, en áreas dominadas por *R. repens*, se podría prever una mayor variabilidad en $\delta^{13}\text{C}$ debido al consumo potencial de arbustos e insectos asociados con una huella isotópica de recursos C₃, así como una posible modificación en la estructura trófica

($\delta^{15}\text{N}$) derivada de cambios en la base de la red alimenticia debido a los efectos de homogeneización de pastos exóticos (Wang et al., 2013). A pesar de que tanto los pastos no nativos como *R. repens* comparten metabolismo C4 (Melgoza-Castillo et al., 2014), la discriminación dietaria se puede lograr mediante el uso de modelos de mezcla de múltiples fuentes (Herrera-Montalvo et al., 2013). Estos modelos de mezcla isotópica permiten discriminar entre derivados de pastos nativos y exóticos, ambos C4, mediante la inclusión de otras fuentes como insectos asociados al pastizal y arbustivo C3 adyacentes. Aunque *R. repens* y los pastos nativos comparten señal $\delta^{13}\text{C}$ similar (C4), los insectos que se alimentan de ellos pueden presentar firmas de $\delta^{15}\text{N}$ diferenciadas entre pastizal y matorral, debido a diferencias en las condiciones edáficas, ciclos de nutrientes o de las plantas con las que se asocian (Phillips et al., 2014). Por ejemplo, si un ave de pastizal el hábitat no nativo consume insectos asociados a matorrales, su firma $\delta^{15}\text{N}$ reflejará esa base alimenticia distintiva, permitiendo inferir un uso preferente de recursos arbustivos. Esto permite inferir el origen de los recursos asimilados entre un hábitat nativo o exótico, resolviendo la ambigüedad cuando las fuentes vegetales tienen un $\delta^{13}\text{C}$ idéntico.

En el presente estudio se abordará un enfoque novedoso para entender la influencia del cambio composicional en los pastizales (nativos/no nativos) sobre la diversidad de aves, resultado de las actividades de manejo planteadas en los planes de desarrollo agropecuario mexicano en el último siglo dentro la amplia región que comprenden los pastizales del Norte de México. Además, los datos obtenidos permitirán explicar de manera integral y robusta cómo los pastos introducidos modifican la estructura, cobertura vegetal y refugio de los que dependen las comunidades de aves de pastizal en el Norte de México, región relevante para el mantenimiento de poblaciones de especies de aves compartidas con Estados Unidos y Canadá.

PREGUNTAS DE INVESTIGACIÓN

¿De qué manera la introducción histórica de pastos no nativos en el Norte de México ha modificado: (a) la composición regional, (b) la composición local, y (c) los patrones en la dieta de las comunidades de aves de pastizal?

HIPÓTESIS

Hipótesis sobre composición regional: La sustitución histórica de pastos nativos por no nativos en el Norte de México (1930-2019), ha reducido la diversidad beta de aves de pastizal a escala regional, debido a la homogenización del hábitat y la pérdida de especialistas asociados a pastizales nativos. Sin embargo, los ensambles de pastizales mixtos (nativos/no nativos) ha atenuado esta reducción al mantener la diversidad funcional de las comunidades de aves, particularmente en periodos de mayor intensificación ganadera (1965-1981, 1982-2019) (Palomo-Morales et al., 2024).

Hipótesis sobre estructura local: La homogenización del pastizal por parte de pastos exóticos supone un riesgo para las comunidades de aves de pastizal (Possley y Maschinski 2006; Titulaer et al., 2024). Las comunidades de aves de pastizal en zonas dominadas por *R. repens* presentarán una riqueza menor y una estructura de ensamble simplificada (mayor dominancia, menor equitatividad) en comparación con las de pastizales nativos, como resultado de la reducción en la heterogeneidad estructural del hábitat.

Hipótesis sobre patrones dietéticos: Las aves de pastizal tendrán una respuesta trófica debido a la invasión por *R. repens*, desplazando su dieta hacia recursos C3 nativos (arbustos e insectos asociados). Esto generará huellas isotópicas ($\delta^{13}\text{C}$, $\delta^{15}\text{N}$) significativamente diferentes entre zonas nativas e invadidas, a pesar de que ambas zonas comparten una base de pastos C4 (Phillips et al., 2014; Navarro et al., 2021).

OBJETIVO GENERAL

Evaluar el impacto de la introducción de pastos exóticos, particularmente *Rhynchelytrum repens*, sobre las comunidades de aves de pastizal del norte de México a tres escalas: composición regional en respuesta la introducción de pastos exóticos para incentivar la producción agropecuaria, composición local mediante la comparación de hábitats nativos (Cuchillas de la Zarca, Durango) frente a áreas dominadas por *R. repens* (Noreste de Guanajuato) y preferencias tróficas a través de isótopos estables para determinar la posible incorporación de este pasto invasor en la dieta de aves de pastizal.

OBJETIVOS ESPECÍFICOS

Se plantearon los siguientes objetivos particulares:

- 1) Evaluar la diversidad beta de las especies de pastos y aves en los pastizales del Desierto Chihuahuense.
- 2) Evaluar si existen diferencias en la composición de especies de los ensambles de aves, pastos nativos y no nativos, entre los tres periodos propuestos.
- 3) Evaluar la relación de los componentes de la diversidad beta (pérdida/ganancia de especies y si las especies son únicas o compartidas) de pastos nativos y no nativos sobre la composición de aves de pastizal.
- 4) Probar si existe una correlación entre la riqueza de aves de pastizal y el índice de prevalencia de pastos nativos en el tiempo.
- 5) Determinar y comparar a nivel local, la riqueza de especies, diversidad y densidades de aves presentes en los pastizales de las dos zonas de estudio, Cuchillas de la Zarca (Durango) y Noreste de Guanajuato (Guanajuato).

6) Cuantificar y comparar la estructura y cobertura de la vegetación de las dos zonas de estudio.

7) Evaluar la relación entre las variables de la estructura del hábitat y la riqueza y densidad de las aves de pastizales.

8) Estimar la contribución isotópica ($\delta^{13}\text{C}$ y $\delta^{15}\text{N}$) de fuentes C4 (pastos) y C3 (arbustos) para determinar los patrones dietéticos de las aves granívoras en las dos zonas de estudio.

MATERIALES Y MÉTODOS

Área de estudio a nivel regional

El área de estudio a nivel regional son los pastizales semiáridos que se extienden a lo largo del Desierto Chihuahuense en Estados Unidos de América y México, destacando que estos pastizales varían considerablemente en la composición de pastos nativos (González-Medrano, 2012). Además, en esta región se ha registrado la presencia de diversas especies de aves de pastizal residentes y migratorias (Vickery et al., 1999; Levandoski y Panjabi, 2014; Ruvalcaba-Ortega y Panjabi, 2018). La delimitación del área de estudio (Figura 1a) se estableció utilizando el sistema de información geográfica QGIS 3.16 a partir de la unión de los polígonos correspondientes a las ecorregiones de la CCA (Comisión de Cooperación Ambiental) extraídas del mapa de la *North American Terrestrial Ecoregions—Level III* (Wiken et al., 2011): 1) Archipiélago Madreño, 2) Desierto Chihuahuense, 3) Planicies del Sur de Texas, 4) Pie de Monte Sierra Madre Occidental y 5) Altiplanicie Mexicana (Figura 1a). Estas ecorregiones fueron elegidas por la presencia de pastizales naturales y son consideradas como los pastizales cálidos de Norteamérica (Brown y Makings, 2014).

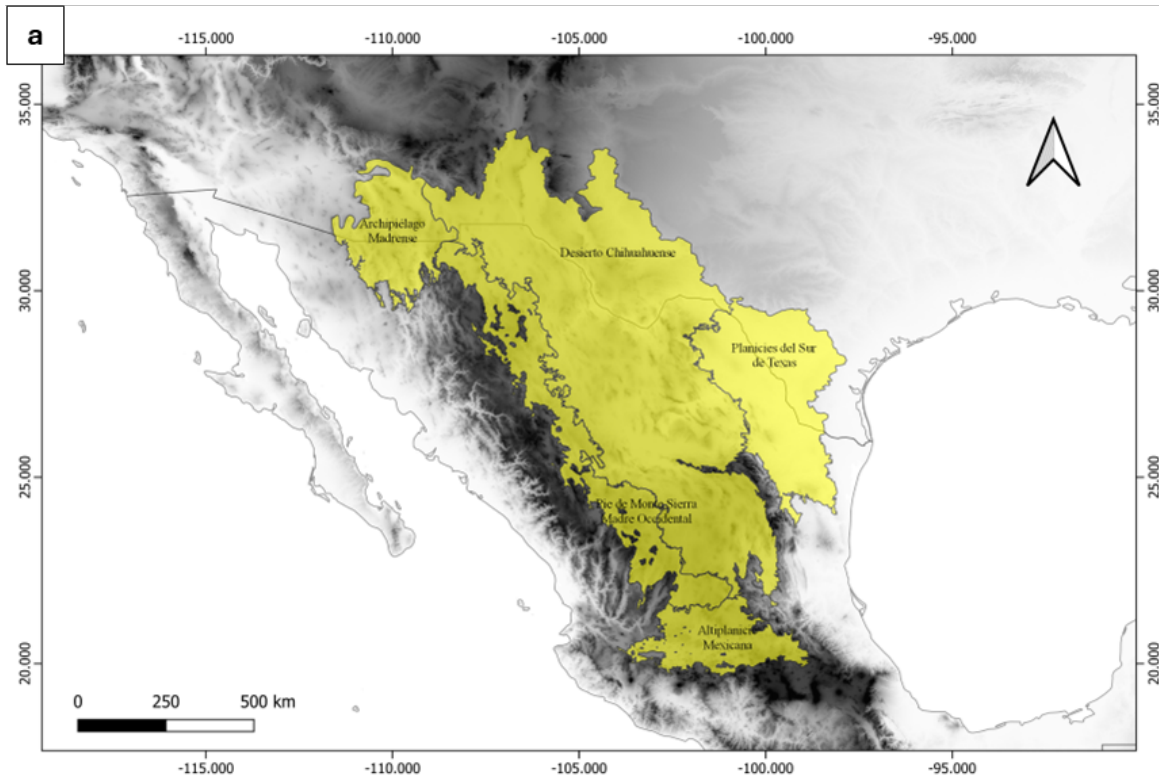


Figura 1. (a) Ecorregiones extraídas del mapa de *North American Terrestrial Ecoregions—Level III* (Wiken et al., 2011) con las que se definió el polígono del Desierto Chihuahuense (amarillo).

Unidades de análisis geográfico

A partir del polígono del área de estudio, se construyó en QGis 3.16 una malla de celdas triangulares con una resolución geográfica de 1° de longitud por celda (aprox. 111.1 km^2). La forma de las celdas fue elegida de entre varias alternativas, como cuadrícula (e.g., Rojas-Soto et al., 2003) o hexágonos (e.g., Sánchez-Ramos et al., 2018), optando por las celdas triangulares debido a que fueron las que mejor se ajustaron al área del polígono, y el nivel de resolución fue el óptimo para organizar los registros de especies para algunos de los análisis posteriores (Figura 1b).

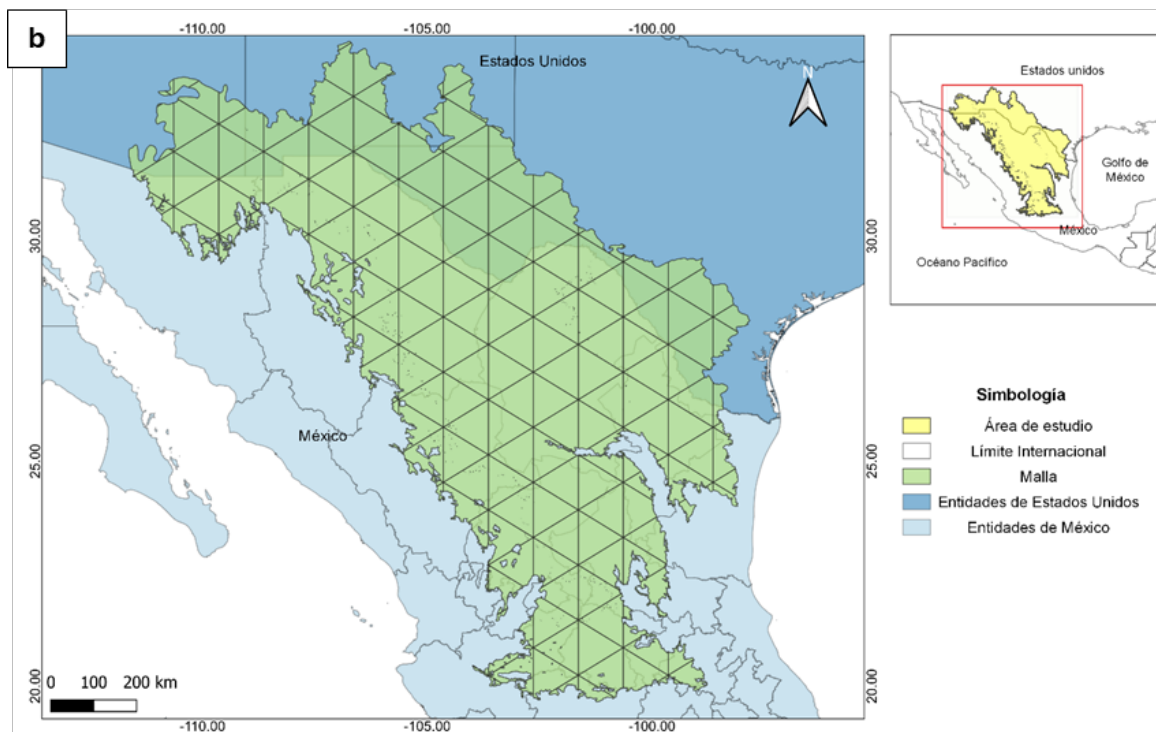


Figura 1. (b) rejilla de 1 minuto de arco (verde) sobre el área de estudio (amarillo) usada para realizar las matrices de presencia-ausencia.

Selección de especies

Para obtener los registros de pastos nativos y no nativos (Tabla Suplementaria 1) se tomó como base el *Catálogo de las Gramíneas Malezas Nativas e Introducidas de México* (Sánchez-Ken et al., 2012; Melgoza-Castillo et al., 2014). Considerando a las especies presentes dentro del área del polígono, se seleccionaron 149 especies de pastos nativos y 60 especies de pastos no nativos. Para la nomenclatura taxonómica se siguió a *The World Checklist of Vascular Plants* (WCVP; Govaerts, 2022).

Para obtener los registros de las aves de pastizal, se seleccionaron las especies que previamente han sido catalogadas como dependientes de este tipo de hábitat, ya sea por utilizar estos sitios como áreas reproductivas o por ser importantes en sus rutas migratorias dentro del Desierto Chihuahuense, de acuerdo con la literatura científica (Levandoski y Panjabi 2014; Ruvalcaba-Ortega y Panjabi 2018; Tabla Suplementaria 2). En total se obtuvieron los registros de 41 especies de aves (residentes y migratorias) asociadas a pastizales, que se determinaron siguiendo la nomenclatura de la *American Ornithological Society* (AOS, Chesser et al., 2022).

Obtención de datos de presencia

Los datos primarios de presencia de las especies seleccionadas de aves, pastos nativos y no nativos se extrajeron del explorador de registros de la *Global Biodiversity Information Facility*

(GBIF, <https://www.gbif.org>), utilizando el polígono del área de estudio para delimitar espacialmente la consulta (los enlaces de descarga [DOI] de las consultas se encuentran en Tabla Suplementaria 1). Se utilizó el intervalo de tiempo de 1930 a 2019, correspondiente a los tres periodos del desarrollo agropecuario mexicano en el último siglo. Los datos de ocurrencia disponibles permitieron contar con un registro histórico confiable del recambio espacial de las especies de la región. No fue posible establecer una base previa a este intervalo debido a la escasez de registros de pastos no nativos antes de 1930. Los registros obtenidos fueron reorganizados en tres bases de datos (pastos nativos, pastos no nativos y aves de pastizal) construidas en un sistema de gestión de bases de datos (Microsoft Access®). En cada una de las bases de datos se realizó una depuración de las georreferencias repetidas y los registros mal georreferenciados con respecto al polígono con el fin de eliminar las inconsistencias generadas por la captura de datos. Por último, se consideraron los intervalos de tiempo correspondientes a los periodos 1930 a 1964, 1965 a 1981 y 1982 a 2019 para detectar los posibles cambios temporales en la composición de especies de aves consecuencia de la introducción de especies de pastos no nativos.

Zonas de estudio a nivel local

Se consideraron dos zonas de estudio con una separación de ~ 670 km de distancia; estas zonas cuentan con diferentes configuraciones de pastizales y forman parte de la región del Desierto Chihuahuense en México (González-Medrano, 2012; Palomo-Morales et al., 2024). La primera zona fue Cuchillas de la Zarca (Durango), la cual es un Área Prioritaria para la Conservación de Pastizales (APCP) dominada por pastos nativos (Figura 2a). La segunda zona se localizó en el noreste del estado de Guanajuato (Figura 2a) y presenta pastizales inducidos dominados por pastos no nativos. Cuchillas de la Zarca comprende una porción pequeña del sur del estado de Chihuahua y el centro-norte del estado de Durango (Figura 2b) y cuenta con una superficie de 11,588 km² (León-Mata et al., 2020). En Cuchillas de la Zarca el clima varía entre semiárido (BS1kw) con temperatura entre 12°C y 18°C, árido-semicálido (BS0kw) con temperaturas entre 12°C y 18°C, y árido-semicálido (BWhw) entre 18°C y 22°C, con una precipitación media anual de 405.5 mm (Vidal-Zepeda, 2005; Álvarez et al., 2024). La vegetación de esta zona se compone de matorral xerófilo conformado por especies de los géneros *Larrea*, *Prosopis*, *Acacia*, *Ephedra*, *Nolina* y *Opuntia*, mientras que el pastizal nativo se conforma por los géneros *Bouteloua*, *Aristida*, *Andropogon*, *Muhlenbergia*, *Sporobolus*, *Heteropogon* e *Hilaria* (Rzedowski, 1981; Villaseñor, 2016).

La zona del Noreste de Guanajuato comprende las subregiones de Sierra Gorda y Chichimeca caracterizada por sierras, mesetas y valles (Figura 2c). La elevación varía entre 1700 y 2100 msnm con un clima seco semiárido-cálido (BS0hw) entre 18°C y 22°C, con precipitación media anual de entre 519 mm y 600 mm (Rzedowski y Calderón, 1995). La zona de estudio se ubicó dentro de los

límites del municipio de Tierra Blanca, el cual limita hacia el sureste con el estado de Querétaro, hacia el suroeste con el municipio de San José Iturbide y al norte con los municipios de Dr. Mora, Victoria y Santa Catarina pertenecientes al estado de Guanajuato. Los pastizales de esta zona son inducidos y están formados casi en su totalidad por el zacate rosado (*R. repens*), en transición entre matorrales xerófilos y bosques de coníferas y encino (Palomo-Morales, 2018).

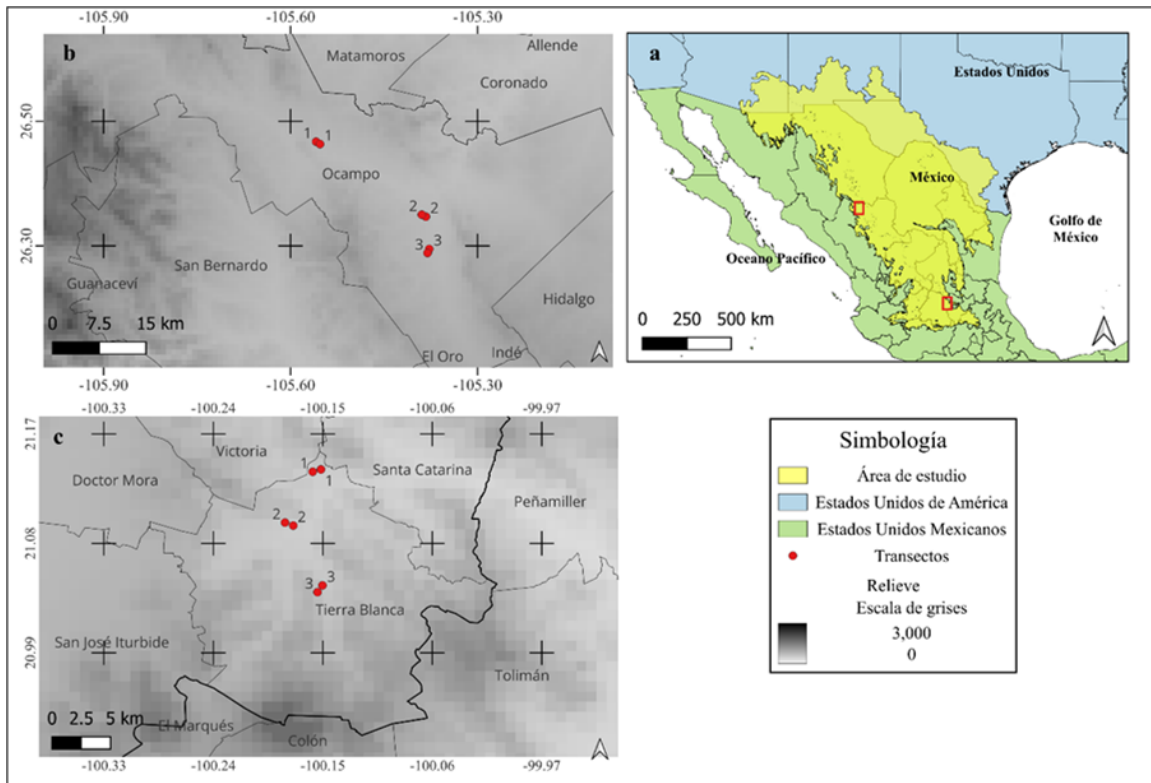


Figura 2. Mapa de las zonas de estudio en el que se presenta: mapa de la región el Norte de México (a) con las zonas remarcadas (recuadros rojos), aproximación y localización espacial de los transectos en Chuchillas de la Zarca (b) y Noreste de Guanajuato (c).

Diseño de muestreo a nivel local

Con el fin de tener datos comparativos de las comunidades, riqueza y abundancia de las especies de aves migratorias y residentes de los pastizales de cada zona de estudio se realizaron visitas a campo de diciembre de 2021 a abril de 2024, concretamente entre las temporadas migratorias y reproductivas de las aves. Las visitas para las temporadas migratorias se hicieron de noviembre a abril, y para las temporadas reproductivas de mayo a octubre. En cada zona se seleccionaron tres sitios de muestro con una separación de al menos 5 km. En cada sitio se estableció un transecto de 750 m de largo por 50 m de ancho (adaptado de George et al., 2013). Todos los transectos fueron georreferenciados de extremo a extremo.

Obtención de datos diversidad alfa

El muestreo de aves se realizó mediante el transectos estimando distancia (Buckland et al., 2001). Este consistió en el desplazamiento de un solo observador sobre la línea central de cada transecto durante primeras horas de la mañana (5:30–10:00 hrs) y el registro de todos los individuos de todas las especies detectadas visual o auditivamente dentro de los límites de cada transecto. Para cada individuo detectado se estimó la distancia en metros mediante un telémetro láser (rangefinder) y el ángulo (grados de acimut) con una brújula magnética en su punto inicial de detección (George et al., 2013).

Se cuantificó la estructura de la vegetación en cada zona de estudio para cada visita a campo, mediante el muestreo de 30 parcelas seleccionadas al azar a lo largo de los transectos de muestreo de aves (George et al., 2009). Se utilizó un Robel-pole (Robel et al., 1970), estatal de 3 metros graduado cada 5cm, para estimar la obstrucción vertical por tipo de vegetación (herbáceas y arbustivas) y la altura máxima de la vegetación desde las cuatro direcciones cardinales en cada parcela a lo largo del transecto, lo que resultó 120 estimaciones/transecto (George et al., 2013). Para determinar la cobertura vegetal, se estimaron visualmente las cantidades relativas en seis clases de coberturas (0–5%, 5–25%, 25–50%, 50–75%, 75–95%, 95–100%) en un marco de muestreo de 1 m² colocado a tres metros del transecto de muestreo en las cuatro direcciones cardinales en los mismos puntos ubicados al azar utilizados para estimar la cuantificación estructural (n = 120 marcos/transecto) (modificado de George et al., 2013). Las estimaciones incluyeron solo a las plantas enraizadas completamente al suelo dentro de los límites de cada transecto.

Obtención de las muestras para isótopos estables

Para evaluar la composición isotópica de la dieta de las aves, se capturaron individuos de aves para la obtención de muestras de sangre en cada zona de estudio. Las capturas se realizaron con redes de niebla (6-8), establecidas sobre todos los transectos por cada periodo de muestreo (Ralph et al., 1996). Se capturaron individuos de especies residentes y migratorias por cada una de las zonas de estudio, por lo que se tomaron muestras de todos los individuos capturados. Los individuos capturados pueden tener una misma preferencia por los pastos, lo que permitirá hacer comparaciones en cuanto a sus fuentes de alimentación (Palomo-Morales, 2018; Ruvalcaba-Ortega y Panjabi, 2018; Titulaer et al., 2018). Para todas las aves capturadas se colectaron aproximadamente 100–200 µL de sangre de las venas braquiales o antebraquiales de cada individuo usando tubos capilares heparinizados. Cada muestra de sangre se colocó en un tubo para microcentrifuga de 1.5 ml (eppendorf®) con etanol al 70% (Herrera Montalvo et al., 2013). La proteína es el soluto orgánico primario que se encuentra en la sangre y el análisis de isótopos estables de este tejido probablemente reconstruye el origen de la proteína de la dieta en el consumidor (Hobson y Clark, 1992a, 1992b). Adicionalmente se colectaron semillas de las especies de pastos, de los frutos de las plantas leñosas

de los matorrales adyacentes a los pastizales, así como de los artrópodos para determinar su composición isotópica y usarlos como referencia para interpretar los resultados (Herrera Montalvo et al., 2013). La colecta de este material biológico se realizó en cada una de las zonas de estudio en cada una de las visitas realizadas. En laboratorio, se maceraron independientemente las muestras de tejido sanguíneo, insectos, semillas y frutos, para ser liofilizadas en un evaporador al vacío *SAVANT DNA120* (Thermo Electron Corporation®) a 40 °C. Las muestras liofilizadas se almacenaron en capsulas de aluminio de 3.5 x 9.5 mm, para empacarse en placas para microtitulación fondo plano de 12.9 cm x 8.5 cm (*CRM GLOBE*®) y proceder con el análisis isotópico (Hobson y Clark, 1992a, 1992b). Para ello, las placas fueron enviadas al Laboratorio de Isótopos Estables de la Universidad de California-Davis (Estados Unidos de América).

Análisis isotópico

Se realizaron análisis de isótopos estables con las muestras de tejido sanguíneo y el material de referencia para determinar las proporciones isotópicas de C y N. El análisis de la sangre permite reconstruir la alimentación del individuo de 4 a 6 semanas previas a su captura (Hobson y Clark, 1992a, 1992b). Para el análisis isotópico se tomaron submuestras de aproximadamente 1-3 mg para tejidos animales (aves e insectos) y 3-5 mg para tejido vegetal (semillas y frutos) (Herrera Montalvo et al., 2013). Las proporciones isotópicas ($\delta^{13}\text{C}$ y $\delta^{15}\text{N}$) se determinaron mediante Espectrometría de Masas de Relación Isotópica acoplada a Analizador Elemental (EA-IRMS), de acuerdo con el protocolo estandarizado del laboratorio *UC Davis Stable Isotope Facility* (2023). Cada muestra de tejido animal (sangre liofilizada e insectos) y vegetal (semillas y frutos) se oxidó a 950°C en un reactor empacado con óxido de cromo (Cr_2O_3) y óxido de cobre plateado (CuO), con dosificación controlada de O_2 para combustión completa. Los gases resultantes se purificaron mediante cobre reducido (650°C) para eliminar O_2 residual y óxidos de nitrógeno, mientras que el agua se absorbió con perclorato de magnesio ($\text{Mg}(\text{ClO}_4)_2$) y pentóxido de fósforo (P_2O_5). Posteriormente el CO_2 y N_2 se separaron en una columna cromatográfica (GC) *Sercon* antes de su medición. Para garantizar la precisión, se calibró el equipo mediante estándares internacionales (USGS-40, USGS-41, IAEA-600), con trazables de *Vienna Pee Dee Belemnite* (V-PDB) para $\delta^{13}\text{C}$ y aire atmosférico para $\delta^{15}\text{N}$. Los valores se reportaron en notación delta (δ) en unidades de partes por mil (‰) siguiendo la formula:

$$\delta (\text{‰}) = [(R_{\text{muestra}}/R_{\text{estándar}}) - 1] \times 1000$$

donde:

- R = relación isotópica ($^{13}\text{C}/^{12}\text{C}$ o $^{15}\text{N}/^{14}\text{N}$)
- Para $\delta^{13}\text{C}$: $R_{\text{estándar}} = \text{V-PDB}$
- Para $\delta^{15}\text{N}$: $R_{\text{estándar}} = \text{N}_2$ aire atmosférico

Se consideró un error analítico de un $\pm 0.2\text{‰}$ para $\delta^{13}\text{C}$ y un $< \pm 0.3\text{‰}$ para $\delta^{15}\text{N}$ para todas las muestras, mediante materiales de referencia (ácido glutámico USGS-40, alanina enriquecida USGS-41 y cafeína IAEA-600), con límites de cuantificación (LOQ) de 100 μg para C ($\delta^{13}\text{C}$) y para 20 μg N ($\delta^{15}\text{N}$). El control de calidad incluyó réplicas técnicas (con 10% de las muestras), materiales de control interno (harina de amaranto y tejido de vieira) y corrección por deriva instrumental mediante curvas de calibración con glutatión. Todos los valores δ (en ‰) fueron normalizados según los estándares internacionales, descartándose muestras fuera de los rangos óptimos de 200-2000 μg (C) y 20-200 μg (N). Esta metodología, conforme a los criterios IAEA (2017), garantiza la trazabilidad y comparabilidad internacional de los datos isotópicos en estudios ecológicos.

Análisis estadísticos

Riqueza regional

Con la finalidad de evaluar la calidad del muestreo de los diferentes taxa, se generaron curvas de acumulación de las especies de aves, pastos nativos y pastos no nativos para cada periodo. Estas curvas representan el número acumulado de especies encontradas al aumentar el tamaño de muestra (e.g., el aumento del esfuerzo de muestreo en el tiempo para cada periodo). Los estimadores de las curvas de acumulación de especies por grupo taxonómico y periodo se obtuvieron a partir de las matrices de presencia-ausencia con el paquete EstimateS 9.1 (Colwell, 2013). Adicionalmente, se estimaron los estadísticos de Chao2 para evaluar la completitud del muestreo (Colwell, 2013).

Índices de disimilitud regional y prevalencia de pastos nativos

Con los datos de presencia-ausencia, se exploraron los cambios en la composición de especies en las celdas durante los tres periodos mediante el cálculo de la diversidad β de Sorensen (β_{sor} aditivo) (Baselga, 2010). Esta métrica está compuesta por 1) el recambio, medido por la diversidad β de Simpson (β_{sim}), y 2) el anidamiento medido por la diversidad β anidada (β_{nes}) (Baselga, 2010). El primer componente es una medida de cuántas especies de un sitio son reemplazadas por especies diferentes de otros sitios (valores de 0 = todas las especies son iguales y 1 = todas las especies son diferentes), mientras que el segundo componente se refiere a la pérdida gradual de especies de un sitio a otro (valores de 0 = pérdida total de especies y 1 = ganancia total de especies), es decir, un sitio es un subconjunto del otro (Baselga, 2010). Estos componentes se consideran un reflejo de los procesos de selección de especies por factores ambientales, así como una dinámica de pérdida o colonización de especies (Calderón-Patrón y Moreno, 2019; Vellend, 2010). Estos índices se calcularon en la paquetería "betapart" de R por medio de betapair (Baselga et al., 2018) a partir de las matrices de presencia-ausencia. Con estos índices se midió la variación en la composición de especies de pastos nativos, pastos no nativos y aves de pastizal en cada uno de los tres periodos (Baselga y Orme, 2012; Llanes-Quevedo et al., 2024). Finalmente, se extrajo la riqueza total de pastos nativos y

exóticos por celda por periodo para calcular un Índice de Prevalencia de Especies de Pastos Nativos (IPPN). Este índice sintetiza la riqueza de especies de pastos nativos y no nativos en una variable (adaptado de Legendre, 2019), por lo que refleja la pérdida o ganancia de pastos nativos por celda. El IPPN se calcula como $PN / (PN + PNN)$, donde PN es el número de especies de pastos nativos y PNN es el número de especies de pastos no nativos. Este índice varía de 0 (cuando todas las especies son pastos no nativos) a 1 (cuando todas las especies son pastos nativos). Las celdas sin registros de especies de pastos nativos o no nativos se eliminaron.

Evaluación de riqueza específica en el tiempo

Para evaluar las diferencias en la riqueza específica de aves, pastos nativos, pastos no nativos, así como en el IPPN entre periodos, se utilizaron análisis de varianza de Kruskal-Wallis (KW). Para ello se obtuvieron los valores de la riqueza total y el valor del IPPN por celda para cada periodo. En cada análisis, el periodo con tres niveles (1930-1964, 1965-1981 y 1982-2019) fue considerado como factor (Zar, 2010). Los análisis de KW se realizaron utilizando la función de `kruskal.test()` del paquete R (Kloke y McKean, 2015). En el caso de detectarse diferencias significativas, se realizaron pruebas *post-hoc* de Wilcoxon con la probabilidad ajustada de Bonferroni ($\alpha = 0.05/3 = 0.0166$; Wright, 1992). Las posibles relaciones entre el IPPN y la riqueza total de aves de pastizal en cada uno de los tres periodos se analizaron con correlaciones de Spearman (r_s) utilizando la función `cor.test()` del paquete R (Hollander y Wolfe, 2013). Estas variables fueron transformadas al $\arcsen\sqrt{\cdot}$ y $\log_{10}+1$, respectivamente, para que ambas variables cumplieran los supuestos paramétricos de los análisis de correlación de Spearman (Zar, 2010). Adicionalmente, se visualizó y exploró la composición de cada conjunto de especies (*i.e.*, aves de pastizal, pastos nativos y pastos no nativos) en los tres periodos con análisis de escalamiento multidimensional no métrico (NMDS) con la función `metaMDS()` de la paquetería Vegan de R (Oksanen et al., 2022). Se utilizó la matriz transpuesta de presencia/ausencia (especies $\times$ sitios) de las especies de aves de pastizal, pastos nativos y pastos no nativos de cada uno de los tres periodos en base al coeficiente de distancia euclidiana (Palacio et al., 2020). La visualización gráfica por medio del análisis NMDS nos permite explorar y presentar visualmente el grado de solapamiento o divergencia entre ensambles de cada periodo de tiempo.

Diversidad alfa local

Para estimar la completitud del muestreo en las comunidades estudiadas, se calcularon curvas de acumulación de especies y rarefacción por cada una de las zonas de estudio (Magurran, 2004). Para ello se usaron matrices de presencia-ausencia y abundancia respectivamente, considerando la totalidad de días de muestreo como el intervalo de tiempo para cada zona de estudio por medio del software EstimateS 9.1 (Colwell et al 2013). Esta combinación puede ser útil cuando se comparan hábitats contrastantes (nativos vs. invadidos), donde la riqueza y abundancia total de aves puede variar

entre el tipo de hábitat. Adicionalmente se obtuvo la estructura de las comunidades de aves de pastizal para determinar diferencias entre las zonas de estudio por medio de curvas de rango/abundancia con la función `rankabundance()` de la paquetería BiodiversityR (Magurran, 2004; Kindt, 2005), el ranking de los ensambles se obtuvo por medio de la proporción de la abundancia total de aves por cada periodo de muestreo y zona de estudio. Las diferencias entre las curvas de rango/abundancia (pendiente) se avaluó mediante pruebas de homogeneidad de pendiente mediante modelos de covarianza (ANCOVA) con interacción (rango x zona) (Lowry, 2020), entre las zonas de estudio y por cada periodo de muestreo por medio la función `oav()` del software R (Chambers et al., 2017). La curva rango/abundancia permitió seleccionar a las cinco primeras especies de aves para cada tipo de pastizal y periodo, ya que estas contenían la mayor proporción de la abundancia en cada ranking.

Además de identificar las especies con mayor proporción de abundancia por tipo de pastizal y periodo, se estimó la densidad de la comunidad (individuos/ha) y la densidad por especie mediante análisis de distancia con el paquete *Distance* en R (Buckland et al., 2001; Miller et al., 2019). Se modeló la función de detección con una clave half-normal con ajustes coseno (criterio por AIC), calculando la densidad total (agrupando todas las detecciones como “aves de pastizal”) y la densidad individual para las especies más frecuentes, reportándose con intervalos de confianza del 95%. Para garantizar robustez, el análisis se restringió a especies detectadas en $\geq 25\%$ de los periodos de muestreo (Buckland et al., 2001; George et al., 2013). Las especies que cumplieron este criterio y se analizaron individualmente fueron: *Campylorhynchus brunneicapillus*, *Chondestes grammacus*, *Mimus polyglottos*, *Molothrus ater*, *Passerculus sandwichensis*, *Pooecetes gramineus*, *Spizella pallida*, *S. passerina*, *Sturnella neglecta* y *Zenaida macroura* para Cuchillas de la Zarca y para el Noreste de Guanajuato se usaron las especies *C. brunneicapillus*, *Catherpes mexicanus*, *C. grammacus*, *Haemorhous mexicanus*, *Melospiza lincolnii*, *Salpinctes obsoletus*, *Sayornis saya*, *S. pallida*, *S. passerina* y *Z. asiatica*. Posteriormente se promedió por cada periodo la densidad estimada de cada ave en cada zona de estudio, con las que se utilizaron pruebas Kruskal-Wallis (KW) para determinar diferencias entre periodos por cada tipo de pastizal por medio de la función `kruskal.test()` del software R (Hollander y Wolf, 2013). En los casos donde se presentaron diferencias se realizaron pruebas *post-hoc* de rango de Wilcoxon (ajuste Bonferroni $p < 0.0083$) para detectar los periodos diferentes de cada tipo de pastizal con la función `pairwise.wilcox.test()` de R (Zar, 2010).

Con los datos obtenidos de la cuantificación de la estructura de la vegetación, se obtuvo el promedio de altura máxima de la vegetación y cobertura vegetal, así como de la obstrucción vertical de la vegetación de plantas herbácea y arbustiva. Estas variables de la estructura de la vegetación se compararon entre los tipos de pastizal por periodo de muestreo. Para variables que mostraron una distribución normal se utilizó el análisis de varianza de medidas repetidas (ANOVA MR) con la

función `ezANOVA()` de R (Hollander y Wolf, 2013), en variables con ausencia de normalidad se optó por la prueba no paramétrica de Friedman con las funciones `friedman.test()` de R (George et al., 2013). Para las variables en la que se detectaron diferencias se utilizó pruebas *post-hoc* de Tukey y Wilcoxon (ajuste Bonferroni $p < 0.0083$) con las funciones `TukeyHSD()` y `pairwise.wilcox.test()` respectivamente en R (Zar, 2010). Finalmente, se asoció las densidades por hectárea de las aves con mayor abundancia para cada zona de estudio con las características hábitat de cada tipo de pastizal para todo el muestreo realizado por medio del análisis de escalamiento multidimensional no métrico (NMDS) con el uso de la función `metaMDS()` de la paquetería Vegan de R (Oksanen et al., 2022). Esto permitió detectar posibles asociaciones significativas ($p < 0.05$) entre las aves con las variables del hábitat para cada NMDS por tipo de pastizal. El ajuste de las variables del hábitat sobre los NMDS de las aves de pastizal se realizó con la función `envfit()` de la paquetería Vegan de R (Oksanen et al., 2022). Se reconoce que con seis unidades de muestreo en total, el poder estadístico para detectar asociaciones significativas es limitado, los resultados de los NMDS y `envfit()` se interpretan como posibles tendencias y no como inferencias causales definitivas. La visualización conjunta de los sitios, especies y vectores ambientales permite una evaluación de cómo la estructura del hábitat podría estar influyendo en la composición de las comunidades de aves en cada tipo de pastizal.

Modelos de mezcla para isótopos estables

Se utilizaron modelos de mezcla bayesiana, a través del paquete `simmr` del software R (Parnell et al., 2013; Kadye et al., 2020) para estimar las contribuciones relativas de las fuentes de semillas C3, semillas C4, así como de insectos que se alimentan de plantas C3 y C4 asimilados por las aves durante las temporadas de muestreo (Parnell et al., 2013). Se incluyó la contribución de frutos de cactáceas cuando el modelo se aplicó con especies frugívoras. Los modelos de mezcla bayesiana generan distribuciones estadísticas de valores isotópicos para abordar la variabilidad inherente de las fuentes de alimento y de los consumidores (incluidos los factores de discriminación trófica) y estimar las contribuciones de las fuentes de alimento a la dieta de un organismo o una población (Parnell et al., 2013; Govan y Parnell, 2024). Las estimaciones de las contribuciones de las fuentes pueden depender de la proximidad geométrica y la relación del consumidor con respecto a las fuentes en el espacio del modelo de mezcla, así como de las distinciones estadísticas entre las fuentes (Phillips et al., 2014). Primero se ejecutaron modelos de mezcla para todas especies de aves de pastizal utilizando todas las fuentes de alimento colectados, incluyendo insectos y semillas para cada una de las zonas, para posteriormente ejecutar modelos de mezcla separados por grupos tróficos por zonas y posteriormente por especies compartidas y no compartidas entre las zonas de estudio. Para estos modelos, sobre los priores bayesianos se asumió una probabilidad igual de que cada fuente de alimento fuera consumida (e. g. $> 95\%$) para evitar la inferencia estadística sesgada (Northrup y

Gerber, 2018), debido a que la incorporación proporcional exacta de estas fuentes de alimento en las dietas de aves no se comprende bien y a veces se basa en datos observacionales (Mason et al., 2013; Mason et al., 2021). En todos los modelos de mezcla se usaron factores de fraccionamiento de acuerdo con el grupo trófico en ambas zonas, aplicando factores de fraccionamiento diferenciados; para aves granívoras-insectívoras se usó un factor de fraccionamiento (media $\pm$ DE) del C de $+1.4 \pm 0.2\%$, y de $+3.0 \pm 0.8\%$ para el N, mientras que para aves insectívoras-frugívoras se usó un factor de fraccionamiento del C de $+1.8 \pm 0.3\%$, y de $+3.0 \pm 0.8\%$ para el N (Herrera Montalvo et al., 2013). Los modelos de mezcla corrigen la sobreestimación o subestimación de las contribuciones de masa de la fuente a la mezcla (sangre de ave) al tener en cuenta las diferencias en las concentraciones entre las fuentes (Phillips y Koch, 2002). Finalmente, para evaluar si existían diferencias significativas en el uso de las fuentes C3 y C4 (plantas e insectos asociados) entre las especies compartidas de las zonas de estudio, se aplicó una prueba de Chi-cuadrado (χ^2), sobre las proporciones medias de cada fuente para cada especie por medio de la función `chisq.test()` de R (Agresti, 2007). Esta prueba contrasta si la distribución proporcional de las fuentes en la dieta, estimada por los modelos de mezcla bayesiana, es independiente de la zona de Cuchillas de la Zarca de la zona del Noreste de Guanajuato.

RESULTADOS

A nivel regional

El total de datos descargados que se obtuvieron para los tres conjuntos de especies fue de 2,345,226 registros para aves de pastizal, 37,750 registros para pastos nativos y 8,815 registros para pastos no nativos. Al reorganizar, depurar, ajustar geográficamente y dividir los datos para cada uno de los tres periodos de tiempo correspondientes, se obtuvieron en total 328,809 registros de las 41 especies de aves de pastizal, 25,429 registros de las 149 especies de pastos nativos y 5,555 registros de las 60 especies de pastos no nativos. El número total de especies y conjunto de registros para cada uno de los periodos, así como la disposición espacial de los mismos, se puede consultar en el material suplementario (Figura Suplementaria 1; Tabla Suplementaria 3). La mayor parte (93.33%) de los registros recolectados en GBIF correspondientes a las especies tanto de pastos nativos como no nativos, proceden de colecciones científicas y, en menor medida, de observaciones en campo o artículos de investigación (6.77%). Por el contrario, los registros de aves de pastizal proceden, en su mayor parte (97.16%), de observaciones de campo, seguido de investigaciones publicadas o de colecciones científicas (2.84%).

Riqueza de especies

Se observaron patrones consistentes en la riqueza de especies en pastizales a lo largo de los tres periodos analizados. En cada periodo, la riqueza observada alcanzó asíntotas suficiente para representar la riqueza de cada grupo, además de una mayor riqueza en pastos nativos, seguida de

pastos exóticos y aves de pastizal (Figura 3). Los estimadores Chao2 respaldaron estos patrones con tamaños de muestra de diversidad distintos para cada conjunto. Para los pastos nativos, se estimó un registro de aproximadamente el 94.7%, 90.4% y 99.8% de la riqueza total esperada en cada uno de los tres periodos, respectivamente. Para pastos exóticos, las estimaciones fueron del 84.9%, 96.1%, y 96.9%, respectivamente. Para aves de pastizal, se estimó un registro de alrededor del 97.6% de la riqueza de especies en el primer periodo, mientras que, en los periodos siguientes, se estimó el 100% de la riqueza de especies, aunque esta estimación perfecta podría deberse a características particulares del estimador y al número fijo de especies a analizar.

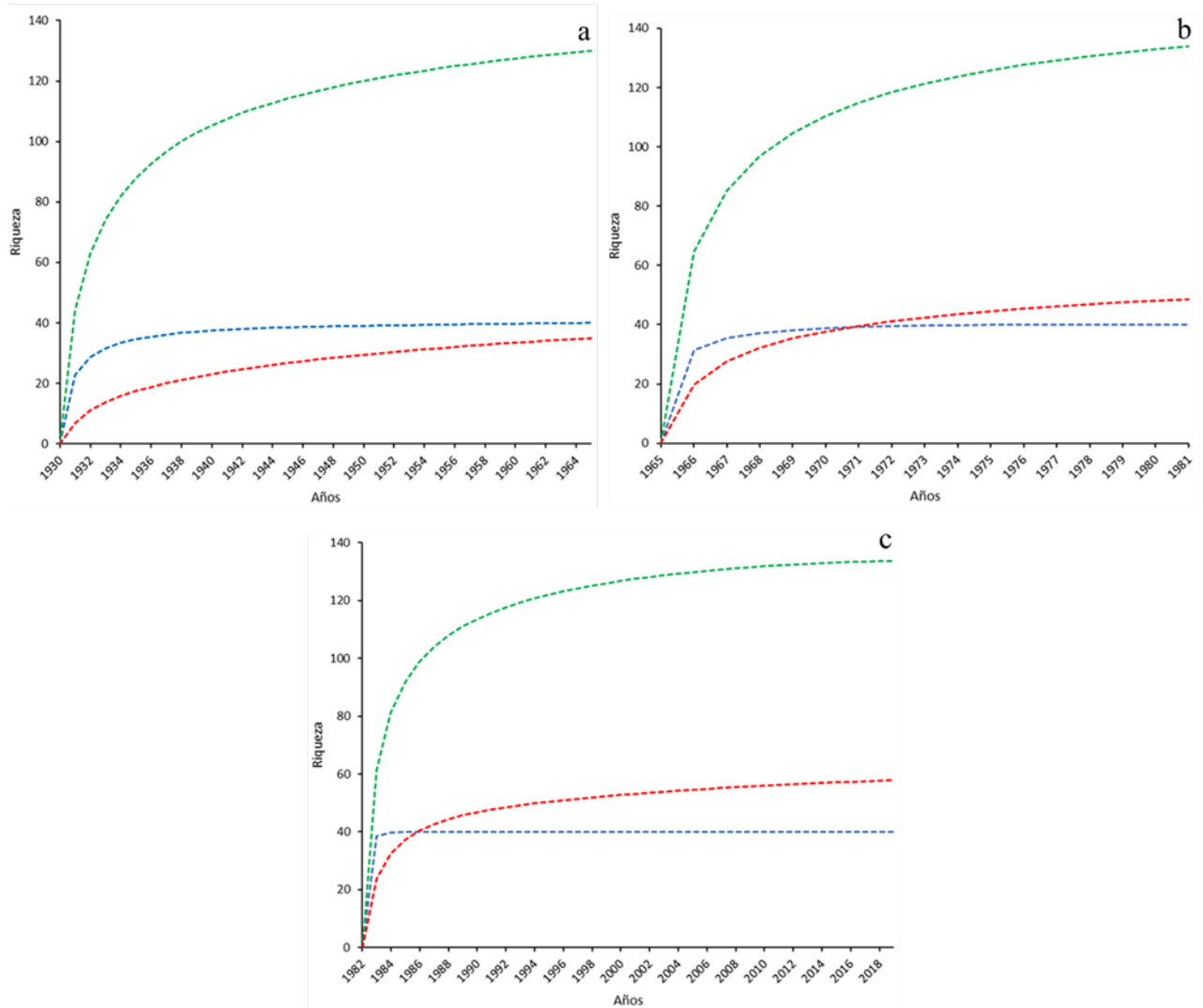


Figura 3. Curvas de acumulación de especies de aves de pastizal (azul), pastos nativos (verde) y pastos no nativos (rojo) para los periodos de (a) 1930-1964, (b) 1965-1981 y (c) 1982-2019.

Índices de diversidad beta (β)

El índice de disimilitud (β sor) mostró una tendencia a la disminución en los tres ensambles a lo largo de los tres periodos, lo que indica que aumentó la similitud entre las celdas que conforman el área de estudio para aves de pastizal, pastos nativos y no nativos (Tabla 1). El índice de recambio

(β_{sim}) también disminuyó entre el primer y el último periodo, principalmente para las aves de pastizal (Tabla 1). Por su parte, el índice de anidamiento (β_{sne}) incrementó en todos los casos (Tabla 1). Los resultados indican que en la actualidad las celdas comparten más especies entre sí, y el recambio de especies ha disminuido para el último periodo.

Tabla 1. Índices de diversidad beta ($\beta_{sor} = \beta_{sim} + \beta_{nes}$) obtenidos con `beta.pair()` de aves de pastizal, pastos nativos y pastos no nativos para cada periodo. $\bar{x}$ = media y DE = Desviación Estándar.

Periodo	Aves de pastizal			Pastos nativos		Pastos exóticos	
1930-1964		$\bar{x}$	DE	$\bar{x}$	DE	$\bar{x}$	DE
	β_{sor}	0.74	0.21	0.83	0.16	0.81	0.23
	β_{sim}	0.50	0.36	0.66	0.29	0.70	0.38
	β_{sne}	0.24	0.27	0.16	0.22	0.12	0.20
1965-1981		$\bar{x}$	DE	$\bar{x}$	DE	$\bar{x}$	DE
	β_{sor}	0.73	0.23	0.81	0.16	0.85	0.20
	β_{sim}	0.40	0.39	0.64	0.28	0.69	0.38
	β_{sne}	0.33	0.32	0.17	0.22	0.15	0.25
1982-2019		$\bar{x}$	DE	$\bar{x}$	DE	$\bar{x}$	DE
	β_{sor}	0.35	0.21	0.74	0.18	0.77	0.19
	β_{sim}	0.09	0.11	0.52	0.28	0.55	0.36
	β_{sne}	0.26	0.23	0.23	0.23	0.22	0.27

Riqueza y Prevalencia de Pastos Nativos

La riqueza de especies mostró cambios en el tiempo en cada grupo (Figura 4). La riqueza de aves de pastizal fue mayor en el periodo 1982-2019 ($H = 196.24$, $gl = 2$, $p = 0.0001$) en comparación con los periodos 1930-1964 y 1965-1981 (*post-hoc* $p < 0.0001$). Un patrón similar se observó en pastos nativos ($H = 35.78$, $g.l. = 2$, $p = 0.0001$) y pastos no nativos ($H = 50.74$, $g.l. = 2$, $p = 0.0009$) con mayor riqueza en 1982-2019, cuyos valores también fueron significativamente superiores respecto a los periodos anteriores (*post-hoc* $p = 0.0001$ y $p = 0.0013$ respectivamente). En contraste, el Índice de Prevalencia de Pastos Nativos (IPPN) disminuyó significativamente en el periodo 1982-2019 ($H = 47.40$, $g.l. = 2$, $p = 0.0005$), con valores inferiores a los de los periodos 1930-1964 (*post-hoc* $p < 0.0001$) y 1965-1981 (*post-hoc* $p = 0.0003$).

Hubo correlaciones negativas débiles entre el IPPN y la riqueza de aves de pastizal en los periodos de 1930-1964 ($r_s = -0.1553$, $p = 0.0400$) y 1965-1981 ($r_s = -0.1784$, $p = 0.0100$). Sin embargo, no se encontró una correlación significativa entre ambas variables ($r_s = 0.0321$, $p = 0.6600$) en el periodo de 1982-2019. La proyección de IPPN sobre la región muestra que durante el periodo de 1930-1964 el ensamble a nivel regional de pastos estaba conformado principalmente por pastos nativos, en contraste con una reducida prevalencia de pastos nativos para el periodo de 1982-2019 (Figura 4).

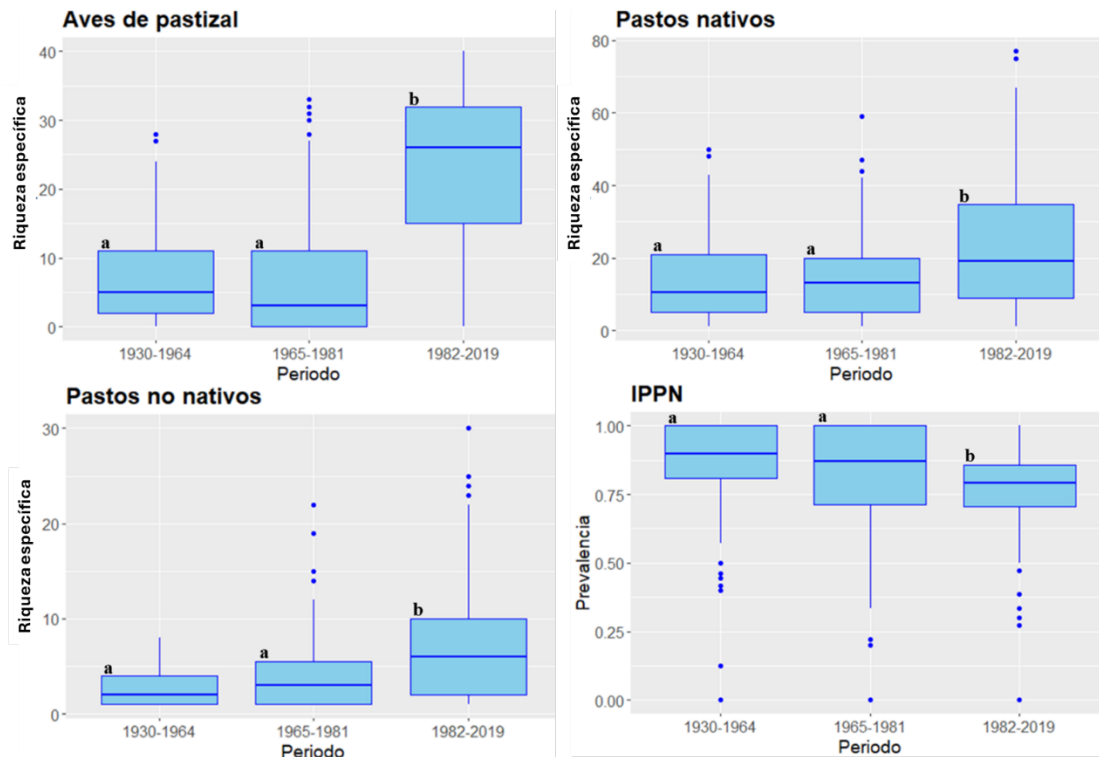


Figura 4. Diagramas de caja de la riqueza de aves de pastizal, pastos nativos, pastos no nativos y el Índice de Prevalencia de Pastos Nativos (IPPN) para cada periodo. Periodos identificados con letras diferentes indican diferencias significativas ($p \leq 0.0166$) con el resto a partir de pruebas *post-hoc* de Wilcoxon.

Finalmente, los NMDS revelaron una variación en la composición y riqueza regional del ensamble de especies tanto de aves como de pastos nativos y no nativos entre los periodos estudiados (Figura 5). Se observó una discontinuidad en la composición de especies de aves de pastizal a lo largo del tiempo, con una marcada contracción durante el periodo de 1965-1981 y una distribución más dispersa en el periodo de 1982-2019 (Figuras 5a y 6). En contraste, se observó un cambio gradual en la composición de especies de pastos nativos, con un incremento en la distribución del ensamble en varios sitios de la región con una posible contracción entre periodos (Figuras 5b y 6). Por último, se observó un marcado aumento en la composición del ensamble de pastos no nativos, especialmente notable durante el periodo de 1982-2019 (Figuras 5c y 6). Estos resultados sugieren que el periodo de 1982-2019 muestra cambios en el ensamble de especies respecto a los otros periodos en términos del IPPN y la riqueza de especies. Sin embargo, esta tendencia no se mantuvo de manera consistente en el último periodo.

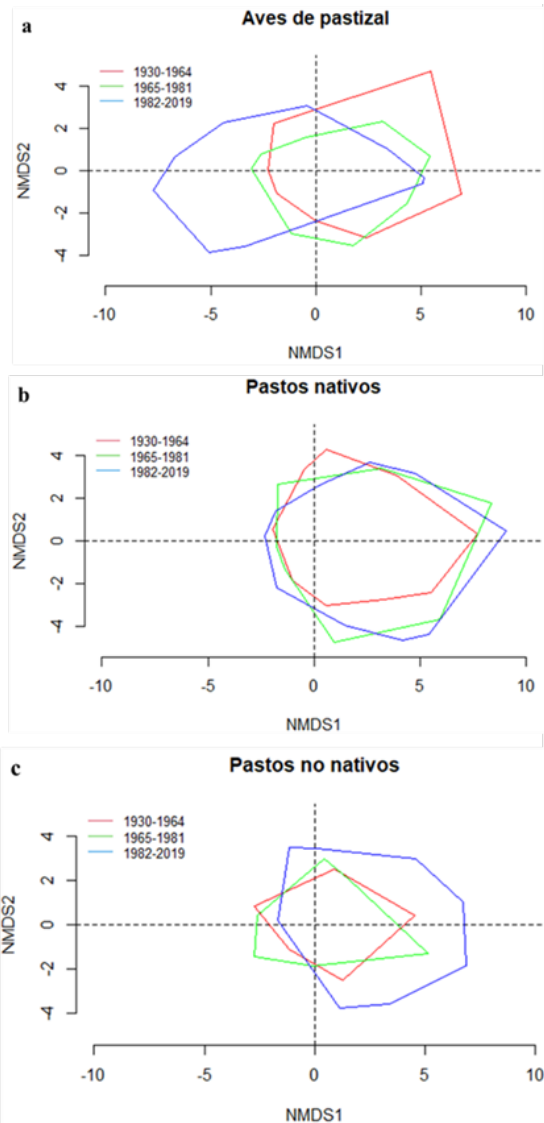


Figura 5. Análisis de escalamiento multidimensional no métrico (NMDS) de la composición de especies de (a) aves de pastizal, (b) pastos nativos y (c) pastos no nativos. Los polígonos dentro de cada gráfico representan el espacio que ocupa la composición de especies en dos dimensiones.

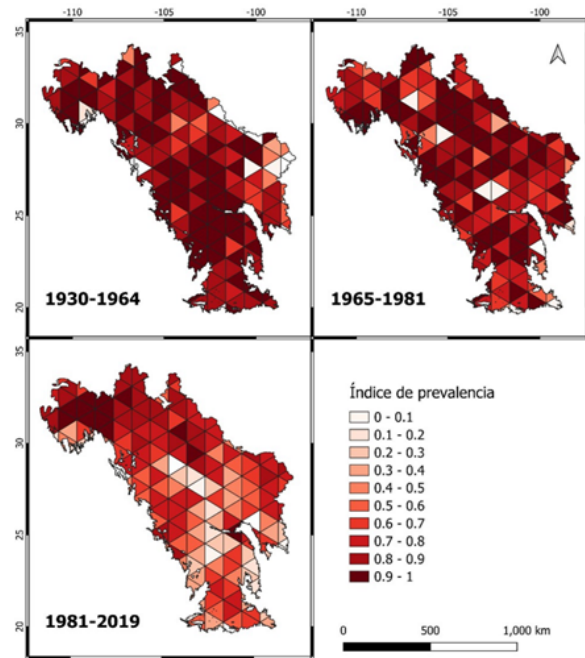


Figura 6. Proyección del Índice de Prevalencia de Pastos Nativos (IPPN) sobre los sitios para cada periodo. La escala de colores corresponde a los valores de IPPN. Valores de 0 indican ensamblajes dominados completamente por pastos no nativos y 1 cuando dominan completamente los pastos nativos.

A nivel local

Diversidad alfa (α)

El total de especies de registradas en los pastizales nativos de Cuchillas de la Zarca fue de 39 especies de aves (Tabla Suplementaria 4), mientras que en los pastizales no nativos del Noreste de Guanajuato se registraron en total 36 especies de aves (Tabla Suplementaria 4). Entre las dos zonas de estudio, se registraron un total de 55 especies pertenecientes a 8 órdenes y 23 familias (Tabla Suplementaria 4). Las curvas de acumulación de especies indican que para Cuchillas de la Zarca no se pudo alcanzar la estabilidad con el esfuerzo de muestreo realizado (Figura 7a), con un 75.97% de la riqueza esperada según el índice de Chao2. En contraste la riqueza esperada en el Noreste de Guanajuato, la estabilidad fue mayor (Figura 7b), con un 89.31% de la riqueza esperada según el índice Chao2. En estos análisis se debe considerar que el muestreo estuvo limitado a tres transectos por zona, principalmente por una limitada disponibilidad de personal para la realización de un esfuerzo más robusto por cada zona de estudio.

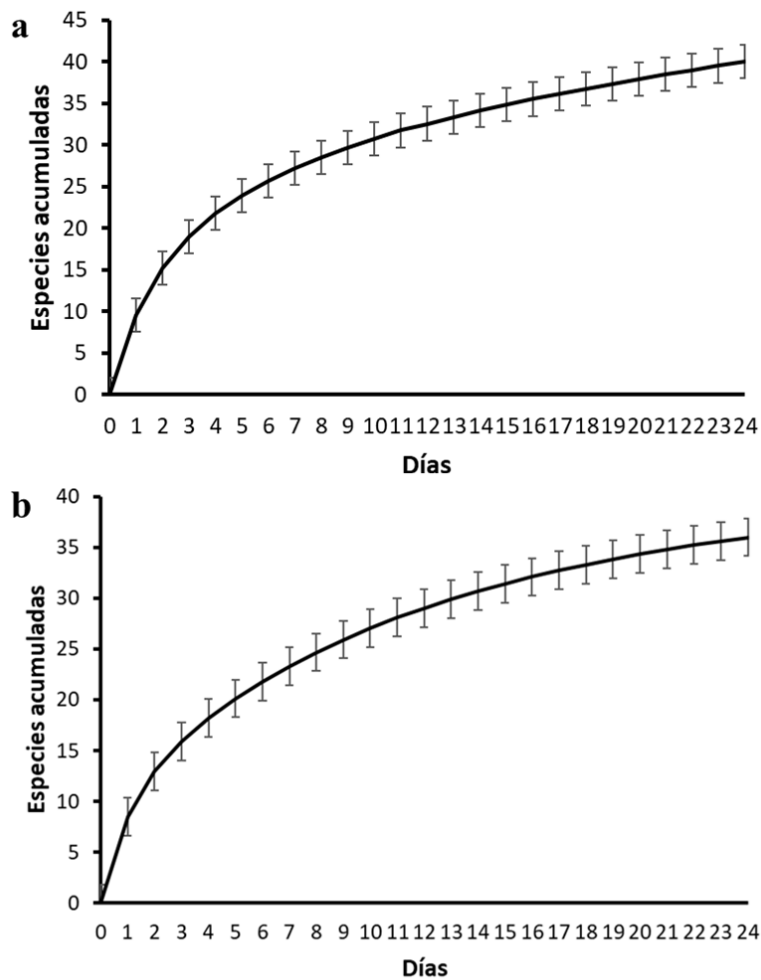


Figura 7. Curvas de acumulación de especies de aves del (a) Cuchillas de la zarca y (b) Noreste de Guanajuato, se exhibe la desviación estándar en cada curva.

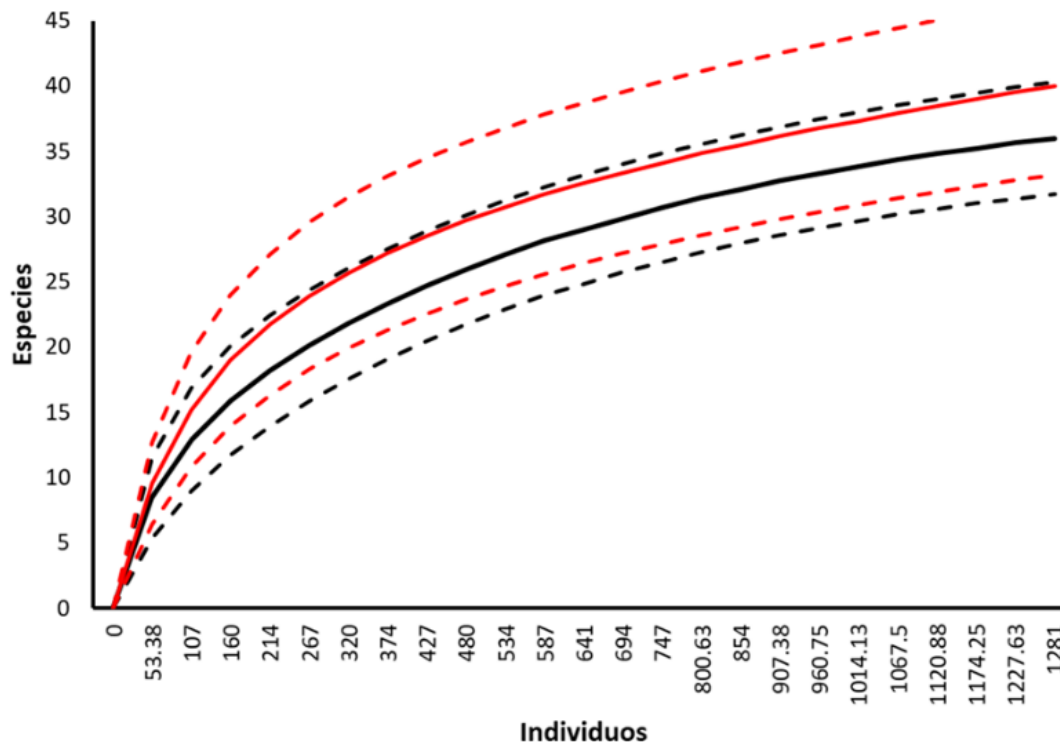


Figura 8. Curvas de rarefacción de las especies de aves de pastizal del Noreste de Guanajuato (negro continuo) y Cuchillas de la Zarca (rojo continuo), se exhiben los intervalos de confianza al 95% (punteadas).

Por otro lado, las curvas de rarefacción no mostraron diferencias significativas entre las comunidades de aves de pastizal en ambas zonas, ya que los intervalos de confianza al 95% se mantuvieron superpuestos durante todo el muestreo, a pesar de la considerable distancia entre las áreas (Figura 8). En cuanto a las curvas de rango/abundancia, la prueba global de homogeneidad de pendientes no mostró diferencias significativas entre los ensambles de aves de pastizal (g.l.=1, $F=0.357$, $p=0.552$) (Figura 9). Al analizar por periodo, tampoco se detectaron diferencias significativas en los periodos migratorios de 2022 (g.l.=1, $F=0.014$, $p=0.906$) y 2024 (g.l.=1, $F=0.128$, $p=0.722$) (Figura 10). Sin embargo, durante el periodo reproductivo 2023 se detectaron diferencias significativas (g.l.=1, $F=4.4498$, $p=0.0407$), no así durante el reproductivo 2022 (g.l.=1, $F=0.632$, $p=0.432$) (Figura 10).

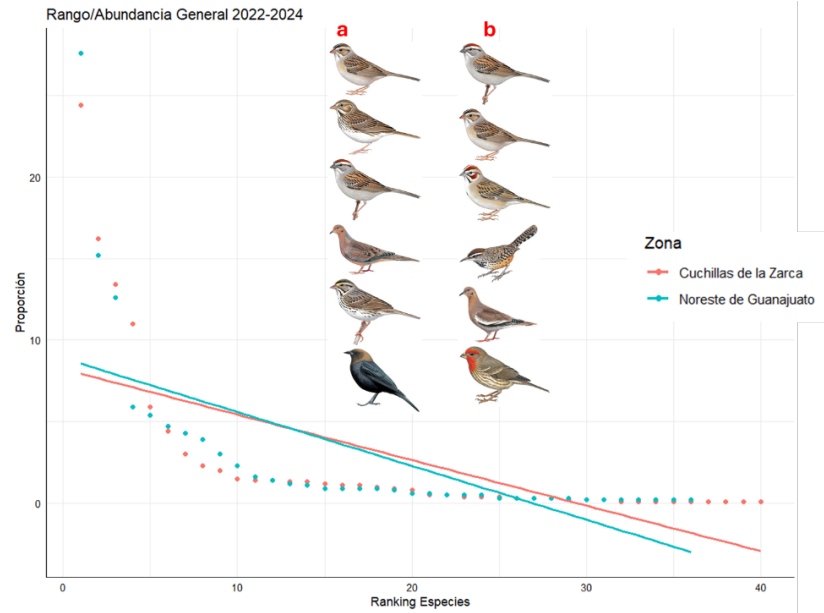


Figura 9. Curvas de rango/abundancia general de las aves de pastizal entre el Noreste de Guanajuato(naranja) y Chuchillas de la Zarca(azul). Las líneas de tendencia representan el ajuste lineal de las pruebas de homogeneidad de pendientes mediante los modelos ANCOVA con interacción (rango x zona). Se exhiben las especies con mayor proporción de cada zona (a) Cuchillas de la Zarca *Spizella pallida*, *Poocetes gramineus*, *S. passerina*, *Zenaida macroura*, *Passerculus sandwichensis*, *Molothrus ater*; (b) Noreste de Guanajuato *S. passerina*, *S. pallida*, *Chondestes grammacus*, *Campylorhynchus brunneicapillus*, *Z. asiatica* y *Haemorhous mexicanus*.

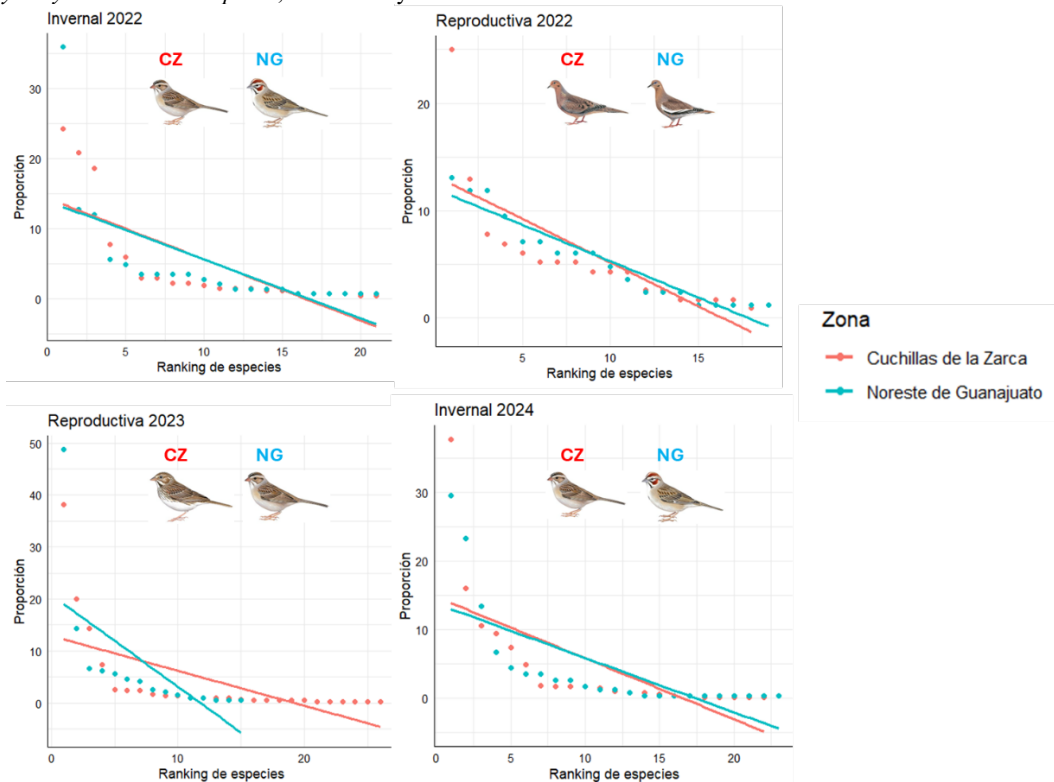


Figura 10. Curvas de rango/abundancia de las aves de pastizal entre el Noreste de Guanajuato(naranja) y Chuchillas de la Zarca(azul) durante los periodos de muestreo. Las líneas de tendencia representan el ajuste lineal de las pruebas de homogeneidad de pendientes mediante los modelos ANCOVA con interacción (rango x zona) por cada periodo de muestreo. Se exhiben la especie con mayor proporción de cada periodo en CZ (*S. pallida*, *Z. macroura*, *P. gramineus* y *S. pallida*) y NG (*S.*)

La densidad total de aves de pastizal fue dos veces mayor en Cuchillas de la Zarca (121.2 individuos/ha; IC 95%: 92.8–158.3) que en el Noreste de Guanajuato (62.0 individuos /ha; IC 95%: 33.3–115.5). Con respecto a la estimación de las densidades de aves con una mayor densidad por cada tipo de pastizal, se detectaron diferencias significativas entre periodos en los pastizales nativos de Cuchillas de la Zarca ($H = 14.38$; g.l = 3; $p = 0.0024$). Las pruebas *post-hoc* revelaron que la densidad de aves en el periodo migratorio de 2024 fue significativamente mayor en comparación con el periodo migratorio 2022 y los periodos reproductivos de 2022 y 2023 (Figura 11). En los pastizales no nativos del Noreste de Guanajuato, no se detectaron diferencias significativas entre periodos ($H = 5.73$; g.l. = 3; $p = 0.1253$) (Figura 11).

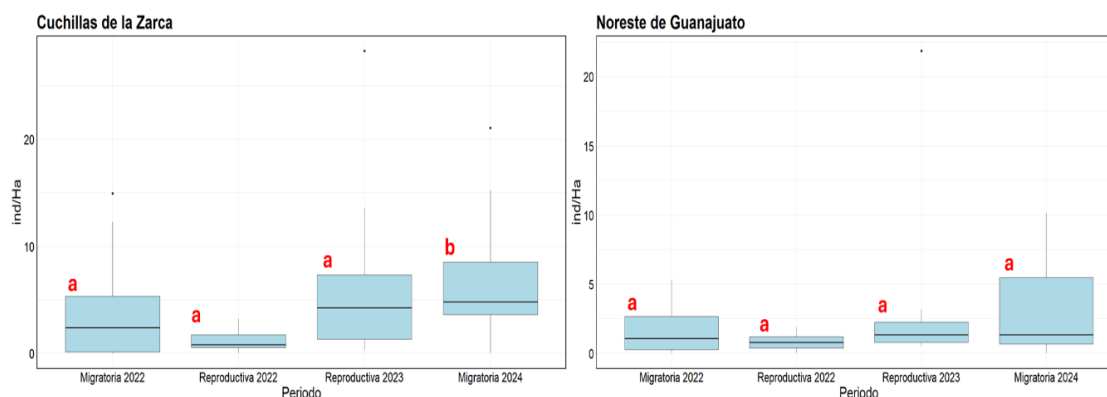


Figura 11. Especies de aves de pastizal más relevantes entre Cuchillas de la Zarca y el Noreste de Guanajuato ordenados del 2022 a 2024, los periodos identificados con letras diferentes (b) indican diferencias significativas ($p \leq 0.0083$) con el resto a partir de pruebas *post-hoc* de Wilcoxon.

En relación con la estructura de la vegetación en los pastizales nativos de Cuchillas de la Zarca, los análisis revelaron diferencias significativas en la altura máxima ($H = 29.04$; g.l. = 3; $p = 0.0002$), la cobertura vegetal ($F = 64.87$; g.l. = 3; $p = 0.0002$) y la obstrucción vertical de plantas herbáceas ($F = 5.91$; g.l. = 3; $p = 0.0001$). En Cuchillas de la Zarca, las pruebas *post-hoc* de Wilcoxon indicaron que 1) los valores de altura máxima en los periodos reproductivo de 2023 y migratorio de 2024 fueron significativamente más altos con respecto a los dos periodos anteriores (Figura 12), 2) los valores de porcentaje de cobertura vegetal fueron significativamente más altos en los periodos migratorio 2022 y reproductivo 2023 respecto a los demás (Figura 12) y 3) los valores de obstrucción vertical de herbáceas en el periodo migratorio 2024 fue significativamente mayor con respecto a los demás (Figura 12). En Cuchillas de la Zarca, no se detectaron diferencias significativas en la obstrucción vertical de plantas arbustiva entre periodos ($F = 2.35$; g.l. = 3; $p = 0.0700$). Por otro lado, en los pastizales no nativos del Noreste de Guanajuato, los análisis detectaron diferencias significativas en la altura máxima ($H = 11.38$; g.l. = 3; $p = 0.0098$) y la obstrucción vertical de plantas herbáceas ($F = 40.03$; g.l. = 3; $p = 0.0002$) (Figura 13). En el Noreste de Guanajuato, las pruebas *post-hoc* de Wilcoxon revelaron que 1) los valores de altura máxima fueron significativamente más

altos en los periodos reproductivo 2022 y migratorio de 2024 en comparación con los otros y 2) la obstrucción vertical de plantas herbáceas en el periodo reproductivo de 2023 fue significativamente menor con respecto a los demás (Figura 13). En esta zona, la cobertura vegetal del suelo ($F = 1.43$; g.l. = 3; $p = 0.2400$) y la obstrucción vertical de plantas arbustiva ($H = 4.02$; g.l. = 3; $p = 0.2600$) no mostraron diferencias entre periodos (Figura 13).

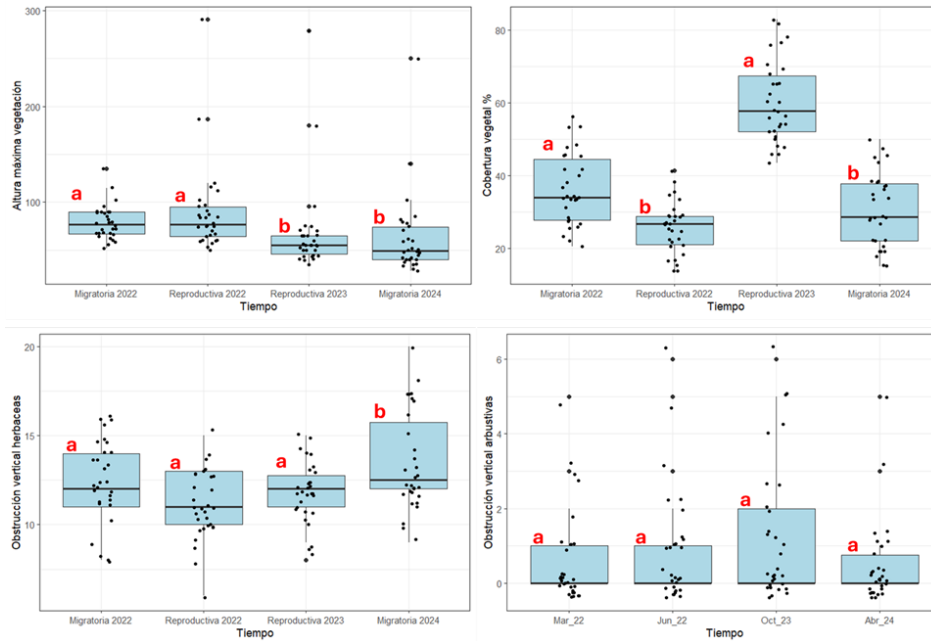


Figura 12. Estructura de la vegetación de Cuchillas de la Zarca entre los periodos de muestreo de 2022 a 2024. Periodos identificados con letras diferentes (b) indican diferencias significativas ($p \leq 0.0083$) entre periodos a partir de pruebas *post-hoc* de Wilcoxon.

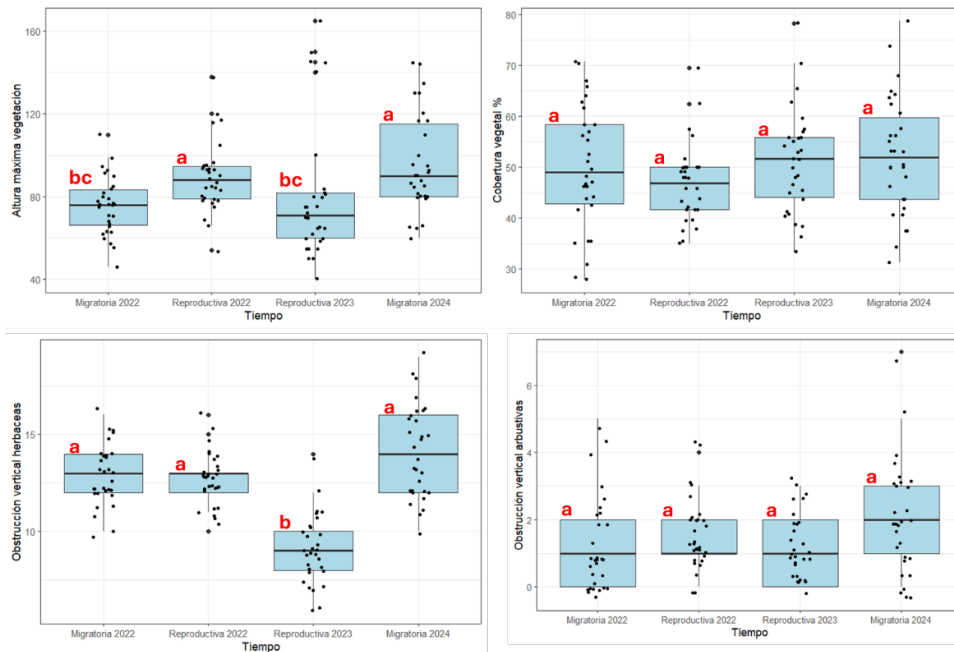


Figura 13. Estructura de la vegetación del Noreste de Guanajuato entre los periodos de muestreo de 2022 a 2024. Periodos identificados con letras diferentes (b y c) indican diferencias significativas ($p \leq 0.0083$) entre periodos a partir de pruebas *post-hoc* de Wilcoxon.

Finalmente, la ordenación bidimensional de los NMDS no mostró relaciones significativas entre las aves con mayor densidad por hectárea y las variables del hábitat en los pastizales nativos de Cuchillas de la Zarca (Tabla 2), así como en los pastizales no nativos del Noreste de Guanajuato (Tabla 2). Sin embargo, en la ordenación de los pastizales nativos de Cuchillas de la Zarca (Figura 14a), se observó una tendencia de especies como *S. pallida*, *S. passerina* y *P. gramineus* por los estratos arbustivos y la cobertura vegetal, mientras que a *P. sandwichensis* y *M. ater* con los estratos herbáceos y *C. brunneicapillus* con la altura máxima. En contraste, en la ordenación de los pastizales no nativos del Noreste de Guanajuato (Figura 14b), se mostró una tendencia por parte de especies como *C. grammacus*, *S. passerina* y *M. lincolnii* con el estrato herbáceo, por su parte especies como *S. saya* y *S. obsoletus* con los estratos arbustivos y la altura máxima y por último a *S. pallida* con la cobertura vegetal. Estos patrones visuales no implican asociaciones estadísticas, por la ausencia de correlación estadística en el NMDS (Tabla 2).

Tabla 2. Resultados del análisis NMDS y pruebas envfit() entre variables del hábitat y comunidades de aves en las zonas de estudio. Se muestran coordenadas en los ejes NMDS1-NMDS2, coeficientes de determinación (R^2) y valores de significancia (p) para cada variable.

Variable	Zona	NMDS1	NMDS2	R^2	p-valor
Altura máxima	Cuchillas de la Zarca	0.243	-0.97	0.056	0.768
Cobertura vegetal	Cuchillas de la Zarca	-0.334	-0.943	0.16	0.47
Arbustiva	Cuchillas de la Zarca	-0.975	-0.22	0.008	0.97
Herbáceas	Cuchillas de la Zarca	-0.268	0.963	0.169	0.442
Altura máxima	Noreste de Guanajuato	0.778	0.629	0.19	0.402
Cobertura vegetal	Noreste de Guanajuato	0.001	1	0.181	0.408
Arbustiva	Noreste de Guanajuato	0.609	0.793	0.126	0.622
Herbáceas	Noreste de Guanajuato	-0.766	-0.642	0.138	0.508

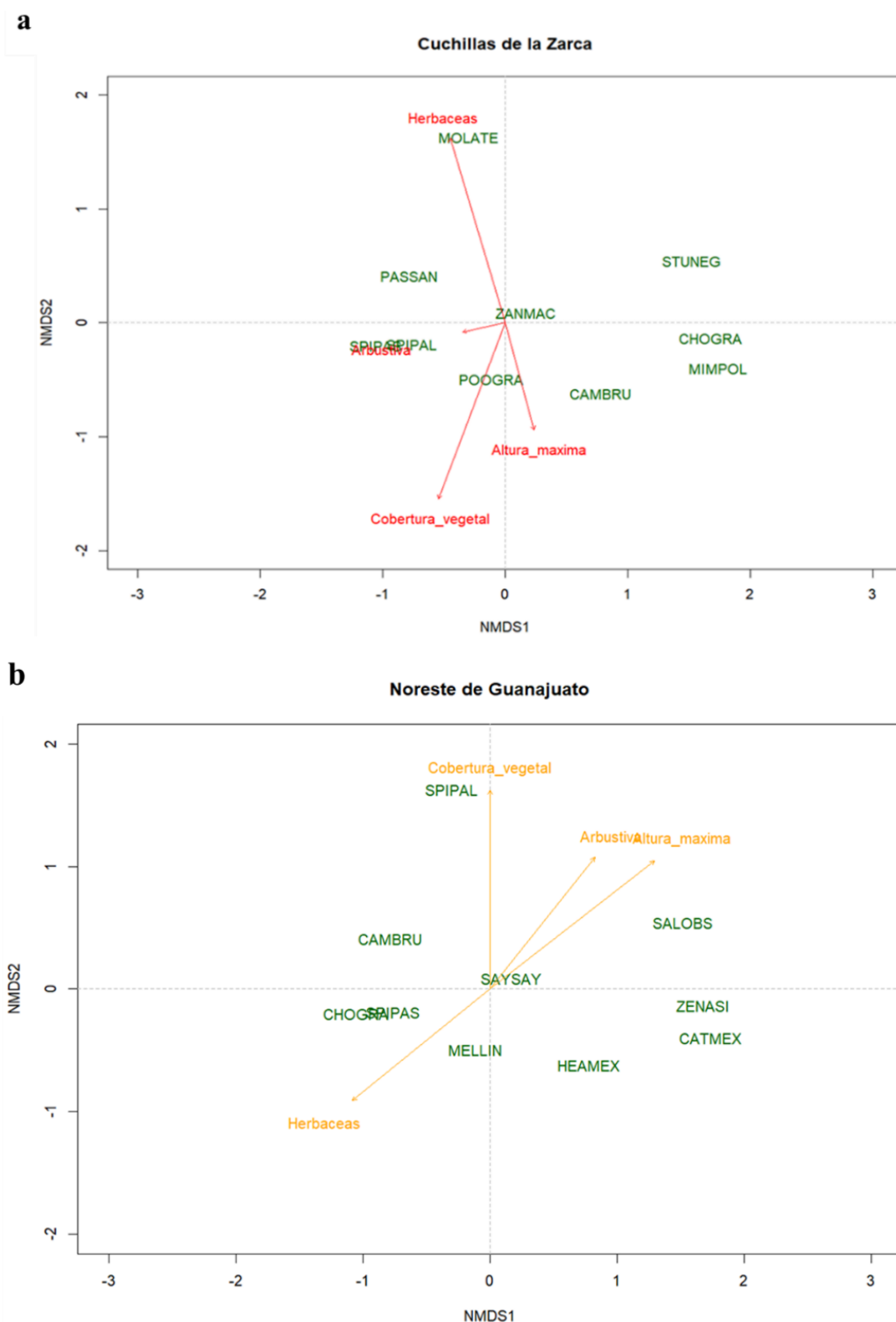


Figura 14. Asociación bidimensional por NMDS entre la densidad por hectárea de aves de pastizal y las variables de hábitat en Cuchillas de la Zarca (a) y el Noreste de Guanajuato (b). La flechas (rojo y amarillo) representan la dirección de la asociación de las variables del hábitat con la aves de pastizal. Se exhiben las especies (verde) de cada zona, *Campylorhynchus brunneicapillus* (CAMBRU), *Catherpes mexicanus* (CATMEX), *Chondestes grammacus* (CHOGRA), *Haemorhous mexicanus* (HEAMEX), *Mimus polyglottos* (MIMPOL), *Molotrus ater* (MOLATE), *Passerculus sandwichensis* (PASSAN), *Poocetes graminues* (POOGRA), *Salpinctes obsoletus* (SALOBS), *Sayornis saya* (SAYSAY), *Spizella pallida* (SPIPAS), *Spizella passerina* (SPIPAS), *Sturnella neglecta* (STUNEG), *Zenaida macroura* (ZANMAC) y *Zenaida asiatica* (ZENASI).

Isótopos estables ($\delta^{13}\text{C}$ y $\delta^{15}\text{N}$) y proporción isotópica

Análisis general por grupo funcional

Los análisis de mezcla isotópica revelaron una diferencia en la dieta de las aves granívoras entre zonas. En Cuchillas de la Zarca la dieta de estas aves dependió predominantemente de insectos C4, mostrando el mayor consumo de este recurso (Figura 15a). Por el contrario, en el Noreste de Guanajuato, las aves granívoras mostraron una dieta de plantas C4 como componente principal, con un consumo de insectos C4 menor que en Cuchillas de la Zarca. Para ambos sitios, la contribución de plantas e insectos C3 fue marginal en este grupo (Figura 15a). En cuanto a las aves insectívoras, su dieta fue similar entre localidades, caracterizada por un uso equilibrado de insectos C3 y C4 en ambas zonas (Figura 15b). La única variación fue un ligero incremento en el consumo de plantas C3 por parte de las insectívoras en el Noreste de Guanajuato (Figura 15b).

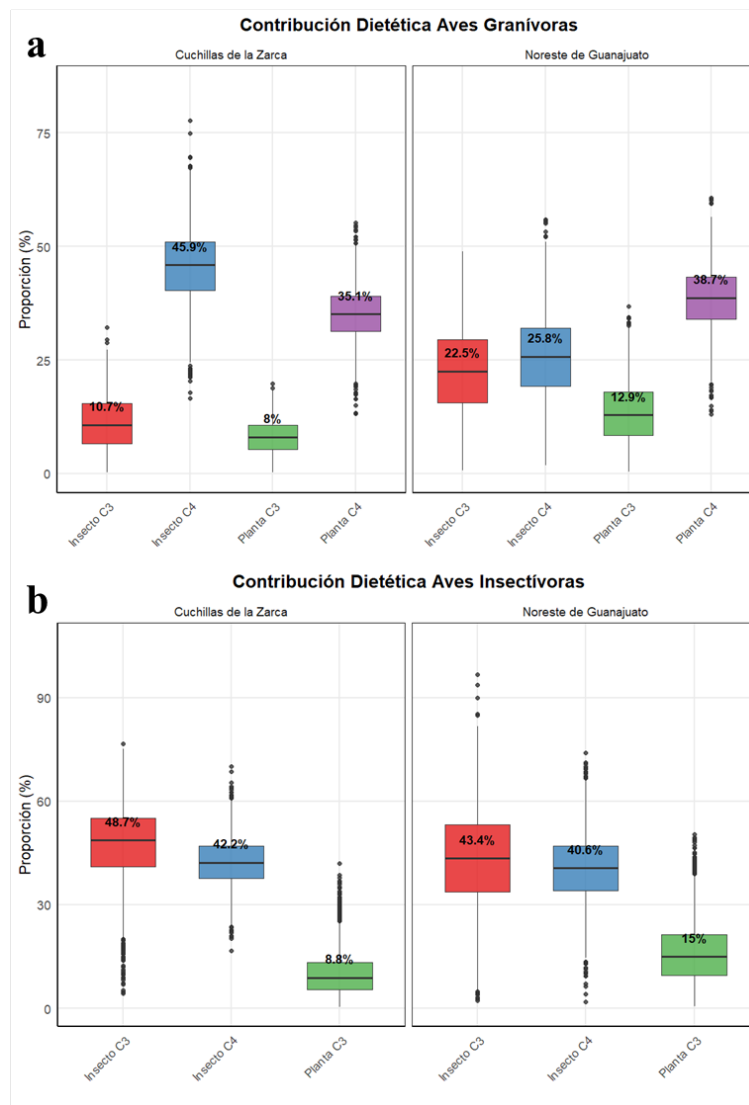


Figura 15. Proporciones generales de los grupos funcionales en base a todos los registros de $\delta^{13}\text{C}$ y $\delta^{15}\text{N}$, extraídos de los modelos de mezcla para Cuchillas de la Zarca y el Noreste de Guanajuato.

Al proceder con el análisis especie por especie se determinó un uso variable de los recursos entre las especies entre zonas. En Cuchillas de la Zarca, todas las especies consumidoras de grano (*Spizella pallida*, *Melospiza lincolni*, *Amphispiza bilineata*, *Poocetes gramineus* y *Spizella pallida*) se alimentaron principalmente de fuentes C4 (Tabla 3), en contraste con el Noreste de Guanajuato donde solamente dos de las especies (*Melospiza lincolni* y *Chondestes grammacus*) se alimentaron principalmente de estas fuentes (Tabla 4). En el caso de las especies consumidoras de insectos en Cuchillas de la Zarca 3 especies (*Campylorhynchus brunneicapillus*, *Pyrocephalus rubinus*, y *Toxostoma curvirostre*) se alimentaron principalmente de fuentes C4 (Tabla 3), mientras que solo una especie (*Campylorhynchus brunneicapillus*) mostró preferencia por fuentes C4 (Tabla 4).

Tabla 3. Contribuciones porcentuales (medianas) de fuentes alimenticias en la dieta de aves de pastizal del Cuchillas de la Zarca, estimadas mediante modelos de mezcla bayesiana (simmr). Los valores representan la proporción relativa de cada recurso en la dieta por especie y zona de estudio. Se indican con “n” el número de muestras analizadas por especie y "N/A" las fuentes no disponibles en el modelo para cada especie.

Grupo trófico	Especie	Planta C3	Planta C4	Insecto C3	Insecto C4
Granívora-insectívora	<i>Spizella passerina</i> (n=30)	7.20%	67.40%	9.00%	15.40%
Granívora-insectívora	<i>Spizella pallida</i> (n=12)	6.20%	7.80%	10.70%	73.70%
Granívora-insectívora	<i>Melospiza lincolni</i> (n=3)	15.60%	24.10%	17.20%	25.10%
Granívora-insectívora	<i>Amphispiza bilineata</i> (n=4)	15.60%	27.10%	18.80%	29.50%
Granívora-insectívora	<i>Poocetes gramineus</i> (n=14)	12.70%	18.50%	19.20%	49.80%
Insectívora	<i>Campylorhynchus brunneicapillus</i> (n=8)	13.40%	N/A	30.70%	55.70%
Insectívora	<i>Pyrocephalus rubinus</i> (n=4)	20.50%	N/A	30.90%	45.00%
Insectívora	<i>Dryobates scalaris</i> (n=5)	47.90%	N/A	32.20%	16.80%
Insectívora	<i>Toxostoma curvirostre</i> (n=6)	9.70%	N/A	15.10%	73.00%
Omnívora	<i>Mimus polyglottos</i> (n=7)	16.50%	14.60%	34.80%	29.90%

Tabla 4. Contribuciones porcentuales (medianas) de fuentes alimenticias en la dieta de aves de pastizal del Noreste de Guanajuato, estimadas mediante modelos de mezcla bayesiana (simmr). Los valores representan la proporción relativa de cada recurso en la dieta por especie y zona de estudio. Se indican con “n” el número de muestras analizadas por especie y "N/A" las fuentes no disponibles en el modelo para cada especie.

Grupo trófico	Especie	Planta C3	Planta C4	Insecto C3	Insecto C4	Fruto CAM
Granívora-insectívora	<i>Spizella passerina</i> (n=4)	26.20%	25.30%	18.00%	16.90%	N/A
Granívora-insectívora	<i>Melospiza lincolni</i> (n=4)	12.30%	35.00%	13.80%	24.30%	N/A
Granívora-insectívora	<i>Passerina versicolor</i> (n=18)	20.00%	22.10%	33.20%	24.70%	N/A
Granívora-insectívora	<i>Chondestes grammacus</i> (n=7)	4.60%	76.00%	5.30%	12.10%	N/A
Granívora-insectívora	<i>Zenaida asiática</i> (n=3)	18.50%	31.10%	17.00%	18.80%	N/A
Insectívora	<i>Campylorhynchus brunneicapillus</i> (n=6)	22.10%	N/A	21.80%	53.50%	N/A
Insectívora	<i>Pyrocephalus rubinus</i> (n=5)	24.40%	N/A	39.50%	30.60%	N/A
Insectívora	<i>Setophaga coronata</i> (n=4)	24.70%	N/A	39.40%	30.60%	N/A
Frugívora	<i>Auriparus flaviceps</i> (n=6)	30.40%	N/A	26.90%	19.50%	20.50%

Especies compartidas

Los modelos revelaron patrones tróficos diferenciados para una de las especies compartidas entre las zonas de estudio. Se detectó que *Spizella passerina* mostró diferencias significativas en la composición dietética ($\chi^2=29.977$, g.l.=3, $p<0.001$) entre zonas, los residuos estandarizados indican que las diferencias en plantas C3 y C4 fueron las principales responsables de la significancia estadística. Debido a una considerable preferencia por plantas C4 en CZ, en contraste de proporciones más bajas de plantas C4 complementada con plantas C3 en NG (Figura 16a). Las otras tres especies *Melospiza lincolnii* ($\chi^2=2.216$, g.l.=3 $p=0.5287$), *Campylorhynchus brunneicapillus* ($\chi^2=3.88$, g.l.=2 $p=0.144$) y *Pyrocephalus rubinus* ($\chi^2=3.67$, g.l.=2 $p=0.159$) no presentaron diferencias significativas, debido a proporciones similares de fuentes C3 y C4 (plantas e insectos asociados) entre las zonas de estudio (Figura 16b, 16c y 16d).

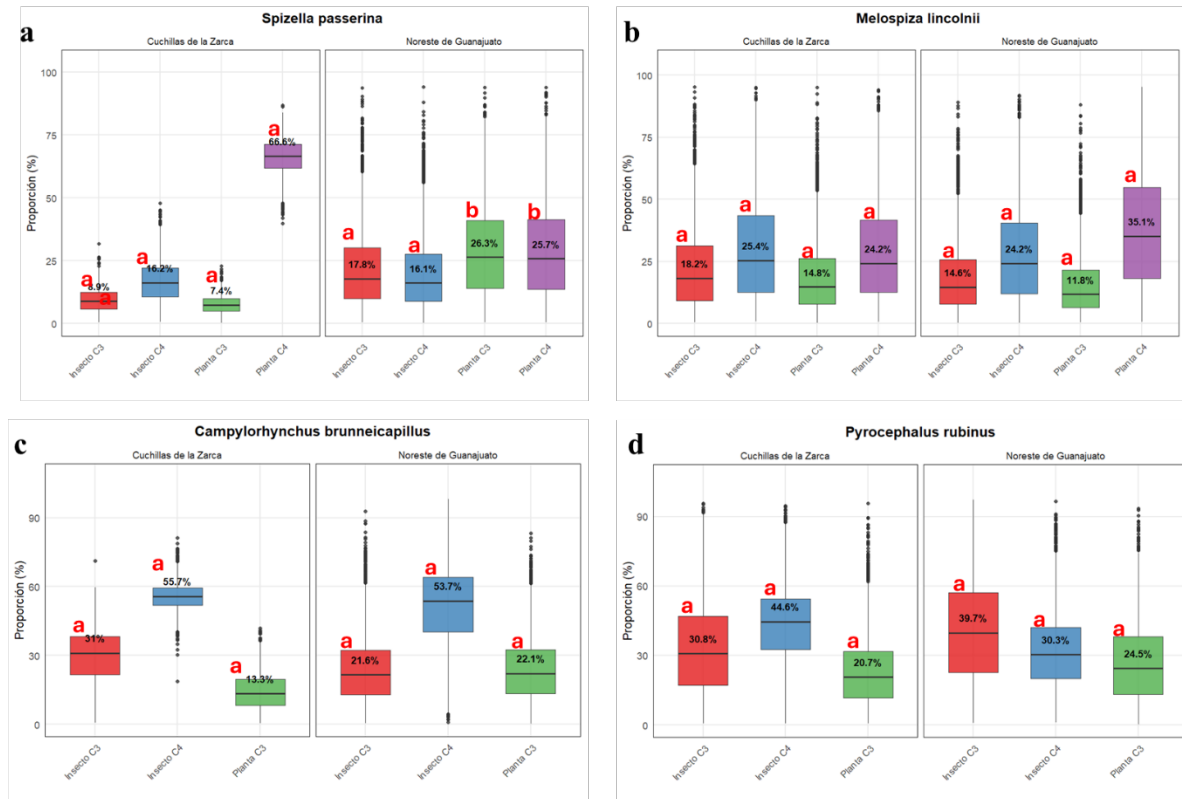


Figura 16. Proporciones dietéticas extraídas de los modelos de mezcla de las especies de aves compartidas entre Cuchillas de la Zarca y el Noreste de Guanajuato. Se muestran las especies que cumplieron el criterio de al menos 3 registros de $\delta^{13}\text{C}$ y $\delta^{15}\text{N}$. Letras diferentes (b) indican diferencias significativas ($p < 0.001$) en cada especie compartida a partir de pruebas Chi-cuadrado.

Especies no compartidas

En CZ destacaron casos de mayor uso de fuentes C4, como *Spizella pallida* y *Pooecetes gramineus* (Figura 17a y 17b), combinado con aportes bajos de fuentes C3. Además, una especie con dieta más generalista como *Amphispiza bilineata* mostró proporciones equilibradas entre recursos

vegetales y animales (Figura 17c). Se resaltó el caso de *Dryobates scalaris* por su inusual alta contribución de plantas C3 e insectos C3 en segundo término (Figura 17d), un patrón atípico entre insectívoros. Por su parte, *Toxostoma curvirostre* exhibió una especialización extrema en insectos C4, con una mínima incorporación de fuentes C3 (Figura 17e). *Mimus polyglottos*, el único en omnívoro en CZ, presentó una dieta balanceada entre recursos animales de insectos C3 y C4, así como plantas C3 y C4 (Figura 17f).

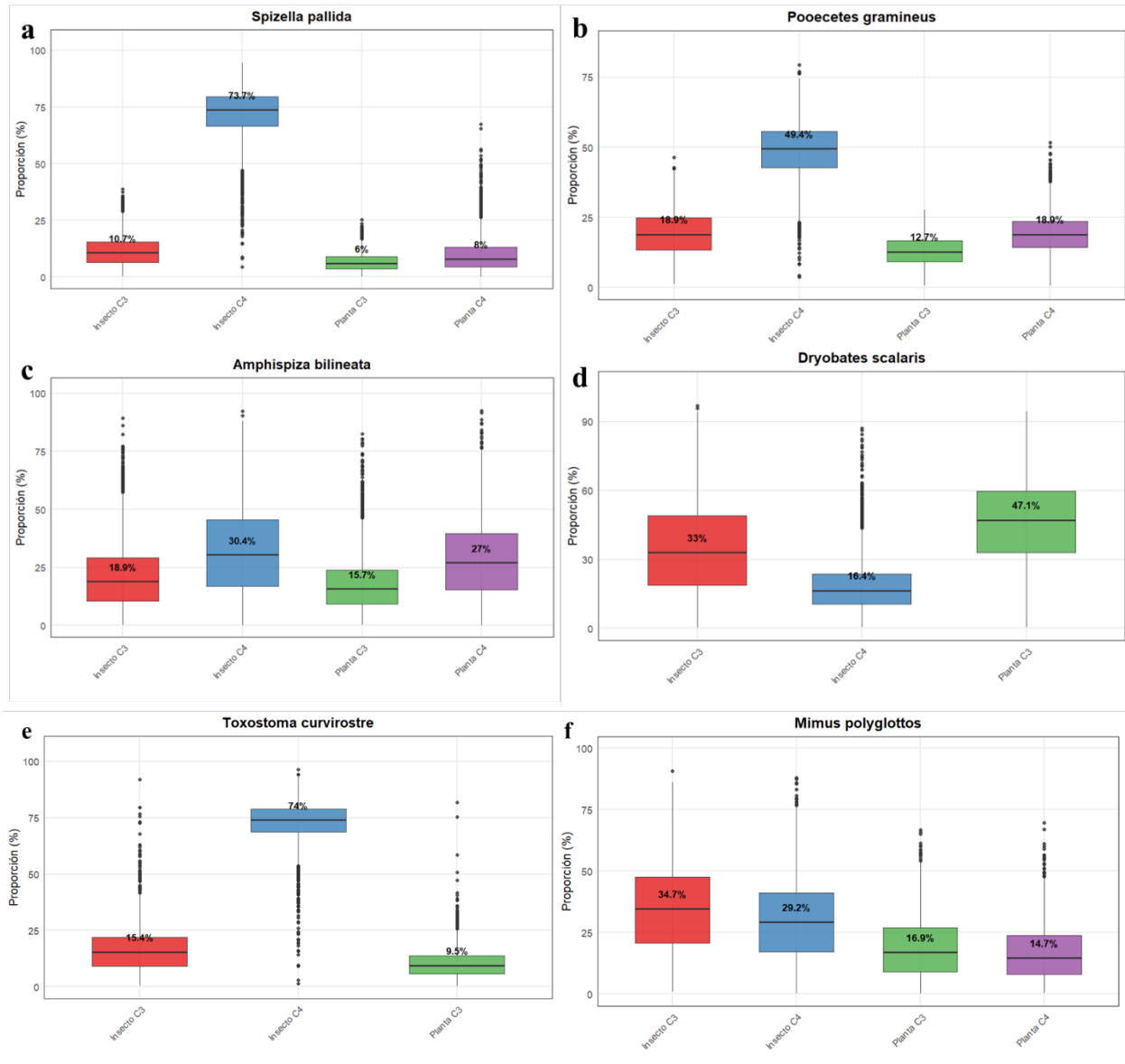


Figura 17. Proporciones dietéticas extraídas de los modelos de mezcla de las especies de aves no compartidas de Cuchillas de la Zarca. Se muestran las especies que cumplieron el criterio de al menos 3 registros de $\delta^{13}\text{C}$ y $\delta^{15}\text{N}$.

Finalmente, en NG especies como *Chondestes grammacus* se especializó en el consumo de pastos C4 y una preferencia moderada por insectos C4 y fuentes C3 (arbustos e insectos) (Figura 18a y). *Zenaida asiática* tuvo mayor aporte de fuentes C4 (pastos e insectos) complementado por fuentes

C3 (arbustos e insectos) (Figura 18b). *Passerina versicolor* presentó proporciones equilibradas entre recursos insectos C3 y C4 (Figura 18c), pero con contribuciones considerables de plantas C3 y C4 (Figura 18c). *Setophaga coronata* (NG) tuvo un patrón de proporciones similares entre insectos C3 y C4 (Figura 18d). Por su parte, el frugívoro *Auriparus flaviceps* mostró un mayor consumo de frutos CAM (Figura 18e), combinado con preferencia por plantas C3 sobre insectos C3 (Figura 18e), reflejando su adaptación a recursos vegetales especializados. Estos resultados sugieren la plasticidad trófica de las aves en respuesta a la disponibilidad de recursos en cada zona.

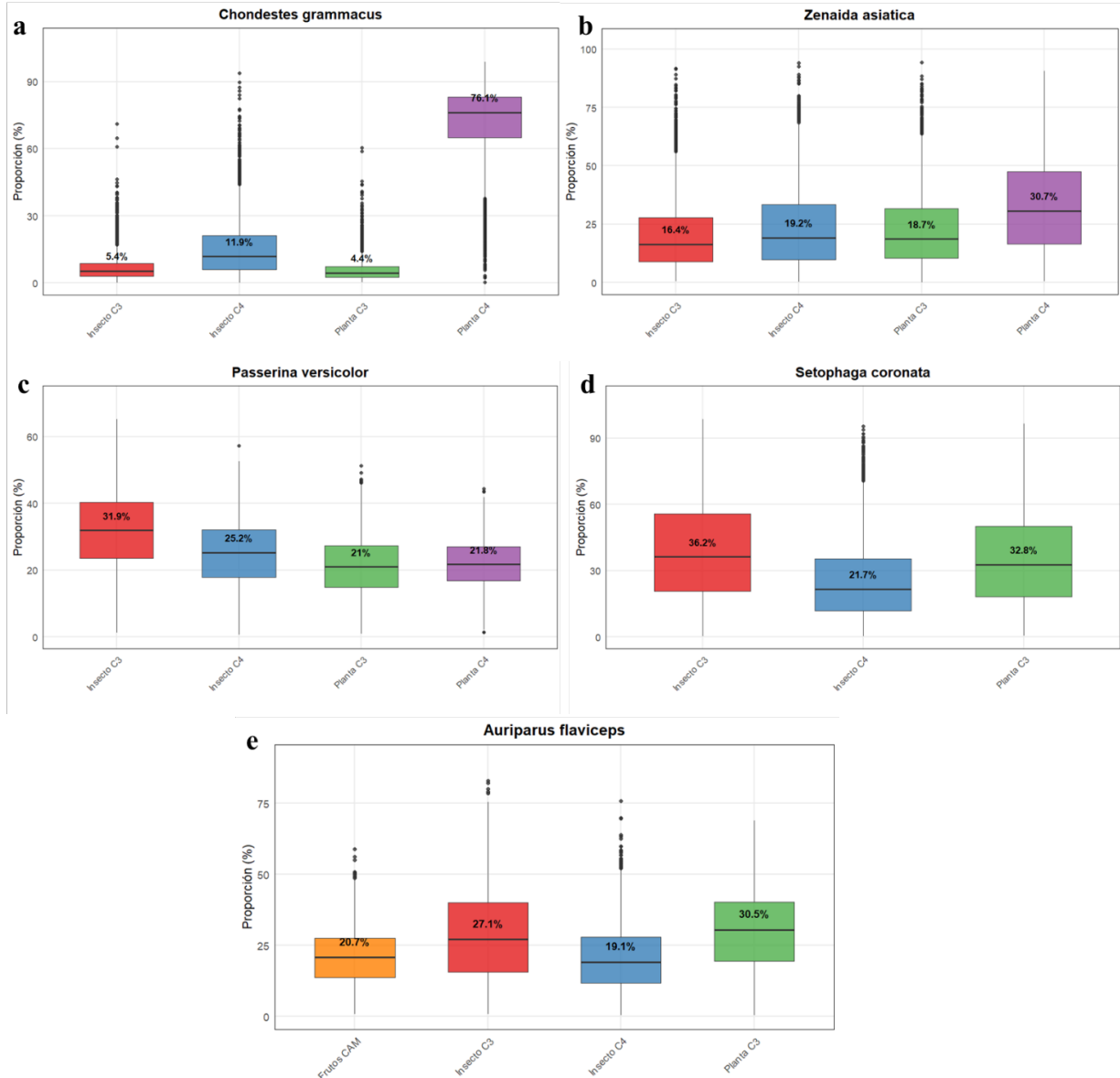


Figura 18. Proporciones dietéticas extraídas de los modelos de mezcla de las especies de aves no compartidas del Noreste de Guanajuato. Se muestran las especies que cumplieron el criterio de al menos 3 registros de $\delta^{13}\text{C}$ y $\delta^{15}\text{N}$.

DISCUSIÓN

Interpretación General

Los resultados no respaldaron las hipótesis planteadas debido a que, a escala regional, la composición de aves no mostró dependencia del tipo de pastizal (contrario a lo esperado), evidenciando que los ensamblajes mixtos históricos mantienen comunidades de aves en términos de riqueza, incluso con pérdida de pastos nativos. A nivel local se confirmó que los pastizales nativos de Cuchillas de la Zarca albergan mayor densidad de aves migratorias y heterogeneidad estructural, siendo los dominados por *R. repens* en el Noreste de Guanajuato los que presentaron un hábitat más homogéneo con menor capacidad de soporte para las aves de pastizal. Para el análisis isotópico, se hipotetizó que las aves de pastizal exhibirían plasticidad trófica (asimilación de recursos C3 y C4), pero con un mayor uso de fuentes C4 en zonas de pastos nativos en contraste con no nativos, reflejando señales isotópicas diferenciadas entre zonas. Los resultados demostraron esto parcialmente, ya que las especies granívoras compartidas entre ambas zonas mostraron un sesgo hacia redes tróficas basadas en C4 (pastos nativos e insectos asociados), con la excepción de *Spizella passerina* cuya alimentación se basó en plantas C3 y C4. En contraste, las especies insectívoras compartidas no presentaron este sesgo, utilizando proporciones similares de recursos C3 y C4. Esto sugiere que el pasto introducido *R. repens* (C4) y los insectos asociados a él no equivalen totalmente a los pastos nativos C4 en la dieta de las aves de pastizal más allá del grupo especializado en el consumo de semillas, posiblemente debido a diferencias en calidad nutricional, disponibilidad de insectos o preferencias conductuales de forrajeo.

A Escala regional

Este estudio representa un acercamiento a escala regional sobre la influencia de los pastos no nativos sobre las aves en los pastizales del Desierto Chihuahuense, sugiriendo cambios en la composición general de las aves de pastizal, atribuibles al considerable cambio en la riqueza de especies y la composición taxonómica de los pastos nativos influenciados por los procesos agropecuarios a lo largo del tiempo. Esto no involucra únicamente esta región, ya que, debido a su conectividad, es fundamental para las aves migratorias provenientes de las praderas templadas y de pastos mixtos de las Grandes Llanuras Centrales de Norteamérica (Comer et al., 2018). Aunado a lo anterior, en esta región se han identificado procesos de diversificación y dispersión de diversos grupos de vertebrados terrestres y de plantas vasculares (Savage, 1982). En cuanto a las dinámicas ecológicas, estos hábitats también son importantes para diversas especies de animales, como el perrito de las praderas de cola negra (*Cynomys ludovicianus*), considerada especie "clave" en la dinámica de pastizales del Desierto Chihuahuense (Detling, 2013). Nuestro estudio aporta evidencia sobre cómo la introducción de pastos en para incentivar económicamente la producción agropecuaria pudo

modelar de forma positiva la diversidad beta de pastos no nativos y negativamente la diversidad beta de los pastos nativos.

Los índices de disimilitud de diversidad β_{sor} (Tabla 1) revelaron que los pastos nativos y no nativos están caracterizados por un marcado reemplazo y una ausencia de anidamiento a lo largo de los tres periodos analizados, debido a diferencias ecológicas que moldean identidades florísticas diferentes a través de la región. En cambio, las aves de pastizal mostraron un patrón de pérdida del recambio taxonómico a través del tiempo. Este patrón sugiere que la diversidad beta a nivel regional puede estar influenciada por cambio de uso de suelo por el aprovechamiento agropecuario sobre los pastizales a lo largo del tiempo. El reemplazo de especies de pastos nativos por no nativos puede estar más vinculado a eventos de manejo que varían de manera diferencial en cada periodo (Chauvet-Sánchez, 1999; Hoth, 2012), además de procesos como gradientes ambientales (Baselga, 2010). Por otro lado, los valores de reemplazo en los dos tipos de pastos a lo largo del tiempo se asocian a procesos de homogeneización biótica, debido a la pérdida de especies de plantas nativas por los procesos de manejo agropecuario (Alignier y Baudry, 2016). Por ejemplo, se ha observado que cambios en la diversidad taxonómica de pastizales a nivel alfa local se asocian a la presión por pastoreo, mientras que a nivel beta la diversidad filogenética se asocia a gradientes ambientales, los cuales corresponden a procesos históricos y evolutivos (Wang et al., 2019). Aunque la diversidad filogenética no fue objeto de nuestro estudio, esta observación nos ayuda a entender por qué en nuestros conjuntos de especies se logran apreciar cambios a lo largo del tiempo, a pesar de que los periodos de estudio son relativamente muy breves históricamente. En el caso de las aves de pastizal, el patrón de diversidad beta sugiere una disminución de la disimilitud (reducción de diferencias entre los sitios) de las especies sobre todo en el último periodo. Esto indica que las diferencias en la riqueza de especies entre los sitios también han disminuido, lo cual puede atribuirse al incremento del patrón de anidamiento a lo largo del tiempo detectado desde el periodo de 1965-1981. Estas evidencias pueden estar influenciadas por el incremento de la presión debido a la expansión de la ganadería a partir de 1965 (Chauvet-Sánchez, 1999; Holt, 2012), ya que desde entonces existía un considerable sobrepastoreo y erosión del suelo en los pastizales del norte del país (CFAN, 1965).

Periodo de 1930-1964

Nuestros resultados evidenciaron una mayor riqueza estimada de aves de pastizal con respecto a los pastos nativos y no nativos en la región durante este periodo. Esto puede atribuirse en gran parte al amplio conocimiento taxonómico de las aves en México (Navarro-Sigüenza et al., 2014), pero también a que la selección de especies de aves de nuestro universo de análisis fue restringido y limitado a aquellas que dependen del pastizal para eventos clave de su ciclo de vida. Por otro lado, los pastos nativos tuvieron una mejor representación con respecto a los pastos no nativos. Al examinar

la proyección del IPPN y los NMDS (Figura 4 y 5b) es claro que la región estaba predominantemente conformada por ensambles de pastos nativos. La poca representación del ensamble de pastos no nativos pudo deberse a que algunas de las introducciones se dieron desde inicios del siglo XX, al ser originalmente introducidas en el suroeste de Estados Unidos (Herrera, 2001), por lo que su presencia pudo haber pasado por alto en este periodo.

Se debe tener en cuenta que durante las décadas de 1930 y 1940, los esfuerzos gubernamentales estaban más centrados en establecer la tenencia de la tierra entre propiedad comunal y propiedad privada (González-Navarro, 1969), así como recuperar los niveles de producción ganadera previos a la revolución de 1910 (de S. Lopes, 2008). La correlación significativa del IPPN y la riqueza de aves de pastizal, aunque baja y negativa, sugiere que el periodo en que se tiene la mayor prevalencia por parte de pastos nativos influyó poco sobre la riqueza de aves de pastizal del Desierto Chihuahuense. Se debe tener en cuenta que se introdujeron especies de pastos de manera directa en la región a partir de 1956 con la intención de mejorar la producción de forraje para el ganado por parte de la Oficina de Estudios Especiales del Gobierno de México (Ortega et al., 2013). Como incentivo adicional, durante este periodo se logró la consolidación de la práctica veterinaria pecuaria a nivel nacional con la erradicación de la fiebre aftosa en 1956 (Chauvet-Sánchez, 1999). Estos factores serían fundamentales para estimular la producción cárnica dentro de zonas de pastizales y serían la antesala de la expansión de pastos no nativos dentro del Desierto Chihuahuense.

Periodo de 1965-1981

La riqueza de especies estimada para el periodo 1965-1981 muestra que a partir de este periodo es cuando se detecta una mayor presencia de pastos no nativos en el Desierto Chihuahuense. Sin embargo, esto se refleja mínimamente en el IPPN (Figura 4) y en los análisis NMDS correspondientes a pastos no nativos. No obstante, se pudo observar que el ensamble de pastos en la región ya no está conformado únicamente por pastos nativos en todos los sitios (Figura 5b y 5c). Por su parte, el ensamble de aves de pastizal exhibe a nivel regional una contracción de su NMDS (Figura 5a). Esta contracción espacial coincide con la correlación negativa significativa, aunque débil, entre la riqueza de aves y el IPPN, lo que indica que, durante el auge ganadero, los sitios con mayor prevalencia de pastos nativos tendieron a albergar menor riqueza de aves de pastizal. Esto coincide con lo observado en los pastizales centrales de Estados Unidos, donde la disminución de la diversidad de aves de tierras de cultivo se correlacionó con cambios significativos en las prácticas agrícolas entre 1966 y 1980 (Stanton et al., 2018). Además, por monitoreos estandarizados en gradientes de pastizal nativo en Estados Unidos (Wiens, 1973), se sabe que el grupo de aves de pastizal presentó la mayor pérdida poblacional atribuible al incremento de la agricultura y la urbanización en zonas de pastizal desde la década de 1970 (Rosenberg et al., 2019). Durante este periodo, varias zonas de pastizal sobre

pastoreadas en el Desierto Chihuahuense presentaban erosión leve o avanzada lo que provocó pérdida de hábitat (CFAN, 1965; Royo et al., 2005). Hacia finales de este periodo se comenzó a documentar el impacto de pastos introducidos como malezas nocivas en hábitats originales (Espinosa-García y Villaseñor, 2017), lo cual coincide temporalmente con la intensificación ganadera en pastizales del norte de México para producción cárnica (Chauvet-Sánchez, 1999). El NMDS revela que, a lo largo del tiempo, los ensambles de pastos nativos se distribuyen de manera más amplia y estructurada entre las dos dimensiones, este patrón persiste pese a que la presión ganadera se mantuvo constante hasta la firma del TLCAN en 1992 (Chauvet-Sánchez, 1999). Estos pueden ser efectos a largo plazo, atribuibles al auge ganadero (Chauvet-Sánchez, 1999), cuyo uso como recurso pudo haber sido generalizado y no exclusivo para el consumo del ganado.

Periodo de 1982-2019

Finalmente, la diversidad de especies observada en el periodo de 1982-2019 siguió la tendencia del periodo anterior siendo más alta en pastos nativos, seguida de pastos no nativos y aves de pastizal. Sin embargo, los pastos no nativos empiezan a alcanzar una estabilidad para el final del periodo, lo que puede ser resultado de la colaboración entre Estados Unidos y México para la conservación de los pastizales, así como del mejoramiento de las prácticas ganaderas dentro del Desierto Chihuahuense (Holt, 2012). Pese a esto, la riqueza de pastos no nativos ha llegado a representar poco más de la tercera parte de la totalidad de especies de pastos que se pueden encontrar dentro del Desierto Chihuahuense.

Las curvas para los tres periodos dentro de toda la región en general revelan el importante esfuerzo de registro taxonómico que se viene llevando desde principios del siglo XX, no solo en la región sino en todo territorio del país (Llorente-Bousquets y Ocegueda, 2008). Todas las pruebas *post-hoc* evidencian las discrepancias de este periodo con respecto a los anteriores en términos de riqueza de los tres conjuntos de especies, así como del IPPN. No obstante, es importante considerar, sobre todo para las aves de pastizal, la mayor densidad de registros en la porción territorial norteamericana lo que pudo influir en que este periodo difiera en comparación con los anteriores. Con respecto a la diversidad beta, observamos una tendencia hacia una mayor similitud composicional (β_{sim}) entre celdas en este último periodo. Si bien β_{sim} es robusto ante diferencias en el esfuerzo de muestreo (Baselga y Orme, 2012), en nuestro contexto este incremento en similitud podría reflejar tanto una pérdida de la diferenciación biótica (homogenización) como una mayor completitud en el registro de los ensambles en periodos recientes, dado que las 41 especies analizadas son comunes en el norte del país (Levandoski y Panjabi, 2014; Ruvalcaba y Panjabi, 2018), además de que la mayor cantidad de registros (97.16%) proceden de observaciones en campo. Esta ambigüedad ha sido señalada previamente en estudios regionales con datos históricos (Rolls et al., 2023), por lo que se

puede deducir que la reducción en β sim no necesariamente como una pérdida de diversidad, sino como un proceso de homogenización composicional donde los ensambles se vuelven más similares entre sí por muestreo más completo que en periodos anteriores.

La ausencia de correlación significativa entre la riqueza de aves y el IPPN indica que la diversidad regional de aves de pastizal no responde directamente a la prevalencia de pastos nativos. Este hallazgo sugiere que la expansión histórica de pastos no nativos, documentada en nuestros análisis, no ha generado una pérdida de especies de aves a escala regional. Esta respuesta resiliente de la riqueza de las comunidades de aves coincide con lo reportado en sistemas pastizales transformados, donde la homogenización vegetal por especies no nativas no necesariamente reduce la riqueza total, pero si reordenar las abundancias relativas de las aves (Harris et al., 2019; Jones et al., 2017; Rosenberg et al., 2019). La abundancia no pudo evaluarse en este estudio debido a la naturaleza de los datos históricos (presencia/ausencia), pero sugiere que futuros análisis a escala regional deberían integrar métricas de abundancia para capturar reestructuraciones más sutiles en los ensambles de aves pastizal. Esta falta de correlación entre la riqueza de aves y el IPPN podrían deberse a: (1) que las especies de aves tienen una mayor capacidad de persistir en cualquiera de las configuraciones de pastizal presentes dentro de la región (Ellis-Felege et al., 2013), (2) la escala de análisis regional y la conectividad biogeográfica con pastizales norteamericanos (Vickery et al., 1999), podrían estar enmascarando efectos locales, y (3) la alta movilidad de este grupo les permite lidiar con la fragmentación u homogenización a escala local (Comer et al., 2018). La proyección del IPPN (Figura 4) y los NMDS correspondientes a pastos nativos y no nativos (Figura 5b y c) sugieren que el ensamble de pastos no nativos se encuentra en prácticamente los mismos sitios de pastizal nativo. Es posible que, los pastos no nativos se hayan visto influenciados positivamente debido a que, la constante degradación de los pastizales en la región por sobrepastoreo del periodo anterior contribuyó a la expansión regional y que, en parte, nuestros resultados son un reflejo de la enorme fragmentación del hábitat (Hoth, 2012).

Por otro lado, los esfuerzos de conservación en varias zonas de pastizal pertenecientes al Desierto Chihuahuense durante el periodo más reciente (APCP, 2010; ECOPAD, 2007), en un inicio no fueron principalmente selectivos sobre las especies de pastos que conforman el hábitat, pudiendo contribuir al incremento en la riqueza de especies tanto de pastos nativos como no nativos. En este sentido, una parte considerable del ensamble de pastos no nativos presentes en la región pudieron originarse de pastizales nativos degradados o bien de la deforestación de zonas con arbustos y árboles (Buisson et al., 2022). Por lo tanto, las especies de pastos no nativos se establecieron en toda la región a partir de tierras agrícolas (Rzedowski y Calderón, 1990; Rzedowski et al., 1995). Esta expansión produjo ensambles con poca diversidad taxonómica de pastos no nativos en cada sitio en comparación

con zonas con pastos nativos (Flanders et al., 2006), pero que finalmente en la actualidad se deben considerar como parte de la flora de la región (Brown y Makings, 2014).

A nivel local

Diversidad alfa

La riqueza de especies registrada en las dos zonas de estudio reveló un conjunto compartido de 20 especies, además de otras especies residentes e invernales que habitan los pastizales del Desierto Chihuahuense y comparten distribución con Canadá y Estados Unidos (Macías-Duarte et al., 2009; Ruvalcaba-Ortega y Panjabi, 2018). Esta identidad taxonómica compartida por especies de géneros como *Zenaida*, *Spizella*, *Chondestes*, *Passerculus*, *Toxostoma*, *Mimus*, *Haemorhous*, *Melospiza*, *Cardinalis*, *Setophaga*, entre otras (Tabla suplementaria 4), son características de ecosistemas semiáridos de Norteamérica y resalta el valor de estos sitios de refugios para ensambles de aves de pastizal, pese a que las curvas de acumulación indican que podría haber especies aún no registradas (Figura 7). Además, las curvas de rarefacción mostraron superposición en sus intervalos de confianza (Figura 8), indicando que los pastizales invadidos por *R. repens* mantienen una riqueza taxonómica comparable a la de pastizales nativos, al menos a esta escala espacial. Esta similitud sugiere que ambos sitios contienen un pool de especies regional común, posiblemente debido a requerimientos ecológicos compartidos y a la conectividad histórica de los pastizales del Desierto Chihuahuense (Martínez-Guerrero et al., 2011; Levandoski y Panjabi, 2014). Esto coincide con estudios que reportan resiliencia en la riqueza de aves ante invasiones vegetales (Jones et al., 2017).

La ausencia de diferencias significativas en la estructura general de rango/abundancia entre Cuchillas de la Zarca (pastizal nativo) y el Noreste de Guanajuato, invadido por *R. repens*, sugiere que, a escala comunitaria integrando todos los periodos, ambos hábitats sostienen ensambles con una estructura similar. Esto contrasta con estudios que reportan una clara reducción en biodiversidad y abundancia en pastizales exóticos (Staude et al., 2021), pero coincide con trabajos que documentan que ciertos hábitats transformados pueden mantener ensambles funcionales para aves de pastizal (Jones y Bock, 2005). Sin embargo, esta similitud estructural global enmascara diferencias clave en la composición de especies. Mientras que en el pastizal nativo podemos encontrar cinco especies granívoras especialistas dominantes, en los pastizales invadidos tenemos tres especies seguidas de especies insectívoras arbustivas como *Campylorhynchus brunneicapillus* (Figura 9). Estas especies concentraron la mayor proporción de abundancia, manteniendo así una curva de rango/abundancia globalmente comparable (Figura 9). Esto indica un reemplazo en la identidad de las especies que estructuran la comunidad, de un ensamble dominado por granívoras de pastizal estricto hacia uno con menos granívoras dominantes y una mayor representación de insectívoras asociadas a matorrales (Hamilton et al., 2020). Al analizar por periodo, se encontraron diferencias

significativas únicamente durante el reproductivo de 2023 (Figura 10). En este periodo los pastizales homogenizados por *R. repens* presentaron una marcada dominancia donde casi el 50% de la abundancia de la comunidad fue de *Spizella passerina*, mientras que los pastizales nativos mostraron una distribución de abundancias más equitativa con una pendiente menos pronunciada (Figura 10). Esta diferencia estacional podría reflejar una reducción en la disponibilidad de recursos críticos, como sitios de anidación o alimento, en pastizales invadidos durante épocas de alta demanda energética, un efecto que posible se atenúa durante los periodos migratorios (Fink y Wilson, 2011). Cabe considerar que *S. passerina* es una especie migratoria abundante (Middleton, 2020), por lo que el patrón observado podría estar amplificado por una afluencia masiva de individuos. Un hábitat homogenizado que filtra especies y una alta abundancia de una especie migrante, podría explicar la dominancia extrema observada en 2023. Esto sugiere que la invasión de *R. repens* no solo reduce la calidad del hábitat, sino que también podría exacerbar desequilibrios demográficos estacionales, favoreciendo desproporcionadamente a unas pocas especies abundantes.

En cuanto a las densidades de cada zona de estudio, al encontrarse diferencias únicamente en el periodo migratorio 2024 en Cuchillas de la Zarca, podría reflejar la capacidad de los pastizales nativos para soportar fluctuaciones poblacionales, sobre porque los pastizales de esta zona son relevantes para aves de pastizal, especialmente durante periodos invernales (León-Mata et al., 2020). Mientras que en los pastizales no nativos del Noreste de Guanajuato al no detectarse diferencias significativas entre los periodos estudiados supone estabilidad en el tiempo. Esta estabilidad podría estar relacionada con una composición vegetal menos diversa o con características estructurales homogéneas que no favorecen la abundancia temporal de aves específicas de pastizal en la ocupación de hábitat por parte de las aves de pastizal (de León-Mata et al., 2023).

La estructura de la vegetación en los pastizales nativos de Cuchillas de la Zarca mostró una variabilidad significativa a lo largo del tiempo en las métricas de altura máxima, cobertura vegetal y obstrucción vertical de plantas herbáceas, mientras que la obstrucción vertical de plantas arbustiva permaneció estable. Estas diferencias podrían estar relacionadas con fluctuaciones estacionales y anuales en las condiciones climáticas, así como con la presión de pastoreo y otros factores antropogénicos que influyen en la dinámica vegetal de los pastizales (Silva y Fontana, 2021). Los valores más bajos de cobertura vegetal registrados en el periodo reproductivo de 2022 y el migratorio de 2024 podrían reflejar un impacto más pronunciado de la sequía o de la presión de pastoreo en ese momento (Zheng et al., 2024), afectando la capacidad de los pastizales nativos para sostener comunidades diversas de aves de pastizal.

Los resultados sobre la estructura del hábitat revelan un contraste estructural entre zonas. El pastizal nativo mostró una variación estacional significativa en la altura máxima, la cobertura

vegetal y la obstrucción vertical de herbáceas, reflejando una respuesta plástica y dinámica a los ciclos climáticos y biológicos como la alta presencia de ganado vacuno. Por el contrario, en el pastizal invadido, la cobertura vegetal y la obstrucción arbustiva no variaron entre periodos, y los cambios observados en altura y obstrucción de herbáceas ocurrieron dentro de un rango más limitado. Concretamente, durante el periodo reproductivo de 2023, una época de alta demanda energética para las aves, la obstrucción vertical de herbáceas en el pastizal invadido fue menor (Figura 13). Este patrón respalda la idea de que pastos no nativos como *R. repens* homogeneiza y simplifica la estructura del hábitat a escala local (Molinari y D'Antonio, 2014). No eliminó toda la variación del hábitat, pero mantiene una condición estructural con estratos herbáceos más simples. Esta simplificación estacional, de escasa densidad de herbáceas durante la reproducción, probablemente reduce la disponibilidad de sitios críticos para especies especialistas como *Pooecetes gramineus*, *Ammodramus savannarum*, *Eremophila alpestris* y *Sturnella neglecta* que dependen de una vegetación más alta y densa para nidificar, refugiarse y forrajear (Beason, 2020; Davis y Lanyon 2020; Jones y Cornely, 2020; Vickery, 2020;), especies que estuvieron virtualmente ausentes en el área dominada por *R. repens*.

La ausencia de correlaciones significativas en los NMDS entre las densidades de aves y las variables del hábitat en ambas zonas sugiere que, a nivel de comunidad, las aves de pastizal no responden como tal a las características estructurales del hábitat. Esto resalta la influencia de otros factores como la disponibilidad de alimento o la fragmentación del hábitat. En Cuchillas de la Zarca, la fragmentación por actividad agropecuaria (León-Mata et al., 2020) ha reducido progresivamente la cobertura vegetal (Figura 12), mientras que en los pastizales no nativos del Noreste de Guanajuato, este disturbio no se presenta, al menos no con la misma intensidad. La fragmentación por actividades agropecuarias es uno de los factores más importantes que afectan la conservación de pastizales (Douglas et al., 2023). Sin embargo, fue posible detectar asociaciones parciales de algunas especies con variables particulares del hábitat. En los pastizales nativos de Cuchillas de la Zarca, la preferencia de *S. pallida*, *S. passerina* y *P. gramineus* por los estratos arbustivos y la cobertura vegetal sugiere que estos componentes pueden ser importantes para su alimentación, refugio y reproducción (Jones y Cornely, 2020; Grant y Knapton, 2020; Middleton, 2020). Por otro lado, especies asociadas al forraje vacuno como *P. sandwichensis* y *M. ater* mostraron tendencia por estratos herbáceos. La ecología trófica de estas aves se basa en el consumo de semillas en suelo despejado y la actividad del ganado podría favorecer su acceso a recursos en espacios con menor cobertura y mayor densidad de herbáceas (Lowther, 2020; Wheelwright y Rising, 2020). Por su parte *C. brunneicapillus* tuvo tendencia con la altura máxima de la vegetación, esto sugiere una preferencia por elementos arbustivos que incrementan la complejidad de la estructura del hábitat, necesarios para su

comportamiento territorial y de anidamiento (Hamilton et al., 2020). En los pastizales no nativos del Noreste de Guanajuato los NDMS especies como *C. grammacus*, *S. passerina*, *S. pallida* y *M. lincolnii* mostraron tendencia por el estrato herbáceo y mayor cobertura vegetal, esto se debe a que suelen preferencia por hábitats tipo pradera de baja complejidad vertical pero densa cobertura, donde espigan en la vegetación para obtener semillas e invertebrados asociados (Martin y Grant y Knapton, 2020; Parrish, 2020; Pandolfino et al., 2023). Mientras que la tendencia de *S. saya* y *S. obsoletus* por los estratos arbustivos y la altura máxima sugieren que estas especies necesitan de una mayor complejidad estructural del hábitat para satisfacer sus requerimientos ecológicos (Schukman y Wolf, 2020; Benedict et al., 2021). Estos resultados indican que las aves especialistas de pastizal pueden utilizar tanto pastizales nativos como áreas dominadas por *R. repens* en distintos momentos de su ciclo anual, pero la calidad del hábitat probablemente modula la población y la intensidad de uso.

Estos resultados muestran que la invasión por *R. repens* no generó una reducción drástica en la riqueza total de especies de aves entre el pastizal nativo y el invadido, lo que contrasta con estudios que reportan colapsos de diversidad en pastizales homogenizados (Staude et al., 2021), dado que diferentes tipos de vegetación crean una menor o mayor variedad de nichos ecológicos (Gremer et al., 2015). Esto hallazgo coincide con estudios previos que sugieren que los cambios en la composición y densidad de las especies tienen un mayor impacto ecológico que las simples variaciones en el número total de especies presentes (Jones et al., 2017; Rosenberg et al., 2019).

Plasticidad trófica en aves de pastizales bajo diferentes presiones antrópicas

La plasticidad trófica en aves de pastizal, como lo indican proporciones dietéticas de los valores de $\delta^{13}\text{C}$ y $\delta^{15}\text{N}$, revelan la adaptación a presiones antropogénicas consecuencia del cambio en la configuración de pastizal nativo y no nativo. Esta investigación demuestra que estas firmas isotópicas pueden reflejar cambios en el comportamiento de búsqueda de alimentos, cambios en la dieta y respuestas ecológicas a los factores estresantes ambientales. Los resultados revelaron patrones dietéticos contrastantes entre las comunidades de aves de Cuchillas de la Zarca (CZ) y el Noreste de Guanajuato (NG), que reflejan adaptaciones a las condiciones ecológicas particulares de cada zona. En un sentido general, salvo *S. Passerina*, el predominio de fuentes C4 en la dieta de aves granívoras en CZ y en NG sugiere que estas aves están aprovechando recursos asociados a plantas C4 (nativas o invasoras) pertenecientes a los géneros nativos *Bouteloua*, *Aristida*, *Andropogon*, entre otros (Martínez-Gerrero et al., 2011), así como el pasto no nativo *R. repens*. Así como una misma dependencia de plantas C3, lo que sugiere que complementa su dieta con recurso arbustivos. Esta preferencia representa un mecanismo de plasticidad trófica dentro de los pastizales nativos o no nativos semiáridos del Norte de México (Titulaer et al., 2018; Wimp et al., 2021). En cambio, aves

que no comparten esta afinidad, como las insectívoras recurren a una combinación de insectos C3 y C4 en contribuciones similares en la zona de NG, lo que podría indicar un comportamiento de forrajeo capaz de usar diversas fuentes de alimento para cumplir sus necesidades nutricionales y energéticas (Kaspari y Joern, 1993; Zurdo et al., 2023), sin la necesidad de restringirse a ítems tipo C4 disponibles en los pastizales no nativos.

Al comparar los resultados entre las especies compartidas de las zonas de estudio, únicamente *S. passerina* mostró preferencias tróficas diferentes entre los pastizales sin invasión y los pastizales invadidos. Esto sugiere que esta *S. passerina* podría recurrir a vegetación arbustiva adyacente, con identidad isotópica C3, para completar sus requerimientos energéticos zonas de pastizal dominado por pastos introducidos en el Noreste de Guanajuato. Este cambio sugiere que *S. passerina* podría estar evitando las semillas de *R. repens*, compensando la pérdida de los recursos que representan los pastos nativos mediante oportunismo trófico en áreas de vegetación arbustiva cercana remanente (Herse et al., 2020; Mason et al., 2021; Wimp et al., 2021). Es posible que dicha plasticidad trófica permita a *S. passerina* incrementar su abundancia local, siendo la especie dominante en el Noreste de Guanajuato (Figura 9). En contraste, *M. lincolnii* mantuvo una dieta basada en fuentes C4 (semillas e insectos asociados) en ambas zonas, reflejando su condición de ave de pastizal obligada con menor plasticidad trófica (Pandolfino et al., 2023). Por otro lado, *C. brunneicapillus* y *P. rubinus* mostraron un uso tanto de recursos C3 y C4 en ambas zonas, esto indica que pueden consumir tanto plantas C4 o arbustos C3 en ambas zonas. Estos patrones coinciden con estudios en paisajes agrícolas Neotropicales en donde las aves modifican sus redes tróficas mediante el uso de recursos antropizados (Bregman et al., 2016). La capacidad diferencial de ajuste dietético observada, desde la plasticidad oportunista de *S. passerina*, la especialización obligada de *M. lincolnii* y el uso equilibrado de recursos de *C. brunneicapillus* y *P. rubinus*, indica que la homogenización biótica por *R. repens* no afecta por igual a todas las especies. Mientras que algunas mantienen su dieta basal, otras reestructuran sus estrategias tróficas para persistir, evidenciando resiliencia ecológica mediada por plasticidad trófica.

Finalmente, al analizar las proporciones de las especies no compartidas entre zonas, se encontró que en Cuchillas de la Zarca, se observó que la mayoría (*Spizella pallida*, *Poocetes gramineus*, *Amphispiza bilineata* y *Toxostoma curvirostre*) mostraron una marcada preferencia por fuentes C4, mientras que solo dos (*Dendroica scalaris* y *Mimus polyglottos*) presentaron una dieta basada principalmente en recursos C3. Este patrón refleja una preferencia trófica diferencial de estas aves dentro del pastizal nativo (Jones y Cornely, 2020; Middleton, 2020; Tweit, 2020). Las aves como *S. pallida*, *P. gramineus*, *A. bilineata* y *T. curvirostre* prefieren fuentes C4 son granívoras o insectívoras de vegetación baja asociadas a gramíneas nativas (*Bouteloua*, *Aristida*, *Hilaria*, entre

otras), cuya disponibilidad es mayor en estos pastizales (Grant y Knapton, 2020; Tweit, 2020). En cambio, *D. scalaris* y *M. polyglottos* son capaces de aprovechar recursos de fuentes C3, arbustos e insectos asociados, disponibles en los bordes o manchones de matorral dentro de la extensión de pastizal (Farnsworth et al., 2020; Lowther et al., 2020). En cambio, en las especies no compartidas del Noreste de Guanajuato predominó el uso de recursos C3 por parte de *Passerina versicolor*, *Spizella coronata*, *Auriparus flaviceps*, mientras que solo *Chondestes grammacus* y *Zenaida asiática* mantuvieron una clara preferencia por fuentes C4. Este patrón sugiere que en un hábitat dominado por *R. repens* (C4), las aves no especialistas aprovechan recursos C3 como semillas e insectos disponibles, sin una dependencia trófica a los pastos C4 (Manlick y Newsome, 2021). Así, el ensamble de aves en el Noreste de Guanajuato parece estructurarse hacia estrategias tróficas plásticas centradas en recursos C3 contiguos los pastizales, más que en la base C4 de pastos no nativos.

Los hallazgos a escala local sugieren que la comunidad de aves tiende a mostrar una plasticidad trófica que puede conferir ventajas para la supervivencia ante cambios en el hábitat derivados de cambios en la composición de especies vegetales (Haaland, et al., 2020; Huang et al. 2020). Nuestros resultados sugieren que las comunidades de aves de pastizal pueden estar convergiendo hacia ensambles comparables pero no idénticos (Sánchez-Ramos et al., 2022). En Cuchillas de la Zarca, los ensambles de aves están ecológicamente dominados por especies asociadas a pastos nativos, mientras que en el Noreste de Guanajuato presentan una estructura trófica mixta, con un uso combinado de pastos no nativos y recursos arbustivos. Aunque a escala regional no detectamos un efecto directo de los pastos no nativos sobre la riqueza de especies de aves de pastizal, el establecimiento de especies como *R. repens* parece reconfigurar las dinámicas locales mediante cambios en abundancias relativas, reemplazo funcional y adaptaciones dietarias. Este escenario subraya la necesidad de monitorear no solo la diversidad taxonómica, sino también las redes tróficas y rasgos funcionales, para anticipar cambios irreversibles en servicios ecosistémicos.

CONCLUSIONES

Los resultados a nivel regional revelan que la introducción de pastos no nativos en el Desierto Chihuahuense fue un proceso acumulativo, donde estas especies se establecieron progresivamente en los mismos sitios que albergaban pastos nativos. Este patrón histórico resalta la urgencia de implementar estrategias de conservación selectiva para proteger los pastizales nativos remanentes, especialmente en áreas con alta diversidad de aves prioritarias. Además, se identificaron cambios en la diversidad beta de aves de pastizal, de pastos nativos y de pastos no nativos a nivel regional. Considerando la resolución espacial y temporal utilizada en este estudio, nuestros análisis sugieren

que estos cambios pueden ser atribuibles a las diferentes las diferentes fases de aprovechamiento agropecuario. No obstante, se destaca la importancia de analizar las especies de pastos no nativos a nivel de diversidad alfa, con énfasis a una posible respuesta de los ensambles de aves de pastizal posiblemente asociada a las particularidades de cada comunidad. También se subraya la necesidad de identificar sitios prioritarios para la gestión y conservación selectiva de pastos nativos en zonas de pastizal con el objetivo de mitigar posibles alteraciones en el ensamble de aves de pastizal en la región.

La investigación *in situ* subraya la relevancia de los pastizales nativos para las ensambles de aves de pastizal, especialmente durante los periodos migratorios. Por el contrario, los pastizales invadidos parecen ofrecer un hábitat menos complejo estructural y potencialmente menos atractivo para aves especialistas de pastizal. Los pastizales nativos parecen mostrar una mayor variabilidad estructural en el tiempo, lo que podría contribuir a una mayor complejidad en los hábitats disponibles para las aves de pastizal. Esto refuerza la relevancia de los pastizales nativos como hábitats dinámicos y críticos para la biodiversidad en el Desierto Chihuahuense. En este contexto, la conservación de la diversidad florística y estructural de los pastizales nativos es fundamental para mantener una avifauna diversa y funcional en estos ecosistemas semiáridos.

Finalmente, los análisis isotópicos demuestran que la plasticidad trófica (C3/C4) es un mecanismo clave para la persistencia de aves de pastizal en paisajes transformados. En Cuchillas de la Zarca predomina una especialización en redes tróficas nativas (insectos/plantas C4), mientras que en el Noreste de Guanajuato, con la excepción de *Spizella passerina* que evita el pasto invasor, se observa un uso comparable entre recursos provenientes de plantas arbustivas y pastos invasores (*R. repens*), reflejando una reorganización del ensamble de aves de pastizal. La homogenización biótica podría estar operando a escala local mediante cambios de preferencia alimentaria únicamente sobre una especie especialista de pastizal (*S. passerina*), sin generar una pérdida inmediata de riqueza de especies. Este estudio subraya que la conservación de pastizales áridos requiere enfoques que integren diversidad taxonómica y funcional, considerando tanto la presión ganadera como la invasión de especies vegetales.

PERSPECTIVAS

Implicaciones a nivel regional

A nivel regional, la coexistencia de pastos nativos y no nativos en los mismos sitios, junto con cambios en la diversidad beta, señala un proceso de homogenización impulsado por factores antrópicos. Esto demanda políticas de conservación que: (1) prioricen áreas con alta resiliencia ecológica, (2) remoción de pastos introducidos en zonas de interfaz pastizal-matorral, y (3) integren la resiembra de pastos nativos y la gestión agropecuaria sostenible sobre pastizal. La conservación

efectiva del Desierto Chihuahuense dependerá de abordar estas interacciones complejas entre vegetación, aves de pastizal y actividades humanas.

Implicaciones para la conservación de zonas prioritarias

En Cuchillas de la Zarca, la dependencia de insectos C4 resalta la importancia de conservar pastos nativos para aves de pastizal como base de las redes tróficas, ya que son recursos que permiten sobrellevar el impacto por la ganadería en estas aves. En el Noreste de Guanajuato, el balance de una dieta C3-C4 sugiere mayor resiliencia, pero posiblemente requiere de cierta naturalización de especies de pastos introducidos, como *R. repens*. Además, algunas especies especialistas mostraron posibles sensibilidades ante los cambios en la vegetación. Por lo anterior, se enfatiza el papel de las aves como bioindicadores de cambios en la estructura vegetal, particularmente relevante en el contexto de la transformación de pastizales nativos así como de cambio climático en zonas de pastizal del Norte de México. Se recomienda priorizar el monitoreo de especies de aves especialistas tróficas (*Ammodramus savannarum*, *Passerculus sandwichesis*, *Pooecetes gramineus*, *Chondestes grammacus*, *Melospiza lincolnii*, *Peucaea cassinii* entre otras) como bioindicadores de cambio, de interacciones planta-insecto-ave en bordes de fragmentos, y de la relación entre diversidad funcional y resiliencia ecosistémica.

Síntesis final

La conservación del Desierto Chihuahuense requiere enfoques escalares: desde la protección de los microhábitats clave, de parches de plantas C4 a escala local, hasta la articulación de políticas públicas que reconozcan el valor ecológico de los pastizales como sistemas socio-ecológicos complejos. Las aves, como centinelas de estos cambios, ofrecen una ventana crítica para actuar oportunamente.

REFERENCIAS BIBLIOGRAFICAS

Agresti, A. (2007). *An Introduction to Categorical Data Analysis*, 2da ed. New York: John Wiley & Sons. 38 p.

Alignier, A. y Baudry, J. (2016). Is plant temporal beta diversity of field margins related to changes in management practices? *Acta Oecologica*, 75, 1–7.

Almeida-Neto, M., Frensel D. M. B. y Ulrich, W. (2011). Rethinking the relationship between nestedness and beta diversity: a comment on Baselga (2010). *Global Ecology and Biogeography*, 21, 772–777.

Álvarez, J. L., Arroyo, S.I., Cervantes, J.N. y Narváez, S. (2024). *Plan de acción para la conservación de los pastizales de Durango: Malpaís y Cuchillas de la Zarca*. Monterrey, México. Pronatura Noreste. 88 p.

Áreas Prioritarias de Conservación Pastizal (APCP). (2010). Comisión para Cooperación Ambiental (CCA).

Baselga, A. (2010). Partitioning the turnover and nestedness components of beta diversity. *Global Ecology and Biogeography*, 19, 134–143.

Baselga, A. y Orme, C. D. L. (2012). betapart: an R package for the study of beta diversity. *Methods in Ecology and Evolution*, 3, 808–812.

Baselga, A., Orme, D., Villeger, S., De Bortoli, J., Leprieur, F., Logez, M. y Henriques-Silva, R. (2018). Package ‘betapart’: Partitioning Beta Diversity into Turnover and Nestedness Components. Ver 1.5. 1. CRAN.

Beason, R. C. (2020). Horned Lark (*Eremophila alpestris*), version 1.0. En Birds of the World (Billerman, S. M., Ed). Cornell Lab of Ornithology, Ithaca, NY, USA.

Benedict, L., Warning, N. B., Najjar, N. A., Pitt, S. G., Lowther, P. E., Kroodsma, D. E. y Farley, G. H. (2021). Rock Wren (*Salpinctes obsoletus*), version 2.0. In Birds of the World (P. G. Rodewald and B. K. Keeney, Editors). Cornell Lab of Ornithology, Ithaca, NY, USA.

Bregman, T. P., Lees, A. C., Seddon, N., MacGregor, H. E., Darski, B., Aleixo, A., Bonsall, M B. y Tobias, J. A. (2015). Species interactions regulate the collapse of biodiversity and ecosystem function in tropical forest fragments. *Ecology*, 96, 2692-2704.

Brennan, L. A. y Kuvlesky Jr., W. P. (2005). North American grassland birds: an unfolding conservation crisis? *The Journal of Wildlife Management*, 69, 1–13.

Brown, D. E. y Makings, E. (2014). *Desert Plants*. The University of Arizona for the Boyce Thompson Arboretum, USA.

Buckland, S.T., Anderson, D.R., Burnham, K.P., Laake, J.L., Borchers, D.L. y Thomas, L. (2001). *Introduction to distance sampling: estimating abundance of biological populations*. Oxford University Press, Oxford.

Buisson E., Archibald, S., Fidelis, A. y Suding, K. N. 2022. Ancient grasslands guide ambitious goals in grassland restoration. *Science*, 377, 594–598.

Calderón-Patrón J. M. y Moreno, C. E. (2019). Diversidad beta basada en índices de disimilitud: Su partición en componentes de recambio y diferencias en riqueza. En C.E. Moreno (Ed.), *La biodiversidad en un mundo cambiante: fundamentos teóricos y metodológicos para su estudio* (pp. 203–222). Ciudad de México: Universidad Autónoma del Estado de Hidalgo/ Libermex.

Carrera-Chávez. B., Cortázar-Martínez, A. y A. V. Ayala-Garay. 2010. Competitividad de la ganadería bovina de carne en México En: *Los grandes retos de la ganadería: hambre, pobreza y crisis ambiental* (Cavallotti Vázquez, B. A., Marcof Álvarez, C. F., y Ramírez Valverde, B. Eds). Universidad Autónoma Chapingo. Estado de México. 3–14 pp.

Cervantes-Sánchez, J. M. y Román de Carlos, A. M. (2001). Consecuencias de la epizootia de la fiebre aftosa en la medicina veterinaria y la zootecnia mexicanas (1946–1955). *Imagen Veterinaria*, 1, 17–20.

CFAN. (1965). *Estudio integral preliminar sobre la ganadería de la zona norte de la República Mexicana. Tomo IV*. Consejo de Fomento Agropecuario del Norte de México y COPARMEX. Ciudad de México. México.

Challenger, A. 1998. *Utilización y conservación de los ecosistemas terrestres de México: pasado, presente y futuro*. Comisión Nacional para el Conocimiento y Uso de la Biodiversidad/ Instituto de Biología, UNAM/ Agrupación Sierra Madre. Ciudad de México: Comisión Nacional para el Conocimiento y Uso de la Biodiversidad.

Challenger, A. y Soberón, J. 2009. Los ecosistemas terrestres. En J. Soberón, G. Halffter y J. Llorente-Bousquets (Eds.), *Capital Natural de México vol. I Conocimiento actual de la biodiversidad* (pp. 88–105). Ciudad de México: Comisión Nacional para el Conocimiento y Uso de la Biodiversidad.

Chamberlain, D. E., Fuller, R. J., Bunce, R. G., Duckworth, J. C., y Shrubbs, M. (2000). Changes in the abundance of farmland birds in relation to the timing of agricultural intensification in England and Wales. *Journal of Applied Ecology*, 37, 771–788.

Chambers, J.M., Freeny, A. y Heiberger, R.M. (2017). Analysis of variance; designed experiments. En Hastie, T.J., (ed), *Chapter 5 of Statistical Models in S* (pp. 145-193). Routledge. New York.

Chaneton, E. J., Perelman, S. B., Omacini, M. y León, R. J. (2002). Grazing, environmental heterogeneity, and alien plant invasions in temperate Pampa grasslands. *Biological Invasions*, 4, 7–24.

Chauvet-Sánchez, M. (1999). *La ganadería bovina de carne en México: del auge a la crisis*. México: Universidad Autónoma Metropolitana.

Chesser, R. T., Billerman, S. M., Burns, K. J., Cicero, J. C., Dunn, L., Hernández-Baños, B. E., Jiménez, R. A., Kratter, A. W., Mason, N. A., Rasmussen, P. C., Remsen, Jr., J. V., Stotz, D. F. y Winker, K. (2022). *Check-list of North American Birds*. American Ornithological Society. Consultadon el 19 diciembre, 2022 de: <https://checklist.americanornithology.org/taxa/>

Colwell, R.K. (2013). *Estimates: Statistical Estimation of Species Richness and Shared Species from Samples. Version 9*. User's Guide and Application.

Comer, P. J., Hak, J. C., Kindscher, K., Muldavin, E. y Singhurst, J. (2018). Continent-scale landscape conservation design for temperate grasslands of the Great Plains and Chihuahuan Desert. *Natural Areas Journal*, 38, 196–211.

Daleo, P., Alberti, J., Chaneton, E. J., Iribarne, O., Tognetti, P. M., Bakker, J. D., Borer, E. T., Bruschetti, M., MacDougall, A. S., Pascual, A. S., Sankaran, M., Seabloom, E. W., Wang, S., Bagchi, S., Brudvig, L. A., Catford, J. A., Dickman, C. R., Dickson, T. L., Donohue, I., Eisenhauer, N., Eisenhauer, N., Gruner, D. S., Haider, S., Jentsch, A., Knops, J. M. H., Lekberg, Y., McCulley, R. L., Moore, J., L., Mortensen, B., Ohlert, T., Pärtel, M., Peri, P. L., Power, S. A., Risch, A. C., Rocca, C., Smith, N. G., Stevens, C., Tamme, R., Veen, G. F., Wilfahrt, P. A. y Hautier, Y. (2023). Environmental heterogeneity modulates the effect of plant diversity on the spatial variability of grassland biomass. *Nature Communications*, 14, 1809.

Costa, F. J. V., Filho, A. L. A., Boesing, A. L., Marques, T. S., Augusto, F. G., Reis, T. de P. C., Caparroz, R., Catenacci, L. S., Cohn-Haft, M., Nardoto, G. B. y Martinelli, L. A. (2025). Stable isotope analysis reveals dietary and foraging ecology in Neotropical birds. *Ornithological Applications*, duaf058

Davis, M. A. (2003). Biotic globalization: does competition from introduced species threaten biodiversity? *Bioscience*, 53, 481–489.

Davis, S. K. and W. E. Lanyon (2020). Western Meadowlark (*Sturnella neglecta*), version 1.0. En Birds of the World (Poole, A. F., Ed.). Cornell Lab of Ornithology, Ithaca, NY, USA.

de S. Lopes, M. A. (2008). Revolución y ganadería en el norte de México. *Historia Mexicana*, 57, 863–910.

del Val, E., Balvanera, P., Castellarini, F., Espinosa-García, F. J., Murguía, M. y Pacheco, C. (2015). Identifying areas of high invasion risk: a general model and an application to Mexico. *Revista Mexicana de Biodiversidad*, 86, 208–216.

Desmond, M. y Montoya, J. A. (2006). Status and distribution of Chihuahuan Desert Grasslands in the United States and Mexico (Evaluación del estado y distribución de los pastizales del Desierto Chihuahuense en los Estados Unidos y México). En X. Basurto y D. Hadley (Eds.), *Grasslands ecosystems, endangered species, and sustainable ranching in the Mexico-US borderlands: Conference proceedings. RMRS-P-40* (pp. 17–25). Estados Unidos: Fort Collins, CO: US Department of Agriculture, Forest Service, Rocky Mountain Research Station.

Detling, J. K. (2013). Do Prairie Dog Compete with Livestock? En J. Hoogland (Ed.). *Conservation of the black-tailed prairie dog: saving North America's western grasslands* (pp. 65–88). Washington, D.C., Island Press.

Douglas, D. J., Waldinger, J., Buckmire, Z., Gibb, K., Medina, J. P., Sutcliffe, L., Beckmann, C., Collar, N. J., Jansen, R., Kamp, J., Little, I., Sheldon, R., Yanosky, A. y Koper, N. (2023). A global review identifies agriculture as the main threat to declining grassland birds. *Ibis*, 165, 1107-1128.

Ellis-Felege, S. N., Dixon, C. S. y Wilson, S. D. (2013). Impacts and management of invasive cool-season grasses in the Northern Great Plains: challenges and opportunities for wildlife. *Wildlife Society Bulletin*, 37, 510–516.

Eskelinen, A. y Harrison, S. (2015). Erosion of beta diversity under interacting global change impacts in a semi-arid grassland. *Journal of Ecology*, 103, 397–407.

Espinosa-García, F. J. y Villaseñor, J. L. (2017). Biodiversity, distribution, ecology and management of non-native weeds in Mexico: a review. *Revista Mexicana de Biodiversidad*, 88, 76–96.

Estrategia para la Conservación de Pastizales del Desierto Chihuahuense (ECOPAD), (2007). C. Aguirre, J. Hoth, y A. Lafón, (Eds.). Chihuahua, México.

Farnsworth, G., Londono, G. A., Martin, J. U., Derrickson, K. C. y Breitwisch, R. (2020). Northern Mockingbird (*Mimus polyglottos*), version 1.0. En *Birds of the World* (A. F. Poole, Ed.). Cornell Lab of Ornithology, Ithaca, NY, USA.

Farquhar, G. D., Hubick, K. T., Condon, A. G. y Richards, R. A. (1989). Carbon isotope fractionation and plant water-use efficiency. En *Stable isotopes in ecological research*. New York, NY: Springer New York. 21–40 pp.

Flanders, A. A., Kuvlesky Jr, W. P., Ruthven III, D. C., Zaiglin, R. E., Bingham, R. L., Fulbright, T. E., Fulbright, T. E., Hernández, F. y Brennan, L. A. (2006). Effects of invasive exotic grasses on south Texas rangeland breeding birds. *The Auk*, 123, 171–182.

Fink, K. A., y Wilson, S. D. (2011). *Bromus inermis* invasion of a native grassland: diversity and resource reduction. *Botany*, 89, 157-164.

Fulbright, T.E., Hickman, K.R. y Hewitt, D.G. (2013). Exotic grass invasion and wildlife abundance and diversity, south-central United States. *Wildlife Society Bulletin*, 37, 503-509.

Fulbright, T.E., Kline, H.N., Wester, D.B., Grahmann, E.D., Hernández, F., Brennan, L.A., y Hehman, M.W. (2019). Non-native grasses reduce scaled quail habitat. *The Journal of Wildlife Management*, 83, 1581-1591.

George, A. D., O'Connell, T. J., Hickman, K. R. y Leslie Jr, D. M. (2013). Food availability in exotic grasslands: a potential mechanism for depauperate breeding assemblages. *The Wilson Journal of Ornithology*, 125, 526–533.

George, A.D., O'Connell, T.J., Hickman, K.R. y Leslie Jr, D.M. (2009). Influence of Old World bluestem (*Bothriochloa ischaemum*) monocultures on breeding density of three grassland songbirds in Oklahoma. En Rich, T.D., Arizmendi, C., Demarest, D., y Thompson, C., (Eds.), *Tundra to tropics: connecting birds, habitats and people. Proceedings of the Fourth International Partners in Flight Conference* (pp. 291-297). McAllen, Texas, USA.

Gibson, D. J. (2009). *Grasses and grassland ecology*. Oxford University Press.

Girard, J., Baril, A., Mineau, P. y Fahrig, L. (2012). Foraging habitat and diet of Song Sparrows (*Melospiza melodia*) nesting in farmland: a stable isotope approach. *Canadian Journal of Zoology*, 90, 1339-1350.

González-Medrano. (2012). *Las zonas áridas y semiáridas de México y su vegetación*. Instituto Nacional de Ecología. México.

González-Navarro, M. (1969). La tenencia de la tierra en México. *Cahiers du monde hispanique et luso-brésilien*, 12, 115–134.

Govaerts, R. (2022). The World Checklist of Vascular Plants (WCVP). En O. Bánki, Y. Roskov, M. Döring, G. Ower, L. Vandepitte, D. Hobern, D. Remsen, P. Schalk, R. E. DeWalt, M. Keping, J. Miller, T. Orrell, R. Aalbu, J. Abbott, R. Adlard, E. M. Adriaenssens, C. Aedo, E. Aescht y N. Akkari (Eds.), *Catalogue of Life Checklist (10.0)*. Kew: The Royal Botanic Gardens. Consultado el 20 diciembre, 2022. <https://doi.org/10.48580/dfqt-4nz>

Govan, E., y Parnell, A. (2024). *SIMMR: A Stable Isotope Mixing Model*. 38 p.

Grant, T. A. y R. W. Knapton (2020). Clay-colored Sparrow (*Spizella pallida*), version 1.0. In *Birds of the World* (A. F. Poole, Ed). Cornell Lab of Ornithology, Ithaca, NY, USA.

Gremer, J. R., Bradford, J. B., Munson, S. M. y Duniway, M. C. (2015). Desert grassland responses to climate and soil moisture suggest divergent vulnerabilities across the southwestern United States. *Global Change Biology*, 21, 4049-4062.

Guo, B., Cortázar-Martínez A. y Ayala-Garay, A.V. (2010). Competitividad de la ganadería bovina de carne en México. En B. A. Cavallotti-Vázquez, C. F. Marcof-Álvarez y B. Ramírez-Valverde (Eds.), *Los grandes retos para la ganadería: hambre, pobreza y crisis ambiental*. (pp. 3–14). Estado de México: Universidad Autónoma Chapingo. México.

Guo, Q., Qian, H., Ricklefs, R. E. y Xi, W. (2006). Distributions of exotic plants in eastern Asia and North America. *Ecology Letters*, 9, 827–834.

Haaland, T. R., Wright, J., y Ratikainen, I. I. (2020). Generalists versus specialists in fluctuating environments: a bet-hedging perspective. *Oikos*, 129, 879-890.

Hamilton, J. G., Holzapfel, C. y Mahall, B. E. (1999). Coexistence and interference between a native perennial grass and non-native annual grasses in California. *Oecologia*, 121, 518–526.

Hamilton, R. A., Proudfoot, G. A., Sherry, D. A. y Johnson, S. L. (2020). Cactus Wren (*Campylorhynchus brunneicapillus*), version 1.0. In *Birds of the World* (A. F. Poole, Editor). Cornell Lab of Ornithology, Ithaca, NY, USA.

Harris, M. A., Greve, M., Voysey, M. D. y Jamison, S. L. (2019). Changes in bird assemblages because of vegetation homogenisation in communal livestock systems. *Koedoe: African Protected Area Conservation and Science*, 61, 1–18.

Hejda, M., Pyšek, P. y Jarošík, V. (2009). Impact of invasive plants on the species richness, diversity and composition of invaded communities. *Journal of Ecology*, 97, 393–403.

Herrera, Y. (2001). *Las gramíneas de Durango*. Durango, México: Instituto Politécnico Nacional, Comisión Nacional para el Conocimiento y Uso de la Biodiversidad, Editorial Filo de Agua.

Herse, M. R., With, K. A., y Boyle, W. A. (2020). Grassland fragmentation affects declining tallgrass prairie birds most where large amounts of grassland remain. *Landscape Ecology*, 35, 2791-2804.

Hill, J. M., y Renfrew, R. B. (2019). Migratory patterns and connectivity of two North American grassland bird species. *Ecology and Evolution*, 9, 680-692.

Hollander, M. y Wolfe, D.A. (2013). *Nonparametric Statistical Methods*. Edition, 3. John Wiley & Sons. New York.

Hoth, J. (2012). *Buenas prácticas ganaderas en México/Beneficial Livestock Management Practices in Mexico*. Montreal: Comisión para la Cooperación Ambiental de América del Norte (CCA).

Huang, Q., Liu, Z., He, C., Gou, S., Bai, Y., Wang, Y., y Shen, M. (2020). The occupation of cropland by global urban expansion from 1992 to 2016 and its implications. *Environmental Research Letters*, 15, 084037.

Inger, R. y Bearhop, S. (2008). Applications of stable isotope analyses to avian ecology. *Ibis*, 150, 447-461.

Joner, F., Giehl, E. L. y Pillar, V. D. (2021). Functional and taxonomic alpha and beta diversity responses to burning grasslands in southern Brazil. *Journal of Vegetation Science*, 32, e13060.

Jones, S. K., Ripplinger, J., y Collins, S. L. (2017). Species reordering, not changes in richness, drives long-term dynamics in grassland communities. *Ecology Letters*, 20, 1556–1565.

Jones, S. L. y Cornely, J. E. (2020). Vesper Sparrow (*Pooecetes gramineus*), version 1.0. In *Birds of the World* (A. F. Poole y F. B. Gill, Eds). Cornell Lab of Ornithology, Ithaca, NY, USA.

Kadye, W. T., Redelinghuys, S., Parnell, A. C., y Booth, A. J. (2020). Exploring source differences on diet-tissue discrimination factors in the analysis of stable isotope mixing models. *Scientific Reports*, 10, 15816.

Kaspari, M., y Joern, A. (1993). Prey choice by three insectivorous grassland birds: reevaluating opportunism. *Oikos*, 414-430.

Kindt R. (2005). *Tree diversity analysis. A manual and software for common statistical methods for ecological and biodiversity studies*. World Agroforestry Centre (ICRAF). ISBN 92-9059-179-X.

Kloke, J., McKean, J. W., y McKean, J. W. (2015). *Nonparametric statistical methods using R*. CRC Press. Boca Raton. Florida.

Legendre, P. (2019). A temporal beta-diversity index to identify sites that have changed in exceptional ways in space–time surveys. *Ecology and Evolution*, 9, 3500-3514.

León-Mata, D.D., Martínez-Guerrero, J.H., Pereda-Solís, M., Sierra Franco, D., Wehenkel, C., Rodríguez-Maturino, A. y Panjabi, A.O. (2020). Aves de pastizal invernando en México: relaciones de densidad y hábitat. *Biotechnia*, 22, 163-170.

Levandoski, G. y Panjabi, A. 2014. Las aves de pastizal. En Conabio (Ed.), *La biodiversidad en Chihuahua: Estudio de Estado* (pp. 128–134). México: Comisión Nacional para el Conocimiento y Uso de la Biodiversidad.

Llanes-Quevedo, A., Sánchez-Ramos, L. E. y Navarro-Sigüenza, A. G. (2024). Patrones históricos y actuales de diversidad y relaciones biogeográficas de la avifauna residente de los bosques tropicales de México. *Revista Mexicana de Biodiversidad*, 95, e955341.

Llorente-Bousquets, J. y Ocegueda, S. (2008). Estado del conocimiento de la biota. En Conabio (Ed.), *Capital natural de México, vol. I: Conocimiento actual de la biodiversidad* (pp 283-322). México: Comisión Nacional para el Conocimiento y Uso de la Biodiversidad.

Lowry, R. 2020. *VassarStats: Website for Statistical Computation*. Vassar College. Poughkeepsie, NY USA. <http://vassarstats.net/ancova2L.html>.

Lowther, P. E. (2020). Brown-headed Cowbird (*Molothrus ater*), version 1.0. In *Birds of the World* (A. F. Poole y F. B. Gill, Editors). Cornell Lab of Ornithology, Ithaca, NY, USA.

Lowther, P. E., P. Pyle, y M. A. Patten (2020). Ladder-backed Woodpecker (*Dryobates scalaris*), version 1.0. In *Birds of the World* (P. G. Rodewald, Editor). *Cornell Lab of Ornithology*, Ithaca, NY, USA.

Macías-Duarte, A., Montoya, A. B., Méndez-González, C. E., Rodríguez-Salazar, J. R., Hunt, W. G. y Krannitz, P. G. (2009). Factors influencing habitat use by migratory grassland birds in the state of Chihuahua, Mexico. *The Auk*, 126, 896–905.

Macías-Duarte, A., Montoya, A.B., Méndez-González, C.E., Rodríguez-Salazar, J.R., Hunt, W.G. y Krannitz, P.G. (2009). Factors influencing habitat use by migratory grassland birds in the state of Chihuahua, Mexico. *Auk*, 126, 896–905.

Macías-Duarte, A., Panjabi, A. O., Strasser, E. H., Levandoski, G. J., Ruvalcaba-Ortega, I., Doherty, P. F. y Ortega-Rosas, C. I. (2017). Winter survival of North American grassland birds is driven by weather and grassland condition in the Chihuahuan Desert. *Journal of Field Ornithology*, 88, 374–386.

Magurran, A.E. (2004). *Measuring biological diversity*. John Wiley y Sons. 256 p.

Manlick, P. J., y Newsome, S. D. (2021). Adaptive foraging in the Anthropocene: can individual diet specialization compensate for biotic homogenization?. *Frontiers in Ecology and the Environment*, 19, 510-518.

Marone, L., Camín, S. R., y Cueto, V. R. (2015). Context-dependent foraging by seed-eating birds does not necessarily mean low ecological predictability. *Canadian Journal of Zoology*, 93, 353-359.

Martin, J. W. y Parrish, J. R. (2020). Lark Sparrow (*Chondestes grammacus*), version 1.0. In *Birds of the World* (A. F. Poole y F. B. Gill, Eds). Cornell Lab of Ornithology, Ithaca, NY, USA.

Martínez-Guerrero, J. H., Wehenkel, C., Pereda-Solís, M. E., Panjabi, A., Levandoski, G., Corral-Rivas, J. y Díaz-Moreno, R. (2011). Relación entre la cobertura del suelo y atributos de la vegetación invernal con *Ammodramus bairdii*, Audubon 1844, en el noroeste México. *Agrociencia*, 45, 443-451.

Mason, N. W., de Bello, F., Mouillot, D., Pavoine, S. y Dray, S. (2013). A guide for using functional diversity indices to reveal changes in assembly processes along ecological gradients. *Journal of Vegetation Science*, 24, 794-806.

Mason, N. A., Unitt, P., y Sparks, J. P. (2021). Agriculture induces isotopic shifts and niche contraction in Horned Larks (*Eremophila alpestris*) of the Colorado Desert. *Journal of Ornithology*, 162(2), 381-393.

Melgoza-Castillo, A. y Royo, M. (2014). Gramíneas (POACEAE). En: *La biodiversidad en Chihuahua: Estudio de Estado*. CONABIO. México. 273-277

Melgoza-Castillo, A., Balandrán Valladares, M. I., Mata-González, R. y Pinedo Álvarez, C. (2014). Biología del pasto rosado *Melinis repens* (Willd.) e implicaciones para su aprovechamiento o control: Revisión. *Revista Mexicana de Ciencias Pecuarias*, 5, 429–442.

- Melgoza-Castillo, A., Balandrán-Valladares, M.I., Mata-González, R., y Pinedo-Álvarez, C. (2014). Biología del pasto rosado *Melinis repens* (Willd.) e implicaciones para su aprovechamiento o control: Revisión. *Revista mexicana de ciencias pecuarias*, 5, 429-442.
- Middleton, A. L. (2020). Chipping Sparrow (*Spizella passerina*), version 1.0. In *Birds of the World* (A. F. Poole y F. B. Gill, Eds.). Cornell Lab of Ornithology, Ithaca, NY, USA.
- Miller, D. L., Rexstad, E., Thomas, L., Marshall, L. y Laake, J. L. (2019). Distance Sampling in R. *Journal of Statistical Software*, 89, 1–28.
- Molinari, N. A., y D'Antonio, C. M. (2014). Structural, compositional and trait differences between native and non-native-dominated grassland patches. *Functional Ecology*, 28, 745-754.
- Navarro, A. B., Magioli, M., Bogoni, J. A., Moreira, M. Z., Silveira, L. F., Alexandrino, E. R., Apolinario da Luz, D. T., Pizo, M. A., Rodrigues Silva, W., de Oliveira, V. C., Donatelli, R. J., Christianini, A.V., João Piratelli, A. y Ferraz, K. M. P. M. B. (2021). Human-modified landscapes narrow the isotopic niche of neotropical birds. *Oecologia*, 196, 171-184.
- Navarro-Sigüenza, A. G., Rebón-Gallardo, M. F., Gordillo-Martínez, A., Townsend Peterson, A., Berlanga-García, H. y Sánchez-González, L. A. (2014). Biodiversidad de aves en México. *Revista Mexicana de Biodiversidad*, 85, S476–S495.
- Northrup, J. M. y Gerber, B. D. (2018). A comment on priors for Bayesian occupancy models. *PloS one*, 13, e0192819.
- Oksanen, J., Blanchet, F.G., Friendly, M., Kindt, R., Legendre, P., McGlinn, D., Minchin, P.R., O'Hara, R.B., Simpson, G.L., Solymos, P., Stevens, M. H. H., Szoecs, E., y Wagner, H. (2022). *Vegan. Community Ecology Package: Ordination, Diversity and Dissimilarities*. 3.4.
- O'Leary, M. H. (1988). Carbon isotopes in photosynthesis. *Bioscience*, 38, 328-336.
- Ortega-S, J. A., Ibarra-Flores, F. A., Melgoza, A., González-Valenzuela, E. A., Martín-Rivera, M. H., Ávila-Curiel, J. M., Ayala-Álvarez, F., Pinedo, C. y Rivero, O. (2013). Exotic grasses and wildlife in northern Mexico. *Wildlife Society Bulletin*, 37, 537–545.

Palacio, F. X., Apodaca, M. J. y Crisci, J. V. (2020). *Análisis multivariado para datos biológicos: teoría y su aplicación utilizando el lenguaje R*. Ciudad Autónoma de Buenos Aires: Fundación de Historia Natural Félix de Azara.

Palomo-Morales, M. (2018). *Análisis de la estructura vegetal y la avifauna en dos comunidades semiáridas del estado de Guanajuato (Tesis Maestría)*. División de Ciencias Biológicas y de la Salud, Universidad Autónoma Metropolitana. Ciudad de México.

Palomo-Morales, M., Sánchez-Ramos, L. E., Herrera-Montalvo, L. G., Navarro-Sigüenza, A. G. y Valverde, P. L. (2024). Influencia de la introducción de pastos no nativos en la riqueza de especies de los ensambles de aves en la región del Desierto Chihuahuense: un análisis temporal. *Revista Mexicana de Biodiversidad*, 95, e955522-e955522.

Pandolfino, E. R., Ammon, E. M y Sockman, K. W. (2023). Lincoln's Sparrow (*Melospiza lincolnii*), version 2.0. In *Birds of the World* (P. G. Rodewald, Ed). Cornell Lab of Ornithology, Ithaca, NY, USA.

Parnell, A. C., Phillips, D. L., Bearhop, S., Semmens, B. X., Ward, E. J., Moore, J. W., Jackson, A. L., Grey, J., Kelly, D. J. y Inger, R. (2013). Bayesian stable isotope mixing models. *Environmetrics*, 24, 387-399.

Pavlacky Jr, D. C., Green, A. W., George, T. L., Iovanna, R., Bartuszevige, A. M., Correll, M. D. y Ryder, T. B. (2022). Landscape-scale conservation mitigates the biodiversity loss of grassland birds. *Ecological Applications*, 32, e2548.

Phillips, D. L., Inger, R., Bearhop, S., Jackson, A. L., Moore, J. W., Parnell, A. C., Semmens, B. X. y Ward, E. J. (2014). Best practices for use of stable isotope mixing models in food-web studies. *Canadian Journal of Zoology*, 92, 823-835.

Phillips, D. L., y Koch, P. L. (2002). Incorporating concentration dependence in stable isotope mixing models. *Oecologia* 130, 114-125.

Possley, J. y Maschinski, J. (2006). Competitive effects of the invasive grass *Rhynchelytrum repens* (Willd.) C.E. Hubb. on pine rockland vegetation. *Natural Areas Journal*, 26, 391–395.

Pulliam, H.R. (1985). Foraging efficiency, resource partitioning, and the coexistence of sparrow species. *Ecology*, 66, 1829-1836.

Pyšek, P., Richardson, D. M., Rejmánek, M., Webster, G. L., Williamson, M. y Kirschner, J. (2004). Alien plants in checklists and floras: towards better communication between taxonomists and ecologists. *Taxon*, 53, 131-143.

Pyšek, P., Jarošík, V., Hulme, P. E., Pergl, J., Hejda, M., Schaffner, U. y Vilà, M. (2012). A global assessment of invasive plant impacts on resident species, communities and ecosystems: the interaction of impact measures, invading species' traits and environment. *Global Change Biology*, 18, 1725–1737.

Qian, H. (2008). A latitudinal gradient of beta diversity for exotic vascular plant species in North America. *Diversity and Distributions*, 14, 556–560.

Qian, H. y Ricklefs, R. E. (2006). The role of exotic species in homogenizing the North American flora. *Ecology Letters*, 9, 1293–1298.

Ralph, C. J., Geupel, G. R., Pyle, P., Martin, T. E., DeSante, D. F., y Milá, B. (1996). *Manual de métodos de campo para el monitoreo de aves terrestres*. Gen. Tech. Rep. PSW-GTR-159. Albany, CA: Pacific Southwest Research Station, Forest Service, U.S. Department of Agriculture, 46 p.

Robel, R.J., Briggs, J.N., Dayton, A.D. y Hulbert, L.C. (1970). Relationships between visual obstruction measurements and weight of grassland vegetation. *Journal of Range Management*, 295-297.

Rojas-Soto, O. R., Alcántara-Ayala y A. G. Navarro-Sigüenza. (2003). Regionalization of the avifauna of the Baja California Peninsula, Mexico: a parsimony analysis of endemism and distributional modelling approach. *Journal of Biogeography*, 30, 449–461.

Rosales-Serna, R., Becerra-López, J. L., Santana-Espinoza, S., Domínguez-Martínez, P. A., Jiménez-Ocampo, R., Ríos-Saucedo, J. C., y Ramírez-Segura, E. (2025). Invasive grass species: current advances in the ecological niche and areas of interaction with native grasses in Mexico. *Agro Productividad*, 18, 75-93.

Rosenberg, K. V., Dokter, A. M., Blancher, P. J., Sauer, J. R., Smith, A. C., Smith, P. A., Stanton, P. A., Panjabi, A., Helft, L., Parr, M., y Marra, P. P. (2019). Decline of the North American avifauna. *Science*, 366, 120–124.

Rolls, R. J., Deane, D. C., Johnson, S. E., Heino, J., Anderson, M. J., y Ellingsen, K. E. (2023). Biotic homogenisation and differentiation as directional change in beta diversity: synthesising driver–response relationships to develop conceptual models across ecosystems. *Biological Reviews*, 98, 1388–1423.

Royo, M., Melgoza, A., Santos, J. S., Carrillo, R., Jurado, P., Gutiérrez, R. y Echavarría, F. (2005). La salud de los pastizales medianos en los estados de Chihuahua y Zacatecas. *II Simposio Internacional de Manejo de Pastizales*. Memorias. Zacatecas, México.

Ruvalcaba-Ortega I. y Panjabi, A. O. (2018). Aves de pastizal del Desierto Chihuahuense. En Conabio (Ed.), *La biodiversidad en Coahuila. Estudio de Estado, vol. II*. (pp 375–384). México: Comisión Nacional para el Conocimiento y Uso de la Biodiversidad/Gobierno del Estado de Coahuila de Zaragoza.

Rzedowski, J. (1981). *Vegetación de México*. Editorial LIMUSA. México. 505 p.

Rzedowski, J. y Calderón, de R. G. (1990). Nota sobre el elemento africano en la flora adventicia de México. *Acta Botánica Mexicana*, 12, 21–24.

Rzedowski, J. y de Rzedowski, G.C. (1995). Los pastizales calcífilos del estado de Guanajuato. *Flora del Bajío y de Regiones Adyacentes*, 9, 1–21.

Rzedowski, J. y G. Calderón de Rzedowski. (1990). Nota sobre el elemento africano en la flora adventicia de México. *Acta Botánica Mexicana*, 12:21–24.

Rzedowski, J., Calderón de R. G. y Galván, R. (1995). Los pastizales calcífilos del estado de Guanajuato. *Flora del Bajío y de Regiones Adyacentes*. Fascículo Complementario IX. 19 pp.

Sánchez-Ken J. G., Zita-Padilla, G. A. y Mendoza-Cruz, M. (2012). *Catálogo de las gramíneas malezas nativas e introducidas de México*. México: CONACOFI.

Sánchez-Ramos, L. E., Gordillo-Martínez, A., Gutiérrez-Arellano, C. R., Kobelkowsky-Vidrio, T., Ríos-Muñoz, C. A. y Navarro-Sigüenza, A. G. (2018). Bird Diversity Patterns in the Nuclear Central

American Highlands: A Conservation Priority in the Northern Neotropics. *Tropical Conservation Science*, 11, 1940082918819073.

Sánchez-Ramos, L. E., Navarro-Pérez, S., Trejo-Vázquez, R. I., Lira-Noriega, A., Guevara-Lazcano, E., y Navarro-Sigüenza, A. G. (2022). Diversidad, ecología y vulcanismo: los ensamblajes de aves del complejo volcánico de Colima, México. *Revista Mexicana de Biodiversidad*, 93, e933973-e933973.

Savage, J. M. (1982). The enigma of the Central American herpetofauna: dispersals or vicariance? *Annals of the Missouri Botanical Garden Press*, 69, 464–547.

Schukman, J. M. y Wolf, B. O. (2020). Say's Phoebe (*Sayornis saya*), version 1.0. In *Birds of the World* (P. G. Rodewald, Ed). Cornell Lab of Ornithology, Ithaca, NY, USA.

Sikai, W., Qiang, S., Tianjiang, C., Bo, L., Jiakuan, C., y Jihua, W. (2013). Impact of invasive plants on food webs and pathways. *Biodiversity Science*, 21, 249.

Silva, T. W. D. y Fontana, C. S. (2021). Remnants of native vegetation surrounding do not affect the diversity and density of birds in Brazilian grassland-restoration sites. *Frontiers in Ecology and Evolution*, 8, 576705.

Stanton, R. L., Morrissey, C. A. y Clark, R. G. (2018). Analysis of trends and agricultural drivers of farmland bird declines in North America: A review. *Agriculture, Ecosystems & Environment*, 254, 244–254.

Stade, I. R., Overbeck, G. E., Fontana, C. S., Bencke, G. A., Silva, T. W. D., Mimet, A. y Pereira, H. M. (2021). Specialist birds replace generalists in grassland remnants as land use change intensifies. *Frontiers in Ecology and Evolution*, 8, 597542.

Stevens, J.M. y Fehmi J.S. (2009). Competitive Effect of Two Nonnative Grasses on a Native Grass in Southern Arizona. *Invasive Plant Science and Management*, 2, 379-385.

Szentes, S., Sutyinszki, Z., Szabó, G., Zimmermann, Z., Házi, J., Wichmann, B., Hufnágel, L., Penksza, K. y Bartha, S. (2012). Grazed Pannonian grassland beta-diversity changes due to C₄ yellow bluestem. *Central European Journal of Biology*, 7, 1055–1065.

Titulaer, M., Aragón-Gurrola, C. M., Melgoza-Castillo, A., Camargo-Sanabria, A. A., y Hernández-Quiroz, N.S. (2024). Winter Bird Diversity and Community Structure in Relation to Shrub Cover and Invasive Exotic Natal Grass in Two Livestock Ranches in the Chihuahuan Desert, Mexico. *Birds*, 5, 404-416.

Titulaer, M., Melgoza-Castillo, A., Macías-Duarte, A. y Panjabi, A. O. (2018). Seed size, bill morphology, and handling time influence preferences for native vs. nonnative grass seeds in three declining sparrows. *The Wilson Journal of Ornithology*, 130, 445-456.

Tweit, R. C. (2020). Curve-billed Thrasher (*Toxostoma curvirostre*), version 1.0. In Birds of the World (A. F. Poole y Gill, F. B. Eds). Cornell Lab of Ornithology, Ithaca, NY, USA.

Valenzuela-Núñez, L. M., Mojica-Guerrero, A. S., González-Barrios, J. L. y Trucíos-Caciano, R. (2009). Evolución del matorral en el sur del Área Natural Protegida Sierra de Lobos, Guanajuato. *Tecnociencia Chihuahua*, 3, 131-137.

Vellend, M. (2010). Conceptual synthesis in community ecology. *The Quarterly Review of Biology*, 85, 183-206.

Vickery, P. D. (2020). Grasshopper Sparrow (*Ammodramus savannarum*), version 1.0. En Birds of the World (Poole, A. F. y Gill, F. B., Eds.). Cornell Lab of Ornithology, Ithaca, NY, USA.

Vickery, P. D., Tubaro, P. L., Cardoso da Silva, J. M., Peterjohn, B. G., Herkert, J. R. y Cavalcanti, R. B. (1999). Conservation of grassland birds in the Western Hemisphere. *Studies in Avian Biology*, 19, 2-26.

Vidal-Zepeda, R. (2005). *Las regiones climáticas de México*. Instituto de Geografía, UNAM. México, D.F.

Villaseñor, J.L. (2016). Checklist of the native vascular plants of Mexico. *Revista Mexicana de Biodiversidad*, 87, 559-902.

Wang, S., Sheng, Q., Chu, T., Li, B., Chen, J., y Wu, J. (2013). Impact of invasive plants on food webs and pathways. *Biodiversity Science*, 21(3), 249-259.

- Wang, Y., Wang, J., Chen, C., Li, J. y Chu, J. (2019). Grazing plays an important role in structuring alpha and beta components of taxonomic, functional, and phylogenetic diversity in semiarid sandy land of northern China. *Global Ecology and Conservation*, 20, e00790.
- Ward, S. M., Gaskin, J. F. y Wilson, L. M. (2008). Ecological Genetics of Plant Invasion: What Do We Know? *Invasive Plant Science and Management*, 1, 98-109.
- Weaver, T., Payson, E. M. y Gustafson, D. L. (1996). Prairie ecology—the shortgrass prairie. En F. B. Samson y F. L. Knopf (Ed.), *Prairie Conservation*. Estados Unidos de América: Island Press.
- Wheelwright, N. T. y Rising, J. D. (2020). Savannah Sparrow (*Passerculus sandwichensis*), version 1.0. In *Birds of the World* (A. F. Poole, Ed). Cornell Lab of Ornithology, Ithaca, NY, USA.
- Wied, J. P., Perotto-Baldivieso, H. L., Conkey, A. A., Brennan, L. A., y Mata, J. M. (2020). Invasive grasses in South Texas rangelands: historical perspectives and future directions. *Invasive Plant Science and Management*, 13, 41–58.
- Wiens, J. A. (1973). Pattern and process in grassland bird communities. *Ecological Monographs*, 43, 237-270.
- Wiken, Ed, Jiménez-Nava, F. y Griffith, G. (2011). *North American Terrestrial Ecoregions—Level III*. Montreal, Canada: Commission for Environmental Cooperation.
- Wimp, G. M., y Murphy, S. M. (2021). Habitat edges alter arthropod community composition. *Landscape Ecology*, 36, 2849-2861.
- Wright, S. P. (1992). Adjusted p-values for simultaneous inference. *Biometrics*, 48, 1005–1013.
- Zar, J. H. (2010). *Biostatistical analysis*. Estados Unidos: Pearson Education Inc.
- Zheng, C., Shi, H., Wei, J., Cui, M., Lin, Z., Gao, Y., Yuan, L. y Wen, Z. (2024). Evidence that spatial scale and environment factors explain grassland community assembly in woodland–grassland ecotones. *Ecology and Evolution*, 14, e11644.
- Zurdo, J., Reverter, M., Barrero, A., Bustillo-de la Rosa, D., Gómez-Catasús, J., Pérez-Granados, C., Morales, M. B. y Traba, J. (2023). Prey choice in insectivorous steppe passerines: New insights from DNA metabarcoding. *Global Ecology and Conservation*, 48, e02738.

Žmihorski, M., Pärt, T., Gustafson, T. y Berg, Å. (2016). Effects of water level and grassland management on alpha and beta diversity of birds in restored wetlands. *Journal of Applied Ecology*, 53, 587–595.

MATERIAL SUPLEMENTARIO

Figura Suplementaria 1. Disposición geográfica de los registros sobre el Desierto Chihuahuense por periodo. A la izquierda (azul) se encuentran los registros que corresponden a las aves de pastizal, al centro (amarillo) corresponden los registros de pastos nativos, y a la derecha (rojo) los correspondientes registros de pastos no nativos.

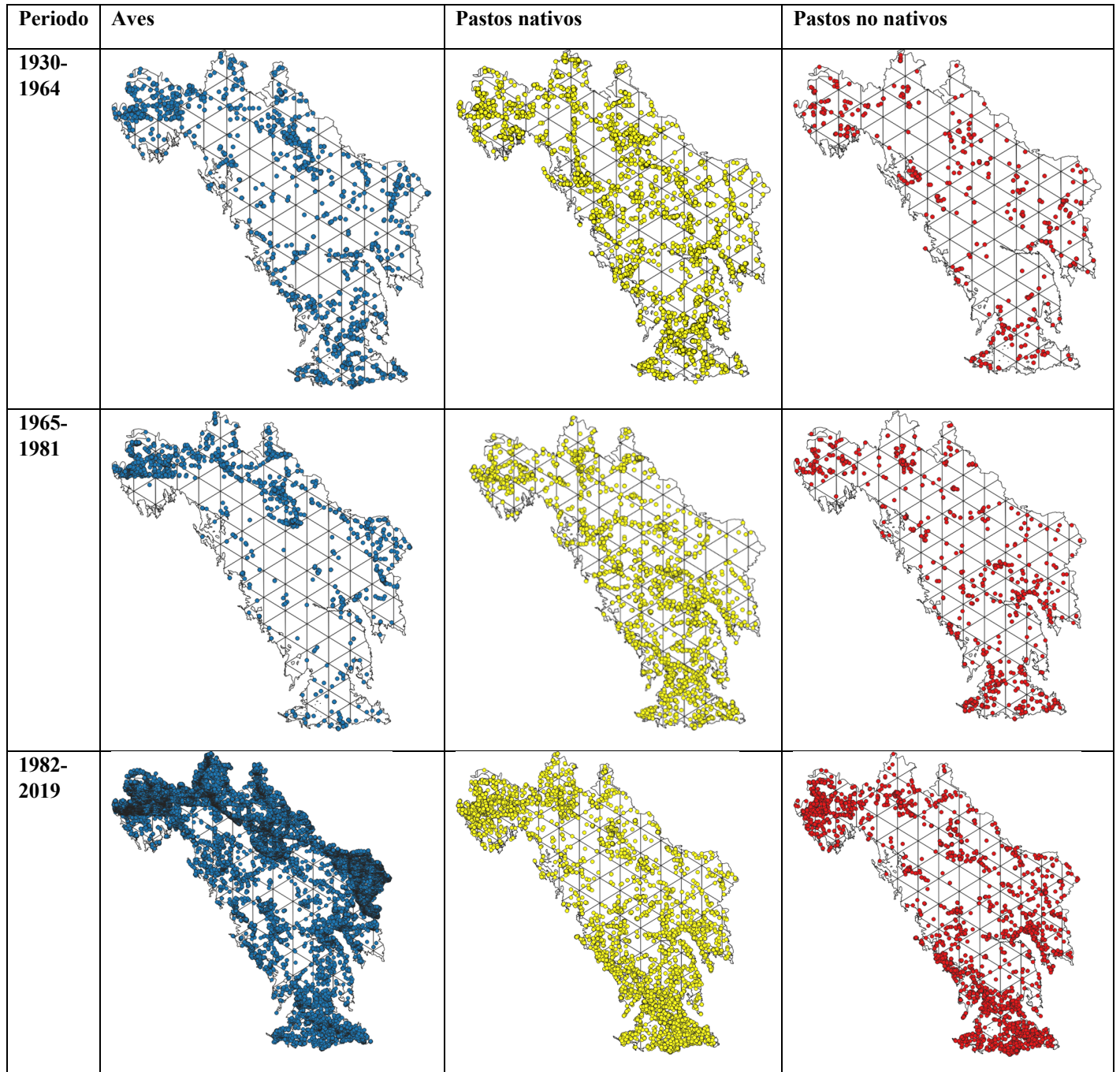


Tabla Suplementaria 1. Direcciones de descarga de datos de la Global Biodiversity Information Facility. Debido al número de registros fue necesario descargar los datos separadamente.

GBIF Secretariat: GBIF Backbone Taxonomy. https://doi.org/10.15468/dl.5vzvqh Acceso vía https://www.gbif.org/occurrence/download/0248471-220831081235567 (16 Enero 2023)
GBIF Secretariat: GBIF Backbone Taxonomy. https://doi.org/10.15468/dl.cak94p Acceso vía https://www.gbif.org/occurrence/download/0249569-220831081235567 (16 Enero 2023)
GBIF Secretariat: GBIF Backbone Taxonomy: https://doi.org/10.15468/dl.cjvm5c Acceso vía https://www.gbif.org/occurrence/download/0246371-220831081235567 (13 Enero 2023)
GBIF Secretariat: GBIF Backbone Taxonomy: https://doi.org/10.15468/dl.ahcf69 Acceso vía https://www.gbif.org/occurrence/download/0246376-220831081235567 (13 Enero 2023)
GBIF Secretariat: GBIF Backbone Taxonomy: https://doi.org/10.15468/dl.5a8qvx Acceso vía https://www.gbif.org/occurrence/download/0246378-220831081235567 (13 Enero 2023)

Tabla Suplementaria 2. Especies utilizadas para la extracción de registros de la base de datos de GBIF dentro del Desierto Chihuahuense. La nomenclatura de las aves y pastos siguiendo a AOS (2022) y WCV (2022) respectivamente.

Aves de Pastizal	Pastos nativos	Pastos no nativos
<i>Ammodramus leconteii</i>	<i>Agrostis hyemalis</i>	<i>Aegilops cylindrica</i>
<i>Ammodramus savannarum</i>	<i>Agrostis perennans</i>	<i>Agropyron cristatum</i>
<i>Anthus rubescens</i>	<i>Agrostis schaffneri</i>	<i>Agrostis gigantea</i>
<i>Anthus spragueii</i>	<i>Andropogon gerardi</i>	<i>Alopecurus geniculatus</i>
<i>Aquila chrysaetos</i>	<i>Andropogon glomeratus</i>	<i>Antheophora hermaphrodita</i>
<i>Asio flammeus</i>	<i>Andropogon virginicus</i>	<i>Arundo donax</i>
<i>Asio otus</i>	<i>Aristida adscensionis</i>	<i>Avena fatua</i>
<i>Athene cunicularia</i>	<i>Aristida divaricata</i>	<i>Avena sativa</i>
<i>Bartramia longicauda</i>	<i>Aristida laxa</i>	<i>Bromus arizonicus</i>
<i>Buteo regalis</i>	<i>Aristida purpurea</i>	<i>Bromus japonicus</i>
<i>Buteo swainsoni</i>	<i>Aristida schiedeana</i>	<i>Bromus tectorum</i>
<i>Calamospiza melanocorys</i>	<i>Aristida ternipes</i>	<i>Cenchrus brownii</i>
<i>Calcarius ornatus</i>	<i>Axonopus compressus</i>	<i>Cenchrus ciliaris</i>
<i>Callipepla squamata</i>	<i>Bothriochloa laguroides</i>	<i>Cenchrus clandestinus</i>
<i>Campylorhynchus brunneicapillus</i>	<i>Bothriochloa saccharoides</i>	<i>Cenchrus setaceus</i>
<i>Centronyx bairdii</i>	<i>Bouteloua aristidoides</i>	<i>Chloris gayana</i>
<i>Charadrius montanus</i>	<i>Bouteloua barbata</i>	<i>Cortaderia selloana</i>
<i>Chondestes grammacus</i>	<i>Bouteloua curtispicula</i>	<i>Cymbopogon citratus</i>
<i>Circus cyaneus</i>	<i>Bouteloua dactyloides</i>	<i>Cynodon dactylon</i>
<i>Cyrtonyx montezumae</i>	<i>Bouteloua diversispicula</i>	<i>Dactylis glomerata</i>
<i>Eremophila alpestris</i>	<i>Bouteloua eludens</i>	<i>Dactyloctenium aegyptium</i>
<i>Falco columbarius</i>	<i>Bouteloua eriopoda</i>	<i>Dichanthium annulatum</i>
<i>Falco femoralis</i>	<i>Bouteloua gracilis</i>	<i>Dichanthium aristatum</i>
<i>Falco mexicanus</i>	<i>Bouteloua hirsuta</i>	<i>Digitaria bicornis</i>
<i>Falco sparverius</i>	<i>Bouteloua parryi</i>	<i>Digitaria ternata</i>
<i>Lanius ludovicianus</i>	<i>Bouteloua repens</i>	<i>Echinochloa crus-galli</i>
<i>Numenius americanus</i>	<i>Bouteloua scorpioides</i>	<i>Eleusine multiflora</i>
<i>Passerculus sandwichensis</i>	<i>Bouteloua simplex</i>	<i>Eragrostis barrelieri</i>
<i>Peucaea botterii</i>	<i>Bouteloua triaena</i>	<i>Eragrostis cilianensis</i>
<i>Peucaea cassinii</i>	<i>Bromus carinatus</i>	<i>Eragrostis ciliaris</i>
<i>Rhynchophanes mccownii</i>	<i>Cenchrus echinatus</i>	<i>Eragrostis curvula</i>
<i>Sialia currucoides</i>	<i>Cenchrus longispinus</i>	<i>Eragrostis echinochloidea</i>
<i>Spiza americana</i>	<i>Cenchrus multiflorus</i>	<i>Eragrostis lehmanniana</i>
<i>Spizella breweri</i>	<i>Cenchrus myosuroides</i>	<i>Eragrostis pilosa</i>
<i>Spizella pallida</i>	<i>Cenchrus pilosus</i>	<i>Eragrostis viscosa</i>
<i>Spizella passerina</i>	<i>Cenchrus spinifex</i>	<i>Euclasta condylotricha</i>

<i>Spizella wortheni</i>	<i>Chaetium bromoides</i>	<i>Festuca myuros</i>
<i>Sturnella magna</i>	<i>Chloris radiata</i>	<i>Glyceria fluitans</i>
<i>Sturnella neglecta</i>	<i>Chloris rufescens</i>	<i>Hackelochloa granularis</i>
<i>Zenaida asiatica</i>	<i>Chloris submutica</i>	<i>Hemarthria altissima</i>
<i>Zenaida macroura</i>	<i>Chloris virgata</i>	<i>Holcus lanatus</i>
	<i>Cottea pappophoroides</i>	<i>Hordeum vulgare</i>
	<i>Digitaria californica</i>	<i>Hymenachne amplexicaulis</i>
	<i>Digitaria ciliaris</i>	<i>Lolium multiflorum</i>
	<i>Digitaria filiformis</i>	<i>Lolium perenne</i>
	<i>Digitaria horizontalis</i>	<i>Lolium temulentum</i>
	<i>Digitaria insularis</i>	<i>Megathyrsus maximus</i>
	<i>Digitaria sanguinalis</i>	<i>Melinis repens</i>
	<i>Diplachne fusca</i>	<i>Moorochloa eruciformis</i>
	<i>Disakisperma dubium</i>	<i>Panicum antidotale</i>
	<i>Distichlis spicata</i>	<i>Panicum coloratum</i>
	<i>Echinochloa colonum</i>	<i>Phalaris canariensis</i>
	<i>Echinochloa polystachya</i>	<i>Poa annua</i>
	<i>Echinochloa walteri</i>	<i>Polypogon monspeliensis</i>
	<i>Eleusine indica</i>	<i>Polypogon viridis</i>
	<i>Elymus violaceus</i>	<i>Setaria parviflora</i>
	<i>Enneapogon desvauxii</i>	<i>Thinopyrum intermedium</i>
	<i>Eragrostis intermedia</i>	<i>Tragus berteronianus</i>
	<i>Eragrostis lugens</i>	<i>Urochloa panicoides</i>
	<i>Eragrostis mexicana</i>	<i>Urochloa plantaginea</i>
	<i>Eragrostis secundiflora</i>	
	<i>Eragrostis spectabilis</i>	
	<i>Eragrostis superba</i>	
	<i>Eriochloa acuminata</i>	
	<i>Eriochloa contracta</i>	
	<i>Eriochloa nelsonii</i>	
	<i>Eriochloa punctata</i>	
	<i>Festuca lugens</i>	
	<i>Festuca rubra</i>	
	<i>Heteropogon contortus</i>	
	<i>Heteropogon melanocarpus</i>	
	<i>Hilaria belangeri</i>	
	<i>Hilaria cenchroides</i>	
	<i>Hilaria ciliata</i>	
	<i>Hilaria mutica</i>	

	<i>Hopia obtusa</i>	
	<i>Hordeum arizonicum</i>	
	<i>Hordeum pusillum</i>	
	<i>Ixophorus unisetus</i>	
	<i>Kalinia obtusiflora</i>	
	<i>Lasiacis procerrima</i>	
	<i>Lasiacis ruscifolia</i>	
	<i>Leersia hexandra</i>	
	<i>Leersia oryzoides</i>	
	<i>Leptochloa panicea</i>	
	<i>Leptochloa virgata</i>	
	<i>Luziola fluitans</i>	
	<i>Melica porteri</i>	
	<i>Muhlenbergia asperifolia</i>	
	<i>M. capillaris</i>	
	<i>M. cenchroides</i>	
	<i>M. depauperata</i>	
	<i>M. dubia</i>	
	<i>M. dumosa</i>	
	<i>M. emersleyi</i>	
	<i>M. implicata</i>	
	<i>M. lindheimeri</i>	
	<i>M. macroura</i>	
	<i>M. microsperma</i>	
	<i>M. minutissima</i>	
	<i>M. palmeri</i>	
	<i>M. peruviana</i>	
	<i>M. phleoides</i>	
	<i>M. plumbea</i>	
	<i>M. pubescens</i>	
	<i>M. ramulosa</i>	
	<i>M. repens</i>	
	<i>M. rigida</i>	
	<i>M. tenuifolia</i>	
	<i>Munroa squarrosa</i>	
	<i>Nassella mucronata</i>	
	<i>Nassella tenuissima</i>	
	<i>Panicum decolorans</i>	
	<i>Panicum dichotomiflorum</i>	

	<i>Panicum hallii</i>	
	<i>Panicum lepidulum</i>	
	<i>Panicum virgatum</i>	
	<i>Paspalum botterii</i>	
	<i>Paspalum conjugatum</i>	
	<i>Paspalum convexum</i>	
	<i>Paspalum denticulatum</i>	
	<i>Paspalum dilatatum</i>	
	<i>Paspalum distichum</i>	
	<i>Paspalum humboldtianum</i>	
	<i>Paspalum plicatulum</i>	
	<i>Paspalum pubiflorum</i>	
	<i>Polypogon elongatus</i>	
	<i>Pseudoeriacoma eminens</i>	
	<i>Scleropogon brevifolius</i>	
	<i>Setaria geminata</i>	
	<i>Setaria grisebachii</i>	
	<i>Setariopsis auriculata</i>	
	<i>Setariopsis latiglumis</i>	
	<i>Sorghastrum nutans</i>	
	<i>Sphenopholis obtusata</i>	
	<i>Sporobolus airoides</i>	
	<i>Sporobolus alopecuroides</i>	
	<i>Sporobolus cryptandrus</i>	
	<i>Sporobolus indicus</i>	
	<i>Sporobolus pyramidalis</i>	
	<i>Sporobolus pyramidatus</i>	
	<i>Stapfochloa ciliata</i>	
	<i>Stipa clandestina</i>	
	<i>Stipa ichu</i>	
	<i>Tetrapogon chlorideus</i>	
	<i>Trichoneura elegans</i>	
	<i>Urochloa fusca</i>	
	<i>Urochloa texana</i>	
	<i>Zuloagaea bulbosa</i>	

Tabla Suplementaria 3. Riqueza de especies y cantidad de registros correspondientes a los conjuntos de especies de acuerdo con cada periodo y que se mantuvieron dentro del Desierto Chihuahuense usados para las realizar las matrices de presencia-ausencia.

Periodo	Aves de pastizal		Pastos nativos		Pastos no nativos	
	Especies	Registros	Especies	Registros	Especies	Registros
1930-1964	40	3298	135	5180	35	533
1965-1981	40	6656	130	5409	49	1012
1982-2019	41	318855	146	14840	58	4010
Total General	41	328809	149	25429	60	5555

Tabla Suplementaria 4. Especies de aves de pastizal detectadas sobre los transectos en las zonas de estudio desde 2022 a 2024.

#	Orden	Familia	Especie	Cuchillas de la Zarca	Noreste de Guanajuato	Uso de pastizal
1	Galliformes	Odontophoridae	<i>Callipepla squamata</i>	-	X	Especialista
2	Columbiformes	Columbidae	<i>Columbina inca</i>	-	X	Facultativa
3	Columbiformes	Columbidae	<i>Columbina passerina</i>	-	X	Facultativa
4	Columbiformes	Columbidae	<i>Zenaida asiatica</i>	X	X	Facultativa
5	Columbiformes	Columbidae	<i>Zenaida macroura</i>	X	X	Facultativa
6	Apodiformes	Trochilidae	<i>Basilinna leucotis</i>	-	X	Facultativa
7	Apodiformes	Trochilidae	<i>Cynanthus latirostris</i>	-	X	Facultativa
8	Cathartiformes	Cathartidae	<i>Cathartes aura</i>	X	-	Facultativa
9	Cathartiformes	Cathartidae	<i>Coragyps atratus</i>	X	-	Facultativa
10	Accipitriformes	Accipitridae	<i>Parabuteo unicinctus</i>	X	-	Facultativa
11	Accipitriformes	Accipitridae	<i>Buteo jamaicensis</i>	X	-	Facultativa
12	Piciformes	Picidae	<i>Melanerpes aurifrons</i>	X	X	Facultativa
13	Piciformes	Picidae	<i>Dryobates scalaris</i>	X	X	Facultativa
14	Piciformes	Picidae	<i>Colaptes auratus</i>	X	-	Facultativa
15	Falconiformes	Falconidae	<i>Falco sparverius</i>	X	-	Facultativa
16	Passeriformes	Tyrannidae	<i>Empidonax minimus</i>	X	X	Facultativa
17	Passeriformes	Tyrannidae	<i>Sayornis saya</i>	X	X	Facultativa
18	Passeriformes	Tyrannidae	<i>Pyrocephalus rubinus</i>	X	X	Facultativa
19	Passeriformes	Tyrannidae	<i>Myiarchus cinerascens</i>	-	X	Facultativa
20	Passeriformes	Tyrannidae	<i>Myiarchus tyrannulus</i>	-	X	Facultativa
21	Passeriformes	Tyrannidae	<i>Tyrannus vociferans</i>	-	X	Facultativa
22	Passeriformes	Vireonidae	<i>Vireo sp.</i>	X	-	Facultativa
23	Passeriformes	Laniidae	<i>Lanius ludovicianus</i>	X	X	Facultativa
24	Passeriformes	Remizidae	<i>Auriparus flaviceps</i>	-	X	Facultativa
25	Passeriformes	Alaudidae	<i>Eremophila alpestris</i>	X	-	Especialista
26	Passeriformes	Aegithalidae	<i>Psaltiriparus minimus</i>	X	-	Facultativa
27	Passeriformes	Poliophtilidae	<i>Poliophtila caerulea</i>	X	X	Facultativa
28	Passeriformes	Troglodytidae	<i>Salpinctes obsoletus</i>	-	X	Facultativa
29	Passeriformes	Troglodytidae	<i>Catherpes mexicanus</i>	-	X	Facultativa
30	Passeriformes	Troglodytidae	<i>Campylorhynchus brunneicapillus</i>	X	X	Facultativa
31	Passeriformes	Mimidae	<i>Toxostoma curvirostre</i>	X	X	Facultativa
32	Passeriformes	Mimidae	<i>Mimus polyglottos</i>	X	X	Facultativa

33	Passeriformes	Turdidae	<i>Turdus migratorius</i>	X	-	Facultativa
34	Passeriformes	Ptiliognatidae	<i>Phainopepla nitens</i>	X	-	Facultativa
35	Passeriformes	Fringillidae	<i>Haemorhous mexicanus</i>	X	X	Facultativa
36	Passeriformes	Fringillidae	<i>Spinus psaltria</i>	-	X	Facultativa
37	Passeriformes	Passerellidae	<i>Peucaea cassinii</i>	X	X	Especialista
38	Passeriformes	Passerellidae	<i>Ammodramus savannarum</i>	X	-	Especialista
39	Passeriformes	Passerellidae	<i>Spizella passerina</i>	X	X	Especialista
40	Passeriformes	Passerellidae	<i>Spizella pallida</i>	X	X	Especialista
41	Passeriformes	Passerellidae	<i>Amphispiza bilineata</i>	X	-	Especialista
42	Passeriformes	Passerellidae	<i>Chondestes grammacus</i>	X	X	Especialista
43	Passeriformes	Passerellidae	<i>Poocetes gramineus</i>	X	-	Especialista
44	Passeriformes	Passerellidae	<i>Passerculus sandwichensis</i>	X	X	Especialista
45	Passeriformes	Passerellidae	<i>Melospiza lincolni</i>	-	X	Especialista
46	Passeriformes	Passerellidae	<i>Melospiza fusca</i>	X	-	Facultativa
47	Passeriformes	Passerellidae	<i>Pipilo chlorurus</i>	X	-	Facultativa
48	Passeriformes	Icteridae	<i>Sturnella neglecta</i>	X	-	Especialista
49	Passeriformes	Icteridae	<i>Molothrus aeneus</i>	-	X	Facultativa
50	Passeriformes	Icteridae	<i>Molothrus ater</i>	X	-	Facultativa
51	Passeriformes	Parulidae	<i>Leiostyris celata</i>	-	X	Facultativa
52	Passeriformes	Parulidae	<i>Setophaga coronata</i>	X	X	Facultativa
53	Passeriformes	Cardinalidae	<i>Cardinalis sinuatus</i>	X	X	Facultativa
54	Passeriformes	Cardinalidae	<i>Passerina caerulea</i>	X	-	Facultativa
55	Passeriformes	Cardinalidae	<i>Passerina versicolor</i>	-	X	Facultativa



Biogeografía

**Influencia de la introducción de pastos no nativos
en la riqueza de especies de los ensambles de aves en la
región del Desierto Chihuahuense: un análisis temporal**

*Influence of the introduction of non-native grasses
on the species richness of bird assemblages in the
Chihuahuan Desert region: a temporal analysis*

Manuel Palomo-Morales ^{a, b, *}, Luis Enrique Sánchez-Ramos ^{c, d},
Luis Gerardo Herrera-Montalvo ^e, Adolfo G. Navarro-Sigüenza ^{d, f} y Pedro Luis Valverde ^b

^a Universidad Autónoma Metropolitana, Doctorado en Ciencias Biológicas y de la Salud, Av. Ferrocarril San Rafael Atlixco, Núm. 186, Col. Leyes de Reforma 1 A Sección, 09310 Ciudad de México, México

^b Universidad Autónoma Metropolitana-Iztapalapa, Departamento de Biología, Av. Ferrocarril San Rafael Atlixco, Núm. 186, Col. Leyes de Reforma 1 A Sección, 09310 Ciudad de México, México

^c Universidad Nacional Autónoma de México, Instituto de Geociencias, Blvd. Juriquilla 3001, La Mesa, 76230 Juriquilla, Querétaro, México

^d Universidad Nacional Autónoma de México, Facultad de Ciencias, Museo de Zoología, Apartado postal 70-399, 04510 Ciudad de México, México

^e Universidad Nacional Autónoma de México, Instituto de Biología, Estación de Biología Chamela, Carretera Federal Barra de Navidad-Puerto Vallarta Km 59, 48834 Chamela, Jalisco, México

^f Universidad Nacional Autónoma de México, Unidad Multidisciplinaria de Docencia e Investigación, Facultad de Ciencias-Campus Juriquilla, Blvd. Juriquilla 3001, La Mesa, 76230 Juriquilla, Querétaro, México

*Autor para correspondencia: manuelpm.biol@gmail.com (M. Palomo-Morales)

Recibido: 25 junio 2024; aceptado: 15 agosto 2024

Resumen

Evalúamos la diversidad de pastos nativos, pastos no nativos y aves de pastizal en el Desierto Chihuahuense en un contexto histórico-ambiental de presión antropogénica en los periodos de 1930-1964, 1965-1981 y 1982-2019. Analizamos la riqueza regional, la diversidad beta y la composición de 41 especies de aves de pastizal, 149 especies de pastos nativos y 60 especies de pastos no nativos, así como la prevalencia de pastos nativos y su correlación con las aves de pastizal en cada periodo. Los resultados mostraron una reducción de la diversidad beta en los 3 ensambles a lo largo del tiempo, sin relaciones significativas entre el ensamble de aves y la prevalencia de pastos nativos en el último periodo. Esto sugiere que la distribución actual de las aves de pastizal es independiente del tipo de pasto a nivel regional. La expansión de pastos no nativos en el Desierto Chihuahuense, favorecida por políticas públicas a lo largo del tiempo, ha conformado un ensamble de pastizales mixtos, lo que actualmente no afecta la composición

de aves de pastizal a escala regional. Sugerimos realizar evaluaciones locales para comprender mejor la relación entre las aves de pastizal y los distintos pastos presentes en la región.

Palabras clave: Diversidad beta; Presencia-ausencia; Ensamble de especies; Índice de prevalencia; NMDS

Abstract

We assessed the diversity of native grasses, non-native grasses, and grassland birds in the Chihuahuan Desert in a historical-environmental context of anthropogenic pressure during the periods 1930-1964, 1965-1981, and 1982-2019. We analyzed the regional richness, beta diversity, and composition of 41 grassland bird species, 149 native grass species, and 60 non-native grass species, as well as the prevalence of native grasses and their correlation with grassland birds in each period. The results showed a reduction in beta diversity in the 3 assemblages over time, with no significant relationships between bird assemblage and native grass prevalence in the last period. This suggests that the current distribution of grassland birds is independent of grass type at the regional level. The expansion of non-native grasses in the Chihuahuan Desert, favored by public policies over time, has formed an assemblage of mixed grasslands, which currently does not affect the composition of grassland birds at the regional level. We suggest conducting local assessments to better understand the relationship between grassland birds and the different grasses present in the region.

Keywords: Beta diversity; Presence-absence; Species assemblage; Prevalence rate; NMDS

Introducción

Las especies introducidas de animales y plantas alteran la composición y ecología de las comunidades biológicas, tanto local como regionalmente (Davis, 2003). En particular, las investigaciones sobre plantas introducidas e invasoras se han centrado en cuantificar y describir sus impactos a diversas escalas, desde poblaciones y especies, hasta comunidades y ecosistemas (Hejda et al., 2009; Pyšek et al., 2012). Con el tiempo, muchas especies de plantas introducidas se han expandido y pueden, potencialmente, acelerar la extirpación de poblaciones de especies nativas de forma localizada y, eventualmente, aumentar la homogeneidad biótica del hábitat, lo que reduce la diferenciación de las floras a nivel regional (Qian y Ricklefs, 2006).

Las especies de pastos (familia Poaceae) que han sido introducidas en diferentes regiones son el principal agente que ha perturbado los pastizales nativos de extensas regiones del mundo, como ha sucedido por ejemplo en las praderas de California, las Grandes Planicies del centro de los EUA, así como en varias regiones del centro de Australia, entre otras (Gibson, 2009). Los efectos de la invasión de pastos exóticos dependen en parte de la gravedad de cualquier cambio ambiental o del régimen de perturbación humana, como el pastoreo excesivo, la sequía, la frecuencia de incendios, el pisoteo del ganado, la fragmentación del hábitat y la cercanía con tierras agrícolas que favorecen su dispersión (Chaneton et al., 2002; Gibson, 2009; Hamilton, 1999; Weaver et al., 1996).

Algunas de las consecuencias de las invasiones por estos pastos incluyen la simplificación de la estructura de la vegetación, la reducción de la biodiversidad al disminuir el hábitat preferente de muchas especies de vida silvestre, así como la alteración de los regímenes naturales de incendios y ciclo de nutrientes, entre otras (Wied et al., 2020).

En Norteamérica, las regiones de pastizales naturales ocupan una importante porción de la superficie continental (Gibson, 2009). Se pueden encontrar áreas importantes de este tipo de vegetación desde Canadá hasta el centro de México (APCP, 2010), albergando una gran biodiversidad a lo largo de su extensión. En México este tipo de vegetación ocupa, aproximadamente, 118,320 km² (Challenger, 1998), las áreas más importantes se encuentran en extensas zonas del norte, principalmente en el Desierto Chihuahuense (Desmond y Montoya, 2006). Existe también una gran diversidad de condiciones en las que los pastizales naturales se presentan en el país, como por ejemplo los pastizales submontanos del Eje Neovolcánico Transversal (dispersos en zonas como la sierra nevada del sistema Popocatepetl-Iztaccihuatl, el nevado de Colima, y el volcán Ajusco), entre otros (Challenger y Soberón, 2009). Otras zonas de pastizal húmedo se pueden encontrar en áreas de selva tropical con distribución restringida en Tabasco y Campeche (Challenger, 1998). Sin embargo, también existe una considerable extensión de pastizales inducidos dispersa por el país derivado de actividades ganaderas desde hace varias décadas (Challenger y Soberón, 2009).

Ante la presencia cada vez mayor de pastizales inducidos, el sistema de pastizales nativos del Desierto Chihuahuense, pese a su fisonomía y estructura aparentemente simples, representa una región de gran importancia para la conservación de los pastizales semiáridos, por la considerable riqueza de especies vegetales y presencia de pastos endémicos (Challenger y Soberón, 2009; Desmond y Montoya, 2006). Además, la extensión de estos pastizales se ha reconocido como relevante para una gran diversidad de taxones animales, que incluyen tanto aves de pastizal residentes (y algunas endémicas; e.g., *Spizella wortheni*) como migratorias, que son compartidas con Canadá y EUA (Macías-Duarte et al., 2009). Factores como la deforestación, la fragmentación del hábitat y el reemplazo de las comunidades de pastos nativos por paisajes agrícolas, han contribuido en el deterioro a gran escala de los pastizales, siendo a la vez los responsables de la disminución de las poblaciones de aves de pastizal (Brennan y Kuvlesky, 2005). Adicionalmente, se puede considerar que las zonas semiáridas del norte de México son de las menos susceptibles a la invasión de plantas no nativas debido a un menor desarrollo urbano, en contraste con los enormes centros urbanos en el centro y sur de México (del Val et al., 2015). Dentro de esta región, la gran extensión de pastizales naturales ha sido ocupada por varias especies de pastos no nativos que se han establecido desde principios del siglo XX (Melgoza-Castillo et al., 2014; Valenzuela-Núñez et al., 2009). Las zonas de pastizales invadidas por gramíneas no nativas proveen una menor cantidad de hábitats disponibles y, por lo tanto, menos recursos en comparación con aquellas zonas de pasto nativo que soportan un mayor conjunto de aves de pastizal (George et al., 2013). Por lo tanto, se vuelve necesario mantener y restaurar las condiciones originales de los pastizales para evitar la reducción de las poblaciones de aves residentes y migratorias de pastizal (Macías-Duarte et al., 2017).

En México, la introducción y expansión de especies de pastos exóticos obedece, probablemente, a la aplicación de políticas públicas impulsadas para promover la producción cárnica (Challenger y Soberón, 2009). En la historia del desarrollo agropecuario de México se pueden distinguir 3 periodos principales que implican cambios radicales en las prácticas ganaderas y que, por consiguiente, guiaron la transformación de los pastizales naturales (Chauvet-Sánchez, 1999). El primero, de 1930 a 1964 se caracterizó por la sustitución de las importaciones ganaderas para incentivar el mercado nacional, los intentos de erradicación de la tuberculosis y la fiebre aftosa en el ganado, así como la consolidación de la medicina veterinaria en México (Cervantes-Sánchez y Román de Carlos, 2001;

Chauvet-Sánchez, 1999). El segundo periodo refleja la consolidación del mercado ganadero de exportación de cárnicos de manera constante, lo que dio lugar al auge ganadero nacional entre 1965-1981 con la ganaderización de la agricultura caracterizado por la sobreexplotación y agotamiento de los pastizales (Chauvet-Sánchez, 1999). Posteriormente, la eliminación de las políticas proteccionistas y el incremento de importación de cárnicos en el inicio de las políticas neoliberales dieron lugar al tercer periodo considerando la decadencia ganadera de 1982 hasta la actualidad (Chauvet-Sánchez, 1999). Cabe mencionar que durante este periodo surgen políticas de manejo y conservación de pastizales en varios sitios del Desierto Chihuahuense, como consecuencia del auge de la ciencia de la ecología y una mayor preocupación por la conservación de los recursos naturales (Hoth, 2012). Además, el cambio de modelo económico posterior a la firma del Tratado de Libre Comercio de América del Norte (TLCAN) produjo una menor presión sobre el pastizal al reducir el tiempo de cría del ganado para su engorde en EUA y posterior retorno a nuestro país como productos cárnicos procesados (Carrera-Chávez et al., 2010; Chauvet-Sánchez, 1999).

Estas etapas en el país enmarcan el tiempo en que la presión antropogénica pudo ser relevante para favorecer la introducción y expansión de pastos no nativos dentro del Desierto Chihuahuense, sobre todo porque estas especies de pastos, una vez establecidas, se expandieron con el tiempo ampliando su área de distribución geográfica (Guo et al., 2006). Comprender la dinámica temporal de cambio en la biodiversidad vegetal sobre las especies nativas es crucial para las estrategias de conservación a una escala regional. Estos cambios se han abordado a través de análisis de la diversidad beta (Qian, 2008; Qian y Ricklefs, 2006), entendida como los cambios en la composición de especies en ámbitos espacial, temporal y ambiental (Calderón-Patrón y Moreno, 2019).

Para evaluar el efecto de las especies de gramíneas introducidas sobre la composición de especies nativas en sistemas de pastizal (Eskelinen y Harrison, 2015; Joner et al., 2021; Szentes et al., 2012), la diversidad beta puede valorarse a través de índices de similitud con análisis basado en 2 componentes: el recambio y el anidamiento (Baselga, 2010; Calderón-Patrón y Moreno, 2019). Ecológicamente, estos componentes pueden reflejar una selección de especies por el ambiente o por procesos de dispersión, así como una relación entre las dinámicas de pérdida o colonización de especies (Baselga, 2010). Por ejemplo, en los pastizales centrales de Norteamérica, la diversidad beta mostró cambios en la composición de especies de aves a lo largo de un gradiente de

disponibilidad de pastizales, lo que refleja la pérdida del hábitat original en el espacio tras varios años de modificación antropogénica (Pavlacky et al., 2022). Por otro lado, también se ha descrito que una partición de la diversidad total entre tipos de pastizales de una región puede mostrar el comportamiento del recambio total de la composición de aves de pastizal (Žmihorski et al., 2016).

La diversidad beta ofrece una herramienta adecuada para medir la disimilitud en la composición de especies debido a factores como el arreglo espacial, las restricciones espaciales o históricas, así como el gradiente de riqueza de especies (Baselga, 2010). Esto permite explorar los patrones de diversidad beta a lo largo del tiempo (Almeida-Neto et al., 2011), por lo que resulta valioso para evaluar el efecto de la introducción de pastos no nativos sobre la diversidad de aves de pastizal en el Desierto Chihuahuense.

Partiendo del contexto histórico-ambiental de la región antes descrito, se espera en el presente estudio que el recambio composicional de pastos nativos por pastos no nativos influya en la pérdida de especies de aves de pastizal. El objetivo de este estudio fue analizar el efecto de la introducción de pastos no nativos en la riqueza de aves de pastizal en el Desierto Chihuahuense, durante los 3 periodos descritos (1930-1964, 1965-1981 y 1982-2019) con distintas prácticas agropecuarias con la finalidad de evaluar si las políticas económicas han tenido una influencia sobre la diversidad de la biota asociada a esos ecosistemas. Especialmente, se pretende analizar si el incremento de los cambios en la gestión agrícola a largo plazo ha propiciado cambios en la diversidad de aves de pastizal (Chamberlain, 2000; Rosenberg et al., 2019). De manera específica, se plantearon los siguientes objetivos particulares: 1) obtener la diversidad beta regional de los pastos nativos y no nativos, así como de aves de pastizal en la región; 2) evaluar si existen diferencias en la composición de especies de los ensambles de aves, pastos nativos y no nativos, entre los 3 periodos propuestos; 3) evaluar la relación de los componentes de la diversidad beta (pérdida/ganancia de especies y si las especies son únicas o compartidas) de pastos nativos y no nativos sobre la composición de aves de pastizal; 4) probar si existe una correlación entre la prevalencia de pastos nativos y las aves de pastizal. Los resultados de esta investigación aportarán un enfoque novedoso para entender la influencia del cambio composicional en los pastizales (nativos/no nativos) sobre la diversidad de aves, resultado de las actividades de manejo planteadas en los planes de desarrollo agropecuario mexicano en el último siglo.

Materiales y métodos

El área de estudio son los pastizales semiáridos que se extienden a lo largo del Desierto Chihuahuense en EUA y México, destacando que estos pastizales varían considerablemente en la composición de pastos nativos (González-Medrano, 2012). Además, en esta región se ha registrado la presencia de diversas especies de aves de pastizal residentes y migratorias (Levandoski y Panjabi, 2014; Ruvalcaba-Ortega y Panjabi, 2018; Vickery et al., 1999). La delimitación del área de estudio (fig. 1a) se estableció utilizando el sistema de información geográfica QGIS 3.16, a partir de la unión de los polígonos correspondientes a las ecorregiones de la CCA (Comisión de Cooperación Ambiental) extraídas del mapa de la North American Terrestrial Ecoregions-Level III (Wiken et al., 2011): 1) Archipiélago Madreño, 2) Desierto Chihuahuense, 3) Planicies del Sur de Texas, 4) Pie de Monte Sierra Madre Occidental y 5) Altiplanicie Mexicana (fig. 1a). Estas ecorregiones fueron elegidas por la presencia de pastizales naturales y son consideradas como los pastizales cálidos de Norteamérica (Brown y Makings, 2014).

A partir del polígono del área de estudio, se construyó en QGIS 3.16 una malla de celdas triangulares con una resolución geográfica de 1° de longitud por celda (aprox. 111.1 km²). La forma de las celdas fue elegida de entre varias alternativas, como cuadrícula (e.g., Rojas-Soto et al., 2003) o hexágonos (e.g., Sánchez-Ramos et al., 2018), optando por las celdas triangulares debido a que fueron las que mejor se ajustaron al área del polígono, y el nivel de resolución fue el óptimo para organizar los registros de especies para algunos de los análisis posteriores (fig. 1b).

Para obtener los registros de pastos nativos y no nativos (material suplementario: tabla 1S) se tomó como base el Catálogo de las gramíneas malezas nativas e introducidas de México (Melgoza-Castillo et al., 2014; Sánchez-Ken et al., 2012). Considerando a las especies presentes dentro del área del polígono, se seleccionaron 149 especies de pastos nativos y 60 especies de pastos no nativos. Para la nomenclatura taxonómica se siguió a The World Checklist of Vascular Plants (WCVP; Govaerts, 2022).

Para obtener los registros de las aves de pastizal de acuerdo con la literatura científica, se seleccionaron las especies que previamente han sido catalogadas como dependientes de este tipo de hábitat, ya sea por utilizar estos sitios como áreas reproductivas o importantes en sus rutas migratorias dentro del Desierto Chihuahuense (Levandoski y Panjabi, 2014; Ruvalcaba-Ortega y Panjabi, 2018; material suplementario: tabla 2S). En total, se

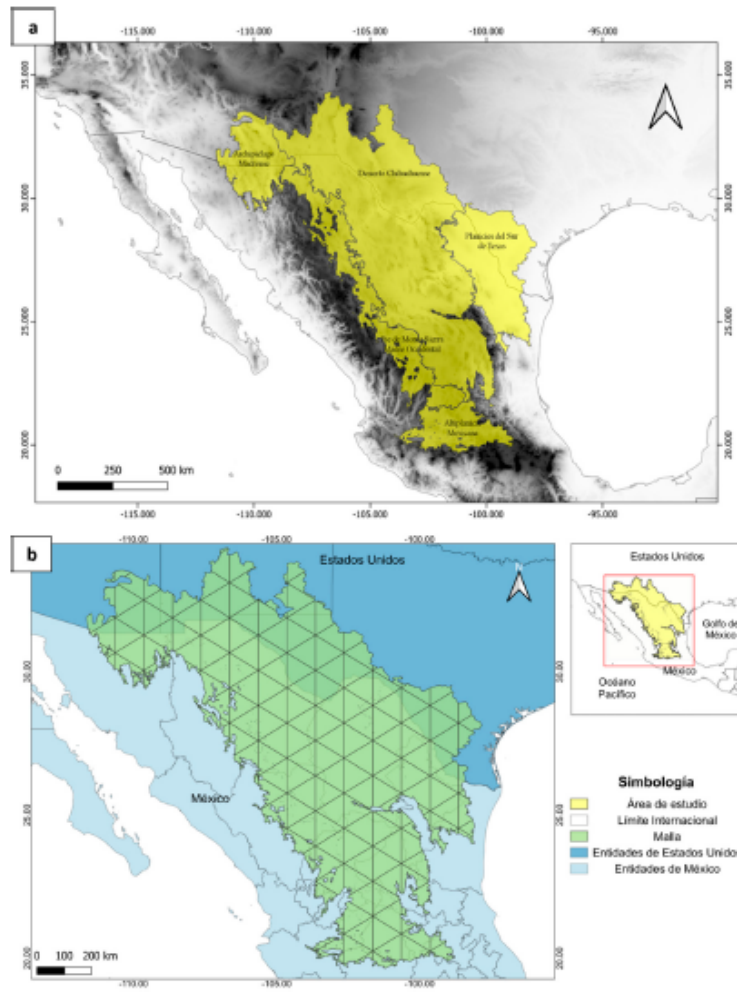


Figura 1. a, Ecorregiones extraídas del mapa de North American Terrestrial Ecoregions—Level III (Wiken et al., 2011) con las que se definió el polígono del Desierto Chihuahuense (amarillo); b, rejilla de 1 minuto de arco (verde) sobre el área de estudio usada para realizar las matrices de presencia-ausencia.

obtuvieron los registros de 41 especies de aves (residentes y migratorias) asociadas a pastizales, que se determinaron siguiendo la nomenclatura de American Ornithological Society (AOS, Chesser et al., 2022).

Los datos primarios de presencia de las especies seleccionadas de aves, pastos nativos y no nativos, se extrajeron del explorador de registros de la Global Biodiversity Information Facility (GBIF, [https://www.](https://www.gbif.org)

[gbif.org](https://www.gbif.org)), utilizando el polígono del área de estudio para delimitar espacialmente la consulta (los enlaces de descarga [DOI] de las consultas se encuentran en el material suplementario: tabla 1S). Se utilizó el intervalo de tiempo de 1930 a 2019, correspondiente a los 3 periodos del desarrollo agropecuario mexicano en el último siglo. Los datos de presencia disponibles permitieron contar con un registro histórico confiable del recambio espacial

de las especies de la región. No fue posible establecer una base previa a este intervalo debido a la escasez de registros de pastos no nativos antes de 1930. Los registros obtenidos fueron reorganizados en 3 bases de datos (pastos nativos, pastos no nativos y aves de pastizal) construidas en un sistema de gestión de bases de datos (Microsoft Access®). En cada una de las bases de datos se realizó una depuración de las georreferencias repetidas y los registros mal georreferenciados con respecto al polígono, con el fin de eliminar las inconsistencias generadas por la captura de datos. Por último, se consideraron los intervalos de tiempo de 1930 a 1964, 1965 a 1981 y 1982 a 2019 para detectar los posibles cambios temporales en la composición de especies de aves, consecuencia de la introducción de especies de pastos no nativos.

Con la finalidad de evaluar la calidad del muestreo de los diferentes taxones, se generaron curvas de acumulación de las especies de aves, pastos nativos y pastos no nativos para cada periodo. Estas curvas representan el número acumulado de especies encontradas al aumentar el tamaño de muestra (e.g., el aumento del esfuerzo de muestreo en el tiempo para cada periodo). Los estimadores de las curvas de acumulación de especies por grupo taxonómico y periodo se obtuvieron a partir de las matrices de presencia-ausencia con el paquete EstimateS 9.1 (Colwell, 2013). Adicionalmente, se estimaron los estadísticos de Chao2 para evaluar la completitud del muestreo (Colwell, 2013).

Diversidad beta

Índices de disimilitud. Con los datos de presencia-ausencia, se exploraron los cambios en la composición de especies en las celdas durante los 3 periodos mediante el cálculo de la diversidad β de Sorensen (β_{sor} aditivo) (Baselga, 2010). Esta métrica está compuesta por el recambio, medido por la diversidad β de Simpson (β_{sim}), y por el anidamiento medido por la diversidad β anidada (β_{nes}) (Baselga, 2010). El primer componente corresponde a cuántas especies de un sitio son reemplazadas por especies diferentes de otros sitios (valores de 0 = todas las especies son iguales y 1 = todas las especies son diferentes), mientras que el segundo componente se refiere a la pérdida gradual de especies de un sitio a otro (valores de 0 = pérdida total de especies y 1 = ganancia total de especies); es decir, un sitio es un subconjunto del otro (Baselga, 2010). Estos índices se consideran un reflejo de los procesos de selección de especies por factores ambientales, así como una dinámica de pérdida o colonización de especies (Calderón-Patrón y Moreno, 2019; Vellend, 2010). Estos índices se calcularon en la paquetería “betapart” de R por medio de betapair a partir de las matrices de presencia-ausencia (Baselga et al., 2018).

Con estos índices se midió la variación en la composición de especies de pastos nativos, pastos no nativos y aves de pastizal en cada uno de los 3 periodos (Baselga y Orme, 2012; Llanes-Quevedo et al., 2024).

Riqueza de aves de pastizal, pastos nativos y no nativos, y prevalencia de pastos nativos. Para evaluar las diferencias de la composición de especies de aves de pastizal y la composición de pastos nativos y no nativos entre los 3 periodos, se obtuvo la riqueza total de pastos nativos y no nativos por celda por periodo. Estas riquezas totales fueron utilizadas para calcular un índice de prevalencia de especies de pastos nativos (IPPV). Para cada celda por periodo, este índice sintetiza la riqueza de especies de pastos nativos y no nativos en una variable (adaptado de Legendre, 2019). El IPPV se calcula como: $PN / (PN + PNN)$, donde PN es el número de especies de pastos nativos y PNN es el número de especies de pastos no nativos. Este índice varía de 0 (cuando todas las especies son pastos no nativos) a 1 (cuando todas las especies son pastos nativos). Las celdas sin registros de especies de pastos nativos o no nativos se eliminaron. Adicionalmente, para cada celda se obtuvo la riqueza total de aves de pastizal por periodo. Para evaluar las diferencias en la riqueza total de aves, pastos nativos, pastos no nativos, así como en el IPPV entre periodos, se utilizaron análisis de varianza de Kruskal-Wallis (KW). En cada análisis, el periodo con 3 niveles (1930-1964, 1965-1981 y 1982-2019) fue considerado como factor (Zar, 2010). Los análisis de KW se realizaron utilizando la función de `kruskal.test()` del paquete R (Kloke y McKean, 2015). En el caso de detectarse diferencias significativas, se realizaron pruebas “post-hoc” de Wilcoxon con la probabilidad ajustada de Bonferroni ($\alpha = 0.05/3 = 0.0166$; Wright, 1992). Las posibles relaciones entre el IPPV y la riqueza total de aves de pastizal en cada uno de los 3 periodos, se analizaron con correlaciones de Spearman (r_s) utilizando la función `cor.test()` del paquete R (Hollander y Wolfe, 1973). Estas variables fueron transformadas al $\arcsen$ y $\log_{10}+1$, respectivamente (Zar, 2010). Adicionalmente, se visualizó y exploró la composición de cada conjunto de especies (i.e., aves de pastizal, pastos nativos y pastos no nativos) en los 3 periodos con análisis de escalamiento multidimensional no métrico (NMDS) con la función `metaMDS()` de la paquetería Vegan de R (Oksanen et al., 2013). Se utilizó la matriz transpuesta de presencia/ausencia (especies $\times$ sitios) de las especies de aves de pastizal, pastos nativos y pastos no nativos de cada uno de los 3 periodos con base en el coeficiente de distancia euclidiana (Palacio et al., 2020). La visualización por medio del análisis NMDS nos permite explorar y presentar, de manera más accesible, el efecto de los 3 periodos.

Resultados

El total de datos descargados que se obtuvieron para los 3 conjuntos de especies fue de 2,345,226 registros para aves de pastizal, 37,750 registros para pastos nativos y 8,815 para pastos no nativos. Al reorganizar, depurar, ajustar geográficamente y dividir los datos para cada uno de los 3 periodos correspondientes, se obtuvieron en total 328,809 registros de las 41 especies de aves de pastizal, 25,429 registros de las 149 especies de pastos nativos y 5,555 de las 60 especies de pastos no nativos. El número total de especies y conjunto de registros para cada uno de los periodos, así como la disposición espacial de los mismos, se puede consultar en el material suplementario (fig. 1S; tabla 3S). La mayor parte (93.33%) de los registros recolectados en GBIF correspondientes a las especies tanto de pastos nativos como no nativos, proceden de colecciones científicas y, en menor medida, de observaciones en campo o artículos de investigación (6.77%). Por el contrario, los registros de aves de pastizal proceden, en su mayor parte (97.16%), de observaciones de campo, seguido de investigaciones publicadas o de colecciones científicas (2.84%).

Se observaron patrones consistentes en la riqueza de especies en pastizales a lo largo de los 3 periodos analizados. En cada periodo, las curvas de acumulación indicaron que la mayor diversidad de especies se observó en pastos nativos, seguida de los pastos no nativos y las aves de pastizal (fig. 2). Los estimadores Chao2 respaldaron estos patrones con tamaños de muestra de diversidad distintos

para cada conjunto. Para los pastos nativos, se estimó un registro de aproximadamente 94.7%, 90.4% y 99.8% de la riqueza total esperada en cada uno de los 3 periodos, respectivamente. Para pastos no nativos, las estimaciones fueron de 84.9%, 96.1%, y 96.9%, respectivamente. Para aves de pastizal, se estimó un registro de alrededor de 97.6% de la riqueza de especies en el primer periodo, mientras que, en los periodos siguientes, se estimó en 100% de la riqueza de especies, aunque esta estimación perfecta podría deberse a características particulares del estimador y al número fijo de especies a analizar.

El índice de disimilitud (β_{sor}) mostró una tendencia en la disminución en los 3 ensambles a lo largo de los 3 periodos, lo que indica que aumentó la similitud entre las celdas que conforman el área de estudio para aves de pastizal, pastos nativos y no nativos (tabla 1). El índice de recambio (β_{sim}) también disminuyó entre el primer periodo y el último, principalmente para las aves de pastizal (tabla 1). Por su parte, el índice de anidamiento (β_{sne}) incrementó en todos los casos (tabla 1). Los resultados indican que, en la actualidad, las celdas comparten más especies entre sí y el recambio de especies ha disminuido para el último periodo.

Los análisis revelaron diferencias significativas de la riqueza de aves de pastizal ($H = 196.24$, g.l. = 2, $p = 0.0001$), pastos nativos ($H = 35.78$, g.l. = 2, $p = 0.0001$), pastos no nativos ($H = 50.74$, g.l. = 2, $p = 0.0009$) y el IPPN ($H = 47.40$, g.l. = 2, $p = 0.0005$) entre periodos (fig. 3). Estos hallazgos indican un efecto significativo a lo largo del tiempo en cada uno de los grupos taxonómicos evaluados, lo que

Tabla 1

Índices de diversidad beta ($\beta_{sor} = \beta_{sim} + \beta_{sne}$) obtenidos con `beta.pair()` de aves de pastizal, pastos nativos y pastos no nativos para cada periodo. $\bar{x}$ = Media y DE = desviación estándar.

Periodo	Aves de pastizal			Pastos nativos		Pastos no nativos	
1930-1964		$\bar{x}$	DE	$\bar{x}$	DE	$\bar{x}$	DE
	β_{sor}	0.74	0.21	0.83	0.16	0.81	0.23
	β_{sim}	0.50	0.36	0.66	0.29	0.70	0.38
	β_{sne}	0.24	0.27	0.16	0.22	0.12	0.20
1965-1981		$\bar{x}$	DE	$\bar{x}$	DE	$\bar{x}$	DE
	β_{sor}	0.73	0.23	0.81	0.16	0.85	0.20
	β_{sim}	0.40	0.39	0.64	0.28	0.69	0.38
	β_{sne}	0.33	0.32	0.17	0.22	0.15	0.25
1982-2019		$\bar{x}$	DE	$\bar{x}$	DE	$\bar{x}$	DE
	β_{sor}	0.35	0.21	0.74	0.18	0.77	0.19
	β_{sim}	0.09	0.11	0.52	0.28	0.55	0.36
	β_{sne}	0.26	0.23	0.23	0.23	0.22	0.27

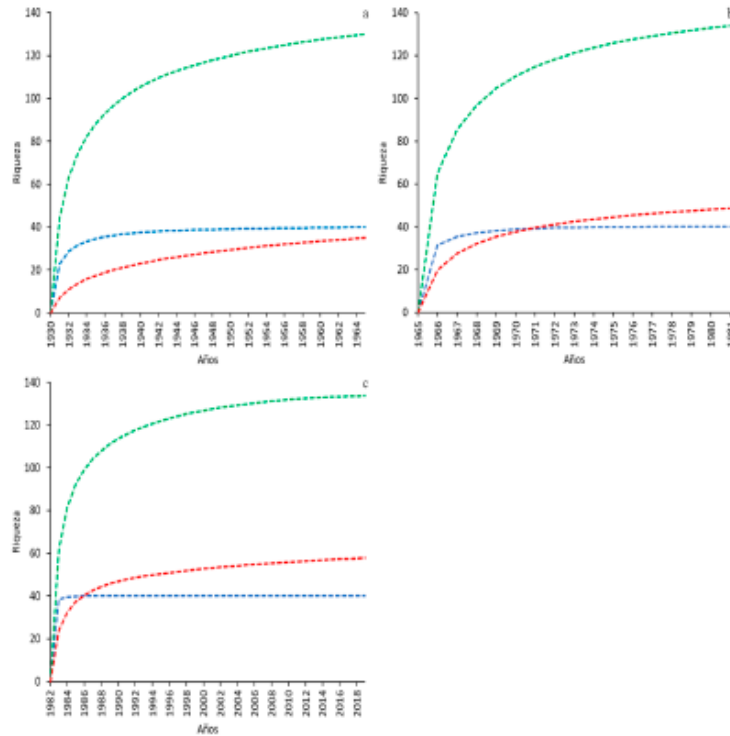


Figura 2. Curvas de acumulación de especies de aves de pastizal (azul), pastos nativos (verde) y pastos no nativos (rojo) para los periodos de a) 1930-1964, b) 1965-1981 y c) 1982-2019.

refleja posibles cambios en la composición y estructura de las comunidades biológicas en respuesta a factores de manejo específicos o ambientales de cada periodo. La riqueza de aves de pastizal del periodo 1982-2019 fue significativamente mayor ($p < 0.0001$) con respecto a los periodos 1930-1964 y 1965-1981. Similarmente, la riqueza de pastos nativos y no nativos del periodo 1982-2019 fue significativamente mayor en comparación con aquella del periodo 1930-1964 ($p = 0.0001$) y 1965-1981 ($p = 0.0013$). Por otro el contrario, el IPPN del periodo 1982-2019 fue significativamente menor en comparación con el del periodo de 1930-1964 ($p < 0.0001$) y 1965-1981 ($p = 0.0003$).

Hubo correlaciones negativas débiles entre el IPPN y la riqueza de aves de pastizal en los periodos de 1930-1964 ($r_s = -0.1553$, $p = 0.0400$) y 1965-1981 ($r_s = -0.1784$, $p = 0.0100$). Sin embargo, no se encontró una correlación significativa entre ambas variables ($r_s = 0.0321$, $p = 0.6600$)

en el periodo de 1982-2019. La proyección de IPPN sobre la región muestra que durante el periodo de 1930-1964, el ensamble regional de pastos estaba conformado principalmente por pastos nativos, en contraste con una reducida prevalencia de pastos nativos para el periodo de 1982-2019 (fig. 4).

Finalmente, los NMDS revelaron una variación en la composición y riqueza regional del ensamble de especies tanto de aves como de pastos nativos y no nativos entre los periodos estudiados (fig. 5). Se observó una discontinuidad en la composición de especies de aves de pastizal a lo largo del tiempo, con una marcada contracción durante el periodo de 1965-1981 y una distribución más dispersa en el periodo de 1982-2019, indicando cambios abruptos en la estructura del ensamble (fig. 5a). En contraste, se observó un cambio gradual en la composición de especies de pastos nativos, con un incremento en la distribución del ensamble en varios sitios de la región con una

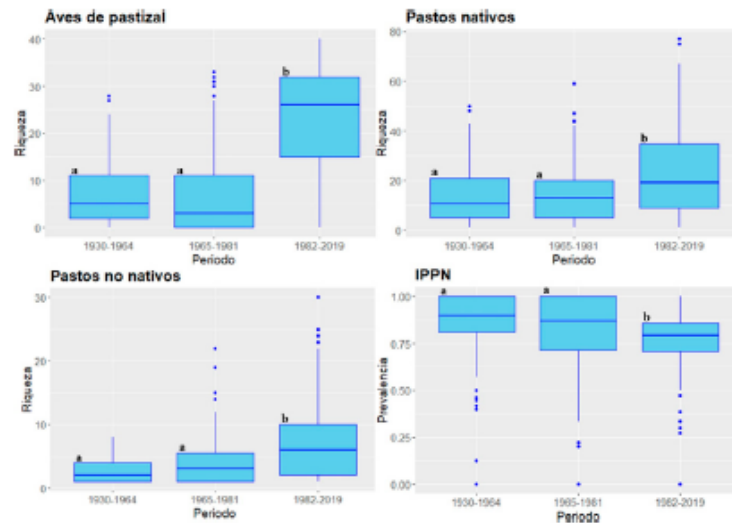


Figura 3. Diagramas de caja de la riqueza de aves de pastizal, pastos nativos, pastos no nativos y el índice de prevalencia de pastos nativos (IPPN) para cada periodo. Periodos identificados con letras diferentes indican diferencias significativas ($p \leq 0.0166$) con el resto a partir de pruebas "post-hoc" de Wilcoxon (ver detalles en Materiales y métodos).

posible contracción entre periodos (fig. 5b). Por último, se observó un marcado aumento en la composición del ensamble de pastos no nativos, especialmente notable durante el periodo de 1982-2019 (fig. 5c). Este patrón de cambio confirma la expansión significativa del ensamble de pastos no nativos en comparación con los periodos anteriores, en el mismo sentido que la proyección del IPPN para el último periodo (fig. 4). Estos resultados sugieren que el periodo de 1982-2019 muestra cambios en el ensamble de especies respecto a los otros periodos en términos del IPPN y la riqueza de especies. Sin embargo, esta tendencia no se mantuvo de manera consistente en el último periodo.

Discusión

Este estudio representa un acercamiento a escala regional sobre la influencia de los pastos no nativos en los pastizales del Desierto Chihuahuense, sugiriendo cambios en la composición general de las aves de pastizal, atribuibles al considerable cambio en la riqueza de especies y composición taxonómica de los pastos nativos influenciados por los procesos agropecuarios a lo largo del tiempo. Esto no involucra únicamente esta región, ya que debido a su conectividad, es fundamental para las aves migratorias provenientes de las praderas

templadas y de pastos mixtos de las Grandes Llanuras Centrales de Norteamérica (Comer et al., 2018). Aunado a lo anterior, en esta región se han identificado procesos de diversificación y dispersión de diversos grupos de vertebrados terrestres y de plantas vasculares (Savage, 1982). En cuanto a las dinámicas ecológicas, estos hábitats también son importantes para diversas especies de animales, como el perrito de las praderas de cola negra (*Cynomys ludovicianus*), considerada especie clave en la dinámica de pastizales del Desierto Chihuahuense (Detling, 2013). Nuestro estudio aporta evidencia sobre cómo la implementación histórica de políticas públicas pudo modelar de forma positiva la diversidad beta de pastos no nativos y negativamente para los pastos nativos.

Los índices de disimilitud de diversidad β_{sor} (tabla 1) revelaron que los pastos nativos y no nativos están caracterizados por un marcado reemplazo, que se explica por una ausencia de anidamiento a lo largo de los 3 periodos analizados. En cambio, las aves de pastizal cambian este patrón solo en el último periodo al aumentar el anidamiento. Este patrón sugiere que el impacto de las diferentes políticas de aprovechamiento de pastizales a lo largo del tiempo puede influir en la diversidad beta a nivel regional. El reemplazo de especies de pastos nativos y no nativos puede estar más vinculado a eventos de manejo que varían de manera diferencial en cada periodo

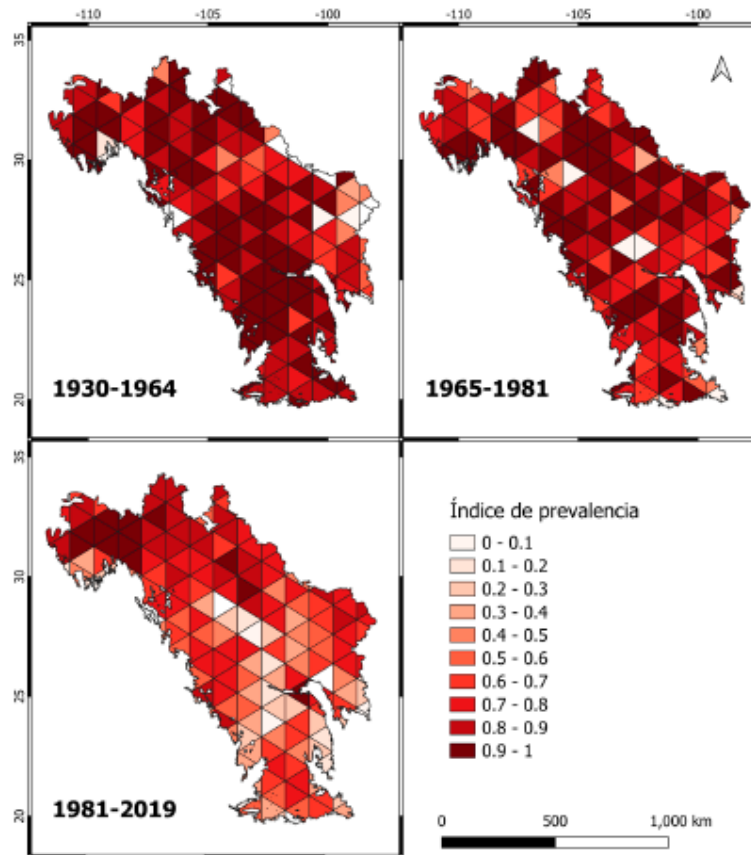


Figura 4. Proyección del índice de prevalencia de pastos nativos (IPPN) sobre los sitios para cada periodo. La escala de colores corresponde a los valores de IPPN. Valores de 0 indican ensamblajes dominados completamente por pastos no nativos y 1 cuando dominan completamente los pastos nativos.

(Chauvet-Sánchez, 1999; Hoth, 2012), además de otros procesos como los gradientes ambientales (Baselga, 2010). Por otro lado, los valores constantes de reemplazo en los 2 tipos de pastos a lo largo del tiempo, no necesariamente se asocian con procesos de homogeneización biótica, debido a la pérdida de especies de plantas nativas frente a las no nativas (Alignier y Baudry, 2016). Aunque esto puede ocurrir en un nivel alfa local, el nivel beta regional es imperceptible, como puede ser nuestro caso. Por ejemplo, se ha observado que los cambios en la diversidad taxonómica de pastizales a nivel alfa local se asocian con la presión por pastoreo, mientras que un nivel beta regional, la diversidad filogenética se asocia con gradientes ambientales, los cuales corresponden a procesos históricos y evolutivos

(Wang et al., 2019). Aunque la diversidad filogenética no fue objeto de nuestro estudio, esta observación nos ayuda a entender por qué en nuestros conjuntos de especies no se logran apreciar cambios considerables a lo largo del tiempo, puesto que los periodos de estudio son relativamente cortos históricamente. En el caso de las aves de pastizal, el patrón de diversidad beta sugiere una homogeneización de las comunidades, atribuible a la disminución de la disimilitud en el último periodo. Esto indica que las diferencias en la riqueza de especies entre los sitios también han disminuido, lo cual puede atribuirse al incremento del patrón de anidamiento a lo largo del tiempo detectado desde el periodo de 1965-1981. Estas evidencias pueden estar influenciadas por el incremento

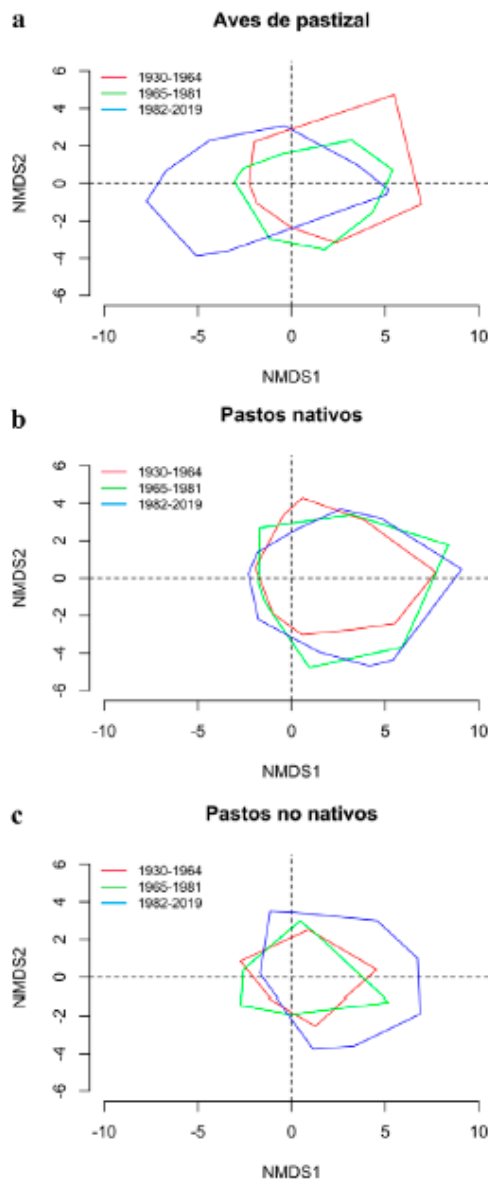


Figura 5. Análisis de escalamiento multidimensional no métrico (NMDS) de la composición de especies de a) aves de pastizal, b) pastos nativos y c) pastos no nativos. Los polígonos dentro de cada gráfico corresponden al espacio que ocupa la composición de especies en 2 dimensiones.

de la presión debido a la expansión de la ganadería a partir de 1965 (Chauvet-Sánchez, 1999; Hoth, 2012), ya que desde entonces existía un considerable sobrepastoreo de los pastizales del norte del país (CFAN, 1965).

Periodo de 1930-1964

Nuestros resultados evidenciaron una mayor estabilidad en la riqueza estimada de aves de pastizal con respecto de los pastos nativos y no nativos en la región durante este periodo. Esto puede atribuirse en gran parte al amplio conocimiento taxonómico de las aves en México (Navarro-Sigüenza et al., 2014), pero también a que la selección de especies de aves de nuestro universo de análisis fue restringido y limitado a aquellas que dependen del pastizal para eventos clave de su ciclo de vida. Por otro lado, los pastos nativos tuvieron una mejor representación con respecto a los pastos no nativos. Al examinar la proyección del IPPN y los NMDS (figs. 4, 5b), es claro que la región estaba predominantemente conformada por ensambles de pastos nativos. La poca representación del ensamble de pastos no nativos pudo deberse a que algunas de las introducciones se dieron desde inicios del siglo XX, al ser originalmente introducidas en el suroeste de EUA (Herrera, 2001), por lo que su presencia pudo haberse pasado por alto en este periodo.

Se debe tener en cuenta que durante las décadas de 1930 y 1940, los esfuerzos gubernamentales estaban más centrados en establecer la tenencia de la tierra entre propiedad comunal y propiedad privada (González-Navarro, 1969), así como en recuperar los niveles de producción ganadera previos a la revolución de 1910 (de S. Lopes, 2008). La correlación significativa del IPPN y la riqueza de aves de pastizal, aunque baja y negativa, sugiere que el periodo en que se tiene la mayor prevalencia por parte de pastos nativos influyó poco sobre la riqueza de aves de pastizal del Desierto Chihuahuense. Se debe tener en cuenta que se introdujeron especies de pastos de manera directa en la región a partir de 1956 con la intención de mejorar la producción de forraje para el ganado por parte de la Oficina de Estudios Especiales del Gobierno de México (Ortega et al., 2013). Como incentivo adicional, durante este periodo se logró la consolidación de la práctica veterinaria pecuaria a nivel nacional con la erradicación de la fiebre aftosa en 1956 (Chauvet-Sánchez, 1999). Estos factores serían fundamentales para estimular la producción cárnica dentro de zonas de pastizales y serían la antesala de la expansión de pastos no nativos dentro del Desierto Chihuahuense.

Periodo de 1965-1981

La riqueza de especies estimada para el periodo 1965-1981 muestra que es cuando se detecta una mayor presencia de pastos no nativos en el Desierto Chihuahuense. Sin embargo, esto se refleja mínimamente en el IPPN (fig. 4) y en los análisis NMDS correspondientes a pastos no nativos. No obstante, se pudo observar que el ensamble de pastos en la región ya no está conformado únicamente por pastos nativos en todos los sitios (fig. 5b, c). Por su parte, el ensamble de aves de pastizal exhibe a nivel regional una contracción de su NMDS (fig. 5a), lo que implica una menor riqueza de aves de pastizal en varios sitios con respecto al periodo anterior.

Lo antes mencionado y la correlación negativa entre la riqueza de las aves de pastizal con el IPPN sugiere que durante el auge ganadero entre 1965 y 1981, se desencadenó un efecto que favoreció en algunos sitios la presencia de pastos no nativos, mientras que para las aves sucedió lo contrario. Esto coincide con lo observado en los pastizales centrales de EUA, donde la disminución de la diversidad de aves de tierras de cultivo se correlacionó con cambios significativos en las prácticas agrícolas entre 1966 y 1980 (Stanton et al., 2018). Además, por monitoreos estandarizados en gradientes de pastizal nativo en EUA (Wiens, 1973), se sabe que el grupo de aves de pastizal presentó la mayor pérdida poblacional atribuible al incremento de la agricultura y la urbanización en zonas de pastizal desde la década de 1970 (Rosenberg et al., 2019). Durante este periodo, varias zonas de pastizal sobrepastoreadas en el Desierto Chihuahuense presentaban erosión leve o avanzada, lo que provocó pérdida de hábitat (CFAN, 1965; Royo et al., 2005). En los últimos años de este periodo, comienzan a aparecer investigaciones que analizan el impacto de estas especies como malezas nocivas sobre el hábitat original (Espinosa-García y Villaseñor, 2017). Esto pudo ser una respuesta a la permisiva explotación de los pastizales durante la ganaderización de la agricultura en varias zonas de pastizal para la producción cárnica (Chauvet-Sánchez, 1999), incluido el Desierto Chihuahuense. Los pastos nativos parecen responder de manera diferente, ya que los NMDS (fig. 5b) muestran que con el tiempo se tiene una mejor representación del ensamble de especies al ir incrementado entre las 2 dimensiones, pese a que la producción cárnica durante el auge ganadero se mantuvo constante hasta la apertura comercial con el TLCAN en 1992 (Chauvet-Sánchez, 1999). Estos pueden ser efectos a largo plazo, atribuibles al auge ganadero (Chauvet-Sánchez, 1999), cuyo uso como recurso pudo haber sido generalizado y no exclusivo para el consumo del ganado.

Periodo de 1982-2019

Finalmente, la diversidad de especies observada en el periodo de 1982-2019 siguió la tendencia del periodo anterior siendo más alta en pastos nativos, seguida de pastos no nativos y aves de pastizal. Sin embargo, los pastos no nativos empiezan a alcanzar una estabilidad para el final del periodo, lo que puede ser resultado de la colaboración entre EUA y México para la conservación de los pastizales, así como del mejoramiento de las prácticas ganaderas dentro del Desierto Chihuahuense (Hoth, 2012). Pese a esto, la riqueza de pastos no nativos ha llegado a representar poco más de la tercera parte de la totalidad de especies de pastos que se pueden encontrar dentro del Desierto Chihuahuense.

Las curvas para los 3 periodos dentro de toda la región en general revelan el importante esfuerzo de registro taxonómico que se viene llevando desde principios del siglo XX, no solo en la región sino en todo territorio mexicano (Llorente-Bousquets y Ocegueda, 2008). Todas las pruebas "post-hoc" evidencian las discrepancias de este periodo con respecto a los anteriores en términos de riqueza de los 3 conjuntos de especies, así como del IPPN. No obstante, es importante considerar, sobre todo para las aves de pastizal, la mayor densidad de registros en la porción territorial norteamericana lo que pudo influir en que este periodo difiera en comparación con los anteriores. Sin embargo, la ausencia de correlación entre la riqueza de aves y el IPPN exhibe que la representación del ensamble de aves de pastizal no es una variable relacionada con el comportamiento del ensamble de pastos nativos. Esto sugiere la ausencia de un efecto sobre la riqueza de aves por la expansión de los pastos no nativos, aunque se ha detectado que los ensambles de aves presentan frecuentemente cambios en la abundancia relativa de las especies, pero no en la riqueza, en zonas homogenizadas por pastos no nativos (Harris et al., 2019), especialmente relacionados al reordenamiento de las abundancias y no al recambio en la riqueza de especies (Jones et al., 2017; Rosenberg et al., 2019).

La falta de correlación entre la riqueza de aves y el IPPN podría deberse a: 1) que las especies de aves tienen una mayor capacidad de persistir en cualquiera de las configuraciones de pastizal presentes dentro de la región (Ellis-Felege et al., 2013); 2) que su distribución es más amplia de la que abarca nuestra resolución, debido a que la región tiene conectividad con pastizales norteamericanos (Vickery et al., 1999) y 3) finalmente porque son un grupo biológico con alta capacidad de movilidad dentro de la región (Comer et al., 2018). La proyección del IPPN (fig. 4) y los NMDS correspondientes a pastos nativos y no nativos

(fig. 5b, c) sugieren que el ensamble de pastos no nativos se encuentra en prácticamente los mismos sitios de pastizal nativo. Es posible que los pastos no nativos se hayan visto influenciados positivamente debido a que la constante degradación de los pastizales en la región por sobrepastoreo del periodo anterior, contribuyó a la expansión regional y que en parte, nuestros resultados son un reflejo de la enorme fragmentación del hábitat (Hoth, 2012).

Por otro lado, los esfuerzos de conservación en varias zonas de pastizal del Desierto Chihuahuense durante el periodo más reciente (APCP, 2010; Aguirre et al., 2007), en un inicio no fueron especialmente selectivos sobre las especies de pastos que conforman el hábitat, pudiendo contribuir al incremento en la riqueza de especies, tanto de pastos nativos como no nativos. En este sentido, una parte considerable del ensamble de pastos no nativos presentes en la región pudieron originarse de pastizales nativos degradados o bien de la deforestación de zonas con arbustos y árboles (Buisson et al., 2022). Por lo tanto, las especies de pastos no nativos se establecieron aleatoriamente en toda la región a partir de tierras agrícolas (Rzedowski y Calderón, 1990; Rzedowski et al., 1995). Esta expansión produjo ensambles de pastos más reducidos en cada sitio en comparación con zonas con pastos nativos (Flanders et al., 2006), pero que finalmente, en la actualidad se deben considerar como parte de la flora de la región (Brown y Makings, 2014).

Nuestros resultados sugieren que la introducción de especies de pastos no nativos no fue un evento único y que el aumento en la presencia de estas especies, con el paso del tiempo, fue en los mismos sitios en los que se detectaron los pastos nativos, lo que denota la necesidad de priorizar los esfuerzos de conservación selectivos para los pastos nativos. Además, se requiere analizar si la cobertura de otros tipos de hábitat, como el incremento de matorrales espinosos sobre la configuración de pastizales en el Desierto Chihuahuense, ha cambiado dentro de la región.

Nuestros resultados indican cambios en la diversidad beta de aves de pastizal, de pastos nativos y de pastos no nativos a nivel regional. Considerando la resolución espacial y temporal utilizada en este estudio, nuestros análisis sugieren que estos cambios pueden ser atribuibles a las diferentes políticas económicas de cada periodo. No obstante, se destaca la importancia de analizar a las especies de pastos no nativos en un nivel de diversidad alfa, con énfasis en una posible respuesta de los ensambles de aves de pastizal, posiblemente asociada a las particularidades de cada comunidad. También subrayamos la necesidad de identificar sitios prioritarios para la gestión y conservación selectiva de pastos nativos en zonas de pastizal con el objetivo de mitigar posibles alteraciones en el ensamble de aves de pastizal en la región.

Agradecimientos

El presente artículo forma parte de los requisitos para la obtención del grado de Doctor de MP-M en el programa de posgrado de Ciencias Biológicas y de la Salud de la Universidad Autónoma Metropolitana, quien cuenta con una beca del Conahcyt (CVU 718731). Agradecemos el apoyo financiero del programa PAPIIT-UNAM IN214621 (a AGN-S) y Proyecto UAM 143.05.27 (a PLV). A Alejandro Gordillo, Alexander Llanes, Ronald Fernández, Reinhard Matadamas, Rodolfo Flores, Itzel Estrada, José Zazueta, Carlos Lara y dos revisores anónimos, por su apoyo logístico y valiosos comentarios durante el desarrollo de esta investigación. LES-R agradece a DGAPA-UNAM por la beca posdoctoral.

Referencias

- Aguirre, C., Hoth, J. y Lafón, A. (Eds.). (2007). *Estrategia para la Conservación de Pastizales del Desierto Chihuahuense (ECOPAD)*. Reporte técnico. <https://doi.org/10.13140/RG.2.2.36081.74089>
- Alignier, A. y Baudry, J. (2016). Is plant temporal beta diversity of field margins related to changes in management practices? *Acta Oecologica*, 75, 1–7. <http://dx.doi.org/10.1016/j.actao.2016.06.008>
- Almeida-Neto, M., Frensel D. M. B. y Ulrich, W. (2011). Rethinking the relationship between nestedness and beta diversity: a comment on Baselga (2010). *Global Ecology and Biogeography*, 21, 772–777. <https://doi.org/10.1111/j.1466-8238.2011.00709.x>
- APCP (Áreas Prioritarias de Conservación Pastizal). (2010). Comisión para Cooperación Ambiental (CCA). <http://www.cec.org/es/atlas-ambiental-de-america-del-norte/areas-prioritarias-de-conservacion-pastizales-2010/>
- Baselga, A. (2010). Partitioning the turnover and nestedness components of beta diversity. *Global Ecology and Biogeography*, 19, 134–143. <https://doi.org/10.1111/j.1466-8238.2009.00490.x>
- Baselga, A. y Orme, C. D. L. (2012). betapart: an R package for the study of beta diversity. *Methods in Ecology and Evolution*, 3, 808–812. <https://doi.org/10.1111/j.2041-210X.2012.00224.x>
- Baselga, A., Orme, D., Villeger, S., De Bortoli, J., Leprieux, F., Logez, M. et al. (2018). Package 'betapart': Partitioning Beta Diversity into Turnover and Nestedness Components. Ver 1.5.1. CRAN.
- Brennan, L. A. y Kuvlesky Jr., W. P. (2005). North American grassland birds: an unfolding conservation crisis? *The Journal of Wildlife Management*, 69, 1–13. [https://doi.org/10.2193/0022-541X\(2005\)069<0001:NAGBAU>2.0.CO;2](https://doi.org/10.2193/0022-541X(2005)069<0001:NAGBAU>2.0.CO;2)
- Brown, D. E. y Makings, E. (2014). *Desert plants*. Tucson: The University of Arizona for the Boyce Thompson Arboretum.

- Buisson, E., Archibald, S., Fidelis, A. y Suding, K. N. (2022). Ancient grasslands guide ambitious goals in grassland restoration. *Science*, 377, 594–598. <https://doi.org/10.1126/science.abo4605>
- Calderón-Patrón, J. M. y Moreno, C. E. (2019). Diversidad beta basada en índices de disimilitud: Su partición en componentes de recambio y diferencias en riqueza. En C. E. Moreno (Ed.), *La biodiversidad en un mundo cambiante: fundamentos teóricos y metodológicos para su estudio* (pp. 203–222). Ciudad de México: Universidad Autónoma del Estado de Hidalgo/ Libermex.
- Guo, B., Cortázar-Martínez, A. y Ayala-Garay, A. V. (2010). Competitividad de la ganadería bovina de carne en México. En B. A. Cavallotti-Vázquez, C. F. Marcof-Álvarez y B. Ramírez-Valverde (Eds.), *Los grandes retos para la ganadería: hambre, pobreza y crisis ambiental*. (pp. 3–14). Estado de México: Universidad Autónoma Chapingo. México.
- Cervantes-Sánchez, J. M. y Román de Carlos, A. M. (2001). Consecuencias de la epizootia de la fiebre aftosa en la medicina veterinaria y la zootecnia mexicanas (1946–1955). *Imagen Veterinaria*, 1, 17–20.
- CFAN (Consejo de Fomento Agropecuario del Norte de México). (1965). *Estudio integral preliminar sobre la ganadería de la zona norte de la República Mexicana. Tomo IV*. Ciudad de México: Consejo de Fomento Agropecuario del Norte de México/ COPARMEX.
- Challenger, A. (1998). *Utilización y conservación de los ecosistemas terrestres de México: pasado, presente y futuro*. Comisión Nacional para el Conocimiento y Uso de la Biodiversidad/ Instituto de Biología, UNAM/ Agrupación Sierra Madre. Ciudad de México: Comisión Nacional para el Conocimiento y Uso de la Biodiversidad.
- Challenger, A. y Soberón, J. (2009). Los ecosistemas terrestres. En J. Soberón, G. Halffter y J. Llorente-Bousquets (Eds.), *Capital natural de México. Vol. 1. Conocimiento actual de la biodiversidad* (pp. 88–105). Ciudad de México: Comisión Nacional para el Conocimiento y Uso de la Biodiversidad.
- Chamberlain, D. E., Fuller, R. J., Bunce, R. G., Duckworth, J. C., y Shrubbs, M. (2000). Changes in the abundance of farmland birds in relation to the timing of agricultural intensification in England and Wales. *Journal of Applied Ecology*, 37, 771–788. <https://doi.org/10.1046/j.1365-2664.2000.00548.x>
- Chaneton, E. J., Perelman, S. B., Omacini, M. y León, R. J. (2002). Grazing, environmental heterogeneity, and alien plant invasions in temperate Pampa grasslands. *Biological Invasions*, 4, 7–24.
- Chauvet-Sánchez, M. (1999). *La ganadería bovina de carne en México: del auge a la crisis*. México D.F.: Universidad Autónoma Metropolitana.
- Chesser, R. T., Billerman, S. M., Burns, K. J., Cicero, J. C., Dunn, L., Hernández-Baños, B. E. et al. (2022). *Check-list of North American birds*. American Ornithological Society. Recuperado 19 diciembre, 2022 de: <https://checklist.americanornithology.org/taxa/>
- Colwell, R. K. (2013). *Estimates: statistical estimation of species richness and shared species from samples. Version 9*. User's Guide and Application.
- Comer, P. J., Hak, J. C., Kindscher, K., Muldavin, E. y Singhurst, J. (2018). Continent-scale landscape conservation design for temperate grasslands of the Great Plains and Chihuahuan Desert. *Natural Areas Journal*, 38, 196–211. <https://doi.org/10.3375/043.038.0209>
- Davis, M. A. (2003). Biotic globalization: does competition from introduced species threaten biodiversity? *Bioscience*, 53, 481–489. [https://doi.org/10.1641/0006-3568\(2003\)053\[0481:BGDCFJ\]2.0.CO;2](https://doi.org/10.1641/0006-3568(2003)053[0481:BGDCFJ]2.0.CO;2)
- del Val, E., Balvanera, P., Castellarini, F., Espinosa-García, F. J., Murguía, M. y Pacheco, C. (2015). Identifying areas of high invasion risk: a general model and an application to Mexico. *Revista Mexicana de Biodiversidad*, 86, 208–216. <https://doi.org/10.7550/rmb.44743>
- Desmond, M. y Montoya, J. A. (2006). Status and distribution of Chihuahuan Desert grasslands in the United States and Mexico. En X. Basurto y D. Hadley (Eds.), *Grasslands ecosystems, endangered species, and sustainable ranching in the Mexico-US borderlands: Conference proceedings. RMR5-P-40* (pp. 17–25). Fort Collins, CO: US Department of Agriculture, Forest Service, Rocky Mountain Research Station.
- Detling, J. K. (2013). Do prairie dog compete with livestock? En J. Hoogland (Ed.), *Conservation of the black-tailed prairie dog: saving North America's western grasslands* (pp. 65–88). Washington D.C.: Island Press.
- Ellis-Felege, S. N., Dixon, C. S. y Wilson, S. D. (2013). Impacts and management of invasive cool-season grasses in the Northern Great Plains: challenges and opportunities for wildlife. *Wildlife Society Bulletin*, 37, 510–516. <https://doi.org/10.1002/wsb.321>
- Eskelinen, A. y Harrison, S. (2015). Erosion of beta diversity under interacting global change impacts in a semi-arid grassland. *Journal of Ecology*, 103, 397–407. <https://doi.org/10.1111/1365-2745.12360>
- Espinosa-García, F. J. y Villaseñor, J. L. (2017). Biodiversity, distribution, ecology and management of non-native weeds in Mexico: a review. *Revista Mexicana de Biodiversidad*, 88, 76–96. <https://doi.org/10.1016/j.rmb.2017.10.010>
- Flanders, A. A., Kuvlesky Jr, W. P., Ruthven III, D. C., Zaiglin, R. E., Bingham, R. L., Fulbright, T. E. et al. (2006). Effects of invasive exotic grasses on south Texas rangeland breeding birds. *The Auk*, 123, 171–182. <https://doi.org/10.1093/auk/123.1.171>
- George, A. D., O'Connell, T. J., Hickman, K. R. y Leslie Jr, D. M. (2013). Food availability in exotic grasslands: a potential mechanism for depauperate breeding assemblages. *The Wilson Journal of Ornithology*, 125, 526–533. <https://doi.org/10.1676/13-003.1>
- Gibson, D. J. (2009). *Grasses and grassland ecology*. Nueva York: Oxford University Press.

- González-Medrano, F. (2012). *Las zonas áridas y semiáridas de México y su vegetación*. México D.F.: Instituto Nacional de Ecología.
- González-Navarro, M. (1969). La tenencia de la tierra en México. *Cahiers du monde hispanique et luso-brésilien*, 12, 115–134.
- Govaerts, R. (2022). The World Checklist of Vascular Plants (WCVP). En O. Bánki, Y. Roskov, M. Döring, G. Ower, L. Vandepitte, D. Hobern et al. (Eds.), *Catalogue of Life Checklist (10.0)*. Kew: The Royal Botanic Gardens. <https://doi.org/10.48580/dfqt-4nz>
- Guo, Q., Qian, H., Ricklefs, R. E. y Xi, W. (2006). Distributions of exotic plants in eastern Asia and North America. *Ecology Letters*, 9, 827–834. <https://doi.org/10.1111/j.1461-0248.2006.00938.x>
- Hamilton, J. G., Holzapfel, C. y Mahall, B. E. (1999). Coexistence and interference between a native perennial grass and non-native annual grasses in California. *Oecologia*, 121, 518–526. <https://doi.org/10.1007/s004420050958>
- Harris, M. A., Greve, M., Voysey, M. D. y Jamison, S. L. (2019). Changes in bird assemblages because of vegetation homogenisation in communal livestock systems. *Koedoe: African Protected Area Conservation and Science*, 61, 1–18. <https://doi.org/10.4102/koedoe.v61i1.1543>
- Hejda, M., Pyšek, P. y Jarošík, V. (2009). Impact of invasive plants on the species richness, diversity and composition of invaded communities. *Journal of Ecology*, 97, 393–403. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2745.2009.01480.x>
- Herrera, Y. (2001). *Las gramíneas de Durango*. Durango, México: Instituto Politécnico Nacional/ Comisión Nacional para el Conocimiento y Uso de la Biodiversidad/ Editorial Filo de Agua.
- Hollander, M. y Wolfe, D. A. (1973). *Nonparametric statistical methods*. New York: John Wiley and Sons.
- Hoth, J. (2012). *Buenas prácticas ganaderas en México*. Montreal: Comisión para la Cooperación Ambiental de América del Norte (CCA).
- Joner, F., Giehl, E. L. y Pillar, V. D. (2021). Functional and taxonomic alpha and beta diversity responses to burning grasslands in southern Brazil. *Journal of Vegetation Science*, 32, e13060. <https://doi.org/10.1111/jvs.13060>
- Jones, S. K., Ripplinger, J. y Collins, S. L. (2017). Species reordering, not changes in richness, drives long-term dynamics in grassland communities. *Ecology Letters*, 20, 1556–1565. <https://doi.org/10.1111/ele.12864>
- Kloke, J., McKean, J. W. y McKean, J. W. (2015). *Nonparametric statistical methods using R*. Boca Raton: CRC Press.
- Legendre, P. (2019). A temporal beta-diversity index to identify sites that have changed in exceptional ways in space-time surveys. *Ecology and Evolution*, 9, 3500–3514. <https://doi.org/10.1002/ece3.4984>
- Levandoski, G. y Panjabi, A. (2014). Las aves de pastizal. En Conabio (Ed.), *La biodiversidad en Chihuahua: estudio de estado* (pp. 128–134). México D.F.: Comisión Nacional para el Conocimiento y Uso de la Biodiversidad.
- Llanes-Quevedo, A., Sánchez-Ramos, L. E. y Navarro-Sigüenza, A. G. (2024). Patrones históricos y actuales de diversidad y relaciones biogeográficas de la avifauna residente de los bosques tropicales de México. *Revista Mexicana de Biodiversidad*, 95, e955341. <https://doi.org/10.22201/ib.20078706e.2024.95.5341>
- Llorente-Bousquets, J. y Ocegueda, S. (2008). Estado del conocimiento de la biota. En Conabio (Ed.), *Capital natural de México, Vol. I. Conocimiento actual de la biodiversidad* (pp. 283–322). México D.F.: Comisión Nacional para el Conocimiento y Uso de la Biodiversidad.
- Macías-Duarte, A., Montoya, A. B., Méndez-González, C. E., Rodríguez-Salazar, J. R., Hunt, W. G. y Krannitz, P. G. (2009). Factors influencing habitat use by migratory grassland birds in the state of Chihuahua, Mexico. *The Auk*, 126, 896–905. <https://doi.org/10.1525/auk.2009.08251>
- Macías-Duarte, A., Panjabi, A. O., Strasser, E. H., Levandoski, G. J., Ruvalcaba-Ortega, I., Doherty, P. F. et al. (2017). Winter survival of North American grassland birds is driven by weather and grassland condition in the Chihuahuan Desert. *Journal of Field Ornithology*, 88, 374–386. <https://doi.org/10.1111/jfo.12226>
- Melgoza-Castillo, A., Balandrán Valladares, M. I., Mata-González, R. y Pinedo Álvarez, C. (2014). Biología del pasto rosado *Melinis repens* (Willd.) e implicaciones para su aprovechamiento o control: Revisión. *Revista Mexicana de Ciencias Pecuarias*, 5, 429–442.
- Navarro-Sigüenza, A. G., Rebón-Gallardo, M. F., Gordillo-Martínez, A., Townsend-Peterson, A., Berlanga-García, H. y Sánchez-González, L. A. (2014). Biodiversidad de aves en México. *Revista Mexicana de Biodiversidad*, 85 (Suplem.), S476–S495. <https://doi.org/10.7550/rmb.41882>
- Ortega, S. J. A., Ibarra-Flores, F. A., Melgoza, A., González-Valenzuela, E. A., Martín-Rivera, M. H., Ávila-Curiel, J. M. et al. (2013). Exotic grasses and wildlife in northern Mexico. *Wildlife Society Bulletin*, 37, 537–545. <https://doi.org/10.1002/wsb.325>
- Palacio, F. X., Apodaca, M. J. y Crisci, J. V. (2020). *Análisis multivariado para datos biológicos: teoría y su aplicación utilizando el lenguaje R*. Ciudad Autónoma de Buenos Aires: Fundación de Historia Natural Félix de Azara.
- Pavlacky Jr, D. C., Green, A. W., George, T. L., Iovanna, R., Bartuszevige, A. M., Correll, M. D. et al. (2022). Landscape-scale conservation mitigates the biodiversity loss of grassland birds. *Ecological Applications*, 32, e2548. <https://doi.org/10.1002/eap.2548>
- Pyšek, P., Jarošík, V., Hulme, P. E., Pergl, J., Hejda, M., Schaffner, U. et al. (2012). A global assessment of invasive plant impacts on resident species, communities and ecosystems: the interaction of impact measures, invading species' traits and environment. *Global Change Biology*, 18, 1725–1737. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2486.2011.02636.x>
- Oksanen, J., Blanchet, F. G., Friendly, M., Kindt, R., Legendre, P., McGinn, D. et al. (2022). *Vegan. Community Ecology Package: Ordination, Diversity and Dissimilarities*. 3.4.

- Qian, H. y Ricklefs, R. E. (2006). The role of exotic species in homogenizing the North American flora. *Ecology Letters*, 9, 1293–1298. <https://doi.org/10.1111/j.1461-0248.2006.00982.x>
- Qian, H. (2008). A latitudinal gradient of beta diversity for exotic vascular plant species in North America. *Diversity and Distributions*, 14, 556–560. <https://doi.org/10.1111/j.1472-4642.2008.00466.x>
- Rojas-Soto, O. R., Alcántara-Ayala, O. y Navarro-Sigüenza, A. G. (2003). Regionalization of the avifauna of the Baja California Peninsula, Mexico: a parsimony analysis of endemism and distributional modelling approach. *Journal of Biogeography*, 30, 449–461. <https://doi.org/10.1046/j.1365-2699.2003.00836.x>
- Rosenberg, K. V., Dokter, A. M., Blancher, P. J., Sauer, J. R., Smith, A. C., Smith, P. A. et al. (2019). Decline of the North American avifauna. *Science*, 366, 120–124. <https://doi.org/10.1126/science.aaw1313>
- Royo, M., Melgoza, A., Santos, J. S., Carrillo, R., Jurado, P., Gutiérrez, R. et al. (2005). La salud de los pastizales medianos en los estados de Chihuahua y Zacatecas. II Simposio Internacional de Manejo de Pastizales. Memorias. Zacatecas, México.
- Ruvalcaba-Ortega I. y Panjabi, A. O. (2018). Aves de pastizal del Desierto Chihuahuense. En Conabio (Ed.), *La biodiversidad en Coahuila. Estudio de Estado, vol. II* (pp. 375–384). México D.F.: Comisión Nacional para el Conocimiento y Uso de la Biodiversidad/ Gobierno del Estado de Coahuila de Zaragoza.
- Rzedowski, J. y Calderón, de R. G. (1990). Nota sobre el elemento africano en la flora adventicia de México. *Acta Botanica Mexicana*, 12, 21–24. <https://doi.org/10.21829/abm12.1990.602>
- Rzedowski, J., Calderón, de R. G. y Galván, R. (1995). *Los pastizales calcifilos del estado de Guanajuato. Flora del Bajío y de Regiones Adyacentes*. Fascículo Complementario IX. Pátzcuaro, Mich.: Instituto de Ecología, A.C. - Centro Regional del Bajío.
- de S. Lopes, M. A. (2008). Revolución y ganadería en el norte de México. *Historia Mexicana*, 57, 863–910. <https://www.jstor.org/stable/25139806>
- Sánchez-Ken, J. G., Zita-Padilla, G. A. y Mendoza-Cruz, M. (2012). *Catálogo de las gramíneas malezas nativas e introducidas de México*. México D.F.: Conacofi.
- Sánchez-Ramos, L. E., Gordillo-Martínez, A., Gutiérrez-Arellano, C. R., Kobelkowsky-Vidrio, T., Ríos-Muñoz, C. A. y Navarro-Sigüenza, A. G. (2018). Bird diversity patterns in the Nuclear Central American Highlands: a conservation priority in the Northern Neotropics. *Tropical Conservation Science*, 11, 1940082918819073. <https://doi.org/10.1177/1940082918819073>
- Savage, J. M. (1982). The enigma of the Central American herpetofauna: dispersals or vicariance? *Annals of the Missouri Botanical Garden Press*, 69, 464–547. <https://doi.org/10.2307/2399082>
- Stanton, R. L., Morrissey, C. A. y Clark, R. G. (2018). Analysis of trends and agricultural drivers of farmland bird declines in North America: A review. *Agriculture, Ecosystems & Environment*, 254, 244–254. <https://doi.org/10.1016/j.agee.2017.11.028>
- Szentes, S., Sutyinszki, Z., Szabó, G., Zimmermann, Z., Házi, J., Wichmann, B. et al. (2012). Grazed Pannonian grassland beta-diversity changes due to C4 yellow bluestem. *Central European Journal of Biology*, 7, 1055–1065.
- Valenzuela-Núñez, L. M., Mojica-Guerrero, A. S., González-Barrios, J. L. y Trucíos-Caciano, R. (2009). Evolución del matorral en el sur del Área Natural Protegida Sierra de Lobos, Guanajuato. *Tecnociencia Chihuahua*, 3, 131–137.
- Vellend, M. (2010). Conceptual synthesis in community ecology. *The Quarterly Review of Biology*, 85, 183–206. <https://doi.org/10.1086/652373>
- Vickery, P. D., Tubaro, P. L., Cardoso-da Silva, J. M., Peterjohn, B. G., Herkert, J. R. y Cavalcanti, R. B. (1999). Conservation of grassland birds in the Western Hemisphere. *Studies in Avian Biology*, 19, 2–26.
- Wang, Y., Wang, J., Chen, C., Li, J. y Chu, J. (2019). Grazing plays an important role in structuring alpha and beta components of taxonomic, functional, and phylogenetic diversity in semiarid sandy land of northern China. *Global Ecology and Conservation*, 20, e00790. <https://doi.org/10.1016/j.gecco.2019.e00790>
- Weaver, T., Payson, E. M. y Gustafson, D. L. (1996). Prairie ecology —the shortgrass prairie. En F. B. Samson y F. L. Knopf (Ed.), *Prairie Conservation*. Washington D.C.: Island Press.
- Wied, J. P., Perotto-Baldivieso, H. L., Conkey, A. A., Brennan, L. A. y Mata, J. M. (2020). Invasive grasses in South Texas rangelands: historical perspectives and future directions. *Invasive Plant Science and Management*, 13, 41–58.
- Wiens, J. A. (1973). Pattern and process in grassland bird communities. *Ecological Monographs*, 43, 237–270. <https://doi.org/10.2307/1942196>
- Wiken, E., Jiménez-Nava, F. y Griffith, G. (2011). *North American terrestrial ecoregions —Level III*. Montreal, Canada: Commission for Environmental Cooperation.
- Wright, S. P. (1992). Adjusted p-values for simultaneous inference. *Biometrics*, 48, 1005–1013. <https://doi.org/10.2307/2532694>
- Zar, J. H. (2010). *Biostatistical analysis*. Upper Saddle River, New Jersey: Pearson Education Inc.
- Žmihorski, M., Pärt, T., Gustafson, T. y Berg, Å. (2016). Effects of water level and grassland management on alpha and beta diversity of birds in restored wetlands. *Journal of Applied Ecology*, 53, 587–595. <https://doi.org/10.1111/1365-2664.12588>