

**UNIVERSIDAD DE CHILE
FACULTAD DE CIENCIAS AGRONÓMICAS
ESCUELA DE PREGRADO**

MEMORIA DE TÍTULO

**SELECCIÓN DE HÁBITAT DE *TURDUS FALCKLANDII* Y SU ROL SOBRE LA
DISPERSIÓN DE SEMILLAS DE ESPECIES EXÓTICAS EN BOSQUES NATIVOS
DE LA ISLA ROBINSON CRUSOE.**

LUIS OCTAVIO MENESES ÁLVAREZ

**Santiago, Chile
2016**

**UNIVERSIDAD DE CHILE
FACULTAD DE CIENCIAS AGRONÓMICAS
ESCUELA DE PREGRADO**

MEMORIA DE TÍTULO

**SELECCIÓN DE HÁBITAT DE *TURDUS FALCKLANDII* Y SU ROL SOBRE LA
DISPERSIÓN DE SEMILLAS DE ESPECIES EXÓTICAS EN BOSQUES NATIVOS
DE LA ISLA ROBINSON CRUSOE.**

**HABITAT SELECTION OF *TURDUS FALCKLANDII* AND IT'S ROLE OVER
EXOTIC SPECIES SEED DISPERSAL IN NATIVE FOREST OF ROBINSON
CRUSOE ISLAND.**

LUIS OCTAVIO MENESES ÁLVAREZ

**Santiago, Chile
2016**

UNIVERSIDAD DE CHILE
FACULTAD DE CIENCIAS AGRONÓMICAS
ESCUELA DE PREGRADO

**SELECCIÓN DE HÁBITAT DE *TURDUS FALCKLANDII* Y SU ROL SOBRE LA
DISPERSIÓN DE SEMILLAS DE ESPECIES EXÓTICAS EN BOSQUES NATIVOS
DE LA ISLA ROBINSON CRUSOE.**

Memoria para optar al título profesional de:
Ingeniero en Recursos Naturales Renovables

LUIS OCTAVIO MENESES ÁLVAREZ

	Calificaciones
Profesor Guía Juan Manuel Uribe Ingeniero Agrónomo	7.0
Profesores Evaluadores Gerardo Soto M. Ingeniero Forestal, M.S. Dr.	6.6
María Teresa Varnero M. Químico Farmacéutico	6.9
Colaborador Pablo M. Vergara. Ingeniero Forestal, M.S. Ph.D.	

Santiago, Chile
2016

ÍNDICE

RESUMEN	1
ABSTRACT	2
INTRODUCCIÓN	3
MATERIALES Y MÉTODOS	7
Área de estudio	7
Materiales	8
Métodos	8
Captura de aves, telemetría y triangulación.	8
Preparación cartografía base.	9
Selección de hábitat y movimiento	9
Estimación de disponibilidad de hábitat (Pa)	10
Modelo de probabilidades transicionales entre hábitats disponibles	10
RESULTADOS	12
Triangulación y Rutas de movimiento	12
Clasificación del área de estudio.	13
Estimación de disponibilidad de hábitat (Pa)	13
Modelo de probabilidades transicionales entre hábitats disponibles	15
DISCUSIÓN	16
CONCLUSIÓN	18
BIBLIOGRAFÍA	19
ANEXOS	24

RESUMEN

Los animales dispersores de semillas son especies clave para la reproducción y persistencia de especies de plantas nativas. Sin embargo, estos dispersores de semillas también juegan un rol opuesto al contribuir a diseminar semillas de especies invasoras hacia el bosque nativo, siendo aquel efecto perjudicial altamente dependiente del comportamiento de movimiento y selección de hábitat de estos animales. Aquí se evalúa como las decisiones de movimiento y selección de hábitat del Zorzal (*Turdus falcklandii*) lo convierten en un eficiente dispersor de semillas de la invasiva Mora (*Rubus ulmifolius*) dentro de pequeños parches remanentes de bosque nativo en la isla de Robinson Crusoe. Se usó telemetría para rastrear movimientos de escala fina de 16 zorzales durante el otoño austral. Se aplicó un Modelo de movimiento de puente Browniano (BBMM) para determinar la disponibilidad de hábitat a lo largo de cada ruta para cada zorzal. Se utilizó un modelo multiestado para determinar las probabilidades transicionales de moverse entre diferentes estados de hábitat, incluyendo la matriz de especies invasoras y parches de bosque nativo. Los zorzales tienden a estar dentro de los parches de bosque nativo, con frecuentes viajes hacia la matriz, pero retornando al bosque después de pocos minutos. Este comportamiento del movimiento sugiere que los zorzales se alimentan de mora dentro de la matriz, llevando sus semillas dentro de los parches de bosque nativo, favoreciendo el establecimiento de especies invasoras.

Palabras clave: Dispersión de semillas, Zorzal, Selección de hábitat, Comportamiento del movimiento.

ABSTRACT

Seed dispersing animals are key species for the recruitment and persistence of native plant species. However, seed dispersers may also play the opposite role by contributing to spread the seeds of invasive plants into native forest, with these detrimental effects being largely dependent on the movement and habitat selection behaviour of animals. Here I assessed how the habitat selection and movement decisions of Austral thrush (*Turdus falcklandii*) makes it an efficient seed disperser of the invasive Blackberry (*Rubus ulmifolius*) into the small native forest remnants in the Robinson Crusoe Island. We used telemetry to track the fine-scale movement of 16 thrushes during austral autumn. Brownian Bridge Movement Models were used to characterize the habitat availability along each thrush's path. We used a multistate model to determine the transition probabilities of moving between the different habitat states, including the invasive matrix and native forest patches. Thrushes tend to stay within native forest patches, with frequent departures towards the matrix but returning to patches after a few minutes. Such movement behaviour suggests thrushes feed on Blackberry fruits in the matrix, carrying their seeds into the small native forest patches, thus promoting the establishment of invasive plants.

Keywords: Seed dispersion, Austral thrush, habitat selection, movement behaviour.

INTRODUCCIÓN

Las islas oceánicas son conocidas como *hotspots* globales de endemismo, conteniendo una alta diversidad de especies en categorías de amenaza. De hecho, la mayor cantidad de extinciones registradas desde el año 1.500 D.C. ocurrieron en islas como consecuencia de perturbaciones causadas por los humanos que colonizaron estas islas, incluyendo la caza, alteración del hábitat y la introducción de especies invasoras (IUCN, 2014). Las especies de animales y plantas que son endémicas de islas oceánicas se caracterizan por poseer poblaciones de pequeño tamaño que han permanecido biogeográficamente aisladas, y por lo tanto, estas poblaciones tienden a poseer mayores tasas de extinción que sus parientes continentales (Kueffer *et al.*, 2010).

El grado de amenaza de las poblaciones de plantas endémicas de islas oceánicas no sólo depende de la pérdida de hábitat, sino que obedece a factores que reducen su reclutamiento, incluyendo la pérdida de animales polinizadores o dispersores de semillas, la herbivoría excesiva por parte de animales introducidos y la competencia adversa con plantas invasoras (Loehle y Eschenbach, 2012). Éste último proceso podría ser acentuado cuando las plantas invasoras incrementan sus tasas de reclutamiento bajo condiciones de hábitat que son necesarias para las plantas endémicas de las islas. Las plantas invasoras que han logrado desarrollar estrategias de dispersión asistida por animales (i.e. Zoocoría) ven mejorada su capacidad para expandir su distribución poblacional a través del paisaje ante condiciones ambientales que favorecen el consumo y movimiento de semillas por animales frugívoros (Richardson *et al.*, 2000; Williams, 2006; Kaiser-Bunbury *et al.*, 2010). Por lo tanto, la conservación de plantas endémicas de islas oceánicas cuya persistencia se ve amenazada por plantas invasoras requiere determinar los factores ecológicos que favorecen la dispersión de semillas de estas últimas especies (Buckley *et al.*, 2006).

La selección de hábitat por parte de los individuos y la forma en la que se desplazan entre aquellos hábitats disponibles son dos procesos conductuales que influyen en la dispersión de semillas por animales frugívoros (Schupp, 1993; Buckley *et al.*, 2006; Kueffer *et al.*, 2009; Kaiser-Bunbury *et al.*, 2010). En mosaicos de hábitats, estos dos procesos podrían regular el flujo de semillas de plantas invasoras que se mueven entre diferentes tipos de hábitat. La selección de hábitat es la conducta por la cual los animales toman decisiones que los llevan a preferir ciertos tipos de hábitats que están disponibles sobre diferentes escalas espaciales (Kristan, 2006; Vergara y Armesto, 2009). Los animales toman decisiones de movimiento basadas en requerimientos fisiológicos o de historia de vida, pero el movimiento está también condicionado por el medio ambiente, así como por sus capacidades motrices y cognitivas (Dukas, 1998; Dall *et al.*, 2005; Stephens, 2008). Sin embargo, al igual que la selección del hábitat, el movimiento puede ser entendido como un proceso que opera sobre diferentes escalas espaciales (i.e., a escala del micro-hábitat, dentro del territorio, entre territorios y dentro del rango de distribución). Dentro de sus territorios, los animales se mueven y permanecen en micro-hábitats o parches de hábitat donde ellos encuentran recursos alimenticios o reproductivos disponibles (Stephens, 2008). De esta manera, dentro del territorio la selección de hábitat opera como un proceso dinámico con decisiones de movimiento que el animal toma en el corto plazo y que son basadas en necesidades que

involucra el uso de las diferentes facetas del hábitat (e.g., substratos de alimentación o usados para la protección; Matthiopoulos, 2003). Estas decisiones de movimiento, sin embargo, dependen de las preferencias de hábitat que exhiben los individuos de cada especie. Mientras mayor es el grado de generalismo de hábitat de una especie, más flexible debieran ser sus decisiones de movimiento, puesto que para una especie generalista de hábitat o dietaria, los diferentes tipos de hábitat disponibles en su territorio pueden ofrecer recursos alternativos que potencialmente pueden ser usados (Matthiopoulos, 2003; Lele *et al.*, 2013).

El movimiento y selección de hábitat dentro del territorio pueden ser dos procesos ecológicos importantes que definen la habilidad de los animales frugívoros para dispersar las semillas de las plantas invasoras. Las aves frugívoras exhiben una secuencia de movimientos que involucra diferentes estados conductuales, variando entre el movimiento hacia sitios donde ellos consumen frutos seguidos por movimientos hacia sitios donde estas aves depositan las semillas de los frutos consumidos previamente, los cuales son usualmente sitios de percha donde las aves pueden protegerse de los depredadores (Snow, 1971). El rol de las aves en la propagación de las semillas de las plantas invasoras, por lo tanto, debiera responder a la probabilidad con que las aves se mueven entre fragmentos de hábitat que están infectados con plantas invasoras y fragmentos que no están ocupados por plantas invasoras pero que potencialmente podrían estarlo (Kaiser-Bunbury *et al.*, 2010).

Las aves del género *Turdus* tienen representantes en todo el mundo (i.e. cosmopolita) y constituyen algunos de los principales dispersores de semillas de los bosques mediterráneos (Herrera, 1984; Herrera, 1995). La mayoría de los representantes de éste género presentan generalismo dietario (i.e. se alimenta de insectos, anélidos, frutos y semillas) consumiendo insectos en primavera, y frutos y semillas en otoño (Levey y Karasov, 1992; Kopyj, 2003; Gasperin y Pizo, 2009; Rumeu *et al.*, 2009; Orellana *et al.* 2014), por lo que la selección de hábitat debiera presentar un componente estacional dependiendo de las presas disponibles.

Las especies de plantas endémicas que aún persisten dentro de los fragmentos de bosque nativo, dentro del Archipiélago de Juan Fernández, depende de la tasa de reemplazo por parte de las plantas introducidas hacia los fragmentos de bosque (Cuevas y van Leersum, 2001; Ricci, 2006; Castro *et al.*, 2007). En estas islas, la pérdida del bosque ha ocurrido durante los últimos siglos, resultando en la reducción de las poblaciones de plantas y animales, manteniéndose actualmente sólo un 21% (i.e., 990 ha) de la cobertura de bosque nativo original (Hahn *et al.*, 2005). Ésta disminución de bosque nativo ha sido proporcional a la expansión de tres importantes especies de plantas invasoras: El maqui (*Aristotelia chilensis*), la mora (*Rubus ulmifolius*) y la murta (*Ugni molinae*), las cuales han reemplazado progresivamente en cobertura al bosque nativo en las partes bajas de la isla (Greimler *et al.*, 2002; Dirnböck *et al.*, 2003; Kueffer *et al.*, 2010; Smith-Ramírez *et al.*, 2013). Su éxito se ha atribuido a la interacción zoocórica protagonizada por el zorzal (*Turdus falcklandii*), el principal dispersor de semillas, de especies invasoras y nativas, presente en el archipiélago (Smith-Ramírez *et al.*, 2013), mientras que la mayoría de las especies nativas del archipiélago son dispersadas por el viento (i.e. Anemócoras; Bernardello *et al.*, 2006), lo que las pone en desventaja en cuanto a su capacidad de propagación frente a la zoocoría de las invasoras (Clark *et al.*, 2005). Esto implica que conocer las respuestas ecológicas de los zorzales a las estructuras y gradientes ambientales en el bosque nativo, desde y hacia la matriz de plantas invasoras, es crucial para las actividades de conservación de los remanentes de bosque nativo.

Por lo tanto, entender cómo los zorzales usan y seleccionan los hábitats debiera ser considerado como el primer paso para implementar programas de restauración del bosque nativo original de éstas islas oceánicas. Para esto desarrollamos 4 hipótesis de selección de hábitat para la población de zorzales presentes en la isla: 1) El individuo desarrolla la mayor parte de sus actividades (i.e. perchar, anidar) dentro del bosque nativo y solo ingresa a la matriz a buscar alimento; 2) El individuo prefiere desarrollar sus actividades dentro de la matriz e ingresa escasamente al bosque; 3) El individuo se mantiene en bosque o en matriz, con una baja probabilidad de cambiar entre hábitats; 4) El individuo no presenta preferencias entre matriz y bosque nativo para desarrollar sus actividades.

Estudios previos indican que los zorzales están diseminando las semillas dentro de los fragmentos de bosque y que su establecimiento ocurre con mayor frecuencia en zonas abiertas (i.e. claros) al interior de los fragmentos de bosque nativo (Smith-Ramírez *et al.*, 2013). Estas observaciones indican que los fragmentos de bosque están siendo “contagiados” con plantas invasoras y que éste contagio depende directamente de la conducta de uso del espacio de los zorzales. Sin embargo, los patrones del uso del espacio de los zorzales y los mecanismos conductuales que favorecen la propagación de plantas invasoras aún se desconoce y el descifrarlo aportaría información para establecer planes de manejo efectivos sobre la amenaza de las especies invasoras de la isla. En este estudio se quiere reportar, a través del uso de modelos estado-espacio de selección de hábitat, las dinámicas espaciales de movimiento del zorzal y sus consecuencias en la dispersión de semillas invasoras sobre el bosque nativo de la isla Robinson Crusoe.

Objetivo General

Analizar el rol de la selección de hábitat del Zorzal (*Turdus falcklandii*) sobre la dispersión de semillas de especies exóticas dentro del bosque nativo de la isla Robinson Crusoe.

Objetivos Específicos

Establecer las preferencias de hábitat y los patrones de movimiento del Zorzal en el sistema bosque nativo-matriz exótica.

Inferir a través de los patrones de selección de hábitat observados el rol del Zorzal como dispersor de semillas de especies invasoras en la isla.

MATERIALES Y MÉTODOS

Área de estudio

El área de estudio de la presente investigación se encuentra dentro de la isla Robinson Crusoe (47,1 km²), ubicada a 670 km al oeste de la costa de Chile en el océano Pacífico sur-este (Anexo 1; 33° 33' 38" S, 78° 56' 44" O), declarada Reserva de Biósfera por la UNESCO desde 1977. Se encuentra en la "Plazoleta del Yunque" y abarca una superficie de 325 ha aproximadamente (Figura 1). La zona fue escogida dentro de la isla por ser relativamente plana y de fácil acceso, lo que la hace adecuada para realizar radio-telemetría en la isla.

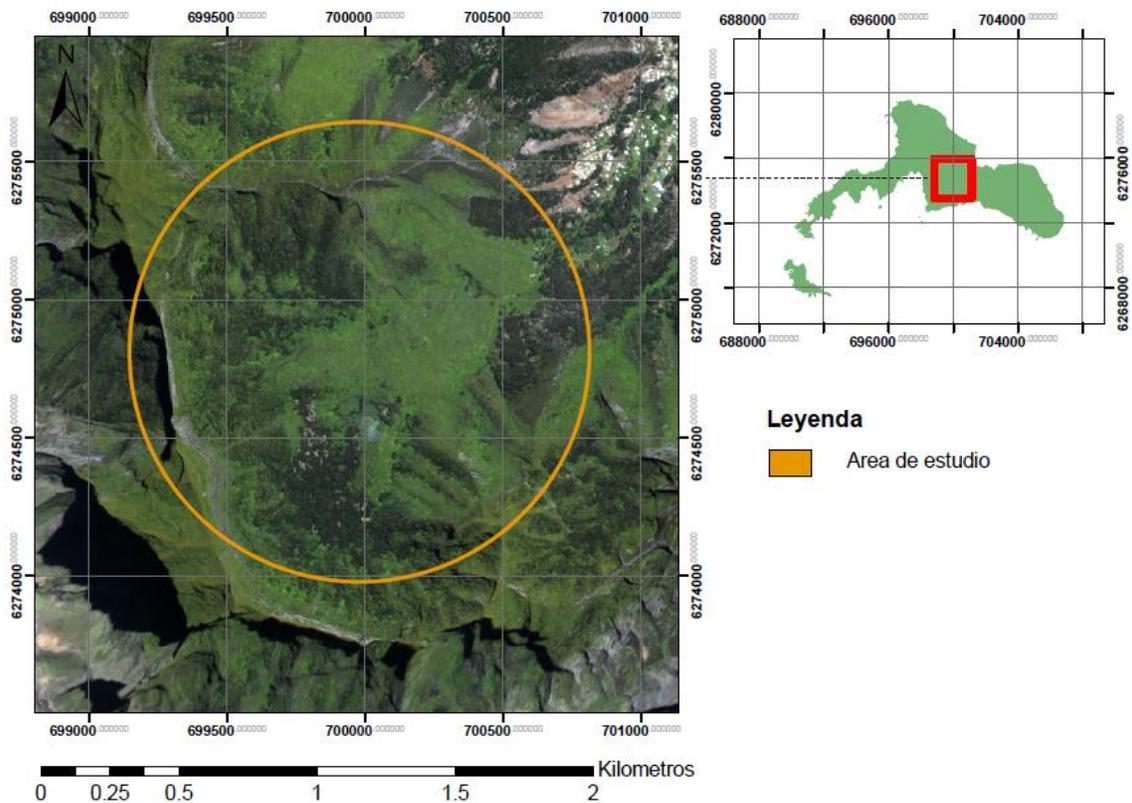


Figura 1. Ubicación espacial del área de estudio en la Isla Robinson Crusoe.

Materiales

- Imagen Satelital Quickbird corregida de la isla.
- Transmisores Telenax TXC-001G (0,6g).
- 14 Redes de niebla 10m x 2,6m.
- 2 Antenas Yagi de tres elementos.
- 2 receptores portátiles R-1000.
- 2 GPS.
- Anillos de marcaje.
- Pegamento Epoxy.
- Software LOAS 4.0.
- Software ArcGIS 9.3.
- Software R version 3.0.2.

Métodos

Captura de aves, telemetría y triangulación.

Se utilizaron 14 redes de nieblas de 10 m de largo por 2,6 m de altura, las que fueron puestas a una altura de 1,5 m del suelo, separadas entre sí por al menos 100m. De estas redes 10 fueron colocadas dentro del bosque nativo y 4 en claros de bosque. Esto se debió a que no era posible estirarlas dentro del matorral de especies invasoras por las características de la vegetación (Soto *et al.*, 2013). Las redes se colocaron separadas por más de 100 m una de la otra, y estuvieron abiertas por 6 hrs al día, siendo revisadas cada media hora durante 26 días, completando un esfuerzo de captura de 156 hrs por red de niebla. Las capturas se realizaron en marzo que es el periodo en el que las especies vegetales estudiadas presentan frutos maduros. Las aves capturadas fueron anilladas y equipadas con un transmisor TELENAX TXC-001G de 0,6 g, el que fue pegado con pegamento Epoxy en las plumas coberteras entre la espalda y las supracaudales.

Los individuos fueron rastreados utilizando receptores portátiles R-1000 y antenas Yagi de tres elementos por al menos 2 observadores, los que registraron el ángulo, con respecto al norte (i.e. *bearing*), de la señal emitida por cada individuo marcado con transmisor. Las observaciones fueron registradas cada 1 minuto usando relojes sincronizados, junto con la posición de los observadores mediante navegadores GPS. Se realizaron sesiones de 1 hr, obteniendo 60 registros por cada observador. Los datos obtenidos se triangularon mediante el uso del software LOAS 4.0 y se mapeo la ruta de cada individuo (i.e. *path*) utilizando ArcGIS 9.3.

Preparación cartografía base.

Se realizó una clasificación supervisada a la imagen satelital Quickbird, éste método fue escogido ya que la resolución de ésta imagen (60cm) permite identificar los grupos de vegetación presentes en la isla (Lu y Weng, 2007). Se clasificaron las distintas coberturas a escala 1:2000 para las siguientes categorías: Suelo desnudo o gaps de bosque; Matriz (Murta-Mora-Maqui); Bosque denso (*Drimys confertifolia* - *Myrceugenia fernandeziana*); Bosque semidenso (*Drimys confertifolia* aislados); Bosque altamente disperso; Pradera; *Gunnera bracteata*; y Cipreses. Dichas categorías fueron escogidas en base a las formaciones vegetacionales descritas por Greimler *et al.* (2002). El resultado de esta clasificación se utilizó posteriormente como formato *raster* con tamaño de pixel de 3m, asignando un ID a cada categoría de cobertura (Cuadro 1).

Cuadro 1. Categorías de cobertura vegetal para el área de estudio.

ID	Tipo
1	Suelo desnudo
2	Eucaliptus
3	Murta
4	Mora-Maqui
5	Bosque denso
6	Bosque semidenso
7	Bosque disperso
8	Pradera Natural
9	Gunnera pentata
10	Cipreses

Selección de hábitat y movimiento

Se ajustó un modelo de movimiento de puente browniano (BBMM) para estimar la probabilidad de ocurrencia de un individuo entre dos locaciones como función del tiempo de residencia entre ellas (Horne *et al.*, 2007; Wells *et al.*, 2014). Este modelo, a diferencia del estimador de densidad de núcleo (kernel), asume que las locaciones alrededor de la ruta no son independientes entre sí, lo que se ajusta mejor al proceso de movimiento de un individuo y otorga superficies de movimiento más certeros ya que reduce la sobrestimación de la función de densidad de probabilidad (i.e. FDP; Horne *et al.*, 2007; Walter *et al.*, 2011; Fischer *et al.*, 2013). Para este análisis se usó cada serie de observaciones (Z_0, t_0) , (Z_1, t_1) , (Z_2, t_2) ... (Z_n, t_n) que componen cada una de las rutas muestreadas (*path*), considerando además el error estimado para cada posición (δ). Dicho error afecta directamente a la FDP entre cada locación para una fracción de tiempo entre $(0, T_{total})$ en la posición Z . Esta FDP está definida por la función 1 (Horne *et al.*, 2007):

$$h(z) = \frac{1}{K} \sum_{i=0}^{n-1} \left\{ \int_0^{T_i} \varphi(z; \mu_i(t), \sigma_i^2(t)) dt \right\} \quad (1)$$

donde K es una constante asociada al tiempo en la ruta, $T_i = t_{i+1} - t_i$; $\mu_i(t) = z_i + \alpha_i (z_{i+1} - z_i)$; $\sigma_i^2(t) = T \alpha_i (1 - \alpha_i) \sigma_m^2 + (1 - \alpha_i)^2 \delta_i^2 + \alpha_i \delta_i^2$; $\alpha_i = (t - t_i) (T_i)^{-1}$; con δ_i^2 la desviación estándar de las locaciones muestreadas. Esto se realizó para cada tripleta de puntos ($t \pm 1$; *i.e.*, *Step*), con lo que se obtuvo la superficie de probabilidad en la cual cada zorzal tuvo el potencial de haber utilizado en su movimiento desde el punto en $t-1$ al punto en $t+1$ al pasar por t .

Estimación de disponibilidad de hábitat (Pa)

La disponibilidad de hábitat fue estimada utilizando la FDP resultante del BBMM. Dicha probabilidad de que un tipo de cobertura esté disponible en el tiempo t (Pa) se determinó calculando el porcentaje de píxeles de cada cobertura que estaba dentro del radio para el cual el BBMM tenía un 95% de probabilidad acumulada en cada paso (*step*) de la ruta.

En base a los valores de Pa se determinó si el zorzal prefería tener disponible en su movimiento bosque nativo (Bosque denso, bosque semidenso y bosque altamente disperso) o Matriz (Murta y Mora-Maqui) mediante el ratio en el que estas variables se relacionan (función 2).

$$Ratio\ BN/M = \frac{\text{Área Bosque Nativo}}{\text{Área Matriz}} \quad (2)$$

Posteriormente se reclasificó el área de estudio para mantener solo 2 clases generales, Bosque Nativo (B ; Bosque denso, Bosque semidenso, Bosque altamente disperso y Gunnera) y Matriz (M ; Murta y Mora-Maqui), sobre las que se analizaron los patrones de movimiento.

Modelo de probabilidades transicionales entre hábitats disponibles

Este modelo de probabilidad se construyó en base al modelo de captura-recaptura de Kéry y Schaub (2012), pero sin incluir la probabilidad de deceso de los individuos, ya que se buscaba modelar movimientos a corto plazo. Entonces el modelo para determinar la probabilidad de que un individuo se mueva entre B y M para la población queda definido por las funciones 3, 4, 5 y 6:

$$Po(1) = Po(B_t \rightarrow B_{t+1}) = P(B_t) * Pc(B_{t+1}) * \theta_1 \quad (3)$$

$$Po(2) = Po(B_t \rightarrow M_{t+1}) = P(B_t) * Pc(M_{t+1}) * \theta_2 \quad (4)$$

$$Po(3) = Po(M_t \rightarrow M_{t+1}) = P(1 - B_t) * Pc(M_{t+1}) * \theta_3 \quad (5)$$

$$Po(4) = Po(M_t \rightarrow B_{t+1}) = P(1 - B_t) * Pc(B_{t+1}) * \theta_4 \quad (6)$$

Donde $Po(i)$ ($i=1,2,3,4$) es el paso observado, t representa el tiempo en la posición actual, $t+1$ el tiempo en la posición futura, y θ_i es la probabilidad de que seleccione el destino dado la cobertura en la que se encontraba en el tiempo t . Pc es un factor (0 o 1) que determina si la cobertura puede ser percibida como disponible en base a una distribución de Bernoulli (Marshall y Olkin, 1985) con probabilidad Pa (función 7).

$$Pc(h) \sim Dbern(Pa) \quad (7)$$

La distribución de los parámetros se basó en tres cadenas Markovianas (i.e. MCMC; Asmussen y Glynn, 2007) cada una con 20.000 iteraciones, descartando las primeras 10.000 iteraciones. La convergencia de MCMC fue examinada visualmente y mediante el uso de PSRF (i.e. Potential Scale Reduction factor; Gelman *et al.*, 2014). El modelo fue desarrollado usando WinBUGS v. 1.4 (Spiegelhalter *et al.*, 2003) mediante el paquete R2WinBUGS (Sturtz *et al.*, 2005) de R v. 3.2.0 (R Development Core Team, 2008).

RESULTADOS

Triangulación y Rutas de movimiento.

Durante el proceso de triangulación necesario para establecer las locaciones de los individuos rastreados en las 16 rutas se descartaron los puntos que estaban triangulados fuera de los límites del área de estudio o que presentaban una diferencia de posición (distancia) muy grande respecto a su antecesor y predecesor ($>80\text{m}$), representando una diferencia considerable en la velocidad media del individuo respecto a los demás movimientos (velocidad media para todas las rutas de $32.85\text{m}/\text{min} \pm 13.46\text{m}/\text{min}$), por lo que tenían un alto error asociado a la triangulación. La lista de rutas, junto con el número de puntos válidos y el error medio de la ruta, está presente en el Cuadro 2 y son presentados espacialmente en el Anexo 2.

Cuadro 2. Listado de rutas, número de registros válidos y error medio estimado.

ID	Ruta	Nº puntos	Error medio (m)
1	159-16-3	60	9,26
2	240-12-3	20	9,35
3	380-10-3	20	11,62
4	380-13-3	20	4,80
5	380-13-3B	57	13,54
6	380-19-3	60	10,21
7	380-19-3B	60	10,77
8	380-22-3	60	12,46
9	459-16-3	60	12,11
10	580-8-3	58	9,47
11	580-10-3	45	12,56
12	580-12-3	26	5,10
13	580-12-3B	14	13,76
14	580-13-3	15	24,5
15	580-19-3	58	8,04
16	321-8-3	4	-

La ruta 14 fue descartada debido a que el error de la ruta estimado era demasiado alto ($>15\text{m}$) aún después de quitar los datos triangulados que presentaban mayor error. También fue descartada la ruta 16, está por no tener la cantidad de puntos válidos suficiente para ser considerada como ruta, por lo que no se muestra el error estimado para ella. El análisis se realizó con 14 rutas válidas, con 618 puntos triangulados, que están presentes en el Anexo 2.

Clasificación del área de estudio.

Mediante la clasificación de coberturas propuestas (Cuadro 1) se determinó que las coberturas que cubren la mayor parte del paisaje son: Bosque denso (19,5%); Bosque semidenso (14,0%); Murta (11,9%); Bosque altamente disperso (11,5%) y Pradera Natural (9,8%) (Lista completa en Anexo 3). El área de estudio clasificada en formato *raster* está presentada en la Figura 2.

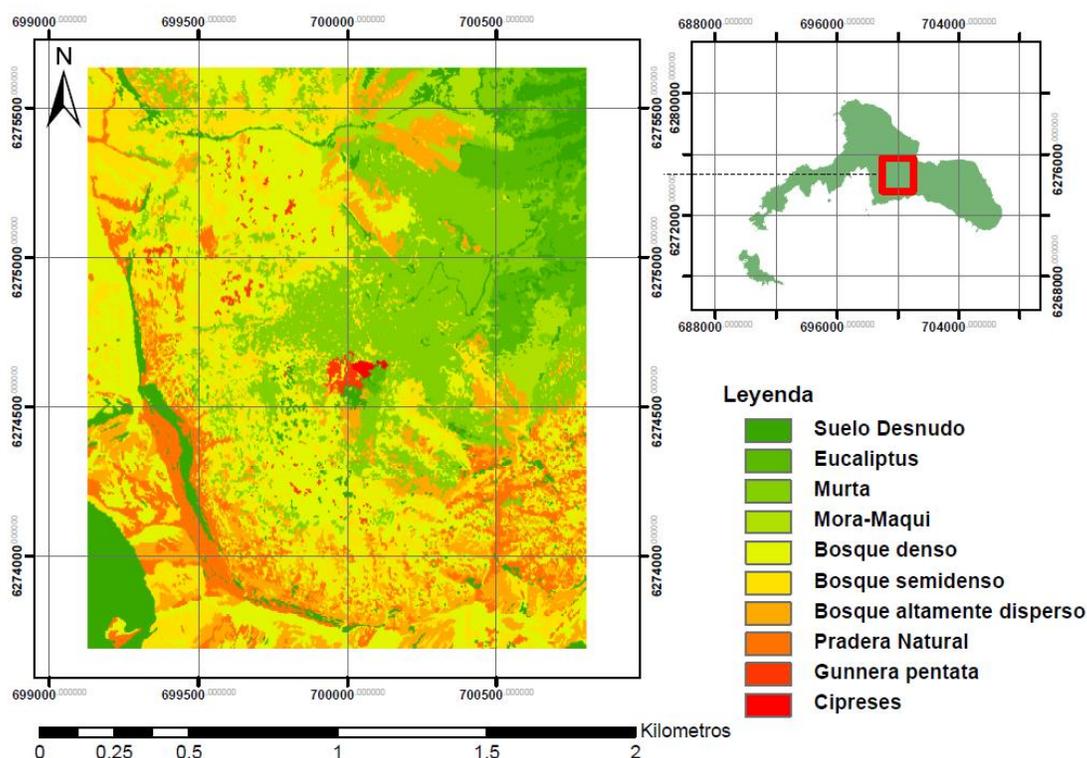


Figura 2. Clasificación de coberturas en la Isla Robinson Crusoe.

Estimación de disponibilidad de hábitat (Pa)

Una vez determinado el radio de lo disponible en cada *step* mediante la FDP generada con el BBMM, se obtuvo la superficie de las coberturas disponibles para cada paso, y agrupándolas se obtuvo por ruta ($n=14$; Anexo 4) y para la población muestreada. Las coberturas que comprendían la mayor parte del espacio disponible durante el movimiento de los zorzales fueron Murta (40,8%) y Bosque denso (28,4%) (Ver Cuadro 3).

Cuadro 3. Listado de rutas, número de registros válidos y error medio estimado.

ID	Tipo	Porcentaje Disponible
1	Suelo desnudo	5,3%
2	Eucaliptus	0,4%
3	Murta	40,8%
4	Mora-Maqui	0,9%
5	Bosque denso	28,4%
6	Bosque semidenso	14,4%
7	Bosque altamente disperso	6,6%
8	Pradera Natural	1,2%
9	Gunnera pentata	1,5%
10	Cipreses	0,5%

La relación promedio entre el bosque nativo y la matriz en cuanto a la disponibilidad de estos durante el movimiento del zorzal para todas las rutas (función 4) dio como resultado 1,18 con una desviación estándar de 3,48. Siendo la ruta 13 la que presenta el valor máximo de ratio con 13,047 en una zona que presentaba mayormente bosque nativo y la ruta 15 la que tiene el menor ratio con 0,001 encontrándose inmersa en la matriz (Anexo 3). La distribución de superficie de matriz y de bosque por paso (n = 590) se muestra en la Figura 3.

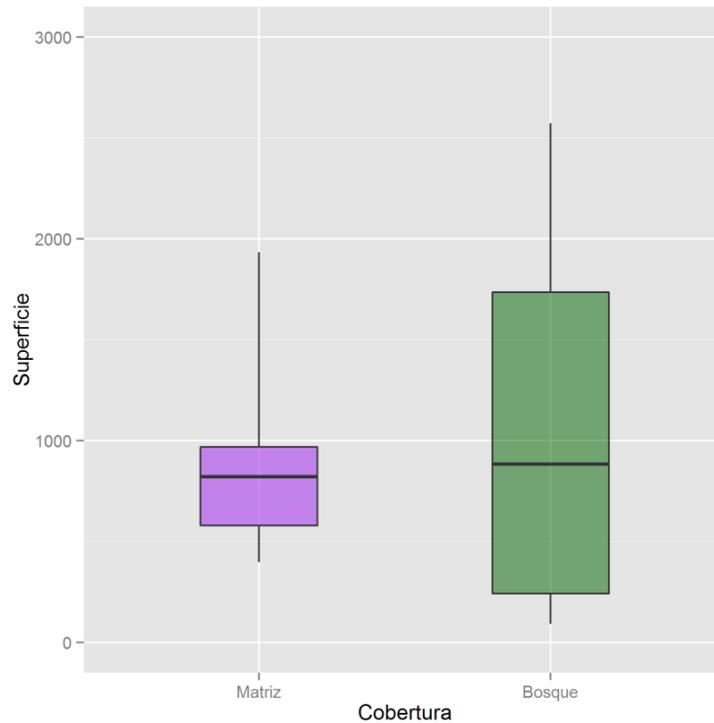


Figura 3. *Box-plot* de superficie de matriz y bosque disponible por paso (m^2), mediana e intervalo de confianza de 95% de probabilidad.

Modelo de probabilidades transicionales entre hábitats disponibles

Las probabilidades transicionales se determinaron para cada paso ($n= 590$) después de realizar 30.000 iteraciones válidas (10.000 válidas por cadena; Anexo 5), se obtuvieron las probabilidades transicionales estimadas con el modelo. Éstas probabilidades (Cuadro 4) muestran que existen diferencias significativas al tomar la decisión de cambiar, o mantenerse, entre matriz (M) y bosque (B), favoreciéndose la permanencia en el bosque en comparación a la matriz, por lo que se determinó que la población presenta un comportamiento de preferencia al bosque nativo (PBN).

Cuadro 4. Probabilidades transicionales estimadas para la población, media, desviación estándar e intervalo de confianza (95%).

Transición	Media	Desv.Est.	IC inferior	Mediana	IC superior
B \rightarrow B	0,649	0,031	0,587	0,650	0,708
B \rightarrow M	0,351	0,031	0,292	0,350	0,413
M \rightarrow M	0,257	0,024	0,211	0,257	0,305
M \rightarrow B	0,743	0,024	0,695	0,744	0,789

DISCUSIÓN

Los resultados presentes en el Cuadro 3 muestran que los zorzales tienen cierta tendencia a contar con mayor cantidad de bosque en la superficie disponible durante una ruta, sin embargo éste resultado no es estadísticamente significativo en comparación a la superficie de matriz disponible durante cada *step*, ya que los intervalos de confianza entre las disponibilidades durante cada paso de matriz y de bosque se superponen entre sí (Figura 3).

Además, el cuadro 3 indica que los zorzales evitan las zonas de pradera y con menor frecuencia, las de suelo desnudo que a pesar de que éstas son frecuentes en el área de estudio (Figura 2), lo que probablemente se deba a la ausencia de árboles o estructuras donde perchar y refugiarse, lo que reflejaría el aumento del riesgo de depredación percibido por los individuos (Blumstein *et al.*, 2004). Por otra parte, los parches de bosque y matriz que utilizan se encuentran adyacentes o tienen conectividad suficiente, por lo que los individuos no necesitan desplazarse por las zonas abiertas para moverse entre ellos (Vergara *et al.*, 2013).

Los resultados del BBMM y del modelo de probabilidades transicionales muestran que los zorzales no perciben la matriz de especies invasoras como una barrera impermeable y que utilizan de manera regular tanto la matriz como el bosque nativo, no obstante, presentan una preferencia a permanecer en el bosque nativo respecto a la matriz de murta-mora-maqui, a pesar de que durante la época de muestreo la mayor disponibilidad de alimentos está presente en la matriz de especies invasoras, ya que la mayoría de las especies nativas de la isla son anemócoras (Bernardello *et al.*, 2006). Lo anterior difiere de lo descrito por Orellana *et al.* (2014), para la zona sur de Chile (i.e. Llanquihue), que indica que los zorzales tienden a mantenerse en las zonas con mayor cantidad de recursos según la estación del año. Consecuentemente, una vez que el zorzal ha entrado en la matriz es poco probable que se mantenga en ella para el siguiente *step*, con lo que se infiere que los zorzales ingresan a la matriz a buscar alimento durante el otoño, pero siguen manteniendo sus actividades de descanso y movimiento dentro del bosque nativo, por lo que rápidamente reingresan a los parches de bosque nativo de la isla.

Ésta conducta de selección de hábitat confirmó la hipótesis de movimiento preferente al bosque nativo descrita anteriormente, que sería la condición más amenazadora para el bosque nativo, ya que una vez un zorzal se alimenta en la matriz, lo más probable es que se encuentre dentro del bosque cuando defeque la semilla del fruto que ha consumido. Esto coincide con lo descrito por Smith-Ramírez *et al.* (2013). Lo que es relevante si consideramos que las aves frugívoras incrementan la tasa de germinación de las semillas que han consumido, viéndose favorecida la germinación conforme aumenta el tiempo de residencia en el sistema digestivo del ave (Traveset, 1998), de manera de que no solo los zorzales transportan éstas semillas dentro del bosque, sino que también mejoran la viabilidad del germoplasma y con ello incrementan la probabilidad de que estas plantas invasoras infecten el bosque.

A pesar de que la tasa de contagio es mayor en zonas de bosque cercanas a la matriz que en zonas más alejadas (Smith-Ramírez *et al.*, 2013), esto se debe a que el tiempo que se demora la semilla en pasar por el tracto digestivo del zorzal es relativamente bajo (12 a 60 minutos dependiendo del tamaño de la semilla; Gasperin y Pizo, 2012) y el zorzal no tiene tiempo de ingresarla a las zonas más profundas del bosque, ya que el tamaño de las semillas de las especies en cuestión es inferior a 3 mm (Smith-Ramírez *et al.*, 1998), lo que implicaría un tiempo de tránsito no mayor a 15 minutos.

En resumen, en la isla se presentan los cuatro factores de riesgo descritos por Buckley *et al.* (2006) para invasiones biológicas: (1) las especies invasoras, generan muchos frutos y producen semillas pequeñas; (2) tienen un hábitat adecuado para establecerse y naturalizarse; (3) las semillas no son digeridas y la deposición de estas es agrupada; y (4) se encuentran especies frugívoras grandes u oportunistas, hábitat fragmentado y proximidad a los recursos, siendo el zorzal el encargado de propagar las especies invasoras presentes y contagiando en el acto al bosque nativo remanente de la isla.

CONCLUSIÓN

Sobre la base de la información recopilada y a los resultados se verificó que el zorzal está ingresando propágulos de especies exóticas dentro del bosque nativo de la isla Robinson Crusoe, ya que durante el otoño los zorzales manifiestan un comportamiento de preferencia a mantenerse en el bosque nativo, pero cruzando hacia la matriz (probablemente para alimentarse) durante la temporada en la que las especies invasoras presentan frutos.

A pesar de que el zorzal, durante sus movimientos, suele tener disponibles distintos tipos de coberturas en la isla, éste seleccionó mayoritariamente aquellos correspondientes a bosque nativo y a la matriz de especies invasoras, evitando zonas más abiertas como praderas.

Además, se determinó que la población de zorzales presentes en la isla Robinson Crusoe presenta una selección de hábitat con preferencia a mantenerse dentro del bosque nativo, con una baja probabilidad de traspasar hacia la matriz o de mantenerse en ella. Lo que significa que durante el otoño ocurrirá una lluvia constante de semillas, de las especies presentes en la matriz, sobre el bosque nativo de la isla.

BIBLIOGRAFÍA

1. Armesto, J.J.; C. Smith-Ramírez y C. Sabag. 1996. The importance of plant-bird mutualisms in the temperate rainforest of southern South America. High-latitude rainforests and associated ecosystems of the west coast of the Americas. Springer. New York. 248-265p
2. Asmussen, S. y P.W. Glynn. 2007. Stochastic simulation: algorithms and analysis Springer Science & Business Media 57.
3. Bernardello, G.; G.J. Anderson; T.F. Stuessy y D.J. Crawford. 2006. The angiosperm flora of the Archipiélago Juan Fernández (Chile): Origin and dispersal. Canadian Journal of Botany 84: 1266-1281p.
4. Blumstein, D.T.; E. Fernández-Juricic; O. LeDee; E. Larsen; I. Rodríguez-Prieto y C. Zugmeyer. 2004. Avian risk assessment: effects of perching height and detectability. Ethology 110(4), 273-285p.
5. Buckley, Y.M.; S. Anderson; C.P. Catterall; R.T. Corlett; T. Engel y C.R. Gosper. et al. 2006. Management of plant invasions mediated by frugivore interactions. Journal of Applied Ecology 43(5): 848-857p.
6. Castro, S.; M. Muñoz y F.M. Jaksic. 2007. Transit towards floristic homogenization on oceanic islands in the south-eastern Pacific: comparing pre-European and current flora. Journal of Biogeography 34: 213-222p.
7. Clark, C.J.; J.R. Poulsen; B.M. Bolker; E.F. Connor y V.T. Parker. 2005. Comparative seed shadows of bird-, monkey-, and wind-dispersed trees. Ecology, 86(10), 2684-2694p.
8. Cuevas, J. y G. van Leersum. 2001. Project conservation, restoration and development of the Juan Fernández Island Origin, Distribution, life history traits and potential of invasion. Revista chilena de historia natural 77: 523-538p.
9. Cuevas, J.; R. Vargas y C. Donoso. 2006. *Drimys confertifolia* Phil. Las especies arbóreas de los bosques templados de Chile y Argentina. Autoecología, 593-598p.
10. Dall, S.R.; L.A. Giraldeau; O. Olsson; J.M. McNamara y D.W. Stephens. 2005. Information and its use by animals in evolutionary ecology. Trends in ecology & evolution 20(4): 187-193p.
11. Dirnböck, T.; J. Greimler; P.S. Lopez y T.F. Stuessy. 2003. Predicting Future Threats to the Native Vegetation of Robinson Crusoe Island, Juan Fernandez Archipiélago, Chile. Conservation Biology 17-6: 1650-1659p.

12. Dukas, R. 1998. Cognitive ecology: the evolutionary ecology of information processing and decision making. University of Chicago Press.
13. Fischer, J.W.; W.D. Walter y M.L. Avery. 2013. Brownian Bridge Movement Models to Characterize Birds' Home Ranges. *The Condor* 115(2): 298-305p.
14. Gasperin, G. y M.A. Pizo. 2013.. Passage time of seeds through the guts of frugivorous birds, a first assessment in Brazil. *Revista Brasileira de Ornitologia-Brazilian Journal of Ornithology* 20(47): 4p.
15. Gasperin, G., y M.A. Pizo. 2009. Frugivory and habitat use by thrushes (*Turdus* spp.) in a suburban area in south Brazil. *Urban ecosystems* 12(4): 425-436p.
16. Gelman, A.; J.B. Carlin; H.S. Stern y D.B. Rubin. 2014. Bayesian data analysis (Vol. 2). Boca Raton, FL, USA: Chapman & Hall/CRC.
17. Greimler, J.; P.S. Lopez; T.F. Stuessy y T. Dirnböck. 2002. The vegetation of Robinson Crusoe Island (Isla Masatierra) Juan Fernandez Archipiélago, Chile. *Pacific Science* 56: 263-284p.
18. Hahn, I.; U. Römer y R. Schlatter. 2005. Distribution, habitat use, and abundance patterns of land bird communities on the Juan Fernández Islands, Chile. *Ornitología Neotropical* 16: 371-385p.
19. Herrera, C. M. 1995. Plant-vertebrate seed dispersal systems in the Mediterranean: ecological, evolutionary, and historical determinants. *Annual Review of Ecology and Systematics*. 705-727p.
20. Herrera, CM. 1984. A study of avian frugivores, bird-dispersed plants, and their interaction in Mediterranean scrublands. *Ecol. Monogr.* 54: 1-23p.
21. Horne, J.S.; E.O. Garton; S.M. Krone y J.S. Lewis. 2007. Analysing animal movements using Brownian bridges. *Ecology* 88: 2354-2363p.
22. International Union for Conservation of Nature (IUCN). 2014. The IUCN Red List of Threatened Species. [En línea]. Recuperado en: < <http://www.iucnredlist.org>> Consultado el: 10 de mayo de 2015.
23. Kaiser-Bunbury, C.N.; A. Traveset y D. M. Hansen. 2010. Conservation and restoration of plant-animal mutualism on oceanic islands. *Perspectives in Plant Ecology, Evolution and Systematics* 12: 131-143p.
24. Kéry, M y M. Schaub. 2012. Bayesian Population analysis using WinBUGS, A hierarchical perspective. Chapter 9: Estimation of survival and movement from Capture-Recapture Data Using Multistate Models. Elsevier. 263-314p.

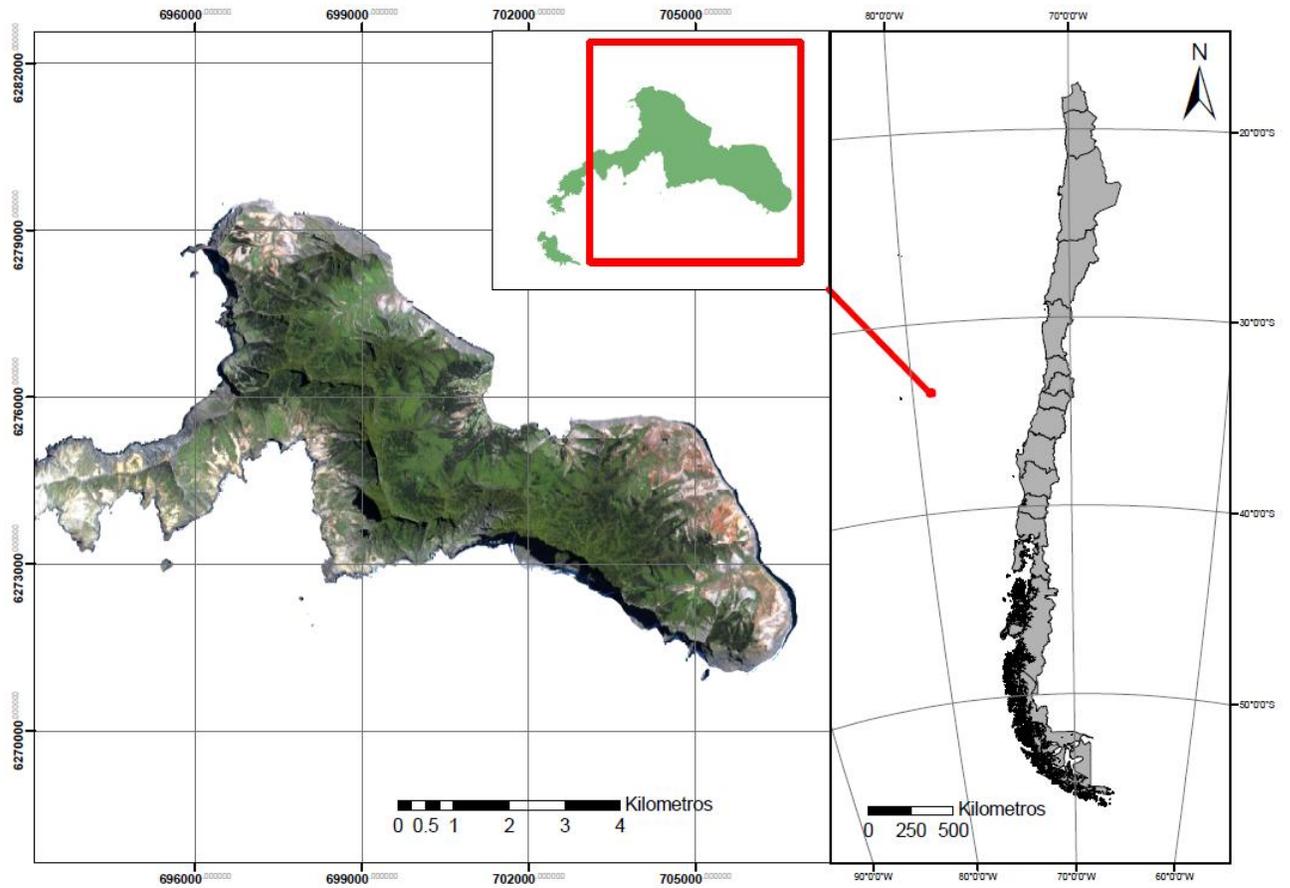
25. Kopp, G. 2003. Diet of some species of *Turdidae* in South African grasslands. South African Journal of Wildlife Research 33(1): 55-59p.
26. Kristan, III W. B. 2006. Sources and expectations for hierarchical structure in bird-habitat associations. The Condor 108: 5-12p.
27. Kueffer, C.; C. Daehler; C. Torres-Santana; C. Lavergne; J.Y. Meyer; R. Otto et al. 2010. A Global comparison of plant invasions on oceanic islands. Perspectives in Plant Ecology, Evolution and Systematics 12: 145-161p.
28. Kueffer, C.; L. Kronauer y P. Edwards. 2009. Wider spectrum of fruit traits in invasive than native floras may increase the vulnerability of oceanic islands to plant invasions. Oikos 118: 1327-1334p.
29. Lele, S. R.; E. H. Merrill; J. Keim y M.S. Boyce. 2013. Selection, use, choice and occupancy: clarifying concepts in resource selection studies. Journal of Animal Ecology 82(6): 1183-1191p.
30. Levey, D. J., & Karasov, W. H. (1992). Digestive modulation in a seasonal frugivore, the American robin (*Turdus migratorius*). American Journal of Physiology-Gastrointestinal and Liver Physiology 262(4): G711-G718p.
31. Loehle, C. y W. Eschenbach. 2012 Historical bird and terrestrial mammal extinction rates and causes. Diversity and distributions 18: 84-91p.
32. Lu, D., y Q. Weng. 2007. A survey of image classification methods and techniques for improving classification performance. International journal of Remote sensing 28(5): 823-870p.
33. Marshall, A. W. y I. Olkin. 1985. A family of bivariate distributions generated by the bivariate Bernoulli distribution. Journal of the American Statistical Association 80(390): 332-338p.
34. Matthiopoulos, J. 2003. The use of space by animals as a function of accessibility and preference. Ecological Modelling 159(2): 239-268p.
35. Nelson, R.M.; H. Sawyer and T.L. McDonald. 2015. Package "BBMM". 9p.
36. Orellana, J. I.; C. Smith-Ramírez; J.R. Rau; S. Sade; A. Gantz, A. y C.E. Valdivia. 2014. Phenological synchrony between the austral thrush *Turdus falcklandii* (Passeriformes: *Turdidae*) and its food resources within forests and prairies in southern Chile. Revista chilena de historia natural 87(1): 1-8p.
37. R Development Core Team. 2008. R: A language and environment for statistical computing. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria. ISBN 3-900051-07-0.

38. Ricci, M. 2006. Conservation status and ex situ cultivation efforts of endemic flora of the Juan Fernández Archipelago. *Biodiversity and Conservation* 15: 3111-3130p.
39. Richardson, D.; N. Allsopp; C. D'Antonio; S. Milton y M. Rejmánek. 2000. Plant invasions – The role of mutualisms. *Biological Reviews* 75: 65-93p.
40. Rumeu, B.; D.P. Padilla y M. Nogales. 2009. The key role of a Ring Ouzel *Turdus torquatus* wintering population in seed dispersal of the endangered endemic *Juniperus cedrus* in an insular environment. *Acta Ornithologica* 44(2): 199-204p.
41. Schupp, E.W. 1993. Quantity, quality and the effectiveness of seed dispersal by animals. In *Frugivory and seed dispersal: ecological and evolutionary aspects*. Springer Netherlands. 15-29p.
42. Smith-Ramírez, C.; G. Arellano; E. Hagen; R. Vargas; J. Castillo y A. Miranda. 2013. El rol de *Turdus falcklandii* (Aves: Passeriforme) como dispersor de plantas invasoras en el archipiélago de Juan Fernández. *Revista Chilena de Historia Natural* 86: 33-48p.
43. Smith-Ramírez, C.; J.J. Armesto y J. Figueroa. 1998.. Flowering, fruiting and seed germination in Chilean rain forest *myrtaceae*: ecological and phylogenetic constraints. *Plant Ecology* 136(2): 119-131p.
44. Snow, D. W. 1971. Evolutionary aspects of fruit-eating by birds. *Ibis* 113(2): 194-202p.
45. Soto, G.E.; P.M. Vergara; I.J. Hahn; C.G. Pérez-Hernández; M.E. Lizama; J. Baumeister y J. Pizarro. 2013. First description of the micro-habitat selection pattern of the island endemic Juan Fernandez Tit-tyrant. *Gayana* 77(1): 1-9p.
46. Spiegelhalter, D.; A. Thomas; N. Best y D. Lunn. 2003. WinBUGS user manual.
47. Stephens, D.W. 2008. Decision ecology: foraging and the ecology of animal decision making. *Cognitive, Affective, & Behavioral Neuroscience* 8(4): 475-484p.
48. Sturtz, S.; U. Ligges y A. Gelman. 2005. R2WinBUGS: A Package for Running WinBUGS from R. *Journal of Statistical Software* 12(3): 1-16p.
49. Traveset, A. 1998. Effect of seed passage through vertebrate frugivores' guts on germination: a review. *Perspectives in Plant ecology, evolution and systematics*, 1(2), 151-190p.
50. Vergara, P. y J. Armesto. 2009. Responses of Chilean forest birds to anthropogenic hábitat fragmentation across spatial scales. *Landscape Ecology* 24: 25-38p.

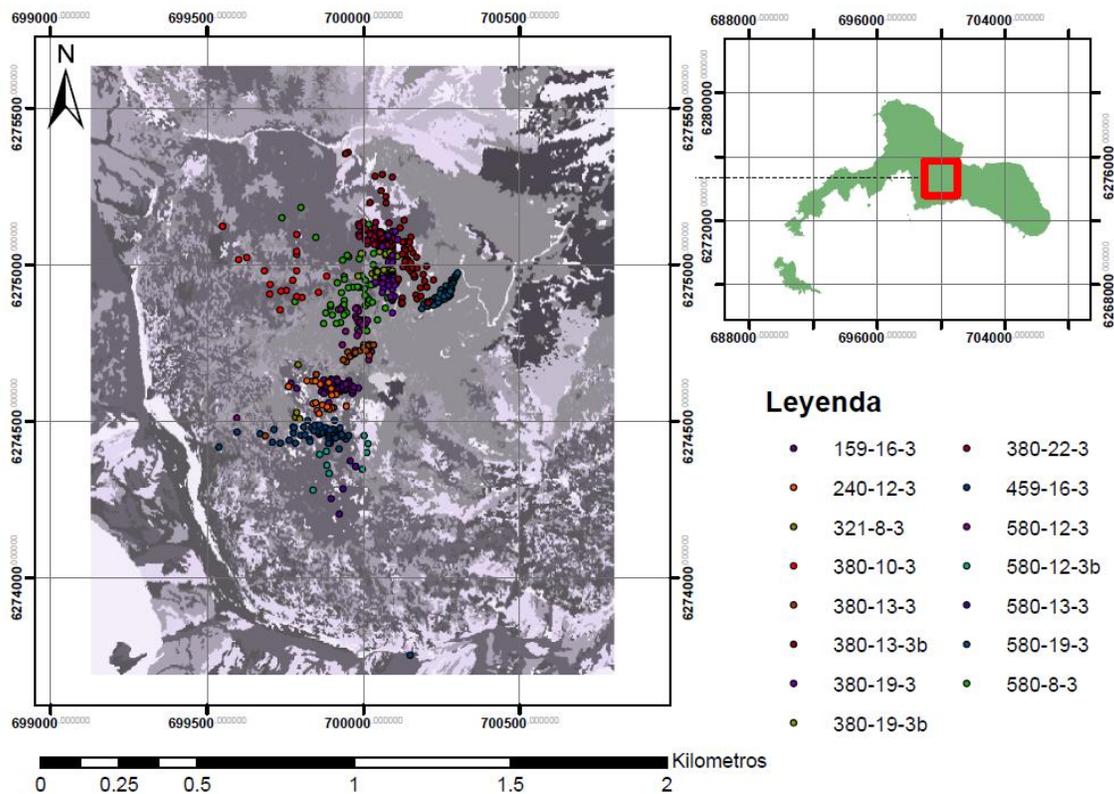
51. Vergara, P.M.; C.G. Pérez-Hernández; I.J. Hahn y J.E. Jiménez. 2013. Matrix composition and corridor function for austral thrushes in a fragmented temperate forest. *Landscape ecology* 28(1): 121-133p.
52. Walter, W.D.; J.W. Fischer; S. Baruch-Mordo y K.C. VerCauteren. 2011. What is the proper method to delineate home range of an animal using today's advanced GPS telemetry systems: the initial step.
53. Wells, A.G.; C.C. Blair; E.O. Garton; C.G. Rice; J.S. Horne; J.L. Rachlow. et al. 2014. The Brownian Bridge Sinoptic Model of habitat selection and space use for animals using GPS telemetry data. *Ecological Modeling* 273: 242-250p.
54. Williams, P. 2006. The role of blackbirds (*Turdus merula*) in weed invasion in New Zealand. *New Zealand Journal of Ecology* 30: 285-291p.

ANEXOS

Anexo 1. Ubicación espacial de la Isla Robinson Crusoe.



Anexo 2. Distribución espacial de puntos triangulados por ruta.



Anexo 3. Porcentaje de coberturas en clasificación realizada.

ID	Tipo	Porcentaje
1	Suelo desnudo	7,6%
2	Eucaliptus	4,4%
3	Murta	11,9%
4	Mora-Maqui	2,2%
5	Bosque denso	19,5%
6	Bosque semidenso	14,0%
7	Bosque altamente disperso	11,5%
8	Pradera Natural	9,8%
9	Gunnera pentata	0,9%
10	Cipreses	0,1%

Anexo 4. Disponibilidad de hábitat (Ha) por ID de cobertura y ratio bosque nativo/matriz para cada ruta.

ID Individuo	Ruta	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	Matriz	Bosque	Ratio
1	159-16-3	0.524	-	5.440	-	2.570	1.700	0.354	-	0.443	-	5.440	4.623	0.850
2	240-12-3	0.125	-	1.133	-	0.530	0.435	0.124	-	0.055	-	1.133	1.089	0.961
3	380-10-3	0.007	-	1.018	-	2.871	1.589	0.011	0.027	0.152	-	1.018	4.470	4.392
4	380-13-3	0.063	-	1.229	-	0.140	0.267	0.016	-	0.086	-	1.229	0.423	0.344
5	380-13-3B	1.085	-	4.898	0.748	4.431	2.215	3.679	-	-	-	5.646	10.325	1.829
6	380-19-3	0.182	-	5.424	-	1.103	0.715	0.169	-	-	-	5.424	1.986	0.366
7	380-19-3B	0.005	-	6.998	-	0.280	0.922	0.001	-	-	-	6.998	1.202	0.172
8	380-22-3	1.328	-	4.451	0.567	1.790	4.319	1.902	-	-	-	5.018	8.011	1.597
9	459-16-3	2.125	-	4.531	0.032	16.169	4.769	2.000	0.211	0.221	-	4.562	22.938	5.028
10	580-8-3	0.107	-	7.307	-	3.822	1.643	0.304	-	0.025	-	7.307	5.769	0.790
11	580-10-3	1.427	0.600	14.329	0.020	7.606	3.003	1.077	0.008	1.190	0.838	14.349	11.687	0.814
12	580-12-3	0.105	-	1.464	-	0.265	0.102	-	-	0.008	-	1.464	0.366	0.250
13	580-12-3B	0.832	-	0.270	-	2.376	0.552	0.595	1.542	0.076	-	0.270	3.523	13.047
15	580-19-3	0.349	-	4.678	-	0.004	0.003	-	-	-	-	4.678	0.006	0.001
Total		8.265	0.600	63.169	1.366	43.955	22.232	10.232	1.787	2.255	0.838	64.535	76.419	1.184

Anexo 5. Cadenas completas de Probabilidades transicionales estimadas, se presentan de manera sobrepuesta y cada color representa una cadena (MCMC). **A**= Permanece en bosque, **B**= Traspaso de bosque a matriz, **C**= Permanece en matriz, **D**= Traspaso de matriz a bosque.

