Review article doi: 10.5154/r.rchscfa.2014.10.052

Assisted migration of forest populations for adapting trees to climate change

Migración asistida de las poblaciones forestales para la adaptación de árboles ante el cambio climático

Cuauhtémoc Sáenz-Romero*[1]; Roberto A. Lindig-Cisneros[2]; Dennis G. Joyce[3]; Jean Beaulieu[4]; J. Bradley St. Clair[5]; Barry C. Jaquish[6].

[1]Universidad Michoacana de San Nicolás de Hidalgo (IIAF-UMSNH). Instituto de Investigaciones Agropecuarias y Forestales, Av. San Juanito Itzícuaro s/n, col. Nueva Esperanza. C. P. 58330. Morelia, Michoacán, México. csaenzromero@gmail.com Tel.: (443) 334 0475 ext. 117-118 (*Corresponding author).

[2]Universidad Nacional Autónoma de México (IIES-UNAM). Instituto de Investigaciones en Ecosistemas y Sustentabilidad, Antigua Carretera a Pátzcuaro núm. 8701, col. Ex-hacienda de San José de La Huerta. C. P. 58190. Morelia, Michoacán, México.

[3]Independent contractor, 449 Walls Road, Sault Ste. Marie. Ontario P6A 6K4 Canada.

[4]Ressources Naturelles Canada, Service canadien des forêts, Centre canadien sur la fibre de bois,.1055 rue du P. E. P. S., C. P. 10380. Succ. Sainte-Foy, Québec QC, G1V 4C7, Canada.

[5]US Forest Service, Pacific Northwest Research Station 3200 SW Jefferson Way, Corvallis, Oregon 97331-4401, USA

[6]Tree Improvement Branch, B.C. Ministry of Lands, Forests and Natural Resource Operations, Kalamalka Forestry Centre, 3401 Reservoir Rd, Vernon BC, V1B 2C7, Canada.

Abstract

We present evidence that climatic change is an ongoing process and that forest tree populations are genetically differentiated for quantitative traits because of adaptation to specific habitats. We discuss in detail indications that the shift of suitable climatic habitat for forest tree species and populations, as a result of rapid climatic change, is likely to cause significant stresses to natural tree populations. Due to the physical limits of natural migration, tree populations will be unable to keep pace with the moving target that their suitable climatic habitat will become. The consequent decoupling between natural populations and the climate for which they are adapted, will likely cause large forest decline, a phenomenon that is already underway in several forests of the world. In order to accommodate climate change, what are our forest management options? What would be the consequences of inaction? We describe and discuss assisted migration, which is the physical realignment of natural populations to the climate for which they are adapted, by reforestation in sites where their suitable climate is predicted to occur in the future, as an active management option with the aim of maintaining healthy tree ecosystems in the future.

Keywords: Genetic differentiation, suitable climatic habitat, adaptational lag, forest decline, reforestation.

Resumen

En este trabajo se presenta evidencia de que el cambio climático es un proceso que está en curso y que las poblaciones de árboles forestales son genéticamente diferenciadas en caracteres cuantitativos debido a la adaptación en hábitats específicos. Se discuten en detalle las evidencias de que el desplazamiento del hábitat climático apropiado para especies y poblaciones de árboles forestales, debido al rápido cambio climático, probablemente causará estrés importante a las poblaciones naturales de árboles. Debido a los límites físicos de la migración natural, las poblaciones de árboles serán incapaces de mantenerse acopladas al blanco móvil en el que se convertirá su hábitat climático apropiado. El consiguiente desacoplamiento entre las poblaciones naturales y el clima para el cual están adaptadas, provocará probablemente mayor declinación forestal, como ya está sucediendo en varios bosques del mundo. Con el fin de adaptarse al cambio climático, ¿Qué opciones de manejo forestal se tienen? ¿Cuáles podrían ser las consecuencias de la inacción? Se describe y discute la migración asistida, que consiste en la realineación física de poblaciones naturales con el clima para el cual están adaptadas, mediante la reforestación de los sitios donde se proyecta que el clima propicio ocurrirá en el futuro. Lo anterior se considera una opción de manejo activo para mantener los ecosistemas con árboles sanos en el futuro.

Palabras clave: Diferenciación genética, hábitat climático propicio, retraso adaptativo, declinación forestal, reforestación.

Please cite this article as follows (APA 6): Sáenz-Romero, C., Lindig-Cisneros, R. A., Joyce, D. G., Beaulieu, J., Bradley, J. St. C., & Jaquish, B. C. (2016). Assisted migration of forest populations for adapting trees to climate change. *Revista Chapingo Serie Ciencias Forestales y del Ambiente*, *22*(3), 303-323. doi: 10.5154/r.rchscfa.2014.10.052

Received: October 28, 2014 / Accepted: May 20, 2016.

RCHSCFA

www.chapingo.mx/revistas/forestales

Introduction

Climate change presents considerable challenges for forest managers and ecologists in terms of practicing effective management activities for either commercial or conservation purposes. Ongoing climate change has already generated heat waves, droughts and precipitation events of unprecedented intensity and frequency (Hansen, Sato, & Ruedy, 2012).

As a consequence of climate change, models predict that suitable climatic habitats for most of the current North American biomes will either shift to more northerly latitudes, climb to higher elevations, expand (xeric biomes, such as dry deciduous forest), shrink (several temperate and high altitude biomes, such as alpine forest) or disappear (rare and humid biomes, such as cloud forest) (Aitken, Yeaman, Holliday, Wang, & Curtis-McLane, 2008; Rehfeldt, Crookston, Sáenz-Romero, & Campbell, 2012; Rehfeldt et al., 2014).

In this paper, we present and discuss indications that the shift in geographic location of suitable climatic habitat for forest tree species because of rapid climatic change will be likely to cause important stresses on natural tree populations. Due to the physical limits of natural migration (the speed at which processes such as seed dispersal, establishment, competition and sexual maturation can take place), tree populations will be challenged to keep pace with the moving target that their suitable climatic habitat will become. We address the following questions: In order to accommodate climate change, what forest management options do we have? What would be the consequences of inaction, i.e., continuing as if climate change does not exist? We aim to provide foresters with a framework of basic knowledge regarding the magnitude and speed of climate change and its current and potential effects on forest resources, as well as suggesting some options for active management aimed at maintaining healthy tree ecosystems in the future.

Predictions of climatic change

It is expected that climate change will increase annual average temperatures and modify precipitation patterns. In many cases, precipitation will decrease (generally inland, while it may increase along some coastlines). In general, the expected temperature increases will be of greater magnitude towards the poles (as high as 6.9 °C by year 2090) compared to near the equator (as low as 1.8 °C), relative to a normalized period (1961-1990 or 1951-1990) (Hansen et al., 2012; World Meteorological Organization [WMO], 2013).

Differences in climate change predictions among the various greenhouse gas emission scenarios are greater

Introducción

El cambio climático representa desafíos importantes para los manejadores forestales y ecologistas en cuanto a la práctica de actividades de manejo eficaces, ya sea para fines comerciales o de conservación. El cambio climático en curso ya ha generado olas de calor, sequías y eventos de precipitación de intensidad y frecuencia sin precedentes (Hansen, Sato, & Ruedy, 2012).

Como consecuencia del cambio climático, los modelos predicen que los hábitats climáticos apropiados para la mayoría de los biomas actuales de América del Norte se desplazarán a latitudes más al Norte, ascenderán a altitudes mayores, se expandirán (biomas xerófilos, como el bosque seco caducifolio), se contraerán (varios biomas templados y de gran altitud, como el bosque alpino) o desaparecerán (biomas raros y húmedos, como el bosque de niebla) (Aitken, Yeaman, Holliday, Wang, & Curtis-McLane, 2008; Rehfeldt, Crookston, Sáenz-Romero, & Campbell, 2012; Rehfeldt et al., 2014).

En este trabajo se presentan y discuten evidencias de que el desplazamiento de la ubicación geográfica del hábitat climático apropiado para las especies de árboles forestales debido al rápido cambio climático probablemente cause presiones importantes en las poblaciones de árboles naturales. Debido a los límites físicos de la migración natural (la velocidad a la que los procesos tales como la dispersión de semillas, el establecimiento, la competencia y la maduración sexual pueden ocurrir), las poblaciones de árboles se enfrentarán al desafío de mantener el ritmo con el blanco móvil en el que se convertirá su hábitat climático apropiado. Se plantean las siguientes preguntas: Con el fin de adaptarse al cambio climático, ¿Qué opciones de manejo forestal tenemos? ¿Cuáles serían las consecuencias de la falta de acción, es decir, seguir actuando como si el cambio climático no existiese? El objetivo es proporcionar a los silvicultores un marco de conocimientos básicos en cuanto a la magnitud y velocidad del cambio climático y sus efectos actuales y potenciales sobre los recursos forestales, así como sugerir algunas opciones para un manejo activo dirigido a mantener ecosistemas de árboles sanos en el futuro.

Predicciones sobre el cambio climático

Se espera que el cambio climático aumente las temperaturas medias anuales y modifique los patrones de precipitación. En muchos casos, la precipitación disminuirá (por lo general hacia el interior, mientras que puede aumentar a lo largo de algunas costas). En general, los aumentos de temperatura esperados serán de mayor magnitud hacia los polos (tan alto como 6.9 °C para el año 2090) en comparación con las proximidades al ecuador (tan bajo como 1.8 °C),

for the distant future (end of the century), depending on the model assumptions related to the growth rates of the world economy and human population and to advances in technology (Intergovernmental Panel on Climate Change [IPCC], 2000). However, there is less doubt regarding the accuracy of temperature increases predicted for the near future (around 2030; Sáenz-Romero et al., 2010). Actions must be taken to ensure that the forests harvested today are re-planted with genetic resources that are adapted for the temperatures predicted for the period centered around 2030 or at most 2060, in order to avoid the excessive forfeiture of growth that will occur if these trees are planted on a site where suitable climate will not occur until too far ahead into the future (Ukrainetz, O'Neill, & Jaquish, 2011).

Climatic change that has already occurred

For various reasons, it is difficult to say how much the climate has already changed: (a) Consensus is required on what constitutes the period of reference and it can be difficult to obtain complete meteorological records over large geographic areas for that particular period, (b) Intrinsic climatic variability exists from year to year, (c) Climate change has produced an increase in within-year variability and (d) Climate change is not uniform; it presents complex regional patterns (Hansen et al., 2012).However, even considering all of the above factors, general patterns do emerge. Global mean annual land (oceans excluded) temperature was 0.8 °C warmer in the decade 2000-2010 than during the period of 1961-1990. This land temperature increase was greater in the northern (0.9 °C) than in the southern (0.5 °C) hemisphere (WMO, 2013).

The incidence of extreme temperatures has increased dramatically: in the last 30 years, extreme high temperatures occurred over ten times more often than was the case before 1950. This means that heat waves (three standard deviations above the average of maximum temperatures for the 1951-1990 base period), occurred over 10 % of the Earth´s land surface over the period 1981-2010, while such extreme heat events occurred on average over only 1 % of the land surface between 1951 and 1990 (Hansen et al., 2012).

Of great concern, however, is that such a trend will continue because of the continuing accumulation of CO_2 in the atmosphere. In preindustrial times, the level of atmospheric CO_2 was 280 ppm, but it averaged 362 ppm in the decade 1991-2000, 380 ppm in the decade 2001-2010 and 389 ppm in the year 2010 (WMO, 2013) and 397 ppm in 2014 (Hansen & Sato, 2015). There has certainly been no indication of any decrease in the rate of atmospheric CO_2 accumulation.

en relación con un periodo normalizado (1961-1990 o 1951-1990) (Hansen et al., 2012; World Meteorological Organization [WMO], 2013).

Las diferencias en las predicciones del cambio climático entre los diversos escenarios de emisiones de gases de efecto invernadero son mayores para un futuro lejano (finales del siglo), dependiendo de los supuestos del modelo relacionado con las tasas de crecimiento de la economía mundial y de la población humana y con los avances en la tecnología (Intergovernmental Panel on Climate Change [IPCC], 2000). Sin embargo, hay menor duda sobre la precisión de los aumentos de temperatura pronosticados para el futuro cercano (en torno a 2030; Sáenz-Romero et al., 2010). Deben llevarse a cabo acciones para garantizar que los bosques aprovechados hoy sean replantados con recursos genéticos que estén adaptados a las temperaturas previstas para la década centrada en el año 2030, o cuando mucho 2060. Lo anterior con el fin de evitar la pérdida excesiva de crecimiento que se producirá si estos árboles son plantados en un sitio donde el clima propicio no se presentará sino hasta un futuro demasiado lejano (Ukrainetz, O'Neill, & Jaquish, 2011).

Cambio climático que ya se ha producido

Por diversas razones, es difícil decir hasta qué punto el clima ya ha cambiado: (a) se requiere consenso sobre lo que constituye el periodo de referencia y puede ser difícil obtener registros meteorológicos completos de grandes áreas geográficas para ese periodo en particular, (b) existe una variabilidad climática intrínseca año tras año, (c) el cambio climático ha producido un aumento de la variabilidad dentro de un año, y (d) el cambio climático no es uniforme, presenta patrones regionales complejos (Hansen et al., 2012). Sin embargo, incluso teniendo en cuenta todos los factores anteriores, los patrones generales surgen. Globalmente, la temperatura media anual de la tierra (excluyendo los océanos) fue de 0.8 °C más caliente en la década 2000-2010, que durante el periodo de 1961-1990. Este aumento de la temperatura de la tierra fue mayor en el hemisferio norte (0.9 °C) que en el sur (0.5 °C) (WMO, 2013).

La incidencia de temperaturas extremas ha aumentado dramáticamente: en los últimos 30 años, temperaturas extremadamente altas ocurrieron más de 10 veces con mayor frecuencia de lo que ocurrían antes de 1950. Esto significa que las olas de calor (tres desviaciones estándar por encima de la media de las temperaturas máximas para el periodo base de 1951-1990) ocurrieron sobre 10 % de la superficie terrestre de la Tierra durante el periodo 1981-2010, mientras que este tipo de eventos de calor extremo se produjeron en promedio sobre sólo el 1 % de la superficie terrestre entre 1951 y 1990 (Hansen et al., 2012).

Basic concepts of adaptive genetic differentiation among forest tree populations

Forest tree species and populations have evolved to adapt to the environment in which they grow (Rehfeldt, 1988). This evolution occurred at both species and population levels. Typically, populations of widely distributed forest tree species differentiate genetically in order to adapt to the climate (Rehfeldt et al., 2002), soil conditions and factors of disturbance (e. g., outbreaks of fire and pests) that prevail where they grow (Alfaro et al., 2014). Genetic differentiation means that populations of the same species can differ from each other in one or more traits that allow them to survive, grow, compete and reproduce in a given environment. Examples of such adaptive traits are the timing and rate of growth, resistance to frost damage or to drought stress, seed set and dispersal (distance and timing).

The result of this microevolution of populations in montane regions, for example, is that within the same forest species, populations from low altitudes can grow more and for a longer period of time during the frost-free season, but are more susceptible to frost damage during the cold days that can occur in late spring or early autumn. In contrast, populations from high altitudes grow less and over a shorter period of time and are much more resistant to frost damage (Rehfeldt, 1988).

Decoupling of populations from the climate for which they are adapted

Climate change is expected to decouple forest tree populations from the climate to which they are adapted. In other words, the climate for which they have evolved will occur in a different place or may even disappear entirely (Rehfeldt et al., 2012). This will create physiological stresses because of the increased temperatures combined, in many cases, with reduced precipitation. It is likely that the trees will be much more susceptible to attack by endemic insects and diseases, the populations of which have always been present, but the trees will be weakened and thus less able to successfully cope with the attack. Although phenotypic plasticity (plant ability to respond to environmental change) may mitigate the impacts of decoupling, the capacity for response may be exceeded and the stress induced by environmental factors could prove to be too strong for the plants (Mátyás et al., 2010).

Evidence from packrat middens (from fossilized plants on waste food rat sites) clearly indicates that, at least initially with climate change, plant species extirpation far exceeds immigration, leading to an impoverished flora (Betancourt, 1990). In fact, there are numerous documented examples of sudden forest decay attributable to climatic changes that have

Es de gran preocupación, que esta tendencia continuará debido a la acumulación de CO_2 en la atmósfera. En tiempos preindustriales, el nivel de CO_2 en la atmósfera era de 280 ppm; pero promedió 362 ppm en la década 1991-2000, 380 ppm en el decenio 2001-2010, 389 ppm en el año 2010 (WMO, 2013) y 397 ppm en 2014 (Hansen & Sato, 2015). Ciertamente no ha habido ninguna indicación de cualquier disminución en la tasa de acumulación de CO_2 en la atmósfera.

Conceptos básicos de la diferenciación genética de adaptación entre poblaciones de árboles forestales

Especies y poblaciones de árboles forestales han evolucionado para adaptarse al entorno en el cual crecen (Rehfeldt, 1988). Esta evolución se produjo tanto a nivel especie como población. Por lo general, las poblaciones de especies de árboles forestales ampliamente distribuidas, se diferencian genéticamente con el fin de adaptarse al clima (Rehfeldt et al., 2002), las condiciones del suelo y los factores de perturbación (por ejemplo, los brotes de incendios y plagas) que prevalecen en donde crecen (Alfaro et al., 2014). La diferenciación genética significa que las poblaciones de la misma especie pueden diferir entre sí en uno o más rasgos que les permiten sobrevivir, crecer, competir y reproducirse en un entorno determinado. Ejemplos de tales rasgos adaptativos son el tiempo y la tasa de crecimiento, la resistencia al daño por heladas o al estrés por sequía, y la formación y dispersión de semillas (distancia y tiempo).

El resultado de esta microevolución de las poblaciones en regiones montañosas, por ejemplo, es que dentro de las mismas especies forestales, las poblaciones de bajas altitudes pueden crecer más y por un periodo largo durante la temporada sin heladas, pero son más susceptibles al daño por heladas durante los días fríos que pueden ocurrir a finales de la primavera o principios del otoño. Por el contrario, las poblaciones de altitudes altas crecen menos y durante un periodo más corto de tiempo y son mucho más resistentes al daño por heladas (Rehfeldt, 1988).

Desacoplamiento de las poblaciones del clima para el cual están adaptadas

Se espera que el cambio climático desacople las poblaciones de árboles forestales del clima para el cual están adaptadas. En otras palabras, el clima para el cual han evolucionado ocurrirá en un lugar diferente o incluso podrá desaparecer por completo (Rehfeldt et al., 2012). Esto creará presiones fisiológicas debido al aumento de temperatura combinado, en muchos casos, con precipitación reducida. Es probable que los árboles sean mucho más susceptibles al ataque de insectos y enfermedades endémicos, las poblaciones de las cuales siempre han estado presentes, pero los árboles serán

already taken place, mostly at the low altitudinal limits or at the southern limit of species distributions (in the northern hemisphere). For example, a massive forest decline killed 12,000 km^2 of *Pinus edulis* Engelm. (pinyon pine) in southwestern USA during the drought period of 2000-2003 (Breshears et al., 2005), a sudden decline of *Populus tremuloides* Michx. (aspen) was observed in the Rocky Mountains, USA (Rehfeldt, Ferguson, & Crookston, 2009), likewise for *Cedrus atlantica* (Endl) G. Manetti ex Carriére in the Moyen Atlas mountain range, Morocco (Mátyás, 2010) (Figure 1) and for *Fagus sylvatica* L. (beech) in South-west Hungary (Mátyás et al., 2010). In Catalonia, in northeastern Spain, declining species are already being replaced by more drought-tolerant species, as can be seen in the example of *F. sylvatica* being replaced by *Quercus ilex* L. (Peñuelas, Oyaga, Boada, & Jump, 2007).

Can tree population distributions keep pace with climate change?

There is a common belief among the general public that nature allows species to evolve and populations to adapt to environmental changes (such as the glaciations) and that therefore this should occur once again in response to climatic change (Hansen, 2009). This belief is mostly wrong, at least for tree populations. The problem is the speed of the current, human-induced climate change (Hansen, 2009). One way to visualize the problem is to measure the speed in the past at which tree populations have tracked the climate for which they are adapted, e.g., at the end of a period of glaciation, and then compare that with the speed at which these populations are moving at present (Aitken, Yeaman, Holliday, Wang, & Curtis-McLane, 2008; Savolainen, Pyhajarvi, & Knurr, 2007). For example, *Fagus grandifolia* Ehrh. (American beech) and *Acer rubrum* L. (red maple) moved north by less than 100 m per year following the last glaciation, but tracking current climate change would require a much faster rate of movement (McLachlan, Clark, & Manos, 2005). Biomes would need to move more than 1 km per year to track the suitable habitats predicted for the next 100 years, even without considering water barriers and human development (Malcolm, Markham, Neilson, & Garaci, 2002). Some populations of *Pinus sylvestris* L. would need to move between 700 and 1500 km (from central-southern Russia towards Siberia) in order to track the climates predicted for the year 2090 (Tchevakova, Rehfeldt, & Parfenova, 2005). This represents a movement of approximately 12.2 km per year. Based on these examples, in order to successfully track these climates, geographic shifts of tree populations will have to be 10 to 100 times faster than they have been in the past or are at present.

In mountain regions, tracking predicted habitats will require upward altitudinal movement. In fact, some

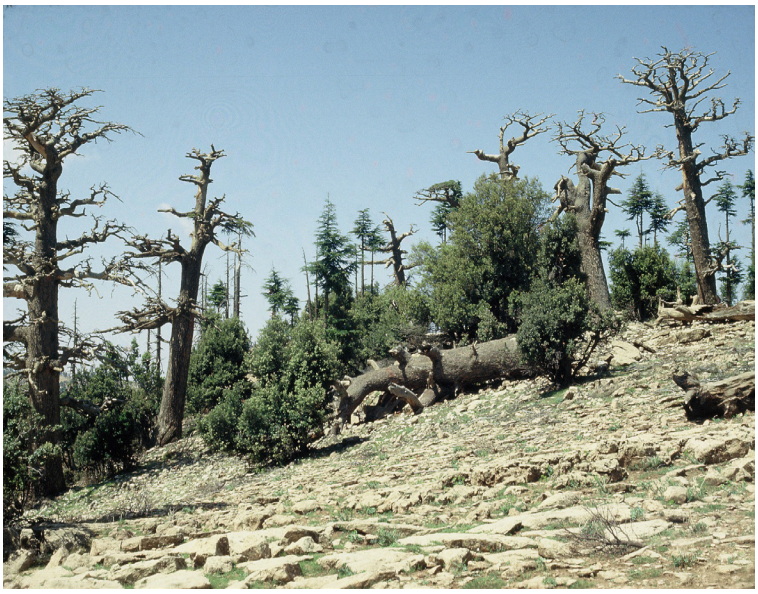
debilitados y por lo tanto, menos capaces de afrontar con éxito el ataque. A pesar de que la plasticidad fenotípica (capacidad de la planta para responder a los cambios ambientales) puede mitigar los efectos del desacoplamiento, la capacidad de respuesta puede ser superada y el estrés inducido por factores ambientales, podría ser demasiado fuerte para las plantas (Mátyás et al., 2010).

La evidencia de montículos de neotoma (de plantas fosilizadas en sitios de desechos de comida de rata) indica claramente que, al menos inicialmente con el cambio climático, la extirpación de las especies de plantas excede por mucho la inmigración, lo que lleva a una flora empobrecida (Betancourt, 1990). Existen numerosos ejemplos documentados de deterioro forestal repentino atribuible a los cambios climáticos que ya han tenido lugar, principalmente, en los límites altitudinales bajos o en el límite sur de las distribuciones de las especies (en el hemisferio norte). Por ejemplo, un declive forestal masivo mató 12,000 km^2 de *Pinus edulis* Engelm. (pino piñonero) en el suroeste de los Estados Unidos durante el periodo de sequía de 2000-2003 (Breshears et al., 2005), un declive repentino de *Populus tremuloides* Michx. (álamo temblón) se observó en las Montañas Rocosas, EE.UU. (Rehfeldt, Ferguson, & Crookston, 2009), lo mismo para *Cedrus atlantica* (Endl) G. Manetti ex Carriére en la cordillera del Atlas Medio, Marruecos (Mátyás, 2010) (Figura 1) y para *Fagus sylvatica* L. (haya) en el sudoeste de Hungría (Mátyás et al., 2010). En Cataluña, en el noreste de España, las especies en declive ya están siendo reemplazadas por especies más tolerantes a la sequía, como puede verse en el ejemplo de *F. sylvatica* siendo sustituido por *Quercus ilex* L. (Peñuelas, Oyaga, Boada, & Jump, 2007).

¿Pueden las distribuciones de poblaciones de árboles mantenerse al ritmo de cambio climático?

Hay una creencia común entre el público en general que la naturaleza permite que las especies evolucionen y que las poblaciones se adapten a cambios ambientales (como las glaciaciones) y que, por tanto, esto debería ocurrir una vez más en respuesta al cambio climático (Hansen, 2009). Esta creencia es en su mayoría errónea, al menos para las poblaciones de árboles. El problema es la velocidad del cambio climático actual inducido por el hombre (Hansen, 2009). Una manera de visualizar el problema es medir la velocidad en el pasado a la cual las poblaciones de árboles han perseguido el clima para el que están adaptadas; por ejemplo, al final de un periodo de glaciación y luego comparar eso con la velocidad a la que estas poblaciones se están moviendo (Aitken, Yeaman, Holliday, Wang, & Curtis-McLane, 2008; Savolainen, Pyhajarvi, & Knurr, 2007). Por ejemplo, *Fagus grandifolia* Ehrh. (Haya americana) y *Acer rubrum* L. (arce rojo) se trasladaron hacia el norte a menos de 100 m por año después de la última glaciación, pero

A)



B)

Figure 1. (A) Decay of *Cedrus atlantica* G. Manetti in the Moyen Atlas mountain range in Morocco (photo courtesy of Csaba Mátyás). (B) Defoliated tree of *Pinus pseudostrobus*, apparently caused by drought stress linked to climate change, Michoacán, central-western Mexico.

Figura 1. (A) Decaimiento del *Cedrus atlantica* G. Manetti en la cordillera del Atlas Medio en Marruecos (foto cortesía de Csaba Mátyás). (B) Árbol defoliado de *Pinus pseudostrobus*, aparentemente causado por el estrés por sequía vinculado al cambio climático, Michoacán, en el centro-oeste de México.

tree populations are already moving upwards by natural means, but at a lower rate than that required to keep pace with climate change. Several woody plant and grass species of the forest in some mountains in France have moved upwards by an average of 2.9 m per year over the last 30 years (although averaging woody and grass species); however, tree species move much more slowly than grass species and their average shift has been lower than 2.9 m per year (Lenoir, Gégout, Marquet, de Ruffray, & Brisse, 2008). Considering that the mean annual temperature has increased by 0.9 to 1.0 °C in the alpine regions of France since the early 1980s (Lenoir et al., 2008), and assuming a lapse rate (rate of temperature change for a given change in altitude) of 0.5 °C per 100 m of altitudinal difference, an upward shift of approximately 180 m in 30 years, or the equivalent of 6 m in altitude per year, would be required.

The upper altitudinal limit of *F. sylvatica* in the Catalonian Pyrenees, Spain, has moved an average of 43.5 m in a period of approximately 80 years, which is equivalent to a shift of about 0.5 m per year. Mean annual temperature has increased by 1.5 °C since 1950 (Peñuelas et al., 2007). Considering the same temperature lapse rate, an upward shift of populations of 6 m per year would be required to account for the shift in climate since 1950. To conclude from the above examples, the natural upward shift in altitude would need to take place at a rate that is between two and 12 times faster than is currently the case. There are also other examples where the vegetation presents no migration and this even occurs in the Arctic, where the largest increases in temperature are observed. This might be due to the natural isolation that acts to limit the expansion of new species in this region (Prach et al., 2010).

Assisted migration, assisted colonization or assisted relocation

The inescapable conclusion is that, for a large number of tree species, human intervention will be needed to match (realign) the populations to the environment to which they are adapted. This human assisted realignment has been called assisted migration, assisted colonization, assisted relocation or facilitated migration (Aitken, et al., 2008; Hewitt et al., 2011; Pedlar et al., 2012; Rehfeldt et al., 2002; Tchebakova et al., 2005).

In general, seed and seedling movement must be upwards and towards the respective poles of each hemisphere. This can be achieved by management practices such as collecting seeds from a given natural population, using these to produce seedlings in a nursery and planting them in a location at which a suitable climate is predicted at a given future time period (not at the original provenance). This shift of

de seguir el cambio climático requeriría una velocidad mucho más rápida de movimiento (McLachlan, Clark, & Manos, 2005). Los biomas necesitarían desplazarse a más de 1 km por año para acompañar a los hábitats apropiados pronosticados para los próximos 100 años, incluso sin tener en cuenta las barreras de agua y el desarrollo humano (Malcolm, Markham, Neilson, & Garaci, 2002). Algunas poblaciones de *Pinus sylvestris* L. tendrían que desplazarse entre 700 y 1,500 km (desde el centro-sur de Rusia, hacia Siberia) con el fin acompañar a los climas pronosticados para el año 2090 (Tchevakova, Rehfeldt, & Parfenova, 2005). Esto representa un movimiento de aproximadamente 12.2 km por año. Basándose en estos ejemplos, con el fin de seguir con éxito estos climas, los desplazamientos geográficos de las poblaciones de árboles tendrán que ser de 10 a 100 veces más rápidos de lo que han sido en el pasado o de lo que son en la actualidad.

En las regiones montañosas, el seguimiento de los hábitats predichos requerirá movimiento altitudinal. Algunas poblaciones de árboles ya se están moviendo hacia arriba por medios naturales, pero a una tasa menor que la requerida para mantener el ritmo con el cambio climático. Varias especies de plantas leñosas y de pastos del bosque en algunas montañas en Francia se han movido hacia arriba a un promedio de 2.9 m por año durante los últimos 30 años (aunque con un promedio de especies leñosas y de pastos); sin embargo, las especies de árboles se mueven mucho más lentamente que las especies de gramíneas y su movimiento promedio ha sido inferior a 2.9 m por año (Lenoir, Gégout, Marquet, de Ruffray, & Brisse, 2008). Teniendo en cuenta que la temperatura media anual se ha incrementado de 0.9 a 1.0 °C en las regiones alpinas de Francia desde inicios de la década de 1980 (Lenoir et al., 2008), y asumiendo un gradiente adiabático (velocidad de cambio de temperatura para un cambio dado en la altitud) de 0.5 °C por cada 100 m de diferencia altitudinal, sería necesario un desplazamiento hacia arriba de aproximadamente 180 m en 30 años, o el equivalente de 6 m de altitud por año.

El límite altitudinal superior de *F. sylvatica* en el Pirineo Catalán, España, se ha movido en promedio 43.5 m en un periodo de aproximadamente 80 años, lo que equivale a un desplazamiento de aproximadamente 0.5 m por año. La temperatura media anual ha aumentado en 1.5 °C desde 1950 (Peñuelas et al., 2007). Considerando el mismo gradiente de temperatura, un desplazamiento hacia arriba de las poblaciones de 6 m por año sería necesario para adoptar el cambio en el clima a partir de 1950. Basándose en los ejemplos anteriores, se puede concluir que el movimiento ascendente natural en altitud debería tener lugar a una tasa entre dos y 12 veces más rápido de lo que se da actualmente. También hay otros ejemplos en los que la vegetación no presenta migración alguna y esto ocurre incluso en

seed sources is needed to account for recent past climate change as well as that expected during the lifetime of the planted tree. In other words, healthy trees well adapted to these conditions must be present in order to produce seeds and seedlings that can survive and mature in these future conditions. Indeed, these may well need to be moved again in the future if climate change continues and the natural migration rate is still too small. This proposed management strategy breaks one fundamental concept of classic restoration ecology: that local seed sources are normally best. It seems that this is no longer true for many tree populations.

Planning assisted migration

Planning of assisted migration requires knowledge of the relationship between contemporary populations and their climate, and only then to predict where and when such climates will occur in the future and make decisions regarding when to move what population and to where. For example, based on estimates of the current and future (year 2030) suitable climate for Mexican pine populations distributed in Michoacán state (central-western Mexico), it was concluded that in order to match the climate predicted for the year 2030, an upward shift of 300 to 400 m would be required to compensate for a predicted temperature increase of 1.5 °C (Sáenz-Romero et al., 2010). This means that, if the process begins now, an upward movement of 16 m per year will be required, considering the long generational period of pine species and the age of sexual maturity, however, it might be more effective to move the populations by means of a reforestation program as soon as possible. For example: collect seeds in early 2015, produce seedlings in 2015-2016 in a nursery and plant these in the field during the rainy season of 2016, in a place where suitable climate is predicted for the 2030s. By the target year of 2030, these individuals would be around 15 years old and, assuming the program is successful, the planted trees would then be producing seeds. These seeds could in turn begin to naturally establish a new population adapted to its new environment and thereby contribute to shifting the allele frequencies of surrounding local populations, or they could be collected and used in a further round of assisted migration. In the latter case, a new target climate for a future date of, for example, 2060 (hopefully predictions made in 2030 for 2060 will have more certainty than those made currently for 2060) might once again have to be identified.

Suitable climate habitat models can be built using more complex techniques, such as modeling the presence-absence of species of interest based on selection of relevant climatic variables. For example, contemporary and future (2060) suitable climatic habitats were modeled for *Pinus chiapensis* (Martínez) Andresen, a rare Mexican pine, and the maps produced

el Ártico, donde se observan los mayores incrementos en la temperatura. Esto podría deberse al aislamiento natural que actúa para limitar la expansión de nuevas especies en esta región (Prach et al., 2010).

Migración asistida, colonización asistida o reubicación asistida

La conclusión ineludible es que, para un gran número de especies de árboles, será necesaria la intervención humana para que coincidan (realinear) las poblaciones con el medio ambiente al que están adaptadas. Este realineamiento asistido por humanos ha sido llamado migración asistida, colonización asistida, reubicación asistida o migración facilitada (Aitken, et al., 2008; Hewitt et al., 2011; Pedlar et al., 2012; Rehfeldt et al., 2002; Tchebakova et al., 2005).

En general, el movimiento de semillas y plántulas debe ser ascendente y hacia los polos respectivos de cada hemisferio. Esto se puede lograr mediante prácticas de gestión, tales como la recolecta de semillas de una población natural dada, usando éstas para producir plántulas en un vivero y sembrarlas en una ubicación en la que se prevé un clima propicio en un futuro determinado (no en su procedencia original). Este cambio de fuentes de semillas es necesario para adoptar el cambio climático reciente, así como el esperado durante la vida del árbol plantado. En otras palabras, los árboles sanos bien adaptados a estas condiciones deben estar presentes con el fin de producir las semillas y plántulas que puedan sobrevivir y madurar en las condiciones futuras. De hecho, es muy posible que las poblaciones necesiten ser movidas ser movidas nuevamente si el cambio climático continúa y la tasa de migración natural es todavía demasiado pequeña. Esta estrategia de manejo propuesta rompe un concepto fundamental de la ecología de la restauración clásica: que las fuentes locales de semillas son normalmente las mejores. Parece que esto ya no es cierto para muchas poblaciones de árboles.

Planificación de la migración asistida

La planificación de la migración asistida requiere el conocimiento de la relación entre las poblaciones contemporáneas y su clima, y sólo entonces se podrá predecir dónde y cuándo estos climas ocurrirán y tomar decisiones respecto a cuándo se deberá mover qué población y hacia dónde. Por ejemplo, basado en las estimaciones del clima propicio actual y futuro (año 2030) para las poblaciones de pinos mexicanos distribuidas en el estado de Michoacán (centro-oeste de México), se concluyó que con el fin de que coincida con el clima previsto para el año 2030, un desplazamiento ascendente de 300 a 400 m sería obligado para compensar un aumento de temperatura estimado de 1.5 °C (Sáenz-Romero et al., 2010). Esto significa que, si

can be used to plan assisted migration (Sáenz-Romero et al., 2010; Figure 2). In other words, the development of species or population climate niche models under the contemporary climate could be used to project the future location of the climate niche; seed collection and seedling production could then be guided using the modeled current niche to plant in the future niche.

Modified seed zones for accommodating climatic change

Population movement for reforestation purposes has been a component of forest management for centuries. The initial goal of this action was simply to find the best source of seed; there were no thoughts or concerns about climate change or the need for assisted migration at that time. Seed sources were moved extensively until mortality and productivity losses in plantations, compared to adjacent naturally regenerated stands, became evident in many places (Isaac, 1949). A system for certification of the stand origin of forest tree seeds was established in Washington and Oregon states by the mid-1960s and seed zone maps were published in 1966. These maps were widely used and have served the purpose of ensuring the availability of adapted planting stock for reforestation and restoration. There is ongoing research and discussion directed towards the modification of such seed zones, aiming to collect seeds in a given seed zone but deploying the seedlings in a planting zone that is predicted to present a climate in the future that is similar to that of the zone in which the seed was collected.

The Ministry of Forests, Lands and Natural Resource Operations of British Columbia has amended its seed transfer guidelines to compensate for recent and future climatic change (O´Neill et al., 2008). In most class A and B (seed orchard and wild stand, respectively) seed zones, the upper elevation limit of seed transfer has been increased by 200 m to account for projected climate warming. Historically, seed transfer guidelines in British Columbia generally attempted to match the contemporary climates of the seed source and the planting sites. Under these new guidelines, current seed source climates will be similar to the projected future climate of planting sites.

In mountainous regions, altitudinal seed zones have been projected for contemporary and future climates. For example, it was suggested that seeds from the Mexican tree-line pine *Pinus hartwegii* Lindl., should be collected in the altitudinal band of 3,150 to 3,350 masl, but that the seedlings produced in nurseries from such seed should be planted at sites from 3,550 to 3,750 masl (an average of 400 m higher in altitude) in order to compensate for the climatic change predicted for the decade centered on the year 2030 (Loya-Rebollar et al., 2013) (Figure 3).

el proceso comienza ahora, se requerirá un movimiento hacia arriba de 16 m año, teniendo en cuenta el largo periodo generacional de especies de pino y su edad de madurez sexual; podría ser más eficaz mover las poblaciones por medio de un programa de reforestación tan pronto como sea posible. Por ejemplo: recoger las semillas a principios de 2015, producir plántulas en 2015-2016 en un vivero y plantar éstas en el campo durante la temporada de lluvias de 2016, en un lugar donde el clima propicio se prevé para la década de 2030. Para el año objetivo de 2030, estos individuos tendrían alrededor de 15 años de edad y, suponiendo que el programa sea exitoso, los árboles plantados estarían entonces produciendo semillas. Estas semillas podrían, a su vez, comenzar a establecer naturalmente una nueva población adaptada a su nuevo entorno y contribuir así a cambiar las frecuencias alélicas de las poblaciones locales de los alrededores, o podrían ser recogidas y usadas en una nueva ronda de migración asistida. En este último caso, un nuevo clima objetivo para una fecha futura de, por ejemplo, 2060 (Las predicciones hechas en 2030 para el 2060 tendrán más certeza que las realizadas actualmente para 2060) deben ser nuevamente identificado.

Modelos de hábitat climático apropiados pueden ser construidos utilizando técnicas más complejas, tal como el modelado de la presencia-ausencia de especies de interés basado en la selección de las variables climáticas relevantes. Por ejemplo, hábitats climáticos apropiados contemporáneos y futuros (2060) se modelaron para *Pinus chiapensis* (Martínez) Andresen, un pino mexicano raro, y los mapas producidos pueden utilizarse para planificar la migración asistida (Sáenz-Romero et al., 2010; Figura 2). En otras palabras, el desarrollo de modelos de nicho climático, ya sean de especies o poblacionales, bajo el clima contemporáneo podría ser utilizado para proyectar la ubicación futura del nicho climático; la recolección de semillas y la producción de plántulas podrían entonces ser guiadas usando el nicho actual modelado para plantar en el nicho futuro.

Zonas de semillas modificadas para ajustarse al cambio climático

Los movimientos de población con fines de reforestación han sido un componente del manejo forestal durante siglos. La meta inicial de esta acción era, simplemente, encontrar la mejor fuente de semilla; no había reflexiones o preocupaciones acerca del cambio climático o de la necesidad de migración asistida en aquel momento. Las fuentes de semillas fueron trasladadas extensivamente hasta que la mortalidad y las pérdidas de productividad en las plantaciones, en comparación con rodales adyacentes naturalmente regenerados, se hicieron evidentes en muchos lugares (Isaac, 1949). Se estableció un sistema para la certificación de origen de rodal de las semillas de árboles forestales en los

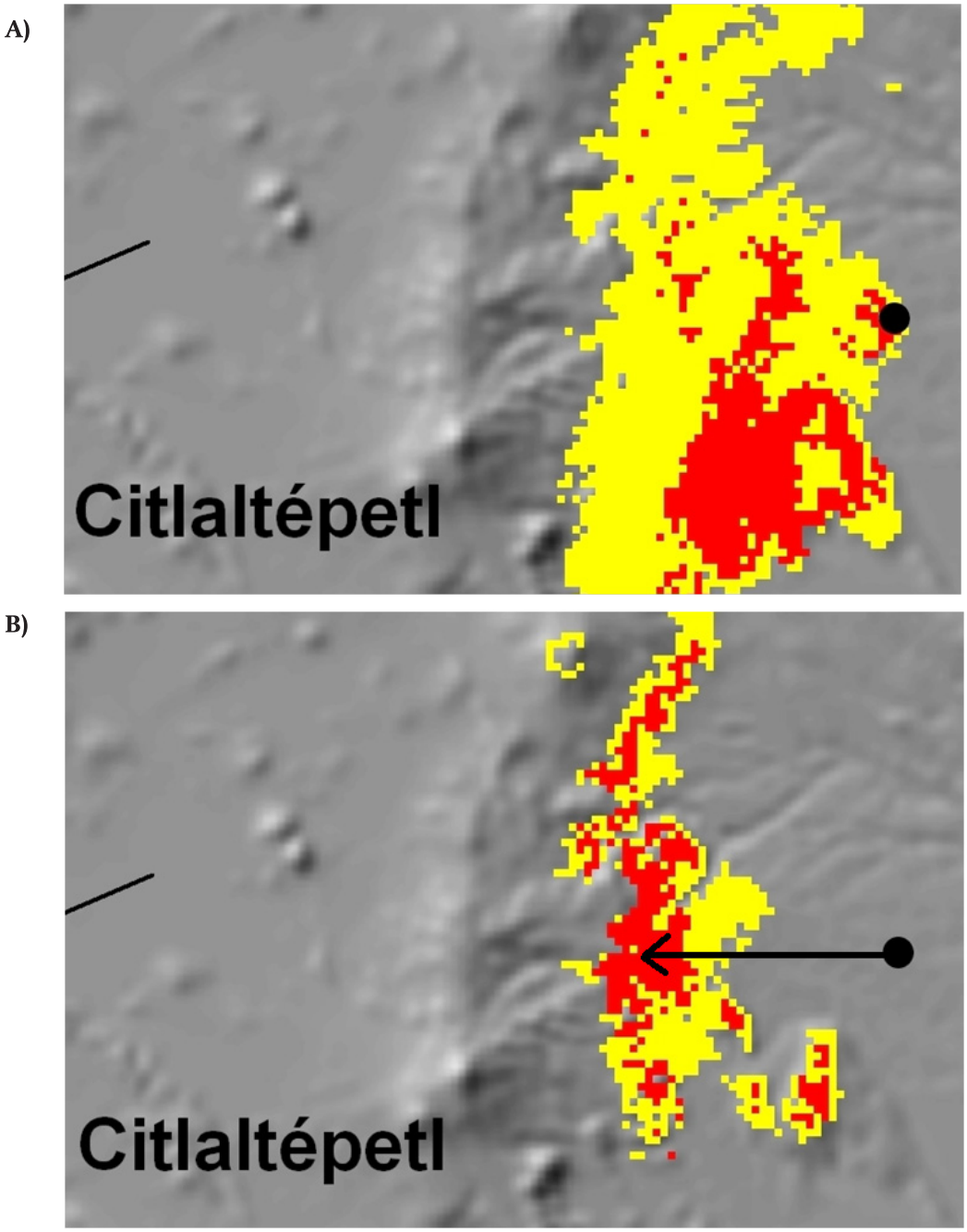


Figure 2. Predicted suitable climate habitat for *Pinus chiapensis*, at the eastern slopes of Sierra Madre Oriental, central-east Mexico; probability: yellow 50 to 80 %, red > 80 %; filled circle: actual population. (A) Current climate, (B) year 2060. Arrow in panel B indicates the assisted migration required from a current seed source to match a suitable climate predicted for 2060. Note from the relief that the suggested movement implies towards a higher altitude; Citlaltepetl (also known as Pico de Orizaba) is the highest volcano in Mexico. Modified after Sáenz-Romero et al. (2010).

Figura 2. Hábitat climático propicio previsto para *Pinus chiapensis*, en la vertiente oriental de la Sierra Madre Oriental, centro-este de México; probabilidad: amarillo 50 a 80 %, rojo > 80 %; círculo relleno: población actual. (A) Clima actual, (B) año 2060. La flecha en el panel B indica la migración asistida requerida de una fuente de semillas actual para que coincida con un clima propicio previsto para 2060. Nótese del relieve que el movimiento sugerido implica hacia una mayor altura; Citlaltépetl (también conocido como Pico de Orizaba) es el volcán más alto de México. Modificado a partir de Sáenz-Romero et al. (2010).

Selection of species for assisted migration

Selection of species to be moved by assisted migration is complicated in countries of extensive biodiversity, such as Mexico or Colombia. Which species should be chosen for relocation? It is clear that not all species can be moved. One option would be to give priority to those that are already on the brink of extinction; such is the case in three rare, endemic and endangered Mexican spruces: *Picea chihuahuana* Martínez, *Picea mexicana* Martínez and *Picea martinezii* Patterson, which present relictual, fragmented, inbred populations in northern Mexico. The contemporary and future suitable climate distributions of these species were delimited. Counterintuitively in this case, assisted

estados de Washington y Oregon a mediados de la década de 1960 y los mapas de zonas de semillas fueron publicados en 1966. Estos mapas fueron ampliamente utilizados y han servido con el propósito de asegurar la disponibilidad de un inventario de semillas adaptado para la reforestación y restauración. Hay investigaciones en curso y una discusión dirigida a la modificación de zonas de semillas, con el objetivo de recoger las semillas en dicha zona, pero colocando las plántulas en una zona de plantación en la que se prevé que se presente un clima que sea similar al de la zona en la que se recogieron las semillas.

El Ministerio de Bosques, Tierras y Operaciones de Recursos Naturales de Columbia Británica ha

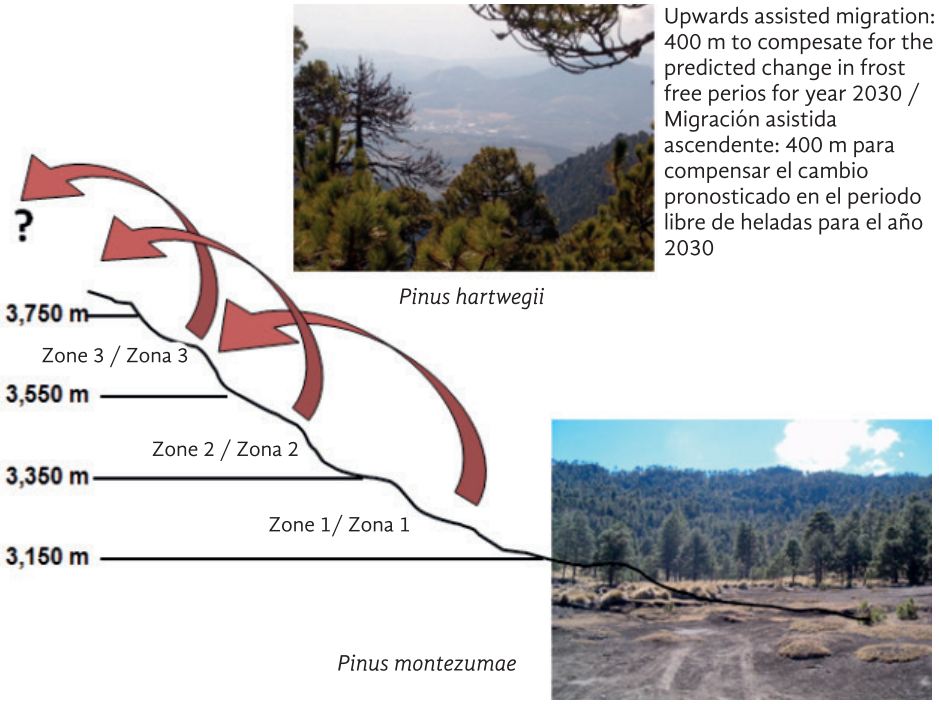


Figure 3. Suggested upward assisted migration of *Pinus hartwegii* populations at Pico de Tancítaro National Park, Michoacán, western Mexico, to match the climate predicted for the year 2030. Note that seeds collected in Zone 3 (high altitude) might have nowhere to go (because of the summit height in some mountains). These seedling would have to be translocated to other higher mountains. Zone 1 (low altitude) would need to be planted with a different species, such as *Pinus montezumae Lamb.*, which is naturally distributed immediately below *P. hartwegii* in altitude (Based on Loya-Rebollar et al., 2013).

Figura 3. Migración asistida ascendente sugerida de las poblaciones de *Pinus hartwegii* en el Parque Nacional Pico de Tancítaro, Michoacán, oeste de México, para que coincida con el clima pronosticado para el año 2030. Nótese que las semillas recolectadas en la Zona 3 (gran altura) podrían no tener lugar a donde ir (debido a la altitud de la cumbre de algunas montañas). Estas plántulas tendrían que ser trasladadas a otras montañas más altas. Zona 1 (baja altitud) tendría que ser plantada con una especie diferente, como *Pinus montezumae* Lamb., que se distribuye de forma natural inmediatamente por debajo de *P. hartwegii* en altitud (Basado en Loya-Rebollar et al., 2013).

migration needs to be towards more southern locations, since the highest mountains in Mexico are to the south of the current population locations (Ledig, Rehfeldt, Sáenz-Romero, & Flores-López, 2010) and also because Mexico is predicted to become more arid towards the North (Sáenz-Romero et al., 2010). This is a good example of why it is useful to define migration distance using climate variables and not simply in terms of geographic distances.

It has also been proposed that the species of greatest economic interest and/or those that constitute keystone species that provide the structure of a plant community (generally tree species) should have priority for assisted migration (Hewitt et al., 2011). It can thus be expected that when populations of such keystone species are established, they will provide suitable habitat for several other species, including fauna.

Assisted migration at northern latitudes

The climatic diversity of Ontario province, Canada, supports an ecological gradient that includes (from north to south): taiga and cold wetlands in the far north, boreal forest, northern deciduous forest, and eastern deciduous forest in the south. More than 80 tree species are native to one or more of these ecological regions, all of which reach either or both of the northern or southern limits of their contemporary natural range. Given the northern location of Ontario, the most obvious concern is that the early and sustained climate change expected for high latitudes will cause contraction (extirpation) of the southern boreal forest and that the speed of climate change will exceed the capacity of the northern boreal and deciduous forest species to colonize the emerging suitable habitat. Associated management issues include the determination of methods by which to delay the decline and extirpation of the southern boreal forest, but a subtler concern is that locally adapted populations of native tree species will be unable to adapt *in situ*. While the concerns are clear, the requisite management response is uncertain. This uncertainty centers on two factors; a) the speed and geographic heterogeneity of climate change, and b) the individualistic response of species to incremental changes in climate.

A recent case study of the eastern white pine (*Pinus strobus* L.) has documented an approach to strategic planning for assisted migration (Joyce & Rehfeldt, 2013). The case study described and mapped climatypes (*sensu* Rehfeldt & Jaquish, 2010) nested within the *P. strobus* species climatic niche model. Three General Circulation Climatic Models were then used to project the future geographic distributions of these climatypes. Four seed zones (yellow, green, blue and red – see Figure 4a) were employed to match climatypes to both contemporary and future redistributed suitable habitat. Unexpectedly,

modificado sus pautas de transferencia de semillas para compensar el cambio climático reciente y futuro (O´Neill et al., 2008). En la mayoría de las zonas de semillas de las clases A y B (huerto de semillas y rodal silvestre, respectivamente), el límite de elevación superior de transferencia de semillas se ha incrementado en 200 m para afrontar el calentamiento climático proyectado. Históricamente, las pautas de transferencia de semillas en Columbia Británica en general, trataron de igualarse a los climas contemporáneos de la fuente de semillas y los sitios de plantación. Bajo estas nuevas directrices, los climas de las fuentes de semillas actuales serán similares al clima futuro proyectado de los sitios de plantación.

En las regiones montañosas, las zonas de semillas altitudinales se han proyectado para climas actuales y futuros. Por ejemplo, se sugirió que las semillas del pino que conforma el límite superior altitudinal de los árboles en México, *Pinus hartwegii* Lindl., deberían recogerse en la banda altitudinal de 3,150 a 3,350 m, pero las plántulas producidas en viveros a partir de dichas semillas deben plantarse en sitios de 3,550 a 3,750 m (un promedio de 400 m más de altitud) para compensar el cambio climático previsto para la década centrada en el año 2030 (Loya-Rebollar et al., 2013) (Figura 3).

Selección de especies para la migración asistida

La selección de especies a ser movidas mediante la migración asistida se complica en países con amplia biodiversidad, tales como México o Colombia. ¿Qué especies deberían ser elegidas para la reubicación? Es evidente que no todas las especies se pueden mover. Una opción sería darle prioridad a las que ya están al borde de la extinción; tal como es el caso de tres raros abetos mexicanos, endémicos y en peligro de extinción: *Picea chihuahuana* Martínez, *Picea mexicana* Martínez y *Picea martinezii* Patterson que presentan poblaciones relicto, endogámicas y fragmentadas en el norte de México. Se delimitaron las distribuciones climáticas apropiadas contemporáneas y futuras de estas especies. Contraintuitivamente en este caso, la migración asistida tiene que ser hacia lugares más al sur, ya que las montañas más altas de México están al sur de las ubicaciones actuales de las poblaciones (Ledig, Rehfeldt, Sáenz-Romero, & Flores-López, 2010) y también porque se prevé que México se vuelva más árido hacia el Norte (Sáenz-Romero et al., 2010). Este es un buen ejemplo de por qué es útil definir la distancia de migración usando variables climáticas y no simplemente en términos de distancias geográficas.

También se ha propuesto que las especies de mayor interés económico y aquellas que constituyen una especie clave que proporcionan la estructura de una comunidad vegetal (por lo general especies de árboles) deberían tener prioridad para la migración asistida

the projections for the distribution of suitable habitat for 2060 (Figure 4b) illustrate that the persistence of the most northerly 'red' climatype is problematic, while the central (blue and green) and southern (yellow) climatypes are projected to be most suitable to the north and west of their current distribution.

Matching climatypes to habitat that will be suitable by the mid-century involves modifying existing seed transfer guidelines to collect seeds in current seed zones and subsequently deploy the reforestation stock to the geographic area predicted to represent the same seed zone by the mid-century. For example, we suggest collecting seeds from the current blue climatype (Figure 4a), producing seedlings in the nursery and then reforesting sites in the blue climatype projected for the year 2060 (Figure 4b).

Ecological restoration considering climatic change: New assemblages of species as "novel" ecosystems

There are many ecosystem management practices that should consider climate change for planning

(Hewitt et al., 2011). Por lo tanto, se puede esperar que cuando las poblaciones de dichas especies clave sean establecidas, proporcionarán un hábitat propicio para varias otras especies, incluyendo la fauna.

Migración asistida en latitudes del norte

La diversidad climática de la provincia de Ontario, Canadá, es compatible con un gradiente ecológico que incluye (de norte a sur): taiga y humedales fríos en el extremo norte, bosque boreal, bosque caducifolio del norte y bosque caducifolio del este en el sur. Más de 80 especies de árboles son nativas de una o más de estas regiones ecológicas, de las que todas alcanzan uno o ambos de los límites norte y sur de su rango de distribución natural contemporánea. Dada la ubicación norte de Ontario, la preocupación más obvia es que el cambio climático temprano y sostenido esperado para las latitudes altas provocará la contracción (extirpación) del bosque boreal del sur y que la velocidad del cambio climático excederá la capacidad de las especies de los bosques caducifolios y boreal del norte para colonizar el hábitat propicio emergente. Algunos problemas

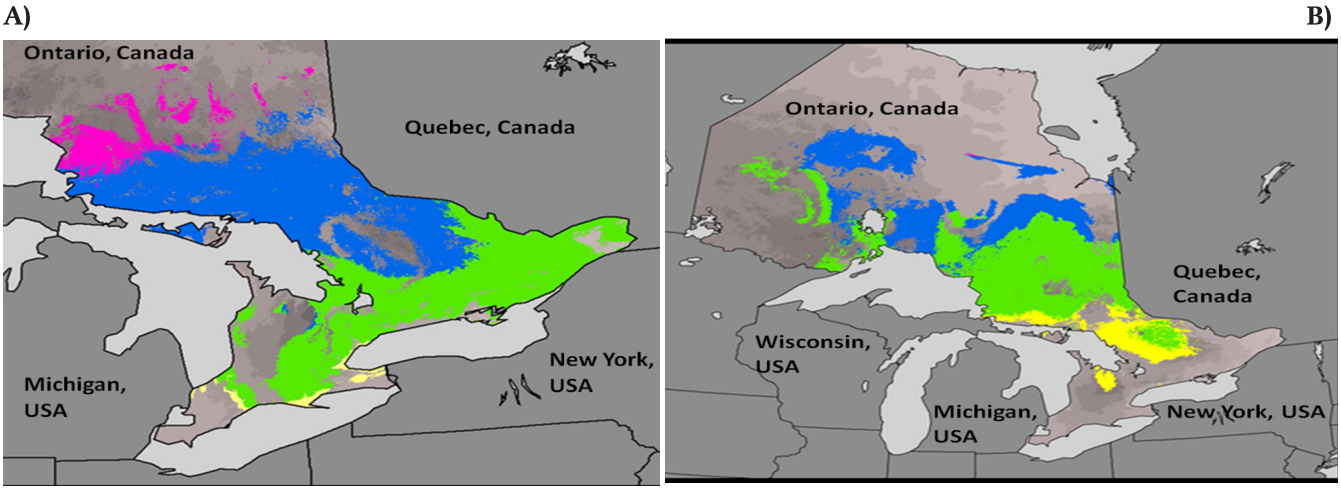


Figure 4. Four seed zones or climatypes (from south to north: yellow, green, blue and red), derived from subdividing the predicted suitable climatic habitat of *Pinus strobus* (eastern white pine) on the basis of field and common garden provenance tests of the performance of 112 seed sources from east of Lake Superior, Ontario, Canada, for: (A) current climate (average 1961-1990) and, (B) climate projected for the decade centered on the year 2060, using the Geophysical Fluid Dynamic General Circulation Model (GFD-GCM) and the A2 emission scenario (elevated greenhouse-effect gas emission scenario). Modified from Joyce and Rehfeldt (2013).

Figura 4. Cuatro zonas de semillas o climatipos (de sur a norte: amarillo, verde, azul y rojo), derivado de la subdivisión del hábitat climático propicio pronosticado de *Pinus strobus* (pino blanco oriental) sobre la base de las pruebas de campo y la procedencia de jardín común del rendimiento de 112 fuentes de semillas del este del Lago Superior, Ontario, Canadá, para: A) clima actual (promedio 1961-1990) y, (B) clima proyectado para la década centrada en el año 2060, utilizando el Modelo de Circulación General de la Dinámica de Fluidos Geofísicos (MCG-DFG) y el escenario A2 de emisiones (escenario de emisiones de gases de efecto invernadero elevadas). Modificado de Joyce y Rehfeldt (2013).

and implementation. For some, such as forestry, that center on production and economic goals (Sarr, Puettmann, Pabst, Cornett, & Leonel, 2004), the selection of economically important species suitable for future climatic scenarios (as discussed above) will be sound. For others, such as ecological restoration and conservation, the role of assisted migration remains the subject of debate. Ecological restoration seeks to assist the recovery of ecosystems by creating suitable conditions for the reestablishment of structural and functional attributes, while conservation biology seeks to maintain the population viability and biotic integrity of ecosystems. Considering that the conditions at most locations will be different in the future, the goal of reestablishing the original ecosystem seems unrealistic. It will also be impossible to assist the migration of entire assemblages of native species that belong to any particular ecosystem in order to establish them elsewhere. It has therefore been argued that restoration techniques cannot prevent the negative effects expected from climate change, but merely help to ameliorate some of its effects (McCarty & Zedler, 2001) by providing techniques to establish key species and creating new assemblages of species that have been called "novel ecosystems" (Hobbs, Higgs, & Harris, 2009). In fact, different modeling approaches predict that novel ecosystems will form without human intervention; for example, boreal grassland-steppe in areas currently covered by Alaskan tundra (Chapin & Starfield 1997) or a novel ecosystem without a contemporary equivalent in the Yucatán peninsula, south-eastern Mexico (Rehfeldt et al., 2012).

Concerns about invasive species

It should be noted, however, that there are other opinions: that assisted migration would disrupt or displace local communities and that relocated populations would become invasive (Hewitt et al., 2011; Ricciardi & Simberloff, 2008; Seabrook, Mcalpine, & Bowen, 2011). The core of the disagreement is the level of management necessary in natural landscapes in order to accommodate climatic change. In the opinion of Seabrook et al. (2011), for example, natural landscape conservation should be the main goal and these landscapes should be left to respond to climate change naturally, even if extinctions do occur.

There is less disagreement over what Seabrook et al. (2011) call "production landscapes" (e.g. forests under intensive management for wood production or tree plantations) and urban landscapes, where the creation of novel ecosystems is a perfectly reasonable goal. A conceptual framework in which to clarify these management dilemmas is discussed by Pedlar et al. (2012) and grouped into a pragmatic operational forestry assisted migration approach compared to a "species rescue" conservationist approach.

de manejo asociados incluyen la determinación de los métodos para retrasar el declive y la extirpación del bosque boreal sur, pero una preocupación más sutil es que las poblaciones localmente adaptadas de especies de árboles nativos serán incapaces de adaptarse *in situ*. Mientras que la preocupación es clara, la respuesta de manejo requerida es incierta. Esta incertidumbre se centra en dos factores: a) la velocidad y la heterogeneidad geográfica del cambio climático, y b) la respuesta individual de las especies a cambios graduales en el clima.

Un estudio de caso reciente del pino blanco oriental (*Pinus strobus* L.) ha documentado un enfoque para la planificación estratégica de la migración asistida (Joyce & Rehfeldt, 2013). En el estudio de caso se describen y se mapean tipos climáticos (*"climatipos", sensu* Rehfeldt y Jaquish, 2010) anidados dentro del modelo de nicho climático de la especie *P. strobus*. Se utilizaron tres Modelos Climáticos de Circulación General para proyectar las futuras distribuciones geográficas de estos climatipos. Se emplearon cuatro zonas de semillas (amarilla, verde, azul y roja – Figura 4a) para hacer coincidir los climatipos con el hábitat propicio redistribuido tanto contemporáneo como futuro. Inesperadamente, las proyecciones para la distribución de un hábitat propicio para 2060 (Figura 4b) muestran que la persistencia del climatipo ubicado más hacia el norte "rojo" es problemática, mientras que los climatipos del sur (amarillo) y del centro (azul y verde) están previstas para ser más propicias al norte y al oeste de su distribución actual.

Hacer coincidir los climatipos con el hábitat que será propicio a mediados de siglo, implica la modificación de las pautas de transferencia existentes, para recolectar semillas en las zonas actuales y posteriormente distribuir las plantas para reforestación en la zona geográfica proyectada para representar la misma zona de las semillas a mediados del siglo. Por ejemplo, se sugiere la recolección de semillas del climatipo actual azul (Figura 4a), la producción de plántulas en el vivero y posteriormente la reforestación de sitios en el climatipo azul, pero proyectado para el año 2060 (Figura 4b).

Restauración ecológica teniendo en cuenta el cambio climático: Nuevos ensamblajes de especies como ecosistemas "nuevos"

Existen muchas prácticas de manejo de ecosistemas que se deben tener en cuenta en cambio climático para la planificación e implementación. Para algunas, como la forestal, que se centran en los objetivos de producción y económicos (Sarr, Puettmann, Pabst, Cornett, & Leonel, 2004), la selección de especies de importancia económica adecuadas para escenarios climáticos futuros (como se mencionó anteriormente) será lo razonable. Para otras,

Risks of inaction

There is concern that assisted migration would be designed based on possibly erroneous predictions of climatic change, given the inadequacies of modeling or uncertainty regarding the quantity of greenhouse gases that will be released in the future (McLachlan, Hellmann, & Schwartz, 2007). While valid, these concerns have led to inaction and it is therefore pertinent to ask the question: is inaction a better option? There are no reasons to believe that inaction would keep current tree populations intact. The massive and sudden decline of forest tree populations that has occurred with the mean annual temperature increase of around 1 °C as a result of the climate change already in place, seems to us a strong indication that the predicted temperature increases of 2, 3, 4 or 5 °C will cause a disastrous disruption to plant communities. There is a point where assisted migration would no longer be an option: if forest trees in the future become dead or too weak to produce healthy seeds, then it might be impossible or unaffordable to assist their migration in the future.

Strategies to face uncertainty

In order to reduce the risks of uncertainty regarding the best genotype for a given site, one option would be to plant a stock of seedlings with a wide array of genotypes (mixing seed sources that are local and presumably adapted to the future climate), encompassing wide genetic diversity, and simply let natural selection take its course. This would of course require planting higher densities than would normally be the case, in order to account for the mortality expected as a result of natural selection (Ledig & Kitzmiller, 1992).

Uncertainty related to the disparity of predictions for a given region among different global circulation models, and their combinations with different greenhouse effect gas emission scenarios (combinations named "model scenarios"), could be also approached from a different and complementary perspective. This uncertainty could be reduced if priority for assisted migration is given to locations where greatest agreement exists among model-scenarios, and less priority is given to regions with high disparity among predictions, and where the probability of failure is higher (Rehfeldt et al., 2012). The probability of failure persists, even with a perfect prediction of a match of genotypes and future environments. This is because one characteristic of climatic change is the enormous increase in variability among and within years of climatic patterns, particularly related to precipitation and heat waves (Hansen et al., 2012), while models are mainly generated with average values. It may therefore be necessary to repeat plantings in order to ensure some degree of success.

tales como la restauración ecológica y la conservación, el papel de la migración asistida sigue siendo objeto de debate. La restauración ecológica busca ayudar a la recuperación de los ecosistemas mediante la creación de condiciones propicias para el restablecimiento de los atributos estructurales y funcionales, mientras que la biología de conservación busca mantener la viabilidad de la población y la integridad biótica de los ecosistemas. Teniendo en cuenta que las condiciones en la mayoría de los lugares serán diferentes en el futuro, el objetivo de restablecer el ecosistema original parece poco realista. También será imposible ayudar a la migración de ensamblajes enteros de especies nativas que pertenezcan a un ecosistema particular con el fin de establecerlas en otros lugares. Por lo tanto, se ha argumentado que las técnicas de restauración no pueden evitar los efectos negativos previstos del cambio climático, sino simplemente ayudar a aliviar algunos de sus efectos (McCarty & Zedler, 2001), proporcionando técnicas para establecer especies clave y crear nuevos ensamblajes de especies que han sido llamados "ecosistemas nuevos" (Hobbs, Higgs, y Harris, 2009). De hecho, diferentes enfoques de modelización predicen que los ecosistemas nuevos se formarán sin intervención humana; por ejemplo, pradera-estepa boreal en zonas actualmente cubiertas por tundra de Alaska (Chapin & Starfield 1997) o un ecosistema naciente sin un equivalente contemporáneo en la península de Yucatán, al sureste de México (Rehfeldt et al., 2012).

Preocupaciones acerca de especies invasoras

No obstante, cabe señalar que hay otras opiniones: que la migración asistida interrumpiría o desplazaría a las comunidades locales y que las poblaciones reubicadas se convertirían en invasoras (Hewitt et al., 2011; Ricciardi & Simberloff, 2008; Seabrook, McAlpine, & Bowen, 2011). El núcleo del desacuerdo es el nivel de manejo necesario en los paisajes naturales con el fin de adaptarse al cambio climático. En la opinión de Seabrook et al. (2011), por ejemplo, la conservación de paisajes naturales debería ser el objetivo principal y debería dejarse que estos paisajes respondan al cambio climático de manera natural, incluso si se producen extinciones.

Hay menos desacuerdo sobre lo que Seabrook et al. (2011) llaman "paisajes de producción" (por ejemplo, bosques bajo manejo intensivo para la producción de madera o plantaciones de árboles) y los paisajes urbanos, donde la creación de ecosistemas nuevos es un objetivo perfectamente razonable. Un marco conceptual en el que se aclaran estos dilemas de gestión es discutido por Pedlar et al. (2012) y agrupado en un enfoque operacional pragmático de migración forestal asistida comparado con un enfoque conservacionista de "rescate de especies".

The probability of success increases if we aim to match a climatic scenario over a shorter time frame. To match in the present the climate predicted for 2090, instead of that for 2030 (e.g. moving 900 m upwards in altitude to compensate for an increase of, for example, 4.5 °C predicted for 2090, instead of moving 300 m upwards to compensate for the 1.5 °C increase predicted for 2030), would expose the seedlings to a much higher probability of frost damage (Sáenz-Romero & Tapia-Olivares 2008), without even considering that the temperature prediction for 2090 has more uncertainty than the prediction for 2030. This is one reason why we suggest matching with climates of 2030, or 2060 at most.

In case of strong opposition to assisted migration under the argument of uncertainty of future projections, at least we should be able to agree on the magnitude of past climate change (e.g., from the industrial revolution to the present). We could therefore initiate assisted migration efforts by migrating seed sources to mitigate for this recent past climate change.

Larix occidentalis massive assisted migration in British Columbia

One example of assisted migration in response to climate change is that of the western larch (*Larix occidentalis* Nutt.) in British Columbia, Canada, where the upward seed transfer guideline has been increased by 200 m within the natural range of the species and new seed zones have been delineated far north of the natural range of the species (O'Neill et al., 2008). This action has been based on recommendations by Rehfeldt and Jaquish (2010), among others. In many sites in central British Columbia, the western larch is being planted in mixed species plantations as a means by which to diversify natural stands and replace the lodgepole pine (*Pinus contorta* var. *latifolia* Douglas) stands that were wiped out by a massive outbreak of mountain pine beetle. These plantations have been very successful so far and there are plans to expand the program (Figure 5).

Urgent issues to address

Establishment of new common garden tests and small-scale assisted migration field tests is urgently required in order to accumulate sound scientific data and evidence to support assisted migration as a valuable management option over the long term. Examples of these are: a) the Assisted Migration Adaptation Trial (AMAT), where forty-eight seed sources from 15 tree species originating from British Columbia, Canada, and the north-western USA are being tested at 48 field test locations between the southern Yukon and northern California (Marris, 2009; O´Neill et al., 2012); b) a common garden experiment with 35 populations

Riesgos de la inacción

Existe la preocupación de que la migración asistida se diseñaría basada en predicciones posiblemente erróneas del cambio climático, dadas las deficiencias de la modelización o la incertidumbre en cuanto a la cantidad de gases de efecto invernadero que se liberarán en el futuro (McLachlan, Hellmann, & Schwartz, 2007). Aunque válidas, estas preocupaciones han llevado a la inacción y por lo tanto es pertinente hacer la pregunta: ¿Es la inacción una mejor opción? No existen razones para creer que la inacción mantendría las poblaciones de árboles actuales intactas. El declive masivo y repentino de las poblaciones de árboles forestales que se ha producido con el aumento de la temperatura media anual de alrededor de 1 °C, como consecuencia del cambio climático que ya ha tenido lugar, parece ser un fuerte indicio de que los incrementos de temperatura pronosticados de 2, 3, 4 o 5 °C provocarán un trastorno desastroso para las comunidades de plantas. Existe un punto donde la migración asistida ya no sería una opción: si los árboles forestales en el futuro mueren o se vuelven demasiado débiles para producir semillas sanas, entonces podría ser imposible o económicamente inalcanzable ayudar a su migración en el futuro.

Estrategias para enfrentar la incertidumbre

Con el fin de reducir los riesgos de incertidumbre con respecto al mejor genotipo para un sitio determinado, una opción sería plantar una dotación de plántulas con una amplia gama de genotipos (mezclando fuentes de semillas que sean locales y; presumiblemente, adaptadas al clima futuro), abarcar una amplia diversidad genética, y simplemente dejar que la selección natural siga su curso. Por supuesto, esto requeriría plantar a densidades más altas de lo que normalmente sería el caso, con el fin de tener en cuenta la mortalidad esperada como resultado de la selección natural (Ledig & Kitzmiller, 1992).

La incertidumbre relacionada con la disparidad de las predicciones para una determinada región entre los diferentes modelos de circulación global, y sus combinaciones con diferentes escenarios de emisiones de gases de efecto invernadero (combinaciones denominadas "modelo-escenario"), podrían ser también abordados desde una perspectiva diferente y complementaria. Esta incertidumbre podría reducirse si se da prioridad a la migración asistida a los lugares donde existe mayor acuerdo entre los modelo-escenarios, y se da menos prioridad a las regiones con alta disparidad entre las predicciones, y donde la probabilidad de fracaso es mayor (Rehfeldt et al., 2012). La probabilidad de fallo persiste, incluso con una predicción perfecta de una combinación de genotipos y

of coast Douglas-fir (*Pseudotsuga menziesii* **var.** *menziesii* [Mirb.] Franco), which was established at three disparate test sites with contrasting summer temperatures and precipitation throughout the states of Washington and Oregon, USA (Bansal, Harrington, Gould, & StClair, 2015); c) Quebec Province; featuring nine field tests of *Picea glauca* Voss, where seedlings originated from six first-generation and two second-generation seed orchards were established outside their local seed zones, moving them latitudinally and longitudinally, in a South-North and East-West oriented 3 x 3 grid arrangement, and d) four provenances, of each of three Mexican pines (*Pinus pseudostrobus* Lindl., *Pinus leiophylla* Schltdl. & Cham. and *Pinus devoniana* Lindl.) were planted in common garden field tests along an altitudinal gradient in Michoacán, Mexico (Castellanos-Acuña, Lindig-Cisneros, & Sáenz-Romero, 2015).

Re-examination of species and provenance tests conducted without an assisted migration philosophy but including the process nevertheless is a valuable source of data in some cases, but in others the chosen test sites do not include extreme climatic sites, making the fitting of reliable transfer or response functions difficult (Leites, Robinson, Rehfeldt, Marshall, & Crookston, 2012).

ambientes futuros. Esto se debe a que una característica del cambio climático es el enorme aumento en la variabilidad entre y dentro de años de patrones climáticos, especialmente relacionados con la precipitación y las olas de calor (Hansen et al., 2012), mientras que los modelos se generan principalmente con valores promedio. Por lo tanto, puede ser necesario repetir las plantaciones a fin de garantizar un cierto grado de éxito.

La probabilidad de éxito aumenta si el objetivo es hacer coincidir un escenario climático durante un periodo más próximo. Para hacer coincidir en el presente el clima previsto para 2090, en lugar de 2030 (por ejemplo, moverse 900 m hacia arriba en altitud para compensar un aumento de, por ejemplo, 4.5 °C previsto para 2090, en lugar de moverse a 300 m hacia arriba para compensar el aumento de 1.5 °C previsto para 2030), expondría las plántulas a una probabilidad mucho mayor de daño por heladas (Sáenz-Romero & Tapia-Olivares 2008), sin considerar siquiera que la predicción de temperatura para 2090 tiene más incertidumbre que la predicción para 2030. Esta es una de las razones por las que se recomienda hacer coincidir con los climas de 2030, o de 2060 como máximo.

Figure 5. Assisted migration plantation of *Larix occidentalis* (western larch, yellow crowns at center of the photo, taken in October 2012) near Nakusp, British Columbia, Canada. The site originally consisted of *Picea engelmannii* Engelm. and *Pinus contorta* (narrow green crowns), but was severely damaged by an outbreak of mountain pine beetle. Dead trees were logged before establishment of the new plantation.

Figura 5. Plantación de migración asistida de *Larix occidentalis* (alerce occidental, copas amarillas en el centro de la foto, tomada en octubre de 2012), cerca de Nakusp, Columbia Británica, Canadá. El sitio originalmente constaba de *Picea engelmannii* Engelm. y *Pinus contorta* (copas verdes angostas), pero fue severamente dañada por un brote de escarabajo del pino de montaña. Los árboles muertos se talaron antes del establecimiento de la nueva plantación.

Regulatory norms to prevent or excessively regulate germplasm movement across political borders and protected area regulations that prohibit the introduction of non-local species need to be reexamined and relaxed where possible, especially when assisted migration would only imply the range expansion of a given species to higher altitudes or closer to the respective pole than the current natural distribution limit.

Conclusions

As a result of rapid climatic change, the shift in geographic location of suitable climatic habitat for forest tree species and populations is likely to cause considerable stresses on natural tree populations. Due to the physical limits to natural migration, tree populations will be unable to keep up with the moving target that their suitable climatic habitat will become. Such decoupling between natural populations and the climate for which they are adapted is likely to cause massive forest decline. As a management option, we suggest assisted migration, which is the realignment of natural populations to the climate for which they are adapted, through reforestation in sites where their suitable climate is predicted to occur in the future. This represents an active management option that aims to provide healthy tree ecosystems in the future.

Acknowledgements

This paper is an undertaking of the Forest Genetic Resources Working Group/North American Forest Commission/Food and Agricultural Organization of the United Nations. Financial support was provided to CSR by the Coordinación de la Investigación Científica of the Universidad Michoacana de San Nicolás de Hidalgo (UMSNH), Mexico, as well as a sabbatical year fellowship from CONACYT. We are grateful for the valuable comments by Gerald E. Rehfeldt, USDA-Forest Service, Moscow, Idaho, USA, and for help in formatting the manuscript by Dante Castellanos-Acuña. Comments by three anonymous reviewers and assistance of Keith MacMillan as English reviewer and Russ Paradise for the translation to Spanish significantly improved the manuscript.

End of English version

References / Referencias

Aitken, S. N., Yeaman, S., Holliday, J. A., Wang, T., & Curtis-McLane, S. (2008). Adaptation, migration or extirpation: Climate change outcomes for tree populations. *Evolutionary Applications, 1*, 95–111. doi: 10.1111/j.1752-4571.2007.00013.x

En caso de una fuerte oposición a la migración asistida basada en el argumento de que las proyecciones futuras son inciertas, por lo menos debe ser posible llegar a un acuerdo sobre la magnitud del cambio climático del pasado (por ejemplo, desde la revolución industrial hasta la actualidad). Por lo tanto, se podrían iniciar esfuerzos de migración asistida a través de la migración de fuentes de semillas para mitigar este cambio climático del pasado reciente.

La migración asistida masiva de *Larix occidentalis* en Columbia Británica

Un ejemplo de migración asistida en respuesta al cambio climático es la del alerce occidental (*Larix occidentalis* Nutt.) en Columbia Británica, Canadá, donde el lineamiento que establece el límite superior de transferencia de semillas se ha incrementado en 200 m dentro del área de distribución natural de la especie y las nuevas zonas de semillas se han delineado mucho más hacia el norte del área de distribución natural (O'Neill et al., 2008). Esta acción se ha basado en las recomendaciones de Rehfeldt y Jaquish (2010), entre otros. En muchos sitios en el centro de Columbia Británica, el alerce occidental se está plantando en plantaciones de especies mixtas como un medio para diversificar los rodales naturales y sustituir los rodales de pino contorta (*Pinus contorta* var. *latifolia* Douglas) que fueron arrasados por un brote masivo de escarabajo del pino de montaña. Estas plantaciones han tenido mucho éxito hasta ahora y existen planes para expandir el programa (Figura 5).

Cuestiones urgentes a abordar

Se requiere con urgencia el establecimiento de nuevas pruebas de jardín común y pruebas de campo de migración asistida a escala pequeña con el fin de acumular evidencia y datos científicos sólidos para sustentar la migración asistida como una opción valiosa de manejo a largo plazo. Ejemplos de estos son: a) El Ensayo de Adaptación de Migración Asistida (EAMA), donde 48 fuentes de semillas de 15 especies de árboles procedentes de Columbia Británica, Canadá y el noroeste de los EE.UU. están siendo probadas en 48 ubicaciones de prueba de campo entre el sur del Yukon y el norte de California (Marris, 2009; O´Neill et al., 2012); b) un experimento de jardín común con 35 poblaciones del abeto Douglas de la costa Pacífico (*Pseudotsuga menziesii* var. *menziesii* [Mirb.] Franco), que se estableció en tres sitios de prueba dispares con temperaturas de verano y niveles de precipitación contrastantes, a lo largo de los estados de Washington y Oregon, EE.UU. (Bansal, Harrington, Gould, & StClair, 2015); c) la provincia de Quebec, con nueve pruebas de campo de *Picea glauca* Voss, en donde las plántulas procedentes de seis huertos de semillas de primera

Alfaro, R. I., Fady, B., Vendramin, G. G., Dawson, I. K., Fleming, R. A., & Loo J. et al. (2014). The role of forest genetic resources in responding to biotic and abiotic factors in the context of anthropogenic climate change. *Forest Ecology and Management, 333*(*1*), 76–87. doi:10.1016/j.foreco.2014.04.006

Bansal, S., Harrington, C. A., Gould, P. J., & StClair, J. B. (2015). Climate-related genetic variation in drought-resistance of Douglas-fir (*Pseudotsuga menziesii*). *Global Change Biology, 21*, 947–958, doi: 10.1111/gcb.12719

Betancourt, J. L. (1990). Late quaternary biogeography of the Colorado Plateau. In J. L. Betancourt, T. R. Van Devender, & P. S. Martin (Eds.), *Packrat Middens, the last 40,000 years of biotic change* (pp. 435–477). Arizona: University Arizona Press.

Breshears, D. D., Cobb, N. S., Rich, P. M., Price, K. P., Allen, C. D., Balice, R. G., & Meyer, C. W. (2005). Regional vegetation die-off in response to global-change-type drought. *Proceedings of National Academy of Sciences, 102*, 15144–15148. doi: 10.1073/pnas.0505734102

Castellanos-Acuña, D., Lindig-Cisneros, R. A., & Sáenz-Romero, C. (2015) Altitudinal assisted migration of Mexican pines as an adaptation to climatic change. *Ecosphere 6*(*1*), article 2:1–16. doi: 10.1890/es14-00375.1

Chapin, F. S. III, & Starfield, A. M. (1997). Time lags and novel ecosystems in response to transient climatic change in Arctic Alaska. *Climatic Change, 35*, 449–461. doi: 10.1023/A:1005337705025

Hansen, J. (2009). *Storms of my grandchildren*. New York, NY, USA: Bloomsbury Press.

Hansen, J., & Sato, M. (2015). *Global mean CO_2 Mixing Ratios (ppm): Observations*. Retrieved from http://www.columbia.edu/~mhs119/GHGs/CO2.1850-2014.txt

Hansen, J., Sato, M., & Ruedy, R. (2012). Perception of climate change. *Proccedings of the National Academy of Sciences, 109*(*37*), 2415–2423. doi: 10.1073/pnas.1205276109

Hewitt, N., Klenk, N., Smith, A. L., Bazely, D. R., Yan, N., Wood, S., & Henriques, I. (2011). Taking stock of the assisted migration debate. *Biological Conservation,* 144, 2560–2572. doi: 10.1016/j.biocon.2011.04.031

Hobbs, R. J., Higgs, E., & Harris, J. A. (2009). Novel ecosystems: implications for conservation and restoration. *Trends in Ecology and Evolution, 24*, 599-605. doi:10.1016/j.tree.2009.05.012

Intergovernmental Panel on Climate Change (IPCC). (2000). *IPCC special report. Emissions scenarios: Summary for policymakers.* USA: Author. Retrieved from http://www.ipcc.ch/pdf/special-reports/spm/sres-en.pdf

Isaac, L. A. (1949). *Better Douglas-fir forests from better seed*. Seattle, WA, USA: University of Washington Press. Retrieved from http://hdl.handle.net/1957/10094

Joyce, D. G., & Rehfeldt, G. E. (2013). Climatic niche, ecological genetics, and impact of climate change on eastern white pine (*Pinus strobus* L.): Guidelines for land managers. *Forest Ecology and Management, 295*, 173–192. doi: 10.1016/j.foreco.2012.12.024

Ledig, F. T., & Kitzmiller, J. H. (1992). Genetic strategies for reforestation in the face of global climate

generación y dos de segunda generación fueron establecidas fuera de sus zonas locales, moviéndolas latitudinalmente y longitudinalmente, en un arreglo cuadricular de 3 x 3 con orientaciones sur-norte y este-oeste, y d) cuatro procedencias de cada uno de los tres pinos mexicanos (*Pinus pseudostrobus* Lindl., *Pinus leiophylla* Schltdl. & Cham. y *Pinus devoniana* Lindl.), se plantaron en las pruebas de campo de jardín común a lo largo de un gradiente altitudinal en Michoacán, México (Castellanos-Acuña, Lindig-Cisneros, & Sáenz-Romero, 2015).

Una reexaminación de los ensayos de especies y procedencias realizados originalmente sin una filosofía de migración asistida, pero incluyendo el proceso, es una valiosa fuente de datos en algunos casos; pero en otros, los sitios de ensayo elegidos no incluyen sitios climáticos extremos, por lo que dificulta el ajuste de funciones confiables de transferencia o respuesta (Leites, Robinson, Rehfeldt, Marshall, & Crookston, 2012).

Las normas regulatorias para evitar o regular excesivamente el movimiento de germoplasma a través de fronteras políticas y los reglamentos de áreas protegidas que prohíben la introducción de especies no locales necesitan ser reexaminadas y relajadas cuando sea posible, sobre todo cuando la migración asistida implicase sólo la expansión del hábitat de una especie dada hacia altitudes mayores, o bien, hacia el polo respectivo del límite de distribución natural actual.

Conclusiones

Como resultado del rápido cambio climático, el cambio en la ubicación geográfica del hábitat climático propicio para las especies y poblaciones forestales es probable que cause presiones considerables en las poblaciones naturales de árboles. Debido a los límites físicos de la migración natural, las poblaciones de árboles no serán capaces de mantener el ritmo con el blanco móvil que será su hábitat climático propicio. Tal desacoplamiento entre las poblaciones naturales y el clima para el cual están adaptadas podría causar un declive forestal masivo. Como una opción de manejo, se sugiere la migración asistida, que es la realineación de las poblaciones naturales al clima al que están adaptadas, a través de la reforestación en sitios donde su clima propicio está previsto que ocurrirá en el futuro. Esto representa una opción de manejo activo que tiene como objetivo proporcionar ecosistemas con árboles sanos en el futuro.

Agradecimientos

Este artículo es un proyecto del Grupo de Trabajo sobre los Recursos Genéticos Forestales/Comisión Forestal para América del Norte/Organización de las Naciones Unidas para la Agricultura y la Alimentación. Se

change. *Forest Ecology and Management, 50*, 153–169. doi:10.1016/0378-1127(92)90321-Y

Ledig, F. T., Rehfeldt, G. E., Sáenz-Romero, C., & Flores-López, C. (2010). Projections of suitable habitat for rare species under global warming scenarios. *American Journal of Botany, 97*(6), 970–987. doi: 10.3732/ajb.0900329

Leites, L. P., Robinson, A. P., Rehfeldt, G. E., Marshall, J. D., & Crookston, N. L. (2012). Height-growth response to climatic changes differs among populations of Douglas-fir: A novel analysis of historic data. *Ecological Applications, 22*(1), 154–165. doi: 10.1890/11-0150.1

Lenoir, J., Gégout, J. C., Marquet, P. A, de Ruffray, P., & Brisse, H. (2008). A significant upward shift in plant species optimum elevation during the 20th century. *Science, 320*, 1768–1770. doi: 10.1126/science.1156831

Loya-Rebollar, E., Sáenz-Romero, C., Lindig-Cisneros, R. A., Lobit, P., Villegas-Moreno, J., & Sánchez-Vargas, N. M. (2013). Clinal variation in *Pinus hartwegii* populations and its application for adaptation to climate change. *Silvae Genetica, 62*(3), 86–95. Retrieved from http://www.sauerlaender-verlag.com/index.php?id=1172

Malcolm, J. R., Markham, A., Neilson, R. P., & Garaci, M. (2002). Estimated migration rates under scenarios of global climate change. *Journal of Biogeography, 29*, 835–849. doi: 10.1046/j.1365-2699.2002.00702.x

Marris, E. (2009). Planting the forest of the future. *Nature,* 459, 906–908. doi: 10.1038/459906a

Mátyás, C. (2010). Forecasts needed for retreating forests. *Nature,* 464, 1271. doi: 10.1038/4641271a

Mátyás, C., Berki, I., Czúcz, B., Gálos, B., Móricz, N., & Rasztovits, E. (2010). Future of beech in Southern Europe from the perspective of evolutionary ecology. *Acta Silvatica & Lingaria Hungarica, 6*, 91–110. doi: 10.1038/4641271[a]

McCarty, J. P., & Zedler. J. B. (2001). Ecological restoration and its potential to reduce the negative impacts of global change. In H. A. Mooney, & J. Canadell (Eds.), *Encyclopedia of global environmental change*, *Vol. 2: The Earth system: Biological and ecological dimensions of global environmental change* (pp. 532-539). London: John Wiley & Sons Ltd.

McLachlan, J. S., Clark, J. S., & Manos, P. S. (2005). Molecular indicators of tree migration capacity under rapid climate change. *Ecology, 86*, 2088–2098. doi:10.1890/04-1036

McLachlan, J., Hellmann, J. J., & Schwartz, M. W. (2007). A framework for debate of assisted migration in an era of climate change. *Conservation Biology, 21*(2), 297–302. doi: 10.1111/j.1523-1739.2007.00676.x

O'Neill, G. A., Ukrainetz, N., Carlson, M., Cartwright, C., Jaquish, B., King, J., & Yanchuk, A. (2008). *Assisted migration to address climate change in British Columbia: Recommendations for interim seed transfer standards.* Victoria, British Columbia, Canada: British Columbia-Ministry of Forest and Range Forest Science Program. Retrieved from http://www.for.gov.bc.ca/HFD/Pubs/Docs/Tr/Tr048.pdf

brindó apoyo financiero a CSR por la Coordinación de Investigación Científica de la Universidad Michoacana de San Nicolás de Hidalgo (UMSNH), México, así como una beca de año sabático del CONACYT. Agradecemos los valiosos comentarios de Gerald E. Rehfeldt, Servicio Forestal del Departamento de Agricultura de los Estados Unidos, Moscow, Idaho, EE.UU., y la ayuda en el formateo del manuscrito por Dante Castellanos-Acuña. Comentarios por tres revisores anónimos y la asistencia de Keith MacMillan como revisor del inglés y Russ Paradice en la traducción al español mejoraron significativamente el manuscrito.

Fin de la versión en español

Peñuelas, J., Oyaga, R., Boada, M., & Jump, A. S. (2007). Migration, invasion and decline: Changes in recruitment and forest structure in a warming-linked shift of European beech forest in Catalonia (NE Spain). *Ecography, 30*, 830–838. doi: 10.1111/j.2007.0906-7590.05247.x

Pedlar, J. H., McKenny, D. W., Aubin, I., Beardmore, T., Beaulieu, J., Iverson, L., & Ste-Marie, C. (2012). Placing forestry in the assisted migration debate. *BioScience, 62*(9), 835–842. doi: 10.1525/bio.2012.62.9.10

Prach, K., Kosnar, J., Klimesová, J., & Martin, H. (2010). High Arctic vegetation after 70 years: a repeated analysis from Svalbard. *Polar Biology 33*, 635–639. doi: 10.1111/j.1654-109X.2011.01165.x

Rehfeldt, G. E. (1988). Ecological genetics of *Pinus contorta* from the Rocky Mountains (USA): A synthesis. *Silvae Genetica, 37*(3-4), 131–135. Retrieved from http://www.sauerlaender-verlag.com/fileadmin/content/dokument/archiv/silvaegenetica/37_1988/37-3-4-131.pdf

Rehfeldt, G. E., Tchebakova, N. M., Parfenova, Y. I., Wykoff, W. R., Kuzmina N. A., & Milyutin, L. I. (2002). Intraspecific responses to climate in *Pinus sylvestris*. *Global Change Biology, 8*, 912–929. doi: 10.1046/j.1365-2486.2002.00516.x

Rehfeldt, G. E., Ferguson, D. E., & Crookston, N. L. (2009). Aspen, climate and sudden decline in western USA. *Forest Ecology and Management, 258*, 2353–2364. doi:10.1016/j.foreco.2009.06.005

Rehfeldt, G. E., & Jaquish, B. C. (2010). Ecological impacts and management strategies for western larch in the face of climate-change. *Mitigation and Adaptation Strategies for Global Change, 15*(3), 283–306. doi: 10.1007/s11027-010-9217-2

Rehfeldt, G. E., Crookston, N. L., Sáenz-Romero, C., & Campbell, E. (2012). North American vegetation model for land use planning in a changing climate: A statistical solution to large classification problems. *Ecological Applications, 22*(1), 119–141. doi: 10.1890/11-0495.1

Rehfeldt, G. E., Jaquish, B. C., López-Upton, J., Sáenz-Romero, C., StClair, J. B., Leites, L. P., & Joyce, D. G. (2014). Comparative genetic responses to climate for the varieties of *Pinus ponderosa* and *Pseudotsuga menziesii*: Realized climate niches. *Forest Ecology and Management*, *324,* **126–137.** doi:10.1016/j.foreco.2014.02.035

Ricciardi, A., & Simberloff, D. (2008). Assisted colonization is not a viable conservation strategy. *Trends in Ecology and Evolution, 24*, 248–253. doi: 10.1016/j.tree.2008.12.006

Sarr, D., Puettmann, K., Pabst, R., Cornett, M., & Leonel, A. (2004). Restoration Ecology: New perspectives and opportunities for forestry. *Journal of Forestry, 102*, 20–24. Retrieved from http://webpages.sou.edu/~SarrD/Publications/JoFSarretalJulAug2004.pdf

Sáenz-Romero, C., & Tapia-Olivares, B. L. (2008). Genetic variation in frost damage and seed zone delineation within an altitudinal transect of *Pinus devoniana* (*P. michoacana*) in Mexico. *Silvae Genetica, 57*(3), 165–170. Retrieved from http://www.sauerlaender-verlag.com/fileadmin/content/dokument/archiv/silvaegenetica/57_2008/Heft_3/_11__Saenz_Romero.pdf

Sáenz-Romero, C., Rehfeldt, G. E., Crookston, N. L., Duval, P., St-Amant, R., Beaulieu, J., & Richardson, B. (2010). Spline models of contemporary, 2030, 2060 and 2090 climates for México and their use in understanding climate-change impacts on the vegetation. *Climatic Change, 102*, 595–623. doi: 10.1007/s10584-009-9753-5

Savolainen, O., Pyhajarvi, T., & Knurr, T. (2007). Gene flow and local adaptation in trees. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics, 38*, 595–619. doi: 10.1146/annurev.ecolsys.38.091206.095646

Seabrook, L., Mcalpine, C. A., & Bowen, M. E. (2011). Restore, repair or reinvent: Options for sustainable landscapes in a changing climate. *Landscape and Urban Planning, 100*, 407–410. doi: 10.1016/j.landurbplan.2011.02.015

Tchebakova, N. M., Rehfeldt, G. E., & Parfenova, E. I. (2005). Impacts of climate change on the distribution of *Larix* spp. and *Pinus sylvestris* and their climatypes in Siberia. *Mitigation and Adaptation Strategies for Global Change, 11*, 861–882. doi: 10.1007/s11027-005-9019-0

Ukrainetz, N. K., O'Neill, G. A., & Jaquish, B. (2011). Comparison of fixed and focal point seed transfer systems for reforestation and assisted migration: A case study for interior spruce in British Columbia. *Canadian Journal of Forest Research, 41*, 1452–1464. doi: 10.1139/X11-060

World Meteorological Organization (WMO). (2013). *The Global Climate 2001-2010: A decade of climate extremes, Summary Report. WMO-1119*. Geneva, Switzerland: World Meteorological Organization. Retrieved from http://www.unep.org/pdf/wmo_report.pdf