

RESUMEN

La migración asistida es una de las principales técnicas operacionales que permite la adaptación de las especies forestales nativas al cambio climático. Un modelo de migración asistida normalmente pretende salvaguardar el potencial adaptativo de las especies repoblando nuevas áreas, tanto dentro como fuera de la distribución natural de la especie. En este sentido la migración asistida permite recuperar el acoplamiento perdido entre el hábitat de la especie y su clima a raíz del cambio climático.

Para un buen entendimiento de la migración asistida se realiza una breve revisión de la variación genética adaptativa, principal motor de la adaptación de las especies, se revisa un modelo de actuación y las modalidades de migración asistida.

Se discuten también en extenso los mitos que retardan las aplicaciones de distintas opciones de migración asistida.

Por último, para el éxito de este nuevo paradigma de la conservación se requiere disponer de información cuantitativa para determinar la mejor estrategia de adaptación, por esto se recomienda disponer idealmente de información genética adaptativa obtenida de ensayos de progenie y procedencia.

Palabras clave: Migración asistida, Conservación recursos genéticos forestales, Cambio climático.

SUMMARY

Assisted migration is one of the mean operational techniques to the native forest species adaptation to climate change. An assisted migration model is usually oriented to safeguard the species adaptative potential by planting new areas, not only within the species natural distribution area but also out of it. That way, the assisted migration allows to recover the lost connection between the species habitat and its climate because of the climate change.

To understand the assisted migration technique, a brief review on the adaptative genetic variation, mean species adaptation way, on an action model and on the assisted migration modalities. There are also discussed the main myths delaying the different assisted migration options to apply.

The success of this new conservation paradigm depends on quantitative information availability to determine the better adaptative strategy and this is the reason why it is recommended ideally to get adaptative genetic from provenance-progeny trials.

Keywords: Assisted migration, Forest genetic resources conservation, Climate change.

INTRODUCCIÓN

La Convención Marco sobre el Cambio Climático (CMCC) de las Naciones Unidas, en el artículo 1, define el cambio climático como “el cambio de clima atribuido directa o indirectamente a la actividad humana, que altera la composición de la atmósfera mundial y que se suma a la variabilidad natural del clima observada durante periodos de tiempo comparables”. La CMCC diferencia así entre el cambio climático atribuible a fenómenos naturales y el que es alterado por las actividades humanas (IPCC, 2007).

De acuerdo a Fernández-Manjarrés y Benito-Garzón (2015), el aspecto más preocupante del cambio climático está dado por sus características intrínsecas y su velocidad. En menos de 100 años se esperan cambios que sobrepasan la variabilidad climática actual e incluso estos autores indican que puede sobrepasar la variabilidad geológica con respecto a eventos relativamente cercanos, como el máximo térmico que se produjo en el Holoceno Medio.

Los mencionados autores señalan también que los árboles, con su largo ciclo de vida y su capacidad de dispersión más o menos limitada, están sujetos a presiones inmediatas del cambio climático que sobrepasan sus capacidades normales de dispersión en el orden de 1 km por año.

Sáenz-Romero *et al.*, (2016) mencionan que el cambio climático representa desafíos importantes para los responsables del manejo de bosques en cuanto a la práctica de actividades de manejo eficaces, ya sea para fines comerciales o de conservación.

Desde el punto de vista de la conservación de recursos genéticos forestales, el objetivo principal es asegurar la supervivencia, la adaptación y la evolución continua de una especie en un ambiente continuamente cambiante. Según Eriksson (2000), el objetivo clave de la conservación genética es Salvaguardar el Potencial de Adaptación.

Esto es coincidente con la estrategia de conservación y mejoramiento genético bosquejada por el Instituto Forestal (MINAGRI-MMA, 2013) en base al establecimiento de poblaciones de mejoramiento, tanto de especies nativas como exóticas.

En estas poblaciones se identifica la progenie y la procedencia, en distintos sitios, los cuales son seleccionados como representativos de situaciones extremas que se darán en el futuro de acuerdo a proyecciones de escenarios de la IPCC.

Este sistema de conservación *ex situ* permite monitorear los efectos del cambio climático, salvaguardando el potencial de adaptación de las poblaciones mediante el proceso de selección natural. En este contexto la selección es transformada en una fuerza primaria para adaptarse al cambio climático. En el caso de bosques, esto depende en forma directa de la variabilidad genética, la que puede ser medida en forma indirecta mediante dos estrategias no excluyentes:

- La plasticidad fenotípica, que es la capacidad que un determinado genotipo posee para expresar distintos fenotipos bajo diferentes condiciones ambientales.
- La capacidad de adaptación de la especie, que es su capacidad para diferenciarse en distintos genotipos, procedencias y ecotipos adecuados a las condiciones ambientales locales.

Luego, el presente trabajo busca proporcionar a los silvicultores y las personas que trabajan en manejo y conservación de recursos genéticos un marco de conocimientos básicos sobre los efectos actuales y potenciales del cambio climático sobre estos y sobre cómo la Migración Asistida (MA) y sus variantes surge como un instrumento conceptual y operativo para mantener ecosistemas con árboles sanos para el futuro.

PRESIÓN DE SELECCIÓN DEL CAMBIO CLIMÁTICO

Un exhaustivo análisis del impacto del cambio climático en Chile se puede encontrar en Ipinza y Barros (2011), donde se abordan aspectos de mitigación⁷ y adaptación⁸, y en especial cómo la silvicultura moderna puede enfrentar esta nueva presión de selección que están sufriendo los bosques chilenos.

El cambio climático es un fenómeno que está en curso y ya ha generado olas de calor, sequías y eventos de precipitaciones de intensidad y frecuencia sin precedentes (Hansen, *et al.*, 2012).

Los efectos negativos atribuidos al “cambio climático global”, dentro de los que están desde ya las hambrunas, cuantiosas pérdidas económicas que incluyen infraestructura estratégica y hasta muertes, son un tema de actualidad que viene para quedarse.

El hábitat climático apropiado para especies y poblaciones de árboles forestales se está desplazando rápidamente y probablemente causará un estrés integrado (temperatura máxima del mes de julio, temperatura mínima del mes de julio y estrés hídrico) sobre las poblaciones naturales de árboles, provocando una mortalidad directa o actuando como un factor de predisposición para el ataque de plagas y enfermedades forestales (Santibáñez y Santibáñez, 2018; Manion, 1981).

Debido a los límites físicos de la migración natural, las poblaciones de árboles forestales 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 un gran declive forestal (Sáenz-Romero, *et al.*, 2016), como ya está sucediendo por ejemplo en el caso de la *Araucaria araucana* (Molina) K. Koch (SIMEF-INFOR, 2017) y otras especies alrededor del mundo.

Para el caso de los componentes del estrés integrado de la *Araucaria araucana*, Santibáñez y Santibáñez (2018) presentan tres pares de mapas abarcando la distribución geográfica de la especie.

En la Figura N° 1 se muestra la temperatura máxima del mes de enero en el escenario actual y en el escenario al año 2050. Se espera un alza de algo más de 1°C en zonas costeras y cercanas a los 2°C en zonas interiores. Los cambios proyectados en climas de altura son algo más pronunciados que en climas de baja altura. Un cambio muy significativo se espera en las temperaturas del valle central, especialmente detrás de la cordillera de Nahuelbuta, donde el efecto Föhn⁹ puede verse intensificado, trayendo con ello episodios de altas temperaturas asociados a la presencia de altas presiones en la costa.

En la Figura N° 2, para ambos escenarios se exhibe la temperatura mínima del mes de julio, donde se puede esperar cambios en la temperatura invernal, que son más significativos que la temperatura estival que tiene un mayor significado biológico. Un alza cercana o ligeramente superior a los 2°C se espera en casi toda la región.

Finalmente, en la Figura N° 3, se presentan los mapas del déficit hídrico anual, para ambos escenarios. Los escenarios futuros son consistentes en marcar una declinación en la pluviometría, fenómeno más acentuado en el litoral, pero podría hacerse sentir en toda la región.

⁷ Mitigación: Reducción de las emisiones antropogénicas de gases de efecto invernadero. La mitigación no puede evitar los impactos del cambio climático actual ni ahora ni en las próximas décadas, lo que hace de la adaptación una herramienta esencial.

⁸ Adaptación: Proceso de ajuste al clima real o proyectado y sus efectos. En los sistemas humanos la adaptación trata de moderar los daños o aprovechar las oportunidades beneficiosas. En los sistemas naturales, la intervención humana puede facilitar el ajuste al clima proyectado y sus efectos.

⁹ Se trata de un fenómeno que tiene lugar cuando una masa de aire caliente y húmedo se ve obligado a ascender una montaña. Cuando el aire desciende de la misma, lo hace con menos humedad y con más temperatura.

La declinación pluviométrica se potencia con los aumentos de la evaporación. La cordillera de Nahuelbuta podría verse fuertemente afectada por el aumento del déficit hídrico.

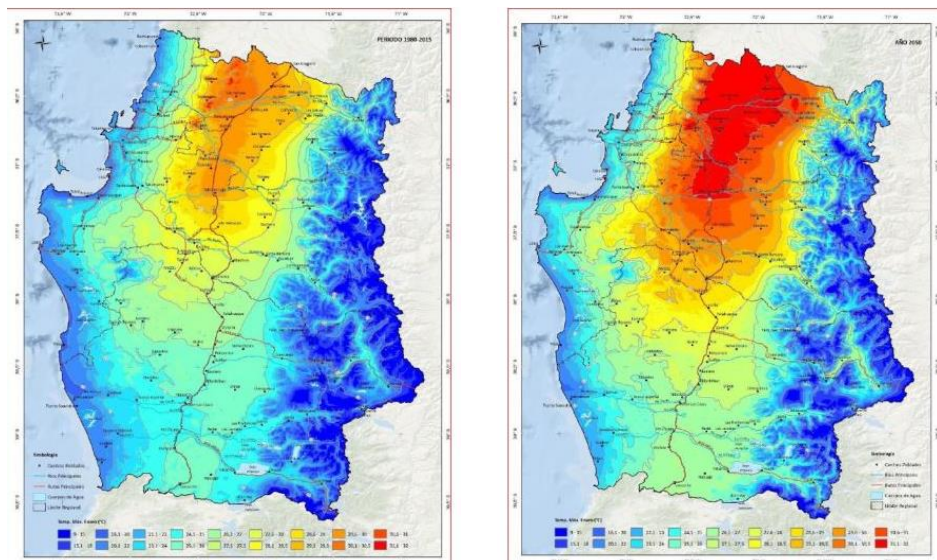
A nivel global, la evidencia científica señala que en los últimos años la temperatura se ha incrementado exponencialmente, sobre todo a partir de la década de los 90. Por esta razón, Lewis (2006) hace referencia a un “cambio climático abrupto”, ya que en ninguna otra década de la historia geológica de la tierra se ha presenciado un cambio tan drástico.

Es previsible que durante los próximos cien años se observen cambios similares a las fluctuaciones climáticas que han ocurrido en los últimos miles de años, especialmente de temperatura.

Existe la preocupación de que programas de migración asistida (MA) se diseñen a base de predicciones 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 (Mc Lachlan, *et al.*, 2007).

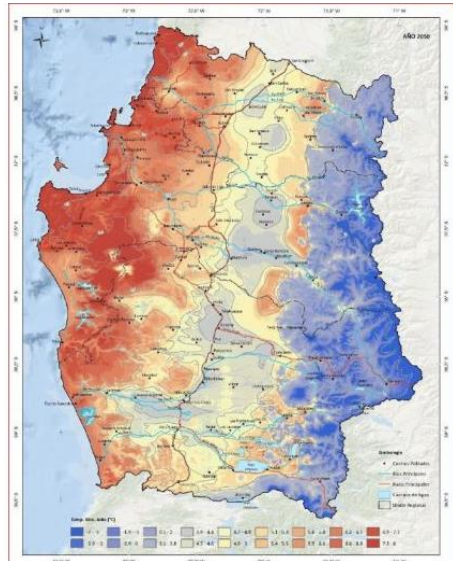
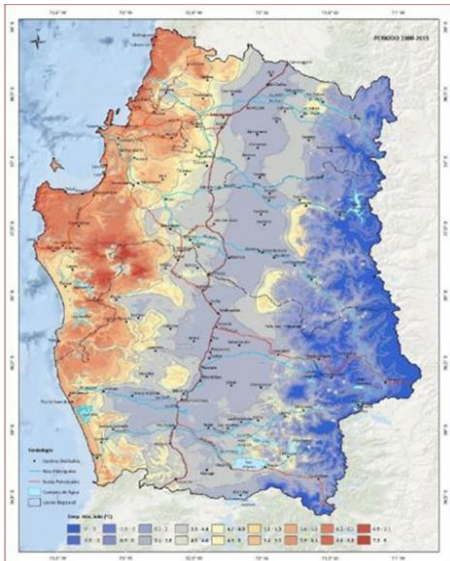
Sin embargo, el cambio climático no solo se expresa por la mortalidad o pérdida de crecimiento, sino que actúa también como un factor de predisposición para el ataque de otros organismos.

En resumen, el cambio climático está ejerciendo una inusitada presión de selección sobre las poblaciones de árboles, tanto nativos como exóticos (Sáenz-Romero, *et al.*, 2016), por lo tanto, está comprometida su supervivencia y desarrollo, ya que está forzando a que las poblaciones de árboles expresen la variación adaptativa, es decir se adapten en esos hábitats específicos, o migren o simplemente mueran.



(Fuente: Santibáñez y Santibáñez, 2018)

Figura N° 1
TEMPERATURA MÁXIMA DE ENERO °C (MEDIA 1980 – 2015) (IZQUIERDA)
Y TEMPERATURA MÁXIMA DE ENERO °C (ESCENARIO HACIA 2050) (DERECHA)



(Fuente: Santibáñez y Santibáñez, 2018)

Figura N° 2
TEMPERATURA MÍNIMA DE JULIO, °C (MEDIA 1980 – 2015) (IZQUIERDA) Y TEMPERATURA MÍNIMA DE JULIO, °C (HACIA 2050) (DERECHA)



(Fuente: Santibáñez y Santibáñez, 2018)

Figura N° 3
DÉFICIT HÍDRICO ANUAL (mm) (PERIODO 1980 – 2015) (IZQUIERDA) Y DÉFICIT HÍDRICO ANUAL (mm) (HACIA 2050) (DERECHA)

IMPORTANCIA DE LA MIGRACIÓN ASISTIDA

El cambio climático está desacoplando el clima con el hábitat de las poblaciones de árboles forestales al cual están adaptadas. En otras palabras, el clima en el cual los árboles han evolucionado ocurrirá en el futuro en un lugar diferente o incluso podría desaparecer por completo (Rehfeldt *et al.*, 2012).

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 de especie como de 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 (incendios, plagas y enfermedades) 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 o caracteres que les permiten sobrevivir, crecer, competir y reproducirse en un entorno determinado. Ejemplos de tales rasgos adaptativos son la supervivencia, la tasa de crecimiento, la resistencia al daño por heladas o al estrés por sequía, y el momento de formación y dispersión de semillas (distancia y tiempo).

Es por esto que la migración asistida es una importante opción de manejo para realinear físicamente las poblaciones naturales con el clima para el cual están ya 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 forestal activo para mantener los ecosistemas con árboles sanos en el futuro.

Bruno Fady, del Instituto Nacional de Investigación Agrícola de Francia (INRA, 2011), confirmando lo anterior, explica que los principales impactos del cambio climático sobre los recursos genéticos forestales surgirán de la modificación y el cambio de la localización de los bioclimas adecuados. También describe tres estrategias de adaptación para los árboles: la capacidad de los fenotipos para enfrentar un amplio rango de condiciones climáticas (plasticidad fenotípica¹⁰); la adaptación genética; y la migración.

VARIACIÓN GENÉTICA ADAPTATIVA

De acuerdo a lo anterior, el factor genético más importante que afecta el éxito de la migración de la población es la "Variación Genética Adaptativa". Los árboles que poseen alelos adecuados para un régimen de temperatura particular pueden estar bien adaptados a las condiciones bióticas y abióticas locales asociadas con un sitio nuevo (Aitken *et al.*, 2008; O'Neill *et al.*, 2008). Sin embargo, aunque son capaces potencialmente de sobrevivir, el crecimiento normal podría verse impedido o alterado hasta tal punto que la productividad se vea afectada y el árbol se considere "mal adaptado" para el sitio (O'Neill *et al.*, 2008), por esta razón es muy importante entender el significado de la variación genética adaptativa en relación a la eficacia biológica. Dentro de la variación genética se distinguen dos tipos de variación: la diversidad neutral (ADN no codificante), es decir aquellos rasgos no determinados por fuerzas selectivas, y la variación adaptativa (ADN codificante), constituida por los caracteres con valor adaptativo. La variación genética adaptativa es el principal mecanismo que tienen las plantas para adaptarse al cambio climático, por ello se profundizará en este concepto.

Holderegger *et al.* (2006), señalan que el término adaptativo o selectivo se refiere a genes que tienen un efecto sobre la eficacia biológica. Dichos autores asumen que, si se tienen dos alelos que ocurren en un gen dado, denominados *a* y *b*, esto genera tres diferentes genotipos, los homocigotos *aa* y *bb* y el heterocigoto *ab*. Sin embargo, es importante para un individuo determinado saber cuál de los tres genotipos lleva en sus cromosomas, ya que son selectivamente no equivalentes. Por ejemplo, el genotipo *bb* podría tener una eficacia biológica más alta que los genotipos *aa* o *ab*. Por lo tanto, la selección natural actuará directamente sobre los genotipos de

¹⁰ Plasticidad Fenotípica: Es la capacidad que muestran algunos genotipos de alterar en forma significativa su expresión en respuesta a determinados factores ambientales, produciendo una serie de fenotipos diferentes.

menor eficacia biológica, favoreciendo al genotipo *bb*. Los genes seleccionados tienen una tendencia a ser de un solo tipo (monomórficos) dentro de las poblaciones porque la selección eliminó previamente todas las variantes no aptas. Luego, los genotipos son de importancia adaptativa o selectiva. La variación genética adaptativa es la variación genética que se estima en dichos genes adaptativos.

Holderegger et al. (2006) sugieren que la variación en los rasgos que tienen un valor de adaptación potencial, como la supervivencia, crecimiento en volumen, resistencia a las heladas en las plantas, entre otros, debe estudiarse en experimentos genéticos cuantitativos, como son los ensayos de progenie o de progenie y procedencia. Conner y Hartl (2004) establecen que la mayoría de los rasgos cuantitativos no están determinados por un solo gen, sino por varios a muchos genes. Por lo tanto, los alelos pueden ser aditivos en sus efectos a través de muchos genes.

Holderegger et al. (2006) establecen que para evaluar la variación genética en rasgos que se encuentran bajo selección natural en experimentos genéticos cuantitativos, los individuos con una relación genética conocida se deben desarrollar bajo condiciones ambientales constantes. Por ejemplo, una muestra de semillas de varias familias o madre o de polinización abierta, es decir semillas de medio hermano, se hacen germinar en un invernadero, posteriormente se plantan y se colocan en forma aleatoria en un ensayo de progenie y luego se monitorea la supervivencia y el crecimiento a lo largo de ciclo de vida del experimento. El razonamiento que hay detrás de esta configuración es primero que las diferencias de los individuos que crecen en el mismo entorno se deben a diferencias genéticas y segundo que los miembros de la familia comparten alelos y, por lo tanto, son más similares entre sí, que a los miembros de otras familias. Por lo tanto, cuanto mayor es el grado de similitud de los miembros de la familia, mayor es el componente genético en la variación fenotípica total. Es evidente que los experimentos genéticos cuantitativos son intensivos en trabajo, tiempo y costo.

Se presenta en la Figura N° 4 un modelo conceptual de migración asistida que busca estimar la variación genética adaptativa para la araucaria (*Araucaria araucana* (Mol.) K. Koch), que considera como elemento central ensayos genéticos del tipo ensayos de progenie y procedencia. Se busca así salvaguardar el potencial adaptativo de la especie y repoblar nuevas áreas tanto dentro como fuera de la distribución natural de la especie.

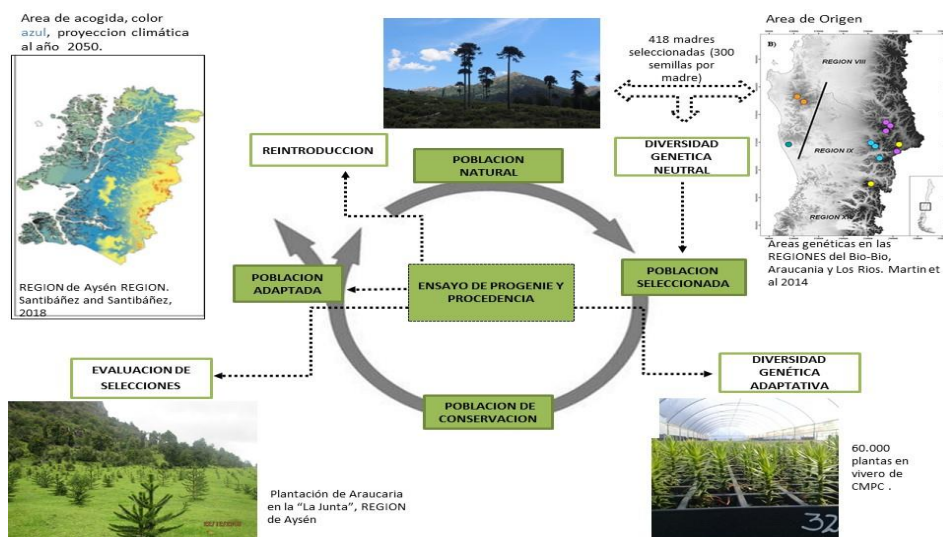


Figura N° 4
MODELO DE MIGRACIÓN ASISTIDA PARA *Araucaria araucana*

Para determinar la diferenciación de la población en los genes adaptativos se debe estimar el valor QST, esto se puede escribir como (Savolainen *et al.*, 2004):

$$QST = VG / (VG + 2VA)$$

Donde: QST: Grado de diferenciación en caracteres cuantitativos fenotípicos
VG: Componente de varianza entre poblaciones
VA: Varianza genética aditiva promedio dentro de las poblaciones (Latta, 2003).

La variación genética adaptativa es el principal mecanismo que tienen las plantas para adaptarse al cambio climático. La adaptación es un proceso que conduce a una mayor eficacia biológica en un ambiente específico y se define y calcula como se explica a continuación.

Eficacia biológica (EB) o fitness: Es la capacidad de un individuo para transferir sus genes a la(s) generación(es) siguiente(s) y será función de algunas variables independientes, como, por ejemplo:

$$EB = \text{Supervivencia} + \text{crecimiento} + \text{fecundidad} + \text{longevidad} + \text{tiempo}$$

Los estudios de variación adaptativa revelan si se trata de una especie homogénea o si las distintas poblaciones están muy diferenciadas respecto a su adaptación al hábitat. Luego, proporcionan información sobre el comportamiento fuera del sitio y las posibilidades de traslado (Boshier y Young, 2000).

Kremer (2007) ha sugerido que el cambio climático, como inductor de evolución, es un fenómeno que ya se está produciendo y que los árboles han comenzado a adaptarse a un aumento en la concentración de dióxido de carbono atmosférico. Dicho autor establece que la adaptación de los árboles del bosque puede producirse en pocas generaciones, o en menos de 200 años.

MODALIDADES DE LA MIGRACIÓN ASISTIDA

A la Migración Asistida también se le conoce como "migración facilitada" (Aitken, *et al.*, 2008; Hewitt *et al.*, 2011; Pedlar *et al.*, 2012; Rehfeldt *et al.*, 2002).

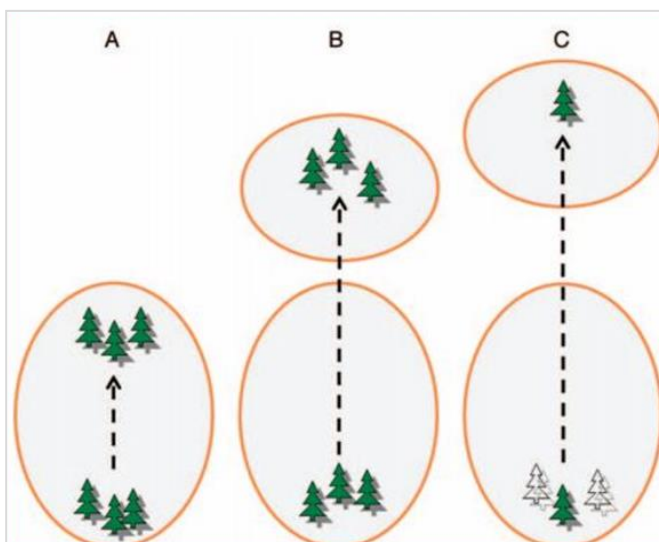
Es ineludible que para un gran número de especies de árboles forestales será necesaria la intervención humana para hacer coincidir o realinear las poblaciones con el medio ambiente al que estaban adaptadas. Este realineamiento asistido por humanos ha sido llamado migración asistida (MA), colonización asistida, reforzamiento, reubicación, entre otros.

La MA debe considerarse como un término genérico que incluye el traslado de semillas, propágulos, juveniles o adultos, tanto dentro de la distribución geográfica de la especie como en el margen de esta distribución e incluso fuera de su distribución histórica (Fernández-Manjarrés y Benito-Garzón, 2015). Este último caso es comúnmente llamado colonización asistida y es el que presenta mayores controversias, sobre todo, pero no exclusivamente, cuando se trata de especies amenazadas porque la probabilidad de supervivencia en el nuevo ambiente puede ser muy baja. En el caso de traslados de poblaciones dentro de su área de distribución, la MA es equivalente al reforzamiento de poblaciones (*population reinforcement*) con individuos de la misma especie, pero originarios de otras localidades. Se verá en los puntos siguientes que este tipo de migración asistida tiene gran importancia en la restauración ecológica con base genética (Ipinza y Gutiérrez, 2014).

De la misma forma, Williams y Dumroese (2013) afirman que la MA puede ocurrir en una variedad de formas para cumplir diversos objetivos. La tendencia actual es considerar como objetivo de los programas de conservación el mantenimiento del potencial adaptativo de la especie, protegiendo los procesos ecológicos y evolutivos que han actuado hasta el momento.

Williams y Dumroese (2013) conceptualizan su clasificación como se muestra en la Figura N° 5 e indican que para especies nativas y para evitar pérdidas económicas en la industria de la madera, las fuentes de semillas y las poblaciones de genotipos de árboles comerciales podrían moverse: (A) dentro de su rango actual, lo que coincide con el reforzamiento de poblaciones; (B) desde su rango actual a áreas adecuadas, en el límite o justo fuera de este para mantener el ritmo de las condiciones cambiantes; (C) el movimiento a lugares más alejados de la distribución actual es una opción para prevenir la extinción de especies y es lo que se ha definido como colonización asistida.

Los riesgos pueden variar ampliamente en las formas de migración asistida, pero probablemente aumentarán con la distancia de migración (Mueller y Hellmann, 2008; Vitt *et al.*, 2010; Pedlar *et al.*, 2012). Por ejemplo, la MA a áreas muy lejos de su rango actual (C) conllevaría mayores responsabilidades financieras y riesgos ecológicos (Winder *et al.*, 2011).



(Fuente: Williams y Dumroese, 2013)

A. Movimiento dentro de la distribución actual de la especie. B. Movimiento fuera del rango de distribución actual de la especie, pero cercano a su límite. C. Movimiento de la especie fuera del rango de distribución actual, pero lejano a su límite.

Figura N° 5
MODALIDADES DE LA MIGRACIÓN ASISTIDA

ELEMENTOS QUE RETARDAN LA APLICACIÓN DE OPCIONES DE ADAPTABILIDAD

La Naturaleza Tiende a la Perfección

Hay una creencia común entre el público en general sobre 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).

Lo Mejor es no Hacer Nada o Poner un Candado al Bosque

Ipinza (2000) plantea que existe una tendencia bastante razonable entre los silvicultores, medioambientalistas y conservacionistas, entre otros, a creer que la evolución a través de regeneración natural de las especies forestales siempre maximiza la eficacia biológica y que la menor intervención hecha por el hombre es la mejor estrategia de conservación.

Sin embargo, el autor mencionado indica que el resultado de la selección natural refleja los efectos de las condiciones previas y, por lo tanto, no es solo la fuerza de la evolución la que da forma al recurso genético forestal. Debido a que los principales efectos de la selección natural operan al nivel del organismo individual, los efectos de la selección natural sobre rasgos específicos serán dependientes de cómo un rasgo está relacionado con otros rasgos que constituyen la eficacia biológica total. De este modo, los rasgos algunas veces están negativamente correlacionados, lo que implica que el progreso en uno conducirá al deterioro en otro.

La plasticidad fenotípica también permite que algunos individuos sobrevivan, incluso si ellos no maximizan su eficacia biológica en un ambiente específico. Además, algunos genes y rasgos de poca importancia para la eficacia biológica son cambiados simplemente por una acción accidental. Aún más, los genes individuales usualmente afectan a varios rasgos pleiotrópicamente y, por lo tanto, no es cierto que cualquier rasgo puede estar en un nivel óptimo. El continuo cambio ambiental, con o sin cambios climáticos globales, fuerza a la selección natural a actuar en una infinidad de direcciones, por lo que la máxima eficacia biológica nunca será obtenida.

Para que los bosques naturales tengan alguna posibilidad de supervivencia, Ipinza (2000) sugiere que el hombre está obligado a intervenir, en forma positiva sobre los bosques, en especial si este ha jugado un papel en el deterioro de los recursos genéticos, a través de la selección disgénica o "floreo", la fragmentación, la deforestación y la degradación.

Kremer (2007) sugiere que la transferencia de material reproductivo efectuada por el hombre puede ser necesaria para mejorar la adaptación local de especies raras y escasas. De la misma forma Mátyás (2007) considera que la intervención humana es necesaria para facilitar la adaptación de los árboles del bosque al cambio climático

Las intervenciones tienen que ser activas y van desde promoción de la regeneración natural en todos los bosques chilenos, incluso en áreas determinadas de Parques Nacionales, hasta la migración asistida. Las acciones de adaptación tienen que tomarse en el menor plazo posible, ya que la presión de selección del cambio climático es muy rápida y el actual estado de degradación y fragmentación de los bosques nativos ha reducido la capacidad de las especies y ecosistemas para la adaptación. La actual cantidad de variación genética es clave para enfrentar los cambios ambientales.

La presión de selección del cambio climático a nivel local puede ser muy importante, en especial cuando se producen incendios forestales o aparecen enfermedades y plagas forestales, como las que están sufriendo los ecosistemas forestales chilenos. Se deben realizar acciones a nivel económico-social para prevenirlos. En el corto plazo, la presión de selección del cambio climático a nivel del paisaje/nación puede ser más lenta y aquí habrá que identificar especies y procesos ecológicos que son esenciales para la provisión de servicios ecosistémicos.

La Semilla Local es la Mejor Fuente Semillera

En general, se tiende a abordar la restauración o rehabilitación de ecosistemas y la recuperación de bosques nativos a través de plantaciones usando material de propagación local (Breed *et al.*, 2013), asumiendo, a veces erradamente, que el germoplasma forestal local ha experimentado la selección natural para convertirse en el mejor adaptado a las condiciones locales (Kettenring *et al.*, 2014). Sin embargo, se pasa por alto que la adaptación local puede verse obstaculizada por el flujo de genes, deriva genética, y/o la falta de variación genética, provocada por la fragmentación, degradación y floreo de los bosques. Se debe tener en cuenta que cualquier introducción de germoplasma "no local", en especial de especies nativas, en que comúnmente no

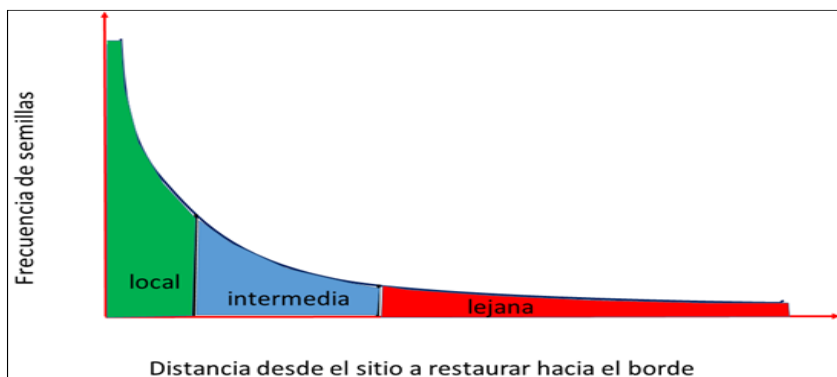
se dispone de información genética de la interacción genotipo ambiente (G x A) obtenida a partir de ensayos de progenie o de progenie y procedencia, tiene sus riesgos.

Si el germoplasma forestal no local corresponde a la misma especie, o está estrechamente relacionado con las especies remanentes en el sitio a recuperar, pero de fuentes genéticamente distintas, existe el riesgo de contaminación genética de las poblaciones locales (Millar *et al.*, 2012). Dentro de una misma especie, el flujo de genes entre las poblaciones locales y plantas introducidas no locales podría conducir a una depresión por exogamia, la que ocurre cuando el cruzamiento entre las fuentes locales y no locales producen una progenie híbrida que tiene menor eficacia biológica que la progenie local (Lowe *et al.*, 2005).

Breed *et al.* (2013) recomiendan el uso de semillas de fuentes mixtas para anticipar el impacto potencial del cambio climático. Si para una especie de interés se esperan cambios menores en el clima y en la interacción genotipo ambiente (G x A), una mezcla de semillas obtenida de poblaciones locales, pero genéticamente diversas, puede ser suficiente. En el caso que no se conozca el impacto del cambio en el clima, ni en la interacción G x A, entonces una mezcla de procedencias puede ser la estrategia más adecuada para aumentar el potencial de adaptación del germoplasma forestal (Broadhurst *et al.*, 2008; Sgró *et al.*, 2011; Breed *et al.*, 2013). Esta mezcla debería estar compuesta de: (i) una alta proporción de semillas de origen local de madres no emparentadas; (ii) una proporción procedente de distancias intermedias, pero de la misma procedencia o zona ecológica; y (iii) una baja proporción de semillas de poblaciones distantes y que sean ecológicamente diversas o distintas procedencias.

En la Figura N° 6 se muestra la lógica recomendada por Lowe (2010), donde sugiere que se debe coleccionar una proporción mayor de semilla y/o madres en las denominadas poblaciones locales (60%), luego en las poblaciones intermedias (30%) y finalmente en las lejanas (10%). Para la colecta de semillas se debe seguir la prescripción de Ipinza *et al.* (2016), es decir usar rutas semilleras. Para una especie se seleccionan 10 a 15 individuos no emparentados, como mínimo, distanciados entre ellos a 30 a 50 m, también como mínimo. Esto viene a conformar un lote de semillas multifamiliar de una población dada y el número de árboles semilleros a coleccionar depende de la cantidad y superficie a reforestar.

Estas poblaciones o procedencias mezcladas maximizan la variabilidad genética de las plantaciones que se originen en el sitio a recuperar, asegurando así la identidad genética, la sustentabilidad del recurso recuperado y permitiendo que en el futuro la regeneración natural pueda perpetuar el bosque. Si no se siguen estas recomendaciones es probable que la restauración sea un fracaso, tal como ha sido señalado por Bozzano *et al.* (2014).



(Fuente: Lowe, 2010)

Figura N° 6
COMPOSICIÓN DE UN LOTE MIXTO DE SEMILLAS DE PROCEDENCIAS MEZCLADAS
EN FUNCIÓN DE LA DISTANCIA DEL SITIO DE COLECTA AL SITIO A RESTAURAR O REHABILITAR

En general, el movimiento de semillas debe ser ascendente en altitud y hacia los polos respectivos de cada hemisferio. Esto se puede lograr mediante la recolecta de semillas de una población natural dada (rutas semilleras), usando estas para producir plantas en un vivero y establecerlas en una localización 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 las plantas que puedan sobrevivir y madurar en las condiciones futuras. De hecho, es muy posible que las poblaciones necesiten ser movidas y 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 ecológica clásica; que las fuentes locales de semillas son normalmente las mejores. Pareciera que esto ya no es cierto para muchas poblaciones de árboles (Ipinza y Gutiérrez, 2014)

MIGRACIÓN ASISTIDA: EL NUEVO PARADIGMA PARA LA CONSERVACIÓN

La planificación de la MA requiere el conocimiento de la relación entre las poblaciones contemporáneas y su clima, y solo entonces se podrá predecir dónde y cuándo estos climas ocurrirán y tomar decisiones respecto a cuándo se deberá mover, qué población y hacia dónde.

Desde una perspectiva ecológica, Winder *et al.* (2011) sostienen que la MA es una opción de manejo factible para los árboles forestales y que las restricciones y consecuencias pueden ser minimizadas mediante una aplicación cuidadosa de las herramientas y conocimientos disponible.

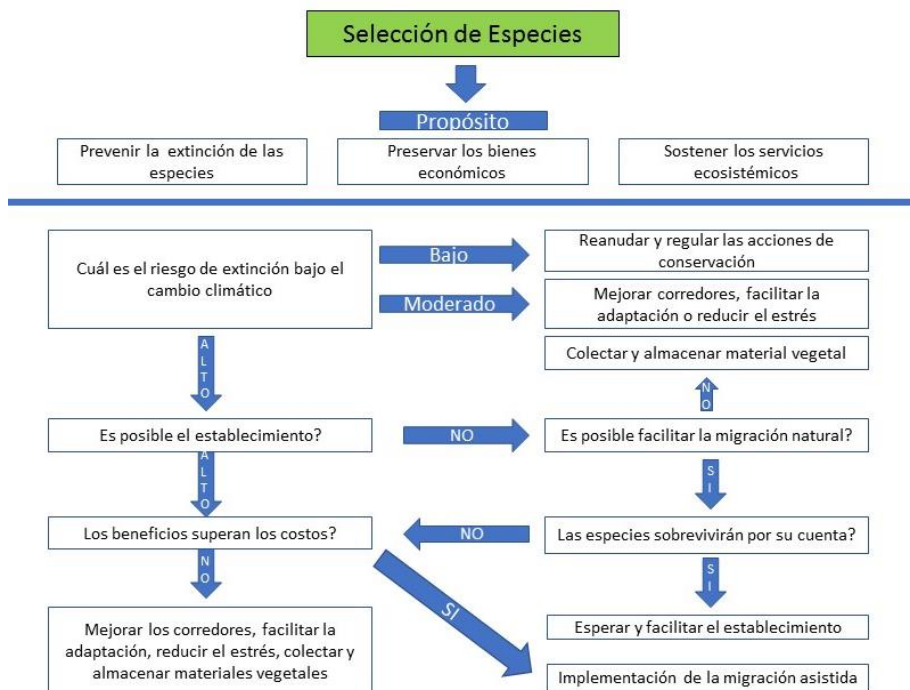
Los movimientos de población con fines de reforestación han sido un componente del manejo forestal durante siglos. La meta inicial de esta acción era, simplemente, encontrar la mejor fuente de semilla, no había reflexiones o preocupaciones acerca del cambio climático o de la necesidad de migración asistida.

Hoegh-Guldberg *et al.* (2008) han establecido un marco de decisión que ayuda a determinar las estrategias de adaptación para una especie o población de plantas que tienen valor de conservación, económico o social. La información genética, los modelos bioclimáticos, los registros históricos y los experimentos actuales pueden guiar la necesidad de la MA. La implementación de esta estrategia depende del riesgo de declinación o extinción de la especie, el establecimiento, los costos y los beneficios biológicos, económicos y sociales. Este marco de decisión se exhibe en la Figura N° 7 y lo destacable es que, para la implementación operacional de la MA, se debe establecer el nivel de riesgo de extinción, si dicha especie es capaz de sobrevivir por su cuenta y, finalmente, si los beneficios superan los costos.

Estos autores establecen como primer paso el riesgo de extinción de las especies focales o claves, diferenciando entre aquellas especies que tienen una baja, media o alta vulnerabilidad¹¹ al cambio climático continuo. Las especies con baja vulnerabilidad son mejor atendidas mediante el manejo convencional de los bosques. Las especies con vulnerabilidad moderada son probables candidatas a los esfuerzos de MA de la población, lo que puede mejorar la resiliencia¹² al cambio climático. Las especies de alta vulnerabilidad pueden beneficiarse más de la asistencia humana dentro de los límites del rango de distribución o facilitando la migración natural y el establecimiento mediante la expansión del rango de distribución de la especie.

¹¹ Vulnerabilidad: Propensión o predisposición a ser afectada negativamente por el cambio climático, incluyendo la variabilidad climática y los fenómenos extremos. La vulnerabilidad comprende la susceptibilidad o sensibilidad al daño y la falta de capacidad de respuesta.

¹² Resiliencia: Capacidad de un sistema social o ecológico de absorber una alteración sin perder su estructura básica o sus modos de funcionamiento, su capacidad de auto organización, ni su capacidad de adaptación al estrés y al cambio.



(Fuente: Hogg-Guldberg *et al.*, 2008; Williams y Dumroese, 2013)

Figura N° 7
ESTRUCTURA DE DECISIÓN PARA DETERMINAR LA ESTRATEGIA DE ADAPTACIÓN PARA ESPECIE O POBLACIONES

La selección de especies a ser movidas mediante la MA se hace más complicada en ecosistemas con una amplia biodiversidad, fundamentalmente debido a la mayor cantidad de especies a proteger. También es complejo cuando un tipo o asociación forestal posee una amplia variedad de especie, como por ejemplo el Tipo Forestal Siempreverde en Chile (Navarro, *et al.*, 2014).

Es evidente que en una crisis de cambio climático no todas las especies se pueden mover. La Figura N° 7 muestra una opción para darle prioridades a las especies que están en el borde de la extinción, endémicas o en peligro de extinción, como es el caso *Pitavia punctata* Mol. (pitao o canelillo), *Gomortega keule* (Molina) Baill. (queule, keule, queuli), *Beilschmiedia berteroaana* (Gay) Kosterm. (belloto del sur), *Nothofagus alessandrii* Espinosa (ruil), *Jubaea chilensis* (Mol.) Baillon (palma chilena, palma de coquitos, palma de miel), *Araucaria araucana* (Mol.) K. Koch (araucaria, pehuén, piñonero, pino piñonero, pino chileno, pino araucaria, pewen, guiliu), entre otras.

Con el fin de reducir los riesgos y la incertidumbre con respecto al mejor genotipo para un sitio determinado, una opción es plantar una dotación de plantas con una amplia gama de genotipos para abarcar una también amplia diversidad genética, es decir mezclando fuentes de semillas que sean locales y no locales (Lowe, 2010). Por supuesto, esto requiere 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 y Kitzmiller, 1992).

Por otro lado, la variación genética de una especie puede afectar la diversidad de otras especies (genética de comunidades), ya que, por ejemplo, algunas especies de insectos, especies

de pájaros o micorrizas pueden asociarse preferencialmente con ciertos genotipos de árboles (Whitham *et al.*, 2003), luego existen posibilidades de migraciones más complejas, como asociaciones de especies e incluso en distintos niveles de la cadena trófica.

En un caso más concreto, el éxito de la MA, también depende de presencia y de la variación genética de las especies relacionadas, como las micorrizas, lo que puede afectar la supervivencia de las especies claves que se requiere mover, lo que tiene importantes implicaciones para la conservación, restauración, rehabilitación y manejo de ecosistemas.

En este contexto los hongos ectomicorrícicos (EM) que son simbioses de coníferas, como la *araucaria*, y de *Nothofagus spp*, entre muchas otras especies, adquieren agua y nutrientes y protegen las raíces de diversos tipos de estrés. A veces son cosmopolitas y otras veces con nichos ecológicos muy especializados, y estos hongos pueden diseminarse a través de esporas o propagarse a través del crecimiento de su micelio subterráneo. Se estima que algunos hongos EM pueden migrar 10 km/año (Pringle *et al.*, 2009) y esto puede implicar que la capacidad de migración de la mayoría de los hongos EM es aproximadamente equivalente a la de su árbol hospedante.

Existen muchas prácticas de manejo de ecosistemas forestales que se deben tener presentes para la planificación e implementación de medidas de adaptación al cambio climático, en el contexto de la MA, ya que tanto la restauración ecológica, la rehabilitación o simplemente la forestación originarán nuevos ensamblajes de especies como ecosistemas “nuevos”. Para las especies de interés forestal parece razonable que las prácticas se centren en rasgos de interés económico, pero con genotipos adecuados para los escenarios futuros.

MIGRACIÓN ASISTIDA CON INFORMACIÓN GENÉTICA

En países desarrollados, las políticas de manejo forestal fomentan la MA y los ensayos de MA. Ensayos de este tipo actualmente están en marcha en América del Norte. Los Ensayos de Adaptación a la Migración Asistida (AMAT) son un gran conjunto de experimentos de largo plazo realizados por el Ministerio de Bosques de la Columbia Británica y varios colaboradores, incluido el Servicio Forestal del Departamento de Agricultura de los EEUU (USDAFS) y empresas madereras, que evalúan estos ensayos de MA y el calentamiento global (Marris, 2009). Es un programa que evalúa el desempeño adaptativo de 16 especies forestales, cuyas semillas se colectaron en la Columbia Británica, Washington, Oregón e Idaho y fueron plantadas en una variedad de sitios en la Columbia Británica.

Estos ensayos son de progenies y de procedencias y progenies, método clásico que permite determinar qué monto de la variación fenotípica del carácter corresponde a una variación genética y cuánto corresponde a la influencia del ambiente. La base de los ensayos es observar la respuesta de distintos genotipos creciendo en las mismas condiciones, con lo que se minimiza la influencia ambiental; a la vez, el ensayo se repite en diferentes localidades para determinar la variación de un mismo genotipo en distintos ambientes o lo que se conoce como la interacción genotipo ambiente (IGA).

El Modelo de MA, de la *Araucaria araucana*, bosquejado en la Figura N° 4, pretende ubicar 3 a 4 ensayos de progenie y procedencia en la zona de acogida y al norte de ella, para poder estimar las IGA y así poder optimizar la asignación de los genotipos en las distintas áreas de plantación.

Este tipo de ensayos se ha usado mayoritariamente en los programas de mejora genética de especies de importancia económica (Ipina, 1998), por lo que esta información escasea en la mayoría de las especies nativas y se encuentra concentrada hacia caracteres de importancia productiva, pero de naturaleza adaptativa (crecimiento, resistencia a plagas y enfermedades, características de la madera). Los ensayos de procedencia se suelen establecer para evaluar fuentes de semilla comercial o para obtener material selecto, mientras que los ensayos de progenies proporcionan información para evaluar a progenitores o progenies y seleccionar la siguiente generación de mejora, también para obtener estimaciones de parámetros genéticos como la heredabilidad o los coeficientes de variación genética aditiva. Para obtener el máximo de

información de un ensayo, es importante que el diseño sea el más adecuado (Ipinza, 1998).

Los ensayos de progenie y procedencia dan información acerca de los patrones de variación genética cuantitativa y la extensión de la interacción genotipo-ambiente o IGA, es decir, sobre la variación en respuesta a la heterogeneidad del hábitat. Es importante destacar que los caracteres que se consideren medir deben ser rasgos relacionados con la supervivencia.

En Chile se requiere con urgencia abordar el establecimiento de una red 2.0, de ensayos de progenie y procedencia o prueba de jardín común, en especies nativas, para estimar la IGA. La primera red (Ipinza, *et al.*, 2000) se estableció el año 2000-2001, para roble (*Nothofagus obliqua* (Mirb.) Oerst), raulí (*Nothofagus alpina* (Poepp. & Endl.) Oerst.) y coihue (*Nothofagus dombeyi* (Mirb.) Oerst.). Estos ensayos de campo pueden ser a pequeña o mediana escala y permitirían acumular evidencia y datos científicos sólidos para sustentar la MA como una opción valiosa de manejo forestal a largo plazo.

Mátyás (2007) recomienda desarrollar una guía flexible para usar material reproductivo, e incorporar el cambio climático y la adaptación a los Programas Nacionales de Bosques de los países europeos. Por su parte, Lefevre (2007) analiza la estructura organizacional para la conservación de los recursos genéticos en Francia y estima los efectos del cambio climático sobre la estrategia de conservación de genes, estableciendo que es necesario reevaluar y mejorar las redes de conservación de genes en el contexto del cambio climático, ya que estas deben ampliarse hacia la plasticidad¹³, adaptación y migración potencial de las especies forestales.

Por último, la conservación *ex situ* a través de la creación de Bancos de Semillas o Colecciones *in vivo* como son los ensayos de progenie y procedencia puede proporcionar un "seguro ecológico - genético", así como apoyo para futuras actividades de MA.

Independientemente de las opciones de manejo consideradas, el monitoreo de las especies es esencial durante y después de la implementación de cualquier enfoque de MA, y la vulnerabilidad de las especies debe evaluarse periódicamente para determinar si el enfoque elegido fue el adecuado para cumplir con las condiciones actuales y para identificar otras medidas que podrían ser implementadas como parte de una estrategia de adaptación al cambio climático.

CONCLUSIONES

El clima está cambiando a un ritmo más rápido que la migración natural de plantas, lo que se torna un gran desafío para el manejo y la conservación de los recursos genéticos forestales.

Después de varios siglos de investigación y manejo forestal se cuenta con elementos para reducir pérdidas en el crecimiento, incrementar la productividad y mejorar la conservación de los bosques mediante la implementación de estrategias, tales como migración asistida.

En Chile, a pesar de que se dispone de pautas de zonas de semillas para especies nativas (Quiroz y Gutiérrez, 2014) y programas de mejoramiento genético para las especies comerciales más importante de Chile (Ipinza, *et al.*, 2014), se carece de procedimientos operativos estandarizados para determinar cómo, cuándo y dónde implementar el movimiento de MA. Los movimientos fuera de las zonas actuales podrían estar en conflicto con algunas restricciones locales, pero facilitar la adaptación climática a través de la MA tiene el potencial de preservar la salud y la productividad de los bosques y, posteriormente, mantener los servicios de los ecosistemas, como el secuestro de carbono y la conservación del suelo y el agua, y el hábitat de vida silvestre.

¹³ Plasticidad Fenotípica: Es la capacidad que muestran algunos genotipos de alterar en forma significativa su expresión en respuesta a determinados factores ambientales, produciendo una serie de fenotipos diferentes.

Sin lugar a dudas el estudio de esta incipiente tecnología proporciona componentes a considerar en los planes de adaptación al cambio climático y seguramente se convertirá en la tecnología más apropiada para salvaguardar el potencial adaptativo de las especies nativas más vulnerables.

RECONOCIMIENTOS

Por su siempre inspirador trabajo a los colegas de INFOR Jorge González, Braulio Gutiérrez, Hernán Soto, Marcos Barrientos, María Paz Molina, Andrés Bello, Laura Koch, Patricia Rojas, Dante Corti y Richard Velásquez. También a los colegas de CMPC Juan Andrés Celhay, Verónica Emhart, Jean Pierre Lasserre y Eduardo Hernández, y por supuesto a Norma Baez. A los colegas de CONAF Aida Baldini, Patricio Parra, Julio Figueroa, Mónica González, Leonardo Araya, a los Guarda Parques de los Parques Nacionales de Bio Bio, Araucanía y Los Ríos, y un reconocimiento especial a Sabine Muller-Using y Fernando Santibáñez.

REFERENCIAS

Aitken, S.; Yeaman, S.; Holliday, J.; Wang, T. and Curtis-McLane, S., 2008. Adaptation, migration or extirpation: Climate change outcome for tree population. *Evolutionary Applications* 1:95-111.

Alfaro, R. I.; Fady, B.; Vendramin, G. G.; Dawson, I. K.; Fleming, R. A.; Saenz-Romero, C.; Lindig-Cisneros, R. A.; Murdock, T.; Vinceti, B.; Navarro, C. M.; Skroppa, T.; Baldinelli, G.; El-Kassaby, Y. A. and Loo, J., 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.2014.04.06.

IDDs, 2011. Síntesis del Seminario Informativo Especial sobre Cambio Climático y Recursos Genéticos para la Agricultura y la Alimentación: Estado del Conocimiento, de los Riesgos y Oportunidades. Publicado por el Instituto Internacional para el Desarrollo Sostenible (IIDS). Boletín CRGAA. En: <http://www.ilsd.ca/blodlv/cgrfa13/> vol. 168, no. 2, julio de 2011. 3 p.

Boshier, D. H. and Young, A.G., 2000. Forest conservation genetics: Limitations and future directions. En: Young, A.; Bohier, D. and Boyle, T. (Eds.). *Forest conservation genetics: Principles and practice*. CSIROCABI, 289-297.

Bozzano, M.; Jalonen, R.; Thomas, E.; Boshier, D.; Gallo, L.; Cavers, S.; Bordács, S.; Smith, P. and Loo, J., (Eds.), 2014. Genetic considerations in ecosystem restoration using native tree species. *State of the World's Forest Genetic Resources –Thematic Study*. Rome, FAO and Bioversity International. 281 p.

Breed, M. F.; Stead, M. G.; Ottewell, K. M.; Gardner, M. G. and Lowe, A.J., 2013. Which provenance and where? Seed sourcing strategies for revegetation in a changing environment. *Conserv. Genet.* 14, 1–10.

Broadhurst, L. M.; Lowe, A.; Coates, D.J.; Cunningham, S. A.; Mc Donald, M.; Vesk, P.A. and Yates, C., 2008. Seed supply for broad-scale restoration: Maximizing evolutionary potential. *Evol. Appl.* 1, 587–597.

Conner, J. K. and Hartl, D. L., 2004. *A Primer to Ecological Genetics*. Sinauer, Sunderland, Massachusetts, USA.

Eriksson, G., 2000. Red Europea de Conservación de Recursos Genéticos de Frondosas Nobles. *Invest. Agr.: Sist. Recur. For.: Fuera de Serie* N° 2-2000. p. 59-69.

Fernández-Manjarrés, J. F. y Benito-Garzón, M., 2015. El debate de la migración asistida en los bosques de la Europa Occidental. Capítulo 41 en Herrero, A. & Zavala, M. A. (Eds). *Los Bosques y la Biodiversidad frente al Cambio Climático: Impactos, Vulnerabilidad y Adaptación en España*. Magrama. pp 463-468.

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

Hansen, J.; Sato, M. and Ruedy, R., 2012. Perception of climate change. *Proceedings 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. and Henriques, I., 2011. Taking stock of the assisted migration debate. *Biological Conservation*, 144, 2560–2572. doi: 10.1016/j.biocon.2011.04.031

- Hoegh-Guldberg, O.; Hughes, L.; McIntyre, S.; Lindenmayer, D. B.; Parmesan, C.; Possingham, H. P. and Thomas, C.D., 2008.** Assisted colonization and rapid climate change. *Science* 321:345–346.
- Holderegger, R.; Kamm, Urs and Gugerli, Felix, 2006.** Adaptive vs. neutral genetic diversity: Implications for landscape genetics. *Landscape Ecology* (2006) 21:797–807.
- IPCC, 2007.** Cambio climático 2007: Informe de síntesis. Contribución de los grupos de trabajo I, II y III para el cuarto informe de evaluación del Grupo Intergubernamental de Expertos sobre el Cambio Climático (IPCC). Ginebra, Suiza: Organización Meteorológica Mundial (OMM) y Programa de las Naciones Unidas para el Medio Ambiente (PNUMA).
- Ipinza, R., 1998.** Diseños de Ensayos Genéticos. En: Ipinza, R.; Gutiérrez, B. y Emhart, V. (Eds). Curso Mejora Genética Forestal Operativa. 16-21 noviembre de 1998. Universidad Austral de Chile, Instituto Forestal, Corporación Nacional Forestal. Chile. pp. 249-299.
- Ipinza, R., 2000.** Modelo Básico de Mejora Genética. En: Ipinza, R.; Gutiérrez, B. y Emhart, V. (Eds). Domesticación y Mejora Genética de raulí y roble. Universidad Austral / Instituto Forestal. pp. 197-213.
- Ipinza, R.; Gutiérrez, B. y Emhart, V., 2000.** Domesticación y Mejora Genética de raulí y roble. Universidad Austral / Instituto Forestal. 468 p.
- Ipinza, R. y Barros, S.(Eds), 2011.** El Cambio Climático. Los Bosques y La Silvicultura. Instituto Forestal. 139 p.
- Ipinza, R. y Gutiérrez, B., 2014.** Consideraciones Genéticas para la Restauración Ecológica. En: Ciencia e Investigación Forestal INFOR Chile. Volumen 20 N° 2 agosto. pp. 51-72.
- Ipinza, R.; Gutiérrez, B. y Molina, M., 2014.** Mejoramiento genético de eucaliptos, historia, avances y tendencias. En: Ipinza, R.; Barros, S.; Gutiérrez, B. y Borralho, N. (Eds). Mejoramiento Genético de Eucalipto en Chile. Instituto Forestal. pp. 17-34.
- Ipinza, R.; Gutiérrez, B. y Molina, M., 2016.** Una pauta sencilla para la restauración del bosque nativo chileno. Boletín de APROBOSQUE. Julio 2016. pp. 14-14. DOI: 10.13140/RG.2.1.3026.0727
- Kettenring, K. M.; Mercer, K. L.; Reinhardt, A. and Hines, J., 2014.** Application of genetic diversity-ecosystem function research to ecological restoration. *J. Appl. Ecol.* 51 (2), 339–348.
- Kremer, A., 2007.** How well can existing forests withstand climate change? In: Koskela, J.; Buck, A. and Teissier du Cros, E. (Eds). *Climate change and forest genetic diversity: Implications for sustainable forest management in Europe.* Biodiversity International, Rome, Italy. pp. 3–17.
- Latta R. G., 2003.** Gene flow, adaptive population divergence and comparative population structure across loci. *New Phytol.* 161: 51–58.
- Ledig, F. T. and Kitzmiller, J. H., 1992.** Genetic strategies for reforestation in the face of global climate change. *For. Ecol. Manage.* 50:153–169.
- Lefèvre, F., 2007.** Conservation of forest genetic resources under climate change: The case of France. In: Koskela, J.; Buck, A. and Teissier du Cros, E. (Eds). *Climate change and forest genetic diversity: Implications for sustainable forest management in Europe.* Biodiversity International, Rome, Italy. pp. 95–101
- Lewis, S., 2006.** Review: Tropical forests and the changing earth system. *Philosophical Transactions* 361, 195-210.
- Lowe, A J., 2010.** Composite provenancing of seed for restoration: Progressing the 'local is best' paradigm for seed sourcing. *The State of Australia's Birds 2009: Restoring woodland habitats for birds.* Compiled by David Paton and James O'Conner. Supplement to *Wingspan* 20(1) March.
- Lowe, A. J.; Boshier, D.; Ward, M.; Bacles, C. F. E. and Navarro, C., 2005.** Genetic resource impacts of habitat loss and degradation; reconciling empirical evidence and predicted theory for neotropical trees. *Heredity* 95, 255–273.
- Manion, P., 1981.** *Tree Disease Concepts.* Upper Sadle River. Prentice Hall, NKJ, USA. 324-339.
- Marris, E., 2009.** Planting the forest for the future. *Nature* 459:906-908.
- Mátyás, C., 2007.** What do held trials tell about the future use of forest reproductive material? In: Koskela, J.; Buck, A. and Teissier du Cros, E. (Eds). *Climate change and forest genetic diversity: Implications for sustainable*

forest management in Europe. Biodiversity International, Rome, Italy. pp. 53–69.

Mc Lachlan, J.; Hellmann, J. J. and 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

Millar, M. A.; Byrne, M.; Nuberg, I. K. and Sedgley, M., 2012. High levels of genetic contamination in remnant populations of *Acacia saligna* from a genetically divergent planted stand. *Restor. Ecol.* 20, 260–267.

MINAGRI-MMA, 2013. Plan de Adaptación al Cambio Climático del Sector Silvoagropecuario. Propuesta Ministerial Elaborada en el Marco del Plan de Acción Nacional de Cambio Climático 2008-2012. Ministerio de Agricultura - Ministerio del Medio Ambiente. 64 p.

Mueller, J. M. and Hellmann, J. J., 2008. An assessment of invasion risk from assisted migration. *Conserv. Biol.* 22:562–567.

Navarro, C.; Huaunstein, E.; Pinares, J.; Esse, C. y Cabello, J., 2014. Guía de reconocimiento de Estaciones Forestales de la Región de la Araucanía. Proyecto Innova 11BPC-10164. Implementación de una metodología de tipificación de bosque nativo para la aplicación de la Ley 20.283 sobre recuperación del bosque nativo y fomento forestal. CORFO, Universidad Católica de Temuco, CONAF. 89 p.

O'Neill, G.; Hamann, A. and Wang T., 2008. Accounting for population variation improves estimates of the impact of climate change on species growth and distribution. *Journal of Applied Ecology* 45: 1040-1049.

Pedlar, J.; Mckeeney, D. W.; Aubin, I.; Beardmore, T.; Beaulieu, J.; Iverson, L. R.; O'Neill, G. A.; Winder, R. S. and Ste-Marie, C., 2012. Placing forestry in the assisted migration debate. *BioScience* 62:835–842.

Pringle, A., Adams, R.; Cross, H. and Bruns, T., 2009. The ectomycorrhizal fungus *Amanita phalloides* was introduced and is expanding its range on the west coast of North America. *Molecular Ecology* 18: 817-833.

Quiroz, I. y Gutiérrez, B., 2014. Propuesta de reglamento para semillas y plantas forestales. INFOR-SAG-INNOVA CORFO. Concepción. 74 p.

Rehfeldt, G. E. 1988. Ecological genetics of *Pinus contorta* from the Rocky Mountains (USA): a synthesis. *Silvae Genetica* 37(3-4):131-135.

Rehfeldt, G. E.; Tchebakova, N. M.; Parfenova, Y. I.; Wykoff, W. R.; Kuzmina, N. A. and 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.; Crookston, N. L.; Sáenz-Romero, C. and 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

Sáenz-Romero, Cuauhtémoc; Lindig-Cisneros, Roberto A.; Joyce, Dennis G.; Beaulieu, Jean; Clair, J.; Bradley St. and Jaquish, Barry C., 2016. Assisted migration of forest populations for adapting trees to climate change. *Revista Chapingo. Serie Ciencias Forestales y del Ambiente [en línea]* 2016, XXII (septiembre-diciembre). Pp. 303-323

Savolainen, O.; Bokma, F.; Garcia-Gil, R.; Komulainen, P. and Repo, T., 2004. Genetic variation in cessation of growth and frost hardiness and consequences for adaptation of *Pinus sylvestris* to climatic changes. *For. Ecol. Manage.* 197: 79–89.

Santibañez, F. y Santibañez, P., 2018. Evaluación de las forzantes bioclimáticas en la sustentabilidad de las comunidades de araucarias en Chile. Hacia una estrategia de conservación del patrimonio natural frente a la amenaza del cambio climático. INFODEP. Santiago, Agosto de 2018.

Sgrò, C. M.; Lowe, A. J. and Hoffmann, A. A., 2011. Building evolutionary resilience for conserving biodiversity under climate change. *Evol. Appl.* 4, 326–337.

SIMEF-INFOR, 2017. Migración Asistida. Una Opción para la Conservación de la Araucaria. *Conservación ex situ*. Reunión Internacional Daño Foliar de *Araucaria araucana* 7 - 9 de noviembre de 2017. Villarrica, Chile. 18 p.

Vitt, P.; Havens, K.; Kramer, A.T.; Sollenberger, D. and Yates, E., 2010. Assisted migration of plants: Changes in latitudes, changes in attitudes. *Biol. Conserv.* 143:18 –27.

Whitham, T.; Young, W.; Martinsen, G.; Gehring, C.; Schweitzer, J.; Shuster, S.; Wimp, G.; Fischer, D.; Bailey, J.; Lindroth, R.; Woolbright, S. and Kuske, C., 2003. Community and ecosystem genetics: A

consequence of the extended phenotype. *Ecology*, 84:559-573.

Williams, M. and Kasten Dumroese, R., 2013. Preparing for Climate Change: Forestry and Assisted Migration. *J. For.* 111(4):287–297.

Winder, R. S.; Nelson, E. A. and Beardmore, T., 2011. Ecological implications for assisted migration in Canadian forests. 2011. *The Forestry chronicle* 87(6): 731-744.

Winder, R.; Nelson, E. A. and Beardmore, T., 2011. Ecological implications for assisted migration in Canadian forests. *For. Chron.* 87: 731–744.

