



J.F. Fernández-Manjarrés<sup>1\*</sup>, M. Benito-Garzón<sup>1, 2</sup>

<sup>1</sup> CNRS, Laboratorio de Ecología, Sistemática y Evolución, Universidad de Paris-Sud Orsay CEDEX 91405

<sup>2</sup> CIRED, Centro Internacional para la investigación sobre el ambiente y el desarrollo. 45bis, Av de la Belle Gabrielle, Nogent-sur-Marne, CEDEX 94736

\* Correo electrónico: [juan.fernandez@u-psud.fr](mailto:juan.fernandez@u-psud.fr)

41

## El debate de la migración asistida en los bosques de Europa Occidental

### Resultados clave

- La gran velocidad del cambio climático en ciertas zonas templadas y de montaña puede producir una ruptura de los procesos naturales de dispersión de genes y de selección con el resultado de que muchas poblaciones de individuos sésiles como las plantas herbáceas y los árboles o arbustos no puedan adaptarse a las nuevas condiciones climáticas. Es así como ha sido propuesta la “migración asistida”, definida como la plantación intencionada de individuos en un gradiente altitudinal o latitudinal para compensar los riesgos del cambio climático en la supervivencia de las especies. En esta sección presentamos algunas reflexiones en torno al debate existente sobre la migración asistida de propágulos de poblaciones más al sur o en gradiente altitudinal debido a los riesgos de contaminación genética y probabilidad de invasión de las poblaciones plantadas. Gracias al ejemplo de *Pinus pinaster*, susceptible de sufrir procesos de migración entre España y Francia, analizamos las condiciones requeridas para considerar su plantación desde el sur hacia el norte (análisis de vulnerabilidad) y lo que podemos aprender de experiencias previas en masas de repoblación.

### ■ Introducción

Los aspectos más preocupantes del cambio climático actual son sus características intrínsecas y su velocidad. En menos de 100 años se esperan cambios que sobrepasan la variabilidad climática actual (Williams et al. 2007) e incluso la variabilidad geológica con respecto a eventos relativamente cercanos como el máximo térmico que se produjo en el Holoceno medio (Benito-Garzón et al. 2014). A esto se suma una variabilidad espacial con respecto a su *velocidad local* que puede diferir en un orden de magnitud según las regiones (Loarie et al. 2009).

De manera evidente, los árboles, con su largo ciclo de vida y su capacidad de dispersión más o menos limitada, están sujetos a las presiones inmediatas del cambio climático que sobrepasan sus capacidades normales de dispersión del orden de 1 km por año (Feurdean et al. 2013). Por lo tanto, no es sorprendente que la idea de una migración asistida aparezca como una solución lógica y eficaz al problema de la adaptación, o mejor dicho, de la falta de adaptación de los árboles al cambio climático (Aitken et al. 2008).

En esta sección examinaremos algunos conceptos relativos a la migración asistida, las bases de la controversia, los procesos de decisión basados en un análisis de vulnerabilidad y las lecciones que se deben aprender de experiencias previas en plantaciones, usando como ejemplo los efectos del traslado de individuos de *Pinus pinaster* desde Portugal a Francia en los años 1950.

### ■ Algunas definiciones

La literatura científica actual sobre migración asistida y cambio climático presenta una gran variedad de términos que se solapan más o menos según el contexto en que sean utilizados. En esta discusión, nosotros nos referiremos a la *migración asistida* (MA) como 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. 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.

Estrictamente hablando, una migración (o colonización) asistida es simplemente un traslado, que dentro del contexto del cambio climático, implica que en vez de buscar un hábitat equivalente para la población en cuestión, se buscarían hábitats que compensen los efectos actuales o esperados del cambio climático. Por ejemplo, en Canadá, se han plantado semillas de *Pinus albicaulis* (McLane & Aitken 2012) 800 km más al norte debido a una plaga de escarabajos de la corteza que ataca las poblaciones del sur. Estos escarabajos aprovechan los inviernos más suaves para reproducirse todo el año causando estragos en las poblaciones de árboles.

Recientemente, se ha comenzado a hacer una diferencia entre la migración asistida para el rescate de una especie y la migración asistida para recuperar los sistemas forestales (Pedlar et al. 2012). De hecho, mirando en detalle estas distinciones, subyacen dos perspectivas opuestas: la primera está centrada en una población amenazada para la cual debemos responder a la pregunta *¿dónde se debe plantar una especie para compensar los efectos del cambio climático?* En el otro extremo, tenemos una perspectiva de manejo ecosistémica para la cual hay dos categorías: la primera es similar al caso de especies amenazadas en la cual la pregunta es *¿dónde se debe migrar el ecosistema?* Un ejemplo de este tipo está siendo implementado en Columbia Británica, Canadá, basado en una larga tradición de ensayos de procedencia y manejo forestal (<http://www.for.gov.bc.ca/hre/forgen/interior/AMAT.htm>). El ensayo AMAT intenta caracterizar las respuestas de una docena de especies de interés comercial a lo largo de un transecto de ensayos

desde Estados Unidos hasta Canadá para detectar los límites de plasticidad y de adaptación de estas especies para estimar posibles estrategias de plantación (O'Neill comunicación personal). Por ahora, estos ejemplos son experimentales y no se conocen aún los resultados a largo plazo.

El segundo tipo de MA está relacionado directamente con el manejo de ecosistemas. Así, nos podemos también plantear la pregunta *¿qué componentes debo migrar a un ecosistema X para mantener un servicio ecológico Y?* Esta última pregunta ha sido abordada sobre todo para las especies ingenieras (ver artículo de Kreyling et al. 2011). Al tratarse en general de especies comunes, la controversia es menor que para el caso de especies amenazadas. Para el caso de las especies forestales, a menos que una especie dada esté en peligro, esta segunda aproximación es la más apropiada.

### *¿Por qué hay controversia en torno de la migración asistida?*

Mientras que el traslado de poblaciones de especies amenazadas es una práctica común (la IUCN tiene todo un programa al respecto), los programas de migración asistida de especies no amenazadas están creando polémica. Si bien es cierto que los detractores de los programas de MA se basan en la alta proporción de fracasos en los traslados y re-introducciones de especies amenazadas que se hacen hacia hábitats equivalentes, olvidan las experiencias para las cuales las translocaciones fueron exitosas (Tabla 1).

**Tabla 1.** Síntesis de algunos de los principales argumentos a favor y en contra de la migración asistida (adaptado de Hewitt et al. 2011).

Argumentos a favor	Argumentos en contra
Opción para compensar la fragmentación del paisaje	Riesgos e impactos irreversibles de invasión
Remediación de funciones ecosistémicas	Impactos sobre los ecosistemas y sus funciones
Forma de prevenir la extinción local	Contaminación genética de poblaciones locales (hibridación intra- e inter-específica)
Opción de manejo innovadora	Desvío de recursos de alta prioridad
Necesario o prácticamente obligatorio para especies con poca dispersión y sensibles al cambio climático	Parcialidad hacia especies consideradas importantes; prioridades erróneas
Opción plausible con un manejo de riesgos adecuado	Insuficiente información científica
Mejoramiento de las prácticas de traslado de especies amenazadas	Continuación de prácticas poco efectivas de manejo
Beneficios sociales y culturales	Impactos sociales y culturales por la modificación del paisaje

Fuente: Elaborado a partir del mapa de cubiertas de Menorca (2002).

En el caso de las especies amenazadas llevadas fuera de su distribución natural, las críticas se centran en: a) el alto riesgo de las manipulaciones para la supervivencia (o conservación) de una población en estado vulnerable y b) la posibilidad de crear poblaciones invasoras en los ecosistemas receptores. En el caso de las especies forestales, se han invocado argumentos éticos como la responsabilidad hacia las generaciones futuras al cambiar la composición de un bosque (Aubin et al. 2011).

Por último, existen críticas respecto al enfoque exclusivo de MA sobre las especies amenazadas que se sustentan en una visión más integral del ecosistema y sus servicios como se dijo más arriba (Kreyling et al. 2011). Para un resumen de los argumentos a favor y en contra ver (Hewitt et al. 2011).

Para el caso de especies forestales relativamente comunes, los riesgos que existen están relacionados con la contaminación genética de las poblaciones locales que han sido 'reforzadas' con individuos de zonas más secas, más meridionales o de cotas altitudinales inferiores. Por ejemplo, aportar genes de resistencia a la sequía puede ser eficaz en este caso, pero puede conllevar a un compromiso ('trade-off') con respecto a la resistencia a las heladas, como veremos más adelante.

## ■ Vulnerabilidad y migración asistida

¿Por qué hablar de vulnerabilidad dentro del contexto de la migración asistida? Independientemente del contexto y de las medidas necesarias propuestas para la MA (Hoegh-Guldberg et al. 2008, Winder et al. 2011), el primer paso consiste en determinar la vulnerabilidad del sistema o de la población en cuestión. Como se vio en la sección de definiciones, hay dos aproximaciones emergentes con respecto a la migración asistida, ya sea centrada en una población amenazada, o centrada en un ecosistema. Como las actividades forestales están estrechamente relacionadas al ecosistema forestal, que desde el punto de vista de la sociedad debe ser conservado y manejado para adaptarse al cambio climático, creemos que la pregunta central es entonces relativa al servicio ecosistémico y no a una especie en particular. De esta manera, las primeras preguntas que se deben responder para el caso de un bosque manejado serían:

*¿Cuál es la vulnerabilidad de las especies de un bosque/plantación concreto con respecto al cambio climático?, ¿qué opciones de manejo existen para compensar la posible vulnerabilidad de algunas especies?, ¿es realmente necesaria la migración asistida? Si la migración asistida es considerada necesaria, ¿cuáles son las herramientas existentes para escoger las poblaciones que se deben migrar en el bosque en cuestión?*

En general, la vulnerabilidad de una especie al cambio climático viene definida por su exposición y su sensibilidad al cambio climático moduladas por su capacidad adaptativa (Williams et al. 2008).

En el caso de la **exposición** al cambio climático, la primera pregunta que se debe plantear es ¿cuál es la magnitud y la dirección del cambio climático esperado en la región del bosque en cuestión? Tradicionalmente, esto se ha medido con el cálculo de anomalías entre el

clima esperado para 2050 o 2100 y el clima 'actual' entendido como el promedio de al menos 30 o 50 años durante una parte del siglo anterior. Recientemente, la medida de la velocidad del cambio climático (Loarie et al. 2009, Diffenbaugh & Field 2013) estimada como el número de km/año que una especie necesita migrar para mantener las mismas condiciones climáticas en el futuro, muestran una visión más precisa de la urgencia de compensar por el cambio climático local. Por ejemplo, para el continente europeo, se requiere migrar entre 100 y 800 km hacia el norte durante el siglo 21 para mantenerse en el mismo clima del siglo 20 (velocidades entre 1 y 8 km/año).

La **sensibilidad** se define como los límites ecofisiológicos de una población para resistir diferentes tipos de estrés y se puede medir en caracteres relacionados con la "fitness" como por ejemplo la biomasa, el crecimiento, la mortalidad etc., (Williams et al. 2008). De este modo, una población que presenta baja plasticidad fenotípica sería muy sensible a efectos moderados de cambio climático y *viceversa*. En general, la sensibilidad se puede estudiar mediante dos fuentes de información básica: a) observación sobre el terreno de los efectos producidos en el pasado a causa de las variaciones climáticas sobre una población dada de árboles; y b) por experimentación bajo condiciones controladas, ya sea en laboratorio o por trasplantes recíprocos de procedencias.

Por último, la **capacidad de adaptación** sería, en nuestra opinión, el carácter más difícil a estimar, debido a su estrecha relación con la sensibilidad (una baja sensibilidad al clima puede ser interpretada como una gran capacidad adaptativa), y depende de la distribución de la variabilidad genética de los caracteres adaptativos que presenta una especie. Evidentemente, el parámetro más cercano es el  $Q_{st}$  calculado sobre uno o varios caracteres relevantes para la adaptación al cambio climático. Este parámetro estima la distribución de la varianza genética adaptativa entre poblaciones con respecto al conjunto de poblaciones. Valores bajos de  $Q_{st}$  significan que las poblaciones tienen poca diferenciación para el carácter dado y *viceversa*, siempre y cuando las diferencias estimadas con el  $Q_{st}$  se hayan originado por una adaptación local al clima y no por deriva genética u otros procesos demográficos. En general, muchos caracteres de interés en árboles presentan altos valores de  $Q_{st}$  sugiriendo una alta adaptación a las condiciones ambientales locales (Savolainen et al. 2007). Sin embargo, una alta adaptación local no quiere decir que una población tenga el acervo genético necesario para enfrentar los cambios a los que estaría expuesto (grado de exposición). Una adaptación local alta puede suponer un factor de riesgo con respecto a la velocidad del cambio climático, pero a la vez, una oportunidad de manipulación de la especie en bosques manejados. De hecho, aunque parezca paradójico, el paradigma de la adaptación local es en gran medida la base conceptual de la migración asistida.

En todo caso, los métodos más pertinentes para calcular una MA son los métodos derivados de las funciones de transferencia ("*transfer functions*"). Basándose en una serie de ensayos forestales recíprocos, se calculan las diferencias de crecimiento, fenología, supervivencia, resistencia a climas extremos etc. con respecto a una distancia climática entre el *sitio de origen* de la procedencia y el *sitio del ensayo*. Si se tienen muchos de estos ensayos, se puede calcular, en teoría, una

función de traslado “universal” que permitiría estimar la “fitness” general de una procedencia en otra localidad, ya sea para el clima actual o para un clima futuro (O’Neill et al. 2008, Wang et al. 2010, Oney et al. 2013).

En resumen, aglutinando los elementos anteriores, una población de un bosque que puede ser natural, semi-natural o manejado, sería vulnerable si presentara una fuerte exposición (anomalías climáticas, velocidad del cambio climático, etc.), alta sensibilidad (deterioro de las funciones fisiológicas con un cambio moderado del clima) y baja capacidad de adaptación (falta de variabilidad o presencia de la variabilidad genética ‘equivocada’; Figura 1).

### ¿Qué limitantes existen? El caso de *Pinus pinaster*

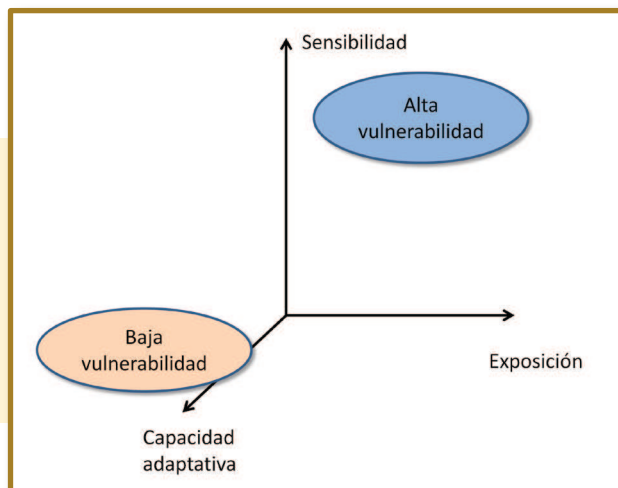
Suponiendo que un análisis de vulnerabilidad indicara que es razonable introducir ya sea poblaciones más meridionales o de cotas inferiores, ya sea reemplazar una especie local por otra más meridional, ¿qué riesgos persistirían en este tipo de acciones? ¿Cuáles serían los factores limitantes en una plantación?

Una parte de estas preguntas las podemos resolver mirando casos pasados de traslados en Europa Occidental, sobre todo en el gradiente que existe entre los bosques atlánticos, la zona sub-mediterránea y los bosques templados para los cuales hay especies como *Pinus pinaster* (pino marítimo o resinero) que ocupan partes de estos biomas.

El pino marítimo es una especie común en Europa occidental, donde se usa con fines comerciales en plantaciones que ocupan toda la costa atlántica. Las poblaciones de pino marítimo presentan alta plasticidad fenotípica y adaptación local a lo largo de su rango de distribución (Alía et al. 1995, 1997, González-Martínez et al. 2002). En general, las poblaciones más meridionales presentan mayor resistencia a la sequía que las poblaciones más septentrionales, por lo que las poblaciones del sur podrían ser candidatas a una MA hacia el norte para garantizar la supervivencia de esta especie en un contexto de incremento de la aridez.

En Francia, las plantaciones de pino marítimo constituyen un 10% de la superficie forestal. Las primeras plantaciones en las Landas de la región de Aquitania,

■ **Figura 1.**



▲ **Figura 1.** Componentes de la vulnerabilidad representados en tres ejes. Una población de árboles sería altamente vulnerable si presentara una alta exposición a los eventos climáticos, alta sensibilidad representada por respuestas insuficientes para mantener un equilibrio fisiológico, y baja capacidad de adaptación si la adaptación local es insuficiente para un clima que cambia.

Fuente: Elaboración propia.

que actualmente constituye la mayor aglutinación de la especie en Francia, datan del 1857 y probablemente fue llevada a cabo con semillas locales (Roussel 2007). En 1949 y 1959 se importaron semillas procedentes del noroeste de la Península Ibérica para suplir la falta de semillas en la región debido a incendios forestales (Boisseaux 1986).

En los años siguientes, los árboles procedentes de semillas peninsulares se desarrollaron normalmente hasta que tres grandes heladas en 1956, 1963 y la más fuerte y definitiva en 1985 diezmaron las poblaciones de pino marítimo en las Landas. Los análisis de las semillas realizados después de las heladas de 1985 demostraron que la mortalidad de los árboles de procedencia ibérica era mucho mayor que los de procedencia local (Boisseaux 1986). Después de este episodio, solo se plantaron en la región semillas que no procedieran de España o Portugal. Las heladas de 1985 supusieron para

la región una pérdida de 300 a 400 Km<sup>2</sup> de madera (Doré & Varoquaux 2006), y condujeron a la prohibición, por primera vez en la Unión Europea, de la introducción de semillas foráneas (EU Council Decreto 1999/105/EC of 22 Diciembre 1999).

Las Landas, y la región de Aquitania en general, presentan temperaturas medias similares a las que se han registrado en el noroeste peninsular pero con mayor variabilidad en las temperaturas mínimas. Sin embargo, fuertes picos de frío han sido registrados cada 20 años aproximadamente en las Landas, heladas que parecen caer fuera del rango de tolerancia fisiológica de las procedencias ibéricas (Benito-Garzón et al. 2013). Por tanto, los programas de MA deben no solo mirar a las condiciones climáticas medias, sino también a los eventos extremos y a la variabilidad climática esperada para el futuro.



## ¿Qué perspectivas en el ámbito de la investigación son necesarias?

Es evidente de la discusión anterior que dos actividades son necesarias si se piensa en la migración asistida como opción de adaptación al cambio climático. La primera es la monitorización de especies locales para identificar signos de vulnerabilidad y un conocimiento actualizado del grado de exposición según los modelos que el IPCC vaya desarrollando.

La segunda actividad es la investigación experimental con los ensayos de procedencia como se ha venido realizando desde hace más de dos décadas. El diseño de ensayos de procedencia cubriendo los gradientes climáticos esperados, en combinación con los instrumentos de modelización, pueden proporcionar una información de gran valor para tomar decisiones robustas con respecto a la MA. En este contexto, los desarrollos en genómica (Sork et al. 2013), unidos a los ensayos de procedencia, van a ayudar a identificar las bases genéticas de la adaptación y de la plasticidad, dos elementos cruciales para la adaptación. Pero todavía quedarían algunos aspectos de incertidumbre relativos al cambio climático en sí mismo que implican abordar los problemas desde una perspectiva de precaución, donde todos los futuros son posibles.

De todas formas, la MA podría funcionar como parte de un portafolio de opciones, que incluirían tiempos de rotación más cortos y seguramente, asociaciones de especies distintas a las que se conocen actualmente. La parte más difícil de aceptar sería el hecho que aunque se trabaje con el mejor material genético, local o importado, la adaptación de las especies a los nuevos climas será siempre parcial hasta que la selección natural pueda actuar. Y esto último puede tomar varias generaciones de árboles y muchas generaciones humanas.

## ■ Agradecimientos

Agradecemos muy especialmente a Miguel Ángel de Zavala la oportunidad brindada de participar en este informe. Este trabajo está financiado por los fondos de la agencia francesa para la investigación ANR (proyecto AMTools) y por el programa Marie Curie de la Unión Europea para MBG.

## ■ Referencias bibliográficas

- Aitken SN, Yeaman S, Holliday JA, Wang T, Curtis-McLane S (2008) Adaptation, migration or extirpation: climate change outcomes for tree populations. *Evolutionary Applications* 1:95-111
- Alía R, Gil L, Pardos JA (1995) Performance of 43 *Pinus pinaster* provenances on 5 locations in central Spain. *Silvae Genetica* 44:75-81
- Alía R, Moro J, Denis J (1997) Performance of *Pinus pinaster* provenances in Spain: interpretation of the genotype by environment interaction. *Canadian Journal of Forest Research* 27:1548-1559
- Aubin I, Garbe C, Colombo S, Drever CR, McKenney DW, Messier C, Pedlar J, Saner MA, Venier L, Wellstead AM, Winder R, Witten E, Ste-Marie C (2011) Why we disagree about assisted migration 1: Ethical implications of a key debate regarding the future of Canada's forests. *The Forestry Chronicle* 87:755-765
- Benito-Garzón M, Ha-Duong M, Frascaria-Lacoste N, Fernández-Manjarrés J (2013) Habitat Restoration and Climate Change: Dealing with Climate Variability, Incomplete Data, and Management Decisions with Tree Translocations. *Restoration Ecology* 21:530-536
- Benito-Garzón M, Leadley PW, Fernandez-Manjarrés JF (2014) Assessing global biome exposure to climate change through the Holocene - Anthropocene transition. *Global Ecology and Biogeography* 23:235-244
- Boisseaux T (1986) *Influence de l'origine genetique (landaise ou iberique) des peuplements de pin maritime sur les degats causes par le froid de janvier 1985 au massif forestier aquitain*. Ecole National des Ingénierurs des Travaux des Eaux et Forêts
- Diffenbaugh N, Field C (2013) Changes in Ecologically Critical Terrestrial Climate Conditions. *Science* 341:486-492
- Doré C, Varoquaux F (2006) *Histoire et amélioration de cinquante plantes cultivées* (ed Ed. Q). Paris
- Feurdean A, Bhagwat SA, Willis KJ, Birks HJB, Lischke H, Hickler T (2013) Tree migration-rates: narrowing the gap between inferred post-glacial rates and projected rates. *Plos one* 8:e71797
- González-Martínez S., Alía R, Gil L (2002) Population genetic structure in a Mediterranean pine (*Pinus pinaster* Ait.): a comparison of allozyme markers and quantitative traits. *Heredity* 89:199-206
- Hewitt N, Klenk N, Smith AL, Bazely DR, Yan N, Wood S, MacLellan JI, Lipsig-Mumme C, Henriques I (2011) Taking stock of the assisted migration debate. *Biological Conservation* 144:2560-2572
- Hoegh-Guldberg O, Hughes L, McIntyre S, Lindenmayer DB, Parmesan C, Possingham HP, Thomas CD (2008) Assisted colonization and rapid climate change. *Science* 321:345-6

- Kreyling J, Bittner T, Jaeschke A, Jentsch A, Jonas Steinbauer M, Thiel D, Beierkuhnlein C (2011) Assisted Colonization: A Question of Focal Units and Recipient Localities. *Restoration Ecology* 19:433-440
- Loarie SR, Duffy PB, Hamilton H, Asner GP, Field CB, Ackerly DD (2009) The velocity of climate change. *Nature* 462:1052-5
- McLane S, Aitken S (2012) Whitebark pine (*Pinus albicaulis*) assisted migration potential: testing establishment north of the species range. *Ecological Applications* 22:142-153
- Oney B, Reineking B, O'Neill G, Kreyling J (2013) Intraspecific variation buffers projected climate change impacts on *Pinus contorta*. *Ecology and evolution* 3:437-49
- O'Neill GA, Hamann A, 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 JH, McKenney DW, Aubin I, Beardmore T, Beaulieu J, Iverson L, O'Neill GA, Winder RS, Ste-Marie C (2012) Placing Forestry in the Assisted Migration Debate. *BioScience* 62:835-842
- Roussel G (2007) Une brève histoire de la recherche forestière en Aquitaine. 3
- Savolainen O, Pyhäjärvi T, Knürr T (2007) Gene Flow and Local Adaptation in Trees. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics* 38:595-619
- Sork VL, Aitken SN, Dyer RJ, Eckert AJ, Legendre P, Neale DB (2013) Putting the landscape into the genomics of trees: approaches for understanding local adaptation and population responses to changing climate. *Tree Genetics & Genomes* 9:901-911
- Wang T, O'Neill GA, Aitken SN (2010) Integrating environmental and genetic effects to predict responses of tree populations to climate. *Ecological Applications* 20:153-163
- Williams JW, Jackson S, Kutzbach J (2007) Projected distributions of novel and disappearing climates by 2100 AD. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America* 104:5738-42
- Williams SE, Shoo LP, Isaac JL, Hoffmann AA, Langham G (2008) Towards an integrated framework for assessing the vulnerability of species to climate change. *Plos Biology* 6:2621-6
- Winder R, Nelson EA, Beardmore T (2011) Ecological implications for assisted migration in Canadian forests. *The forestry chronicle* 78:731-744