



**UNIVERSIDAD NACIONAL AUTÓNOMA DE MÉXICO**  
**POSGRADO EN CIENCIAS BIOLÓGICAS**  
INSTITUTO DE INVESTIGACIONES EN ECOSISTEMAS Y SUSTENTABILIDAD  
ECOLOGÍA

**DESEMPEÑO DE TRES ESPECIES DE BOSQUE SECO EN EXPERIMENTOS DE  
TOLERANCIA A HELADAS Y NODRICISMO PARA SU MIGRACIÓN ASISTIDA  
EN RESPUESTA AL CAMBIO CLIMÁTICO**

**TESIS**

QUE PARA OPTAR POR EL GRADO DE:  
**DOCTORA EN CIENCIAS**

PRESENTA:  
**PILAR ANGÉLICA GÓMEZ RUIZ**

**TUTOR PRINCIPAL DE TESIS: DR. ROBERTO ANTONIO LINDIG CISNEROS**  
INSTITUTO DE INVESTIGACIONES EN ECOSISTEMAS Y  
SUSTENTABILIDAD, UNAM

**COMITÉ TUTOR: DR. ERICK DE LA BARRERA MONTPELLIER**  
INSTITUTO DE INVESTIGACIONES EN ECOSISTEMAS Y  
SUSTENTABILIDAD, UNAM

**DR. CARLOS MARTORELL DELGADO**  
FACULTAD DE CIENCIAS, UNAM

MÉXICO, D.F. NOVIEMBRE, 2016



Universidad Nacional  
Autónoma de México

Dirección General de Bibliotecas de la UNAM

**Biblioteca Central**



**UNAM – Dirección General de Bibliotecas**  
**Tesis Digitales**  
**Restricciones de uso**

**DERECHOS RESERVADOS ©**  
**PROHIBIDA SU REPRODUCCIÓN TOTAL O PARCIAL**

Todo el material contenido en esta tesis esta protegido por la Ley Federal del Derecho de Autor (LFDA) de los Estados Unidos Mexicanos (México).

El uso de imágenes, fragmentos de videos, y demás material que sea objeto de protección de los derechos de autor, será exclusivamente para fines educativos e informativos y deberá citar la fuente donde la obtuvo mencionando el autor o autores. Cualquier uso distinto como el lucro, reproducción, edición o modificación, será perseguido y sancionado por el respectivo titular de los Derechos de Autor.





**UNIVERSIDAD NACIONAL AUTÓNOMA DE MÉXICO**  
**POSGRADO EN CIENCIAS BIOLÓGICAS**  
INSTITUTO DE INVESTIGACIONES EN ECOSISTEMAS Y SUSTENTABILIDAD  
ECOLOGÍA

**DESEMPEÑO DE TRES ESPECIES DE BOSQUE SECO EN EXPERIMENTOS DE  
TOLERANCIA A HELADAS Y NODRICISMO PARA SU MIGRACIÓN ASISTIDA  
EN RESPUESTA AL CAMBIO CLIMÁTICO**

**TESIS**

QUE PARA OPTAR POR EL GRADO DE:  
**DOCTORA EN CIENCIAS**

PRESENTA:  
**PILAR ANGÉLICA GÓMEZ RUIZ**

**TUTOR PRINCIPAL DE TESIS: DR. ROBERTO ANTONIO LINDIG CISNEROS**  
INSTITUTO DE INVESTIGACIONES EN ECOSISTEMAS Y  
SUSTENTABILIDAD, UNAM

**COMITÉ TUTOR: DR. ERICK DE LA BARRERA MONTPELLIER**  
INSTITUTO DE INVESTIGACIONES EN ECOSISTEMAS Y  
SUSTENTABILIDAD, UNAM

**DR. CARLOS MARTORELL DELGADO**  
FACULTAD DE CIENCIAS, UNAM

MÉXICO, D.F. NOVIEMBRE, 2016

Lic. Ivonne Ramirez Wence  
Directora General de Administración Escolar, UNAM  
Presente

Por medio de la presente me permito informar a usted, que el Subcomité de Ecología y Manejo Integral de Ecosistemas del Posgrado en Ciencias Biológicas, en su sesión ordinaria del día 05 de septiembre de 2016, aprobó el siguiente jurado para la presentación del examen para obtener el grado de **DOCTORA EN CIENCIAS**, a la alumna **GÓMEZ RUIZ PILAR ANGELICA**, con número de cuenta **513451757**, con la tesis titulada, **"DESEMPEÑO DE TRES ESPECIES DE BOSQUE SECO EN EXPERIMENTOS DE TOLERANCIA A HELADAS Y NODRICISMO PARA SU MIGRACIÓN ASISTIDA EN RESPUESTA AL CAMBIO CLIMÁTICO"**, bajo la dirección del **DR. ROBERTO ANTONIO LINDIG CISNEROS**:

Presidente: DRA. ELIANE CECCON  
Vocal: DR. CUAUHTÉMOC SÁENZ ROMERO  
Secretario: DR. ERICK DE LA BARRERA MONTPELLIER  
Suplente: DR. ENRIQUE JURADO YBARRA  
Suplente: DR. CARLOS MARTORELL DELGADO

Sin otro particular, quedo de usted.

**ATENTAMENTE**  
**"POR MI RAZA HABLARÁ EL ESPÍRITU"**  
Cd. Universitaria, Cd. Mx., a 13 de octubre de 2016

*M. del Coro Arizmendi*  
Dra. María del Coro Arizmendi Arriaga  
Coordinadora del Programa



## AGRADECIMIENTOS INSTITUCIONALES

- ❖ Al Posgrado en Ciencias Biológicas PCB de la Universidad Nacional Autónoma de México UNAM, por haberme dado la oportunidad de continuar con mi formación académica en su programa de Doctorado.
- ❖ A Consejo Nacional De Ciencia y Tecnología CONACYT por mi beca de manutención durante los cuatro años de mis estudios de Doctorado y por la beca mixta para la realización de mi estancia de investigación en el IMBE, Université d'Avignon et des Pays de Vaucluse, Francia.
- ❖ De igual forma, al PCB por los apoyos económicos recibidos del programa PAEP para mi participación en diversos cursos y congresos internacionales. Y por el apoyo para mi estancia de investigación por medio de la convocatoria “Mejoras de la tasa de graduación del Doctorado en Ciencias del Posgrado en Ciencias Biológicas (PCB)”.
- ❖ A mi tutor *Roberto Lindig Cisneros* quien desde la estancia de investigación realizada en mis estudios de Maestría pero en especial durante todo el desarrollo de mi tesis doctoral, me ha guiado, enseñado, corregido y apoyado. Igualmente agradezco a los miembros de mi comité tutorial, *Erick de la Barrera* y *Carlos Martorell*, quienes desde un inicio mostraron buena disposición para colaborar en el desarrollo de mi tesis y por todas las contribuciones que permitieron la realización de la misma.

## AGRADECIMIENTOS PERSONALES

Esta es una de las partes más difíciles de escribir de una tesis porque son muchas las personas que se han cruzado en el camino y que de una u otra forma aportaron para el desarrollo de este trabajo. Mi doctorado no sólo fue un proceso de crecimiento académico, también fue un gran reto a nivel personal, y aunque nada es perfecto, los frutos de todo este proceso me dejan satisfecha y motivada a seguir en el camino de la investigación y del desarrollo personal. Mi sentimiento de gratitud es principalmente a la vida por haberme dado esta maravillosa oportunidad en un lugar y con personas increíbles, todo lo vivido y aprendido siempre quedará guardado en mi corazón y mente. Seguro se me escapará alguien pero en especial quiero agradecer a las siguientes personas:

- ❖ A las personas más importantes de toda mi vida, mi familia: mis padres *Gladys Angélica Ruiz Convers* y *Humberto Gómez Nivia* y mis hermanos *Carol Andrea Gómez Ruiz* y *Manuel Humberto Gómez Ruiz*, por ser siempre el motor y la motivación para cumplir mis sueños, por creer siempre en mí y motivarme a pesar de la distancia durante todo este tiempo. Cada sueño cumplido, cada meta alcanzada, cada logro obtenido es dedicado con todo mi amor a ustedes.
- ❖ A todos mis demás familiares y amigos en Colombia que siempre han estado apoyándome y pendientes de mis noticias. Sus palabras de aliento y su alegría por mis logros siempre me llenan de mucha emoción y sentimiento de gratitud.
- ❖ A mis compañeros del Laboratorio de Ecología de Restauración por su ayuda en la preparación y montajes de mis experimentos, en especial a Mariela Gómez Romero por su amabilidad y siempre buena disposición.
- ❖ A los miembros del jurado de mi examen de candidatura, doctores: Erick de la Barrera, Cuauhtémoc Sáenz, Horacio Paz, Julio Campo y Héctor Godínez por sus observaciones, correcciones y palabras de motivación. Todo ese proceso fue una lección de vida única.

- ❖ A la doctora Elise Buisson del Institut Méditerranéen de Biodiversité et d'Ecologie (IMBE) de L'Université d'Avignon et des Pays de Vaucluse, Francia, por haberme recibido para una estancia de investigación en su laboratorio. Esta experiencia fue muy enriquecedora en el aspecto profesional y personal, además de que me permitió cumplir uno de los sueños más grandes de toda mi vida: conocer Francia!
- ❖ A Francisco Mora Ardila de la Unidad de Apoyo en Estadística, Modelación y Manejo de datos del IIES por su asesoría y recomendaciones para el desarrollo del sexto capítulo de la tesis.
- ❖ A mis grandes y queridos amigos en México: Arnulfo Blanco, Aline Pingarroni, Daniela Tovilla, Karina Pérez y mi paisana Angela Camargo quienes desde mi llegada a este país me dieron un espacio en sus vidas y hoy son parte de mi familia, los quiero infinitamente.
- ❖ A la banda de aquí y de allá, a todos los que se cruzaron por mi camino en Morelia y con quienes compartí muchos momentos únicos, especiales y divertidos: Pauloc, Salomón, Angy, Lizzete, Dainiz, Miriam, Giovanni, Pachi, Sergio, Jorge, Gabriela, Víctor, Valeska y Kátia entre muchos tantos. Gracias por tantas aventuras y anécdotas!
- ❖ Al grupo de meditación organizado por mi querida Yashua que tanto bienestar y aprendizaje le trajo a mi existencia, a todas las chicas del grupo que fueron como hermanas, mi gratitud inmensa por todo lo compartido y vivido.
- ❖ A Manuel Alejandro Hernández Ruedas, por ser y estar durante gran parte de este camino, por las lecciones de vida, por el amor compartido. Siempre tendrás un espacio en mi mente y en mi corazón y estaré agradecida por todo lo que vivimos juntos porque de todo se aprende en esta vida y contigo tuve la oportunidad de enfrentar muchos retos.
- ❖ A México y sus ciudadanos porque gracias a ustedes tuve la oportunidad de estudiar con una beca que me dio el privilegio de dedicarme a lo que más me gusta siendo pagada por ello. Llevo a este país en mi corazón, como mi segunda patria. Desde un inicio se me abrieron las puertas con tal cariño y amabilidad que tuve claro que aquí iba a ser feliz y lo soy hasta la fecha. Gracias México lindo y querido por todo lo que me has dado!

*Dedicada a mis padres, a mis hermanos  
y a la sociedad mexicana*

# ÍNDICE

<b>RESUMEN</b> .....	14
<b>ABSTRACT</b> .....	17
<b>CAPÍTULO I</b> .....	20
INTRODUCCIÓN GENERAL .....	20
<b>OBJETIVOS</b> .....	28
<b>CAPÍTULO II</b> .....	29
LA RESTAURACIÓN ECOLÓGICA EN LA ACTUALIDAD: CAMBIO DE PARADIGMAS Y NUEVAS PERSPECTIVAS FRENTE AL CAMBIO CLIMÁTICO .....	29
<b>CAPÍTULO III</b> .....	54
TOLERANCIA A HELADAS: ASPECTOS FISIOLÓGICOS Y SU EFECTO EN LA DISTRIBUCIÓN Y ESTABLECIMIENTO DE LAS PLANTAS .....	54
<b>CAPÍTULO IV</b> .....	72
POTASSIUM ENHANCES FROST TOLERANCE IN YOUNG INDIVIDUALS OF THREE TROPICAL DRY FOREST SPECIES FROM MEXICO.....	72
<b>CAPÍTULO V</b> .....	80
ASSISTED MIGRATION TO THE LIMIT, EARLY PERFORMANCE OF TWO TROPICAL DRY FOREST SPECIES TRANSFERRED ALTITUDINALLY TO PINE-OAK FOREST STANDS.....	80
<b>CAPÍTULO VI</b> .....	103
ESTABLECIMIENTO DE INTERACCIONES ENTRE ARBUSTOS DE BOSQUE TEMPLADO Y JUVENILES DE BOSQUE SECO: EL FENÓMENO DE NODRICISMO PUEDE FAVORECER SU MIGRACIÓN ASISTIDA?.....	103
<b>CAPÍTULO VII</b> .....	124
DISCUSIÓN GENERAL Y CONCLUSIONES .....	124
<b>LITERATURA CITADA (CAPÍTULOS I Y VII)</b> .....	132

# LISTA DE FIGURAS

## CAPITULO I

**Figura 1.** Mapa esquemático de la distribución geográfica del BST en México (Adaptado de Rzedowski & Calderón de Rzedowski 2013). En el círculo se define el área del Bajío Mexicano (parte de los estados de Guanajuato, Michoacán y Querétaro).

**Figura 2.** Especies estudiadas: *Albizia plurijuga* (inquierda arriba), *Cedrela dugesii* (derecha arriba) y *Ceiba aesculifolia* (centro abajo).

## CAPITULO II

**Figura 1.** Desarrollo de los ecosistemas y alternativas de recuperación. Tomado de (Vargas Rios & Mora 2008), basado en (Bradshaw 1984).

**Figura 2.** Síntesis de los cambios abióticos asociados con el cambio climático global (adaptado de IPCC 2013).

**Figura 3.** La migración asistida puede integrarse a las estrategias de restauración de ecosistemas en la actualidad para hacer frente al cambio climático.

## CAPITULO III

**Figura 1.** Papel del Potasio bajo estrés por frío y heladas (adaptado de Wang et al. 2013).

**Caja 1.** Métodos para evaluar la tolerancia a heladas.

**Caja 2.** Importancia del potasio en las heladas.

## CAPITULO IV

**Fig. 1.** Electrolyte leakage under frost exposure treatments for young leaves (empty symbols) and old leaves (filled symbols) of *Albizia plurijuga*, *Cedrela dugesii* and *Ceiba aesculifolia* under three concentrations of potassium fertilisation (circle is 39 ppm, triangle is 189 ppm and square is 528 ppm). Data are shown as averages; the s.e. is referred to in text.

**Fig. 2.** (a) Re-sprouted individuals of *Albizia plurijuga*, *Cedrela dugesii* and *Ceiba aesculifolia* after long exposure to frost (Assay 2) for 45 days. (b) Percentage of plants of each species that sprouted after each short period of frost exposure (20, 40 and 60 min).

## CAPITULO V

**Figure 1.** Target species of TDF. *Albizia plurijuga* (a and b) and *Ceiba aesculifolia* (c and d:) (Left side: seedlings during propagation in shade house, right side: adults in forest remnants).

**Figure 2.** Left side: Study site map in Nuevo San Juan Parangaricutiro, Michoacán, Mexico. Experimental sites at three altitudes S1: 2700; S2: 2400; and S3: 2100 m. Right side: general view of each experimental site.

**Figure 3.** Cox survival analysis for *A. plurijuga* and *C. aesculifolia* during monitoring period (Aug-2013 to May-2014).

**Figure 4.** Number of seeds germinated of *A. plurijuga* and *C. aesculifolia* at three experimental sites during the experiment (Aug-2013 to May-2014).

## CAPITULO VI

**Figura 1.** Vista general del área de estudio en Los Volcancitos, NSJP, Michoacán, México.

**Figura 2.** Material vegetal de *A. plurijuga* (derecha), *C. dugesii* (centro) y *C. aesculifolia* (izquierda) en fase de crecimiento en casa de sombra (IIES, UNAM, campus Morelia).

**Figura 3.** Arriba: especies de arbustos nodriza seleccionadas: a) *Ceanothus caeruleus* (b) *Eupatorium arsenei* y (c) *Salvia mexicana* Abajo: esquema de diseño de siembra, los números indican las posiciones donde se sembraron las especies de BST.

**Figura 4.** Probabilidad de supervivencia de *Albizia plurijuga*, *Cedrela dugesii* y *Ceiba aesculifolia* en febrero 2015 respecto a distancia de siembra a la especie nodriza (morado= 30 cm, verde= 60 cm), las barras representan los intervalos de confianza. Las letras representan diferencias con base en las pruebas *a posteriori* con un ajuste de Tukey.

**Figura 5.** Tasa de crecimiento relativo (TCR) de *Albizia plurijuga*, *Cedrela dugesii* y *Ceiba aesculifolia* con cada una de las especies de nodrizas empleadas (*Ceanothus caeruleus*, *Eupatorium arsenei* y *Salvia mexicana*). Las barras indican los intervalos de confianza (95% ) obtenidos en las pruebas *a posteriori*.

# LISTA DE TABLAS

## CAPITULO II

**Tabla 1.** Postulados sobre la migración asistida.

## CAPITULO V

**Table 1.** Average height with standard deviation (in Nov-2013) and data of number of green steams and sprouts for *A. plurijuga* and *C. aesculifolia* (in May-2014) at three altitudes tested.

**Table 2.** Average temperature maximum and minimum (with standard error) registered with data loggers for July 2013 to May 2014, in the three experimental sites at NSJP.

## CAPITULO VI

**Tabla 1.** Numero de individuos de especies nodriza empleados con el diseño completo y parcial

**Tabla 2.** Mejores modelos explicativos con base en el Criterio de Información de Akaike corregido para muestras pequeñas (AICc). Se presentan además los modelos con delta AICc <2 que incluyen efectos aditivos entre factores (+) e interacciones entre ellos (:). Nodriza (*Ceanothus caeruleus*, *Eupatorium arsenei* y *Salvia mexicana*), distancia (30 y 60 cm.) y spBST (*Albizia plurijuga*, *Cedrela dugesii* y *Ceiba aesculifolia*).

**Tabla 3.** Tasa de crecimiento relativo promedio (de mayor a menor) de las especies de bosque seco tropical (*Albizia plurijuga*, *Cedrela dugesii* y *Ceiba aesculifolia*) con cada una de las especies de nodrizas (*Ceanothus caeruleus*, *Eupatorium arsenei* y *Salvia mexicana*). Las combinaciones con letras diferentes indican diferencias significativas en las pruebas a posteriori.

## RESUMEN

El bosque seco tropical es uno de los ecosistemas más amenazados a nivel global en la actualidad y en particular en México la presión antrópica sobre este ecosistema es intensa y se ha incrementado con los años. Por tal razón, muchas especies que lo componen han reducido considerablemente sus áreas de distribución, lo cual ha fragmentado y aislado a sus poblaciones. Esto asociado a los efectos inminentes del cambio climático global, podrían causar la extinción local a mediano plazo si no se implementan medidas de manejo para las especies que están fuertemente amenazadas.

En la región del Bajío mexicano (parte de Michoacán, Querétaro y Guanajuato) se puede encontrar el bosque seco tropical o bosque tropical caducifolio en su mayor altitud, lo cual hace que muchas de las especies aquí presentes sean de distribución restringida y por ello más susceptibles a los impactos del cambio de uso de suelo para diversas actividades antrópicas. En particular para esta tesis, seleccionamos tres especies características de este ecosistema en esta región: *Albizia plurijuga*, *Cedrela dugesii* y *Ceiba aesculifolia*. Las tres son árboles deciduos, de hasta 12 m de altura que forman parte de los elementos emergentes del dosel en este tipo de bosque. Dos de las especies están incluidas en la NOM 059 de SEMARNAT en las categorías de amenazada (*A. plurijuga*) y en protección especial (*C. dugesii*). Estas características las hacen especies de interés para evaluar diferentes estrategias que puedan implementarse posteriormente para su conservación y la restauración ecológica del bosque seco tropical. En consecuencia, la pregunta general de investigación de esta investigación fue: ¿Cómo es el desempeño de *Albizia plurijuga*, *Cedrela dugesii* y *Ceiba aesculifolia* en experimentos de tolerancia a heladas, migración asistida e interacciones con plantas nodrizas?, para estimar la viabilidad de estrategias de manejo frente al cambio climático.

Esta tesis esta estructurada en siete capítulos, que constan de dos revisiones teóricas, tres trabajos experimentales más la introducción y discusión generales. En el capítulo I presento la introducción general relacionada con el cambio climático que es uno de los factores de mayor influencia en el funcionamiento y mantenimiento de los ecosistemas actualmente. También explico las estrategias de respuesta a este fenómeno evaluadas en esta tesis y finalmente describo el sistema de estudio.

El capítulo II es una revisión teórica respecto a los nuevos paradigmas de la restauración ecológica en donde presento el cambio ideológico de retornar a un ecosistema de referencia con las mismas condiciones de épocas pasadas y ahora se intenta recuperar ecosistemas más funcionales que no necesariamente sean iguales a lo que existía previamente, en términos de composición y estructura. Doy la definición y argumentos en pro y contra de la migración asistida, que es considerada una estrategia de manejo para evitar el riesgo de extinción de muchas especies.

El capítulo III es otra revisión teórica sobre el tema de las heladas: aspectos fisiológicos en las plantas, su efecto en la distribución de especies y en particular el efecto del potasio en la prevención del daño por heladas. El tema de las heladas es relevante en el contexto de evaluar cómo especies tropicales puede responder al estrés causado por este fenómeno y de esta forma establecer sus límites de tolerancia. En general, la distribución de muchas especies vegetales está limitada por su capacidad de tolerar la frecuencia e intensidad de las bajas temperaturas y esto posiblemente cambiará en muchos ecosistemas por efecto del cambio climático.

Los siguientes tres capítulos sintetizan el trabajo experimental y de campo desarrollado en esta tesis. El capítulo IV es el artículo de requisito donde evalué la tolerancia a heladas de las tres especies de estudio y el efecto de la fertilización con potasio en simulaciones de heladas (publicado en *Functional Plant Biology*). Encontré que la fertilización con la concentración más alta de potasio disminuyó el daño por heladas al reducir la fuga de electrolitos a nivel celular y que *C. dugesii* parece ser la especie más resistente a las bajas temperaturas, ya que todos los individuos expuestos a las heladas simuladas rebrotaron después del experimento.

El capítulo V es el artículo del experimento de migración asistida altitudinal hecho con dos de las especies (*A. pluriyuga* y *C. aesculifolia*), donde doy evidencia de que el establecimiento de muchas especies en nuevas localidades con diferentes condiciones climáticas es limitado principalmente si se intenta en zonas muy lejanas al área de distribución natural. Trasplantamos individuos juveniles en tres altitudes más arriba de su límite superior de distribución altitudinal y luego de 10 meses de monitoreo encontré que la supervivencia general de las dos especies fue baja pero el mejor desempeño fue en la altitud más cercana a su límite superior de distribución. Sugiero que se puede implementar esta estrategia para las especies estudiadas pero en un rango no mayor a los 400 m de diferencia altitudinal respecto a su límite superior de distribución y que en general previo a implementar esta estrategia se deben considerar los límites de tolerancia de las especies de interés.

En el capítulo VI presento los resultados del experimento de interacción entre las especies de interés y arbustos potenciales nodrizas de bosque templado. El experimento se desarrolló en una zona que supera el límite de distribución de las especies para poner a prueba si existían interacciones positivas entre las especies, por un efecto positivo de los arbustos nodrizas y con esto aumentar las probabilidades de éxito de la migración asistida de las especies de bosque seco. Los resultados obtenidos indican que hubo un establecimiento rápido de interacciones positivas entre las especies y que las tres especies de arbustos evaluadas no fueron igualmente buenas nodrizas. En particular *Ceanothus caeruleus* parece ser la mejor nodriza, ya que las plantas trasplantadas en su cercanía tuvieron mayor supervivencia y crecimiento. Propongo que emplear algunas especies como arbustos nodrizas puede facilitar el establecimiento en nuevas localidades de las especies de interés y de esta forma la migración asistida puede tener más probabilidades de éxito.

Por último en el capítulo VII presento la discusión y conclusiones finales integrando los resultados más relevantes de la investigación. Adicionalmente menciono las implicaciones de este trabajo para la conservación de estas especies de bosque seco tropical. Propongo direcciones futuras de investigación que podrían proporcionar más soporte a los hallazgos encontrados en la tesis y que pueden ser útiles para el planteamiento y desarrollo de estrategias de restauración ecológica para los bosques tropicales.

## ABSTRACT

Tropical dry forest is one of the most threatened ecosystems nowadays and particularly in Mexico, anthropic pressure on this ecosystem is intense and has increased over the years. For this reason, many component species have reduced significantly their distribution areas, which has fragmented and isolated their populations. This coupled with the imminent effects of global climate change could cause local extinction in the medium term if management actions are not implemented for species that are highly threatened.

In the region of the Mexican Bajío (part of Michoacán, Querétaro and Guanajuato states) it is possible to find the dry tropical forest or tropical deciduous forest at its highest altitude, which makes that many of its species have a restricted distribution and therefore they are more susceptible to the impacts of land use change for different human activities. In particular for this thesis, we selected three species characteristic of this ecosystem in this region: *Albizia plurijuga*, *Cedrela dugesii* and *Ceiba aesculifolia*. The three are deciduous trees, up to 12 m high being part of the emerging elements of the canopy in this forest. Two of the species are included in the NOM 059 SEMARNAT in the categories of threat (*A. plurijuga*) and special protection (*C. dugesii*). These characteristics make them species of interest to evaluate different strategies that can subsequently be implemented for their conservation and ecological restoration of tropical dry forest. Consequently, the overall research question of this research was: How is the performance of *Albizia plurijuga*, *Cedrela dugesii* and *Ceiba aesculifolia* in experiments of frost tolerance, assisted migration and interactions with nurse plants?, to estimate the viability of these management strategies to face climate change.

This thesis is structured into seven chapters, which consist of two theoretical revisions, three experimental works plus the introduction and general discussion. In Chapter I, I present the general introduction related to climate change that is one of the most influential factors in the dynamics and maintenance of the ecosystems currently. I also explain some response strategies to this phenomenon evaluated in this thesis and finally I describe the system study.

Chapter II is a theoretical review about the new paradigms of ecological restoration where I present an ideological shift from return to a reference ecosystem with the same conditions of the past and now

trying to recover more functional ecosystems that are not necessarily equal to which previously existed, in terms of composition and structure. I give the definition and arguments for and against assisted migration, which is considered a management strategy to avoid the risk of extinction of many species.

Chapter III is another theoretical review on the subject of frost: physiological aspects in plants, its effect on the distribution of species and in particular the effect of potassium in preventing frost damage. The topic of frost is relevant in the context of assessing how tropical species can respond to stress caused by this phenomenon and thus establish their tolerance limits. In general, the distribution of many plant species is limited by its ability to tolerate the frequency and intensity of low temperatures and this may change in many ecosystems due to climate change.

The next three chapters summarize the experimental and fieldwork developed in this thesis. Chapter IV is the requirement article where I evaluated the frost tolerance of the three species and the effect of potassium fertilization on frost simulations (published in *Functional Plant Biology*). I found that fertilization with the highest concentration of potassium decreased frost damage by reducing electrolyte leakage at the cellular level and *C. dugesii* seems to be the most resistant species to low temperatures species, since all individuals exposed to frost simulated sprouted after the experiment.

Chapter V is the article of altitudinal assisted migration experiment made with two species (*A. plurijuga* and *C. aesculifolia*) where I give evidence that the establishment of species in new locations with different climatic conditions is limited especially if they are moved to distant places from their natural range areas. Juveniles of both species were transplanted into three altitudes above the higher altitudinal distribution limit and after 10 months of monitoring I found that the overall survival of the two species was low but the best performance was closer to its upper limit of distribution. I suggest that this strategy can be implemented for the studied species but not more than 400 m of altitude difference to its upper limit distribution and generally prior to implementing this strategy it is necessary to consider the limits of tolerance species of interest.

In Chapter VI, I present the results of the experiment of interactions between species of interest and potential nurse shrubs of temperate forest. The experiment was conducted in an area that exceeds the limit distribution of the species to test whether there were positive interactions between species, mediated by a positive effect from nurses shrubs and thereby increasing the chances of success of assisted migration of dry forest species. The results indicate that there was a rapid establishment of

positive interactions between species and the three species of shrubs evaluated were not equally good nurses. *Ceanothus caeruleus* in particular seems to be the best nurse, since plants transplanted in around it had higher survival and growth. I propose to employ some species such as nurse shrubs can facilitate the establishment in new locations of species of interest and thus assisted migration may be more likely to succeed.

Finally in Chapter VII, I present the discussion and conclusions integrating the most relevant results from this research. Additionally I mention the implications of this work for the conservation of these tropical dry forest species. I suggest future research directions that could provide more support to the findings in the thesis and that may be useful for the planning and development of strategies for ecological restoration of tropical forests.

## **CAPÍTULO I**

### **INTRODUCCIÓN GENERAL**

*Pilar Angélica Gómez-Ruiz*

## **El cambio climático y sus implicaciones en el mantenimiento de la biodiversidad**

En las recientes décadas el cambio climático ha sido un tema ampliamente discutido en los ámbitos sociales, políticos y científicos debido a la problemática ambiental asociada a este fenómeno, que junto a la deforestación y el cambio de uso de suelo, entre otros factores, está generando un incremento acelerado de la pérdida de biodiversidad y degradación de los ecosistemas que la sostienen. El cambio climático se refiere a una variación significativa de las variables climáticas persistente por un periodo extenso, que puede deberse a procesos naturales o por actividades humanas que afectan la composición de la atmósfera (IPCC 2013). Sin embargo, las actividades antrópicas son en buena parte responsables de las alteraciones de varios procesos naturales, lo cual hoy en día se ve reflejado en el calentamiento global, el incremento de la temperatura de los océanos, la reducción de la cobertura de hielo y los cambios en los patrones de precipitación, entre otros. Todas estas modificaciones ambientales junto con la dinámica de sobreexplotación de recursos está limitando la habilidad de auto recuperación de los ecosistemas, afectando directamente su funcionamiento, estructura y composición (Chazdon 2003).

Es poco probable que la mayoría de las especies se adapten (desde el punto de vista evolutivo o genético) al cambio climático en corto plazo, pero pueden: permanecer *in situ* si las condiciones climáticas cambiantes están dentro de sus límites de tolerancia, migrar hacia regiones donde puedan encontrar sus requerimientos climáticos o extinguirse (Davis, Shaw & Etterson 2005; Aitken *et al.* 2008). La adaptación en términos evolutivos se hace casi inviable debido a que la velocidad del cambio climático supera ampliamente la capacidad de evolución de las especies en un ambiente tan cambiante (Bennett 1997). Entonces al considerar las rápidas tasas de cambio del clima actual, es muy posible que un futuro cercano haya un desacoplamiento entre las condiciones climáticas y la habilidad de las especies para seguir estos cambios, lo cual tendrá un gran influencia en las propiedades y procesos de los ecosistemas (Malcolm *et al.* 2002). Para muchas especies será entonces más factible el desplazamiento a otros sitios donde encuentren condiciones ambientales favorables o que permanezcan en sus hábitats si pueden tolerar las variaciones climáticas que se estiman para los próximos años. Sin embargo, el tipo de respuesta dependerá en gran parte de la historia natural de cada especie (Prieto-Torres *et al.* 2016).

En el caso de las plantas, la migración es un proceso complejo determinado por su habilidad de dispersión, establecimiento y crecimiento de la población, la estructura del paisaje y la disponibilidad de un hábitat adecuado (Midgley *et al.* 2006; Fitzpatrick *et al.* 2008). En el contexto de cambio

climático, las poblaciones de especies podrían moverse desde sus áreas de distribución originales a localidades nuevas asumiendo que son capaces de seguir (para mantenerse adaptadas) sus preferencias climáticas en espacio y tiempo (Feeley, Rehm & Machovina 2012; Golicher, Cayuela & Newton 2012). Sin embargo, la capacidad de migrar es sólo una parte de la respuesta: una vez que lleguen a nuevas localidades deberán superar la fase de establecimiento que tiene también diversas limitantes dependiendo del ecosistema. En los últimos años se ha registrado el movimiento de muchas especies hacia sitios de altitud y latitud superiores (Tchebakova, Rehfeldt & Parfenova 2005; Lenoir *et al.* 2008, Chen *et al.* 2011), lo cual demuestra una progresiva ampliación en su distribución al tener un establecimiento exitoso y de esta manera reducir el impacto del cambio climático.

### **¿Cómo responder ante los efectos del cambio climático?**

Aunque el cambio climático está asociado a un incremento general de la temperatura del ambiente, si las especies migran o se desplazan desde ahora a sitios de mayor altitud, tendrán que enfrentar condiciones frías y con mayor frecuencia de heladas. Se espera que como resultado del calentamiento global estos sitios hoy fríos tengan un clima más caliente en futuros años, lo cual beneficiaría a las especies que se muevan desde ahora porque ya encontrarían un clima óptimo para persistir en estos sitios adecuados. Pero en la actualidad las heladas pueden ser un factor limitante si se piensa en mover determinadas especies a sitios muy altos, debido a que muchas no están adaptadas a estas condiciones. Para superar esta barrera al establecimiento, se podría aumentar el nivel de tolerancia a las heladas por medio de la adición de nutrientes suplementarios como el potasio, que se ha reportado como un elemento importante para la regulación de los procesos fisiológicos asociados con resistencia a heladas (Wang *et al.* 2013). De esta forma se podría promover una adaptación a estas condiciones en individuos juveniles, que son uno de los estadios más sensibles de las plantas.

Para enfrentar los efectos del cambio climático, en especial el incremento de la temperatura, es necesario que las especies empiecen a desplazarse a sitios más fríos. Pero a corto plazo, es poco probable que especies de árboles con una limitada habilidad de dispersión logren llegar por sí mismos a sitios más arriba que su límite superior de distribución natural (Iverson *et al.* 2004). Es entonces necesaria la intervención humana para lograr esta migración, lo cual se conoce como migración asistida, que se define como el movimiento deliberado de especies para facilitar la expansión de su área de distribución como una medida directa de manejo frente al cambio climático (Richardson *et al.* 2009; Vitt *et al.* 2010). Migración asistida, reubicación dirigida y colonización asistida son todos términos

usados en la literatura para esta estrategia de manejo (Benito-Garzón & Fernández-Manjarrés 2015). Se espera que en las nuevas localidades las especies experimenten condiciones ambientales análogas a las de sus hábitats actuales en futuros años (McLachlan, Hellmann & Schwartz 2007; Guariguata *et al.* 2008) y puedan establecer nuevas poblaciones. Por lo tanto, con esta estrategia se busca reducir los riesgos de extinción de muchas especies asociados el cambio climático (Millar, Stephenson & Stephens 2007; Heller & Zavaleta 2009).

La paradoja de la migración asistida es que podemos esperar entornos más cálidos en el futuro en muchos lugares, pero en la actualidad el movimiento a altitudes superiores implica intentar establecerse en ambientes fríos donde puede haber una mayor frecuencia de heladas que en sitios de altitudes más bajas, y esto podría tener un efecto de selección a favor de genotipos resistentes a las heladas. Por lo tanto, la migración asistida puede acompañarse de otras estrategias para incrementar las probabilidades de éxito en el establecimiento de las especies de interés en sus nuevas localidades, como la adición de potasio para aumentar la tolerancia a heladas de especies sensibles y usando plantas nodrizas, que ejemplifican un caso de interacciones positivas entre plantas o facilitación. El nodricismo hace referencia a la influencia positiva de plantas adultas sobre la germinación de semillas y/o el establecimiento de plántulas que estén ubicadas en su cercanía, gracias al mejoramiento de condiciones ambientales estresantes (Holmgren, Scheffer & Huston 1997; Castro *et al.* 2002; Gómez-Aparicio *et al.* 2004; Padilla & Pugnaire 2006). La dinámica de las interacciones es variable dependiendo de los estadios del ciclo de vida de las especies involucradas y de las condiciones ambientales predominantes o que están influyendo directamente en el desempeño de las plantas. Por lo tanto, bajo ciertas condiciones puede darse la facilitación y en otras puede haber competencia. Esto se puede explicar por medio de la hipótesis del gradiente de estrés, la cual dice que la importancia relativa de la facilitación y de la competencia puede variar dependiendo del gradiente de estrés ambiental y productividad del ecosistema (Bertness & Callaway 1994; Callaway 2007).

Es inminente el efecto del cambio climático sobre todos los ecosistemas, sin embargo la intensidad y velocidad de estos efectos es variable para cada uno. En el caso particular de los bosques tropicales, que están en un alto grado de amenaza por la presión antrópica asociada a actividades de deforestación y el cambio de uso de suelo para agricultura y ganadería, se hacen necesarias y urgentes las estrategias para conservar la biodiversidad que aún mantienen. Dentro de las estrategias de adaptación al cambio climático sugeridas en diversos estudios, la traslocación o movimiento de especies aparece dentro de las primeras cinco recomendaciones de manejo (Heller & Zavaleta 2009), es considerada una estrategia

de intervención intensiva que puede ser aplicada cuando el nivel de exposición al cambio climático y las barreras a la dispersión son altos (Dawson et al. 2011). Sin embargo, a la fecha son pocos los estudios que muestran resultados empíricos de la movilización de especies y que hayan reportado el riesgo de invasión por causa de estas introducciones (Schwartz 2016).

### Sistema de Estudio

En esta tesis se utilizará el nombre de Bosque Seco Tropical o BST (Gentry 1982) (en inglés Tropical Dry Forest), equivalente en México al Bosque Tropical Caducifolio (Rzedowski 1978) o Selva Baja Caducifolia (Miranda & Hernández 1963), como el ecosistema de referencia al que pertenecen las especies de estudiadas. La principal característica del BST es su marcada estacionalidad respecto a la distribución desigual de precipitación en el año (Murphy & Lugo 1986). En México el BST se define como una vegetación propia de clima cálido, dominada por especies arborescentes que pierden sus hojas en la época seca del año durante un periodo aproximado de seis meses (Rzedowski 1978) y se distribuye principalmente a lo largo de la vertiente pacífica del país (Trejo-Vázquez 1998, Figura 1).



**Figura 1.** Mapa esquemático de la distribución geográfica del BST en México (Adaptado de Rzedowski & Calderón de Rzedowski 2013). En el círculo se define el área del Bajío Mexicano (parte de los estados de Guanajuato, Michoacán y Querétaro).

Actualmente en México se ha perdido gran parte de la distribución original del BST debido al cambio de uso de suelo, a la poca importancia económica de sus especies para la población humana y a que carece de buena capacidad de recuperación, por lo que ha sido fácilmente reemplazado por otros tipos de vegetación (Rzedowski & Calderón de Rzedowski 2013). A nivel global también es uno de los ecosistemas más amenazados (Sánchez-Azofeifa *et al.* 2013), en especial los BST que se ubican en la región Mesoamericana, en donde son reconocidos como un ecosistema terrestre con altos niveles de riqueza de especies, endemismos y especializaciones de hábitat (Ceballos *et al.* 2010).

Del BST es de particular interés el área que se ubica en la región conocida como el Bajío, que abarca parte de los estados de Michoacán, Querétaro y Guanajuato (Figura 1). Esta región ha tenido una fuerte explotación agrícola y ganadera desde tiempos prehispánicos gracias a las características favorables de suelos y clima, por lo cual actualmente se ha perdido casi el 95% de su vegetación original (Rzedowski & Calderón de Rzedowski 1987). Los remanentes de BST que aún existen están en zonas de difícil acceso y poco conectadas entre sí, por lo cual el riesgo de extinción para algunas especies características de este bosque en la región se incrementan con paso acelerado, sumado al efecto del cambio climático. Esta área de BST es muy particular por sus condiciones climáticas ya que en esta región se registra la temperatura promedio más baja y alcanza su mayor distribución altitudinal de todo México, alrededor de los 2000 m (Trejo-Vázquez 1998). En el estado de Michoacán, en cercanías de la ciudad de Morelia aún es posible identificar fragmentos de BST donde están presentes las especies de estudio y de donde se hicieron las colectas de las semillas utilizadas en los diferentes experimentos. Del total de la extensión que se ha estimado que existía en el estado, se calcula que actualmente sólo queda un 10% de área con una distribución fragmentada (Rzedowski *et al.* 2014).

Las especies seleccionadas para el desarrollo de esta tesis son *Albizia plurijuga* (Standley) Britton & Rose (Fabaceae) sinónimo de *A. occidentalis*; *Cedrela dugesii* S.Watson (Meliaceae) y *Ceiba aesculifolia* (Kunth) Britten & Baker f. (Malvaceae) (Figura 2). Las tres especies son típicas del BST de la región del Bajío (Rzedowski & Calderón de Rzedowski 1987). *A. plurijuga* es un árbol deciduo que se distribuye entre 1600 y 1900 m, su periodo de floración es en Abril y el de fructificación entre Julio y Agosto, esta especie es aparentemente endémica de México (Andrade *et al.* 2007) y aparece como en peligro de extinción B1 en la “IUCN Red List” (González-Espinosa 1998). *C. dugesii* es un árbol deciduo que se distribuye entre 1800 y 2100 m, su periodo de floración va de Marzo a Junio y el de fructificación de Abril a Noviembre; esta especie tiene una distribución geográfica limitada y concentrada en la región del Bajío (Calderón de Rzedowski & Germán 1993). *C. aesculifolia* es un

árbol decíduo que se distribuye entre 1600 y 2000 m, su periodo de floración es entre Mayo y Octubre mientras que el de fructificación es entre Septiembre y Febrero (Carranza & Blanco-García 2000). La selección de estas especies se hizo principalmente por el riesgo de extinción a corto y mediano plazo en el que se encuentran, ya que de ellas sólo quedan en la actualidad pocas poblaciones aisladas, Además el deterioro del hábitat y la pérdida de los remanentes de BST de la región del Bajío han incrementado su vulnerabilidad. Actualmente dos de las especies se encuentran bajo alguna medida de protección ambiental, *A. plurijuga* considerada especie amenazada y *C. dugesii* como especie sujeta a protección especial (SEMARNAT 2010). Las tres especies son ecológicamente importantes por su gran potencial de uso en programas de restauración ecológica regionales (Encino-Ruiz *et al.* 2013).



**Figura 2.** Especies estudiadas: *Albizia plurijuga* (inquierda arriba), *Cedrela dugesii* (derecha arriba) y *Ceiba aesculifolia* (centro abajo).

Con base en estos antecedentes, la presente investigación está enfocada en la evaluación de la respuesta de *A. plurijuga*, *C. dugesii* y *C. aesculifolia*, a diversas estrategias de adaptación frente al cambio climático en el contexto de la restauración ecológica. Se presume que la velocidad del cambio climático superará la velocidad de adaptación de estas especies arbóreas, por lo tanto es necesario evaluar su respuesta a diversas estrategias que incrementen sus probabilidades de supervivencia y establecimiento bajo posibles nuevas condiciones climáticas. Es importante hacer estos experimentos para generar información sobre la tolerancia de las especies a nuevas condiciones, lo cual se necesita para predecir las consecuencias de la implementación de la migración asistida. En esta investigación se buscó: i) evaluar el nivel de tolerancia a heladas simuladas en individuos juveniles y el efecto de la fertilización con potasio en el aumento de esta tolerancia, ii) evaluar la supervivencia y crecimiento de los individuos juveniles en un experimento de migración asistida altitudinal a pequeña escala y iii) evaluar el efecto de la interacción entre juveniles de las tres especies con arbustos nodrizas en una zona de mayor altitud al límite superior de distribución de las especies.

Esta tesis está estructurada en siete capítulos: el primero es la introducción, seguido de dos revisiones teóricas sobre los nuevos paradigmas de la restauración ecológica (capítulo 2) y el fenómeno de heladas (capítulo 3). Los siguientes tres capítulos corresponden a las fases de la investigación descrita anteriormente y están escritos en formato de artículo científico. El capítulo 4 es el artículo de requisito publicado en la revista *Functional Plant Biology*, el capítulo 5 en revisión en *Forest Ecology and Management* y el capítulo 6 pendiente por enviar. Por último el capítulo 7 es la discusión general y conclusiones.

# OBJETIVOS

## GENERAL

Evaluar el desempeño de tres especies típicas del bosque seco tropical: *Albizia plurijuga*, *Ceiba aesculifolia* y *Cedrela dugesii* en experimentos de tolerancia a heladas, migración asistida e interacciones con plantas nodrizas como estrategias de adaptación al cambio climático.

## ESPECÍFICOS

1. Evaluar la respuesta de *Albizia plurijuga*, *Cedrela dugesii* y *Ceiba aesculifolia* en heladas simuladas y el efecto de la fertilización con potasio en diferentes concentraciones para incrementar su tolerancia a heladas.
2. Evaluar la supervivencia y crecimiento de individuos jóvenes de *Albizia plurijuga* y *Ceiba aesculifolia* en un experimento de migración asistida altitudinal en tres sitios de mayor altitud respecto al límite superior de distribución natural de las especies.
3. Evaluar el establecimiento de interacciones positivas entre *Albizia plurijuga*, *Cedrela dugesii* y *Ceiba aesculifolia* con arbustos nativos de bosque templado y el papel de éstos como plantas nodrizas en un sitio de mayor altitud respecto al límite superior de distribución natural de las especies de bosque seco tropical.

## **CAPÍTULO II**

### **LA RESTAURACIÓN ECOLÓGICA EN LA ACTUALIDAD: CAMBIO DE PARADIGMAS Y NUEVAS PERSPECTIVAS FRENTE AL CAMBIO CLIMÁTICO**

*Pilar Angélica Gómez-Ruiz*

## **Preámbulo**

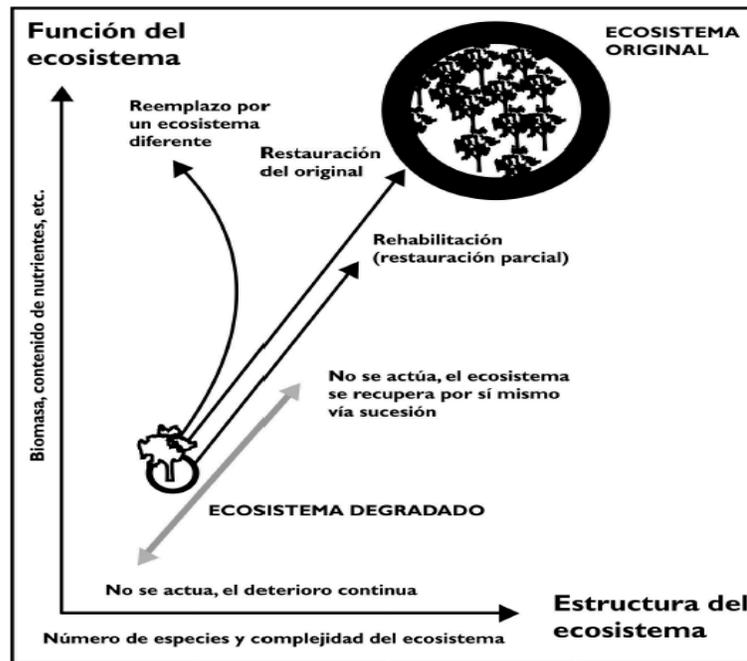
La restauración ecológica es una rama muy activa de la ecología y con mucho por desarrollar a futuro ya que se espera de ella muchas soluciones a múltiples problemáticas ambientales de la actualidad. Es una disciplina joven que aún sigue consolidando sus bases conceptuales y prácticas. Sin embargo, los fundamentos que sustentan la restauración ecológica parecen actualmente poco útiles considerando los grandes retos generados por la actividad humana y el cambio climático global. Los ecosistemas a nivel mundial están siendo modificados y perturbados por disturbios antrópicos como la deforestación y el cambio de uso del suelo, causando grandes pérdidas de hábitat y a su vez de especies. Considerando las predicciones sobre las condiciones climáticas para el resto del siglo y la continua presión por actividades humanas, la restauración ecológica necesita enfocar sus esfuerzos en la recuperación de ecosistemas que puedan ser sustentables y funcionales a futuro. La conservación de especies y el mantenimiento de los ecosistemas dependerá del enfoque de los proyectos de restauración. En lugar de buscar la perpetuidad de los ecosistemas del pasado respecto a su composición y estructura, se necesita mantener la funcionalidad de los ecosistemas emergentes, donde las especies que sean capaces de tolerar las condiciones ambientales que existirán a corto y largo plazo puedan permanecer y conformar nuevas comunidades vegetales. Nuevas visiones y propuestas deben ser consideradas en pro de la conservación y manejo de los ecosistemas actuales, sin excluir del todo su historia ecológica e incluyendo los intereses relacionados con el bienestar humano.

## **La restauración ecológica en sus inicios**

A pesar de que la restauración ecológica surgió hace setenta años (Leopold 1949), el desarrollo y avances de esta disciplina sólo se dieron en las últimas décadas, con bases teóricas sólidas ligadas a prácticas cada vez más sofisticadas (Higgs 2003; Falk *et al.* 2006; Andel & Aronson 2012). Ha sido considerada como el laboratorio de prueba de las teorías ecológicas (Bradshaw 1983; Jordan, Peters & Allen 1988; Hobbs & Norton 1996; Choi 2004; Temperton *et al.* 2004; Harris *et al.* 2006) o más explícitamente, la “prueba ácida” de la ecología (Bradshaw 1987). La restauración ecológica está basada en la necesidad de implementar acciones inmediatas que reviertan o mejoren las condiciones en los ecosistemas degradados (Bradshaw 1984). Debido a que la velocidad de los cambios por acciones antrópicas y del cambio climático, sobrepasan la velocidad con la que los ecosistemas pueden recuperarse por sí mismos (Jones & Schmitz 2009), se hacen necesarias acciones de restauración que ayuden en la conservación y manejo de los ecosistemas.

Inicialmente la restauración ecológica tuvo varias definiciones como “el retorno de un sitio degradado a la condición ecológica exacta que exhibía antes del disturbio” (Munshower 1994), “el proceso de inducción y asistencia a los componentes bióticos y abióticos de un ambiente para devolverlos a su estado no deteriorado u original en que se encontraban” (Bradshaw 1997) o “la creación de un ecosistema con la misma composición de especies y características funcionales del sistema que existía previamente” (Urbanska, Webb & Edwards 1997). En estas definiciones es evidente un paradigma central ampliamente retrospectivo y enfocado en el pasado, donde se intenta reconstruir ecosistemas o hábitats que alguna vez existieron (Choi *et al.* 2008; Stanturf *et al.* 2014). Según estas propuestas el ecosistema de referencia debe ser preferiblemente prístino sin influencia humana (Stanturf *et al.* 2014), o un ecosistema estable que se autorregula donde la influencia humana es mínima (Perry 2002). Por lo tanto, la restauración a un estado más natural significaría regresar a una condición de fidelidad histórica (Bradshaw 2005) con una composición de especies y estructura similar a la existente previo a la degradación. Finalmente y como parte de un consenso de la “Society of Restoration Ecology” se propone una nueva definición donde se excluye parcialmente el referente histórico, definiendo la restauración ecológica como el proceso de asistir la recuperación de un ecosistema que ha sido degradado, dañado o destruido (SER 2004).

No obstante, el camino de recuperación de un ecosistema alterado no es unidireccional, dado que los procesos ecosistémicos no siguen un desarrollo ordenado hasta un único punto final, ya que pueden pasar por rápidas transiciones entre diferentes estados estables hacia múltiples puntos terminales (Hobbs & Norton 1996; Ehrenfeld & Toth 1997; Michener 1997; Palmer, Ambrose & Poff 1997; White & Walker 1997; Choi 2004, 2007; Harris *et al.* 2006; Hobbs 2007). De esto se derivaron otras definiciones relacionadas con la recuperación de ecosistemas, tales como rehabilitación y reclamación o reemplazo (Figura 1). Rehabilitación hace referencia al mejoramiento de un ecosistema perturbado sin que deba retornar a un estado original (Bradshaw 2002; Simenstad, Reed & Ford 2006), donde se recuperen la estructura y funciones básicas del ecosistema, particularmente la productividad (Walker & Moral 2003). El reemplazo se refiere a tener un ecosistema funcional cuya composición y estructura no intentan asimilarse a las condiciones previas al disturbio (Ehrenfeld & Toth 1997; Seabrook, Mcalpine & Bowen 2011). Para muchos ecólogos, la única restauración válida es aquella donde se llega a un punto clímax o de ecosistema maduro, sin embargo los otros dos tipos de recuperación cada vez toman más fuerza y validez porque en muchos casos son las únicas formas de recuperación viables para ecosistemas altamente degradados.



**Figura 1.** Desarrollo de los ecosistemas y alternativas de recuperación. Tomado de Vargas Ríos & Mora 2008) basado en (Bradshaw 1984).

Aunque los buenos propósitos de la restauración son evidentes, las limitaciones de la práctica de esta disciplina hace que reciba fuertes críticas provenientes de los mismos practicantes y de la sociedad. Estas críticas se refieren principalmente a la subjetividad en determinar los objetivos de restauración, la inaplicabilidad de un enfoque estático a ecosistemas dinámicos y lo impráctico de un enfoque retrospectivo debido a pérdidas irremplazables de especies y/o cambios irreversibles en el ecosistema (Davis 2000; Davis & Slobodkin 2004). Esta última crítica se ha hecho más fuerte en los últimos años ya que los referentes históricos pueden no ser muy útiles como objetivos directos de restauración aunque sí son información importante para desarrollar modelos de futuros arreglos del ecosistema (Harris *et al.* 2006). Otro punto de crítica se refiere a que la restauración ecológica ha progresado de forma *ad hoc*, en sitios y situaciones específicas (Hobbs & Norton 1996), de forma que se ha dejado un poco de lado la importancia de la conectividad a nivel de paisaje. Por otra parte, los objetivos de restauración, idealistas en muchos casos, no se logran por las limitaciones políticas, económicas y sociales que frecuentemente impiden el éxito de los esfuerzos de restauración y generan resultados fragmentados (Choi *et al.* 2008). Considerando esto, es necesario que la restauración ecológica avance en su desarrollo conceptual y sobretodo modifique sus paradigmas teniendo en cuenta la crítica situación de los ecosistemas a nivel global, lo cual demanda soluciones más acordes con la problemática ambiental actual y viables a futuro.

## ¿Hacia donde necesita ir la restauración ecológica?

En las condiciones de degradación y cambios ambientales de la actualidad, es muy difícil restaurar ecosistemas del pasado ya que muchas de las características originales se han alterado irreparablemente (Wali 1999; Choi 2004) y muchas de las especies clave han desaparecido (Davis 2000), a causa del cambio de uso de suelo de estos ecosistemas por actividades relacionadas con la industrialización, urbanización y expansión agrícola. Además para que sea posible esta restauración, las especies del ecosistema de referencia deben tolerar las actuales condiciones climáticas y su variabilidad (Cairns 2002), lo cual es poco probable teniendo en cuenta que tienen poco tiempo para adaptarse a estas nuevas condiciones. Por lo tanto, muchas de las comunidades que hoy en día se reconocen probablemente desaparecerán para dar espacio a otras agrupaciones o ensamblajes funcionales de especies. Así que la idea de conservar la composición de las comunidades biológicas tal cual son o restaurarlas hacia algún estado histórico, no se ajusta con la realidad de cambios ambientales y biológicos actuales (Thomas 2011), por lo tanto la restauración debe ser más dinámica e integradora.

Actualmente la restauración podría dividirse en cuatro frentes de acción: revegetalización, restauración de paisaje, restauración funcional y restauración ecológica, diferenciadas entre sí por sus objetivos o medidas de éxito. La revegetalización es un proceso donde no se pone tanta atención a la diversidad estructural y de composición de especies ya que el esfuerzo está enfocado en recuperar funciones productivas primarias o evitar procesos de erosión en sitios altamente degradados (Stanturf *et al.* 2014). La restauración de paisaje busca por su parte, restaurar procesos ecológicos que operan a gran escala (Mansourian & Vallauri 2014), considerando el mosaico social y de uso del suelo en un área determinada. La restauración funcional se centra en el restablecimiento de los procesos bióticos y abióticos en ecosistemas degradados, en donde la estructura y composición pueden ser diferentes a la condición histórica de referencia (Stanturf *et al.* 2014). Para lograr esta funcionalidad se manipulan las interacciones entre procesos, junto con la estructura y composición del ecosistema degradado (King & Hobbs 2006). Y la restauración ecológica *sensu stricto* que mantiene el objetivo de reconstruir la composición y estructura con base a un referente histórico. Qué tipo de restauración debe hacerse dependerá de las necesidades del ecosistema alterado y de sus limitaciones (barreras bióticas y abióticas), aunque en el contexto actual la tendencia de los esfuerzos de restauración será buscar la funcionalidad de los nuevos ecosistemas y extender la escala espacial hasta un nivel paisajístico que involucre más actores y diversos objetivos.

Es necesario que tanto la teoría como la práctica de la restauración ecológica se ajusten a la realidad global, en donde los rápidos cambios en las condiciones climáticas y socioeconómicas están sucediendo más allá de la variabilidad histórica conocida (Harris *et al.* 2006). Actualmente el planeta enfrenta grandes retos a nivel ambiental debido a diversas acciones antrópicas como el excesivo uso de combustibles fósiles y su consecuente emisión de gases de efecto invernadero, la acelerada deforestación de bosques principalmente en los trópicos, el permanente cambio de uso de suelo para actividades como agricultura, ganadería y urbanización, sumado al movimiento poco controlado de especies a nivel global. Estas acciones han generado un impacto negativo en las condiciones bióticas y abióticas de los ecosistemas, a lo cual se suman los diversos efectos asociados con el cambio climático global (Figura 2).

### ¿Qué sabemos del Cambio Climático Global?

El calentamiento en el sistema climático es inequívoco y, desde la década de 1950, muchos de los cambios observados no han tenido precedentes en los últimos decenios a milenios.

#### Atmósfera

Los datos de temperatura de la superficie terrestre y oceánica, combinados y promediados globalmente, calculados a partir de una tendencia lineal, muestran un calentamiento de 0,85°C [0,65 a 1,06] durante el período 1880-2012.

#### Criósfera

En los dos últimos decenios, los mantos de hielo de Groenlandia y la Antártida han ido perdiendo masa, los glaciares han continuado menguando en casi todo el mundo y el hielo del Ártico y el manto de nieve en primavera en el hemisferio norte han seguido reduciéndose en extensión.

Adicionalmente las temperaturas del permafrost han aumentado en la mayoría de las regiones desde principios de la década de 1980.

#### Nivel del Mar

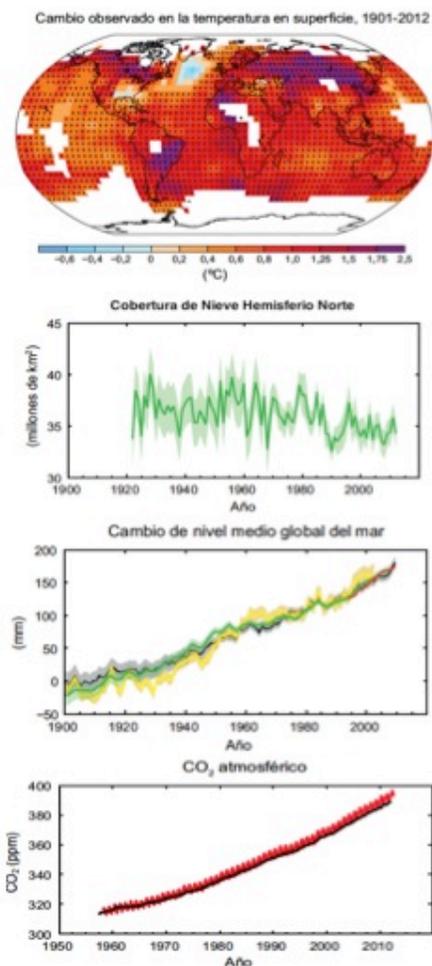
Desde mediados del siglo XIX, el ritmo de la elevación del nivel del mar ha sido superior a la media de los dos milenios anteriores. Durante el período 1901-2010, el nivel medio global del mar se elevó 0,19 metros [0,17 a 0,21 metros]. Desde principios de la década de 1970, la combinación de la pérdida de masa de los glaciares y la expansión térmica del océano provocada por el calentamiento dan razón de aproximadamente el 75% de la elevación observada del nivel medio global del mar.

#### Gases de Efecto Invernadero

En los últimos años, las concentraciones atmosféricas de dióxido de carbono, metano y óxido nitroso han aumentado a niveles sin precedentes. Las concentraciones de dióxido de carbono han aumentado en un 40% desde la era preindustrial debido, en primer lugar, a las emisiones derivadas de los combustibles fósiles y, en segundo lugar, a las emisiones netas derivadas del cambio de uso del suelo. Los océanos han absorbido alrededor del 30% del dióxido de carbono antropogénico, provocando su acidificación.

Las concentraciones atmosféricas de los gases de efecto invernadero, a saber, el dióxido de carbono (CO<sub>2</sub>), el metano (CH<sub>4</sub>) y el óxido nitroso (N<sub>2</sub>O), han aumentado desde 1750 debido a la actividad humana. En 2011, las concentraciones de estos gases de efecto invernadero eran de 391 ppm, 1803 ppmm y 324 ppmm, respectivamente, valores que excedían los niveles preindustriales en aproximadamente el 40%, el 150% y el 20%, respectivamente.

Información basada en IPCC 2013.



**Figura 2.** Síntesis de los cambios abióticos asociados con el cambio climático global (adaptado de IPCC 2013).

Lo restante de este siglo estará caracterizado por cambios en los patrones globales del clima de acuerdo a recientes predicciones (IPCC 2013) que pueden variar respecto a la ubicación geográfica, pero se pueden resumir en cambios en los patrones de precipitación e incremento de: la temperatura atmosférica y de los océanos, el nivel del mar y de la incidencia de eventos climáticos extremos (Harris *et al.* 2006). Los efectos del cambio climático en conjunto con la destrucción y modificación de hábitats (Travis 2003) están ocasionando una degradación sin precedentes en todos los ecosistemas a nivel global. Con este panorama poco alentador en términos de conservación se hace más urgente el cambio de dirección en los objetivos de restauración para generar alternativas en pro del mantenimiento y conservación de los ecosistemas. El cambio climático es una realidad innegable a la cual debe hacerse frente de forma práctica más que tradicional, por lo que las fuentes históricas pueden ser una guía pero no necesariamente sirven como una receta predeterminada de lo que se necesita hacer (Higgs 2003). Teniendo en cuenta la variabilidad ambiental que se espera a futuro, las condiciones climáticas serán probablemente muy diferentes de las actuales y más aún respecto al pasado, por lo cual un ecosistema restaurado con base en la fidelidad histórica probablemente no sea sustentable en el futuro (Vitousek *et al.* 1997; Choi 2004; Harris *et al.* 2006).

A pesar del creciente reconocimiento de que bajo las condiciones actuales, los esfuerzos por restaurar basados en condiciones del pasado es generalmente inviable, la restauración ecológica permanece enfocada en condiciones históricas y en los procesos y estructuras “naturales” (Hobbs 2013; Clewell & Aronson 2013). Existe un imperativo ecológico basado en ecosistemas estables (Clewell & Aronson 2013) que sigue dominando el paradigma de la restauración ecológica (Perrow & Davy 2002; Burton & Macdonald 2011; Hobbs 2013). Pero actualmente el énfasis de la restauración debe procurar más la búsqueda de ecosistemas funcionales, de su integridad ecológica, y en menor medida en regresar a las condiciones históricas basado en la composición de especies, debe prevalecer el proceso más que la estructura (Harris *et al.* 2006; Choi *et al.* 2008). La conservación del presente hacia el futuro, debe estar relacionada un cambio de gestión porque mantener o restablecer la exacta composición de comunidades pasadas ya no es factible (Thomas 2011). Por lo tanto, a la hora de pensar en lo que puede lograrse en proyectos de restauración se necesitan plantear objetivos realistas que tengan sentido ecológico, sean factibles económicamente y socialmente aceptables (Halle 2007; Hobbs 2007), porque las metas de restauración están ampliamente influenciadas por la aceptación social (Jackson, Lopoukhine & Hillyard 1995; Hobbs & Norton 1996; Choi 2004; Davis & Slobodkin 2004) y no deben estar restringidas por una fidelidad histórica (Higgs 2003).

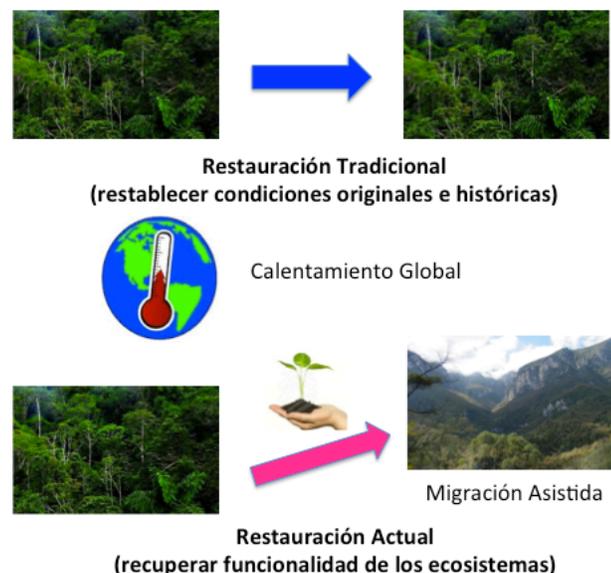
## Nuevas perspectivas: migración asistida, el debate abierto

Frente al cambio climático global, las especies pueden responder por diversas vías: adaptación por plasticidad fenotípica (e.j. cambios a nivel fisiológico), evolución a nivel genético, migración a sitios con mejores condiciones ambientales y en el caso extremo la extinción (Rehfeldt 1994; Davis & Shaw 2001; Reusch & Wood 2007; Aitken *et al.* 2008; Gienapp *et al.* 2008; Ledig *et al.* 2010; Bellard *et al.* 2012). El tipo de respuesta que pueda dar cada especie depende en gran medida de sus rasgos intrínsecos y su habilidad para adaptarse en medios cambiantes, lo cual está determinado por un balance entre la selección que hace el ambiente y el flujo genético entre poblaciones (Davis & Shaw 2001). Estos mecanismos de respuesta no son excluyentes entre sí ya que son procesos biológicos interrelacionados, si las especies se van desplazando en busca de sus condiciones ambientales óptimas, indica que hubo cambios internos derivados de la presión de un factor de selección (como temperatura o precipitación), lo cual está determinado por la plasticidad derivada de cambios a nivel genético. Para algunas especies podrá ser más fácil adaptarse a nuevas condiciones climáticas sin cambiar su rango de distribución pero no es el caso de la mayoría, en especial de especies longevas para las cuales no es factible una rápida adaptación o evolución que les permita permanecer a futuro en sus actuales hábitats, donde ya están enfrentando cambios climáticos, por tanto un cambio en sus áreas de distribución podría ser la única alternativa para escapar de la extinción (Ledig *et al.* 2010).

Cambiar el área de distribución depende de tres procesos: lenta capacidad de respuesta de las especies, las restricciones fisiológicas individuales y la interacción con los *drivers* de cambio (Chen *et al.* 2011). Muchas especies tienen el potencial de migrar naturalmente en busca de sitios donde se presenten las condiciones de hábitat idóneas, no obstante lograr establecerse no sólo depende de la habilidad natural de cada especie si no de las interacciones bióticas y abióticas que puedan generarse y de las características de los lugares donde llegan. Aunque a la fecha es poca la información sobre la migración natural que pueden estar haciendo muchas especies, se sabe que una gran variedad de grupos taxonómicos están cambiando sus áreas de distribución hacia mayores latitudes y altitudes, al tiempo que el clima se va calentando (Parmesan & Yohe 2003; Tchebakova, Rehfeldt & Parfenova 2005; Hickling *et al.* 2006; Parmesan 2006; Lenoir *et al.* 2008; Thomas 2010; Chen *et al.* 2011), lo cual ha causado múltiples cambios fenológicos (Lurgi, Lopez & Montoya 2012) y así mismo cambios a nivel ecosistémico. Se estima que la distribución de algunas especies animales y vegetales ha cambiado recientemente hacia mayores elevaciones en una tasa promedio de 11 m por década, y hacia mayores latitudes en una tasa promedio de 16.9 km por década (Chen *et al.* 2011). Sin embargo, estos

desplazamientos son insuficientes respecto a la velocidad que necesitan para ir a la par del cambio climático, por lo cual el movimiento voluntario de especies se haría necesario para restaurar ecosistemas bajo una alta presión de cambio (Harris *et al.* 2006) y así mismo reducir el riesgo de extinción de muchas especies.

Teniendo en cuenta los rápidos cambios climáticos que están sucediendo y la relativa lentitud de la migración natural de muchas especies, ha sido necesario iniciar el movimiento por acción humana de especies poco móviles y adaptables (Vitt *et al.* 2010). Esta acción se conoce como migración asistida, colonización asistida o translocación de especies (Sáenz-Romero *et al.* 2016). Como tal, la migración asistida se define como el movimiento intencional de especies a sitios receptores en donde no están presentes actualmente y donde no se esperaría que los colonizaran por su propios medios en un corto plazo (Kreyling *et al.* 2011). Por lo tanto se trasladan para facilitar la expansión de su área de dispersión (Vitt *et al.* 2010), siendo una estrategia adaptativa al cambio climático (Lunt *et al.* 2013; Williams & Dumroese 2013), para prevenir posibles extinciones (McLachlan *et al.* 2007; Richardson *et al.* 2009; Thomas 2011). Esta estrategia surge debido a la necesidad de implementar acciones de manejo inmediatas donde se pueda recuperar parcialmente la composición de ecosistemas degradados pero con un interés mayor en que estos ecosistemas sean funcionales y sustentables a futuro (Figura 3). Su principal propósito es salvar especies de una posible extinción por el cambio climático, junto con el mantenimiento de áreas con alta calidad de hábitat (Hodgson *et al.* 2009, 2011).



**Figura 3.** La migración asistida puede integrarse a las estrategias de restauración de ecosistemas en la actualidad para hacer frente al cambio climático.

El movimiento de especies no es una práctica nueva en restauración, muchos lo han utilizado como estrategia de enriquecimiento de especies durante décadas, en intentos por revegetalizar áreas muy alteradas en respuesta a disturbios antrópicos o naturales (Vitt *et al.* 2010). Pero actualmente esta estrategia tiene mayor relevancia debido a que se requieren acciones inmediatas para contrarrestar los efectos negativos del cambio climático sobre la biodiversidad. Esta translocación debe ser asistida por humanos debido a limitaciones en procesos de dispersión y establecimiento de las especies, relacionados también con su edad de madurez sexual (Sáenz-Romero *et al.* 2016). Principalmente para especies arbóreas será necesario asistir su movilización, ya que el 100% de los modelos predictivos estiman que se necesitan tasas de migración latitudinal de 1000 m por año o más para que puedan mantenerse en un hábitat adecuado bajo las condiciones del cambio climático (Malcolm *et al.* 2002). Sin embargo, deben considerarse las distancias a las cuales se plantea hacer el movimiento de las especies ya que éstas pueden desempeñarse pobremente cuando se trasladan a sitios que difieren mucho de su hábitat natural (Montalvo & Ellstrand 2001; Joshi *et al.* 2001), lo cual confirma que las condiciones bióticas y abióticas pueden afectar seriamente el desempeño de muchas especies (Vitt *et al.* 2010). El movimiento debe plantearse dentro del mismo continente o región, con el fin de mantener algún nivel de similitud con el ecosistema original y reducir el riesgo de que las especies desarrollen un potencial de invasoras.

La migración asistida ha generado grandes controversias y divisiones entre ecólogos y practicantes de la restauración por las implicaciones que podría tener su implementación, ya que algunos son fieles a los fundamentos iniciales de la restauración ecológica, mientras que otros ven necesario y urgente el cambio de paradigmas y la aplicación de nuevas estrategias que puedan mitigar o revertir en parte el daño de los ecosistemas, siendo la migración asistida una opción viable para este segundo grupo. Esta discusión se ha alimentado de diversos argumentos (Tabla 1), muchos de los cuales aún carecen de evidencia empírica que los soporten sobre todo lo que están en contra, lo cual puede afectar a largo plazo la inclusión de esta estrategia en políticas de manejo de ecosistemas. Bajo este contexto, la migración asistida genera distintos retos previo a su implementación: el entendimiento de la biología de especies potenciales, la evaluación de riesgos biológicos asociados con las acciones de manejo y la negociación de la discordia generada por la mayoría de propuestas de implementación de la estrategia (Schwartz 2016).

**Tabla 1.** Postulados sobre la migración asistida

Argumentos a favor	Argumentos en contra
<ul style="list-style-type: none"> <li>• Riesgo bajo basados en que la mayoría de especies introducidas que no han sido perjudiciales (Mueller &amp; Hellmann 2008).</li> <li>• Posibles efectos negativos sobre la biodiversidad por inacción pueden ser mayores (Schwartz, Hellmann &amp; McLachlan 2009; Hewitt <i>et al.</i> 2011).</li> </ul>	<ul style="list-style-type: none"> <li>• Efectos adversos en la composición de especies nativas y en el funcionamiento del ecosistema por introducción de invasoras (Davidson &amp; Simkanin 2007; McLachlan <i>et al.</i> 2007; Hunter 2007; Chapin <i>et al.</i> 2007; Hoegh-Guldberg <i>et al.</i> 2008; Van der Veken <i>et al.</i> 2008; Mueller &amp; Hellmann 2008; Willis <i>et al.</i> 2009; Ricciardi &amp; Simberloff 2009; Richardson <i>et al.</i> 2009).</li> </ul>
<ul style="list-style-type: none"> <li>• Reducción del riesgo de extinción de especies que no puedan adaptarse ni tengan una buena habilidad de dispersión para enfrentar el cambio climático (Thomas <i>et al.</i> 2004; Davidson &amp; Simkanin 2007; McLachlan <i>et al.</i> 2007; Hunter 2007; Hoegh-Guldberg <i>et al.</i> 2008; Mueller &amp; Hellmann 2008; Willis <i>et al.</i> 2009; Ricciardi &amp; Simberloff 2009; Richardson <i>et al.</i> 2009; Pelini <i>et al.</i> 2009).</li> </ul>	<ul style="list-style-type: none"> <li>• Enfoque muy individualista, no favorable para la conservación (Davidson &amp; Simkanin 2007).</li> <li>• Reducción de los esfuerzos por preservar o restaurar hábitats (Hunter 2007; Ricciardi &amp; Simberloff 2009; Richardson <i>et al.</i> 2009; Fazey &amp; Fischer 2009).</li> </ul>
<ul style="list-style-type: none"> <li>• Factibilidad técnica para varios taxones (Van der Veken <i>et al.</i> 2008; Willis <i>et al.</i> 2009).</li> </ul>	<ul style="list-style-type: none"> <li>• Factibilidad técnica cuestionable, especialmente para especies raras o amenazadas (Hunter 2007; Mueller &amp; Hellmann 2008; Ricciardi &amp; Simberloff 2009; Pelini <i>et al.</i> 2009).</li> </ul>
<ul style="list-style-type: none"> <li>• Mantenimiento del potencial productivo y estabilidad de los bosques (Chapin <i>et al.</i> 2007; McKenney, Pedlar &amp; O'Neill 2009).</li> </ul>	<ul style="list-style-type: none"> <li>• Problemas con la identificación de las localidades receptoras basado en escaso conocimiento de su ecología (McLachlan <i>et al.</i> 2007; Hunter 2007; del Castillo <i>et al.</i> 2009).</li> <li>• Algunas condiciones climáticas actuales no tienen una proyección clara a futuro, por tanto la migración asistida de las especies asociadas a estos climas no es factible (Williams, Jackson &amp; Kutzbach 2007).</li> </ul>
<ul style="list-style-type: none"> <li>• Conservación de la diversidad genética (del Castillo, Argueta &amp; Sáenz-Romero 2009).</li> </ul>	<ul style="list-style-type: none"> <li>• Homogenización biótica (Van der Veken <i>et al.</i> 2008).</li> </ul>

Especies de plantas con poblaciones pequeñas, distribución fragmentada, baja fecundidad o que están sufriendo algún declive por enfermedades o competencia con otras especies deberían considerarse como candidatas para la migración asistida (Aitken *et al.* 2008; Loss, Terwilliger & Peterson 2011). Sin embargo, es importante considerar si las especies de interés están directamente limitadas por condiciones climáticas específicas (Kreyling *et al.* 2011). También es importante tener en cuenta que la introducción de nuevas especies a un ecosistema determinado es adecuada si éstas se encuentran bajo un alto nivel de riesgo por el cambio climático, si favorecen a la comunidad biológica del ecosistema receptor de forma que reducen el riesgo de extinción de las especies nativas y si mejoran los servicios ecosistémicos o si reducen los costos de manejo y conservación (Thomas 2011). Igualmente se deben priorizar las especies que tengan un buen potencial de restauración, incorporando la información del modelamiento climático de ahora y del futuro (Vitt *et al.* 2010). Otro aspecto relevante es la selección de los ecosistemas receptores, que deben ser sitios adecuados a donde se puedan mover las especies sin perjudicar a las comunidades que ya estén presentes, preferiblemente regiones de bajos endemismos (Thomas 2011). Todos los aspectos anteriormente mencionados deben ser considerados para asegurar mayores probabilidades de éxito en la migración asistida de especies.

Muchas especies podrán evolucionar *in situ* en respuesta al cambio climático, especialmente las anuales y de ciclo de vida corto (Franks, Sim & Weis 2007), lo cual depende en gran medida de cambios a nivel genético. Sin embargo, para las especies longevas los tiempos generacionales impiden una rápida adaptación de la cual necesitan ahora para ajustarse a los cambios ambientales que están ocurriendo. El cambio climático está desacoplando las poblaciones de muchas especies arbóreas al clima al cual estaban adaptadas (Castellanos *et al.* 2015, Sáenz-Romero *et al.* 2016), el cual podría darse en un lugar diferente o desaparecer (Rehfeldt *et al.* 2012). Esto causará el incremento de estrés fisiológico que junto a la combinación de aumento de temperatura y disminución de la precipitación, hará que las especies se hagan más susceptibles a enfermedades y plagas, reduciendo su capacidad de respuesta (Alfaro *et al.* 2014; Sáenz-Romero 2014). Por lo cual, la migración asistida podría llegar a ser una práctica común para muchas especies y de alguna forma, apoyar los esfuerzos para crear marcos de toma de decisiones que reduzcan el riesgo de no hacer nada contra el riesgo de las translocaciones (McLachlan *et al.* 2007; Hoegh-Guldberg *et al.* 2008). Si las estrategias de manejo o restauración convencionales no son suficientes, debe considerarse como opción el movimiento de especies más allá de sus áreas de distribución conocidas (McLachlan *et al.* 2007; Hunter 2007; Seddon 2010). Aunque se debe ser muy cuidadoso con la selección de especies que se quieran mover.

Por otro lado, este movimiento de especies indudablemente implica también riesgos, el mayor de ellos es que se vuelvan invasoras en los sitios donde sean introducidas (Davidson & Simkanin 2007; Ricciardi & Simberloff 2009; Vitt *et al.* 2010), causando además impactos negativos en el flujo genético, producción primaria, interacciones bióticas entre otras funciones del ecosistema receptor (Loss *et al.* 2011). Sin embargo, en el caso de la mayoría de las traslocaciones conocidas, éstas no han tenido un establecimiento exitoso (Dalrymple *et al.* 2012, Schwartz 2016) y sólo muy pocas de las especies que se han establecido se han convertido en invasoras (Richardson & Pyšek 2006). Esto depende mucho de las condiciones ambientales de los sitios ya que el ambiente biótico con su microclima asociado puede ser más determinante para muchas especies que las condiciones macro climáticas (Ellison *et al.* 2005; Pelini *et al.* 2009; Harsch *et al.* 2009). No obstante, es muy importante tener en cuenta que la introducción de especies, intencional o no, puede tener consecuencias impredecibles en los ecosistemas receptores en términos de ciclos de nutrientes, productividad, régimen de disturbios, interacciones bióticas y patrones de dispersión (Ricciardi & Simberloff 2009). Para reducir el riesgo de introducir especies potencialmente invasoras es necesario conocer previamente la biología de cada especie. A mayor conocimiento de cómo son las especies de interés respecto a sus límites de tolerancia a condiciones ambientales, biología reproductiva, relación con polinizadores y dispersores, mayor probabilidad de acertar en su selección para la migración (Hampe 2011).

Las especies que tienen un área de distribución pequeña son las que mayor riesgo enfrentan por el cambio climático, ya que habitan bajo condiciones climáticas que se predice van a desaparecer y además están rodeadas de medios inhóspitos que impiden su dispersión (Williams, Bolitho & Fox 2003; Thuiller, Lavorel & Araújo 2005; Broennimann *et al.* 2006; Chen *et al.* 2011). Por lo tanto, serían el principal objetivo para intentos de migración asistida, no obstante, para estos casos hay ciertas limitaciones en la implementación de esta estrategia como no encontrar una localidad receptora adecuada (Kreyling *et al.* 2011), ya que provienen de sitios con condiciones microclimáticas muy específicas que probablemente no se encontrarán en el futuro (Williams *et al.* 2007). Otro inconveniente es tener suficiente número de individuos para la translocación, lo cual puede afectar seriamente a las poblaciones locales causando extirpación de las poblaciones fuente sin asegurar el éxito en la colonización del nuevo ambiente (Kreyling *et al.* 2011). El riesgo de translocaciones fallidas es considerablemente mayor para las especies raras (54% fallo) que para las especies comunes (14% fallo) (Griffith *et al.* 1989; Wolf *et al.* 1996). Entonces la migración asistida debe ser considerada una opción principalmente para un grupo limitado de especies, que estén amenazadas pero que tengan un

pool genético suficientemente grande, además de restricciones climáticas y ecológicas bien conocidas que puedan ser superadas en sus lugares de destino (Kreyling *et al.* 2011).

En un ambiente constante, un fenotipo conservador es seleccionado a favor mientras que los extremos se seleccionan en contra. Estos individuos que varían de la media son eliminados, reduciendo el potencial de adaptación a rápidos cambios ambientales, como los que pueden ocurrir bajo ciertos escenarios de cambio climático (Rice & Emery 2003). Por lo tanto, conservar la diversidad genética de las especies de interés incrementa el éxito de programas de restauración (Bischoff, Steinger & Müller-Schärer 2010), ya que una selección amplia de genotipos provenientes de poblaciones climáticamente diferentes, puede beneficiar el establecimiento en corto tiempo y la adaptación potencial a largo plazo (McKay *et al.* 2005). Tener esta variabilidad de genotipos beneficiaría la implementación de la migración asistida. Eventos climáticos extremos pueden incrementar la presión de selección en la supervivencia que las condiciones climáticas promedio (Jentsch & Beierkuhnlein 2008), por lo que se recomienda una evaluación experimental de la tolerancia de las especies de interés frente a los eventos extremos esperados (Kreyling *et al.* 2011). De esta forma se puede tener una idea previa de cómo responderían las especies y de esta forma ser más selectivos respecto a cuáles podrían migrar.

¿Cuáles son las posibles consecuencias de la migración asistida? El resultado más factible de esta estrategia es que de ser efectiva, se conformen nuevos ecosistemas que tengan el potencial de mantenerse bajo las condiciones impuestas por el cambio climático y por las acciones humanas. Estos ecosistemas nuevos o emergentes resultan cuando las especies ocurren en combinaciones y abundancias que no habían ocurrido previamente dentro de un determinado bioma (Hobbs *et al.* 2006). Lo cual puede deberse a la degradación o invasión de ecosistemas nativos o silvestres, o por el abandono de sistemas intensamente manejados (e.j. agricultura). Estos nuevos ecosistemas tienen características funcionales desconocidas, donde puede ser difícil o imposible retornar a condiciones previas (Milton 2003; Hobbs *et al.* 2006). Y se distinguen por su novedad respecto a las combinaciones de especies y sus efectos en el funcionamiento del ecosistema, ya que resultan de acciones deliberadas pero no necesitan de una continua intervención humana para su mantenimiento (Hobbs, Higgs & Harris 2009). Es posible que algunos ecosistemas tengan la capacidad de recuperarse y establecer nuevas dinámicas sin una intensa intervención humana, pero considerando los riesgos a los que nos enfrentamos hoy, la migración asistida puede ser determinante en la conformación y dinámica de los ecosistemas en años futuros, al tiempo que puede llegar a ser una común estrategia de restauración.

## *Conclusiones*

- ✓ La restauración ecológica debe seguir siendo una herramienta clave para el manejo y conservación de ecosistemas frente al cambio climático, pero los enfoques tradicionales basados en referencias históricas son insuficientes, ya que actualmente el pasado no es una guía efectiva para actuar respecto a lo que se espera sucederá más adelante en los ecosistemas. Se necesita hacer un balance entre reconstruir el pasado e intentar construir ecosistemas resilientes y sustentables a futuro.
- ✓ Es importante considerar la migración asistida para un amplio grupo de especies, principalmente de plantas, que ahora están siendo seriamente afectadas por acciones antrópicas y junto al cambio climático tienen en declive a muchas poblaciones las cuales podrían extinguirse en corto tiempo si ninguna acción es implementada en pro de su conservación.
- ✓ Los nuevos ecosistemas o ecosistemas emergentes no podrán retornar a un estado más natural o pasado en términos de tiempo, esfuerzo y recursos. Por lo tanto, se deben orientar los esfuerzos por mantener los hábitats donde estos ecosistemas estén surgiendo y evaluar detalladamente cada intento de introducción de nuevas especies por medio de la migración asistida.
- ✓ Los practicantes de la restauración no pueden basarse únicamente en los conceptos clásicos de cómo tendría que ser la restauración de ecosistemas degradados ya que esta disciplina debe responder a las necesidades actuales del ambiente y de la sociedad, por lo cual es deseable tener una mente abierta respecto a las estrategias y herramientas que se están desarrollando en búsqueda de la recuperación los ecosistemas.
- ✓ En el planteamiento de proyectos de restauración ecológica se deben reconocer las condiciones ambientales variables y hasta impredecibles que habrán en el futuro, considerando la naturaleza dinámica de las comunidades ecológicas con múltiples trayectorias posibles. Además de la necesidad de conectar elementos del paisaje para restablecer la estructura y función de los ecosistemas con metas de restauración factibles y realistas.

## Literatura Citada

- Aitken, S.N., Yeaman, S., Holliday, J.A., Wang, T. & Curtis-McLane, S. (2008) Adaptation, migration or extirpation: climate change outcomes for tree populations: Climate change outcomes for tree populations. *Evolutionary Applications*, **1**, 95–111.
- Andel, J. van & Aronson, J. (eds). (2012) *Restoration Ecology: The New Frontier*. John Wiley & Sons.
- Bellard, C., Bertelsmeier, C., Leadley, P., Thuiller, W. & Courchamp, F. (2012) Impacts of climate change on the future of biodiversity: Biodiversity and climate change. *Ecology Letters*, **15**, 365–377.
- Bennett, K.D. (1997) *Evolution and Ecology: The Pace of Life*. Cambridge University Press.
- Bertness, M.D. & Callaway, R. (1994) Positive interactions in communities. *Trends in Ecology & Evolution*, **9**, 191–193.
- Bischoff, A., Steinger, T. & Müller-Schärer, H. (2010) The Importance of Plant Provenance and Genotypic Diversity of Seed Material Used for Ecological Restoration. *Restoration Ecology*, **18**, 338–348.
- Bradshaw, A. (1983) The Reconstruction of Ecosystems: Presidential Address to the British Ecological Society, December 1982. *Journal of Applied Ecology*, **20**, 1–17.
- Bradshaw, A. (1984) Land Restoration: now and in the future. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, **223**, 1–23.
- Bradshaw, A. (1987) Restoration: An acid test for ecology. *Restoration Ecology: A Synthetic Approach to Ecological Research* (eds W. Jordan, M. Gilpin & J. Aber), pp. 23–30. Cambridge University Press.
- Bradshaw, A. (1997) What do we mean by restoration? *Restoration Ecology and Sustainable Development* (eds K.M. Urbanska, N.R. Webb & Edwards), pp. 8–16. Cambridge University Press.
- Bradshaw, A. (2002) Introduction and Philosophy. *Handbook of Ecological Restoration: Volume 1, Principles of Restoration* (eds M.R. Perrow & A.J. Davy), pp. 3–9. Cambridge University Press.
- Bradshaw, R. (2005) What is a natural forest? *Restoration of Boreal and Temperate Forests* (eds J.A. Stanturf & Madsen) CRC Press.
- Broennimann, O., Thuiller, W., Hughes, G., Midgley, G.F., Alkemade, J.M.R. & Guisan, A. (2006) Do geographic distribution, niche property and life form explain plants' vulnerability to global change? *Global Change Biology*, **12**, 1079–1093.
- Burton, P.J. & Macdonald, S.E. (2011) The restorative imperative: challenges, objectives and approaches to restoring naturalness in forests. *Silva Fennica*, **45**, 843–863.
- Cairns, M.R. (2002) Rationale for restoration. *Handbook of Ecological Restoration: Volume 1, Principles of Restoration* (eds M.R. Perrow & Davy), pp. 10–23. Cambridge University Press.

- Callaway, R. (2007) *Positive Interactions and Interdependence in Plant Communities*. Springer Netherlands, Dordrecht.
- Del Castillo, R.F., Argueta, S.T. & Sáenz-Romero, C. (2009) *Pinus chiapensis*, a keystone species: Genetics, ecology, and conservation. *Forest Ecology and Management*, **257**, 2201–2208.
- Castellanos-Acuña, D., Lindig-Cisneros, R., & Sáenz-Romero, C. (2015). Altitudinal assisted migration of Mexican pines as an adaptation to climate change. *Ecosphere*, **6**(1), 1-16.
- Castro, J., Zamora, R., Hódar, J.A. & Gómez, J.M. (2002) Use of Shrubs as Nurse Plants: A New Technique for Reforestation in Mediterranean Mountains. *Restoration Ecology*, **10**, 297–305.
- Chapin, F.S., Danell, K., Elmqvist, T., Folke, C. & Fresco, N. (2007) Managing Climate Change Impacts to Enhance the Resilience and Sustainability of Fennoscandian Forests. *AMBIO: A Journal of the Human Environment*, **36**, 528–533.
- Chen, I.-C., Hill, J.K., Ohlemuller, R., Roy, D.B. & Thomas, C.D. (2011) Rapid Range Shifts of Species Associated with High Levels of Climate Warming. *Science*, **333**, 1024–1026.
- Choi, Y.D. (2004) Theories for ecological restoration in changing environment: toward “futuristic” restoration. *Ecological Research*, **19**, 75–81.
- Choi, Y.D. (2007) Restoration ecology to the future: a call for new paradigm. *Restoration Ecology*, **15**, 351–353.
- Choi, Y.D., Temperton, V.M., Allen, E.B., Grootjans, A.P., Halassy, M., Hobbs, R.J., Naeth, M.A. & Torok, K. (2008) Ecological restoration for future sustainability in a changing environment. *Ecoscience*, **15**, 53–64.
- Clewell, A. & Aronson, J. (2013) The SER primer and climate change. *Ecological Management & Restoration*, **14**, 182–186.
- Dalrymple, S.E., Banks, E., Stewart, G.B. & Pullin, A.S. (2012). A meta-analysis of threatened plant reintroductions from across the globe. In: Maschinski, J. & Haskins, K.E. (eds.) *Plant reintroduction in a changing climate: promises and perils*, pp. 31–50. Island Press, Washington, DC, US.
- Davidson, I. & Simkanin, C. (2007) Skeptical of Assisted Colonization. *Science*, **322**, 297.
- Davis, M. (2000) “Restoration”--A Misnomer? *Science*, **287**, 1203.
- Davis, M.B. & Shaw, R.G. (2001) Range Shifts and Adaptive Responses to Quaternary Climate Change. *Science*, **292**, 673–679.
- Davis, M.B., Shaw, R.G. & Etterson, J.R. (2005) Evolutionary responses to changing climate. *Ecology*, **86**, 1704–1714.
- Davis, M.A. & Slobodkin, L.B. (2004) Response to Hobbs 2004 “Restoration ecology: the challenge of social values and expectations.” *Frontiers in Ecology and the Environment*, **2**, 44–45.

- Ehrenfeld, J.G. & Toth, L.A. (1997) Restoration Ecology and the Ecosystem Perspective. *Restoration Ecology*, **5**, 307–317.
- Ellison, A.M., Bank, M.S., Clinton, B.D., Colburn, E.A., Elliott, K., Ford, C.R., Foster, D.R., Kloeppel, B.D., Knoepp, J.D., Lovett, G.M., Mohan, J., Orwig, D.A., Rodenhouse, N.L., Sobczak, W.V., Stinson, K.A., Stone, J.K., Swan, C.M., Thompson, J., Von Holle, B. & Webster, J.R. (2005) Loss of foundation species: consequences for the structure and dynamics of forested ecosystems. *Frontiers in Ecology and the Environment*, **3**, 479–486.
- Encino-Ruiz, L., Lindig-Cisneros, R., Gómez-Romero, M. & Blanco-García, A. (2013) Desempeño de tres especies arbóreas del bosque tropical caducifolio en un ensayo de restauración ecológica. *Botanical Sciences*, **91**, 107–114.
- Falk, D.A., Palmer, M.A., Zedler, J.B. & Society for Ecological Restoration International. (2006) *Foundations of Restoration Ecology*. Island Press, Washington, D.C.
- Fazey, I. & Fischer, J. (2009) Assisted colonization is a techno-fix. *Trends in Ecology & Evolution*, **24**, 475.
- Feeley, K.J., Rehm, E.M. & Machovina, B. (2012) The responses of tropical forest species to global climate change: acclimate, adapt, migrate, or go extinct? *Frontiers of Biogeography*, **4**.
- Fitzpatrick, M.C., Gove, A.D., Sanders, N.J. & Dunn, R.R. (2008) Climate change, plant migration, and range collapse in a global biodiversity hotspot: the Banksia (Proteaceae) of Western Australia. *Global Change Biology*, **14**, 1337–1352.
- Franks, S.J., Sim, S. & Weis, A.E. (2007) Rapid evolution of flowering time by an annual plant in response to a climate fluctuation. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, **104**, 1278–1282.
- Gienapp, P., Teplitsky, C., Alho, J.S., Mills, J.A. & Merilä, J. (2008) Climate change and evolution: disentangling environmental and genetic responses. *Molecular Ecology*, **17**, 167–178.
- Gleason, H.A. (1926) The individualistic concept of the plant association. *Bulletin of the Torrey Botanical Club*, **53**, 7–26.
- Golicher, D.J., Cayuela, L. & Newton, A.C. (2012) Effects of Climate Change on the Potential Species Richness of Mesoamerican Forests. *Biotropica*, **44**, 284–293.
- Gómez-Aparicio, L., Zamora, R., Gómez, J.M., Hódar, J.A., Castro, J. & Baraza, E. (2004) Applying Plant Facilitation to Forest Restoration: A Meta-Analysis of the Use of Shrubs as Nurse Plants. *Ecological Applications*, **14**, 1128–1138.
- Griffith, B., Scott, J., Carpenter, J. & Reed, C. (1989) Translocation as a species conservation tool - status and strategy. *Science*, **245**, 477–480.
- Guariguata, M.R., Cornelius, J.P., Locatelli, B., Forner, C. & Sánchez-Azofeifa, G.A. (2008) Mitigation needs adaptation: Tropical forestry and climate change. *Mitigation and Adaptation Strategies for Global Change*, **13**, 793–808.

- Halle, S. (2007) Science, Art, or Application—the “Karma” of Restoration Ecology. *Restoration Ecology*, **15**, 358–361.
- Hampe, A. (2011) Plants on the move: The role of seed dispersal and initial population establishment for climate-driven range expansions. *Acta Oecologica*, **37**, 666–673.
- Harris, J.A., Hobbs, R.J., Higgs, E. & Aronson, J. (2006) Ecological restoration and global climate change. *Restoration Ecology*, **14**, 170–176.
- Harsch, M.A., Hulme, P.E., McGlone, M.S. & Duncan, R.P. (2009) Are treelines advancing? A global meta-analysis of treeline response to climate warming. *Ecology Letters*, **12**, 1040–1049.
- Heller, N.E. & Zavaleta, E.S. (2009) Biodiversity management in the face of climate change: A review of 22 years of recommendations. *Biological Conservation*, **142**, 14–32.
- Hewitt, N., Klenk, N., Smith, A.L., Bazely, D.R., Yan, N., Wood, S., MacLellan, J.I., Lipsig-Mumme, C. & Henriques, I. (2011) Taking stock of the assisted migration debate. *Biological Conservation*, **144**, 2560–2572.
- Hickling, R., Roy, D.B., Hill, J.K., Fox, R. & Thomas, C.D. (2006) The distributions of a wide range of taxonomic groups are expanding polewards. *Global Change Biology*, **12**, 450–455.
- Higgs, E. (2003) *Nature by Design: People, Natural Process, and Ecological Restoration*. MIT Press.
- Hobbs, R.J. (2007) Setting Effective and Realistic Restoration Goals: Key Directions for Research. *Restoration Ecology*, **15**, 354–357.
- Hobbs, R.J. (2013) Grieving for the Past and Hoping for the Future: Balancing Polarizing Perspectives in Conservation and Restoration: Grief and Hope in Restoration. *Restoration Ecology*, **21**, 145–148.
- Hobbs, R.J., Arico, S., Aronson, J., Baron, J.S., Bridgewater, P., Cramer, V.A., Epstein, P.R., Ewel, J.J., Klink, C.A., Lugo, A.E., Norton, D., Ojima, D., Richardson, D.M., Sanderson, E.W., Valladares, F., Vila, M., Zamora, R. & Zobel, M. (2006) Novel ecosystems: theoretical and management aspects of the new ecological world order. *Global Ecology and Biogeography*, **15**, 1–7.
- Hobbs, R.J., Higgs, E. & Harris, J.A. (2009) Novel ecosystems: implications for conservation and restoration. *Trends in Ecology & Evolution*, **24**, 599–605.
- Hobbs, R.J. & Norton, D.A. (1996) Towards a Conceptual Framework for Restoration Ecology. *Restoration Ecology*, **4**, 93–110.
- Hodgson, J.A., Moilanen, A., Wintle, B.A. & Thomas, C.D. (2011) Habitat area, quality and connectivity: striking the balance for efficient conservation. *Journal of Applied Ecology*, **48**, 148–152.
- Hodgson, J.A., Thomas, C.D., Wintle, B.A. & Moilanen, A. (2009) Climate change, connectivity and conservation decision making: back to basics. *Journal of Applied Ecology*, **46**, 964–969.
- Hoegh-Guldberg, O., Hughes, L., McIntyre, S., Lindenmayer, D., Parmesan, C., Possingham, H. & Thomas, C.D. (2008) Assisted colonization and rapid climate change. *Science*, **321**, 345–346.

- Holmgren, M., Scheffer, M. & Huston, M.A. (1997) The Interplay of Facilitation and Competition in Plant Communities. *Ecology*, **78**, 1966–1975.
- Hunter, M.L. (2007) Climate Change and Moving Species: Furthering the Debate on Assisted Colonization. *Conservation Biology*, **21**, 1356–1358.
- IPCC. (2013) *Climate Change 2013: The Physical Science Basis : Working Group I Contribution to the Fifth Assessment Report of the Intergovernmental Panel on Climate Change*. Cambridge University Press, Cambridge & New York.
- Jackson, L.L., Lopoukhine, N. & Hillyard, D. (1995) Ecological Restoration: A Definition and Comments. *Restoration Ecology*, **3**, 71–75.
- Jentsch, A. & Beierkuhnlein, C. (2008) Research frontiers in climate change: Effects of extreme meteorological events on ecosystems. *Comptes Rendus Geoscience*, **340**, 621–628.
- Jones, H. P., & Schmitz, O. J. (2009). Rapid recovery of damaged ecosystems. *PloS one*, **4**(5), e5653.
- Jordan, W.R., Peters, R.L. & Allen, E.B. (1988) Ecological restoration as a strategy for conserving biological diversity. *Environmental Management*, **12**, 55–72.
- Joshi, J., Schmid, B., Caldeira, M.C., Dimitrakopoulos, P.G., Good, J., Harris, R., Hector, A., Huss-Danell, K., Jumpponen, A., Minns, A., Mulder, C.P.H., Pereira, J.S., Prinz, A., Scherer-Lorenzen, M., Siamantziouras, A.-S.D., Terry, A.C., Troumbis, A.Y. & Lawton, J.H. (2001) Local adaptation enhances performance of common plant species. *Ecology Letters*, **4**, 536–544.
- King, E.G. & Hobbs, R.J. (2006) Identifying Linkages among Conceptual Models of Ecosystem Degradation and Restoration: Towards an Integrative Framework. *Restoration Ecology*, **14**, 369–378.
- 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.
- Ledig, F.T., Rehfeldt, G.E., Saenz-Romero, C. & Flores-Lopez, C. (2010) Projections of suitable habitat for rare species under global warming scenarios. *American Journal of Botany*, **97**, 970–987.
- Lenoir, J., Gegout, 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**, 1768–1771.
- Leopold, A. (1949) *A Sand County Almanac: With Essays on Conservation from Round River*. Ballantine Books.
- Levine, J.M., Vilà, M., Antonio, C.M.D., Dukes, J.S., Grigulis, K. & Lavorel, S. (2003) Mechanisms underlying the impacts of exotic plant invasions. *Proceedings of the Royal Society of London. Series B: Biological Sciences*, **270**, 775–781.
- Loss, S.R., Terwilliger, L.A. & Peterson, A.C. (2011) Assisted colonization: Integrating conservation strategies in the face of climate change. *Biological Conservation*, **144**, 92–100.

- Lunt, I.D., Byrne, M., Hellmann, J.J., Mitchell, N.J., Garnett, S.T., Hayward, M.W., Martin, T.G., McDonald-Madden, E., Williams, S.E. & Zander, K.K. (2013) Using assisted colonisation to conserve biodiversity and restore ecosystem function under climate change. *Biological Conservation*, **157**, 172–177.
- Lurgi, M., Lopez, B.C. & Montoya, J.M. (2012) Novel communities from climate change. *Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences*, **367**, 2913–2922.
- Malcolm, J.R., A, A.M., Neilson, R.P. & I, I.I.I. (2002) Estimated migration rates under scenarios of global climate change. *Journal of Biogeography*, 835–849.
- Mansourian, S. & Vallauri, D. (2014) Restoring Forest Landscapes: Important Lessons Learnt. *Environmental Management*, **53**, 241–251.
- McKay, J.K., Christian, C.E., Harrison, S. & Rice, K.J. (2005) “How Local Is Local?”—A Review of Practical and Conceptual Issues in the Genetics of Restoration. *Restoration Ecology*, **13**, 432–440.
- McKenney, D., Pedlar, J. & O’Neill, G. (2009) Climate change and forest seed zones: Past trends, future prospects and challenges to ponder. *The Forestry Chronicle*, **85**, 258–266.
- McLachlan, J.S., Hellmann, J.J. & Schwartz, M.W. (2007) A Framework for Debate of Assisted Migration in an Era of Climate Change. *Conservation Biology*, **21**, 297–302.
- Michener, W.K. (1997) Quantitatively Evaluating Restoration Experiments: Research Design, Statistical Analysis, and Data Management Considerations. *Restoration Ecology*, **5**, 324–337.
- Midgley, G.F., Hughes, G.O., Thuiller, W. & Rebelo, A.G. (2006) Migration rate limitations on climate change-induced range shifts in Cape Proteaceae. *Diversity and Distributions*, **12**, 555–562.
- Millar, C.I., Stephenson, N.L. & Stephens, S.L. (2007) Climate Change and Forests of the Future: Managing in the Face of Uncertainty. *Ecological Applications*, **17**, 2145–2151.
- Milton, S.J. (2003) “Emerging ecosystems”—a washing-stone for ecologists, economists and sociologists?: news and views. *South African Journal of Science*, **99**, p–404.
- Montalvo, A.M. & Ellstrand, N.C. (2001) Nonlocal transplantation and outbreeding depression in the subshrub *Lotus scoparius* (Fabaceae). *American Journal of Botany*, **88**, 258–269.
- Mueller, J.M. & Hellmann, J.J. (2008) An Assessment of Invasion Risk from Assisted Migration. *Conservation Biology*, **22**, 562–567.
- Munshower, F.F. (1994) *Practical Handbook of Disturbed Land Revegetation*. Lewis Publishers.
- Padilla, F.M. & Pugnaire, F.I. (2006) The role of nurse plants in the restoration of degraded environments. *Frontiers in Ecology and the Environment*, **4**, 196–202.
- Palmer, M.A., Ambrose, R.F. & Poff, N.L. (1997) Ecological Theory and Community Restoration Ecology. *Restoration Ecology*, **5**, 291–300.

- Parmesan, C. (2006) Ecological and Evolutionary Responses to Recent Climate Change. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics*, **37**, 637–669.
- Parmesan, C. & Yohe, G. (2003) A globally coherent fingerprint of climate change impacts across natural systems. *Nature*, **421**, 37–42.
- Pelini, S.L., Dzurisin, J.D.K., Prior, K.M., Williams, C.M., Marsico, T.D., Sinclair, B.J. & Hellmann, J.J. (2009) Translocation experiments with butterflies reveal limits to enhancement of poleward populations under climate change. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, **106**, 11160–11165.
- Perrow, M.R. & Davy, A.J. (2002) *Handbook of Ecological Restoration: Restoration in Practice*. Cambridge University Press.
- Perry, G.L.W. (2002) Landscapes, space and equilibrium: shifting viewpoints. *Progress in Physical Geography*, **26**, 339–359.
- Prieto-Torres, D.A., Navarro-Sigüenza, A.G., Santiago-Alarcon, D. & Rojas-Soto, O.R. (2016) Response of the endangered tropical dry forests to climate change and the role of Mexican Protected Areas for their conservation. *Global Change Biology*, **22**, 364–379.
- Rehfeldt, G. (1994) Evolutionary genetics, the biological species and the ecology of the interior Cedar-Hemlock forest. *Proceedings of "Interior cedar-Hemlock-White Pine Forests: Ecology and Management"*, Washington State University Extension (eds D. Baumgartner, J. Lotan & J. Tonn), pp. 91–100.
- Rehfeldt, G.E., Crookston, N.L., Sáenz-Romero, C. & Campbell, E.M. (2012) North American vegetation model for land-use planning in a changing climate: a solution to large classification problems. *Ecological applications: a publication of the Ecological Society of America*, **22**, 119–141.
- Reusch, T.B.H. & Wood, T.E. (2007) Molecular ecology of global change. *Molecular Ecology*, **16**, 3973–3992.
- Ricciardi, A. & Simberloff, D. (2009) Assisted colonization is not a viable conservation strategy. *Trends in Ecology & Evolution*, **24**, 248–253.
- Rice, K.J. & Emery, N.C. (2003) Managing microevolution: restoration in the face of global change. *Frontiers in Ecology and the Environment*, **1**, 469–478.
- Richardson, D.M., Hellmann, J.J., McLachlan, J.S., Sax, D.F., Schwartz, M.W., Gonzalez, P., Brennan, E.J., Camacho, A., Root, T.L., Sala, O.E., Schneider, S.H., Ashe, D.M., Clark, J.R., Early, R., Etterson, J.R., Fielder, E.D., Gill, J.L., Minter, B.A., Polasky, S., Safford, H.D., Thompson, A.R. & Vellend, M. (2009) Multidimensional evaluation of managed relocation. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, **106**, 9721–9724.
- Richardson, D.M. & Pyšek, P. (2006) Plant invasions: merging the concepts of species invasiveness and community invasibility. *Progress in Physical Geography*, **30**, 409–431.

- Rzedowski, J. & Calderón de Rzedowski, G. (1987) El bosque tropical caducifolio de la región mexicana del Bajío. *Trace*, **12**, 12–21.
- Rzedowski, J., Zamudio, S., Calderón de Rzedowski, G. & Paizanni, A. (2014) El Bosque Tropical Caducifolio en la cuenca lacustre de Pátzcuaro (Michoacán, México). *Flora del Bajío y de regiones adyacentes*, Fascículo Complementario XXIX, Instituto de Ecología A.C. Centro Regional del Bajío México.
- Sáenz-Romero, C.; Lindig-Cisneros, R.; Joyce, D.; Beaulieu, J.; St-Clair, J. & Jaquish, B. (2016). Assisted migration of forest populations for adapting trees to climate change. *Revista Chapingo Serie Ciencias Forestales y del Ambiente* **22**(3): 303 - 323.
- Sáenz-Romero, C. (2014). Guía técnica para la planeación de la reforestación adaptada al cambio climático. CONAFOR. México.
- Sánchez-Azofeifa, A., Powers, J., Fernandes, G. & Quesada, M. (eds). (2013) *Tropical Dry Forests in the Americas: Ecology, Conservation, and Management*.
- Schwartz, M. W. (2016). Elucidating biological opportunities and constraints on assisted colonization. *Applied Vegetation Science*, **19**(2), 185-186.
- Schwartz, M.W., Hellmann, J.J. & McLachlan, J.S. (2009) The precautionary principle in managed relocation is misguided advice. *Trends in Ecology & Evolution*, **24**, 473–474.
- 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.
- Seddon, P.J. (2010) From Reintroduction to Assisted Colonization: Moving along the Conservation Translocation Spectrum. *Restoration Ecology*, **18**, 796–802.
- SER (Society for Ecological Restoration International Science & Policy Working Group). (2004) SER International Primer on Ecological Restoration.
- Simenstad, C., Reed, D. & Ford, M. (2006) When is restoration not?: Incorporating landscape-scale processes to restore self-sustaining ecosystems in coastal wetland restoration. *Ecological Engineering*, **26**, 27–39.
- Stanturf, J.A., Palik, B.J., Williams, M.I., Dumroese, R.K. & Madsen, P. (2014) Forest Restoration Paradigms. *Journal of Sustainable Forestry*, **33**, S161–S194.
- Tchebakova, N., Rehfeldt, G.E. & Parfenova, E. (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.
- Temperton, V.M., Hobbs, R.J., Nuttle, T. & Halle, S. (2004) *Assembly Rules and Restoration Ecology: Bridging the Gap Between Theory and Practice*. Island Press.
- Thomas, C.D. (2010) Climate, climate change and range boundaries. *Diversity and Distributions*, **16**, 488–495.

- Thomas, C.D. (2011) Translocation of species, climate change, and the end of trying to recreate past ecological communities. *Trends in Ecology & Evolution*, **26**, 216–221.
- Thomas, C.D., Cameron, A., Green, R.E., Bakkenes, M., Beaumont, L.J., Collingham, Y.C., Erasmus, B.F.N., de Siqueira, M.F., Grainger, A., Hannah, L., Hughes, L., Huntley, B., van Jaarsveld, A.S., Midgley, G.F., Miles, L., Ortega-Huerta, M.A., Townsend Peterson, A., Phillips, O.L. & Williams, S.E. (2004) Extinction risk from climate change. *Nature*, **427**, 145–148.
- Thuiller, W., Lavorel, S. & Araújo, M.B. (2005) Niche properties and geographical extent as predictors of species sensitivity to climate change. *Global Ecology and Biogeography*, **14**, 347–357.
- Travis, J.M.J. (2003) Climate change and habitat destruction: a deadly anthropogenic cocktail. *Proceedings of the Royal Society of London. Series B: Biological Sciences*, **270**, 467–473.
- Urbanska, K.M., Webb, N.R. & Edwards, P.J. (1997) Why Restoration? *Restoration Ecology and Sustainable Development* (eds K.A. Urbanska, N.R. Webb & P.J. Edwards) Cambridge University Press.
- Vargas Rios, O. & Mora, F. (2008) La Restauración Ecológica. Su contexto, deficiencias y dimensiones. *Estrategias para la restauración ecológica del bosque altoandino: el caso de la reserva forestal municipal de Cogua, Cundinamarca* (eds O. Vargas-Ríos & Grupo de Restauración Ecológica UNAL), pp. 14–32. Universidad Nacional de Colombia, Facultad de Ciencias, Departamento de Biología, Bogotá, Colombia.
- Van der Veken, S., Hermy, M., Vellend, M., Knapen, A. & Verheyen, K. (2008) Garden plants get a head start on climate change. *Frontiers in Ecology and the Environment*, **6**, 212–216.
- Vitousek, P.M., Mooney, H.A., Lubchenco, J. & Melillo, J.M. (1997) Human Domination of Earth's Ecosystems. *Science*, **277**, 494–499.
- Vitt, P., Havens, K., Kramer, A.T., Sollenberger, D. & Yates, E. (2010) Assisted migration of plants: Changes in latitudes, changes in attitudes. *Biological Conservation*, **143**, 18–27.
- Wali, M.K. (1999) Ecological succession and the rehabilitation of disturbed terrestrial ecosystems. *Plant and Soil*, **213**, 195–220.
- Walker, L.R. & Moral, R. del. (2003) *Primary Succession and Ecosystem Rehabilitation*. Cambridge University Press.
- White, P.S. & Walker, J.L. (1997) Approximating Nature's Variation: Selecting and Using Reference Information in Restoration Ecology. *Restoration Ecology*, **5**, 338–349.
- Williams, S.E., Bolitho, E.E. & Fox, S. (2003) Climate change in Australian tropical rainforests: an impending environmental catastrophe. *Proceedings of the Royal Society of London. Series B: Biological Sciences*, **270**, 1887–1892.
- Williams, M.I. & Dumroese, R.K. (2013) Preparing for Climate Change: Forestry and Assisted Migration. *Journal of Forestry*, **111**, 287–297.

Williams, J.W., Jackson, S.T. & Kutzbach, J.E. (2007) Projected distributions of novel and disappearing climates by 2100 AD. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, **104**, 5738–5742.

Willis, S.G., Hill, J.K., Thomas, C.D., Roy, D.B., Fox, R., Blakeley, D.S. & Huntley, B. (2009) Assisted colonization in a changing climate: a test-study using two U.K. butterflies. *Conservation Letters*, **2**, 46–52.

Wolf, C.M., Griffith, B., Reed, C. & Temple, S.A. (1996) Avian and Mammalian Translocations: Update and Reanalysis of 1987 Survey Data. *Conservation Biology*, **10**, 1142–1154.

## **CAPÍTULO III**

# **TOLERANCIA A HELADAS: ASPECTOS FISIOLÓGICOS Y SU EFECTO EN LA DISTRIBUCIÓN Y ESTABLECIMIENTO DE LAS PLANTAS**

*Pilar Angélica Gómez-Ruiz*

## **Preámbulo**

Las bajas temperaturas son uno de los principales retos ambientales que las plantas deben enfrentar durante su ciclo de vida, y son un factor limitante para su productividad y distribución (Larcher & Bauer 1981). Para responder a este factor las plantas tienen diversos mecanismos adaptativos y evolutivos que les han permitido persistir en los ecosistemas a lo largo de millones de años (Sakai & Larcher 1987). Sin embargo, las condiciones climáticas están cambiando rápidamente, debido a las actividades humanas que modifican rápidamente los ecosistemas sumado a la variación ambiental asociada con el cambio climático global. Las predicciones del clima a futuro estiman un incremento general de la temperatura en el planeta, entonces ¿Por qué deberíamos preocuparnos de las bajas temperaturas? Principalmente porque aún existen regiones donde predominan las condiciones frías y porque es posible que a futuro la incidencia e intensidad de eventos climáticos extremos se puede intensificar, con lo cual podría esperarse que las heladas se hagan más frecuentes y fuertes en algunos sitios. En este documento no se trata el tema de la cobertura de nieve, ya que es un fenómeno con distintos efectos que no es determinante para las plantas tropicales.

Las heladas son una condición en la cual la temperatura cae por debajo de 0°C y puede afectar el desarrollo de las plantas al generar la formación de hielo en las soluciones acuosas al interior de los tejidos vegetales (Sakai & Larcher 1987). Las plantas del hemisferio norte y de ecosistemas templados están más adaptadas para soportar estas condiciones, sin embargo para especies tropicales esto será un gran limitante si buscan migrar a sitios de mayor latitud y altitud en respuesta al cambio climático. Migrar desde ahora implica que tendrán que enfrentarse a condiciones más frías características de áreas de mayor altitud, en donde podrían experimentar periodos de heladas con mayor frecuencia. Pero el nivel de tolerancia a estas condiciones estresantes que tienen las especies de plantas puede ser muy variable, por lo tanto estudios a nivel fisiológico pueden proveer información clave para determinar cómo respondería una especie ante nuevas presiones ambientales y para saber si podría establecerse en determinadas condiciones y sitios. Con base en esta información podría predecirse la respuesta que pueden tener bajo diversos ambientes y de esta forma planear estrategias de manejo que consideren los posibles escenarios a los que se estarán enfrentando las especies en algunos años. Considerando lo anterior, en este documento se exploran diversos aspectos fisiológicos relacionados con la tolerancia a heladas en plantas, cómo este factor afecta los patrones de distribución y algunas consideraciones para el manejo de especies en el contexto del cambio climático.

## La fisiología de la tolerancia a heladas

En las últimas décadas se ha generado diversa información sobre estrés por condiciones frías y mecanismos de tolerancia (Levitt 1980, Sakai & Larcher 1987, Basra 2001, Buchner & Neuner 2011), principalmente por su impacto en cultivos de interés mundial (Beck *et al.* 2004, Wang *et al.* 2013). Algunos factores que influyen en la tolerancia a bajas temperaturas que presentan muchas especies en diversos ecosistemas y temporadas son: la acumulación de azúcares (Sakai & Larcher 1987), las adaptaciones anatómicas (Larcher & Bauer 1981) y los procesos de aclimatación (Levitt 1980). Por otro lado, algunos factores que afectan negativamente a las plantas limitando su persistencia en determinados sitios son: la desecación de las hojas durante los periodos fríos, el efecto mecánico de vientos fuertes, la pérdida rápida de calor durante las noches y el calentamiento excesivo de la superficie del suelo durante el día (Parker 1963). La magnitud del daño de estos factores depende de la frecuencia e intensidad con que sucedan, el tipo de ecosistema donde ocurren y la capacidad de respuesta de las especies. En particular, las plantas se pueden clasificar en tres grupos según su mecanismo de tolerancia a heladas: 1) sensibles al enfriamiento, las cuales mueren en temperaturas cercanas a cero, 2) sensibles al congelamiento, que no mueren hasta que se forma hielo en los tejidos y 3) tolerantes a heladas, que pueden resistir formación de hielo en sus tejidos. En las plantas sensibles al congelamiento, el hielo se forma intracelularmente y la muerte celular puede ocurrir por la ruptura de los contenidos celulares. En las plantas tolerantes a las heladas, el hielo se forma en los espacios intercelulares y dentro del xilema, y tiene un potencial químico más bajo que el agua líquida de forma que el agua sale de la célula hacia los espacios extracelulares donde hay hielo (Grace 1987).

Cuando las plantas están expuestas a bajas temperaturas, se enfrentan a tres problemas principales: una alteración en la organización espacial y propiedades biofísicas de las membranas celulares, una desaceleración de las reacciones químicas y biogeoquímicas y, cambios en el estado del agua y su disponibilidad bajo condiciones de congelamiento (Sakai & Larcher 1987). Las alteraciones inducidas por las bajas temperaturas comprenden cambios en las concentraciones de un amplio rango de metabolitos, incluyendo azúcares y proteínas de protección, así como modificación de las membranas celulares, cambios a nivel hormonal y en la expresión génica (Zhu *et al.* 2007, Wang *et al.* 2013). Teniendo en cuenta que la membrana celular es el primer sitio donde se perciben los cambios en temperatura, su fluidez puede disminuir por las condiciones frías como resultado de cambios en la insaturación de ácidos grasos y la composición de lípidos y proteínas de la membrana celular (Wang *et al.* 2006). La proporción de ácidos grasos saturados e insaturados en la membrana es esencial para la

tolerancia a heladas: entre mayor sea la proporción, más tolerante es el tejido (McKersie *et al.* 1994). Para que una planta sobreviva a temperaturas extremadamente bajas debe tolerar la formación de hielo extracelular y la consecuente deshidratación de las células, lo cual se da cuando hay un equilibrio entre el potencial del agua líquida y los cristales de hielo, pero esto sólo se ha visto en especies templadas muy resistentes a las bajas temperaturas (Wisniewski *et al.* 2003).

Adicionalmente, las bajas temperaturas inhiben las tasas fotosintéticas limitando la actividad de las enzimas del ciclo de Calvin, lo cual puede causar fotoinhibición inducida por el frío, de forma que se reduce la eficiencia fotosintética. Esta reducción en las tasas fotosintéticas está fuertemente relacionada con el grado de aclimatación de las plantas (Weger *et al.* 1993, Greer *et al.* 2000, Davidson *et al.* 2004). Durante el proceso de aclimatación a bajas temperaturas, ocurren cambios que incluyen un incremento en los lípidos saturados, la acumulación de solutos solubles en agua y cambios de conformación en la membrana celular (Levitt 1980). Cuando las plantas son expuestas rápidamente a bajas temperaturas sin previa aclimatación, los daños a nivel enzimático pueden ser excesivos causando el inicio de la muerte celular (Beck *et al.* 2007). Aún para las especies más resistentes, las temperaturas negativas cercanas a cero pueden ser letales cuando no están aclimatadas. Por lo tanto, la velocidad de la aclimatación es crucial para la supervivencia de las plantas en determinadas áreas (Costa e Silva *et al.* 2008). También existe una fuerte relación entre la acumulación de carbohidratos solubles en la hoja y la tolerancia a heladas. Las diferencias en los niveles de tolerancia entre individuos se atribuyen a un metabolismo diferente de los carbohidratos y se relaciona con los efectos de la acumulación de azúcares en la crioprotección (Leborgne *et al.* 1995, Bourion *et al.* 2003). La cantidad presente de azúcares solubles corresponde al balance entre la tasa fotosintética, el consumo durante la respiración y la exportación a las partes de la planta que están creciendo. Un gran consumo de azúcares causa una significativa reducción en la tolerancia a heladas (Costa e Silva *et al.* 2008), por esto hay un *trade-off* entre protegerse contra el daño por heladas o invertir en crecimiento, de la capacidad de respuesta que tengan los individuos dependerá su desempeño en situaciones de alto estrés por las heladas.

Por otro lado, el estatus del agua en una planta influye en su tolerancia a las heladas a través de las concentraciones de savia y el grado de hidratación del protoplasma (Sakai & Larcher 1987). Las células más resistentes son aquellas con una alta permeabilidad al agua, ya que esta característica les permite enfriarse más rápidamente sin experimentar congelamiento intracelular. Si la célula es suficientemente permeable al agua o si el enfriamiento es suficientemente lento, la célula se deshidratará en la medida necesaria para mantener el equilibrio entre la presión intra y extra celular de forma que no ocurra el

congelamiento intracelular, pero si la célula no es tan permeable o el enfriamiento es muy rápido, no podrá permanecer en equilibrio y se seguirá enfriando hasta llegar al congelamiento interno (Mazur 1969). Una disminución en el potencial osmótico, bajando el punto de congelación de los tejidos, puede reducir la formación de hielo, evitando la deshidratación inducida por el congelamiento (Sakai & Larcher 1987). Estas reacciones evidencian que los mecanismos de respuesta de las plantas a las bajas temperaturas tienen muchas similitudes con las respuestas al déficit de agua, sugiriendo que los mecanismos de tolerancia a heladas y a sequías comparten las mismas vías metabólicas (Sung et al. 2003, Atkin *et al.* 2005, Beck *et al.* 2007). Plantas más resistentes a ambientes secos podrían también exhibir mayor tolerancia a las heladas (Costa e Silva *et al.* 2008).

El daño por heladas puede ser evidente sólo días u horas después de la exposición a bajas temperaturas (Levitt 1956), aunque puede ocurrir otro tipo de daño producido por un rápido enfriamiento, el cual resulta ser inmediatamente letal llamado choque térmico, que ocurre relativamente en pocas especies después del enfriamiento sólo si la célula está en un estado fisiológico susceptible (Mazur 1969). La recuperación de las partes aéreas de la planta después del daño por heladas es menos probable que ocurra durante las fases tempranas de desarrollo si la planta carece de suficiente biomasa bajo suelo, aunque las plantas pueden sobrevivir si los órganos subterráneos se han desarrollado y no presentan daño (Neumer & Hacker 2010). Las raíces generalmente son el órgano más susceptible, seguido de los cotiledones, primeras hojas e hipocótilo (Marcante *et al.* 2012). La asignación de recursos para tolerar heladas limita la asignación para crecimiento, por lo tanto no hay una ventaja selectiva en invertir para tener una alta tolerancia a las heladas en ausencia de estrés por este fenómeno, en consecuencia los tejidos de crecimiento activo son particularmente susceptibles a las heladas (Howe *et al.* 2003) y su potencial de resistencia es muy limitado (Marcante *et al.* 2012). También hay que considerar que dentro de la misma planta, la resistencia a las heladas es diferencial entre los órganos, siendo las células meristemáticas menos resistentes que los tejidos maduros (Beck *et al.* 2004). Esto implica que al menos tres aspectos principales de la tolerancia a heladas pueden causar un crecimiento reducido, que incluyen inversiones estructurales, respuestas fisiológicas y estrategias de crecimiento conservativas (Loehle 1998).

La tolerancia a heladas puede estimarse con diversas metodologías (ver Caja 1) y una de las más simples es el método de fuga de electrolitos, el cual usa los cambios en la conductividad eléctrica para predecir la lisis celular en respuesta a las heladas como un indicador de integridad de la membrana celular (Flint *et al.* 1967, Nobel 1982, Hallam & Tibbits 1988). De esta forma se puede establecer el

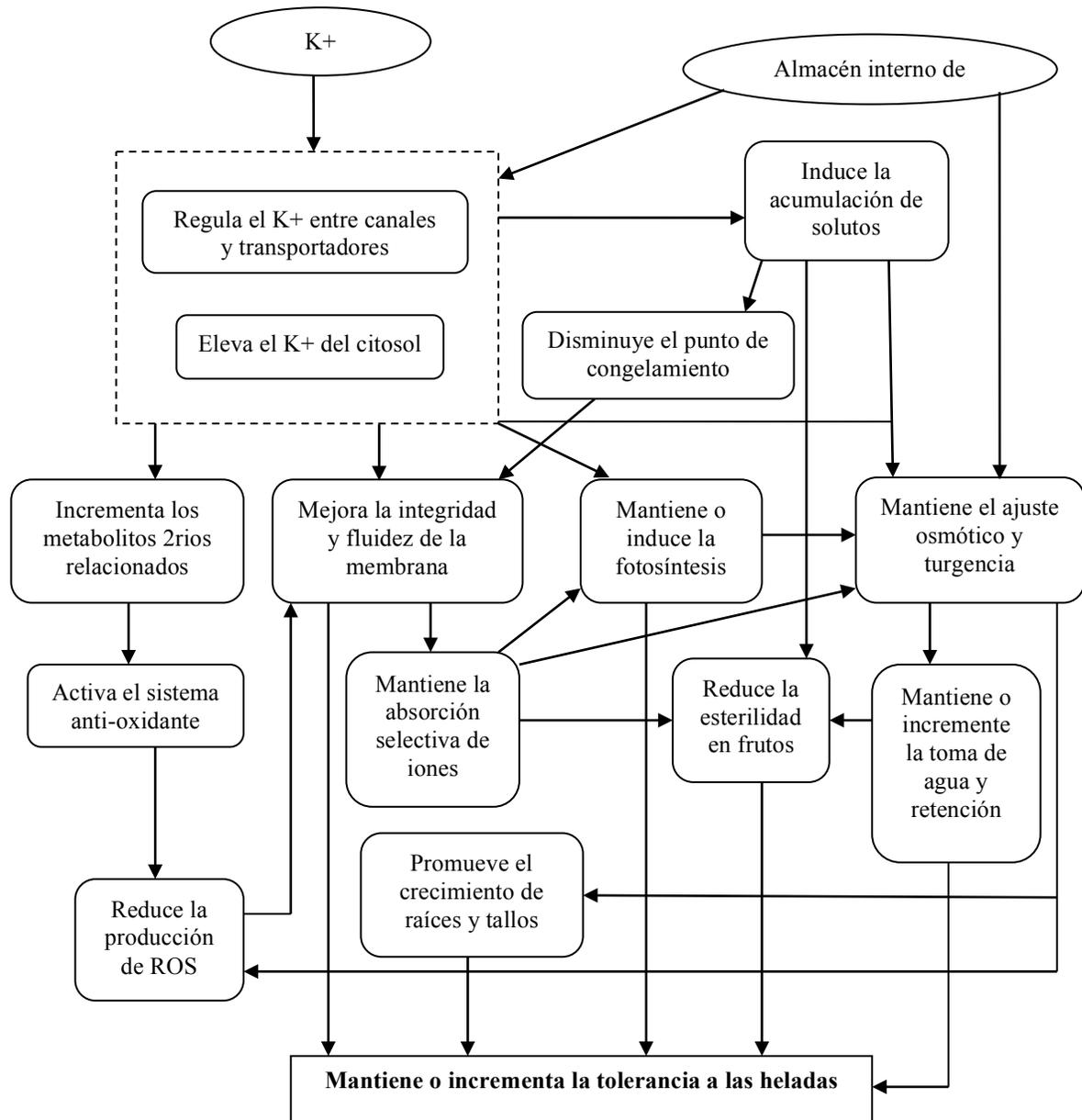
nivel de daño de la membrana celular, midiendo la conductividad después del enfriamiento artificial (Costa e Silva *et al.* 2008). Sin embargo, los valores que se registran pueden no ser constantes entre especies y aún en la misma especie expuesta a diferentes condiciones (Flint *et al.* 1967), aunque se usen cantidades uniformes de tejidos o discos de hojas con similar tamaño. La estimación de la fuga de electrolitos es un método clásico para estimar los cambios en la membrana celular en respuesta a estrés ambiental, ya que bajo estas condiciones las proteínas y lípidos que componen la membrana se pueden degradar u oxidar, generando cambios estructurales que causan la pérdida de la integridad y un incremento en la permeabilidad (Rolny *et al.* 2011); por tanto el daño de la membrana puede establecerse al comparar la conductividad del contenido liberado entre tejidos dañados y no dañados (Maalekuu *et al.* 2006). La decisión sobre que método emplear debe responder principalmente al interés en saber el tipo de respuesta de las especies y la factibilidad de realizar los procedimientos.

#### **Caja 1. Métodos para evaluar la tolerancia a heladas**

- ❖ Observación directa: establecer clases o rangos cualitativos de acuerdo a la observación del daño por heladas en campo. Las hojas dañadas por heladas pueden verse descoloridas, ennegrecidas, cafés o traslucidas en niveles variables (Bannister & Lord 2006).
- ❖ *In situ*: cámaras portátiles ajustadas a determinadas temperaturas, escaneo de las hojas u órganos de la planta (Quamme 1978).
- ❖ *Ex situ*: flujo de electrolitos por medio de la conductividad eléctrica que refleja el daño a nivel celular (Flint *et al.* 1967, Nobel 1982)
- ❖ Estimación de índices de resistencia desde LT0, la temperatura más baja en la cual las plantas no presentan daño, hasta LT50 y LT100 que son las temperaturas que causan daño inicial, al 50% de las plantas o el daño total (100%) (Bannister 2007).

## El papel del potasio en la tolerancia a heladas

Los nutrientes minerales juegan un papel crítico en la tolerancia al estrés en las plantas (Amtmann *et al.* 2008). Particularmente, el potasio juega un rol importante en el crecimiento y metabolismo de las planta y contribuye considerablemente en su supervivencia bajo distintos tipos de estrés bióticos y abióticos (Figura 1).



**Figura 1.** Papel del Potasio bajo estrés por frío y heladas (adaptado de Wang *et al.* 2013)

Para aumentar la tolerancia a las heladas se ha empleado al potasio teniendo en cuenta los efectos positivos anteriormente señalados. Algunos estudios reportan que la fertilización con potasio en altas concentraciones puede ayudar en la formación de sales con ácidos orgánicos e inorgánicos para controlar el nivel de agua al interior de la célula (Ramírez-Cuevas & Rodríguez-Trejo 2010), activar el sistema antioxidante de la planta e incrementar los transcritos de metabolitos secundarios asociados a la tolerancia a heladas (Wang *et al.* 2013). Uno de los efectos más importantes para aumentar la tolerancia es su papel en la regulación del potencial osmótico en la célula, con lo cual se reduce la liberación de electrolitos (Singer *et al.* 1996). Otros aspectos relacionados con la importancia del potasio en la respuesta a las heladas se describen en la caja 2.



### Caja 2. Importancia del potasio en las heladas

- ❖ Cuando hay poco suministro de  $K^+$  en los estados tempranos de crecimiento, la estructura global de la planta sufre y puede expresarse en un daño por heladas en mayor proporción a lo esperado de una planta sana (Kant & Kafkafi 2002).
- ❖ La resistencia a heladas cuando se adiciona  $K^+$  está asociada con un incremento en los fosfolípidos, en la permeabilidad de la membrana y en el mejoramiento de las propiedades biofísicas y bioquímicas de la célula (Hakerlerker *et al.* 1997).
- ❖ Los efectos de un alto contenido de  $K^+$  en la célula al incrementar la tolerancia a heladas parecen estar relacionados con la regulación osmótica, el potencial de agua de la célula y la liberación de electrolitos causada por las bajas temperaturas (Singer *et al.* 1996)
- ❖ Aplicar altas tasas de fertilización con  $K^+$  puede incrementar efectivamente la resistencia a heladas de genotipos sensibles (Roberts & Mc-Dole 1985).

En la izquierda se muestra un ejemplo del efecto positivo de la fertilización con potasio en la respuesta a heladas naturales en el caso de *Ceiba aesculifolia*

## **Efecto de las bajas temperaturas en la distribución de las especies**

El clima ejerce una influencia importante en la distribución de los organismos en el planeta (Sakai 1971), siendo la temperatura uno de los factores más determinantes (Parker 1963). Existe una relación colineal entre el clima y la riqueza de especies, derivada de procesos evolutivos y ecológicos (Quian & Ricklefs 2004). Las altas temperaturas usualmente no restringen la distribución de los organismos, en cambio las bajas temperaturas afectan esta distribución ya que limitan múltiples reacciones biológicas básicas para el desarrollo de las especies (Parker 1963). La distribución de muchas plantas está influenciada por su habilidad de tolerar las heladas (Grace 1987), que pueden ser un factor limitante durante el periodo de crecimiento, particularmente si la tolerancia es insuficiente en las etapas tempranas de desarrollo, e igualmente afecta el reclutamiento y velocidad de establecimiento, junto con la capacidad de mantener las poblaciones (Marcante *et al.* 2012). Fuertes *trade-offs* existen entre crecimiento y tolerancia a heladas (Howe *et al.* 2003), ya que para aumentar su tolerancia muchas especies deben reducir su tasa de crecimiento, lo cual apoya la hipótesis respecto a que las especies están limitadas por condiciones frías en el norte y por la competencia inter-específica en el sur de su rango de distribución altitudinal (Woodward 1987, Gross & Prince 2000).

Durante el Pleistoceno, muchas especies del Terciario fueron eliminadas en latitudes y altitudes superiores, pocas especies sobrevivieron en refugios y las especies que fueron capaces de desarrollar una mayor resistencia a las heladas desplazaron a la antigua flora Artico-Terciaria (Sakai & Larcher 1987). En el hemisferio sur, las condiciones más suaves en términos climáticos, permitieron la supervivencia de muchos relictos terciarios pero con una limitada capacidad de desarrollar altos niveles de tolerancia a las heladas (Sakai 1971). Las angiospermas probablemente tienen un origen tropical (Crane & Lidgard 1989) y tuvieron que evolucionar su adaptabilidad a las heladas para colonizar áreas donde predominan las bajas temperaturas, lo cual sólo lo han logrado algunos clados (Ricklefs 2005). Esta condición es la principal limitación para la expansión del rango hacia el norte en muchas especies que carecen de tolerancia a heladas (Ricklefs *et al.* 1999). Las especies y poblaciones de climas más fríos tienen una mayor habilidad para aumentar su tolerancia a las heladas después de exponerse a bajas temperaturas que aquellos de latitudes más tropicales, lo cual indica plasticidad adaptativa. Sin embargo, la inversión de recursos en rasgos fisiológicos y estructurales para la tolerancia a heladas parece ser la causa de un crecimiento más conservativo (Koehler *et al.* 2012).

El número de principales familias de plantas (250 aprox.) en los dos hemisferios es similar, pero la extensión de área que las soporta es menos de la mitad en el hemisferio sur que en el norte. Este número incrementa con la disminución de la latitud y el aumento de las temperaturas mínimas absolutas, como es el caso de los trópicos. En latitudes con temperaturas mínimas menores a 0°C hay menos familias en el hemisferio sur que en el norte, indicando que las familias del hemisferio sur son menos resistentes a las heladas que sus contrapartes del norte (Bannister 2007). Aunque también puede ser por una relación de área al comparar las mismas latitudes en ambos hemisferios. Los rangos de distribución de algunas familias son mayores en el norte que en los trópicos, lo cual se debe a que estas familias son de origen tropical e incluyen especies que evolucionaron determinados rasgos que les han permitido expandirse a climas más fríos o secos (Hawkins *et al.* 2011) y no porque hayan colonizado estas regiones primero al tener mayor tolerancia climática (Stevens 1989). A nivel de especie, algunos estadios del ciclo de vida pueden tener rápidos cambios genéticos respecto a su tolerancia a las bajas temperaturas (Woodward 1990), sin embargo puede que estos genotipos seleccionados a favor de las heladas no logren establecer poblaciones estables que permitan la ampliación del área de distribución de la especie.

Para especies tropicales, la adaptación a condiciones frías puede ser poco factible porque requieren de complejas modificaciones bioquímicas, morfológicas y fisiológicas para proteger los tallos y yemas de los daños por heladas (Hawkins *et al.* 2011). Si las especies evolucionan en regiones tropicales sin necesidad de tolerar las heladas, por ausencia de esta condición, y luego se expanden a zonas templadas, esta tolerancia puede ser adquirida simultáneamente con la evolución de un crecimiento lento durante periodos no favorables, lo cual es ventajoso en climas estacionales fríos (Larcher & Bauer 1981). La adquisición de rasgos de aclimatación al frío y tolerancia a las heladas se ha propuesto que impone un costo en términos de asignación de recursos que resulta en bajas tasas de crecimiento (Levitt 1980, Howe *et al.* 2003), mientras que la falta de tolerancia a las heladas en el extremo sur de la distribución de las especies permite mayores tasas de crecimiento incrementando su habilidad competitiva (Woodward 1987). Las diferencias entre especies ampliamente distribuidas y con limitada variación entre sus poblaciones respecto a su tolerancia a heladas, tasas de crecimiento y/o potencial de adaptación, podría indicar que han conservado sus nichos climáticos y un amplio rango de tolerancia climática (Koehler *et al.* 2012). Muchas especies arbóreas pueden sobrevivir en temperaturas más bajas que las que se presentan en su actual rango de distribución, lo cual sugiere que la tolerancia a heladas puede ser una estrategia no costosa de mantener en especies con un amplio rango de distribución (Koehler *et al.* 2012).

## ¿Adaptación al cambio climático?

El cambio climático en varias escalas de tiempo impone presiones de selección que pueden generar cambios adaptativos en plantas y animales, con o sin un cambio en sus áreas de distribución (Davis & Shaw 2001). Con base en las predicciones sobre el incremento de la variabilidad climática asociada al cambio climático global (IPCC 2007), respecto a un aumento global de la temperatura y modificaciones en los patrones de precipitación. Las condiciones ambientales que se esperan a futuro dejan tres opciones de respuesta a las plantas: adaptación, migración o extinción (Rehfeldt 1994, Gienapp *et al.* 2008). Los organismos pueden adaptarse dependiendo de la interacción entre la selección natural y otros procesos evolutivos como el flujo génico, deriva genética y mutación. Pero si la adaptación de las especies es lenta puede implicar una reducción en el crecimiento y la supervivencia de las plantas individuales así como en la productividad regional de la vegetación (Rehfeldt *et al.* 1999). De igual forma, las tasas de adaptación influyen directamente la velocidad a la cual las poblaciones colonizan nuevos hábitats más adecuados y también la posibilidad de que puedan establecerse fuera de sus actuales áreas de distribución (Davis *et al.* 2005). Muchas especies ya están migrando hacia nuevas localidades (Chen *et al.* 2011) y también están modificando los tiempos de sus procesos fenológicos (Vitasse *et al.* 2011). En conjunto, estos eventos están alterando diversos procesos abióticos e interacciones bióticas, lo cual está causando modificaciones importantes para la mayoría de las comunidades vegetales y ecosistemas.

La evolución de las especies en general es mucho más lenta que la velocidad del cambio climático (Jackson 2000). Estos cambios ambientales sobrepasan los procesos adaptativos de muchas especies, por lo cual podrían extinguirse pronto, excepto donde el clima se mantenga dentro de los límites de tolerancia de las especies (Bennett 1997). Una evolución rápida de las especies puede afectar solamente algunas poblaciones locales mientras que otras se extinguirán o se dispersarán a nuevos sitios más adecuados, por lo tanto la historia natural de las plantas juega un papel muy importante en la tolerancia de las especies a las temperaturas extremas (Soto-Correa *et al.* 2013) y en cómo será la respuesta ante el clima futuro. Considerando este contexto, la respuesta biótica más factible puede estar en el cambio de áreas de distribución, teniendo en cuenta que la dispersión de semillas y el establecimiento serán procesos limitantes para el mantenimiento de muchas especies (Clark *et al.* 1998). Igualmente relacionar las tolerancias fisiológicas de las especies con sus distribuciones climáticas es importante para predecir futuras distribuciones bajo condiciones climáticas cambiantes (Morin *et al.* 2007).

Recientemente se ha propuesto la posibilidad de ayudar a las especies en su migración a otros sitios para reducir el impacto del cambio climático. Esta estrategia es conocida como migración asistida y se define como el movimiento intencional de especies desde sus áreas actuales de distribución a nuevas localidades donde experimentarán en el futuro condiciones análogas a las actuales (Guariguata *et al.* 2008, McLachlan *et al.* 2007). Actualmente este movimiento es un reto para muchas especies puesto que en las localidades receptoras pueden predominar las condiciones frías y las temperaturas más bajas que cualquier planta puede tolerar dependen de una previa exposición a estas temperaturas (Grace 1987). Por tal razón, una previa aclimatación durante un cierto periodo de tiempo puede ayudar a reducir los daños durante heladas esporádicas, de forma que incrementa la capacidad de crecimiento. Además se pueden incrementar las oportunidades de supervivencia en sitios propensos a presentar heladas, con lo cual pueden expandir su rango de distribución (Costa e Silva *et al.* 2008). La aclimatación al frío es una respuesta inducible que probablemente puede evolucionar como un mecanismo por el cual las plantas se preparan fisiológicamente para soportar temperaturas más frías y potencialmente más dañinas. La evolución de esta respuesta es fundamental dado el hábito sésil y la inhabilidad de escapar de las condiciones abióticas dañinas (Zhen & Ungerer 2008). Este proceso es importante para considerar estrategias como la migración asistida ya que aumentaría la supervivencia cuando se presenten las heladas o temperaturas muy bajas. Con los trasplantes de especies se puede superar la barrera a la dispersión y luego del establecimiento pueden darse cambios genéticos dentro de una población estando ya fuera de sus límites naturales (Woodward *et al.* 1990).

Para considerar estrategias de manejo de especies como la migración asistida, hay que tener en cuenta factores como la altitud que causa una considerable variación en la radiación, presión de vapor de agua y temperatura de la superficie (Grace 1987), la temperatura del aire disminuye  $7^{\circ}\text{C} \pm 1^{\circ}\text{C km}^{-1}$  y la velocidad de los vientos aumenta a mayor altitud (Taylor 1976). Estas variaciones en el medio abiótico pueden influir notoriamente en el desempeño de las especies trasplantadas en nuevos sitios. A mayores altitudes donde las condiciones son más frías, el crecimiento de las especies puede ser más lento si adoptan una estrategia más conservativa para no ser afectados por las bajas temperaturas (Loehle 1998). La capacidad individual de las especies para adaptarse a las bajas temperaturas, teniendo en cuenta las anomalías climáticas actuales, influenciarán considerablemente las comunidades de plantas a futuro en las diversas regiones (Soto-Correa *et al.* 2013). Estudios sobre la tolerancia a heladas y su diversidad genética en poblaciones naturales de plantas son necesarios para predecir el potencial de migración y adaptación en respuesta al cambio climático (Armstrong *et al.* 2015).

De esta revisión se concluye que las bajas temperaturas son un factor determinante para el desempeño de las especies y su distribución en los diversos ecosistemas. Muchas de ellas, en especial las de regiones templadas han evolucionado bajo este factor de selección, pero para especies tropicales enfrentarse a condiciones frías puede ser un reto que tal vez no puedan superar por sí solas. Por ello es necesario emplear estrategias como la adición de nutrientes que ayudan a incrementar la tolerancia a heladas como el potasio, o moverlas a sitios nuevos donde no podrían llegar por sí solas para reducir el riesgo de extinción a causa del cambio climático. No todas las especies responderán favorablemente a estas estrategias, posiblemente sólo aquellas con un amplio rango de tolerancia a condiciones de estrés ambiental y una distribución extensa, para que diversos genotipos de sus poblaciones puedan ser seleccionados en respuesta a las nuevas condiciones ambientales que se esperan para años futuros. Las plantas que ya están adaptadas a condiciones frías probablemente tendrán que expandir su área de distribución a zonas de mayor latitud donde probablemente las bajas temperaturas permanecerán algunas décadas más que en la región tropical. El ambiente al que han estado adaptadas las plantas seguirá cambiando en las próximas décadas, por lo tanto es importante estudiar qué mecanismos permiten a las plantas adaptarse a determinadas condiciones, sus límites de tolerancia y cuál sería su potencial respuesta en la implementación de estrategias como la migración asistida. Muchos aspectos necesitan ser considerados previamente a la implementación de estrategias de manejo de especies ya que si en pruebas experimentales no pueden tolerar las posibles condiciones que encontrarán en los nuevos sitios, se deben buscar otras medidas de acción.

## Literatura Citada

- Amtmann, A., S. Troufflard & P. Armengaud. (2008). The effect of potassium nutrition on pest and disease resistance in plants. *Physiologia Plantarum* 133: 682–691.
- Armstrong, J. J., Takebayashi, N., Sformo, T., & D. Wolf. (2015). Cold tolerance in *Arabidopsis kamchatica*. *American journal of botany* 102(3): 439-448.
- Atkin, O., D. Bruhn, V. Hurry & M. Tjoelker. (2005). The hot and the cold: unravelling the variable response of plant respiration to temperature. *Functional Plant Biology* 32:87–105.
- Bannister P. & J. Lord (2006). Comparative winter frost resistance of plant species from southern Africa, Australia, New Zealand, and South America grown in a common environment (Dunedin, New Zealand). *New Zealand Journal of Botany* 44(2): 109-119.
- Bannister, P. (2007). Godley review: A touch of frost? Cold hardiness of plants in the southern hemisphere, *New Zealand Journal of Botany* 45(1): 1-33.
- Basra, A. (2001). *Crop Responses and Adaptations to Temperature Stress*. Food Product Press. New York, London, Oxford.
- Beck, E., R. Heim & J. Hansen. (2004). Plant resistance to cold stress: Mechanisms and environmental signals triggering frost hardening and dehardening. *Journal of Bioscience* 29: 449-459.
- Beck, E., S. Fettig, C. Knake, K. Hartig & T. Bhattarai. (2007). Specific and unspecific responses of plants to cold and drought stress. *J. Bioscience* 32: 501–510.
- Bennett, K. (1997). *Evolution and ecology: the pace of life*. Cambridge University Press, Cambridge, UK.
- Bourion, V., I. Lejeune-Henaut, N. Munier-Jolain & C. Salon. (2003). Cold acclimation of winter and spring peas: carbon partitioning as affected by light intensity. *European Journal of Agronomy* 19: 535–548.
- Chen, I.-C., Hill, J.K., Ohlemuller, R., Roy, D.B. & Thomas, C.D. (2011) Rapid Range Shifts of Species Associated with High Levels of Climate Warming. *Science*, **333**, 1024–1026.
- Clark, J. (1998). Why trees migrate so fast: confronting theory with dispersal biology and the paleorecord. *American Naturalist* 152: 204–224.
- Costa e Silva, F., A. Shvaleva, F. Broetto, M. Ortuño, M. Rodrigues, M. Almeida, M. Chaves & J. Pereira. (2008). Acclimation to short-term low temperatures in two *Eucalyptus globulus* clones with contrasting drought resistance. *Tree physiology* 29(1): 77-86.
- Crane, P. & S. Lidgard. (1989). Angiosperm diversification and paleolatitudinal gradients in Cretaceous floristic diversity. *Science* 246: 675-678.

- Davidson, N., M. Battaglia & D. Close. (2004). Photosynthetic responses to overnight frost in *Eucalyptus nitens* and *E. globulus*. *Trees* 18: 245–252.
- Davis, M. & R. Shaw. (2001). Range shifts and adaptive responses to Quaternary climate change. *Science* 292: 673–679.
- Davis, M., R. Shaw & J. Etterson. (2005). Evolutionary responses to changing climate. *Ecology* 86(7): 1704-1714.
- Flint, H., B. Boyce & D. Beattie. (1967). Index of injury- A useful expression of freezing injury to plant tissues as determined by the electrolytic method. *Canadian Journal of Plant Science* 47: 229-230.
- Gienapp, P., Teplitsky, C., Alho, J., Mills, J. & J. Merilla. (2008). Climate change and evolution: disentangling environmental and genetic responses. *Molecular Ecology* 17: 167-178.
- Grace, J. (1987). Climatic tolerance and the distribution of plants. *New Phytologist* 106 (S1): 113-130
- Greer, D., L. Robinson, A. Hall, K. Klages & H. Donnison. (2000). Frost hardening of *Pinus radiata* seedlings: effects of temperature on relative growth rate, carbon balance and carbohydrate concentration. *Tree Physiologist* 20: 107–114.
- Gross S. & T. Price T. (2000). Determinants of the northern and southern range limits of a warbler. *Journal of Biogeography* 27: 869–878.
- Guariguata, M., J. Cornelius, B. Locatelli, C. Forner & G. Sanchez-Azofeifa. (2008). Mitigation needs adaptation: tropical forestry and climate change. *Mitigation and Adaptation Strategies for Global Change* 13: 793-808.
- Hakerlerker, H., M. Oktay, N. Eryuce & B. Yagmur. (1997). Effect of potassium sources on the chilling tolerance of some vegetable seedlings grown in hotbeds. pp. 353-359. In: Proc. of Regional Workshop of IPI, held at Bornova, Izmir, Turkey. IPI, Basel.
- Hallam P. & W. Tibbits (1988). Determination of frost hardiness in *Eucalyptus* using the electrical conductivity of diffusate in conjunction with a freezing chamber. *Canadian Journal of Forest Research* 18: 595-600.
- Hawkins, B., M. Rodriguez & S. Weller. (2011). Global angiosperm family richness revisited: linking ecology and evolution to climate. *Journal of Biogeography* 38: 1253-1266.
- Howe, G., S. Aitken, D. Neale, K. Jermstad, N. Wheeler & T. Chen. (2003). From genotype to phenotype: unraveling the complexities of cold adaptation in forest trees. *Canadian Journal of Botany*. 81:1247–1266.
- IPCC. (2007) *Climate change 2007: The Physical Science Basis. Contribution of Working Group I to the Fourth Assessment Report of the Intergovernmental Panel on Climate Change (IPCC)*. Cambridge University Press, Cambridge, UK.

Jackson, S. (2000). Out of the garden and into the cooler? A Quaternary perspective on deep-time paleoecology. pp 287–308. In: A. Gastaldo and W. A. DiMichele, eds. Evolution of Phanerozoic terrestrial ecosystems. Paleontological Society Papers. Volume 6. New Haven, Connecticut, USA.

Kant, S. & U. Kafkafi. (2002). Potassium and abiotic stresses in plants. pp. 233–251. In: Pasricha, N.S., Bansal, S.K., eds. Potassium for Sustainable Crop Production. Potash Institute of India: Gurgaon, India,

Koehler, K., A. Center. & J. Cavender-Bares. (2012). Evidence for a freezing tolerance growth rate trade-off in the live oaks (*Quercus* series *Virentes*) across the tropical–temperate divide. *New Phytologist* 193: 730–744.

Larcher W. & H. Bauer. (1981). Ecological significance of resistance to low temperature. pp 403–407. In: Lange OL, Nobel PS, Osmond CB and H. Ziegler, eds. Physiological plant ecology. I. Response to the physical environment. New York, NY, USA: Springer-Verlag,

Leborgne, N., C. Teulieres, B. Cauvin, S. Travert & A. Boudet. (1995). Carbohydrate content of *Eucalyptus gunnii* leaves along an annual cycle in the field and during induced frost-hardening in controlled conditions. *Trees* 10: 86–93.

Levitt, J. (1956). The hardiness of plants. Academic Press Inc. New York.

Levitt, J. (1980). Responses of plants to environmental stresses. Chilling, freezing, and high temperature stress Vol. I. Academic Press, London.

Loehle, C. (1998). Height growth rate tradeoffs determine northern and southern range limits for trees. *Journal of Biogeography* 25: 735–742.

Maalekuu, K., Y. Elkind, A. Leikin-Frenkel, S. Lurie & E. Fallik (2006). The relationship between water loss, lipid content, membrane integrity and LOX activity in ripe pepper fruit after storage, *Postharvest Biol. Technol.* 42: 248–255.

Marcante, S., A. Sierra-Almeida, J. Spindelbock, B. Erschbamer & G. Neuner (2012). Frost as a limiting factor for recruitment and establishment of early development stages in an alpine glacier foreland? *Journal of Vegetation Science*, 23(5): 858–868

Mazur, P. (1969). Freezing injury in plants. *Annual Review of Plant Physiology* 20: 419–448.

McKersie, B. & Y. Leshem. (1994). Stress and Stress Coping in Cultivated Plants; Kluwer Academic Publishers: Dordrecht, The Netherlands.

McLachlan, J., J. Hellmann & M. Schwartz. (2007). A framework for debate of assisted migration in an era of climate change. *Conservation Biology* 21(2): 297–302.

Morin X, C. Augspurger & I. Chuine. (2007). Process-based modeling of tree species' distributions. What limits temperate tree species' range boundaries? *Ecology* 88(9): 2280–2291.

Neuner, G. & J. Hacker. (2010). Ice formation and propagation in alpine plants. pp. 163–174. In: Lutz, C., ed. Plants in Alpine regions: cell physiology of adaptation and survival strategies. Springer, Berlin, DE.

- Nobel, P. (1982). Low temperature tolerance and cold hardening of Cacti. *Ecology* 63(6): 1650-1656.
- Parker, J. (1963). Cold resistance in woody plants. *The Botanical Review* 29(2): 123-201.
- Qian, H. & R. Ricklefs. (2004). Taxon richness and climate in angiosperms: is there a globally consistent relationship that precludes region effects? *The American Naturalist* 163: 773–779.
- Quamme, H. (1978). Breeding and selecting temperate fruit crops for cold hardiness. Pp. 313-332. In: Li, P. & S. Sakai (eds.). *Plant cold hardiness and freezing stress, mechanisms and crop implications*. Academic Press, New York.
- Rehfeldt, G. (1994). Evolutionary genetics, the biological species and the ecology of the interior Cedar-Hemlock forest. Pp 91-100. In: Baumgartner, D., Lotan, J. & J. Tonn (comp.). *Interior cedar-hemlock-white pine forests: ecology and management*. Washington State University, Cooperative Extension: Pullman.
- Rehfeldt, G., C. Ying, D. Spittlehouse & D. Hamilton, Jr. (1999). Genetic responses to climate in *Pinus contorta*: niche breadth, climate change, and reforestation. *Ecological Monographs* 69: 375–407.
- Ricklefs R., R. Latham, H. Qian. (1999). Global patterns of tree species richness in moist forests: distinguishing ecological influences and historical contingency. *Oikos* 86: 369–373.
- Ricklefs, R. (2005). Phylogenetic perspectives on patterns of regional and local species richness. pp. 16–40. In: E. Bermingham, C.W. Dick and C. Moritz, eds. *Tropical rainforests: past, present, and future*. University of Chicago Press, Chicago, IL.
- Roberts, S. & R. Mc-Dole. (1985). Potassium nutrition of potatoes. pp. 799-818. In: Munson, R.D., ed. *Potassium in agriculture*. ASA, Madison, WI.
- Rolny, N., Costa, L., Carrión, C., & Guiamet, J. J. (2011). Is the electrolyte leakage assay an unequivocal test of membrane deterioration during leaf senescence? *Plant physiology and biochemistry*, 49(10): 1220-1227.
- Sakai, A. (1971). Freezing resistance of relics from the Arcto-Tertiary flora. *New Phytologist* 70: 1199-1205.
- Sakai, A. & W. Larcher. (1987). Frost survival of plants. Responses and adaptation to freezing stress. In *Ecological Studies* 62. Springer-Verlag, Berlin.
- Singer, S., W. El-Tohamy, A. Hadid, A. Makhart, & P. Li. (1996). Chilling and water stress injury in bean (*Phaseolus vulgaris* L.) seedlings reduced by pretreatment with CaCl<sub>2</sub>, mefluidide, KCl and MgCl<sub>2</sub>. *Egyptian Journal of Horticulture Research* 23: 77-87.
- Soto-Correa, C., C. Sáenz-Romero, R. Lindig-Cisneros & E. de la Barrera. (2013). The neotropical shrub *Lupinus elegans*, from temperate forest, may not adapt to climate change. *Plant Biology* 15: 607-610.

Stevens, G.C. (1989) The latitudinal gradient in geographical range: how so many species coexist in the tropics. *The American Naturalist*, 133: 240–256.

Sung, D., F. Kaplan, K. Lee & C. Guy. (2003). Acquired tolerance to temperature extremes. *Trends Plant Science* 8: 179–187.

Taylor, J. (1976). Upland climates. pp. 264-286. In: J. J. Chandler & S. Gregory, eds. *The Climate of the British Isles*. Longman, London.

Vitasse Y., Francois C., Delpierre N., Dufrene E., Kremer A., Chuine I. & S. Delzon (2011). Assessing the effects of climate change on the phenology of European temperate trees. *Agricultural and Forest Meteorology* 151: 969–980.

Wang, X., W. Li, M. Li & R. Welti. (2006). Profiling lipid changes in plant response to low temperatures. *Physiologia Plantarum* 126: 90–96.

Wang, M., Q. Zheng, Q. Shen & S. Guo. (2013). The critical role of Potassium in plant stress response. *International Journal of Molecular Sciences* 14: 7370-7390.

Weger, H., S. Silim & R. Guy. (1993). Photosynthetic acclimation to low temperature by western red cedar seedlings. *Plant Cell Environ.* 16: 711–717.

Wisniewski, M., Bassett, C., & L. Gusta. (2003). An overview of cold hardiness in woody plants: seeing the forest through the trees. *HortScience*, 38(5), 952-959.

Woodward, F. (1987). *Climate and plant distribution*. Cambridge University Press. Cambridge, UK.

Woodward, F., G. Fogg & U. Heber. (1990). The impact of low temperatures in controlling geographical distribution of plants. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London. Series B, Biological Sciences*, Vol. 326(1237): 585-593.

Xin, Z. & J. Browse. (2000). Cold Comfort Farm: The acclimation of plants to freezing temperatures. *Plant, Cell & Environment* 23: 893–902.

Zhen, Y. & M. Ungerer. (2008). Clinal variation in freezing tolerance among natural accessions of *Arabidopsis thaliana*. *New Phytologist* 177: 419-427.

Zhu, J., C. Dong & J. Zhu. (2007). Interplay between cold-responsive gene regulation, metabolism and RNA processing during plant cold acclimation. *Current Opinion in Plant Biology* 10:290–295.

## **CAPÍTULO IV**

### **POTASSIUM ENHANCES FROST TOLERANCE IN YOUNG INDIVIDUALS OF THREE TROPICAL DRY FOREST SPECIES FROM MEXICO**

*Pilar A. Gómez-Ruiz, Roberto Lindig-Cisneros, Erick de la Barrera & Carlos Martorell*

Publicado en: *Functional Plant Biology* 43: 461–467 (2016)

## Potassium enhances frost tolerance in young individuals of three tropical dry forest species from Mexico

Pilar A. Gómez-Ruiz<sup>A</sup>, Roberto Lindig-Cisneros<sup>A,C</sup>, Erick de la Barrera<sup>A</sup> and Carlos Martorell<sup>B</sup>

<sup>A</sup>Instituto de Investigaciones en Ecosistemas y Sustentabilidad (IIES), Universidad Nacional Autónoma de México, Campus Morelia, Michoacán, C.P. 58190, México.

<sup>B</sup>Departamento de Ecología y Recursos Naturales, Facultad de Ciencias, Universidad Nacional Autónoma de México, Ciudad de México, C.P. 04510, México.

<sup>C</sup>Corresponding author. Email: [rlindig@cieco.unam.mx](mailto:rlindig@cieco.unam.mx)

**Abstract.** Movement of species outside their range of distribution could be a strategy for conservation purposes, but before implementation, it is necessary to evaluate plants responses to the conditions that they will experience in new locations. We evaluated the effect of potassium fertilisation to enhance the frost tolerance of young individuals of *Albizia plurijuga* (Standley) Britton & Rose, *Cedrela dugesii* S.Watson and *Ceiba aesculifolia* (Kunth) Britten & Baker f., which are all common species from tropical dry forests in Mexico. Plants were propagated in a shade-house and fertilised during 9 months with different concentrations of potassium (39, 189 and 528 ppm). In frost simulations, plants were exposed to temperatures below 0°C during different time periods and frost injury was assessed by electrolyte leakage of leaf discs from young and old leaves. We observed that potassium fertilisation enhanced frost tolerance by reducing electrolyte leakage mainly in young leaves. We recorded plant re-sprouting ability after exposure to subzero temperatures over 45 days, finding notable differences among species: all individuals of *C. dugesii* sprouted, followed by some of *A. plurijuga* and finally just one of *C. aesculifolia*. Also, high potassium levels increased re-sprouting response. These species have a low frost tolerance, but potassium fertilisation seemed to be effective to enhance it for young individuals, increasing the probability of survival if plants are moved to colder areas than current habitats.

**Additional keywords:** electrolyte leakage, potassium fertilisation, sprouting ability, woody species.

Received 26 February 2015, accepted 20 January 2016, published online 24 February 2016

### Introduction

Global climate change has been associated with the destruction and modification of habitats, and has altered abiotic conditions and biotic components of ecosystems worldwide. It is expected that conditions will be altered even further in the future. According to different modelling scenarios, climatic variability is likely to increase due to rising temperatures associated with drier conditions in many regions during next century (Christensen *et al.* 2007; IPCC 2013). Recent consequences of these changes include a significant decrease in plants populations and increase in forest tree mortality in many locations worldwide, which have been causally linked to drought stress (Allen *et al.* 2010; Williams *et al.* 2013).

The tropical dry forest, also known as tropical deciduous forest, is one of the most diverse ecosystems of Mexico, with a high level of endemism (Gentry 1995), but is threatened by land use change (Sánchez Velásquez *et al.* 2002). Its distribution mainly occurs along the Pacific slope of the country, between 0 and 1900 m and is altitudinally limited by air temperature, as extreme minimum approaches to 0°C (Rzedowski 2006). Within the region known as the Bajío in west-central Mexico, encompassing parts of the states of Guanajuato, Michoacán, and

Querétaro (Rzedowski and Calderón de Rzedowski 1987), the tropical dry forest can be found in areas with semiarid climate, i.e. with annual precipitation of 400–550 mm and mean annual temperature below 20°C (Hernández-Oria 2007), with occasional occurrence of frost (Rzedowski and McVaugh 1966). The fact that species from the tropical dry forests in the Bajío region can tolerate slight frost might be related with the ability to lose their foliage during the dry season (Rzedowski and Calderón de Rzedowski 1987) because the dry season corresponds with the winter (between November and March). Thus, deciduousness might be advantageous to persist in places where frost occurs but it is not too severe.

Considering the pressing need for actions to conserve plant populations from the tropical dry forest where droughts will increase as a consequence of climate change, new management strategies are needed. One of such strategy consists of moving seeds or young individuals to higher altitudes or latitudes than their current range of distribution – known as assisted migration (Kreyling *et al.* 2011). However, before deciding on this course of action, it is necessary to evaluate plant responses to the new environmental conditions with physiological tests in order to assess potential survival under the current climate. Tropical dry

forest species are well adapted to drought periods, when they drop their foliage to avoid high evapotranspiration rates (Eamus 1999) and can tolerate temperatures as high as 30–40°C but are very sensitive to low temperatures, particularly those below 0°C (García-Ruiz and Linares-Linares 2012). To successfully relocate tropical species along an altitudinal gradient to higher sites, the frequency of low temperatures will probably be higher in these places than within the original distribution range. Therefore, these plants need to have some degree of tolerance to these cold conditions; at least until climate change results in more adequate microclimatic conditions over the coming decades.

A ‘frost’ event has been defined as the occurrence of air temperature of 0°C or lower, which can cause damage or death to the plants (Inouye 2000; Snyder and de Melo-Abreu 2005). When plants are exposed to these conditions, they can display different reactions such as an alteration in the spatial organisation and biophysical properties of the cell membranes, a slowing down of their chemical and biochemical reactions and, under freezing conditions, changes in water status and availability (Sakai and Larcher 1987). If freezing conditions persist long enough, dehydration of the cells and tissues due to the crystallisation of the cellular water might occur, and these crystals may even tear cell membranes (Pearce 2001). At the population level, growth and distribution of plants can also be limited by frost events (Parker 1963; Levitt 1980).

Frost tolerance in plants can be enhanced by the addition of key nutrients such as potassium, which plays a particular role in the growth and metabolism of plants and contributes to enhancing their survival under different kinds of stress, both biotic and abiotic (Cakmak 2005; Wang *et al.* 2013). Physiological benefits of potassium fertilisation in high concentrations could lead to an increase in frost tolerance because this element is related with regulation of water potential in the cell and with the reduction of electrolyte leakage caused by low temperatures (Singer *et al.* 1996). It could also activate plant anti-oxidation systems and increase the transcription of secondary metabolites associated with frost tolerance (Wang *et al.* 2013). To decrease frost damage, potassium forms salts with organic and inorganic acids that regulate osmotic potential and in turn control inner water content (Ramírez-Cuevas and Rodríguez-Trejo 2010). After frost stress, the ability to re-sprout is an important functional trait to consider because this response can be useful for predicting how species will respond in models of vegetation dynamics, in determining extinction risks for threatened species, and in developing utilisation methods for woody plant management (Bond and Midgley 2003).

Evaluation of the ranges of tolerance to abiotic stress is becoming necessary under the context of climate change. In this study, we considered a possible movement to higher altitudes, where frost events are currently frequent, near localities with current presence of *Albizia plurijuga*, *Cedrela dugessii* and *Ceiba aesculifolia*. Our main objective was to evaluate the effects of potassium fertilisation on frost tolerance for three tropical species: *Albizia plurijuga* (Standley) Britton & Rose, *Cedrela dugessii* S. Watson and *Ceiba aesculifolia* (Kunth) Britton & Baker f. Our hypotheses were: (i) fertilisation with high concentrations of potassium will enhance frost tolerance in

these species; (ii) young leaves will be more susceptible than old leaves to frost damage because these species are not adapted to cold environments and these are organs very sensible to extreme temperatures; and (iii) re-sprouting ability will provide a good indicator of high potential to recover after frost events in young individuals.

## Materials and methods

### *Species description, propagation and fertilisation procedures*

We selected three woody species typical of tropical dry forests from the Bajío region of Mexico (Rzedowski and Calderón de Rzedowski 1987) that are currently classified under some category of threat by the Mexican environmental authority (SEMARNAT 2010). These species are considered ecologically important because of their strong potential for use in regional restoration programs (Encino-Ruiz *et al.* 2014). *Albizia plurijuga* (Standley) Britton & Rose (Fabaceae), synonym of *Albizia occidentalis*, is a deciduous tree species with a distribution range between 1600 and 2100 m. It flowers and sets fruit from April to August and is considered an endemic species in Mexico (Andrade *et al.* 2007). This species is also cited as endangered B1 in IUCN Red List of threatened species (González-Espinosa 1998). *Cedrela dugessii* S. Watson (Meliaceae) is a deciduous tree species with distribution range between 1800 and 2300 m. Its flowering and fruiting period is between March and June (Calderón de Rzedowski and Germán 1993). And *Ceiba aesculifolia* (Kunth) Britton & Baker f. (Malvaceae) is also a deciduous species distributed between 1600 and 2200 m. Its flowering period occurs between May and October and its fruiting period between September and February (Carranza and Blanco-García 2000).

Seeds of the three species were collected in the field from a natural population each, within the Cuitzeo watershed near to the city of Morelia in the State of Michoacán, México (between 19°30′ and 20°05′N, 100°30′ and 101°35′W). They were propagated under shade-house conditions at the University Campus in Morelia city and then sown in 1 L plastic containers filled with vermiculite. After one month of sowing, we fertilised all seedlings with hydroponic solutions that contained nine macro and micronutrients (Ca(NO<sub>3</sub>)<sub>2</sub>; MgSO<sub>4</sub>; NH<sub>4</sub>NO<sub>3</sub>; KH<sub>2</sub>PO<sub>4</sub>; H<sub>3</sub>BO<sub>3</sub>; MnSO<sub>4</sub>; ZnSO<sub>4</sub>; CuSO<sub>4</sub>; (NH<sub>4</sub>)<sub>6</sub>Mo<sub>7</sub>O<sub>24</sub>, plus one of the three potassium concentrations tested (provided as KCl): 39, 189 and 528 ppm. Given that 39 ppm was the minimum amount of potassium required in a hydroponic solution, this was set as the control: 189 ppm was derived from the maximum potassium concentration used in other study (Ramírez-Cuevas and Rodríguez-Trejo 2010) and 528 ppm was almost three times this concentration. Plants were assigned randomly to treatments. Fertilisation (70 mL of solution per individual) was conducted by manual watering twice a week over a period of 10 months.

### *Frost tolerance assay and sprouting evaluation*

Electrolyte leakage is based on the principle that damage to cell membranes results in an enhanced leakage of electrolytes from the cell, providing an estimate of tissue damage. This method

uses changes in conductivity to predict cell lysis in response to frost, as an indicator of the integrity of the cell membrane (Nobel 1982; Charrier and Améglio 2011).

We randomly selected 126 10-month-old individuals per species to evaluate frost tolerance under simulated frost conditions. Our assay considered three species × three potassium concentrations × seven times of exposure × two leaf ages. Whole plants that had been kept at ambient temperature (15–18°C) were placed in a freezer that reached –5.8°C T 1.2°C for 1.1, 2.1, 4.2, 8.5, 20, 40 or 60 min. Temperature of the freezer was established considering natural frost events that were registered in the shade-house during the propagation period in 2013, when the study was conducted, which was a typical year in the region. In frost simulations, data loggers with the sensor placed adjacent to a leaf showed that it took the plants in average seven minutes to reach below-freezing temperatures once placed in the freezer, therefore we had three treatments where the plants were subjected to all experimental procedures except freezing (1.1, 2.1, 4.2 min.), these plants were considered the controls. In turn, the plants did experience freezing for 1.5, 13, 33 and 53 min under the other four treatments, i.e. the time in the freezer minus 7 minutes to reach freezing temperatures.

After exposure to freezing temperatures, one old and one young healthy leaves were removed from each plant and washed with deionised distilled water. The old leaves, fully formed and expanded mature leaves, were obtained from the main stem that developed early in the growing season. Young leaves were the most apical leaf that measured at least 2 cm in length and were at least three months younger than the old leaves. We used leaves of different ages to test whether their capacity to tolerate low temperatures change during development. A leaf disc of 5 mm in diameter was obtained with a core borer from each leaf, placed in a glass vial containing 15 mL of deionised distilled water, shaken at 200 rpm for 40 min, and the solution's electrical conductivity ( $e_s$ ) was measured with a Thermo Scientific (Waltham, MA, USA) Orion Star A212 Benchtop Conductivity Meter. Afterwards, the water with the disk was taken to a boil to release all electrolytes and another measurement was taken ( $e_t$ ). Electrolyte leakage was expressed as percent of maximum for each leaf disc (Cornelissen *et al.* 2003) as:

$$PEL \ \% \ \delta e_s = e_t / P \times 100: \quad \delta P$$

A corrected electrolyte leakage was calculated by subtracting the average from each combination of treatments (species × fertilisation × leaf age) for the control plants, from the average for each combination of treatments (species × time of exposure × fertilisation × leaf age) for the plants that were exposed to freezing temperatures. Plants that were frozen for 13, 33 and 53 min were monitored every other week over 45 days to assess their response after frost in terms of their re-sprouting ability. Data were recorded as presence or absence of buds and new leaves, and presented as percentage of individuals that sprouted for each species and potassium concentration. At the end of evaluation we recorded number of leaves and present it as the average for each species time potassium concentration.

### Statistical analysis

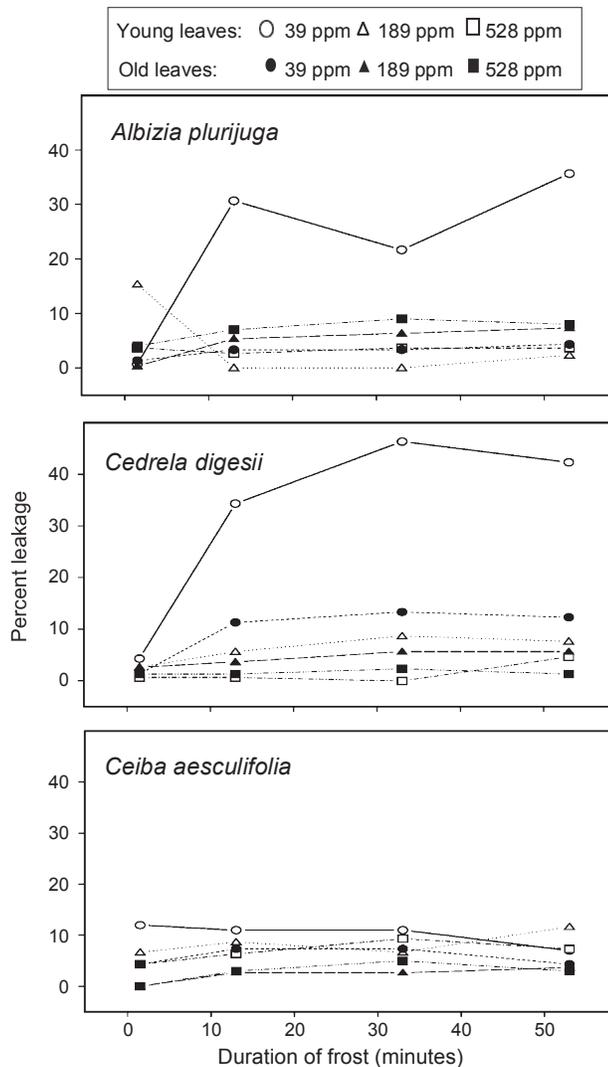
Frost tolerance was assessed through measuring electrolyte leakage and sprouting ability. Data were analysed with general linear mixed models to test the effect of different variables in the electrolyte leakage after frost simulations. Variables considered were: species (3 species) potassium concentrations (39, 189 and 528 ppm), time of exposure (1.1, 2.1, 4.2 and 1.5, 13, 33 and 53 min) and leaf age (young and old). Electrolyte leakage data was arcsin-square-root transformed, reported means and standard deviations are back transformed. Re-sprouting data were analysed with generalised linear models with Poisson distribution. Significance of the main effects and interactions were assessed using type II sums of squares for analysis of variance. All analyses were conducted with R 3.1.1 (R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria).

### Results

All species showed a different response to frost simulations related with electrolyte leakage and sprouting ability. There were no differences in electrolyte leakage between species ( $F_{(2, 63)} = 0.29, P = 0.75$ ), ranging between 5.3 and 6.5% of maximum. But there were differences among the duration of frost treatments ( $F_{(3, 63)} = 3.42, P = 0.02$ ; Fig. 1). In particular, plants under the shortest exposure to freezing temperatures (1.5 min) had an electrolyte leakage of only 2.6 T 1.2% of maximum, which increase, but not significantly, with time (13 min. 6.2 T 2.4 of maximum %; 33 min. 7.0 T 2.8%; 53 min. 8.0 T 2.4%). There were also differences due to fertilisation with potassium ( $F_{(2, 63)} = 12.0, P < 0.0001$ ), control plants, that is plants fertilised with 39 ppm of KCl, leaked 11.3 T 3.7% of maximum, plants fertilised with 189 ppm leaked 4.1 T 1.1% and plants fertilised with 528 ppm leaked 3.2 T 0.7%.

We also found differences between young and old leaves ( $F_{(1, 63)} = 8.6, P = 0.005$ ). Young leaves leaked 7.9 T 3.5% of maximum and old leaves 3.9 T 0.8%. As shown in Fig. 1, the differences among fertilisation treatments were due to the lower leakage for young leaves in plants that received high concentrations of potassium, except for *C. aesculifolia*, whose responses to frost treatments and fertilisation were very similar between young and old leaves. High potassium fertilisation allowed young leaves to show the same level of tolerance of old leaves, which were not responsive to differences in fertilisation.

Re-sprouting ability after frost exposure over 13, 33 and 53 min was notably different among species. *C. dugessii* was the only species for which all individuals developed new leaves after frost exposure. The number of plants of *A. pluriyuga* that re-sprouted depended on exposure, with 100% for plants exposed to frost during 13 min and 0% during 53 min. Also, only one individual of *C. aesculifolia* from the shortest exposition sprouted (Fig. 2). The number of leaves produced over 45 days differed with the amount of potassium that the plants received. In the case of *C. dugessi*, plants that received the lowest concentration developed 4.0 T 1.3 leaves, plants with the intermediate concentration developed 4.7 T 2.3 leaves, and plants with the highest concentration developed 7 T 2.1 leaves, but the differences were only marginally



**Fig. 1.** Electrolyte leakage under frost exposure treatments for young leaves (empty symbols) and old leaves (filled symbols) of *Albizia plurijuga*, *Cedrela dugesii* and *Ceiba aesculifolia* under three concentration of potassium fertilisation (circle is 39 ppm, triangle is 189 ppm and square is 528 ppm). Data are shown as averages; the s.e. is referred to in text.

significant ( $c^2 = 5.15$ , d.f. = 2,  $P = 0.06$ ). *A. plurijuga* also responded to potassium fertilisation. In particular, plants that received the lowest concentration developed 1.7 T 2.6 leaves, whereas plants with the intermediate concentration developed 2.6 T 4.3 leaves, and plants with the highest concentration developed 5.3 T 5.6 leaves, being the differences significant ( $c^2 = 13.0$ , d.f. = 2,  $P = 0.001$ ).

### Discussion

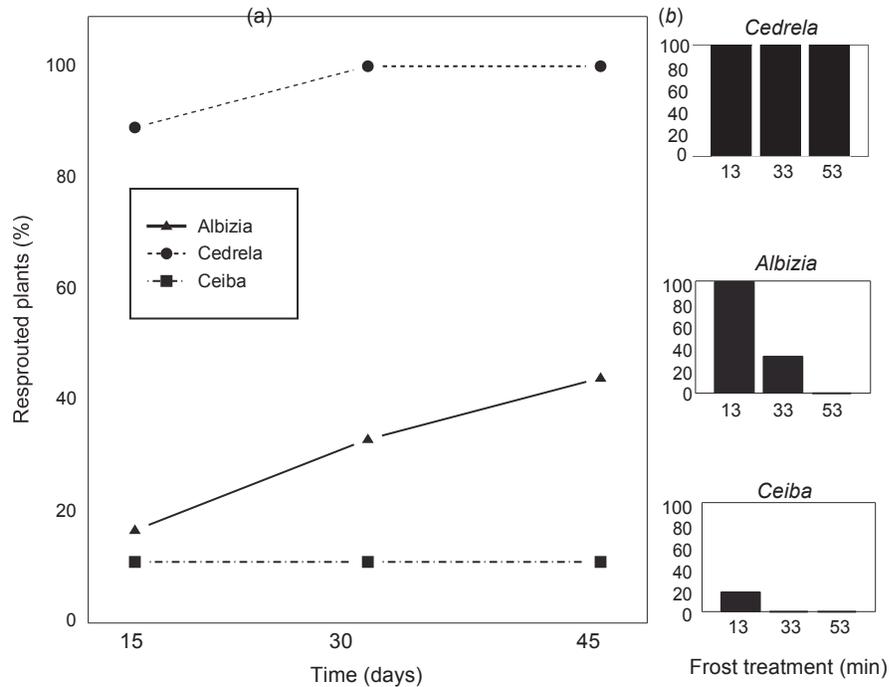
Research on frost tolerance has predominantly been conducted for plant species of economic value (Charrier *et al.* 2015), but the need for new ecosystem management practices facing climate change makes it necessary to extend the evaluation of ecophysiological limiting factors of plant distribution to other groups of species. This study provides such information for three

species of trees from the tropical dry forest of west-central Mexico. Young individuals of *Albizia plurijuga*, *Cedrela dugesii*, and *Ceiba aesculifolia* showed different frost tolerance and recovery capability, features that must be taken into consideration if management, such as assisted migration, is to be considered for these species. Low temperatures affected individuals of all species, but the magnitude and intensity of the damage depended on frost exposure and the interaction with potassium fertilisation and the age of leaves.

Potassium fertilisation was effective in reducing the electrolyte leakage of young leaves of *A. plurijuga* and *C. dugesii* when applied in a concentration higher than the minimum required for normal growth. These results confirmed our first hypothesis relating to the increase of frost tolerance in our species with high concentrations of potassium. The increased resistance might be associated with several mechanisms including lowering the cell sap freezing point (Wang *et al.* 2013) an increase in phospholipids, in membrane permeability and improvement in biophysical and biochemical cell properties (Hakerlerker *et al.* 1997). Also potassium is essential for enzyme activities that are involved in regulating frost resistance and has other effects at the cellular level, where it plays an important role in the translocation of sugars (Grewal and Singh 1980), in the regulation of osmotic and water potential of the cell sap, and in the reduction of electrolyte leakage (Beringer and Troldenier 1980) – all factors that increase frost tolerance in plants. In *Pinus hartwegii*, potassium fertilisation reduced the probability of damage in young plants due to the formation of salts with organic and inorganic acids, which aid in the regulation of osmotic potential (Ramírez-Cuevas and Rodríguez-Trejo 2010).

Young leaves showed the highest electrolyte leakage for *C. dugesii* and *A. plurijuga*, probably because young tissues experience acute dehydration associated with freezing, causing severe membrane damage (Mahajan and Tuteja 2005) and, eventually, cell death. That old leaves had less leakage was expected because tolerance to low temperatures increases with age of tissues (Nobel and De la Barrera 2003) but we noted that electrolyte leakage did not differ between young and old leaves of *C. aesculifolia*, the most frost tolerant of the species considered.

Frost simulations had detrimental effects at the whole plant level for all three species. Plants showed Sprouting ability gave us interesting information about species response to frost events. *C. dugesii* showed the best performance after freezing, although this species did not show tolerance to frost. Re-sprouting was observed in all the individuals of this species regardless of the time of exposure, so plants were affected but they could recover in a short period, showing the ability of *C. dugesii* to respond to new stressful environmental conditions and persist. Sprouting is considered a fundamental mechanism related with persistence in the ecosystems (Glenn-Lewin and Van der Maarel 1992; Bond and Midgley 2003) that depends of intrinsic plant properties and intensity and frequency of disturbance. Re-sprouting is also associated with frequently disturbed sites (Del Tredici 2001), where an increased selective pressure for responding to stressful events is strong. *A. plurijuga* had an intermediate response to frost, as re-sprouting was observed only from only plants exposed to short and medium periods. In contrast, *C. aesculifolia*, which



**Fig. 2.** (a) Re-sprouted individuals of *Albizia plurijuga*, *Cedrele dugesii* and *Ceiba aesculifolia* after long exposure to frost (Assay 2) for 45 days. (b) Percentage of plants of each species that sprouted after each short period of frost exposure (20, 40 and 60 min).

seemed the most frost tolerant species at the cellular level, could not recover after frost exposure and, therefore, high mortality was probably a result of xylem conductivity loss after freezing (Cavender-Bares *et al.* 2005) rather than from intracellular water freezing or cell dehydration (Sakai and Larcher 1987). Recent studies have shown that freeze-thaw stress can induce embolism in many tree species (Charrier *et al.* 2014) although this needs to be verified by further experimentation for our species.

These results suggest a trade-off between frost tolerance and re-sprouting ability. The immediate response after frost simulation showed that *C. aesculifolia* had the lowest damage with the lowest electrolyte leakage and *C. dugesii* the highest damage, but the response was the opposite for the re-sprouting ability. This could be related with the allocation of resources after damage (Del Tredici 2001), which is an independent trait of each species, and gave us key information for the selection of species for forest management because foliage regeneration is a competitive advantage after a disturbance event (Charles-Dominique *et al.* 2015), promoting promotes their survival under a variety of stressful conditions (Del Tredici 2001). Because *C. dugesii* responded to the high potassium concentration by reducing its electrolyte leakage and then recovered after frost stress, it seems like a good candidate to test further for assisted migration to new localities.

Many species from tropical dry forests have the strategy of shedding their leaves during the dry season which avoids water loss by halting transpiration (Eamus 1999). In some localities, such as our region of study, the dry season coincides with the winter. In temperate species, deciduous leaves senesce and

abscise in response to cold temperatures to obviate the need for additional physiological mechanisms to protect the photosynthetic apparatus during frost events (Cavender-Bares *et al.* 2005). Hence, species that employ this strategy are generally thought to have an advantage in freezing periods by escaping the harsh conditions that can be damaging to active tissues (Quezel and Medail 2003). Tropical and temperate deciduous species share this strategy (although due to different environmental stimuli), suggesting that frost tolerance and drought tolerance mechanisms often share the same metabolic pathways (Atkin *et al.* 2005). For some species, adaptation to drought stress could imply that a pre-adaptation to cold stress could be in place. In this case, the level of frost tolerance will depend on the particular biology of each species. This might explain the differences observed in the present study.

The most relevant finding of this study was that potassium fertilisation with levels above the minimum requirement for growth can enhance frost tolerance in tropical species, particularly for young plants, which are more sensitive to cold than adults, but also more responsive to the treatment (Charrier *et al.* 2015). Even if low or no mortality occurs, increased tolerance to frost damage for young tissues should improve an individual's probabilities of long-term survival. Additionally the re-sprouting ability indicated the potential to recover after stressful events however uncommon these are in natural conditions for the species considered. By determining the range of tolerance to frost and providing evidence of the utility of potassium as an enhancer of frost tolerance, this study has contributed potentially useful information for management strategies of species from the tropical dry forest.

## Acknowledgements

Pilar Angélica Gómez-Ruiz thanks the Posgrado en Ciencias Biológicas of UNAM for its support of her PhD studies as well as CONACYT for a scholarship. This article is a requirement for obtaining the PhD degree. This research was funded by DGAPA-UNAM through project IN202112. Thanks also to the anonymous referees for helpful comments on the manuscript.

## References

- Allen CD, Macalady AK, Chenchouni H, Bachelet D, McDowell N, Vennetier M, Kitzberger T, Rigling A, Breshears DD, Hogg EH (Ted), Gonzalez P, Fensham R, Zhang Z, Castro J, Demidova N, Lim J-H, Allard G, Running SW, Semerci A, Cobb N (2010) A global overview of drought and heat-induced tree mortality reveals emerging climate change risks for forests. *Forest Ecology and Management* **259**, 660–684. doi:10.1016/j.foreco.2009.09.001
- Andrade G, Calderón de Rzedowski G, Camargo S, Grether R, Hernández H, Martínez A, Rico L, Rzedowski J (2007) Familia Leguminosae. Subfamilia Mimosoideae. In 'Flora del Bajío y de regiones adyacentes'. pp. 1–229. (INECOL: Pztcuaro, Mich. Mexico)
- Atkin O, Bruhn D, Hurry V, Tjoelker M (2005) The hot and the cold: unravelling the variable response of plant respiration to temperature. *Functional Plant Biology* **32**, 87–105. doi:10.1071/FP03176
- Berlinger H, Troldenier G (1980) The influence of K nutrition on the response of plants to environmental stress. In 'Potassium research and trends'. pp. 189–222. (International Potash Institute: Bern, Switzerland)
- Bond WJ, Midgley JJ (2003) The evolutionary ecology of sprouting in woody plants. *International Journal of Plant Sciences* **164**, S103–S114. doi:10.1086/374191
- Cakmak I (2005) The role of potassium in alleviating detrimental effects of abiotic stresses in plants. *Journal of Plant Nutrition and Soil Science* **168**, 521–530. doi:10.1002/jpln.200420485
- Calderón de Rzedowski G, Germán M (1993) Familia Meliaceae. In 'Flora del Bajío y de regiones adyacentes'. pp. 1–22. (INECOL: Pztcuaro, Mich. Mexico)
- Carranza E, Blanco-García A (2000) Familia Bombacaceae. In 'Flora del Bajío y de regiones adyacentes'. pp. 1–16. (INECOL: Pztcuaro, Mich. Mexico)
- Cavender-Bares J, Cortes P, Rambal S, Joffre R, Miles B, Rocheteau A (2005) Summer and winter sensitivity of leaves and xylem to minimum freezing temperatures: a comparison of co-occurring Mediterranean oaks that differ in leaf lifespan. *New Phytologist* **168**, 597–612. doi:10.1111/j.1469-8137.2005.01555.x
- Charles-Dominique T, Beckett H, Midgley GF, Bond WJ (2015) Bud protection: a key trait for species sorting in a forest–savanna mosaic. *New Phytologist* **207**, 1052–1060. doi:10.1111/nph.13406
- Charrier G, Améglio T (2011) The timing of leaf fall affects cold acclimation by interactions with air temperature through water and carbohydrate contents. *Environmental and Experimental Botany* **72**, 351–357. doi:10.1016/j.envexpbot.2010.12.019
- Charrier G, Charra-Vaskou K, Kasuga J, Cochard H, Mayr S, Améglio T (2014) Freeze-thaw stress: effects of temperature on hydraulic conductivity and ultrasonic activity in ten woody angiosperms. *Plant Physiology* **164**, 992–998. doi:10.1104/pp.113.228403
- Charrier G, Ngao J, Saudreau M, Améglio T (2015) Effects of environmental factors and management practices on microclimate, winter physiology, and frost resistance in trees. *Frontiers in Plant Science* **6**, doi:10.3389/fpls.2015.00259
- Christensen J, Hewitson B, Busuioic A, Chen A, Gao X, Held I, Jones R, Kolli R, Kwon W, Laprise R, Magaña-Rueda V, Mearns L, Menéndez C, Raisanen J, Rinke A, Sarr A, Whetton P (2007) Regional climate projections. 'Climate change 2007: the physical science basis. Contribution of Working Group I to the Fourth Assessment Report of the Intergovernmental Panel on Climate Change'. (Eds S Solomon, D Qin, M Manning, Z Chen, M Marquis, K Averyt, M Tignor, H Miller) (Cambridge University Press: New York)
- Cornelissen J, Lavorel S, Garnier E, Diaz S, Buchmann N, Gurvich D, Reich P, ter Steege H, Morgan H, van der Heijden M, Pausas J, Poorter H (2003) A handbook of protocols for standardised and easy measurement of plant functional traits worldwide. *Australian Journal of Botany* **51**, 335–380. doi:10.1071/BT02124
- Del Tredici P (2001) Sprouting in Temperate Trees: A Morphological and Ecological Review. *Botanical Review* **67**, 121–140. doi:10.1007/BF02858075
- Eamus D (1999) Ecophysiological traits of deciduous and evergreen woody species in the seasonally dry tropics. *Trends in Ecology & Evolution* **14**, 11–16.
- Encino-Ruiz L, Lindig-Cisneros R, Gómez-Romero M, Blanco-García A (2014) Desempeño de tres especies arbóreas del bosque tropical caducifolio en un ensayo de restauración ecológica. *Botanical Sciences* **91**, 107–114. doi:10.17129/botsci.406
- García M de los Á, De La Peña C (2013) Respuesta a la fertilización de otoño en plantaciones de eucalipto en Entre Ríos. *Quebracho Revista de Ciencias Forestales* **21**, 16–25.
- García-Ruiz I, Linares-Linares A (2012) 'Árboles y arbustos de la Cuenca del río Tepalcatepec (Michoacán y Jalisco, México) para uso urbano.' (Instituto Politécnico Nacional: CIIDIR Unidad Michoacán)
- Gentry A (1995) Diversity and floristic composition of Neotropical dry forest. In 'Seasonally dry tropical forests'. (Eds SH Bullock, HA Mooney, E Medina) pp. 146–194. (Cambridge University Press: Cambridge)
- Glenn-Lewin DC, Van der Maarel E (1992) Patterns and processes of vegetation dynamics. In 'Plant succession: theory and prediction'. (Eds DC Glenn-Lewin, RK Peet, TT Veblen) pp. 12–59. (Springer Science & Business Media: New York)
- González-Espinosa M (1998) The IUCN Red List of threatened species. Ver. 2014.3. *Albizia plurijuga*. Available at: www.iucnredlist.org [Verified 8 February 2016]
- Grewal JS, Singh SN (1980) Effect of potassium nutrition on frost damage and yield of potato plants on alluvial soils of the Punjab (India). *Plant and Soil* **57**, 105–110. doi:10.1007/BF02139646
- Hakerlerker H, Oktay M, Eryuce N, Yagmur B (1997) Effect of potassium sources on the chilling tolerance of some vegetable seedlings grown in hotbeds. In 'Food Security in the WANA Region, the Essential Need for Balanced Fertilization'. (Ed. A. E. Johnston) pp. 353–359. (International Potash Institute: Basel, Switzerland)
- Hernández-Oria JG (2007) Desaparición del Bosque Seco en El Bajío mexicano: implicaciones del ensamblaje de especies y grupos funcionales en la dinámica de una vegetación amenazada. *Zonas Áridas* pp. 13–31.
- Inouye DW (2000) The ecological and evolutionary significance of frost in the context of climate change. *Ecology Letters* **3**, 457–463. doi:10.1046/j.1461-0248.2000.00165.x
- IPCC (2013) 'Climate change 2013: the physical science basis : Working Group I contribution to the fifth assessment report of the Intergovernmental Panel on Climate Change.' (Cambridge University Press: Cambridge)
- 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. doi:10.1111/j.1526-100X.2011.00777.x
- Levitt J (1980) 'Responses of plants to environmental stresses. Vol. 1: Chilling, freezing, and high temperature stresses.' (2nd edn) (Academic Press: NY)

- Mahajan S, Tuteja N (2005) Cold, salinity and drought stresses: an overview. *Archives of Biochemistry and Biophysics* **444**, 139–158. doi:[10.1016/j.abb.2005.10.018](https://doi.org/10.1016/j.abb.2005.10.018)
- Nobel PS (1982) Low-temperature tolerance and cold hardening of cacti. *Ecology* **63**, 1650–1656. doi:[10.2307/1940106](https://doi.org/10.2307/1940106)
- Nobel PS, De la Barrera E (2003) Tolerances and acclimation to low and high temperatures for cladodes, fruits and roots of a widely cultivated cactus, *Opuntia ficus-indica*. *New Phytologist* **157**, 271–279. doi:[10.1046/j.1469-8137.2003.00675.x](https://doi.org/10.1046/j.1469-8137.2003.00675.x)
- Parker J (1963) Cold resistance in woody plants. *Botanical Review* **29**, 123–201. doi:[10.1007/BF02860820](https://doi.org/10.1007/BF02860820)
- Pearce R (2001) Plant freezing and damage. *Annals of Botany* **87**, 417–424. doi:[10.1006/anbo.2000.1352](https://doi.org/10.1006/anbo.2000.1352)
- Quezel P, Medail F (2003) 'Ecologie et biogéographie des forêts du bassin méditerranéen.' (Elsevier: Paris, Francia)
- Ramírez-Cuevas Y, Rodríguez-Trejo DA (2010) Resistencia a bajas temperaturas en *Pinus hartwegii* sometido a diferentes tratamientos con potasio. *Revista Chapingo Serie Ciencias Forestales y del Ambiente* **XVI**, 79–85. doi:[10.5154/r.rchscfa.2009.09.032](https://doi.org/10.5154/r.rchscfa.2009.09.032)
- Rzedowski J (2006) 'Vegetación de México. 1ra versión digital.' (CONABIO: Mexico City)
- Rzedowski J, Calderón de Rzedowski G (1987) El bosque tropical caducifolio de la región mexicana del Bajío. *Trace* **12**, 12–21.
- Rzedowski J, McVaugh R (1966) La vegetación de Nueva Galicia. *Contributions from the University of Michigan Herbarium* **IX**, 1–123.
- Sakai A, Larcher W (1987) 'Frost survival of plants. Responses and adaptation to freezing stress.' (Springer-Verlag: Berlin)
- Sánchez-Velásquez LR, Hernández G, Carranza M, Pineda-López MR, Cuevas R, Aragón F (2002) Estructura arbórea del bosque tropical caducifolio usado para la ganadería extensiva en el norte de la Sierra de Manantlán, México: Antagonismo de usos. *Polibotánica* **13**, 25–46.
- SEMARNAT (2010) Norma Oficial Mexicana NOM-059-SEMARNAT-2010: Protección ambiental-especies nativas de México de flora y fauna silvestres-categorías de riesgo y especificaciones para su inclusión, exclusión o cambio-lista de especies en riesgo. Available at: <http://bva.colech.edu.mx/xmlui/handle/1/1306> [Verified 8 February 2016]
- Singer S, El-Tohamy W, Hadid A, Makhart A, Li P (1996) Chilling and water stress injury in bean (*Phaseolus vulgaris* L.) seedlings reduced by pretreatment with CaCl<sub>2</sub>, mefluidide, KCl and MgCl<sub>2</sub>. *Egyptian Journal of Horticulture Research* **23**, 77–87.
- Snyder RL, de Melo-Abreu JP (2005) 'Frost protection: fundamentals, practice and economics. Vol. 1.' (FAO: Rome)
- Wang M, Zheng Q, Shen Q, Guo S (2013) The critical role of potassium in plant stress response. *International Journal of Molecular Sciences* **14**, 7370–7390. doi:[10.3390/ijms14047370](https://doi.org/10.3390/ijms14047370)
- Williams AP, Allen CD, Macalady AK, Griffin D, Woodhouse CA, Meko DM, Swetnam TW, Rauscher SA, Seager R, Grissino-Mayer HD, Dean JS, Cook ER, Gangodagamage C, Cai M, McDowell NG (2013) Temperature as a potent driver of regional forest drought stress and tree mortality. *Nature Climate Change* **3**, 292–297. doi:[10.1038/nclimate1693](https://doi.org/10.1038/nclimate1693)

## **CAPÍTULO V**

### **ASSISTED MIGRATION TO THE LIMIT, EARLY PERFORMANCE OF TWO TROPICAL DRY FOREST SPECIES TRANSFERRED ALTITUDINALLY TO PINE-OAK FOREST STANDS**

*Pilar A. Gómez-Ruiz, Cuauhtémoc Sáenz-Romero & Roberto Lindig-Cisneros*

**Manuscrito enviado a: Forest Ecology and Management**

**Assisted migration to the limit, early performance of two tropical dry forest species transferred altitudinally to pine-oak forest stands**

Pilar A. Gómez-Ruiz<sup>1</sup>, Cuauhtémoc Sáenz-Romero<sup>2</sup> and Roberto Lindig-Cisneros<sup>1\*</sup>

<sup>1</sup>Instituto de Investigaciones en Ecosistemas y Sustentabilidad (IIES). Universidad Nacional Autónoma de México. Campus Morelia, Mexico.

<sup>2</sup>Instituto de Investigaciones Agropecuarias y Forestales, Universidad Michoacana de San Nicolás de Hidalgo (IIAF-UMSNH), Morelia, Mexico.<sup>1</sup>

\*Author for correspondence:

Roberto Lindig-Cisneros

Laboratorio Ecología de Restauración. Instituto de Investigaciones en Ecosistemas y Sustentabilidad (IIES). Universidad Nacional Autónoma de México. Campus Morelia. Antigua carretera a Pátzcuaro No. 8701, colonia San José de la Huerta. 58190. Morelia, Michoacán, México. E-mail: rlindig@iies.unam.mx

---

Author Contributions: PAGR, RLC and CSR conceived and designed the experiments. PAGR, CSR, and RLC performed the experiments and analyzed the data. PAGR wrote the manuscript; RLC and CSR reviewed the manuscript.

## Abstract

Assisted migration has been proposed as a strategy for adaptive management of forest species in response to expected effects of climate change, but is controversial for several reasons. Tropical dry forests (TDF) are among the most threatened ecosystems in the world. In Mexico, land use change and deforestation are decreasing forest cover causing the risk of local extinctions. Altitudinal assisted migration could be a feasible strategy for reducing local extinctions in response to climate change. Our objective was to evaluate survival and growth of *Albizia plurijuga* and *Ceiba aesculifolia*, two TDF species from Mexico. We translocated four-month-old seedlings to experimental raised beds located at three elevations (2100, 2400 and 2700 m), exceeding their upper regional limit of distribution (2000 m). We also tested seed germination at each elevation. We followed the experiment during ten months. For both species, as altitude increased and cold conditions became more prevalent, plant performance declined. Within species, differences in individual growth were significant among altitudes. Overall survival was 18.5% for *A. plurijuga* and 24.5% for *C. aesculifolia*. Both species had higher survival and growth at lower altitude and no success in seedling emergence at any of the altitudes. We conclude that assisted migration can be implemented for each species by an upward altitudinal shift within and not exceeding 400 m beyond their present upper altitudinal limit of distribution, our results indicate that for many species that show altitudinal gradients at regional scales, invasive potential -the main risk associated with assisted migration essays- is minimal.

**Key words:** climate change, forest management, adaptive strategy, range expansion, translocation.

## Introduction

Climate change will aggravate the current environmental crisis, due to remarkable changes in climate patterns estimated by model predictions (IPCC 2013). An increase in land and ocean temperatures, a rise in sea level, a mayor incidence of extreme events, and high variability in precipitation regimes are the major climatic changes predicted (Harris et al. 2006). On average, projections for Mexico are an increase in mean annual temperature of 1.5 °C by 2030, 2.7 °C by 2060 and 3.7 °C by 2090, and a decrease in annual precipitation of 6.7% by 2030, 9% by 2060 and

18.2% by 2090, compared to contemporary climate (average for the 1961-1990 period) (Sáenz-Romero et al. 2010). These changes pose a challenge for many plant species in terms of survival, performance and persistence in the future. Species responses to changes in local climate can involve acclimation by phenotypic plasticity by individuals, genetic/evolutionary adaptation, or natural migration to track their environmental requirements. If none of these are possible, extinction may occur (Rehfeldt 1994; Davis and Shaw 2001; Reusch and Wood 2007; Aitken et al 2008; Gienapp et al. 2008; Ledig et al. 2010; Feeley et al. 2012; Bellard et al. 2012).

Velocity of climate change clearly exceeds the natural rates of adaptation and migration of many species that will be unable to keep up with it (Corlett and Westcott 2013), therefore many extinction events are expected, especially for tree populations (Davis and Shaw 2001). Species with long generation time will have a longer adaptation lag than short-lived species (Jump and Penuelas 2005). However, some evidence indicates that certain species are already shifting their geographic range of distribution to higher latitudes and altitudes (Lenoir et al. 2008). On average, for different taxonomic groups, ranges have shifted 11-29 m per decade to higher elevations and 16.9 km to higher latitudes (Chen et al. 2011). A species ability to shift its range depends on several factors, some already mentioned but also on suitable space to migrate, age of maturity, landscape connectivity and the nature of biotic interactions in new localities; migration could be more difficult or impossible in the absence of any one or more of the required conditions (Christmas et al. 2016).

Therefore, a gradual decoupling between populations and the climate to which they are adapted is expected (Castellanos-Acuña et al. 2015). For this reason, managed movement of species could be needed as a proactive response to mitigate climate change. This action is known as assisted migration, generally defined as the movement of genotypes within the current range of distribution of one or more species to sites where they are currently absent (Kreyling et al. 2011; Hewitt et al. 2011; Christmas et al. 2016). The purpose of assisted migration is to facilitate the changes in distribution ranges necessary to accommodate for climate change (Vitt et al. 2010), or as an adaptive strategy of management and restoration of endangered ecosystems facing climate change (Lunt et al. 2013; Williams and Dumroese 2013). Although assisted migration has been considered mainly for temperate forest species of commercial use (Winder et al. 2011; Pedlar et al. 2012; Rehfeldt et al 2014), it has been also recognized as a feasible tool for species conservation and

restoration programs, to overcome dispersion limitations and reduce risk of extinction (Seddon 2010; Kreyling et al. 2011; Frascaria-Lacoste and Fernández-Manjarrés 2012).

Assisted migration has been strongly criticized in some of its forms, Ricciardi and Simberloff (2008) assert that assisted colonization should not be considered as a conservation strategy because of the perceived risk of translocated species becoming invasive; others state the same concern in terms of the conflict involved in favoring the conservation of a single species (the translocated species) versus the protection of full ecological communities (Schwartz 1994). In part, the debate depends on scale; Mueller and Hellman (2008) conclude, after reviewing data on invasive species, that assisted migration of species from the same continent will be less likely to produce invasive events than species from other continents, and on the basis of this conclusion it follows that the risk might be even lower if the species being managed is present within the watershed. The main assumption of assisted migration is that local populations will become maladapted as the climate changes, but that new locations having climatic conditions closer to the physiological optimum might provide sites for viable populations in the future (Bucharova et al. 2016). Implementation of assisted migration as a management option requires to test under experimental conditions the establishment potential in new localities of selected species in the present (Thomas et al. 2004; Hoegh-Guldberg et al. 2008; Richardson et al. 2009). However, these tests are made before the expected climatic changes occur, so what they actually test is if the migrated species can establish under current conditions, and if followed in the long term, how they respond to climate change.

There are few empirical studies on assisted migration or colonization (Schwartz 2016). Our aim in this study was to evaluate the feasibility of altitudinal assisted migration of species of a vegetation type present at lower altitudes in the watershed (TDF) to higher sites that in the future will have climatic conditions appropriate for this type of vegetation but that currently are dominated by pine-oak forests. Two species of TDF, *Albizia plurijuga* (Fabaceae) and *Ceiba aesculifolia* (Malvaceae) were chosen. These species are characteristic of this type of vegetation in Western Mexico (Rzedowski et al. 2014). Assisted migration of *Ceiba aesculifolia* has been tested under conditions of urban heat island (Valle-Díaz et al. 2009) and results showed that an improvement in performance occurred when shifted upward in altitude, compared to natural populations at lower altitude.

Our aim was to provide data on performance of tree species that are moved to a different plant community where the climate would become suitable in the future. These trials are important because there is a need for empirical data to understand the possible consequences of assisted migration actions (Schwartz 2016, Hewitt et. al 2011). As an additional management tool exploration, we tested the effects of potassium fertilization at different concentrations during propagation, because it has been shown that potassium enhances frost tolerance through physiological mechanisms in other species (Ramírez-Cuevas and Rodríguez-Trejo 2010).

## **Materials and Methods**

### Target species, propagation and potassium fertilization treatments

*Albizia plurijuga* (syn. of *A. occidentalis*) is a deciduous tree species with a known range of altitudinal distribution between 1600-1900 m in Western Mexico (Andrade et al. 2007). This species is cited as endangered B1 in IUCN Red List of threatened species (González-Espinosa 1998). Dispersal mechanism is by gravity. *Ceiba aesculifolia* is also a deciduous species, commonly distributed between 1600-2000 m (Carranza and Blanco-García 2000). Dispersal mechanism is by gravity. Both are characteristic elements of tropical dry forests in central-West Mexico (Rzedowski and Calderón de Rzedowski 1987).

Seeds were collected from individuals from one single population of each of the species, *A. plurijuga* (19.9051 N, -101.1207 W, 1875 m) and *C. aesculifolia* (19.7021° N, -101,1388° W, 2065 m). Propagation was carried out in a shade-house at the Campus of the National University of Mexico in Morelia (19.64900° N, -101,22829° W, 1970 m) where light and irrigation conditions were uniform. Seeds were sown in plastic containers of 380 cm<sup>3</sup> filled just with vermiculite to prevent interactions between potassium and components of others substrata. To test the effect of potassium to enhance frost tolerance, we fertilized all individuals with a hydroponic solution, 70 ml for each individual, which contained 11 macro and micronutrients, only variation was potassium concentration given as KCl: 39, 189 and 528 ppm that corresponded to our potassium treatments. Fertilization was done twice a week for three months before translocation and continued in the field for the duration of the experiment.

### Assisted migration essay

Experimental sites were located in the communal lands of the Nuevo San Juan Parangaricutiro Community (NSJP), in Michoacán, Mexico (Figure 2). Climate is mainly temperate and seasonal, with mean annual temperature of 15°C and mean annual precipitation of 1200 mm (Velázquez et al. 2003). The dominant vegetation of this area is pine and oak-pine forests that are managed for timber extraction under sustainable forestry practices. In the local landscape, tropical dry forest has an upper altitudinal limit below 2000 m. With increasing altitude, tropical dry forest is replaced by mixed oak-pine forests, and from 2100-2200 m pine-oak forests become dominant.

On July 2013, 432 four-month-old individuals (216 from each species) were planted in three sites at different elevations (2700, 2400 and 2100 m, figure 2). Since each field site had its own history of soil perturbation and management that could generate confounding effects, in addition to the main effect of altitude, we planted at each altitude in two wooden raised beds 7.8 m long 1.5 m wide and 0.4 m high filled with homogenized soil obtained from a single site near the middle altitude (2400 m). Additionally, we manipulated the standing tree cover around each experimental site to ensure similar light conditions by removing some adult trees and pruning others. A metal mesh was placed below the soil in each raised bed to prevent underground intrusion by gophers. All sites were also fenced off with barbed wire to prevent the access of cattle and deer. The three field sites also had similar slope conditions (Castellanos-Acuña et al. 2015).

At each altitude, 144 plants were planted, divided between the raised beds 72 individuals of each species were subjected to three potassium fertilization treatments (24 plants each: 39, 189 and 528 ppm). Within each raised bed, plants were arranged in a latin-square design, for each species/potassium concentration combination to appear exactly once in each row and once in each column. This scheme was repeated four times in each experimental raised bed with a total of 12 columns and 6 rows with a mixture of plant combinations, distance between individuals was 20 cm. In summary, we had three altitudinal levels; in each one there were two raised beds with 72 plants of each species transplanted ( $3 \times 2 \times 72 = 432$  individuals). Also, to test the ability to germinate under new climatic conditions, we sowed 100 seeds from each species in a different section of each experimental raised bed (200 seeds per altitude).

The essay was monitored every two months over a 10-month period (Jul-2013 to May-2014). In each visit, we assessed survival (alive or dead) and growth (height of each individual from base to apex stem) until Nov-2013. In the next monitoring period (early spring, Mar-2014) we registered the presence of sprouts and/or green stems instead of growth due to high mortality after the cold season (Dec-2013-Feb-2014). Temperature of each site was registered with data loggers throughout the experiment period. We also recorded the number of seeds germinated of each species at each altitude.

### Statistical Analysis

Survival was analyzed with General Mixed Models analysis to estimate which variables were significant, we ran the model different times removing each time non significant sources of variation as suggested by Crawley (2007). We used Cox proportional hazards analysis (Therneau and Grambsch 2000) that is a useful tool to estimate the exact moment of occurrence of a particular event (deaths) during the time period evaluated. Effect of potassium fertilization and altitude on growth was analyzed using height data for only one evaluation (Nov-2013) with Linear Mixed-Effects Models. Data on the presence of green stems and sprouts for both species were recorded when each species started resprouting in Mar-2014 for *C. aesculifolia* and May-2014 for *A. pluriyuga*. We analyzed these data with General Mixed Models. Fixed variables were altitude, species, potassium treatments and as covariate initial height. Block (the experimental raised boxes) was considered as a random variable. All analyses were conducted with *lme4* package (Bates et al. 2015) in R 3.1.1 (R Core Team 2013). Seeds germination data was not statistically analyzed due to very low seedling emergence, making a statistical comparison not possible.

## **Results**

### Survival of *A. pluriyuga* and *C. aesculifolia*

We detected significant altitudinal performance differences in both species, but there was no effect of potassium fertilization treatments. For both species, mortality increased after the fourth month of the experiment (Nov-2013), when cold temperatures became more frequent, reaching their lowest records in Feb-2014. This trend of continued mortality lasted until the end of evaluation (May-2014) when we registered an overall (regardless of altitude) survival of 18.5% for *A. pluriyuga* and of 24.5% for *C. aesculifolia*. General Mixed Models analyses showed significant differences

between altitudes for both species (*A. plurijuga*  $z = -3.734$ ;  $p < 0.0005$  and *C. aesculifolia*  $z = -3.813$ ;  $p < 0.0005$ ). Cox analysis also showed differences between altitudes, mainly between 2700 and the other two altitudes, the model was significant for both species: *A. plurijuga* (likelihood ratio test = 7.49;  $p < 0.05$ , Wald test = 7.58;  $p < 0.05$  and score test = 7.7;  $p < 0.05$ ) and *C. aesculifolia* (likelihood ratio test = 14.9;  $p < 0.005$ , Wald test=15.2;  $p < 0.005$  and score test=15.7;  $p < 0.005$ ). Cox analysis made evident the moment when high mortality started (Figure 3), after which it remained more or less constant for *C. aesculifolia*; in the case of *A. plurijuga* mortality continued to increase until the end of monitoring period. The trends in survival indicated better performance at the lower site (2100 m).

#### Growth of *A. plurijuga* and *C. aesculifolia*

Young individuals lost their leaves progressively after the experiment started and all the plants lost all of them during the cold season (Nov to Feb). Height data was recorded until Nov-2013 because, after this month, mortality increased notably due to cold temperatures. Statistical analysis with Linear Mixed-Effects Models showed that altitude had a significant effect on growth for both species (*A. plurijuga*  $t = -5.77$ ;  $p < 0.005$  and *C. aesculifolia*  $t = -3.74$ ;  $p < 0.005$ ). When species started to resprout after the cold season, we recorded data for presence of green stems and sprouts in both species (Table 1). In the case of *A. plurijuga*, data in May-2014 showed a trend of more green stems (with no sprouts or leaves) as altitude increased but more sprouts as altitude decreased. The effect of altitude was significant for the number of green stems ( $z = 3.171$ ;  $p < 0.005$ ) and also for the number of resprouting plants ( $z = -3.172$ ;  $p < 0.005$ ). For *C. aesculifolia* sprouts were recorded in Mar-2014, with an increasing number as altitude decreased, but the effect of altitude was not significant ( $z = 0.993$ ;  $p = 0.32$ ).

In the case of the seeds sowed in the experimental raised beds, 17.5% of *A. plurijuga* germinated at the beginning of the experiment in the middle and lowest sites, but as cold conditions started in Nov-2013, no more seeds germinated and mortality of young seedlings increased considerably. For *C. aesculifolia*, only 3% of seeds germinated in the lowest site, and none at the other more elevated sites. At the end of the experiment all seedlings of both species died (Figure 4).

## Climatic Data

We recorded temperature at three elevations throughout the experiment (Aug-2013 to May-2014) divided into four periods. The data presented in table 2 shows maximum and minimum average temperatures at each altitude for each period. The period from Nov-2013 to Mar-2014 was the coldest for all sites in keeping with the season, and the period from Mar-2014 to May-2014 was the warmest of the experiment. Surprisingly during the coldest period, the minimum temperature never was under 0°C, but as we expected temperature differences between elevations were remarkable, mainly between the lowest site and the other two.

## **Discussion**

The aim of this research was to evaluate the effect of translocating plants well beyond the upper limit of their current range of altitudinal distribution. For our model species, *A. plurijuga* and *C. aesculifolia*, after ten months of monitoring, we observed that young individuals of both species had limited potential to establish and persist at high altitudes that are farthest from their upper limit of actual distribution. In other words, the potential of establishing viable populations decreases as altitude increases, becoming critical if upward shift is of 400 m of altitudinal difference. General survival was low by the end of experiment, following the pattern expected of worse performance at higher altitudes. But it is interesting to note that at the lowest site (2100 m) some plants survived; at these elevations die-offs of the native pine species attributed to drought have been observed by our work group in the last five years, and these appear not to be correlated with natural drought cycles in the region. Growth also declined as the altitude increased for both species. Potassium fertilization did not have any significant effect on plant performance probably because plants in natural conditions were not able to use potassium due to absence of frost events, when the effect of potassium was expected.

These results confirmed that the chances for failure in the translocation of plants into new locations are greater than those for success (Dalrymple et al. 2012). Nevertheless, translocations of *A. plurijuga* and *C. aesculifolia* near to their upper limit could be considered as a management strategy in the face of climate change, especially in areas where other species are already stressed by climate-change-related drought conditions. Survival and growth decrease when species are relocated to areas that are colder (at high elevations) in comparison to their original habitats

(Castellanos-Acuña et al. 2015). This pattern is predictable because species are decoupled from abiotic and biotic conditions in new sites. In this study, survival was better for both species at 2100 and 2400 m, which for *C. aesculifolia* is similar to the trend observed in a site that suffers the effects of an urban heat island (Valle-Díaz et al. 2009) where altitudinal displacement occurs because the regional climate around urban areas becomes dryer and hotter.

By assisting the migration of species such as those used in this study, it might be possible to establish populations that avoid the high temperatures and low precipitations predicted for our study region in the next decades (Sáenz-Romero et al. 2010). These environmental changes imply a high risk of drought due to elevated rates of leaf transpiration during the growing season (Woodward et al. 1990). Shift in range distribution for both species will be necessary in the near future, considering that a reduction of more than 90 % of natural habitat in their current distribution area is expected due to climate change in the following decades (Reyes-Abrego 2014). Areas currently outside but near their range of distribution could have climatic conditions appropriate for them in the next decades, making assisted migration a feasible strategy for species management.

The paradox of assisted migration is that we expect warmer environments in the future at many locations, but currently movement to higher altitudes implies facing cold environments with a higher frequency of frost events than sites at lower altitudes, and this might have a selection effect in favor of frost resistant genotypes. Because previous studies indicated that providing potassium might increase frost resistance (Singer et al. 1996; Wang et al. 2013), we considered important to test the effect of potassium addition in our experiment, but we did not detect any beneficial effect of this nutrient on plant performance probably due to absence of temperatures under 0°C. Considering that we previously reported that potassium fertilization in high concentrations for these species reduced electrolyte leakage due to frost damage in simulated conditions (Gómez-Ruiz et al. 2016), further research is needed to explore the benefits of potassium in field experiments.

Under the unprecedented rate of environmental changes in all ecosystems, it is necessary to consider and implement new strategies focusing on conservation of threatened species. Advocates of assisted migration suggest that it could reduce the extinction risk for species that cannot adapt fast to climate change and that do not have good dispersal ability (Hunter 2007; Mueller and Hellmann 2008; Richardson et al. 2009). Our species do not have an efficient dispersal mechanism

to reach long distances, not to mention high altitudes, which reduces their ability to migrate by their own as required by the speed of climate change. Moreover, their populations are very fragmented and dispersed, limiting their long-term persistence in current habitats. *A. plurijuga* is reduced to small remnant populations in the wild (Rico-Arce et al. 2008). Therefore these species need assistance in extending their range of distribution. Assisted migration could be a valuable tool for long-lived, local adapted species, especially those threatened by fragmentation and limited migration capacities (Dumroese et al. 2015). With the seed essay we provide evidence that these species cannot become invasive because their rate of seed emergence was very low, so they would be unable to establish in new localities by their own. The selection of populations with the best probability of establishment at higher altitudes could be made by common garden experiments and also by testing their performance in natural soils of receptor localities, because soil is another factor that could determine the success of assisted migration. Our study suggests that these tropical species present at lower elevations in the same landscape are not likely to have an invasive potential and that they can only establish viable populations in higher elevations after an assisted migration program if the regional climate becomes warmer.

### **Acknowledgements**

This research was supported by Comunidad de Nuevo San Juan Parangaricutiro in Michoacan state. We are grateful to Dante Castellanos and Mariela Gómez for field assistance, Dr. Elise Buisson (Université d'Avignon, IMBE UMR CNRS IRD AMU), Dr. Carlos Martorell and Dr. Erick de la Barrera for reviewing the paper prior to submission.

## References

- 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.
- Andrade G, Calderón de Rzedowski G, Camargo S, et al (2007) Familia Leguminosae. Subfamilia Mimosoideae. In: *Flora del Bajío y de regiones adyacentes*. México, pp 1–229
- Bates D, Maechler M, Bolker B, Walker S (2015) *lme4: Linear Mixed-Effects Models using Eigen and S4*.
- Bellard C, Bertelsmeier C, Leadley P, et al (2012) Impacts of climate change on the future of biodiversity: Biodiversity and climate change. *Ecology Letters* 15:365–377. doi: 10.1111/j.1461-0248.2011.01736.x
- Bucharova A, Durka W, Hermann J-M, et al (2016) Plants adapted to warmer climate do not outperform regional plants during a natural heat wave. *Ecology and Evolution*. doi: 10.1002/ece3.2183
- Carranza E, Blanco-García A (2000) Familia Bombacaceae. In: *Flora del Bajío y de regiones adyacentes*. México, pp 1–16
- Castellanos-Acuña D, Lindig-Cisneros R, Sáenz-Romero C (2015) Altitudinal assisted migration of Mexican pines as an adaptation to climate change. *Ecosphere* 6:art2. doi: 10.1890/ES14-00375.1
- Chen I-C, Hill JK, Ohlemuller R, et al (2011) Rapid Range Shifts of Species Associated with High Levels of Climate Warming. *Science* 333:1024–1026. doi: 10.1126/science.1206432
- Christmas MJ, Breed MF, Lowe AJ (2016) Constraints to and conservation implications for climate change adaptation in plants. *Conservation Genetics* 17:305–320. doi: 10.1007/s10592-015-0782-5
- Corlett RT, Westcott DA (2013) Will plant movements keep up with climate change? *Trends in Ecology & Evolution* 28:482–488. doi: 10.1016/j.tree.2013.04.003
- Crawley MJ (2007) Data Input. In: *The R Book*. John Wiley & Sons, Ltd, pp 97–106
- Dalrymple S, Banks E, Stewart G, Pullin A (2012) A meta-analysis of threatened plant reintroductions from across the globe. In: Maschinski J, Haskins K (eds) *Plant reintroduction in a changing climate: promises and perils*. Washington, D.C., pp 31–50
- Davis MB, Shaw RG (2001) Range Shifts and Adaptive Responses to Quaternary Climate Change. *Science* 292:673–679. doi: 10.1126/science.292.5517.673
- Dumroese RK, Williams MI, Stanturf JA, Clair JBS (2015) Considerations for restoring temperate forests of tomorrow: forest restoration, assisted migration, and bioengineering. *New Forests* 46:947–964. doi: 10.1007/s11056-015-9504-6

Feeley KJ, Rehm EM, Machovina B (2012) The responses of tropical forest species to global climate change: acclimate, adapt, migrate, or go extinct?

Frascaria-Lacoste N, Fernández-Manjarrés J (2012) Assisted Colonization of Foundation Species: Lack of Consideration of the Extended Phenotype Concept-Response to Kreyling et al. (2011). *Restoration Ecology* 20:296–298. doi: 10.1111/j.1526-100X.2012.00875.x

Gienapp P, Teplitsky C, Alho JS, et al (2008) Climate change and evolution: disentangling environmental and genetic responses. *Molecular Ecology* 17:167–178. doi: 10.1111/j.1365-294X.2007.03413.x

Gómez-Ruiz PA, Lindig-Cisneros R, de la Barrera E, Martorell C (2016) Potassium enhances frost tolerance in young individuals of three tropical dry forest species from Mexico.

González-Espinosa M (1998) The IUCN Red List of Threatened Species. Version 2014.3. In: *Albizia plurijuga*. www.iucnredlist.org. Accessed 13 Jan 2015

Harris JA, Hobbs RJ, Higgs E, Aronson J (2006) Ecological restoration and global climate change. *Restoration Ecology* 14:170–176.

Hewitt N, Klenk N, Smith AL, et al (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, et al (2008) Assisted colonization and rapid climate change. *Science* 321:345–346.

Hunter ML (2007) Climate Change and Moving Species: Furthering the Debate on Assisted Colonization. *Conservation Biology* 21:1356–1358. doi: 10.1111/j.1523-1739.2007.00780.x

IPCC (2013) *Climate change 2013: the physical science basis : Working Group I contribution to the fifth assessment report of the Intergovernmental Panel on Climate Change*. Cambridge University Press, Cambridge & New York

Jump AS, Penuelas J (2005) Running to stand still: adaptation and the response of plants to rapid climate change. *Ecology Letters* 8:1010–1020. doi: 10.1111/j.1461-0248.2005.00796.x

Kreyling J, Bittner T, Jaeschke A, et al (2011) Assisted Colonization: a question of focal units and recipient localities. *Restoration Ecology* 19:433–440. doi: 10.1111/j.1526-100X.2011.00777.x

Ledig FT, Rehfeldt GE, Saenz-Romero C, Flores-Lopez C (2010) Projections of suitable habitat for rare species under global warming scenarios. *American Journal of Botany* 97:970–987. doi: 10.3732/ajb.0900329

Lenoir J, Gegout JC, Marquet PA, et al (2008) A Significant Upward Shift in Plant Species Optimum Elevation During the 20th Century. *Science* 320:1768–1771. doi: 10.1126/science.1156831

- Lunt ID, Byrne M, Hellmann JJ, et al (2013) Using assisted colonisation to conserve biodiversity and restore ecosystem function under climate change. *Biological Conservation* 157:172–177. doi: 10.1016/j.biocon.2012.08.034
- Mueller JM, Hellmann JJ (2008) An Assessment of Invasion Risk from Assisted Migration. *Conservation Biology* 22:562–567. doi: 10.1111/j.1523-1739.2008.00952.x
- Pedlar J, McKenney D, Aubin I, et al (2012) Placing Forestry in the Assisted Migration Debate. *BioScience* 62:835–842. doi: 10.1525/bio.2012.62.9.10
- Ramírez-Cuevas Y, Rodríguez-Trejo DA (2010) Resistencia a bajas temperaturas en *Pinus hartwegii* sometido a diferentes tratamientos con potasio. *Revista Chapingo Serie Ciencias Forestales y del Ambiente XVI*:79–85. doi: 10.5154/r.rchscfa.2009.09.032
- R Core Team (2013) R: A language and environment for statistical computing. R Foundation for Statistical Computing. Viena, Austria
- Rehfeldt G (1994) Evolutionary genetics, the biological species and the ecology of the interior Cedar-Hemlock forest. In: Baumgartner D, Lotan J, Tonn J (eds) Proceedings of “Interior cedar-Hemlock-White Pine Forests: Ecology and Management,” Washington State University Extension. pp 91–100
- Rehfeldt GE, Jaquish BC, Sáenz-Romero C, Joyce DG, Leites LP, StClair JB, López-Upton J. 2014. Comparative genetic responses to climate for the varieties of *Pinus ponderosa* and *Pseudotsuga menziesii*: Reforestation. *Forest Ecology and Management*, 324:147-157.
- Reusch TBH, Wood TE (2007) Molecular ecology of global change. *Molecular Ecology* 16:3973–3992. doi: 10.1111/j.1365-294X.2007.03454.x
- Reyes-Abrego GA (2014) Distribución potencial actual y bajo escenarios de cambio climático de especies arbóreas tropicales en México, mediante el modelaje del nicho ecológico. Maestría en Ciencias Biológicas, Universidad Michoacana de San Nicolás de Hidalgo
- Richardson DM, Hellmann JJ, McLachlan JS, et al (2009) Multidimensional evaluation of managed relocation. *Proceedings of the National Academy of Sciences* 106:9721–9724. doi: 10.1073/pnas.0902327106
- Ricciardi A, Simberloff D (2009) Assisted colonization is not a viable conservation strategy. *Trends in Ecology & Evolution* 24:248–253. doi: 10.1016/j.tree.2008.12.006
- Rico-Arce M, Gale S, Maxted N (2008) A taxonomic study of *Albizia* (Leguminosae: Mimosoideae: Ingeae) in Mexico and Central America. *Anales del Jardín Botánico de Madrid* 65:255–305.
- Rzedowski J, Calderón de Rzedowski G (1987) El bosque tropical caducifolio de la región mexicana del Bajío. *Trace* 12:12–21.

Rzedowski J, Zamudio S, Calderón de Rzedowski G, Paizanni A (2014) El Bosque Tropical Caducifolio en la cuenca lacustre de Pátzcuaro (Michoacán, México). In: Flora del Bajío y de regiones adyacentes, Instituto de Ecología A.C. Centro Regional del Bajío. México,

Sáenz-Romero C, Rehfeldt GE, Crookston NL, et al (2010) Spline models of contemporary, 2030, 2060 and 2090 climates for Mexico and their use in understanding climate-change impacts on the vegetation. *Climatic Change* 102:595–623. doi: 10.1007/s10584-009-9753-5

Schwartz MW (2016) Elucidating biological opportunities and constraints on assisted colonization. *Applied Vegetation Science* 19:185–186. doi: 10.1111/avsc.12237

Seddon PJ (2010) From Reintroduction to Assisted Colonization: Moving along the Conservation Translocation Spectrum. *Restoration Ecology* 18:796–802. doi: 10.1111/j.1526-100X.2010.00724.x

Singer S, El-Tohamy W, Hadid A, et al (1996) Chilling and water stress injury in bean (*Phaseolus vulgaris* L.) seedlings reduced by pretreatment with CaCl<sub>2</sub>, mefluidide, KCl and MgCl<sub>2</sub>. *Egyptian Journal of Horticulture Research* 23:77–87.

Therneau TM, Grambsch PM (2000) *Modeling Survival Data: Extending the Cox Model*. Springer Science & Business Media

Thomas CD, Cameron A, Green RE, et al (2004) Extinction risk from climate change. *Nature* 427:145–148. doi: 10.1038/nature02121

Valle-Díaz O, Blanco-García A, Bonfil C, et al (2009) Altitudinal range shift detected through seedling survival of *Ceiba aesculifolia* in an area under the influence of an urban heat island. *Forest Ecology and Management* 258:1511–1515. doi: 10.1016/j.foreco.2009.07.001

Velázquez A, Fregoso A, Bocco G, Cortez G (2003) The use of a landscape approach in Mexican forest indigenous communities to strengthen long-term forest management.

Vitt P, Havens K, Kramer AT, et al (2010) Assisted migration of plants: Changes in latitudes, changes in attitudes. *Biological Conservation* 143:18–27. doi: 10.1016/j.biocon.2009.08.015

Williams MI, Dumroese RK (2013) Preparing for Climate Change: Forestry and Assisted Migration. *Journal of Forestry* 111:287–297. doi: 10.5849/jof.13-016

Winder R, Nelson E, Beardmore T (2011) Ecological implications for assisted migration in Canadian forests. *The Forestry Chronicle* 87:731–744.

Woodward FI, Fogg GE, Heber U (1990) The Impact of Low Temperatures in Controlling the Geographical Distribution of Plants [and Discussion]. *Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences* 326:585–593. doi: 10.1098/rstb.1990.0033.

**Table 1.** Average height with standard deviation (in Nov-2013) and data on number of green stems and sprouts for *A. plurijuga* and *C. aesculifolia* at three altitudes tested.

Altitude (m)	<i>A. plurijuga</i>			<i>C. aesculifolia</i>		
	Average Height (cm)	Green Stems (number)	Sprouts (number) in May- 2014	Average Height (cm)	Green Stems (number)	Sprouts (number) in March-2014
<b>2700</b>	9.9 ± 2.1	0	0	9.2 ± 2.2	0	7
<b>2400</b>	10.6 ± 2.3	18	4	9.2 ± 2.8	0	14
<b>2100</b>	11 ± 2.1	7	11	9.5 ± 2	0	18

**Table 2.** Average temperature maximum and minimum (with standard error) registered with data loggers from July 2013 to May 2014, in the three experimental sites at NSJP.

<b>Altitude (m)</b>	<b>Average temperature max/min</b>	<b>Jul-2013 to Sep- 2013</b>	<b>Sep-2013 to Nov- 2013</b>	<b>Nov-2013 to Mar- 2014</b>	<b>Mar-2014 to May- 2014</b>
<b>2700</b>	max	26.9 ± 2.6	24.7 ± 0.5	26.6 ± 1.5	<b>33.8 ± 2.5</b>
	min	9 ± 0.2	6.8 ± 0.2	<b>3.9 ± 0.2</b>	5.8 ± 0.2
<b>2400</b>	max	25.1 ± 0.5	28.9 ± 1.9	28.1 ± 0.6	<b>35.1 ± 0.4</b>
	min	9 ± 0.2° C	8.2 ± 0.2	<b>4.1 ± 0.4</b>	6.7 ± 0.2
<b>2100</b>	max	32.5 ± 1	27.7 ± 0.8	29.3 ± 0.4	<b>43.6 ± 1.4</b>
	min	9.9 ± 0.2	9 ± 0.2	<b>4.5 ± 0.2</b>	6.8 ± 0.2

## Figure legends

**Figure 1.** Target species of TDF. *Albizia plurijuga* (a and b) and *Ceiba aesculifolia* (c and d:) (Left side: seedlings during propagation in shade house, right side: adults in forest remnants).

**Figure 2.** Left side: Study site map in Nuevo San Juan Parangaricutiro, Michoacán, Mexico. Experimental sites at three altitudes S1: 2700; S2: 2400; and S3: 2100 m. Right side: general view of each experimental site.

**Figure 3.** Cox survival analysis for *A. plurijuga* and *C. aesculifolia* during monitoring period (Aug-2013 to May-2014).

**Figure 4.** Number of seeds germinated of *A. plurijuga* and *C. aesculifolia* at three experimental sites during the experiment (Aug-2013 to May-2014).

Figure 1.

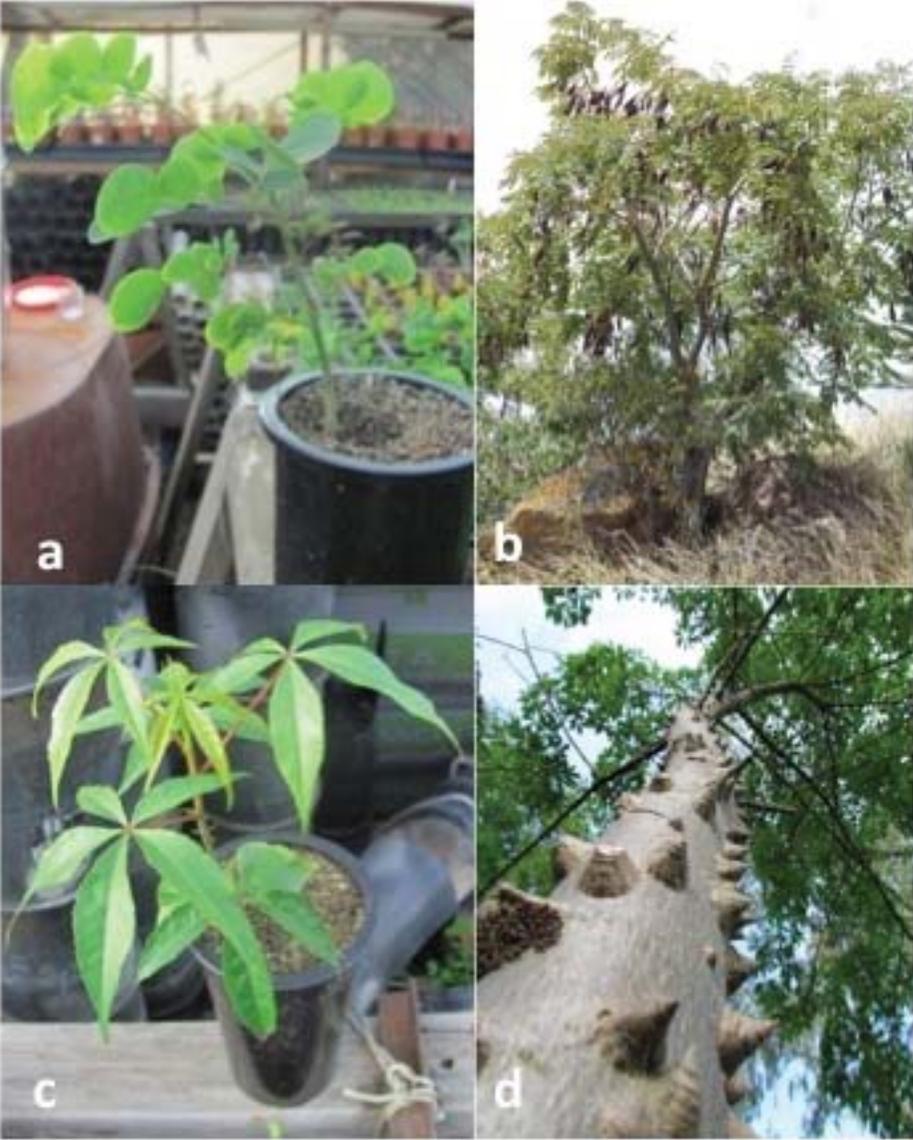


Figure 2

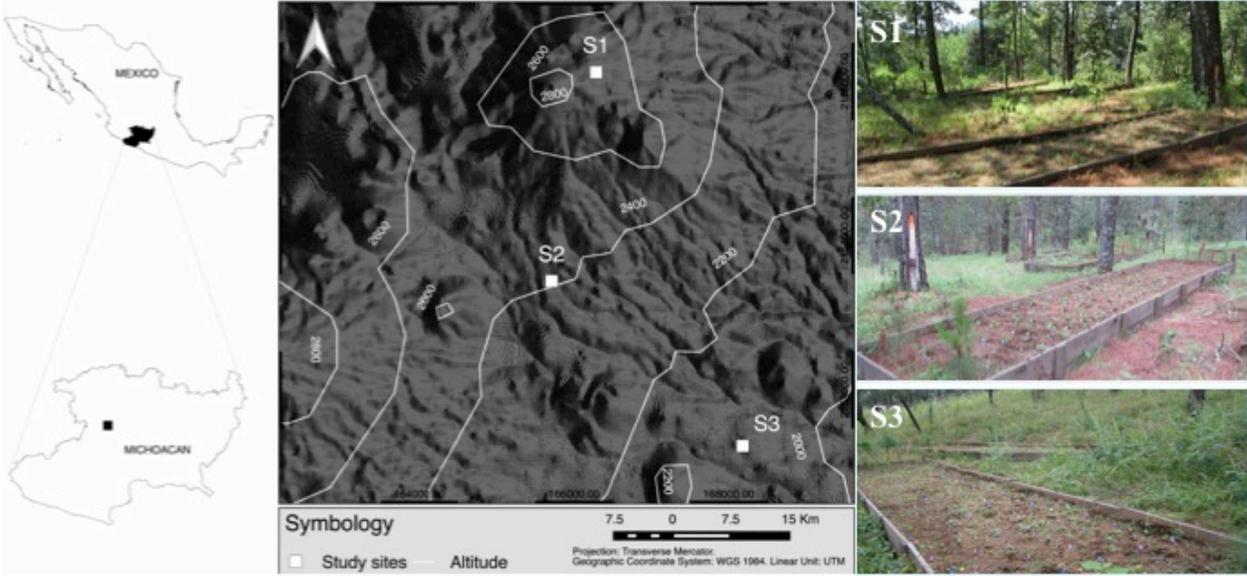


Figure 3

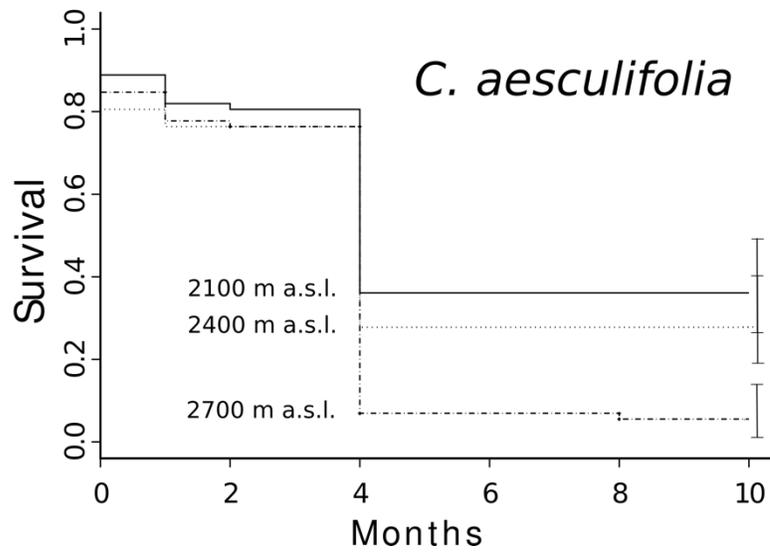
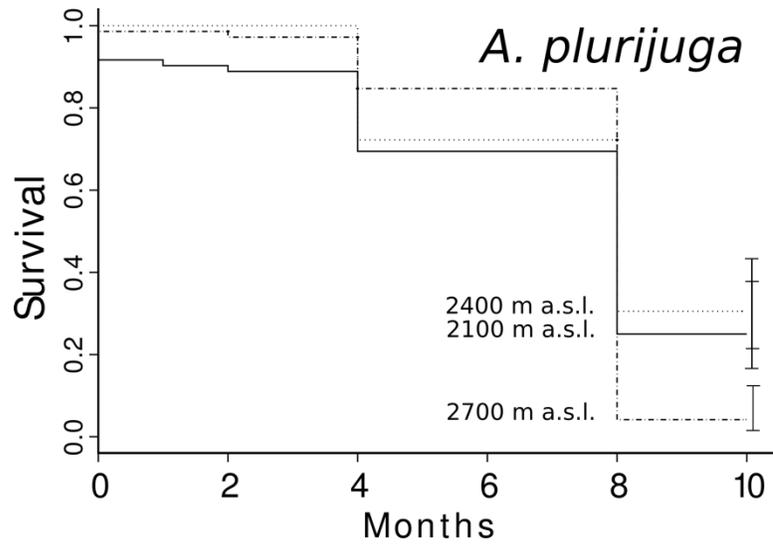
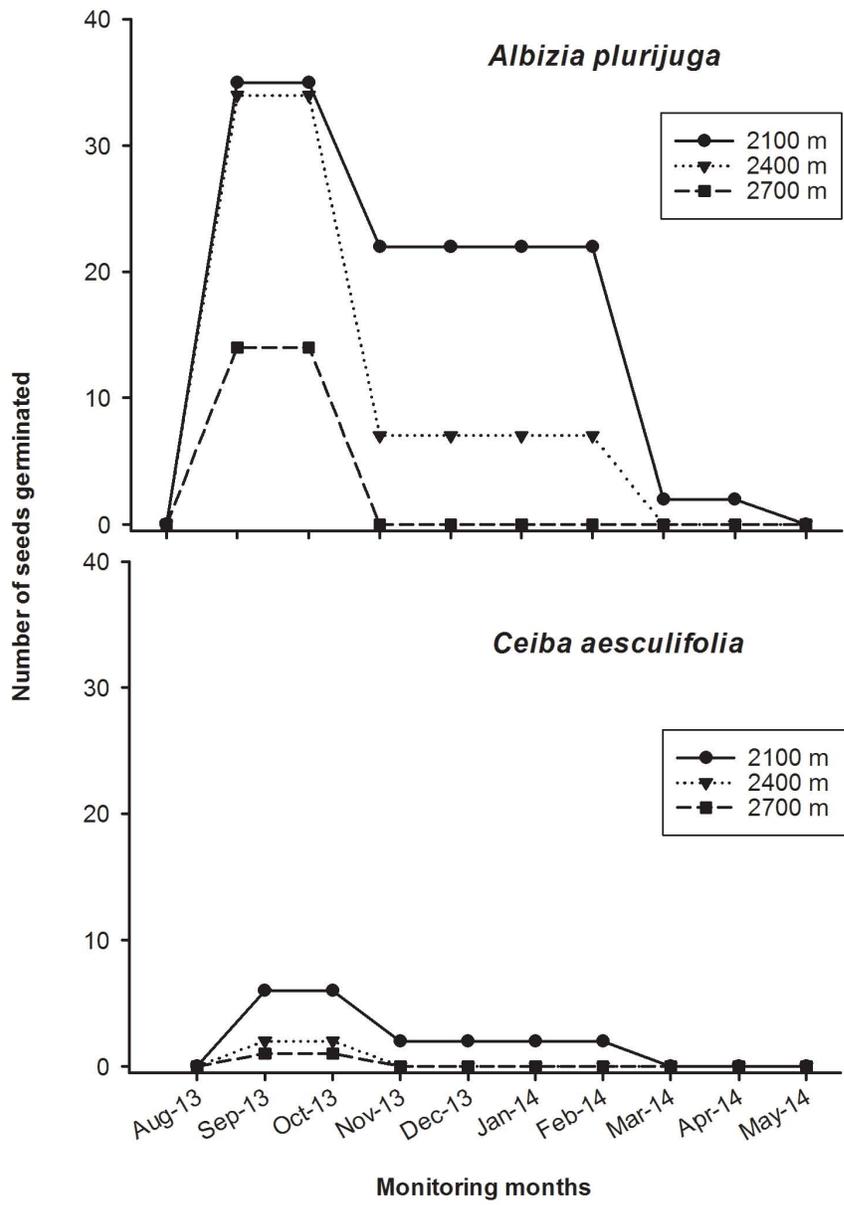


Figure 4



## **CAPÍTULO VI**

### **ESTABLECIMIENTO DE INTERACCIONES ENTRE ARBUSTOS DE BOSQUE TEMPLADO Y JUVENILES DE BOSQUE SECO: EL FENÓMENO DE NODRICISMO PUEDE FAVORECER SU MIGRACIÓN ASISTIDA?**

*Pilar Angélica Gómez-Ruiz, Carlos Martorell,  
Francisco Mora Ardila & Roberto Lindig-Cisneros*

## Introducción

Las interacciones positivas entre plantas o facilitación se definen como cualquier interacción directa o indirecta entre dos o más organismos que afectan positivamente el desempeño de un organismo sin afectar a la otra especie que está interactuando (Bertness & Leonard 1997) y se reconocen como un factor determinante en la organización, composición y funcionamiento de las comunidades vegetales (Brooker *et al.* 2008). Existe evidencia de este tipo de interacciones en varios ecosistemas desde desiertos hasta comunidades alpinas (Callaway 2007) y pueden ser más comunes en condiciones de alto estrés abiótico y baja presión de depredación, como lo postula la hipótesis del gradiente de estrés (Bertness & Callaway 1994). Los beneficios que pueden darse por medio de la facilitación son principalmente por modificaciones en condiciones abióticas del ambiente donde están presentes las especies (Padilla & Pugnaire 2006). Algunos de los beneficios que puede proporcionar una planta a otra son: i) generación de sombra, que reduce la demanda de evapotranspiración y da protección contra la radiación ultravioleta previniendo la fotoinhibición, además minimiza el efecto de temperaturas extremas y aumenta la humedad del suelo; ii) aporte de nutrientes, que provienen de la hojarasca con lo cual pueden incrementar la fertilidad del suelo; iii) interceptación y condensación de agua por efecto del dosel creando ambientes más húmedos; iv) protección contra daños mecánicos y disminución de la temperatura de las hojas por acción del viento y v) creación de ambientes estables cuando son especies tolerantes a altos niveles de perturbación favoreciendo a las especies que no están adaptadas a estas condiciones (Callaway 1995, 2007; Gómez-Aparicio *et al.* 2004).

La principales evidencias de interacciones positivas entre plantas provienen de las especies nodrizas, que son aquellas plantas adultas que tienen una influencia positiva sobre la germinación de semillas y/o el establecimiento de plántulas ubicadas en su cercanía por el mejoramiento de las condiciones abióticas (Holmgren, Scheffer & Huston 1997; Padilla & Pugnaire 2006; Ren, Yang & Liu 2008). Este proceso es de gran importancia para el reclutamiento de especies, sobre todo en sitios de condiciones ambientales adversas (Flores & Jurado 2003; Holmgren & Scheffer 2010). Sin embargo, la ocurrencia de facilitación depende de la combinación entre especies de nodriza y beneficiaria además de las condiciones ambientales predominantes, y los roles de las especies pueden cambiar en donde las beneficiarias se convierten en fuertes competidoras de sus nodrizas al llegar a la madurez (Callaway & Walker 1997). Las interacciones positivas y negativas (*i.e.*

facilitación y competencia) no ocurren de forma aislada en las comunidades de plantas, pueden suceder casi simultáneamente (Callaway 2007). Sin embargo, en pruebas experimentales si la intensidad de la competencia varía en un gradiente de interés y la intensidad de la facilitación es constante, la medida neta de la interacción será equivalente sólo a la competencia (Bruno, Stachowicz & Bertness 2003). Posiblemente por esto la facilitación fue poco considerada dentro de las teorías ecológicas hasta años recientes, a pesar de que ya era reconocida como una interacción importante para el proceso de sucesión considerando el concepto de que las plantas alteran su ambiente y de esta forma puede aumentar el reclutamiento y desempeño de otras especies (Connell & Slatyer 1977).

La mayoría de estudios que han reportado facilitación entre plantas se han desarrollado en ecosistemas de montaña, como bosques templados o ecosistemas alpinos, para determinar el tipo de interacciones presentes en condiciones de alto estrés abiótico. Sin embargo, en otros sistemas como el bosque seco tropical (en adelante BST) que se caracteriza por su marcada estacionalidad lo cual hace que sean ambientes estacionalmente estresantes, son desconocidos los estudios de interacciones. En la actualidad el bosque seco tropical es uno de los ecosistemas más amenazados a nivel mundial (Miles *et al.* 2006), por lo tanto es necesario un mejor entendimiento de su ecología y de cómo se da su sucesión secundaria para un adecuado diseño de estrategias de restauración (Vieira & Scariot 2006) y de igual forma probar teorías y modelos ecológicos (Derroire *et al.* 2016). En este contexto, la facilitación mediada por plantas nodrizas se está empleando como una estrategia de restauración activa (Padilla & Pugnaire 2006) en sitios donde hay serios limitantes para el establecimiento de las especies como alta presión de depredación o un alto nivel de degradación. Esta estrategia podría emplearse para aumentar las probabilidades de éxito de la migración asistida (*i.e.* movimiento voluntario de especies a nuevas localidades Vitt *et al.* 2010) de especies amenazadas, ya que en estos sitios las nuevas condiciones ambientales pueden ser muy extremas y las nodrizas pueden ayudar a reducir los efectos que puedan generar para las especies de interés y mejorar su desempeño. El efecto positivo de las nodrizas bajo estas condiciones podría ser sumar evidencia a favor de que la facilitación es más frecuente bajo condiciones de alto estrés ambiental (Bertness & Callaway 1994).

Para casos de restauración de ecosistemas, emplear plantas nodrizas en ensayos de migración asistida podría aumentar las posibilidades de establecimiento de las especies de interés, lo cual

puede ser utilizado con especies que requieran acciones de conservación en el corto plazo debido a las presiones antrópicas sobre los ecosistemas que las mantienen, como el caso del bosque seco tropical en México. La migración asistida considerada en este trabajo es un movimiento hacia mayor altitud, del límite superior del bosque seco hacia el bosque de pino-encino y en este ecosistema se sabe por ejemplo, del papel del arbusto *Lupinus elegans* favoreciendo la supervivencia de tres especies de coníferas nativas, demostrando la importancia que pueden tener determinadas especies de arbustos en el establecimiento de especies de interés en este ecosistema. Si el resultado neto de las interacciones es positivo, la facilitación puede direccionar procesos sucesionales y usarse como una estrategia de restauración de zonas degradadas (Brooker *et al.* 2008; Gómez-Ruiz, Lindig-Cisneros & Vargas-Ríos 2013) y para rescatar especies que estén en inminente riesgo de extinción, reubicándolas en lugares donde pueden establecerse bajo las nuevas condiciones ambientales.

El objetivo de este trabajo fue evaluar si tres especies de arbustos nativos del bosque de pino-encino actuaban como nodrizas de tres especies de BST: *Albizia plurijuga*, *Cedrela dugesii* y *Ceiba aesculifolia* trasplantadas en un área de mayor altitud respecto a su límite superior de distribución natural. Particularmente queríamos probar si todas o algunas de las especies arbustivas seleccionadas actuaban como nodrizas mejorando el desempeño de las especies de bosque seco en el sitio de trasplante. En segundo lugar, dar evidencia que la migración asistida de estas especies de BST puede ser favorecida por el uso de plantas nodrizas al aumentar sus probabilidades de establecimiento en nuevas localidades que están fuera de su rango de distribución.

## **Métodos**

### Área de estudio

El experimento se realizó en el sector conocido como “Los Volcancitos” (19°25’00” N, 102°11’30” O, 2350 m) dentro de los terrenos de la comunidad de Nuevo San Juan Parangaricutiro (NSJP) en el estado de Michoacán, México. En este lugar tienen una reforestación con especies de pino desde hace cuatro años, por lo cual aun hay bastantes claros con abundante vegetación herbácea y arbustiva que se ha establecido naturalmente (Figura 1).



**Figura 1.** Vista general del área de estudio en Los Volcancitos, NSJP, Michoacán, México.

#### Colecta y propagación de especies de BST

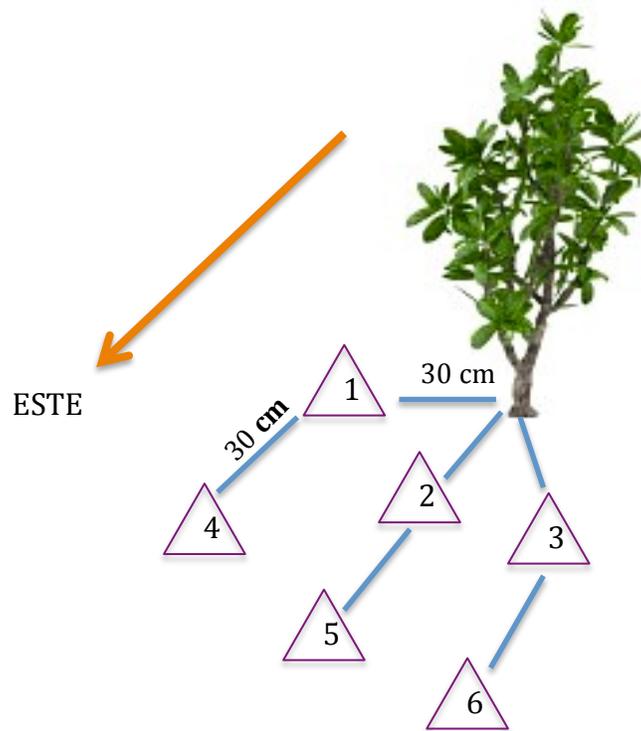
Semillas de las tres especies de bosque seco tropical (*Albizia plurijuga*, *Cedrela dugesii* y *Ceiba aesculifolia*) se colectaron de una población natural en cada caso en los alrededores de la ciudad de Morelia, Michoacán. Posteriormente fueron germinadas y mantenidas durante cinco meses en casa de sombra (Figura 2), ubicada en el Instituto de Investigaciones en Ecosistemas y Sustentabilidad de la Universidad Nacional Autónoma de México, campus Morelia. Durante la fase de crecimiento, las plantas fueron fertilizadas con una solución estándar de 11 macro y micro nutrientes durante cuatro meses.



**Figura 2.** Material vegetal de *Albizia plurijuga* (derecha), *Cedrela dugesii* (centro) y *Ceiba aesculifolia* (izquierda) en fase de crecimiento en casa de sombra (IIES, UNAM, campus Morelia).

### Selección de arbustos nodrizas y establecimiento del experimento

Teniendo en cuenta la presencia y abundancia de varias especies arbustivas de tamaño medio (máximo 1.7 m. de altura) en el área de estudio, se seleccionaron las siguientes especies para ser evaluadas como nodrizas de las especies de bosque seco: *Ceanothus caeruleus* (Rhamnaceae), *Eupatorium arsenei* (Asteraceae) y *Salvia mexicana* (Lamiaceae) (Figura 3). El número de individuos de cada especie empleado en el experimento fue variable debido a su abundancia: 20, 11 y 29 respectivamente. Previo al montaje del experimento se hizo una remoción de toda la vegetación alrededor de los arbustos nodriza. El diseño del modelo de siembra tiene dos distancias a la planta nodriza: 30 y 60 cm, con seis individuos trasplantados en total (diseño completo), dos de cada especie de BST. En cada distancia se sembró un individuo de cada especie de bosque seco de forma aleatoria con una separación entre ellos de aproximadamente 20 cm. Todas las plantas se trasplantaron en el costado que daba al este de las nodrizas (Figura 3).



**Figura 3.** Arriba: especies de arbustos nodriza seleccionadas: a) *Ceanothus caeruleus* (b) *Eupatorium arsenei* y (c) *Salvia mexicana* Abajo: esquema de diseño de siembra, los números indican las posiciones donde se sembraron las especies de BST.

Al momento de llevar las plantas a campo, habían 120 individuos *Albizia plurijuga* y *Ceiba aesculifolia* pero sólo 66 de *Cedrela dugesii* debido a una menor tasa de germinación. Por tal razón, el montaje del experimento se mantuvo con el diseño de siembra de seis individuos hasta que se acabó el material de *Cedrela dugesii* y luego se siguió el trasplante sólo con las otras dos especies, por lo tanto algunos arbustos nodriza quedaron con un total de cuatro individuos (diseño parcial).

En total se emplearon 60 individuos de arbustos nodrizas, en la tabla 1 se presenta un resumen del número de individuos de arbustos nodrizas de cada especie y para cada diseño de siembra. Las variables evaluadas en el experimento fueron supervivencia, altura y tasa de crecimiento relativo (TCR) de todos los individuos de las tres especies en dos periodos de monitoreo: noviembre 2014 (tres meses después del montaje) y febrero 2015. No fue posible continuar con la evaluación del desempeño de las plantas por causas externas al experimento. El cálculo de la TCR se hizo con base en la siguiente fórmula:

$$TCR = (LOG(AltFeb) - LOG(AltNov))/3(meses)$$

**Tabla 1.** Número de individuos de arbustos nodriza empleados con el diseño completo y parcial

<b>Nodriza</b>	<b>Diseño completo (6 plantas)</b>	<b>Diseño parcial (4 plantas)</b>
<i>Ceanothus caeruleus</i>	13	7
<i>Eupatorium arsenei</i>	8	3
<i>Salvia mexicana</i>	12	17
<b>Total individuos</b>	33	27

#### *Análisis estadístico*

Se ajustaron modelos lineales generalizados mixtos para explicar la variación en la supervivencia y tasa de crecimiento relativo de las especies de bosque seco. En ambos casos la especie de nodriza, la distancia a la misma y la especie de bosque seco fueron incluidas como factores fijos en el modelo, mientras que los individuos de las nodrizas se incluyeron como un factor aleatorio. En el caso de la supervivencia se ajustaron modelos independientes para los datos de noviembre y febrero. Para la tasa de crecimiento relativo se incluyeron los tres factores fijos como variables predictoras pero no se incluyó la altura en Nov-2014 puesto que esta variable ya estaba incluida en la estimación de la TCR. Para la supervivencia se empleó una distribución binomial, mientras que para la TCR se empleó una distribución normal.

Para ambas variables respuesta se ajustó inicialmente el modelo más complejo posible, que incluía todas las interacciones entre los factores fijos, usando las funciones "glmer" en el caso de la supervivencia y "lmer" para la tasa de crecimiento, de la librería lme4 para R (Bates *et al.* 2015). Este modelo fue reducido empleando una aproximación de información basada en la minimización

del Criterio de Información de Akaike corregido para muestras pequeñas (AICc) (Burnham & Anderson 2004). Para la reducción del modelo se utilizó la función "dredge" de la librería MuMIn para R (Barton 2016) y con base en el valor del AICc se escogieron los mejores modelos hasta aquellos que tuvieran una diferencia menor a 2 unidades respecto al modelo con el AICc más bajo. Finalmente, empleando la función "pairs" de la librería lsmeans para R (Lenth 2016) se realizaron pruebas a posteriori para establecer entre cuáles niveles de los factores incluidos en el modelo reducido existían diferencias significativas en la supervivencia o el crecimiento. Se utilizó un ajuste Tukey para mantener un valor de alfa global de 0.05. Todos los análisis se hicieron en R versión 3.3.1 (R Core Team 2016).

## Resultados

### *Supervivencia*

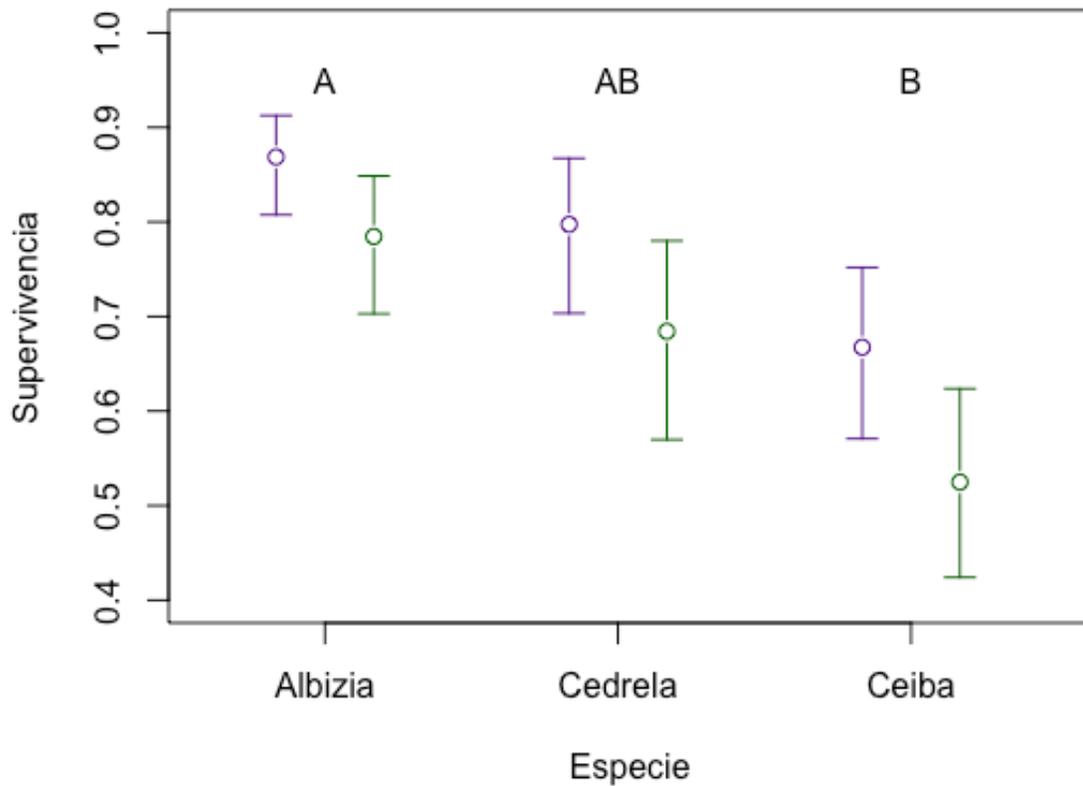
De los 306 individuos sembrados de las tres especies de BST, 194 sobrevivieron hasta Febrero 2015 (63% general). Por especie, la supervivencia fue la siguiente *Albizia plurijuga* (72%), *Cedrela dugesii* (65%) y *Ceiba aesculifolia* (55%). Con base en el criterio de AICc, el mejor modelo para explicar la supervivencia en Nov-2014 es el nulo, es decir, aquel que no contiene ninguna de los factores fijos evaluados. En el caso de Feb-2015 el mejor modelo para explicar la supervivencia es el que incluye a la especie de bosque seco y la distancia de siembra a la nodriza (Tabla 2).

**Tabla 2.** Mejores modelos explicativos con base en el Criterio de Información de Akaike corregido para muestras pequeñas (AICc). Se presentan además los modelos con delta AICc <2 que incluyen efectos aditivos entre factores (+) e interacciones entre ellos (:). Nodriza (*Ceanothus caeruleus*, *Eupatorium arsenei* y *Salvia mexicana*), distancia (30 y 60 cm.) y spBST (*Albizia plurijuga*, *Cedrela dugesii* y *Ceiba aesculifolia*).

<b>Variable respuesta</b>	<b>Factores fijos de los mejores modelos</b>	<b>AICc</b>
<b>Supervivencia Nov-2014</b>	Ninguno (modelo nulo)	<b>211.4</b>
	Distancia	212.4
	spBST	212.8
	Nodriza	213.1

<b>Supervivencia Feb-2015</b>	Distancia + spBST	<b>340.0</b>
	Distancia + Nodrizas + spBST	341.4
	spBST	341.5
<b>TCR</b>	Distancia + Nodrizas + spBST + Dist:Nod + Nod:spBST	-835.3
	Nodrizas + spBST + Nod:spBST	-835.0

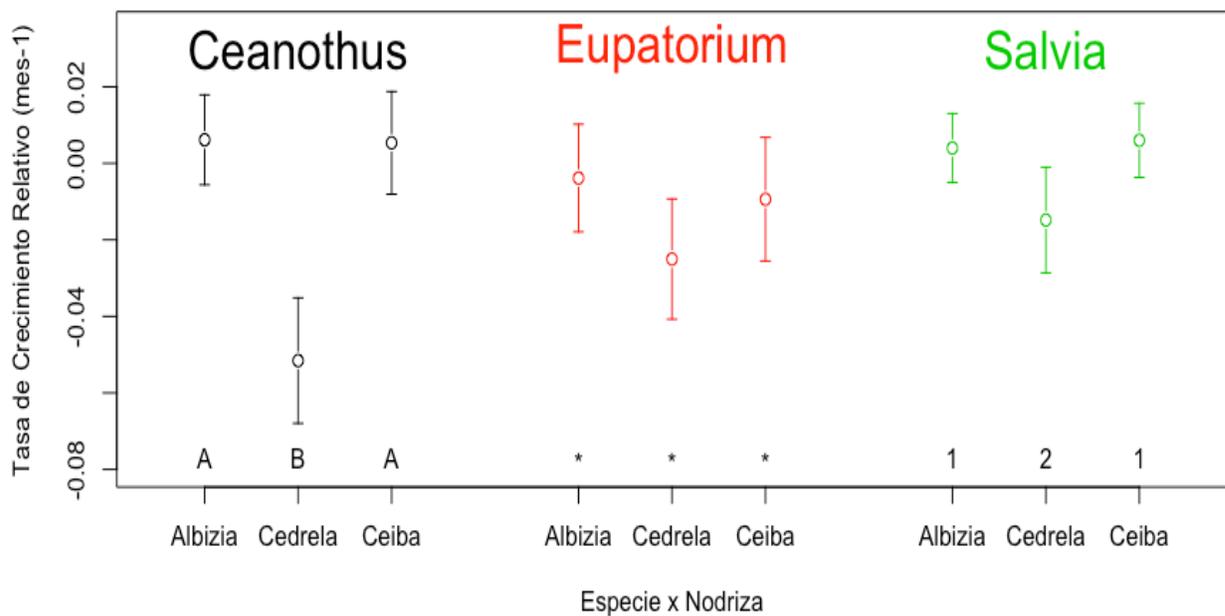
Teniendo en cuenta el resultado de los modelos, en el caso de la supervivencia en Nov-2014 no se hizo ningún análisis posterior ya que el mejor modelo fue el nulo, que no incluía ninguno de los factores evaluados. Para Feb-2015 se obtuvo que el mejor modelo incluía la distancia de siembra y las especies de bosque seco. Las pruebas *a posteriori* mostraron que no existen diferencias significativas entre las distancias, aunque esta variable esté incluida en el mejor modelo. Se encontraron diferencias significativas entre *Albizia plurijuga* y *Ceiba aesculifolia* ( $p=0.041$ ) pero no entre *Cedrela dugesii* con *Albizia plurijuga* ni *Ceiba aesculifolia* ( $p>0.05$ ), lo cual se representa en la Figura 4.



**Figura 4.** Probabilidad de supervivencia de *Albizia plurijuga*, *Cedrela dugesii* y *Ceiba aesculifolia* en febrero 2015 respecto a distancia de siembra a la especie nodriza (morado= 30 cm, verde= 60 cm), las barras representan los intervalos de confianza. Las letras representan diferencias con base en las pruebas *a posteriori* con un ajuste de Tukey.

*Tasa de Crecimiento Relativo (TCR)*

En el caso de la TCR, el mejor modelo es aquel que incluye como predictores a los tres factores (Distancia + Nodriza + spBST ) y las interacciones entre dos de ellos (Dist:Nod + Nod:spBST). En las pruebas *a posteriori* se evaluó cada factor por separado y las interacciones mencionadas. De los tres factores, sólo se encontraron diferencias significativas para la especie de bosque tropical: *Cedrela dugesii* tuvo un crecimiento significativamente menor respecto a *Albizia plurijuga* y *Ceiba aesculifolia* ( $p < 0.05$ ) y tuvo el mismo comportamiento con cada una de las tres nodrizas (Figura 5).



**Figura 5.** Tasa de crecimiento relativo (TCR) de *Albizia plurijuga*, *Cedrela dugesii* y *Ceiba aesculifolia* con cada una de las especies de nodrizas empleadas (*Ceanothus caeruleus*, *Eupatorium arsenei* y *Salvia mexicana*). Las barras indican los intervalos de confianza (95%) obtenidos en las pruebas *a posteriori*.

Al considerar las interacciones entre factores, se encontraron diferencias significativas entre algunas combinaciones de nodrizas y especies de bosque seco. Pero ninguna de las combinaciones entre

nodriza y distancias fue significativa. Teniendo en cuenta la TCR promedio de cada especie con cada nodriza (Tabla 3), se puede ver que *Ceanothus caeruleus* parece ser la mejor nodriza seguida de *Salvia mexicana*, mientras que *Eupatorium arsenei* parece tener un efecto negativo en el crecimiento de todas las especies de bosque seco. Igualmente puede verse que la especie que tuvo un menor crecimiento relativo fue *Cedrela dugesii* independiente de la especie nodriza que la acompañaba.

**Tabla 3.** Tasa de crecimiento relativo promedio (de mayor a menor) de las especies de bosque seco tropical (*Albizia plurijuga*, *Cedrela dugesii* y *Ceiba aesculifolia*) con cada una de las especies de nodrizas (*Ceanothus caeruleus*, *Eupatorium arsenei* y *Salvia mexicana*). Las combinaciones con letras diferentes indican diferencias significativas en las pruebas a posteriori.

<b>Nodriza</b>	<b>Spbst</b>	<b>TCR promedio</b>	<b>lower.CL</b>	<b>upper.CL</b>	<b>Comparaciones Múltiples</b>
<i>Ceanothus caeruleus</i>	<i>Albizia plurijuga</i>	0.006122314	-0.005620495	0.017865122	abc
<i>Salvia mexicana</i>	<i>Ceiba aesculifolia</i>	0.005993618	-0.003700257	0.015687493	a
<i>Ceanothus caeruleus</i>	<i>Ceiba aesculifolia</i>	0.005336754	-0.008076227	0.018749735	abc
<i>Salvia mexicana</i>	<i>Albizia plurijuga</i>	0.003982567	-0.005037468	0.013002602	ab
<i>Eupatorium arsenei</i>	<i>Albizia plurijuga</i>	-0.003865598	-0.017917286	0.01018609	abc
<i>Eupatorium arsenei</i>	<i>Ceiba aesculifolia</i>	-0.009398105	-0.025561621	0.00676541	abc
<i>Salvia mexicana</i>	<i>Cedrela dugesii</i>	-0.014825442	-0.028628505	-0.001022378	abc
<i>Eupatorium arsenei</i>	<i>Cedrela dugesii</i>	-0.025031444	-0.040745496	-0.009317391	cd
<i>Ceanothus caeruleus</i>	<i>Cedrela dugesii</i>	-0.051562828	-0.067941305	-0.035184351	d

## Discusión

Los resultados encontrados sugieren el establecimiento rápido de interacciones positivas entre las especies de BST y los arbustos nodriza. En el caso de la supervivencia, para Nov-2014 ningún factor causó un efecto significativo, mientras que en Feb-2015 la distancia de siembra a la nodriza y la especie en sí misma fueron los más influyentes en la respuesta de las especies. El crecimiento de las especies fue afectado por todos los factores e interacciones entre ellos, principalmente en relación con la planta nodriza y la especie de BST. La especie que mejor desempeño tuvo fue *Albizia plurijuga* que además de tener mayor supervivencia fue la de mayor crecimiento. Mientras que *Ceiba aesculifolia* fue la especie con menor supervivencia y *Cedrela dugesii* la de menor crecimiento.

La facilitación o las interacciones positivas están influenciadas por múltiples factores y en este caso se puede ver que aunque la nodriza no fue el factor más determinante para la supervivencia y el crecimiento, se evidenció el papel diferencial de las tres especies arbustivas actuando como nodrizas. Esto se debe a que existe una especificidad de las interacciones entre especies (Callaway 1998), una planta puede ser buena nodriza para una especie pero no para otras. El balance de la facilitación depende de los rasgos de las especies que están interactuando, como estadio del ciclo de vida, fisiología, herbivoría, tolerancia a la sombra, tamaño y densidad. En el caso de la supervivencia, hubo una reducción importante de Nov-2014 a Feb-2015, esto debido principalmente a las condiciones frías típicas de la época sumado a que este sitio está más arriba del área de distribución de las especies, por lo cual las condiciones climáticas pudieron ser más adversas para especies de BST. En Feb-2015 vemos que la supervivencia depende de la especie de BST y la distancia de siembra a la nodriza, esto significa que cada especie de acuerdo a sus características biológicas está en capacidad de responder diferencialmente a ciertas condiciones y el papel de la distancia sugiere que a mayor cercanía a las plantas nodriza sí hubo un efecto benéfico que ayudó a mantenerlas vivas. Esto último puede deberse al mejoramiento microclimático que estaban generando las nodrizas (Padilla & Pugnaire 2006) y que fue más evidente bajo estas condiciones de alto estrés ambiental donde se hacen más comunes las interacciones positivas (Bertness & Callaway 1994). Aunque la especie de nodriza no haya sido un factor significativo para la supervivencia, el hecho de que la distancia de siembra lo haya sido sugiere que las especies de BST se estaban beneficiando de estar cerca de otras especies que pudieron mejorar las condiciones microclimáticas,

especialmente las bajas temperaturas características de la época en la que se desarrolló el experimento.

Con los datos de crecimiento relativo es posible ver más detalladamente el papel que tuvieron las tres especies de plantas nodriza seleccionadas. Según la evidencia experimental existente, el hábito arbustivo parece ser la mejor forma de vida para actuar como nodriza (Gómez-Aparicio *et al.* 2004; Bonanomi, Incerti & Mazzoleni 2011) y considerando que las tres especies usadas como nodrizas son arbustos, esperábamos un efectos positivos de todas, sin embargo no fueron igualmente buenas nodrizas. En términos de eficiencia, una planta será mejor nodriza dependiendo de que pueda proveer más beneficios a las plantas de su entorno, por efectos directos (i.e poca interferencia por acceso a recursos, regulación de la temperatura a nivel de suelo, reducción de la radiación solar) e indirectos (reducción de la presión por herbívoros, atracción de polinizadores y dispersores) (Callaway 2007). Lo que se encontró en este estudio es que la facilitación parece que fue generada por efectos directos principalmente, es decir cambios en las condiciones microambientales y que las mejores nodrizas fueron *Ceanothus caeruleus* y *Salvia mexicana* mientras que *Eupatorium arsenei* no parece beneficiar a las plantas que crecen en su entorno. Estas diferencias pueden estar relacionadas con la arquitectura de las plantas, ya que esto puede influir mucho en que tanta sombra pueden generar y la intercepción de lluvia (Padilla & Pugnaire 2006) y también si producen algún tipo de sustancias alelopáticas. *Ceanothus caeruleus* alcanza la mayor altura entre las tres especies arbustivas y tiene bastantes ramificaciones desde la base, sin embargo crece mucho más verticalmente que horizontalmente, por lo cual puede cubrir un poco a las plantas que están a su alrededor lo suficiente para reducir el efecto de la radiación o las bajas temperaturas, pero no tanto como para impedir su desarrollo. La sombra generada por las plantas nodrizas reduce las amplitudes térmicas y disminuye la evaporación del agua del suelo, lo cual puede favorecer el crecimiento de los juveniles (Armas & Pugnaire 2005). Por otro lado, *Eupatorium arsenei* no benefició a ninguna de las especies de BST posiblemente debido a que la planta produce compuestos alelopáticos, lo cual se ha registrado para otras especies de este género (Melhorança Filho *et al.* 2014). Este efecto negativo de *Eupatorium arsenei* fue evidenciado en el análisis de los datos ya que al considerar la distancia se vio que las plantas de BST sobrevivieron y crecieron más cuando estaban lejos del arbusto (60 cm).

En este trabajo además esperar interacciones positivas entre las especies, esperábamos que igualmente la asociación entre especies de bosque seco y nodrizas promoviera el éxito de la migración asistida, ya que el sitio de estudio está fuera del área de distribución de las tres especies de BST. Ya que los resultados sugieren que si hay facilitación por parte de las nodrizas, podría esperarse que el establecimiento de las especies en nuevas localidades sea más factible si se utilizan plantas nodrizas en el proceso de migración asistida. A la fecha, muchas las translocaciones de plantas han fallado (Schwartz 2016), posiblemente porque para estas especies el cambio de condiciones climáticas ha sido intolerable, pero si tuvieran la ayuda de especies locales de los ecosistemas receptores podría esperarse que tengan más probabilidades de sobrevivir y establecerse. La migración asistida es una opción viable para muchas especies que están en riesgo de extinción (Vitt, Havens & Hoegh-Guldberg 2009), sobre todo para aquellas con limitada capacidad de dispersión, ciclo de vida largo y poblaciones fragmentadas como el caso de las especie de estudio. Considerando la importancia de la facilitación en la dinámica de las comunidades de plantas, la utilización de plantas nodrizas es un mecanismo necesario para introducir especies de interés a los ecosistemas (Valiente-Banuet & Ezcurra 1991).

Entre los propósitos de la restauración ecológica está acelerar las trayectorias sucesionales de los ecosistemas. Para hacer esto es común la introducción de especies deseadas (Gómez-Aparicio 2009), que puedan mejorar las condiciones de los ecosistemas degradados para facilitar su recuperación. Para lograr esto se puede hacer uso de las interacciones positivas entre nodrizas y beneficiarias, que son un caso de asociación espacial más beneficiosa que perjudicial para las comunidades vegetales y esto puede ser de gran utilidad para el éxito de programas de restauración. Usar arbustos nodriza nativos de los sitios a restaurar no sólo ahorra costos, también puede dar cierta ventaja a las especies beneficiarias ya que están siendo favorecidas por especies que ya están totalmente adaptadas a las condiciones del ecosistema (Gómez-Ruiz *et al.* 2013). Aprovechar las interacciones positivas entre plantas puede ser muy importante para la configuración de las comunidades vegetales (Callaway 2007). Bajo las actuales condiciones de cambios climáticos acelerados, es importante aceptar que las condiciones del futuro serán diferentes del pasado y presente, lo cual nos obliga a manejar los bosques de nuevas maneras (Millar, Stephenson & Stephens 2007). Las asociaciones que se presenten entre especies, sea de forma natural o por manipulación humana, pueden determinar la funcionalidad de muchos ecosistemas en un futuro próximo, lo cual puede influir en la conformación de ecosistemas emergentes (Hobbs et al. 2006,

2009) en los cuales se busca principalmente mantener la funcionalidad del ecosistema más que su composición basada en aspectos históricos (Higgs 2016). La influencia del hombre para estas nuevas reorganizaciones puede darse con estrategias como la migración asistida, en donde se decide deliberadamente que especies se mueven y a donde. Esto sumado a la selección de especies con potencial de nodrizas puede asegurar el éxito de la migración asistida. El aporte fundamental de este estudio es generar evidencia que sugiere la existencia de efectos positivos de los arbustos nodrizas sobre el desempeño de las especies de BST en un sitio fuera de su área de distribución, con lo cual se puede favorecer la implementación de la migración asistida para estas especies.

### **Agradecimientos**

A la comunidad de Nuevo San Juan Parangaricutiro por permitir el desarrollo de este experimento en sus terrenos. A las personas de la comunidad y compañeros del IIES que ayudaron en el montaje del experimento. En especial a Francisco Mora Ardila por su asesoría y ayuda con los análisis estadísticos.

## Literatura citada

- Armas, C. & Pugnaire, F.I. (2005) Plant interactions govern population dynamics in a semi-arid plant community. *Journal of Ecology*, **93**, 978–989.
- Bertness, M.D. & Callaway, R. (1994) Positive interactions in communities. *Trends in Ecology & Evolution*, **9**, 191–193.
- Bertness, M.D. & Leonard, G.H. (1997) The Role of Positive Interactions in Communities: Lessons from Intertidal Habitats. *Ecology*, **78**, 1976–1989.
- Bonanomi, G., Incerti, G. & Mazzoleni, S. (2011) Assessing occurrence, specificity, and mechanisms of plant facilitation in terrestrial ecosystems. *Plant Ecology*, **212**, 1777–1790.
- Brooker, R.W., Maestre, F.T., Callaway, R.M., Lortie, C.L., Cavieres, L.A., Kunstler, G., Liancourt, P., Tielbörger, K., Travis, J.M.J., Anthelme, F., Armas, C., Coll, L., Corcket, E., Delzon, S., Forey, E., Kikvidze, Z., Olofsson, J., Pugnaire, F., Quiroz, C.L., Saccone, P., Schifffers, K., Seifan, M., Touzard, B. & Michalet, R. (2008) Facilitation in plant communities: the past, the present, and the future. *Journal of Ecology*, **96**, 18–34.
- Bruno, J.F., Stachowicz, J.J. & Bertness, M.D. (2003) Inclusion of facilitation into ecological theory. *Trends in Ecology & Evolution*, **18**, 119–125.
- Callaway, R.M. (1995) Positive interactions among plants. *The Botanical Review*, **61**, 306–349.
- Callaway, R.M. (1998) Are Positive Interactions Species-Specific? *Oikos*, **82**, 202.
- Callaway, R. (2007) *Positive Interactions and Interdependence in Plant Communities*. Springer Netherlands, Dordrecht.
- Callaway, R.M. & Walker, L.R. (1997) Competition and Facilitation: A Synthetic Approach to Interactions in Plant Communities. *Ecology*, **78**, 1958–1965.
- Connell JH, Slatyer RO (1977) Mechanisms of succession in natural communities and their role in community stability and organization. *American Naturalist* **111**:1119–1144.
- Derroire, G., Tigabu, M., Odén, P. C., & Healey, J. R. (2016). The effects of established trees on woody regeneration during secondary succession in tropical dry forests. *Biotropica* **48**(3): 290–300
- Flores, J. & Jurado, E. (2003). Are nurse-protégé interactions more common among plants from arid environments? *Journal of Vegetation Science* **14**:911-916.
- Gómez-Aparicio, L. (2009) The role of plant interactions in the restoration of degraded ecosystems: a meta-analysis across life-forms and ecosystems. *Journal of Ecology*, **97**, 1202–1214.
- Gómez-Aparicio, L., Zamora, R., Gómez, J.M., Hódar, J.A., Castro, J. & Baraza, E. (2004) Applying Plant Facilitation to Forest Restoration: A Meta-Analysis of the Use of Shrubs as Nurse Plants. *Ecological Applications*, **14**, 1128–1138.

- Gómez-Ruiz, P.A., Lindig-Cisneros, R. & Vargas-Ríos, O. (2013) Facilitation among plants: A strategy for the ecological restoration of the high-andean forest (Bogotá, D.C.-Colombia). *Ecological Engineering*, **57**, 267–275.
- Higgs, E. (2016). Novel and designed ecosystems. *Restoration Ecology*.
- Holmgren, M. & Scheffer, M. (2010) Strong facilitation in mild environments: the stress gradient hypothesis revisited: Strong facilitation in mild environments. *Journal of Ecology*, **98**, 1269–1275.
- Holmgren, M., Scheffer, M. & Huston, M.A. (1997) The Interplay of Facilitation and Competition in Plant Communities. *Ecology*, **78**, 1966–1975.
- Melhorança Filho, A.L., Silva, J.E.N., Araújo, M.L. & de Oliveira Silva, R.G.P. (2014) Potencialidade alelopática de oaca (*Eupatorium laevigatum* lam.) sobre alface (*Lactuca sativa* l.). *Ensaio e Ciência: C. Biológicas, Agrárias e da Saúde*, **17**.
- Miles, L., Newton, A.C., DeFries, R.S., Ravilious, C., May, I., Blyth, S., Kapos, V. & Gordon, J.E. (2006) A global overview of the conservation status of tropical dry forests. *Journal of Biogeography*, **33**, 491–505.
- Millar, C.I., Stephenson, N.L. & Stephens, S.L. (2007) Climate change and forests of the future: managing in the face of uncertainty. *Ecological applications*, **17**, 2145–2151.
- Padilla, F.M. & Pugnaire, F.I. (2006) The role of nurse plants in the restoration of degraded environments. *Frontiers in Ecology and the Environment*, **4**, 196–202.
- Ren, H., Yang, L. & Liu, N. (2008) Nurse plant theory and its application in ecological restoration in lower subtropics of China. *Progress in Natural Science*, **18**, 137–142.
- Schwartz, M.W. (2016) Elucidating biological opportunities and constraints on assisted colonization. *Applied Vegetation Science*, **19**, 185–186.
- Valiente-Banuet, A. & Ezcurra, E. (1991) Shade as a cause of the association between the cactus *Neobuxbaumia tetepo* and the nurse plant *Mimosa luisiana* in the Tehuacan Valley, Mexico. *Journal of Ecology*, **76**, 961–971.
- Vieira, D. & Scariot, A. (2006). Principles of natural regeneration of tropical dry forests for restoration. *Restoration Ecology* **14**: 11–20.
- Vitt, P., Havens, K. & Hoegh-Guldberg, O. (2009) Assisted migration: part of an integrated conservation strategy. *Trends in Ecology & Evolution*, **24**, 473–474.
- Vitt, P., Havens, K., Kramer, A.T., Sollenberger, D. & Yates, E. (2010) Assisted migration of plants: Changes in latitudes, changes in attitudes. *Biological Conservation*, **143**, 18–27.

**Anexo 1.** Resultados de los análisis estadísticos realizados.

*Supervivencia*

Noviembre

Generalized linear mixed model fit by maximum likelihood (Laplace Approximation) ['glmerMod']

Family: binomial ( logit )

Formula: SupNov ~ (1) + (1 | idarb)

Data: datos

AIC	BIC	logLik	deviance	df.resid
211.4	218.8	-103.7	207.3	304

Scaled residuals:

Min	1Q	Median	3Q	Max
-2.7835	0.1783	0.1901	0.1901	1.3000

Random effects:

Groups Name	Variance	Std.Dev.
-------------	----------	----------

idarb (Intercept)	2.807	1.675
-------------------	-------	-------

Number of obs: 306, groups: idarb, 60

Fixed effects:

	Estimate	Std. Error	z value	Pr(> z )
(Intercept)	2.9290	0.4918	5.956	2.59e-09 ***

---

Signif. codes: 0 '\*\*\*' 0.001 '\*\*' 0.01 '\*' 0.05 '.' 0.1 ' ' 1

Febrero

Generalized linear mixed model fit by maximum likelihood (Laplace Approximation) ['glmerMod']

Family: binomial ( logit )

Formula: SupFeb ~ (distancia + spbst) + (1 | idarb)

Data: datos

AIC	BIC	logLik	deviance	df.resid
340.0	358.4	-164.9	329.8	301

Scaled residuals:

Min	1Q	Median	3Q	Max
-3.3799	-0.4706	0.2440	0.4430	2.1173

Random effects:

Groups Name	Variance	Std.Dev.
-------------	----------	----------

idarb (Intercept)	4.375	2.092
-------------------	-------	-------

Number of obs: 306, groups: idarb, 60

Fixed effects:

	Estimate	Std. Error	z value	Pr(> z )
(Intercept)	1.8896	0.4558	4.146	3.39e-05 ***
distancia60	-0.5971	0.3208	-1.861	0.06268 .
spbstCedrela	-0.5192	0.4544	-1.142	0.25326
spbstCeiba	-1.1929	0.3740	-3.190	0.00142 **

---

Signif. codes: 0 '\*\*\*' 0.001 '\*\*' 0.01 '\*' 0.05 '.' 0.1 ' ' 1

Correlation of Fixed Effects:

(Intr)	dstn60	spbstCd
distancia60	-0.427	
spbstCedrel	-0.379	0.025
spbstCeiba	-0.522	0.069 0.442

*TCR*

Linear mixed model fit by REML ['lmerMod']

Formula: RGR ~ (nodriza \* distancia \* spbst) + (1 | idarb)

Data: alt

REML criterion at convergence: -670.8

Scaled residuals:

Min	1Q	Median	3Q	Max
-3.4134	-0.3524	0.0492	0.4486	3.1392

Random effects:

Groups	Name	Variance	Std.Dev.
idarb	(Intercept)	0.0001391	0.01180
	Residual	0.0006175	0.02485

Number of obs: 194, groups: idarb, 53

Fixed effects:

	Estimate	Std. Error	t value
(Intercept)	1.559e-02	1.637e-02	0.952
nodrizaEupatorium	-1.703e-02	2.595e-02	-0.656
nodrizaSalvia	-6.495e-03	2.038e-02	-0.319
distancia	-2.140e-04	3.344e-04	-0.640
spbstCedrela	-1.743e-02	2.761e-02	-0.631
spbstCeiba	1.316e-02	2.487e-02	0.529
nodrizaEupatorium:distancia	1.593e-04	5.294e-04	0.301
nodrizaSalvia:distancia	9.847e-05	4.234e-04	0.232
nodrizaEupatorium:spbstCedrela	-2.674e-02	4.074e-02	-0.656
nodrizaSalvia:spbstCedrela	-2.123e-02	3.555e-02	-0.597
nodrizaEupatorium:spbstCeiba	-5.416e-02	3.814e-02	-1.420

nodrizaSalvia:spbstCeiba	-1.146e-02	3.042e-02	-0.377
distancia:spbstCedrela	-9.101e-04	5.962e-04	-1.527
distancia:spbstCeiba	-3.153e-04	5.196e-04	-0.607
nodrizaEupatorium:distancia:spbstCedrela	1.430e-03	8.529e-04	1.677
nodrizaSalvia:distancia:spbstCedrela	1.359e-03	7.656e-04	1.775
nodrizaEupatorium:distancia:spbstCeiba	1.117e-03	8.185e-04	1.365
nodrizaSalvia:distancia:spbstCeiba	3.224e-04	6.447e-04	0.500

Pruebas a posteriori

contrast	estimate	SE	df	t.ratio	p.value
Ceanothus - Eupatorium	-0.0006028709	0.007160574	46.23	-0.084	0.9961
Ceanothus - Salvia	-0.0117515012	0.006058004	51.48	-1.940	0.1379
Eupatorium - Salvia	-0.0111486303	0.006576612	44.49	-1.695	0.2183

contrast	estimate	SE	df	t.ratio	p.value
Albizia - Cedrela	0.032552999	0.005109182	161.47	6.371	<.0001
Albizia - Ceiba	0.001435672	0.004550433	146.13	0.316	0.9466
Cedrela - Ceiba	-0.031117327	0.005360444	157.83	-5.805	<.0001

## **CAPÍTULO VII**

### **DISCUSIÓN GENERAL Y CONCLUSIONES**

*Pilar Angélica Gómez-Ruiz*

Esta tesis se fundamentó en la necesidad de estimar el desempeño de tres especies de interés particular a estrategias experimentales de manejo en respuesta al cambio climático, que junto a las acciones humanas están causando una gran crisis de pérdida de biodiversidad y ecosistemas en el mundo. Mi propósito principal era generar información que pueda ser usada en el planteamiento opciones viables de conservación y restauración ecológica de las especies: *Albizia plurijuga*, *Cedrela dugesii* y *Ceiba aesculifolia*. Las cuales fueron seleccionadas principalmente por ser especies que están bajo algún nivel de amenaza (SEMARNAT 2010) debido a la reducción de sus poblaciones, ya que el bosque seco tropical de la región del Bajío mexicano ha perdido hasta el 90% de su cobertura original (Rzedowski *et al.* 2014). También se escogieron por su importancia en procesos de restauración ecológica (Encino-Ruiz *et al.* 2013). Las estrategias evaluadas abarcan desde la fisiología de cada especie hasta sus interacciones con otras especies; empezando con la evaluación de la tolerancia a las heladas y si ésta puede incrementarse con la fertilización con potasio, luego determinar su desempeño en un experimento de migración asistida en tres elevaciones más allá de su área de distribución natural y por último evaluar la interacción con otras especies para determinar si existían interacciones positivas que favorecieran la migración asistida.

De esta investigación, los principales aportes son i) dar evidencia del papel positivo del potasio en aumentar la tolerancia a heladas de *A. plurijuga*, *C. dugesii* y *C. aesculifolia* en condiciones de laboratorio, ii) probar la viabilidad de la migración asistida para *A. plurijuga* y *C. aesculifolia* manejando unos rangos de translocación no muy lejos de su límite superior de distribución y iii) indicar que el uso de arbustos nodrizas favorece el desempeño de las especies que se establecen en su cercanía y que este proceso puede favorecer la migración asistida de estas especies. Esta investigación no tiene precedentes para estas especies ni para el ecosistema, por lo tanto la información obtenida puede ser útil para orientar la planificación de estrategias de manejo de las especies en un futuro cercano y para ser referencia de estudios similares en otras especies de este mismo ecosistema u otros. Aunque esta tesis no se desarrolló a escala poblacional o paisajística, la información biológica obtenida de cada especie da más herramientas para estimar cómo sería su respuesta bajo determinadas condiciones experimentales y de campo, lo cual es una frecuente limitación al momento de planear acciones de restauración ecológica por el desconocimiento de cómo las especies de interés van a responder o desempeñarse en determinadas estrategias. Una mala selección de especies puede causar resultados no exitosos respecto a la recuperación de un ecosistema y también puede causar efectos negativos sobre otras especies.

El destino de las especies bajo las actuales condiciones de degradación ambiental, se resume en que sólo podrán adaptarse o migrar para evitar la extinción (Aitken *et al.* 2008). Esto es un reto importante para especies arbóreas como las de este estudio, porque para lograr adaptarse a nuevas condiciones ambientales necesitarían una amplia plasticidad fenotípica y varias generaciones que fijen esos cambios a nivel genético (Pigliucci *et al.* 2006). Lo cual no es el caso de ninguna de las especies de esta investigación, por lo cual la adaptación es poco probable aunque se está observando que ya presentan algunas modificaciones en los periodos de fenología (datos no publicados). Para que puedan migrar por sí mismas a nuevas localidades tienen la limitación de que su dispersión no muy efectiva para extenderse a grandes distancias, sumado a la fragmentación y reducción de sus poblaciones que causan la pérdida de conectividad de los remanentes de bosque. Por lo tanto, el panorama a futuro para estas especies no es alentador y por esta razón es viable considerar estrategias como la migración asistida a localidades cercanas de mayor altitud donde en un futuro las especies puedan encontrar analogías climáticas respecto a sus hábitats actuales, que les permitan establecer nuevas poblaciones evitando así el riesgo de extinción.

De las tres especies estudiadas, *A. plurijuga* fue la especie que mostró el mejor desempeño en todos los experimentos, su tolerancia a las heladas simuladas aumentó por acción del potasio y tuvo mayor supervivencia y crecimiento en los experimentos de migración asistida en los cajones experimentales e interacciones con arbustos nodriza. Esto significa que es una especie con un buen potencial adaptativo a nuevas condiciones climáticas y que podría tener la capacidad de establecerse en sitios nuevos donde no están presentes actualmente. Posiblemente exista una plasticidad poblacional que puede ayudar a la especie a responder ante los cambios climáticos que se predicen para la región del Bajío, por lo tanto podrían seleccionarse fenotipos asociados a diferentes poblaciones y con ellos poner a prueba diferentes rangos de migración. Según los resultados obtenidos, *A. plurijuga* tendría el potencial de establecerse hasta 400 m más arriba de su límite de distribución altitudinal, aunque su desempeño sea limitado al incrementar la distancia altitudinal respecto a sus áreas de distribución. *C. dugesii* también fue favorecida por el potasio para incrementar su tolerancia a las heladas y fue la especie que mejor respondió después de las simulaciones de heladas ya que todos los individuos rebrotaron posteriormente. Esto sugiere que la especie tiene una gran capacidad de recuperación posterior a condiciones de estrés o un disturbio, lo cual la hace una buena candidata para programas de restauración. Para esta especie no se pudo evaluar su desempeño en la migración asistida a diferentes altitudes, pero los resultados del

experimento de nodrizas muestran que sí podría beneficiarse de las interacciones con otras plantas ya que fue la de segunda mejor supervivencia en la distancia más cercana a los arbustos aunque su crecimiento no fue significativo durante el periodo evaluado. Por último *C. aesculifolia* parece ser la especie más sensible de todas y con más dificultad para adaptarse a los futuros cambios climáticos. El potasio no incrementó la tolerancia a heladas de esta especie y fue la que mayor mortalidad tuvo luego de las simulaciones. Su desempeño en campo fue menor que *A. plurijuga* en la migración altitudinal pero mejor que *C. dugesii* en términos de crecimiento con las nodrizas. En general parece *C. aesculifolia* tiene más limitaciones para su manejo por lo cual sería más recomendable hacer experimentos de aclimatación con diversas poblaciones para ver si pueden adquirir más tolerancia a las bajas temperaturas y con ello poder sobrevivir en sitios de más elevación que su límite superior de distribución actual. Teniendo en cuenta los resultados obtenidos en la fase experimental considero que la fertilización con potasio podría beneficiar a las plantas en campo, sin embargo esto no fue comprobado en este estudio. Mientras que en el caso de las interacciones con arbustos nodriza parece que sí pueden tener un efecto benéfico en el establecimiento de las especies en nuevas localidades.

Para estas especies se predice una pérdida de más del 90% de su hábitat natural debido al cambio climático en las próximas décadas (Reyes-Abrego 2014). Ante la poca viabilidad de que el bosque seco tropical de la región pueda restaurarse para mantener las poblaciones hoy presentes, es necesario considerar la implementación de la migración asistida en áreas cercanas a las de su distribución actual. Aunque muchos críticos de la migración asistida afirman que las especies pueden volverse invasoras al llegar a nuevas localidades (Ricciardi & Simberloff 2009). Esto se puede prevenir conociendo muy bien a las especies que quieran ser reubicadas, evaluando previamente su respuesta a las posibles nuevas condiciones estresantes que van a experimentar en los sitios receptores. Estos estudios previos son necesarios para predecir el potencial para la migración o adaptación en respuesta al cambio climático (Armstrong *et al.* 2015). De allí que el interés inicial fue determinar la tolerancia a heladas en estas especies, pensando que la movilización más factible para ellas será a sitios de mayor elevación, más arriba de su límite superior de distribución, en donde muy posiblemente habrá una mayor frecuencia de heladas. El riesgo de movilizar especies potencialmente invasoras quedó descartado en este caso, ya que en el experimento de migración asistida a diferentes elevaciones se obtuvo una muy baja germinación de las semillas de *A. plurijuga* y *C. aesculifolia* y la posterior muerte de todas las plántulas de ambas

especies en las tres elevaciones. Uno de los atributos que caracterizan a las especies invasoras es la alta capacidad de germinación aún en ambientes hostiles (Rejmánek & Richardson 1996), con lo cual pueden incrementar las probabilidades de establecimiento y empezar a competir con las especies nativas del lugar, pero este no fue el caso de las especies estudiadas.

*A. plurijuga*, *C. dugesii* y *C. aesculifolia* son especies típicas del bosque seco tropical de la región del Bajío mexicano y particularmente en este bosque algunos de sus componentes son capaces de tolerar la incidencia repetitiva de heladas durante todos o casi todos los años (Trejo-Vázquez 1999) ya que en esta región el BST alcanza su límite más alto de distribución (Rzedowski & Calderón de Rzedowski 1987), por lo tanto las temperaturas mínimas pueden llegar a ser más bajas que en otras regiones. De acuerdo a esto, podría pensarse en la posibilidad de que estas especies estén un poco aclimatadas a las bajas temperaturas, lo cual podría ser de gran utilidad para la expansión del rango de distribución de las especies (Leiblein-Wild, Kaviani & Tackenberg 2014). Para tener mayor certeza sobre qué tanto pueden estas especies tolerar las heladas, sería necesario hacer un estudio a nivel poblacional para integrar toda la posible variación genotípica existente. En caso de que al considerar diferentes poblaciones, la tolerancia de las especies no sea suficiente para que resistan las bajas temperaturas en sitios altos, habría que probar si la adición de potasio que se sabe es benéfico para aumentar la tolerancia a heladas (Ramírez-Cuevas & Rodríguez-Trejo 2010, Wang *et al.* 2013) y que se comprobó de manera experimental, es igualmente efectivo en campo para los primeros estadios del ciclo de vida, donde las plantas son muy susceptibles.

Aunque el experimento de migración asistida se realizó a pequeña escala, fue suficiente para dar evidencia en dos aspectos importantes, i) respecto a las especies evaluadas (*A. plurijuga* y *C. aesculifolia*) puede decirse que no hay riesgo de llevarlas a nuevas localidades, puesto que no tienen potencial invasivo que afecte negativamente al ecosistema receptor (en este caso bosque de pino-encino). Si las especies siguen la predicción de migrar a sitios más altos, en algunos años la parte baja del bosque de pino-encino tendrá las condiciones climáticas del bosque seco tropical (Sáenz-Romero 2014), por tanto estas especies podrían establecerse desde ahora en estas zonas y ii) la supervivencia y crecimiento fueron muy bajas para ambas especies en la cota altitudinal más alta (2700 m) ya que representó un cambio de 825 m para *A. plurijuga* y 635 m para *C. aesculifolia* respecto a los sitios de colecta de las semillas utilizadas, esto significa que los rangos de tolerancia climática de estas especies son más conservativos por lo cual tienen más limitaciones para adaptarse

a las condiciones de nuevos sitios. Sería recomendable hacer el movimiento de especies en intervalos de altitud más estrechos, gradualmente aumentando cada 100 m y que no sobrepasen los 500 m para permitir que las especies se adapten progresivamente y así tener mayores probabilidades de establecimiento, considerando que el cambio de las condiciones ambientales en el gradiente altitudinal será gradual.

La estrategia combinada de migración asistida con plantas nodrizas puede ser de gran utilidad para aprovechar las especies residentes en el ecosistema receptor de forma que se generen interacciones entre las especies que puedan favorecer a las que están llegando. No hay forma de saber previamente el resultado de la interacción porque pueden no darse las condiciones para que haya nodricismo, sólo se puede saber probando los pares de especies, ya que una nodriza puede ser efectiva para una especie pero no para otra (Callaway 1998). En esto también hay aspectos filogenéticos que influyen el tipo de interacciones que pueden darse entre las plantas (Valiente-Banuet *et al.* 2006). Los arbustos que utilizamos como nodrizas A) *Ceanothus caeruleus*, B) *Salvia mexicana* y C) *Eupatorium arsenei* tuvieron un efecto diferencial en las especies de bosque seco, las dos primeras especies mostraron un potencial de nodrizas que no fue el caso de *E. arsenei* probablemente por ser una especie alelopática. Los resultados de este experimento dan evidencia a favor de que los arbustos son una forma de vida adecuada para emplearse como nodrizas, como se ha visto en otros estudios (Castro *et al.* 2002; Gómez-Aparicio *et al.* 2004), ya que pueden modificar las condiciones microclimáticas sin hacer mucha interferencia a las plantas ubicadas a su alrededor. Es importante considerar que el resultado neto de las interacciones depende en buena parte de las condiciones ambientales que predominen en el sitio, sin embargo si el nivel de estrés abiótico o biótico es alto, es probable que la facilitación sea la interacción más común (Bertness & Callaway 1994).

Para todos los experimentos las tres especies se propagaron a partir de semillas colectadas de poblaciones únicas ubicadas en los alrededores de la ciudad de Morelia, sin embargo aunque se tenía un considerable número de semillas de todas, no tuvimos una buena tasa de germinación en todos los casos ni para todos los experimentos, como el caso de *C. dugesii* en el experimento de los cajones de migración asistida. Este fue uno de los principales limitantes de esta investigación puesto que esta especie era la más promisoría para tener un buen desempeño después de ver su respuesta posterior a la simulación de heladas. Idealmente se deberían usar semillas provenientes de diversas

poblaciones para tener más posibilidades de germinación, porque con una sólo población se corre el riesgo de tener una mala la producción de frutos con semillas de baja calidad. Otro limitante fue la ocurrencia de eventos externos que alteraron parcialmente los experimentos de campo, como en el caso del experimento de migración asistida donde vacas ingresaron a los cajones experimentales ubicados a 2100 m, lo cual afectó los resultados esperados para esta elevación. Igualmente el experimento de nodricismo fue interrumpido antes de tiempo por problemas logísticos de las personas encargadas en la comunidad ejidal de Nuevo San Juan Parangaricutiro que es la propietaria de estos terrenos, lo cual impidió hacer el monitoreo de las especies por mayor tiempo. Sin embargo, a pesar de estos sucesos fue posible encontrar efectos y resultados importantes en cada experimento.

En esta tesis se buscaba evaluar posibles opciones de manejo que pueden implementarse para estas especies en el contexto donde habitan, lo cual puede ser evaluado en otras especies que requieran tratamiento similar. Ante las nuevas condiciones climáticas es necesario que haya una adaptación de los bosques mediada por el hombre para proteger la biodiversidad, mantener los servicios ecosistémicos y reducir los riesgos a nivel económico (Schwartz *et al.* 2012), por tal razón la migración asistida debe ser considerada con más atención e interés ya que convertirse en una de las pocas alternativas de conservación para determinadas especies. No se le puede descartar como estrategia de manejo sin información empírica que sostenga que no es viable o adecuada su implementación (Schwartz 2016). No necesariamente será la única estrategia de manejo a futuro ya que para otros casos la restauración activa puede recuperar parte de los ecosistemas degradados sin que sea necesaria la translocación de individuos a nuevas áreas. En particular el bosque seco tropical en México requiere de acciones de conservación y manejo urgentes, ya que la degradación de este ecosistema sigue en aumento con el paso del tiempo y con la velocidad del cambio climático (Prieto *et al.* 2016), sumado a que muchas de las especies que lo componen tienen una débil capacidad de recolonización de áreas perturbadas (Ceccon *et al.* 2006). La amenaza para este ecosistema, uno de los más diversos es a nivel global, es que en la actualidad sólo queda menos del 10% de la extensión original por tanto requiere de más y urgentes esfuerzos de conservación (Banda *et al.* 2016).

Para entender mejor los impactos del cambio climático es necesario hacer más estudios experimentales, ya que si bien los trabajos de modelación y predicción han generado información

valiosa, hay muchos más factores que estos métodos no consideran y que sí están afectando la respuesta de las especies a las actuales condiciones asociadas al cambio climático. Desde la parte experimental se pueden identificar umbrales que controlan la respuesta de los organismos a las condiciones ambientales (Kreyling, Jentsch & Beier 2014), de forma que los impactos a eventos extremos o condiciones nuevas pueden entenderse mejor. Si el conocimiento generado del trabajo de laboratorio y de campo, como el caso de esta tesis, se usa en conjunto con otras aproximaciones como la modelación de nicho o de distribución, se puede tener mayor certeza sobre cómo están siendo afectadas las poblaciones de especies y podrían generarse variables predictivas para integrarlas en los modelos correlativos (Kearney & Porter 2009). Por lo tanto se requiere de más trabajo experimental para estimar los umbrales de tolerancia de las especies y su respuesta a nuevas condiciones ambientales. A partir de esta información se pueden tomar decisiones de manejo más acertadas que pueden realmente contribuir a la conservación de las especies y restauración de los ecosistemas. Con esta investigación queda demostrado que la evaluación de los límites de tolerancia de especies de interés es fundamental como información de base previo a una futura implementación de estrategias de conservación y manejo. La integración de diversas estrategias puede incrementar las probabilidades de éxito de la migración asistida que en los próximos años puede ser una acción común que ayude a reducir el riesgo de extinción para muchas especies y a reconstruir ecosistemas resilientes y funcionales frente al cambio climático.

## LITERATURA CITADA (Capítulos I y VII)

Agrawal, A.A., Conner, J.K. & Stinchcombe, J.R. (2004) Evolution of plant resistance and tolerance to frost damage. *Ecology Letters*, **7**, 1199–1208.

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

Andrade, G., Calderón de Rzedowski, G., Camargo, S., Grether, R., Hernández, H., Martínez, A., Rico, L. & Rzedowski, J. (2007) Familia Leguminosae. Subfamilia Mimosoideae. *Flora del Bajío y de regiones adyacentes*, pp. 1–229. México.

Armstrong, J.J., Takebayashi, N., Sformo, T. & Wolf, D.E. (2015) Cold tolerance in *Arabidopsis kamchatica*. *American Journal of Botany*, **102**, 439–448.

Banda, K., Delgado-Salinas, A., Dexter, K. G., Linares-Palomino, R., Oliveira-Filho, A., Prado, D., ... & Weintritt, J. (2016). Plant diversity patterns in neotropical dry forests and their conservation implications. *Science*, 353(6306), 1383-1387.

Benito-Garzón, M. & Fernández-Manjarrés, J.F. (2015) Testing scenarios for assisted migration of forest trees in Europe. *New Forests*.

Bennett, K.D. (1997) *Evolution and Ecology: The Pace of Life*. Cambridge University Press.

Bertness, M.D. & Callaway, R. (1994) Positive interactions in communities. *Trends in Ecology & Evolution*, **9**, 191–193.

Calderón de Rzedowski, G. & Germán, M. (1993) Familia Meliaceae. *Flora del Bajío y de regiones adyacentes*, pp. 1–22. México.

Callaway, R.M. (1998) Are Positive Interactions Species-Specific? *Oikos*, **82**, 202.

Callaway, R. (2007) *Positive Interactions and Interdependence in Plant Communities*. Springer Netherlands, Dordrecht.

Carranza, E. & Blanco-García, A. (2000) Familia Bombacaceae. *Flora del Bajío y de regiones adyacentes*, pp. 1–16. México.

Castro, J., Zamora, R., Hódar, J.A. & Gómez, J.M. (2002) Use of Shrubs as Nurse Plants: A New Technique for Reforestation in Mediterranean Mountains. *Restoration Ecology*, **10**, 297–305.

Ceballos, G., Martínez, L., García, A., Espinoza, E., Bezaury, J. & Dirzo, R. (eds). (2010) *Diversidad, Amenazas Y Áreas Prioritarias Para La Conservación de Las Selvas Secas Del Pacífico de México*. Fondo de Cultura Económica, México.

- Ceccon, E., Huante, P., & Rincón, E. (2006). Abiotic factors influencing tropical dry forests regeneration. *Brazilian Archives of Biology and Technology*, *49*(2), 305-312.
- Chazdon, R. L. (2003). Tropical forest recovery: legacies of human impact and natural disturbances. *Perspectives in Plant Ecology, Evolution and Systematics*, *6*(1), 51-71.
- Chen, I.-C., Hill, J.K., Ohlemuller, R., Roy, D.B. & Thomas, C.D. (2011) Rapid Range Shifts of Species Associated with High Levels of Climate Warming. *Science*, *333*, 1024–1026.
- Davis, M.B., Shaw, R.G. & Etterson, J.R. (2005) Evolutionary responses to changing climate. *Ecology*, *86*, 1704–1714.
- Encino-Ruiz, L., Lindig-Cisneros, R., Gómez-Romero, M. & Blanco-García, A. (2013) Desempeño de tres especies arbóreas del bosque tropical caducifolio en un ensayo de restauración ecológica. *Botanical Sciences*, *91*, 107–114.
- Feeley, K.J., Rehm, E.M. & Machovina, B. (2012) The responses of tropical forest species to global climate change: acclimate, adapt, migrate, or go extinct? *Frontiers of Biogeography*, *4*.
- Fitzpatrick, M.C., Gove, A.D., Sanders, N.J. & Dunn, R.R. (2008) Climate change, plant migration, and range collapse in a global biodiversity hotspot: the Banksia (Proteaceae) of Western Australia. *Global Change Biology*, *14*, 1337–1352.
- Gentry, A.H. (1982) Patterns of Neotropical Plant Species Diversity. *Evolutionary Biology* (eds M.K. Hecht, B. Wallace & G.T. Prance), pp. 1–84. Springer US.
- Gleason, H.A. (1926) The individualistic concept of the plant association. *Bulletin of the Torrey Botanical Club*, *53*, 7–26.
- Golicher, D.J., Cayuela, L. & Newton, A.C. (2012) Effects of Climate Change on the Potential Species Richness of Mesoamerican Forests. *Biotropica*, *44*, 284–293.
- Gómez-Aparicio, L., Zamora, R., Gómez, J.M., Hódar, J.A., Castro, J. & Baraza, E. (2004) Applying Plant Facilitation to Forest Restoration: A Meta-Analysis of the Use of Shrubs as Nurse Plants. *Ecological Applications*, *14*, 1128–1138.
- González-Espinosa, M. (1998) The IUCN Red List of Threatened Species. Version 2014.3. *Albizia plurijuga*.
- Guariguata, M.R., Cornelius, J.P., Locatelli, B., Forner, C. & Sánchez-Azofeifa, G.A. (2008) Mitigation needs adaptation: Tropical forestry and climate change. *Mitigation and Adaptation Strategies for Global Change*, *13*, 793–808.
- Heller, N.E. & Zavaleta, E.S. (2009) Biodiversity management in the face of climate change: A review of 22 years of recommendations. *Biological Conservation*, *142*, 14–32.
- Holmgren, M., Scheffer, M. & Huston, M.A. (1997) The Interplay of Facilitation and Competition in Plant Communities. *Ecology*, *78*, 1966–1975.

IPCC. (2013) *Climate Change 2013: The Physical Science Basis : Working Group I Contribution to the Fifth Assessment Report of the Intergovernmental Panel on Climate Change*. Cambridge University Press, Cambridge & New York.

Iverson, L. R., Schwartz, M. W., & Prasad, A. M. (2004). How fast and far might tree species migrate in the eastern United States due to climate change?. *Global Ecology and Biogeography*, **13**(3), 209-219.

Kearney, M. & Porter, W. (2009) Mechanistic niche modelling: combining physiological and spatial data to predict species' ranges. *Ecology Letters*, **12**, 334–350.

Kreyling, J., Jentsch, A. & Beier, C. (2014) Beyond realism in climate change experiments: gradient approaches identify thresholds and tipping points. *Ecology Letters*, **17**, 125–e1.

Leiblein-Wild, M.C., Kaviani, R. & Tackenberg, O. (2014) Germination and seedling frost tolerance differ between the native and invasive range in common ragweed. *Oecologia*, **174**, 739–750.

Lenoir, J., Gegout, 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**, 1768–1771.

Malcolm, J.R., A, A.M., Neilson, R.P. & I, I.I.I. (2002) Estimated migration rates under scenarios of global climate change. *Journal of Biogeography*, 835–849.

McLachlan, J.S., Hellmann, J.J. & Schwartz, M.W. (2007) A Framework for Debate of Assisted Migration in an Era of Climate Change. *Conservation Biology*, **21**, 297–302.

Midgley, G.F., Hughes, G.O., Thuiller, W. & Rebelo, A.G. (2006) Migration rate limitations on climate change-induced range shifts in Cape Proteaceae. *Diversity and Distributions*, **12**, 555–562.

Millar, C.I., Stephenson, N.L. & Stephens, S.L. (2007) Climate Change and Forests of the Future: Managing in the Face of Uncertainty. *Ecological Applications*, **17**, 2145–2151.

Miranda, F. & Hernández, E. (1963) Los tipos de vegetación de México y su clasificación. *Boletín de la Sociedad Botánica de México*, **28**, 29–179.

Murphy, P. G., & Lugo, A. E. (1986). Ecology of tropical dry forest. *Annual review of ecology and systematics*, 67-88.

Padilla, F.M. & Pugnaire, F.I. (2006) The role of nurse plants in the restoration of degraded environments. *Frontiers in Ecology and the Environment*, **4**, 196–202.

Pigliucci, M., Murren, C. J., & Schlichting, C. D. (2006). Phenotypic plasticity and evolution by genetic assimilation. *Journal of Experimental Biology*, 209(12), 2362-2367.

Prieto-Torres, D.A., Navarro-Sigüenza, A.G., Santiago-Alarcon, D. & Rojas-Soto, O.R. (2016) Response of the endangered tropical dry forests to climate change and the role of Mexican

Protected Areas for their conservation. *Global Change Biology*, **22**, 364–379.

Ramírez-Cuevas, Y. & Rodríguez-Trejo, D.A. (2010) Resistencia a bajas temperaturas en *Pinus hartwegii* sometido a diferentes tratamientos con potasio. *Revista Chapingo. Serie Ciencias Forestales y del Ambiente*, **XVI**, 79–85.

Rejmánek, M., & Richardson, D. M. (1996). What attributes make some plant species more invasive?. *Ecology*, **77**(6), 1655-1661.

Reyes-Abrego, G.A. (2014). Distribución potencial actual y bajo escenarios de cambio climático de especies arbóreas tropicales en México, mediante el modelaje del nicho ecológico. Maestría en Ciencias Biológicas, Universidad Michoacana de San Nicolás de Hidalgo.

Ricciardi, A. & Simberloff, D. (2009) Assisted colonization is not a viable conservation strategy. *Trends in Ecology & Evolution*, **24**, 248–253.

Richardson, D.M., Hellmann, J.J., McLachlan, J.S., Sax, D.F., Schwartz, M.W., Gonzalez, P., Brennan, E.J., Camacho, A., Root, T.L., Sala, O.E., Schneider, S.H., Ashe, D.M., Clark, J.R., Early, R., Etterson, J.R., Fielder, E.D., Gill, J.L., Minter, B.A., Polasky, S., Safford, H.D., Thompson, A.R. & Vellend, M. (2009) Multidimensional evaluation of managed relocation. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, **106**, 9721–9724.

Rzedowski, J. (1978) *Vegetación de México*. Limusa, México D.F.

Rzedowski, J. & Calderón de Rzedowski, G. (1987) El bosque tropical caducifolio de la región mexicana del Bajío. *Trace*, **12**, 12–21.

Rzedowski, J. & Calderón de Rzedowski, G. (2013) Datos para la apreciación de la flora fanerogámica del bosque tropical caducifolio de México. *Acta botánica mexicana*, 1–23.

Rzedowski, J., Zamudio, S., Calderón de Rzedowski, G. & Paizanni, A. (2014) El Bosque Tropical Caducifolio en la cuenca lacustre de Pátzcuaro (Michoacán, México). *Flora del Bajío y de regiones adyacentes*, Fascículo Complementario XXIX, Instituto de Ecología A.C. Centro Regional del Bajío México.

Sáenz-Romero, C. (2014) *Guía Técnica Para La Planeación de La Reforestación Adaptada Al Cambio Climático*. CONAFOR, México.

Sánchez-Azofeifa, A., Powers, J., Fernandes, G. & Quesada, M. (eds). (2013) *Tropical Dry Forests in the Americas: Ecology, Conservation, and Management*. CRC Press, Boca Ratón, FL. USA.

Schwartz, M. W. (2016). Elucidating biological opportunities and constraints on assisted colonization. *Applied Vegetation Science*, **19**(2), 185-186.

Schwartz, M.W., Hellmann, J.J., McLachlan, J.M., Sax, D.F., Borevitz, J.O., Brennan, J., Camacho, A.E., Ceballos, G., Clark, J.R., Doremus, H., Early, R., Etterson, J.R., Fielder, D., Gill, J.L., Gonzalez, P., Green, N., Hannah, L., Jamieson, D.W., Javeline, D., Minter, B.A., Odenbaugh, J., Polasky, S., Richardson, D.M., Root, T.L., Safford, H.D., Sala, O., Schneider, S.H., Thompson,

A.R., Williams, J.W., Vellend, M., Vitt, P. & Zellmer, S. (2012) Managed Relocation: Integrating the Scientific, Regulatory, and Ethical Challenges. *BioScience*, **62**, 732–743.

SEMARNAT. (2010) *Norma Oficial Mexicana NOM-059-SEMARNAT-2010: Protección Ambiental-Especies Nativas de México de Flora Y Fauna Silvestres-Categorías de Riesgo Y Especificaciones Para Su Inclusión, Exclusión O Cambio-Lista de Especies En Riesgo*.

Tchebakova, N., Rehfeldt, G.E. & Parfenova, E. (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.

Trejo-Vázquez, I. (1998) *Distribución Y Diversidad de Selvas Bajas de México: Relaciones Con El Clima Y Con El Suelo*. Tesis Doctoral, Universidad Nacional Autónoma de México, Mexico DF.

Trejo-Vázquez, I. (1999) El clima de la selva baja caducifolia en México. *Investigaciones Geográficas (Mx)*, **39**, 40–52.

Valiente-Banuet, A., Rumebe, A.V., Verdú, M. & Callaway, R.M. (2006) Modern Quaternary plant lineages promote diversity through facilitation of ancient Tertiary lineages. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, **103**, 16812–16817.

Wang, M., Zheng, Q., Shen, Q. & Guo, S. (2013) The Critical Role of Potassium in Plant Stress Response. *International Journal of Molecular Sciences*, **14**, 7370–7390.