

Migración de ecosistemas bajo escenarios de cambio climático: el rol de los corredores biológicos en Costa Rica

Ecosystem migration under climate change scenarios: the role of biological corridors in Costa Rica

Bruno Locatelli¹, Pablo Imbach²

¹CIRAD UPR Forest Policies – CIFOR ENV Program PO Box 0113 BOCBD 16000 Bogor, Indonesia. Email: bruno.locatelli@cirad.fr

²CATIE Programa de Cambio Global 7170 Turrialba, Costa Rica.

Resumen

El cambio climático causará un cambio en la distribución de los ecosistemas y las especies. Estudios biogeográficos que predicen cambios en la distribución de las zonas de vida permiten evaluar los impactos potenciales del cambio climático sobre los ecosistemas. Sin embargo, los estudios de vulnerabilidad deben ir asociados con estimaciones de la capacidad adaptativa de los ecosistemas.

La migración de especies es una respuesta potencial por parte de los ecosistemas frente al cambio climático. La capacidad de migración depende de las características de las especies y del nivel de fragmentación de los paisajes a través de los cuales tendrán que dispersarse. La implementación de corredores biológicos entre áreas protegidas puede facilitar la adaptación de estas áreas al cambio climático.

El objetivo de este artículo es evaluar si la configuración actual de los corredores biológicos facilita la adaptación de áreas protegidas mediante migración bajo escenarios de cambio climático en Costa Rica. Se desarrolló un modelo de simulación espacial de tipo “autómata celular”. El modelo usa la clasificación de zonas de vida de Holdridge para caracterizar los ecosistemas y aplica un modelo conceptual de evolución y migración de especies.

Los resultados muestran que las áreas protegidas más expuestas y sensibles al cambio climático se encuentran en las montañas altas y las zonas secas de Costa Rica y que los corredores juegan un papel importante para facilitar la migración de especies entre áreas protegidas bajo escenarios de cambio climático. Los corredores son particularmente importantes para las áreas protegidas pequeñas, aisladas y en zonas montañosas o secas. En un país con relieve marcado como Costa Rica, los corredores altitudinales son muy relevantes para facilitar la migración de especies.

El modelo es útil para priorizar acciones de adaptación al cambio climático y puede servir para apoyar los esfuerzos regionales de implementación del Corredor Biológico Mesoamericano (CBM), demostrando el rol de los corredores para la adaptación de los ecosistemas al cambio climático.

Palabras clave: cambio climático, corredores biológicos, ecosistemas, migración.

Abstract

Climate change will induce shifts in the distribution of ecosystems and species. Biogeographical studies that predict changes in the distribution of life zones allow assessing the potential impacts of climate change on ecosystems. However, vulnerability assessments must integrate estimations of the adaptive capacity of ecosystems.

Species migration is a potential response of ecosystems facing climate change. Migration capacity depends on species characteristics and the level of fragmentation of the landscape through which species will disperse. The implementation of biological corridors between protected areas can facilitate the adaptation of these areas to climate change.

The objective of this paper is to assess whether the current configuration of biological corridors facilitates the adaptation of protected areas through migration under climate change scenarios in Costa Rica. We developed a spatially-explicit simulation model based on cellular automata. The model uses Holdridge life zone classification for characterizing ecosystems and applies a conceptual model of species evolution and migration.

Results show that the most exposed and sensitive protected areas are located in the high mountains and the dry areas of Costa Rica. Results also show that corridors play an important role in facilitating species migration between protected areas under climate change scenarios. Corridors are particularly important for protected areas that are small, isolated, and located in mountains or dry areas. In a country with an accidented topography such as Costa Rica, the altitudinal corridors are very relevant for facilitating species migration.

The model is useful for prioritizing adaption to climate change and can be used for supporting the regional efforts for implementing the Mesoamerican Biological Corridor (CBM), by highlighting the role of the corridors for the adaptation of ecosystems to climate change.

Keywords: biological corridors, climate change, ecosystems, migration.

1. Introducción

El Grupo Intergubernamental de Expertos sobre el Cambio Climático (IPCC, por sus siglas en inglés) presenta numerosas evidencias de los cambios del clima y sus impactos sobre ecosistemas, con consecuencias para las sociedades locales y la humanidad (Parry et al. 2007). El cambio climático va a causar el desplazamiento de las zonas de vida, definidas como zonas con condiciones climáticas adecuadas para un tipo dado de ecosistema. Frente a estos cambios, las especies constitutivas de un ecosistema pueden adaptarse mediante la plasticidad fenotípica, la evolución adaptativa y la migración (Markham 1996; Bawa y Dayanandan 1998). Aun si se desconoce la capacidad adaptativa de muchos ecosistemas, se anticipa que esa capacidad podría ser insuficiente para enfrentar los cambios climáticos previstos (Gitay et al. 2002; Julius et al. 2008; Seppala et al. 2009).

La distribución futura de los ecosistemas depende en parte de la capacidad de migración de las especies (Pitelka 1997; Kirilenko et al. 2000). Las capacidades de migración necesarias bajo escenarios de cambio climático (más de 1.000 m/año según Malcolm et al. 2002 y Pearson 2006) podrían ser más altas que las que ocurren actualmente (alrededor de 100 m/año según Dyer 1995) o las que ocurrieron después del último periodo glaciario, con algunas estimaciones alrededor de 100 m/año para los árboles (McLachlan et al. 2005). Sin embargo, hay muchas incertidumbres sobre estos valores; por ejemplo, Pearson (2006) y Malcolm et al. (2002) estiman velocidades de migración de árboles entre cientos y miles de metros por año después del último periodo glaciario.

La mayoría de los estudios sobre cambio climático y ecosistemas consideran una capacidad ilimitada de migración o no migración (Pearson 2006). Suponiendo que las zonas de vida se definen por las condiciones climáticas en que se desarrolla un ecosistema, en el primer caso cuando la zona de vida se desplaza en el escenario futuro, también lo hace directamente el ecosistema (Mendoza et al. 2001). En el segundo caso, si la zona de vida de un lugar se modifica con el cambio climático, el ecosistema desaparece. La dificultad en considerar escenarios más realísticos de migración viene de las incertidumbres sobre los procesos de migración y la velocidad de migración de las plantas.

La migración de los ecosistemas depende de la configuración del paisaje en donde las especies pueden moverse. La fragmentación del paisaje puede reducir la capacidad de migración, modificando las tasas de dispersión de semillas o reduciendo los hábitats adecuados para una colonización exitosa. En este contexto, los corredores biológicos propuestos para conectar parches de vegetación (en particular las áreas protegidas) juegan un papel importante en la adaptación de los ecosistemas al cambio climático y pueden considerarse como medidas de adaptación planeada.

La adaptación de las áreas protegidas es de gran importancia por los esfuerzos que la sociedad ha puesto en estas y también porque, en las áreas protegidas donde las presiones humanas han sido reducidas, el cambio climático podría ser la mayor causa de degradación en el futuro. El rol de los corredores biológicos para la adaptación depende de su configuración espacial y de la dirección de movimiento de las zonas de vida. A menudo se han propuesto corredores altitudinales y latitudinales, pero puede ser que encontrar la solución no sea simple.

En este capítulo, se evalúa si la configuración actual de los corredores biológicos facilita la adaptación de los ecosistemas en áreas protegidas mediante migración bajo escenarios de cambio climático en Costa Rica. Para este fin, se desarrolla un modelo de simulación espacial.

2. Materiales y métodos

El caso de estudio es el territorio nacional de Costa Rica, un país con mucha riqueza biológica y que ha implementado activamente políticas de conservación de la biodiversidad. A pesar de los esfuerzos de conservación, se ha señalado que, debido a la degradación de ecosistemas fuera de las áreas protegidas, el aislamiento creciente de esas áreas podría impedir que funcionen como una red efectiva (Sánchez-Azofeifa et al. 2003). En la región mesoamericana, iniciativas internacionales de conservación se están implementando. En el año 1997, se conceptualizó y acordó una iniciativa de Corredor Biológico Mesoamericano (CBM) que se está progresivamente implementado en las políticas nacionales y en el campo. El CBM lo conforman los siete países centroamericanos y los Estados del sur de México para armonizar y ejecutar de manera coordinada actividades destinadas a la conservación de la biodiversidad y la promoción del desarrollo humano sostenible (CCAD-UNDP/GEF 2002). Los corredores biológicos propuestos conectan las áreas protegidas en la región y por lo tanto pueden contribuir a la adaptación de estas áreas al cambio climático.

El enfoque general del trabajo se basa en el uso de un modelo espacial de tipo autómatas celulares (Wolfram 1986), es decir, un modelo matemático de sistema dinámico representado espacialmente en una cuadrícula en la cual cada celda o píxel evoluciona en pasos discretos interactuando con sus celdas vecinas. Estos modelos ya han sido utilizados para modelar desplazamientos de manera espacialmente explícita, por ejemplo, en la migración de ecosistemas (Ostendorf et al. 2001), dispersión de fuegos en paisajes (Karafyllidis y Thanailakis 1997) u otros aspectos de modelaje biológico (Ermentrout y Edelstein-Keshet 1993). En este caso, se define una cuadrícula con píxeles de 2 arc min de lado (aproximadamente 4.6 km). El modelo usa pasos temporales de 10 años, entre los años 1990 y 2050.

Nuestro modelo usa una representación simple de la vegetación. Se justifica esta simplificación porque el modelo no busca simular el estado de la vegetación sino el rol de los corredores. Se clasificaron los ecosistemas usando el sistema de zonas de vida de Holdridge (Holdridge 1947). En cada lugar, se define la zona de vida con base en la elevación y el clima (biotemperatura promedio y precipitación anual) (Figura 1). Nuestro supuesto es que cada zona de vida está asociada a la presencia de un tipo de ecosistema potencial, compuesto de cinco grupos de

especies hipotéticas (similares a grupos funcionales como lo propuesto por Neilson et al. 2005) con diferentes capacidades de migración, de baja (100 m/año) a alta (2000 m/año). El modelo asume que la migración de las especies es posible entre pixeles contiguos con vegetación.

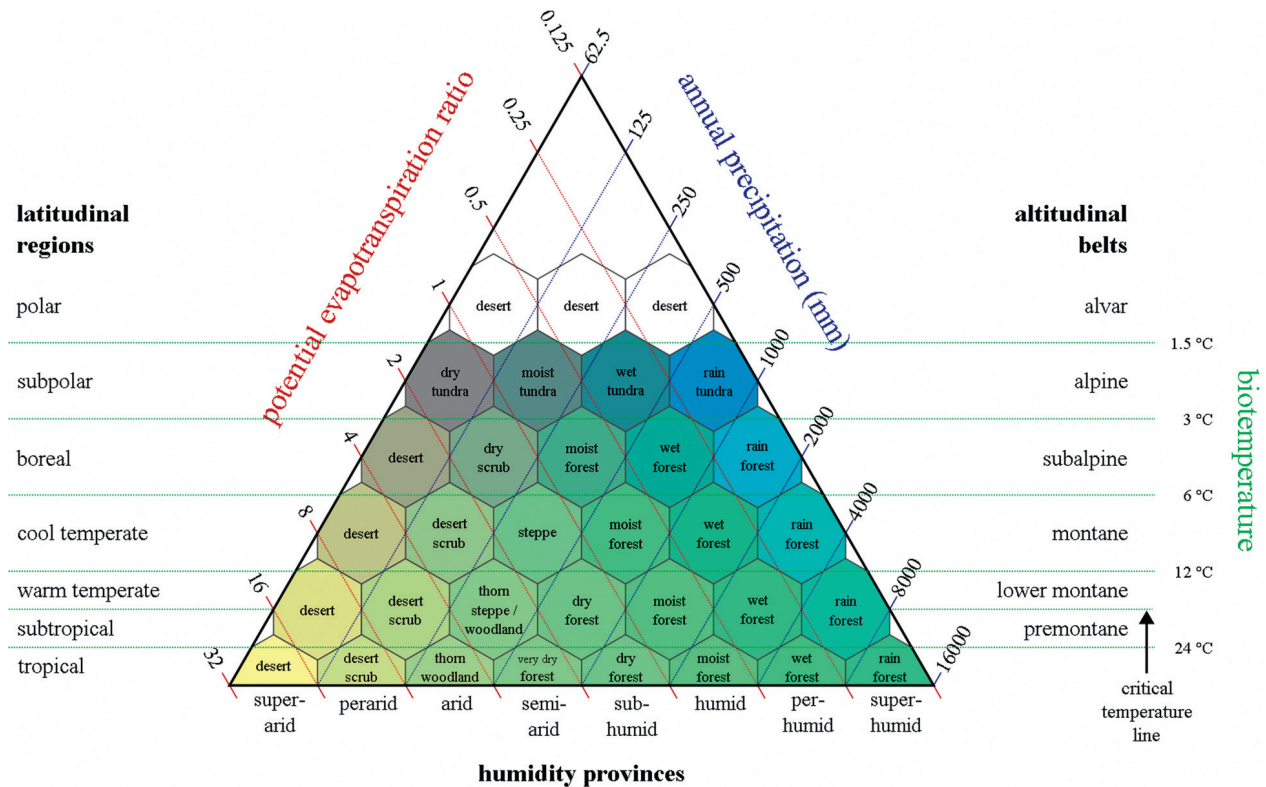


Figura 1. Esquema de clasificación de Zonas de Vida de Holdridge.¹

Al iniciar la simulación, se estima en cada píxel la zona de vida del año 1990 (con base en el clima de referencia de los años 1961-1990 y las elevaciones) y se atribuye un valor de presencia de 1 a cada uno de los cinco grupos de especies correspondientes a la zona de vida (Figura 2). Luego, en cada década, se actualizan las zonas de vida de cada píxel tomando en cuenta el clima futuro. El conjunto de especies presentes en un píxel se actualiza, reduciendo la presencia de las que no están más adecuadas a la zona de vida, y aumentando la presencia de las adecuadas (con un límite superior debido a una capacidad de carga). Si una especie está adecuada a la nueva zona de vida pero no se encuentra en el píxel, se evalúa si está presente en el vecindario de pixeles contiguos con vegetación, en un radio dependiente de la capacidad de migración de la especie. Si está presente en el vecindario, la especie puede migrar al píxel (Figura 2); pero si no se encuentra en el vecindario, entonces no puede aparecer en el píxel.

Se simula un escenario de referencia con migración ilimitada, en el que no hay ninguna restricción de migración. Es decir, los cinco grupos de especies tienen capacidad ilimitada de migración en todo el paisaje. Los escenarios restantes se comparan con esta referencia: la diferencia en el estado de la vegetación en áreas protegidas entre un escenario y la referencia es el indicador de impacto. Luego se simulan cuatro escenarios que permiten evaluar diferentes impactos (Figura 3).

¹ Figura creada por Peter Halasz. Reproducción permitida por la licencia "Creative Commons Attribution and ShareAlike".

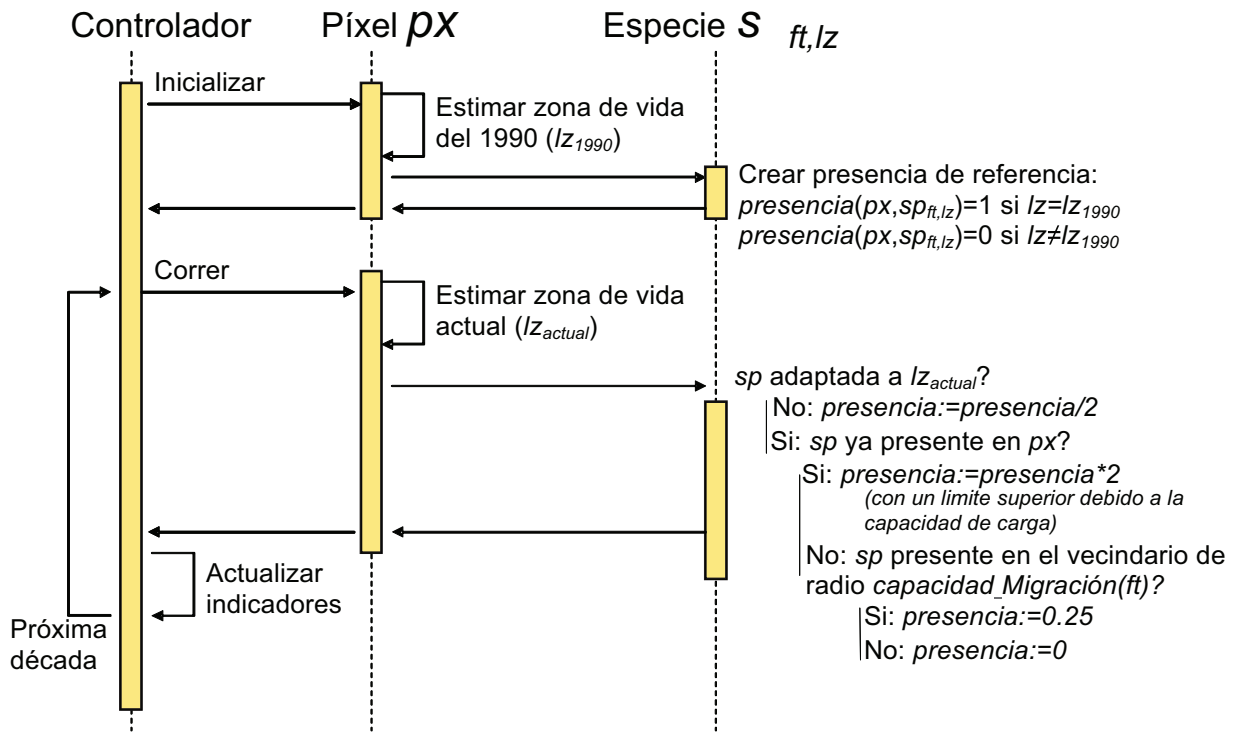


Figura 2. Diagrama de tipo UML (Lenguaje Unificado de Modelaje por sus siglas en inglés) del modelo (px = píxel, sp=especies, ft=tipo funcional, lz=zona de vida).

- Impactos potenciales (PI, por sus siglas en inglés). En este escenario, no hay capacidad de migración. Se consideran solamente los impactos potenciales (resultando de la exposición y la sensibilidad del sistema, según la definición del IPCC²) sin incluir la capacidad adaptativa del ecosistema mediante migración de especies. Esto quiere decir que la vegetación se degrada en los píxeles que cambian de zona de vida, sin que haya ingreso de nuevas especies.
- Impactos esperados (EI, por sus siglas en inglés). Las especies pueden migrar, con capacidad limitada, pero se considera que hay vegetación solamente en las áreas protegidas y no hay corredores. La migración puede ocurrir dentro de las áreas protegidas o entre áreas protegidas contiguas. Así se evalúan los impactos esperados del cambio climático sin corredores.
- Impactos residuales (RI, por sus siglas en inglés). Las especies pueden migrar, con capacidad limitada, en las áreas protegidas y los corredores. Así se evalúan los impactos residuales del cambio climático con implementación de una medida de adaptación planeada, o sea los corredores. La diferencia entre EI y RI son los impactos evitables mediante adaptación planeada (Figura 3).

² El IPCC define la vulnerabilidad como el impacto potencial del cambio climático menos la capacidad adaptativa del sistema evaluado. El impacto potencial se refiere al nivel de exposición del sistema (en nuestro caso el cambio en las variables climáticas), sumado a su sensibilidad (acá la dinámica de las especies constituyentes de los ecosistemas). La capacidad adaptativa se refiere al potencial del ecosistema de sobrellevar y recuperarse del impacto (en nuestro caso la capacidad de migración de las especies).

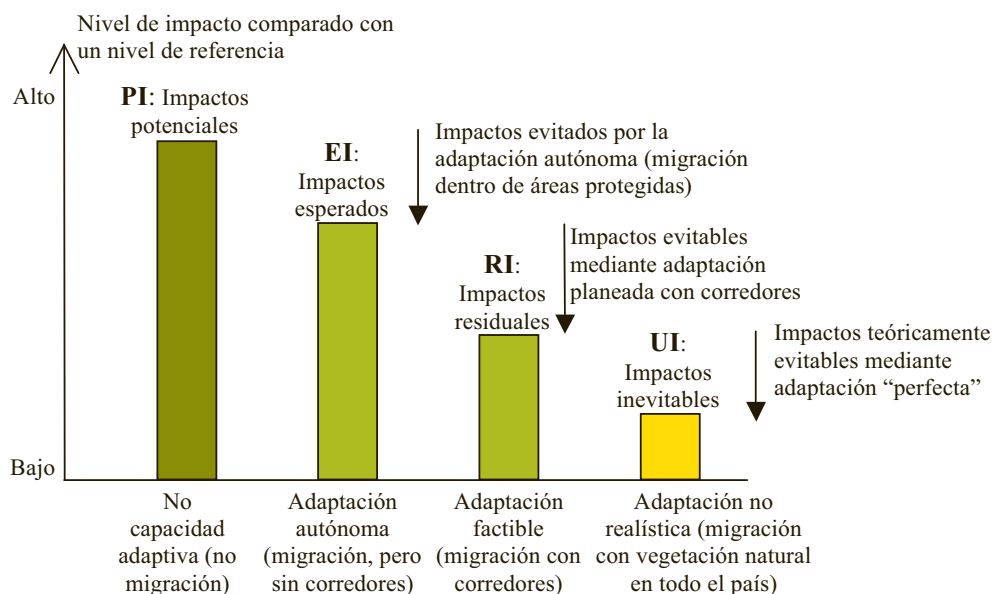


Figura 3. Los diferentes tipos de impactos evaluados con los diferentes escenarios simulados (conceptos adaptados de Füssel y Klein 2006). Las flechas que apuntan hacia abajo indican los impactos evitados.

- Impactos inevitables (UI, por sus siglas en inglés). Las especies pueden migrar, con capacidad limitada, en el territorio nacional totalmente cubierto por vegetación natural. Así se evalúan los impactos inevitables del cambio climático con medidas de adaptación "perfectas" para facilitar la migración, es decir poner todo del país bajo conservación. Estas son medidas teóricas no realistas, que permiten conocer el escenario óptimo.

Los escenarios PI y UI muestran los impactos máximos y mínimos. Como nos interesa el efecto de los corredores y no directamente el estado de la vegetación en los diferentes escenarios, presentamos los resultados con un índice relativo de impacto: el índice es alto (valor 1) cuando no hay migración (escenario PI) y bajo (valor 0) cuando la migración se puede hacer en todo el espacio (escenario UI). Para poder evaluar el rol de cada corredor en la migración y priorizar los corredores más importantes para la adaptación, también se corre el modelo removiendo los corredores uno por uno, de manera que se evalúa la contribución individual de un corredor.

Los datos de altura y clima de referencia usados en el modelo se tomaron de WorldClim (Hijmans et al. 2005) con datos de precipitación y temperaturas mensuales a una resolución de 0.5 arco-minutos (cerca de 10 km). Se escogió un escenario de cambio climático del conjunto de datos TYN SC version 2.0.3 (Mitchell et al. 2003), desarrollado con el escenario de emisiones A2 del IPCC y el modelo de circulación general HadCM3 con una resolución de 0.5 grados (cerca de 60 km). El clima promedio de cada década fue reconstituido combinando el clima de base y los cambios dados por TYN SC. El mapa de las áreas protegidas y de los corredores biológicos del CBM fue tomado de CCAD-UNDP/GEF (2002). Se remuestrearon todos los datos con la resolución de nuestra cuadrícula (2 arco-minutos). No se limitó al ámbito de Costa Rica sino que se amplió a las áreas protegidas y corredores de Nicaragua al norte y Panamá al sur para evitar los efectos de borde. Sin embargo, los resultados se evaluaron solo para Costa Rica.

3. Resultados y discusión

Los resultados del escenario PI (impactos potenciales) muestran cuales áreas protegidas tienen ecosistemas que están más expuestos y sensibles al cambio climático. Este escenario simple, que no considera la adaptación autónoma por migración de especies, permite evidenciar que las áreas protegidas ubicadas en las partes altas (Cordillera Central) y secas (Guanacaste) son las más impactadas potencialmente por el cambio climático (Figura 4).

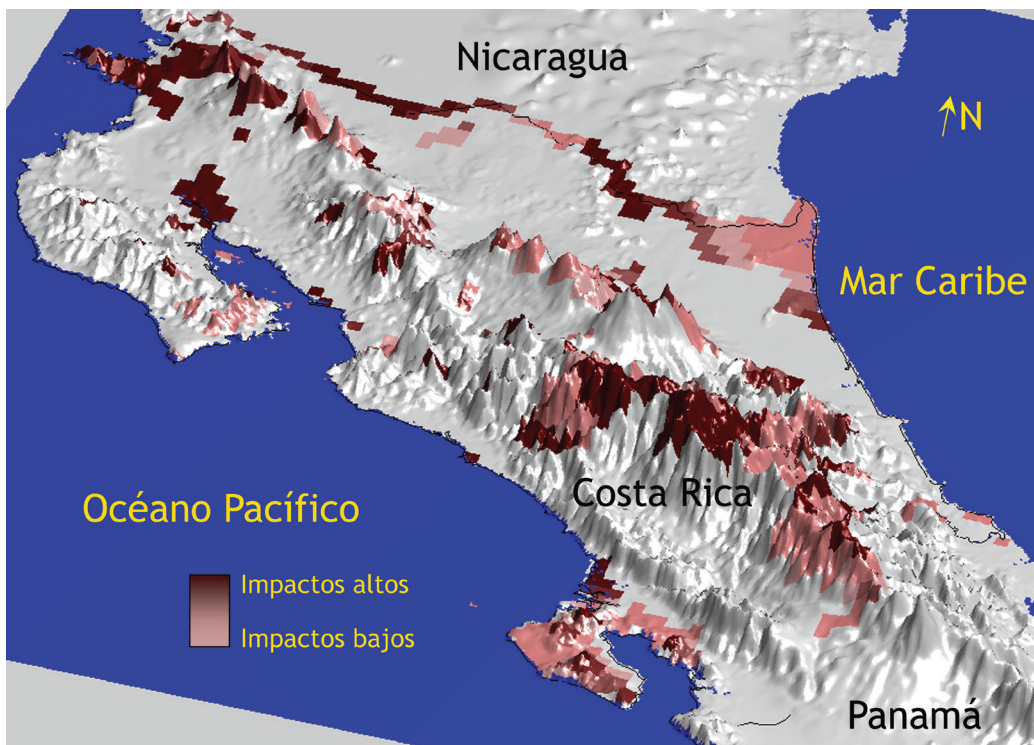


Figura 4. Mapas de los impactos potenciales del cambio climático sobre áreas protegidas en Costa Rica. Los impactos potenciales toman en cuenta la exposición (cambio climático) y la sensibilidad (pérdida de especies por desplazamiento de zonas de vida) pero no la adaptación autónoma (migración de especies).

Este resultado se puede explicar por los cambios importantes de las zonas de vida de Holdridge en las partes altas. Las zonas de bosques muy húmedos de baja montaña y de montaña se reducen mucho, y las zonas de bosques pluviales de baja montaña y de montaña casi desaparecen. En el noroeste del país, debido a las reducciones de precipitación previstas por el escenario climático usado, las zonas de vida de tipo bosque tropical húmedo se reducen mucho y se convierten en zonas de tipo bosque tropical seco.

Cuando se toma en cuenta la adaptación autónoma mediante migración de especies dentro de las áreas protegidas (escenario EI), se nota una reducción de los impactos en comparación con el escenario sin migración (PI) (Figura 5). Eso muestra la importancia de considerar la migración como adaptación autónoma en estudios de vulnerabilidad de ecosistemas bajo escenarios de cambio climático. La reducción de impactos observada se puede explicar por el hecho de que grandes superficies de áreas protegidas están ya conectadas, aun sin corredores. Es el caso de las áreas protegidas del sur-oeste en la Cordillera Volcánica Central cerca del límite con Panamá (Parque Nacional La Amistad), que bajo el escenario PI tienen impactos altos que se reduce en el escenario EI.

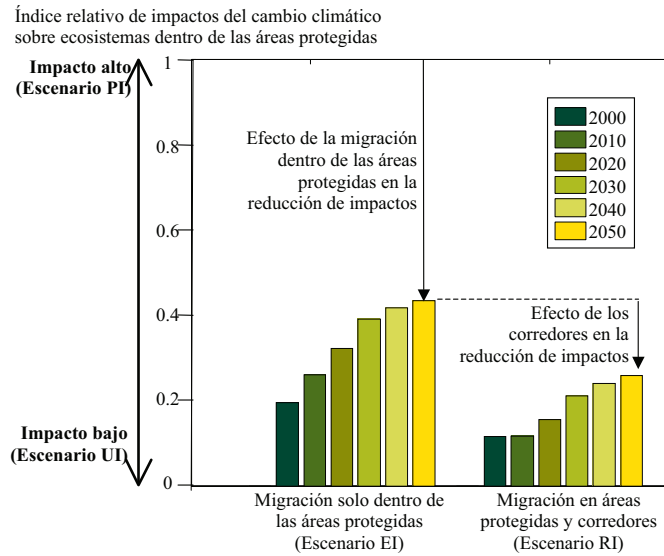


Figura 5. Impactos del cambio climático sobre los ecosistemas en las áreas protegidas en Costa Rica bajo escenarios de presencia y ausencia de corredores biológicos.

Además de la migración dentro de áreas protegidas y entre las que están contiguas, la migración mediante corredores biológicos contribuye también a reducir los impactos (Figura 5). El índice de impactos se reduce de cerca del 50% con la presencia de los corredores en el escenario RI.

Las áreas protegidas que se benefician más de los corredores se encuentran en las partes altas del norte de Costa Rica (Rincón de la Vieja, Miravalles, Volcán Tenorio y Arenal), en Guanacaste (Palo Verde) y al este del país (Río Pacuare) (Figura 6A). Estas áreas protegidas tienen la particularidad de ser relativamente pequeñas y aisladas de otras áreas.

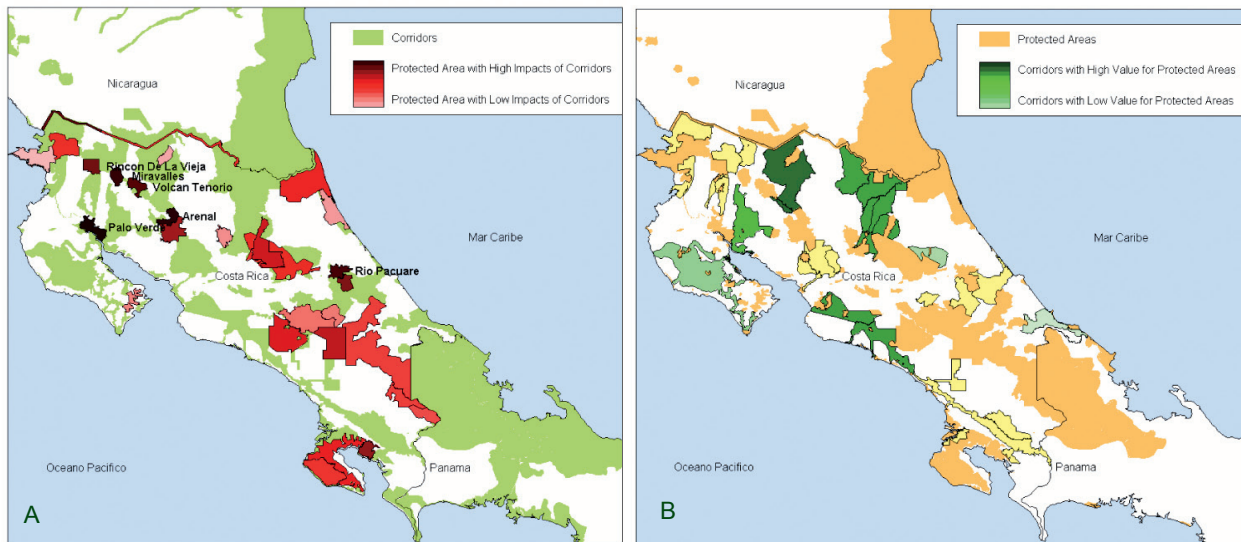


Figura 6. Mapas de las áreas protegidas que se benefician más de los corredores (A) y los corredores que benefician más a las áreas protegidas (B).

Los corredores que son más importantes para la migración de especies entre áreas protegidas bajo el escenario de cambio climático seleccionado se encuentran en el noreste del país (al norte de Palo Verde y al sur de Rincón de la Vieja), en la vertiente del Pacífico (al sur de Arenal) y en la vertiente del Atlántico (del noreste al suroeste de Río Pacuare) (Figura 6B). Estos tres corredores conectan áreas con altos impactos potenciales con otras áreas, especialmente el primero. También presentan la característica de ser corredores altitudinales que conectan las zonas bajas costeras con las zonas altas en la Cordillera Volcánica Central que corre del suroeste hacia el noreste.

Los gradientes altitudinales parecen más importantes para la migración que los latitudinales. Esta observación se puede explicar por dos factores. Primero, Costa Rica es un país con un relieve accidentado en que, a grandes rasgos, los gradientes altitudinales (de las costas al centro del país) y latitudinales (norte-sur) no son paralelos y, en muchas partes del país, los cambios de zona de vida siguen los gradientes de altura. Segundo, el escenario climático no muestra variaciones claras según un gradiente latitudinal (datos no mostrados). En el norte por ejemplo, se observa un desplazamiento de zonas de vida del oeste al este, con zonas secas de la costa pacífica que se muevan hacia el este.

Los resultados presentados tienen limitaciones asociadas al enfoque y método aplicado. Se trata de un primer paso y existen otras opciones para mejorar este trabajo. Primero, se debería tomar en cuenta el estado actual de la vegetación fuera de las áreas protegidas y en los corredores, y simular escenarios de restauración o degradación de la vegetación en los corredores o fuera de ellos, para comparar otras alternativas de políticas de conservación. Segundo, se debería trabajar con diferentes representaciones de la capacidad de migración de especies y ecosistemas. Tercero, se debería aplicar diferentes escenarios climáticos ya que los resultados pueden cambiar bajo otros escenarios climáticos, sobretodo para la parte sur del país en que diferentes modelos climáticos muestran una señal de cambio contradictoria. Finalmente, se debería realizar un análisis de sensibilidad de los resultados a los diferentes supuestos y datos utilizados, especialmente climáticos.

4. Conclusión

Facilitar la migración de especies es una de las medidas de adaptación al cambio climático propuestas por la comunidad que trabaja en conservación de la biodiversidad. Este trabajo ha evaluado el rol que tienen los corredores biológicos propuestos para la conectividad de la biodiversidad a nivel centroamericano. Para este fin se ha usado un modelo de simulación con autómatas celulares que se ha aplicado a escala nacional en Costa Rica.

Los resultados muestran que las áreas protegidas más expuestas y sensibles al cambio climático se encuentran en las montañas altas y las zonas secas de Costa Rica y que los corredores juegan un papel importante para facilitar la migración de especies entre áreas protegidas bajo escenarios de cambio climático.

El modelo permite identificar las áreas protegidas con ecosistemas más vulnerables al cambio climático y el efecto de los corredores sobre cada una de las áreas al facilitar la migración de los ecosistemas y sus especies. Los corredores son particularmente importantes para las áreas protegidas pequeñas, aisladas y en zonas montañosas o secas. En un país con relieve marcado, los corredores altitudinales son más relevantes para facilitar la migración de especies que los corredores latitudinales.

El modelo es útil para priorizar acciones de adaptación al cambio climático y puede servir para apoyar los esfuerzos regionales de implementación del Corredor Biológico Mesoamericano, demostrando el rol de los

corredores para la adaptación de los ecosistemas al cambio climático. El estudio se podría mejorar mediante un análisis de incertidumbres de varios escenarios de cambio climático y varios supuestos sobre la capacidad de migración de las especies.

Bibliografía

- Bawa, K.S., Dayanandan, S. 1998 Global climate change and tropical forest genetic resources. *Climatic Change* 39, 473–485.
- CCAD-UNDP/GEF. 2002. The Mesoamerican Biological Corridor: A project for sustainable development. Central-American Environmental and Development Commission (CCAD), Global Environment Facility, Project for the consolidation of the Mesoamerican Biological Corridor, Managua, Nicaragua, 24p.
- Ermentrout G.B., Edelstein-Keshet L. 1993. Cellular Automata Approaches to Biological Modeling. *Journal of Theoretical Biology* 160 (1), 97-133.
- Gitay, H., Suarez, A., Watson, R.T., Dokken, D.J. (eds.) 2000 Climate change and biodiversity. A Technical Paper of the IPCC (Intergovernmental Panel on Climate Change), Geneva, Switzerland.
- Hijmans R.J., Cameron S.E., Parra J.L., Jones P.G., Jarvis A., 2005. Very high resolution interpolated climate surfaces for global land areas. *International Journal of Climatology* 25(15): 1965 – 1978
- Holdridge, L.R. 1947. Determination of World Plant formations from simple climatic data. *Science* 105: 367-368.
- Julius, S.H., J.M. West (eds.), J.S. Baron, B. Griffith, L.A. Joyce, P. Kareiva, B.D. Keller, M.A. Palmer, C.H. Peterson, J.M. Scott (authors), 2008: Preliminary review of adaptation options for climate-sensitive ecosystems and resources. A Report by the U.S. Climate Change Science Program and the Subcommittee on Global Change Research. U.S. Environmental Protection Agency, Washington, DC, USA, 873 pp.
- Karafyllidis I., Thanailakis A., 1997. A model for predicting forest fire spreading using cellular automata. *Ecological Modelling* 99(1): 87-97.
- Kirilenko A.P., Belotelov N.V., Bogatyrev B.G., 2000. Global model of vegetation migration: incorporation of climatic variability. *Ecological Modelling* 132: 125–133.
- Lugo, A., Brown, S., Dodson, R., Smith, T., Shugart, H. 1999. The Holdridge life zones of the conterminous United States in relation to ecosystem mapping. *Journal of Biogeography* 26: 1025-1038.
- Malcolm J.R., Markham A., Neilson R.P., Garaci M., 2002. Estimated migration rates under scenarios of global climate change. *Journal of Biogeography* 29: 835–849
- Markham, A. 1996 Potential impacts of climate change on ecosystems: review of implications for policymakers and conservation biologists. *Climate Research* 6: 179–191.
- McLachlan, J.S., Clark J.S., Manos P.S., 2005. Molecular indicators of tree migration capacity under rapid climate change. *Ecology* 86, 2088–2098.
- Mendoza, F., Chévez, M., González, B. 2001. Sensibilidad de las zonas de vida de Holdridge en Nicaragua en función del cambio climático. *Revista Forestal Centroamericana* 33: 17-22.
- Mitchell T.D., Carter T.R., Jones P.D., Hulme M., New M., 2004. A comprehensive set of high-resolution grids of monthly climate for Europe and the globe: the observed record (1901-2000) and 16 scenarios (2001-2100). Tyndall Centre Working Paper No. 55, Norwich, UK.
- Neilson, R., Pitelka, L., Solomon, A., Nathan, R., Midgley, G., Fragoso, J., Iischke, H., Thompson, K. 2005. Forecasting regional to global plant migration in response to climate change. *BioScience* 55: 749-759.
- Ostendorf, B., Hilbert, D., Hopkins, M. 2001. The effect of climate change on tropical rainforest pattern. *Ecological Modelling* 145: 211-224.
- Parry M.L., Canziani O.F., Palutikof J.P., van der Linden P.J., Hanson C.E. (eds.), 2007. Contribution of Working Group II to the Fourth Assessment Report of the Intergovernmental Panel on Climate Change. Cambridge University Press, Cambridge, UK, 976 pp
- Pearson, R.G. 2006 Climate change and the migration capacity of species. *TRENDS in Ecology and Evolution* 21(3): 111–113.
- Pitelka L.F., 1997. Plant migration and climate change. *American Scientist* Sept-Oct 85(5): 464-472.
- Sánchez-Azofeifa G.A., Daily G.C., Pfaff A.S.P., Busch C., 2003. Integrity and isolation of Costa Rica's national parks and biological reserves: examining the dynamics of land-cover change. *Biological Conservation* 109(1): 123-135.
- Seppala R., Buck A., Katila P. (eds.), 2009. Adaptation of forests and people to climate change: a global assessment report. IUFRO World Series Vol. 22.
- Wolfram S., 1986. Theory and Application of Cellular Automata. World Scientific, Singapore
- Yates, D., Kittel, T., Figge Cannon, R. 2000. Comparing the correlative Holdridge model to mechanistic biogeographical models for assessing vegetation distribution response to climate change. *Climatic Change* 44: 59-87.