

Modelación del Impacto del Cambio Climático en la Distribución Futura de la Especie
***Puya goudotiana* en Colombia**

Laura Andrea Palomino Vargas

Carlos Andrés García Flórez

Wilton Carmona Hernández

Informe final de trabajo de grado presentado como requisito parcial para optar al título de
Titulación del Programa Académico en Especialista en Sistemas de Información Geográfica

Director:

Geólogo (Esp) Juan Sebastián Grisales Noreña

Universidad de Manizales

Facultad de Ciencias e Ingeniería

Programa Académico de Especialización en Sistemas de Información Geográfica

Manizales, 2025

Resumen

El cambio climático es uno de los factores más amenazantes para la diversidad de plantas que, entre otros, puede ocasionar cambios en sus distribuciones geográficas. Una de las herramientas más utilizadas para evaluar los posibles efectos del cambio climático sobre la diversidad, son los modelos de distribución potencial de las especies (SDMs). En Colombia, cerca del 51% de las especies del género *Puya* se encuentran bajo alguna categoría de amenaza de la IUCN. De las 37 especies que tiene el género, 27 son endémicas, con una distribución restringida a los bosques altoandinos y páramos, ecosistemas que frecuentemente sufren efectos de las presiones antropogénicas y el cambio climático. Debido al alto nivel de especies amenazadas, el alto endemismo y los rangos de distribución tan restringidos, es urgente plantear estrategias para la conservación de este género. Por consiguiente, en este trabajo se estimará la distribución geográfica potencial actual y futura de la especie *Puya goudotiana* bajo dos escenarios futuros que consideran emisiones de gases de invernadero bajas (RCP 4.5) y altas (RCP 8.5). Se obtendrán los modelos empleando el algoritmo MaxEnt mediante el paquete kuenm en el software R y posteriormente, se identificarán áreas prioritarias para la conservación de la especie *Puya goudotiana* en Colombia. Se tendrán en cuenta como criterios de evaluación la riqueza de especies, la representatividad de las áreas protegidas y las coberturas naturales del suelo.

Palabras clave: áreas protegidas, clima, modelos de distribución de especies, páramos.

Abstract

Climate change is one of the most significant threats to plant diversity, causing, among others impacts, changes in their geographic distributions. One of the most widely used tools to assess the possible effects of climate change on diversity are the species potential distribution models (SDMs). In Colombia, approximately 51% of the species of the genus *Puya* are classified under a threat category by the UICN. Of the 37 species in the genus, 27 are endemic, with distributions restricted to high Andean forests and paramos, ecosystems frequently affected by anthropogenic pressures and climate change. Given the high number of threatened species, the significant level of endemism and the restricted distribution ranges, it is urgent to propose conservation strategies for this genus. This study aims to estimate the current and future potential geographic distribution of *Puya goudotiana* under two future scenarios that consider low (RCP 4.5) and high (RCP 8.5) greenhouse gas emissions. Models will be developed using the MaxEnt algorithm through the *kuenm* package in the R software. Subsequently, priority areas for the conservation of *Puya specie* in Colombia will be identified, tacking into account species richness, representativeness of protected areas and natural land cover as evaluation criteria.

Key words: paramo, protected areas, climate, species distribution models, weather.

Contenido

	Pág.
1. INTRODUCCIÓN	7
2. PLANTEAMIENTO DEL PROBLEMA DE INVESTIGACIÓN Y SU JUSTIFICACIÓN.....	9
2.1 DESCRIPCIÓN DEL ÁREA PROBLEMÁTICA.....	9
2.2 FORMULACIÓN DEL PROBLEMA	11
2.3 JUSTIFICACIÓN	11
3. OBJETIVOS.....	13
3.1 OBJETIVO GENERAL	13
3.2 OBJETIVOS ESPECÍFICOS.....	13
4. ANTECEDENTES.....	14
5. REFERENTE NORMATIVO Y LEGAL.....	21
6. REFERENTE TEÓRICO	23
6.1 EL GÉNERO <i>PUYA</i> DENTRO DE LA FAMILIA BROMELIACEAE	23
6.2 MODELOS DE DISTRIBUCIÓN DE ESPECIES (SDMs).....	25
6.3 ÁREAS PRIORITARIAS DE CONSERVACIÓN DE LA BIODIVERSIDAD.....	27
7. METODOLOGÍA	29
7.1 ENFOQUE METODOLÓGICO.....	29
7.2 TIPO DE ESTUDIO	29
7.3 PROCEDIMIENTO	30
7.3.1 DATOS DE OCURRENCIA.....	30
7.3.2 MODELOS DE DISTRIBUCIÓN POTENCIAL	30
VARIABLES AMBIENTALES.....	30
CALIBRACIÓN Y EVALUACIÓN DE LOS MODELOS DE DISTRIBUCIÓN.....	33
MODELOS FINALES Y TRANSFERENCIAS FUTURAS.....	34
7.3.3 ÁREAS PRIORITARIAS DE CONSERVACIÓN.....	34
REPRESENTATIVIDAD DE ÁREAS PROTEGIDAS Y RIQUEZA DE ESPECIES	34
8. RESULTADOS	35
8.1 PARAMETRIZACIÓN DE LOS MODELOS	35
8.2 DISTRIBUCIÓN POTENCIAL ACTUAL Y CAMBIOS EN EL FUTURO	38
8.3 REPRESENTATIVIDAD DE LAS ÁREAS PROTEGIDAS Y LA COBERTURA DE LA TIERRA EN COLOMBIA.....	49
9. DISCUSIÓN	53
10. CONCLUSIONES.....	56

11.	RECOMENDACIONES.....	57
12.	REFERENCIAS.....	60

Lista de tablas

	Pág.
Tabla 1. Conjuntos de variables ambientales utilizados para realizar modelos de la especie <i>Puya goudotiana</i>	37
Tabla 2. Áreas de distribución idónea y áreas de pérdidas y ganancias (km ²) contrastados con las áreas protegidas de Colombia escenario spp 245NE	49
Tabla 3. Áreas de distribución idónea y áreas de pérdidas y ganancias (km ²) contrastados con las áreas protegidas de Colombia escenario spp 585NE	50

Lista de figuras

	Pág.
Tabla 1. Conjuntos de variables ambientales utilizados para realizar modelos de la especie <i>Puya goudotiana</i>	37
Tabla 2. Áreas de distribución idónea y áreas de pérdidas y ganancias (km ²) contrastados con las áreas protegidas de Colombia escenario spp 245NE	49
Tabla 3. Áreas de distribución idónea y áreas de pérdidas y ganancias (km ²) contrastados con las áreas protegidas de Colombia escenario spp 585NE	50
Tabla 1. Conjuntos de variables ambientales utilizados para realizar modelos de la especie <i>Puya goudotiana</i>	37
Tabla 2. Áreas de distribución idónea y áreas de pérdidas y ganancias (km ²) contrastados con las áreas protegidas de Colombia escenario spp 245NE	49
Tabla 3. Áreas de distribución idónea y áreas de pérdidas y ganancias (km ²) contrastados con las áreas protegidas de Colombia escenario spp 585NE	50
Tabla 1. Conjuntos de variables ambientales utilizados para realizar modelos de la especie <i>Puya goudotiana</i>	37
Tabla 2. Áreas de distribución idónea y áreas de pérdidas y ganancias (km ²) contrastados con las áreas protegidas de Colombia escenario spp 245NE	49
Tabla 3. Áreas de distribución idónea y áreas de pérdidas y ganancias (km ²) contrastados con las áreas protegidas de Colombia escenario spp 585NE	50

Tabla 1. Conjuntos de variables ambientales utilizados para realizar modelos de la especie <i>Puya goudotiana</i>	37
Tabla 2. Áreas de distribución idónea y áreas de pérdidas y ganancias (km ²) contrastados con las áreas protegidas de Colombia escenario spp 245NE	49
Tabla 3. Áreas de distribución idónea y áreas de pérdidas y ganancias (km ²) contrastados con las áreas protegidas de Colombia escenario spp 585NE	50
Tabla 1. Conjuntos de variables ambientales utilizados para realizar modelos de la especie <i>Puya goudotiana</i>	37
Tabla 2. Áreas de distribución idónea y áreas de pérdidas y ganancias (km ²) contrastados con las áreas protegidas de Colombia escenario spp 245NE	49
Tabla 3. Áreas de distribución idónea y áreas de pérdidas y ganancias (km ²) contrastados con las áreas protegidas de Colombia escenario spp 585NE	50
Tabla 1. Conjuntos de variables ambientales utilizados para realizar modelos de la especie <i>Puya goudotiana</i>	37
Tabla 2. Áreas de distribución idónea y áreas de pérdidas y ganancias (km ²) contrastados con las áreas protegidas de Colombia escenario spp 245NE	49
Tabla 3. Áreas de distribución idónea y áreas de pérdidas y ganancias (km ²) contrastados con las áreas protegidas de Colombia escenario spp 585NE	50
Tabla 1. Conjuntos de variables ambientales utilizados para realizar modelos de la especie <i>Puya goudotiana</i>	37
Tabla 2. Áreas de distribución idónea y áreas de pérdidas y ganancias (km ²) contrastados con las áreas protegidas de Colombia escenario spp 245NE	49
Tabla 3. Áreas de distribución idónea y áreas de pérdidas y ganancias (km ²) contrastados con las áreas protegidas de Colombia escenario spp 585NE	50

1. Introducción

El cambio climático representa una de las principales amenazas para la biodiversidad, afectando especialmente a las plantas que dependen de condiciones climáticas específicas para su

ciclo de vida (Foden y Young, 2016; Woodward y Williams, 1987). En Colombia, los ecosistemas altoandinos y páramos, que albergan altos niveles de endemismo, son particularmente vulnerables. Dentro de estos ecosistemas, las especies del género *Puya* (Bromeliaceae) destacan por su relevancia ecológica, ya que son fuente de alimento para diversas especies, y su limitada distribución geográfica las posiciona entre las más amenazadas (García y Galeano, 2006; IUCN, 2021).

Este trabajo busca abordar los vacíos de conocimiento sobre la distribución geográfica de la especie *Puya goudotiana* y evaluar los efectos del cambio climático en sus patrones de distribución actual y futura. Utilizando el algoritmo MaxEnt en el software R mediante el paquete *kuenm*, se modelará la distribución potencial de las especies bajo escenarios de emisiones bajas (RCP 4.5) y altas (RCP 8.5). Adicionalmente, se identificarán zonas prioritarias para la conservación basadas en criterios de riqueza de especies, cobertura natural y representatividad en áreas protegidas.

Los resultados de esta investigación proporcionarán insumos clave para la planificación de estrategias de conservación y manejo de la especie *Puya goudotiana* y del género *puya* en Colombia. Esto no solo permitirá anticipar los impactos del cambio climático en su distribución, sino también priorizar áreas de conservación en ecosistemas estratégicos, contribuyendo a la protección de la biodiversidad en contextos altamente amenazados (Villero et al., 2017; Cuesta et al., 2012).

2. Planteamiento del problema de investigación y su justificación

2.1 Descripción del área problemática

La fragmentación del hábitat, su degradación y sobreexplotación, las especies invasoras, la contaminación y el cambio climático, son solo algunos de los factores más amenazantes para la diversidad de plantas (Asase et al., 2021). Sin embargo, varios estudios sugieren que durante el próximo siglo, el cambio climático podría convertirse en el factor principal de disminución de la biodiversidad, aumentando significativamente el riesgo de extinción de las especies (Prieto-Torres, 2020; Román-Palacios y Wiens, 2020, Habibullah et al., 2022).

El clima es un factor limitante en la distribución geográfica de las plantas, ya que cada especie requiere una combinación de condiciones específicas de temperatura, humedad y luz para llevar a cabo su ciclo de vida exitosamente (Woodward y Williams, 1987). Cuando los efectos del cambio climático exceden el rango de variación climática que las especies pueden tolerar fisiológicamente, se ven afectados sus nichos ecológicos y distribución espacial (Foden y Young, 2016). Esto obliga a las especies a adaptarse, desplazarse o enfrentarse a la extinción (Asase et al., 2021). De esta manera, si los factores climáticos controlan los límites de la distribución de las especies, estudiar métodos que evalúen la relación entre las especies y el clima permitiría anticipar los cambios en su distribución (Peterson, 2011).

Los modelos de distribución de especies (SDMs) son herramientas que han cobrado relevancia en las últimas décadas debido a su capacidad para relacionar variables ambientales con registros de presencia de las especies, prediciendo su distribución actual y proyectando

posibles cambios bajo escenarios futuros de cambio climático (Peterson y Soberón, 2012). Conocer la distribución de las especies es el primer paso en la planificación de su conservación (Lawler, 2011), ya que representa el escenario en el que se planifican e implementan las acciones y estrategias para conservarlas (Villero et al., 2017). Sin embargo, para muchos grupos taxonómicos esta información es desconocida, sin poder identificar áreas geográficas que sean importantes para la supervivencia de las especies (Moreno et al., 2020) y así, establecer prioridades de conservación.

Este es el caso de las especies del género *Puya* de la familia Bromeliaceae, el cuarto género más amenazado de la familia, con entre el 51% y el 66% de sus especies en peligro de extinción (García y Galeano, 2006; IUCN 2021). Además, presenta un alto nivel de endemismo, cercano al 73% (IUCN 2021), y su distribución se restringe principalmente a los bosques altoandinos y los páramos del territorio colombiano, ecosistemas que desempeñan un papel crucial en términos de biodiversidad y servicios ecosistémicos.

Sin embargo, los páramos en enfrentan una degradación constante debido a la presión de actividades antropogénicas y los efectos del cambio climático (Calderón-Hernández y Pérez-Martínez, 2018; Garavito, 2015). Se reporta que el 15,4 % (equivalente a 449 500 ha) de la cobertura natural de todos los páramos del país ha sido transformada a pastos y cultivos, y así mismo que 40 010 hectáreas se encuentran bajo títulos mineros (Galvis, 2021). Además, prácticas como las quemadas periódicas para pastoreo intensifican su deterioro, alterando las dinámicas ecológicas de las especies que allí habitan (Hofstede et al., 2014; García y Galeano, 2006). Por último, los modelos de cambio climático sugieren que la temperatura aumentará de 3° a 4°C (Galvis, 2021), lo que implicaría una reducción del hábitat, el ascenso de las especies de

alta montaña en búsqueda de condiciones adecuadas para su supervivencia y posiblemente casos de extinción local (Cuesta et al., 2012).

Aunque el uso de los SDMs ha tenido un gran auge en las últimas décadas con cientos de artículos publicados cada año (Peterson y Soberón, 2012), son pocas las evaluaciones sobre distribución de las especies del género *Puya* que se han hecho en Colombia e incluso en Latinoamérica. Solo registran dos estudios en el departamento de Cundinamarca, uno sobre *Puya loca* (Pico, 2017) y otro de *Puya goudotiana* (Alvaran-Serna, 2020), pero sin incorporar herramientas de modelamiento de distribución ni evaluar los impactos del cambio climático. La falta de información sobre los refugios geográficos potenciales y las zonas prioritarias para la conservación de estas especies limita la capacidad para tomar decisiones informadas en torno a su manejo, en ecosistemas tan amenazados como los páramos.

2.2 Formulación del problema

Bajo la descripción del problema realizada anteriormente, la presente investigación pretende responder la siguiente pregunta: ¿Cuál es la distribución potencial actual y futura de la especie *Puya goudotiana* (Bromeliaceae) en Colombia y cuáles son las áreas prioritarias para su conservación?

2.3 Justificación

Debido a las amenazas que implican los altos niveles de endemismo y de riesgo de extinción del género *Puya* en Colombia, además de su importancia ecológica dentro de los ecosistemas altoandinos al ser una fuente importante de alimento para varias especies, se hace urgente avanzar en la evaluación de la distribución potencial actual y los impactos del cambio climático sobre dichas distribuciones. Esto con el fin abordar los vacíos de información existentes debido al limitado conocimiento actual sobre la distribución de estas especies, constituyéndose como una de las primeras investigaciones en explorar los posibles efectos del cambio climático sobre ellas. De este modo, se espera generar insumos clave para que las entidades competentes puedan tomar decisiones fundamentales para su conservación y contribuir a la protección de la biodiversidad en ecosistemas fuertemente amenazados por el cambio climático, como los páramos.

Por lo tanto, con este trabajo se pretende generar información que sea útil para establecer planes y estrategias de conservación para una de la especie del género (*Puya goudotiana*), estimando su distribución geográfica potencial actual y futura bajo escenarios de cambio climático, e identificando zonas prioritarias para su conservación.

3. Objetivos

3.1 Objetivo general

Estimar la distribución geográfica potencial actual y futura de la especie *Puya goudotiana* en Colombia, e identificar áreas prioritarias para su conservación, utilizando modelos de simulación bajo diferentes escenarios de cambio climático y considerando cambios en las emisiones de gases de efecto invernadero.

3.2 Objetivos específicos

Buscar y recopilar información climática, biológica y de topografía relevantes para modelar la distribución de *Puya goudotiana* en Colombia.

Modelar la distribución geográfica actual de la especie *Puya goudotiana* mediante herramientas estadísticas y geoespaciales, utilizando variables climáticas, biológicas y topográficas.

Estimar la distribución geográfica futura de *Puya goudotiana* bajo dos escenarios de cambio climático (RCP 4.5 y RCP 8.5).

Comparar las distribuciones geográficas potenciales actuales y futuras de la especie *Puya goudotiana*, evaluando los efectos de los escenarios de cambio climático en su distribución.

Identificar áreas prioritarias para la conservación del género *Puya goudotiana* y la representatividad de áreas protegidas.

4. Antecedentes

Los Modelos de Distribución de Especies (SDM) o Modelos de Nicho Ecológico (ENM) son herramientas fundamentales para estimar la distribución potencial de las especies en función de sus necesidades ecológicas y las condiciones ambientales. Estos modelos ofrecen representaciones cartográficas que reflejan la idoneidad de un espacio para la presencia de una especie, utilizando variables geológicas, topográficas y climáticas (Guisan & Zimmermann, 2000). El uso de datos de presencia, junto con pseudoausencias o datos de no-presencia, permite a los modelos predecir la distribución futura de las especies bajo diferentes condiciones ambientales o climáticas (Mota et al., 2020). Esta capacidad predictiva es crucial no solo para la conservación, sino también para el manejo de especies invasoras, el establecimiento de áreas protegidas y la planificación territorial en general (Elith et al., 2011).

Dentro de los modelos predictivos, Maxent es uno de los más utilizados debido a su capacidad para trabajar con datos de presencia y su eficiencia en el modelado del nicho ecológico de una especie a partir de variables ambientales (Phillips et al., 2006). Maxent ha sido empleado para predecir cómo las especies podrían adaptarse a cambios en sus rangos geográficos, y se ha utilizado en numerosos estudios para proyectar la distribución de especies bajo diferentes escenarios climáticos, evaluando los efectos del cambio climático en los ecosistemas (Soberón & Peterson, 2005). Además de Maxent, existen otros enfoques como los Modelos Lineales Generalizados (GLM), los Modelos de Máxima Entropía (Maxent) y los Modelos de Regresión de Red Neuronal, que se aplican en función de las características del conjunto de datos y la complejidad del nicho ecológico (Guisan & Thuiller, 2005; Warren & Seifert, 2011).

El cambio climático está alterando los patrones de temperatura y precipitación a nivel global, lo que tiene un impacto directo en la distribución de las especies. El desplazamiento de áreas de distribución debido al cambio climático ha sido documentado en varias investigaciones. En América Latina, por ejemplo, se ha observado que especies de flora y fauna están desplazándose hacia altitudes mayores o hacia latitudes más altas debido a la alteración de sus hábitats naturales (Contreras, 2006; Thomas et al., 2004). Estas modificaciones requieren que los modelos predictivos se ajusten para prever escenarios futuros, lo cual es esencial para el manejo efectivo de la biodiversidad bajo condiciones cambiantes.

El análisis de la distribución de especies no solo se limita al cambio climático, sino también a otros factores como la intervención humana, el uso del suelo y la fragmentación del hábitat. En este contexto, los modelos de distribución también se emplean para entender el impacto de la deforestación, la urbanización y la agricultura intensiva sobre las especies (Rondinini et al., 2011). Esto resalta la importancia de integrar variables antropogénicas en los modelos predictivos para obtener una visión más precisa de la distribución actual y futura de las especies.

En el caso específico de las bromelias en Oaxaca, México, un estudio centrado en la conservación ex situ de estas especies destaca la importancia de la germinación y la viabilidad de las semillas bajo diferentes condiciones de almacenamiento. Se seleccionaron seis especies de bromelias, lo que proporciona una base valiosa para la conservación de estas especies endémicas, cuya supervivencia depende de la conservación y manejo adecuados de sus semillas (Contreras, 2006). El uso de técnicas como la criopreservación y la conservación en bancos de germoplasma es clave para garantizar la viabilidad de estas especies a largo plazo.

La filogenia y biogeografía de las bromelias también juegan un papel crucial en la comprensión de su evolución y dispersión. Un estudio de *Tillandsia*, un subgénero de bromelias, utiliza secuencias de plastomas completos para rastrear su colonización desde Sudamérica hacia América del Norte y Central hace aproximadamente 4.86 millones de años (Sivertsen et al., 2020). Este tipo de investigación no solo amplía el conocimiento sobre la historia evolutiva de las bromelias, sino que también proporciona datos clave sobre los factores ecológicos y geográficos que han determinado su distribución actual. Estos conocimientos son esenciales para la conservación, ya que permiten identificar las zonas más vulnerables y las rutas de dispersión que podrían estar afectadas por el cambio climático.

Varios estudios han avanzado en la comprensión de la germinación y viabilidad de las semillas de la familia Bromeliaceae, ofreciendo importantes insights sobre las condiciones ideales para su conservación (Mota et al., 2020). Estos estudios son cruciales para la conservación ex situ, ya que permiten optimizar los métodos de propagación de especies en peligro de extinción, así como los protocolos de reintroducción en hábitats naturales. A su vez, las técnicas de germinación controlada pueden usarse para restaurar ecosistemas degradados, un campo de investigación que sigue siendo una prioridad en la biología de la conservación.

Por otro lado, en Costa Rica, un estudio sobre la comunidad de bromelias epífitas en un bosque húmedo premontano evalúa la distribución espacial de las especies en función de diferentes grados de alteración del hábitat. Este estudio revela diferencias significativas en la distribución vertical de las bromelias y sus relaciones con los sustratos disponibles, lo cual tiene implicaciones para el manejo de los bosques tropicales y su restauración (Ramos et al., 2019).

Estos hallazgos destacan la importancia de preservar tanto la diversidad biológica como la estructura del hábitat en ecosistemas tropicales para garantizar la conservación de especies clave, como las bromelias.

La siguiente investigación, se realizó con la necesidad de predecir el impacto futuro del cambio climático, en la *puya raimondii* harms, (Qisque y Nuñez , 2020), que es una especie endémica de los Andes de Perú y Bolivia, los resultados de esta investigación plantean que existe una concentración en la distribución de la especie en futuros escenarios en los dos países, en una área aproximada de 154268.40 km², plateando así, la necesidad de establecer medidas de protección para estos ecosistemas, en otro estudio, sobre la Modelación de la distribución potencial de tres especies de Puya como insumo para la planificación de su conservación en alta montaña del Distrito Capital, se buscó usar la modelación como una herramienta para planear estrategias de conservación; esta investigación tuvo en cuenta a la *Puya goudotiana*, *Puya santosii* y *Puya nitida*, en donde se determinó, que la distribución de estas especies es restringida a la cordillera oriental (Navas De Los Reyes, 2016), Otro estudio, relacionado es el de que se realizó un análisis de la distribución espacial en 10 ha del páramo Cruz verde en Cundinamarca, sobre la *Puya goudotiana*, Alvara (sf), identificó en su estudio que uno de los factores que afectan la agregación de esta especie es la escala, ya que este estudio se basó en tres diferentes.

Siguiendo la línea , encontramos un informe de investigación de Rubiano (2015), de la Universidad del Valle, en este se realizó una investigación sobre, la Distribución espacial de orquídeas y cambio climático en el Bosque Seco en Colombia y su aplicación como estrategia regional de conservación para el Valle del Cauca, en donde, tenían como objetivo identificar los

cambios de 7 especies presente en el bosque seco tropical, este proyecto arrojó como principales hallazgos la detención temprana de áreas de ocurrencia idóneas para liderar proyectos de conservación. De este artículo se resalta la mención de que las orquídeas son un indicador de comportamiento del cambio climático (Rubiano, 2015), ya que estas especies se localizan en el trópico, en donde, su presencia depende directamente de variables como la precipitación y la temperatura que se ven afectadas por la constante variabilidad que experimentan éstas en los últimos años.

La investigación de (Fajardo-Gutiérrez, Infante-Betancour, Cabrera-Amaya, 2018) sobre, La Modelización de la distribución potencial del género *Polylepis* en Colombia y consideraciones para su conservación, tuvo como objetivo identificar oportunidades de conservación en áreas protegidos a escala nacional, regional y local, encontró un cruce de la distribución de las especies de esta genero sobre figuras de reservas del Sistema Nacional de Áreas Protegidas (SINAP) de Colombia; es necesario precisar que los resultados se dan en función de las especies que representan este género, se resalta que la especie *P.sericea*, que es el área más representativa del modelo en relación a su distribución, pero es la que cuenta con el porcentaje más bajo de representatividad en áreas dentro de reservas.

En esta última investigación que vamos a referenciar, mostraremos que no solo los modelos de distribución se aplican a la flora, en este caso veremos la aplicación de modelos a los primates, exactamente con la investigación de Mercado (2010), sobre la Distribución de primates en Bolivia y Áreas prioritarias para su conservación, esta investigación uso un registro de 1200 especies correlacionadas con variables ambientales, para identificar la distribución potencial de especies; si bien esta investigación no se relaciona directamente con los efectos del cambio

climático para orientar estrategias de conservación como lo hemos visto en investigaciones vistas preliminarmente, resaltamos que esta investigación identifican presiones antropogénicos como acciones que afectan el equilibrio ecológico necesario para el desarrollo de estas especies.

5. Referente normativo y legal

Colombia, un país megadiverso, alberga una riqueza biológica inmensa, incluyendo ecosistemas únicos como los páramos. La protección de estos ecosistemas y su flora se fundamenta en un robusto marco normativo ambiental, establecido a lo largo de varias décadas y compuesto por leyes, decretos, y políticas que buscan preservar la biodiversidad.

La Constitución de 1991 es la piedra angular del marco jurídico ambiental del país. En su Artículo 79, se reconoce el derecho de todos los ciudadanos a disfrutar de un ambiente sano, y se establece la obligación del Estado de proteger la diversidad e integridad del ambiente. Este artículo sienta las bases para la conservación de áreas de especial importancia ecológica, como los páramos, y fomenta la educación ambiental.

Esta ley marcó un hito al crear el Ministerio del Medio Ambiente y al organizar el Sistema Nacional Ambiental (SINA). Entre sus objetivos principales, se encuentra la protección de la biodiversidad y la promoción de la participación comunitaria en la gestión ambiental. Esta ley es crucial para la conservación de la flora de los páramos, ya que establece procedimientos de evaluación de impacto ambiental (EIA) y mecanismos de coordinación entre diferentes entidades ambientales.

Colombia ratificó este convenio internacional, comprometiéndose a conservar la biodiversidad, usar sus componentes de manera sostenible y distribuir equitativamente los beneficios derivados de los recursos genéticos. Este convenio es particularmente relevante para la flora de los páramos, ya que estos ecosistemas albergan numerosas especies endémicas y vulnerables, como algunas bromelias.

En los últimos años, los Planes Nacionales de Desarrollo han integrado la sostenibilidad ambiental como un componente clave. La Ley 1450 de 2011 y la Ley 1753 de 2015 destacan la

protección de los recursos hídricos y la reducción de emisiones de gases de efecto invernadero. Estas políticas son vitales para los páramos, ya que estos ecosistemas juegan un papel crucial en la regulación hídrica y en la mitigación del cambio climático.

En Colombia, los páramos están protegidos por legislación específica que prohíbe actividades como la minería y la agricultura intensiva en estos ecosistemas. Estas medidas son cruciales para preservar la flora única de los páramos, incluyendo diversas especies de bromelias que dependen de las condiciones específicas de estos hábitats.

El Ministerio de Ambiente y Desarrollo Sostenible es la principal entidad encargada de la regulación y ejecución de políticas ambientales. Las Corporaciones Autónomas Regionales (CARs) desempeñan un papel vital en la gestión ambiental a nivel regional, implementando proyectos de conservación específicos en los páramos. La Agencia Nacional de Licencias Ambientales (ANLA) se encarga de la evaluación y otorgamiento de licencias ambientales para proyectos que puedan afectar estos ecosistemas.

6. Referente teórico

6.1 El género *Puya* dentro de la familia Bromeliaceae

La familia Bromeliaceae, pertenece al orden Poales y tiene cerca de 3348 especies agrupadas en 56 géneros. Su distribución está restringida al Neotrópico, con excepción de *Pitcairnia feliciana* distribuida en África (Espejo y López, 2021). Colombia, después de Brasil, es el segundo país del mundo con mayor riqueza de bromelias con 545 especies y 25 géneros (Betancur, 2019) las cuales se distribuyen desde hábitats áridos y desérticos hasta ecosistemas altoandinos como los páramos. Esto es posible en parte, a las diversas formas de vida que poseen, pues pueden ser herbáceas, terrestres, rupícolas o epífitas (Zanella et al., 2012), y a sus adaptaciones morfo-fisiológicas como la formación de tanques, los tricomas en forma de escamas (Benzing et al., 1985) y el metabolismo CAM (Quezada y Gianoli, 2011)

Puya es un grupo de bromelias terrestres con aproximadamente 219 especies descritas (Zizka et al., 2013; Jabaily y Sytsma, 2010; Luther, 2004). Crecen generalmente sobre rocas desnudas o suelos superficiales. Estas plantas son bastante robustas, sus hojas suculentas son arrosadas con bordes aserrados (Grau, 2010) y las inflorescencias varían en forma y coloración dependiendo de la especie. Algunas especies de este género presentan semelparidad como estrategia reproductiva, es decir que pueden reproducirse efectivamente una sola vez en su vida, aunque la mayoría son iteróparas y pueden tener múltiples eventos reproductivos (Jabaily y Sytsma, 2010).

Este género se puede encontrar desde zonas bajas al nivel del mar como los matorrales costeros en Chile, hasta zonas de alta montaña que superan los 4500 metros de altitud, pero sus especies son particularmente características de los ecosistemas de páramo (Zizka et al., 2013;

Varadarajan, 1990). Geográficamente su distribución va desde Costa Rica hasta Chile y Argentina a lo largo de los Andes, siendo más abundantes en las altitudes y las latitudes medias.

En Colombia, este es el quinto género más diverso de la familia Bromeliaceae con 37 especies, de las cuales 27 son endémicas (IUCN 2021). Se distribuye en los bosques altoandinos y páramos entre los 2500 y 4500 m de elevación (Betancur, 2019), generalmente con rangos de altitud y latitud pequeños, a excepción de la especie *Puya floccosa* que se encuentra entre los 200 y 2500 m de elevación y tiene una distribución amplia (Bernal et al., 2019). Desde el punto de vista ecológico, las especies *Puya* representan una de las principales fuentes de alimento del oso andino de anteojos (*Tremarctos ornatus*) (Romero, et al., 2017) y varias especies de *Puya* proporcionan importantes cantidades de néctar a especies de colibríes paramunos (Jabaily y Sytsma, 2013).

En cuanto a su estado de amenaza, para el género *Puya* se han realizado dos evaluaciones de riesgo de extinción bajo los criterios de la IUCN. La primera evaluó 36 especies, de las cuales 25 se encontraron bajo un estado de amenaza, es decir el 69% de las especies. (García y Galeano, 2006). Luego, entre los años 2019 y 2020 se evaluaron 37 especies para Colombia, encontrando que el nivel de especies amenazadas bajó a un 51 % con 19 especies (IUCN 2021). Estos valores elevados de riesgo de extinción son consecuencia del alto nivel de endemismo y el progresivo deterioro de los ecosistemas de páramo donde habitan. Muchas de estas plantas han desarrollado adaptaciones únicas durante su historia evolutiva para poder soportar las condiciones ambientales extremas (Quezada y Gianoli, 2011), por lo que en caso de ser destruido su hábitat no pueden desplazarse para sobrevivir en otros lugares (Galvis, 2021).

6.2 Modelos de distribución de especies (SDMs)

Existen distintas metodologías que permiten estimar la distribución de las especies y evaluar los efectos potenciales del cambio climático sobre la biodiversidad (Heikkinen, 2006), pero una de las más usadas es el modelamiento de la distribución potencial de especies (SDMs) (Quispe y Nuñez, 2020). Estos modelos relacionan variables ambientales con registros de presencia de las especies para así predecir su distribución a través de algoritmos estadísticos (Sillero et al., 2021). Los registros de presencia de las especies representan solo una parte de su área de ocupación real. Sin embargo, con los SDMs se pueden predecir áreas de hábitat idóneo para las especies en áreas que tengan pocos o ningún registro de presencia, y de esta forma completar vacíos de información sobre sus distribuciones (Spiers et al., 2018). Una vez que los modelos se construyen y se validan en condiciones actuales, teniendo en cuenta las variables climáticas que mejor los describen (Heikkinen, 2006), pueden proyectarse en escenarios futuros de cambio climático para anticipar posibles cambios de distribución (Anciaes y Peterson, 2009).

Para construir modelos de distribución potencial de especies existen diversos algoritmos. Uno de los más populares y con mejor desempeño es MaxEnt (Bradie y Leung, 2017), con más de 1000 estudios publicados desde 2006 (Merow et al., 2013). Este método requiere únicamente registros de presencia y acepta variables continuas y categóricas como predictores (Phillips et al., 2006), sus predicciones son confiables cuando el tamaño de muestra es pequeño (Rhoden, 2017) y existen interfaces gráficas fáciles de usar que permiten visualizar y analizar los resultados (Lissofsky, 2021). Diversos estudios han utilizado este método para modelar distribuciones de plantas con propósitos ecológicos y de conservación (Mertens et al., 2021; Bosch et al., 2019; Zwiener et al., 2017; Asase y Peterson, 2019).

Recientemente, se han desarrollado herramientas como el paquete *kuenm* de R, como una alternativa a los métodos tradicionales para modelar las distribuciones de las especies. Esta herramienta facilita la calibración, la evaluación y la proyección de los SDMs utilizando el algoritmo de máxima entropía implementado en MaxEnt (Cobos et al., 2019). Este paquete permite automatizar procesos como la selección de las configuraciones óptimas del modelo con base en criterios estadísticos, como la complejidad del modelo y la significancia del ajuste (Romero-Sanchez et al., 2022). Además, permite manejar grandes conjuntos de datos, optimizar la parametrización y realizar proyecciones bajo diferentes escenarios climáticos teniendo en cuenta análisis de extrapolación (MOP: Mobility-Oriented Parity) (Cobos et al., 2019). Esto permite que se generen modelos que son rigurosos estadísticamente y por lo tanto, generar información lo más precisa posible para la toma de decisiones dentro de los campos de la ecología y la conservación.

Para realizar las proyecciones a futuro, se hace uso de las Trayectorias Socioeconómicas Compartidas (SSP), las cuales son escenarios globales desarrollados para explorar cómo las decisiones humanas pueden influir en el desarrollo social, económico y ambiental a lo largo del tiempo (Meinshausen et al., 202). Las más comúnmente utilizadas son: la SSP126 que representa un escenario optimista, considerando un mundo sostenible con bajas emisiones de gases de efecto invernadero; la SSP245 que es un escenario intermedio, combinando un futuro socioeconómico moderado con emisiones estabilizadas; la SSP370 que refleja un futuro con altas emisiones y un desarrollo poco sostenible; y finalmente, la SSP 585 que representa un futuro pesimista, donde el crecimiento económico depende de los combustibles fósiles, se generan altas emisiones y hay un calentamiento global severo (O'Neill et al., 2016). Estas trayectorias

permiten explorar como diferentes futuros socioeconómicos y climáticos pueden afectar la distribución de las especies.

6.3 Áreas prioritarias de conservación de la biodiversidad

En Colombia, existe el Sistema Nacional de Áreas Protegidas (SINAP) que vincula diversas figuras de conservación como los Parques Nacionales Naturales (PNN), Reservas Forestales Protectoras, Parques Nacionales Regionales, Distritos de Manejo Integrado, Distritos de Conservación de Suelos y Áreas de Recreación (Sistema Nacional de Áreas Protegidas, 2022). Este sistema abarca áreas de gobernanza pública, privada y comunitaria, que operan a nivel nacional, regional y local, mediante herramientas de gestión y protección, para cumplir con los objetivos de conservación de la biodiversidad del país. Actualmente, el SINAP cuenta con 1,381 áreas protegidas que abarcan cerca de 31,073,116 hectáreas, es decir el 17.69% del territorio nacional continental y marino del país (PNN. 2023). En cuanto a su representatividad en los ecosistemas altoandinos, el 51% de los páramos de Colombia se encuentran bajo alguna figura de protección, mientras que solo el 33% están dentro del Sistema de Parques Nacionales Naturales (Gutiérrez et al., 2021).

En las últimas décadas se viene adelantando la identificación de vacíos de conservación, respondiendo a la incógnita de qué y dónde conservar (Andrade-Pérez y Corzo-Mora, 2011). Las áreas prioritarias para la conservación son aquellas que, debido a su alto valor ecológico, de biodiversidad o de vulnerabilidad, requieren especial atención para su protección y gestión sostenible (Margules y Pressey, 2000). Existen metodologías tanto cualitativas como cuantitativas para identificarlas. Las primeras, generalmente están basadas en la experiencia de expertos, mientras que las segundas emplean modelos estadísticos y análisis espaciales (Pressey,

y Bottrill, 2008). Algunos de los criterios que tienen en cuenta las metodologías cuantitativas, incluyen la riqueza de especies, los niveles de endemismo, la representatividad de áreas protegidas existentes y la amenaza de pérdida de hábitat (Andrade-Pérez y Corzo-Mora, 2011). Estos factores integrados con los análisis espaciales, realizados a través de los sistemas de información geográfica, permite procesar grandes volúmenes de datos y modelar escenarios que priorices áreas con mayor valor ecológico o que presenten una mayor vulnerabilidad.

7. Metodología

7.1 Enfoque metodológico

La investigación es de enfoque cuantitativo que plantea un diseño no experimental, específicamente transeccional. A pesar de que se evalúa el cambio de la distribución potencial de las especies en escenarios futuros, estas evaluaciones se realizan sobre momentos específicos del tiempo y a partir de proyecciones. No se realizan observaciones de manera continua y repetida a través del tiempo y por lo tanto, se considera que tiene un diseño transeccional. En esta investigación las variables no son manipuladas, sino que a partir de la relación existente entre datos georreferenciados y variables ambientales (usando algoritmos) se logra obtener la distribución potencial de las especies. Esto basándose en estudios previos que han mostrado la relación existente entre las condiciones ambientales y la distribución de las especies tanto animales como vegetales. Y que, además la variación en estas condiciones dada por el cambio climático, puede afectar la distribución de las especies.

7.2 Tipo de estudio

La investigación es de tipo explicativo, ya que ~~nos basamos~~ se encuentra basada en variables para explicar el fenómeno de la distribución espacial de la especie bajo las implicaciones generadas por el cambio climático, este se potencia por el análisis espacial de los modelos estadísticos que logran predecir el comportamiento de los patrones de distribución, sirviendo de esta manera, para identificar zonas prioritarias en medidas de conservación.

7.3 Procedimiento

7.3.1 Datos de Ocurrencia

Los datos georreferenciados de la especie *Puya goudotiana* se obtendrán a partir de dos fuentes: (1) consultas en el repositorio del GBIF (Global Biodiversity Information Facility) y (2) una base de datos construida a partir de los esfuerzos de muestreo en campo realizados por los investigadores del Instituto de Ciencias Naturales de la Universidad Nacional de Colombia Julian Aguirre y Julio Betancur.

Luego, estos datos serán depurados con el paquete *CoordinateCleaner* (Zizka *et al.*, 2019) en el software R, con el fin de eliminar coordenadas atípicas, coordenadas duplicadas, coordenadas cero y coordenadas no válidas. Posteriormente, se realizará una depuración manual, verificando minuciosamente que la distribución geográfica y altitudinal fuera acertada para cada una de las especies. Luego de realizar este proceso, serán descartadas aquellas especies que cuenten con menos de 10 registros, para evitar generar modelos de baja precisión.

7.3.2 Modelos de distribución potencial

Variables ambientales

Se descargarán las 19 capas ambientales disponibles en la base de datos del Worldclim (versión 2.1 en <https://www.worldclim.org>), las capas de las variables bio 8, bio 9, bio 18 y bio 19 serán excluidas, ya que muestran anomalías espaciales (Behroozian, 2020).

Las variables bioclimáticas representan estadísticas derivadas de datos de temperatura y precipitación a lo largo del año. Estas variables son ampliamente utilizadas en modelación

ecológica porque capturan patrones climáticos clave que influyen en la distribución de las especies. A continuación, se describe cada una:

Temperatura

bio1 (Temperatura media anual): Promedio de la temperatura en todos los meses del año. Refleja las condiciones térmicas generales de un área.

bio2 (Rango diurno medio): Diferencia promedio entre las temperaturas máximas y mínimas diarias. Mide la amplitud térmica diaria.

bio3 (Rango isotérmico): Proporción entre el rango diurno medio y el rango anual de temperatura, expresado como porcentaje. Representa la estabilidad térmica.

bio4 (Estacionalidad de la temperatura): Variabilidad de la temperatura mensual a lo largo del año. Se mide como desviación estándar o coeficiente de variación.

bio5 (Temperatura máxima del mes más cálido): Temperatura máxima registrada en el mes más cálido.

bio6 (Temperatura mínima del mes más frío): Temperatura mínima registrada en el mes más frío. Es importante para especies sensibles al frío.

bio7 (Rango anual de temperatura): Diferencia entre la temperatura máxima del mes más cálido y la mínima del mes más frío.

bio10 (Temperatura media del trimestre más cálido): Promedio de las temperaturas en los tres meses más cálidos.

bio11 (Temperatura media del trimestre más frío): Promedio de las temperaturas en los tres meses más fríos.

Precipitación

bio12 (Precipitación anual): Suma total de la precipitación de todos los meses del año.

bio13 (Precipitación del mes más húmedo): Cantidad de precipitación en el mes con mayor lluvia.

bio14 (Precipitación del mes más seco): Cantidad de precipitación en el mes con menor lluvia.

bio15 (Estacionalidad de la precipitación): Variabilidad de la precipitación mensual a lo largo del año, medida como coeficiente de variación.

bio16 (Precipitación del trimestre más húmedo): Suma de la precipitación en los tres meses más lluviosos.

bio17 (Precipitación del trimestre más seco): Suma de la precipitación en los tres meses más secos.

Variables Topográficas

Elevación: Representa la altitud del terreno sobre el nivel del mar. Se obtiene a partir de modelos digitales de elevación (DEM) y tiene un impacto significativo en las condiciones climáticas locales, como temperatura, presión atmosférica y disponibilidad de agua.

Para las condiciones se utilizarán cinco Modelos de Circulación Globales (GCMs), EC-Earth3-Veg, MPI-ESM1-1-2-HR, MIROC6, CMCC-ESM2 y MPI-ESM-1-2-LR, para el año 2050. Se tendrán en cuenta dos Trayectorias Socioeconómicas Compartidas (SSP), SSP 245 y SSP 585, las cuales representan proyecciones socioeconómicas y entornos políticos futuros distintos (Escoto *et al.*, 2017). El SSP 245 asume concentraciones relativamente bajas de gases de invernadero, mientras que el SSP 585 alcanza concentraciones elevadas y considera un entorno pesimista en cuanto a la mitigación de dichos gases (O'Neill *et al.*, 2017). Por último, como variable adicional se incluirá una capa con datos de elevación, igualmente disponible en el

Worldclim. Todas las capas que serán utilizadas tienen una resolución de 30 segundos de arco (1km² aproximadamente).

Posteriormente, se calcularán los coeficientes de correlación de Pearson para cada especie para evitar incluir variables correlacionadas. Se eliminará una de cada par de variables cuyo índice sea superior a 0,8. Esta selección se realizará teniendo en cuenta la importancia biológica de dichas variables para las especies y el análisis de Jackknife realizado con la función *explore_var_contrib* del paquete *kuenm*. De esta forma, las variables con menor contribución serán descartadas y con las variables restantes se construirán distintos conjuntos de variables para modelar cada especie.

Calibración y evaluación de los modelos de distribución

Una vez se cuenten con los datos georreferenciados depurados y las variables ambientales seleccionadas para cada especie, se empieza el proceso de calibración de los modelos. En el proceso de calibración se generarán múltiples modelos candidatos por especie, producto de la combinación de distintos parámetros y conjuntos de variables. Se utilizarán los tipos de respuesta lineal (l), cuadrática (q) y de producto (q) y 13 valores de multiplicador que van de 0 a 1 cada 0.1 y de 1 a 3 cada 1. En el proceso de evaluación, se compararán todos los modelos candidatos obtenidos para cada especie. Se tendrán en cuenta, (1) la significancia estadística mediante la prueba de ROC parcial, (2) el desempeño mediante la tasa de omisión y (3) la complejidad mediante el criterio de información de Akaike corregido para muestras de pequeño tamaño (AICc). Los modelos con valores de $p \leq 0.05$, con tasas de omisión menores al 5% y valores delta AICc inferiores a 2 serán escogidos, indicando cuáles son las mejores parametrizaciones para producir los modelos finales de cada especie.

Modelos finales y transferencias futuras

Se utilizaron todas las ocurrencias disponibles para generar los modelos finales tanto en los escenarios actuales como futuros, realizando 10 réplicas por especie. Para realizar las transferencias de los modelos a los escenarios futuros se utilizarán todas las opciones de extrapolación, es decir, extrapolación libre, extrapolación con clamping y sin extrapolación.

Debido a que las predicciones dadas por los modelos son probabilidades (varían de 0 a 1), serán reclasificados para obtener un mapa binario con solo dos categorías (hábitat idóneo/hábitat no idóneo). Con los modelos binarizados, se realizará el solapamiento entre las áreas de distribución potencial del presente y del futuro en ambos escenarios para detectar cambios en las distribuciones.

Finalmente, para evaluar la incertidumbre de las transferencias en los escenarios futuros (SSP 245 y SSP 585) se realizará el análisis de MOP (mobility-oriented parity metric). Este análisis identifica zonas donde las condiciones ambientales entre las áreas de calibración y proyección no son similares. Tanto la generación de los modelos candidatos, como los modelos finales y el análisis de MOP se realizarán en R 4.2.1 con el paquete *kuenm* (Cobos et al., 2019), el cual utiliza Maxent 3.4.1 como algoritmo. La binarización y el solapamiento de los modelos serán realizados con el software ArcGIS.

7.3.3 Áreas prioritarias de conservación

Representatividad de áreas protegidas y riqueza de especies

Se sobrepondrán los mapas de idoneidad de la distribución de los tres escenarios climáticos con una capa de áreas protegidas de Colombia y Ecuador disponible en (<https://www.protectedplanet.net>). Se calculará el porcentaje de idoneidad de hábitat de las

especies que está representado dentro del sistema de áreas protegidas y se evaluará si existen cambios en el porcentaje de idoneidad entre el escenario actual y los escenarios futuros. Finalmente, se sumarán los mapas de idoneidad de distribución de todas las especies para obtener un mapa de riqueza de especies para cada escenario climático. A los mapas de riqueza se les sobrepondrá una capa de las áreas protegidas reconocidas como Parques Naturales, con el fin de identificar en cuáles se albergan la mayor cantidad de especies y así, identificar áreas prioritarias para la conservación. Estos análisis se realizaron con la ayuda del software ArcGIS Pro.

8. Resultados

8.1 Parametrización de los modelos

Se obtuvieron un total de 59 ocurrencias para la especie *Puya goudotiana*, tras realizar el proceso de depuración. Dichas ocurrencias estuvieron restringidas a la cordillera Oriental colombiana, en los departamentos de Cundinamarca, Boyacá, Santander y Norte de Santander. En cuanto a las variables ambientales, al calcular el coeficiente de Pearson ($p \geq 0.8$) se determinó una correlación entre las variables bio 1, bio 5, bio 6, bio 10, bio 11 y elevación; entre bio 12, bio 13 y bio 16; entre bio 14 y bio 17; y entre bio 2 y bio 7 (Figura 2).

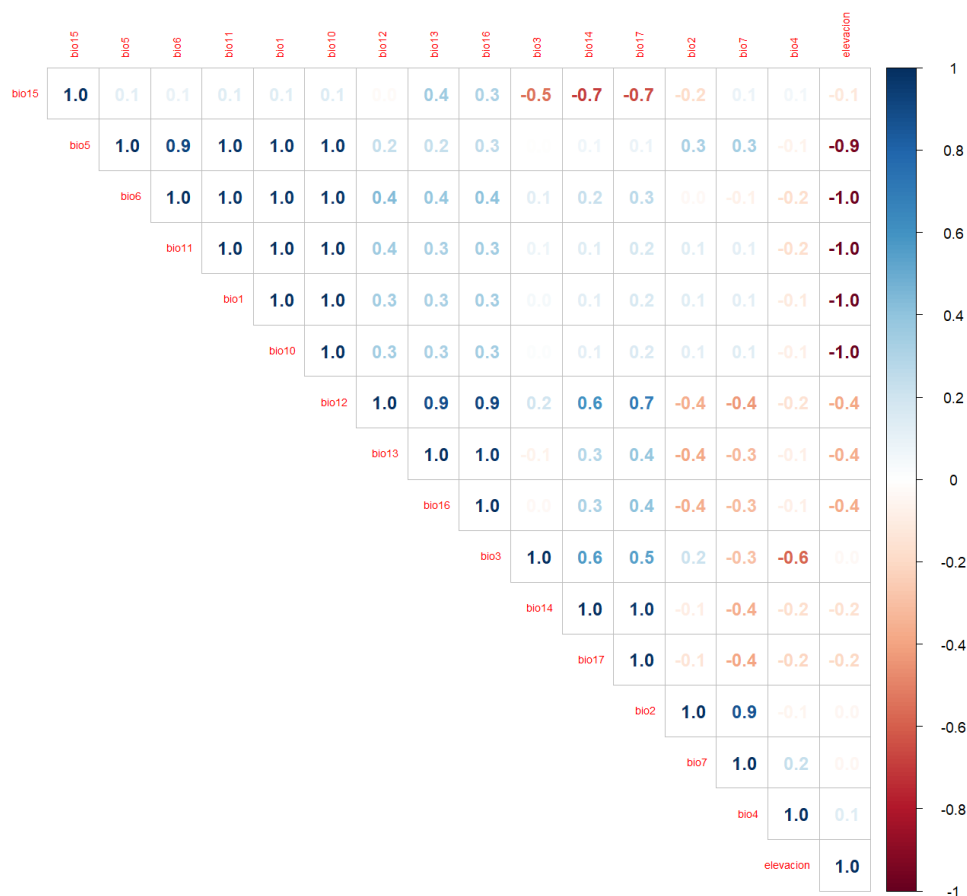


Figura 1. Análisis de correlación de las variables ambientales para la especie *Puya goudotiana*.

Después de realizar el análisis de contribución de las variables ambientales a la distribución potencial de *Puya goudotiana*, se identificó que entre las variables más influyentes según los valores de contribución y Jackknife fueron bio 3, bio 2, la elevación, entre otras (Figura 2). Con la ayuda de este análisis y el de correlación, se seleccionaron las bio1 (temperatura media anual), bio 2 (rango medio diario de temperatura), bio 3 (isotermalidad), bio 6 (temperatura mínima del mes más frío), bio 13 (precipitación del mes más lluvioso), bio 14 (precipitación del mes más seco), bio 15 (estacionalidad de la precipitación) y la elevación, para realizar el modelo. Estas variables fueron organizadas en conjuntos distintos, con el fin de seleccionar aquellas que permitieron obtener los modelos más robustos y confiables (ver Tabla 1).

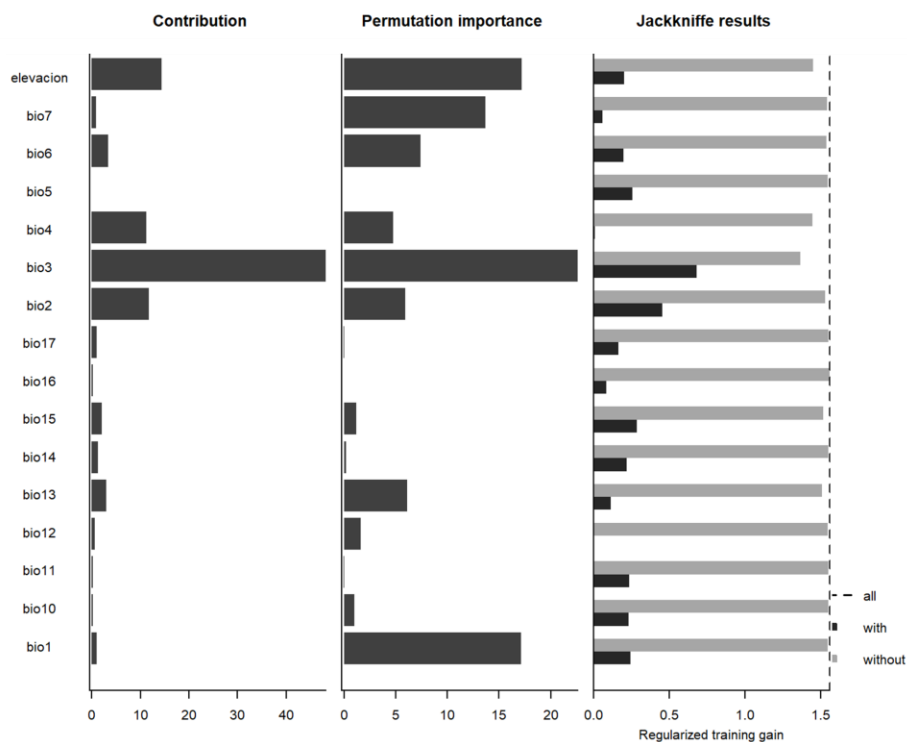


Figura 2. Análisis de la contribución de las variables a los modelos de distribución de la especie *Puya goudotiana*.

Tabla 1. Conjuntos de variables ambientales utilizados para realizar modelos de la especie *Puya goudotiana*

Variable	Conjunto 1	Conjunto 2	Conjunto 3	Conjunto 4	Conjunto 5
bio 1		X		X	X
bio 2	X	X	X	X	X
bio 3	X	X	X	X	X
bio 4					
bio 5					
bio 6	X				
bio 7					
bio 10					
bio 11					
bio 12					
bio 13	X	X	X	X	X
bio 14	X	X	X	X	
bio 15	X	X	X	X	X
bio 16					
bio 17					
elevación			X	X	

Se obtuvieron 315 modelos candidatos, de los cuales únicamente tres fueron estadísticamente significativos, tuvieron valores de tasa de omisión inferiores a 0.05 y de delta AICc inferiores a 2, que eran los valores máximos esperados. Los tres modelos tuvieron 0.7 como valor de multiplicador y utilizaron los conjuntos de variables 2 y 3. Los tipos de respuesta variaron entre lineal-cuadrática (lq), lineal-cuadrática-producto (lqp) y cuadrática-producto (qp).

8.2 Distribución potencial actual y cambios en el futuro

El área de distribución potencial actual evaluada fue de 21262.01 km², presentando idoneidad de hábitat principalmente en los departamentos de Cundinamarca, Boyacá y Norte de Santander. También hubo idoneidad en los departamentos Santander, en la Sierra Nevada de Santa Marta y la cordillera de Mérida en Venezuela. Finalmente, aunque en proporciones menores, el modelo también mostro áreas de distribución potencial en el departamento del Quindío y el norte de Los Andes ecuatorianos (Figuras 3 y 4).

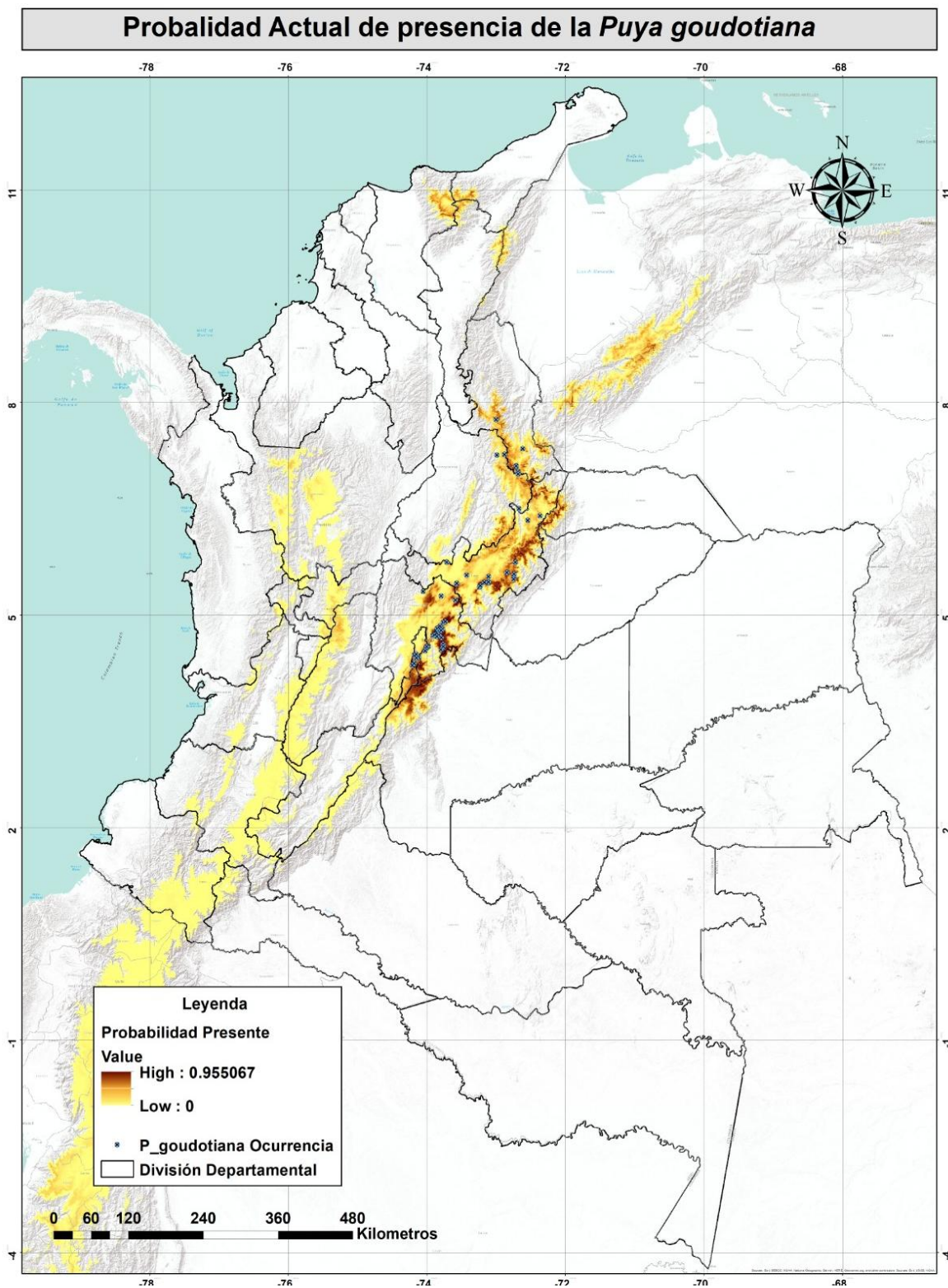
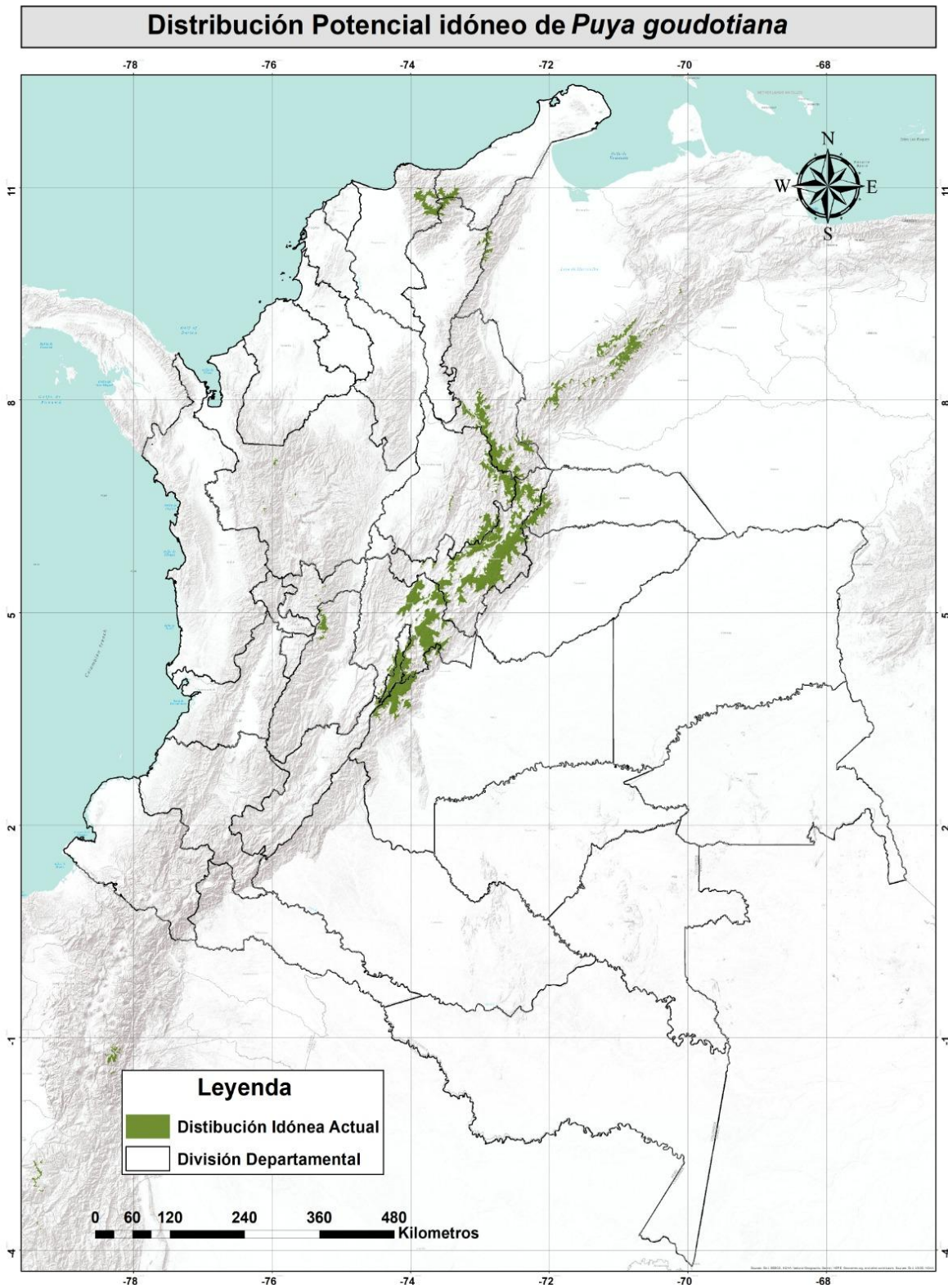


Figura 3. Mapa de probabilidad de la distribución potencial actual de *Puya goudotiana*.

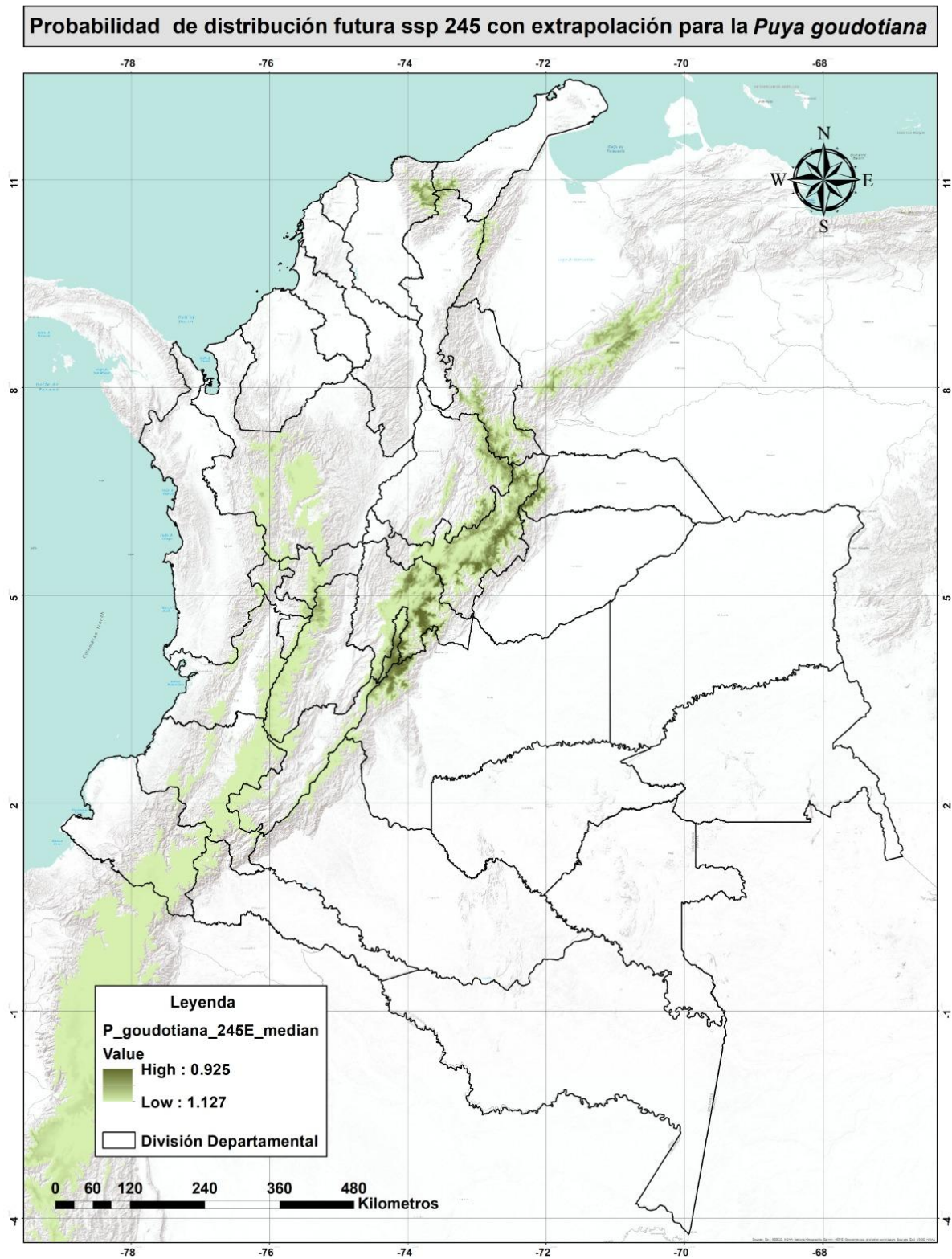
Figura 4. Mapa de distribución potencial actual idónea de *Puya goudotiana*.

Para el escenario futuro optimista (ssp 245) se obtuvo un área de distribución potencial de 18557.58 km² y de 18300.46 km² según los tipos de extrapolación utilizados (ver Tabla 2). Es decir, que el área de distribución potencial disminuyó entre un 12.72 % y 13.93 % por efectos del cambio climático. Para el escenario futuro pesimista (ssp 585), el área potencial de distribución varió entre 17539.66 km² y 17280.90 km² (Tabla 2) y disminuyó entre el 17.51 % y el 18.72 %, respecto al escenario actual. Estos resultados muestran que no se presentaron variaciones importantes entre los tipos de extrapolación empleados, por lo tanto, los análisis posteriores se realizaron empleando únicamente el tipo de extrapolación NE.

Tabla 2. Áreas de distribución idónea y áreas de pérdidas y ganancias (km²) en los escenarios futuros optimista (SSP 245) y pesimista (SSP 585) para proyecciones con y sin extrapolación.

	Extrapolación libre		Sin extrapolación	
	SSP 245	SSP585	SSP 245	SSP585
Idóneo	18557.58	17539.66	18300.46	17280.90
Pérdida	3776.31	5098.01	4147.39	5493.59
Ganancia	1403.97	1764.16	1555.52	1891.44
Sin cambios	17330.66	15976.96	16943.51	15579.19

En las figura5 y figura 6, se encuentra representada la probabilidad de la distribución en el escenario futuro optimista (ssp 245) con y sin extrapolación, respectivamente. Y de igual forma, en las figuras 7 y 8 están representadas dichas distribuciones para el escenario futuro pesimista (ssp 585). En todos los casos, de manera general, se mantuvo el patrón de distribución obtenido en el modelo de distribución actual. Sin embargo, se presentaron pérdidas y ganancias de área de distribución importantes para cada uno de los escenarios futuros, debido a los impactos del cambio climático (Tabla 2).

Figura 5. Mapa de probabilidad de distribución futura ssp 245 con extrapolación para la *Puya goudotiana*.

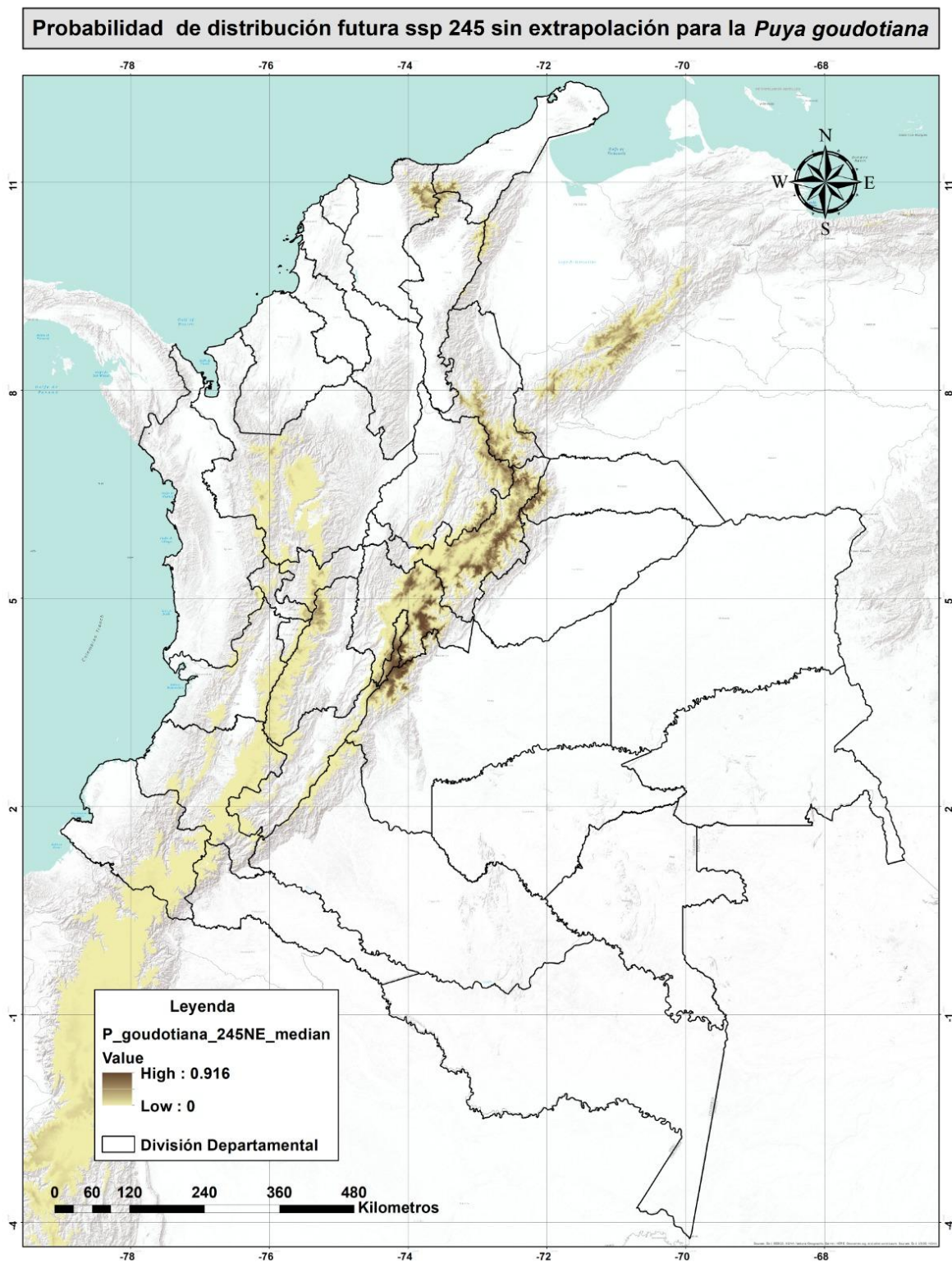


Figura 6. Mapa de probabilidad de distribución futura ssp 245 sin extrapolación para la *Puya goudotiana*.

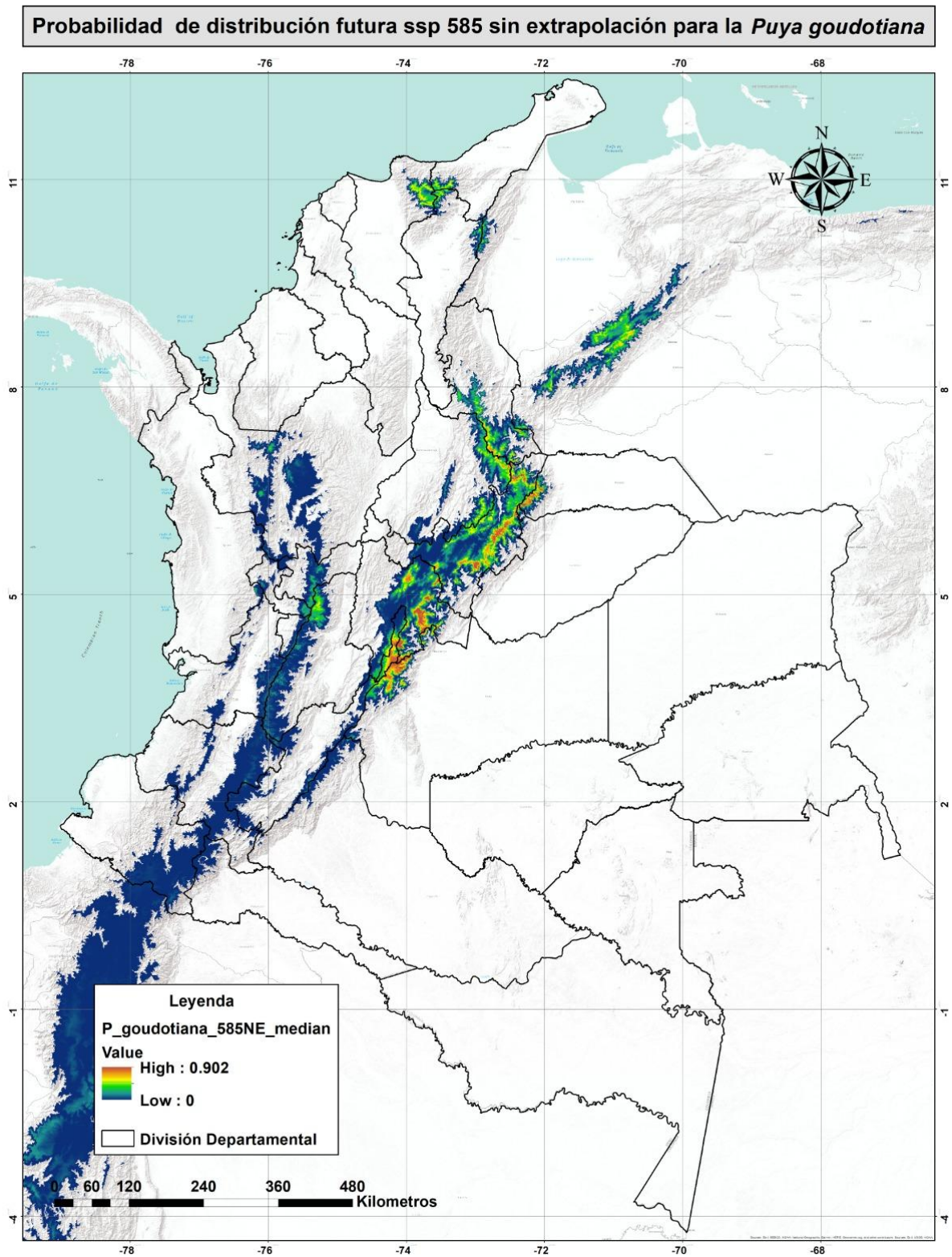
Figura 7. Mapa de probabilidad de distribución futura ssp 585 sin extrapolación para la *Puya goudotiana*.



Figura 8. Mapa de probabilidad de distribución futura ssp 585 con extrapolación para la *Puya goudotiana*.

Para el escenario SSP 245, las pérdidas de hábitat alcanzaron 4147.39 km², mientras que las ganancias fueron de 1555.52 km² (ver Tabla). En el escenario futuro SSP 585 las pérdidas aumentan notablemente a 5493.59 km² y en menor proporción, las ganancias aumentaron a 1891.44 km². En ambos escenarios, las áreas de pérdida más notables se observaron en el departamento de Norte de Santander (Figura 9 y Figura 10), sin embargo, de manera generalizada se identificó un patrón de pérdida hábitat hacia las periferias, mientras que las ganancias de hábitat se identificaron hacia el interior de las cordilleras.

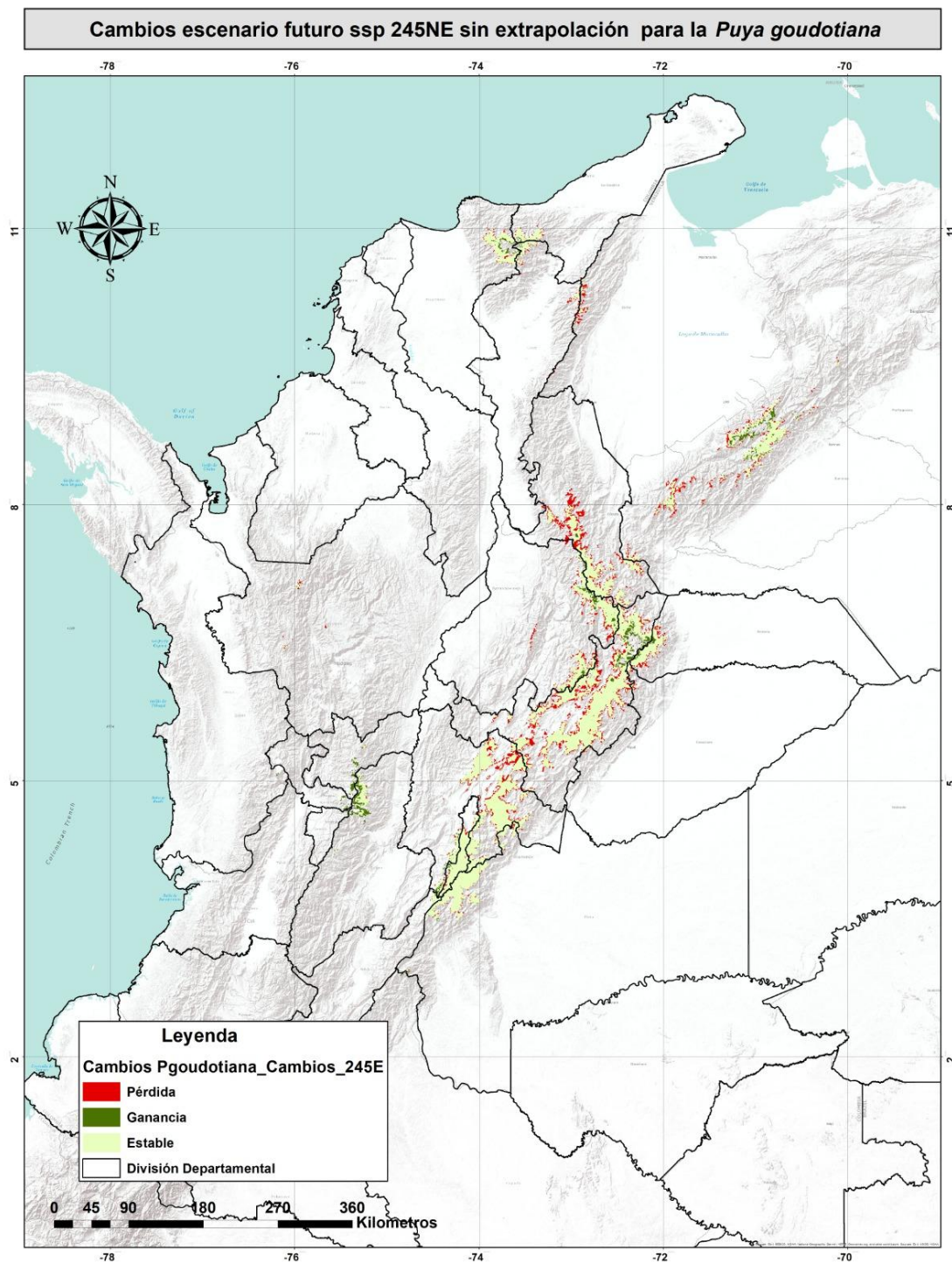
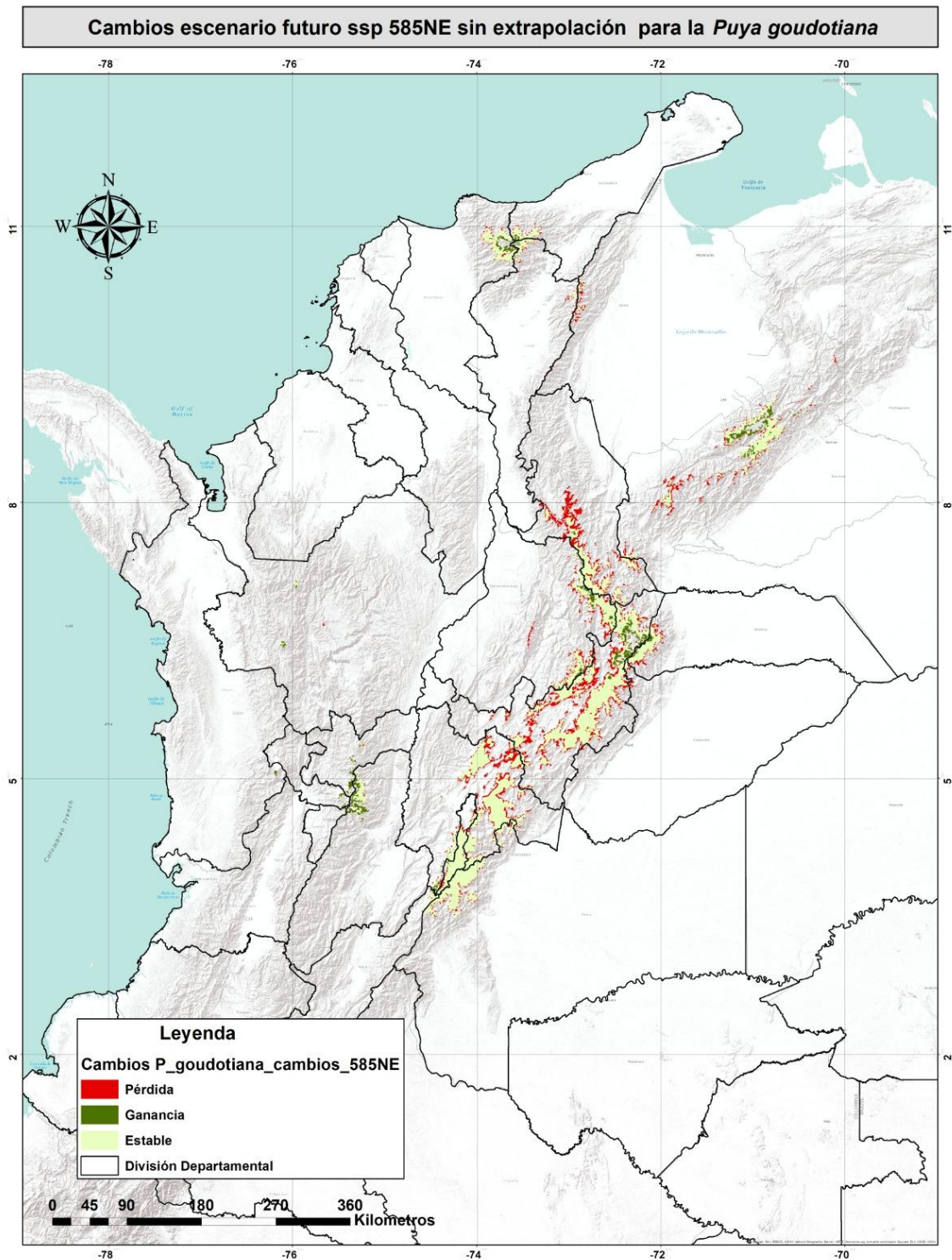


Figura 9. Mapa de cambios de escenarios futuros ssp 245 sin extrapolación para la *Puya goudotiana*.

Figura 10. Mapa de cambios de escenarios futuros ssp 585 sin extrapolación para la *Puya goudotiana*.

8.3 Representatividad de las áreas protegidas

Se identificó que cerca de 8765 km² de la distribución potencial actual de *P. goudotiana* se encuentra comprendida dentro del Registro Único Nacional de Áreas Protegidas (RUNAP), lo cual corresponde al 41.2% de su área de distribución. La figura de Parques Nacionales Naturales (PNN) contó con mayor representatividad (cerca de 4766 km²). A continuación, se presenta de manera más detallada las áreas de pérdida, ganancia y aquellas áreas estables dentro de cada parque en cada uno de los escenarios futuros (Tabla 2 y Tabla 3).

Para ambos escenarios futuros, se observaron patrones particulares en cuanto a pérdidas y ganancias de cada uno de los PNN, en dónde se identifica, que los PNN que cuentan con mayor representatividad son El Cocuy, La Sierra Nevada de Santa Marta, Sumapáz y Chingaza.

En el escenario SSP 245, los PNN al hacer un contraste encontramos un balance positivo en cuanto a ganancias de hábitat y pérdidas de este. La figura 11 ilustra que El Cocuy es el parque con mayor ganancia de área (256.84 km²), mientras que el área dentro de los parques como Sumapaz y Sierra Nevada de Santa Marta se mantiene estable, con 1,443.36 km² y 983.78 km², respectivamente. Por otro lado, Puracé y Serranía de los Yariguíes presentan los valores más bajos tanto en ganancia como en estabilidad, reflejando su vulnerabilidad.

Tabla 2. Áreas de distribución idónea y áreas de pérdidas y ganancias (km²) contrastados con las áreas protegidas de Colombia escenario spp 245NE

Cambios en PNN según ssp 245NE				
PNN	Categorías			
	Pérdida	Ganancia	Estable	Total general
Chingaza	20.94	1.70	564.06	586.70
Cordillera de los Picachos	0.58	7.06	6.07	13.72

El Cocuy	145.95	256.84	931.73	1334.52
Los Nevados	0	135.13	45.25	180.38
Paramillo	9.43	2.55	13.10	25.08
Pisba	24.34	0.58	280.03	304.95
Puracé	2.23	0	0.55	2.77
Serranía de los Yariguíes	20.99	0.00	6.39	27.38
Sierra Nevada de Santa Marta	108.10	115.45	983.78	1207.32
Sumapaz	19.19	8.14	1443.36	1470.68
Tamá	27.95	0	92.16	120.11
Tatamá	0	0.01	1.04	1.04
Total general	37969	52744.71	436752.35	527466.06

Bajo el escenario 585 (figura 12), las mayores ganancias de hábitat ocurren nuevamente en El Cocuy (34,141.79 ha) y Sierra Nevada de Santa Marta (18,691.72 ha), pero las pérdidas aumentan notablemente en comparación con el escenario SSP 245. El Cocuy presenta la pérdida más alta (178.58 km²), seguido de Sierra Nevada de Santa Marta (131.16 km²). Por otro lado, parques como Paramillo y Pisba muestran ganancias menores en ambos escenarios, lo que subraya su vulnerabilidad a los cambios climáticos extremos.

Tabla 3. Áreas de distribución idónea y áreas de pérdidas y ganancias (km²) contrastados con las áreas protegidas de Colombia escenario spp 585NE

Cambios en PNN según ssp 585NE				
PNN	Categorías			
	Pérdida	Ganancia	Estable	Total general
Chingaza	32.35	0.85	551.41	584.61
Cordillera de los Picachos	1.13	2.02	4.43	7.58
El Cocuy	178.58	341.42	893.39	1413.38
Los Nevados	0.00	149.25	45.72	194.97
Paramillo	0.54	8.35	23.01	31.90
Pisba	41.04	0.58	262.99	304.61
Puracé	2.23	0	0.55	2.77
Serranía de los Yariguíes	26.21	0	2.54	28.75
Sierra Nevada de Santa Marta	131.16	186.92	956.30	1274.38
Sumapaz	45.27	6.62	1415.94	1467.84
Tamá	38.70	0	80.49	119.19
Tatamá	0	1.04	0.98	2.02

Total general

49720.9

69704.6

423775.3

543200.7

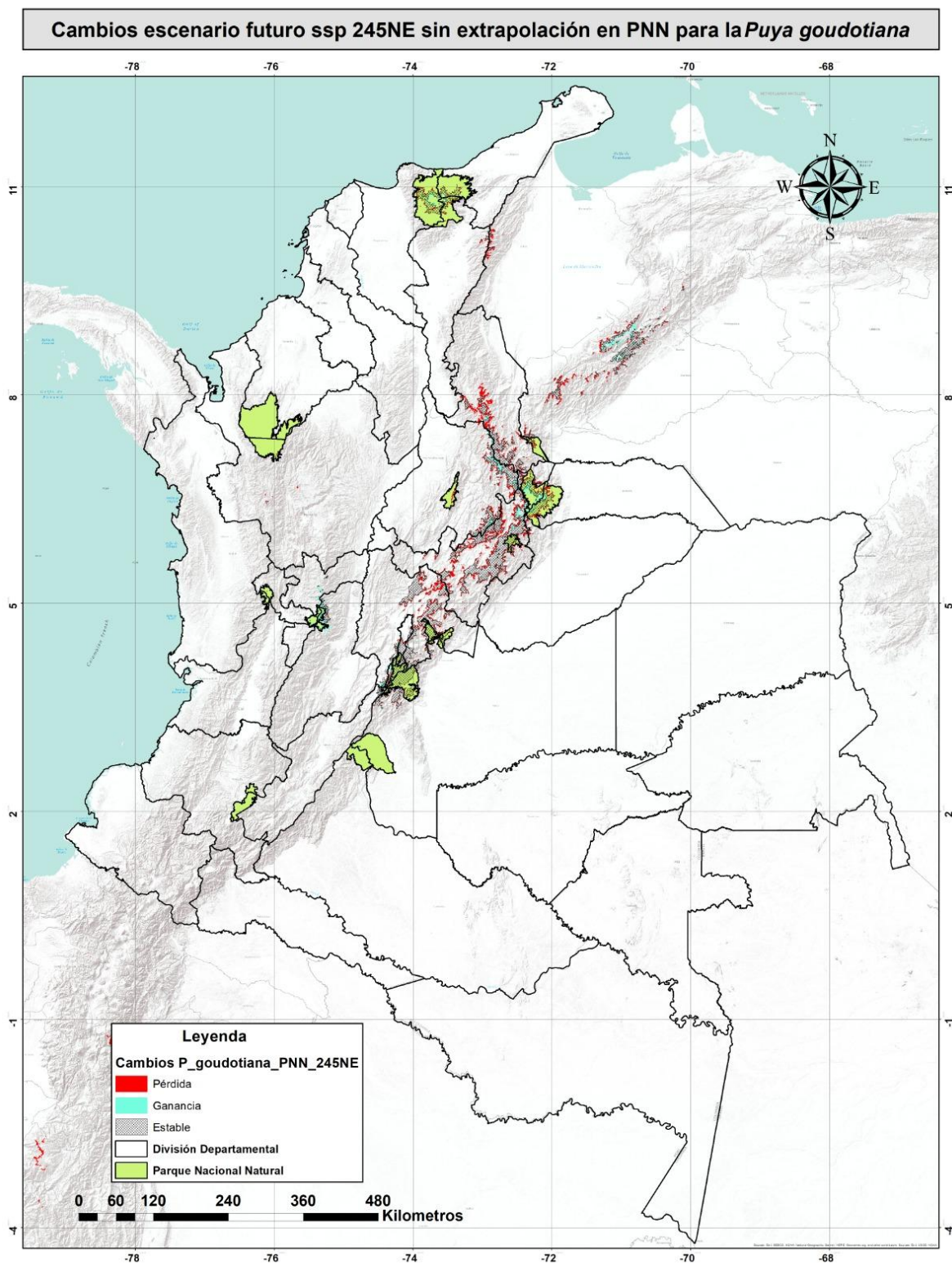


Figura 11. Mapa de cambios escenario futuro ssp 245NE en PNN sin extrapolación para la *Puya goudotiana*

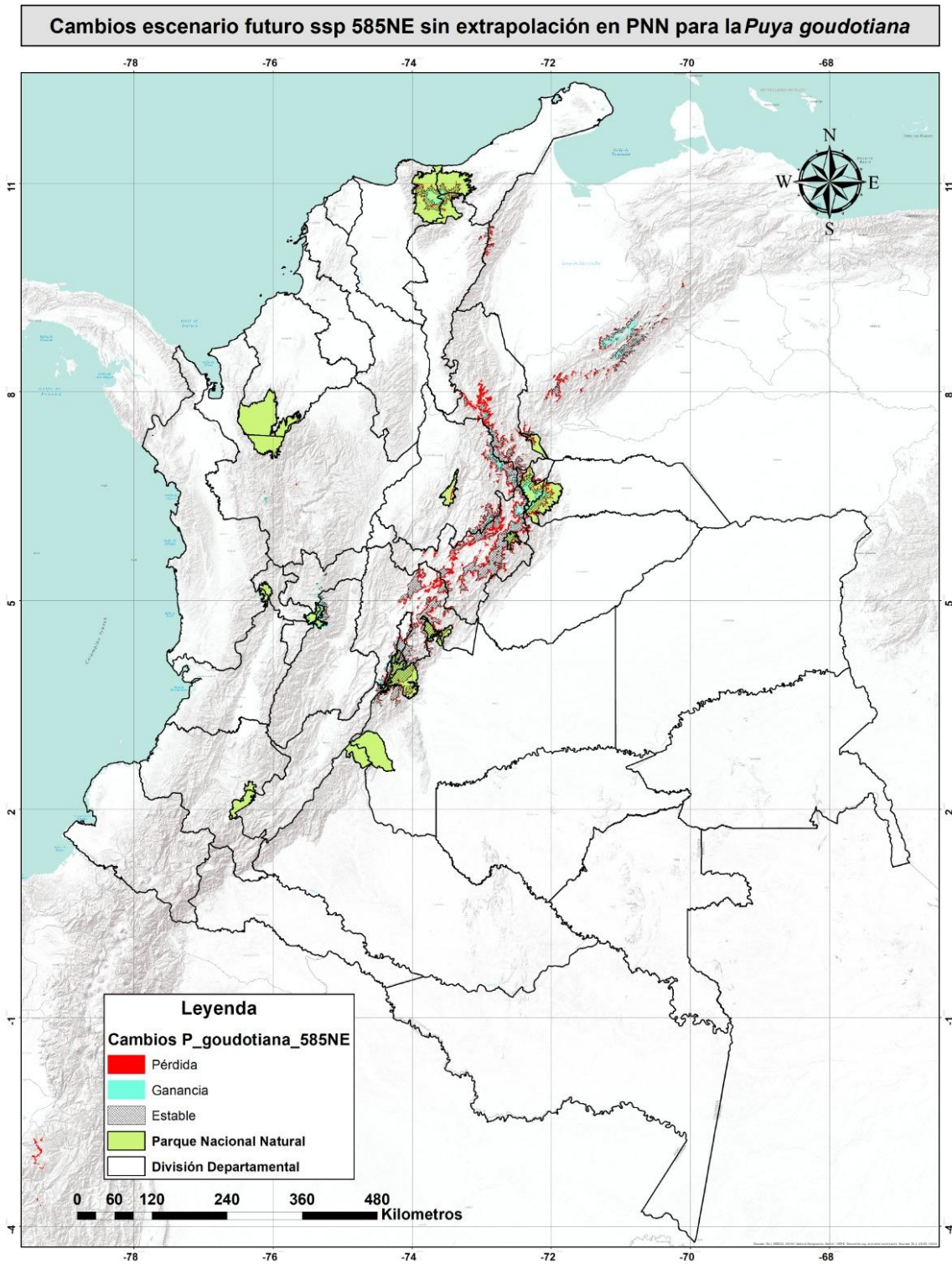


Figura 12. Mapa de cambios escenario futuro ssp 585NE en PNN sin extrapolación para la *Puya goudotiana*

9. Discusión

Los resultados muestran que la distribución actual predicha para la especie *P. goudotiana* se restringe a las zonas altoandinas, en las cordilleras de Venezuela, Colombia y Ecuador, lo cual tiene sentido en cuanto los patrones de distribución de las especies del género *Puya* en los bosques altoandinos y páramos. Sin embargo, la distribución actual aquí predicha es más extensa y está por fuera de los rangos conocidos para la especie (Betancur et al., 2019).

Para algunas especies del género como *P. bicolor*, *P. cryptantha*, *P. lineata*, *P. nitida* y *P. santosii* se cree que existe hábitat adecuado en localidades distintas a las ya conocidas, pero no hay registros ni ejemplares de referencia que permitan corroborarlo, o su identificación no ha sido validada rigurosamente (Hornung-Leoni, 1999; Holst, 1994 y Hokche *et al.*, 2008, citados por Betancur et al., 2019). Sin embargo, para *P. goudotiana* no existe información que sugiera la presencia de esta especie en las cordilleras de Ecuador y Venezuela, ni en la Sierra Nevada de Santa Marta o el departamento del Quindío.

A pesar de que las especies del género *Puya* tuvieron su origen evolutivo proveniente del sur del continente, atravesando el Portal Occidental de los Andes (WAP) en los Andes centrales y extendiéndose hasta los Andes del Norte en Colombia (Jabaily y Sytsma; 2010; Jabaily *et al.*, 2013), es poco probable que *P. goudotiana* se distribuya en los Andes de Ecuador y Venezuela. Esta especie está restringida a la biorregión de la cordillera Oriental de Colombia, la cual está delimitada por tres barreras geográficas principales. Al sur, la depresión del Paso de Las Cruces impide el flujo hacia Los Andes Centrales del Norte y Los Andes Centrales. Al oriente, la depresión de Táchira, dificulta la dispersión hacia Los Andes venezolanos. Al occidente, el Valle del Río Magdalena, impidiendo el flujo entre la cordillera Oriental y la cordillera Central.

Finalmente, al norte, aunque menos evidente, la depresión del Rango Oriental dificulta el intercambio hacia la Sierra Nevada de Santa Marta (Hazzi et al., 2018). Por lo tanto, nuestros resultados sugieren la necesidad de verificar si *P. goudotiana* realmente se distribuye en estas áreas o sí, por el contrario, se trata de regiones con condiciones ambientales adecuadas para la especie, pero no han sido ocupadas por limitaciones de dispersión.

Como lo evidencian los resultados, frente al cambio climático, *P. goudotiana* perdió más área de distribución de la que ganó en ambos escenarios futuros analizados. En estudios similares realizados para grupos de plantas distribuidos en alta montaña o en los páramos andinos, incluyendo una especie de orquídea del género *Masdevallia* (Matallana-Puerto et al., 2021), la subtribu *Espeletiinae* (Mavárez et al., 2018), *Puya raimondii* (Huaman-Arque et al., 2022) y el Peyr, se obtuvieron resultados consistentes. De igual forma, se identificó como patrón común, que las ganancias se presentaron hacia las zonas centrales de las cordilleras (con mayor elevación), mientras que las pérdidas ocurrieron hacia la periferia de las distribuciones, es decir en las zonas con menor elevación. Este mismo patrón fue reportado por Peyre (2022) para un elevado número de especies de los páramos de Ecuador, Colombia y Venezuela.

Los límites fisiológicos de las especies determinan sus respuestas a los cambios ambientales y pueden explicar en parte los cambios de su distribución ante el cambio climático (Osmond et al., 1987; Evans et al., 2015). En general, las especies del trópico de alta montaña suelen tener rangos de tolerancia a los cambios de temperatura más amplios que las especies tropicales de tierras bajas, ya que en los páramos la temperatura varía drásticamente durante el día (León-García, 2017; Rada, 2019). Sin embargo, una vez alcanzado el límite superior de tolerancia térmica las especies tienen dos opciones, (1) aclimatarse a las nuevas condiciones y posteriormente adaptarse, o (2) migrar en búsqueda de condiciones climáticas adecuadas o extinguirse (Buytaert

et al., 2011; Peterson *et al.*, 2001). Las especies de alta montaña ya se encuentran en las elevaciones máximas, por lo que su migración puede estar limitada por la altitud y como consecuencia perder área de distribución. Esta última opción podría explicar las pérdidas generalizadas en la mayoría de los modelos de las especies aquí estudiadas (tabla 3).

En particular, el escenario SSP 245, asociado con una mitigación más efectiva del cambio climático, permite observar un balance más positivo entre pérdidas y ganancias de hábitat. Este hallazgo coincide con estudios previos, como el de Vargas *et al.* (2023), que destacan que escenarios climáticos moderados favorecen la estabilidad ecológica de ecosistemas altoandinos. En contraste, el escenario SSP 585 refleja un impacto más severo, con pérdidas de hábitat que superan las ganancias. Contreras *et al.* (2021), sugiera que los escenarios futuros más extremos generan una reducción significativa en áreas idóneas debido a la inestabilidad climática proyectada.

Por otra parte, este estudio representa una de las primeras aproximaciones sobre los efectos del cambio climático de especies del género *Puya* presentes en Colombia. Este es uno de los géneros más representativos de la flora de alta montaña y de los páramos, ecosistemas altamente frágiles y susceptibles al aumento global de la temperatura. Los valores de pérdidas sugieren que es necesario tomar medidas ambientales y gubernamentales para la conservación de las especies.

Para esta especie en particular, es alentador la representatividad del casi 50% del RUNAP dentro de las áreas de distribución. Sin embargo, se hace importante centrar la atención hacia los PNN Sumapaz, Chingaza, Pisba y El Cocuy, ya que son aquellos que se encuentran dentro de la distribución conocida de *Puya goudotiana*. Como se mostró en los resultados, para los PNN Pisba y Sumapaz, las pérdidas superan las ganancias en ambos escenarios futuros; y el PNN El Cocuy es el que presenta las pérdidas más importantes por impactos del cambio climático. Por lo

tanto, sería pertinente incrementar políticas que garanticen la conservación de estos PNN y de los ecosistemas de alta montaña, ya que, sin estrategias de conservación adaptativa, la pérdida de biodiversidad puede identificarse (Andrade et al., 2022; IDEAM, 2021).

10. Conclusiones

El análisis de los resultados obtenidos para *Puya goudotiana* resalta importantes implicaciones sobre los cambios en su distribución potencial bajo distintos escenarios climáticos.

y representan una guía para dirigir nuevos esfuerzos de muestreo y estrategias de conservación. Sin embargo, es necesario tener en cuenta que representan una hipótesis sobre las distribuciones y por lo tanto necesario seguir avanzando en su elaboración tanto para las especies del género *Puya*, como para otros grupos de plantas de alta montaña de Colombia para generar predicciones más robustas.

El escenario SSP 245 mostró un balance más positivo entre pérdidas y ganancias de hábitat, destacándose como una opción más favorable para la conservación de *Puya goudotiana*. Por otro lado, el SSP 585, caracterizado por mayores emisiones, evidenció pérdidas significativas en las áreas potenciales de distribución, con impactos particularmente severos en regiones altoandinas clave. Esto refuerza la importancia de implementar medidas de mitigación climática para garantizar la supervivencia de la especie.

En términos de calibración, aunque el modelo capturó patrones relevantes, la inclusión de variables climáticas más específicas, como índices de sequía o intensidad de precipitaciones, podría afinar las predicciones. Además, la incorporación de escenarios de cambio en el uso del suelo sería esencial para reflejar mejor las dinámicas humanas que interactúan con el hábitat de la especie.

11. Recomendaciones

Mejorar la calibración de los modelos: Para incrementar la precisión de las proyecciones, sería fundamental incluir más variables climáticas específicas, como índices de estrés hídrico,

intensidad de precipitaciones o temperatura media estacional. Esto permitiría captar mejor las condiciones que determinan la idoneidad del hábitat para *Puya goudotiana*.

Incorporar factores antropogénicos: Dado que el cambio en el uso del suelo es una amenaza significativa para la biodiversidad, la inclusión de datos de deforestación, expansión agrícola y urbanización en los modelos podría ofrecer una visión más completa de los riesgos futuros.

Fortalecer estrategias de restauración: Parques con altas pérdidas de hábitat, como El Cocuy y la Sierra Nevada de Santa Marta, deberían priorizarse en iniciativas de restauración ecológica, con un enfoque en la conectividad de hábitats para mitigar los efectos del cambio climático.

Adoptar estrategias diferenciadas según escenarios climáticos: Dado que el SSP 245 muestra mejores resultados en términos de balance entre pérdidas y ganancias, las políticas de mitigación deben enfocarse en alcanzar metas de reducción de emisiones compatibles con este escenario, mientras que para el SSP 585 se deben considerar estrategias de adaptación robustas frente a cambios extremos.

Monitoreo constante de las áreas protegidas: Implementar sistemas de monitoreo continuo en los parques nacionales permitirá evaluar en tiempo real las dinámicas del hábitat y ajustar las estrategias de conservación según los cambios observados.

Promover estudios a largo plazo: Incentivar investigaciones que combinen modelado ecológico con trabajo de campo contribuirá a validar y refinar las proyecciones actuales, mejorando la comprensión de cómo especies como *Puya goudotiana* responderán al cambio climático.

Estas recomendaciones buscan no solo preservar la biodiversidad asociada a *Puya goudotiana*, sino también fortalecer las capacidades locales y nacionales para enfrentar los retos del cambio climático en Colombia.

12. Referencias

- Alvaran Serna, L. (2020). Distribución espacial de *Puya goudotiana* en el páramo: un análisis multiescala. Tesis pregrado. Universidad de los Andes. Universidad de los Andes. Recuperado de <https://repositorio.uniandes.edu.co/server/api/core/bitstreams/18a51de6-d3f8-41fe-a770-de44681b4b0b/content>
- Anciaes, M. y Peterson A. (2009) “Climate change effects on Neotropical manakin diversity based on ecological niche modeling”, *The Condor*. 108, pp. 778-791.
- Andrade-Pérez, G. I. & Corzo-Mora, G. A. (2011). ¿Qué y dónde conservar? (Parques Nacionales Naturales de Colombia, Ed.). Ministerio de Ambiente, Vivienda y Desarrollo Territorial.
- Andrade, L., Torres, F., & Muñoz, C. (2022). Estrategias para la conservación de especies vulnerables al cambio climático en Colombia. *Conservation Science Colombia*, 12(4), 210–225.
- Araujo, M. B., et al. (2010). Ecological niche and range dynamics of invasive species. *Ecology Letters*, 13(9), 1090-1100. <https://doi.org/10.1111/j.1461-0248.2010.01537.x>
- Arias, P. A., et al. (2021). Colombian climatology in CMIP5/CMIP6 models: Persistent biases and improvements. *Revista Facultad de Ingeniería Universidad de Antioquia*. <https://doi.org/10.17533/udea.redin.20210525>
- Asase, A. y Peterson, A. T., (2019). “Predicted impacts of global climate change on the geographic distribution of an invaluable African medicinal plant resource, *Alstonia boonei* De Wild.”, *Journal of Applied Research on Medicinal and Aromatic. Plants*. 14-100206.
- Asase, A., et al. (2021) “Effects of climatic change on the potential geographic distribution of the threatened West-Central African endemic genus, *Talbotiella*”, *Afr J Ecol*. 59, pp. 479-488.

- Behroozian, M., et al. (2020) “Climate change influences on the potential distribution of *Dianthus polylepis* Bien. ex Boiss. (Caryophyllaceae), an endemic species in the Irano-Turanian region”, *PLoS ONE*. 15(8), pp. 1-18.
- Benzing, D. H., et al. (1985) “Absorptive Trichomes in *Brocchinia reducta* (Bromeliaceae) and Their Evolutionary and Systematic Significance”, *Systematic Botany*. 10(1), pp. 81–91.
- Bernal, R., Gradstein, S.R. y Celis, M., (2019) Catálogo de plantas y líquenes de Colombia. Instituto de Ciencias Naturales, Universidad Nacional de Colombia, Bogotá. Disponible en: <http://catalogoplantasdecolombia.unal.edu.co>
- Betancur, J., et al. (2019) Puya. The IUCN Red List of Threatened Species. Disponible en: <https://www.iucnredlist.org>
- Booth, T. H., et al. (2014). Bioclimatic analysis of ecological niches. *Environmental Modelling & Software*, 21(3), 235-255.
- Bosch, M., et al. (2019) “New conservation viewpoints when plants are viewed at one level higher. Integration of phylogeographic structure, niche modeling and genetic diversity in conservation planning of W Mediterranean larkspurs”, *Global Ecology and Conservation*. 18-100206.
- Bradie, J. y Leung, B., (2017) “A quantitative synthesis of the importance of variables used in MaxEnt species distribution models.”, *J. Biogeogr.* 44, pp. 1344-1361.
- Buytaert, W., et al. (2011). “Potential impacts of climate change on the environmental services of humid tropical alpine regions”, *Global Ecology and Biogeography*, 20, pp. 19-33
- Calderón-Hernández, M, y Pérez-Martínez, L. (2018). “Seed desiccation tolerance and germination of four Puya (Bromeliaceae) high-andean tropical species from Colombia”, *Caldasia*, 40(1), pp. 177-187.

- Cobos, M. E., et al. (2019). kuenm: an R package for detailed development of ecological niche models using Maxent. *PeerJ*, 7(e6281), e6281. <https://doi.org/10.7717/peerj.6281>
- Contreras, H. (2006). *Biogeografía: una disciplina comparada*. Editorial Científica.
- Contreras, P., et al. (2021). Limitaciones y alcances de la extrapolación en modelos de nicho ecológico. *Biodiversity Journal*, 38(2), 45–58.
- Cuesta F., et al. (eds.). (2012). Biodiversidad y Cambio Climático en los Andes Tropicales - Conformación de una red de investigación para monitorear sus impactos y delinear acciones de adaptación. Red Gloria-Andes. Lima-Quito. pp 180
- Cuesta, F., et al. (2012). Latitudinal and altitudinal patterns of plant community diversity on mountain summits across the tropical Andes. *Ecography*, 35(1), 1-12.
- Escoto, A., et al. (2017). Trayectorias Socioeconómicas Compartidas (SSP): nuevas maneras de comprender el cambio climático y social. *Estudios Demográficos*
- Espejo, A. y Ferrari, A., (2007) “*Tillandsia borealis* (Bromeliaceae), una nueva especie del norte de México”, *Boletín de la Sociedad Botánica de México*. 80, pp. 63-71.
- Espejo, A., & López, A. R. (2010). *Pitcairnia yocupitziae* (Bromeliaceae; Pitcairnioideae), notable nueva especie de Guerrero, México. *Acta Botanica Mexicana*, 93, 103-110. <https://doi.org/10.21829/abm93.2010.276>
- Elith, J., & Leathwick, J. R. (2009). Species distribution models: ecological explanation and prediction across space and time. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics*, 40(1), 677-697.
- Evans, T.G., et al. (2015). “Mechanistic species distribution modelling as a link between physiology and conservation”, *Conservation Physiology*, 3(1), pp. 1-16.

- Fajardo-Gutiérrez, F., et al. (2018). Modelización de la distribución potencial del género *Polylepis* en Colombia y consideraciones para su conservación. *Ecología Austral*, 28(Supl. 1), Córdoba, Argentina. Recuperado de <https://scielo.org.ar>
- Foden, W.B. y Young, B.E. (eds.) (2016). IUCN SSC Guidelines for Assessing Species Vulnerability to Climate Change. Version 1.0. Occasional Paper of the IUCN Species Survival Commission. Cambridge, UK and Gland, Switzerland: IUCN.
- GAIA (2007). Estrategias de Conservación Ex Situ para Bromelias en Oaxaca. *Revista de Conservación y Biodiversidad*.
- Galvis, M. (ed.) (2021). Claves para la gestión local del páramo. Instituto de Investigación de Recursos Biológicos Alexander von Humboldt. Bogotá, D.C., Colombia.
- Garavito Rincón, L. N. (2015). “Los páramos en Colombia, un ecosistema en riesgo.”, *Ingeniare*. 19, pp. 127–136.
- García, N. y Galeano, G. (2006). Libro Rojo de Plantas de Colombia. Volumen 3: Las bromelias, las labiadas y las pasifloras. Instituto de Investigación de Recursos Biológicos Alexander von Humboldt e Instituto de Ciencias Naturales de la Universidad Nacional de Colombia. Bogotá, D.C., Colombia. 22
- Grau, A., et al. (2010) “Puyas andinas.”, *Ciencia hoy*. 20 (118), pp. 8-15.
- Guisan, A. & Thuiller, W. (2005), Predicting species distribution: offering more than simple habitat models. *Ecology Letters*, 8: 993-1009. <https://doi.org/10.1111/j.1461-0248.2005.00792.x>
- Guisan, A., & Zimmermann, N. E. (2000). Predictive habitat distribution models in ecology. *Ecological Modelling*, 135(2-3), 147-186.

- Gutiérrez, C., et al. (2021). Estado de conservación de los páramos en Colombia. En Biodiversidad 2020. Estado y tendencias de la biodiversidad continental de Colombia. Instituto de Investigación de Recursos Biológicos Alexander von Humboldt.
- Habibullah, M. S., et al. (2022). Impact of climate change on biodiversity loss: global evidence. *Environmental Science and Pollution Research International*, 29(1), 1073–1086. <https://doi.org/10.1007/s11356-021-15702-8>
- Hazzi, N. A., et al. (2018). Biogeographic regions and events of isolation and diversification of the endemic biota of the tropical Andes. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 115(31), 7985–7990. <https://doi.org/10.1073/pnas.1803908115>
- Heikkinen, R.K., et al. (2006) “Methods and uncertainties in bioclimatic envelope modelling under climate change.” *Progress in Physical Geography: Earth and Environment*. 30(6), pp. 751-777.
- Hijmans, R. J., et al. (2005). Very high-resolution interpolated climate surfaces for global land areas. *International Journal of Climatology*, 25(15), 1965-1978.
- Hofstede, R., et al. (2014). Los Páramos Andinos ¿Qué sabemos? Estado de conocimiento sobre el impacto del cambio climático en el ecosistema páramo. UICN, Quito, Ecuador.
- Huaman-Arque, W., et al. (2022). “Distribución potencial de la especie *Puya raimondii* e importancia de las áreas naturales protegidas frente al cambio climático”, *Ecología Austral*, 32. (1007-1018), pp. 1007-1018.
- IUCN (2021). The IUCN Red List of Threatened Species. Version 2021-2. Disponible en: <https://www.iucnredlist.org>.

- Jabaily, R. S., Sytsma, K. J. (2010). “Phylogenetics of *Puya* (Bromeliaceae): Placement, major lineages, and evolution of Chilean species”, *American Journal of Botany*, 97(2), pp. 337-56.
- Jabaily, R. S., Sytsma, K. J. (2013). “Historical biogeography and life-history evolution of Andean *Puya* (Bromeliaceae)”, *Botanical Journal of the Linnean Society*, 171(1), pp. 201–224.
- Larsen, T. H., et al. (2011). Mountain biodiversity and climate change. *Global Ecology and Biogeography*, 20(2), 131–144.
- Lawler, J.J., et al. (2011) “Using Species Distribution Models for Conservation Planning and Ecological Forecasting”, en *Predictive Species and Habitat Modeling in Landscape Ecology*, pp. 271-290.
- León García, I. (2017). Warming effect on thermal tolerance and photosynthetic performance of paramo plants. Tesis Maestría. Universidad de los Andes.
- Lissovsky, A.A., Dudov, S.V., (2021) “Species-Distribution Modeling: Advantages and Limitations of Its Application. 2. MaxEnt.”, *Biol Bull Rev.* 11, pp. 265–275.
- Lomolino, M. V., et al. (2010). *Biogeography*. Sinauer Associates.
- Luther, H., (2004). An alphabetical list of bromeliad binomials, 9na ed. Bromeliad Society International. Sarasota, Florida, USA.
- Margules, C. R., & Pressey, R. L. (2000). Systematic conservation planning. *Nature*, 405(6783), 243–253. <https://doi.org/10.1038/35012251>
- Matallana-Puerto, C., et al. (2021). “Rarity up in the mountain: Ecological niche modeling, phenology, and reproductive biology of the most commercialized *Masdevallia* species”, *Journal for Nature Conservation*, 65(6).

- Mavárez, J., Bézy, S., et al. (2018). “Current and future distributions of Espeletiinae (Asteraceae) in the Venezuelan Andes based on statistical downscaling of climatic variables and niche modelling”, *Plant Ecology & Diversity*, 12(40), pp. 1–15.
- Meinshausen, M., et al. (2020). The shared socio-economic pathway (SSP) greenhouse gas concentrations and their extensions to 2500. *Geoscientific Model Development*, 13(8), 3571–3605. <https://doi.org/10.5194/gmd-13-3571-2020>
- Mercado NI, Wallace RB., (2010) “Distribución de primates en Bolivia y Áreas prioritarias para su conservación.”, 200-217 *Tropical Conservation Science*. 3(2), 200-217. doi:10.1177/194008291000300207
- Merow, C., et al. (2013) “A practical guide to MaxEnt for modeling species’ distributions: what it does, and why inputs and settings matter”, *Ecography*. 36(10), pp.1058–1069.
- Mertens, A., et al. (2021) “EConservation status assessment of banana crop wild relatives using species distribution modelling”, *Divers Distrib*. 27, pp. 729 - 746 .
- Moreno, J.S., et al. (2020) “Distribution Models and Spatial Analyses Provide Robust Assessments of Conservation Status of Orchid Species in Colombia: The Case of *Lephanthes mucronata*”, *Harvard Papers in Botany*. 25, pp. 111-121.
- Mota, F. M., et al. (2020). *Modelos de distribución de especies y cambio climático*. Ecological Applications.
- Navas De Los Reyes, J. C. (2016). *Modelación de la distribución potencial de tres especies de Puya como insumo para la planificación de su conservación en alta montaña del Distrito Capital* (Trabajo de grado, Universidad El Bosque). Repositorio Universidad El Bosque. <https://repositorio.unbosque.edu.co/server/api/core/bitstreams/70c26956-78fd-4d63-b503-7a202014af4e/content>

- Osmond, C. B., et al. (1987). “Stress Physiology and the Distribution of Plants”, *BioScience*, 37(1), pp. 38–48.
- O’Neill, B., et al. (2017) “The roads ahead: Narratives for shared socioeconomic pathways describing world futures in the 21st century.”, *Global Environmental Change*. 42, pp 169-180.
- O’Neill, B. C., et al. (2016). The Scenario Model Intercomparison Project (ScenarioMIP) for CMIP6. *Geoscientific Model Development*, 9(9), 3461–3482.
<https://doi.org/10.5194/gmd-9-3461-2016>
- Parques Nacionales Naturales de Colombia (2023). Runap en cifras.
<https://runap.parquesnacionales.gov.co/cifras>
- Peyre, G. (2022). “What Does the Future Hold for Páramo Plants? A Modelling Approach”, *Frontiers in Ecology and Evolution*, 10, pp. 1-16.
- Peterson, et al. (2001). “Effects of global climate change on geographic distributions of Mexican Cracidae”, *Ecological Modelling*, 144(1), pp. 21-30.
- Peterson, A., et al. (2011). *Ecological Niches and Geographic Distributions*. Princeton University Press. Estados Unidos.
- Peterson, A. y Soberón, J., (2012) “Species Distribution Modeling and Ecological Niche Modeling: Getting the Concepts Right.” *Natureza e Conservação*. 10, pp. 1-6.
- Phillips, S. J., et al. (2006). Maximum entropy modeling of species geographic distributions. *Ecological Modelling*, 190(3-4), 231-259.

- Pico-V, A. (2017) “Conservación ex situ de *Puya loca* Madriñan (Bromeliaceae) y registro de una segunda localidad en los páramos de Colombia”. *Rev. Acad. Colombia. Cienc. Ex. Fis. Nat.*, 40(157), 637-643.
- Pineheiro, F., y Borghetti, F. (2003). Evaluación de la Capacidad Germinativa en Semillas de Bromelias. *Journal of Seed Biology*.
- Pressey, R. L., & Bottrill, M. C. (2008). Opportunism, threats, and the evolution of systematic conservation planning. *Conservation Biology: The Journal of the Society for Conservation Biology*, 22(5), 1340–1345; discussion 1346-8. <https://doi.org/10.1111/j.1523-1739.2008.01032.x>
- Prieto-Torres, D.A., et al. (2020) “Climate change promotes species loss and uneven modification of richness patterns in the avifauna associated to Neotropical seasonally dry forests.”, *Perspectives in Ecology and Conservation*. 18(1), pp. 19-30. 24
- Quezada, I. M., & Gianoli, E. (2011). Crassulacean acid metabolism photosynthesis in Bromeliaceae: an evolutionary key innovation: CAM PHOTOSYNTHESIS IN BROMELIACEAE. *Biological Journal of the Linnean Society*. Linnean Society of London, 104(2), 480–486. <https://doi.org/10.1111/j.1095-8312.2011.01713.x>
- Quispe, W. y Nuñez, E., (2020) “Distribución potencial de *puya raimondii* harms en futuros escenarios del cambio climático.” *Revista de Investigaciones Altoandinas - Journal of High Andean Research*. 22. pp. 170-181. *Revista de Investigaciones Altoandinas*, 22(2), 170–180. <https://doi.org/10.18271/ria.2020.605>
- Ríos, C., et al. (2005). Forest structure and plant diversity in tropical forests. *Ecological Applications*, 15(3), 908-923. <https://doi.org/10.1890/04-0740>

- Rhoden, C. M., et al. (2017). Maxent-directed field surveys identify new populations of narrowly endemic habitat specialists. *PeerJ*, 5, e3632. <https://doi.org/10.7717/peerj.3632>
- Rodrigues A.S.L., et al. (2006) “The value of the IUCN Red List for conservation, *Trends in Ecology & Evolution*” .21, pp 71-76.
- Román-Palacios, C. y Wiens, J., (2020) “Recent responses to climate change reveal the drivers of species extinction and survival.” *Proceedings of the National Academy of Sciences*. 117(8), pp. 4211-4217.
- Romero-Puentes, L., et al. (2017) “Diferencias del contenido nutricional de hojas jóvenes y maduras de dos especies de puya (*Puya santosii* Cuatrec., *Puya goudotiana* Mez; Bromeliaceae), en la región del Guavio, Cundinamarca, Colombia.” *Biota Colombiana*.18 (1), pp- 68-79 .
- Romero-Sanchez, M. E., et al. (2022). Different modelling approaches to determine suitable areas for conserving Egg-cone pine (*Pinus oocarpa* Schiede) plus trees in the central part of Mexico. *Forests*, 13(12), 2112. <https://doi.org/10.3390/f13122112>
- Rondinini, C., et al. (2011). Global habitat suitability models of terrestrial mammals. *Philosophical Transactions Of The Royal Society B Biological Sciences*, 366(1578), 2633-2641. <https://doi.org/10.1098/rstb.2011.0113>
- Rubiano, J. E. (2015). *Distribución espacial de orquídeas y cambio climático en el Bosque Seco en Colombia y su aplicación como estrategia regional de conservación para el Valle del Cauca*. Informe final del Proyecto CI 4326. Universidad del Valle, Vicerrectoría de Investigaciones, División de Proyectos.
- Scatena, V. L., et al. (2006). Conservación de Bromelias en México: Un Enfoque Integral. *Conservation Science*.

- Sillero, N., et al. (2021) “Want to model a species niche? A step-by-step guideline on correlative ecological niche modelling” *Ecological Modelling*. 456.
- Sistema Nacional de Áreas Protegidas. (2022, agosto 12). Parques Nacionales Naturales de Colombia. <https://www.parquesnacionales.gov.co/entidad/sistema-nacional-de-areas-protegidas/>
- Soberón, J., & Peterson, A. T. (2005). Interpretation of models of fundamental ecological niches and species’ distributional areas. *Biodiversity Informatics*, 2, 1-10.
- Spiers, J. A., et al. (2018) “Applying species distribution modelling to improving conservation-based decisions: a gap analysis of Trinidad and Tobago’s endemic vascular plants.”, *Biodiversity and Conservation*. 27(11), pp. 2931–2949.
- Thomas, C. D., et al. (2004). *Extinction risk from climate change*. *Nature*, 427(6970), 145-148.
- Tovar, C., et al. (2013). "Ecological requirements of páramo plants in relation to moisture availability." *Biotropica*, 45(5), 546-555. <https://doi.org/10.1111/btp.12043>
- Universidad Nacional Autónoma de México (UNAM). (2021). *Plastome Phylogenomics Reveals an Early Pliocene North- and Central America Colonization by Long-Distance Dispersal from South America of a Highly Diverse Bromeliad Lineage*. Universidad Nacional Autónoma de México.
- Vadillo, J., et al. (2004). Factores de Viabilidad en Semillas de Tillandsia. *Bromeliad Research Journal*.
- Valencia, J., Mesa, J., León, J., Madriñán, S., Cortes, A. (2022). “Climate vulnerability assessment of the Espeletia complex in Páramo sky islands of the northern Andes”, *Consequences of Climate Change for Plant Biodiversity in High Mountain Ecosystems*, pp.5-22

- Varadarajan, G. S. (1990). "Patterns of geographic distribution and their implications on the phylogeny of *Puya* (Bromeliaceae)", *Journal of the Arnold Arboretum*, 71(4), pp. 527–552.
- Villero, D., Pla, M., Camps, D., Ruiz-Olmo, J. y Brotons, L., (2017) "Integrating species distribution modelling into decision-making to inform conservation actions." *Biodivers Conserv*, 26, pp. 251–271.
- Warren, D. L., & Seifert, S. N. (2011). *Ecological niche modeling in MaxEnt: A comprehensive review of the methodology*. *Ecological Applications*, 21(2), 409-422.
- Woodward, F.I. y Williams, B.G., (1987). "Climate and plant distribution at global and local scales." *Vegetation*, 69, pp. 189–197.
- Young, J. A., et al. (2002). "Temperature extremes and their role in the distribution of high-altitude plant species." *Ecology*, 83(4), 982-990. [https://doi.org/10.1890/0012-9658\(2002\)083\[0982:TEATRI\]2.0.CO;2](https://doi.org/10.1890/0012-9658(2002)083[0982:TEATRI]2.0.CO;2)
- Zanella, C., et al. (2012) "Genetics, evolution and conservation of Bromeliaceae.", *Genetics and Molecular Biology*. 35(4), pp. 1020–1026.
- Zizka, G., et al. (2013) "Taxonomic revision of the Chilean *Puya* species (Puyoideae, Bromeliaceae), with special notes on the *Puya alpestris*-*Puya berteroniana* species complex.", *Brittonia*, 65(4), pp. 387-407. 25
- Zizka, A., et al. (2019). "CoordinateCleaner: standardized cleaning of occurrence records from biological collection databases." *Methods in Ecology and Evolution*, R package version 2.0-20.

Zimmermann, N. E., et al. (2009). "Climate change and the distribution of plant species in high mountain ecosystems." *Global Change Biology*, 15(7), 1534-1546.
<https://doi.org/10.1111/j.1365-2486.2009.01906.x>

Zwiener, V.P., et al. (2017) "Planning for conservation and restoration under climate and land use change in the Brazilian Atlantic Forest", *Divers Distrib.* 23, pp. 955– 966.