

Distribución potencial de la especie *Puya raimondii* e importancia de las áreas naturales protegidas frente al cambio climático

WILFREDO HUAMAN-ARQUE¹; P. JOSER ATAUCHI^{2,3,✉}; JOAQUÍN CLAVIJO-MANUTTUPA^{1,3}; GINA V. AMAMPA-MENA¹ & YULISA S. SOTO-QUISPE^{1,3}

¹Facultad de Ciencias, Universidad Nacional de San Antonio Abad del Cusco. Cusco, Perú. ²Museo de Historia Natural de Cusco (MHNC), Universidad Nacional de San Antonio Abad del Cusco. Cusco, Perú. ³Instituto para la Conservación de Especies Amenazadas de Perú. Cusco, Perú.

RESUMEN. La Reina de los Andes (*Puya raimondii*) es una especie vegetal categorizada como 'en peligro' debido a la fragmentación y la pérdida de hábitat, y a la disminución de sus poblaciones a través de su área de distribución. Usamos modelamiento de nicho ecológico en el contexto de varios escenarios de cambio climático para estimar la distribución potencial de la especie para el presente y para los años 2050 y 2070. Analizamos el efecto de pérdida de hábitat y la importancia de las áreas naturales protegidas a través de su rango de extensión. Los modelos de nicho ecológico predijeron una distribución de 137522 km² y un remanente de hábitat de 69356 km² entre Perú y Bolivia, reducido en un 54.4% por las actividades humanas. En promedio, el cambio climático reducirá el área de distribución potencial un 41.3% en el 2050 y un 51.1% en el 2070. Las áreas naturales protegidas actuales no son significativas para la conservación de esta especie; cubren sólo un 7.5% de su distribución, pero observamos una reducción de 41.7-47.5% de hábitat de la especie dentro de esas áreas a causa del cambio climático. Estos resultados ofrecen una perspectiva de estudios de cambio climático para definir unidades de conservación y estrategias de adaptación al cambio climático.

[Palabras clave: nicho ecológico, distribución de especies, especies de alta montaña, áreas protegidas, conservación]

Abstract. Potential distribution of *Puya raimondii* species and the importance of natural protected areas in the face of climate change. The Queen of the Andes (*Puya raimondii*) is considered an 'endangered' species due to habitat fragmentation and loss, and declining populations throughout its range. We used ecological niche modeling in the context of multiple climate change scenarios to estimate the potential present and future (2050 and 2070) distribution of the species, analyzing the effects of habitat loss and the importance of natural protected areas across its range. Our models predicted a range of 137522 km² and a remaining habitat of 69356 km² between Perú and Bolivia, reduced 54.4% by human activities. On average, climate change will reduce the potential range by 41.3% in 2050 and 51.1% in 2070. Natural protected areas are not significant for the conservation of the species since they cover only 7.5% of its distribution, we observed a reduction of 41.7-47.5% of the range of the species in these areas due to climate change. Our results offer a perspective by which climate change studies can define conservation units and climate change strategies.

[Keywords: ecological niche modeling, distribution, high Andes, protected areas, conservation]

INTRODUCCIÓN

La Reina de los Andes, *Puya raimondii* Harms es una especie gigante de bromelia (Horres et al. 2000; Givnish et al. 2004) cuya distribución está restringida a pequeños remanentes (rodales) en los ecosistemas de los altos Andes de Perú y Bolivia, desde 3000 hasta 4800 m de altitud (Varadarajan 1990; Sgorbati et al. 2004; Jabaily and Sytsma 2013). Se puede encontrar en áreas rocosas, riscos, pendientes pronunciadas y en ecosistemas de puna (Varadarajan 1990; Sgorbati et al. 2004; Vadillo and Suni 2006). Esta especie

se considera monocárpica, y puede alcanzar hasta 15 m juntamente con su inflorescencia, con una estimación de tiempo de vida de 40 a 100 años (Montesinos 2014; Young 2014). Es considerada clave en los ecosistemas andinos por su inflorescencia particular, con ramificaciones en las que no crecen flores, y sirven como perchas para pájaros nectarívoros y picaflores que actúan como polinizadores (Salinas et al. 2007). Los rodales de *P. raimondii* albergan a una importante diversidad de aves, mamíferos y todo el ecosistema que gira alrededor de esta especie (Brack Egg and Mendiola 2000; Grau et al. 2010).

Las puyas son plantas que poseen numerosas puntas, con aguijones rígidos en los bordes y extremos de sus hojas, lo que las vuelve inadecuadas para el consumo de ganado vacuno (Grau et al. 2010; Young 2014). Estas especies desarrollaron también mecanismos de adaptación a la falta de agua y al estrés hídrico continuo, como succulencia y disposición de las hojas, mayor espesor de la epidermis y resistencia a la deshidratación de los tejidos foliares internos (Sgorbati et al. 2004; Grau et al. 2010). Además, posee adaptaciones fotosintéticas a través del sistema CAM, el cual consiste en la apertura de los estomas durante la noche, cuando la humedad relativa es más elevada, y absorben dióxido de carbono que procesan durante el día (Sgorbati et al. 2004; Grau et al. 2010; Montesinos-Tubée et al. 2015). Las características de succulencia y baja combustibilidad de esas plantas les permiten sobrevivir al fuego. Incluso, es probable que los espacios en los que el fuego eliminó la vegetación y luego resultaron parcialmente erosionados sean ambientes adecuados para la colonización por parte de las puyas (Varadarajan 1990; Montesinos 2014; Aquino et al. 2018).

A la puya *P. raimondii* se la considera 'en peligro', con criterio A2ac+3c (i.e., la reducción del tamaño poblacional $\geq 50\%$ — estimada mediante observación directa— y una reducción del área de ocupación [AOO], la extensión de presencia [EOO] o calidad de hábitat) (Lambe 2009) debido a la agricultura, modificaciones de los sistemas naturales por las quemadas, el cambio climático e, incluso, el uso local como material de construcción (Lambe 2009; Grau et al. 2010). En Perú, la Reina de los Andes se encuentra protegida desde 1973 por el Decreto Supremo 1014 (MINAGRI 1973). Se la considera 'amenazada' según la Resolución Ministerial N° 01710-77-AG/DGFF, promulgada el 30 de septiembre de 1977, y 'en peligro' según el decreto supremo de la lista y categorización de especies amenazadas de fauna silvestre (MINAGRI 2014).

La estimación de la distribución potencial y su respuesta a diferentes escenarios de cambio climático (Quispe-Rojas and Elías-Núñez 2020) fue el primer estudio distribucional realizado para *P. raimondii*. Sin embargo, presenta deficiencias en el análisis de datos, tales como la falta de rigor metodológico en el procesamiento de datos de presencia, estimaciones de distribución y selección de los modelos. Incluso, estos análisis no tomaron en cuenta los cambios del paisaje, la expansión de

las actividades humanas o las deforestaciones, que son los principales factores de pérdida de hábitat y de especies en Perú y Bolivia (Vargas et al. 2019).

En este estudio nos propusimos realizar un análisis riguroso para estimar la distribución potencial de la Reina de los Andes bajo condiciones actuales y escenarios de cambio climático proyectados al 2050 y 2070. En particular, usamos el enfoque de modelamiento de nicho ecológico para 1) predecir la distribución actual, 2) identificar las variables ambientales que influyen sobre el hábitat adecuado para la especie, 3) evaluar el impacto posible del cambio climático sobre la distribución geográfica, 4) evaluar el efecto de la pérdida de hábitat y presión antrópica, y 5) evaluar la importancia de las áreas naturales protegidas en la conservación de la especie. Finalmente, exploramos la importancia de la conservación de esta especie para la ecología de los ecosistemas andinos.

MATERIALES Y MÉTODOS

Datos de presencia

Obtuvimos los registros de presencia para *P. raimondii* a partir de tres fuentes: 1) *Global Biodiversity Information Facility* (GBIF.org), 2) observaciones oportunistas en el transcurso de trabajo de campo hecho por los autores durante 2013-2017, y 3) literatura (Varadarajan 1990; Horres et al. 2000; Sgorbati et al. 2004; Salinas et al. 2007; Salazar-Castillo et al. 2010; Jabaily and Sytsma 2013; Montesinos 2014; Apolinario and Cárdenas 2015; Montesinos-Tubée et al. 2015; Meza 2017; Aquino et al. 2018; Quispe-Rojas and Elías-Núñez 2020; Ayasta et al. 2021). Los registros de presencia recopilados fueron sometidos a un proceso de limpieza de datos para detectar registros erróneos, además de reducir el sesgo de muestreo y acotar la temporalidad de los datos. Para reducir el sesgo de muestreo se eliminaron los registros duplicados y aquellos registros cuya distancia del vecino más cercano fue menor a 1 km, utilizando una matriz de distancias entre todos los puntos implementado en el paquete *sdStaf* (Atauchi 2018) en R v4.1.0 (R Core Team 2003).

Para acotar la temporalidad de datos se eliminaron aquellos registros anteriores a 1990 y que no fueron corroborados recientemente. Estos pasos fueron importantes para identificar las ocurrencias imprecisas, que de otra manera podrían agregar sesgo en la caracterización

ambiental del nicho fundamental, produciendo un bajo rendimiento de los modelos (Reddy and Dávalos 2003; Costa et al. 2010; Boria et al. 2014).

Datos ambientales

Usamos las 19 variables climáticas de WorldClim v1.4 (Hijmans et al. 2005) a 30'' de resolución espacial (~1 km² en el Ecuador) para caracterizar la variación climática a través de los altos Andes de Perú y Bolivia. Primero, eliminamos cuatro variables ambientales (temperatura media del trimestre más húmedo, temperatura media del trimestre más seco, precipitación del trimestre más caluroso, precipitación del trimestre más frío) debido a que presentan valores discontinuos a través de la geografía, e incluso cambios bruscos ambientales en zonas homogéneas ambientalmente (Escobar et al. 2014). Para eliminar la colinealidad y reducir la dimensionalidad ambiental inspeccionamos las correlaciones entre pares de variables, quitamos una de cada par de variables en base a tres umbrales de correlación de Pearson (0.75, 0.80, 0.90), con la finalidad de obtener tres conjuntos de variables ambientales. De la misma forma, utilizamos el enfoque de multicolinealidad en base al factor de inflación de varianza (VIF: *variance inflation factor*), que cuantifica la severidad de las multicorrelaciones (Montgomery et al. 2010). En este sentido, consideramos dos umbrales (2, 10) usando el paquete sdStaf (Atauchi 2018).

Para evaluar los efectos de cambio climático en la distribución potencial de *P. raimondii* para los años 2050-2070 usamos dos escenarios de cambio climático (uno optimista [RCP 4.5] y otro pesimista [RCP 8.5]) y tres modelos de circulación general (CCSM4, MIROC5, HadGEM2-ES) debido a que han demostrado buen rendimiento en los andes Tropicales (Atauchi et al. 2020). Ambos RCP anticipan incrementos de emisión de gases de efecto invernadero por el consumo de combustibles fósiles, aprovechamiento excesivo de los recursos naturales y demanda de alimento por el crecimiento demográfico con ausencia de políticas de mitigación. En comparación, el RCP 8.5 muestra mayor incremento de estos gases que el RCP 4.5.

Modelamiento de nicho ecológico

Los modelos de nicho ecológico combinan datos de presencia de especies con variables climáticas para estimar la adecuación

ambiental para las especies; estos modelos pueden ser espacialmente explícitos y proyectados al territorio en forma de mapas (Guisan and Zimmermann 2000; Peterson et al. 2011). Se construyeron utilizando el algoritmo de máxima entropía implementado en Maxent ver 4.0.1 (Phillips et al. 2006). Este algoritmo utiliza variables ambientales (especialmente explícitas) y registros de presencia de las especies (datos de ubicación donde una especie se ha observado) para estimar la probabilidad de adecuación en cada uno de los píxeles. En otras palabras, Maxent estima el grado de adecuación climática de las especies buscando la distribución de máxima entropía comparando el valor esperado de cada variable ambiental según coincide con su media empírica (utilizando 10000 puntos aleatorios por defecto). Para incrementar el espectro de comparación entre las variables ambientales y los registros de presencia utilizamos 30000 puntos aleatorios (Guisan and Zimmermann 2000; Elith et al. 2011; Warren and Seifert 2011; Merow et al. 2014).

Definir el área de dispersión y accesibilidad de una especie (región de M: de acuerdo al diagrama de BAM; M: movilidad; B: factores bióticos; A: factores abióticos (Soberón and Peterson [2005]) es un paso crítico en la calibración de modelos de nicho ecológico; esta área debería ser equivalente al área accesible a través de períodos de tiempo relevantes, tomando en cuenta la capacidad máxima de dispersión (Barve et al. 2011). El área de calibración fue definida superponiendo los mapas de las provincias biogeográficas del neotrópico propuesta por Morrone (2014), las ecorregiones terrestres del mundo propuesta por Olson et al. (2001), elevaciones sobre los 3000 m (Lambe 2009) y una zona buffer de 400 km alrededor de cada uno de los puntos de presencia (Figura 1A). Este procedimiento fue realizado con los paquetes sdStaf (Atauchi 2018), raster (Hijmans et al. 2015), rgdal (Bivand et al. 2015) y rgeos (Bivand et al. 2017) en R v.4.1.0 (R Core Team 2003).

El protocolo de selección de modelos de nicho ecológico y la evaluación de la complejidad de los modelos (Warren and Seifert 2011; Shcheglovitova and Anderson 2013; Merow et al. 2014; Radosavljevic and Anderson 2014; Warren et al. 2014) fue realizado con el paquete kuenm (Cobos et al. 2019) para R v.4.1.0 (R Core Team 2003). Primero, seleccionamos el 70% de los registros de presencia para calibrar los modelos y los 30% restantes para la evaluación interna. Los modelos candidatos tuvieron 12

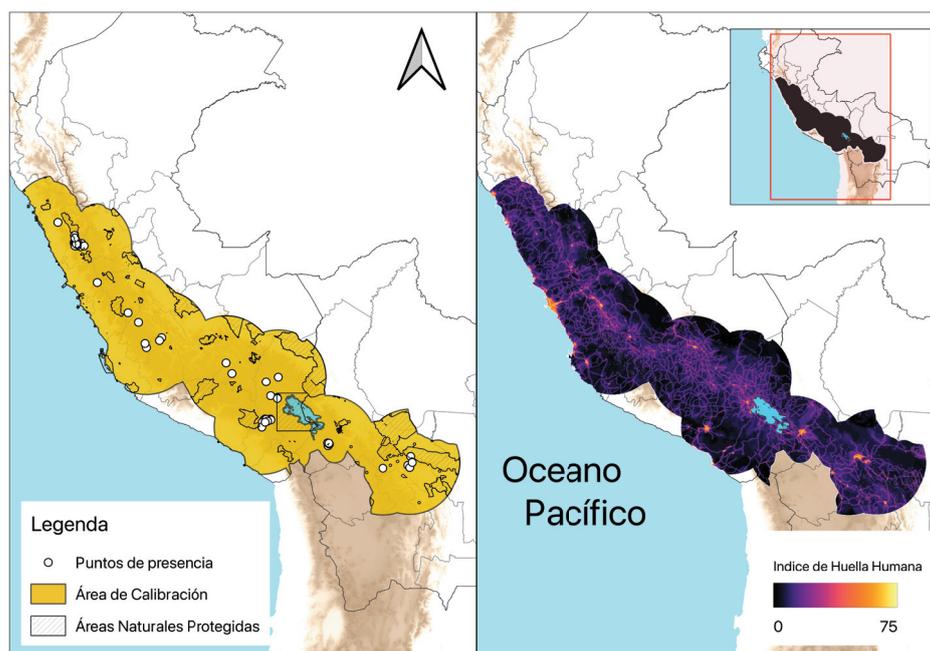


Figura 1. La Reina de los Andes (*Puya raimondii*) con los registros únicos de presencia (puntos blancos), áreas naturales protegidas en Perú y Bolivia (región sombreada), y el área de calibración (polígono amarillo).

Figure 1. The Queen of the Andes (*Puya raimondii*) with unique occurrence records (white dots), protected natural areas in Perú and Bolivia (shaded region) and the calibration area (yellow polygon).

tipos de respuesta de los modelos (L, Q, LQ, LP, LQP, LPH, LQPY, LQPH, LQTH, LPTH, LQPTH, para los que L=lineal, Q=cuadrático, P=producto, H=bisagra, T=umbral), 20 valores de regularización múltiple (RM: 0.1, 0.2, 0.3, 0.4, 0.5, 0.6, 0.7, 0.8, 0.9, 1.0, 1.2, 1.4, 1.6, 1.8, 2.0, 2.4, 2.8, 3.4, 4.0, 5.0) y 5 conjuntos de variables ambientales. Los modelos candidatos fueron desechados basados en significancia estadística utilizando la prueba de parcial ROC (Peterson et al. 2008), criterio de información de Akaike para pequeña cantidad de datos AICc (Warren et al. 2014) y la tasa de omisión de datos de calibración (Anderson et al. 2003).

Utilizamos la mediana entre las réplicas para resumir las predicciones del modelo. Para generar mapas binarios (presencia y ausencia) para cada período de tiempo aplicamos un umbral de omisión del 10% de los datos de entrenamiento utilizados para calibrar los modelos (Liu et al. 2005; Peterson et al. 2011; Liu et al. 2013). El valor del umbral de omisión depende del objetivo del estudio y de la calidad de los datos, y varía entre especies (Liu et al. 2005; Liu et al. 2013). En este estudio utilizamos un umbral de omisión del 10% de los datos de presencia porque da mayor peso a los registros de presencia que a los puntos aleatorios generados por Maxent, lo que reduce los errores de comisión (sobre predicción) en los mapas binarios.

Combinamos los mapas binarios actuales y futuros para *P. raimondii* para todas las posibles combinaciones de la transferencia de los modelos y RCP. Para cada combinación se generó un mapa para visualizar los cambios potenciales (i.e., área de expansión, contracción y estabilidad climática) de la distribución potencial e identificar zonas de congruencia entre GCM (Yañez-Arenas et al. 2016). Este mapa fue elaborado utilizando el paquete sdStaf (Atauchi 2018).

Análisis del patrón de distribución

El análisis geográfico fue realizado en Perú y Bolivia. En el mismo incluimos evaluaciones del impacto de la pérdida de hábitat, la presión antrópica y la efectividad de las áreas naturales protegidas (ANP). Para evaluar el efecto de la pérdida de hábitat utilizamos un mapa de clasificación de cobertura vegetal (Song et al. 2018) en el que consideramos únicamente áreas no perturbadas y perturbadas. Eliminamos las áreas perturbadas de la distribución potencial de la *P. raimondii* para cuantificar el área al interior de las ANP de la distribución geográfica sin perturbaciones.

Para evaluar el efecto de la presión antrópica utilizamos el mapa del índice de huella humana de Sudamérica (McGowan 2016; Di Marco et al. 2018). Este índice tiene un

rango de 0-100, que cuantifica la presión por las actividades humanas (i.e., expansión de ciudades, expansión del área agrícola, deforestaciones, carreteras, crecimiento demográfico); valores cercanos a 0 indica sin intervención humana y valores cercanos a 100 indica alta presión antrópica (Figura 1B). En este estudio utilizamos el umbral <7 para identificar áreas sin presión antrópica (McGowan 2016; Weinzettel et al. 2018; Williams et al. 2020).

Evaluamos la importancia de las ANP de Perú y Bolivia calculando el área de la distribución geográfica sin perturbaciones y sin presión antrópica al interior de las ANP. Obtuvimos los polígonos de *Protected Planet* (UNEP-WCMC 2021b, a). Para cada una de las ANP calculamos los remanentes de hábitat en el presente, en cada escenario de cambio climático (RCP 4.5 y RCP 8.5) y las proyecciones futuras al 2050 y 2070.

RESULTADOS

Probamos un total de 1200 modelos, de los cuales 1200 fueron significativamente mejores que predictores aleatorios ($P < 0.001$, media de AUC ratio=1.86), 175 mostraron bajo error de omisión y 6 pasaron el umbral de AICc. Para nuestros análisis utilizamos la mediana de los modelos seleccionados. La estimación del área de adecuación predicha para *P. raimondii* fue 137522 km². Al incluir aspectos de pérdida de hábitat y presión antrópica, el área estimada se

redujo a 69356 km² (54.4%). Limitando el área al dentro de las áreas naturales protegidas, sólo representa 10344 km² (7.5%). El efecto del cambio del paisaje se muestra en la Figura 2.

En términos de la contribución en la construcción del modelo final, la temperatura máxima del mes más cálido, la precipitación del trimestre más seco, la temperatura mínima del mes más frío y la precipitación estacional contribuyeron en conjunto con el 96.8%. Todas las variables climáticas usadas en el modelo final y la contribución relativa se resumen en la Tabla 1.

En general, todas las proyecciones de cambio climático produjeron un efecto negativo en la distribución de *P. raimondii* (Figura 3). El cambio climático redujo la distribución potencial en 41% y 51% para el 2050 y 2070, respectivamente. Como se esperaba, para el 2050, con un escenario optimista (RCP 4.5), estimamos la reducción de la extensión del 47% del área de distribución. Por su parte, con un escenario pesimista (RCP 8.5) estimamos la reducción del 49% del área de distribución. Para el 2070, con un escenario RCP 4.5 estimamos la reducción de la extensión del 56% del área de distribución y con un escenario RCP 8.5 estimamos la reducción del 61%.

Por otro lado, combinando el efecto de la presión antrópica y al cambio climático se estimó una reducción de la distribución potencial de 36% y 44% para el 2050 y 2070, respectivamente. En la Tabla 2 se muestran

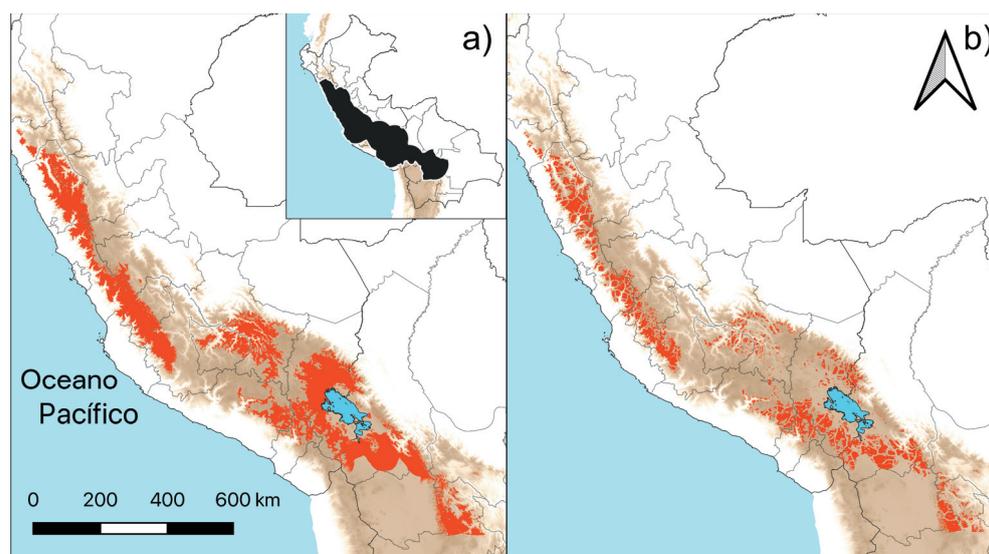


Figura 2. Mapa de distribución potencial para *Puya raimondii*. a) Modelo sin considerar la intervención antrópica. b) Modelo con incorporación antrópica.

Figure 2. Potential distribution map for *Puya raimondii*. a) Model without considering anthropogenic intervention. b) Model with anthropogenic incorporation.

Tabla 1. Resumen de la selección de variables no correlacionadas con sus contribuciones relativas (%) para el modelo de distribución de la Reina de los Andes (*Puya raimondii*).

Table 1. Summary of the selection of uncorrelated variables with their relative contributions (%) to the distribution model of the Queen of the Andes (*Puya raimondii*).

Variable	Descripción	Contribución relativa media (%)
BIO 2	Intervalo diurno medio (media mensual [temperatura máxima - temperatura mínima])	0.4
BIO 4	Estacionalidad de la temperatura (desviación estándar × 100)	1.1
BIO 5	Temperatura máxima del mes más cálido	41.9
BIO 6	Temperatura mínima del mes más frío	21.2
BIO 15	Estacionalidad de la precipitación (coeficiente de variación)	9.9
BIO 16	Precipitación del trimestre más húmedo	0.7
BIO 17	Precipitación del trimestre más seco	24.7

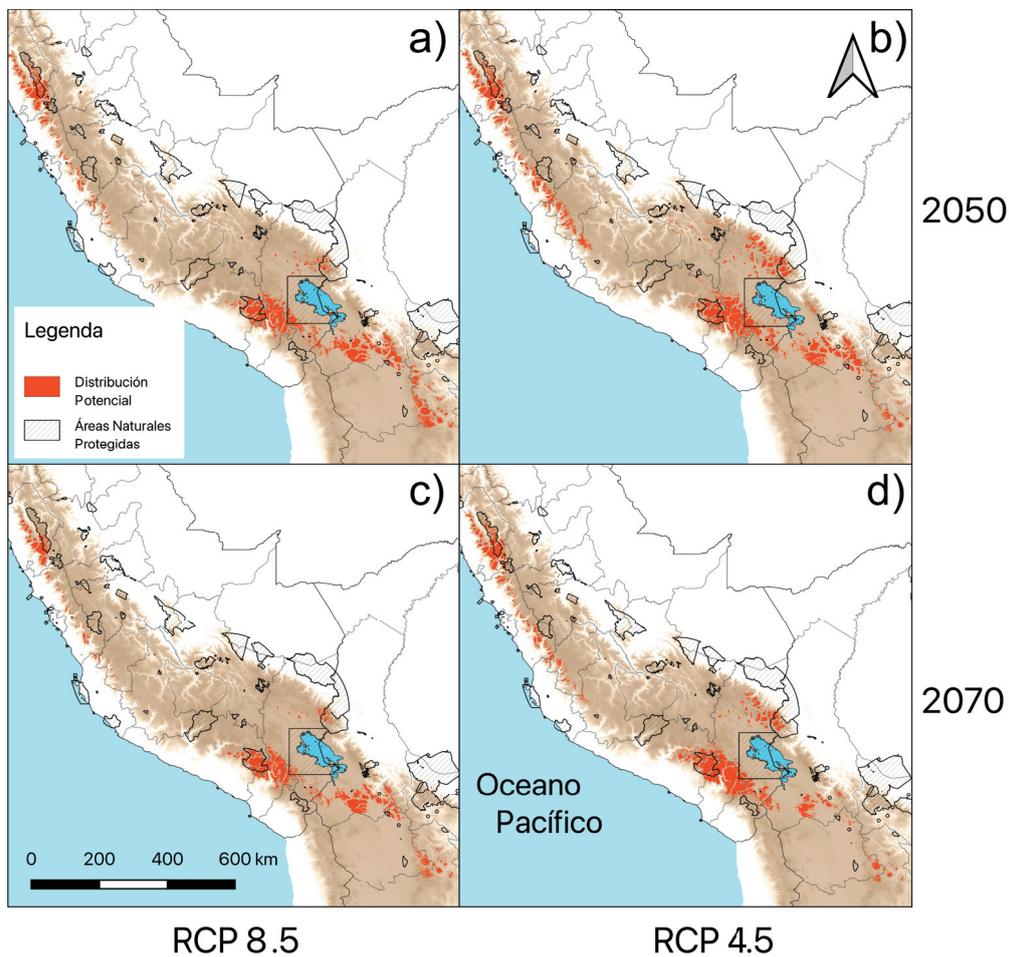


Figura 3. Modelo de distribución potencial futuro para *Puya raimondii* incluyendo el efecto de la huella humana bajo un escenario de cambio climático optimista (a, c) y un escenario pesimista (b, d) para el 2050 y el 2070.

Figure 3. Potential future distribution model for *Puya raimondii* including the effect of the human footprint under an optimistic climate change scenario (a, c) and a pessimistic scenario (b, d) for 2050 and 2070.

las reducciones en extensión causadas por el cambio climático y por factores antrópicos basados en el índice de huella humana, al interior y fuera de las áreas naturales protegidas.

En relación con el cambio climático, observamos una reducción de la extensión de adecuación en el centro del Perú y el norte de Bolivia, identificando cuatro regiones de estabilidad climática en la cordillera central

de Perú, regiones adyacentes a la meseta del Collao, parte alta del corredor Carabaya y las regiones de la Paz y Oruro. Las zonas de estabilidad climática fueron las mismas tanto para el escenario RCP 4.5 (Figura 4A) como para el RCP 8.5 (Figura 4B) para el 2050 y 2070.

Observamos una reducción importante en la proporción de la distribución potencial en las áreas naturales protegidas a causa del cambio climático. Para el 2050 estimamos una reducción del 41.7%, mientras que para el 2070 estimamos una reducción del 47.5%. Ambos escenarios —optimista y pesimista— produjeron una reducción significativa (>40%) del área de adecuación para la *P. raimondii* dentro de sus límites. Al sumar los efectos

del cambio climático y de las actividades antrópicas, se produjo una reducción de 60% y 62% para el 2050 y 2070, respectivamente, al interior de las áreas naturales protegidas de Perú, y 82% y 87% para el 2050 y 2070, respectivamente, al interior de las áreas naturales protegidas de Bolivia. En Perú, el Área de Conservación Regional Choquequirao, el Santuario Histórico de Machu Picchu y el Santuario Nacional de Calipuy se ven afectados drásticamente, con una pérdida del 100% de adecuación de hábitat para la *P. raimondii*. Además, la Reserva Nacional Pampa Galeras Bárbara D'Achille sufriría una reducción del 99%. El Sitio Ramsar Lago Titicaca, del sector de Perú, con un efecto negativo, con pérdidas promedio de 49% y 62% para el 2050 y 2070, respectivamente. En Bolivia, el refugio de vida

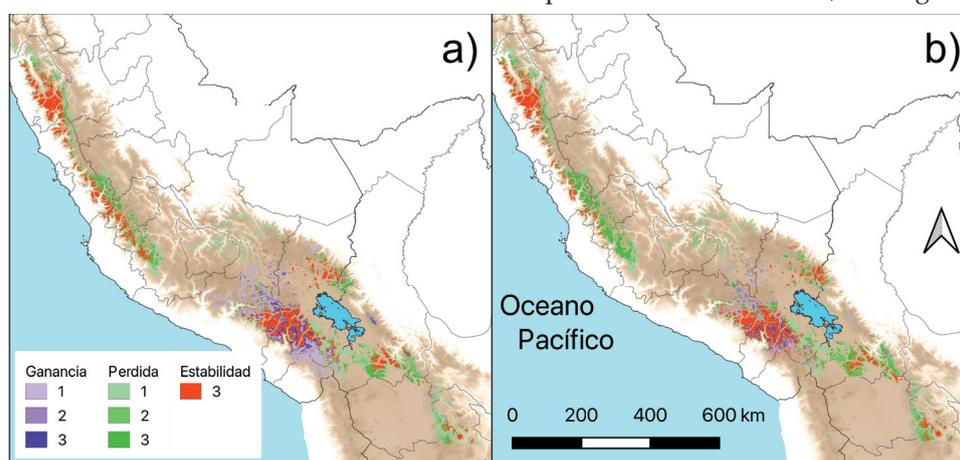


Figura 4. Mapa de estabilidad climática para *Puya raimondii*. a) Con un escenario RCP 4.5. b) Con un escenario RCP 8.5.

Figure 4. Climate stability map for *Puya raimondii*. a) With an RCP 4.5 scenario. b) With an RCP 8.5 scenario.

Tabla 2. Distribución actual y potencial futuro para la Reina de los Andes (*Puya raimondii*).

Table 2. Current distribution and future potential for the Queen of the Andes (*Puya raimondii*).

Year	GCM	RCP	Distribución potencial (km ²)	Remanente de distribución (km ²)	Distribución potencial en ANP (km ²)	Remanente de distribución en ANP (km ²)
Actual	-	-	137522 (100%)	69356 (50.4%)	18755 (13.6%)	10344 (7.5%)
	CCSM4	45	77131 (56.1%)	42016 (30.5%)	11733 (8.5%)	8034 (5.8%)
85		87311 (63.0%)	48392 (35.1%)	12701 (9.2%)	8564 (6.2%)	
2050	HadGEM2	45	97588 (71.0%)	51173 (37.2%)	12757 (9.2%)	7688 (5.6%)
		85	96974 (70.5%)	55535 (40.3%)	11894 (8.6%)	8188 (5.9%)
	MIROC5	45	56268 (41.0%)	32787 (23.8%)	7362 (5.3%)	5302 (3.6%)
		85	68802 (50.0%)	38799 (28.2%)	9137 (6.6%)	6421 (4.6%)
2070	CCSM4	45	77131 (56.1%)	42016 (30.5%)	11733 (8.5%)	8034 (5.8%)
		85	67574 (49.1%)	38790 (28.2%)	11589 (8.4%)	8344 (6.1%)
	HadGEM2	45	90659 (65.9%)	48413 (35.2%)	11504 (8.3%)	7451 (5.4%)
		85	81134 (58.9%)	49156 (35.7%)	11416 (8.3%)	8526 (6.2%)
	MIROC5	45	37622 (27.3%)	23717 (17.2%)	5086 (3.7%)	3810 (2.7%)
		85	49094 (28.4%)	31607 (22.9%)	7648 (5.5%)	5793 (4.2%)

Tabla 3. Modelo de distribución potencial predicha de la Reina de los Andes (*Puya raimondii*) para las áreas naturales protegidas más importantes en Perú y Bolivia bajo escenarios de cambio climático. SRLTT, Sitio Ramsar Lago Titicaca - Sector Perú; PNHU, Parque Nacional Huascarán; RNSA, Reserva Nacional de Salinas y Aguada Blanca; RPNY, Reserva Paisajística Nor Yauyos - Cochabamba; ANNA, Área Natural de Manejo Integrado Nacional Apolobamba; ZRCH, Zona Reservada Cordillera Huayhuash; ACPH, Área de Conservación Privada Huayllapa; PNMA, Parque Nacional Madidi; ACP, Área de Conservación Privada Pacllón; RVSH, Refugio de Vida Silvestre Huancaroma; ACRT, Área de Conservación Tres Cañones.

Tabla 3. Predicted potential distribution model of the Queen of the Andes (*Puya raimondii*) for the most important natural protected areas in Perú and Bolivia under climate change scenarios. SRLTT, Lake Titicaca Ramsar Site - Perú Sector; PNHU, Parque Nacional Huascarán; RNSA, Reserva Nacional de Salinas y Aguada Blanca; RPNY, Reserva Paisajística Nor Yauyos - Cochabamba; ANNA, Área Natural de Manejo Integrado Nacional Apolobamba; ZRCH, Zona Reservada Cordillera Huayhuash; ACPH, Área de Conservación Privada Huayllapa; PNMA, Parque Nacional Madidi; ACP, Área de Conservación Privada Pacllón; RVSH, Refugio de Vida Silvestre Huancaroma; ACRT, Área de Conservación Tres Cañones.

Año	GCM	RCP	SRLT	PNHU	RNSA	RPNY	ANNA	ZRCH	ACPH	PNMA	ACPP	RVSH	ACRT	Otros
Actual	-	-	2419	2296.6	2167.9	1334.7	1119.9	509.8	165.7	134.1	128.7	72.6	60.3	29
2050	CC	45	1136.1	2174.1	2655.3	917.1	711	462.7	150.6	108.4	117.8	48.9	83.5	33.1
		85	1317.9	2219.7	2648.7	836.8	1051.4	491.3	163.2	134.1	118.6	68.5	74.4	77.1
	HE	45	1515.6	2037.4	2357.5	1025	585.3	138	86.7	95.2	101	9	109.9	767.7
		85	1409.4	1910.8	2770.3	941.4	106.7	138	82.4	16.6	90	0	217.4	25.6
	MC	45	826.1	1543.6	2360	5.9	461.4	63.1	48.8	86.9	70.7	72.6	0	29.7
		85	1131	1710.7	2425.1	20.1	919.3	129.5	80.8	169.7	90.9	72.6	2.5	29
2070	CC	45	1136.1	2174.1	2655.3	917.1	711	462.7	150.6	108.4	117.8	48.9	83.5	15.9
		85	1096.7	2322.8	2668.5	806.7	934.1	555.2	180	153.1	127.1	0	85.1	30.6
	HE	45	1332.3	1990.1	2543.5	1082.8	358.9	142.2	86.7	64.6	99.3	2.4	145.5	841
		85	992	1658.3	2610.1	784.2	0	42.9	36.2	0	48.8	0	227.3	8.19
	MC	45	385.9	660.7	2368.1	0	385.3	0	0	82.8	0	69.3	0	40.39
		85	523.8	1683.6	2661.8	0	792.8	95.9	63.9	166.4	78.3	5.7	0	40.3

silvestre Huancaroma y Serranía de Ticona se ve afectado drásticamente, con una pérdida del 100% de adecuación de hábitat. Todas las reducciones frente a los escenarios de cambio climático y actividades antrópicas se resumen en la Tabla 3.

DISCUSIÓN

En este estudio investigamos cómo las condiciones del clima futuro y los factores antrópicos bajo índices de huella humana y cambio de uso de suelo interactúan con el nicho ecológico de *P. raimondii* en los altos Andes de Perú y Bolivia. Nuestros resultados sugieren que *P. raimondii* podría reducir su área de distribución bajo escenarios de cambio climático. Además, las áreas naturales protegidas podrían salvaguardar 10343 km² (7.5%) de su extensión de distribución.

Nuestros resultados indican que el área de distribución de *P. raimondii* bajo escenarios de cambio climático se vería reducida en un 40-50%, y hasta en un 62% incluyendo las actividades antrópicas. Estos resultados coinciden con estudios previos realizados para especies específicas en ecosistemas andinos, como *Anairetes alpinus*, bosques de

Polyloplepis spp. y *Tapirus pinchaque*, en los que las principales causas de riesgo de extinción que enfrentan las especies son el cambio climático y las actividades antrópicas (Bonino et al. 2015; Ortega-Andrade et al. 2015; de Pous et al. 2016; Prieto-Torres et al. 2016; Cobos and Bosch 2018; Atauchí et al. 2020). Además, nuestros resultados coinciden con lo sugerido por Quispe-Rojas and Elías-Núñez (2020) acerca de que el cambio climático podría perjudicar y reducir el área de distribución de *P. raimondii*. Al incluir el cambio de uso de suelo y el índice de huella humana mejoramos el rendimiento del análisis de la distribución potencial a escala local, lo que sugiere que la cercanía a centros poblaciones y a los campos de cultivo podría ser la causa de la lenta o nula regeneración de los rodales de *P. raimondii* debido al uso de ganado vacuno en los alrededores de los rodales. El ganado se alimenta de los brinzales (plántulas) de *P. raimondii* (Lambe 2009; Grau et al. 2010; Salazar-Castillo et al. 2010; Aquino et al. 2018).

El hábitat y la heterogeneidad climática mantienen la estructura, la composición y el recambio de especies en los Andes tropicales (Veech and Crist 2007; Stein et al. 2014; Zorzal-Almeida et al. 2017). Durante el último siglo,

las tendencias climáticas y las proyecciones de cambio climático sugieren un cambio en los patrones de temperatura y precipitación (Wolff et al. 2017). Estos cambios tendrían repercusiones en la heterogeneidad climática local al disminuir la riqueza de especies y la estabilidad de la comunidad (Zhang et al. 2016; Zhang et al. 2018) como consecuencia la pérdida o la reducción del área de distribución de las especies en los Andes tropicales (Lande 1993; Martínez-Meyer et al. 2004; Thomas et al. 2004; Fordham et al. 2012; Di Marco et al. 2018). En este sentido, el cambio climático incrementa el riesgo de extinción de la *P. raimondii* y de especies de plantas en ecosistemas de montaña.

Las áreas naturales protegidas son las estrategias más seguras para reducir la pérdida de biodiversidad y representan el objetivo principal de muchas iniciativas de conservación (Da Conceição et al. 2015; Mandle et al. 2015; Gullison and Hardner 2018; Mitchell et al. 2018). Sin embargo, las áreas naturales protegidas de Perú y Bolivia sólo representan el 7.5% del área de distribución potencial de la *P. raimondii*. Considerando escenarios de cambio climático, todas las áreas naturales protegidas tienden a reducir el área de distribución. Nuestros resultados sugieren que las áreas perturbadas están a lo largo de los Andes; sin embargo, identificamos áreas con mayor perturbación en los Andes del norte de Perú y los Andes del sureste de Bolivia, donde la expansión agrícola y la ganadería están avanzando rápidamente. La persistencia

de las áreas naturales protegidas jugará un rol clave para minimizar la degradación de los ecosistemas en los departamentos de Ayacucho, Cusco y Huancavelica en Perú, y los departamentos de La Paz y Oruro en Bolivia, donde las poblaciones son más vulnerables.

Los ecosistemas de alta montaña albergan una diversidad única y son proveedores clave de servicios ecosistémicos (Feld et al. 2009). A causa de la fragmentación y las actividades antrópicas, estos ecosistemas aceleraron su degradación, causando desequilibrios entre la fauna específica y el recurso alimentario (Anderson et al. 2011). Esto es importante porque las actividades antrópicas pueden crear barreras de dispersión (Feeley and Silman 2010) y presionar a *P. raimondii* al borde de su área de distribución. De esta manera, es necesario diseñar planes y estrategias de conservación incluyendo los efectos de cambio climático, y articular con comunidades locales, que son actores clave en la conservación de especies.

AGRADECIMIENTOS. Los autores agradecen a A. T. Peterson quien brindó sugerencias al manuscrito, de la misma forma, agradecen a los miembros del grupo de investigación del Instituto para la Conservación de Especies Amenazadas por su ayuda en el desarrollo de este manuscrito, y a O. Tacusi-Quisine quien brindó las fotografías de la *Puya raimondii*. Además, agradecen a los dos revisores anónimos quienes brindaron sugerencias para mejorar la presentación del manuscrito.

REFERENCIAS

- Anderson, E. P., J. Marengo, R. Villalba, S. Halloy, B. Young, D. Cordero, F. Gast, E. Jaimes, and D. Ruiz. 2011. Consequences of climate change for ecosystems and ecosystem services in the tropical Andes. *Climate Change and Biodiversity in the Tropical Andes* 1:1-18.
- Anderson, R. P., D. Lew, and A. T. Peterson. 2003. Evaluating predictive models of species' distributions: criteria for selecting optimal models. *Ecological Modelling* 162:211-232. [https://doi.org/10.1016/S0304-3800\(02\)00349-6](https://doi.org/10.1016/S0304-3800(02)00349-6).
- Apolinario, J., and K. S. Cárdenas. 2015. Capacidad de almacenamiento de carbono en un bosque joven y maduro de *Puya raimondii* Harms, Vilcashuaman–Ayacucho. Universidad Nacional del Centro del Perú, Huancayo, Perú.
- Aquino, W., F. Condo, J. Romero, and R. Yllaconz. 2018. Distribución geográfica y poblacional de *Puya raimondii* Harms en el distrito de Huarochirí, provincia de Huarochirí, Lima, Perú. *The Biologist (Lima)* 16. <https://doi.org/10.24039/rtb2018161219>.
- Atauchi, P. J. 2018. sdStaf: Species distribution and stability future models. R package version 1.0.2 URL: CRAN.R-project.org/package=sdStaf.
- Atauchi, P. J., C. Aucá-Chutas, G. Ferro, and D. A. Prieto-Torres. 2020. Present and future potential distribution of the endangered *Anairetes alpinus* (Passeriformes: Tyrannidae) under global climate change scenarios. *Journal of Ornithology* 161:723-738. <https://doi.org/10.1007/s10336-020-01762-z>.
- Ayasta, J. E., A. M. Juárez, and J. Escurra. 2021. Nuevos registros de *Puya* (Bromeliaceae) en el departamento de Lambayeque, Perú. *Revista Peruana de Biología* 28:e18115. <https://doi.org/10.15381/rpb.v28i2.18115>.
- Barve, N., V. Barve, A. Jiménez-Valverde, A. Lira-Noriega, S. P. Maher, A. T. Peterson, J. Soberón, and F. Villalobos. 2011. The crucial role of the accessible area in ecological niche modeling and species distribution modeling. *Ecological Modelling* 222:1810-1819. <https://doi.org/10.1016/j.ecolmodel.2011.02.011>.
- Bivand, R., T. Keitt, B. Rowlingson, E. Pebesma, M. Sumner, R. Hijmans, E. Rouault, and M. R. Bivand. 2015. rgdal: Bindings for the 'Geospatial' Data Abstraction Library. R package version 1.5-23. URL: CRAN.R-project.org/

- package=rgdal.
- Bivand, R., C. Rundel, E. Pebesma, R. Stuetz, K. O. Hufthammer, and M. R. Bivand. 2017. rgeos: Interface to Geometry Engine - Open Source ('GEOS'). R package version 0.5-5. URL: CRAN.R-project.org/package=rgeos.
- Bonino, M. F., D. L. M. Azócar, J. A. Schulte, and F. B. Cruz. 2015. Climate change and lizards: changing species' geographic ranges in Patagonia. *Regional Environmental Change* 15:1121-1132. <https://doi.org/10.1007/s10113-014-0693-x>.
- Boria, R. A., L. E. Olson, S. M. Goodman, and R. P. Anderson. 2014. Spatial filtering to reduce sampling bias can improve the performance of ecological niche models. *Ecological Modelling* 275:73-77. <https://doi.org/10.1016/j.ecolmodel.2013.12.012>.
- Brack Egg, A., and C. M. V. Mendiola V. 2000. *Ecología del Perú*. Bruño, Lima, Perú.
- Cobos, M. E., and R. A. Bosch. 2018. Recent and future threats to the Endangered Cuban toad *Peltophryne longinasus*: potential additive impacts of climate change and habitat loss. *Oryx* 52:116-125. <https://doi.org/10.1017/S0030605316000612>.
- Cobos, M. E., A. T. Peterson, N. Barve, and L. Osorio-Olvera. 2019. kuenm: an R package for detailed development of ecological niche models using Maxent. *PeerJ* 7:e6281. <https://doi.org/10.7717/peerj.6281>.
- Costa, G. C., C. Nogueira, R. B. Machado, and G. R. Colli. 2010. Sampling bias and the use of ecological niche modeling in conservation planning: a field evaluation in a biodiversity hotspot. *Biodiversity and Conservation* 19:883-899. <https://doi.org/10.1007/s10113-009-9746-8>.
- Da Conceição, H. R., J. Börner, and S. Wunder. 2015. Why were upscaled incentive programs for forest conservation adopted? Comparing policy choices in Brazil, Ecuador, and Peru. *Ecosystem Services* 16:243-252. <https://doi.org/10.1016/j.ecoser.2015.10.004>.
- de Pous, P., A. Montori, F. Amat, and D. Sanuy. 2016. Range contraction and loss of genetic variation of the Pyrenean endemic newt *Calotriton asper* due to climate change. *Regional Environmental Change* 16:995-1009. <https://doi.org/10.1007/s10113-015-0804-3>.
- Di Marco, M., O. Venter, H. P. Possingham, and J. E. Watson. 2018. Changes in human footprint drive changes in species extinction risk. *Nature Communications* 9:1-9. <https://doi.org/10.1038/s41467-018-07049-5>.
- Elith, J., S. J. Phillips, T. Hastie, M. Dudík, Y. E. Chee, and C. J. Yates. 2011. A statistical explanation of MaxEnt for ecologists. *Diversity and Distributions* 17:43-57. <https://doi.org/10.1111/j.1472-4642.2010.00725.x>.
- Escobar, L. E., A. Lira-Noriega, G. Medina-Vogel, and A. T. Peterson. 2014. Potential for spread of the white-nose fungus (*Pseudogymnoascus destructans*) in the Americas: use of Maxent and NicheA to assure strict model transference. *Geospatial Health* 9:221-229. <https://doi.org/10.4081/gh.2014.19>.
- Feeley, K. J., and M. R. Silman. 2010. Land-use and climate change effects on population size and extinction risk of Andean plants. *Global Change Biology* 16:3215-3222. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2486.2010.02197.x>.
- Feld, C. K., P. Martins da Silva, J. Paulo Sousa, F. De Bello, R. Bugter, U. Grandin, D. Hering, S. Lavorel, O. Mountford, and I. Pardo. 2009. Indicators of biodiversity and ecosystem services: a synthesis across ecosystems and spatial scales. *Oikos* 118:1862-1871. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2486.2010.02197.x>.
- Fordham, D. A., H. Resit Akçakaya, M. B. Araújo, J. Elith, D. A. Keith, R. Pearson, T. D. Auld, C. Mellin, J. W. Morgan, and T. J. Regan. 2012. Plant extinction risk under climate change: are forecast range shifts alone a good indicator of species vulnerability to global warming? *Global Change Biology* 18:1357-1371. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2486.2011.02614.x>.
- GBIF.org. 2021. GBIF occurrence download.
- Givnish, T. J., K. C. Millam, T. M. Evans, J. C. Hall, J. Chris Pires, P. E. Berry, and K. J. Sytsma. 2004. Ancient vicariance or recent long-distance dispersal? inferences about phylogeny and South American–African disjunctions in Rapateaceae and Bromeliaceae based on *ndh F* sequence data. *International Journal of Plant Sciences* 165:535-554. <https://doi.org/10.1086/421067>.
- Grau, A., E. Gómez-Romero, and E. Aráoz. 2010. Puyas andinas. *Ciencia Hoy* 20:8-15.
- Guisan, A., and N. E. Zimmermann. 2000. Predictive habitat distribution models in ecology. *Ecological Modelling* 135:147-186. [https://doi.org/10.1016/S0304-3800\(00\)00354-9](https://doi.org/10.1016/S0304-3800(00)00354-9).
- Gullison, R. E., and J. Hardner. 2018. Progress and challenges in consolidating the management of amazonian protected areas and indigenous territories. *Conservation Biology* 32:1020-1030. <https://doi.org/10.1111/cobi.13122>.
- Hijmans, R. J., S. E. Cameron, J. L. Parra, P. G. Jones, and A. Jarvis. 2005. Very high resolution interpolated climate surfaces for global land areas. Pp. 1965-1978 *en* *International Journal of Climatology*. URL: CRAN.R-project.org/package=raster.
- Hijmans, R. J., J. Van Etten, J. Cheng, M. Mattiuzzi, M. Sumner, J. A. Greenberg, O. P. Lamigueiro, A. Bevan, E. B. Racine, and A. Shortridge. 2015. raster: Geographic Data Analysis and Modeling. R package version 3.4-10. URL: CRAN.R-project.org/package=raster.
- Horres, R., G. Zizka, G. Kahl, and K. Weising. 2000. Molecular phylogenetics of Bromeliaceae: evidence from *trnL* (UAA) intron sequences of the chloroplast genome. *Plant Biology* 2:306-315. <https://doi.org/10.1055/s-2000-3700>.
- Jabaily, R. S., and K. J. Sytsma. 2013. Historical biogeography and life-history evolution of Andean *Puya* (Bromeliaceae). *Botanical Journal of the Linnean Society* 171:201-224. <https://doi.org/10.1111/j.1095-8339.2012.01307.x>.
- Lambe, A. 2009. *Puya raimondii*. The IUCN Red List of Threatened Species 2009. IUCN, Gland, Switzerland.
- Lande, R. 1993. Risks of population extinction from demographic and environmental stochasticity and random catastrophes. *American Naturalist* 142:911-927. <https://doi.org/10.1111/j.1095-8339.2012.01307.x>.

- Liu, C., P. M. Berry, T. P. Dawson, and R. G. Pearson. 2005. Selecting thresholds of occurrence in the prediction of species distributions. *Ecography* 28:385-393. <https://doi.org/10.1111/j.0906-7590.2005.03957.x>.
- Liu, C., M. White, and G. Newell. 2013. Selecting thresholds for the prediction of species occurrence with presence-only data. *Journal of Biogeography* 40:778-789. <https://doi.org/10.1111/jbi.12058>.
- Mandle, L., H. Tallis, L. Sotomayor, and A. L. Vogl. 2015. Who loses? Tracking ecosystem service redistribution from road development and mitigation in the Peruvian Amazon. *Frontiers in Ecology and the Environment* 13:309-315. <https://doi.org/10.1890/140337>.
- Martínez-Meyer, E., A. T. Peterson, and W. W. Hargrove. 2004. Ecological niches as stable distributional constraints on mammal species, with implications for Pleistocene extinctions and climate change projections for biodiversity. *Global Ecology and Biogeography* 13:305-314. <https://doi.org/10.1111/j.1466-822X.2004.00107.x>.
- McGowan, P. J. 2016. Mapping the terrestrial human footprint. *Nature* 537:172-173. <https://doi.org/10.1038/537172a>.
- Merow, C., M. J. Smith, T. C. Edwards Jr, A. Guisan, S. M. McMahon, S. Normand, W. Thuiller, R. O. Wüest, N. E. Zimmermann, and J. Elith. 2014. What do we gain from simplicity versus complexity in species distribution models? *Ecography* 37:1267-1281. <https://doi.org/10.1111/ecog.00845>.
- Meza, H. E. M. 2017. Censo de individuos de *Puya raimondii* mediante técnicas geomáticas en territorio de la Comunidad Campesina Cajamarquilla, Ancash. *Revista de Glaciares y Ecosistemas de Montaña* 2:79-86. <https://doi.org/10.36580/rgem.i2.79-86>.
- MINAGRI. 2014. Decreto Supremo que aprueba la actualización de la lista de clasificación y categorización de las especies amenazadas de fauna silvestre legalmente protegidas. *Diario el Peruano* 520:497-504.
- Mitchell, B. A., S. Stolton, J. Bezaury-Creel, H. C. Bingham, T. L. Cumming, N. Dudley, J. A. Fitzsimons, D. Malleret-King, K. H. Redford, and P. Solano. 2018. Guidelines for privately protected areas. IUCN, Gland, Switzerland. <https://doi.org/10.2305/IUCN.CH.2018.PAG.29.en>.
- Montesinos, D. 2014. Inventario y estado de conservación de *Puya raimondii* (Bromeliaceae) en el departamento de Moquegua, Peru. *Chloris Chilensis: Revista Chilena de Flora y Vegetación* 17:1-9.
- Montesinos-Tubée, D. B., A. M. Cleef, and K. V. Sýkora. 2015. The puna vegetation of Moquegua, south Peru: Chasmophytes, grasslands and *Puya raimondii* stands. *Phytocoenologia* 45:365-397. <https://doi.org/10.1127/phyto/2015/0006>.
- Montgomery, R. A., P. B. Reich, and B. J. Palik. 2010. Untangling positive and negative biotic interactions: views from above and below ground in a forest ecosystem. *Ecology* 91:3641-3655. <https://doi.org/10.1890/09-1663.1>.
- Morrone, J. J. 2014. Biogeographical regionalisation of the neotropical region. *Zootaxa* 3782:1-110. <https://doi.org/10.11646/zootaxa.3782.1.1>.
- Olson, D. M., E. Dinerstein, E. D. Wikramanayake, N. D. Burgess, G. V. Powell, E. C. Underwood, J. A. D'amico, I. Itoua, H. E. Strand, and J. C. Morrison. 2001. Terrestrial ecoregions of the world: A new map of life on Earth. *BioScience* 51: 933-938. [https://doi.org/10.1641/0006-3568\(2001\)051\[0933:TEOTWA\]2.0.CO;2](https://doi.org/10.1641/0006-3568(2001)051[0933:TEOTWA]2.0.CO;2).
- Ortega-Andrade, H. M., D. A. Prieto-Torres, I. Gómez-Lora, and D. J. Lizcano. 2015. Ecological and geographical analysis of the distribution of the mountain tapir (*Tapirus pinchaque*) in Ecuador: importance of protected areas in future scenarios of global warming. *PloS ONE* 10:e0121137. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0121137>.
- Peterson, A. T., M. Papeş, and J. Soberón. 2008. Rethinking receiver operating characteristic analysis applications in ecological niche modeling. *Ecological Modelling* 213:63-72. <https://doi.org/10.1016/j.ecolmodel.2007.11.008>.
- Peterson, A. T., J. Soberón, R. G. Pearson, R. P. Anderson, M. Nakamura, E. Martínez-Meyer, and M. B. Araújo. 2011. *Ecological Niches and Geographic Distributions*. Princeton University Press, Princeton. <https://doi.org/10.23943/princeton/9780691136868.003.0003>.
- Phillips, S. J., R. P. Anderson, and R. E. Schapire. 2006. Maximum entropy modeling of species geographic distributions. *Ecological Modelling* 190:231-259. <https://doi.org/10.1016/j.ecolmodel.2005.03.026>.
- Prieto-Torres, D. A., A. G. Navarro-Sigüenza, D. Santiago-Alarcon, and O. R. Rojas-Soto. 2016. Response of the endangered tropical dry forests to climate change and the role of Mexican Protected Areas for their conservation. *Global Change Biology* 22:364-379. <https://doi.org/10.1111/gcb.13090>.
- Quispe-Rojas, W. R., and E. Elías-Núñez. 2020. Distribución potencial de *Puya raimondii* harms en futuros escenarios del cambio climático. *Revista de Investigaciones Altoandinas* 22:170-181. <https://doi.org/10.18271/ria.2020.605>.
- R Core Team. 2003. R: a language and environment for statistical computing 1.8. 1. CRAN, Vienna, Austria.
- Radosavljevic, A., and R. P. Anderson. 2014. Making better maxent models of species distributions: complexity, overfitting and evaluation. *Journal of Biogeography* 41:629-643. <https://doi.org/10.1111/jbi.12227>.
- Reddy, S., and L. M. Dávalos. 2003. Geographical sampling bias and its implications for conservation priorities in Africa. *Journal of Biogeography* 30:1719-1727. <https://doi.org/10.1111/jbi.12227>.
- Salazar-Castillo, J., F. Cáceres de Baldarrago, I. Poma, and F. Raimondo. 2010. Diagnostico del estado actual de conservación de *Puya raimondii* en Arequipa-Perú.
- Salinas, L., C. Arana, and M. Suni. 2007. El néctar de especies de puya como recurso para picaflores altoandinos de Ancash, Perú. *Revista Peruana de Biología* 14:129-134. <https://doi.org/10.15381/rpb.v14i1.2166>.
- Sgorbati, S., M. Labra, E. Grugni, G. Barcaccia, G. Galasso, U. Boni, M. Mucciarelli, S. Citterio, A. B. Iramátegui, and L. V. Gonzales. 2004. A survey of genetic diversity and reproductive biology of *Puya raimondii* (Bromeliaceae), the endangered queen of the Andes. *Plant Biology* 6:222-230. <https://doi.org/10.1055/s-2004-817802>.
- Shcheglovitova, M., and R. P. Anderson. 2013. Estimating optimal complexity for ecological niche models: a jackknife approach for species with small sample sizes. *Ecological Modelling* 269:9-17. <https://doi.org/10.1016/>

- j.ecolmodel.2013.08.011.
- Soberón, J., and A. T. Peterson. 2005. Interpretation of models of fundamental ecological niches and species' distributional areas. *Biodiversity Informatics* 2:1-10. <https://doi.org/10.17161/bi.v2i0.4>.
- Song, X.-P., M. C. Hansen, S. V. Stehman, P. V. Potapov, A. Tyukavina, E. F. Vermote, and J. R. Townshend. 2018. Global land change from 1982 to 2016. *Nature* 560:639-643. <https://doi.org/10.1038/s41586-018-0411-9>.
- Stein, A., K. Gerstner, and H. Kreft. 2014. Environmental heterogeneity as a universal driver of species richness across taxa, biomes and spatial scales. *Ecology Letters* 17:866-880. <https://doi.org/10.1111/ele.12277>.
- Thomas, C. D., A. Cameron, R. E. Green, M. Bakkenes, L. J. Beaumont, Y. C. Collingham, B. F. Erasmus, M. F. De Siqueira, A. Grainger, and L. Hannah. 2004. Extinction risk from climate change. *Nature* 427:145-148. <https://doi.org/10.1038/nature02121>.
- UNEP-WCMC. 2021a. Protected Area Profile for Bolivia (Plurinational State of) from the World Database of Protected Areas. URL: protectedplanet.net.
- UNEP-WCMC. 2021b. Protected Area Profile for Peru from the World Database of Protected Areas. URL: protectedplanet.net.
- Vadillo, G., and M. Suni. 2006. Evaluación de sustratos para el establecimiento en laboratorio de plántulas de *Puya raimondii* Harms (Bromeliaceae). *Revista Peruana de Biología* 13:139-141. <https://doi.org/10.15381/rpb.v13i1.1777>.
- Varadarajan, G. 1990. Patterns of geographic distribution and their implications on the phylogeny of *Puya* (Bromeliaceae). *Journal of the Arnold Arboretum* 71(4):527-552. <https://doi.org/10.5962/p.184538>.
- Vargas, C., J. Montalbán, and A. A. León. 2019. Early warning tropical forest loss alerts in Peru using Landsat. *Environmental Research Communications* 1:121002. <https://doi.org/10.1088/2515-7620/ab4ec3>.
- Veech, J. A., and T. O. Crist. 2007. Habitat and climate heterogeneity maintain beta-diversity of birds among landscapes within ecoregions. *Global Ecology and Biogeography* 16:650-656. <https://doi.org/10.1111/j.1466-8238.2007.00315.x>.
- Warren, D. L., and S. N. Seifert. 2011. Ecological niche modeling in Maxent: the importance of model complexity and the performance of model selection criteria. *Ecological Applications* 21:335-342. <https://doi.org/10.1890/10-1171.1>.
- Warren, D. L., A. N. Wright, S. N. Seifert, and H. B. Shaffer. 2014. Incorporating model complexity and spatial sampling bias into ecological niche models of climate change risks faced by 90 California vertebrate species of concern. *Diversity and Distributions* 20:334-343. <https://doi.org/10.1111/ddi.12160>.
- Weinzettel, J., D. Vačkář, and H. Medková. 2018. Human footprint in biodiversity hotspots. *Frontiers in Ecology and the Environment* 16:447-452. <https://doi.org/10.1002/fee.1825>.
- Williams, B. A., O. Venter, J. R. Allan, S. C. Atkinson, J. A. Rehbein, M. Ward, M. Di Marco, H. S. Grantham, J. Ervin, and S. J. Goetz. 2020. Change in terrestrial human footprint drives continued loss of intact ecosystems. *One Earth* 3: 371-382. <https://doi.org/10.1016/j.oneear.2020.08.009>.
- Wolff, E., N. Arnell, and P. Friedlingstein. 2017. Climate updates: progress since the fifth Assessment Report (AR5) of the IPCC. Report. The Royal Society.
- Yañez-Arenas, C., A. Townsend Peterson, K. Rodríguez-Medina, and N. Barve. 2016. Mapping current and future potential snakebite risk in the new world. *Climatic Change* 134:697-711. <https://doi.org/10.1007/s10584-015-1544-6>.
- Young, K. R. 2014. Ecología de los cambios de cobertura del paisaje de glaciares de montañas tropicales. *Revista Peruana de Biología* 21:259-270. <https://doi.org/10.15381/rpb.v21i3.10900>.
- Zhang, Y., M. Loreau, N. He, J. Wang, Q. Pan, Y. Bai, and X. Han. 2018. Climate variability decreases species richness and community stability in a temperate grassland. *Oecologia* 188:183-192. <https://doi.org/10.1007/s00442-018-4208-1>.
- Zhang, Y., M. Loreau, X. Lü, N. He, G. Zhang, and X. Han. 2016. Nitrogen enrichment weakens ecosystem stability through decreased species asynchrony and population stability in a temperate grassland. *Global Change Biology* 22: 1445-1455. <https://doi.org/10.1111/gcb.13140>.
- Zorzal-Almeida, S., L. M. Bini, and D. C. Bicudo. 2017. Beta diversity of diatoms is driven by environmental heterogeneity, spatial extent and productivity. *Hydrobiologia* 800:7-16. <https://doi.org/10.1007/s10750-017-3117-3>.