

Variación altitudinal de la riqueza y abundancia relativa de los anuros del Parque Nacional y Área Natural de Manejo Integrado Cotapata

Altitudinal variation of the wealth and relative abundance of anuros of the National Park And Natural Area For Integrated Management Cotapata

Claudia Cortez-Fernandez

Colección Boliviana de Fauna, Calle 27 Cota Cota, La Paz - Bolivia
email: mabuyaccf@yahoo.com

Resumen

El presente estudio tuvo como objetivo determinar cómo varía la riqueza y abundancia relativa de los anuros del Parque Nacional y Área Natural de Manejo Integrado Cotapata (PNANMI-Cotapata) en una gradiente altitudinal (en cinco pisos). Los resultados aportan 20 nuevos registros para el área protegida, de tal manera que la riqueza del parque se ve incrementada a 27 especies (976 horas/hombre), de las cuales cuatro pueden constituirse en nuevos registros para el país, ocho son endémicas de Bolivia y 21 se encuentran bajo alguna categoría de amenaza (UICN 2004). Se observó un incremento de la riqueza conforme se desciende altitudinalmente (dos especies en el sub nival, tres en el altoandino, seis en el páramo, siete en el bosque nublado y 17 en bosque montano de Yungas). Esto puede deberse a diferentes factores, entre los más importantes para anfibios tenemos la temperatura y la humedad que varían incluso en cortas distancias, similar a lo que sucede en gradientes latitudinales. Inversamente la abundancia relativa se ve incrementada al ascender altitudinalmente, probablemente por la mayor disponibilidad de macro y micro ambientes.

Palabras claves: Gradiente altitudinal y latitudinal, anfibios, riqueza, abundancia relativa.

Abstract

The present study had the objective to determine how richness and relative abundance of anurans in the Cotapata National Park and Natural Area of Integrated Management (PNANMI-Cotapata) varies in an altitudinal gradient (five ecoregions). The results contribute with 20 new records for the protected area, increasing the richness of the Park up to 27 species (976 hours/man), of which four are new records for the country, eight are endemic, and 21 are included in some threat category (UICN 2004). An increment of the richness while descending along the altitudinal gradient was observed (two species in the sub nival, three in the high Andes, six in the paramo, seven in the cloud forest and 17 in montane Yungas forest). This could be due to different factors, among those most important to amphibians are temperature and humidity, which vary even at short distances, similar to what happens along latitudinal gradients. On the contrary, there is an increase in relative abundance when ascending on the elevation gradient, probably due to a higher availability of macro and micro environments.

Keywords: Altitudinal and latitudinal gradients, amphibians, richness, relative abundance.

Introducción

Wallace (1878) reconoció que la vida animal era un conjunto más abundante y variable en los trópicos que en otras partes del globo y que no era posible dar una cifra exacta del número de especies existentes en la Tierra, estableciéndose que los trópicos contienen más especies que en latitudes más altas (Rohde 1992). Otro tipo de variación es conocida en las islas, donde las más pequeñas o remotas tienen menos especies que las islas grandes o que aquellas cercanas a los continentes (MacArthur & Wilson 1967). La regularidad de estos patrones para muchos grupos taxonómicos parece indicar que se han producido de acuerdo a una serie de principios básicos y que no se trata de accidentes de la historia (Krebs 1986).

Asimismo se ha determinado que en muchos grupos de vertebrados la riqueza de especies y la abundancia relativa varían con la altitud (Diamond 1972, Terborgh 1977, Graham 1983, Heaney et al. 1989). La declinación de la riqueza de especies con el incremento de la altura está ampliamente aceptada como patrón general (Tuttle 1970, Terborgh 1971, Terborgh & Weske 1975, Terborgh 1977, Koopman 1978, Duellman 1979, Graham 1983, Terborgh 1985, Fleming 1986, Duellman 1987). Sin embargo, esta relación no es lineal, ya que es posible encontrar en una montaña pisos menos diversos que los que se hallan por encima y por debajo de ellos, al igual que entre el ecuador y los polos, donde existen zonas de baja diversidad, como los desiertos (Martínez 1997).

La distribución de los organismos a lo largo de un gradiente altitudinal tiende a permanecer como uno de los más interesantes tópicos biogeográficos, dado que las características físicas (temperatura, precipitación, presión atmosférica, entre otras) asociadas con la altitud, cambian drásticamente afectando a la diversidad y distribución de las especies, incluso en cortas distancias (Yu 1994). Sin embargo, la existencia de los patrones

altitudinales y sus procesos fundamentales no se comprende completamente y parece variar con la región biogeográfica, grupo taxonómico, cadena trófica, producción, estabilidad o antigüedad de los ecosistemas (Connell & Orias 1964, Heaney et al. 1989, Patterson et al. 1989). La comprensión de estos aspectos se encuentra limitada por la escasez de estudios que proporcionen los datos necesarios para identificar los patrones de la variación de la diversidad y los procesos fundamentales que determinan a un gradiente altitudinal (Rickart et al. 1991). De todas maneras, cualquiera que sea la razón, la disminución de la diversidad con la altitud o latitud es evidente (Martínez 1997). En el caso de anfibios se cuenta con algunos trabajos sobre la variación de su diversidad en gradientes altitudinales, como son los de Heyer (1967), Pearson & Pearson (1978), Papenfuss (1986), Cadle & Patton (1988) y Fauth et al. (1989). En Bolivia tenemos los de Aguayo (2000) y Köhler (2000) realizados en el PN-Carrasco y el PNANMI-Amboró.

La vertiente oriental de la Cordillera de los Andes muestra un complejo mosaico de formaciones vegetacionales, debido principalmente al efecto de la variación climática en su gradiente altitudinal. El Parque Nacional y Área Natural de Manejo Integrado Cotapata (PNANMI-Cotapata) incluye un gradiente altitudinal de 1.100 - 5.600 m (Figura 1). Pese a que la diversidad total de anuros aún se desconoce, Ribera (1995) estimó que esta área protegida puede presentar una alta diversidad debido a las numerosas situaciones transicionales entre pisos altitudinales y a la gran variedad de microambientes presentes en cada uno de ellos. Los estudios realizados hasta la fecha en el PNANMI-Cotapata, señalan la presencia de siete especies: *Eleutherodactylus* sp., *Gastrotheca marsupiata*, *Hyla callipleura*, *Phrynopis laplacai*, *Telmatobius bolivianus*, *T. jahuiray* y *T. marmoratus* (Ergueta 1993, Lavilla & Ergueta 1995).

La falta de información sobre este grupo de vertebrados y la estructura altitudinal que

de gravas y clastos. Los suelos en el bosque nublado corresponden mayormente a andoseles y entisoles líticos. Los suelos del bosque montano de Yungas son entisoles líticos poco profundos con una gruesa capa orgánica y un horizonte húmico predominante del tipo mull.

Clima

La región se encuentra influenciada por la cordillera andina. Según Köppen (1948), existen dos tipos de clima: polar de alta montaña (altoandino) y mesotérmico húmedo con lluvias de verano e inviernos secos y cálidos (bosque nublado y bosque montano de Yungas) (Montes de Oca 2005). Son siete estaciones meteorológicas de pluviosidad (Sanja Pampa, Chucura, Challapampa, Choro, Chuspipata, Nogalani y Huarinilla) que funcionan y cuya información fue proporcionada por el Servicio Nacional de Meteorología e Hidrología (SENAMHI). Los meses de mayor precipitación son enero, febrero y marzo en toda la cuenca del Huarinilla desde 1995 a 1999, destacándose los periodos 95/96 y 96/97 como con mayor precipitación, mientras que el año del trabajo 99/00 fue más seco que los anteriores, y según Molina (2005) la precipitación de este periodo estuvo ligeramente por debajo de la media.

La región más fría corresponde al piso altoandino (4.300 m) que se extiende hasta las zonas nivales, donde las heladas son frecuentes todo el año y gran parte de la precipitación cae en forma de granizo y nieve (Ribera 1995). Por debajo de los 4.300 m, impera el clima frío y muy húmedo del páramo yungueño con temperaturas bajas y frecuentes heladas. Entre los 2.300-3.400 m predomina el clima frío y perhúmedo de bosque nublado, caracterizado por frecuentes lluvias y lloviznas orográficas, así como por la afluencia de neblinas mojadas constantes todo el año. Por debajo de los 2.200 m hasta el valle inferior del río Huarinilla impera el clima subtropical húmedo típico del bosque montano de Yungas (Ribera 1995).

Vegetación

Ribera (1995) ha descrito en el PNANMI-Cotapata seis pisos ecológicos con características vegetacionales claramente definidas: el piso nival, periglacial o sub nival, altoandino, páramo yungueño, bosque nublado y bosque yungueño (Figura 1). En el gradiente altitudinal del estudio no se consideró al piso nival por presentar condiciones muy severas para la presencia de anfibios. La definición de cada piso altitudinal y su descripción para el estudio se basa en la información propuesta por Troll (1968), Cabrera & Willink (1973), Holdridge (1978), Beck (1988), Beck & García (1991), Ribera (1992, 1995) y Ribera et al. (1996).

Piso sub nival

Ocupa los picos cordilleranos y circunda las zonas nivales, donde predominan las zonas rocosas desnudas (4.600-4.800 m); las precipitaciones se presentan comúnmente en forma de nieve o de granizo. Los datos climáticos la caracterizan como un área fría y húmeda, donde son comunes las neblinas bajas. La precipitación media anual alcanza los 497 mm y la temperatura media anual -0.5°C (datos estación Chacaltaya) (Ribera et al. 1996). Ocasionalmente se encuentran algunas caméfitas o hemicriptófitas que ocupan de forma aislada grietas y microambientes protegidos y líquenes costrosos (Ribera 1995). La zona referencial del estudio es el valle glacial de Lama Khuchu a 4.410 m (S $16^{\circ} 18' 36.4''$, O $68^{\circ} 3' 29.6''$) (Tabla 1).

Piso Altoandino

Se instala sobre terrenos típicamente glaciares, el relieve varía mucho en pendientes rocosas de corte abrupto y suaves, con bordes afilados y colinas de perfil redondeado, que terminan en valles glaciares y planicies con lugares secos y húmedos (bofedales). No existen datos climáticos de esta región, sin embargo puede

Tabla 1: Localidades de estudio en cada piso altitudinal en el PNANMI-Cotapata.

Pisos Altitudinales	Localidades	Coordenadas	Altitud (m)	# de especies registradas	Esfuerzo horas-hombre
Sub nival	Lama Khuchu	S 16° 18' 36.4" O 68° 3' 29.6"	4.410	2	12
Alto andino	Samana Pampa	S 16° 17' 14.7" O 68° 3' 0.7"	4.020	3	44
	Cerro Grande	S 16° 17' 11.4" O 68° 4' 41.5"	4.350		
	Cerro Chico	S 16° 17' 36.7" O 68° 4' 19.6"	4.320		
Páramo	Coscapa	S 16° 17' 21.1" O 67° 53' 24.4"	3.200	6	113
	Chucura	S 16° 16' 33.6" O 68° 00' 48.9"	3.680		
	Sanja Pampa	S 16° 15' 13.8" O 68° 01' 41.84"	3.900		
	Rio Ilampu Lagunas: Khota Khuchu, Chiar Khota, Thypu Khota y Chaco Khota				
Bosque nublado	Plataforma	S 16° 11' 44.5" O 67° 53' 14.2"	2.350	7	383
	Mina El Sueño	S 16° 11' 39" O 67° 53' 47.8"	2.800		
	Pantano	S 16° 11' 29.8" O 67° 54' 8.1"	2.875-3.010		
	Coscapa	S 16° 17' 21.1" O 67° 53' 24.4"	3.250		
Bosque Montano de Yungas	Pacallo	S 16° 12' 14.9" O 67° 47' 21.4"	1.190	17	424
	Chairo	S 16° 12' 24.5" O 67° 50' 5.9"	1.300		
	Tunquini	S 16° 12' 31" O 67° 57' 02"	1.550		
	Choro	S 16° 12' 22.3" O 67° 52' 42.6"	2.155		
	Pajonal	S 16° 12' 22.3" O 67° 52' 42.6"	1.750		
	Sandillani Bajo Hornuni	S 16° 12' 54.4"	1.800 1.935		

ser clasificada como oligotérmica, con heladas nocturnas durante todo el año (Beck & García 1991, Ribera 1995, Ribera et al. 1996). La vegetación predominante es de gramíneas duras y silificadas, con zonas de vegetación que permanecen anegadas gran parte del año (bofedales). En el límite superior de la formación, la distribución de la vegetación es más esparcida y predomina en las áreas desnudas y afloramientos rocosos (Ribera 1995). Se ha trabajado en las zonas (4.000-4.300 m) que conectan las localidades de referencia de Samana Pampa (S 16° 17' 14.7", O 68° 3' 0.7"), Cerro Grande o Jachajistaña (S 16° 17' 11.45", O 68° 4' 41.5") y Cerro Chico o Jiskajistaña (S 16° 17' 36.7", O 68° 4' 19.6") (Tabla 1).

Piso del páramo yungueño

Troll (1968) y Beck (1988) consideran a esta ecoregión como parte de la zona de puna húmeda y puede llegar a extenderse entre los 3.600 y 4.200 m sobre terrenos de fuertes pendientes, amplios valles y mesetas. El clima es húmedo y está influenciado por neblinas bajas; es oligotérmico con fuerte influencia de los vientos cordilleranos y frecuentes heladas gran parte del año. Los suelos son de origen fluvio-glacial en los valles y superficies primarias en laderas y crestas (Ribera et al. 1996). Hacia el límite superior de transición con el piso altoandino predominan los pastizales cespitosos densos y altos, y matorrales bajos. El suelo está cubierto por una gruesa capa de materia orgánica y humus tipo Mor, donde crecen musgos, líquenes y hongos, que alternan con una rica flora de caméfitas de bajo porte (Ribera 1995). Se ha trabajado en las localidades de Coscapa (S 16° 17' 21.1", O 67° 53' 24.4", 3250 m), Chucura (S 16° 16' 33.6", O 68° 00' 48.9", 3680 m), Sanja Pampa (S 16° 15' 13.8", O 68° 01' 41.84", 3900 m) que incluye las localidades del Río Ilampu y las lagunas Khota Khuchu, Chiar Khota, Thyphu Khota y Chaco Khota (Tabla 1).

Piso del bosque nublado en ceja de Yungas

Crece sobre crestas, cimas y laderas de pendientes muy inclinadas y expuestas a la masa de humedad, así como en quebradas profundas. Por debajo de los 2.400 m se encuentran condiciones climáticas de menor humedad atmosférica y mayor estacionalidad (con una época seca más marcada) y es reemplazado por el bosque húmedo de Yungas. En muchos lugares el bosque nublado se distribuye a manera de archipiélagos o islas circundadas por el bosque húmedo de Yungas (Ribera 1995). Se estima que las precipitaciones están entre 2.500-3.500 mm anuales (11-12 meses húmedos), con un promedio anual de temperatura que alcanza los 10°C. Son frecuentes las lluvias y lloviznas orográficas, las neblinas son constantes y las condensaciones sobre la vegetación son frecuentes (Beck 1988, Ribera 1992). Los suelos son poco profundos y pedregosos aunque muestran una considerable acumulación de materia orgánica con un pH extremadamente ácido que retarda la actividad de descomposición (Ribera et al. 1996). Este bosque es de características siempreverde con árboles entre 10-15 m de fustes y ramajes torcidos, cubiertos de epífitas (musgos y líquenes). En el límite superior se encuentran bosques de *Polylepis* spp., caracterizando el ecotono hacia la pradera parámica. El bosque presenta emergentes dispersos que pueden alcanzar hasta los 30 m y posee varios estratos difícilmente diferenciables (Ribera 1995). Las localidades de referencia en este piso comprenden al bosque de la Plataforma (S 16° 11' 44.5", O 67° 53' 14.2", 2350) que va sobre el viejo camino que pasa por la mina El Sueño (S 16° 11' 439", O 67° 53' 47.8", 2.800 m) hasta una formación pantanosa (S 16° 11' 29.8", O 67° 54' 8.1", 2.875-3.010 m) antes de llegar al páramo. Otra localidad estudiada es Coscapa (S 16° 17' 21.1", O 67° 53' 24.4", 3.250 m) (Tabla 1).

Piso del bosque montano de Yungas

La formación se encuentra sobre laderas de fuertes pendientes, en valles aluviales relativamente amplios y quebradas profundas. Esta región ocupa una gran superficie de tierras montañosas en la porción norte de la faja subandina entre los 700-2.800 m (Ribera 1995, Ribera et al. 1996). Las condiciones de extrema humedad del piso superior típicamente neblinoso cambian hacia un régimen más estacional y con precipitación notablemente menores, siendo el régimen de temperaturas más altas. Los suelos son superficiales y pedregosos con una gruesa capa orgánica y de humus tipo Mull. Los bosques son siempreverdes, densos, de mediana altura y ricos en especies. El sustrato superior denso y continuo se encuentra entre los 15 y 20 m, con árboles emergentes hasta de 30 m, son también comunes los helechos arbóreos y entre las palmas existe un mayor número de especies que en el bosque nublado (Ribera 1995). Se constituye en el ecosistema más intervenido y más amenazado por la actividad humana. En el PNANMI-Cotapata existen todavía zonas de bosque primario poco o nada intervenido, esto se debe principalmente a la inaccesibilidad que confiere el terreno en dichos sectores (Ribera 1995). El típico bosque montano de Yungas se desarrolla entre los 1.200 y 2.400 m, las localidades referenciales de trabajo son: Bajo Hornuni (S 16° 12' 54.4", O 67° 53' 9.8", 1.935 m), Tunquini (1.500 m), Chairo (S 16° 12' 24.5", O 67° 50' 05.9", 1.300 m) y Pacallo (S 16° 12' 14.9", O 67° 47' 21.4", 1.190 m) (Tabla 1).

Métodos

Organización espacial

En el trabajo se emplea el término de piso altitudinal haciendo referencia al conjunto de los conceptos vegetacionales y ecológicos, ya que comprende a componentes de vegetación,

altitud, clima y topografía, que son factores importantes en la determinación de la diversidad. Se toma el efecto localidad como aleatorio. Los pisos altitudinales considerados en el estudio fueron escogidos por las diferencias climáticas y vegetacionales entre ellos. Se trabajó en un gradiente altitudinal constituido por cinco pisos altitudinales (sub nival, altoandino, páramo, bosque nublado y bosque montano de Yungas). En cada piso altitudinal se evaluaron diferentes zonas que comprenden ciertas localidades mencionadas como referencia del piso altitudinal al que pertenecen, siendo diferenciados los pisos por su estructura climática, altitud, topografía, vegetación y la verificación de cotas de altura, mediante el uso de cartas topográficas (Milluni, Unduavi y Coroico, a 1: 5000000) y un GPS 45 GARMIN (Figura 2, Tabla 1).

Organización temporal

Las colecciones se realizaron desde el 12 septiembre de 1999 hasta el 10 de febrero del 2000, correspondiendo a la estación de lluvias en la zona de estudio, con condiciones climáticas favorables para la mayor actividad de los anfibios. Se evaluaron desde los pisos más bajos (bosque nublado y bosque montano de Yungas) hasta los más altos (sub nival, altoandino y páramo), debido a que las lluvias se adelantan ligeramente en las zonas más bajas. El tiempo empleado en cada piso altitudinal durante el muestreo no fue el mismo, dado que la estructura vegetacional y la cantidad de hábitats a ser evaluados se incrementan al descender por el gradiente altitudinal, por lo que se ajustó el esfuerzo de colección.

Riqueza y abundancia relativa

Para determinar la riqueza y abundancia relativa se emplearon tres métodos de colección: búsqueda intensiva o colección manual, trampas pit-fall y grabaciones de

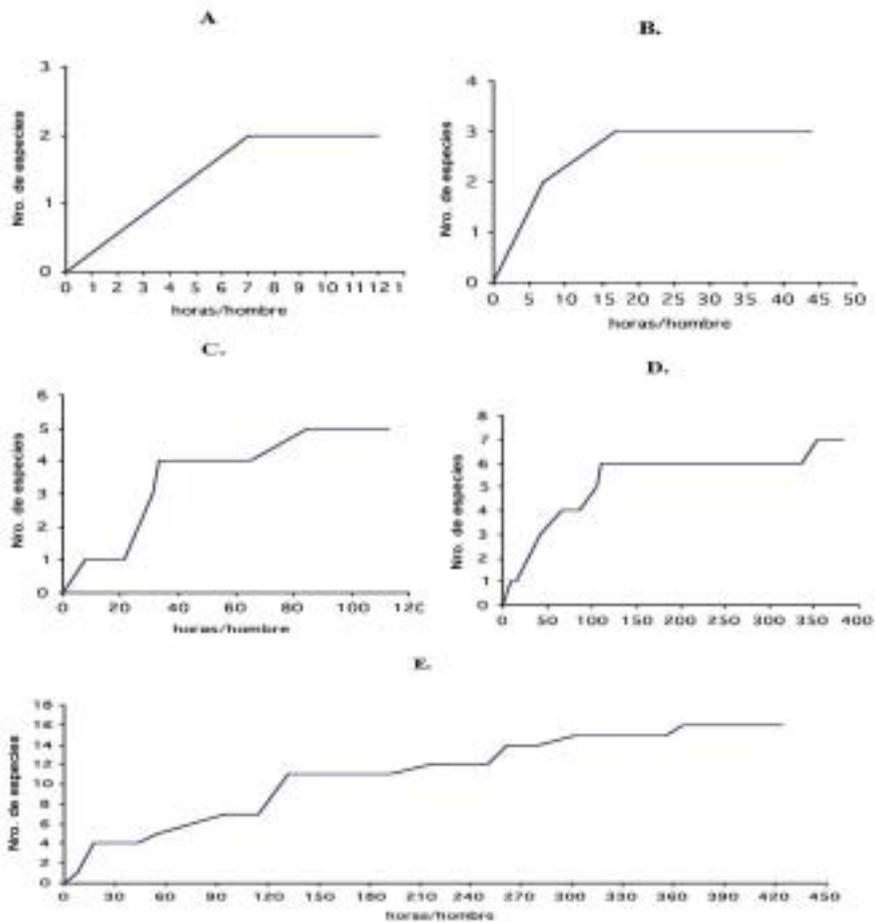


Fig. 2: Curvas de acumulación de especies de cada piso altitudinal del PNAMI-Cotapata (A: sub nivá, B: altoandino, C: páramo, D: bosque nublado, E: bosque montano de Yungas).

cantos, que proporcionan un análisis cualitativo de la diversidad de anuros del PNANMI-Cotapata.

Método de búsqueda intensiva

Consiste en búsquedas diarias tanto diurnas como nocturnas en sendas preexistentes y lugares de mayor probabilidad de encontrar anuros, donde se revisa todo lo existente (troncos, piedras, hojarasca, epifitas, entre otros)

de manera visual o auditiva. Este tipo de técnica registra la mayor cantidad de especies en cualquier hábitat y por tanto obtiene datos de riqueza (Scott 1994). Una de sus mayores limitantes es que necesita periodos largos para muestrear áreas complejas estructuralmente y bajas densidades de individuos. Este problema ha sido subsanado, empleando una curva de acumulación de especies para cada piso altitudinal, mediante el esfuerzo de colección (horas/hombre). De tal manera que el tiempo

de trabajo en cada piso altitudinal fue determinado por la asíntota de la curva de acumulación de especies. La asíntota aproxima al total de especies esperado en dicho piso. Por cada especie encontrada se colectaron cinco especímenes como mínimo.

Trampas de suelo pit-fall

Fueron empleadas estas trampas como apoyo al anterior método, para la obtención de especies terrestres y se instalaron en el bosque nublado de Yungas y bosque montano de Yungas por su mayor accesibilidad y mayor probabilidad de encuentro con anuros terrestres. Se colocaron cuatro juegos de trampas pit-fall de manera lineal. Cada juego consiste en tres recipientes de plástico de un galón enterrados al nivel del suelo. Estos baldes se unen con una malla milimétrica de plástico (0.5 m x 10 m) que actúa a manera de barrera, conduciendo al individuo hacia los recipientes que contenían formaldehído al 10% (Scott 1994).

Grabaciones de cantos

Se realizaron grabaciones para el registro de especies que no pudiesen ser coleccionadas y para dar una estimación de la abundancia relativa de especies que cantan en gran número, como sucede con *Phrynopus laplacai* y *Eleutherodactylus platydactylus*. Se empleó una grabadora Walkman Profesional SONY (OM-DC6 SONY) con un micrófono Sennheiser y el uso de casetes metálicos SONY de 60 minutos (Scott 1994). Mientras se realizaba la búsqueda intensiva, se procedió a grabar todos los cantos que fueran escuchados. En el caso de individuos fáciles de observar, se procedió a grabar dirigiendo el micrófono a 1 m del espécimen, posteriormente fue coleccionado y al mismo tiempo se tomó la temperatura ambiental. En el caso de individuos muy abundantes y de difícil encuentro, se la grabó en diferentes puntos en el piso altitudinal, para después estimar el número de especies y su abundancia relativa.

La posterior identificación del canto se realizó con el apoyo de M.Sc. Steffen Reichle de TNC-Bolivia.

Para poder determinar la abundancia relativa que presenta cada especie, se definieron rangos en función de los individuos registrados por los tres métodos (considerándose a todos los individuos coleccionados, liberados y escuchados), como:

Muy abundante (ma): por encima de los 200 individuos

Abundante (a): no más de 200 individuos

Común (c): entre 50 a 100 individuos

Frecuente (f): entre 10 a 50 individuos

Raro (r): entre 5 a 10 individuos

Muy raro (mr): entre 1 a 5 individuos.

Resultados

Esfuerzo de colección

Se registraron 26 especies de anuros con un esfuerzo total de 976 horas/hombre. El esfuerzo de colección para cada piso altitudinal fue de 12 horas/hombre en el sub nival, 44 horas/hombre en el altoandino, 113 horas/hombre en el páramo, 383 horas/hombre en el bosque nublado y 424 horas/hombre en el bosque montano de Yungas (Tabla 1). Las curvas de acumulación se estabilizaron en todos los pisos para la época trabajada (Figura 2). Sin embargo, es posible que algunas especies adicionales puedan ser registradas con más años de estudio.

La curva de acumulación de especies para los pisos montanos sub nival, altoandino y páramo alcanza su estabilidad con menor esfuerzo invertido. Sin embargo, en el bosque nublado y bosque montano de Yungas se requiere mayor esfuerzo para un registro de menos especies, probablemente debido a la menor complejidad espacial de estos ambientes en los pisos más altos. Las curvas de los pisos del bosque nublado y bosque montano de Yungas incrementan aproximadamente a razón

de una especie cada de 200 horas/hombre y 100 horas/hombre, respectivamente.

Riqueza

Todos los especímenes coleccionados y aquellos sólo observados y/o liberados fueron identificados hasta nivel de especie, registrándose un total de 26 especies de anuros en el gradiente altitudinal estudiado, lo que representa un incremento de 20 especies más para el PNANMI-Cotapata. De ellas, cuatro se constituyen en probables nuevas especies para la ciencia, las cuales están siendo descritas; ocho son endémicas y 21 se encuentran bajo alguna categoría de amenaza según la UICN (2004).

La riqueza de anuros se incrementa conforme se desciende altitudinalmente, registrándose dos especies de la familia Leptodactylidae en el piso sub nival, tres especies de la familia Leptodactylidae en el altoandino, seis especies en el páramo (1 Hylidae y 5 Leptodactylidae), siete especies en el bosque nublado (1 Bufonidae, 2 Hylidae y 4 Leptodactylidae) y 17 especies en el piso del bosque montano de Yungas (4 Bufonidae, 1 Centrolenidae, 4 Hylidae y 8 Leptodactylidae) (Tabla 2).

La mayor riqueza es para los leptodactílidos, que se encuentran en todos los pisos altitudinales, como ocurre en ambientes tropicales de Sud América (Duellman 1979). La familia Hylidae empieza a aparecer en el piso del páramo, ampliándose hacia el bosque montano de Yungas. Los bufónidos sólo se encuentran en los pisos del bosque nublado y bosque montano de Yungas, mientras que la familia Centrolenidae únicamente está en el piso del bosque montano de Yungas. Algunas de las especies sólo se registran en un piso altitudinal como: *Telmatobius* cf. *jauria* y *Phrynopus* sp. en el páramo; *Eleutherodactylus bisignatus* y *Phyllonastes* sp. en el bosque nublado; *Bufo poeppigii*, *B. quechua*, *B. veraguensis*,

Hyalinobatrachium bergeri, *Hyla balzani*, *Gastrotheca testudinea*, *Phyllomedusa boliviana*, *Eleutherodactylus cruralis*, *E. danae*, *E. fenestratus*, *E. mercedesae*, *E. rhabdolaemus*, *Eleutherodactylus* sp., y *Leptodactylus rhodonotus* en el bosque montano de Yungas. Es evidente que el bosque montano de Yungas ofrece mayores posibilidades de la existencia de varias especies y de especiación debido a su mayor heterogeneidad espacial. Existen ocho especies cuyos rangos altitudinales en el gradiente pueden abarcar más de un piso altitudinal: *Bufo* sp. B. *Hyla armata*, *Gastrotheca* cf. *marsupiata*, *Eleutherodactylus platydactylus*, *Phrynopus laplacai*, *Pleurodema marmoratum* y *Telmatobius marmoratus*, por lo que podrían ser consideradas relativamente generalistas.

Abundancia relativa

La abundancia relativa estimada se basa en las observaciones de los individuos (colectados, liberados y cantos) durante el tiempo que se permaneció en cada piso altitudinal. Existen especies que se reportan en más de un piso altitudinal, pero su abundancia en cada uno de ellos no se mantiene en la misma proporción (Tabla 2). El 28% de las especies (7) que se registran en los cinco pisos altitudinales caen dentro del rango frecuentes, otro 28% (7) son raras, un 24% (6) muy raras, 8% (2) muy abundantes y abundantes y un 4% (1) comunes (Figura 3). Las especies más abundantes en el área protegida son *Eleutherodactylus platydactylus* y *Phrynopus laplacai*; las abundantes: *Phrynopus* sp., *Phyllonastes* sp. y *Pleurodemamarmoratum*; común: *Eleutherodactylus fenestratus*; frecuentes: *Bufo poeppigii*, *Bufo* sp. B, *Hyla balzani*, *Gastrotheca testudinea*, *Phyllomedusa boliviana*, *Eleutherodactylus rhabdolaemus* y *Telmatobius marmoratus*; raras: *Bufo quechua*, *Hyalinobatrachium bergeri*, *Gastrotheca* cf. *marsupiata*, *Eleutherodactylus bisignatus*, *Eleutherodactylus* sp., *Telmatobius bolivianus* y *T. cf. jahuiria*; muy raras: *Bufo veraguensis*, *Hyla armata*, *Eleutherodactylus*

Tabla 2: Lista de las especies de anuros del PNANMI-Cotapata registrada en los pisos altitudinales del presente estudio, con sus valores de abundancia relativa.

Abreviaciones: Categorías de amenaza (UICN 2004): LC (1), VU (2), EN (3), DD (4), NT (5).

Categorías de abundancia: ma=muy abundante; c=común; a=abundante; r=rara; f=frecuente; mr=muy rara.

Simbolos: Especies reportadas para el área protegida en anteriores estudios (Ergueta 1993, Lavilla & Ergueta 1995=*; Endémicas=°

Especies	Sub Nival	Alto-andino	Páramo	Bosque Nublado	Yungas	PNANMI-Cotapata
BUFONIDAE						
<i>Bufo poeppigii</i> (1)					f	f
<i>B. quechua</i> °(2)					r	r
<i>Bufo</i> sp. B				r	mr	f
<i>B. veraguensis</i> (1)					mr	mr
CENTROLENIDAE						
<i>Hyalinobatrachium bergeri</i> (1)					r	r
HYLIDAE						
<i>Hyla armata</i> *(1)				mr	r	r
<i>H. balzani</i> (1)					f	f
<i>Gastrotheca</i> cf. <i>marsupiata</i> *(1)			r	mr		r
<i>G. testudinea</i> (1)					f	f
<i>Phyllomedusa boliviana</i> (1)					f	f
LEPTODACTYLIDAE						
<i>Eleutherodactylus bisignatus</i> °(3)				r		r
<i>E. cruralis</i> (1)					mr	mr
<i>E. danae</i> (1)					mr	mr
<i>E. fenestratus</i> (1)					c	c
<i>E. mercedesae</i> °(4)					mr	mr
<i>E. platydactylus</i> (1)				ma	a	ma
<i>E. rhabdolaemus</i> (1)					f	f
<i>Eleutherodactylus</i> sp.					r	r
<i>Leptodactylus rhodonotus</i> (1)					mr	mr
<i>Phyllonastes</i> sp.°				a		a
<i>Prynopus laplacai</i> *°(1)			a	ma		ma
<i>Phrynopus</i> sp.°			a			a
<i>Pleurodema marmoratum</i> *(1)	c	a	c			a
<i>Telmatobius bolivianus</i> °(5)		mr	mr			r
<i>T. cf. jahuirá</i> *°			r			r
<i>T. marmoratus</i> *(2)	mr	f				f
TOTAL	2	3	6	7	17	26

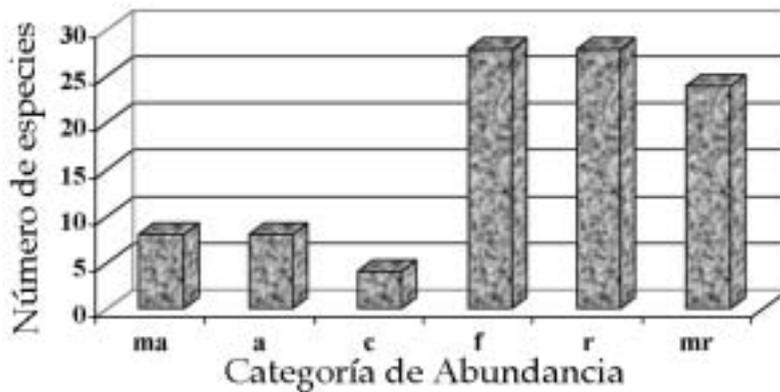


Fig. 3: Porcentaje de especies en cada una de las categorías de abundancia establecidas para los cinco pisos altitudinales del PNANMI-Cotapata.

Abreviaciones: ma=muy abundante; a=abundante; c=común; f=frecuente; r=raro; mr=muy raro.

cruralis, *E. danae*, *E. mercedesae* y *Leptodactylus rhodonotus* (Tabla 2).

Las especies que han sido registradas en un sólo piso altitudinal son (Tabla 2): *Bufo poeppigii* (frecuente), *B. quechua* (rara), *B. veraaguensis* (muy rara), *Hyalinobatrachium bergeri* (rara), *Hyla balzani* (frecuente), *Gastrotheca testudinea* (frecuente), *Phyllomedusa boliviana* (frecuente), *Eleutherodactylus cruralis* (muy rara), *E. danae* (muy rara), *E. fenestratus* (común), *E. mercedesae* (muy rara), *E. rhabdolaemus* (frecuente), *Eleutherodactylus* sp. (rara) y *Leptodactylus rhodonotus* (muy rara) en el bosque montano de Yungas; *Eleutherodactylus bisignatus* (rara) y *Phyllonastes* sp. (abundante) en el piso del bosque nublado; *Phrynopus* sp. (abundante) y *Telmatobius* cf. *jahuira* (rara) en el páramo.

Siete especies se encuentran registradas en dos pisos altitudinales: *Bufo* sp. que es rara en el bosque nublado y muy rara en el bosque montano de Yungas; *Hyla armata* es muy rara en el bosque nublado y bosque montano de Yungas; *Gastrotheca* cf. *marsupiata* es frecuente como larva en el páramo y muy rara como adulto en el bosque nublado; *Eleutherodactylus platydactylus* es muy abundante en el bosque nublado y abundante en el bosque montano

de Yungas; *Phrynopus laplacai* es muy abundante en el bosque nublado y abundante en el páramo; *Telmatobius bolivianus* es muy rara en los pisos altoandino y páramo, y *T. marmoratus* que es muy raro en el piso sub nival y frecuente en el altoandino (Tabla 2). La especie *Pleurodema marmoratum* es la única que se encuentra en tres pisos altitudinales y por tanto la más ubicua de todas, siendo abundante en el altoandino, común en el páramo y frecuente en el sub nival.

En general, se observa que la abundancia relativa de las especies se incrementa al ascender por el gradiente altitudinal, inversamente a lo observado con la riqueza, la cual desciende al verse incrementada la altitud. Las especies de los pisos altitudinales más elevados presentan abundancia relativa por encima de los 50 individuos, mientras que los pisos altitudinales submontanos en su mayoría presentan especies con abundancia relativa por debajo de los 50 individuos. Sin embargo, en los pisos submontanos existen excepciones como *Eleutherodactylus platydactylus* que es relativamente muy abundante. En el piso sub nival un 50% de las especies es muy rara y el otro 50% es común; en el piso altoandino un tercio de las especies corresponde

respectivamente a las categorías abundante, muy rara y frecuente; en el piso del páramo un quinto de las especies corresponde respectivamente a las categorías abundante, frecuente, común, rara y muy rara; en el piso del bosque nublado el 14.3% de las especies es abundante, el 28.6% es muy abundante, rara y muy rara; en el piso del bosque montano de Yungas el 6% es abundante y común, el 18% es rara, 29% frecuente y el 41% muy rara.

Discusión

Riqueza

Inicialmente estaban reportadas solo siete especies de anfibios para el PNANMI-Cotapata. El presente trabajo aporta con 20 nuevos registros, lo que incrementa la riqueza actual del Parque hasta 27 especies. Esta riqueza varía en los cinco pisos del gradiente altitudinal estudiado, observándose un incremento de la riqueza conforme se desciende altitudinalmente. Esto también ocurre en otros estudios realizados en Bolivia como el de Aguayo (2000) en el PN-Carrasco y Köhler (2000) en el PN-Carrasco y PNANMI-Amboró. Otros estudios sobre las especies de anfibios presentes en gradientes altitudinales concuerdan con este resultado, aunque el número de especies no es el mismo por tratarse de diferentes ecoregiones, como los de Heyer (1967) en Tiralan Costa Rica, Pearson & Pearson (1978) en el Perú, Papenfuss (1986) al sur del Perú y el de Fauth et al. (1989) en Costa Rica. Este descenso de la riqueza de especies con el incremento de la altitud puede deberse a diferentes factores, siendo los más importantes para anfibios la variación de la temperatura y de la humedad, las cuales como ya se mencionó varían incluso en cortas distancias, similar a lo que sucede con los gradientes latitudinales (Stevens 1992, Yu 1994, Köhler 2000).

Esta declinación de especies en varios grupos de vertebrados con la altitud está ampliamente aceptado (Tuttle 1970, Terborgh

1971, 1977, 1985, Terborgh & Weske 1975, Koopman 1978, Duellman 1979, 1987, Graham 1983, Fleming 1986) y con anfibios sucede lo mismo en el presente trabajo. Las causas que podrían producir esta variación de la riqueza de anfibios son probablemente las mismas que producen las variaciones de riqueza en gradientes latitudinales, por lo que se considera al gradiente altitudinal un reflejo del gradiente latitudinal (Rhabek 1995). Entre las causas más probables de esta variación tenemos a las hipótesis mencionadas en los trabajos de Pianka (1966), Rohde (1978), Krebs (1986), Begon et al. (1988), Rosenzweig (1992) y Sánchez-Cordero (2001), que son:

- *Hipótesis de la heterogeneidad espacial*: Se entiende por heterogeneidad espacial a la complejidad de la estructura vegetacional que pueda presentar un piso altitudinal, de tal manera que al ser más compleja está ligada a una mayor potencialidad de existencia de macroambientes y microambientes y por tanto nichos ecológicos. Por el contrario, al ser la heterogeneidad espacial baja (baja en diversidad, cobertura vegetal y la baja altura vegetacional), la riqueza disminuye.

- *Hipótesis del tiempo*: Señala que un ecosistema más viejo, antiguo o maduro es más diverso que los ecosistemas más jóvenes. De tal manera, que las zonas tropicales son consideradas como ejemplo de evolución biótica madura, mientras que las zonas templadas son más jóvenes y recién se están diversificando.

- *Hipótesis de la competencia y la depredación*: Indica que al ser estable un lugar y más diverso como en las zonas más bajas, produce que existan más especialización y por tanto competencia, de tal manera que también se ve incrementada la diversidad de presas y de depredadores.

- *Hipótesis de la estabilidad climática o del entorno*: Las zonas (altas) que presentan un entorno severo por las drásticas condiciones climáticas, presentan menos especies que las zonas (bajas) con mayor estabilidad climática,

donde el entorno es constante. No existen variaciones bruscas de temperatura y donde no se da una alta estacionalidad, permitiendo que haya especies especializadas mientras que en las zonas más altas las especies son más generalistas.

- *Hipótesis de la productividad*: La productividad es entendida en términos de energía y por tanto de actividad. Los ambientes más estables presentan mayor productividad primaria y por tanto disponibilidad de recursos que favorecen a las especies.

Estas hipótesis aplicadas al gradiente altitudinal estudiado no presentan una respuesta concluyente para la variación de la riqueza de anfibios en el PNANMI-Cotapata, probablemente porque ninguna de ellas por sí sola es la única causal de esta variación, sino más bien las interacciones entre ellas mismas y otros factores como el tamaño de la población, tamaño del área, precipitación, pendiente del lugar, humedad y otros (Krebs 1986, Rohde 1995, Rhabek 1995).

Sin embargo, entre los factores más importantes para determinar la variación altitudinal de la riqueza y abundancia de anfibios está la heterogeneidad de los bosques montañosos y la severidad de las condiciones en los pisos más altos. Köhler et al. (1998) señalan un endemismo del 68% debido al aislamiento de las poblaciones de anfibios, producido por movimientos orogénicos que permitieron la formación de valles, resultante en una comunidad donde la riqueza varía gradualmente en cortas distancias, como ocurre en el gradiente estudiado. Asimismo, el mayor número de especies endémicas registradas en los pisos altitudinales del páramo, bosque nublado y bosque montañoso de Yungas coinciden con lo indicado por Köhler (2000), que señala que los endemismos presentes en Bolivia se dan más en los pisos submontañosos, siendo escasos en las zonas altas.

En lo que respecta a la baja riqueza de especies en los pisos más altos, se podría deber a que la mayor presión selectiva se da por la

rigurosidad climática traducida en una alta estacionalidad y por el efecto de factores físicos del entorno. Esto es respaldado por la limitada plasticidad fisiológica de los anfibios y la limitación que las condiciones climáticas extremas imponen sobre la disponibilidad de lugares reproductivos, el tiempo de desarrollo de los embriones y otros (Moore 1939, Zweifel 1968, Lynch & Duellman 1997, Köhler 2000). A la vez, Christian et al. (1988) indican que los anfibios de zonas bajas tienen un rango más pequeño de tolerancia a la temperatura que las especies de zonas altas, debido a una ausencia de una gama amplia de temperaturas ambientales en las zonas bajas. De tal manera, que estas poblaciones han perdido el potencial genético de tolerar un rango amplio de temperaturas ambientales.

Sin embargo, como resultado de este estudio solo podemos coincidir con los demás trabajos de anfibios (Heyer 1967, Pearson & Pearson 1978, Papenfuss 1986, Aguayo 2000), indicando que la diversidad de anuros se ve afectada por la altitud, incrementándose la riqueza al descender el gradiente altitudinal y que algunas de las explicaciones para gradientes latitudinales pueden ser aplicadas a gradientes altitudinales (Pianka 1966, Rohde 1978, Begon et al. 1986, Stevens 1992, Rhabek 1995, Martínez 1997).

Abundancia relativa

Se ha observado que la riqueza de especies se incrementa al descender altitudinalmente, mientras que la abundancia relativa de cada especie presenta un patrón inverso, dado que esta se va incrementando con la altitud. Esto también fue observado en otros trabajos como el de Scott (1976) en Costa Rica, el de Brown & Alcalá (1961) en Filipinas y el estudio de salamandras de Wake & Lynch (1976). Este efecto inverso puede deberse a la presencia de macro y microambientes disponibles para los anfibios, dado que a pesar de existir pocos ambientes en los pisos más altos éstos cubren

grandes extensiones, en comparación con los pisos más bajos, permitiendo que las especies de los pisos más altos se extiendan por un determinado macro o micro ambiente de su preferencia. De tal manera, que el número de individuos se incrementa. MacArthur (1972) indica que la abundancia de cada especie es proporcional al espacio ecológico que pueda ocupar. Margalef (1977) también señala que el incremento de la abundancia en relación a la proporción de nichos tiene que ver principalmente con los niveles de competencia. La competencia está dada principalmente en los pisos más bajos, por la gran diversidad existente y el solapamiento de nichos, mientras que en los pisos más altos la competencia es baja y la presión de selección más importante es la rigurosidad ambiental. Thienemann (1950) señala que si el número de especies es bajo, el número de individuos de cada especie se incrementa en ambientes que se apartan de condiciones estables o que son fluctuantes y por ellos rigurosos, como sucede en los pisos más altos. Sin embargo, existen excepciones a este patrón al existir especies que son abundantes en los pisos más bajos, por ejemplo *Phyllonastes* sp., *Eleutherodactylus platydactylus* y *E. fenestratus*.

Otras especies pueden ser observadas en más de un piso altitudinal, pero su abundancia varía, precisamente por la disponibilidad de ambientes y las condiciones climáticas de cada piso altitudinal. Por ejemplo, *Pleurodema marmoratum* es un elemento propio de ambientes altos y su colonización desde arriba tiende a variar, siendo común en los pisos sub nival y páramo, mientras que en el piso altoandino es abundante. Esta variación podría deberse a que en el altoandino existen condiciones climáticas favorables para esta especie. Además hay numerosos cuerpos de agua estacionales favorables para su reproducción, mientras que en el piso del páramo esa disponibilidad es menor.

La mayoría de las especies endémicas registradas son raras o muy raras (*Bufo quechua*,

Eleutherodactylus bisignatus, *E. mercedesae*, *Phyllonastes* sp., *Prynopus laplacai*, *Phrynopus* sp., *Telmatobius bolivianus*, *T. cf. jahúira*) y es importante considerar dentro de programas de conservación de hábitats en el área protegida, puesto que la pérdida de una hectárea dentro de los hábitats más diversos, podría significar la pérdida de una especie. Las mismas consideraciones se deben tener para las especies nuevas, ya que algunas solo han sido registradas dentro de un piso altitudinal (*Eleutherodactylus* sp., *Phyllonastes* sp. nov. y *Phrynopus* sp. nov.), aunque con abundancias relativas altas.

Conclusiones

El PNANMI-Cotapata tiene una riqueza de 27 especies de anuros, de los que 20 son nuevos registros, 21 especies se encuentran bajo alguna categoría de amenaza.

Durante el estudio se confirmó la presencia de ocho especies endémicas en el área protegida (*Bufo quechua*, *Eleutherodactylus bisignatus*, *E. mercedesae*, *Phrynopus laplacai*, *Phrynopus* sp. nv., *Phyllonastes* sp. nv., *Telmatobius bolivianus*, *T. jahúira*). Se cuenta con cuatro probables especies nuevas cuya identificación aún está siendo revisada (*Bufo* sp. B, *Eleutherodactylus* sp., *Phrynopus* sp. y *Phyllonastes* sp.). *Eleutherodactylus mercedesae* se constituye en el segundo registro para el Departamento de La Paz.

La riqueza de anuros varía con la altitud, de tal manera que el número de especies se incrementa al descender altitudinalmente. La variación de la riqueza depende de la interacción de los factores climáticos (temperatura y humedad), heterogeneidad espacial, productividad, competencia, depredación, tiempo y estabilidad del entorno.

Las especies de anfibios del PNANMI-Cotapata presentan rangos de abundancia relativa, principalmente de muy raro, raro y frecuente; pocas son las especies abundantes. Algunas especies se presentan en más de un piso altitudinal, pero con diferentes rangos de

abundancia relativa; que se incrementa al ascender altitudinalmente.

Agradecimientos

Mis agradecimientos a todos aquellos que me colaboraron de diferentes maneras en este trabajo: Fundación MacArthur, Instituto de Ecología, PNANMI-Cotapata, Dr. Mario Baudoin, Dr. Oscar Rendón, Colección Boliviana de Fauna, Servicio Nacional de Meteorología y Hidrología, Dr. Luís Fernando Pacheco, Dr. Alvaro Garitano, MSc. Steffen Reichle, Dra. Maria Marconi, Lic. Esther Pérez, Lic. Heidi Reiniskoswi, Dr. Ignacio De la Riva, Enrique Domic, Giovanna Mendieta, Franklin Varela, Marcos Romero, María del Carmen Coral, Wendy Soria, Flavia Montaña, Ing. Iván Alfaro, Carla Maldonado, Miguel Molina, Gonzalo Arenas, Consuelo Campo, Amira Apaza, Ninon Ríos, Yuvinka Gareca Iván Zambrana, Nuria Bernal, comunidades de Chairó y Chucura en especial a Felipe Paredes, Elizabeth de Paredes, Benigno Calisalla, Lucio Cutiles y Francisco Ayala. Finalmente a mi hijito Ian Domic por su paciencia y cariño y a toda mi familia por su apoyo incondicional.

Referencias

- Aguayo, R. 2000. Ecología de la comunidad de anuros en dos pisos bioclimáticos del Parque Nacional Carrasco (Cochabamba – Bolivia). Universidad Mayor de San Simón, Facultad de Ciencias y Tecnología, Tesis de licenciatura, Carrera de Biología, Cochabamba.
- Ahlfeld, F. 1972. Geología de Bolivia. Los Amigos del Libro, La Paz y Cochabamba, 190 p.
- Beck, S. 1988. Las ecoregiones y las unidades fitogeográficas de Bolivia. Pp. 233-267. En: Morales, C. (Ed.). Manual de Ecología. Instituto de Ecología, Universidad Mayor de San Andrés, La Paz.
- Beck, S. & E. García. 1991. Flora y vegetación en los diferentes pisos altitudinales. Pp. 65 - 108. En: Forno, E. & M. Baudoin (eds.). Historia Natural de un Valle en Los Andes: La Paz. Instituto de Ecología, Universidad Mayor de San Andrés.
- Begon, M., J. Harper & C. Townsend. 1988. La naturaleza de la comunidad. Pp. 601-620. En: Ecología: Individuos, poblaciones y comunidades. Parte 4. Capítulo 17. Ed. OMEGA. Barcelona.
- Brown, W. & A. Alcala. 1961. Populations of amphibians and reptiles in the submontane and montane forest of Cuernos de Negro, Philippine Islands. Ecology 42: 628-636.
- Cabrera, A. & A. Willink. 1973. Biogeografía de América Latina. Monografía (13), OEA. Washington, D.C. 120 p.
- Cadle, J. & J. Patton. 1988. Distribution patterns of some amphibians, reptiles, and mammals of the eastern Andean slope of southern Peru. Pp. 225-244. En: Heyer, O. & P. Vanzolini (eds.). Proceedings of a workshop on Neotropical distribution patterns. Academia Brasileira de Ciências, Río de Janeiro.
- Cadle, J. & S. Reichle. 2000. Reptiles y Anfíbios. Apéndice 2B. En: Alverson, W, D. Moskovits, y J. Shopland. Bolivia: Pando, Río Tahuamanu. Rapid Biological Inventories: 01. 35-37.
- Christian, K., F. Nunes, L. Clos & L. Díaz. 1988. Thermal relations of some tropical frogs along an altitudinal gradient. Biotropica 20(3): 236-239.
- Connell, D. & E. Orias. 1964. The ecological regulation of species diversity. Amer. Nat. 98: 399-414.
- Dobzhansky, T. 1950. Evolution in the tropics. Am. Sci. 38: 208 – 221.
- Diamond, J. 1972. Avifauna of the eastern highlands of New Guinea. Monograph of the Nattall Ornithological Club, Cambridge, Massachusetts, 438 p.

- Duellman, W. E. 1979. The herpetofauna of the Andes: patterns of distribution, origin, differentiation and present communities. En: Duellman, W.E. (Ed.). The South American Herpetofauna: Its Origin, Evolution and Dispersal. Museum of Natural History the University of Kansas, Monograph 7: 371-460.
- Duellman, W. E. 1987. Patterns of species diversity in anuran amphibians in the American tropics. Ann. Missouri Bot. Gard. 75: 79-104.
- Fauth, J. E., B. Crother & J. Slowinski. 1989. Elevational patterns of species richness, evenness and abundance of the Costa Rican leaf – litter herpetofauna. Biotropica 21: 178-185.
- Fleming, T. 1986. The structure of neotropical bat communities: a preliminary analysis. Rev. Chilena de Historia Natural, 59: 135-150.
- Ergueta, P. 1993. Aspectos de la biología y ecología de *Phrynomys laplacai* (Anura: Leptodactylidae) en un bosque nublado de altura de Yungas (La Paz, Bolivia). Instituto de Ecología, 21: 19-29.
- Graham, G. 1983. Changes in bat species diversity along an elevational gradient up the Peruvian Andes. Journal of Mammalogy 64: 559-571.
- Heaney, L., P. Heideman, A. Rickart, B. Utzurrum & S. Klompen. 1989. Elevational zonation of mammals in the Central Philippines. Journal of Tropical Ecology 5: 259-280.
- Heyer, W. R. 1967. A herpetofaunal study of an ecological transect through the Cordillera de Tilarán, Costa Rica. Copeia (2): 259-271.
- Holdridge, L. 1978. Ecología basada en zonas de vida. IIC, San José, Costa Rica. 216 p.
- Köhler, J., S. Lötters & S. Reichle. 1998. Amphibians species diversity in Bolivia. Pp. 329-335. En: Barthlott, W. & M. Winiger (eds.). Biodiversity – A Challenge for Development Research and Policy. Springer Verlag, Berlin.
- Köhler, J. 2000. Amphibian diversity in Bolivia: a study with special reference to montane forest regions. Zoologisches Forschungsinstitut und Museum Alexander Koenig. Bonn. 281 p.
- Koopman, K. 1978. Zoogeography of Peruvian bats with special emphasis on the role of the Andes. Am. Mus. Novit. 2651: 1-33.
- Köppen, W. 1948. Climatología. Con un estudio de los climas de la tierra. Versión directa de Pedro R. Hendrischs Pérez. Fondo de Cultura Económica, México.
- Krebs, Ch. 1986. Diversidad de especies (II). Pp. 507-533. Ecología: Análisis Experimental de la Distribución y Abundancia. Ed. Pirámide. Madrid. 782 pp.
- Lavilla, E. & P. Ergueta. 1995. Una nueva especie de *Telmatobius* (Anura, Leptodactylidae) de la ceja de montaña de La Paz (Bolivia). Alytes 13 (2): 45-51.
- Lavilla, E. & P. Ergueta. 1999. A new Bolivian species of the genus *Telmatobius* (Anura: Leptodactylidae) with a humeral spine. Amphibia – Reptilia 20: 55-64.
- Lynch, J. & W. Duellman. 1997. Frogs of the genus *Eleutherodactylus* in western Ecuador. Systematics, ecology, and biogeography. Nat. Hist. Mus. Univ. Kansas Spec. Publ. 23: 1-236.
- MacArthur, R. 1972. Geographical Ecology. Harper & Row, Nueva York. 269 p.
- MacArthur, R. & E. Wilson. 1967. The theory of island biogeography. Princeton Univ. Press. Princeton, New Jersey, USA. 203 p.
- Margalef, R. 1977. La diversidad. Ecología. Ed. OMEGA. Barcelona. 359-381.
- Martínez, J. 1997. Pautas de distribución de la biodiversidad en zonas de montaña. Pp. 357-364. En: Liberman, M. & C. Baied (eds.). Desarrollo Sostenible de Montaña:

- Manejo de Áreas Frágiles en los Andes. UNU – PL-480.
- Molina, J. 2005. Régimen de precipitación en la cuenca de Huarinilla-Cotapata, La Paz-Bolivia. *Ecología en Bolivia*, 40(1): 43-55.
- Montes de Oca, I. 2005. Geografía y recursos naturales de Bolivia. Editorial Educacional del Ministerio de Educación y Cultura, La Paz. 574 p.
- Moore, J. 1939. Temperature tolerance and rates of development in the eggs of Amphibia. *Ecology* 20: 459-478.
- Paine, R. 1966. Food web complexity and species diversity. *Am. Nat.* 100: 65-75.
- Papenfuss, T.J. 1986. Amphibian and reptile diversity along elevational transects in the White-Inyo Range. Pp. 129-136. En: C.A. Hall & D.J. Young (eds.). *Natural History of the White-Inyo Range, Eastern California and Western Nevada, and High Altitude Physiology*. Univ. California White Mountain Res. Station Symp., August 23-25, 1985, Bishop, California.
- Patterson, B., P. Meserve & B. Lang. 1989. Distribution and abundance of small mammals along an elevational transect in temperate rainforests of Chile. *J. Mamm.* 70(1): 67-78.
- Pearson, W. & C. Pearson. 1978. The diversity and abundance of vertebrates along an altitudinal gradient in Perú. *Memorias del Museo de Historia Natural Javier Prado* (18): 1-103.
- Pérez, M.E. 1997. Una evaluación preliminar de los anfibios y reptiles de las Pampas del Heath (Provincia Iturrealde, Departamento La Paz). *Ecología en Bolivia*. 30: 43-54.
- Pianka, E. 1966. Latitudinal gradients in species diversity: a review of the concepts. *American Naturalist* 100: 33-46.
- Rahbek, C. 1995. The elevational gradient of species richness: a uniform pattern?. *Ecography* 18: 200-205.
- Ribera, M. 1992. Regiones ecológicas. Pp. 9-71. En: Marconi, M. (ed.). *Conservación de la Diversidad Biológica en Bolivia*. Centro de Datos para la Conservación - USAID-Bolivia.
- Ribera, M. 1995. Aspectos ecológicos, del uso de la tierra y conservación en el Parque Nacional y Área Natural de Manejo Integrado Cotapata. Capítulo I. Pp. 1-82. En: Morales, C. (Ed.). *Caminos de Cotapata*. Instituto de Ecología, FUND-ECO, FONAMA – EIA. Artes Gráficas Latina. La Paz. 174 p.
- Ribera, M., M. Libermann, S. Beck & M. Moraes. 1996. Vegetación de Bolivia. Pp. 171-220. En: *Comunidades, territorios indígenas y biodiversidad en Bolivia*. Universidad Gabriel René Moreno - Centro de Investigación de Recursos Naturales Renovables, Santa Cruz.
- Rickart, E., R. Lawrence & R. Uzzurum. 1991. Distribution and ecology of small mammals along an elevational transect in southeastern Luzon, Philippines. *J. Mamm.* 72(3): 458-469.
- Rohde, K. 1978. Latitudinal gradients in species diversity and their causes. I. A review of the hypotheses explaining the gradients. *Biol. Zbl.* 97: 393-403.
- Rohde, K. 1992. Latitudinal gradients in species diversity: the search for the primary cause. *Oikos* 65: 514-527.
- Rosenzweig, M. 1992. Species diversity gradients: we know more and less than we thought. *J. Mammal.* 73: 715-730.
- Sánchez-Cordero, V. 2001. Small mammal diversity along elevational gradients in Oaxaca, Mexico. *Global Ecology and Biogeography* 10: 63-76.
- Scott, N. 1976. The abundance and diversity of the herpetofaunas of tropical forest litter. *Biotropica* 8: 41-58.
- Scott, N. 1994. Complete species inventories. Pp. 70-84. En: Heyer, W., M. Donnelly, R. McDiarmid, L. Hayek & M. Foster (eds.) *Measuring and Monitoring*

- Biological Diversity: Standard Methods for Amphibians. Smithsonian Institution Press, Washington D.C.
- Stevens, G. 1992. The elevational gradient in altitudinal range: an extension of Rapoport's latitudinal rule to altitude. *Am. Nat.* 140: 893-911.
- Terborgh, J. 1971. Distribution on environmental gradients: theory and a preliminary interpretation of distributional patterns in the avifauna of the Cordillera Vilcabamba, Peru. *Ecology* 52: 23-40.
- Terborgh, J. 1977. Bird species diversity on an Andean elevational gradient. *Ecology* 58: 1007-1019.
- Terborgh, J. 1985. The role of ecotones in the distribution of Andean birds. *Ecology* 66: 1237-1246.
- Terborgh, J. & J. Weske. 1975. The role of competition in the distribution of Andean birds. *Ecology* 56: 562-576.
- Thienemann, A. 1950. Verbreitungsgeschichte der Süßwassertierwelt Europas. *Binnengewässer* 18: 1-809.
- Troll, C. 1968. The cordilleras of the Americas. Pp. 11-17. En: *Geocology of the Mountainous Regions of the Tropical Americas*. Colloquium Geographicum, Bonn.
- Tuttle, M. 1970. Distribution and zoogeography of Peruvian bats, with comments on natural history. *Univ. Kansas Sci. Bull.* 49: 45-86.
- IUCN. 2004. Global Amphibian Assessment. <www.globalamphibians.org>. Conservation International-NatureServe.
- Wake, D. & J. Lynch. 1976. The distribution, ecology, and evolutionary history of plethodontid salamanders in tropical America. *Sci. Bull. Nat. Hist. Mus. Los Angeles County* 25: 1-65.
- Wallace, A. 1878. *Tropical nature and other essays*. MacMillan, Londres.
- Williams, C. 1964. *Patterns in the Balance of Nature related problems in quantitative ecology*. Academic Press, London, England.
- Yu, H-T. 1994. Distribution and abundance of small mammals along a subtropical elevational gradient in central Taiwan. *J. Zool.* 234: 577-600.
- Zweifel, R. 1968. Reproductive biology of anurans of the arid southwest, with emphasis on adaptation of embryos to temperature. *Bull. Am. Mus. Nat. Hist.* 140: 3-64.

Artículo recibido en: Enero de 2006.

Manejado por: Lilian Painter

Aceptado en: Mayo de 2006.