

Actividad nocturna y uso del espacio vertical en algunas especies de murciélagos frugívoros (Chiroptera: Phyllostomidae) en Venezuela

Nocturnal activity and use of vertical space in some frugivorous bats species (Chiroptera: Phyllostomidae) in Venezuela

Oriana Vásquez-Parra*, Franger J. García*, Marjorie Machado*

Resumen

Los murciélagos neotropicales reflejan un ritmo de actividad nocturno-crepuscular, pasando las horas diurnas en refugios que les ofrecen protección y condiciones microclimáticas favorables. **Objetivo:** Documentar la actividad nocturna y espacial de algunas especies de murciélagos frugívoros del Parque Nacional Yurubí, Sierra de Aroa, Venezuela. **Metodología:** El trabajo de campo se realizó en el año 2015 por seis meses (febrero-junio y agosto). Se utilizaron 10 redes de neblina, repartidas en el sotobosque (0-5 metros de altura) y dosel (10-20 metros de altura). Cada individuo fue identificado y se registraron datos relacionados con la hora y estrato de captura. **Resultados:** Se registraron 370 individuos pertenecientes a 22 especies y cinco subfamilias. La actividad para las especies más abundantes se dividió en dos patrones (bimodal y unimodal). Las especies *Artibeus planirostris*, *Platyrrhinus umbratus* y *Sturnira adrianae*, exhibieron el patrón bimodal, con un máximo de actividad en las dos primeras para el primer bloque de horas (18:00-20:59) y cuarto bloque (03:00-05:59). En *S. adrianae*, la actividad se concentró para el segundo (21:00-23:59) y último bloque (03:00-05:59). Por otra parte, *Artibeus lituratus*, *Carollia perspicillata*, *Carollia brevicauda* y *Vampyressa thyone*, mostraron el patrón unimodal, con un máximo de actividad para el segundo bloque (21:00-23:59) y para *V. thyone* en el tercer bloque (00:00-02:59). **Conclusión:** Las siete especies de murciélagos estudiadas realizaron una actividad temporal fluctuante durante toda la noche, concentrando el máximo de actividad para algunas horas y variando entre especies. En cuanto a la actividad espacial, aunque no hubo diferencias estadísticamente significativas, aparentemente las especies de mayores masas corporales (*A. lituratus*, *A. planirostris* y *P. umbratus*), mostraron cierta tendencia a usar el estrato superior del bosque para desarrollar indudablemente sus actividades vitales, sobre todo la búsqueda y adquisición de alimentos.

Palabras clave: Ensamblaje, Frugivoría, Gremio trófico, Parque Nacional Yurubí, Sierra de Aroa.

Abstract

Neotropical bats reflect a nocturnal-twilight activity rhythm, passing daytime hours in their roosts that provide them protection and favorable microclimatic conditions. **Objective:** We document the nocturnal and spatial activity of some species of frugivorous bats from Yurubí National Park, Venezuela. **Methodology:** The field work was carried out during six months (February-June, and August), 2015. We used 10 mist nets, placed between understory (0-5 meters high) and canopy (10-20 meters high). Each individual was taxonomically identified and a series of data related to time and catch stratum were recorded. **Results:** We captured 370 individuals, belonging to 22 species and five subfamilies. The activity for most abundant species was divided into two patterns (bimodal and unimodal). Species *Artibeus planirostris*, *Platyrrhinus umbratus*, and *Sturnira adrianae*, exhibited the bimodal pattern, with a maximum activity in the first two species for the first block of hours (18:00-20:59), and the fourth (03:00-05:59). In *S. adrianae*, the activity was concentrated for the second (21:00-23:59), and the last block (03:00-05:59). In contrast, individuals of *Artibeus lituratus*, *Carollia perspicillata*, *Carollia brevicauda*, and *Vampyressa thyone*, showed the unimodal pattern, with a maximum activity in the second block (21:00-23:59) and for *V. thyone* in the third (00:00-02:59). **Conclusion:** The seven species of bats studied performed a fluctuating temporal activity throughout

* Centro de Estudios de Zoología Aplicada (CEZA), Laboratorio Museo de Zoología (MZUC), Departamento de Biología, Facultad Experimental de Ciencias y Tecnología (FACyT), Universidad de Carabobo, Campus Bárbula, Naguanagua, Venezuela. e-mail: ori_vasquez21@hotmail.com cormura@yahoo.com marjoriesilvera@gmail.com
Fecha recepción: Junio 13, 2017 Fecha aprobación: Septiembre 18, 2017 Editor Asociado: Mantilla-Meluk H

the night, concentrating the maximum activity for some hours and varying between species. As for the spatial activity, although there were no statistically significant differences, apparently the species with greater corporal masses (*A. lituratus*, *A. planirostris*, and *P. umbratus*), showed a certain tendency to use the upper stratum of the forest to undoubtedly develop their vital activities, mainly the search and acquisition of food.

Keywords: Assembly, Frugivorous, Sierra de Aroa, Trophic guild, Yurubí National Park.

Introducción

Los murciélagos (Orden: Chiroptera) tienen un gran impacto ecológico, económico y sanitario, porque actúan como polinizadores, dispersores de semillas, indicadores biológicos y controladores de poblaciones de insectos considerados plagas para los cultivos (Delgado-Jaramillo *et al.* 2011). Debido a esto, la conservación de las comunidades de murciélagos puede ser referida como clave para mantener la dinámica y salud de los ecosistemas (Ochoa 2000). Sin embargo, algunos investigadores destacan que la destrucción del hábitat, la perturbación a los refugios y la falta de conocimiento sobre su diversidad y del importante papel que desempeñan en los ecosistemas, han generado una reducción poblacional en la mayoría de las especies (Zárate-Martínez *et al.* 2012).

La vasta información sobre estudios comunitarios y poblacionales de murciélagos neotropicales sugieren que su actividad se correlaciona con la diversidad de hábitats, exigencias energéticas de las especies, abundancia de recursos alimentarios, interacción social y la posible reducción de competencia intra e inter-específica (Meyer *et al.* 2005, Henry y Kalko 2007, Loayza y Loiselle 2008, Presley *et al.* 2009, Sampedro Marín y Mendoza 2009, Oria y Machado 2012, Almeida *et al.* 2014). Además, se ha sugerido que la frecuencia en la actividad cambia entre grupos de murciélagos; por ejemplo, la mayor actividad de murciélagos frugívoros se desarrolla en ambientes boscosos primarios, mientras que para los insectívoros de vuelo libre se desarrolla en áreas abiertas cuyos niveles de perturbación pueden ser bajos o altos (Barboza-Márquez *et al.* 2013, Pina *et al.* 2013, Montaña-Centellas *et al.* 2015).

Se ha señalado que la actividad temporal en los organismos puede esclarecer como las especies usan su entorno y los patrones manifestados por algunas

especies son considerados nichos temporales y espaciales importantes (Presley *et al.* 2009). La actividad nocturna generalmente es determinada como el número de individuos de cada especie capturados a diferentes intervalos de la noche (Sampedro Marín *et al.* 2007).

Existen trabajos que describen patrones de actividad de murciélagos en zonas tropicales y templadas indicando las horas de mayor y menor actividad (Cockrum y Cross 1964, Jones 1965, Brown 1968, Graco Zeppelini *et al.* 2017). En este sentido, Brown (1968), evaluando la actividad de murciélagos en Costa Rica, hizo relevante el hecho de que no necesariamente hay un patrón generalizado de la actividad nocturna, sino que la misma puede ser especie-específica, por lo cual se evidencian picos de actividad en diferentes momentos de la noche y según la especie. De igual forma, Sampedro Marín *et al.* (2007), estudiando murciélagos en bosques de Colombia, reportan que no necesariamente el patrón está descrito por un pico de actividad, sino que pueden también existir dos picos durante la noche en algunas especies.

Otros trabajos sugieren que la actividad nocturna de los murciélagos se correlaciona con las preferencias tróficas, el estrato de movilidad de las presas y la intensidad de la luz lunar; por ejemplo, las noches de menor intensidad de luz implican alta actividad de murciélagos de cualquier gremio trófico (Gannon y Willig 1997, Presley *et al.* 2009).

En vista de que en los últimos años se han desarrollado estudios comunitarios e inventarios mastozoológicos en los bosques del Parque Nacional Yurubí, Sierra de Aroa, Venezuela que documentan la alta riqueza de especies para el área (Delgado-Jaramillo *et al.* 2011, García *et al.* 2012, 2015, 2016, Vásquez-Parra *et al.* 2015), el objetivo del presente trabajo es determinar y describir los patrones de actividad y uso del espacio vertical de algunas especies pertenecientes al ensamblaje de murciélagos frugívoros (Phyllostomidae), dada la relevancia que tiene generar este tipo de información para el entendimiento de la dinámica poblacional y comunitaria de los murciélagos en zonas tropicales.

Metodología

El estudio se realizó en el Parque Nacional Yurubí, Sierra de Aroa, Estado Yaracuy, Venezuela

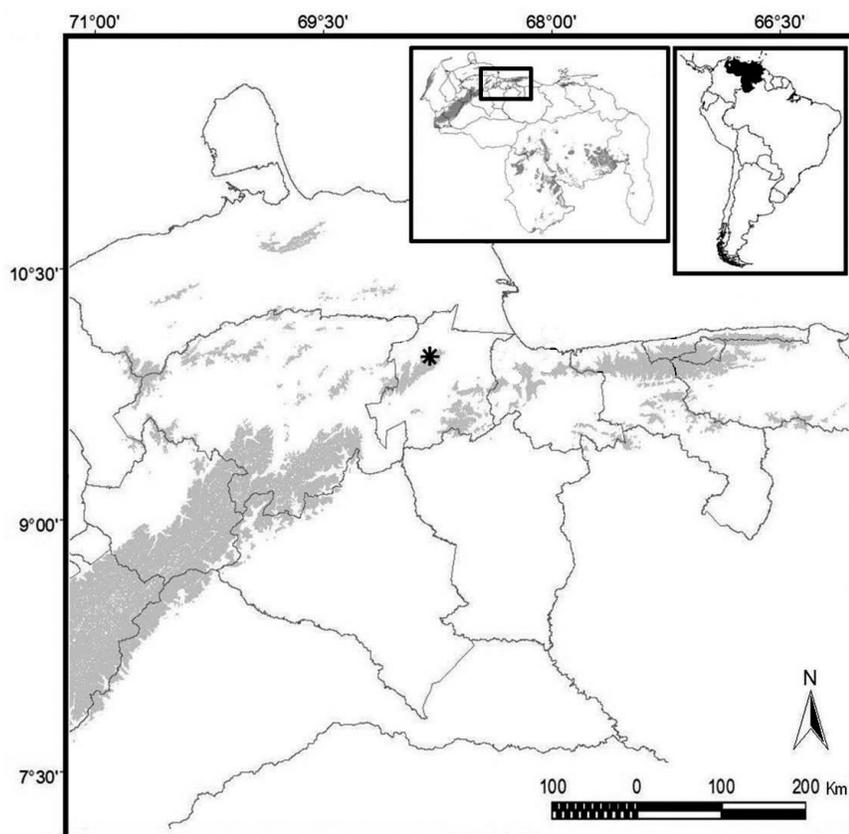


Figura 1. Mapa político-territorial del noroccidente de Venezuela mostrando la ubicación geográfica del Parque Nacional Yurubí, Estado Yaracuy, Sierra de Aroa (asterisco). Las áreas grises corresponden con alturas superiores a los 700 msnm.

(10°27' N, 68°43' O, Figura 1). El parque tiene una superficie de 23.630 ha (Delgado-Jaramillo *et al.* 2011, García *et al.* 2016). Desde el punto de vista geológico, faunístico y botánico forma parte de la cordillera de la Costa Central, pero se encuentra separada de esta por la depresión o valle del río Yaracuy (Delgado-Jaramillo *et al.* 2011, García *et al.* 2016). Se ha reportado un clima macrotérmico, estacional y bimodal, con temperaturas entre 10°C y 26.5°C y precipitaciones anuales entre 800-1500 mm en promedio (Delgado-Jaramillo *et al.* 2011). Autores previos han definido tres unidades de vegetación para el área, denominados como bosque semidecíduos, siempreverdes y nublados; la ubicación altitudinal de los mismos abarca el gradiente de 80-1940 msnm (Delgado-Jaramillo *et al.* 2011, García *et al.* 2012, 2016).

El trabajo de campo se ejecutó en un bosque nublado localizado en el sector El Silencio (entre 1.200 y 1.700 msnm), con una duración de seis meses (febrero-junio y agosto) del año 2015. Cada sesión

de muestreo se realizó mensualmente, abarcando dos noches en las fechas de menor luminosidad lunar. Para capturar a los individuos se utilizaron 10 redes de neblina (6, 12, 15 y 18 m de longitud), colocadas en diferentes sitios previamente seleccionados; cinco redes se instalaron en el estrato inferior (sotobosque, 0-5 metros de altura) y cinco en el superior (dosel, 10-20 metros de altura). El estrato inferior varió en la sumatoria total de cobertura de red por superficie porque se usó la única red disponible de 18 metros de longitud acompañada de las cuatro restantes. Las redes estuvieron abiertas durante 12 horas, entre las 18:00 h y 06:00 h y se revisaron en intervalos de 30 minutos.

Los individuos capturados se identificaron hasta especie, con la ayuda de claves taxonómicas para el grupo (Gardner 2008) y comparando las diagnósticas morfológicas suministradas para algunas especies de reciente descripción (Molinari *et al.* 2017), además de la experiencia en taxonomía de murciélagos venezolanos por parte de los investigadores. Luego

de anotar una serie de datos de actividad (hora y estrato de captura) se liberaron en el mismo sitio durante la misma noche. Sin embargo, para aquellas especies de difícil identificación se colectó una serie representativa (igual o mayor a 10 individuos), con el fin de verificar sus identidades mediante la revisión de caracteres óseos (cráneos) y comparación con especímenes de museos. La colecta de los individuos estuvo apoyado por los permisos otorgados por las instituciones responsable del manejo de la fauna silvestre del país y siguiendo a Gannon *et al.* (2007) para el sacrificio de animales de investigación. Esos ejemplares están depositados en el Museo de Zoología de la Universidad de Carabobo (MZUC), ubicado en el Estado Carabobo, Venezuela.

Se registró la hora de captura y ubicación de las redes (sotobosque o dosel) y para evitar la sobreestimación en cada noche de muestreo, se siguió el criterio de Ochoa (2000), de manera tal, que cada individuo capturado fue marcado en la membrana alar de la extremidad derecha, utilizando un rotulador de tinta indeleble. Este método de marcaje se repitió cada noche y en cada mes durante todo el estudio.

Con la finalidad de comparar la actividad durante los períodos de sequía y lluvia, se registraron *in situ* las siguientes variables: temperatura ambiental (expresada en grados Celsius), humedad relativa (porcentaje) y precipitación local (milímetros). Se utilizó un termohigrómetro digital portátil (con sensor de temperatura y humedad ambiental combinados) para obtener los registros de las primeras dos variables durante los dos días de trabajo en cada salida mensual. En cuanto a la precipitación, debido a la carencia actual de estaciones climatológicas en el área de estudio, se midió diariamente por seis meses utilizando un cilindro graduado de 500 ml, instalado en un área abierta con una persona encargada de hacer las lecturas cada día. Para la consideración de los meses de sequía o de lluvias, se siguieron los criterios de Vásquez-Parra *et al.* (2015). Los meses asignados como lluviosos fueron aquellos que presentaron precipitaciones mayores a 100 mm y los de sequía aquellos iguales o menores a 100 mm.

Para la asignación de las categorías de abundancia se siguió el criterio de Kalko *et al.* (1996), quienes definen cuatro categorías: superabundantes (más de 10% de la abundancia relativa), abundantes (entre 5 y 10%), comunes (entre 5 y más de 0,5%) y no comunes

o raras (0,5% o menos). Para la asignación de las categorías tróficas se siguió el criterio de Ochoa (2000).

Se calculó el esfuerzo de muestreo para las redes de neblina expresado en horas/red/noche. Adicionalmente, se calculó el esfuerzo de captura, utilizando el índice de éxito de captura (E), expresado en individuo/red/noche y las abundancias relativas (Ar), expresada en porcentajes (Delgado-Jaramillo *et al.* 2011).

Mediante estadística descriptiva se caracterizó los patrones de actividad mostrados por las especies más abundantes del ensamblaje. Para este análisis, se diseñaron de manera arbitraria cuatro bloques de horas de actividad consistente en tres horas cada uno, definidos de la siguiente manera: primer bloque (18:00-20:59 h), segundo bloque (21:00-3:59 h), tercer bloque (00:00-02:59 h) y cuarto bloque (03:00-05:59 h).

Finalmente, para comparar la actividad entre las especies con respecto a la ubicación de las redes en el estrato vertical y estacionalidad (período de sequía y lluvia), se utilizó la prueba de Kolmogorov-Smirnov (nivel de significación de $p < 0,05$) para dos muestras independientes. Esta prueba se centra en las distribuciones acumulativas entre conjuntos de valores muestrales. Se utilizó como programa estadístico Past versión 3.04 (Hammer *et al.* 2001).

Resultados

Con un esfuerzo de muestreo de 1.440 horas/red/noche y un éxito de captura de 0,26 individuo/red/noche, se registraron 370 individuos pertenecientes a 22 especies de la familia Phyllostomidae (Tabla 1). De los murciélagos marcados y liberados, no hubo recapturas por noche ni por mes. Con este trabajo se incorporaron cinco especies a la lista existente para el bosque nublado del Parque Nacional Yurubí (*Chiroderma trinitatum*, *C. villosum*, *Chrotopterus auritus*, *Desmodus rotundus* y *Diphylla ecaudata*).

Las especies registradas hacen parte de cinco subfamilias, siendo Stenodermatinae la que obtuvo la mayor abundancia (267 individuos, 72% de las capturas), seguida por Carollinae (79 individuos, 21%), Glossophaginae (20 individuos, 5%) y por último, Phyllostominae y Desmodontinae (dos individuos cada uno, 1%). Con respecto al número de capturas por especies, la categoría de superabundantes representó el 66,5%, seguido por las abundantes 18,6%,

Tabla 1. Composición y estructura de un ensamblaje de murciélagos filostómidos en un bosque nublado del Parque Nacional Yurubí (Venezuela), para un periodo de seis meses (año 2015)

Taxones	N° de individuos	Abundancia relativa (%)	Categoría de abundancias	Gremio trófico
<i>Artibeus lituratus</i>	76	20.5	SA	FD
<i>Sturnira adrianae</i>	48	12.9	SA	FD
<i>Artibeus planirostris</i>	43	11.6	SA	FD
<i>Carollia brevicauda</i>	40	10.8	SA	FS
<i>Carollia perspicillata</i>	39	10.5	SA	FS
<i>Platyrrhinus umbratus</i>	30	8.1	A	FD
<i>Vampyressa thuyone</i>	20	5.4	A	FD
<i>Sturnira sp.</i>	17	4.6	C	FS
<i>Artibeus bogotensis</i>	11	2.9	C	FD
<i>Anoura cultrata</i>	10	2.7	C	NEPO
<i>Anoura geoffroyi</i>	9	2.4	C	NEPO
<i>Platyrrhinus vittatus</i>	6	1.6	C	FD
<i>Platyrrhinus helleri</i>	5	1.6	C	FD
<i>Enchisthenes hartii</i>	4	1.1	C	FD
<i>Chiroderma salvini</i>	3	0.8	C	FD
<i>Chrotopterus auritus</i>	2	0.5	C	CARN
<i>Sturnira erythromos</i>	2	0.5	C	FS
<i>Anoura caudifera</i>	1	0.3	R	NEPO
<i>Chiroderma trinitatum</i>	1	0.3	R	FD
<i>Chiroderma villosum</i>	1	0.3	R	FD
<i>Desmodus rotundus</i>	1	0.3	R	HEM
<i>Diphylla ecaudata</i>	1	0.3	R	HEM

SA: Superabundantes; A: Abundantes; C: Comunes y R: Raras. El significado de los gremios tróficos es: FD: Frugívoros de dosel; FS: Frugívoros de sotobosque; NEPO: Nectarívoros-Polinívoros; CARN: Carnívoros; HEM: Hematófagos.

comunes 13,5%, y por último, las no comunes o raras que sólo acumularon 1,4% de los registros (Tabla 1).

Debido a que la mayoría de las especies obtuvieron una representación muy baja para documentar y analizar los posibles patrones en la actividad, estratificación y estacionalidad, se seleccionaron del ensamblaje aquellos taxones con una muestra igual o mayor a 20 individuos, representados en las categorías de superabundantes (cinco especies) y abundantes (dos especies) (Tabla 1). Las siete especies seleccionadas están incluidas en dos subfamilias: Stenodermatinae (frugívoros de dosel y sotobosque) y Carollinae (frugívoros de sotobosque).

Artibeus planirostris, *Platyrrhinus umbratus* y *Sturnira adrianae*, mostraron dos picos diferenciados de actividad, con un máximo de capturas en el primer y último bloque de horas para las dos primeras especies y para el segundo y último bloque en *S. adrianae* (Figura 2). Mientras que *Artibeus lituratus*, *Carollia perspicillata*, *Carollia brevicauda* y *Vampyressa thuyone*, mostraron un pico con un máximo

de capturas en el segundo bloque de horas para las primeras tres especies y para el tercer bloque en *V. thuyone* (Figura 3).

Se capturaron 187 individuos en el dosel del bosque y 109 para el sotobosque de las siete especies consideradas para los análisis. *Artibeus lituratus* fue el más abundante en el dosel (30,5%), seguido por *A. planirostris* (17,6%) y *P. umbratus* (13,9%) (Tabla 2). En el sotobosque, las especies más abundantes fueron *S. adrianae* (24,8%), *C. brevicauda* (19,3%) y *C. perspicillata* (18,3%) (Tabla 2). La prueba Kolmogorov-Smirnov indicó que no hay diferencias significativas en los patrones de actividad de los murciélagos entre los estratos sotobosque y dosel en el área de estudio ($p=0,10749$; $\alpha=0,01$).

En los tres meses considerados como sequía (febrero, marzo y abril), no se registró ningún volumen de precipitación y el promedio para los meses de lluvia (mayo, junio y agosto), fue de 129,58 mm. El promedio de temperatura fue de 16,6°C, en la sequía y 18,6°C, en las lluvias. En cuanto a la humedad

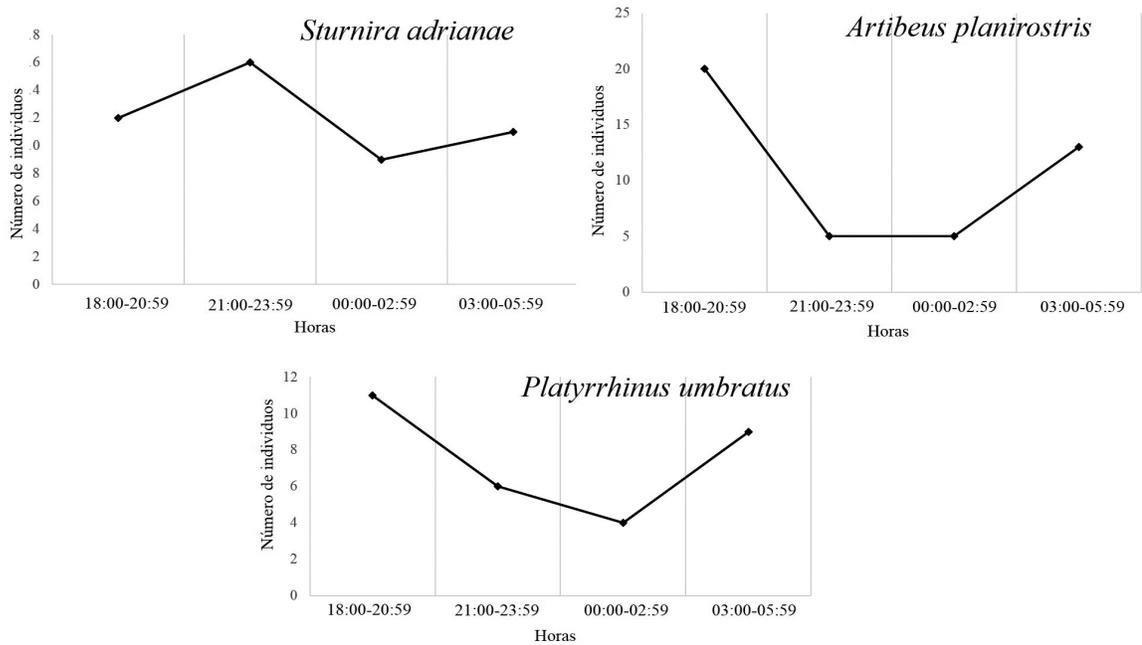


Figura 2. Patrones de actividad del tipo bimodal documentado para tres especies de murciélagos filostómidos para un bosque nublado del Parque Nacional Yurubí (Venezuela). Cada gráfica representa la actividad para dos noches consecutivas en un período de seis meses (año 2015).

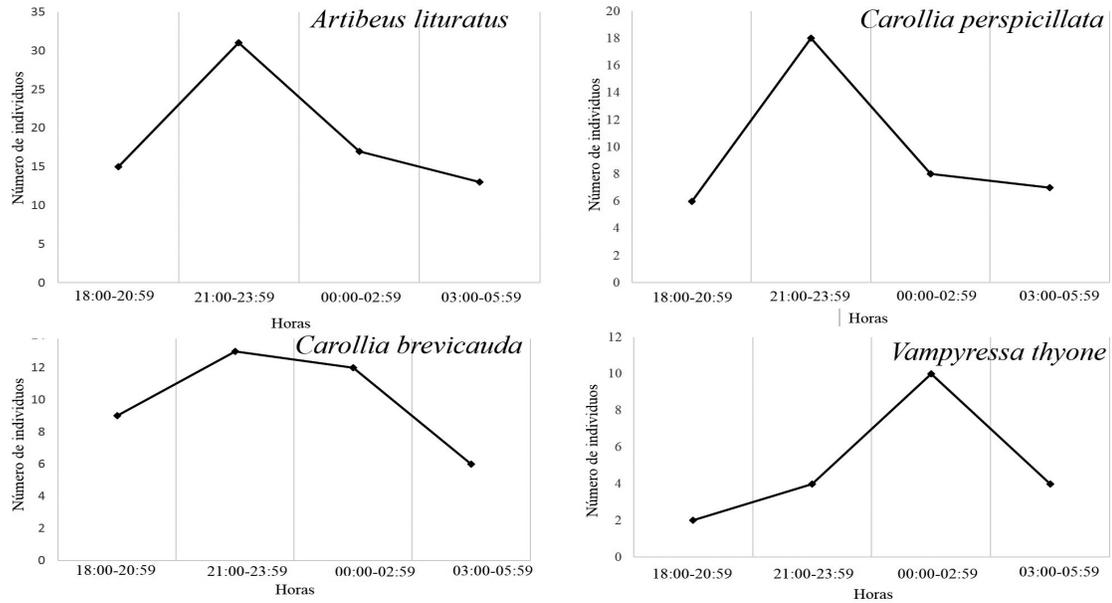


Figura 3. Patrones de actividad del tipo unimodal documentado para cuatro especies de murciélagos filostómidos para un bosque nublado del Parque Nacional Yurubí (Venezuela). Cada gráfica representa la actividad para dos noches consecutivas en un período de seis meses (año 2015).

relativa, en el período de sequía el valor promedio fue de 80,6% y en lluvias de 87,3%. Igualmente, la prueba Kolmogorov-Smirnov indicó que no hay diferencias significativas entre las variables ambientales

($p=0,11158$; $\alpha=0,01$).

Se capturaron 139 individuos en el período de lluvias y 157 para la sequía de las siete especies consideradas para los análisis. *Artibeus lituratus* fue

Tabla 2. Abundancias absolutas documentadas en los estratos de movilidad y estacionalidad para siete especies de murciélagos filostómidos en un bosque nublado del Parque Nacional Yurubí (Venezuela), para un periodo de seis meses (año 2015)

Taxones	Estrato de movilidad		Estacionalidad	
	Dosel	Sotobosque	Lluvia	Sequía
<i>Artibeus lituratus</i>	57	19	59	17
<i>Artibeus planirostris</i>	33	10	21	22
<i>Sturnira adrianae</i>	21	27	15	33
<i>Carollia brevicauda</i>	19	21	16	24
<i>Carollia perspicillata</i>	19	20	21	18
<i>Platyrrhinus umbratus</i>	26	4	6	24
<i>Vampyresa thuyone</i>	12	8	1	19

igualmente el más abundante en el período de lluvias (42,4%), seguido por *A. planirostris* (15,1%) y *C. perspicillata* (15,1%) (Tabla 2). En el período de sequía, las especies más abundantes fueron *S. adrianae* (21%), *C. brevicauda* (15,3%) y *P. umbratus* (15,3%) (Tabla 2). No hubo diferencias estadísticamente significativas cuando se compararon las dos temporadas (lluvias y sequía) ($p=0,99688$; $\alpha=0,01$).

Discusión

Las especies consideradas como superabundantes y abundantes en este estudio también han sido ampliamente reportadas en localidades cercanas (Fernández-Badillo y Ulloa 1990, Ochoa et al. 1995, Oria y Machado 2012, Araujo-Reyes y Machado 2016), así como en bosques húmedos de tierras bajas (con diferentes grados de perturbación), de otras localidades de Venezuela y áreas adyacentes (Kalko et al. 1996, Ochoa 2000, Vargas-Espinoza et al. 2008, Presley et al. 2009). Particularmente, *C. perspicillata*, *A. lituratus* y *A. planirostris* resultaron ser los taxones con mayor representación en esos trabajos para bosques húmedos primarios.

Sin embargo, la máxima captura de individuos de las especies antes mencionadas, puede aumentar drásticamente cuando se evalúan áreas fragmentadas o cuando los esfuerzos de muestreos son mayores; ejemplo de esto, es el trabajo realizado por Ochoa (2000), en un área con diferentes grados de perturbación de la Guayana venezolana en donde las abundancias de *C. perspicillata*, *A. lituratus* y *A. planirostris*, además de las especies del género *Sturnira* se duplicaron a medida que se aplicó un mayor esfuerzo

en las áreas de transición bosque primario-bosque explotado con fines maderables.

En cuanto a la actividad, las especies mostraron un ritmo nocturno-crepuscular (Brown 1968, Sampedro Marín et al. 2007), de tal forma que se registraron individuos durante toda la noche con picos de abundancias recién ocurrida la puesta del sol (primer bloque), transcurrida la noche (segundo y tercer bloque) y al amanecer (último bloque). Otros estudios sugieren patrones de actividad similares en murciélagos frugívoros (Graco Zeppelini et al. 2017) y otras investigaciones señalan que los murciélagos se mantienen activos a lo largo de la noche realizando otras series de actividades vitales (además del forrajeo) como patrullaje, defensa y apareamiento (Cockrum y Cross 1964, Jones 1965, Halle y Stenseth 2000).

De manera general, se puede definir dos tipos de patrones de actividad: bimodal y unimodal. El primer patrón fue el menos mostrado; sólo tres especies lo manifestaron (*A. planirostris*, *P. umbratus* y *S. adrianae*) y su tendencia mayoritaria para las dos primeras especies fue al comienzo de la noche (a partir de las 19:00 horas) y final de la misma (después de las 05:00 horas). *Artibeus planirostris* y *P. umbratus* (ambos frugívoros de dosel), se solaparon en las horas de máxima actividad. Como no hay datos sobre los renglones alimentarios que forman parte de la dieta de *P. umbratus* (Sampaio et al. 2016), es posible especular que ambas especies en el área de estudio estén compitiendo por el mismo recurso, aunque la literatura refiere diferencias en cuanto al tamaño corporal y un consumo de frutas generalmente de tamaño grande para *A. planirostris* (Linares 1998).

El patrón unimodal fue el más común entre las

especies evaluadas, con el máximo de actividad coincidiendo en tres de las cuatro especies (*A. lituratus*, *C. perspicillata* y *C. brevicauda*) para el segundo bloque de horas (21:00-23:59). A diferencia de las especies previas, se puede especular que el recurso alimentario, pareciera no ser la causa de coincidencias de *A. lituratus* con las dos especies de *Carollia*, porque se han documentado preferencias alimentarias completamente distintas entre las especies de *Artibeus* y *Carollia* (Gardner 1977). Sin embargo, la coincidencia de actividad para *C. perspicillata* y *C. brevicauda*, dos taxones cercanamente relacionados (Montoya-Bustamante *et al.* 2016), indicaría que estas si puedan estar compitiendo, al menos por el recurso alimentario en el bosque nublado trabajado.

Los resultados de abundancias obtenidos para los estratos del bosque podrían reforzar la idea de que las especies de *Artibeus* y *P. umbratus* estarían utilizando el dosel para la búsqueda y adquisición de recursos frutales (por ejemplo, *Ficus* y *Cecropia*), mientras que las especies de *Carollia* y *S. adrianae* estarían más relacionadas con el sotobosque en donde se ubican algunos de los recursos ampliamente documentados en su dieta (por ejemplo, *Piper* y *Solanum*).

Los patrones de actividad diferentes para *A. lituratus* y *A. planirostris* en este estudio son contrastantes con los datos suministrados para las dos especies en Brasil, en los cuales se solaparon los períodos de actividad para ambas (Aguiar y Marinho-Filho 2004, Graco Zeppelini *et al.* 2017). Sin embargo, cuando se detallan los registros de manera individual, se observa que para *A. lituratus*, la actividad coincidió con lo reportado por Aguiar y Marinho-Filho (2004), quienes encontraron el pico de máxima abundancia en un área de bosque atlántico en la tercera hora después de la puesta del sol (en el presente estudio es el segundo bloque: 21:00-23:59 h).

De igual forma, estos autores registraron la actividad para dos especies adicionales del género *Artibeus*, con requerimientos ecológicos similares (*A. obscurus* y *A. fimbriatus*) y encontraron diferencias descriptivas entre las horas de máxima actividad, como lo observado en el bosque nublado del Parque Nacional Yurubí para *A. lituratus* y *A. planirostris*. Estas tendencias tal vez, pudieran atribuirse a estrategias de desplazamientos temporal que les permiten a especies con morfología, comportamiento y explotación similar de recursos, reducir la competencia

(Sampedro Marín *et al.* 2007). Igualmente, Aguiar y Marinho-Filho (2004) y Graco Zeppelini *et al.* (2017), han señalado que este comportamiento posiblemente involucra la no sobreexposición de ambas especies al uso del mismo recurso.

Es conocida y documentada la estratificación espacial vertical en los murciélagos (Bernard 2001, Rex *et al.* 2011) y en este estudio se encontró tendencias (aunque no soportada con las pruebas estadísticas) de algunas de las especies a preferir el dosel o sotobosque como áreas de actividades (*A. lituratus*, *A. planirostris*, *P. umbratus*, *V. thyone* y *S. adrianae*). Si bien, la tendencia en los estratos no fue soportada, un hecho seguro es que esas especies invierten gran parte de sus horas en la búsqueda de alimentos en algunos de los estratos evaluados y por lo tanto una mayor abundancia puede reflejarse en los resultados. Autores como Bernard (2001), Kalko y Handley (2001), Rodríguez-Herrera *et al.* (2007) y Olaya Rodríguez (2009), atribuyeron los desplazamientos verticales de los murciélagos a los siguientes factores: Distribución espacial del recurso alimenticio; sitios de percha utilizados (que por lo general es el sotobosque) y estrategias de forrajeo. Estos factores ecológicos no sólo se relacionan con el desplazamiento vertical, sino que también pudieran estar asociados con la ubicación de las mallas, el tiempo atmosférico e inclusive el esfuerzo de muestreo invertido, porque pueden de alguna manera afectar los resultados.

Adicionalmente, si bien la disponibilidad del recurso está relacionada con el estrato superior o inferior dependiendo del renglón alimenticio que demanden los individuos, Kalko *et al.* (1996), explicaron que volar en el estrato inferior puede traer ventajas a los murciélagos, ya que la protección del sotobosque puede disminuir el riesgo de depredación, ofrecer resguardo ante condiciones desfavorables (por ejemplo, turbulencias), permitir la detección de estímulos olfativos y capturar frutos caídos.

Conclusiones

Las siete especies de murciélagos frugívoros (Stenodermatinae y Carollinae), analizadas en el área de estudio realizaron una actividad temporal fluctuante durante toda la noche, concentrando el máximo de actividad para algunas horas y variando a un nivel inter-específico, lo que generó una aparente

tendencia a dos patrones de actividad definidos en el presente estudio como unimodal y bimodal. En cuanto a la actividad espacial (uso del estrato vertical), las especies de mayores masas corporales (*A. lituratus*, *A. planirostris* y *P. umbratus*), aparentemente mostraron cierta tendencia a usar el estrato superior del bosque (dosel), para desarrollar indudablemente sus actividades vitales, sobre todo la búsqueda y adquisición de alimentos, desplazamientos migratorios, etc. Como hipótesis perdurable en el tiempo, se plantea que posiblemente la actividad nocturna y estratificación vertical de algunas especies de murciélagos puedan estar modulada por factores ecológicos como la presión de depredación, competencia inter-específica y organización intra-específica, componentes que pueden variar en función de la unidad ecológica y del estado de conservación de la misma.

Se recomienda el aumento del esfuerzo de muestreo para el ensamblaje de murciélagos frugívoros, así como la continuación del estudio en gradientes inferiores del Parque Nacional Yurubí, involucrando otras técnicas como radio-telemetría y la documentación de la dieta, aspectos que sin dudas, darían mayor soporte a las observaciones obtenidas, de manera de efectuar conclusiones sobre tendencias más claras, con respecto a la actividad nocturna, estratificación y estacionalidad.

Agradecimientos

Los autores agradecen a las siguientes personas por su esfuerzo y dedicación en los trabajos de campo: Héctor Manuel Silva, Hillary José Cabrera, Helga Terzenbach, Belkys Pérez, Andrés Gollo, Hendrix Brito, Dilcia Artigas, Jessika Domínguez, Marlene Agrela, Ornella Vásquez, Miguel Ángel Torres, Wendy Bolaños, Dayana Araujo, Luis Aular. Especialmente estamos agradecidos con Vicente Colmenares (Guache) y Luis Aular por el apoyo de hospedaje durante la fase de campo; Lizzetta Isabel Parra, Mario Palacios y Eucandis Fuentes por el apoyo en todo momento previo y posterior a la realización del trabajo. Elvira Sánchez-González por el préstamo del termohigrómetro y Andrés Pacheco (Inparques-Yaracuy) por su colaboración y los permisos correspondiente para trabajar en el Parque Nacional Yurubí. José Ochoa-G., Mario Palacios, Dayana Araujo-Reyes y dos revisores anónimos

contribuyeron con buenas críticas y sugerencias para mejorar la primera versión del manuscrito.

Literatura citada

- Aguiar LMS, Marinho-Filho J. 2004. Activity patterns of nine phyllostomid bat species in a fragment of the Atlantic Forest in southeastern Brazil. *Rev Bras Zool.* 21 (2): 385-90. URL disponible en: http://www.scielo.br/scielo.php?script=sci_arttext&pid=S0101-81752004000200037
- Almeida MH, Ditchfield AD, Tokumaru RS. 2014. Habitat characteristics and insectivorous bat activity. *Chiroptera Neotrop.* 20 (2): 1264-70. URL disponible en: <http://revistas.bvs-vet.org.br/chiroptera/article/view/29710/31896>
- Araujo-Reyes D, Machado M. 2016. Comunidades de murciélagos (Mammalia: Chiroptera) del Monumento Natural Pico Codazzi, Cordillera de la Costa Central, Venezuela. *Mem Fund La Salle Cien Nat.* 73 (179-80): 35-53.
- Barboza-Márquez K, Aguirre LF, Pérez-Zubieta JC, Kalko EKV. 2013. Habitat use by aerial insectivorous bat in shoreline areas of Barro Colorado Nature Monument, Panama. *Chiroptera Neotrop.* 19 (3): 44-56. URL disponible en: https://www.researchgate.net/publication/295699489_Habitat_use_by_aerial_insectivorous_bat_in_shoreline_areas_of_Barro_Colorado_Nature_Monument_Panama
- Bernard E. 2001. Vertical stratification of bat communities in primary forests of Central Amazon, Brazil. *J Trop Ecol.* 17 (1): 115-26. URL disponible en: https://www.researchgate.net/publication/231923491_Vertical_stratification_of_bat_communities_in_primary_forests_of_Central_Amazon_Brazil
- Brown JH. 1968. Activity patterns in some neotropical bats. *J Mammal.* 49 (4): 754-7. https://www.jstor.org/stable/1378737?seq=1#page_scan_tab_contents
- Cockrum EL, Cross SP. 1964. Time of bat activity over water holes. *J Mammal.* 45 (4): 635-6. <https://academic.oup.com/jmammal/article-abstract/45/4/635/852613>
- Delgado-Jaramillo MI, Machado M, García FJ, Ochoa J. 2011. Murciélagos (Chiroptera: Mammalia) del Parque Nacional Yurubí, Venezuela: listado taxonómico y estudio comunitario. *Rev Biol Trop.* 59 (4): 1757-76. URL disponible en: http://www.scielo.sa.cr/scielo.php?script=sci_arttext&pid=S0034-77442011000400028
- Fernández-Badillo A, Ulloa G. 1990. Fauna del Parque Nacional Henri Pittier, Venezuela: composición y diversidad de la mastofauna. *Act Cient Venez.* 41: 50-63.
- Gannon MR, Willig MR. 1997. The effect of lunar illumination on movement and activity of the red fig-eating bat (*Stenoderma rufum*). *Biotropica* 29 (4): 525-9. https://www.jstor.org/stable/2388947?seq=1#page_scan_tab_contents
- Gannon WL, Sikes RS, The Animal Care and use Committee of the American Society of Mammalogists. 2007. Guidelines of the American Society of Mammalogists for the use of wild mammals in research. *J. Mammal.* 88 (3): 809-23. URL disponible en: <https://academic.oup.com/jmammal/article/88/3/809/1073265>
- García FJ, Delgado-Jaramillo M, Machado M, Aular L. 2012. Pre-

- liminary inventory of mammals from Yurubí National Park, Yaracuy, Venezuela with some comments on their natural history. *Rev Biol Trop.* 60 (1): 459-72. URL disponible en: <https://www.ncbi.nlm.nih.gov/pubmed/22458239>
- García FJ, Araujo-Reyes D, Vásquez-Parra O, Brito H, Machado M. 2015. Murciélagos (Mammalia: Chiroptera) asociados con una cueva en el Parque Nacional Yurubí, Sierra de Aroa, Estado Yaracuy, Venezuela. *Caldasia.* 37 (2): 381-91. URL disponible en: <https://revistas.unal.edu.co/index.php/cal/article/view/53986/53934>
- García FJ, Delgado-Jaramillo MI, Machado M, Aular L. 2016. Mamíferos de la Sierra de Aroa, Estado Yaracuy, Venezuela: listado taxonómico y la importancia de la conservación. *Mem Fund La Salle Cien Nat.* 73 (179-180): 17-34. URL disponible en: https://www.researchgate.net/publication/307936237_Mamiferos_de_la_Sierra_de_Aroa_estado_Yaracuy_Venezuela_listado_taxonomico_y_la_importancia_de_su_conservacion
- Gardner AL. 1977. Feeding habits. En: Baker RJ, Jones JKJr, Carter DC (eds.). *Biology of bats of the new world, family Phyllostomidae.* Part 2. (Special Publications). Lubbock: Museum Texas Tech. University; pp. 293-350.
- Gardner AL (ed). 2008. *Mammals of South America, Volume 1: Marsupials, Xenarthrans, Shrews and Bats.* Chicago: The University of Chicago; 669 pp.
- Graco Zeppelini C, Jeronimo I, Costa Rego KM, Aguiar Fracasso MP, Serrano Lopez LC. 2017. Description of whole-night activity patterns for Neotropical bats species. *Act Chiropterol.* 19 (1): 155-60. URL disponible en: <http://www.bioone.org/doi/abs/10.3161/15081109ACC2017.19.1.012>
- Halle S, Stenseth NC (eds.). 2000. *Activity patterns in small mammals. An ecological approach.* Ecological Studies, Vol. 141. Berlin, Heidelberg; Springer-Verlag; 320 pp. URL disponible en: <http://www.springer.com/gb/book/9783540592440>
- Hammer Ø, Harper DAT, Ryan PD. 2001. PAST: Paleontological statistics software package for education and data analysis. *Paleontol Electron.* 4 (1): 1-9. URL disponible en: http://palaeo-electronica.org/2001_1/past/past.pdf
- Henry M, Kalko EKV. 2007. Foraging strategy and breeding constraints of *Rhinophylla pumilio* (Phyllostomidae) in the Amazon lowlands. *J Mammal.* 88 (1): 81-93. URL disponible en: <https://academic.oup.com/jmammal/article/88/1/81/928407>
- Jones C. 1965. Ecological distribution and activity periods of bats of the Mogollon Mountains area of New Mexico and adjacent Arizona. *Tulane Stud Zool.* 12: 93-100.
- Kalko EKV, Handley COJr, Handley D. 1996. Organization, diversity, and long-term dynamics of a neotropical bat community. En: Cody ML, Smallwood JA (eds.). *Long-term studies of vertebrate communities.* New York: Academic Press; pp. 503-53. URL disponible en: <http://www.sciencedirect.com/science/book/9780121780753>
- Kalko EKV, Handley COJr. 2001. Neotropical bats in the canopy: diversity, community, structure, and implications for conservation. *Plant Ecol.* 153 (1-2): 319-33. URL disponible en: <https://link.springer.com/article/10.1023/A:1017590007861>
- Linares OJ. 1998. *Mamíferos de Venezuela.* Sociedad Conservacionista Audobon de Venezuela. 691 pp. URL disponible en: <http://www.audubonvenezuela.org/publicaciones/publicaciones/54-mamiferos-de-venezuela.html>
- Loayza AP, Loiselle BA. 2008. Preliminary information on the home range and movement patterns of *Sturnira liliom* (Phyllostomidae) in a naturally fragmented landscape in Bolivia. *Biotropica.* 40 (5): 630-5. URL disponible en: <http://onlinelibrary.wiley.com/doi/10.1111/j.1744-7429.2008.00422.x/abstract>
- Meyer CFJ, Weinbeer M, Kalko EKV. 2005. Home-range size and spacing patterns of *Macrophyllum macrophyllum* (Phyllostomidae) foraging over water. *J Mammal.* 86 (3): 587-98. URL disponible en: <https://academic.oup.com/jmammal/article/86/3/587/841597>
- Molinari J, Bustos XE, Burneo SF, Camacho MA, Moreno SA, Fermín G. 2017. A new polytypic species of yellow-shouldered bats, genus *Sturnira* (Mammalia: Chiroptera: Phyllostomidae), from the Andean and coastal mountain systems of Venezuela and Colombia. *Zootaxa.* 4243 (1): 75-96. URL disponible en: <https://www.ncbi.nlm.nih.gov/pubmed/28610172>
- Montaño-Centellas F, Moya MI, Aguirre LF, Galeón R, Palabral O, Hurtado R, et al. 2015. Community and species-level responses of phyllostomid bats to a disturbance gradient in the tropical Andes. *Act Oecol.* 62: 10-7. URL disponible en: <http://www.sciencedirect.com/science/article/pii/S1146609X1400126X>
- Montoya-Bustamante S, Rojas-Díaz V, Torres-González AM. 2016. Interactions between frugivorous bats (Chiroptera: Phyllostomidae) and *Piper tuberculatum* (Piperaceae) in a tropical dry forest in Valle del Cauca, Colombia. *Rev Biol Trop.* 64 (2): 701-13. <https://revistas.ucr.ac.cr/index.php/rbt/article/view/20689/24562>
- Ochoa J, Aguilera M, Soriano PJ. 1995. Los mamíferos del Parque Nacional Guatopo (Venezuela): Lista actualizada y estudio comunitario. *Act Cient Venez.* 46: 174-87.
- Ochoa J. 2000. Efectos de la extracción de maderas sobre la diversidad de mamíferos pequeños en bosque de tierras bajas de la Guayana Venezolana. *Biotropica.* 32 (1): 146-64.
- Olaya Rodríguez MH. 2009. *Análisis de la estratificación vertical del ensamblaje de murciélagos de un fragmento de bosque seco tropical (Córdoba, Colombia) a partir de la heterogeneidad del hábitat y la ecomorfología alar.* (Trabajo de grado). Bogotá: Facultad de Ciencias. Pontificia Universidad Javeriana; 74 pp. URL disponible en: <https://repository.javeriana.edu.co/bitstream/handle/10554/8582/tesis543.pdf?sequence=1&isAllowed=y>
- Oria FV, Machado M. 2012. Comunidades de murciélagos en ambientes intervenidos del sector Papelón de la Sierra de Aroa, Estado Yaracuy, Venezuela. *Mem Fund La Salle Cien Nat.* 173-174: 119-33. URL disponible en: <http://www.fundacionlasalle.org.ve/userfiles/7/%20Comunidades%20119-133.pdf>
- Pina SMS, Meyer CFJ, Zortéa M. 2013. A comparison of habitat use by phyllostomid bats (Chiroptera: Phyllostomidae) in natural forest fragments and *Eucalyptus* plantations in the Brazilian Cerrado. *Chiroptera Neotrop.* 19 (3): 14-30. URL

- disponible en: http://www.academia.edu/21557463/A-comparison_of_habitat_use_by_bats_in_natural_forest_fragments_and_Eucalyptus_plantations_in_Brazilian_Savanna
- Presley SJ, Willig MR, Castro-Arellano I, Weaver SC. 2009. Effects of habitat conversion on temporal activity patterns of phyllostomid bats in lowland Amazonian rain forest. *J Mammal.* 90 (1): 210-21. URL disponible en: <https://academic.oup.com/jmammal/article/90/1/210/850542>
- Rex K, Michener R, Kunz TH, Voigt CV. 2011. Vertical stratification of Neotropical leaf-nosed bats (Chiroptera: Phyllostomidae) revealed by stable carbon isotopes. *J Trop Ecol.* 27 (3): 211-22. URL disponible en: https://www.jstor.org/stable/23012358?seq=1#page_scan_tab_contents
- Rodríguez-Herrera B, Medellín RA, Timm RM. 2007. *Murciélagos neotropicales que acampan en hojas*. Santo Domingo de Heredia: Editorial INBio; 178 pp. URL disponible en: https://webcache.googleusercontent.com/search?q=cache:0bUEuMt2jYQJ:https://kuscholarworks.ku.edu/bitstream/handle/1808/13705/Timm_Murcielagos_Color.pdf%3Fsequence%3D5+&cd=1&hl=es&ct=clnk&gl=co
- Sampaio E, Lim BK, Peters S. *Platyrrhinus umbratus*. *The IUCN Red List of Threatened Species 2016: e.T95908089A21973968*. <http://dx.doi.org/10.2305/IUCN.UK.2016-3.RLTS.T95908089A21973968.en>
- Sampedro Marín AC, Martínez Bravo CM, De La Ossa Támara K, Otero Fuentes YL, Santos Espinosa LM, Osorio Ozuna S, et al. 2007. Nuevos registros de especies de murciélagos para el departamento de Sucre y algunos datos sobre su ecología en esta región colombiana. *Caldasia.* 29 (2): 355-62. URL disponible en: <https://revistas.unal.edu.co/index.php/cal/article/view/39202>
- Sampedro Marín AC, Mendoza DK. 2009. Comparación de la actividad nocturna de poblaciones de *Artibeus obscurus* (Chiroptera: Phyllostomidae) que habitan en construcciones humanas y cuevas, en el departamento de Sucre, Colombia. *RECIA.* 1 (2): 202-15. URL disponible en: <http://revistas.unisucre.edu.co/index.php/recia/article/view/356/398>
- Vargas-Espinoza A, Aguirre LF, Galarza MI, Gareca E. 2008. Ensamble de murciélagos en sitios con diferente grado de perturbación en un bosque montano del Parque Nacional Carrasco, Bolivia. *Mastozool Neotrop.* 15 (2): 297-308. URL disponible en: http://www.scielo.org.ar/scielo.php?script=sci_arttext&pid=S0327-93832008000200016
- Vásquez-Parra O, García FJ, Araujo-Reyes D, Brito H, Machado M. 2015. Dinámica poblacional de *Pteronotus parnellii* y *Anoura geoffroyi* (Mammalia: Chiroptera) en Venezuela. *Ecotrópicos.* 28 (1-2): 27-37. URL disponible en: http://www.academia.edu/29352135/DIN%C3%81MICA_POBLACIONAL_DE_PTERONOTUS_PARNELLII_Y_ANOURA_GEOFFROYI_MAMMALIA_CHIROPTERA_EN_VENEZUELA
- Zárate-Martínez DG, Serrato-Díaz A, López-Wilchis R. 2012. Importancia ecológica de los murciélagos. *Contactos.* 85: 19-27. URL disponible en: <http://www.izt.uam.mx/newpage/contactos/revista/85/pdfs/murcielagos.pdf>