

Universidad de Carabobo  
Facultad Experimental de Ciencias y Tecnología  
Departamento de Biología

**PATRONES DE ACTIVIDAD DE UN ENSAMBLAJE DE MURCIÉLAGOS  
(CHIROPTERA: PHYLLOSTOMIDAE) EN UN BOSQUE NUBLADO DEL NORTE  
DE VENEZUELA**

**Autor:**

Oriana Y. Vásquez P.

**Tutores:**

MSc. Marjorie Machado

MSc. Belkys Pérez

Trabajo Especial de Grado presentado ante la ilustre  
Universidad de Carabobo, como requisito para optar al  
título de Licenciado en Biología.

Valencia, septiembre de 2016.



## ACTA

Mediante la presente se deja constancia que el (la) Br. Oriana Vásquez, Cédula de Identidad N° 18.745.644, presentó ante el Jurado aprobado por el Consejo de Departamento de Biología de la Facultad Experimental de Ciencias y Tecnología (FACYT) de la Universidad de Carabobo, su Trabajo Especial de Grado (T.E.G.), titulado: "Patrones de actividad de un ensamblaje de murciélagos (chiroptera: phyllostomidae) en un bosque nublado del norte de Venezuela", en concordancia con los artículos 16, 17, 18 y 19 de las Normas de Interés Estudiantil. El jurado evaluador consideró que, luego de haber aprobado dicho trabajo el (la) bachiller cumple con los méritos académicos necesarios para obtener el Título de Licenciado en Biología.

En Valencia, a los ventiocho días del mes de Septiembre del año dos mil dieciseis.

MSc. Belkys Pérez  
Tutora

MSc. Marjorie Machado  
Tutora

Dr. José Ochoa  
Jurado Principal



Dr. Mario Palacios  
Jurado Principal



*Siluetas nocturnas que surcan en el cielo,  
fugaces silentes, explorando el viento.  
Las vocales todas vuelan en sus vuelos,  
diestros, zigzagueantes, ágiles, certeros...  
en las noches, al surcar el cielo  
(buscando celosos al dañino insecto,  
al fruto maduro aún no disperso,  
la flor infecunda que espera sus cuerpos)  
les contemplo alegre y paciente espero  
que agiten las alas en un giro nuevo,  
suave y elegante, atrapen contentos todo mi cariño...  
**¡Murciélagos buenos!***

**(Noel González Gotera, 1978)**

## DEDICATORIA

*Esta tesis está dedicada a una mujer guerrera. Ella es el vivo ejemplo de lucha, perseverancia y sacrificio, es mi orgullo, mi pilar y mi amiga. Sus cuidados, directrices y amor me han moldeado a lo largo de los años y han permitido que hoy cumpla con una meta más. Mis logros son tuyos Mamá.*

*A mi familia, amigos, profesores, tutoras y mi “grupo selecto” por el apoyo incondicional, por la formación, por los consejos sabios e incluso regaños necesarios, por estar conmigo día a día, por celebrar conmigo mis triunfos y estar ahí dándome ánimo en los momentos fuertes e inevitables del camino.*

*Al Parque Nacional Yurubí porque me enamoró con los colores del amanecer y atardecer, por deslumbrarme en las noches estrelladas, por permitirme adentrarme a la inmensidad y tranquilidad del bosque, por arroparme con su neblina y por el calor humano de la gente que allí conocí.*

*Y no puedo dejar de dedicarle mi esfuerzo a los protagonistas de este fruto, a mis queridos murciélagos, grupo que me dio la oportunidad de desarrollarme como profesional, de liderizar el trabajo de campo y vencer mis miedos.*

***¡Esto es para ustedes!***

## **AGRADECIMIENTOS**

Al Departamento de Biología, por convertirse en mi segundo hogar durante estos años de estudio. Mi agradecimiento a cada una de las personas que conforman al personal docente, administrativo, obrero y que estuvieron de alguna manera implicadas en mi formación académica y moral a lo largo de la carrera. A todos aquellos que me regalaron su atención, orientación, colaboración, comprensión, buenos tratos, compañerismo e incluso en algunos casos amistad y que han hecho de mí un ser humano más completo.

A Héctor Silva y Antonio Pérez, personas que desde mis inicios como estudiante regular del Departamento se volvieron aliados, mis amigos y aún más importante, se convirtieron en ejemplos a seguir para mí. Por todos los momentos claves que vivimos juntos: salidas de campo, congresos, reuniones sociales, almuerzos y triunfos. Pero aún más, por la energía que me inyectaron con sus palabras y demostraciones de afecto en los momentos difíciles que viví. Jamás olvidaré todo lo que han hecho por mí, para que me convirtiera en una profesional.

A mi amigo Franger García, porque me impulsó, sin saberlo, a tomar la decisión de estudiar la Licenciatura en Biología, luego de que me enseñara la colección mastozoológica y me motivara a asistir al VIII Congreso Venezolano de Ecología 2009, cuando yo caminaba curiosamente una tarde por los pasillos del Departamento, siendo aún estudiante de Ingeniería. Por la confianza puesta en mí, su ayuda incondicional, motivación e invaluable oportunidades que me ha brindado, desde que comencé la carrera. Por ser mi maestro en el trabajo de campo y en toda la logística que éstas implican. Por comportarse como un Tutor a lo largo de la ejecución y elaboración de esta tesis.

A la Prof. Marjorie Machado y Prof. Belkys Pérez, porque creyeron en mí y se convirtieron en mis “Tutoras Estrellas” permitiendo que lo que comenzó como una propuesta de trabajo, se convirtiera finalmente, en un logro más para mi vida. Por toda la formación académica antes y durante la tesis, por la ayuda profesional, monetaria y emocional que me brindaron durante la elaboración de la misma. Por su tolerancia y paciencia hacia mí, los consejos sabios y ánimo para escribir. Y porque me demostraron

que no importa la distancia física que se tenga como equipo, mientras exista comunicación, compromiso y esfuerzo.

A mis jurados, Dr. José Ochoa, Lic. Dayana Araujo y Dr. Mario Palacios, que aceptaron este compromiso sin dudar y dieron lo mejor de sí para brindarme orientaciones y correcciones. Por fomentar indudables mejoras en mi formación académica. Por el tiempo invertido en la lectura inicial del Proyecto y posteriormente del Trabajo Especial de Grado.

Gracias a todos aquellos que colaboraron y prestaron equipos para poder ejecutar el trabajo: A Franger García, por el préstamo de las mallas de neblina; al Dr. José Ochoa porque me permitió tener otra visión de la comunidad de murciélagos que habitan en el área de estudio con su equipo de bioacústica; a la Lic. Elvira Sánchez, por permitirme utilizar e incluso estrenar su termo-higrómetro digital; a Liliana Nieto, por el préstamo del timer, lo que me permitió realizar las revisiones de las mallas en el tiempo estipulado. Y por último, al Sr. Francisco Galea por su donación de rollos de mecatillo sintético que fueron necesarios para la colocación de las mallas en el dosel del bosque.

Infinitas gracias a mis ayudantes de campo, sin ustedes esto no hubiese sido posible, gracias por las horas que estuvieron sin dormir, por la colaboración en la logística y por hacerme llevaderas las largas noches de trabajo. Chicos, para ustedes y por ustedes: Franger García, Hillary Cabrera, Dayana Araujo, Ornella Vásquez, Hendrix Brito, Francisco Galea, Dilcia Artigas (incluyendo a la pequeña Lucía, que se “coleó” sin nadie saberlo), Jessika Domínguez, Marlene Agrela, Andrés Gollo, Wendy Bolaños, Miguel Ángel Torres y mi querido “Father” (Hector Silva). No puedo dejar por fuera a tres pequeños seres que estuvieron también haciéndome compañía durante las horas frías y de trabajo, los tres mejores perros que conozco “Sambil”, “Cornelio” y “Tornillo”.

A la Prof. Eucandis Fuentes y Prof. Mario Palacios, por el apoyo, motivación, fuerzas y aliento que fomentaron a que yo lograra dar este gran paso. Por convertirse en mis padres putativos, por abrirme sus corazones y la puerta de su hogar. Por darme dos “hermanitos adoptivos” que alegran mis días con sus esencias. Por cada momento de alegría y tristeza que han compartido conmigo. ¡Sencillamente los amo!

Gracias a quien en los últimos dos años se ha convertido en otro padre putativo, el Sr. Yeguez. Inmensamente agradecida por el cariño, los consejos, la confianza, el ánimo, el tiempo invertido en mí y por abrirme las puertas de su hogar.

Al grupo conformado las Licenciadas Dayana Araujo, Elvira Sánchez y Disleidys Petit (mi estufida favorita) y Dilcia Artigas por ser amigas, compañeras de trabajo y grupo de almuerzo y café. Sin ustedes, mi estadía en el Departamento no hubiese sido igual, su presencia motiva a asistir día a día, sin importar la situación que se viva. ¡Definitivamente son y serán siempre parte de mi “grupo selecto”!

Un agradecimiento especial al Dr. Luis Aular por permitirme pernoctar en su casa con todo mi equipo de trabajo en los meses de ejecución de la tesis, incluso durante los años que tengo yendo a El Silencio. No tengo como agradecerle tanta ayuda y disposición, por todo el cariño que me ha brindado y por las enseñanzas académicas y morales en todos estos años de amistad.

A mi querido Vicente Colmenares “Guache” por la ayuda incondicional, por el cariño invaluable a lo largo de todos los años que tengo visitándolo. Por enseñarme el verdadero valor y prioridad de las cosas, por demostrarme que siempre podemos superarnos, por todos los maravillosos rubros que me ha regalado y por la comodidad que me brinda el calor de su hogar y esencia cada vez que viajo para allá.

A mis amigos Jessika Domínguez, Anny Pereira, Josel Parra, Nashira Figueroa, Mariangel Zamora, David Durán y Wendy Bolaños. Hermanos de vida y lucha, mis confidentes; seres que hacen de mi vida especial. Gracias por estar conmigo en todo momento. ¡Los adoro chicos! ¡Amigos hasta viejitos!

Gracias a mi pequeña pero hermosa familia, por su apoyo día a día, prueba tras prueba, por darme ánimo y por aplaudirme cada triunfo. Son mi fuerza, son mi motivo para ser mejor cada día. Dios me los bendiga siempre, gracias por todo Abuela Isabel, Tía Elsa, prima Mayra (Tata), Tía Nelly (Concon) y mis consentidos Dámaso Eduardo y Diego Alejandro.

Mis agradecimientos quedarían cortos para todo lo que te debo Mami, esto es por ti y para ti. Gracias por toda tu entrega, por tus sacrificios y por tu amor. Adicionalmente a tu apoyo, me regalaste otro, a Ornella, mi hermana querida. Gracias chiquita, por ser mi fuerza, por ser mi consejera en muchos momentos y por la alegría y energía que transmites en mí. ¡Las amo y son lo más importante en mi vida!

Y como no agradecerte mi Dios, por ser mi fortaleza y mi guía. Por rodearme de toda la gente maravillosa que cito en las páginas anteriores. Retribúyeles todo lo que me han dado multiplicado por 100.

**¡Gracias!**

## INDICE DE CONTENIDO

|   |     |
|---|-----|
| <b>RESUMEN</b> .....  | xii |
| <b>INTRODUCCIÓN</b> .....   | 1   |
| <b>Planteamiento del problema</b> .....   | 5   |
| <b>Objetivo general</b> .....   | 7   |
| <b>Objetivos específicos</b> .....  | 7   |
| <b>MATERIALES Y MÉTODOS</b> .....   | 8   |
| <b>Área de estudio</b> .....  | 8   |
| <b>Variables biológicas</b> .....   | 11  |
| <b>Variables ambientales</b> .....  | 12  |
| <b>Gremios tróficos</b> .....   | 13  |
| <b>Categorías de abundancia</b> .....   | 13  |
| <b>Análisis de los datos</b> .....  | 13  |
| <b>RESULTADOS</b> .....   | 15  |
| <b>Ensamblaje de murciélagos filostómidos de un bosque nublado del Parque Nacional Yurubí</b> ..... | 15  |
| <b>Patrones de actividad por especie y grupo trófico</b> .....                                      | 18  |
| <b>Uso del estrato vertical</b> .....   | 24  |
| <b>Actividad relacionada con las categorías etarias, sexo y condición reproductiva</b> ....         | 25  |
| <b>Actividad del ensamblaje durante los periodos de sequía y lluvias</b> .....                      | 30  |
| <b>DISCUSIÓN</b> .....  | 32  |
| <b>CONCLUSIONES Y RECOMENDACIONES</b> .....   | 40  |
| <b>REFERENCIAS BIBLIOGRÁFICAS</b> .....   | 42  |

## INDICE DE FIGURAS

|  |    |
|--|----|
| <b>Figura 1.</b> Mapa del norte de Venezuela señalando la ubicación geográfica de la Sierra de Aroa (A) y el sector El Silencio (estrella) en el Parque Nacional Yurubí (B), Estado Yaracuy.....   | 10 |
| <b>Figura 2.</b> Distribución porcentual de las subfamilias de murciélagos filostómidos registrados en el sector El Silencio del Parque Nacional Yurubí. ....  | 16 |
| <b>Figura 3.</b> Abundancia expresada en número de individuos de las especies capturadas en el bosque nublado del Sector El Silencio, Parque Nacional Yurubí. Acrónimos de las categorías de abundancia: superabundantes (SA), abundantes (A), comunes (C) y raras (R). ....   | 17 |
| <b>Figura 4.</b> Representatividad de los gremios tróficos de las especies de filostómidos presentes en el bosque nublado del sector El Silencio, Parque Nacional Yurubí. Acrónimos de los gremios tróficos: frugívoros del dosel (FRDO), frugívoros del sotobosque (FRSO), nectarívoros-polinívoros (NEPO), carnívoros (CARN) y hematófagos (HEMA). ....                        | 18 |
| <b>Figura 5.</b> Patrones de actividad de los murciélagos filostómidos <i>Artibeus planirostris</i> (A) y <i>A. lituratus</i> , <i>Sturnira ludovici</i> y <i>Carollia perspicillata</i> (B) en un bosque nublado del Parque Nacional Yurubí. ....   | 19 |
| <b>Figura 6.</b> Patrones de actividad de (A) <i>Vampyressa thuyone</i> y <i>Sturnira</i> sp. y (B) <i>Carollia brevicauda</i> y <i>Platyrrhinus umbratus</i> en un bosque nublado del Parque Nacional Yurubí. .   | 21 |
| <b>Figura 7.</b> Patrón de actividad de los gremios tróficos con mayor abundancia en un bosque nublado del Parque Nacional Yurubí. Acrónimos de los gremios tróficos: frugívoros del dosel (FRDO), frugívoros del sotobosque (FRSO), nectarívoros-polinívoros (NEPO). ....   | 23 |
| <b>Figura 8.</b> Patrón de actividad de acuerdo con la ubicación de las mallas de neblina colocadas en un bosque nublado en el sector El Silencio del Parque Nacional Yurubí. ....   | 25 |
| <b>Figura 9.</b> Patrón de actividad de acuerdo con el sexo de los individuos capturados en un bosque nublado del sector El Silencio, Parque Nacional Yurubí. ....   | 26 |
| <b>Figura 10.</b> Abundancia expresada en número de individuos de cada condición reproductiva estudiada que corresponden a las especies categorizadas como superabundantes y abundantes: A) <i>A. lituratus</i> , B) <i>S. ludovici</i> , C) <i>A. planirostris</i> , D) <i>C. brevicauda</i> , E) <i>C. perspicillata</i> , F) <i>P. umbratus</i> y G) <i>V. thuyone</i> . .... | 29 |
| <b>Figura 11.</b> Patrón de actividad del ensamblaje de murciélagos filostómidos en la temporada de lluvia y sequía en un bosque nublado del sector El Silencio, Parque Nacional Yurubí. .   | 31 |

## INDICE DE TABLAS

|   |    |
|---|----|
| <b>Tabla I.</b> Horarios de captura de las especies catalogadas como comunes y raras en un bosque nublado del Parque Nacional Yurubí. Acrónimos de los gremios tróficos: frugívoros del dosel (FRDO), frugívoros del sotobosque (FRSO), nectarívoros-polinívoros (NEPO), carnívoros (C) y hematófagos (HEMA). ..... | 22 |
| <b>Tabla II.</b> Variables ambientales registradas en un bosque nublado del P. N. Yurubí. ....  | 30 |

## RESUMEN

Los murciélagos neotropicales comúnmente reflejan un ritmo de actividad nocturno-crepuscular, pasando las horas diurnas en refugios que les ofrecen protección y condiciones microclimáticas favorables. En este estudio se planteó caracterizar los posibles patrones de actividad espacial y temporal de un ensamblaje de murciélagos de la familia Phyllostomidae que habita un bosque nublado del Sector El Silencio, Parque Nacional Yurubí, Estado Yaracuy, Venezuela. El trabajo de campo fue realizado durante un periodo de seis meses del año 2015, el cual abarcó parcialmente las estaciones de sequía y lluvia, incluyendo su etapa transicional. El ámbito espacial correspondió con un gradiente altitudinal comprendido entre 1200 y 1700 m.s.n.m. Para las capturas se utilizaron 10 mallas de neblina, distribuidas entre dos estratos del bosque (sotobosque y dosel); éstas se activaron desde las 18:00 h hasta las 06:00 h y se revisaron en intervalos de 30 minutos para un esfuerzo de muestreo de 1440 horas/red/noche (37800 m<sup>2</sup>/horas/noche), con un éxito de captura de 0,26 individuo/red/noche. Cada individuo fue identificado taxonómicamente y se registraron los siguientes datos: hora y estrato de captura, sexo, categoría etaria y condición reproductiva. Se capturaron un total de 370 individuos pertenecientes a 22 especies, incluidas en cinco subfamilias, siendo Stenodermatinae la mejor representada. Los taxones más representativos fueron *Artibeus lituratus*, *Sturnira ludovici*, *A. planirostris*, *Carollia brevicauda* y *C. perspicillata*. En cuanto a la actividad del ensamblaje se encontró dos patrones de actividad, definidos como bimodal y unimodal. Los individuos de las especies *Platyrrhinus umbratus* y *A. planirostris* exhibieron el patrón bimodal, con dos máximos de actividad; ambos coincidieron con un pico de actividad al inicio y al final de la noche (18:00-20:59 h y 3:00- 6:00 h). Por el contrario, *A. lituratus*, *C. brevicauda*, *C. perspicillata*, *S. ludovici* y *Vampyressa thuyone* mostraron el patrón unimodal, con un máximo de actividad, pero variando inter-específicamente durante la noche. A pesar de observar tendencias en la actividad relacionadas con el uso del estrato vertical, sexo y estacionalidad durante los meses de estudio, las mismas no mostraron diferencias estadísticamente significativas. En términos generales, la actividad nocturna del ensamblaje estuvo aparentemente modulada por factores ecológicos como la presión de depredación, competencia inter-específica y organización intra-específica; factores que pueden variar en función de la unidad ecológica y del estado de conservación de la misma.

Palabras clave: frugívoros, gremio trófico, Parque Nacional Yurubí, periodos de actividad, Yaracuy.

## INTRODUCCIÓN

Los murciélagos tienen un gran impacto ecológico, económico y sanitario ya que actúan como polinizadores, dispersores de semillas, controladores de poblaciones de insectos considerados plaga para los cultivos e indicadores biológicos, entre otros atributos (Castro-Arellano *et al.*, 2007; Delgado-Jaramillo *et al.*, 2011; Kalko *et al.*, 1996; Oria y Machado, 2012; Zárate-Martínez *et al.*, 2012). Debido a esto, la conservación de las comunidades de quirópteros puede ser considerada clave para mantener la dinámica y salud de los ecosistemas. Sin embargo, Zárate-Martínez *et al.* (2012) 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, ha generado una reducción en las poblaciones de muchas especies de murciélagos.

En la más reciente actualización de la lista de mamíferos venezolanos, Sánchez-Hernández y Lew (2012) reportan un total de 165 especies de murciélagos (sin tomar en cuenta los registros de *Artibeus schwartzi*, *Platyrrhinus fusciventris* y *P. angustirostris*; Larsen *et al.*, 2007; Velazco *et al.*, 2010). Posteriormente, se incorporan dos especies de reciente descripción a la lista (*Myotis handleyi* y *Uroderma bakeri*; Moratelli *et al.*, 2013; Mantilla-Meluk, 2014), un nuevo género (*Gardnerycteris*; Hurtado y Pacheco, 2014) y se validan a nivel de especie cuatro taxones previamente considerados como subespecies (*Pteronotus fuscus*, *P. rubiginosus*, *Lasiurus frantzi* y *Myotis pilosatibialis*; Baird *et al.*, 2015; Mantilla-Meluk y Muñoz-Garay, 2014; Pavan y Marroig, 2016) para un total de 174 taxones, incluidos en nueve familias: Emballonuridae, Noctilionidae, Mormoopidae, Phyllostomidae, Natalidae, Furipteridae, Thyropteridae, Vespertilionidae y Molossidae. De

ese total, hasta la fecha, tres son consideradas endémicas: *Lonchorhina fernandesi*, *Pteronotus paraguayensis* y *Myotis handleyi* (Sánchez-Hernández y Lew, 2012; Moratelli *et al.*, 2013).

En la Cordillera de la Costa Central se han registrado hasta ahora 110 (63%) especies (Delgado-Jaramillo *et al.*, datos no publicados) de las cuales, 78 (71%) especies han sido confirmadas para los bosques nublados como resultado de un esfuerzo de diferentes inventarios realizados en dicha biorregión (Fernández-Badillo y Ulloa, 1990; Ochoa *et al.*, 1995; Rivas y Salcedo, 2006; García *et al.*, 2016).

Oliveira-Miranda *et al.* (2010), resaltan la importancia de los bosques nublados ya que no sólo cumplen con el mantenimiento del balance y distribución hídrico hacia los valles, sino que son reservorios genéticos dotados de una importante diversidad de especies de flora y fauna, que con frecuencia suelen ser endémicas. Según el mapa de grados de intervención de las formaciones vegetales propuesto por Madi *et al.* (2011), los bosques nublados de la Cordillera de la Costa, se encuentran en grado II, es decir, son zonas que conservan la formación vegetal original, ya que apenas el 25% está intervenido. Sin embargo, Oliveira-Miranda *et al.* (2010) señalan que, aunque la mayoría de estos bosques se encuentran ubicados en Áreas Bajo Régimen de Administración Especial (ABRAE), el avance de la perturbación antrópica planificada o no (e.g., construcción de infraestructura vial, deforestación con fines maderables o implementación de conucos, cacería ilegal, incendios forestales, entre otros) amenaza a estos frágiles ecosistemas.

La mayoría de las investigaciones sobre estudios comunitarios y poblacionales de murciélagos neotropicales sugieren que la actividad de éstos se relaciona con la

complejidad de los hábitats, exigencias energéticas de las especies, abundancia de recursos alimentarios, interacción social y la posible reducción de competencia intra e inter-específica (e. g., Meyer *et al.*, 2005; Henry y Kalko, 2007; Loayza y Loiselle, 2008; Presley *et al.*, 2009; Sampedro y Mendoza, 2009; Oria y Machado, 2012; Almeida *et al.*, 2014). También se ha hecho notorio que un alto porcentaje de la concentración de ésta, para murciélagos frugívoros, se desarrolla en ambientes boscosos primarios; mientras que para los insectívoros que capturan sus presas en vuelo, la actividad se concentra en áreas abiertas cuyos niveles de perturbación pueden ser bajos o altos (e. g., Barboza-Márquez *et al.*, 2013; Pina *et al.*, 2013; Montaña-Centellas *et al.*, 2015).

Existen trabajos que describen patrones de actividad de murciélagos en zonas tropicales y templadas indicando las horas de mayor y menor actividad (e.g., Cockrum y Cross, 1964; Jones, 1965; Brown, 1968). En este sentido, Brown (1968) evaluando murciélagos de Costa Rica, hizo relevante el hecho de que no necesariamente hay un patrón generalizado de 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 *et al.* (2007) estudiando murciélagos en bosques de Colombia, reporta que no necesariamente el patrón está descrito por un pico de actividad, sino que puede también existir dos picos durante la noche, en algunas especies.

Algunos sugieren que la actividad puede estar correlacionada con las preferencias tróficas de las especies, el estrato de movilidad de las presas y la intensidad de la luz lunar, conociéndose que, para cualquier gremio trófico, las noches de menor intensidad implican alta actividad. Además, los periodos reproductivos se ven regidos por la estación lluviosa,

ya que está relacionado con una mayor disponibilidad de fuentes alimentarias (Tamsitt y Valdivieso, 1961; Kalko y Schnitzler, 1998; Kalko *et al.*, 1999).

Tamsitt y Valdivieso (1961), evidenciaron la representatividad de Phyllostomidae, en términos de riqueza de especies y gremios tróficos, en una comunidad de murciélagos de un bosque sub-tropical en Costa Rica y encontraron una mayor correlación entre la intensidad de la luz lunar y la actividad nocturna, siendo menos relevantes otras variables como la temperatura y la humedad.

Otros estudios han considerado una escala temporal más amplia la cual permite evaluar el efecto de la temporalidad de las lluvias sobre la actividad de las comunidades de murciélagos (e.g., Thies *et al.*, 2006). También se ha realizado evaluaciones a escala espacial, como en el caso de Ospina-Ante y Gómez (1999) permitiendo evaluar varios atributos de la comunidad de murciélagos en tres hábitats de la Reserva Natural La Planada en Colombia.

Las comparaciones de la actividad igualmente se han evaluado con respecto al tipo de refugio que es utilizado por comunidades de murciélagos. Sampedro y Mendoza (2009), compararon la actividad del murciélago frugívoro de dosel (*Artibeus obscurus*) en refugios naturales y artificiales en Colombia.

En vista de que en los últimos años se han desarrollado estudios comunitarios e inventarios mastozoológicos en bosques de montaña en el Parque Nacional Yurubí y especialmente para comunidades de murciélagos (e.g., Delgado-Jaramillo *et al.*, 2011; García *et al.*, 2012, 2015, 2016), resultó interesante partiendo de la reciente y actualizada información, la determinación y descripción sistemática de los patrones de actividad del

ensamblaje de murciélagos filostómidos del bosque nublado, dada la relevancia que tiene esta unidad ecológica en la Cordillera Central venezolana y al bajo impacto antrópico que presenta hasta el momento.

### **Planteamiento del problema**

Los murciélagos son un grupo excepcional entre los pequeños mamíferos, ya que han desarrollado el vuelo activo mediante extremidades sumamente especializadas, casi todas las especies son estrictamente nocturnas y además muestran una amplia diversidad de hábitos alimentarios y estrategias de forrajeo. Sin embargo, una relación alar desfavorable superficie-volumen, así como el alto costo que implica el vuelo, conlleva a altas demandas energéticas. Las especies no sólo se diferencian en lo que concierne a la distribución de actividades, sino también a la cantidad de tiempo que asignan a éstas, lo que supone cambios en el presupuesto destinado a cada actividad (Erkert, 2000).

Entre los factores que pueden influir y modular la actividad de los murciélagos destacan la luminosidad (dependiendo de la fase lunar, la nubosidad y la cobertura vegetal), la temperatura ambiental, el estado reproductivo y la interacción social. La precipitación y el viento parecen tener menor influencia, puesto que sólo las lluvias o el viento de fuerte intensidad pueden retrasar o impedir el vuelo (Erickson y West, 2002).

Para entender las estrategias temporales en términos de ecología evolutiva, los componentes deben ser evaluados por separado, preguntándonos por qué un tiempo específico del día, o en este caso de la noche, puede ser más ventajoso para el funcionamiento. La densidad demográfica, el sexo, la edad, la interacción social, el tipo de hábitat y la estación del año son factores que en diferente medida pudieran estar

determinando la actividad de los componentes del ensamblaje (e.g., Meyer *et al.*, 2005; Henry y Kalko, 2007; Loayza y Loiselle, 2008; Presley *et al.*, 2009; Sampedro y Mendoza, 2009; Oria y Machado, 2012; Almeida *et al.*, 2014).

Desde el punto de vista ecológico existen tres interacciones dentro de la comunidad que se pudieran inferir a partir de los patrones de actividad del ensamblaje: 1) la presión de depredación, 2) la competencia inter-específica y 3) la organización intra-específica, todas estas dependientes del número de individuos y que a la vez aportan información sobre la dinámica y el estado de los ecosistemas (Halle y Stenseth, 2000).

Las selvas nubladas son ambientes con alta diversidad y tasas de endemismos, caracterizadas por una importante cobertura vegetal y con un significativo rol en la captación y control de grandes volúmenes de agua (Ataroff y Rada, 2000). No obstante, poco se conoce sobre la dinámica de uso espacio-temporal de sus componentes. Considerando la amplia representación de filostómidos en esta unidad ecológica al norte del país, cabe preguntarnos si existen diferencias en este aspecto entre especies, gremios, categorías etarias, sexo y estatus reproductivo.

Teniendo en cuenta que la mayoría de los estudios sobre actividad de animales y en particular de murciélagos está determinado entre otros factores, por los requerimientos y balance energético, así como abundancia y disponibilidad de recursos, cabría suponer que existe un uso eficiente dentro del período nocturno que responda a dichas exigencias. De tal manera, sería factible encontrar picos de máxima actividad en función del recurso que explota el grupo, cuya disponibilidad podría variar tanto espacial como temporalmente. En este sentido, se plantea que aun cuando pueda existir uno o más segmentos de la noche con

máxima actividad general, ésta podría variar entre especies dependiendo del grupo trófico al que pertenezcan y/o del estatus reproductivo. De igual manera, esto podría evidenciarse entre estaciones, en función de la escasez o abundancia del recurso, pero en menor medida en el perfil vertical del bosque, dada la especificidad que tienen algunos grupos por un determinado estrato del dosel, así como las estrategias y adaptaciones evolutivas que presentan en la búsqueda y obtención del recurso.

### **Objetivo general**

Caracterizar los posibles patrones de actividad espacial y temporal de un ensamblaje de murciélagos filostómidos en un bosque nublado en el Sector El Silencio, Parque Nacional Yurubí, Estado Yaracuy, Venezuela.

### **Objetivos específicos**

- Registrar los patrones de actividad por especie y grupo trófico.
- Determinar si existen diferencias en cuanto al uso del estrato vertical (sotobosque y dosel) de las especies que conforman el ensamblaje.
- Determinar si existen diferencias en la actividad relacionadas con las categorías etarias, sexo y condición reproductiva.
- Analizar los posibles patrones de actividad del ensamblaje durante los periodos de sequía y lluvias.
- Analizar los posibles factores que pudiesen estar afectando la actividad del ensamblaje filostómidos.

## MATERIALES Y MÉTODOS

### Área de estudio

El Parque Nacional Yurubí (10°27' N, 68°43' O, Figura 1), se ubica geográficamente en la extensión centro-occidental de la Cordillera de la Costa, siendo parte de la formación Sierra de Aroa, que se encuentra separada del resto de la Cordillera Central por el valle del río Yaracuy (Depresión Turbio-Yaracuy) del Estado Yaracuy. Debido a esto, comparte su orografía, constituida por rocas metamórficas con diversos grados de alteración con la Cordillera de la Costa Central (Meier, 2011; Delgado-Jaramillo *et al.*, 2011; García *et al.*, 2012, 2016).

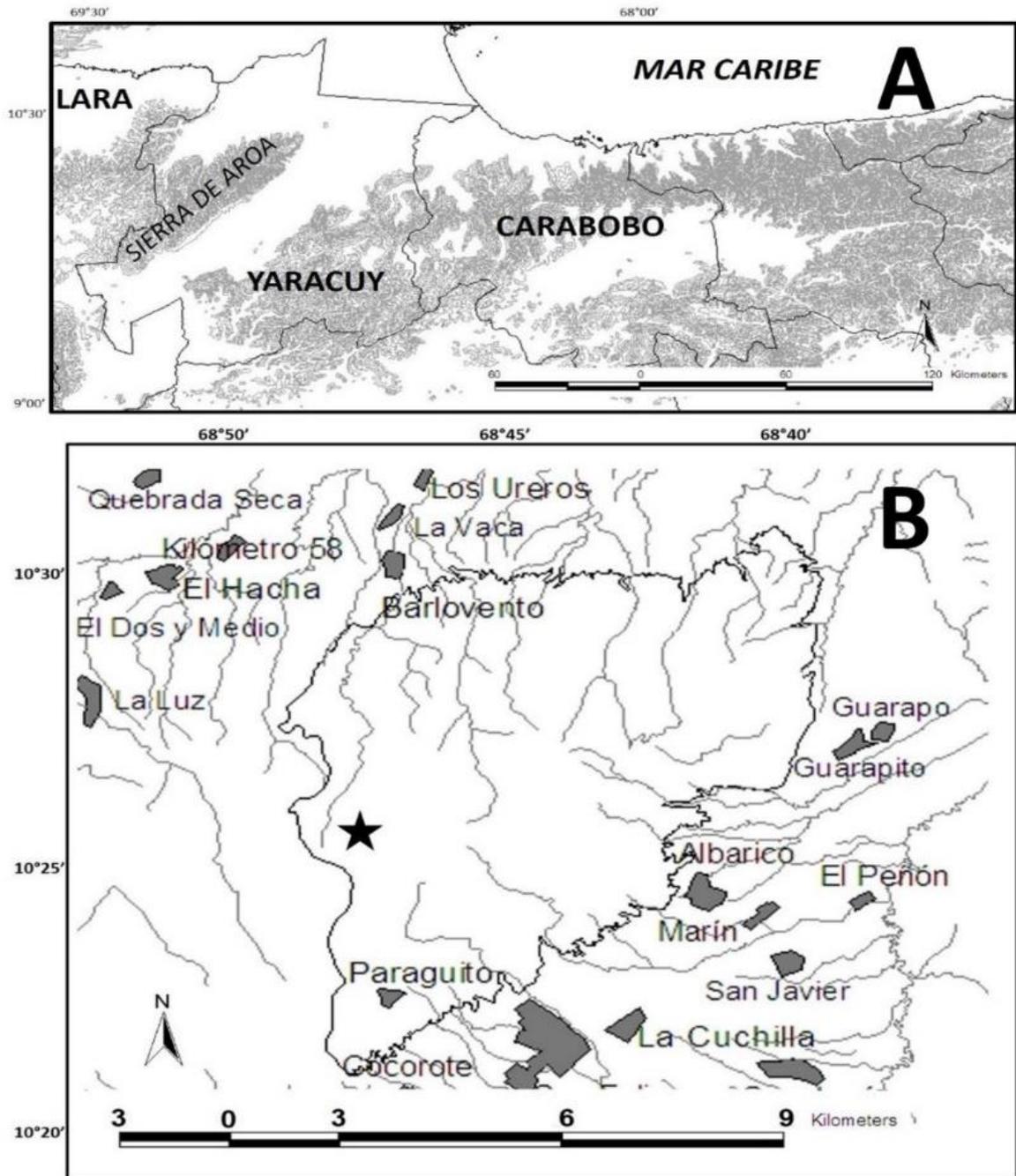
Éste debe su nombre al río Yurubí, que nutre diversas cuencas que suministran agua a poblaciones y valles agrícolas (Delascio, 1977). Cuenta con una extensión de 23.670 ha y se encuentra comprendido altitudinalmente entre 80-1940 m.s.n.m., puntos que corresponden a la franja perimetral conformada por el Sector Mayorica–Área Recreacional Guayabito y al pico “La Trampa del Tigre” (conocido así por los pobladores del Sector El Silencio, municipio Bolívar), respectivamente (Delgado-Jaramillo *et al.*, 2011; García *et al.*, 2013, 2016). Presenta un clima macrotérmico, estacional bimodal, con precipitaciones anuales comprendidas entre 800-1500 mm y temperatura entre 10 y 26,5°C (Alvarado, 2008).

Delascio (1977), reporta dos tipos de asociaciones de vegetación para el Parque Nacional Yurubí: bosque nublado, constituido por una vegetación densa, húmeda y sombría, por encima de los 1000 m.s.n.m. con abundancia de epífitas, helechos y palmas; y

la otra asociación más seca y abierta, con desarrollo del estrato inferior y menor abundancia de epífitas. Por su parte, Delgado-Jaramillo *et al.* (2011) y García *et al.* (2012, 2016) describen tres unidades de vegetaciones definidas como:

- A) Bosque semidecíduo, constituido por árboles de gran altura que permiten el desarrollo de un sotobosque denso y de los cuales los siguientes elementos arbóreos son los dominantes: *Bursera simaruba*, *Hura crepitans*, *Cedrela* sp. y *Spondias mombin*.
- B) Bosque siempreverde, en esta asociación las especies como *Ficus* spp., *Gyneranthera caribensis* y *Brownea grandiceps* son los más comunes en el estrato aéreo. En el sotobosque, predominan especies pertenecientes a las familias Rubiaceae, Melastomataceae, Piperaceae, Lauraceae, entre otras.
- C) Bosque nublado, los componentes florísticos más comunes pertenecen a las familias Rubiaceae, Campanulaceae, Acanthaceae, Picramniaceae, Piperaceae, Aracaceae, Rutaceae, Apocynaceae, Elaeocarpaceae, Cunoniaceae, Cecropiaceae, Euphorbiaceae, Moraceae, Meliaceae, Bombacaceae, Podocarpaceae, Bromeliaceae, Orchiaceae, Araceae, Bignoniaceae y Convolvulaceae.

El trabajo de campo se ejecutó en un bosque nublado localizado en el Sector El Silencio (10°25'N, 68°48'O; Figura 1), en un gradiente altitudinal comprendido entre 1200 y 1700 m.s.n.m. La duración del estudio abarcó seis meses del año 2015 con la finalidad de incluir parcialmente las estaciones de lluvia y sequía. Los meses considerados como lluviosos (entre mayo y noviembre) fueron aquellos que presentaron precipitaciones mayores a 100 mm y los de sequía (entre diciembre y abril) a aquellos con precipitaciones iguales o menores a 100 mm (Vásquez-Parra *et al.*, En prensa).



**Figura 1.** Mapa del norte de Venezuela señalando la ubicación geográfica de la Sierra de Aroa (A) y el sector El Silencio (estrella) en el Parque Nacional Yurubí (B), Estado Yaracuy.

## **Variables biológicas**

En función de alcanzar la mayor parte del gradiente altitudinal de esta unidad ecológica, se llevó a cabo un muestreo sistemático en tres localidades comprendidas entre los 1200-1700 m.s.n.m. Se realizaron seis salidas de campo, con una duración de dos días de trabajo mensuales, que coincidieron con las fechas de menor luminosidad lunar. Adicionalmente, se consideró la hora oficial de la puesta de sol para Venezuela en los días de muestreo, como hora de referencia para los tiempos de captura, consultada en el sitio web: The Weather Channel (TWC, 2015).

Para capturar a los individuos se utilizaron 10 mallas de neblina (6, 12, 15 y 18 m de longitud); cinco fueron colocadas en el estrato inferior (sotobosque) y el resto en el superior (dosel). Éstas se activaron entre las 18:00 h y 06:00 h y se revisaron en intervalos de 30 minutos.

Los individuos capturados fueron identificados hasta especie, utilizando claves taxonómicas para el grupo (e.g., Fernando-Badillo *et al.*, 1988; Linares, 1998; Gardner 2008). Se registró la hora y ubicación de la malla (sotobosque o dosel) de las capturas y los siguientes datos biológicos: sexo, categoría etaria y condición reproductiva. Se siguieron los criterios de Anthony (1988), para la asignación de la categoría etaria y de Racey (1988), para la condición reproductiva. La edad relativa, se determinó por la observación de la fusión epífisis-diáfisis metacarpal-falangeal del III dedo y se ubicó en una de las siguientes categorías propuestas: juvenil (no fusionado) y adulto (fusionado). En cuanto a la condición reproductiva, los machos fueron clasificados como escrotados y no escrotados (según el desarrollo y posición de los testículos) y las hembras como preñadas, no preñadas, lactantes

y post-lactantes (según palpación directa sobre el abdomen, desarrollo y observación de los pezones).

Se siguió el criterio de Ochoa (2000) con la finalidad de evitar la sobreestimación, de manera tal, que cada individuo capturado fue marcado utilizando un rotulador de tinta indeleble, en la membrana alar de la extremidad derecha y finalmente, se liberaron después de ser procesados, en el mismo sitio de captura. Sin embargo, se colectaron algunos ejemplares de aquellas especies de difícil identificación taxonómica en campo, para su posterior comparación con series de museo. Los ejemplares colectados fueron depositados en el Laboratorio Museo de Zoología de la Universidad de Carabobo (MZUC).

### **Variables ambientales**

Con la finalidad de comparar la actividad durante los periodos de sequía y lluvia, se registraron *in situ* las siguientes variables: temperatura ambiental, humedad relativa y precipitación local. Se utilizó un termohigrómetro (marca ACURITE modelo 00477) para las primeras dos variables, las medidas se registraron 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, ésta se midió diariamente por seis meses utilizando un cilindro graduado de 500 mL.

## **Gremios tróficos**

Para la asignación de los gremios tróficos se siguió el criterio de Ochoa (2000), quien define 11 categorías: frugívoros del sotobosque (FRSO), frugívoros del dosel (FRDO), nectarívoros-polinívoros (NEPO), nectarívoros-omnívoros (NEOM), insectívoros aéreos sobre el dosel (IASD), insectívoros aéreos bajo el dosel (IABD), insectívoros de follaje (INFO), insectívoros-carnívoros (INCA), carnívoros (CARN), omnívoros (OMNI) y hematófagos (HEMA).

## **Categorías de abundancia**

Para la asignación de las categorías de abundancia se siguió el criterio de Kalko *et al.* (1996), quien define cuatro categorías: superabundantes (más de 10% de abundancia relativa), abundantes (entre 5 y 10%), especies comunes (entre 5 y más de 0,5%) y especies no comunes o raras con bajas abundancias relativas (0,5% o menos).

## **Análisis de los datos**

Se calculó el esfuerzo de muestreo para las redes de neblina expresado tanto en horas/red/noche como en m<sup>2</sup>/horas/noche. Adicionalmente, se calculó el esfuerzo de captura utilizando el índice de éxito de captura (E), siguiendo la ecuación:

$$E = \frac{N}{\text{esfuerzo de muestreo}}$$

Donde:

*E*: éxito de captura

N: número total de individuos capturados

Se determinaron las abundancias relativas para cada especie capturada siguiendo la ecuación:

$$Ar = \left( \frac{Ni}{N} \right) * 100$$

Donde:

Ar: abundancia relativa

Ni: número de individuos capturados de la especie *i*

N: número total de individuos capturados

Mediante estadística descriptiva y graficación se caracterizó el ensamblaje de murciélagos filostómidos del bosque nublado en estudio, así como los patrones de actividad mostrados por las especies que conforman el ensamblaje. Para ello, se agruparon las horas de trabajo en bloques definidos como: primer bloque (18:00-20:59 h), segundo bloque (21:00-23:59 h), tercer bloque (0:00-2:59 h) y cuarto bloque (3:00-6:00 h).

Para comparar la actividad entre las especies con respecto a la ubicación de las mallas en el estrato vertical, sexo, estructura etaria y estacionalidad (periodo de sequía y lluvia), se utilizó la prueba de Kolmogorov-Smirnov para dos muestras independientes. Ya que 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).

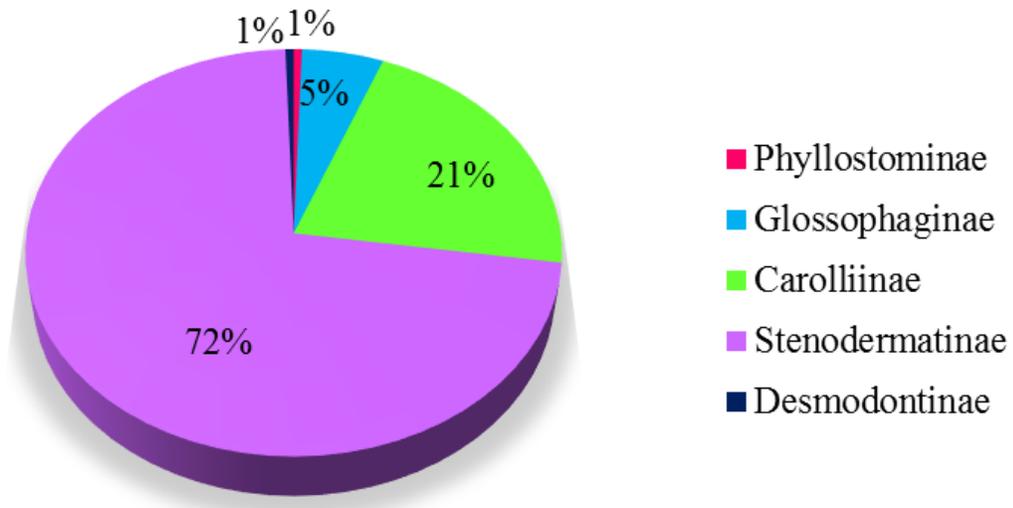
## RESULTADOS

### Ensamblaje de murciélagos filostómidos de un bosque nublado del Parque Nacional

#### Yurubí

Durante los seis meses consecutivos de trabajo de campo se realizó un esfuerzo de muestreo de 1440 horas/red/noche (37800 m<sup>2</sup>/horas/noche), obteniendo un éxito de captura de 0,26 individuo/red/noche. Se capturaron 370 individuos pertenecientes a 22 especies de filostómidos: *Artibeus lituratus*, *A. planirostris*, *Dermanura bogotensis*, *Chiroderma salvini*, *C. trinitatum*, *C. villosum*, *Enchisthenes hartii*, *Platyrrhinus umbratus*, *P. vittatus*, *P. helleri*, *Vampyressa thuyone*, *Sturnira* sp., *S. erythromos*, *S. ludovici*, *Anoura cultrata*, *A. geoffroyi*, *A. caudifera*, *Carollia brevicauda*, *C. perspicillata*, *Chrotopterus auritus*, *Desmodus rotundus* y *Diphylla ecaudata*. De los murciélagos marcados y liberados, no hubo recapturas.

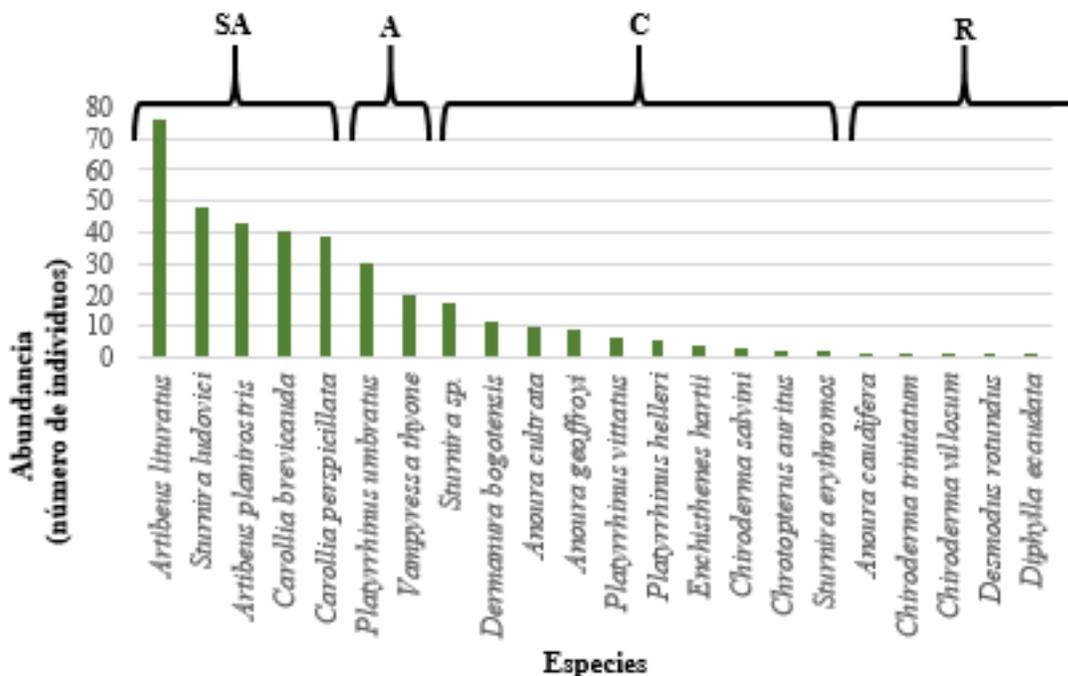
Las especies registradas se encuentran incluidas en cinco subfamilias (Figura 2), siendo la subfamilia Stenodermatinae la que presentó la mayor abundancia (267 individuos) con un 72% de las capturas, seguida por Carrollinae (79 individuos) con el 21%, Glossophaginae (20 individuos) con el 5% y por último, Phyllostominae (dos individuos) y Desmodontinae (dos individuos) con 1% cada una.



**Figura 2.** Distribución porcentual de las subfamilias de murciélagos filostómidos registrados en el sector El Silencio del Parque Nacional Yurubí.

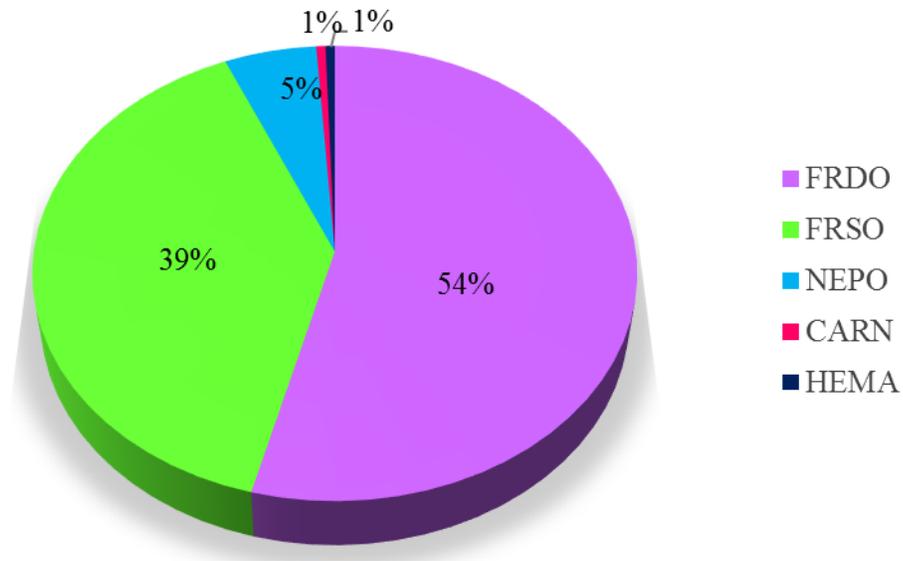
Las especies más representativas durante el muestreo (66,5%), fueron aquellas categorizadas como superabundantes. En esta categoría el aporte de especie fue el siguiente: *Artibeus lituratus* (20,5%), *Sturnira ludovici* (12,9%), *Artibeus planirostris* (11,6%), *Carollia brevicauda* (10,8%) y *C. perspicillata* (10,5%). Seguido, en representación por las comunes (18,6%), abundantes (13,5%), y por último, las no comunes o raras que sólo acumularon el 1,4% de los registros (Figura 3).

Con el trabajo se incorporaron cinco especies a la lista de murciélagos para el bosque nublado del Parque Nacional Yurubí; éstas son *Chiroderma trinitatum*, *C. villosum*, *Chrotopterus auritus*, *Desmodus rotundus* y *Diphylla ecaudata*.



**Figura 3.** Abundancia expresada en número de individuos de las especies capturadas en el bosque nublado del Sector El Silencio, Parque Nacional Yurubí. Acrónimos de las categorías de abundancia: superabundantes (SA), abundantes (A), comunes (C) y raras (R).

En cuanto a los gremios tróficos, estuvieron representados cinco categorías (Figura 4). El gremio predominante fue el de los FRDO constituido por *Artibeus lituratus*, *A. planirostris*, *Chiroderma salvini*, *C. trinitatum*, *C. villosum*, *Dermanura bogotensis*, *Enchisthenes hartii*, *Platyrrhinus helleri*, *P. umbratus*, *P. vittatus* y *Vampyressa thuyone*; seguido por los FRSO, conformado por *Carollia brevicauda*, *C. perspicillata*, *Sturnira sp.*, *S. erythromos* y *S. ludovici*; los NEPO, representado por *Anoura caudifera*, *A. cultrata* y *A. geoffroyi*; y por último los CARN (*Chiropterus auritus*) y los HEMA (*Desmodus rotundus* y *Diphylla ecaudata*).



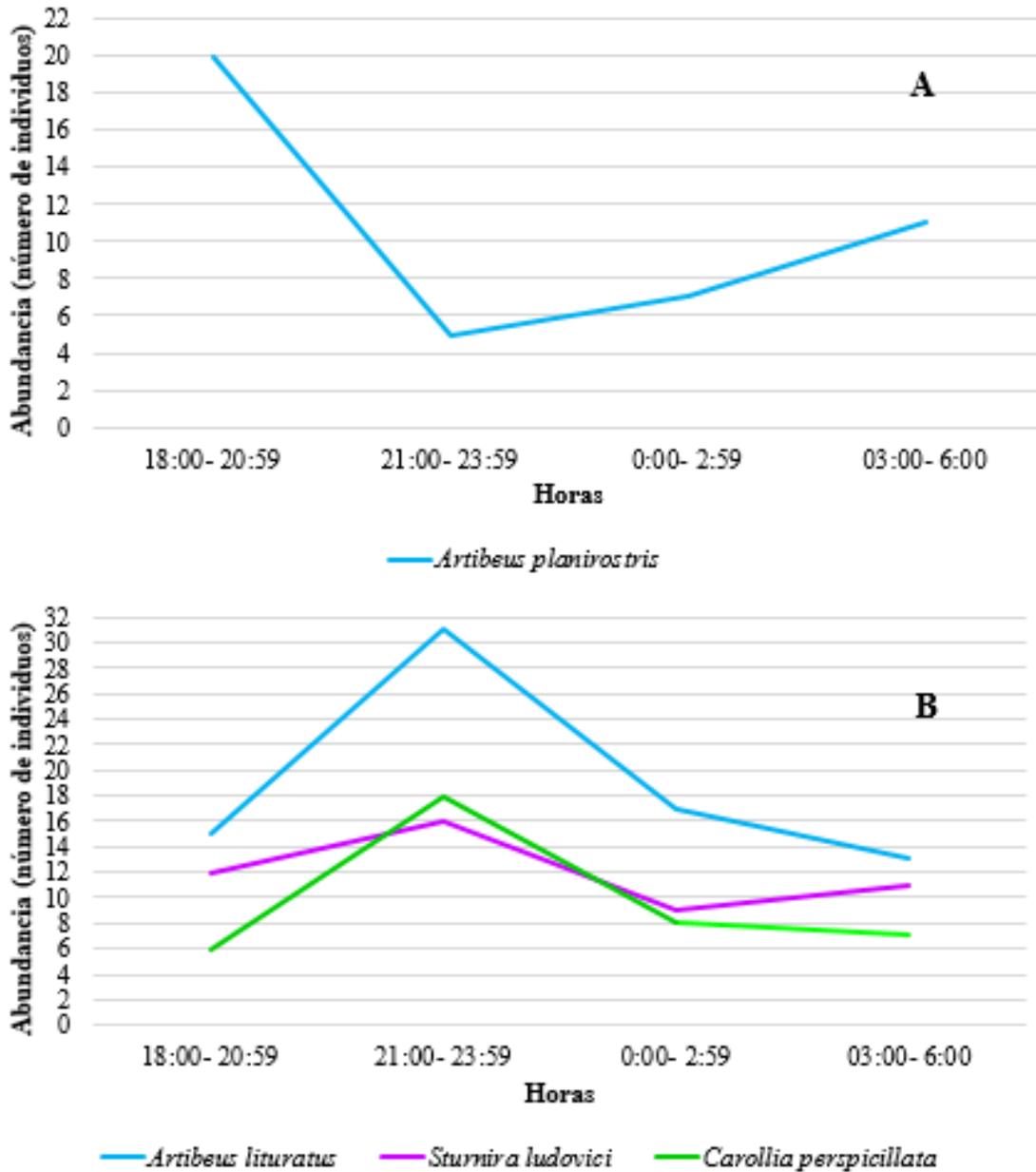
**Figura 4.** Representatividad de los gremios tróficos de las especies de filostómidos presentes en el bosque nublado del sector El Silencio, Parque Nacional Yurubí. Acrónimos de los gremios tróficos: frugívoros del dosel (FRDO), frugívoros del sotobosque (FRSO), nectarívoros-polinívoros (NEPO), carnívoros (CARN) y hematófagos (HEMA).

#### Patrones de actividad por especie y grupo trófico

Para la descripción de los patrones de actividad se consideraron las especies categorizadas como superabundantes y abundantes, ya que cuentan con una muestra representativa ( $n \geq 15$ ).

Las especies *Artibeus planirostris*, *A. lituratus*, *Sturnira ludovici* y *Carollia perspicillata* fueron capturadas en todos los bloques de horas (Figura 5). Particularmente, *A. planirostris* (Figura 5A) registró dos picos de actividad (18:00-20:59 h y 3:00-6:00 h) con un máximo de capturas de individuos en las primeras dos horas después de la puesta del sol (entre las 18:00 h-20:59 h) y disminución para el resto de los bloques de hora

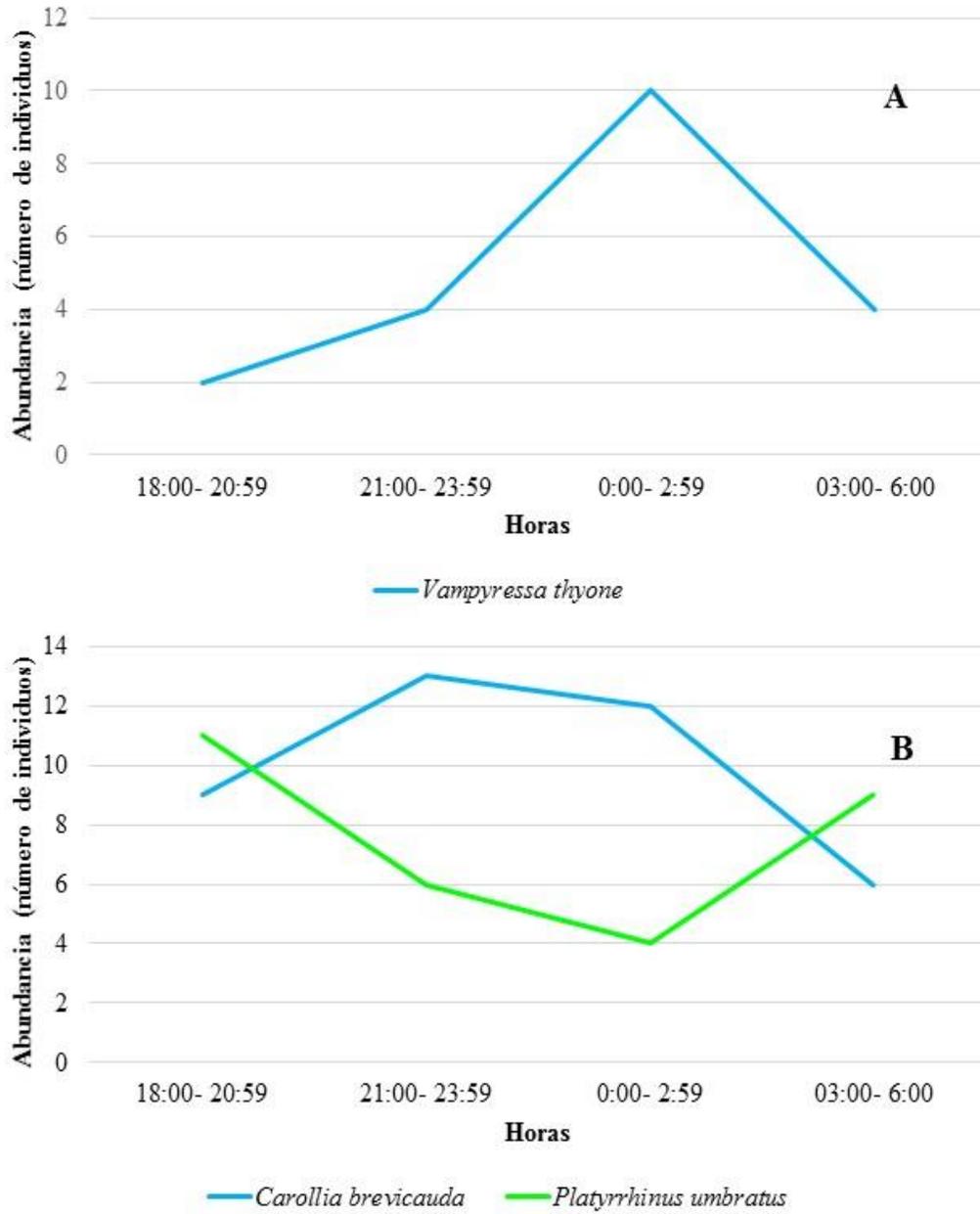
(21:00-2:59 h). Mientras que *A. lituratus*, *Sturnira ludovici* y *Carollia perspicillata* mostraron un pico con un máximo de capturas entre las 21:00 h-23:59 h y menor número de individuos para el resto de las horas (Figura 5B).



**Figura 5.** Patrones de actividad de los murciélagos filostómidos *Artibeus planirostris* (A) y *A. lituratus*, *Sturnira ludovici* y *Carollia perspicillata* (B) en un bosque nublado del Parque Nacional Yurubí.

Las especies *Vampyressa thyone*, *Carollia brevicauda* y *Platyrrhinus umbratus* también fueron capturadas en todos los bloques de horas (Figura 6). *Vampyressa thyone* mostró un pico notable de actividad con un máximo de individuos capturados entre las 00:00 h-2:59 h, mientras que para el resto de las horas los registros fueron menores (Figura 6A). Por su parte, *P. umbratus* mostró máximo de actividad en más de un bloque de hora (Figura 6B), al igual que *A. planirostris*, registró picos de actividad en las primeras dos horas después de la puesta del sol (18:00 h-20:59 h) y en el último bloque de hora hasta el crepúsculo (3:00h-6:00 h). En cuanto a *C. brevicauda*, los individuos registraron valores de máxima captura entre las 21:00 h-23:59 h y 0:00 h-2:59 h, es decir, tuvieron un solo pico de actividad al igual que *A. lituratus*, *Sturnira ludovici* y *Carollia perspicillata*, pero este pico es más amplio, con una mayor duración con respecto al anterior.

En cuanto a las especies categorizadas como comunes y raras, si bien los registros fueron menores a quince individuos, se pudo observar que *Anoura cultrata* y *A. geoffroyi* pareciera que tuvieron actividad en las dos primeras horas de la noche (18:00 h-20:59 h). Las especies *Dermanura bogotensis* y *Chiroderma salvini* registraron el mayor número de capturas en el segundo bloque de hora (21:00 h-23:59 h), mientras que para *Sturnira* sp., los registros fueron en el tercer bloque de hora (0:00 h-2:59 h). En el resto de las especies se imposibilita la descripción de algún patrón, debido a que fueron muy pocos los individuos capturados (Tabla I).

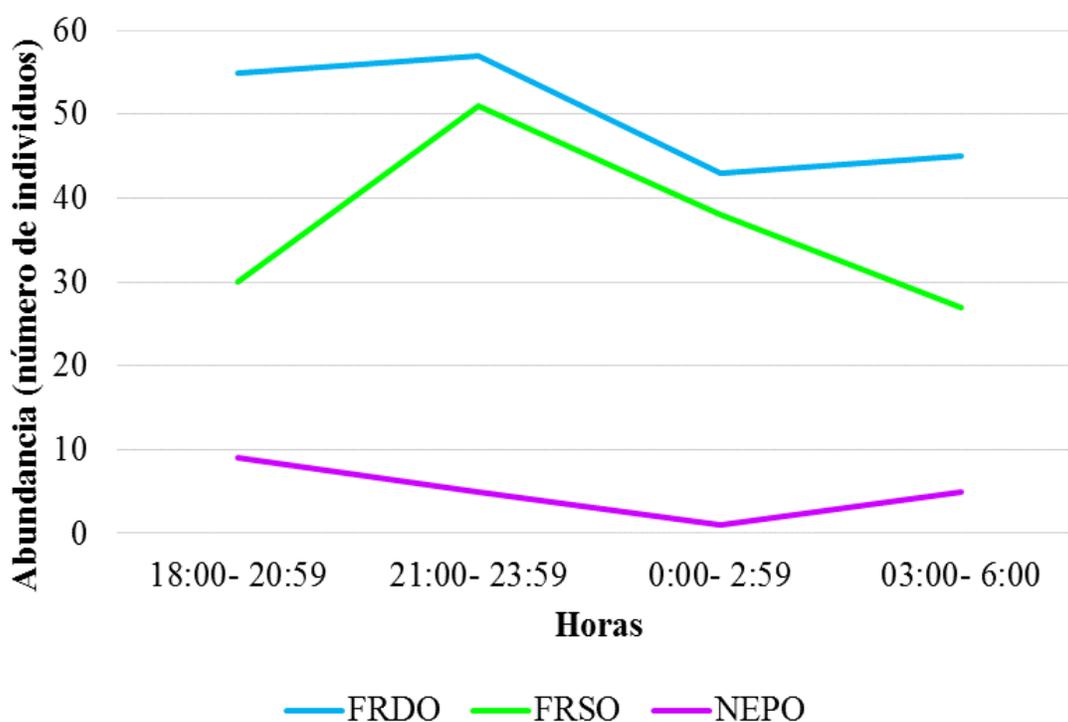


**Figura 6.** Patrones de actividad de (A) *Vampyressa thyone* y *Sturnira* sp. y (B) *Carollia brevicauda* y *Platyrhynchus umbratus* en un bosque nublado del Parque Nacional Yurubí.

**Tabla I.** Horarios de captura de las especies catalogadas como comunes y raras en un bosque nublado del Parque Nacional Yurubí. Acrónimos de los gremios tróficos: frugívoros del dosel (FRDO), frugívoros del sotobosque (FRSO), nectarívoros-polinívoros (NEPO), carnívoros (C) y hematófagos (HEMA).

| Especies                     | Gremio trófico | Horas       |             |           |            |
|------------------------------|----------------|-------------|-------------|-----------|------------|
|                              |                | 18:00-20:59 | 21:00-23:59 | 0:00-2:59 | 03:00-6:00 |
| <i>Sturnira sp.</i>          | FRSO           | 1           | 3           | 9         | 4          |
| <i>Dermanura bogotensis</i>  | FRDO           | 1           | 4           | 3         | 3          |
| <i>Anoura cultrata</i>       | NEPO           | 4           | 2           | 0         | 4          |
| <i>Anoura geoffroyi</i>      | NEPO           | 5           | 2           | 1         | 1          |
| <i>Platyrrhinus vittatus</i> | FRDO           | 2           | 2           | 1         | 1          |
| <i>Platyrrhinus helleri</i>  | FRDO           | 1           | 2           | 1         | 1          |
| <i>Enchisthenes hartii</i>   | FRDO           | 2           | 0           | 0         | 2          |
| <i>Chiroderma salvini</i>    | FRDO           | 0           | 3           | 0         | 0          |
| <i>Chrotopterus auritus</i>  | CARN           | 1           | 0           | 1         | 0          |
| <i>Sturnira erythromos</i>   | FRSO           | 1           | 1           | 0         | 0          |
| <i>Anoura caudifera</i>      | NEPO           | 0           | 1           | 0         | 0          |
| <i>Chiroderma trinitatum</i> | FGDO           | 1           | 0           | 0         | 0          |
| <i>Chiroderma villosum</i>   | FGDO           | 0           | 0           | 0         | 1          |
| <i>Desmodus rotundus</i>     | HEMA           | 0           | 1           | 0         | 0          |
| <i>Diphylla ecaudata</i>     | HEMA           | 1           | 0           | 0         | 0          |

Con respecto a los gremios tróficos, de manera general se puede observar que los FRDO mostraron un máximo de captura en los primeros dos bloques de horas (18:00 h-20:59 h y 21:00 h-23:59 h) y una disminución para los últimos bloques (0:00 h-6:00 h). El mayor número de individuos correspondiente a los FRSO se registró entre las 21:00 h-23:59 h. Si bien el patrón es parecido al anterior, los FRDO tuvieron una actividad mayor en el primer bloque de hora con respecto a los FRSO. Por otra parte, los NEPO mostraron una máxima actividad al inicio (18:00 h-20:59 h) y al final (03:00 h-06:00 h) (Figura 7).

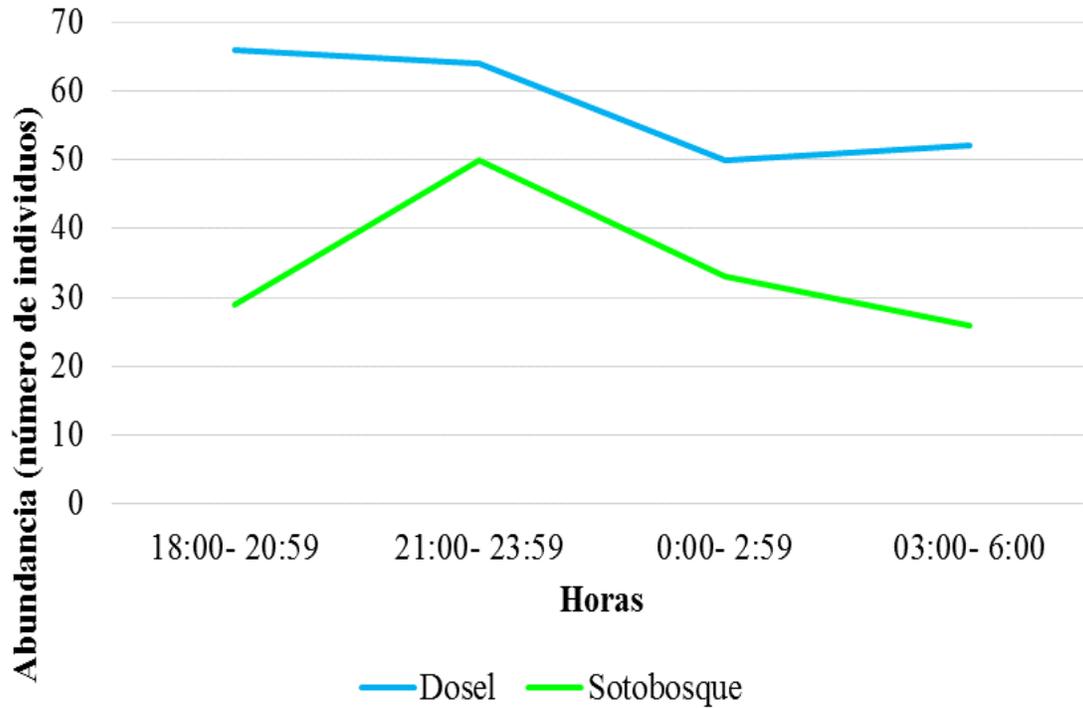


**Figura 7.** Patrón de actividad de los gremios tróficos con mayor abundancia en un bosque nublado del Parque Nacional Yurubí. Acrónimos de los gremios tróficos: frugívoros del dosel (FRDO), frugívoros del sotobosque (FRSO), nectarívoros-polinívoros (NEPO).

## Uso del estrato vertical

Con respecto al uso del estrato vertical por parte de los murciélagos, se capturaron 232 individuos (63%) en el dosel del bosque compuestos por 18 especies: *Artibeus lituratus*, *A. planirostris*, *Dermanura bogotensis*, *Platyrrhinus umbratus*, *P. vittatus*, *P. helleri*, *Vampyressa thylene*, *Sturnira* sp., *S. ludovici*, *Anoura cultrata*, *A. geoffroyi*, *Carollia brevicauda*, *C. perspicillata*, *Chiroderma salvini*, *C. trinitatum*, *C. villosum*, *Enchisthenes hartii* y *Diphylla ecaudata*. De esa cantidad, las últimas cinco fueron exclusivas de ese estrato. Mientras, que en el sotobosque, se registraron 138 individuos (37%) incluidos en 17 especies: *Artibeus lituratus*, *A. planirostris*, *Dermanura bogotensis*, *Platyrrhinus umbratus*, *P. vittatus*, *P. helleri*, *Vampyressa thylene*, *Sturnira* sp., *S. ludovici*, *Anoura cultrata*, *A. geoffroyi*, *Carollia brevicauda*, *C. perspicillata*, *S. erythromos* (FRSO), *A. caudifera*, *Chrotopterus auritus* y *Desmodus rotundus*. De ese número, las últimas cuatro fueron capturadas sólo en ese estrato.

En el dosel del bosque hubo actividad a lo largo de la noche; las capturas en los cuatro bloques de horas fueron mayores que las del sotobosque, registrando el mayor número de éstas entre las 18:00 h-20:59 h y 21:00 h-23:59 h. Por su parte, el sotobosque también presentó actividad en todos los bloques de horas, pero hubo un pico de captura notable entre las 21:00 h-23:59 h (Figura 8). En ambos estratos, disminuyeron las capturas en el tercer y cuarto bloque. Si bien se pudo observar una tendencia para el dosel y el sotobosque, la prueba Kolmogorov-Smirnov arrojó que no hay diferencias significativas (valor  $p=0,10749$ ;  $\alpha=0,01$ ) de la actividad entre ambos estratos a lo largo de la noche.



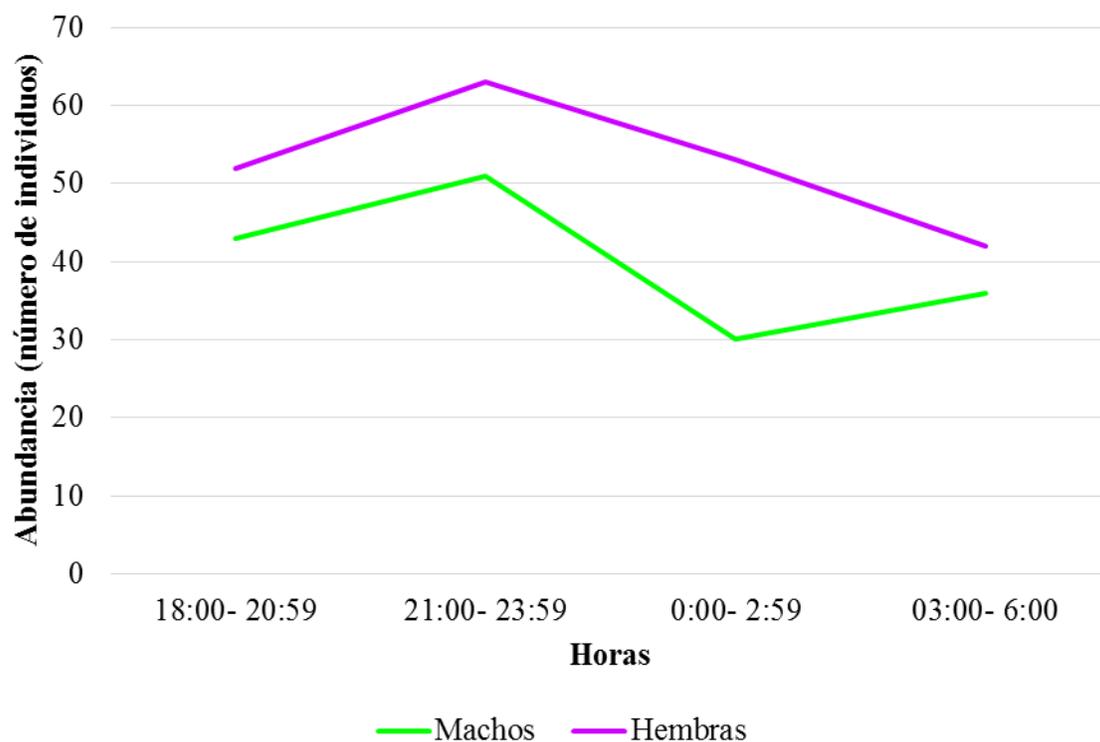
**Figura 8.** Patrón de actividad de acuerdo con la ubicación de las mallas de neblina colocadas en un bosque nublado en el sector El Silencio del Parque Nacional Yurubí.

#### **Actividad relacionada con las categorías etarias, sexo y condición reproductiva**

En cuanto a las categorías etarias, se evidenció la ausencia de juveniles durante los meses de muestreo. En tal sentido, los individuos registrados (370) fueron asignados como adultos. Estos resultados limitaron la posibilidad de evidenciar si existía algún patrón de actividad particular al comparar entre juveniles y adultos. Con respecto al sexo, el 57% del total de individuos capturados estuvo conformado por hembras (210) y el restante 43% por machos (160). De las 210 hembras 78 estaban bajo alguna condición de reproducción: 50 preñadas para los meses de marzo, abril, mayo y junio, 23 lactando y 5 en post-lactancia.

Para el caso de los 160 machos, 17 fueron documentados con los testículos escrotados y en el resto no se evidenció esa condición.

Cuando se considera el patrón de actividad para ambos sexos (Figura 9), éstos presentaron un pico de máxima abundancia en el segundo bloque de horas. Posteriormente en el siguiente bloque, ambos grupos exhibieron una disminución en las capturas; luego los machos aumentaron ligeramente antes del amanecer (cuarto bloque). Sin embargo, la prueba Kolmogorov-Smirnov arrojó que no hay diferencias estadísticas significativas (valor  $p=0,99688$ ;  $\alpha=0,01$ ) para la actividad entre los dos grupos a lo largo de la noche.



**Figura 9.** Patrón de actividad de acuerdo con el sexo de los individuos capturados en un bosque nublado del sector El Silencio, Parque Nacional Yurubí.

Con respecto a la actividad relacionada con la condición reproductiva de las especies superabundantes y abundantes, resalta que en *A. lituratus*, las hembras bajo cualquier condición fueron registradas durante toda la noche. Sin embargo, las no preñadas y lactantes tuvieron una mayor abundancia en el segundo y tercer bloque de hora evaluado. Con respecto a los machos de esta especie, los no escrotados se capturaron en todas las horas, con un pico en los dos primeros bloques, mientras que los escrotados fueron registrados a partir del segundo bloque, disminuyendo a medida que transcurrió la noche (Figura 10 A).

Para las hembras no preñadas de *Sturnira ludovici*, sus registros incluyeron individuos durante toda la noche, con un pico máximo para el segundo bloque. Las preñadas se registraron en tres de los cuatro bloques con su máximo pico en el último bloque. Para los machos, los no escrotados registraron la misma tendencia que los machos de *A. lituratus* y los escrotados sólo se capturaron en los dos primeros bloques de horas (Figura 10 B).

Por su parte, las hembras no preñadas de *A. planirostris* mostraron registros análogos con las hembras de condiciones similares de *A. lituratus* y *S. ludovici*, pero el pico máximo de actividad de *A. planirostris* fue distinto (primer bloque). Igualmente, los machos no escrotados registraron la misma tendencia que los machos de *A. lituratus* y *S. ludovici* en cuanto a la presencia de los bloques con un pico máximo para el último bloque y sólo se capturó un macho escrotado en el segundo bloque (Figura 10 C).

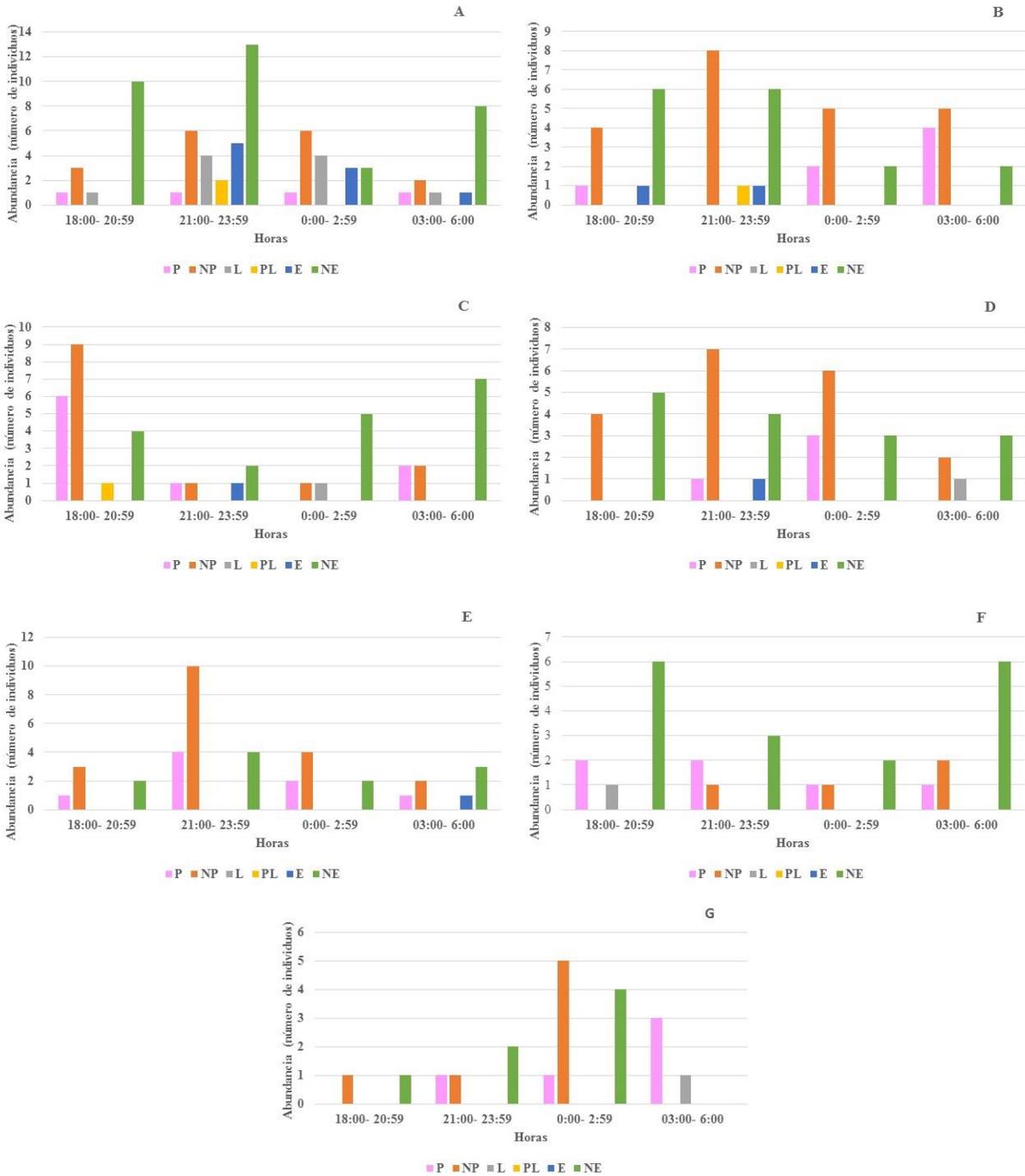
Las hembras no preñadas de *Carollia brevicauda* exhibieron la misma tendencia y el pico máximo parecido a las hembras en condiciones similares de *S. ludovici*. Las

hembras preñadas sólo fueron capturadas en el segundo y tercer bloque. Los machos no escrotados mostraron una tendencia similar a las especies anteriores (Figura 10 D).

Las hembras no preñadas de *C. perspicillata* mostraron la misma tendencia que *C. brevicauda*, con un pico máximo en el segundo bloque. Las hembras preñadas estuvieron presentes en los cuatro bloques. Los machos no escrotados mostraron la misma tendencia de *C. brevicauda*, con presencia en los cuatro bloques (Figura 10 E).

En cuanto a la actividad de *P. umbratus*, las hembras preñadas fueron capturadas en los cuatro bloques, seguido por la presencia de tres bloques para las hembras no preñadas. Los machos no escrotados muestran la misma tendencia de la especie anterior (*C. perspicillata*), pero expresando dos picos máximos (uno al inicio y otro al final de la noche) (Figura 10 F).

Finalmente, para *V. thyone* las hembras no preñadas fueron capturadas en los tres primeros bloques y mostraron un pico máximo en el tercero. Las hembras preñadas fueron capturadas en los últimos tres bloques. Los machos no escrotados fueron registrados en los tres primeros bloques con un máximo en el tercero (Figura 10 G).



**Figura 10.** Abundancia expresada en número de individuos de cada condición reproductiva estudiada que corresponden a las especies categorizadas como superabundantes y abundantes: A) *A. lituratus*, B) *S. ludovici*, C) *A. planirostris*, D) *C. brevicauda*, E) *C. perspicillata*, F) *P. umbratus* y G) *V. thyone*.

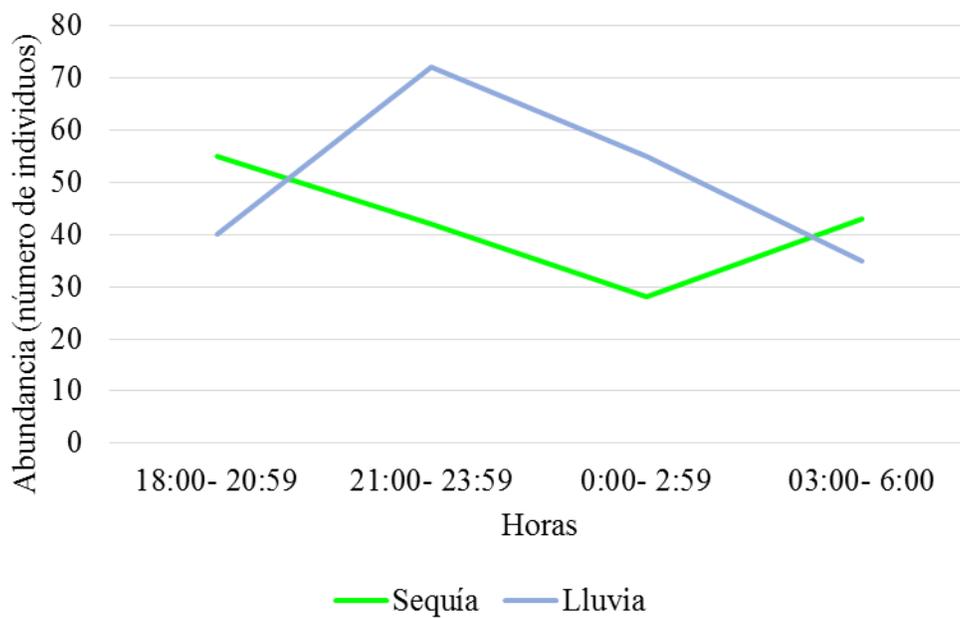
## Actividad del ensamblaje durante los periodos de sequía y lluvias

En sequía fueron colectados 168 individuos, que representan el 45% del total de los registros y en el periodo de lluvias, 202 que corresponden al 55%. Haciendo referencia a las variables ambientales, la temperatura mínima registrada durante los meses de muestreo fue 16 °C y la máxima de 20 °C. Cuando se desglosa el comportamiento de las variables en los dos periodos de muestreo, resultó que el promedio de temperatura fue de 16,6°C para la sequía y 18,6°C para las lluvias. En cuanto a la humedad relativa, en el periodo de sequía el valor promedio fue de 80,6% y en lluvias de 87,3%. Con respecto a las precipitaciones, para los meses considerados en el periodo lluvioso, sólo agosto superó los 100 mm de lluvias (Tabla II).

**Tabla II.** Variables ambientales registradas en un bosque nublado del Parque Nacional Yurubí.

| Meses   | Temperatura (°C) | Humedad relativa (%) | Precipitación (mm) |
|---------|------------------|----------------------|--------------------|
| febrero | 16               | 82                   | 0                  |
| marzo   | 16               | 90                   | 0                  |
| abril   | 18               | 70                   | 0                  |
| mayo    | 18               | 90                   | 99,9               |
| junio   | 20               | 85                   | 81,15              |
| agosto  | 18               | 87                   | 207,75             |

Durante la sequía, el ensamblaje de murciélagos filostómidos mostró dos picos de mayor actividad, correspondientes al inicio y final de la noche. Mientras que, en los meses de lluvias el ensamblaje mostró un pico de actividad entre el segundo bloque (Figura 11). Si bien se observa una tendencia bien diferenciada entre ambos periodos, no hubo diferencias estadísticamente significativas para la actividad entre las temporadas (valor  $p= 0,99688$ ;  $\alpha=0,01$ ).



**Figura 11.** Patrón de actividad del ensamblaje de murciélagos filostómidos en la temporada de lluvia y sequía en un bosque nublado del sector El Silencio, Parque Nacional Yurubí.

## DISCUSIÓN

El Parque Nacional Yurubí hasta el momento tiene registrado 65 especies de murciélagos, distribuidas en cinco familias y 35 géneros, con predominio de la familia Phyllostomidae, seguida por Vespertilionidae, Molossidae, Emballonuridae y por último Mormoopidae (García *et al.*, 2016). Con respecto a la unidad ecológica evaluada en este trabajo, autores previos reportaron un listado de 38 especies, constituido por las familias Mormoopidae, Phyllostomidae, Vespertilionidae y Molossidae, de las cuales 25 corresponden a la familia de interés (García *et al.*, 2016). En el presente estudio fueron colectadas 22 especies de filostómidos, siendo menor al número encontrado por García *et al.* (2016), pero igual al reportado por Araujo-Reyes (2009), para un bosque nublado de una localidad de la Cordillera de la Costa Central (Monumento Natural Pico Codazzi, Serranía del Litoral).

Sin embargo, aunque no se logró registrar la misma riqueza de García *et al.* (2016), se hace notorio mencionar que derivado del esfuerzo empleado en el transcurso del muestreo, se capturaron cinco nuevas especies previamente desconocidas para el área de trabajo, incrementando la riqueza de murciélagos a 30 para los bosques nublados del Parque Nacional Yurubí.

Las especies catalogadas como superabundantes en el muestreo también han sido ampliamente reportadas en bosques húmedos de tierras bajas y altas, con diferentes grados de perturbación en otras localidades de Venezuela y en áreas adyacentes al país (Ochoa *et al.*, 1995; Kalko *et al.*, 1996; Ochoa 2000; Vargas-Espinoza *et al.*, 2008; Araujo-Reyes, 2009; Presley *et al.*, 2009; Delgado-Jaramillo *et al.*, 2011). 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 anteriormente 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 la abundancia de esos taxones y otros, se duplicó cuando su presencia fue registrada en la transición bosque primario-bosque explotado con fines maderables.

Considerando la riqueza de murciélagos en las categorías de abundancia, el máximo nivel de riqueza taxonómica fue para las especies comunes, conformado por taxones que explotan tres tipos de recursos alimenticios (frutos, néctar y polen). Delgado-Jaramillo *et al.* (2011), trabajando en la misma localidad de estudio, encontraron resultados contrastantes; estos autores obtuvieron una mayor representatividad de especies en las categorías de raras, seguidas por las comunes, abundantes y superabundantes respectivamente. Además, señalan que la composición del ensamblaje puede obedecer a la alta especialización trófica de algunas especies, o a la falta de requerimientos ecológicos (e.g., oferta de recurso alimentario y disponibilidad de refugio), lo que ocasionaría diferentes estrategias de movimiento propuestas para los murciélagos neotropicales (nómadas y sedentarios; Soriano, 2000) o en un último caso, a un sesgo derivado de los métodos aplicados y sitios seleccionados para el muestreo.

Al analizar la representación de los gremios tróficos, los frugívoros fueron el componente más típico del ensamblaje (93%). Posiblemente esto se debe a la presencia de familias de plantas (e.g., Piperaceae, Moraceae y Cecropiaceae), en el área que crecen en

altas abundancias y con disponibilidad de frutos durante todo el año (Delgado-Jaramillo *et al.*, 2011), que para la mayoría de los murciélagos frugívoros de dosel o sotobosque resultaría en una ganancia en cuanto a la obtención de los nutrientes necesarios (carbohidratos) que les permite regular el gasto energético diario y adaptarse a condiciones particulares de un bosque nublado (Soriano, 2000).

En el extremo inferior de la representatividad, factores fisiológicos relacionados con la capacidad de termorregulación para adaptarse a condiciones atmosféricas desfavorables, como la disminución de la temperatura en diferentes horas de las noches y el aumento y la intensidad de las precipitaciones, que conlleva igualmente a una disminución de la temperatura, pudieran estar afectando la presencia de más especies que requieren de otras fuentes de energía (proteínas) provenientes de una dieta basada en un consumo de insectos y vertebrados (carnívoros), o que se alimentan de sangre (hematófagos).

Se ha documentado que para las especies de murciélagos que tienen preferencias por las proteínas existe un techo fisiológico que se alcanza en el intervalo inferior de los bosques nublados y por ende, su representación en esa unidad es nula o muy baja (e.g., *Chrotopterus auritus*; Soriano, 2000; Araujo-Reyes, 2009; Araujo-Reyes y Machado, 2012). Para los vampiros (hematófagos), su presencia en altitudes superiores a los 600 m. s.n.m., estaría mayormente condicionado por la disponibilidad de sus presas (e.g., *Desmodus rotundus*, se alimenta preferencialmente de ganado bovino, porcino y equino y *Diphylla ecaudata*, prefiere la sangre de aves silvestres; Gardner, 1977; Delgado-Jaramillo *et al.*, 2011).

Por consiguiente, la estructura trófica registrada para el bosque nublado del Parque Nacional Yurubí concuerda con la reportada para otras localidades de la Cordillera de la Costa venezolana (Ochoa *et al.*, 1995, Araujo-Reyes 2009) y para otras áreas en Panamá, Colombia y Bolivia (Bonaccorso, 1979; Ballesteros *et al.*, 2007; Vargas- Espinoza *et al.*, 2008).

En cuanto a la actividad de las diferentes especies, el ensamblaje de murciélagos filostómidos del bosque nublado en estudio, mostró un ritmo de actividad nocturno-crepuscular, de tal forma que se registraron individuos durante la noche y justo antes de la puesta y salida del sol. De manera general, se puede decir que se evidenciaron dos tipos de patrones de actividad en el ensamblaje: a) bimodal, con un máximo de actividad al inicio y otro al final de la noche y b) unimodal, con un máximo de actividad durante algún bloque de la noche, que puede ser corto o prolongado.

Algunos estudios sobre patrones de actividad de murciélagos frugívoros señalan que éstos se mantienen activos a lo largo de la noche, mostrando una curva unimodal de actividad, con el pico en las primeras horas después del crepúsculo e igualmente señalan este patrón para los murciélagos nectarívoros-polinívoros (Cockrum y Cross, 1964; Jones, 1965). Durante estos periodos llevan a cabo una serie de tareas vitales como forrajeo, patrullaje, defensa y apareamiento, siendo considerado como un estado de mayor riesgo de mortalidad, debido a la vulnerabilidad ante depredadores, a las duras condiciones climáticas o cualquier otra fuente desfavorable a la que se exponen (Halle y Stenseth, 2000).

Se ha señalado para *A. planirostris* picos de actividad en las horas más oscuras de la noche, con un máximo de captura a la 1:00 h y para *S. ludovici* un incremento de ésta a

partir de las 3:00 h con el máximo de captura a las 5:00 h (Brown, 1986). Estos patrones no concuerdan con lo encontrado para dichas especies en el área de estudio, donde *A. planirostris* mostró dos picos y *S. ludovici* evidenció únicamente un máximo entre las 21:00 y 23:59 h. Se puede atribuir estas diferencias a que el ensamblaje en estudio pertenece a un bosque nublado y tanto la composición, como la abundancia pudiera ser distintas, disminuyendo marcadamente esta última a medida que se incrementa el gradiente altitudinal (Soriano, 2000), lo que propicia el establecimiento de diferentes tipos de interacciones.

Los patrones de actividad mostrados por *A. lituratus* y *A. planirostris* son contrastantes en el área de estudio, pero el primero coincidió, con lo reportado por Moura de Souza Aguiar y Marinho-Filho (2004), quienes encontraron el pico de máxima abundancia en la tercera hora después de la puesta del sol, en un área de bosque atlántico de Brasil. De igual forma, estos autores registraron la actividad para dos especies adicionales del género *Artibeus* (*A. obscurus* y *A. fimbriatus*) y encontraron diferencias descriptivas entre las horas de los máximos de actividad, como lo observado en el bosque nublado del Parque Nacional Yurubí. Estas tendencias tal vez, pudieran atribuirse a estrategias de desplazamiento temporal que les permiten a especies con morfología, comportamiento y explotación similar de recursos, reducir la competencia (Sampedro *et al.*, 2007). Igualmente, Moura de Souza Aguiar y Marinho-Filho (2004), explicaron que este comportamiento posiblemente involucra la no sobreexposición de ambas especies congénicas al uso del recurso.

*Carollia brevicauda*, *C. perspicillata*, *S. ludovici* y *Vampyressa thuyone* mantuvieron actividad entre las horas más oscuras de la noche. Aparentemente, este grupo (con menor

masa corporal que las del género *Artibeus*), al desplazar su actividad hacia horas intermedias de la noche (más oscuras) no solamente pudieran estar disminuyendo interacciones competitivas por recursos con otros grupos, sino que estarían evitando exponerse ante potenciales depredadores (Moura de Souza Aguiar y Marinho-Filho, 2004).

Por su parte, los representantes del género *Anoura* (*A. cultrata*, *caudifera* y *geoffroyi*), mostraron actividad a tempranas horas de la noche, presumiblemente por la posible asociación existente con la apertura floral y producción de néctar de las plantas que visitan (Helvesen, 1993). La mayoría de las plantas quiropterofílicas realizan anthesis antes del anochecer, empezando a decaer gradualmente antes del amanecer (Soriano y Ruíz 2002).

Es conocida la estratificación vertical de los murciélagos y en este estudio se encontraron especies que fueron colectadas exclusivamente en mallas colocadas en el sotobosque o en el dosel. Sin embargo, algunas especies frugívoras que conformaron el ensamblaje, fueron colectadas tanto en el estrato superior como en el inferior del mismo. Autores como Olaya (2009), Bernard (2001), Kalko y Handley (2001) y Rodríguez-Herrera (2007) atribuyeron este desplazamiento vertical de los quirópteros a los siguientes factores: 1) altura del recurso alimenticio (e.g., *Ficus*, *Cecropia*, *Piper*), 2) sitios de percha que utilizan (que por lo general es el sotobosque) y 3) 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, ya que pueden de alguna manera afectar los resultados.

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

Estudios como el de Tamsitt y Valdivieso (1961), señalan que las épocas reproductivas se encuentran regidas por la estación de lluvia, debido a que se asocian con la explosión de fuentes alimenticias (e.g., floración, insectos, frutos). Wilson (1979), agregó que la abundancia de hembras preñadas al final de la temporada de sequía, indica los posibles nacimientos de las crías en temporada lluviosa, explicada justo por lo anterior. La presencia de las hembras preñadas en el área de estudio, según los datos de captura, coincidió con los meses de lluvia reportados para el área (Vásquez-Parra *et al.*, En prensa). En este sentido, diversos trabajos indican una estrecha relación de la precipitación con el éxito reproductivo en mamíferos y por ende en el aumento de la población en un área dada (e.g., Tamsitt y Valdivieso, 1961, Fleming 1973, 1989; Wilson, 1978; Geluso *et al.*, 2009).

Los individuos reproductivamente activos, alcanzaron mayores abundancias en los bloques más oscuros de la noche, con menor exposición ante potenciales depredadores, garantizando de esta manera la supervivencia de las crías. Mecanismos de protección de las crías durante la actividad nocturna son explicados por Sampedro y Mendoza (2009), quienes señalaron que las hembras lactantes y no reproductivas se vuelven “niñeras” cuando las gestantes salen a alimentarse y viceversa.

La mayor condición de vulnerabilidad de las hembras es precisamente la lactancia, ya sea por demandas energéticas directas causadas por la producción de leche, como por la dependencia de la cría, la cual exige tiempo de la madre para su resguardo y calentamiento, tiempo que debe restárselo a la búsqueda y obtención de alimento; de allí posiblemente también derive la dificultad para capturarlas (Kunz y Hood, 2002). Por otra parte, la preñez no parece implicar cambios marcados en términos de actividad, comportándose estas hembras prácticamente como el resto de las categorías reproductivas.

## CONCLUSIONES Y RECOMENDACIONES

Se encontraron dos patrones de actividad, uno con dos picos máximos (primeras y últimas horas de la noche) y otro con un sólo pico de actividad a lo largo de ésta. Dicha actividad varió inter-específicamente.

A pesar de observar tendencias de la actividad relacionado al uso del estrato vertical, sexo y estacionalidad durante los meses de estudio, no hubo diferencias estadísticamente significativas.

La ausencia de juveniles imposibilitó la evaluación de la actividad en términos de la estructura etaria.

En términos de la condición reproductiva, se evidenció que las especies superabundantes y abundantes mostraron de manera general picos de actividad en el segundo y tercer bloque de horas. Sin embargo, la actividad de algunas categorías pareciera depender de la especie, mostrando aumento o disminución de ésta en el transcurso de la noche, estrategia posiblemente vinculada con minimizar la exposición ante potenciales depredadores y la competencia por el recurso.

En término generales la actividad nocturna del ensamblaje estuvo aparentemente 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 del mismo.

Como recomendación, el aumento del esfuerzo de muestreo (prolongar el estudio a 12 meses) pudiera sin dudas dar mayor soporte a las observaciones obtenidas, de manera tal, de efectuar conclusiones sobre tendencias más claras, con respecto a las categorías reproductivas e inclusive con lo que respecta a la estructura etaria y estacionalidad.

## REFERENCIAS BIBLIOGRÁFICAS

- Almeida, M., Ditchfield, A. y R. Tokumaru. (2014). Habitat characteristics and insectivorous bat activity. *Chiroptera Neotropical*. 20(2): 1264-1270.
- Alvarado, H. (2008). Aspectos estructurales y florísticos de cuatro bosques ribereños de la cuenca del río Aroa, Estado Yaracuy, Venezuela. *Acta Botánica de Venezuela*. 31(1): 273- 290.
- Anthony, E. L. P. (1989). Age determination in bats. Pp. 47-58. En: Ecological and behavioral methods for the study of bats. T.H. Kunz (Ed.). Smithsonian Institution Press Washington D.C and London.
- Ataroff, M y F. Rada. (2000). Deforestation impact on water dynamics in a venezuelan andean cloud forest. *AMBIO*. 29(7): 440-444.
- Araujo-Reyes, D. y M. Machado. (2012). Ampliación del límite altitudinal de *Chrotopterus auritus* Peters, 1865 (Mammalia: Chiroptera) en Venezuela y algunos comentarios ecológicos. *Ecotrópicos*. 25(1):35-38.
- Baird, A. B., Braun, J. K., Mares, M. A., Morales, J. C., Patton, J. C., Train, C. Q. y J. W. Bickham. 2015. Molecular systematic revisión of tree bats (Lasiurini): doubling the native mammals of the Hawaiian Islands. *Journal of Mammalogy*. 96: 1255.1274.
- Ballesteros, J., Racero, J. y M. Nuñez. (2007). Diversidad de murciélagos en cuatro localidades de la zona costanera del Departamento de Córdoba-Colombia. *Revista MVZ. Facultad de Medicina Veterinaria y Zootecnia. Universidad de Córdoba. Colombia*. 12(2): 1013-1019.
- Barboza-Márquez, K., Aguirre, L., Pérez- Zubieta, J. y E. Kalko. (2013). Habitat use by aerial insectivorous bat in shoreline areas of Barro Colorado Nature Monument, Panama. *Chiroptera Neotropical*. 19(3): 44-56.

- Bartness, T. J. y H. E. Albers. (2000). Activity patterns and the biological clock in mammals. Pp. 23-47. En: Activity patterns in small mammals. Halle and Stenseth (Eds.). Springer-Verlag, Berlin Heidelberg.
- Bernard, E. (2001). Vertical stratification of bat communities in primary forests of Central Amazon, Brazil. *Journal of Tropical Ecology*. 17(1):115-126.
- Bonaccorso, F. (1979). Foraging and reproductive ecology in a Panamanian bat community. *Bulletin of The Florida State Museum Biological Sciences*. 24(4): 359-408.
- Brown, J. H. (1968). Activity patterns in some neotropical bats. *Journal of Mammalogy*. 49: 754-757.
- Castro-Arellano, I., Presley, S., Saldanha, L., Willig, M. y J. Wunderle. (2007). Effects of reduced impact logging, on bat biodiversity in terra firme forest of lowland Amazonia. *Biological Conservation*. 138: 269-285.
- Cockrum, E.L. y S.P. Cross. (1964). Time of bat activity over water holes. *Journal of Mammalogy*. 45: 635-636.
- Delascio, F. (1977). Notas sobre la flora del Yurubí, Estado Yaracuy, Venezuela. *Memoria de la Fundación La Salle de Ciencias Naturales*. 37: 265-281.
- Delgado-Jaramillo, M., Machado, M., García, F.J. y J. Ochoa. (2011). Murciélagos (Chiroptera: Mammalia) del Parque Nacional Yurubí, Venezuela: listado taxonómico y estudio comunitario. *Revista de Biología Tropical*. 59(4): 1757-1776.
- Erkert, H. (2000). Bats - flying nocturnal mammals. Pp. 253-272. En: Activity Patterns in Small Mammals: an ecological approach. S. Halle y N.C. Stenseth (Eds.). Ecological Studies, 141, Springer-Verlag, Berlin y Heidelberg.

- Erickson J. y S. West. (2002). The influence of regional climate and nightly weather conditions on activity patterns of insectivorous bats. *Acta Chiropterologica*. 4(1): 17-24.
- Fauth, J. E., Bernardo, J., Camara, M., Resetarits, W. J., Van Buskirk, J. y S. A. McCollum. (1996). Simplifyng the jargon of community ecology: a concept approach. *The American Naturalist*. 174: 282-286.
- Fernández-Badillo, A., Guerrero, R., Lord, R., Ochoa G, J. y G. Ulloa. (1988). Mamíferos de Venezuela: Lista y Claves para su Identificación. Talleres Gráficos Facultad de Agronomía. Universidad Central de Venezuela. Maracay. 185 pp.
- Fernández-Badillo, A. y G. Ulloa. (1990). Fauna del Parque Nacional Henri Pittier, Venezuela: Composición y diversidad de la mastofauna. *Acta Científica Venezolana*. 41: 50-63.
- Fleming, T. H. (1973). The reproductive cycles of three species oposums and other mammals in the Panama Canal Zone. *Journal of Mammalogy*. 54 (2): 439-455.
- Fleming, T. H. (1989). The short tailed fruit bat: a study in plant animal interactions. University of Chicago Press, Chicago, USA. 384 pp.
- García, F. J., Delgado-Jaramillo, M., Machado, M., y Aular, L. (2012). Preliminary inventory of mammals from Yurubí National Park, Yaracuy, Venezuela with some comments on their natural history. *Revista de Biología Tropical*. 60 (1): 459-472.
- García, F. J., Araujo-Reyes, D., Vásquez-Parra, O., Brito, H. y M. Machado. (2015). Murciélagos (Mammalia: Chiroptera) asociados con una cueva en el Parque Nacional Yurubí, Sierra de Aroa, Estado Yaracuy, Venezuela. *Caldasia*. 37(2): 381-391.
- García, F. J., Delgado-Jaramillo, M., Machado, M y L. Aular. (2016). Mamíferos de la Sierra de Aroa, Estado Yaracuy, Venezuela: listado taxonómico y la importancia de la conservación. *Memoria de la Fundación La Salle de Ciencias Naturales*. 73(179-180): 17-34.

- Gardner, A. L. (1977). Feeding habits. Pp. 293-350. En: *Biology of bats of the New World family Phyllostomidae, Part II*. R. J. Baker, J. K. Jones Jr. y D. C. Carter (Eds.). Special Publication of Museum of Texas Tech University. 13: 1-364.
- Gardner, A. L. (Ed.). (2008). *Mammals of South America. Volume 1. Marsupials, xenarthrans, shrew, and bats*. The University Chicago Press, Chicago y Londres. 669 pp.
- Geluso, K., Harner, M. J. Lemen, C. A. y P. W. Freeman. (2009). A survey of bats in northern Trinidad late in the rainy season. *Occasional Papers of the Museum of Texas Tech University*. 285: 1-16.
- Halle, S. y N. C. Stenseth (Eds.). (2000). Activity patterns in small mammals: an ecological approach. *Ecological Studies*, Vol. 141. Springer-Verlag, Berlin y Heidelberg. 320 pp.
- Hammer, O., Harper, D. y P. Ryan. (2001). PAST: Paleontological software package for education and data analysis. *Paleontología electrónica*. 4: 1-9.
- Helversen, O von. (1993). Adaptations of flowers to the pollination by glossophagine bats. Pp 41–59. En: *Animal-plant interaction in tropical environments*. W. Barthlott, C. Naumann y K. Schuchmann (Eds.). Museum Koenig, Bonn, Germany.
- Henry, M. y E. Kalko. (2007). Foraging strategy and breeding constraints of *Rhinophylla pumilio* (Phyllostomidae) in the amazon lowlands. *Journal of Mammalogy*. 88(1):81–93.
- Hurtado, N. y V. Pacheco. (2014). Análisis filogenético del género *Mimon* Gray, 1847 (Mammalia, Chiroptera, Phyllostomidae) con la descripción de un nuevo género. *Therya*. 5: 751-791.
- Jones, C. (1965). Ecological distribution and activity periods of bats of the Mogollon Mountains area of New Mexico and adjacent Arizona. *Tulane Studies Zoology*. 12: 93-100.

- Kalko, E., Handley, C. O. Jr. y D. Handley. (1996). Organization, diversity, and long-term dynamics of a neotropical bat community. Pp 503-553. En: Long-term studies of vertebrate communities. M. Cody y J. Smallwood (Eds.). Academic Press, New York.
- Kalko, E. y H. V. Schnitzler. (1998). How Echolocating bats approach and acquire food. Pp. 197-204. En: Bat Biology and Conservation. T.H. Kunz y P. A. Racey (Eds.). Smithsonian Institution press, Washington D.C.
- Kalko, E., Friemel, D., Handley, C. O. Jr. y H. U. Schnitzler. (1999). Roosting and Foraging behavior of two Neotropical Gleaning bats *Tonatia silvicola* and *Trachops cirrhosus* (Phyllostomidae). *Biotropica*. 31: 344-353.
- Kunz, T. y W. Hood. (2002). Parental Care and Postnatal Growth in the Chiroptera. En: Reproductive Biology of Bats. E. Chichon y P. Krutzsch (Eds.). Academic Press. 415-454 pp.
- Kalko, E. y C. O. Jr. Handley. (2001). Neotropical bats in the canopy: diversity, community, structure, and implications for conservation. *Plan Ecology*. 153:319- 333.
- Larsen, P., Hooper, S., Bozeman, M., Pedersen, S., Genoways, H., Phillips, C., Pumo, D. y R. Baker. (2007). Phylogenetics and phylogeography of the *Artibeus jamaicensis* complex based on cytochrome-b DNA sequences. *Journal of Mammalogy*. 88(3): 712-727.
- Linares, O. J. (1987). Murciélagos de Venezuela. Cuadernos Lagoven. Caracas. 119 pp.
- Linares, O. J. (1998). Mamíferos de Venezuela. Sociedad conservacionista Audobon de Venezuela. 691 pp.
- Loayza, A. y B. Loiselle. (2008). Preliminary information on the home range and movement patterns of *Sturnira lilium* (Phyllostomidae) in a naturally fragmented landscape in Bolivia. *Biotropica*. 40(5): 630-635.

- Madi, Y., Vázquez, J., León, A. y J. Rodríguez. (2011). Estado de conservación de los bosques y otras formaciones vegetales en Venezuela. *BioLlania*. Edición Especial. 10: 303-324.
- Mantilla-Meluk, H. (2014). Defining species and species boundaries in *Uroderma* (Chiroptera: Phyllostomidae) with a description of a new species. *Occasional Papers*. 325: 1-32.
- Mantilla-Meluk, H. y J. Muñoz-Garay. (2014). Biogeography and taxonomic status of *Myotis keaysi pilosatibialis* La Val 1973 (Chiroptera: Vespertilionidae). *Zootaxa*. 3793(1): 60-70.
- Meier, W. (2011). Los bosques nublados de la Cordillera de la Costa en Venezuela. *BioLlania* Edición Especial. 10: 106-121.
- Meyer, C., Weinbeer, M. y E. Kalko. (2005). Home-range size and spacing patterns of *Macrophyllum macrophyllum* (Phyllostomidae) foraging over water. *Journal of Mammalogy*. 86(3): 587-598.
- Montaño-Centellas, F., Moya, M., Aguirre, L., Galeón, R., Palabral, O., Hurtado, Rosember, Galarza, I. y J. Tordoya. (2015). Community and species-level responses of phyllostomid bats to a disturbance gradient in the tropical Andes. *Acta Oecologica*. 62: 10-17.
- Moratelli, R., Gardner, A., De Oliveira, J. y D. Wilson. (2013). Review of *Myotis* (Chiroptera, Vespertilionidae) from northern South America, including description of a new species. *American Museum Novitates*. 3780: 1-36.
- Moura de Souza Aguiar, L. y J. Marinho-Filho. (2004). Activity patterns of nine phyllostomid bat species in a fragment of the Atlantic Forest in southeastern Brazil. *Revista Brasileira de Zoología*. 21(2): 385-390.

- Ochoa, J., Aguilera, M. y P. J. Soriano. (1995). Los mamíferos del Parque Nacional Guatopo (Venezuela): Lista actualizada y estudio comunitario. *Acta Científica Venezolana*. 46: 174-187.
- Ochoa, J. (2000). Efectos de la extracción de maderas sobre la diversidad de mamíferos pequeños en bosque de tierras bajas de la Guyana Venezolana. *Biotropica*. 32(1): 146-164.
- Olaya, M. (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 Especial de Pregrado. Facultad de Ciencias. Pontificia Universidad Javeriana. Bogotá. 74 pp.
- Oliveira-Miranda, M. A., Huber, O., Rodríguez, J. P., Rojas-Suárez, F., De Oliveira-Miranda, R., Zambrano-Martínez, S. y D. Giraldo Hernández. (2010). Riesgo de eliminación de los ecosistemas terrestres de Venezuela. Pp.109-235. En: Libro Rojo de los Ecosistemas Terrestres de Venezuela. J. P. Rodríguez, F. Rojas-Suárez y D. Giraldo Hernández (Eds.). Provita, Shell Venezuela, Lenovo Venezuela. Caracas, Venezuela.
- Oria, F. y M. Machado. (2012). Comunidades de murciélagos en ambientes intervenidos del sector Papelón de la Sierra de Aroa, Estado Yaracuy, Venezuela. *Memoria de la Fundación La Salle de Ciencias Naturales*. 173-174: 119-133.
- Ospina-Ante, O. y L. G. Gómez. (1999). Riqueza, abundancia relativa y patrones de actividad temporal de la comunidad de los murciélagos quirópteros de la Reserva Natural La Planada, Nariño, Colombia. *Revista de la Academia Colombiana de Ciencias Exactas, Físicas y Naturales*. 23: 659-669.
- Pavan, A. C. y G. Marroig. (2016). Integrating multiple evidences in taxonomy: species diversity and phylogeny of mustached bats (Mormoopidae: *Pteronotus*). *Molecular Phylogenetics and Evolution*. 103: 184-198.

- Pina, S., Meyer, C. y M. Zortúa. (2013). A comparison of habitat use by phyllostomid bats (Chiroptera: Phyllostomidae) in natural forest fragments and *Eucalytus* plantations in the Brazilian Cerrado. *Chiroptera Neotropical*. 19(3): 14-30.
- Presley, S., Willing, M., Castro-Arellano, I. y S. Weaver. (2009). Effects of habitat conversion on temporal activity patterns of phyllostomid bats in lowland Amazonian rain forest. *Journal of Mammalogy*. 90(1): 210-221.
- Racey, P. A. (1988). Reproductive assessment in bats. Pp. 31-45. En: Ecological and behavioral methods for the study of bats. T.H. Kunz (Ed.). Smithsonian Institution Press Washington D.C and London.
- Rivas, B. A y M. A. Salcedo. (2006). Lista actualizada de los mamíferos del Parque Nacional El Ávila, Venezuela. *Memoria de la Fundación La Salle de Ciencias Naturales*. 164: 29-56.
- Rodríguez-Herrera, B. Medellín, R. y R. Timm. (2007). Murciélagos neotropicales que acampan en hojas. Primera edición. Editorial INBio. Santo Domingo de Heredia. Puerto Rico. 178 pp.
- Sampedro, A., Martínez, C., De La Ossa, K., Otero, Y., Santos, L., Osorio, S. y A. Mercado. (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): 355-362.
- Sampedro, A., Martínez, C. Mercado, A. Osorio, S., Otero, Y. y L. Santos. (2008). Refugios, período reproductivo y composición social de las poblaciones de *Desmodus rotundus* (Geoffroyi, 1810) (Chiroptera: Phyllostomidae), en zonas rurales del Departamento de Sucre, Colombia. *Caldasia*. 30(1):127-134.
- Sampedro, A. y K. Mendoza. (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. *Revista Colombiana de Ciencia Animal*. 1(2): 202-215.

- Sánchez-Hernández, J. y D. Lew. (2012). Lista actualizada y comentada de los mamíferos de Venezuela. *Memoria de la Fundación La Salle de Ciencias Naturales*. 173-174: 173-238.
- Soriano, P. J. (2000). Functional structure of bat communities in tropical rainforests and andean cloud forests. *Ecotrópicos*. 13(1):1-20.
- Soriano, P. J. y A. Ruíz. (2002). The role of bats and birds in the reproduction of columnar cacti in the Northern Andes. Pp. 241-263. En: Evolution, Ecology and Conservation of columnar cacti and their mutualists. T. H. Fleming y A. Valiente-Banuet (Eds.). Arizona University Press, Tucson.
- Tamssit, J. R. y D. Valdivieso. (1961). Notas sobre actividades nocturnas y estados de reproducción de algunos quirópteros de Costa Rica. *Revista de Biología Tropical*. 9(2): 219-225.
- Thies, W., Kalko, E. y H. V. Schnitzler. (2006). Influence of environment and resource availability on activity patterns of *Carollia castanea* (Phyllostomidae) in Panama. *Journal of Mammalogy*. 87(2): 331-338.
- TWC (The Weather Channel). (2015). Consultado el 10 de marzo de 2015. Disponible en línea: [http://espanol.weather.com/climate/sunRiseSunSet/ Caracas+A+Venezuela+VEXX0008:1:VE](http://espanol.weather.com/climate/sunRiseSunSet/Caracas+A+Venezuela+VEXX0008:1:VE).
- Vargas-Espinoza, A., Aguirre, L., Galarza, E. Gareca. (2008). Ensamble de murciélagos en sitios con diferente grado de perturbación en un bosque montano del Parque Nacional Carrasco, Bolivia. *Mastozoología Neotropical*. 15(2):297-308.
- Vásquez-Parra, O., García, F. J., Araujo-Reyes, D., Brito, H. y M. Machado. (En Prensa). Dinámica poblacional de *Pteronotus parnellii* y *Anoura geoffroyi* (Mammalia: Chiroptera) en Venezuela. *Ecotrópicos*.

- Velazco, P., Gardner, A. y B. Patterson. (2010). Systematics of the *Platyrrhinus helleri* species complex (Chiroptera: Phyllostomidae), with descriptions of two new species. *Zoological Journal of the Linnean Society*. 159: 785-812.
- Wetterer, A., Rockman, M. y N. Simmons. (2000). Phylogeny of Phyllostomid bats (Mammalia: Chiroptera): data from diverse morphological systems, sex chromosomes, and restriction site. *Bulletin of the American Museum of Natural History*. 248: 1-200.
- Wilson, D. (1979). Reproduction patterns. En: Biology of bats of the New World family Phyllostomidae, part III, Special Publications of The Museum, R. J. Baker, J. K. Jones, Jr. y D. C. Carter (Eds.). Texas Tech University, Lubbock. 317–378 pp.
- Wilson, D. E. (1997). Bats in question: The Smithsonian Answer Book. The Smithsonian Institution Press, Washington, EEUU. 168 pp.
- Zárate-Martínez, D., Serrato-Díaz, A. y R. López-Wilchis. (2012). Importancia ecológica de los murciélagos. *Contactos*. 85: 19-27.