



ACTIVIDAD NOCTURNA DE *Artibeus planirostris* Y *A. lituratus* (CHIROPTERA: PHYLLOSTOMIDAE), DURANTE DOS FASES LUNARES EN UNA LOCALIDAD DE LOS ANDES VENEZOLANOS

NOCTURNAL ACTIVITY OF *Artibeus planirostris* AND *A. lituratus* (CHIROPTERA: PHYLLOSTOMIDAE), DURING TWO MOON PHASES IN A LOCALITY FROM THE VENEZUELAN ANDES

JOSÉ M. HOYOS-DÍAZ^{1,2} | MARIANA MUÑOZ-ROMO¹

¹ Laboratorio de Zoología Aplicada, Departamento de Biología, Facultad de Ciencias, Universidad de Los Andes, Mérida, Venezuela.

² Instituto de Investigaciones de Biodiversidad Argentina (PIDBA), Facultad de Ciencias Naturales e Instituto Miguel Lillo, Universidad Nacional de Tucumán, San Miguel de Tucumán, Argentina.

RESUMEN

El estudio de la fase activa de los animales permite describir sus patrones de actividad. Se ha propuesto que las diferencias entre estos patrones posibilitan la coexistencia de especies ecológicamente similares, al reducir la competencia. La luz lunar ha sido postulada como uno de los factores ambientales que afecta los patrones de actividad en organismos nocturnos. La actividad de los murciélagos frugívoros *Artibeus planirostris* y *A. lituratus* fue estudiada a través de capturas durante periodos de luminosidad lunar contrastantes, en un parche de bosque secundario en Mérida, Venezuela. El objetivo de este estudio fue determinar si la actividad nocturna es afectada por la luz lunar al describir y comparar el patrón de actividad de estas especies. Al ser especies ecológicamente similares, se po-

RELEVANCIA

Conocer los patrones de actividad nocturna de los murciélagos es indispensable para establecer mecanismos exitosos de conservación en ecosistemas tan diversos, amenazados, e insuficientemente estudiados como los del Neotrópico. El presente trabajo analiza los primeros datos de actividad nocturna de dos murciélagos frugívoros en Venezuela.

dría esperar patrones de actividad distintos que posibilitarían su coexistencia. No se encontraron diferencias en la actividad de los murciélagos, y en general se capturaron individuos de ambas especies durante toda la noche. Sin embargo, es notable que en noches oscuras (luna nueva), *A. planirostris* tiende a ser más activo antes de medianoche y *A. lituratus* después de medianoche. La actividad estaría afectada por la luz lunar, ya que: (1) fueron capturados más individuos en noches oscuras que en noches luminosas y (2) esta actividad se inició una hora más tarde al anochecer y se restringió hasta la medianoche durante luna llena. Nuestras observaciones sugieren que, en las condiciones estudiadas, especies con perfiles ecológicos similares tienden a diferir en sus patrones de actividad, pero es indispensable estudiar detalladamente sus dietas para concluir sobre mecanismos particulares de disminución de competencia.

Revisado: 07 de noviembre de 2022; aceptado: 14 de diciembre de 2022; publicado: 31 de diciembre de 2022.

Autor de correspondencia: Mariana Muñoz-Romo, muñozromo@gmail.com

Cita: Hoyos-Díaz, J.M. y M. Muñoz-Romo. 2022. Actividad nocturna de *Artibeus planirostris* y *A. lituratus* (Chiroptera: Phyllostomidae), durante dos fases lunares en una localidad de los Andes Venezolanos. *Revista Mexicana de Mastozoología, nueva época*, 12(2):32-43. ISSN: 2007-4484. www.revmexmastozoologia.unam.mx

Palabras clave: actividad nocturna, *Artibeus*, Chiroptera, forrajeo, luz de luna, Venezuela.

ABSTRACT

The study of the active phase of animals allows us to describe their activity patterns. It has been postulated that differences between these patterns lead to the coexistence of ecologically similar species, by reducing competition. Moonlight has been postulated as one of the environmental factors that affects the activity patterns in nocturnal organisms. The activity of the frugivorous bats *Artibeus planirostris* and *A. lituratus* was studied based on captures during periods of contrasting moonlight intensity in a secondary forest patch in Mérida, Venezuela. The goal of this study was to determine whether nocturnal activity was affected by moonlight by describing and comparing the activity patterns of these bats. Since they are ecologically similar species, it would be expected to find different activity patterns that would allow them to coexist. No differences were found in bats' activity, and overall individuals of both species were captured throughout the night. However, *A. planirostris* tends to be more active before midnight, and *A. lituratus* after midnight, during dark nights (new moon). Bats' activity would be affected by moonlight because: (1) more individuals were captured on dark nights than on bright nights, and (2) this activity began an hour later at dusk and was restricted until midnight during full moon. Our observations suggest that, under the studied conditions, species with similar ecological profiles tend to differ in their activity patterns, but a detailed study of their diet is essential to conclude on specific mechanisms to reduce competition.

Key words: *Artibeus*, Chiroptera, foraging, moonlight, nocturnal activity, Venezuela.

INTRODUCCIÓN

El estudio detallado de la actividad de los animales resulta de gran utilidad para comprender la distribución de recursos y los procesos competitivos en la naturaleza (Marinho-Filho y Sazima, 1989; Molles y Sher, 2019). Las diferencias en los patrones de actividad de especies ecológicamente similares que explotan recursos comunes, pueden reducir la competencia

entre éstas, y permitir su coexistencia (Molles y Sher, 2019).

Los murciélagos pasan por lo menos doce horas durante el día en refugios como cuevas, árboles, grietas o edificaciones humanas, los cuales les proporcionan protección y un ambiente oscuro térmicamente favorable durante el periodo de descanso (Kunz y Lumsden, 2003). En la noche salen de sus refugios durante cantidades variables de tiempo, pero se mantienen activos por periodos prolongados (Kunz, 1982; Murray y Kurta, 2004). Entre los factores que pueden influir en la actividad nocturna de los murciélagos, se destaca la intensidad de la luz lunar (Saldaña-Vázquez y Munguía-Rosas, 2013; Zeppelini *et al.*, 2017). Numerosas especies de murciélagos exhiben "fobia lunar" (Morrison, 1978), una reducción notable de su actividad durante noches luminosas, correspondientes con las noches de luna llena, atribuible a reducir el riesgo de depredación (Morrison, 1978; Saldaña-Vázquez y Munguía-Rosas, 2013). Aunque este concepto es controversial puesto que no todas las especies son afectadas de la misma manera por la luz lunar, Mello *et al.* (2013) observaron que, en general, todas las especies de murciélagos estudiadas en una localidad de Bosque Atlántico brasileño, mostraron evidencia de fobia lunar al ser capturadas con mayor frecuencia durante noches con fases lunares oscuras. Esto es consistente con la observación general que indica que los murciélagos frugívoros tropicales son los más afectados por la intensidad de luz lunar (Saldaña-Vázquez y Munguía-Rosas, 2013; Zeppelini *et al.*, 2017).

La familia Phyllostomidae es la más diversa en el neotrópico, con al menos 225 especies de murciélagos en 65 géneros (Simmons y Cirranello 2022). *Artibeus* es uno de los géneros de filostómidos frugívoros más abundante y diverso (*i.e.*, 13 especies; Simmons y Cirranello 2022). Los estudios sobre actividad nocturna de varias especies de *Artibeus* son consistentes con patrones de actividad unimodal o bimodal (Brown, 1968; La Val, 1970; Bernard, 2002; Aguiar y Marinho-Filho, 2004; Ortêncio *et al.*, 2010; Zeppelini *et al.*, 2017; Verde *et al.*, 2018), aunque también se ha observado patrones con actividad relativamente constante, sin presentar máximos de actividad pronunciados durante la noche (Marinho-Filho y Sazima, 1989). *Artibeus planirostris* y *A. lituratus*, son murciélagos frugívoros comunes que a menudo coexisten en

bosques y zonas urbanas, donde forman pequeñas agrupaciones de descanso en el follaje (Ortega y Castro-Arellano, 2001; Muñoz-Romo *et al.*, 2008). En un área de estudio de Los Andes venezolanos donde se descubrió que los machos de *A. lituratus* modifican hojas de palma para refugiarse (Muñoz-Romo y Herrera 2003), se estudiaron algunas de sus preferencias tróficas (Muñoz-Romo y Herrera 2010), patrones de agregación (Muñoz-Romo *et al.*, 2008), y actividad diurna de sus grupos sociales (Muñoz-Romo, 2006). Sin embargo, aún se desconoce por completo su actividad nocturna y la de otra especie común, ecológicamente similar (*i.e.*, *A. jamaicensis*, actualmente reconocida como *A. planirostris*; ver Materiales y Métodos), con la cual coexiste en esta misma localidad de estudio (Villalba-Alemán, 2015; Hoyos-Díaz *et al.*, 2018; Villalba-Alemán *et al.*, 2020).

Sobre la actividad nocturna de estos dos murciélagos, nos preguntamos: ¿Están activas ambas especies simultáneamente o se separan temporalmente durante la noche? ¿Existe alguna diferencia en la actividad de estas especies durante noches de baja (luna nueva) y alta (luna llena) intensidad de luz lunar? Con base en lo anterior planteamos las siguientes tres hipótesis: (i) durante la noche, los individuos de ambas especies estarán activos durante momentos distintos, dado que éstas han sido consideradas ecológicamente similares por tratarse de frugívoros de tamaños parecidos; (ii) los individuos de ambas especies no estarán activos continuamente, sino que su actividad se restringirá a momentos específicos durante la noche, tal y como ha sido observado en otras especies; (iii) con una alta intensidad de luz lunar (luna llena) disminuirán las capturas de ambas especies, en relación con las capturas durante noches de baja intensidad de luz lunar (luna nueva). Para poner a prueba estas hipótesis, analizamos los patrones de actividad nocturna de *A. planirostris* y *A. lituratus* en una localidad de Los Andes venezolanos, basándonos en las capturas obtenidas durante todo el periodo nocturno.

MÉTODOS

Área de estudio

El estudio fue conducido en un relicto de bosque secundario, al margen de la zona residencial denominada “La Hacienda” (Figura 1A,

1B, 1C) en la ciudad de Mérida, Venezuela (8°34' N, 71°11' W, 1350 msnm). La localidad del estudio posee un clima caracterizado por temperaturas medias anuales de 19°C y precipitaciones altas con un promedio anual de 2044 mm (Camargo y Guerrero, 1997). Existen dos periodos de lluvia bien marcados: el primero comprendido entre marzo y junio con un máximo en mayo, y el segundo entre agosto y diciembre, con un máximo en octubre. La estación seca se restringe entre enero y marzo, con el mínimo registrado en enero. El otro periodo seco, de corta duración ocurre en julio (Díaz de Pascual, 1993). Las especies vegetales predominantes del área de estudio incluyeron *Mangifera indica*, *Persea americana*, *Vismia baccifera*, *Syzygium jambos*, además de especies no identificadas de los géneros *Piper*, *Solanum*, *Cedrela*, *Tabebuia*, y otros representantes de las familias Araceae, Bromeliaceae, Cannaceae, Clusiaceae, Fabaceae, Heliconiaceae, Melastomataceae, Poaceae y Zingiberaceae.

Trabajo de campo

Los muestreos fueron realizados desde enero a septiembre del año 2016, dos veces por mes, durante noches con distinta intensidad de luz lunar. La selección de las noches de muestreo se realizó empleando como criterio el porcentaje de la cara iluminada de la luna (95-100% para luna llena y 0-5% para luna nueva), el cual fue consultado empleando el programa *MoonPhase-The Southern Hemisphere* versión 3.3. Realizamos un total de 14 salidas de campo (182 horas de muestreo); 7 salidas en cada periodo de fase lunar, empleando siempre la misma cantidad de redes de neblina durante todo el estudio.

Los murciélagos fueron capturados empleando redes de neblina (Avinet) de 12 m de largo x 2.5 m de ancho y de 6 m de largo x 2.5 m de ancho, ubicadas a 30-40 cm por encima del nivel del suelo. Se colocaron dos redes por salida, que estuvieron abiertas durante 13 horas (desde las 18:00 h hasta 07:00 h del día siguiente) y revisadas regularmente cada 20 minutos. Registramos medidas corporales estándar (Brunet-Rossini y Wilkinson, 2009; Racey, 2009) y marcamos los individuos en el antebrazo (Kunz y Weise, 2009) usando anillos numerados de aluminio anodizado (Gey Band y Tag Co., Norristown, PA, USA, size 4, Style 374) para evi-

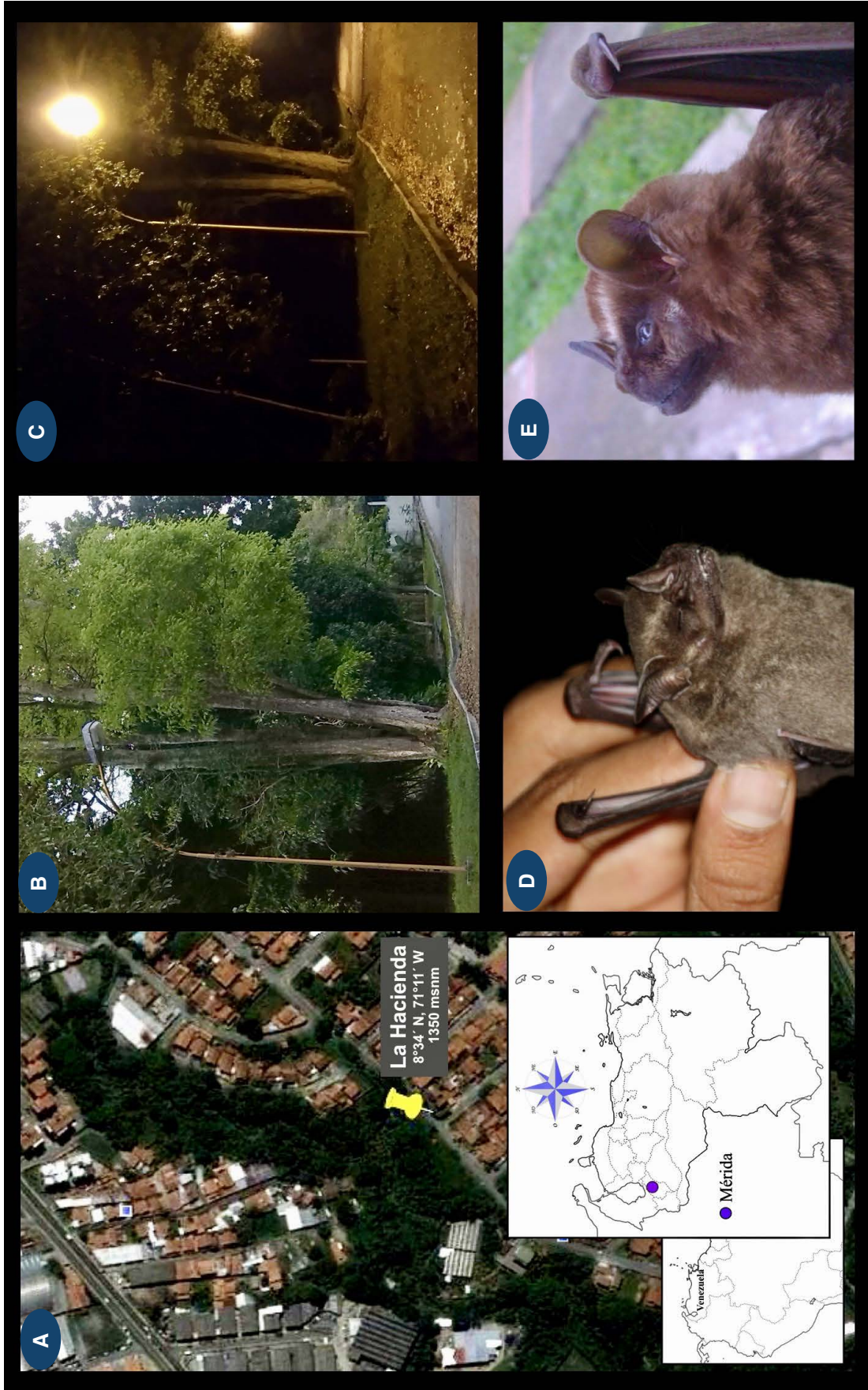


Figura 1. Parche de vegetación secundaria al margen de la Urbanización “La Hacienda” (Mérida), donde ocurrieron las capturas (A), vista diurna de la localidad (B), vista nocturna de la localidad con iluminación artificial (ver discusión) (C), y especies estudiadas, *Artibeus planirostris* (D) y *A. lituratus* (E). Fotos: B y C (M. Muñoz-Romo), D y E (J. M. Hoyos-Díaz).

tar sobreestimar el registro de los individuos con posibles recapturas. Todos los murciélagos fueron liberados una vez medidos, identificados y marcados. Para la identificación general usamos la clave de Linares (1998), lo cual nos permitió distinguir entre *A. lituratus* y *A. jamaicensis*. En relación con esta última especie, Larsen *et al.* (2007) indicaron que, para esta localidad, se trataría de *A. planirostris* según el análisis de datos moleculares, por lo cual nos referiremos a *A. planirostris* en este trabajo. La captura, manipulación y procesamiento de los murciélagos se realizó siguiendo los protocolos conocidos para el manejo e investigación de mamíferos (Sikes *et al.*, 2011).

La prueba de Shapiro-Wilk fue empleada para evaluar la normalidad de las variables (Daniel y Cross, 2013) y el número de individuos por especie capturados por hora entre noches de luna llena y de luna nueva fue comparado a través de la prueba U de Mann-Whitney (Daniel y Cross, 2013; Field, 2009) que compara las medianas en ausencia de normalidad en las variables estudiadas. Para determinar las asociaciones entre especies y tipo de luna se utilizó la prueba Exacta de Fisher (Daniel y Cross, 2013). Los cálculos fueron realizados con PAST (Hammer *et al.*, 2001) y R (R Core Team, 2021) y los resultados se consideraron significativos con $p < 0.05$.

RESULTADOS

Capturamos 45 individuos, 27 de *A. planirostris* (≈ 40 g y A: 60 mm) y 18 de *A. lituratus* (≈ 70 g y A: 70 mm; Figura 1D y 1E) y no obtuvimos ninguna recaptura. Considerando ambas especies, en las noches de luna nueva capturamos el doble de individuos (*i.e.*, 30) que en noches de luna llena (*i.e.*, 15). Capturamos mayor número

de individuos de *A. planirostris* en los períodos de luna nueva, mientras que el número de capturas de *A. lituratus* en ambas fases lunares fue similar. En ambas fases lunares capturamos proporciones equivalentes de machos y hembras de *A. planirostris* e invariablemente más machos que hembras de *A. lituratus* (Cuadro 1).

Para *A. planirostris*, capturamos casi el triple de individuos en luna nueva (20) que en luna llena (7), pero el número promedio de capturas no difirió significativamente entre noches de luna llena y luna nueva ($U=52$, $Z=1.7971$, $p=0.079$). En ambas fases lunares se observó un momento de alta actividad para *A. planirostris* durante la primera mitad de la noche, pero en condiciones de luna llena absolutamente todos los individuos fueron capturados antes de la medianoche, mientras que en condiciones de luna nueva se observó actividad después de la medianoche e incluso al amanecer (Figura 2A).

No encontramos diferencias significativas en las capturas de *A. lituratus* entre noches de luna llena y luna nueva ($U=84$, $Z=0.000$, $p=1.000$). Para esta especie observamos dos momentos de actividad tanto en luna llena como en luna nueva (Figura 2B). En ambos casos, el primer momento de actividad ocurre antes de la medianoche, y el segundo después de la medianoche en el periodo entre las 03:00 h y las 05:59 h. Durante luna llena capturamos más individuos antes de medianoche y un individuo después de ésta, mientras que en luna nueva capturamos sólo dos individuos antes de medianoche y la mayoría de las capturas ocurrió después de medianoche (Figura 2B). Ninguna de las dos especies es activa durante dos horas nocturnas, entre la 1:00 y las 2:59 h.

Al comparar las capturas de ambas especies por el tipo de noche (*i.e.*, luna llena vs luna

Cuadro 1. Número total de hembras y machos capturados de *A. planirostris* y *A. lituratus* en los dos periodos de fase lunar.

Especie	Sexo	Luna Llena		Luna Nueva	
		<i>Artibeus planirostris</i>	<i>Artibeus lituratus</i>	<i>Artibeus planirostris</i>	<i>Artibeus lituratus</i>
	Machos	3	7	11	8
	Hembras	4	1	9	2

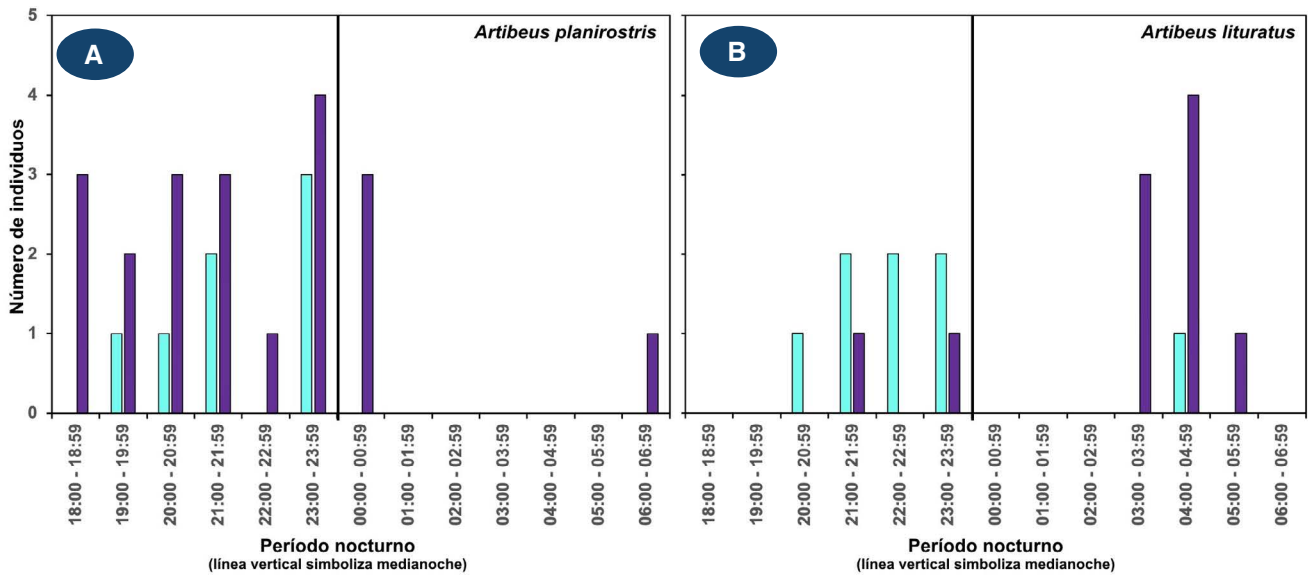


Figura 2. Número de individuos de *A. planirostris* (A) y *A. lituratus* (B) capturados durante la noche, indicando su actividad durante períodos de luna llena (azul) y luna nueva (púrpura), en el parche boscoso estudiado en Mérida, Venezuela.

nueva), tampoco se encontró asociación entre los dos factores (prueba exacta de Fisher, $p=0.218$), indicando que no hay una especie predominante en fase de luna llena o luna nueva. Sin embargo, al comparar la actividad de cada especie antes o después de medianoche se observó que, *A. planirostris* no modificó su distribución con las horas (prueba exacta de Fisher, $p=0.545$), pero *A. lituratus* sí modificó su patrón de actividad de forma que, en noches de luna llena, fue más frecuente antes de la medianoche mientras que en noches de luna nueva presentó mayor frecuencia después de medianoche (prueba exacta de Fisher, $p=0.015$).

DISCUSIÓN

En este trabajo se observó que la actividad de los murciélagos frugívoros estudiados tiende a concentrarse principalmente en la primera mitad de la noche en condiciones de mayor luminosidad (luna llena), lo cual es consistente con lo señalado para estas y otras especies de murciélagos neotropicales (Mello *et al.*, 2013; Zeppeini *et al.*, 2017). Aunque se obtuvo el doble de capturas durante luna nueva considerando ambas especies, la diferencia no resultó estadísticamente significativa presumiblemente debido

al efecto de aquellas horas sin capturas cuyos valores correspondientes (*i.e.*, 0) disminuyen el promedio y la mediana del total de capturas.

Aunque no observamos diferencias estadísticamente significativas en la actividad de *A. planirostris* durante las dos fases lunares, obtener casi el triple de las capturas en condiciones de mayor oscuridad sería un indicador de que la intensidad de luz lunar afecta su actividad. Por ello, es indispensable continuar el estudio de la actividad de estos murciélagos, mejorando el tamaño muestral en la localidad e incorporando nuevos lugares de muestreo. Por otro lado, aunque el número de capturas en las dos fases lunares fue similar para *A. lituratus*, encontramos que su actividad parece diferir dependiendo de la fase lunar: un mayor número de individuos fue capturado después de la medianoche en condiciones de mayor oscuridad (luna nueva), mientras que lo mismo ocurrió durante noches luminosas (luna llena) pero antes de la medianoche. Obtener proporciones sexuales equivalentes en las capturas indicaría que, en general, ambos sexos de *A. planirostris* estarían activos en la localidad de estudio, mientras que sólo lo estarían los machos de *A. lituratus*. En relación con las hembras de esta especie, presumiblemente se desplacen a otros lugares de refugio

y/o alimentación más distanciados del lugar de muestreo. Esta diferencia interespecífica en proporción sexual requiere ser estudiada con mayor detalle para confirmar y entender la segregación sexual observada en *A. lituratus* en la localidad de estudio.

Es importante señalar que obtuvimos pocas capturas durante este estudio, en relación con la alta frecuencia de capturas observada previamente en la misma localidad (Villalba-Alemán, 2015; Villalba-Alemán *et al.*, 2020). Estas diferencias se podrían atribuir al efecto negativo de los bombillos de iluminación artificial instalados (ver Figura 1C), sin previo aviso, entre los muestreos previos (Villalba-Alemán, 2015) y los muestreos de este estudio (Hoyos-Díaz, 2017) en el margen del parche boscoso donde fueron capturados los murciélagos (Hoyos-Díaz *et al.*, 2018). El efecto adverso de la luz artificial en la actividad de los murciélagos frugívoros ha sido documentado previamente (Lewanzik y Voigt, 2014).

El término ‘fobia lunar’ en los murciélagos define un comportamiento de disminución de actividad en condiciones de alta luminosidad durante la fase de luna llena, que reduce el riesgo de depredación al disminuir la probabilidad de ser detectados por depredadores (Morrison, 1978). Sin embargo, en murciélagos insectívoros la reducción de su actividad en noches de mayor luminosidad, también se ha asociado a la menor disponibilidad de sus presas (Lang *et al.*, 2006). En general, la alta intensidad de luz lunar parece estar asociada a la reducción general de la actividad de los murciélagos (Crespo *et al.*, 1972; Erkert, 1974; Haeussler y Erkert, 1978; Morrison, 1978; Morrison, 1980b; Nair *et al.*, 1998; Elangovan y Marimuthu, 2001; Meyer *et al.*, 2004; Börk, 2006; Esbérard, 2007; Sudhakaran y Doss, 2012; Mello *et al.*, 2013; Perks y Goodenough, 2020; Murugavel *et al.*, 2021), aunque también se ha reportado un efecto nulo o la estimulación de la misma (Negraeff y Brigham, 1995; Gannon y Willig, 1997; Hecker y Brigham, 1999; Karlsson *et al.*, 2002; Russo y Jones, 2003; Thies *et al.*, 2006; Holland *et al.*, 2011; Appel *et al.*, 2017; Hařat *et al.*, 2018; Appel *et al.*, 2019; Musila *et al.*, 2019; Murugavel *et al.*, 2021).

El fenómeno de fobia lunar ha sido reportado tanto para *A. jamaicensis* (*i.e.*, ahora *A. planirostris* en parte de su distribución) como para *A.*

lituratus (Erkert, 1974; Haeussler y Erkert, 1978; Morrison, 1978; Morrison, 1980b; Handley y Morrison, 1991; Esbérard, 2007; Mello *et al.*, 2013). Un meta-análisis global que incluyó once estudios sobre fobia lunar entre 1982 y 2011 indicó que este comportamiento es común en los murciélagos, especialmente del trópico, y afecta más a las especies que forrajean sobre la superficie del agua y el dosel del bosque, como los grandes frugívoros del género *Artibeus* (Saldaña-Vázquez y Munguía-Rosas, 2013). Esto puede deberse a que en estos ambientes, los murciélagos serían más visibles durante las noches más iluminadas, y correrían un mayor riesgo de depredación (Saldaña-Vázquez y Munguía-Rosas, 2013). Esta observación es consistente con la ausencia de fobia lunar en *A. jamaicensis* en Puerto Rico, atribuible a la empobrecida fauna de depredadores nocturnos en Las Antillas respecto a otras regiones neotropicales (Rodríguez-Durán y Vázquez, 2001). Adicionalmente, como *A. planirostris* y *A. lituratus* se alimentan de frutos que pueden concentrarse en unos pocos árboles por noche, esto los podría convertir en una fuente de alimento predecible para sus depredadores, y disminuir su actividad en noches más iluminadas (Haeussler y Erkert, 1978) reduciría el riesgo de depredación (Morrison, 1978).

Patrones consistentes con nuestras observaciones han sido reportados para *A. planirostris*, *A. lituratus* y otras especies frugívoras en diferentes regiones neotropicales (Brown, 1968; La Val, 1970; Bernard, 2002; Aguiar y Marinho-Filho, 2004; Ortêncio *et al.*, 2010; Zeppelini *et al.*, 2017; Verde *et al.*, 2018): ambas especies fueron capturadas durante todo el periodo nocturno, con pequeñas variaciones en el número de individuos y uno o dos máximos de actividad en varios momentos de la noche. Con respecto a *A. planirostris* capturamos individuos desde el inicio del anochecer hasta después de la medianoche y un individuo al amanecer. En relación con *A. lituratus*, capturamos individuos en dos momentos de la noche, uno desde el inicio de ésta hasta la medianoche y el otro después de la medianoche, incluyendo el amanecer. En general, pudimos observar uno o dos momentos de alta actividad para ambas especies, no restringida a ciertas horas nocturnas, puesto que capturamos murciélagos durante toda la noche excepto durante un lapso de dos horas (1:00-2:59 h) en la madrugada.

El patrón general de actividad observado en *A. planirostris* y *A. lituratus* en la localidad de estudio, abarcando gran parte del periodo nocturno, podría estar relacionado con los hábitos tróficos de estos murciélagos. Por ser los frutos alimentos bajos en energía (con respecto a otros recursos consumidos por los murciélagos), que contienen gran cantidad de carbohidratos y pocas proteínas (Morrison, 1980a; Herbst, 1986; Fleming, 1988; Kunz y Díaz, 1995; Dempsey, 2004), se esperaría que los murciélagos frugívoros tuvieran tiempos de forrajeo prolongados que les permitan mantener los altos requerimientos energéticos asociados al vuelo (Bernard, 2002). El momento de alta actividad previo a la medianoche en ambas especies, podría deberse tanto a una mayor inversión en la búsqueda y consumo de alimento al inicio de la noche, después del periodo prolongado de descanso diurno sin alimentarse (Muñoz-Romo y Herrera, 2010), como a la presión de la reducción de los frutos durante la noche (Marinho-Filho y Sazima, 1989; Aguiar y Marinho-Filho, 2004), o a su sensibilidad diferencial a la luminosidad (Haeussler y Erkert, 1978).

Las diferencias en los patrones de actividad de especies de murciélagos frugívoros neotropicales filogenéticamente relacionadas y/o ecológicamente similares, han sido atribuidas a disminuir la competencia interespecífica (La Val, 1970; Reis, 1984; Trajano, 1984; Zeppelini *et al.*, 2017). Sin embargo, debido a que los frutos no son un recurso rápidamente renovable y los que son consumidos al inicio de la noche, no son remplazados durante el mismo período nocturno (Marinho-Filho y Sazima, 1989; Aguiar y Marinho-Filho, 2004), las diferencias temporales en los patrones de actividad sólo reducirían la competencia directa por interferencia durante el forrajeo (Heithaus *et al.*, 1975; Bonaccorso, 1975). Si excluimos la interferencia causada por la luz lunar y nos restringimos a analizar la actividad nocturna en noches oscuras (luna nueva), existe una separación de la actividad entre ambas especies en la localidad de estudio, pues *A. planirostris* se mantiene activo durante la primera mitad de la noche, y *A. lituratus* parece ser más activo entre las 3:00 h y las 04:59 h, pese a haber sido capturado ocasionalmente durante la primera mitad de la noche. Esto podría deberse a que *A. lituratus* es un murciélago con una masa corporal promedio 15 gramos mayor que la correspondiente a *A. planirostris*, lo cual se

traduciría en una demanda energética presumiblemente más elevada que hace imprescindible su actividad antes del amanecer (Zeppelini *et al.*, 2017).

Algunos estudios no encontraron diferencias en los patrones de actividad de especies del género *Artibeus* (Marinho-Filho y Sazima, 1989; Aguiar y Marinho-Filho, 2004; Zeppelini *et al.*, 2017). Por ejemplo, al evaluar la coexistencia de *A. lituratus* y *A. planirostris* en la sabana brasileña, se encontró que tanto las diferencias en la dieta como las diferencias morfológicas interespecíficas facilitan dicha coexistencia, y no su actividad nocturna (Amaral *et al.*, 2016). Igualmente, el mayor tamaño corporal de *A. lituratus* junto con la relación tamaño/peso de los frutos consumidos por los murciélagos (Heithaus *et al.*, 1975; Bonaccorso, 1975), podría influir en la explotación de recursos tróficos diferentes en nuestra localidad de estudio (Muñoz-Romo y Herrera, 2010; Duque-Marquez y Muñoz-Romo, 2015) y de este modo, posibilitar la coexistencia de estas especies congénicas. Investigaciones detalladas sobre la dieta de ambas especies en la localidad de estudio serán indispensables para confirmar si estos murciélagos explotan los mismos recursos (Muñoz-Romo y Herrera, 2010; Duque-Marquez y Muñoz-Romo, 2015), y poder inferir sobre posibles mecanismos de coexistencia y disminución de competencia.

AGRADECIMIENTOS

Agradecemos a E. Villalba-Alemán, C. Araujo, O. Manrique, G. Barrios, V. Quintero e I. Lara por la valiosa asistencia durante los muestreos de este estudio, y a Lourdes Suárez y Paolo Ramoni-Perazzi por la invaluable asesoría estadística.

LITERATURA CITADA

- Aguiar, L.M.D.S. 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 Zoologia*, 21:385-390.
- Amaral, T.S., L.M. Macário y L.M.D.S. Aguiar. 2016. Testing the coexistence of *Artibeus lituratus* and *A. planirostris* in a Neotropical savanna. *Acta Chiropterologica*, 18:441-449.

- Appel, G., A. López-Baucells, W.E. Magnusson y P.E.D. Bobrowiec. 2017. Aerial insectivorous bat activity in relation to moonlight intensity. *Mammalian Biology*, 85:37-46.
- Appel, G., A. López-Baucells, W.E. Magnusson y P.E.D. Bobrowiec. 2019. Temperature, rainfall, and moonlight intensity effects on activity of tropical insectivorous bats. *Journal of Mammalogy*, 100:1889-1900.
- Bernard, E. 2002. Diet, activity and reproduction of bat species (Mammalia, Chiroptera) in Central Amazonia, Brazil. *Revista Brasileira de Zoologia*, 19:173-188.
- Bonaccorso, F.J. 1975. *Foraging and reproductive ecology of a community of bats in Panama*. [Tesis Doctoral]. Universidad de Florida.
- Börk, K.S. 2006. Lunar phobia in the greater fishing bat *Noctilio leporinus* (Chiroptera: Noctilionidae). *Revista de Biología Tropical*, 54:1117-1123.
- Brown, J. H. 1968. Activity patterns of some neotropical bats. *Journal of Mammalogy*, 49, 754-757.
- Brunet-Rossini, A.K. y G.S. Wilkinson. 2009. Methods for estimating age in bats and study on senescence in bats. Pp. 315-326, en: *Ecological and behavioral methods for the study of bats* (Kunz, T.H. y S. Parsons, eds.) 2nd edition. Johns Hopkins University Press, Baltimore, Maryland.
- Camargo, M.M.G. y O.A. Guerrero. 1997. Repercusiones ambientales significativas en la ciudad de Mérida, Venezuela. *Geoenseñanza*, 2:107-126.
- Crespo, R.F., S.B. Linhart, R.J. Burns y G.C. Mitchell. 1972. Foraging behavior of the common vampire bat related to moonlight. *Journal of Mammalogy*, 53:366-368.
- Daniel, W.W. y C.L. Cross. 2013. *Biostatistics: A Foundation for Analysis in the Health Sciences* (10th). Wiley.
- Dempsey, J.L. 2004. Fruit bats: nutrition and dietary husbandry. *Nutrition Advisory Group Handbook*, 14:1-17.
- Díaz de Pascual, A. 1993. Caracterización del hábitat de algunas especies de pequeños mamíferos de la selva nublada de Monte Zerpa, Mérida. *Ecotrópicos*, 6:1-9.
- Duque-Márquez, A. y M. Muñoz-Romo. 2015. Registro máximo de carga de fruto en murciélagos frugívoros: *Artibeus lituratus* (Chiroptera: Phyllostomidae). *Revista Mexicana de Mastozoología*, 5(1):40-44. DOI: [10.22201/ie.20074484e.2015.5.1](https://doi.org/10.22201/ie.20074484e.2015.5.1)
- Elangovan, V. y G. Marimuthu. 2001. Effect of moonlight on the foraging behaviour of a megachiropteran bat *Cynopterus sphinx*. *Journal of Zoology*, 253:347-350.
- Erkert, H.G. 1974. Der Einfluß des Mondlichtes auf die Aktivitätsperiodik nachtaktiver Säugetiere. *Oecologia*, 14:269-287.
- Esbérard, C.E. 2007. Influência do ciclo lunar na captura de morcegos Phyllostomidae. *Iheringia. Série Zoologia*, 97:81-85.
- Field, A.P. 2009. *Discovering statistics using SPSS: And sex, drugs and rock «n» roll* (3rd ed). SAGE Publications.
- Fleming T.H. 1988. *The short-tailed fruit bat: a study in plant-animal interactions*. University of Chicago Press, Chicago, Illinois.
- Gannon, M.R. y M.R. Willig. 1997. The effect of lunar illumination on movement and activity of the red fig-eating bat (*Stenoderma rufum*). *Biotropica*, 29:525-529.
- Haeussler, U. y H. Erkert. 1978. Different direct effects of light intensity on the entrained activity rhythm in neotropical bats (Chiroptera, Phyllostomidae). *Behavioural Processes*, 3:223-239.
- Hałat, Z., D.K. Dechmann, M. Zegarek, A.E.J. Visser e I. Ruczyński. 2018. Sociality and insect abundance affect duration of nocturnal activity of male parti-colored bats. *Journal of Mammalogy*, 99:1503-1509.
- Hammer, O., D.A.T. Harper y P.D. Ryan. 2001. PAST: Paleontological Statistics Software Package for Education and Data Analysis. *Palaeontologia Electronica*, 4:9.

- Handley Jr, C.O. y D.W. Morrison. 1991. Foraging Behavior. Pp. 137-140, en: *Demography and natural history of the common fruit bat, Artibeus jamaicensis, on Barro Colorado Island, Panama* (Handley Jr, C.O., D.E. Wilson y A.L. Gardner, eds.). Smithsonian Contributions to Zoology.
- Hecker, K.R. y R.M. Brigham. 1999. Does moonlight change vertical stratification of activity by forest-dwelling insectivorous bats? *Journal of Mammalogy*, 80:1196-1201.
- Heithaus, E.R., T.H. Fleming y P.A. Opler. 1975. Foraging patterns and resource utilization in seven species of bats in a seasonal tropical forest. *Ecology*, 56:841-854.
- Herbst, L.H. 1986. The role of nitrogen from fruit pulp in the nutrition of the frugivorous bat *Carollia perspicillata*. *Biotropica*, 18:39-44.
- Holland, R.A., C.F. Meyer, E.K.V. Kalko, R. Kays y M. Wikelski. 2011. Emergence time and foraging activity in Pallas' mastiff bat, *Molossus molossus* (Chiroptera: Molossidae) in relation to sunset/sunrise and phase of the moon. *Acta Chiropterologica*, 13:399-404.
- Hoyos-Díaz, J.M. 2017. *Patrón de actividad nocturna en los murciélagos frugívoros Artibeus jamaicensis y A. lituratus en una localidad de Los Andes venezolanos*. Tesis de Licenciatura en Biología. Facultad de Ciencias, Universidad de Los Andes, Mérida, Venezuela.
- Hoyos-Díaz, J.M., E. Villalba-Alemán, P. Ramoni-Perazzi y M. Muñoz-Romo. 2018. Impact of artificial lighting on capture success in two species of frugivorous bats (Chiroptera: Phyllostomidae) in an urban locality from the Venezuelan Andes. *Mastozoología Neotropical*, 25:473-478.
- Karlsson, B.L., J. Eklöf y J. Rydell. 2002. No lunar phobia in swarming insectivorous bats (family Vespertilionidae). *Journal of Zoology*, 256:473-477.
- Kunz, T.H. 1982. *Ecology of bats*. New York: Plenum Press.
- Kunz, T.H. y C.A. Diaz. 1995. Folivory in fruit-eating bats, with new evidence from *Artibeus jamaicensis* (Chiroptera: Phyllostomidae). *Biotropica*, 27:106-120.
- Kunz, T.H. y L.F. Lumsden. 2003. Ecology of cavity and foliage roosting bats. Pp. 3-89, en: *Bat Ecology* (Kunz, T.H. y M.B. Fenton, eds.). University of Chicago Press, Chicago.
- Kunz, T.H. y C.D. Weise. 2009. Methods and devices for marking bats. Pp. 36-56, en: *Ecological and behavioral methods for the study of bats* (Kunz, T.H. y S. Parsons, eds.). 2nd edition. Johns Hopkins University Press, Baltimore, Maryland.
- La Val, R.K. 1970. Banding returns and activity periods of some Costa Rican bats. *The Southwestern Naturalist*, 15:1-10.
- Lang, A.B., E.K.V. Kalko, H. Römer, C. Bockholdt y D.K. Dechmann. 2006. Activity levels of bats and katydids in relation to the lunar cycle. *Oecologia*, 146:659-666.
- Larsen, P.A., S.R. Hooper, M.C. Bozeman, S.C. Pedersen, H.H. Genoways, C.J. Phillips, D.E. Pumo, y R.J. Baker. 2007. Phylogenetics and phylogeography of the *Artibeus jamaicensis* Complex based on Cytochrome-b DNA sequences. *Journal of Mammalogy*, 88:712-727.
- Lewanzik, D. y C.C. Voigt. 2014. Artificial light puts ecosystem services of frugivorous bats at risk. *Journal of Applied Ecology*, 51:388-394.
- Linares, O. 1998. *Mamíferos de Venezuela*. Sociedad Conservacionista Audubon de Venezuela & British Petroleum, Caracas.
- Marinho-Filho, J.S. e I. Sazima. 1989. Activity patterns of six phyllostomid bat species in southeastern Brazil. *Revista Brasileira de Biologia*, 49:777-782.
- Mello, M.A., E.K.V. Kalko y W.R. Silva. 2013. Effects of moonlight on the capturability of frugivorous phyllostomid bats (Chiroptera: Phyllostomidae) at different time scales. *Zoologia (Curitiba)*, 30:397-402.
- Meyer, C.F., C.J. Schwarz y J. Fahr. 2004. Activity patterns and habitat preferences of insectivorous bats in a West African forest-

- savanna mosaic. *Journal of Tropical Ecology*, 20:397-407.
- Molles Jr., M.C. y A.A. Sher. *Ecology: concepts and applications*. 8th Edition. McGraw-Hill Education, New York.
- Morrison, D.W. 1978. Lunar phobia in a Neotropical fruit bat, *Artibeus jamaicensis* (Chiroptera: Phyllostomidae). *Animal Behavior*, 26:852-855.
- Morrison, D.W. 1980a. Efficiency of food utilization by fruit bats. *Oecologia*, 45:270-273.
- Morrison, D.W. 1980b. Foraging and day-roosting dynamics of canopy fruit bats in Panama. *Journal of Mammalogy*, 61:20-29.
- Muñoz-Romo, M. 2006. Ethogram and diurnal activities of a colony of *Artibeus lituratus* (Phyllostomidae: Stenodermatinae). *Acta Chiropterologica*, 8:231-238.
- Muñoz-Romo, M. y E.A. Herrera. 2003. Leaf modifying behavior in *Artibeus lituratus*. *Acta Chiropterologica*, 5:273-276.
- Muñoz-Romo, M. y E.A. Herrera. 2010. Observations on the feeding behavior of the great fruit-eating bat, *Artibeus lituratus* (Chiroptera: Phyllostomidae). *Revista Mexicana de Mastozoología*, 14:51-58.
- Muñoz-Romo, M., E.A. Herrera y T.H. Kunz. 2008. Roosting behavior and group stability of the big fruit-eating bat *Artibeus lituratus* (Chiroptera: Phyllostomidae). *Mammalian Biology*, 73:214-221.
- Murray, S.W. y A. Kurta. 2004. Nocturnal activity of the endangered Indiana bat (*Myotis sodalis*). *Journal of Zoology*, 262:197-206.
- Murugavel, B., A. Kelber y H. Somanathan, H. 2021. Light, flight and the night: effect of ambient light and moon phase on flight activity of pteropodid bats. *Journal of Comparative Physiology A*, 207:59-68.
- Musila, S., W. Bogdanowicz, R. Syingi, A. Zuhura, P. Chylarecki y J. Rydell. 2019. No lunar phobia in insectivorous bats in Kenya. *Mammalian Biology*, 95:77-84.
- Nair, N.G., V. Elangovan y R. Subbaraj. 1998. Influence of moonlight on the foraging behaviour of the Indian short-nosed fruit bat *Cynopterus sphinx*: radio-telemetry studies. *Current Science*, 74:688-689.
- Negraeff, O.E. y R.M. Brigham. 1995. The influence of moonlight on the activity of little brown bats (*Myotis lucifugus*). *Zeitschrift für Säugetierkunde*, 60:330-336.
- Ortega, J. y I. Castro-Arellano. 2001. *Artibeus jamaicensis*. *Mammalian Species*, 662:1-9.
- Ortêncio Filho, H., N.R. Reis y C.V. Minte-Vera. 2010. Time and seasonal patterns of activity of phyllostomid in fragments of a stationnal semidecidual forest from the Upper Paraná River, Southern Brazil. *Brazilian Journal of Biology*, 70:937-945.
- Perks, S.J. y A.E. Goodenough. 2020. Abiotic and spatiotemporal factors affect activity of European bat species and have implications for detectability for acoustic surveys. *Wildlife Biology*, 2020:1-8.
- R Core Team. 2021. R: A language and environment for statistical computing. (2021.09.0+351). R Foundation for Statistical Computing. <https://www.R-project.org/>
- Racey, P.A. 2009. Reproductive assessment of bats. Pp. 249-264, en: *Ecological and behavioral methods for the study of bats* (Kunz, T.H. y S. Parsons, eds.). 2nd edition. Johns Hopkins University Press, Baltimore, Maryland.
- Reis, N.D. 1984. Estrutura de comunidade de morcegos na região de Manaus, Amazonas. *Revista Brasileira de Biologia*, 44:247-254.
- Rodríguez-Durán, A. y R. Vázquez. 2001. The bat *Artibeus jamaicensis* in Puerto Rico (West Indies): seasonality of diet, activity, and effect of a hurricane. *Acta Chiropterologica*, 3:53-61.
- Russo, D. y G. Jones. 2003. Use of foraging habitats by bats in a Mediterranean area determined by acoustic surveys: conservation implications. *Ecography*, 26:197-209.
- Saldaña-Vázquez, R.A. y M.A. Munguía-Rosas. 2013. Lunar phobia in bats and its ecological

- correlates: a meta-analysis. *Mammalian Biology*, 78:216-219.
- Sikes, R.S., W.L. Gannon y The Animal Care and Use Committee of the American Society of Mammalogists. 2011. Guidelines of the American Society of Mammalogists for the use of wild mammals in research. *Journal of Mammalogy*, 92:235-253.
- Simmons, N.B. y A.L. Cirranello. 2022. Bat Species of the World: A taxonomic and geographic database. Accessed on 10/01/2022 (<https://batnames.org/>).
- Sudhakaran, M.R. y P.S. Doss. 2012. Food and foraging preferences of three pteropodid bats in southern India. *Journal of Threatened Taxa*, 4:2295-2303.
- Thies, W., E.K.V. Kalko y H.U. Schnitzler. 2006. Influence of environment and resource availability on activity patterns of *Carollia castanea* (Phyllostomidae) in Panama. *Journal of Mammalogy*, 87:331-338.
- Trajano, E. 1984. Ecología de populações de morcegos cavernícolas em uma região cárstica do sudeste do Brasil. *Revista brasileira de Zoologia*, 2:255-320.
- Verde, R.S., R.C. Silva y A.M. Calouro. 2018. Activity patterns of frugivorous phyllostomid bats in an urban fragment in southwest Amazonia, Brazil. *Iheringia. Série Zoologia*, 108:1-7.
- Villalba-Alemán, E. 2015. *Caracterización de perfiles hematológicos de varias especies de murciélagos del estado Mérida y sus alrededores*. Tesis de Licenciatura en Biología. Facultad de Ciencias, Universidad de Los Andes, Mérida, Venezuela.
- Villalba-Alemán, E., X.E. Bustos, G. Crisante, R. De Jesús, J. Mata, F. Pereira y M. Muñoz-Romo. 2020. Hematological characterization of common bats in urban areas from Merida (Venezuela), and observations on possible hemopathogens. *Acta Chiropterologica*, 22:449-459.
- Zeppelini, C.G., I. Jerônimo, K.M.C. Rego, M.P.A. Fracasso y L.C.S. Lopez. 2017. Description of whole-night activity patterns for Neotropical bat species. *Acta Chiropterologica*, 19:155-160.