

UNIVERSIDAD DE COSTA RICA

SISTEMA DE ESTUDIOS DE POSGRADO

EFECTO DE LA DISPONIBILIDAD DE REFUGIOS EN LA
DISTRIBUCIÓN ESPACIAL DEL MURCIÉLAGO DE
VENTOSAS, *THYROPTERA TRICOLOR*

Tesis sometida a la consideración de la Comisión del Programa de Estudios de
Posgrado en Biología para optar al grado y título de Maestría Académica en
Biología

SILVIA ELENA CHAVES RAMÍREZ

Ciudad Universitaria Rodrigo Facio, Costa Rica

2022

DEDICATORIA

Este esfuerzo se lo dedico a mi familia que siempre ha sido un apoyo incalculable durante todo este proceso académico y en todas las aventuras que he atravesado en mi vida hasta el día de hoy. Gracias por estar ahí en los momentos más difíciles y en los más alegres. Estela, Eduardo, Ale, José, Amanda, Gaby y Zaulito cada una y uno de ustedes han aportado muchas cosas positivas de lo que hoy soy y quiero ser para este mundo, gracias por existir.

Dedico este trabajo a los bosques que me han permitido recorrerles, aprender, ser feliz y mantener vivo mi corazón desde mi infancia.

AGRADECIMIENTOS

La gratitud que siento hoy y durante todo mi trabajo se la debo a muchísimas personas. Quiero agradecer a Gloriana Chaverri y a María Sagot por motivarme a realizar esta investigación e impulsarme a seguir adelante con mis sueños. Desde la primera vez que tuve la oportunidad de conocerlas me dieron el empujón que necesitaba en un momento muy difícil de mi vida. Han sido un apoyo en muchos aspectos y he aprendido muchísimo de y con ustedes.

A mi tutora Gloriana, por toda dedicación al guiarme en este proceso. Por compartirme abiertamente todo su conocimiento, por permitirme involucrarme en sus proyectos y confiar en mis capacidades. Gracias también por apoyar mis proyectos personales. Por supuesto, por acogerme junto a Oscar en su hermosa casa. Por sobre todo, gracias por hacer de la ciencia y la academia un espacio seguro, brutalmente divertido.

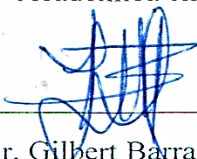
A Jorge Carballo, Mariela Sánchez, Hellen Solís, Nicole Rose y Katerina Wehe por toda la ayuda, risas y compañía brindada en el trabajo de campo, hicieron un excelente trabajo. A mis todas mis amigas y amigos del laboratorio: Paula Iturralde, Stanimira Deleva, Mariela Sánchez, Andrés Hernández, Willy Pineda y Cristian Castillo, gracias por todas las vivencias que hemos compartido en la cercanía y la virtualidad, por los cumpleaños, las risas, los llantos y los regaños de Glori. Cada una y uno de ustedes, con la diversidad que representan han mejorado mi investigación y mi trabajo como Biólogo.

A mi comité asesor por sus valiosas revisiones y comentarios para mejorar este trabajo

Agradezco a mi familia por todos los esfuerzos que han realizado por darme la oportunidad de ser y hacer los que siempre he soñado. Agradezco a mi pareja Jean P. Montero por ser una fuente de motivación constante y apoyarme siempre para alcanzar mis sueños. A mi amiga Georgina Gonzales y a mis Amikekos por ser siempre un apoyo aún en la distancia. A mi amigo Sebastián por ayudarme con la computadora.

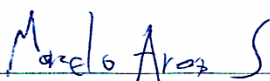
A todo el personal de Hacienda Barú quienes me acogieron con cariño durante todo el trabajo de campo y en especial a Blanca Mora Berrocal que fue una excelente compañía y ayuda.

“Esta tesis fue aceptada por la Comisión del Programa de Estudios de
Posgrado en Biología de la Universidad de Costa Rica,
como requisito parcial para optar al grado y título de Maestría
Académica en Biología”



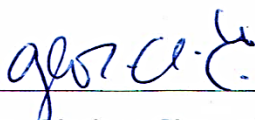
Dr. Gilbert Barrantes Montero

Representante del Decano del Sistema de Estudios de Posgrado



Dr. Marcelo Araya Salas

Representante del Director del Posgrado en Biología

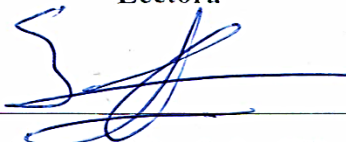


Dra. Gloriana Chaverri Echandi

Directora de Tesis

Dr. María Sagot Rodríguez

Lectora



Dr. Mauricio Fernández Otárola

Lector



Silvia Elena Chaves Ramírez

Candidata

ÍNDICE

DEDICATORIA	iii
AGRADECIMIENTOS	ii
RESUMEN	vi
LISTA DE CUADROS.....	viii
LISTA DE FIGURAS.....	ix
LISTA DE ABREVIATURAS	ix
INTRODUCCIÓN GENERAL	xiii
CAPITULO 1.	1
Introducción	2
Materiales y métodos	7
Resultados	13
Discusión.....	17
Bibliografía.....	21
CAPITULO 2.....	26
Introduction	27
Materials and Methods	30
Results.....	35
Discussion	39
Bibliography.....	43

RESUMEN

La disponibilidad de recursos puede influenciar los patrones de uso del espacio y comportamiento de las especies. Para especies especialistas en un recurso, la distribución y abundancia de este puede llevar a la competencia y, por lo tanto, a su defensa. *Thyroptera tricolor* es una especie de murciélago social que es especialista en la utilización de un refugio efímero; además, presenta modificaciones en sus extremidades que le impiden usar otro tipo de refugio. Por lo tanto, los refugios representan un recurso crítico y potencialmente defendible para esta especie. Se conoce que los grupos presentan fidelidad a un área determinada y que permanecen en pequeños ámbitos de descanso; pero además, los individuos de diferentes grupos no suelen compartir los refugios. Estas características han llevado a diversos investigadores a sugerir que *T. tricolor* es una especie territorial. Sin embargo, hasta la fecha ningún estudio se ha enfocado en el estudio que evalué la posibilidad de la territorialidad y se desconoce si esta especie exhibe comportamientos agonistas durante un contexto de defensa por los refugios.

En el primer capítulo evaluamos la posible territorialidad de grupos sociales de *T. tricolor* mediante el estudio del solapamiento entre ámbitos de descanso y la disponibilidad de hojas potenciales para el refugio. Determinamos el tamaño los ámbitos de descanso de grupos sociales de *T. tricolor* empleando el método de densidad de Kernel. Para lo anterior realizamos rastreos diarios de los grupos para registrar la ubicación geográfica del sitio donde se refugiaban. También determinamos la distribución y abundancia diaria de hojas tubulares adecuadas para el refugio dentro de cada territorio. Encontramos que los grupos ocupan ámbitos pequeños, los cuales presentan muy bajos o ningún solapamiento entre sí, especialmente cuando la densidad de hojas adecuadas para el descanso era intermedia. En valores bajos y altos de densidad de hojas los ámbitos de los grupos tendían a tener mayor solapamiento. Los patrones de espaciado que encontramos entre los grupos de *T. tricolor* coinciden con los esperados para múltiples especies territoriales. Nuestro estudio brinda nueva evidencia en apoyo de la existencia de territorialidad en *T. tricolor*.

En el segundo capítulo identificamos comportamientos agonísticos durante un contexto de defensa del refugio. También pusimos a prueba las hipótesis del “querido enemigo” y “vecino desagradable”. Realizamos experimentos para estudiar y determinar la existencia de

comportamientos agonísticos relacionados a la defensa del refugio en interacciones intragrupalas (grupos focales) e intergrupales (grupos focales e intrusos). Luego determinamos si existían diferencias en las respuestas de grupos focales al interactuar con grupos de intrusos cercanos y lejanos. Durante los experimentos identificamos persecuciones y la emisión de llamadas de agresivas. Encontramos también que los grupos focales emitían más llamadas de agresivas en interacciones intergrupales. Nuestros resultados sugieren que los grupos focales utilizan llamadas de agresivas como un mecanismo para defender los refugios y posiblemente sus áreas de descanso. No encontramos apoyo a ninguna de las hipótesis “querido enemigo” y “vecino desagradable”, ya que no encontramos diferencia en las respuestas de los grupos focales frente a intrusos cercanos y lejanos. Sugerimos que tanto los intrusos cercanos como lejanos podrían representar una amenaza similar para los grupos focales. Es posible que las respuestas de grupos de *T. tricolor* frente a diferentes intrusos estén mediadas por otros factores, como el tamaño del grupo, dominancia o sexo. Por lo tanto se necesitan más estudios para esclarecer este tema.

LISTA DE CUADROS

CAPÍTULO I

Cuadro 1. Grupo (G), tamaño del grupo método Jarman (TGJ), tamaño promedio (TGP), densidad promedio de hojas (DP), número de ubicaciones utilizadas para el cálculo de los ámbitos de descanso (NP), tamaño de los ámbitos de descanso (TT) y el porcentaje de solapamiento de ámbitos de descanso (S) de los grupos de *Thyroptera tricolor*.....11

CAPÍTULO II

Table 1. Number of records of behaviors studied during intra-group and inter-group interactions.....36

LISTA DE FIGURAS

CAPÍTULO I

- Figura 1.** Mapa del sitio de estudio dentro Refugio Nacional Mixto de Vida Silvestre Hacienda Barú. El área sombreada representa el área donde fueron monitoreados los grupos.....8
- Figura 2.** Ámbitos de descanso (50% EDK) para 11 grupos sociales de *Thyroptera tricolor* (polígonos coloreados) y la disponibilidad de hojas tubulares para refugio (triángulos) en el área de estudio. Los datos presentados aquí para la disponibilidad de refugios corresponden al conteo total de hojas en toda el área de estudio durante 20 muestreos realizados.....14
- Figura 3.** A) Tamaño de los ámbitos de descanso (ha) según el tamaño del grupo. B) Densidad promedio de hojas disponibles para refugio dentro los ámbitos de descanso según el tamaño del grupo. C) Número de hojas promedio disponibles según el tamaño del ámbito de descanso (ha).....15
- Figura 4.** Densidad de hojas disponibles para cada grupo en sus ámbitos de descanso. La grafica de violín indica la distribución de la densidad de hojas durante los muestreos, los puntos rojos indican la mediana de la densidad de hojas en cada grupo y las cajas muestran la variabilidad de la densidad de hojas entre los muestreos. Arriba se muestra la prueba estadística que utilizamos para determinar las diferencias en la densidad de hojas encontrada en los ámbitos de cada grupo, el valor de significancia p, coeficiente de confianza al 95% y el número de observaciones totales (n_{obs}).....16
- Figura 5.** Porcentaje de solapamiento entre los ámbitos de descanso según la densidad promedio de hojas tubulares para el refugio.....17

CAPÍTULO II

- Figure 1.** Graphic diagram for the intergroup interaction experiments. The focus group is located inside the refuge and the intruder group is represented by the pink bats that are flying outside the refuge..... 33
- Figure 2.** Responses of focal groups to intra- and interspecific interactions (nearby and distant intruders). The vertical axis shows the proportion according to the occurrence of the behaviors checking roost and enter/exist roost. Green represents the proportion of experiments in which a given behavior occurred, while purple represents the absence of that behavior in a given experiment.....37
- Figure 3.** Number of aggressive vocalizations during intra- and intergroup (nearby and distant) interactions. Sample sizes are shown below and statistical significance values are indicated above (***) $P < 0.001$, * $P < 0.05$).....38
- Figure 4.** Spacing behavior within roosts in *Thyroptera tricolor*. The observed behavior illustrates that members of the focal group aggregate near the bottom of the roost, while the intruder individual remains solitary and very close to the exit of the roost.....39
- Figure 5.** Spectrogram showing aggressive vocalization emitted by bats during the experiments.39
- Figure 6.** Classification of calls embedded in a 2D UMAP space where each point represents a call and the colors represent the manual classification of call types. Spectrograms and the number of observations for each type of call are shown.....39

LISTA DE ABREVIATURAS

Capítulo/ Chapter	Abreviatura/Abbreviation	Descripción/Description
I & II	Fig	Figura /Figure
I & II	SD	Desviación estandar/ Standard deviation
I & II	PIT	Tanspondedores intergados pasivos PIT
I & II	P	Valor de P / P value
I	Cm	Centímetros
I	Ha	Hectáreas
I	EDK	Estimación de Densidad de Kernel
I	TGJ	Tamaño del grupo método Jarman
I	TGP	Tamaño promedio del grupo
I	DP	Densidad promedio de hojas
I	NP	Número de ubicaciones
I	TA	Tamaño de los ámbitos de descanso Porcentaje de solapamiento de ámbitos de descanso
I	S	Estadísticamente no significativo/Not statistically significant
II	Ns	statistically significant
II	M	Metros/Meters
II	H	Horas/Hours
II	kHz	Frecuencia/Frecuency

		Aproximación y Proyección de Múltiplos uniformes /Uniform Multiples Approximation and Projection
II	UMAP	
		K – Vecino más cercano /K-Nearest Neighbor (KNN)
II	KNN	
II	ACC	Precisión/ Accuray

INTRODUCCIÓN GENERAL

Los recursos juegan un papel muy importante en cómo las especies utilizan el espacio e interactúan con sus congéneres (Langkilde, Lance, & Shine, 2005). Cuando los recursos escasean puede darse la competencia por estos (Birch, 1957). Además, si un recurso es crítico, los organismos pueden monopolizar áreas que contengan los recursos necesarios para su reproducción y supervivencia (Maher & Lott, 1995). Por lo tanto, la disponibilidad de los recursos puede modificar tanto el comportamiento como los patrones espaciales de los organismos (Grant, 1993; Langkilde, Lance, & Shine, 2005). Los cambios en la disponibilidad de recursos pueden promover la formación de grupos sociales y la existencia de territorialidad (Rubenstein, 1978; Mitchell & Powell, 2007; Cassini, 2013).

La territorialidad se ha definido clásicamente como la defensa o la exclusión de congéneres de sitios con recursos que son críticos para la reproducción y supervivencia (Maher & Lott, 2000). Para evaluar la exclusión territorial se ha utilizado ampliamente en el reino animal el estudio los ámbitos de hogar (Maher & Lott, 1995; Mitchell & Powell, 2000; Powell, 2004). Los ámbitos de hogar comprenden el área que utilizan los animales para realizar sus actividades diarias como la alimentación, reproducción y crianza, a excepción de las actividades de exploración (Burt, 1943). De modo que determinar los ámbitos de hogar permite identificar, dentro de éstos, sitios con recursos críticos para los animales y sus posibles territorios. (Burt, 1943). Estudiar el solapamiento de los ámbitos de hogar permite entonces identificar los patrones de espaciado entre animales que defienden o monopolizan un recurso (Mitchell & Powell, 2000; Powell, 2012).

Conocer los ámbitos de hogar además permite recabar información relevante para el desarrollo de estudios sobre comportamiento agonístico en la defensa territorial. Los animales territoriales a menudo exhiben comportamientos agonísticos para defender sus territorios de los intrusos (Kudryavtseva, 2000). Los comportamientos agonísticos pueden ir desde las amenazas, la agresión, hasta los comportamientos que buscan reducir el daño físico. Uno de los temas más estudiados sobre la territorialidad es la respuesta agonista hacia diferentes intrusos (Christensen & Radford, 2018). Estos estudios se han enfocado en entender cómo la distancia entre posibles competidores y, por tanto, el reconocimiento de los oponentes, puede afectar los niveles de

agresión que ocurre entre estos (Bull, Griffin, Bonnett, Gardner, & Cooper, 2001; Thorington & Weigl, 2011). Alrededor de esto se han planteado dos hipótesis principales: la teoría del querido enemigo y la del vecino desagradable (Christensen & Radford, 2018). La teoría del querido enemigo propone que los vecinos pueden representar una menor amenaza para los ocupantes de un territorio que intrusos lejanos o desconocidos (Fisher, 1954; Temeles, 1994; Tumulty, 2018). Contrariamente, la teoría del vecino desagradable propone que los intrusos vecinos pueden ser una mayor amenaza que los intrusos lejanos o desconocidos (Müller & Manser, 2007; Christensen & Radford, 2018).

La mayoría de estudios sobre la territorialidad y las respuestas hacia congéneres se han centrado en el estudio de los recursos alimenticios o reproductivos (Maher & Lott, 2000; Mitchell & Powell, 2007; Hof et al., 2012). Sin embargo, para animales altamente móviles y con hábitos nocturnos como los murciélagos, los refugios representan un recurso crítico para su supervivencia y pueden potencialmente afectar el uso del espacio y su comportamiento (Kunz, 1982). Para especies de murciélagos especialistas en los refugios, éstos últimos representan un recurso aún más limitante como en el caso de *Thyroptera tricolor* (Sagot & Chaverri, 2015). Esta es una especie de murciélago social que utiliza hojas en crecimiento del orden Zingiberales como único refugio (Findley & Wilson 1974; Chaverri & Kunz, 2011b). En *T. tricolor* presenta discos adhesivos en sus cuatro extremidades; esta modificación les permite adherirse a las superficies lisas de las hojas usadas como refugio (Riskin & Fenton, 2001). Sin embargo, estos murciélagos poseen garras muy pequeñas, lo cual les impide percharse sobre otras superficies (Riskin & Fenton, 2001). Por lo tanto, los refugios representan un recurso limitante y potencialmente defendible en esta especie (Chaverri & Kunz, 2011b).

Thyroptera tricolor es una especie de murciélago insectívoro que forma grupos sociales, conformados por 5 o 6 individuos de ambos sexos (Vonhof & Fenton, 2004; Chaverri & Kunz, 2011a; Sagot, Schöner, Jago, Razik, & Chaverri, 2018). Estos grupos presentan filopatría y permanecen estables por largos periodos de tiempo (entre 492 y 1238 días de residencia), en su territorio natal con bajos eventos de emigración (Chaverri & Kunz, 2011a). Para lograr lo anterior se conoce que los grupos de *T. tricolor* emiten constantemente llamados sociales, lo cual les permite encontrar y unirse a sus compañeros de grupo (Chaverri, Gillam, & Vonhof, 2010). Sin

embargo, se desconoce si la comunicación acústica puede ayudar a delimitar o defender el territorio de un grupo social.

Estudios anteriores en *T. tricolor* sugieren la territorialidad en esta especie debido a los patrones de asociación y la fidelidad a pequeños ámbitos de descanso que presentan los grupos sociales (Chaverri, Gillam, & Vonhof, 2010, Chaverri & Kunz, 2011a). También se ha demostrado que, si el parche de plantas que utiliza un grupo para refugiarse es eliminado, el grupo no utiliza los parches vecinos si éstos están ocupados por otros grupos (Chaverri & Kunz, 2011b). Lo anterior sugiere una posible defensa del territorio por parte de los grupos vecinos (Chaverri & Kunz, 2011b). Sin embargo, hasta la fecha ningún estudio se ha centrado en describir detalladamente los patrones de uso de espacio de esta especie, como por ejemplo el solapamiento que ocurre entre los ámbitos de descanso y su relación con disponibilidad diaria de refugios o las posibles interacciones agonistas entre diferentes grupos.

En esta investigación estudiamos dos aspectos de la territorialidad para grupos sociales de *T. tricolor*. En el primer capítulo se evalúa la posible territorialidad a través de la superposición de ámbitos de descanso y su relación con la disponibilidad de refugios. En el segundo capítulo nuestro objetivo fue identificar las posibles interacciones agonísticas durante un contexto de defensa por el refugio. La importancia de realizar este estudio es la de proveer información para comprender cuáles son las necesidades de esta especie en términos de uso del espacio y su relación con la disponibilidad de refugios. Este proyecto pretende ampliar y fortalecer el conocimiento de las líneas de investigación existentes sobre la ecología y comportamiento de *T. tricolor*. Además, se busca establecer las bases que permitan entender si el comportamiento territorial de los grupos sirve como un mecanismo complementario a la comunicación acústica para la formación y mantenimiento de sus grupos sociales.

REFERENCIAS

- Birch, L. C. (1957). The Meanings of Competition. *The American Naturalist*, 91(856), 5–18.
doi:10.1086/281957
- Bull, M. C., Griffin, C. L., Bonnett, M., Gardner, M. G., & Cooper, S. J. (2001). Discrimination between related and unrelated individuals in the Australian lizard *Egernia striolata*. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, 50(2), 173–179.
<https://doi.org/10.1007/s002650100348>
- Cassini, M. H. (2013). *Distribution Ecology* (1st ed.). <https://doi.org/https://doi.org/10.1007/978-1-4614-6415-0>
- Chaverri, G., Gillam, E. H., & Vonhof, M. J. (2010). Social calls used by a leaf-roosting bat to signal location. *Biology Letters*, 6(4), 441–444. <https://doi.org/10.1098/rsbl.2009.0964>
- Chaverri, G., & Kunz, T. H. (2011a). All-offspring natal philopatry in a Neotropical bat. *Animal Behaviour*, 82(5), 1127–1133. <https://doi.org/10.1016/j.anbehav.2011.08.007>
- Chaverri, G., & Kunz, T. H. (2011b). Response of a specialist bat to the loss of a critical resource. *PLoS ONE*, 6(12), 1–10. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0028821>
- Christensen, C., & Radford, A. N. (2018). Dear enemies or nasty neighbors? Causes and consequences of variation in the responses of group-living species to territorial intrusions. *Behavioral Ecology*, 29(5), 1004–1013. <https://doi.org/10.1093/beheco/ary010>
- Findley, J., & Wilson, D. (1974). Observations on the neotropical disk-winged bat, *Thyroptera tricolor pinx*. *Journal of Mammalogy*, 55(3), 562–571. <https://doi.org/10.2307/1379546>
- Grant, J. W. A. (1993). Whether or not to defend? The influence of resource distribution. *Marine Behaviour and Physiology*, 23(1–4), 137–153. <https://doi.org/10.1080/10236249309378862>
- Hof, A. R., Snellenberg, J., & Bright, P. W. (2012). Food or fear? Predation risk mediates edge refuging in an insectivorous mammal. *Animal Behaviour*, 83(4), 1099–1106.
<https://doi.org/10.1016/j.anbehav.2012.01.042>

- Kunz, T. H. (1982). *Roosting Ecology of Bats*. In S. Us (Ed.), *Ecology of Bats* (1st ed., pp. XVIII, 450). <https://doi.org/10.1007/978-1-4613-3421-7>
- Langkilde, T., Lance, V. A., & Shine, R. (2005). Ecological consequences of agonistic interactions in lizards. *Ecology*, 86(6), 1650–1659. <https://doi.org/10.1890/04-1331>
- Maher, C. R. ., & Lott, D. F. . (2000). A Review of Ecological Determinants of Territoriality within Vertebrate Species. *The American Midland Naturalist*, 143(1), 1–29.
- Maher, C. R., & Lott, D. F. (1995). Definitions of territoriality used in the study of variation in vertebrate spacing systems. *Animal Behaviour*, 49(6), 1581–1597. [https://doi.org/10.1016/0003-3472\(95\)90080-2](https://doi.org/10.1016/0003-3472(95)90080-2)
- Mitchell, M. S., & Powell, R. A. (2007). Optimal use of resources structures home ranges and spatial distribution of black bears. *Animal Behaviour*, 74(2), 219–230. <https://doi.org/10.1016/j.anbehav.2006.11.017>
- Müller, C. A., & Manser, M. B. (2007). “Nasty neighbours” rather than “dear enemies” in a social carnivore. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, 274(1612), 959–965. <https://doi.org/10.1098/rspb.2006.0222>
- Powell, R. A. (2012). Diverse perspectives on mammal home ranges or a home range is more than location densities. *Journal of Mammalogy*, 93(4), 887–889. <https://doi.org/10.1644/12-mamm-5-060.1>
- Riskin, D. K., & Fenton, M. B. (2001). Sticking ability in Spix’s disk-winged bat, *Thyroptera tricolor* (Microchiroptera: Thyropteridae). *Canadian Journal of Zoology*, 79(12), 2261–2267. <https://doi.org/10.1139/cjz-79-12-2261>
- Rubenstein, D. I. (1978). On Predation, Competition, and the Advantages of Group Living. *Perspectives in Ethology*, 205–231. doi:10.1007/978-1-4684-2901-5_9
- Safi, K., & Kerth, G. (2004). A comparative analysis of specialization and extinction risk in temperate-zone bats. *Conservation Biology*, 18(5), 1293–1303. <https://doi.org/10.1111/j.1523-1739.2004.00155.x>
- Sagot, M., & Chaverri, G. (2015). Effects of roost specialization on extinction risk in bats. *Conservation Biology*, 29(6), 1666–1673. <https://doi.org/10.1111/cobi.12546>

- Sagot, M., Schöner, C. R., Jago, A. J., Razik, I., & Chaverri, G. (2018). The importance of group vocal behaviour in roost finding. *Animal Behaviour*, 142(July), 157–164.
<https://doi.org/10.1016/j.anbehav.2018.06.018>
- Temeles, E. J. (1994). The role of neighbours in territorial systems: when are they “dear enemies”? *Animal Behaviour*, 47(2), 339–350. <https://doi.org/10.1006/ANBE.1994.1047>
- Thorington, K. K., & Weigl, P. D. (2011). Persistence of southern flying squirrel winter aggregations: Roles of kinship, familiarity, and intruder squirrels. *Journal of Mammalogy*, 92(5), 1005–1012. <https://doi.org/10.1644/10-MAMM-A-388.1>
- Tumulty, J. P. (2018). *Dear Enemy Effect*. In J. Vonk & T. Shackelford (Eds.), *Encyclopedia of Animal Cognition and Behavior* (pp. 1–4). https://doi.org/10.1007/978-3-319-47829-6_693-1
- Vonhof, M. J., & Fenton, M. B. (2004). Roost availability and population size of *Thyroptera tricolor*, a leaf-roosting bat, in north-eastern Costa Rica. *Journal of Tropical Ecology*, 20(3), 291–305. <https://doi.org/10.1017/S0266467404001403>

CAPÍTULO I

USO DE ÁMBITOS DE DESCANSO EXCLUSIVOS EN EL MURCIÉLAGO DE VENTOSAS *THYROPTERA TRICOLOR*

Uso de ámbitos de descanso exclusivos en el murciélago de ventosas *Thyroptera tricolor*

Silvia Chaves Ramirez¹, Gloriana Chaverri^{2,3}

Afiliaciones: 1 Universidad de Costa Rica, San Jose, Costa Rica, 2 Universidad de Costa Rica, Sede del Sur, Golfito, Costa Rica, 3 Smithsonian Tropical Research Institute, Balboa, Ancón, Panamá.

Resumen

La disponibilidad de los recursos, la organización social y la competencia intraespecífica pueden afectar el uso del espacio de los animales. Especies altamente especializadas en un recurso pueden exhibir patrones territoriales para garantizar el acceso a los recursos críticos. Aquí estudiamos los ámbitos de descanso de grupos sociales de *Thyroptera tricolor*, una especie de murciélago social que es especialista en el uso de hojas tubulares para refugiarse. Evaluamos la posible existencia de territorialidad mediante un análisis de solapamiento de los ámbitos de descanso y su relación con la disponibilidad diaria de refugios. También estudiamos si el tamaño de los grupos está correlacionado con el tamaño de los ámbitos de descanso y la cantidad de hojas disponibles dentro de estos. Encontramos que los grupos mantuvieron áreas exclusivas de descanso con muy poco solapamiento entre grupos vecinos, especialmente cuando la disponibilidad de refugios era intermedia. No encontramos una relación entre el tamaño del grupo y el tamaño de los ámbitos de descanso ni en la cantidad de hojas dentro de los ámbitos de descanso. Nuestros resultados proveen suficiente apoyo para sugerir la existencia de territorialidad en esta especie.

Introducción

El uso del espacio y comportamiento de los animales pueden verse afectados por la variación de múltiples factores ambientales (Bjørneraas et al., 2012). La presencia de competidores, depredadores, así como la disponibilidad de recursos como el alimento, pareja, sitios para el descanso o refugios, pueden influir en los patrones de movimiento y ocupación del espacio de las

especies (Yosef & Grubb, 1994; Willems & Hill, 2009; Hof, Snellenberg, & Bright, 2012). La variación en los factores ambientales mencionados, puede modular las interacciones sociales impulsando la formación de grupos sociales y patrones territoriales (Mitchell & Powell, 2007; Cassini, 2013). Por lo tanto, estudiar éstos factores ambientales es esencial para comprender el uso del espacio por parte de los organismos (Börger et al. 2008; Bjørneraas et al., 2012) y brindar información necesaria para la conservación de la vida silvestre (Hillen, Kiefer, & Veith, 2009).

Para entender los patrones de uso de espacio es necesario determinar ámbitos de hogar. El ámbito de hogar fue definido por Burt (1943) como el área que es atravesada por un individuo que le asegura su alimentación, reproducción y el cuidado de las crías. Identificar los ámbitos de hogar proporciona información valiosa sobre los componentes y recursos que limitan a las especies a ciertos hábitats, así como información sobre las posibles interacciones entre los individuos que utilizan esos recursos (Mitchell & Powell, 2007; Powell, 2004). Por ejemplo, se puede estimar el solapamiento de ámbitos de hogar entre individuos o grupos y de manera indirecta identificar si existe territorialidad (Powell, 2000; Kernohan, Gitzen, & Millsbaugh, 2001). Si el solapamiento de ámbitos de hogar es bajo, se puede asumir que los individuos o grupos son territoriales; mientras que cuando el solapamiento es alto, la territorialidad es baja (Powell, 2000; Bateman, Lewis, Gall, Manser, & Clutton-Brock, 2015).

En animales, la territorialidad consiste en la defensa y exclusión de otros individuos, principalmente conespecíficos, de un área determinada relacionada a los recursos limitantes o de alta calidad (Burt, 1943; Maher & Lott, 2000). La relación entre la territorialidad y los recursos, puede variar según la densidad de estos últimos (Maher & Lott, 2000). Los animales logran mantener sus territorios a través de comportamientos agonistas. Estos pueden escalar desde comportamientos que buscan reducir el daño físico, como las señales visuales, olfativas o acústicas, la amenaza de causar daño físico, hasta formas más cotosas como las agresiones físicas (Giuggioli, Potts, & Harris, 2011; Morrison et al., 2020). Sin embargo, existe evidencia de que algunas especies utilizan información acerca de la ubicación de otros individuos para evitar movilizarse y ocupar espacios que están siendo utilizados y así evitar enfrentamientos (Morrison, Dunn, Illera, Walsh, & Bermejo, 2020). Además, a pesar de que los animales territoriales pueden mantener la exclusividad de ciertas regiones, sus ámbitos de hogar pueden traslapar (Potts, Harris, & Giuggioli, 2013; Isbell, Bidner, Loftus, Kimuyu, & Young, 2021)

Gran parte de los trabajos previos sobre la selección y uso del espacio, ámbitos de hogar y territorialidad se han enfocado en estudiar la disponibilidad de recursos alimenticios para explicar patrones espaciales (Maher & Lott, 2000; Eldridge S., 2001; Mitchell & Powell, 2007; Hof et al., 2012). Sin embargo, para algunos grupos de animales como los murciélagos, los refugios también son recursos que permiten explicar dichos patrones. Los refugios, por ejemplo, les proporcionan a los murciélagos una serie de beneficios que son críticos para su éxito reproductivo y supervivencia, tales como la protección ante depredadores o climas adversos, sitios seguros para alimentarse, aparearse y criar (Kunz, 1982). Por lo tanto, su disponibilidad puede ser fundamental para explicar la presencia y el comportamiento de ciertas especies en un sitio, especialmente para especies altamente especializadas en el uso del refugio (Kunz, 1982; Sagot & Chaverri, 2015).

Muchas especies de murciélagos han desarrollado diversas adaptaciones morfológicas y de comportamiento vinculadas con la ocupación de refugios (Voss et al., 2016). Tal es el caso de *Thyroptera tricolor*, una especie de murciélago insectívoro que presenta discos adhesivos en sus cuatro extremidades, siendo la única especie de mamífero que se ha determinado que posee la capacidad de adherirse a algunas superficies lisas por medio de succión (Findley & Wilson, 1974; Boerma et al., 2019). Sin embargo, esta adaptación restringe a *T. tricolor* al uso de hojas tubulares en crecimiento del orden Zingiberales como refugio, debido que sus ventosas no tienen la capacidad de adherirse a superficies rugosas (Riskin & Fenton, 2001). Además, sus pulgares y garras son tan pequeños que no pueden sujetarse o colgarse de otras estructuras como lo hace la mayoría de las especies de murciélagos (Riskin & Fenton, 2001). Las hojas tubulares son utilizadas durante el día para resguardarse; sin embargo, su tiempo de utilidad es de aproximadamente 1 día y por esta razón sus ocupantes se ven forzados a cambiar de refugio diariamente (Vonhof & Fenton, 2004; Chaverri, & Kunz, 2011b). En consecuencia, la presencia de ventosas y el uso de un refugio efímero convierten a *Thyroptera tricolor* en una especie de murciélago altamente dependiente de la disponibilidad de hojas tubulares para refugiarse. Esta dependencia puede influir en los patrones espaciales, especialmente aquellos relacionados al uso de refugios (i.e. ámbitos de descanso), y quizás incluso en las interacciones dentro y entre grupos (Chaverri, 2010; Chaverri & Kunz, 2011a).

Thyroptera tricolor forma grupos sociales con un promedio de cinco a seis individuos de ambos sexos (Vonhof & Fenton, 2004; Chaverri & Kunz, 2011a; Sagot, Schöner, Jago, Razik, & Chaverri, 2018). Estos grupos presentan una organización social matrilineal; es decir, los grupos están formados por la descendencia de tres o menos hembras filopátricas, las cuales permanecen largos periodos de tiempo (entre 492 y 1238 días de residencia), o quizás toda su vida, en su territorio natal con bajos eventos de emigración (Chaverri & Kunz, 2011a). Los grupos de *T. tricolor* logran mantenerse estables por varios años mediante la constante emisión de llamados sociales, lo cual les permite encontrar y unirse a sus compañeros de grupo (Chaverri, Gillam, & Vonhof, 2010). Además de jugar un papel en la cohesión de grupo, la comunicación acústica podría ayudar a delimitar o defender el territorio de un grupo social (Montero & Gillam, 2015).

Estudios realizados sobre los ámbitos de hogar en *T. tricolor* sugieren que esta especie mantiene patrones territoriales con relación a sus ámbitos de descanso; es decir, el espacio que utilizan para ocupar sus refugios (Chaverri, Gillam, & Vonhof, 2010, Chaverri & Kunz, 2011a). Se conoce que los grupos de *T. tricolor* se mantienen en pequeños ámbitos de descanso de aproximadamente 0.4 ha y normalmente con una alta disponibilidad de hojas tubulares (43 hojas/ha; Vonhof & Fenton, 2004). Además, las interacciones entre individuos de diferentes grupos, al menos de manera transitoria (uno o varios días) dentro de los refugios, no se han registrado, aún a pesar de ser una especie que se ha estudiado a profundidad (Vonhof et al., 2004). Lo anterior sugiere dos cosas: 1) el reconocimiento entre individuos del mismo grupo mediante sonido es suficiente para mantener a los grupos aislados, y 2) puede haber mecanismos como por ejemplo el uso de comportamientos agonísticos que separen espacialmente a los distintos grupos. Para lo primero, existe evidencia experimental de que, a pesar de la eficacia de la comunicación acústica, algunos individuos pueden no reconocer a miembros de su propio grupo (Chaverri, Gillam & T.H. Kunz, 2013). En el segundo caso, Chaverri & Kunz (2011b) han demostrado que cuando se elimina un parche utilizado por un grupo de *T. tricolor*, sus ocupantes no utilizan parches vecinos si éstos están ocupados por otros grupos. En consecuencia de lo anterior, los individuos se desplazan largas distancias para seleccionar sitios con hojas para el refugio más dispersos y sugiere entonces una posible defensa del territorio por los grupos vecinos (Chaverri & Kunz, 2011b). Sin embargo, aún no existe información sobre patrones espaciales detallados, como por ejemplo la distribución de ámbitos de descanso en baja disponibilidad de hojas tubulares para el refugio (~7 hojas/ ha), como las reportadas para *Thyroptera tricolor* en estudios anteriores (Chaverri 2010) y el traslape que ocurre

entre las áreas centrales de los ámbitos de descanso de distintos grupos, lo cual sin embargo es importante para sugerir la existencia de comportamientos territoriales (Maher & Lott, 1995; Bonaccorso, Winkelmann, & Byrnes, 2005; Hillen, Kiefer, & Veith, 2009; Sparklin, et al., 2009, Conenna et al; 2019).

En este estudio examinamos y detallamos los patrones espaciales del uso de refugios por grupos sociales de *T. tricolor* con relación a la disponibilidad de refugios y territorialidad. Para esto, primero determinamos el tamaño de los ámbitos de descanso y el porcentaje de solapamiento entre los ámbitos de descanso de diferentes grupos sociales, así como la distribución y abundancia diaria de hojas tubulares aptas como refugio a nivel grupal. Luego, pusimos a prueba la hipótesis sobre la posible presencia de territorialidad y su relación con la densidad de refugios en *T. tricolor*. Para lo anterior, determinamos la relación entre la densidad de recursos disponibles para el descanso y el porcentaje de solapamiento de ámbitos de descanso entre los grupos. Predecimos que los ámbitos de descanso presentarán bajos porcentajes de traslape a densidades intermedias de hojas tubulares, y que en densidades bajas y altas habrá mayor solapamiento, ya que los costos de la defensa de un recurso crítico son significativamente más altos cuando estos se encuentran en densidades muy altas o muy bajas (Grant, 1993; Maher & Lott, 2000; Kilgo et al., 2021). Además, en este estudio nos preguntamos ¿cuál es la relación entre el tamaño de los grupos y la cantidad de hojas disponibles para cada grupo de *T. tricolor* dentro de sus respectivos ámbitos de descanso? Se conoce que para recursos como el alimento, grupos más grandes requieren sitios con mayor abundancia, ya que este recurso se agota rápidamente conforme es consumido (Isbell, Pruett & Young, 1998). Sin embargo, lo anterior no ocurre con los refugios debido a que un refugio puede abastecer a un grupo completo sin que este se agote. Sin embargo, las especies de murciélagos que utilizan y dependen de refugios efímeros podrían beneficiarse de tener más de un refugio disponible diariamente en caso de que el grupo deba movilizarse a un refugio alternativo por perturbaciones, como el acercamiento de un depredador, o que el refugio se deteriore (Lewis, 1995). Si lo anterior ocurre en *T. tricolor*, esperábamos encontrar que grupos más grandes ocupen ámbitos de descanso con un mayor número de hojas disponibles, ya que se sabe que grupos más grandes tienen una mayor posibilidad de monopolizar los recursos (Lamprecht, 1978; Pride, 2005).

Materiales y métodos

Sitio de estudio

Esta investigación se llevó a cabo entre los meses de Agosto del 2020 y Septiembre del 2021 en el Refugio Nacional de Vida Silvestre Hacienda Barú, ubicado en el suroeste de Costa Rica ($9^{\circ}15'43.64''\text{N}$, $83^{\circ}52'19.24''\text{W}$) a una elevación de 12 msnm. El área de estudio mide aproximadamente 6 ha (Fig. 1) y se caracteriza por presentar una variedad de especies de plantas de los géneros *Heliconia* y *Calathea* (Sagot, Schöner, Jago, Razik, & Chaverri, 2018, y observaciones personales), las cuales pueden ser utilizadas por grupos de *T. tricolor* (Vonhof & Fenton, 2004).

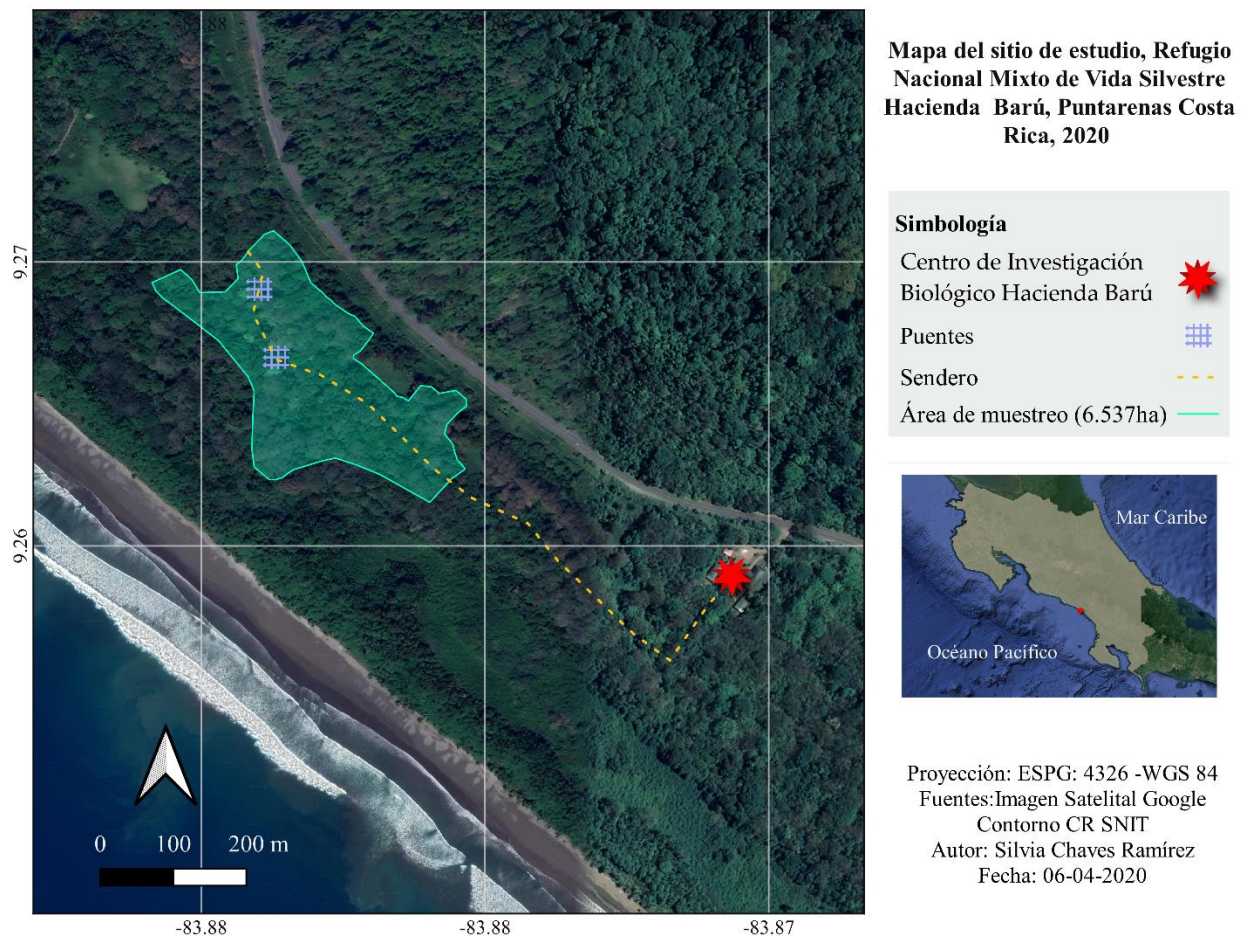


Figura 1. Mapa del sitio de estudio dentro Refugio Nacional Mixto de Vida Silvestre Hacienda Barú. El área delimitada y sombreada en turquesa representa el área donde fueron monitoreados los grupos.

Abundancia y distribución de refugios

Contabilizamos la abundancia diaria de hojas tubulares de las especies de plantas *Calathea lutea* y *Heliconia latispatha* que pudieran ser utilizadas como refugio por grupos de *T. tricolor* dentro del área de estudio. Para esto hicimos 20 recorridos diurnos a través de toda el área de muestreo, en busca de hojas tubulares con un diámetro de apertura entre los 3,5 cm a 27,6 cm, según lo reportado por Vonhof & Fenton (2004) sobre el uso de hojas tubulares como refugio en esta especie. Excluimos del conteo todas aquellas hojas cuya apertura quedara menor a 1m de altura, debido a que los murciélagos no suelen utilizarlas. Además, registramos la ubicación espacial de las hojas tubulares utilizando un GPS (GPSMAP 64x, Garmin internacional, Estados Unidos). Anotamos también el nombre de la especie de planta para cada hoja registrada. Para evitar errores en el conteo de las hojas durante un mismo día, identificamos cada hoja con un símbolo único para cada día de muestreo utilizando un marcador permanente.

Identificación de grupos e individuos

En este estudio utilizamos transpondedores pasivos integrados (mini HPT8, Biomark, PIT por sus siglas en inglés), para identificar a los murciélagos a nivel individual. Estas etiquetas contienen un código alfanumérico único que permitió registrar la identificación individual y corroborar la conformación de grupos sociales de *T. tricolor* durante todo el estudio. Implantamos transpondedores esterilizados vía subcutánea en el dorso medio de los individuos. Para lo anterior, colocamos al animal en una superficie horizontal estéril y presionamos ambos antebrazos junto al cuerpo para inmovilizarlo. Luego aplicamos una solución de líquido antiséptico para limpiar el área de inserción y se “pellizcó” suavemente la piel para separarla del músculo e introducir cuidadosamente el transpondedor con ayuda de un catéter esterilizado. Posteriormente revisamos que la etiqueta quedara bien colocada y finalmente aplicamos la solución antiséptica sobre la incisión. Registramos y anotamos la numeración del transpondedor inmediatamente después de implantarlo utilizando un lector de etiquetas PIT (Modelos HPR Plus y Lite, Biomark, Idaho, EEUU). Por último, proporcionamos agua y larvas de *Tenebrio molitor* a cada murciélago marcado. El peso de los transpondedores no excedió más del 3% de la masa de los murciélagos. Antes de colocar los transpondedores, registramos el peso y longitud del antebrazo, así como el

sexo, edad y estado reproductivo de todos los individuos, siguiendo la metodología implementada por Araya-Salas, Hernández-Pinzón, Rojas & Chaverri (2020). Este estudio se realizó acorde con los lineamientos para la captura y manipulación de mamíferos silvestres para la investigación establecidos en Sikes (2016) y se llevó a cabo bajo los permisos de investigación y manipulación de animales SINAC-ACOPAC-PI-008-2017 y CICUA-42-2018.

Tamaño y solapamiento de ámbitos de descanso

Definimos los ámbitos de descanso como el área que utilizan los grupos de *T. tricolor* para refugiarse durante el día dentro de hojas tubulares, a través del tiempo. Durante la investigación, rastreamos la ubicación espacial de 11 grupos sociales de *T. tricolor* en sus refugios. Todos estos grupos fueron hallados dentro del área sombreada que se muestra en el mapa del área de estudio (Fig. 1). Para ubicar a los grupos, realizamos búsquedas intensivas de hojas tubulares de las especies *C. lutea* y *H. latispatha* dentro de toda el área de estudio. Corroboramos la presencia de murciélagos dentro de las hojas tubulares utilizando un espejo telescópico. Determinamos la identidad de los miembros del grupo utilizando un lector de etiquetas PIT (Modelo HPR Plus, Biomark, Idaho, EEUU) con una antena modificada (“Bat Wand”, Biomark). Dicha antena cuenta con GPS integrado, por lo que nos permitió el registro de la ubicación espacial de cada grupo. Para lo anterior, acercábamos la antena lo máximo posible al refugio sin tocarlo para evitar a salida de los murciélagos. Luego movíamos la antena suavemente a lo largo del refugio para obtener la lectura de las etiquetas PIT de los miembros del grupo y sus coordenadas geográficas. Además, para asegurarnos de registrar a todos los individuos dentro de los refugios, dedicábamos como mínimo 5 minutos para realizar la lectura de las etiquetas.

En algunas ocasiones, capturábamos a los murciélagos después de hacer la lectura de las etiquetas PIT, con el objetivo de verificar la lectura completa de la identidad de los murciélagos que ocupaban el refugio y de esta manera crear un valor de confiabilidad para el lector de etiquetas PIT. La captura de los grupos de murciélagos se hizo pellizcando cuidadosamente la abertura del refugio, impidiendo la salida de los murciélagos. Luego el refugio se colocaba en forma horizontal y se introducía la apertura del refugio en una bolsa plástica larga y transparente. Los murciélagos eran alentados a caminar hacia la salida del refugio, presionando suavemente el refugio desde la

base hasta la salida. Una vez que todos los murciélagos quedaban en la bolsa de plástico, éstos eran trasladados a una bolsa de tela en donde procedíamos a contar y hacer la lectura de los murciélagos nuevamente. Seguidamente anotábamos en una libreta de campo si ambas las lecturas coincidían o no. Finalmente, los murciélagos eran revisados y liberados en la hoja tubular más cercana a su sitio de captura. De un total de 56 registros y 56 capturas de corroboración, determinamos que el 98% de registros realizados con el lector de etiquetas PIT fue correcto; por lo tanto, nuestra metodología para registrar la ubicación y conformación de los grupos fue adecuada.

Para determinar el tamaño de los ámbitos de descanso, utilizamos un promedio de 37 ubicaciones por grupo (Cuadro1). Para lo anterior, utilizamos el modelo de estimación de densidad de Kernel (EDK). Este método ha sido ampliamente utilizado para estudiar el uso del espacio y evaluar la territorialidad en animales, ya que proporciona funciones de densidad de probabilidad de encontrar un animal o un grupo de animales en un área determinada (Worton 1995). Estimamos los tamaños de los ámbitos de descanso con una densidad de Kernel al 50% (50% EDK), según lo reportado y recomendado por múltiples autores para determinar los territorios, asumiendo que estos existen (Stradiotto et al., 2009; Sillero-Zubiri, Rostro-García, & Burruss, 2016; Smarsh, Long, & Smotherman, 2022). También se aplicó el método de validación cruzada de mínimos cuadrados para delimitar el suavizado de las densidades de Kernel (Seaman et al., 1999; Seaman & Powell, 1996). Desarrollamos los cálculos anteriores en el entorno de lenguaje estadístico R (R Core Team, 2022). Utilizamos el paquete “ks”, para estimar las densidades de Kernel (Duong, 2007). Las formas y tamaños de los ámbitos de descanso se estimaron utilizando los paquetes “rgeos” (Bivand & Rundel, 2021) y el paquete “ggplot2” (Wickham, 2016), para graficar los resultados. Luego visualizamos los ámbitos de descanso en QGIS (versión 3.16.10 Hannover, QGIS Development Team) para determinar el número y tamaño de las áreas de solapamiento entre éstos para los 11 grupos, a través de la herramienta de intersección. Posterior a esto, calculamos manualmente el porcentaje total de solapamiento para cada grupo.

Cuadro1. Grupo (G), tamaño del grupo utilizando el método Jarman (TGJ) (Jarman, 1974), tamaño promedio (TGP), densidad promedio de hojas (hojas/ hectárea) (DP), número de ubicaciones utilizadas para el cálculo de los ámbitos de descanso (NP), tamaño de los ámbitos de

descanso (TA) y el porcentaje de solapamiento de ámbitos de descanso (S) de los grupos de *Thyroptera tricolor*.

Grupo	TGJ	TGP	DP	NP	TA (ha)	S (%)
1	6	6	29.9	38	0.299	0
2	3	4	23.34	43	0.271	8.12
3	4	4	11.19	35	0.277	0
4	2	2	46.08	34	0.213	10.33
5	4	4	112.16	38	0.062	17.74
6	7	7	37.7	35	0.179	0
7	5	5	62.75	37	0.19	0
8	4	4	51.89	35	0.099	0
9	5	5	21.72	38	0.348	6.32
10	7	6	105.06	37	0.064	51.56
11	3	2	48.17	35	0.042	0

Tamaño de grupo

Los grupos sociales de *T. tricolor* están definidos por los individuos que comparten un refugio al mismo tiempo. A pesar de que se conoce que los grupos sociales de *T. Tricolor* son muy estables (Chaverri, 2010; Chaverri & Kunz, 2011a), es posible encontrar individuos de un mismo grupo separados dentro de su ámbitos de descanso (Vonhof, Whitehead, & Fenton, 2004). Por lo tanto, para obtener una estimación más confiable del tamaño típico de los grupos, utilizamos el método de Jarman (1974). Este método incluye la percepción del número de individuos que conforman los grupos (Jarman, 1974; Reiczigel, Lang, Rózsa, & Tóthmérész, 2008). Para su estimación, determinamos el valor de la suma del tamaño del grupo percibido por cada integrante de un grupo en un día determinado. Posteriormente, dividimos este valor entre el total de individuos observados en todos los días muestreados. Para esta estimación, utilizamos los tamaños de grupo registrados durante la colecta de coordenadas espaciales en las que se corroboró el tamaño del grupo al capturar a los murciélagos.

Densidad de hojas para el refugio

Una vez que medimos el tamaño de los ámbitos de descanso para los 11 grupos en estudio, determinamos la densidad de hojas que potencialmente podrían utilizarse cada día como refugio dentro de cada uno de estos ámbitos de descanso. Para lograr lo anterior, visualizamos las formas de los ámbitos de descanso en el programa QGIS y sobrepusimos nuestro conjunto de datos espaciales con los 20 muestreos de hojas tubulares realizados. Luego, contabilizamos el número de hojas por muestreo que se encontraron dentro de cada uno de los ámbitos de descanso y dividimos estos valores entre el tamaño del ámbito de descanso correspondiente. Luego, a partir de la densidad de hojas tubulares calculada para cada muestreo, determinamos el promedio de la densidad de hojas en los ámbitos de descanso para cada grupo.

Análisis estadístico

Realizamos un modelo lineal generalizado con distribución binomial negativa para determinar si la densidad de hojas diaria difiere entre los ámbitos de descanso de cada grupo en estudio. Para lo anterior, utilizamos como variable de respuesta la densidad de hojas diaria dentro de los ámbitos de descanso durante 20 muestreos y la identidad del grupo como variable explicativa. Luego, realizamos una correlación entre la densidad de hojas promedio y el tamaño del grupo según el método de Jarman (1974). Aplicamos también una regresión lineal para determinar si existe una relación entre el tamaño de ámbitos de descanso y el tamaño del grupo de Jarman (1974). Además, hicimos una correlación entre la cantidad de hojas promedio y el tamaño de los ámbitos de descanso. Por último, para evaluar la territorialidad de los grupos, nos basamos en estudios anteriores para predecir una relación no lineal entre la territorialidad y la disponibilidad de recursos (Maher & Lott, 2000). Por esta razón, realizamos una regresión cuadrática entre el porcentaje de solapamiento y la disponibilidad de hojas tubulares para el refugio (término cuadrático). Para este análisis utilizamos como variable independiente la densidad de hojas disponibles y el porcentaje de traslape entre los ámbitos de descanso de los diferentes grupos como variable dependiente.

Resultados

Con base en datos de 405 ubicaciones, determinamos la distribución y el tamaño de los ámbitos de descanso diurnos para los 11 grupos en estudio. Los ámbitos de descanso variaron en forma y tamaño (Fig. 2). El tamaño de los ámbitos de descanso varió entre las 0.04 y 0.37 ha, con un promedio de 0.19 ha \pm 0.10 SD. En general, los ámbitos de descanso de todos los grupos mostraron una fuerte separación entre sí a pesar de encontrarse relativamente cerca. De los 11 grupos estudiados, solo 5 tuvieron algún grado de solapamiento en sus ámbitos de descanso (Cuadro 1). El grupo 10 se solapó con los ámbitos de descanso de los grupos 4 y 5, traslapando más del 50 % de su ámbito de descanso (Fig 1); sin embargo, los ámbitos de descanso de los grupos 4 y 5 no se superpusieron entre sí. El grupo 9 y el grupo 2 se solaparon marginalmente. El porcentaje promedio de traslape total para todos los grupos fue de 8.55% \pm 15.13 SD (Cuadro 1).

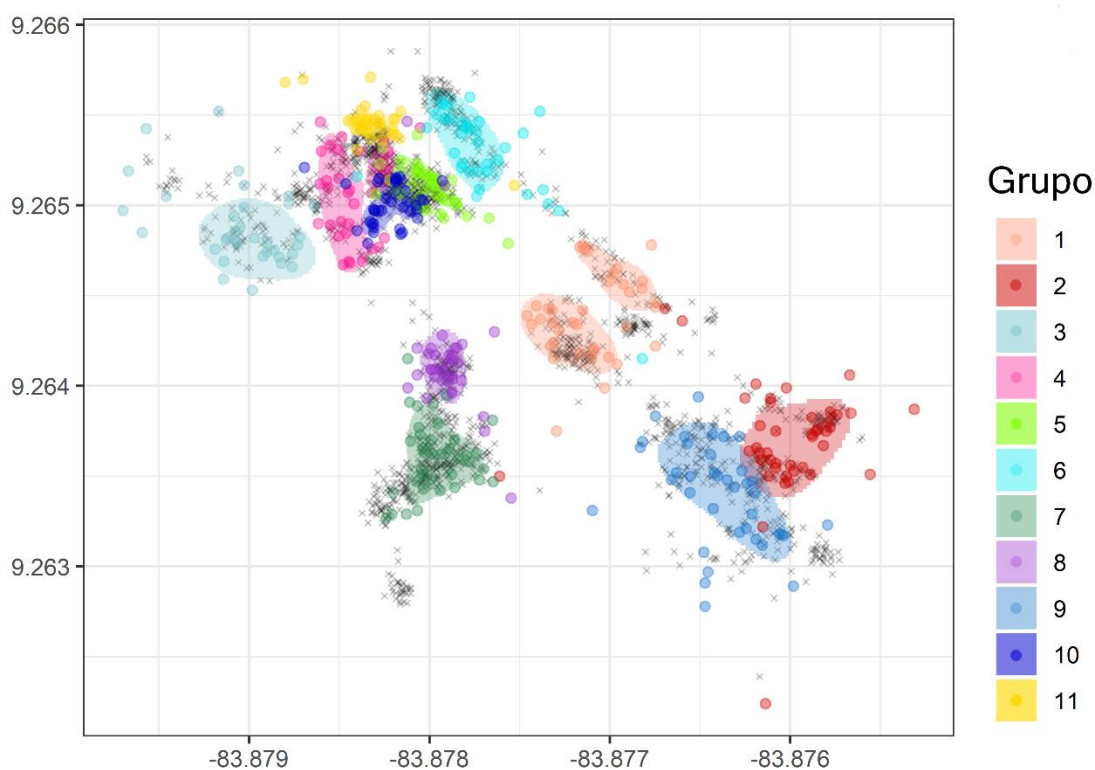


Figura 2. Ámbitos de descanso (50% EDK) para 11 grupos sociales de *Thyroptera tricolor*. (polígonos coloreados). Los puntos coloreados representan las ubicaciones reales para cada grupo y la disponibilidad total de hojas tubulares para refugio en el área de estudio está representada con

el símbolo “x” en color negro. Los datos presentados aquí para la disponibilidad de refugios corresponden al conteo total de hojas en toda el área de estudio durante 20 muestreos realizados.

El tamaño de los grupos sociales de *T. tricolor* estudiados estuvo conformado por entre 2 a 7 individuos, con un promedio de 5 ± 1.63 SD. La mayoría del tiempo encontrábamos a los grupos completos; sin embargo, en pocas ocasiones (1.2%), observamos que algunos grupos estaban separados. Por ejemplo, en 3 ocasiones encontramos a los miembros del grupo 9 separados, utilizando refugios muy cercanos entre sí, pero en días posteriores encontrábamos a este grupo completo en un mismo refugio. Durante nuestro estudio no encontramos grupos combinados en un mismo refugio. Además, encontramos que el tamaño de los ámbitos de descanso no está correlacionado con el tamaño del grupo ($R^2=-0.11$, $F_{1,9}=0.0003$, $P=0.98$; Fig. 3 A).

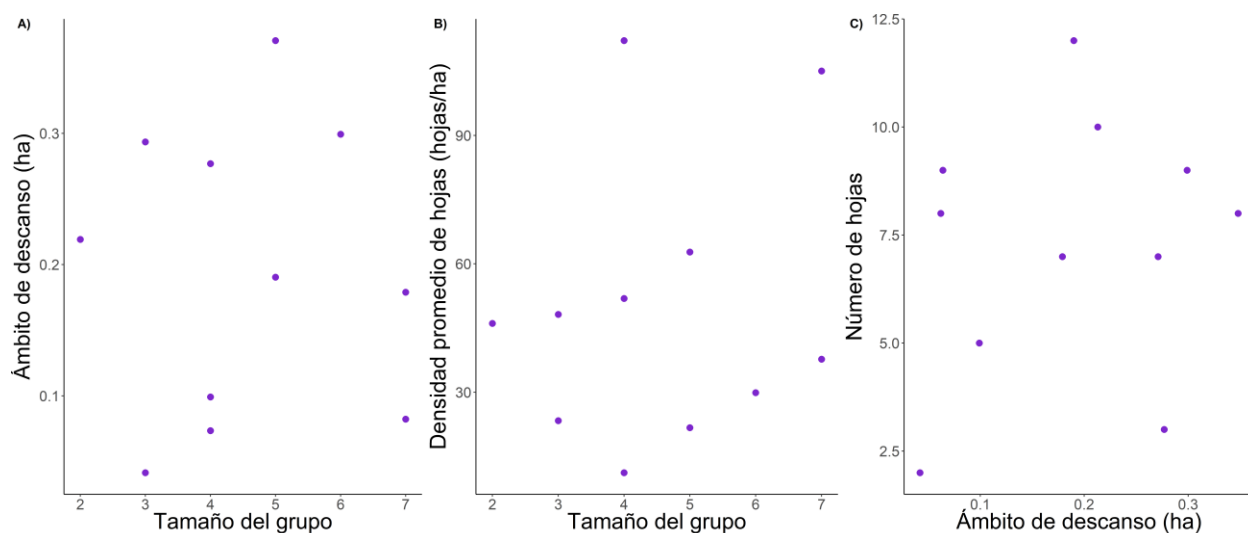


Figura 3. A) Tamaño del ámbito de descanso (ha) según el tamaño del grupo. B) Densidad promedio de hojas disponibles para refugio dentro los ámbitos de descanso según el tamaño del grupo. C) Número de hojas promedio disponibles según el tamaño del ámbito de descanso (ha).

Con relación a la disponibilidad de hojas tubulares para el refugio, observamos que los grupos ocupaban hojas en parches ubicados en claros del bosque y en sitios con sombra. Algunos parches se encontraron incluso en las orillas de los senderos y otros en áreas atravesadas por pequeños

riachuelos. Además, la especie más abundante y utilizada por los grupos de *T. tricolor* para refugiarse en nuestra área de estudio fue *Calathea lutea*. Los parches de especies del género *Heliconia* fueron muy escasos y pequeños. El promedio de hojas tubulares diario en toda el área de muestreo fue de 105 ± 26.02 SD. La densidad de hojas promedio dentro de los ámbitos de descanso fue de 50 ± 30.63 SD. Encontramos que la densidad de hojas tubulares disponibles para el refugio difería de manera significativa entre los ámbitos de descanso de los 11 grupos ($P < 0.001$; Fig. 4). Los ámbitos de descanso de los grupos 5, 10 y 11 tuvieron una mayor cantidad de hojas, así como una mayor variabilidad en la cantidad de hojas entre muestreos. También encontramos que la densidad de hojas disponibles en los ámbitos de descanso no se correlaciona con el tamaño del grupo ($r=0.20$, $P=0.54$; Fig. 3B). Además, no encontramos una correlación entre el tamaño del ámbitos de descanso y la cantidad promedio de hojas ($R^2=0.04$, $F_{1,9}=0.39$, $P=0.54$; Fig. 3C).

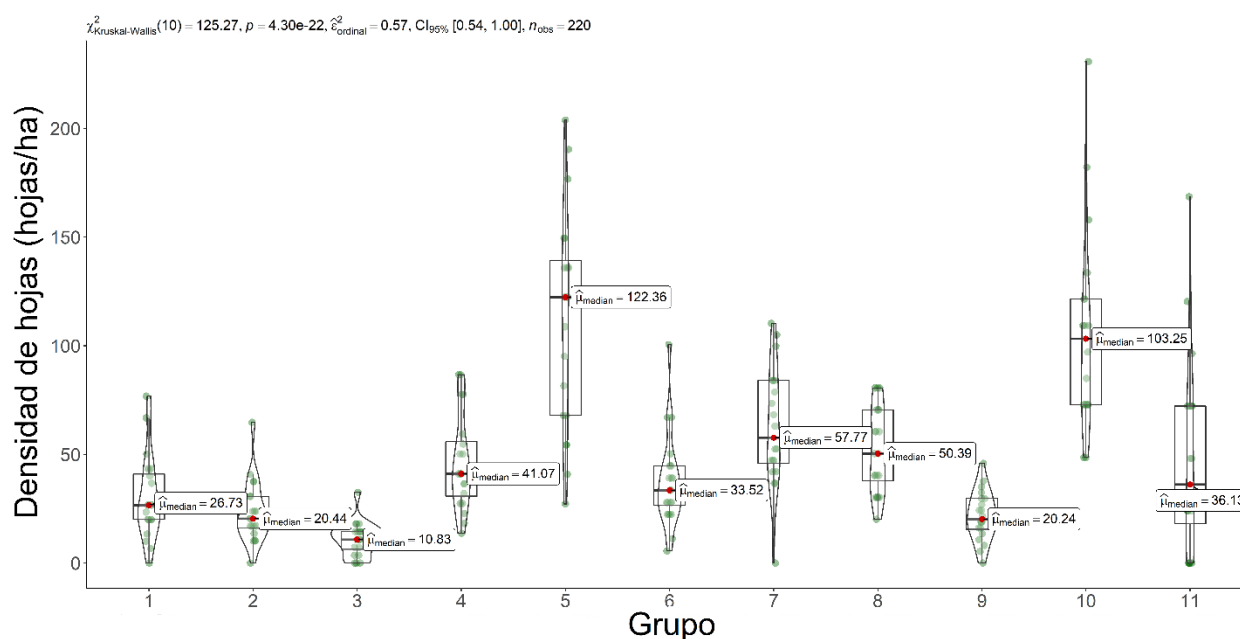


Figura 4. Densidad de hojas disponibles para cada grupo en sus ámbitos de descanso. La grafica de violín indica la distribución de la densidad de hojas durante los muestreos, los puntos rojos indican la mediana de la densidad de hojas en cada grupo y las cajas muestran la variabilidad de la densidad de hojas entre los muestreos. Arriba se muestra la prueba estadística Kruskal- Wallis que utilizamos para determinar las diferencias en la densidad de hojas encontrada en los ámbitos de cada grupo, el valor de significancia p, intervalo de confianza al 95% y el número de observaciones totales (n_{obs}).

Al evaluar si existe solapamiento de ámbitos de descanso y su relación con la densidad de recursos, nuestro modelo cuadrático mostró una relación significativa entre la densidad de hojas disponibles para el refugio y el grado de solapamiento ($R^2= 0.5843$, $F_{2,8}=5.62$, $P= 0.02$; Fig. 5). Encontramos que hay mayor solapamiento entre los ámbitos de descanso cuando la densidad de hojas para el refugio es alta, mientras que en densidades intermedias (~30 hojas/ha) los grupos presentan menor solapamiento (Fig. 5). Además, la fórmula de nuestro modelo cuadrático ($Y= 7 + -0.32 x + 0.005 x^2$) predice que a menor cantidad de hojas, al menos menor a lo encontrado en este estudio, habrá mayor solapamiento.

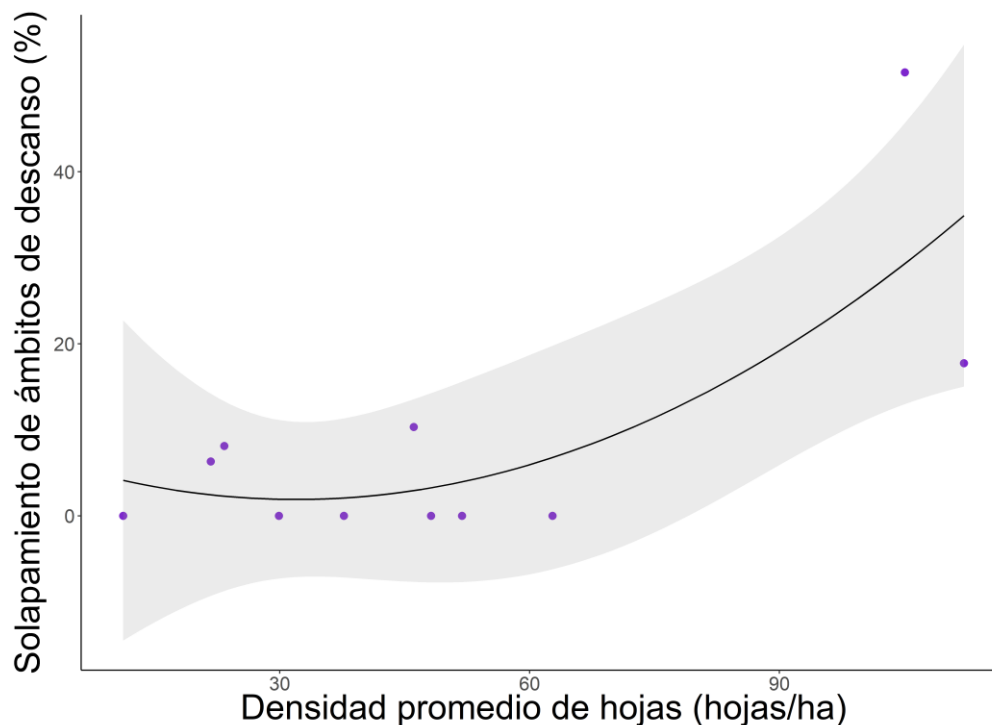


Figura 5. Porcentaje de solapamiento entre los ámbitos de descanso según la densidad promedio de hojas tubulares para el refugio. La línea representa el mejor ajuste de los puntos y el área sombreada representa la distancia de los puntos a la línea de mejor ajuste.

Discusión

Nuestros resultados demuestran que los grupos de *Thyroptera tricolor* utilizan de manera consistente pequeños ámbitos de descanso diurnos durante todos los periodos de muestreo realizados. Estos grupos utilizaron principalmente hojas tubulares en parches dominados por la planta *Calathea lutea*. Al evaluar la posible existencia de territorialidad, encontramos apoyo a nuestra segunda hipótesis ya que, según como predijimos, la mayoría de los grupos no presentó ningún solapamiento entre sus ámbitos de descanso en densidades intermedias de hojas aptas para el descanso. Además, el porcentaje promedio de solapamiento 50% EDK fue bajo (8.55%). Estos resultados brindan nueva información que nos puede ayudar a comprender sobre las posibles interacciones intergrupales en *T. tricolor* y su papel en mediar el uso del espacio en esta especie.

Según las teorías sobre la territorialidad y defensa de los recursos, se espera que los animales exhiban mayor territorialidad cuando los recursos críticos se encuentren en densidades intermedias, debido a que los costos de la defensa incrementan en altos y bajos niveles (Grant, 1993; Maher & Lott, 2000). Dado lo anterior, esperábamos que cuando la disponibilidad de hojas aptas para el refugio fuese intermedia, los grupos presentarían una clara separación o bajo solapamiento entre sus áreas centrales de descanso. Nuestros hallazgos demuestran que los grupos de *T. tricolor* mantuvieron áreas casi exclusivas para el descanso cuando la densidad de hojas aptas para el refugio era intermedia (~30 hojas/ha). También encontramos que en densidades altas (~60 hojas/ha) algunos grupos mostraron altos niveles de solapamiento entre sus ámbitos de descanso, incluso un grupo presentó más 50% de solapamiento de su ámbito de descanso (Fig. 5). Además, nuestro modelo cuadrático (Fig. 5) predijo que en densidades más bajas de las encontradas en nuestro estudio habría también porcentajes relativamente altos de solapamiento. Estos resultados pueden explicarse mediante la relación entre los costos y beneficios relacionados al acceso de los recursos (Grant, 1993; Maher & Lott, 2000). Si la densidad de potenciales refugios es baja, entonces los grupos deberían movilizarse grandes distancias para acceder a una cantidad adecuada de estos, lo que puede imponer altos costos en la defensa (Grant, 1993). Por otro lado, si *T. tricolor* fuera una especie territorial, una mayor densidad de recursos puede provocar la llegada de muchos intrusos y dificultar la defensa (Carpenter, 1987; Grant, 1993). Es en niveles intermedios de densidad de refugios (~30 hojas/ha), entonces, que los grupos de *T. tricolor* parecen enfrentarse a menores costos en la defensa del territorio por el poco solapamiento que existe entre estos.

Nuestro estudio presenta algunos contrastes con lo encontrado por otros investigadores sobre *T. tricolor*. Por ejemplo, Vonhof et al. (2004) reportaron que en densidades de aproximadamente 37 hojas/ha adecuadas para el refugio, los ámbitos de descanso de grupos vecinos solían solaparse en promedio el 39% de su área. Nuestros resultados difieren con lo anterior, en que a densidades similares de refugios (i.e., ~30 hojas/ha), los grupos mostraron niveles más bajos de solapamiento entre sus ámbitos de descanso. Además, en las densidades de hojas potenciales para el refugio registradas en nuestro estudio, los grupos no alcanzaron un porcentaje promedio de solapamiento tan alto como lo encontrado por Vonhof et al. (2004). Sin embargo, la diferencia entre los resultados de nuestro trabajo y el de Vonhof et al. (2004), quizás se deba a diferencias metodológicas, específicamente en la forma en que se determinaron los ámbitos de descanso. Vonhof et al. (2004) utilizaron el método polígono convexo mínimo (PCM), basándose en muy pocos datos de ubicaciones. En nuestro estudio utilizamos una muestra mayor, lo que nos permitió estimar los ámbitos de descanso de *T. tricolor* de manera más confiable (ámbitos de descanso al 50%), además de determinar su relación directa con la densidad de hojas aptas para el refugio dentro estos. En nuestra área de estudio observamos que existía una densidad intermedia a alta de hojas aptas para el refugio; por lo tanto, no pudimos evaluar el nivel de solapamiento entre ámbitos de descanso en densidades tan bajas como las reportadas por otros estudios (~7 hojas/ ha; Chaverri 2010).

Los patrones de espaciado que encontramos en los grupos sociales de *T. tricolor* son consistentes con los patrones de espaciado reportados y esperados para especies territoriales, para las cuales se espera que las áreas centrales de ámbitos de hogar presenten bajos o ningún nivel de solapamiento (Maher & Lott, 1995, 2000). Los hábitos nocturnos y alta movilidad de los murciélagos pueden dificultar el estudio de la territorialidad; entonces, aún no está claro si la delimitación de los territorios de estos animales está tan bien definida como lo es en las especies terrestres (Winkelman, Bonaccorso, Goedeke, & Ballock, 2003). Sin embargo, el estudio de la superposición de ámbitos de hogar y ámbitos de descanso han permitido identificar la territorialidad en varias especies de murciélagos, para las cuales sus áreas centrales de los ámbitos de hogar suelen contener recursos críticos y poco solapamiento con los vecinos (Winkelman et al., 2003; Bonaccorso, Winkelman, & Byrnes, 2005; August, Nunn, Fensome, Linton, & Mathews, 2014; Smarsh et al., 2022). Por ejemplo, las especies insectívoras del género *Myotis*, como *M. daubentoni* y *M. nattereri*, forman grupos sociales y se mantienen fieles a las áreas de

descanso con poco solapamiento y pocas asociaciones intergrupales (August et al., 2014). También, recientemente, un estudio reveló que las áreas centrales de los ámbitos de canto y alimentación en el murciélago de nariz de corazón *Cardioderma cor*, presentaban bajo solapamiento entre murciélagos vecinos, confirmando su territorialidad (Smarsh et al., 2022). Se conoce que diversas especies utilizan comportamientos agresivos y agonísticos, principalmente vocalizaciones para mantener áreas exclusivas (Gadziola, Grimsley, Faure, & Wenstrup, 2012; Götze, Denzinger, & Schnitzler, 2020; Zhao et al., 2019). En el caso de *T. tricolor*, sabemos que los llamadas agresivas tienen un gran potencial como un mecanismo para la demarcación de los refugios (Chaves-Ramírez et al. datos sin publicar; para información más detallada ver segundo capítulo). Los patrones de espaciado observados en nuestro estudio coinciden entonces con lo hallado en otras investigaciones, brindando aún más apoyo a la hipótesis de que *T. tricolor* es una especie territorial en su ámbito de descanso.

El tamaño de los territorios debe garantizar el acceso a los recursos adecuados para la supervivencia de los organismos. A pesar de que los grupos sociales de *T. tricolor* están obligados a cambiar diariamente de refugio, se sabe que éstos mantienen fidelidad hacia pequeñas áreas para de descanso (Chaverri & Kunz, 2011a; Montero & Gillam, 2015; Vonhof & Fenton, 2004). Nuestros resultados muestran que, en promedio, los grupos sociales de *T. tricolor* ocuparon pequeños ámbitos de descanso de unas $0.19 \text{ ha} \pm 0.10 \text{ SD}$. La utilización de pequeños ámbitos de descanso puede estar relacionada a los mecanismos que utiliza esta especie para mantener la estabilidad grupal (Chaverri & Kunz, 2011b). Los animales que viven en grupo enfrentan el desafío de mantener la cohesión mientras ocupan y se mueven a través de paisajes heterogéneos (Papageorgiou & Farine, 2020). La comunicación acústica juega un papel importante en coordinar y mejorar la utilización de recursos en el espacio para diversas especies de animales sociales (Gall & Manser, 2017; Smarsh et al., 2022). *Thyroptera tricolor* utiliza llamados de contacto para el mantenimiento de la cohesión grupal durante la búsqueda y ocupación de los refugios (Chaverri, Gillam, & Vonhof, 2010). Es posible que estos animales puedan beneficiarse de ocupar pequeños ámbitos de descanso ya que movilizarse en pequeños espacios puede facilitar el traspaso de información entre los individuos, logrando así mantenerse cohesivos al buscar y seleccionar un refugio adecuado. Chaverri & Kunz (2011) descubrieron que cuando removían los parches ocupados por grupos de *T. tricolor*, se producía un aumento significativo en el tamaño de los ámbitos de descanso; este aumento, a su vez, generó una disminución en la estabilidad grupal.

Consideramos que para *T. tricolor*, mantener fidelidad a pequeños ámbitos de descanso no solo favorece la cohesión del grupo, pero quizás también facilite tareas como la visita y evaluación nocturna de las hojas disponibles para el refugio dentro de los ámbitos de descanso (Montero & Gillam, 2015).

Según nuestras predicciones, esperábamos que los grupos más grandes ocuparían los ámbitos de descanso de mayor tamaño y mayor cantidad de hojas aptas para el refugio. Se espera que para animales sociales, los grupos más grandes tengan áreas de distribución más grandes debido a que un mayor número de individuos puede ayudar a monopolizar más recursos (Pride, 2005). Sin embargo, nuestros resultados no coinciden con esta hipótesis. No encontramos una relación entre el tamaño del grupo y el tamaño del ámbito de descanso, ni entre el tamaño del grupo y la cantidad promedio de hojas disponibles para el refugio dentro de los ámbitos de descanso. Una posible explicación a nuestros resultados es el hecho de que, para *T. tricolor*, un solo refugio es suficiente para albergar a todos los miembros del grupo, independientemente de si el grupo es grande o pequeño. Es decir, la disponibilidad del recurso no es dependiente del tamaño del grupo cuando se trata de refugios, mientras que cuando se trata de alimento, el aumento en el tamaño del grupo puede implicar una mayor competencia intragrupal y en consecuencia, los grupos deben mantener áreas lo suficientemente grandes para poder solventar las necesidades de todos los individuos que conforman un grupo social (Krause & Ruxton, 2002). Por lo tanto, si *T. tricolor* es territorial, sugerimos que los grupos sociales de esta especie deben utilizar aquellas áreas que aseguren una cantidad mínima de refugios diaria.

En conclusión, nuestro estudio es el primero en detallar los patrones de espaciado entre los ámbitos de descanso de grupos de *T. tricolor*, según la disponibilidad diaria de hojas aptas para el descanso. Demostramos que los grupos sociales de *T. tricolor* mantienen áreas casi exclusivas para buscar y ocupar sus refugios, apoyando la hipótesis de la existencia de territorialidad en esta especie. Sugerimos que los patrones territoriales pueden ser flexibles, dependiendo de la disponibilidad de refugios en el ambiente, como se ha encontrado en otros estudios con múltiples organismos. Nuestro trabajo permite ampliar el conocimiento del comportamiento social de *T. tricolor* y consideramos que la información aportada en esta investigación puede ser valiosa para la conservación una de especie altamente especialista como *T. tricolor*.

Bibliografía

- Araya-Salas, M., Hernández-Pinsón, H. A., Rojas, N., & Chaverri, G. (2020). Ontogeny of an interactive call-and-response system in Spix's disc-winged bats. *Animal Behaviour*, 166, 233-245.
- August, T. A., Nunn, M. A., Fensome, A. G., Linton, D. M., & Mathews, F. (2014). Sympatric Woodland Myotis Bats Form Tight-Knit Social Groups with Exclusive Roost Home Ranges. *PLoS Computational Biology*, 9(10). <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0112225>
- Bateman, A. W., Lewis, M. A., Gall, G., Manser, M. B., & Clutton-Brock, T. H. (2015). Territoriality and home-range dynamics in meerkats, *Suricata suricatta*: A mechanistic modelling approach. *Journal of Animal Ecology*, 84(1), 260–271. <https://doi.org/10.1111/1365-2656.12267>
- Bjørneraas, K., Herfindal, I., Solberg, E. J., Sæther, B. E., van Moorter, B., & Rolandsen, C. M. (2012). Habitat quality influences population distribution, individual space use and functional responses in habitat selection by a large herbivore. *Oecologia*, 168(1). <https://doi.org/10.1007/s00442-011-2072-3>
- Bonaccorso, F. J., Winkelmann, J. R., & Byrnes, D. G. P. (2005). Home Range, Territoriality, and Flight Time Budgets in the Black-Bellied Fruit Bat, *Melonycteris Melanops* (Pteropodidae). *Journal of Mammalogy*, 86(5), 931–936. [https://doi.org/10.1644/1545-1542\(2005\)86\[931:hraft\]2.0.co;2](https://doi.org/10.1644/1545-1542(2005)86[931:hraft]2.0.co;2)
- Burt, W. H. (1943). American Society of Mammalogists Territoriality and Home Range Concepts as Applied to Mammals Author (s): William Henry Burt Published by : American Society of Mammalogists Stable URL : <http://www.jstor.org/stable/1374834> REFERENCES Linked references ar. *American Society of Mammalogists*, 24(3), 346–352. Retrieved from <http://www.jstor.org/stable/pdf/1374834.pdf>
- Carpenter, F. L. (1987). Food abundance and territoriality: To defend or not to defend? *Integrative and Comparative Biology*, 27(2), 387–399. <https://doi.org/10.1093/icb/27.2.387>
- Cassini, M. H. (2013). *Distribution Ecology* (1st ed.). <https://doi.org/https://doi.org/10.1007/978-1-4614-6415-0>
- Chaverri, G. (2010). Comparative social network analysis in a leaf-roosting bat. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, 64(10), 1619–1630. <https://doi.org/10.1007/s00265-010-0975-3>

- Chaverri, G., Gillam, E. H., & Vonhof, M. J. (2010). Social calls used by a leaf-roosting bat to signal location. *Biology Letters*, 6(4), 441–444. <https://doi.org/10.1098/rsbl.2009.0964>
- Chaverri, G., & Kunz, T. H. (2011a). All-offspring natal philopatry in a Neotropical bat. *Animal Behaviour*, 82(5), 1127–1133. <https://doi.org/10.1016/j.anbehav.2011.08.007>
- Chaverri, G., & Kunz, T. H. (2011b). Response of a specialist bat to the loss of a critical resource. *PLoS ONE*, 6(12), 1–10. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0028821>
- Eldridge S., A. (2001). Approaches to the Study of Territory Size and Shape. *Annual Review of Ecology and Systematics*, 32(4), 277–303.
- Findley, J., & Wilson, D. (1974). Observations on the neotropical disk-winged bat, *Thyroptera tricolor pinx*. *Journal of Mammalogy*, 55(3), 562–571. <https://doi.org/10.2307/1379546>
- Gadziola, M. A., Grimsley, J. M. S., Faure, P. A., & Wenstrup, J. J. (2012). Social Vocalizations of Big Brown Bats Vary with Behavioral Context. *PLoS ONE*, 7(9). <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0044550>
- Gall, G. E. C., & Manser, M. B. (2017). Group cohesion in foraging meerkats: follow the moving ‘vocal hot spot. *Royal Society Open Science*. <https://doi.org/10.1098/rsos.170004>
- Götze, S., Denzinger, A., & Schnitzler, H. U. (2020). High frequency social calls indicate food source defense in foraging Common pipistrelle bats. *Scientific Reports*, 10(1), 1–9. <https://doi.org/10.1038/s41598-020-62743-z>
- Grant, J. W. A. (1993). Whether or not to defend? The influence of resource distribution. *Marine Behaviour and Physiology*, 23(1–4), 137–153. <https://doi.org/10.1080/10236249309378862>
- Hillen, J., Kiefer, A., & Veith, M. (2009). Foraging site fidelity shapes the spatial organisation of a population of female western barbastelle bats. *Biological Conservation*, 142(4), 817–823. <https://doi.org/10.1016/j.biocon.2008.12.017>
- Hof, A. R., Snellenberg, J., & Bright, P. W. (2012). Food or fear? Predation risk mediates edge refuging in an insectivorous mammal. *Animal Behaviour*, 83(4), 1099–1106. <https://doi.org/10.1016/j.anbehav.2012.01.042>
- Isbell, L. A., Bidner, L. R., Loftus, J. C., Kimuyu, D. M., & Young, T. P. (2021). Absentee owners and overlapping home ranges in a territorial species. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, 75(1), 21. <https://doi.org/10.1007/s00265-020-02945-7>
- Isbell, L., Pruett, J. & Young, T. Movements of vervets (*Cercopithecus aethiops*) and patas monkeys (*Erythrocebus patas*) as estimators of food resource size, density, and distribution.

- Behav Ecol Sociobiol 42, 123–133 (1998). <https://doi.org/10.1007/s002650050420>
- Jarman, P. J. (1974). The Social Organisation of Antelope in Relation To Their Ecology. *Behaviour*, 48(1–4), 215–267. <https://doi.org/https://doi.org/10.1163/156853974X00345>
- Kernohan, B. J., Gitzen, R. A., & Millsaugh, J. J. (2001). Analysis of Animal Space Use and Movements. In *Radio Tracking and Animal Populations* (pp. 125–166). <https://doi.org/10.1017/S0004972700021134>
- Kilgo, J. C., Garabedian, J. E., Vukovich, M., Schlichting, P. E., Byrne, M. E., & Beasley, J. C. (2021). Food resources affect territoriality of invasive wild pig sounders with implications for control. *Scientific Reports*, 11(1), 1–11. <https://doi.org/10.1038/s41598-021-97798-z>
- Krause J, Ruxton G. 2002. *Living in Groups*. Oxford University Press. Maher
- Lamprecht, J. (1978), The Relationship between Food Competition and Foraging Group Size in some Larger Carnivores. *Zeitschrift für Tierpsychologie*, 46: 337-343. <https://doi.org/10.1111/j.1439-0310.1978.tb01455.x>
- Lewis, S. E. (1995). Roost Fidelity of Bats : A Review. *American Society of Mammalogists*, 76(2), 481–496.
- Maher, C. R. ., & Lott, D. F. . (2000). A Review of Ecological Determinants of Territoriality within Vertebrate Species. *The American Midland Naturalist*, 143(1), 1–29.
- Maher, C. R., & Lott, D. F. (1995). Definitions of territoriality used in the study of variation in vertebrate spacing systems. *Animal Behaviour*, 49(6), 1581–1597. [https://doi.org/10.1016/0003-3472\(95\)90080-2](https://doi.org/10.1016/0003-3472(95)90080-2)
- Mitchell, M. S., & Powell, R. A. (2007). Optimal use of resources structures home ranges and spatial distribution of black bears. *Animal Behaviour*, 74(2), 219–230. <https://doi.org/10.1016/j.anbehav.2006.11.017>
- Montero, B. K., & Gillam, E. H. (2015). Behavioural strategies associated with using an ephemeral roosting resource in Spix’s disc-winged bat. *Animal Behaviour*, 108, 81–89. <https://doi.org/10.1016/j.anbehav.2015.07.014>
- Morrison, R. E., Dunn, J. C., Illera, G., Walsh, P. D., & Bermejo, M. (2020). Western gorilla space use suggests territoriality. *Scientific Reports*, 10(1), 1–8. <https://doi.org/10.1038/s41598-020-60504-6>
- Papageorgiou, D., & Farine, D. R. (2020). Group size and composition influence collective movement in a highly social terrestrial bird. *ELife*, 9, 1–16.

- <https://doi.org/10.7554/eLife.59902>
- Potts, J. R., Harris, S., & Giuggioli, L. (2013). Quantifying behavioral changes in territorial animals caused by sudden population declines. *American Naturalist*, *182*(3).
<https://doi.org/10.1086/671260>
- Powell, R. (2000). Animal Home Ranges and Territories and Home Range Estimators. In L. Boitani & T. k. Fuller (Eds.), *Research Techniques in Animal Ecology: Controversies and Consequences* (pp. 65–110). <https://doi.org/www.jstor.org/stable/10.7312/boit11340.9>
- Pride, R. E. (2005). Optimal group size and seasonal stress in ring-tailed lemurs (*Lemur catta*). *Behavioral Ecology*, *3*, 550–560. <https://doi.org/10.1093/beheco/ari025>
- Reiczigel, J., Lang, Z., Rózsa, L., & Tóthmérész, B. (2008). Measures of sociality: two different views of group size. *Animal Behaviour*, *75*(2), 715–721.
<https://doi.org/10.1016/j.anbehav.2007.05.020>
- Sagot, M., Schöner, C. R., Jago, A. J., Razik, I., & Chaverri, G. (2018). The importance of group vocal behaviour in roost finding. *Animal Behaviour*, *142*(July), 157–164.
<https://doi.org/10.1016/j.anbehav.2018.06.018>
- Seaman, D. E., Millspaugh, J. J., Kernohan, B. J., Brundige, G. C., Raedeke, K. J., & Gitzen, R. A. (1999). Effects of Sample Size on Kernel Home Range Estimates. *The Journal of Wildlife Management*, *63*(2), 739–747. <https://doi.org/10.2307/3802664>
- Seaman, D. E., & Powell, R. A. (1996). An Evaluation of the Accuracy of Kernel Density Estimators for Home Range Analysis. *Ecology*, *77*(7), 2075–2085.
- Sikes, R. S., & Bryan, J. A. (2016). 2016 Guidelines of the American Society of Mammalogists for the use of wild mammals in research and education. *Journal of Mammalogy*, *97*(3), 663–688. <https://doi.org/10.1093/jmammal/gyw078>
- Sillero-Zubiri, C., Rostro-García, S., & Burruss, D. (2016). Spatial organization of the pale fox in the Termit Massif of east Niger. *Journal of Mammalogy*, *97*(2), 526–532.
<https://doi.org/10.1093/jmammal/gyv198>
- Smarsh, G. C., Long, A. M., & Smotherman, M. (2022). Singing strategies are linked to perch use on foraging territories in heart-nosed bats. *Ecology and Evolution*, *12*(2).
<https://doi.org/10.1002/ece3.8519>
- Stradiotto, A., Cagnacci, F., Delahay, R., Tioli, S., Nieder, L., & Rizzoli, A. (2009). Spatial organization of the yellow-necked mouse: Effects of density and resource availability.

- Journal of Mammalogy*, 90(3), 704–714. <https://doi.org/10.1644/08-MAMM-A-120R1.1>
- Toobaie, A., & Grant, J. W. A. (2013). Effect of food abundance on aggressiveness and territory size of juvenile rainbow trout, *Oncorhynchus mykiss*. *Animal Behaviour*, 85(1), 241–246. <https://doi.org/10.1016/j.anbehav.2012.10.032>
- Van Leeuwen, T. E., Hughes, M. R., Dodd, J. A., Adams, C. E., & Metcalfe, N. B. (2015). *Resource availability and life-history origin affect competitive behavior in territorial disputes*. <https://doi.org/10.1093/beheco/arv163>
- Vonhof, M. J., & Fenton, M. B. (2004). Roost availability and population size of *Thyroptera tricolor*, a leaf-roosting bat, in north-eastern Costa Rica. *Journal of Tropical Ecology*, 20(3), 291–305. <https://doi.org/10.1017/S0266467404001403>
- Vonhof, M. J., Whitehead, H., & Fenton, M. B. (2004). Analysis of Spix's disc-winged bat association patterns and roosting home ranges reveal a novel social structure among bats. *Animal Behaviour*, 68(3), 507–521. <https://doi.org/10.1016/j.anbehav.2003.08.025>
- Willems, E. P., & Hill, R. A. (2009). Predator-specific landscapes of fear and resource distribution: Effects on spatial range use. *Ecology*, 90(2), 546–555. <https://doi.org/10.1890/08-0765.1>
- Winkelmann, J. R., Bonaccorso, F. J., Goedeke, E. E., & Ballock, L. J. (2003). Home range and territoriality in the least blossom bat, *Macroglossus minimus*, in Papua New Guinea. *Journal of Mammalogy*, 84(2), 561–570. [https://doi.org/10.1644/1545-1542\(2003\)084<0561:HRATIT>2.0.CO;2](https://doi.org/10.1644/1545-1542(2003)084<0561:HRATIT>2.0.CO;2)
- Yosef, R., & Grubb, T. (1994). Resource Dependence and Territory Size in Loggerhead Shrikes (*Lanius ludovicianus*). *American Ornithological Society*, 111(2), 465–469.
- Zhao, X., Jiang, T., Liu, H., Wang, Y., Liu, Y., & Feng, J. (2019). Acoustic signalling of aggressive intent in the agonistic encounters of female Asian particoloured bats. *Animal Behaviour*, 149, 65–75. <https://doi.org/10.1016/J.ANBEHAV.2019.01.012>

CAPÍTULO II

AGGRESSIVE VOCALIZATIONS DURING INTERGROUP INTERACTIONS IN ROOST DEFENSE IN THE SPIX'S DISK-WINGED BAT

Aggressive vocalizations during intergroup interactions in roost defense in the Spix's disk-winged bat

Silvia Chaves-Ramírez¹, Maria Sagot², Mariela Sánchez Chavarría³, Gloriana Chaverri^{3,4}

Affiliations :1Programa de Posgrado en Biología, Universidad de Costa Rica, San José, Costa Rica, 2 Department of Biological Sciences, State University of New York at Oswego, NY, U.S.A, 3 Universidad de Costa Rica, Sede del Sur, Golfito, Costa Rica, 4 Smithsonian Tropical Research Institute, Balboa, Ancón, República de Panamá

Abstract: Animals engage in agonistic interactions to gain exclusive access to territories and resources. Understanding these interactions in bats, however, has proven difficult given their high mobility and nocturnal habits. For bats, roosts are a critical resource; thus, the study of agonistic behaviors associated with the use of these resources could provide valuable information to understand how and whether individuals monopolize them. Here, we used *Thyroptera tricolor* to study agonistic behaviors associated with access to a roosting resource. We experimentally studied behavioral responses of focal groups when interacting with different intruders during the occupation of an ephemeral roosting resource. We found that *T. tricolor* responds more aggressively to intruders than to members of its own group, increasing the number of aggressive vocalizations. We also found differences in the rate of agonistic behaviors based on the identity of the intruders. Specifically, we observed that bats produced a large number of aggressive vocalizations when interacting with nearby intruders, supporting the “nasty neighbor” hypothesis. This paper presents the first empirical evidence that aggressive vocalizations may serve as a mechanism to defend and maintain exclusive roosting sites in social groups of *T. tricolor*.

Introduction

Intraspecific interactions can influence the survival and distribution of individuals within a landscape (Langkilde, Lance, & Shine, 2005). For instance, agonistic behaviors within a species, such as displays of threats with aggressive intent (Kudryavtseva, 2000), can play an important role in the acquisition of resources including food, reproductive mates, or roosts. Threats during

agonistic interactions can occur through ranting vocalizations (McGlone, 1986; Martin, 2007; Götze, Denzinger, & Schnitzler, 2020). These types of threats seek to reduce physical harm, but sometimes are not sufficient to reduce conflict when individuals need to access resources. Thus, encounters can often escalate to aggressive interactions with direct physical contact, exposing individuals to injury and increased energetic expenditure (Carpenter, 1987; Duque-Wilckens, Trainor, & Marler, 2019). Ultimately, both threats and physical harm can result in social domination or exclusion of conspecifics from certain resources (Maher & Lott, 2000).

The establishment of territories can function as a mechanism to maintain control over different resources (Maher & Lott, 2000; Schradin, 2004). For this purpose, several species perform agonistic behaviors that allow them to delimit and keep intruders away from a territory (e.g., *Atta laevigata*, Salzemann & Jaffe, 1990; *Gallinula mortierii*, Putland & Goldizen, 1998; *Stegastes fuscus*, Silveira, Silva & Ferreira, 2020; *Sporophila lineola*, Martins, Cunha & Lopes, 2021). There is extensive discussion on how territorial animals behave towards conspecifics, depending on the degree of proximity or recognition (Bull, Griffin, Bonnett, Gardner, & Cooper, 2001; Thorington & Weigl, 2011). For example, the "dear enemy" hypothesis posits that individuals defending a territory or resource show more agonistic interactions towards unknown intruders than to nearby or known intruders (Fisher, 1954; Temeles, 1994; Tumulty, 2018). This is because territorial animals must be able to evaluate the benefits and reduce the costs of defense (Temeles, 1994), and thus, should ameliorate the high costs of frequent agonistic interactions with neighbors, compared to unknown intruders (Getty, 1987; Carpenter, 1987; Tumulty, 2018). Similarly, this hypothesis states that having little information about the behavior of unknown rivals may pose a greater threat to individuals defending an area (Temeles, 1994; Christensen & Radford, 2018). However, there is evidence that in some situations the opposite may be true (Müller & Manser, 2007; Schradin, Schneider, & Lindholm, 2010; Benedek & Kóbori, 2014). Another hypothesis explaining the interaction of territorial animals with conspecifics is the "nasty neighbor" (Müller & Manser, 2007; Christensen & Radford, 2018). This hypothesis proposes that because of their proximity, nearby intruders pose a greater threat to focal groups compared to distant intruders. This is because nearby intruders are more likely to break boundaries and permanently invade the territories of focal groups compared to distant intruders (Matsumoto, Okamoto, Tsurumi, & Kohda, 2020). In addition, distant intruders are often fewer in number compared to individuals sharing a neighborhood with

established territories; thus, the former may represent a lower threat (Müller & Manser, 2007; Christensen & Radford, 2018).

Most of the studies conducted around these hypotheses, the "dear enemy" and the "nasty neighbor", have been developed in the context of defense of food and reproductive resources (Christensen & Radford, 2018). For some animals such as bats, roosts also represent very important and often limiting resources. Because bats are highly mobile and nocturnal mammals, the study of interactions around roosts can facilitate the understanding of the dynamics of agonistic interactions between conspecifics (Fernandez et al., 2014; Sun, Jiang, Kanwal, Guo, Luo, Lin, , & Feng, 2018). In this study, we use *Thyroptera tricolor* to evaluate these hypotheses in a roost defense context. *Thyroptera tricolor* is a social bat species that form mixed groups of males and females with an average of five to six individuals (Vonhof & Fenton, 2004; Chaverri & Kunz, 2011a; Sagot, Schöner, Jago, Razik, & Chaverri, 2018). The groups have a matrilineal social organization, consisting of the offspring of three or fewer philopatric females (Chaverri & Kunz, 2011a). This bat species is highly specialized in the use of a single roost type (Chaverri, 2010; Chaverri & Kunz, 2011). *Thyroptera tricolor* uses developing furred leaves of plants in the order Zingiberales for roosting (Chaverri & Kunz, 2011b). However, these roosts are highly ephemeral (5 - 31 h) because the leaves open quickly as they mature (Findley & Wilson, 1974). Consequently, roost availability is limited and may influence the behavior of social groups. Previous studies have described spatial patterns and behaviors suggesting that *T. tricolor* groups defend available roosts (Vonhof & Fenton, 2004; Montero & Gillam, 2015). Thus, the main objective of this research is to describe the agonistic interactions that occur during roost acquisition by *T. tricolor*. Based on resource defense hypotheses, we propose that *T. tricolor* groups manage to maintain exclusive roosting ranges through agonistic behaviors (Maher & Lott, 2000; Duque-Wilckens et al., 2019). To achieve our goal, we conducted experiments controlling for the availability of roosts and identity of intruder groups that may compete with a focal group. We predicted that focal groups will show more agonistic interactions with individuals from intruder groups than with members of their own group. In addition, we tested the "dear enemy" and the "nasty neighbor" hypotheses to identify which one fits our study system. The dear enemy effect predicts a greater number of agonistic interactions between focal groups and distant neighbors, whereas the nasty neighbor effect predicts more agonistic interactions between focal groups and nearby intruders.

Materials and Methods

Study area and field methods

We conducted the study from September 18-25, 2021 at Hacienda Barú Biological Research Center, Puntarenas province, in southwestern Costa Rica. The study site is in a coastal zone with characteristic secondary forest vegetation and is located at an altitude of 12 meters above sea level. This site is within the distribution of *T. tricolor* and contains large patches of *Calathea lutea*, a plant commonly used for roosting by this species (Vonhof & Fenton, 2004).

We studied a total of 90 adult bats belonging to 19 social groups of *T. tricolor*. A social group was defined as all the individuals using the same roost simultaneously. To identify members of each group at the individual level, we used passive integrated transponders (1 x 8 mm; Mini HPT8 Transponder; Biomark Inc., ID, U.S.A.), which contain a unique alphanumeric code. We marked individuals by inserting sterilized transponders subcutaneously into the middle dorsum of the bats. We checked that the label was well positioned, and we applied an antiseptic solution to the incision. To read the transponders, we used a PIT tag reader (Model HPR Plus, Biomark, Idaho, USA). Transponders never exceeded more than 3% of the bats' body mass. All fieldwork and experiments followed the protocols for capturing and handling wild mammals for research set forth in Sikes & Bryan (2016), under institutional animal research and handling permits CICUA -015-2021 and SINAC-ACOPAC-RES-045-2021. In addition, this article complies with the recommendations of The ARRIVE guidelines (Animal Research: Reporting of In Vivo Experiments).

Experimental design

Each day of experiments, we captured social groups from their roosts. For this, we looked for *C. lutea* tubular leaves and corroborated the presence of the bats inside them using a telescopic mirror. To capture them, we pinched the tubular leaf's opening, then we introduced the leaf into a plastic bag. After that we slightly pressed the leaf's base so that bats came out from the leaf into the plastic bag one by one. We then transferred the entire group to a cloth (cotton) bag and took them to a safe and ventilated space at the station. Before each experiment, we recorded the body mass and forearm length, as well as the sex, age, and reproductive status of all members of each group. After the experiments, we gave them water and mealworm larvae, before releasing them inside a new

tubular leaf as close as possible to the initial capture site. The groups were away from their roosting areas for approximately 3 to 5 hours.

We conducted experiments inside a white, rectangular flight cage with dimensions 2.5 x 5.5 m and a height of 3.5 m. To simulate intergroup encounters and record interactions between focal groups and intruder groups, we used social groups previously identified and located through other ongoing research projects. We performed three different treatments: 1) nearby intergroup interactions, where the intruder groups' roosting areas were situated less than 100 meters from the focal groups' roosting areas; 2) distant intergroup interactions, where the intruder groups' roosting areas were located more than 250 meters away from the focal groups' roosting areas and 3) intragroup interactions, involving individuals from the same focal group. We used focal groups as a control treatment (Table A1). In each experiment, we identified the presence of the following agonistic behaviors: chasing and overflying, roost checking, roost entry and exit. We chose these behaviors preliminarily because in multiple taxa, chases and inspection of a critical resource space within an occupied area have been associated to conflict situations when using a common resource (Martin, 2007). In addition, these observations have suggested that those behaviors are associated with territory defense (Montero & Gillam, 2015). Furthermore, we recorded all sounds emitted during the experiments to identify the presence of any aggressive vocalizations (see below).

In the experiments, we used tubular leaves of *C. lutea* as roosts. We collected leaves in the field every day. The tubular leaves were used only once, to decrease the chances that the odor of the feces or the contact of bats with the structure could cause an olfactory signal that would interfere with the results. For each interaction experiment, we placed a roost at one end of the cage, attaching it to a tripod, so that its entrance was between 1.40 and 1.60 meters high. We did this to facilitate monitoring and to maintain the height of the roosts within the range in which we found them occupied by groups of *T. tricolor* during our study (~1.50 -2.50m).

To record agonistic behaviors during interactions, we used 5 GoPro cameras (7 Hero, default configuration) in the following positions: Camera 1 was supported on a tripod behind the roost and aimed down over the roost and pointed at the roost entrance, at a safe distance from the roost opening to allow overflight and entry of the bats (Fig. 1). Cameras 2 and 3 were parallel to each other, pointing 1 meter away from the roost entrance. Cameras 4 and 5 were placed in the same way as the previous two, but 2 meters away from the roost. This allowed us to have a panoramic

view of the space and the interactions of bats with the roost. In addition, to record the vocalizations of the bats during the experiments, we used 3 omnidirectional ultrasonic microphones (Knowles FG-O, Avisoft Bioacoustics, Glienicke/Nordbahn, Germany) using an Avisoft UltraSoundGate 116Hm recorder connected to a computer. Because *T. tricolor* emits vocalizations at very high frequencies (Chaverri, Gillam & Vonhof, 2010), we used a sampling frequency of 300 kHz and 16-bit resolution. We placed one of the microphones pointing at the entrance of the roost and the other two along the flight cage, one meter from each other. To record and visualize in real time the acoustic behavior of the bats, we used the Avisoft-Recorder software.

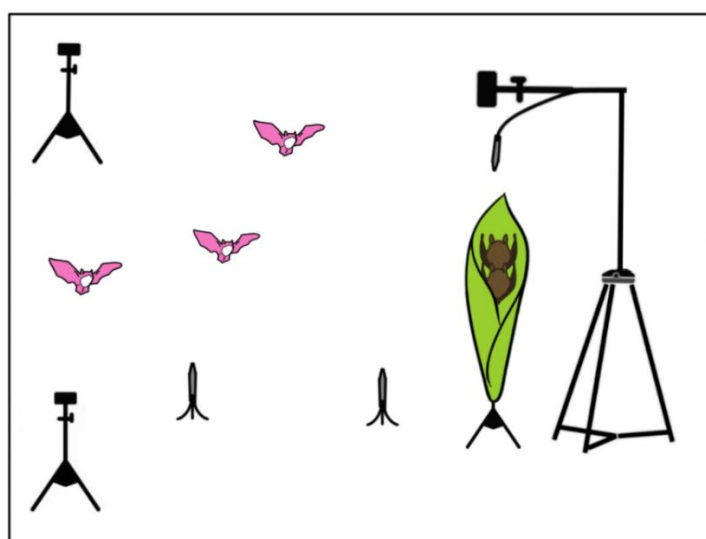


Figure 1. Graphic diagram for the intergroup interaction experiments. The focal group is located inside the refuge (in green) and the intruder group is represented by the pink bats that are flying outside the refuge.

All experiments started with the intra-group experiment. For this, we released the focal group into the flight cage and waited for the bats to enter the roost voluntarily. To minimize the stress and energy expenditure of the bats, we set a maximum of 5 minutes for the focal groups to enter the roost, based on the fact that during previous experiments, after 5 minutes the bats are visibly tired. During this time, we recorded the behaviors described above. If some individuals did not enter the roost during this time, we captured them using a hand net and then carefully placed them inside the tubular leaf. Once all members of the focal group were inside the leaf, we started the experiment of intergroup interaction. These interactions consisted of releasing an intruder group

from one end of the flight cage opposite to the roost occupied by the focal group (Fig 1). We then recorded the presence of agonistic behaviors between the groups for a period of 5 minutes. To identify and differentiate between individuals of the focal group and those of the intruder group in each experiment, we used non-toxic colored fluorescent powders, which were applied to the dorsal and ventral area of each bat. During the experiments, we monitored the physical state of the individuals (e.g., presence of wounds). We limited the number of interactions in which the groups behaved as intruders to twice per working day, to avoid animal stress.

After the experiments, we used the program Avisoft-SASLab Pro version 5.2.14 to identify the presence and frequency of aggressive vocalizations during each experiment. For each of the vocalizations that we considered as aggressive, we measured the following acoustic parameters: duration, peak frequency, minimum frequency, maximum frequency and entropy. These acoustic parameters were measured at the maximum and mean amplitude of the element. We used the video editing program VLC to detect and count roost checking and roost entry and exit behaviors from video recordings. We counted each time we observed these behaviors and noted the identity of the group performing them (focal vs intruder).

Statistical analysis

We studied the agonistic interactions of 13 focal groups against two types of intruders. In total we analyzed 27 intergroup interactions (14 nearby and 13 distant) and 27 intragroup interactions. Statistical analyses were based on the presence and absence of checking and roost entry and exit behaviors, as well as on the number of aggressive vocalizations recorded in each type of interaction (intragroup, nearby intergroup, distant intergroup). We tested whether the occurrence of roost entry and exit behaviors differed according to the type of interaction by performing two generalized mixed models with binomial distribution. In addition, we performed a third generalized mixed model with a Poisson distribution to determine if there were differences in the number of aggressive vocalizations recorded according to the type of interaction. We used the following formula for all three models:

$$\text{Response variables} \sim \text{Type of interaction} + (1|\text{Focal group identity})$$

For the first two models, the response variable corresponded to whether one of the following behaviors occurred (yes or no): 1) roost checking, and 2) roost entry and exit. For the third model,

the response variable was the number of aggressive vocalizations. In all models we used the type of interaction as a fixed variable. Finally, we added the identity of the focal groups as a random variable. We performed all the analyses in the statistical programming environment Rstudio (Version 1.4.1106) using the R packages lme4 (Bates et al, 2015) and multcomp (Hothorn, Bretz & Westfall, 2008).

The aggressive vocalizations that we were able to record during the experiments were visually similar to distress calls known for *T. tricolor* (Chaverri, Sandoval-Herrera, Iturralde-Pólit, Romero-Vásquez, Chaves-Ramírez & Sagot, 2021). Distress calls are emitted by bats during stressful situations, when they are trapped by predators or captured by a person (Hechavarría, Beetz, Macias, & Kössl, 2016; Hechavarría, Jerome Beetz, García-Rosales, & Kössl, 2020). However, no study to date has recorded this type of vocalizations during intergroup interactions in *T. tricolor*. For this reason, we performed a comparison and classification analysis of the vocalizations, using the Uniform Multiples Approximation and Projection (UMAP) method (Thomas, Jensen, Averly, Demartsev, Manser, Sainburg, Roch, & Strandburg-Peshkin, 2022). To do so, we first created a dataset with the aggressive calls recorded during the experiments and the subsequently recorded distress calls of *T. tricolor*.

The dataset used for the UMAP contained 9 recordings with aggressive calls from each of the treatments (intragroup and intergroup, nearby and distant). We then added 8 distress call recordings from 8 individuals that we had available. We recorded the distress calls inside a flight cage by holding the bats individually and pointing the microphone towards the animal's head. We recorded the distress calls using a CM16 microphone connected to an UltraSoundGate Recorder (model 116 Hme, Avisoft) plugged to a laptop computer running Avisoft Recorder software with 500 kHz sampling rate, and a resolution of 16 bits.

We analyzed all calls in SASLab Pro. Calls were manually labeled according to the context in which they were obtained, either as aggressive or distress. For each label we extracted the following spectral parameters: peak frequency, minimum frequency, maximum frequency and entropy. These acoustic parameters were measured at the maximum and average amplitude of the element. We then applied the UMAP transformation, which generates a matrix with coordinates that allows us to spatially visualize the data in 2 dimension. Then, we used the output of the UMAP transformation to use in a K-nearest neighbor analysis (KNN) of differences in acoustic parameters

of vocalizations according to behavioral context. We first created a set of training (70%) and test data (30%). We then built a machine learning model, which consists of evaluating the probability that a call (or selection) is surrounded by other calls of the same class. We extracted the optimal value of "K" from the model by calculating the square root of the total number of observations in 70% of our data set and evaluated the model (proportion of correct classifications). We then used a confusion matrix to calculate the model's accuracy. The analyses were performed in R using the packages *umap* (Konopka, 2022), *class* (Venables, & Ripley, 2002) and *cabert* (Kuhn, 2022).

Results

During intragroup interactions we observed many roost-checking behaviors, as well as roost entries and exits, but only a few aggressive vocalizations (Table 1). In contrast, during intergroup interactions, we recorded multiple aggressive vocalizations and even chases, in addition to roost checking, roost entry, and exit behaviors (Table 1). When performing the statistical analysis, we found no differences in the proportion of occurrences of roost checking ($\chi^2(1)=1.2909$, $p= 0.52$, $gl= 2$; Fig. 2), and roost entry and exit ($\chi^2(1)=0.0334$, $p= 0.98$, $gl= 2$; Fig. 2) behaviors during the three treatments. On the other hand, we found that the type of treatment significantly influenced the number of aggressive vocalizations emitted by bats. We found that the number of aggressive vocalizations decreased by 2.86 in the intragroup interaction experiments compared to the other treatments ($Z=-10.52$, $p < 0.001$; Fig. 3). In addition, we found significant differences in the number of aggressive vocalizations based on the identity of the intruders (i.e., distant or nearby; $Z= 2.67$, $p < 0.05$). A larger number of aggressive vocalizations was emitted during the interaction between focal and nearby groups compared to the interactions involving focal and distant groups (Fig. 3).

Table 1. Number of records of behaviors studied during intra-group and inter-group interactions.

Interaction	n	Checking roost	Roost entry and exit	Number of Aggressive vocalizations
Intragroup	27	19	13	203
Intergroup nearby	14	8	7	40
Intergroup distant	13	10	6	267

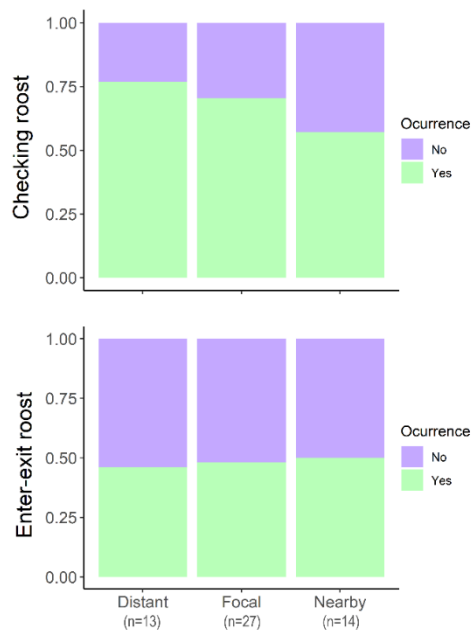


Figure 2. Responses of focal groups to intra- and interspecific interactions (nearby and distant intruders). The vertical axis shows the proportion according to the occurrence of the behaviors checking roost and enter/exist roost. Green represents the proportion of experiments in which a given behavior occurred, while purple represents the absence of that behavior in a given experiment.

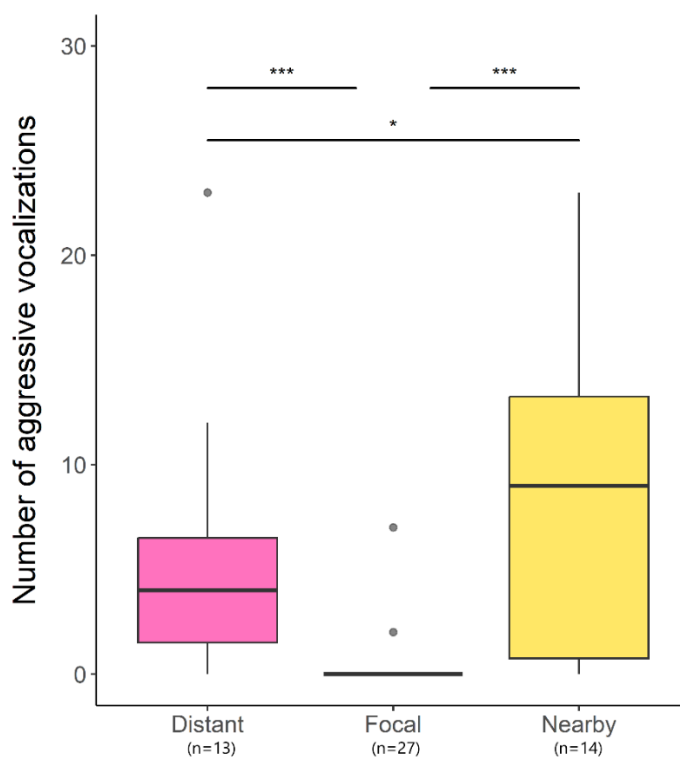


Figure 3. Number of aggressive vocalizations during intra- and intergroup (nearby and distant) interactions. Sample sizes are shown below and statistical significance values are indicated above (*** $P < 0.001$, * $P < 0.05$).

Also, during intergroup interactions, we observed that after intruders rapidly entered and exited the occupied roost, it sometimes triggered the immediate departure of one or more focal individuals. We were unable to record physical aggressions inside the roosts when an intrusion occurred, and the intruder remained in the roost. However, when intruders entered and remained for a few minutes, or until the end of the experiments, we were able to carefully observe them through the roost's opening. In 7 out of 8 occasions, intruders landed near the roost exit and separated from the focal individuals occupying the inner base of the roost (Fig. 4). Additionally, we observed some chases between focal individuals and intruders outside the roost. We recorded a total of 9 chases of which 3 were conducted by focal individuals, 4 by intruders and 2 in which we were unable to identify the individuals involved. These chases were distinguishable from regular flights because bats increased their speed and quickly approached the individual they seemed to be chasing. Individuals that were chased then suddenly changed flight direction. On 6 occasions, these chases were accompanied by aggressive calls characterized as broadband sweeps (Fig. 5). We were able to corroborate that these aggressive calls were emitted during chases and not within the roost, as they were recorded with high intensity by the microphones that were arranged along the flight cage and not by the one above the roost. However, during chases, it was not possible to identify which individual was emitting these vocalizations.

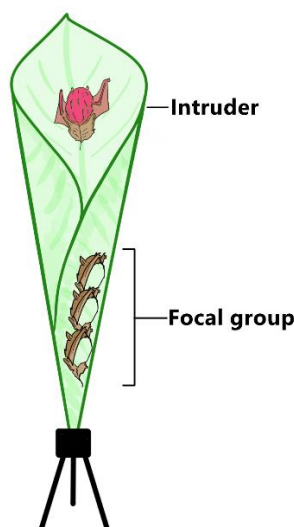


Figure 4. Spacing behavior within roosts in *Thyroptera tricolor*. The observed behavior illustrates that members of the focal group aggregate near the bottom of the roost, while the intruder individual remains solitary and very close to the exit of the roost.

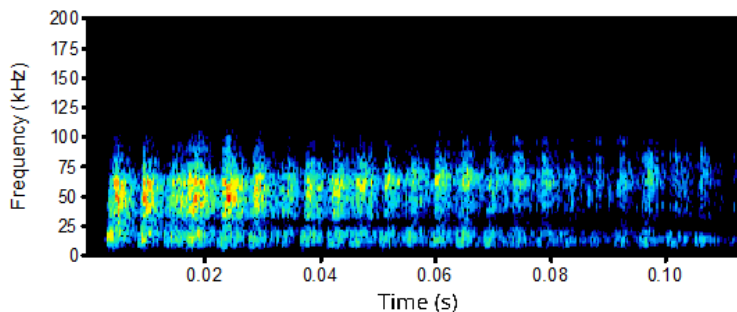


Figure 5. Spectrogram showing an aggressive vocalization emitted by bats during the experiments.

The UMAP classification analysis of the set of vocalizations resulted in a clear spatial separation between distress and aggressive calls registered during our experiments (Fig. 6). Furthermore, the classification accuracy of the k-nearest neighbor model was extremely high (ACC= 0.987, 95% CI, $P < 0.0001$, Kappa: 0.96). These results indicate that the calls we recorded were different from the distress calls normally recorded in *T. tricolor*.

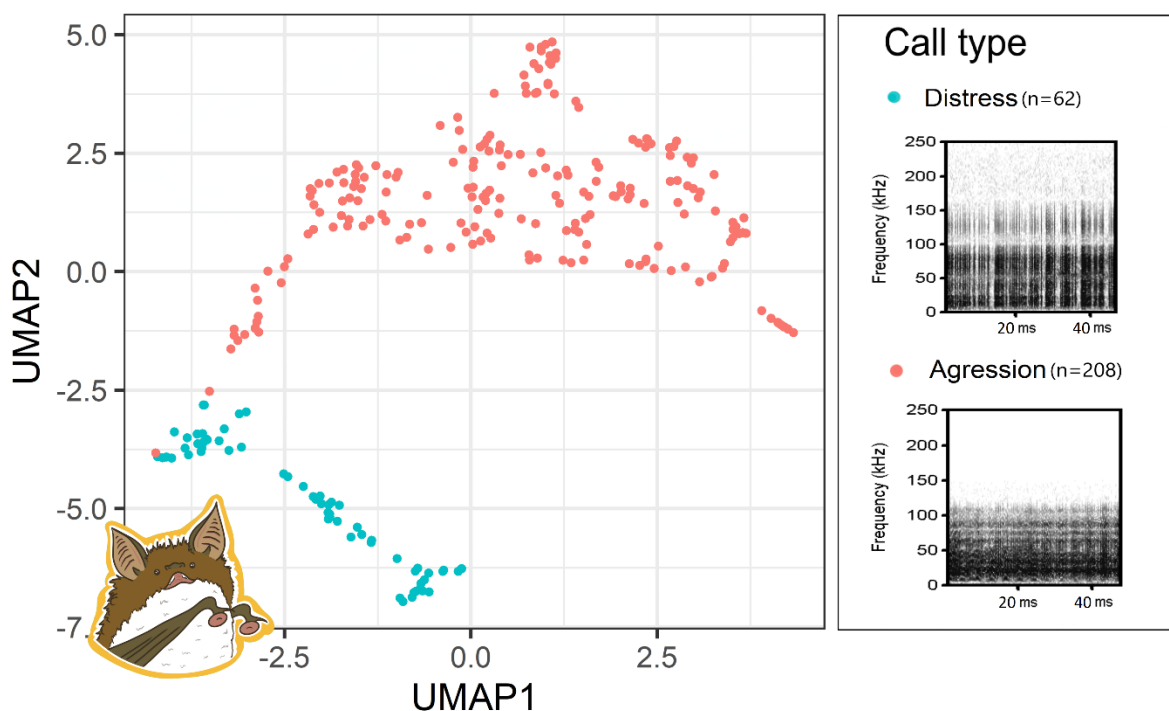


Figure 6. Classification of calls embedded in a 2D UMAP space where each point represents a

call and the colors represent the manual classification of call types. Spectrograms and the number of observations for each type of call are shown.

Discussion

Our main result was the recording of aggressive calls during our experiments. The aggressive calls we identified are not part of the vocal repertoire known for *T. tricolor* during intragroup social interactions related to roost-seeking and group cohesion (Chaverri, Gillam, & Vonhof, 2010; Montero & Gillam, 2015). Furthermore, we were able to determine with high precision that the calls we recorded during our experiments differed from the distress calls previously recorded for *T. tricolor*, thus representing a new call for this species' vocal repertoire. In support of our hypothesis, we found that a significantly larger number of aggressive vocalizations were emitted during intergroup interactions compared to intragroup interactions. We therefore suggest that the aggressive calls we recorded in this study are emitted in agonistic interactions and therefore used in the context of competition and defense of the roost.

Because the peculiar roosting structure used by this species created visual limitations inside the roost, we had to assume that the aggressive vocalizations recorded in our study were emitted by focal individuals as a warning signal to intruders attempting to occupy their roosts. This has been supported by previous studies, where aggressive vocalizations in bats have been described in agonistic contexts associated with resource and territory defense (Fernandez, Fasel, Knörnschild, & Richner, 2014). For instance, females of the insectivorous bat *Vespertilio sinensis* emit broadband vocalizations with aggressive intent during interactions with intruders attempting to displace them from their roosts (Zhao et al., 2019). Furthermore, there is evidence that aggressive vocalizations may be used in combination with other agonistic behaviors such as chases and strikes to defend resources (Fernandez, Fasel, Knörnschild, & Richner, 2014; Gadziola, Grimsley, Faure, & Wenstrup, 2012; Götze, Denzinger, & Schnitzler, 2020; Knörnschild, Glckner, & Helversen, 2010). In this study, we documented a situation when aggressive vocalizations were accompanied by chasing behaviors. The emission of such vocalizations during chases could function as an intimidation mechanism to repel intruders (Götze et al., 2020).

While aggressive vocalizations may have the potential to warn and ward off intruders attempting to occupy the residents' roosts, it is possible that when intruders manage to enter and remain inside

the roost, aggressive vocalizations also function as a mechanism to maintain distance from intruders. For example, we noticed that shortly after one or more intruders entered the roost, aggressive vocalizations were emitted. When this occurred, intruders remained isolated from the focal individuals. Social calls can be used to regulate intra- and intergroup spacing (Palombit, 1992). In some bat species, aggressive vocalizations can play a role in maintaining spacing within the roost during agonistic interactions with intruders (Gadziola et al., 2012). This strategy can reduce energetic costs associated with physical aggression in roost disputes, supporting our hypothesis that aggressive vocalizations in *T. tricolor* during intergroup interactions represent a form of agonistic behavior.

While social signals can facilitate avoidance of costly physical confrontations, they have nonetheless been observed during disputes for positions within the roost or in defense of resources in other bat species. For example, in *Kerivula hardwickii*, which is also a roost specialist that often roosts in developing tubular leaves, there is evidence that biting may function as a mechanism to scare potential intruders or evict occupants (C. Castillo-Salazar, personal communication). Male fruit bats *Carollia perspicillata* have also been shown to defend territories containing important roosting sites using aggressive vocalizations accompanied by wrist punching (Fernandez et al., 2014). Thus, more studies are needed to determine the occurrence of physical aggression during contests for roosts in *T. tricolor*. In addition, future research should also evaluate alternative mechanisms to acoustic signals, such as olfactory or visual signals, to announce and keep intruders away from resources (Zhang et al., 2021).

Contrary to what we expected, we found no differences in roost checking and roost entry and exit behaviors among treatments. The entry and exit and the check of the refuges have been observed by other researchers in the field and could be common behaviors during the search for roosts and the evaluation of their quality in this species (Findley & Wilson, 1974; Montero & Gillam, 2015). Although we found no differences in these behaviors between intergroup and intragroup interactions, we cannot rule out the possibility that the behaviors of roost checking, overflight, roost entry and exit that we observed in this research have some role in the conflicts for the defense of roosts, as has been observed in other bat species (Voigt & von Helversen, 1999; Balmori, 2018; Behr, Knörnschild, & Von Helversen, 2009; Knörnschild et al., 2010). For example, from the point of view of the focal group, moving in and out of the roost and flying around could function as a

patrolling behavior when intruders are present, as it has been observed in the insectivorous species *Tadarida teniotis* when they are defending their roosts (Balmori, 2018). On the other hand, intruders could use the behaviors of checking, overflight, roost entry and exit as a mechanism to harass and evict focal groups from their roost. It is important to note that our experimental design was limited by controlled conditions and may not reflect all the behaviors occurring in natural conditions. Therefore, more studies are needed to determine if the behaviors described above play a role in the defense of the refuge in *T. tricolor*.

Our results support the "nasty neighbor" hypothesis. This may be occurring because the social groups of *T. tricolor* rely on the availability of tubular leaves as a roost, and a decrease in the availability of this resource in an area with neighboring groups may compromise their survival (Sagot & Chaverri, 2015), leading to greater competition for roosts. Therefore, it is possible that for *T. tricolor*, neighboring groups represent a greater threat to territory owners than distant intruders, as neighboring groups may have a higher likelihood of encroaching and expanding their roosting territories (Christensen & Radford, 2018). Another factor that may influence the focal group's response to different intruders is the degree of kinship between the focal and intruder groups. It is known that relatedness may increase tolerance between different groups (Bernstein & Ehardt, 1985; Bull, Griffin, Bonnett, Gardner, & Cooper, 2001; Thorington & Weigl, 2011). However, in *T. tricolor*, kinship between neighboring groups may not explain tolerance because individuals from neighboring groups are not related (Buchalski, Chaverri & Vonhof, 2014). There is a higher likelihood that focal groups are more tolerant towards distant groups given that *T. tricolor* individuals are known to disperse long distances for mating purposes (approximately 500 m; Buchalski, Chaverri & Vonhof, 2014). However, in our study, the distances between the resting areas of focal and distant groups did not always exceed the distance this species travels to reproduce. Therefore, future studies that include a genetic component will allow us to corroborate our findings. In addition, the response of group-living animals to intruders may vary depending on the temporal, ecological, and social context, and individual responses may differ among group members (Ancillotto & Russo, 2014; Christensen & Radford, 2018; Ferrandiz-Rovira et al., 2020; Morris-Drake, Kennedy, Goncalves, & Radford, 2022). Therefore, when conducting future research on the agonistic behavior of *T. tricolor*, it is crucial to consider factors such as sex, age, reproductive status, dominance, and group size, as these factors could influence

the level of aggression exhibited by individual animals towards various intruders (Bard, Hau, Wikelski, & Wingfield, 2002; Christensen & Radford, 2018; Morris-Drake et al., 2022).

In conclusion, in this study we document for the first time aggressive calls in *T. tricolor*. Furthermore, we present empirical evidence of how these calls are emitted during intergroup encounters related to roosting. Thus, we suggest that aggressive calls may serve as one of the possible mechanisms for maintaining exclusive roosting areas in *T. tricolor*. Further captive, semi-captive and field studies are needed to obtain more detailed information on the agonistic behavior of *T. tricolor* during interactions with conspecifics that may pose a threat during roost occupancy.

Bibliography

- Ancillotto, L., & Russo, D. (2014). Selective aggressiveness in European free-tailed bats (*Tadarida teniotis*): Influence of familiarity, age and sex. *Naturwissenschaften*, 101(3), 221–228. <https://doi.org/10.1007/s00114-014-1146-6>
- Balmori, A. (2018). Advances on the group composition, mating system, roosting and flight behaviour of the European free-tailed bat (*Tadarida teniotis*). *Mammalia*, 82(5), 460–468. <https://doi.org/10.1515/mammalia-2017-0083>
- Bard, S. C., Hau, M., Wikelski, M., & Wingfield, J. C. (2002). Vocal distinctiveness and response to conspecific playback in the Spotted Antbird, a Neotropical suboscine. *Condor*, 104(2), 387–394. [https://doi.org/10.1650/0010-5422\(2002\)104\[0387:VDARTC\]2.0.CO;2](https://doi.org/10.1650/0010-5422(2002)104[0387:VDARTC]2.0.CO;2)
- Behr, O., Knörnschild, M., & Von Helversen, O. (2009). Territorial counter-singing in male sac-winged bats *Saccopteryx bilineata*: Low-frequency songs trigger a stronger response. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, 63(3), 433–442. <https://doi.org/10.1007/s00265-008-0677-2>
- Benedek, K., & Kóbori, O. T. (2014). “Nasty neighbour” effect in *formica pratensis* retz. (Hymenoptera: Formicidae). *North-Western Journal of Zoology*, 10(2), 245–250.
- Bernstein, I. S., & Ehardt, C. L. (1985). Agonistic aiding: Kinship, rank, age, and sex influences. *American Journal of Primatology*, 8(1), 37–52. <https://doi.org/10.1002/ajp.1350080105>
- Buchalski, M. R., Chaverri, G., & Vonhof, M. J. (2014). When genes move farther than offspring: Gene flow by male gamete dispersal in the highly philopatric bat species *Thyroptera tricolor*. *Molecular Ecology*, 23(2), 464–480. <https://doi.org/10.1111/mec.12593>
- Bull, M. C., Griffin, C. L., Bonnett, M., Gardner, M. G., & Cooper, S. J. (2001). Discrimination between related and unrelated individuals in the Australian lizard *Egernia striolata*. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, 50(2), 173–179. <https://doi.org/10.1007/s002650100348>
- Carpenter, F. L. (1987). Food abundance and territoriality: To defend or not to defend? *Integrative and Comparative Biology*, 27(2), 387–399. <https://doi.org/10.1093/icb/27.2.387>

- Chaverri, G. (2010). Comparative social network analysis in a leaf-roosting bat. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, 64(10), 1619–1630. <https://doi.org/10.1007/s00265-010-0975-3>
- Chaverri, G., E.H. Gillam and M.J. Vonhof. (2010). Social calls used by a leaf-roosting bat to signal location. *Biology Letters*, 6: 441-444.
- Chaverri, G., & Kunz, T. H. (2011). All-offspring natal philopatry in a Neotropical bat. *Animal Behaviour*, 82(5), 1127–1133. <https://doi.org/10.1016/j.anbehav.2011.08.007>
- Chaverri, G., Sandoval-Herrera, N., Iturralde-Pólit, P., Romero-Vásquez, A., Chaves-Ramírez, S. & Sagot, M. (2021). The energetics of social signaling during roost location in Spix's disc-winged bats. *Journal of Experimental Biology*, 224 (14). <https://doi.org/10.1242/jeb.238279>
- Christensen, C., & Radford, A. N. (2018). Dear enemies or nasty neighbors? Causes and consequences of variation in the responses of group-living species to territorial intrusions. *Behavioral Ecology*, 29(5), 1004–1013. <https://doi.org/10.1093/beheco/ary010>
- Duque-Wilckens, N., Trainor, B. C., & Marler, C. A. (2019). Aggression and territoriality. *Encyclopedia of Animal Behavior*, 539–546. <https://doi.org/10.1016/B978-0-12-809633-8.90064-5>
- Fernandez, A. A., Fasel, N., Knörnschild, M., & Richner, H. (2014). When bats are boxing: Aggressive behaviour and communication in male Seba's short-tailed fruit bat. *Animal Behaviour*, 98, 149–156. <https://doi.org/10.1016/j.anbehav.2014.10.011>
- Ferrandiz-Rovira, M., Zidat, T., Dupont, P., Berger, V., Rézouki, C., & Cohas, A. (2020). Neighborhood bully: No difference in territorial response toward neighbors or strangers in marmots. *Behavioral Ecology*, 31(5), 1129–1141. <https://doi.org/10.1093/beheco/araa061>
- Findley, J., & Wilson, D. (1974). Observations on the neotropical disk-winged bat, *Thyroptera tricolor pinx*. *Journal of Mammalogy*, 55(3), 562–571. <https://doi.org/10.2307/1379546>
- Fisher, J. B. (1954) Evolution and bird sociality. In *Evolution as a process* (eds J. Huxley, A. C. Hardy & E. B. Ford), pp. 71–83. London, UK: Allen & Unwin.

- Gadziola, M. A., Grimsley, J. M. S., Faure, P. A., & Wenstrup, J. J. (2012). Social Vocalizations of Big Brown Bats Vary with Behavioral Context. *PLoS ONE*, 7(9). <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0044550>
- Getty, T. (1987). Dear Enemies and the Prisoner's Dilemma: Why Should Territorial Neighbors Form Defensive Coalitions? 1. 27, 327–336. Retrieved from <https://academic.oup.com/icb/article/27/2/327/117298>
- Götze, S., Denzinger, A., & Schnitzler, H. U. (2020). High frequency social calls indicate food source defense in foraging Common pipistrelle bats. *Scientific Reports*, 10(1), 1–9. <https://doi.org/10.1038/s41598-020-62743-z>
- Hechavarría, J. C., Beetz, M. J., Macias, S., & Kössl, M. (2016). Distress vocalization sequences broadcasted by bats carry redundant information. *Journal of Comparative Physiology A*, 202, 503-515.
- Hechavarría, J. C., Jerome Beetz, M., García-Rosales, F., & Kössl, M. (2020). Bats distress vocalizations carry fast amplitude modulations that could represent an acoustic correlate of roughness. *Scientific Reports*, 10(1), 7332.
- Knörnschild, M., Glckner, V., & Helversen, O. Von. (2010). The vocal repertoire of two sympatric species of nectar-feeding bats (*Glossophaga soricina* and *G. commissarisi*). *Acta Chiropterologica*, 12(1), 205–215. <https://doi.org/10.3161/150811010X504707>
- Konopka, T. (2022). umap: Uniform Manifold Approximation and Projection_. R package version 0.2.9.0, <https://CRAN.R-project.org/package=umap>
- Kuhn, M. (2022). caret: Classification and Regression Training. Rpackage version 6.0-93, <<https://CRAN.R-project.org/package=caret>
- Kudryavtseva, N. N. (2000). Agonistic behavior: A model, experimental studies, and perspectives. *Neuroscience and Behavioral Physiology*, 30(3), 293–305. <https://doi.org/10.1007/BF02471782>
- Langkilde, T., Lance, V. A., & Shine, R. (2005). Ecological consequences of agonistic interactions in lizards. *Ecology*, 86(6), 1650–1659. <https://doi.org/10.1890/04-1331>

- Maher, C. R. ., & Lott, D. F. (2000). A Review of Ecological Determinants of Territoriality within Vertebrate Species. *The American Midland Naturalist*, 143(1), 1–29.
- Martin, R. A. (2007). A review of shark agonistic displays: Comparison of display features and implications for shark-human interactions. *Marine and Freshwater Behaviour and Physiology*, Vol. 40, pp. 3–34. <https://doi.org/10.1080/10236240601154872>
- Martins, G.d., Cunha, F.C.R. & Lopes, L.E. (2021). Territorial behavior of the migratory Lined Seedeater during the breeding season. *Ornithology. Res.* **29**, 133–139. <https://doi.org/10.1007/s43388-021-00065-y>
- Matsumoto, K., Okamoto, Y., Tsurumi, Y., & Kohda, M. (2020). Context-dependent agonistic response to neighbours along territory boundaries in a cichlid fish. *Behaviour*, 157(6), 559–573. <https://doi.org/https://doi.org/10.1163/1568539X-bja10013>
- McGlone, J. J. (1986). Agonistic Behavior in Food Animals : Review of Research and Techniques. *J. Anim. Sci.*, 62, 1130–1139.
- Montero, B. K., & Gillam, E. H. (2015). Behavioural strategies associated with using an ephemeral roosting resource in Spix’s disc-winged bat. *Animal Behaviour*, 108, 81–89. <https://doi.org/10.1016/j.anbehav.2015.07.014>
- Morris-Drake, A., Kennedy, P., Goncalves, I. B., & Radford, A. N. (2022). Variation between species, populations, groups and individuals in the fitness consequences of out-group conflict. *Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences*, 377(1851). <https://doi.org/10.1098/rstb.2021.0148>
- Müller, C. A., & Manser, M. B. (2007). “Nasty neighbours” rather than “dear enemies” in a social carnivore. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, 274(1612), 959–965. <https://doi.org/10.1098/rspb.2006.0222>
- Palombit, R. A. (1992). A preliminary study of vocal communication in wild long-tailed macaques (*Macaca fascicularis*). II. Potential of calls to regulate intragroup spacing. *International Journal of Primatology*, 13(2), 183–207. <https://doi.org/10.1007/BF02547840>
- Putland, D. A., & Goldizen, A. W. (1998). Territorial behaviour in the Tasmanian native hen: group and individual performance. *Animal Behaviour*, 56(6), 1455-1463.

- Riskin, D. K., & Fenton, M. B. (2001). Sticking ability in Spix's disk-winged bat, *Thyroptera tricolor* (Microchiroptera: Thyropteridae). *Canadian Journal of Zoology*, 79(12), 2261–2267. <https://doi.org/10.1139/cjz-79-12-2261>
- Sagot, M., & Chaverri, G. (2015). Effects of roost specialization on extinction risk in bats. *Conservation Biology*, 29(6), 1666–1673. <https://doi.org/10.1111/cobi.12546>
- Salzemann, A., & Jaffe, K. (1990). On the territorial behaviour of field colonies of the leaf-cutting ant *Atta laevigata* (Hymenoptera: Myrmicinae). *Journal of insect physiology*, 36(2), 133-138.
- Schradin, C. (2004). Territorial defense in a group-living solitary forager: Who, where, against whom? *Behavioral Ecology and Sociobiology*, 55(5), 439–446. <https://doi.org/10.1007/s00265-003-0733-x>
- Schradin, C., Schneider, C., & Lindholm, A. K. (2010). The nasty neighbour in the striped mouse (*Rhabdomys pumilio*) steals paternity and elicits aggression. *Frontiers in Zoology*, 7, 19. <https://doi.org/10.1186/1742-9994-7-19>
- Sikes, R. S., & Bryan, J. A. (2016). 2016 Guidelines of the American Society of Mammalogists for the use of wild mammals in research and education. *Journal of Mammalogy*, 97(3), 663–688. <https://doi.org/10.1093/jmammal/gyw078>
- Silveira, M.M., Silva, P.F., Ferreira, R.G. & Luchiari A. C. (2020). Fighting off the intruder: context-dependent territory defence in the damselfish *Stegastes fuscus*. *Environmental Biology of Fishes*, 103, 1091–1104. <https://doi.org/10.1007/s10641-020-01011-5>
- Sun, C., Jiang, T., Kanwal, J. S., Guo, X., Luo, B., Lin, A., & Feng, J. (2018). Great Himalayan leaf-nosed bats modify vocalizations to communicate threat escalation during agonistic interactions. *Behavioural processes*, 157, 180-187.
- Temeles, E. J. (1994). The role of neighbours in territorial systems: when are they “dear enemies”? *Animal Behaviour*, 47(2), 339–350. <https://doi.org/10.1006/ANBE.1994.1047>
- Thomas, M., Jensen, F. H., Averly, B., Demartsev, V., Manser, M. B., Sainburg, T., Roch, M. A., & Strandburg-Peshkin, A. (2022). A practical guide for generating unsupervised, spectrogram-based latent space representations of animal vocalizations. *Journal of Animal Ecology*, 91, 1567– 1581. <https://doi.org/10.1111/1365-2656.13754>

- Thorington, K. K., & Weigl, P. D. (2011). Persistence of southern flying squirrel winter aggregations: Roles of kinship, familiarity, and intruder squirrels. *Journal of Mammalogy*, 92(5), 1005–1012. <https://doi.org/10.1644/10-MAMM-A-388.1>
- Tumulty, J. P. (2018). Dear Enemy Effect. In J. Vonk & T. Shackelford (Eds.), *Encyclopedia of Animal Cognition and Behavior* (pp. 1–4). https://doi.org/10.1007/978-3-319-47829-6_693-1
- Venables, W. N. & Ripley, B. D. (2002) Modern Applied Statistics with S. Fourth Edition. Springer, New York. ISBN 0-387-95457-0
- Voigt, C. C., & von Helversen, O. (1999). Storage and display of odour by male *Saccopteryx bilineata* (Chiroptera, Emballonuridae). *Behavioral Ecology and Sociobiology*, 47(1), 29–40. <https://doi.org/10.1007/s002650050646>
- Vonhof, M. J., & Fenton, M. B. (2004). Roost availability and population size of *Thyroptera tricolor*, a leaf-roosting bat, in north-eastern Costa Rica. *Journal of Tropical Ecology*, 20(3), 291–305. <https://doi.org/10.1017/S0266467404001403>
- Zhang, C.-M., Sun, C.-N., Lucas, J. R., Feng, J., & Jiang, T.-L. (2021). Acoustic signal dominance in the multimodal communication of a nocturnal mammal. *Current Zoology*, (October), 1–8. <https://doi.org/10.1093/cz/zoab089>
- Zhao, X., Jiang, T., Liu, H., Wang, Y., Liu, Y., & Feng, J. (2019). Acoustic signalling of aggressive intent in the agonistic encounters of female Asian particoloured bats. *Animal Behaviour*, 149, 65–75. <https://doi.org/10.1016/J.ANBEHAV.2019.01.012>