

EXPERIENCIAS

Un proyecto comprensivo para la investigación y conservación de perezosos en cacaotales de Costa Rica

A comprehensive project for the research and conservation of sloths in cacao plantations in Costa Rica

Christopher Vaughan¹

Resumen

El perezoso de dos dedos (*Choloepus hoffmanni*) y el de tres dedos (*Bradypus variegatus*), hoy considerados símbolos nacionales de Costa Rica, fueron estudiados durante 13 años (2004-2016) en una finca de cacao y sus alrededores dentro del proyecto “*Theobroma cacao*: Biodiversidad en doseles forestales totales y parciales”. Las investigaciones interinstitucionales e interdisciplinarias fueron realizadas por seis departamentos en cinco instituciones, y abarcaron los siguientes temas: a) ecología espacial, b) comportamiento, c) salud de vida silvestre, d) demografía, e) genética, y f) conservación. De ello resultaron 26 publicaciones científicas, la mayoría con información novedosa; algunas aparecen resumidas en este artículo. Conservación de perezosos dependerá de una variedad de componentes, entre ellos: i) protección y regeneración de hábitat donde viven y transitan, sobre todo cacaotales, bosques ribereños, cercas vivas y árboles en potreros, ii) programas de educación ambiental, iii) evitar extraer y vender perezosos a centros de rescate y zoológicos privados, y iv) continuar programas de investigación y monitoreo.

Palabras clave: Demografía; dispersión; genética; medicina de la conservación; promiscuidad.

Abstract

The two-toed sloth (*Choloepus hoffmanni*) and the three-toed sloth (*Bradypus variegatus*), today considered Costa Rican national symbols, were studied for 13 years (2004-2016) in and around a cacao farm in the project “*Theobroma cacao*: Biodiversity in Total and Partial Forest Canopies”. This interinstitutional and interdisciplinary sloth research carried out by six departments in five institutions covered the following areas: a) spatial ecology, b) behavior, c) wildlife health, d) demography, e) genetics, and f) conservation. Twenty-six (26) scientific publications resulted, most with new information about sloths; some are summarized in this article. Sloth conservation depends on a variety of components, including: i) protection and regeneration of habitat where they live and transit, especially cacao plantations, riparian forests, live fences, and trees in pastures, ii) environmental education programs, iii) avoid extracting and selling sloths to rescue centers and private zoos, and iv) continue research and monitoring programs.

Keywords: Conservation medicine; demography; dispersion; genetics; promiscuity.

¹ Investigador, Departamento de Ecología Forestal y Vida Silvestre, Universidad de Wisconsin-Madison, EE. UU. cvaughan@wisc.edu



1. Introducción: Cacao y biodiversidad

En el 2001, el proyecto de investigación “*Theobroma cacao*: Biodiversidad en doseles forestales totales y parciales” fue presentado al Departamento de Agricultura de los Estados Unidos (USDA) por el Dr. Allen Young, autor del libro “The Chocolate Tree: A Natural History of Cacao” (Young, 1994). Fue aprobado para ejecutarse en las tierras bajas del Caribe costarricense y se concentró en los siguientes objetivos: a) restaurar y mejorar fincas de cacao abandonadas, y comercializar cacao, así como otros productos de plantaciones, y b) estudiar los efectos de la sombra sobre la biodiversidad y la productividad de los cacaotales (Young y Vaughan, 2003). Al aceptar el puesto de coordinador, nunca imaginé que nuestras especies de mayor interés en los estudios de biodiversidad, dentro y alrededor de plantaciones del cacao caribeño, serían el perezoso de tres dedos (*Bradypus variegatus*) y el de dos dedos (*Choloepus hoffmanni*). Tampoco imaginé que se dedicarían 13 años (2004-2016) de investigación a las dos especies, profundizando en áreas como: a) la ecología, b) el comportamiento, c) la salud, d) la demografía, e) la genética y f) la conservación. Estos esfuerzos darían origen a 26 publicaciones científicas.

Cuando el proyecto con USDA finalizó, en 2012, la nueva información generada llevó a su continuación con otras fuentes de financiación, hasta 2016. Los 13 años de investigación fueron realizados por un equipo interdisciplinario de científicos, asistentes y estudiantes de seis departamentos en cinco instituciones: a) Museo Público de Milwaukee (MPM), b) Universidad de Wisconsin-Madison (UWM) en sus Departamento de Ecología Forestal y Vida Silvestre (DEFVS) y Escuela de Medicina Veterinaria (UWMEMV)); c) Universidad Nacional (UNA), en sus Instituto Internacional de Conservación y Manejo de Vida Silvestre (ICOMVIS), Instituto Regional de Estudios en Sustancias Tóxicas (IRET) y Escuela de Medicina Veterinaria (UNAEMV); d) Universidad de Costa Rica (UCR) en su Escuela de Biología (EB) y e) Universidades Asociadas del Medio Oeste-Costa Rica (ACMCR).

Además de los investigadores y asistentes, alrededor de 100 estudiantes de las diferentes carreras de las instituciones mencionadas anteriormente y del Centro Agronómico Tropical de Investigación y Enseñanza (CATIE), visitaron el sitio de estudio con sus profesores para realizar una o más de las siguientes actividades con los perezosos: a) observación, b) captura, c) inmovilización, d) exámenes físicos y mediciones, d) muestras de laboratorio para análisis bioquímicos, serológicos, parásitos, genéticos o de plaguicidas, e) colocación de radiotransmisores, marcaje de colores y herramientas genéticas, y f) toma de datos de campo.

Algunos estudiantes realizaron tesis, de las cuales se derivaron artículos científicos (Estrada *et al.*, (en revisión); Hagnauer, 2016; Garces-Restrepo *et al.*, 2018; Garces-Restrepo *et al.*, 2018; Garces-Restrepo *et al.*, 2019; Mendoza *et al.*, 2015; Pinnock, 2010), o estudios de menos duración (Escobar y Sagastume, 2017; O’Neil, 2012).



2. Cacaotal orgánico y sus alrededores

Después de evaluar la biodiversidad en varias plantaciones de cacao (Vaughan *et al.*, 2002), el principal sitio de estudio de biodiversidad seleccionado fue la finca de cacao orgánico FINMAC, propiedad del Ing. Hugo Hemerlink. Con 120 ha de extensión, se localiza en Pueblo Nuevo (10°20'N, 83°82'W), Villa Francia, en el cantón Guápiles, provincia de Limón. Establecida alrededor de 1986, la finca se ubica a unos 34 km del centro de Guápiles y era la plantación más grande de cacao orgánico de Costa Rica y Centroamérica.

Alrededor de FINMAC existía una matriz de hábitat favorable para cierta biodiversidad, que consistía en bosques ribereños, potreros con árboles dispersos y cercas vivas. Estaba rodeada de monocultivos de banano y piña. Los bosques ribereños y el cacaotal parecían actuar como un corredor e isla para algunas especies de fauna, porque conectaba el Parque Nacional Tortuguero al noroeste con fragmentos de bosque ribereño en el río Jiménez al suroeste. Esta área se encontraba a unos 100 m de altitud, en la zona de vida del bosque húmedo de premontano (Holdridge, 1964). Cerca del 95 % de la investigación se efectuó en FINMAC y sus alrededores; además, de manera complementaria, trabajamos con pequeños agricultores y Upala, al norte del país.

3. Las especies de perezosos

Mientras que contemplamos en FINMAC cuáles especies de biodiversidad estudiar, los trabajadores de campo nos hablaron de los perezosos que vivían en el cacaotal y los bosques ribereños, y se desplazaban por las cercas vivas, así como en potreros con ganado. Como biólogo de campo, estaba dubitativo, pues, aunque había visto perezosos, solo una vez había tratado de contarlos, sin mayor éxito (Vaughan y McCoy, 1984). Pero en 2003, en FINMAC observamos perezosos caminando por los cables utilizados para transportar el cacao en baldes hacia los tanques de fermentación en la planta procesadora de cacao (**Figura 1**). Decidí estudiarlos después de darnos cuenta de su abundancia (500 perezosos capturados durante el estudio, según nuestro ayudante Geovanny Herrera) y la facilidad de capturarlos por la vegetación baja y abierta del cacaotal. O sea..., ¡encontramos la mina de oro para estudiar estas especies silvestres, y la aprovechamos por 13 años!





Figura 1. Perezoso de dos dedos (*C. hoffmanni*) avanzando por uno de los cables utilizados en FINMAC.
Figure 1. Two-toed sloth (*C. hoffmanni*) advancing along one of the cables used at FINMAC.

Emocionado, pero cauteloso antes de iniciar nuestros estudios, revisé la bibliografía científica sobre perezosos, enfocando en estudios ecológicos publicados hasta 2004, los cuales no incluyo por falta de espacio.

En Costa Rica, existen dos de las seis especies presentes en el neotrópico: *B. variegatus* y *C. hoffmanni*. Este último se distribuye desde el nivel del mar hasta unos 3 300 m s.n.m., en dos regiones separadas de América Central y del Sur; hay una población desde el este de Honduras hasta el oeste de Ecuador y otra en el este de Perú, el oeste de Brasil y el norte de Bolivia. Por su parte, la primera especie se distribuye desde el nivel del mar hasta 2 400 m s.n.m., entre Honduras hasta el este de Perú y el noroeste de Argentina (Wilson & Reeder, 2005).

3.1 Descripción general de la investigación sobre perezosos (2004-2016)

Según los trabajadores del cacaotal y nuestro inventario (Vaughan *et al.*, 2002), *B. variegatus* y *C. hoffmanni* estaban entre las especies de vida silvestre más grandes y comunes observadas dentro de los cacaotales de Costa Rica y alrededor de estos. Como coordinador, presenté el anteproyecto al Ministerio del Ambiente y Energía de Costa Rica (MINAE) y fue aprobado el 1 de febrero de 2004. Decidí trabajar con radio-telemetría, tal como habíamos hecho con otros



mamíferos. Estudiamos inicialmente la ecología espacial de las dos especies de perezosos, o sea el uso del hábitat, los árboles preferidos para descansar, la dieta, los movimientos, y el área de distribución a partir de FINMAC. También, para aprovechar las capturas y tomar datos de salud de los perezosos, invité a participar a veterinarios de vida silvestre de las UWMEVS y UNA-EVS.

Estos primeros estudios de ecología espacial y salud generaron mucha información sobre las dos especies de perezosos, nos enseñaron cómo capturar y manejarlos, y capacitar como ayudante a Geovanny Herrera, quien fue el excelente, dedicado e indispensable asistente principal de campo la duración del proyecto (**Figura 2**). También permitió la continuación de los trabajos en salud y allanó el camino para las excelentes investigaciones realizadas entre 2009 y 2016 por los doctores Zach Peery y Jon Pauli, mis colegas en el DEFVS. Varias de nuestras investigaciones aparecen resumidas en [Herrera-Valverde \(2021\)](#). En general, los considero indispensables y así fueron tomados en cuenta para planificar y llevar a cabo estrategias de conservación para los *B. variegatus* ([Escobar y Sagastume, 2017](#)). A continuación, resumiré algunas de las 26 publicaciones científicas.



Figura 2. Óscar Ramírez y Geovanny Herrera colocando un radio transmisor a un perezoso de tres dedos (*B. variegatus*).

Figure 2. Óscar Ramírez and Geovanny Herrera attaching a radio transmitter to a three-toed sloth (*B. variegatus*).



3.2 Ecología espacial de los perezosos

3.2.1 Ecología espacial y conservación de *C. hoffmanni* y *B. variegatus*

Para nuestro primer estudio, capturamos 27 perezosos en FINMAC o cercas vivas adyacentes. Después de colocar radiotransmisores, los rastreamos entre enero de 2004 y diciembre de 2005.

El estudio mostró la importancia del cacaotal y bosque ribereño para los perezosos mientras que se desplazaban por el paisaje agrícola, sin entrar al bananal o a las parcelas con piña. A veces, machos jóvenes de *C. hoffmanni* se movían hasta 7 km, desde FINMAC por cercas vivas y bosques ribereños, tal vez en busca de hembras. Los *C. hoffmanni* eran más generalistas que *B. variegatus*, y se encontraron en 101 especies de árboles, de las cuales usaban 34 como alimento. *B. variegatus* era más selectivo, pues se encontraba en 71 especies de árboles y se alimentaba de 15 especies. Las especies preferidas en las dietas diferían entre las dos especies (Vaughan *et al.*, 2007).

3.2.2 Ecología espacial de hembras de *B. variegatus* y sus crías

Un segundo estudio llevado a cabo al mismo tiempo que el anterior utilizó algunos de los mismos animales para determinar las áreas de distribución y el uso de recursos de tres hembras adultas de *B. variegatus* y sus cuatro crías.

Los nacimientos ocurrieron entre noviembre y diciembre; los jóvenes se independizaron a los 5-7 meses de edad. Inicialmente, las madres se establecieron en uno o pocos árboles, pero expandieron este ámbito hogareño y el uso de recursos con la independencia de los hermanos. Las madres guiaban a las crías para seleccionar recursos alimentarios y de cobertura, pero gradualmente las dejaron en áreas de núcleos pequeños y colonizaron nuevas áreas por sí mismas. El ámbito hogareño de la madre varió entre 0.04 y 25 ha, mientras que sus crías de hasta siete meses de edad tenían rangos de hogar entre 0.04 y 0.6 ha. Durante el período de atención maternal, se utilizaron 22 especies de árboles (Ramírez *et al.*, 2010).

3.3 Medicina de conservación y salud de vida silvestre

Antes de iniciar esta investigación, pensé importante aprovechar las capturas de perezosos de nuestros estudios ecológicos para muestrear sus parámetros de salud. Esto requería veterinarios de vida silvestre, y participaron los doctores Kurt Sladky y Thomas Yuill de la UWM, así como Los doctores Mauricio Jiménez y Carlos Morales de la UNAEMV con sus alumnos, entre 2005 y 2014. Invité al IRET para el análisis de plaguicidas y aceptaron. Esta etapa del proyecto incluyó biólogos de vida silvestre, veterinarios de vida silvestre, toxicólogos, y 19 estudiantes o residentes de medicina veterinaria (12 de la UNA y siete de UWM) y fue la parte más interdisciplinaria del proyecto (Jiménez *et al.*, 2008).

De hecho, Sladky, Jiménez, Yuill, de la Cruz y yo discutimos el uso de los perezosos como especies centinelas en el agroecosistema altamente modificado que rodeaba a FINMAC con extensas plantaciones de piña y banano. Yuill y Sladky hablaron sobre el novedoso campo de



medicina de la conservación, que investigaba tres áreas de salud en una zona: a) salud del ecosistema, b) salud animal (doméstico y vida silvestre) y c) salud humana. Preparamos un documento sobre el tema (Vaughan *et al.*, 2002), el cual presenté en un simposio sobre eco-salud (Vaughan *et al.*, 2006). El equipo veterinario fue admirable en su organización, higiene, trato a los perezosos e información que generaba (Figura 3). A continuación, resumo brevemente algunas de las investigaciones en salud de vida silvestre.



Figura 3. Los estudiantes Scott Medlin (UWMEMV) y Ana Estrada (UNAEMV), inspeccionando un perezoso de dos dedos (*C. hoffmanni*).

Figure 3. Students Scott Medlin (UWMEMV) and Ana Estrada (UNAEMV), inspecting a two-toed sloth (*C. hoffmanni*).



3.3.1 Inmovilización y parámetros fisiológicos

En 2007, *B. variegatus* y *C. hoffmanni* fueron capturados en el cacaotal y sus alrededores e inmovilizados manualmente con 2.5 mg/kg de ketamina + 0.02 mg/kg de medetomidina administrados por vía intramuscular. Todas las recuperaciones fueron tranquilas, rápidas y sin incidentes. La mezcla de ketamina y medetomidina pareció ser una combinación anestésica segura y eficaz para los perezosos, aunque fue necesario controlar la presión arterial periférica (Handley *et al.*, 2008).

En otro estudio, se combinó la dexmedetomidina con ketamina para inmovilizar *B. variegatus* y *C. hoffmanni* en Upala, Costa Rica. Resultados sugirieron que la combinación de dexmedetomidina y ketamina fue un protocolo anestésico seguro y eficaz para su uso en *B. variegatus* y *C. hoffmanni*. Este estudio también proporcionó datos bioquímicos y hematológicos valiosos del suero en *B. variegatus* y *C. hoffmanni* (Kinney *et al.*, 2013); se copió el estudio de Handley *et al.*, (2008) con ketamina, pero con otra anestesia (dexmedetomidina).

3.3.2 Evaluaciones de salud en perezosos

Los parámetros hematológicos y el análisis bioquímico del suero de 29 *C. hoffmanni* y 20 *B. variegatus* capturados en agosto de 2005 se compilaron en rangos de referencia para ambas especies. Las muestras de suero (n= 45) se analizaron contra antígenos virales mediante el ensayo de inhibición de la hemaglutinación (HI) y contra antígenos virales de La Crosse, Punta Toro, Piry y Changuinola (CGLV), mediante el ensayo de fijación del complemento (CF).

El 71 % de las muestras de suero (32/45) dieron positivo en anticuerpos SLEV, confirmado por la prueba de neutralización por reducción de placa (PRN) y se determinaron los títulos exactos. Un 55 % de los sueros (23/45) fueron anticuerpos positivos para los antígenos virales SLEV e ILHV, mientras que 31 % (14/45) fueron anticuerpos positivos para el antígeno CGLV. Ninguna de las muestras dio positivo para anticuerpos específicos del virus del Nilo Occidental (Siudak-Campfield *et al.*, 2006).

3.3.3 Seroencuesta de patógenos arbovirales seleccionados en perezosos

Examinamos anticuerpos contra 16 arbovirus en cuatro poblaciones de perezosos en las regiones de FINMAC y Upala, Costa Rica. Se tomaron muestras de sangre de *B. variegatus* y *C. hoffmanni* entre 2005 y 2007. Se utilizaron ensayos serológicos para detectar anticuerpos contra 10 arbovirus descritos previamente en perezosos y seis arbovirus no descritos en perezosos.

En general, el 80 % de los perezosos tenían anticuerpos detectables contra SLEV, el 67 % anticuerpos contra ILHV, el 32 % contra el virus Punta Toro, el 30 % contra el virus Changuinola, el 15 % contra WNV, el 14 % contra VSV, el 11 % contra el virus de la encefalitis equina venezolana y 10 % al virus de Río Grande. Ninguna muestra tenía anticuerpos detectables contra los ocho virus restantes. No hubo diferencias significativas en la prevalencia de anticuerpos contra



los virus muestreados entre los dos lugares. El nuevo hallazgo de anticuerpos contra el virus de Río Grande en perezosos podría ser una reacción cruzada con otro flebovirus.

Los hallazgos pueden tener implicaciones para la salud de los animales domésticos y el manejo de la tierra, pero se necesitan futuras investigaciones para determinar, si los perezosos representaron huéspedes de amplificación para estos virus o si su exposición los marcó como especies centinela (Medlin *et al.*, 2016).

3.3.4 Exposición a plaguicidas de perezosos en agroecosistemas

Para iniciar el trabajo antes mencionado de salud del ecosistema y medicina de la conservación, se estudiaron *B. variegatus* y *C. hoffmanni* de FINMAC y en cautiverio entre 2005 y 2008 para evaluar su exposición a plaguicidas.

Los ingredientes activos de los plaguicidas fueron determinados en tres matrices de muestra: cabello, mezcla acuosa (lavado de patas) y gasa de algodón (limpiabocas) con base en métodos de cromatografía de gases multi-residuos. Los ingredientes activos detectados en las muestras de perezosos fueron: ametrina, clorotalonil, clorpirifos, diazinón, difenoconazol, etoprofos y tiabendazol. Todos eran ingredientes activos utilizados en la producción agrícola intensiva de banano, piña y otros cultivos de la zona. La actividad de la colinesterasa del plasma sanguíneo de los perezosos salvajes fue semejante para ambas especies, mientras que los perezosos en cautiverio mostraron diferencias entre especies.

Esta investigación demostró que los perezosos estaban expuestos a plaguicidas que causaban efectos agudos y crónicos en especies domésticas y silvestres, por lo que se recomendó más investigación sobre este tema (Pinnock, 2010; Pinnock *et al.*, 2014). Pronto saldrá otro artículo sobre el papel de perezosos como centinelas en el campo de salud del ecosistema (Arnold *et al.*, en revisión), de acuerdo con Vaughan *et al.* (2006).

3.4 Demografía y sistema social de los perezosos en diferentes hábitats

El financiamiento del USDA continuó hasta 2012, pero mi papel como coordinador terminó en 2009 cuando acepté el puesto de director del ACMCR. Debido a que nuestros estudios con perezosos demostraron oportunidades de investigación únicas, invité a mis colegas del DEFVS, a visitar la zona de estudio para conocer los perezosos. Vieron mucho potencial para investigación con perezosos y lo iniciaron de inmediato con nuestros perezosos. El Dr. Gustavo Gutiérrez, director del Laboratorio de Genética de la Conservación de la EB, inicialmente colaboró con ellos.

3.4.1 Efecto de la sombra en cacao sobre las poblaciones de *B. variegatus* y *C. hoffmanni*

Entre las primeras investigaciones hubo una de carácter demográfico comparativo entre *B. variegatus* y *C. hoffmanni*. Entre 2009-2012 en FINMAC y sus alrededores, los perezosos fueron capturados a mano, sexados y clasificados como juveniles, sub-adultos o adultos. Fueron



marcados para su identificación con etiquetas PIT (transpondedor integrado pasivo), con un microchip interno colocado por vía subcutánea entre los omoplatos. A los perezosos machos y hembras de tamaño adecuado se les colocaron collares de radio o collares de colores identificables de forma única; mientras que a los juveniles y sub-adultos se les colocó pintura temporal en la espalda. Se obtuvieron alrededor de 25 mg de tejido del oído a través de una biopsia de piel para análisis genéticos, utilizando 15 marcadores de microsatélites (Moss *et al.*, 2011).

Se observaron cuatro *B. variegatus* hembras reproduciéndose en las tres temporadas de reproducción (2010, 2011, 2012), lo que indica que los *B. variegatus* podrían reproducirse anualmente. Además, el 59 % de los nacimientos ocurrieron en enero, febrero y marzo. De 2010 a 2012, el 75 % de las hembras adultas produjeron crías. La estimación de la dependencia juvenil fue un desafío, pero se observó a un juvenil que permaneció con su madre durante 109 días.

La reproducción en *C. hoffmanni* fue más asincrónica, porque las crías nacieron todos los meses, excepto agosto. Además, *C. hoffmanni* fueron dependientes a sus madres más tiempo que los perezosos de tres dedos. La dependencia materna de los jóvenes perezosos de dos dedos duró un promedio de 177 días (rango= 139-208 días). Para *C. hoffmanni*, el 77 % de las hembras maduras produjeron crías durante el periodo de estudio, repartido en 87 % durante 2010 y 68 % durante 2011. Las tasas de supervivencia anual de los machos adultos de ambas especies, derivadas de los modelos de marcado por radio y destinos conocidos, fueron altas (0.90); la mayor mortalidad de adultos se debió a la depredación de perros domésticos (*Canis lupus familiaris*) y coyotes (*Canis latrans*).

Las estimaciones de la tasa de crecimiento de la población derivadas de un modelo de población matricial indicaron que las poblaciones de *C. hoffmanni*, pero no de *B. variegatus*, se mantuvieron estables, sin inmigración. Sin embargo, los métodos de parentesco genético indicaron que se produjo una inmigración significativa de *B. variegatus* en el área de estudio; por lo tanto, la población local puede considerarse estable. Una conclusión fue sin inmigración de hábitats intactos, el valor de los paisajes modificados por el hombre para la biodiversidad puede sobreestimarse para algunas especies (Peery y Pauli, 2014).

3.4.2 Estrategia reproductiva de *B. variegatus*

Los sistemas de apareamiento social y genético para el *B. variegatus* también se estudiaron en el agroecosistema de cacao (FINMAC) entre 2010 y 2012 con muchos de los mismos individuos de Peery y Pauli (2014). Se capturaron un total de 74 perezosos de *B. variegatus*, fueron sexados y clasificados como juveniles, sub-adultos y adultos y marcados y marcados como fue descrito arriba en Peery y Pauli (2014). La mayoría de los individuos más pequeños fueron recapturados para escanear sus etiquetas PIT. Para la genética, se tomó una muestra de cada perezoso a través de una biopsia de piel (<25 mg) para desarrollar 13 marcadores de microsatélites específicamente para perezosos de tres dedos (Moss *et al.*, 2012).

Los resultados mostraron que los perezosos de tres dedos eran muy polígamos; los machos excluyeron a otros competidores machos de sus rangos principales. De hecho, solo el 16 % de



los machos adultos (3/19 individuos) engendraron el 85 % de los juveniles (17/20 individuos) y un individuo engendró la mitad de todos los juveniles muestreados. Casi las tres cuartas partes (14/19 individuos) de los machos adultos estudiados no tuvieron descendencia durante el estudio. Quizás la estrategia histórica de vida sedentaria de *B. variegatus* en paisajes fragmentados facilita la poliginia (es decir, que un macho suele aparearse con varias hembras), porque muchas hembras pueden persistir en pequeños reductos de hábitat y ser monopolizadas por un solo macho. La disminución de la movilidad de las especies de *B. variegatus* y el aumento de la fragmentación del hábitat alrededor de FINMAC parecería promover estrategias de apareamiento promiscuas en las hembras, pero fue todo lo contrario (Pauli y Peery, 2012). No obstante, esta estrategia de apareamiento promiscuo se encontró en *C. hoffmanni*, como se relata a continuación.

3.4.3 Estrategia reproductiva de *C. hoffmanni*

La estrategia reproductiva de *C. hoffmanni* también se estudió de 2010-2012 mediante datos genéticos y de movimiento. Primero, 157 *C. hoffmanni* fueron capturados, sexados y clasificados como juveniles, sub-adultos y adultos y marcados como en Peery y Pauli (2014). Al igual que con *B. variegatus* (3.4.2), se obtuvieron alrededor de 25 mg de tejido de la oreja a través de una biopsia de piel para análisis genéticos utilizando 15 marcadores de microsatélites (Moss *et al.*, 2011). Luego, la investigación se centró en el uso espacial de los individuos, asignando paternidad y caracterizando la distribución espacial de los individuos relacionados y describiendo el uso del espacio de 157 individuos.

Los patrones espaciales sugirieron que la dispersión natal estaba sesgada por las hembras y era suficiente para evitar la endogamia. Cinco machos adultos (36 %) engendraron descendencia con más de una hembra y se observaron tres aparentes apareamientos extraterritoriales, lo que indicaba que los perezosos de dos dedos no eran estrictamente monógamos.

En general, los machos adultos estaban segregados, mostraban territorialidad en las áreas centrales, aunque las áreas de distribución de los machos adyacentes se superponían con las de otros machos en áreas de bajo uso. En promedio, los ámbitos hogareños de los machos abarcaban más de tres ámbitos hogareños de las hembras y las hembras generalmente se encontraban dentro de los ámbitos hogareños de más de un macho. Tales patrones de uso espacial y relación sugieren que los machos monopolizaron el espacio más que las hembras y el sistema de apareamiento de *C. hoffmanni* implica tanto poliginia como promiscuidad. Los machos vecinos estaban más estrechamente relacionados de lo esperado, lo que sugirió que existe cierto nivel de tolerancia masculina, lo cual puede deberse a los beneficios de la selección de parentesco y la capacidad limitada de los machos para monopolizar las oportunidades de reproducción (Peery y Pauli, 2012).

En menos de tres años, los Drs. Peery y Pauli habían aprendido mucho sobre la demografía, la genética y los diferentes sistemas de apareamiento de *B. variegatus* y *C. hoffmanni*, información altamente importante para futuras estrategias de conservación.



3.4.4 Un síndrome de mutualismo en *B. variegatus*

Los perezosos son uno de los pocos folívoros arbóreos que pasan su vida descansando o comiendo en el dosel del bosque, pero que necesitan adaptaciones para superar limitaciones relacionadas con el balance de la energía nutricional. *B. variegatus* descienden semanalmente al suelo para defecar, algo arriesgado, energéticamente costoso y hasta ahora inexplicable. Presumían que este comportamiento sustentaba un ecosistema en el pelaje de los perezosos, lo que otorgaba beneficios nutricionales crípticos a los perezosos.

Descubrieron que *B. variegatus* albergaban más polillas (*Cryptoses spp.*), mayores concentraciones de nitrógeno inorgánico y una mayor biomasa de algas que *C. hoffmanni*. La densidad de polillas se relacionó positivamente con la concentración de nitrógeno inorgánico y la biomasa de algas en la piel. Los perezosos consumían algas de su pelaje, las cuales son muy digeribles y ricas en lípidos. Al descender para defecar, los perezosos transportaban polillas al suelo, las cuales ovipositaban en el estiércol de los perezosos, pues sus larvas son coprófagas. Al alcanzar la etapa adulta, las palomas colonizaban el pelaje de *B. variegatus*, defecaban y eran portadores de nutrientes, aumentando los niveles de nitrógeno en el pelaje de los perezosos, lo cual alimentaba el crecimiento de algas. Luego, *B. variegatus* consumían los jardines de algas. Aparentemente, estos mutualismos vinculados entre polillas, *B. variegatus* y las algas ayudaban a los perezosos a reforzar su dieta limitada (La Nación, 2014; Pauli *et al.*, 2014).

3.4.5 Uso de recursos de perezosos difiere en un agroecosistema de sombra

En este estudio, el uso de los recursos de 68 perezosos adultos y 12 sub-adultos se caracterizó durante tres años (2010-2013) en FINMAC. *C. hoffmanni* utilizaba 14 especies de árboles de manera relativamente uniforme en todos los hábitats, pero *B. variegatus* dependía principalmente de dos especies de árboles, independientemente del hábitat. Ambas especies seleccionaron los bosques tropicales intactos, evitando los monocultivos, independientemente del tamaño, mientras que el cacao se utilizó en proporción a su disponibilidad. Sin embargo, las especies de perezosos difirieron en el uso de potreros: el *C. hoffmanni* se movía en ellos y seleccionó árboles aislados y cercas vivas, mientras que el *B. variegatus* los evitaba. En general, el *C. hoffmanni* exhibió una mayor plasticidad en uso de árboles y hábitat, factores importantes que contribuyen a su mayor resiliencia en el agroecosistema modificado (Mendoza *et al.*, 2015). Vaughan *et al.* (2007) obtuvieron resultados semejantes en FINMAC entre 2004-2005.

3.4.6 Folívoros arbóreos limitan su producción energética

Debido a que los folívoros arbóreos son pocos comunes, los investigadores plantearon la hipótesis de que sus hábitos alimenticios estaban relacionado con limitaciones energéticas (Pauli *et al.*, 2014). Ellos cuantificaron la tasa metabólica de campo (FMR), los movimientos y temperaturas corporales de *C. hoffmanni* y *B. variegatus* en FINMAC. A pesar de que ambas especies son folívoros arbóreos, difieren en su grado de especialización. Ambas especies gastaron poca



energía, pero *B. variegatus* con 162 kJ/día*kg, poseían la FMR más baja registrada por cualquier mamífero. *B. variegatus* eran más heterotérmicos y se movían menos que *C. hoffmanni* durante el estudio.

Basado en la bibliografía, se notaba que 19 especies de folívoros arbóreos, incluyendo *B. variegatus* y *C. hoffmanni*, tenían las tasas metabólicas basales (BMR) y FMR más bajas que otros mamíferos. Estudios recientes en FINMAC revelaron caracteres que poseían *B. variegatus* y *C. hoffmanni* para poseer una BMR y una FMR tan bajas, las cuales incluyen: a) su sistema de apareamiento (Pauli y Peery, 2012; Peery y Pauli, 2012), b) uso de recursos (Mendoza *et al.*, 2015; Vaughan *et al.*, 2007), c) dependencias interespecíficas (Pauli *et al.*, 2014), y d) estrategias de historia de vida (Peery y Pauli, 2014). Se ha postulado que estas adaptaciones son consecuencia de las restricciones energéticas asociadas con la folivoría arbórea (Pauli *et al.*, 2016).

3.4.7 Perezosos verdes, ganado y emisiones de carbono

Según Pauli *et al.* (2016), el hecho de convertir los bosques neotropicales en potreros con ganado provocaba un cambio rápido en la especie de herbívoro dominante entre perezosos al ganado doméstico (*Bos taurus*).

Los investigadores cuantificaron la dinámica del carbono para estos mamíferos y sus ecosistemas. En comparación con el ganado (2.3 kg C/vaca*día), los perezosos emitieron cantidades triviales de carbono (12 g C/perezoso*día) debido a sus bajas tasas metabólicas y altas fotosintéticamente activas. Paralelamente, los bosques son sumideros de carbono (-242 g C/m²*año), mientras que los potreros son fuentes (261 g C/m²*año); con ganado contribuyendo >50 % de las emisiones netas de los potreros. Para una pequeña finca de ganado cercana de FINMAC, este reemplazo de herbívoros podría traducirse en ~166 toneladas métricas de carbono adicionales emitidas anualmente, significativas en esta época de cambio climático (Pauli *et al.*, 2017).

3.4.8 Las estrategias reproductivas individuales dan forma al sistema de apareamiento de perezosos

Aunque la poliginia puede ser el sistema de apareamiento dominante en los mamíferos, se reconoce cada vez más que la promiscuidad ocurre en la mayoría de las especies. Se utilizó un conjunto de datos genéticos y de uso del espacio a largo plazo (Moss *et al.*, 2011; Moss *et al.*, 2012; Pauli y Peery, 2012; Peery y Pauli, 2012) para continuar documentando el sistema de apareamiento para el *B. variegatus* y *C. hoffmanni*.

Se predijo que la historia de vida de estas especies facilitó las estrategias de las hembras que promueven el apareamiento con múltiples machos a lo largo de las temporadas de reproducción, lo que formaba características centrales del sistema de apareamiento en perezosos. Los resultados mostraron que muchas perezosas hembras se aparearon con diferentes machos durante el estudio: el 70 % de las hembras de *B. variegatus* y el 50 % de las hembras de *C. hoffmanni* cambiaron de pareja entre años al menos una vez durante nuestro estudio. Las observaciones de



movimientos individuales sugirieron que hembras emplearon dos estrategias para influir en el cambio de pareja durante las temporadas de reproducción: a) seleccionar un individuo del grupo de machos en su centro de actividad y b) aparearse con diferentes machos porque sus rangos de hogar cambiaron durante el celo.

En conjunto, los hallazgos sugirieron que la variación individual en las estrategias reproductivas femeninas contribuyó a dar forma a los sistemas de apareamiento de los perezosos, un mamífero sedentario (Garces-Restrepo *et al.*, 2017).

3.4.9 Dispersión natal de perezosos en un paisaje dominado por humanos: Implicaciones para la conservación de la biodiversidad tropical

Se esperaba que especialistas del hábitat y especies con baja capacidad de dispersión fueran más sensibles a la pérdida y fragmentación del hábitat por deforestación. Esta investigación documentó patrones de dispersión natal, selección de hábitat y tasas de sobrevivencia en perezosos. Individuos con radio-trasmisores de ambas especies seleccionaron bosques con mayor preferencia durante la dispersión natal, donde comúnmente fueron observados utilizando zonas de amortiguamiento de bosques ribereños. *B. variegatus* fue considerado más especializado y evitó tanto los potreros como el cacao cultivado a la sombra para dispersarse, mientras *C. hoffmanni* solo evitaron los potreros. La sobrevivencia juvenil fue menor para *B. variegatus* que *C. hoffmanni*; para ambas especies fue más baja inmediatamente después de la independencia materna. Sin embargo, a pesar de diferencias interespecíficas, la sobrevivencia de juveniles fue alta y suficiente para mantener poblaciones estables de ambas especies.

Los resultados indicaron que, probablemente, la conversión de bosques tropicales afecte el éxito de dispersión natal de especies especializadas y de dispersión limitada. Además, las zonas de amortiguamiento de los bosques ribereños proporcionan corredores críticos para el mantenimiento de dichas especies y la biodiversidad en general en paisajes tropicales modificados (Garces-Restrepo *et al.*, 2018).

3.4.10 Demografía del especialista en recursos: Árboles de *Cecropia obtusifolia* y eficacia de *B. variegatus*

Aunque los bosques neotropicales presentan altos niveles de biodiversidad con cantidades de especies especializadas, pocos estudios han evaluado cómo la variación de recursos clave afecta la aptitud de los especialistas tropicales. Esta investigación cuantificó, utilizando un conjunto de datos demográficos, genéticos y uso del espacio por varios años, el efecto de densidad de especies de árboles clave y cobertura forestal en la eficacia de *B. variegatus*, fuertemente asociados con árboles de *Cecropia obtusifolia*. La densidad de árboles de *C. obtusifolia* se relacionó fuerte y positivamente tanto con la sobrevivencia como con el rendimiento reproductivo de *B. variegatus* adultos. Un modelo matricial parametrizado con *C. obtusifolia*-demografía sugirió



un crecimiento de la población de perezosos, incluso a bajas densidades de *C. obtusifolia* (0.7 árboles ha).

Es el primer estudio que vincula directamente la densidad de recursos clave y consecuencias demográficas de un especialista tropical, lo que subraya la sensibilidad de animales especialistas tropicales a la pérdida de un solo recurso clave. También apunta a posibles medidas de conservación específicas para aumentar ese recurso. Finalmente, el estudio revela que ambientes previamente perturbados y en regeneración pueden sustentar poblaciones viables de especialistas tropicales, como *B. variegatus* (Garces-Restrepo *et al.*, 2019; La Nación, 2019). Los especialistas en recursos persisten en una gama limitada de recursos; por lo tanto, la abundancia de recursos clave debería impulsar tasas vitales, aptitud individual y viabilidad de la población.

4. El proyecto de perezosos desde el punto de vista de Geovanny Herrera

En diciembre de 2016, Geovanny Herrera presentó una charla basada en sus 13 años de trabajar con perezosos en FINMAC y sus alrededores en un foro en la EB de la UCR (Herrera-Valverde, 2021). Entre sus puntos sobresalientes: a) el equipo de radio-telemetría fue esencial para estudiarlos, b) entre 2010-2016 se tomaron 27 000 datos de observación, c) las dos especies tienen dietas muy distintas, d) muchos de los juveniles que se trasladaban sin conocer su destino podrían terminar en zonas rurales, inclusive utilizando cables de electricidad con consecuencias mortales, e) un perezoso se trasladó 13 km desde FINMAC hasta Parque Nacional Tortuguero y fue depredado por un jaguar, y f) al acostumbrarse a vivir en árboles bajos sin depredadores pueden resultar presa fácil por jaguares, perros y coyotes.

Al final, relacionando estos datos con la conservación de las especies, Herrera mencionó que la deforestación excesiva era un problema mayor, sobre todo en relación con las fincas piñeras y los bananales, en parte porque los perezosos no los utilizaban. También mencionó que estos cultivos no respetaban los bosques ribereños, esenciales como hábitat y como promotores del movimiento de los perezosos entre Parque Nacional Tortuguero y el área sureste de las áreas protegidas del Cordillera Volcánica Central. Además, si era imposible eliminar potreros, había que dejar cercas vivas y árboles dentro de ellos, dada su importancia para el descanso y el movimiento de perezosos de dos dedos entre hábitats boscosos. Mencionó que estaban pensando construir un canal seco en la zona, lo cual dificultaría el cruce del perezoso entre líneas de trenes y caminos de 50 m de ancho; si el canal seco recorriera 300 km de largo, destruiría muchos bosques ribereños y de otros tipos.

Finalmente, añadió que FINMAC fue vendido y convertido en una piñera. Aproximadamente 150 perezosos (110 de dos dedos y 40 de tres dedos) perdieron su hogar. Sentimos una verdadera lástima, pero sin poder evitarlo. La salvedad es que los nuevos dueños dijeron que iban dejar bosques ribereños y contrataron Geovanny para asegurar que algunos perezosos sobrevivieran. Según él, han sembrado más de 5 000 árboles de diferentes especies en las zonas ribereñas, algunas gustadas por los perezosos. Veremos qué sucede, pero era muy importante llevar



a cabo nuestros estudios antes. Un escenario semejante sucede con la deforestación del bosque tropical con la pérdida de su biodiversidad.

5. Plan de manejo y conservación del *B. variegatus*

En 2016, antes de la venta y destrucción de FINMAC, fui a observar el proyecto de perezosos en FINMAC con estudiantes de mi curso Manejo de Ecosistemas del ICOMVIS. Sin saber de la venta de FINMAC, dos alumnas hicieron el trabajo final del curso Ecología Aplicada en Manejo de Vida Silvestre, el “Plan de conservación 2018 - 2025 Perezoso de tres dedos (*Bradypus variegatus*) en FINMAC, Guápiles, Costa Rica” (Escobar y Sagastume, 2017).

Utilizaron algunas de nuestras investigaciones y la bibliografía existente. Considero muy valioso sus estrategias de conservación de las dos especies de perezosos a nivel nacional (Escobar y Sagastume, 2017). Entre ellas están: a) evitar extracción y venta de perezosos a centros de rescate y zoológicos, b) proteger bosques ribereños, y c) llevar a cabo educación ambiental en la historia natural y conservación de perezosos en escuelas rurales. Con FINMAC, los bosques ribereños estaban protegidos y Geovanny Herrera y yo íbamos a escuelas cercanos para hablar sobre perezosos. Luego Garces-Restrepo *et al.*, (2019) encontraron la densidad de *C. obtusifolia* fuertemente relacionado con la sobrevivencia y reproducción de *B. variegatus*.

Ellos recomendaron reforestar con *C. obtusifolia* podría ser una estrategia de conservación de manejo *in situ* para el perezoso de tres dedos. Hay que tomar en cuenta que *C. obtusifolia* es mucho más común en zonas en regeneración que en bosques primarios.

6. Logros y retos futuros

Encontrar poblaciones de perezosos de dos dedos y tres dedos en un cacaotal y sus alrededores, así como al alcance para su captura y llevar a cabo estudios durante 13 años, fue inesperado. La baja altura de los árboles facilitó la captura y observación de alrededor de 500 perezosos.

Aprendimos mucho sobre perezosos tanto por su abundancia como residentes en el cacaotal y sus alrededores y como migratorios entre el río Jiménez y Parque Nacional Tortuguero. Se generaron nuevos conocimientos sobre los perezosos en los campos de ecología espacial, medicina de salud, genética, demografía, dispersión natal, sistemas sociales, y hasta se detalló un síndrome de mutualismo entre el perezoso de tres dedos, polilla, y algas. Además, se demostraron las ventajas del trabajo interdisciplinario e interinstitucional, lo cual considero un logro digno de repetir con otras especies. Al final, se propuso un programa de conservación y manejo *in situ* para el perezoso de dos dedos. Es de lamentar que fuera destruido su ambiente. El rol de FINMAC como una isla y corredor para perezosos en sus movimientos entre el Parque Nacional Tortuguero y los bosques ribereños del Río Jiménez fue esencial. También el hecho de nuestros primeros estudios exitosos atrajo excelentes científicos para continuar, lo que permitió llevar a cabo un total de 13 años de investigación novedosa, tesis y prácticas de campo de estudiantes.



Para su futuro, las dos especies de perezoso fueron declaradas símbolo nacional de Costa Rica en 14 de julio de 2021. Yorleny León Marchena, la diputada quien los propuso dijo “nos identificamos con este animal que nos permite sentir ternura, cariño, y necesidad de protegerlo cuando estamos al frente de uno de ellos” (Costa Rica, Asamblea Legislativa, 2021; La Nación, 2021).

Asimismo, además de declararlos símbolo nacional, fue notable y crucial que los miembros de la Asamblea Legislativa propusieron una serie de medidas para conservarlos, a cargo del Ministerio de Ambiente y Energía (MINAE), Ministerio de Obras Públicas y Transportes (MOPT), el Instituto de Electricidad (ICE) y las municipalidades.

Estas medidas, varias las mismas de Escobar y Sagastume (2017) incluyeron: a) proteger su hábitat, especialmente los bosques ribereños, b) regular la velocidad de vehículos en zonas sensibles para el libre movimiento de perezosos, c) implementar los pasos de fauna aérea para facilitar su tránsito, d) implementar medidas para reducir las electrocuciones de perezosos, e) frenar los “selfies” con perezosos, y f) hasta estudios técnicos de identificar hábitats críticos, amenazas y estado genético de las poblaciones. Se nota un esfuerzo por parte del Gobierno de Costa Rica para conservar los perezosos con manejo *in situ*, y de carácter práctico. Debo agregar que, basado en nuestros y otros estudios y recomendaciones a nivel internacional sobre el tema (International Union for Conservation of Nature, 2013), antes de liberar perezosos deben considerar parámetros que incluyen aspectos de genética, comportamiento, epidemiología y ecología, además de un monitoreo.

Nuestros estudios demostraron que las dos especies de perezosos pueden convivir con el ser humano en ambientes rurales alterados, aunque la presencia de banales y piñeras obstaculiza dicha convivencia. Ahora les tocará a las próximas generaciones de académicos, investigadores, comunidades rurales, dueños de finca y funcionarios gubernamentales saber utilizar la información generada para su conservación, llevar a cabo más investigación y monitorear su éxito. Si pudiéremos ayudar de alguna manera, con mucho gusto. ¡¡Adelante!!

7. Ética y conflicto de intereses

La persona autora declara que ha cumplido totalmente con todos los requisitos éticos y legales pertinentes, tanto durante el estudio como en la producción del manuscrito; que no hay conflictos de intereses de ningún tipo; que todas las fuentes financieras se mencionan completa y claramente en la sección de agradecimientos; y que está totalmente de acuerdo con la versión final editada del artículo.

8. Agradecimientos

A Dr. Allen Young, creador del proyecto “*Theobroma cacao*: Biodiversidad en doseles forestales totales y parciales”. También a Hugo Hemerlink por acceso a su finca, Geovanny Herrera y asistentes por el trabajo de campo, y Dr. Otto Monge la revisión del manuscrito. Entre los donantes están: Departamento de Agricultura de los Estados Unidos (#58-1275-2-026), Fundación



de Ciencias Nacionales (DEB-1257535), el MPM, DEFVS, UWMEVM, ICOMVIS, UNAEMV, IRET Sociedad Zoológica de H. Vilas, Sociedad Americana de Mastozoólogos, Fundación Disney de Conservación, COLCIENCIAS (Colombia).

9. Referencias

- Arnold S., Keller D., Stanton N., & Sladky, K. (*en revisión*). Sloths as sentinels of ecosystem health: Evaluation of agricultural pesticides in plasma of free-ranging Hoffmann's two-toed (*Choloepus hoffmanni*) and brown-throated three-toed (*Bradypus variegatus*) sloths. *Journal of Zoo and Wildlife Medicine*.
- Costa Rica, Asamblea Legislativa. (2021). Expediente N.º 22.167.
- Escobar, B. y Sagastume, K. (2017). *Plan de Conservación 2018 - 2025 Perezoso de tres dedos (Bradypus variegatus) en FINMAC, Guápiles, Costa Rica*. Instituto Internacional en Manejo y Conservación de Vida Silvestre, Universidad Nacional, Costa Rica.
- Estrada, A., Jiménez., de Oliveira., Sterner., Meneses., Hernández, J., Murphy, P., Sladky. & Vaughan, C. (*en revisión*). Parásitos de *Bradypus variegatus* y *Choloepus hoffmanni* (Xenarthra: Bradypodidae y Megalonychidae) en vida libre en Guácimo, Limón.
- Garces-Restrepo, M., Peery Z., & Pauli, J. (2019). The demography of a resource specialist in the tropics: Cecropia trees and the fitness of three-toed sloths. *Proc. R. Soc. B* 286, 20182206. <http://dx.doi.org/10.1098/rspb.2018.2206>
- Garcés-Restrepo M., & Pauli J. Peery, Z. (2018). Natal dispersal of tree sloths in a human dominated landscape: Implications for tropical biodiversity conservation. *J Appl Ecol.*, 55, 2253–2262. <https://doi.org/10.1111/1365-2664.13138>
- Garces-Restrepo, M., Peery, Z., Reid, B., & Pauli, J. (2017). Individual reproductive strategies shape the mating system of tree sloths. *Journal of Mammalogy*, 98,1417-1425. <https://doi.org/10.1093/jmammal/gyx094>
- Hagnauer, I. (2016). *Determinación de valores referenciales de la hematología y química plasmática en una población de las especies perezosos de las especies Choloepus hoffmanni y Bradypus variegatus de vida libre en la zona de San José de Upala, Alajuela* [Tesis de licenciatura., Escuela de Medicina Veterinaria, Universidad Nacional, Costa Rica].
- Handley, C., Siudak-Campfield, J., Paul-Murphy, J., Vaughan, C., Ramirez, O., Keuler, N., & Sladky, K. (2008). Immobilization of free-ranging Hoffmann's two-toed sand Brown-throated Three-toed sloths using ketamine and medetomidine: A comparison of physiologic parameters. *Journal of Wildlife Diseases*, 44(4), 938-945. <https://doi.org/10.7589/0090-3558-44.4.938>





- Herrera-Valverde, G. (2021). Investigación y conservación de osos perezosos en Pueblo Nuevo de Guácimo. En O. Monge-Solano y G. Gutiérrez-Espeleta (Eds.), *Reproducción en cautiverio y liberación de fauna silvestre en Costa Rica* (pp. 67-71). Editorial de la Universidad de Costa Rica.
- Holdridge, L. (1964). Life zone ecology. *Tropical Science Center*.
- International Union for Conservation of Nature. (2013). *Guidelines for Reintroductions and Other Conservation Translocations*. Gland, IUCN-SSC.
- Jiménez, M., Estrada, A. C., de Oliveira, J., Blanco, K., Meneses, A., Ramírez, O., Vaughan, C., Murphy, J.P., Sladky, K., Siuda, A., Handley, C., Morales, C., & Herrera, G. (2008). *Preliminary results in an interdisciplinary study in a sloth population in Costa Rica*. European Association of Zoo and Wildlife Veterinarians, 7th Scientific Meeting, April 30 - May 3. Leipzig, Germany.
- Kinney, M., Cole, G., Vaughan, C y K. Sladky. (2013). Physiologic and serum biochemistry values in free-ranging Hoffmann's two-toed (*Choloepus hoffmanni*) and brown-throated three-toed (*Bradypus variegatus*) sloths immobilized using dexmedetomidine and ketamine. *Journal Zoo and Wildlife Medicine*, 44(3), 570–580. <https://doi.org/10.1638/2012-0040R1.1>
- La Nación, 2 de julio (2021). *El perezoso da un salto para convertirse en símbolo nacional*. <https://www.nacion.com/el-pais/politica/el-perezoso-da-un-salto-para-convertirse-en/2I74J47U-GZEYRIZEVV3OA3G4ZE/story/>
- La Nación. (2019). *Un árbol prolonga la vida del perezoso de tres dedos*. Costa Rica, <https://www.nacion.com/ciencia/medio-ambiente/un-arbol-guardaria-la-clave-para-que-perezosos-de-OTM2QH6X25B2PBYDZAV77U4BDA/story/>
- La Nación. 23 de enero (2014). *Descubren sorprendente simbiosis entre perezosos y polillas*. <https://www.nacion.com/ciencia/medioambiente/ descubren-sorprendente... https://www.nacion.com/ciencia/medio-ambiente/ descubren-sorprendente-simbiosis-entre-perezosos-y-polillas/PPBHBZUYENFK3E4QS3L5JLXB7A/story/>
- Mendoza, J., Peery, Z., Gutiérrez, G., Herrera, G., & Pauli, J. (2015). Resource use by the two-toed sloth (*Choloepus hoffmanni*) and the three-toed sloth (*Bradypus variegatus*) differs in a shade-grown agro-ecosystem. *Journal of Tropical Ecology*, 31(01), 49-55. <https://doi.org/10.1017/S0266467414000583>
- Medlin, S., Deardorff, E., Hanley, C., Vergneau-Grosset, C., Siudak-Campfield, A., Dallwig, R., Travassos da Rosa, A., Tesh, R., Martin, M., Weaver, S., Vaughan, C., Ramirez, O., Sladky, K., & Paul-Murphy, J. (2016). Serosurvey of selected arboviral pathogens in free-ranging, Two-toed (*Choloepus hoffmanni*) and Three-toed (*Bradypus variegatus*) sloths in two rural locations of Costa Rica, 2005-2007. *Journal of Wildlife Diseases*, 52(4), 883–892. <https://doi.org/10.7589/2015-02-040>



- Moss, W., Pauli, J., Gutiérrez, G., Young, A., Vaughan, C., Herrera, G. y Peery, Z. (2011). Development and characterization of 16 microsatellites for Hoffman's two-toed sloth, *Choloepus hoffmanni*. *Conservation Genetics Resources*, 3, 625-627. <https://doi.org/10.1007/s12686-011-9419-2>
- Moss, W., Peery, Z., Gutiérrez-Espeleta, G., Vaughan, C., Herrera, G. y Pauli, J. (2012). Isolation and characteristics of 18 microsatellite markers for the brown throated three-toed sloth, *Bradypus variegatus*. *Conservation Genet. Resources*, 4, 1037-1039. <https://doi.org/10.1007/s12686-012-9701-y>
- O'Neil, J. (2012). *Behavioral differences between the sexes and individuals of a familiar group of Three-toed sloths (Bradypus variegatus) in a cocoa agroforest*. Associated Colleges of the Midwest.
- Pauli, J., Carey, C., & Peery, Z. (2017). Green sloths and brown cows: the role of dominant vertebrate herbivores in carbon emissions for tropical agro-ecosystems. *Mammal. Review*, 47, 164-168. <https://doi.org/10.1111/mam.12086>
- Pauli, J., Peery, Z., Fountain, E. y Karasov, W. (2016). Arboreal folivores limit their energetic output, all the way to slothfulness. *American Naturalist*, 188, 196–204. <https://doi.org/10.1086/687032>
- Pauli, J., Mendoza, J., Steffan, S., Carey, C., Weimer, P., & Peery, Z. (2014). A syndrome of mutualism reinforces the lifestyle of a sloth. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, 281, 20133006. <https://doi.org/10.1098/rspb.2013.3006>
- Pauli, J., & Peery, Z. (2012). Strong polygyny in the brown-throated three-toed sloth. *PLoS ONE*, 7, e51389. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0051389>
- Peery, Z., & Pauli, J. (2014). Shade-grown cacao supports a self-sustaining population of two-toed but not three-toed sloths. *Journal of Applied Ecology*, 51, 162–170. <https://doi.org/10.1111/1365-2664.12182>
- Peery, Z. & Pauli, J. (2012). The mating system of a “lazy” mammal, Hoffmann's two-toed sloth. *Animal Behaviour*, 84(3), 555-562. <https://doi.org/10.1016/j.anbehav.2012.06.007>
- Pinnock, M. (2010). *Evaluación de la exposición a plaguicidas en una población de perezosos (Bradypus variegatus y Choloepus hoffmanni: Xenarthra) en un paisaje agrícola y un centro de rescate del Caribe de Costa Rica* [Tesis de maestría, Universidad Estatal de Distancia, San Jose, Costa Rica].
- Pinnock, M., de la Cruz, E., Solano, K., & Ramírez, O. (2014). Pesticide exposure on sloths (*Bradypus variegatus* and *Choloepus hoffmanni*) in an agricultural landscape of Northeastern Costa Rica. *Journal of Environmental Biology*, 35, 29-34.



- Ramírez, O., Vaughan, C., & Herrera, G. (2010). Temporal and spatial resource use by female three-toed sloths and their young in an agricultural landscape in Costa Rica. *International Journal of Tropical Biology*, 59(4), 1743-1755. <https://doi.org/10.15517/rbt.v59i4.33181>
- Siudak-Campfield, J., Hanley, Paul-Murphy, J., Vaughan, C., Ramirez, O., Deadroff, E., Travassos da Rosa, A., Weaver, S., & Sladky, K. (2006). Health assessment of free-ranging Hoffmann's two-toed (*Choloepus hoffmanni*) and Brown-throated three-toed (*Bradypus variegatus*) sloths in Costa Rica. *Proceedings American Association of Zoo Veterinarians*, 246-247.
- Vaughan, A., Duran, G., & Vaughan, C. (2002). *Biota surveys at three cacao plantations in the Atlantic lowlands of Costa Rica*. International Conservation, Madison, Wisconsin.
- Vaughan, C. y McCoy, M. (1984). Estimación de las poblaciones de algunos mamíferos en el Parque Nacional Manuel Antonio, Costa Rica. *Brenesia*, 22, 207-217.
- Vaughan, C., Ramírez, O., Herrera, G., & Guries, R. (2007). Spatial ecology and conservation of sloth species in a cacao landscape in Limon, Costa Rica, *Biodiversity Conservation*, 16, 2293-2310. <https://doi.org/10.1007/s10531-007-9191-5>
- Vaughan, C., Siudak-Campfield, J., Handley, C., Paul-Murphy, J., Ramirez, O., de la Cruz, E., Gross, J., Herrera, G., Jimenez, M., Weaver, S., & Sladky, K. (2006). Preliminary assessment of ecosystem health in a highly modified neotropical agroecosystem using select wildlife species as indicators. *First International Ecohealth Symposium*, Madison, WI.
- Vaughan, C., Siudak-Campfield, J., Handley, C., Paul-Murphy, J., Ramirez, O., de la Cruz, E., Gross, J., Herrera, G., Jimenez, M., Weaver, S., & Sladky, K. (2002). *Preliminary assessment of ecosystem health in a highly modified neotropical agroecosystem using select wildlife species as indicators*. University of Wisconsin, Madison, Wisconsin.
- Wilson, D., & Reeder, D. (Eds.). (2005). *Mammal Species of the World: A Taxonomic and Geographic Reference* (3rd ed.). Johns Hopkins University Press. <https://www.worldcat.org/oclc/62265494>
- Young, A. y Vaughan, C. (2003). Theobroma cacao: Biodiversidad en doseles forestales totales y parciales (2001-2006); iniciativa de cacao entre Wisconsin y Costa Rica. *Agroforestería en las Américas*, 10(37-38), 88
- Young, A. (1994). *The chocolate tree: A natural history of cacao*. Smithsonian Institution Press.

