

Trypanosomatidés (*Protozoa, Kinetoplastida*) parasites des paresseux (*Mammalia, Xenarthra*).

B. Rotureau

Laboratoire hospitalo-universitaire de parasitologie et mycologie médicale, équipe EA 3593, UFR de médecine de l'Université des Antilles et de la Guyane, Campus St-Denis, BP 718, 97300 Cayenne, Guyane française. Tél. : 05 94 28 72 60, Fax : 05 94 28 72 63, E-mail : rotureau@brice@yahoo.fr.

Manuscrit n° 2868 "Parasitologie". Reçu le 24 octobre 2005. Accepté le 17 janvier 2006.

Summary: Trypanosomatid (*Protozoa, Kinetoplastida*) parasites of sloths (*Mammalia, Xenarthra*).

Worldwide famous for their slothfulness, sloths are xenarthran mammals living in the Neotropical forests of the New World. In these highly biodiverse habitats, sloths are implicated in long-term interactions with many organisms. They are especially involved in the parasitic cycles of various trypanosomatids including human parasites.

This review describes the different species of the genera *Leishmania*, *Endotrypanum* and *Trypanosoma* that infect sloths. The improvement of the preventive method efficacy against synanthropo-zoonotic diseases due to several of these protozoa relies on studies on the ecology and biology of wild reservoir hosts such as sloths.

Résumé:

Les paresseux, mammifères arboricoles réputés pour la lenteur de leurs mouvements, habitent les forêts néotropicales d'Amérique du Sud et d'Amérique centrale. À l'image de leur habitat fortement biodiversifié, ils sont des hôtes privilégiés pour de nombreux pathogènes. Les paresseux sont particulièrement impliqués dans les cycles de divers trypanosomatidés incluant des parasites de l'homme. Cette revue décrit les différentes espèces des genres *Leishmania*, *Endotrypanum* et *Trypanosoma* infectant les paresseux. Une amélioration de l'efficacité des méthodes préventives contre les parasitoses humaines, dont certaines de ces espèces sont responsables, ne semble possible qu'en se penchant sur la biologie de réservoirs sauvages tels que les paresseux.

sloth
xenarthra
parasite
Trypanosomatid
Leishmania
Endotrypanum
Trypanosoma
South America
Central America

paresseux
xénarthre
parasite
Trypanosomatid
Leishmania
Endotrypanum
Trypanosoma
Amérique du Sud
Amérique centrale

Introduction

Les paresseux, mammifères arboricoles réputés pour la lenteur de leurs mouvements, habitent les forêts d'Amérique du Sud et d'Amérique centrale. Au sein de l'ordre des Xénarthres, les paresseux constituent sans doute le groupe d'animaux le plus hautement diversifié et dont la plupart ont été répertoriés sous formes fossiles (67). De récentes études (24) montrent que les deux genres distincts de paresseux actuels ne sont que peu distants phylogénétiquement : les paresseux à deux doigts appartiennent à la famille des paresseux terrestres géants aujourd'hui éteints, les *Megalonychidae*, alors que les paresseux à trois doigts appartiennent à la famille des *Bradypodidae*. Leur évolution séparée aurait débuté il y a moins de 35 millions d'années, vers la fin de l'Oligocène. Les six espèces contemporaines de paresseux sont toutes de petite taille et arboricoles. Les quatre espèces de *Bradypodidae* sont toutes rattachées au même genre *Bradypus*, mais les systématiciens actuels les séparent en deux sous-genres : le sous-genre *Bradypus* proprement dit, incluant le paresseux à gorge claire (*B. tridactylus*) des Guyanes et du sud du Venezuela, le paresseux à gorge brune (*B. variegatus*) répandu en Amérique centrale et australe, le petit paresseux panaméen (*B. pygmaeus*) et le sous-genre *Scaepus* incluant le seul paresseux à crinière (*B. torquatus*) de la forêt atlantique brésilienne. Les deux espèces de paresseux à deux doigts appartiennent au

même genre : *Choloepus*. Il s'agit du paresseux de Hoffmann (*C. hoffmanni*) et du paresseux de Linné (*C. didactylus*).

Généralités sur les paresseux

Les paresseux se déplacent peu et toujours très lentement. Ils vivent suspendus aux branches des arbres et ne descendent à terre qu'environ une fois par semaine pour déféquer et uriner. Excellents grimpeurs et bons nageurs, ils ont cependant quelques difficultés à se mouvoir au sol. Les paresseux ont un corps court, une queue trapue et leurs longs membres se terminent par de longues griffes recourbées qui agrippent la branche de soutien. Les pattes antérieures sont plus longues, mieux développées et plus mobiles que les membres postérieurs, surtout chez les tridactyles. Pour s'accommoder à leur position à l'envers, les poils de la fourrure sont orientés du milieu du ventre vers le dos, et la tête peut effectuer une rotation de plus de 270 degrés. Les paresseux se nourrissent principalement des feuilles d'arbres de la canopée, qu'ils digèrent par fermentation bactérienne dans un ample estomac présentant plusieurs *caeca*. L'unique petit de chaque portée reste ses six à neuf premiers mois accroché sur le ventre de sa mère. Les paresseux vivent de vingt à trente ans. En dehors de leur adaptation à la vie arboricole, les paresseux offrent d'autres particularités inhabituelles pour des mammifères. En particulier, ils présentent un point commun avec les reptiles : ils n'ont

pas de système de régulation thermique efficace et peuvent facilement mourir de froid. En revanche, ils sont capables de survivre à de fortes doses de certaines substances végétales toxiques qui emporteraient un animal au métabolisme plus rapide. Leur silence, leur immobilité, et leur camouflage rendent les paresseux difficiles à observer depuis le sol, mais ils sont cependant beaucoup plus communs qu'il n'y paraît. Certains aigles, tel que *Harpia harpya*, sont capables de les dénicher et constituent leur plus dangereux prédateur. Les paresseux à trois doigts du genre *Bradypus* (photo 1) sont différents de leurs cousins à deux doigts du genre *Choloepus* (photo 2), même s'ils vivent de façon assez proche (49).

Photo 1.

B. tridactylus.

© P. DEGRETE

Photo 2.

C. didactylus.

© P. DEGRETE

Bradypus présente trois griffes à l'extrémité de ses membres antérieurs alors que *Choloepus* n'en possède que deux. Tandis que *Bradypus* est connu pour sa consommation quasi-exclusive de feuilles de bois canon du genre *Cecropia* et de certai-

nes lianes, *Choloepus* est en revanche capable d'avaler une grande variété de végétaux présents dans son habitat. Alors que *Bradypus* possède neuf vertèbres cervicales, garantissant une grande flexibilité, le paresseux à deux doigts présente un cou plus court et composé de seulement six vertèbres cervicales, limitant ses possibilités de mouvements (27). Le paresseux à deux doigts est plus grand et plus robuste que son cousin. Enfin, *Choloepus* est un animal plutôt nocturne alors que le paresseux à trois doigts est actif de nuit comme de jour. Globalement, ces animaux ont un taux métabolique très faible au regard de leur masse corporelle et ils dépendent étroitement de la permanence de la ressource naturelle, c'est-à-dire du maintien de l'intégrité des forêts tropicales (42, 48). Comparés à certains autres mammifères sauvages, les paresseux sont des animaux peu étudiés (1). Les ouvrages zoologiques généralistes de référence (18, 19, 65) traitent de ce groupe assez succinctement. Les études de terrains sont soit anciennes (3, 4), soit concernent principalement deux espèces particulières, *C. hoffmanni* et *B. variegatus*, dans une zone géographique restreinte telle que le Panama (43, 44, 50, 51, 62).

Implications des paresseux dans les cycles parasitaires des Trypanosomatidés

À l'image de leur habitat fortement biodiversifié, de nombreuses interactions durables sont établies par certains organismes au détriment des paresseux. Ils sont des hôtes privilégiés par de nombreux pathogènes, parasites et commensaux : virus, bactéries, protozoaires, nématodes et arthropodes (17, 26). Les paresseux sont particulièrement impliqués dans les cycles noso-épidémiologiques de divers Trypanosomatidés incluant certains parasites de l'homme (tableau I). Une synthèse détaillée de l'ensemble des Hémoflagellés des paresseux a été proposée par SHAW (59, 60).

Tableau I.

Trypanosomatidés parasites des paresseux. <i>Trypanosomatid parasites of sloths.</i>	
genre	espèce
<i>Leishmania</i>	<i>colombiensis</i>
	<i>equatoriensis</i>
	<i>guyanensis</i>
	<i>herreri</i>
	<i>panamensis</i>
	<i>shawi</i>
<i>Endotrypanum</i>	<i>monterogeei</i>
	<i>schaudinni</i>
<i>Trypanosoma</i>	<i>cruzi</i>
	<i>legeri</i>
	<i>leuwenhoekii</i>
	<i>mesnilbrimonti</i>
	<i>preguici</i>
	<i>rangeli</i>

Leishmania

Les paresseux sont des réservoirs avérés ou suspectés d'au moins six espèces de *Leishmania* : *L. colombiensis*, *L. equatoriensis*, *L. guyanensis*, *L. panamensis*, *L. herreri* et *L. shawi*. D'une manière générale, toutes les *Leishmania* des xénarthres étudiées jusqu'à présent sont dites péripylariennes chez les phlébotomes et il a été suggéré qu'elles aient pu évoluer au sein de ce groupe de mammifères depuis une longue période (37). Chez les paresseux, les *Leishmania* se présentent sous formes amastigotes intracellulaires dans les cellules phagocytaires de la peau et/ou des organes. Certaines de ces espèces sont responsables de leishmanioses cutanées humaines, voire de leishmanioses cutanéomuqueuses.

En 1989, *L. shawi* fut isolé pour la première fois de *C. didactylus* et *B. tridactylus* en Amazonie (36). *L. colombiensis* a été isolée chez le paresseux *C. hoffmanni* au Panama en 1991 (33). Au Costa Rica, *L. herreri* a été isolée chez *C. hoffmanni* et *B. variegatus* à partir de 1975 (69, 70). La validité de cette espèce de *Leishmania* reste toutefois incertaine (35, 53). *L. equatoriensis* fut découverte pour la première fois chez un *C. hoffmanni* en Équateur (28).

De nombreuses investigations écologiques et épidémiologiques ont indiqué un rapport étroit entre la répartition géographique de la leishmaniose cutanée humaine et la présence d'infection leishmanienne chez les paresseux à deux doigts, en particulier au Panama et en Amazonie. La première découverte de *L. panamensis* (à l'époque *L. braziliensis*) chez un paresseux didactyle au Panama date de 1969 (31). En 1975, 8 *B. variegatus* sur 47 et 14 *C. hoffmanni* sur 18 sont trouvés infestés par des *Leishmania* (68). HERRER et CHRISTENSEN (30) constatèrent que *C. hoffmanni* présentait le taux d'infection par *L. (V.) panamensis* le plus élevé de tous les mammifères sauvages connus pour être réservoirs de *Leishmania* au Panama. Entre 1970 et 1980, 19,3 % des *C. hoffmanni* capturés (96/498) étaient infectés (30) et 20,6 % (14/68) en 1982 (6). Les infections étaient observées dans la peau seule dans 33,7 % des cas, dans les viscères seuls (sang et moelle compris) chez 42,1 % des paresseux, et 24,2 % des individus capturés présentaient des parasites dans les deux types de prélèvements (30). HERRER et CHRISTENSEN (30) conclurent que *C. hoffmanni* était le réservoir principal de *L. (V.) panamensis* au Panama et que, dans la mesure où les animaux survivaient aux infections sans atteinte pathologique apparente (29), cette longue association semblait s'être transformée en un rapport commensal (7). Dans cette même étude, les taux d'infection étaient proportionnels à l'âge des animaux, ces taux étant plus élevés chez les jeunes paresseux que chez les juvéniles et les adultes. Ces auteurs ont donc proposé que les paresseux pouvaient être infectés pendant les premiers mois de leur vie et le restaient probablement pendant longtemps avant que les parasites ne disparaissent naturellement. Enfin, sur la côte pacifique colombienne, *L. panamensis* fut également isolée d'un *C. hoffmanni* en 1988 (40).

En 1979, *C. didactylus* fut pour la première fois incriminé comme réservoir principal de *L. guyanensis* en Guyane avec 46,7 % d'individus infectés (7/15) (25). En 1989, 11 *C. didactylus* sur 31 furent trouvés infectés et 4 de ces isolats furent identifiés comme *L. (V.) guyanensis* (15). Le paresseux didactyle apparaissait donc être le réservoir primaire de *L. guyanensis* en Guyane (14, 55, 56), comme dans d'autres régions de la partie nord du bassin amazonien (59, 60).

Il convient de souligner la similitude de ces deux complexes pathogènes : le fait que deux espèces de *Leishmania* génétiquement très proches (identiques ?) (2) et utilisant comme réservoir principal les deux espèces du même genre *Choloepus* dans des zones géographiques distinctes suggèrent une co-évolution parallèle de ces deux complexes.

Concernant la transmission de ces parasites, *Lutzomyia ylephiletor* et *Lutzomyia trapidoi*, vecteurs de *L. braziliensis*, se nourrissaient principalement sur des paresseux panaméens (47,0 % et 65,1 % respectivement) (6). Près de Manaus, le phlébotome le plus répandu était *Lutzomyia umbratilis*, vecteur de *L. guyanensis*, et les xénarthres étaient les cibles les plus communes de cette espèce (5). La grande majorité de ces phlébotomes s'alimentaient préférentiellement sur des *C. didactylus*. CHRISTENSEN *et al.* (5) ont donc proposé que les paresseux à deux doigts pouvait être les réservoirs principaux de *L. (V.) guyanensis* au moins dans les régions situées au

nord de l'Amazonie. SHAW (60) a également obtenu les mêmes conclusions dans le sud du bassin amazonien avec *Lutzomyia trapidoi* pour vecteur, mais en notant toutefois que *B. variegatus* pouvait occasionnellement être infecté.

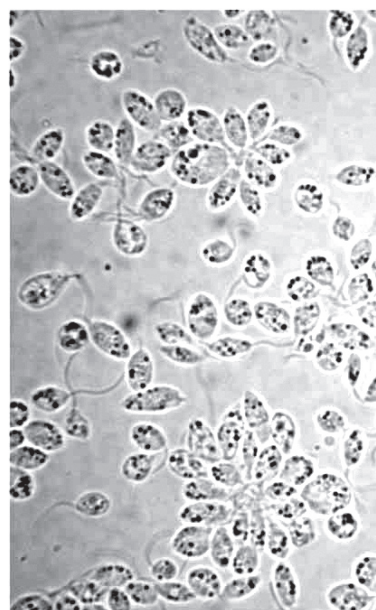
Endotrypanum

Au sein de la famille des Trypanosomatidés, *Leishmania* et *Endotrypanum*, tous deux transmis par des phlébotomes, sont les genres les plus proches (20). Cependant, alors que les *Leishmania* peuvent infecter certains reptiles et de nombreux mammifères de différents ordres, dans les zones tropicales et sub-tropicales de l'ensemble du globe, les *Endotrypanum* sont restreints aux paresseux des forêts néotropicales et aucun cas d'infection humaine n'a jamais été observé. Les liens taxonomiques entre *Leishmania* et *Endotrypanum* font toujours l'objet de discussions (10, 11, 21, 52, 53, 54). Les *Endotrypanum* sont les seuls Trypanosomatidés infectant les érythrocytes de leurs hôtes (61), bien que ces formes soient rares chez les paresseux naturellement infectés. Leur diagnostic repose principalement sur la culture mais leurs formes promastigotes (photo 3) ne sont pas distinguables de celles des *Leishmania* (8).

Dans de nombreux travaux, les *Endotrypanum* présentent un polymorphisme complexe (22, 23, 38, 39); toutefois, on ne distingue actuellement que 2 espèces : *E. schaudinni* (45) et *E. monterogei* (59). Les *Endotrypanum* présentent au moins trois étapes distinctes dans leur cycle de vie. Chez les paresseux, ils sont sous formes épimastigotes intra-érythrocytaires (*E. schaudinni*) ou trypomastigotes (*E. monterogei*), tandis que le stade promastigote est observé dans les phlébotomes et en culture. *E. schaudinni* a été enregistré au moins chez *C. didactylus*, *C. hoffmanni*, *B. variegatus* et *B. tridactylus* au Costa Rica, au Panama, en Guyane française et au Brésil (9, 12, 13, 34, 47, 57, 58, 60, 66). Dans toutes ces études, les paresseux didactyles, plus que les paresseux à trois doigts, étaient infectés par ce parasite. En 1994, durant le remplissage du réservoir du barrage hydro-électrique de Petit Saut, sur le fleuve de Sinnamary en Guyane française, deux *C. didactylus* furent trouvés infectés par *Endotrypanum schaudinni* et un *B. tridactylus* par *Trypanosoma rangeli* (16). Toujours en

Photo 3.

Formes promastigotes de *L. guyanensis* en culture.
L. guyanensis promastigotes in cultivation.



Guyane (13), 13 % des *B. tridactylus* et 32 % des *C. didactylus* capturés présentaient des *Trypanosomatidae* circulants dont *E. schaudinni* chez 27 % des paresseux didactyles examinés. *E. monterogeii* fut isolé chez *C. hoffmanni* au Costa Rica et en Équateur (32).

Trypanosoma

Des Flagellés du genre *Trypanosoma*, se reproduisant sous formes trypomastigotes dans leurs hôtes vertébrés, sont régulièrement trouvés dans le sang ou les organes d'une variété de xénarthres dont les paresseux. *T. mesnilbrimonti* et *T. preguici* ont été isolés chez *C. didactylus* au nord du Brésil et en Guyane (59). *T. preguici* a été identifié chez *C. hoffmanni* au Costa Rica et au Panama, et chez *B. variegatus* au Costa Rica. *T. leewenhoeki* a été isolé chez *C. hoffmanni* au Panama et sur la côte pacifique colombienne, et chez *B. variegatus* au Costa Rica (63). *T. legeri* a été trouvé chez *B. variegatus* au Costa Rica en 1953 (64). *T. rangeli* infectait *B. tridactylus* en Amazonie (46), *C. hoffmanni* et *B. variegatus* au Costa Rica. HERRER et CHRISTENSEN (30) examinèrent 498 paresseux capturés dans une forêt du Panama durant une période de dix ans et montrèrent que 19,3 % étaient infestés par *L. (V.) panamensis*, 29,5 % par *E. schaudinni*, 19,0 % par *T. rangeli*, et seulement un animal par *T. cruzi*. Dans une récente étude (41), MAIA DA SILVA *et al.* montrèrent qu'une souche de *T. preguici* isolée d'un *C. didactylus* se rapprochait de *T. rangeli* par des comparaisons morphologiques, comportementales chez le vecteur et la souris, ainsi qu'en PCR aléatoire. Le statut taxonomique incertain d'espèces proches de *T. rangeli* (dites *rangeli-like*) telles que *T. legeri*, *T. preguici*, *T. leewenhoeki* et *T. mesnilbrimonti* mériterait donc de nouvelles études.

Bien que *Rhodnius pallescens*, vecteur connu de la maladie de Chagas au Panama, puisse se nourrir sur des paresseux, et que *T. cruzi* ait été identifié chez *C. hoffmanni* et *B. variegatus* au Panama, SHAW (60) pense qu'ils seraient plutôt des réservoirs accidentels. Il discuta de manière assez détaillée la relation entre les infections et le comportement et l'habitat des réservoirs. Les différences dans le comportement et le choix d'un habitat plus grand pour *Choloepus*, comparé à *Bradypus*, pourraient au moins partiellement expliquer certaines des variations observées dans les taux d'infection par des Hémoflagellés entre les deux genres de paresseux.

Conclusion

Étudier l'écologie des réservoirs des Trypanosomatidés est essentiel pour comprendre et contrôler l'épidémiologie des maladies qu'ils déterminent. Les paresseux habitent à l'interface de milieux fréquentés par l'homme dans de nombreuses zones de leurs aires de répartition et l'intrusion croissante de l'homme dans leur habitat augmente ces interfaces. Or, certains de ces Trypanosomatidés infectant l'homme montrent une remarquable plasticité pour faire face aux multiples modifications de leur environnement (56). Ces processus pourraient engendrer de nouveaux complexes pathogènes impliquant les paresseux. Une amélioration de l'efficacité des méthodes préventives contre ces parasitoses humaines ne semble donc possible qu'en se penchant sur la biologie de ces espèces de réservoirs sauvages.

Remerciements

Au Pr Bernard CARME pour sa relecture attentive et ses judicieux commentaires.

Références bibliographiques

- ADAM PJ – *Choloepus didactylus*. *Mammal Species*, 1999, 621, 1-8.
- BANULS AL, JONQUIERES R, GUERRINI F, LE PONT F, BARRERA C *et al.* – Genetic analysis of *Leishmania* parasites in Ecuador: are *Leishmania (Viannia) panamensis* and *Leishmania (V.) guyanensis* distinct taxa? *Am J Trop Med Hyg*, 1999, 61, 838-845.
- BEEBE W – The three-toed sloth *Bradypus cuculliger cuculliger* Wagler. *Zoologica*, 1926, 7, 1-67.
- BRITTON SW – Form and function in the sloth. 1. *Quart Rev Biol*, 1941, 16, 13-34.
- CHRISTENSEN HA, ARIAS JR, DE VASQUEZ AM & DE FREITAS RA – Hosts of sandfly vectors of *Leishmania braziliensis guyanensis* in the central Amazon of Brazil. *Am J Trop Med Hyg*, 1982, 31, 239-242.
- CHRISTENSEN HA & DE VASQUEZ AM – The tree-buttress biotope: a pathobiocenose of *Leishmania braziliensis*. *Am J Trop Med Hyg*, 1982, 31, 243-251.
- CHRISTENSEN HA, JOHNSON CM & DE VASQUEZ AM – Cutaneous leishmaniasis in Panama. A brief review. *Rev Med Panama*, 1984, 9, 182-187.
- CROFT SL, CHANCE ML & GARDENER PJ – Ultrastructural and biochemical characterization of stocks of *Endotrypanum*. *Ann Trop Med Parasitol*, 1980, 74, 585-589.
- CUNHA AM & MUNIZ J – Pesquisas sobre o *Endotrypanum schaudinni* Mesnil e Brimont, 1908, parasita do *Choloepus didactylus* (L.). *Mem Inst Oswaldo Cruz*, 1944, 41, 179-193.
- CUPOLILLO E, MEDINA-ACOSTA E, NOYES H, MOMEN H & GRIMALDI G JR – A revised classification for *Leishmania* and *Endotrypanum*. *Parasitol Today*, 2000, 16, 142-144.
- CUPOLILLO E, PEREIRA LO, FERNANDES O, CATANHO MP, PEREIRA JC *et al.* – Genetic data showing evolutionary links between *Leishmania* and *Endotrypanum*. *Mem Inst Oswaldo Cruz*, 1998, 93, 677-683.
- DARLING ST – The *Endotrypanum* of Hoffman's sloth. *J Med Research*, 1914, 31, 195-204.
- DE THOISY B, MICHEL JC, VOGEL I & VIE JC – A survey of hemoparasite infections in free-ranging mammals and reptiles in French Guiana. *J Parasitol*, 2000, 86, 1035-1040.
- DEDET JP – Cutaneous leishmaniasis in French Guiana: a review. *Am J Trop Med Hyg*, 1990, 43, 25-28.
- DEDET JP, GAY F & CHATENAY G – Isolation of *Leishmania* species from wild mammals in French Guiana. *Trans R Soc Trop Med Hyg*, 1989, 83, 613-615.
- DEREURE J, BARNABE C, VIE JC, MADELENAT F & RACCURT C – Trypanosomatidae from wild mammals in the neotropical rainforest of French Guiana. *Ann Trop Med Parasitol*, 2001, 95, 157-166.
- DINIZ LS & OLIVEIRA PM – Clinical problems of sloths (*Bradypus sp.* and *Choloepus sp.*) in captivity. *J Zoo Wildl Med*, 1999, 30, 76-80.
- EISENBERG JF & REDFORD HK – Mammals of the Neotropics. The University of Chicago Press, Chicago and London, 1999.
- EMMONS LH – Neotropical rainforest mammals. A field guide. University of Chicago Press, Chicago and London, 1990, 281 p.
- FERNANDES AP, NELSON K & BEVERLEY SM – Evolution of nuclear ribosomal RNAs in kinetoplastid protozoa: perspectives on the age and origins of parasitism. *Proc Natl Acad Sci USA*, 1993, 90, 11608-11612.
- FRANCO AM & GRIMALDI G JR – Characterization of *Endotrypanum* (Kinetoplastida: Trypanosomatidae), a unique parasite infecting the neotropical tree sloths (Edentata). *Mem Inst Oswaldo Cruz*, 1999, 94, 261-268.
- FRANCO AM, MACHADO GM, MOREIRA CF & GRIMALDI JR G – Minicircle kDNA microheterogeneity in *Endotrypanum* indicate diversity within this genus. *Mem Inst Oswaldo Cruz*, 2000, 95, 189-191.
- FRANCO AM, MOMEN H, NAIFF RD, MOREIRA CF, DEANE MP & GRIMALDI JR G – Enzyme polymorphism in *Endotrypanum* and numerical analysis of isoenzyme data. *Parasitology*, 1996, 113 (Pt 1), 39-48.
- GAUDIN TJ – Phylogenetic relationships among sloths (Mammalia, Xenarthra, Tardigrada): the craniodental evidence. *Zool J Linn Soc*, 2004, 140, 255-305.
- GENTILE B, LE PONT F, PAJOT FX & BESNARD R – Dermal leishmaniasis in French Guiana: the sloth (*Choloepus didactylus*) as a reservoir host. *Trans R Soc Trop Med Hyg*, 1981, 75, 612-613.
- GILMORE DP, DA COSTA CP & DUARTE DP – Sloth biology: an

- update on their physiological ecology, behavior and role as vectors of arthropods and arboviruses. *Braz J Med Biol Res*, 2001, **34**, 9-25.
27. GOFFART M – Function and form in the sloth. Pergamon Press, Oxford, New York, 1st ed., 1971, 227 p.
 28. GRIMALDI G, KREUTZER RD, HASHIGUCHI Y, GOMEZ EA, MIMORI T & TESH RB – Description of *Leishmania equatorensis* sp. n (Kinetoplastida: Trypanosomatidae), a new parasite infecting arboreal mammals in Ecuador. *Mem Inst Oswaldo Cruz*, 1992, **87**, 221-228.
 29. HERRER A & CHRISTENSEN HA – Infrequency of gross skin lesions among Panamanian forest mammals with cutaneous leishmaniasis. *Parasitology*, 1975, **71**, 87-92.
 30. HERRER A & CHRISTENSEN HA – *Leishmania braziliensis* in the Panamanian two-toed sloth, *Choloepus hoffmanni*. *Am J Trop Med Hyg*, 1980, **29**, 1196-1200.
 31. HERRER A & TELFORD SR JR – *Leishmania braziliensis* isolated from sloths in Panama. *Science*, 1969, **164**, 1419-1420.
 32. KATAKURA K, MIMORI T, FURUYA M, UEZATO H, NONAKA S et al. – Identification of *Endotrypanum* species from a sloth, a squirrel and *Lutzomyia* sandflies in Ecuador by PCR amplification and sequencing of the mini-exon gene. *J Vet Med Sci*, 2003, **65**, 649-653.
 33. KREUTZER RD, CORREDOR A, GRIMALDI G JR, GROGL M, ROWTON ED et al. – Characterization of *Leishmania colombiensis* sp. n (Kinetoplastida: Trypanosomatidae), a new parasite infecting humans, animals, and phlebotomine sand flies in Colombia and Panama. *Am J Trop Med Hyg*, 1991, **44**, 662-675.
 34. LABERNADIE VGF & HUBAC A – Sur l'*Endotrypanum schaudinni* de l'Unau édenté de la Guyane (*Choloepus didactylus*). *Compte Rendu des Séances de la Société de Biologie*, 1923, **88**, 396-409.
 35. LAINSON R – On *Leishmania enriettii* and other enigmatic *Leishmania* species of the Neotropics. *Mem Inst Oswaldo Cruz*, 1997, **92**, 377-387.
 36. LAINSON R, BRAGA RR, DE SOUZA AA, POVOA MM, ISHIKAWA EA & SILVEIRA FT – *Leishmania* (*Viannia*) *shawii* sp. n., a parasite of monkeys, sloths and procyonids in Amazonian Brazil. *Ann Parasitol Hum Comp*, 1989, **64**, 200-207.
 37. LAINSON R, SHAW JJ & POVOA M – The importance of edentates (sloths and anteaters) as primary reservoirs of *Leishmania braziliensis guyanensis*, causative agent of "pianbois" in north Brazil. *Trans R Soc Trop Med Hyg*, 1981, **75**, 611-612.
 38. LOPES AH, IOVANNISCI D, PETRILLO-PEIXOTO M, MCMAHON-PRATT D & BEVERLEY SM – Evolution of nuclear DNA and the occurrence of sequences related to new small chromosomal DNAs in the trypanosomatid genus *Endotrypanum*. *Mol Biochem Parasitol*, 1990, **40**, 151-161.
 39. LOPES AH & MCMAHON-PRATT D – Monoclonal antibodies specific for members of the genus *Endotrypanum*. *J Protozool*, 1989, **36**, 354-361.
 40. LOYOLA EG, ALZATE A, SANCHEZ A & GONZALEZ A – Epidemiology of a natural focus of *Leishmania braziliensis* in the Pacific lowlands of Colombia. III. Natural infections in wild mammals. *Trans R Soc Trop Med Hyg*, 1988, **82**, 406-407.
 41. MAIA DA SILVA F, RODRIGUES AC, CAMPANER M, TAKATA CS, BRIGIDO MC et al. – Randomly amplified polymorphic DNA analysis of *Trypanosoma rangeli* and allied species from human, monkeys and other sylvatic mammals of the Brazilian Amazon disclosed a new group and a species-specific marker. *Parasitology*, 2004, **128**, 283-294.
 42. MCNAB BK – Energetics, population biology, and distribution of xenarthrans, living and extinct. In: MONTGOMERY GG (Eds), *The Evolution and Ecology of Armadillos, Sloths, and Vermilinguas*. Smithsonian Institution Press, Washington and London, 1985, pp. 219-232.
 43. MERITT DA – The two-toed Hoffmann's sloth, *Choloepus hoffmanni* Peters. In: MONTGOMERY GG (Eds), *The Evolution and Ecology of Armadillos, Sloths, and Vermilinguas*. Smithsonian Institution and Press, Washington and London, 1985, pp. 333-341.
 44. MERITT DA & MERITT GF – Sex ratios of Hoffmann's sloth, *Choloepus hoffmanni* Peters and three-toed sloth, *Bradypus infuscatus* Wagler in Panama. *Am Mid Nat*, 1976, **96**, 472-473.
 45. MESNIL F & BRIMONT E – Sur un hématozoaire nouveau (*Endotrypanum* n. gen.) d'un édenté de la Guyane. *Compte Rendu de la Société de Biologie*, 1908, **65**, 581.
 46. MILES MA, ARIAS JR, VALENTE SA, NAIFF RD, DE SOUZA AA et al. – Vertebrate hosts and vectors of *Trypanosoma rangeli* in the Amazon Basin of Brazil. *Am J Trop Med Hyg*, 1983, **32**, 1251-1259.
 47. MONTERO-GEI F – Contribucion al estudio de *Endotrypanum schaudinni* (Trypanosomatidae). *Rev Biol Trop*, 1956, **4**, 41-68.
 48. MONTGOMERY GG – *Bradypus variegatus* (Perezoso de tres dedos, three-toed sloth). In: JANZEN DH (Eds), *Costa Rican Natural History*. University of Chicago Press, Chicago and London, 1983, pp. 453-456.
 49. MONTGOMERY GG – The evolution and ecology of armadillos, sloths, and vermilinguas. Smithsonian Institution Press, Washington & London, 1985, 451 p.
 50. MONTGOMERY GG & SUNQUIST ME – Impact of sloths on neotropical forest energy flow and nutrient cycling. In: GOLLEY FB & MEDINA E (Eds), *Tropical Ecological Systems: trends in terrestrial and aquatic research*. Springer-Verlag, New-York, 1975, pp. 69-98.
 51. MONTGOMERY GG & SUNQUIST ME – Habitat selection and use by two-toed and three-toed sloths. In: Montgomery GG (Eds), *The Ecology of Arboreal Folivores*. Smithsonian Institution Press, Washington, D.C., 1978, pp. 329-359.
 52. NOYES HA, ARANA BA, CHANCE ML & MAINGON R – The *Leishmania hertigi* (Kinetoplastida; Trypanosomatidae) complex and the lizard *Leishmania*: their classification and evidence for a neotropical origin of the *Leishmania-Endotrypanum* clade. *J Eukaryot Microbiol*, 1997, **44**, 511-517.
 53. NOYES HA, CAMPS AP & CHANCE ML – *Leishmania herreri* (Kinetoplastida; Trypanosomatidae) is more closely related to *Endotrypanum* (Kinetoplastida; Trypanosomatidae) than to *Leishmania*. *Mol Biochem Parasitol*, 1996, **80**, 119-123.
 54. PACHECO RS, THOMAZ N & MOMEN H – kDNA cross-hybridization between *Endotrypanum* and peripylarian *Leishmania*. *Trans R Soc Trop Med Hyg*, 1990, **84**, 531.
 55. PAJOT FX, LE PONT F, GENTILE B & BESNARD R – Epidemiology of leishmaniasis in French Guiana. *Trans R Soc Trop Med Hyg*, 1982, **76**, 112-113.
 56. ROTUREAU B – Ecology of the *Leishmania* species in the Guianan Ecoregion Complex. *Am J Trop Med Hyg*, 2005, In Press.
 57. SHAW JJ – *Endotrypanum schaudinni* in sloths from Central America. *Journal of Protozoology*, 1963, **10** (Suppl.), 30.
 58. SHAW JJ – A Possible Vector of *Endotrypanum schaudinni* of the Sloth *Choloepus hoffmanni*, in Panama. *Nature*, 1964, **201**, 417-418.
 59. SHAW JJ – The haemoflagellates of sloths. LEWIS HK (Eds), London, 1969, 132 p.
 60. SHAW JJ – The hemoflagellates of sloths, vermilinguas (anteaters), and armadillos. In: MONTGOMERY GG (Eds), *The Evolution and Ecology of Armadillos, Sloths, and Vermilinguas*. Smithsonian Institution Press, Washington and London, 1985, pp. 279-292.
 61. SHAW JJ – *Endotrypanum*, a unique intraerythrocytic flagellate of New World tree sloths. An evolutionary link or an evolutionary backwater? *Cienc Cult*, 1992, **44**, 107-116.
 62. SUNQUIST ME & MONTGOMERY GG – Activity patterns and rates of movement of two-toed and three-toed sloths (*Choloepus hoffmanni* and *Bradypus infuscatus*). *J Mammal*, 1973, **54**, 946-954.
 63. TRAVI BL, ZEA A & D'ALESSANDRO A – *Trypanosoma* (*Herpetosoma*) *leeuwenhoekii* in *Choloepus hoffmanni* and *Didelphis marsupialis* of the Pacific Coast of Colombia. *J Parasitol*, 1989, **75**, 218-224.
 64. TREJOS A & MONTERO-GEI F – Estudios sobre tripanosomidos de edentata en Costa Rica. I. *Trypanosoma legeri* en *Bradypus griseus*. *Rev Biol Trop*, 1953, **1**, 21-27.
 65. WALKER EP – Mammals of the World. The John Hopkins University Press, Baltimore and London, 1991.
 66. WENYON CM & SCOTT HH – *Endotrypanum schaudinni* in the two-toed sloth. *Trans R Soc Trop Med Hyg*, 1925, **19**, 280-281.
 67. WETZEL RM – The identification and distribution of recent Xenarthra (Edentata). In: MONTGOMERY GG (Eds), *The Evolution and Ecology of Armadillos, Sloths and Vermilinguas*. Smithsonian Institution Press, Washington and London, 1985, pp. 5-21.
 68. ZELEDON R, PONCE C & DE PONCE E – The isolation of *Leishmania braziliensis* from sloths in Costa Rica. *Am J Trop Med Hyg*, 1975, **24**, 706-707.
 69. ZELEDON R, PONCE C & MURILLO J – *Leishmania herreri* sp. n. from sloths and sandflies of Costa Rica. *J Parasitol*, 1979, **65**, 275-279.
 70. ZELEDON R, PONCE C & PONCE ED – The isolation of *Leishmania herreri* sp. n. from sloths in Costa Rica. *Am J Trop Med Hyg*, 1975, **24**, 706-707.