

Fledermaustollwut – ein globaler Überblick

Von THOMAS MÜLLER, JULIANE SCHATZ und CONRAD M. FREULING, Wusterhausen

Mit 2 Abbildungen

Abstract

Bat rabies - a global perspective

Bats are reservoirs for 11 of 12 known lyssavirus species and hence, are considered the true worldwide reservoirs for lyssaviruses. In contrast to classical rabies virus, bat-associated lyssaviruses have a narrower geographic and host range distribution. The occurrence of bat lyssaviruses in distinct geographic regions and their supposed chiropteran reservoir host species will be elucidated.

Zusammenfassung

Fledermäuse sind Reservoir für 11 der bislang 12 bekannten Lyssaviren und bilden somit weltweit das eigentliche Reservoir für Tollwutviren. Fledermaus-assoziierte Lyssaviren zeigen im Gegensatz zur klassischen Tollwut jedoch einen begrenzteren geographischen Bezug als auch Artbeteiligung auf. Auf das Vorkommen bestimmter Fledermaus-assoziiierter Lyssaviren in verschiedenen geographischen Regionen sowie deren angenommener Reservoirspezies wird näher eingegangen.

Keywords

Bat rabies, lyssavirus, reservoirs, *Chiroptera*.

1 Einleitung

Viren mit zoonotischem Potenzial spielen weltweit eine zunehmende Rolle bei neuartigen Infektionskrankheiten des Menschen. Soziale und vor allem massive Veränderungen der Umwelt eröffnen diesen Viren neue ökologische Nischen und begünstigen so die Auswahl und Entstehung neuartiger Virusvarianten (HOLMES & RAMBAUT 2004). Dabei kommt vor allem RNA-Viren diesbezüglich eine besondere Bedeutung zu, denn sie besitzen die Fähigkeit sehr schnell ihr Wirtsspektrum einschließlich des Menschen zu verändern (CLEA-

VELAND et al. 2001). Unter diesen sich schnell entwickelnden viralen Erregern stellen Tollwutviren (Lyssaviren) Paradebeispiele für solche Eigenschaften dar.

Die Tollwut ist die älteste bekannte Infektionskrankheit der Menschheit. Erstmals wurde die Tollwut vor mehr als 4.000 Jahren im Mesopotamischen Gesetzbuch des Eshnunna erwähnt, welches zu einer Art frühzeitiger Tierüberwachungspolitik aufforderte, da der Biss eines tollwütigen Tieres zum Tode führen könne. Der Grieche Demokrit beschrieb 500 v. u. Z. die Tollwut bei Hunden und damit gleichzeitig die herausragende Rolle, die dieser Tierart auch heute noch in der Epidemiologie dieser Infektionskrankheit zukommt. Tollwutausbrüche sind während des gesamten bekannten Verlaufs der menschlichen Zivilisation beschrieben und dokumentiert worden (MODROW et al. 2003).

Die Tollwut ist eine akute, progressiv verlaufende und unheilbare Erkrankung des zentralen Nervensystems, die durch Einzelstrang-RNA-Viren negativer Polarität, den so genannten Lyssaviren (Genus *Lyssavirus*, Familie *Rhabdoviridae*, Ordnung *Mononegavirales*), hervorgerufen und durch den Biss eines infizierten Tieres übertragen wird. Dabei war die geschossförmige Struktur dieser Viren namensgebend für diese Virusfamilie. Innerhalb des Genus *Lyssavirus* werden laut des International Committee on Virus Taxonomy (ICTV) verschiedene Lyssavirusspezies unterschieden (TORDO et al. 2004); im internationalen Schrifttum war bis vor kurzem allerdings noch die

Bezeichnung Genotyp (GT) gebräuchlich. Bislang sind insgesamt 12 Lyssaviruspezies bekannt, die aufgrund ihrer antigenen Struktur und phylogenetischen (N-, G- und P-Gene) Eigenschaften in verschiedene taxonomische Einheiten eingeteilt werden können (MÜLLER & FREULING 2006).

Das Tollwutvirus (Rabies Virus, RABV) ist der Prototyp aller Lyssaviren, kommt nahezu weltweit vor und ist der Erreger der „klassischen Tollwut“. Alle Säugetiere sowie der Mensch sind für dieses Virus empfänglich. Aus epidemiologischer Sicht werden die „sylvatische Tollwut“ und die „urbane Tollwut“ unterschieden. Die sylvatische Tollwut umschreibt die durch Wildkarnivoren übertragene Tollwut. Reservoirspezies sind karnivore Haus- und Wildtiere, die je nach geographischer Lage differieren können und somit für die Erhaltung und Ausbreitung der Seuche verantwortlich sind: Europa – Rotfuchs (*Vulpes vulpes*), Amerika – Waschbär (*Procyon lotor*), Stinktier (*Mephitis mephitis*), Polarfuchs (*Alopex lagopus*), Rotfuchs (*Vulpes vulpes*), Graufuchs (*Urocyon cinereoargenteus*) und Coyote (*Canis latrans*). In Afrika und Asien gelten auch Mangusten (*Herpestidae*) bzw. der Marderhund (*Nyctereutes procyonoides*) als Virusreservoir. Die urbane Tollwut ist vor allem in Lateinamerika, Asien und Afrika anzutreffen. Dort bilden Hunde (*Canis canis*) das Hauptreservoir und übertragen das Tollwutvirus auf andere Tiere und den Menschen (ULRICH et al. 2000).

Eine Assoziation der Tollwut mit Fledertieren konnte zunächst nicht hergestellt werden. Zu Beginn des 20. Jahrhunderts mehrten sich jedoch Anhaltspunkte dafür, dass blutleckende (haematophage) Fledermäuse eine bislang unbekannte Rolle im Tollwutgeschehen in Zentral- und Südamerika spielen könnten. Erste Hinweise gehen auf CARINI (1911) zurück, der den Nachweis von Negrikörperchen im Gehirn von moribunden Rindern beschrieb, die an einer paralytischen Erkrankung litten. In Ermangelung an potenziellen Überträgern schlussfolgerte er, dass Vampirfledermäuse (*Desmodus rotundus*) die höchstwahrschein-

liche Infektionsquelle für die mysteriöse, tollwutähnliche Erkrankung bei Rindern seien. Dies wurde später durch HAUPT & REHAAG (1921) bestätigt. Es dauerte jedoch noch weitere drei Jahrzehnte, ehe Tollwutinfektionen auch bei nicht-haematophagen Fledermäusen in Amerika nachgewiesen wurden. Durch intensive Surveillance weiß man heute, dass Lyssavirusinfektionen bei Fledermäusen weltweit verbreitet sind und diese die eigentlichen Virusreservoir für Vertreter der Gattung *Lyssavirus* darstellen. Dies wird eindrucksvoll durch die Tatsache belegt, dass 11 der 12 bislang nachgewiesenen Lyssaviruspezies bei Fledermäusen nachgewiesen wurden. Im Gegensatz zur klassischen Tollwut weisen Fledermaus-assoziierte Lyssaviren jedoch einen begrenzteren geographischen Bezug als auch Artbeteiligung auf. Im Nachfolgenden soll auf das Vorkommen bestimmter Fledermaus-assoziiierter Lyssaviren sowie deren angenommener Reservoirspezies näher eingegangen werden.

2 Situation der Fledermaustollwut weltweit

2a Amerika

Sowohl in Nord- als auch in Südamerika sind die einheimischen Fledermäuse Reservoir für das klassische Tollwutvirus (RABV). Interessanterweise sind die beiden amerikanischen Kontinente damit die einzigen Regionen der Welt, in denen nur eine einzige Lyssaviruspezies sowohl bei Karnivoren als auch bei Fledertieren vorkommt. RABV-Infektionen sind bei jeweils mehr als 50 verschiedenen haematophagen, insektivoren bzw. frugivoren Fledermausarten nachgewiesen worden, weit mehr als in allen anderen Teilen der Welt (CONSTANTIN 2009, Abb. 1). Obwohl es dafür bislang noch keine schlüssige Erklärung gibt, scheint dies durchaus Spiegelbild einer wesentlich zweckorientierten Tollwut-surveillance und -forschung bei Fledermäusen zu sein. Die häufigsten Nachweise betreffen die Vampirfledermaus (*Desmodus rotundus*) und die brasilianische oder mexikanische „free-tailed“ Fledermaus (*Tadarida brasili-*

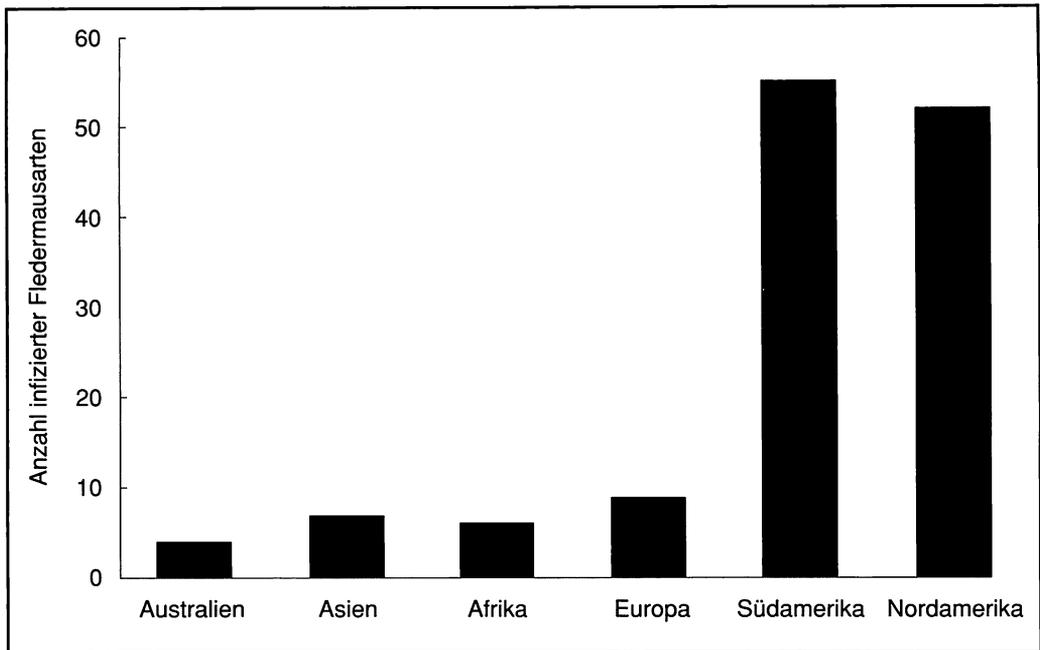


Abb. 1. Anzahl infizierter Arten von Fledermäusen in der Welt (modifiziert nach CONSTANTIN 2009).

sis) in Zentral- und Südamerika sowie die Große Braune Fledermaus (*Eptesicus fuscus*) und die Silberhaarfledermaus (*Lasionycteris noctivagans*) in Nordamerika. Aus Nordamerika sind bislang auch die einzigen nachhaltigen bzw. dauerhaft etablierten Übertragungen von Fledermaus-assoziierten RABV auf andere karnivore Tierarten wie den Fuchs (Neufundland) und das Stinktief (Arizona) berichtet worden (DAOUST et al. 1996, LESLIE et al. 2009).

2b Afrika

Lagos Bat Virus (LBV), Mokolavirus (MOKV) und Duvenhage Virus (DUVV) sind Lyssaviren der früheren Genotypen 2-4, die ausschließlich in Afrika vorkommen. Das LBV wurde erstmals 1956 vom Palmflughund (*Eidolon helvum*) auf Lagos Island, Nigeria, isoliert. In den darauffolgenden Jahren wurden weitere Nachweise bei frugivoren *Microteropus pusillus*, dem Wahlberg-Epauletten-Flughund (*Epomophorus wahlbergii*), weiteren Palmflughunden in Zentral- und Südafrika sowie bei nach Frankreich importierten Ägyptischen Flughunden (*Rousettus aegypti-*

acus) geführt. Darüber hinaus wurde LBV auch bei der insektivoren Gambia-Schlitznase (*Nycteris gambiensis*) sowie bei Katzen, Hunden und Wassermangusten (*Atilax paludinosus*) nachgewiesen (MARKOTTER et al. 2009).

MOKV konnte aus afrikanischen Waldspitzmäusen der Familie *Soricidae*, aus Hunden und Katzen sowie aus Menschen isoliert werden (SABETA et al. 2007). Interessanterweise ist das MOKV damit bislang die einzige Lyssaviruspezies, die noch nicht bei Fledertieren nachgewiesen werden konnte. Dennoch liegt unter Berücksichtigung aller anderen Vertreter der Gattung Lyssaviren die Vermutung sehr nahe, dass auch hier Fledermäuse das Virusreservoir bilden. Für das DUVV scheinen insektivore Fledermäuse Reservoirspezies zu sein, leider liegen hier jedoch keine Angaben zu betroffenen Arten vor. Von den wenigen bekannten Nachweisen wurden die meisten beim Menschen geführt (PAWESKA et al. 2006). KUZMIN et al. (2008) halten es für möglich, dass auch WCBV in Langflügel-fledermäusen (*Miniopterus schreibersii*) vorkommen könnte.

2c Europa

In Europa wird die Fledermaustollwut hauptsächlich durch zwei verschiedene Lyssaviruspezies, den europäischen Fledermauslyssaviren Typ 1 und 2 (European bat lyssavirus typ 1 and 2; EBLV-1 und EBLV-2), die früher den Genotypen 5 bzw. 6 der Lyssaviren zugeordnet wurden, hervorgerufen (FOOKS et al. 2003). Molekularbiologisch lässt sich das EBLV-1 weiter in die Subtypen 1a und 1b unterteilen. Dabei bestätigen sich Vermutungen, wonach diese beiden Lyssaviren entweder mit *Eptesicus*- oder *Myotis*-Arten assoziiert sind (DAVIS et al. 2005). Die große Mehrzahl der Nachweise von EBLV-1a und -1b betreffen die Breitflügelfledermaus (*Eptesicus serotinus*), die damit eine Schlüsselrolle in der Epidemiologie dieser Virusvariante in Europa spielt (KING et al. 2004). Auf der Iberischen Halbinsel dagegen scheint eine Geschwisterart von *Eptesicus serotinus*, die Isabell-Fledermaus (*Eptesicus isabellinus*), Reservoir für EBLV-1b zu sein (VÁZQUEZ-MORÓN et al. 2008). Deutschland ist bislang das einzige europäische Land, in welchem auch Einzelnachweise von EBLV-1 Infektionen beim (Großen) Abendsegler (*Nyctalus noctula*), der Wasserfledermaus (*Myotis daubentonii*), der Teichfledermaus (*Myotis dasycneme*), der Zwergfledermaus (*Pipistrellus pipistrellus*), der Rauhhauffledermaus (*Pipistrellus nathusii*) und beim Braunen Langohr (*Plecotus auritus*) festgestellt wurden (MÜLLER et al. 2007). Dagegen sind Nachweise von viralem Erbgut (RNA) von EBLV-1 im Blut von (Großen) Mausohren (*Myotis myotis*), Fransenfledermäusen (*Myotis nattereri*), Langflügelfledermäusen (*Miniopterus schreibersii*) und Großen Hufeisennasen (*Rhinolophus ferrumequinum*) mittels hoch sensitiver molekularbiologischer Methoden, wie für Spanien beschrieben, fragwürdig und daher mit äußerster Vorsicht zu interpretieren. EBLV-1 wurde auch aus Schafen, Katzen, Steinmardern sowie Menschen isoliert (FREULING et al. 2009).

EBLV-2 wurde bisher ausschließlich bei Wasser- (*Myotis daubentonii*) und Teichfledermäusen (*Myotis dasycneme*) in den

Niederlanden, Großbritannien, der Schweiz, Deutschland und Finnland nachgewiesen (FREULING et al. 2009, JAKAVA-VILJANEN et al. 2010).

Berücksichtigt man das Verbreitungsgebiet der Langflügelfledermaus (*Miniopterus schreibersii*), so kann nicht ausgeschlossen werden, dass auch das im Kaukasus isolierte Westkaukasische Fledermaustollwutvirus (WCBV) als dritte Lyssaviruspezies im südlichen Europa vorkommen könnte (KUZMIN et al. 2005). In 2010 wurde ein neues Lyssavirus, das Bokeloh Bat Lyssavirus (**BBLV**) bei einer Fransenfledermaus (*Myotis nattereri*) entdeckt, welches aller Wahrscheinlichkeit nach eine neue Lyssaviruspezies für Europa repräsentiert (FREULING et al. 2011).

2d Australien

Micro- und *Macrochiroptera* in Australien und wahrscheinlich auch in Südostasien sind mit dem Australischen Fledermaustollwutvirus (Australian Bat Lyssavirus, **ABLV**) als Vertreter des früheren Genotyp 7 infiziert. ABLV wurde erstmals 1996 von einem Schwarzen Flughund (*Pteropus alecto*) isoliert. Mittlerweile sind auch Virusnachweise bei den restlichen 3 Arten von Flughunden (*P. poliocephalus*, *P. scapulatus*, *P. conspicillatus*) sowie bei der insektivoren Art *Saccolaimus flaviventris* auf dem australischen Festland geführt worden (HOOPER et al. 1997, GYATT et al. 2003).

2e Asien

Zwischen 1995 und 2005 wurden vier weitere Lyssaviruspezies aus insektivoren Fledermäusen in verschiedenen Regionen Asiens isoliert. Dabei wurde das Aravan Virus (ARAV), Khujand Virus (KHUV), Irkut Virus (IRKV) jeweils aus asiatischen Vertretern des Kleinen Mausohrs (*Myotis blythii*), der Kleinen Bartfledermaus (*Myotis mystacinus*) bzw. der Röhrennasenfledermaus (*Murina leucogaster*) in Zentralasien und Ostsibirien isoliert. Die Langflügelfledermaus (*Miniopterus schreibersii*) ist das Virusreservoir für WCBV

(KUZMIN et al. 2005, ARAI et al. 2003, KUZMIN et al. 2003, BOTVINKIN et al. 2003). Bislang handelt es sich um Einzelnachweise.

3 Zoonotisches Gefährdungspotenzial

Für die meisten Fledermaus-assoziierten Lyssaviruspezies sind Spillover auf andere terrestrische Tierarten und den Menschen dokumentiert. Eine Infektion mit Fledermaus-assoziierten Lyssaviren führt wie bei der klassischen Tollwut immer zum Tod. Eine

detaillierte Übersicht zu Fällen von fledermausinduzierter Tollwut beim Menschen findet sich bei JOHNSON et al. (2010). Somit handelt es sich bei der Fledermaustollwut um eine potenzielle Zoonose. Basierend auf antigeneischen und phylogenetischen Analysen in Kombination mit Untersuchungen zur Immunogenität und Pathogenität können Lyssaviren in mindestens zwei verschiedene Phylogruppen eingeteilt werden. Phylogruppe 1 umfasst 8 der 12 bekannten Lyssaviruspezies, während LBV und MOKV die Phylogruppe 2 bilden (Abb. 2).

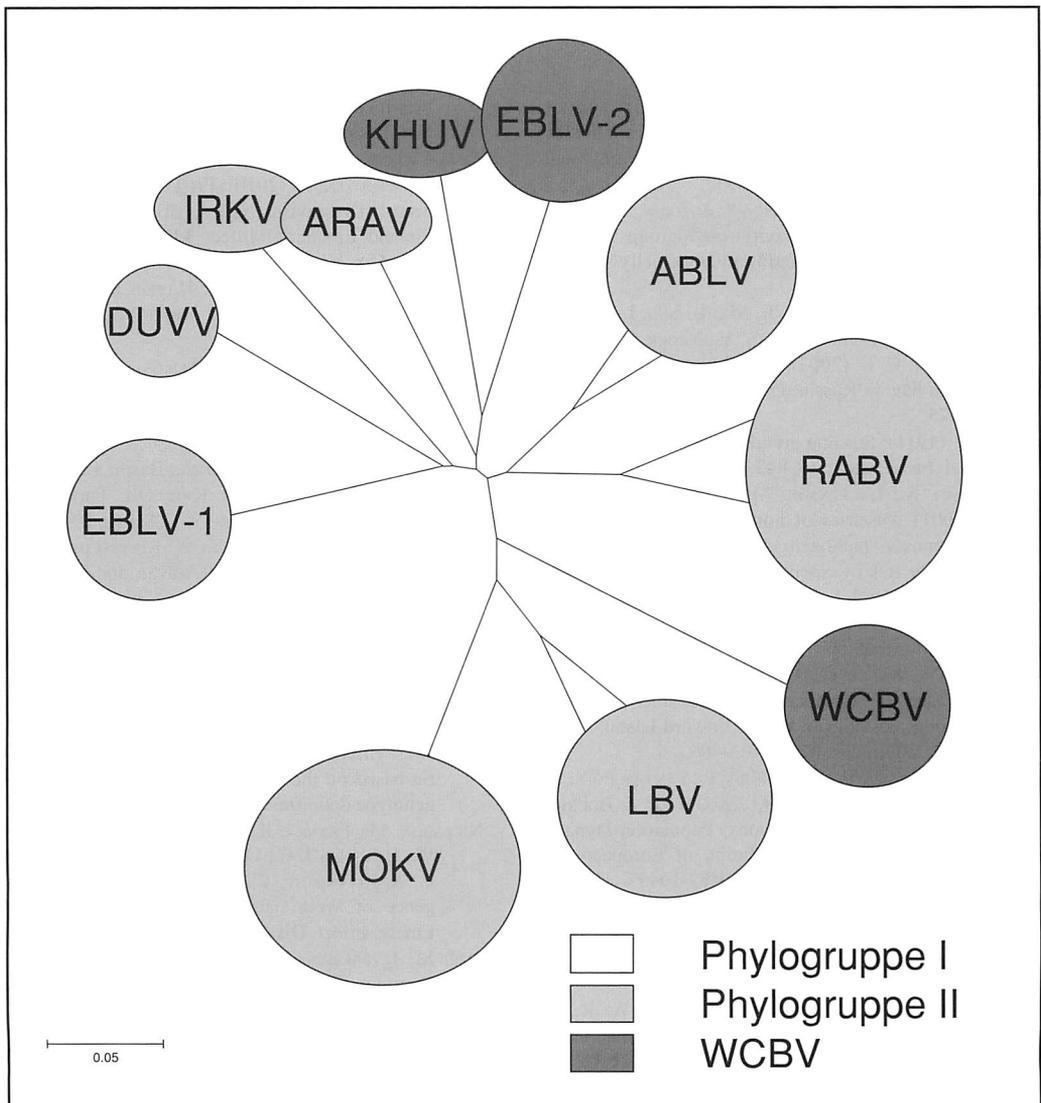


Abb. 2. Phylogenetischer Baum der Lyssaviren (modifiziert nach KUZMIN et al. 2005).

Das WCBV ist der bislang am meisten diversifizierende Vertreter innerhalb des Genus *Lyssavirus* und keiner der beiden Phylogruppen zuzuordnen, da sich die molekularen Eigenschaften von WCBV von denen der etablierten Phylogruppen unterscheiden (KUZMIN et al. 2005, BADRANE et al. 2001).

Vorsicht! Eine Impfung mit inaktivierten humanen Tollwutimpfstoffen im Rahmen der präventiven oder post-expositionellen Prophylaxe bietet keinen Kreuzschutz gegenüber Infektionen mit *Lyssaviren* der Phylogruppe 2 sowie WCBV (WHO 2005).

Schrifttum

- ARAI, Y. T., KUZMIN, I. V., KAMEOKA, Y., & BOTVINKIN, A. D. (2003): New lyssavirus genotype from the lesser mouse-eared bat (*Myotis blythi*), Kyrgyzstan. *Emerg. Infect. Dis.* **9**, 333-337.
- BADRANE, H., BAHLOUL, C., PERRIN, P., & TORDO, N. (2001): Evidence of two *Lyssavirus* phylogroups with distinct pathogenicity and immunogenicity. *J. Virol.* **75**, 3268-3276.
- BOTVINKIN, A. D., POLESCHUK, E. M., KUZMIN, I. V., BORISOVA, T. I., GAZARYAN, S. V., YAGER, P., & RUPPRECHT, C. E. (2003): Novel lyssaviruses isolated from bats in Russia. *Emerg. Infect. Dis.* **9**, 1623-1625.
- CARINI, A. (1911): Sur une grande epizootie de rage. *Annal. Inst. Pasteur* **25**, 843.
- CLEAVELAND, S., LAURENSEN, M. K., & TAYLOR, L. H. (2001): Diseases of humans and their domestic mammals: pathogen characteristics, host range and the risk of emergence. *Philos. Trans. R. Soc. Lond. B. Biol. Sci.* **356**(1411), 991-999.
- CONSTANTIN, D. G. (2009): Bat rabies and other lyssavirus infections. 68 pp.
- DAOUST, P. Y., WANDELER, A. I., & CASEY, G. A. (1996): Cluster of rabies cases of probable bat origin among red foxes in Prince Edward Island, Canada. *J. Wildl. Dis.* **32**(2), 403-406.
- DAVIS, P. L., HOLMES, E. C., LARROUS, F., VAN DER POEL, W. H. M., TJORNEHOJ, K., ALONSO, W. J., & BOURHY, H. (2005): Phylogeography, Population Dynamics, and Molecular Evolution of European Bat *Lyssaviruses*. *J. Virol.* **79**, 10487-10497.
- FOOKS, A. R., BROOKES, S. M., JOHNSON, N., McELHINNEY, L. M., & HUTSON, A. M. (2003): European bat lyssaviruses an emerging zoonosis. *Epidemiol. Infect.* **131**, 1029-1039.
- FREULING, C., VOS, A., JOHNSON, N., FOOKS, A. R., & MÜLLER, T. (2009): Bat Rabies – a Gordian knot? *Berl. Münch. Tierärztl. Wochenschr.* **122**(11/12), 425-433.
- , WOHLSEIN, P., KELLER, B., MÜHLBACH, E., CONRATHS, F. J., TEIFKE, J. P., HOFFMANN, B., HÖPER, D., KORTHAUSE, C., BEER, M., FINKE, S., METTENLEITER, T. C., & MÜLLER, T. (2011): Discovery of a new lyssavirus in a Natterer's bat (*Myotis nattereri*) with unusual antigenic and molecular characteristics. *Emerg. Infect. Dis.* (in press).
- GUYATT, K. J., TWIN, J., DAVIS, P., HOLMES, E. C., SMITH, G. A., SMITH, I. L., MACKENZIE, J. S., & YOUNG, P. L. (2003): A molecular epidemiological study of Australian bat lyssavirus. *J. Gen. Virol.* **84**, 485-496.
- HAUPT, H., & REHAAG, H. (1921): Durch Fledermäuse verbreitete seuchenhafte Tollwut unter Viehbeständen in Santa Catarina (Süd-Brasilien). *Z. Inf. Krankh. Haustiere* **76**, 104-107.
- HOLMES, E. C., & RAMBAUT, A. (2004): Viral evolution and the emergence of SARS coronavirus. *Philos. Trans. R. Soc. Lond. B Biol. Sci.* **359**(1447), 1059-1085.
- HOOPER, P. T., LUNT, R. A., GOULD, A. R., SAMARATUNGA, H., HYATT, A. D., GLEESON, L. J., RODWELL, B. J., RUPPRECHT, C. E., SMITH, J. S., & MURRAY, P. K. (1997): A new lyssavirus – the first endemic rabies-related virus recognized in Australia. *Bull. Inst. Pasteur* **95**(4), 209-218.
- JAKAVA-VILJANEN, M., LILLEY, T., KYHERÖINEN, E. M., & HUOVILAINEN, A. (2010): First encounter of European bat lyssavirus type 2 (EBLV-2) in a bat in Finland. *Epidemiol. Infect.* **138**(11), 1581-1585.
- JOHNSON, N., VOS, A., FREULING, C., TORDO, N., FOOKS, A. R., & MÜLLER, T. (2010): Human rabies due to lyssavirus infection of bat origin. *Vet. Microbiol.* **142**(3-4), 151-159.
- KING, A. A., HAAGSMA, J., & KAPPELER, A. (2004): Lyssavirus infections in European bats, p. 221-241. In: KING, A. A., FOOKS, A. R., AUBERT, M., & WANDELER, A. I. (eds.): Historical perspective of rabies in Europe and the Mediterranean Basin: a testament to rabies by Dr. Arthur A. King. *OIE. Paris*.
- KUZMIN, I. V., ORCIARI, L. A., ARAI, Y. T., SMITH, J. S., HANLON, C. A., KAMEOKA, Y., & RUPPRECHT, C. E. (2003): Bat lyssaviruses (Aravan and Khujand) from Central Asia: phylogenetic relationships according to N, P and G gene sequences. *Virus Res.* **97**(2), 65-79.
- , HUGHES, G. J., BOTVINKIN, A. D., ORCIARI, L. A., & RUPPRECHT, C. E. (2005): Phylogenetic relationships of Irkut and West Caucasian bat viruses within the *Lyssavirus* genus and suggested quantitative criteria based on the N gene sequence for lyssavirus genotype definition. *Ibid.* **111**, 28-43.
- , NIEZGODA, M., FRANKA, R., AGWANDA, B., MARKOTTER, W., BEAGLEY, J. C., URAZOVA, O. Y., BREIMAN, R. F., & RUPPRECHT, C. E. (2008): Possible emergence of West Caucasian bat virus in Africa. *Emerg. Infect. Dis.* **14**(12), 1887-1889.
- LESLIE, M. J., MESSENGER, S., ROHDE, R. E., SMITH, J., CHESHIER, R., HANLON, C., & RUPPRECHT, C. E. (2006): Bat-associated rabies virus in Skunks. *Ibid.* **12**(8), 1274-1277.
- MARKOTTER, W., KUZMIN, I., RUPPRECHT, C. E., RANDLES, J., SABETA, C. T., WANDELER, A. I., & NEL, L. H. (2006): Isolation of Lagos bat virus from water mongoose. *Ibid.* **12**(12), 1913-1918.

- MODROW, S., FALKE, D., & TRUYEN, U. (2003): Molekulare Virologie, p. 257-262. Spektrum, Akad. Verl. Heidelberg, Berlin.
- MÜLLER, T., & FREULING, C. (2006): Zu Fragen der Fledermaustollwut. *Nyctalus* (N. F.) **11**, 190-197.
- , JOHNSON, N., FREULING, C. M., FOOKS, A. R., SELHORST, T., & VOS, A. (2007): Epidemiology of bat rabies in Germany. *Arch. Virol.* **152**, 273-288.
- PAWESKA, J. T., BLUMBERG, L. H., LIEBENBERG, C., HEWLETT, R. H., GROBBELAAR, A. A., LEMAN, P. A., CROFT, J. A., NEL, L. H., NUTT, L., & SWANEPOEL, R. (2006): Fatal human infection with rabies-related Duvenhage virus, South Africa. *Emerg. Infect. Dis.* **12**, 1965-1967.
- SABETA, C. T., MANSFIELD, K. L., MCELHINNEY, L. M., FOOKS, A. R., & NEL, L. H. (2007): Mokola virus in domestic mammals. *Ibid.* **13**(9), 1371-1373.
- TORDO, N., BENMANSOUR, A., CALISHER, C., DIETZGEN, R. G., FANG, R. X., JACKSON, A. O., KURATH, G., NADIN-DAVIS, S., TESH, R. B., & WALKER, P. J. (2004): *Rhabdoviridae*, p. 623-644. In: FAUQUET, C. M., MAYO, M. A., MANILOFF, J., DESSELBERGER, U., & BALL, L. A. (eds.): *Virus Taxonomy. VIIIth Report of the ICTV*. Elsevier Acad. Press. London.
- ULRICH, R., KLIEMT, A., SELHORST, T., & MÜLLER, T. (2000): Tollwut in Europa. *Beitr. Jagd- u. Wildforsch.* **30**, 289-301.
- VÁZQUEZ-MORÓN, S., JUSTE, J., IBAÑEZ, C., RUIZ-VILLAMOR, R., AVELLÓN, A., VERA, M., & ECHEVARRIA, J. E. (2008): Endemic circulation of European bat lyssavirus type 1 in serotine bats, Spain. *Emerg. Infect. Dis.* **14**(8), 1263-1266.
- World Health Organization (WHO, 2005): Expect Consultation on Rabies. First report. World Health Organ. Tech. Rep. Ser. **931**, 1-121.