

Transmisión del virus de la rabia entre murciélagos urbanos del departamento del Valle del Cauca, Colombia, 1999-2008

Rabies virus transmission among urban bats in the department of Valle del Cauca, Colombia, 1999-2008

Constanza Núñez¹, Andrés Páez², Constanza Hernández³, Humberto Escobar⁴, Anilza Bonelo¹

Resumen

Introducción. La intrusión humana en ecosistemas silvestres ha provocado cambios de comportamiento en los murciélagos, con la consecuente invasión a viviendas, convirtiéndolos en un factor de riesgo para la transmisión de la rabia a humanos y mascotas.

Objetivos. Determinar en el departamento del Valle del Cauca, las asociaciones entre hábitos de comportamiento y transmisión de rabia entre murciélagos y su significado epidemiológico con énfasis en riesgo para la población humana.

Materiales y métodos. Durante el periodo de diciembre 1999 a junio 2008, fueron capturados 1.321 murciélagos por el programa de vigilancia de rabia en el departamento del Valle del Cauca. El diagnóstico de rabia se hizo por inmunofluorescencia directa e inoculación en ratones, utilizando tejido encefálico de los murciélagos capturados. La tipificación viral se hizo por inmunofluorescencia indirecta usando anticuerpos monoclonales.

Resultados. Se detectaron dos ejemplares de *Eptesicus brasiliensis* positivos para rabia en los años 2000 y 2002, y dos casos más en especímenes de *E. brasiliensis* y *Molossus molossus*, en el 2008. No se detectó el virus de la rabia en *E. brasiliensis* ni en *M. molossus*, ni en ninguna otra especie durante los años 1999, 2001, 2003, 2004, 2006 y 2007. Se encontraron distintas especies de murciélagos, como *E. brasiliensis*, *M. molossus*, *Myotis nigricans*, *Glossophaga soricina*, *Noctilio albiventris* y *Carollia perspicillata*, compartiendo refugios en casas. Se detectaron virus rábicos de las variantes antigénicas 3 y 4, en murciélagos *M. molossus* y *E. brasiliensis*.

Conclusiones. La presencia en el Departamento del Valle del Cauca de las variantes antigénicas 3 y 4 del virus rábico en murciélagos no hematófagos de hábitos caseros, probablemente, ha sido facilitada por la deforestación de los hábitats naturales de estas especies; además, el estilo de arquitectura urbana provee un hábitat artificial que posibilita el contacto físico entre las especies y la transmisión de rabia entre ellas. Ante las dificultades para controlar la rabia en murciélagos y la falta de herramientas adecuadas, la vigilancia continua de la enfermedad en los murciélagos, basada en el diagnóstico y la tipificación de los virus rábicos por laboratorio, en de los asentamientos humanos y alrededor de ellos, la vacunación preventiva en animales domésticos y de producción, así como la educación de la comunidad (para la concientización del riesgo y la recolección pasiva de muestras para su análisis), se convierten en las mejores herramientas para prevenir la transmisión a humanos.

Palabras clave: Virus de la rabia, lyssavirus, zoonosis, quirópteros, vigilancia epidemiológica, Colombia.

Abstract

Introduction: Human activities in the wild have recently increased the changes in bat behavior and invasion of houses, turning these animals into a health threat for humans and pets.

Objectives: To determine the associations between behavioral habits and rabies transmission among bats in the department of Valle del Cauca and to assess the risk the existence of rabies in house dwelling bats presents for human health.

Material and methods: In the period from December 1999 to June 2008, 1,321 hematophagous and non-hematophagous bats were captured for rabies epidemiological surveillance in the department of Valle del Cauca, Colombia. Rabies was diagnosed by direct immunofluorescence test on the brain tissue of collected animals. Viral typification was achieved by indirect immunofluorescence using rabies specific monoclonal antibodies.

Results: Four bats were positive for rabies: two *Eptesicus brasiliensis* in 2000 and 2002, and an *Eptesicus brasiliensis* and a *Molossus molossus* in 2008. During the years 1999, 2001, 2003, 2004, 2006 and 2007 no rabies virus was found in *E. brasiliensis* and *M. molossus* or in any other bat species. Various species including *E. brasiliensis*, *M. molossus*, *Myotis nigricans*, *Glossophaga soricina*, *Noctilio albiventris* and *Carollia perspicillata* were found sharing shelters in houses. Rabies virus antigenic variants 3 and 4 were found in *M. molossus* and *E. brasiliensis* bats only.

Conclusions: The presence and potential spread of rabies antigenic variants 3 and 4 to cities have very likely been facilitated by the perturbation of the natural habitats of non-hematophagous bats in the department of Valle del Cauca; the urban architecture style also provides an artificial habitat which allows for physical contact and rabies transmission among the species. Seeing the difficulty for controlling rabies in bats and the lack of adequate tools, intensive laboratory based rabies surveillance in and around human settlements, preventive vaccination for house and production animals, and education for the community (in relation to increasing the awareness concerning the risk, and passive recollection of samples for analysis) represent major preventive strategies against bat rabies transmission to humans and pets.

Key words: Rabies virus, lyssavirus, zoonoses, chiroptera, epidemiological surveillance, Colombia

1 Grupo VIREM, Laboratorio de Diagnóstico de Agentes Biológicos, Virología, Universidad del Valle, Cali, Colombia
 2 Laboratorio de Virología, Instituto Nacional de Salud, Bogotá, D.C., Colombia
 3 Unidad Ejecutora de Saneamiento del Valle, Cali, Colombia
 4 Secretaría Departamental de Salud del Valle del Cauca, Cali, Colombia

Recibido: 11/08/2011; Aceptado: 08/02/2012
 Correspondencia: Constanza Leonor Núñez, Laboratorio de Diagnóstico de Agentes Biológicos, Virología, Universidad del Valle, Avenida 1N N° 3N-03, Barrio Centenario, Cali, Colombia. Teléfonos: (572) 667-0324, 667-0326 y 667-0327; fax: (572) 667-0329.
 Dirección electrónica: constanza.nunez@correounivalle.edu.co; colenume@yahoo.com

Introducción

La rabia es una zoonosis causada por virus neurotrópicos del género *Lyssavirus*, familia *Rhabdoviridae*, orden *Mononegavirales*. El virión rábico contiene ARN de cadena sencilla y sentido negativo, no segmentado, y codifica cinco proteínas estructurales ⁽¹⁾.

La rabia es una enfermedad terminal principalmente de animales y, en humanos, es el resultado del contacto con animales infectados. De esta manera, la infección con virus rábicos puede ocurrir en dos formas epidemiológicas principales: a) la rabia urbana, con el perro como principal reservorio y transmisor de la enfermedad a los humanos, y b) la rabia silvestre, con diferentes especies de meso-carnívoros terrestres, como zorro, zorrillo, mapache, chacal y una amplia diversidad de murciélagos, que actúan como reservorios y transmisores de la enfermedad a la mayoría de los mamíferos. Eventualmente, puede haber transmisión de la rabia entre los dos ciclos epidemiológicos ⁽²⁻¹⁰⁾, lo cual resalta el riesgo que presenta para los humanos la enfermedad en cualquier especie animal.

La población colombiana se ha visto afectada históricamente por brotes urbanos de la enfermedad ⁽¹¹⁻¹⁴⁾; sin embargo, en los últimos años la rabia silvestre ha tomado una inesperada importancia en Colombia ⁽¹⁵⁾, al igual que en países como Perú y Brasil, por el incremento de casos en humanos de comprobado origen silvestre ⁽¹⁶⁻²⁰⁾.

De una diversidad de 1.000 especies de murciélagos en el mundo ⁽²¹⁾, sólo tres son especializadas en alimentarse de sangre de vertebrados, las cuales habitan desde el norte de México hasta la parte sur de América Latina ⁽²²⁻²⁴⁾. *Desmodus rotundus* es el más ampliamente distribuido en la zona y se alimenta de sangre de vertebrados, aunque esporádicamente lo hace de aves ⁽²⁴⁾. Las otras dos especies son *Diaemus youngi* y *Diphylla ecaudata*, las cuales son muy escasas y usualmente se alimentan de sangre de aves ⁽²³⁾.

En el Caribe, Centroamérica y Latinoamérica, la mayoría de los casos de rabia humana transmitida por murciélagos han estado asociados al vampiro *D. rotundus*. Sin embargo, un gran número de casos de rabia en especies de murciélagos no hematófagos se han reportado en Europa, África, Australia y América, algunos de los cuales han transmitido la enfermedad a humanos de manera accidental y muchas veces sin aparente exposición ⁽²⁵⁻³⁵⁾.

En condiciones naturales, la mayoría de las especies de murciélagos se refugian en troncos de árboles, ramas, cuevas, grietas y hojas, entre otros. En particular, los refugios naturales que utiliza el vampiro común, *D. rotundus*, son árboles y huecos, y en menor proporción, grietas y cuevas ⁽³⁶⁾. En estos refugios, *D. rotundus* aparece solo o asociado con una o varias especies, como *Carollia perspicillata*, *Phyllostomus hastatus*, *Saccopteryx bilineata*, *Trachops cirrhosus*, *Noctilio albiventris*, *Lonchophyla thomasi*, *Uroderma bilobatum*, *Artibeus lituratus* y *Molossus molossus* ⁽³⁷⁾.

En Colombia, al igual que en otros países del Caribe, Centroamérica y Latinoamérica, la mayoría de los casos de rabia humana transmitida por murciélagos han estado asociados a *D. rotundus*. No obstante, por pruebas diagnósticas de tipificación antigénica con anticuerpos monoclonales y caracterización genética mediante la reacción en cadena de la polimerasa con transcriptasa inversa (RT-PCR), seguidos de secuenciación y análisis filogenético en muestras de murciélagos no hematófagos de las Américas, se ha encontrado infección por el virus de la rabia en varias especies, como *A. lituratus*, *C. perspicillata*, *M. molossus*, *M. rufus*, *Eumops* sp., *Tadarida brasiliensis*, *Nyctinomops laticaudatus*, *Eptesicus brasiliensis*, *E. serotinus*, *Histiotus montanus*, *H. velatus*, *Myotis nigricans*, *M. daubentonii*, *Lasiurus ega*, *L. cinereus*, *U. bilobatum* y *P. hastatus* ^(11, 12, 29-33, 38-42).

En Colombia, y específicamente en el departamento del Valle del Cauca, se han encontrado murciélagos insectívoros de las familias *Vespertilionidae* y *Molossidae* infectados con virus de la rabia de la

forma epidemiológica silvestre a las zonas urbanas (9,11,12,41,42). En el presente estudio se quiso llevar un registro de los murciélagos infectados con virus rabia y las variantes virales encontradas.

Metodología

Captura e identificación de murciélagos

Este estudio hace parte del programa de vigilancia de rabia transmitida por murciélagos en áreas urbanas y rurales del departamento del Valle del Cauca, que es llevado a cabo por la Secretaría Departamental de Salud, en colaboración con la Unidad Ejecutora de Saneamiento Departamental y el Departamento de Microbiología de la Universidad del Valle.

Durante los meses de noviembre de 1999 y junio del 2008 se hicieron las capturas de murciélagos en 23 municipios del departamento del

Valle del Cauca (tablas 1 y 2), en lugares tales como aljibes, cuevas, sótanos, en el interior de techos o casas abandonadas, en áreas abiertas de ciudades y bosques, en corrales con ganado bovino o cría de cerdos y en alcantarillas. Se utilizaron aditamentos tales como redes de niebla y de mano. En la elección de los lugares de las capturas, se tuvieron en cuenta los datos de reportes por mordedura en personas o animales y la presencia de murciélagos en edificaciones, registradas por las Unidades Ejecutoras de Saneamiento y la Secretaría Departamental de Salud Valle del Cauca.

Los ejemplares capturados se sedaron por metodologías estandarizadas utilizando maleato de acepromazina para, posteriormente, retirarlos de las redes, guardarlos en bolsas de tela y, finalmente, sacrificarlos en la cámara de dióxido de carbono (CO₂). La identificación taxonómica se llevó a cabo siguiendo las claves de Muñoz y Nowak (43,44).

Tabla 1. Número de ejemplares de murciélagos capturados por especie, lugar y hábitos alimenticios, departamento del Valle del Cauca, Colombia, 1999- 2008. En los ejemplares con diagnóstico positivo, se determinó la variante antigénica de virus de la rabia.

Especie	Hábitos alimenticios	Capturados en edificaciones (n)	Capturados en zonas verdes (n)	Total capturados	Infectados con virus de la rabia	Variante antigénica	Años
<i>Artibeus lituratus</i>	Frugívoro	0	141	141	0	----	----
<i>Carollia perspicillata</i>	Frugívoro	2	6	8	0	----	----
<i>Desmodus rotundus</i>	Hematófago	0	11	11	0	----	----
<i>Eptesicus brasiliensis</i>	Insectívoro	35	16	51	3	V4 V3 V4	2000 2002 2008
<i>Eumops glaucinus</i>	Insectívoro	13	0	13	0	----	----
<i>Glossophaga soricina</i>	Nectarívoro/ insectívoro	31	37	68	0	----	----
<i>Molossus molossus</i>	Insectívoro	918	0	918	1	V4	2008
<i>Myotis nigricans</i>	Insectívoro	13	6	19	0	----	----
<i>Noctilio albiventris</i>	Pescador/ insectívoro	13	0	13	0	----	----
<i>Nyctinomops laticaudatus</i>	Insectívoro	27	0	27	0	----	----
<i>Phyllostomus discolor</i>	Frugívoro	0	7	7	0	----	----
<i>Saccopteryx bilineata</i>	Insectívoro	1	0	1	0	----	----
<i>Saccopteryx leptura</i>	Insectívoro	0	4	4	0	----	----
<i>Sturnira lilium</i>	Frugívoro	0	1	1	0	----	----
<i>Tadarida brasiliensis</i>	Insectívoro	39	0	39	0	----	----
Total		1.092	229	1.321	4	----	----

Tabla 2. Número de ejemplares de murciélagos capturados por municipio y año, en el departamento del Valle del Cauca, Colombia 1999-2008. En paréntesis se muestra el número de ejemplares infectados con virus de la rabia.

Municipio/año	1999	2000	2001	2002	2003	2004	2006	2007	2008	Total
Andalucía									13	13
Ansermanuevo									18	18
Argelia									3	3
Bolívar									8	8
Buenaventura						12			6	18
Bugalagrande									1	1
Cali	3	516+(1)	187	72	95	8	2	38		921+(1)
Cartago				27+(1)		4		27	19+(2)	77+(3)
Dagua						9			8	17
Cerrito						14			15	29
Florida						1			4	5
Guacarí						11		2		13
Jamundí				42	19	29			5	95
Obando								13		13
Palmira					42					42
Pradera					26					26
Riófrío									1	1
Sevilla									1	1
Toro						1				1
Tuluá					3	2				5
Ulloa									4	4
Versalles									15	15
Zarzal									1	1
Total	3	516+(1)	187	141+(1)	185	91	2	80	122+(2)	1.327+(4)

Diagnóstico y tipificación viral

El diagnóstico de los casos de rabia se hizo en los Laboratorios de Virología de la Universidad del Valle en Cali y del Instituto Nacional de Salud en Bogotá. La técnica utilizada fue la de inmunofluorescencia directa (IFD) sobre impresiones de material encefálico fresco, hechas en láminas portaobjetos convencionales. En dicha técnica se utilizó conjugado rábico comercial (Rabies DFA Reagent, Cat. 5100 – Light Diagnostics), el cual se compone de anticuerpos policlonales antirrábicos marcados con fluoresceína. El mencionado conjugado reconoce los antígenos virales presentes en las impresiones y se produce una señal fluorescente al observar bajo el microscopio de fluorescencia⁽⁴⁵⁻⁴⁷⁾.

Tanto para la prueba de IFD como para la prueba biológica, se utilizaron controles negativos y positivos, consistentes en material encefálico de ratones sin infectar y de ratones infectados con virus rábico de la cepa *Challenge Virus Standard* (CVS). La prueba confirmatoria y la propagación del virus rábico se hicieron por inoculación de un homogenizado de 10 % de material encefálico en solución salina en ratones machos destetados de laboratorio de la cepa *Institute of Cancer Research* (ICR), de 21 días de edad.

La tipificación antigénica del virus se hizo por inmunofluorescencia indirecta (IFI) sobre impresiones de material encefálico fresco de los ratones infectados con virus rábico. Dichas impresiones se hicieron en láminas portaobjetos

convencionales. Para este procedimiento se utilizó un panel de ocho anticuerpos monoclonales dirigidos contra la nucleoproteína del virus de la rabia, producidos en ratón en los *Centers for Disease Control and Prevention* (CDC) de Atlanta, Estados Unidos, y un anticuerpo secundario IgG anti-ratón producido en cabra y conjugado con fluoresceína (SIGMA 065H-8874) ⁽⁴⁸⁾.

El patrón de reacción, positiva o negativa en comparación con los controles, de cada uno de los ocho anticuerpos monoclonales, arrojó como resultado la variante antigénica de los virus aislados en cada uno de los casos. Como controles negativo y positivo, se utilizaron láminas con impresiones de material encefálico tomado de ratones sin infectar e infectados con virus rábico de la cepa CVS, respectivamente.

Resultados

Captura e identificación de murciélagos

El número de murciélagos capturados por especie, hábitos alimenticios y de habitación, municipio y año, se muestran en las tablas 1 y 2, al igual que el número de ejemplares positivos para rabia y la respectiva variante antigénica viral encontrada.

De 1.331 murciélagos estudiados durante el periodo 1999-2008, se encontraron cuatro ejemplares pertenecientes a las especies *E. brasiliensis* (tres) y *M. molossus* (uno) infectados con el virus de la rabia, las cuales tienen hábitos caseros y dieta a base de insectos. Del gran total, 1.092 murciélagos fueron capturados en edificaciones y 239 en zonas verdes. El número de murciélagos capturados por municipio y año se muestra en la tabla 2. La muestra de murciélagos de este estudio abarcó 23 municipios del departamento del Valle del Cauca. De los murciélagos positivos, un ejemplar fue capturado en Cali en el año 2000, y tres en Cartago en los años 2002 (un ejemplar) y 2008 (dos ejemplares).

Caracterización de los murciélagos infectados con virus de la rabia y tipificación viral

De los cuatro ejemplares positivos para el virus de la rabia, se hizo la siguiente caracterización:

Ejemplar 1. Especie: *E. brasiliensis*; sexo: hembra; municipio: Cali, zona verde; edad: adulto; fecha de captura: 26 de abril de 2000; forma de captura: nocturna, moribundo en el suelo; variante antigénica: 4.

Ejemplar 2. Especie: *E. brasiliensis*; sexo: macho; municipio: Cartago, edificación; edad: adulto; fecha de captura: 31 de octubre de 2002; forma de captura: diurna, volando con dificultad; variante: 3.

Ejemplar 3. Especie: *E. brasiliensis*; sexo: macho; municipio: Cartago, edificación; edad: juvenil; fecha de captura: 11 de abril de 2008; forma de captura: diurna, moribundo en el suelo; variante: 4.

Ejemplar 4. Especie: *M. molossus*; sexo: hembra; municipio: Cartago, edificación; edad: juvenil; fecha de captura: 17 de abril de 2008; forma de captura: nocturna, volando y atrapado con redes de niebla saliendo de una edificación; variante: 4.

Discusión

El presente estudio hace parte del programa de vigilancia activa de la rabia transmitida por murciélagos en áreas urbanas y rurales de los 42 municipios, que lleva a cabo la Secretaría Departamental de Salud del Valle del Cauca.

Durante el periodo 1999-2008 se capturaron, se identificaron taxonómicamente y se procesaron para diagnóstico de virus rabia, 1.331 murciélagos de diversos hábitos alimenticios, tales como hematófagos, frugívoros, insectívoros, nectarívoros y pescadores, pertenecientes a 15 especies distintas (tabla 1).

De los murciélagos capturados, únicamente cuatro portaban el virus de la rabia, uno de los cuales era de la especie *M. molossus* que por-

taba la variante antigénica 4, y los tres restantes, de la especie *E. brasiliensis* que portaban la variante antigénica 3 (un ejemplar) y la variante antigénica 4 (dos ejemplares).

En cuanto a las relaciones existentes en la naturaleza entre murciélagos, en este estudio se observaron varias especies insectívoras compartiendo el mismo refugio en casas con murciélagos nectarívoros/fruteros como *M. nigricas*, *M. molossus*, *E. brasiliensis*, *M. molossus* y *N. albiventris* con *G. soricina*. Igualmente, este nectarívoro se encontró compartiendo refugios con el murciélago frutero *C. perspicillata* y estas dos especies, a su vez, compartiendo refugios con el hematófago *D. rotundus*. Este último se encontró compartiendo refugio con el murciélago insectívoro *S. bilineata*.

A pesar de estos hallazgos, no se puede asegurar que la detección de la variante antigénica 3 en murciélagos insectívoros se deba a la interacción con el hematófago *D. rotundus*. Para hacerlo, además de practicar pruebas diagnósticas de tipificación antigénica con anticuerpos monoclonales y caracterización genética mediante RT-PCR, sería necesario, con la secuenciación y el análisis filogenético en muestras de murciélagos no hematófagos, comprobar que el patrón de reacción correspondiente a la variante antigénica 3 de estos casos corresponde efectivamente al virus de la rabia circulante en los vampiros del departamento del Valle del Cauca. Esto se ha demostrado en otros países, como Chile y Brasil, donde se reportaron virus de la rabia tipificados como de la variante antigénica 3, aislados de murciélagos insectívoros; por secuenciación, estos virus no correspondían a los circulantes en murciélagos hematófagos, sino que eran variantes atípicas o nuevas del virus de la rabia que circulaban únicamente en murciélagos insectívoros^(30,33,49).

Para fortalecer los análisis de estos hallazgos, se requieren estudios de tipo ecológico, transversal y descriptivo que permitan determinar las variables ambientales y antropogénicas que podrían estar influyendo en la demografía de los murciélagos para que los hematófagos y los no hema-

tófagos estén compartiendo refugios. Entre las variables ambientales, están cambios en la temperatura ambiente a través del tiempo, cambios en la población de insectos, censos sistematizados de la diversidad y ecología de los murciélagos del Valle del Cauca; y, entre las antropogénicas, están censo de población, construcción de casas y hábitos de comportamiento.

Lo anterior demuestra la necesidad de, además de la caracterización, hacer también la secuenciación de las variantes antigénicas de origen selvático encontradas en los murciélagos en general; averiguar la distribución geográfica del virus de la rabia y de sus murciélagos huéspedes, y determinar los factores de riesgo de tipo ambiental y antropogénico que podrían influir en la transmisión del virus entre murciélagos hematófagos y los no hematófagos, y estos a su vez con otros no hematófagos (principalmente de hábitos insectívoros), así como la transmisión a las personas y animales domésticos (especialmente gatos) en Colombia.

Agradecimientos

Los autores desean agradecer al personal profesional y técnico de la Secretaría de Salud Departamental del Valle, de la Unidad Ejecutora de Saneamiento Valle, de la Secretaría de Salud Municipal de Cali, del Laboratorio de Virología de la Universidad del Valle, del Laboratorio de Virología del Instituto Nacional de Salud, y del Instituto Colombiano Agropecuario, Valle del Cauca, por su colaboración con la asistencia del personal idóneo para llevar a cabo este trabajo interinstitucional y su participación coordinando las acciones programadas para esta investigación.

Referencias

1. Wunner WH, Larson JK, Dietzchold B, Smith CL. The molecular biology of rabies virus. *Rev Infect Dis.* 1988;10:771-84.
2. Bourhy H, Kissi B, Audry L, Smreczak M, Sadkowska-Todys M, Kulonen K, et al. Ecology and evolution of rabies virus in Europe. *J Gen Virol.* 1999;80:2545-57.
3. Guerra MA, Curns AT, Rupprecht CE, Hanlon CA, Krebs JW, Childs JE. Skunk and raccoon rabies in the eastern United States: Temporal and spatial analysis. *Emerg Infect Dis.* 2003;9:1143-50.
4. Nel LH, Jacobs J, Jaftha J, Courteney M. Natural spillover of a distinctly Canidae-associated biotype of rabies virus into an expanded

- wildlife host range in southern Africa. *Virus Genes*. 1997;15:79-82.
5. Sabeta CT, Bingham J, Nel LH. Molecular epidemiology of canid rabies in Zimbabwe and South Africa. *Virus Res*. 2003;91:203-11.
 6. Johnson N, Black C, Smith JS, Un H, McElhinney LM, Aylan O, *et al*. Rabies emergence among foxes in Turkey. *J Wildl Dis*. 2003;39:262-70.
 7. Krebs JW, Williams SM, Smith JS, Rupprecht CE, Childs JE. Rabies among infrequently reported mammalian carnivores in United States, 1960-2000. *J Wildl Dis*. 2003;39:253-61.
 8. Stankov S. Typing of field rabies virus strains in FR Yugoslavia by limited sequence analysis and monoclonal antibodies. *Med Pregl*. 2001;54:446-52.
 9. Páez A, Saad C, Núñez C, Boshell J. Molecular epidemiology of rabies in northern Colombia 1994-2003: Evidence for human and fox rabies associated with dogs. *Epidemiol Infect*. 2005;133:529-36.
 10. Páez A, Polo L, Heredia D, Núñez C, Rodríguez M, Agudelo C, *et al*. Brote de rabia humana transmitida por gato en el municipio de Santander de Quilichao, departamento del Cauca, Colombia, 2008. *Rev Salud Pública*. 2009 11:931-43.
 11. Páez A, Núñez C, García C, Boshell J. Molecular epidemiology of rabies epizootics in Colombia: Evidence for human and dog rabies associated with bats. *J Gen Virol*. 2003;84:795-802.
 12. Páez A, Núñez C, García C, Boshell J. Epidemiología molecular de epizootias de rabia en Colombia 1994-2002. Evidencia de rabia humana y canina asociada a quirópteros. *Biomédica*. 2003;23:19-30.
 13. Hughes GJ, Páez A, Boshell J, Rupprecht CE. A phylogenetic reconstruction of the epidemiological history of canine rabies virus variants in Colombia. *Infect Gen Evol*. 2004;4:45-51.
 14. Páez A, Rey G, Agudelo C, Dulce A, Parra E, Díaz-Granados H, *et al*. Brote de rabia urbana transmitida por caninos en el Distrito de Santa Marta, Colombia, 2006-2008. *Biomédica*. 2009;29:424-36.
 15. Valderrama J, García I, Figueroa G, Rico E, Sanabria J, Rocha N, *et al*. Brote de rabia humana transmitida por vampiros en los municipios de Bajo y Alto Baudó, departamento del Chocó, Colombia 2004-2005. *Biomédica*. 2006;26:387-96.
 16. López A, Miranda P, Tejada E, Fishbein DB. Outbreak of human rabies in the Peruvian jungle. *Lancet*. 1992;339:408-11.
 17. Warner CK, Zaki SR, Shieh WJ, Whitfield SG, Smith JS, Orciari LA, *et al*. Laboratory investigation of human deaths from vampire bat rabies in Peru. *Am J Trop Med Hyg*. 1999;60:502-7.
 18. Goncalves MA, Sá-Neto RJ, Brazil TK. Outbreak of aggressions and transmission of rabies in human beings by vampire bats in northeastern Brazil. *Rev Soc Bras Med Trop*. 2002;35:461-4.
 19. Gupta R. Recent outbreak of rabies infections in Brazil transmitted by vampire bats. *Euro Surveill*. 2005;10:E051110.3.
 20. Da Rosa ES, Kotait I, Barbosa TF, Carrier ML, Brandao PE, Pinheiro AS, *et al*. Bat-transmitted human rabies outbreaks, Brazilian Amazon. *Emerg Infect Dis*. 2006;12:1197-202.
 21. Findley JS. *Bats: A community perspective*. Cambridge, London: Cambridge University Press; 1995.
 22. Gardner A. Feeding Habits. In: Baker RJ, Jones-Jr JK, Carter DC, editors. *Biology of bats of the New World. Family Phyllostomatidae*. Lubbock, Texas: Texas Tech Press; 1977.
 23. Greenhall AM. Feeding behavior. In: Greenhall AM, Schmidt U, editors. *Natural history of vampire bats*. Florida: CRC Press; 1988. p. 111-31.
 24. Koopman KF. Systematic and distribution. In: Greenhall AM, Schmidt U, editors. *Natural history of vampire bats*. Florida: CRC Press; 1988. p. 7-17.
 25. Núñez F, Favi MC, Urcelay S, Sepúlveda C, Fábrega F. Rabia silvestre en murciélagos insectívoros en Chile. *Bol Of Sant Panam*. 1987;103:140-5.
 26. Organización Mundial de la Salud. Séptimo informe del comité de expertos de la OMS sobre rabia. Serie de informes técnicos, publicación N° 709. Ginebra: Organización Mundial de la Salud;1984
 27. Lumio J, Hillbom M, Roine R, Ketonen L, Haltia M, Valle M, *et al*. Human rabies of bat origin in Europe. *Lancet*.1986;1:378.
 28. McCall BJ, Epstein JH, Neill AS, Heel K, Field H, Barrett J, *et al*. Potential exposure to Australian bat lyssavirus, Queensland, 1996-1999. *Emerg Infect Dis*. 2000; 6(3):259-64.
 29. Velasco-Villa A, Orciari LA, Juárez-Islas V, Gómez-Sierra M, Padilla-Medina I, Flisser A, *et al*. Molecular diversity of rabies viruses associated with bats in Mexico and other countries of the Americas. *J Clin Microbiol*. 2006;44:1697-710.
 30. Kobayashi Y, Sato G, Kato M, Itou T, Cunha EM, Silva MV, *et al*. Genetic diversity of bat rabies viruses in Brazil. *Arch Virol*. 2007;152:1995-2004.
 31. Scheffer KC, Carrier ML, Albas A, Pires HC, Kotait I, Ito FH. Rabies virus in naturally infected bats in the State of São Paulo, Southeastern Brazil. *Rev Saúde Pública*. 2007;41:1-7.
 32. Albas A, Campos AC, Araujo DB, Rodrigues CS, Sodré MM, Durigon EL, *et al*. Molecular characterization of rabies virus isolated from non-haematophagous bats in Brazil. *Rev Soc Bras Med Trop*. 2011;44:678-83.
 33. Queiroz LH, Favoretto SR, Cunha EM, Campos AC, Lopes MC, de Carvalho C, *et al*. Rabies in southeast Brazil: A change in the epidemiological pattern. *Arch Virol*. 2012;157:93-105.
 34. Harris SL, Aegerter JN, Brookes SM, McElhinney LM, Jones G, Smith GC, *et al*. Targeted surveillance for European bat lyssaviruses in English bats (2003-06) *J Wildl Dis*. 2009;45:1030-41.
 35. Megali A, Yannic G, Zahno ML, Brugger D, Bertoni G, Christe P, *et al*. Surveillance for European bat lyssavirus in Swiss bats. *Arch Virol*. 2010;155:1655-62.
 36. Greenhall AM, Joermann G, Schmidt U, Seidel MR. Mammalian species, *Desmodus rotundus*. *J Mammal*. 1983;202:1-6.
 37. Sampedro AC, Martínez C, Mercado AM, Osorio S, Otero J, Santos LM, *et al*. Refugios, período reproductivo y composición social de las poblaciones de *Desmodus rotundus* (Geoffroy, 1810) (Chiroptera: Phyllostomidae), en zonas rurales del departamento de Sucre, Colombia. *Caldasia*. 2008; 30:127-34.
 38. Morales AA, Osorno ME, Bernal CC, Lleras A. Aislamiento de virus rábico de murciélagos en Colombia, S.A. *Caldasia*. 1968;10:167-72.
 39. Gallo O. Rabia en murciélagos del departamento de Antioquia. (tesis). Medellín: Universidad de Antioquia; 1982.
 40. Castiblanco MF, Jaramillo C, Muñoz J. Búsqueda de virus rábico en murciélagos del parque natural El Refugio. *Actualidades Biológicas*. 1986;15:26.
 41. Otero JA, Arango S, Restrepo MA, Alberico M, Gutiérrez H, Márquez M, *et al*. Prevalencia del virus rábico en quirópteros del área municipal de Cali, Colombia. *Colombia Médica*. 1993;24:137-41.
 42. Núñez CL, Aldaz JJ, Escobar H, Cuadros ME. Primer hallazgo de virus de rabia silvestre en el murciélago insectívoro *Eptesicus brasiliensis* en Cali, Colombia. *Revista de la Asociación Colombiana de Ciencias Biológicas*. 2001;12:57-61.
 43. Muñoz J. *Clave de murciélagos vivientes en Colombia*. 1ª edición. Medellín; Universidad de Antioquia; 1995.
 44. Nowak RM. *Walker's bats of the world*. 5th edition. Baltimore and London: The Johns Hopkins University Press; 1994. p. 287.
 45. Kaplan MM. *Laboratory techniques in rabies*. 4th edition. Geneva: World Health Organization; 1996. p. 1203.
 46. OPS/OMS. *Técnicas de laboratorio aplicadas a la rabia*. Publicación Científica N° 23. Washington, D.C.: OPS/OMS; 1956.
 47. Centro Panamericano de Zoonosis. *Prueba de anticuerpos fluorescentes para rabia*. Nota técnica N° 8. Buenos Aires: Centro Panamericano de Zoonosis; 1975.
 48. Díaz AM, Papo S, Rodríguez A, Smith JS. Antigenic analysis of rabies virus samples from Latin America and the Caribbean. *Zentralbl Veterinarmed B*. 1994; 41(3):153-60.
 49. Yung V, Favi M, Fernández J. Genetic and antigenic typing of rabies virus in Chile. *Brief report*. *Arch Virol*. 2002;147:2197-205.