

High diversity of bat-related viruses in Hungary

Literature review

Görfői Tamás^{1,2}
Kemenesi Gábor^{3,4}
Jakab Ferenc^{3,4*}T. Görfői^{1,2}
G. Kemenesi^{3,4}
F. Jakab^{3,4*}1. MTA ATK Állatorvos-tudományi Intézet
H-1143 Budapest, Hungária krt. 21.2. Magyar Természettudományi
Múzeum, Állattár
Budapest3. PTE Szentágotthai János Kutatóköz-
pont Virologiai Kutatócsoport
Pécs4. PTE Természettudományi Kar
Biológiai Intézet
Pécs

* e-mail: jakabf@gamma.ttk.pte.hu

A denevérek által terjesztett
vírusok változatossága a hazai
denevérpapulációkban

Irodalmi áttekintés

ÖSSZEFOGLALÁS

A denevérek egy igen fajgazdag, szálláshelyválasztás és táplálkozás terén is változatos emlőscsoport. Nemcsak a denevérek maguk változatosak azonban, hanem a bennük kimutatott vírusok száma is növekszik. A 2000-es években bekövetkezett humán vírusjárványok – pl. SARS-, Hendra-, Nipah- és Ebola-járványok – a denevérekre irányították a virológusok figyelmét. A fenti járványokért felelős vírusok rezervoárjai a denevérek, de mellettük még számos más vírus gazdái is e repülő emlősök közül kerülnek ki. Magyarországon is egyre intenzívebbé váltak a denevérvírusokat célzó kutatások és ennek következtében a 28 hazai vadonélő fajból 17 esetében sikerült kimutatni valamilyen vírushatást. A vírusok 8 családnak tartoznak, és számos faj esetében több vírus jelenlétét is sikerült kimutatni. Hazánk európai és világviszonylatban is a viszonylag feltárt területek közé tartozik denevérvírusok tekintetében.

SUMMARY

Bats are a speciose order of mammals. The species belonging to this group have very diverse roosting and feeding habits and they also host numerous viruses. Due to significant outbreaks of SARS- Hendra-, Nipah- and Ebola-viruses in the first decade of the 21st century, bats are in the focus of virologists. Flying mammals are the primary reservoirs of these important viruses; and many other zoonotic and non-zoonotic viruses were also found in bats. As a result of the intensive bat virus research of the past few years in Hungary, from the 28 resident bat species 17 were found to be infected with at least one bat-related virus. These viruses belong to 8 virus families and the number of species which host more than one virus is also significant. Hungary is one of the well-studied countries in the world in case of bat-related viruses.

A denevérek (*Chiroptera*) a rágcsálók (*Rodentia*) után a legfajgazdagabb és az egyik legváltozatosabb emlősrend. A világon mintegy 1250 fajuk fordul elő, de ez a szám folyamatosan növekszik az újfajta gyűjtési módszereknek és a molekuláris biológiai vizsgálatoknak köszönhetően.

A denevérek a rágcsálók után a fajokban leg- gazdagabb és legválto- zatosabb emlősrend

A denevérek szerepe kiemelkedő a vírusok evolúciójában és terjedésében

Az utóbbi időben számos, jelentős emberi járvány kialakulásáért a denevérekben található vírusokat tették felelőssé

A denevérek rendje két alrendre tagolódik, a repülőkuttyákat (*Pteropodidae*) és pl. a patkósdenevéreket magába foglaló *Yinpterochiroptera* alrendre és a több, köztük a legnépesebb családot, a simaorrú denevéreket is tartalmazó *Yangochiroptera* alrendre (25). Igen fontos ökoszisztéma-szolgáltatásokat köszönhetünk a denevéreknek: az európai fajok elsősorban ízeltlábúakkal táplálkoznak, így a mezőgazdasági szempontból kártevőnek számító rovarok állományának szabályozásáért is felelősek. A trópusi területeken nagyon különböző táplálkozási módokkal találkozunk. A gyümölcssevő denevérek magterjesztési, a nektárnyalogató fajok pedig beporzási tevékenységükkel pótolhatatlanok (15).

Zoonózisnak nevezzük mindazon betegségeket, amelyek gerinces állatról emberre képesek terjedni és betegségeket okozni. A denevérek szerepe a vírusok evolúciójában és terjedésében kiemelkedő, valamint zoonotikus képességükben is számottevő. Ezt több tényező is befolyásolja. Egyrészt repülő emlősök, így az általuk hordozott vírusok nagy földrajzi területen történő terjesztésében komoly szerepet játszanak. Másrészt igen nagy kolóniákban élnek, világszerte elterjedtek, és nagyon változatosak a táplálkozási szokásaik. Élőhelyeik megsűnése, szálláshelyeik zavarása és opportunistá viselkedésük miatt egyre nagyobb arányban költöznek be lakóházakba, haszonállatok által lakott épületekbe. Az emberek közelében való megtelepedésükön felül a trópusi, elmaradottabb területeken jellemző vadhúsként való fogyasztásuk is komoly járványügyi kockázatokkal jár. Az egyik legkorábban ismert, denevérek által is terjesztett zoonotikus vírus a veszettség, amely elsősorban Közép- és Dél-Amerikában okoz jelentős problémákat a szarvasmarha-állomány és emberek fertőzésével. Az utóbbi két évtizedben azonban olyan jelentős járványok kialakulásáért is a denevérekben található vírusokat tették felelőssé, mint pl. a SARS (Severe Acute Respiratory Syndrome), Hendra, Nipah, vagy a több évtizede újra és újra felbukkanó, 2014-ben minden eddiginél nagyobb járványt okozó Ebola.

Az elmúlt évtized tendenciáját követve Magyarországon is számos új vírust azonosítottak denevérekben. Jelen írásunkban az eddig elért eredményekről kívánunk áttekintő képet nyújtani.

ADENOVIRIDAE

Az *Adenoviridae* családot jelenleg 5 vírusnemzetségre bontják. A denevérekben található adenovírusok (AdV) a humán patogén típusokhoz hasonlóan a *Mastadenovirus* nemzetségbe tartoznak. Emberben a humán adenovírusok felső légúti megbetegedéseket, ill. gyomor-bélgyulladás okozhatnak, de fontos, a denevérekhez filogenetikailag viszonylag közel álló adenovírusok a Canine AdV-1 és Canine AdV-2 (1-es és 2-es típusú kutya-adenovírus), amelyek halálos kimenetelű fertőzéseket is kiválthatnak különböző húsevő fajokban. Több tucat adenovírust mutattak ki eddig denevérekből, köztük Németországban, Bangladesben és Kínában is (1, 14, 16, 23).

Magyarországon eddig négy adenovírus denevérekben való előfordulását közölték. Jánoska és mtsai 57 hazai, a Fővárosi Állat- és Növénykert menhelyére bevitt sérült és/vagy legyengült denevér szervmintáit, valamint három nagy patkósdenevér (*Rhinolophus ferrumequinum*) (1. ábra) ürülékmintáit vizsgálták neszed PCR-módszerrel (9). A minták közül egy rőt koraidenevér (*Nyctalus noctula*),



1. ÁBRA. Nagy patkósdenevér (*Rhinolophus ferrumequinum*)

FIGURE 1. Greater horseshoe bat (*Rhinolophus ferrumequinum*)



2. ÁBRA. Hosszúszárnyú denevér (*Miniopterus schreibersii*)

FIGURE 2. Schreiber's bat (*Miniopterus schreibersii*)

valamint a háromból kettő nagy patkósdenevér mintából sikerült adenovírust kimutatni. A két nagy patkósdenevérben ugyanazt a vírust találták meg. VIDOVSKY és BOLDOGH további északkelet-magyarországi mintákat vizsgáltak meg, és két új adenovírus előfordulását bizonyították hazánkból (27). A megvizsgált 9 minta 7 különböző denevérfajtól származott, adenovírusok egy kis patkósdenevér (*Rhinolophus hipposideros*) és egy szürke hosszűfűlűdenevér (*Plecotus austriacus*) mintából kerültek elő.

HERPESVIRIDAE

Az adenovírusokhoz hasonlóan a herpeszvírusok is a DNS-vírusok közé tartoznak, az emberi populáció több mint 90%-a fertőzött valamilyen képviselőjükkel. Ismeretebb általuk okozott humán betegségek az ajak és a genitális herpesz, a bányahimlő és a mononucleosis infectiosa. Gyenge immunrendszerű embereknél és magzati fertőzések esetén a humán cytomegalovírus komoly problémákat okozhat. Jellemző a víruscsoport tagjaira, hogy sokszor latens fertőzést okoznak, és bizonyos kiváltó tényezők hatására reaktiválódnak. Világszerte mutattak ki denevérekből herpeszvírusokat, köztük Németországban, Bangladesben, Kínában, de pl. Madagaszkáron is (1, 21, 28, 29).

Magyarországon vadonélő denevérekben eddig egyetlen alkalommal sikerült herpeszvírust találni. A Fővárosi Állat- és Növénykert mentőhelyére bekerült, erősen legyengült állapotban lévő közönséges késeidenevérből (*Eptesicus serotinus*) mutatták ki a *Gammaherpesvirinae* alcsaládba tartozó új vírust (18). A sárgaság és anorexia jeleit mutató állat a gondos ápolás ellenére a bekerülés másnapján kimúlt. Nem lehet kizárni azt, hogy az állat a vírusfertőzés következtében pusztult el, de a szerzők azt valószínűsítik, hogy a vírus csak reaktiválódott egy másik fertőzés következtében.

PARVOVIRIDAE

Az egyszálú DNS-vírusok közé tartozó, kb. 5 kb hosszúságú genommal rendelkező vírusokat tartalmazó családot két alcsaládra osztják. A *Densovirinae* alcsaládba izeltlábúakat fertőző vírusok, míg a *Parvovirinae* alcsaládba humán és egyéb gerinces gazdában élősködő vírusok tartoznak.

2013-ban gyűjtött, hosszúszárnyú denevérektől (*Miniopterus schreibersii*) (2. ábra) származó ürülék minták metagenomikai elemzése során két új, a *Protoparvovirus* nemzetségbe tartozó vírust találtak (12). A vírusok szoros filogenetikai rokonságot mutatnak egy 2012-ben leírt, nyugat-afrikai gyermekekben heveny hasmenést okozó vírushoz, amelyet a leírás helye után bufavírusnak neveztek el (20), és a *Protoparvovirus* nemzetség egyik csoportját (*Primate protoparvovirus*) képezik egy bunder makákóban

kimutatott vírussal együtt. Az azonosított vírus a bufavírusok eddig fel nem tárt genetikai változatosságába ad betekintést, amelyhez a közelmúltban cickány- és majommintákból kimutatott további genetikai variánsok csatlakoztak (22). A megtalált magyar vírus jól példázza a denevérek evolúciós szerepét olyan víruscsoportok fejlődésében, amelyek több állatcsoportot is érintenek.

ASTROVIRIDAE

Az astrovírusok nevüket a felszínükön csillagszerűen elhelyezkedő struktúrákról kapták. Az egyszálú RNS-vírusok közé tartozó fajok emberben és különféle állatcsoportokban gasztroenterális kórképeket okozó patogének. Denevérekben Magyarországon kívül Németországban, az USA-ban, Kínában és Bangladesben találtak astrovírusokat (1, 4, 6, 31).

Egy hazai tanulmányban 447 mintát megvizsgálva 31 esetben találtak astrovírus-szekvenciákat, amelyek nagy változékonyságot mutattak

KEMENESI és mtsai egy 2012 és 2013 között végzett országos felmérés során 447 hazai mintát vizsgáltak meg, amelyből 31 esetben mutattak ki astrovírus-specifikus szekvenciákat (11). A felmérés során azonosított gazdafajok a következők: hosszúszárnyú denevér, nagyfülű denevér (*Myotis bechsteinii*), vízi denevér (*M. daubentonii*), csonkfülű denevér (*M. emarginatus*), horgasszőrű denevér (*M. nattereri*), rőt koraidenevér, szoprán törpedenevér (*Pipistrellus pygmaeus*) és barna hosszúfülű-denevér (*Plecotus auritus*). A széles gazdaspecificitásból is egyértelműen látszik az astrovírusok nagy változékonysága, ami a denevérekkel alkotott hosszú távú evolúciós kapcsolatra utalhat. További 12 vizsgált fajban nem sikerült kimutatni astrovírust, de ezek mintaszáma kisebb volt az említett fajokénál. A prevalencia viszonylag nagy: 6,93%, a hosszúszárnyú denevérekben kiugróan nagy, 80% volt. A magyarországi denevérekben talált astrovírusok kimagaslóan nagy genetikai variabilitást és fajspecifikus diverzitást mutattak (11).

CALICIVIRIDAE

A *Caliciviridae* család tagjai között is számos emberi megbetegedést okozó vírus van. Az egyszálú RNS-vírusok az egyik leggyakoribb gyomor-bélgyulladás okozó kórokozók. Magyarországon kívül eddig Kínában találtak denevérekben calicivírusokat (26).

A korábban említett hazai vizsgálat során 3, eddig ismeretlen fajba tartozó calicivírust is azonosítottak

A KEMENESI és mtsai által vizsgált 447 mintából három új calicivírust mutattak ki vízi denevérből, nimfadenevérből (*Myotis alcathoe*) és közönséges késeidenevérből (10). A három azonosított új vírus egyetlen eddig ismert nemzetséggel sem mutatott egyértelmű filogenetikai rokonságot, így potenciálisan új genusról beszélhetünk, amelynek bizonyításához szükség lesz a teljes genom szekvencia ismeretére. A viszonylag kis prevalencia azonban más koevolúciós múltat feltételez a többi denevérből ismert enterális vírussal szemben (pl. astrovírusok, adenovírusok). További vizsgálatok szükségesek az új vírusok denevérekben tanúsított patomechanizmusára vonatkozólag is, pl. okoznak-e tüneteket az állatokban, vagy sem.

CORONAVIRIDAE

SARS- és MERS-szerű koronavírusokat is azonosítottak denevérekben, az előbbi egy hazai kereknyergű patkósdenevér ürülékében is megtalálták

A denevérek és vírusok kapcsolatára a 2002-ben kitört és 2003-ban szinte az egész világon végigsöpört SARS-járvány irányította rá a figyelmet, amelyben több ezer ember betegedett meg, és a halálozási arány kb. 10%-os volt. A járványt okozó koronavírussal rokon vírusokat, SARS-szerű koronavírusokat találtak denevérekben (17). A másik, napjainkban is gondokat okozó járvány a MERS (Middle East Respiratory Syndrome), amely elsősorban a Közel-Keleten fertőző embereket. Egy friss tanulmányban sikeresen azonosították azt a két külön

mutációt, amely szükséges a denevérekben található MERS-szerű coronavírusok emberről emberre terjedéséhez és humán patogénná válásához (30). Az ismertett adatoknak köszönhetően a coronavírusok kedvelt példái a denevérek által hordozott vírusok humán-egészségügyi kockázatára, és ennek következtében napjainkban is intenzíven kutatott téma (5, 7, 8, 24).

Magyarországon az eddig vizsgált 24 denevérfajból 7 esetében sikerült kimutatni coronavírusok jelenlétét (10). A prevalencia 447 vizsgált minta esetén 1,67% volt, kiugró érték nélkül. A *Betacoronavirus* nemzetségbe tartozó SARS-szerű coronavírust egy bükki kereknyergű patkósdenevér (*Rhinolophus euryale*) ürülék-mintájából tudtak kimutatni. További, az *Alphacoronavirus* csoportba tartozó törzseket mutattak ki nagy patkósdenevér, kis patkósdenevér, vízi denevér, közönséges denevér (*Myotis myotis*), horgasszőrű denevér és szoprán törpedenevér mintából.

PICORNAVIRIDAE

2013-ban hazai hosszúszárnyú denevérek mintáiból sikerült kimutatni egy új picornavírust

2013-ban a Villányi-hegységhez tartozó Szársomlyó hegyen befogott hosszúszárnyú denevérek mintáiból sikerült kimutatni metagenomikai elemzéssel egy új picornavírust (13). Az újonnan azonosított vírus legközelebbi rokona a Kínában, szintén a *Miniopterus schreibersii* fajból leírt mischivírus A, amely eddig a *Mischivirus* genus egyetlen ismert tagja volt (29). A filogenetikai rokonság alapján a KEMENESI és mtsai által azonosított vírus a nemzetség második tagját képviselheti.

Mivel a korábban egységesen *M. schreibersii*-nek tartott taxont molekuláris biológiai vizsgálatokkal több fajra bontották szét (2), amelyek közül Ázsiának a keleti részén a *Miniopterus fuliginosus* fordul elő, így nem feltétlenül beszélhetünk azonos fajokról, de mindenképp egy érdekes evolúciós-geográfiai forgatókönyvről tanúskodhat a *Mischivirus* genus két tagja.

RHABDOVIRIDAE

Emberi fertőzést hét veszettségvírus esetében írtak le, közülük hat fordul elő denevérekben

A *Rhabdoviridae* családba tartozó 15 *Lyssavirus*-faj közül 14-et mutattak már ki denevérekből. A veszettségvírusok az összes kontinensen előfordulnak. A klaszszikus veszettség (RABV) és az európai denevér veszettségvírus 1-es és 2-es genotípusán (EBLV-1 és 2) kívül a többi denevér által hordozott veszettségvírust ez idáig viszonylag ritkán sikerült kimutatni, de ennek oka feltételezhetően a vizsgálatok kis számában keresendő. Humán fertőzést hét veszettségvírus esetében írtak le, közülük hat fordul elő denevérekben (3).

Denevérveszetttség első két előfordulását MOLNÁR és mtsai jelezték 2009-es cikkükben (19). Mindkettő eset közönséges késeidenevérekhez kötődik, amelyeket a Fővárosi Állat- és Növénykert Mentőhelyére vittek be. Az első eset 1997-ben történt, a denevér csaknem mindig a hátán feküdt, nyelési nehézségekkel küzdött, ill. egészséges fajtársaitól eltérően a fény felé közeledett. A denevér két héttel a bekerülése után elpusztult. A második esetről is megfigyelhető volt a nyelési reflex hiánya, sőt ennél az állatnál a saját test rágása is fellépett. Az állat a bekerülése utáni 8. napon hullott el. Az első két eset óta további veszettségvírus-kimutatások is történtek hazánkban.

KÖVETKEZTETÉSEK

A hazánkban kimutatott vírusok többségét egészséges vagy legalábbis betegség tüneteit nem mutató denevérek mintáiból azonosították a szakemberek,

TÁBLÁZAT. Magyarországon kimutatott denevérvírusok gazdafajonként és víruscsaládonként

TABLE. Bat viruses detected in Hungary, grouped by virus families and host species

		Adeno- viridae	Herpes- viridae	Parvo- viridae	Astro- viridae	Calici- viridae	Corona- viridae	Picorna- viridae	Rhabdo- viridae
Rhinolophidae	patkós- denevérfélék								
<i>Rhinolophus euryale</i>	kereknyergű patkósdenevér						x		
<i>Rhinolophus ferrumequinum</i>	nagy patkósdenevér	x					x		
<i>Rhinolophus hipposideros</i>	kis patkósdenevér	x					x		
Vespertilionidae	simaorrú- denevérfélék								
<i>Barbastella barbastellus</i>	nyugati pisze- denevér								
<i>Eptesicus serotinus</i>	közönséges késeidenevér		x			x			
<i>Myotis alcaethoe</i>	nimfadenevér					x			
<i>Myotis bechsteinii</i>	nagyfülű denevér				x				
<i>Myotis daubentonii</i>	vízi denevér				x	x	x		
<i>Myotis myotis</i>	közönséges denevér						x		
<i>Myotis emarginatus</i>	csonkafülű denevér				x				
<i>Myotis nattereri</i>	horgasszórú denevér				x		x		
<i>Nyctalus noctula</i>	rőt koraidenevér	x			x				
<i>Pipistrellus pipistrellus</i>	közönséges törpedenevér								
<i>Pipistrellus pygmaeus</i>	szoprán törpe- denevér				x		x		
<i>Plecotus auritus</i>	barna hosszúfü- lű-denevér				x				
<i>Plecotus austriacus</i>	szürke hosszúfü- lű-denevér	x							
Miniopteridae	hosszúszárnyú denevérfélék								
<i>Miniopterus schreibersii</i>	hosszúszárnyú denevér			x	x			x	

A hazai eredmények a denevérek és általuk hordozott vírusok evolúciós kapcsolatára, gazda-parazita együttélésre utalnak

ami egyértelműen a denevérek és az általuk hordozott vírusok evolúciós kapcsolatára, gazda-parazita együttélésre utal. Mint minden élő szervezetet, természetesen a denevéreket is fertőzhetnek olyan virális kórokozók, amelyek az állat esetleges betegségéhez vagy akár elhullásához vezetnek. Jó példa erre a veszettségvírus-fertőzés, amely hazánkban beteg közönséges késeidenevér egyedekhez kötődik és – a kezelés ellenére – az állatok pusztulásához vezetett.

Számos olyan fajt találtak már, amelyekben több vírus egyidejű előfordulását, hordozását írták le (10) (Táblázat). Ez szintén igazolhatja a vírusok és denevér gazdaszervezet közös evolúciós múltját. Külön kiemelendő a közönséges késeidenevér, amely egy jelentősen urbanizálódott faj, kolóniáit főleg épületekben találjuk. Ennek okán viszonylag gyakran kerül a humán populáció közelébe. Az eddigi hazai tanulmányok három vírus (herpesz-, calici- és veszettségvírus) jelenlétét egyértelműen kimutatták ezekből az állatokból, ami közül a veszettségvírus-hordozás igen figyelemre méltó a potenciális zoonótikus jelentősége miatt.

Ez idáig a legátfogóbb hazai tanulmányban összesen 447 denevérből származó ürülminta elemzését végezték el a Pécsi Tudományegyetem kutatói. A vizsgálatok eredményeként számos víruscsalád tagjait és esetenként azok igen nagyfokú változékonyságát sikerült feltárni. Összesen öt víruscsalád tagjait sikerült kimutatni és elemezni, többek között astrovírusokat, calicivírusokat, coronavírusokat, picornavírusokat és a parvovírusok közé tartozó bufavírust. Az astro- és coronavírusok esetében a többi európai szakirodalmi adathoz képest viszonylag kis prevalenciát tapasztaltak, de ez részben a vizsgált gazdafajok összetétele, ill. az eltérő vizsgálati módszer (minták forrása, protokollok) következménye lehet (10).

A vírusok felfedezésének forradalma következett be a metagenomikai módszerek elterjedésével, amelyekkel olyan vírusok kimutatására is lehetőség nyílik, amelyek kimutatása specifikus technológiákkal (pl. PCR) nehezen megvalósítható, pontosan a denevérek által hordozott vírusok nagy genetikai variabilitása miatt. Természetesen az ürülminták metagenomikai elemzésével nemcsak a denevérek saját vírusai, hanem a táplálékukban található és a tápcsatornán „sértetlenül” áthaladó egyéb vírusok – Magyarországon elsősorban ízeltlábúvírusok – is kimutathatók, ezért az ezzel a módszerrel talált vírusok gazdaparazita viszonyainak elemzésénél ezt figyelembe kell venni. Hazánk – köszönhetően az utóbbi évek intenzív vizsgálatainak – európai és világviszonylatban is a viszonylag feltárt területek közé tartozik denevérvírusok tekintetében.

Mint ahogy a kereknyergű patkósdenevérből talált SARS-szerű coronavírusok, a hosszúszárnyú denevérből megtalált humán parvovírusokhoz közel álló bufavírusok, ill. a már régóta ismert veszettségvírusok példája is mutatja, az emberi megbetegedések lehetősége folyamatosan jelen van. A denevérek élőhelyeik eltűnése, szálláshelyeik zavarása miatt nagy számban költöznek be településeinkre. A bennük előforduló vírusok tanulmányozása járványtani szempontból azért is nagyon fontos, mert minél több információval rendelkezünk a vírusokról, annál könnyebben tudunk védekezni az esetleges gazdaváltások során kialakuló fertőzésekkel szemben. Bár Magyarországon eddig még nem ismert denevérvírus által okozott megbetegedés, a kockázat valós, hiszen Európában is ismert emberi fertőzés, amelynek denevér eredete molekuláris biológiai módszerekkel bizonyított. Ki kell azonban emelni, hogy a denevérek természetes ökológiai igényeit és az alapvető higiénés intézkedéseket betartva Magyarországon a fertőzés kockázata igen kicsi a lakosság tekintetében, így főként az állatokkal közvetlen kapcsolatban lévő kutatókat érintheti.

Az élőhelyek eltűnése, szálláshelyeik zavarása miatt a denevérek nagy számban költöznek be településekre, ami növeli a zoonózisok kialakulásának kockázatát

IRODALOM

1. ANTHONY, S. J. – EPSTEIN, J. H. et al.: A strategy to estimate unknown viral diversity in mammals. *MBio.*, 2013. 4. e00598-13.
2. APPLETON, B. R. – MCKENZIE, J. A. – CHRISTIDIS, L.: Molecular systematics and biogeography of the bent-wing bat complex *Miniopterus schreibersii* (KUHLE, 1817) (Chiroptera: Vespertilionidae). *Mol. Phylogenet. Evol.*, 2004. 31. 431-439.
3. BANYARD, A. C. – EVANS, J. S. et al.: Lyssaviruses and bats: emergence and zoonotic threat. *Viruses*, 2014. 6. 2974-2990.
4. CHU, D. K. – POON, L. L. et al.: Novel astroviruses in insectivorous bats. *J. Virol.*, 2008. 82. 9107-9114.
5. CORMAN, V. M. – ITHETE, N. L. et al.: Rooting the phylogenetic tree of middle East respiratory syndrome coronavirus by characterization of a conspecific virus from an African bat. *J. Virol.*, 2014. 88. 11297-11303.
6. DREXLER, J. F. – CORMAN, V. M. et al.: Amplification of emerging viruses in a bat colony. *Emerg. Infect. Dis.*, 2011. 17. 449-456.

7. DONALDSON, E. F. – HASKEW, A. N. et al.: Metagenomic analysis of the viromes of three North American bat species: viral diversity among different bat species that share a common habitat. *J. Virol.*, 2010. 84. 13004–13018.
8. FALCÓN, A. – VÁZQUEZ-MORÓN, S. et al.: Detection of alpha and betacoronaviruses in multiple Iberian bat species. *Arch. Virol.*, 2011. 156. 1883–1890.
9. JÁNOSKA, M. – VIDOVSKY, M. et al.: Novel adenoviruses and herpesviruses detected in bats. *Vet. J.*, 2011. 189. 118–121.
10. KEMENESI, G. – DALLOS, B. et al.: Molecular Survey of RNA Viruses in Hungarian Bats: Discovering Novel Astroviruses, Coronaviruses, and Caliciviruses. *Vector Borne Zoonotic Dis.*, 2014. 14. 846–855.
11. KEMENESI, G. – DALLOS, B. et al.: Novel European lineages of bat astroviruses identified in Hungary. *Acta Virol.*, 2014. 58. 95–98.
12. KEMENESI, G. – DALLOS, B. et al.: Genetic diversity and recombination within bufaviruses: Detection of a novel strain in Hungarian bats. *Infect. Genet. Evol.*, 2015. 33. 288–292.
13. KEMENESI, G. – ZHANG, D. et al.: Genetic characterization of a novel picornavirus detected in *Miniopterus schreibersii* bats – proposed as a new species of the genus Mischivirus. *J. Gen. Virol.*, 2015. 96. 815–821.
14. KOHL, C. – VIDOVSKY, M. Z. et al.: Genome analysis of bat adenovirus 2: indications of interspecies transmission. *J. Virol.*, 2012. 86. 1888–1892.
15. KUNZ, T. H. – DE TORREZ, E. B. et al.: Ecosystem services provided by bats. *Ann. N. Y. Acad. Sci.*, 2011. 1223. 1–38.
16. LI, Y. – GE, X. et al.: Host range, prevalence, and genetic diversity of adenoviruses in bats. *J. Virol.*, 2010. 84. 3889–3897.
17. LI, W. – SHI, Z. et al.: Bats are natural reservoirs of SARS-like coronaviruses. *Science*, 2005. 310. 676–679.
18. MOLNÁR, V. – JÁNOSKA, M. et al.: Detection of a novel Bat Gammaherpesvirus in Hungary. *Acta Vet. Hung.*, 2008. 56. 529–538.
19. MOLNÁR V. – MOLNÁR Z. et al.: Denevérek veszettsége – Adatok és gondolatok az első két hazai eset kapcsán. In: GÖRFÖL T. – ESTÓK P. – MOLNÁR V. (szerk.): A VII. Magyar Denevérvédelmi Konferencia (Felsőtárkány, 2009. október 16–18.) kiadványa. BEKE & MDBK. Eger, 2009. 41–46.
20. PHAN, T. G. – VO, N. P. et al.: Acute diarrhea in West African children: diverse enteric viruses and a novel parvovirus genus. *J. Virol.*, 2012. 86. 11024–11030.
21. RAZAFINDRATSIMANDRESY, R. – JEANMAIRE, E. M. et al.: Partial molecular characterization of alphaherpesviruses isolated from tropical bats. *J. Gen. Virol.*, 2009. 90. 44–47.
22. SASAKI, M. – ORBA, Y. et al.: Distinct lineages of bufavirus in wild shrews and nonhuman primates. *Emerg. Infect. Dis.*, 2015. 21. 1230–1233.
23. SONNTAG, M. – MÜHLDOERFER, K. et al.: New adenovirus in bats, Germany. *Emerg. Infect. Dis.*, 2009. 15. 2052–2055.
24. TANG, X. C. – ZHANG, J. X. et al.: Prevalence and genetic diversity of coronaviruses in bats from China. *J. Virol.*, 2006. 80. 7481–7490.
25. TEELING, E. C. – SPRINGER, M. S. et al.: A molecular phylogeny for bats illuminates biogeography and the fossil record. *Science*, 307. 580–584.
26. TSE, H. – CHAN, W. M. et al.: Discovery and genomic characterization of a novel bat sapovirus with unusual genomic features and phylogenetic position. *PLoS ONE*, 2012. 7. e34987.
27. VIDOVSKY M. Z. – BOLDOGH S.: Adenovírusok kimutatása az észak-magyarországi denevérfaunában. *Magy. Állatorv. Lapja*, 2011. 133. 747–753.
28. WIBBELT, G. – KURTH, A. et al.: Discovery of herpesviruses in bats. *J. Gen. Virol.*, 2007. 88. 2651–2655.
29. WU, Z. – REN, X. et al.: Virome analysis for identification of novel mammalian viruses in bat species from Chinese provinces. *J. Virol.*, 2012. 86. 10999–11012.
30. YANG, Y. – LIU, C. et al.: Two mutations were critical for bat-to-human transmission of MERS coronavirus. *J. Virol.*, 2015. 89. 9119–9123.
31. ZHU, H. C. – CHU, D. K. et al.: Detection of diverse astroviruses from bats in China. *J. Gen. Virol.*, 2009. 90. 883–887.

Közlésre érk.: 2015. júl. 1.