

Szent István Egyetem
Állatorvos-tudományi Doktori Iskola

Új denevérfajok és denevér-vírusok keresése

PhD értekezés tézisei

Görföl Tamás

2016

Szent István Egyetem
Állatorvos-tudományi Doktori Iskola

Témavezetők és témabizottsági tagok:

Prof. Dr. Harrach Balázs
Magyar Tudományos Akadémia
Agrártudományi Kutatóközpont
Állatorvos-tudományi Intézet
témavezető

Dr. Csorba Gábor
Magyar Természettudományi Múzeum
témavezető

Prof. Dr. Benkő Mária
Magyar Tudományos Akadémia
Agrártudományi Kutatóközpont
Állatorvos-tudományi Intézet
témabizottsági tag

Dr. Boldogh Sándor
Aggteleki Nemzeti Park Igazgatóság
témabizottsági tag

Bevezetés és célkitűzések

A világon mintegy 1300 denevérfaj fordul elő, de ez a szám folyamatosan növekszik az újfajta gyűjtési módszereknek, a molekuláris biológiai vizsgálatoknak és a taxonómiai revízióknak köszönhetően. Új fajok leírása nem csak a távoli tájakon való gyűjtések, hanem az akár több száz éve múzeumi gyűjteményekben őrzött példányok revíziójának eredménye is lehet.

A taxonómiai vizsgálatok során semmi sem pótolhatja a típusanyagok vizsgálatát. Általában még a közelrokon taxonok típuspéldányait is több helyen, a világ számos távoli múzeumában őrzik. Ez a „szétszórtság” magyarázza azt is, hogy számos taxon csak több év vagy évtized után kerül leírásra.

Sokszor megfélekedünk arról, hogy mennyire alapvető minden szupraindividuális kutatás során a megfelelő taxonómiai háttér. Ha nem tudjuk elkülöníteni az egyes taxonokat, teljesen más következtetéseket vonhatunk le vizsgálataink során. Ez a konzervációbiológiai kutatásokra is éppúgy igaz, mint ökológiai, etológiai munkák esetén.

A simaorrú-denevérek családjá a denevérek legnépesebb csoportja. A szerző a vizsgálatai során három ebbe a családba tartozó nemzetség, az alpesidenevérek (*Hypsugo*), a talppárnás-denevérek (*Glischropus*), valamint az egérfülű-denevérek (*Myotis*) genus képviselőit tanulmányozta.

A denevérek az utóbbi években a járványos megbetegedések kutatásának látókörébe is bekerültek. Az embert is megbetegítő vírusok mellett a denevérekben igen nagy számban egyéb vírusok is előfordulnak, többek között adenovírusok (AdV-ok) is. Képviselőiket eddig csak gerincesekből mutatták ki. A családba tartozó vírusok általában csak egy vagy pedig néhány, közelrokon fajt fertőznek.

Állatokból több olyan AdV-t is kimutattak, melyek önmagukban, elsődleges kórokozóként is komoly, esetenként letális betegséget okozhatnak. Számos gazdaságilag is fontos állatfajt érinthetnek ezek, ezért az AdV-ok állatorvosi és gazdasági szempontból is fontosak lehetnek, de jelentőségük nem csak ebben rejlik. A molekuláris biológiában modell szervezetekként használják őket, illetve ígéretes génterápiás és vakcina vektorok is lehetnek. A fent említett általában szigorú gazdaspecificitásuk és a jelentős számú gazdaszervezet miatt fontos alanyai a vírusevolúció vizsgálatának is.

Az elsősorban denevérek tanulmányozását célzó trópusi expedíciók kiváló lehetőséget nyújtanak arra, hogy a befogott és sok esetben bizonyítópéldányként begyűjtött állatokon a lehető legtöbb egyéb vizsgálatot is elvégezzük. E célból nemcsak az ektoparazitákat, de víruskimutatásra alkalmas mintákat is gyűjtünk, hogy lehetőleg új denevér-vírusokat is találjunk és vizsgálni tudjuk a diverzitásukat a különböző földrajzi régiókban. Az egyik legjobban tanulmányozható csoport, az adenovírusok családja különösen alkalmas ilyen szempontból, mert viszonylag stabilak a melegebb környezetben is, ill. nem feltétlenül igényelnek hűtést, mely a nehéz terepi körülmények között nehezen kivitelezhető.

A disszertáció elkészítése során célom volt:

1. A *Hypsugo* nemzetség külső-, koponya- és fogazati-, valamint péniszcsontbélyegek alapján való definiálása a *Pipistrellus* genustól való könnyebb elkülöníthetőség érdekében. A *Hypsugo pulveratus* faj átfogó anatómiai jellemzése, illetve koponya-, fogazati-, valamint genetikai információk alapján egy új *Hypsugo* faj leírása.
2. Egy Szumátráról (Indonézia) származó példány alapján egy új *Glischropus* faj taxonómiai besorolása, valamint filogenetikai viszonyainak elemzése.
3. A *Myotis montivagus* fajcsoport taxonómiai viszonyainak rendezése, a négy alfaj faji rangra emelése, valamint kiegészített diagnózisokban a fajokról jelenleg rendelkezésünkre álló információk összegzése. A vietnami példányok alapján leírt új *Myotis* taxonómiai viszonyainak elemzése koponya- és fogazati bélyegek alapján.
4. Új adenovírusok kimutatása Namíbiából, a Kongói Demokratikus Köztársaságból, Vietnamból és Mexikóból. A megtalált vírusok részleges genetikai jellemzése.
5. Az új vírusok filogenetikai jellemzése, a jelenleg ismert mastadenovírusok törzsfájának elkészítése.

Anyag és módszer

Denevértaxonómiai vizsgálatok

A kutatásainkban vizsgált denevérek a Magyar Természettudományi Múzeum Emlősgyűjteményébe együttműködések keretében, feldolgozásra eljuttatott példányok voltak. Az összehasonlítások során a vizsgálatokba belevettünk általunk terepen gyűjtött példányokat is. A terepi gyűjtések során különböző méretű függönyhálókat és húrscapdákat alkalmaztunk.

A külső méretek felvétele élő vagy folyadékos preparátumokról történt digitális tolómérővel, 0,1 mm-es pontossággal. A koponya és fogazati méretek felvételét sztereomikroszkóppal és digitális tolómérővel, 0,01 mm-es pontossággal végeztük.

Az összes statisztikai elemzést az R programban végeztük. A főkomponens analízishez (PCA) a FactoMineR, a döntési fa elkészítéséhez a party kiegészítőt használtuk.

A viszonylag jó minőségű (terepen vett) szövetmintákból a QIAGEN DNeasy Blood & Tissue Kit, míg a rosszabb minőségű, degradálódott mintákból a QIAGEN QIAamp DNA Micro Kit segítségével vontuk ki a DNS-t. A vizsgálatokat csoportonként eltérően, vagy a citokróm b (*cyt b*) vagy a citokróm c oxidáz I (*COI*) mitokondriális szakaszokkal végeztük.

A *Glischropus* példányok *cyt b* szekvenciáit más rokon nemzetségek képviselőinek szekvenciáival illesztettük. A filogenetikai fát Maximum Likelihood (ML) módszerrel, a páros szekvenciatávolságokat a Kimura-2 paraméter modellel számoltuk. Az illesztést és az elemzéseket a MEGA 6 programban végeztük.

Viroológiai vizsgálatok

A vizsgálatba Namíbiából, a Kongói Demokratikus Köztársaságból (továbbiakban Kongó), Vietnamból és Mexikóból származó mintákat vontunk be. A denevéreket befogás után 10-15 percre jól szellőző, steril papírsákba tettük és az ürített guanót összegyűjtöttük

A namíbiai és kongói guanó mintákat E.Z.N.A. Stool DNA Kittel, míg a vietnami és mexikói mintákat az RNS kivonására is alkalmas GeneJET Viral DNA/RNA Purification Kittel dolgoztuk fel. A minták szűrését olyan módszerrel kellett végezni, amely minden szóba jöhető AdV szekvenciát felerősít. Erre ún. „nested”

(kétkörös) PCR eljárást alkalmaztunk, mely egy jól megőrzött gén, a DNS-függő DNS-polimeráz (*pol*) egy szakaszát erősíti fel. Két külső és két belső primert használtunk. Tapasztalatok alapján ezzel a módszerrel az *Adenoviridae* család összes tagja felerősíthető. A PCR reakciókat 25 µl-ben végeztük, a PCR második körében az első kör termékét adtuk templátként. Az esetlegesen pozitív minták esetében a *Iva2* gén egy kb. 250 bp hosszú szakaszát is meghatároztuk. A pozitív mintákból a keletkezett DNS-fragmentumot a QIAquick Gel Extraction Kit (Qiagen) használatával tisztítottuk a gyártó utasításainak megfelelően. A tisztított PCR termékek nukleotid sorrendjét BigDye™ Terminator v3.1 Cycle Sequencing Kit használatával határoztuk meg. A szekvenálást a nested PCR 4 pmol/µl koncentrációjúra hígított belső primerjeivel mindkét irányból elvégeztük. A mintákat az MTA Szegedi Biológiai Központjának (SZBK) DNS szekvenáló laboratóriumába küldtük ABI 3100 automata szekvenáló készüléken való elektroforézisre.

Az elektroforetogramokat a Staden programcsomag programjaival jelenítettük meg, majd ellenőriztük a DNS szekvenciákat, szükség szerint javítottuk, a két komplementer szálon nyert szekvenciákat összeillesztettük, és a primer-szekvenciákat eltávolítottuk. A kapott denevér-AdV aminosav (as) szekvenciákkal és válogatott egyéb AdV-ok DNS-polimeráz szekvenciáival többszörös aminosav illesztést végeztünk a MEGA 6 programban. A kapott illesztést manuálisan pontosítottuk, majd távolsági analízist végeztünk a PHYLIP programcsomag ProtDist programjával. Az analízisre a JTT modellt használtuk. A kapott távolsági mátrix értékekből a filogenetikai fát a Fitch programmal készítettük el teljes átrendezés (global rearrangement) funkcióval, mely a fa minden egyes ágát újvizsgálta. Az így kapott törzsfát a Figtree v.1.4.2 programmal jelenítettük meg.

Eredmények

A *Hypsugo* nemzetség definiálása

A fül rövid és szélesen lekerekített, a fülfedő közel téglalap alakú, rövid és széles. A farokvitorla szélén elhelyezkedő sarkantyún lévő karéj általában megtalálható, de keskeny és elnyúlt, nincs benne egy középső merevítő porc. A péniszcsont (bakulum) hosszú, a proximális vége felé megvastagodó és a keresztmetszete fordított „U” alakú. A fogképlet 2123/3123. Az első felső premoláris kiszorult a fogsorból a nyelv felé (egyes esetekben hiányzik). Az alsó molárisok myotodontok.

A *Hypsugo dolichodon* n. sp. leírása

A *Hypsugo* nemzetség közepes termetű képviselője viszonylag robusztus koponyával, majdnem teljesen lapos koponyaprofillal és az utolsó felső premolárisnál majdnem kétszer nagyobb, jól fejlett szemfogakkal.

A fajt Laoszból és Vietnamból ismerjük.

A *Glischropus aquilus* n. sp. leírása

Egy viszonylag nagy képviselője a nemzetségnek, sötétbarna bundával. A koponya eleje magas, az agykoponya felfújt, az interorbitális régió egyenletesen keskenyedik.

A filogenetikai vizsgálatokba bevont *Glischropus* fajok monofiletikus ágat alkotnak és a *G. aquilus* n. sp. egyértelműen elkülönül a rokonaitól. A genetikai távolság a *G. aquilus* n. sp. és a többi *Glischropus* faj között – beleértve a *G. bucephalus* paratípusokat és a típuslelőhelyhez közel gyűjtött *G. tylopus* mintát is – 12,1-14,6 % közötti, mely egyértelműen mutatja, hogy a *G. aquilus* n. sp. egy külön faj.

Az egyetlen ismert példányt egy másodlagos erdő ösvényére felállított húrscapdával fogták, egy bambuszültetvény és egy kis patak közelében

A *Myotis montivagus*-fajcsoport változatossága

A *M. montivagus* alfajok szétválaszthatók külső és koponya-, valamint fogazati bélyegek kombinációjával. A *borneoensis* (Borneóról) és *peytoni* (Dél- és Keletközép-Indiából) alfajoknak van a leghosszabb alkarjuk, míg a *M. montivagus* sensu stricto (Dél-Kínából és Észak-Mianmarból) és a *federatus* (a Maláj-félszigetről) külső méretei kisebbek. Koponyaméreteket tekintve a borneói példányok a legnagyobbak és a dél-kínai, észak-mianmari példányok a legkisebbek. A maláj-félszigeti, illetve indiai példányok átfedő koponyaméretekkkel rendelkeznek. A borneói példányoknak a legmagasabb a nyíl- és lambda tarajuk, a többi alfajnál ezek gyengén fejlettek. A korábban alfajként számon tartott négy taxon az előzáfogak elhelyezkedése és egymáshoz viszonyított mérete alapján is szétválasztható, valamint főkomponens analízissel és döntési fák módszerével is jól látható különbségeket tapasztaltunk közöttük.

A fenti okok miatt a négy korábbi alfajt faji rangra emeltük *Myotis borneoensis*, *M. federatus*, *M. montivagus* és *M. peytoni* néven.

A *Myotis indochinensis* n. sp. leírása

Közepes termetű képviselője a *Myotis* nemzetségnek, közepesen hosszú füllel, négycsúcsú alsó metszőfogakkal, lapos koponyaprofillal, jól fejlett nyíl- és lambda tarajjal. A középső premolárisok az alsó és a felső fogsorból is kiszorultak.

A *M. annectans*, *M. borneoensis*, *M. federatus*, *M. peytoni* és *M. sicarius* átfednek a *M. indochinensis* n. sp.-el külső- és/vagy koponya- és fogazati bélyegek tekintetében. Összehasonlításukra a morfológiai összehasonlítások és egyváltozós statisztikai elemzések mellett főkomponens analízist (PCA) is végeztünk. A 15 koponya- és fogazati méreten alapuló PCA jó eltérést mutatott ki a *M. indochinensis* n. sp. és négy faj között, de a *M. sicarius* pontjai egybe estek a *M. indochinensis* n. sp. példányaival. A *M. indochinensis* n. sp. a *M. sicarius*-hoz hasonlít a legjobban koponya alakot és fogazati bélyegeket tekintve, de szignifikánsan – átfedés nélkül – kisebb több külső- és koponya, valamint fogazati méretben. Az új faj a még laposabb koponyaprofilja és fejlettebb nyíl- és lambda taraja alapján is elkülöníthető.

Adenovírusok kimutatása

A külföldről a szerző által gyűjtött mintákból összesen 142 guanó és 14 tamponmintát elemeztünk. A gazdafajok 9 denevércsalád 32 nemzettségéhez tartoznak. A mintákat három kontinens négy országából gyűjtöttük. A tamponminták közül egy sem bizonyult pozitívnak, de a guanóminták közül 15 tartalmazott AdV-t, melyekből 14 új AdV-t sikerült kimutatni.

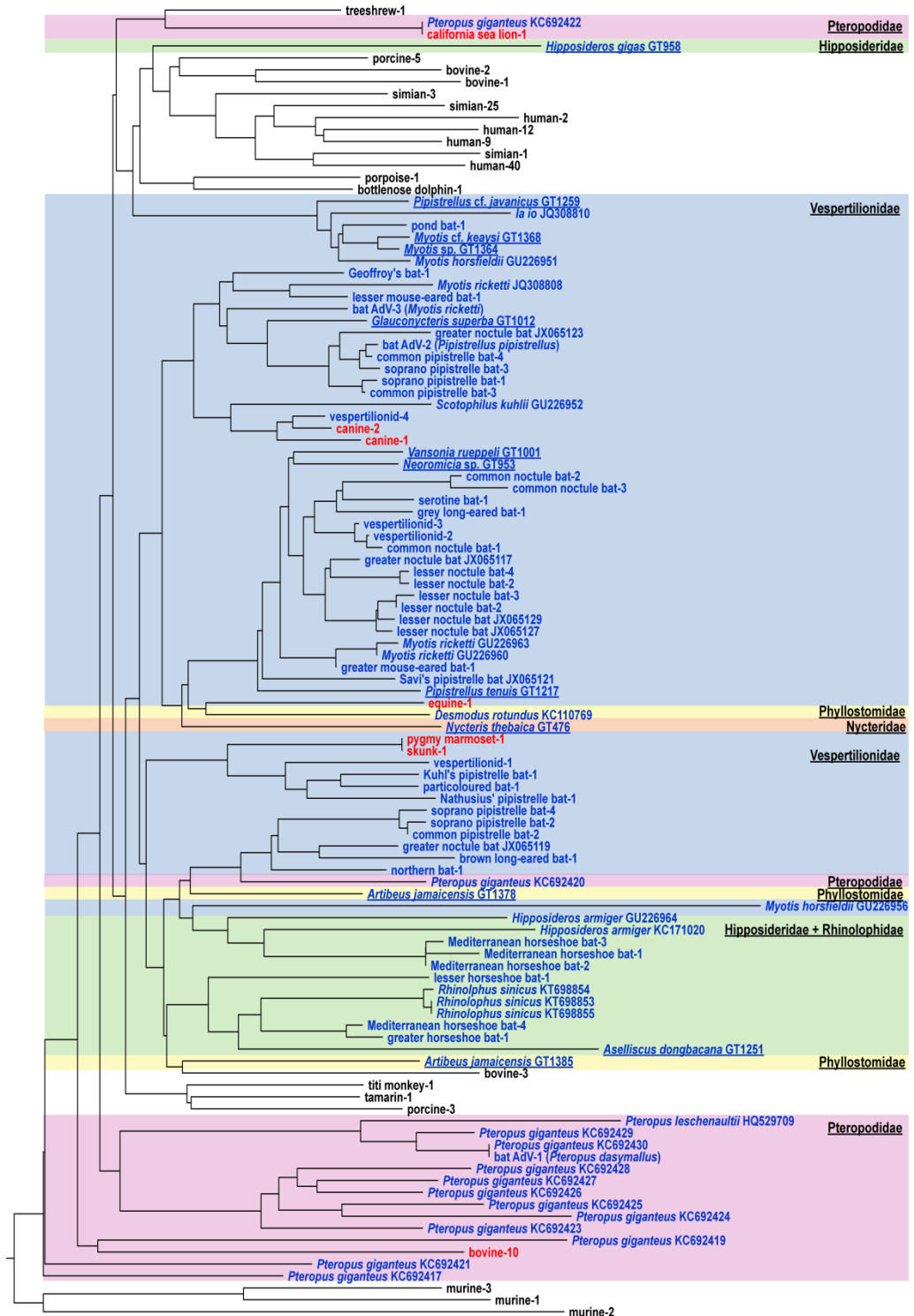
Az új AdV-ok mind a *Mastadenovirus* nemzetség tagjai és egymástól eltérő és korábban ismeretlen vírusok. E 14 új AdV-t 12 denevérfajban találtuk, melyek 8 genushoz és 4 családnak tartoznak. A *Hipposideros fuliginosus* és *Artibeus jamaicensis* fajokból több típust is sikerült kimutatnunk, míg egy *Neoromicia* faj két példányából ugyanazt a vírust mutattuk ki. Bár viszonylag magas számban mintáztuk meg a Pteropodidae (repülőkutya) és a Rhinolophidae (patkósdenevérek) család tagjait, nem sikerült belőlük AdV-t kimutatnunk.

A részleges *pol* aminosav szekvenciák illesztése alapján készült filogenetikai fán a denevér AdV-ok nagyjából a gazda denevércsaládok szerint csoportosultak, ám nem voltak monofiletikusak. Nagyobb csoportokat alkottak a Vespertilionidae és a Pteropodidae családokba tartozó gazdafajok vírusai.

A vizsgálatok során kimutatott új adenovírusok

AdV	gazdafaj/taxon	család	ország	<i>pol</i>	<i>IVa2</i>
hipposiderid AdV-1	<i>Hipposideros fuliginosus</i> (GT937_1)	H	Kongó	dupla	+
hipposiderid AdV-2	<i>Hipposideros fuliginosus</i> (GT937_2)	H	Kongó	dupla	+
hipposiderid AdV-3	<i>Hipposideros gigas</i> (GT958)	H	Kongó	+	+
hipposiderid AdV-4	<i>Aselliscus dongbacana</i> (GT1251)	H	Vietnam	+	+
nycterid AdV-1	<i>Nycteris thebaica</i> (GT476)	N	Namíbia	+	+
phyllostomid AdV-1	<i>Artibeus jamaicensis</i> (GT1378)	P	Mexikó	+	+
phyllostomid AdV-2	<i>Artibeus jamaicensis</i> (GT1385)	P	Mexikó	+	+
vespertilionid AdV-5	<i>Neoromicia</i> sp. (GT953) <i>Neoromicia</i> sp. (GT971)	V	Kongó	+	+
vespertilionid AdV-6	<i>Vansonia rueppeli</i> (GT1001)	V	Kongó	+	+
vespertilionid AdV-7	<i>Glauconycteris superba</i> (GT1012)	V	Kongó	+	+
vespertilionid AdV-8	<i>Pipistrellus tenuis</i> (GT1217)	V	Vietnam	+	+
vespertilionid AdV-9	<i>Pipistrellus</i> cf. <i>javanicus</i> (GT1259)	V	Vietnam	+	
vespertilionid AdV-10	<i>Myotis</i> sp. (GT1364)	V	Mexikó	+	+
vespertilionid AdV-11	<i>Myotis</i> cf. <i>keaysi</i> (GT1368)	V	Mexikó	+	+

Rövidítések: + – sikeres felerősítés, N – Nycteridae, H – Hipposideridae, V – Vespertilionidae, P – Phyllostomidae



A *pol/92* as hosszúságú szakaszán alapuló távolsági mátrix törzsfá. A törzsfán késsel jelöltük a denevér-AdV-okat, ezek közül félkövérrel és aláhúzással a jelen munkában között új vírusokat. Az egyes denevércsaládok háttérszíne eltér.

Megbeszélés

A *Hypsugo*-fajok változatossága

Az utóbbi évek intenzív kutatómunkájának köszönhetően a Vietnamból kimutatott fajok száma folyamatosan növekszik. A 2008-ban megjelent utolsó összefoglalás 111 fajt sorolt fel, de azóta a dolgozatban szereplőkön kívül további hét új fajt és egyet szinonimizáltak. Jelenleg a következő *Hypsugo* fajok fordulnak elő Vietnámban: *H. cadornae*, *H. pulveratus*, *Hypsugo* cf. *joffrei* és *H. dolichodon* n. sp. A laoszi denevérfauna szintézisét 2013-ban végezték el, hét család 90 faját sorolták fel munkájukban. A Vespertilionidae család a legnépesebb, 47 faj tartozik ebbe a csoportba, melyek közül a *Hypsugo* nemzetség három fajjal képviselteti magát: *H. cadornae*, *H. pulveratus* és *H. dolichodon* n. sp.

Mivel a délkelet-ázsiai *Hypsugo* fajok többsége nagyon ritka, ez megnehezíti a megfelelő szövetminták beszerzését, így sajnos nagyon kevés szekvencia áll rendelkezésünkre e csoportból. További vizsgálatok szükségesek annak megállapítására, hogy a morfológiai alapon felállított csoportosítás helyes-e.

A *Glischropus*-fajok változatossága

A Huang és munkatársai által 2014-ben közölt, ismeretlen taxonómiai státuszú *Glischropus*-ról megállapítottuk, hogy a genus egy új faját képviseli. Szumátráról korábban csak a *G. tylopus* volt ismert, kizárólag az Észak-Szumátra tartományból, ezért jelenlegi ismereteink szerint a két faj allopatrikus előfordulású a szigeten. Indonéziában a *G. tylopus*-t jelezték Kalimantanból és Malukuból is. A harmadik faj, a *G. javanus* is előfordul Indonéziában, de csak a holotípus ismert Nyugat-Jáváról.

A saját délnyugat-szumátrai felmérésük és az irodalmi adatok áttekintése után Huang és munkatársai 87 denevérfajt sorolnak fel Szumátra szigetéről. Az általunk leírt *G. aquilus* n. sp. a 88. faj a szigetről, és a 222. az indonéz szigetvilágból.

A *Glischropus* fajok egymástól való elkülönítését a dolgozatban közölt határozókulcs könnyíti meg.

A *Myotis montivagus*-fajcsoport változatossága

A molekuláris vizsgálatok gyakran találnak formálisan le nem írt ágakat a filogenetikai törzsfákon, mivel az átfogó taxonómiai revíziók hiánya miatt sokszor nehézkes a vizsgálati anyag határozása. A dolgozat e része újraelemezte a korábban a *M. montivagus* négy alfajának tartott taxonok státuszát, és faji rangra emelte őket. Ahhoz, hogy segítsük a *montivagus*-csoportba tartozó fajok, valamint a morfológiailag nagyon hasonló *M. annectans* elkülönítését, egy karaktermátrixot is összeállítottunk.

A *M. montivagus* (sensu lato, beleértve az összes korábbi alfajt) jelenleg a kevésbé veszélyeztetett (Least Concern) kategóriába tartozik az IUCN Vörös Listáján. Mivel a dolgozatban faji rangra emelt taxonok számottevően kisebb elterjedési területtel rendelkeznek, a besorolásukat revideálni szükséges.

A *Myotis indochinensis* n. sp. leírása

A *M. indochinensis* n. sp. példányokból rendelkezésünkre álló nagy sorozat lehetővé tette a részletesebb morfológiai összehasonlítást, illetve statisztikai analízist, és biztos alapot nyújtott a taxonómiai konklúziók levonására. A genetikai eredmények is alátámasztják ezeket az eredményeket, bár több potenciálisan közeli rokon fajból sajnos nincsenek elérhető szekvenciák.

A dolgozatban egy határozókulcsot is közlünk a közepes- és nagytermetű kislábú *Myotis* fajok elkülönítésére.

Adenovírusok kimutatása

A világon létező 18 denevércsaládból kilenc család képviselőiből elemeztünk mintát, ami az eddigi legszélesebb taxonómiai lefedettség az AdV vizsgálatok között. A kilenc családból négy család fajaiban találtunk pozitív mintát. Elsőként vizsgáltunk mintákat a Mormoopidae, Nycteridae és Natalidae denevércsaládokból. Az összes guanómintát tekintve a vírusprevalencia 9,86%, mely hasonló a magyar minták esetében tapasztaltnak. A három különböző kontinensen tapasztalt prevalencia között nem volt eltérés.

Az összes általunk talált vírus új, eddig ismeretlen AdV-nak bizonyult, mely arra utal, hogy még rengeteg új denevér-adenovírus kimutatásával kell számolnunk. Mindegyik vírus a *Mastadenovirus* nemzetségbe tartozott, mely tovább erősíti a mastadenovírusok emlős eredetének elméletét.

A részleges *pol* fehérje illesztése alapján készült filogenetikai fán a Pteropodidae családnak az adenovírusai határozottan ősbibek, mint a többi denevércsalád vírusai. A két jelenleg elfogadott denevér alrend, a Yinpterochiroptera és a Yangochiroptera alrendekbe tartozó gazdák vírusai is nagyjából együtt csoportosultak. A fa alapján nem találtunk bizonyítékot az AdV-ok geográfiai elterjedés alapján való elkülönülésére. Az egyes denevércsaládokba tartozó vírusok általában együtt helyezkedtek el, de nem mindig voltak monofiletikusak. Ennek egyik oka lehet a vírusok esetenkénti gazdaváltása a közeli gazdafajok között. De oka lehet a számításaink pontatlansága is, hiszen a denevér-AdV-ok ilyen átfogó filogenetikai vizsgálata ma még csak egy nagyon rövid as illesztésen alapulhat a mások által publikált szekvenciák rövidsége miatt. Vizsgálataink szerint azonban ezen rövid *pol* szakaszok is meglehetősen hűen tükrözik a teljes *pol* as szekvenciák alapján nyert filogenetikai rokonsági viszonyokat.

A fán a canin AdV-1 és -2, valamint az equin AdV-1 is egyértelműen a denevérek közé ékelődött, de más AdV-ok is keveredtek egyes denevércsoportokkal. Az equin AdV-1 érdekes módon a rőt vérszopódenevér (*Desmodus rotundus*) AdV-ával helyezkedik el egy ágon, a gazdaváltás lehet a vérszopódenevér lovakon vagy más patásokon való táplálkozásának következménye. A canin AdV-ok denevér eredetét már többen valószínűsítették a törzsfákon való elhelyezkedésük és genomszerveződésük alapján. Ez a széles gazdaspektrum és a kutyáknál és rókáknál tapasztalt magas patogenitás annak az eredménye lehet, hogy a canin AdV-ok evolúciós léptékkal mérve csak a közelmúltban ugrottak át a denevérekről a kutyafélékre. Hasonló gazdaváltásnak lehetünk tanúi az equin AdV-1 esetében is, mely a hexon gén alapján jelentősen eltér a szintén lovakból kimutatott equin AdV-2-től. Az equin AdV-1 sokkal patogénebb a lovakban. Közös denevér- és canin AdV őst feltételeztek a csíkos bűzösborzban (*Mephitis mephitis*) talált AdV esetében is. Újabb feltételezésünk a bovin AdV-10 esetleges denevér AdV eredete. A filogenetikai viszonyok mellett a gazdaváltást erősítheti e vírusnak a fokozott patogenitása, az, hogy csak primer sejten szaporítható, valamint a fiber gének változatossága.

Új tudományos eredmények

1. A dolgozatban definiáltam a *Hypsugo* nemzetséget külső-, koponya- és fogazati-, valamint péniszcsont-bélyegek alapján. Megadtam a *Hypsugo pulveratus* átfogó anatómiai leírását. Koponya-, fogazati-, valamint genetikai információk alapján leírtam a Laoszból és Vietnamból származó *Hypsugo dolichodon* nevű új fajt.
2. Egy Szumátráról (Indonézia) származó példány alapján elkészítettem a *Glischropus aquilus* néven leírt új faj taxonómiai besorolását, valamint elemeztem filogenetikai viszonyait.
3. Rendeztem a *Myotis montivagus* fajcsoport taxonómiai viszonyait, mely során négy alfajt faji rangra emeltem, és kiegészített diagnózisokban összegeztem a fajokról jelenleg rendelkezésünkre álló információkat. Elkészítettem a vietnami példányok alapján leírt *Myotis indochinensis* taxonómiai viszonyainak elemzését koponya- és fogazati bélyegek alapján.
4. Új adenovírusokat mutattam ki Namíbiából, a Kongói Demokratikus Köztársaságból, Vietnamból és Mexikóból. A megtalált vírusok részleges genetikai jellemzését is elvégeztem.
5. A filogenetikai jellemzés bizonyította a repülőkutyák adenovírusainak ősiségét és elkülönülését, a különböző denevér családok adenovírusainak aránylag jó csoportosulást, és néhány nem denevérben talált adenovírus valószínű denevér eredetét, beleértve a 10-es szerotípusú bovin adenovírust is.

A doktori kutatás eredményeinek közlései

Referált folyóiratokban megjelent közlemények

Csorba, G., Görföl, T., Wiantoro, S., Kingston, T., Bates, P.J.J. és Huang, J.C.-C.: **Thumb-pads up – a new species of thick-thumbed bat from Sumatra (Chiroptera: Vespertilionidae: *Glischropus*)**, Zootaxa, 3980. 267-278, 2015.

IF: 0,906

Görföl, T., Kemenesi, G. és Jakab, F.: **A denevérek által terjesztett vírusok változatossága a hazai denevér populációkban**, Magy. Állatorvosok, 137. 679-686, 2015.

IF: 0,185

Görföl, T., Csorba, G., Eger, J.L., Son, N.T. és Francis, C.M.: **Canines make the difference: a new species of *Hypsugo* (Chiroptera: Vespertilionidae) from Laos and Vietnam**, Zootaxa, 3887. 239-250, 2014.

IF: 0,906

Görföl, T., Estók, P. és Csorba, G.: **The subspecies of *Myotis montivagus* – taxonomic revision and species limits (Mammalia: Chiroptera: Vespertilionidae)**, Acta Zool. Acad. Sci. H., 59. 41-59, 2013.

IF: 0,263

Son, N.T., Görföl, T., Francis, C.M., Motokawa, M., Estók, P., Endo, H., Thong, V.D., Dang, N.X., Oshida, T. és Csorba, G.: **Description of a new species of *Myotis* (Vespertilionidae) from Vietnam**, Acta Chiropterol., 15. 473-483, 2013.

IF: 1,012

Ismeretterjesztő közlemények

Görföl, T., Kemenesi, G. és Jakab, F.: **Denevérek és vírusjárványok**, Természet Világa, 146. 242-245, 2015.

Konferencia-közlemények

- Görföl, T., Kemenesi, G., Jakab, F., Estók, P. és Csorba, G.: **Systematics and Phylogeny of SE Asian Bats and Their Viruses – An Introduction to Our Research Program**, 3rd International Southeast Asian Bat Conference, Kuching, Malaysia, 2015.
- Görföl, T., Vidovszky, Z.M., Boldogh, S.A. és Harrach, B.: **The prevalence of bat adenoviruses in the case of different sampling methods**, 3rd International Berlin Bat Meeting: Bats in the Anthropocene. Berlin, Germany, 2013.
- Görföl, T., Vidovszky, M. és Harrach, B.: **New adenoviruses detected in Hungarian bats**, XIIth European Bat Research Symposium, Vilnius, Lithuania, 2011.

További publikációk

Referált folyóiratokban megjelent közlemények

- Kemenesi G., Gellért Á., Dallos B., Görföl T., Boldogh S., Estók P., Marton Sz., Oldal M., Martella V., Bányai K. és Jakab F.: **Sequencing and molecular modeling identifies candidate members of Caliciviridae family in bats**, *Infect. Genet. Evol.*, 41: 227-232, 2016.
IF: 3,015
- Al-Sheikhly, O., Haba, M., Görföl, T. és Csorba, G.: **First confirmed records of two bat species for Iraq: *Rhinolophus euryale* and *Myotis emarginatus* (Chiroptera)**, *Mammalia*, 80. 111-115, 2016.
IF: 0,681
- Uhrin, M., Hüttmeir, U., Kipson, M., Jahelková, H., Estók, P., Sachanowicz, K., Bücs, Sz., Karapandza, B., Presetnik, P., Bashta, A.-T., Barti L, Celuch, M., Csósz, I., Danko, S., Dombi, I., Görföl, T., Ivashkiv, I., Jére, Cs., Lehotská, B., Lehotsky, R., Miková, E., Paunovic, M., Pocora, I., Reiter, G., Rendos, M., Szodoray-Parádi, F. és Sevcik, M.: **Savi's pipistrelle *Hypsugo savii* (Chiroptera) status and range expansion in Central and South-eastern Europe: a review**, *Mammal Rev.*, 46. 1-16, 2016.

IF: 4,256

Vidovszky, M.Z., Kohl, C., Boldogh, S., Görföl, T., Wibbelt, G., Kurth, A. és Harrach, B.: **Random sampling of the Central European bat fauna reveals the existence of numerous hitherto unknown adenoviruses.** Acta Vet. Hung., 63. 508-525, 2015.

IF: 0,646

Hornok, S., Estrada-Pena, A., Kontschán, J., Plantard, O., Kunz, B., Mihalca, A.D., Thabab, A., Tomanovic, S., Burazerovic, J., Takács, N., Görföl, T., Estók, P., Tu, V.T., Szőke, K., Fernández de Mera, I.G., De la Fuente, J. Takahashi, M., Yamauchi, T. és Takano, A.: **High degree of mitochondrial gene heterogeneity in the bat tick species *Ixodes vespertilionis*, *I. ariadnae* and *I. simplex* from Eurasia.** Parasite. Vector., 8. 457, 2015.

IF: 3,43

Kemenesi, G., Dallos, B., Görföl, T., Estók, P., Boldogh, S., Kurucz, K., Oldal, M., Marton, Sz., Bányai, K. és Jakab F.: **Genetic diversity and recombination within bufaviruses: detection of a novel strain in Hungarian bats,** Infect. Genet. Evol., 33. 288-292, 2015.

IF: 3,015

Drexler, J.F., Corman, V.M., Lukashev, A.N., van den Brand, J.M.A., Gmyl, A.P., Brünink, S., Rasche, A., Seggewiß, N., Feng, H., Leijten, L.M., Vallo, P., Kuiken, T., Dotzauer, A., Ulrich, R.G., Lemon, S.M., Drosten, C. és a Hepatovirus Ecology Consortium*: **Evolutionary origins of hepatitis A virus in small mammals,** Proc. Natl. Acad. Sci. U.S.A., 112. 15190-15195, 2015.

IF: 9,674

Kemenesi, G., Zhang, D., Marton, Sz., Dallos, B., Görföl, T., Estók, P., Boldogh, S., Kurucz, K., Oldal, M., Kutas, A., Bányai, K. és Jakab, F.: **Genetic characterization of a novel picornavirus detected in *Miniopterus schreibersii* bats,** J. Gen. Virol., 96. 815-821, 2015.

IF: 3,183

Tu, V.T., Csorba, G., Görföl, T. Arai, S., Son, N.T., Thanh, H.T. és Hasanin, A.: **Description of a new species of the genus *Aselliscus* (Chiroptera, Hipposideridae) from Vietnam.** Acta Chiropterol., 17. 233-254, 2015.

IF: 1,133

- Kemenesi, G., Dallos, B., Görföl, T., Boldogh, S., Estók, P., Kurucz, K., Kutas, A., Földes, F., Oldal, M., Németh, V., Martella, V., Bányai, K. és Jakab, F.: **Molecular survey of RNA viruses in Hungarian bats: discovering novel astroviruses, coronaviruses and caliciviruses**, Vector-borne Zoonot., 14. 846-855, 2014.
IF: 2,298
- Kemenesi, G., Dallos, B., Görföl, T., Boldog, S., Estók, P., Kurucz, K., Oldal, M., Németh, V., Madai, M., Bányai, K. és Jakab F.: **Novel European lineages of bat astroviruses identified in Hungary**, Acta Virol., 58. 95-98, 2014.
IF: 1,28
- Csorba, G., Chou, C.-H., Ruedi, M., Görföl, T., Motokawa, M., Wiantoro, S., Thong, V.D., Son, N.T., Lin, L.-K. és Furey, N.: **The reds and the yellows: a review of Asian *Chrysopteron Jentink, 1910* (Chiroptera: Vespertilionidae: *Myotis*)**, J. Mammal., 95. 663-678, 2014.
IF: 1,84
- Hornok, S., Kontschán, J., Kováts, D., Kovács, R., Angyal, D., Görföl, T., Polacsek, Z., Kalmár, Z. és Mihalca, A.D.: **Bat ticks revisited: *Ixodes ariadnae* sp. nov. and allopatric genotypes of *I. vespertilionis* in caves of Hungary**, Parasite. Vector., 7. 202, 2014.
IF: 3,43
- Voigt, C.C., Lehnert, L.S., Popa-Lisseanu, A.G., Ciechanowski, M., Estók, P., Gloza-Rausch, F., Görföl, T., Götttsche, M., Harrje, C., Hötzel, M., Teige, T., Wohlgemuth, R. és Kramer-Schadt, S.: **The trans-boundary importance of artificial bat hibernacula in managed European forests**, Biodivers. Conserv., 23. 617-631, 2014.
IF: 2,365
- Görföl, T., Máté, B., Gombkötő, P., Dobrosi, D., Hegyi, Z. és Boldogh, S.: **A denevérek fehérorr-tünetegyüttesét okozó gomba (*Geomyces destructans*) magyarországi előfordulása**, Magy. Állatorvosok, 135. 163-170, 2013.
IF: 0,185
- Wibbelt, G., Puechmaile, S.J., Ohlendorf, B., Mühldorfer, K., Bosch, T., Görföl, T., Passior, K., Kurth, A., Lacreman, D. és Forget, F.: **Skin lesions in**

- European hibernating bats associated with *Geomyces destructans*, the etiologic agent of white-nose syndrome**, PLoS ONE, 8. e74105, 2013.
IF: 4,411
- Popa-Lisseanu, A.G., Sörgel, K., Luckner, K., Wassenaar, L.I., Ibáñez, C., Kramer-Schadt, S., Ciechanowski, M., Görföl, T., Nierman, I., Beuneux, G., Myslajek, R.W., Juste, J., Fonderflick, J., Kelm, D. és Voigt, C.C.: **A triple-isotope approach to predict the breeding origins of European bats**, PLoS ONE, 7. e30388, 2012.
IF: 4,411
- Zsebők, S., Estók, P. és Görföl, T.: **Acoustic discrimination of *Pipistrellus kuhlii* and *Pipistrellus nathusii* (Chiroptera: Vespertilionidae) and its application to assess changes in species distribution**, Acta Zool. Acad. Sci. H., 58. 199-209, 2012.
IF: 0,474
- Puechmaille, S.J., Wibbelt, G., Korn, V., Fuller, H., Forget, F., Mühldorfer, K., Kurth, A., Bogdanowicz, W., Borel, C., Bosch, T., Cherezy, T., Drebet, M., Görföl, T., Haarsma, A.-J., Herhaus, F., Hallart, G., Hammer, M., Jungmann, C., Le Bris, Y., Lutsar, L., Masing, M., Mulkens, B., Passior, K., Starrach, M., Wojtaszewski, A., Zöphel, U. és Teeling, E.C.: **Pan-European distribution of white-nose syndrome fungus (*Geomyces destructans*) not associated with mass mortality**, PLoS ONE, 6. e19167, 2011.
IF: 4,411
- Görföl, T., Dombi, I. és Csorba, G.: **Revision of significant recent and early Holocene bat data from Hungary (Mammalia: Chiroptera)**, Annls. Hist.-Nat. Mus. Natn. Hung., 102. 205-210, 2010.
- Wibbelt, G., Kurth, A., Hellman, D., Weishaar, M., Barlow, A., Veith, M., Prüger, J., Görföl, T., Grosche, L., Bontadina, F., Zöphel, U., Seidl, H.-P., Cryan, P. és Blehert, D.: **White-nose syndrome fungus (*Geomyces destructans*) in bats, Europe**. Emerg. Infect. Dis., 16. 1237-1243, 2010.
IF: 6,859
- Görföl, T., Dombi, I., Boldogh, S. és Estók P.: **Going further South: new data on the breeding area of *Nyctalus noctula* (Schreber, 1774) in Central Europe**, Hystrix, 20. 37-44, 2009.
IF: 0,511

Köszönetnyilvánítás

Köszönöm témavezetőimnek, Csorba Gábornak és Harrach Balázsnak, valamint Benkő Máriának azt a sok segítséget, amit a dolgozat alapjául szolgáló kutatások során nyújtottak, illetve, hogy a vizsgálatokat mindkét kutatóhelyen (MTM és MTA ATK ÁOTI) ilyen barátságos környezetben végezhettem. Külön köszönöm Gábornak, hogy pályámat egyengeti és lehetővé tette, hogy álmom, az MTM Emlősgyűjteményének vezetése valóra váljon.

Köszönöm Dombi Imrének, Paulovics Péternek és Blaskovits Zoltánnak, hogy barátságukkal és támogatásukkal elindítottak a kutatóvá válás rögzös, ámde csodálatos útján.

Köszönöm a labormunkában a sok segítséget Vidovszky Mártonnak, Ballmann Mónikának, Papp Tibornak, Iva Škrinjarnak, Kaján Győzőnek, Tarján Zoltán Lászlónak, Böszörményi Kingának, Doszpoly Andornak és Marina Bidinnek (MTA ATK ÁOTI), valamint Márton Orsolyának, Tuschek Máriának és Krizsik Virágnak (MTM). Nagy köszönet illeti a PTE SzKK virológusait, különösen Kemenesi Gábort és Jakab Ferencet a sok segítségükért.

Köszönöm Estók Péternek, Kemenesi Gábornak, Vuong Tan Tunak, Alexandre Hassaninnak, Horváth Annának és még sok segítőnek, hogy a trópusi expedíciókon igazi társak voltak, még a sokszor nehéz terepi körülmények között is.

Köszönöm Paula Jenkins, Louise Tomsett és Roberto Portela-Miguez (BM[NH]), Paul Bates és Malcolm Peach (HZM), Nancy Simmons (AMNH), Chris Smeenk, Steven van der Mije és Wendy van Bohemen (RMNH), Maharadatunkamsi és Ibnu Maryanto (MZB), Frieder Mayer és Nora Lange (ZMB), Manuel Ruedi (Museum d'histoire naturelle, Geneva), Jean-Marc Pons (MNHN), Frank Zachos és Alexander Bibl (NHMW), Pipat Soisook és Chutamas Satasook (PSU), Nguyen Truong Son és Vu Dinh Thong (IEBR), S-I. Kawada és S. Shimoinaba (NSMT) segítségét a gyűjteményünkben található példányok rendelkezésre bocsátásáért.

Külön köszönet illeti Honfi Annát a denevéres rajzok kidolgozásáért.

A kutatásokat az OTKA NN107632 és K112440 pályázat, a „SYNTHESYS” projekt és a Tolna Megyei Természetvédelmi Alapítvány támogatása tette lehetővé.

Végül, de nem utolsósorban köszönöm családomnak, különösen Édesanyámnak, hogy ezen a hosszú úton mindig támogattak, és biztos háttérrel teremtettek ahhoz, hogy idáig elérjek, nélkülük ez nem lett volna lehetséges. Köszönöm Sulyok Kingának, hogy boldoggá és teljessé teszi életemet és hogy noszogott, hogy ez a munka elkészüljön...