

Szent István Egyetem
Állatorvos-tudományi Doktori Iskola

Új denevérfajok és denevér-vírusok keresése

PhD értekezés

Görföl Tamás

2016

Témavezetők:

.....
Prof. Dr. Harrach Balázs
MTA ATK Állatorvos-tudományi Intézet
témavezető

.....
Dr. Csorba Gábor
Magyar Természettudományi Múzeum
témavezető

Prof. Dr. Benkő Mária
MTA ATK Állatorvos-tudományi Intézet
témabizottság tagja

Dr. Boldogh Sándor
Aggteleki Nemzeti Park Igazgatóság
témabizottság tagja

Készült 8 példányban. Ez a(z) sz. példány.

.....
Görföl Tamás

Tartalomjegyzék

Rövidítések	5
Összefoglalás	7
Summary	8
1. Bevezetés	9
2. Irodalmi áttekintés	13
2.1. Denevérek	13
2.1.1. Az alpesidenevérek (<i>Hypsugo</i>) nemzetsége	13
2.1.2. A talppárnás-denevérek (<i>Glischropus</i>) nemzetsége	14
2.1.3. Az egérfülű-denevérek (<i>Myotis</i>) nemzetsége	15
2.2. Vírusok	17
2.2.1. Az adenovírusok általános jellemzése és taxonómiája	17
2.2.2. A denevérek mint vírusgazdák	19
2.2.3. Adenovírusok denevérekben	21
3. Célkitűzések	23
4. Anyag és módszer	24
4.1. Denevérek	24
4.1.1. Terepi vizsgálatok	24
4.1.2. Morfometria	24
4.1.3. Összehasonlító anyag	25
4.1.4. Statisztika	26
4.1.5. Genetika	27
4.1.6. Filogenetikai számítások	28
4.2. Vírusok	29
4.2.1. Minták eredete, mintavételezés	29
4.2.2. A minták feltárása, PCR és DNS szekvenálás	29
4.2.3. Adatok elemzése	31
5. Eredmények	32
5.1. Denevérek	32
5.1.1. A <i>Hypsugo dolichodon</i> n. sp. leírása	32
5.1.2. A <i>Glischropus aquilus</i> n. sp. leírása	41
5.1.3. A <i>Myotis montivagus</i> revíziója és a <i>Myotis indochinensis</i> n. sp. leírása ..	50

5.2. Vírusok	71
6. Következtetések.....	76
6.1. Denevérek.....	76
6.1.1. A <i>Hypsugo</i> -fajok változatossága.....	76
6.1.2. A <i>Glischropus</i> -fajok változatossága	76
6.1.3. A <i>Myotis montivagus</i> -fajcsoport változatossága.....	77
6.2. Vírusok	81
7. Új tudományos eredmények.....	85
8. Irodalom.....	86
9. A doktori kutatás eredményeinek közlései.....	104
9.1. Referált folyóiratokban megjelent közlemények.....	104
9.2. Ismeretterjesztő közlemények	104
9.3. Konferencia-közlemények.....	104
10. További publikációk.....	105
10.1. Referált folyóiratokban megjelent közlemények.....	105
11. Köszönetnyilvánítás	108

Rövidítések

Általános rövidítések

AdV	adenovírus	IUCN	Természetvédelmi Világszövetség (International Union for Conservation of Nature)
as	aminosav		
bp	bázispár		
CAdV	canin (kutya-) adenovírus	MERS	közel-keleti légzőszervi szindróma (Middle East Respiratory Syndrome)
COI	citokróm c oxidáz I		
cyt b	citokróm b		
DNS	dezoxiribonukleinsav	MTA	Magyar Tudományos Akadémia
EDSV	tojáshozam-csökkenés szindróma vírus (Egg Drop Syndrome Virus)	SARS	súlyos akut légzőszervi szindróma (Severe Acute Respiratory Syndrome)
HV	herpeszvírus		
ICTV	Nemzetközi Vírusrendszertani Bizottság (International Committee on Taxonomy of Viruses)	n. sp.	új faj (nova species)
		nt	nukleotid
		PCR	polimeráz láncreakció (polymerase chain reaction)
IgG	immunoglobulin	<i>pol</i>	DNS-polimeráz (gén)
		sp.	faj (species)
		tszfm.	tengerszint feletti magasság

Külső- és koponyamorfológiai bélyegek, méretek rövidítései

FA	alkarhossz (forearm)	CCL	a szemfog elülső szélé és a bütyöknyúlvány vége közötti távolság (condylo-caninus)
EAR	fülhossz (ear)		
HB	teljes testhossz (head + body)		
TAIL	farokhossz (tail)	PDW	szájpadláscsont mögötti (post-dental palate) szélesség
TIB	lábszárhossz (tibia)		
TH	hüvelykujjhossz (thumb)	RW	arcorr (rostrum) szélessége
HF	hátsó láb hossza (hind foot)	IOW	szemgödrök közötti (interorbitális) szélesség
GTL	teljes koponyahossz (greatest length of skull) metszőfogakkal együtt	ZYW	járomívek (zigoma) szélessége
		MAW	csecsnyúlványok (mastoid) külső szélé közötti szélesség
STL	teljes koponyahossz (skull total length) metszőfogak nélkül	BCW	agykoponya (braincase) szélessége

BCH	agykoponya (braincase) magassága	M vagy m	felső vagy alsó utózápfogak (molares)
AOB	szemgödör előtti (anteorbitális) híd szélesség	CCW	felső szemfogak (C) két külső széle közötti távolság
ML	állkapocs (mandibula) hossz	M3M3W	utolsó felső utózápfogak (M3)
CPH	koronanyúlvány (coronoid process) magassága	CP4L	két külső széle közötti távolság a felső szemfog (C) és utolsó előzápfog (P4) két külső széle közötti távolság
I vagy i	felső vagy alsó metszőfog (incisivus)		
C vagy c	felső vagy alsó szemfog (caninus)	CM3L cm3L	felső fogsor hossz alsó fogsor hossz
P vagy p	felső vagy alsó előzápfogak (premolares)		

Múzeumnevek rövidítései

AMNH	American Museum of Natural History, New York, Amerikai Egyesült Államok
BM(NH)	The Natural History Museum, London, Egyesült Királyság
BNHS	Bombay Natural History Society, Mumbai, India
CDZTU	Central Department of Zoology, Tribhuvan University, Katmandu, Nepál
EBD	Estación Biológica de Doñana, Sevilla, Spanyolország
HNHM	Magyar Természettudományi Múzeum, Budapest, Magyarország
HZM	Harrison Institute, Sevenoaks, Egyesült Királyság
IEBR	Institute of Ecology and Biological Resources, Hanoi, Vietnám
MHNG	Museum d'histoire naturelle, Genf, Svájc
MNHN	Muséum National d'Histoire Naturelle, Párizs, Franciaország
MZB	Museum Zoologicum Bogoriense, Bogor, Indonézia
NHMMW	Naturhistorisches Museum, Bécs, Ausztria
NSMT	National Museum of Nature and Science, Tokió, Japán
PSU	Prince of Songkla University Zoological Collection, Hat Yai, Thaiföld
RMNH	Naturalis, Leiden, Hollandia
ROM	Royal Ontario Museum, Toronto, Kanada
SMF	Forschungsinstitut und Natur-Museum Senckenberg, Frankfurt a. M., Németország
ZMA	Zoölogisch Museum, Amszterdam, Hollandia
ZMB	Museum für Naturkunde, Berlin, Németország
ZMMU	Zoological Museum of Moscow University, Moszkva, Oroszország
ZSI	Zoological Survey of India, Kalkutta, India.

Összefoglalás

A denevérek (Chiroptera) a fajokban egyik leggazdagabb és legváltozatosabb emlősrend. A világon mintegy 1300 fajuk fordul elő, de ez a szám folyamatosan növekszik az újfajta gyűjtési módszereknek, a molekuláris biológiai vizsgálatoknak és a taxonómiai revízióknak köszönhetően. A dolgozatban az óvilági trópusokon az elmúlt években gyűjtött denevérek integratív szisztematikai módszerekkel történt feldolgozásának egyes eredményei kerülnek bemutatásra.

Laoszi és vietnami példányok alapján ismertetésre kerül a *Hypsugo dolichodon* nevű új faj. A taxont egy 2010-ben megjelent genetikai munkában már megemlítették, de formális leírása, a közelrokon fajok típuspéldányaival való összehasonlítása további vizsgálatokat igényelt. A 2011-es év folyamán a szumátrai Bukit Barisan Selatan Nemzeti Parkban egy tudományra új, *Glischropus* nemzetségbe tartozó denevér példányát fogták meg. A nemzetségbe tartozó összes többi fajjal összevetve a denevér külső- és koponya-, valamint fogazati bélyegekben is eltér a többitől, ezért *Glischropus aquilus* néven tudományra új fajként került leírásra. A példány citokróm c oxidáz I (COI) szekvenciájának meghatározásával sikerült a nemzetség filogenetikai viszonyait is feltérképezni. A genus tagjainak meghatározását a jövőben a dolgozatban közölt határozókulcs segíti. A *Myotis montivagus* fajcsoportba tartozó denevéreket a korábbi munkákban csupán alfajokként különítették el, de elterjedésük és jellemző bélyegeik nagyrészt tisztázatlanok maradtak. Koponya-, valamint fogazati bélyegek és méretek alapján a négy alfajt a szerző faji rangra emelte. A csoport szisztematikai revíziója lehetővé tette egy Vietnámban gyűjtött új taxon leírását is, *Myotis indochinensis* néven.

Az embert is megbetegítő vírusok mellett a denevérekben igen nagy számban egyéb vírusok is előfordulnak, többek között adenovírusok (AdV-ok) is, melyek vizsgálata további felhasználásuk szempontjából (pl. vektorok) is fontos. Négy országból (Namíbia, Kongói Demokratikus Köztársaság, Mexikó és Vietnam) származó minták kerültek elemzésre, melyek közül az utóbbi három országból származóakat a szerző gyűjtötte. A 9 denevércsalád 32 nemzetségébe tartozó példányoktól gyűjtött 142 db guanó- és 14 db tamponmintából 15 volt pozitív, melyekből 14 új, eddig korábban nem ismert AdV-t sikerült kimutatni. A három különböző kontinensen tapasztalt prevalencia hasonló volt (~10%), geográfiai eltérések nem figyelhetők meg. A vírusok filogenetikai fáján a repülőkutya AdV-ai ősibbnek bizonyultak, és a különböző denevércsaládok AdV-ai aránylag jól csoportosultak, de nem alkottak monofiletikus egységet. Korábbi vizsgálatokhoz hasonlóan a canin AdV-ok, az equin AdV-1, valamint a bűzös borzról és a törpe selyemmajomból kimutatott AdV-ok is a denevér-AdV-ok közé ékelődtek, de feltételezhető a kaliforniai oroszlánfóka-AdV, sőt a bovin AdV-10-nek is a denevér- (repülőkutya-) AdV eredete.

Summary

Bats are one of the most diverse groups of mammals. Recently there are about 1300 bat species, but the number is continuously increasing due to new collecting methods, molecular biological approaches and taxonomic revisions. In the present study, the results of the integrative taxonomic investigations of some groups of Old World tropical bats are presented.

Based on specimens from Lao People's Democratic Republic and Vietnam, a new *Hypsugo* taxon, namely *Hypsugo dolichodon* was described. The existence of the species was already indicated in a 2010 article about the barcoding of Southeast Asian bats, but a lot of work had to be done to compare the specimens with type specimens of other related species and to formally describe them. In the year 2011 in Bukit Barisan Selatan National Park, Sumatra, Indonesia a *Glischropus* species new to science was captured. When compared with all other species of the group, it differed significantly both in external and craniodental traits; hence, it was described as a new species, *Glischropus aquilus*. The phylogenetic relationships of the species was determined by sequencing the cytochrome b gene. For the easier determination of *Glischropus* species, an identification key was also constructed. *Myotis montivagus* sensu lato was traditionally divided into four subspecies, but their distribution, distinguishing characters and taxonomic status was not unambiguously clarified. Based on craniodental and external differences, the subspecies were elevated to species rank. The systematic review of the group made it possible to describe a new species from Vietnam, which was named as *Myotis indochinensis*.

Beside viruses that are lethal to humans, there are many other viruses in bats, for example adenoviruses (AdV). The study of the evolution of these viruses is important to be able to use them for other purposes, for example as vectors in the human clinical practice. Bat samples from Namibia, the Democratic Republic of the Congo, Mexico and Vietnam were investigated during this study. The samples from the latter three countries were collected by the author himself. Altogether 14 new bat AdVs were found in 142 guano and 14 swab samples that were originated from 9 bat families and 32 genuses. The prevalence was nearly the same (~10%) in the case of all three continents, geographic difference was not observed. On the phylogenetic tree of the viruses, the ones originated from bats grouped together, however they were not monophyletic. According to earlier works and this recent study, the canin AdVs, the equin AdV-1 and other AdVs are close to different groups of bat AdVs. The (fruit)bat AdV origin of the bovin AdV-10 was also presumed.

1. Bevezetés

A denevérek (Chiroptera) a rágcsálók (Rodentia) után a fajokban leggazdagabb és az egyik legváltozatosabb emlősrend. A világon mintegy 1300 fajuk fordul elő (Tsang és mtsai. 2015), de ez a szám folyamatosan növekszik az újfajta gyűjtési módszereknek, a molekuláris biológiai vizsgálatoknak és a taxonómiai revízióknak köszönhetően. A denevérek rendje két csoportra osztható, a repülőkutya (Pteropodidae) és pl. a patkósdenevéreket (Rhinolophidae) magába foglaló Yinpterochiroptera alrendre és a többi, köztük a legnépesebb családot, a simaorrú-denevéreket (Vespertilionidae) is tartalmazó Yangochiroptera alrendre (Teeling és mtsai. 2005). 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 tevékenységük miatt pótolhatatlanok (Kunz és mtsai. 2011).

A denevérfajok száma az új fajok leírásának és a revíziós munkáknak (pl. alfajok faji rangra emelése) következtében folyamatosan növekszik (pl. Csorba és mtsai. 2011, Francis és Eger 2012, Csorba és mtsai. 2014, Görföl és mtsai. 2014, Csorba és mtsai. 2015). Néhány esetben sor kerülhet két vagy több taxon szinonimizálására is, mely során bebizonyosodik, hogy egy-egy korábban különbözőnek vélt taxon valójában megegyezik. Új fajok leírása nem csak a távoli tájakon való gyűjtések, hanem az akár több száz éve múzeumi gyűjteményekben őrzött példányok revíziójának eredménye is lehet. Elsősorban az újonnan gyűjtött anyagok rendszertani besorolása során van nagy segítségére a kutatóknak a ma már a mindennapi gyakorlatban is alkalmazott filogenetika. Az utóbbi egy évtizedben jelentős növekedésen ment keresztül az ún. „Barcoding of Life” projekt, mely minden egyes élőlényt szeretne besorolni rendszertani kategóriákba a citokróm c oxidáz I (COI) gén alapján. Ez a projekt elősegíti az új taxonok felismerését és a morfológiailag nehezen meghatározható fajok DNS szekvencia alapján való elkülönítését is. Több régió denevéreit is érintette a projekt, így pl. Délkelet-Ázsiát (Francis és mtsai. 2010) vagy az újvilági trópusokat (Clare és mtsai. 2007).

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. A nagy távolságokkal együtt járó utazások költségei mellett nagy problémát jelent a – jellemzően a világ kevésbé fejlett országaiban található – múzeumok körülményes látogathatósága, a felelős muzeológusok elérhetetlensége. Ez a „szétszórtság” magyarázza azt is, hogy számos taxon csak több év vagy évtized után kerül leírásra, csak

ennyi idő alatt sikerül az amúgy általában csak helyben vizsgálható típuspéldányok vizsgálata. Problémát jelent még az eredeti leírások „szűkszavúsága”, alkalmatlansága a később leírt taxonokkal való egybevetésre, illetve a típuspéldányok sokszor igen rossz állapota (törött koponya, elszíneződött, kifakult bunda stb.) (Tsang és mtsai. 2015).

A taxonómiai munkákban nagyon fontos szerepe van a fogazati bélyegeknél, ám alkalmazásuk körültekintést igényel. Ezek a bélyegek lehetnek többek között a fogak egymáshoz viszonyított mérete, elhelyezkedése, a rajtuk lévő csúcsok fejlettsége stb., melyek fajon belül kismértékben változhatnak. Különösen szembetűnő ez az egy helyről származó nagyobb sorozatok vizsgálata esetén. Bár egyrészt a taxonómiai gyakorlat alapján lehet tudni, hogy milyen különbségek számítanak ténylegesen faji szintű eltérésnek és nem csak a fajon belüli változatosság megnyilvánulásának, a jelenlegi gyakorlat szerint egy példány alapján csak akkor írunk le új fajt, ha más, pl. genetikai információk is egyértelműen alátámasztják a morfológiai eltéréseket.

Sokszor megfélekedünk arról, hogy mennyire alapvető minden szupraindividuális kutatás során a megfelelő taxonómiai háttér. A trópusokon tapasztalható hatalmas diverzitás, az egymáshoz nagyon hasonló, sok esetben kriptikus fajok meghatározása speciális tudást igényel, mely sok esetben nem helyettesíthető genetikai módszerekkel sem (Tsang és mtsai. 2015). 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 családja a denevérek legnépesebb csoportja. Képviselőik az Antarktist kivéve minden kontinensen megtalálhatóak, a legtöbb közjük tartozó faj elsősorban rovarévi. A családban több olyan nemzetség (pl. *Myotis*, *Pipistrellus*) is megtalálható, melyek az Ó- és az Újvilágban egyaránt előfordulnak. Ide soroljuk Magyarország denevéreinek többségét is. 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 denevérekkel kapcsolatos zoonózisok közül hosszú ideig csak a veszettség jelentette veszélyt tartották számon, azonban az utóbbi két évtizedben egyre több, humán szempontból is fontos vírusról derült ki, hogy rezervoárjaik denevérek is lehetnek (pl. Ebola, SARS- és MERS coronavirus, Nipah és Hendra vírusok) (pl. Calisher és mtsai. 2006, Halpin és mtsai. 2007, Luis és mtsai. 2013). A denevérek így 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.

Az AdV-ok duplaszálú DNS-sel rendelkező, közepes méretű, ikozaéder alakú, burok nélküli vírusok (Harrach 2008). Emberi mandula szövetéből izolálták őket először, így erről kapták a nevüket (görögül „aden”, „adenos” mandulát jelent). Képviselőiket eddig csak gerincesekből mutatták ki, a törzs mind az öt osztályából jelezték előfordulásukat (Harrach és mtsai. 2011). A családba tartozó vírusok általában csak egy vagy pedig néhány, közelrokon fajt fertőznek. Az esetek többségében egészséges gazdában nem okoznak tüneteket, másodlagos kórokozók fiatal vagy más fertőzés miatt legyengült egyedekben. Az állatokat fertőző AdV-ok emberre való veszélyessége egyelőre nem bizonyított, bár vizsgálják a majmok egyes adenovírusainak emberre történő gazdaváltását (Chen és mtsai. 2011, Benkő és mtsai. 2014). A humán adenovírusoknak több mint 50 típusát ismerjük. Ezek leggyakrabban légzőszervi megbetegedéseket okozhatnak, de a szerotípustól függően hasmenést, kötőhártya-gyulladást, vérzéses cystitist és idegrendszeri tüneteket is kiválhatnak. Az újszülöttkori heveny hasmenés gyakori betegség és a kiszáradás, illetve a testsúlyvesztés következtében komoly veszélyt jelent a csecsemőkre (Benkő 2008).

Állatokból több olyan AdV-t is kimutattak, melyek önmagukban, elsődleges kórokozóként is komoly, esetenként letális betegséget okozhatnak. Számos gazdaságilag is fontos állatfajt érinthetnek ezek. Ilyenek a tojáshozam csökkenés szindrómát okozó kacsa-AdV-1 (EDSV, duck AdV-1) (Hess és mtsai. 1997), a pulykák vérzéses bélgyulladását és a fácánok márványláb-betegségét okozó pulyka-AdV-3 (THEV, TAdV-3) (Palya és mtsai. 2007), valamint az amerikai öszvérszarvasokban (*Odocoileus hemionus*) letális érgyulladást okozó AdV (OdAdV-1) (Zakhartchouk és mtsai. 2002). Kedvenc állatoknál jelentősek a kutyák májgyulladását okozó canin AdV-1 (CAdV-1) és a légzőszervi megbetegedésüket (kennel köhögés) okozó canin AdV-2 (CAdV-2). A fenti példák is mutatják, hogy az AdV-ok állatorvosi és gazdasági szempontból is fontosak lehetnek, de jelentőségük nem csak ebben rejlik. A molekuláris biológiában modell szervezetekként használják őket, olyan fontos folyamatokat értettek meg tanulmányozásuk révén, mint pl. a splicing az eukariótáknál. Az AdV-ok ígéretes génterápiás és vakcina vektorok is lehetnek (pl. Ramping és mtsai. 2015). A fent említett általában szigorú gazdaspecificitásuk és a jelentős számú gazdaszervezet miatt fontos alanyai a vírusevolúció tanulmányozásának is (Benkő és Harrach 2003).

A molekuláris biológiai módszerek fejlődése a vírusok kimutatásának és jellemzésének a lehetőségeit is nagyon megváltoztatta, így pl. a PCR és a teljes genom szekvenálás elterjedése is jelentős előrelépéseket hozott (Hess és mtsai. 1999, Jiang és mtsai. 1999, Meulemans és mtsai. 2001, Wellehan és mtsai. 2004, Hanson és mtsai. 2006). Az új és egyre jobban tökéletesített módszerek segítségével már kis mennyiségű mintából is igazolható egy-egy vírus jelenléte. A viszonylag egyszerűen és általánosan alkalmazható módszerek elterjedése az állatorvosi diagnosztikai eljárásokat is forradalmasította, gyorsabbak és pontosabbak lettek. A legtöbb víruscsoport, így az AdV-ok esetében is

rendelkezésre állnak olyan PCR alapú módszerek, amelyekkel az eddig ismeretlen vírusok jelenlétét is ki tudjuk mutatni. A Wellehan és mtsai. (2004) által kifejlesztett kétkörös (nested) PCR-rel, az AdV-ok jól megőrzött DNS-polimeráz génjének részleges amplifikációján alapuló módszerrel mind az öt AdV nemzetség képviselőit ki lehet mutatni.

Az MTA Agrártudományi Kutatóközpont Állatorvos-tudományi Intézetében működő Összehasonlító Virologia témacsoport az utóbbi időben több AdV és HV jelenlétét igazolta denevérekből (Jánoska és mtsai. 2011, Vidovszky és Boldogh 2011, Kohl és mtsai. 2012). A korábbi vizsgálatok alapján tapasztalt magas prevalencia és a denevér-adenovírusok esetében is meglévő gazdaspecificitás alkalmassá teszi őket arra, hogy a denevérek és AdV-ok koevolúcióját tanulmányozzuk. Tovább növeli e vírusok vizsgálatának jelentőségét az, hogy valószínűleg előfordult már denevérekről történt gazdaváltás. Az adenovírusok filogenetikája, valamint a teljes genomszekvenciával jellemzett denevér-adenovírusok (denevér-AdV-2, denevér-AdV-3) genomszerveződése és a két CAdV legvariábilisabb régióiban (a korai gének E3 és E4 régiójában) található homológ gének megléte alapján feltételezték a CAdV-ok denevér-AdV eredetét (Jánoska és mtsai. 2011, Kohl és mtsai. 2012). A CAdV-1 patogenitása feltehetően azért olyan magas, mert még nem adaptálódott az új gazdához (Kohl és mtsai. 2012). A vizsgálatok során kapott információk segítségünkre lehetnek a gazdaváltások hátterének megvilágításában.

Az Észak-Amerikában denevérek millióit elpusztító gombafertőzés, a fehér-orr tünetegyüttes (WNS) (Blehert és mtsai. 2009), jó példa rá, hogy mennyire fontos a jelenleg nem patogén, de potenciálisan azzá váló kórokozók vizsgálata. A betegséget okozó gomba (*Pseudogymnoascus destructans*) valószínűleg emberi közvetítéssel, Európából került át az Újvilágba, és ott rendkívül nagy arányban okoz letális fertőzést (Leopardi és mtsai. 2015). Európa számos országában előfordul – köztük Magyarországon is –, de a célirányos keresés ellenére sem találtak elpusztult denevér egyedeket (Wibbelt és mtsai. 2010). Az európai denevérek valószínűleg hosszabb ideje együtt fejlődtek a gombával (koevolúció), és ezért rezisztencia alakult ki bennük (Puechmaile és mtsai. 2011).

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 a későbbiekben részletezett módokon 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, nem feltétlenül igényelnek hűtést, mely a nehéz terepi körülmények között nehezen kivitelezhető.

2. Irodalmi áttekintés

2.1. Denevérek

2.1.1. Az alpesidenevérek (*Hypsugo*) nemzetsége

A külső megjelenés és a fogképletek (2123/3123) hasonlósága alapján a *Hypsugo* csoport tagjait sokszor a törpedenevérek (*Pipistrellus*) nemzetségébe sorolták, bár általában alnemként elkülönítették a többi *Pipistrellus*-tól (Tate 1942, Ellerman és Morrison-Scott 1951, Corbet és Hill 1992, Koopman 1994, Bates és Harrison 1997). Egy viszonylag friss, az afrikai denevérekről szóló összefoglaló munkában is a *Pipistrellus* alá sorolták a *Hypsugo*-kat (a rokon *Neoromicia*-val együtt), mondván: „külső bélyegek alapján nem lehetséges e nemzetségek a *Pipistrellus* (sensu stricto) genustól való elkülönítése” (Happold és Happold 2013). Ezzel szemben több olyan külső bélyeget ismerünk, melyek alapján a két taxon különválasztható (Topál 1969, Horáček és Hanák 1986, Borisenko és Kruskop 2003, Kruskop 2013). Horáček és Hanák (1986) több pénisz-, péniszcsont- és fogazati elkülönítő bélyeget sorol fel, és következetesen nemzetségszinten választja szét a két csoportot. Az ő eredményeiket támasztják alá a kariológiai- (Volleth és Heller 1994, Volleth és mtsai. 2001), izoenzim- (Ruedi és Arlettaz 1991), valamint genetikai vizsgálatok (Roehrs és mtsai. 2010) is. Néhány ezek közül azt is megállapította, hogy a *Hypsugo* viszonylag távol áll a *Pipistrellus* genustól. Simmons (2005) szerint a két nemzetség két külön tribusba tartozik a Vespertilioninae alcsaládon belül (Vespertilionini és Pipistrellini), bár az ott felvázolt tribushatárok helyességét Roehrs és mtsai. (2010) eredményei nem teljesen támasztják alá.

Ugyan formálisan nem osztották fel a *Hypsugo* nemzetséget, egyes szerzők bevezettek különböző „csoportokat”. Corbet és Hill (1992) az indomaláj *Hypsugo*-t (melyet a *Pipistrellus* egy alnemének tartott) két csoportra osztotta, „*savii*-csoport”-ra (négy alcsoporttal) és „*stenopterus*-csoport”-ra. A *H. pulveratus* általában egy önálló csoportot alkotott a „*savii*-csoport”-on belül (Hill és Harrison 1987; Corbet és Hill 1992), melyet fekete vagy majdnem fekete fülek, pofa, illetve vitorlák; nagy (legalább az I3 bazális területének 2/3-a) és laterális nézetben látható P2, valamint nagyon sekély vagy hiányzó alsó-nyakszirtrcsonti bemélyedés jellemez. Bár a genetikai eredmények nem támasztják alá egyértelműen a „*pulveratus*-alcsoport” önállóságát, az ilyen, morfológiai alapú csoportosítás praktikus lehet a többi *Hypsugo* fajtól való terepi elkülönítés során.

Francis és mtsai. (2010) átfogó barcoding munkájában „*Hypsugo* CMF sp.A” néven olyan COI szekvenciákat közölnek, melyek egy Laoszban és Vietnámban gyűjtött leíratlan taxonhoz tartoznak. A szekvencia-távolságok alapján egyértelműen megállapítható volt, hogy új fajról van szó, a *H. pulveratus*-hoz hasonló faj formális leírásához többek között a londoni Természettudományi Múzeum típusanyagának tüzetes átvizsgálására volt szükség.

2.1.2. A talppárnás-denevérek (*Glischropus*) nemzetsége

Hüvelykujjon és talpon található párnák több, egymással nem közeli rokonságban álló délkelet-ázsiai simaorrú-denevér nemzetségben is előfordulnak, így az *Eudiscopus*, a *Tylonycteris* és a *Glischropus* genusnál, illetve a *Hesperoptenus* és a *Myotis* nemzetségek egy-egy fajánál. Külső megjelenés (köztük a fül és a fülfedő alakja, a pofamirigyek, a sarkantyú és sarkantyúkaréj különbségei) (Csorba 2011), fogazati bélyegek (fogképlet: 2123/3123) (Tate 1942, Menu 1985), kromoszómastruktúra (Volleth és mtsai. 2001) és genetikai különbségek (Francis és mtsai. 2010) alapján a *Glischropus* nemzetség a *Pipistrellus*-okhoz áll közel és a *Pipistrellini* tribusba sorolandó (Simmons 2005). A *Glischropus*-ok és *Pipistrellus*-ok közötti fő különbségek a *Glischropus* fajok hüvelykujján és lábuk talpán megfigyelhető hússzínű párnák, illetve a kifelé irányuló bemélyedés a hátsó felső metszőfogakon (Tate 1942, Corbet és Hill 1992, Koopman 1994, Kruskop 2013). A megnagyobbodott párnák a szálláshely-választással lehetnek összefüggésben, a legtöbb példányt bambuszerdők közelében fogták (Lekagul és McNeely 1977, Csorba 2011, Kruskop 2013), de találtak a bambusz üreges szárában megbúvó állatokat is (Chasen 1939, Kofron 1994).

A *G. bucephalus* leírásáig két *Glischropus* fajról volt tudomásunk az infomaláj régióból – a széles körben elterjedt *G. tylopus*-ról és a csak Jáván előforduló *G. javanus*-ról. A múzeumokban található gyűjteményi anyag tüzetes vizsgálata során kiderült, hogy a fontos zoogeográfiai barrierként ismert Kra-szorostól északra lévő *G. tylopus* példányok valójában egy új faj, a *G. bucephalus* képviselői. A példányok vizsgálata arra is rávilágított, hogy a *G. javanus*-nak csak a holotípusa ismert, a többi annak vélt példány pedig valójában *G. tylopus* vagy éppen *Hypsugo* (Csorba 2011). A Matschie (1901) leírása alapján *Glischropus* nemzetségbe besorolt *batjanus* pedig a *G. tylopus* szinonimjának bizonyult (Tate 1942, Csorba 2011). A *G. bucephalus* Csorba, 2011 faj leírása után megvizsgált, a ZMB gyűjteményében található *batjanus* holotípus és a három topotípus is ezt a feltételezést bizonyította, ezért jelenleg három faj tartozik a *Glischropus* genusba: a *G. tylopus*, a *G. javanus* és a 2011-ben leírt *G. bucephalus*.

A szumátrai Bukit Barisan Selatan Nemzeti Parkban végzett intenzív denevérfelmérő munka során kutatók egy eddig ismeretlen *Glischropus* faj példányát fogták be (Huang és mtsai. 2014). Leírásuk alapján a példány leginkább a Maláj-félszigeten lévő Kra-szorostól északra lévő területeken előforduló *Glischropus bucephalus*-hoz hasonlít, de taxonómiai hovatartozásának meghatározásához genetikai információkra, koponyamorfológiai és fogazati bélyegek tanulmányozására van szükség. A dolgozatban ennek a tudományra új denevérfajnak a leírását közöljük.

2.1.3. Az egérfülű-denevérek (*Myotis*) nemzetsége

A *Myotis* a denevérek rendjének legfajgazdagabb és legelterjedtebb nemzetsége. Tate (1941) hét alnemre bontotta a genust (*Selysius*, *Isotus*, *Paramyotis*, *Chrysopteron*, *Myotis*, *Leuconoe* és *Rickettia*). Findley (1972) a külső bélyegeken alapuló numerikus taxonómiai munkájában csak hármat ismert fel (*Myotis*, *Selysius* és *Leuconoe*). Az indomaláj régióban ez a három és a *Chrysopteron* szerepel alnemekként több összefoglaló munkában is (Corbet és Hill 1992, Koopman 1994, Francis 2008). Filogenetikai vizsgálatok azonban azt bizonyították, hogy ezek a széles körben „használt” alnemek parafiletikus csoportok és a hasonló morfológiai bélyegek csak a konvergens evolúció során alakultak ki a különböző ökológiai szerepekre (pl. a víz felett vadászó fajoknak nagy lába stb.) (Ruedi és Mayer 2001, Kawai és mtsai. 2003, Stadelmann és mtsai. 2004a, 2004b, 2007, Francis és mtsai. 2010, Ruedi és mtsai. 2013). Jelenleg a *Chrysopteron* az egyetlen elfogadott alnem (Csorba és mtsai. 2014).

A *M. montivagus*-t Dobson írta le Kína Jünnan tartományából (Dobson 1874) és viszonylag kis méret (FA 39,2-41,5 mm), kis lábfej, kiszorult középső felső premoláris (P3, a fogak számozása a redukció nélküli fogazatban elfoglalt sorrendjük alapján történik) és a fogsorban (fogképlet: 21[2-3]3/31[2-3]3) elhelyezkedő középső alsó premoláris (p3) jellemzi. Négy alfaját ismerik jelenleg. Wroughton és Ryley (1913) írta le a *M. peytoni* (al)fajt az indiai Kanarából a másik két ott előforduló „kislábú” *Myotis*-nál – a *M. mystanicus*-nál és a *M. nipalensis*-nél – nagyobb méretei alapján. Thomas (1916) a malajziai *M. peytoni*-kat *federatus* néven alfajként írta le a kisebb méretű alkar, kézközépcsontok és hátsó láb alapján. Hill (1962) fogazati bélyegek alapján mind a *M. peytoni*-t, mind a *M. peytoni federatus*-t szinonimizálta az általa a *Selysius* alnembe sorolt *M. montivagus*-szal. A két korábbi taxon alfaji rangot kapott. Hill és Francis (1984) egy újabb alfajt, a *M. montivagus borneoensis*-t írta le Borneóról. A két szerző azt is megemlíti, hogy ez utóbbi alfaj a legnagyobb, míg a Dél-Kínából és Észak-Mianmarból származó törzsalak a legkisebb a négy közül.

A *M. annectans*-t eredetileg a *Pipistrellus* nemzetség tagjaként írták le (Dobson 1871) a hiányzó felső és alsó középső premolárisok miatt, de később átsorolták a *Myotis* genusba (Topál 1970). Topál (1970) a Zoological Survey of India gyűjteményében (ZSI, Kalkutta) lévő *M. annectans* holotípus és a *M. primula* Thomas, 1920 típus vizsgálatának eredményeként utóbbit szinonimizálta a *M. annectans*-szal. Bár a *M. annectans*-szal ellentétben a *M. primula* típus fogazatában mindhárom alsó és felső premoláris megtalálható, a középső premoláris megléte vagy hiánya a fajon belül változhat, ezért nem diagnosztikus bélyeg. Ezt támasztja alá pl. a HNHM 2005.82.8. leltári számú kambodzsai példány is, melynek felső középső premolárisa megvan, de az alsó középső premolárisa hiányzik. Hill és Thonglongya (1972) szintén részletes leírással szolgálnak egy *M. annectans* példányról, melyet a Thai National

Reference Collection-ben tárolnak és ezt a példányt is összehasonlították a *M. primula* holotípusával, melyet szinonimnak tartottak. Mindezek ellenére a *M. annectans* és a *M. montivagus* külön faji státuszát egyes szerzők a *M. montivagus* nagy intraspecifikus variabilitása, illetve az ismert példányok csekély száma miatt megkérdőjelezték (Borisenko és Kruskop 2003).

A *montivagus*, *peytoni*, *federatus* és *primula* taxonok (de az *annectans* nem) szerepelnek Findley (1972) numerikus taxonómiai munkájában. Ő a *primula*-t a *Selysius* alnem *muricola*-csoportjába, a *montivagus*-t a *montivagus*-csoportba, míg a *peytoni*-t a *federatus*-szal együtt a *peytoni*-csoportba sorolta. A két utóbbi csoportot a *Leuconoe* alnem alcsoportjainak tartotta. A *montivagus*-t és a *peytoni*-t két egymástól távoli taxonnak vélte, továbbá megjegyezte, hogy „a Hill (1962) által javasolt *peytoni* és *montivagus* társítás nem kellőképpen alátámasztott”.

A *Myotis montivagus* alfajok típuspéldányainak kritikus koponyamorfológiai és fogazati vizsgálatával, valamint többváltozós statisztikai módszerekkel sikerült ezeket az alfajokat faji rangra emelni. A dolgozatban az összes fajról szerepel koponyarajz, valamint a csoporthoz morfológiailag közel álló *Myotis annectans*-ról és a négy új fajról kiegészített diagnózist is közlünk. A határozást segítő egy karaktermátrix is szerepel a dolgozatban.

A *Myotis montivagus* fajcsoport revíziója kapcsán tüzetesebben megvizsgáltunk egy Vietnámból származó gyűjteményi anyagot, és 13 viszonylag nagyméretű *Myotis* példányt találtunk, melyek eddig még ismeretlenek voltak a tudomány számára. Genetikai és morfológiai vizsgálatok alapján a példányok a *Myotis montivagus* fajcsoportba állnak a legközelebb és megegyeznek a Francis és mtsai. (2010) által „*Myotis montivagus*” néven közölt állatokkal. A viszonylag jól definiálható morfológiai és genetikai különbségek alapján ezt a taxont is tudományra új fajként írtuk le. A csoportban található, igen nehezen határozható közepes és nagyméretű, de kislábú *Myotis*-fajok elkülönítésére egy határozókulcsot is összeállítottunk.

2.2. Vírusok

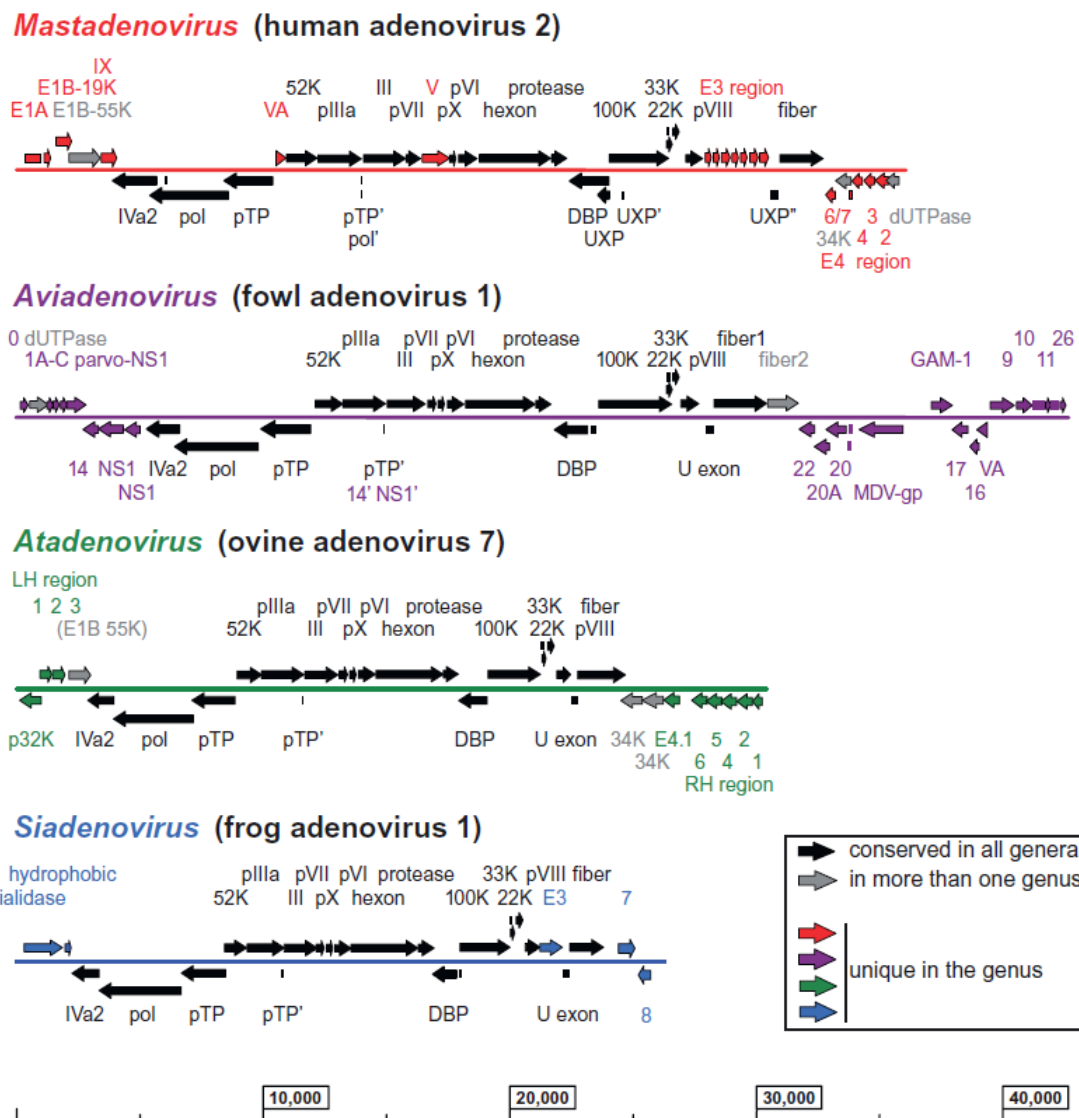
2.2.1. Az adenovírusok általános jellemzése és taxonómiája

Az *Adenoviridae* családba az ICTV által elfogadott öt nemzetség (*Mastadenovirus*, *Aviadenovirus*, *Siadenovirus*, *Atadenovirus* és *Ichtadenovirus*) tartozik (Harrach 2008, Harrach és mtsai. 2011). Az öt nemzetségből kettőben találhatóak emlős gazdából kimutatott adenovírusok (*Mast-* és *Atadenovirus*) és csak egyben (*Mastadenovirus*) denevér-adenovírusok. Az *Aviadenovirus* nemzetség kizárólag madár-adenovírusokat foglal magába (Harrach és Kaján 2011). A siadenovírusokat eddig kétélűekből, madarakból (Davison és Harrach 2011, Kovács és Benkő 2011), valamint teknősből (Rivera és mtsai. 2009) mutatták ki. A legutolsónak elfogadott *Ichtadenovirus* nemzetség egyetlen tagja a fehértek (*Acipenser transmontanus*) adenovirusa (Kovács és mtsai. 2003, Benkő és Doszpoly 2011). Csak emlős-adenovírusok találhatóak a *Mastadenovirus* nemzetségben (Mei és mtsai. 2011), ide tartoznak a denevér-adenovírusok is (Li és mtsai. 2010b, Kohl és mtsai. 2012). Az atadenovírusoknak (Benkő és Harrach 1998) a madarak (Harrach és mtsai. 1997) és a pikkelyes hüllők (Harrach 2000, Benkő és mtsai. 2002, Wellehan és mtsai. 2004, Papp és mtsai. 2009) mellett kérődzők (Dán és mtsai. 1997) és erszényes emlősök (Thomson és mtsai. 2002) is gazdái lehetnek. Farkas és Gál (2009), illetve Doszpoly és mtsai. (2013) szárazföldi teknősök különböző fajaiban mutattak ki adenovírusokat, melyek egy hatodik, az ún. *Testadenovirus* genus képviselőinek tűnnek.

A koevolúciós elmélet szerint az AdV-ok együtt evolválódtak a gazdafajaikkal, fejlődési vonalaik elágazásai meglehetősen szorosan követték azok evolúcióját (Benkő és Harrach 2003). Feltételezések szerint az ichtadenovírusok hal-, az aviadenovírusok madár-, a mastadenovírusok pedig emlős-eredetűek. Nagy valószínűséggel az atadenovírusok a pikkelyes hüllőkkel (a kígyókkal és gyíkokkal) együtt fejlődött vonal, míg a siadenovírusok eredetét eddig nem sikerült kideríteni. Gazdaváltások következtében a *Si-* és *Atadenovirus* nemzetség tagjai az eredeti gazdákétól eltérő gerinces osztályok tagjaiban is előfordulnak, a siadenovírusok madarakban, északi leopárdbékában (*Rana pipiens*) és Forsten teknősében (*Indotestudo forsteni*), az atadenovírusok szintén madarakban, valamint kígyókban és gyíkokban, kérődzőkben és a közönséges rókakuzuban (*Trichosurus vulpecula*).

Kezdetben az AdV-fertőzöttség kimutatását szerológiai vizsgálatokkal végezték. Ez a módszer alkalmas volt arra, hogy a *Mast-* és az *Aviadenovirus* nemzetség tagjait elkülönítsék egymástól. Az igazi áttörést a szekvencia alapú vizsgálatok jelentették. A vírusok szekvencia analízisével nyilvánvalóvá vált, hogy az AdV-ok családja kettőnél több nemzetségre tagolódik (Harrach és mtsai. 1997). 2002-ben az ICTV elfogadta a magyar javaslatot az *Atadenovirus* (Benkő és Harrach 1998) és a *Siadenovirus* (Davison és Harrach 2002) nemzetségek létrehozására (Benkő és mtsai. 2005). Az új nemzetségek megalkotását – melyek nagyon különböző gazdaállatok vírusait foglalják magukba – a különleges,

nemzetségen belül egységes genomszerveződés, sajátos szekvencia részletek, valamint filogenetikai számítások eredményei indokolták és támasztják alá (1. ábra).



1. ábra. A Mast-, Avi-, At- és Siadenovirus nemzetségek képviselőinek genomszerveződése (Harrach és mtsai. 2011 alapján).

Filogenetikai számítások alapján bizonyítottá vált, hogy az atadenovírusok – melyek genomjára nagymértékű A+T (adenin és timin szerves bázisok) gazdagság jellemző – legalább akkora evolúciós távolságra vannak a mastadenovírusoktól, mint az aviadenovírusok. A kacsza 1-es típusú AdV-a (EDSV), a régen „2. alcsoport-beli” szarvasmarha-AdV-oknak nevezett bovin adenovírusokkal (BAdV-4, BAdV-5, BAdV-6, BAdV-7 és BAdV-8) bizonyult nagyon hasonlóknak (Harrach és mtsai. 1997), majd később számos pikkelyes hüllő (Benkő és mtsai. 2002, Farkas és mtsai. 2002, Wellehan és mtsai. 2004, Papp és mtsai. 2009) és a közönséges rókakuzu AdV-ai is (Thomson és mtsai. 2002)

az atadenovírusok közé kerültek. A negyedik nemzetséget (*Siadenovirus*) a többi ismert madár-adenovírusnál nagyon eltérő pulyka-AdV-3 (THEV) és a vele nagyon hasonlóknak talált béka-adenovírus (Davison és mtsai. 2000) számára alakították meg. Nevét egy csupán az ebbe a nemzetségbe tartozó adenovírusokban megtalálható szialidáz-gén homológiáról kapta, amit a béka-AdV genomjának elemzése kapcsán írtak le először. Később egyre több madárfajban (Zsivanovits és mtsai. 2006, Wellehan és mtsai. 2009, Kovács és mtsai. 2010, Park és mtsai. 2012), sőt a Forsten teknősében is (Rivera és mtsai. 2009) találtak siadenovírusokat.

2.2.2. A denevérek mint vírusgazdák

Az 1990-es évekig nem fordítottak különösebb figyelmet a denevérekben található vírusok tanulmányozására. Ez alól kivételt képez a veszettség, mely betegséget az emberiség már több mint 4000 éve ismeri. A veszettség vírusával sok más állatcsoport mellett a denevérek is fertőződhetnek. A *Rhabdoviridae* családba tartozó 15 vírus közül 13 található meg denevérekben (Banyard és mtsai. 2014). Ezek közé tartozik a veszettség vírusa (RABV), mely a legtöbb humán fertőzésért felelős, és az egész Földön előfordul. A denevérekben előfordulók közül afrikai elterjedésű a Lagos denevér-vírus (LBV), a Shimoni denevér-vírus (SHIBV) és a Duvenhage vírus (DUVV); eurázsiai az európai denevér-veszettségvírus 1 (EBLV-1), az európai denevér-veszettségvírus 2 (EBLV-2), a Bokeloh denevér-veszettségvírus (BBLV), az Aravan vírus (ARAV), az Irkut vírus (IRKV), a Khujand vírus (KHUV), a nyugat-kaukázusi denevér-vírust (WCBV) és a Lleida denevér-veszettségvírus (LLEBV). Egyetlen ausztrál-ázsiai elterjedésű ismert, az ausztráliai denevér-veszettségvírus (ABLV). Habár a humán esetek többségét denevér vagy a denevér-veszettségekhez közeli veszettségvírus okozza, az évi mintegy 55.000 fertőzés többsége nem denevértől származik (Knobel és mtsai. 2005). Problémát legfőképp az amerikai kontinensen (Dél- és Közép-Amerikában) előforduló hártásorrú-denevérfélék három faja (*Diphylla ecaudata*, *Diaemus youngi* és *Desmodus rotundus*) okoz, közülük is elsősorban a rőt vérszopódenevér (*Desmodus rotundus*) felelős emberek és állatok fertőzéséért. Európában számos denevérfajban mutattak ki különböző veszettségvírusokat (Van der Poel és mtsai. 2006), melyek legjellemzőbb gazdája a közönséges késeidenevér (*Eptesicus serotinus*). Hazánkban több esetben találtak veszett denevért, mindkét publikált esetben közönséges késeidenevér volt fertőzött, humán fertőzés nem történt (Molnár és mtsai. 2009).

Az első Ebola járványok 1976-ban törtek ki Szudánban és Zairében (Bennett és Brown 1995). A fertőzés vérzéses lázzal jár és emberek közötti érintkezéssel terjed. A halálozási ráta igen magas, 50-90% közötti (WHO International Study Team 1978a,b, Baron és mtsai. 1983). Az ismétlődő súlyos járványok hatására megindult intenzív kutatások ellenére sokáig nem tudták, hogy mik a vírus természetes rezervoárjai (Pourrut és mtsai.

2005). 2005 végén jelent meg az első olyan publikáció, mely a 2001-es gaboni és a 2005-ös kongói járvány körzetéből gyűjtött állatok vizsgálatának eredményeit taglalta. A kutatók 1030 állat mintáinak vizsgálata során három denevérfajban is találtak Ebola specifikus immunoglobulint (IgG) (Leroy és mtsai. 2005). A vírust PCR-es szűréssel is keresték, azonban ezzel a módszerrel csak olyan állatokban találták meg, amelyek nem mutattak immunreakciót. Az IgG-pozitív egyedekből viszont PCR-rel nem volt kimutatható a vírus jelenléte. E jelenségnek valószínűleg az lehet az oka, hogy a PCR-pozitív egyedek csak nemrég fertőződtek meg a vírussal és nem fejlődött még ki detektálható immunválasz (Leroy és mtsai. 2005). Afrikában és Ázsiában gyakori szokás a vadonban elejtett állatok – köztük a denevérek – húsának a fogyasztása (Mickleburgh és mtsai. 2009). Ez komoly fertőzési forrás lehet, így a vírushordozó állatokkal érintkező emberek is megfertőződhetnek a vírussal (Leroy és mtsai. 2009). Tovább növelik a vírusjárványok kialakulásának esélyét a nem megfelelő higiéniai körülmények és pl. a temetkezési szokások (testi kontaktus a halottal). 2014-2015-ben zajlott le az eddigi legnagyobb Ebola járvány, mely 2014 márciusában indult Guineából (Baize és mtsai. 2014), és amelyben 28.638 ember fertőződött és 11.316 hunyt el (2016. január 17-én kiadott WHO jelentés szerint). A vírust az Afrikában megfertőződött emberek (jellemzően ápolók, orvosok) a világ több kontinensére is behurcolták, ott azonban sikerrel fékeztek meg a járványok kialakulását.

A SARS 2002-ben terjedt el a világban, több mint 8.000 halálos megbetegedést okozva. A *Coronaviridae* családba tartozó vírus Dél-Kínából származik és súlyos légzőszervi fertőzést okoz, mely főleg az idősebb korosztályra veszélyes. Több kutatás is sikerrel járt SARS-hoz hasonló koronavírusok denevérekből való kimutatásában (pl. Lau és mtsai. 2005, Tang és mtsai. 2006, Woo és mtsai. 2006). A rezervoárok valószínűleg denevérek lehetnek, amelyeket cibetmacskák, nyestkutyák és más állatok fogyasztanak el. A bennük kialakuló új vírustörzsek fertőzhetik meg az embert, mivel ezek az állatok is kedvelt csemegéi az ázsiai piacoknak (Song és mtsai. 2005). Európában is számos denevérfajban találtak koronavírusokat (Gloza-Rausch és mtsai. 2008, Drexler és mtsai. 2010, Kemenesi és mtsai. 2014a). Napjainkban a MERS koronavírus okoz problémát elsősorban a Közel-Keleten, de jelentettek járványt Dél-Koreából is. Eddig összesen 1632 MERS fertőzést észleltek 26 országban, melyek közül 587 volt fatális (2016. január 26-án kiadott WHO jelentés szerint).

1994-ben Ausztráliában okozott először légzőszervi megbetegedéseket egy vírus, mely később még ugyanabban az évben, majd 1999-ben, valamint 2004-ben is felbukkant (Murray és mtsai. 1995, Selvey és mtsai. 1995, Hooper és mtsai. 1996, Rogers és mtsai. 1996, O'Sullivan és mtsai. 1997, Field és mtsai. 2000). Lovakat és embereket is megfertőzött, azonban csak egy emberi áldozatot követelt. A vírus a *Paramyxoviridae* család *Henipavirus* nemzetségébe tartozik és számos *Pteropus* denevérfaj a rezervoárjának tekinthető. Szintén ebbe a nemzetségbe tartozik a Nipah vírus, melyet először 1999-ben

észleltek Malajziában és Szingapúrban. Sertéseket és embereket is megfertőzött a vírus, hatalmas gazdasági károkat okozva a kényszervágások miatt. A 265 humán fertőzésből 105 volt halálos (Centers for Disease Control and Prevention 1999a,b, Chua és mtsai. 1999, Chua és mtsai. 2000, Goh és mtsai. 2000). A vírust – a Hendra vírushoz való hasonlósága miatt – elsősorban denevérekben keresték, és sikerült is bizonyítani, hogy természetes gazdáik Délkelet-Ázsiában előforduló repülőkutya fajok (Johara és mtsai. 2001, Chua és mtsai. 2002).

Az intenzív kutatásoknak köszönhetően sok egyéb – egyes esetekben emberre is veszélyes – vírust találtak denevérekben és a továbbiakban is különös figyelem irányul a denevérek vírusrezervoár szerepére (pl. Calisher és mtsai. 2006, Halpin és mtsai. 2007, Turmelle és Olival 2009, Wang 2009, Luis és mtsai. 2013, Smith és Wang 2013, Kohl és Kurth 2014, O’Shea és mtsai. 2014, Plowright és mtsai. 2015).

2.2.3. Adenovírusok denevérekben

Az első denevér-AdV-t a Japánban endemikus Ryukyu repülőkutyaából (*Pteropus dasymallus yayeyamae*) mutatták ki (Maeda és mtsai. 2008). A kutatók egyetlen példány lépszövetéből próbálták sejtenyészetet létrehozni, de a sejtek degenerációját figyelték meg annak ellenére, hogy bakteriális fertőzést nem észleltek. PCR után a felerősített szakasz szekvenálásával megállapították, hogy a sejtek lekerekedését egy új AdV (bat adenovirus 1) okozza, mely a mastadenovírusok közé tartozik (Maeda és mtsai. 2008).

Német kutatók 55, a simaorrú-denevérek közé tartozó példányt vizsgáltak meg, melyeket denevér-menhelyekről gyűjtöttek be. A 12 vizsgált denevérfaj közül három közönséges törpedenevérben (*Pipistrellus pipistrellus*) találtak AdV-t (bat adenovirus 2), melyet izolálniuk is sikerült. Az állatokat már betegen szállították be a menhelyre, és más kórokozót nem találtak bennük, így valószínűsíthetően az AdV-től pusztultak el (Sonntag és mtsai. 2009). A denevér-AdV-2 teljes genomját sikerült szekvenálni, a genomszerveződését értelmezni, és részletes filogenetikai számításokkal megállapították, hogy monofiletikus a későbbiekben említésre kerülő denevér-AdV-3-mal, illetve a canin AdV-1 és canin AdV-2-vel (Kohl és mtsai. 2012). A denevér-adenovírusok és canin AdV-ok legvariábilisabb, E3 és E4 régióiban talált megegyező genomszerveződés valószínűsíti, hogy a canin AdV-ok gazdaváltás útján kerülhettek át kutyába és más ragadozóba (Carnivora) a denevérekről (Kohl és mtsai. 2012).

Li és mtsai. (2010a) az USA két államában (Kalifornia és Texas) gyűjtött denevérguanóból származó minták „deep” szekvenálásával próbáltak minél több vírust kimutatni. A szekvenciák 34%-a (Kalifornia) és 58%-a (Texas) bizonyult eukariótákat fertőző vírus eredetűnek, melyek nagy része a denevérek táplálékát jelentő rovarok vírusai voltak (*Dicistroviridae*, *Iflaviridae*, *Tetraviridae* és *Nodaviridae* családok, illetve a *Densovirinae*

alcsalád tagjai). A második legnagyobb csoportot növényi- és gomba-vírusok szekvenciái alkották, elsősorban a *Luteoviridae*, *Secoviridae*, *Tymoviridae* és *Partitiviridae* családokból és a *Sobemovirus* nemzetségből. Denevéreket aktívan fertőző vírusokat a következő családokból találtak: *Parvoviridae*, *Circoviridae*, *Picornaviridae*, *Poxviridae*, *Astroviridae*, *Coronaviridae*, illetve *Adenoviridae*. A módszer jellegéből adódóan a kapott AdV szekvenciák (az összes denevéreket fertőző vírusok szekvenciájának is csak 1%-a) nagyon rövidek voltak, ezért nem voltak alkalmasak új denevér-AdV leírására (Li és mtsai. 2010a).

Kínai kutatók 19 denevérfajtól származó 350 ürülminta PCR-es szűrése során öt denevérfajban (*Hipposideros armiger*, *Myotis horsfieldii*, *M. ricketti*, *Myotis* spp. és *Scotophilus kuhlii*) 28 AdV-pozitív mintát találtak. A prevalencia viszonylag magas volt (6,25% *H. armiger* – akár 40% *M. ricketti* esetében). A *M. ricketti*-ből származó vírust vese sejtvonalon sikeresen izolálták (bat adenovirus 3) és szinte a teljes genomját sikerült feltérképezni (az ismétlődő genomvégeket (ITR) csak évekkel később határozták meg). Az új vírus a törzsfán a canin AdV-okhoz áll a legközelebb (Li és mtsai. 2010b).

Német kutatók három éven keresztül (2008-2010) monitorozták egy családi ház padlásán élő közönséges denevér (*Myotis myotis*) szülőkolónia vírusainak előfordulási intenzitását. Egy coronavírust, hat astrovírust és egy új AdV-t találtak és vizsgáltak. A két RNS vírussal találtak, az AdV-nál viszont nem találtak változást a prevalenciában. A legmagasabb prevalenciát az RNS vírusok esetében a 2010-es évben találták, de ekkor volt a legeredményesebb a kölykezés is, ezért valószínűleg a vizsgált vírusok nincsenek negatív hatással a denevérekre (Drexler és mtsai. 2011).

Magyarországról az első AdV-okat Jánoska és mtsai. (2011) közölték. A vizsgálat során összesen 57 mintát dolgoztak fel, melyek közül hat a Budapesti Állat- és Növénykertbe került sérült állat volt (három rőt koraidenevér (*Nyctalus noctula*), két közönséges késeidenevér (*Eptesicus serotinus*) és egy fehértorkú denevér (*Vespertilio murinus*)), illetve három nagy patkósdenevérből (*Rhinolophus ferrumequinum*) származó ürülminta. Az említett őshonos állatok mellett 43 nílusi repülőkutya (*Rousettus aegyptiacus*) és öt Lyle repülőróka (*Pteropus lylei*) mintát vizsgáltak. Két új AdV-t sikerült azonosítani, az egyiket két nagy patkósdenevér guanójából, a másikat pedig egy rőt koraidenevér belső szerveiből. Ahogy a korábbiak is, az általuk kimutatott AdV-ok is a mastadenovírusok közé tartoznak (Jánoska és mtsai. 2011).

Vidovszky és Boldogh (2011) további két új AdV-t talált az Aggteleki Nemzeti Park és környékén gyűjtött denevér guanó mintákban. A két új AdV két újabb denevérfaj, a kis patkósdenevér (*Rhinolophus hipposideros*) és a szürke hosszúfülű-denevér (*Plecotus austriacus*) AdV-fertőzöttségét bizonyította (Vidovszky és Boldogh 2011).

3. Célkitűzések

A disszertáció elkészítése során céлом volt:

1. A *Hypsugo* nemzetség külső-, koponya- és fogazati-, valamint péniszcsont-bélyegek alapján való definiálása a *Pipistrellus* genustól való könnyebb elkülöníthetőség érdekében. A *Hypsugo pulveratus* faj átfogó anatómiai jellemzése, illetve koponya-, fogazati-, valamint genetikai információk alapján az új *Hypsugo* faj leírása.
2. A Szumátráról (Indonézia) származó példány alapján az 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, Vietnámból és Mexikóból. A megtalált vírusok részleges genetikai jellemzése.
5. Az új vírusok filogenetikai jellemzése, a jelenleg ismert mastadenovírusok törzsfájának elkészítése.

4. Anyag és módszer

4.1. Denevérek

4.1.1. Terepi vizsgálatok

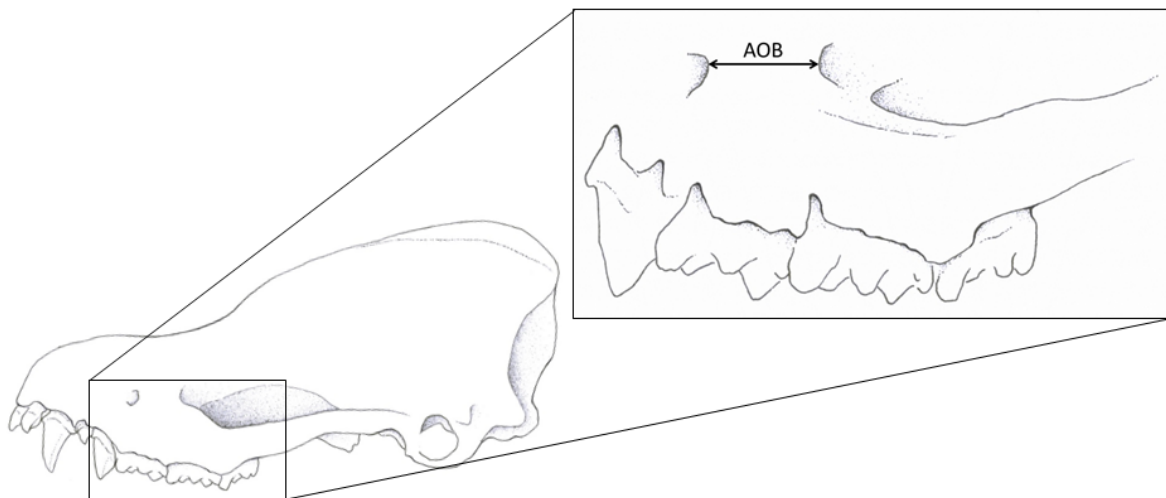
A kutatásainkban vizsgált denevérek a Magyar Természettudományi Múzeum Emlősgyűjteményébe együttműködések keretében, feldolgozásra eljuttatott példányok voltak. Az összehasonlítások során a vizsgálatokba belevettünk általunk terepen gyűjtött példányokat is. A terepi gyűjtések során különböző méretű függönyhálókat és húrscapdákat alkalmaztunk. Utóbbi módszer előnye, hogy az érzékenyebb hallással rendelkező fajokat is hatékonyan lehet velük megfogni.

A denevéreket a Sikes és mtsai. (2011) által rögzített irányelveknek megfelelően kezeltük. A denevérek alkarját és tömegét a megfogását követően tolómérővel mértük le, az élő állatokról fotókat készítettünk, majd repsátorban rögzítettük az ultrahangjukat. A bizonyító példányként a gyűjteményben elhelyezni kívánt példányokat kloroformmal altattuk el. A szövetmintákat vagy mellizomból vagy a nyelv kivágásával nyertük. A mintákat 96%-os vagy abszolút etanolban tároltuk. A denevér egyedeket formalinos kezelés, valamint a koponyák kipreparálása után 70%-os etanolban tároltuk.

4.1.2. Morfometria

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 összehasonlításoknál mindig az egyes fogak koronájának abszolút magasságát vettük figyelembe.

Hill (1962) és Corbet és Hill (1992) a foramen anteorbitale széles vagy keskeny elválasztása alapján különítették el a *M. montivagus*-t a *M. annectans*-tól, de nem definiálták a mérési pontok pontos helyét, illetve méreteket sem közöltek. Az „anteorbitális híd” (AOB, a távolság a foramen anteorbitale és az orbita között) elülső mérési pontja evidens (foramen infraorbitale), de a hátulsó korábbi munkákban nem egyértelműen volt meghatározva. Két foramen is nyílik az orbitáról, de a láthatóságuk variábilis: az egyik a foramen lacrymale, a másik a canalis infraorbitalis kaudális nyílása. A járomív elülső pereme mindkettőt elérheti és a taxontól, a példány korától függően különbözőképpen fejlődhet ki. Az AOB hátulsó mérési pontja ezért pontos definíciót igényel. Mi a foramen infraorbitale és a foramen lacrymale pontokat jelöltük ki, mint az AOB két mérési helyét (2. ábra).



2. ábra. Az AOB mérési pontjai.

4.1.3. Összehasonlító anyag

A különböző nemzetségek taxonómiai-szisztematikai feldolgozása során az alábbi összehasonlító anyagot használtuk.

Hypsugo anthonyi: Mianmar – AMNH 114849 (holotípus). *H. cadornae*: India (Pashok) – BM(NH) 16.3.25.6 (holotípus). *H. imbricatus*: Indonézia (Jáva) – BM(NH) 79.11.21.108 (holotípus). *H. joffrei*: Mianmar – BM(NH) 88.12.1.37 (holotípus). *H. kitcheneri*: Borneó – BM(NH) 10.4.5.55 (holotípus). *H. lophurus*: Mianmar – BM(NH) 14.12.1.6 (holotípus). *H. macrotis*: Indonézia (Szumátra) – RMNH 35469-35471 (szüntípus). *H. pulveratus*: Kína (Fucsien) – BM(NH) 70.7.18.12 (holotípus), 8.8.11.7-8.8.11.11, 94.9.1.18; Kína (Guangdong) – BM(NH) 92.2.1.21; Kína (Hongkong) – BM(NH) 79.902, 79.903, 90.342; Laosz – BM(NH) 98.124, 98.125, 98.126, ROM 106497, 110648, 110653, 110685, 110686, 110687, 110689, 110493, 110494; Mianmar – BM(NH) 14.78.63, HZM 11.35912, 11.35913, 13.36083, 14.36084, 15.36085, 16.39990, 17.39992, 7.34986; Thaiföld – BM(NH): 78.2362, 78.2363; Vietnam – BM(NH) 1997.330, 1997.331, HNHM 2014.3.1., HZM 1.30705, 2.30701, 3.32160, 4.32161, 6.32762, IEBR PM002, M-1610. *H. vordermanni*: Indonézia (Borneó) – RMNH 35570 (holotípus).

G. bucephalus: Kambodzsa – HNHM 2006.34.49. (holotípus), BM(NH) 2006.545, HNHM 2005.82.5., 2006.34.37., 2006.34.45., 2006.34.46., 2006.34.48., HZM 1.39552 (az összes paratípus); Thaiföld – PSU 2005.206; Vietnam – HNHM 22859, 2012.30.28., IEBR BL04, CT25, CT26, PL47, PM22, VC36. *G. javanus*: Indonézia (Jáva) – RMNH 15323 (holotípus). *G. tylopus*: Borneó – BM(NH) 70.2.10.2 (holotípus), 0.7.29.10, 10.4.5.67, 10.4.5.68, 10.4.5.69, 10.4.5.70, 7.1.1.406, 85.96, 85.915, 95.11.5.4, 95.11.5.4x, MNHN 1959-216A, 1959-216B, MZB 26465, RMNH 32603, 32605, 32606, 32607, 32608, 32677,

ZMA 19904; Malajzia – MHNG 1701.077, 1701.078, 1970.063, MNHN 1983-1681; Indonézia (Maluku-szigetek) – ZMB 85513 (*batjanus* holotípus), 67649, 67651, 67652 (az összes *batjanus* topotípus); Indonézia (Szumátra) – HZM 1.12850, 2.12851, MHNG 1481.072, NHMW 39917, 39918, 39919, RMNH 30266, 30267, 30268; Thaiföld – HNHM 2009.52.1., PSU 2005.176.

Myotis annectans: India (Nyugat-Bengál) – BM(NH) 16.3.25.30 (*primula* holotípus), BM(NH) 20.7.27.2, 20.7.27.3; Kambodzsa – HZM 1.32758; HNHM 2005.82.8.; Thaiföld – BM(NH) 78.2355; Vietnam – HNHM 2008.23.10. *Myotis altarium*: Kína – BM(NH) 11.2.1.9 (holotípus), BM(NH) 11.2.1.7, 11.2.1.8, 11.2.1.11, 11.2.1.12, HNHM 2011.13.3. *Myotis ater*: Indonézia – ZMB 2956 (szüntípus); Kambodzsa – HZM 10.324188; Vietnam – HNHM 2008.23.13, 2008.23.14., IEBR PL16, PL18. *Myotis borneoensis*: Malajzia (Sabah) – BM(NH) 83.349 (holotípus), BM(NH) 83.345, 83.346, 83.347, 83.348, 83.350, 83.74. *Myotis chinensis*: Vietnam – HNHM 93.55.1., 93.55.2., 99.3.1. *Myotis csorbai*: Nepál – HNHM 97.2.4. (holotípus). *Myotis federatus*: Malajzia (Maláj-félsziget) – BM(NH) 16.4.20.5 (holotípus), HNHM 98.14.31. *Myotis fimbriatus*: Kína – ZMB 4148 (holotípus). *Myotis formosus*: Nepál – HNHM 98.8.22. *Myotis frater*: Kína – AMNH 48039 (holotípus). *Myotis hasseltii*: Indonézia – ZMB 66930 (topotípus). *Myotis hermani*: Indonézia – BM(NH) 23.1.2.13 (holotípus). *Myotis horsfieldii*: Indonézia – ZMB 2558 (szüntípus). *Myotis longipes*: India – HNHM 92.104.45., 92.104.46., 92.104.47. 92.104.48. *Myotis macrotarsus*: Fülöp-szigetek – MNHN 1977-557. *Myotis montivagus*: Kína – BM(NH) 76.3.10.5 (holotípus); Mianmar – BM(NH) 32.11.1.4, 32.11.1.5. *Myotis muricola*: Nepál – BM(NH) 45.1.8.143 (holotípus). *Myotis pequinius*: Kína – BM(NH) 8.8.7.2 (holotípus), BM(NH) 8.8.7.3, 26.2.3.4. *Myotis peytoni*: India – BM(NH) 12.8.25.1 (holotípus), BM(NH) 12.11.28.55, 12.11.28.56, 12.11.28.57, 12.11.28.58, 12.11.28.59, 12.11.28.60, 12.11.28.61; HZM 3.36354, 4.36355. *Myotis pilosus*: Kína – HNHM 2005.40.3. *Myotis pruinosus*: Japán – NSMT 14842 (holotípus), NSMT 28245. *Myotis ridleyi*: Malajzia – BM(NH) 98.3.13.6. *Myotis rosseti*: Kambodzsa – RMNH 19629 (holotípus). *Myotis sicarius*: India – BNHS 3784; Nepál – BM(NH) 23.1.9.4, 23.1.9.5, BNHS 3783, CDZTU BAT24, BAT25, HZM 1.16284, ZMMU 164493-164495, ZSI 17429; India (Szikkim) – BM(NH) 91.10.7.56 (holotípus). *Myotis siligorensis*: India – BM(NH) 79.11.21.125 (holotípus). *Myotis taiwanensis*: Tajvan – HNHM 2005.65.43. *Myotis yanbarensis*: Japán – NSMT 31306 (holotípus).

4.1.4. Statisztika

Az összes statisztikai elemzést (leíró statisztika, döntési fa) az R program segítségével (R Core Team 2014) végeztük. A főkomponens analízishez (PCA) a FactoMineR 1.25 (Lê és mtsai. 2008), a döntési fa elkészítéséhez a party (Hothorn és mtsai. 2006) kiegészítőt használtuk.

4.1.5. Genetika

A viszonylag jó minőségű (terepen vett) szövetmintákból a QIAGEN DNeasy Blood & Tissue Kit (Qiagen), míg a rosszabb minőségű, degradálódott (70%-os alkoholban, hosszú időn át tárolt múzeumi példányokból vett izom vagy máj) mintákból a QIAGEN QIAamp DNA Micro Kit (Qiagen) segítségével vontuk ki a DNS-t, a gyártó javaslatainak megfelelően.

A vizsgálatokat olyan génszakaszokkal végeztük, melyekből az összehasonlításhoz kellő számú szekvencia már rendelkezésre állt, így csoportonként eltérően, vagy a citokróm b (*cyt b*) vagy a citokróm c oxidáz I (*COI*) mitokondriális szakaszokat vizsgáltuk. A kb. 657 bp hosszúságú *COI* szakasz felerősítéséhez a VF1d és VR1d, míg a kb. 1140 bp hosszúságú *cyt b* szakasz felsokszorozásához a Molcit-F és cytB-H primereket használtuk (1. táblázat).

1. táblázat. A denevérek filogenetikai vizsgálatához használt primerek.

gén	primernév	primer szekvenciája	irodalom
<i>COI</i>	Molcit-F	5'-AATGACATGAAAATCACCGTTGT-3'	Ibánez és mtsai. 2006
<i>COI</i>	cytB-H	5'-CTTTTCTGGTTTACAAGACCAG-3'	Weyeneth és mtsai. 2008
<i>cyt b</i>	VF1d	5'-TTCTCAACCAACCACAARGAYATYGG-3'	Ivanova és mtsai. 2007
<i>cyt b</i>	VR1d	5'-TAGACTTCTGGGTGGCCRAARAAYCA-3'	Ivanova és mtsai. 2007

A PCR reakciókat 25 µl-ben végeztük, mely reakcióelegy 20 ng DNS templátot, 1-1 µl primert (10 mM), 9,5 µl steril Milli-Q vizet és 12,5 µl DreamTaq Green PCR Master Mixet (Thermo Fisher Scientific) tartalmazott. A két különböző szakasz felsokszorozására különböző PCR protokollokat alkalmaztunk (2. táblázat).

2. táblázat. PCR programok a *COI* és a *cyt b* szakasz felsokszorozására.

	<i>COI</i>			<i>cyt b</i>		
kezdeti denaturáció	94 °C	1 perc		94 °C	3 perc	
denaturáció	94 °C	30 mp				
primer tapadás	50 °C	40 mp	5 ciklus	94 °C	45 mp	
szintézis	72 °C	1 perc		58 °C	1,5 perc	40 ciklus
denaturáció	94 °C	30 mpc		72 °C	1,5 perc	
primer tapadás	55 °C	40 mp	35 ciklus			
szintézis	72 °C	1 perc				
végső szintézis	72 °C	10 perc		72 °C	10 perc	

4.1.6. Filogenetikai számítások

A *Glischropus* példányok *cyt b* szekvenciáit (GenBank számok: KR612331-KR612333) más *Glischropus*, *Pipistrellus*, *Nyctalus* és külcsoportként *Tylonycteris robustula* szekvenciákkal illesztettük (3. táblázat). A szekvenciákat 404 bp hosszúságúra rövidítettük, mivel a GenBankban elérhető, a típuslelőhelyről származó *G. tylopus cyt b* szekvenciája csak ilyen hosszúságú volt. A filogenetikai fát Maximum Likelihood (ML) módszerrel, a Hasegawa-Kishino-Yano modell (Hasegawa és mtsai. 1985) alapján, G+I paraméterekkel végeztük. A bootstrap számításhoz 500 mintavétel történt. A páros szekvenciatávolságokat a Kimura-2 paraméter modellel számoltuk (Kimura 1980). Az illesztést és az elemzéseket a MEGA 6 programban végeztük (Tamura és mtsai. 2013).

3. táblázat. A *Glischropus aquilus* n. sp. leírásához használt szekvenciák.

faj	leltári szám	származás	GenBank #	forrás
<i>Glischropus aquilus</i> n. sp.	MZB 35030	Szumátra	KR612333	a
<i>Glischropus bucephalus</i>	HNHM 2004.34.37.	Kambodzsa	KR612331	a
<i>Glischropus bucephalus</i>	HNHM 2004.34.45.	Kambodzsa	KR612332	a
<i>Glischropus tylopus</i>	TTU 108229	Sabah, Malajzia	EU521632	b
<i>Glischropus tylopus</i>	MHNG 1970.063	Selangor, Malajzia	JX570898	c
<i>Nyctalus lasiopterus</i>	EBD C-2306	Spanyolország	JX570900	c
<i>Nyctalus leisleri</i>	MHNG 1956.071	Svájc	JX570901	c
<i>Nyctalus noctula</i>	MHNG 1807.050	Görögország	JX570902	c
<i>Nyctalus plancyi</i>	FMNH 188236	Fülöp-szigetek	JX570905	c
<i>Nyctalus plancyi</i>	FMNH 193512	Fülöp-szigetek	JX570904	c
<i>Nyctalus plancyi</i>	FMNH 193511	Fülöp-szigetek	JX570903	c
<i>Nyctalus plancyi</i>		Kína	DQ435073	d
<i>Pipistrellus abramus</i>		Japán	AB085739	e
<i>Pipistrellus abramus</i>		Kína	JX465352	f
<i>Pipistrellus cf. javanicus</i>	FMNH 194729	Fülöp-szigetek	JX570908	c
<i>Pipistrellus cf. javanicus</i>	FMNH 191321	Fülöp-szigetek	JX570896	c
<i>Pipistrellus cf. javanicus</i>	FMNH 167237	Fülöp-szigetek	JX570909	c
<i>Pipistrellus cf. javanicus</i>		Tajvan	AJ504447	g
<i>Pipistrellus kuhlii</i>	MHNG 1807.54	Görögország	AJ504444	g
<i>Pipistrellus kuhlii</i>	PB 1686	Irán	AJ504445	g
<i>Pipistrellus nathusii</i>	MHNG 1806.10	Svájc	AJ504446	g
<i>Pipistrellus pipistrellus</i>	MHNG 1807.52	Görögország	AJ504443	g
<i>Pipistrellus pygmaeus</i>	MHNG 1807.90	Ciprus	AJ504442	g
<i>Tylonycteris robustula</i>	TTU 108386	Malajzia	EU521635	b

Rövidítések: a – jelen tanulmány; b – Khan és mtsai. 2008; c – Heaney és mtsai. 2012; d – Thabah és mtsai. 2012; e – Sakai és mtsai. 2003; f – Guo és mtsai. 2013; g – Stadelmann és mtsai. 2004a.

4.2. Vírusok

4.2.1. Minták eredete, mintavételezés

A vizsgálatba Namíbiából, a Kongói Demokratikus Köztársaságból (továbbiakban Kongó), Vietnamból és Mexikóból származó mintákat vontunk be. A minták gyűjtése elsősorban más vizsgálatok miatt befogott denevérektől történt. A denevéreket befogás után 10-15 percre jól szellőző, steril papírzsákba tettük és az ürített guanót steril csipesz segítségével Namíbiában és Kongóban steril, üres 1,5 ml-es csőbe, míg Vietnamban és Mexikóban 500 µl RNAlater-t (Thermo Fisher Scientific) tartalmazó 1,5 ml-es csőbe tettük. A mintákat terepen nem hűtöttük, de óvtuk a fénytől és a nagy melegtől.

A minták behozatala a Nemzeti Élelmiszerlánc-biztonsági Hivatal Állat-egészségügyi és Állatvédelmi Igazgatóságának engedélyével történt.

4.2.2. A minták feltárása, PCR és DNS szekvenálás

A namíbiai és kongói guanó mintákat E.Z.N.A. Stool DNA Kittel (Omega Bio-Tek), míg a vietnami és mexikói mintákat az RNS kivonására is alkalmas GeneJET Viral DNA/RNA Purification Kittel (Thermo Fisher Scientific) 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 (Wellehan és mtsai. 2004). Az erősen „degenerált” primerek szekvenciáját a 4. táblázat tartalmazza.

4. táblázat. Az adenovírusok kimutatására használt primerek.

	primernév	primer szekvenciája
külső FW	poloutfo	5'-TNMGNGGNGGNMGNTGYTAYCC-3'
külső RE	poloutre	5'-GTDGCRAANSHNCCRTABARNGMRTT-3'
belső FW	polinfo	5'-GTNTWYGAYATHHTGYGGHATGTAYCG-3'
belső RE	polinre	5'-CCANCCBCDRTRTGNARNGTRA-3'

A kétkörös PCR első körében a DNS-függő DNS-polimeráz génnek egy hosszabb, kb. 550 bp hosszúságú szakaszát erősítettük fel. Az első kör után kapott amplikonnak egy kb. 320 bp hosszú szakaszát sokszoroztuk fel egy újabb PCR reakció segítségével. Tapasztalatok alapján ezzel a módszerrel az *Adenoviridae* család összes tagja felerősíthető (Wellehan és mtsai. 2004). Az eljárást az állatorvosi diagnosztikában is alkalmazzák AdV jelenlétének kimutatására.

A PCR reakciókat 25 µl-ben végeztük, mely reakcióelegy 1 µl DNS templátot, 0,5-0,5 µl primert (50 mM), 10,5 µl steril Milli-Q vizet és 12,5 µl DreamTaq Green PCR Master Mixet (Thermo Fisher Scientific) tartalmazott. A PCR második körében az első kör termékét adtuk templátként (2 µl), míg a Milli-Q víz mennyiségét 1 µl-rel, 9,5 µl-re csökkentettük. Természetesen a második körben a belső primereket használtuk. Negatív kontrollként Milli-Q vizet, pozitív kontrollként pedig bovin adenovírus 1-et (BAdV-1) használtunk.

A PCR-t TPersonal Thermocycler (Biometra) készülékben végeztük az 5. táblázatban bemutatott program szerint.

5. táblázat. A minták szűréséhez használt kétkörös PCR program protokollja.

kezdeti denaturáció	94 °C	5 perc	
denaturáció	94 °C	30 mp	
primer tapadás	46 °C	1 perc	45 ciklus
szintézis	72 °C	1 perc	
végső szintézis	72 °C	3 perc	

A minták szűrése során használt erősen degenerált konszenzus primer párok egyetlen hátránya, hogy néhány esetben aspecifikus génszakaszt erősítenek fel (Benkő 2008), például bakteriális génszakaszokat vagy a gazdaállat genomjának egy részletét. Ha ez a fragment a keresett vírus genomjából felerősödő genomszakasz méreténél jelentősen rövidebb vagy hosszabb, nem zavarja a vizsgálatot, mert ezeket a hibás eredményeket könnyen ki tudjuk szűrni pusztán a gélkép alapján. Ha nagyjából a várt mérettartományba esik a felerősített aspecifikus génszakasz mérete, akkor csak a DNS szekvenálás során derül ki a hiba.

Az esetlegesen pozitív minták esetében a *IVa2* gén egy kb. 250 bp hosszú szakaszát is meghatároztuk a 6. táblázatban szereplő primerek segítségével (Vidovszky és mtsai. 2015). A PCR reakció összetétele és a reakció programja megegyezett a *pol* gén esetében alkalmazottal.

6. táblázat. A denevér-adenovírusok *IVa2* gén egy szakasza bázissorrendjének meghatározásához használt primerek.

	primernév	primer szekvenciája
külső FW	IVa2info	5'-CCNNSNCCNGARCANGTNTTYTT-3'
külső RE	IVa2inre	5'-GGRTTCATRTTTRTGNARNACNAC-3'
belső FW	IVa2info	5'-CCNCARRTNGAYATGATHCCNCC-3'
belső RE	IVa2inre	5'-TTNSWNGGRAANGCRTGRAARAAYTT-3'

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 (Applied Biosystems) használatával határoztuk meg. A reakciót 5 µl végtérfogatban végeztük, 1 µl tisztított PCR termék felhasználásával. 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.

4.2.3. Adatok elemzése

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 szekvenciák származását és a kódolt fehérjét a blastx homológia kereső programmal vizsgáltuk részben a GenBank (NCBI), részben pedig saját adatbázisunkkal való összehasonlítással. Ez utóbbihoz a BioEdit programot használtuk. A kapott denevér-AdV aminosav szekvenciákkal és válogatott egyéb AdV-ok DNS-polimeráz szekvenciáival többszörös aminosav illesztést végeztünk a MEGA 6 programban (Tamura és mtsai. 2013). 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 újravizsgálta. Az így kapott törzsfát a Figtree v.1.4.2 programmal jelenítettük meg.

5. Eredmények

5.1. Denevérek

5.1.1. A *Hypsugo dolichodon* n. sp. leírása

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 (Hill és Harrison 1987). A fogképlet 2123/3123. Az első felső premoláris kiszorult a fogsorból a nyelv felé (egyes esetekben hiányzik). Az alsó molárisok myotodontok.

A Hypsugo pulveratus jellemzése

Közepes termetű *Hypsugo* faj (FA 32,4-37,6 mm; GTL 13,26-14,64 mm; CCL 12,00-13,20 mm). A fül, pofa és a vitorlák feketék vagy feketés színűek. A farokvitorla sarkantyúszegélye hosszúkás, de jól felismerhető. A hátbunda tömött, a szőrök viszonylag hosszúak, színük feketés, világos hegygel, így a hátbunda deres összbenyomást kelt. A hasbunda szőreinek alsó kétharmada szintén feketés, a végük barna, sárgásfehér hegygel. Oldalnézetben a koponyaprofil emelkedő, egy sekély mélyedés található az arcorr és az agykoponya között (3. ábra). Nincsen supraorbitális duzzanat, az arcorr dorzális felülete sima, az alsó-nyakszirtcsonti bemélyedés sekély. A felső szemfog vastag és viszonylag rövid, csak egy kicsit haladja meg a hátulsó felső premoláris magasságát. Az első felső premoláris viszonylag nagy és laterális nézetből látható.

A Pu Mat Nemzeti Parkban (Nghe An tartomány, Vietnám) egy kivételesen kicsi példányt (leltári száma: IEBR M-1610) fogtak (FA 32,4 mm; GTL 13,31 mm; CCL 12,00 mm). A példány felső metszőfogai rövidek és hátrafelé irányulnak, végük összetartó (3. ábra). Az első felső metszőfagon (I2) fejlett belső cinguláris csúcs található, illetve a felső metszőfog gyengén fejlett. A fenti jelentős morfológiai különbségek ellenére a példány COI szekvenciája csak kb. 1%-os eltérést mutat a többi *Hypsugo pulveratus* szekvenciáitól. Mivel az összes eddig ismert *Hypsugo* taxon viszonylag nagy (>10%) interspecifikus szekvencia különbséget mutat és csak egy ilyen egyedet találtunk, a példány valószínűleg egy fejlődési rendellenességgel rendelkező *Hypsugo pulveratus*.

Szisztematika

Család Vespertilionidae Gray, 1821

Nemzetség *Hypsugo* Kolenati, 1856

Hypsugo dolichodon n. sp.

Hypsugo CMF sp.A: Francis és mtsai. (2010)

Holotípus. ROM110459 (gyűjtési szám # 970505.05), immatúr nőstény, alkoholban, koponya kipreparálva. Charles M. Francis és Antonio Guillén gyűjtötte 1997. május 5-én.

Típuslelőhely. 14°57'É, 107°08'K, Xe Kaman tervezett vízerőmű helyszín, Ban Paamtól 10 km keletre, Attapu tartomány, Laosz, 150 m tszfm.

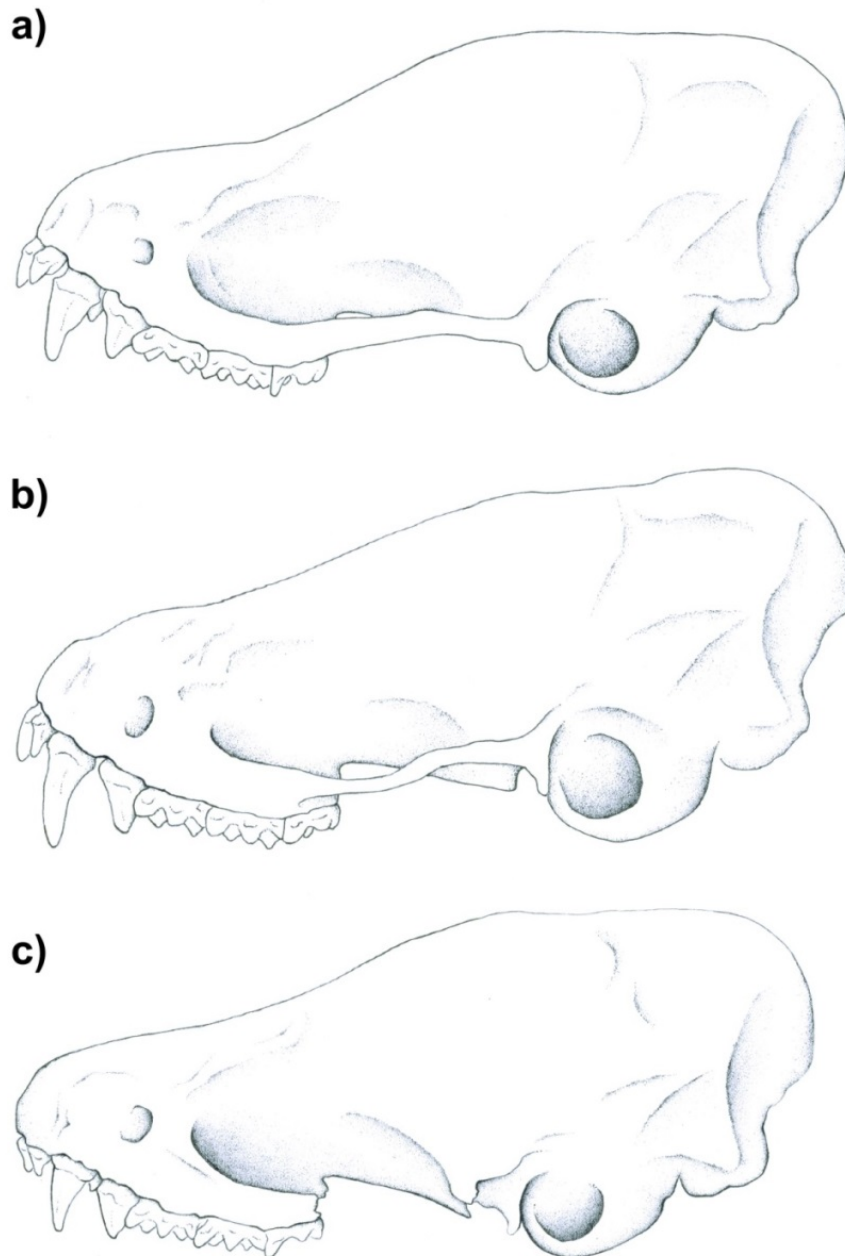
A holotípus külső méretei (mm): FA= 38,4; TIB= 14,5; HF= 6,4.

Paratípusok. ROM 110462 (# 970506.12), immatúr hím, 1997. május 6-án gyűjtve a típuslelőhelyen; ROM 110464 (# 970508.21), immatúr nőstény, 1997. május 8-án gyűjtve 14°58'É 107°13'K, Attapu tartomány, Laosz, 150 m tszfm. Az összes alkoholban, koponya preparálva.

További példány. Vietnam: ROM 110807, adult nőstény, bőr és preparált koponya, 11°25'É, 107°26'K, Dong Nai, Cat Tien Nemzeti Park, 100 m tszfm.

Nevezéktan. A görög „dolichos” (= hosszú, megnagyobbodott) és „odontos” (= fog) szavak összetétele, mely jelzi, hogy a hosszú felső szemfogai az összes többi délkelet-ázsiai rokonától megkülönböztetik ezt a fajt. A javasolt magyar név a nagyfogú alpesidenevér.

Diagnózis. A *Hypsugo* nemzetség közepes termetű képviselője (FA 35,2-38,4 mm; CCL 12,45-13,31 mm) viszonylag robusztus koponyával, majdnem teljesen lapos koponyaprofillal és az utolsó felső premolárisnál majdnem kétszer nagyobb, jól fejlett szemfogakkal (3. ábra).



3. ábra. Laterális nézetű koponyarajzok az a) *H. pulveratus* BM(NH) 94.9.1.18 (Fucsien, Kína), b) *H. dolichodon* n. sp. ROM 110459 (holotípus) és c) *H. cf. pulveratus* IEBR M-1610 (Vietnam) példányokról. Skála = 5 mm.

Leírás. Közepes termetű *Hypsugo* faj (7. táblázat). A vitorlák és más bőrfelületek feketések. A fül viszonylag rövid és széles, lekerekített. A fülfedő négyszögletes (4. ábra). A hátbunda színe fényképek és a bőrbe tömött ROM 110807 leltári számú példány alapján feketésbarna, a szőrök hegye világos. A hasoldalon a szőrök alsó fele barnásfekete, a felső pedig piszkosfehér (5. ábra). A sarkantyúkaréj nagyon keskeny és elnyújtott, a sarkantyú a farokvitorla szabad szegélyének feléig ér és kevésbé fejlett.

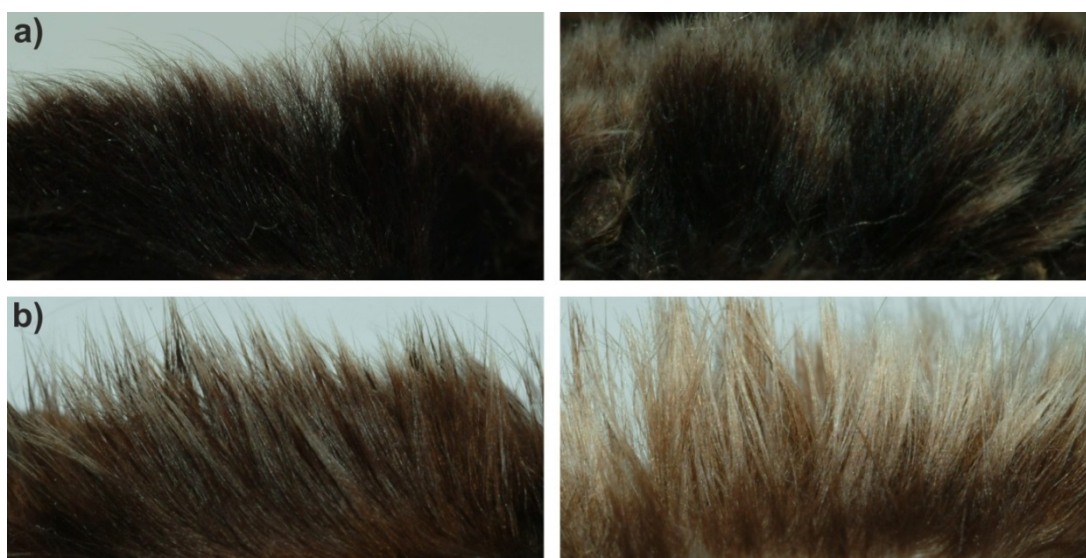
7. táblázat. A *H. pulveratus* és *H. dolichodon* n. sp. külső-, koponya-, valamint fogazati méretei (mm). Az értékek a következő sorrendben vannak megadva: átlag, \pm SD ($n > 2$), min-max, (n). A méretek rövidítései és definíciói a szövegben találhatóak.

méret	<i>H. pulveratus</i>	<i>H. pulveratus</i> ♂	<i>H. pulveratus</i> ♀	<i>H. dolichodon</i> n.sp.
FA	34,6 \pm 1,39	34,2 \pm 0,99	35,4 \pm 1,63	37,0 \pm 1,30
	32,4–37,6 (32)	32,4–35,8 (19)	32,4–37,6 (11)	35,2–38,4 (4)
TIB	13,9 \pm 0,53	13,7 \pm 0,42	14,0 \pm 0,62	14,4 \pm 0,20
	12,9–14,7 (11)	13,0–14,1 (5)	12,9–14,7 (6)	14,2–14,5 (2)
HF	6,1 \pm 0,79	6,0 \pm 0,81	6,3 \pm 0,78	6,4 \pm 0,50
	4,7–8,2 (24)	4,7–8,0 (14)	5,4–8,2 (10)	5,9–7,0 (4)
GTL	14,01 \pm 0,38	13,89 \pm 0,38	14,12 \pm 0,40	14,25 \pm 0,43
	13,26–14,64 (26)	13,26–14,28 (11)	13,32–14,64 (13)	13,83–14,83 (4)
STL	13,75 \pm 0,25	13,66 \pm 0,22	13,81 \pm 0,27	13,76 \pm 0,41
	13,26–14,11 (26)	13,26–13,94 (11)	13,32–14,11 (13)	13,30–14,29 (4)
CCL	12,63 \pm 0,30	12,53 \pm 0,22	12,75 \pm 0,31	12,86 \pm 0,36
	12,00–13,20 (28)	12,12–12,81 (12)	12,00–13,20 (13)	12,45–13,31 (4)
CCW	4,22 \pm 0,19	4,27 \pm 0,18	4,20 \pm 0,20	4,17 \pm 0,19
	3,72–4,53 (30)	4,00–4,53 (12)	3,72–4,42 (14)	4,00–4,40 (4)
M3M3W	5,73 \pm 0,21	5,69 \pm 0,13	5,78 \pm 0,26	5,77 \pm 0,20
	5,20–6,11 (29)	5,34–5,83 (11)	5,20–6,11 (14)	5,52–6,00 (4)
RW	4,95 \pm 0,22	4,95 \pm 0,18	4,95 \pm 0,26	5,20 \pm 0,35
	4,53–5,45 (30)	4,62–5,24 (12)	4,53–5,45 (14)	4,87–5,65 (4)
IOW	3,73 \pm 0,15	3,75 \pm 0,14	3,70 \pm 0,17	3,86 \pm 0,06
	3,33–3,99 (31)	3,50–3,97 (12)	3,33–3,99 (15)	3,77–3,90 (4)
ZYW	8,46 \pm 0,18	8,39 \pm 0,15	8,52 \pm 0,20	8,43 \pm 0,35
	8,15–8,80 (21)	8,16–8,62 (11)	8,15–8,80 (8)	8,18–8,68 (2)
MAW	7,24 \pm 0,13	7,23 \pm 0,12	7,27 \pm 0,15	7,66 \pm 0,14
	6,94–7,56 (27)	7,00–7,37 (12)	6,94–7,56 (12)	7,47–7,77 (4)
BCW	6,75 \pm 0,16	6,79 \pm 0,12	6,72 \pm 0,20	6,97 \pm 0,17
	6,18–6,97 (27)	6,58–6,97 (11)	6,18–6,96 (13)	6,79–7,12 (3)
BCH	4,81 \pm 0,13	4,78 \pm 0,10	4,82 \pm 0,15	4,84 \pm 0,15
	4,62–5,10 (25)	4,62–4,97 (10)	4,62–5,10 (12)	4,67–5,04 (4)
AOB	0,85 \pm 0,19	0,87 \pm 0,14	0,87 \pm 0,21	0,96 \pm 0,07
	0,54–1,17 (22)	0,76–1,10 (7)	0,54–1,17 (13)	0,92–1,06 (4)
CM3L	4,88 \pm 0,14	4,87 \pm 0,14	4,91 \pm 0,14	5,05 \pm 0,15
	4,57–5,15 (33)	4,62–5,11 (14)	4,64–5,15 (15)	4,84–5,19 (4)

méret	<i>H. pulveratus</i>	<i>H. pulveratus</i> ♂	<i>H. pulveratus</i> ♀	<i>H. dolichodon</i> n.sp.
CP4L	1,99 ± 0,12	2,01 ± 0,11	1,97 ± 0,14	2,09 ± 0,20
	1,66–2,23 (33)	1,81–2,17 (14)	1,66–2,23 (15)	1,80–2,24 (4)
ML	9,65 ± 0,21	9,59 ± 0,18	9,75 ± 0,15	10,00 ± 0,28
	9,15–9,96 (31)	9,29–9,92 (14)	9,50–9,96 (14)	9,59–10,21 (4)
cm3L	5,20 ± 0,14	5,19 ± 0,14	5,24 ± 0,13	5,49 ± 0,14
	4,86–5,47 (33)	4,98–5,47 (14)	5,01–5,39 (15)	5,34–5,65 (4)
CPH	2,75 ± 0,11	2,71 ± 0,09	2,79 ± 0,13	2,90 ± 0,20
	2,52–3,02 (33)	2,52–2,85 (14)	2,58–3,02 (15)	2,72–3,11 (3)



4. ábra. *H. dolichodon* n. sp. ROM 110807 (Vietnam) portré (J.L. Eger felvétele).



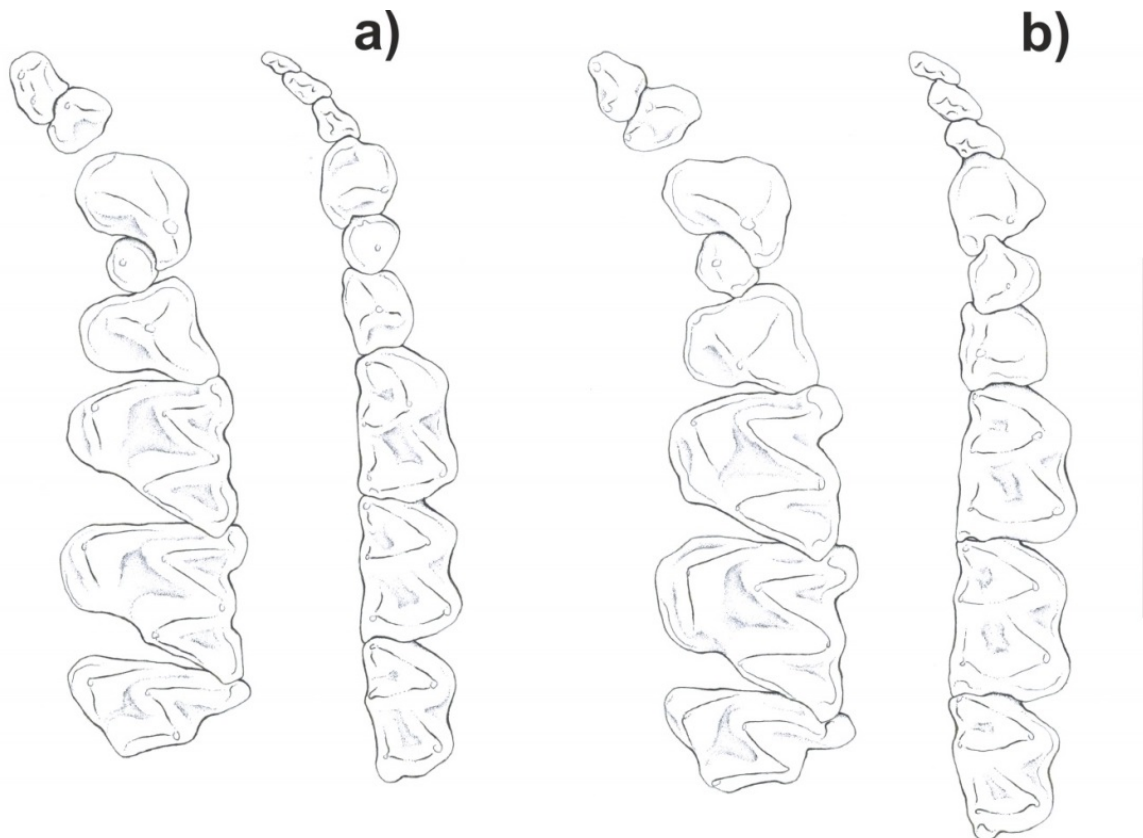
5. ábra. (a) *H. pulveratus* BM(NH) 70.7.18.12 (holotípus) és (b) *H. dolichodon* n. sp. ROM 110459 (holotípus) háti (balra) és hasi (jobbra) szőrzete.

A koponya viszonylag nagy, az arcorr masszív, hosszúkás és keskeny (3. ábra). A koponyaprofil egyenletesen emelkedik, nincs bemélyedés az arcorr és a lapos agykoponya között. A koponya legmagasabb pontja az agykoponya hátsó része. A supraorbitális duzzanat kifejezett. A járomíven nincsenek kiemelkedések. Nincs nyíltaraj, a lambdataraj kifejezett és a lambda hátsó részét eléri. A szájpadlási bemetszés eléri a P2 hegyének vonalát eléri, a spina nasalis caudalis jól fejlett. A foramen anterorbitale nagy méretű. Az alsó-nyakszirtcsonti bemélyedés sekély, de látható. A hallódob viszonylag nagy (6. ábra).



6. ábra. Dorzális, laterális és ventrális nézetű koponyafotók, valamint okkluzális és laterális nézetű mandibulafotók a *H. pulveratus* ROM 110653, Laosz (balra) és *H. dolichodon* n. sp. ROM 110462, paratípus (jobbra) példányokról. Skála = 5 mm.

Az elülső felső metszőfog (I2) egyértelműen kéthegyű. Az I3 mélyedése labiális irányú. Az I3 rövidebb, mint az I2, de a bazális dimenziói nagyobbak. Az I3 és a szemfog nem érnek össze. A felső szemfog viszonylag keskeny, a hossza jóval meghaladja a P4 hosszát. A P2 alapjának nagysága az I3 2/3-a, a nyelv felé beszorult, de oldalnézeten látható a szemfog és a P4 között. A P4-nek van egy fejlett antero-lingvális cinguláris csúcsa. Az állkapcsokban az i1 és i2 három csúccsal rendelkezik, az i3-nak pedig van egy negyedik csúcsa is a lingvális oldalon. Az alsó molárisok egyértelműen myotodontok (7. ábra).



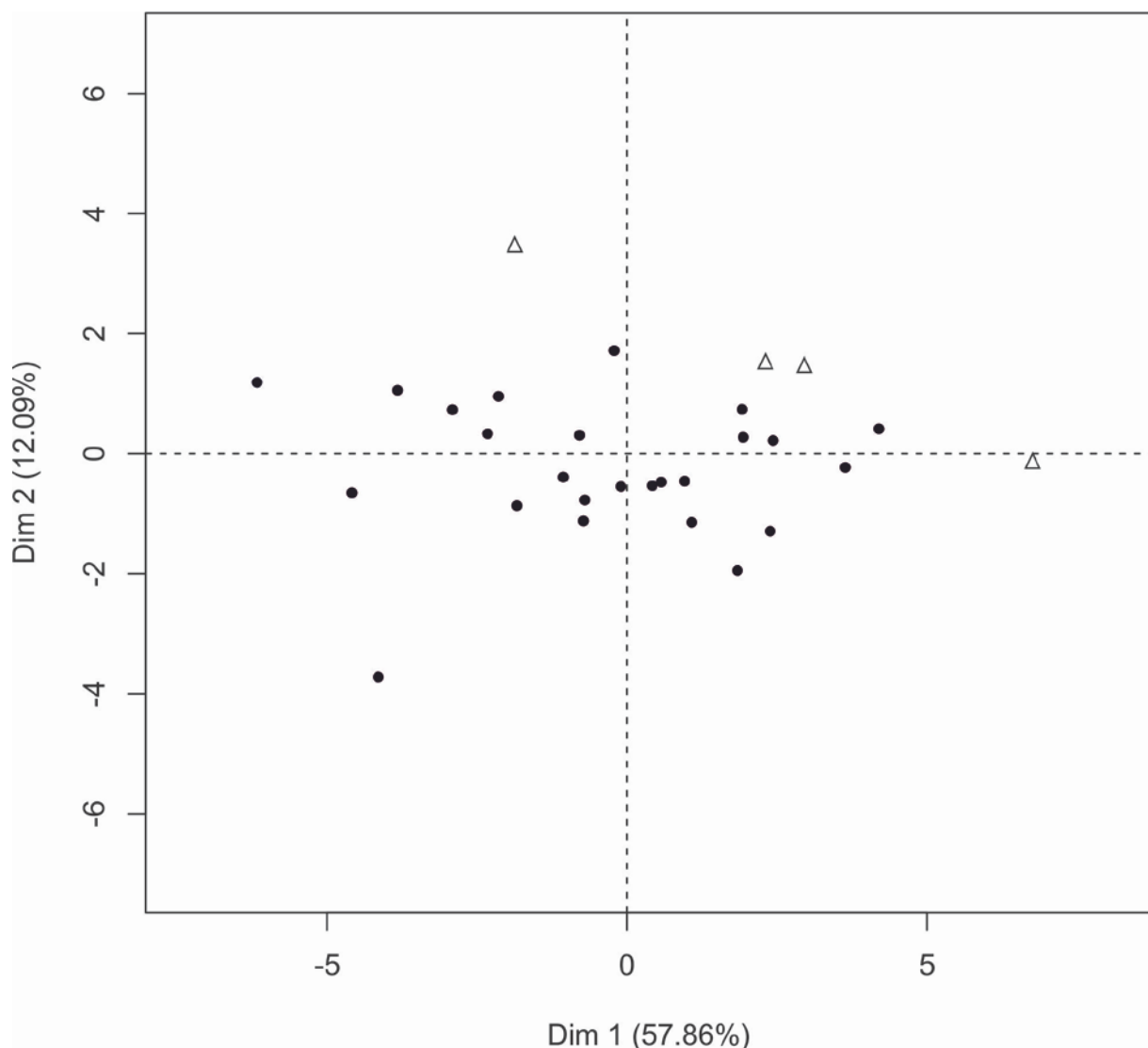
7. ábra. Okkluzális nézetű rajzok az (a) *H. pulveratus* BM(NH) 70.7.18.12 (holotípus) és (b) *H. dolichodon* n. sp. ROM 110459 (holotípus) példányok bal felső (balra) és jobb alsó (jobbra) fogazatáról. Skála = 3 mm

Összehasonlítások. A *Hypsugo dolichodon* n. sp. a *Hypsugo pulveratus*-t kivéve az összes délkelet-ázsiai *Hypsugo*-tól elkülöníthető a fekete vagy feketés fül, pofa és vitorlák, a viszonylag nagy és laterális nézetből látható P2 és a sekély alsó-nyakszirtcsonti bemélyedés alapján.

Bár átfedő értékekkel, de a *H. dolichodon* n. sp. szignifikánsan ($p < 0,05$) nagyobb a *H. pulveratus*-nál a következő méretekben: FA, MAW, BCW, CM3L, ML és cm3L. A *H. dolichodon* n. sp. sarkantyúkaréja keskeny és hosszúkás (vs. kifejezettebb a *H. pulveratus*

esetében). A koponya rostralis profilja majdnem teljesen lapos (vs. emelkedett frontális régió). Az alsó és a felső szemfog is elkeskenyedik a cinguláris gyűrű után és a hosszuk jelentősen meghaladja a megfelelő hátsó premoláris hosszát (vs. viszonylag és abszolút mértékben is rövidebb a *H. pulveratus* esetében) (3. és 7. ábra).

Statisztikai elemzések. A morfológiai vizsgálatok mellett főkomponens analízist (PCA) is végeztünk a *H. pulveratus* és *H. dolichodon* n. sp. koponya- és fogazati méreteinek elemzésére. A 14 méret vizsgálata két csoport elkülönítését tette lehetővé, melyek a két külön faj egyedeinek felelnek meg (8. ábra, 8. táblázat). A PC1 egy méret tengely, míg a PC2 a koponya szélességét határozza meg, nagy faktorsúlyok az IOW, BCW és MAW esetében, mely azt mutatja, hogy a *H. dolichodon* n. sp. viszonylag szélesebb agykoponyával és interorbitális szélességgel rendelkezik.



8. ábra. *H. pulveratus* (fekete kör) és *H. dolichodon* n. sp. (üres háromszög) példányok 14 koponya- és fogazati méretén alapuló főkomponens analízis eredménye.

8. táblázat. A főkomponens analízis során kapott faktorsúlyok.

méret	PC1	PC2	PC3
GTL	0,837	-0,140	0,105
STL	0,871	-0,291	0,054
CCL	0,932	-0,202	-0,032
CCW	0,678	-0,167	0,156
M3M3W	0,862	-0,142	0,057
IOW	0,418	0,648	0,355
MAW	0,724	0,483	-0,08
BCW	0,515	0,672	0,306
BCH	0,575	-0,527	0,398
CM3L	0,886	0,114	-0,297
CP4L	0,682	-0,056	-0,600
ML	0,857	-0,039	-0,064
cm3L	0,840	0,270	-0,296
CPH	0,765	-0,166	0,313
sajátérték	8,101	1,693	1,064
varianciaszázalék	57,9	12,1	7,6

Genetikai elemzések. Francis és mtsai. (2010) hét, „*Hypsugo* CMF sp. A” néven jelölt példány *COI* szekvenciáját közölték, köztük az általunk is vizsgált négy egyedét. A másik három, ZMMU-ban tárolt példányt nem tudtuk megvizsgálni. További, Kambodzsából származó két egyed szekvenciájával is összehasonlítva, nem találtunk nukleotid különbséget egyik példány esetében sem. A *H. dolichodon* n. sp. szekvenciáihoz legközelebb a *H. pulveratus* szekvenciái állnak, melyek azonban 12,4-14,0%-al térnek el azoktól. A GenBankban elérhető *H. cadornae* szekvenciáktól 15,6-18,0%-ban különböztek. Ez a szekvenciakülönbség egyértelműen bizonyítja, hogy a *H. dolichodon* n. sp. külön faj.

Elterjedés és ökológiai információk. A faj leírásakor az elterjedési terület két országra terjedt ki, Laoszra és Vietnámra. Laoszban két egymáshoz közeli helyen is előfordul a faj, tőlük mintegy 400 km-re található a vietnámi lelőhely. A faj leírása után, *Falsistrellus affinis*-nek határozott példányokat kaptunk Kambodzsából, melyeket egy másik folyamatban lévő kutatásunk miatt genetikai elemzésnek vetettünk alá. A példányok *COI* szekvenciája egyezett a *H. dolichodon* n. sp. szekvenciákkal, majd ezt az eredményt megerősítette a nálunk lévő koponya morfológiai vizsgálata is. A kambodzsai példányokat egy HZM-ben tárolt, Mianmarból származó példány koponyája alapján határozták (félre), így a HZM-ben található másik három *F. affinis*-ként számon tartott példányok is az új fajt képviselik. A *H. dolichodon* n. sp. tehát négy országban fordul elő, de elterjedési területébe

valószínűleg Thaiföld is beleesik, hiszen a mianmari és a többi előfordulási hely között helyezkedik el és az eddig ismert élőhelyekhez hasonló habitatok ott is megtalálhatóak.

Az összes laoszi példányt denevérhálóval fogták közel a Xe Kaman nevű, közepesen nagy, gyors folyású, 50-100 méter széles folyó mellett, mely egy síkvidéki örökzöld esőerdőn folyik keresztül a Dong Amphan Nemzeti Parkban. Kettőt ezek közül a folyóra merőleges hálókban fogtak, egyet pedig egy kis mellékfolyó torkolatán keresztül kifeszített hálóval. Az összes vietnámi példány (ROM és ZMMU) a Cat Tien Nemzeti Parkban fogták. A ROM példány nem messze a nemzeti park központjától került kézre, közel a Dong Nai nevű folyóhoz, mely egy síkvidéki dipterokarp esőerdőn folyik keresztül (Scott 1989).

5.1.2. *A Glischropus aquilus* n. sp. leírása

Szisztematika

Család Vespertilionidae Gray, 1821

Nemzetség *Glischropus* Dobson, 1875

Glischropus aquilus n. sp.

Glischropus sp.: Huang és mtsai. (2014)

Holotípus. MZB 35030 (gyűjtési szám # JH20110815.2), adult hím, alkoholban, koponya kipreparálva. Joe Chun-Chia Huang gyűjtötte 2011. augusztus 15-én.

Típuslelőhely. Sukabanjar falu, Lampung, Szumátra, Indonézia, 4°56'S, 103°52'E, 768 m tszfm.

A holotípus külső méretei (mm): FA= 32,1; EAR= 11,0; HB= 35,4; TAIL= 38,8; TIB= 15,1; TH= 5,6; HF= 6,2; tömeg (g)= 4,8.

Nevezéktan. A faji jelző (a.kvi.lus/, mely latinul sötét színűt jelent, az új faj feketés fülére és a rokon fajoknál sötétebb bundaszínezetére utal. A javasolt magyar név a sötét talppárnás-denevér.

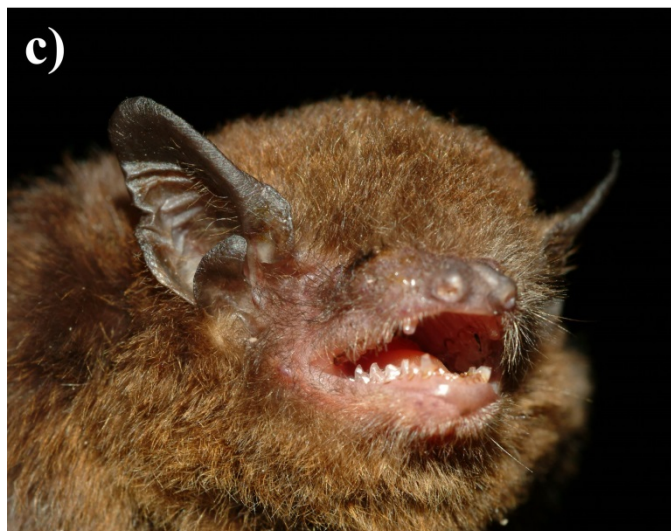
Diagnózis. Egy viszonylag nagy képviselője a nemzetségnek (FA nagyobb 32 mm-nél), sötétbarna bundával. A koponya eleje magas, az agykoponya felfújt, az interorbitális régió egyenletesen keskenyedik.

Leírás. Alkarhossz 32,1 mm (9. táblázat); füle feketés, széles és szélesen lekerekített; a fülfedő *Pipistrellus*-szerű, viszonylag vékony és keskenyen lekerekített (9. ábra). A hátbunda sötétbarna, vörös árnyalat nélkül. A has valamivel világosabb, barna. A hátszőrökön nincs sávozás, általában egyszínű sötétbarnák, csak a hegyük lehet egy kicsivel világosabb. A hasbunda szőrein két sáv található, az alsó 2/3-ad sötétbarna, a felső 1/3-ad barna. Az öregvitorla a hüvelykujj tövével tapad. A sarkantyú rövid, a farokvitorla szabad szegélyének felét nem éri el. A sarkantyúkaréj jól fejlett, megnyúlt és egy merevítő porc

található középtájon. A mellső végtag hüvelykujján egy nagy rózsaszínes párna található, mely a nemzetségre jellemző bélyeg. Alakja ovális, hossza 3 mm. A talp hússzínű. A pénisz dorzoventrálisan ellaposodott, 5,2 mm hosszú, a proximális fele kopasz, míg a disztális fele erősen szőrös, a dorzális oldalon és a makkon erős, fehéres szőrökkel (10. ábra).

9. táblázat. A *G. bucephalus*, *G. aquilus* n. sp., *G. javanus* és *G. tylopus* külső-, koponya-, valamint fogazati méretei (mm). Az értékek a következő sorrendben vannak megadva: átlag, \pm SD ($n \geq 2$), min-max, (n). A méretek rövidítései és definíciói a szövegben találhatóak.

méret	<i>G. bucephalus</i>	<i>G. aquilus</i> n. sp.	<i>G. javanus</i>	<i>G. tylopus</i>
FA	34,03 \pm 0,99 32,1–35,7 (15)	32,2 (1)	32,0 (1)	29,17 \pm 0,93 27,0–30,9 (29)
STL	12,49 \pm 0,24 12,14–13,05 (14)	12,56 (1)	12,03 (1)	11,83 \pm 0,32 11,16–12,72 (31)
CCL	11,90 \pm 0,22 11,61–12,39 (14)	11,95 (1)	11,40 (1)	11,25 \pm 0,32 10,68–12,06 (32)
CCW	4,05 \pm 0,11 3,75–4,24 (13)	4,07 (1)	3,95 (1)	3,81 \pm 0,15 3,46–4,20 (31)
M3M3W	5,75 \pm 0,14 5,47–5,98 (13)	5,68 (1)	5,32 (1)	5,23 \pm 0,10 4,97–5,44 (32)
PDW	2,27 \pm 0,08 2,19–2,40 (7)	2,66 (1)	2,81 (1)	2,64 \pm 0,14 2,39–2,78 (10)
RW	4,99 \pm 0,11 4,82–5,17 (13)	4,84 (1)	4,63 (1)	4,47 \pm 0,13 4,16–4,77 (32)
IOW	3,68 \pm 0,11 3,53–3,93 (14)	3,79 (1)	3,72 (1)	3,49 \pm 0,11 3,26–3,68 (32)
CM3L	4,74 \pm 0,07 4,63–4,85 (13)	4,65 (1)	4,67 (1)	4,45 \pm 0,12 4,20–4,74 (36)
ML	9,03 \pm 0,20 8,77–9,54 (13)	8,86 (1)	8,54 (1)	8,31 \pm 0,26 7,89–8,98 (35)
cm3L	5,03 \pm 0,10 4,86–5,17 (14)	4,85 (1)	4,91 (1)	4,64 \pm 0,11 4,43–4,94 (36)



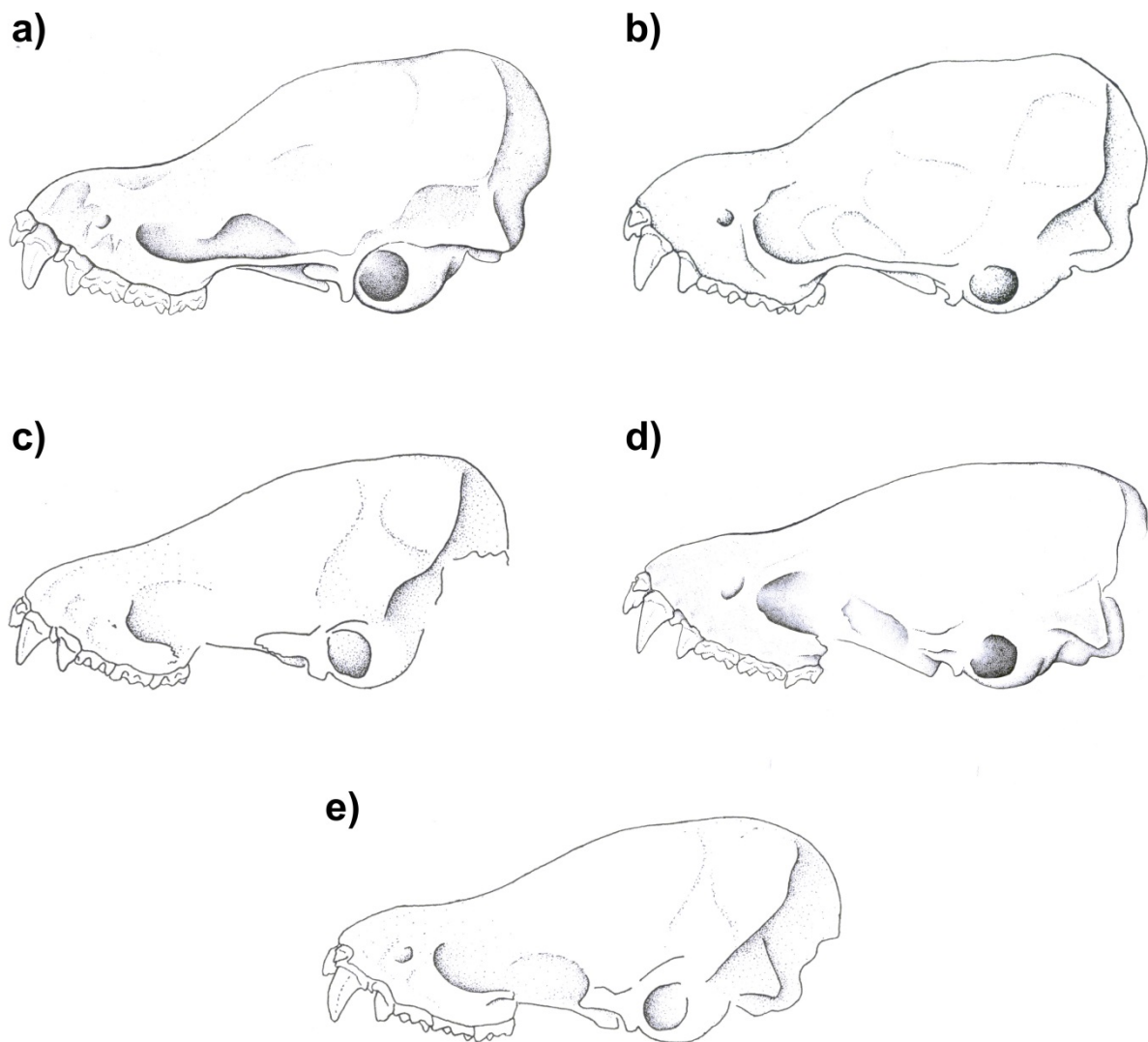
9. ábra. Az a) *G. aquilus* n. sp. MZB 35030 (holotípus) (J.C.-C. Huang felvétele), b) *G. bucephalus* HNHM 2006.34.37. (paratípus) (Csorba G. felvétele) és c) *G. tylopus* HNHM 2009.52.1. (Thaiföld) (Csorba G. felvétele) példányok portréi.



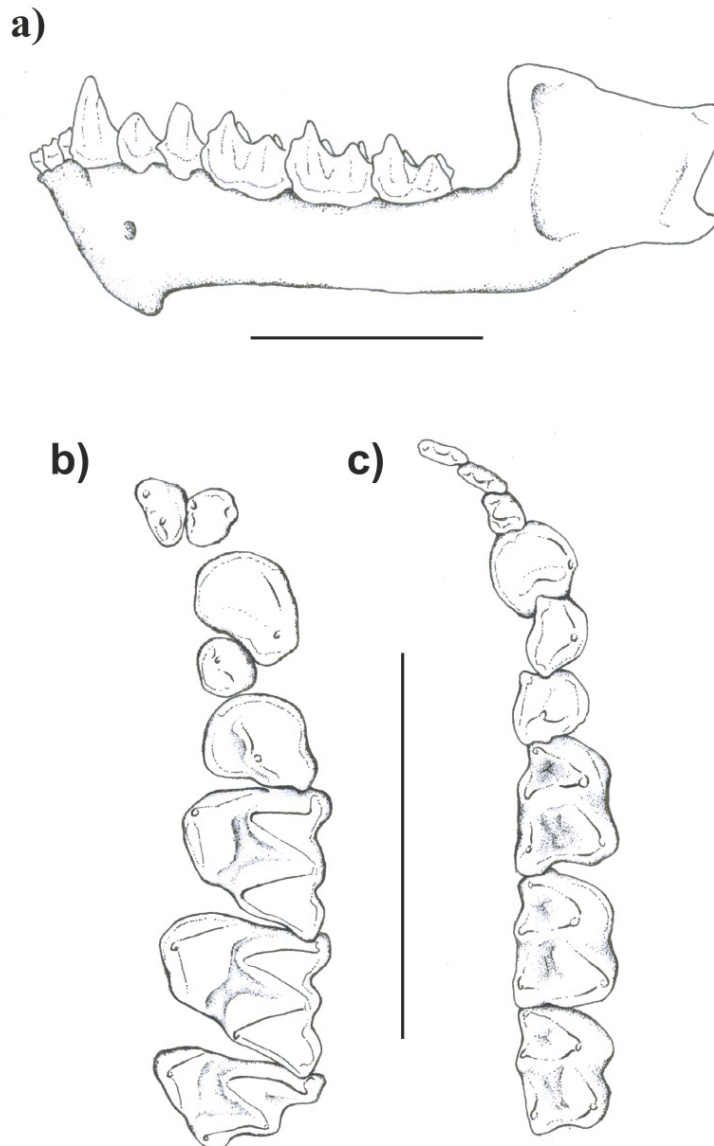
10. ábra. A *G. aquilus* n. sp. MZB 35030 holotípus péniszének laterális nézetű képe (J.C.-C. Huang felvétele).

A koponya frontális régiója magas, az agykoponya felfújt (11. ábra). A állcsonti bemetszés széles és U-alakú, a nyíltaraj nem kifejezett, a lamba taraj közepesen fejlett. A járomív keskeny és majdnem egyenes, nincs rajta kiemelkedés. Az alsó-nyakszirtcsonti bemélyedés alig észrevehető.

A négy alsó metszőfog vége szinte egy egyenes vonalban helyezkedik el, a második felső metszőfog (I3) bemélyedése kifelé irányul. Az első felső metszőfog (I2) kétcsúcsú, az I3 eléri az I2 fele magasságát. Az I3 lefelé irányuló főcsúcsa sokkal magasabb, mint a második csúcsocska. Az I3 bazális dimenziói megegyeznek az I2-ével. Az első felső premoláris (P2) bazálisan akkora, mint az I2, kismértékben kiszorult a fogsorból (a nyelv felé) és oldalról látható. A P2 csúcsa túlér az utolsó felső premoláris (P4) cingulumán. A felső és az alsó molárisoknak nincsenek specifikus módosulásai, az alsó molárisok nyctalodontok (12. ábra).



11. ábra. Laterális nézetű koponyarajzok az a) *G. aquilus* n. sp. MZB 35030 (holotípus), b) *G. bucephalus* HNHM 2006.94.49. (holotípus), c) *G. tylopus* BM(NH) 70.2.10.2 (holotípus), d) *G. batjanus* ZMB 85513 (holotípus) és e) *G. javanus* RMNH 15323 (holotípus) példányokról. Skála = 5 mm.



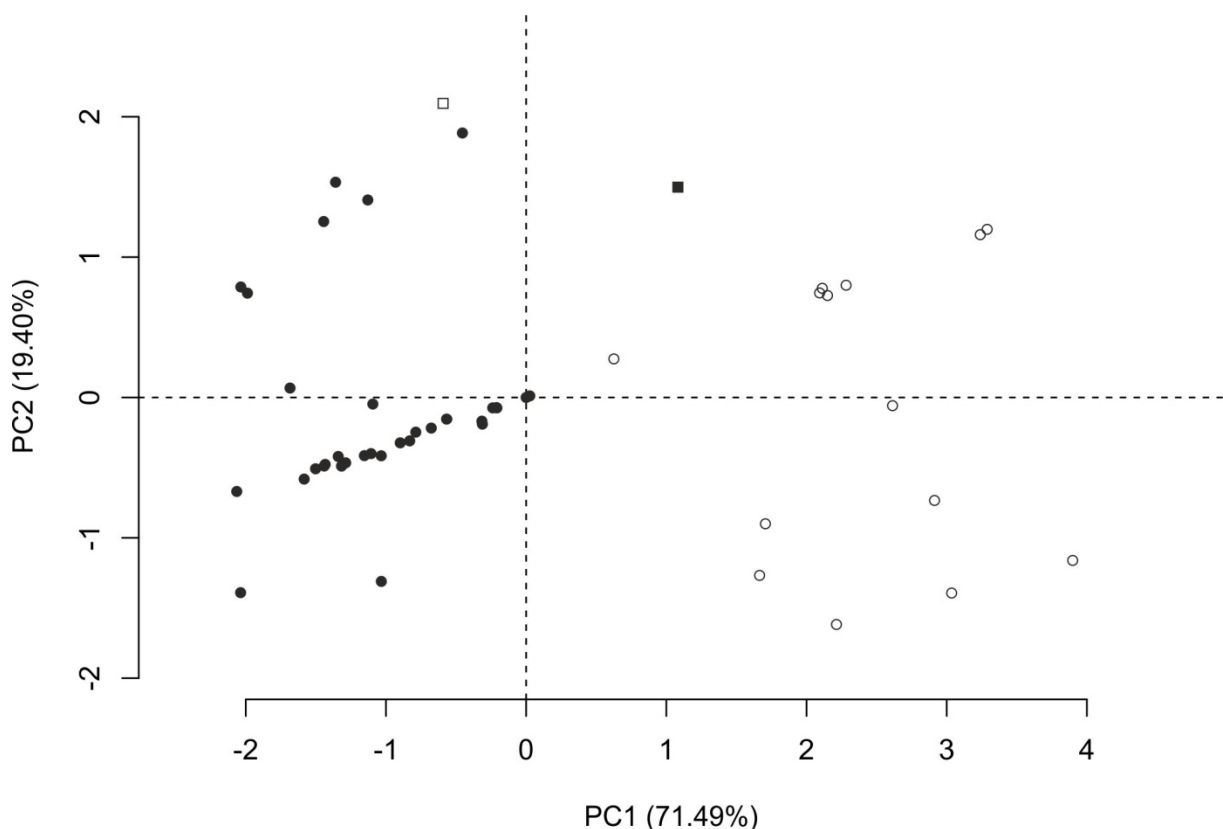
12. ábra. A *G. aquilus* n. sp. MZB 35030 (holotípus) a) mandibulájának laterális b) bal felső és c) jobb felső fogzatának okkluzális nézetű rajza. Skála = 3 mm.

Összehasonlítások. A *G. aquilus* n. sp. könnyen elkülöníthető a *Glischropus* nemzetség többi fajától a sötétbarna bunda (vörössárga helyett) és a fekete fülek és fülfedők (többi fajnál barna) alapján (9. ábra).

A külső bélyegek mellett a *G. aquilus* n. sp. jelentősen különbözik a *G. tylopus* és *G. javanus* példányoktól a koponyaalakban is. Az előző faj arcóra és agykoponyája közötti törés mélyebb, a koponya elülső része és occipitális régiója magasabb (11. ábra). A *G. aquilus* n. sp. az összes vizsgált *G. tylopus* példánynál nagyobb a FA, M3M3W, RW és IOW méretekben. Az összes szumátrai *G. tylopus* példánytól különbözik a széles, U-alakú állcsonti bemetszés miatt (a *G. tylopus*-nál keskeny és hátrafelé szűkülő).

Bár a *G. aquilus* n. sp. koponyája hasonlít a *G. bucephalus* példányok koponyájához, és a PDW-t kivéve – mely kisebb a vizsgált *G. bucephalus* példányok esetében – a craniodentális méretekben is átfedés mutatkozik, a *G. aquilus* n. sp. koponyája kevésbé felfűjt, az interorbitális régiója egyenletesen keskenyedő (vs. hirtelen keskenyedő a *G. bucephalus* esetében), és az I3 bazális dimenziói közel azonosak az I2-ével (vs. sokkal kisebb a *G. bucephalus* esetében).

Statisztikai elemzések. A morfológiai összehasonlítások mellett főkomponens analízist is végeztünk. A 49 példány adatai két nagy csoportot alkottak: a *G. tylopus* a PC1 tengely bal, míg a *G. bucephalus* példányok a PC1 tengely jobb oldalán (13. ábra). A *G. javanus* holotípus a *G. tylopus* csoporthoz közel, míg a *G. aquilus* n. sp. holotípus minden más *Glischropus*-tól távol esett. A PC1 tengely egy méret tengely, mely a koponya szélességét mutatja, a variancia viszonylag nagy részét (71,49%) magyarázza. A PC2 tengely a koponya formáját mutatja, melyben különösen a PDW a hangsúlyos és a teljes variancia 19,40%-át magyarázza.



13. ábra. *G. bucephalus* (fehér kör), *G. aquilus* n. sp. (fekete négyzet), *G. javanus* (fehér négyzet) és *G. tylopus* (fekete kör) példányok egy külső és három koponya-, ill. fogazati méretén alapuló főkomponens analízis eredménye.

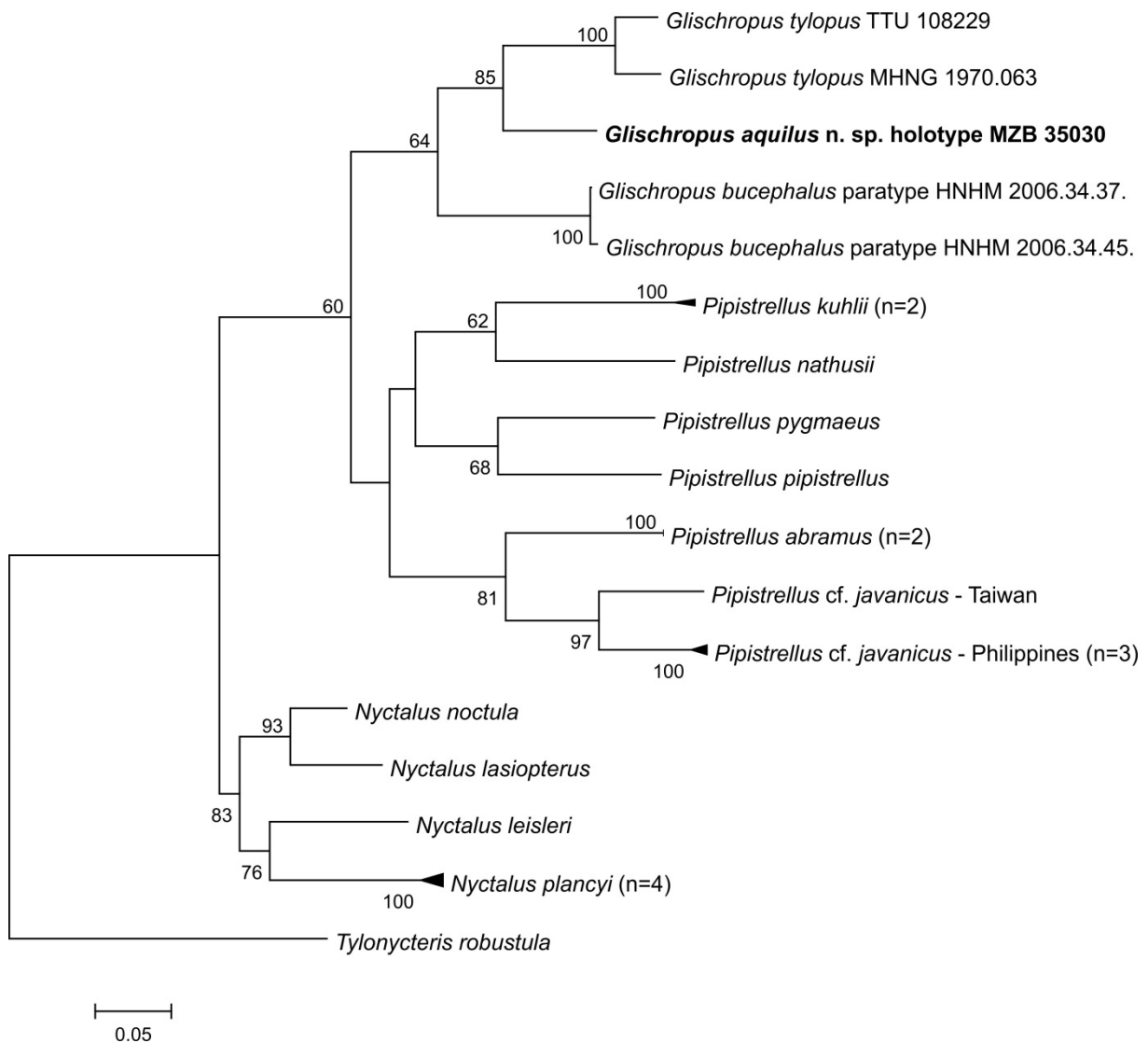
10. táblázat. A főkomponens analízis során kapott faktorsúlyok.

Character	PC1	PC2
FA	0,876	0,200
M3M3W	0,944	0,189
PDW	-0,559	0,829
RW	0,943	0,115
sajátérték	2,860	0,776
varianciaszázalék	71,49	19,40

Genetikai elemzések. A *G. javanus*-ból – mivel csak az 1939-ben gyűjtött holotípus ismeretes belőle - nem állt rendelkezésünkre szövetminta, így nem vettük bele az elemzésekbe. A vizsgálatokba bevont többi *Glischropus cyt b* szekvencia egy monofiletikus ágat alkot és a *G. aquilus* n. sp. egyértelműen elkülönül a rokonaitól (14. ábra). 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. A két *G. bucephalus* paratípus csak néhány nukleotidban különbözött egymástól, de a két vizsgált *G. tylopus* között jelentős, 5,2%-os különbség mutatkozott (11. táblázat).

11. táblázat. *Glischropus* példányok közötti genetikai távolságok (%) a *cyt b* gén egy 404 bp hosszú szakasza alapján.

	a	b	c	d	e
a: <i>Glischropus aquilus</i> n. sp. MZB 35030	–				
b: <i>Glischropus tylopus</i> MHNG 1970.063	12,4	–			
c: <i>Glischropus tylopus</i> TTU 108229	12,1	5,2	–		
d: <i>Glischropus bucephalus</i> HNHM 2004.34.37.	14,6	16,3	16,0	–	
e: <i>Glischropus bucephalus</i> HNHM 2004.34.45.	14,6	17,0	16,6	0,5	–



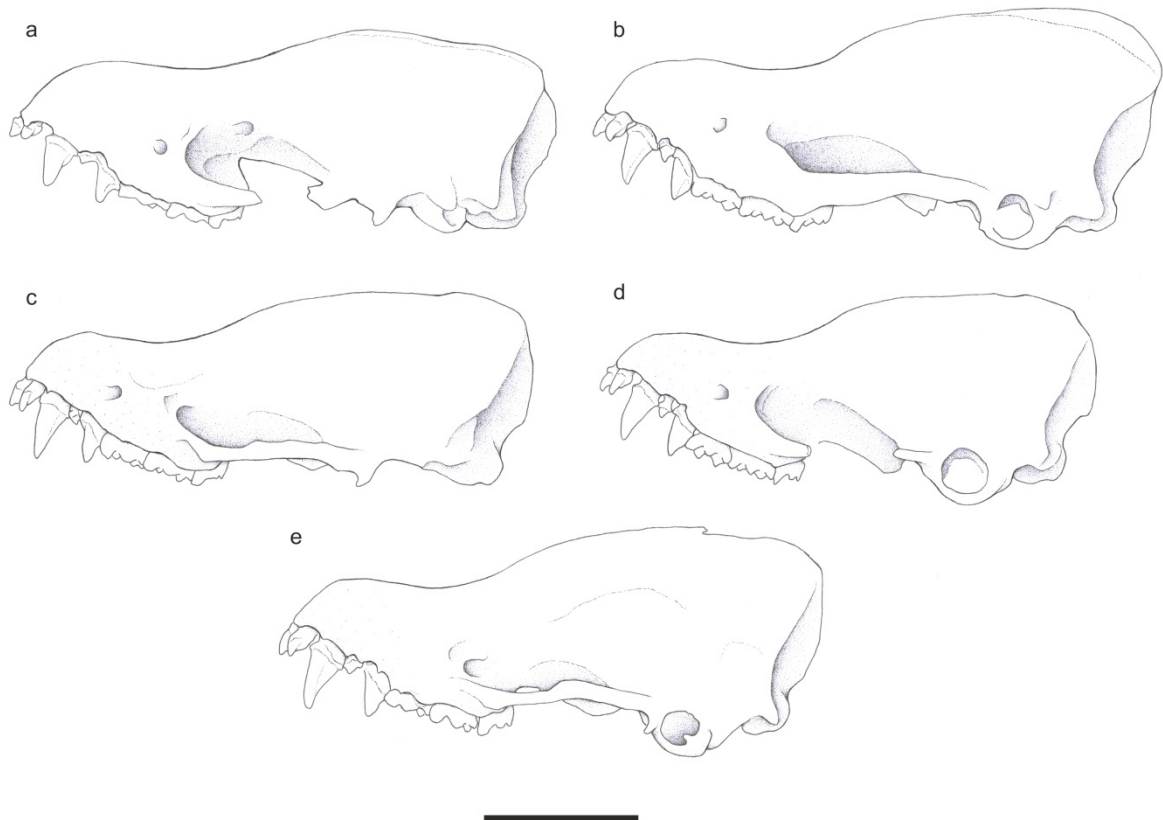
14. ábra. A *G. aquilus* n. sp., valamint *Glischropus*, *Pipistrellus* és *Nyctalus* példányok *cyt b* génjének 404 bp hosszú szakasza alapján számolt ML törzsfa. A kültág a *Tylonycteris robustula*.

Elterjedés és ökológiai információk. Az egyetlen ismert példányt egy másodlagos erdő ösvényére felállított húrscapdával fogták, egy bambuszültetvény és egy kis patak közelében. További 14 faj előfordulását bizonyították az erdőből, köztük a *Tylonycteris robustula*-t, mely szintén bambuszspecialista denevér. További nyolc fajt mutattak ki egy közeli ültetvényből, így összesen 23 faj jelenlétét igazolták a területről (Huang és mtsai. 2014).

5.1.3. A *Myotis montivagus* revíziója és a *Myotis indochinensis* n. sp. leírása

A *Myotis montivagus* revíziója

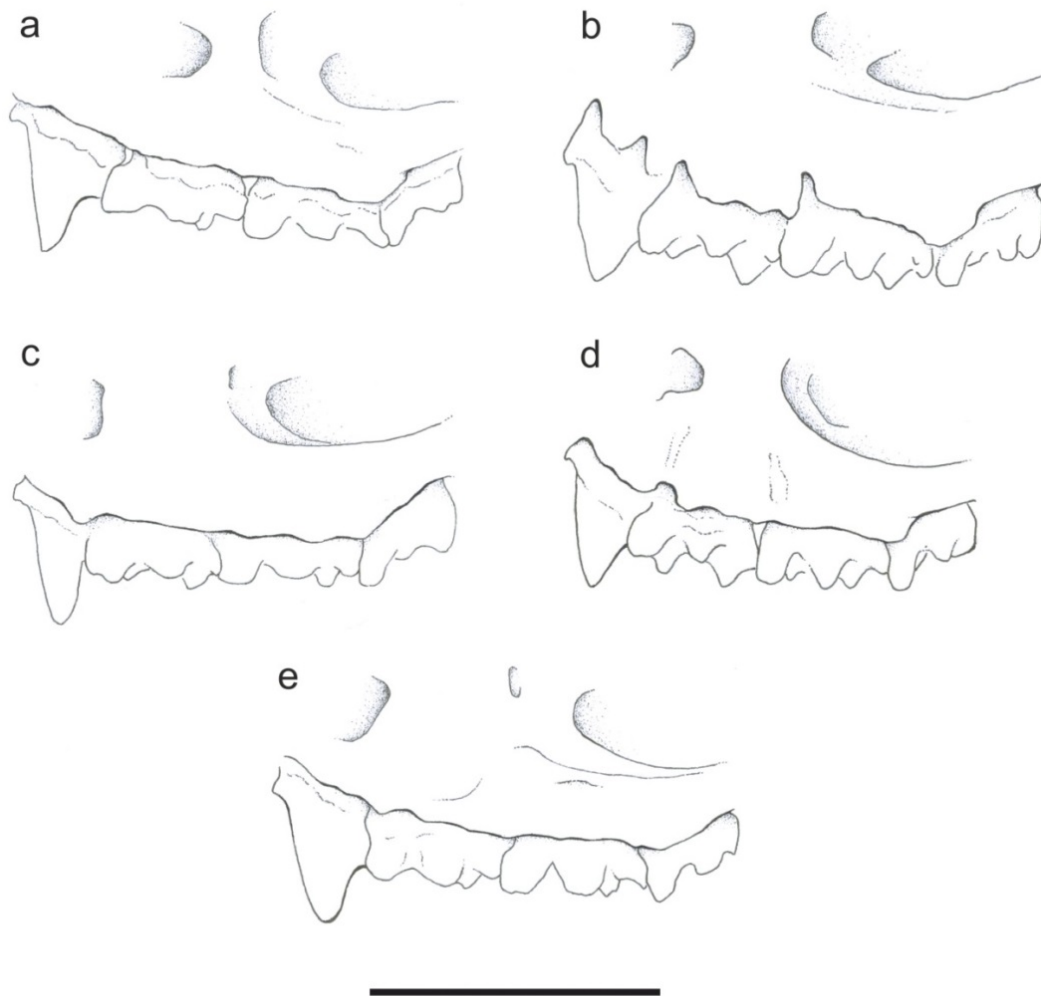
A *M. annectans* koponyamélyedése (az arcorr és az agykoponya közötti mélyedés) sekély, a *M. montivagus* sensu lato esetében a koponya domborúbb, bár ez a különböző alfajok esetében eltérő mértékű (15. ábra). Szignifikáns különbség van az AOB értékekben (Welch kétmintás t-próba, $t = -19,81$, $p < 0,0001$), ami a *M. annectans* esetében kicsi, a *M. montivagus* összes alfaja esetében hosszabb (12. táblázat, 16. ábra). A második felső premoláris a *M. annectans* esetében sokszor hiányzik vagy nagyon redukált, míg az összes *M. montivagus* alfajnál megtalálható, és a P4-hez viszonyítva nagyobb, mint a *M. annectans* esetében (17. ábra).



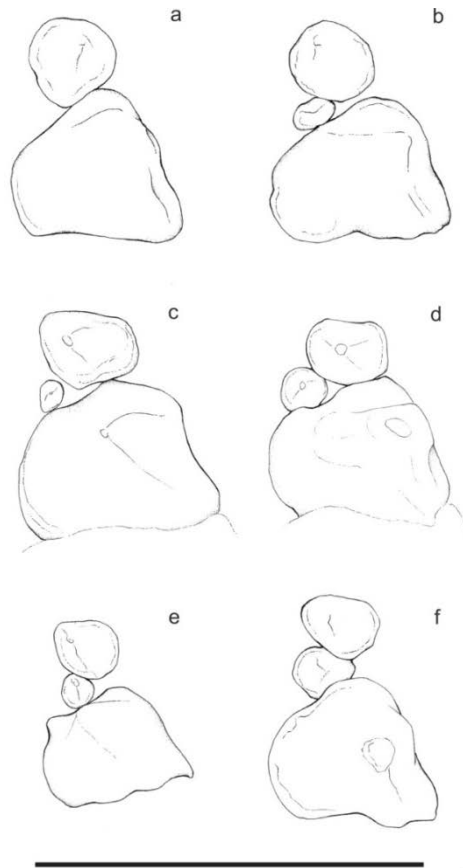
15. ábra. Laterális nézetű koponyarajzok az a) *M. annectans* BM(NH) 78.2355 (Thaiföld), b) *M. borneoensis* BM(NH) 83.349 (holotípus), c) *M. federatus* BM(NH) 16.4.20.5 (holotípus), d) *M. montivagus* BM(NH) 76.3.10.5 (holotípus) és e) *M. peytoni* BM(NH) 12.8.25.1 (holotípus) példányokról. Skála = 5 mm.

12. táblázat. A *M. annectans*, *M. borneoensis*, *M. federatus*, *M. montivagus* és *M. peytoni* külső-, koponya-, valamint fogazati méretei (mm). Az értékek a következő sorrendben vannak megadva: átlag, \pm SD ($n \geq 2$), min-max, (n).

méret	<i>M. annectans</i>	<i>M. borneoensis</i>	<i>M. federatus</i>	<i>M. montivagus</i>	<i>M. peytoni</i>
FA	46,11 \pm 1,17	43,6 \pm 1,07	41,01 \pm 0,99	40,28 \pm 0,78	45,50 \pm 0,71
	44,9-48,4 (8)	42,1-44,8 (8)	39,5-42,5 (9)	39,2-41,5 (6)	45,0-47,0 (7)
GTL	17,41 \pm 0,34	18,03 \pm 0,28	16,97	15,69	17,09 \pm 0,41
	16,96-17,77 (6)	17,65-18,57 (7)	16,79-17,14 (2)	15,62-15,76 (2)	16,19-17,60 (11)
CCL	15,31 \pm 0,27	15,76 \pm 0,25	15,02	14,09	15,16 \pm 0,30
	14,86-15,65 (7)	15,43-16,10 (7)	15,01-15,03 (2)	14,07-14,10 (2)	14,50-15,52 (9)
CCW	4,74 \pm 0,16	4,74 \pm 0,11	4,62	4,45 \pm 0,06	4,68 \pm 0,19
	4,45-4,91 (7)	4,63-4,93 (7)	4,41-4,82 (2)	4,39-4,51 (3)	4,24-4,92 (11)
M3M3W	7,31 \pm 0,19	7,54 \pm 0,12	7,10 \pm 0,15	6,67 \pm 0,15	7,18 \pm 0,17
	7,02-7,61 (7)	7,37-7,69 (7)	6,99-7,20 (2)	6,50-6,79 (3)	6,73-7,34 (11)
ZYW	11,41	11,98 \pm 0,09	-	-	11,45 (1)
	11,30-11,51 (2)	11,82-12,09 (6)			
MAW	8,55	8,70 \pm 0,13	8,49 (1)	7,97	8,49 \pm 0,19
	8,53-8,57 (2)	8,48-8,88 (7)		7,93-8,01 (2)	8,12-8,78 (9)
IOW	4,27 \pm 0,15	4,02 \pm 0,10	3,97	3,81	4,08 \pm 0,16
	4,01-4,46 (7)	3,85-4,15 (7)	3,96-3,98 (2)	3,74-3,88 (2)	3,78-4,37 (11)
BCW	8,11	7,77 \pm 0,11	7,64 (1)	7,17	7,80 \pm 0,21
	7,86-8,36 (2)	7,62-7,91 (7)		7,15-7,19 (2)	7,54-8,10 (9)
BCH	5,78 (2)	6,73 \pm 0,17	5,95 (1)	5,75	5,91 \pm 0,15
		6,51-6,98 (7)		5,73-5,76 (2)	5,65-6,09 (8)
AOB	0,56 \pm 0,07	1,42 \pm 0,12	1,38	1,06 \pm 0,03	1,41 \pm 0,08
	0,47-0,67 (7)	1,25-1,65 (7)	1,35-1,40 (2)	1,03-1,08 (3)	1,24-1,49 (11)
CM3L	6,76 \pm 0,10	6,95 \pm 0,12	6,61	6,14 \pm 0,04	6,68 \pm 0,11
	6,60-6,88 (7)	6,71-7,10 (7)	6,44-6,78 (2)	6,09-6,17 (3)	6,50-6,90 (11)
CP4L	3,21	3,15 \pm 0,06	3,04 (1)	2,91 \pm 0,03	3,10 \pm 0,08
	3,09-3,32 (2)	3,07-3,24 (7)		2,89-2,94 (3)	2,98-3,22 (9)
ML	12,81 \pm 0,23	13,57 \pm 0,22	12,62	11,66 \pm 0,19	12,72 \pm 0,32
	12,60-13,21 (7)	13,33-14,03 (7)	12,41-12,82 (2)	11,48-11,85 (3)	12,16-13,16 (11)
cm3L	7,25 \pm 0,13	7,32 \pm 0,11	7,03	6,43 \pm 0,07	7,13 \pm 0,13
	7,04-7,44 (7)	7,15-7,46 (7)	6,93-7,12 (2)	6,35-6,47 (3)	6,91-7,35 (11)
CPH	4,04	4,76 \pm 0,16	4,14 (1)	3,76 \pm 0,08	4,10 \pm 0,13
	3,76-4,31 (2)	4,49-4,92 (7)		3,67-3,83 (3)	3,85-4,24 (9)



16. ábra. Az a) *M. annectans* BM(NH) 78.2355 (Thaiföld), b) *M. borneensis* BM(NH) 83.349 (holotípus), c) *M. federatus* BM(NH) 16.4.20.5 (holotípus), d) *M. montivagus* BM(NH) 76.3.10.5 (holotípus) és e) *M. peytoni* BM(NH) 12.8.25.1 (holotípus) példányok arcorrának egy részlete (AOB). Skála = 3 mm.

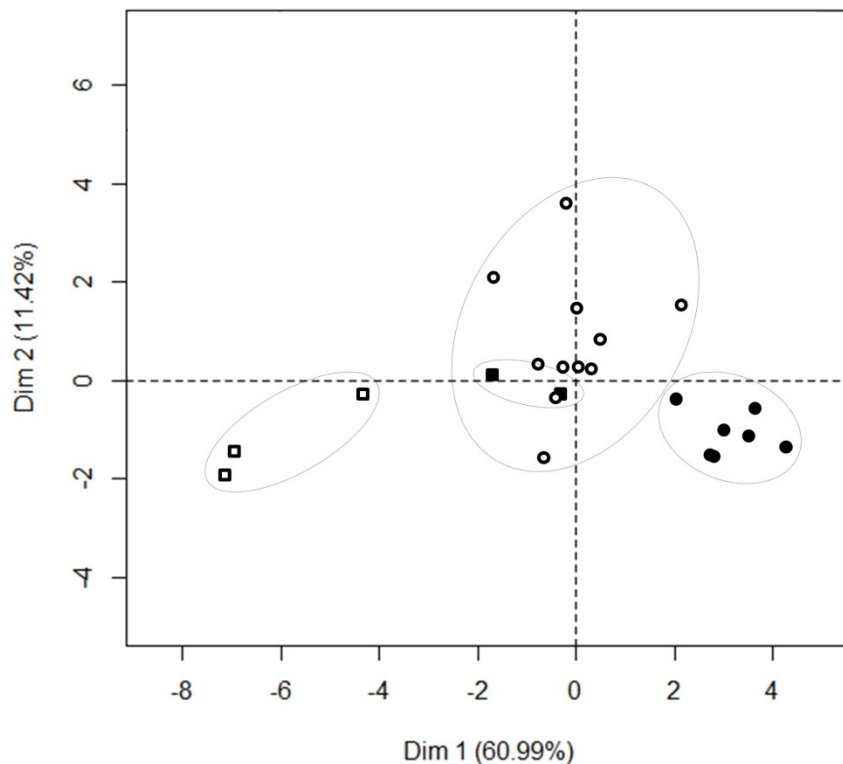


17. ábra. Az a) *M. annectans* BM(NH) 78.2355 (Thaiföld), b) *M. annectans* BM(NH) 16.3.25.30 (a *M. primula* holotípusa), c) *M. borneoensis* BM(NH) 83.349 (holotípus), d) *M. federatus* BM(NH) 16.4.20.5 (holotípus), e) *M. montivagus* BM(NH) 76.3.10.5 (holotípus) és f) *M. peytoni* BM(NH) 12.8.25.1 (holotípus) példányok bal felső premolárisainak okkluzális nézetű rajza. Skála = 3 mm.

A *M. montivagus* alfajok szétválaszthatók külső és koponya-, valamint fogazati bélyegek kombinációjával. A *M. borneoensis* (Borneóról) és *M. peytoni* (Dél- és Keletközép-Indiából) alfajoknak van a leghosszabb alkarjuk, míg a *M. montivagus* (Dél-Kínából és Észak-Mianmarból) és a *M. 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 koponyaméretekkel rendelkeznek. A borneói példányoknak a legmagasabb a nyíl- és lambda tarajuk, a többi alfajnál ezek gyengén fejlettek. A középső felső premolárisok (P3) a borneói és a maláj-félszigeti példányoknál sokkal kisebb, mint a dél-kínai, észak-mianmari vagy a dél- és keletközép-indiai egyedek esetében, ezért utóbbiaknál a P2 és P4 teljesen vagy majdnem teljesen összeér. Az indiai példányoknál a felső premolárisok ritkán, míg a maláj-félszigeti példányok premolárisai szorosan állnak és a P2 és P4 teljesen összeér. A középső

alsó premoláris a borneói és maláj-félszigeti példányoknál teljesen kiszorult a fogsorból, de a fogsorban található a dél-kínai, észak-mianmari és az indiai példányok esetében.

A klasszikus morfológiai összehasonlító módszerek mellett többváltozós statisztikai analízist is végeztünk, hogy még teljesebben tudjuk vizsgálni a *montivagus*-csoporton belüli kapcsolatokat. A PCA, mely a 12. táblázatban szereplő koponya- és fogazati bélyegeken alapult, három fő csoportra választotta szét a példányokat: a borneói, és a dél-kínai, észak-mianmari példányok mellett egy csoportba kerültek az indiai és maláj-félszigeti egyedek (18. ábra, 13. táblázat). Ez utóbbi csoport azonban alkar alapján jól elkülöníthető, az indiai példányoknak szignifikánsan hosszabb az alkarja, mint a maláj-félszigeteki példányoké (Welch kétmintás t-próba, $t = -10,54$, $p < 0,0001$).

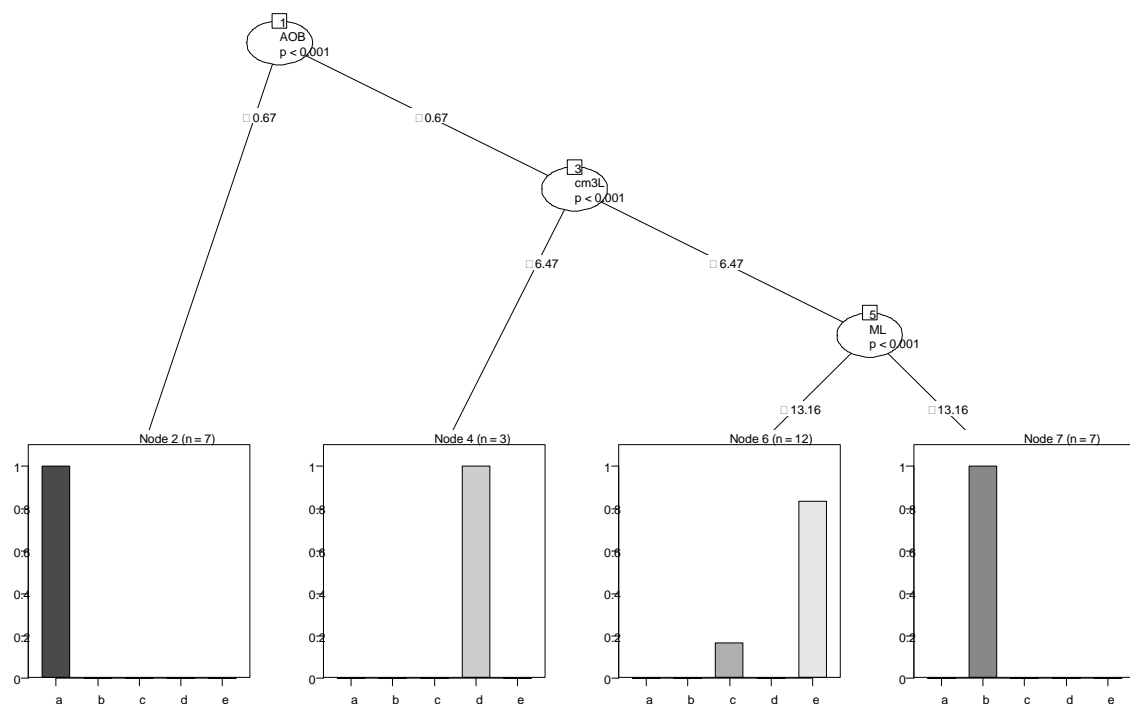


18. ábra. *M. borneoensis* (fekete kör), *M. federatus* (fekete négyzet), *M. montivagus* (üres négyzet) és *M. peytoni* (üres kör) példányok 15 koponya-, ill. fogazati méretén alapuló főkomponens analízis eredménye.

13. táblázat. A főkomponens analízis során kapott faktorsúlyok.

méret	PC1	PC22
GTL	0,9079	
CCL	0,9054	
CCW	0,5712	
M3M3W	0,9095	
IOW		0,5312
ZYW		-0,6942
MAW	0,8613	
BCW	0,6508	0,6337
BCH	0,7101	-0,4605
AOB	0,6885	
CM3L	0,9424	
CP4L	0,8135	
ML	0,9478	
cm3L	0,9277	
CPH	0,8802	
sajátérték	9,1483	1,7133
variációsázalék	60,9883	11,4218

A koponya- és fogazati méreteket döntési fák módszerével is vizsgáltuk. A 19. ábra statisztikailag négy csoportot támaszt alá: a *M. annectans*, a dél-kínai és észak-mianmari *M. montivagus* sensu stricto, a *M. federatus* és a *M. peytoni* együtt, illetve a *M. borneoensis*. Mint azt fentebb láttuk, a *M. federatus* és a *M. peytoni* alkar alapján egyértelműen elkülöníthetők egymástól.



19. ábra. 29 *Myotis* példány 15 koponya- és fogazati méretén alapuló döntési fa (a) *Myotis annectans*, b) *M. borneoensis*, c) *M. federatus*, d) *M. montivagus* és e) *M. peytoni*).

Szisztematika

A morfológiai és morfometriai eredmények a *M. montivagus* sensu lato-n belüli földrajzilag is elkünyt taxonok önálló faji státuszát támasztják alá.

A *Myotis* nemzetségen belül számos széles körben elfogadott fajt ismerünk, melyek között a fentiekhez hasonló morfológiai bélyegek és méretkülönbségek alapján lehet különbséget tenni (Corbet és Hill 1992, Borisenko és Kruskop 2003). Nemrégiben leírt fajok, mint pl. a *M. gomantongensis* (Francis és Hill 1998), a *M. annamiticus* (Kruskop és Tsytulina 2001) és a *M. phanluongi* (Borisenko és mtsai. 2008) és rokonaik között is hasonló morfológiai eltéréseket figyelhattunk meg, de genetikailag vizsgálva őket nagyon nagy különbségeket találunk (Borisenko és mtsai. 2008, Francis és mtsai. 2010).

Alább megadtuk ezen fajok és a *M. annectans* kiegészített diagnózisát, valamint az egyes fajokra vonatkozó elterjedési és ökológiai információkat.

***Myotis annectans* (Dobson, 1871)**

Szőröspofájú egérfülű-denevér

Pipistrellus annectans Dobson, 1871: 213

Myotis primula Thomas, 1920: 248

Pipistrellus annectans (sic!): Tate 1942: 251

Myotis annectans: Topál 1970: 374 (a jelenlegi névkombináció első alkalmazása)

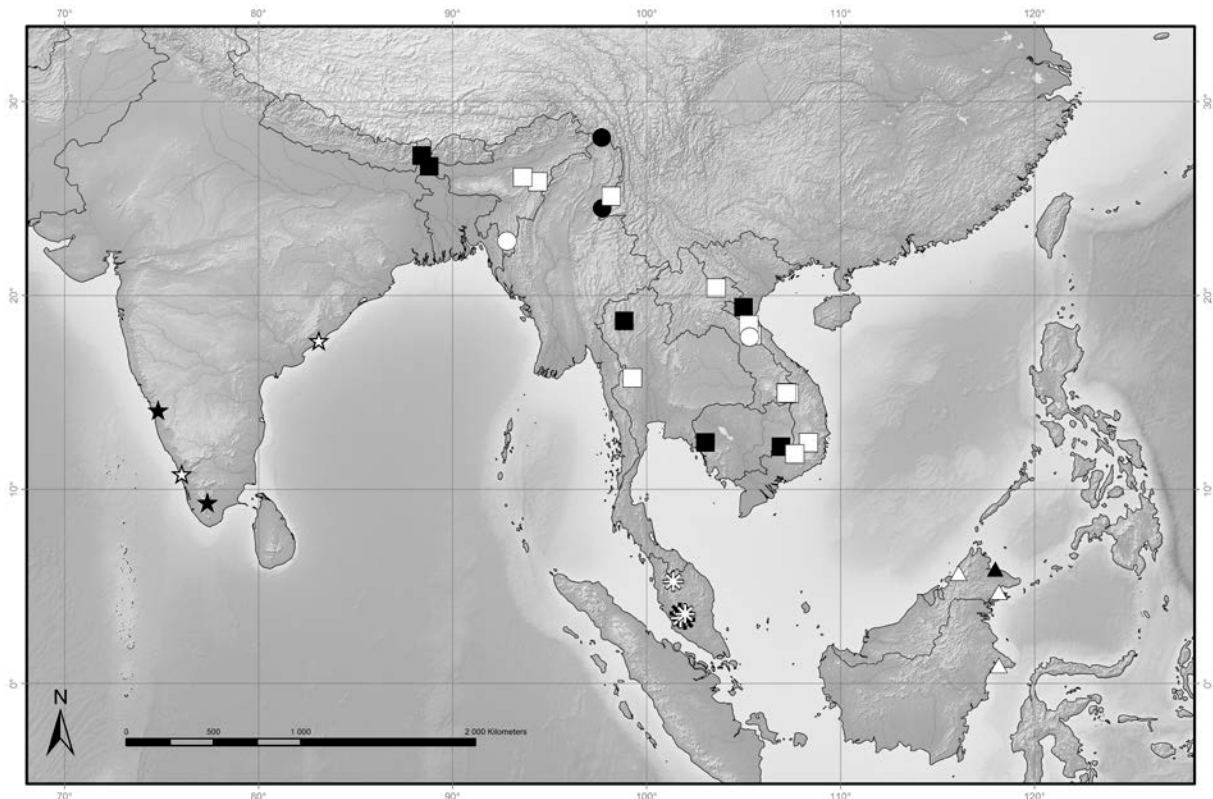
Myotis annectans: Corbet és Hill 1992: 124

Myotis annectans: Koopman 1994: 104

Kiegészített diagnózis. FA 44,9-48,4 mm; CCL 14,86-15,65 mm (12. táblázat). A háti szőrök hosszú sötétbarna alappal és világosabb hegygel rendelkeznek, melyek deres hatást keltenek. A hasi szőröknek is sötétbarna az alapjuk, ezüstfehér hegygel, kivéve a has közepén, ahol a szőrök hegye narancsos barna. A fül közepesen nagy, a fülfedő hosszú és keskeny, lekerekített hegygel (Dobson 1871, Francis 2008).

A koponyaprofil lapos, az arcorr és az agykoponya közötti mélyedés sekély. Csak egy gyenge nyíltaraj van, az anteorbitális híd keskeny. Az első felső premoláris (P2) bazális dimenziói 1/4-e, 1/3-a az utolsó felső premolárisénak (P4). A középső felső premoláris (P3) nagyon kicsi, sokszor hiányzik, vagy ha van, akkor kiszorult a fogsorból. A középső alsó premoláris (p3) nagyon kicsi, teljesen kiszorult a fogsorból, nem látható oldalról, de az első (p2) és utolsó alsó premoláris (p4) nem érintkezik.

Elterjedés és ökológiai információk. A *M. annectans*-nak viszonylag nagy az elterjedési területe (20. ábra), mely Északkelet-Indiától (Dobson 1871, Thomas 1920, Bates és Harrison 1997) Észak-Thaiföldig (Hill és Thonglongya 1972, Bickham és mtsai. 1986) terjed, de előfordul Laoszban (Francis és mtsai. 1999, Francis és mtsai. 2010), Vietnamban (Francis és mtsai. 2010, Lunde 2003) és Kambodzsában (Hendrichsen és mtsai. 2001a) is. Kína Jünnan tartományából is jelezték (Wang 2003). A példányok többsége hegyvidéki erdős területeken került meg, 923, ill. 1077 méteren (Thomas 1920) és 1250 méteren Doi Pui, Chiang Mai, Thaiföldön (Hill és Thonglongya 1972).



20. ábra. A *M. annectans* (négyzet), *M. borneoensis* (háromszög), *M. federatus* (sokágú csillag), *M. montivagus* (kör) és *M. peytoni* (ötágú csillag) elterjedése. A fekete jelek a vizsgált példányokat, míg a fehérek az irodalmi adatokat jelölik (Görföl és mtsai. 2013).

***Myotis borneoensis* Hill és Francis, 1984**

Borneói egérfülű-denevér

Myotis montivagus borneoensis Hill és Francis, 1984: 309

Myotis montivagus borneoensis: Corbet és Hill 1992: 123

Myotis montivagus borneoensis: Koopman 1994: 106

Kiegészített diagnózis. FA 42,1-44,8 mm; CCL 15,43-16,10 mm (12. táblázat). A bunda felül hosszú és tömött, a szőrök alapja feketésbarna, végük sötétbarna. A hasoldalon a hátbundához hasonlóan a szőröknek feketésbarna alapjuk és barna végük van. A fül hosszú és keskeny, hosszú fülfedővel, ami a fül feléig ér és kismértékben előre felé hajlik (Hill és Francis 1984).

A koponyaprofil viszonylag lapos, az arc és az agykoponya közötti mélyedés inkább sekély. A nyíl- és lambda taraj jól fejlett, az anteorbitális híd széles. Az első felső premoláris (P2) bazális dimenziói 1/3-a az utolsó felső premolárisénak (P4). A középső felső premoláris (P3) nagyon kicsi és teljesen kiszorult a fogsorból, úgy, hogy a P2 és P4

általában szorosan összeér. A középső alsó premoláris (p3) kiszorult a fogsorból és nem látható laterális nézetben, az első (p2) és az utolsó alsó premoláris (p4) nem érintkezik.

Elterjedés és ökológiai információk. A *M. borneoensis* elterjedési területe Borneóra korlátozódik. Előfordul Malajzia Sabah (Hill és Francis 1984, Payne és mtsai. 1985, Yasuma és Andau 2000 in Francis és mtsai. 2008) és Sarawak (Wilson és mtsai. 2006) tartományában, illetve a sziget indonéziai részén (Kalimantan) is (Suyanto és Struebig 2007). Payne és mtsai. (1985) és Wilson és mtsai. (2006) erdei patakok mentén fogta a fajt, a kalimantani egyedek pedig egy karsztos terület barlangjából repültek ki.

***Myotis federatus* Thomas, 1916**

Maláj egérfülű-denevér

Myotis peytoni federatus Thomas, 1916: 3

Myotis federatus: Tate 1941: 557

Myotis federatus: Findley 1972: 33

Myotis montivagus federatus: Corbet és Hill 1992: 123

Myotis montivagus federatus: Koopman 1994: 106

Myotis montivagus federatus: Francis 2008: 232

Kiegészített diagnózis. FA 39,5-42,5 mm; CCL 15,01-15,03 mm (12. táblázat). A bunda egyszínű sötétbarna, általában világos végek nélkül (Thomas 1916). A fül mérsékelten nagy és keskeny. A fülfedő előre felé hajlik és eléri a fül magasságának felét.

Az agykoponya kismértékben domború. A nyíl- és a lambda taraj gyengén fejlett, az anteorbitális híd széles. Az első felső premoláris (P2) bazális dimenziói az utolsó felső premoláris (P4) 1/4-e. A középső felső premoláris (P3) kicsi és teljesen kiszorult a fogsorból, úgy, hogy a P2 és a P4 összeér. A középső alsó premoláris (p3) kicsi, kiszorult a fogsorból és nem látható laterális nézetben, az első (p2) és az utolsó alsó premoláris (p4) nem érintkezik egymással.

Elterjedés és ökológiai információk. A *M. federatus* elterjedési területe a Maláj-félszigetre korlátozódik. A típuslelőhely mellett (Selangor és Pahang határán), 900 méteren, az Ulu Gombak és Genting Magasföldeken (Heller és Volleth 1988), valamint a Temengor Erdőrezervátumban, Hulu Perakban (Francis 1995) találták meg. Egy másik példányt a Batu barlangoknál, Kuala Lumpurhoz közel fogtak meg (HNHM).

***Myotis montivagus* (Dobson, 1874)**

Burmai egérfülű-denevér

Vespertilio montivagus Dobson, 1874: 237

Myotis mystacinus mystacinus (részben): Allen 1938: 215

Myotis montivagus: Tate 1941: 560

Myotis mystacinus montivagus: Ellermann és Morrison-Scott 1951: 140

Myotis montivagus: Findley 1972: 32

Myotis montivagus montivagus: Corbet és Hill 1992: 123

Myotis montivagus montivagus: Koopman 1994: 106

Myotis montivagus montivagus: Francis 2008: 232

Kiegészített diagnózis. FA 39,2-41,5 mm; CCL 14,07-14,10 mm (12. táblázat). A bunda hosszú és tömött a test dorzális és ventrális részén is. A háti szőrök sötétbarnák, feketésbarna alappal és világosabb, csokoládébarna hegygel. A hasoldalon a szőröknek szintén feketésbarna alapjuk van, de világosabb hegygel (Hill 1962). A fül keskeny, a vége lekerekített. A fülfedő hosszú, keskeny, a belső széle egyenes (Dobson 1874).

Az agykoponya határozottan domború, a frontális mélyedés kifejezett. A nyíl- és lambda taraj gyengén fejlett. Az anteorbitális híd széles. Az elülső felső premoláris (P2) bazális dimenziói 1/3-a az utolsó felső premolárisnak (P4). A középső felső premoláris (P3) viszonylag jól fejlett és majdnem a fogsorban helyezkedik el, ezáltal elválasztja a P2-t a P4-től. Az alsó középső premoláris (p3) fejlett és nincs kiszorulva a fogsorból.

Elterjedés és ökológiai információk. Az irodalmi adatok alapján a *M. montivagus*-nak van a legnagyobb elterjedési területe a csoporton belül. A holotípust Jünnanban, Dél-Kínában gyűjtötték (Dobson 1871). A faj előfordul továbbá Észak-Mianmarban (BM(NH)) és Laoszban (Francis és mtsai. 1999), ahol egy hegyvidéki erdőben, 1000 méteren, valamint a Nakai Platón, 500 méter tszfm.-ban került elő. Kuznetsov és mtsai. (2001) a Vietnamban található Vu Quangból jelezte, Mandal és mtsai. (2000) pedig négy példányt gyűjtött 1500 méter magasan, az Északkelet-Indiában található Mizoram tartományban.

***Myotis peytoni* Wroughton és Ryley, 1913**

Peyton-egérfülűdenevér

Myotis peytoni Wroughton és Ryley, 1913: 13

Myotis peytoni: Tate 1941:562

Myotis peytoni: Findley 1972: 33

Myotis montivagus peytoni: Corbet és Hill 1992: 123

Myotis montivagus peytoni: Koopman 1994: 106

Kiegészített diagnózis. FA 45,0-47,0 mm; CCL 14,50-15,52 mm (12. táblázat). A bunda viszonylag hosszú és ritka. A dorzális fele egyöntetű barna, csokoládébarna hegygel, a ventrális szőrök alapja sötét, míg a végük világosabb barnától az őzbarnaig terjedhet. A fülfedő közepes hosszúságú, nem éri el a fül fele magasságát, az elülső széle egyenes (Wroughton és Ryley 1913, Bates és Harrison 1997).

A koponyaprofil mérsékelten emelkedett, egy mélyedés figyelhető meg az arcorr és az agykoponya között. A nyíl- és a lambda taraj kevésbé fejlett; az anteorbitális híd széles. Az első felső premoláris (P2) bazális dimenziója 1/4-e az utolsóénak (P4). A középső felső premoláris (P3) jól fejlett, csak részben szorult ki a fogsorból, ezért a P2 és a P4 nem érintkezik. Az alsó középső premoláris (p3) részben vagy teljesen a fogsorban helyezkedik el, a p2 és a p4 elválik egymástól.

Elterjedés és ökológiai információk. A típusorozatot a Gersoppa (ma Jog) vízésénél gyűjtötték Délnyugat-Indiában. A faj elterjedési területe az Indiai-félsziget keletközép és déli területére korlátozódik (Wroughton és Ryley 1913, Ghosh 1989, Bates és Harrison 1997, Vanitharani és mtsai. 2005, Vanitharani 2006).

Szisztematika

Család Vespertilionidae Gray, 1821

Nemzetség *Myotis* Kaup, 1829

***Myotis indochinensis* n. sp.**

Myotis montivagus: Francis és mtsai. (1999)

Myotis montivagus: Francis (2008, részben)

Myotis montivagus: Francis és mtsai. (2010)

Holotípus. IEBR M-839-2 (gyűjtési szám # AL02), adult nőstény, alkoholban, koponya kipreparálva. Nguyen Truong Son és Ho Thu Cuc gyűjtötte 2001. augusztus 15-én.

Típuslelőhely. Loa falu, Dong Son kommuna, A Luoi körzet, Thua Thien-Hue tartomány, Vietnam, 16°06'N, 107°19'E, 970 m tszfm.

A holotípus külső méretei (mm): FA= 44,1; TIB= 18,9; HF= 8,9; tömeg (g)= 13,0.

Paratípusok. HNHM 24210 (# AL07), bőr, koponya kipreparálva; HZM 1.40167 (# AL06), IEBR M-839-3 (# AL03), IEBR M-839-4 (# AL04), IEBR M-839-5 (# AL05), IEBR M-839-8 (# AL08), IEBR M-839-9 (# AL09), PSUZC MM 2011.57 (# AL01), mind alkoholban, koponyák kipreparálva. Az összes paratípus adult nőstény és a típuslelőhelyen a holotípussal azonos napon lettek gyűjtve.

További példányok. LAOSZ: ROM 106525, adult hím, alkoholban, koponya kipreparálva, ROM 106526, adult nőstény, alkoholban, koponya kipreparálva, ROM 117924 adult nőstény, alkoholban, SMF 94079 adult nőstény, alkoholban, koponya kipreparálva, mind a négy Nam Pakkatan, Nakai Plateau, Khammouane tartományból; SMF 94080, adult hím, alkoholban, koponya kipreparálva, Nam Pan, Bolikhamsai tartomány. VIETNÁM: HNHM 2008.23.6., adult nőstény, alkoholban, koponya kipreparálva, Tam Dao Nemzeti Park, Vinh Phuc tartomány; IEBR M-57 (# SL43), adult nőstény, bőr, koponya kipreparálva, Phieng Dung barlang, Na Hang Rezervátum, Tuyen Quang tartomány; IEBR TX05 és TX07, mindkettő adult hím, alkoholban, koponyák kipreparálva, Lung Khoai falu, Ta Xua Rezervátum, Son La tartomány.

Nevezéktan. A név arra a biogeográfiai régióra utal, ahol az új faj egyedeit gyűjtötték. A javasolt magyar név az indokínai egérfülű-denevér.

Diagnózis. Közepes termetű képviselője a *Myotis* nemzetségnek (FA 43,7-45,6 mm; GTL 17,70-18,37 mm, 14. táblázat), 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.

14. táblázat. A *M. indochinensis* n. sp. és *M. sicarius* külső-, koponya-, valamint fogazati méretei (mm). Az értékek a következő sorrendben vannak megadva: átlag, \pm SD ($n \geq 2$), min-max, (n). A méretek rövidítései és definíciói a szövegben találhatóak.

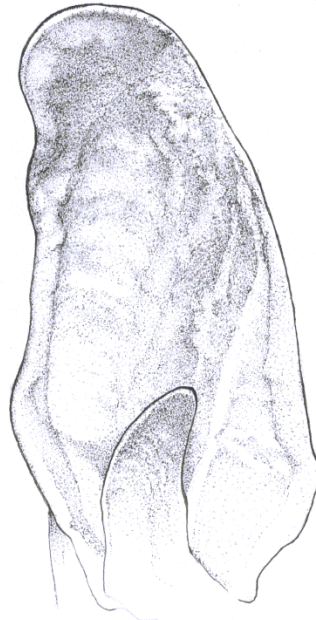
méret	<i>M. indochinensis</i> n. sp.	<i>M. sicarius</i>
FA	44,75 \pm 0,63	50,12 \pm 1,83
	43,7-45,6 (13)	48,20-54,5 (11)
GTL	17,96 \pm 0,22	18,78 \pm 0,16
	17,70-18,37 (13)	18,68-18,96 (3)
CCL	16,00 \pm 0,24	16,61 \pm 0,41
	15,66-16,44 (13)	16,19-17,10 (5)
CCW	4,98 \pm 0,13	5,12 \pm 0,22
	4,74-5,20 (13)	4,89-5,50 (7)
M3M3W	7,72 \pm 0,16	7,92 \pm 0,22
	7,50-7,99 (13)	7,59-8,20 (7)
ZYW	11,91 \pm 0,25	12,06 \pm 0,26
	11,60-12,38 (11)	11,78-12,30 (3)
MAW	9,16 \pm 0,12	9,13 \pm 0,24
	9,04-9,39 (12)	8,80-9,50 (7)

méret	<i>M. indochinensis</i> n. sp.	<i>M. sicarius</i>
IOW	4,48 ± 0,11	4,42 ± 0,23
	4,24-4,69 (13)	4,10-4,70 (6)
BCW	8,14 ± 0,15	8,14 ± 0,15
	7,87-8,33 (12)	8,01-8,31 (3)
BCH	6,23 ± 0,16	6,39 ± 0,23
	5,94-6,49 (12)	6,14-6,60 (3)
AOB	1,41 ± 0,15	0,99 ± 0,12
	1,20-1,73 (13)	0,90-1,16 (4)
CM3L	7,16 ± 0,15	7,36 ± 0,16
	6,99-7,44 (13)	7,18-7,66 (9)
CP4L	3,32 ± 0,08	3,61 ± 0,11
	3,20-3,45 (13)	3,49-3,76 (4)
ML	13,55 ± 0,26	14,10 ± 0,32
	13,05-14,04 (13)	13,60-14,69 (8)
cm3L	7,65 ± 0,15	7,89 ± 0,33
	7,46-7,94 (13)	7,20-8,40 (9)
CPH	4,47 ± 0,12	4,76 ± 0,25
	4,27-4,71 (12)	4,52-5,01 (3)

Leírás. Közepes termetű *Myotis* (14. táblázat), külső méretek (mm-ben, a mintaszám zárójelben): FA 43,3-45,6 (18); EAR 13,8-16,1 (13); TIB 18,5-20,2 (12); HF 8,8-10,6 (17). A bunda (a leírás a HNHM 2013.19.1. paratípus alapján) a hátoldalon viszonylag hosszú és egyforma sötétbarna, néhány szőrvég világosabb. A hasbunda a hátoldalhoz hasonlóan sötétbarna alul, de a disztális fele sárgásbarna, így a hasbunda világosabbnak tűnik, mint a hátbunda (21. ábra). A fül viszonylag hosszú és keskeny, de előrehajtván nem éri el az orrnyílást. Az fül elülső éle konvex, a hegye lekerekített, míg a hátulsó éle konkáv egy sekély mélyedéssel. A fülfedőnek van egy fejlett kidudorodása az alapjánál és a fül feléig ér (22. ábra). Az öregvitorla a hátsó láb első ujjpercénél tapad, a sarkantyúkaréj pedig a farokvitorla szabad szegélyének feléig ér.



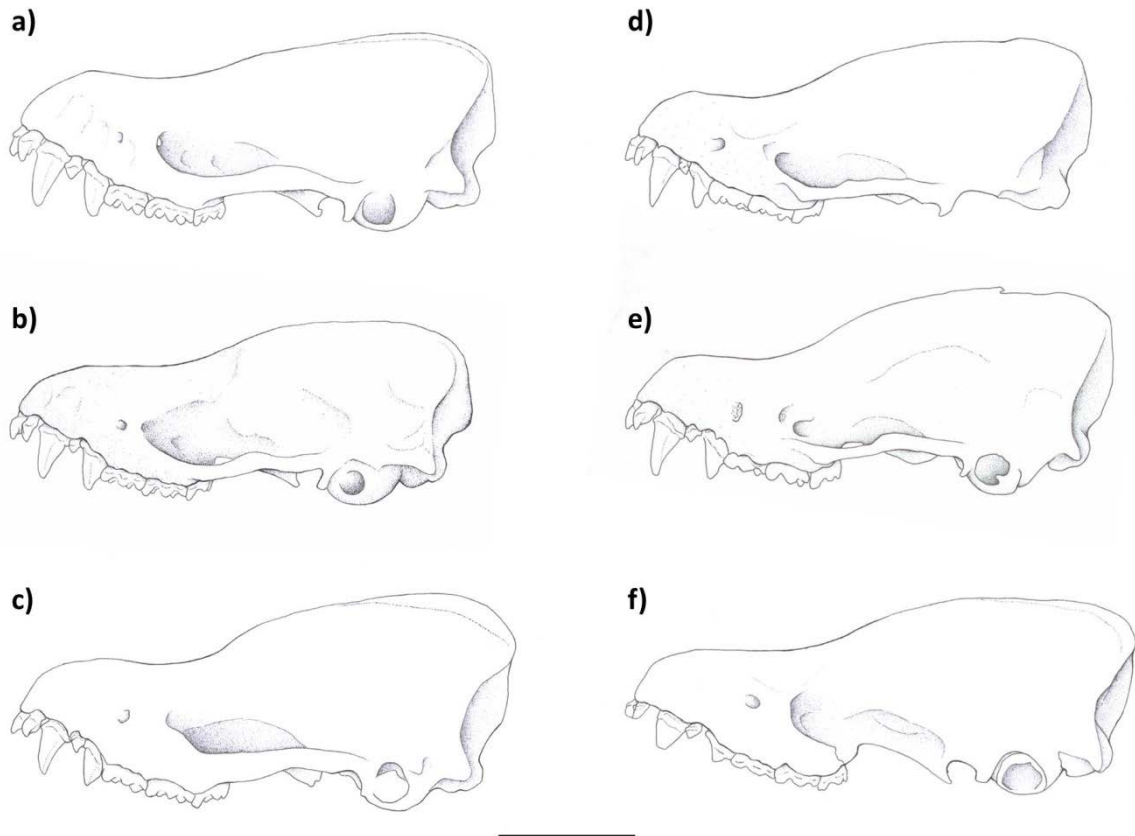
21. ábra. A *M. indochinensis* n. sp. HNHM 24210 paratípus a) háti és b) hasi szőrei.



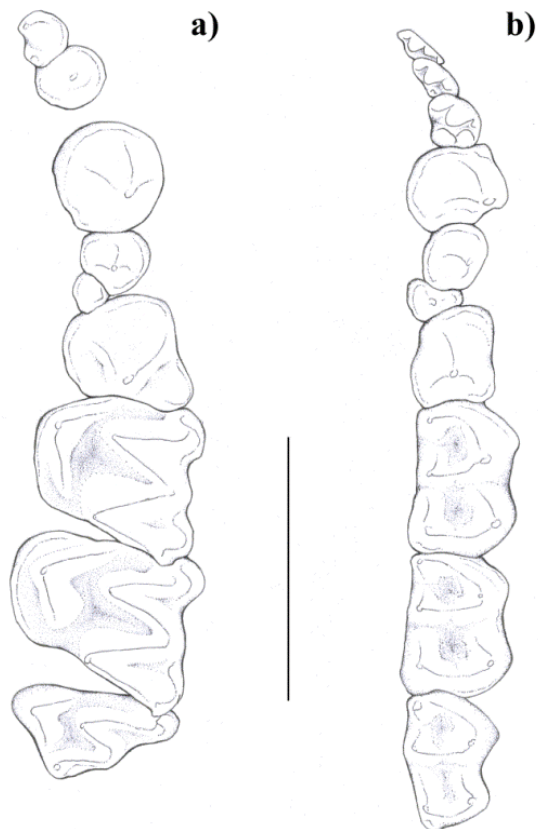
22. ábra. A *M. indochinensis* n. sp. IEBR TX05 (Vietnam) jobb füle és fülfedője.

A koponya robusztus, széles és rövid arccal; a koponyaprofil lapos; az arccal és az agykoponya közötti mélyedés sekély. A járomív erős, a nyíl- és a lambda taraj jól fejlett, az anteorbitális híd viszonylag széles (23. ábra). A felső metszőfogak kéthegyűek, nincs cinguláris csúcsuk. Az első felső metszőfog (I2) egy kicsivel hosszabb, mint a hátsó felső metszőfog (I3), mely meghaladja az I2 második csúcsát. A felső szemfog (C) erőteljes és magasabb, mint a harmadik felső premoláris (P4). Egy kifejezett rés található az I3 és a C között. A középső felső premoláris (P3) kicsi, teljesen kiszorult a fogsorból és nem látható laterális nézetben. Az első felső premoláris (P2) bazális dimenziói 1/4-e a P4-ének és kb.

kétszerese a P3 méretének (24. ábra). Az első (M1) és a második felső molárison (M2) nagyon redukált a paraconule és a paraloph, de a többi csúcs fejlett. Az alsó szemfog (c) kb. olyan magas, mint az utolsó alsó premoláris (p4). Az első alsó premoláris (p2) magassága a c és p4 magasságának kb. a fele. A középső alsó premoláris (p3) kicsi, részlegesen kiszorult a fogsorból, de laterális nézetben látható, a p2 és p4 nem érintkeznek. Az alsó molárisok myotodontok.



23. ábra. Laterális nézetű koponyarajzok az a) *M. indochinensis* n. sp. IEBR M-839-2 (holotípus), b) *M. annectans* HNHM 2008.23.10. (Vietnam), c) *M. borneoensis* BM(NH) 83.349 (holotípus), d) *M. federatus* BM(NH) 16.4.20.5 (holotípus), e) *M. peytoni* BM(NH) 12.8.25.1 (holotípus) és f) *M. sicarius* BM(NH) 23.1.9.4 (Nepál) példányokról. Skála = 5 mm.



24. ábra. A *M. indochinensis* n. sp. IEBR M-839-2 (holotípus) a) bal felső és b) jobb alsó fogazat okkluzális nézetű rajza. Skála = 3 mm.

Összehasonlítások. A viszonylag kis lábfej, a hüvelykujjhoz csatlakozó öregvitorla és a farokvitorla szabad szegélyének feléig érő sarkantyúkaréj együttesen a következő indomaláj régióban előforduló „nagy lábú” fajoktól különíti el a *Myotis indochinensis* n. sp.-t: *M. adversus*, *M. annamiticus*, *M. fimbriatus*, *M. hasseltii*, *M. horsfieldii*, *M. laniger*, *M. longipes*, *M. macrotarsus*, *M. pilosus* és *M. stalkerii* (Corbet és Hill 1992; Francis, 2008).

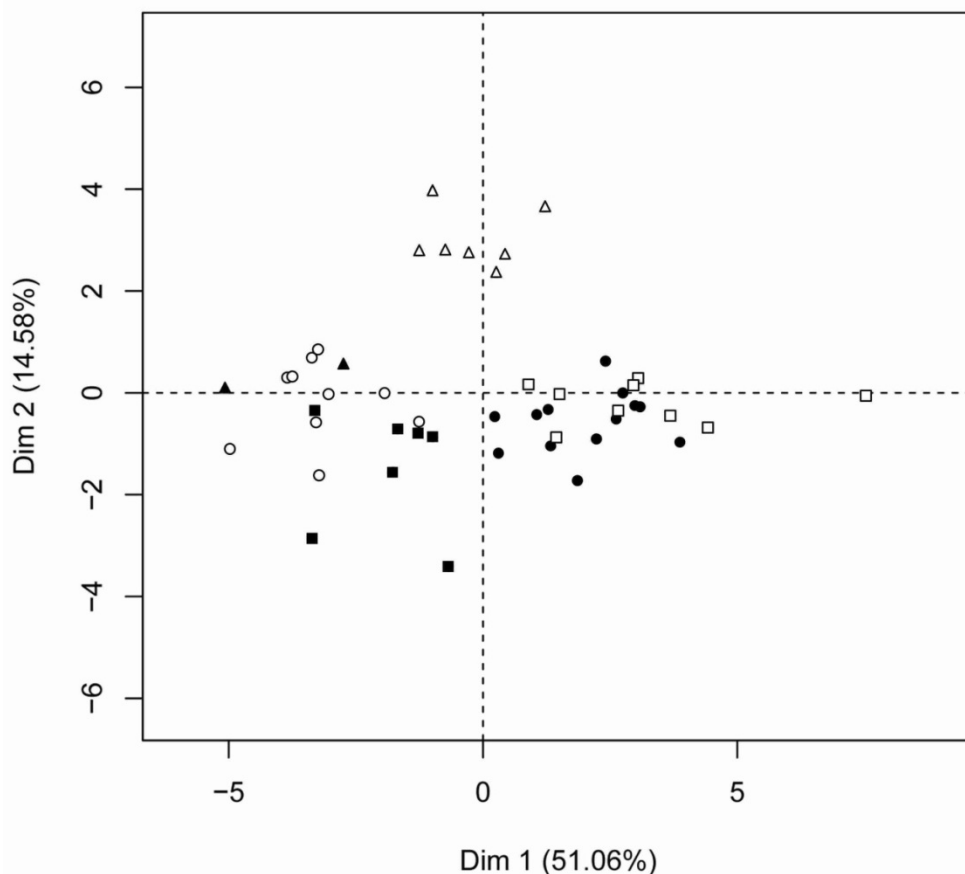
Az öregvitorla a *M. indochinensis* n. sp. esetében egyszínű, ez alapján egyértelműen elkülönül a *M. formosus*-tól, valamint a *M. hermani*-tól.

A *M. indochinensis* n. sp.-nek 43 mm-nél nagyobb alkarja van, ezért a fennmaradó, 40 mm-nél rövidebb alkarral rendelkező fajoktól (*M. ater*, *M. frater*, *M. muricola*, *M. oreias*, *M. ridleyi*, *M. rosseti* és *M. siligorensis*) egyértelműen elkülönül. Hasonlóan, a *M. blythii* és a *M. chinensis* sokkal nagyobb test- (FA >55,5 mm) és fogazati méretekkel (CM3L >8,0 mm) rendelkeznek (Corbet és Hill 1992, Bates és Harrison 1997), ezért különböznek a *M. indochinensis* n. sp. példányoktól.

A következő indomaláj fajok alkar-, koponya- és fogazati méretekben hasonlóak a *M. indochinensis* n. sp.-hez: *M. altarium*, *M. annectans*, *M. borneoensis*, *M. federatus*, *M. montivagus*, *M. pequinius*, *M. peytoni* és *M. sicarius* (Corbet és Hill 1992, Francis 2008,

Görföl és mtsai. 2013a). A *M. altarium* koponyájának rövid és feltűnően felívelő arcra van és az alsó és felső középső premoláris nincs kiszorulva a fogsorból. A *M. montivagus* kisebb, nincs átfedés az AOB-n kívül egyik méretben sem és az agykoponyája domborúbb. A *M. pequinius* farokvitorlájának szabad szegélyén horgas szőrök találhatóak (ezek hiányoznak a *M. indochinensis* n. sp.-nél) és a *M. pequinius* egyértelműen nagyobb is (FA 49,5-52,7 mm) (Jones és mtsai. 2006).

A fennmaradó fajok (*M. annectans*, *M. borneoensis*, *M. federatus*, *M. peytoni* és *M. sicarius*) átfednek a *M. indochinensis* n. sp.-vel 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 (25. ábra, 15. táblázat). Ez utóbbi faj is egyértelműen elkülöníthető azonban a méretei és a koponyaalakja alapján (lásd alább).



25. ábra. *M. indochinensis* n. sp. (fekete kör), *M. annectans* (fekete négyzet), *M. borneoensis* (üres háromszög), *M. federatus* (fekete háromszög), *M. peytoni* (üres kör) és *M. sicarius* (üres négyzet) példányok 15 koponya- és fogazati méretén alapuló főkomponens analízis eredménye.

15. táblázat. A főkomponens analízis során kapott faktorsúlyok.

méret	PC1	PC2	PC3
GTL	0,821		-0,310
CCL	0,820		-0,300
CCW	0,735		0,322
M3M3W	0,856		0,306
IOW	0,650	-0,520	
ZYW		0,383	0,732
MAW	0,793		0,365
BCW	0,588	-0,560	
BCH	0,358	0,761	
AOB		0,477	
CM3L	0,933		
CP4L	0,740		-0,314
ML	0,891		
cm3L	0,908		
CPH	0,627	0,584	
sajátérték	7,659	2,187	1,382
varianciaszázalék	51,06	14,58	9,21

A *M. annectans* alkarmérete eléri a *M. indochinensis* n. sp.-ét, de több koponya- és fogazati méretet tekintve is szignifikánsan kisebb, mint a *M. indochinensis* n. sp. (16. táblázat). A *M. annectans* elkülöníthető továbbá a *M. indochinensis* n. sp.-től az előbbi alsó és felső középső premolárisainak redukáltsága (vagy gyakran hiánya) és a keskenyebb anteorbitális hídja alapján, aminek mérete nem haladja meg 0,7 mm-t (16. táblázat). A *M. annectans* nyíl- és lambda taraja kevésbé fejlett, mint a *M. indochinensis* n. sp.-é és a *M. annectans*-nak hosszabb, eltérő színezetű és világosabb végű bundája van, illetve a has közepén egy narancsos barna folt is található (Francis 2008).

A *M. borneoensis* több morfológiai karaktert tekintve is hasonlít a *M. indochinensis* n. sp.-hez (16. táblázat), de szignifikánsan kisebb a következő méreteken: MAW, IOW, BCW, BCH, CP4L, cm3L és CPH. A *M. borneoensis* első felső premolárisa (P2) a P4-hez képest kisebb, mint a *M. indochinensis* n. sp. esetében, míg a *M. borneoensis* P3-a sokkal kisebb, mint a *M. indochinensis* n. sp.-é, és teljesen kiszorult a fogsorból.

16. táblázat. A *M. indochinensis* n. sp. kiválasztott külső, koponya-, illetve fogazati méreteinek összehasonlítása a *M. annectans*, *M. borneoensis*, *M. federatus*, *M. peytoni* és *M. sicarius* méreteivel egyszempontos varianciaanalízis segítségével.

méret	<i>M. annectans</i>	<i>M. borneoensis</i>	<i>M. federatus</i>	<i>M. peytoni</i>	<i>M. sicarius</i>
FA	0,1075	0,2508	< 0,001	0,7298	< 0,001
GTL	0,0070	0,9936	0,0011	< 0,001	0,0015
CCL	< 0,001	0,3494	< 0,001	< 0,001	< 0,001
CCW	0,0438	0,0419	0,0688	0,0021	0,4675
M3M3W	< 0,001	0,2441	< 0,001	< 0,001	0,1846
ZYW	0,0467	0,9542	-	0,2801	0,8054
MAW	< 0,001	< 0,001	0,0025	< 0,001	0,9993
IOW	0,0493	< 0,001	< 0,001	< 0,001	0,9583
BCW	0,9998	0,0010	0,0696	0,0048	1,0000
BCH	0,0141	< 0,001	0,5617	0,0074	0,6422
AOB	< 0,001	0,9999	0,9987	0,9977	< 0,001
CM3L	< 0,001	0,0241	< 0,001	< 0,001	0,0143
CP4L	0,4509	0,0024	0,0295	< 0,001	< 0,001
ML	< 0,001	0,9999	< 0,001	< 0,001	< 0,001
cm3L	< 0,001	0,0053	< 0,001	< 0,001	0,0536
CPH	0,0167	0,0070	0,3800	< 0,001	0,0791

A *M. federatus* szignifikánsan kisebb a *M. indochinensis* n. sp.-nél a következő méretekben: FA, GTL, CCL, M3M3W, MAW, IOW, CM3L, ML és cm3L. A *M. federatus* koponyája domborúbb és kevésbé fejlett a nyíl- és lambda taraja. Az *M. federatus*-nak sötétebb, majdnem feketésbarna a hátbundája.

A *M. peytoni* szignifikánsan kisebb a *M. indochinensis* n. sp.-nél a következő méretekben: GTL, CCL, CCW, M3M3W, MAW, IOW, BCW, BCH, CM3L, CP4L, ML, cm3L és CPH. A koponyaprofilja magasabb, mint a *M. indochinensis* n. sp. esetében. A *M. peytoni* középső felső premolárisa (P3) a fogsorban helyezkedik el, míg a *M. indochinensis* n. sp. P3-a kiszorult.

A *M. indochinensis* n. sp. a *M. sicarius*-hoz hasonlít a legjobban koponya alakot és fogazati bélyegeket tekintve (az alsó és felső premolárisok relatív nagyságát és elhelyezkedését tekintve is), de szignifikánsan – átfedés nélkül – kisebb a következő méretekben: FA, GTL, CCL, AOB, CP4L és ML (16. táblázat). Az új faj a még laposabb koponyaprofilja és fejlettebb nyíl- és lambda taraja alapján is elkülöníthető.

Genetikai elemzések. Mind az öt laoszi *M. indochinensis* n. sp. példány, valamint egy vietnami (Ha Tinh) és hat kínai (Guangxi) egyed *COI* szekvenciája szerepel Francis és mtsai. (2010) filogenetikai munkájában „*Myotis montivagus*” fajnéven. Az intraspecifikus variabilitás minimális, ami azt valószínűsíti, hogy ezek az állatok mind ugyanahhoz a taxonhoz tartoznak. A szekvenciák kb. 10%-kal térnek el a legközelebbi vizsgált taxontól, egy „*Myotis* CMF sp. E” megnevezést viselő, még le nem írt fajtól (Francis és mtsai. 2010). Az ilyen mértékű különbség egyértelmű faji elválást jelez.

Elterjedés és ökológiai információk. A típuslelőhely a Loa falu közelében egy másodlagos erdőben található, ami a nemrégiben alapított Saola Rezervátummal szomszédos. A típusorozatot egy nagyobb patakon keresztül felállított hálókkel fogták. Más denevérfajt nem sikerült befogni a két napos gyűjtés alkalmával.

A Tam Dao Nemzeti Park 36.883 ha területű, melynek egyharmada zavartalan szubtrópusi esőerdő. A parkban hegycsúcsok láncolata található, melyek magassága 1.200-1.600 tszfm. közötti, és erdővel borítottak. Az esőerdő általában 300 m felett kezdődik és a csúcsokig tart, de néhány helyen csak 600 méter felett találjuk. Az alacsonyabb oldalak egy része kopasz a tarvágások miatt vagy fenyőtelepítések találhatóak rajtuk (Frontier Vietnam 1994). A nemzeti parkban fogott vemhes példányt egy őserdőben, 450 tszfm.-ban fogták.

A Na Hang Rezervátum 42.000 ha területű és meredek mészkőfalak jellemzik, melyek tszfm.-a 300 és 800 méter között van. Örökzöld (elsődleges és másodlagos) erdők találhatóak az alacsonyabb régiókban, míg feljebb montán és szubmontán erdők vannak a 700 méter tszfm.-ban található fennsíkokon. Számos nagy barlangrendszer is található a hegyekben (Frontier Vietnam 1997). A Phieng Dung barlang (22°30'N, 105°24'E), ahol további példányokat fogtak, 990 méterre nyílik. Az új faj mellett a következő denevéreknek is otthont nyújt: *Rhinolophus affinis*, *R. pearsoni*, *Aselliscus stoliczkanus*, *Hipposideros armiger*, *H. larvatus* és *H. lylei*.

A Ta Xua Rezervátum a Fekete-folyó vízgyűjtő területén fekszik, kiterjedése kb. 18.000 ha. A rezervátum legfontosabb területe az északi részén található hegylánc, mely a Hoang Lien-hegység déli nyúlványa és a Son La és Yen Bai tartományok határát képezi. Sok 2.000 m feletti hegycsúcs található a területén (Tordoff és mtsai. 2004). A magasabb régiókban mészkövön kialakult erdők vannak, melyeket 400 méter alatt zavart másodlagos állományok váltanak fel. A két *M. indochinensis* n. sp. példányt a másodlagos erdőben, 370 méterre gyűjtötték.

5.2. Vírusok

A külföldről a szerző által gyűjtött mintákból összesen 142 guanó és 14 tamponmintát elemeztünk (17. táblázat). A gazdafajok 9 denevércsalád 32 nemzetségéhez 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 (18. táblázat). 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.

Több olyan denevért is mintáztunk, melyek valószínűleg új fajok képviselői, ezért nem minden gazdafajt tudunk faji szinten meghatározni. Korábbi kutatások bizonyították, hogy több olyan AdV van, melyeknek különböző nemzetségbeli fajok a gazdái, és az is előfordul, hogy egy gazdafajnak több AdV-a van. Mivel korábbi vizsgálatok és jelen dolgozatban szereplő vírusok esetében sem találtunk vírusokat különböző családokhoz tartozó gazdafajokban, az új vírusok elnevezésekor a gazdadenevérek családjainak latin nevét használtuk. Ha a *pol* vagy *IVa2* gén általunk vizsgált rövid szakaszában legalább egy aminosav eltérést tapasztaltunk, új típus nevet (számot) adtunk. Ha nukleotid eltérés(ek)t figyeltünk meg, de ez aminosav eltérésben nem nyilvánult meg, különböző genetikai variánsokként kezeltük őket.

Egy Namíbiában gyűjtött *Nycteris thebaica* mintából kimutatott vírust „nycterid AdV-1”-nek neveztünk el. A *Hipposideros fuliginosus* egyetlen példányából két különböző AdV *IVa2* gén szekvenciáját sikerült kinyerni („hipposiderid AdV-1 és -2”). Új denevér-AdV-t mutattunk ki egy *Neoromicia* faj (mely egy tudomány számára még leíratlan denevér) két egyedéből, melyek *pol* génjének vizsgált szakaszai aminosav szinten megegyeznek, azonban nukleotid sorrendjük nem azonos. Mivel korábban Vidovszky és mtsai. (2015) már négy vespertilionid AdV-t nevezett el, a Vespertilionidae családba tartozó *Neoromicia*-kból kimutatott AdV a „vespertilionid AdV-5” nevet kapta. A *Hipposideros fuliginosus*-ban és a *Neoromicia* fajból kimutatott AdV-ok mellett további kongói minták is pozitívnak bizonyultak: a *Hipposideros gigas* AdV-át „hipposiderid AdV-3”-nak, míg a Vespertilionidae családba tartozó gazdafajjal rendelkező *Vansonia rueppeli*-ben és *Glauconycteris superba*-ban talált AdV-okat „vespertilionid AdV-6”-nak és „vespertilionid AdV-7”-nek neveztük el.

17. táblázat. A kutatás során elemzett minták származása (Σ = összes, += pozitív).

család nemzetség	Namíbia		Kongói Dem. Közt.		Vietnam		Mexikó	
	Σ	+	Σ	+	Σ	+	Σ	+
Pteropodidae								
<i>Casinycteris</i>			3		1			
<i>Cynopterus</i>						1		
<i>Epomops</i>			5					
<i>Hypsignathus</i>			4					
<i>Macroglossus</i>					2			
<i>Myonycteris</i>			1		3			
<i>Scotonycteris</i>					1			
Rhinolophidae								
<i>Rhinolophus</i>							19	
Hipposideridae								
<i>Aselliscus</i>						1	1	
<i>Hipposideros</i>	1				22	2	1	
Nycteridae								
<i>Nycteris</i>	1	1			10			
Phyllostomidae								
<i>Anoura</i>								2
<i>Artibeus</i>								3
<i>Carollia</i>								3
<i>Choeroniscus</i>								1
<i>Sturnira</i>								1
Mormoopidae								
<i>Mormoops</i>								1
<i>Pteronotus</i>								5
Natalidae								
<i>Natalus</i>								3
Molossidae								
<i>Chaerephon</i>					2			
<i>Mops</i>					1			
<i>Sauromys</i>	1							
<i>Tadarida</i>								1
Vespertilionidae								
<i>Glauconycteris</i>					13	1		
<i>Hypsugo</i>							1	
<i>Kerivoula</i>							3	16
<i>Myotis</i>					2		3	
<i>Neoromicia</i>	1				4	2		
<i>Phoniscus</i>							1	
<i>Pipistrellus</i>					3	1	6	2
<i>Scotophilus</i>					1			
<i>Vansonia</i>					1	1		
	4	1	14	0	66	6	36	3
								36
								4

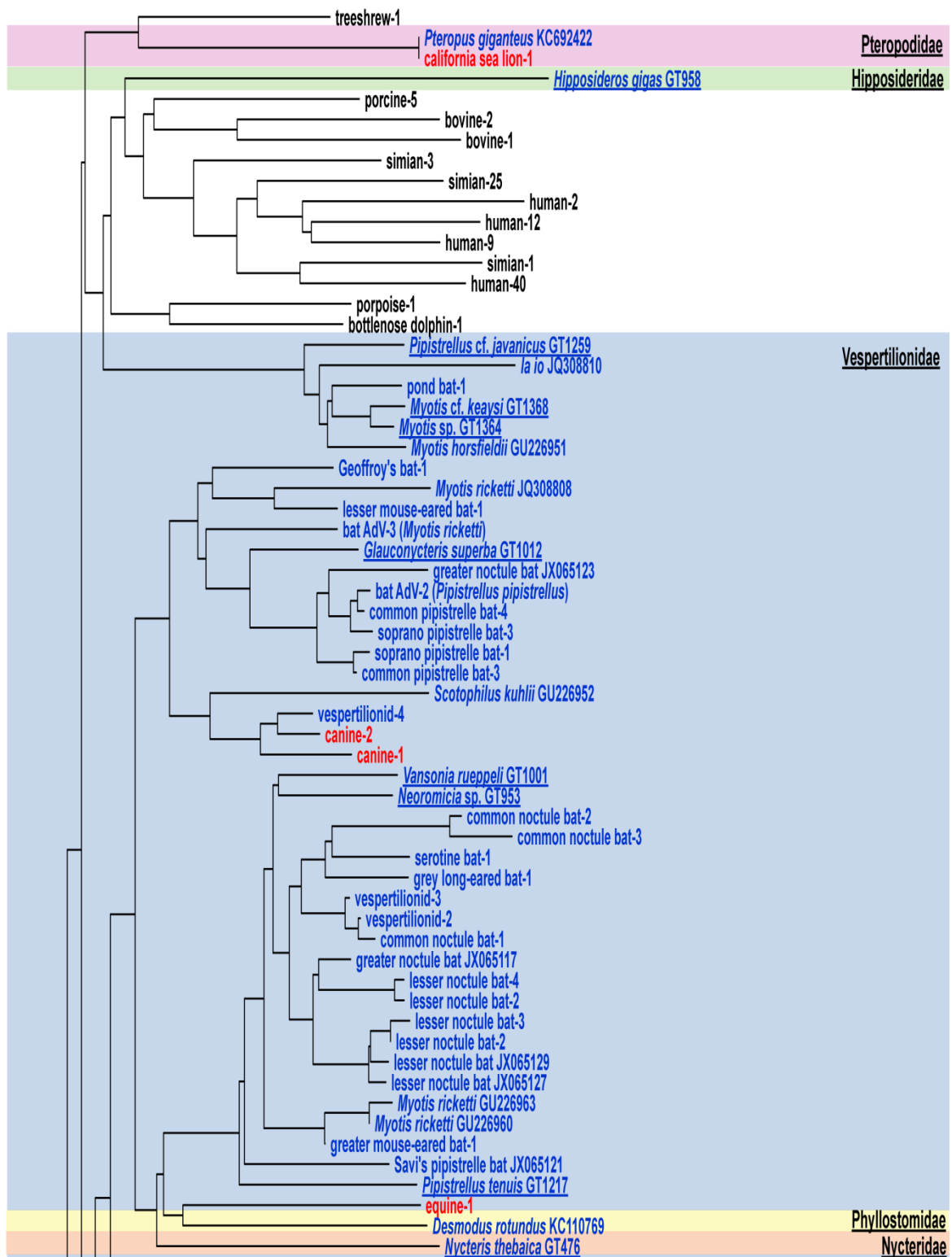
Vietnamban két *Pipistrellus* fajban találtunk új vírust (vespertilionid AdV-8 és -9), valamint a Hipposideridae családba tartozó *Aselliscus dongbacana*-ban, mely a „hipposiderid AdV-4” nevet kapta. A mexikói gyűjtés során két *Myotis* fajban egy-egy és az *Artibeus jamaicensis* gyümölcsevő denevérfajban két vírust mutattunk ki, melyeket „vespertilionid AdV-10” és „vespertilionid AdV-11”, illetve „phyllostomid AdV-1” és „phyllostomid AdV-2” néven neveztünk el.

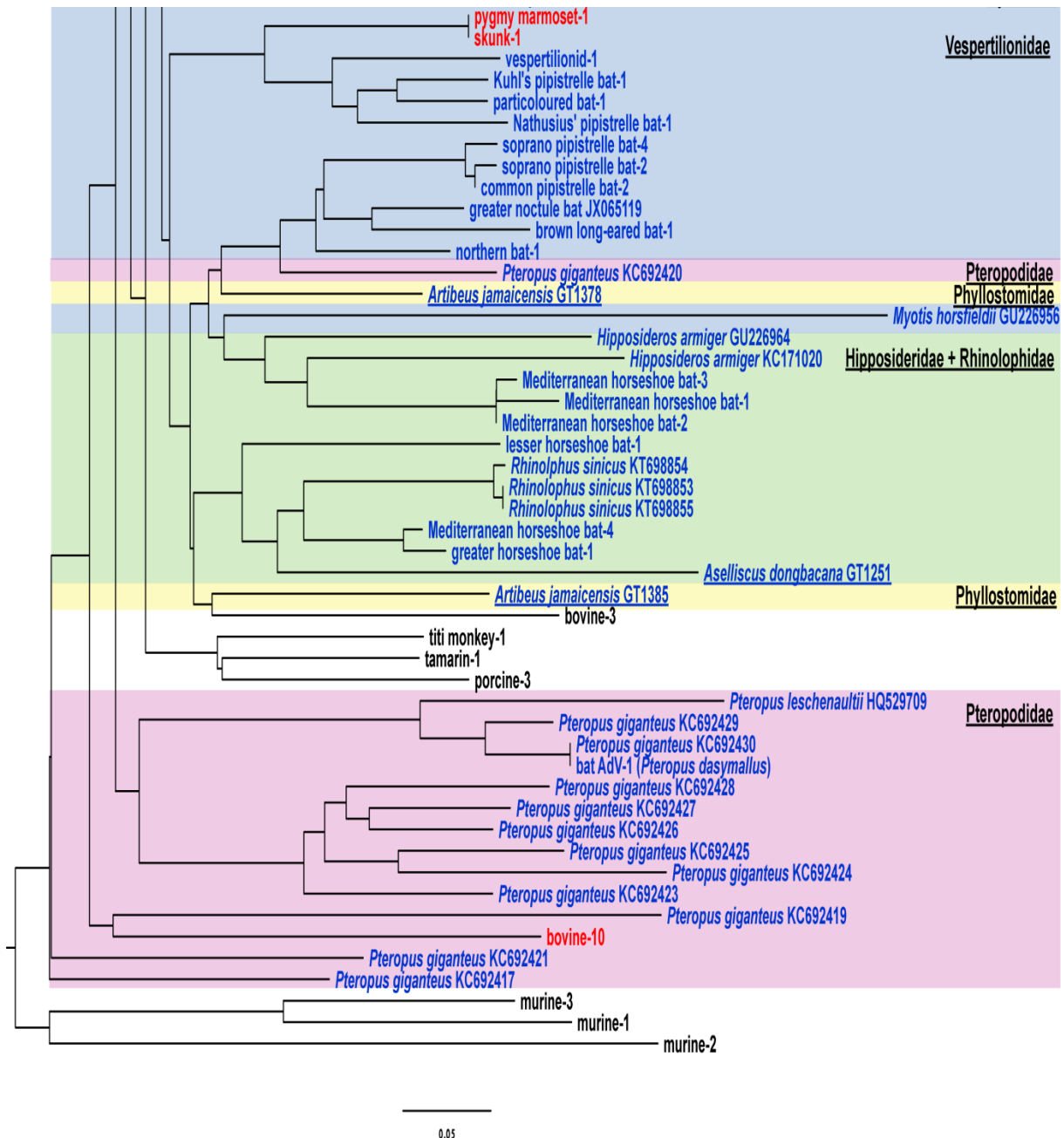
18. táblázat. A vizsgálatok során kimutatott új adenovírusok.

AdV	gazdafaj/taxon	család	ország	pol	Iva2
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)	V	Kongó	+	+
	<i>Neoromicia</i> sp. (GT971)			+	+
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 részleges *pol* aminosav szekvenciák illesztése alapján készült filogenetikai fán (26. ábra) 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 Rhinolophidae és a Hipposideridae gazdacsaládok AdV-ait érdemes együtt kezelni, mert gazdáik filogenetikailag is közel állnak egymáshoz.





26. ábra. A *pol 92* as hoszúságú szakaszán alapuló távolsági mátrix törzsfá. A fán csak a *Mastadenovirus* nemzetségbe tartozó vírusokat szerepeltettük. A törzsfán kézzel jelöltük a denevér-AdV-okat, ezek közül félkövérrrel és aláhúzással a jelen munkában közölt új vírusokat. Az európai denevérfajok esetében a gazdafaj angol nevét, az Európán kívüliek esetében azok tudományos nevét használtuk. A Vidovszky és mtsai. (2015) munkában közölt új vírusok kivételével a denevér-AdV-ok nevében a GenBank azonosítószám vagy a GT mintaszám szerepel. Színes háttérrel jelöltük a különböző családokba tartozó gazdadenevérek csoportjait. Pirossal jelöltük a denevér-AdV-ok közé ékelődő, denevértől eltérő gazdafajokkal rendelkező vírusokat. Nem irányított (non-rooted) számítás, az ábrázolásakor az egér-adenovírusokat vettük kültagnak, mert a több genusra vonatkozó korábbi számításaink azt mutatták első leágazásnak a mastadenovírusoknál.

6. Következtetések

6.1. Denevérek

6.1.1. A *Hypsugo*-fajok változatossága

Az utóbbi évek intenzív kutatómunkájának köszönhetően a Vietnamból kimutatott fajok száma folyamatosan növekszik. A Can és mtsai. (2008) által készített utolsó összefoglalás 111 fajt sorolt fel, de azóta a dolgozatban szereplőkön kívül további hét új fajt jeleztek (Borisenko és mtsai. 2008, Furey és mtsai. 2009, Csorba és mtsai. 2011, Francis és Eger 2012, Thong és mtsai. 2012, Borisenko és Kruskop 2013) és egyet szinonimizáltak (Francis és Eger 2012). Jelenleg a következő *Hypsugo* fajok fordulnak elő Vietnámban: *H. cadornae*, *H. pulveratus*, *Hypsugo* cf. *joffrei* (Kruskop és Shchinov 2010, Kruskop 2013) és *H. dolichodon* n. sp.

A laoszi denevérfauna szintézisét Thomas és mtsai. (2013) végezték el, ők hét család 90 fajt 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. Az általunk vizsgált IEBR M-1610 számú, *H. pulveratus*-nak határozott példány a későbbiekben új fajnak bizonyulhat. Ebben az esetben a nagyfokú genetikai hasonlóság miatt valószínűleg csak nemrég váltak szét a közös őstől. A régió denevéreinek vizsgálatával foglalkozó kutatóknak oda kell figyelnie az ehhez hasonló példányok esetleges felbukkanására, mely bizonyítaná, hogy nem egy egyedi fejlődési rendellenességről, hanem egy új taxonról van szó.

6.1.2. A *Glischropus*-fajok változatossága

A Huang és mtsai. (2014) által jelzett, ismeretlen taxonómiai státuszú *Glischropus*-ról megállapítottuk, hogy a genus egy új fajt képviseli. Szumátráról korábban csak a *G. tylopus* volt ismert, kizárólag az Észak-Szumátra tartományból (van Strien 1996, Csorba 2011), ezért jelenlegi ismereteink szerint a két faj allopatrikus előfordulású a szigeten. Indonéziában a *G. tylopus*-t jelezték Kalimantanból és Malukuból is (Rosell-Ambal és mtsai. 2008). A harmadik faj, a *G. javanus* is előfordul Indonéziában, de csak a holotípus ismert Nyugat-Jáváról (Csorba 2011).

A saját délgyugat-szumátrai felmérésük és az irodalmi adatok áttekintése után Huang és mtsai. (2014) 87 denevérfajt sorol fel Szumátra szigetéről. Az általunk leírt *G. aquilus* n. sp. a 88. faj Szumátráról, és a 222. az indonéz szigetvilágból.

A *Glischropus* fajok egymástól való elkülönítését könnyíti meg az alábbi határozókulcs:

- 1a. A koponya magas elülső résszel és domború agykoponyával rendelkezik;
a RW nagyobb 4,8 mm-nél.....2
- 1b. A koponya laposabb, majdnem egyenes rostrális profillal; a RW kisebb 4,8
mm-nél.....3
- 2a. A hátbunda vörössárga; az I3 bazális dimenziója sokkal kisebb, mint az
I2-é.....*bucephalus*
- 2b. A hátbunda sötétbarna; az I3 bazális dimenziója nagyjából az I2-ével
egyezik meg.....*aquilus* n. sp.
- 3a. FA 32 mm.....*javanus*
- 3b. FA kisebb mint 31 mm.....*tylopus*

6.1.3. *A Myotis montivagus*-fajcsoport változatossága

A molekuláris vizsgálatok gyakran találnak formálisan le nem írt ágakat a filogenetikai törzsfákban (pl. Clare és mtsai. 2007, Francis és mtsai. 2010), mivel az átfogó taxonómiai revíziók hiánya miatt sokszor nehézkes a vizsgálati anyag határozása. Az ilyen fejlődési ágak pontos besorolásához elengedhetetlen a közelrokon fajok típusanyagának vizsgálata, azokról esetleg új leírások készítése az eredeti leírásokhoz képest bővített tartalommal. Különösen igaz ez a kevésbé ismert taxonok esetében. 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 állítottunk össze (19. táblázat).

19. táblázat. Karaktermátrix a *M. annectans*, *M. borneoensis*, *M. federatus*, *M. montivagus* és *M. peytoni* elkülönítésére használt bélyegekből.

faj	FA (mm)	AOB (mm)	P3 méret	P3 pozíció	P2 / P4	p3 pozíció
<i>annectans</i>	44,9-48,4	0,47-0,67	nincs / nagyon kicsi	nincs / teljesen kiszorult	összeér	teljesen kiszorult
<i>borneoensis</i>	42,1-44,8	1,25-1,65	nagyon kicsi	teljesen kiszorult	összeér / alig szeparálva	teljesen kiszorult
<i>federatus</i>	39,5-42,5	1,35-1,40	redukált	kiszorult	összeér	teljesen / részben kiszorult
<i>montivagus</i>	39,2-41,5	1,03-1,08	redukált	fogsorban	jól elkülönül	fogsorban
<i>peytoni</i>	45,0-47,0	1,24-1,49	fejlett	fogsorban	jól elkülönül	teljesen / részben kiszorult

Smith és Xie (2008) a kínai denevérekről szóló összefoglaló munkájukban a holotípuson (Jünnan, Kína) kívül egy keletközép-kínai pontról is jelzik a *M. montivagus montivagus* előfordulását, minden egyéb magyarázat nélkül. Mivel ezen adat és a legközelebbi bizonyított előfordulás között mintegy 1600 km-es távolság van, ezt az adatot nem szerepeltetjük térképünkön (20. ábra).

A *M. montivagus* (sensu lato, beleértve az összes korábbi alfajt) jelenleg a kevésbé veszélyeztetett (Least Concern) kategóriába tartozik az IUCN Vörös Listáján (Francis és mtsai. 2008) mivel „elterjedési területe széles, a populáció mérete valószínűleg nagy, több védett területen is előfordul, az élőhelyek változtatásával szemben toleráns, és állománya valószínűleg nem csökken olyan mértékben, hogy az magasabb védelmi kategóriát indokolna”. Mivel a dolgozatban faji rangra emelt taxonok számottevően kisebb elterjedési területtel rendelkeznek, a besorolásukat revideálni szükséges.

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.

Az új fajt négy, egymástól távoli helyről sikerült kimutatni Vietnamból, ezért az elterjedési területe valószínűleg nagyobb, mint azt jelenleg ismerjük. Bates és mtsai. (1999) és Hendrichsen és mtsai. (2001b) két további helyről jelzett *M. montivagus* példányokat, melyek méretüket tekintve a két korábbi alfaj, a *M. montivagus federatus* és *M. montivagus borneoensis* közé estek. Az alkarméret és a koponya-, illetve fogazati bélyegek leírása

alapján ezek a példányok is *M. indochinensis* n. sp.-k lehetnek, de további vizsgálatok szükségesek e kérdés biztos megválaszolásához. A laoszi példányok két közép-laoszi lelőhelyről származnak, és a DNS barcoding információk alapján a Royal Ontario Museum-ban további, Guangxi tartományból (Kína) származó példányok is vannak.

A *M. indochinensis* n. sp.-vel együtt már 118-ra emelkedett a vietnami denevérfajok száma. Az irodalomban található információkat is összeszedve a következő *Myotis* fajok fordulnak elő az országban: *M. annamiticus*, *M. annectans*, *M. ater*, *M. chinensis*, *M. hasseltii*, *M. horsfieldii*, *M. indochinensis* n. sp., *M. laniger*, *M. muricola*, *M. phanluongi*, *M. pilosus*, *M. rosseti* és *M. siligorensis*. A *M. montivagus*-t is jelezték korábban (Bates és mtsai. 1999, Hendrichsen és mtsai. 2001b, Kuznetsov és mtsai. 2001, Kruskop és Schinov 2010), de mivel méretadatok nem elérhetőek, a példányokat újra kell vizsgálni annak eldöntésére, hogy tényleg *M. montivagus*-okról van szó, vagy pedig az újonnan leírt fajt képviselik.

Az új faj bélyegei is alátámasztják azt a megfigyelésünket, hogy azok az anatómiai karakterek, melyek korábban a *Myotis* nemzetség alnemeinek elkülönítésében segítségünkre voltak, nem következetesek. Tate (1941), Corbet és Hill (1992) és Francis (2008) szerint a *Myotis* alnemet a viszonylag hosszú fül, a kis lábfej, az alacsony agykoponya, az egyenletesen emelkedő koponyaprofil és a négyhegyű első és második alsó metszőfogak, míg a *Selysius* alnemet a viszonylag kis lábfej, a hüvelykujjhoz csatlakozó öregvitorla, a nem megnagyobbodott fül és a háromhegyű középső alsó metszőfogak jellemzik. A *Myotis montivagus*-t és a rokon fajokat hagyományosan a *Selysius* alnembe sorolták, de a laposabb koponya általában a *Myotis* alnem képviselőinek jellemzője. Más fajok esetében, melyeket hagyományosan a *Myotis* alnembe soroltak, a fül nem mindig megnagyobbodott (pl. *M. sicarius*) és a koponya nem mindig lapos (pl. *M. altarium*). Más, a *Selysius*-ba sorolt fajoknak (pl. *M. ater* és *M. annectans*) viszont viszonylag lapos koponyájuk van. Egy másik bélyeg, a csúcsok száma az alsó metszőfogakon általában változó és nem is mindig elkülöníthetők egyértelműen. Ehhez hasonlóan, néhány olyan bélyeg, amelyeket kizárólag a *Leuconoe* alnem tipikus bélyegének tartottak (öregvitorla a lábfej oldalán vagy feljebb tapad, fejlett protoconuli a felső molárisokon), más csoport fajainál is megtalálhatók. A *M. siligorensis*-nek a lábfej oldalának közepéhez közel tapadó öregvitorlája van, illetve a *M. pruinus*-nak és a *M. siligorensis*-nek is fejlett protoconuli található az első és a második felső molárison. E fajknál azonban a többi *Leuconoe* bélyeg (a lábfej hosszabb, mint a lábszár fele és a sarkantyú a farkvitorla szabad szegélyének felénél tovább ér) nem található meg.

A fentiek következményeként, a korábban alnemek elkülönítésére használt bélyegeket még az ökomorfológiai típusok elkülönítésére sem tartjuk alkalmasnak. Ennek ellenére kétségtelül hasznosak lehetnek, amikor az egyes fajokat akarjuk elkülöníteni egymástól. A „nagy lábú” kifejezés olyan fajokat jelöl, melyek lábfeje hosszabb a lábszár

felénél, hosszú sarkantyúkaréjjal rendelkeznek, és magasan tapad az öregvitorla. Ezek a karakterek kényelmes terepi bélyegnek bizonyulnak, amikor csak felületes határozásra van lehetőség. A csoportba számos, egymással evolúciósan nem közeli rokon faj tartozik, melyek a vízfelszínről szedik fel a táplálékukat és a megnövekedett lábfejük ehhez alkalmazkodott.

Barcoding és filogenetikai eredmények azt támasztják alá, hogy néhány, nagy elterjedési területű, kistermetű faj, pl. a *M. ater* és a *M. muricola* több, eddig még leíratlan kriptikus fajt tartalmaznak (Francis és mtsai. 2010, Wiantoro és mtsai. 2012). A „nagy lábú” *Myotis*-ok faji szintű taxonómiája sem mindig egyértelmű (Francis és mtsai. 2010, saját adatok) és szükség van e csoportban is a revízióra. Hogy megkönnyítsük a további kutatásokat, egy határozókulcsot készítettünk a közepes- és nagytermetű (FA 40 mm felett) *Myotis* fajokra, melyek kis lábfejjel rendelkeznek és az indomaláj régióban fordulnak elő.

Határozókulcs a közepes- és nagytermetű (FA 40 mm felett), kislábú *Myotis* fajok elkülönítésére:

- 1a. Az öregvitorla feltűnő narancs és fekete színű..... 2
- 1b. Az öregvitorla egyszínű 3
- 2a. FA 55 mm felett, CM3L 8 mm felett *hermani*
- 2b. FA 55 mm alatt, CM3L 8 mm alatt *formosus*
- 3a. A farokvitorla szegélyén sűrű, merev szőrök találhatóak (FA 43,7-45,6 mm, CM3L 7,5 mm felett)..... *pequinius*
- 3b. A farokvitorla szegélyén nincsenek ilyen szőrök 4
- 4a. FA 55,5 mm felett, CM3L 8,0 mm felett 5
- 4b. FA 55,5 mm alatt, CM3L 8,0 mm alatt 6
- 5a. FA 60 mm felett, I3 koronájának területe az I2 területének kevesebb mint kétszerese..... *chinensis*
- 5b. FA általában 60 mm alatt, I3 koronájának területe az I2 területének több mint kétszerese *blythii*
- 6a. A fül előrehajtván kb. 5 mm-rel túlér az orrcsúcson; az arc elülső része magas *altarium*
- 6b. A fül előrehajtván legfeljebb az orrcsúcst ér el; az arc elülső része nem magas 7
- 7a. FA 39-42 mm..... *montivagus*
- 7b. FA 42 mm felett 8
- 8a. Az anteorbitális híd nagyon keskeny, < 0,7 mm (P3 hiányzik vagy nagyon kicsi)..... *annectans*

8b. Anteorbitális híd szélesebb (P3 mindig megvan)	9
9a. FA \geq 48 mm (CCL > 16 mm).....	<i>sicarius</i>
9b. FA \leq 47 mm (CCL < 17 mm).....	10
10a. P3 nagyon kicsi, teljesen kiszorulva a fogsorból (FA 42-45 mm)	<i>borneoensis</i>
10b. P3 bazálisan legalább a P2 1/4-e	11
11a. FA < 43 mm (CCL 15,01-15,02 mm, a nyíl- és lambda taraj kevéssé fejlett).....	<i>federatus</i>
11b. FA > 43 mm.....	12
12a. Koponyaprofil egyértelmű frontális mélyedéssel és emelkedő elülső résszel, a nyíl- és lambda taraj kevéssé fejlett.....	<i>peytoni</i>
12b. Koponyaprofil majdnem egyenes, az elülső rész lapos, a nyíl- és lambda taraj jól fejlett.....	<i>indochinensis</i> n. sp.

6.2. Vírusok

A világon létező 18 denevércsaládból – melyek között több családba csak egy vagy csupán néhány faj tartozik – 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. Bár ezekből a csoportokból csak a Nycteridae családból sikerült AdV-t kimutatni, a többiből származó minták száma alacsony volt, így a jövőben ezekből is várható AdV kimutatása.

Az összes guanómintát tekintve a vírusprevalencia 9,86%. Azon országok esetében, ahol kellő mennyiségű minta állt rendelkezésünkre, az átlagoshoz hasonló pozitívítási arányt tapasztaltunk (Kongó – 9,09%, Vietnam – 8,3%, Mexikó – 11,1%). Namíbiából viszont csak négy mintát elemeztünk, melyek közül egy volt pozitív, így a magas (25%-os) pozitívítás nem vehető relevánsnak. A 10% körüli arány hasonló a Vidovszky és mtsai. (2015) által vizsgált magyar minták prevalenciájával. A minták pozitívítását erősen befolyásolhatja a mintavételezés módszere; a sérült vagy elhullott állatokból származók, valamint a kolónia alól gyűjtött guanóminták pozitívítási aránya általában magasabb (Görföl és mtsai. 2013b, Vidovszky és mtsai. 2015). Az általunk vizsgált, egyedi denevérektől vett bélsárminták olyan denevérektől származtak, melyek nem mutatták megbetegedés tüneteit. Az ilyen jellegű minták pozitívítási aránya Vidovszky és mtsai. (2015) munkájában ennél jóval alacsonyabb. A három különböző kontinensen tapasztalt prevalencia hasonló volt, geográfiai eltéréseket nem figyelhettünk meg.

Az összes általunk talált vírus új, eddig ismeretlen AdV-nak bizonyult, még aminosav szinten sem volt teljes azonosság a korábban publikált AdV-okkal. Ez részben azzal is

magyarázható, hogy a vizsgált trópusi területeken csak nagyon alacsony számú kutatás folyt. Mindez arra utal, hogy még rengeteg új denevér-adenovírus kimutatásával kell számolnunk már a közeljövőben is, hiszen a denevéreknek több mint 1300 faja ismert. Mindegyik vírus a *Mastadenovirus* nemzetségbe tartozott, mely tovább erősíti a mastadenovírusok emlős eredetének elméletét. A mai napig placentás emlősökből csak mastadenovírusokat mutattak ki, egyedüli kivétel a kérődzők, melyekből atadenovírusokat is ki lehetett mutatni a mastadenovírusok mellett. A filogenetikai vizsgálatok szerint ennek gazdaváltás lehet az oka, a szarvasmarha-atadenovírusok eredeti gazdája a pikkelyes hüllők voltak (Benkő és Harrach 1998).

A részleges *pol* fehérje illesztése alapján készült filogenetikai fán a Pteropodidae családnak, vagyis – a korábbi denevérrendszertan felosztása szerint – a Megachiroptera alrend egyetlen családjának az adenovírusai határozottan ősbibek, mint a többi, akkor még a Microchiroptera alrendbe tartozó fajok vírusai. A két jelenleg elfogadott denevér alrend, a Yinpterochiroptera (pl. Pteropodidae, Rhinolophidae és Hipposideridae) és a Yangochiroptera (pl. Vespertilionidae, Phyllostomidae, Nycteridae) alrendekbe tartozó gazdák vírusai is nagyjából együtt csoportosultak, bár ezek közé a kládok közé beékelődtek eltérő alrendekből származó AdV-ok is. 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 rövidege miatt. Eddig összesen csak öt denevér-AdV teljes genomszekvenciája ismert, abból is az utoljára, a napokban megjelent három genom (Tan és mtsai. 2016) egymáshoz nagyon hasonló, tehát ezekre, vagyis teljes génekre, nem lehet átfogó számítást alapítani. A számítások pontosságát befolyásolhatja az is, hogy egyes denevércsaládokból (pl. Nycteridae, Phyllostomidae) csak egy vagy néhány szekvenciával rendelkezünk, míg más családokból (pl. Vespertilionidae) jóval többel.

A fán a canin AdV-1 és -2, valamint az equin AdV-1 is egyértelműen a denevérek közé ékelődött (Vidovszky és mtsai. 2015), 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 csíkos bűzösborz (*Mephitis mephitis*) (Kozak és mtsai. 2015) és a törpe selyemmajom (*Cebuella pygmaea*) AdV-ai (Gál és mtsai. 2013) as szinten teljesen egyeznek egymással a *pol* gén vizsgált szakaszán, és a fán a Vespertilionidae családba tartozó gazdafajjal rendelkező adenovírusok egy csoportjával alkotnak monofiletikus egységet. Nem vártuk denevér AdV-okra hasonló vírus

felbukkanását se ezen a ragadozók (Carnivora), se pedig a főemlősök (Primates) közé tartozó gazdánál sem. Ráadásul a két AdV azonossága valószínűsíti a közös, denevér-AdV eredetüket. Ugyanakkor nehéz elképzelni, hogy milyen azonos denevérfaj fertőzhetett meg egy Kanadában elhullott csíkos bűzösborzot és egy magyar állatkertben elhullott, de egyébként az újvilági majmok közé tartozó állatot. Érdekes továbbá a kaliforniai oroszlánfókából (*Zalophus californianus*) kimutatott AdV egyezősége egy indiai repülőkutyaából (*Pteropus giganteus*) kimutatott vírussal, melyek között a gazdaváltás megint nehezen elképzelhető. Ugyanakkor az is teljesen valószínűtlen, hogy két teljesen megegyező *pol* szakasz nem valamilyen ismeretlen, közös eredet miatt lenne azonos. Vizsgálataink szerint ezen rövid *pol* szakaszok meglehetősen hűen tükrözik a teljes *pol* as szekvenciák alapján nyert filogenetikai rokonsági viszonyokat. A fán található viszonylag nagyszámú indiai repülőkutya AdV csupán egy vizsgálat eredménye. A vírusok közül a legtöbb egy csoportba tömörül, azonban vannak parafiletikusan elhelyezkedők is, mint pl. az előbb említett oroszlánfókából kimutatott vírus is. A *Nycteris thebaica* AdV-a a fán a vespertilionid AdV-ok mellé került, pedig ez a faj a Nycteridae családnak tartozik. Ezek a szekvenciák természetesen túl rövidek ahhoz, hogy messzemenő filogenetikai következtetéseket vonjunk le a kapott hasonlóságok és különbségek alapján. Mindamellett, tendenciák jelzésére, előzetes következtetések levonására, vagy munkahipotézisek felállítására alkalmasak.

A canin AdV-ok denevér eredetét már többen valószínűsítették a törzsfákon való elhelyezkedésük és genomszerveződésük alapján (Kohl és mtsai. 2012, Vidovszky és mtsai. 2015). A canin AdV-ok, az equin AdV-1, a denevér-AdV-2 és -3 E3 és E4 régiójában homológ gének találhatóak, melyek más AdV-okban nem fordulnak elő. A canin AdV-ok gazdaspektruma a mastadenovírusoknál megszokottól eltérően viszonylag széles, kimutatták már kutyákból (*Canis familiaris*), aranyakából (*Canis aureus*), farkasból (*Canis lupus*), rókákból (*Vulpes* spp.), borzából (*Meles meles*) és medvékből (*Ursus* spp.) (Zarnke & Evans 1989, Kiss és mtsai. 1996, Chomel és mtsai. 1998, Dunbar és mtsai. 1998, Dandár és mtsai. 2010, Di Francesco és mtsai. 2015). 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 (Harrach és mtsai. 2011). Az equin AdV-1 sokkal patogénebb a lovakban, mint a filogenetikailag távoli equin AdV-2, tehát ez utóbbit véljük a lovak saját, velük együtt fejlődött adenovírusának. Közös denevér- és canin AdV őst feltételeztek a csíkos bűzösborzban (*Mephitis mephitis*) talált AdV esetében is (Kozak és mtsai. 2015). Ezek nyilvánvaló közeli rokonsága ellenére, valószínűbb egy közvetlen denevér eredet, mint valamilyen kutyafélékből való tovább ugrás, hiszen a

filogenetikai távolság aránylag nagy a canin AdV-ok és bűzösborz AdV között. Újabb feltételezésünk a bovin AdV-10 esetleges denevér AdV eredete. A filogenetikai viszonyok mellett a gazdaváltást erősítheti e vírusnak a fokozott patogenitása (az összes eredetileg leírt ilyen vírustörzset elhullott szarvasmarhából izolálták, mely fokozott patogenitás nem jellemző a szarvasmarha-adenovírusokra), az, hogy csak primer sejtenyészetben szaporítható, valamint a fiber gének változatossága (az első négy izolátumnak mind eltérő számú vagy hosszúságú fiber génje volt, ami jelenleg zajló adaptációra utalhat) (Horner és mtsai. 1989, Benkő és mtsai. 1995, Matiz és mtsai. 1998, Ursu és mtsai. 2004).

Külön érdekesség, hogy egy, feltételezhetően a tudományra új denevérfajban is találtunk adenovírust. A *Neoromicia* sp. eltér minden eddig ismert denevértaxonótól. További denevértaxonómiai vizsgálatok szükségesek még a GT1364 számú *Myotis* faji hovatartozásának tisztázásához is. A GT1251 számú mintát egy újonnan leírt, *Aselliscus dongbacana*-nak elnevezett fajtól vettük (Tu et al. 2015)., Az ebből kimutatott vírus jól illeszkedik a Hipposideridae denevércsaládba tartozó gazdafajjal rendelkező vírusok közé. A *Glauconycteris superba*-ból kimutatott vespertilionid AdV-7 különleges, hiszen egy nagyon rejtélyes fajból mutattuk ki. Ezt a feltűnő színezetű fajt – több évtizednyi kihagyás után – néhány éve találták meg újra (Tungaluna et al. 2013), a kongói expedíciókon pedig több mint kétszer annyi példányt fogtunk belőle, mint amennyi addig összesen ismeretes volt.

Jelen értekezés tárgya nem a Magyarországon gyűjtött minták vizsgálata volt, ezért a magyarországi vizsgálatainkról csak érintőlegesen tesztek említést. Vidovszky Mártonnal a 28 magyarországi denevérfajból 27-et vizsgáltunk adenovírusokat keresve. Az összesen 152 minta szűrése során 15 új adenovírust találtunk kilenc gazdafajban, a prevalencia kb. 10%-os volt. A filogenetikai elemzésekben a vírusok nagyjából a gazdacsaládok szerint csoportosultak. Több vírus is előfordult különböző, de közel rokon gazdafajokban, illetve egy-egy denevérfajban több különböző adenovírus is megtalálható volt (Vidovszky és mtsai. 2015).

Az értekezésben szereplő mintákat nem csak AdV-ok, hanem más DNS-vírusok, pl. circovírusok szűrésére is felhasználjuk, mely vizsgálatokból szintén izgalmas eredmények várhatók.

Az általam gyűjtött minták nem csak DNS-vírusok, hanem RNS-vírusok szűrésére és genetikai jellemzésére is használják együttműködőink. A vizsgálatok során számos új vírust (*Astroviridae*, *Caliciviridae*, *Coronaviridae*, *Picornaviridae* víruscsaládokhoz tartozókat) sikerült kimutatniuk a hazai denevérfajokban a Pécsi Tudományegyetem, Szentágotthai János Kutatóközpont virológusainak (pl. Kemenesi és mtsai. 2014a, 2014b, Kemenesi és mtsai. 2015a, 2015b).

7. 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, Vietnámból és Mexikóból. A megtalált vírusok részleges genetikai jellemzését is elvégeztem.
5. A filogenetikai jellemzés bizonyította a repülőkutya 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.

8. Irodalom

- Allen, G.M.: **The Mammals of China and Mongolia**, In: Granger, W. (ed.): *Natural History of Central Asia XI Part I.*, The American Museum of Natural History, New York, pp. 1-620, 1938.
- Baize, S., Pannetier, D., Oestereich, L., Rieger, T., Koivogui, L., Magassouba, N., Soropogui, B., Sow, M.S., Keïta, S., De Clerck, H., Tiffany, A., Dominguez, G., Loua, M., Traoré, A., Kolié, M., Malano, E.R., Heleze, E., Bocquin, A., Mély, S., Raoul, H., Caro, V., Cadar, D., Gabriel, M., Pahlmann, M., Tappe, D., Schmidt-Chanasit, J., Impouma, B., Diallo, A.K., Formenty, P., Van Herp, M. és Günther, S.: **Emergence of Zaire Ebola Virus Disease in Guinea**, *New Engl. J. Med.*, 371. 1418-1425, 2014.
- Banyard, A.C., Evans, J.S., Luo, T.R. és Fooks, A.R.: **Lyssaviruses and Bats: Emergence and Zoonotic Threat**, *Viruses*, 6. 2974-2990, 2014.
- Baron, R.C., McCormick, J.B. és Zubeir, O.A.: **Ebola virus disease in southern Sudan: hospital dissemination and intrafamilial spread**, *B. World Health Organ.*, 61. 997-1003, 1983.
- Bates, P.J.J. és Harrison, D.L.: **Bats of the Indian Subcontinent**, Harrison Zoological Museum, Sevenoaks, 258 pp., 1997.
- Bates, P.J.J., Hendrichsen, D.K., Walston, J.L. és Hayes, B.D.: **A review of the mouse-eared bats (Chiroptera: Vespertilionidae: *Myotis*) from Vietnam with significant new records**, *Acta Chiropterol.*, 1. 47-74, 1999.
- Benkő, M.: **Adenoviridae. Pathogenesis**, In: Mahy, B., van Regenmortel, M. (eds.): *Encyclopedia of Virology, Third edition*. Elsevier, Oxford, pp. 24-29, 2008.
- Benkő, M. és Doszpoly, A.: **Ichtadenovirus. Adenoviridae**, In: Tidona, C.A., Darai, G. (eds.): *The Springer Index of Viruses*. Springer-Verlag, New York, pp. 29-32, 2011.
- Benkő, M. és Harrach, B.: **A proposal for a new (third) genus within the Adenoviridae family**, *Arch. Virol.*, 143. 829-837, 1998.
- Benkő, M. és Harrach, B.: **Molecular evolution of adenoviruses**, In: Doerfler, W., Böhm, P. (eds.): *Adenoviruses: Model and Vectors in Virus–Host Interactions. Current Topics in Microbiology and Immunology. Vol. 272*. Springer, Berlin, pp. 3-35, 2003.
- Benkő, M., Élő, P., Ursu, K., Ahne, W., LaPatra, S.E., Thomson, D. és Harrach, B.: **First molecular evidence for the existence of distinct fish and snake adenoviruses**, *J. Virol.*, 76. 10056-10059, 2002.
- Benkő, M., Harrach, B., Both, G.W., Russel, W.C., Adair, B.M., Ádám, É., de Jong, J.C., Hess, M., Johnson, M., Kajon, A., Kidd, A.H., Lehmkuhl, H.D., Li, Q.G., Mautner, V., Pring-Akerblom, P. és Wadell, G.: **Family Adenoviridae**, In: Fauquet, C.M., Mayo, M.

- A., Maniloff, J., Desselberger, U. és Ball, L.A. (eds.): *Virus Taxonomy. Eighth Report of the International Committee on Taxonomy of Viruses*. Academic Press, New York, pp. 213-228, 2005.
- Benkő, M., Harrach, B. és Kremer, E.J.: **Do nonhuman primate or bat adenoviruses pose a risk for human health?** *Future Microbiol.*, 9. 269-272, 2014.
- Benkő, M., Smyth, J.A., Adair, B.M. és Harrach, B.: **Genome typing of adenovirus isolates from fatal enterocolitis cases of cattle for the elaboration of a rapid diagnostic method**, In: Schwyzer, M., Ackermann, M., Bertoni, G., Kocherhans, R., McCullough, K., Engels, M., Wittek, R. és Zanoni, R. (eds.): *Immunobiology of Viral Infections*. Proc. 3rd Congr. Eur. Soc. Vet. Virol., Interlaken, pp 484-488, 1995.
- Bennett, D. és Brown, D.: **Ebola virus**. *Brit. Med. J.*, 310. 1344-1345, 1995.
- Bickham, J.W., McBee, K. és Schlitter, D.A.: **Chromosomal variation among seven species of *Myotis* (Chiroptera: Vespertilionidae)**, *J. Mammal.*, 67. 746-750, 1986.
- Blehert, D.S., Hicks, A.C., Behr, M., Meteyer, C.U., Berlowski-Zier, B.M., Buckles, E.L., Coleman, J.T.H., Darling, S.R., Gargas, A., Niver, R., Okoniewski, J.C., Rudd, R.J. és Stone, W.B.: **Bat white-nose syndrome: an emerging fungal pathogen?** *Science*, 323. 227, 2009.
- Borisenko, A.V. és Kruskop, S.V.: **Bats of Vietnam and adjacent territories. An identification manual**, Joint Russian-Vietnamese Science and Technological Tropical Centre, Zoological Museum of Moscow M.V. Lomonosov State University, Moscow, 203 pp., 2003.
- Borisenko, A.V. és Kruskop, S.V.: **A new species of South-East Asian *Myotis* (Chiroptera: Vespertilionidae), with comments on Vietnamese 'whiskered bats'**, *Acta Chiropterol.*, 15. 293-305, 2013.
- Borisenko, A.V., Kruskop, S.V. és Ivanova, N.V.: **A new mouse-eared bat (Mammalia: Chiroptera: Vespertilionidae) from Vietnam**, *Russ. J. Theriol.*, 7. 57-69, 2008.
- Calisher, C.H., Childs, J.E., Field, H.E., Holmes, K.V. és Schountz, T.: **Bats: important reservoir hosts of emerging viruses**, *Clin. Microbiol. Rev.*, 19. 531-545, 2006.
- Can, D.N., Endo, H., Son, N.T., Oshida, T., Canh, L.X., Phuong, D.H., Lunde, D.P., Kawada, S.-I., Hayashida, A. és Sasaki, M.: **Checklist of wild mammal species of Vietnam**, Primate Research Institute, Kyoto University, Inuyama and Department of Vertebrate Zoology, Institute of Ecology and Biological Resources, Hanoi and Shokadoh Book Sellers, Kyoto, 400 pp., 2008.
- Centers for Disease Control and Prevention: **Outbreak of Hendra-like virus – Malaysia and Singapore, 1998-1999**, *Morbidity and Mortality Weekly Report*, 48. 265-269, 1999a.

- Centers for Disease Control and Prevention: **Update: outbreak of Nipah virus – Malaysia and Singapore, 1999**, Morbidity and Mortality Weekly Report, 48. 335-337, 1999b.
- Chasen, F.N.: **Four new mammals from Java**, Treubia, 17. 185-188, 1939.
- Chen, E.C., Yagi, S., Kelly, K.R., Mendoza, S.P., Tarara, R.P., Canfield, D.R., Maninger, N., Rosenthal, A., Spinner, A., Bales, K.L., Schnurr, D.P., Lerche, N.W. és Chiu, C.Y.: **Cross-species transmission of a novel adenovirus associated with a fulminant pneumonia outbreak in a new world monkey colony**, PLoS Pathog., 7. e1002155, 2011.
- Chomel, B.B., Kasten, R.W., Champpuis, G., Soulier, M., Kikuchi, Y.: **Serological survey of selected canine viral pathogens and zoonoses in grizzly bears (*Ursus arctos horribilis*) and black bears (*Ursus americanus*) from Alaska**, Rev. Sci. Tech., 17. 756-766, 1998.
- Chua, K.B., Bellini, W., Rota, P., Harcourt, B., Tamin, A., Lam, S., Ksiazek, T., Rollin, P., Zaki, S., Shieh, W.-J., Goldsmith, C., Gubler, D., Roehrig, J., Eaton, B., Gould, A., Olson, J., Field, H., Daniels, P., Ling, A., Peters, C., Anderson, L. és Mahy, B.: **Nipah virus: a recently emergent deadly paramyxovirus**, Science, 288. 1432-1435, 2000.
- Chua, K.B., Goh, K.J., Wong, K.T., Kamarulzaman, A., Tan, P.S., Ksiazek, T.G., Zaki, S.R., Paul, G., Lam, S.K. és Tan, C.T.: **Fatal encephalitis due to Nipah virus among pig-farmers in Malaysia**, Lancet, 354. 1257-1259, 1999.
- Chua, K.B., Koh, C., Hooi, P., Wee, K., Khong, J., Chua, B., Chan, Y., Lim, M. és Lam, S.: **Isolation of Nipah virus from Malaysian Island flying foxes**, Microbes Infect., 4. 145-151, 2002.
- Clare, E.L., Lim, B.K., Engstrom, M.D., Eger, J.L. és Hebert, P.D.N.: **DNA barcoding of Neotropical bats: species identification and discovery within Guyana**, Mol. Ecol. Notes, 7. 184-190, 2007.
- Corbet, G.B. és Hill, J.E.: **The mammals of the Indomalayan Region: a systematic review**, Natural History Museum Publications and Oxford University Press, New York, 496 pp., 1992.
- Csorba, G.: **A new species of *Glischropus* from Cambodia (Mammalia: Chiroptera: Vespertilionidae)**, Zootaxa, 2925. 41-48, 2011.
- Csorba, G., Son, N.T., Ith, S. és Furey, N.M.: **Revealing cryptic bat diversity: three new *Murina* and redescription of *M. tubinaris* from Southeast Asia**, J. Mammal., 92. 891-904, 2011.
- 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.
- 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.
- Dandár, E., Szabó, L., Heltai, M. és Doszpoly, A.: **Adenovírusok és herpesvírusok előfordulásának felmérés emlős ragadozók (Carnivora) mintáinak PCR-vizsgálatával: borz-herpesvírus első kimutatása Magyarországon**, Magy. Állatorvosok, 132. 302-308, 2010.
- Davison, A.J. és Harrach, B.: **Siadenovirus. *Adenoviridae***, In: Tidona, C.A. és Darai, G. (eds.): The Springer Index of Viruses, Springer, Berlin, pp. 29-33, 2002.
- Davison, A.J. és Harrach, B.: **Siadenovirus. *Adenoviridae***, In: Tidona, C.A., Darai, G. (eds.): The Springer Index of Viruses, Springer-Verlag, New York, pp. 49-56, 2011.
- Davison, A.J., Wright, K.M. és Harrach B.: **DNA sequence of frog adenovirus**, J. Gen. Virol. 81. 2431-2439, 2000.
- Dán, Á., Benkő, M., Zádori, Z., Bánrévi, A., Ursu, K. és Harrach, B.: **Unusual genome organization of bovine adenovirus type 4**, Acta Microbiol. Imm. Hung., 44. 34, 1997.
- Di Francesco, C.E., Gentile, L., Di Pirro, V., Ladiana, L., Tagliabue, S., Marsilio, F.: **Serologic evidence for selected infectious diseases in Marsican brown bears (*Ursus arctos marsicanus*) in Italy (2004-09)**, J. Wildl. Dis., 51. 209-213, 2015.
- Dobson, G.E.: **Notes on nine species of Indian and Indo-Chinese Vespertilionidae, with remarks on the synonymy and classification of some other species of the same family**, Proc. Asiat. Soc. Bengal, 1871. 210-215, 1871.
- Dobson, G.E.: **Descriptions of new species of Chiroptera from India and Yunan**, J. Asiat. Soc. Bengal, 43. 237-238, 1874.
- Doszpoly, A., Wellehan, J.F.X., Childress, A.L., Tarján, Z.L., Kovács, E.R., Harrach, B. és Benkő, M.: **Partial characterization of a new adenovirus lineage discovered in testudinoid turtles**, Infect. Genet. Evol., 17. 106-112, 2013.
- Drexler, J.F., Corman, V.M., Wegner, T., Tateno, A.F., Zerbinati, R.M., Gloza-Rausch, F., Seebens, A., Müller, M.A. és Drosten, C.: **Amplification of emerging viruses in a bat colony**, Emerg. Infect. Dis., 17. 449-456, 2011.
- Drexler, J.F., Gloza-Rausch, F., Glende, J., Corman, V.M., Muth, D., Goettsche, M., Seebens, A., Niedrig, M., Pfefferle, S., Yordanov, S., Zhelyazkov, L., Hermanns, U., Vallo, P., Lukashev, A., Müller, M.A., Deng, H., Herrler, G. és Drosten, C.: **Genomic characterization of severe acute respiratory syndromerelated coronavirus in**

- European bats and classification of coronaviruses based on partial RNA-dependent RNA polymerase gene sequences**, J. Virol., 84. 11336-11349, 2010.
- Dunbar, M.R., Cunningham, M.W., Roof, J.C.: **Seroprevalence of selected disease agents from free ranging black bears in Florida**, J. Wildl. Dis., 34. 612-619, 1998.
- Ellerman, J.R. és Morrison-Scott, T.C.S.: **Checklist of Palearctic and Indian Mammals 1758 to 1946**, British Museum (Natural History), London, 810 pp., 1951.
- Farkas, S.L. és Gál, J.: **Adenovirus and mycoplasma infection in an ornate box turtle (*Terrapene ornata ornata*) in Hungary**, Vet. Microbiol., 138. 169-173, 2009.
- Farkas, S.L., Benkő, M., Élő, P., Ursu, K., Dán, Á., Ahne, W. és Harrach B.: **Genomic and phylogenetic analyses of an adenovirus isolated from a corn snake (*Elaphe guttata*) imply common origin with the members of the proposed new genus *Atadenovirus***, J. Gen. Virol., 83. 2403-2410, 2002.
- Field, H., Barratt, P., Hughes, R., Shield, J. és Sullivan, N.: **A fatal case of Hendra virus infection in a horse in north Queensland: clinical and epidemiological features**, Aust. Vet. J., 78. 279-280, 2000.
- Findley, J.S.: **Phenetic relationships among bats of the genus *Myotis***, Syst. Zool., 21. 31-52, 1972.
- Francis, C.M. **The diversity of bats in Temengor Forest Reserve, Hulu Perak, Malaysia**, Malayan Nat. J., 48. 403-408, 1995.
- Francis, C.M.: **A field guide to the mammals of South-east Asia**, New Holland Publishers, London, 392 pp., 2008.
- Francis, C.M. és Hill, J.E.: **New records and a new species of *Myotis* (Chiroptera, Vespertilionidae) from Malaysia**, Mammalia, 62. 241-252, 1998.
- Francis, C.M. és Eger, J.L.: **A review of tube-nosed bats (*Murina*) from Laos with a description of two new species**, Acta Chiropterol., 14. 15-38, 2012.
- Francis, C.M., Borisenko, A.V., Ivanova, N.V., Eger, J.L., Lim, B.K., Guillen-Servent, A., Kruskop, S.V., Mackie, I. és Hebert, P.D. **The role of DNA barcodes in understanding and conservation of mammal diversity in Southeast Asia**, PLoS ONE, 5. e12575, 2010.
- Francis, C.M., Guillén, A. és Robinson, M.F.: **Order Chiroptera: Bats**, In: Duckworth, J.W., Salter, R.E. és Khounboline, K. (eds.): *Wildlife in Lao PDR – 1999 Status Report*, IUCN, Vientiane, pp. 225-235, 1999.
- Francis, C.M., Hutson, A.M., Bates, P.J.J., Csorba, G., Bumrungsri, S., Molur, S. és Srinivasulu, C.: ***Myotis montivagus***, The IUCN Red List of Threatened Species, Version 2015.2., 2008.

- Frontier Vietnam: **Tam Dao Nature Reserve: Results of a Biological Survey. Frontier Vietnam Environmental Research Report 1**, Society for Environmental Exploration, UK and Xuan Mai Forestry College, Hanoi, 89 pp., 1994.
- Frontier Vietnam: **Na Hang Nature Reserve, Tat Ke Sector. Site Description and Conservation Evaluation. Frontier Vietnam Environmental Research Report 9**, Society for Environmental Exploration, London and Institute of Ecology and Biological Resources, Hanoi, 118 pp., 1997.
- Furey, N.M., Thong, V.D., Bates, P.J.J. és Csorba, G.: **Description of a new species belonging to the *Murina* 'suilla-group' (Chiroptera: Vespertilionidae: Murinae) from north Vietnam**, Acta Chiropterol., 11. 225-236, 2009.
- Ghosh, M.K.: **New locality-records for *Myotis montivagus peytoni* Wroughton & Ryley, 1913, and *Murina cyclotis cyclotis* Dobson, 1872 (Chiroptera: Vespertilionidae) in the eastern ghats of Andhra Pradesh, India**, J. Bombay Nat. Hist. Soc., 86. 93-94, 1989.
- Gloza-Rausch, F., Ipsen, A., Seebens, A., Göttsche, M., Panning, M., Drexler, J.F., Petersen, N., Annan, A., Grywna, K., Müller, M., Pfefferle, S. és Drosten, C.: **Detection and prevalence patterns of group I coronaviruses in bats, northern Germany**, Emerg. Infect. Dis. 14. 626-631, 2008.
- Goh, K.J., Tan, T.C., Chew, N.K., Tan, P.S., Karmaruzaman, A., Sarji, S.A., Wong, K.T., Abdullah, B.J.J., Chua, K.B. és Lam, S.K.: **Clinical features of Nipah virus encephalitis among pig farmers in Malaysia**, New Engl. J. Med., 342. 1229-1235, 2000.
- 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, 2013a.
- Görföl, T., Vidovszky, Z.M., Boldogh, S.A., 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, pp. 121, 2013b.
- 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.
- Guo, W.-P., Lin, X.-D., Wang, W., Tian, J.-H., Cong, M.-L., Zhang, H.-L., Wang, M.-R., Zhou, R.-H., Wang, J.-B., Li, M.-H., Xu, J., Holmes, E.C. és Zhang, Y.-Z.: **Phylogeny and Origins of Hantaviruses Harbored by Bats, Insectivores, and Rodents**, PLoS Pathog., 9. e1003159, 2013.

- Halpin, K., Hyatt, A.D., Plowright, R.K., Epstein, J.H., Daszak, P., Field, H.E., Wang, L., Daniels, P.W. és a Henipavirus Ecology Research Group: **Emerging Viruses: Coming in on a Wrinkled Wing and a Prayer**, Clin. Infect. Dis., 44. 711-717, 2007.
- Hanson, L.A., Rudis, M.R., Vasquez-Lee, M. és Montgomery, R.D.: **A broadly applicable method to characterize large DNA viruses and adenoviruses based on the DNA polymerase gene**, Virol. J., 3. 28, 2006.
- Happold, M. és Happold, D.C.D.: **Volume IV: Hedgehogs, Shrews and Bats**, In: Kingdon, J., Happold, D., Butynski, T., Hoffmann, M., Happold, M. és Kalina, J. (eds.): *Mammals of Africa (6 vols)*, Bloomsbury Publishing, London, pp. 1-800, 2013.
- Harrach, B.: **Reptile adenoviruses in cattle?** Acta Vet. Hung., 48. 485-490, 2000.
- Harrach, B.: **Adenoviruses. General features**, In: Mahy, B.W.J. és van Regenmortel, M.H.V. (eds.): *Encyclopedia of Virology*, Third edition, Elsevier, Oxford, pp. 1-9, 2008.
- Harrach, B. és Kaján, G.L.: **Aviadenovirus. Adenoviridae**, In: Tidona, C.A. és Darai, G. (eds.): *The Springer Index of Viruses*, Springer-Verlag, New York, pp. 13-28, 2011.
- Harrach, B., Benkő, M., Both, G.W., Brown, M., Davison, A.J., Echavarría, M., Hess, M., Jones, M.S., Kajon, A., Lehmkuhl, H.D., Mautner, V., Mittal, S.K. és Wadell, G.: **Family Adenoviridae**, In: King, A. M. Q., Adams, M. J., Carstens, E. B., Lefkowitz, E. J. (eds.): *Virus Taxonomy: Classification and Nomenclature of Viruses. Ninth Report of the International Committee on Taxonomy of Viruses*, Elsevier, San Diego, pp. 125-141, 2011.
- Harrach, B., Meehan, B.M., Benkő, M., Adair, B.M. és Todd, D.: **Close relationship between egg drop syndrome virus, bovine adenovirus serotype 7, and ovine adenovirus strain 287**, Virology, 229. 302-306, 1997.
- Hasegawa, M., Kishino, H. és Yano, T.: **Dating the human-ape split by a molecular clock of mitochondrial DNA**, J. Mol. Evol., 22. 160-174, 1985.
- Heaney, L.R., Balete, D.S., Alviola, P., Rickart, E.A. és Ruedi, M.: ***Nyctalus plancyi* and *Falsistrellus petersi* (Chiroptera: Vespertilionidae) from northern Luzon, Philippines: ecology, phylogeny, and biogeographic implications**, Acta Chiropterol., 14. 265-278, 2012.
- Heller, K.-G. és Volleth, M.: **Fledermäuse aus Malaysia. 1. Beobachtungen zur biologie, morphologie und taxonomie (Mammalia: Chiroptera)**, Senckenb. Biol., 69. 243-276, 1988.
- Hendrichsen, D.K., Bates, P.J.J. és Hayes, B.D.: **Recent records of bats (Chiroptera) from Cambodia**, Acta Chiropterol., 3. 21-32, 2001a.
- Hendrichsen, D.K., Bates, P.J.J., Hayes, B.D. és Walston, J.L.: **Recent records of bats (Mammalia: Chiroptera) from Vietnam with six species new to the country**, Myotis, 39. 35-122, 2001b.

- Hess, M., Blöcker, H. és Brandt, P.: **The complete nucleotide sequence of the egg drop syndrome virus: an intermediate between mastadenoviruses and aviadenoviruses.** *Virology*, 238. 145-156, 1997.
- Hess, M., Raue, R. és Hafez, H. M.: **PCR for specific detection of haemorrhagic enteritis virus of turkeys, an avian adenovirus.** *J. Virol. Methods*, 81. 199-203, 1999.
- Hill, J.E.: **Notes on some insectivores and bats from Upper Burma,** *Proc. Zool. Soc. Lond.*, 139. 119-137, 1962.
- Hill, J.E. és Francis, C.M.: **New bats (Mammalia: Chiroptera) and new records of bats from Borneo and Malaya,** *Bull. Br. Mus. Nat. Hist. Zool.*, 47. 303-329, 1984.
- Hill, J.E. és Harrison, D.L.: **The baculum in the Vespertilioninae (Chiroptera: Vespertilionidae) with a systematic review, a synopsis of *Pipistrellus* and *Eptesicus*, and the descriptions of a new genus and subgenus,** *Bull. Br. Mus. Nat. Hist. Zool.*, 52. 225-305, 1987.
- Hill, J.E. és Thonglongya, K.: **Bats from Thailand and Cambodia,** *Bull. Br. Mus. Nat. Hist. Zool.*, 22. 173-196, 1972.
- Hooper, P.T., Gould, A.R., Russell, G.M., Kattenbelt, J.A. és Mitchell, G.: **The retrospective diagnosis of a second outbreak of equine morbillivirus infection,** *Aust. Vet. J.*, 74. 244-245, 1996.
- Horáček, I. és Hanák, V.: **Generic status of *Pipistrellus savii* and comments on classification of the genus *Pipistrellus* (Chiroptera, Vespertilionidae),** *Myotis*, 23-24. 9-16, 1986.
- Horner, G.W., Hunter, R., Bartha, A. és Benkő, M.: **A new subgroup 2 bovine adenovirus proposed as the prototype strain 10,** *Arch. Virol.*, 109. 121-124, 1989.
- Hothorn, T., Hornik, K. és Zeileis, A.: **Unbiased Recursive Partitioning: A Conditional Inference Framework,** *J. Comp. Graph. Stat.*, 15. 651-674, 2006.
- Huang, J.C.-C., Jazdyk, E.L., Nusalawo, M., Maryanto, I., Maharadatunkamsi, Wiantoro, S. és Kingston, T.: **A recent bat survey reveals Bukit Barisan Selatan Landscape as a chiropteran diversity hotspot in Sumatra,** *Acta Chiropterol.*, 16. 413-449, 2014.
- Ibáñez, C., García-Mударra, J.L., Ruedi, M., Stadelmann, B. és Juste, J.: **The Iberian contribution to cryptic diversity in European bats,** *Acta Chiropterol.*, 8. 277-297, 2006.
- Ivanova, N.V., Zemlak, T.S., Hanner, R.H. és Hebert, P.D.N.: **Universal primer cocktails for fish DNA barcoding,** *Mol. Ecol. Res.*, 7. 544-548, 2007.
- Jánoska, M., Vidovszky, M., Molnár, V., Liptovszky, M., Harrach, B. és Benkő, M.: **Novel adenoviruses and herpesviruses detected in bats,** *Vet. J.*, 189. 118-121, 2011.
- Jiang, P., Ojkic, D., Tuboly T., Huber, P. és Nagy, E.: **Application of the polymerase chain reaction to detect fowl adenoviruses,** *Can. J. Vet. Res.*, 63. 124-128, 1999.

- Johara, M., Field, H., Rashdi, A., Morrissy, C., van der Heide, B., Rota, P., Azri, A., White, J., Daniels, P., Jamaluddin, A. és Ksiazek, T.: **Serological evidence of infection with Nipah virus in bats (order Chiroptera) in Peninsular Malaysia**, *Emerg. Infect. Dis.*, 7. 439-441, 2001.
- Jones, G., Parsons, S., Zhang, S., Stadelmann, B., Benda, P. és Ruedi, M.: **Echolocation calls, wing shape, diet and phylogenetic diagnosis of the endemic Chinese bat *Myotis pequinus***, *Acta Chiropterol.*, 8. 451-463, 2006.
- Kawai, K., Nikaido, M., Harada, M., Matsumura, S., Lin, L.-K., Wu, Y., Hasegawa, M. és Okada, N.: **The status of the Japanese and East Asian bats of the genus *Myotis* (Vespertilionidae) based on mitochondrial sequences**, *Mol. Phylogenet. Evol.*, 28. 297-307, 2003.
- 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 Zoonotic Dis.*, 14. 846-855, 2014a.
- 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, 2014b.
- 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, 2015a.
- 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, 2015b.
- Khan, F.A.A., Swier, V.J., Solari, S., Larsen, P.A., Ketol, B., Marni, W., Ellagupillay, S., Lakim, M., Abdullah M.T. és Baker R.J.: **Using Genetics and Morphology to Examine Species Diversity of Old World Bats: Report of a Recent Collection from Malaysia**, *Occas. Pap. Mus. Tex. Tech Univ.*, 281. 1-28, 2008.
- Kimura, M.: **A simple method for estimating evolutionary rate of base substitutions through comparative studies of nucleotide sequences**, *J. Mol. Evol.*, 16. 111-120, 1980.
- Kiss, I., Matiz, K., Bajmóci, E., Rusvai, M., Harrach, B.: **Infectious canine hepatitis: detection of canine adenovirus type 1 by polymerase chain reaction**, *Acta Vet. Hung.*, 44. 253-258, 1996.

- Knobel, D.L., Cleaveland, S., Coleman, P.G., Fevre, E.M., Meltzer, M.I., Miranda, M.E., Shaw, A., Zinsstag, J. és Meslin, F.X.: **Reevaluating the burden of rabies in Africa and Asia**, Bull. World Health Org., 83. 360-368, 2005.
- Kofron, C.P.: **Bamboo-roosting of the thick-thumbed pipistrelle bat (*Glischropus tylopus*) in Borneo**, Mammalia, 58. 306-309, 1994.
- Kohl, C. és Kurth, A.: **European Bats as Carriers of Viruses with Zoonotic Potential**, Viruses, 6. 3110-3128, 2014.
- Kohl, C., Vidovszky, M.Z., Mühldorfer, K., Dabrowski, P.W., Radonic, A., Nitsche, A., Wibbelt, G., Kurth, A. és Harrach, B.: **Genome analysis of bat adenovirus 2: indications of interspecies transmission**, J. Virol., 86. 1888-1892, 2012.
- Koopman, K.F.: **Chiroptera: Systematics**, In: Niethammer, J., Schliemann, H. és Starck, D. (eds.): *Handbook of Zoology*, Walter de Gruyter, Berlin, pp. 1-217, 1994.
- Kovács, E.R. és Benkő, M.: **Complete sequence of raptor adenovirus 1 confirms the characteristic genome organization of siadenoviruses**, Infect. Genet. Evol., 11. 1058-1065, 2011.
- Kovács, E.R., Jánoska, M., Dán, Á., Harrach, B. és Benkő, M.: **Recognition and partial genome characterization by non-specific DNA amplification and PCR of a new siadenovirus species in a sample originating from *Parus major*, a great tit**, J. Virol. Methods, 163. 262-268, 2010.
- Kovács, G.M., LaPatra, S.E., D'Halluin, J.C. és Benkő, M.: **Phylogenetic analysis of the hexon and protease genes of a fish adenovirus isolated from white sturgeon (*Acipenser transmontanus*) supports the proposal for a new adenovirus genus**, Virus Res., 98. 27-34, 2003.
- Kozak, R.A., Ackford, J.G., Slaine, P., Li, A., Carman, S., Campbell, D., Welch, M.K., Kropinski, A.M. és Nagy, É.: **Characterization of a novel adenovirus isolated from a skunk**, Virology, 485. 16-24, 2015.
- Kruskop, S.V.: **Bats of Vietnam: Checklist and identification manual**, KMK Sci Press, Moscow, 316 pp., 2013.
- Kruskop, S.V. és Shchinov, A.V.: **New remarkable bat records in Hoang Lien Son mountain range, northern Vietnam**, Russ. J. Theriol., 9. 1-8, 2010.
- Kruskop, S.V. és Tsytsulina, K.A.: **A new big-footed mouse-eared bat *Myotis annamiticus* sp. nov. (Vespertilionidae, Chiroptera) from Vietnam**, Mammalia, 65. 63-72, 2001.
- Kunz, T.H., Braun de Torrez, E., Bauer, D., Lobova, T. és Fleming, T.H.: **Ecosystem services provided by bats**, Ann. N. Y. Acad. Sci., 1223. 1-38, 2011.
- Kuznetsov, G.V., Borisenko, A.V. és Rozhnov, V.V.: **A synopsis of the mammal fauna of the Vu Quang Nature Reserve**, In: Korzun, L.P. és Kalyakin, M.V. (eds.): *Materials of zoological and botanical studies in Vu Quang Nature Reserve (Ha Tinh Province,*

- Vietnam), Joint Russian-Vietnamese Science and Technological Tropical Centre, Moscow and Hanoi, pp. 35-46, 2011
- Lau, S.K.P., Woo, P.C.Y., Li, K.S.M., Huang, Y., Tsoi, H.-W., Wong, B.H.L., Wong, S.S.Y., Leung, S.-Y., Chan, K.-H. és Yuen, K.-Y.: **Severe acute respiratory syndrome coronavirus-like virus in Chinese horseshoe bats**, P. Natl. Acad. Sci. USA, 102. 14040-14045, 2005.
- Lê, S., Josse, J. és Husson, F.: **FactoMineR: An R Package for Multivariate Analysis**, J. Stat. Softw., 25. 1-18, 2008.
- Lekagul, B. és McNeely, J.A.: **Mammals of Thailand**, Saha Karn Bhaet Co, Bangkok, 758 pp., 1977.
- Leopardi, S., Blake, D. és Puechmaille, S.J.: **White-Nose Syndrome fungus introduced from Europe to North America**, Curr. Biol., 25, 217-219, 2015.
- Leroy, E.M., Epelboin, A., Mondonge, V., Pourrut, X., Gonzalez, J.-P., Muyembe-Tamfum, J.-J. és Formenty, P.: **Human Ebola outbreak resulting from direct exposure to fruit bats in Luebo, Democratic Republic of Congo, 2007**, Vector Borne Zoonotic Dis., 9. 723-728, 2009.
- Leroy, E.M., Kumulungui, B., Pourrut, X., Rouquet, P., Hassanin, A., Yaba, P., Délicat, A., Paweska, J.T., Gonzalez, J.-P. és Swanepoel, R.: **Fruit bats as reservoirs of Ebola virus**, Nature, 438. 575-576, 2005.
- Li, L., Victoria, J.G., Wang, C., Jones, M., Fellers, G.M., Kunz, T.H. és Delwart, E.: **Bat guano virome: predominance of dietary viruses from insects and plants plus novel mammalian viruses**, J. Virol., 84. 6955-6965, 2010a.
- Li, Y., Ge, X., Zhang, H., Zhou, P., Zhu, Y., Zhang, Y., Yuan, J., Wang, L.F. és Shi, Z.: **Host range, prevalence, and genetic diversity of adenoviruses in bats**, J. Virol., 84. 3889-3897, 2010b.
- Luis, A.D., Hayman, D.T.S., O'Shea, T.J., Cryan, P.M., Gilbert, A.T., Pulliam, J.R.C., Mills, J.N., Timonin, M.E., Willis, C.K.R., Cunningham, A.A., Fooks, A.R., Rupprecht, C.E., Wood, J.L.N. és Webb, C.T.: **A comparison of bats and rodents as reservoirs of zoonotic viruses: are bats special?** Proc. R. Soc. B., 280. 20122753, 2013.
- Lunde, D.P., Musser, G.G. és Pham Duc Tien: **Records of some little known bats (Chiroptera: Vespertilionidae) from Vietnam**, Mammalia, 67. 459-461, 2003.
- Maeda, K., Hondo, E., Terakawa, J., Kiso, Y., Nakaichi, N., Endoh, D. Sakai, K., Morikawa, S. és Mizutani, T.: **Isolation of novel adenovirus from fruit bat (*Pteropus dasymallus yayeyamae*)**, Emerg. Infect. Dis., 14. 347-349, 2008.
- Mandal, A.K., Poddar, A.K. és Bhattacharyya, T.P.: **Further new records of bats from Mizoram, India**, Rec. Zool. Surv. India, 98. 147-154, 2000.

- Matiz, K., Ursu, K., Harrach, B., Zádori, Z. és Benkő, M.: **Sequencing and phylogenetic analysis of the protease gene, and genetic mapping of bovine adenovirus type 10 define its relatedness to other bovine adenoviruses**, *Virus. Res.*, 55. 29-35, 1988.
- Matschie, P.: **Die Säugetiere der von W. Kükenthal auf Halmahera, Batjan und Nord-Celebes gemachten Ausbeute**, *Abh. Senckenb. Naturforsch. Ges.*, 25. 247-296, 1901.
- Mei, Y.-F., Harrach, B. és Wadell, G.: **Mastadenovirus. Adenoviridae**, In: Tidona, C.A. és Darai, G. (eds.): *The Springer Index of Viruses*, Springer-Verlag, New York, pp. 33-48, 2011.
- Menu, H.: **Morphotypes dentaires actuels et fossiles des Chiropteres vespertilionines. I'partie: Étude des morphologies dentaires**, *Palaeovertebrata*, 15. 71-128, 1985.
- Meulemans, G., Boschmans, M., Van der Berg, T.P. és Decaesstecker, M.: **Polymerase chain reaction combined with restriction enzyme analysis for detection and differentiation of fowl adenoviruses**, *Avian Pathol.*, 30. 655-660, 2001.
- Mickleburgh, S.: **Bats as bushmeat: a global review**, *Oryx*, 43. 217-234, 2009.
- Molnár, V., Molnár, Z., Rigó, D., Pálfi, V. és Sós, E.: **Denevérek veszettsége – Adatok és gondolatok az első két hazai eset kapcsán**, In: Görföl, T., Estók, P. és Molnár, V. (eds.): *A VII. Magyar Denevérvédelmi Konferencia (Felsőtárkány, 2009. október 16-18.) kiadványa*, BEKE és MDBK, Eger, pp. 41-46, 2009.
- Murray, K., Selleck, P., Hooper, P., Hyatt, A., Gould, A., Gleeson, L., Westbury, H., Hiley, L., Selvey, L., Rodwell, B és Ketterer, P.: **A morbillivirus that caused fatal disease in horses and humans**, *Science*, 268. 94-97, 1995.
- O'Shea, T.J., Cryan, P.M., Cunningham, A.A., Fooks, A.R., Hayman, D.T.S., Luis, A.D., Peel, A.J., Plowright, R.K. és Wood, J.L.N.: **Bat Flight and Zoonotic Viruses**, *Emerg. Infect. Dis.*, 20. 741-745, 2014.
- O'Sullivan, J.D., Allworth, A.M., Paterson, D.L., Snow, T.M., Boots, R., Gleeson, L.J., Gould, A.R., Hyatt, A.D. és Bradfield, J.: **Fatal encephalitis due to a novel paramyxovirus transmitted from horses**, *Lancet*, 349. 93-95, 1997.
- Palya, V., Nagy, M., Glávits, R., Ivanics, É., Szalay, D., Dán, Á., Süveges, T., Markos, B. és Harrach, B.: **Investigation of field outbreaks of turkey haemorrhagic enteritis in Hungary**, *Acta Vet. Hung.*, 54. 135-149, 2007.
- Papp, T., Fledelius, B., Schmidt, V., Kaján, G.L. és Marschang, R.E.: **PCR-sequence characterization of new siadenoviruses in reptiles and the first successful isolation of a lizard adenovirus**, *Vet. Microbiol.*, 134. 233-240, 2009.

- Park, Y.M., Kim, J.H., Gu, S.H., Lee, S.Y., Lee, M.G., Kang, Y.K., Kang, S.H., Kim, H.J. és Song, J.W.: **Full genome analysis of a novel adenovirus from the South Polar skua (*Catharacta maccormicki*) in Antarctica**, *Virology*, 422. 144-150, 2012.
- Payne, J., Francis, C.M. és Phillipps, K.: **A field guide to the mammals of Borneo**, The Sabah Society and World Wildlife Fund Malaysia, Kota Kinabalu and Kuala Lumpur, 332 pp., 1985.
- Plowright, R.K., Eby, P., Hudson, P.J., Smith, I.L., Westcott, D., Bryden, W.L., Middleton, D., Reid, P.A., McFarlane, R.A., Martin, G., Tabor, G.M., Skerratt, L.F., Anderson, D.L., Cramer, G., Quammen, D., Jordan, D., Freeman, P., Wang, L.F., Epstein, J.H., Marsh, G.A., Kung'u, N.Y., McCallum, H.: **Ecological dynamics of emerging bat virus spillover**, *Proc. R. Soc. B.*, 282. 20142124, 2015.
- Pourrut, X., Kumulungui, B., Wittmann, T., Moussavou, G., Délicat, A., Yaba, P., Nkoghe, D., Gonzalez, J.-P. és Leroy, E.M.: **The natural history of Ebola virus in Africa**, *Microbes Infect.*, 7. 1005-1014, 2005.
- Puechmaile, 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., Mulken, 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.
- R Core Team: **R: A language and environment for statistical computing**, R Foundation for Statistical Computing, Vienna, 2014.
- Rampling, T., Ewer, K., Bowyer, G., Wright, D., Imoukhuede, E.B., Payne, R., Hartnell, F., Gibani, M., Bliss, C., Minhinnick, A., Wilkie, M., Venkatraman, N., Poulton, I., Lella, N., Roberts, R., Sierra-Davidson, K., Krähling, V., Berrie, E., Roman, F., De Ryck, I., Nicosia, A., Sullivan, N.J., Stanley, D.A., Ledgerwood, J.E., Schwartz, R.M., Siani, L., Colloca, S., Folgori, A., Di Marco, S., Cortese, R., Becker, S., Graham, B.S., Koup, R.A., Levine, M.M., Moorthy, V., Pollard, A.J., Draper, S.J., Ballou, W.R., Lawrie, A., Gilbert, S.C. és Hill, A.V.: **A Monovalent Chimpanzee Adenovirus Ebola Vaccine — Preliminary Report**, *New Engl. J. Med.*, Ahead of print.
- Rivera, S., Wellehan, J.F.X., McManamon, R., Innis, J., Garner, M.M., Raphael, B.L., Gregory, C.R., Latimer, K.S., Rodriguez, C.E., Diaz-Figueroa, O., Marlar, A.B., Nyaoke, A., Gates, A.E., Gilbert, K., Childress, A.L., Risatti, G.R., Frasca, S.: **Systemic adenovirus infection in Sulawesi tortoises (*Indotestudo forsteni*) caused by a novel siadenovirus**, *J. Vet. Diagn. Invest.*, 21. 415-426, 2009.

- Roehrs, Z.P., Lack, J.B., és van den Bussche, R.A.: **Tribal phylogenetic relationships within Vespertilioninae (Chiroptera: Vespertilionidae) based on mitochondrial and nuclear sequence data**, *J. Mammal.*, 91. 1073-1092, 2010.
- Rogers, R.J., Douglas, I.C., Baldock, F.C., Glanville, R.J., Seppanen, K.T., Gleeson, L.J., Selleck, P.N. és Dunn, K.J.: **Investigation of a second focus of equine morbillivirus infection in coastal Queensland**, *Aust. Vet. J.*, 74. 243-244, 1996.
- Rosell-Ambal, G., Tabaranza, B. és Francis, C.M.: ***Glischropus tylopus***, The IUCN Red List of Threatened Species, Version 2015.2., 2008.
- Ruedi, M. és Arlettaz, R.: **Biochemical systematics of the Savi's bat (*Hypsugo savii*) (Chiroptera: Vespertilionidae)**, *Z. Zool. Syst. Evolut.-forsch.*, 29. 115-122, 1991.
- Ruedi, M. és Mayer, F.: **Molecular systematics of bats of the genus *Myotis* (Vespertilionidae) suggests deterministic ecomorphological convergences**, *Mol. Phylogenet. Evol.*, 21. 436-448, 2001.
- Ruedi, M., Stadelmann, B., Gager, Y., Douzery, E.J., Francis, C.M., Lin, L.-K. és Guillén-Servent, A.: **Molecular phylogenetic reconstructions identify East Asia as the cradle for the evolution of the cosmopolitan genus *Myotis* (Mammalia, Chiroptera)**, *Mol. Phylogenet. Evol.*, 69. 437-449, 2013.
- Sakai, T., Kikkawa, Y., Tsuchiya, K., Harada, M., Kanoe, M., Yoshiyuki, M. és Yonekawa, H.: **Molecular phylogeny of Japanese Rhinolophidae based on variations in the complete sequence of the mitochondrial cytochrome b gene**, *Genes Genet. Syst.*, 78. 179-189, 2003.
- Scott, D.A.: **A Directory of Asian Wetlands**, IUCN, Gland, 1181 pp., 1989.
- Selvey, L.A., Wells, R.M., McCormack, J.G., Ansford, A.J., Murray, K., Rogers, R.J., Lavercombe, P.S., Selleck, P. és Sheridan, J.W.: **Infection of humans and horses by a newly described morbillivirus**, *Med. J. Aust.*, 162. 642-645, 1995.
- Sikes, R.S., Gannon, W.L. és The Animal Care and Use Committee of the American Society of Mammalogists: **Guidelines of the American Society of Mammalogists for the use of wild mammals in research**, *J. Mammal.*, 92. 235-253, 2011.
- Simmons, N.B.: **Order Chiroptera**, In: Wilson, D.E. és Reeder, D.M. (eds.): *Mammal species of the World: a taxonomic and geographic reference (3rd ed.)*. Vol. 1., The Johns Hopkins University Press, Baltimore, pp. 312–529, 2005.
- Smith, A.T. és Xie, Y.: **A guide to the mammals of China**, Princeton University Press, Princeton, 544 pp., 2008.
- Smith, I. és Wang, L.-F.: **Bats and their virome: an important source of emerging viruses capable of infecting humans**, *Curr. Opin. Virol.*, 3. 84-91, 2013.
- Song, H.D., Tu, C.-C., Zhang, G.-W., Wang, S.-Y., Zheng, K., Lei, L.-C., Chen, Q.-X., Gao, Y.-W., Zhou, H.-Q., Xiang, H., Zheng, H.-J., Chern, S.-W. W., Cheng, F., Pan, C.-M.,

- Xuan, H., Chen, S.-J., Luo, H.-M., Zhou, D.-H., Liu, Y.-F., He, J.-F., Qin, P.-Z., Li, L.-H., Ren, Y.-Q., Liang, W.-J., Yu, Y.-D., Anderson, L., Wang, M., Xu, R.-H., Wu, X.-W., Zheng, H.-Y., Chen, J.-D., Liang, D., Gao, Y., Liao, M., Fang, L., Jiang, L.-Y., Li, H., Chen, F., Di, B., He, L.-J., Lin, J.-Y., Tong, S., Kong, X., Du, L., Hao, P., Tang, H., Bernini, A., Yu, X.-J., Spiga, O., Guo, Z.-M., Pan, H.-Y., He, W.-Z., Manuguerra, J.-C., Fontanet, A., Danchin, A., Niccolai, N., Li, Y.-X., Wu, C.-I. és Zhao, G.-P.: **Cross-host evolution of severe acute respiratory syndrome coronavirus in palm civet and human**, P. Natl. Acad. Sci. USA, 102. 2430-2435, 2005.
- Sonntag, M., Mühldorfer, K., Speck, S., Wibbelt, G. és Kurth, A.: **New adenovirus in bats, Germany**, Emerg. Infect. Dis. 15. 2052-2055, 2009.
- Stadelmann, B., Herrera, L.G., Arroyo-Cabrales, J., Flores-Martínez, J.J., May, B.P. és Ruedi, M.: **Molecular systematics of the fishing bat *Myotis (Pizonyx) vivesi***, J. Mammal., 85. 133-139, 2004a.
- Stadelmann, B., Jacobs, D.S., Schoeman, C. és Ruedi, M.: **Phylogeny of African *Myotis* bats (Chiroptera, Vespertilionidae) inferred from cytochrome b sequences**, Acta Chiropterol., 6. 177-192, 2004b.
- Stadelmann, B., Lin, L.-K., Kunz, T.H. és Ruedi, M.: **Molecular phylogeny of New World *Myotis* (Chiroptera, Vespertilionidae) inferred from mitochondrial and nuclear DNA genes**, Mol. Phylogenet. Evol., 43. 32-48, 2007.
- Suyanto, A. és Struebig, M.J.: **Bats of the Sangkulirang limestone karst formations, East Kalimantan – a priority region for Bornean bat conservation**, Acta Chiropterol. 9. 67-95, 2007.
- Tamura, K., Stecher, G., Peterson, D., Filipowski, A. és Kumar, S.: **MEGA6: Molecular Evolutionary Genetics Analysis Version 6.0**, Mol. Biol. Evol., 30. 2725-2729, 2013.
- Tan, B., Yang, X.L., Ge, X.Y., Peng, C., Zhang, Y.Z., Zhang, L.B. és Shi, Z.L.: **Novel bat adenoviruses with an extremely large E3 gene**, J. Gen. Virol. (nyomdában)
- Tang, X.C., Zhang, J.X., Zhang, S.Y., Wang, P., Fan, X.H., Li, L.F., Li, G., Dong, B.Q., Liu, W., Cheung, C.L., Xu, K.M., Song, W.J., Vijaykrishna, D., Poon, L.L.M., Peiris, J.S.M., Smith, G.J.D., Chen, H. és Guan, Y.: **Prevalence and genetic diversity of coronaviruses in bats from China**, J. Virol. 80. 7481-7490, 2006.
- Tate, G.H.H.: **Results of the Archbold Expeditions 39. Review of *Myotis* of Eurasia, with special reference to species occurring in the East Indies**, Bull. Am. Mus. Nat. Hist., 78. 537-565, 1941.
- Tate, G.H.H.: **Results of the Archbold Expeditions 47. Review of the Vespertilionine bats, with special attention to genera and species of the Archbold Collections**, Bull. Am. Mus. Nat. Hist., 80. 221-297, 1942.

- Teeling, E.C., Springer, M.S., Madsen, O., Bates, P., O'Brien, S.J. és Murphy, W.J.: **A molecular phylogeny for bats illuminates biogeography and the fossil record**, *Science*, 307. 580-584, 2005.
- Thabah, A., Li, G., Wang, Y., Liang, B., Hu, K., Zhang, S. és Jones, G.: **Diet, echolocation calls, and phylogenetic affinities of the Great Evening Bat (*Ia io*; Vespertilionidae): another carnivorous bat**, *J. Mammal.*, 88. 728-735, 2007.
- Thomas, N.M., Duckworth, J.W., Douangboupha, B., Williams, M. és Francis, C.M.: **A checklist of bats (Mammalia: Chiroptera) from Lao PDR**, *Acta Chiropterol.*, 15. 193-260, 2013.
- Thomas, O.: **List of Microchiroptera, other than leaf-nose bats, in the collection of the Federated Malay States Museums**, *J. Fed. Malay States Mus.*, 7. 1-6, 1916.
- Thomas, O.: **Scientific results from the Mammal Survey XXIII. A new bat of the genus *Myotis* from Sikkim**, *J. Bombay Nat. Hist. Soc.*, 27. 248-249, 1920.
- Thomson, D., Meers, J. és Harrach, B.: **Molecular confirmation of an adenovirus in brushtail possums (*Trichosurus vulpecula*)**, *Virus Res.*, 83. 189-195, 2002.
- Thong, V.D., Puechmaille, S.J., Denzinger, A., Dietz, C., Csorba, G., Bates, P.J.J., Teeling, E.C. és Schnitzler, H.U.: **A new species of *Hipposideros* (Chiroptera: Hipposideridae) from Vietnam**, *J. Mammal.*, 93. 1-11, 2012.
- Topál, Gy.: **Denevérek – Chiroptera**, In: *Fauna Hungariae* 93., Akadémiai Kiadó, Budapest, pp. 1-81, 1969. [in Hungarian]
- Topál, Gy.: **On the systematic status of *Pipistrellus annectans* Dobson, 1871 and *Myotis primula* Thomas, 1920 (Mammalia)**, *Annls. Hist.-Nat. Mus. Natn. Hung.*, 62. 373-379, 1970.
- Tordoff, A.W., Bao, T.Q., Tu, N.D. és Hung, L.M.: **Sourcebook of existing and proposed protected areas in Vietnam. (2nd ed.)**, BirdLife International in Indochina and the Ministry of Agriculture and Rural Development, Hanoi, CD-ROM, 2004.
- Tsang, S.M., Cirranello, A.L., Bates, P.J.J. és Simmons, N.B.: **The Roles of Taxonomy and Systematics in Bat Conservation**, In: Voigt, C.C. és Kingston, T. (eds.): *Bats in the anthropocene: Conservation of Bats in a Changing World*, Springer, New York, pp. 503-538, 2015.
- Tungaluna, G.-C.G., Van Cakenberghe, V., Akawa, P.M., Akaibe, B.D., Verheyen, E., De Vree, F. és Fahr, J.: **Rediscovery of *Glauconycteris superba* Hayman, 1939 (Chiroptera: Vespertilionidae) after 40 years at Mbiye Island, Democratic Republic of the Congo**, *Eur. J. Taxon.*, 42. 1-18, 2013.
- Turmelle, A.S. és Olival, K.J.: **Correlates of Viral Richness in Bats (Order Chiroptera)**, *EcoHealth*, 6. 522-539, 2009.

- Ursu, K., Harrach, B., Matiz, K. és Benkő, M.: **DNA sequencing and analysis of the right-hand part of the genome of the unique bovine adenovirus type 10**, J. Gen. Virol., 85. 593-601, 2004.
- Van der Poel, W.H.M., Lina, P.H.C., Kramps, J.A.: **Public health awareness of emerging zoonotic viruses of bats: a European perspective**, Vector Borne Zoonotic Dis., 6. 315-324, 2006.
- van Strien, N.J.: **The Mammal Fauna of the Gunung Leuser National Park**, In: van Schaik, C.P. és Supriatna, J. (eds.): *Leuser: A Sumatran Sanctuary*, Yayasan Bina Sains Hayati Indonesia, Depok, pp. 133-203, 1996.
- Vanitharani, J.: **Noteworthy representatives of bat species in Agasthyamalai Biosphere Reserve, Tamil Nadu**, J. Theor. Exp. Biol., 2. 47-59, 2006.
- Vanitharani, J., Malathi, U.S.U. és Sundari, A.K.: **New records of bats from Kalakad Mundanthurai Tiger Reserve, India**, BatNet CCINSA Newslett., 6. 13-14, 2005.
- 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.
- Vidovszky, M.Z. és Boldogh, S.: **Adenovírusok kimutatása az észak-magyarországi denevérfaunában**, Magy. Állatorvosok., 133. 747-753, 2011.
- Volleth, M., Bronner, G., Göpfert, M.C., Heller, K.-G., Helversen, O. von és Yong, H.-S.: **Karyotype comparison and phylogenetic relationships of *Pipistrellus*-like bats (*Vespertilionidae*; *Chiroptera*; *Mammalia*)**, Chromosome Res., 9. 25-46, 2001.
- Volleth, M. és Heller, K.-G.: **Phylogenetic relationships of vespertilionid genera (*Mammalia*: *Chiroptera*) as revealed by karyological analysis**, Z. Zool. Syst. Evolut.-forsch., 32. 11-34, 1994.
- Wang, L.-F.: **Bats and Viruses: a Brief Review**, Virol. Sinica, 24. 93-99, 2009.
- Wang, Y.X.: **A complete checklist of mammal species and subspecies in China: a taxonomic and geographic reference**, China Forestry Publishing House, Beijing, 394 pp., 2003.
- Wellehan, J.F., Greenacre, C.B., Fleming, G.J., Stetter, M.D., Childress, A.L. és Terrell, S.P.: **Siadenovirus infection in two psittacine bird species**, Avian Pathol., 38. 38413-38417, 2009.
- Wellehan, J.F.X., Johnson, A.J., Harrach, B., Benkő, M., Pessier, A.P., Johnson, C.M., Garner, M.M., Childress, A. és Jacobson, E.R.: **Detection and analysis of six lizard adenoviruses by consensus primer PCR provides further evidence of reptilian origin for the atadenoviruses**, J. Virol., 78. 13366-13369, 2004.

- Weyeneth, N., Goodman, S.M., Stanley, W.T. és Ruedi, M.: **The biogeography of *Miniopterus* bats (Chiroptera: Miniopteridae) from the Comoro Archipelago inferred from mitochondrial DNA**, Mol. Ecol., 17. 5205-5219, 2008.
- WHO International Study Team: **Ebola haemorrhagic fever in Sudan**, 1976. Bull. World Health Org., 56. 247-270, 1978a.
- WHO International Study Team: **Ebola haemorrhagic fever in Zaire**, 1976, Bull. World Health Org., 56. 271-293, 1978b.
- Wiantoro, S., Maryanto, I. és Abdullah, M.T.: **Phylogeny and phylogeography of *Myotis muricola* (Gray, 1846) (Chiroptera: Vespertilionidae) from the West and East of Wallace's Line inferred from partial mtDNA cytochrome b gene**, Pertanika J. Trop. Agric. Sci., 35. 271-292, 2012.
- Wibbelt, G., Kurth, A., Hellmann, D., Weishaar, M., Barlow, A., Veith, M., Prüger, J., Görföl T., Grosche, L., Bontadina, F., Zöphel, U., Seidl, H.-P., Cryan, P. M. és Blehert, D.S.: **White-nose syndrome fungus (*Geomyces destructans*) in bats, Europe**, Emerg. Infect. Dis. 16. 1237-1243, 2010.
- Wilson, D.E., Helgen, K.M., Yun, C.S. és Gimán, B.: **Small mammal survey at two sites in planted forest zone, Bintulu, Sarawak**, Malayan Nat. J., 59. 165-187, 2006.
- Woo, P.C.Y., Lau, S.K.P., Li, K.S.M., Poon, R.W.S., Wong, B.H.L., Tsoi, H.-W., Yip, B.C.K., Huang, Y., Chan, K.-H., Yuen, K.-Y.: **Molecular diversity of coronaviruses in bats**, Virology, 351. 180-187, 2006.
- Wroughton, R.C. és Ryley, K.V.: **Scientific results from the Mammal Survey III. A new species of *Myotis* from Kanara**, J. Bombay Nat. Hist. Soc., 22. 13-21, 1913.
- Zakhartchouk, A., Bout, A., Woods, L.W., Lehmkuhl, H.D., Havenga, J.E.: ***Odocoileus hemionus* deer adenovirus is related to the members of *Atadenovirus* genus**, Arch. Virol., 147. 841-847, 2002.
- Zarnke, L.R., Evans, M.B.: **Serologic survey for infectious canine hepatitis virus in grizzly bears (*Ursus arctos*) from Alaska, 1973 to 1987**, J. Wildl. Dis., 25. 568-573, 1998.
- Zsivanovits, P., Monks, D.J., Forbes, N.A., Ursu K., Raue, R. és Benkő, M.: **Presumptive identification of a novel adenovirus in a Harris hawk (*Parabuteo unicinctus*), a Bengal eagle owl (*Bubo bengalensis*), and a Verreaux's eagle owl (*Bubo lacteus*)**, J. Avian Med. Surg., 20. 105-112, 2006.

9. A doktori kutatás eredményeinek közlései

9.1. Referált folyóiratokban megjelent közlemények

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

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

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.

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.

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.

9.2. Ismeretterjesztő közlemények

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

9.3. 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.

10. További publikációk

10.1. 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.
- 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.
- 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.
- Hornok, S., Estrada-Pena, A., Kontschán, J., Plantard, O., Kunz, B., Mihalca, A.D., Thabah, 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.
- 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.
- 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.
- 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.

- 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.
- 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.
- Kemenesi, G., Dallos, B., Görföl, T., Boldogh, 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.
- 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.
- 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.
- 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.
- 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.
- Wibbelt, G., Puechmaille, S.J., Ohlendorf, B., Mühldorfer, K., Bosch, T., Görföl, T., Passior, K., Kurth, A., Lacroemans, 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.
- 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.
- 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.

- 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., Mulken, 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.
- 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.
- 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.

11. Köszönetnyilvánítás

Köszönöm témavezetőimnek, Csorba Gábornak és Harrach Baláznak, 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 Pécsi Egyetem Szentágothai János Kutatóközpontjának 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 (HSM), 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 gyűjteményükben található példányok rendelkezésre bocsátásáért. Köszönöm továbbá Sanjan Thapa segítségét a CDZTU gyűjteményében őrzött példányok méretadatainak felvételéért és Topál Györgynek, hogy a BNHS és ZSI gyűjteményekben található példányok méretadatait a rendelkezésemre bocsátotta. Külön köszönet illeti Honfi Annát a denevéres rajzok kidolgozásáért.

A kutatásokat az OTKA NN107632 és K112440 pályázat, a „SYNTHESSYS” 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 hátteret teremtettek ahhoz, hogy idáig elérjek, nélkülük ez nem lett volna lehetséges. Köszönöm Sulyok Kingának, hogy boldoggá és teljessé teszi életemet és hogy noszogatótt, hogy ez a munka elkészüljön...