

GÖRFÖL TAMÁS – KEMENESI GÁBOR – JAKAB FERENC

Denevérek és vírusjárványok

Az Afrikában zajló Ebola-járvány miatt a denevérek világszerte egyre több figyelmet kapnak. A denevérek rendje a rágcsálók után a legnépesebb emlőscsoport, jelenleg mintegy 1300 fajuk ismeretes, de a trópusok biodiverzitásával kapcsolatos kutatómunkáknak köszönhetően fajsza-
muk évről évre nő. Korábban a kis- és nagydenevérek (Micro- és Macrochiroptera) alrendjére bontották szét a csoportot, azonban a 2000-es években intenzívebbé váló molekuláris genetikai vizsgálatoknak köszönhetően ez a kép alapvetően megváltozott. Néhány éve a régen önálló alrendet

gazdasági kártevők pusztításával az emberek számára is közvetlen hasznot hajtának. A trópusi denevérek – csakúgy, mint más meleg égövi állat- és növénycsoportok – fajsza-
ma igen nagy, ezért a rovar- és békákra vadászó, vagy kifejezetten halakra specializálódott fajokat, de redukált fogazatú nektáryalogató, vagy éppen gyümölcs-
evő denevéreket is. Sok olyan trópusi denevér van, amelynek magterjesztő és beporzó tevékenysége fontos „ökoszisztéma-
szolgáltatásokat” biztosít, így például az agavékat, vagy a duriánt is elsősorban a denevérek porozzák be.

denevérek elszaporodása, hála az óriási szarvasmarha-telepeknek, melyek táplálékforrást biztosítva, hatványozottan megnövelték a helyi denevérek kolóniák méretét. Ennek egyik káros következményeként arányosan nőtt a veszettség vírusa általi megbetegedések száma szarvasmarhákban és emberekben egyaránt, hiszen a vírus egyik fő hordozói éppen az őshonos vérszopó-denevérek.

A denevérek számos víruscsoport természetes és ősi gazdaszervezetei, hosszú koevolúciós múlttal. Ennek köszönhetően a denevérekben található vírusok azonosításával olyan vírusok evolúciós gyökereit és forrását ismerhetjük meg, mint az influenza, a Hepatitis B-vírus, a különféle filovírusok (Ebola-, Marburg-), vagy az enterális (beleket érintő) megbetegedéseket okozó vírusok (calicivírusok, astrovírusok, rotavírusok). Az ilyen típusú felfedezések komoly alapot adnak a hatékony járványügyi lépések kidolgozásához és kivitelezéséhez.



Nagy denevérek kolóniáknak otthont adó barlang, Ba Be, Vietnam (Csorba Gábor felvételei)

(a nagydenevéreket) alkotó repülőkuttyák mellé besoroltak több, kisebb termetű és velük ellentétben ultrahanggal navigáló másik denevércsaládot, így az Európában is előforduló patkósdenevéreket is.

A denevérek – az egyetlen repülni képes emlőscsoport lévén – nagyon fontos szerepet játszanak az ökoszisztémák egyensúlyának fenntartásában. Az európai fajok jó része kizárólag ízeltlábúakkal táplálkozik, de vannak közöttük olyanok is, melyek esetenként kisebb halakat, vagy éppen a tavaszi és őszi vonulási időszakban énekesmadarakat is zsákmányul ejtenek. Rovarfogyasztásuk igen jelentős és a mező-

Hasznosságuk ellenére a denevéreket számos antropogén tényező fenyegeti és a fajok közel negyede veszélyeztetett. A legnagyobb probléma az emberi népesség növekedésével együtt járó élőhelyvesztés, és mivel a legtöbb faj kolóniákban él, egy-egy kolónia szálláshelyének zavarása, elpusztítása regionális szinten is problémát okozhat. A trópusi területeken jelentős lehet a denevérek étkezési célú pusztítása is, mely elsősorban a nagyobb testű repülőkuttyákat érinti. Ugyanakkor az emberi tevékenység hosszú távon igen komoly gazdasági és egészségügyi következményekkel is járhat. Jó példa erre a Dél- és Közép-Amerikában honos vérszopó-

Denevérekben előforduló fontosabb zoonotikus vírusok

Zoonózisnak nevezzük mindazon fertőző betegségeket, amelyek gerinces állatról emberre képesek „átugrani”, átlépve ezzel a faji határokat. A terjedés módja lehet akár direkt kontaktus az állattal vagy mikroba tartalmú testváladékával (vizelet, széklet, nyál, vér), vagy lehet a fertőző kórokozó átvitele ízeltlábú- (általában vérszívó) vektor által. A zoonotikus fertőzések széles mikrobiológiai spektrumon mozognak, betegséget okozhatnak paraziták, baktériumok és igen gyakran különböző vírusok is. A következőkben néhány fontosabb vírust ismertetünk, melyek esetében a denevérek kulcsfontosságúak lehetnek a vírus terjesztésében.

Vesztségvírusok

A Rhabdoviridae családba tartozó *Lyssavirus* nemzetség tagjai okozzák az egyik legrégebben ismert virális betegséget, a veszettséget. A Lyssavírusok az Antarktist kivéve az összes kontinensen előfordulnak és egy kivételével mindegyik veszettségvírust kimutatták denevérekből. Az 1-es genotípusú veszettségvírus messze a legfontosabb humán- és állategészségügyi szempontból, a haszonállatok és emberi megbetegedések döntő többségét



Esőerdő, Cuc Phuong, Vietnam

ez a vírus okozza. Az éves megbetegedések közül kb. 55 000-et okoznak ragadozók (Carnivora), kb. 100 esetet vérszopó-denevérek és évi 1–4 eset származik más denevérfajok által történő fertőzés következtében. Látható, hogy a ragadozók (elsősorban a kutya, róka, macska) sokkal nagyobb arányban felelősek az emberi megbetegedésekért, mint a denevérek, de nem lebecsülendő a vérszopó-denevérek okozta humán esetszám, melyek ezen kívül érzékeny károkat okozhatnak a szarvasmarha-állományokban is.

Potenciálisan azonban minden denevérfaj fertőződhet a veszettség vírusával, habár náluk nem minden esetben alakul ki a betegség. A denevérek közötti vírustranszfert csak ritkán sikerül megfigyelni, de valószínűleg fertőzött nyállal történik – a bőrt átszakító – harapás vagy nyalogatás útján.

Európában eddig két denevérek által terjesztett Lyssavírust tartottak számon (European Bat Lyssavírus 1 és 2), de az utóbbi években két újabbat is találtak Németországban és Spanyolországban. Messze a legelterjedtebb az EBLV-1, melyet sok denevérfajból kimutattak már, de a leggyakoribb hordozó a közönséges késeidenevér (*Eptesicus serotinus*). Az EBLV-2 már ritkább, elsősorban a vízi (*Myotis daubentonii*) és a tavi denevérek (*M. dasycneme*) között fordul elő. A két újonnan azonosított vírust horgasszörű (*M. nattereri*) és hosszúszárnjú denevérből (*Miniopterus schreibersii*) mutatták ki.

A denevérekben előforduló veszettségvírus mind-egyike potenciálisan képes embereket is megfertőzni. Ha a betegség kialakul, akkor kevés kivételtől eltekintve fatális, szinte 100%-os a halálozási arány. Európában a nagyon kis esetszám miatt nem szükséges előzetes intézkedések

ban ismételt felkeresett szarvasmarha sebébe, vagy pedig a befogott vámpírdenevérek hátára kennek. A véralvadást gátló vagy mérget ezután a denevérek egymás nyalogatásával társaiknak is átadják, mely az elhullásukat okozza. Drasztikusabb, sok szempontból igen aggályos, azonban hosszú távon még csak nem is célravezető módszer a kolóniákban élő denevérek közvetlen pusztítása. Sok esetben a helyi állattartók dinamittal robbantják be a denevérlakta barlangokat, ezzel több más denevérfaj egyedeinek tömeges pusztulását is okozva. Az így megüresedett élőhelyekre azonban más területekről visszatelepülnek a denevérek, esetenként még nagyobb arányban hordozva a vírust.

Hendra-vírus

A Hendra-vírus lovakban és emberekben okozhat halálos fertőzést, de eddig csak Ausztráliában okozott járványokat. Az első megbetegedéseket 1994-ben észlelték, ahol egy vemhes kanca pusztulá-

foganatosítani a denevérek terjesztette veszettség megelőzésére, de más a helyzet Közép- és Dél-Amerikában, ahol a vérszopó-denevérek jelentős kockázati tényezőnek számítanak. A földön mozgó ragadozók vakcinázásához hasonló módszer nem jöhet számításba, de a védendő állatállomány előzetes vakcinázása megoldás lehet. Kevésbé kíméletes módszer a véralvadást gátló szerek vagy mérgek alkalmazása, melyet a megsebzett és általában

tüneteket mutatott egy héttel az állattal való érintkezés után. A tréner a kórházi kezelés ellenére légzőszervi megbetegedésben és vese-elégtelenségben elhunyt.

A rejtélyes járványt a Paramyxoviridae családba tartozó vírus okozta, melyet egy új nemzetségbe – a később felfedezett Nipah-vírussal együtt – a Henipa-vírusok közé soroltak. Nevét Brisbane azon kerületéről kapta, ahol az első járvány kitört. A vírus időről időre felbukkan, és kisebb járványokat okoz Ausztráliában, főleg Queensland és New South Wales térségében. Eddig mintegy 50 esetben észlelték Hendra-vírus által okozott megbetegedéseket, a lovak vakcinázását 2012-ben kezdték meg. A vírust fertőzés a lovaknál közel 75%-ban, az embereknél kb. 50%-ban halálos.

A járványok környezetében először a házson- és háziállatokat vizsgálták meg, elsősorban ezekről feltételezték, hogy a ví-



Rőt vérszopó-denevér (*Desmodus rotundus*)
(Zölei Anikó felvétele)

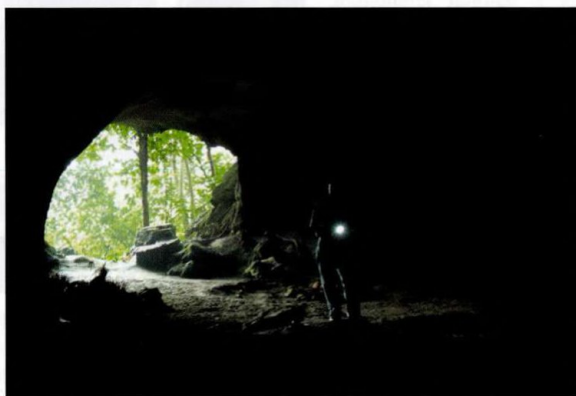
rus forrásai lehetnek. A kezdeti vizsgálatok azonban nem hoztak pozitív eredményt, ezért kiterjesztették őket a vadon élő állatokra is. Így kerültek a képbe a repülőkutya, melyekről hamar bebizonyosodott, hogy valószínűleg ők a járványok kiindulópontjai.

– Mind a négy ausztrál repülőkutya-fajban találtak Hendravírus-ellenanyagokat, szerte Ausztráliában. Az ellenanyagokat még évtizedekkel korábban eltett mintákban is sikerült kimutatni.

– Néhány alkalommal izolálni tudták a vírust vadon élő repülőkutya vizeletéből, a vírust gyakran kimutatják molekuláris biológiai módszerekkel.

– A repülőkutya kísérletes fertőzése nem okoz megbetegedést, ez mutatja a repülőkutya rezervoár szerepét, mivel tünetmentesen hordozzák és szaporítják a vírust.

A járványokkal érintett telepek egyikénél megtalálhatóak voltak olyan gyümölcsfák, melyek táplálékul szolgálnak a denevéreknek. A vírus a denevérek vizeletével vagy ürülékével szennyezett fűvel kerülhetett a lovak szervezetébe.



Denevérlakta barlang, Cuc Phuong, Vietnam

sa után még további 12 ló hullott el. Az elsőként megbetegedett lóval foglalkozó tréner és egy állatgondozó is influenzaszertü-



Közönséges késeidenévér (*Eptesicus serotinus*)

Nipah-vírus

A Nipah-vírus szintén a Paramyxoviridae család tagja, és elsősorban sertéseket és embereket betegít meg. Szintén az 1990-es években bukkant fel, először Malajziában, majd Bangladesben is észleltek nagyobb járványokat. Az 1998-1999-es malajziai járvány során több mint 100 ember halálát okozta, és több mint egymillió sertés kényszervágását rendelték el, hogy terjedését meg tudják állítani. Különböző sertésszállítványokkal azonban a vírus Szingapúrba is eljutott. A Nipah a Hendrával ellentétben nagyon fertőzőképes, elsősorban légúti tüneteket produkálva betegít meg egymást a sertések. Természetesen a terjedéshez a különböző sertésszállítványok szállítása is hozzájárul. Nemcsak a sertésekből, hanem például cibetmacskákból (piacon árult vadhús), lovakból, kutyákból és macskákból is kimutatták a jelenlétét. Természetes gazdái azonban ez esetben is a denevérek, elsősorban a repülőkutya. A korábbi minták tanulmányozása bebizonyította, hogy a Nipah volt felelős 1996-tól kezdődően több sertésspusztulással járó járványért is, de mivel a tünetek hasonlítottak a japán agyhártyagyulladás-vírus által okozott megbetegedéshez, különösebben nem foglalkoztak vele. A vírus 2001 óta számos járványt okozott Bangladesben és India nyugati, a bangladesi határhoz közeli területein is. A bangladesi járványok különböznek a malajziaiaktól abban, hogy a vírus emberről emberre is képes terjedni. A délkelet-ázsiai területeken jellemző kedvezőtlen higiéniai állapotok is hozzájárultak ahhoz, hogy a Hendrával ellentétben, a Nipah-vírusnak sokkal több emberi áldozata van, a halálozás 70%-ot is eléri. Természetesen le kell szögeznünk, hogy ebben az esetben is az átgondolatlan emberi tevékenységnek köszönhető a számos emberi megbetegedés. A térség lakosai által évszázadok óta előállított (lecsapolt) nyers pálmamedűre egyre gyakrabban járnak táplálkozni a természetes élőhelyükről elűzött gyümölcssevő denevérek, melyek vizeletükkel és ürülékükkel szennyezik a terméket. Ennek köszönhetően szezoná-

lisnak mondható kisebb-nagyobb járványok formájában folyamatos problémát jelent a denevérek által terjesztett Nipah-vírus. Az így kialakult megbetegedések hamar lokális járvánnyá nőnek a helyi rossz egészségügyi viszonyoknak köszönhetően. Emberben elsősorban agyhártyagyulladásos tüneteket, valamint lázat, fejfájást, végtag- és izomfájdalmat, levertséget, és bizonyos esetekben a tünetek jelentkezését 48 órán belül követő kómát észlel-

tek. Szinte az összes humán fertőződés esetében bizonyítható volt közeli kontaktus sertésekkel.

Mivel a vírus közeli rokonságban áll a Hendra-vírussal, a rezervoár gazdá(ka)t a denevérek között is keresni kezdték. Sok denevér volt szeropozitív, köztük gyümölcssevők is. A fenti két Paramyxoviridae családba tartozó vírus valószínűleg már régóta kialakult, ősi vírusok, melyek adaptálódtak a denevérgazdához, ezért azokban tünetmentes fertőzést okoznak. Átugrásuk egy másik gazdába azonban olyan megbetegedéshez vezet, amely halálos lehet az új gazdára.

SARS és MERS koronavírusok

A denevérek jelentette veszély igazán a 2002-ben kitört SARS-járvány kapcsán került be a köztudatba, bár hazánkban nem hangsúlyozták ki a járványt okozó vírus eredetét. Az első SARS-eset Kína Guangdong tartományában történt, ahol november 16-án találták meg az első fertőzött embert. 2003. február 14-ére már 305 fertőzést és 5 halottat jelentettek. A járvány egy, a vírussal megfertőződött doktor utazásának „köszönhetően”, Hong Kongba is eljutott, ahol a hírhedté vált Hotel Metropole liftjéig lehet visszavezetni a járvány világméretű elterjedését. A hotel liftjében a világ számos országából érkezett emberek fertőződtek meg valószínűleg egy tüsszentésnek köszönhetően, majd a vírust hazahurcolták Kanadától Európán át Ázsia különféle országaiba. A WHO csak március 12-én adott ki figyelmeztetést világméretű járvány lehetőségét vetítve előre. Március 14-én 14 szingapúri esetet regisztráltak, és március 24-én izolálták a járványért felelős SARS koronavírus egy beteg-

ből. Áprilisra már több ezer beteget jelentettek Kínában, ezért bezárták a közösségi tereket, színházakat, mozikat és kávézókat. Még az esküvőket is betiltották.

2002–2003 folyamán 5 kontinens 33 országában több mint 8000 fertőzést regisztráltak, melyek közül több mint 700 ember elhunyt. Ez is mutatja, hogy légi úton milyen gyorsan és hatékonyan terjed egy járvány.

Az emberi fertőzések kiindulópontjának felfedezésére nagy erőket mozgósítottak és meg is találták a vírust számos délkelet-ázsiai piacon, elsősorban cibetmacskáknál, de mosómedvében és sertésborzban is. Az igit áttörést azonban az jelentette, amikor elkezdtek denevéreket is vizsgálni. A denevérekben igen nagy arányban sikerült kimutatni a vírus ellenanyagait és a világjárványért felelős variáns evolúciós őst is. A denevérek nem mutatták betegség jeleit, így valószínűleg ők a vírus természetes gazdaszervezetei, melyek megfertőzheték az előbbieken említett cibetmacskákat, melyekben a zsúfolt és koszos piacokon kialakult egy emberről emberre is terjedni képes vírustörzs. Ebben az esetben is emberi tevékenységhez köthetjük a világjárvány kialakulását, hiszen létrehoztunk egy „mesterséges” környezetet, ahol a vírus több gazdaszervezeten és mutáción át jutott el az emberig. Az azóta eltelt több mint tíz évben rendkívül sok különböző koronavírus találtak denevérekben szerte a világon, így Európában is. A koronavírusok többsége szoros gazdaspecifitást mutat, azaz egy-egy vírusnak egy-egy meghatározott gazdája vagy néhány, közeli rokonságban



Vírusmintázás, Mondokiri, Kambodzsa

álló gazdája van, ez további bizonyítéka az igen nagy múltra tekintő együttélésnek denevér és vírus között.

Egy másik, 2012-ben Szaúd-Arábiában felbukkant koronavírus is nagy riadalmat okozott, főleg a Közel-Keleten. A MERS koronavírus 2014 júniusáig 22 országból

jelezték, köztük az USA-ból és az Egyesült Királyságból is. A vírus eredetét kereső kutatók a közeli rokonság miatt természetesen a denevéreket gyanúsították, melyeket számos fajában meg is találtak, azonban tevékből is sikerült kimutatni. Az emberi halálozásokat valószínűleg a tevékről átugrott vírus okozta, de az eredeti vírusszörnyű denevérek.

Filovírusok (Marburg- és Ebola-vírusok)
A Filovírusok, melyek közé az Ebola- és Marburg-vírusok tartoznak, komoly humán-egészségügyi kockázatot jelentenek, és több, magas halálozási aránnyal járó járvány köthető hozzájuk. A 2014-es év egyik vezető témája is az Afrikában tomboló Ebola-járvány volt, de a Marburg-vírus, mely az Ebolához hasonlóan vérzések lázzal és szintén halállal járó betegséget okoz, már 1967-ben ismert volt a kutatók előtt. Az első Ebola-fertőzött beteget 1976-ban regisztrálták, de azóta újra és újra felbukkan a vírus Afrika elmaradottabb területein. A fertőzések száma általában „csak” néhány száz fölé emelkedett és a járvány eltűnt, de ez alól a legutóbbi, 2014/2015-ös járvány kivétel, mert eddig több mint 23 500 ember fertőződött meg és közülük majdnem 10 000-en meg is haltak. Ez utóbbi járvány azért is kivételes, mert nem korlátozódik Afrikára, hanem Amerikába és Európába is behurcolták a vírust, igaz, ezeken a kontinenseken, hála a magasabb fokú higiéniai körülményeknek, nem tudott tovább terjedni.

A közvetlen bizonyítékot a denevérek rezervoár szerepére csak mintegy negyven évvel az első esetek után találták meg. 2005-ben mutattak ki több denevérfajból is filovírus-ellenanyagokat. A további vizsgálatok aztán a korábbi eseteknél is találtak olyan körülményeket, melyek alapján feltételezték, hogy azoknak is denevérek voltak a kiindulópontjai. Az elsőként felfedezett Marburg-vírus egy németországi településről kapta a nevét, ahol először észleltek megbetegedéseket a kutatók között. A járvány kiindulópontját jelentő fertőzött kísérleti majmokat Ugandából, olyan denevérek által lakott területéről hozták, ahol azóta több járvány is kitört. A második, 1975-ös járvány olyan emberektől indult ki, akik Zimbabwében denevérek lakta szálláshelyen aludtak, illetve denevérek által lakott barlangot is felkerestek. 1976-ban aztán kitört az első két Ebola-járvány a Kongói Demokratikus Köztársaságban (akkori nevén Za-

ire) és Dél-Szudánban. A szudáni eseteknél a fertőzött emberek olyan gyapotfeldolgozó üzemben dolgoztak, ami egyben denevérek szálláshelye is volt. Az 1980-as és 1987-es kenyei eseteknél mindkét megbetegedett ember röviddel a betegség kialakulása előtt meglátogatta a Kitum-barlangot, mely nagy denevérekolóniának ad otthont. 1994-ben csimpánzok fertőződtek meg Elefántcsontparton, akik olyan fűgefá alól szedték fel a termést, melyen denevérek telepedtek meg. A vírus a denevérek vizeletével vagy ürülékével szennyezett fűgékkel kerülhetett a majmok szervezetébe.



Gyümölcssevő denevér (*Rousettus amplexicaudatus*)

Miért pont a denevérek?

A denevérek ilyen nagymértékű rezervoár-szerepe kiemelt figyelmet keltett az utóbbi évtizedben, ezért több elméletet is felvázoltak a kutatók ennek magyarázatára. Ahhoz, hogy a denevérek ne pusztuljanak bele a vírusszörnyűségbe, hosszú koevolúciós folyamatoknak kellett lezajlaniuk. Az ilyen folyamatokat segíthette, hogy egymás megfertőzésének esélye a denevéreknek az egyik legnagyobb az állatvilágban. A legtöbb denevérfaj kisebb-nagyobb kolóniákban él, vannak ezek között néhány tíz, de akár több millió egyedet számláló csoportok is. Az együtt élő állatok nemcsak légi úton, hanem vizeletükkel, ürülékükkel is megfertőzhetik egymást. Bár a denevérek fajsza ma igen magas, fiziológiai tulajdonságaikban nagyon sok hasonlóság van. A hosszú élettartam szintén egyedülálló a többi kistestű emlős között. A denevérek anyagcseréje aktív időszakukban (a legtöbb trópusi fajban ez egész évre érvényes) igen gyors, de a gyors anyagcseréjü, kistestű állatokra jellemző rövid életkor helyett több évtizedig is élhetnek. Hogy ezt hogyan érik el, még folyamatban lévő kutatások témája, de a denevérek telomeráz enzimének aktivitásában vannak eltérések a többi emlőshöz képest. A torpor és a mérsékelt égövi denevérekre jellemző hibernáció során az im-

munrendszer védekező képessége alacsony. Hosszú időléptékel szemlélve, az ebben az időszakban támadó vírusok hatására kiválogatottak azok az egyedek, amelyek túléltek a fertőzést és később a vírusok együtt evolúciót valódítottak a gazdájukkal. A denevérek túlélését segíthette a koevolúció során a repülés képessége is, mert az ahhoz szükséges igen magas, 40 °C feletti hőmérsékletet csak kevés vírus tudja elviselni.

Magyarországi helyzet

Magyarországon még nem volt denevérek által terjesztett vírus okozta járvány. Abnormálisan viselkedő denevérekben több esetben mutattak ki veszélyességet, de humán fertőzés szerencsére nem történt. Corona-vírusokat, adeno-, herpesz-, astro-, circo-, rota-, picorna- és calicivírusokat is sikerrel mutattak ki kutatók az utóbbi években, de egyelőre ezek egyikének sem ismert humánegészségügyi kockázata. A denevérek azonban velünk élnek, élőhelyeik eltűnése, föld alatti szálláshelyeik zavarása miatt nagy számban költöznek be településeinkre, sok esetben lakások redőnytokjába, ablak-részekbe, panelházak dilatációs hézagaiba. A bennük előforduló vírusok tanulmányozása járványtani szempontból azért is nagyon fontos, mert minél több információval rendelkezünk a vírusokról, annál könnyebben tudunk védekezni az esetleges gazdaváltások során kialakuló fertőzésekkel szemben. A kockázat valós, Európában is ismert emberi megbetegedés, melynek denevér eredete molekuláris biológiai módszerekkel bizonyított. Azonban a denevérek természetes ökológiai igényeit és az alapvető higiénés intézkedéseket betartva, a fertőzés kockázata igen alacsony és főként az állatokkal közvetlen kapcsolatban lévő kutatókat érintheti.

A denevérvírusokkal kapcsolatos kutatásainkat az OTKA K112440 számú pályázata támogatja.

Irodalom

- Calisher et al. 2006. Bats: Important Reservoir Hosts of Emerging Viruses. Clin. Microbiol. Rev. 19(3): 531-545.
- FAO 2011. Investigating the role of bats in emerging zoonoses: Balancing ecology, conservation and public health interests. pp. 179.
- Halpin et al. 2007. Emerging Viruses: Coming in on a Wrinkled Wing and a Prayer. Clin. Infect. Dis. 44(5): 711-717.
- Luis et al. 2013. A comparison of bats and rodents as reservoirs of zoonotic viruses: are bats special? Proc. R. Soc. B. 280: 20122753.
- O'Shea et al. 2014. Bat Flight and Zoonotic Viruses. Emerg. Infect. Dis. 20(5): 741-745.