

TARTU ÜLIKOOL  
ÖKOLOOGIA JA MAATEADUSTE INSTITUUT  
ZOOLOOGIA OSAKOND  
TERIOLOOGIA ÕPPETOOL

Maris Pärn

**KÄSITIIVALISTE POOLT EDASIKANTAVAD  
PATOGEENID EUROOPAS JA NEILE ENDILE OHTU  
KUJUTAVAD PATOGEENID**

Bakalaureusetöö

Juhendajad:

Msc Rauno Kalda

PhD Urmas Saarma

Tartu 2016



## **Käsitiivaliste poolt edasikantavad patogeenid Euroopas ja neile endile ohtu kujutavad patogeenid**

Paljude viimasel ajal esile kerkinud zoonootiliste nakkushaiguste peremeesorganismiks arvatakse olevat just nimelt käsitiivalised. Käsitiivalistel on mitmeid omadusi, nagu näiteks lennuvõime, koloniaalne eluviis ja liikidevaheline kokkupuude ning eelkõige võime nakkustele vastu pidada ilma, et see nende elutegevust suures osas häiriks - mis teevad nad ideaalseteks viiruste peremeesorganismideks.

Enamus zoonootilisi haiguspuhanguid toimub troopikas, Euroopasse jõuavad neist vähesed. Olulisim ja uurituim Euroopa käsitiivaliste seas leviv viirus on Euroopa nahkhiirte marutaud. Lai leviala Euroopas lubab eeldada viiruse olemasolu ka Eestis. Seni pole Eesti nahkhiirte hulgas ühtegi ulatuslikku viirusuuringut läbi viidud.

Kuigi käsitiivalised kannavad mitmeid ohtlikke patogeene, avastatakse haiguste tõttu surnud käsitiivalisi harva. Hiljuti tõusis päevakorda seenhaigus, mis põhjustab valge nina sündroomi. Antud haigus laastab siiani Ameerika nahkhiirte talvituskolooniaid. See näitab, et kuigi käsitiivalised on mõnede patogeenide eest paremini kaitstud, võivad teised nende populatsioonidele ohtlikud olla.

### **Pathogens carried by bats in Europe and pathogens harmful to bats**

In recent years bats have been acknowledged as carriers of potentially zoonotic diseases. Bats are in many ways ideal carriers for viruses because of their ability to fly, roosting behavior and interspecies communication and most of all their ability to withstand viral infections.

Most zoonotic disease outbreaks take place in the tropics. Only a few of them reach Europe. European Bat Lyssavirus is the most important and best known bat carried zoonotic virus in Europe. Wide range of the disease in Europe may suggest the presence of Lyssavirus also in Estonia. No major studies have been conducted to give credit to this claim.

Although bats are carriers to many dangerous pathogens, deaths of viral diseases among bats are seldom. A fungus was discovered recently that causes White-Nose Syndrom in bats, resulting devastating effects on hibernating bats in America. Thus, although bats are equipped to deal with majority of pathogens they carry, some pathogens can affect their populations.



## Sisukord

Infoleht .....	3
Sissejuhatus .....	6
1. Marutaud .....	9
1.1. Marutaud käsitiivalistel maailmas .....	9
1.2. Marutaud Euroopa käsitiivalistel .....	10
1.2.1. Euroopa Nahkhiirte marutaud tüüp 1 ja tüüp 2 .....	11
1.3. Marutaudi mõju käsitiivalistele .....	12
1.4. Levik Eestis ja lähiumbruses .....	13
2. Koronaviirused .....	16
2.1. Olukord maailmas .....	16
2.2. Uuritus Euroopas .....	17
3. Teised nahkhiirte poolt levitatavad zoonootilised haigused Euroopas ja selle lähiumbruses .....	20
3.1. Imetajate ortoreoviirus .....	20
3.2. Filoviirused .....	21
3.3. Paramüksoviirused .....	22
4. Nahkhiirte surma põhjustavad haigused .....	23
4.1. Valge nina sündroom (WNS) .....	23
4.2. Lloviu filoviirus .....	26
Kokkuvõte .....	27
Summary .....	29
Tänuavaldused .....	31
Kasutatud kirjandus .....	32
Lisa 1. Ülevaattetabel käsitiivaliste poolt levitatavatest ja neid ohustavatest patogeenidest .....	38
Lisa 2. Tähtsamate viiruste levikukaart Euroopas .....	41

## Sissejuhatus

Käsitiivalised on üks maailmas levinuimaid imetajate seltse. Oma pea 1240 kirjeldatud liigiga moodustavad nad umbes 25% kõigist teadaolevatest imetajaliikidest, jäädes alla vaid närilistele. Ainsate lennuvõimeliste imetajatena on neil mitmeid levikueelseid. Käsitiivalised on oluline osa maismaa ökosüsteemidest, hoides kontrolli all putukate hulka, levitades seemneid ja tolmeldades mitmeid ka inimeste toidulauale jõudvaid taimi (Calisher *et al.* 2006). Paljude viimasel ajal esile kerkinud zoonootiliste nakkushaiguste peremeesorganismiks arvatakse olevat just nimelt käsitiivalised (Han *et al.* 2015). Samas on ka arvamusi, et nad on mitmetest teistest selgroogsetest, näiteks närilistest, haigustekitajate kandjatena vähemtähtsad (Wong *et al.* 2007). Zoonootilised haigustekitajad on patogeenid, kellel on võime loomalt edasi kanduda inimestele, ja vastupidi, põhjustades nakatunud tõesiseid haiguseid või surma. Patogeen võib olla nii seen, viirus, bakter, parasiit kui ka muu mikroorganism.

Käsitiivalised on edukad patogeenide kandjad. Närilistel on zoonootilisi viiruseid tuvastatud seni seitsme võrra rohkem kui käsitiivalistel, vastavalt 68 ja 61. Seevastu võttes arvesse liikide koguarvu, mis on närilistel pea kaks korda suurem kui käsitiivalistel, võib väita, et käsitiivalised kannavad liigi kohta rohkem zoonootilisi viiruseid kui närilised (Luis *et al.* 2013). Käsitiivaliste poolt levitatavate zoonootiliste viiruste seas on ka neid, mis on viimasel ajal maailmas tähelepanu pälvinud inimestele ohtlike ja edukalt levivate haiguste põhjustajatena. Näidetena võib tuua Ebola, Marburgi viiruse, Hendra, Nipah või koronaviiruste poolt põhjustatud haigused. Inimeste nakatumine on harva toimunud käsitiivalistega otsese kokkupuute vahendusel. Mitmed nimetatud haigused on inimestele edasi kandunud just läbi mets- või kariloomade. Vaheperemeeste olemasolu on mitmel juhul teinud raskeks haiguse loodusliku reservuaari kindlakstegemise, kuid praeguseks kontrollitakse käsitiivalisi kui võimalikke kandjaid juba aktiivsemalt (Calisher *et al.* 2006).

Paljud uuringud keskenduvad just eelmises lõigus mainitud inimestele nakkusohtlike patogeensete viiruste uurimisele eelkõige troopilistel aladel, kuid pole teada, kas sarnaseid viiruseid võib esineda ka Euroopa käsitiivalistel (Han *et al.* 2015). Kuigi uusi viirustüvesid on avastatud, pole nende levimispotentsiaal selge ja vajab veel täiendavaid uuringuid (Annan *et al.* 2013). Ainus siinsetel aladel teada olev inimestele ohtlik

zoonootiline viirus, mille kandjateks on nahkhiired, on Euroopa nahkhiirte marutaud (European bat lyssavirus) (Kohl ja Kurth 2014).

Marutaud on üks vanimaid ja kardetumaid viiruseid maailmas. Metsamarutaud on vaid üks mitmetest lüssaviiruste (*Lyssavirus*) perekonda kuuluvatest viirustest (Banyard *et al.* 2014). Peaaegu kõiki viiruse perekonna genotüüpidest võib leida käsitiivalistelt. Paljudel juhtudel on täheldatud, et käsitiivalistel on küll viirus organismis olemas, kuid neil endil viirusega seotud haigusnähud puuduvad (Brook ja Dobson 2015).

Patogeenide mõju käsitiivaliste organismile ja patogeenide osakaal isendite surma põhjustajatena on suures osas teadmata (Kristin Mühldorfer 2011). Bakteriaalsed haigused ja viirushaigused ei ole maailmas kunagi olnud käsitiivaliste surma põhjustajatena kõige olulisemate tegurite hulgas. Samas pole looduslike tegurite põhjustatud surmade andmeid eraldi jälgitud. Ainus patogeen, kes on teadaolevalt olnud nahkhiirte massilise suremuse põhjustajaks on seen *Pseudogymnoascus destructans*, mille tulemusena tekib loomadel valge nina sündroom (O'Shea *et al.* 2016). Tõsist kahju teeb seen Ameerikas, Euroopa nahkhiirte seda surma põhjusena täheldatud pole (Puechmaile *et al.* 2011). Põhjuseid, miks nahkhiired tavaliselt ei näita välja organismis olemasolevate viiruste sümptomeid ja kuidas organism suudab viirustega nii hästi vastu pidada, otsitakse aktiivselt. On pakutud välja mitmeid teooriaid kehatemperatuuri, erilise immuunsüsteemi ja lennuvõime mõju kohta immuunsusele, kuid selles vallas on palju vastamata küsimusi (Brook ja Dobson 2015).

Viimasel ajal on käsitiivalisi hakatud seostama zoonootiliste viirustega ning hetkel pole peaaegu ühegi nende poolt levitatava viiruse uuritus teadlaste poolt soovitud tasemel. Euroopas on kõige rohkem uuritud nahkhiirte marutaudi, kuid seda vaid vähestes riikides ja sealgi pole uuringud tihti järjepidevad. Samas võib nahkhiirte marutaudi pidada Kesk-Euroopas suhteliselt hästi uurituks. Andmed on puudulikud nii viiruste leviku kui ka potentsiaalse zoonootilisuse kohta.

Käsitiivaliste evolutsiooniline vanus on viiruste uurimisel tähtis tegur. Vanim käsitiivaliste fossiil pärineb varasest Eotseenist ja on umbes 52 miljonit aastat vana, kuid sarnaneb üllatavalt palju tänapäevastele käsitiivalistele (Dietz ja Kiefer 2016). Kuna käsitiivalised on vana imetajarühm, on nad paljude viirustega väga pikalt koos eksisteerinud (Teeling *et al.* 2005). See suurendab tõenäoliselt nende poolt levitatavate haiguste zoonootilisust. Alles siis, kui saab selgeks viiruste levik erinevate liikide hulgas

ja erinevates riikides ning nende levikuviisid ja inimese nakatamise potentsiaal, saame anda kindlmaid hinnanguid viiruste poolt avaldatavatele ohtudele.

Käesolevas bakalaureusetöös uurin, missugused haigustekitajad on Euroopa käsitiivalistel praeguseks leitud. Iseloomustan tähtsamaid ja enim uuritud viiruseid ja kirjeldan nende üldist epidermioloogilist olukorda. Esimese poole pühendan viirustele, mis on kas Euroopas või maailmas osutunud inimestele ohtlikuks ja uurin kas ja kuidas on need viirused seotud Euroopaga. Kus võimalik, loon seoseid Eestiga. Lisaks zoonootilistele haigustele, mida käsitiivalised kannavad ilma tõsisemate tagajärgedeta nende enda tervisele, võivad mõningad neil leiduvad patogeenid mõjutada ka nahkhiirte endi populatsioone. Selline mõju pole aga tavaline või on väheuuritud. Seetõttu teises töö pooles toon välja käsitiivaliste endi ellujäämist mõjutavad patogeenid. Selliseid patogeene pole palju, kuid nad annavad infot käsitiivaliste üllatava vastupanuvõime kohta erinevatele haigustele.



## 1. Marutaud

Marutaud on üks maailmas levinuimaid zoonootilisi haiguseid, mida põhjustavad sugukonda *Rhabdoviridae* ja perekonda *Lyssavirus* kuuluvad viirused (Warrell ja Warrell 2004). Esimesi teateid marutaudist on leitud juba 4000-aastastest ürikustest, kus räägitakse karistustest, mis tulenevad tahtlikult hullunud koera inimest hammustada laskmisest. Alles 19. sajandil hakkas Louis Pasteur metoodiliselt viirust uurima (Calisher *et al.* 2006). Perekonda *Lyssavirus* kuulub nüüdseks 14 erinevat viiruse liiki (Internet 2). Neist seitsme tuntuma hulka kuuluvad näiteks metsamarutaud (genotüüp 1) ja kolm Aafrika nahkhiirte viirust: Lagose nahkhiireviirus, Mokola viirus ja Duvenhage viirus (vastavalt genotüübid 2, 3 ja 4). Lisaks veel Euroopa nahkhiirte marutaud (EBLV) tüüp 1 ja tüüp 2 (genotüübid 5 ja 6) ning Austraalia nahkhiirte lüssaviirus (genotüüp 7). Peale nende on Euraasiat leitud veel neli (Kuzmin *et al.* 2003; Botvinkin *et al.* 2003), Aafrikast kaks (Markotter *et al.* 2006) ja Saksamaalt üks lüssaviiruse genotüüp (Freuling *et al.* 2011). Pea kõigi viiruste põhilisteks peremeesorganismideks on käsitiivalised, erandiks on vaid Mokola viirus, mille puhul pole peremeesorganismi veel kindlaks tehtud (Markotter *et al.* 2006).

Metsamarutaud levib käsitiivalistel Põhja-, Kesk- ja Lõuna-Ameerikas, kuid Euroopas on täheldatud ainult lüssaviiruse genotüüpide 5 ja 6 esinemist, vastavalt nahkhiire marutaudi tüüp 1 (EBLV-1) ja tüüp 2 (EBLV-2) (Harris *et al.* 2006). Viirus levib peamiselt hammustuse tagajärjel, kui viirusosakesed on olemas looma sülgel. Käsitiivalised on ajalooliselt lüssaviiruse esimeseks peremeesorganismiks, kiskjatelt on viirus levima hakanud hiljem (Badrane ja Tordo 2001).

### 1.1. Marutaud käsitiivalistel maailmas

Metsamarutaud levib inimestele läbi kariloomade kui ka otse peremeesorganismiga kokku puutudes. Kuigi Lõuna- ja Põhja-Ameerikas levib käsitiivalistel metsamarutaudiga samasse genotüüpi kuuluv viirus, on viiruse tüved kiskjatel ja käsitiivalistel ikkagi erinevad (Badrane ja Tordo 2001). Vampiirnahkhiired on Kesk- ja Lõuna-Ameerikas põhilised käsitiivalistest marutaudi kandjad. Verest toitumine teeb vampiirnahkhiirtest ideaalsed haiguse edasikandjad, sest neil on pidevalt kokkupuude saakloomade verega. Amazonase regioonis ületavad käsitiivaliste poolt levitatava marutaudi juhtumid koerte poolt põhjustatud intsidentide arvu (Streicker *et al.* 2012). Selle põhjuseks on karjatamise

suurenemine, mis loob käsitiivalistele sobiva toidulaua, samuti toob inimesi lähemale loomade elukohtadele, seega on ka käsitiivaliste ja inimeste kokkupuuteid rohkem. Umbes 15% nahkhiirehammustustest inimestel on toonud kaasa marutaudi haigestumise (Kuzmin *et al.* 2011). Et kariloomade marutaudi haigestumist ilmestada, võib tuua näite, kus 1000-st Mehhiko Citys inimeste toiduks tapetud loomadest olid 4% nakatunud marutaudi (Streicker *et al.* 2012).

Põhja-Ameerikas on käsitiivaliste hulgas marutaudi kandjateks putuktoidulised nahkhiired. Aastatel 1951-2006 oli teadaolevaid nahkhiirtelt inimestele kandunud marutaudi juhte 51, enamus neist põhjustatud kolme liigi poolt: *Lasionycteris noctivagans*, *Perimyotis subflavus* ja brasiilia kurdmokk (*Tadarida brasiliensis*) (Warrell ja Warrell 2004; Banyard *et al.* 2014).

Marutaudi nakatumise viis jääb paljudel juhtudel selgusetuks. Hammustust marutaudihaigelt loomalt ei suudetud tuvastada enamiku teadaolevate nahkhiire poolt põhjustatud marutaudijuhtude korral. See aga ei tähenda seda, et hammustust ei toimunud. Tähelepanuta jäämise põhjuseks võib tuua hammustuse vähest nähtavust ja viiruse pikka inkubatsiooniperioodi. Arvatakse, et suur osa marutaudijuhtudest on aladiagnoositud (Messenger, Smith, ja Rupprecht 2002). On uuritud ka alternatiivseid levikuviise nagu näiteks levimine nahkhiirtelt läbi marutaudi nakatunud vaheperemeeste või nakatumine viiruse sissehingamise teel. Siiski pole kindlalt tõestatud teiste levikuviiside võimalikkus (Gibbons 2002).

## **1.2. Marutaud Euroopa käsitiivalistel**

Kuigi metsamarutaud levib käsitiivalistel Ameerika mandril, siis Euroopas pole seda leitud. Nahkhiirte metsamarutaudi viiruse tüvesid Euroopa käsitiivaliste seas ei ringle (Kuzmin *et al.* 2011).

Euraasias on praeguseks isoleeritud 8 lüssaviiruse genotüüpi (Banyard *et al.* 2014). Euroopas on kindlaks tehtud neist 4: Euroopa nahkhiirte marutaudi esimene ja teine tüüp (EBLV-1) (EBLV-2), Lääne-Kaukasuse nahkhiirte viirus (WCBV) ja Bokeloh nahkhiirte lüssaviirus (BBLV). Kahte neist on leitud ainult ühel korral. Lääne-Kaukasuse nahkhiirte viirus leiti Kaukasuse mäestiku Euroopa poolelt harilikult pikktiivalt (*Miniopterus schreibersii*) (Kuzmin *et al.* 2005). Bokeloh nahkhiirte lüssaviirust Nattereri lendlaselt

(*M. nattereri*) Saksamaalt (Freuling *et al.* 2011). Uuritumad ja Euroopas levinuimad on Euroopa nahkhiirte marutaudi tüüp 1 ja tüüp 2 (Schatz *et al.* 2013).

### 1.2.1 Euroopa Nahkhiirte marutaud tüüp 1 ja tüüp 2

Euroopa nahkhiirte marutaudi esimest tüüpi on leitud mitmetelt nahkhiireliikidelt ning viirus on Euroopas üsna laialt levinud. Põhilisteks kandjateks on aga hilis-nahkhiir (*Eptesicus serotinus*) ja samasse perekonda kuuluv *E. Isabellinus*. Viirust on leitud ka hõbe-nahkhiirelt (*Vespertilio murinus*), harilikult pikktiivalt (*M. schreibersii*), suurlendlaselt (*Myotis myotis*), Nattereri lendlaselt (*M. nattereri*), suur-sagarninalt (*Rhinolophus ferrumequinum*) ja harilikult kurdmokalt (*Tadarida teniotis*). Viimatinimetatute puhul pole aga teada, kas nakatunud isendid olid üksikjuhud, kes olid nakatunud kandjaliikidega samades varjepaikades peatudes, või on ka nemad viiruse kandjad (Kohl ja Kurth 2014). Üle 95% EBLV-1ga nakatunud nahkhiirtest on olnud hilis-nahkhiired (*E. serotinus*). Eestis on nimetatud liikidest esindatud Nattereri lendlane (*M. nattereri*) ja hõbe-nahkhiir (*V. murinus*), lähiriikides on aga leitud ka hilis-nahkhiirt (*E. serotinus*). Hilis-nahkhiir ei ole rändliik, kuid tema liikumisulatus võib olla kuni kolmsada kilomeetrit. Teda on leitud aga teistest Balti riikidest (Harris *et al.* 2006).

Viiruse ülekannet teistele selgroogsete peale inimese pole põhjalikult uuritud. Dokumenteeritud on üksikud juhud, kus Euroopa nahkhiirte marutaudi esimese tüübi antikehi on leitud ka teistel loomadel. Esimene metsloomade nakatumise juhus oli 2001. aastal Saksamaal, kus leiti viirust kandev kivinugis (*Martes foina*) (Müller *et al.* 2004). Kariloomadest on näidatud viiruse olemasolu viiel Taani lambal aastatest 1998 ja 2002 (Tjørnehøj *et al.* 2006). Prantsusmaal leiti 2003. ja 2007. aastal haigustunnustega kodukassid, kellel tehti hiljem kindlaks nahkhiirte marutaudi olemasolu organismis (Dacheux *et al.* 2009). Uurimused väljendavad aga selgelt, et tegemist on olnud üksikjuhtudega ning nakatunud loomad teistele ohtu ei kujuta.

Euroopa nahkhiirte marutaudi teist tüüpi kannavad veelendlane (*Myotis daubentonii*) ja tiigilendlane (*M. dasycneme*), kuid nendega koos varjepaikades olevatel liikidel seda leitud pole. Samuti ei ole teada juhte, kus EBLV-s oleks levinud teistele liikidele peale inimese (Kohl ja Kurth 2014). Teadaolevalt on ainult 18 juhtu, kus on kindlaks tehtud viiruse teise tüübi esinemine, nendest 16 nahkhiirtelt ja kaks inimestelt. Samas pole viirule leviku üle kindlat infot, sest seni teadaolevate viirusjuhtude vahel ei ole

geograafilisi seaduspärasusi. Riigid, kus on kindlaks tehtud viirusjuhud, on Saksamaa, Taani, Soome, Suurbritannia, Šveits, Madalamaad ja Ukraina (Harris *et al.* 2006).

Euroopa marutaudi genotüübid on mõlemad osutunud inimestele ohtlikeks. Praeguseks on teada 1 kinnitatud surmajuht seoses tüvega EBLV ja kaks seoses tüvega EBLV-2 (Johnson *et al.* 2010). Samuti on paljudes kohtades lisaks välja toodud kaks kinnitamata surmajuhtu seoses viiruse esimese tüübiga (Harris *et al.* 2006).

Nahkhiirte marutaudi on leitud kokku 14-s Euroopa riigis, kuid suur osa uuringutest on passiivsed, ehk keskenduvad surnud ja haigete isendite uurimisele (Harris *et al.* 2006). Aastatel 2006-2010 võeti käsitiivalistelt marutaudi väljaselgitamiseks proove 29-s Euroopa riigis. Testitud loomadest leiti viirust 12-s riigis. Saadud andmed pole võrreldavad, sest kontrollitud isendite hulk varieerus ühest viietuhandeni (Schatz *et al.* 2013). Aastatel 2006-2010 kontrolliti Euroopas kokku üle 10 000 käsitiivalise, kellest nahkhiirte marutaud avastati umbes 1,6% isenditest. See number võib aga olla ennatlikult suur, sest paljudel juhtudel testitaksegi surnud või marutaudi kahtlusega loomi (Schatz *et al.* 2013).

### **1.3. Marutaudi mõju käsitiivalistele**

Kuigi käsitiivalisi on tunnustatud nende suure patogeenide hulga üle, on Euroopas tehtud vähe uuringuid käsitiivaliste surma põhjustajate kohta. Ühes Saksamaal tehtud uuringus saadud tulemuste põhjal võib väita, et enim surmadest on siiski põhjustatud kisklusest või traumadest (Kristin Mühldorfer 2011).

Tõenäoliselt nahkhiirte marutaud käsitiivaliste endi tervist tugevalt ei mõjuta. Euroopa nahkhiirte marutaudi nakatumise ja haiguse edasikandumise kohta käsitiivaliste seas on vähe teada, kuid rõngastamise ja taaspüügi andmed ning pealtnäha tervetest loomadest viiruse leidmine annavad alust arvata, et paljud isendid elavad nakatumise üle (Schatz *et al.* 2013). On tehtud katseid, kus ka teised maismaaselgroogsed, nagu näiteks lambad ja rebased, keda on eksperimendi käigus nakatatud nahkhiirte marutaudiga, võivad nakkuse läbi põdeda ja üle elada (Vos *et al.* 2007). Mõned uurimused on jõudnud ka tulemuseni, et marutaudi kulg on nahkhiirtel tavaliselt kerge ja kesknärvisüsteemi mitte mõjutav (Echevarria *et al.* 2001).

Mõningatel juhtudel tekivad nahkhiirte marutaudi tagajärjel ka haigustunnused. Kui nahkhiirtel arenevad välja marutaudi kliinilised sümptomid, on nakatunud loomad tihti nõrgad, ei suuda lennata ja on kujunenud käitumuslikud iseärasused sh. suurenenud agressioon ja hammustamisvajadus. Kuigi kõik nahkhiired käituvad käsitledes agressiivselt ja püüavad hammustada, siis on juhtumeid, mis näitavad ära käitumusliku seose haigusega. Saksamaal hooldati 1989. aastal nahkhiirt, kes 35. päeval keeldus söömast ning näitas öösiti suuremat aktiivsust ja üritas hammustada isegi elutuid objekte. Paarkümmend päeva pärast söömise lõpetamist loom suri ja tal diagnoositi EBLV-1 (Vos *et al.* 2007).

#### **1.4. Levik Eestis ja lähiümbruses**

Eesti on aastast 2013 kuulutatud metsamarutaudi vabaks maaks. Viimane marutaudi nakatunud kährikkoer leiti Eesti-Vene piiri lähedalt 2011. aasta jaanuarikuus (Pärtel 2013). Nahkhiirtel pole Eestis kunagi süstemaatiliselt marutaudi olemasolu kontrollitud. Kontrollitud on vaid üksikuid surnud isendeid, kuid ühelgi pole marutaudi leitud. See aga ei tõesta veel nahkhiirte marutaudi puudumist riigis.

Meie lähiriikidest on nahkhiirte marutaudi uurimisega tegelenud vähesed. Tulemusi on avaldanud vaid Soome, Poola ja Rootsi (Schatz *et al.* 2013). Potentsiaalselt huvitav piirkond võiks olla veel Venemaa, kuid selle piirkonna kohta andmed puuduvad. Nahkhiirte rännet uuritakse paiguti. Naaberriikidest võib Rootsi antud hetkel arutelust kõrvale jätta, arvestades sealsete nahkhiirte rändesuunda, riigi suhtelist kaugust Eestist ja meretakistuse suurust (Ahlén *et al.* 2009).

Eestist põhjapool on kindlaks tehtud marutaudijuht ka inimesel. Soomes kahtlustati esimest korda nahkhiirtel marutaudi 1985. aastal, kui Šveitsi nahkhiireteadlane sai sealses koopas veelendlaselt (*M. daubentonii*) hammustada ja suri hiljem Helsingi haiglas. Viirus, mis eraldati, oli geneetiliselt sarnane viirustega, mis levisid Saksamaa nahkhiirte seas. Hiljem tuvastati, et viirus kuulub Euroopa nahkhiirte marutaudi teise tüüpi. Samas oli teadlane käsitleanud loomi ka mitmetes teistes riikides ja polnud kindel, kas nakatumine toimus pealtnäha haige veelendlase hammustuse tagajärjel või oli haigus teadlase organismis juba varasemast, sest haiguse inkubatsiooniperiood võib ulatuda aastani. Antud nahkhiirt viiruse vastu ei testitud. Järgneval aastal viidi riigis läbi uuring, mille eesmärgiks oli teada saada, kas nahkhiirte marutaud on Soomes olemas või mitte.

Kontrollitud 183-st isendist olid kõik negatiivsed. Selgus tuli aastal 2009, kui püüdmise käigus jäi võrku tavapärasest agressiivsem veelendlane, kes küll kehamassilt normist kõrvale ei kaldunud. Loomale teostati marutaudi kontroll, mille tulemusena tõestati Euroopa nahkhiirte marutaudi kõige põhjapoolsem juhtum. Viiruse tüve võrreldi ka 1985. aasta juhtumiga ning nukleotiidne kokkulangevus oli 99,1%, mis tõestas nahkhiirte marutaudi teise tüübi alalise esinemise riigis (Jakava-Viljanen *et al.* 2010).

Veelendlane on paikne liik, mistõttu rände teel viiruse levik on ebatõenäoline. Samasuviste varjepaikade ja talvekolooniate kaugus võib ulatuda 100-150 kilomeetrini. Pikim teadaolev teekond on olnud peaaegu 260 kilomeetrit (Dietz ja Kiefer 2016). Otsene kontakt Eesti ja Soome veelendlaste vahel puudub, kuid kui lähedalasuvate populatsioonide vahel on liikumine olemas, on võimalik, et ka Eesti populatsioonidel on väga vähesel määral nahkhiirte marutaud levinud.

Mandri-Euroopa poolt on lähim riik, kus nahkhiirte marutaudi on uuritud, Poola. Sealne uuring keskendus hilis-nahkhiirele (*Eptesicus serotinus*). Aastatel 2005-2007 uuriti kokku 212 hilis-nahkhiirel Euroopa nahkhiirte marutaudi esinemist süljes. Hilis-nahkhiir on kõige sagedasem nahkhiirte marutaudi esimese tüübi kandja Euroopas. Kontrollitud nahkhiirtest esines marutaudi 0,9% isenditest. Samal ajal uuriti ka Poola nahkhiirte populatsioonigeneetikat ja leiti, et erinevate populatsioonide vahel on geenivool erakordselt suur. Ainult 22% liikidest võis kindlalt määrata ühte populatsiooni asukohta. Geneetilised sarnasused populatsioonide vahel näitavad, et viiruse levik ei ole tõkestatud ja oht viiruse levikuks haigete loomade migratsiooni kaudu võib olla kõrgem kui algselt arvatud (Bogdanowicz *et al.* 2013).

Hilis-nahkhiir on suure levialaga arvukas liik, kes eelistab elupaiku inimasustuse lähedal. Leviala põhjapiiriks loetakse Lätit, kus liik on haruldane. Eestist pole teda veel leitud, kuid kuna ta liikumisulatus on kuni 330 kilomeetrit, siis pole välistatud ta sattumine siia eksikülalisena (Dietz ja Kiefer 2016).

Nahkhiirte marutaud kui zoonootiline haigus vajab Euroopas järelvalvet ja kontrolli. Eestis pole midagi sellesuunalist veel teostatud. Oma asukohta arvesse võttes ei ole meie nahkhiirtel tõenäoliselt suur Euroopa nahkhiirte marutaudi nakatumise osakaal, kuid viiruse leidmine meist põhjapool lubab ennustada, et tõenäoliselt on see vähesel määral levinud ka Eestis. Hilis-nahkhiir, kes on EBLV-1 sagedaseim kandja, ei leidu küll Eestis, kuid paari teist liiki, kellelt on seda marutaudi genotüüpi leitud, leidub.

Oht Eestis Euroopa nahkhiire marutaudi nakatuda on väga väike. Eestis on nahkhiirtega kokkupuuteid vähe ja loomahammustuste põhjustajana tuleb liike harva ette (Internet 1). Kuna Euroopa nahkhiirte marutaud on haigus, mille vastu nahkhiirtega tegelevad inimesed saavad ennast vaktsineerida ning isegi pärast hammustuse saamist on võimalik haiguse kulg vaktsineerimisega ära hoida, siis on kõigil, kes teavad, et nad puutuvad oma töös kokku nahkhiirtega, võimalus haigestumist ära hoida.

## 2. Koronaviirused

Käsitiivalistes on kindlaks tehtud külluslikult erinevaid perekonda *Coronavirus* kuuluvaid viiruseid. Põhiliselt kuuluvad leitud viirused alfa- ja beetakoronaviiruste hulka (Chen *et al.* 2014), kusjuures mõlema grupi puhul on kindlaks tehtud patogeensus inimestele. Beetakoronaviirused on aga kõrgema patogeensususega (Kohl ja Kurth 2014).

### 2.1. Olukord maailmas

Koronaviiruste poolt põhjustatavad haigused võivad olla väga rasked. Aastatel 2002-2003 levis Hiinast, Guandongi provintsi eluslooduse turult alguse saanud haiguspuhang 33 erinevasse riiki viiel kontinendil ja põhjustas enam kui 8000 inimeste nakatumist, kusjuures üle 700 inimese suri raskekujulisse ägedasse respiratoorsesse sündroomi (Wang *et al.* 2006). Haiguse põhjustajaks oli koronaviirus (SARS-CoV), kuid peremeesliiki ei suudetud kohe tuvastada. Haiguspuhangu tõttu kasvas viiruste järelvalve.

Viiruse peremeesliigi kindlakstegemine pole alati lihtne. Turult võetud proovid näitasid, et viirust kannavad tsiibetid (*Paguma larvata*) ja kährikkoerad (*Nyctereutes procyonoides*) ning alustati nende liikide isendite hävitamist, et piirata viiruse levikut. Hilisemad uuringud on aga näidanud, et metsikute tsiibetite populatsioonis viirus levinud ei ole ja looma nakatamisel viirusega kujunevad kiiresti välja haiguse sümptomid, mis aga ei ole viiruse peremeesorganismile omane. Paar aastat hiljem tehtud uuringud leidsid, et viiruse peremeesorganismiks on suure tõenäosusega käsitiivalised (Li *et al.* 2005).

SARS-i laadsete koronaviiruste olemasolu tõestati mitmetel sagarninade (*Rhinolophus*) perekonda kuuluvatel liikidel. Kõrge nakatunud isendite protsent testitud loomadest ja suure hulga geneetiliselt erinevate viiruste leidmine tõestas viiruse laialdast levikut käsitiivalistes ja need tunnused on omased ka viiruse peremeesorganismile (Wang *et al.* 2006).

Koronaviirused sattusid seoses epideemiad põhjustanud liikidega suuremasse huviorbiiti ka mujal. Pärast haiguspuhangu Aasias tehti kindlaks erinevaid koronaviiruse tüvesid ka käsitiivalistel Euroopas, Põhja- ja Lõuna- Ameerika, Austraalias ja Aafrikas. Üleüldine koronaviiruste esinemine kontrollitud isendites jäi 9 ja 20% piiresse (Kuzmin *et al.* 2011).



Viirust uurides on vaja kindlaks teha levikuteed eri loomade vahel. Zoonotilise viiruse leviku viis peremeesorganismist läbi vaheperemeeste, tsiibetite, pole lõpuni kindlaks tehtud, kuid kõige tõenäolisem on levik inimeseni piisknakkuse teel. Ei saa välistada inimeste nakatumist otse kontaktil peremeesorganismiga, kuid siinkohal tundub, et levikuks on vajalik tsiibetite vahepealne roll kui viiruse võimendaja, et viirus oleks võimeline rohkemaid liike nakatama (Wang *et al.* 2006). Epideemiast oli möödas pea kümme aastat, kui lõpuks leiti sagarninadelt viirus, mis võib otse inimest nakatada (Ge *et al.* 2013).

Viiruse potentsiaal nakatada teisi imetajaid sõltub tihti ainult mõnest geneetilisest muutusest. Käsiitiivalistelt varem leitud SARS-i laadsetel viirustel puudus oluline muudatus membraanil paiknevas S-valgus ehk viiruse antiretseptoris, millega viirus seondub peremeesraku pinnal olevate retseptoritega. Antiretseptor vahendab viiruse seondumist rakkudele ja käsiitiivalistest eraldatud tüvel oli olemas muudatus, mis võimaldas viirusel seonduda teiste imetajate, siinkohal inimeste ja tsiibetite rakkudele. Ilma selle muudatuseta ei ole viirus võimeline inimrakke nakatama (Ge *et al.* 2013).

Leitud on ka teisi SARS-i laadseid viiruseid, mis on võimelised nakatama inimesi. Lähis-Ida ägedat respiratoorset sündroomi põhjustav koronaviirus (MERS-CoV) avastati 2012. aastal Saudi-Araabias. MERS mõjutab hingamisteid ja haiguse suremus on umbes 45%. Levis põhiliselt inimestevahelisel kokkupuutel. Kuna uus viirus oli sarnane SARS-iga, siis otsiti ka selle peremeesorganismi käsiitiivaliste seast. Tõepoolest eraldati sama viiruse tüvi ühelt kohalikult väike-käsiitiivaliselt *Taphozous perforatus*. Vähesese kokkupuute tõttu nahkhiirtega otsiti aga võimalikke peremeesorganisme edasi ja hiljutised uuringud näitavadki, et üksküürkaamelid (*Camelus dromedarius*) on tõenäolisemad viiruse esmased allikad looduses (Moratelli ja Calisher 2015).

## **2.2. Uuritus Euroopas**

Paljud uuringud on näidanud SARS-i ja MERS-iga sarnase järjestusega koronaviiruste esinemist Euroopa nahkhiirte hulgas, kuid nende zoonootilisuse kohta järeldusi teha ei saa. Hajus uuritus ja leviku andmete vähesus takistab viiruse tundmaõppimist. Ühelgi Euroopast eraldatud viirustüvel pole leitud inimese nakatamiseks vajalikku mutatsiooni (Kohl ja Kurth 2014). Samas on koronaviirustel suur mutatsioonisagedus, mis võib nakatumise võimalikuks teha (Wang *et al.* 2006).

Euroopas on koronaviiruse erinevate uurimuste järgi leitud vähemalt kümnes riigis (Rihtarič *et al.* 2010; Chen *et al.* 2014; Annan *et al.* 2013) (Lisa 2). Neli aastat enne MERS-i esilekerkimist tehti näiteks Saksamaal rohkem kui 300 käsitiivalist hõlmav uuring alfa- ja beetakoronaviiruste esinemise kohta. Kokku leiti viirust 9,8% testitud loomadest. Uuritud seitsmest liigist tõestati viiel viiruse olemasolu. Nendeks liikideks olid: tiigilendlane (*M. dasycneme*), veelendlane (*M. daubentonii*), pikkkõrv-lendlane (*Myotis bechsteinii*), pargi-nahkhiir (*Pipistrellus nathusii*) ja pügmee-nahkhiir (*Pipistrellus pygmaeus*). Liigiti varieerus nakatunud isendite protsent pea viiekordselt, olles kõige madalam pügmee-nahkhiirel (5,2%) ja kõige kõrgem tiigilendlasel (25,4%). Selles uuringus ei tulnud välja seost kolooniatevahelise viiruse leviku kohta, kui välja arvata üks juhtum, kus rõngastatud isend leiti teise koloonia hulgast olles sealne ainus viirusekandja. Tema kodukoloonias oli aga viirusega nakatumise hulk 45%. (Gloza-Rausch *et al.* 2008).

Umbes samal ajal Sloveenias läbi viidud uuringust tuli välja viiruse tugev koloniaalne seotus. Kokku võeti 106 fekaaliproovi 27-st kohast, kuid ainult viiest paigast leiti alfakoronaviiruse vastu positiivseid nahkhiiri, kusjuures nende populatsioonide sees oli keskmine nakatunute protsent suhteliselt suur. Uuriti seitset liiki, kellest vaid üks, suur-sagarnina (*R. hipposideros*), oli koronaviiruse vastu positiivne. Nakatunud isendeid (n=14) kogu isendite arvust (n=36) oli 38,8%. See oli esimene riigis läbi viidud koronaviiruse uuring (Rihtarič *et al.* 2010).

Pärast MERS-i puhangut suurenes beetakoronaviiruste uurimine Euroopas. Aafrika ja Euroopa nahkhiirte võrdlusandmed andsid viirustüvede sarnasuse põhjal piisavalt andmeid, et kinnitada käsitiivaliste positsiooni viiruse loodusliku reservuaarina. Euroopas uuriti viies kohas kokku 272 perekonda *Pipistrellus* kuuluvat isendit ja leiti, et viiruse esinemise protsent on uuritud kolooniates 14,7%, leitud viirused olid lähedalt suguluses MERS-i põhjustanud viirusega (Annan *et al.* 2013).

Uuringud Euroopa teistes regioonides tõid kaasa ka positiivseid leide. Hiljutine uuring Prantsusmaalt, kus võeti ühes kindlas piirkonnas inimasustuse lähedalt 162 proovi, leiti ainult 5 alfakoronaviiruse vastu positiivset tulemust, mis kõik kuulusid kääbus-nahkhiirele (*P. pipistrellus*). Viiruse levimus oli ootuspärasest veidi väiksem ehk 3,1% (Goffard *et al.* 2015).

Liike, kellelt on leitud kas alfa või beetakoronaviirust on Euroopas suhteliselt palju ning üleüldine nakatumise protsent sõltub kõne all olevatest liikidest. Kui vaadata uuringute tegemise piirkondi, siis võib välja tuua viiruse kõrgema uurituse Kesk- ja Lõuna-Euroopas (Lisa 2). Seda võib selgitada suurema liigirikkuse ja geograafilise paiknemisega lähemal epideemiate puhkemiste piirkondadele lähistroopikas ja troopikas. Samas on leide ka Põhja-Euroopast. Kes-Euroopa nakatunud liikide seas oli neid, kelle leviala ulatub suhteliselt kaugele põhja või kes on rändliigid. Ühe liigi leviala piires on populatsioonidevahelise suhtluse tõttu võimalik viiruse levik Kesk-Euroopast Põhja-Euroopasse. On teateid Saksamaa tuuleparkides surnud pargi-nahkhiirtest (*P. nathusii*), kellel on kindlaks tehtud Eesti või Venemaa päritolu (Voigt *et al.* 2012). Nahkhiirte rändega võivad kõne all oleva viiruse tüved Eestisse jõuda, kuid Eestis pole sellekohaseid uurimusi läbi viidud.

### 3. Teised nahkhiirte poolt levitatavad zoonootilised haigused Euroopas ja selle lähiümbruses

#### 3.1. Imetajate ortoreoviirus

Reoviiruste (*Reoviridae*) sugukonda kuulub 15 perekonda viirused. Ortoreoviiruste perekonda kuulub 5 liiki: imetajate (MRV), lindude (ARV), roomajate (RRV), paavianide (BRV) ja tiiburlaste ortoreoviirus (PRV). Mõned aastat tagasi kuulusid kõik käsitiivalistest leitud reoviirused viimasesse liiki, kuid oli teada, et MRV on võimeline nakatama pea kõiki imetajaid, seal hulgas ka käsitiivalisi. MRV jaguneb omakorda kolme põhilisse serotüüpi (Lelli *et al.* 2013).

Euroopa nahkhiirte ortoreoviiruste esimesed uuringud teostati 2012. aastal, kui Saksamaal eraldati kolm ja Itaalias 19 uut imetajate ortoreoviiruse tüve (Lelli *et al.* 2013; Kohl *et al.* 2012). Enne seda oli teada MRV esinemine Euroopas teiste imetajate seas. Nimelt leiti Itaalias 2005. aastal viirust 25% testitud kõhulahtisusega koeralt (Decaro *et al.* 2005). Nii Itaalia kui ka Saksamaa uuringutes eraldatud viiruse tüvedest leiti vähemalt ühel olevat suur sarnasus Itaalias koertelt leitud MRVga. Viiruse päritolu kohta ei saanud järeldusi teha, kuid tulemusi tõlgendati leitud tüvede suutlikkusena kasutada ära levimiseks sobivaid võimalusi. Tüvede puhul ei paistnud silma nende liigispetsiifilisus, viirust eraldati mitmetest erinevatest nahkhiireliikidest (Kohl ja Kurth 2014). Samas Itaalia uuringus leiti suurem osa tüvedest vahemere nahkhiirtelt (*Pipistrellus kuhlii*) ning arvati, et ta võib olla võimalik viiruse kandja. Sama liik elab ka tihti inimasustuse lähedal ja sellega võib tõusta inimkokkupuute võimalus viirusega.

Euroopas leitud tüved on potentsiaalselt zoonootilised. Leitud MRVd olid suguluses viirustega, millel on teada võime põhjustada inimestes tõsist meningiiti (Tyler *et al.* 2004). 2013. aastal avaldati uuring, kus leiti Sloveenias kõhugrippi haigestunud lapselt MRV tüvi, mis võis suure tõenäosusega olla haiguse põhjustajaks. Selle sama tüve sarnasus Saksamaal nahkhiirtest leituga oli umbes 98,4%- 99,0%. Lapse kokkupuudet nahkhiirtega ei tuvastatud, kuid kokkupuude koeraga oli olemas (Steyer *et al.* 2013). Leidude põhjal võib eeldada viirusetüve zoonootilist potentsiaali, kuid kuna viirusesse nakatumise tee pole selge, siis ei leidnud kinnitust viiruse ülekande loomalt patsiendile. Samas Aasias tehtud uuring viitab PRV ehk teise sama perekonna viiruse potentsiaalsele zoonootilisusele, mida seostatakse inimeste hingamisteede haigustega (Chua *et al.* 2007).

### 3.2. Filoviirused

Siinkohal tuleb juttu käsitiivalistest kui filoviiruse kandjatest, käsitiivalistele surmaga lõppevatest filoviirustest saab lugeda hilisemas peatükis.

Filoviiruseid, seal hulgas Ebola ja Marburgi viirus (MARV), peetakse tõsiseks ohuks inimeste tervisele. Nad põhjustavad ikka ja jälle inimeste ja primaatide hulgas kõrge suremusega haiguspuhanguid. Alates 1967. aastast, kui viirus inimestel esimest korda kindlaks tehti, on teada nende tähtsus hemorraagilise palaviku tekitajatena, kuid viiruse ökoloogiast ja kohast looduses oli kümnendeid väga vähe teada. Alles 2005. aastal leiti esimesed tõendid selle kohta, et käsitiivalised võivad olla viiruse reservuaariks (Leroy *et al.* 2005).

Marburgi viirust peetakse endeemseks egiptuse öötiiburil (*Rousettus aegyptiacus*) Gabonis, kuid teda on leitud üksikutel juhtudel ka teistelt käsitiivalistelt. On vähe tõestust selle kohta, et MARV võiks levida käsitiivalistel väljaspool Sahara-tagust Aafrikat. Kõik viirusega nakatunud liigid on siiani leitud Kesk-Aafrika piirkonnast. Tuleb täheldada, et egiptuse öötiibur on levinud ka Küprosel ja Türgi lõunakaldal, kuid viiruse esinemise kohta sealsetes populatsioonides pole andmeid (Simons *et al.* 2014).

Marburgi viirus avastati Saksamaal 1967. aastal, kui Aafrikast pärit primaatidega tegelenud teadlane viirusesse haigestus. Sellest ajast peale pole tõsisematest juhtumitest väljaspool Kesk-Aafrikat teatatud. Mõned juhtumid, kus inimesed on Aafrikas nakatunud ning siis Euroopasse või Ameerikasse reisinud, on siiski toimunud. Euroopas oli viimane selline olukord 2009. aastal Madalmaades, kui pärast turismireisi Ugandasse, kus inimene külastas ka käsitiivalisi täis koobast, kurtis patsient mitmepäevast kõrget palavikku ja haiglas diagnoositi tal Marburgi viirushaigus (Timen *et al.* 2009).

Euroopas pole nahkhiirtel zoonootilisi filoviiruseid leitud ning nende levik käsitiivaliste kaudu Euroopasse on vähe tõenäoline. Samas pole tehtud piisavalt uuringuid Euroopa käsitiivaliste populatsioonide seal välistamiseks neil selle olemasolu. Hetkel on ainus tee, kuidas viirus Euroopasse jõuda võiks, troopilisi piirkondi külastavad turistid. Inimeste suurenenud liikumine eri mandrite vahel ja viiruse peiteperiood teevad haiguse levimise võimalikuks.

### 3.3. Paramüksoviirused

Paramüksoviirused on suur sugukond, kuhu kuulub palju inimesi ja koduloomi ohustavaid viiruseid nagu näiteks leetrid ja mumps. Sugukond sisaldab ka henipaviiruste (*Henipavirus*) perekonda, kuhu kuuluvad zoonootilised viirused nagu näiteks Hendra ja Nipah. Antud viiruste kandjatena on kindlaks tehtud suur-käsitiivaliste hulka kuuluvad liigid. Kui varem oli teada, et paramüksoviiruseid levitavadki tõenäoliselt suur-käsitiivalised, siis 2012. aastal viidi Saksamaal läbi nahkhiirte haigusi ja surma põhjuseid otsiv uuring, mille ühe osana kontrolliti 15 erineva nahkhiireliigi isendite paramüksoviirustesse nakatumist. Uuringute tulemusena kirjeldati kolme uut viirustüve (Kurth *et al.* 2012).

Viiruse sugukond on esindatud ka Euroopas. 2012. aastal avaldati paramüksoviirustele pühendatud uuring, kus kirjeldati 12 tüve, mis leiti Saksamaalt ja Bulgaariast (Drexler *et al.* 2012). Tõenäoliselt on sugukond Euroopas seni arvatust arvukam. Ükski Euroopas kirjeldatud viirustest ei ole aga lähedas suguluses kõrge patogeensusega henipaviiruse või muude inimestele patogeensete paramüksoviirustega (Kohl ja Kurth 2014). Seega pole põhjust arvata, et nad kujutaksid inimeste tervisele ohtu.

Nipah viirus (NiV) kirjeldati esimest korda Malaisias, kus ta põhjustas sigadel hingamisteede haiguste puhanguid ja inimestel entsefaliiti. Haiguse looduslike kandjatena tehti kindlaks mitu suur-käsitiivaliste liiki (Han *et al.* 2015). Malaisias on viiruspuhangud kontrolli alla saadud, kuid viiruse Bangladeshis tüvel tuleb siiani ette hooajalisi puhanguid. Viiruse nakatunud patsientide suremus on üle 50% ja see levib edasi ka inimeselt inimesele.

Nipah viirust pole Euroopas kordagi leitud, kuid viiruse ohtlikkuse tõttu on olemas hinnang viiruse potentsiaalsele Euroopasse levimisele. Viiruse kandjaliike Euroopas pole ja nahkhiirte rändeid arvesse võttes pole levik tõenäoline. Kõige tõenäolisem on aga viiruse Euroopasse jõudmine läbi turismi ja kaubavahetuse, eriti kui Bangladeshis pole viiruspuhangutele lahendust leitud. Kokkuvõttes on aga riskid madalad ja tõenäosus NiV Euroopasse jõudmiseks pea olematu (Simons *et al.* 2014).

## 4. Nahkhiirte surma põhjustavad haigused

Käsitiivaliste seoseid haigustega on maailmas uuritud suhteliselt palju, kuid tihti on uuringud olnud teatud haigustekitaja esinemise või kindlakstegemise vaatepunktist. Loomade suremust seoses haigustekitajatega on uuritud tunduvalt vähem. 2016. aastal tuli välja ülevaateartikkel nahkhiirte mass-suremuste põhjuste kohta tänapäeval ja viimase neljakümne aasta jooksul. Mass-suremuseks loeti kümne või enama isendi surma ühes paigas mõne päeva, hooaja või mõnedel juhtudel isegi aasta lõikes. Enne 2000. aastat moodustasid maailmas suurima osa nahkhiirte surma põhjustest tahtlikud tapmised inimese poolt. Pärast seda on aga 70% surmadest põhjustatud tuulegeneraatorite ja valge nina sündroomi poolt. Bakteriaalsed ja viirushaigused on surma põhjustajatena viimasel kohal (O'Shea *et al.* 2016). On teada, et ekstratsellulaarsed patogeendid nagu näiteks seened ja algloomad mõjutavad käsitiivaliste suremust rohkem kui intratsellulaarsed patogeendid, mille hulka kuuluvad viirused (Brook ja Dobson 2015).

### 4.1. Valge nina sündroom (WNS)

Valge nina sündroom on käsitiivaliste nakkushaigus, mis on põhjustanud miljonite käsitiivaliste surma Põhja-Ameerikas. Alates avastamisest 2006.-2007. aasta talvel on nakatunud kolooniates dokumenteeritud suremus kohati isegi 75%-100%. Surmade põhjustajana on kindlaks tehtud patogeenne seen *Pseudogymnoascus destructans*. Paljudel isenditel avaldus haigus valge seene kasvuga nina ümbruses (Blehert *et al.* 2009). Alates avastamisest New Yorgi osariigis on WNSi teateid tulnud ka kümnetest ümberkaudsetest osariikidest nii Ameerika Ühendriikides kui Kanadas. Üheksal liigil on kindlaks tehtud seene esinemine ja nendest omakorda kuuel võib lõppeda haigus surmaga. Seen on põhjustanud talvitumiskolooniates 30% kuni 100% populatsioonide vähenemist, mis põhjustab mitmete kohalike populatsioonide kadumist (Puechmaile *et al.* 2011). Näiteks võib tuua lendlase *Myotis lucifuguse*, kes oli enne haiguspuhanguid Põhja-Ameerikas kõige levinum nahkhiireliik, kuid arvatakse, et paarikümne aastaga sureb liik seenega nakatunud aladel välja (Warnecke *et al.* 2012).

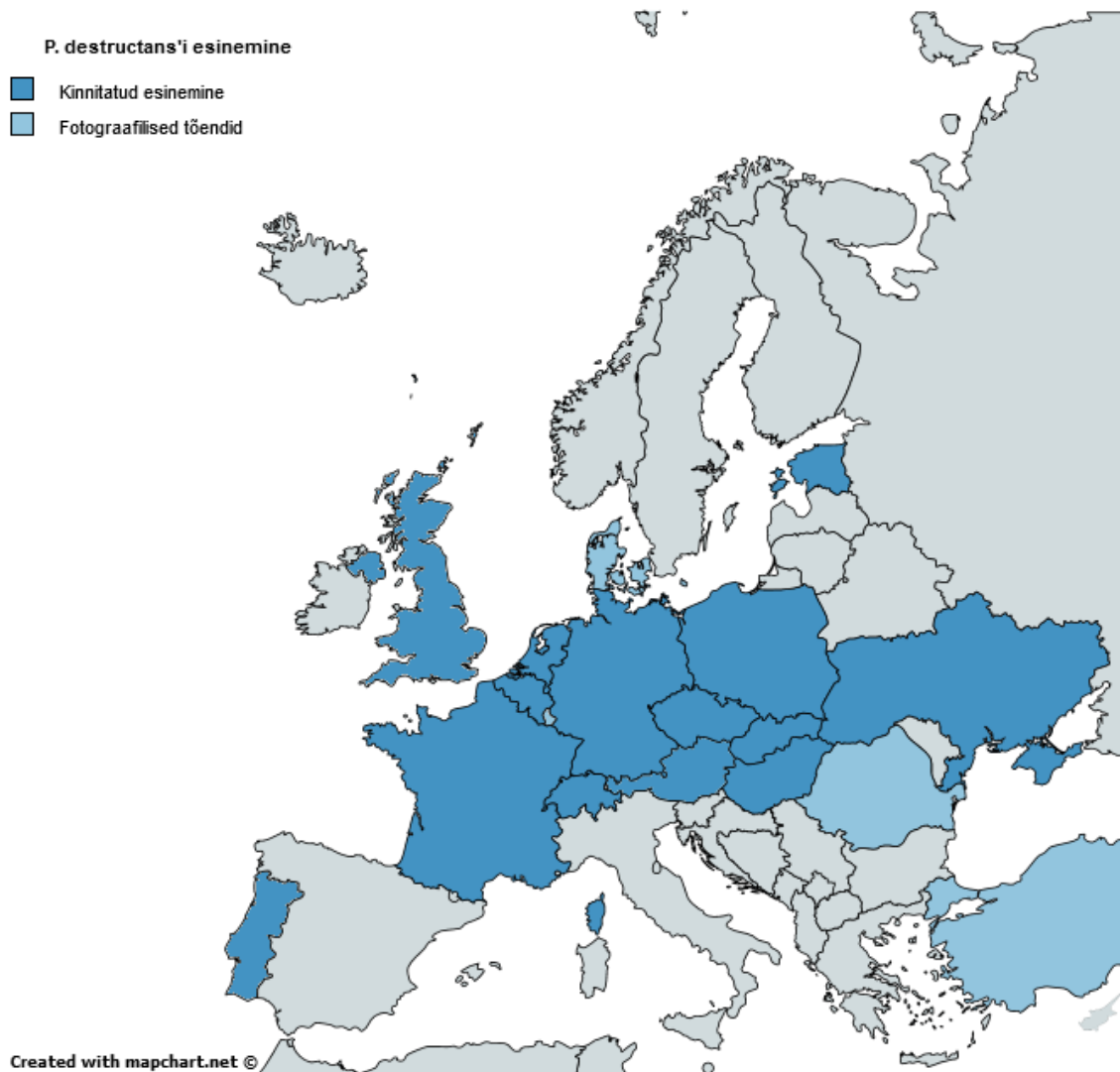
Valge nina sündroomi kohta on praeguseks saadud juba palju vajalikke teadmisi, mis aitavad nakkust paremini mõista. Antud seenpatogeen levib kontakti kaudu nakatunud isendi või nakatunud pinnaga ja põhjustab nahkhiirtel tõsiseid nahakahjustusi. Kahjustuste kaudu kaotavad nahkhiired kiirelt vett ja nende talveuni katkeb tavalisest

tihedamini, ärkamisele kulutavad nahkhiired energiat ja rasvavarud vähenevad, põhjustades tihti loomade surma. Seene levikumuster sõltub talvitumisaja pikkusest, kolooniate suurusest ja liigilisest koosseisust (Zukal *et al.* 2014). *P. destructans* kasvab hästi suhteliselt madalatel temperatuuridel, seega sobib talle nahahiirte tavapärasest madalam kehatemperatuur talvitumisperioodil. Seen on suuteline kasvama vahemikus 0-20 °C, optimaalne kasvutemperatuur jääb aga vahemikku 12,5-15,8 °C (Verant *et al.* 2012). Madalama kehatemperatuuriga väheneb ka immuunvastuse tugevus ja see võib olla üheks põhjustest, miks seenel on kirjeldatud avaldumise hooajalist tsüklit. Seene päritolu on teadmata, kuid paljud teadlased toetavad teooriat, et seen toodi Euroopast Ameerikasse inimeste poolt (Zukal *et al.* 2016).

Kuigi seen levib ka Euroopas (Joonis 1), pole WNS siin seotud mass-suremistega. *P. destructans*’i on leitud vähemalt 14-st Euroopa riigist ja arvatakse, et nahkhiirepopulatsioonide seas on ta levinud juba aastakümneid. Kuna kogutud andmed pole kõikide riikide kohta ühtsed, siis pole seene levikumustri kohta võimalik kindlaid järeldusi teha. Küll aga on teada riike, kus hoolimata uuringutest pole seent leitud ja see tõestab seene esinemise ja levimuse erinevusi erinevate Euroopa osade vahel. Ühtegi mass-suremist seni seene levikuga seotud pole (Puechmaille *et al.* 2011). Hiljutised uuringud Tšehhis ja Slovakkias tõid välja seene leviku ebaregulaarse laienemise. Kui 2009. aasta talvel märgati ainult seitsmes talvitumispaigas seene esinemist nahkhiirtel, siis aasta hiljem leiti seent juba 33-s talvitumiskohas. See number kasvas 79-ni, kui pea sajas talvitumiskohas tehti märtsi lõpus taaskülastused. Hiljem on see number jälle kahanenud. Talvitumise lõpu poole, kui nahkhiirte organism on nõrk ja rasvavarud hakkavad otsa saama, esineb rohkem WNS-i juhte. Kõige rohkem (umbes 66% juhtudest) on seent tuvastatud suurlendlaselt (*M. myotis*) (Martínková *et al.* 2010).

Valge nina sündroomiga nahkhiiri on leitud ka Eestis. Esimesed visuaalsed vaatlused on tehtud juba seitsmekümnendatel, kuid kinnitust, et tegemist oli *P. destructans*’iga, tollest perioodist ei ole. Kõik nahkhiirtelt testimisteks saadetud materjal tuleb reeglina looma enese pealt, kuid Eesti on esimene riik Euroopas ja Põhja-Ameerikas, kus seen on kindlaks tehtud talvitumiskoha seinalt võetud proovist (Puechmaille *et al.* 2011). Teine kinnitatud leid on tõmmulendlaselt (*Myotis brandtii*) aastast 2015 (R. Kalda suuline allikas).





Joonis 1. *Pseudogymnoascus destructans*'i esinemine Euroopas (Voigt ja Kingston 2016)

WNS-i kohta teatakse juba päris palju, kuid siiski on veel vastamata küsimusi. Seene katastroofiline mõju Põhja-Ameerika talvitumiskolooniatele on täiesti erinev seene esinemismustrist Euroopas. Uurimus, kus vaadeldi erinevusi Euroopa ja Põhja-Ameerika talvitumiskolooniate suuruse vahel enne ja pärast antud seenpatogeeni esilekerkimist Ameerikas, andis huvitavaid tulemusi. Põhja-Ameerika talvitumiskolooniad olid võrreldes Euroopaga enne WNS-i epideemiaid keskmiselt 10 korda suuremad, kuid pärast WNS-i ilmumist kolooniate suurused võrdsustusid. Tekib küsimus, kas Euroopas oli enne WNS-i esiletõusu talvitumiskolooniates isendite arv praegusest suurem (Frick *et al.* 2015).

## 4.2. Lloviu filoviirus

Mass-suremuste tekitajaid kirjeldavas uuringus on Euroopas aastatel 1790–2015 teada ainult kaks juhtumit, kus suremust on põhjustanud viirus. Mõlemad käsitletud juhtumid leidsid aset 2002. aastal Hispaanias, kus kahest koopast tuli teateid surnud käsitiivalistest (O’Shea *et al.* 2016). Kokku suri koobastes tuhandeid käsitiivalisi (Quetglas *et al.* 2003).

Massväljasuremine Hispaanias puudutas tugevalt vaid ühte liiki, milleks oli harilik pikktiib (*M. schreibersii*). Sama liigi surnud isenditest teatati samal ajal ka Prantsusmaal ja Portugalis (Quetglas *et al.* 2003). Surma põhjuste väljaselgitamiseks koguti surnud isendeid anatoomilisteks, mikrobioloogilisteks ja toksikoloogilisteks testideks. Kuigi ühtegi üldist patoloogilist seisundit ei märgatud, leiti märke viiruslikust kopsupõletikust. Testid näitasid filoviiruse olemasolu samast koopast kogutud kahekümnel isendil. See oli esimene kord, kui filoviirust on leitud Euroopast. Zoonootilisuse kindlakstegemiseks võrreldi viirust ka ebola ja Marburgi viirusega, kuid sugulusaste oli piisavalt kaugel, et panna uus viirus eraldi perekonda. Viirus sai nimeks Lloviuviirus (LLOV).

Filoviiruste ja teiste Euroopas levivate viiruste vähese uurituse tõttu ei saa aga juhtumist kindlaid järeldusi teha Lloviiruse kui surmade põhjustaja kohta. Viirus eraldati pärast mass-suremist esimeses koopas, seejärel võeti teises koopas proovid viielt harilikult pikktiivalt ja üheksalt suurlendlaselt (*M. myotis*). Tulemused näitasid viiruse olemasolu kõikides pikktiibades, kuid suurlendlastelt viirust ei leitud. Samuti viidi pärast vahejuhtumeid läbi üleriigiline viiruse esinemise uuring, kuhu kaasati üle 1300 looma. Üheltki kontrollitud proovidest viirust ei leitud (Negredo *et al.* 2011).

Põhjuslikku seost viiruse ja surmade vahel välja ei toodud, aga see oli siiski esimene filoviiruse kirjeldamine Euroopa nahkhiirtel ning see näitab, kui vähe on veel viiruste levikust teada. Harilikul pikktiival, kes oli ainus liik, kellelt siinkohal viirust leiti, on väga lai leviala ning seega on potentsiaal viirusel levida päris kaugemale. Kui viirus on surmade põhjustaja, siis on see oht paljudele Euroopa nahkhiirekolooniatele (Negredo *et al.* 2011).

## Kokkuvõte

Käsitiivalised on maailmas üks levinuimaid imetajate rühmi. Nad mängivad maismaaökosüsteemides asendamatu rolli. Tänu oma toitumistavadele, lennuvõimele ja koloniaalsele eluviisile on nad üllatavalt suure hulga viiruste kandjad. Mitmed nendest viirustest on zoonootilised, kujutades ohtu inimesele ja teistele selgroogsetele organismidele.

Euroopas pole tänu oma kaugusele ekvaatorist tõsisemaid zoonootiliste haiguste epideemiaid toimunud, kuid inimesi ohustavaid patogeene ringleb ka siinsete käsitiivaliste seas. Üheks ohtlikumaks Euroopas leiduvaks viiruseks on Euroopa nahkhiirte marutaud. Viirus levib pea terves Euroopas ja hõlmab mitmeid nahkhiireliike, kusjuures nakatunud isendite osakaal kolooniates jääb enamasti ühe-kahe protsendi juurde. Viiruse kaks tüve on põhjustanud vähemalt kolme inimese surma ja seire näitab, et viirus on Kesk-Euroopa nahkhiirte hulgas pidevalt ringlemas. Kesk-Euroopast kaugemal on viiruse esinemise väljaselgitamiseks tehtud vähe uuringuid, ka Eesti lähiriikides vaid üksikuid. Eestist pole viirust veel leitud, kuid uuritud on ka vaid üksikuid nahkhiiri. Viiruse esinemine meist põhjapool, Soomes, lubab eeldada ka viiruse olemasolu Eesti nahkhiirte seas.

Koronaviirused on põhjustanud küll maailmas mitmeid raskeid haiguspuhanguid, kuid Euroopa käsitiivalistelt inimestele ohtlike tüvesid pole leitud. Küll aga on leitud ohtlike tüvedega sarnaseid viiruseid, millega nakatunud käsitiivaliste protsent kolooniates on küllaltki suur, ulatudes peaaegu 50%. Uuringuid on tehtud peamiselt Kesk- ja Lõuna-Euroopas, kuid liike, kellelt sealt viiruseid on leitud, leidub ka Eestis. Eestis on kindlaks tehtud ka nahkhiiri, kes talvituvad Kesk-Euroopas. Sellised rändliigid on kahtlemata tõsiseltvõetav viiruste levikutee siinsetele aladele. Samuti suure levialaga liigid, kes küll ei rända kuid võivad viiruseid levitada populatsioonidevahelise suhtluse kaudu.

Imetajate ortoreoviirusest, filoviirustest ja paramüksoviirustest on zoonootilise potentsiaaliga viirust Euroopas leitud vaid esimese puhul. Kuigi viirused, mis kuuluvad teistesse nimetatud sugukondadesse on maailmas eri aegadel suureks ohuks olnud, ei ole Euroopa käsitiivalistelt nende zoonootilisi tüvesid kunagi leitud. Küll aga levivad viirused troopilistes regioonides ja inimeste kasvava rände ja reisimisega seoses suureneb ka oht nende viiruste sattumiseks Euroopasse.

Käsitiivalised on patogeenide kandjatena tunnustatud, kuid neid endid vaevavad patogeeneid harva. Suurima ulatusega patogeenne nahkhiirte surmade põhjustaja on kahtlemata seen *Pseudogymnoascus destructans*, mille leviku tagajärjel on Põhja-Ameerikas valge nina sündroomi surnud miljoneid nahkhiiri. Arvatakse, et seen on pärit Euroopast ja Põhja-Ameerikasse viisid selle inimesed. Euroopas on mitmetelt liikidelt seent leitud, kuid siin *P. destructans* suurt kahju ei tee. Tõenäoliselt on nahkhiired seenega kaua koeksisteerinud ja läbi elanud sarnase epideemia. Seent on leitud paaril korral ka Eestis, kusjuures Eesti on hetkel kõige põhjapoolsem seene leiukoht.

## Summary

Maris Pärn

### **Pathogens carried by bats in Europe and pathogens harmful to bats**

Bats are one of the most widespread mammals in the world. They are essential to terrestrial biotic communities. Bats are carriers to surprising amount of disease agents due to their food habits, ability to fly and roosting behavior. Many of the viruses they carry are zoonotic and dangerous to humans and other vertebra.

There have not been any serious epidemics of zoonotic diseases in Europe, but human infecting pathogens have been found in European bat colonies. European bat lyssavirus is one of the most dangerous virus found in Europe. The virus is spread around Europe and has infected different bat species. The prevalence in infected colonies is about one or two percent. At least three human deaths have been caused by two species of the virus. Viruses have been documented consistently in bats of Central Europe. There have not been many studies concerning the prevalence of the virus other than in central Europe. The virus has not been found in Estonia and there are only a few studies of virus prevalence in neighboring countries. The presence of the virus in Finland allows to presume the prevalence of the virus in Estonia.

There have been many severe outbreaks of coronaviruses in the world, but European bats are not carriers of zoonotic strains. However there are coronaviruses similar to zoonotic strains with a prevalence of about 50% in different colonies. Most of the studies have been conducted in Central and Southern Europe, some of the infected bat species range as far as Estonia. Some Estonian bats migrate to Central Europe and these migratory bats could carry viruses to Northern Europe. Bats with wide range could also contribute to virus spread due to interactions between different bat populations.

Of mammalian orthoreovirus, filoviruses and paramyxoviruses, only the first has been noted for its zoonotic potential in Europe. The other two have been noted for their outbreaks in different parts of the world, but they have never been found in European bats. Those zoonotic viruses spread mostly in tropic regions but increased global travel also increases the potential of viruses reaching Europe.

Bats are known host of pathogens, but serious effects of pathogens on bats are rare. The pathogen to cause white nose syndrome and the greatest amount of bat deaths is

*Pseudogymnoascus destructans*. It has spread across Northern America killing millions of bats. It is speculated that the fungus is native to Europe and was brought to North America by humans. *P. destructans* has been found on European bats, but it does not affect the European bat populations. European bats have co-evolved with the fungus and maybe even lived through a similar epidemics in the past. *P. destructans* has been found also in Estonia, making it the northernmost point the fungus has been detected.

## **Tänuavaldused**

Täna oma juhendajaid Rauno Kaldat ja Urmas Saarmat kannatlikkuse ja kohalolu eest bakalaureusetöö valmimisel.

Samuti täna oma perekonda, kes toetas mind nii ööl kui päeval ja vajadusel andis ka head nõu.

## Kasutatud kirjandus

- Ahlén, Ingemar, Hans J. Baagøe, ja Lothar Bach. 2009. „Behavior of Scandinavian Bats during Migration and Foraging at Sea“. *Journal of Mammalogy* 90 (6): 1318–23. doi:10.1644/09-MAMM-S-223R.1.
- Annan, Augustina, Heather J. Baldwin, Victor Max Corman, Stefan M. Klose, Michael Owusu, Evans Ewald Nkrumah, Ebenezer Kofi Badu, et al. 2013. „Human Betacoronavirus 2c EMC/2012–related Viruses in Bats, Ghana and Europe“. *Emerging Infectious Diseases* 19 (3): 456–59. doi:10.3201/eid1903.121503.
- Badrane, Hassan, ja Noël Tordo. 2001. „Host Switching in Lyssavirus History from the Chiroptera to the Carnivora Orders“. *Journal of Virology* 75 (17): 8096–8104. doi:10.1128/JVI.75.17.8096-8104.2001.
- Banyard, Ashley C., Jennifer S. Evans, Ting Rong Luo, ja Anthony R. Fooks. 2014. „Lyssaviruses and Bats: Emergence and Zoonotic Threat“. *Viruses* 6 (8): 2974–90. doi:10.3390/v6082974.
- Banyard, Ashley C., David Hayman, Nicholas Johnson, Lorraine McElhinney, ja Anthony R. Fooks. 2011. „Chapter 12 - Bats and Lyssaviruses“. *Advances in Virus Research*, toimetanud Alan C. Jackson, 79:239–89. Research Advances in Rabies. Academic Press.
- Blehert, David S., Alan C. Hicks, Melissa Behr, Carol U. Meteyer, Brenda M. Berlowski-Zier, Elizabeth L. Buckles, Jeremy T. H. Coleman, et al. 2009. „Bat White-Nose Syndrome: An Emerging Fungal Pathogen?“ *Science* 323 (5911): 227–227. doi:10.1126/science.1163874.
- Bogdanowicz, Wiesław, Grzegorz Lesiński, Małgorzata Sadkowska-Todys, Marta Gajewska, ja Robert Rutkowski. 2013. „Population Genetics and Bat Rabies: A Case Study of *Eptesicus serotinus* in Poland“. *Acta Chiropterologica* 15 (1): 35–56. doi:10.3161/150811013X667849.
- Botvinkin, Alexandr D., Elena M. Poleschuk, Ivan V. Kuzmin, Tatyana I. Borisova, Suren V. Gazaryan, Pamela Yager, ja Charles E. Rupprecht. 2003. „Novel Lyssaviruses Isolated from Bats in Russia“. *Emerging Infectious Diseases* 9 (12): 1623–25. doi:10.3201/eid0912.030374.
- Brook, Cara E., ja Andrew P. Dobson. 2015. „Bats as ‘special’ reservoirs for emerging zoonotic pathogens“. *Trends in Microbiology* 23 (3): 172–80. doi:10.1016/j.tim.2014.12.004.
- Calisher, Charles H., James E. Childs, Hume E. Field, Kathryn V. Holmes, ja Tony Schountz. 2006. „Bats: Important Reservoir Hosts of Emerging Viruses“. *Clinical Microbiology Reviews* 19 (3): 531–45. doi:10.1128/CMR.00017-06.
- Chen, Lihong, Bo Liu, Jian Yang, ja Qi Jin. 2014. „DBatVir: the database of bat-associated viruses“. *Database: The Journal of Biological Databases and Curation* 2014 (märts). doi:10.1093/database/bau021.
- Chua, Kaw Bing, Gary Crameri, Alex Hyatt, Meng Yu, Mohd Rosli Tompong, Juliana Rosli, Jennifer McEachern, et al. 2007. „A previously unknown reovirus of bat origin is associated with an acute respiratory disease in humans“. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America* 104 (27): 11424–29. doi:10.1073/pnas.0701372104.
- Dacheux, Laurent, Florence Larrous, Alexandra Mailles, Didier Boisseleau, Olivier Delmas, Charlotte Biron, Christiane Bouchier, et al. 2009. „European Bat



- Lyssavirus Transmission among Cats, Europe“. *Emerging Infectious Diseases* 15 (2): 280–84. doi:10.3201/eid1502.080637.
- Decaro, Nicola, Marco Campolo, Costantina Desario, Dominga Ricci, Michele Camero, Eleonora Lorusso, Gabriella Elia, Antonio Lavazza, Vito Martella, ja Canio Buonavoglia. 2005. „Virological and molecular characterization of a mammalian orthoreovirus type 3 strain isolated from a dog in Italy“. *Veterinary Microbiology* 109 (1–2): 19–27. doi:10.1016/j.vetmic.2005.05.014.
- Dietz, Christian, Andreas Kiefer. 2016. „Bats of Britain and Europe“. Bloomsbury Publishing, United Kingdom
- Drexler, Jan Felix, Victor Max Corman, Marcel Alexander Müller, Gael Darren Maganga, Peter Vallo, Tabea Binger, Florian Gloza-Rausch, et al. 2012. „Bats host major mammalian paramyxoviruses“. *Nature Communications* 3 (aprill): 796. doi:10.1038/ncomms1796.
- Echevarria, J. E., A. Avellon, J. Juste, M. Vera, ja C. Ibanez. 2001. „Screening of Active Lyssavirus Infection in Wild Bat Populations by Viral RNA Detection on Oropharyngeal Swabs“. *Journal of Clinical Microbiology* 39 (10): 3678–83. doi:10.1128/JCM.39.10.3678-3683.2001.
- Freuling, Conrad M., Martin Beer, Franz J. Conraths, Stefan Finke, Bernd Hoffmann, Barbara Keller, Jeannette Kliemt, et al. 2011. „Novel Lyssavirus in Natterer’s Bat, Germany“. *Emerging Infectious Diseases* 17 (8): 1519–22. doi:10.3201/eid1708.110201.
- Frick, Winifred F., Sébastien J. Puechmaille, Joseph R. Hoyt, Barry A. Nickel, Kate E. Langwig, Jeffrey T. Foster, Kate E. Barlow, et al. 2015. „Disease Alters Macroecological Patterns of North American Bats“. *Global Ecology and Biogeography* 24 (7): 741–49. doi:10.1111/geb.12290.
- Ge, Xing-Yi, Jia-Lu Li, Xing-Lou Yang, Aleksei A. Chmura, Guangjian Zhu, Jonathan H. Epstein, Jonna K. Mazet, et al. 2013. „Isolation and Characterization of a Bat SARS-like Coronavirus That Uses the ACE2 Receptor“. *Nature* 503 (7477): 535–38. doi:10.1038/nature12711.
- Gibbons, Robert V. 2002. „Cryptogenic rabies, bats, and the question of aerosol transmission“. *Annals of Emergency Medicine* 39 (5): 528–36. doi:10.1067/mem.2002.121521.
- Gloza-Rausch, Florian, Anne Ipsen, Antje Seebens, Matthias Götsche, Marcus Panning, Jan Felix Drexler, Nadine Petersen, et al. 2008. „Detection and Prevalence Patterns of Group I Coronaviruses in Bats, Northern Germany“. *Emerging Infectious Diseases* 14 (4): 626–31. doi:10.3201/eid1404.071439.
- Goffard, Anne, Christine Demanche, Laurent Arthur, Claire Pinçon, Johan Michaux, ja Jean Dubuisson. 2015. „Alphacoronaviruses Detected in French Bats Are Phylogeographically Linked to Coronaviruses of European Bats“. *Viruses* 7 (12): 6279–90. doi:10.3390/v7122937.
- Han, Hui-Ju, Hong-ling Wen, Chuan-Min Zhou, Fang-Fang Chen, Li-Mei Luo, Jian-wei Liu, ja Xue-Jie Yu. 2015. „Bats as reservoirs of severe emerging infectious diseases“. *Virus Research* 205 (juuli): 1–6. doi:10.1016/j.virusres.2015.05.006.
- Harris, S. L., S. M. Brookes, G. Jones, A. M. Hutson, P. A. Racey, J. Aegerter, G. C. Smith, L. M. McElhinney, ja A. R. Fooks. 2006. „European bat lyssaviruses: Distribution, prevalence and implications for conservation“. *Biological Conservation, Infectious Disease and Mammalian Conservation*, 131 (2): 193–210. doi:10.1016/j.biocon.2006.04.006.
- Hsu, Vincent P. 2006. „Nipah and Hendra Viruses“. *Perspectives in Medical Virology* 16: 179–99. doi:10.1016/S0168-7069(06)16009-7.

- Jakava-Viljanen, M., T. Lilley, E.-M. Kyheröinen, ja A. Huovilainen. 2010. „First encounter of European bat lyssavirus type 2 (EBLV-2) in a bat in Finland“. *Epidemiology & Infection* 138 (11): 1581–1585. doi:10.1017/S0950268810000373.
- Johnson, N., A. Vos, C. Freuling, N. Tordo, A. R. Fooks, ja T. Müller. 2010. „Human rabies due to lyssavirus infection of bat origin“. *Veterinary Microbiology* 142 (3–4): 151–59. doi:10.1016/j.vetmic.2010.02.001.
- Kohl, Claudia, ja Andreas Kurth. 2014. „European Bats as Carriers of Viruses with Zoonotic Potential“. *Viruses* 6 (8): 3110–28. doi:10.3390/v6083110.
- Kohl, Claudia, René Lesnik, Annika Brinkmann, Arnt Ebinger, Aleksandar Radonić, Andreas Nitsche, Kristin Mühlendorfer, Gudrun Wibbelt, ja Andreas Kurth. 2012. „Isolation and Characterization of Three Mammalian Orthoreoviruses from European Bats“. *PLOS ONE* 7 (8): e43106. doi:10.1371/journal.pone.0043106.
- Kristin Mühlendorfer, Stephanie Speck. 2011. „Diseases and Causes of Death in European Bats: Dynamics in Disease Susceptibility and Infection Rates“. *PloS one* 6 (12): e29773. doi:10.1371/journal.pone.0029773.
- Kurth, Andreas, Claudia Kohl, Annika Brinkmann, Arnt Ebinger, Jennifer A. Harper, Lin-Fa Wang, Kristin Mühlendorfer, ja Gudrun Wibbelt. 2012. „Novel Paramyxoviruses in Free-Ranging European Bats“. *PLoS ONE* 7 (6). doi:10.1371/journal.pone.0038688.
- Kuzmin, Ivan V., Brooke Bozick, Sarah A. Guagliardo, Rebekah Kunkel, Joshua R. Shak, Suxiang Tong, ja Charles E Rupprecht. 2011. „Bats, emerging infectious diseases, and the rabies paradigm revisited“. *Emerging Health Threats Journal* 4 (juuni). doi:10.3402/ehthj.v4i0.7159.
- Kuzmin, Ivan V., Gareth J. Hughes, Alexandr D. Botvinkin, Lillian A. Orciari, ja Charles E. Rupprecht. 2005. „Phylogenetic relationships of Irkut and West Caucasian bat viruses within the Lyssavirus genus and suggested quantitative criteria based on the N gene sequence for lyssavirus genotype definition“. *Virus Research, Rabies in the Americas*, 111 (1): 28–43. doi:10.1016/j.virusres.2005.03.008.
- Kuzmin, Ivan V., Anne E. Mayer, Michael Niezgodá, Wanda Markotter, Bernard Agwanda, Robert F. Breiman, ja Charles E. Rupprecht. 2010. „Shimoni bat virus, a new representative of the Lyssavirus genus“. *Virus Research* 149 (2): 197–210. doi:10.1016/j.virusres.2010.01.018.
- Kuzmin, Ivan V., Lillian A. Orciari, Yohko T. Arai, Jean S. Smith, Cathleen A. Hanlon, Yosuke Kameoka, ja Charles E. Rupprecht. 2003. „Bat Lyssaviruses (Aravan and Khujand) from Central Asia: Phylogenetic Relationships according to N, P and G Gene Sequences“. *Virus Research* 97 (2): 65–79.
- Lau, Susanna K. P., Patrick C. Y. Woo, Kenneth S. M. Li, Yi Huang, Hoi-Wah Tsoi, Beatrice H. L. Wong, Samson S. Y. Wong, Suet-Yi Leung, Kwok-Hung Chan, ja Kwok-Yung Yuen. 2005. „Severe Acute Respiratory Syndrome Coronavirus-like Virus in Chinese Horseshoe Bats“. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America* 102 (39): 14040–45. doi:10.1073/pnas.0506735102.
- Lelli, D., A. Moreno, A. Lavazza, M. Bresaola, E. Canelli, M. B. Boniotti, ja P. Cordioli. 2013. „Identification of Mammalian Orthoreovirus Type 3 in Italian Bats“. *Zoonoses and Public Health* 60 (1): 84–92. doi:10.1111/zph.12001.
- Leroy, Eric M., Brice Kumulungui, Xavier Pourrut, Pierre Rouquet, Alexandre Hassanin, Philippe Yaba, André Délicat, Janusz T. Paweska, Jean-Paul

- Gonzalez, ja Robert Swanepoel. 2005. „Fruit Bats as Reservoirs of Ebola Virus“. *Nature* 438 (7068): 575–76. doi:10.1038/438575a.
- Li, Wendong, Zhengli Shi, Meng Yu, Wuze Ren, Craig Smith, Jonathan H. Epstein, Hanzhong Wang, et al. 2005. „Bats Are Natural Reservoirs of SARS-Like Coronaviruses“. *Science* 310 (5748): 676–79. doi:10.1126/science.1118391.
- Luis, Angela D., David T. S. Hayman, Thomas J. O’Shea, Paul M. Cryan, Amy T. Gilbert, Juliet R. C. Pulliam, James N. Mills, et al. 2013. „A Comparison of Bats and Rodents as Reservoirs of Zoonotic Viruses: Are Bats Special?“ *Proceedings of the Royal Society of London B: Biological Sciences* 280 (1756): 20122753. doi:10.1098/rspb.2012.2753.
- Markotter, Wanda, Jenny Randles, Charles E. Rupprecht, Claude T. Sabetta, Peter J. Taylor, Alex I. Wandeler, ja Louis H. Nel. 2006. „Lagos Bat Virus, South Africa“. *Emerging Infectious Diseases* 12 (3): 504–6. doi:10.3201/eid1203.051306.
- Martínková, Natália, Peter Bačkor, Tomáš Bartonička, Pavla Blažková, Jaroslav Červený, Lukáš Falteisek, Jiří Gaisler, et al. 2010. „Increasing Incidence of *Geomyces destructans* Fungus in Bats from the Czech Republic and Slovakia“. *PLoS ONE* 5 (11). doi:10.1371/journal.pone.0013853.
- Memish, Ziad A., Nischay Mishra, Kevin J. Olival, Shamsudeen F. Fagbo, Vishal Kapoor, Jonathan H. Epstein, Rafat AlHakeem, et al. 2013. „Middle East Respiratory Syndrome Coronavirus in Bats, Saudi Arabia“. *Emerging Infectious Diseases* 19 (11). doi:10.3201/eid1911.131172.
- Messenger, Sharon L., Jean S. Smith, ja Charles E. Rupprecht. 2002. „Emerging Epidemiology of Bat-Associated Cryptic Cases of Rabies in Humans in the United States“. *Clinical Infectious Diseases* 35 (6): 738–47. doi:10.1086/342387.
- Moratelli, Ricardo, ja Charles H Calisher. 2015. „Bats and zoonotic viruses: can we confidently link bats with emerging deadly viruses?“ *Memórias do Instituto Oswaldo Cruz* 110 (1): 1–22. doi:10.1590/0074-02760150048.
- Müller, T., J. Cox, W. Peter, R. Schäfer, N. Johnson, L. M. McElhinney, J. L. Geue, K. Tjørnehøj, ja A. R. Fooks. 2004. „Spill-over of European Bat Lyssavirus Type 1 into a Stone Marten (*Martes Foina*) in Germany“. *Journal of Veterinary Medicine. B, Infectious Diseases and Veterinary Public Health* 51 (2): 49–54. doi:10.1111/j.1439-0450.2003.00725.x.
- Negredo, Ana, Gustavo Palacios, Sonia Vázquez-Morón, Félix González, Hernán Dopazo, Francisca Molero, Javier Juste, et al. 2011. „Discovery of an Ebolavirus-Like Filovirus in Europe“. *PLoS Pathogens* 7 (10). doi:10.1371/journal.ppat.1002304.
- O’Shea, Thomas J., Paul M. Cryan, David T.S. Hayman, Raina K. Plowright, ja Daniel G. Streicker. 2016. „Multiple Mortality Events in Bats: A Global Review“. *Mammal Review*, veebruar, n/a-n/a. doi:10.1111/mam.12064.
- Pourrut, X., A. Délicat, P. E. Rollin, T. G. Ksiazek, J.-P. Gonzalez, ja E. M. Leroy. 2007. „Spatial and Temporal Patterns of Zaire Ebolavirus Antibody Prevalence in the Possible Reservoir Bat Species“. *Journal of Infectious Diseases* 196 (Supplement 2): S176–83. doi:10.1086/520541.
- Puechmaille, Sébastien J., Winifred F. Frick, Thomas H. Kunz, Paul A. Racey, Christian C. Voigt, Gudrun Wibbelt, ja Emma C. Teeling. 2011. „White-nose syndrome: is this emerging disease a threat to European bats?“ *Trends in Ecology & Evolution* 26 (11): 570–76. doi:10.1016/j.tree.2011.06.013.

- Pärtel A. 2013. „Self-declaration by Estonia on the recovery of its rabies-free status.“ *Bull OIE* 3: 58–61
- Quetglas, Juan, Félix González, ja Oscar de Paz. 2003. „Estudian la extraña mortandad de miles de murciélagos de cueva (*Miniopterus schreibersii*) / Odd mass mortality in *Miniopterus schreibersii* under study.“ *Quercus* 203:50
- Rihtarič, Danijela, Peter Hostnik, Andrej Steyer, Jože Grom, ja Ivan Toplak. 2010. „Identification of SARS-like Coronaviruses in Horseshoe Bats (*Rhinolophus Hipposideros*) in Slovenia“. *Archives of Virology* 155 (4): 507–14. doi:10.1007/s00705-010-0612-5.
- Schatz, J., A. R. Fooks, L. McElhinney, D. Horton, J. Echevarria, S. Vázquez-Moron, E. A. Kooi, T. B. Rasmussen, T. Müller, ja C. M. Freuling. 2013. „Bat Rabies Surveillance in Europe“. *Zoonoses and Public Health* 60 (1): 22–34. doi:10.1111/zph.12002.
- Simons, Robin R. L., Paul Gale, Verity Horigan, Emma L. Snary, ja Andrew C. Breed. 2014. „Potential for Introduction of Bat-Borne Zoonotic Viruses into the EU: A Review“. *Viruses* 6 (5): 2084–2121. doi:10.3390/v6052084.
- Steyer, Andrej, Ion Gutiérrez-Aguire, Marko Kolenc, Simon Koren, Denis Kutnjak, Marko Pokorn, Mateja Poljšak-Prijatelj, et al. 2013. „High Similarity of Novel Orthoreovirus Detected in a Child Hospitalized with Acute Gastroenteritis to Mammalian Orthoreoviruses Found in Bats in Europe“. *Journal of Clinical Microbiology* 51 (11): 3818–25. doi:10.1128/JCM.01531-13.
- Streicker, Daniel G., Sergio Recuenco, William Valderrama, Jorge Gomez Benavides, Ivan Vargas, Víctor Pacheco, Rene E. Condori Condori, et al. 2012. „Ecological and Anthropogenic Drivers of Rabies Exposure in Vampire Bats: Implications for Transmission and Control“. *Proc. R. Soc. B*, juuni, rspb20120538. doi:10.1098/rspb.2012.0538.
- Swanepoel, Robert, Sheilagh B. Smit, Pierre E. Rollin, Pierre Formenty, Patricia A. Leman, Alan Kemp, Felicity J. Burt, et al. 2007. „Studies of Reservoir Hosts for Marburg Virus“. *Emerging Infectious Diseases* 13 (12): 1847–51. doi:10.3201/eid1312.071115.
- Zukal, Jan, Hana Bandouchova, Tomas Bartonicka, Hana Berkova, Virgil Brack, Jiri Brichta, Matej Dolinay, et al. 2014. „White-Nose Syndrome Fungus: A Generalist Pathogen of Hibernating Bats“. *PLOS ONE* 9 (5): e97224. doi:10.1371/journal.pone.0097224.
- Zukal, Jan, Hana Bandouchova, Jiri Brichta, Adela Cmokova, Kamil S. Jaron, Miroslav Kolarik, Veronika Kovacova, et al. 2016. „White-nose syndrome without borders: *Pseudogymnoascus destructans* infection tolerated in Europe and Palearctic Asia but not in North America“. *Scientific Reports* 6 (jaanuar): 19829. doi:10.1038/srep19829.
- Teeling, Emma C., Mark S. Springer, Ole Madsen, Paul Bates, Stephen J. O'Brien, ja William J. Murphy. 2005. „A Molecular Phylogeny for Bats Illuminates Biogeography and the Fossil Record“. *Science* 307 (5709): 580–84. doi:10.1126/science.1105113.
- Timen, Aura, Marion P.G. Koopmans, Ann C.T.M. Vossen, Gerard J.J. van Doornum, Stephan Günther, Franchette van den Berkmortel, Kees M. Verduin, et al. 2009. „Response to Imported Case of Marburg Hemorrhagic Fever, the Netherlands“. *Emerging Infectious Diseases* 15 (8): 1171–75. doi:10.3201/eid1508.090015.
- Tjørnehøj, K., A. R. Fooks, J. S. Agerholm, ja L. Rønsholt. 2006. „Natural and Experimental Infection of Sheep with European Bat Lyssavirus Type-1 of

- Danish Bat Origin“. *Journal of Comparative Pathology* 134 (2–3): 190–201. doi:10.1016/j.jcpa.2005.10.005.
- Tyler, Kenneth L., Erik S. Barton, Maria L. Ibach, Christine Robinson, Jacquelyn A. Campbell, Sean M. O’Donnell, Tibor Valyi-Nagy, Penny Clarke, J. Denise Wetzel, ja Terence S. Dermody. 2004. „Isolation and Molecular Characterization of a Novel Type 3 Reovirus from a Child with Meningitis“. *The Journal of Infectious Diseases* 189 (9): 1664–75. doi:10.1086/383129.
- Verant, Michelle L., Justin G. Boyles, William Waldrep, Gudrun Wibbelt, ja David S. Blehert. 2012. „Temperature-Dependent Growth of *Geomyces destructans*, the Fungus That Causes Bat White-Nose Syndrome“. *PLoS ONE* 7 (9). doi:10.1371/journal.pone.0046280.
- Voigt, Christian C., Tigga Kingston. 2016. „Bats in the Anthropocene: Conservation of Bats in a Changing World“. Springer Cham Heidelberg New York Dordrecht London. doi:10.1007/978-3-319-25220-9
- Voigt, Christian C., Ana G. Popa-Lisseanu, Ivo Niermann, ja Stephanie Kramer-Schadt. 2012. „The catchment area of wind farms for European bats: A plea for international regulations“. *Biological Conservation* 153 (september): 80–86. doi:10.1016/j.biocon.2012.04.027.
- Vos, Ad, Ingrid Kaipf, Annette Denzinger, Anthony R. Fooks, Nick Johnson, ja Thomas Müller. 2007. „European bat lyssaviruses — an ecological enigma“. *Acta Chiropterologica* 9 (1): 283–96. doi:10.3161/1733-5329(2007)9[283:EBLAE]2.0.CO;2.
- Wang, Lin-Fa, Zhengli Shi, Shuyi Zhang, Hume Field, Peter Daszak, ja Bryan T. Eaton. 2006. „Review of Bats and SARS“. *Emerging Infectious Diseases* 12 (12): 1834–40. doi:10.3201/eid1212.060401.
- Warnecke, Lisa, James M. Turner, Trent K. Bollinger, Jeffrey M. Lorch, Vikram Misra, Paul M. Cryan, Gudrun Wibbelt, David S. Blehert, ja Craig K. R. Willis. 2012. „Inoculation of Bats with European *Geomyces Destructans* Supports the Novel Pathogen Hypothesis for the Origin of White-Nose Syndrome“. *Proceedings of the National Academy of Sciences* 109 (18): 6999–7003. doi:10.1073/pnas.1200374109.
- Warrell, MJ, ja DA Warrell. 2004. „Rabies and other lyssavirus diseases“. *The Lancet* 363 (9413): 959–69. doi:10.1016/S0140-6736(04)15792-9.
- Wibbelt, Gudrun, Andreas Kurth, David Hellmann, Manfred Weishaar, Alex Barlow, Michael Veith, Julia Prüger, et al. 2010. „White-Nose Syndrome Fungus (*Geomyces destructans*) in Bats, Europe“. *Emerging Infectious Diseases* 16 (8): 1237–43. doi:10.3201/eid1608.100002.
- Wong, Samson, Susanna Lau, Patrick Woo, ja Kwok-Yung Yuen. 2007. „Bats as a Continuing Source of Emerging Infections in Humans“. *Reviews in Medical Virology* 17 (2): 67–91. doi:10.1002/rmv.520.

## Internetiallikad

1. Nakkushaiguste esinemine Eestis  
(<http://rahvatervis.ut.ee/bitstream/1/5044/1/Terviseamet2012.pdf>) (18.05.2016)
2. Virus Taxonomy: 2014 Release  
(<http://ictvonline.org/virusTaxonomy.asp>) (18.05.2016)

Lisa 1. Ülevaattetabel käsitiivaliste poolt levitatavatest ja neid ohustavatest patogeenidest

Patogeen	Sugukond	Nakatunud liigid <sup>1</sup>	Levik	Viited
Metsamarutaud (RABV)	<i>Rhabdoviridae</i>	<i>Eptesicus fuscus</i> , <i>Tadarida brasiliensis</i> , <i>Lasionycteris noctivagans</i> , <i>Perimyotis subflavus</i> , <i>Desmodus rotundus</i>	Lõuna- ja Põhja-Ameerika	[1]
Lagose nahkhiirte viirus (LBV)	<i>Rhabdoviridae</i>	<i>Eidolon helvum</i> , <i>Rousettus aegyptiacus</i> , <i>Epomorphus wahlbergi</i>	Kesk- ja Lõuna Aafrika	[1][2]
Duvenhage viirus (DUVV)	<i>Rhabdoviridae</i>	<i>Nycteris thebaica</i>	Lõuna-Aafrika	[1]
Euroopa nahkhiirte marutaud tüüp 1 (EBLV-1)	<i>Rhabdoviridae</i>	<i>Eptesicus serotinus</i> , <i>Eptesicus Isabellinus</i> , <i>Myotis myotis</i> , <i>Myotis nattereri</i> , <i>Myotis schreibersii</i> , <i>Rhinolophus ferrumequinum</i> , <i>Nyctalus noctula</i> , <i>Vespertilio murinus</i>	Euroopa	[3]
Euroopa nahkhiirte marutaud tüüp 2 (EBLV-2)	<i>Rhabdoviridae</i>	<i>Myotis daubentonii</i> , <i>Myotis dascyneme</i>	Euroopa	[3]
Austraalia nahkhiirte lüsaviiirus (ABLV)	<i>Rhabdoviridae</i>	erinevad putuktoidulised ja sugukonda <i>Pteropodidae</i> kuuluvad käsitiivalised <sup>3</sup>	Austraalia	[4]
Irkutki viirus (IRKV)	<i>Rhabdoviridae</i>	<i>Murina leucogaster</i> <sup>2</sup>	Euraasia (Venemaa, Ida-Siber)	[5]
Aravani viirus (ARAV)	<i>Rhabdoviridae</i>	<i>Myotis blythi</i> <sup>2</sup>	Euraasia (Kõrgõstan)	[6]
Khujandi viirus (KHUV)	<i>Rhabdoviridae</i>	<i>Myotis mystacinus</i> <sup>2</sup>	Euraasia (Tadžikistan)	[6]
Lääne-Kaukasuse nahkhiirte viirus (WCBV)	<i>Rhabdoviridae</i>	<i>Miniopterus schreibersii</i> <sup>2</sup>	Euraasia (Venemaa, Kaukasus)	[5]
Shimoni nahkhiirte viirus (SHIV)	<i>Rhabdoviridae</i>	<i>Hipposideros commersoni</i> <sup>2</sup>	Aafrika (Keenia)	[7]
Bokeloh nahkhiirte lüsaviiirus (BBLV)	<i>Rhabdoviridae</i>	<i>Myotis nattererii</i> <sup>2</sup>	Euroopa (Saksamaa)	[8]
SARS koronaviirus	<i>Coronaviridae</i>	<i>Rhinolophus sinicus</i>	Aasia	[9]
MERS koronaviirus	<i>Coronaviridae</i>	<i>Taphozous perforatus</i>	Lähis-Ida	[10]

Ebola viirus	<i>Filoviridae</i>	<i>Epomops franqueti</i> , <i>Hypsignathus monstrosus</i> , <i>Myonycteris torquata</i>	Kesk- ja Lääne- Aafrika	[11]
Marburgi viirus	<i>Filoviridae</i>	<i>Rousettus aegyptiacus</i>	Aafrika	[12]
Nipah viirus	<i>Paramyxoviridae</i>	<i>Pteropus sp.</i>	Aasia	[13]
Hendra viirus	<i>Paramyxoviridae</i>	<i>Pteropus sp.</i>	Austraalia	[13]
<i>Pseudogymnoascus destructans</i> (WNS-i põhjustaja)	<i>Pseudeurotiaceae</i>	<i>Myotis lucifagus</i> , <i>Eptesicus fuscus</i> , <i>Myotis leibii</i> , <i>Myotis Septentrionalis</i> , <i>Perimyotis subflavus</i> , <i>Myotis sodalis</i>	Ameerika	[14]
Lloviu filoviirus	<i>Filoviridae</i>	<i>Miniopterus schreibersii</i>	Euroopa, Hispaania	[15]

- 1- Paksus kirjas on ära toodud tõenäolised kandjaliigid
- 2- ainus selle viirusega leitud liik
- 3- kandja pole kindlaks tehtud

[1] Banyard, Ashley C., Jennifer S. Evans, Ting Rong Luo, ja Anthony R. Fooks. 2014. „Lyssaviruses and Bats: Emergence and Zoonotic Threat“. *Viruses* 6 (8): 2974–90. doi:10.3390/v6082974.

[2] Markotter, Wanda, Jenny Randles, Charles E. Rupprecht, Claude T. Sabetta, Peter J. Taylor, Alex I. Wandeler, ja Louis H. Nel. 2006. „Lagos Bat Virus, South Africa“. *Emerging Infectious Diseases* 12 (3): 504–6. doi:10.3201/eid1203.051306.

[3] Harris, S. L., S. M. Brookes, G. Jones, A. M. Hutson, P. A. Racey, J. Aegerter, G. C. Smith, L. M. McElhinney, ja A. R. Fooks. 2006. „European bat lyssaviruses: Distribution, prevalence and implications for conservation“. *Biological Conservation, Infectious Disease and Mammalian Conservation*, 131 (2): 193–210. doi:10.1016/j.biocon.2006.04.006.

[4] Banyard, Ashley C., David Hayman, Nicholas Johnson, Lorraine McElhinney, ja Anthony R. Fooks. 2011. „Chapter 12 - Bats and Lyssaviruses“. *Advances in Virus Research*, toimetanud Alan C. Jackson, 79:239–89. Research Advances in Rabies. Academic Press.

[5] Botvinkin, Alexandr D., Elena M. Poleschuk, Ivan V. Kuzmin, Tatyana I. Borisova, Suren V. Gazaryan, Pamela Yager, ja Charles E. Rupprecht. 2003. „Novel Lyssaviruses Isolated from Bats in Russia“. *Emerging Infectious Diseases* 9 (12): 1623–25. doi:10.3201/eid0912.030374.

[6] Kuzmin, Ivan V., Lillian A. Orciari, Yohko T. Arai, Jean S. Smith, Cathleen A. Hanlon, Yosuke Kameoka, ja Charles E. Rupprecht. 2003. „Bat Lyssaviruses (Aravan and Khujand) from Central Asia: Phylogenetic Relationships according to N, P and G Gene Sequences“. *Virus Research* 97 (2): 65–79.

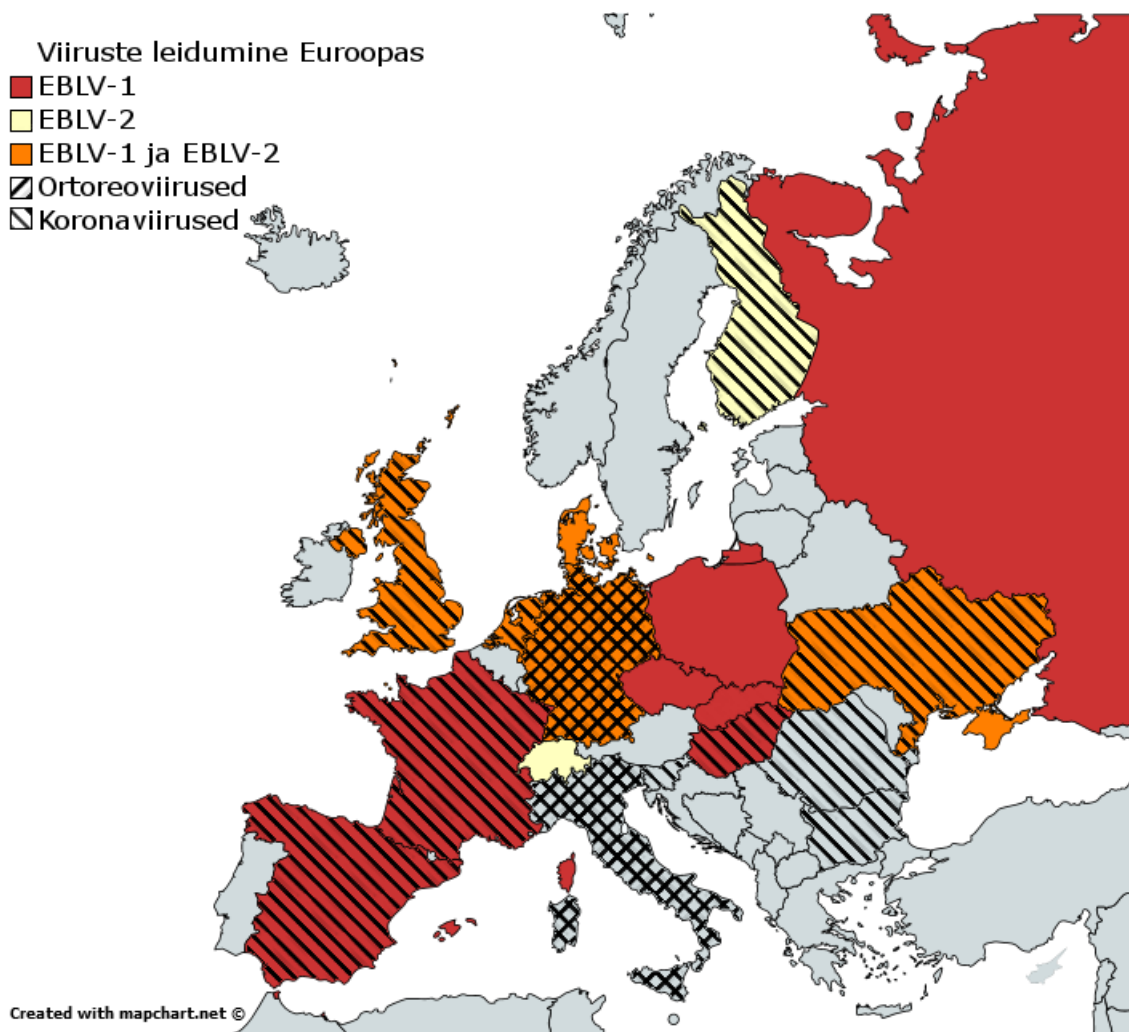
[7] Kuzmin, Ivan V., Anne E. Mayer, Michael Niezgod, Wanda Markotter, Bernard Agwanda, Robert F. Breiman, ja Charles E. Rupprecht. 2010. „Shimoni bat virus, a new representative of the Lyssavirus genus“. *Virus Research* 149 (2): 197–210. doi:10.1016/j.virusres.2010.01.018.

[8] Freuling, Conrad M., Martin Beer, Franz J. Conraths, Stefan Finke, Bernd Hoffmann, Barbara Keller, Jeannette Kliemt, et al. 2011. „Novel Lyssavirus in Natterer's Bat, Germany“. *Emerging Infectious Diseases* 17 (8): 1519–22. doi:10.3201/eid1708.110201.

- [9] Lau, Susanna K. P., Patrick C. Y. Woo, Kenneth S. M. Li, Yi Huang, Hoi-Wah Tsoi, Beatrice H. L. Wong, Samson S. Y. Wong, Suet-Yi Leung, Kwok-Hung Chan, ja Kwok-Yung Yuen. 2005. „Severe Acute Respiratory Syndrome Coronavirus-like Virus in Chinese Horseshoe Bats“. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America* 102 (39): 14040–45. doi:10.1073/pnas.0506735102.
- [10] Memish, Ziad A., Nischay Mishra, Kevin J. Olival, Shamsudeen F. Fagbo, Vishal Kapoor, Jonathan H. Epstein, Rafat AlHakeem, et al. 2013. „Middle East Respiratory Syndrome Coronavirus in Bats, Saudi Arabia“. *Emerging Infectious Diseases* 19 (11). doi:10.3201/eid1911.131172.
- [11] Pourrut, X., A. Délicat, P. E. Rollin, T. G. Ksiazek, J.-P. Gonzalez, ja E. M. Leroy. 2007. „Spatial and Temporal Patterns of Zaire Ebolavirus Antibody Prevalence in the Possible Reservoir Bat Species“. *Journal of Infectious Diseases* 196 (Supplement 2): S176–83. doi:10.1086/520541.
- [12] Swanepoel, Robert, Sheilagh B. Smit, Pierre E. Rollin, Pierre Formenty, Patricia A. Leman, Alan Kemp, Felicity J. Burt, et al. 2007. „Studies of Reservoir Hosts for Marburg Virus“. *Emerging Infectious Diseases* 13 (12): 1847–51. doi:10.3201/eid1312.071115.
- [13] Hsu, Vincent P. 2006. „Nipah and Hendra Viruses“. *Perspectives in Medical Virology* 16: 179–99. doi:10.1016/S0168-7069(06)16009-7.
- [14] Wibbelt, Gudrun, Andreas Kurth, David Hellmann, Manfred Weishaar, Alex Barlow, Michael Veith, Julia Prüger, et al. 2010. „White-Nose Syndrome Fungus (*Geomyces destructans*) in Bats, Europe“. *Emerging Infectious Diseases* 16 (8): 1237–43. doi:10.3201/eid1608.100002.
- [15] Negredo, Ana, Gustavo Palacios, Sonia Vázquez-Morón, Félix González, Hernán Dopazo, Francisca Molero, Javier Juste, et al. 2011. „Discovery of an Ebolavirus-Like Filovirus in Europe“. *PLoS Pathogens* 7 (10). doi:10.1371/journal.ppat.1002304.



## Lisa 2. Tähtsamate viiruste levikukaart Euroopas



- Banyard, Ashley C., Jennifer S. Evans, Ting Rong Luo, ja Anthony R. Fooks. 2014. „Lyssaviruses and Bats: Emergence and Zoonotic Threat“. *Viruses* 6 (8): 2974–90. doi:10.3390/v6082974.
- Goffard, Anne, Christine Demanche, Laurent Arthur, Claire Pinçon, Johan Michaux, ja Jean Dubuisson. 2015. „Alphacoronaviruses Detected in French Bats Are Phylogeographically Linked to Coronaviruses of European Bats“. *Viruses* 7 (12): 6279–90. doi:10.3390/v7122937.
- Harris, S. L., S. M. Brookes, G. Jones, A. M. Hutson, P. A. Racey, J. Aegerter, G. C. Smith, L. M. McElhinney, ja A. R. Fooks. 2006. „European bat lyssaviruses: Distribution, prevalence and implications for conservation“. *Biological Conservation, Infectious Disease and Mammalian Conservation*, 131 (2): 193–210. doi:10.1016/j.biocon.2006.04.006.
- Kemenesi, Gábor, Bianka Dallos, Tamás Görfföl, Sándor Boldogh, Péter Estók, Kornélia Kurucz, Anna Kutas, et al. 2014. „Molecular Survey of RNA Viruses in Hungarian Bats: Discovering Novel Astroviruses, Coronaviruses, and Caliciviruses“. *Vector Borne and Zoonotic Diseases (Larchmont, N.Y.)* 14 (12): 846–55. doi:10.1089/vbz.2014.1637.
- Internetiallikas: Coronaviruses are common in Finnish bats ([https://www.evira.fi/files/attachments/fi/tieteellinen\\_tutkimus/posterit/coronaviruses\\_are\\_common\\_in\\_finnish\\_bats.pdf](https://www.evira.fi/files/attachments/fi/tieteellinen_tutkimus/posterit/coronaviruses_are_common_in_finnish_bats.pdf)) (18.05.2016)

## **Lihtlitsents lõputöö reprodutseerimiseks ja lõputöö üldsusele kättesaadavaks tegemiseks**

Mina, Maris Pärn,

1. annan Tartu Ülikoolile tasuta loa (lihtlitsentsi) enda loodud teose Käsiitiivaliste poolt edasikantavad patogeenid Euroopas ja neile endile ohtu kujutavad patogeenid, mille juhendajad on Rauno Kalda ja Urmas Saarma,

1.1.reprodutseerimiseks säilitamise ja üldsusele kättesaadavaks tegemise eesmärgil, sealhulgas digitaalarhiivi DSpace-is lisamise eesmärgil kuni autoriõiguse kehtivuse tähtaja lõppemiseni;

1.2.üldsusele kättesaadavaks tegemiseks Tartu Ülikooli veebikeskkonna kaudu, sealhulgas digitaalarhiivi DSpace'i kaudu kuni autoriõiguse kehtivuse tähtaja lõppemiseni.

2. olen teadlik, et punktis 1 nimetatud õigused jäävad alles ka autorile.

3. kinnitan, et lihtlitsentsi andmisega ei rikuta teiste isikute intellektuaalomandi ega isikuandmete kaitse seadusest tulenevaid õigusi.

Tartus, **19.05.2016**