



Magyar Agrár- és Élettudományi Egyetem

Délkelet-ázsiai denevérek szisztematikai vizsgálata

Doktori értekezés tézisei

Győrössy Dorottya

Gödöllő

2026

A doktori iskola

- megnevezése:** MATE Természettudományok Doktori Iskola
- tudományága:** Biológiai tudományi Doktori Program
- vezetője:** **Prof. Dr. Nagy Zoltán DSc**
Növényélettan és Növényökológia Tanszék vezetője
Növénytermesztési-tudományok Intézet
Magyar Agrár- és Élettudományi Egyetem (MATE)
- Témavezetők:** **Dr. Görföl Tamás**
Tudományos munkatárs
Virologiai Nemzeti Laboratórium
Pécsi Tudományegyetem (PTE)
- Dr. habil Estók Péter**
Egyetemi docens
Állattani Tanszék
Biológiai Intézet
Eszterházy Károly Katolikus Egyetem (EKKE)

.....
Az iskolavezető jóváhagyása

.....
A témavezető jóváhagyása

.....
A témavezető jóváhagyása

TARTALOMJEGYZÉK

1. BEVEZETÉS	1
1.1 A denevérek sokfélesége és ökológiai jelentősége.....	1
1.2 A globális biodiverzitás-krízis és a trópusi emlősfauna sérülékenysége.....	2
1.3 Biodiverzitási forrópontok és természetvédelmi kihívások Délkelet-Ázsiában	3
1.4 A denevérek kutatásának módszertani kihívásai a trópusokon	4
1.5 A rendszertan és a természetvédelem kapcsolata	6
1.6 Expedíciós kutatások és integrált taxonómia szerepe Délkelet-Ázsiában.....	8
1.7 Az értekezés főbb célkitűzései	9
1.7.1 Első tanulmány – ChiroVox: a denevérhangok nyilvános adatbázisa ...	10
1.7.2 Második tanulmány – A vietnámi denevérfauna akusztikus leírása.....	11
1.7.3 Harmadik tanulmány – A <i>Murina walstoni</i> (Chiroptera: Vespertilionidae) első előfordulása Délkelet-Ázsián kívül.....	12
1.7.4 Negyedik tanulmány – A <i>Lyroderma lyra</i> (Chiroptera: Megadermatidae) alfajainak taxonómiai revíziója és elterjedésük újraértékelése.....	13
1.7.5 Ötödik tanulmány – A taxonómia „szürke zónája” – a <i>Myotis sicarius</i> (Chiroptera: Vespertilionidae) példája	13
2 ANYAG ÉS MÓDSZER	14
2.1 Első tanulmány – ChiroVox: a denevérhangok nyilvános adatbázisa.....	14
2.2 Második tanulmány – A vietnámi denevérfauna akusztikus leírása.....	16
2.3 Harmadik tanulmány – A <i>Murina walstoni</i> (Chiroptera: Vespertilionidae) első előfordulása Délkelet-Ázsián kívül.....	18
2.4 Negyedik tanulmány – A <i>Lyroderma lyra</i> (Chiroptera: Megadermatidae) alfajainak taxonómiai revíziója és elterjedésük újraértékelése.....	19
2.5 Ötödik tanulmány – A taxonómia „szürke zónája” – a <i>Myotis sicarius</i> (Chiroptera: Vespertilionidae) példája	20
3 EREDMÉNYEK	22
3.1 Első tanulmány – ChiroVox: a denevérhangok nyilvános adatbázisa.....	22
3.2 Második tanulmány – A vietnámi denevérfauna akusztikus leírása.....	23
3.3 Harmadik tanulmány – A <i>Murina walstoni</i> (Chiroptera: Vespertilionidae) első előfordulása Délkelet-Ázsián kívül.....	24

3.4	Negyedik tanulmány – A <i>Lyroderma lyra</i> (Chiroptera: Megadermatidae) alfajainak taxonómiai revíziója és elterjedésük újraértékelése.....	25
3.5	Ötödik tanulmány – A taxonómia „szürke zónája” – a <i>Myotis sicarius</i> (Chiroptera: Vespertilionidae) példája	26
4	KÖVETKEZTETÉSEK ÉS JAVASLATOK	27
4.1	Bioakusztikai kutatások és online hangadatbázisok.....	28
4.2	A genetikai és morfológiai adatok integrációja.....	30
5	ÚJ TUDOMÁNYOS EREDMÉNYEK.....	37
6	IRODALOMJEGYZÉK.....	39
7	AZ ÉRTEKEZÉS TÉMAKÖRÉBEN KÉSZÜLT PUBLIKÁCIÓK.....	55
7.1	Publikációk lektorált folyóiratokban	55
7.2	Konferenciaközlemények, absztraktok és előadások	56

1. BEVEZETÉS

1.1 A denevérek sokfélesége és ökológiai jelentősége

A denevérek (Chiroptera) rendje a rágcsálók (Rodentia) után a második legfajgazdagabb emlőscsoport, jelenleg több, mint 1400 képviselővel. Ez a fajszám azonban folyamatosan növekszik az újfajta gyűjtési módszereknek, a bioakusztikai és a molekuláris biológiai vizsgálatok fejlődésének és a taxonómiai revízióknak köszönhetően (pl. Csorba és mtsai. 2011; Francis és Eger 2012; Csorba és mtsai. 2014; Görföl és mtsai. 2014; Csorba és mtsai. 2015). A denevérek rendje két fő alrendre osztható: Yinpterochiroptera és Yangochiroptera. A Yinpterochiroptera alrendbe tartoznak a nagyobb méretű repülőkuttyák (Pteropodidae), amelyek korábban külön alrendet, a Macrochiroptera-t alkották, valamint néhány kisebb méretű csoport is, mint például a patkósdenevérek (Rhinolophidae), amelyeket korábban a Microchiroptera-khoz soroltak. A másik alrend, a Yangochiroptera, magába foglalja a többi denevércsoportot, köztük a simaorrú-denevérek (Vespertilionidae) családját is, mely a denevérek rendjének legnagyobb fajszámú csoportja (Teeling és mtsai. 2005). A denevérek kivételes alkalmazkodóképességüknek köszönhetően számos különböző élőhelyet meghódítottak, és rendkívüli változatosságot mutatnak méretükben, színükben, táplálkozásukban és életmódjukban. Táplálkozási szokásaik révén kulcsszerepet töltenek be az ökoszisztémákban: a rovarévo fajok természetes kártevő-szabályozóként működnek a mezőgazdasági területeken, a gyümölcsévo és nektáryalagató fajok a magterjesztésben és a beporzásban vesznek részt a trópusi és szubtrópusi területeken, míg a hematofág és ragadozó fajok a táplálékhálózatok stabilitásához járulnak hozzá (Kunz és mtsai. 2011). Annak ellenére, hogy a denevéreknek számos ökoszisztéma működésében elengedhetetlen szerepük van, sok fajuk fennmaradását komoly veszélyek fenyegetik. A természetes élőhelyek átalakítása és pusztítása, a barlangi és épületekben található kolóniák rendszeres zavarása, az intenzív mezőgazdasági tevékenységek, valamint az olyan fertőző

betegségek, mint például a fehérorr-szindróma, mind hozzájárulnak a populációk csökkenéséhez (Blehert és mtsai. 2009; Russo és Ancillotto 2015). Egyes populációk drasztikus csökkenése pedig nemcsak a globális biodiverzitást, hanem hosszú távon az általuk nyújtott ökoszisztéma-szolgáltatások stabilitását is veszélyezteti.

1.2 A globális biodiverzitás-krízis és a trópusi emlősfauna sérülékenysége

A Föld élővilága napjainkban jelentős mértékű átalakuláson megy keresztül, amelyet összefoglalóan biodiverzitás-krízisnek nevezünk. Az élőhelyek kiterjedt pusztulása és feldarabolódása, az intenzív földhasználat, a túlhasznosítás, az inváziós fajok terjedése, valamint a klímaváltozás együttes hatása világszerte a fajok állományainak csökkenéséhez és kihalásához vezet (Allan és mtsai. 2019). A jelenlegi kihalási ráta nagyságrendekkel meghaladja a természetes kihalás ütemét, ami nem csupán az egyes fajok eltűnését, hanem az ökoszisztémák működésének és stabilitásának megbomlását is eredményezi (Ceballos és mtsai. 2015).

A biodiverzitás csökkenése nem egyenletesen érinti a Föld különböző térségeit: a trópusi régiók különösen sérülékenyek, miközben ezek adják a szárazföldi élővilág fajgazdagságának jelentős részét. A trópusokon zajló gyors erdőirtás, az élőhelyek mezőgazdasági és ipari célú átalakítása, valamint az infrastruktúra-fejlesztések rövid idő alatt nagymértékben csökkentették a természetes élőhelyek kiterjedését és összefüggőségét. Ezek következtében számos faj populációi izolálódnak, állományaik lecsökkennek, és nő a lokális, majd globális kihalás kockázata (Myers és mtsai. 2000; Sodhi és mtsai. 2004).

A trópusi emlősfauna különösen érzékenyen reagál ezekre a változásokra, mivel sok faj szűk ökológiai igényekkel rendelkezik, vagy speciális élőhelyekhez kötődik. A nagytestű emlősök mellett egyre több bizonyíték utal arra is, hogy a kisebb termetű, rejtőzködő életmódot folytató csoportok – köztük a denevérek is – szintén jelentős veszteségeket szenvednek el, annak ellenére, hogy ezek a változások gyakran kevésbé látványosak és nehezebben dokumentálhatók (Frick és mtsai. 2020).

A biodiverzitás-krízis egyik különösen problémás aspektusa, hogy a trópusi térségekben a fajpusztulás üteme gyakran meghaladja a tudományos feltárás sebességét. Számos faj tűnhet el úgy, hogy rendszertani státuszuk, elterjedésük vagy ökológiai szerepük soha nem kerül részletesen dokumentálásra (Mora és mtsai. 2011). Ez az úgynevezett „ismeretlen kihalás” különösen súlyos következményekkel járhat a természetvédelmi tervezés szempontjából, mivel a hiányos taxonómiai és faunisztikai ismeretek megnehezítik a védelmi prioritások meghatározását és a hatékony beavatkozások kidolgozását.

1.3 Biodiverzitási forrópontok és természetvédelmi kihívások Délkelet-Ázsiában

Délkelet-Ázsia a Föld egyik biológiailag legösszetettebb és legsokszínűbb térsége, ugyanakkor a biodiverzitás-krízis által az egyik legsúlyosabban érintett trópusi régió. A térség esőerdői a világ 25 biodiverzitási forrópontja közül négyet foglalnak magukba, köztük az Indo-Burma, Szunda-föld, Wallacea és a Fülöp-szigetek térségét (Myers és mtsai. 2000). Ezeket a területeket kiemelkedően magas endemizmus, ugyanakkor rendkívül gyors ütemű élőhelyvesztés jellemzi, ezáltal a világ legveszélyeztetettebb élőhelyei közé tartoznak (Myers és mtsai. 2000; Sodhi és mtsai. 2004; Furey és mtsai. 2010). Mindezek miatt ezen területek élővilágának feltárása napjaink egyik legsürgetőbb és legfontosabb alap kutatása.

A denevérek fontos részei ennek a sokféleségnek, mivel Délkelet-Ázsiában az emlősfajok közel egyharmadát teszik ki (Kingston 2010, 2013; Simmons és Cirranello 2024), ugyanakkor a régióban a legkevésbé ismert gerincesek közé tartoznak, mind taxonómiai, elterjedési és ökológiai szempontból (Kingston 2010). Számos faj kizárólag néhány példány vagy egyetlen lelőhely alapján ismert, miközben más esetekben a morfológiailag hasonló, kriptikus fajok jelenléte nehezíti a pontos fajsztípusú azonosítást (Csorba és mtsai. 2011; Srinivasulu és mtsai. 2019). Becslések szerint, a jelenlegi erdőirtási ütem folytatódása esetén a régió denevérfajainak mintegy 40%-a kihalhat a 21. század végére (Lane és mtsai. 2006; Kingston 2010; Tuan és mtsai. 2023). Ennek következtében sokkal átfogóbb természetvédelmi kutatásokra és taxonómiai-szisztematikai vizsgálatokra van szükség, amelyek lehetővé teszik ennek a

sokféleségnek a mélyebb megértését és pontosabb feltérképezését (Francis és mtsai. 2010; Kingston 2010, 2013).

1.4 A denevérek kutatásának módszertani kihívásai a trópusokon

A denevérek rejtőzködő életmódja jelentős módszertani kihívásokat állít a faunisztikai és ökológiai vizsgálatokkal szemben, mivel elsősorban éjszaka aktívak, nappal pedig gyakran eldugott szálláshelyeiken pihennek. A hagyományos befogási módszerekkel, mint például a függönyháló és a húrcsapda, leginkább a föld felszínéhez közel (pár méter magasságban) repülő fajokat lehet vizsgálni, míg a lombkorona szintjében vagy az a felett repülő denevérek rendszerint alulreprezentáltak az ilyen típusú felmérésekben. Az Óvilági gyümölcsevő denevérek (Pteropodidae) kivételével a denevérek többsége magas frekvenciájú ultrahangokat bocsát ki és azok visszaverődését érzékelve, úgynevezett echolokációval tájékozódik. Ez a sajátos rendszer lehetővé teszi számunkra, hogy a fajokat akusztikusan vizsgáljuk anélkül, hogy az állatokat fizikailag be kellene fogni vagy felesleges stresszhatásnak tennénk ki őket. Az echolokációs hangok kulcsszerepet játszanak a térbeli tájékozódásban és a zsákmányszerzésben (Jones és Teeling 2006; Jones és Holderied 2007), miközben rendkívüli módon alkalmazkodnak az adott faj életmódjához és élőhelyi sajátosságaihoz (Jones és mtsai. 2000; Parsons és Jones 2000; Russo és Jones 2002; Pfalzer és Kusch 2003; Schnitzler és mtsai. 2003; Jones és Holderied 2007). Az akusztikus monitoring széles körben elterjedt módszerré vált, különösen a mérsékelt égövi területeken (Brigham és mtsai. 2004) és egyre nagyobb szerepet kap Délkelet-Ázsiában is, ahol azonban még számos hiányosság van a helyi denevérekkel kapcsolatos ismereteinkben (Furey és mtsai. 2009a; Phauk és mtsai. 2013; Voigt és Kingston 2016; Chakravarty és mtsai. 2020; López-Bosch és mtsai. 2021; McArthur és Khan 2021; Pham és mtsai. 2021; Rai és mtsai. 2021; Raman és Hughes 2021; Thong és mtsai. 2022a). Az ázsiai denevérek akusztikai jellemzése alapvető fontosságú a megbízható monitorozáshoz és a fajok vagy fajcsoportok azonosításához, azonban ehhez szükség van nyílt hozzáférésű, lokális akusztikai adatbázisokra. Mivel a denevérek hangjai nem csak fajok

között, hanem fajon belül is jelentős változatosságot mutatnak – többek között az ivar, kor, testméret, élőhely, földrajzi elhelyezkedés, repülési magasság és egyéb környezeti tényezők hatására (Barclay és mtsai. 1999; Jones és mtsai. 2000; O’Farrell és mtsai. 2000; Russo és Jones 2002; Schnitzler és mtsai. 2003; Sun és mtsai. 2013) – elengedhetetlen, hogy ezek az adatbázisok egy adott taxon különböző körülmények között rögzített hangfelvételeit tartalmazzák. Ennek következtében a fajsintű akusztikus azonosítás csak akkor lehet megbízható, ha jól dokumentált, nyílt hozzáférésű, regionális referenciaadatokra támaszkodik. Bár több kisebb tanulmány már vizsgálta a délkelet-ázsiai denevérfajok echológiai paramétereit, ritkák az átfogó munkák. A rejtőzködő vagy ritka fajok pedig gyakran hiányoznak ezekből a tanulmányokból, és maguk a hangelemzések is csak esetenként ismételhetők meg, mivel a hangfelvételek nem állnak rendelkezésre további vizsgálatokhoz.

Vietnám különösen gazdag denevérfajokban (Kruskop 2013), hiszen az eddigi felmérések alapján 129 fajt regisztráltak az ország területéről (nem publikált adat). Az elmúlt néhány évtized intenzív taxonómiai kutatásai során közel 40 fajt írtak le újként: vagy a tudomány számára eddig ismeretlenként, vagy Vietnám területén először dokumentált előfordulásként. Ezek között megtalálhatók például a *Kerivoula titania*, *Murina eleryi*, *Mu. beelzebub*, *Mu. walstoni*, *Mu. annamitica*, *Myotis ancricola*, *My. annamitica*, *My. annatessae*, *My. indochinensis*, *My. phanluongi*, *Hipposideros griffini* (Csorba és mtsai. 2007; Furey és mtsai. 2009b; Csorba 2011; Francis és Eger 2012; Thong és mtsai. 2012; Tu és mtsai. 2018). Borissenko és Kruskop (2003) munkája szolgáltatta az első adatokat a vietnámi denevérek echológiai hangjairól, míg az első célzott akusztikai vizsgálatot Furey és munkatársai (2009a) végezték el. Tanulmányukban az észak-vietnámi Kim Hy Természetvédelmi Területen előforduló 31 denevérfaj hangját jellemezték, és eredményeik alapján arra a következtetésre jutottak, hogy lehetséges a helyi denevérfajok hangalapú azonosítása. Azóta több tanulmány bővítette az ország denevérfaunájának akusztikai jellemzését (Thong és mtsai. 2011; Thong 2019; Fukui és mtsai. 2020; Pham és mtsai. 2021; Son és mtsai. 2021; Thong és mtsai. 2022a, 2022b, 2022c; Thong 2023a, 2023b; Győrössy és mtsai. 2024), de még mindig számos kérdés

vár megválaszolásra. Fontos azonban kiemelni, hogy az akusztikus adatok alapján a fajsintű határozás nem mindig lehetséges, ezért gyakran tágabb fajcsoportokat (például nemzetségeket) adunk meg az azonosítás során. Ez azonban így is értékes információ lehet a természetvédelmi döntéshozatal szempontjából, hiszen, ha egy adott nemzetségbe főként védett vagy veszélyeztetett fajok tartoznak, az önmagában elegendő érv lehet bizonyos védelmi intézkedések meghozatalához.

1.5 A rendszertan és a természetvédelem kapcsolata

A rendszertan és a természetvédelem szoros kapcsolatban áll egymással, mivel a természetvédelmi döntések alapját minden esetben a fajok pontos azonosítása és elterjedésük megbízható ismerete képezi. Egy taxon felismerése, újraértelmezése, rendszertani státuszának módosítása, elterjedési területének meghatározása vagy a populációi állapotának felmérése közvetlen hatással lehet annak természetvédelmi megítélésére, veszélyeztetettségi besorolására és a számára kidolgozott védelmi stratégiákra (Mace 2004). A taxonómiai bizonytalanság ezért nem csupán elméleti probléma, hanem gyakorlati következményekkel is járhat, különösen az olyan fajgazdag, de adathiányos régiókban, mint Délkelet-Ázsia.

A denevérek taxonómiája összetett és folyamatosan változó tudományterület, amely jelentős kihívásokkal jár, különösen a fajok és alfajok elkülönítésének kérdésében. Az új fajok leírása, az alfajok faji rangra emelése és a korábban különállónak vélt taxonok szinonimizálása folyamatosan alakítja a csoport filogenetikai és rendszertani hátterét. A klasszikus morfológiai alapú határozás sok esetben nehézségekbe ütközik, mivel számos denevérfaj morfológiailag rendkívül hasonló, vagy csupán finom bélyegekből különbözik egymástól. A kriptikus fajok jelenléte, valamint a populációsintű variabilitás tovább nehezíti a fajhatárok egyértelmű meghúzását. A friss gyűjtések és a múzeumi példányok revíziója alapvető fontosságú a taxonómiai problémák tisztázásában, különösen, ha típuspéldányokkal való összehasonlítás is lehetséges. Sok esetben azonban a régi leírások nem tartalmaznak elegendő információt, a típuspéldányok elvesztek, rossz állapotban vannak (törött koponya,

kifakult bunda), vagy nem hozzáférhető, ami megnehezíti az egyes taxonok pontos értelmezését (Tsang és mtsai. 2015).

A fajok pontos elkülönítése a biológiai sokféleség feltárásának és megőrzésének egyik alapvető feltétele, ugyanakkor a rendszertan egyik legösszetettebb és legvitatottabb kérdése. A „fajprobléma” különösen hangsúlyosan jelentkezik a denevérek esetében, ahol a nagy fajgazdagság, a morfológiai bélyegekben mutatkozó korlátozott változatosság, valamint a gyakran rejtett genetikai diverzitás együttesen nehezítik a taxonómiai értelmezést. A biológiai fajfogalom a reprodukív izolációt tekinti meghatározónak, amely azonban vadon élő populációk esetében gyakran nem vizsgálható közvetlenül. A filogenetikai fajfogalom ezzel szemben a leszármazási vonalak genetikai elkülönülésére helyezi a hangsúlyt, amely jól alkalmazható molekuláris adatok alapján, ugyanakkor érzékeny lehet a mintavétel térbeli lefedettségére és a vizsgált markerek tulajdonságaira (Baker és Bradley 2006; Hauser 2009). A morfológiai fajfogalom szintén széles körben alkalmazott, de önmagában gyakran nem elegendő a kriptikus fajok elkülönítésére.

A kriptikus fajok jelenléte a denevérek esetében széles körben dokumentált jelenség, különösen a trópusi régiókban, ahol az evolúciós diverzifikáció gyakran gyors, míg a morfológiai változás mértéke csekély. Számos esetben genetikai vizsgálatok tártak fel olyan, egymástól jól elkülönülő leszármazási vonalakat, amelyek korábban egyetlen fajként voltak kezelve (Csorba és mtsai. 2011; Kuo és mtsai. 2017; Tu és mtsai. 2018; Kusuminda és mtsai. 2022; Novaes és mtsai. 2023). Ezek felismerése alapvetően módosíthatja a fajsámra, elterjedési területekre és veszélyeztetettségre vonatkozó ismereteinket, és közvetlen természetvédelmi következményekkel járhat. Az alfajok rendszertani státusza szintén vitatott, mivel az eltérések gyakran vezethetők vissza populációsintű variabilitásra. Sokszor szubjektív döntés kérdése az, hogy egy forma külön faji vagy csupán alfaji szintre kerül besorolásra (Zachos 2018). A taxonómiai értelmezést tovább bonyolítja a hibridizáció jelensége is, amely nem ritka közeli rokonságban álló denevérfajok között (Mao és mtsai. 2013; Kruskop és Artyushin 2021). A génáramlás következtében létrejövő átmeneti vagy mozaikos genetikai mintázatok tovább nehezítik a fajhatárok egyértelmű

meghúzását, különösen akkor, ha a vizsgálatok kizárólag mitokondriális markerekre támaszkodnak. Ilyen esetekben a mitokondriális és a nukleáris DNS eltérő evolúciós dinamikája eltérő taxonómiai következtetésekhez vezethet (Hassanin és mtsai. 2017).

Ezek a jelenségek együtt alkotják a taxonómia úgynevezett „szürke zónáját”, ahol sem a morfológiai, sem a genetikai adatok nem szolgáltatnak önmagukban egyértelmű választ arra a kérdésre, hogy adott populációkat külön fajként vagy egyetlen taxon részeként érdemes-e kezelni. Ilyen esetekben az egyértelmű döntések meghozatala csak többféle adat együttes értékelésével, vagyis integrált taxonómiai megközelítések alkalmazásával, illetve kritikus adatértékeléssel lehetséges (Solari és mtsai. 2019).

1.6 Expedíciós kutatások és integrált taxonómia szerepe Délkelet-Ázsiában

A célzott expedíciók kiemelt szerepet játszanak az elterjedési mintázatok pontosításában és a taxonómiai kérdések tisztázásában, hiszen számos, korábban nem dokumentált vagy félrehatározott faj csak ilyen módon kerülhet elő. A magyar kutatók évtizedek óta meghatározó szerepet töltenek be Délkelet-Ázsia denevéreinek kutatásában a helyi szakemberek mellett, azonban a képzett taxonómusok hiánya nagymértékben akadályozza az átfogó revíziók elvégzését. A trópusi régiók rendkívüli fajgazdagsága és az egymáshoz nagyon hasonló, gyakran kriptikus fajok azonosítása olyan speciális szakértelmet igényel, amelyet sok esetben még a genetikai módszerek sem képesek teljes mértékben kiváltani (Tsang és mtsai. 2015). Ha nem tudjuk pontosan elkülöníteni az egyes taxonokat, az jelentősen befolyásolhatja vizsgálataink eredményeit és akár téves következtetésekhez is vezethet.

A modern taxonómiai vizsgálatokban egyre nagyobb szerepet kap a morfológiai, akusztikai és genetikai (mitokondriális és/vagy nukleáris DNS) adatok integrált alkalmazása. Mivel egyetlen módszer önmagában gyakran nem elegendő a pontos meghatározáshoz, a különböző forrásokból származó adatok együttes értékelése – beleértve az ökológiai sajátosságokat is – biztosítja a legmegbízhatóbb eredményeket (Will és mtsai. 2005; Mayer és mtsai. 2007). A filogenetikai elemzés különösen nagy segítséget nyújt az újonnan gyűjtött minták

rendszerinti besorolásában, amely mára a taxonómiai kutatások alapvető eszközévé vált. Az elmúlt két évtizedben jelentős fejlődésen ment keresztül a „Barcoding of Life” projekt, amely a citokróm c-oxidáz I (*COI*) gén bázisrendje alapján tipizálja az élőlényeket (Blaxter 2004; Hebert és Gregory 2005). Ez az eljárás (bárkódolás) nemcsak az új taxonok felismerését segíti elő, hanem lehetővé teszi a morfológiailag nehezen elkülöníthető fajok DNS szekvencia alapján történő pontos azonosítását is, azonban önmagában nem minden esetben alkalmas a taxonómiai kérdések végleges eldöntésére. A projekt számos régió denevérfaunáját érintette, többek között Délkelet-Ázsiát (Francis és mtsai. 2010) és az újvilági trópusokat (Clare és mtsai. 2007) is.

Az integrált taxonómia szemlélet alkalmazása nemcsak a fajok pontosabb elkülönítését teszi lehetővé, hanem hozzájárul az elterjedési területek újraértelmezéséhez, a rejtett diverzitás feltárásához és a természetvédelmi prioritások megalapozásához is. Különösen a fajgazdag, de taxonómiailag még hiányosan feltárt trópusi régiókban ez a megközelítés kulcsfontosságú a denevérek sokféleségének megértéséhez.

1.7 Az értekezés főbb célkitűzései

Az értekezés keretében bemutatott tanulmányok közül négynek fő célkitűzése a délkelet-ázsiai denevérek egyes csoportjainak bioakusztikai és/vagy taxonómiai revíziója, elterjedési területeik pontosítása és ökológiai sajátosságaik jellemzése volt. Kiemelt figyelmet fordítottunk a fajok és alfajok közötti morfológiai és genetikai eltérések feltárására is. A taxonómiai kutatások során szem előtt tartottuk az integratív megközelítést, vagyis a morfológiai, genetikai, bioakusztikai és ökológiai adatok együttes felhasználását, annak érdekében, hogy minél pontosabb és megbízhatóbb rendszerinti következtetéseket vonhassunk le. Az első tanulmány ezekhez a kutatási irányokhoz kapcsolódva egy nyílt hozzáférésű denevérhang-adatbázis koncepcióját és felépítését mutatja be. Az ilyen típusú repozitóriumok jelentősége abban rejlik, hogy a referenciahangok segítik a taxonómiai határozást és a bioakusztikai vizsgálatok pontosságát.

Ezen túlmenően a kutatások célja volt a vizsgált taxonok földrajzi elterjedésének és élőhely-preferenciáinak pontosítása, ami hozzájárulhat a fajok

védelmi helyzetének jobb megértéséhez és a természetvédelmi stratégiák hatékonyabb kidolgozásához. A populációk közötti genetikai eltérések feltárása nemcsak a fajhatárok értékelésében játszik szerepet, hanem evolúciós és biogeográfiai folyamatok megértéséhez is hozzájárul. Az egyes tanulmányok célkitűzései ezen általános célok mentén kerültek meghatározásra, az adott vizsgálati terület és kutatási kérdés sajátosságainak figyelembevételével.

1.7.1 Első tanulmány – ChiroVox: a denevérhangok nyilvános adatbázisa

Az akusztikai módszerek nagy előnye, hogy zavarás nélkül rengeteg adat gyűjthető a denevérekről és az automata detektorok akár több napra vagy hónapra is kihelyezhetők egy adott mintavételi helyre. Emellett több készülék párhuzamosan is használható nagyobb területeken, lehetővé téve például az élőhely-összehasonlító vizsgálatokat (pl. Frick 2013, Gibb és mtsai. 2019). A fajok pontos azonosítása ugyanakkor kihívást jelent, mivel sok faj echológiai hangja hasonló, és a hangparaméterek egyedenként és földrajzilag is változhatnak (Russo és Voigt 2016; Rydell és mtsai. 2017; Goerlitz 2018; Russo és mtsai. 2018). Ezek miatt szükség van a nagy, nyílt hozzáférésű adatbázisokra, amelyek információt nyújtanak a fajok közötti és a fajon belüli echológiai variabilitásról, különösen a magas diverzitású trópusi területeken.

Az elmúlt években egyre több tanulmány foglalkozott a trópusi denevérek hangtani sajátosságainak jellemzésével (pl. Hughes és mtsai. 2011; Phauk és mtsai. 2013; Zamora-Gutierrez és mtsai. 2016; Hackett és mtsai. 2017; Monadjem és mtsai. 2017; Raman és Hughes 2021; López-Bosch és mtsai. 2021; McArthur és Khan 2021), azonban az eltérő terminológia és az akusztikai adatok közzétételének különböző módjai megnehezítik az összehasonlítást. Ezzel szemben, a referencia hangfelvételekhez való szabad hozzáférés jelentősen javítja a fajok azonosításának hatékonyságát és megbízhatóságát, mivel lehetőséget biztosít arra, hogy a kutató közvetlenül, ugyanabban a szoftverben összehasonlítsa az ismeretlen egyedtől származó hangfelvételt az adatbázisban található, hozzá legközelebbi élőhelyről származó referenciahangokkal. Az ilyen típusú hangkönyvtárak létrehozásának szükségességét már régóta hangsúlyozzák (Karine és Kalko 2001), és bár több adatbázis már létezik (pl. Collen 2012;

Zamora-Gutierrez és mtsai. 2020), ezek többsége nem nyilvános, nem fed le nagy geográfiai régiókat vagy nem frissül rendszeresen.

Felismervén a szükségességét egy átfogó, rendszeresen karbantartott és folyamatosan frissülő denevérhang adatbázisnak, létrehoztuk a ChiroVox adatbázist, amelynek célja, hogy egy szabadon elérhető referencia denevérhang-gyűjteményként működjön, földrajzi és taxonómiai korlátozások nélkül. Az adatbázis lehetőséget biztosít a denevérhangok tárolására és összehasonlítására, továbbá célunk volt, hogy csak biztosan meghatározott (szükség esetén genetikailag alátámasztott) fajoktól származó hangok kerüljenek fel, így garantálva a referenciahangok hitelességét.

1.7.2 Második tanulmány – A vietnámi denevérfauna akusztikus leírása

Az akusztikai monitoring megbízható és standardizált módszert biztosít a denevérek gyors felmérésére, azonban hatékonysága nagymértékben függ a helyi (országos vagy tartományi szintű) referenciahang-gyűjtemények meglététől. Emiatt elengedhetetlen, hogy a világ különböző térségeiből származó akusztikai kutatások szélesebb körben elérhetővé váljanak. Bár számos tanulmány foglalkozott már a délkelet-ázsiai, ezen belül is a vietnámi denevérfajok echológiai hangjaival (Borissenko és Kruskop 2003; Furey és mtsai. 2009a; Thong és mtsai. 2011; Fukui és mtsai. 2020; Pham és mtsai. 2021, Son és mtsai. 2021; Thong és mtsai. 2022a, 2022b, 2022c; Thong 2023a, 2023b), az összehasonlító kutatások száma még mindig alacsony, és ezek jellemzően egy adott barlangra, városi területre vagy egy természetvédelmi területre korlátozódnak. A rejtett vagy ritka fajok gyakran kimaradnak ezekből a vizsgálatokból, ráadásul a felvételek többsége nem hozzáférhető további kutatásokhoz, ami megnehezíti a hangelemzések megismételhetőségét.

Kutatásunk célja a vietnámi denevérek akusztikai sajátosságainak összefoglaló és részletes leírása volt, ezzel támogatva a szélesebb körű délkelet-ázsiai kutatásokat és a denevérek védelmére irányuló természetvédelmi erőfeszítéseket. További célunk volt az is, hogy ingyenesen elérhető hangelemző szoftvert alkalmazzunk az ismételhetőség biztosítása érdekében, valamint, hogy az összes elemzett hangfájlt feltöltsük a ChiroVox adatbázisba, lehetővé téve az

összehasonlító vizsgálatokat és az ismeretlen egyedektől származó hangok pontosabb azonosítását.

1.7.3 Harmadik tanulmány – A *Murina walstoni* (Chiroptera: Vespertilionidae) első előfordulása Délkelet-Ázsián kívül

A denevérek alkotják Nepál legfajgazdagabb emlőscsoportját. Az ország területéről eddig 55 faj jelenlétét dokumentálták, amelyek az alföldi síkvidéki területektől egészen a Himalája térségéig előfordulnak (Dahal és mtsai. 2024b). A legnagyobb fajszerű család a simaorrú-denevérek családja, mely jelenleg 32 fajt foglal magába. Ezen belül a *Murina* (csövesorrú-denevérek) nemzetség is képviselteti magát: 2020 előtt négy fajt írtak le ebből a csoportból az országban (Bates és Harrison 1997; Acharya és mtsai. 2010; Thapa 2014). Nepál területének jelentős része, beleértve nyolc védett területet is, denevérfaunisztikai szempontból még mindig kevésbé kutatott, így a további vizsgálatok mind országos, mind globális szinten új fajok felfedezéséhez vezethetnek (Acharya és Ruedas 2007; Thapa és mtsai. 2021; Dahal és mtsai. 2024a, 2024b). Az elmúlt évtizedben jelentősen intenzívebbé vált a denevérek kutatása, és az utóbbi hat évben négy faunára új fajt sikerült azonosítani az ország különböző régióiból (Sharma és mtsai. 2019, 2021; Dahal és mtsai. 2022a; 2022b).

Kutatásunk célja a nepáli denevérfauna alaposabb megismerése volt, különös tekintettel egy korábban még nem dokumentált faj előfordulására. A vizsgálat során egy csövesorrú-denevért fogtak be a helyi szakemberek, amely feltehetően a *Murina walstoni* (Walston csövesorrú-denevér) fajhoz tartozik. Morfológiai bélyegei és mitokondriális DNS-alapú vizsgálata alapján célunk volt a fajazonosság megerősítése. Ezzel egyúttal hozzájárulhattunk az elterjedési terület pontosításához is, hiszen ennek a fajnak ezidáig nem volt adata Dél-Ázsiából.

1.7.4 Negyedik tanulmány – A *Lyroderma lyra* (Chiroptera: Megadermatidae) alfajainak taxonómiai revíziója és elterjedésük újraértékelése

A *Lyroderma lyra* a Megadermatidae (álvámpírok) család hat jelenleg ismert fajának egyike, amelynek két alfaját különítették el: a névadó *L. lyra lyra* alfaj főként Dél-Ázsiában fordul elő, míg a *L. lyra sinense* Dél-Kínában és Délkelet-Ázsiában található meg (Soisook és mtsai. 2015; Wilson és Mittermeier 2019; Singh és Sharma 2023), azonban még nem tisztázott a két alfaj elterjedésének pontos földrajzi határa. Korábbi vizsgálatok egyértelmű morfológiai különbségeket mutattak ki a két alfaj között (Csorba és Topál 1994), viszont ezek molekuláris módszerekkel történő alátámasztása eddig nem történt meg.

Kutatásunk célja a két alfaj taxonómiai státuszának felülvizsgálata volt integratív taxonómiai megközelítés alkalmazásával. Ennek érdekében részletes morfológiai elemzéseket és mitokondriális DNS-szekvencia vizsgálatokat végeztünk, a lehető legtöbb egyedet és mintavételi helyet bevonva, hogy tisztázzuk, indokolt-e a két alfaj faji rangra emelése.

1.7.5 Ötödik tanulmány – A taxonómia „szürke zónája” – a *Myotis sicarius* (Chiroptera: Vespertilionidae) példája

A délkelet-ázsiai denevérek szisztematikai feltárása során 2014-ben sikerült befogni egy egérfülű-denevér példányt egy vietnámi természetvédelmi területen, a laoszi határ közelében. Az egyed a *Myotis sicarius* fajhoz lehetett sorolni a morfológiai bélyegek alapján, amely fajt korábban csupán néhány előfordulási adat alapján ismertek, elsősorban Nepál és India hegyvidéki területeiről (Bates és Harrison 1997; Srinivasulu és Srinivasulu 2019). Mivel jelentős biogeográfiai akadályok nehezítik a faj terjedését, és a két ismert populáció között több, mint 1700 km távolság van, ez felveti a génáramlás korlátozottságának lehetőségét, ezért mindenképpen további vizsgálatokra volt szükség ennek megerősítésére (Slatkin 1985; Avise 2000; Castella és mtsai. 2008).

Kutatásunk egyik fő célja ennek a Vietnámban gyűjtött *Myotis sicarius* példánynak a morfológiai és genetikai vizsgálata volt, mitokondriális és nukleáris DNS-markerek használatával. Ezzel egyrészt szeretnénk volna megerősíteni a morfológiai bélyegek alapján történt fajazonosítást, másrészt feltárni a vietnámi példány és az eddig ismert, India és Nepál területéről leírt populációk közötti filogenetikai kapcsolatot.

A *Myotis* nemzetségre jellemző a kriptikus és pszeudokriptikus fajok előfordulása, valamint a morfológiai és molekuláris filogenetikai eredmények közötti eltérés, ezért elengedhetetlen az integratív taxonómiai megközelítés alkalmazása (Ruedi és mtsai. 2015, 2021; Novaes és mtsai. 2022; Kruskop és mtsai. 2023). Mivel a *M. sicarius* morfológiai hasonlóságot mutat a *montivagus*-komplex több fajával, különösen a *M. indochinensis* és a *M. annectans* taxonokkal (Son és mtsai. 2013), kutatásunk másik célja ezek morfológiai és genetikai eltéréseinek vizsgálata volt. Ezzel szemben azonban egy korábbi filogenetikai elemzés (Ruedi és mtsai. 2013) szerint a *M. sicarius* nem a *montivagus*-komplex tagjaival, hanem a *M. frater*, *M. bechsteinii* és *M. daubentonii* fajokkal alkot közös kládot, ami ellentmond a morfológiai hasonlóságok alapján feltételezett rokonsági viszonyoknak. Ezen túlmenően, a *Myotis annectans* intraspecifikus variabilitása, különösen a fogképlet eltérései (Topál 1970), további taxonómiai kérdéseket vetnek fel, amelyeket új nepáli és vietnámi minták vizsgálatával kívántunk tisztázni.

2 ANYAG ÉS MÓDSZER

2.1 Első tanulmány – ChiroVox: a denevéhangok nyilvános adatbázisa

A ChiroVox egy nyilvánosan hozzáférhető adatbázisként jött létre, amely denevérek echolokációs és szociális hangfelvételeit tartalmazza. Az adatgyűjtés három fő forrásból történt: (1) a Southeast Asian Bat Conservation Research Unit (SEABCRU) Biodiversity Information Fund for Asia (BIFA) adatmobilizációs projektjéből, (2) a Magyar Természettudományi Múzeum (MTM) gyűjteményéből, valamint (3) egyéni kutatói hozzájárulásokból. Minden beküldött hangfelvétel keresztülment egy egységes minőségellenőrzési

folyamaton, az adatok pontosságának biztosítása érdekében. A denevérek taxonómiai besorolását szakértők végezték, elsősorban Wilson és Mittermeier (2019), valamint szükség szerint Simmons és Cirranello (2020) taxonómiai rendszerét alkalmazva. Az egyes fajok azonosításának bizonyosságát egy 1-től 5-ig terjedő skálán értékeltük, ahol az 5-ös érték jelentette a legnagyobb bizonyosságot (pl. morfológiai vagy genetikai vizsgálat alapján). A szükséges genetikai vizsgálatokat (amennyiben rendelkezésünkre álltak szövetminták) a MTM Molekuláris Taxonómiai Laboratóriumában végeztük. A fajazonosításhoz bárkódolást használtunk, vagyis a denevérek mitokondriális genomjának a *COI* génjének szekvenciáját határoztuk meg.

A metaadatok a Darwin Core szabvány szerint kerültek formázásra az adatok globális biodiverzitási adatbázisokkal való kompatibilitása érdekében. Minden felvétel egyedi azonosítót (UID) kapott, mely szükség esetén összekapcsolható olyan külső adatbázisokkal, mint a Global Biodiversity Information Facility (GBIF), a National Center for Biotechnology Information (NCBI) GenBank és a Barcode of Life Data System (BOLD). A legfontosabb metaadatok közé tartozott a denevérfaj neve, a hang típusa, a rögzítési módszer, a felvételi eszköz specifikációi és a földrajzi koordináták.

A felvételek és a hozzájuk kapcsolódó metaadatok egy strukturált SQL adatbázisban tárolódnak, amelyet dedikált webserveren helyeztünk el. A weboldal újabb verzióját az OpenBioMaps platformon alapulva HTML, CSS és PHP használatával fejlesztettük, lehetővé téve a felvételek böngészését, keresését és letöltését a felhasználók számára. Az adatokat fajok, földrajzi régiók és hozzájárulók (felvételt készítő) szerint kategorizáltuk, ezzel biztosítva az egyszerű hozzáférhetőséget és használhatóságot.

A hangfelvételek kétféle hozzáférési szint szerint érhetők el: (1) nyílt hozzáférésű felvételek, amelyek szabadon letölthetők Creative Commons licenc alatt, valamint (2) engedélyhez kötött felvételek, amelyekhez a metaadatok nyilvánosan elérhetők, de a letöltéshez az adatközlő engedélye szükséges. A felvételek kereskedelmi célú felhasználása korlátozott, hacsak a hozzájáruló kutató nem ad rá külön engedélyt.

2.2 Második tanulmány – A vietnámi denevérfauna akusztikus leírása

A vietnámi denevérek hangjainak minél alaposabb feltárása érdekében 2006 és 2023 között rögzített, Vietnám szinte teljes területéről, összesen 30 tartományból származó hangokat használtunk fel vizsgálatunkhoz. Magyar kutatók mellett helyi partnerek is részt vettek a terepi munkákban és a hangfelvételek készítésében. A denevérek befogásához függőnyhálót és/vagy húrscapdát használtunk, majd az állatokat szövetsákokban tartottuk a további vizsgálatokig. Ha a körülmények lehetővé tették, a lombkorona szintjébe is igyekeztünk hálókat kihelyezni. A befogott példányokat előzetesen meghatároztuk morfológiai jellegek alapján. A következő biotikai adatokat rögzítettük: nem, kor, alkarhossz, testtömeg. Amennyiben a példányt nem lehetett egyértelműen meghatározni, DNS bárkódolást és referencia-példányokkal történő összehasonlító morfológiai vizsgálatot alkalmaztunk. A bárkódolást a MTM Molekuláris Taxonómiai Laboratóriumában végeztük.

A denevérek hangjait különböző körülmények között rögzítettük: kézben, repsátorban, kézből elengedve vagy szabadon repülve. A repsátras felvételeknél megkülönböztettük a nyugalmi állapotban és repülés közben kibocsátott hangokat. A hangfelvételek rögzítéséhez különböző típusú detektorokat használtunk, mivel a mintavételezés hosszú időszakot ölelt fel, a technológia folyamatosan fejlődött és a választás attól is függött, hogy az adott kutatónak milyen eszköz állt rendelkezésére. Néhány régebbi felvétel a D240x (Pettersson Elektronik AB) vagy az Echo Meter Touch 1 (Wildlife Acoustics) eszközzel készült 256 kHz-es mintavételi frekvenciával (amely legfeljebb 128 kHz-ig rögzített), ezért az ezekkel az eszközökkel felvett, magas frekvenciájú hangokat kibocsátó fajok (pl. *Kerivoulinae*) adatait nem minden esetben tudtuk felhasználni. A legtöbb hangfelvétel azonban a D980, D1000x, M500 (Pettersson Elektronik AB), SM4BAT-FS (Wildlife Acoustics) detektorokkal és a PCTape rendszerrel (Tübingeni Egyetem) készült. A mintavételi frekvenciákat minden rögzítő eszköznél a lehető legmagasabbra állítottuk (legfeljebb 500 kHz-ig). Egyes esetekben ugyanattól az egyedtől több felvételt is készítettünk a legjobb minőség elérése érdekében.

A hangok elemzéséhez és méréséhez a nyílt hozzáférésű Sonic Visualiser (4.5.2.) szoftvert használtuk (Cannam és mtsai. 2010). Az adataink összehasonlíthatóságának érdekében standardizált módszereket alkalmaztunk. A spektrogramoknál a következő beállításokat használtuk: 512-es FFT (Fast Fourier Transformation) méret, 93,75%-os átfedés és Hann-ablak. Minden egyedi hangfelvételtől három egymást követő impulzust mértünk le. Ezeket a "tripletteket" a legjobb jel-zaj arányú (legalább 20 dB-lel a háttérzaj fölötti) szakaszokból választottuk ki. A szakirodalomban leggyakrabban használt, akár fajazonosításra is alkalmas paramétereket mértük le (Kingston és mtsai. 1999; Jones és mtsai. 2000; Papadatou és mtsai. 2008; Hughes és mtsai. 2011; Phauk és mtsai. 2013; Barataud 2015; Hackett és mtsai. 2017; Görföl és mtsai. 2020; López-Bosch és mtsai. 2021; Pham és mtsai. 2021; Zamora-Gutierrez és mtsai. 2021), mely általában nyolc paramétert jelentett, a hang típusától függően: maximális energiájú frekvencia (F_{maxE} , kHz), kezdő frekvencia (SF, kHz), záró frekvencia (EF, kHz), legmagasabb frekvencia (HF, kHz), legalacsonyabb frekvencia (LF, kHz), sáv szélesség (BW, kHz), impulzus időtartama (D, ms), impulzusok közötti idő (IPI, ms). Az SF és EF értékeket vizuálisan határoztuk meg. Az időparamétereket (D és IPI) oszcillogramokból, az SF, EF, HF és LF értékeket szonogramokból, míg a BW és az F_{maxE} értékeket teljesítményspektrumokból nyertük ki.

A különböző hangtípusokhoz további jellemző paramétereket is mértünk. Például az FM-CF-FM (frekvenciamodulált - konstans frekvencia - frekvenciamodulált) és FM-QCF (frekvenciamodulált - kvázi konstans frekvencia) hangok esetében rögzítettük a CF és QCF komponensek időtartamát (DCF, DQCF, ms), valamint frekvenciáját (FCF, FQCF, kHz). A harmonikusok (az adott impulzus különböző, n-szeres frekvenciájú változatai) számát és a mért harmonikusokat is rögzítettük. Amennyiben több harmonikus esetében is lehetőség volt a mérésre, azokat is elemeztük, kivéve a Rhinolophidae, Hipposideridae (levélorrú-denevérek), Emballonuridae (szabadfarkú-denevérek) és Megadermatidae családok esetében, ahol mindig a második harmonikus tartalmazta a hang maximális energiáját. Azoknál a denevéreknél, amelyek széles frekvenciasávot átfogó hangokat adnak ki (például a *Myotis* fajok), ha az F_{maxE}

nem volt egyértelmű, a kurzort a spektrum közepére helyeztük. A paraméterek átlagát és szórását minden faj esetében kiszámoltuk. Az összes felvétel és a hozzájuk tartozó metaadatok elérhetők a ChiroVox adatbázisban (www.chirovox.org) (Görföl és mtsai. 2022).

2.3 Harmadik tanulmány – A *Murina walstoni* (Chiroptera: Vespertilionidae) első előfordulása Délkelet-Ázsián kívül

Nepál denevérfaunája feltárásának érdekében a helyi kutatók rendszeres terepi mintavételeket végeznek az ország különböző régióiban. 2020 áprilisában a Tunibote településtől 2 km-re lévő erdős térségben végeztek mintavételezéseket. A felmérés során függönyhálót és húrcsapdát használtak. A befogott egyedek között volt egy csövesorrú-denevér példány, melynek terepen történő azonosítása nem volt lehetséges, ezért múzeumi gyűjteménybe került bizonyító példányként. A mintát a Tribhuvan Egyetem Zoológiai Tanszékének Múzeumában (CDZ) helyezték el. Az egyed külső, koponya- és fogazati méreteit digitális tolómérővel, 0,01 mm pontossággal rögzítettük.

A példányból mellizomszövetet vettünk, melyet etanolban konzerváltunk. A minta bárkódolása során kapott *COI* szekvenciát feltöltöttük az NCBI GenBank adatbázisába (PQ060030 azonosító), majd összehasonlítottuk az NCBI-ből letölthető rokon szekvenciákkal.

A DNS szekvenciák illesztését és a genetikai távolságok számítását a MEGA11 szoftverrel végeztük (Tamura és mtsai. 2021). Az evolúciós eltérések becsléséhez a Kimura 2-paraméteres modellt alkalmaztuk (Kimura 1980), ahol a pozíciók közötti variációt gamma-eloszlás modellezte. A filogenetikai fát IQ-TREE programmal (Minh és mtsai. 2020) állítottuk elő Maximum Likelihood (ML) módszerrel, a legjobb illeszkedési modellként a HKY+G+I (Hasegawa-Kishino-Yano + Gamma distributed With Invariant Sites) modellt alkalmazva, 1000 bootstrap ismétléssel.

2.4 Negyedik tanulmány – A *Lyroderma lyra* (Chiroptera: Megadermatidae) alfajainak taxonómiai revíziója és elterjedésük újraértékelése

A kutatás során 71 *L. lyra* és 11 *Megaderma spasma* példányt használtunk a morfológiai összehasonlításhoz, valamint részben a többváltozós statisztikai elemzésekhez. A *M. spasma* a Megadermatidae család egy másik gyakori faja, mely szintén széles körben elterjedt és szimpatrikusan fordul elő a *L. lyra*-val. A vizsgált példányok különböző múzeumi gyűjteményekből származtak, többek között Kínából, Magyarországról, az Egyesült Királyságból, Thaiföldről, Szlovéniából, Malajziából és Indiából.

A morfológiai elemzéshez kizárólag felnőtt példányokat használtunk, mely során egy külső (alkarhossz) és 13 koponya- és fogazati paramétert (Bates és Harrison 1997) vizsgáltunk. A külső bélyegeket a terepen rögzítettük, a belső koponya- és fogazati bélyegeket a preparálás után, digitális tolómérővel, mikroszkóp alatt mértük, 0,01 mm pontossággal. Emellett a hím példányok péniszcsont (baculum) preparálását és konzerválását is elvégeztük Friley (1947) módszere alapján. A péniszcsont morfológiai változatosságát közvetlen szelekció formálja, mivel fontos szerepet játszik a párzás során (Stockley 2012; Rakotondramanana és Goodman 2017). A felnőtt egyedek baculumának teljes hossza és formája határozóbélyegként használható a fajok elkülönítésére (Thomas 1915; Douangboubpha és mtsai. 2010; Vercillo és Ragni 2011; Soisook és mtsai. 2015; Srinivasulu és mtsai. 2020; Latorre 2023). A Megadermatidae család nemzetségei között jelentős baculum-morfológiai eltérések figyelhetők meg, ami alátámasztja, hogy ezek a bélyegek fontos szerepet játszanak a család rendszerezésében (Soisook és mtsai. 2015). A baculumot lerajzoltuk, és digitális tolómérővel szintén lemértük mikroszkóp alatt. A nemek közötti különbségek vizsgálatára független mintás t-próbát és Mann-Whitney U-tesztet alkalmaztunk.

A többváltozós statisztikai elemzésekhez 58 példány adatait használtuk fel, amelyeken főkomponens-analízist (PCA) és lineáris diszkriminancia-analízist (LDA) végeztünk. Az adatok homogenitásának biztosítása érdekében

logaritmikus transzformációt alkalmaztunk. Az elemzéseket az R 4.3.1. (R Core Team, 2024) statisztikai szoftver segítségével végeztük.

A genetikai vizsgálatok során a mitokondriális *COI* és *cytb* (citokrómb) szekvenciákat elemeztük, melyeket különböző múzeumi példányok szövetmintáiból nyertünk ki. Az újonnan kapott szekvenciákat az NCBI GenBank adatbázisba töltöttük fel PQ615380–PQ615394 és PQ619736–PQ619752 azonosítókon, majd a szekvenciák összehasonlítását további referencia szekvenciák felhasználásával a MEGA7 szoftverben (Kumar és mtsai. 2016) végeztük. Ennek során 43 *COI* és 14 *cytb* szekvenciát használtunk fel. A leszármazási kapcsolatok értékelésére ML filogenetikai elemzést alkalmaztunk, 1000 bootstrap ismétléssel. A genetikai távolságok számítását szintén a MEGA7 szoftverrel végeztük.

2.5 Ötödik tanulmány – A taxonómia „szürke zónája” – a *Myotis sicarius* (Chiroptera: Vespertilionidae) példája

A kutatás során egy 2014-ben, Vietnámban befogott kérdéses *Myotis* egyedét vizsgáltunk, illetve három új, 2016-ban, Nepálban befogott *M. sicarius* egyedét is bevontunk a vizsgálatokba. A vietnámi denevérből bizonyító példány is rendelkezésünkre állt, míg a három nepáli példány külső morfológiai vizsgálatok és szövetminta-vétel után elengedésre került.

A morfológiai elemzéshez a nepáli példány esetében külső (alkar), a vietnámi példány esetében pedig a külső és a koponya-fogazati méreteit is rögzítettük, digitális tolómérő segítségével, 0,1 és 0,01 mm pontossággal. Csak felnőtt egyedeket vizsgáltunk, amit az ujjpercek csontosodása alapján állapítottunk meg. A kapott méreteket összevetettük a faj típuspéldányával, valamint más, biztosan határozott nepáli példányokkal. Emellett, összehasonlító anyagként több, morfológiailag hasonló *Myotis* fajt is bevontunk vizsgálatainkba, kiemelten a morfológiailag hasonló *montivagus*-komplex tagjait (*M. annectans*, *M. indochinensis*). Az adatok feldolgozásához az R 4.2.1. (R Core Team, 2018) szoftvercsomagot használtuk.

A legtöbb ázsiai *Myotis* faj genetikai szekvenciája elérhető a GenBank adatbázisban, azonban ezek között inkonzisztenciák tapasztalhatóak,

valószínűleg a példányok félrehatározásának következtében. Annak érdekében, hogy minél pontosabb filogenetikai adatokat kapjunk, két mitokondriális (*COI* és *cytb*) és egy nukleáris (*Rag2*) markert szekvenáltunk meg példányainkból. Elemzéseink második szakaszában három további nukleáris gén (*THY* - Thyrotropin, *PRKCI* - Protein kináz C Iota, *ABHD11* - Abhidroláz domént tartalmazó fehérje 11) szekvenálását is elvégeztük annak érdekében, hogy megerősítsük a mitokondriális és *Rag2* alapú filogenetikai eredményeket. A laboratóriumi munkát a vietnámi minta esetében az MTM Molekuláris Taxonómiai Laboratóriumában, a nepáli minták esetében a Center for Molecular Dynamics Nepal laboratóriumában végeztük. A szekvenálást a Macrogen Europe, Maastricht (Hollandia) végezte. A kapott szekvenciákat feltöltöttük az NCBI GenBank adatbázisába (OR413179, OR413180, OR413539 - OR413554 azonosítók alatt), majd összehasonlítottuk ezeket az adatbázisból letölthető hasonló szekvenciákkal. A *COI*, *cytb* és *Rag2* szekvenciákat más *Myotis* fajokkal, valamint néhány kulcsoportként használt nemzetséggel (*Kerivoula*, *Murina*, *Harpiocephalus*) együtt illesztettük (Ruedi és Mayer 2001; Kawai és mtsai. 2003; Stadelmann és mtsai. 2004a, 2004b; Jones és mtsai. 2006; Lack és mtsai. 2010; Ruedi és mtsai. 2012, 2013; Wang és mtsai. 2017) a MAFFT v.7.505 programmal (Katoh és Standley 2013). Külön filogenetikai fákat készítettünk a három génre a Bayesi inferencia módszerrel, MrBayes v.3.2.7a programmal (Ronquist és Huelsenbeck 2003), 10 millió generációig futtatva, minden ezredik generációt mintázva. A modell paramétereit a MrModeltest2 v. 2.4 programmal határoztuk meg (Nylander 2004). A fákat iTOL v.3 segítségével jelenítettük meg (Letunic és Bork 2016). A páronkénti genetikai távolságokat Kimura 2-paraméteres modell (Kimura 1980) alapján számítottuk ki a MEGAX v.10.2.6 szoftverrel (Kumar és mtsai. 2018).

3 EREDMÉNYEK

3.1 Első tanulmány – ChiroVox: a denevérhangok nyilvános adatbázisa

A ChiroVox 2022-es indulása óta a világ legnagyobb nyílt hozzáférésű adatbázisává nőtte ki magát, amely denevérek echolokációs és szociális hangjait gyűjti össze globális léptékben. Az adatbázis jelenleg több, mint 250 fajtól származó mintegy 5800 hangfelvételt tartalmaz, 16 országot és négy kontinenst (Európa, Amerika, Ázsia, Afrika) lefedve. A hangfelvételek készítéséhez több, mint 50 kutató járult már hozzá. Minden felvételhez részletes metaadatok és UID tartozik, ami biztosítja az akusztikai elemzések és tudományos publikációk reprodukálhatóságát.

2024 végén elkészítettük a ChiroVox második verzióját (jelenleg teszt fázisban van), amely számos jelentős fejlesztést tartalmaz, hogy még jobban kiszolgálja a kutató közösség igényeit. Az új felhasználó-kezelési rendszer lehetővé teszi a regisztrált felhasználók számára, hogy nyomon kövessék saját hozzájárulásait, nagy adatállományokat töltsenek fel hatékonyan, valamint egyedileg szabályozzák felvételeik hozzáférhetőségét. A kibővített metainformációs lehetőségek révén a platform már különféle elemzési célokra is alkalmas, beleértve például az automata fajhatározó szoftverek fejlesztését. Újdonságként tömeges letöltési funkció is elérhető, amely jelentősen lerövidíti az adatok eléréséhez szükséges időt, valamint beépítettünk egy visszajelzési rendszert is, ahol a felhasználók megjegyzéseket fűzhetnek a felvételekhez, ezzel is növelve az adatok megbízhatóságát. A ChiroVox emellett támogatja a GIS-alapú eszközöket, és lehetőséget biztosít egyedi formátumú adatletöltésekre, elősegítve az adatok más rendszerekkel való kompatibilitását és jelentések készítését.

A ChiroVox adatbázist a megjelenése óta számos tudományos közlemény idézte, különböző kutatási célokra (pl. Flanders és mtsai. 2022; Tanshi és mtsai. 2022; Alipek és mtsai. 2023; Fundel és mtsai. 2023; Poma-Urey és mtsai. 2023; Kolev és mtsai. 2024; Miller és mtsai. 2024). Az egyik legjelentősebb alkalmazási terület az automata fajazonosítás, ahol a referenciahangok lehetővé tették új gépi tanulási modellek betanítását és tesztelését (Fundel és mtsai. 2023).

3.2 Második tanulmány – A vietnámi denevérfauna akusztikus leírása

A kutatás során több, mint 3400 hangimpulzust elemeztünk manuálisan 1042 hangfelvételtől. Bizonyos fajok esetében a hang több harmonikusát is lemértük. A felvételek 87 olyan fajtól származnak, amelyeket terepen azonosítottunk morfológiai bélyegek alapján, illetve amelyeket szükség esetén megerősítettünk DNS-alapú vizsgálatokkal. Az állatok összesen nyolc családba tartozó 28 nemzetséget képviselnek. A vizsgált taxonok a Vietnámban előforduló, echolokációt használó denevérfajok 74%-át teszik ki, így a kutatás jelentős előrelépést jelent az ország – és egyben Délkelet-Ázsia – denevérfaunájának akusztikus karakterizálásában.

A tanulmányunkban rövid leírást adunk minden család hangparamétereiről, ismertetve az elemzett fajok hangjainak alapvető akusztikai jellemzőit. Összességében a vietnámi denevérfauna echolokációs hangjai jelentős akusztikus változatosságot mutatnak, ami összhangban áll a taxonómiai és ökológiai sokféleséggel. A vizsgált fajok különböző hangtípusokat alkalmaznak, a rövid, széles frekvenciasávot átfogó FM impulzusoktól a hosszú, állandó frekvenciájú CF, illetve kvázi konstans frekvenciájú QCF hangokig. Ezen paraméterek jól tükrözik az adott faj élőhely preferenciáit, tájékozódási stratégiáját és táplálkozási szokásait. A zárt erdőhöz alkalmazkodott, alacsonyan repülő fajok, mint a *Murina* és *Kerivoula* nemzetségek tagjai, jellemzően szélessávú, rövid FM hangtípusokat bocsátanak ki, amelyek maximum energiái gyakran 70-140 kHz között mozognak és rendkívül változatos formát mutatnak. E fajok hangjai gyakran gyenge intenzitásúak és alacsony amplitúdójúak, ami technikailag is kihívást jelent a rögzítésük során. Ezzel szemben a nyílt élőhelyeken aktív, nagyobb termetű fajok (pl. *Scotophilus* spp.) hosszabb, keskenyebb frekvenciasávot átfogó QCF típusú hangokat alkalmaznak. A Hipposideridae és Rhinolophidae családok CF típusú hangjai fajspecifikus frekvenciáik révén, bizonyos esetekben alkalmasak lehetnek akusztikus azonosításra. A legtöbb család esetében megfigyelhetőek voltak a rájuk jellemző, jól elkülöníthető hangtípusok, de a legnagyobb változatosságot a simaorrú-

denevérek családjába mutatta, amelyen belül jelentős eltérések figyelhetők meg mind a hangok szerkezetében, mind a frekvenciatartományokban.

Ezek mellett külön figyelmet fordítottunk öt olyan fajra, amelyek echolokációs hangjai most kerülnek első alkalommal tudományos közlésre. Ezek a fajok a *Glischropus bucephalus*, a *Kerivoula depressa*, a *Kerivoula dongduongana*, a *Myotis laniger* és a *Myotis sicarius*. Ezen fajok részletes akusztikai leírása hozzájárul az ázsiai denevérek hangalapú azonosításához és a régió biodiverzitásának pontosabb feltérképezéséhez.

A vizsgálat során minden családhoz részletes összefoglaló táblázatot is készítettünk, amelyek tartalmazzák az egyes fajok echolokációs paramétereinek átlagértékeit, szórását és a lemért hangok számát. Emellett összehasonlító ábrákat is készítettünk, amelyeken minden vizsgált faj egy tipikus hangimpulzusa jelenik meg, vizuális segítséget nyújtva a fajok közötti különbségek megértéséhez. Az öt olyan faj esetében, amelyek hangjai most kerültek először közlésre, egy közös ábrát is bemutatunk, amelyen mindegyik fajtól látható egy-egy impulzussorozat.

3.3 Harmadik tanulmány – A *Murina walstoni* (Chiroptera: Vespertilionidae) első előfordulása Délkelet-Ázsián kívül

A Nepálban gyűjtött példány morfológiai jellemzői alapján közepes termetű csövesorrú-denevérnek bizonyult. Habár a háti szőrzete kissé világosabb árnyalatú a vietnámi és kambodzsai egyedek színétől, minden külső és koponyafogazati bélyeg megegyezik a *Murina walstoni* típuspéldányának jellemzőivel.

A *COI* gén alapján a dél-ázsiai (nepáli) példány monofiletikus csoportot alkot a délkelet-ázsiai (vietnámi és laoszi) *M. walstoni* példányokkal, ami közeli rokonságra utal. A genetikai távolság a nepáli és laoszi példányok között 4,6–5,4%, a nepáli és a vietnámi példányok között 4,6%. Az elemzésbe bevontuk a morfológiailag és filogenetikailag közeli *M. suilla* fajt is, melynek genetikai távolsága a nepáli *M. walstoni* fajjal 12,2-12,8%. A vizsgálat eredményei tehát megerősítik, hogy a nepáli példány *Murina walstoni*-ként azonosítható, ezzel új elterjedési adatot szolgáltatva a faj számára. Ez különös jelentőséggel bír, mivel

mintegy 2000 kilométerrel bővíti a faj areáját és jelenleg ez képviseli a *M. walstoni* legészakibb és legnyugatibb dokumentált előfordulását.

3.4 Negyedik tanulmány – A *Lyroderma lyra* (Chiroptera: Megadermatidae) alfajainak taxonómiai revíziója és elterjedésük újraértékelése

Az alkarhossz morfológiai vizsgálata során a páros mintás T-próba nem mutatott ki statisztikailag szignifikáns ($p=0,295$) különbséget a két alfaj, *L. l. sinense* ($67,76\pm 1,06$ mm) és *L. lyra lyra* ($67,30\pm 1,55$ mm) között. A 13 koponyamorfológiai bélyeg összehasonlításakor a Mann-Whitney U-teszt szignifikáns nemi különbségeket mutatott ki mindkét alfaj esetében. Ugyanazon nemen belül a *L. l. sinense* koponyája átlagosan hosszabb és szélesebb volt, mint a *L. l. lyra*-é, bár a legtöbb mért érték átfedést mutatott egymással. Ugyanakkor, az interorbitális régió és a prenasális bemélyedés anatómiai felépítése egyértelműen eltért a két taxon között, Andersen és Wroughton (1907) megfigyeléseivel megegyezően.

A PCA elemzés alapján az első főkomponens (PC1) elsősorban a koponya, különösen a felső állcsont méretét reprezentálta és a teljes koponyaméret-variancia több, mint 93%-át fedte le. A PC1 tengely mentén a *Megaderma spasma* és a két *Lyroderma* alfaj (mind hímek, mind nőtények) között nem volt átfedés, viszont a PC2 tengely mentén minimális átfedés jelentkezett. A hímeknél és a nőtényeknél a faktorok súlyai azt mutatták, hogy a PC1-hez tartozó változók terhelési értékei nagyon hasonlóak voltak. A legfontosabb elkülönítő tényezők hímeknél a koponya és állcsont hosszához, valamint szélességéhez kapcsolódó paraméterek, nőtényeknél pedig főként a szélességi paraméterek voltak.

A baculum vizsgálata során mindkét alfajnál két vékony, pálcaszerű csontot találtunk, amelyek csak részben kapcsolódtak egymáshoz szalagokkal. A *L. l. sinense* példányaiban ezek a csontok hosszabbak (1,01 mm) voltak és egyenes lefutásúak, míg a *L. l. lyra* példányok esetében rövidebbek (0,69-0,72 mm) és jellegzetesen dorzoventrális irányban meghajlottak.

A filogenetikai elemzések során nyolc *L. l. sinense*, tíz *L. l. lyra* és egy *M. spasma* példányból származó új *COI* és *cytb* szekvenciát kaptunk. A referencia szekvenciákkal együtt az ML módszerrel készült filogenetikai fák mindkét gén esetében hasonló kapcsolatot mutattak, mely szerint a *L. l. sinense* és a *L. l. lyra* szoros rokonságban állnak egymással és testvérkládot alkotnak. Ezzel szemben a *M. spasma* a Megadermatidae család más nemzetségeinek fajaival került egy csoportba. Fontos megjegyezni, hogy a filogenetikai fa és az elágazási pontok statisztikai alátámasztottsága gyenge volt, így az eredmények óvatos interpretációt igényelnek. A két alfaj közötti átlagos genetikai távolság a *COI* gén esetében 12,61%, a *cytb* esetében 9,86% volt. Ezek az értékek jóval alacsonyabbak, mint a *Lyroderma* és a *Megaderma* nemzetségek közötti átlagos genetikai távolság (amely meghaladja a 17%-ot), ami alátámasztja a két *Lyroderma* alfaj közeli rokonságát, mely azonban meghaladja a szokásos alfaji elkülönülés mértékét.

3.5 Ötödik tanulmány – A taxonómia „szürke zónája” – a *Myotis sicarius* (Chiroptera: Vespertilionidae) példája

A vizsgálat során rögzített külső morfológiai bélyegek egyértelműen jellemzőek voltak a *M. sicarius* fajra és alapvetően megegyeztek a három nepáli, a vietnámi példány, valamint a típuspéldány esetében is. Egyetlen eltérésként megfigyelhető volt egy jól fejlett, világosabb színű bőrpárna a vietnámi egyed hüvelykujján. A koponya- és fogazati bélyegek vizsgálata alapján a *M. sicarius* koponyája robusztusabbnak bizonyult a közel rokon *Myotis* fajokhoz képest és a fajra jellemző, tipikus eltérések egyértelműen kimutathatók voltak. A *M. sicarius* típuspéldány, valamint egy nepáli példány koponyája és fogazata minden lényeges részletében megegyezett a vietnámi példányéval. Összességében a himalájai és vietnámi példányok külső és koponya morfológiai méretei is összhangban voltak, jelentős különbséget csak a vietnámi példány keskenyebb AOB (szemüregek elülső része közötti távolság) régiója mutatott.

A filogenetikai elemzéseink a *COI* és *cytb* gének alapján megerősítették a morfológiai fajazonosítás eredményeit. Az újonnan vizsgált nepáli és vietnámi *M. sicarius* példányok, valamint a korábbi kutatásokból ismert nepáli és indiai

egyedek (pl. Stadelmann és mtsai. 2004b; Chakravarty és mtsai. 2020) egy jól alátámasztott monofiletikus csoportot alkotnak (PP=1). Ez a csoport leginkább a *M. longicaudatus kaguyae*, *M. bechsteinii*, *M. frater* és *M. daubentonii* fajokkal mutatott közeli rokonságot, míg a *M. annectans*-al távolabbi kapcsolatot mutatott. A *M. sicarius* nepáli példányai között rendkívül alacsony volt a genetikai variabilitás (K2P távolság $\leq 0,53\%$), viszont a vietnámi példány 8,30–9,78% genetikai távolságot mutatott a nepáli példányokhoz képest. A *M. annectans* vizsgált példányai (köztük két vietnámi egyed) egy csoportot alkottak, szintén nagyon alacsony genetikai eltéréssel (K2P $\leq 0,60\%$).

A mitokondriális DNS markerek eredményeit megerősítette a nukleáris *Rag2* gén elemzése is, amely szintén jelentős genetikai távolságot mutatott a *M. sicarius* és *M. annectans* között (~1% K2P távolság), ami a *Myotis* fajok közötti minimális interspecifikus eltérésként értelmezhető (Ruedi és mtsai. 2013). A *M. annectans* csoporton belül alacsony genetikai diverzitást figyeltünk meg (K2P $\leq 0,44\%$). A nepáli és vietnámi *M. sicarius* példányok között ennél is alacsonyabb (K2P = 0,088%) genetikai eltérést találtunk, csak néhány heterozigóta pozícióval. Hasonlóan alacsony eltérést mutattak a három további nukleáris gén (*ABHD11*, *PRKCI*, *THY*) szekvenciái is a két vizsgált *M. sicarius* példány között.

4 KÖVETKEZTETÉSEK ÉS JAVASLATOK

A denevérek diverzitásának és elterjedésének pontos megértése alapvető fontosságú mind taxonómiai, mind természetvédelmi szempontból. Az integratív taxonómia, az akusztikai vizsgálatok és a nyílt hozzáférésű adatbázisok kidolgozása és fejlesztése, mint modern kutatási módszerek, jelentősen hozzájárulnak a fajok pontos azonosításához, az elterjedési mintázatok feltárásához és a természetvédelmi stratégiák kidolgozásához. Jelen értekezés is ezen modern módszertani megközelítésekre épült és az egyes tanulmányok során következetesen alkalmaztuk az adott kutatási kérdéshez leginkább illeszkedő módszereket.

4.1 Bioakusztikai kutatások és online hangadatbázisok

A nyílt hozzáférésű online adatbázisok használata ma már szinte elengedhetetlen a modern zoológiai kutatásokban. Ezek az adatbázisok nemcsak a globális adatok gyors elérését és összehasonlíthatóságát teszik lehetővé, hanem alapvetően támogatják a taxonómiai revíziókat, elősegítik a természetvédelmi döntéshozatalt és biztosítják a kutatások megismételhetőségét is. Disszertációm egyik kiemelkedő eredménye a ChiroVox bioakusztikai adatbázis létrehozása, mely mára a világ legnagyobb online denevérhang gyűjteményévé nőtte ki magát, ami a világ minden tájáról fogad felvételeket. Jelenleg közel 5800 felvétel érhető el az adatbázisban, több, mint 250 fajtól, melyek jelentős része olyan egyedektől származik, amelyeket nagy bizonyossággal határoztak meg. Ez különösen fontos olyan régiókban, ahol magas a fajok diverzitása, viszont a faji szintű határozás speciális taxonómiai ismereteket igényel. A szabadon repülő denevérek azonosítása nagymértékben függhet a referenciafelvételek elkészítésének körülményeitől is. A felvételek mintegy 75%-a zárt térben (repsátorban) vagy kézben tartott egyedektől származik, mivel ez tette lehetővé a biztos fajazonosítást. Ezek között a Hipposideridae és a Rhinolophidae családok tagjai vannak túlsúlyban, amelyek esetében a környezettől függetlenül stabil a fő echológiai paraméterek frekvenciája (pl. FCF). Ennek köszönhetően ezek a hangok referenciaanyagként is szolgálhatnak ismeretlen eredetű felvételek faji szintű meghatározásához. Ugyanakkor, több olyan faj felvétele is elérhető, melyek hangparaméterei erősen függenek a rögzítés körülményeitől (Kingston és mtsai. 2003; Siemers 2004; Russ 2012), így ezek használata során mindig figyelembe kell venni a kontextust. A jövőben célszerű lenne ösztönözni a kutatókat, hogy a befogott egyedek szabadon engedése előtt minél több hangfelvételt készítsenek és lehetőség szerint szövettani mintákat is vegyenek az állatoktól. Ezáltal olyan referenciafelvételek gyűlhetnek össze, amelyek még megbízhatóbban segítik a szabadon repülő denevérek faji szintű azonosítását. A ChiroVox adatbázis taxonómiai lefedettsége a Délkelet-Ázsiában előforduló közel 300 echológáló denevérfaj csaknem felét érinti. Számos fajtól elsőként tartalmaz nyilvánosan elérhető hangfelvételeket, mint pl. *Aselliscus*

dongbacanus, *Glischropus aquilus*, *Hipposideros kunzi*, *Kerivoula dongduongana*, *Tylonycteris tonkinensis* vagy a *Mirostrellus joffrei*. Ezeken kívül még formálisan le nem írt új fajok hangjai is megtalálhatóak benne (pl. *Phoniscus sp.*, *Submyotodon sp.*). Az adatbázis hozzájárulhat kevésbé ismert fajok azonosításához, elterjedési adatainak bővítéséhez, földrajzi variációk feltárásához és taxonómiai kérdések tisztázásához (Kingston és Rossiter 2004; Ith és mtsai. 2015; Tu és mtsai. 2017a). A ChiroVox különösen értékes lehet olyan kevésbé feltárt régiók – például Afrika, valamint Amerika és Dél-Ázsia trópusi területei – hanganyagainak befogadására, melyek jelenleg alulreprezentáltak a bioakusztikai adatbázisokban. Tudomásunk szerint a világ echolokáló denevérfajai közül több, mint 150 olyan faj szerepel az adatbázisunkban, amelyeket más online források egyelőre nem tartalmaznak. A ChiroVox jövőbeni bővülése, különösen a denevérkutató közösség aktív közreműködésével, megbízható forrásként szolgálhat majd a denevérek bioakusztikai kutatásához és monitorozásához.

Az online adatbázis létrehozása mellett kutatásaink során kiemelt figyelmet fordítottunk arra is, hogy a délkelet-ázsiai régió fajainak akusztikus sajátosságait részletesen feltárjuk és rendszerezzük. A denevérek akusztikus határozásának alapja, hogy egy adott területen ismert fajoktól megbízható referencia hangok álljanak rendelkezésre, amely figyelembe veszi a fajon belüli esetleges földrajzi eltéréseket is. Vietnám esetében már elérhetőek voltak bizonyos alapvető akusztikai adatok (pl. Furey és mtsai. 2009a), ugyanakkor korábban nem készült olyan átfogó tanulmány, amely ilyen nagyszámú, morfológiailag és/vagy genetikailag jól elkülöníthető fajt foglalt volna magába. Vizsgálatunk során a Vietnámban jelenleg ismert 118 echolokáló denevérfaj közül 87 faj referenciahangjait elemeztük, így ez a munka a legátfogóbb bioakusztikai tanulmány az ázsiai denevérekkel kapcsolatban. Számos faj esetében sikerült elemeznünk nagy mennyiségű hangfelvételt, köztük olyan kevésbé ismert fajokét is, mint az *Aselliscus dongbacanus*, *Hypsugo cadornae*, *Kerivoula titania*, *Murina feae*, *Myotis alticraniatus* és *Myotis ater*. Ugyanakkor, néhány faj esetében (pl. *Hipposideros pratti*, *Miniopterus magnater*, *Miniopterus pusillus*, *Myotis altarium*) a vizsgált hangok száma korlátozott volt, így kellő óvatossággal kell értelmezni az ezeknél megfigyelt variabilitást. Ezek mellett

tanulmányunk írja le öt faj echolokációs hangját első alkalommal. Minden elemzett hangfelvétel elérhető a nyilvános ChiroVox adatbázisban (Görföl és mtsai. 2022), így a felvételek bármikor újraelemezhetők, további paraméterek mérhetők vagy akár új azonosítási módszerekkel is vizsgálhatók. A denevérek echolokációs hangjainak részletes leírása hasznos eszköz a faunisztikai felmérésekben, ökológiai kutatásokban, taxonómiai vizsgálatokban, valamint természetes élőhelyeket érintő fejlesztések tervezésekor is (Furey és mtsai. 2009a; Barlow és mtsai. 2015; Stathopoulos és mtsai. 2018). Délkelet-Ázsiában például egyre több szél erőmű épül és a környezeti hatásvizsgálatok jó gyakorlatának részeként ajánlott a helyi denevérpopulációk alapadatainak felmérése a kivitelezés és üzemeltetés előtt (Frick és mtsai. 2017; Millon és mtsai. 2018). Mivel a szél erőműveket gyakran nyílt területeken létesítik, ahol a befogáson alapuló, hagyományos módszerek hatékonysága korlátozott, az akusztikus vizsgálatok fontos szerepet játszhatnak abban, hogy megbízható kiindulási adatokat szolgáltatassanak a helyi denevérközösségek hosszú távú monitorozásához (Voigt és mtsai. 2024). Az utóbbi években számos szoftvert fejlesztettek ki (pl. SonoChiro, Kaleidoscope, BatClassify), amelyek képesek automatikusan észlelni és határozni denevéreket hangfelvételek alapján, nagyméretű hangadatbázisokra támaszkodva. Bár ezek az eszközök jelentősen megkönnyítik a denevérek akusztikus adatainak feldolgozását, használatuk során körültekintés szükséges, még mérsékelt égövi régiókban is (Rydell és mtsai. 2017) és a nagy biodiverzitású területeken az azonosítás pontossága még inkább kérdéses lehet. Tanulmányunk eredményei hozzájárulhatnak e korlátok leküzdéséhez, és segítséget nyújthatnak ezen szoftverek eredményeinek validálásában is.

4.2 A genetikai és morfológiai adatok integrációja

Bár a bioakusztikai adatbázisok kiemelkedő szerepet játszanak a fajok hangalapú azonosításában, a denevérkutatásban — és általában a zoológiai vizsgálatokban — a genetikai referencia-adatbázisok jelentősége sem hagyható figyelmen kívül. A GenBank világszerte elismert, nyílt hozzáférésű online referencia-adatbázis, mely genetikai szekvenciákat tartalmaz a Föld valamennyi

élőlénycsoportjából. Genetikai vizsgálataink során feltöltöttünk minden újonnan előállított mitokondriális és nukleáris szekvenciát az adatbázisba. Ezzel elősegítettük a fajok molekuláris azonosítását, valamint lehetővé tettük más kutatók számára is az adatok szabad hozzáférését és felhasználását. Munkánk különösen hozzájárult a dél- és délkelet-ázsiai denevérek genetikai adatainak bővítéséhez és pontosításához, mivel ezen térség számos fajának genetikai adatai eddig hiányosak, vagy épp tévesek voltak. Fontos hangsúlyozni, hogy bár a GenBank egy alapvető referencia gyűjtemény, a benne található adatok nem mindig származnak megbízható forrásból, a feltöltések nem frissülnek rendszeresen, előfordulhatnak bennük hibák, ezért a pontos fajazonosítás érdekében különös körültekintésre és kritikus adatértékelésre van szükség az adatbázis használata közben.

A genetikai vizsgálatok különösen értékes eszközt jelentenek a morfológiailag hasonló, de genetikailag kisebb vagy nagyobb mértékben elkülönülő taxonómiai egységek azonosítására. Integrációjuk ezért elengedhetetlen a taxonómiai kutatásokban, legyen szó rejtett fajdiverzitás feltárásáról, taxonómiai státuszok újraértékeléséről vagy elterjedési mintázatok pontosításáról. Disszertációmban három tanulmány is foglalkozott ezzel a témával, amelyek mind eltérő eseteket vizsgáltak, és ennek megfelelően különböző módszertani megközelítéseket igényeltek. Minden esetben kritikusan értékeltük az alkalmazott módszerek eredményeit és azok korlátait.

A *Murina walstoni* esetében a vizsgált dél- és délkelet-ázsiai egyedek morfológiailag egységes képet mutatnak. Genetikai vizsgálataink alapjául a *COI* gén szekvenciáit vettük, mivel ez a marker széles körben elfogadott és alkalmazott a Murininae alcsalád filogenetikai vizsgálataiban (Li és mtsai. 2024). A *COI* gén alapján kb. 5% genetikai eltérés mutatható ki a különböző földrajzi populációk között. Ez a mértékű eltérés, a morfológiai hasonlóságokkal együtt, alátámasztja azt a feltételezést, hogy ezek az egyedek ugyanahhoz a fajhoz tartoznak. Ugyanakkor figyelemre méltó a kimutatott genetikai eltérés és különálló leszármazási vonalak jelenlétére utalhat a *M. walstoni* fajon belül. Noha ez az eredmény érdekes, egyelőre túl korai lenne egyértelmű taxonómiai következtetéseket levonni pusztán a *COI* gén adatok alapján. További vizsgálatok

szükségesek ennek a hipotézisnek a megerősítéséhez és pontosításához, ideértve más mitokondriális és nukleáris gének elemzését, valamint bioakusztikai vizsgálatokat is. A *M. walstoni* fajt eredetileg a kambodzsai Veun Sai védett erdőből írták le, és azóta csak néhány előfordulási adata volt Thaiföldről, Kambodzsából, Vietnámból és Laoszból (Csorba és mtsai. 2011; Francis és Eger 2012; Kruskop 2013; Son és mtsai. 2015; Soisook és mtsai. 2017; Csorba és mtsai. 2020). A jelen tanulmány tehát a faj legnyugatibb és legészakibb előfordulását dokumentálja, egyben az első dél-ázsiai adatot is közli (Francis és Eger 2012; Soisook és mtsai. 2013; Csorba és mtsai. 2020). Korábban a fajt száraz szubtrópusi lombhullató erdőkből jelezték (Kruskop 2013; Csorba és mtsai. 2020; Yu és mtsai. 2020), és ismert, hogy jobban tolerálja a bolygatott élőhelyeket, mint más *Murina* fajok (Francis és Eger 2012; Csorba és mtsai. 2020). Bár a jelenlegi nepáli előfordulás egy viszonylag jó állapotú, folyó menti szubtrópusi lomberdőből származik, a környező dombokat száraz erdők borítják, és a területet jelentős bolygatás érte tűzifa-kitermelés, takarmánygyűjtés, erdőtüzek és túllegeltetés miatt. A Walston csövesorrú-denevér IUCN (Természetvédelmi Világszövetség) természetvédelmi státusza jelenleg „Adathiányos” (Data Deficient, DD), mivel nagyon kevés információ áll rendelkezésre elterjedéséről, populációjának állapotáról, viselkedéséről, veszélyeztetettségéről és ökológiájáról (Csorba és mtsai. 2020). A jelen tanulmány új adatot szolgáltat a faj elterjedésére vonatkozóan, de nem ad egyértelmű válaszokat a védelmi helyzetével kapcsolatban, ezért nem tartjuk indokoltnak az IUCN besorolás megváltoztatását.

A *Lyroderma lyra* esetében a jelen tanulmány az első, amely a faj mindkét korábbi alfaját filogenetikai keretbe helyezte, és eddig a legszélesebb földrajzi mintavételt alkalmazta a „*sinense*” taxon esetében. Vizsgálataink során jelentős különbségeket találtunk a koponya- és fogazati bélyegek egyes mért értékeiben (PCA és LDA eredményei), valamint a péniszcsont méretében. A thaiföldi *Lyroderma* példány baculumának hossza megközelítőleg 1 mm volt (Soisook és mtsai. 2015), míg egy indiai példányé körülbelül 0,5 mm (Srinivasulu és mtsai. 2020), ami összhangban áll a jelen vizsgálatunk során mért értékekkel. Noha a két taxon baculumának szerkezete hasonló, a hosszúságban megfigyelt különbség

alátámasztja azt a feltevést, hogy a *L. sinense* és a *L. lyra* két önálló, de közeli rokonságban álló faj. A *COI* és *cytb* szekvenciákon alapuló filogenetikai elemzések valamennyi *Lyroderma* mintát egyetlen kládba helyezték, amely testvérkládként viszonyul a család többi nemzetségéhez. Ez az eredmény összhangban áll korábbi filogenetikai tanulmányokkal, és alátámasztja a *Lyroderma* nemzetség érvényességét (Eick és mtsai. 2005; Kanuch és mtsai. 2015; Soisook és mtsai. 2015). A filogenetikai elemzések azt is kimutatták, hogy a *L. lyra* két független kládra oszlik. A *COI* génszakaszok közötti genetikai távolság *L. l. lyra* és *L. l. sinense* között meghaladta a 12%-ot, a *cytb* génszakaszok esetében pedig majdnem elérte a 10%-ot. Az általánosan elfogadott nézetekkel összhangban (Bradley és Baker 2001) ez a nagyságrendű genetikai távolság inkább faji szintű elkülönülésre, mint alfaji szintre utal. A jelen tanulmány morfológiai, morfometriai és molekuláris elemzéseinek összhangban lévő eredményei erősen alátámasztják Andersen és Wroughton (1907) megállapítását, miszerint a *Lyroderma* nemzetség két fajt foglal magába. Ez az integratív megközelítés tehát egyértelmű bizonyítékot szolgáltat arra, hogy a két korábbi alfaj különálló fajokat képvisel: *L. lyra* és *L. sinense*. Tanulmányunk másik célja az volt, hogy pontosítsuk a *Lyroderma lyra* és *L. sinense* fajok földrajzi elterjedését. Ezt azonban megnehezítette, hogy egyes kulcsfontosságú területekről – például Pakisztánból és Afganisztánból – nem álltak rendelkezésre megfelelő összehasonlító múzeumi példányok vagy molekuláris adatok, ezért csupán a korábbi leírások kritikus értékelésére és alacsony felbontású fényképekre támaszkodtunk. Shahbaz és mtsai. (2020) Pakisztánból származó példányait morfológiai bélyegek alapján *L. lyra*-hoz soroltuk. Benda és Gaisler (2015) afganisztáni példányainak IOB (szemüreg közötti legkisebb távolság) -mérései (4,66–4,79 mm) szintén ezt támasztották alá. Eredményeik összhangban vannak a korábbi szerzők (Khajuria 1980; Corbet és Hill 1992; Bates és Harrison 1997; Srinivasulu és Srinivasulu 2012) azon következtetésével, hogy a legnyugatibb populációk az *L. lyra* fajhoz tartoznak. Eredményeinket tovább erősítik a brit Természettudományi Múzeumban őrzött mianmari példányok vizsgálata. Habár e példányok méretei meghaladják a Sinha (1980) által megadott *L. lyra* mérettartomány felső határát, a szemüreg közötti régió, az orrnyílás

bemetszése és az interpterygoid régió morfológiája egyértelműen *L. lyra*-ként azonosítja őket. Eredményeink azt is alátámasztják, hogy a *Lyroderma* legnyugatibb és mianmari populációi az *L. lyra*-hoz tartoznak. Összefoglalva, a *L. sinense* Dél-Kínában, Thaiföldön, Laoszban, Vietnámban, Kambodzsában és Malajziában fordul elő, míg a *L. lyra* elterjedési területe Afganisztántól Mianmarig terjed. Mivel feltételezhető, hogy a *L. lyra* Kelet-Mianmarban is előfordul, a jövőbeli kutatások során célszerű lenne több mintát gyűjteni Mianmarból és a környező területekről annak érdekében, hogy pontosabban feltárjuk az ottani populációk filogenetikai viszonyait, és meghatározzuk a két faj elterjedésének határait.

A *Myotis sicarius* esetében kutatásunk a taxonómia úgynevezett „szürke zónájába” esett, ahol a fajhatárok pontos meghatározása igen komplex folyamat (Roux és mtsai. 2016; Zachos 2018). A *COI* génre alapozott genetikai vizsgálataink 8-10%-os eltérést mutattak a nepáli és az új vietnámi példányok között, mely érték hasonló a *Myotis* nemzetség több, hagyományosan elfogadott testvérfaj párpai közötti eltérések mértékével (pl. *M. fimbriatus* vs. *M. pilosus*, *M. emarginatus* vs. *M. formosus*) (Ruedi és mtsai. 2013). A minták közötti nagy földrajzi távolság szintén két feltételezett, szaporodás szempontjából izolált taxonómiai egység létezésére utal, mivel korlátozhatja a génáramlást még a jó terjedőképességű denevérek esetében is. Ugyanakkor, a morfológián és nukleáris filogenetikán alapuló eredményeink nem támasztották alá egyértelműen a faj szétválasztásának szükségességét. A nukleáris gének alacsony variabilitása (0,088%) a lassabb evolúciós ütemmel magyarázható (Allio és mtsai. 2017) és a morfológiai változások hiánya sem kizárt a fajképződés során, ahogyan azt más denevércsoportokban is kimutatták (Tu és mtsai. 2015; Kuo és mtsai. 2017; Tu és mtsai. 2017b; Tu és mtsai. 2018; Kruskop és mtsai. 2023). A *M. sicarius* esetében a kimutatott genetikai struktúra leginkább a nőstények helyhez kötöttségével (filopátia) és a hímek diszperziójával magyarázható (Funk és Omland 2003). Ezt a jelenséget már korábbi ökológiai vizsgálatok is igazolták számos denevérfaj, különösen a *Myotis* nemzetség esetében, ahol a nőstények hűségesekek a nyári szülőkolóniákhoz és az őszi gyülekezőhelyekhez (Rivers és mtsai. 2005). Jelenlegi eredményeink alapján tehát nem támasztható alá a földrajzi populációk

külön fajként történő kezelése. Ugyanakkor mindenképp szükség van további vizsgálatokra a nukleáris gének alacsony variabilitásának megerősítésére, valamint a vietnámi populáció pontosabb morfológiai jellemzésére, mivel eddig csupán egyetlen vietnámi példány ismert. Korábbi tanulmányokban a *M. sicarius*-t hegyvidéki erdőkből jelezték, elsősorban a Himalája déli lejtőiről, 950 és 1600 méteres tengerszint feletti magasságból (Srinivasulu és Srinivasulu 2019). Az új vietnámi előfordulási adatunk mintegy 1700 km-rel bővítette a faj ismert elterjedési területét délkelet felé, egészen a Vietnám és Laosz között húzódó határig. A vietnámi lelőhely összeköttetésben áll a Himalája déli részével a közöttük lévő hegyvonulatokon keresztül Észak-Vietnámban, Észak-Laoszban, Észak-Mianmarban és Dél-Kínában. A vietnámi példányt egy kevert örökzöld másodlagos erdő szélén fogtuk be, egy teraszos rizsföldekkel, patakokkal, kertekkel és Vin falu házaival szomszédos területen, 717 m tengerszint feletti magasságban. A mintavételi hely feletti terület azonban egészen a hegycsúcsig (kb. 1500 m t.sz.f. magasság.) emelkedik, és kevésbé bolygatott örökzöld erdők borítják. Adataink alapján arra következtetünk, hogy a faj alkalmazkodóképessége nagyobb lehet a korábban feltételezettnél és hogy az egyedek diszperzióját kevésbé befolyásolják a fizikai és ökológiai barrierek (Tu és mtsai. 2021). Az egyedek közötti génáramlás (különösen a hímek révén) valószínűleg hosszú távon is fennmaradt a Pleisztocén környezeti változások alatt, lehetővé téve a faj széleskörű elterjedését és generalista életmódjának kialakulását (Uhrin és mtsai. 2010; Hollander és mtsai. 2014; Tu és mtsai. 2021). A *M. sicarius* látszólagos ritkasága inkább a Mianmar, Laosz és Északkelet-India hiányos feltérképezettségéből fakadhat, így ezen régiókban várható további előfordulások feltárása. A jelenlegi tudományos ismeretek alapján javasoljuk, hogy a faj IUCN besorolása továbbra is az érvényben lévő „Sebezhető” (Vulnerable, VU) státusz maradjon. Ugyanakkor a jövőben, a régióban végzett intenzívebb kutatások és az előfordulási adatok gyarapodása esetén indokolt lehet a faj természetvédelmi státuszának újraértékelése. Tanulmányunk jó példája a taxonómiai „szürke zóna” problematikájára, és hangsúlyozza a sűrű földrajzi mintavételezés, a bizonyítópéldányok, valamint a többféle módszertani

megközelítés (mitokondriális és nukleáris gének, morfológia) integrálásának szükségességét a pontos fajhatárok meghatározásához.

Összességében a genetikai, morfológiai és bioakusztikai adatok együttes értelmezése napjainkra a denevértaxonómia megkerülhetetlen alapjává vált. Az ebben a dolgozatban bemutatott vizsgálatok jól példázzák, hogy a faji hovatartozás értékelése, a rejtett diverzitás feltárása és az elterjedési mintázatok újraértelmezése csakis integratív megközelítéssel valósítható meg. A taxonómiai helyzet újragondolása nem pusztán elméleti kérdés, hanem közvetlen természetvédelmi következményekkel jár. Egy faj különválasztása vagy egy fajpár, csoport taxonómiai revíziója alapvetően befolyásolhatja annak természetvédelmi státuszát, különösen olyan biológiailag kiemelkedően gazdag, de adathiányos térségekben, mint a délkelet-ázsiai régió. E terület élővilága rendkívül sokszínű és sérülékeny, ezért kiemelt figyelmet érdemel a denevérfauna további kutatása.

5 ÚJ TUDOMÁNYOS EREDMÉNYEK

Doktori munkám öt, egymáshoz szorosan kapcsolódó tanulmányra épül, amelyek a bioakusztikai adatbázis-építéstől a genetikai és morfológiai vizsgálatokig több modern módszertani megközelítést alkalmaztak. Az alábbiakban összefoglalom e kutatások főbb tudományos eredményeit.

Első tanulmány: ChiroVox: a denevérhangok nyilvános adatbázisa

A ChiroVox online, nyílt hozzáférésű denevérhang-adatbázis létrehozása és folyamatos fejlesztése a doktori munkám egyik fontos eredménye. Az adatbázis mára a világ legnagyobb, közösségi alapú denevérhang-gyűjteményévé vált, amely több mint 250 faj mintegy 5800 felvételét tartalmazza. Hozzájárul a fajok akusztikus azonosításához, különösen a trópusi régiók kevésbé ismert faunájának feltárásához.

Második tanulmány: A vietnámi denevérfauna akusztikus leírása

A második tanulmányban a Vietnámban előforduló közel 120 echolokáló denevérfaj közül 87 faj referenciahangjait elemeztük. Ez a legátfogóbb bioakusztikai tanulmány trópusi denevérekről, amely során öt faj echolokációs hangjai először kerültek részletes tudományos leírásra. Az összes hanganyag feltöltésre került a ChiroVox adatbázisba, így az eredmények más kutatók számára is szabadon hozzáférhetők és újraelemezhetők.

Harmadik tanulmány: A *Murina walstoni* (Chiroptera: Vespertilionidae) első előfordulása Délkelet-Ázsián kívül

Egy nepáli példány genetikai (*COI*) és morfológiai vizsgálatai megerősítették, hogy az eddig csak Délkelet-Ázsiából ismert *Murina walstoni* faj új előfordulását dokumentáltuk Dél-Ázsiában. Az elemzések 5%-os genetikai eltérést mutattak a két populáció között, ami bizonyos mértékű elkülönülést mutat, de a nagyfokú morfológiai hasonlóság miatt a nepáli példányokat is a *M. walstoni* fajba soroltuk. Ezzel az adattal a faj elterjedési területe mintegy 2000 km-rel bővült, elérve legészakibb és legnyugatibb pontját.

Negyedik tanulmány: A *Lyroderma lyra* (Chiroptera: Megadermatidae) alfajainak taxonómiai revíziója és elterjedésük újraértékelése

A negyedik tanulmányban *COI*, *cytb* és morfológiai adatok alapján sikerült bizonyítani, hogy a *Lyroderma lyra* korábban ismert két alfaja (*L. l. lyra* és *L. l. sinense*) valójában különálló fajokat képvisel. Eredményeink alapján pontosítani tudtuk e fajok földrajzi elterjedését is, és elvégeztük ezeknek a széles elterjedésű, viszonylag gyakori fajoknak a taxonómiai revízióját.

Ötödik tanulmány: A taxonómia „szürke zónája” – a *Myotis sicarius* (Chiroptera: Vespertilionidae) példája

A *Myotis sicarius* vietnámi és nepáli példányai közötti 8-10%-os mitokondriális eltérés, valamint a morfológiai és nukleáris gének közötti ellentmondásos eredmények jól illusztrálják a taxonómia ún. „szürke zónáját”. Bár az eltérések figyelemre méltók, jelenlegi adataink alapján nem indokolt külön fajként kezelni a távoli földrajzi populációkat. A vietnámi előfordulás a faj elterjedési területét 1700 km-rel bővítette, és rámutatott arra is, hogy a faj ökológiai tűrőképessége szélesebb lehet, mint korábban feltételezték.

6 IRODALOMJEGYZÉK

1. Acharya, P.R., Adhikari, H., Dahal, S., Thapa, A. & Thapa, S. (Szerk.) (2010). Bats of Nepal: A field guide. Small Mammals Conservation and Research Foundations (SMCRF). 114 p.
2. Acharya, P.R. & Ruedas, L.A. (2007). The bat fauna of Nepal: A current conspectus. Bat Net Newsletter. Newsletter of the Chiroptera Conservation and Information Network of South Asia CCINSA and the IUCN SSC Chiroptera Specialist Group of South Asia (CSGSA) 8: 16–19.
3. Alipek, S., Maelzer, M., Paumen, Y., Schauer-Weissshahn, H. & Moll, J. (2023). An Efficient Neural Network Design Incorporating Autoencoders for the Classification of Bat Echolocation Sounds. *Animals* 13, 2560.
4. Allan, J., Watson, J., Di Marco, M., O’Bryan, C., Possingham, H., Atkinson, S., Venter, O. (2019). Hotspots of human impact on threatened terrestrial vertebrates. *PLOS Biology* 17, e3000158.
5. Allio, R., Donega, S., Galtier, N. & Nabholz, B. (2017). Large variation in the ratio of mitochondrial to nuclear mutation rate across animals: Implications for genetic diversity and the use of mitochondrial DNA as a molecular marker. *Molecular Biology and Evolution* 34: 2762–2772.
6. Andersen, K. & Wroughton, R.C. (1907). On the bats of the family Megadermatidae. *Annals and Magazine of Natural History* 19: 129–145.
7. Avise, J.C. (Szerk.) (2000). *Phylogeography: The History and Formation of Species*. Harvard University Press, Cambridge, 464 p.
8. Baker, J.R. & Bradley, D.R. (2006). Speciation in Mammals and the Genetic Species Concept. *Journal of Mammalogy* 87, 643–662.
9. Barataud, M. (Szerk.) (2015). *Acoustic Ecology of European Bats. Species Identification and Studies of Their Habitats and Foraging Behaviour*. Biotope Editions, Mèze; National Museum of Natural History, Paris. 340 p.
10. Barclay, R.M., Fullard, J.H. & Jacobs, D.S. (1999). Variation in the echolocation calls of the hoary bat (*Lasiurus cinereus*): Influence of body size, habitat structure, and geographic location. *Canadian Journal of Zoology* 77, 530–534.
11. Barlow, K.E., Briggs, P., Haysom, K.A., Hutson, A.M., Lechiara, N.L., Racey, P.A., Walsh, A.L. & Langton, S.D. (2015). Citizen science reveals trends in bat populations: The national bat monitoring programme in Great Britain. *Biological Conservation* 182, 14–26.
12. Bates, P.J.J. & Harrison, D.L. (Szerk.) (1997). *Bats of the Indian Subcontinent*. Harrison Zoological Museum Publication, Sevenoaks, Kent, UK. 258 p.
13. Benda, P. & Gaisler, J. (2015). Bats (Mammalia: Chiroptera) of the Eastern Mediterranean and Middle East. Part 12. Bat fauna of Afghanistan: revision of distribution and taxonomy. *Acta Societatis Zoologicae Bohemicae* 79: 267–458.

14. Blaxter, M.L. (2004). The promise of a DNA taxonomy. *Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences*, 359(1444), 669–679.
15. Blehert, D.S., Hicks, A.C., Behr, M., Meteyer, C.U., Berlowski-Zier, B.M., Buckles, E.L., Coleman, J.T., Darling, S.R., Gargas, A., Niver, R., Okoniewski, J.C., Rudd, R.J. & Stone, W.B. (2009). Bat white-nose syndrome: an emerging fungal pathogen? *Science* 323(5911):227.
16. Borissenko, A. V. & Kruskop, S.V. (Szerk.) (2003). *Bats of Vietnam and Adjacent Territories: An Identification Manual*. Russian Vietnamese Science and Technological Tropical Centre, and the Zoological Museum of Moscow. 300 p.
17. Bradley, R.D. & Baker, R.J. (2001). A test of the genetic species concept: Cytochrome-b Sequences and Mammals. *Journal of Mammalogy* 82(4): 960–973.
18. Brigham, R.M., Kalko, E.K.V., Jones, G., Parsons, S. & Limpens, H.J.G. (Szerk.) (2004). *A Bat Echolocation Research: Tools, Techniques and Analysis*. Bat Conservation International, Austin, Texas. 167 p.
19. Cannam, C., Landone, C. & Sandler, M. (2010). Sonic visualiser: An open source application for viewing, analysing, and annotating music audio files. In *Proceedings of the 18th ACM international conference on Multimedia* 1467–1468 (ACM, Firenze Italy).
20. Castella, V., Ruedi, M. & Excoffier, L. (2008). Contrasted patterns of mitochondrial and nuclear structure among nursery colonies of the bat *Myotis myotis*. *Journal of Evolutionary Biology* 14: 708–720.
21. Ceballos, G., Ehrlich, P., Barnosky, A., Garcia, A., Pringle, R., Palmer, T. (2015). Accelerated Modern Human-Induced Species Losses: Entering the Sixth Mass Extinction. *Science Advances* 1, e1400253.
22. Chakravarty, R., Ruedi, M. & Ishtiaq, F. (2020). A recent survey of bats with descriptions of echolocation calls and new records from the western Himalayan region of Uttarakhand India. *Acta Chiropterologica* 22, 197–224.
23. Clare, E.L., Lim, B.K., Engstrom, M.D., Eger, J.L. & Hebert, P.D.N. (2007). DNA barcoding of Neotropical bats: species identification and discovery within Guyana, *Molecular Ecology Notes* 7. 184-190.
24. Collen, A. (2012). *The evolution of echolocation in bats: a comparative approach*. Doctoral thesis. London:University College London.
25. Corbet, G.B. & Hill, J.E. (Szerk.) (1992). *The Mammals of the Indomalayan Region: A Systematic Review*. Oxford University Press, Oxford, UK. 496 p.
26. Csorba, G. (2011). A new species of *Glischropus* from the Indochinese subregion (Mammalia: Chiroptera: Vespertilionidae). *Zootaxa* 2925, 41–48.
27. Csorba, G., Chou, C.-H., Ruedi, M., Görföl, T., Motokawa, M., Wiantoro, S., Thong, V.D., Son, N.T., Lin, L.-K. & Furey, N. (2014). The reds and the yellows:

- a review of Asian Chrysopteron Jentink, 1910 (Chiroptera: Vespertilionidae: *Myotis*), *Journal of Mammalogy* 95. 663-678.
28. Csorba, G., Furey, N., & Görföl, T. (2020). *Murina walstoni*, The IUCN Red List of Threatened Species. e.T84562267A84562270.
 29. Csorba, G., Görföl, T., Wiantoro, S., Kingston, T., Bates, P.J.J. & Huang, J.C.-C. (2015). Thumb-pads up – a new species of thick-thumbed bat from Sumatra (Chiroptera: Vespertilionidae: *Glischropus*), *Zootaxa*, 3980. 267-278.
 30. Csorba, G., Son, N.T., Ith, S. & Furey, N.M. (2011). Revealing cryptic bat diversity: three new *Murina* and redescription of *M. tubinaris* from Southeast Asia, *Journal of Mammalogy* 92. 891-904.
 31. Csorba, G., Thong, V.D., Bates, P.J.J. & Furey, N.M. (2007). Description of a new species of *Murina* from Vietnam (Chiroptera: Vespertilionidae: Murininae). *Occasional Papers, Museum of Texas Tech University* 268, 1–10.
 32. Csorba, G. & Topál, G. (1994). First record and taxonomic status of *Megaderma lyra* from Vietnam (Mammalia, Chiroptera). *Annales Historico-Naturales Musei Nationalis Hungarici* 86: 125–132.
 33. Dahal, D.R., Thapa, S., Baral, S., Thapa, T.B., & Singh, N.B. (2022a). First record of East Asian tailless leaf-nosed bat (*Coelops frithii*) from Nepal and extension of its global range. *Mammalia* 86(5): 521–523.
 34. Dahal, D.R., Thapa, S., Ghimire, R., Csorba, G., & Singh, N.B. (2022b). First records of the Hairy-winged bat (*Harpiocephalus harpia*) from Nepal. *Journal of Bat Research & Conservation* 15(1): 49-52.
 35. Dahal, D.R., Thapa, S., & Singh, N.B. (2024a). Responses of insectivorous bats to climate change in Nepalese *Journal of Zoology* 323(1): 29–44.
 36. Dahal, D.R., Thapa, S., & Singh, N.B. (2024b). Species diversity and elevational distribution of bats in Nepal. *Acta Chiropterologica* 26(1): 101–111.
 37. Douangboubpha, B., Bumrungsri, S., Soisook, P., Satasook, C., Thomas, N.M. & Bates, P.J.J. (2010). A taxonomic review of the *Hipposideros bicolor* species complex and *H. pomona* (Chiroptera: Hipposideridae) in Thailand. *Acta Chiropterologica* 12(2): 415–438.
 38. Eick, G.N., Jacobs, D.S. & Matthee, C.A. (2005). A nuclear DNA phylogenetic perspective on the evolution of echolocation and historical biogeography of extant bats (Chiroptera). *Molecular Biology and Evolution* 22(9): 1869–1886.
 39. Flanders, J., Frick, W., Nziza, J., Nsengimana, O., Kaleme, P., Dusabe, M.C., Ndikubwimana, I., Twizeyimana, I., Kibiwot, S., Ntihemuka, P., Cheng, T., Muvunyi, R. & Webala, P. (2022). Rediscovery of the critically endangered Hill’s horseshoe bat (*Rhinolophus hilli*) and other new records of bat species in Rwanda. *Arpha Preprints*.
 40. Francis, C.M. & Eger, J.L. (2012). A review of tube-nosed bats (*Murina*) from Laos with a description of two new species. *Acta Chiropterologica* 14, 15–38.

41. Francis, C.M., Borisenko, A.V., Ivanova, N.V., Eger, J.L., Lim, B.K., Guillen-Servent, A., Kruskop, S.V., Mackie, I. & Hebert, P.D. (2010). The role of DNA barcodes in understanding and conservation of mammal diversity in Southeast Asia, *PLoS ONE*, 5, e12575.
42. Frick, W.F. (2013). Acoustic monitoring of bats, considerations of options for long-term monitoring. *Therya* 4:6978.
43. Frick, W.F., Baerwald, E.F., Pollock, J.F., Barclay, R.M.R., Szymanski, J.A., Weller, T.J., Russell, A.L., Loeb, S.C., Medellin, R.A. & Mcguire, L.P. (2017). Fatalities at wind turbines may threaten population viability of a migratory bat. *Biological Conservation* 209, 172–177.
44. Frick, W.F., Kingston, T., Flanders, J. (2020). A review of the major threats and challenges to global bat conservation. *Annals of the New York Academy of Sciences* 1469, 5–25.
45. Friley, C.E. (1947). Preparation and preservation of the baculum of mammals. *Journal of Mammalogy* 28(4): 395–397.
46. Fukui, D., Tu, V., Thanh, H., Arai, S., Harada, M., Csorba, G. & Son, N. (2020). First Record of the Genus *Plecotus* from Southeast Asia with Notes on the Taxonomy, Karyology and Echolocation Call of *P. homochrous* from Vietnam. *Acta Chiropterologica* 22, 57–74.
47. Fundel, F., Braun, D. & Gottwald, S. (2023). Automatic bat call classification using transformer networks. *Ecological Informatics* 78, 102288.
48. Funk, D.J. & Omland, K.E. (2003). Species-level parphyly and polyphyly: Frequency, causes, and consequences, with insights from animal mitochondrial DNA. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics* 34: 397–423.
49. Furey, N.M., Mackie, I.J. & Racey, P. (2009a). A. The role of ultrasonic bat detectors in improving inventory and monitoring surveys in Vietnamese karst bat assemblages. *Current Zoology* 55, 327–341.
50. Furey, N.M., Mackie, I.J. & Racey, P.A. (2010). Bat diversity in Vietnamese limestone karst areas and the implications of forest degradation. *Biodiversity and Conservation* 19, 1821–1838.
51. Furey, N.M., Thong, V.D., Bates, P.J.J. & Csorba, G. (2009b). Description of a new species belonging to the *Murina* ‘*suilla* -group’ (Chiroptera: Vespertilionidae: Murininae) from North Vietnam. *Acta Chiropterologica* 11, 225–236.
52. Gibb, R., Browning, E., Glover-Kapfer, P. & Jones, K.E. (2019). Emerging opportunities and challenges for passive acoustics in ecological assessment and monitoring. *Methods in Ecology and Evolution* 10:169185.
53. Goerlitz, H.R. (2018). Weather conditions determine attenuation and speed of sound:environmental limitations for monitoring and analyzing bat echolocation. *Ecology and Evolution* 8:5090–5100.

54. Görföl, T., Csorba, G., Eger, J.L., Son, N.T. & Francis, C.M. (2014). Canines make the difference: a new species of *Hypsugo* (Chiroptera: Vespertilionidae) from Laos and Vietnam, *Zootaxa*, 3887. 239-250.
55. Görföl, T., Kruskop, S.V., Tu, V.T., Estók, P., Son, N.T. & Csorba, G. (2020). A new genus of vespertilionid bat: the end of a long journey for Joffre's Pipistrelle (Chiroptera: Vespertilionidae). *Journal of Mammalogy* 101, 331–348.
56. Görföl, T., Huang, J.C.-C., Csorba, G., Győrössi, D., Estók, P., Kingston, T., Szabadi, K.L., McArthur, E., Senawi, J., Furey, N.M., Tu, V.T., Thong, V.D., Khan, F.A.A., Jinggong, E.R., Donnelly, M., Kumaran, J.V., Liu, J.-N., Chen, S.-F., Tuanmu, M.-N., Ho, Y.-Y., Chang, H.-C., Elias, N.-A., Abdullah, N.-I., Lim, L.-S., Squire, C.D. & Zsebök, S. (2022). ChiroVox: a public library of bat calls. *PeerJ* 10, e12445.
57. Győrössi, D., Csorba, G., Szabadi, K.L., Estók, P., Tu, V.T., Thong, V.D., Furey, N.M., Huang, J.C.-C., Tuanmu, M.-N., Fukui, D., Zsebök, S., Görföl, T. (2024). The calls of Vietnamese bats: a major step toward the acoustic characterization of Asian bats. *Scientific Reports* 14, 23335.
58. Hackett, T.D., Holderied, M.W. & Korine, C. (2017). Echolocation call description of 15 species of Middle-Eastern desert dwelling insectivorous bats. *Bioacoustics* 26:217–235.
59. Hassanin, A., Colombo, R., Tungaluna, G.-C., Merle, M., Tu, V., Görföl, T., Akawa, P., Csorba, G., Kearney, T., Monadjem, A., Ing, R. (2017). Multilocus phylogeny and species delimitation within the genus *Glauconycteris* (Chiroptera, Vespertilionidae), with the description of a new bat species from the Tshopo Province of the Democratic Republic of the Congo. *Journal of Zoological Systematics and Evolutionary Research* 56, 1–22.
60. Hauser, C.L. (2009). The debate about the biological species concept - a review. *Journal of Zoological Systematics and Evolutionary Research*, 25 (4), 241-257.
61. Hebert, P.D.N. & Gregory, T.R. (2005). The Promise of DNA Barcoding for Taxonomy. *Systematic Biology*, 54(5), 852–859.
62. Hollander, J., Verzijden, M., Svensson, E. & Brönmark, C. (2014). Dispersal and phenotypic plasticity. In: Hansson, L.-A. & Åkesson, S. (Szerk.) *Animal Movement Across Scales*. Oxford University Press, Oxford, 110–125.
63. Hughes, A.C., Satasook, C., Bates, P.J.J., Soisook, P., Sritongchuay, T., Jones, G. & Bumrungsri, S. (2011). Using echolocation calls to identify Thai bat species: Vespertilionidae, Emballonuridae, Nycteridae and Megadermatidae. *Acta Chiropterologica* 13:447–455.
64. Ith, S., Bumrungsri, S., Furey, N.M., Bates, P.J., Wonglapsuwan, M., Khan, F.A.A., Thong, V.D., Soisook, P., Satasook, C. & Thomas, N.M. (2015). Taxonomic implications of geographical variation in *Rhinolophus affinis*

- (Chiroptera: Rhinolophidae) in mainland Southeast Asia. *Zoological Studies* 54:31.
65. Jones, G. & Holderied, M.W. (2007). Bat echolocation calls: Adaptation and convergent evolution. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences* 274, 905–912.
 66. Jones, G., Parsons, S., Zhang, S.Y., Stadelmann, B., Benda, P. & Ruedi, M. (2006). Echolocation calls, wing shape, diet and phylogenetic diagnosis of the endemic Chinese bat *Myotis pequinus*. *Acta Chiropterologica* 8: 451–463.
 67. Jones, G. & Teeling, E.C. (2006). The evolution of echolocation in bats. *Trends in Ecology & Evolution* 21, 149–156.
 68. Jones, G., Vaughan, N. & Parsons, S. (2000). Acoustic identification of bats from directly sampled and time expanded recordings of vocalizations. *Acta Chiropterologica* 2, 155–170.
 69. Kanuch, P., Aghova, T., Meheretu, Y., Šumbera, R. & Bryja, J. (2015). New discoveries on the ecology and echolocation of the heart-nosed bat *Cardioderma cor* with a contribution to the phylogeny of Megadermatidae. *African Zoology* 50(1): 1–5.
 70. Karine, C. & Kalko, E.K.V. (2001). Toward a global bat-signal database. *IEEE Engineering in Medicine and Biology Magazine* 20:81–85.
 71. Katoh, K. & Standley, D.M. (2013). MAFFT Multiple Sequence Alignment Software Version 7: Improvements in performance and usability. *Molecular Biology and Evolution* 30: 772–780.
 72. Kawai, K., Nikaido, M., Harada, M., Matsumura, S., Lin, L.K., Wu, Y., Hasegawa, M. & Okada, N. (2003). The status of the Japanese and East Asian bats of the genus *Myotis* (Vespertilionidae) based on mitochondrial sequences. *Molecular Phylogenetics and Evolution* 28: 297–307.
 73. Khajuria, H. (1980). Taxonomical and ecological studies on the bats of Jabalpur Dist. Madhya Pradesh, India (families Megadermatidae, Rhinolophidae and Vespertilionidae). *Records of the Zoological Survey of India, Occasional Paper* 19: 1–69.
 74. Kimura, M. (1980). A simple method for estimating evolutionary rates of base substitutions through comparative studies of nucleotide sequence. *Journal of Molecular Evolution* 16: 111–120.
 75. Kingston, T. (2010). Research priorities for bat conservation in Southeast Asia: A consensus approach. *Biodiversity Conservation* 19, 471–484.
 76. Kingston, T. (2013). Response of bat diversity to forest disturbance in Southeast Asia: Insights from long-term research in Malaysia. In: Adams, R.A. & Pedersen, S.C. (Szerk.) *Bat Evolution, Ecology, and Conservation*. Springer, New York, 169–185.

77. Kingston, T., Jones, G., Akbar, Z. & Kunz, T. H. (1999). Echolocation signal design in Kerivoulinae and Murininae (Chiroptera: Vespertilionidae) from Malaysia. *Journal of Zoology* 249, 359–374.
78. Kingston, T., Jones, G., Akbar, Z. & Kunz, T.H. (2003). Alternation of echolocation calls in 5 Species of aerial-feeding insectivorous bats from Malaysia. *Journal of Mammalogy* 84:205215.
79. Kingston, T. & Rossiter, S.J. (2004). Harmonic-hopping in Wallacea's bats. *Nature* 429:654657.
80. Kolev, M., Acosta-Pankov, I., Toshkova, N. & Deleva, S. (2024). Acoustic study of urban bat diversity in Veliko Tarnovo, Bulgaria. *Historia Naturalis Bulgarica* 46, 273–284.
81. Kruskop, S.V. (2013). Bats of Vietnam: Checklist and an identification manual. Russian Academy of Sciences, Moscow. 316 p.
82. Kruskop, S., Artyushin, I. (2021). Chiropteran (Chiroptera; Mammalia) taxonomy in light of modern methods and approaches. *Russian Journal of Theriology* 20, 111–128.
83. Kruskop, S.V., Solovyeva, E.N., Dudorova, A.V. & Artyushin, I.V. (2023). Same but different: Towards taxonomic status of *Myotis ater* (Chiroptera:Vespertilionidae) from the mainland Asia. *Mammalia* 87: 527–538.
84. Kumar, S., Stecher, G., Li, M., Knyaz, C. & Tamura, K. (2018). MEGA X: Molecular Evolutionary Genetics Analysis across computing platforms. *Molecular Biology and Evolution* 35: 1547–1549.
85. Kumar, S., Stecher, G. & Tamura, K. (2016). MEGA7: Molecular evolutionary genetics analysis version 7.0 for bigger datasets. *Molecular Biology and Evolution* 33(7): 1870–1874.
86. Kunz, T.H., Braun de Torrez, E., Bauer, D., Lobova, T. & Fleming, T. H. (2011). Ecosystem services provided by bats. *Annales of the New York Academy of Sciences* 1223: 1–38.
87. Kuo, H.-C., Soisook, P., Ho, Y.-Y., Csorba, G., Wang, C.-N. & Rossiter, S.J. (2017). A taxonomic revision of the *Kerivoula hardwickii* complex (Chiroptera: Vespertilionidae) with the description of a new species. *Acta Chiropterologica* 19: 19–39.
88. Kusuminda, T., Mannakkara, A., Ukuwela, K.D.B., Kruskop, S.V., Amarasinghe, C.J., Saikia, U., Venugopal, P., Karunarathna, M., Gamage, R., Ruedi, M., Csorba, G., Yapa, W.B., Patterson, B.D. (2022). DNA barcoding and morphological analyses reveal a cryptic species of *Miniopterus* from India and Sri Lanka. *Acta Chiropterologica* 24, 1–17.
89. Lack, J.B., Roehrs, Z.P., Stanley, C.E., Ruedi, M. & van den Bussche, R.A. (2010). Molecular phylogenetics of *Myotis* indicate familial-level divergence for the genus *Cistugo* (Chiroptera). *Journal of Mammalogy* 91: 976–992.

90. Lane, D.J.W., Kingston, T. & Lee, B.P.Y.H. (2006). Dramatic decline in bat species richness in Singapore, with implications for Southeast Asia. *Biological Conservation* 131, 584–593.
91. Latorre, D.V.D. (2023). Fossil bacula of five species of Borophaginae (Family: Canidae): Implications for their reproductive biology. *PLOS ONE* 18(1): e0280327.
92. Letunic, I. & Bork, P. (2016). Interactive tree of life (iTOL) v3: An online tool for the display and annotation of phylogenetic and other trees. *Nucleic Acids Research* 44: 242–245.
93. Li, S., Mou, X., Li, M., Li, F., Li, M., Li, B., Li, M., Luo, X., Csorba, G. & Kuo, H. (2024). New records of *Harpiola isodon* (Chiroptera, Vespertilionidae) from the Chinese mainland. *Biodiversity Data Journal* 12: 1–13.
94. López-Bosch, D., Huang, J.C.-C., Wang, Y., Palmeirim, A., Gibson, L. & Lopez-Baucells, A., (2021). Bat echolocation in continental China: a systematic review and first acoustic identification key for the country. *Mammal Research* 66.
95. Mace, G.M. (2004). The role of taxonomy in species conservation. *Philosophical Transactions of the Royal Society London. Series B: Biological Sciences* 359, 711–719.
96. Mao, X., He, G., Hua, P., Jones, G., Zhang, S., Rossiter, S.J. (2013). Historical introgression and the persistence of ghost alleles in the intermediate horseshoe bat (*Rhinolophus affinis*). *Molecular Ecology* 22, 1035–1050.
97. Mayer, F., Dietz, C., Kiefer, A. (2007). Molecular species identification boosts bat diversity. *Frontiers in zoology* 4, 4.
98. McArthur, E. & Khan, F. A. A. (2021). Towards a regional call library: Classifying calls of a species-rich bat assemblage in a Bornean karst rainforest. *Barbastella* 14, 95–117.
99. Miller, B., Ochoa G., J., García, F. & O’Farrell, M. (2024). Distribution of Ghost Bats of the Genus *Diclidurus* Wied-Neuwied 1820 (Chiroptera: Emballonuridae) in Venezuela, with a Review of Their Vocal Signatures. *Acta Chiropterologica* 25.
100. Millon, L., Colin, C., Brescia, F. & Kerbirou, C. (2018). Wind turbines impact bat activity, leading to high losses of habitat use in a biodiversity hotspot. *Ecological Engineering* 112, 51–54.
101. Minh, B.Q., Schmidt, H.A., Chernomor, O., Schrempf, D., Woodhams, M.D., von Haeseler, A. & Lanfear, R. (2020). IQ-TREE 2: New Models and Efficient Methods for Phylogenetic Inference in the Genomic Era. *Molecular Biology and Evolution* 37, 1530–1534.
102. Monadjem, A., Shapiro, J.T., Mtsetfwa, F., Reside, A.E. & McCleery, R.A. (2017). Acoustic call library and detection distances for bats of Swaziland. *Acta Chiropterologica* 19:175–187.

103. Mora, C., Tittensor, D.P., Adl, S., Simpson, A.G.B., Worm, B. (2011). How many species are there on Earth and in the Ocean? *PLOS Biology* 9, e1001127.
104. Myers, N., Mittermeier, R.A., Mittermeier, C.G., Da Fonseca, G.A.B. & Kent, J. (2000). Biodiversity hotspots for conservation priorities. *Nature* 403, 853–858.
105. Novaes, R.L.M., Cláudio, V.C., Díaz, M.M., Wilson, D.E., Weksler, M. & Moratelli, R. (2022). Argentinean *Myotis* (Chiroptera, Vespertilionidae), including the description of a new species from the Yungas. *Vertebrate Zoology* 72: 1187–1216.
106. Novaes, R.L.M., Cláudio, V.C., Moratelli, R. (2023). The (integrative) taxonomy driving conservation of cryptic species: an example of Neotropical *Myotis*. *Therya* 14, 313–317.
107. Nylander, J.A.A. (2004). MrModeltest v2. Program distributed by the author.
108. O’Farrell, M.J., Corben, C. & Gannon, W. (2000). Geographic variation in the echolocation calls of the hoary bat (*Lasiurus cinereus*). *Acta Chiropterologica* 2, 185–196.
109. Papadatou, E., Butlin, R.K. & Altringham, J.D. (2008). Identification of bat species in Greece from their echolocation calls. *Acta Chiropterologica* 10, 127–143.
110. Parsons, S. & Jones, G. (2000). Acoustic identification of twelve species of echolocating bat by discriminant function analysis and artificial neural networks. *Journal of Experimental Biology* 203, 2641–2656.
111. Pfalzer, G. & Kusch, J. (2003). Structure and variability of bat social calls: Implications for specificity and individual recognition. *Journal of Zoology* 261, 21–33.
112. Pham, L.K., Tran, B.V., Le, Q.T., Nguyen, T.T. & Voigt, C.C. (2021). Description of echolocation call parameters for urban bats in Vietnam as a step towards a more integrated acoustic monitoring of urban wildlife in Southeast Asia. *Diversity* 13, 18.
113. Phauk, S., Sarith, P. & Furey, N.M. (2013). Cambodian bat echolocation: A first description of assemblage call parameters and assessment of their utility for species identification. *Cambodian Journal of Natural History* 2013, 16–26.
114. Poma-Urey, J.L., Acosta, S.L.H., Rivero, K., Hidalgo-Cossio, M., Hingst-Zaher, E., Gualda-Barros, J., Natividade, B.D. da, Barboza-Marquez, K., Ramírez-Chaves, H.E., Salazar-Bravo, J., Ochoa, J.G. (2023). Taxonomic revision and additional comments of some bats (Mammalia, Chiroptera) reported from Bolivia, with an updated checklist based on voucher material with verified identities. *Check List* 19, 409–427.

115. Rai, V., Thapa, S., Chalise, P. & Shah, K. B. (2021). Record of bats and their echolocation calls from southern Dolakha, central Nepal. *Mammalia* 85, 557–567.
116. Rakotondramanana, C.F. & Goodman, S.M. (2017). A review of the bacular morphology of Malagasy bats. *Acta Chiropterologica* 19(1): 51–70.
117. Raman, S. & Hughes, A. C. Echobank for the bats of Western Ghats biodiversity hotspot. *Acta Chiropterologica* 22, 349–364 (2021).
118. R Core Team (2018) A language and environment for statistical computing. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria. Available at: <https://www.R-project.org/>.
119. R Core Team (2024). R: A language and environment for statistical computing. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria. Available at: <https://www.R-project.org/>.
120. Rivers, N.M., Butlin, R.K. & Altringham, J.D. (2005). Genetic population structure of Natterer’s bats explained by mating at swarming sites and philopatry. *Molecular Ecology* 14: 4299–4312.
121. Ronquist, F. & Huelsenbeck, J.P. (2003). MrBayes 3: Bayesian phylogenetic inference under mixed models. *Bioinformatics* 19: 1572–1574.
122. Roux, C., Fraïsse, C., Romiguier, J., Anciaux, Y., Galtier, N. & Bierne, N. (2016). Shedding light on the grey zone of speciation along a continuum of genomic divergence. *PLoS Biology* 14: e2000234.
123. Ruedi, M., Biswas, J. & Csorba, G. (2012). Bats from the wet: Two new species of tube-nosed bats (Chiroptera: Vespertilionidae) from Meghalaya, India. *Revue Suisse de Zoologie* 119: 111–135.
124. Ruedi, M., Csorba, G., Lin, L.-K. & Chou, C.-H. (2015). Molecular phylogeny and morphological revision of *Myotis* bats (Chiroptera: Vespertilionidae) from Taiwan and adjacent China. *Zootaxa* 3920, 301–342.
125. Ruedi, M. & Mayer, F. (2001). Molecular systematics of bats of the genus *Myotis* (Vespertilionidae) suggests deterministic ecomorphological convergences. *Molecular Phylogenetics and Evolution* 21: 436–448.
126. Ruedi, M., Saikia, U., Thabah, A., Görföl, T., Thapa, S. & Csorba, G. (2021). Molecular and morphological revision of small Myotinae from the Himalayas shed new light on the poorly known genus *Submyotodon* (Chiroptera: Vespertilionidae). *Mammalian Biology* 101, 465–480.
127. Ruedi, M., Stadelmann, B., Gager, Y., Douzery, E.J.P., Francis, C.M., Lin, L.K., Guillén-Servent, A. & Cibois, A. (2013). Molecular phylogenetic reconstructions identify East Asia as the cradle for the evolution of the cosmopolitan genus *Myotis* (Mammalia, Chiroptera). *Molecular Phylogenetics and Evolution* 69: 437–449.

128. Russ, J. (2012). British bat calls: a guide to species identification. Exeter: Pelagic Publishing.
129. Russo, D. & Ancillotto, L. (2015). Sensitivity of bats to urbanization: a review. – *Mammalian Biology* 80: 205–212.
130. Russo, D., Ancillotto, L. & Jones, G. (2018). Bats are still not birds in the digital era: echolocation call variation and why it matters for bat species identification. *Canadian Journal of Zoology* 96:63–78.
131. Russo, D. & Jones, G. (2002). Identification of twenty-two bat species (Mammalia: Chiroptera) from Italy by analysis of time-expanded recordings of echolocation calls. *Journal of Zoology* 258, 91–103.
132. Russo, D., Voigt, C.C. (2016). The use of automated identification of bat echolocation calls in acoustic monitoring: a cautionary note for a sound analysis. *Ecological Indicators* 66:598–602.
133. Rydell, J., Nyman, S., Eklöf, J., Jones, G. & Russo, D. (2017). Testing the performances of automated identification of bat echolocation calls: A request for prudence. *Ecological Indicators* 78:416–420.
134. Schnitzler, H.-U., Moss, C.F. & Denzinger, A. (2003). From spatial orientation to food acquisition in echolocating bats. *Trends in Ecology & Evolution* 18, 386–394.
135. Shahbaz, M., Ullah, H., Khan, W., Javid, A., Attaullah, Rasheed, S.B., Anwar, K., Ullah, A., Zeb, J., Khan, M.I., Ahmad, Q.A., Khan, B.T., Khan, M., Ullah, I., Farooq, Z. & Hussain, A. (2020). Morphometrics of the Indian false vampire bat (*Megaderma lyra*) from district Jhelum, Pakistan. *Brazilian Journal of Biology* 81(4): 934–939.
136. Sharma, B., Chakravarty, R. & Acharya, P.R. (2021). The first record of European free tailed bat, *Tadarida teniotis* Rafinesque, 1814, and note on probable elevational movement from Nepal. *Journal of Asia-Pacific Biodiversity* 14(2): 248–253.
137. Sharma, B., Subedi, A., Subedi, B., Panthee, S. & Acharya, P.R. (2019). First record of the Small Bamboo Bat *Tylonycteris fulvida* (Peters, 1872) (Mammalia: Chiroptera: Vespertilionidae) from Nepal. *Journal of Threatened Taxa* 11(9): 14216–14219.
138. Siemers, B.M. (2004). Bats in the field and in a flight cage: recording and analysis of their echolocation calls and behavior. In: *Bat Echolocation research*. Austin, Texas: Bat Conservation International, 107113.
139. Simmons, N.B. & Cirranello, A.L. (2020). *Bat Species of the World: A taxonomic and geographic database*. Version 1.7. Accessed on 04/27/2022.
140. Simmons, N.B. & Cirranello, A.L. (2024). *Bat Species of the world: A taxonomic and geographic database*. Version 1.5. Accessed on 03/28/2024.

141. Singh, D. & Sharma, D.K. (2023). New distribution record of the Greater False Vampire Bat (*Megaderma lyra*, Geoffroy 1810) from North-Western Himalaya. *Journal of Tropical Life Science* 13(2): 377–382.
142. Sinha, Y.P. (1980). The bats of Rajasthan: taxonomy and zoogeography. *Records of the Zoological Survey of India* 76: 7–63.
143. Slatkin, M. (1985). Rare alleles as indicators of gene flow. *Evolution* 39:53–65.
144. Sodhi, N.S., Koh, L.P., Brook, B.W. & Ng, P.K.L. (2004). Southeast Asian biodiversity: An impending disaster. *Trends in Ecology & Evolution* 19, 654–660.
145. Soisook, P., Karapan, S., Satasook, C. & Bates, P.J.J. (2013). A new species of *Murina* (Mammalia: Chiroptera: Vespertilionidae) from peninsular Thailand. *Zootaxa* 3746: 567–579.
146. Soisook, P., Prajakjitr, A., Karapan, S., Francis, C.M. & Bates, P.J.J. (2015). A new genus and species of false vampire (Chiroptera: Megadermatidae) from peninsular Thailand. *Zootaxa* 3931(4): 528–550.
147. Soisook, P., Thaw, W.N., Kyaw, M., Oo, S.S.L., Pimsai, A., Suarez-Rubio, M. & Renner, S.C. (2017). A new species of *Murina* (Chiroptera: Vespertilionidae) from sub-Himalayan forests of northern Myanmar. *Zootaxa* 4320: 159–172.
148. Solari, S., Sotero-Caio, C.G., Baker, R.J. (2019). Advances in systematics of bats: towards a consensus on species delimitation and classifications through integrative taxonomy. *Journal of Mammalogy* 100, 838–851.
149. Son, N.T., Csorba, G., Tu, V.T., Thong, V.D., Wu, Y., Harada, M., Oshida, T., Endo, H. & Motokawa, M. (2015). A new species of the genus *Murina* (Chiroptera: Vespertilionidae) from the Central Highlands of Vietnam with a review of the subfamily Murininae in Vietnam. *Acta Chiropterologica* 17: 201–232.
150. Son, N.T., Görföl, T., Francis, C.M., Motokawa, M., Estók, P., Endo, H., Thong, V.D., Dang, N.X., Oshida, T. & Csorba, G. (2013). Description of a new species of *Myotis* (Vespertilionidae) from Vietnam. *Acta Chiropterologica* 15: 473–483.
151. Son, N., O’Shea, T., Gore, J., Nguyen, K., Thanh, H., Motokawa, M., Dang, H., Le, M., Nguyen, T., Oshida, T., Endo, H., Tran, T., Tuan Hai, B., Tú, L., Duong, V., Chu, H., Tu, V., (2021). Bats (Chiroptera) of Bidoup Nui Ba National Park, Dalat Plateau, Vietnam. *Mammal Study* 46.
152. Srinivasulu, B., Kaur, H., Shah, T., Gundena, D., Asad, G., Raman, S. & Srinivasulu, C. (2020). A review of the bacular morphology of some Indian bats (Mammalia: Chiroptera). *Journal of Threatened Taxa* 12(9): 15985–16005.

153. Srinivasulu, B. & Srinivasulu, C. (2019). *Myotis sicarius*. The IUCN RedList of Threatened Species: e.T14202A22063965.
154. Srinivasulu, C., Srinivasulu, A., Srinivasulu, B., Jones, G. (2019). Integrated approaches to identifying cryptic bat species in areas of high endemism: The case of *Rhinolophus andamanensis* in the Andaman Islands. PLOS ONE 14, e0213562.
155. Srinivasulu, C. & Srinivasulu, B. (2012). South Asian Mammals: Their Diversity, Distribution, and Status. Springer, Berlin, Germany.
156. Stadelmann, B., Herrera, L.G., Arroyo-Cabrales, J., Flores-Martínez, J.J., May, B.P. & Ruedi, M. (2004a). Molecular systematics of the fishing bat *Myotis (Pizonyx) livesi*. Journal of Mammalogy 85: 133–139.
157. Stadelmann, B., Jacobs, D.S., Schoeman, C. & Ruedi, M. (2004b). Phylogeny of African *Myotis* bats (Chiroptera, Vespertilionidae) inferred from cytochrome b sequences. Acta Chiropterologica 6: 177–192.
158. Stathopoulos, V., Zamora-Gutierrez, V., Jones, K.E. & Girolami, M. (2018). Bat echolocation call identification for biodiversity monitoring: A probabilistic approach. Journal of the Royal Statistical Society: Series C (Applied Statistics) 67, 165–183.
159. Stockley, P. (2012). The baculum. Current Biology 22(24): PR1032–R1033.
160. Sun, K., Luo, L., Kimball, R.T., Wei, X., Jin, L., Jiang, T., Li, G., Feng, J., (2013). Geographic variation in the acoustic traits of greater horseshoe bats: testing the importance of drift and ecological selection in evolutionary processes. PLoS One 8, e70368.
161. Tamura, K., Stecher, G. & Kumar, S. (2021). MEGA11: Molecular Evolutionary Genetics Analysis Version 11. Molecular Biology and Evolution 38: 3022–3027.
162. Tanshi, I., Obitte, B., Monadjem, A., Rossiter, S., Fisher-Phelps, M. & Kingston, T. (2022). Multiple dimensions of biodiversity in paleotropical hotspots reveal comparable bat diversity. Biotropica 54.
163. Teeling, E.C., Springer, M.S., Madsen, O., Bates, P., O'Brien, S.J. & Murphy, W.J. (2005). A molecular phylogeny for bats illuminates biogeography and the fossil record, Science, 307. 580-584.
164. Thapa, S. (2014). A checklist of mammals of Nepal. Journal of Threatened Taxa 6(8): 6061–6072.
165. Thapa, S., Baral, S., Hu, Y., Huang, Z., Yue, Y., Dhakal, M., Jnawali, S.R., Chettri, N., Racey, P.A., Yu, W., Wu, Y. (2021). Will climate change impact distribution of bats in Nepal Himalayas? A case study of five species. Global Ecology and Conservation 26, 1-14. e01483.

166. Thomas, O. (1915). The penis-bone, or baculum, as a guide to the classification of certain squirrels. *Annals and Magazine of Natural History* 8(15): 383–387.
167. Thong, V. D. (2019). New records of *Hipposideros griffini* from lava caves and the threats to its conservation in Vietnam. *Tap Chi Sinh Hoc Journal of Biology* 41, 31.
168. Thong, V. D. (2023a). Remarks on the diversity and echolocation calls of hipposiderid bats (Chiroptera: Hipposideridae) in Cuc Phuong National Park, northeastern Vietnam. *Academia Journal of Biology* 45, 1–9.
169. Thong, V. D. (2023b). New data on distribution, morphology and echolocation of *Hipposideros khaokhouayensis* Guillén-Servent & Francis, 2006 (Chiroptera: Hipposideridae). *Acta Zoologica Bulgarica* 75, 469–476.
170. Thong, V.D., Denzinger, A., Long, V., Sang, N.V., Huyen, N.T.T., Thien, N.H., Luong, N.K., Tuan, L.Q., Ha, N.M., Luong, N.T., Schnitzler, H.-U. (2022a). Importance of Mangroves for Bat Research and Conservation: A Case Study from Vietnam with Notes on Echolocation of *Myotis hasselti*. *Diversity* 14, 258.
171. Thong, V.D., Dietz, C., Denzinger, A., Bates, P.J.J., Furey, N.M., Csorba, G., Hoye, G., Thuy, L.D., Schnitzler, H.-U. (2011). Further records of *Murina tiensa* from Vietnam with first information on its echolocation calls. *Hystrix* 22, 129–138.
172. Thong, V.D., Limbert, H. & Limbert, D. (2022b). First records of bats (Mammalia: Chiroptera) from the world’s largest cave in Vietnam. *Diversity* 14, 534.
173. Thong, V.D., Loi, D.N., Thanh, H.T., Nha, P.V., Nga, C.T.T., Sengmanichanh, P., Ha, N.M., Toan, V.D., Thai, D.V. & Viet, N.V. (2022c). Echolocation calls of *Myotis alticraniatus* (Chiroptera: Vespertilionidae) in Vietnam. *Hnue Journal of Science, Natural Sciences* 67, 133–140.
174. Thong, V., Puechmaille, S., Denzinger, A., Csorba, G., Dietz, C., Bates, P., Teeling, E., Schnitzler, H. (2012). A new species of *Hipposideros* (Chiroptera: Hipposideridae) from Vietnam. *Journal of Mammalogy* 93, 1–11.
175. Topál, G. (1970). On the systematic status of *Pipistrellus annectans* Dobson, 1871 and *Myotis primula* Thomas, 1920 (Mammalia). *Annales Historico-Naturales Musei Nationalis Hungarici* 62: 373–379.
176. Tu, V.T., Csorba, G., Görföl, T., Arai, S., Son, N.T., Thanh, H.T. & Hassanin, A. (2015). Description of a new species of the genus *Aselliscus* (Chiroptera, Hipposideridae) from Vietnam. *Acta Chiropterologica* 17:233–254.
177. Tu, V.T., Csorba, G., Ruedi, M., Furey, N.M., Son, N.T., Thong, V.D., Bonillo, C. & Hassanin, A. (2017b). Comparative phylogeography of bamboo

- bats of the genus *Tylonycteris* (Chiroptera, Vespertilionidae) in Southeast Asia. *European Journal of Taxonomy* 274: 1–38.
178. Tu, V.T., Görföl, T., Csorba, G., Arai, S., Kikuchi, F., Fukui, D., Koyabu, D., Furey, N.M., Bawm, S., Lin, K.S., Alviola, P., Hang, C.T., Son, N.T., Tuan, T.A. & Hassanin, A. (2021). Integrative taxonomy and biogeography of Asian yellow house bats (Vespertilionidae: Scotophilus) in the Indomalayan Region. *Journal of Zoological Systematics and Evolutionary Research* 59: 772–795.
179. Tu, V.T., Hassanin, A., Furey, N.M., Son, N.T. & Csorba, G. (2018). Four species in one: multigene analyses reveal phylogenetic patterns within Hardwicke's woolly bat, *Kerivoula hardwickii*-complex (Chiroptera, Vespertilionidae) in Asia. *Hystrix* 29, 111–121.
180. Tu, V.T., Hassanin, A., Görföl, T., Arai, S., Fukui, D., Thanh, H.T., Son, N.T., Furey, N.M. & Csorba, G. (2017a). Integrative taxonomy of the *Rhinolophus macrotis* complex (Chiroptera, Rhinolophidae) in Vietnam and nearby regions. *Journal of Zoological Systematics and Evolutionary Research* 55:177198.
181. Tsang, S.M., Cirranello, A.L., Bates, P.J.J. & Simmons, N.B. (2015). The Roles of Taxonomy and Systematics in Bat Conservation, In: Voigt, C.C. és Kingston, T. (Szerk.): *Bats in the anthropocene: Conservation of Bats in a Changing World*, Springer, New York, pp. 503-538.
182. Tuan, L.Q., Thong, V.D., Son, N.T., Tu, V.T., Tuan, T.A., Luong, N.T., Vy, N.T., Thanh, H.T., Huang, J.C.-C., Csorba, G., Görföl, T. & Tuanmu, M.-N. (2023). Potential individual and interactive effects of climate and land-cover changes on bats and implications for conservation planning: a case study in Vietnam. *Biodiversity Conservation* 32, 4481–4508.
183. Uhrin, M., Kaňuch, P., Krištofik, J. & Paule, L. (2010). Phenotypic plasticity in the greater mouse-eared bat in extremely different roost conditions. *Acta Theriologica* 55: 153–164.
184. Vercillo, F. & Ragni, B. (2011). Morphometric discrimination between *Martes martes* and *Martes foina* in Italy: The use of the baculum. *Hystrix* 22(2): 325–331.
185. Voigt, C.C., Bernard, E., Huang, J.C.-C., Frick, W.F., Kerbiriou, C., MacEwan, K., Mathews, F., Rodríguez-Durán, A., Scholz, C., Webala, P.W., Welbergen, J., Whitby, M., (2024). Toward solving the global green–green dilemma between wind energy production and bat conservation. *BioScience* 74, 240–252.
186. Voigt, C.C. & Kingston T. (Szerk.) (2016). *Bats in the Anthropocene: Conservation of Bats in a Changing World*. Springer, Cham. 606 p.

187. Wang, X., Guo, W., Yu, W., Csorba, G., Motokawa, M., Li, F., Zhang, Q., Zhang, C., Li, Y. & Wu, Y. (2017). First record and phylogenetic position of *Myotis indochinensis* (Chiroptera, Vespertilionidae) from China. *Mammalia* 81: 605–609.
188. Will, K.W., Mishler, B.D. & Wheeler, Q.D. (2005). The Perils of DNA Barcoding and the Need for Integrative Taxonomy. *Systematic Biology*, 54(5), 844–851.
189. Wilson, D.E. & Mittermeier, R.A. (Szerk.) (2019). Handbook of the Mammals of the World (Volume 9): Bats. Lynx Edicions, Barcelona, Spain. 1008 p.
190. Yu, W.H., Csorba, G. & Wu, Y. (2020). Tube-nosed variations – a new species of the genus *Murina* (Chiroptera: Vespertilionidae) from China. *Zoological Research*. 41: 70–77.
191. Zachos, F.E. (2018). Mammals and meaningful taxonomic units: The debate about species concepts and conservation. *Mammal Review* 48: 153–159.
192. Zamora-Gutierrez, V., Lopez-Gonzalez, C., Gonzalez, M.C. MacSwiney, Fenton, B., Jones, G., Kalko, E.K.V., Puechmaille, S.J., Stathopoulos, V. & Jones, K.E. (2016). Acoustic identification of Mexican bats based on taxonomic and ecological constraints on call design. *Methods in Ecology and Evolution* 7:1082–1091.
193. Zamora-Gutierrez, V., MacSwiney G.M.C., Balvanera, S.M. & Esquivelzeta, E.R. (2021). The evolution of acoustic methods for the study of bats. In: Lim, B.K., Fenton, M.B., Brigham, R.M., Mistry, S., Kurta, A., Gillam, E.H., Russell, A. & Ortega, J. (Szerk.) 50 years of bat research: Foundations and new frontiers. Springer International Publishing, Switzerland, 43-59.
194. Zamora-Gutierrez, V., Ortega, J., Avila-Flores, R., Aguilar-Rodríguez, P.A., Alarcón-Montano, M., Avila-Torresagatón, L.G., Ayala-Berdón, J., Bolívar-Cimé, B., Briones-Salas, M., Chan-Noh, M., Chávez-Cauich, M., Chávez, C., Cortés-Calva, P., Cruzado, J., Cuevas, J.C., Del Real-Monroy, M., Elizalde-Arellano, C., García-Luis, M., García-Morales, R., Guerrero, J.A., Guevara-Carrizales, A.A., Gutiérrez, E.G., Hernández-Mijangos, L.A., Ibarra-López, M.P., Iñiguez-Dávalos, L.I., León-Madrado, R., López-González, C., López-Téllez, M.C., López-Vidal, J.C., Martínez-Balvanera, S., Montiel-Reyes, F., Murrieta-Galindo, R., Orozco-Lugo, C.L., Pech-Canché, J.M., Pérez-Pérez, L., Ramírez-Martínez, M.M., Rizo-Aguilar, A., Robredo-Esquivelzeta, E., Rodas-Martínez, A.Z., Rojo-Cruz, M.A., Selem-Salas, C.I., Uribe-Bencomo, E., Vargas-Contreras, J.A. & MacSwiney G.M.C. (2020). The Sonozotz project: Assembling an echolocation call library for bats in a megadiverse country. *Ecology and Evolution* 10, 4928–4943.

7 AZ ÉRTEKEZÉS TÉMAKÖRÉBEN KÉSZÜLT PUBLIKÁCIÓK

7.1 Publikációk lektorált folyóiratokban

Görföl, T., Huang, J.C.-C., Csorba, G., **Győrössy, D.**, Estók, P., Kingston, T., Szabadi, K.L., McArthur, E., Senawi, J., Furey, N.M., Tu, V.T., Thong, V.D., Khan, F.A.A., Jinggong, E.R., Donnelly, M., Kumaran, J.V., Liu, J.-N., Chen, S.-F., Tuanmu, M.-N., Ho, Y.-Y., Chang, H.-C., Elias, N.-A., Abdullah, N.-I., Lim, L.-S., Squire, C.D., Zsebők, S., 2022. ChiroVox: a public library of bat calls. *PeerJ* 10, e12445. <https://doi.org/10.7717/peerj.12445>

Győrössy, D., Csorba, G., Szabadi, K.L., Estók, P., Tu, V.T., Thong, V.D., Furey, N.M., Huang, J.C.-C., Tuanmu, M.-N., Fukui, D., Zsebők, S., Görföl, T., 2024. The calls of Vietnamese bats: a major step toward the acoustic characterization of Asian bats. *Scientific Reports* 14, 23335. <https://doi.org/10.1038/s41598-024-72436-6>

Feng, L., **Győrössy, D.**, Miguez, R.P., Kokkini, P., Görföl, T., Khan, S.A., Saikia, U., Talmale, S.S., Yu, W., Liu, S., Jiang, T., Csorba, G., 2024. A reassessment of the taxonomic status and distribution of the subspecies of *Lyroderma lyra* (Chiroptera: Megadermatidae). *Contributions to Zoology* 2024:1-21. <https://doi.org/10.1163/18759866-bja10073>

Győrössy, D., Tu, V.T., Csorba, G., Thapa, S., Estók, P., Földvári, G., Görföl, T., 2024. The grey zone of taxonomy—The case of the Sikkim *Myotis* (Chiroptera: Vespertilionidae: *Myotis sicarius*), first recorded from Southeast Asia. *Vertebrate Zoology* 74, 737–749. <https://doi.org/10.3897/vz.74.e127269>

Dahal, D., **Győrössy, D.**, Thapa, S., Csorba, G., Görföl, T., Pandey, K., Budha, P. and Singh, N. (2025) First record of *Murina walstoni* (Chiroptera: Vespertilionidae) outside Southeast Asia. *Mammalia* 0117 <https://doi.org/10.1515/mammalia-2024-0117>

7.2 Konferenciaközlemények, absztraktok és előadások

Győrössy, D. (2019). Csövesorrú denevérek (Murininae) mitokondriális diverzitása. In: XII. Magyar Denevérvédelmi Konferencia, Alsódobsza, Magyarország

Szabadi, K. L., Győrössy, D., Estók, P., Zsebők, S., Csorba, G., Görföl, T. (2019). Délkelet-ázsiai denevérek bioakusztikai vizsgálata. In: XII. Magyar Denevérvédelmi Konferencia, Alsódobsza, Magyarország

Görföl, T., **Győrössy, D.,** Szabadi, K. L., Csorba, G. (2019). Bat Tissues in the HNHM Collection of Genetic Resources. In: XVIII. International Bat Research Conference, Phuket, Thaiföld - Book of Abstracts (p.335).

Görföl, T., Csorba, G., **Győrössy, D.,** Estók, P., Szabadi, K. L., Zsebők, S. (2021). ChiroVox: a denevérhangos weboldal. In: XIII. Magyar Denevérvédelmi Konferencia, Lakitelek, Magyarország

Győrössy, D. (2021). Vietnámi denevérek bioakusztikai vizsgálata. In: Intézményi Új Nemzeti Kiválóság Program (ÚNKP) Konferencia, Gödöllő, Magyarország

Győrössy, D., Szabadi, K. L., Csorba, G., Zsebők, S., Estók, P., Görföl, T. (2022) Vietnámi denevérek bioakusztikai vizsgálata. In: XIII. Magyar Természetvédelmi Biológiai Konferencia, Pécs, Magyarország - Absztrakt kötet (p.59).

Győrössy, D. (2023). Referencia genetikai adatbázis létrehozása délkelet-ázsiai denevérek azonosítására. In: Intézményi Új Nemzeti Kiválóság Program (ÚNKP) Konferencia, Gödöllő, Magyarország

Győrössy, D., Csorba, G., Vuong, T. T., Sanjan, T., Estók, P., Görföl, T. (2024). A Himalájai kapcsolat – a *Myotis sicarius* denevérfaj váratlan előfordulása Délkelet-Ázsiában. In: III. Emlőskutatók Szakmai Napja, Eger, Magyarország

Görföl, T., Huang, J. C. C., Csorba, G., **Győrössy, D.,** Estók, P., Kingston, T., Szabadi, K. L., Bán, M., Zsebők, S. (2024). ChiroVox: a public library of bat calls. In: XVI. European Bat Research Symposium, Tarragona, Spanyolország - Book of Abstracts (p.94).

Görföl, T., Huang, J. C. C., Csorba, G., **Győrössy, D.**, Estók, P., Kingston, T., Szabadi, K. L., Bán, M., Zsebők, S. (2024). An update for ChiroVox: Current status and future plans. In: V. International Southeast Asian Bat Conference, Ho Chi Minh, Vietnám - Book of Abstracts

Győrössy, D., Zsebők, S., Bán, M., Csorba, G., Huang, J. C. C., Szabadi, K. L., Estók, P., Görföl, T. (2025). ChiroVox: the largest global bat call library, now enhanced with new features. In: IX. European Congress of Mammalogy, Patras, Görögország - Book of Abstracts (p.290).

Győrössy, D., Zsebők, S., Csorba, G., Szabadi, K. L., Vuong, T. T., Furey, N. M., Huang, J. C. C., Bán, Miklós, Estók, P., Thong, V. D., Görföl, T. (2025). ChiroVox and the acoustic characterization of Vietnamese bats: expanding global resources for bat research. In: XX. International Bat Research Conference, Cairns, Ausztrália - Book of Abstracts (pp.208-209).