

翼手類における核型分析：II. Rhinolophusキクガシラコウモリ属における類縁関係

安藤, 光一
九州大学農学部動物学教室

内田, 照章
九州大学農学部動物学教室

<https://doi.org/10.15017/23157>

出版情報：九州大学農学部学藝雑誌. 28 (2), pp.119-129, 1974-02. 九州大学農学部
バージョン：
権利関係：

翼手類における核型分析

II. *Rhinolophus* キクガシラコウモリ属における類縁関係¹⁾

安藤 光一・内田 照章

九州大学農学部動物学教室
(1973年11月22日受理)

Karyotype Analysis in Chiroptera

II. Phylogenetic Relationships in the Genus *Rhinolophus*

KOICHI ANDO and TERU AKI UCHIDA

Zoological Laboratory, Faculty of Agriculture,
Kyushu University, Fukuoka

緒 言

Rhinolophidae キクガシラコウモリ科は2属、すなわち *Rhinolophus* キクガシラコウモリ属(約50種)および *Rhinomegalophus* (1種) からなり、旧世界の熱帯および温帯地域に広く分布する。日本本土には *Rhinolophus cornutus cornutus* コキクガシラコウモリと *Rhinolophus ferrumequinum nippon*²⁾ キクガシラコウモリが分布し、両種ともに典型的な洞穴棲コウモリである。*R. cornutus* は *R. ferrumequinum* を著しく矮小化したコウモリといえ、両種は外部形態上おおまかな相似性を示す。

筆者らはこの日本産 *Rhinolophus* 2種の核型を分析し、良好な染色体像を得ることができたので、まず2種の核型を記述する。つぎに、今までに核型が分析されているヨーロッパ産 *Rhinolophus* 4種の核型を、筆者らが供試した日本産2種の核型と比較検討する。最後に、*Rhinolophus* の系統分類を論じるにあたり種の重要な分類学的標徴である幾つかの形態的特徴と核型とを対比させ、核型からみた *Rhinolophus* における種間の系統類縁関係を述べてみたい。

材料および方法

供試個体は1970年7月31日、福岡県糸島郡前原町

井原山廃坑において捕獲した *R. f. nippon* の雄1頭、および1971年11月15日に同所で捕獲した *R. f. nippon* の雌雄各1頭と、*R. c. cornutus* の雄5頭である。染色体標本は内田・安藤(1972)の方法にしたがつて作成した。

結 果

R. cornutus cornutus と *R. ferrumequinum nippon* の2種における染色体の中期像を Figs. 1, 2 に示した。各染色体を Patton (1967) の腕比測定法にしたがつて、Metacentric (M型)、Submetacentric (SM型)、Subtelocentric (ST型) および Acrocentric (A型) の4型に分け、M型とSM型を1つのグループとして大きさの順に配列図示した。

核型分析の結果、*R. f. nippon* の染色体は $2n = 58$, $FN = 62$ から構成されており、常染色体は中形2対と微細形1対のM型、および大形から小形までの26対のA型からなる。性染色体では、X染色体は大形のST型、Y染色体は小形のA型であった。一方、*R. c. cornutus* の染色体は $2n = 62$, $FN = 60$ から構成されており、常染色体は大形から小形までの30対のA型からなる。性染色体では、X染色体は大形のST型、Y染色体は小形のM型であった。

上記2種の核型から明らかのように、両種は Ves-

- 1) 九州大学農学部動物学教室業績。翼手類の系統動物学的研究 VIII. Studies on the systematics of Chiroptera VIII.
- 2) 九州・四国産のものを *R. f. nippon*、本州・北海道産のものを *R. f. mikadoi* とする研究者もあるが、筆者らは後者を前者のシノニムとした。

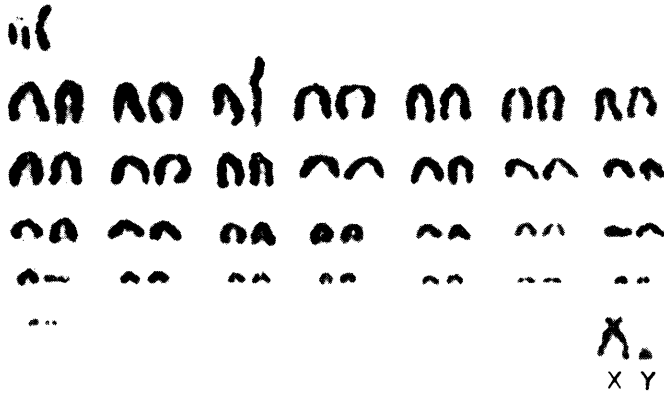


Fig. 1. Representative karyotype of a male *Rhinolophus cornutus cornutus* ($2n=62$, FN=60). $\times 1200$.



Fig. 2. Representative karyotypes of a male and female *Rhinolophus ferrumequinum nippon* ($2n=58$, FN=62). $\times 1100$.

pertilionidae ヒナコウモリ科のそれに比して著しく高い $2n$ と FN の値を示し (内田・安藤, 1972 参照), かつ両種の染色体には動原体付近に異質染色質を持つ特異的な 1 対の A 型常染色体が存在する. すなわち, 両種は総体的に類似性に富んだ染色体像を示す. しかしながら, 両種の間には M 型常染色体の有無, Y 染色体の核型および $2n$, FN 値における相違がみられ,

両種は染色体において明確な種間変化を示している.

一般にコウモリ類における核型の変化は属レベルで顕著であるが, 種間ではその頻度がかなり低いことから, 供試した *Rhinolophus* の 2 種における核型の相違はコウモリ類では比較的数少ない種間の変化を示す 1 例として挙げられる.

考 察

1. 従来の分類学的標徴からみた *Rhinolophus* の系統分類学的考察

形態的諸形質に基づく *Rhinolophus* の系統分類は, おもに Andersen (1905) により論じられている. 彼は鼻葉の構造とくに中鼻葉 (sella) における接続突起 (connecting process) の形態的变化, および蝸牛と後頭骨基底部の相対的な位置関係における変化などから, *Rhinolophus* を *simplex* group, *minor* group および *hipposideros* group の 3 つのグループに大別した. さらに, 各グループについて歯性, 翼型, 中鼻葉などの形態的差異, および一般的に用いられる数多くの分類学的諸形質に基づき種間の類縁関係を論じている. 上記した Andersen (1905) による 3 つのグループの名称は, Tate and Archbold (1939) および Ellerman and Morrison-Scott (1951) などによって大幅に修正されている. 筆者らはこのグループ名改正の提案にしたがい, *simplex* group を *ferrumequinum* group, *minor* group を *pusillus* group と

して取り扱った.

つぎに, 今までの形態的諸形質による *Rhinolophus* における種の系統分類学的位置づけを紹介すると共に, 考察を加えることとする.

Fig. 3 は今までに核型が分析された *Rhinolophus* 5 種における中鼻葉の前面像および接続突起の側面像

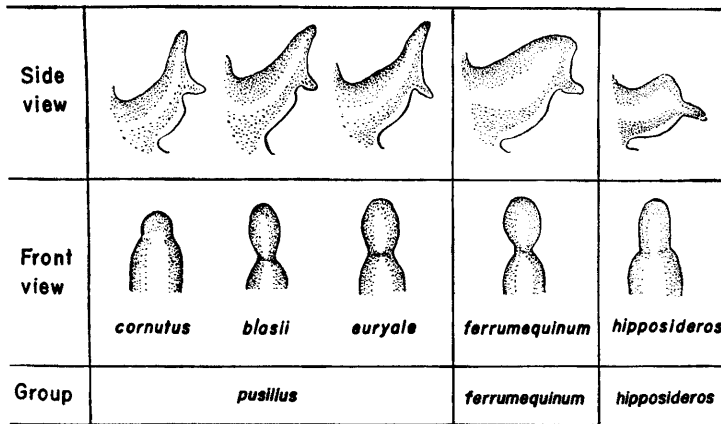


Fig. 3. Sellae in five species of the genus *Rhinolophus*, whose karyotypes have been analysed so far.

を, Harrison (1964) の原図を参照し, 日本産のものを加えて図示したものである。現在, 中鼻葉の生理的な機能は十分には解明されていないが, これはエコロケーションに重要な機能的役割を果していると思われるので (Möhres, 1953; Griffin, 1958; Marler and Hamilton, 1968), その形態的相違は *Rhinolophus* における重要な系統分類学的な標徴とみなしてよいであろう。Andersen (1905) は *Rhinolophus* 各種における中鼻葉前面の形態的相違に注目し, その連続的な種間相違を見出した。彼は中鼻葉の中間部狭窄が不明確なものを最も原始的な型とし, 進化するにつれて中間部狭窄が明確になると指摘している。Andersen (1905) の見解によれば, Fig. 3 に示した5種では *R. cornutus* が最も原始的な中鼻葉をもち, *R. hipposideros* もかなり原始的な中鼻葉の形態を保有する。また, *R. blasii* と *R. euryale* では中鼻葉はかなり進んだ段階の形態を示し, さらに *R. ferrumequinum* における中鼻葉の形態は著しく進んだものとなる。

なお, Andersen (1905) は *Rhinolophus* 各種について中手骨および指骨の長さの変化から種の進化段階を論述している。すなわち, 第3, 第4および第5中手骨の長さがほとんど等しく, 第3および第4指の第2指骨の長さが第1指骨の3/2以下を示す種を原始型とし, 第4および第5中手骨が明らかに第3中手骨よりも長く, 第3および第4指の第2指骨の長さが第1指骨の3/2以上を示す種を進化型と定めた。Table 1は核型が分析された5種について, 上記のように各中手骨の長さおよび指骨の比率を, Andersen (1905) および Harrison (1964) の資料を参照し, 日本産の

ものを加えて表わしたものである。Andersen (1905) の見解にしたがえば, *R. cornutus* は著しく原始的な翼型を示し, 同じグループに属する *R. blasii* および *R. euryale* は, *R. cornutus* よりもかなり進んだ翼型をもち, *R. ferrumequinum* および *R. hipposideros* は最も進んだ翼型を保持していることになる。

さらに, Andersen (1905) は *Rhinolophus* 各種における上顎第2前臼歯 (p^2) と下顎第3前臼歯 (p_3) の連続的な退化変化を見出し, これを属内の系統分類学的標徴としている。Table 2は Andersen (1905), Harrison (1964) および 庫本 (1972) の報告に基づき, 核型が分析された5種について, p^2 および p_3 の歯性をまとめたものである。この表に明示しているように, 各種における p^2 , p_3 のあり方はそれぞれ明確な差異を示す。Tate (1942) は翼手類の歯性には食虫類と同じように, 長い吻に歯がゆつたりと配列されたものから, 進化するにしたがい吻の短縮, 前臼歯の歯列外への転位や消失がみられるものまで, いろいろの段階があると報告している。これらの見解によれば, *R. cornutus* は明らかに原始的な p^2 , p_3 を保持し, *R. blasii* および *R. euryale* の p^2 , p_3 は *R. cornutus* のものより進んでおり, *R. ferrumequinum* の p^2 , p_3 は最も進んだ状態を示す。また, *R. hipposideros* の p^2 , p_3 は *R. ferrumequinum* ほどではないが, やはり進化した歯性を示す。

上記した外部諸形質および歯性に基づく *Rhinolophus* 各種の系統分類学的位置は, Fig. 4の系統樹として表わせよう。この系統樹は Andersen (1905) によつて提唱されたものを簡素化し, グループ名を変更したものである。上記の諸形質からみれば, *pusillus*

Table 1. Interspecific difference of the wing pattern based upon the length of metacarpals and digits in five species of the genus *Rhinolophus*, whose karyotypes have been analysed so far.

Species	Items	Metacarpal (Mc)	Digit (III, IV)
<i>R. cornutus</i>		$Mc_3 \leq Mc_4 \leq Mc_5$	$\frac{III^2}{III^1} < \frac{3}{2}, \frac{IV^2}{IV^1} < \frac{3}{2}$
<i>R. blasii</i>		$Mc_3 \leq Mc_4 = Mc_5$	$\frac{III^2}{III^1} \geq \frac{3}{2}, \frac{3}{2} < \frac{IV^2}{IV^1} > 2$
<i>R. euryale</i>		$Mc_3 \leq Mc_4 = Mc_5$	$\frac{III^2}{III^1} \geq \frac{3}{2}, \frac{IV^2}{IV^1} > 2$
<i>R. ferrumequinum</i>		$Mc_3 < Mc_4 \leq Mc_5$	$\frac{III^2}{III^1} > \frac{3}{2}, \frac{IV^2}{IV^1} > \frac{3}{2}$
<i>R. hipposideros</i>		$Mc_3 < Mc_4 > Mc_5$	$\frac{III^2}{III^1} > \frac{3}{2}, \frac{IV^2}{IV^1} > \frac{3}{2}$

Mc₃=third metacarpal, Mc₄=fourth metacarpal, Mc₅=fifth metacarpal, III¹=first phalanx of the third digit, III²=second phalanx of the third digit, IV¹=first phalanx of the fourth digit, IV²=second phalanx of the fourth digit.

Table 2. Displacement of p² and p₃ in the five species of the genus *Rhinolophus*.

Species	Tooth	p ²	p ₃
<i>R. cornutus</i>		in tooth-row (functional)	in tooth-row (functional)
<i>R. blasii</i>		in tooth-row (larger than in <i>R. euryale</i>)	on external side
<i>R. euryale</i>		in tooth-row (smaller than in <i>R. blasii</i>)	on external side
<i>R. ferrumequinum</i>		on external side (diminished, non-functional)	on external side (diminished or disappeared)
<i>R. hipposideros</i>		in tooth-row (functional)	on external side

p²=upper second premolar, p₃=lower third premolar.

group では *R. cornutus* は著しく原始的な種であり, *R. blasii* はかなり進化した種といえ, *R. euryale* は同じグループのうち最も進化した種となる. *ferrumequinum* group では *R. ferrumequinum* を除き, 今のところ核型は分析されていないが, 分類学的諸形質からみて *R. simplex* や *R. celebensis* などは著しく原始的な種に位置づけられており, *R. affinis* は数多くのより進歩的な傾向を示し, *R. ferrumequinum* はこのグループのうち最も進化した種となる. *hipposideros* group に属する *R. hipposideros* は, 系統分類学的諸形質からみた場合, *pusillus* group のもの

に非常に類似しているもので, このグループから分化した種といわれている.

II. 核型からみた *Rhinolophus* の系統分類学的考察

これまでの考察では種のレベルで論議の対象としたが, 核型からの考察を加える場合, 少なくとも *R. ferrumequinum* については, 後出のように2亜種を区別する必要が生じる. したがって, 今までに核型が分析された *Rhinolophus* 5種を以下では5種1亜種と表わす. 筆者らはこの5種1亜種について, 分類学的標徴

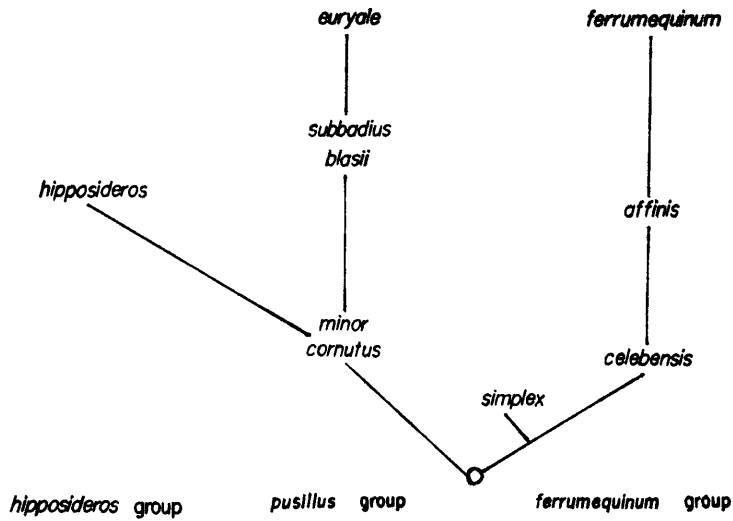


Fig. 4. Suggested phylogenetic relationships among species of the genus *Rhinolophus* based upon external characters and dentition (modified from the concept by Andersen, 1905).

からみた系統分類の帰結と核型分析の結果とを比較検討して、各種の系統分類学的位置づけを再吟味し、あわせてその染色体進化について考察する。

翼手類は齧歯類に次ぐ大きな目であり、数多くの種から構成されているが、核型分析に関する研究は齧歯類におけるほど多くない。しかし、翼手類の核型について次の点を特徴としてあげることができる。すなわち、染色体の $2n$ および FN は科のレベルでは大まかな 1 つのまとまりを示すが、属間では明らかな相違がみられる。また、種レベルでは同属のものは同じ数値を示すものがかかなり多い。

筆者らはまず *Rhinolophus* 5 種 1 亜種の核型とその特異性について説明し、つぎに、それらにおける染色体の変化とその機構について考察し、最後に核型から推察しうる *Rhinolophus* 各種の系統分類を前述の分類学的標徴をも加味しながら論じていきたい。

1. *Rhinolophus* 各種の核型とその特異性

ここに取り扱う *Rhinolophus* 5 種 1 亜種の核型を Table 3 に示したが、これらコウモリの核型に関しては次のような若干の報告がある。

pusillus group: *R. cornutus* の核型は Sasaki (1970) および 土屋 (1971) により報告されている。筆者らによる本種の核型の分析結果は土屋 (1971) の報告とまったく一致する。しかも、土屋 (1971) および筆者らの染色体像は非常に鮮明であるため $2n=62$, FN=60 は確定的である (Fig. 1 参照)。*R. blasii* の核型については Dulic (1966, 1967) の報告があり、その核型は $2n=58$, FN=60 である。*R. euryale* の核型については Bovey (1949), Capanna and Civitelli (1964), Dulic (1966, 1967) および Capanna (1968) の報告があり、その核型は $2n=58$, FN=60 である。

Table 3. Comparison of the somatic chromosomes among five species and one subspecies of the genus *Rhinolophus*.

Species	2n	Autosomes			Sex chromosomes		FN	Locality
		M and SM	ST	A	X	Y		
<i>R. cornutus</i>	62	0	0	30	ST	M	60	Japan
<i>R. blasii</i>	58	2	0	26	ST	A	60	Yugoslavia
<i>R. euryale</i>	58	2	0	26	ST	A	60	Italy, Yugoslavia
<i>R. f. ferrumequinum</i>	58	2	0	26	ST	A	60	Italy, Yugoslavia
<i>R. f. nippon</i>	58	3	0	25	ST	A	62	Japan
<i>R. hipposideros</i>	56	3	0	24	ST	A	60	Italy

ferrumequinum group: このグループでは今までに *R. ferrumequinum* の 2 亜種, すなわち *R. f. ferrumequinum* と *R. f. nippon* の核型が分析されているにすぎない. *R. f. ferrumequinum* の核型については Bovey (1949), Capanna and Civitelli (1964), Dulic (1966, 1967) および Capanna (1968) の報告があり, その核型は $2n=58$, FN=60 である. 一方, *R. f. nippon*³⁾ の核型は 牧野 (1956) および Tsuchiya and Yoshida (1971) により報告され, $2n=58$ で両著者の結果は一致しており, さらに Tsuchiya and Yoshida (1971) は FN=60 としている. しかし, この FN の値は筆者らによる 62 と相違する. これに関しては土屋も FN=62 とすることを後に (私信による) 認めている. したがって, 筆者らは本亜種の FN を 62 と決定した (Fig. 2 参照).

hipposideros group: *R. hipposideros* の核型は Bovey (1949) により $2n=54$, Capanna (1968) により $2n=56$ と報告されているが, 後者の karyogram を考慮すれば, $2n=56$ は確定的と思われる. また, Capanna (1968) は本種の FN を 60 としている.

筆者らは上記した 5 種 1 亜種の核型を決定するにあたって, 若干の修正を行なった. まず性染色体について, Capanna and Civitelli (1964), Dulic (1966, 1967) および Capanna (1968) は X 染色体を SM 型と判定しているが, 筆者らは Patton (1967) の腕比測定法にしたがって X 染色体を ST 型と判定した. なお常染色体については, 筆者らは大きな異質染色質部をもつ中形 I 対の染色体を A 型染色体とみなし, これを保有する *R. cornutus*, *R. f. ferrumequinum*, *R. f. nippon* および *R. hipposideros* の FN を割り出した. また, Capanna and Civitelli (1964), Dulic (1966, 1967) および Capanna (1968) による *R. euryale*, Dulic (1966, 1967) による *R. blasii* の核型分析では, この特異的な常染色体が存在していない. 両種は実際に, この常染色体を保有していないのか, あるいは, この染色体の過度の収縮のために異質染色質部が染色質部と区別できなくなつたのか, いずれにしても, この結論は今後のさらに詳細な分析結果に俟たなければならぬ. 筆者らは Capanna and Civitelli (1964), Dulic (1966, 1967) および

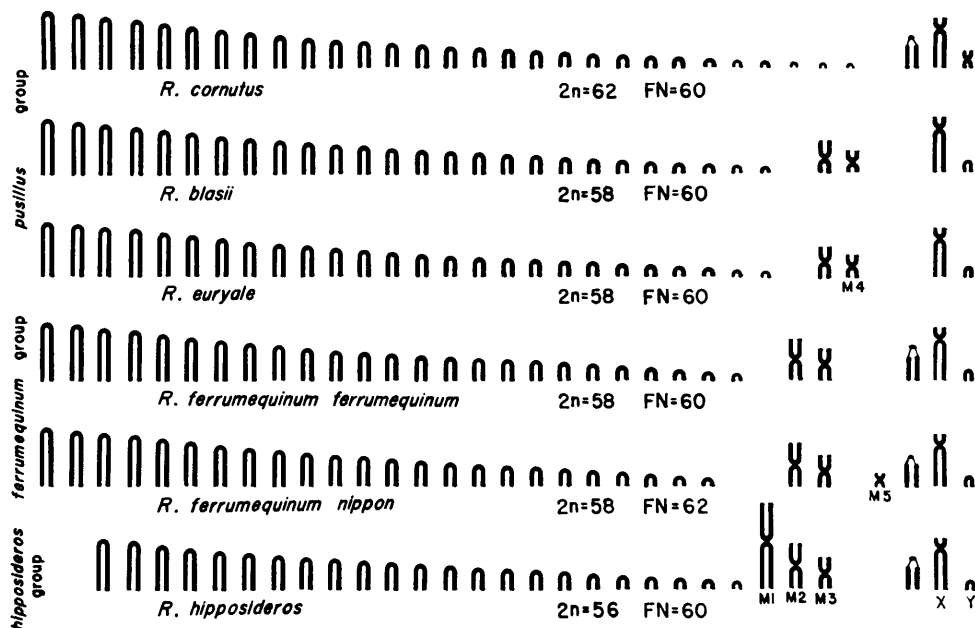


Fig. 5. Diagrammatic representative of the karyotypes in five species and one subspecies of the genus *Rhinolophus* so far analysed. M 1=large metacentric, M 2=medium metacentric (larger than M 3), M 3=medium metacentric (smaller than M 2), M 4=small metacentric, M 5=minute metacentric.

3) Tsuchiya and Yoshida (1971) の供試個体は *R. f. mikadoi* として取り扱われている.

Capanna (1968) による両種の核型分析の結果を一応そのまま採用した。

Table 3 に示すように、*Rhinolophus* 各種の染色体は高い $2n$, FN の値を示す。また、その性染色体は *Phyllostomatidae* ヤリビョウウコウモリ科にみられるような性染色体多型 (Baker, 1967; Hsu *et al.*, 1968; Baker, 1970; Baker and Hsu, 1970) を示さず、一般真獣類の典型的な性染色体型である XX/XY 型を示す。*Rhinolophus* 5 種 1 亜種の核型を比較すると、前述のように $2n$ には相違がみられるが、FN は *R. f. nippon* のそれを除けば、他の種や亜種において同じく 60 である。性染色体では 5 種 1 亜種を通じて X 染色体はすべて大形の ST 型であり、Y 染色体は *R. cornutus* における小形 M 型のものを除けば、小形の A 型である。このように、種間における核型の相違はさほど大きくはないが、この相違には明らかな連続性が認められる。

2. *Rhinolophus* における染色体変化とその機構

Fig. 5 は Table 3 に示した *Rhinolophus* 5 種 1 亜種の核型を karyogram に表わしたものである。この図を前に考察した分類学的諸形質に基づく *Rhinolophus* 内の系統分類学的位置づけ (Fig. 4 参照) と比較検討すれば、常染色体がすべて A 型からなる *R. cornutus* は別として、他の種や亜種の間には A 型常染色体数を減じつつ、M 型常染色体数を増すという 1 つの方向性が存在することに気づく。しかも、これらの種および亜種における FN の値には大きな変化がほとんどみられない。この 2 つの事実から、これらの種および亜種における染色体変化の機構として、M 型常染色体はおもに A 型常染色体の動原体融合 (centric fusion) によつて形成されたものと考えられる。

また、*R. f. nippon* と *R. f. ferrumequinum* の核型を比較した場合、前者では FN が 2 つ多く、M 型染色体のうち微細形のもの 1 対ふえているのに反し、A 型常染色体は 1 対減じている。しかし、両亜種とも $2n$ が一致していることから推定すれば、*R. f. nippon* の保有する微細形の M 型常染色体は、本来は微細な A 型常染色体であつたものが、挟動原体逆位 (pericentric inversion) によつて M 型常染色体に変わり、本亜種の FN を 2 つ増加させたものと考えられる。

以上のように、*Rhinolophus* 内の染色体変化は、その機構の一部として挟動原体逆位も推察されるが、おもに動原体融合により A 型常染色体を減じつつ、M 型常染色体をふやす方向、いかえれば FN はかなり一定性を保ちながら、 $2n$ は減少の方向にある

といえよう。

真獣類における染色体変化の重要な機構として、動原体融合を提唱している例証は数多くある。そのうち翼手類では Baker and Patton (1967), Hsu *et al.* (1968), Baker (1970), Baker and Hsu (1970), A. Fedyk and S. Fedyk (1970), Williams *et al.* (1970), S. Fedyk and A. Fedyk (1971) および内田・安藤 (1972) などの報告がみられる。この動原体融合に関しては、*Rattus rattus* クマネズミの染色体の banding pattern 法による分析結果 (Yoshida and Sagai, 1972) から、その確実性は一層明らかなものになつてきたといえる。

3. 染色体変化からみた *Rhinolophus* の系統縁関係

Capanna and Civitelli (1964) は *R. euryale* と *R. f. ferrumequinum* が保有するそれぞれ 2 対の M 型常染色体を比較し、両者は 1 対の中形 M 型染色体を共有するが、*R. euryale* では *R. f. ferrumequinum* に認められない 1 対の小形 M 型常染色体が存在すること、また *R. f. ferrumequinum* には *R. euryale* にみられない 1 対の中形のものがあることを指摘している。さらに Capanna (1968) は *R. hipposideros* が保有する 3 対の M 型常染色体において、他の種では認められない 1 対の著しく大きな M 型常染色体があることを報告した。これらの見解にしたがえば、M 型常染色体は 4 つのタイプに分けられる。これに関して、筆者らは大形常染色体を M1、中形常染色体を M2、M2 よりもわずかに小さい中形常染色体を M3、小形常染色体を M4 とし、さらに、今回 *R. f. nippon* において初めて見出された微細形常染色体を M5 とした (Fig. 5 参照)。M 型常染色体を各種についてみれば、*pusillus group* に属する *R. cornutus* は M 型常染色体をまったく保有せず、同じグループに属する *R. blasii* と *R. euryale* は M3 と M4 を所有する。*ferrumequinum group* に属する *R. f. ferrumequinum* と *R. f. nippon* は後者が保有する M5 を除けば、両種とも M2 と M3 を共有する。また、*hipposideros group* に属する *R. hipposideros* は M1、M2 および M3 を保有する。すなわち各グループにそれぞれ特有な M 型常染色体のセットが存在することになる。このことは Andersen (1905) により提唱された 3 つのグループ分けが核型からも是認されることを意味している。

Fig. 6 は Fig. 4 に示した *Rhinolophus* の系統樹について、その大半の種に $2n$, FN の値および前腕長

(FA) を補記したものである。 *Rhinolophus* の系統と核型および前腕長の相互関係から、一般に大型の種ほど進化した核型を保有していることが推察される。

今までに核型が分析されている *Rhinolophus* の種や亜種の数のごくわずかなため、これらの核型から推定される系統分類学的考察は十分ではない。しかし、分類学的標徴による類縁関係と、核型から推定できる系統分類学的帰結とは、以下に述べる *hipposideros* group の位置づけを除いては、よく一致する。

動原体融合が *Rhinolophus* 各種における核型進化の主因として働くことを前に述べた。 Fig. 7 は *Rhinolophus* 各種の系統分類学的位置づけを染色体変

化の機構を組み入れて図示したものである。前述したように、 *Rhinolophus* の M 型常染色体には 5 つのタイプがあるが、これらのうち、 *R. cornutus* を除く他の種に共通して存在するものは M 3 である (Fig. 5 参照)。それゆえ、筆者らは M 3 が *Rhinolophus* 内で最初に形成された M 型常染色体であると判断する。また、 M 2 は *R. ferrumequinum*, *R. hipposideros* に認められ、一方、 M 4 は *R. blasii*, *R. euryale* に認められる。これらのことから *Rhinolophus* 各種の進化傾向を考察すれば、 M 3 を形成した後にまず *pusillus* group と *ferrumequinum* group の分化が起こり、 *pusillus* group では M 4 を、 *ferrumequinum* group

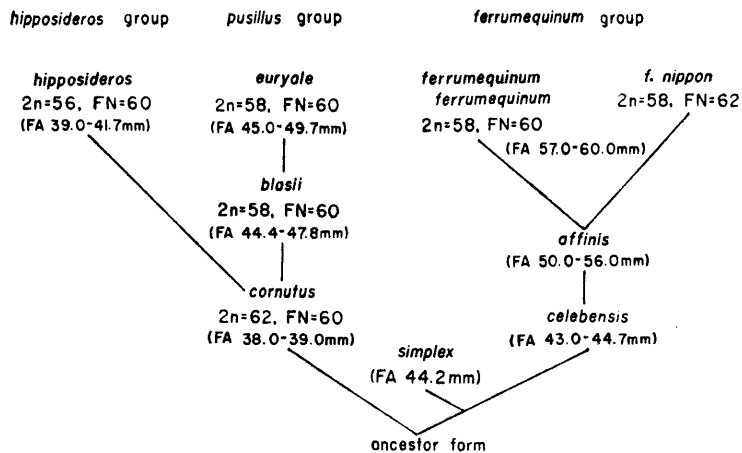


Fig. 6. Suggested phylogenetic tree in the genus *Rhinolophus* applied data from karyotype and forearm length to the relationships in Fig. 4.

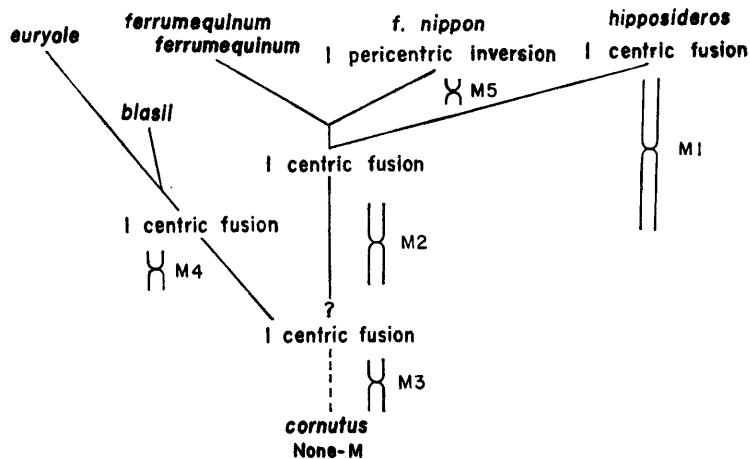


Fig. 7. Suggested phylogeny and mechanisms responsible for chromosomal rearrangements in the genus *Rhinolophus*.

では M2 を形成したと推定される。さらに *ferrumequinum* group のものから特異的な M1 を形成した *hipposideros* group が分化したのであろう。

Andersen (1905) は *R. hipposideros* は *pusillus* group のうちの原始的な subgroup から分枝したと論じているが、筆者らは核型からみて *hipposideros* group は *ferrumequinum* group に属する小形種から分枝したものと考える。現在、M型常染色体として M3 だけを保有する種は知られていないが、おそらく上記3つのグループの根幹となり、かつ *R. cornutus* とのリンクの存在と思われる核型を保有する、かなり原始的な種の存在が予測される所以である。

これを要するに、従来の分類学的標徴からも論証されているように、*R. blasii*, *R. euryale*, *R. ferrumequinum* および *R. hipposideros* は、核型からみてもかなり進んだ種といえよう。一方、*R. cornutus* の核型は分類学的諸形質からの帰結と同じく、明らかに原始的なものであり、この種は *Rhinolophus* の祖先型から分枝して以来、祖先型とあまり変らない核型を保持し続けているものと考えられる。

今後の問題点としては、*R. cornutus* が特異的に保有するM型Y染色体における変化機構の解明、および *R. f. ferrumequinum* と *R. f. nippon* の亜種間におけるM5の有無による両者間の系統分類学的位置づけに関する再吟味などが挙げられる。さらに進んで、比較的原始的な種(例えば Fig. 4 に示されている *R. simplex*, *R. celebensis* および *R. affinis* など)の核型分析がなされるならば、その時点で *Rhinolophus* 内の系統分類ならびにその進化傾向に関する諸問題にさらに明確な解答が与えられるものと筆者らは信じている。

要 約

Rhinolophus キクガシラコウモリ属は Andersen (1905) により、中鼻葉の側面形態の相違、および蝸牛と後頭骨基部との相対的な位置関係の変化などから、3つのグループに大別されている。さらに中鼻葉の前面形態、翼型および歯性などの形態的差異などから、種間の類縁関係が論じられている。今までに核型が分析された種について、彼の見解をあてはめれば、*R. cornutus* コキクガシラコウモリ、*R. blasii* および *R. euryale* は *pusillus* group に、*R. ferrumequinum* キクガシラコウモリは *ferrumequinum* group に、*R. hipposideros* は *hipposideros* group に含まれ、そのうち *R. cornutus* が最も原始的な種であり、*R.*

euryale や *R. ferrumequinum* は著しく進化した種となる。

筆者らは日本産 *Rhinolophus* の2種、*R. cornutus* と *R. ferrumequinum nippon* について核型を分析し、前者では $2n=62$, $FN=60$, 後者では $2n=58$, $FN=62$ を得た。これら2種の $2n$, FN を他の種あるいは亜種と比較検討した。M型常染色体を保有しない *R. cornutus* 以外のものは、2対ないし3対のM型常染色体を保有するが、 FN の数値は *R. f. nippon* を除けば、他のものでは一定(60)である。このことから、*Rhinolophus* 内における染色体の変化機構として、一部には挟動原体逆位によるものも考えられるが、動原体融合が主因として働いており、核型からみても *R. cornutus* は原始的な種といえよう。また、*R. cornutus* 以外のものが保有するM型常染色体は、大きさにより5つの型に分けられる。これらのM型常染色体を比較すれば、各グループは特有なM型常染色体のセットを保有していることが明らかであり、Andersen のグループ分けは核型からも是認される。また系統、核型および前腕長の相互関係から、一般に大形種ほど進化した核型を保持していると考えられる。

今までに核型が分析された *Rhinolophus* の種および亜種は数少なく、したがって核型による系統分類学的考察は十分とはいえない。しかし、核型からみれば *hipposideros* group は *pusillus* group よりむしろ *ferrumequinum* group から分枝したものと考えられる。この点を除けば、筆者らの推論は Andersen (1905) の形態学的諸形質による分類学的な帰結とかなり一致する。

文 献

- Andersen, K. 1905 On some bats of the genus *Rhinolophus*, with remarks on their mutual affinities, and descriptions of twenty six new forms. *Proc. Zool. Soc.*, 2: 75-145
- Baker, R. J. 1967 Karyotypes of bats of the family Phyllostomidae and their taxonomic implications. *Southwest. Natur.*, 12: 407-428
- Baker, R. J. 1970 Karyotypic trends in bats. In "Biology of Bats," Vol. I, ed. by W. A. Wimsatt, Academic Press., New York and London, pp. 65-96
- Baker, R. J. and T. C. Hsu 1970 Further studies on the sex-chromosome systems of the American leaf-nosed bats (Chiroptera, Phyllostomatidae). *Cytogenetics*, 9: 131-138
- Baker, R. J. and J. L. Patton 1967 Karyotypes and karyotypic variation of North American

- Vespertilionid bats. *J. Mammal.*, **48**: 270-286
- Bovey, R. 1949 Les chromosomes des Chiroptères et des Insectivores. *Rev. Suisse Zool.*, **56**: 379-388
- Capanna, E. 1968 Some considerations on the evolution of the karyotype of Microchiroptera. *Experientia*, **24**: 624-626
- Capanna, E. and M. V. Civitelli 1964 Contributo alla conoscenza della cariologia dei Rinolofidi (Mammalia-Chiroptera). *Caryologia*, **17**: 361-371
- Dulic, B. 1966 Kromosomi somatičkih stanica kao indikatori interspecifičke srodnosti Nekih Rinolofida (Mammalia, Chiroptera). *Biol. Glas.*, **19**: 65-96
- Dulic, B. 1967 Comparative study of the chromosomes of the spleen of some European Rhinolophidae (Mammalia, Chiroptera). *Bull. Sci., Acad. RPF Yougoslavie*, **12**: 63-65
- Ellerman, J. R. and T. C. S. Morrison-Scott 1951 Family Rhinolophidae. In "Checklist of Palaearctic and Indian mammals 1758 to 1949," British Museum (Natural History), London, pp. 109-123
- Fedyk, A. and S. Fedyk 1970 Karyotypes of some species of Vespertilionid bats from Poland. *Acta theriol.*, **15**: 295-302
- Fedyk, S. and A. Fedyk 1971 Karyological analysis of representatives of the genus *Plecotus* Geoffroy, 1818 (Mammalia: Chiroptera). *Caryologia*, **24**: 483-492
- Griffin, D. R. 1958 The Horseshoe Bats. In "Listening in the dark," Yale University Press, New Haven, pp. 207-212
- Harrison, D. L. 1964 Family Rhinolophidae, Horseshoe Bats. In "The mammals of Arabia," Vol. 1, Ernest Benn Limited, London, pp. 77-92
- Hsu, T. C., R. J. Baker and T. Utakoji 1968 The multiple sex chromosome system of American leaf-nosed bats (Chiroptera, Phyllostomidae). *Cytogenetics*, **7**: 27-38
- 庫本正 1972 秋吉台産コウモリ類の生態および系統動物学的研究. 秋吉台科博報, (8): 7-119
- 牧野佐二郎 1956 真獸類・単子宮類, 翼手目. 動物染色体数総覧. 北隆館, 東京, 166頁
- Marler, P. and W. J. Hamilton III 1966 Emitted-energy orientation. In "Mechanisms animal behavior," John Wiley & Sons, Inc., New York · London · Sydney, pp. 480-511
- Möhres, F. P. 1953 Über die Ultraschallorientierung der Hufeisennasen (Chiroptera-Rhinolophinae). *Z. vergl. Physiol.*, **34**: 547-588
- Patton, J. L. 1967 Chromosome studies of certain pocket mice, genus *Perognathus* (Rodentia: Heteromyidae). *J. Mammal.*, **48**: 27-37
- Sasaki, M. 1970 Karyotypes of three species of bats. *Mammal. Chrom. Newsl.*, **11**: 21-24
- Tate, G. H. H. 1942 Results of the Archbold expeditions. No. 47. Review of the Vespertilionine bats, with special attention to genera and species of the Archbold collections. *Bull. Amer. Mus. Nat. Hist.*, **80**: 221-297
- Tate, G. H. H. and R. Archbold 1939 Results of the Archbold expeditions. No. 24. Oriental *Rhinolophus*, with special reference to material from the Archbold collections. *Amer. Mus. Novitates*, (1036): 1-12
- 土屋公幸 1971 日本産コウモリ2種の核型. 哺乳動雑, **5**: 114-116
- Tsuchiya, K. and T. H. Yoshida 1971 Chromosome survey of small mammals in Japan. *Annual Report of National Institute of Genetics, Japan* (1970), (21): 54
- 内田照章・安藤光一 1972 翼手類における核型分析 I. *Barbastella leucomelas darjelingensis* チチブコウモリの核型とその系統的位置づけ. 九大農学芸誌, **26**: 393-398
- Williams, D. F., J. D. Druecker and H. L. Black 1970 The karyotype of *Euderma maculatum* and comments on the evolution of Plecotine bats. *J. Mammal.*, **51**: 602-606
- Yoshida, T. H. and T. Sagai 1972 Banding pattern analysis of polymorphic karyotypes in the black rat by a new differential staining technique. *Chromosoma (Berl.)*, **37**: 387-394

Summary

We analysed the karyotypes from bone marrow cells of the Japanese lesser horseshoe bat (*Rhinolophus cornutus cornutus*-5♂) and greater Japanese horseshoe bat (*R. ferrum-equinum nippon*-2♂, 1♀) collected from Fukuoka Prefecture.

The karyotypes are shown in Figs. 1 and 2. With regard to the genus *Rhinolophus*, Andersen (1905) discussed the phylogenetic relationships from the standpoint of external

characters, i.e., especially the pattern of sella and wing, and dentition (cf. Figs. 3 and 4, Tables 1 and 2). We investigated the phylogeny proposed by Andersen with karyotypes of the horseshoe bats (*R. cornutus*, *R. blasii*, *R. euryale*, *R. f. ferrumequinum*, *R. f. nippon* and *R. hipposideros*) so far analysed (cf. Table 3 and Fig. 5).

The mechanism considered responsible for karyotypic evolution in this genus is mainly centric fusion, which leads to a lowering of the diploid number with the concomitant formation of biarmed elements from uniarmed ones. Hence, the most primitive karyotype would be one which possessed the highest diploid number and in which all chromosomes were acrocentric. Therefore, it seems reasonable to assume that among them the most primitive form is *R. cornutus* whose autosomes are all acrocentric, being devoid of biarmed ones. The biarmed autosomes found in the above forms excluding *R. cornutus* could be classified into five types in size (Fig. 5). Considering the correlation between the length of their forearms and their karyotypes of the above forms, it seems likely that the larger body size characterizes the more evolved species (Fig. 6). Possible phylogenetic relationships in the genus *Rhinolophus* based on karyotypic data are depicted in Fig. 7. Our hypothesis agrees with Andersen's opinion, with the exception of a divergence of views on the phylogenetic position of the *hipposideros* group (cf. Figs. 4 and 7).