

KAJIAN SISTEMATIKA KELELAWAR PEMAKAN BUAH (CHIROPTERA: PTEROPODIDAE) DI PULAU JAWA: FILOGENETIK DAN KARIOTIPE

SYSTEMATIC REVIEW OF FRUIT BATS (CHIROPTERA: PTEROPODIDAE) ON JAVA ISLAND: PHYLOGENETICS AND KARYOTYPES

Husni Mubarak, Bayu Sandika

Tadris Biologi, UIN Kiai Haji Achmad Siddiq Jember

Jalan Mataram No. 1 Mangli Jember, Jawa Timur

E-mail: husnimubarak88@uinkhas.ac.id

(diterima Juni 2023, direvisi Juli 2023, disetujui Juli 2023)

ABSTRAK

Kajian sistematik kelelawar pemakan buah (Chiroptera: Pteropodidae) masih menjadi perdebatan. Penelitian filogenetik dan kariotipe menunjukkan ketidaksesuaian data DNA dan data kromosom dengan batas karakter morfologi, termasuk pada spesies Pteropodidae di Pulau Jawa. Selain itu, penelitian mengenai filogenetik dan kariotipe kelelawar Pteropodidae di Pulau Jawa belum banyak dieksplorasi. Studi ini bertujuan untuk memaparkan kajian sistematik kelelawar Pteropodidae di Pulau Jawa berdasarkan studi filogenetik dan kariotipe secara komprehensif. Studi ini menggunakan penelusuran literatur lengkap mengenai sejarah sistematik Pteropodidae dan taksonomi berdasarkan studi filogenetik serta kariotipe Pteropodidae di Pulau Jawa. Secara filogenetik, masih terjadi permasalahan sistematik pada tingkat genus. Selain itu, berdasarkan data kariotipe spesies Pteropodidae di Pulau Jawa menunjukkan jumlah diploid kromosom seragam, namun memiliki bentuk kromosom yang berbeda. Kajian ini dapat digunakan untuk melakukan penelitian lebih lanjut mengenai sistematik Pteropodidae di Indonesia.

Kata kunci: filogenetik, kariotipe, kelelawar, Pteropodidae, kajian sistematik.

ABSTRACT

Systematic studies of fruit bats (Chiroptera: Pteropodidae) remain debated. There is a discrepancy between the diagnostic morphological characteristics with the DNA and chromosome data observed in Pteropodid bats on Java Island. Additionally, there has been no exploration of phylogenetics and karyotype studies on those species. This review aimed to describe a comprehensive systematic history, phylogenetic, and karyotype data of Pteropodid bats on Java Island. Results indicated phylogenetic issues at the genus level, and the diploid number of Pteropodid chromosomes is uniform with different shapes. This review can serve as a source of information for future research on systematic Pteropodidae in Indonesia.

Keywords: phylogenetics, karyotypes, bats, Pteropodidae, systematic review.

PENDAHULUAN

Kelelawar pemakan buah (Chiroptera: Pteropodidae) adalah salah satu famili kelelawar yang memiliki 45 genus dengan lebih dari 200 spesies dan termasuk dalam salah satu famili terbesar pada ordo Chiroptera (Simmons 2005; Simmons & Cirranello, 2019; Nesi *et al.* 2021). Kelelawar Pteropodidae memiliki peran sangat penting di ekosistem, yaitu sebagai penyebar biji dan penyerbuk / polinator (Mickleburgh *et al.*, 1992).

Kajian sistematik kelelawar Pteropodidae berdasarkan hubungan filogenetik masih menjadi sumber perdebatan karena keragaman morfologi hingga genetik (Almeida *et al.* 2011). Hubungan filogenetik antar takson serta pola filogeografi dapat dipelajari melalui sekuen DNA dan variasinya antar individu dalam satu spesies (Avice 2000).

Kromosom sebagai elemen hereditas dari genom inti (untaian sekuen DNA) dapat digunakan untuk mempelajari hubungan evolusi,

serta dapat menjadi karakter untuk kajian filogenetik, termasuk kelelawar (Benathar *et al.* 2019). Fenomena *Megaevolusi Kariotipe*, rentang jumlah diploid yang luas dan adanya mode perubahan kromosom pada kelelawar menjadikan kelelawar sebagai bahan penelitian yang menarik (Baker & Bickham 1980; Sotero-Caio *et al.* 2017).

Pulau Jawa memiliki setidaknya 16 spesies anggota Pteropodidae yang tersebar di Pulau Jawa. (Suyanto 2001; Suyanto *et al.* 2002; Maryanto *et al.* 2019). Lebih lanjut, status konservasi spesies Pteropodidae yang tersebar di Jawa sebagian besar *Least Concern* dan memiliki populasi yang stabil menurut daftar *International Union for Conservation of Nature* (IUCN). Beberapa spesies Pteropodidae menunjukkan adanya ketidaksesuaian barkode DNA (filogenetik) dan kromosom dengan batas karakter morfologi, termasuk beberapa spesies Pteropodidae yang ada di Pulau Jawa (Zein & Fitriana 2015). Sementara itu, data kromosom Pteropodidae di Indonesia termasuk Pulau Jawa belum banyak diketahui dan digunakan untuk mengungkap sistematik dan status taksonomi.

Berdasarkan hal tersebut, studi ini bertujuan untuk memaparkan kajian sistematik kelelawar pemakan buah (Chiroptera: Pteropodidae) di Pulau Jawa berdasarkan studi filogenetik dan kariotipe secara komprehensif.

METODE PENELITIAN

Studi ini menggunakan penelusuran literatur lengkap dan komprehensif selama periode waktu tertentu mengenai kajian sistematik kelelawar pemakan buah (Pteropodidae) di Pulau Jawa mulai dari sejarah sistematik Pteropodidae secara umum dan taksonomi Pteropodidae berdasarkan studi

filogenetik serta kariotipe Pteropodidae di Pulau Jawa. Literatur yang digunakan berasal dari buku dan artikel yang diterbitkan pada jurnal ilmiah bereputasi.

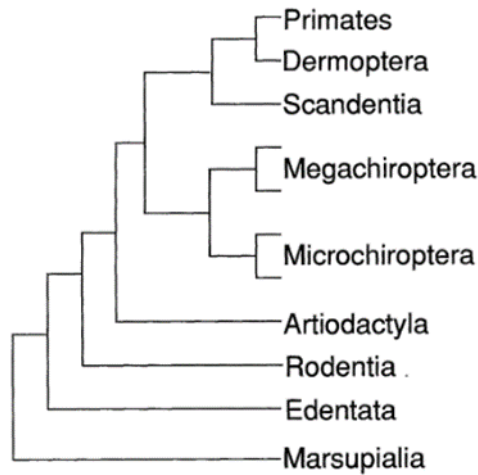
HASIL DAN PEMBAHASAN

Sejarah Sistematik Pteropodidae

Monofili Ordo Chiroptera Blumenbach (1779)

Pteropodidae merupakan famili yang masuk dalam ordo Chiroptera Blumenbach (1779). Ordo Chiroptera awalnya terbagi menjadi dua subordo atau kelompok besar, yaitu Megachiroptera (disebut juga *megabats/Old World fruit bats*) dan Microchiroptera (*microbats*). Pembagian tersebut lebih didasarkan pada kemampuan terbang, ekolokasi, jenis makanan, ukuran tubuh, dan juga habitat. Lebih lanjut, famili Pteropodidae kemudian masuk ke dalam subordo Megachiroptera (Simmons & Geisler 1998).

Kontroversi difili (difiletik/*paraphyletic*) Chiroptera mulai terjadi sejak tahun 1990-an. Monofili Chiroptera pertama kali dipertanyakan oleh Smith (1976) dan Smith dan Madkour (1980). Studi tersebut menjelaskan bahwa karakter turunan dari penis, sistem neurosensori (ukuran neokorteks), dan sendi tungkai menunjukkan asal usul difili kelelawar, atau bahwa mamalia berevolusi terbang dua kali. Hipotesis difili tersebut kemudian didukung oleh studi Pettigrew *et al.* (1989). Hasil studi tersebut mengusulkan bahwa Megachiroptera lebih dekat dan merupakan *sister group* dengan Primata (*flying lemurs/Dermoptera*) daripada Microchiroptera berdasarkan dasar jalur visual saraf pada otak. Salah satu implikasi hipotesis Pettigrew *et al.* (1989), yaitu Megachiroptera berevolusi dari cabang awal garis keturunan Primata berdasarkan analisis morfologi, yaitu adaptasi muskuloskeletal



Gambar 1. Pohon filogenetik untuk menguji hipotesis difili Chiroptera berdasarkan gen 12 *rRNA* mitokondria (Ammerman & Hillis 1992)

yang dihubungkan dengan kemampuan terbang. Hipotesis tersebut selanjutnya menginisiasi penelitian lebih lanjut tentang asal Chiroptera dan kemungkinan untuk difili.

Analisis komprehensif menggunakan data morfologi dan molekular menolak hipotesis tersebut dan mengonfirmasi monofili Chiroptera. Studi morfologi Thewissen dan Babcock (1991) menjelaskan bahwa otot khusus bagian rostral sayap pada Megachiroptera dan Microchiroptera menerima persarafan ganda oleh saraf wajah dan saraf tulang belakang leher. Hal tersebut menunjukkan bahwa kelelawar adalah monofiletik. Persarafan oleh saraf wajah juga terjadi di Dermoptera yang menunjukkan bahwa kelelawar dan Dermoptera memiliki satu nenek moyang yang memiliki sayap.

Studi molekular Ammerman dan Hillis (1992) menggunakan gen 12 *rRNA* mitokondria dari 11 spesies mamalia termasuk dua spesies Megachiroptera, dua spesies Microchiroptera, Primata, Dermoptera, Scandentia dan empat *outgroup* untuk menguji hipotesis difili Chiroptera. Berdasarkan analisis filogenetik 257 pasangan basa dihasilkan dua pohon tanpa akar terpendek yang secara signifikan mendukung monofili kelelawar dan juga

menunjukkan bahwa Dermoptera lebih erat terkait dengan primata daripada kelelawar (Gambar 1).

Analisis filogenetik mamalia berdasarkan sekuen *coding* dari *single-copy* gen inti *interphotoreceptor retinoid binding protein* (IRBP) juga sangat mendukung monofiletik Chiroptera (Megachiroptera dan Microchiroptera mengelompok bersama-sama) (Stanhope *et al.* 1992). Namun, analisis menggunakan sekuen data menunjukkan beberapa spesies Microchiroptera ternyata memiliki hubungan yang lebih dekat dengan Pteropodidae dibandingkan dengan famili Microchiroptera lainnya.

Simmons dan Geisler (1998) melakukan analisis filogenetik pada tingkat famili berdasarkan 195 karakter morfologi, karakter situs restriksi pada 12 *rDNA*, dan satu karakter *R-1 tandem repeats* gen mitokondria *D-loop*. Simmons dan Geisler (1998) mengajukan klasifikasi baru, yaitu dua subordo, Yinochiroptera dan Yangochiroptera serta tujuh superfamili, yaitu Emballonuroidea, Rhinopomatidae, Rhinolophoidea, Noctilionoidea, Nataloidea, Molossoidea, dan Vespertilionoidea.

Teeling *et al.* (2000) melakukan analisis filogenetik menggunakan gen inti, yaitu *ekson 11 BRCA1 (breast cancer susceptibility gene)*,

ekson 28 vWF (von Willebrand factor), RAG1 (recombination activating gene 1), dan RAG2 (recombination activating gene 2) serta gen mitokondria, yaitu *12S rRNA, 16S rRNA, dan tRNA-valine*. Hasil analisis menunjukkan famili kelelawar Microchiroptera dalam superfamili Rhinolophoidea (genus *Hipposideros* dan *Megaderma*) lebih dekat dengan kelelawar Megachiroptera. Hal tersebut juga menunjukkan bahwa sistem ekolokasi Rhinolophoidea dan kelelawar Microchiroptera lainnya berevolusi secara independen atau hilang dalam evolusi kelelawar Megachiroptera. Penelitian tersebut juga menolak Dermoptera sebagai *sister group* Chiroptera.

Penelitian Teeling *et al.* (2005) juga menunjukkan kelelawar Megachiroptera (Pteropodidae) berada (*nested*) di antara empat garis keturunan utama kelelawar Microchiroptera (Rhinolophoidea, Emballonuroidea, Noctillonoidea, dan Vespertillonoidea) yang berasal dari Eosen awal (52 hingga 50 juta tahun yang lalu), bertepatan dengan kenaikan suhu global yang signifikan dan terjadi peningkatan keanekaragaman dan kelimpahan tanaman. Hal tersebut menyebabkan terjadinya revisi taksonomi Chiroptera, yaitu pembagian tidak lagi sebagai Megachiroptera dan Microchiroptera, tetapi dibentuk dua kelompok baru, yaitu Yinpterochiroptera dan Yangochiroptera.

Yinpterochiroptera merupakan kelompok kelelawar famili Pteropodidae dengan kelelawar superfamili Rhinolophoidea (famili Rhinolophidae, Megadermatidae, Craseonycteridae, dan Rhinopomatidae). Sementara itu, Yangochiroptera merupakan kelompok kelelawar superfamili Emballonuroidea (famili Emballonuridae dan Nycteridae), superfamili Noctillonoidea (famili Mormoopidae, Noctilionidae, Furipteridae, Thyropteridae, Mystacinidae, dan Myzopodidae)

serta superfamili Vespertilionoidea (famili Vespertilionidae, Molossidae, dan Natalidae) (Simmons 2005; Springer *et al.* 2001; Teeling *et al.* 2005).

Selain terbentuknya pengelompokan Yinpterochiroptera dan Yangochiroptera, hasil penelitian Teeling *et al.* (2005) juga menunjukkan monofiletik ordo Chiroptera. Hal tersebut dibuktikan dengan analisis pohon filogenetik *Maximum Likelihood* dengan nilai *bootstrap* 100% dan pohon *Bayesian Inference* dengan nilai *posterior probabilities* 1,00.

Klasifikasi Famili Pteropodidae Gray (1821)

Gray (1821) pertama kali membagi dua subordo kelelawar (disebut ordo dalam sistemnya) menjadi Fructivore dan Insectivore. Fructivore memiliki dua famili, yaitu Pteropidae dan Chepalotidae. Pteropidae hanya terdiri dari dua genus, yaitu *Pteropus* dan *Rousettus*. Penamaan Pteropidae diubah oleh Bonaparte (1838) menjadi Pteropodidae. Dobson (1878) melakukan revisi famili dengan 10 genus dengan 70 spesies dan membagi Pteropodidae ke dalam dua *group*, yaitu Pteropi dan Macroglossi. Pteropi memiliki 6 Genus (*Cephalotes, Cynonycteris, Cynopterus, Epomophorus, Harpyia, dan Pteropus*) sementara Macroglossi memiliki empat Genus (*Eonycteris, Macroglossus, Melonycteris, dan Notopteris*).

Trouessart (1897) memberi nama famili Pteropidae dan membagi dalam dua subfamili, yaitu Pteropinae (12 genus) dan Macroglossinae (7 genus). Selanjutnya Miller (1907) membagi Pteropidae menjadi empat subfamili, yaitu Pteropinae (memiliki 19 genus), Kiodotinae (9 genus), Nyctymeninae (satu genus), dan Harpyionycterinae (satu genus). Selanjutnya, Andersen (1912) melakukan revisi menjadi 35

genus dengan 186 spesies dan menjadi famili yang diterima secara taksonomi.

Andersen (1912) membagi Pteropodidae menjadi tiga subfamili, yaitu (1) Pteropodinae (parafiletik, berisi sebagian besar genus dan spesies), (2) Macroglossinae (monofiletik, pemakan nektar dan polen) dan (3) Harpyionycterinae (monotipik, *Harpyionycteris*). Subfamili Pteropodinae dibagi menjadi tiga bagian (*section*) yang terkait dengan genus *Rousettus*, *Epomophorus*, dan *Cynopterus*, yaitu *Rousettus section*, *Epomophorus section*, dan *Cynopterus (Cynopterine) section*. Pembagian tersebut berdasarkan perbedaan karakter morfologi mulai dari warna, ukuran tubuh, lidah, rumus gigi sampai karakter reproduksi sekunder dengan prinsip kladistik.

Rousettus (Rousettine) section memiliki 8 genus, yaitu *Acerodon*, *Boneia*, *Dobsonia*, *Eidolon*, *Pteralopex*, *Pteropus*, *Rousettus*, dan *Styloctenium*. *Epomophorus (Epomophorine) section* memiliki 8 genus di antaranya *Casinycteris*, *Epomophorus*, *Epomops*, *Hypsignathus*, *Micropteropus*, *Nanonycteris*, *Plerotes*, dan *Scotonycteris*. *Cynopterus (Cynopterine) section* terbagi menjadi 11 genus (*Balionycteris*, *Cynopterus*, *Chironax*, *Dyacopterus*, *Megaerops*, *Myonycteris*, *Penthetor*, *Ptenochirus*, *Sphaerias*, *Thoopterus*, dan *Nyctimene*).

Subfamili Macroglossinae terdiri dari spesies kelelawar pemakan nektar dan polen yang memiliki moncong memanjang dan struktur lidah yang terspesialisasi. Macroglossinae dibagi menjadi dua *section*, yaitu *Eonycterine section* dan *Notopterine section*. *Eonycterine section* terdiri dari empat genus *Eonycteris*, *Macroglossus* dan *Syconycteris* Asia serta *Megaloglossus* Afrika. *Notopterine section* terdiri dari dua genus Melanesia, yaitu

Melonycteris dan *Notopteris* serta satu genus *Nesonycteris*.

Genus *Harpyionycteris* dimasukkan dalam subfamili tersendiri, yaitu subfamili *Harpyionycterinae*, namun pada saat yang sama memiliki kedekatan dengan *Dobsonia (Rousettine)* berdasarkan karakter gigi (Andersen 1912). Genus kelelawar pemakan buah memiliki keunikan, yaitu memiliki gigi *multicuspid* sangat kompleks yang merupakan suatu karakter yang sangat kontras dengan susunan gigi sederhana dari semua anggota kelelawar pemakan buah lainnya. Lebih lanjut, Andersen (1912) menolak status subfamili untuk *Nyctimeninae* dan *Harpyionycterinae* menurut Miller (1907) dan sangat meragukan *Macroglossinae* sebagai subfamili yang benar-benar berbeda dari *Pteropodinae* berdasarkan karakter diagnostiknya.

Simpson (1945) membagi Pteropodidae dalam lima subfamily, yaitu *Archaeopteropodinae* (1 genus), *Pteropinae* (12 genus), *Macroglossinae* (7 genus), *Nyctimeninae* (1 genus), dan *Harpyionycterinae* (1 genus). Subfamili *Archaeopteropodinae* memiliki satu genus, yaitu *Archaeopteropus*. Meschinelli (1903) pertama kali mendeskripsikan kelelawar buah fosil pertama yang diketahui, yaitu *Archaeopteropus transiens* yang berasal dari Oligosen Italia. Simpson (1945) menjadikan *Archaeopteropodinae* sebagai subfamili baru namun tanpa diagnosis. Selanjutnya Habersetzer dan Storch (1987) mendiagnosis *A. transiens* sebagai *Megachiroptera* berdasarkan ukuran tubuh yang besar, plagiopatagium luas, indeks ujung sayap yang tinggi, jempol cakar yang kuat, digit kedua yang kuat dengan cakar, khususnya karakter humerus dan kaki panjang. Lebih lanjut, Habersetzer dan Storch (1987)

setuju bahwa *A. transiens* harus ditempatkan dalam subfamili tersendiri.

Koopman dan Jones (1970) mengusulkan enam *tribe* dan lima *subtribe* untuk Megachiroptera yang sebagian besar hampir sama dengan pembagian *section* dan *subsection* oleh Andersen (1912). Koopman dan Jones (1970) tidak memasukkan diagnosa dari *tribe* dan *subtribe* yang diusulkan dan tidak membahas literatur sebelumnya. Pteropodinae dibagi menjadi *tribe* Pteropini (Rousettus *section* pada Andersen 1912); dengan *subtribe* Rousettina, Pteropodina dan Dobsoniina), *tribe* Harpyionycterini, *tribe* Epomophorini (Epomophorus *section*) dan *tribe* Cynopterini (Cynopterus *section*; subtribe Cynopterina dan Nyctimenina). Sementara itu, Macroglossinae dibagi menjadi *tribe* Macroglossini (Eonycterine *section*) dan Notopterini (Notopterus *section*).

Klasifikasi resmi Pteropodidae yang banyak digunakan sampai saat ini merujuk pada klasifikasi Bergmans (1997) yang membagi Pteropodidae menjadi tujuh subfamili, yaitu Pteropodinae, Nyctimeninae, Harpyionycterinae, Rousettinae, Epomophorinae, Cynopterinae, dan Archaeopteropodinae serta memiliki sembilan *tribe*. Pembagian tersebut sebagian besar didasarkan pada karakter morfologi tanpa penerapan eksplisit prinsip-prinsip kladistik. Rousettinae, Epomophorinae, dan Cynopterinae yang diakui sebagai unit berbeda (*section*) oleh Andersen (1912) dinaikkan menjadi subfamili.

Bergmans (1997) juga memasukkan Archaeopteropodinae sebagai subfamili tersendiri seperti Simpson (1945). Namun Schutt dan Simmons (1998) menghapus monotipik Archaeopteropodinae dari Pteropodidae. Penghapusan tersebut didasarkan pada karakter *calcar* pada fosil *Archaeopteropus*

transiens Meschinelli (1903) yang lebih mirip tipe *calcar* Microchiroptera dibandingkan Megachiroptera sehingga *Archaeopteropus* dianggap sebagai anggota basal dari garis keturunan Microchiroptera.

Selanjutnya, Simmons (2005) mengakui monofili Chiroptera berdasarkan beberapa penelitian dan menyusun daftar spesies Pteropodidae yang sebagian besar sesuai dengan Bergmans (1997), namun belum ditentukan subfamili dan *tribe* karena menunggu evaluasi kembali sistem klasifikasi Pteropodidae. Ringkasan klasifikasi Pteropodidae dapat dilihat pada Tabel 1.

Taksonomi Pteropodidae Gray (1821) berdasarkan Studi Filogenetik

Hubungan taksonomi Pteropodidae juga didukung dengan studi filogenetik dengan menggunakan penanda genetik yang berbeda (Tabel 2). Sebelum tahun 1990an studi filogenetik diawali dengan analisis kladistik variasi pada anatomi saluran reproduksi betina, yaitu struktur reproduksi ovari, *oviduct*, uterus, dan genitalia luar (Hood 1989). Penelitian tersebut bertujuan untuk menilai monofili dari subfamili yang ada dalam famili Pteropodidae.

Seiring dengan perkembangan studi molekular pada tahun 1995 sampai 2005, beberapa studi menguji hipotesis hubungan di antara Megachiroptera dengan menggunakan penanda molekular yang beragam. Hasil studi tersebut mengungkap adanya kontradiksi sebagian besar pengelompokan tradisional berdasarkan morfologi. Pengelompokan tradisional tersebut tidak berasal dari analisis kladistik data morfologi yang jelas dan komprehensif, tetapi dari taksonomi tradisional terutama klasifikasi Andersen (1912) yang dimodifikasi (Koopman 1993, 1994)

Tabel 1. Ringkasan klasifikasi Pteropodidae

	Ordo	Subordo	Famili	Subfamili
Gray (1821)	Fructivore		Pteropidae Chepalotidae	Pteropidae -Pterope -Rousette Chepalotidae -Chepalote
Bonaparte (1838)	Chiroptera		Pteropodidae	Pteropodina
Dobson (1878)	Chiroptera	Megachiroptera	Pteropodidae	Pteropi Macroglossi
Trouessart (1897)	Chiroptera	Megachiroptera	Pteropodidae	Pteropinae Macroglossinae
Miller (1907)	Chiroptera	Megachiroptera	Pteropodidae	Pteropinae Kiodotinae Nyctymeninae Harpyionycterinae
Andersen (1912)	Chiroptera	Megachiroptera	Pteropodidae	Pteropodinae Macroglossinae Harpyionycterinae
Simpson (1945)	Chiroptera	Megachiroptera	Pteropodidae	Archaeopteropodinae Pteropinae Macroglossinae Nyctimeninae Harpyionycterinae
Bergmans (1997)	Chiroptera	Megachiroptera	Pteropodidae	Pteropodinae Nyctimeninae Harpyionycterinae Rousettinae Epomophorinae Cynopterinae Archaeopteropodinae
Schutt & Simmons (1998), Simmons (2005)	Chiroptera		Pteropodidae	Pteropodinae Nyctimeninae Harpyionycterinae Rousettinae Epomophorinae Cynopterinae

Tabel 2. Studi filogenetik Pteropodidae dengan menggunakan penanda genetik berbeda

Penulis	Gen Target	Kajian
Sebelum Tahun 1990-an		
Hood (1989).	Anatomi saluran reproduksi betina	Menilai monofili subfamili Macroglossinae
Tahun 1995 sampai 2005		
Colgan & Flannery (1995)	Variasi situs restriksi Endonuklease di ribosomal RNA cistron inti	Macroglossinae, Rousettine dan Cynopterine <i>section</i> adalah parafiletik
Kirsch <i>et al.</i> (1995)	<i>Single copy</i> hibridisasi DNA	<i>Nyctimene</i> dan <i>Paranyctimene</i> bersama-sama adalah <i>sister group</i> dari klade yang berisi genus megachiroptera lainnya Macroglossinae bukan monofiletik <i>Lissonycteris</i> dan <i>Megaloglossus</i> terkait dengan kelelawar Afrika lainnya di Epomophorine <i>section</i> . Kontras dengan hipotesis hubungan Andersen, genus Pteropus-like dan Rousettus-like dari Rousettus <i>section</i> tidak membentuk klaster bersama pada pohon hibridisasi DNA
Springer <i>et al.</i> (1995)	Karakter morfologi	Monofiletik Macroglossinae Monofiletik Cynopterus <i>section</i> kecuali <i>Myonycteris</i> Monofiletik Epomophorus <i>section</i> , kecuali <i>Plerotes</i> Parafiletik Rousettus <i>section</i>
Hollar & Springer (1997)	<i>12S rDNA</i> , <i>tDNA-valine</i>	Mendukung hasil Kirsch <i>et al.</i> (1995)
Juste <i>et al.</i> (1997)	Lokus yang mengkode sistem enzimatis	Menginvestigasi hubungan <i>Rousettus</i> dan yang terkait dengannya
Alvarez <i>et al.</i> (1999)	<i>Cytochrome b</i> , <i>16S rRNA</i>	Mengeksplor hubungan evolusi antara kelelawar pemakan buah dengan analisis komparatif sekuen gen mitochondrial taksa Afrika dan Australia yang tersebar luas
Juste <i>et al.</i> (1999)	<i>Cytochrome b</i> , <i>16S rDNA</i>	Mengeksplor hubungan filogenetik dan taksonomi megachiroptera Afrika yang tersebar luas dan fokus pada filogeografi antara kelelawar Afrika dan Australia dengan analisis komparatif penggabungan sekuen
Romagnoli & Springer (2000)	Karakter morfologi, <i>12S rDNA</i> , <i>tDNA-valine</i> , <i>16S rDNA</i>	<i>Eidolon</i> , dipisahkan dari klade Afrika dan mewakili invasi independen ke Afrika
Colgan & da Costa (2002)	<i>Oncogene c-mos</i> dikombinasi dengan sekuen <i>12S rDNA</i>	Pertama menggunakan sekuen DNA inti Posisi <i>Eidolon</i> masih tidak jelas, sangat bervariasi diantara dataset molekular
Jones <i>et al.</i> (2002)	Bibliographic databases BIOSIS dan <i>Web of Science</i>	<i>Matrix Representation using Parsimony</i> (MRP) <i>supertree</i> untuk seluruh kelelawar

Penulis	Gen Target	Kajian
Giannini & Simmons (2003)	<i>12S rDNA, 16S rDNA, tDNA-valine, Cytochrome b, Oncogene c-mos</i>	Mendukung Macroglossinae dan Pteropodinae <i>sensu</i> (Koopman, 1993, 1994) tidak monofiletik
Simmons (2005)		Posisi <i>Nyctimene</i> , <i>Paranyctimene</i> dan <i>Eidolon</i> serta beberapa genus endemik Asia Tenggara masih dipertanyakan Klasifikasi subfamili dan <i>tribe</i> yang ada masih belum cukup kongruen dengan filogenetik Masih belum ditentukan subfamili dan <i>tribe</i> karena menunggu reevaluasi klasifikasi Pteropodidae
Giannini & Simmons (2005)	Matriks morfologi, <i>12S rDNA, tDNA-valine, 16S rDNA, Cytochrome b, Oncogene c-mos</i>	Tingkat konflik yang diduga tinggi antara molekuler dan morfologi. Mengkonfirmasi monofili Pteropodidae dan banyak taksa yang dibedakan oleh Bergmans (1997) seperti Pteropodini, Macroglossini, Dobsiini, Epomopgorinae, Epomopgorini, Myonycterini, dan Cynopterinae Hubungan dalam dan antara <i>major clade</i> Pteropodidae masih menjadi pertanyaan
Tahun 2010-an		
Almeida <i>et al.</i> (2011)	<i>Exon 28 of the von Willebrand Factor gene (vWF), Recombination Activating Gene 1 (RAG1), Recombination Activating Gene 2 (RAG2), Breast Cancer 1 gene (BRCA1), Cytochrome b, 12S rRNA, tRNA-valine, 16S rRNA</i>	Mengidentifikasi 6 prinsipal klade dan 1 garis keturunan independen dalam Pteropodidae <i>Eidolon</i> yang sebelumnya masuk subfamili Roussettinae oleh Bergmans (1997) seharusnya ditempatkan menjadi subfamili tersendiri Perlu sampling taksonomi level genus yang lengkap dengan representasi lokus yang lengkap untuk penelitian selanjutnya
Zein & Fitriana (2015)	<i>COI</i>	Ketidaksesuaian <i>Barcode</i> DNA dengan karakter morfologi : Genus <i>Macroglossus</i> (<i>M. minimus</i> dan <i>M. sobrinus</i>), <i>Cynopterus</i> (<i>C. minutus</i> dan <i>C. brachyotis</i>), dan <i>Dobsonia</i> (<i>D. moluccensis</i> , <i>D. crenulata</i> dan <i>D. viridis</i>)
Tahun 2020-an		
Sheherazade <i>et al.</i> (2019)		Analisis peran kelelawar pemakan buah (pteropodidae) dalam penyerbukan durian di Sulawesi Tiga spesies kelelawar yang berperan dalam penyerbukan tersebut yaitu <i>Eonycteris spelaea</i> , <i>Pteropus alecto</i> , dan <i>Acelodon celebensis</i> Analisis perbedaan waktu pencarian makanan antar spesies dalam membagi sumber daya makanan

Penulis	Gen Target	Kajian
Almeida <i>et al.</i> (2020)	Empat Gen inti (<i>vWF</i> , <i>RAG1</i> , <i>RAG2</i> , dan <i>BRCAL</i>) Empat lgen mitokondria (<i>cytb</i> , <i>tRNA valine</i> , <i>12S rRNA</i> , dan <i>16S rRNA</i>)	Menganalisis sistematika 45 genus kelelawar pemakan buah dengan gen inti dan mitokondria Menghasilkan pohon filogeni yang mendukung enam klade supragenetik Mengusulkan klasifikasi baru untuk Pteropodidae yang terdiri dari delapan subfamili dan 14 famili
Almeida <i>et al.</i> (2021)	Gen mitokondria serta perbandingan morfologi	Menganalisis spesies baru <i>Histiotus gavis</i> (Chiroptera Vespertilionidae) di pantai Pasifik Peru Utara Menganalisis perbedaan morfologi antar spesies Genus <i>Histiotus</i> mencapai 11 spesies dan spesies endemik Amerika Selatan Terdapat hubungan antara peradaban kuno pra-inca dengan peradaban baru dalam penelitian kelelawar
Nesi <i>et al.</i> (2021)	Gen inti Gen mitokondria (<i>COI</i> , <i>cytb</i> , <i>12S rRNA</i> dan <i>16S rRNA</i>)	Menganalisis ketidaksesuaian topologi dengan pendekatan ruas tulang punggung Menganalisis pola makan anggota kelelawar buah (Pteropodidae) yang diketahui mengalami tujuh kali transisi pola makan dari memakan buah menjadi pemakan nektar Merevisi hasil penelitian Bergmans (1997) dan Almeida <i>et al.</i> (2020) yaitu Pteralopini dan Melonycterini bergabung bersama menjadi satu <i>tribe</i> dan berpisah dengan Pteropodini
Mubarok <i>et al.</i> (2023)	<i>D-loop</i>	Analisis filogenetik dan diversitas genetik populasi kelelawar <i>C. brachyotis</i> yang berasal dari tujuh habitat berbeda di pulau Jawa.

Hasil lainnya melaporkan kelompok baru yang terlihat berbeda dengan pengelompokan dan pembagian berdasarkan morfologi, mendukung non-monofili kelompok Macroglossine, Rousettine, dan Cynopterine (*sensu* Andersen, 1912) serta perbaikan klade yang memiliki sampel anggota Epomophorine *section*, Myonycterini, dan *Megaloglossus*. Hasil penelitian pada rentang waktu tersebut memiliki kekurangan yang sama, yaitu kurangnya resolusi dan dukungan dari banyak nodus internal dan ketidakpastian yang terus-menerus mengenai akar pohon Megachiropteran (identifikasi cabang paling basal dalam Pteropodidae).

Penelitian filogenetik pada tahun 2010-an mulai menyelesaikan hubungan antar subfamili dan keanggotaan *tribe* dalam famili Pteropodidae dengan menggunakan penanda molekular yang lebih beragam dan lengkap. Namun, permasalahan taksonomi masih terjadi terutama di tingkat genus.

“Genus Konflik” Pteropodidae di Indonesia dan Jawa

Hasil penelitian Zein dan Fitriana (2015) mengenai filogenetik Pteropodidae di Indonesia dengan *Barcoding* DNA menjelaskan bahwa terdapat beberapa spesies yang masuk dalam “genus konflik”. Konflik yang dimaksud, yaitu adanya ketidaksesuaian hasil *barcode* DNA dengan karakter morfologi yang menjadi batas diakuinya sebagai spesies yang berbeda sehingga masih terdapat kebingungan apakah spesies dalam genus tersebut adalah satu genus atau tidak.

Ketidaksesuaian tersebut dapat disebabkan oleh adanya karakter morfologi seperti ukuran tubuh dan warna tubuh yang saling tumpang tindih dan hasil pengukurannya yang sangat

subyektif. Oleh karena itu, terjadinya kesalahan identifikasi spesies dapat sangat tinggi. Zein dan Fitriana (2015) juga mengungkapkan bahwa perlu adanya studi ulang mengenai karakter diagnostik yang tepat untuk identifikasi pada beberapa spesies kelelawar Pteropodidae yang masuk dalam kategori genus konflik. Lebih lanjut, *barcode* DNA dapat digunakan sebagai upaya untuk menyelaraskan karakter morfologi (terutama karakter diagnostik) yang menjadi batas spesies.

Beberapa spesies dalam “genus konflik” yang dapat dijumpai di Jawa, yaitu *Cynopterus* (yaitu *C. minutus* dan *C. brachyotis*) dan *Macroglossus* (yaitu *M. minimus* dan *M. sobrinus*).

Genus *Cynopterus*

Genus *Cynopterus* termasuk dalam subfamili Pteropodinae dan merupakan salah satu genus yang termasuk bagian (*section*) Cynopterine menurut pembagian Andersen (1912). Terdapat setidaknya tujuh spesies *Cynopterus* yang tersebar di Indonesia dan daerah lainnya, di antaranya *C. brachyotis*, *C. minutus*, *C. titthaecheilus*, *C. horsfieldii*, *C. sphinx*, *C. luzoniensis*, dan *C. nusatenggara* (Simmons 2005)

Penelitian Zein dan Fitriana (2015) mengungkapkan bahwa berdasarkan *barcode* DNA, klaster *C. brachyotis* dan *C. minutus* saling tumpang tindih. Lebih lanjut, penelitian tersebut juga menjelaskan bahwa ukuran morfologi keduanya (dan anggota genus *Cynopterus* lainnya) saling tumpang tindih dan tidak jelas sehingga menimbulkan perdebatan taksonomi. Selain permasalahan *C. brachyotis* dan *C. minutus*, *C. luzoniensis* diketahui membentuk klaster tersendiri dan terpisah dari *C. brachyotis* namun jarak genetik inter-

spesifiknya rendah (1,2%). Beberapa ahli zoologi menganggap *C. minutus* dan *C. luzoniensis* bukan spesies tetapi anak jenis *C. brachyotis*. Secara pengukuran morfologi *C. brachyotis* sebelah timur hanya sampai Bali dan Kalimantan. Sementara itu, *C. musatenggara* diusulkan untuk pulau-pulau di timur Bali dan *C. luzoniensis* untuk Sulawesi dan Filipina (Kitchener & Maharadatunkamsi 1991).

Cynopterus brachyotis species complex

Campbell *et al.* (2004) mengungkapkan bahwa *C. brachyotis* ternyata merupakan spesies kompleks. Terdapat tiga spesies *Cynopterus*, yaitu *C. brachyotis*, *C. sphinx*, dan *C. horsfieldi* yang menyebar dan berbagi area simpatrik di Asia Tenggara, Semenanjung Malaya (PM), Borneo dan Sumatera, serta India dan Sri Lanka (*C. brachyotis* dan *C. sphinx*) (Corbet & Hill 1992).

Batas tingkat spesies (*species-level boundaries*) genus *Cynopterus* masih samar. Perdebatan ukuran *C. brachyotis* dan *C. sphinx* tumpang tindih sepanjang jangkauan (*range*) keduanya di Asia Tenggara dan Sri Lanka. *C. brachyotis* di Asia Tenggara merupakan generalis, ditemukan di area perkebunan dan hutan sekunder serta hutan primer dengan jumlah populasi lebih rendah. Variasi morfologi *C. brachyotis* tinggi di antara lokasi geografis serta di PM dan Borneo pada berbagai tipe habitat (Andersen 1912; Francis *et al.* 2010; Mickleburgh *et al.* 1992).

Penelitian Campbell *et al.* (2004) menggunakan Gen *Control Region* dan *cytb* mtDNA sampel jaringan genus *Cynopterus* dari daerah Indomalaya. Analisis rekonstruksi pohon filogenetik menggunakan *Maximum Parsimony* dan *Bayesian Inference*. Analisis tersebut menjelaskan bahwa *C. brachyotis*

adalah kompleks garis keturunan yang berbeda secara evolusi, termasuk *C. horsfieldi* dan *C. sphinx*. Kelelawar *C. brachyotis* terbagi atas enam garis keturunan, yaitu garis keturunan Sunda, Hutan (*Forest*), Sulawesi, Filipina, Myanmar, dan India.

Dua garis keturunan berbeda, yaitu Sunda dan Hutan merupakan simpatrik di PM dan Borneo dengan rata-rata divergensinya 8.3%. Sementara itu haplotipe Thailand, Vietnam, PM, Singapura, Jawa, dan Borneo dipisahkan dengan jumlah mutasi yang rendah (rata-rata divergensi dalam garis keturunan, 1.1%). Garis keturunan *C. brachyotis* Hutan ditandai dengan divergensi yang dalam di antara haplotipenya (rata-rata divergensi dalam garis keturunan, 2.5%). Garis keturunan *C. brachyotis* dari Sulawesi, Filipina, dan India membentuk monofiletik. *C. sphinx* dan *C. horsfieldi* bersarang dalam *C. brachyotis* kompleks. Seluruh haplotipe *C. sphinx* mengelompok dalam klade monofiletik yang didukung dengan baik dan bersarang dalam *C. brachyotis* kompleks.

Rentang geografi *C. brachyotis* Hutan berada dalam penyebaran garis keturunan Sunda yang terbatas pada PM dan Borneo. Morfologi haplotipe *C. brachyotis* Hutan secara konsisten lebih kecil (ukuran lengan bawah/FA dewasa < 63 mm) dan hanya tertangkap pada hutan primer dan hutan sekunder yang *mature*, sedangkan morfologi haplotipe Sunda lebih besar (FA dewasa > 64 mm) dan melimpah di habitat dataran tinggi yang terganggu (seperti agrikultur, lansekap, area suburban) serta tidak ada dari hutan tertutup.

Rekomendasi taksonomi dari penelitian tersebut, yaitu garis keturunan Hutan (*Forest*) dan Sunda diprediksi sebagai spesies yang

berbeda, tetapi sebelum ada analisis lebih lanjut maka tetap dipertahankan dengan nama *C. brachyotis* sampai analisis tambahan tersebut dilakukan (Lim *et al.* 2017).

Penelitian filogeografi dengan penanda gen mitokondria *COI* menggunakan pohon filogenetik *Bayesian Inference* oleh Wibowo (2021) menunjukkan bahwa populasi *C. brachyotis* di Indonesia berbeda dengan populasi *C. brachyotis* dari benua Asia lainnya. Hasil penelitian tersebut menunjukkan bahwa populasi *C. brachyotis* di Indonesia dapat dibagi menjadi tiga klade yang berbeda (sampel berasal dari Jawa Barat, Kalimantan Timur, dan Sulawesi Tengah).

Pembagian ketiga klade tersebut terlihat jelas pada sampel yang berasal dari Jawa Barat dan Sulawesi Tengah. Berdasarkan analisis pohon filogenetik, sampel yang berasal dari kedua lokasi tersebut memiliki nenek moyang (*ancestor*) yang sama meskipun secara geografis terpisah dan memiliki bioma yang berbeda, sedangkan sampel yang berasal dari Kalimantan Timur yang secara geografis lebih dekat dengan Pulau Jawa ternyata memiliki populasi dengan nenek moyang berbeda. Penelitian tersebut menduga bahwa populasi di Sulawesi Tengah kemungkinan berasal dari populasi kecil Jawa Barat dan Kalimantan Timur, sedangkan populasi besar menetap di Kalimantan Timur dan membentuk populasi tersendiri yang terpisah dari populasi Jawa Barat dan Sulawesi Tengah.

Penelitian filogenetik populasi kelelawar *C. brachyotis* di Pulau Jawa juga diteliti oleh Mubarok *et al.* (2023) dengan menggunakan penanda gen mitokondria *D-loop*. Lebih lanjut, rekonstruksi pohon filogenetik menggunakan *Bayesian Inference* (BI) dan jarak genetik Kimura-2 Parameter pada 33

individu *C. brachyotis* yang berasal dari tujuh tipe habitat berbeda (pemukiman, kebun kopi, hutan pinus, hutan sekunder, hutan primer, dan hutan mangrove) yang ada di Pulau Jawa. Hasil penelitian tersebut menunjukkan bahwa populasi kelelawar *C. brachyotis* tidak dapat dibedakan berdasarkan tempat, habitat, dan garis keturunannya. Hasil penelitian tersebut juga menunjukkan bahwa populasi *C. brachyotis* di Pulau Jawa memiliki variasi dan diversitas genetik yang tinggi ($Hd = 0,933-1,000$).

Genus *Macroglossus*

Penelitian Zein dan Fitriana (2015) menjelaskan bahwa *M. minimus* dan *M. sobrinus* masih dalam satu klaster. Jarak intraspesifik *Macroglossus minimus* sebesar 6,4%. Beberapa penelitian sebelumnya melaporkan hal yang sama. Francis *et al.* (2010) melakukan *barcoding* DNA dengan gen *COI* pada 1896 spesimen dan 165 spesies kelelawar (8 famili, termasuk Pteropodidae) di Asia Tenggara. Analisis pohon filogenetik menggunakan *Neighbour-Joining* (NJ) dengan model jarak genetik menggunakan Kimura 2-parameter (K2P).

Berdasarkan hasil penelitian tersebut *M. minimus* dan *M. sobrinus* berada dalam klaster yang sama serta menunjukkan beberapa struktur genetik geografis, tetapi tidak sesuai dengan batas spesies yang saat ini diakui berdasarkan morfologi. Perbedaan morfologi di antara kedua spesies tersebut, yaitu *M. minimus* memiliki rostrum (26-28 mm), moncong yang lebih pendek, memiliki *median groove upper lip*, dan FA yang pendek (< 42 mm).

Penelitian Lim *et al.* (2017) menggunakan data dari *Barcode of Life Data System* (BOLD) dengan analisis pohon filogenetik NJ dan Kimura 2 Parameter model. Hasil analisis menjelaskan bahwa *M. minimus* asal Jawa

berada satu klaster dan saling tumpang tindih dengan *M. sobrinus* asal PM. *M. minimus* tersebar sepanjang Asia Tenggara sementara *M. sobrinus* terbatas di PM, Sumatra, dan Jawa.

Khan *et al.* (2008) melakukan analisis filogenetik menggunakan gen *cytb* dengan rekonstruksi pohon NJ dan Kimura 2 Parameter model. Jarak genetik rendah berdasarkan *cytb* tersebut, yaitu 1 dalam populasi *M. minimus* yang berasal dari Borneo, sedangkan rata-rata jarak genetik *M. minimus* (Borneo) dan *M. sobrinus* (PM), yaitu sebesar 2% (paling rendah dari data hubungan sister spesies Pteropodidae Malaysia). Selanjutnya satu spesimen Borneo yang teridentifikasi sebagai *M. minimus* (berdasarkan *median groove upper lip* dan FA=42 mm) ternyata lebih dekat dengan *M. sobrinus*. Penelitian Rovie-ryan *et al.* (2008) menggunakan sekuen gen *12S rRNA*, *tRNA valine*, dan *16S rRNA* menunjukkan jarak genetik *M. minimus* dan *M. sobrinus* Malaysia hanya sebesar 1,6%.

Berdasarkan penanda mtDNA, belum terdapat kategorisasi yang jelas mengenai seberapa besar batas jarak genetik intraspesies (antar spesies) pada kelelawar Pteropodidae sehingga dapat dikatakan sebagai spesies yang berbeda. Namun, pada beberapa penelitian dengan menggunakan *barcode* DNA *COI* menunjukkan bahwa jika jarak genetik intraspesies Pteropodidae > 2,5% maka dapat dikategorikan tinggi dan jika < 1% dikategorikan rendah (Clare *et al.* 2007; Zein & Fitriana 2015).

Sementara itu, kriteria jarak genetik dengan penanda *cytb* menunjukkan bahwa jika nilai jarak genetik intraspesifik pada kelelawar < 2% menunjukkan intraspesifik, sedangkan nilai 2-11% menunjukkan kemungkinan

merupakan populasi sejenis atau spesies yang sama namun masih diperlukan adanya studi tambahan mengenai status spesiesnya. Selanjutnya, nilai > 11% menunjukkan spesies berbeda yang diakui. Lebih lanjut, jarak genetik kelelawar dengan penanda *cytb* berkisar 0,09-8,70 (Bradley & Baker 2001) dan kategorisasi nilai jarak genetik menggunakan penanda *D-loop* pada kelelawar pemakan buah belum jelas (Mubarok *et al.* 2023).

Kariotipe Pteropodidae di Pulau Jawa

Kariotipe merupakan gambaran kromosom pada tahap metafase tahap mitosis sel yang disusun secara teratur berdasarkan bentuk dan ukuran tertentu (Eldridge 1985). Kariotipe disusun berdasarkan panjang lengan pendek (p), panjang lengan panjang (q), panjang total (pq), posisi sentromer serta rasio lengan kromosom (Gersen & Keagle 2005). Lebih lanjut, jumlah sel diploid kromosom (2n) dan jumlah fundamental/ *fundamental number* (FN) juga dihitung dalam kariotipe.

Sebagian besar famili kelelawar memiliki jumlah diploid kromosom yang tetap, namun jumlah diploid dalam satu famili juga dapat bervariasi (Sotero-Caio *et al.* 2017). Pteropodidae memiliki jumlah spesies beragam dengan jumlah diploid kromosom yang bervariasi. Jumlah diploid kromosom Pteropodidae berkisar antara 34, 36, dan 38. Beberapa spesies memiliki jumlah diploid kromosom 24, 28 dan 58 (Haiduk *et al.*, 1980; Hood *et al.*, 1988).

Beberapa studi kariotipe anggota Pteropodidae telah banyak dilakukan, termasuk di pulau Jawa. Penelitian kariotipe anggota Pteropodidae yang dapat dijumpai di pulau Jawa disajikan dalam Tabel 3. Penelitian

Tabel 3. Ringkasan data kromosom kariotipe spesies Pteropodidae yang dapat ditemui di Pulau Jawa berdasarkan beberapa studi yang dilakukan pada beberapa daerah di dalam dan luar Jawa

Referensi	Spesies	Asal	Kromosom				
			2n	FNa	FN	X	Y
Harada & Kobayashi (1980)	<i>Aethalops alecto</i>	Malaysia	34	-	-	-	-
Yong <i>et al.</i> (1973)	<i>Cynopterus</i>	Malaysia	34	58	-	ST	A
Ando <i>et al.</i> (1980)	<i>brachyotis</i>	Jawa Barat	34	-	58	ST	A
Harada & Kobayashi (1980)		Malaysia	34	-	-	-	-
Rickart <i>et al.</i> (1989)		Filipina	34	58	-	SM	A
Mubarok <i>et al.</i> (2021)		Yogyakarta	34	61	58	ST	T
			34	62	58	ST	T
Yong <i>et al.</i> (1973)	<i>C. horsfieldi</i>	Malaysia	34	58	-	ST	A
Pathak (1965)	<i>C. sphinx</i>	-	34	-	58	ST	A
Yong <i>et al.</i> (1973)	<i>C. sphinx</i>	Malaysia	34	58	-	ST	A
Ando <i>et al.</i> (1980)	<i>C. titthaechelilus</i>	Jawa Barat	34	-	58	ST	A
Harada <i>et al.</i> (1982)		Thailand	34	58	-	ST	A
Hood <i>et al.</i> (1988)		Thailand	34	58	-	SM	A
Yong Hoi-Sen (data tidak dipublikasi) dalam Yong & Dhaliwal (1976)	<i>Pteropus hypomelanus</i>	-	38	-	-	-	-
Rickart <i>et al.</i> (1989)		Filipina	38	72	-	SM	T
Harada & Kobayashi (1980)	<i>P. vampyrus</i>	Malaysia	38	62	-	SM	A
Kasahara & Dutrillaux (1983)	<i>P. alecto</i>	-	38	-	-	-	-
Crameri <i>et al.</i> (2009)		Australia	38	-	-	-	-
Pathak (1966)	<i>P. leschenaulti</i>	-	38	68	-	SM	A
Harada <i>et al.</i> (1982)		Thailand	36	68	-	SM	A
Haiduk (1983)	<i>P. amplexicaudatus</i>	-	36	-	66	SM	A
Hood <i>et al.</i> (1988)		Thailand	36	68	-	SM	A
Rickart <i>et al.</i> (1989)		Filipina	36	68	-	SM	A
Yong & Dhaliwal (1976)	<i>Eonycteris spelaea</i>	Malaysia	36	-	-	M	M
Ando <i>et al.</i> (1980)		Jawa Barat	36	68	-	M.	A
						SM	
Harada <i>et al.</i> (1982)		Thailand	36	68	-	SM	SM
Hood <i>et al.</i> (1988)		Thailand	36	66	-	SM	SM
Rickart <i>et al.</i> (1989)		Filipina	36	66	-	M	SM
Yong & Dhaliwal (1976)	<i>Macroglossus</i>	Malaysia	34	-	-	M	A
Ando <i>et al.</i> (1980)	<i>minimus</i>	Jawa Barat	36	62	-	M	A
			36	62	-	SM	-
Haiduk (1983)		-	34	-	60	M	-
Rickart <i>et al.</i> (1989)		Filipina	34	62	-	M	A
Yong & Dhaliwal (1976)	<i>M. sobrinus</i>	Malaysia	34	-	-	M	A
Hood <i>et al.</i> (1988)		Thailand	34	60	-	M	A
Haiduk (1983)			34	60	-	M	A

kariotipe dengan sampel anggota Pteropodidae asal Pulau Jawa belum banyak dilakukan, hanya spesies dari genus *Cynopterus*, *Eonycteris*, dan *Macroglossus* yang telah diteliti kariotipenya. Genus *Cynopterus* di Pulau Jawa dilaporkan memiliki jumlah diploid kromosom yang seragam ($2n=34$), namun memiliki jumlah fundamental (FN) dan bentuk kromosom yang bervariasi begitu pula dengan kedua genus lainnya (*Eonycteris* dan *Macroglossus*).

Data kromosom (sebagai elemen hereditas genom inti) dapat digunakan sebagai penanda untuk mendukung morfologi maupun filogenetik (Benathar *et al.* 2019). Perubahan struktural yang terjadi pada genom menjadi faktor penting untuk pembentukan spesies (spesiasi), pemisahan populasi maupun adaptasi spesies. Perubahan kromosom seperti mutasi dan fusi pada kromosom tubuh (autosom) dan kromosom kelamin secara tidak langsung dapat memengaruhi tingkat diversitas genetik dalam genom (Cicconardi *et al.* 2021). Oleh karena itu, data kromosom sangat potensial untuk digunakan sebagai penanda alternatif dalam menyelesaikan permasalahan “genus konflik” seperti pada *Cynopterus* dan *Macroglossus*. Namun, penelitian lebih lanjut dan komprehensif mengenai hal tersebut masih diperlukan.

Faktor yang dapat menyebabkan adanya penambahan atau pengurangan jumlah diploid kromosom di antaranya translokasi Robertsonian, perubahan heterokromatin, *supernumerary*, *tandem fusion*, dan *periantric inversion* (Gibson 1984; Zima 2000). Faktor tersebut dapat dikaji secara mendalam melalui studi kromosom berdasarkan karakter morfologi maupun pola *banding*. Penelitian kromosom berdasarkan jumlah diploid kromosom, morfologi, dan pola *banding* tidak hanya dapat memberikan informasi hubungan filogenetik

tetapi juga dapat memecahkan masalah sistematik dalam suatu takson, terutama pendeteksian spesies kriptik, konfirmasi status spesies, dan penentuan tren kromosom (Sreepada & Gururaj 1994; Volleth *et al.* 2001; Yi & Harada 2006).

KESIMPULAN

Permasalahan sistematik kelelawar pemakan buah (Pteropodidae) di Pulau Jawa berdasarkan studi filogenetik masih terjadi pada tingkat genus antara lain genus *Cynopterus* (*Cynopterus brachyotis*) dan *Macroglossus*. Lebih lanjut, anggota kedua genus tersebut masing-masing masih membentuk satu klade dengan jarak genetik yang rendah sehingga antar spesies masih saling tumpang tindih. Sementara itu, berdasarkan studi kariotipe, spesies kelelawar Pteropodidae di Pulau Jawa menunjukkan jumlah diploid kromosom yang seragam, namun memiliki jumlah fundamental (FN) serta bentuk kromosom bervariasi terutama kromosom kelamin jika dibandingkan dengan wilayah dan habitat yang berbeda.

Penelitian sistematik kelelawar pemakan buah (Pteropodidae) dan kelelawar lainnya (Chiroptera) di Pulau Jawa berdasarkan studi filogenetik serta kariotipe belum banyak dilakukan. Penelitian lanjutan dengan berbagai penanda molekular sangat penting dilakukan untuk menyelesaikan permasalahan genus konflik maupun untuk mengungkapkan berbagai hal seperti diversitas genetik.

UCAPAN TERIMA KASIH

Terima kasih kepada Prof. Dr. Ir. Ibnu Maryanto selaku pembimbing penulis pertama yang telah mengenalkan, memberikan ilmu, dan pengetahuan tentang kelelawar yang ada di Indonesia.

DAFTAR PUSTAKA

- Almeida, F. C., Giannini, N. P., DeSalle, R., & Simmons, N. B. (2011). Evolutionary relationships of the old world fruit bats (Chiroptera, Pteropodidae): another star phylogeny? *Bmc Evolutionary Biology*, *11*, 281. <https://doi.org/10.1186/1471-2148-11-281>
- Almeida, F. C., Simmons, N. B., & Giannini, N. P. (2020). A Species-level Phylogeny of Old World Fruit Bats with a New Higher-level Classification of the Family Pteropodidae. *American Museum Novitates*, *2020*(3950), 1-24. <https://doi.org/10.1206/3950.1>
- Almeida, F. C., Velazco P. M., Cláudio V. C., Giménez, A. L., & Giannini, N. P. (2021). A New Species of *Histiotus* Gervais, 1856 (Chiroptera, Vespertilionidae), from the Pacific Coast of Northern Peru. *American Museum Novitates*, *2021*(3979), 1-30. <https://doi.org/10.1206/3979.1>
- Alvarez, Y., Juste, J., Tabares, E., Garrido-Pertierra, A., Ibáñez, C., & Bautista, J. M. (1999). Molecular phylogeny and morphological homoplasy in fruitbats. *Molecular Biology and Evolution*, *16*(8), 1061–1067.
- Ammerman, L. K. & Hillis, D. M. (1992). A molecular test of bat relationships: monophyly or diphyly? *Systematic Biology*, *41*(2), 222–232.
- Andersen, K. (1912). *Catalogue of the Chiroptera in the collection of the British Museum. Megachiroptera, 1*. London: Taylor and Francis.
- Ando, K., Tagawa, T., & Uchida, T. A. (1980). A karyotypic study on four species of the Indonesian fruit-eating bats, belonging to *Cynopterus*, *Eonycteris* and *Macroglossus* (Chiroptera: Pteropodidae). *Caryologia*, *33*(1), 41–53. <https://doi.org/10.1080/00087114.1980.10796818>
- Avise, J. C. (2000). *Phylogeography: The History and Formation of Species*. Cambridge: Harvard University Press.
- Baker, R. J. & Bickham, J. W. (1980). Karyotypic evolution in bats: Evidence of extensive and conservative chromosomal evolution in closely related taxa. *Systematic Biology*, *29*(3), 239–253. <https://doi.org/10.1093/sysbio/29.3.239>
- Bergmans, W. (1997). Taxonomy and biogeography of African fruit bats (Mammalia, Megachiroptera). 5. The genera *Lissonycteris* Andersen, 1912, *Myonycteris* Matschie, 1899 and *Megaloglossus* Pagenstecher, 1885; general remarks and conclusions; annex: key to all species. *Beaufortia*, *47*, 11–90.
- Benathar, T. C. M., Nagamachi, C. Y., Rodrigues, L. R. R., O'Brien, P. C. M., Ferguson-Smith, M. A., Yang, F., & Pieczarka, J. C. (2019). Karyotype, Evolution and phylogenetic reconstruction in *Micronycterinae* bats with implications for the ancestral karyotype of *Phyllostomidae*. *BMC Evolutionary Biology*, *19*(1), 1-13.
- Bonaparte, C. L. (1838). Synopsis vertebratorum systematis. *Nuovi Annali Delle Scienze Naturali (Bologna)*, *1*(2), 105–133.
- 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.
- Campbell, P., Schneider, C. J., Adnan, A. M., Zubaid, A., & Kunz, T. H. (2004). Phylogeny and phylogeography of Old

- World fruit bats in the *Cynopterus brachyotis* complex. *Molecular Phylogenetics and Evolution*, 33(3), 764–781. <https://doi.org/10.1016/j.ympev.2004.06.019>.
- Ciconardi, F., Lewis, J. J., Martin, S. H., Reed, R. D., Danko, C. G., & Montgomery, S. H. (2021). Chromosome fusion affects genetic diversity and evolutionary turnover of functional loci but consistently depends on chromosome size. *Molecular biology and evolution*, 38(10), 4449–4462.
- Clare, E. L., Lim, B. K., Engstrom, M. D., Eger, J. L., & Hebert, P. D. (2007). DNA barcoding of Neotropical bats: species identification and discovery within Guyana. *Molecular Ecology Notes*, 7(2), 184–190.
- Colgan, D. J. & da Costa, P. (2002). Megachiropteran evolution studied with 12S rDNA and c-mos DNA sequences. *Journal of Mammalian Evolution*, 9(1-2), 3–22.
- Colgan, D. J. & Flannery, T. F. (1995). A phylogeny of Indo-West Pacific Megachiroptera based on ribosomal DNA. *Systematic Biology*, 44(2), 209–220.
- Corbet, G. & Hill, J. E. (1992). *The mammals of the Indomalayan region: a systematic review (Vol. 488)*. Oxford: Oxford University Press.
- Cramer, G., Todd, S., Grimley, S., Mceachern, J. A., Marsh, G. A., Tachedjian, M., Jong, C. De, Virtue, E. R., Yu, M., Bulach, D., Michalski, W. P., Middleton, D., Field, H. E., & Wang, L. (2009). Establishment, immortalisation and characterisation of pteropid bat cell lines. *PLoS ONE*, 4(12), e8266. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0008266>
- Dobson, G. E. (1878). *Catalogue of the Chiroptera in the collection of the British Museum*. London: order of the Trustees.
- Eldridge, F. (1985). *Cytogenetic of Livestock*. Westport: Avi Publishing Company Inc.
- Francis, C. M., Borisenko, A. V., Ivanova, N. V., Eger, J. L., Lim, B. K., Guillén-Servent, A., Kruskop, S. V., Mackie, I., & Hebert, P. D. N. (2010). The role of DNA barcodes in understanding and conservation of mammal diversity in Southeast Asia. *PLoS ONE*, 5(9), 1–12. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0012575>
- Gersen, S. & Keagle, B. (2005). *The Principles of Clinical Cytogenetics, 2nd Ed*. New Jersey: Humana Press.
- Giannini, N. P. & Simmons, N. B. (2003). A phylogeny of megachiropteran bats (Mammalia: Chiroptera: Pteropodidae) based on direct optimization analysis of one nuclear and four mitochondrial genes. *Cladistics*, 19(6), 496–511. <https://doi.org/10.1016/j.cladistics.2003.09.002>
- Giannini, N. P. & Simmons, N. B. (2005). Conflict and congruence in a combined DNA–morphology analysis of megachiropteran bat relationships (Mammalia: Chiroptera: Pteropodidae). *Cladistics*, 21(5), 411–437.
- Gibson, L. J. (1984). Chromosomal changes in mammalian speciation: A literature review. *Origins*, 11(2), 67–89.
- Gray, J. E. (1821). On the natural arrangement of vertebrate animals. *London Medical Repository*, 15(1), 296–310.
- Habersetzer, J. & Storch, G. (1987). Klassifikation und funktionelle Flügelmorphologie paläogener Fledermäuse (Mammalia,

- Chiroptera). *Courier Forschungsinstitut Senckenberg*, 91, 117–150.
- Haiduk, M. W. (1983). Evolution in the famili Pteropodidae (Chiroptera: Megachiroptera) as indicated by chromosomal and immunoelectrophoretic analyses. In *National Geographic*.
- Haiduk, M. W., Robbins, L. W., Robbins, R. L., & Schlitter, D. A. (1980). Karyotype studies of seven species of African megachiropterans (Mammalia: Pteropodidae). *Annals of Carnegie Museum*.
- Harada, M., & Kobayashi, T. (1980). Studies on the small mammal fauna of Sabah, East Malaysia II. Karyological analysis of some Sabahan mammals (Primates, Rodentia, Chiroptera). *Contr. Biol. Lab. Kyoto Univ.*, 26, 83–95.
- Harada, M., Minezawa, M., Takada, S., Yenbutra, S., Nunpakdee, P., & Ohtani, S. (1982). Karyological analysis of 12 species of Bats from Thailand. *Caryologia*, 35(2), 269–278. <https://doi.org/10.1080/00087114.1982.10796932>
- Hollar, L. J., & Springer, M. S. (1997). Old World fruitbat phylogeny: Evidence for convergent evolution and an endemic African clade. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 94(11), 5716–5721.
- Hood, C. S. (1989). Comparative Morphology and Evolution of the Female Reproductive Tract in Macroglossine Bats (Mammalia, Chiroptera). *Journal of Morphology*, 199, 207–221.
- Hood, C. S., Schlitter, D. A., Georgudaki, J. I., & Baker, R. J. (1988). Chromosome studies of bats (Mammalia: Chiroptera) from Thailand. *Annals of Carnegie Museum*, 57(4), 99–109.
- Jones, K. E., Purvis, A., Maclarnon, A. N. N., Bininda-emonds, O. R. P., Simmons, N. B., Sciences, L., Roehampton, S., Hill, W., & Sw, L. (2002). A phylogenetic supertree of the bats (Mammalia: Chiroptera). *Biological Reviews*, 77(2), 223–259.
- Juste, J. B., Álvarez, Y., Tabarés, E., Garrido-Pertierra, A., Ibáñez, C., & Bautista, J. M. (1999). Phylogeography of African fruitbats (Megachiroptera). *Molecular Phylogenetics and Evolution*, 13(3), 596–604.
- Juste, J. B., Ibáñez, C., & Machordom, A. (1997). Evolutionary relationships among the African fruit bats: *Rousettus egyptiacus*, *R. angolensis*, and *Myonycteris*. *Journal of Mammalogy*, 78(3), 766–774.
- Kasahara, S. & Dutrillaux, B. (1983). Chromosome banding patterns of four species of bats, with special reference to a case of X-autosome translocation. *Annales de Genetique*, 26(4), 197–201.
- Khan, F. A. A., Swier, V. J., Health, S., Solari, S., Larsen, P. A., Ketol, B., Marni, W., Ellagupillay, S., Lakim, M., Abdullah, M. T., & Baker, R. J. (2008). *Using genetics and morphology to examine species diversity of Old World bats: report of a recent collection from Malaysia*. (Occasional Papers), Museum of Texas Tech University, Lubbock.
- Kirsch, J. A., Flannery, T. F., Springer, M. S., & Lapointe, F. J. (1995). Phylogeny of the Pteropodidae (Mammalia: Chiroptera) Based on DNA Hybridisation, with Evidence for Bat Monophyly. *Australian Journal of Zoology*, 43(4), 395–428.
- Kitchener, D. J. & Maharadatunkamsi. (1991). Description of a new species of *Cynopterus* (Chiroptera: Pteropodidae) from Nusa

- Tenggara, Indonesia. *Record of Western Australian Museum.*, 15, 307–367. <https://doi.org/10.1016/j.ijpvp.2013.06.004>
- Koopman, K. F. (1993). Order chiroptera. In Wilson D. E. & Reeder D. M. (Eds.), *Mammal species of the world: a taxonomic and geographic reference* (pp. 137–241). Washington, D.C.: Smithsonian Institution Press.
- Koopman, K. F. (1994). *Chiroptera: systematics. Handbook of zoology*. Berlin: Walter de Gruyter. Inc.
- Koopman, K. F. & Jones, J. K. (1970). Classification of bats. In B. H. Slaughter & W. D. Walton (Eds.), *About Bats* (pp. 22–28). University Park: Southern Methodist University Press.
- Lim, V. C., Ramli, R., Bhassu, S., & Wilson, J. J. (2017). A checklist of the bats of Peninsular Malaysia and progress towards a DNA barcode reference library. *PLoS ONE*, 12(7), e0179555. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0179555>.
- Maryanto, I., Maharadatunkamsi, A. A., Achmadi, A. S., Sulistyadi, E., Yoneda, M., Suyanto, A., & Sugardjito, J. (2019). *Checklist of the mammals of Indonesia: Scientific, English, Indonesia name and distribution area table in Indonesia including CITES, IUCN and Indonesian category for conservation*. Bogor: Pusat Penelitian Biologi LIPI.
- Meschinelli, L. (1903). Un nuovo chiroptero fossile (*Archaeopterus transiens* Mesch.) delle ligniti de Monteviale. *Atti Ist. Veneto Sci*, 62, 1329–1344.
- Mickleburgh, S. P., Hutson, A. M., & Racey, P. A. (1992). *Old World Fruit Bats: An Action Plan for their Conservation*. Gland: IUCN. <https://doi.org/10.2305/IUCN.CH.1992.SSC-AP.6.en>
- Miller, G. S. (1907). *The families and genera of bats (No. 57)*. Washington: US Government Printing Office.
- Mubarok, H., Handayani, N. S. N., Maryanto, I., & Arisuryanti, T. (2023). Phylogenetic and genetic variation analysis of lesser short-nosed fruit bat *Cynopterus brachyotis* (Muller 1838) on Java island, Indonesia, inferred from mitochondrial D-loop. *Journal of Genetic Engineering and Biotechnology*, 21(1), 1-10.
- Nesi, N., Tsagkogeorga, G., Tsang, S. M., Nicolas, V., Lalis, A., Scanlon, A. T., Riesle-Sbarbaro, S. A., Wiantoro, S., Hitch, A. T., Juste, J., Pinzari, C. A., Bonaccorso, F. J., Todd, C. M., Lim, B. K., Simmons, N. B., McGowen, M. R., & Rossiter, S. J. (2021). Interrogating Phylogenetic Discordance Resolves Deep Splits in the Rapid Radiation of Old World Fruit Bats (Chiroptera: Pteropodidae). *Systematic Biology*, 70(6), 1077-1089. <https://doi.org/10.1093/sysbio/syab013>
- Pathak, S. (1965). Chromosomes of Megachiroptera, *Cynopterus sphinx gangeticus* Anderson. *Mammalian Chromosomes Newsletter*, 17, 80.
- Pathak, S. (1966). The chromosomes of Megachiroptera, *Rousettus leschenaulti* (Desmarest). *Chromosome Information Service*, 7, 5.
- Pettigrew, J. D., Jamieson, B. G. M., Robson, S. K., Hall, L. S., Mcanally, K. I., & Cooper, H. M. (1989). Phylogenetic Relations Between Microbats, Megabats and Primates (Mammalia: Chiroptera and Primates). *Philosophical Transactions of the Royal Society of London. B, Biological Sciences*,

- 325(1229), 489–559. <https://doi.org/10.1098/rstb.1989.0102>
- Rickart, E. A., Heaney, L. R., & Rosenfeld, M. J. (1989). Chromosomes of ten species of Philippine fruit bats (Chiroptera: Pteropodidae). *Proceedings of the Biological Society of Washington*, 102, 520–531.
- Romagnoli, M. L. & Springer, M. S. (2000). Evolutionary relationships among Old World fruitbats (Megachiroptera: Pteropodidae) based on 12S rRNA, tRNA valine, and 16S rRNA gene sequences. *Journal of Mammalian Evolution*, 7(4), 259–284. <https://doi.org/10.1023/A>
- Rovie-ryan, J. J., Kho, A., Guan, H., & Kumaran, J. V. (2008). Malaysian fruit bats phylogeny inferred using Ribosomal RNA. *Pertanika Journal of Tropical Agricultural Science*, 31(1), 67–77.
- Schutt, W. A. & Simmons, N. B. (1998). Morphology and homology of the chiropteran calcar, with comments on the phylogenetic relationships of Archaeopteropus. *Journal of Mammalian Evolution*, 5(1), 1–32.
- Sheherazade, Ober, H. K., & Tsang, S. M. (2019) Contributions of bats to the local economy through durian pollination in Sulawesi, Indonesia. *Biotropica*, 00, 1–10 DOI: 10.1111/btp.12712
- Simmons, N. B. (2005). Order Chiroptera. In D. . Wilson & D. Reeder (Eds.), *Mammal species of the world: a taxonomic and geographic reference* (pp. 312–529). Baltimore: Johns Hopkins University Press.
- Simmons, N. B. & Cirranello, A. L. (2019). *Bat Species of the World: A taxonomic and geographic database*. [Online]. Available from: batnames.org.
- Simmons, N. B. & Geisler, J. H. (1998). Phylogenetic relationships of Icaronycteris, Archaeonycteris, Hassianycteris, and Palaeochiropteryx to extant bat lineages, with comments on the evolution of echolocation and foraging strategies in Microchiroptera. *Bulletin of the AMNH*, 235, 2–182.
- Simpson, G. G. (1945). The principles of classification and a classification of Mammals. *Bulletin of the American Museum of Natural History*, 85.
- Smith, J. D. (1976). Chiropteran evolution. In R. Baker, J. Jones, & D. Carter (Eds.), *Biology of bats of the New World famili Phyllostomatidae. Part I* (Issue 10, pp. 49–69). Lubbock: Museum of Texas Tech University.
- Smith, J. D. & Madkour, G. (1980). Penial morphology and the question of chiropteran phylogeny. *Proceedings of the Fifth International Bat Research Conference*, 5, 347–365.
- Sotero-Caio, C. G., Baker, R. J., & Volleth, M. (2017). Chromosomal evolution in chiroptera. *Genes*, 8(10), 272. <https://doi.org/10.3390/genes8100272>
- Springer, M. S., Hollar, L. J., & Kirsch, J. A. (1995). Phylogeny, molecules versus morphology, and rates of character evolution among fruitbats (Chiroptera: Megachiroptera). *Australian Journal of Zoology*, 43(6), 557–582.
- Springer, M. S., Teeling, E. C., Madsen, O., Stanhope, M. J., & Jong, W. W. De. (2001). Integrated fossil and molecular data reconstruct bat echolocation. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 98(11), 6241–6246.

- Sreepada, K. S. & Gururaj, M. E. (1994). Intra- and interspecific karyotypic diversity in two species of *Scotophilus* (Chiroptera: Mammalia). *Cytobios*, 78, 169–175.
- Stanhope, M. J., Czelusniak, J., Si, J. S., Nickerson, J., & Goodman, M. (1992). A molecular perspective on mammalian evolution from the gene encoding interphotoreceptor retinoid binding protein, with convincing evidence for bat monophyly. *Molecular Phylogenetics and Evolution*, 1(2), 148–160. [https://doi.org/10.1016/1055-7903\(92\)90026-D](https://doi.org/10.1016/1055-7903(92)90026-D)
- Suyanto, A. (2001). *Kelelawar di Indonesia*. Bogor: Puslitbang Biologi - LIPI.
- Suyanto, A., Yoneda, M., Maryanto, I., Maharadatunkamsi, S. J., & Sugardjito, J. (2002). *Checklist of the mammals of Indonesia. Scientific name and distribution area table in Indonesia including CITES, IUCN and Indonesian category for conservation*. Jakarta: LIPI - JICA - PHKA.
- Teeling, E. C., Scally, M., Kao, D. J., Romagnoli, M. L., Springer, M. S., & Stanhope, M. J. (2000). Molecular evidence regarding the origin of echolocation and flight in bats. *Nature*, 403, 188–192.
- Teeling, E. C., Springer, M. S., Madsen, O., Bates, P., O'Brien, S. J., & Murphy, W. J. (2005). Fossil Record A Molecular Phylogeny for Bats Illuminates Biogeography and the Fossil Record. *Science*, 307(5709), 580–584. <https://doi.org/10.1126/science.1105113>
- Thewissen, J. G. & Babcock, S. K. (1991). Distinctive cranial and cervical innervation of wing muscles: new evidence for bat monophyly. *Science*, 251(4996), 934–936.
- Trouessart, E. (1897). *Catalogus mammalium tam viventiumquam fossilium*. Berlin: R. Friedlander and Sohn.
- Volleth, M., Bronner, G., Gopfert, M. C., Heller, K. G., Helversen, O. V., & Yong, H. (2001). Karyotype comparison and phylogenetic relationships of Pipistrellus-like bats (Vespertilionidae; Chiroptera; Mammalia). *Chromosome Research*, 9, 25–46.
- Wibowo, A. (2021). Phylogeography, codon usages, and DNA barcoding of lesser short nosed fruit bat (*Cynopterus brachyotis* Muller, 1838) populations in Indonesia. *bioRxiv*. <https://doi.org/10.1101/2021.03.10.434719>
- Yi, W. & Harada, M. (2006). Karyology of seven species of bats (Mammalia: Chiroptera) from Guangdong, China. *Acta Theriologica Sinica*, 26(4), 403–406.
- Yong, H. S., Dhaliwal, S. S., Lim, B. L., Teh, K. L., & Start, A. N. (1973). Uniformity of karyotypes of the fruit bats *Cynopterus* (Mammalia: Chiroptera, Pteropodidae). *Malaysian Journal of Science*, 2, 19–23.
- Yong, H. S. & Dhaliwal, S. (1976). Chromosomes of the fruit-bat subfamili Macrogloninae from peninsular Malaysia. *Cytologia*, 41(1), 85–89.
- Zein, M. S. & Fitriana, Y. S. (2015). Barcoding DNA pada Komunitas Kelelawar Pemakan Buah di Indonesia. *Jurnal Biologi Indonesia*, 11(1), 51–62.
- Zima, J. (2000). Chromosomal evolution in small mammals (Insectivora, Chiroptera, Rodentia). *Hystrix, the Italian Journal of Mammalogy*, 11(2), 5–15. <https://doi.org/10.4404/hystrix-11.2-4143>