

# Historický vývoj systému placentálních savců (podle Ivana Horáčka)



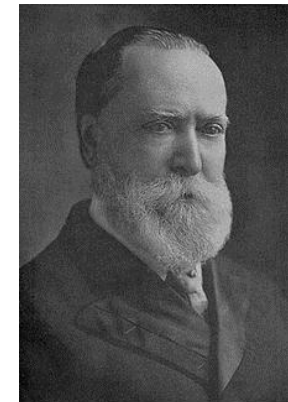
1758



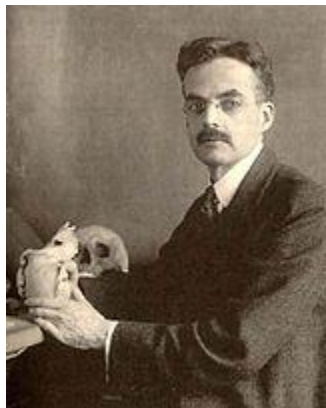
1817



1866



*Thos. Huxley* 1872



1910



1945



1997

- **Klasické řády:**

**Insectivora** - hmyzožravci

**Dermoptera** - letuchy

**Chiroptera** - letouni

**Primates** - primáti (nehetnatci)

**Rodentia** - hlodavci (Simplicidentata, Duplicidentata = **Lagomorpha**)

**Edentata** - chudozubí (Xenarthra, Normarthra = **Pholidota**)

**Tubulidentata** - hrabáč

**Carnivora** - šelmy (Fissipedia, Pinnipedia)

**Ungulata** - kopytníci:

**Artiodactyla** - sudokopytníci

**Perissodactyla** - lichokopytníci

**Proboscidea** - chobotnatci

**Hyracoidea** - damani

**Sirenia** - sireny

**Cetacea** - kytovci

**Linnæus, C. 1758. *Systema naturæ per regna tria naturæ, secundum classes, ordines, genera, species, cum characteribus, differentiis, synonymis, locis*. Tomus I. Editio decima, reformata. - pp. [1-4], 1-824.**

**Linnaeus, 1758**

Mammalia

Unguiculata

Ordo: Primates (Primates, Dermoptera, Chiroptera)

Ordo: Bruta (Proboscidea, Sirenia, Bradypodidae - lenochodi,  
Myrmecophagidae - mravenečníci, Pholidota – luskouni)

Ordo: Ferae (Carnivora)

Ordo: Bestiae (Suidae, Tayassuidae – pekariovití , Dasypodidae - pásovci,  
Erinaceidae, Talpidae, Didelphidae - vačice)

Ordo: Glires (Rhinocerotidae - nosorožcovití, Lagomorpha, Rodentia)

Ungulata

Ordo: Pecora (Tylopoda, Ruminantia)

Ordo Belluae (Equidae, Hippopotamidae - hrochovití)

Mutica

Ordo: Cete (Cetacea)

**Cuvier, G. 1817. *Le règne animal distribué d'après son organisation, pour servir de base à l'histoire naturelle des animaux et d'introduction à l'anatomie comparée*. Volume 4. 1-255. Deterville. Paris.**

## **Cuvier, 1817**

### **Mammalia**

Ordo: Bimanes (Homo)

Ordo: Quadrumanes (Primates excl. Homo)

Ordo: Carnasiers

Cheiroptères (Dermoptera, Chiroptera)

Insectivores (Erinaceidae, Soricidae, Talpidae, Chrysochloridae)

Ordo: Carnivores

Plantigrades (Procyonidae, někteří Mustelidae)

Digitigrades (někteří Mustelidae, Canidae, Viverridae, Hyaenidae, Felidae)

Amphibes (Pinnipedia)

Marsupiaux (Marsupialia)

Ordo: Rongeurs (incl. Lagomorpha)

A clavicules (Rodentia s claviculou, primát Daubentonia)

San clavicules (Rodentia bez clavicyly, Lagomorpha)

Ordo: Edentés

**Tardigrada** (pásovci)

Édentés ordinaires (Dasypodidae - pásovci, Manidae - luskouni, Myrmecophagidae - mravenečníci, Tubulidentata

- hrabáči)

Monotremés (Monotremata)

Ordo: Pachydermes

Proboscidea

Pachydermés ordinaires (hroši, prasata, damani, Ceratomorpha – tapíři a nosorožci)

Solipédes (Equidae)

Ordo: Ruminans (Tylopoda, Ruminantia)

Sans cornes (Camelidae - velbloudovití a Tragulidae - kančilovití)

Avec cornes (Ruminantia excl. kančilovití)

Ordo: Cétacés

Herbivores (Sirenia)

Ordinaires (Cetacea)

19. stol - detailní morfologické srovnání , vč. množství fosilních taxonů (Owen, Cope, Osborn, Ameghino aj.) - vymřelé řády, přehodnocení náplně intuitivních taxonů:

**Insectivora** - hmyzožravci - problematicum

Haeckel 1866: **Menotyphla** - mají caecum (Scandentia, Macroscelidea)

vs. **Lipotyphla** - nemají caecum

**typhlon = caecum**

Gill 1872: **Zalambdodonta** (Tenrecoidae, Crysochloroidae, Solenodontidae)

vs. **Dilambdodonta**

**Scandentia** - tany (jako řád již Weber 1855)

**Lagomorpha** - zajícovci

19/20 stol. - klasické řády vč. **Scandentia**, **Lagomorpha**, **Ungulata** ne monophylum, **Edentata** - problematikum

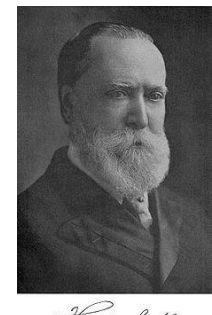
19/20.stol. Výraz příbuzenských vztahů - důsledné hierarchické klasifikace:

Podtřída (Placentalia): kohorty - nadřády - řády

Ernst Haeckel



Theodore Gill



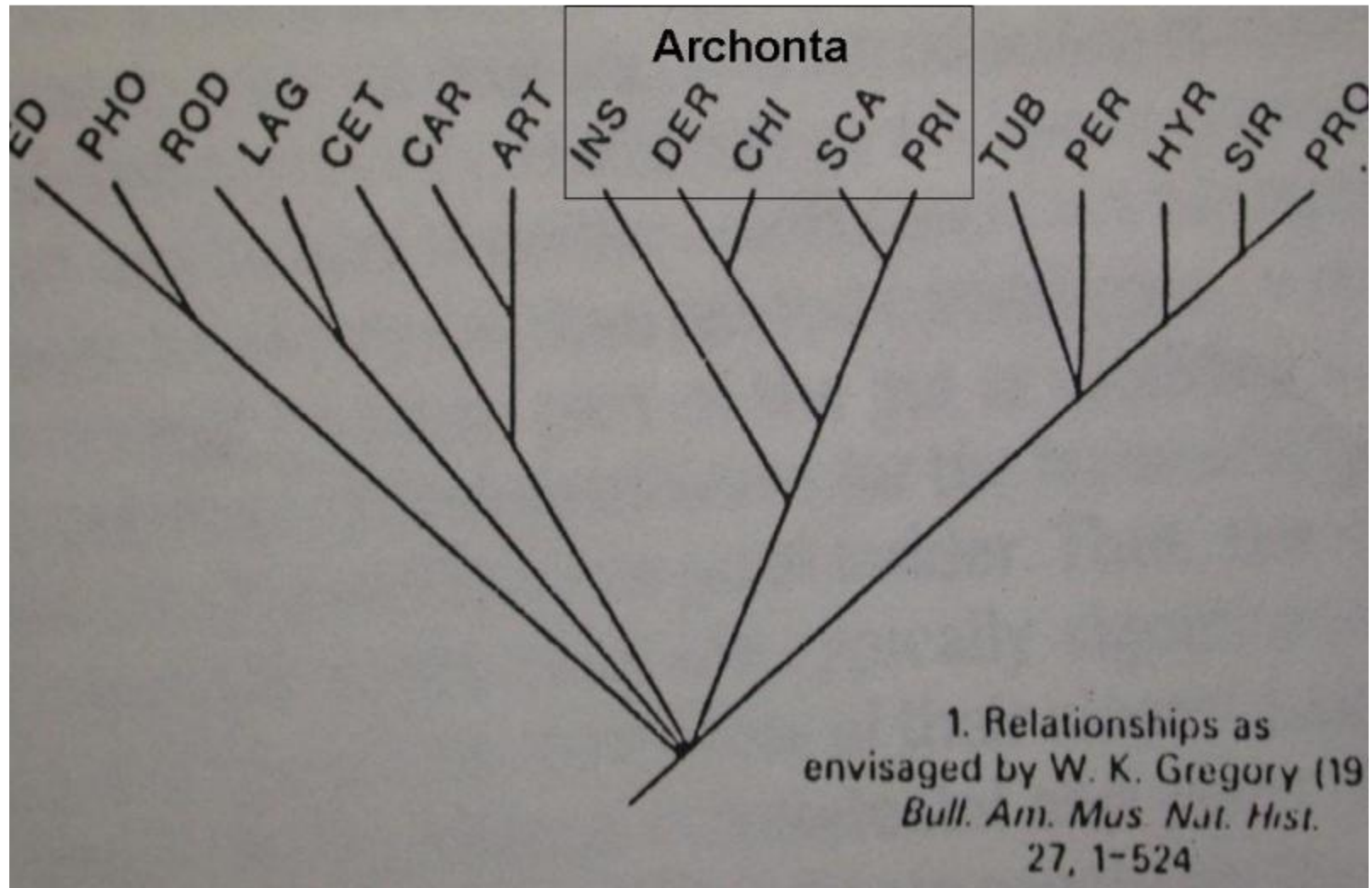
W. H. Flower. 1883. On the arrangement of the Orders and Families of existing Mammalia. *Proceedings of the Zoological Society of London* 1883:178-186

On the Arrangement of the Orders and Families of existing Mammalia. By WILLIAM HENRY FLOWER, LL.D., F.R.S., P.Z.S., &c.

[Received April 17, 1883.]

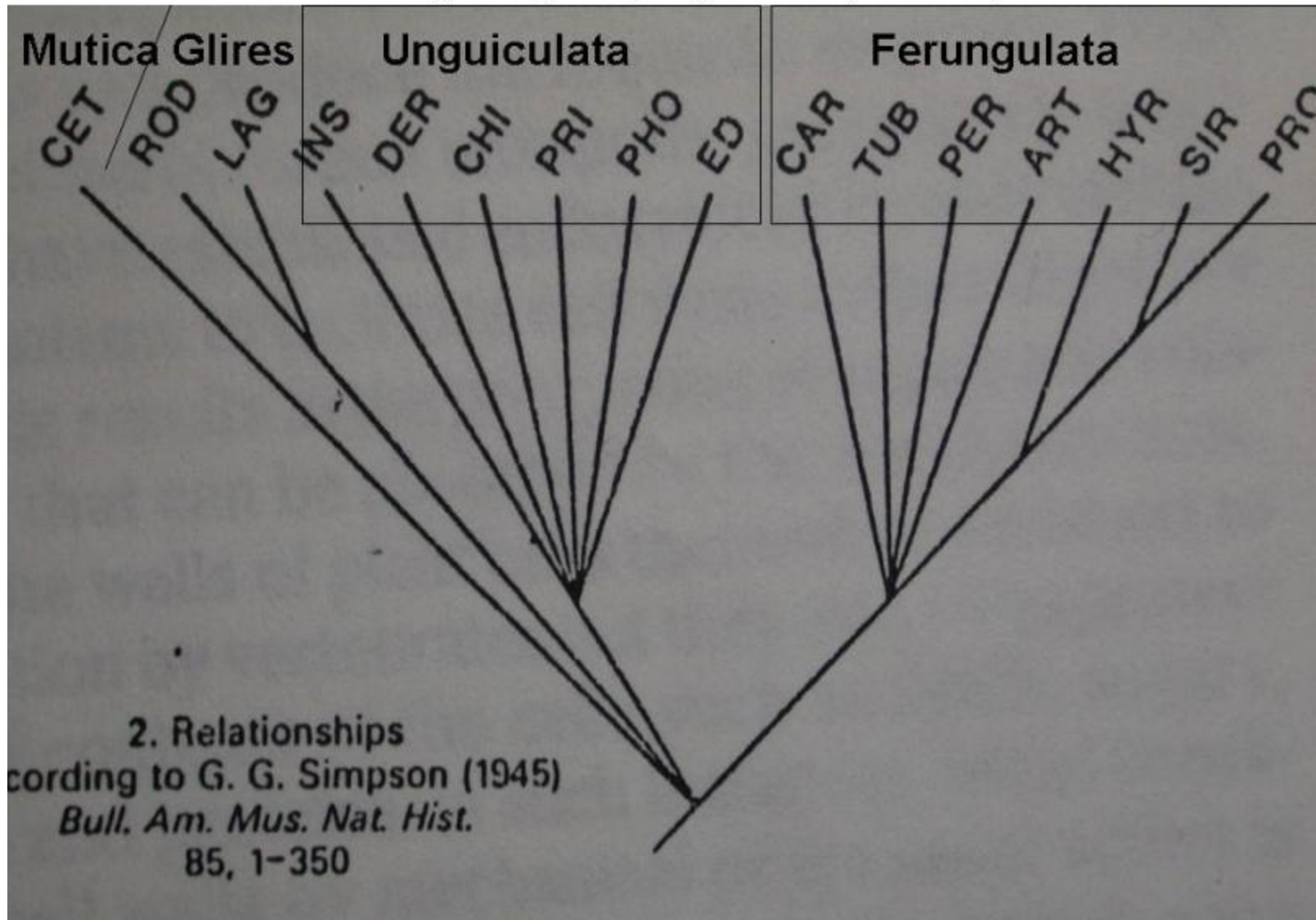


**Gregory (1910): autoritativní shrnutí klasických představ  
(zuby etc.)**



W. K. Gregory. 1910. The orders of mammals. *Bulletin of the American Museum of Natural History* 27:1-524

## G.G.Simpson (1945): Syntetický koncept -



Drápy a nehty

Šelmy a všichni kopytníci

G. G. Simpson. 1945. The principles of classification and a classification of mammals. *Bulletin of the American Museum of Natural History* 85:1-350



# Simpson 1945: **Ferungulata**

- **Ferae**
  - **Carnivora=Fissipedia**
  - **Pinnipedia**
- **Protoungulata**
  - **Tubulidentata**
- **Paenungulata** („téměřungulata“):
  - **Proboscidae, Sirenia** (vč. Desmostylia), **Hyracoidea**,  
+**Embrithopoda** (vč. Pantodonta, Dinocerata, Pyrotheria)
- **Mesaxonia**
  - **Perissodactyla** (Hippomorpha, Ceratomorpha)
- **Paraxonia**
  - **Artiodactyla** (Suiformes, Tylopoda, Ruminantia)

**50-70. Léta: rozšiřování spektra znaků  
(mozek, encefalisace, reprod. systém,  
placentace - Stark), kritické  
přehodnocování předchozích koncepcí  
(srv konceptuální posuny v evoluční  
konceptci, metodologii fylogenetické  
analysy - fenetika, Hennig, a technikách  
klasifikace)**

## Nové znaky a nová kritéria v taxonomii savců: např. orbita

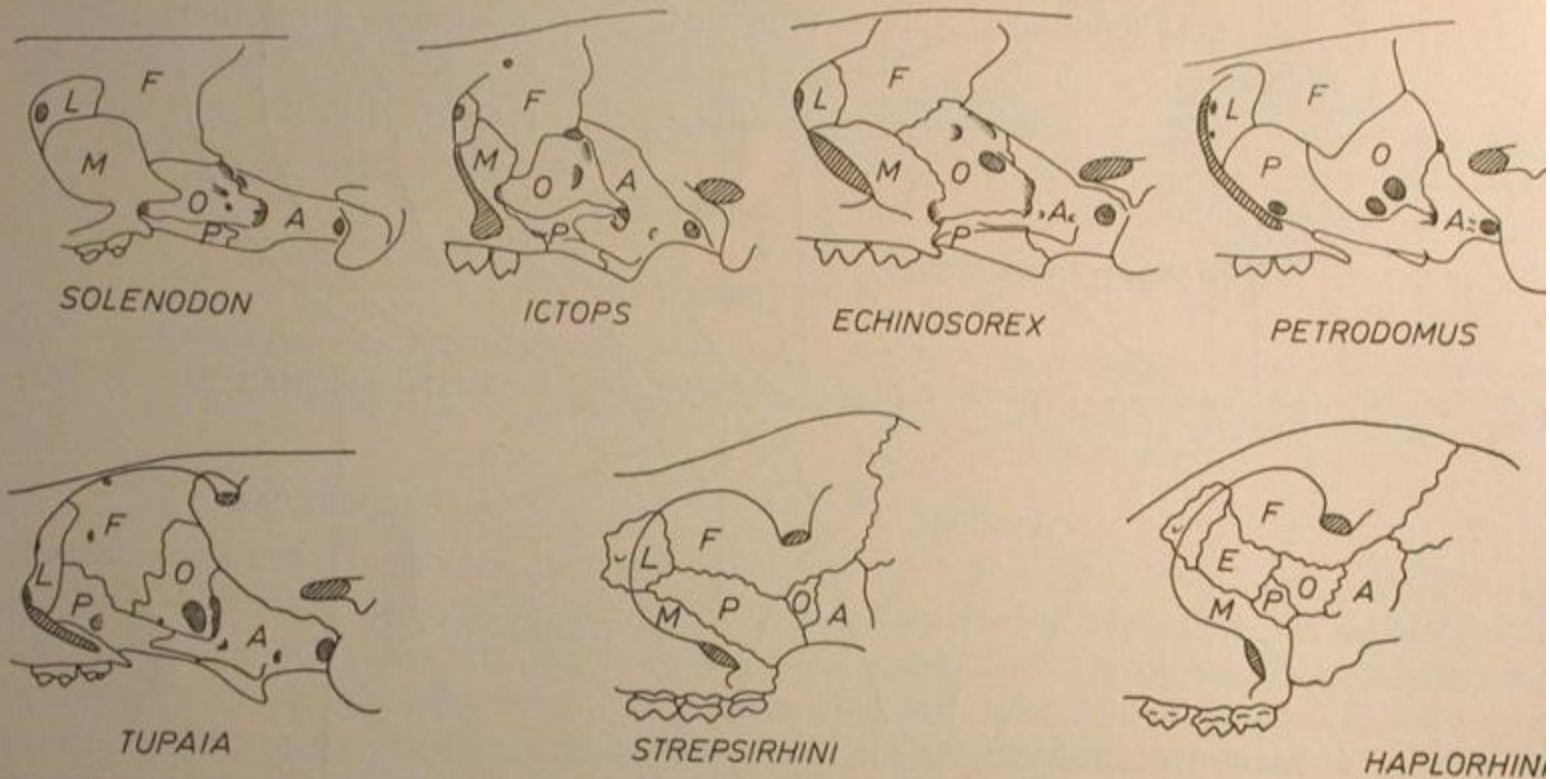
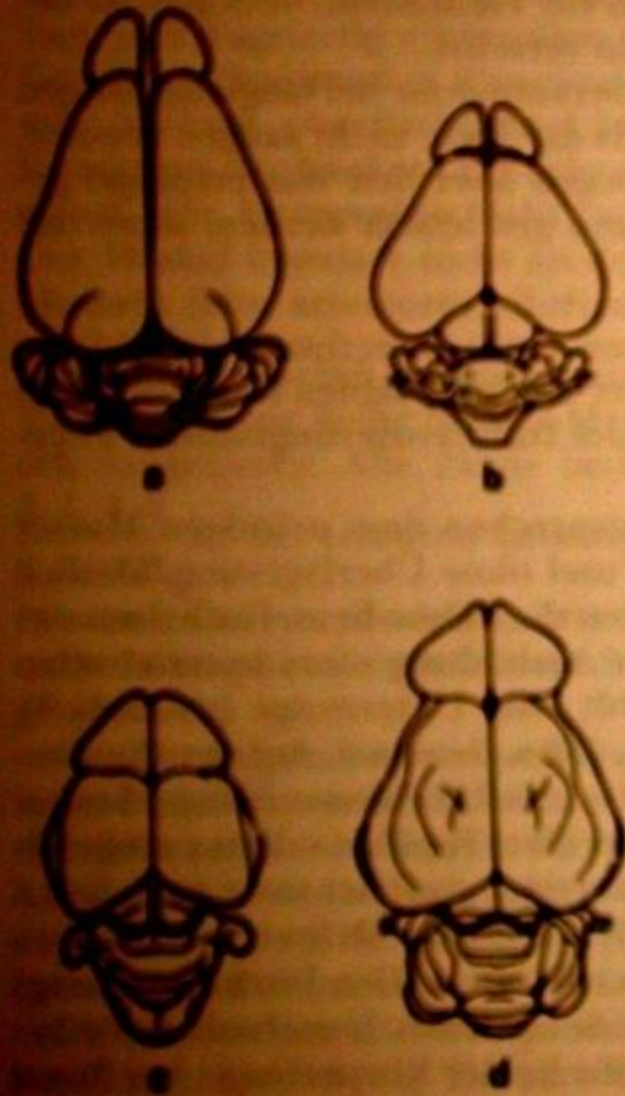


Abb. 125. Orbitalregion verschiedener Placentalia: Zalambdodonta (*Solenodon*), Insectivora (*Ictops*, *Echinosophex*), Macroscelidea (*Petrodomus*), Tupaioida (*Tupaia*) und Primates (Strepsirhini und „Haplorhini“). — Nach BUTLER 1956 und LE GROS CLARK 1958, verändert umgezeichnet

A = Alisphenoid      L = Lacrimale      O = Orbitosphenoid  
 F = Frontale      M = Maxillare      P = Palatinum



**Stavba mozku, rozvoj  
 neokortextu  
 (paleo/neocortikální index  
 etc.) a úroveň encefalisace  
 (encefalisační index - log  
 hmotnost těla /hm.mozku):**

**Zásadní taxonomické  
 kritérium 60. let**

**Abb. 204.** Gehirn basaler Eutheria in Dorsalanicht.  
 a) *Tupaia tana* (Scandentia), b) *Elephantulus* (Macroscelididae), c, d) Insectivora: c) *Echinops telfairi* (Tenrecidae), d) *Solenodon paradoxus*.



<b>Tenrecidae</b>	Index	<b>Macroscelididae</b>	Index
<i>Tenrec ecaudatus</i> . . . . .	86	<i>Elephantulus fuscipes</i> . . . . .	241
<i>Echinops telfairi</i> . . . . .	86	<i>Rhynchocyon stuhlmanni</i> . . . . .	285
<i>Hemicentetes semispinosus</i> . . . . .	99		
<i>Setifer setosus</i> . . . . .	109	<b>Tupaiaidae</b>	
<i>Oryzorictes talpoides</i> . . . . .	123	<i>Urogale everetti</i> . . . . .	287
<i>Nesogale dobsoni</i> . . . . .	144	<i>Tupaia glis</i> . . . . .	315
<i>Microgale cowani</i> . . . . .	175		
<i>Limnogale mergulus</i> . . . . .	154	<b>Lemuridae</b>	
<i>Potamogale velox</i> . . . . .	159	<i>Cheirogaleus medius</i> . . . . .	279
<b>Solenodontidae</b>		<i>Cheirogaleus major</i> . . . . .	336
<i>Solenodon paradoxus</i> . . . . .	147	<i>Microcebus murinus</i> . . . . .	334
<b>Chrysochloridae</b>		<i>Lepilemur ruficaudatus</i> . . . . .	240
<i>Chrysochloris asiatica</i> . . . . .	140	<i>Hapalemur simus</i> . . . . .	241
<i>Chlorotalpa stuhlmanni</i> . . . . .	168	<i>Lemur catta</i> . . . . .	429
<b>Erinaceidae</b>		<i>Lemur rufiventer</i> . . . . .	642
<i>Erinaceus europaeus</i> . . . . .	110	<b>Indriidae</b>	
<b>Soricidae</b>		<i>Avahi laniger</i> . . . . .	294—317
<i>Sorex minutus</i> . . . . .	89	<i>Propithecus verreauxi</i> . . . . .	364
<i>Sorex araneus</i> . . . . .	107	<i>Indri indri</i> . . . . .	360
<i>Crocidura giffardi</i> . . . . .	80	<b>Daubentoniidae</b>	
<i>Crocidura russula</i> . . . . .	97	<i>Daubentonia madagascariensis</i> . . . . .	704
<i>Crocidura niobe</i> . . . . .	139	<b>Lorisidae</b>	
<i>Suncus murinus</i> . . . . .	93	<i>Loris tardigradus</i> . . . . .	402
<i>Blarina brevicauda</i> . . . . .	136	<i>Perodicticus potto</i> . . . . .	383
<i>Neomys fodiens</i> . . . . .	133	<i>Nycticebus coucang</i> . . . . .	515
<i>Sylvisorex lunaris</i> . . . . .	125	<i>Galago crassicaudatus</i> . . . . .	341
<b>Talpidae</b>		<i>Galago demidovii</i> . . . . .	492
<i>Talpa europaea</i> . . . . .	154	<b>Tarsiidae</b>	
<i>Scalopus aquaticus</i> . . . . .	264	<i>Tarsius spectrum</i> . . . . .	423
<i>Galemys pyrenaicus</i> . . . . .	240	<i>Tarsius syrichta</i> . . . . .	503
<i>Desmana moschata</i> . . . . .	200		



# Placentace jako taxonomický znak

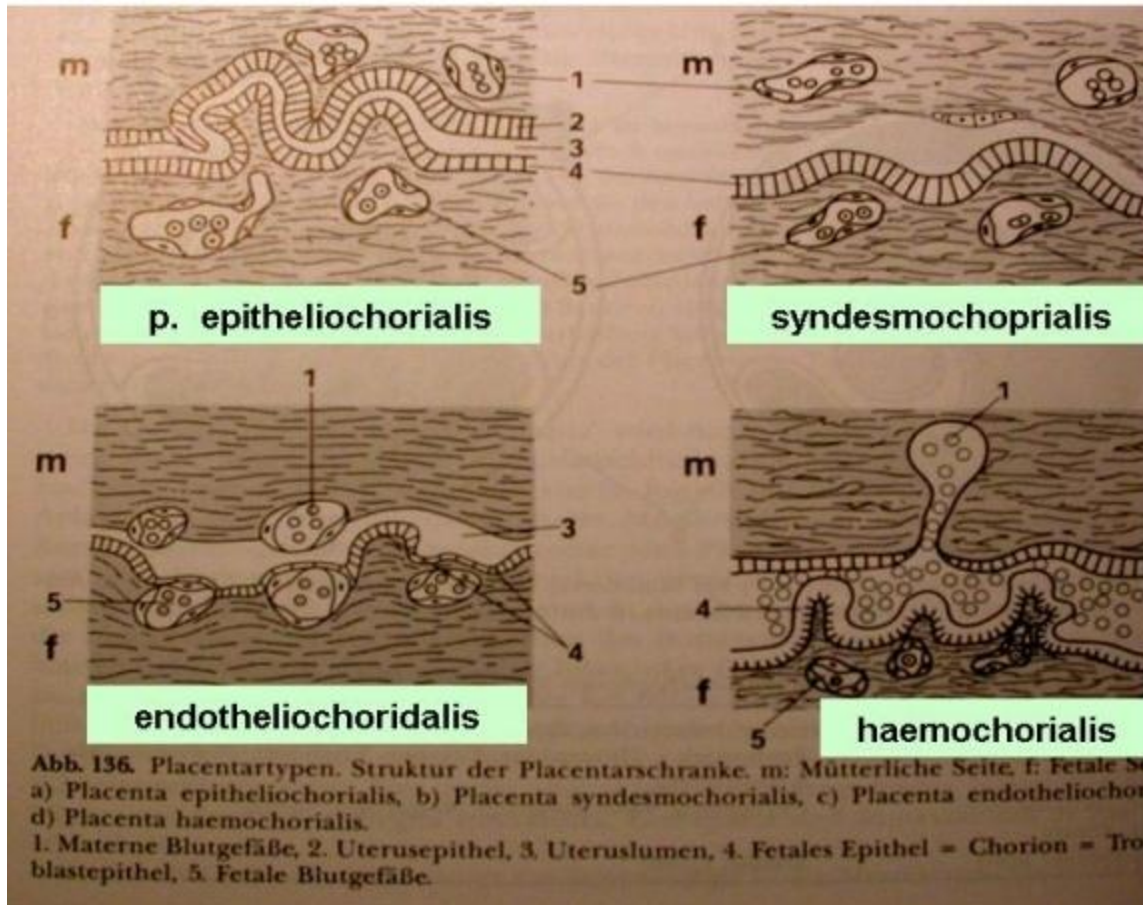
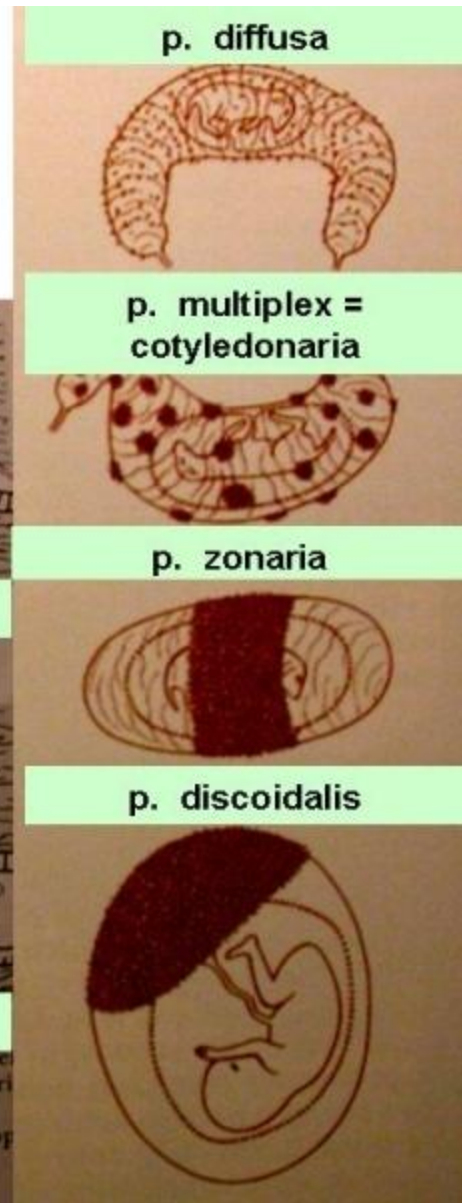


Abb. 136. Placentartypen. Struktur der Placentarschranke. m: Mütterliche Seite, f: Fetale Seite.  
 a) Placenta epitheliochorialis, b) Placenta syndesmochorialis, c) Placenta endotheliochorialis, d) Placenta haemochorialis.  
 1. Materna Blutgefäße, 2. Uterusepithel, 3. Uteruslumen, 4. Fetales Epithel = Chorion = Trophoblastepithel, 5. Fetale Blutgefäße.



**p. diffusa:** ART: Suidae, Hippopotamidae, tragulidae,  
Tylopoda, PER, CET, PHO, PŘI:Lemuroidae

**p.multiplex:** ART (*Capreolus* 5 placentomů .. *Bos* 40-120,  
*Giraffa* 180)

**p.discoidalis:** INS, CHI, PRI, ROD

**p.zonaria:** CAR (partim Ursidae, Mustelidae, Viv.)

Epiteliochoriální kontakt: PER, ART (part.), CET,  
PRI:Lemuroidea

Syndesmochoriální: ART part, EDEpart (Brad.)

Endotheliochoriální: CAR, CHI

Haemochoriální: INS, PŘI, LAG, ROD

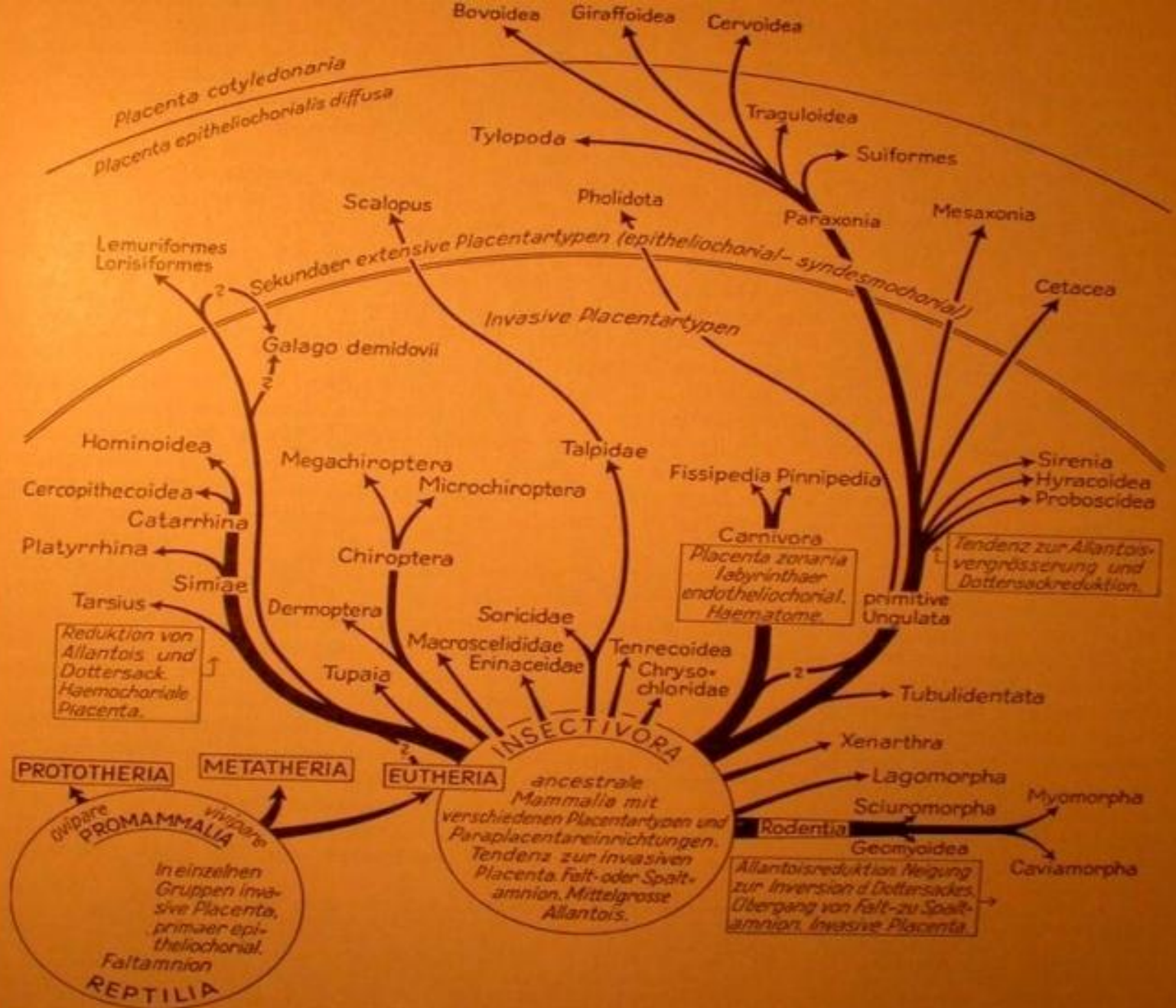


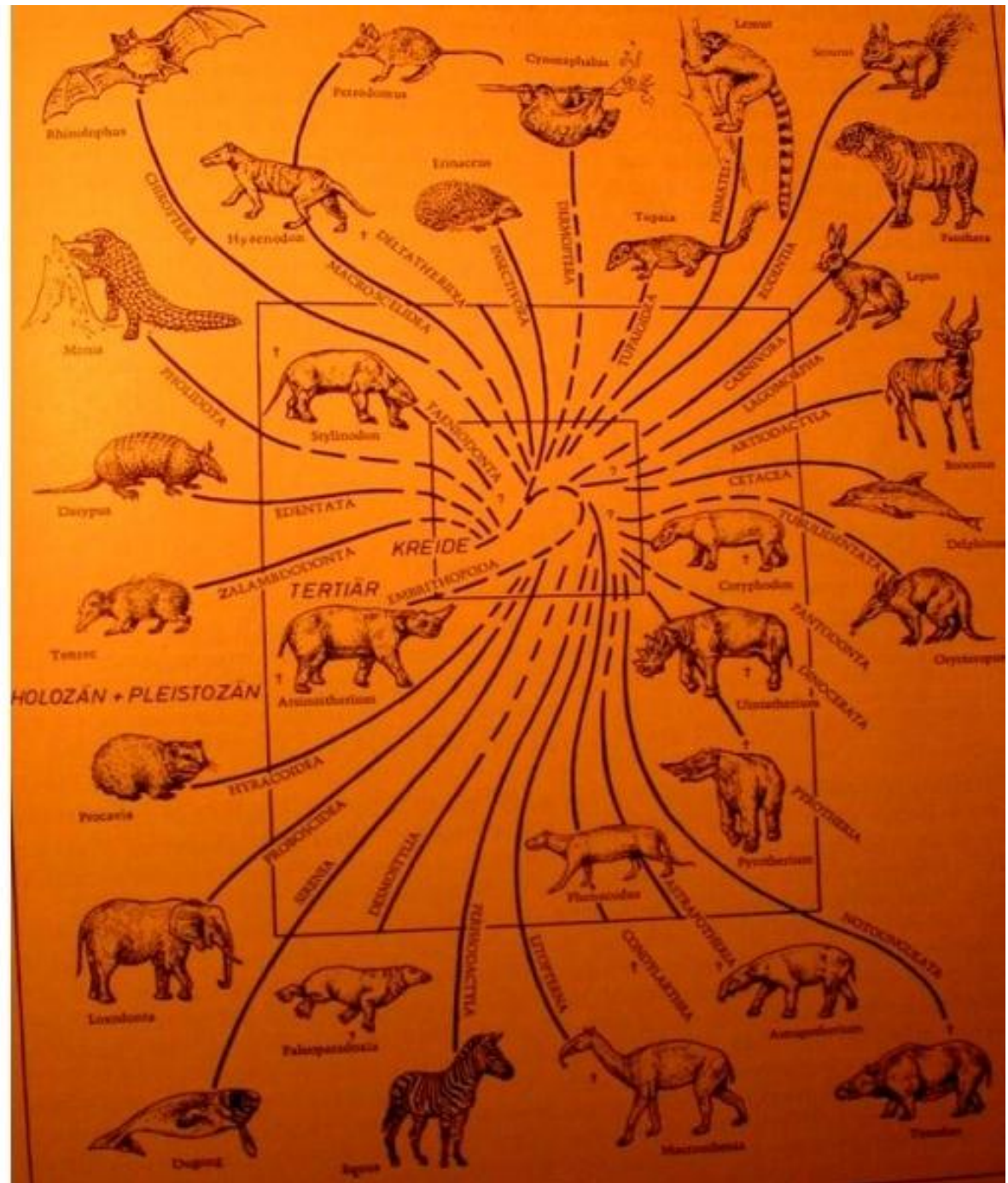
Abb. 14. Embryologie und Entwicklungsgeschichte und Phylogenie. Dendrogramm der evolutiven Beziehungen der Eihäute und der Placenta nach STARCK. Beachte besonders Stellung der Cetacea, Tubulidentata und die Vielfalt der Placentartypen bei den „Insektenfressern“. — Nach STARCK 1959



## Výsledky: posun 60-70 let:

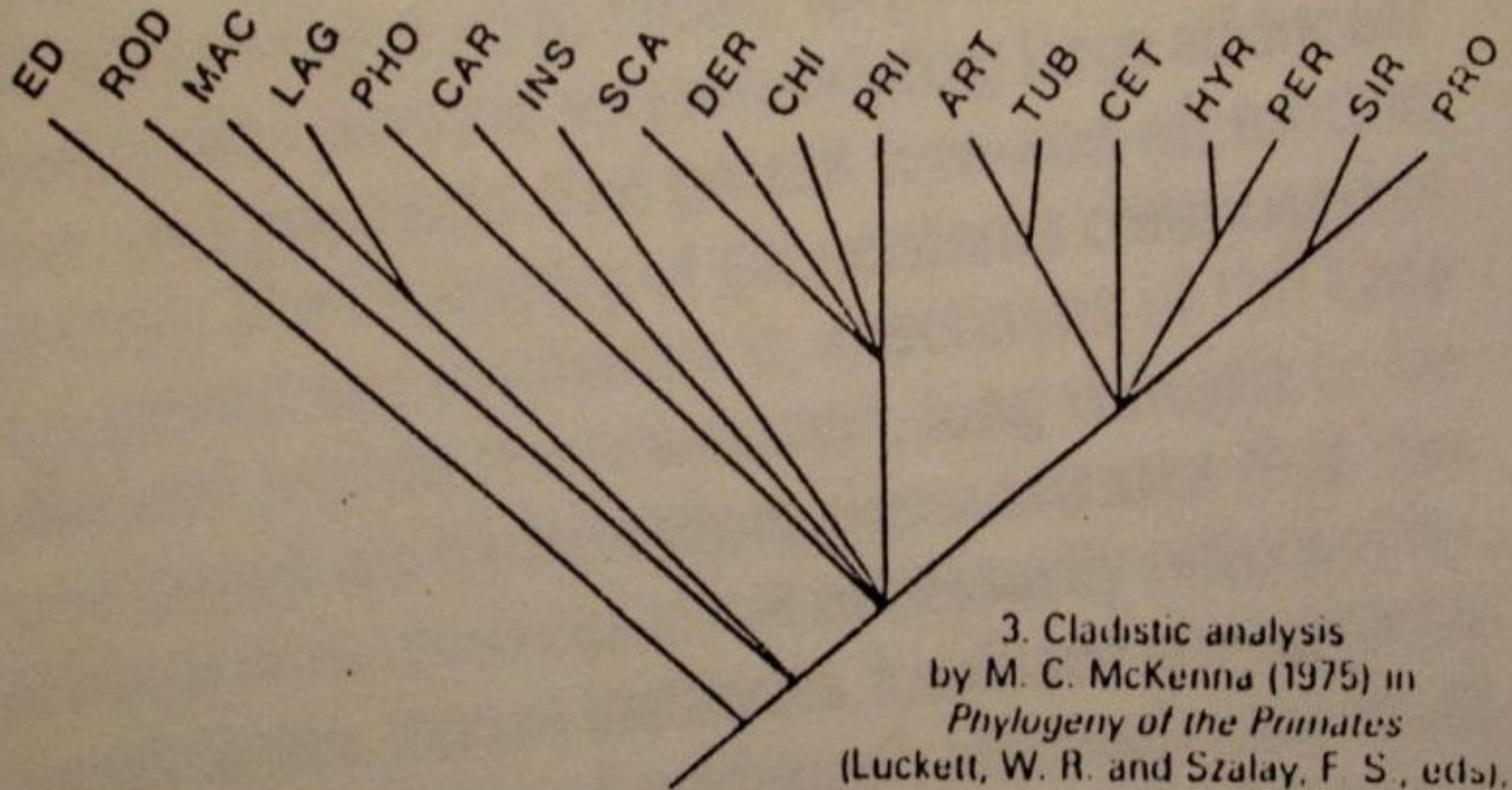
- **Specifické postavení MAC,**
- **LAG konvergence k ROD, *ne* Glires**
- **TUB jako Condylarthra**
- **Konec 60. let: Rozsáhlá kritika Simpsonovy koncepce**

**Thenius (1969):**  
 Syntéza s důrazem  
 na integrální  
 reprezentaci  
 fosilního  
 záznamu a posici  
 vymřelých  
 taxonů

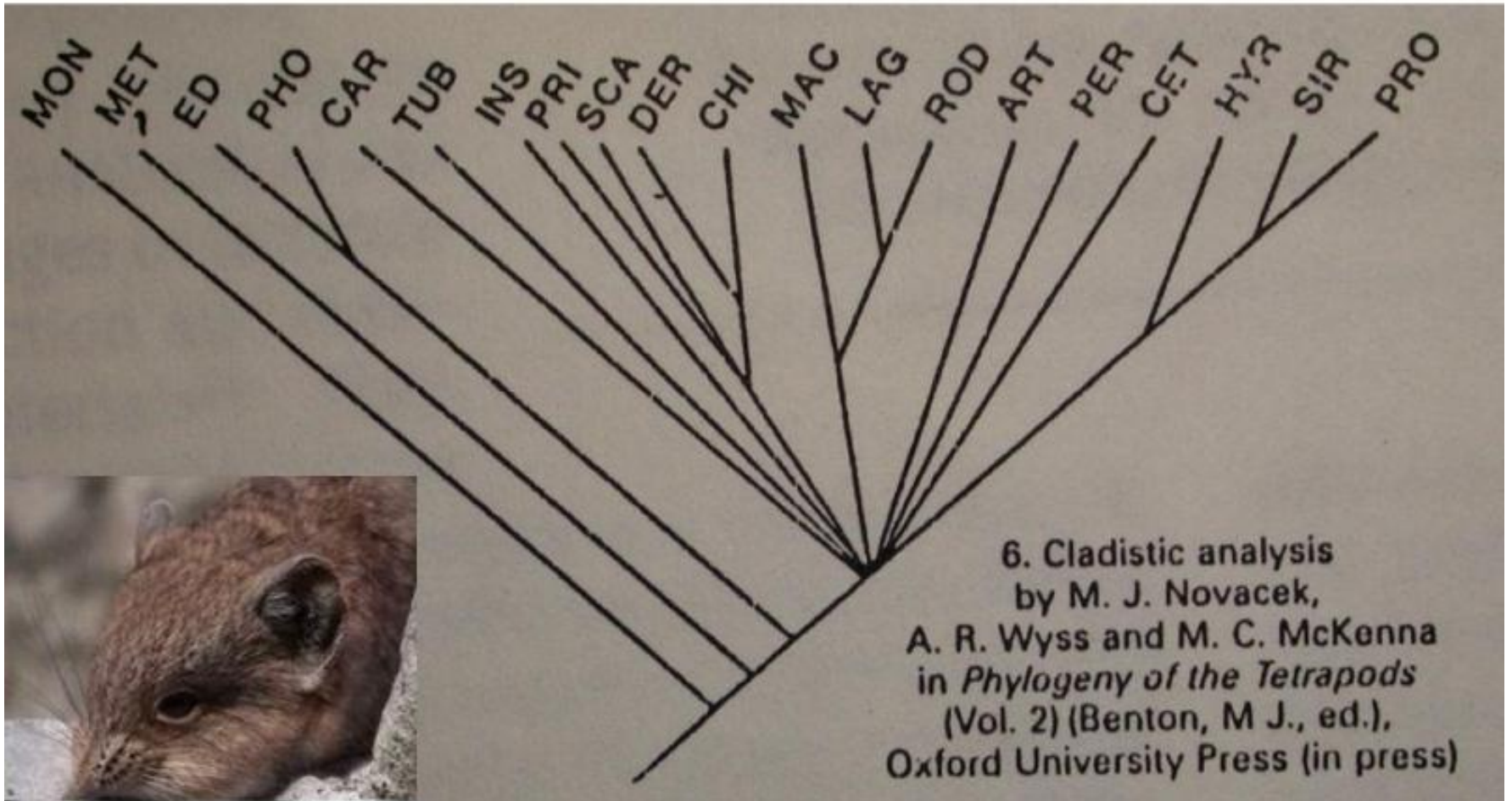




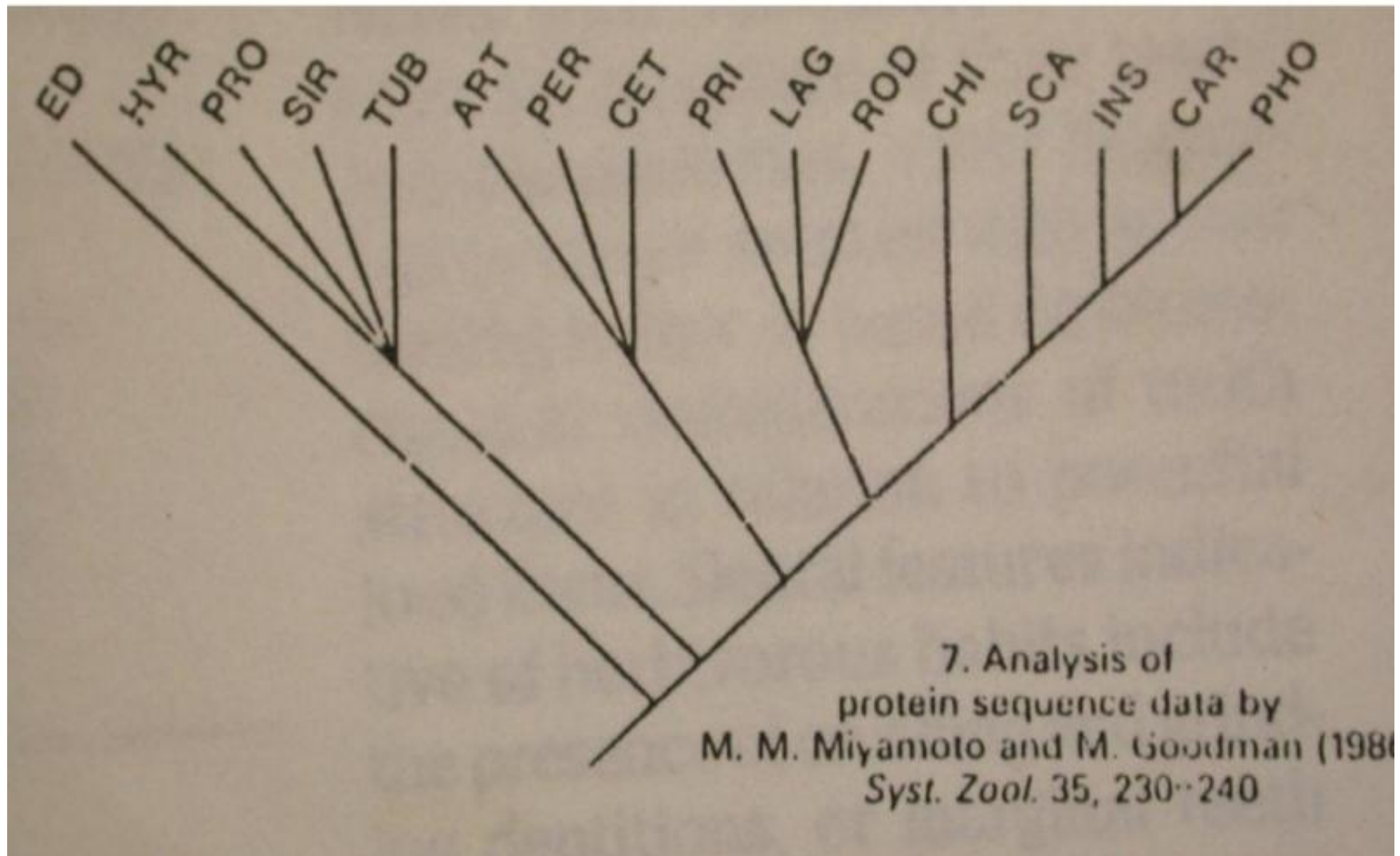
# Aplikace kladistické metody: formalisace klasických znaků, zejm. dentice a stavba lebky



**Důsledná aplikace kladistické fylogenetiky: formalisace znakového aparátu, rozšíření spektra znaků apod.,  
důraz na úpravu base lebky, sluchové oblasti, stavbu autopodia, typ nidace a placentace, stavbu penisu, etc.**



## 80.léta 20.stol. - první analýzy operující se sekvenčními znaky





- Počátek 90. let: *velká souborná shrnutí* (zejm. kladistického přehodnocení morfol. dat vč. fosilního záznamu a paleobiogeograf scénářů)

*Szalay et al. 1993: Mammal Phylogeny*

*Novacek 1992: Mammalian phylogeny: shaking the*

*tree (Nature): Edentata - sesterská skupina*

*Eutheria=// Ins/Rod+Lag?/ Arch /Car/*

*Ungulata=Cet+Art?, Tub, Per+Pen //*

*McKenna a Bell 1997: Classification of Mammals*

*Above the Species Level.* (kladistická

reklasifikace všech fosilních i recentních rodů)

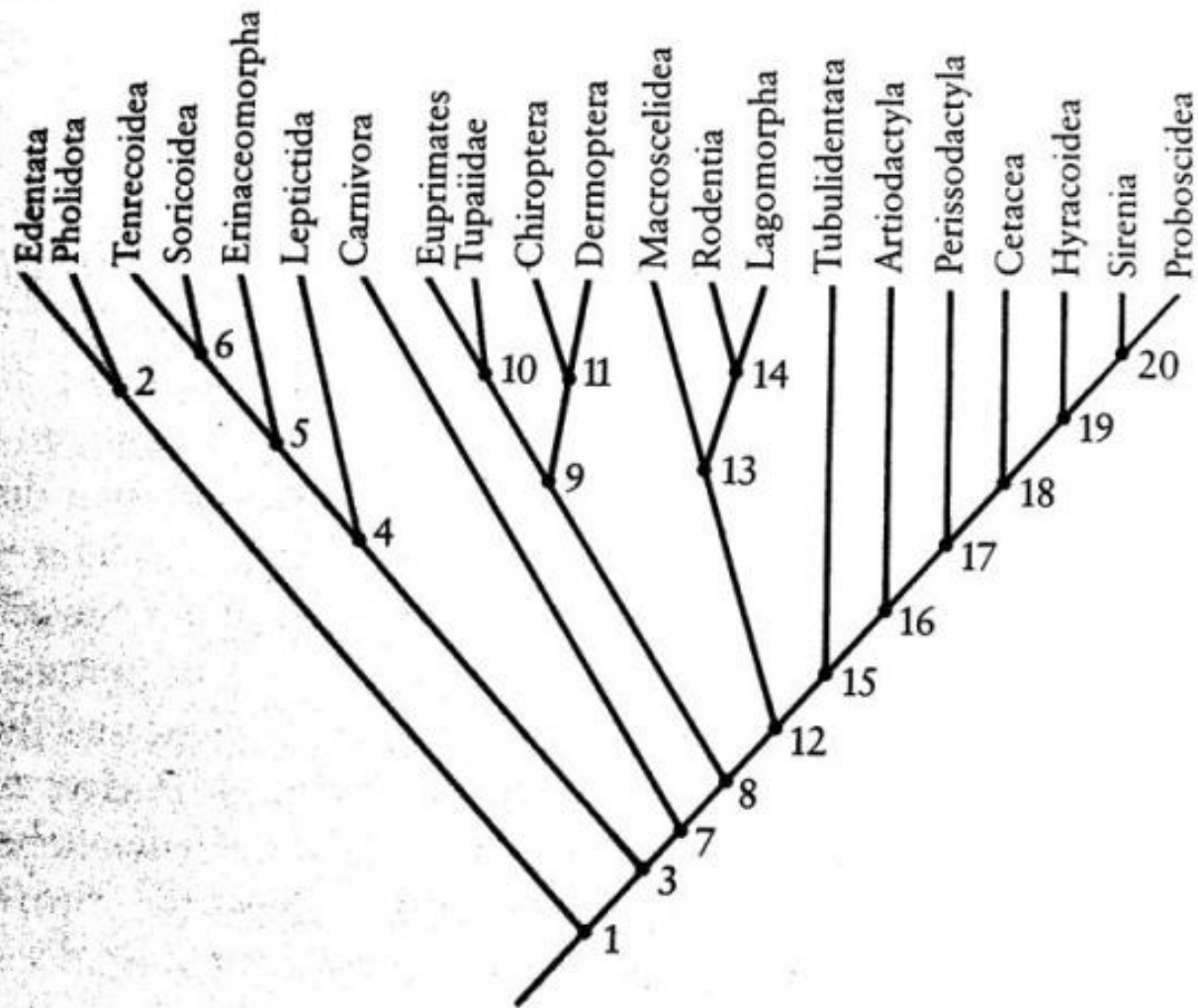


Abb. 20.10 Kladogramm der heute existierenden Eutheria (zusätzlich fossile Leptictidae). Auf der Basis von 104 Merkmalen mit Hilfe des Computers errechnet (aus Novacek 1986).



V téže době ale - *fylogenetická analýsa*  
*sekvenčních dat*: např. Honeycutt et Adkins  
1993, Li 1990, Cao et al. 1994, de Jong et al.  
1993, Stanhope et al. 1996, Springer et al. 1997  
atd.

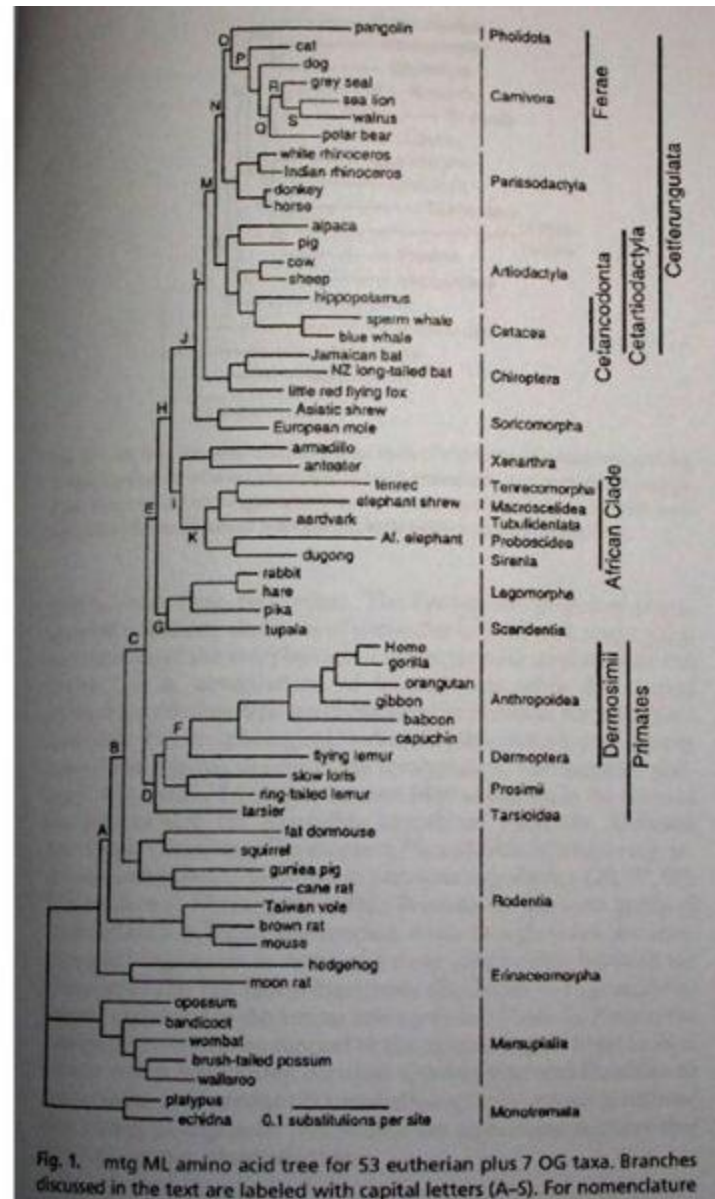
*W.de Jong (1998): Molecules remodel the  
mammalian tree:*

– Cetartiodactyla = CET+ART, African clade: HYR-  
PRO-SIR-TUB-MAC-CHRY

Od r. 2000 ca 20 velkých revisí zohledňujících relace  
jednotlivých skupin technikami molekulární  
fylogenetiky. Nyní kompletní mt genom etc.

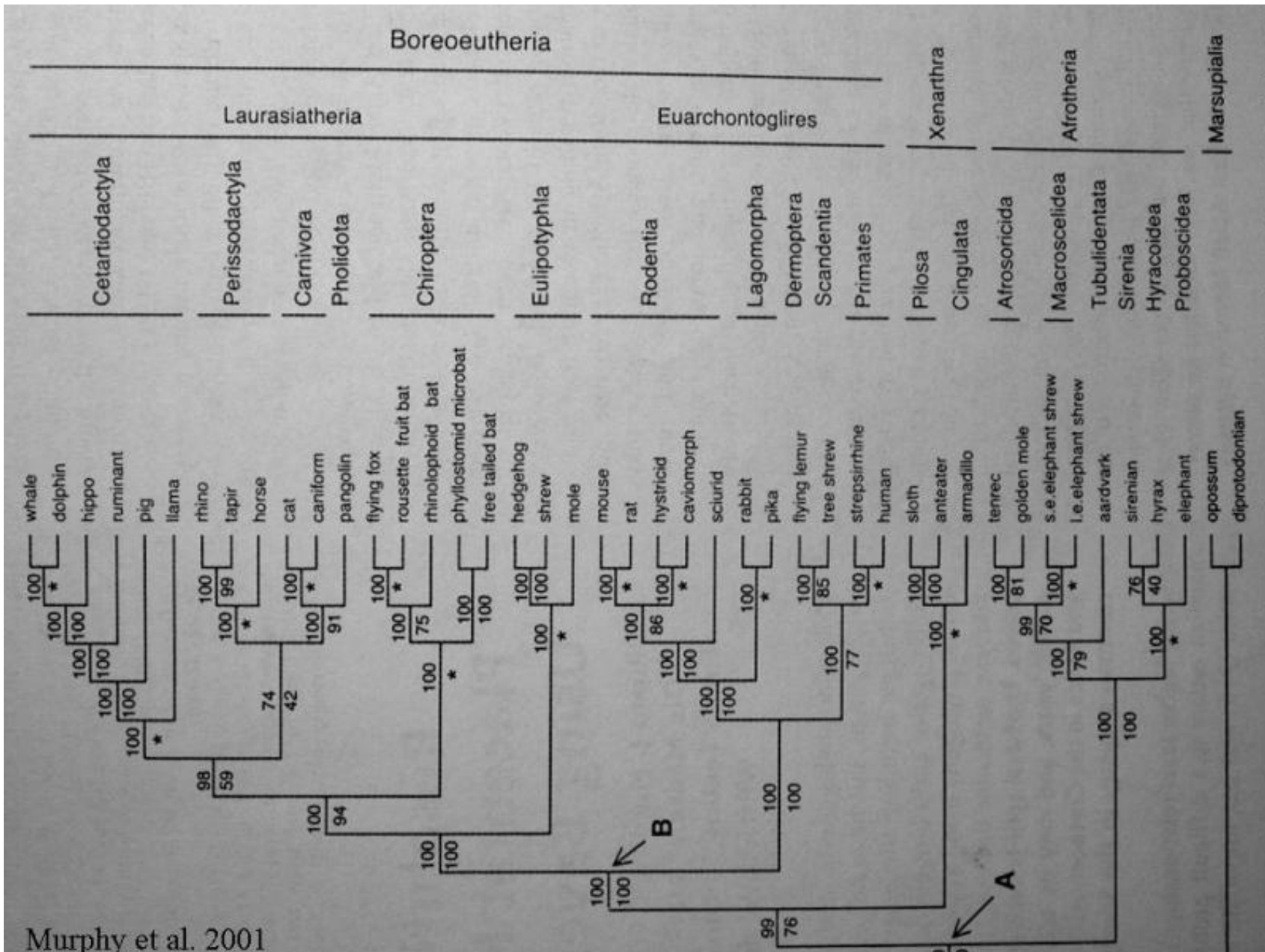
.... včetně alternativních klasifikací, návrhů nových vysokých taxonů atd.

Ale cf. technické problémy důsledné kladistické klasifikace (cf. McKenna a Bell 1997)



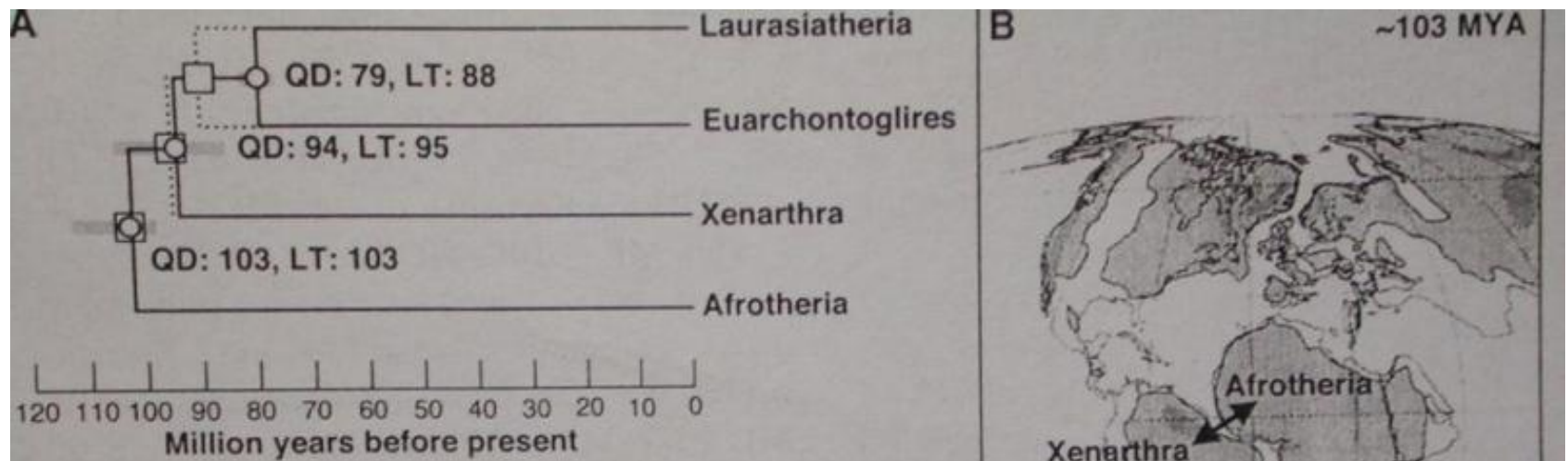
## Pro nás důležité:

- Aplikace nových markerů, rozšiřování technik fylogenetické analýsy atd. v posledních 3 letech v zásadě potvrzují obraz stabilisovaný na počátku tohoto milénia:



Pilosa = lenochodi a mravenečníci  
 Cingulata = pásovcí





**Fig. 2.** Biogeographic scenario for the basal divergence among crown-group placental mammals. (A) Maximum likelihood molecular divergence estimates for the early radiation of placental mammals, estimated with the quartet-dating (QD) and linearized tree (LT) methods (25, 26). Open squares, point estimates based on LT; open circles, median point estimates based on QD; gray bars, range of 95% confidence intervals based on QD. A summary of QD and LT methods and results can be found in supplemental material (15). (B) Final vicariant separation of Africa and South America, approximately 100 to 120 Mya (28, 29), isolates Afrotheria in Africa and the common ancestor of Xenarthra and Boreoeutheria in South America. Reprinted with permission from Cambridge University Press (28).

Murphy et al. 2001:  
paleobiogeografický scénář časně  
divergence Eutheria

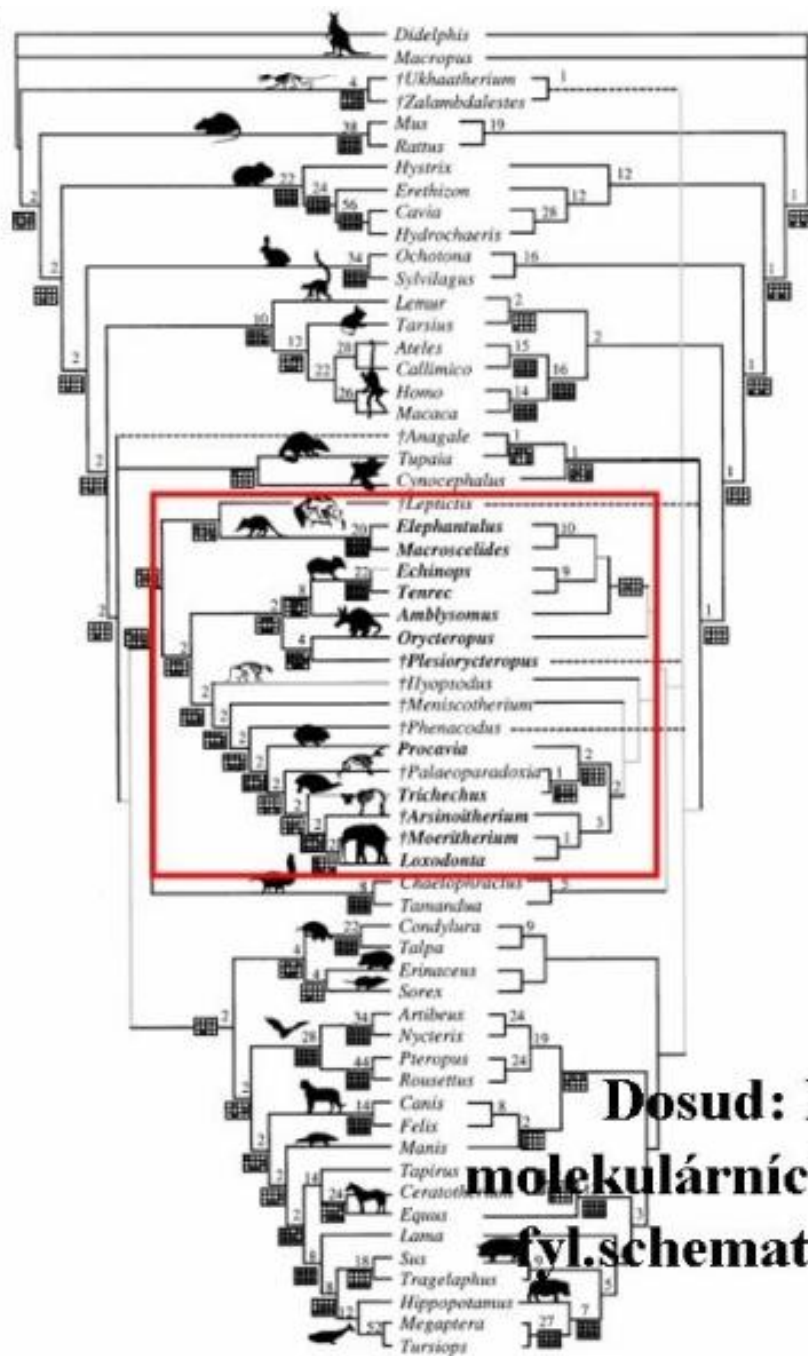
14 DECEMBER 2001 VOL 294 SCIENCE www.scie



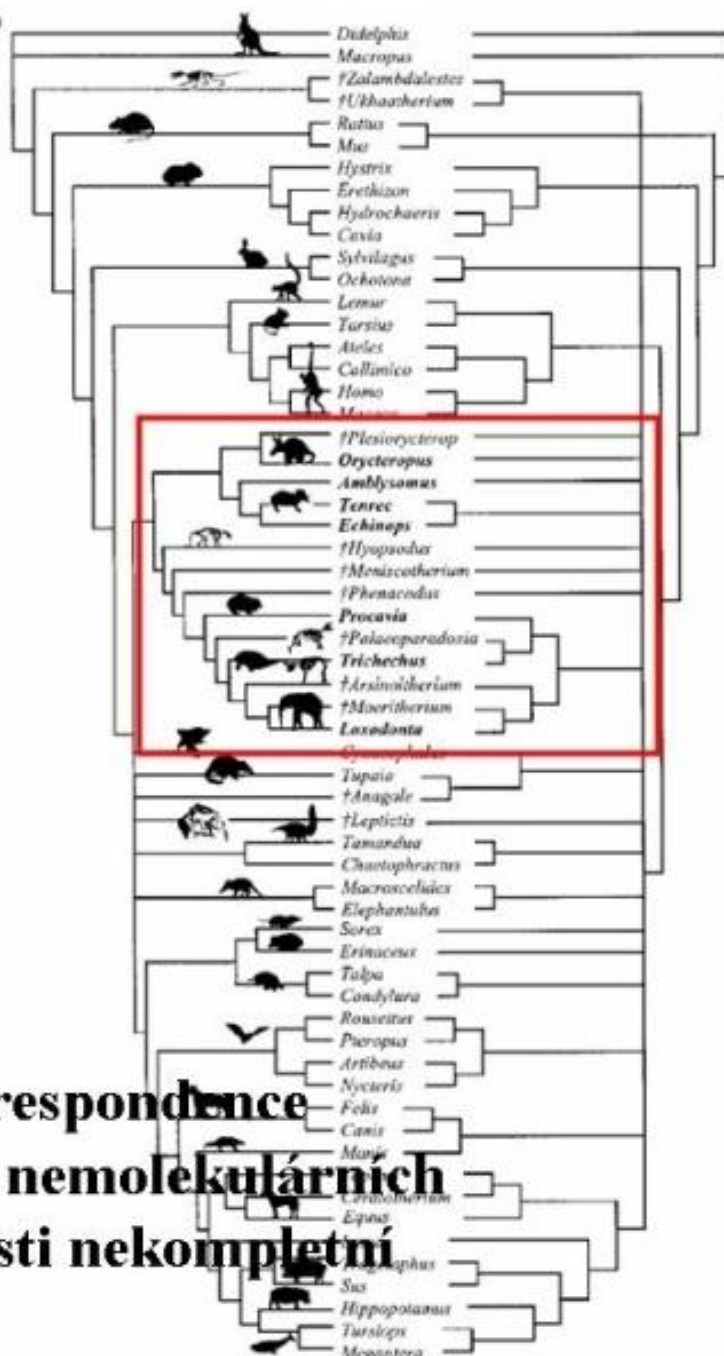
**Murphy, W. J., Eizirik, E., O'Brien, S. J., Madsen, O., Scally, M., Douady, C., Teeling, E. C., Ryder, O. A., Stanhope, M., De Jong, W. W. and M. S. Springer. 2001. Resolution of the early placental mammal radiation using Bayesian phylogenetics. *Science* 294: 2348-2351.**

**Murphy, W. J., Pringle, T., Crider, T., Springer, M. S., and W. Miller. 2007. Using genomic data to unravel the root of the placental mammal phylogeny. *Genome Research* 17: 413-421.**

(A)

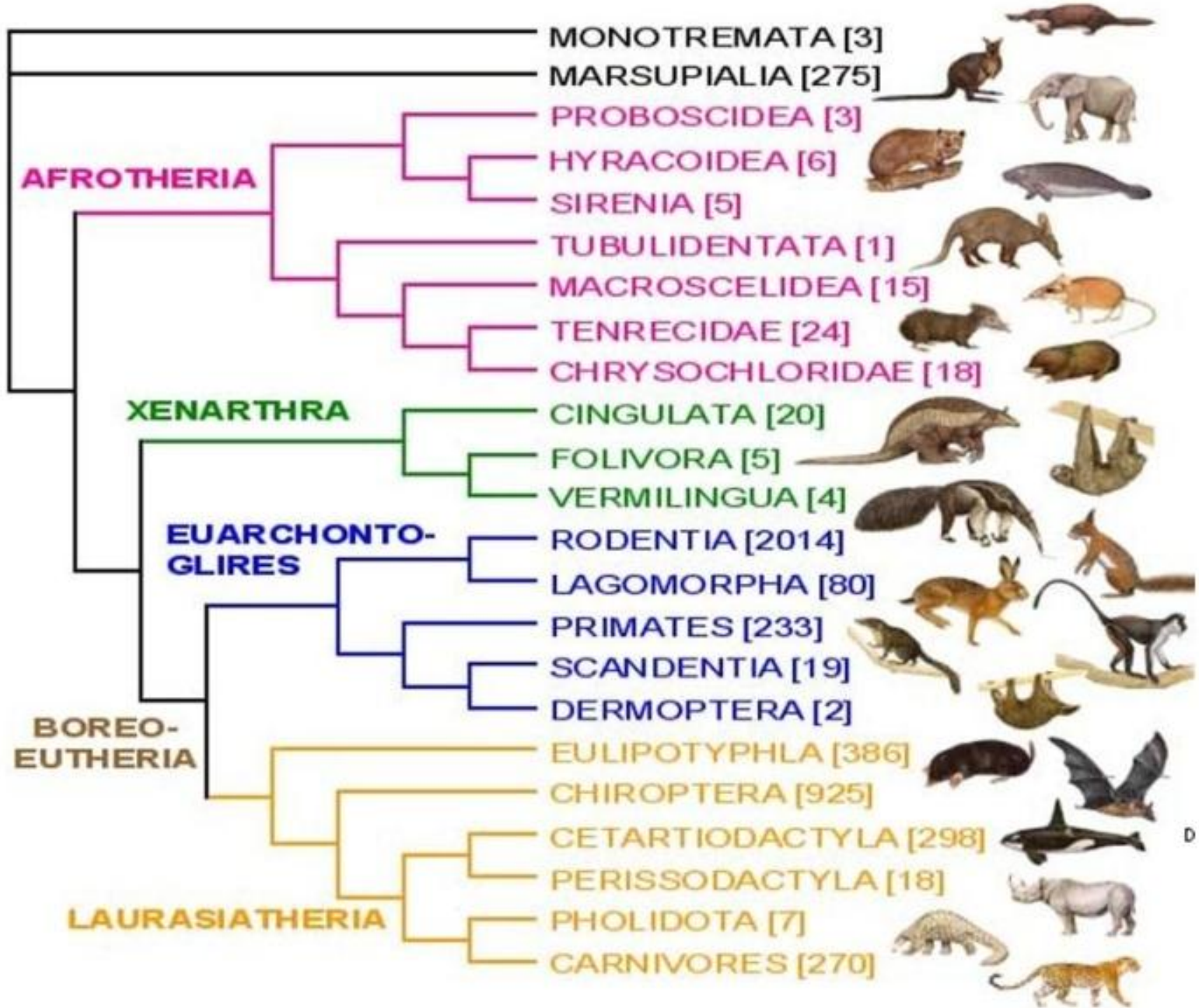


(B)



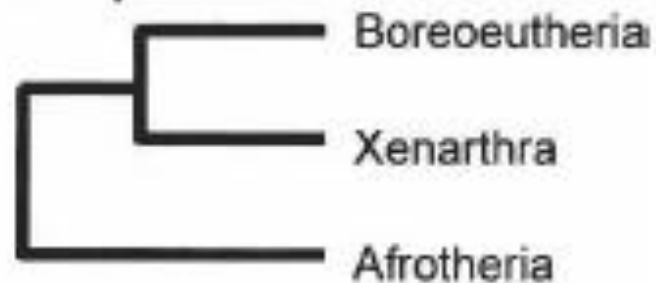
**Dosud: Korespondence  
molekulárních a nemolekulárních  
fyl.schemat dosti nekompletní**

- Od 2000: mnohačetná robustní podpora mol.modelu
  - Řada různých markerů včetně kompl. mt genomu všech řádů a RGM (rare genomic mutations) – velké multilokusové delece, inverse apod.
- Podpora mol.modelu velmi robustní

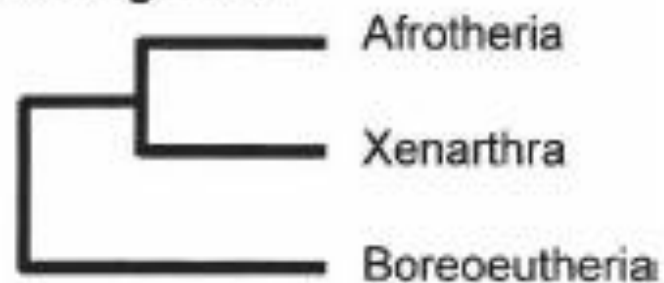




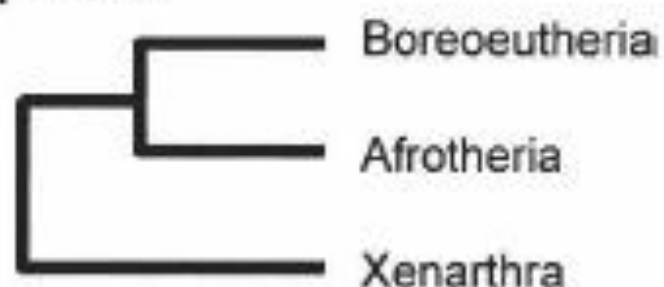
**A Exafroplacentalia**



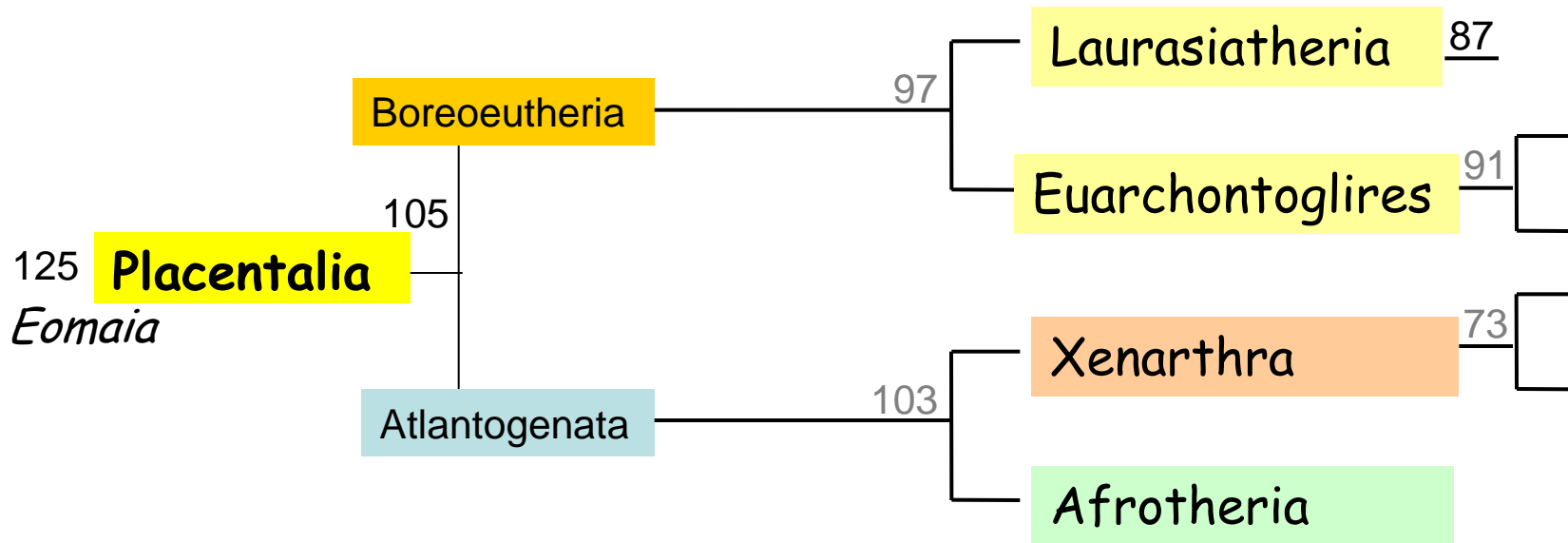
**B Atlantogenata**



**C Epitheria**



# System Placentalia



Podle: Murphy et al. 2007:

## Using genomic data to unravel the root of the placental mammal phylogeny

William J. Murphy, Thomas H. Pringle, Tess A. Crider, et al.

*Genome Res.* 2007 17: 413-421 originally published online February 23, 2007  
Access the most recent version at doi:[10.1101/gr.5918807](https://doi.org/10.1101/gr.5918807)

## Clade Atlantogenata

### Group I: Afrotheria (79 species)

#### Clade Afroinsectiphilia

##### Order Macroscelidea

Family Macroscelididae: (16 species), elephant shrews (Africa)

##### Order Afrosoricida

Family Tenrecidae: (30 species), tenrecs (Madagascar) and otter-shrews (West and Central Africa)

Family Chrysochloridae: (21 species), golden moles (Africa south of the Sahara)

##### Order Tubulidentata

Family Orycteropodidae: (1 species), aardvark (Africa south of the Sahara)

#### Clade Paenungulata

##### Order Proboscidea

Family Elephantidae: (3 species), elephants (Africa, Southeast Asia)

##### Order Hyracoidea

Family Procaviidae: (4 species), hyraxes, dassies (Africa, Arabia)

##### Order Sirenia

Family Dugongidae: (1 species), dugong (East Africa, Red Sea, North Australia)

Family Trichechidae: (3 species), manatees (tropical Atlantic coasts and adjacent rivers)

### Group II: Xenarthra (29 species)

#### Order Cingulata

Family Dasyopodidae: (20 species), armadillos (Neotropical and Nearctic)

#### Order Pilosa

Family Myrmecophagidae: (3 species), anteaters (Neotropical)

Family Megalonychidae: (2 species), two-toed sloths (Neotropical)

Family Bradypodidae: (4 species), three-toed sloths (Neotropical)

**Clade Boreoeutheria**

**Group III Euarchontoglires**

Superorder Euarchonta

Order Scandentia

Clade Primates

Order Dermoptera: flying lemurs or colugos (Southeast Asia)

Order Primates: lemurs, bushbabies, monkeys, apes (cosmopolitan).

Superorder Glires

Order Lagomorpha: pikas, rabbits, hares (Eurasia, Africa, Americas)

Order Rodentia: rodents (cosmopolitan)

**Group IV: Laurasiatheria**

Order Eulipotyphla

Clade Ferungulata

Cohort Cetartiodactyla: includes orders Artiodactyla and Cetacea

Clade Pegasoferae

Order Chiroptera: bats (cosmopolitan)

Order Perissodactyla: odd-toed ungulates

Clade Ferae

Order Pholidota

Order Carnivora: carnivorans (cosmopolitan)