

Historický vývoj systému placentálních savců

(podle prof. Ivana Horáčka)



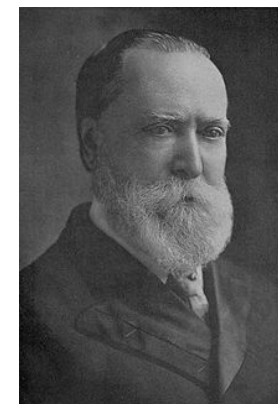
1758



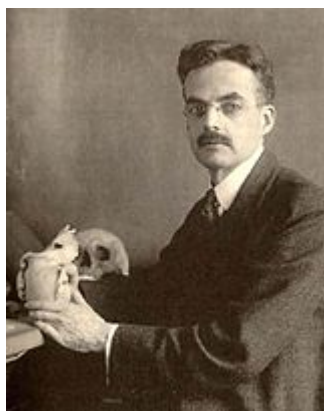
1817



1866



Theodor Schwann 1872



1910



1945



1950
(1966)



1997



2001

- **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

Linnaeus, 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.



MAMMALIA

Unguiculata

Ordo: Primates (Primates - primáti, Dermoptera - letuchy, Chiroptera - letouni)

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

Ordo: Ferae (Carnivora - šelmy)

Ordo: Bestiae (Suidae - prasatovití, Tayassuidae - pekariovití, Dasypodidae - pásovci, Erinaceidae - ježkovití, Talpidae - krtkovití, Didelphidae - vačicovití)

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

Ungulata

Ordo: Pecora (Tylopoda - mozolnatci, Ruminantia - přežvýkavci)

Ordo: Belluae (Equidae - koňovití, Hippopotamidae - hrochovití)

Mutica

Ordo: Cete (Cetacea - kytovci)

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.

MAMMALIA

Ordo: **Bimanes (Homo)**

Ordo: **Quadrumanes (Primates excl. Homo)**

Ordo: **Carnasiers**

Cheiroptères (Dermoptera, Chiroptera)

Insectivores (Erinaceidae, Soricidae, Talpidae, Chrysochloridae)

Ordo: **Carnivores**

Plantigrades (Procyonidae, některé Mustelidae)

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

Amphibes (Pinnipedia)

Marsupiaux (Marsupialia)

Ordo: **Rongeurs (incl. Lagomorpha)**

A clavicules (Rodentia s claviculou, primát Daubentonia)

San clavicules (Rodentia bez clavicy, Lagomorpha)

Ordo: **Édentés**

Tardigrada (pásovci)

Édentés ordinaires (Dasypodidae - pásovci, Manidae - luskouni, Myrmecophagidae - mravenečníci, Tubulidentata - hrabáči, Monotremés (Monotremata)

Ordo: **Pachydermes**

Proboscidea - chobotnatci

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) - sirény

Ordinaires (Cetacea) - kytovci



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

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

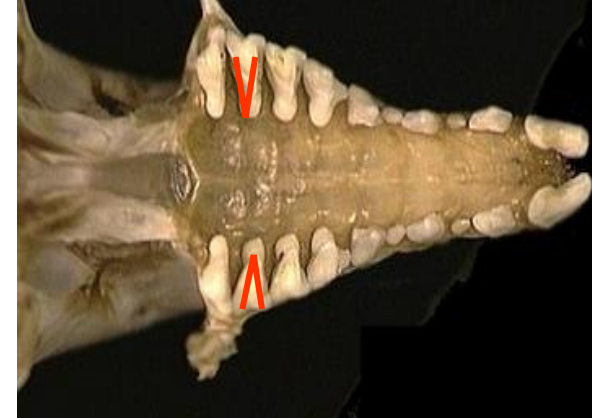
19/20.stol. Výraz příbuzenských vztahů - důsledné hierarchické klasifikace:

Podtřída (Placentalia): kohorty - nadřády - řády

Ernst Haeckel

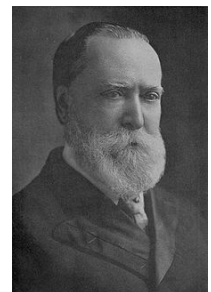


zalambdodontní stolička



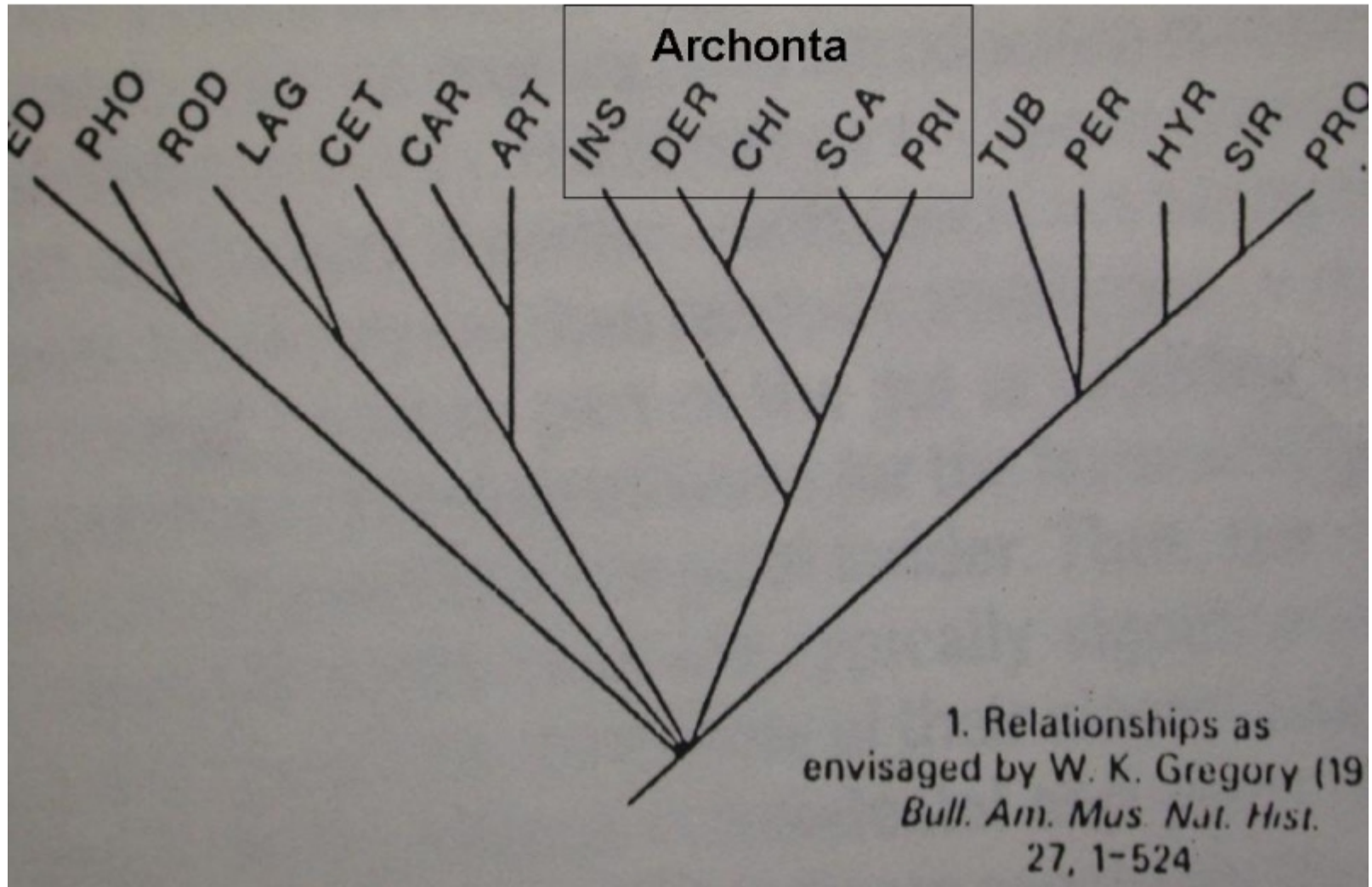
dilambdodontní stolička

Theodore Gill



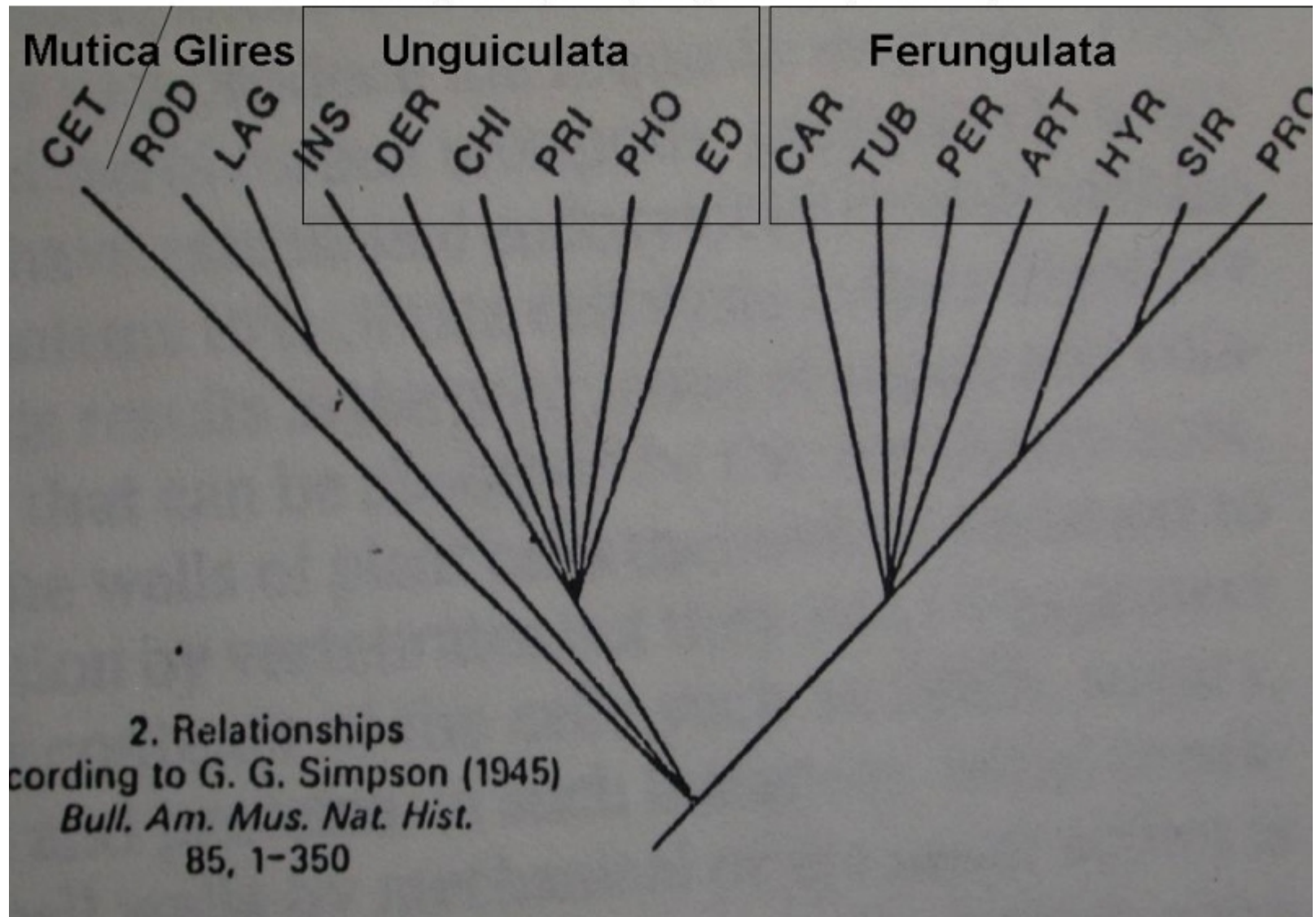
Theodore Gill

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



Gregory, W.K., 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

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

Article V.—A NEW CLASSIFICATION OF MAMMALS

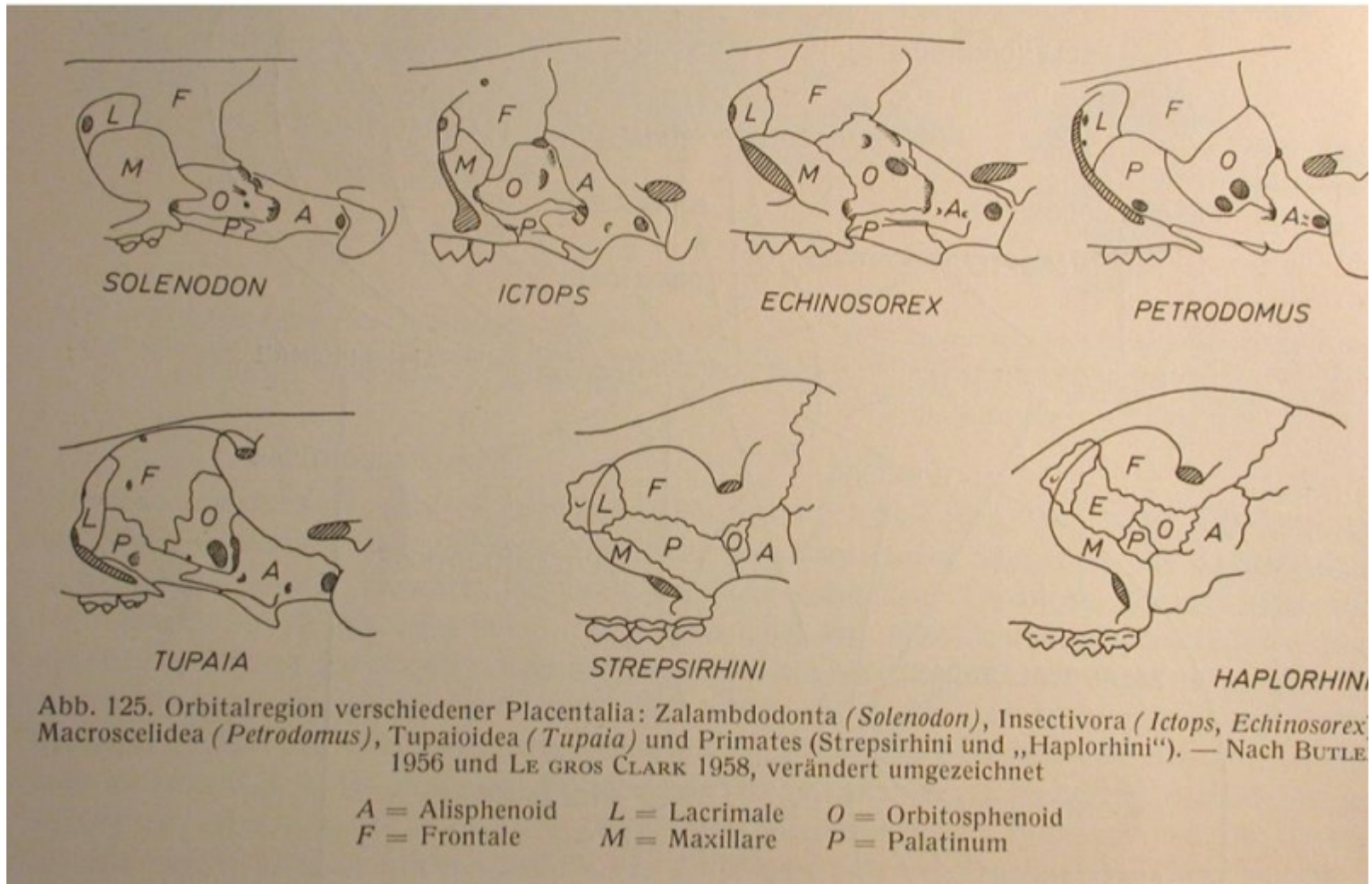
GEORGE GAYLORD SIMPSON

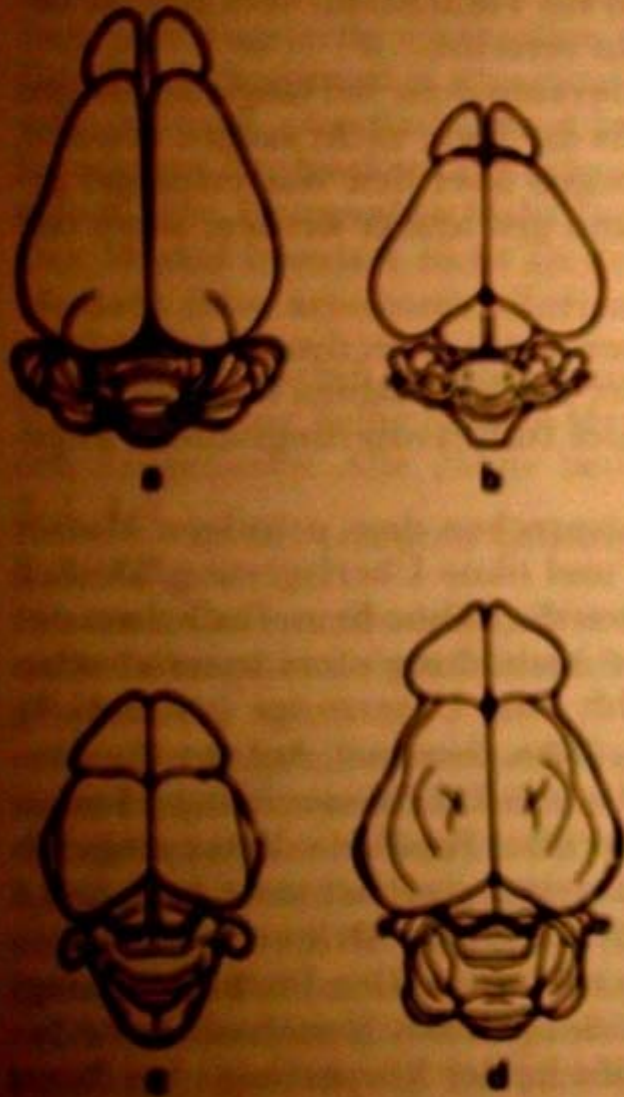
FERUNGULATA

- **Fearae**
 - **Carnivora=Fissipedia**
 - **Pinnipedia**
- **Protoungulata**
 - **Tubulidentata**
- **Paenungulata** („téměřungulata“):
 - **Proboscidae, Sirenia** (vč. Desmostylia), **Hyracoidea,**
+ **Embritopoda** (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





**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. Gehirne basaler Eutheria in Dorsalanblick.
a) *Toposia tana* (Scandentia), b) *Elephantulus* (Macroscelididae), c, d) Insectivora: c) *Echinops telfairi* (Tenrecidae), d) *Solenodon paradoxus*.

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

Placentace jako taxonomický znak

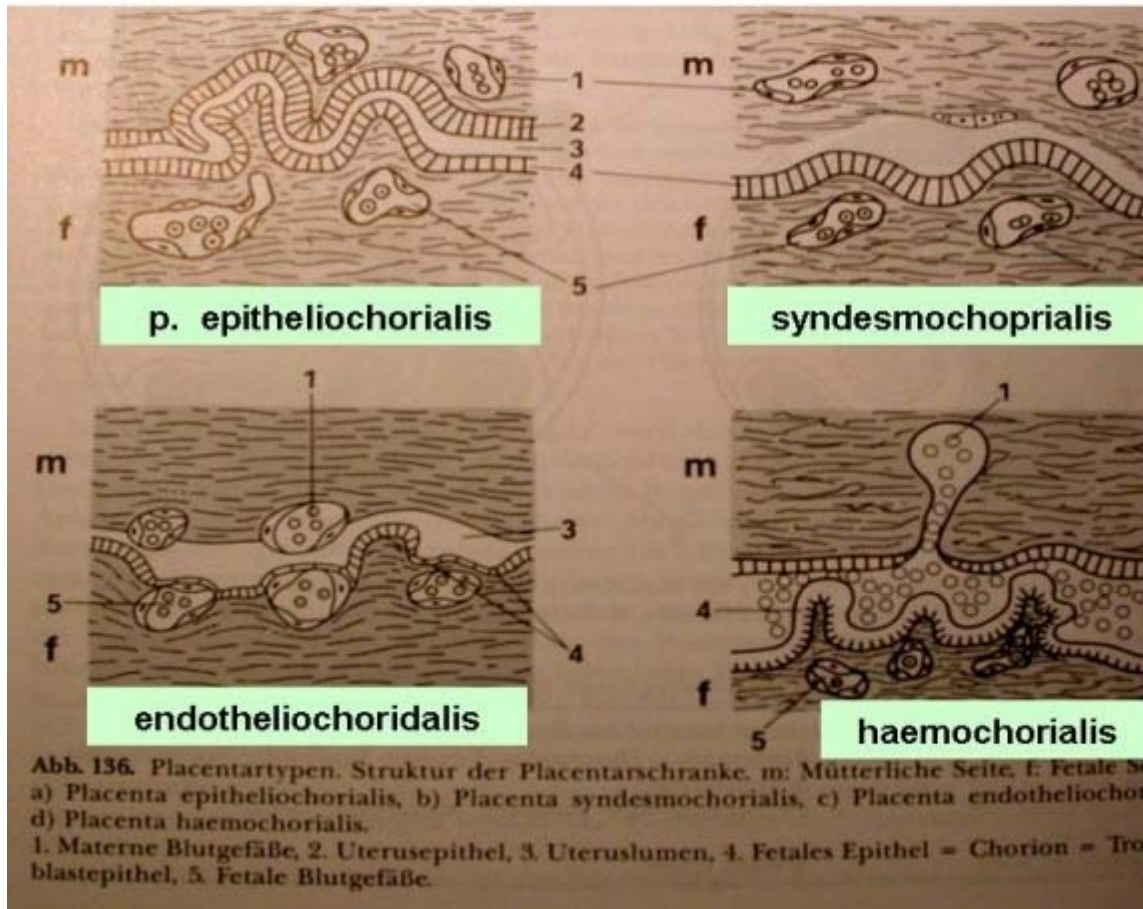
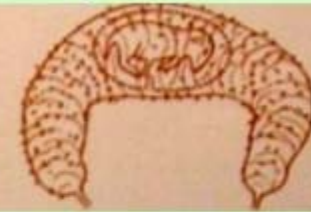


Abb. 136. Placentartypen. Struktur der Placentarschranke. m: Mütterliche Seite, f: Fetale Seite.
 a) Placenta epitheliochorialis, b) Placenta syndesmochorialis, c) Placenta endotheliochorialis, d) Placenta haemochorialis.
 1. Materne Blutgefäße, 2. Uterusepithel, 3. Uteruslumen, 4. Fetales Epithel =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

p. diffusa



p. multiplex = cotyledonaria



p. zonaria



p. discoidalis



Podle rozmístění klků se rozlišují:[

1. **difúzní placenta (*placenta diffusa*)** - klky jsou vyvinuté na celém povrchu **choria** (např. [kůň](#), [prase](#))
2. **kotyledonová placenta (*placenta cotyledonata s. multiplex*)** - klky jsou vyvinuty v urč. okrscích (např. [přežvýkavci](#))
3. **pásová placenta (*placenta zonaria*)** - klky jsou uspořádané v pásu kolmo na podélnou osu choriového vaku ([šelmy](#))
4. **diskoidální placenta (*placenta discoidea*)** - klky na povrchu choria uspořádány v kruhu či terči (např. [primáti](#) či [hlodavci](#))

Dále se dělí placenty podle toho, jak intimně jsou spojeny klky s děložní sliznicí.

Z tohoto hlediska dělí placenty do těchto typů:

1. ***placenta epithiochorialis*** - vlastně semiplacenta, choriové klky pronikají pouze do prohlubní v sliznici; jinak je však krevní oběh matky a plodu oddělen velice důkladně (šesti vrstvami), např. [kůň](#) a [prase](#)
2. ***placenta syndesmochorialis*** - choriové klky pronikají do prohlubní v placentě až k epitelu děložní sliznice; zde místy vytvářejí plazmodiální tkáň (či spíše [syncytium](#)); např. [přežvýkavci](#)
3. ***placenta endothiochorialis*** - choriové klky již vrůstají hlouběji do sliznice matky, pronikají [epitelem](#) dělohy i [vazivem](#); typické pro pásovou placentu šelem
4. ***placenta hemochorialis*** - choriové klky prorůstají ještě hlouběji a narušují i endotel cév matky; tím se epitel klků začne omývat krví matky (např. [primáti](#) či [hlodavci](#)).

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

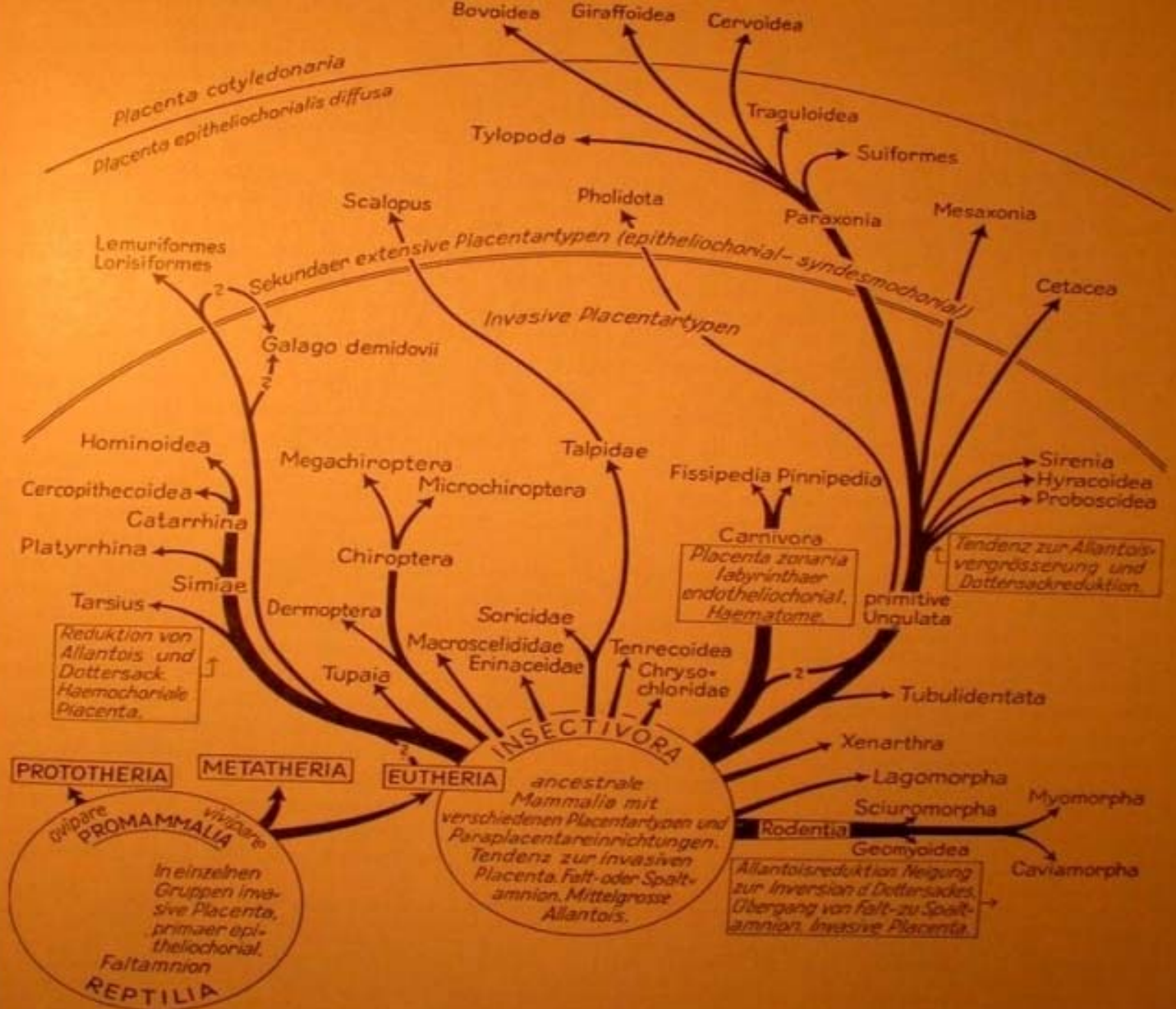
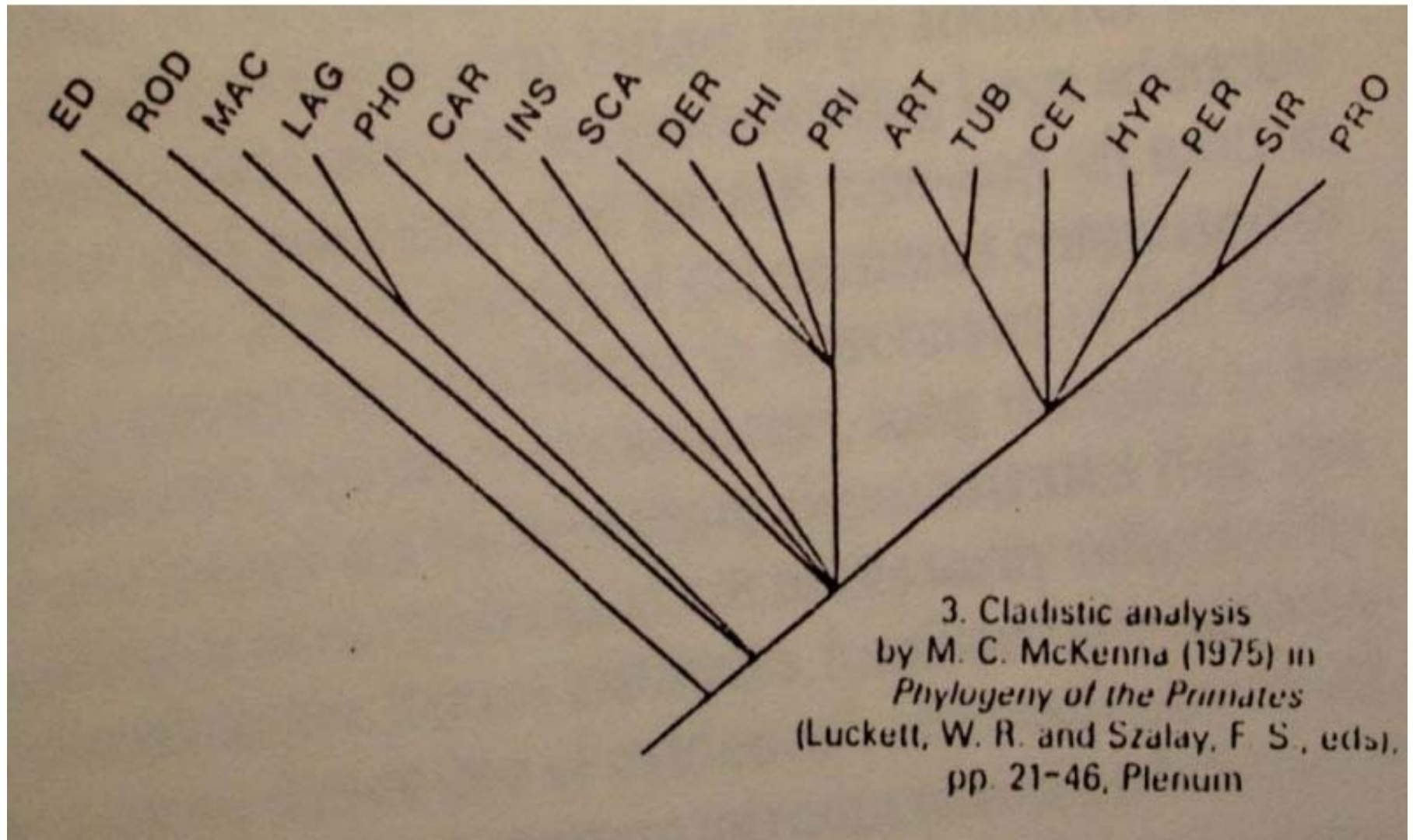


Abb. 14. Embryologie und Entwicklungsgeschichte und Phylogenie. Dendrogramm der evolutiven Beziehungen der Eihäute und der Placenta nach STARCK. Beachte besonders Stellung der Cetacea, Tubulidentata und die Vielfalt der Placentartypen bei den „Insektenfressern“. — Nach STARCK 1959

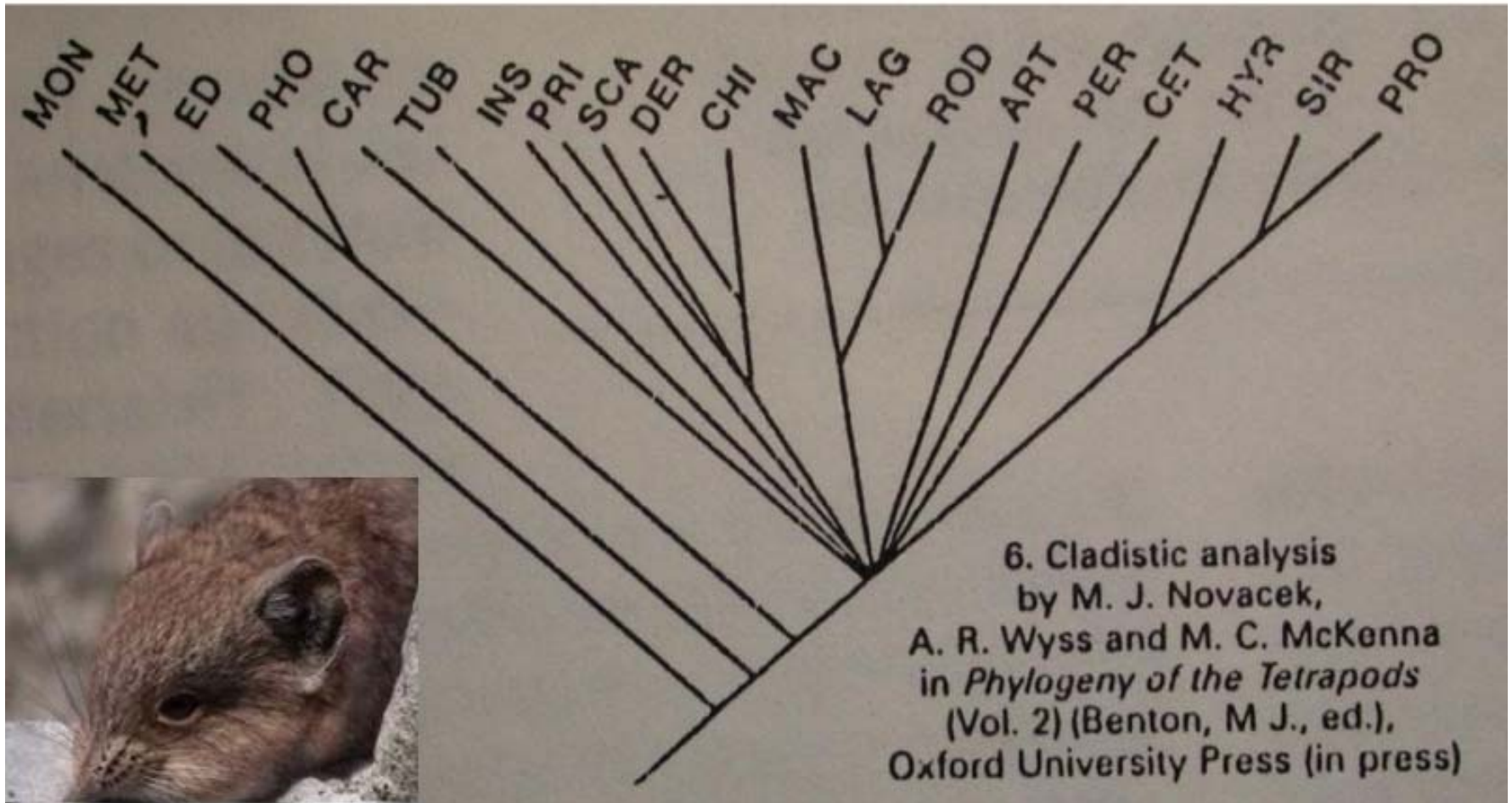
Výsledky: posun 60-70 let:

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

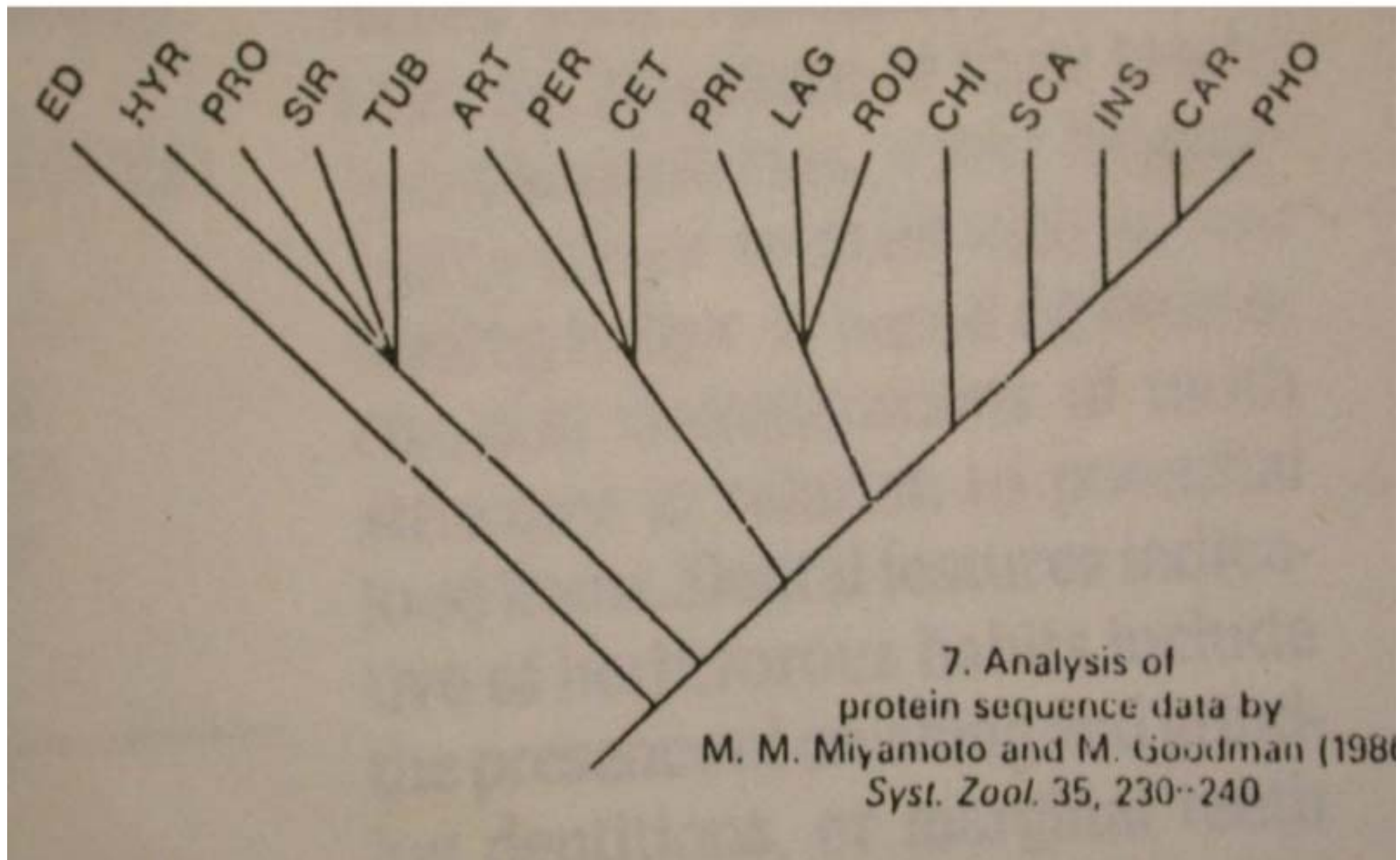
Aplikace kladistické metody: formalisace klasických znaků, zejm. dentice a stavba lebky



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)

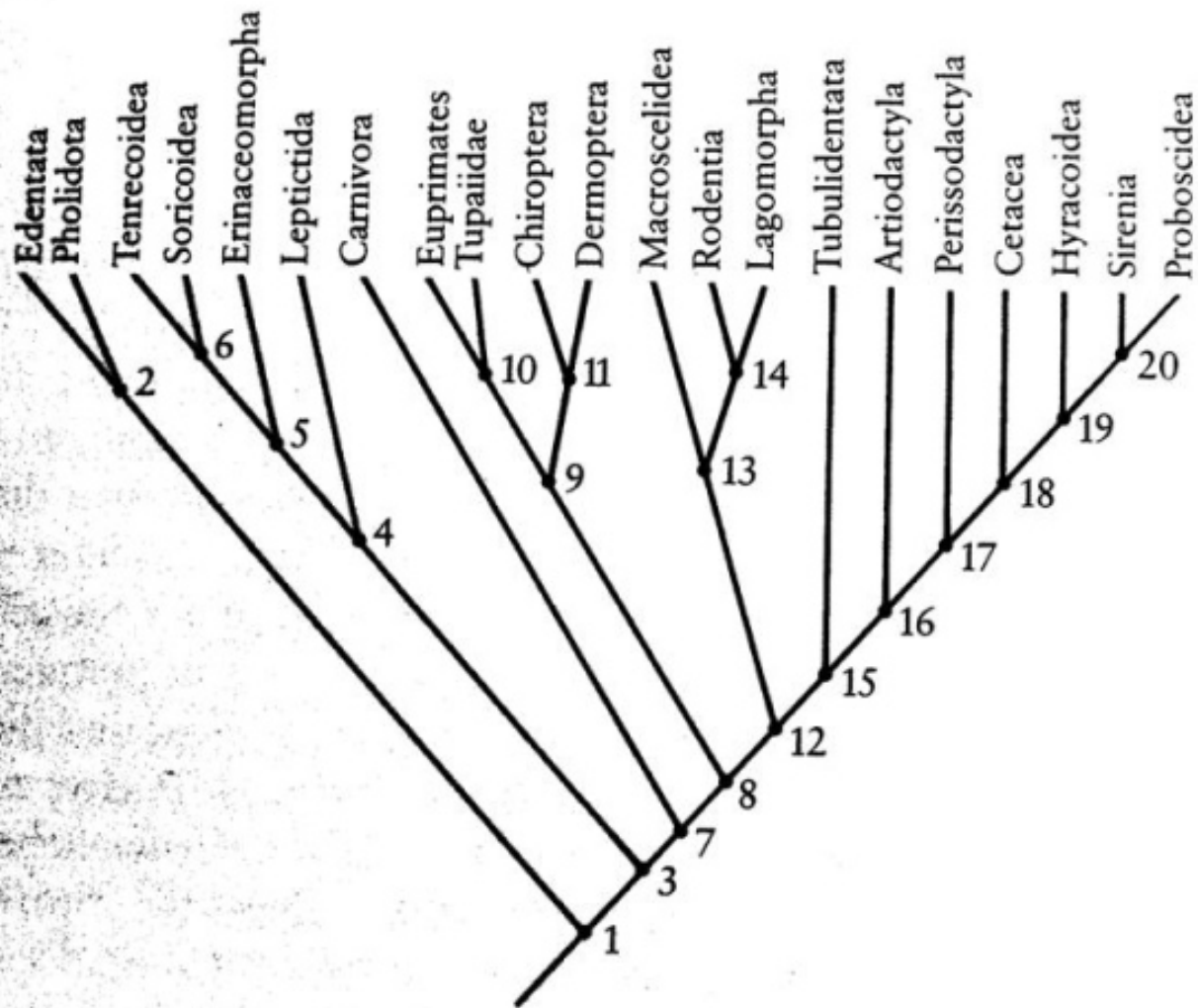


Abb. 20.10 Kladogramm der heute existierenden Eutheria (zusätzlich fossile Leptictidae). Auf der Basis von 104 Merkmalen mit Hilfe des Computers errechnet (aus Novacek 1986).

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)

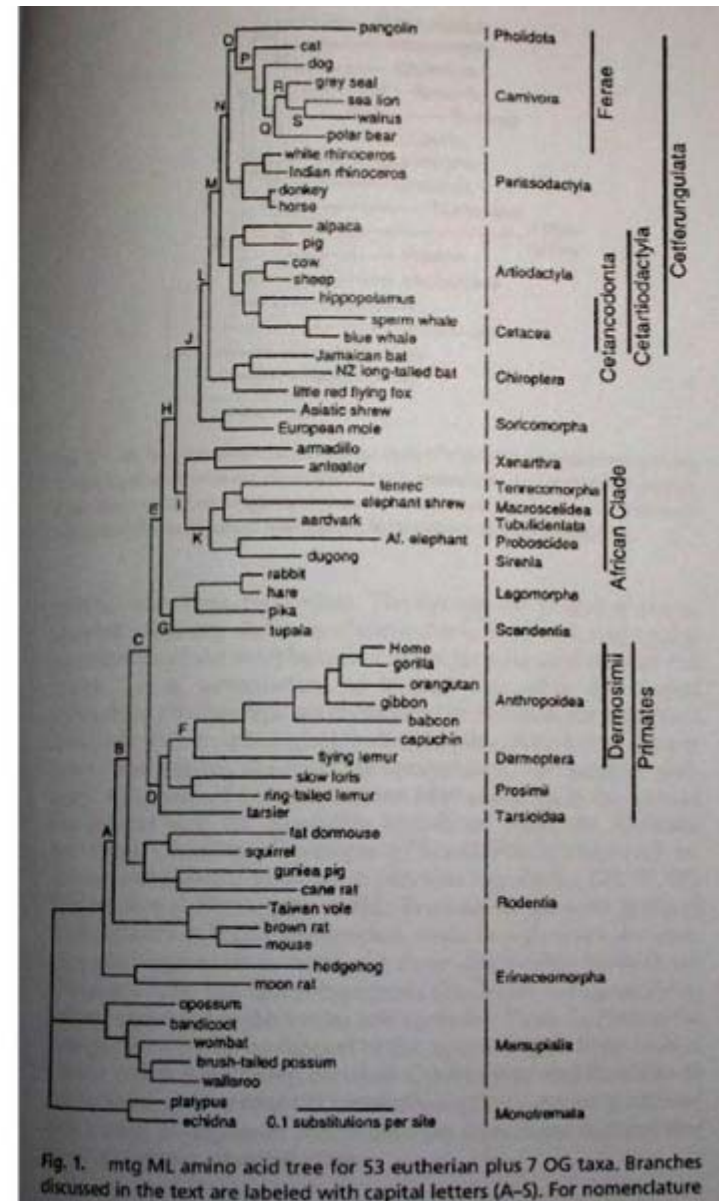


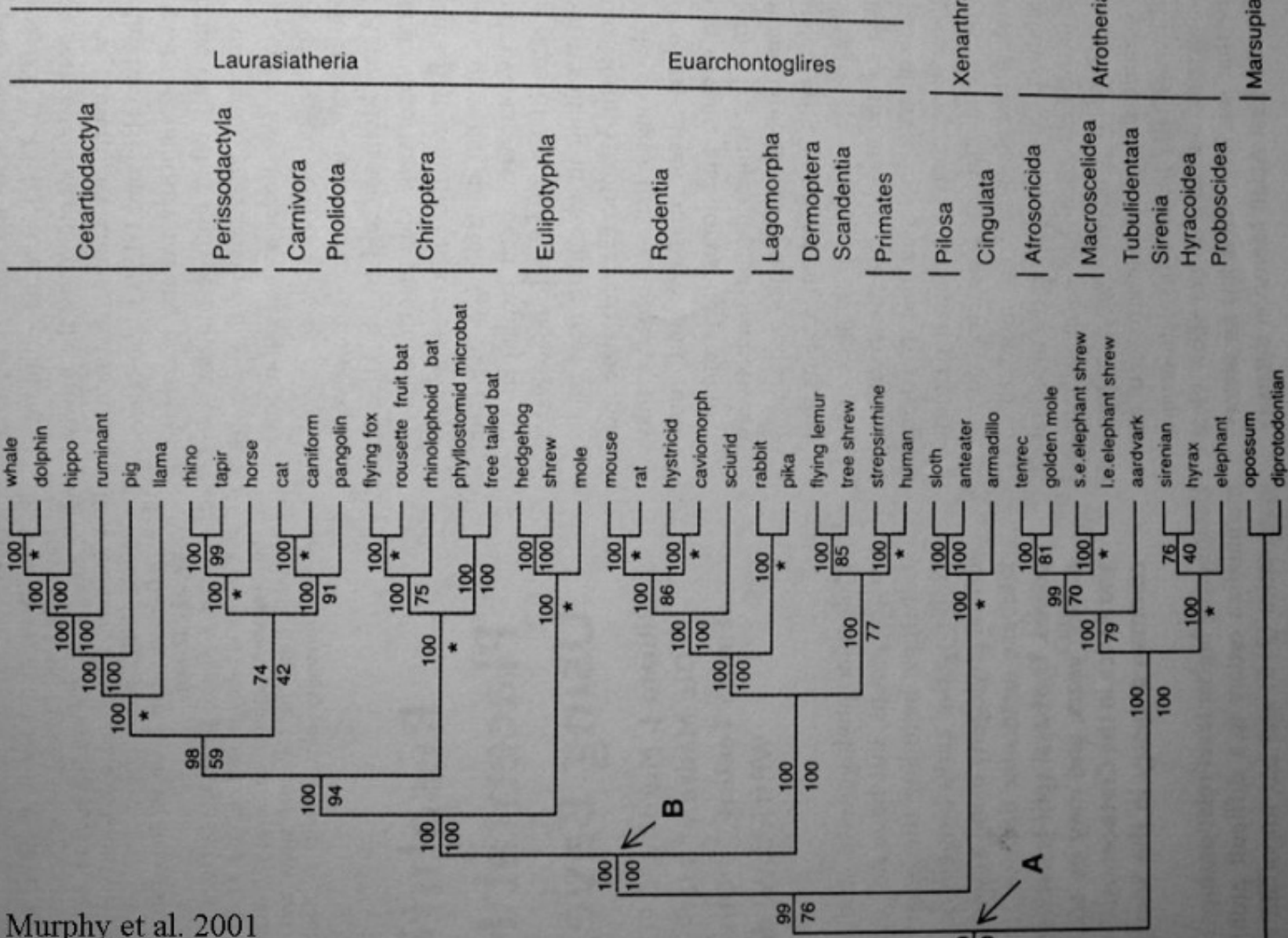
Fig. 1. mtg ML amino acid tree for 53 eutherian plus 7 OG taxa. Branches discussed in the text are labeled with capital letters (A-S). For nomenclature

McKenna, Malcolm C., and Bell, Susan K. 1997. *Classification of Mammals Above the Species Level*. Columbia University Press, New York, 631 pp.

Pro nás důležité:

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

Boreoeutheria



Murphy et al. 2001

Pilosa = lenochodi a mravenečníci
 Cingulata = pásovci

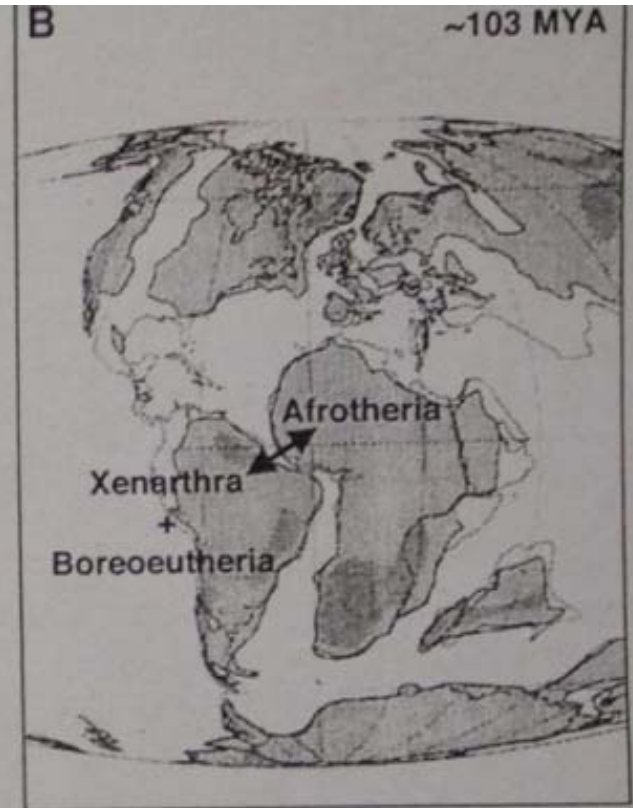
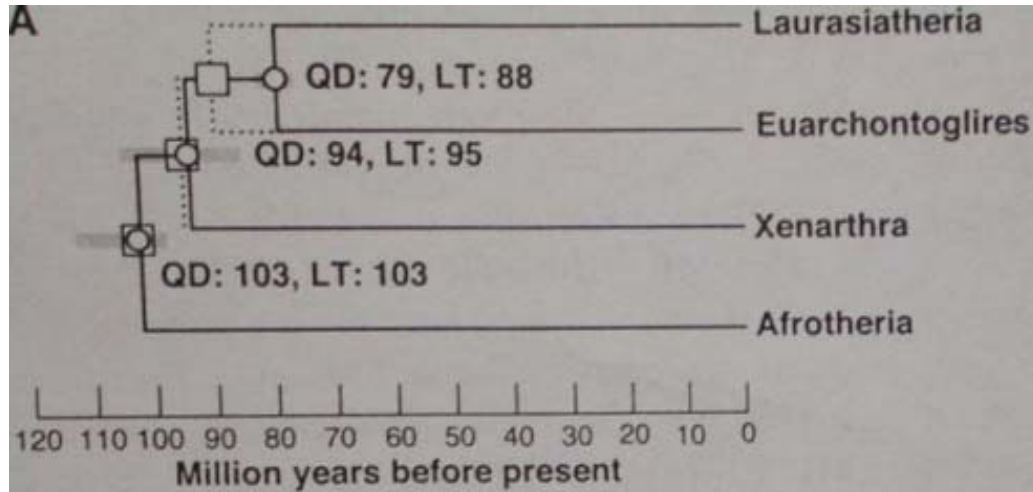


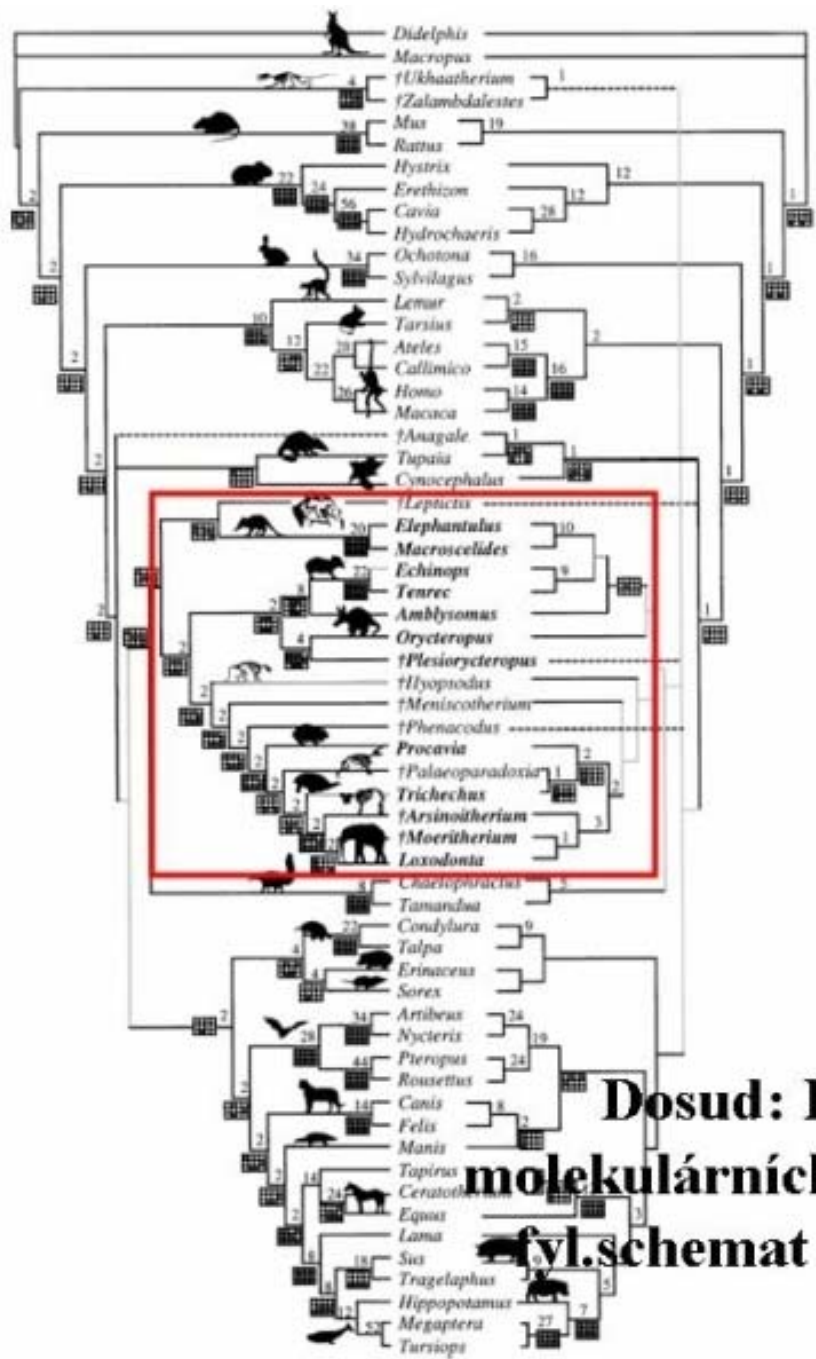
Fig. 2. Biogeographic scenario for the basal divergence among crown-group placental mammals. (A) Maximum likelihood molecular divergence estimates for the early radiation of placental mammals, estimated with the quartet-dating (QD) and linearized tree (LT) methods (25, 26). Open squares, point estimates 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

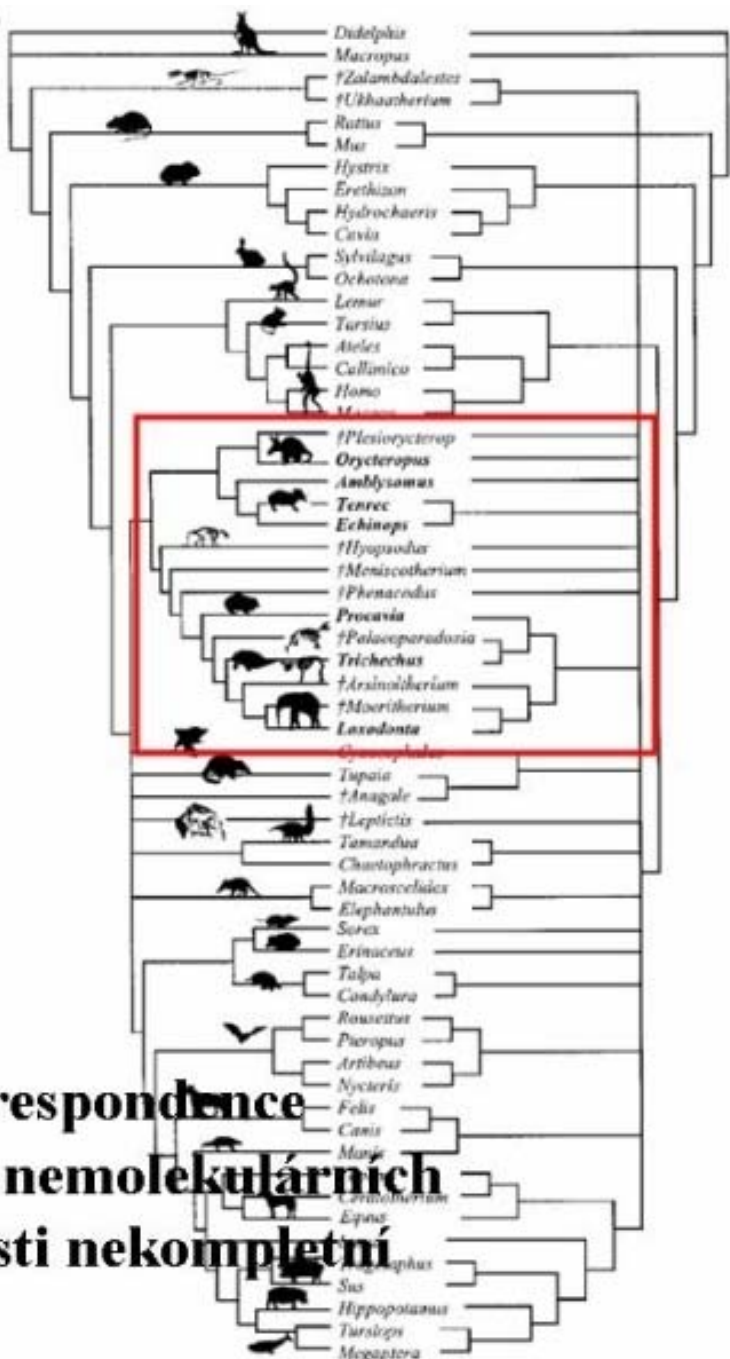
14 DECEMBER 2001 VOL 294 SCIENCE www.scie

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.

(A)

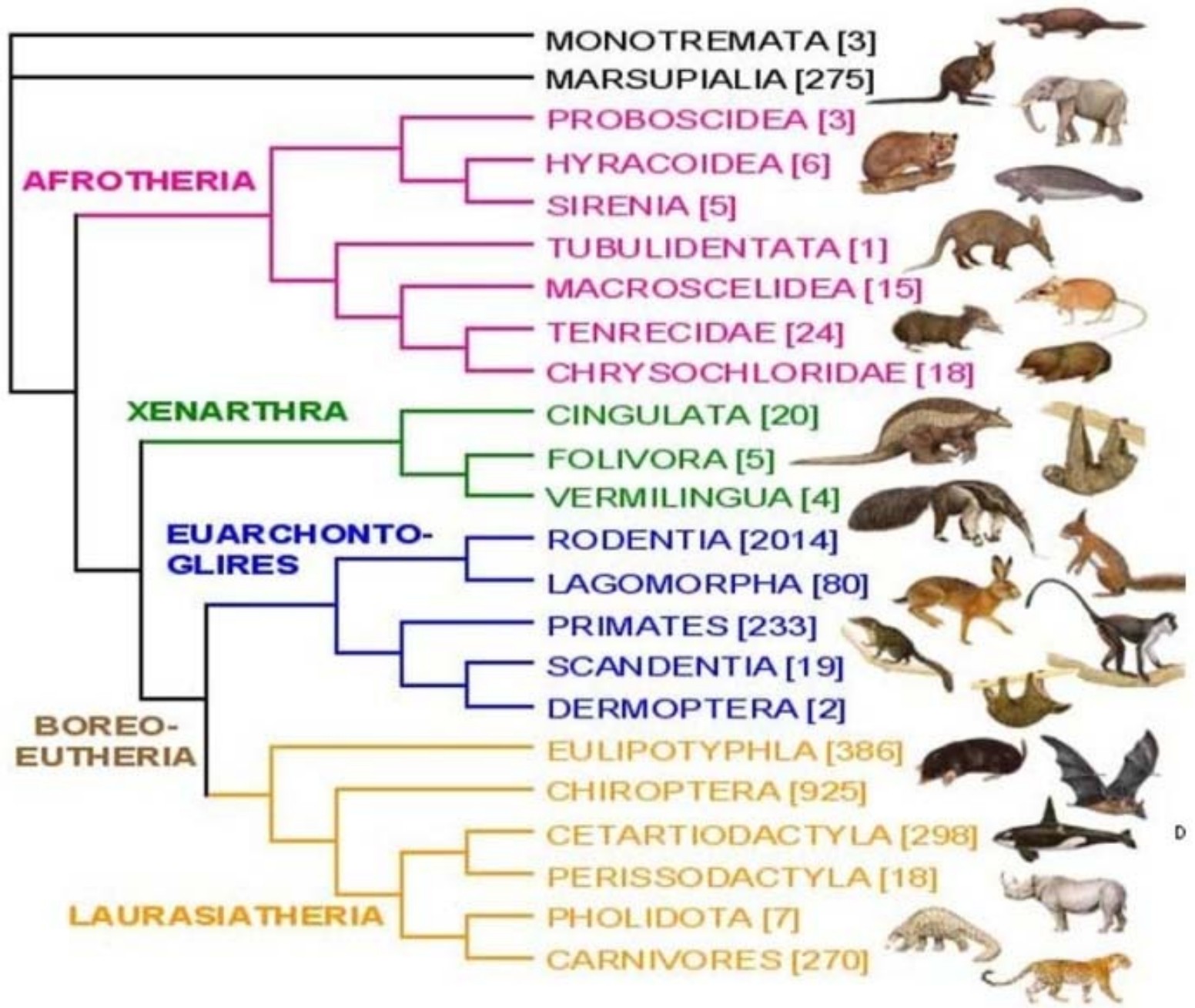


(B)



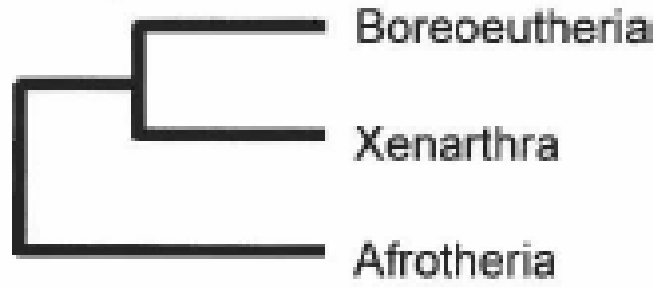
**Dosud: Korespondence
molekulárních a nemolekulárních
fyl.schemat dosti nekompletní**

- 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



D

A Exafroplacentalia



B Atlantogenata

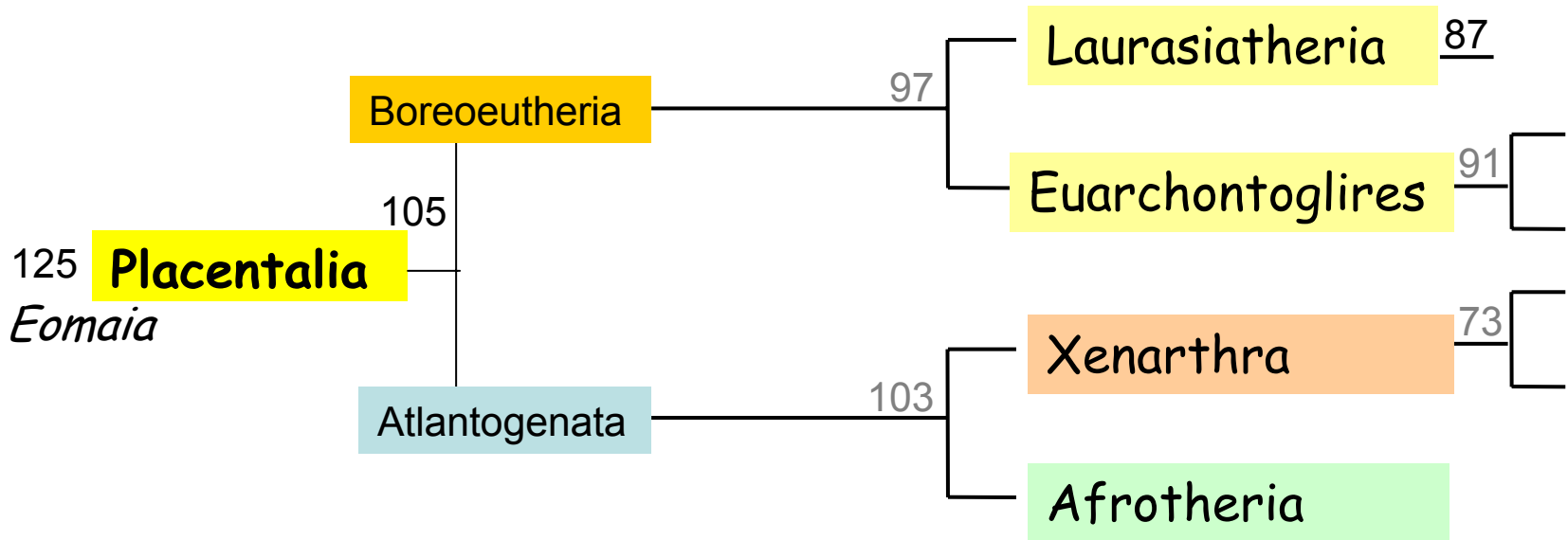


C Epitheria



System Placentalia

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.



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)