



Historický vývoj systému placentálních savců

(podle prof. Ivana Horáčka)



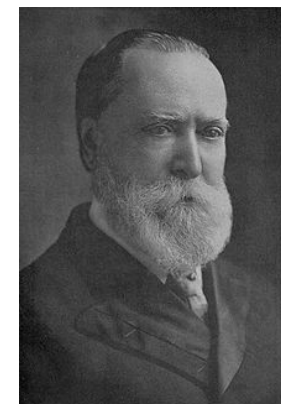
1758



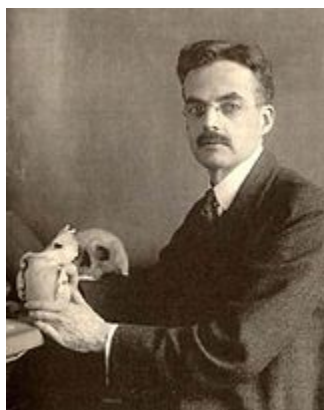
1817



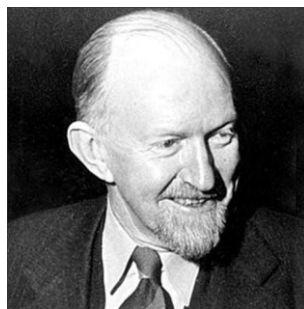
1866



Theodor Schwann 1872



1910



1945



1950
(1966)



1997



2001



evropský
sociální
fond v ČR



EVROPSKÁ UNIE



MINISTERSTVO ŠKOLSTVÍ,
MLÁDEŽE A TĚLOVÝCHOVY



OP Vzdělávání
pro konkurenceschopnost



- **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, 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 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

April 17, 1883.

Prof. Flower, LL.D., F.R.S., President, in the Chair.

ORDERS, SUBORDERS, AND FAMILIES OF EXISTING MAMMALS.

Subclass PROTOTHERIA or *Ornithodelphia*.

Order **MONOTREMATA.**

Ornithorhynchidæ.

Echidnidæ.

PROC. ZOOL. Soc.—1883, No. XIII.

13

Subclass METATHERIA or *Didelphia*.

Order **MARSUPIALIA.**

Didelphidæ.

Dasyuridæ.

Peramelidæ.

Macropodidæ.

Phalangistidæ.

Phascolomyidæ.

Subclass EUTHERIA or *Monodelphia*.

Order **EDENTATA.**

Suborder **PILOSA.**

Bradypodidæ.
Myrmecophagidæ.

Suborder **LORICATA.**

Dasypodidæ.

Suborder **SQUAMATA.**

Manidæ.

Suborder **TUBULIDENTATA.**

Orycteropodidæ.

Order **SIRENIA.**

Manatidæ.
Halicornidæ.

Order **CETACEA.**

Suborder **MYSTACOCETI.**

Balænidæ.

Suborder **ODONTOCETI.**

Physeteridæ.
Platanistidæ.
Delphinidæ.

Order **UNGULATA.**

Suborder **ARTIODACTYLA.**

SUINA.

Hippopotamidæ.
Phacochæridæ.
Suidæ.
Dicotylidæ.

TRAGULINA.

Tragulidæ.

TYLOPODA.

Camelidæ.

PECORA.

Cervidæ.
Giraffidæ.
Antilocapridæ.
Bovidæ.

Suborder **PERISSODACTYLA.**

Equidæ.
Tapiridæ.
Rhinocerotidæ.

Suborder **HYRACOIDEA.**

Hyracidæ.

Suborder **PROBOSCIDEA.**

Elephantidæ.

Order **RODENTIA.**

Suborder **SIMPLICIDENTATA.**

Anomaluridæ.
Sciuridæ.
Haplodontidæ.
Castoridæ.
Myoxidæ.
Lophiomyidæ.
Muridæ.
Spalacidæ.
Geomyidæ.
Dipodidæ.
Octodontidæ.
Hystericidæ.
Chinchillidæ.
Dinomyidæ.
Caviidæ.

Suborder **DUPLICIDENTATA.**

Lagomyidæ.
Leporidæ.

Order **CHIROPTERA.**

Suborder **MEGACHIROPTERA.**

Pteropodidæ.

Suborder **MICROCHIROPTERA.**

Vespertilionidæ.
Nycteridæ.
Rhinolophidæ.
Emballonuridæ.
Phyllostomidæ.

Order **INSECTIVORA.**

Suborder **DERMOPTERA.**

Galeopithecidæ.

Suborder **INSECTIVORA VERA.**

Tupaïidæ.
Macroscelidæ.
Erinaceidæ.
Soricidæ.
Talpidæ.
Potamogalidæ.
Solenodontidæ.
Centetidæ.
Chrysochloridæ.

Order **CARNIVORA.**

Suborder **PINNIPEDIA.**

Phocidæ.
Trichechidæ.
Otariidæ.

Suborder **CARNIVORA VERA** or *Fissip*

ARCTOIDEA.

Ursidæ.
Ailuridæ.
Procyonidæ.
Mustelidæ.

CYNOIDEA.

Canidæ.

ÆLUROIDEA.

Hyænidæ.
Protelidæ.
Viverridæ.
Felidæ.

Order **PRIMATES.**

Suborder **LEMUROIDEA.**

Chiromyidæ.

Tarsiidæ.

Lemuridæ.

Suborder **ANTHROPOIDEA.**

Hapalidæ.

Cebidæ.

Cercopithecidæ.

Simiidæ.

Hominidæ.

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

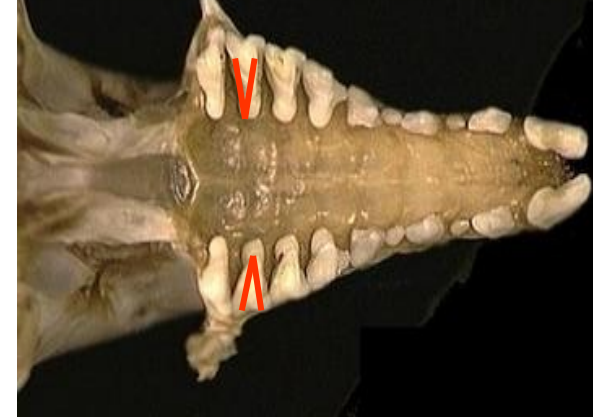
19/20.stol. Výraz příbuzenských vztahů - důsledné hierarchické klasifikace:

Podtřída (Placentalia): kohorty - nadřády - řády

Ernst Haeckel

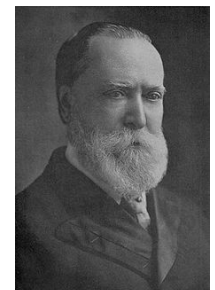


zalambdodontní stolička



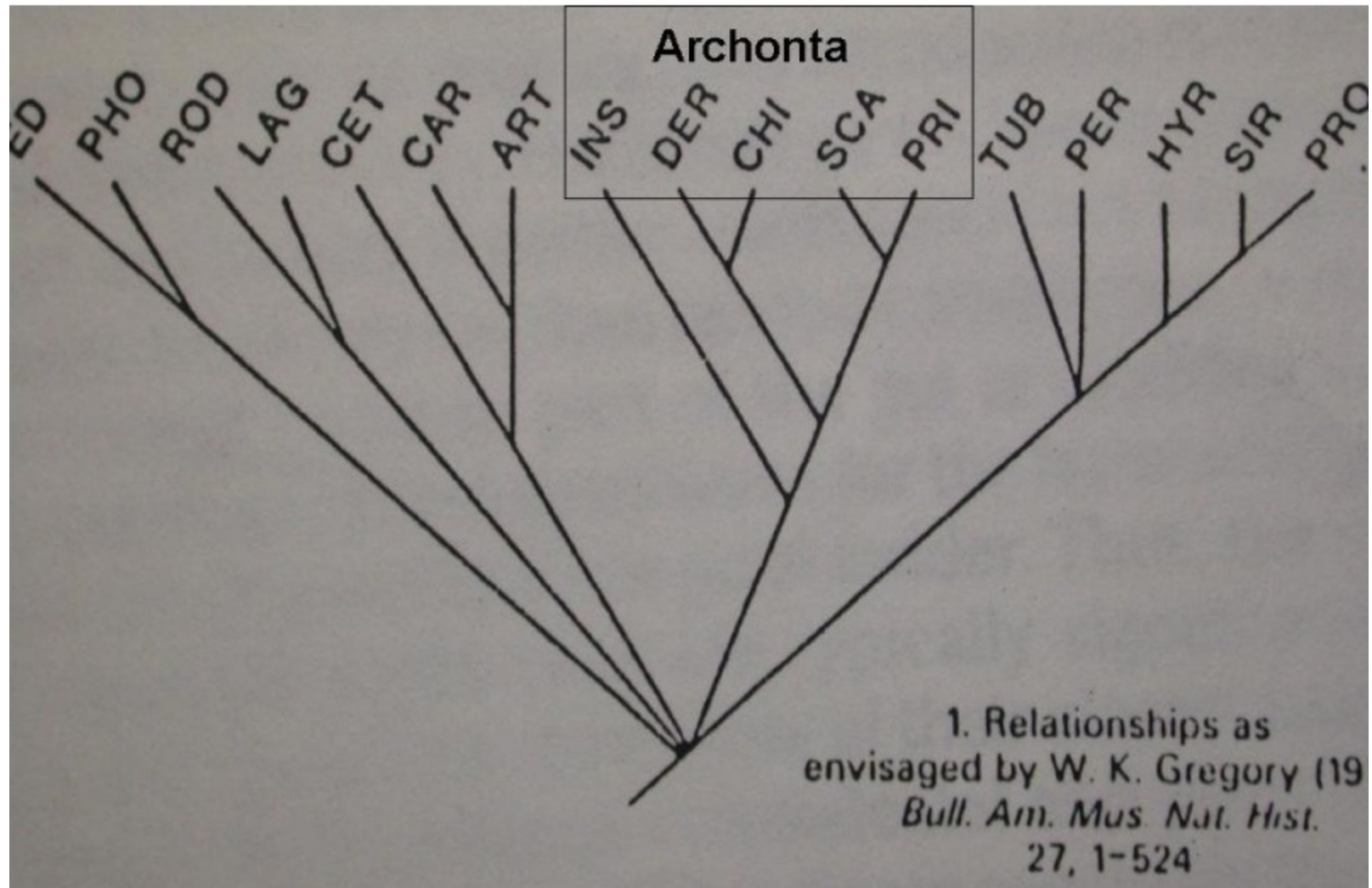
dilambdodontní stolička

Theodore Gill



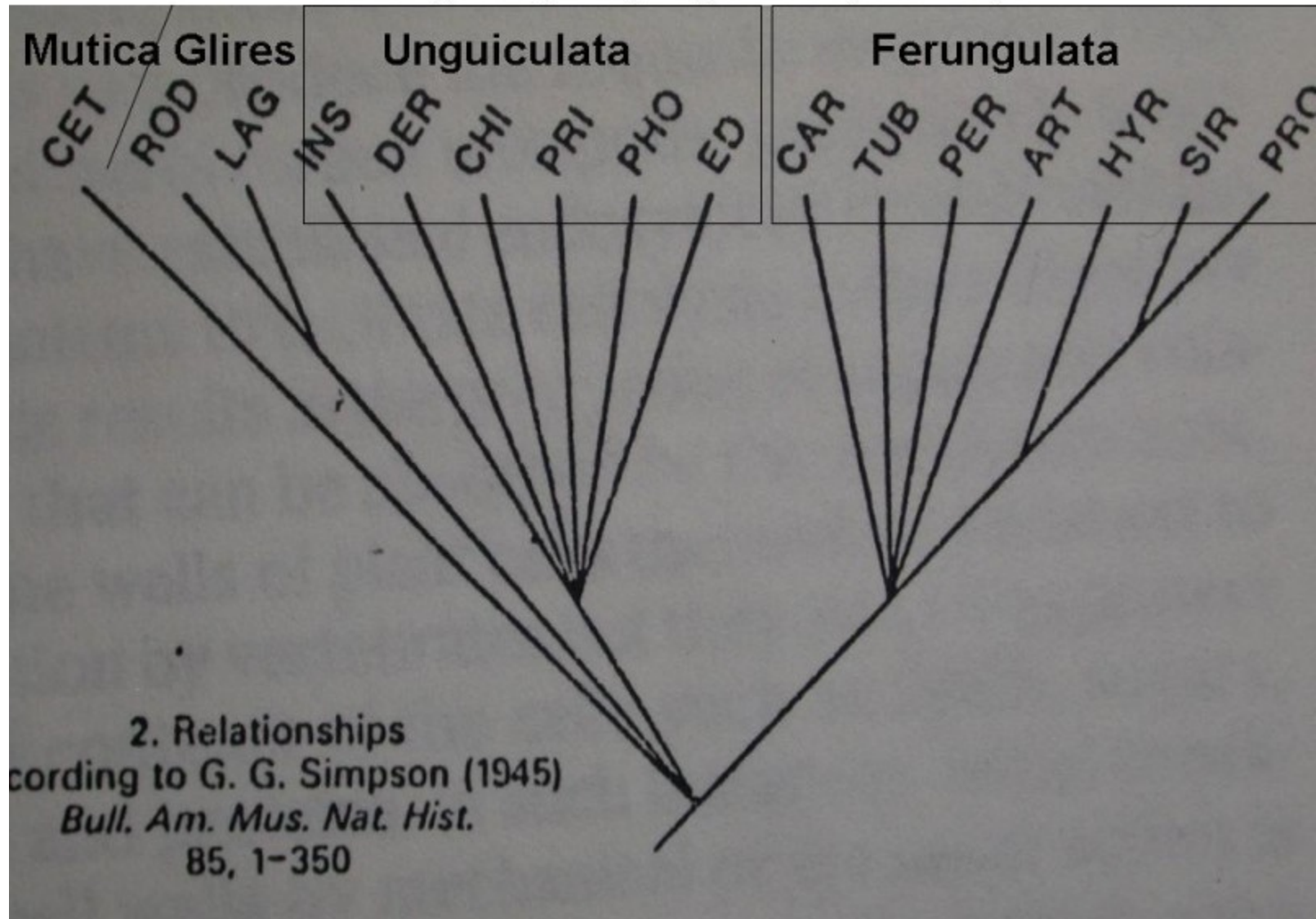
Theodore Gill

**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

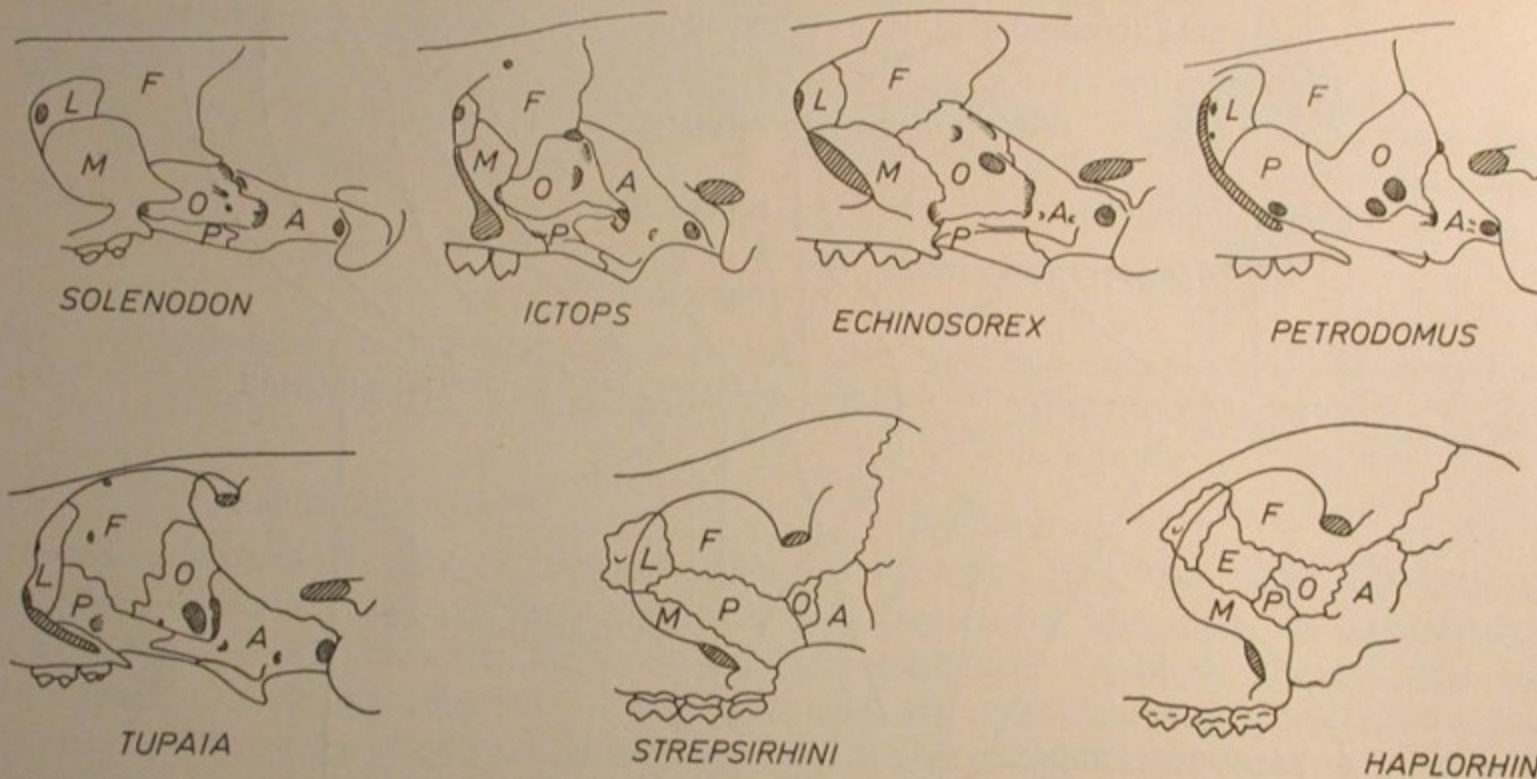


Abb. 125. Orbitalregion verschiedener Placentalia: Zalambdodonta (*Solenodon*), Insectivora (*Ictops*, *Echinosorex*), Macroscelidea (*Petrodomus*), Tupaiioidea (*Tupaia*) und Primates (Strepsirhini und „Haplorhini“). — Nach BUTLER 1956 und LE GROS CLARK 1958, verändert umgezeichnet

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

Tenrecidae	Index
<i>Tenrec ecaudatus</i>	86
<i>Echinops telfairi</i>	86
<i>Hemicentetes semispinosus</i>	99
<i>Setifer setosus</i>	109
<i>Oryzorictes talpoides</i>	123
<i>Nesogale dobsoni</i>	144
<i>Microgale cowani</i>	175
<i>Limnogale mergulus</i>	154
<i>Potamogale velox</i>	159
Solenodontidae	
<i>Solenodon paradoxus</i>	147
Chrysochloridae	
<i>Chrysochloris asiatica</i>	140
<i>Chlorotalpa stuhlmanni</i>	168
Erinaceidae	
<i>Erinaceus europaeus</i>	110
Soricidae	
<i>Sorex minutus</i>	89
<i>Sorex araneus</i>	107
<i>Crocidura giffardi</i>	80
<i>Crocidura russula</i>	97
<i>Crocidura niobe</i>	139
<i>Suncus murinus</i>	93
<i>Blarina brevicauda</i>	136
<i>Neomys fodiens</i>	133
<i>Sylvisorex lunaris</i>	125
Talpidae	
<i>Talpa europaea</i>	154
<i>Scalopus aquaticus</i>	264
<i>„Galemys“ pyrenaicus</i>	240
<i>Desmana moschata</i>	200

Macroscelididae	Index
<i>Elephantulus fuscipes</i>	241
<i>Rhynchocyon stuhlmanni</i>	285
Tupaiaidae	
<i>Urogale everetti</i>	287
<i>Tupaia glis</i>	315
Lemuridae	
<i>Cheirogaleus medius</i>	279
<i>Cheirogaleus major</i>	336
<i>Microcebus murinus</i>	334
<i>Lepilemur ruficaudatus</i>	240
<i>Hapalemur simus</i>	241
<i>Lemur catta</i>	429
<i>Lemur rufiventer</i>	642
Indriidae	
<i>Avahi laniger</i>	294—317
<i>Propithecus verreauxi</i>	364
<i>Indri indri</i>	360
Daubentoniidae	
<i>Daubentonia madagascariensis</i>	704
Lorisidae	
<i>Loris tardigradus</i>	402
<i>Perodicticus potto</i>	383
<i>Nycticebus coucang</i>	515
<i>Galago crassicaudatus</i>	341
<i>Galago demidovii</i>	492
Tarsiidae	
<i>Tarsius spectrum</i>	423
<i>Tarsius syrichta</i>	503

Placentace jako taxonomický znak

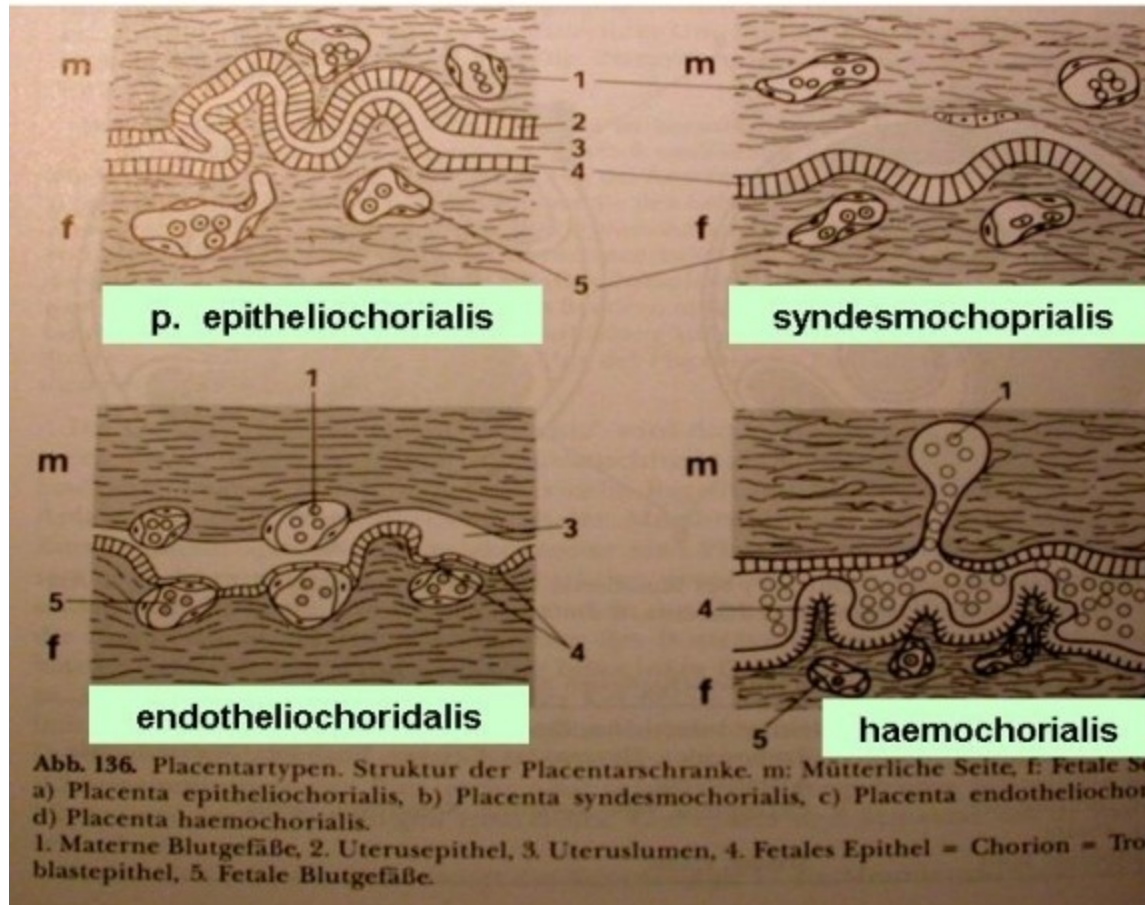


Abb. 136. Placentartypen. Struktur der Placentarschranke. m: Mütterliche Seite, f: Fetale Seite
 a) Placenta epitheliochorialis, b) Placenta syndesmochorialis, c) Placenta endotheliochorialis, d) Placenta haemochorialis.
 1. Materno Blutgefäße, 2. Uterusepithel, 3. Uteruslumen, 4. Fetales Epithel = Chorion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

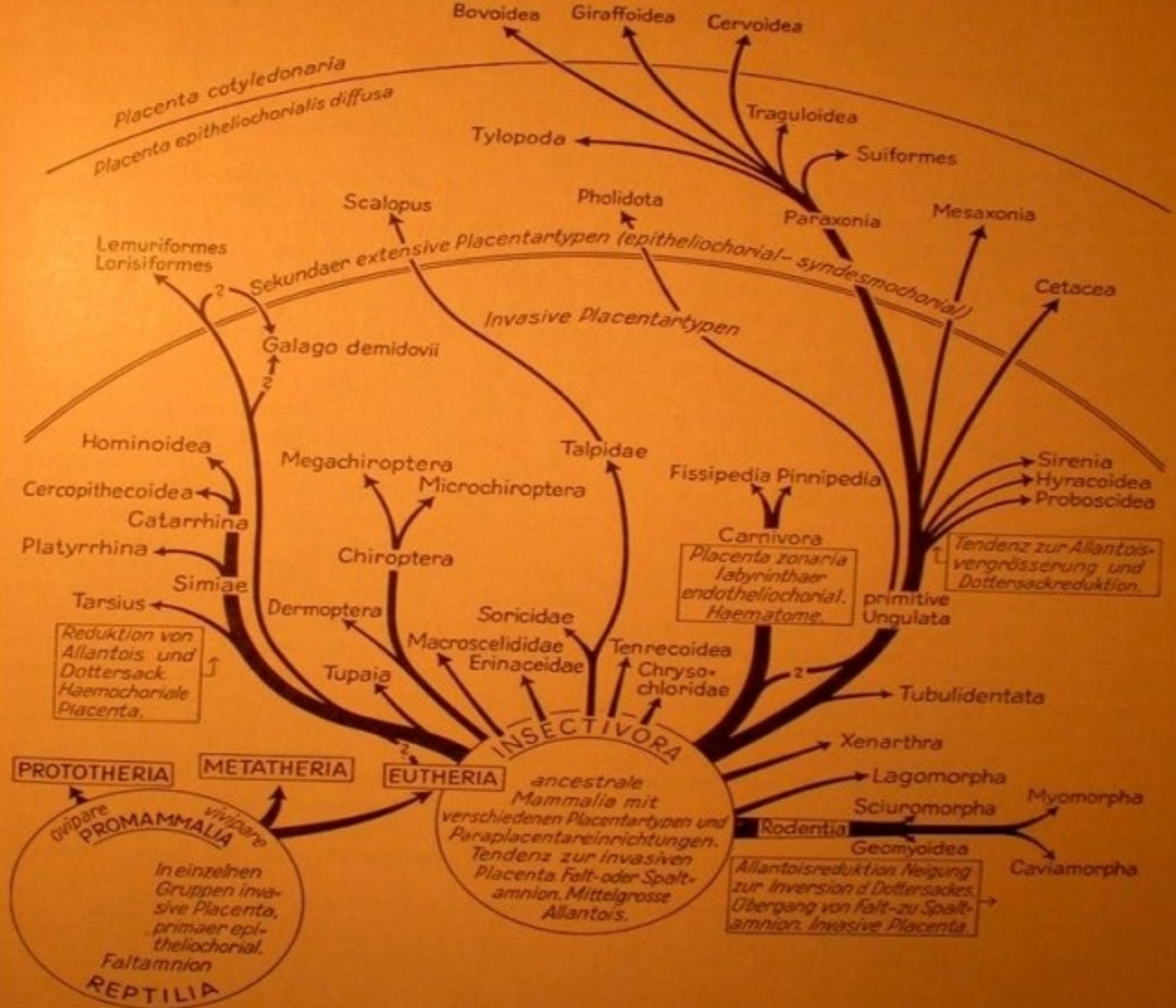
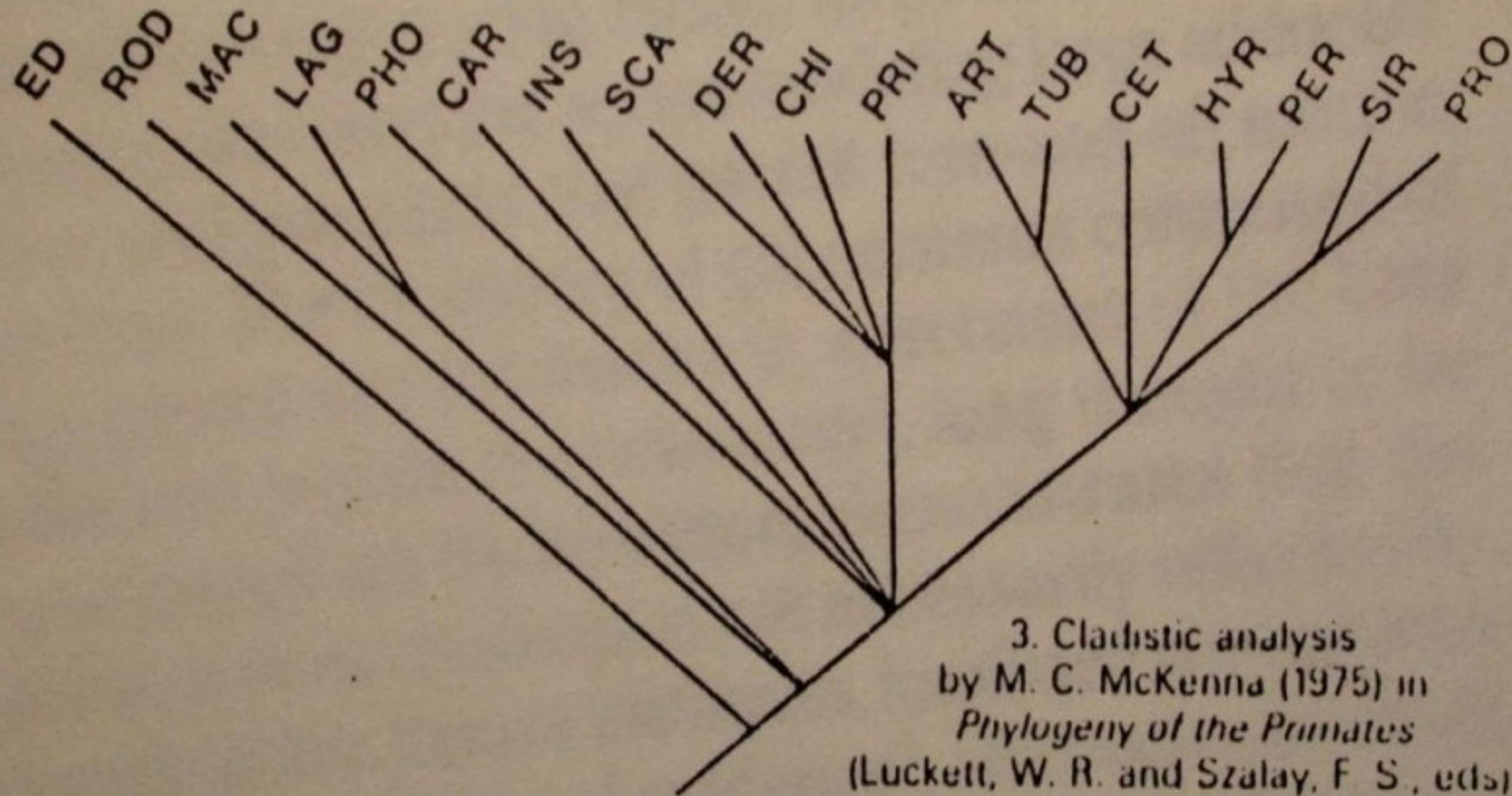


Abb. 14. Embryologie und Entwicklungsgeschichte und Phylogenie. Dendrogramm der evolutiven Beziehungen der Eihäute und der Placenta nach STARCK. Beachte besonders Stellung der Cetacea, Tubulidentata und die Vielfalt der Placentartypen bei den „Insektenfressern“. — Nach STARCK 1959

Výsledky: posun 60-70 let:

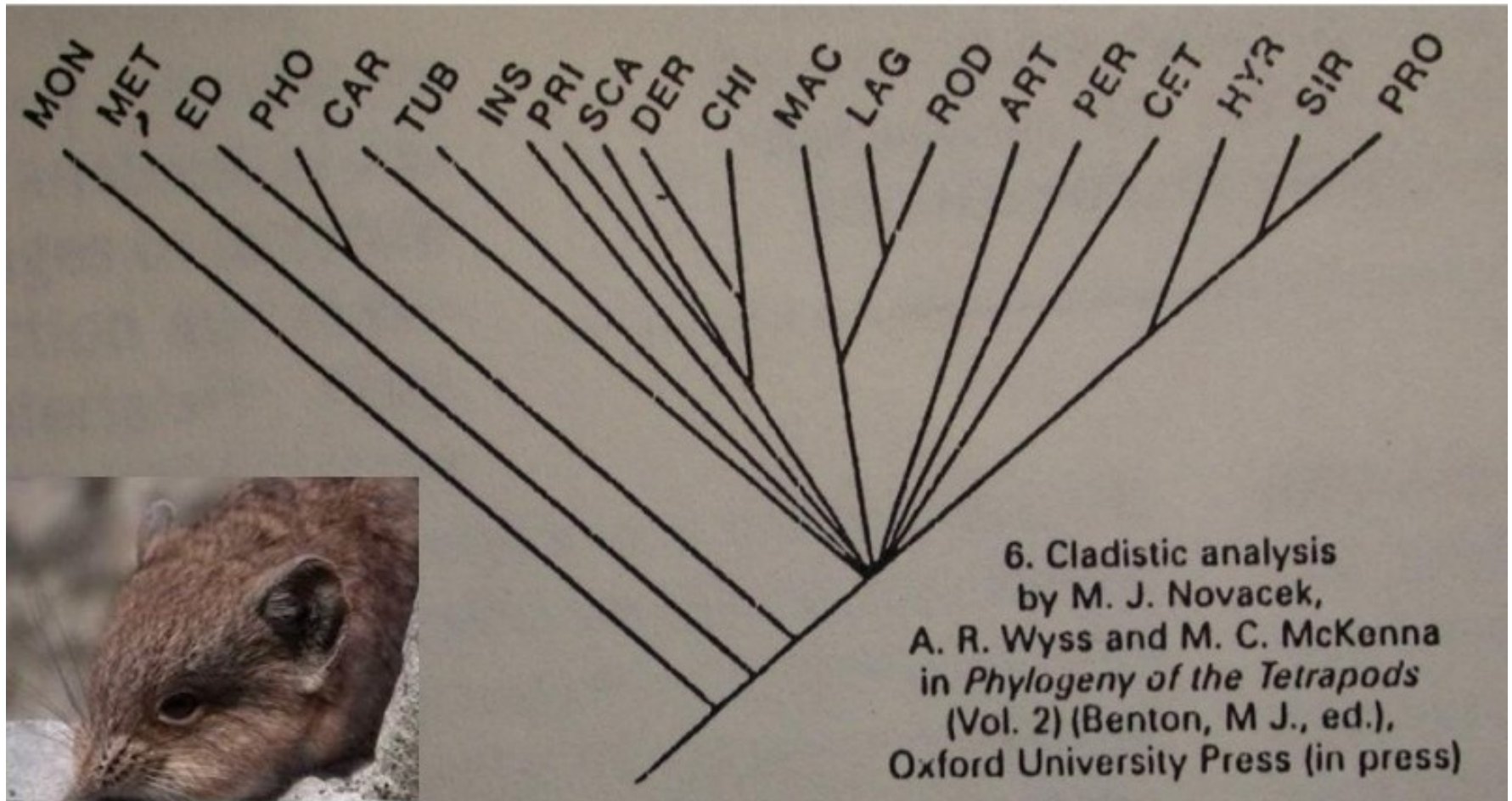
- **Specifické postavení MAC,**
- **LAG konvergence k ROD, *ne* Glires**
- **TUB jako Condylarthra**
- **Konec 60. let: Rozsáhlá kritika Simpsonovy koncepce**

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

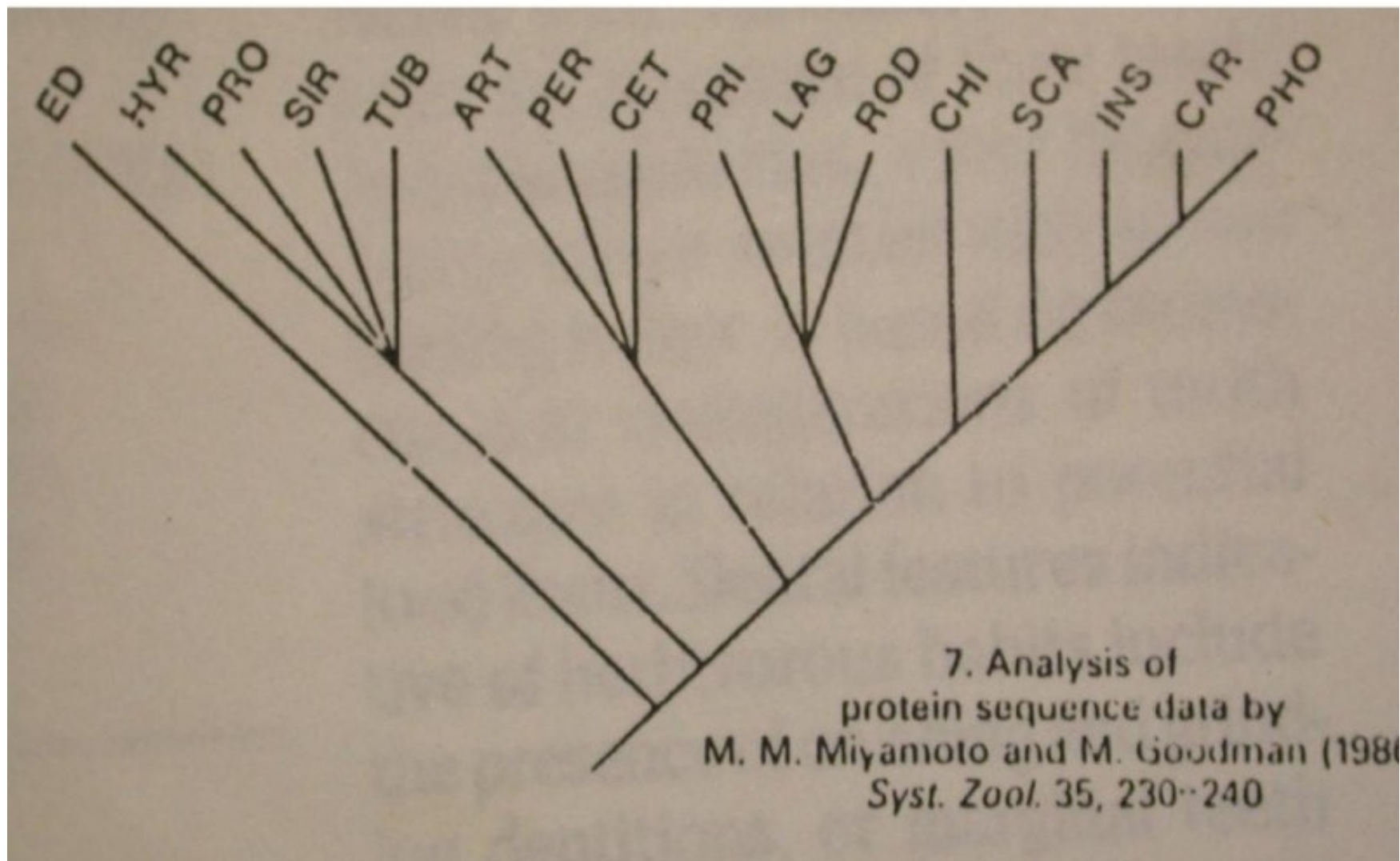


3. Cladistic analysis
by M. C. McKenna (1975) in
Phylogeny of the Primates
(Lockett, W. R. and Szalay, F. S., eds),
pp. 21-46, Plenum

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)

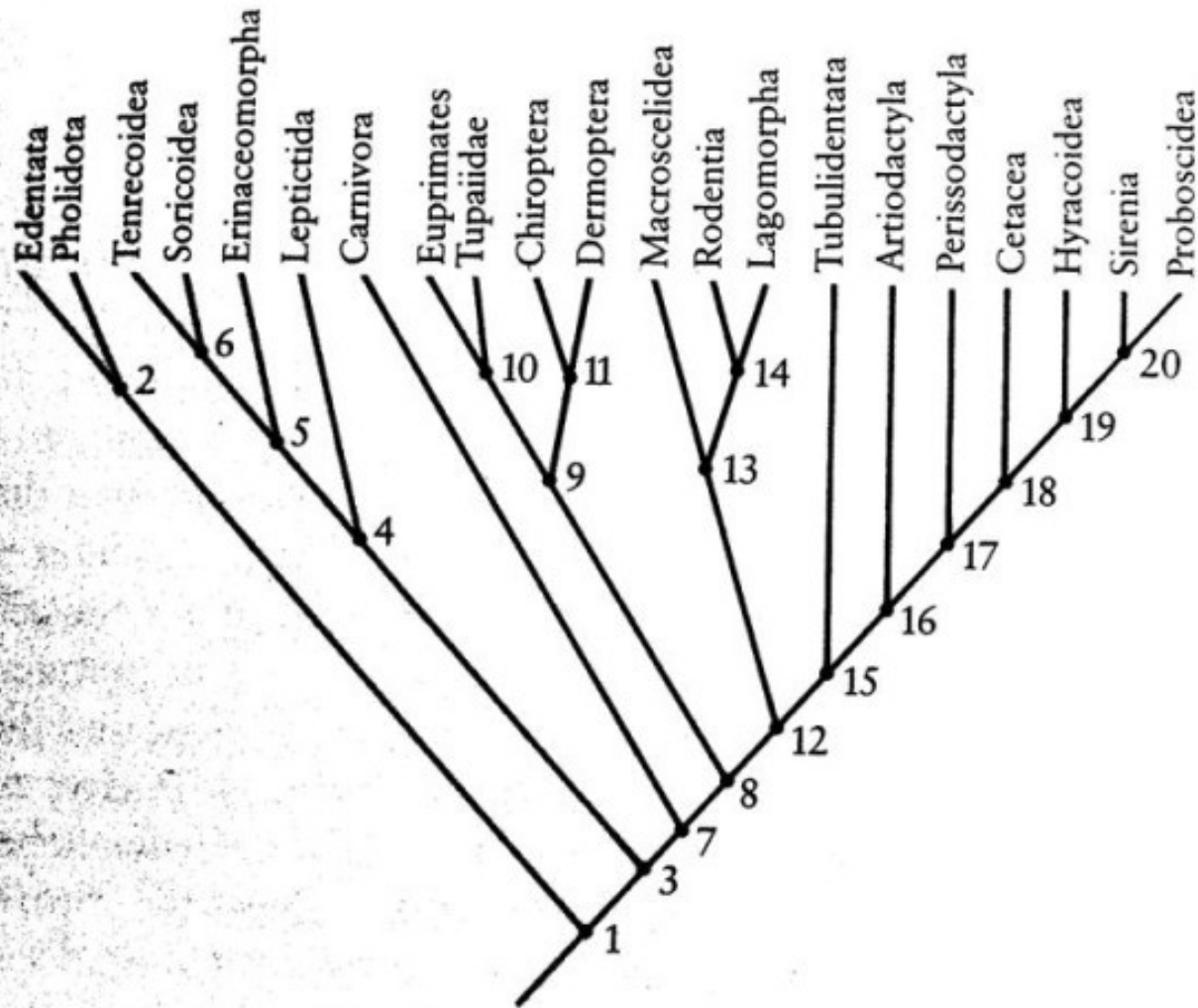


Abb. 20.10 Kladogramm der heute existierenden Eutheria (zusätzlich fossile Leptictidae). Auf der Basis von 104 Merkmalen mit Hilfe des Computers errechnet (aus Novacek 1986).

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)

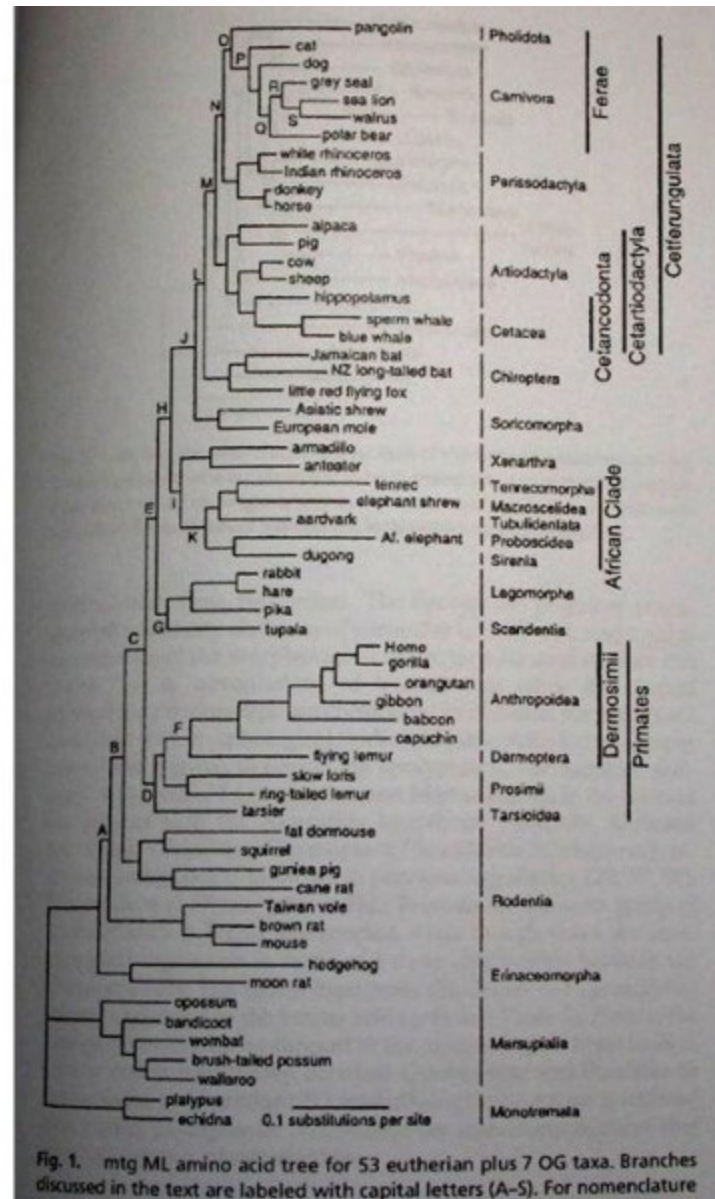
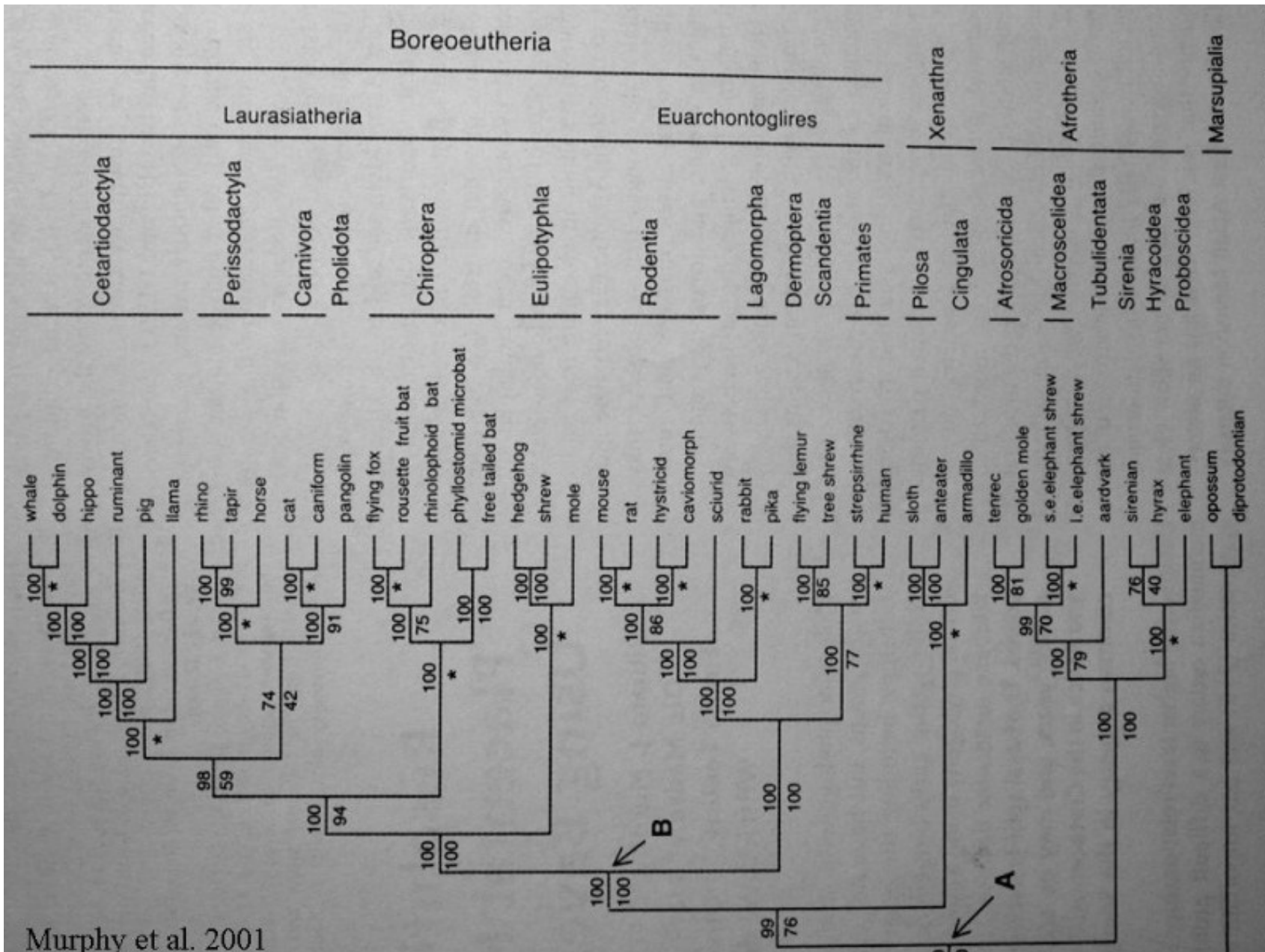


Fig. 1. mtg ML amino acid tree for 53 eutherian plus 7 OG taxa. Branches discussed in the text are labeled with capital letters (A-S). For nomenclature

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:



Pilosa = lenochodi a mravenečníci
 Cingulata = pásovci

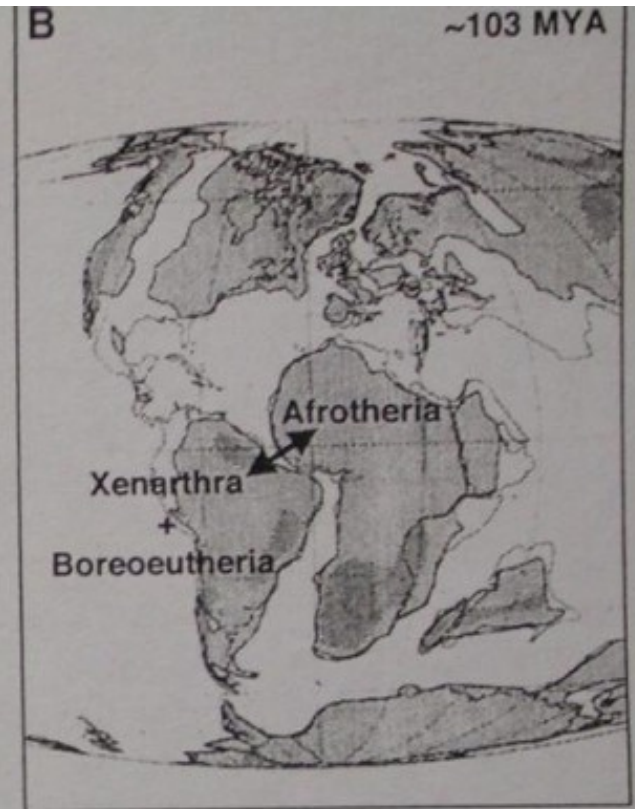
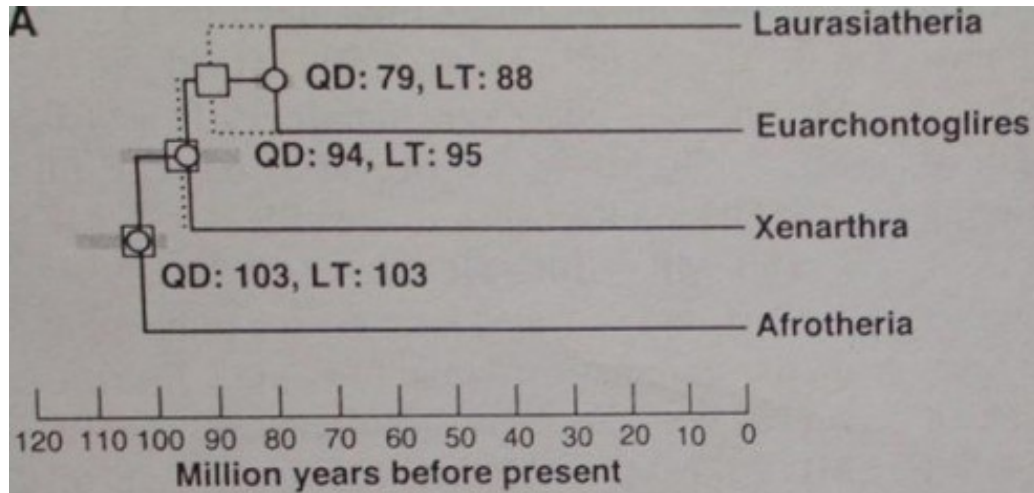


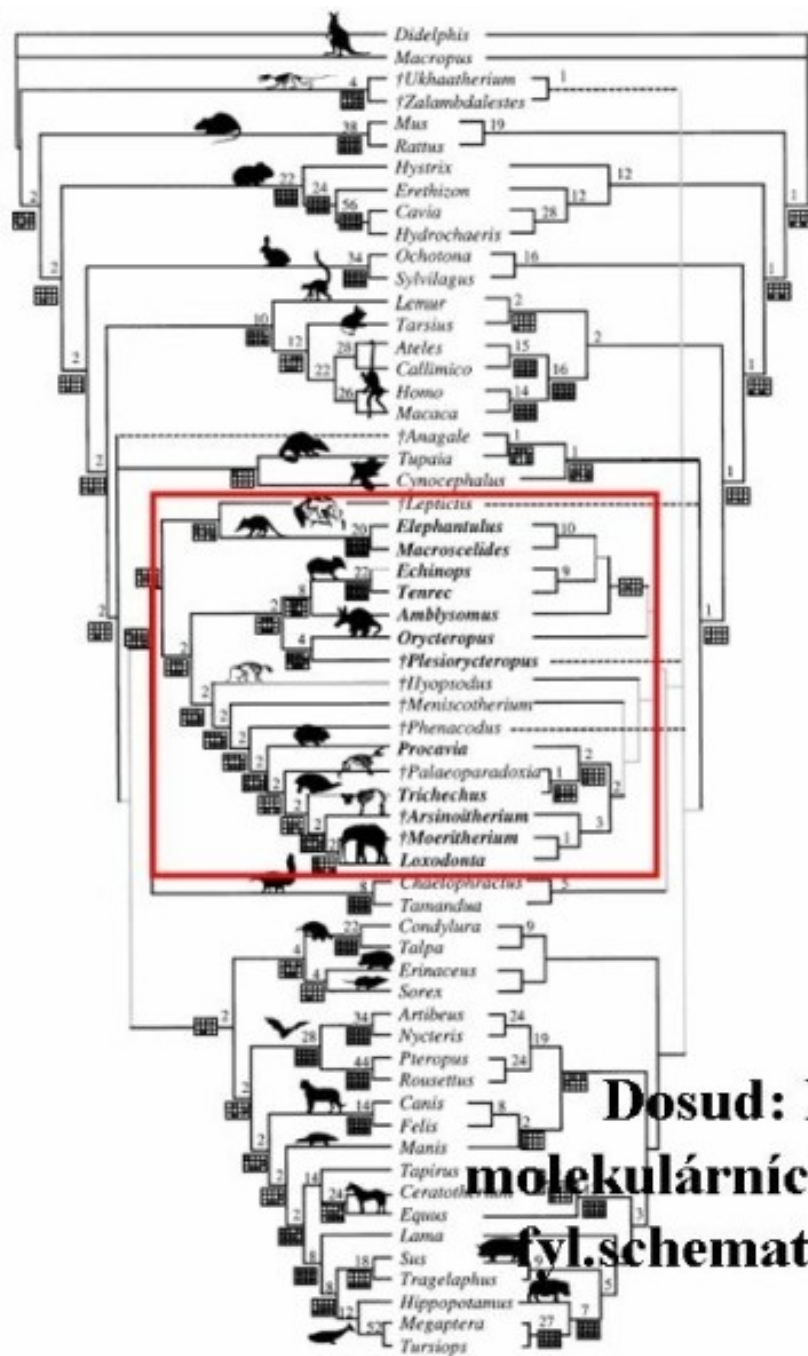
Fig. 2. Biogeographic scenario for the basal divergence among crown-group placental mammals. (A) Maximum likelihood molecular divergence estimates for the early radiation of placental mammals, estimated with the quartet-dating (QD) and linearized tree (LT) methods (25, 26). Open squares, point estimates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

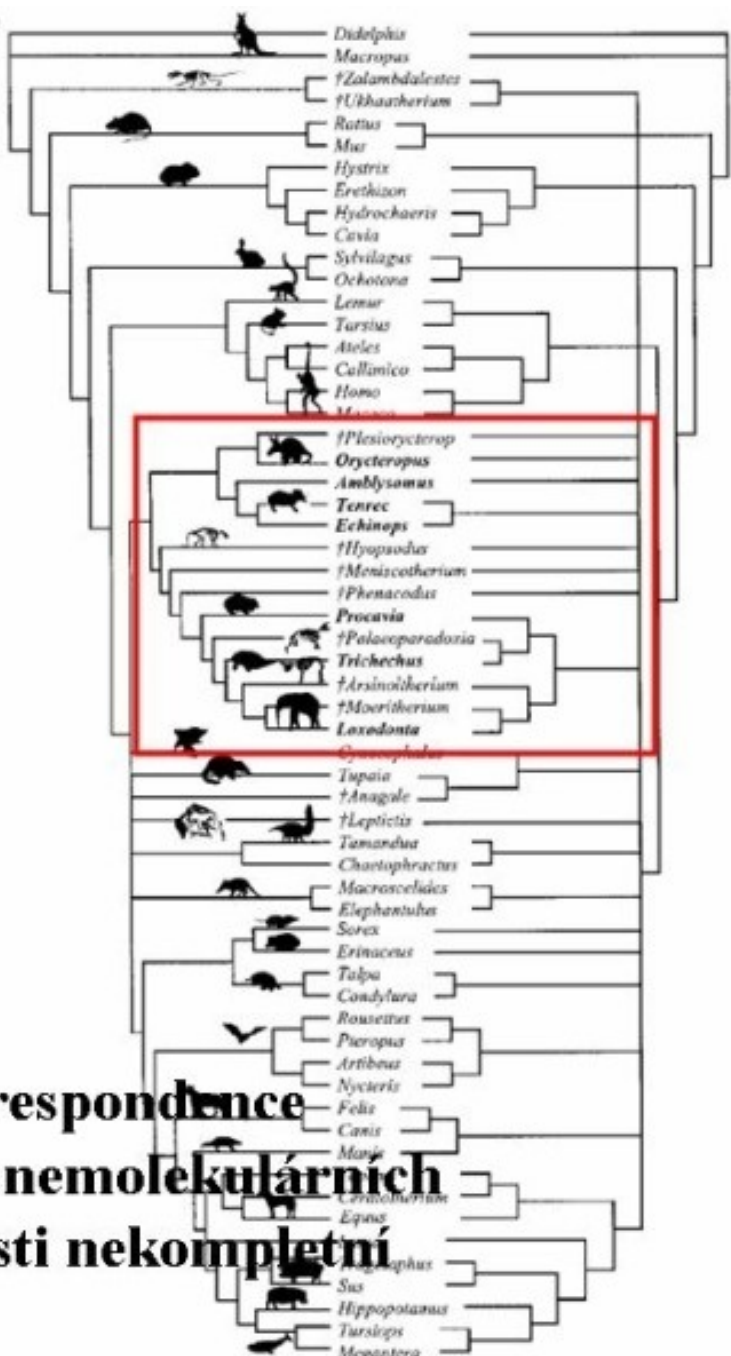
14 DECEMBER 2001 VOL 294 SCIENCE www.scie

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)

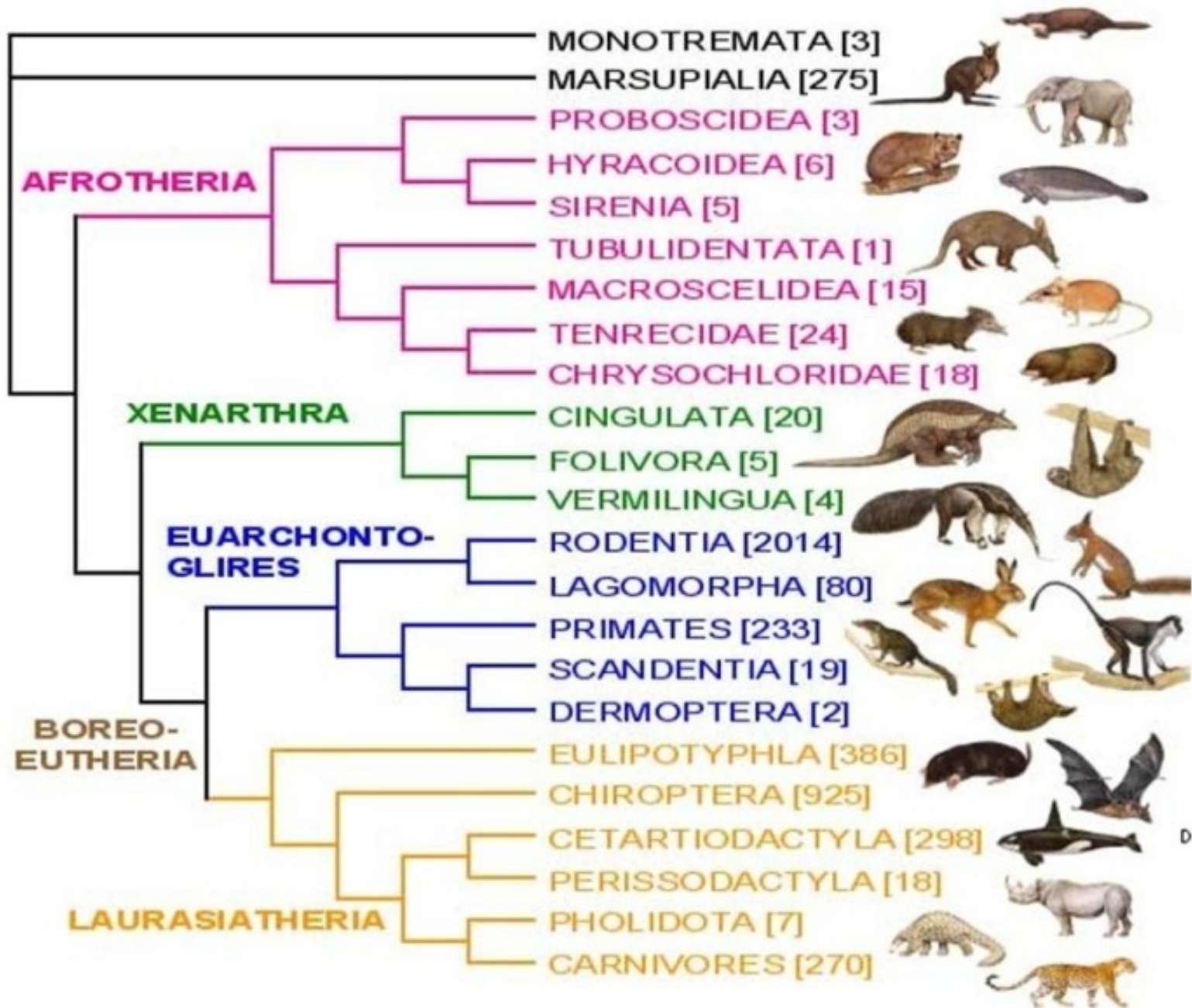


(B)



**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



A Exafroplacentalia



B Atlantogenata

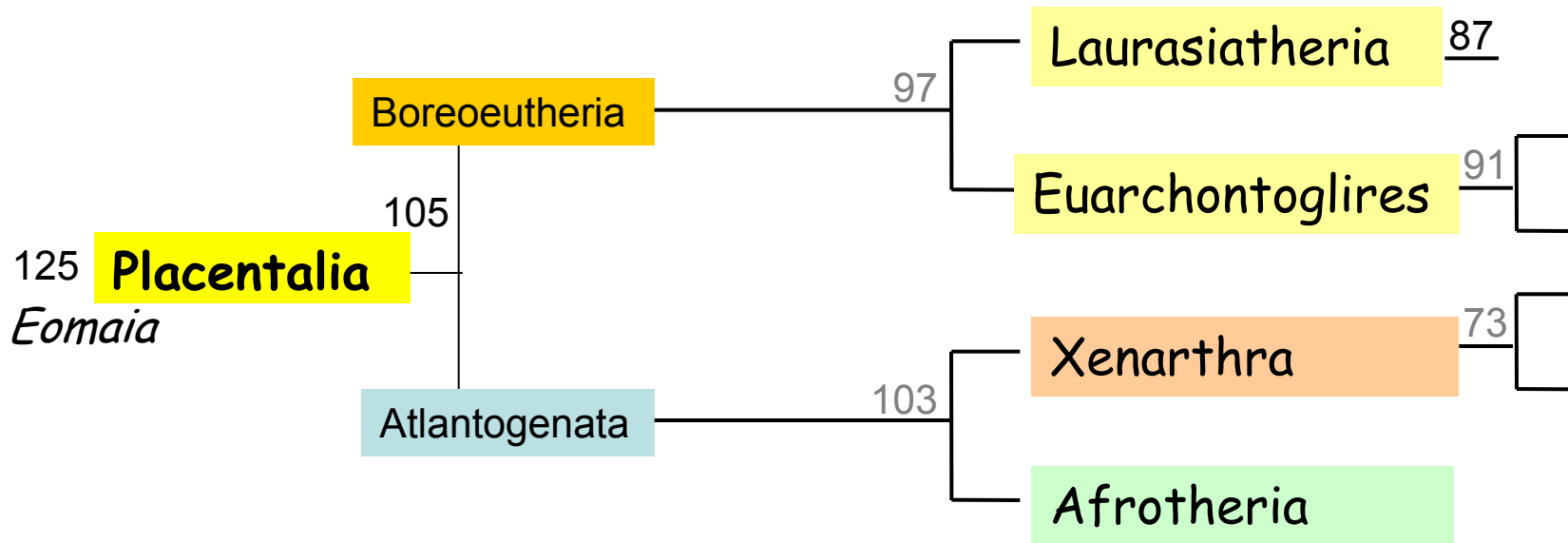


C Epitheria



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)