

Historický vývoj systému placentálních savců

(podle prof. Ivana Horáčka)



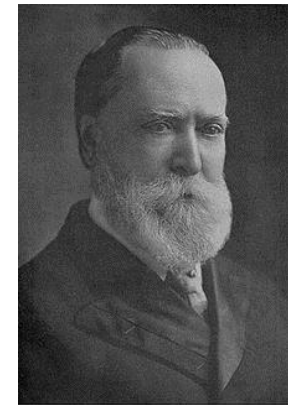
1758



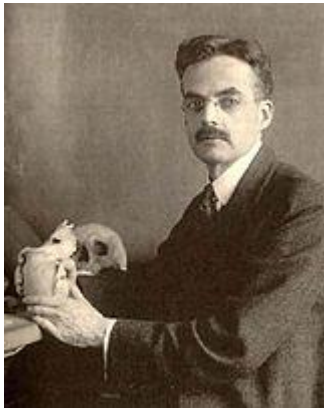
1817



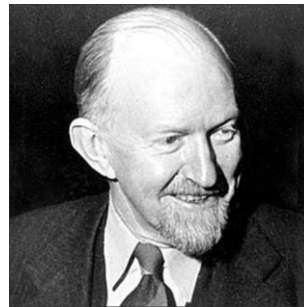
1866



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 - 8 řádů

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 - 9 řádů

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) - hlodavci**

A clavicules (Rodentia s claviculou, primát Daubentonia)

San clavicules (Rodentia bez claviculy, Lagomorpha)

Ordo: **Edentés - chudozubí**

Tardigrada (pásovci)

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

Ordo: **Pachydermes - tlustokožci**

Proboscidea - chobotnatci

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

Solipédes (Equidae)

Ordo: **Ruminans (Tylopoda, Ruminantia) - přežvýkavci**

Sans cornes (Camelidae - velbloudovití a Tragulidae - kančilovití)

Avec cornes (Ruminantia excl. kančilovití)

Ordo: **Cétacés - kytovci**

Herbivores (Sirenia) - sirény

Cétacés 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 - 6 řádů

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.
Halicoridæ.

Order **CETACEA**.

Suborder **MYSTACOCETI**.

Balænidæ.

Suborder **ODONTOCETI**.

Physeteridæ.
Platanistidæ.
Delphinidæ.

Order **UNGULATA**.

Suborder **ARTIODACTYLA**.

SUINA.

Hippopotamidæ.
Phacochoeridæ.
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.
Hystrioidæ.
Chinchillidæ.
Dinomysidæ.
Caviidæ.

Suborder **DUPLICIDENTATA.**

Lagomyidæ.
Leporidae.

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 *Fissipedia*

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

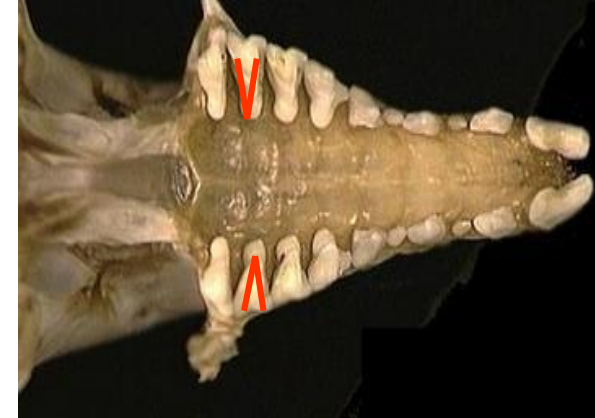
19/20.stol. Výraz příbuzenských vztahů - důsledné hierarchické klasifikace:

Podtřída (Placentalia): kohorty - nadřády - řády

Ernst Haeckel

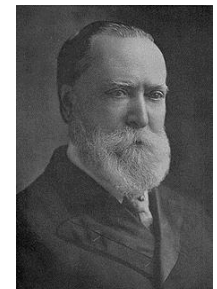


zalambdodontní stolička



dilambdodontní stolička

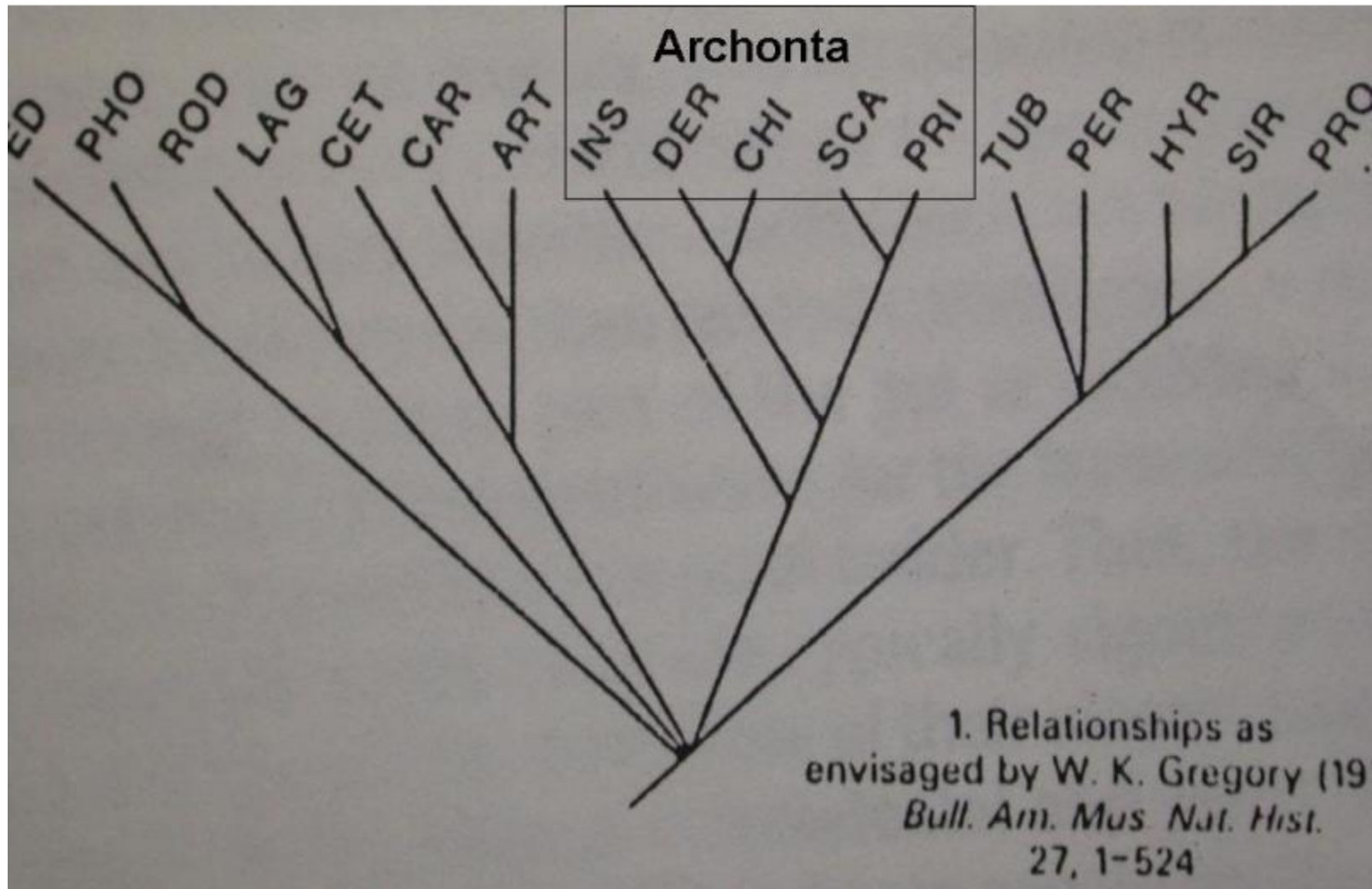
Theodore Gill



Theodore Gill

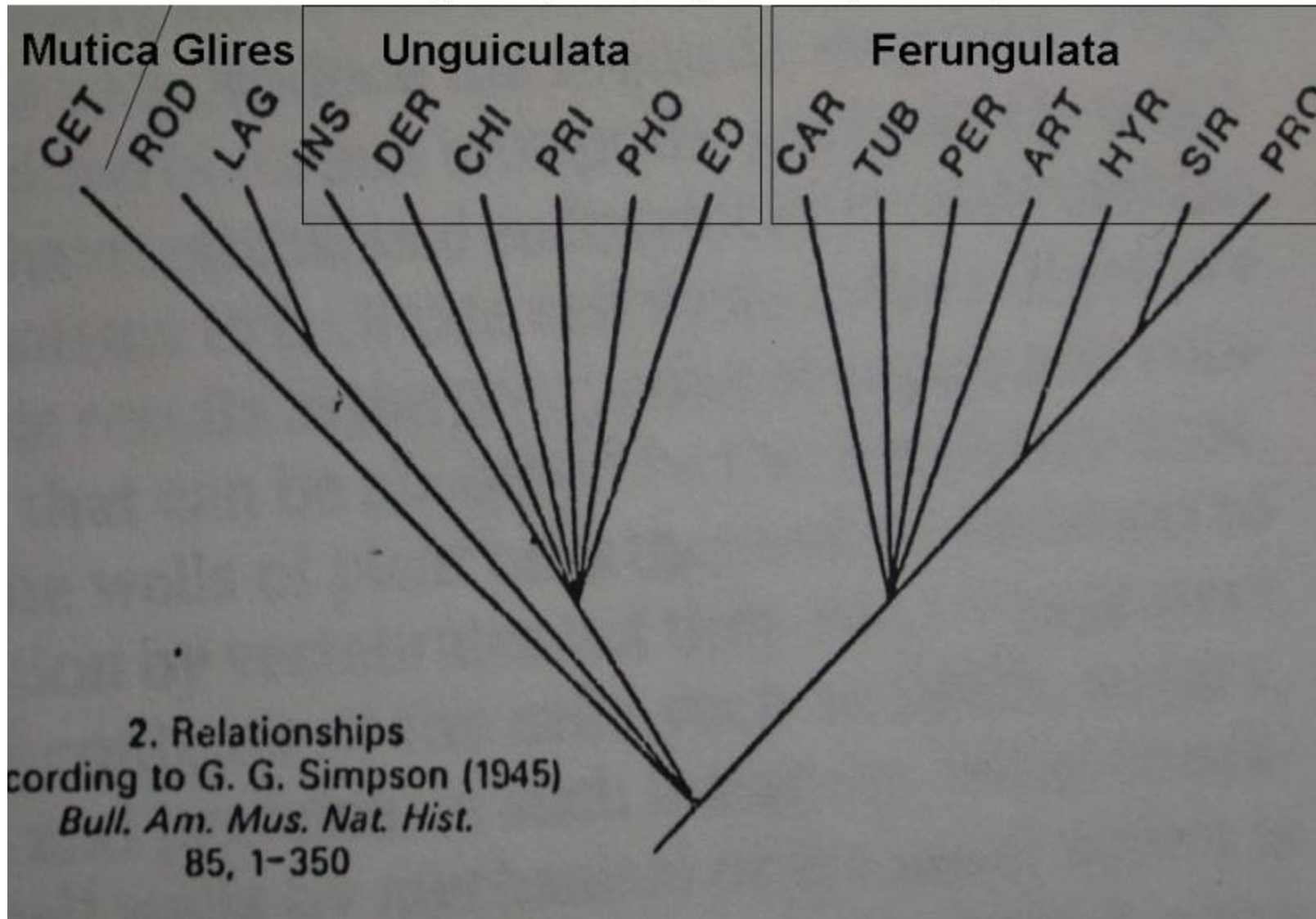
**Gregory (1910): autoritativní shrnutí klasických představ
(zuby etc.)**

17 řádů



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 - 16 řádů



Simpson, G. G., 1945. Drápy a nehty Šelmy a všichni kopytníci
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

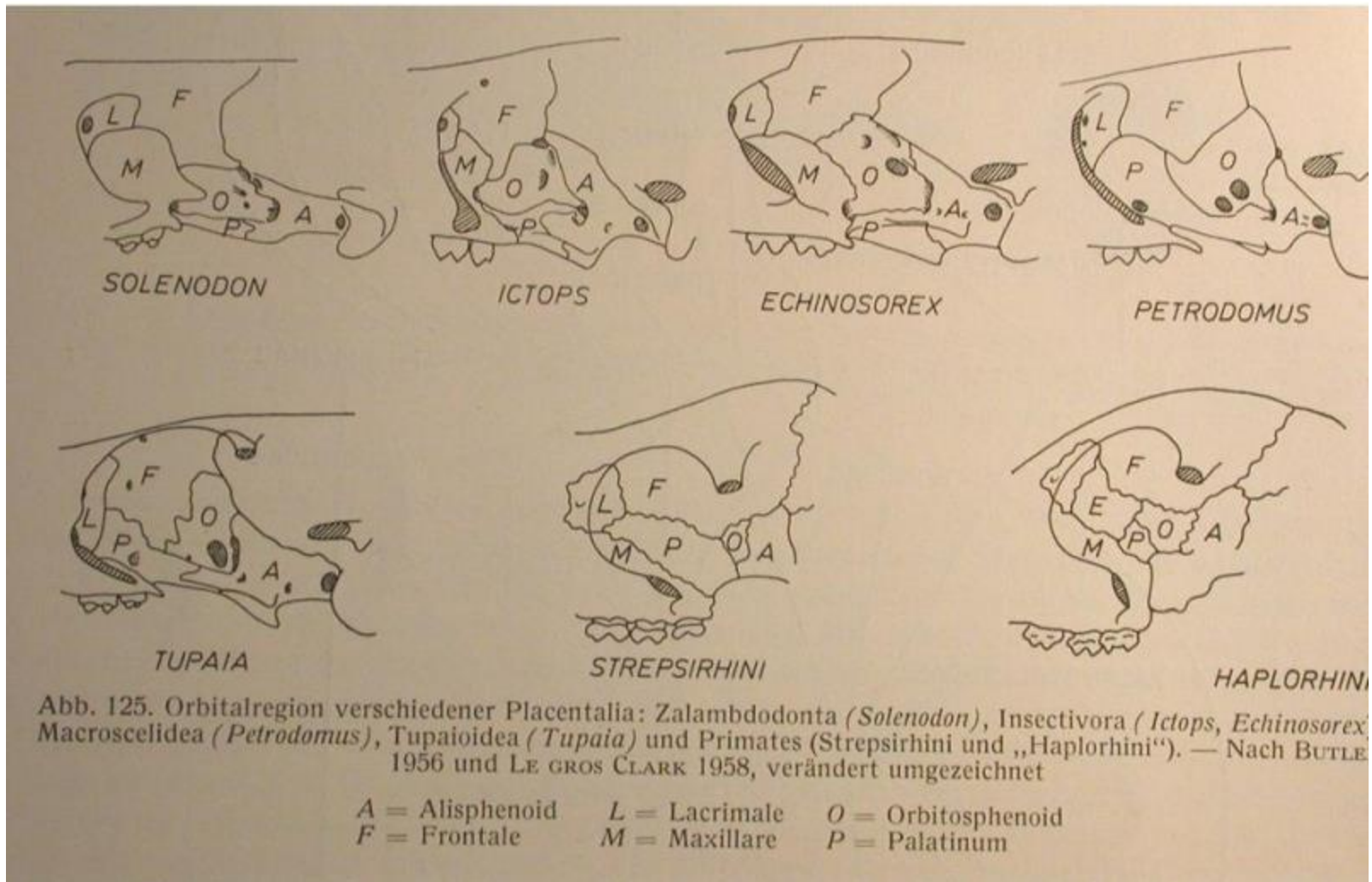
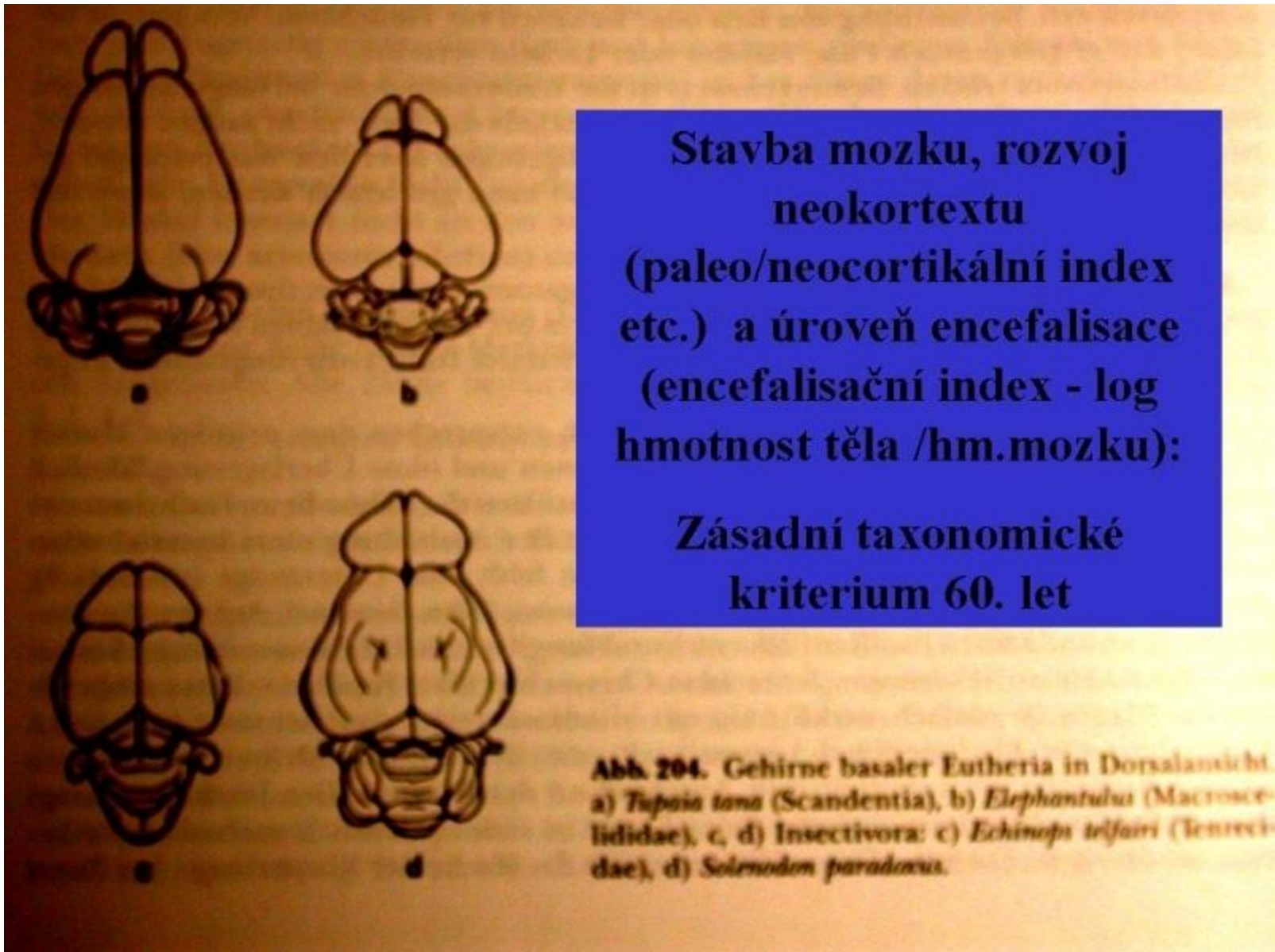


Abb. 125. Orbitalregion verschiedener Placentalia: Zalambdodonta (*Solenodon*), Insectivora (*Ictops*, *Echinorex*), Macroscelidea (*Petrodomus*), Tupaioida (*Tupaia*) und Primates (Strepsirhini und „Haplorhini“). — Nach BUTLER 1956 und LE GROS CLARK 1958, verändert umgezeichnet

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



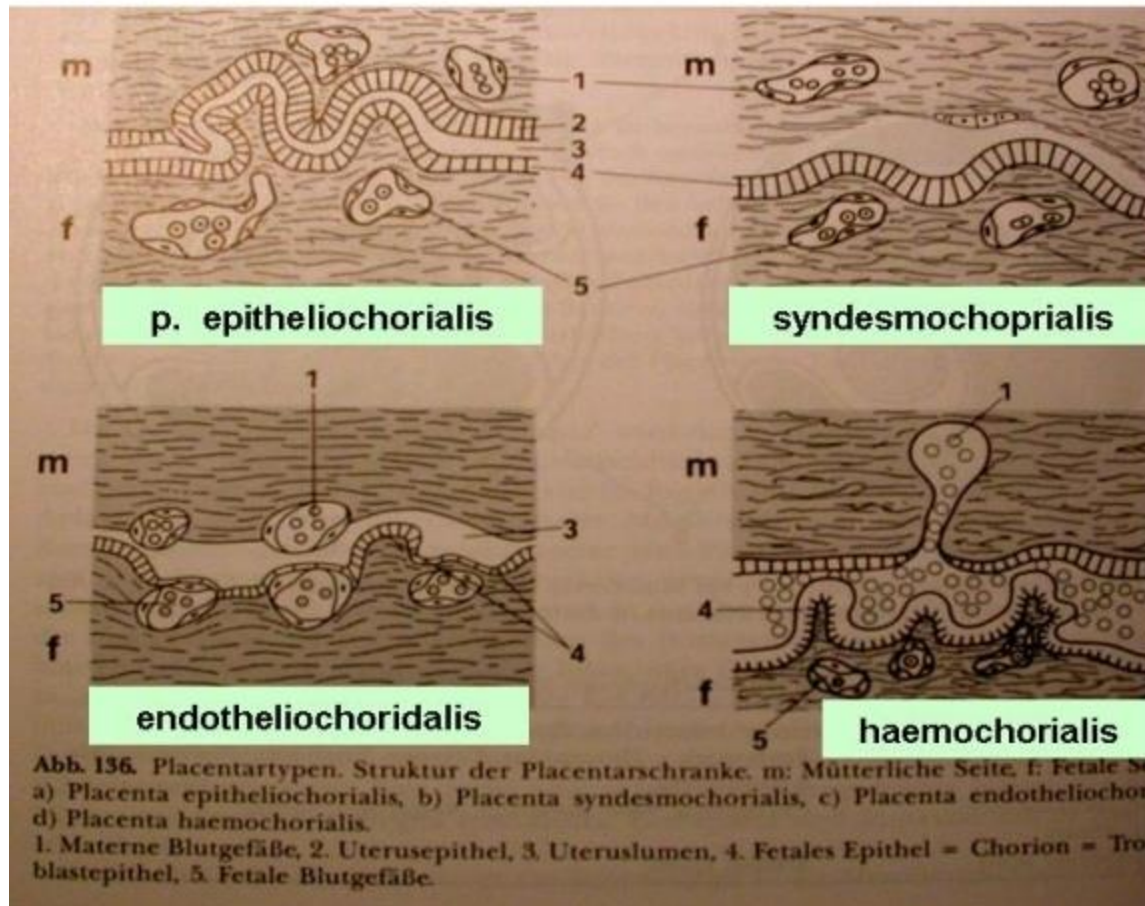
Mozek

Encephalizační index

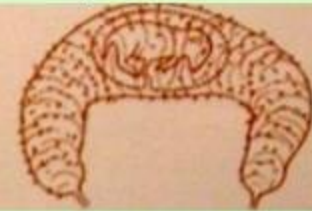
$$\log \frac{m \text{ (tělo)}}{m \text{ (mozek)}}$$

Family	Index	Family	Index
Tenrecidae		Macroscelididae	
<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	Tupaiaidae	
<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	Lemuridae	
<i>Potamogale velox</i>	159	<i>Cheirogaleus medius</i>	279
		<i>Cheirogaleus major</i>	336
Solenodontidae		<i>Microcebus murinus</i>	334
<i>Solenodon paradoxus</i>	147	<i>Lepilemur ruficaudatus</i>	240
		<i>Hapalemur simus</i>	241
Chrysochloridae		<i>Lemur catta</i>	429
<i>Chrysochloris asiatica</i>	140	<i>Lemur rufiventer</i>	642
<i>Chlorotalpa stuhlmanni</i>	168		
		Indriidae	
Erinaceidae		<i>Avahi laniger</i>	294—317
<i>Erinaceus europaeus</i>	110	<i>Propithecus verreauxi</i>	364
		<i>Indri indri</i>	360
Soricidae			
<i>Sorex minutus</i>	89	Daubentonidae	
<i>Sorex araneus</i>	107	<i>Daubentonia madagascariensis</i>	704
<i>Crocidura giffardi</i>	80		
<i>Crocidura russula</i>	97	Lorisidae	
<i>Crocidura niobe</i>	139	<i>Loris tardigradus</i>	402
<i>Suncus murinus</i>	93	<i>Perodicticus potto</i>	383
<i>Blarina brevicauda</i>	136	<i>Nycticebus coucang</i>	515
<i>Neomys jodiens</i>	133	<i>Galago crassicaudatus</i>	341
<i>Sylvisorex lunaris</i>	125	<i>Galago demidovii</i>	492
Talpidae		Tarsiidae	
<i>Talpa europaea</i>	154	<i>Tarsius spectrum</i>	423
<i>Scalopus aquaticus</i>	264	<i>Tarsius syrichta</i>	503
<i>Galemys pyrenaicus</i>	240		
<i>Desmana moschata</i>	200		

Placentace jako taxonomický znak



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 se 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

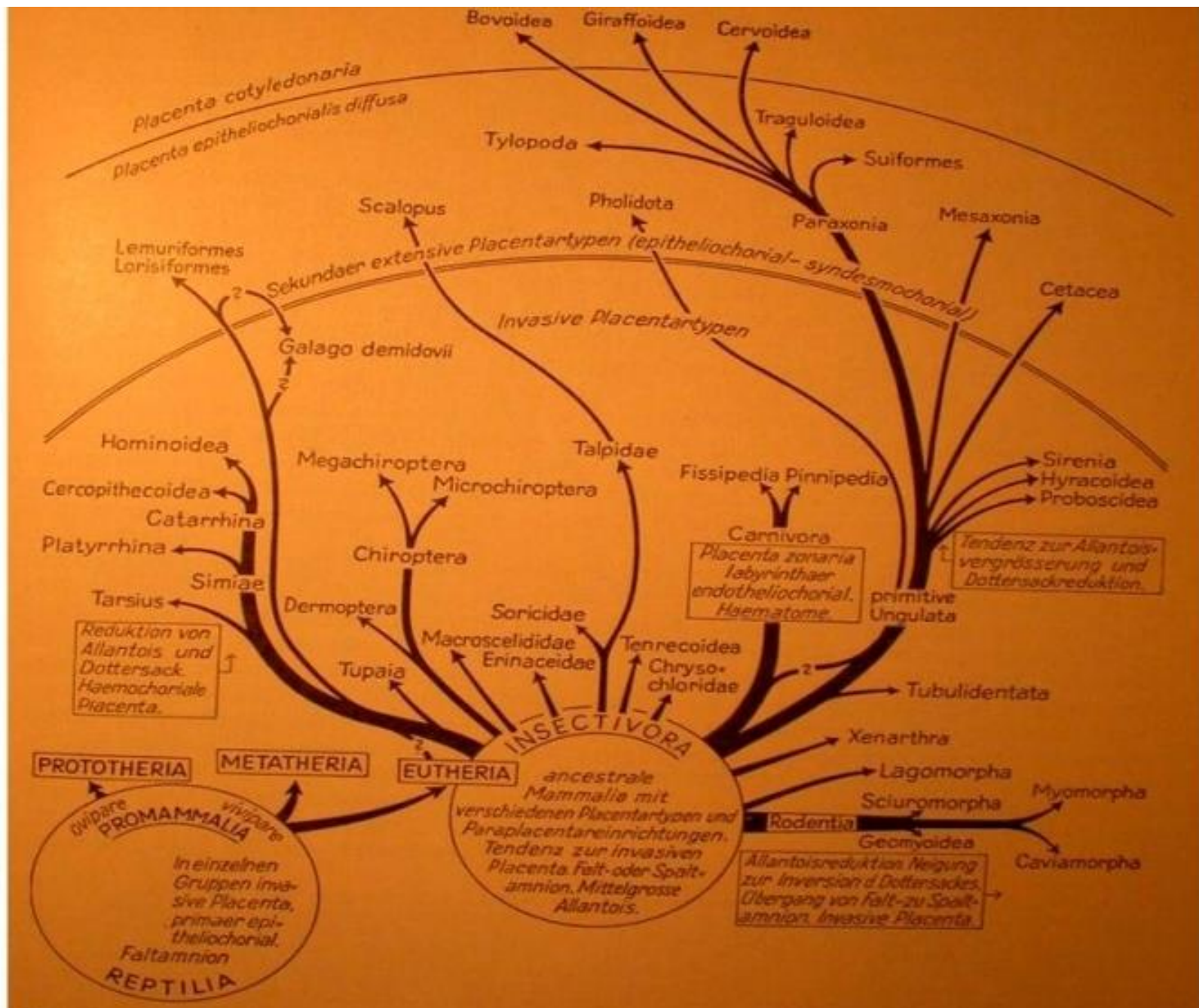
p.zonaria: CAR (partim Ursidae, Mustelidae, Viv.)

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

Syndesmochoriální: ART part, EDEpart (Brad.)

Endotheliochoriální: CAR, CHI

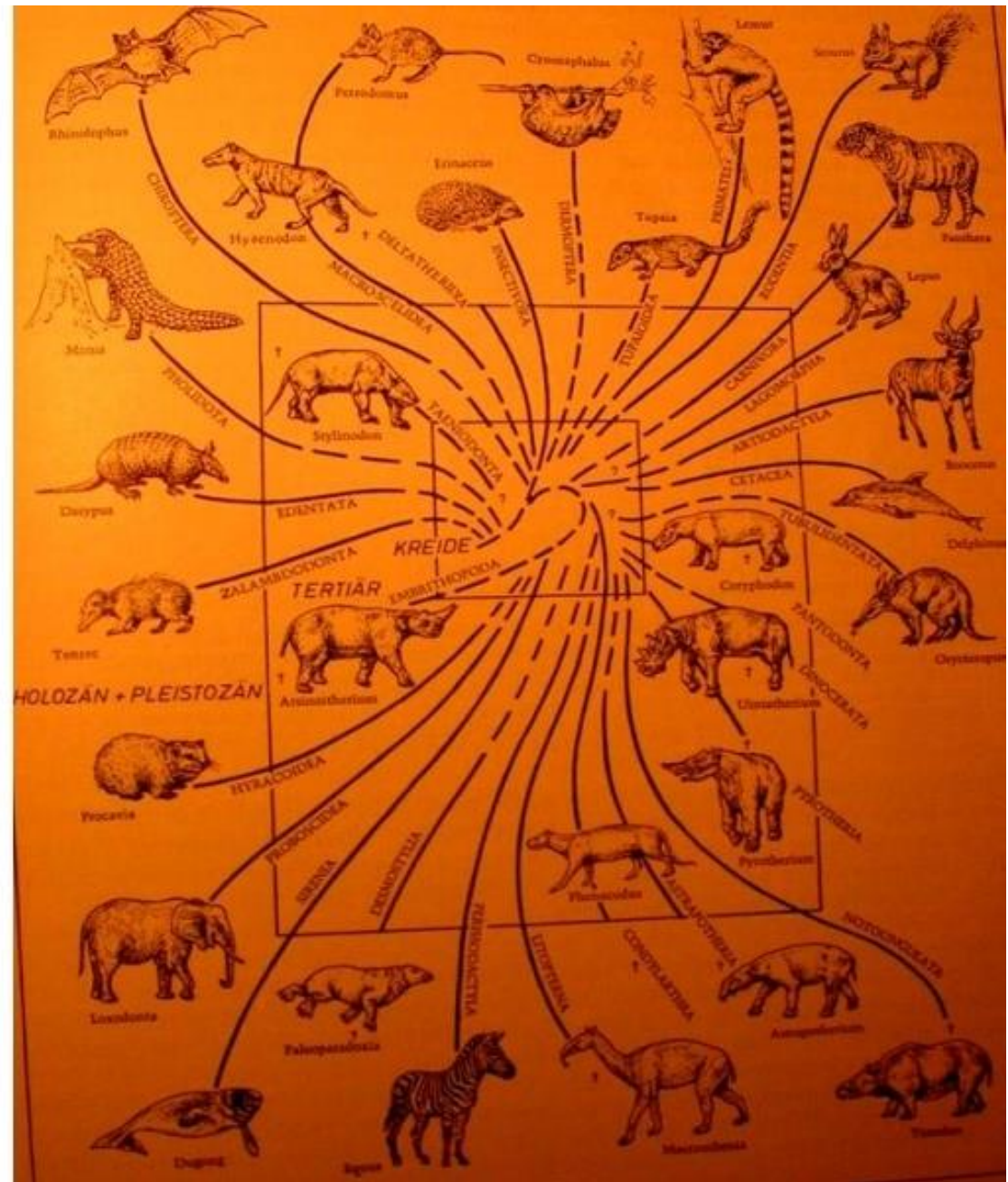
Haemochoriální: INS, PŘI, LAG, ROD



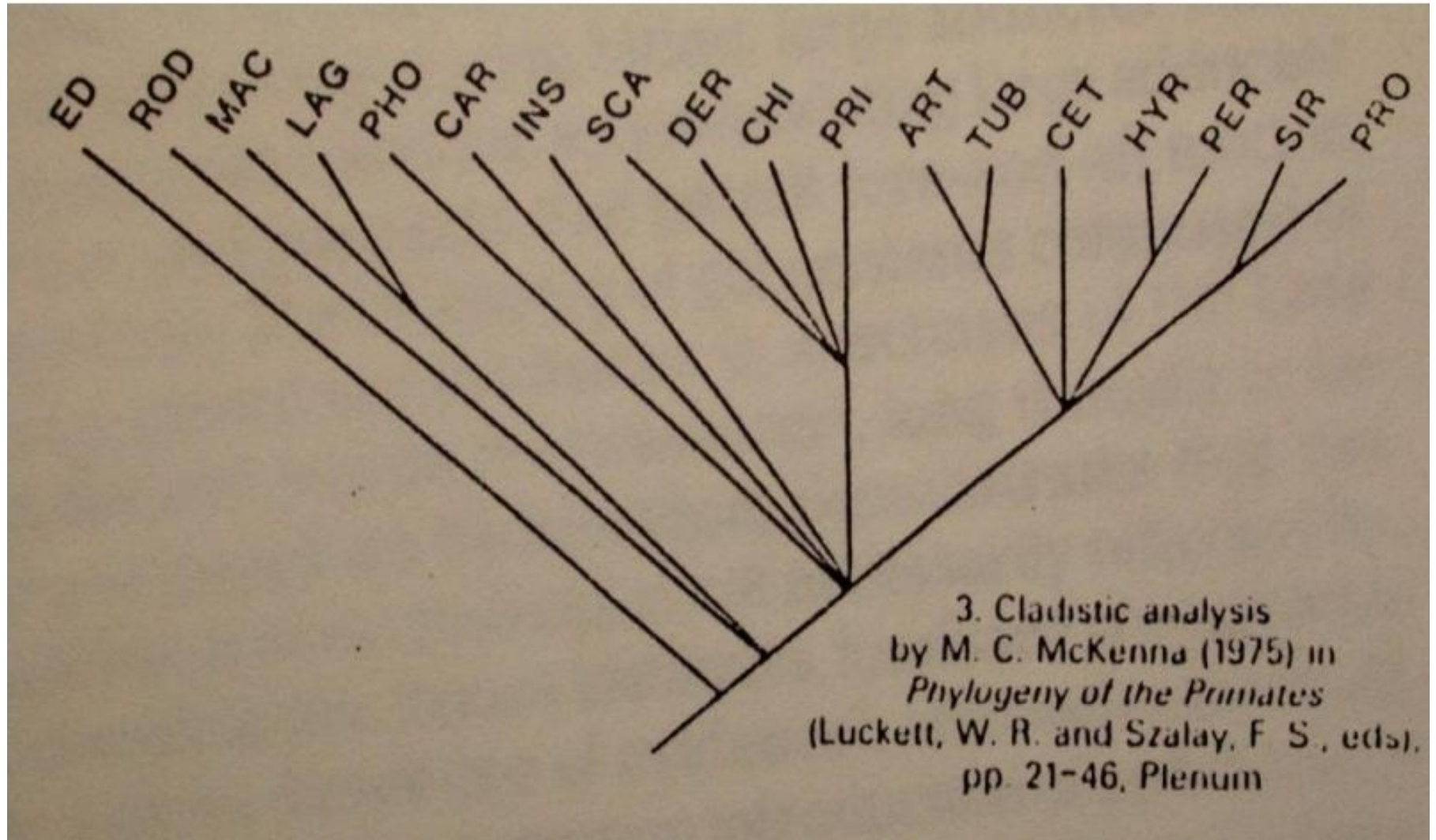
Výsledky: posun 60-70 let:

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

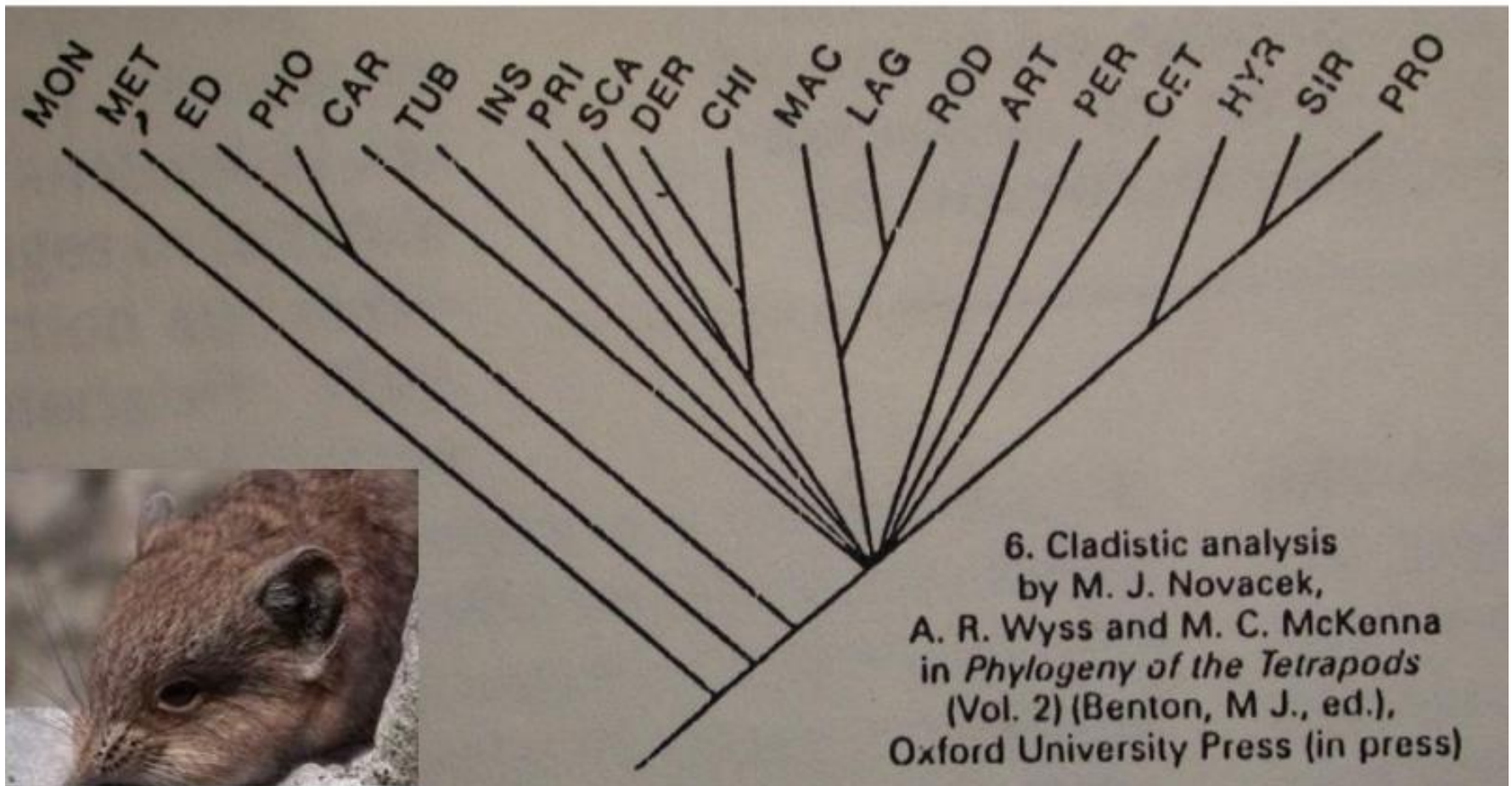
Thenius (1969):
 Syntéza s důrazem
 na integrální
 reprezentaci
 fosilního
 záznamu a posici
 vymřelých
 taxonů



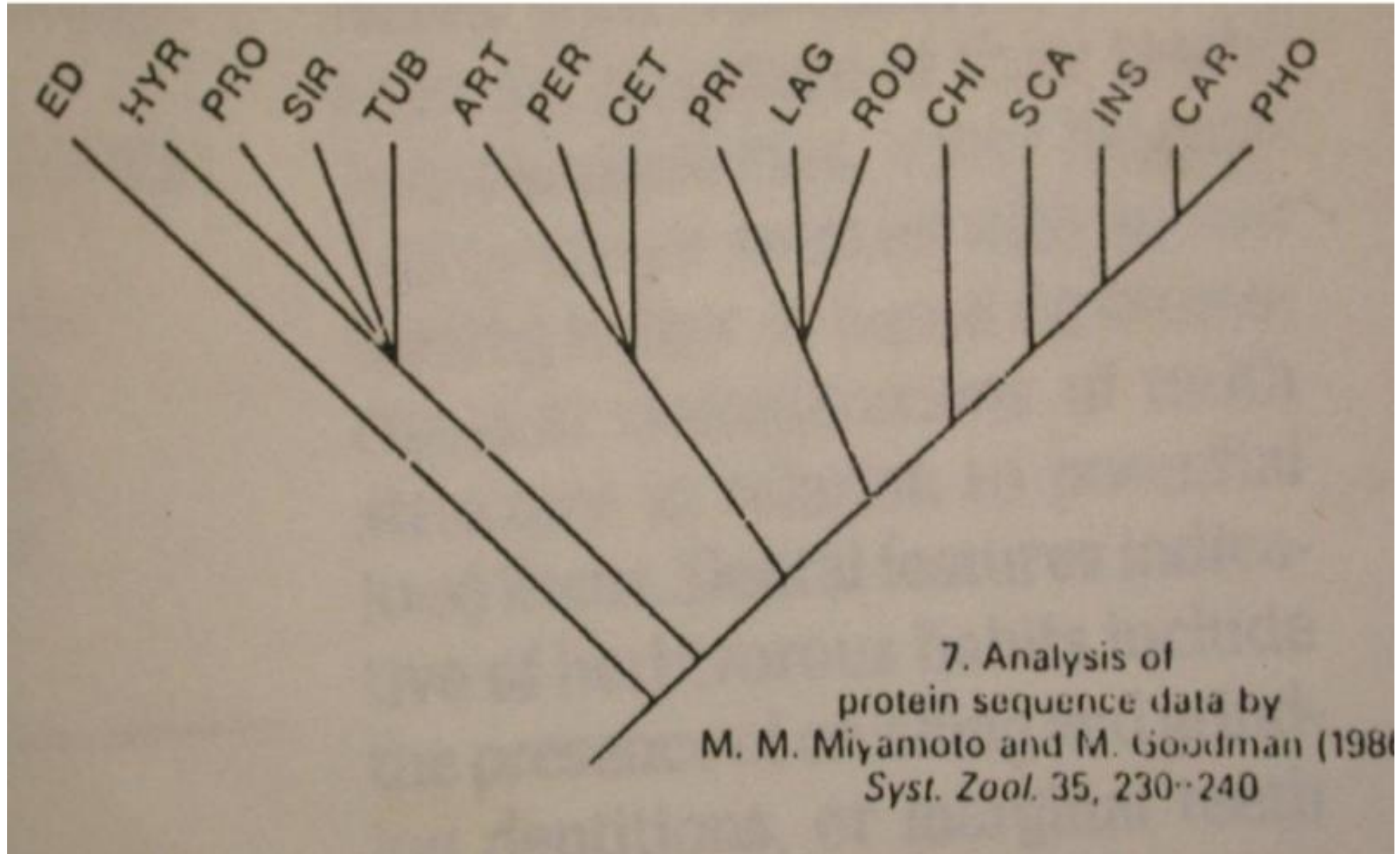
Aplikace kladistické metody: formalisace klasických znaků, zejm. dentice a stavba lebky



**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)

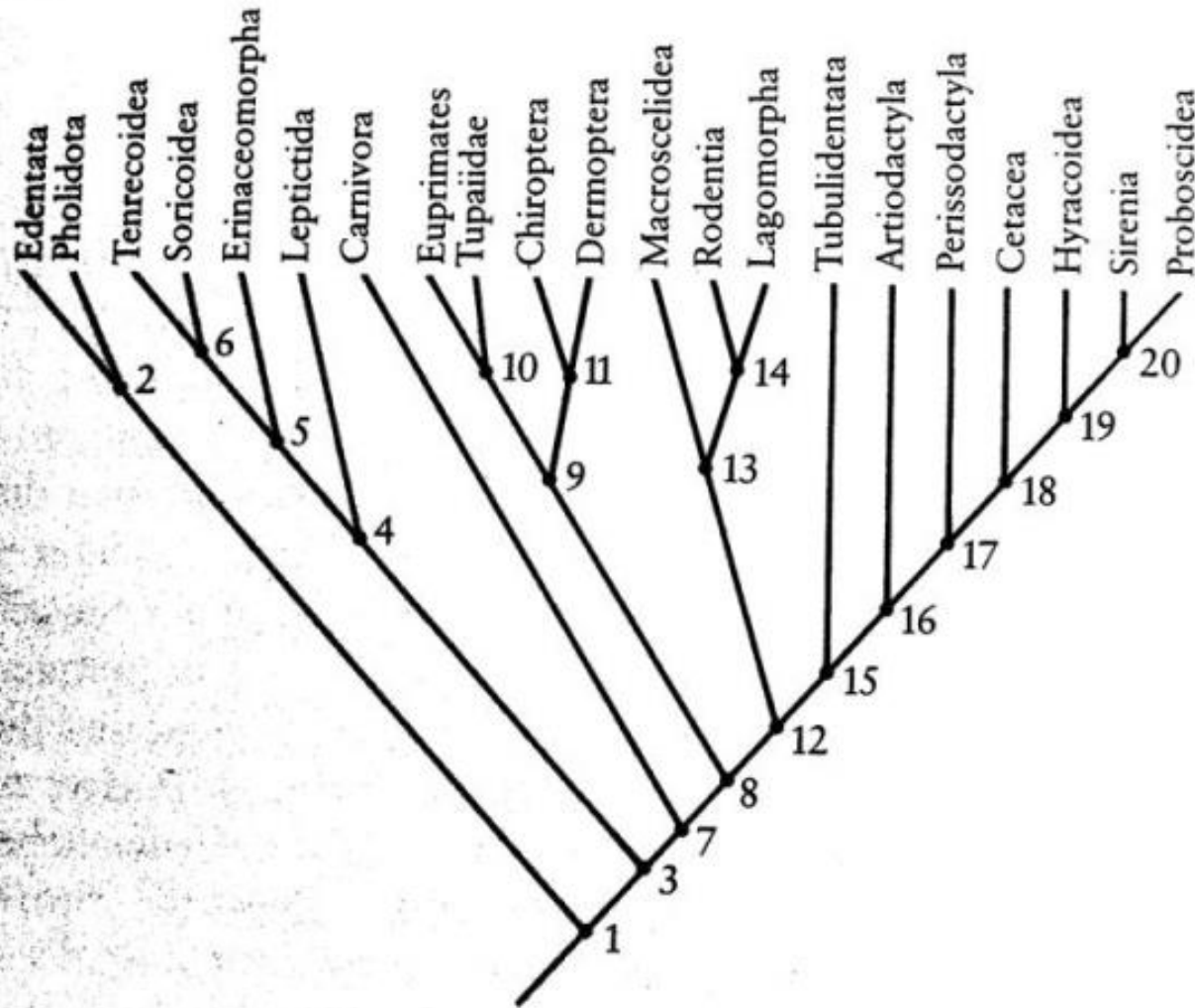


Abb. 20.10 Kladogramm der heute existierenden Eutheria (zusätzlich fossile Leptictidae). Auf der Basis von 104 Merkmalen mit Hilfe des Computers errechnet (aus Novacek 1986).

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.

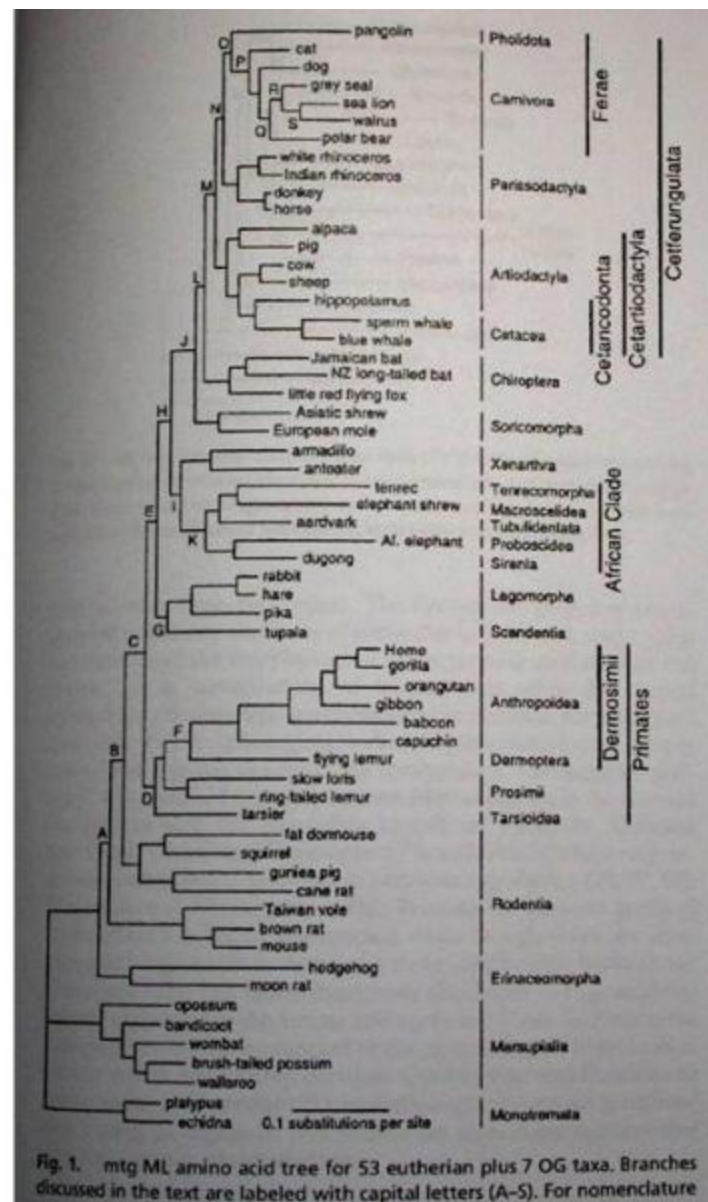
*W. de Jong (1998): Molecules remodel the
mammalian tree:*

– 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.

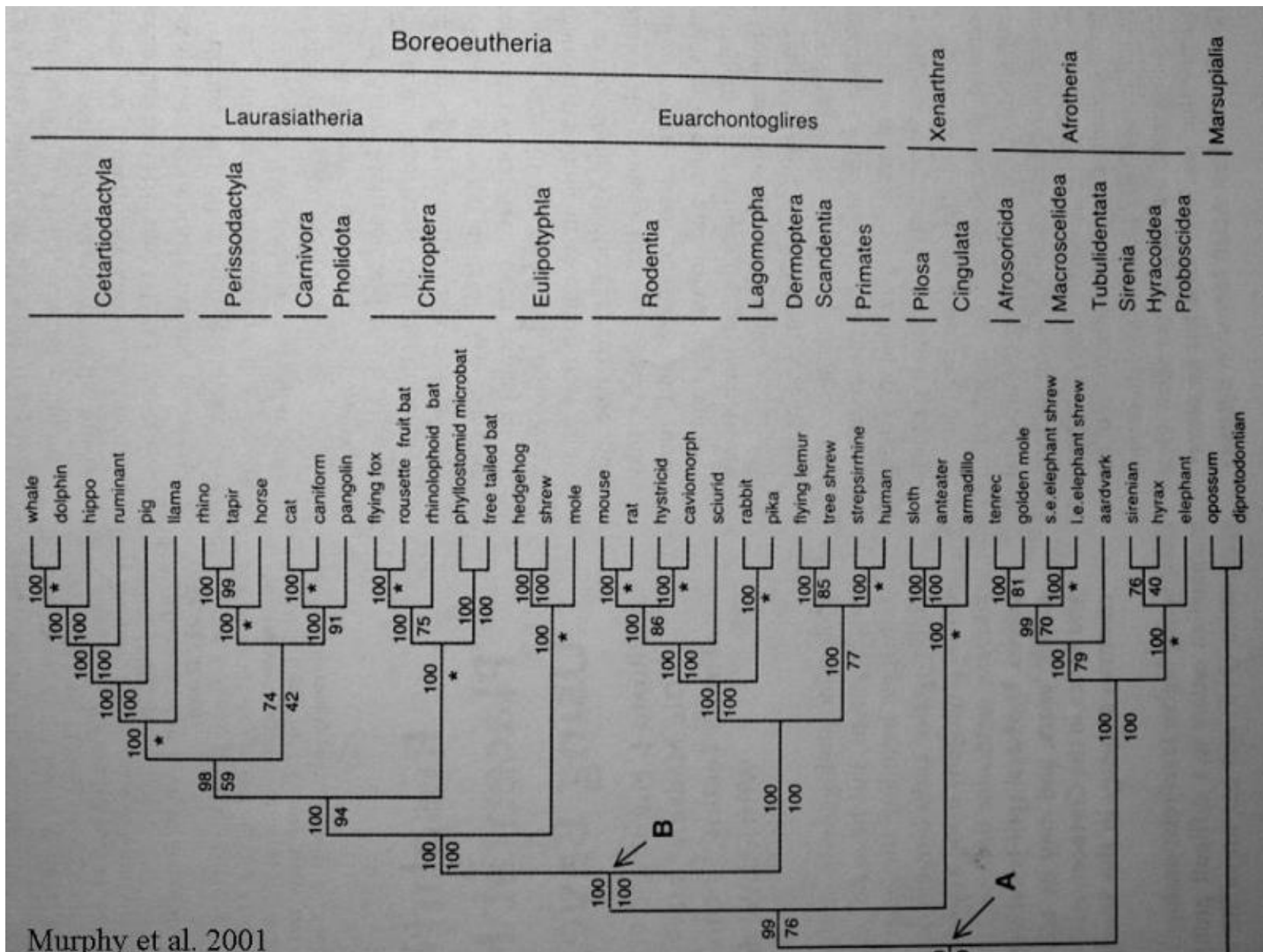
Ale cf. technické
problémy důsledné
kladistické klasifikace
(cf. McKenna a Bell
1997)



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

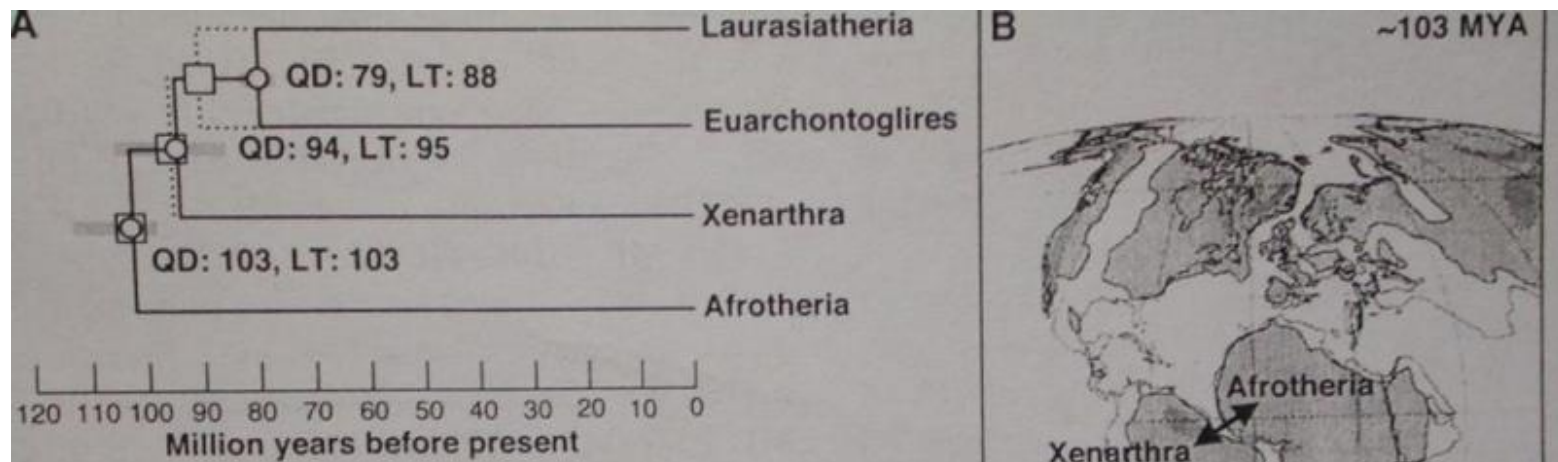
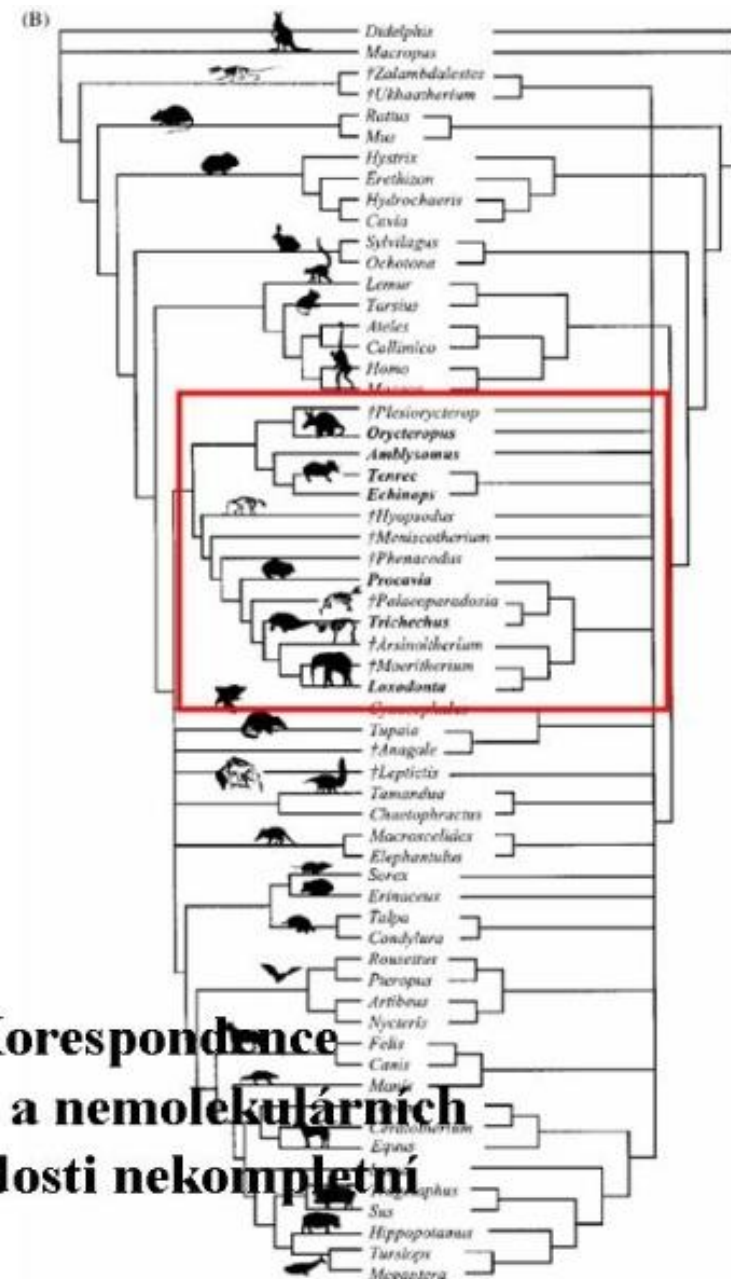
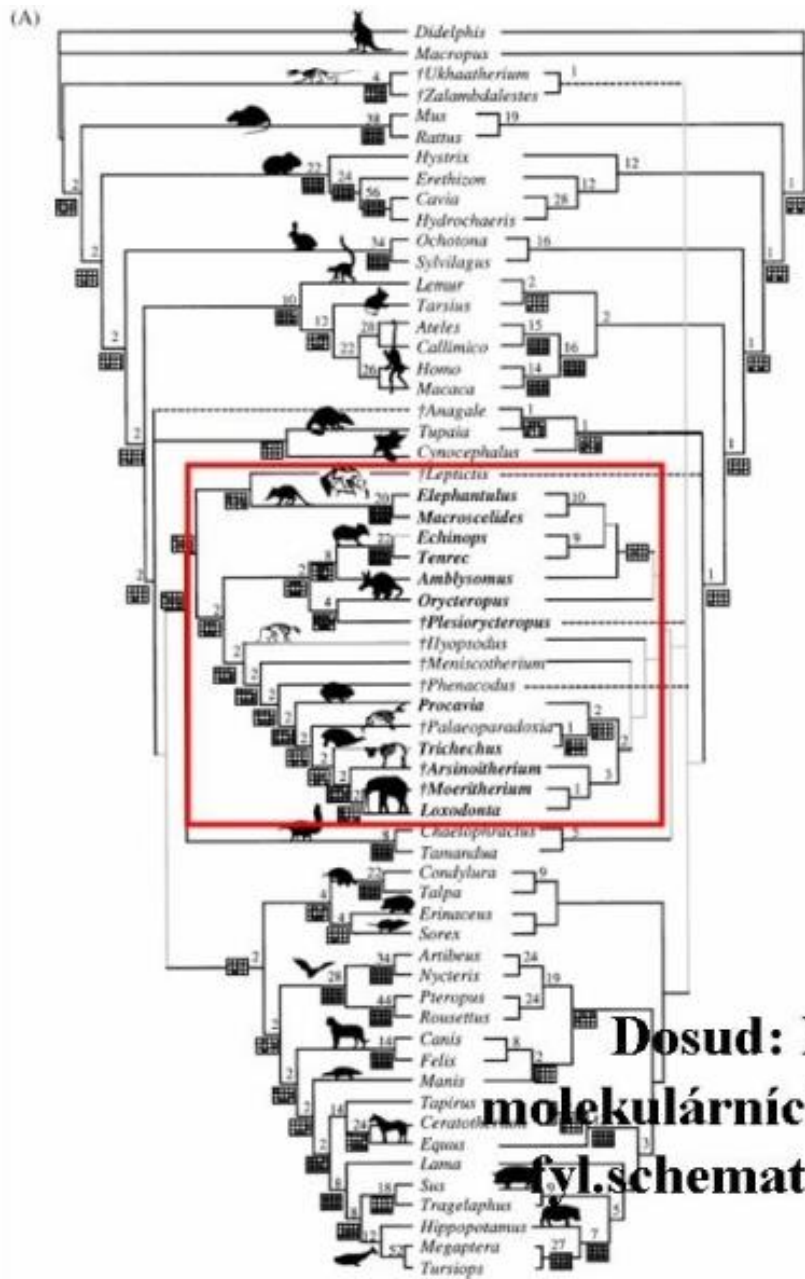


Fig. 2. Biogeographic scenario for the basal divergence among crown-group placental mammals. (A) Maximum likelihood molecular divergence estimates for the early radiation of placental mammals, estimated with the quartet-dating (QD) and linearized tree (LT) methods (25, 26). Open squares, point estimates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

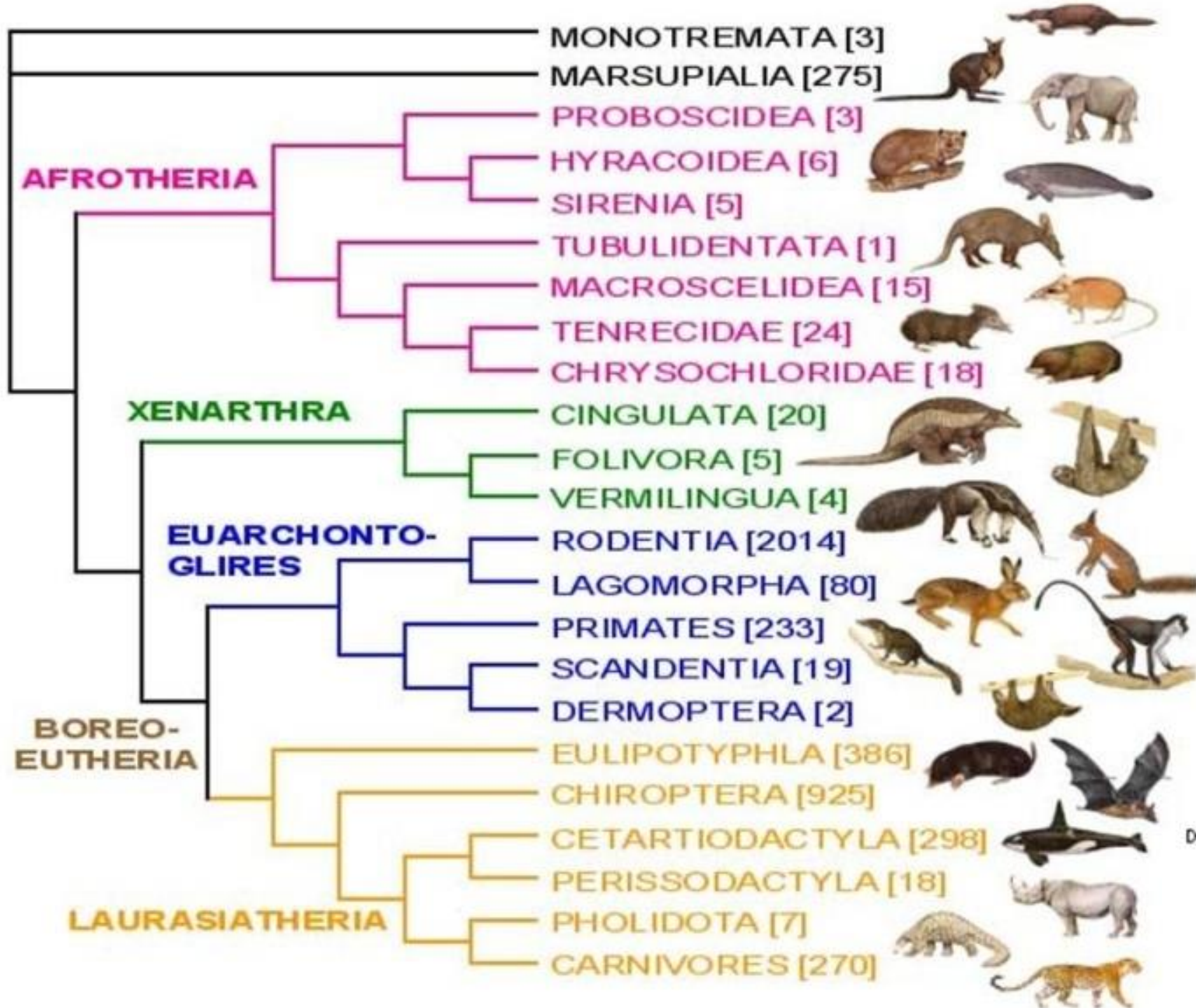
14 DECEMBER 2001 VOL 294 SCIENCE www.scie

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.



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

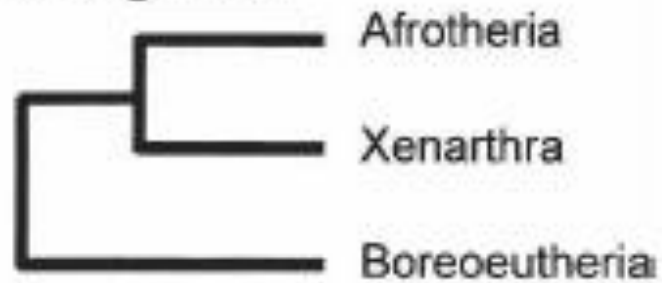
- Od 2000: mnohačetná robustní podpora mol.modelu
 - Řada různých markerů včetně kompl. mt genomu všech řádů a RGM (rare genomic mutations) – velké multilokusové delece, inverse apod.
- Podpora mol.modelu velmi robustní



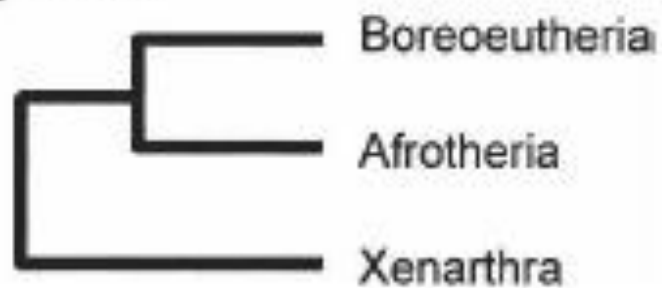
A Exafroplacentalia



B Atlantogenata

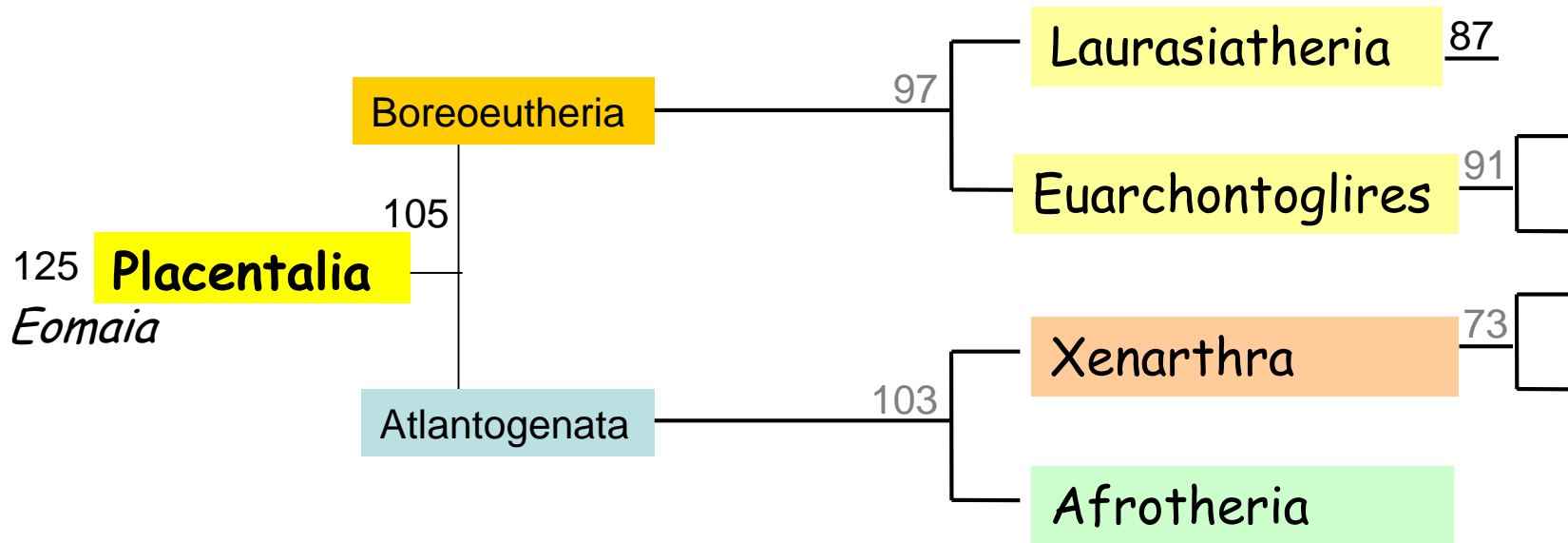


C Epitheria



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)