



### 3. Vývoj systému placentálních savců: od Linného po Murphyho



# Historický vývoj systému placentálních savců

(podle Ivana Horáčka)

- **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

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)

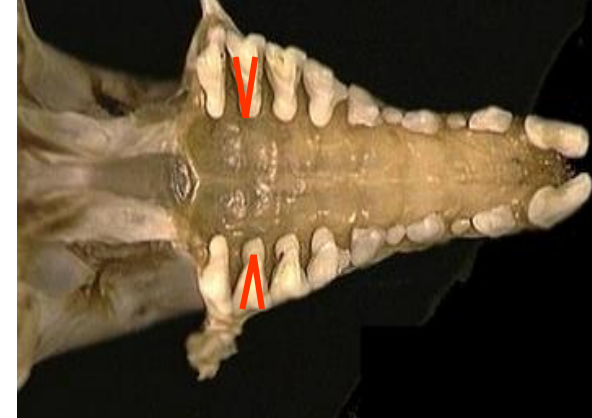
**Lagomorpha** - zajícovci

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

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

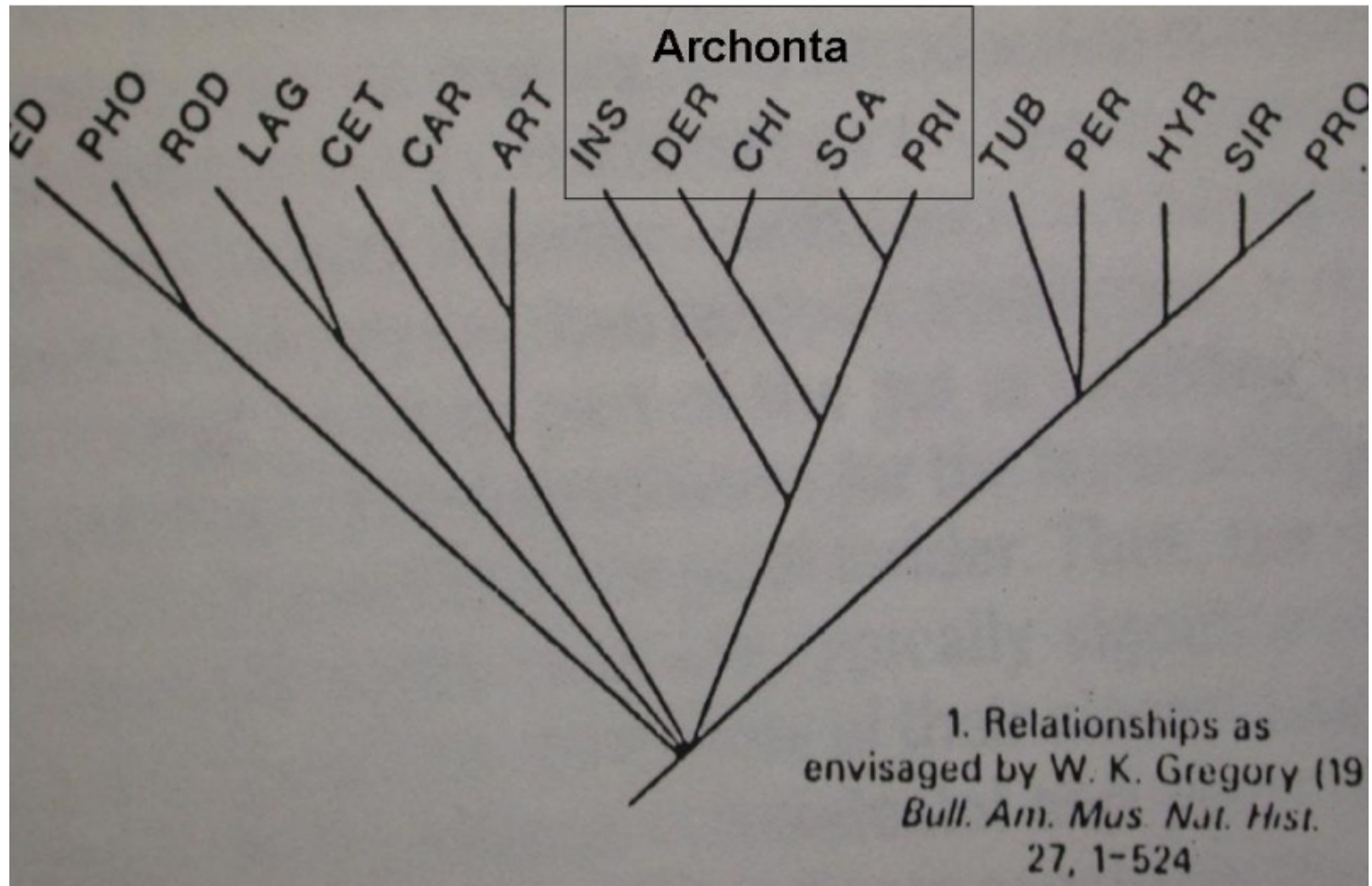
Podtřída (Placentalia): kohorty - nadřády - řády

zalambdodontní stolička

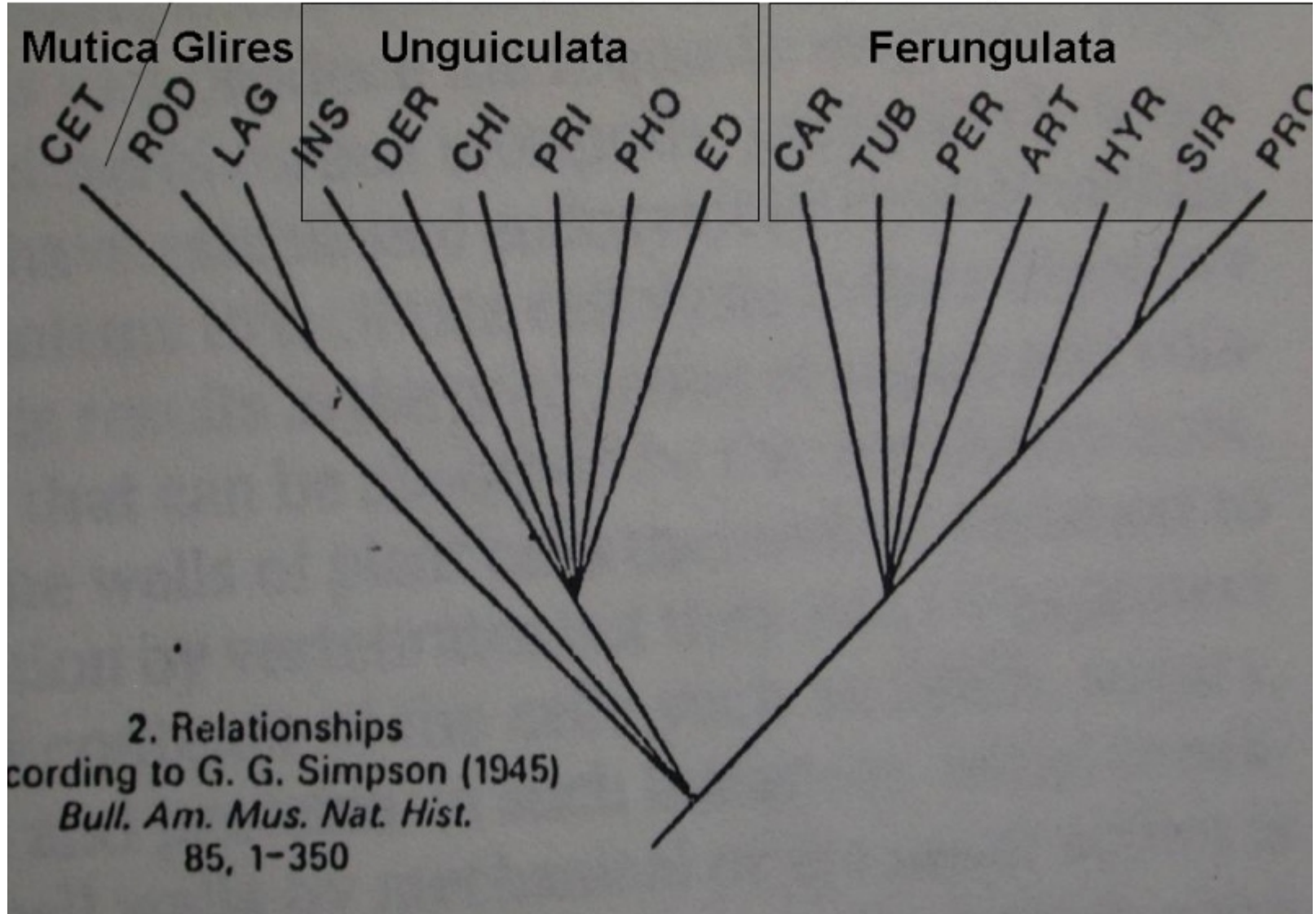


dilambdodontní stolička

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



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



Drápy a nehty

Šelmy a všichni kopytníci



# Simpson 1945: **Ferungulata**

- **Fearae**
  - **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

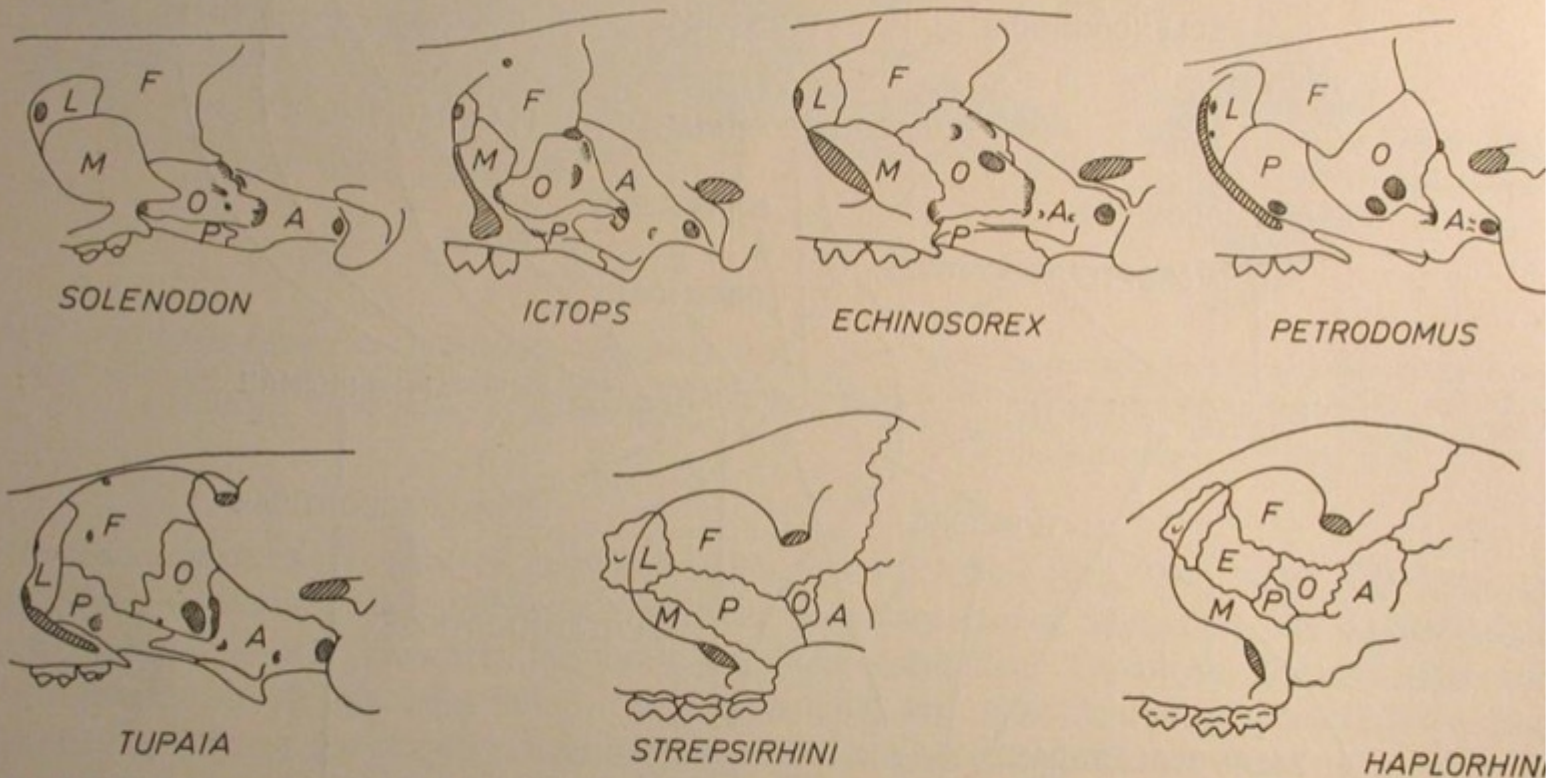
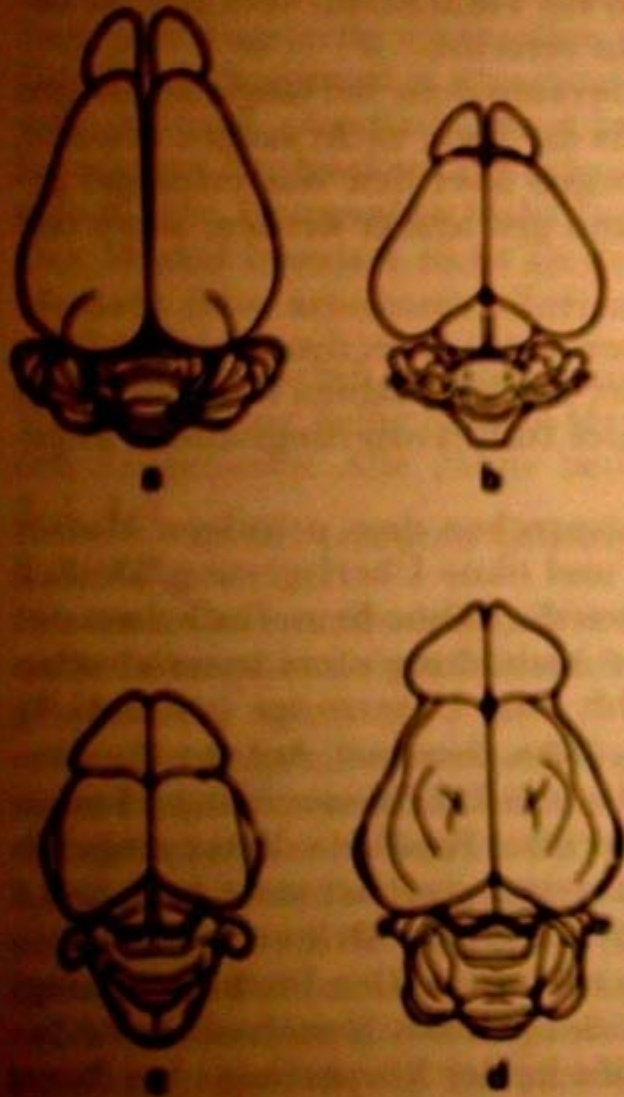


Abb. 125. Orbitalregion verschiedener Placentalia: Zalambdodonta (*Solenodon*), Insectivora (*Ictops*, *Echinorex*), Macroscelidea (*Petrodomus*), Tupaioidea (*Tupaia*) und Primates (Strepsirhini und „Haplorhini“). — Nach BUTLER 1956 und LE GROS CLARK 1958, verändert umgezeichnet

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):**

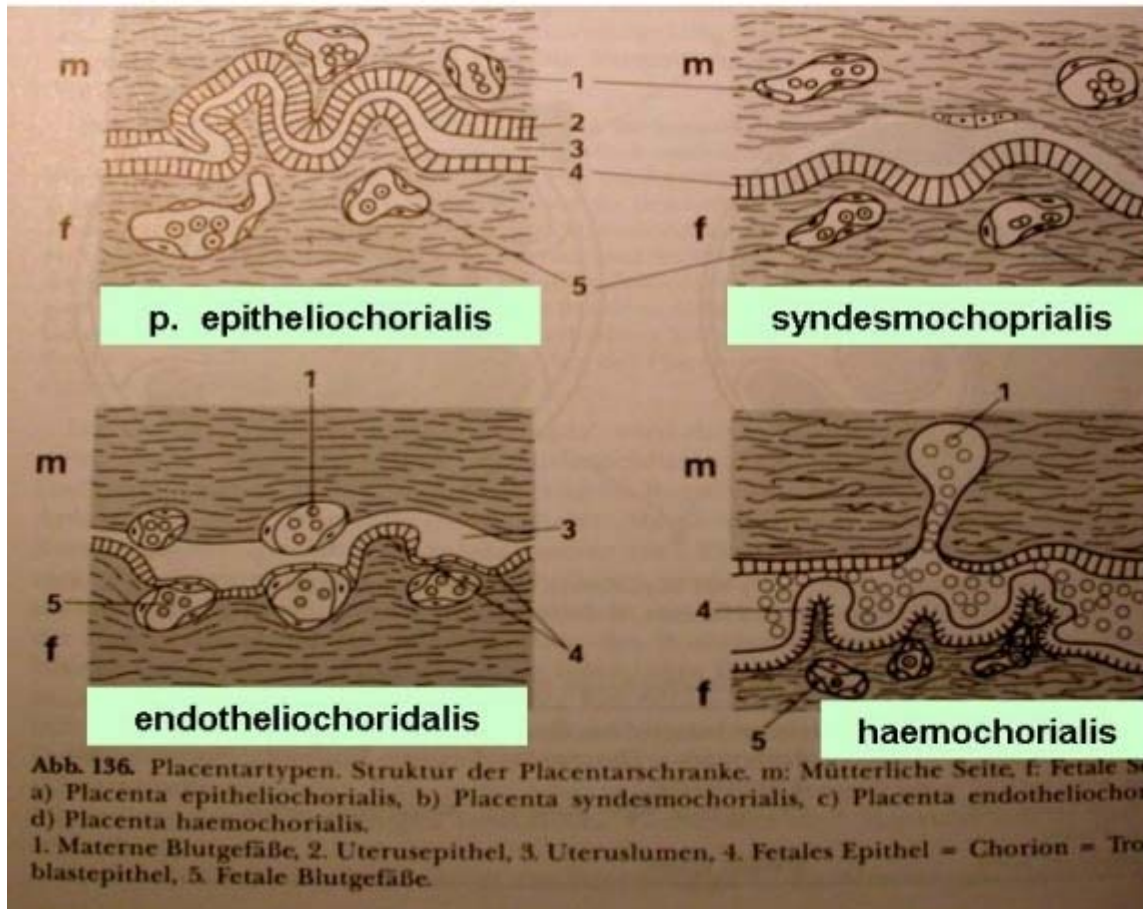
**Zásadní taxonomické  
kritérium 60. let**

**Abb. 204.** Gehirne basaler Eutheria in Dorsalanblick.  
a) *Toposia 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<sup>2)</sup> pyrenaicus</i> . . . . .	240	<i>Tarsius syrichta</i> . . . . .	503
<i>Desmana moschata</i> . . . . .	200		

# Placentace jako taxonomický znak



p. diffusa



p. multiplex = cotyledonaria



p. zonaria



p. discoidalis



**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

Syndesmochorialní: ART part, EDEpart (Brad.)

Endotheliochorialní: CAR, CHI

Haemochorialní: INS, PŘI, LAG, ROD



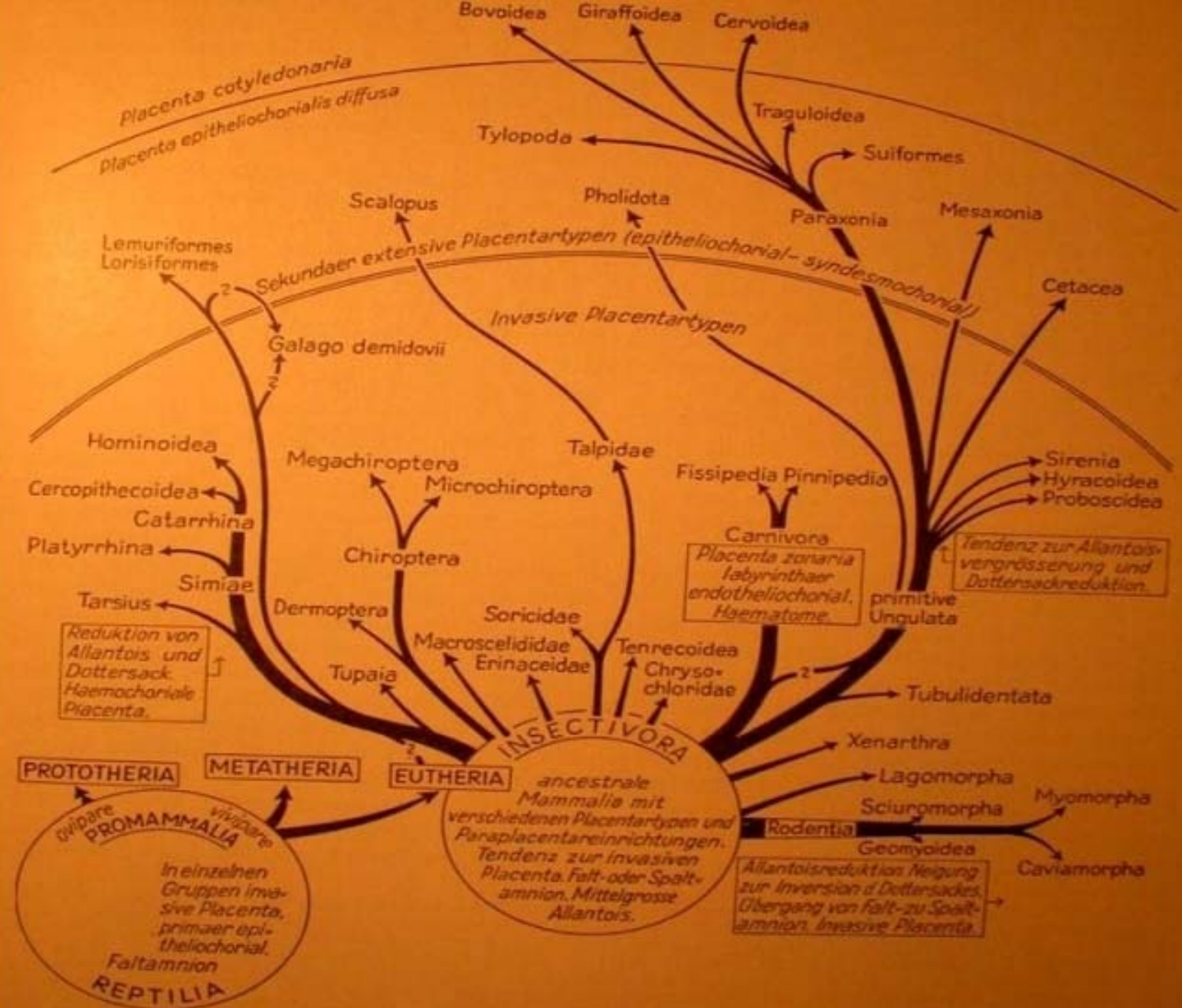


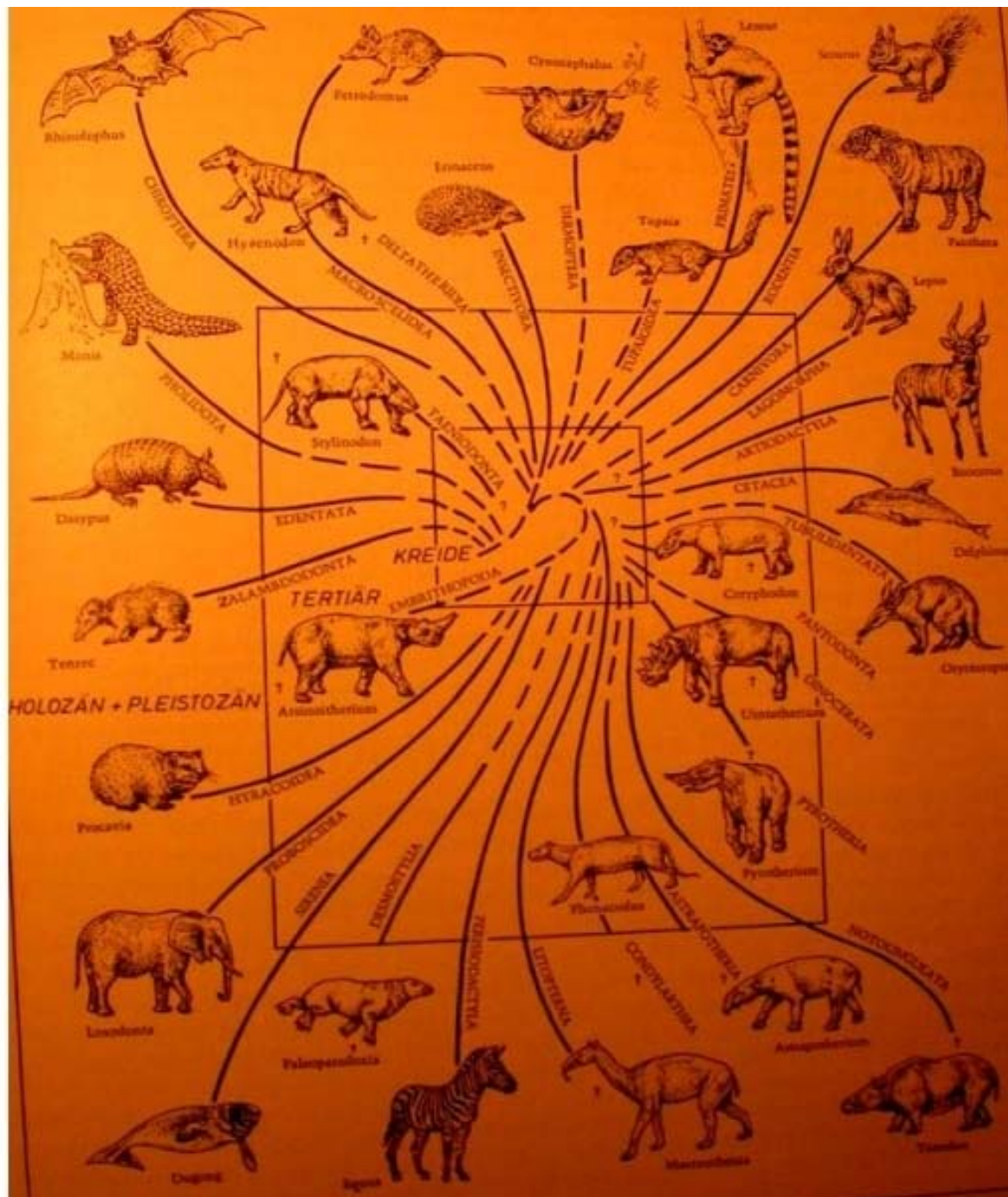
Abb. 14. Embryologie und Entwicklungsgeschichte und Phylogenie. Dendrogramm der evolutiven Beziehungen der Eihäute und der Placenta nach STARCK. Beachte besonders Stellung der Cetacea, Tubulidentata und die Vielfalt der Placentartypen bei den „Insektenfressern“. — Nach STARCK 1959

## Výsledky: posun 60-70 let:

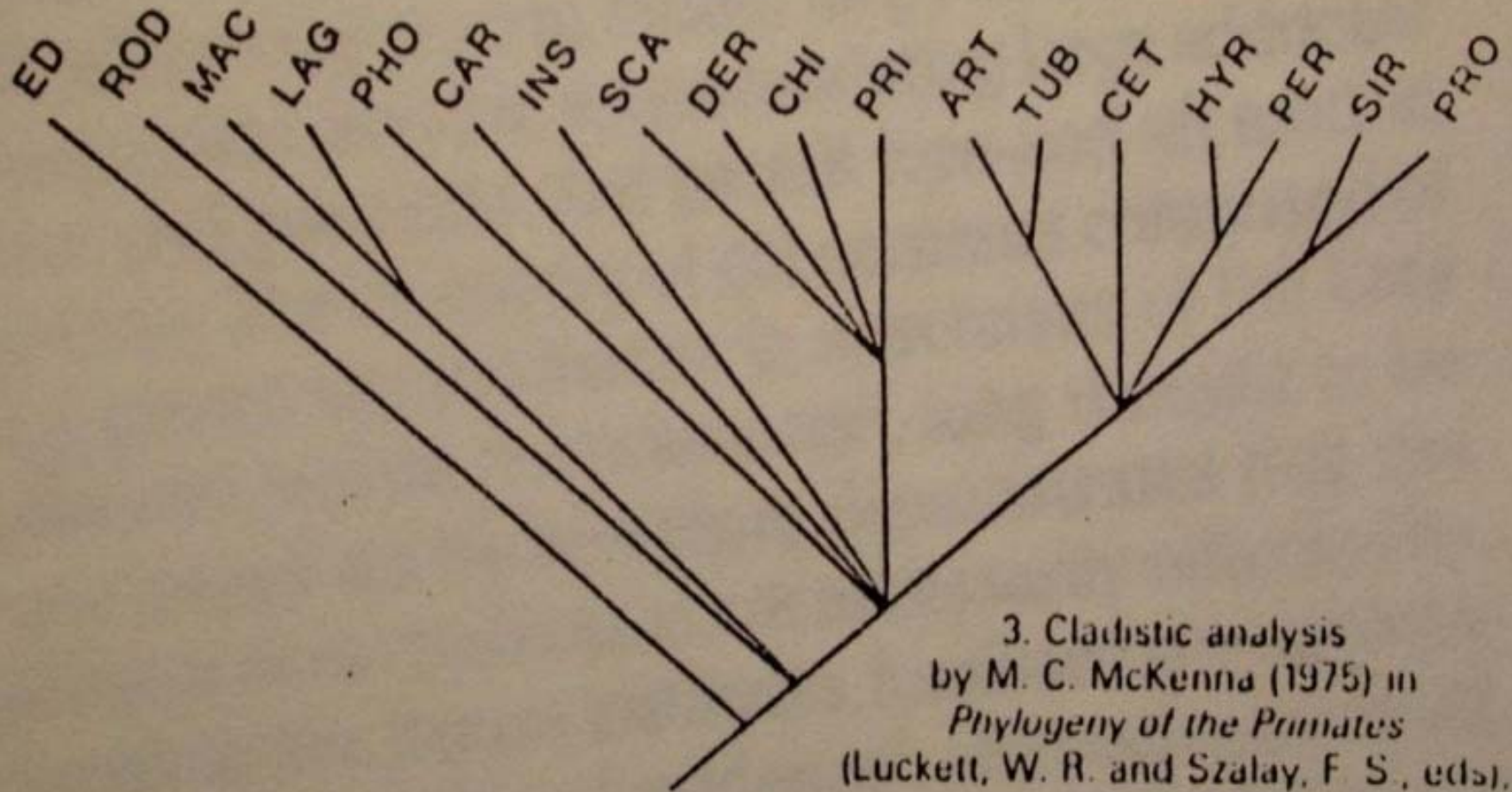
- **Specifické postavení MAC,**
- **LAG konvergence k ROD, *ne* Glires**
- **TUB jako Condylarthra**
- **Konec 60. let: Rozsáhlá kritika Simpsonovy koncepce**



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



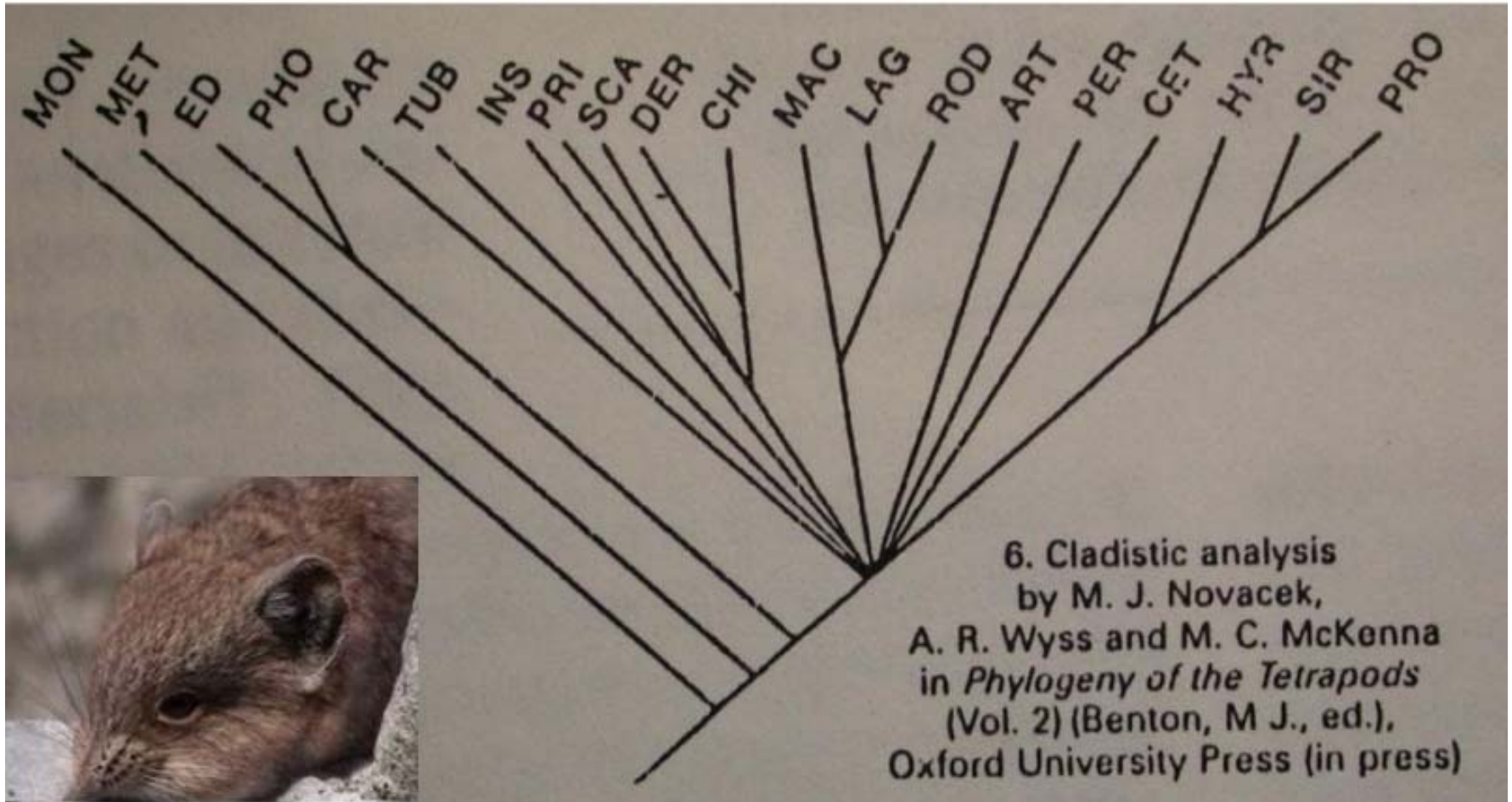
## Aplikace kladistické metody: formalisace klasických znaků, zejm. dentice a stavba lebky



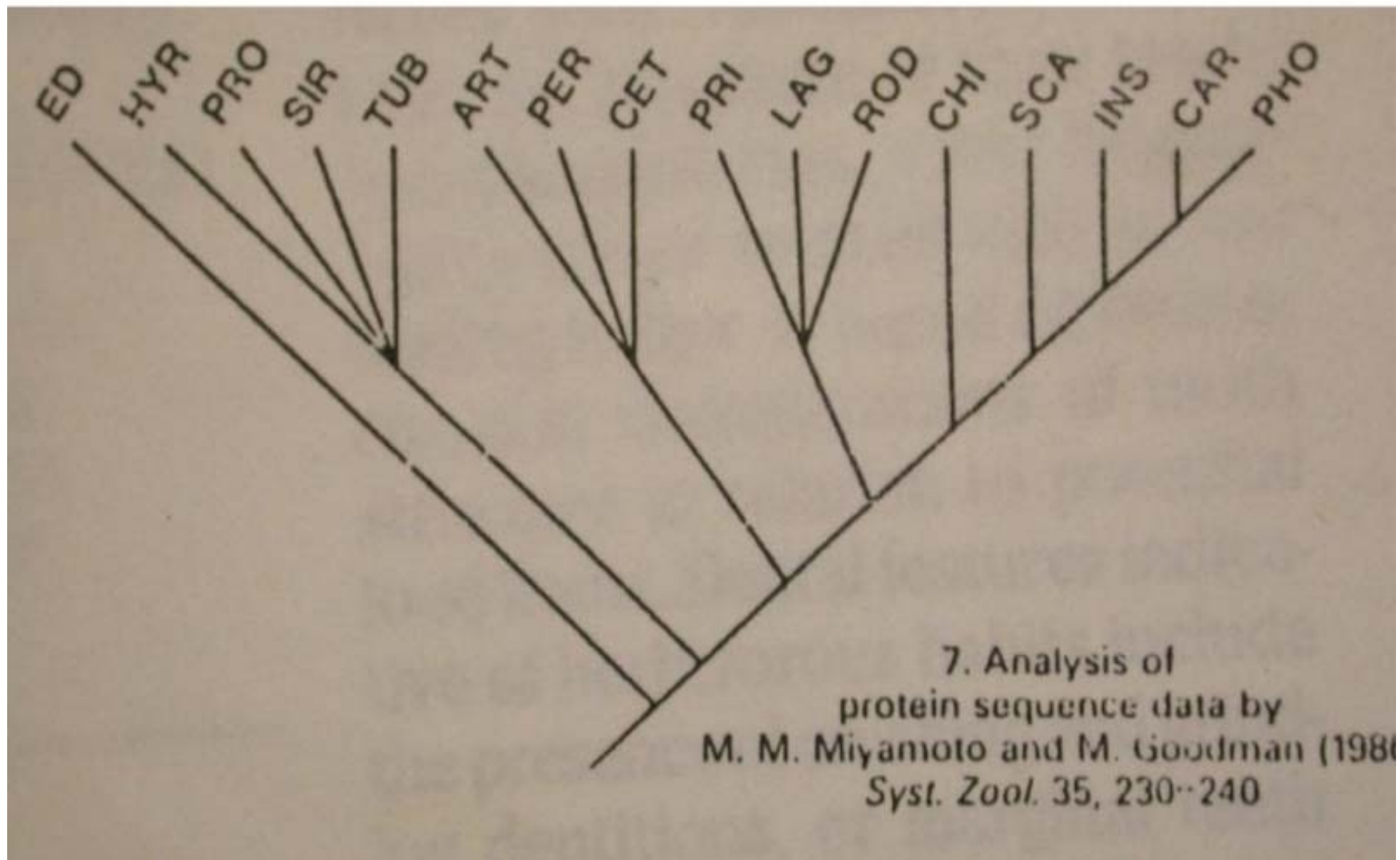
3. Cladistic analysis  
by M. C. McKenna (1975) in  
*Phylogeny of the Primates*  
(Lockett, W. R. and Szalay, F. S., eds),  
pp. 21-46, Plenum



**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)

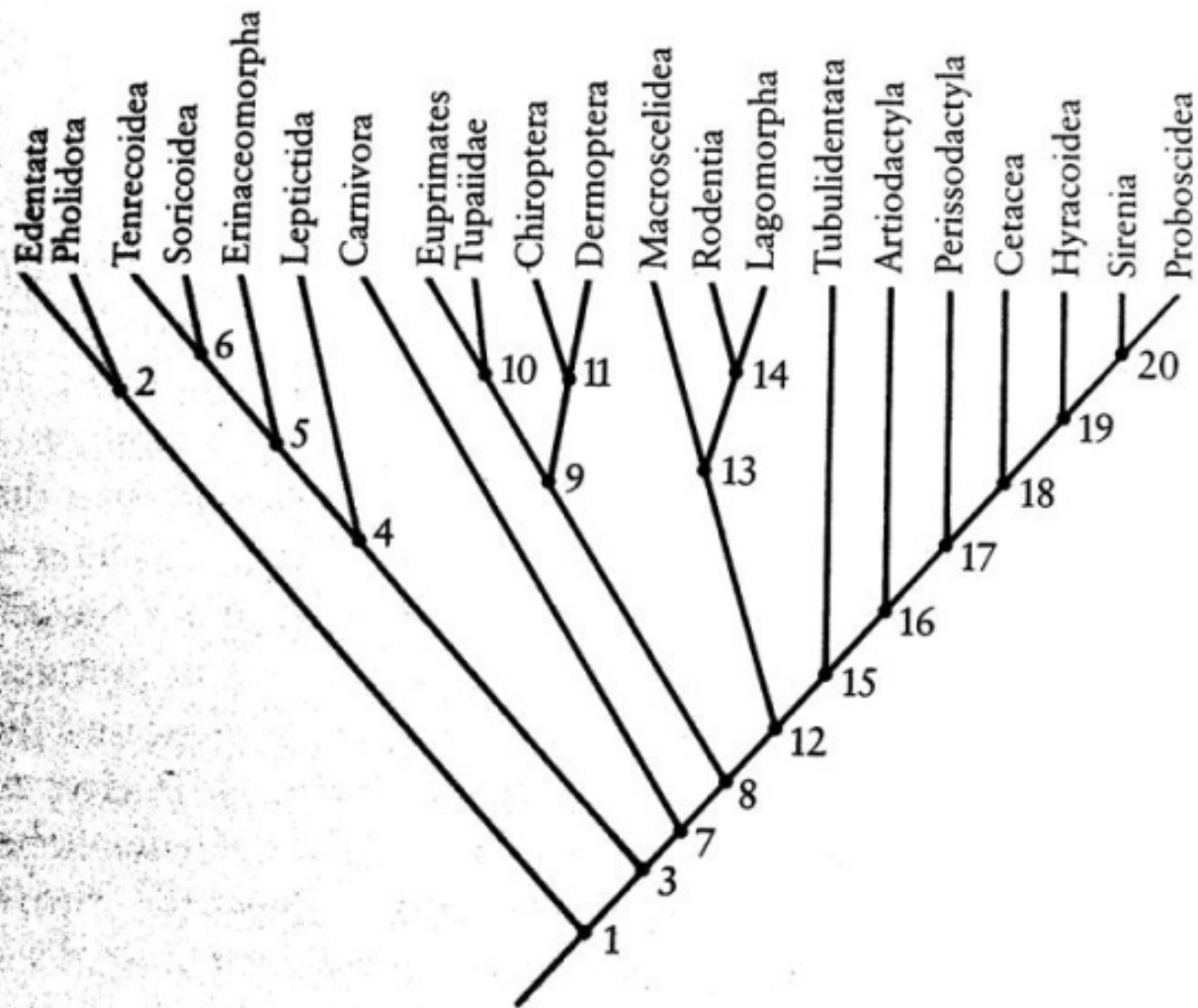


Abb. 20.10 Kladogramm der heute existierenden Eutheria (zusätzlich fossile Leptictidae). Auf der Basis von 104 Merkmalen mit Hilfe des Computers errechnet (aus Novacek 1986).

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)

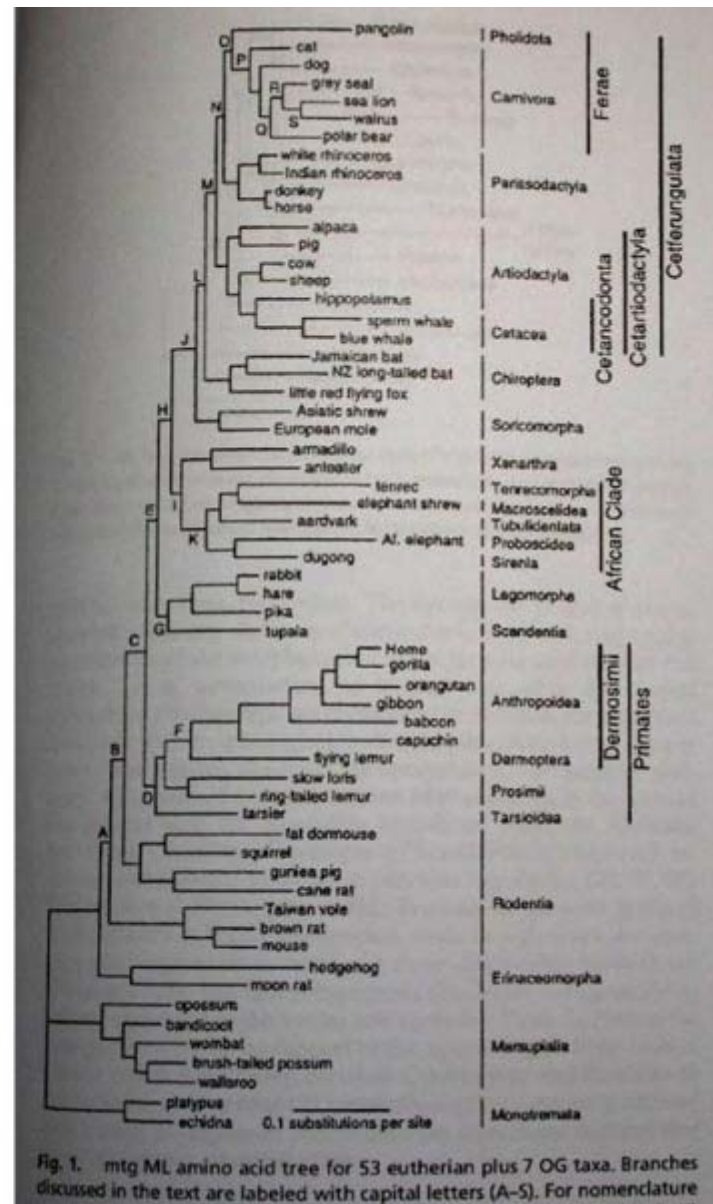
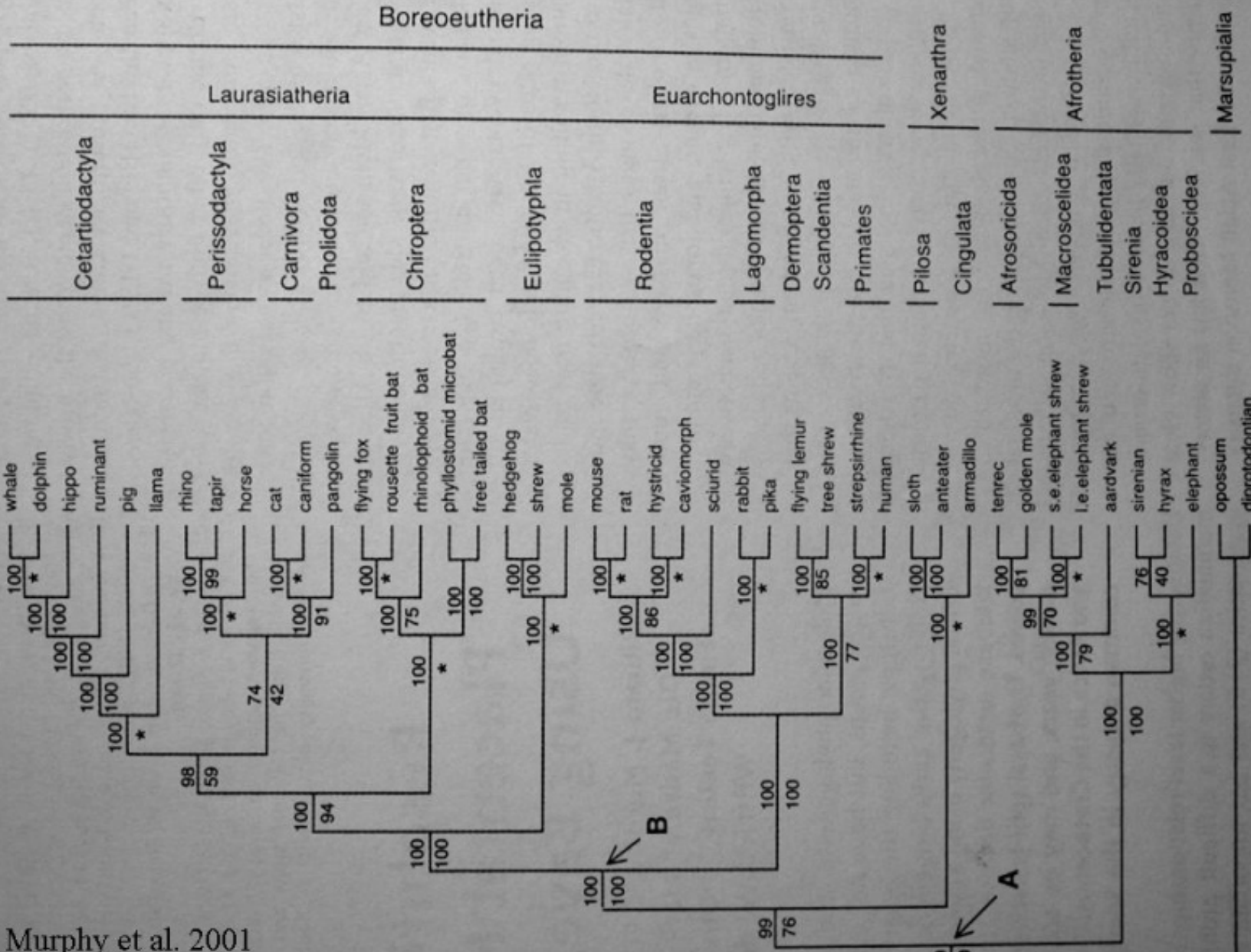


Fig. 1. mtg ML amino acid tree for 53 eutherian plus 7 OG taxa. Branches discussed in the text are labeled with capital letters (A-S). For nomenclature

## Pro nás důležité:

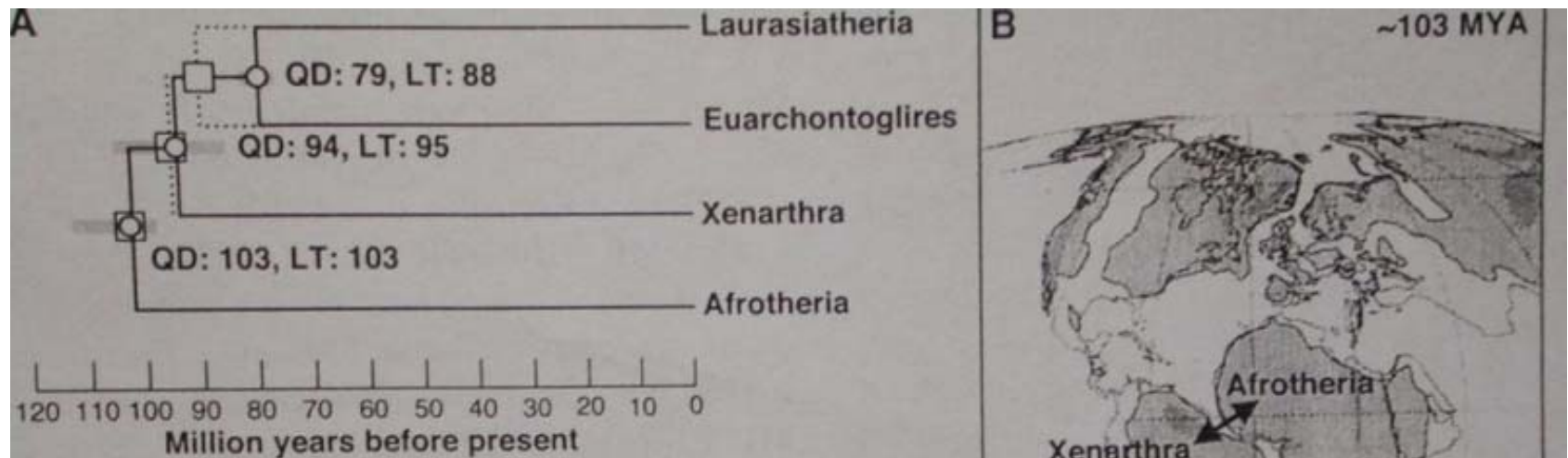
- Aplikace nových markerů, rozšiřování technik fylogenetické analýsy atd. v posledních 3 letech v zásadě potvrzují obraz stabilisovaný na počátku tohoto milénia:

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 časné  
divergence Eutheria

14 DECEMBER 2001 VOL 294 SCIENCE www.scie

## vymřelé druhohorní linie - Eutheria

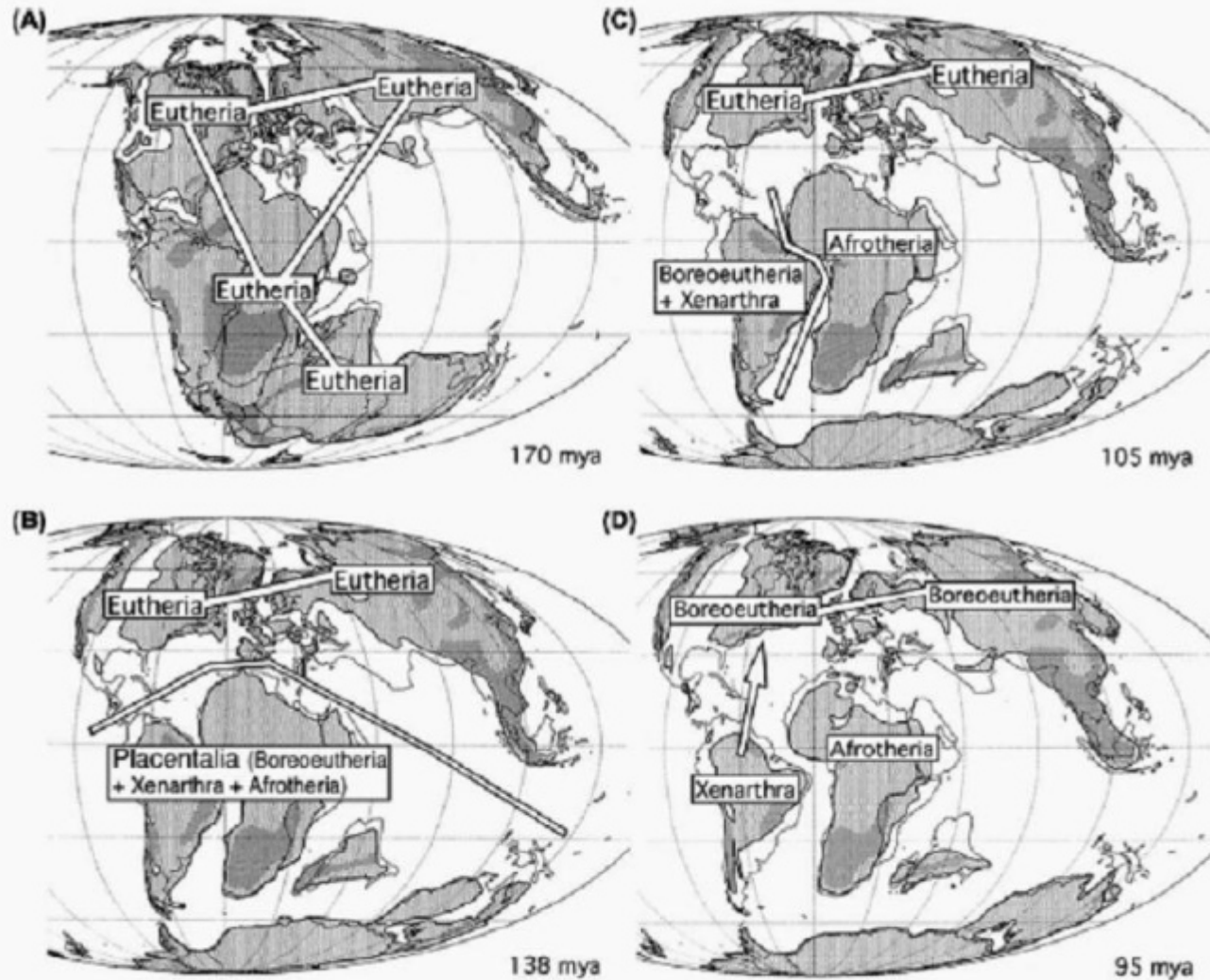


Fig. 3. Gondwanan biogeographic hypothesis for the origin of Eutheria and Placentalia following Murphy et al. (2003). See text for explanation. Maps modified after Smith et al. (1994).

Gondwana hypothesis – divergence Eutheria (Placentalia)



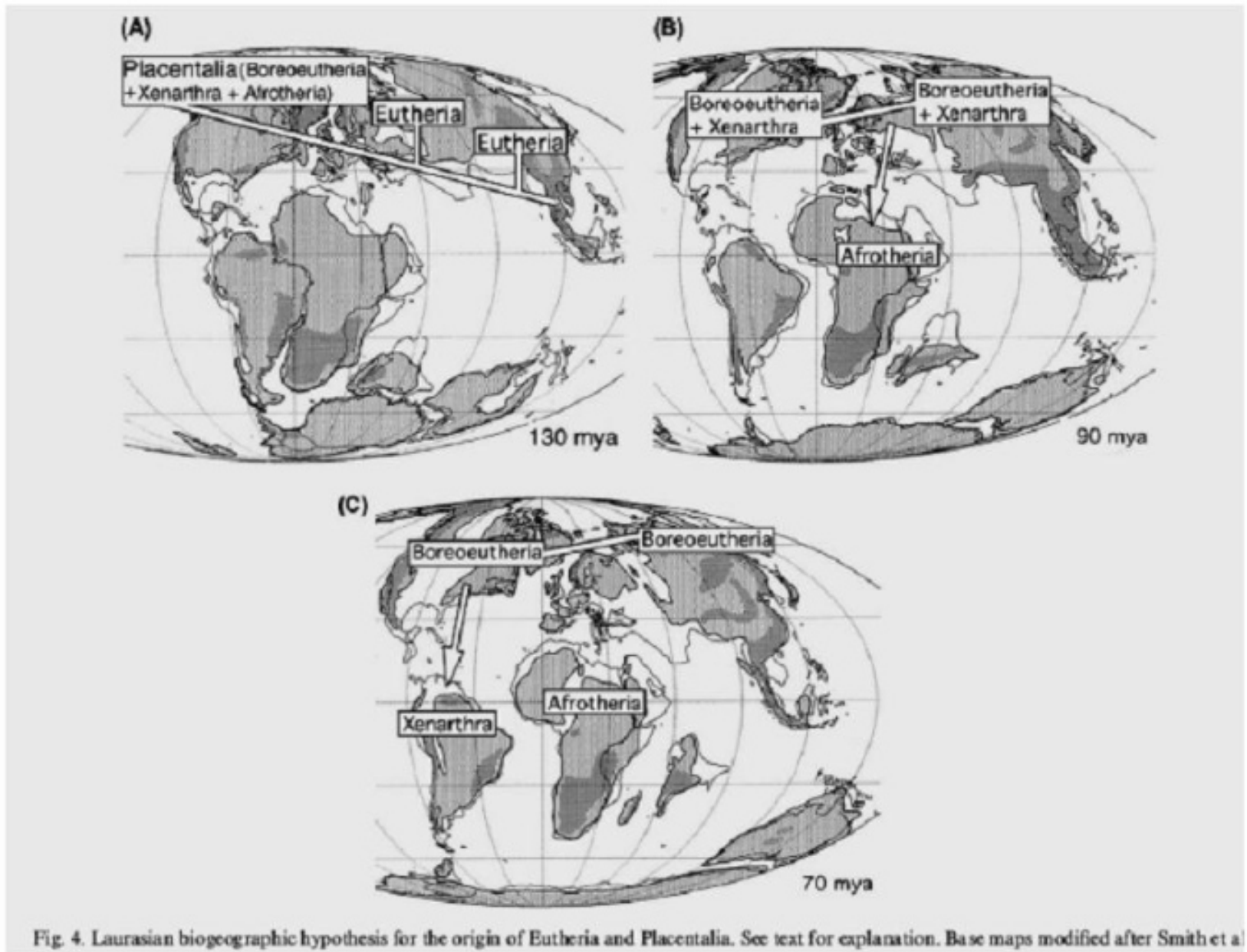
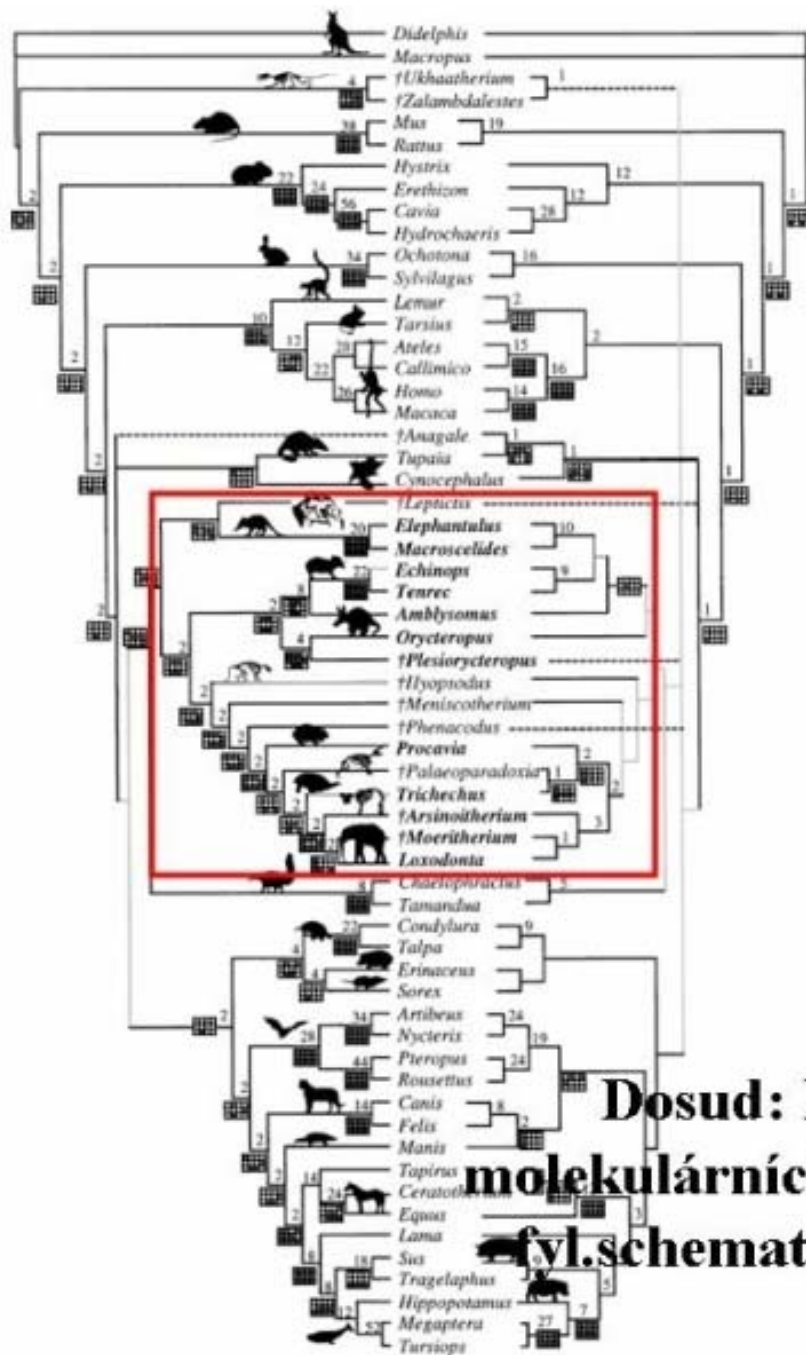


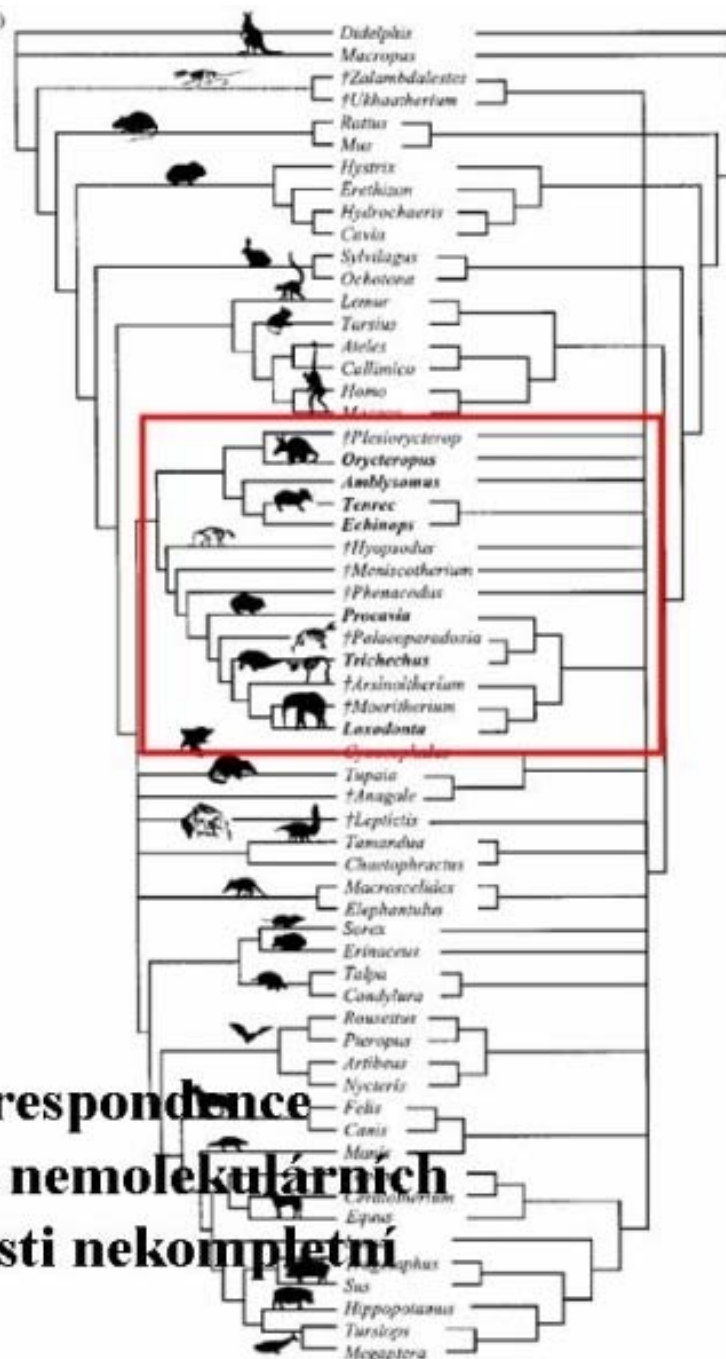
Fig. 4. Laurasian biogeographic hypothesis for the origin of Eutheria and Placentalia. See text for explanation. Base maps modified after Smith et al.

Laurasia hypothesis – divergence Eutheria (Placentalia)

(A)



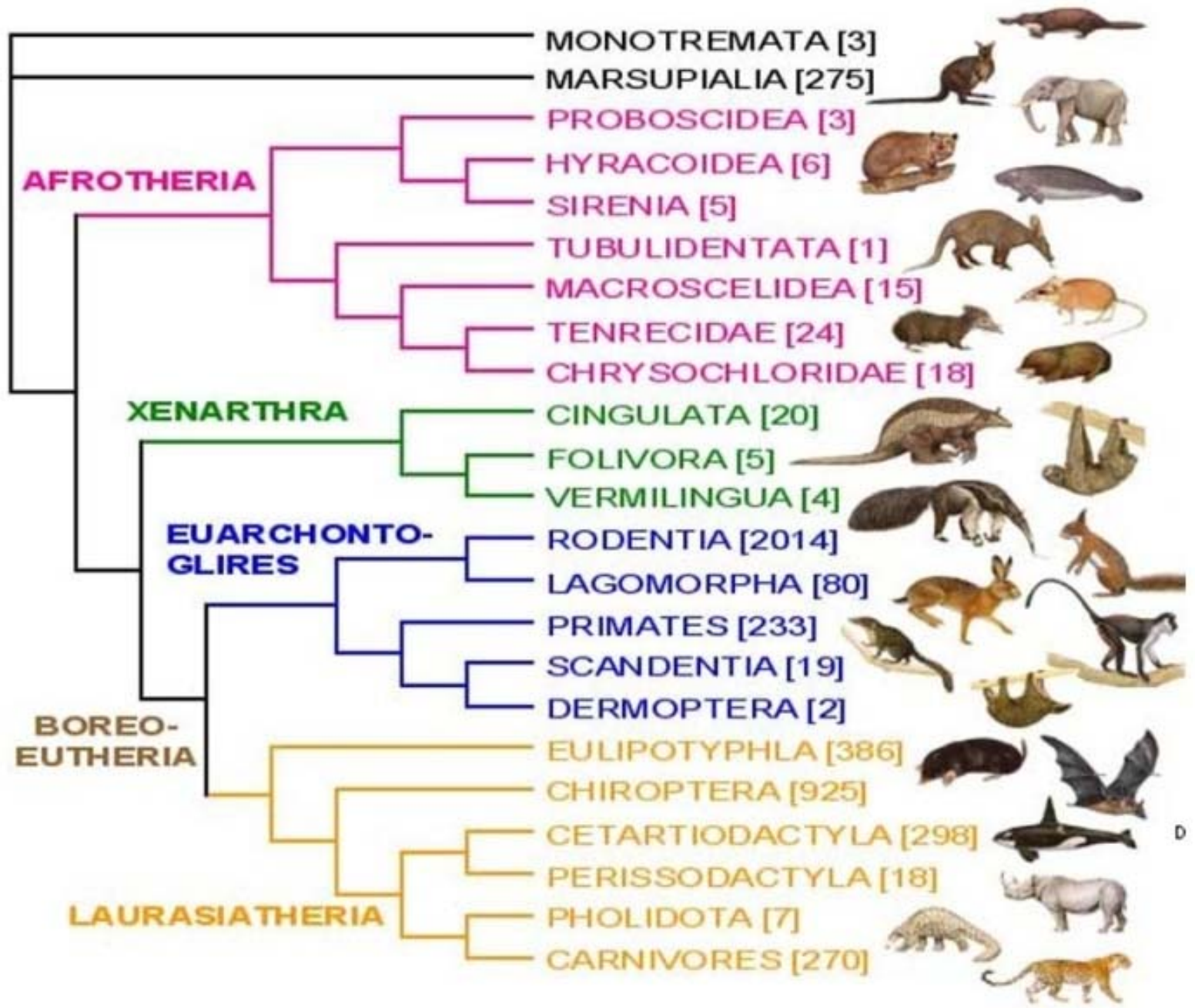
(B)



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

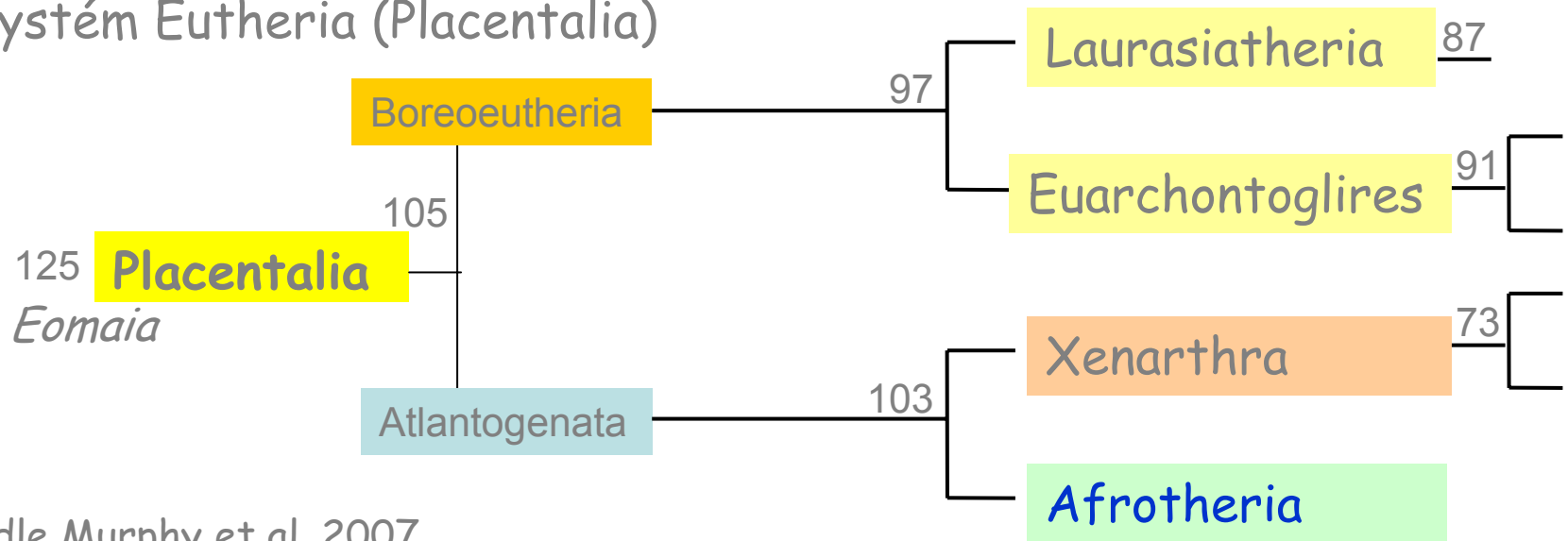


- Od 2000: mnohačetná robustní podpora mol.modelu
  - Řada různých markerů včetně kompl. mt genomu všech řádů a RGM (rare genomic mutations) – velké multilokusové delece, inverse apod.
- Podpora mol.modelu velmi robustní



D

# System Eutheria (Placentalia)



Podle Murphy et al. 2007