



**PONTIFÍCIA UNIVERSIDADE CATÓLICA DE GOIÁS**  
**ESCOLA DE CIÊNCIAS AGRARIAS E BIOLÓGICAS**  
**CURSO DE CIÊNCIAS BIOLÓGICAS (BACHARELADO)**

**Verônica Amendola Jung**

**OS METATHERIA DA AMÉRICA DO SUL:**  
**UMA ANÁLISE ESPAÇO-TEMPORAL**

**Goiânia, 2021**

**Verônica Amendola Jung**

**OS METATHERIA DA AMÉRICA DO SUL:**  
**UMA ANÁLISE ESPAÇO-TEMPORAL**

Monografia apresentada à Escola de Ciências Agrárias e Biológicas da Pontifícia Universidade Católica de Goiás como requisito parcial para obtenção do grau de Bacharel em Ciências Biológicas.  
Orientador: Dr. Matheus Godoy Pires  
Coorientadora: Dra. Maira Barberi

**Goiânia, 2021**

**PONTIFÍCIA UNIVERSIDADE CATÓLICA DE GOIÁS**  
**ESCOLA DE CIÊNCIAS AGRÁRIAS E BIOLÓGICAS**  
**CURSO DE CIÊNCIAS BIOLÓGICAS**

**BANCA EXAMINADORA DA MONOGRAFIA**

**Aluna: Verônica Amendola Jung**

**Orientador: Dr. Matheus Godoy Pires**

**Coorientadora: Dra. Maira Barberi**

**Membros:**

**1. Dr. Matheus Godoy Pires**

**2. Dr. Wilian Vaz Silva**

**3. Dr. Darlan Tavares Feitosa**

**Junho de 2021**

Dedico este trabalho à minha mãe Teresa Cristina Amendola Jung, ao meu pai André Jung, ao meu professor orientador Dr. Matheus Godoy Pires e à minha coorientadora Dra. Maira Barberi.

## **AGRADECIMENTOS**

Gostaria de agradecer primeiramente à minha mãe (Teresa Cristina Amendola Jung), meu pai (André Jung) e minha tia (Carmela Amendola) pelo apoio incondicional e por tornar possível o meu sonho de cursar Ciências Biológicas e seguir carreira na ciência.

Agradeço especialmente ao meu professor orientador, Dr. Matheus Godoy Pires, e minha coorientadora, Dra. Maira Barberi, pelas orientações, conselhos, incentivo e apoio durante a elaboração deste trabalho, e também em toda a minha graduação.

Aos meus professores, que contribuíram imensamente para minha formação acadêmica durante a graduação, em especial: Dr. Darlan Tavares Feitosa, Dr. Wilian Vaz-Silva, Dr. Luiz Augusto da Costa Porto, Dr. Francisco Leonardo Tejerina-Garro, Ms. Ana Maria Curado.

Aos meus amigos Pedro Gabriel Almeida Teixeira, Thales Salles Cavalcante, Wedder Ferreira, Danielle Daise, Lídia Jabur, Aline Ferreira.

Por fim, agradeço à Pontifícia Universidade Católica de Goiás, ao Centro de Estudos e Pesquisas Biológicas (CEPB) pela oportunidade de estágio no laboratório de Mastozoologia.

## RESUMO

Metatheria é um clado de mamíferos térios (Mammalia:Theria) representado por aproximadamente 334 espécies viventes, todos esses marsupiais distribuídos em 7 ordens: Paucituberculata, Didelphimorphia, Microbiotheria, Dasyuromorphia, Peramelemorphia, Notoryctemorphia e Diprotodontia. Estão distribuídos nas Américas, Nova Guiné e Austrália. Na América do Sul, ocorrem as ordens Paucituberculata, Didelphimorphia e Microbiotheria, sendo essa última pertencente à linhagem Australidelphia. A metodologia consistiu em uma revisão bibliográfica narrativa dos trabalhos científicos relacionados à Paleobiogeografia, Paleontologia e Evolução de Metatheria na América do Sul, a fim de sintetizar o conhecimento na literatura acerca do tema e expor os principais desafios futuros para a Paleontologia de Metatheria. Metatheria provavelmente se originou na Ásia, há pelo menos 160 milhões de anos, e durante o Cretáceo se dispersou para América do Norte e Europa, onde se diversificou em novas linhagens. Posteriormente, essas linhagens se dispersaram para a América do Sul, provavelmente ainda no final do Cretáceo, onde originaram novas linhagens, inclusive a dos marsupiais australianos viventes. O registro fóssil de Metatheria na América do Sul compreende as seguintes linhagens: Sparassodonta, Polydolopimorphia, Paucituberculata, Microbiotheria, Didelphimorphia e Marsupialiformes basais, com ampla diversidade de formas e nichos ocupados. Além do viés de coleta dos fósseis, há uma discrepância no registro de Metatheria na América do Sul, sendo a maior parte dos fósseis encontrada em sítios paleontológicos localizados na região Austral (Patagônia), enquanto que a região Neotropical apresenta poucos registros em contrapartida. Devido ao registro fóssil escasso e incompleto no continente, as linhagens apresentam problemas taxonômicos e filogenéticos, sendo seu local de origem e evolução bastante controverso.

Palavras-chave: Metatheria. Paleobiogeografia. Paleontologia. América do Sul.

## **ABSTRACT**

Metatheria is a clade of therian mammals (Mammalia:Theria) represented by approximately 334 living species, all marsupials distributed in 7 orders: Paucituberculata, Didelphimorphia, Microbitheria, Dasyuromorphia, Peramelemorphia, Notoryctemorphia and Diprotodontia. They are distributed in the Americas, New Guinea and Australia. In South America, the orders Paucituberculata, Didelphimorphia and Microbiotheria occur, the latter belonging to the Australidelphia lineage. The methodology consists of a bibliographical review of the main scientific works related to Paleobiogeography, Paleontology and Evolution of Metatheria in South America, in order to synthesize the knowledge in the literature on the subject and expose the main future challenges for the Paleontology of Metatheria. Metatheria probably originated in Asia, at least 160 million years ago, and during the Cretaceous it dispersed to North America and Europe, where it diversified into new lineages. These lineages later dispersed to South America, probably in the late Cretaceous, where they gave rise to new lineages, including that of the living Australian marsupials. The fossil record of Metatheria in South America comprises the following lineages: Sparassodonta, Polydolopimorphia, Paucituberculata, Microbiotheria, Didelphimorphia and basal Marsupialiformes, with a wide diversity of forms and occupied niches. In addition to the fossil collection bias, there is a discrepancy in the record of Metatheria in South America, with most fossils found in paleontological sites located in the Austral region (Patagonia), while the Neotropical region has few records in contrast. Due to the scarce and incomplete fossil record on the continent, the strains present taxonomic and phylogenetic problems, and their place of origin and evolution is quite controversial.

Keywords: Metatheria. Paleobiogeography. South America. Paleontology.

## LISTA DE FIGURAS E TABELAS

|   |    |
|---|----|
| <b>Figura 1.</b> Homologia entre os dentes pós-caninos de indivíduos adultos de Theria, Metatheria e Eutheria basais .....  | 7  |
| <b>Figura 2.</b> Filogenia de Marsupialia .....   | 8  |
| <b>Figura 3.</b> Mapa biogeográfico da América do Sul e Central, mostrando os limites da região Andina (Reino Austral) e a região Neotropical (Reino Holotropical) .....    | 10 |
| <b>Figura 4.</b> Reconstrução da região Caribenha em atividade no Campaniano .....  | 12 |
| <b>Figura 5.</b> Reconstrução da região Caribenha e Cordilheira de Aves no Maastrichtiano .....   | 13 |
| <b>Figura 6.</b> Dentição superior esquerda de <i>Sinodelphys szalayi</i> .....   | 20 |
| <b>Figura 7.</b> Vista labial e oclusiva do molar direito inferior isolado pertencente à <i>Cocatherium lefipanum</i> . .....   | 23 |
| <b>Figura 8.</b> Filogenia de Stagodontidae calibrada no tempo geológico .....  | 24 |
| <b>Figura 9.</b> Consenso estrito das duas filogenias mais parcimoniosas resultantes da análise com 286 caracteres osteológicos e 25 taxa de Metatheria .....               | 25 |
| <b>Figura 10.</b> Topologia da análise filogenética por parcimônia mostrando a relação de Pucadelphyda (Sparassodonta + Pucadelphyidae) com outras taxa de Metatheria ..... | 27 |
| <b>Figura 11.</b> Ilustração de crânio de <i>Arctodicts sinclairi</i> (Sparassodonta, Borhyaenidae) em vista lateral direita .....  | 28 |
| <b>Figura 12.</b> Ilustração de crânio de <i>Thylacosmilus atrox</i> (Sparassodonta, Thylacosmilidae) em vista lateral direita .....  | 29 |
| <b>Figura 13.</b> Reconstrução de <i>Allqokirus australis</i> , um Sparassodonta basal .....  | 30 |
| <b>Figura 14.</b> <i>Rhyncholestes raphanurus</i> (Paucituberculata, Caenolestidae) .....   | 32 |
| <b>Figura 15.</b> Representantes da família Didelphidae (Didelphimorphia) .....   | 34 |
| <b>Figura 16.</b> Filogenia de Didelphidae baseada na análise Bayesiana .....   | 35 |
| <b>Figura 17.</b> <i>Dromiciops gliroides</i> (Microbiotheria, Microbiotheriidae) .....   | 38 |

## SUMÁRIO

|   |    |
|---|----|
| <b>1. INTRODUÇÃO</b> .....  | 1  |
| <b>2. OBJETIVOS</b> .....   | 3  |
| <b>2.1. Objetivo geral</b> .....  | 3  |
| <b>2.2. Objetivos específicos</b> .....                                 | 3  |
| <b>3. METODOLOGIA</b> .....   | 4  |
| <b>4. DESENVOLVIMENTO</b> .....   | 5  |
| <b>4.1. Biogeografia de Metatheria</b> .....                            | 9  |
| 4.1.1. Sítio Tiupampa, Bolívia .....                                    | 14 |
| 4.1.2. Fases da evolução dos mamíferos sul americanos .....             | 15 |
| 4.1.2.1. Fase Gondwanica inicial .....                                  | 15 |
| 4.1.2.2. Fase Gondwanica tardia .....                                   | 16 |
| 4.1.2.3. Fase Sul Americana inicial .....                               | 16 |
| 4.1.2.4. Fase Sul Americana tardia .....                                | 16 |
| 4.1.2.5. Fase Interamericana .....                                      | 17 |
| 4.1.2.6. Fase Hipoamericana .....                                       | 18 |
| 4.1.3. <u>Dispersão América do Sul – Austrália dos Metatheria</u> ..... | 18 |
| <b>4.2. Registro fóssil</b> .....                                       | 19 |
| <b>4.3. Linhagens de Metatheria</b> .....                               | 23 |
| 4.3.1. <u>Stagodontidae</u> .....                                       | 23 |
| 4.3.2. <u>Herpotheriidae</u> .....                                      | 24 |
| 4.3.3. <u>Peradectidae</u> .....  | 26 |
| 4.3.4. <u>Pucadelphyda</u> .....  | 26 |
| 4.3.4.1. <u>Pucadelphyidae</u> .....                                    | 27 |
| 4.3.4.2. <u>Sparassodonta</u> .....                                     | 27 |
| 4.3.5. <u>Paucituberculata</u> .....                                    | 31 |
| 4.3.6. <u>Didelphimorphia</u> .....                                     | 33 |
| 4.3.7. <u>Polydolopimorphia</u> .....                                   | 36 |
| 4.3.8. <u>Microbiotheria</u> .....                                      | 37 |
| <b>5. CONSIDERAÇÕES FINAIS</b> .....                                    | 39 |
| <b>6. REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS</b> .....                              | 40 |

# 1. INTRODUÇÃO

Os mamíferos compreendem um grupo de vertebrados amniotas originários do Triássico Superior a partir de ancestrais Synapsida não-mamalianos (Synapsida: Cynodontia) (CARVALHO, 2011) e estão representados por diversas linhagens no registro fóssil, sendo algumas com descendentes atuais. As principais características diagnósticas do clado Mammalia são a presença de pêlos revestindo o corpo ao menos durante uma fase da vida, glândulas tegumentares – especialmente as mamárias, presença de diafragma, ausência de costelas nas vértebras lombares, mandíbula composta apenas pelo osso dentário, articulação da mandíbula com o crânio formada pelos ossos dentário-esquamosal, heterodontia (exceto em alguns grupos), com dentes morfológicamente distintos em incisivos, caninos, pré-molares e molares (KIELAN-JAWOROWSKA *et al.*, 2004; KEMP, 2005; DOS REIS *et al.* 2006; ROSE, 2006; CARVALHO, 2011; VAUGHAN *et al.*, 2015).

Tendo em consideração que a maioria dos mamíferos do Mesozóico são extremamente pequenos, dificilmente são encontrados fósseis com esqueleto pós-craniano, sendo alguns táxons representados somente por fragmentos de mandíbula/crânio e dentes. Somado a este fator, as principais características que definem um mamífero (como pêlos e glândulas) não fossilizam, o que dificulta a classificação de táxons exclusivamente fósseis como pertencentes ou não ao clado Mammalia (ROSE, 2006). Atentos a este problema, alguns autores (McKenna & Bell, 1997), propuseram uma classificação baseada em “crown-groups”, mais exclusiva, sendo crown-Mammalia definido pelas espécies viventes (Eutheria, Marsupialia e Monotremata), seu ancestral comum mais recente e todos os seus descendentes (fósseis ou atuais) sob a argumentação que não é possível definir um mamífero verdadeiro apenas com características encontradas nos fósseis. Tal classificação, entretanto, considera *incertae sedis* grupos como Monotremata e Multituberculata na classificação filogenética (KIELAN-JAWOROWSKA *et al.*, 2004). Apesar da falta de consenso entre os autores, a classificação tradicional baseada em caracteres morfológicos é ainda a mais aceita e usada (KIELAN-JAWOROWSKA *et al.*, 2004; KEMP, 2005; CARVALHO, 2011).

O critério utilizado pelos paleomastozoólogos para definir se um fóssil pertence a um mamífero é a articulação entre a mandíbula e o crânio, sendo considerados mamíferos verdadeiros aqueles que possuem articulação dentário-esquamosal e não mais articular-quadrado como em táxons não-mamalianos (HOPSON, 1994; LUO *et al.*, 2002; KIELAN-JAWOROWSKA *et al.*, 2004; CARVALHO, 2011).

Em se tratando de registros fósseis de mamíferos, no Triássico Superior destacam-se os territórios hoje conhecidos como Europa, Índia e América do Norte, sendo Morganucodon (Kühne, 1949) (Morganucodonta), o mamífero mais antigo encontrado (CARVALHO, 2011), no País de Gales. Fósseis desse grupo estão distribuídos em toda a região da Laurásia, sendo no Gondwana encontrados somente na África e Índia (KIELAN-JAWOROWSKA *et al.*, 2004). Os Docodonta são amplamente encontrados na Laurásia, tendo um registro no Gondwana, mais precisamente na Argentina (PASCUAL *et al.*, 2002). Os Australosphenida originaram no Gondwana e atualmente são representados apenas pelos monotremados, sendo encontrados fósseis na Austrália e Argentina, p. ex. *Asfaltomylos* do Jurássico, (RAUHUT *et al.*, 2002). Dentre outros grupos mesozóicos Gondwânicos, estão os Dryolestoidea (2 ocorrências na Argentina) (GELFO & PASCUAL, 2001). No Brasil, o fóssil mais antigo de um mamífero é do Cretáceo Superior (Formação Adamantina, Bacia do Paraná) (CARVALHO, 2011).

Atualmente, há aproximadamente 5.000 espécies de mamíferos, distribuídas em todos os continentes (WILSON & REEDER, 2005), e incluídas em 3 grupos: Eutheria, Marsupialia e Monotremata. Apesar da baixa diversidade em relação a outros Amniota, justificada por fatores como endotermia e inabilidade de explorar alguns nichos restritos (VAUGHAN *et al.*, 2000), os mamíferos apresentam uma alta capacidade adaptativa, como evidenciado pelo extenso histórico evolutivo de modificações anatômicas que culminaram em sua irradiação após o evento K-Pg (Cretáceo-Paleógeno), permitindo aos mamíferos ocuparem nichos diversos. Os mamíferos fósseis são bons indicadores paleoambientais e, com base na morfologia dos dentes e do esqueleto pós-craniano, é possível inferir a existência de savanas, campos abertos ou florestas nos períodos em que viveram (CARVALHO, 2011).

## **2. OBJETIVOS**

### **2.1. Objetivo Geral**

O presente trabalho teve como objetivo levantar e sintetizar os dados na literatura referente à paleobiogeografia, história natural e registro fóssil de Metatheria na América do Sul.

### **2.2. Objetivos Específicos**

- Analisar as principais hipóteses paleobiogeográficas de Metatheria na América do Sul com base no registro fóssil;
- Levantar as principais hipóteses filogenéticas para as linhagens de Metatheria na América do Sul.

### **3. METODOLOGIA**

A metodologia do trabalho consistiu em uma revisão narrativa a partir das bases de dados de periódicos WEB OF SCIENCE e SCOPUS utilizando as palavras-chave: “METATHERIA” + “SOUTH AMERICA”.

Dos resultados de busca, foram priorizados artigos relacionados à biogeografia, evolução e registro fóssil de Metatheria publicados em revistas internacionais, nacionais e também livros referentes ao tema. Não houve restrição de trabalhos quanto à data de publicação.

Adicionalmente, foram consultadas as bases de dados “Paleobiology Database” para o registro fóssil de Metatheria no Paleógeno, Neógeno e Quaternário, bem como as referências bibliográficas resultantes desta sondagem.

## 4. DESENVOLVIMENTO

Metatheria é um clado de mamíferos térios (Mammalia:Theria) representado por aproximadamente 334 espécies viventes, sendo portanto o segundo clado mais diverso de mamíferos (WILLIAMSON *et al.*, 2014). Kielan-Jaworowska *et al.* (2004) definem Metatheria como todos os mamíferos mais próximos dos marsupiais viventes do que os placentários (Eutheria). Eutheria e Metatheria são grupos-irmãos e juntos, formam o clado Theria (WILLIAMSON *et al.*, 2014). Theria é um clado de mamíferos tribosfênicos definido pelo ancestral em comum mais antigo de Eutheria e Metatheria e todos os seus descendentes (WILLIAMSON *et al.*, 2014). De acordo com diversas análises moleculares de tempo de divergência (BININDA-EMONDS *et al.*, 2007; MEREDITH *et al.*, 2011; DOS REIS *et al.* (2012, 2014); BI *et al.*, 2018), a origem de Theria ocorreu entre 140 a 215 milhões de anos (Cretáceo Inferior-Triássico Superior), sendo que o fóssil de Theria mais antigo conhecido é *Juramaia sinensis*, um Eutheria do Jurássico Superior da China, datado de 160 milhões de anos (LUO *et al.*, 2011). Portanto, a separação entre Eutheria e Metatheria ocorreu provavelmente entre 170 e 215 Ma.

Com relação a espécies viventes, Metatheria é representado apenas por Marsupialia, com distribuição nas Américas, Austrália e Nova Guiné. No entanto, o registro fóssil de Metatheria evidencia uma ampla distribuição pelo supercontinente Laurásia, principalmente na América do Norte e Ásia durante o Cretáceo. Fósseis de metatérios do Cretáceo Superior são encontrados na Ásia, América do Norte e Europa. Esses fósseis representam tanto metatérios basais (Deltatheroidea) quanto derivados, revelando uma grande diversidade de linhagens no Cretáceo Superior da Laurásia (MARTIN *et al.*, 2005; VULLO *et al.*, 2009; WILLIAMSON *et al.*, 2014).

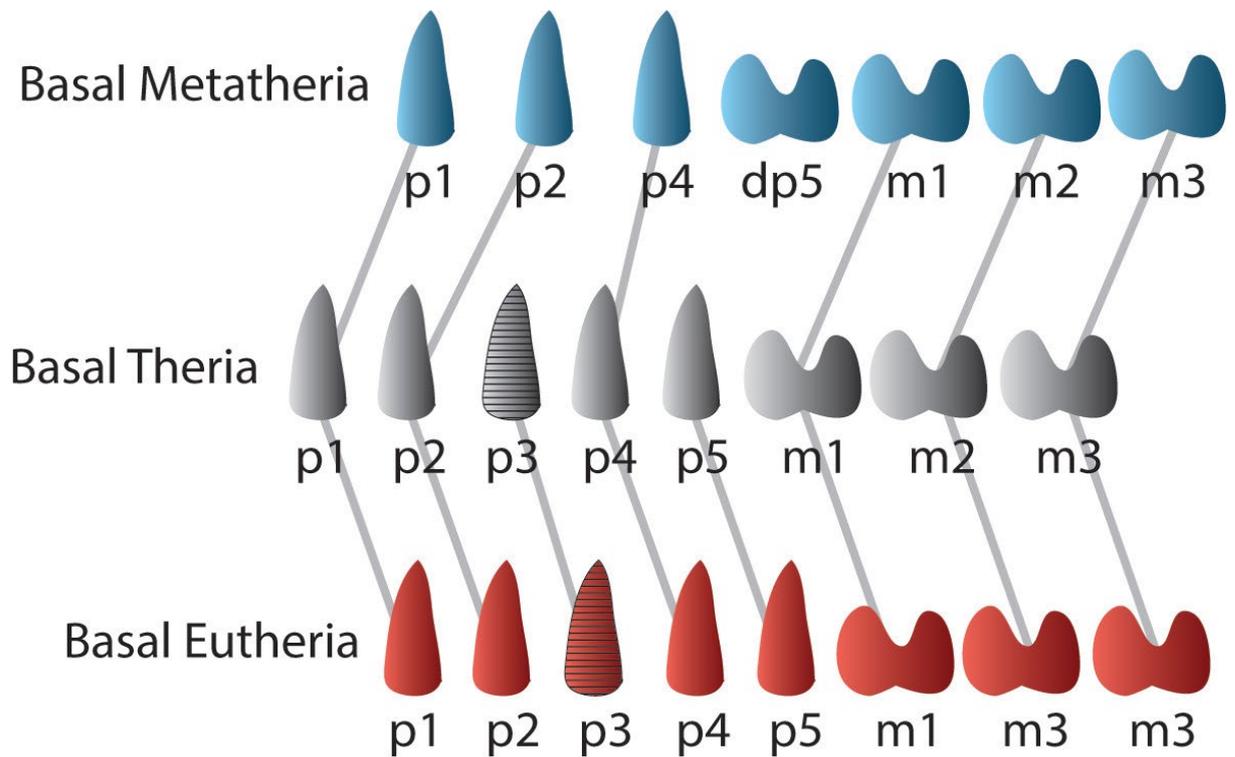
Parte dos caracteres que diferem Metatheria de Eutheria pertencem a tecidos moles e, portanto, não fossilizam. Eutheria e Metatheria diferem principalmente pela forma de reprodução, sendo o período de gestação e desenvolvimento intrauterino bastante curto em marsupiais, comparado aos placentários. Há um conjunto de caracteres relacionados aos dentes, crânio e esqueleto pós-craniano que são utilizados para definir Metatheria (WILLIAMSON *et al.*, 2014).

Os caracteres diagnósticos de Metatheria são: processo angular infletido platiforme do dentário, substituição dentária limitada ao terceiro pré-molar (dp3/dP3) decidual, a presença de um entoconídeo próximo do hipoconulídeo nos molares inferiores, presença de uma cúspide estilar B ao menos no segundo pré-molar superior, presença de uma cúspide estilar D no último

molar superior (LUO *et al.*, 2003). A fórmula dentária de Metatheria consiste em: I/i 5/4, C/c 1/1, P/p 3/3, M/m 4/4, sendo os molares tipicamente tribosfênicos, com uma diferenciação evidente entre a morfologia dos pré-molares e molares (KIELAN-JAWOROWSKA *et al.*, 2004; BI *et al.*, 2015; WILLIAMSON *et al.*, 2014; GOIN *et al.*, 2016). Outras sinapomorfias incluem: ausência de um forâmen para o ramo superior da artéria estapedial, ausência de um canal ascendente relacionado à mesma artéria, a posição lateral-posterior do sinus transverso da fossa subcutânea, a separação do forâmen jugular da abertura inferior do petrosal (ROUGIER *et al.*, 1998).

Sinapomorfias no esqueleto pós-craniano incluem: (1) Mãos: Carpais com hamato hipertrofiado; triquetral largo; escafóide largo. (2) Pés: Tarsais apresentam navicular transversalmente amplo, porém curto antero-posteriormente; face do calcâneo-cubóide orientada obliquamente em relação ao comprimento do calcâneo e apoiado por um grande tubérculo anteroventral. A base do processo peroneal é nivelada à face do cubóide ou anterior a ele; sustentáculo do tálus em forma de triângulo. (3) Fossa supra-espinal mais larga do que a fossa infra-espinal da escápula; região cranial da escápula com perfil sigmóide e terminando anteriormente em uma incisura supra-espinal pronunciada. O epicôndilo lateral do úmero apresenta uma crista supraepicondilar infletida, com perfil sigmóide (LUO *et al.*, 2003).

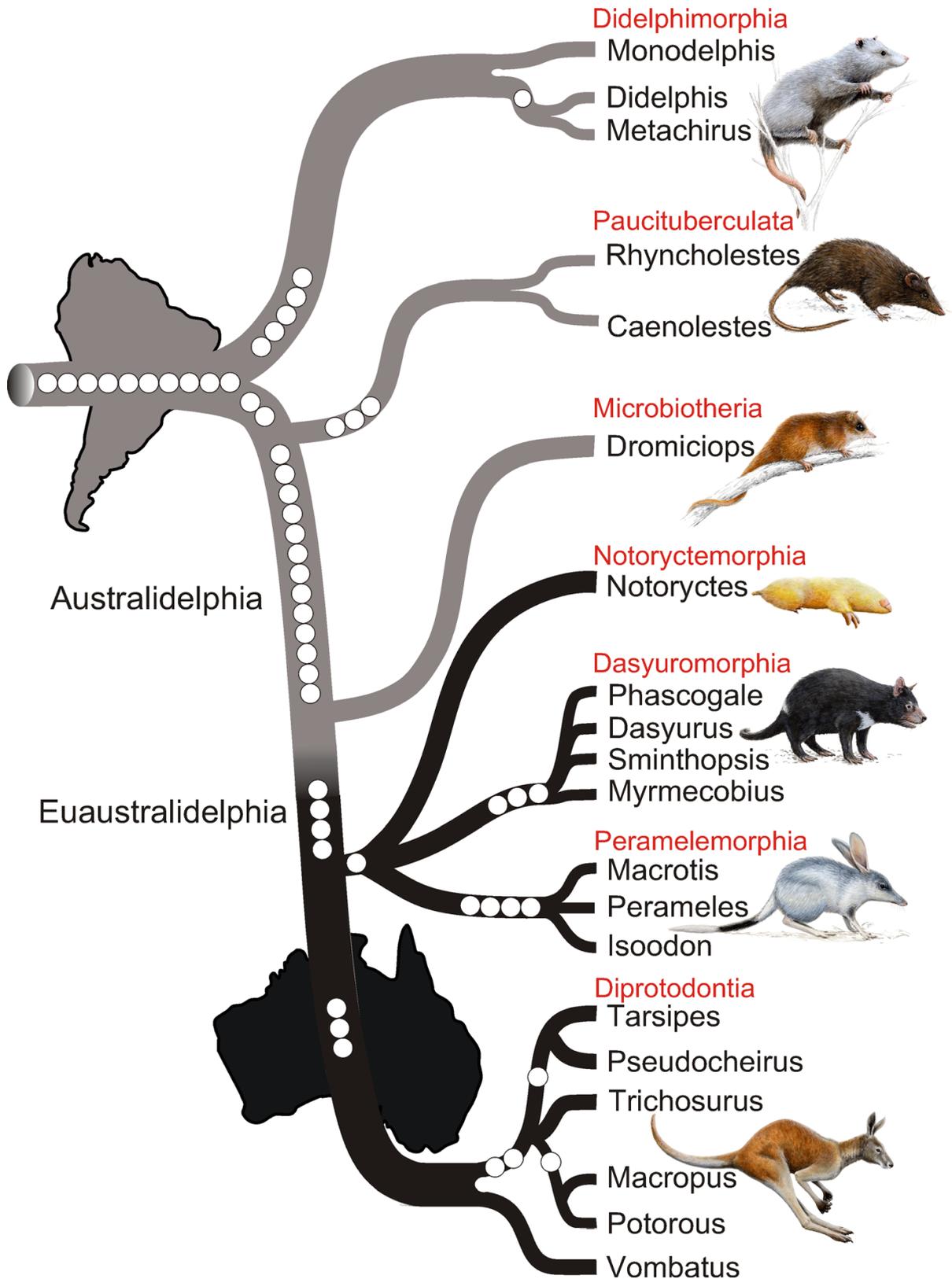
Há um consenso recente na literatura de que o padrão plesiomórfico da fórmula dentária de Theria consiste em 7 a 8 dentes pós-caninos, com 4 a 5 pré-molares e 3 molares. Esse padrão é encontrado em vários fósseis de Eutheria do Cretáceo. A dentição de Metatheria difere da condição plesiomórfica de Theria pela perda do último pré-molar. A fórmula dentária de Metatheria homóloga à Theria basal é: p1/P1, p2/P2, p4/P4, dp5/DP5, m1/M1, m2/M2, m3/M3 (Figura 1) (WILLIAMSON *et al.*, 2014).



**Figura 1.** Homologia entre os dentes pós-caninos de indivíduos adultos de Theria, Metatheria e Eutheria basais. Fonte: Retirado de Williamson *et al.*, 2014 e adaptado de O’Leary *et al.*, 2013.

Metatheria é representado por dois taxa principais: Deltatheroidea, o táxon mais basal, formado por espécies de hábitos carnívoros com registros fósseis encontrados na América do Norte e Ásia, no Cretáceo, e Marsupialiformes, cunhado por Vullo *et al.* (2009), que inclui Marsupialia e todos os taxa mais próximos de Marsupialia do que Deltatheroidea. Deltatheroidea e Marsupialiformes são clados irmãos (WILLIAMSON *et al.*, 2014; GOIN *et al.*, 2016; BI *et al.*, 2018).

Szalay (1982) dividiu Marsupialia em duas coortes, baseadas na distribuição geográfica atual do grupo e caracteres morfológicos: Australidelphia (que agrupa as ordens de marsupiais australianos + Microbiotheria) e Ameridelphia (que agrupa as ordens de marsupiais americanos) (Figura 2). As análises filogenéticas recentes com dados morfológicos e moleculares corroboram que Australidelphia é um grupo monofilético. No entanto, Ameridelphia não é um grupo natural, raramente formando um grupo monofilético nas análises (BAKER *et al.*, 2004; BECK, 2012).



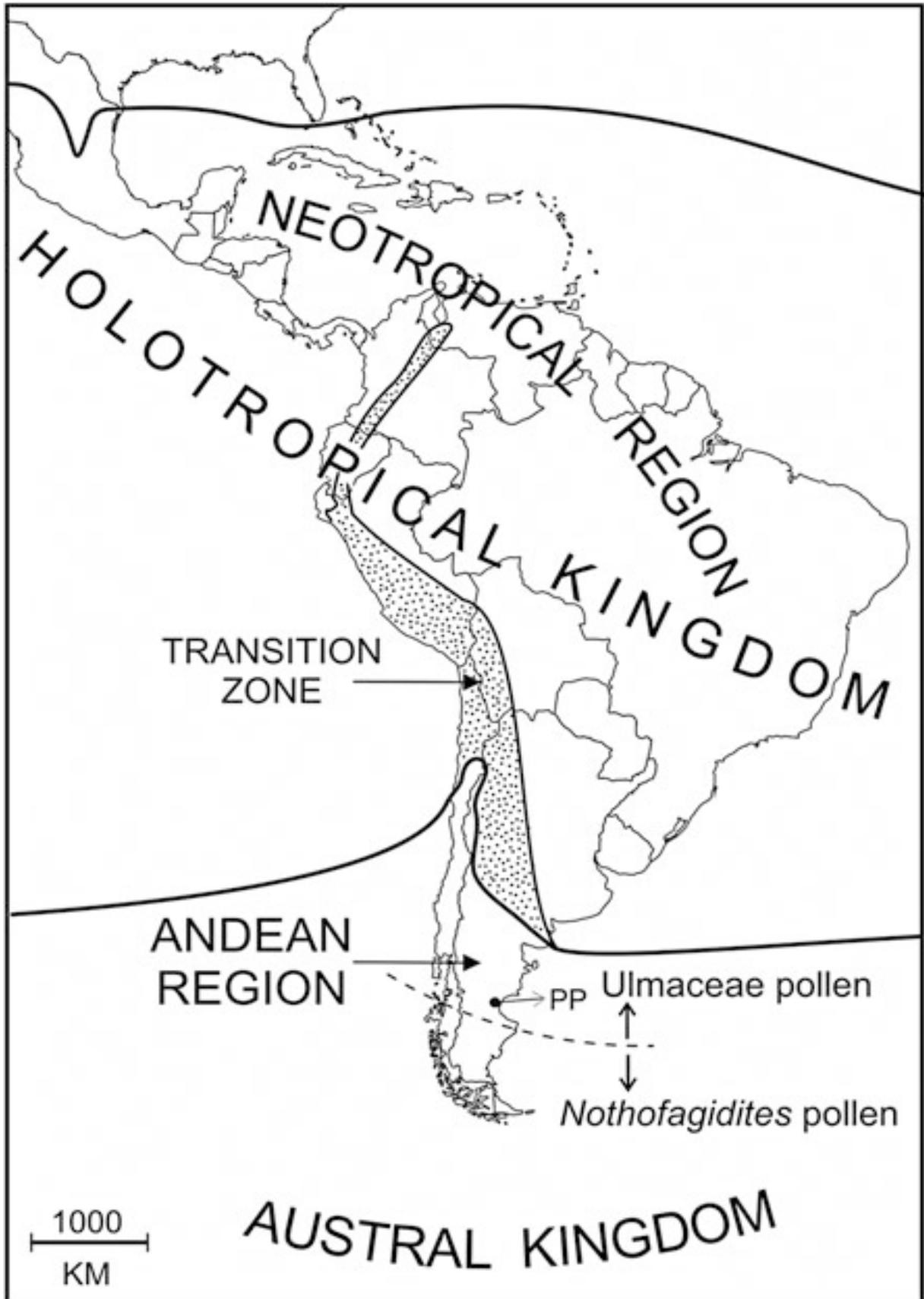
**Figura 2.** Filogenia de Marsupialia com as 7 ordens: Didelphimorphia, Paucituberculata, Microbiotheria, Notoryctemorphia, Dasyuromorphia, Peramelemorphia, Diprotodontia. Fonte: Retirado de Nilson *et al.* (2010).

#### 4.1. Biogeografia de Metatheria

A literatura clássica considerava o continente sul Americano como uma única região biogeográfica (Neotropical). No entanto, Morrone (2002; 2006) notou em seus estudos que a América do Sul possuía duas regiões biogeográficas distintas, com o extremo sul da América do Sul “[...] mais relacionado com áreas do Sul de clima temperado (Austrália, Tasmânia, Nova Zelândia, Nova Guiné e Nova Caledônia), e a região tropical da América do Sul mais relacionada com a África e América do Norte.[...]” (MORRONE, 2002, pág. 149). Em conclusão, Morrone criou a região biogeográfica Andina como parte do Reino Austral. A região Andina é composta pela porção mais ao extremo sul (sul e centro do Chile, sul do Andes e a Patagônia na Argentina). O restante do continente sul americano fica, portanto, na região Neotropical, como parte do Reino Holotropical, conforme Figura 3. Morrone também destaca a existência de uma Zona de Transição entre a região Neotropical e Andina, que compreende o Norte dos Andes (Equador e Peru), o deserto costeiro peruano, a Puna e Prepuna (noroeste da Argentina), o Deserto do Atacama (norte do Chile) e o Monte (Oeste da Argentina). Na Zona de Transição, são encontrados elementos bióticos de ambas as regiões biogeográficas da América do Sul (GOIN *et al.*, 2016).

Durante a maior parte do Cenozóico, a América do Sul ficou isolada geograficamente dos outros continentes, fator esse que permitiu que a mastofauna no continente se diversificasse em formas únicas e endêmicas. Segundo Simpson (1945), a fauna resultante desse “isolamento esplêndido” compreendia o Estrato 1, composto pela mastofauna endêmica do Paleoceno: Marsupialia, Xenarthra, Notoungulata e posteriormente, no Eoceno Superior a Oligoceno Inferior, a chegada dos mamíferos do Estrato 2: Primates e Caviomorpha. Por fim, no Mioceno Superior ao Plioceno, os mamíferos do Estrato 3 (Artiodactyla, Carnivora, Cricetidae, etc.) chegaram à América do Sul, através da conexão contínua por terra estabelecida na formação do Istmo do Panamá (3 Ma), que conecta as duas Américas, evento esse conhecido como Grande Intercâmbio Biótico Americano (GABI), que teve seu início cerca de 10,7 Ma (JANSA *et al.*, 2013; CARRILO *et al.*, 2015).

O histórico geológico dos continentes americanos, bem como da região do Caribe se faz importante para compreender as possíveis rotas de dispersão de vertebrados terrestres entre os continentes durante o Cretáceo Superior e, também, para a paleobiogeografia de Metatheria na América do Sul (CASE *et al.*, 2005).



**Figura 3.** Mapa biogeográfico da América do Sul e Central, mostrando os limites da região Andina (Reino Austral) e a região Neotropical (Reino Holotropical). A região pontilhada representa a Zona de Transição. PP: Localidade de Punta Peligro. Fonte: Goin *et al.* (2016).

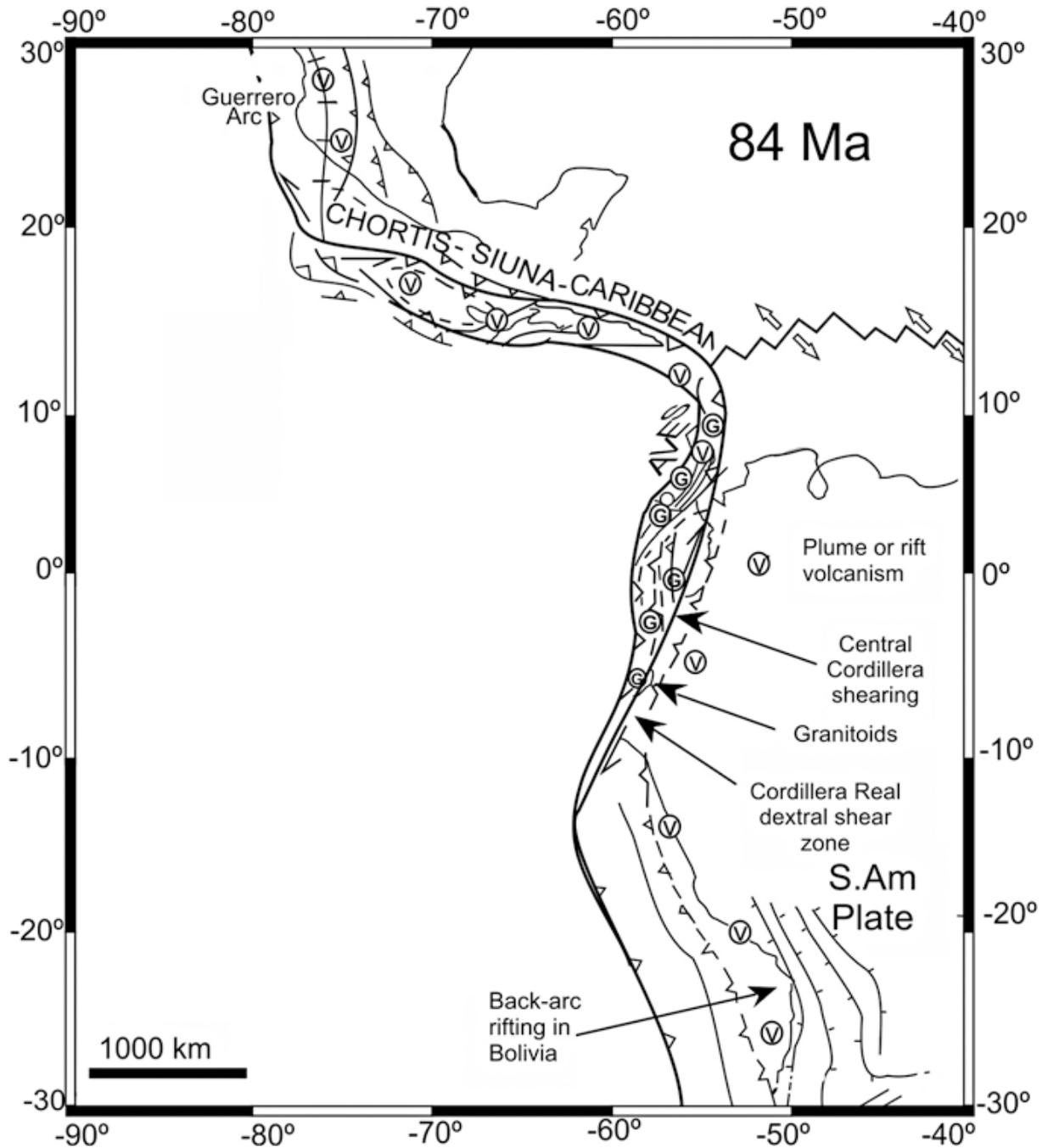
Durante o final do Triássico até o Jurássico Médio, a América do Norte, América do Sul e África formavam uma massa continental única que tornava as dispersões da fauna terrestre extremamente provável, sendo as principais barreiras ecológicas ou climáticas. A partir da metade do Jurássico, com a formação da Cordilheira do Atlântico, a América do Norte e África se separam. África e América do Sul se separaram em 120 Ma, com a abertura do Oceano Atlântico Sul. A partir de 90 Ma, a região do Caribe encontra-se inundada por um mar, sendo o Oceano Pacífico separado apenas por um arco vulcânico estreito que se estendia do Sul do México até o Noroeste da Colômbia (Figura 4). A relevância desse arco vulcânico para possíveis rotas de dispersão é ainda incerta, pois a formação da Placa Caribenha no Campaniano destruiu grande parte das evidências físicas que poderiam caracterizar esse arco (CASE *et al.*, 2005).

No entanto, a Cordilheira de Aves fornece mais informações sobre sua relevância como uma rota de dispersão para diversas taxa de vertebrados terrestres e é bastante utilizada como o melhor modelo para as hipóteses de dispersão da fauna entre a América do Norte e Sul. Essa Cordilheira estava presente e emersa durante o Campaniano e Maastrichtiano (Cretáceo Superior) e adjacente ou bastante próxima de áreas como a Sierra Madre no México e a Cordilheira Central da Colômbia, formando um complexo geologicamente ativo (Figura 5). As reconstruções apresentam a Cordilheira de Aves como uma passagem estreita, descontínua e possivelmente ecologicamente limitada. A partir do Paleoceno, a Cordilheira de Aves começou a se desfazer e ser submersa, no entanto outro arco vulcânico foi estabelecido entre o Sul do México e o Noroeste da Colômbia. Esse arco permaneceu até a formação do Istmo do Panamá, há 2,7 Ma (CASE *et al.*, 2005; GOIN *et al.*, 2016).

A fauna de mamíferos mesozóicos da América do Sul é endêmica e não apresenta afinidades com os taxa encontrados na América do Norte. A idade Alamitano (SALMA) do Cretáceo Superior, abrange 17 gêneros de mamíferos não tribosfênicos, que incluem 1 “Triconodonta”, 1 “Symmetrodonta”, 12 Dryolestoidea, 1 Sudamericidae, 1 Ferugliotheriidae e 1 Multituberculata (WOODBURNE *et al.*, 2013). Entretanto, registros fósseis de outros grupos taxonômicos evidenciam que durante o Cretáceo Superior e o Paleoceno Inferior, ocorreram diversas dispersões de vertebrados terrestres entre a América do Norte e Sul, evento este nomeado por Goin *et al.* (2012) como o Primeiro Intercâmbio Biótico Americano (FABI).

A presença de dinossauros ornitópodes (Hadrosaurinae e Lambeosaurinae) e ornitíscios (Ankylosaurinae) na Formação Allen, Argentina, levaram Leanza *et al.* (2004) a proporem a

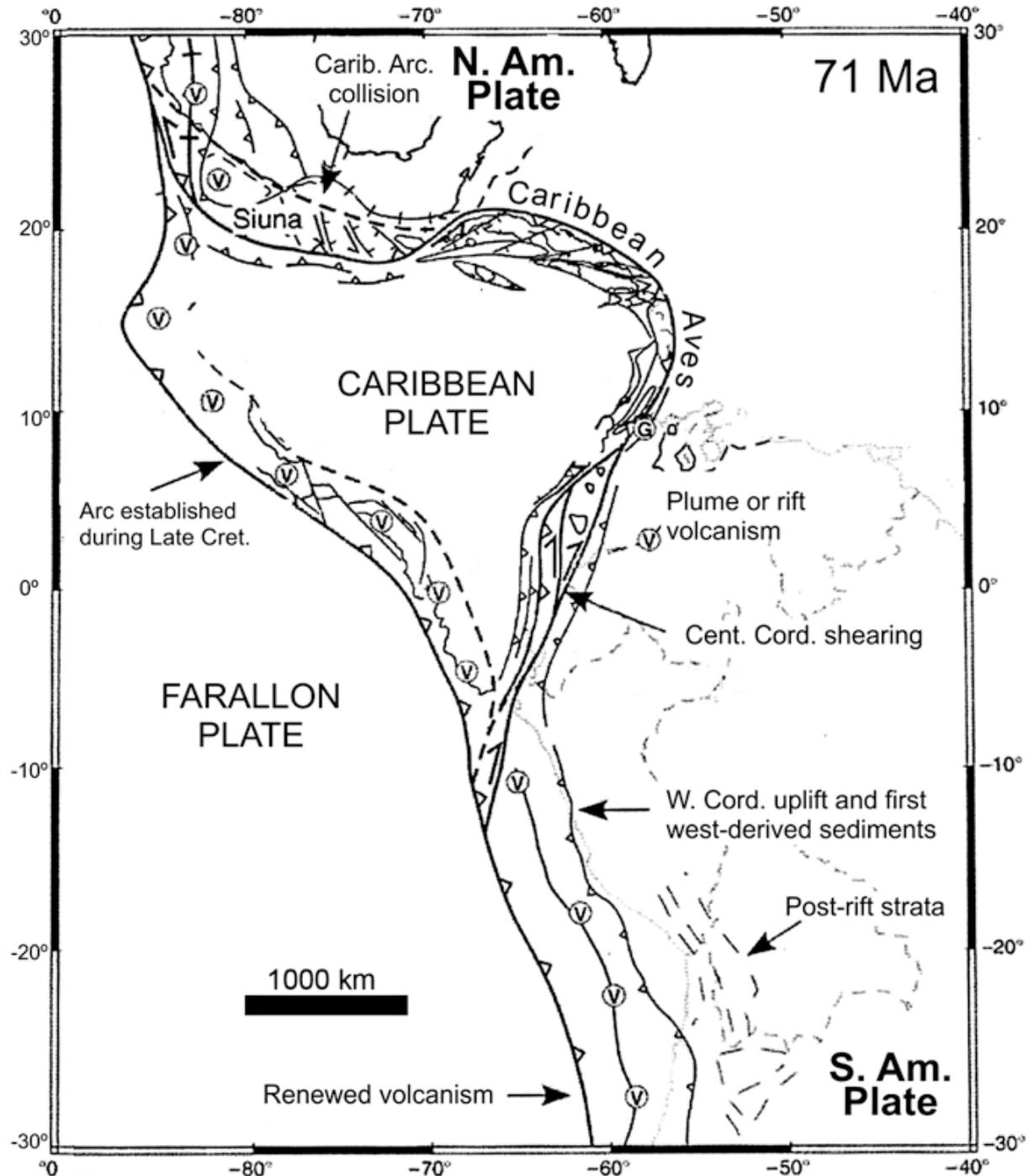
hipótese de que essas taxa são de origem norte americana que migraram para a Argentina entre o Campaniano tardio e Maastrichtiano inicial (75-70 Ma) (GOIN *et al.*, 2016).



**Figura 4.** Reconstrução da região Caribenha em atividade no Campaniano. Fonte: Goin *et al.* (2016).

Conhecendo que a fauna de dinossauros da América do Sul e do Norte eram bastante distintas entre si – com Hadrosauridae, Ankylosauridae sendo abundantes no Cretáceo norte americano – a descoberta desses grupos na América do Sul levanta novos questionamentos sobre a conexão biogeográfica entre esses dois continentes no Cretáceo Superior - Paleogeno

(GOIN *et al.*, 2016). Destacam-se também o registro fóssil de 2 grupos de serpentes em ambos os continentes: Aniliidae e Booidea, cujos estudos biogeográficos sugerem uma dispersão por terra entre o Cretáceo-Paleógeno (CASE *et al.*, 2005).



**Figura 5.** Reconstrução da região Caribenha e Cordilheira de Aves no Maastrichtiano. Fonte: Goín *et al.* (2016).

A hipótese mais aceita é de que os metatérios chegaram à América do Sul ainda no final do Cretáceo Superior, provenientes da América do Norte. Apesar da fauna de mamíferos

mesozóicos da América do Sul ser endêmica, sem qualquer relação com os mamíferos laurásicos, registros fósseis de outros taxa de vertebrados terrestres sugerem uma conexão biogeográfica entre a América do Norte e Sul entre o Cretáceo Superior e o início do Paleógeno.

Luo *et al.* (2003) classificam a história de diversificação de Metatheria em 5 principais eventos: (1) Divergência de Eutheria e Metatheria na Ásia; (2) Diversificação de Deltatheroidea na Ásia e América do Norte durante o final do Cretáceo Inferior (120 – 100 Ma); (3) Grande diversificação de Metatheria na América do Norte durante o final do Cretáceo Superior (~100 Ma); (4) Dispersão e diversificação (possivelmente no final do Cretáceo Superior) de Metatheria na América do Sul; (5) Origem de Australidelphia na América do Sul e dispersão para Antártica e Austrália (GOIN *et al.*, 2016).

A fauna do Paleoceno de Tiupampa, na Bolívia, é utilizada por Goin *et al.* (2016) como evidência de que os Metatheria chegaram na América do Sul anterior ao K-Pg. Essa fauna é apontada por Gelfo *et al.* (2009) como a mais antiga fauna de mamíferos da América do Sul.

#### 4.1.1. Sítio Tiupampa, Bolívia

A fauna de Tiupampa foi descoberta em 1982 através de uma expedição paleontológica em colaboração entre Bolívia, Estados Unidos e França para o afloramento Vila-Vila, na Província de Mizque, Bolívia. Esse afloramento de “red beds”, referido inicialmente como Formação El Molino, estava associado com o Cretáceo Superior, e, portanto a fauna encontrada em Tiupampa foi inicialmente referida como do Cretáceo Superior. Estudos posteriores, no entanto, apontaram que parte do afloramento Vila-Vila incluía a Formação Santa Lucía, classificada como do Paleoceno. É na Formação Santa Lucía onde a fauna de mamíferos de Tiupampa é encontrada (MUIZON & LADEVÈZE, 2020).

Segundo Muizon & Ladevèze (2020), há ainda um conflito na literatura em relação à idade correta dessa formação. Estudos prévios apontaram que a fauna de Punta Peligro (Patagônia, Argentina) era mais antiga do que a de Tiupampa, e classificavam a idade do sítio entre Daniano tardio e Selandiano (66 – 59,2 Ma). No entanto, estudos mais recentes por Gelfo *et al.* (2009), utilizando duas metodologias diferentes concluiu que a fauna de Tiupampa é mais antiga, na idade Daniano (66 – 61,6 Ma). Apesar do consenso recente sobre a idade da fauna de Tiupampa, alguns autores ainda questionam a datação. A única forma de confirmar a idade de Tiupampa é através da comparação de caracteres morfológicos apresentados pela fauna de Tiupampa e Punta Peligro, para determinar qual é evolutivamente mais antiga (MUIZON & LADEVÈZE, 2020).

Os registros fósseis de Metatheria de Tiupampa são bastante informativos em relação à anatomia craniana e pós-craniana dos metatérios do início do Cenozóico (MUIZON & LADEVÈZE, 2020). Foram encontrados pelo menos 15 espécies de metatérios em Tiupampa (22 mamíferos térios no total), sendo *Pucadelphys andinus* o táxon mais abundante, com 35 espécimes representados por esqueletos e crânios parcialmente ou totalmente completos (MUIZON & LADEVÈZE, 2020). *Andinodelphys cochabambensis* é o segundo táxon mais abundante, inicialmente descrito a partir de um molar direito superior (M2) e referido m3 esquerdo, posteriormente sendo encontrada uma associação com pelo menos sete indivíduos, sendo 3 com esqueletos parcialmente articulados e 5 crânios. *Pucadelphys* e *Andinodelphys* são táxon irmãos e pertencem à família Pucadelphyidae. Em uma descrição detalhada e completa de 4 crânios de *Andinodelphys cochabambensis*, Muizon & Ladevèze (2020) observaram semelhanças morfológicas entre esse táxon e *Itaboraidelphys*, um Pucadelphyidae proveniente de Itaboraí, Brasil. A análise filogenética realizada pelos autores indica que *Itaboraidelphys* é taxon irmão de *Pucadelphys* + *Andinodelphys*. Os Sparassodonta mais antigos conhecidos também são provenientes dessa localidade: *Allqokirus australis* e *Mayulestes ferox* (MUIZON & LADEVÈZE, 2020).

A fauna de metatérios de Tiupampa é composta por taxa basais com afinidades aos taxa norte americanos, bem como irradiações de linhagens sul americanas, evidenciando a importância desse sítio para a compreensão da paleobiogeografia e evolução de Metatheria na América do Sul (GOIN *et al.*, 2016).

#### 4.1.2. Fases da evolução dos mamíferos sul americanos

De acordo com Goin *et al.* (2016), a história evolutiva dos mamíferos na América do Sul pode ser dividida em 6 fases: (1) Fase Gondwânica Inicial; (2) Fase Gondwânica Tardia; (3) Fase Sul Americana Inicial; (4) Fase Sul Americana Tardia; (5) Fase Interamericana e (6) Fase Hipoamericana.

##### 4.1.2.1. Fase Gondwânica inicial

Essa fase se estende desde o Triássico Superior até o Cretáceo Inferior, e é pouco documentada em função do escasso registro fóssil. O registro mais antigo de um mamífero na América do Sul pertence à icnoespécie *Ameghinichnus patagonicus*, do Jurássico Médio da Província de Santa Cruz, sul da Patagônia. Os outros registros de mamíferos dessa fase incluem Eutriconodonta e Australosphenida, todos provenientes de localidades na Patagônica. A

descoberta de novos registros fósseis de mamíferos mesozóicos na América do Sul é de extrema importância para uma melhor compreensão dessa fase evolutiva dos mamíferos (GOIN *et al.*, 2016).

#### 4.2.2.2. Fase Gondwânica tardia

Assim como na fase anterior, a grande maioria dos registros fósseis é oriunda da Patagônia, sul da Argentina. Essa fase compreende o Cretáceo Superior, porém não as últimas idades (Campaniano – Maastrichtiano). Goin *et al.* (2016) notam alguns padrões nessa fase: (1) Ausência de mamíferos térios; (2) Dryolestoida chegam ao seu apogeu na América do Sul; (3) Presença de Gondwanatheria; (4) Apesar de nenhum registro fóssil de Monotremata conhecido do Cretáceo Superior da América do Sul, esse clado provavelmente encontrava-se já presente no continente. Woodburne *et al.* (2013) também nota o registro fóssil de um Multituberculata.

#### 4.1.2.3. Fase Sul Americana inicial

Essa fase, que se estende do final do Cretáceo Superior até o Limite Eoceno-Oligoceno, tem como principal evento a chegada dos mamíferos térios à América do Sul, provenientes da América do Norte, em sucessivas dispersões. Essas dispersões foram possíveis através da breve conexão intermitente entre a América do Norte e Sul através da formação do arco vulcânico no Caribe. Os mamíferos térios rapidamente se dispersaram e diversificaram na América do Sul, enquanto linhagens de mamíferos não-térios foram extintas no limite K-Pg. A época de maior diversidade de Metatheria na América do Sul corresponde ao Eoceno Inferior, que apresentou o clima global mais quente registrado no Cenozóico. Até o Eoceno Médio, Metatheria constituía o grupo de mamíferos térios mais diverso da América do Sul. É também no final dessa fase que os Caviomorpha (Rodentia) e Platyrrhini (Primates) chegaram à América do Sul, provavelmente oriundos da África (GOIN *et al.*, 2016; BABOT *et al.*, 2019).

#### 4.1.2.4. Fase Sul Americana tardia

Se estendendo do Oligoceno Inferior até o Mioceno Superior, essa fase é representada por uma grande modificação biótica, diretamente correlacionada com um dos eventos climáticos mais importantes da Era Cenozóica. Após o Eoceno Ótimo Climático, que apresentou as mais altas temperaturas globais no Cenozóico, o planeta passou por um processo de esfriamento no início do Oligoceno. Goin *et al.* (2012) designou o termo *Bisagra Patagónica* para definir essa grande mudança taxonômica e ecológica na composição dos mamíferos terrestres no sul da América do Sul durante o Limite Eoceno-Oligoceno. Durante esse período, os metatérios

apresentam um declínio significativo na diversidade e extinção de diversas linhagens, compondo apenas 30% da fauna de mamíferos. Durante essa fase, a conexão entre América do Sul e Antártica deixa de existir. De acordo com Goin *et al.* (2007) e Goin & Abello (2013), as linhagens “modernas” de metatérios já estavam estabelecidas, e Goin *et al.* (2010) notam mudanças significativas nas linhagens sul americanas de Metatheria, sendo: (1) O último registro de “Ameridelphia” basais, Caroloameghiniidae, Glasbiidae, Bonapartherioidea, Polydolopidae; (2) Primeiro registro de Argyrolagoidea (Polydolopimorphia); (3) Declínio e extinção de Proborhyaenidae (Sparassodonta) e Sparassodonta basais; (4) Possível origem de Thylacosmilidae (Sparassodonta) e Didelphidae; (5) Rápida expansão de Palaeothentidae (Paucituberculata), Borhyaenidae (Sparassodonta) e Microbiotheriidae (Microbiotheria) (GOIN *et al.*, 2016).

#### 4.1.2.5. Fase Interamericana

Essa fase, que se iniciou no Mioceno Superior, é marcada pelo grande evento migratório entre as faunas terrestres da América do Norte e Sul, conhecido como o Grande Intercâmbio Biótico Americano, ou GABI (Great American Biotic Interchange), que teve o seu apogeu entre 2,6-2,4 Ma. O GABI foi possível através da formação de uma passagem contínua de terra que conecta a América do Norte à América do Sul, conhecido como Istmo do Panamá. É a partir do GABI que a América do Sul adquiriu a fauna de mamíferos encontrada atualmente no continente. Os primeiros mamíferos norte-americanos a chegarem ao continente foram representativos da família Procyonidae (~7 Ma) e roedores sigmodontíneos (~6 Ma). Outras taxa de mamíferos provenientes da América do Norte incluem Ursidae, Felidae, Machairodontidae, Cervidae, Mustelidae, Canidae, Equidae, Gomphotheriidae, Tapiridae e Tayassuidae. Nessa fase, Metatheria apresenta um declínio e extinção de linhagens especializadas de Sparassodonta e Polydolopimorphia, sendo o último registro desses dois clados no Plioceno. As razões para a extinção dessas linhagens ainda são desconhecidas, sendo uma das hipóteses mais debatidas a de que a extinção foi causada por competição direta com eutérios. Nota-se, no entanto, que há um espaço temporal significativo entre a extinção das linhagens de Sparassodonta especializadas e a chegada dos eutérios carnívoros que possivelmente ocupariam o mesmo nicho (FORASIEPI *et al.*, 2007). Uma análise compilando a diversidade, estimativas de tamanho e dieta e primeiro e último registro de Sparassodonta contradiz a hipótese de extinção por competição com Carnivora (PREVOSTI *et al.*, 2011; WOODBURNE *et al.*, 2013). No que tange as últimas linhagens de Sparassodonta, Borhyaenidae apresenta último registro no Mioceno Superior (Huayquerian); Thylacosmilidae

no Plioceno Médio (Chapadmalalano) e Hathliacynidae foram extintos há 4 Ma. Para os Polydolopimorphia, Argyrolagidae possui último registro no Chapadmalalano (Plioceno Médio) (GOIN *et al.*, 2016).

#### 4.1.2.6. Fase Hipoamericana

O Último Glacial Máximo bem como a chegada do *Homo sapiens* à América do Sul marca o início dessa última fase da história evolutiva de Mammalia nesse continente. Nessa fase, todos os mega herbívoros nativos, assim como parte dos mamíferos de tamanho grande e médio foram extintos, entre esses se destacam várias linhagens de Xenarthra e ungulados nativos sul americanos. A chegada de *H. sapiens* ao continente, bem como a extinção da megafauna no final do Pleistoceno não provocou impactos significativos nas linhagens de metatérios, no entanto, a diversidade do clado representava apenas 10% da composição da fauna de mamíferos. A partir dessa fase, Metatheria é apenas representado pelo clado Marsupialia, com 3 ordens: Didelphimorphia, Paucituberculata e Microbiotheria (GOIN *et al.*, 2016).

É importante destacar que as dispersões das linhagens de Metatheria muito provavelmente não se limitavam à direção América do Norte – América do Sul. Case *et al.* (2005) propôs a hipótese de que algumas linhagens encontradas na América do Sul, como por exemplo Polydolopimorphia, tenha origem na América do Norte. Case *et al.* defendem que *Ectocentrocristus foxi* e *Hatcheritherium alpha*, ambos do Cretáceo da América do Norte, são Polydolopimorphia basais. No entanto, Goin *et al.* (2016) ressaltam a possibilidade de linhagens de Polydolopimorphia terem se originado na América do Sul e migrado posteriormente para a América do Norte. A família Glasbiidae é composta pelo gênero *Glasbius* e *Palangania*, sendo que este último apresenta características mais generalistas do que *Glasbius*. Outros 2 registros ainda não descritos de Glasbiidae oriundos da Formação Las Flores, Patagônica (Eoceno Inferior) também são generalistas comparados a *Glasbius*. Com base na abundância e caráter plesiomórfico dos taxa sul americanos, é possível que Glasbiidae tenha sua origem na América do Sul, no Cretáceo Superior, e posteriormente tenha migrado para a América do Norte, onde desenvolveu formas mais derivadas. Essa hipótese demonstra que as dispersões não ocorreram de forma unidirecional entre os continentes, evidenciando a complexidade paleobiogeográfica de Metatheria (GOIN *et al.*, 2016).

#### 4.1.3. Dispersão América do Sul - Austrália dos Metatheria

De acordo com diversos autores, as linhagens de marsupiais presentes no continente australiano são resultado de uma única dispersão oriunda da América do Sul através da

Antártida durante o final do Cretáceo ou Paleoceno (WOODBURNE & CASE, 1996; KEMP, 2005; BECK *et al.*, 2008; BECK, 2012). Apesar da origem biogeográfica dos marsupiais australianos ser bastante esclarecida na literatura, a resposta quanto a como a dispersão ocorreu ainda é desconhecida.

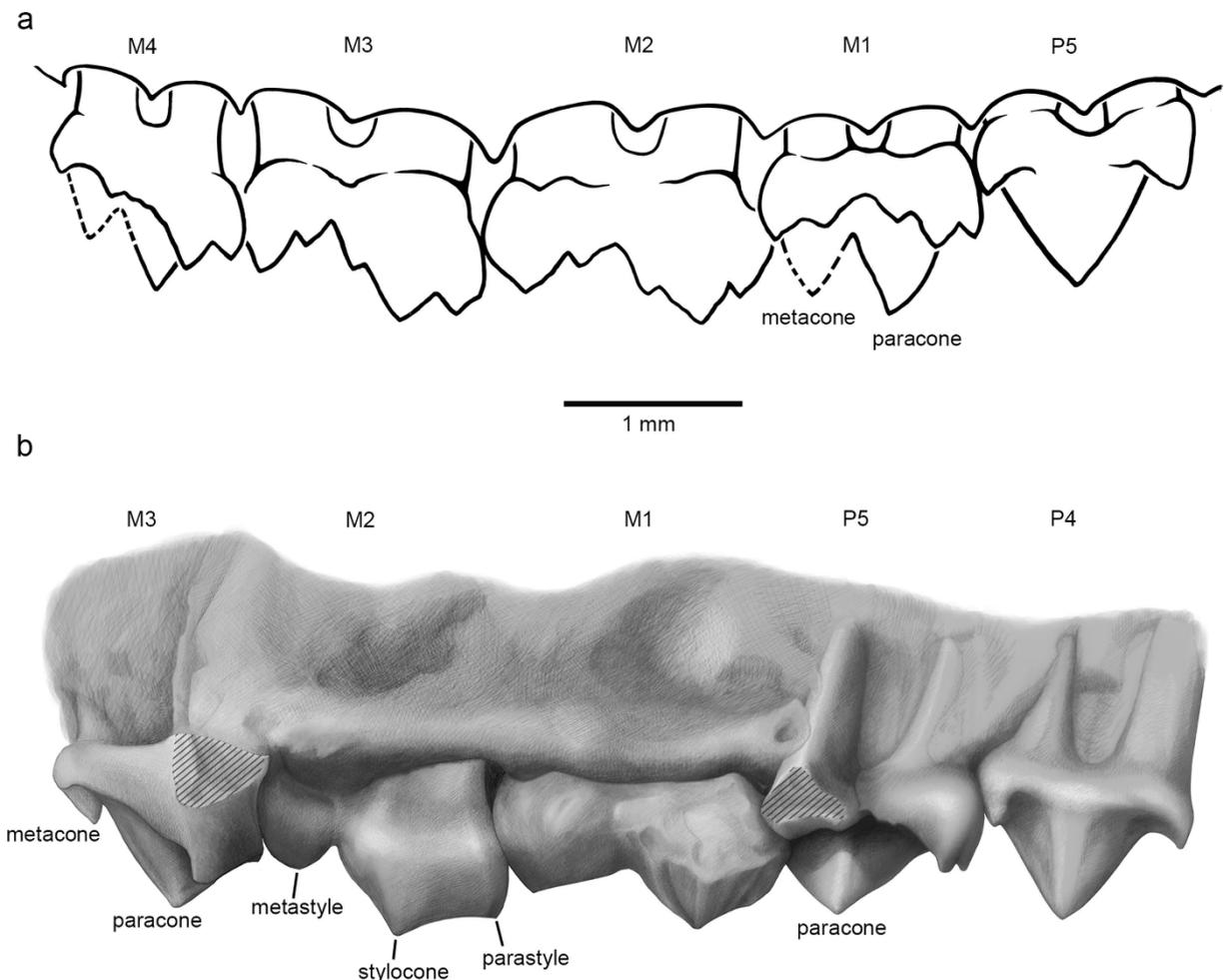
Beck (2012) ressalta que há 3 hipóteses sobre a dispersão dos marsupiais (e possíveis Metatheria basais) da América do Sul para a Austrália: (1) A dispersão da América do Sul para a Austrália ocorreu em um evento único; (2) A dispersão entre os 2 continentes ocorreu mais de 1 vez, podendo ser em uma ou ambas as direções; (3) a fauna de Metatheria da América do Sul, Austrália e Antártida durante o Paleógeno Inferior era semelhante, com as diferenças surgindo a partir de eventos vicariantes (a separação dos continentes), que resultaram em especiações e origem de diversas linhagens.

Em sua descrição do espécime QMF30060, composto por um calcâneo direito parcial encontrado em Tingamarra, Austrália (Eoceno Inferior), Beck (2012) nota as afinidades morfológicas com os marsupiais americanos e, portanto, classifica QMF30060 como um marsupial de linhagem “Ameridelphia”. As análises filogenéticas feitas por Beck (2012) (Máxima Parcimônia e Bayesiana) também classificam o espécime QMF30060 fora do clado Australidelphia. Caso a classificação desse espécime esteja correta, isso implica que outras linhagens de metatérios não Australidelphia chegaram ao continente australiano, portanto, rejeita-se a hipótese de que a ocorrência de marsupiais na Austrália seja resultado de apenas uma dispersão entre América do Sul e Austrália. Beck (2012) defende a hipótese de que a fauna de marsupiais australianos é resultado de múltiplas dispersões oriundas da América do Sul, e a possibilidade da dispersão ter ocorrido em ambas as direções, ou seja, América do Sul – Austrália e Austrália – América do Sul.

## 4.2. Registro fóssil

*Sinodelphys szalayi*, representado por um único espécime oriundo da formação Yixian, China, Cretáceo Inferior, descrito e classificado em 2003 por Luo *et al.* como um Metatheria com base na fórmula dentária e quantidade de molares, foi recentemente revisado por Bi *et al.* (2018) e reclassificado como um Eutheria basal. Os autores apontaram erros na interpretação da fórmula dentária de *Sinodelphys* por parte de Luo *et al.* (2003). De acordo com Bi *et al.* (2018), o dente molariforme classificado como M1 por Luo *et al.* (2003) trata-se na verdade de um quinto pré-molar (P5) (Figura 6). Tal afirmação também foi feita por Averianov *et al.*

(2010), além de observar que nenhum Theria apresentava 4 pré-molares superiores e 3 inferiores, como originalmente proposto por Luo *et al.* (2003).



**Figura 6.** Dentição superior esquerda de *Sinodelphys szalayi*. A: Fórmula dentária proposta por Luo *et al.* 2003; (b) Fórmula dentária proposta por Bi *et al.* (2018). Fonte: Bi *et al.* (2018).

Após a classificação de *Sinodelphys szalayi* em Eutheria, os registros fósseis mais antigos de Metatheria encontram-se na América do Norte e pertencem aos gêneros *Atokatheridium* e *Oklatheridium* do Cretáceo Inferior, ambos do clado Deltatheroidea (KIELAN-JAWOROWSKA *et al.*, 2001; DAVIS *et al.*, 2008; WILLIAMSON *et al.*, 2014; BI *et al.*, 2015). No entanto, apesar de mais recentes, os taxa encontrados na Ásia apresentam características plesiomórficas (Bi *et al.*, 2015) em relação aos encontrados na América do Norte. Deltatheroidea também possui um registro fóssil maior na Ásia. Como os registros mais antigos de Eutheria são encontrados na Ásia, e Metatheria e Eutheria são clados irmãos, a hipótese mais aceita é de que Metatheria tenha se originado na Ásia (WILSON & RIEDEL, 2010).

Na América do Sul, os registros fósseis de Metatheria são representados pelas seguintes linhagens: Sparassodonta, Didelphimorphia, Paucituberculata, Microbiotheria, Polydolopimorphia e o que Goin *et al.* (2016) denomina como “Ameridelphia basais”.

O registro fóssil de mamíferos do Mesozóico da América do Sul é bastante escasso, sendo a maior parte dos fósseis encontrados provenientes do sul da América do Sul (Argentina) (CASE *et al.*, 2005). Destacam-se *Vincelestes neuquianus*, um Cladotheria do Cretáceo Inferior encontrado na Formação La Amarga, Argentina (Candeiro *et al.*, 2006) e outros taxa provenientes das formações Los Alamitos e La Colonia, ambas na Argentina (CANDEIRO *et al.*, 2006). Não há registro de mamífero Theria do Mesozóico na América do Sul, no entanto um registro fóssil de mamífero ainda não descrito do Grupo Bauru (Brasil) chama a atenção pela sua possível afinidade com Theria. Em 1993, Bertini *et al.* (1993) descreveram brevemente um registro fóssil de mamífero da Formação Adamantina, Grupo Bauru, oeste do Estado de São Paulo, Brasil. O espécime URC-M001 é representado pela região anterior do dentário direito com um pré-molar, datado do “Turoniano-Santoniano”. Para Bertini *et al.* (1993), a presença de 4 pré-molares (indicada pela quantidade de alvéolos) em URC-M001 é um indicativo de sua afinidade com Eutheria. No entanto, Candeiro *et al.* (2006) ressaltam que pela natureza incompleta do fóssil (não sendo possível determinar a quantidade exata de pré-molares), as afinidades taxonômicas desse espécime ainda permanecem incertas, sendo esse portanto referido como Mammalia “*incertae sedis*” pelos autores. Em 2018, Castro *et al.* descreveram outro registro fóssil de mamífero proveniente da Formação Adamantina. *Brasilestes stardusti*, representado apenas por um pré-molar direito inferior (possível p3 ou p4), é um Tribosphenida com similaridades morfológicas com o suposto Eutheria descrito por Bertini *et al.* (1993). Os autores, no entanto, não realizaram uma análise filogenética para averiguar o posicionamento de *Brasilestes*, pois o fóssil é bastante incompleto e poucos caracteres poderiam ser utilizados, o que limitaria a topologia final (CASTRO *et al.*, 2018). Esses dois registros, ambos do Grupo Bauru, são os únicos mamíferos fósseis do Mesozóico no território brasileiro. Novas descobertas de fósseis de mamíferos mesozoicos, tanto no Grupo Bauru como em outras localidades, ajudariam a esclarecer a evolução e biogeografia do grupo no continente.

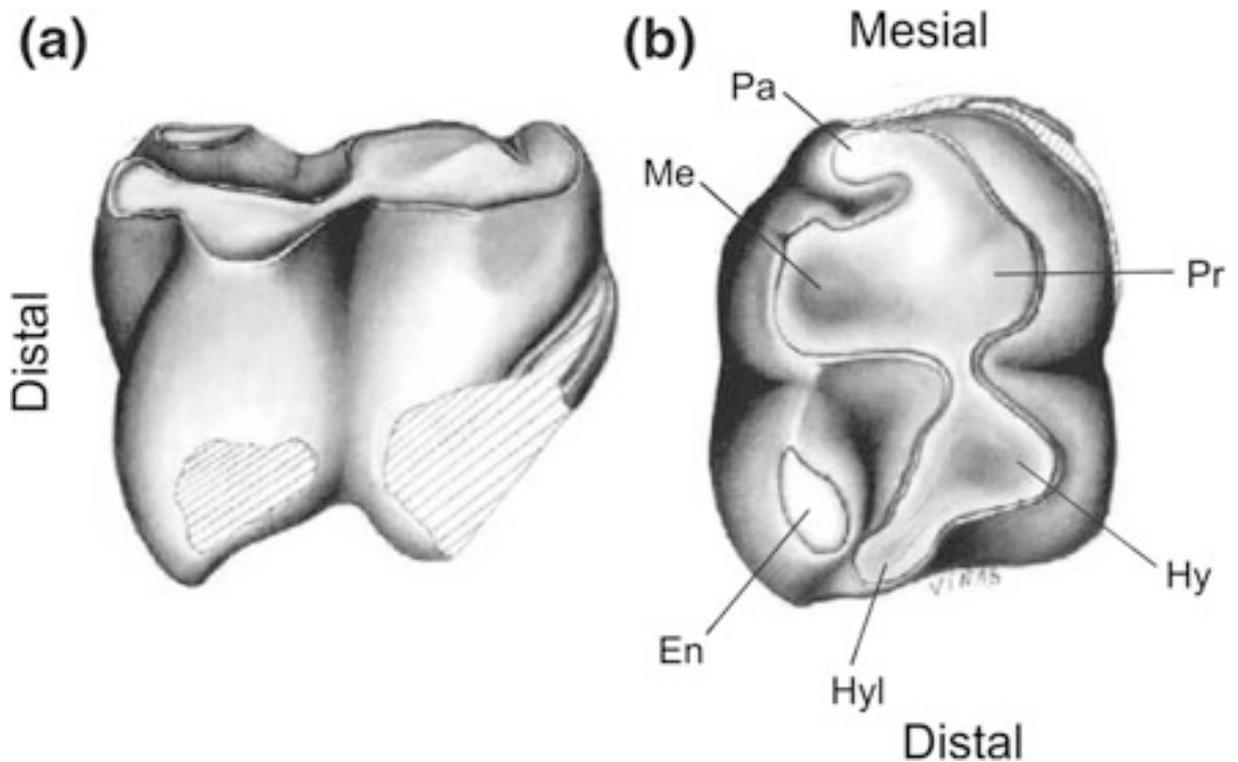
Apesar de nenhum registro fóssil de Metatheria do Mesozóico ter sido encontrado na América do Sul, as evidências biogeográficas e filogenéticas apontam para uma chegada do grupo no continente no final do Cretáceo Superior, em uma dispersão oriunda da América do Norte (CASE *et al.*, 2005; WOODBURN *et al.*, 2013; SANCHEZ-VILAGRA, 2012; GOIN *et al.*, 2016).

O histórico evolutivo inicial de Metatheria, em particular do Mesozóico, é ainda bastante controverso e pouco conhecido, visto que seu registro fóssil é bastante escasso, com apenas dentes isolados e, quando muito, fragmentos do dentário. Fósseis com crânios e elementos pós-cranianos são muito raros e, quando conhecidos, são bastante fragmentados e incompletos (MUIZON & LADEVÈZE, 2020). Destacam-se entre os registros fósseis de crânios de Metatheria do Cretáceo *Lotheridium mengi* (Bi *et al.*, 2015), um Deltatheroidea proveniente da China, representado por um crânio completo, *Didelphodon vorax*, um Stagodontidae do Cretáceo Superior da América do Norte, representado por crânios parciais. *Asiatherium reshetovi* e *Deltatheridium pretrituberculare* (Deltatheroidea), ambos do Cretáceo Superior da Mongólia, são representados por crânios incompletos e distorcidos, no entanto, apresentam muitas informações morfológicas importantes (MUIZON & LADEVÈZE, 2020). Em descrição do gênero *Asiatherium*, Szalay & Tromimov (1996) também ilustram um crânio de um metatério muito bem preservado do Cretáceo da Mongólia. No entanto, esse crânio, a qual Muizon & Ladevèze (2020) classificam como o “mais bem preservado e completo crânio de Metatheria do Cretáceo”, não foi formalmente descrito até então e é conhecido como “crânio de Gurlin Tsav”. Tal espécime é bastante incluído em análises filogenéticas, em razão de sua natureza bem preservada. Os registros fósseis de crânios do Paleoceno também são escassos, sendo os únicos encontrados pertencentes à fauna de metatérios de Tiupampa, na Bolívia (Paleoceno Inferior, ~65 Ma). Nessa localidade, são encontradas três espécies cujos crânios e esqueletos estão muito bem preservados e completos (*Pucadelphys andinus*, *Andinodelphys cochabambensis* e *Mayulestes ferox*). Outras taxa de Tiupampa são representados por crânios incompletos e parciais: *Allqokirus australis*, um Sparassodonta recentemente descrito por Muizon *et al.* (2018), cinco espécimes de *Mizquedelphys pilpinensis*, e *Incadelpyhs antiquus*.

Em suma, a maioria do registro fóssil de Metatheria do Cretáceo-Paleoceno é conhecida apenas por dentes isolados e/ou fragmentados, dentários completos ou fragmentados e crânios fragmentados e geralmente distorcidos. Em conjunto com a natureza escassa e incompleta dos fósseis, há ainda um viés de coleta bastante notório observado não somente em Metatheria, bem como em todo o clado Mammalia, com os registros da Laurásia mais abundantes e conhecidos do que os gondwânicos (JANSA *et al.*, 2013; MUIZON & LADEVÈZE, 2020).

O registro fóssil mais antigo de um mamífero Theria na América do Sul pertence à *Cocatherium lefipanum*, do início do Paleoceno, proveniente da formação Lefipán, oeste da Patagônia. *Cocatherium* é um Metatheria e referido por Goin *et al.* (2006) como um Polydolopimorphia. Seu fóssil é representado apenas por um molar inferior bastante desgastado

(Figura 7), no entanto, Goin *et al.* (2016) ressaltam que o molar apresenta características derivadas e não generalistas, o que implica a dispersão de Metatheria da América do Norte para a América do Sul anterior ao Paleógeno, possivelmente no Cretáceo Superior (Campaniano e Maastrichtiano).



**Figura 7.** Vista labial (a) e oclusiva (b) do molar direito inferior isolado pertencente à *Cocatherium lefipanum*. Espécime LIEB-PV 1001. Pa: paraconídeo; Me: metaconídeo; Pr: protoconídeo; Hy: hipoconídeo; En: entoconídeo; Hyl: hipoconulídeo. Fonte: Retirado de Goin *et al.* (2016) e modificado a partir de Goin *et al.* (2006).

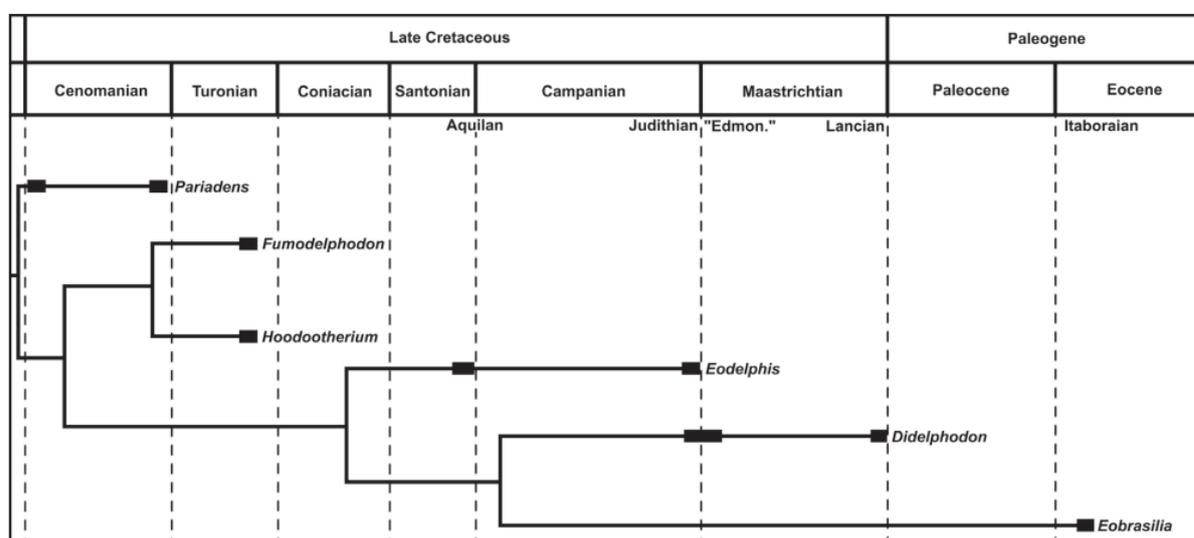
### 4.3. Linhagens de Metatheria

#### 4.3.1. Stagodontidae

Stagodontidae é um pequeno clado definido por Williamson *et al.* (2012), composto por metatérios de hábitos carnívoros. Possuem morfologia dentária bastante peculiar, caracterizada por pré-molares maciços; molares inferiores com paraconídeo largo com um carnassial bem desenvolvido no paracristídeo e molares superiores com pós-metacrísta bem desenvolvido. É no clado Stagodontidae em que se encontram as maiores espécies de metatérios conhecidos do Mesozóico, representados pelos gêneros: *Eodelphis* (Campaniano), *Didelphodon* (Maastrichtiano), *Hoodootherium* (Turoniano), *Fumodelphodon* (Turoniano), e possivelmente *Pariadens* (Albiano-Cenomaniano), todos oriundos da América do Norte (WILLIAMSON *et al.*, 2014; CARNEIRO & OLIVEIRA, 2017).

Carneiro & Oliveira (2017) reanalisaram a espécie *Eobrasilia coutoi*, cujo crânio incompleto e danificado foi encontrado na Formação Itaboraí (São José de Itaboraí, Rio de Janeiro), datado do Eoceno Inferior. Os autores concluíram que *E. coutoi* possui afinidades com *Didelphodon* sendo, portanto, o primeiro táxon de Stagodontidae sul americano descrito e a primeira evidência de que o clado persistiu após o limite K-Pg.

A presença de um Stagodontidae na América do Sul também fortalece a hipótese de várias dispersões de linhagens norte-americanas de Metatheria para o continente sul americano. A filogenia proposta pelos autores (Figura 8) apresenta *Eobrasilia* como táxon irmão de *Didelphodon* e juntos são grupo irmão de *Eodelphis*.



**Figura 8.** Filogenia de Stagodontidae calibrada no tempo geológico. As barras representam o registro temporal dos gêneros. Fonte: Retirado de Carneiro & Oliveira (2017).

#### 4.3.2. Herpetheriidae

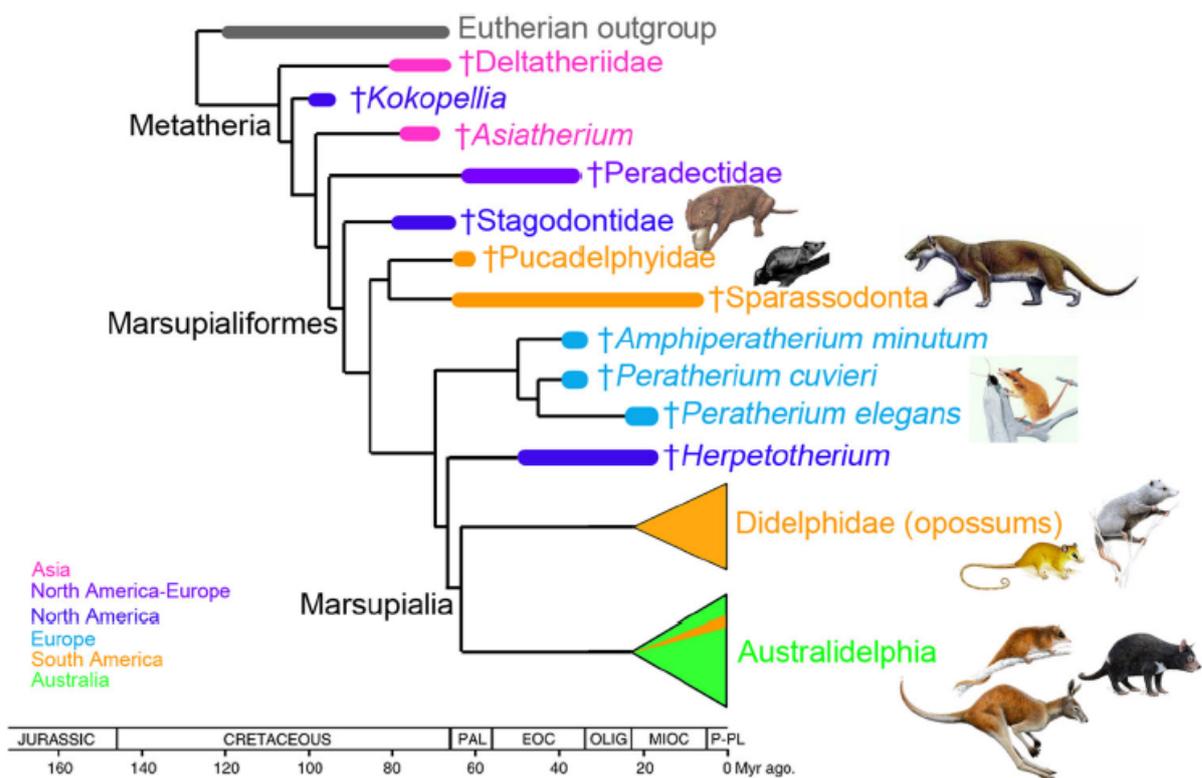
Herpetheriidae é um grupo não natural representado por metatérios referidos tradicionalmente na literatura como marsupiais didelfídeos. Eram considerados próximos ou incluídos no grupo Didelphimorphia, em razão da morfologia de seus dentes (LADEVÈZE *et al.*, 2020).

Seu registro fóssil é bastante diverso na América do Norte, porém são também encontrados na Europa, Ásia, África, sendo datados do Cretáceo Superior ao Mioceno. Destaca-se um possível registro na América do Sul: o gênero *Rumiodon*, do Eoceno Superior, encontrado em Santa Rosa, Peru (WILLIAMSON *et al.*, 2014; LADEVÈZE *et al.*, 2020).

A proximidade de Herpetheriidae com Didelphimorphia era fundamentada em uma convergência evolutiva e não uma relação filogenética entre os grupos. As primeiras análises

filogenéticas constataram que Herpetotheriidae é grupo irmão de Marsupialia *stritu sensu*, enquanto Peradectidae foi incluído em Didelphimorphia (HOROVITZ *et al.*, 2009; WILLIAMSON *et al.*, 2014; LADEVÈZE *et al.*, 2020).

Muizon *et al.* (2018) e posteriormente Ladevèze *et al.* (2020) demonstram em suas análises filogenéticas que Herpetotheriidae não forma um grupo monofilético, sendo na verdade um grupo parafilético formado pelas linhagens norte-americanas e europeias. Ladeveze *et al.* (2020) defendem a continuidade do uso do conceito de Herpetotheriidae, dada sua importância histórica na literatura e propõem a definição de Peratheriinae para o clado formado pelos 3 taxa europeus (*Amphiperatherium minutum*, *Peratherium cuvieri* e *P. elegans*) e Herpetotheriinae para o clado que inclui o gênero *Herpetotherium* e taxa associados. Como apresentado na topologia de Ledevèze *et al.* (Figura 9), *Herpetotherium* é mais próximo de Marsupialia do que Peratheriinae.



**Figura 9.** Consenso estrito das duas filogenias mais parcimoniosas resultantes da análise com 286 caracteres osteológicos e 25 taxa de Metatheria. Fonte: Retirado de Ladevèze *et al.* 2020.

A posição filogenética de *Herpetotherium* também implica uma origem norte americana para Marsupialia *stritu sensu* e dispersão do clado para a América do Sul entre o final do Cretáceo e início do Paleógeno (LADEVÈZE *et al.*, 2020).

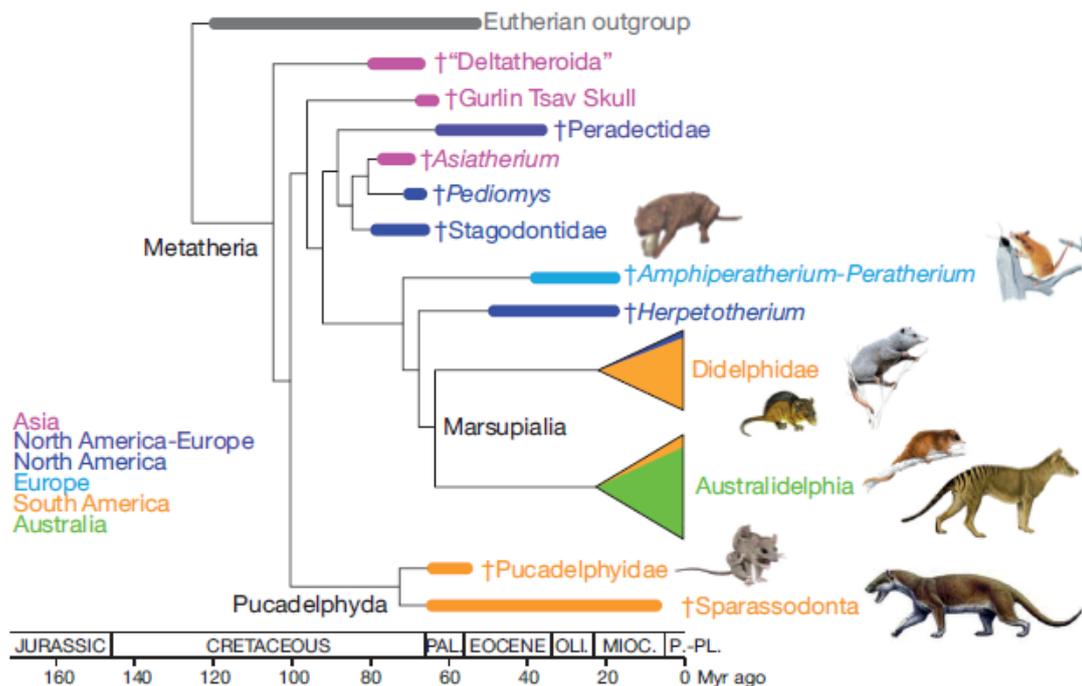
### 4.3.3. Peradectidae

Peradectidae é um grupo de metatérios cujas afinidades filogenéticas ainda permanecem inconclusivas. A análise filogenética de Horovitz *et al.* (2009) inclui Peradectidae em Didelphimorphia, no entanto, a topologia de Williamson *et al.* (2012) apresenta Peradectidae como um grupo parafilético, com as espécies tradicionalmente referidas como Peradectidae formando uma politomia. Os autores notam, no entanto, que os resultados encontrados justificam-se pela falta de mais dados relacionados aos taxa referidos e que futuras análises filogenéticas podem recuperar Peradectidae como um clado, incluindo as espécies em politomia. Williamson *et al.* (2014) comentam que o táxon *Maastrichtidelphys*, do Cretáceo, pode vir a ser incluído no clado.

Seguindo a definição de Williamson *et al.* para Peradectidae, o grupo é formado apenas pelas espécies *Peradectes elegans* (Paleoceno-Eoceno) e *Peradectes californicus* (Eoceno Médio) ambos da América do Norte. Há também dois registros fósseis na América do Sul referidos ao gênero *Peradectes*: *Peradectes austrinum* de Laguna Umayo (Peru) e um registro no sítio Tiupampa (Bolívia) referido como *Peradectes cf. austrinum*. Ladevèze *et al.* (2020) notam as afinidades de ambos com *P. elegans* e *P. californicus*.

### 4.3.4. Pucadelphyda

De acordo com Muizon *et al.* (2018), Pucadelphyda é um clado composto pela ordem Sparassodonta + Pucadelphyidae (Figura 10). A recente análise filogenética realizada por Muizon & Ladevèze (2020) confirma que Pucadelphyda é um grupo monofilético e suporta a origem biogeográfica e filogenética única de Sparassodonta e Pucadelphyidae. Em sua análise filogenética, Rangel *et al.* (2019) incluem também os gêneros *Szalinia* (Tiupampa), *Jaskhadelphys* (Tiupampa), *Minusculodelphys* (Itaboraí), *Kiruwamaq* (Santa Rosa, Peru), *Tiulordia* e *Incandelphys* (Tiupampa) em Pucadelphyda. Muizon & Ladevèze (2020) aceitam provisoriamente a hipótese proposta por Rangel *et al.* (2019), no entanto, notam que a confirmação dessa hipótese requer novas descobertas fósseis e análises de mais elementos osteológicos e dentários, e que a hipótese, portanto, deve ser considerada com cautela, visto que esses 6 gêneros são representados, quase totalmente, apenas por dentes isolados.



**Figura 10.** Topologia da análise filogenética por parcimônia mostrando a relação de Pucadelphyda (Sparassodonta + Pucadelphyidae) com outras taxa de Metatheria. Abreviações: PAL, Paleoceno; OLI, Oligoceno; MIOC, Mioceno; P-PL, Plioceno – Pleistoceno. Fonte: Retirado de Muizon & Ladevèze (2020).

#### 4.3.4.1. Pucadelphyidae

A família Pucadelphyidae é composta pelos seguintes gêneros: *Pucadelphys*, *Andinodelphys*, *Mizquedelphys* e *Itaboraidelphys*. Os 3 primeiros são encontrados apenas na Formação Santa Lucía, Tiupampa, enquanto *Itaboraidelphys* é proveniente de Itaboraí. Pucadelphyidae é representada por espécies de pequeno porte, de hábitos escansoriais, com dieta variando de onívora, carnívora e insetívora (MUIZON & LADEVÈZE, 2020).

#### 4.3.4.2. Sparassodonta

Sparassodonta é um clado que inclui o ancestral em comum de *Patene* e todos os seus descendentes (FORASIEPI, 2009; MUIZON *et al.*, 2018; FORASIEPI *et al.*, 2019). Cerca de 60 espécies de Sparassodonta são reconhecidas, a maioria do Neógeno (FORASIEPI *et al.*, 2019). Sparassodonta é uma ordem de metatérios cuja maioria das espécies é especializada em hipercarnivoria, sendo apenas 10% formados por onívoros ou mesocarnívoros (FORASIEPI *et al.*, 2019).

Sparassodonta apresenta 5 famílias: (1) Hondadelphidae, restrito à região Neotropical; (2) Hathliacynidae, cuja distribuição abrange a Patagônia até a Colômbia; (3) Borhyaenidae

(Figura 11), distribuídos por toda a América do Sul, do Eoceno ao Plioceno; (4) Proborhyaenidae, que são conhecidos em sítios da Argentina e Bolívia, datados do Eoceno-Oligoceno, e incluem as maiores espécies de metatérios conhecidos do Novo Mundo, como *Proborhyaena gigantea*, cujas estimativas da massa corporal chegam a 100 kg; e (5) Thylacosmilidae, com formas extremamente especializadas, como *Thylacosmilus* (Figura 12), possivelmente o táxon mais bem conhecido de Sparassodonta, encontrado em sítios datados do Neógeno da Argentina, Uruguai e Colômbia. Apresenta caninos superiores hipertrofiados, o que levou a comparações com o gênero *Smilodon* e outros placentários dentes-de-sabre (GOIN *et al.*, 2016; FORASIEPI *et al.*, 2019). O registro mais antigo de um Sparassodonta thylacosmilídeo pertence a um molar superior isolado encontrado em Gran Barranca, sudeste da província de Chubut, Patagônia, datado do Mioceno Inferior (Goin *et al.*, 2016).



**Figura 11.** Ilustração de crânio de *Arctodictis sinclairi* (Sparassodonta, Borhyaenidae) em vista lateral direita. Espécime MLP 85-VII-3-1. Fonte: Ilustração por Martín Barrios, retirado de Goin *et al.* (2016).



**Figura 12.** Ilustração de crânio de *Thylacosmilus atrox* (Sparassodonta, Thylacosmilidae) em vista lateral direita. Espécime MMP 1443. Fonte: Ilustração de Martín Barrios, retirado de Goin *et al.* (2016).

A família Mayulestidae *sensu* Muzion *et al.* (2018) é composta pelos gêneros *Allqokirus* (Figura 13), *Mayulestes*, e *Patene*, todos Sparassodonta basais. Em suas análises filogenéticas,

Rangel *et al.* (2019) apresentou Mayulestidae como um grupo não natural, resultante da natureza incompleta do registro fóssil de *Patene*, considerado o táxon mais basal de Sparassodonta, no que tange morfologia. Novas descobertas de fósseis mais completos de *Patene* podem ser decisivas para a validação de Mayulestidae (MUIZON & LADEVÈZE, 2020).



**Figura 13.** Reconstrução de *Allqokirus australis*, um Sparassodonta basal. Fonte: Muizon *et al.* (2018).

Forasiepi (2009) classifica os taxa não-Tiupampanianos de Sparassodonta em 2 grupos: Hathliacynidae e Borhyaenoidea (Borthyaendae + Thylacosmilidae e possivelmente Proborhyaenidae). As topologias de Muizon & Ladevèze (2020) e Rangel *et al.*, (2019) no entanto recuperaram Hathliacynidae como um grupo parafilético. Muizon & Ladevèze (2020) sugerem que Hathliacynidae é composto apenas pelos gêneros *Acyon* e *Cladosictis*.

Muizon & Ladevèze (2020) discutem duas hipóteses paleobiogeográficas de Sparassodonta: (1) Sparassodonta originou-se fora da América do Sul; (2) Sparassodonta e Pucadelphyidae possuem uma origem biogeográfica e filogenética única a partir de um ancestral Pucadelphyda.

Na primeira hipótese, corroborada pelo consenso da primeira análise filogenética realizada (matriz com todos os caracteres morfológicos), Sparassodonta provavelmente originou-se na América do Norte, a partir de uma irradiação de Deltatheroidea (*Atokatheridium*

ou *Oklatheridium*). Forasiepi (2009) sugere que Sparassodonta tenha se originado na América do Norte no Cretáceo Superior e posteriormente dispersado para a América do Sul. Essa hipótese é, no entanto, menos parcimoniosa, pois requer mais do que uma única migração de Pucadelphyda para a América do Sul. Nota-se também que, a inclusão de todos os caracteres dentários na matriz influenciou significativamente a topologia final, que agrupou taxa de metatérios de hábitos carnívoros em um só grupo (Sparassodonta + Stagodontidae + Deltatheroidea + Pucadelphyidae). Muizon & Ladevèze (2020) destacam que alguns caracteres dentários (molariformes) relacionados ao hábito carnívoro em Metatheria são homoplásicos, portanto não refletem um parentesco comum entre essas taxa e sim uma convergência evolutiva. Somado a esses fatos, a ausência até então de fósseis associados à Sparassodonta na América do Norte é uma forte evidência contrária a essa hipótese paleobiogeográfica.

A segunda hipótese, corroborada pelas duas análises filogenéticas subsequentes, confirma que Pucadelphyda é um grupo monofilético, e que o seu ancestral tenha se originado na América do Norte e a partir de uma migração única para a América do Sul, irradiou-se as linhagens Sparassodonta e Pucadelphyidae.

Sparassodonta manteve uma diversidade baixa até o Eoceno Superior, quando formas hipercarnívoras de médio a grande porte apareceram. O grupo atinge o seu auge na diversidade entre o Oligoceno Superior e o Mioceno Inferior (Deseadano SALMA até Santacruciano SALMA) (GOIN *et al.*, 2016).

#### 4.3.5. Paucituberculata

São representados por 6 espécies viventes distribuídas em 3 gêneros (*Caenolestes*, *Lestoros* e *Rhyncholestes*) (Figura 14), todas pertencentes à família Caenolestidae, caracterizada por espécies de tamanho pequeno, de hábitos generalistas e morfologia semelhante à de musaranhos. Habitam florestas úmidas-temperadas da Patagônia, bem como em florestas tropicais no Andes. Espécies extintas são representadas por essa e mais 3 famílias: Pichilipidae, Palaeothentidae, e Abderitidae (GOIN *et al.*, 2016).

A diversidade de Paucituberculata era bastante baixa durante o Paleógeno, com registros fósseis escassos nesse período, com as espécies ocupando nichos insetívoros e frugívoros. O grupo atinge o seu ápice de diversificação a partir do Neógeno, no início do Mioceno (Colhuehuapiano e Santacruciano SALMAs), com uma rápida irradiação de Palaeothentidae e Abderitidae com hábitos frugívoros, insetívoros e locomoção arbórea, escansorial e curso-saltacional (ABELLO *et al.*, 2012; GOIN *et al.*, 2016).

Os gêneros *Bardalestes* e *Riolestes* são os taxa mais basais de Paucituberculata, com características plesiomórficas em relação aos outros taxa da ordem e, portanto, possuem bastantes informações sobre a evolução do padrão do molar de Paucituberculata (GOIN *et al.*, 2009).



**Figura 14.** *Rhyncholestes raphanurus* (Paucituberculata, Caenolestidae). Fonte: Foto por Peter Meserve, Brian Lang e Bruce Patterson, retirado de Goin *et al.* (2016).

O registro fóssil mais antigo da ordem pertence à *Riolestes capricornicus*, representado por um m1 datado do Paleoceno Superior, encontrado na Formação de Itaboraí, Rio de Janeiro (GOIN *et al.*, 2009; Beck, 2017).

Os Paucituberculata eram também referidos na literatura como “pseudodiprotodontes”, assim como Polydolopimorphia, com base na presença de um dente incisivo inferior procumbente, razão pela qual era proposto que Paucituberculata + Polydolopimorphia formavam um clado denominado “Pseudodiprotodontia” por (GOIN *et al.*, 2009; BECK, 2017). Essa hipótese foi refutada por análises filogenéticas, que comprovaram que Pseudodiprotodontia não é um grupo natural (CASE *et al.*, 2005). A semelhança apresentada

na morfologia dos dentes entre as duas ordens é na verdade resultado de uma convergência evolutiva, portanto, o padrão do dente diprotodonte teria evoluído independentemente em Diprodontia, Paucituberculata e Polydolopimorphia (GOIN *et al.*, 2009; BECK, 2017).

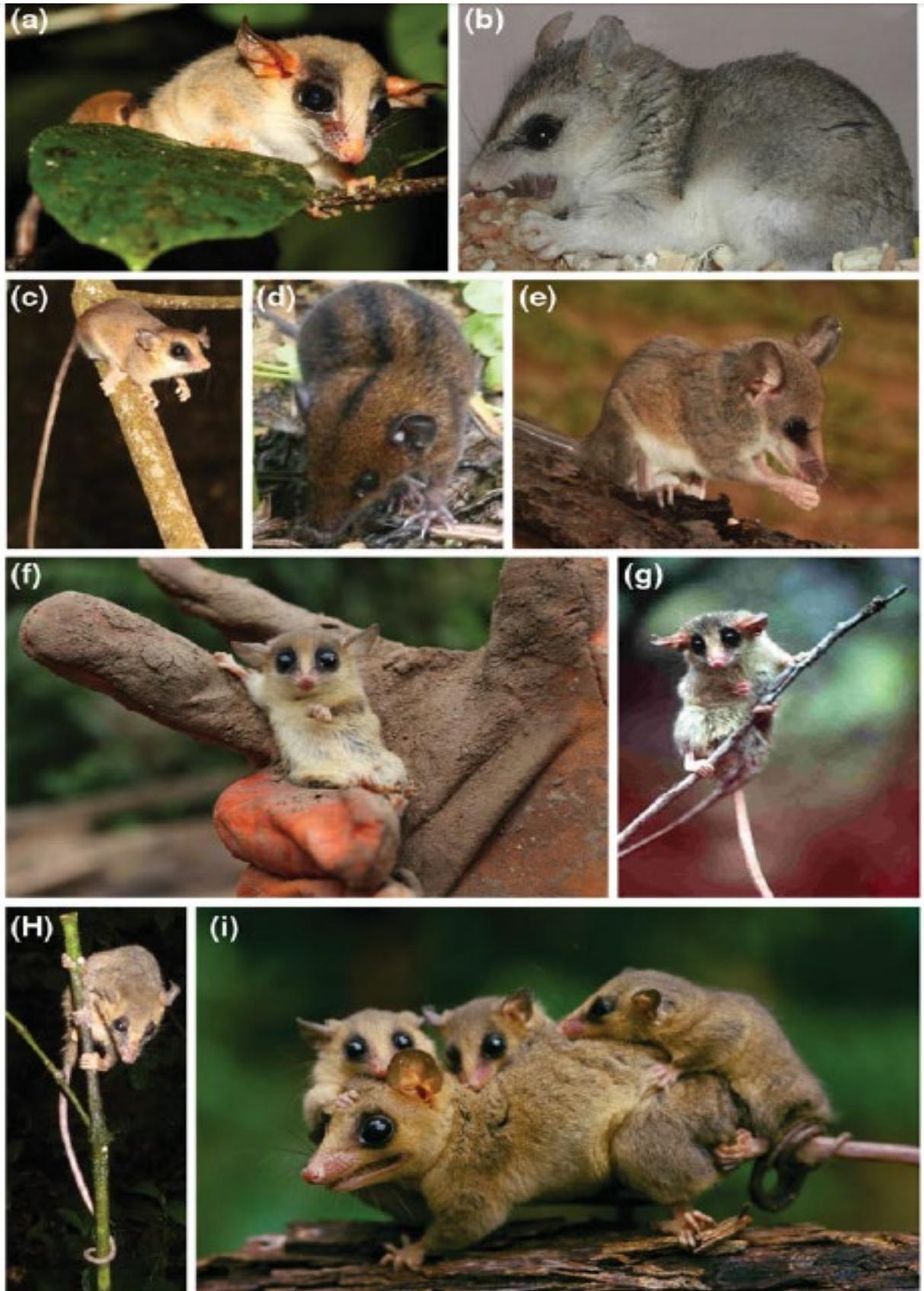
A hipótese filogenética vigente é de que Paucituberculata é grupo irmão de Australidelphia e possui mais afinidades com *Dromiciops gliroides* do que Didelphimorphia (GOIN *et al.*, 2016). As análises filogenéticas recentes também suportam a existência de 2 grupos principais na ordem: Caenolestoidea (que inclui Caenolestidae) e Palaeonthentoidea (Pichilipidae, Palaeothentidae e Abderitidae) (GOIN *et al.*, 2016).

A afinidade de Paucituberculata com as outras ordens viventes de Marsupialia ainda é incerta. Análises filogenéticas baseadas em dados moleculares e do gene RAG1 apontam que Paucituberculata é grupo irmão de todos os outros taxa de Marsupialia (Bootstrap de 85% para Minimum Evolution e menor que 50% para Máxima Verossimilhança e Máxima Parcimônia) (BAKER *et al.*, 2004).

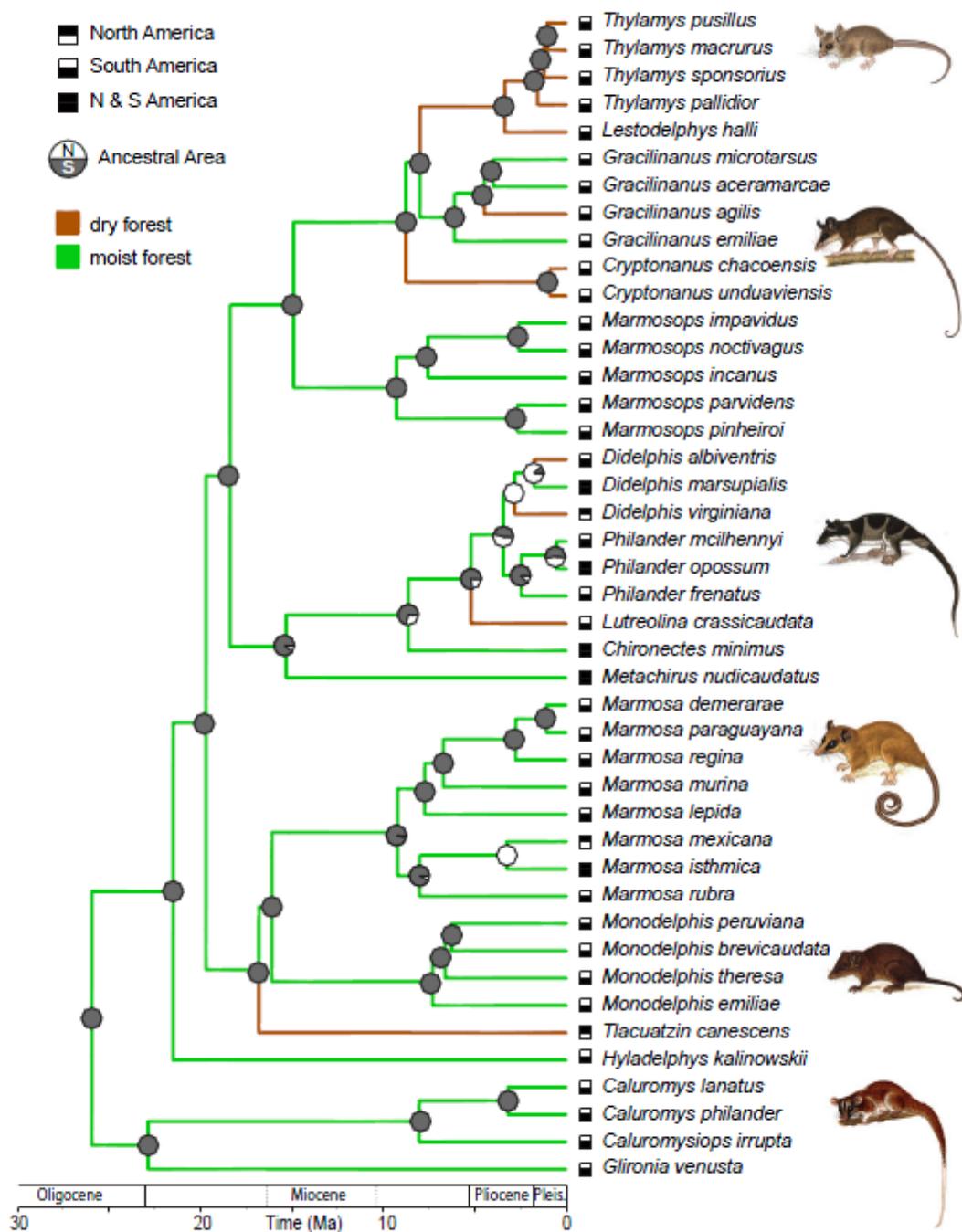
#### 4.3.6. Didelphimorphia

Os representantes mais diversos de Marsupialia nas Américas são os Didelphimorphia, com mais de 100 espécies distribuídas em 19 gêneros. A maioria dessas espécies é endêmica à América do Sul, com apenas 1 gênero e 3 espécies exclusivas da América do Norte (JANSA *et al.*, 2013). São classificados em 4 subfamílias: Glironiinae, Caluromyinae, Hyladelphinae e Didelphinae, todos pertencentes a única família vivente, Didelphidae (Figura 15) (JANSA *et al.*, 2013). Dos taxa extintos, destaca-se a família Sparassocynidae (também referida como Didelphoidea), composta por animais de hábitos mesocarnívoros de tamanho similar aos Didelphinae, com ocorrência na Argentina (GOIN *et al.*, 2016). Jansa *et al.* (2013) realizaram uma análise filogenética baseada na divergência de tempo de Didelphidae e concluíram que o clado tem uma alta probabilidade de ter se originado na América do Sul, há 26,3 milhões de anos (Oligoceno Superior) (Figura 16).

Os Didelphidae mais antigos são encontrados no Mioceno (La Venta, Colômbia ou Argentina), sustentando a hipótese de uma irradiação a partir do Neógeno na América do Sul, sem relação com linhagens norte americano (GOIN & OLIVEIRA, 2012). Segundo Jansa *et al.* (2013), os Didelphimorphia são um clado relativamente antigo, com uma linhagem se estendendo por mais de 30 milhões de anos. O registro fóssil mais antigo do gênero *Didelphis* pertence à *Didelphis solimoensis*, da Formação Solimões, Mioceno Superior, Acre, Brasil (COZZUOL *et al.*, 2006).



**Figura 15.** Representantes da família Didelphidae (Didelphimorphia: (a) *Hyladelphys kalinowskii*; (b) *Lestodelphys halli*; (c) *Gracilinanus emiliae*; (d) *Monodelphis gardneri*; (e) *Marmosops parvidens*; (f) *Marmosa murina*; (g) *Gracilinanus microtarsus*; (h, i), *Micoureus demerarae*. Fonte: Retirado de Goin *et al.* (2016).



**Figura 16.** Filogenia de Didelphidae baseada na análise Bayesiana. Ramos coloridos indicam habitat. A cor dos círculos na base de cada ramo mostra a distribuição geográfica dos taxa viventes. Fonte: Jansa *et al.* (2013).

Os Didelphimorphia apresentam dietas carnívoras até frugívoras e ocupam substratos terrícolas, arborícolas e semi-aquáticos. Já os Paucituberculata são insetívoros terrícolas e o *Dromiciops gliroides* (Microbiotheria) é arborícola com dieta insetívora-frugívora (ABELLO & CANDELA, 2019).

Em suas análises de diversificação de Didelphidae, Jansa *et al.*, 2013 identificaram uma possível extinção em massa no grupo, entre 15 – 10,3 Ma. Jansa *et al.* (2013) propõem duas hipóteses, não mutuamente exclusivas, para explicar o evento: A existência do Sistema Pebas no Oeste da Amazônia entre 23-8 Ma, ou competição com a chegada de novos mamíferos predadores ao continente (Procyonidae) a partir da América do Norte.

#### 4.3.7. Polydolopimorphia

Polydolopimorphia é um grupo de metatérios de hábitos onívoros, frugívoros e herbívoros, cuja resolução filogenética é ainda bastante controversa. São caracterizados por uma dentição inferior diprotodonte, sendo a maioria apresentando molares bunodontes com coroas baixas (BECK, 2017). Pela morfologia peculiar de seus dentes, os Polydolopimorphia eram comumente referidos na literatura como “pseudodiprotodontes”, termo utilizado para designar um grupo não natural incluindo diversas linhagens de Polydolopimorphia e Paucituberculata. Em relação à sua posição filogenética dentro de Metatheria, há 2 hipóteses principais: (1) Polydolopimorphia é um grupo monofilético e está incluído em Marsupialia *strictu sensu* ou (2) Polydolopimorphia não forma um grupo natural.

Ladevèze & Muizon (2009) classificam Polydolopimorphia como pertencente à ordem Paucituberculata. Já Goin *et al.* (2009) argumentam a proximidade de Polydolopimorphia com Microbiotheria, e posteriormente (Goin *et al.*, 2016) sugerem uma classificação dentro de Australidelphia.

Alguns autores, como Goin *et al.* (2016) defendem que Polydolopimorphia é um grupo monofilético formado por taxa basais (*Glasbius*, *Roberthoffstetteria*, *Chulpasia* e *Palangania*), e as subordens Bonapartheriiformes (Bonapartheriidae, Prepidolopidae, Rosendolopidae, Argyrolagidae, etc) e Polydolopiformes (Sillustaniidae + Polydolpidae). Babot *et al.* (2019) suportam a hipótese de inclusão de *Palangania*, *Chulpasia*, *Glasbius*, aff. *Bobbschaefferia* em Polydolopimorphia.

No entanto, Beck (2017) a partir de análises filogenéticas incluindo caracteres moleculares, dentários e cranianos, rejeita a hipótese de Goin *et al.* (2016) para um grupo monofilético, e classifica Polydolopimorphia como um grupo parafilético formado por metatérios basais em Marsupialiformes, fora de Marsupialia. Beck (2017) também argumenta que as análises filogenéticas feitas por Goin *et al.* (2009) utilizaram em sua maioria caracteres dentários, que influenciam bastante na topologia final. Beck também defende a inclusão de Argyrolagidae em Paucituberculata.

Os registros fósseis mais antigos são encontrados na América do Norte, no Cretáceo Superior. Na América do Sul, Polydolopimorphia tem uma distribuição temporal do Paleoceno Inferior ao Plioceno (GOIN *et al.*, 2016). No Neógeno, apenas a família Argyrolagidae persistiu. O registro mais antigo no continente pertence à *Cocatherium lefipanum*.

A análise filogenética de Babot *et al.* (2019) é congruente com a hipótese de Goin *et al.* (2016) para Polydolopimorphia. Outros autores como Ladevèze *et al.* (2020) também aceitam a hipótese de Goin *et al.* (2009) para Polydolopimorphia. No entanto, é importante ressaltar que a descoberta de novos fósseis, principalmente com crânios preservados, bem como novas filogenias utilizando mais caracteres cranianos e pós-cranianos podem comprovar que Polydolopimorphia não é um grupo monofilético, como sugerido por Beck (2017).

Os Polydolopiformes iniciaram sua diversificação no Eoceno Inferior (Itaboraiano SALMA) e atingiu o ápice durante o Eoceno Médio (“SAPOAN”), sendo representados por espécies de pequeno a médio porte de hábitos frugívoros e insetívoros. A partir do Eoceno Superior, a diversidade de Polydolopiformes começa a declinar, sendo o último registro fóssil dessa subordem encontrado em La Cantera, Patagônia (GOIN *et al.*, 2016).

Entre os Bonapartheriiformes, Bonapartheriioidea apresenta um processo de diversificação também no Eoceno Inferior (Iraboraiano SALMA), com espécies folívoras e insetívoras-frugívoras de tamanho grande e médio, respectivamente. O último registro de Bonapartheriioidea é também na fauna de La Cantera, Patagônia. Após o Eoceno Superior, essas espécies foram substituídas por formas granívoras de pequeno tamanho (GOIN *et al.*, 2016). Os Argyrolagoidea possuem o primeiro registro fóssil no Eoceno médio, com espécies especializadas em granivoria e folivoria. Seu último registro ocorre no Plioceno Superior, sendo, portanto, a única linhagem conhecida de Bonapartheriiformes a persistir até o Neógeno (WOODBURNE *et al.*, 2013).

A presença de *Roberthoffstetteria* no sítio Tiupampa é uma evidência em favor de que Metatheria estava presente na América do Sul no final do Cretáceo (WOODBURNE *et al.*, 2013).

#### 4.3.8. Microbiotheria

Os Microbiotheria são atualmente representados apenas por apenas 1 espécie (*Dromiciops gliroides*) (Figura 17) restrita ao sul do Andes, no Chile. Assim como *Dromiciops*, as espécies extintas habitavam a região andina da América do Sul, possivelmente em condições

ambientais semelhantes. São reconhecidas 2 famílias: Microbiotheriidae, a mais diversa, presente principalmente no Mioceno Inferior; Woodburnodontidae, (Goin *et al.*, 2007) sem representantes viventes, com fósseis reconhecidos do Eoceno da Patagônia e Antártica (GOIN *et al.*, 2016).



**Figura 17.** *Dromiciops gliroides* (Microbiotheria, Microbiotheriidae) Fonte: Foto por Peter Meserve, Brian Lang e Bruce Patterson, retirado de Goin *et al.* (2016).

## 5. CONSIDERAÇÕES FINAIS

Na América do Sul, o registro fóssil de Metatheria é abundante na Patagônia e no extremo sul do continente, sendo bastante escasso no Neotrópico. Todavia, o registro evidencia uma alta diversidade de linhagens durante todo o Cenozóico, com seu auge no Eoceno-Oligoceno. A diversidade de metatérios na América do Sul compreende pelo menos 8 linhagens de Metatheria, com espécies morfológicamente diversas e especializadas, ocupando nichos hipercarnívoros, mesocarnívoros, onívoros, insetívoros, frugívoros e herbívoros. Quanto às linhagens ainda viventes, Paucituberculata e Microbiotheria apresentam uma distribuição restrita e diversidade significativamente baixa, com formas generalistas, comparada à diversidade anterior ao Holoceno. Didelphimorphia está amplamente distribuído pelo continente, porém também apresenta espécies generalistas.

A hipótese paleobiogeográfica para a chegada de Metatheria na América do Sul através da América do Norte entre o Cretáceo-Paleógeno é bastante aceita entre os autores, no entanto, vários grupos de Metatheria descritos na literatura possuem problemas taxonômicos e filogenéticos, resultantes da natureza do registro fóssil bastante escasso e fragmentado. Para algumas linhagens, cujos fósseis são majoritariamente representados apenas por dentes, as topologias são bastante influenciadas e, portanto, não há consenso entre os autores. Outros grupos, como Peradectidae, apresentam pouca informação e podem vir a ser invalidados futuramente. Portanto, é extremamente importante e necessário que novas descobertas e descrições de fósseis de Metatheria sejam feitas, principalmente na região Neotropical, para que as novas análises filogenéticas apresentem melhores resoluções entre os grupos, bem como para ampliar o conhecimento sobre a origem, evolução, morfologia e diversidade de Metatheria na América do Sul.

## 6. REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS

- ABELLO María A.; ORTIZ-JAUREGUIZAR Edgardo O.; CANDELA Adriana M. Paleoecology of the Paucituberculata and Microbiotheria (Mammalia, Marsupialia) from the late Early Miocene of Patagonia. *In: Vizcaino S.F., Kay R.F., Bargo M.S. (eds) Early Miocene Paleobiology in Patagonia. High latitude paleocommunities of the Santa Cruz Formation.* Cambridge University Press, Cambridge. 2012.
- BABOT, María Judith; ROUGIER, Guillermo W.; GARCÍA-LOPEZ, Daniel; DAVIS, Brian M. New Small Bunodont Metatherian from the Late Eocene of the Argentinean Puna. **Journal of Mammal Evolution**, p. 1–12, 2019.
- BAKER, Michelle L.; WARES, John P.; HARRISON, Gavan A.; MILLER, Robert D. Relationships among the Families and Orders of Marsupials and the Major Mammalian Lineages Based on Recombination Activating Gene - 1. **Journal of Mammalian Evolution**, v. 11, n. 1, p.1–16, mar. 2004.
- BECK, Robin M. D. An ‘ameridelphian’ marsupial from the early Eocene of Australia supports a complex model of Southern Hemisphere marsupial biogeography. **Naturwissenschaften**, v. 99, p.715–729, 2012.
- BECK, Robin M. D. The Skull of Epidolops ameghinoi from the Early Eocene Itaboraí Fauna, Southeastern Brazil, and the Affinities of the Extinct Marsupialiform Order Polydolopimorphia. **Journal of Mammal Evolution**, p. 373–414, 2017.
- BECK, Robin M.D.; GODTHELP, HENK; WEISBECKER, Vera ; ARCHER, Michael; HAND Suzanne J. Australia’s oldest marsupial fossils and their biogeographical implications. **PLoS One** 3:e1858. 2008.
- BERTINI, Reinaldo J.; MARSHALL, Larry G.; GAYET, Mireille; BRITO, Paulo. Vertebrate faunas from the Adamantina and Marília formations (Upper Bauru Group, late Cretaceous, Brazil) in their stratigraphic and paleobiogeographic context. **Neues Jahrbuch für Geologie und Paläontologie. Abhandlungen**, v. 188(1), p.71–101, 1993.
- BI, Shundong; JIN, Xingsheng; LI, Shuo; DU, Tianming. A new Cretaceous Metatherian mammal from Henan, China. **PeerJ**, v. 3, 2015.
- BI, Shundong; ZHENG, Xiaoting; WANG, Xiaoli; CIGNETTI, Natalie E.; YANG, Shiling; WIBLE, John R. An Early Cretaceous eutherian and the placental–marsupial dichotomy. **Nature**, v. 558, p. 390–395, 2018.
- BININDA–EMONDS, Olaf R. P.; CARDILLO, Marcel; JONES, Kate E.; MACPHEE, Ross D. E.; BECK, Robin M. D.; GRENYER, Richard; PRICE, Samantha A.; VOS, Rutger A.; GITTLEMAN, John L.; PURVIS, Andy. The delayed rise of present-day mammals. **Nature**, v. 446, p. 507–512, 2007.
- CÁCERES, Nilton C. **Marsupiais do Brasil.** Campo Grande, MS: Editora UFMS, 2012.
- CANDEIRO, Carlos R. A.; MARTINELLI, Agustín G.; AVILLA, Leonardo S.; RICH, Thomas H. Tetrapods from the upper Cretaceous (Turonian-Maastrichtian Baru group of Brazil): a reappraisal. **Cretaceous Research**, v. 27, p. 923–946, 2006.
- CARNEIRO, Leonardo M.; OLIVEIRA, Édison V. Systematic affinities of the extinct metatherian Eobrasilia coutoi Simpson, 1947, A South American early Stagodontidae: Implications for "Eobrasiliinae". **Revista Brasileira de Paleontologia**, v. 20, n. 3, p. 355–372, 2017.
- CARRILO, Juan D.; FORASIEPI, Analía; JARAMILLO, Carlos; SÁNCHEZ-VILLAGRA, Marcelo R. Neotropical mammal diversity and the Great American Biotic Interchange: spatial and temporal variation in South America’s fossil record. **Frontiers in genetics**, v. 5, p. 1–11, 2015.
- CARVALHO, Ismar de Souza. **Paleontologia: Paleovertebrados, paleobotânica.** Rio de Janeiro: Editora Interciência, 2011.
- CASTRO, Mariela C.; GOIN, Francisco J.; ORTIZ-JAUREGUIZA, Edgardo; VIEYTES, E. Carolina; TSUKUI, Kaori; RAMEZANI, Jahandar; BATEZELLI, Alessandro; MARSOLA, Júlio C. A.; LANGE, Max C. A Late Cretaceous mammal from Brazil and the first radioisotopic age for the Bauru Group. **The Royal Society**, v. 5, p. 1–11, 2018.
- COZZUOL, Mario A.; GOIN, Francisco J.; REYES, Martin De Los; RANZI, Aliceu. The oldest species of Didelphis (Mammalia, Marsupialia, Didelphidae), from the late Miocene of Amazonia. **Journal of Mammalogy**, v. 87, n. 4, p. 663–667, 2006.
- DAVIS, B. M.; CIFELLI, R. L.; KIELAN-JAWOROWSKA, Zofia. Earliest evidence of Deltatheroidea (Mammalia: Metatheria) from the Early Cretaceous of North America. **In: Sargis, E.J., Dagosto, M. (Eds)**

- Mammalian Evolutionary Morphology: A Tribute to Frederick S Szalay.** Springer, Dordecht, 3–24, 2008.
- DOS REIS, Mario; DONOGHUE, Philip C. J.; YANG, Ziheng. Neither phylogenomic nor palaeontological data support a Palaeogene origin of placental mammals. **Biology Letters**, v. 10, n. 1, p. 1–4, 2014.
- DOS REIS, Mario; INOUE, Jun; HASEGAWA, Masami; ASHER, Robert J.; DONOGHUE, Philip C. J.; YANG, Ziheng. Phylogenomic datasets provide both precision and accuracy in estimating the timescale of placental mammal phylogeny. **Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences**, v. 279, n. 1742, p. 3491–3500, 2012.
- DOS REIS, Nélio R.; PERACCHI, Adriano L.; PEDRO, Wagner A.; DE LIMA, Isaac P. **Mamíferos do Brasil.** Londrina, Paraná, 2006.
- FORASIEPI, Analía M. Osteology of **Arctodictis sinclairi** (Mammalia, Metatheria, Sparassodonta) and phylogeny of Cenozoic metatherian carnivores from South America. **Monografías del Museo Argentino de Ciencias Naturales Bernardino Rivadavia** 6:1–174, 2009.
- FORASIEPI, Analía M.; MACPHEE, Ross; DEL PINO, Santiago H. Caudal Cranium of **Thylacosmilus atrox** (Mammalia, Metatheria, Sparassodonta), a South American Predaceous Sabertooth. **Bulletin of the American Museum of Natural History**, New York, USA, n. 433, p. 1–64, 2019.
- FORASIEPI, Analía M.; MARTINELLI Agustín G.; GOIN, Francisco J. Revisión taxonómica de **Parahyaenodon argentinus** Ameghino y sus implicancias en el conocimiento de los grandes mamíferos carnívoros del Mioceno de América de Sur. **Ameghiniana** 44(1):143–159, 2007.
- GELFO, Javier N.; GOIN Francisco, J.; WOODBURNE Michael O.; DE MUIZON, Christian. Biochronological Relationships of the Earliest South American Paleogene Mammalian Faunas. **Palaeontology**, v. 52(1), p. 251–269, 2009.
- GELFO, Javier N.; PASCUAL, Rosendo. **Peligrotherium tropicalis** (Mammalia Dryolestida) from the early Paleocene of Patagonia, a survival from a Mesozoic Gondwanan radiation. **Geodiversitas**, Paris, v. 23, n. 3, p. 369–379, 2001.
- GOIN, Francisco J.; ABELLO, María A. Los Metatheria sudamericanos de comienzos del Neógeno (Mioceno temprano, edad mamífero Colhuehuapense): Microbiotheria y Polydolopimorphia. **Ameghiniana** 50(1):51–78, 2013.
- GOIN, Francisco J.; ABELLO, María A.; CHORNOGUBSKY, Laura. Middle Tertiary marsupials from central Patagonia (early Oligocene of Gran Barranca): understanding South America's Grande Coupure. In: Madden RH, Carlini AA, Vucetich MG, Kay RF (eds) **The Paleontology of Gran Barranca: evolution and environmental change through the Middle Cenozoic of Patagonia.** Cambridge University Press, New York, 2010.
- GOIN, Francisco J.; OLIVEIRA, Édison V. Marsupiais do início do Paleógeno no Brasil: Diversidade e afinidades. In: CÁCERES, Nilton C. **Os marsupiais do Brasil: biologia, ecologia e conservação.** Editora UFSM, cap. 13, p. 275–301, 2012.
- GOIN, Francisco J.; WOODBURNE, Michael O.; ZIMICZ, Ana Natalia; MARTIN, Gabriel M.; CHORNOGUBSKY, Laura. **A Brief History of South American Metatherians: Evolutionary Contexts and Intercontinental Dispersals.** Springer Earth System Sciences, 2016.
- GOIN, Francisco J.; ZIMICZ, Natalia; REGUERO, Marcelo A.; SANTILLANA, Sergio N.; MARENSSI, Sergio A.; MOLY, Juan. J. New mammal from the Eocene of Antarctica, and the origins of the Microbiotheria. **Revista de la Asociación Geológica Argentina**, v. 62(4), p. 597–603, 2007.
- GOIN, Francisco J.; GELFO, Javier N.; CHORNOGUBSKY, Laura; WOODBURNE, Michael O.; MARTIN, Thomas. Origins, Radiations, and Distribution of South American Mammals: from Greenhouse to Icehouse Worlds. In: Patterson BD, Costa LP (eds) **Bones, clones, and biomes: an 80-million year history of Recent Neotropical mammals** Univ Chicago Press, Chicago, 2012
- HOPSON, James A. Synapsid Evolution and the Radiation of Non-Eutherian Mammals. **The Paleontological Society Papers**, v. 17, p. 190–219. 1994.
- HOROVITZ, Inés; MARTIN, Thomas; BLOCH, Jonathan; LADEVÈSE, Sandrine; KURZ, Cornelia; SÁNCHEZ-VILLAGRA, Marcelo R. Cranial Anatomy of the earliest Marsupials and the origin of opossums. **PLoS ONE** 4: e8278, 2009.

- JANSA, Sharon A.; BARKER, F. Keith; VOSS, Robert S. The early diversification history of Didelphid marsupials: a window into South America's "splendid isolation". **Evolution**, p. 1–12, 2013.
- JANSA, Sharon A.; BARKER, F. Keith; VOSS, Robert S. The Early Diversification of didelphid marsupials: A window into South America's "Splendid isolation". **Evolution**, p. 1–12, 2021.
- KEMP, Thomas S. **The Origin and Evolution of Mammals**. New York: Oxford University Press Inc, 2005.
- KIELAN-JAWOROWSKA, Zofia.; CIFELLI, Richard L.; LUO, Zhe–Xi. **Mammals from the Age of Dinosaurs: Origins, Evolution, and Structure**. New York: Columbia University Press, 2004.
- KIELAN-JAWOROWSKA, Zofia; CIFELLI, Richard L.; LUO, Zhe–Xi. Primitive boreosphenidan mammal (?Deltatheroidea) from the Early Cretaceous of Oklahoma. **Acta Palaeontologica Polonica**, v. 46, p. 377–391, 2001.
- LADEVÈZE, Sandrine; MUIZON, Christian de. Evidence of early evolution of Australidelphia (Metatheria, Mammalia) in South America: phylogenetic relationships of the metatherians from the Late Palaeocene of Itaboraí (Brazil) based on teeth and petrosal bones. **Zoological Journal of the Linnean Society**, v. 159, p. 746–784, 2009.
- LADEVÈZE, Sandrine; SELVA, Charlène; MUIZON, Christian de. What are “opossum-like” fossils? The phylogeny of herpetotheriid and peradectid metatherians, based on new features from the petrosal anatomy. **Journal of Systematic Palaeontology**, p. 1–18, 2020.
- LEANZA, Hector. A.; APETESGUÍA, Sebastián; NOVAS, Fernando E.; DE LA FUENTE, Marcelo S. Cretaceous terrestrial beds from the Neuquén Basin (Argentina) and their tetrapod assemblages. **Cretaceous Research**, v. 25, p.61–87, 2004.
- LUO, Zhe Xi; KIELAN-JAWOROWSKA, Zofia.; CIFELLI, Richard L. In quest for a phylogeny of Mesozoic mammals. **Acta Palaeontologica Polonica**, Warsaw, v. 47, n. 1, p. 1–78. 2002.
- LUO, Zhe-Xi; JI, Qiang; WIBLE, John R.; YUAN, Chong-Xi. An Early Cretaceous Tribosphenic Mammal and Metatherian Evolution. **Science**, Washington, v. 302, n. 5652, p. 1934–1940, 2003.
- LUO, Zhe-Xi; YUAN, Chong-Xi; MENG, Qing-Jin; JI, Qiang. A Jurassic eutherian mammal and divergence of marsupials and placentals. **Nature**, v. 476, p. 442–445, 2011.
- MARTIN, James E.; CASE, Judd A.; JAGT, John W. M.; SCHULP, Anne S.; MULDER, Eric W. A. A New European Marsupial Indicates a Late Cretaceous High–Latitude Transatlantic Dispersal Route. **Journal of Mammalian Evolution**, v. 12, p. 495–511, 2005.
- MCKENNA, Michael C.; BELL, Susan K. **Classification of Mammals: Above the Species Level**. New York: Columbia University Press, 1997.
- MEREDITH, Robert W.; JANECKA, Jan E.; GATESY, John; RYDER, Oliver A.; FISHER, Colleen A.; TEELING, Emma C.; GOODBLA, Alisha; EIZIRIK, Eduardo; SIMÃO, Taiz L. L.; STADLER, Tanja; RABOSKY, Daniel L.; HONEYCUTT, Rodney L.; FLYNN, John J.; INGRAM, Colleen M.; STEINER, Cynthia; WILLIAMS, Tiffani L.; ROBINSON, Terence J.; BURK–HERRICK, Angela; WESTERMAN, Michael; AYOUB, Nadia A.; SPRINGER, Mark S.; MURPHY, William J. Impacts of the Cretaceous Terrestrial Revolution and KPg Extinction on Mammal Diversification. **Science**, v. 334, p. 521–524, 2011.
- MORRONE, Juan J. Biogeographic areas and transition zones of Latin America and the Caribbean islands based on panbiogeographic and cladistic analyses of the entomofauna. **Annual Review of Entomology** 51:467–494. 2006.
- MORRONE, Juan J. Biogeographical regions under track and cladistic scrutiny. **Journal of Biogeography** 29: 149–152. 2002.
- MUIZON, Christian de; LADEVÈZE, Sandrine; SELVA, Charlène; VIGNAUD, Robin; GOUSSARD, Florent. **Allqokirus australis** (Sparassodonta, Metatheria) from the early Palaeocene of Tiupampa (Bolivia) and the rise of the metatherian carnivorous radiation in South America. **Geodiversitas** 40 (16): 363–459, 2018.
- PASCUAL, Rosendo. GOIN, Francisco J.; GONZÁLEZ, Pablo; ARDOLINO, Alberto; PUERTA, Pablo F. A highly derived docodont from the Patagonian Late Cretaceous: evolutionary implications for Gondwanan mammals. **Geodiversitas** 22, n. 3, p. 395–414, 2000.
- PREVOSTI, Francisco J.; FORASIEPI, Analía. **Evolution of South American mammalian predators during the Cenozoic: paleobiogeographic and paleoenvironmental contingencies**. Berlin: Springer. 2018

- PREVOSTI, Francisco J.; FORASIEPI, Analía; ZIMICS, Natalia. The evolution of the Cenozoic terrestrial mammalian predator guild in South America: competition or replacement? *Journal of Mammalian Evolution* 20, 3–21, 2013.
- RANGEL, Caio C.; CARNEIRO, Leonardo de M.; BERGQVIST, Lilian P.; OLIVEIRA, Edison V.; GOIN, Francisco J.; BABOT, Judith. Diversity, affinities, and adaptations of the basal sparassodont *Patene* Simpson, 1935 (Mammalia, Metatheria). *Ameghiniana* 56 (4). 2019.
- ROSE, Kenneth D. **The beginning of the age of mammals**. Baltimore: The Johns Hopkins University Press, 2006.
- SÁNCHEZ-VILLAGRA, Marcelo R. Why are There Fewer Marsupials than Placentals? On the Relevance of Geography and Physiology to Evolutionary Patterns of Mammalian Diversity and Disparity. *Journal of Mammal Evolution*, p. 1–12, 2012.
- SIMPSON, George G. The principles of classification and a classification of mammals. *Bulletin of the American Museum of Natural History*, v. 85, 1945.
- SZALAY, Frederick S.; TROFIMOV, Boris A. The Mongolian Late Cretaceous Asiatherium, and the early phylogeny and paleobiogeography of Metatheria. *Journal of Vertebrate Paleontology* 16 (3) 474–509, 1996.
- SZALAY, Frederick. S. A new appraisal of marsupial phylogeny and classification. In: Archer, M. (ed) **Carnivorous marsupials**. Royal Zoological Society of New South Wales, Mosman, pp 621–640, 1982.
- VAUGHAN, Terry A.; RYAN, James M.; CZAPLEWSKI, Nicholas **Mammalogy USA**: Jones & Bartlett Publishers, 2015.
- VAUGHAN, Terry A.; RYAN, James M.; CZAPLEWSKI, Nicholas **Mammalogy**. USA: Thomson Learning, Inc. 2000.
- VULLO, Romain; GHEERBRANT, Emmanuel; DE MUIZON, Christian; NÉRAUDEAU, Didier. The oldest modern therian mammal from Europe and its bearing on stem marsupial paleobiogeography. *Proceedings of the National Academy of Science*, v. 106, n. 47, p. 19910–19915, 2009.
- WILLIAMSON, Thomas E.; BRUSATTE, Stephen L.; CARR, Thomas D.; WEIL, Anne; STANDHARDT, Barbara R. The phylogeny and evolution of Cretaceous–Paleogene metatherians: New cladistic analysis and description of new early Paleocene specimens from the Nacimiento Formation, New Mexico. *Journal of Systematic Palaeontology* 10: 625–651, 2012.
- WILLIAMSON, Thomas E.; BRUSATTE, Stephen L.; WILSON, Gregory P. The origin and early evolution of metatherian mammals: the Cretaceous record. *ZooKeys*, v. 465, p. 1–76, 2014.
- WILSON, Don E.; REEDER, DeeAnn M. **Mammal Species of the World: A Taxonomic and Geographic Reference**. Baltimore: Johns Hopkins University Press, 2005.
- WILSON, Gregory P.; EKDALE, Eric G.; HOGANSON, John W.; CALEDE, Jonathan J.; LINDEN, Abby Vander. A large carnivorous mammal from the Late Cretaceous and the North American origin of marsupials. *Nature Communications*, United Kingdom, v. 7, p. 1–10. 2016
- WILSON, Gregory P.; RIEDEL, Jeremy A. New specimen reveals deltatheroidan affinities of the North American Late Cretaceous Mammal *Nanocuris*. *Journal of Vertebrate Paleontology*, v. 30, n. 3, p. 872–884, 2010.
- WOODBURNE, Michael O.; CASE, Judd A. Dispersal, vicariance, and the late Cretaceous to early Tertiary land mammal biogeography from South America to Australia. *Journal of Mammalian Evolution* 3:121–161, 1996.
- WOODBURNE, Michael O.; GOIN, Francisco J.; BOND, Mariano; CARLINI, Alfredo A.; GELFO, Javier N.; LÓPEZ, Guillermo M.; IGLESIAS, A.; ZIMICZ, Ana N. Paleogene Land Mammal Faunas of South America; a Response to Global Climatic Changes and Indigenous Floral Diversity. *Journal of Mammal Evolution*, p. 1–73, 2013.

## RESOLUÇÃO n°038/2020 – CEPE

### ANEXO I

#### APÊNDICE ao TCC

#### Termo de autorização de publicação de produção acadêmica

O(A) estudante Verônica Amendola Jung do Curso de Ciências Biológicas Bacharelado, matrícula 2017.1.0050.0137-9, telefone: (62) 99966-2545 e-mail veronicajungbio@gmail.com, na qualidade de titular dos direitos autorais, em consonância com a Lei n° 9.610/98 (Lei dos Direitos do autor), autoriza a Pontificia Universidade Católica de Goiás (PUC Goiás) a disponibilizar o Trabalho de Conclusão de Curso intitulado , gratuitamente, sem ressarcimento dos direitos autorais, por 5 (cinco) anos, conforme permissões do documento, em meio eletrônico, na rede mundial de computadores, no formato especificado (Texto (PDF); Imagem (GIF ou JPEG); Som (WAVE, MPEG, AIFF, SND); Vídeo (MPEG, MWV, AVI, QT); outros, específicos da área; para fins de leitura e/ou impressão pela internet, a título de divulgação da produção científica gerada nos cursos de graduação da PUC Goiás.

Goiânia, 22 de junho de 2021.

Assinatura do(s) autor(es):



Nome completo do autor: Verônica Amendola Jung



Assinatura do professor-orientador:

Nome completo do professor-orientador: Dr. Matheus Godoy Pires