



DROMICIOPS (METATHERIA: MICROBIOTHERIA) É MAIS CANGURU OU TIMBU? O QUE DIZEM AS EVIDÊNCIAS MOLECULARES SOBRE A PROXIMIDADE EVOLUTIVA DO MONITO-DEL-MONTE COM OS MARSUPIAIS AUSTRALIANOS E SUL-AMERICANOS

CAIO CÉSAR RANGEL^{1, 2*}

CAROLINE PESSOA LIMA³

DONATO JESUS MARTUCCI NETO⁴

¹Laboratório de Paleontologia Estratigráfica-LAPE, Instituto de Geografia, Geociências e Saúde Coletiva, Universidade Federal de Uberlândia-Campus Monte Carmelo, Monte Carmelo, MG, Brasil.

²PALEOLAB, Programa de Pós-Graduação em Geociências, Centro de Tecnologia e Geociências, Universidade Federal de Pernambuco, Recife, PE, Brasil.

³Departamento de Ciências da Terra e Ambientais, Universidade de Manchester, Manchester. Reino Unido.

⁴Laboratório de Paleontologia - Universidade de São Paulo - Ribeirão Preto, SP, Brasil.

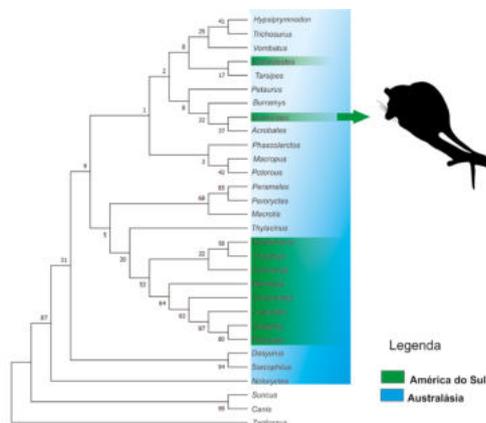
caio.crangel@ufpe.br, caroline.pessoadelima@postgrad.manchester.ac.uk, donatomartucci@usp.br

*Autor correspondente: caio.crangel@ufpe.br

v. 39, n. 81, p. 42-52, 2024. Doi: 10.4072/paleodest.2024.39.81.03

Submetido: 11 de julho de 2024

Aceito: 08 de julho de 2025



Rangel et al., 2024. *Paleontologia em Destaque*, v. 39, n. 81, p. 47, Figura 2.

DROMICIOPS (METATHERIA: MICROBIOTHERIA) É MAIS CANGURU OU TIMBU? O QUE DIZEM AS EVIDÊNCIAS MOLECULARES SOBRE A PROXIMIDADE EVOLUTIVA DO MONITO-DEL-MONTE COM OS MARSUPIAIS AUSTRALIANOS E SUL-AMERICANOS

CAIO CÉSAR RANGEL^{1,2*} 

CAROLINE PESSOA LIMA³ 

DONATO JESUS MARTUCCI NETO⁴ 

¹Laboratório de Paleontologia Estratigráfica-LAPE, Instituto de Geografia, Geociências e Saúde Coletiva, Universidade Federal de Uberlândia-Campus Monte Carmelo, Monte Carmelo, MG, Brasil.

²PALEOLAB, Programa de Pós-Graduação em Geociências, Centro de Tecnologia e Geociências, Universidade Federal de Pernambuco, Recife, PE, Brasil.

³Departamento de Ciências da Terra e Ambientais, Universidade de Manchester, Manchester. Reino Unido.

⁴Laboratório de Paleontologia - Universidade de São Paulo - Ribeirão Preto, SP, Brasil.

caio.crangel@ufpe.br, caroline.pessoadelima@postgrad.manchester.ac.uk, donatomartucci@usp.br

*Autor correspondente: *caio.crangel@ufpe.br*

RESUMO

Os marsupiais distribuem-se, majoritariamente, na Australásia, América Central e do Sul, sendo que apenas uma espécie ocorre na América do Norte. De acordo com o registro fóssilífero, a ordem sul-americana Microbiotheria tem um longo período de existência, surgindo no Paleoceno, bem como ampla ocorrência, desde a Bolívia até a Antártida. Atualmente, o único representante vivo da linhagem dos Microbiotheria é *Dromiciops*, o “monito del monte” ou “colocolo”. Apesar de sua distribuição geográfica atual restrita à Patagônia e semelhança fenotípica com os marsupiais sul-americanos, há evidências moleculares e morfológicas ósseas que indicam a maior proximidade de *Dromiciops* aos marsupiais da Australásia. Para elucidar estas relações realizou-se uma análise filogenética de 30 táxons terminais de Prototheria, Metatheria e Eutheria (27 gêneros distribuídos em 20 famílias) com dados moleculares (gene Cyt b) disponíveis no banco de dados GenBank, além de análises de Máxima Parcimônia e Teste de Distância (UPGMA). Apesar dos baixos índices de *Bootstrap* obtidos nas árvores filogenéticas, os resultados corroboraram a hipótese de maior parentesco de *Dromiciops* com marsupiais australianos. Contudo, levanta discussão quanto à descendência de um ancestral comum para Australidelphia e Ameridelphia. Em análises de dados moleculares realizadas aqui, Australidelphia é um grupo parafilético, no qual estão incluídos os clados de marsupiais americanos, tais como *Didelphis* e *Lutreolina*. *Dromiciops* e *Caenolestes* foram relacionados a diferentes clados de marsupiais australianos.

Palavras-chave: Marsupiais, Metatheria, Microbiotheria, Sistemática Filogenética, Molecular.

ABSTRACT

***Dromiciops* (Metatheria: Microbiotheria) is it more like a kangaroo or a timbu? What does molecular evidence say about the evolutionary proximity of the monito-del-monte to Australian and South American marsupials.** Marsupials are primarily found in Australasia and Central/South America, with only one species occurring in North America. The fossil record suggests that the South American order Microbiotheria had a long and widespread existence from Paleocene, ranging from Bolivia to Antarctica. Currently, the sole living representative of the Microbiotheria lineage is *Dromiciops*, commonly known as the “monito del monte” or “colocolo”. Despite its current restricted distribution to Patagonia and its phenotypic similarity to South American marsupials, both molecular and morphological evidence suggests a closer relationship between *Dromiciops* and Australian marsupials. To investigate these relationships further, a phylogenetic analysis of 30 terminal taxa of Prototheria, Metatheria and Eutheria (27 genera distributed across 20 families) was conducted using molecular data from the Cyt b gene available in the GenBank database. Maximum Parsimony and Distance Test (UPGMA) analyses were employed. Despite relatively low Bootstrap indices in the phylogenetic trees, the results support the hypothesis of a closer kinship between *Dromiciops* and Australian marsupials. However, this also sparks debate regarding whether Australidelphia and Ameridelphia share a common ancestor. Molecular data analyses here suggest that Australidelphia is a paraphyletic group, encompassing clades of American marsupials, such as *Didelphis* and *Lutreolina*. *Dromiciops* and *Caenolestes* are related to different clades of Australian marsupials.

Keywords: Marsupials, Metatheria, Microbiotheria, Phylogenetic Systematic, Molecular.

INTRODUÇÃO

Os marsupiais distribuem-se, majoritariamente, na Australásia e Américas do Sul e Central, sendo que apenas uma espécie ocorre na América do Norte (Berthel, 2013), a qual é remanescente da chegada de espécies da América do Sul durante o Grande Intercâmbio Biótico Americano (GIBA), ocorrido durante o Mioceno Inicial (Goin *et al.*, 2013). Dentre os marsupiais, os timbus sul-americanos (Didelphimorphia) e gambás-musaranhos cenolestídeos (Paucituberculata) possivelmente compreendem um grupo monofilético (Ameridelphia) ou não formam um grupo não-natural, na origem dos marsupiais modernos (Beck, 2008). Outro grupo de marsupiais são os Australidelphia, formado por quatro ordens australianas, Peramelemorphia (*bandicoots*), Diprotodontia (cangurus, *possums* e coalas), Dasyuromorphia (marsupiais carnívoros atuais), Notoryctemorphia (toupeira-marsupial), além da monotípica e exclusiva ordem sul-americana Microbiotheria (Aplin & Archer, 1987).

Os microbiotérios são conhecidos para Argentina, Brasil, Chile, Colômbia Peru e Antártida (Marshall, 1982; Goin, 1995; Goin *et al.*, 2007; Goin & Abello, 2013). O registro mais antigo da ordem provém da fauna de Tiupampa (Paleoceno inicial, cerca de ± 66 Ma) de rochas da Bolívia (Gayet *et al.*, 1991). *Khasia cordillerensis* Marshall & Muizon, 1988 foi descrita para Tiupampa na Formação Santa Lucía, embora existam dúvidas quanto às suas afinidades para Microbiotheria (Beck, 2008). *Mirandatherium alipioi* Paula Couto, 1952 ocorre no Paleoceno tardio/Eoceno inicial da Bacia de Itaboraí, Brasil; mas existem algumas contestações (ver Goin *et al.*, 2023). *Woodburnodon casei* Goin, Zimicz, Reguero, Santillana, Marensi & Moly, 2007 e *Marambiotherium glacialis* Goin & Carlini, 1995 são microbiotérios do Eoceno médio (cerca de $\pm 47,8$ Ma) da Antártida, encontrados em depósitos da Formação La Meseta, os quais também evidenciam relações biogeográficas entre as regiões do extremo sul da América do Sul e Antártida (Goin & Carlini, 1995; Goin *et al.*, 2007). *Pachybiotherium illuminatum* Goin *et al.*, 2010 da Formação Pinturas (Mioceno inicial, cerca de ± 23 Ma) da Argentina estabeleceu o avanço na ocorrência temporal dos microbiotérios (Barmak *et al.*, 2021), além deste mesmo gênero ocorrer em rochas também miocênicas de La Venta, Colômbia (Stutz, 2023). *Kirutherium patitiensis* Goin & Candela, 2004 foi descrita para o Eoceno médio/Oligoceno da Formação Yahuarango? na região de Santa Rosa, no Peru (ver Goin & Candela, 2004; Stutz, 2023). *Clenia minuscula* Ameghino, 1904 ocorre em La Cancha e Gran Barranca, na Argentina, em depósitos que variam do Oligoceno ao Mioceno (Goin *et al.*, 2016; Stutz, 2023). Por fim, há registros de *Microbiotherium* em estratos datados do Oligoceno–Mioceno da região do rio Santa Cruz na Argentina e Chile, na região do Alto Río Cisnes (Marshall, 1982, 1990).

O único representante vivo da linhagem dos Microbiotheria é o “monito del monte” ou “colocolo” *Dromiciops gliroides* Thomas, 1894, com distribuição endêmica na porção norte da Patagônia, região compreendida por florestas temperadas e que abrange áreas do território do Chile e da Argentina (Lobos *et al.*, 2005; Patterson *et al.*, 2008; Rodríguez-Cabal *et al.*, 2008). D’elía *et al.* (2016) propuseram a existência de outras espécies a partir do método da alpha taxonomia, chamados *Dromiciops bozinovici* e *Dromiciops mondaca* para as populações viventes na parte chilena destas florestas. Quintero-Galvis *et al.* (2022, 2024) validaram através de métodos mais abrangentes moleculares a proposição de *D. bozinovici* e *Dromiciops gliroides mondaca*, como novas espécie e subespécie. A ocorrência de fósseis e distribuição dos representantes atuais de Microbiotheria pode ser vista na Figura 1.

Comparações morfológicas, principalmente sobre os elementos pós-cranianos, propiciaram a formulação da hipótese filogenética Ameridelphia/Australidelphia (Szalay, 1982). As análises filogenéticas baseadas em dados moleculares corroboram tal sugestão, enquanto as relações filogenéticas dentre os diferentes clados pertencentes à Australidelphia ou “Ameridelphia” se mostraram controversas (ver Nilsson *et al.*, 2004). Para realizar análises moleculares é comum o uso de sequência do gene do Citocromo B (Cytb), o qual codifica proteínas mitocondriais (Brown, 1985). Isto é útil na determinação de relações dentro de famílias e gêneros (Parson *et al.*, 2000), uma vez que o DNA mitocondrial está associado aos códigos do DNA *barcoding* para identificação taxonômica e investigação da biodiversidade (Galtier *et al.*, 2009).

Apesar da distribuição geográfica de *Dromiciops gliroides* se limitar à região patagônica da América do Sul e à aparente semelhança morfológica com os marsupiais sul-americanos, há evidências moleculares e morfológicas que indicam sua maior proximidade aos marsupiais da Austrália. Diante disto, os estudos de filogenia molecular mostram-se importantes ferramentas para compreender a diversificação de linhagens que se desenvolveram no decorrer do tempo. As evidências moleculares podem contribuir para o entendimento da dispersão dos ancestrais destes marsupiais (Microbiotheria), durante a fragmentação do supercontinente austral Gondwana, especialmente em relação à América do Sul e Antártida, sendo esta utilizada como passagem para que as populações sul-americanas chegassem à Australásia e vice-versa (Woodburne & Zinsmeister, 1984; Zinsmeister, 1986; Reguero & Goin, 2021).

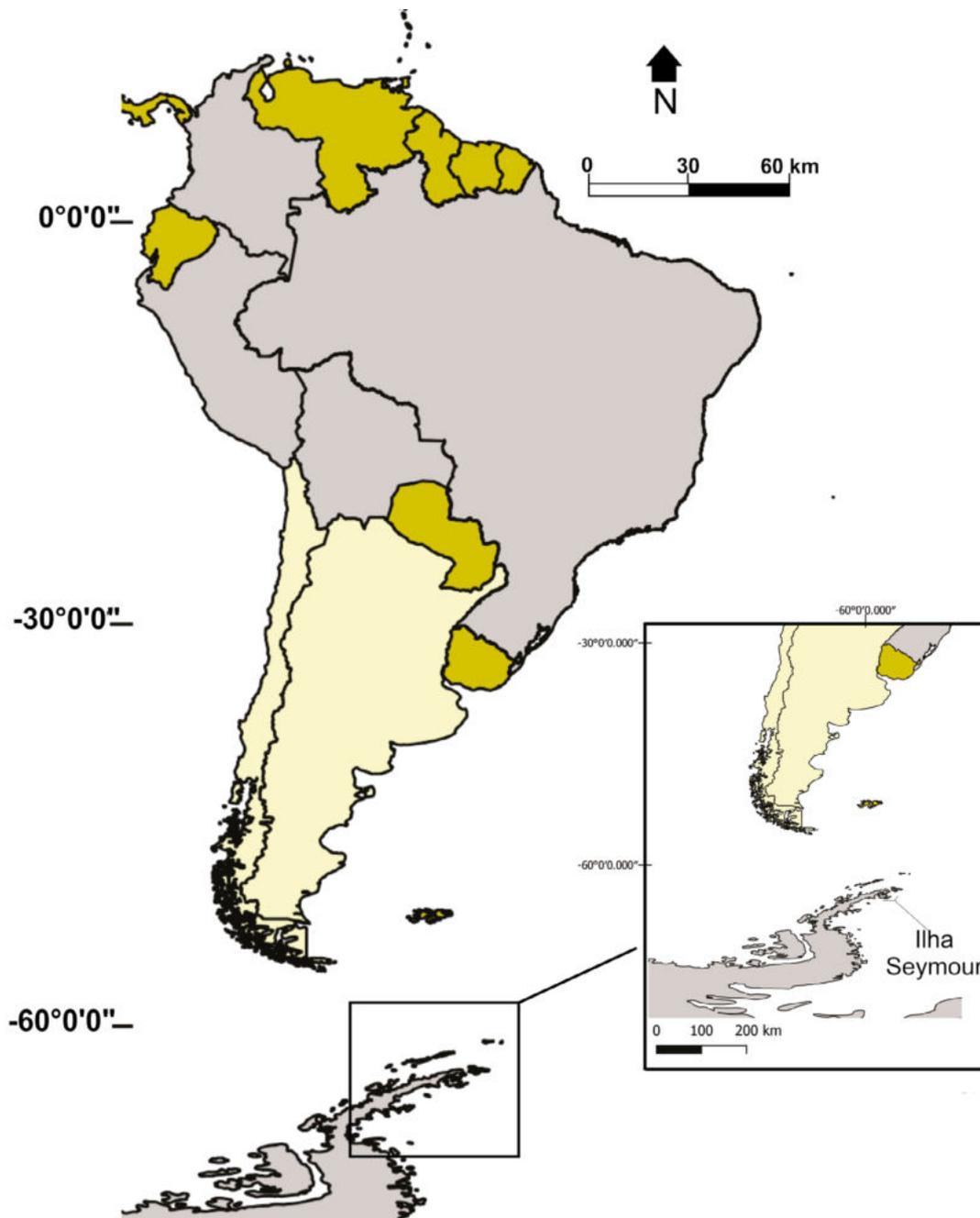


Figura 1. Mapa de distribuição atual e ocorrências de fósseis de Microbiotheria. As ocorrências exclusivas de fósseis estão em cinza e as ocorrências de *Dromiciops*, único representante vivo da linhagem, em amarelo claro. Na Argentina e Chile também são encontrados fósseis de Microbiotheria.

Figure 1. This map depicts the current distribution and fossil occurrences of Microbiotheria. Exclusive fossil occurrences are marked in gray, while occurrences of *Dromiciops*, the sole extant representative of the lineage, are indicated in light yellow. Microbiotheria fossils have also been discovered in Argentina and Chile.

Na perspectiva de que a construção de modelos explicativos contenha variedades amplas de fenômenos, num processo progressivo, modelos robustos e parcimoniosos são testados para desenvolver e estabelecer teorias, gerando conhecimento (Novak, 1988).

Nesse sentido, as análises filogenéticas moleculares e morfológicas são uma forma que representam modelos e conceitos, as chamadas filogenias ou árvores filogenéticas (Schneider, 2003). Essa forma de demonstração do conhecimento é uma forma de abstração do contato cognitivo com a realidade (Zagzebsky, 2017). Portanto, a sua comunicação abarcando o paradigma filogenético, o método de análise e qualidade da informação é importante para que a comunica-

ção científica se realize, desde que a sua explicação seja transferida para a linguagem cotidiana (Nielsen, 2013). Ou seja, a demonstração e utilização de exemplos, como no caso de *Dromiciops*, em detrimento de métodos analíticos passíveis de comparação, como o molecular e o morfológico, apresenta-se como uma alternativa na difusão do conhecimento científico.

Para investigar e aplicar as relações de parentesco de *Dromiciops gliroides* com marsupiais sul-americanos e australasianos realizou-se uma análise filogenética com dados moleculares, a qual foi comparada com hipóteses filogenéticas existentes de base morfológica, para assim demonstrar o comportamento de ambas na explicação das afinidades de *Dromiciops* com os australidélfos australasianos.

MATERIAIS E MÉTODOS

Os dados moleculares de marsupiais australianos e sul-americanos foram obtidos a partir do banco de dados GenBank, sequências de DNA codificadoras do citocromo b (Cytb), as quais foram utilizadas para realizar a análise filogenética. Inicialmente, utilizando o *software* BioEdit Sequence Alignment Editor, as sequências de nucleotídeos foram alinhadas com a ferramenta ClustalW Multiple Alignment. As análises filogenéticas foram realizadas no *software* Mega 1.1. Dois métodos foram utilizados para gerar as árvores filogenéticas moleculares: (i) análise de máxima parcimônia com 500 replicações de *Bootstrap* para dar medida de suporte de ramos para a árvore gerada; (ii) teste de distância UPGMA (*Unweighted Pair Group Method with Arithmetic Mean*) com 500 replicações de *Bootstrap* como medida de suporte de ramos para a árvore gerada; como grupo externo foram utilizadas espécies de mamíferos placentários e monotremados.

O agrupamento externo é compreendido por dois eutérios (Canidae: *Canis* e Soricidae: *Suncus*) e um prototério (Tachyglossidae: *Zaglossus*), de localidade não informada. Já o grupo interno é formado por 17 famílias, compostos por 27 táxons, distribuídos na América do Sul, Austrália e Nova Guiné: 1) Didelphidae: *Didelphis*, *Chironectes*, *Thylamys*, *Lutreolina*, *Caluromys*, *Philander*, *Marmosa*, e *Gracilinanus*; 2) Microbiotheriidae: *Dromiciops*; 3) Caenolestidae: *Caenolestes*; 4) Dasyuridae: *Dasyurus* e *Sarcophilus*; 5) Thylacinidae: *Thylacinus*; 6) Acrobatidae: *Acrobatis*; 7) Burramyidae: *Burramys*; 8) Hypsiprymnodontidae: *Hypsiprymnodon*; 9) Macropodidae: *Macropus*; 10) Petauridae: *Petaurus*; 11) Phalangeridae: *Trichosurus*; 12) Phascolarctidae: *Phascolarctos*; 13) Potoroidae: *Potorous*; 14) Tarsipedidae: *Tarsipus*; 15) Vombatidae: *Vombatus*; 16) Notoryctidae: *Notoryctes*; 17) Peramelidae: *Perameles*; 18) Peroryctidae: *Peroryctes*; e 19) Thylacomyidae: *Macrotis*.

RESULTADOS E DISCUSSÃO

Apesar dos baixos índices de *Bootstrap* obtidos nas árvores filogenéticas, os resultados das análises moleculares corroboraram a hipótese de maior parentesco de *Dromiciops* com marsupiais australianos. Contudo, discordaram de outros trabalhos (Szalay, 1993; Amrine-Madsen *et al.*, 2003) com relação à monofilia de Australidelphia e Ameridelphia. Em nossas análises moleculares, Australidelphia é um grupo parafilético, no qual estão incluídos os clados de marsupiais americanos (Didelphidae, Caenolestidae e Microbiotheriidae). Tal aspecto, possivelmente está relacionado à pequena amostragem de sequência gênica se comparado a demais estudos mais abrangentes (*e.g.*, Kirsch *et al.*, 1997; May-Collado *et al.*, 2015; Beck, 2017). Sendo assim, não há evidências suficientes para negar a hipótese de monofilias de Australidelphia.

A monofilia da família de marsupiais sul-americanos, Didelphidae, foi recuperada em nossas análises. Os dois outros gêneros de marsupiais sul-americanos, *Dromiciops* e *Caenolestes*, pertencentes a outras duas famílias, Microbiotheriidae e Caenolestidae, foram relacionados a diferentes clados/linhagens de marsupiais australianos. De acordo com o método analítico utilizado, foram obtidos resultados distintos quanto às afinidades de cada um destes clados com diferentes clados australianos.

A hipótese filogenética resultante de uma análise de Máxima Parcimônia recuperou o gênero *Dromiciops* (Microbiotheriidae) como grupo-irmão, ou seja, com maiores afinidades a *Acrobates*, e por sua vez, o clado *Dromiciops* + *Acrobates* (Acrobatidae) como grupo-irmão de *Burramys* (Burramyidae), e o clado formado por estes três gêneros como grupo-irmão de *Petaurus* (Petauridae, Figura 2). Nesta análise, o gênero *Caenolestes* (Caenolestidae) posicionou-se distante dos grupos *Macrotis* (Thylacomyidae), *Perameles* (Peramelidae) e *Peroryctes* (Peroryctidae).

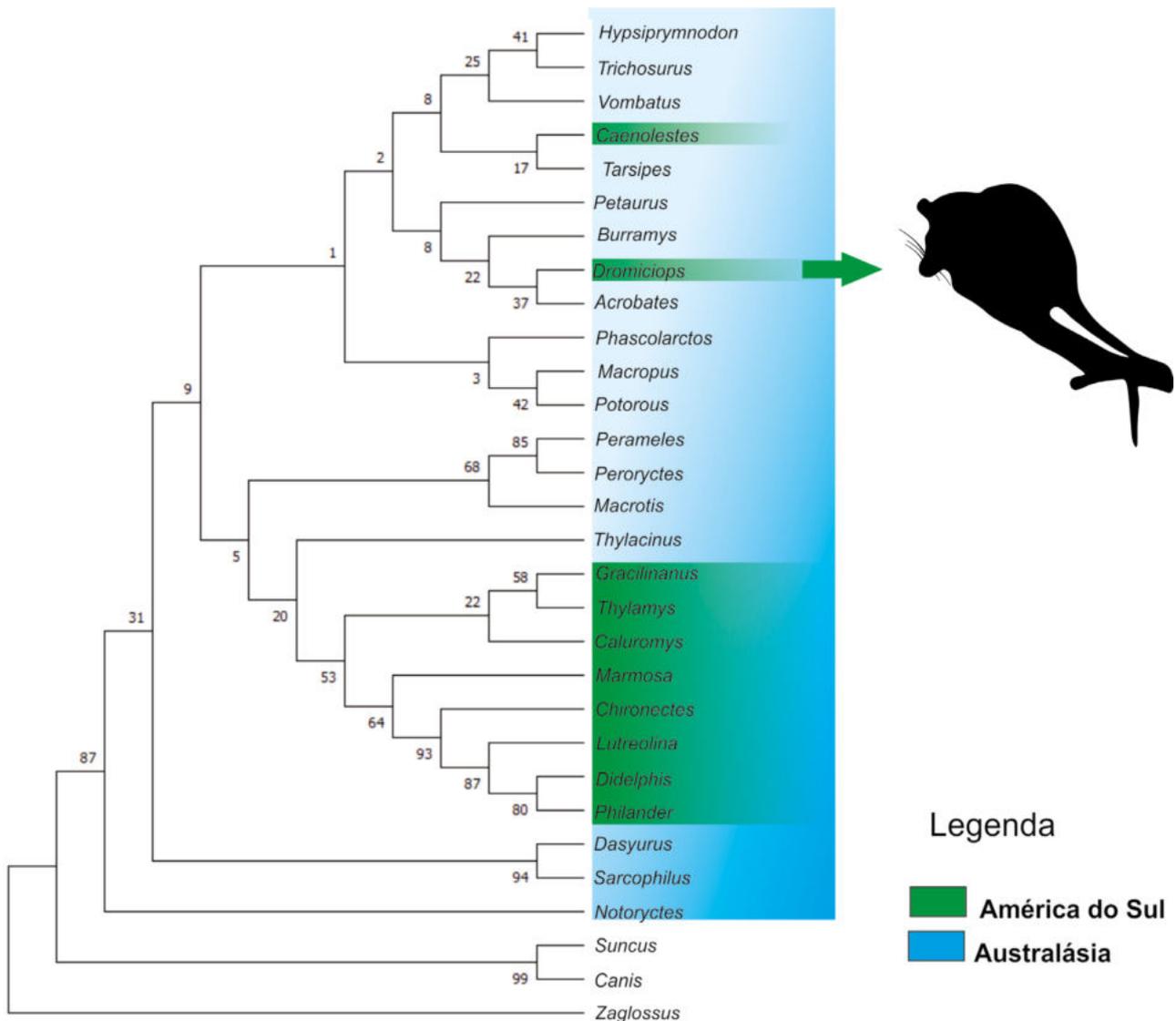


Figura 2. Hipótese filogenética das relações entre marsupiais construída pelo critério da parcimônia no software Mega. Teste de *Bootstrap* com 500 replicações. O gênero *Dromiciops* aparece como grupo-irmão de *Acrobates*, e o clado *Dromiciops* + *Acrobates* como grupo irmão de *Burramys*.

Figure 2. Phylogenetic hypothesis of relationships among marsupials was constructed using the parsimony criterion in Mega software. A Bootstrap test with 500 replications was conducted. The genus *Dromiciops* is inferred as a sister group to *Acrobates*, and the clade comprising *Dromiciops* + *Acrobates* is supported as a sister group to *Burramys*.

A análise de UPGMA resultou no agrupamento dos mesmos quatro gêneros da análise de parcimônia, com algumas diferenças entre as relações internas. Os gêneros *Dromiciops* e *Petaurus* são recuperados como grupos mais similares e o grupo formado por *Dromiciops* + *Petaurus* é posicionado proximalmente a *Burramys* + *Acrobates* (Figura 3). O gênero *Caenolestes* foi recuperado próximo de grupos mais inclusivos, tais como *Macrotis* (Thylacomyidae), *Perameles* (Peramelidae) e *Peroryctes* (Peroryctidae). Quanto à Didelphimorphia, todos os táxons incluídos nesta ordem (*Marmosa*, *Gracilinanus*, *Thylamys*, *Caluromys*, *Chironectes*, *Lutreolina*, *Didelphis* e *Philander*) foram recuperados se relacionando muito próximos e como grupo-irmão de *Thylacinus* (Thylacinidae), grupo conhecido por seus hábitos faunívoros e endêmico da Austrália.

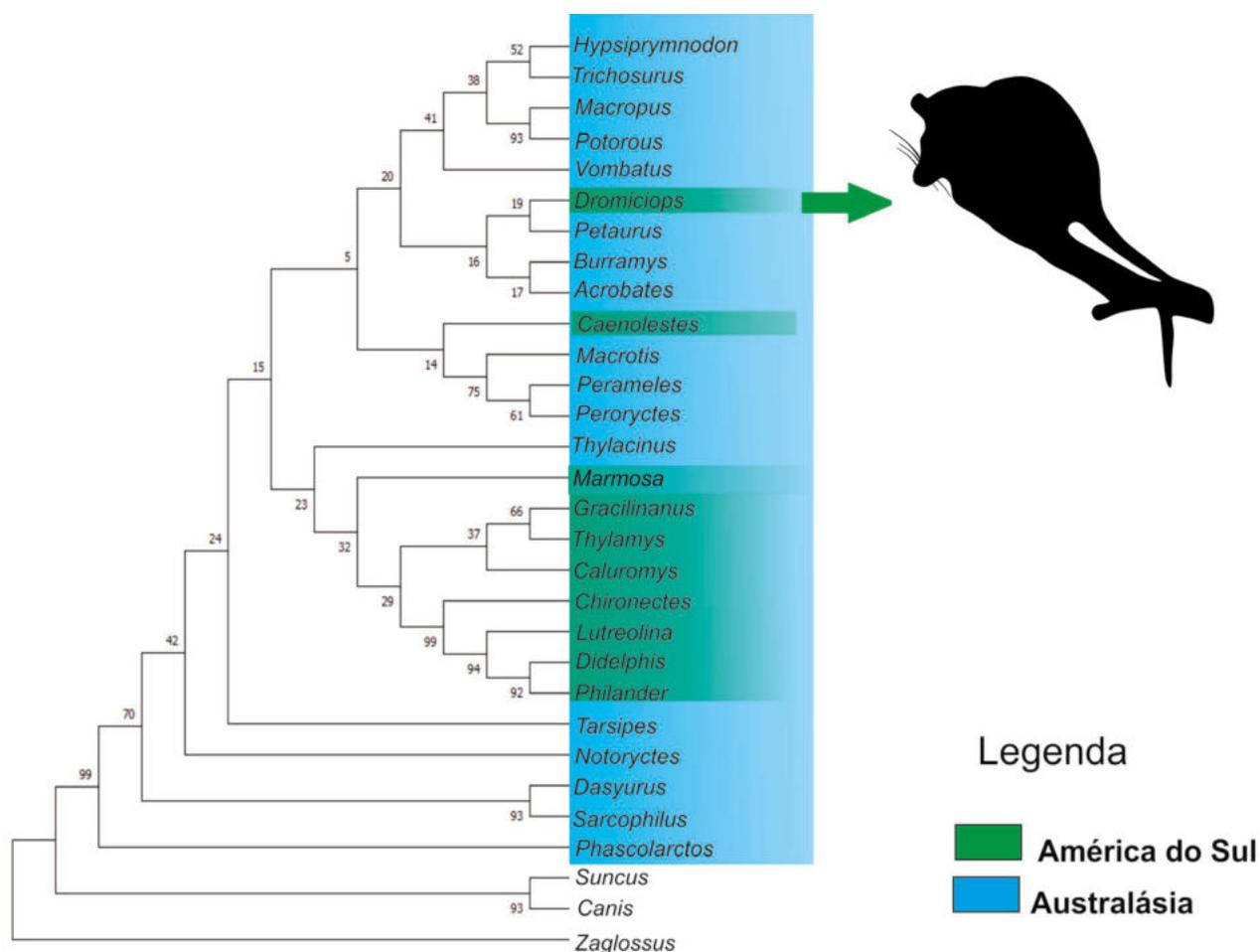


Figura 3. Topologia construída pelo critério de similaridade, UPGMA. Teste de *Bootstrap* com 500 replicações. Os gêneros *Dromiciops* e *Petaurus* são recuperados como grupos mais similares e o grupo formado por *Dromiciops* + *Petaurus* é posicionado proximalmente a *Burramys* + *Acrobates*.

Figure 3. Topology constructed using the similarity criterion UPGMA. A *Bootstrap* test with 500 replications was performed. The genera *Dromiciops* and *Petaurus* are identified as more similar groups, and the clade consisting of *Dromiciops* + *Petaurus* is placed closely related to *Burramys* + *Acrobates*.

A maior parte das sequências de DNA utilizadas para a análise estava completa para o gene, porém a sequência para *Acrobates* estava disponível apenas parcialmente, tendo cerca de 14% a menos de informação.

Tendo em vista os problemas do chamado *missing data* para análises filogenéticas, resolveu-se testar as análises excluindo o clado *Acrobates*. O mesmo resultado foi obtido de *Dromiciops* proximalmente relacionado aos marsupiais australianos *Petaurus* e *Burramys* (Figura 4).

É importante ressaltar que o gênero *Dromiciops*, na maioria das hipóteses acima, se mostrou mais próximo dos marsupiais da Austrália. Embora os resultados corroborem parcialmente os dados da literatura, os baixos valores de *bootstrap* obtidos na análise de suporte de ramos deram pouca sustentação às hipóteses, com exceção do clado Didelphidae (53%). Esses resultados provavelmente têm relação com a amostragem de dados, o que não implica negativamente no trabalho, o qual apresenta uma análise filogenética simplificada de dados moleculares.

Os resultados aqui apresentados estão em concordância com outros trabalhos de sistemática filogenética de marsupiais, desenvolvidos com diferentes sequências gênicas, quanto à relação de proximidade entre *Dromiciops* e grupos australianos (Palma & Spotorno, 1999; Amrine-Madsen *et al.*, 2003). Contudo, as relações filogenéticas entre os táxons são diferentes em cada trabalho e não se encontram bem estabelecidas.

Palma & Spotorno (1999) posicionaram *Dromiciops* próximo a *Phascogale* e *Phalanger* em análise de Máxima Verossimilhança. Esta análise não incluiu os táxons *Acrobates*, *Petaurus* e *Burramys*, aos quais nossos resultados relacionaram a *Dromiciops*, assim como nossas análises não incluíram os mesmos terminais de Palma & Spotorno (1999). Os autores também não recuperaram a monofilia de Ameridelphia. Beck *et al.* (2022) demonstraram relação próxima em caracteres cranianos compartilhados por *Dromiciops* e demais marsupiais australasianos como *Potorous*, *Pseudocheirus*, *Burramys* e *Acrobates*.

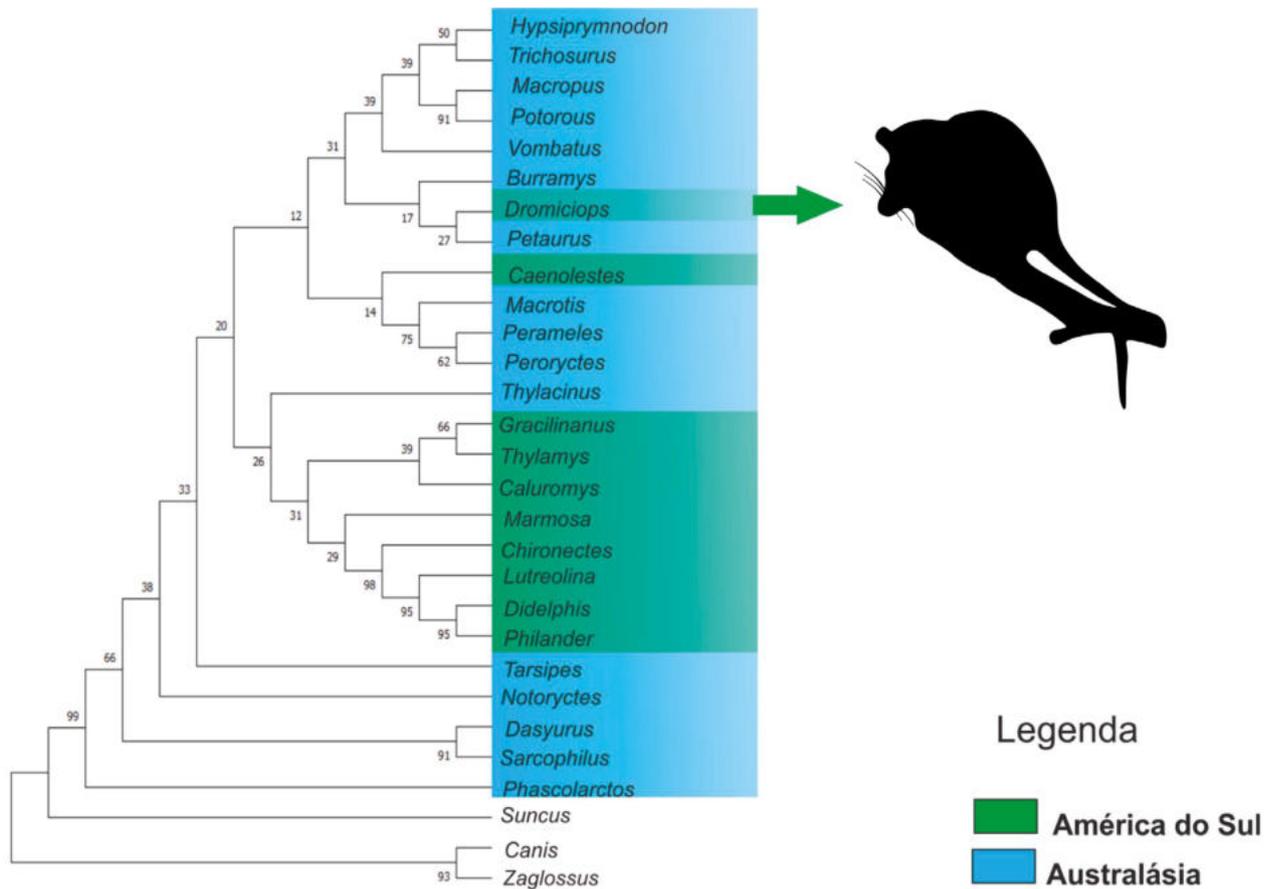


Figura 4. Cladograma das relações entre marsupiais construída pelo critério de similaridade, UPGMA. Teste de Bootstrap com 500 replicações. Os gêneros *Dromiciops* e *Petaurus* são recuperados como grupos irmãos e o clado formado por *Dromiciops* + *Petaurus* como grupo irmão de *Burramys*.

Figure 4. Cladogram depicting relationships among marsupials constructed using the similarity criterion UPGMA. A Bootstrap test with 500 replications was conducted. The genera *Dromiciops* and *Petaurus* are resolved as sister groups, and the clade consisting of *Dromiciops* + *Petaurus* is positioned as a sister group to *Burramys*.

As relações filogenéticas propostas por Amrine-Madsen *et al.* (2003), com base em genes nucleares, análise de Máxima Verossimilhança e Bayesiana, suportam a monofilia de Australidelphia. *Dromiciops* é posicionado como grupo-irmão dos demais grupos australianos. Os autores ressaltam a importância da resolução do posicionamento filogenético de *Dromiciops* para testar os diferentes cenários biogeográficos. Deste modo, outras análises com maior abrangência taxonômica são essenciais para melhor compreensão das relações entre as espécies de marsupiais. Em Rangel *et al.* (2019, 2023), a análise filogenética morfológica foi aplicada em fósseis de Sparassodonta, da Baía de Itaboraí; análise esta que continha os demais metatérios como o próprio *Dromiciops*. Este microbiotério foi recuperado junto da linhagem dos Australidelphia, posicionado próximo a *Cercatetus* + *Petaurus*, outros componentes da linhagem são *Macropus*, *Vombatus* e *Phascolarctos*. Kirsch *et al.* (1991) sugeriram que esse comportamento plesiomorfo de *Dromiciops* diante dos Diprotodontia (*Macropus*, *Vombatus* e *Phascolarctos*) foi ocasionado pela convergência adaptativa da sindactilia, ou seja, a junção de dedos presente nos diprotodontes. *Dromiciops* e demais marsupiais sindáctilos exibem condição fenotípica no osso do tarso, que confere atributos funcionais significativos (e.g., “tree-living”), sendo uma evidência morfológica fundamental para a hipótese monofilética dos Australidelphia levantada por Szalay (1982, 1984).

A monofilia dos marsupiais na Austrália seria o resultado de um único evento de dispersão por um australidelfiano marsupial do oeste de Gondwana (Szalay & Sargis, 2001; Meredith *et al.*, 2009; Nilsson *et al.*, 2010). Entende-se que a monofilia pode ser um critério subjetivo para inferir limites de espécies, caso a interpretação da árvore filogenética seja realizada isoladamente, sem a inclusão de modelos populacionais coalescentes para testar a independência de linhagens evolutivas (Patton & Smith, 1994; De Queiroz, 2007; Suárez-Villota *et al.*, 2018). Ou seja, o poder estatístico dos métodos comparativos aumenta à medida que a amostragem e a resolução dos táxons melhoram (*sensu* May-Collado

et al., 2015). Portanto, para que o cenário de único evento esteja correto, todos os metatérios fósseis da Austrália também devem ser membros de um grupo monofilético, e sendo assim, o registro fossilífero australiano é importante para testar essa hipótese (Crisp *et al.*, 2011).

De acordo com Beck (2012), a utilização de Máxima Parcimônia em biogeografia, para a construção da área ancestral com a indicação da Austrália como origem dos Australidelphia, sugere a presença de *Dromiciops* na América do Sul como uma retrodispersão da Austrália, contrariamente com o que ocorre quando utiliza-se a Análise Bayesiana, ferramenta que fornece estimativas de área ancestral ambíguas para América do Sul, Austrália ou ambas para a origem de Australidelphia. Mais estudos são necessários para se entender o papel de *Dromiciops* na história evolutiva dos Australidelphia, como sendo originado de um evento único e direcionado de dispersão ou se a diversificação ocorreu no retorno dos ancestrais para a América do Sul, via Antártida. A influência do contínuo paleobiogeográfico entre o sul da América do Sul, a Antártida e a Austrália na evolução dos Microbiotheria e dos marsupiais em geral permanece incerta, devido à escassez de registros fossilíferos do Cretáceo Tardio e do Paleoceno inicial na Austrália, e à ausência desses registros na Antártida continental (Goin *et al.*, 2012, 2016; Lorente *et al.*, 2016; Beck, 2017).

A fragmentação da margem oeste de Gondwana desempenhou um papel crucial na reconfiguração das paisagens e ecossistemas do Hemisfério Sul, impactando diretamente a composição florística e a diversificação faunística. De acordo com Case (1989), a substituição das florestas dominadas por podocarpáceas por vegetações com predominância de *Nothofagus* na Austrália teria contribuído para o aumento da diversidade de habitats arbóreos, criando condições seletivas favoráveis à diversificação de grupos como os marsupiais. Nesse contexto, o surgimento e a radiação dos Australidelphia podem estar ligados a essas mudanças ambientais. Essas flutuações de florestas de *Nothofagus* também ocorrem na paleopaisagem da região patagônica, coincidindo com alterações do nível do mar, ocorridas durante o Mioceno (Acosta *et al.*, 2014). É no Mioceno o momento de diversificação do microbiotérios, um fato que indica correlação às pressões evolutivas, decorrentes do bioma dominado por *Nothofagus* (Hershkovits, 1999; Quintero-Galvis *et al.*, 2021), que embora não tenha mais conexão entre América do Sul, Antártica e Austrália, com certeza fora reduto dos ancestrais dos microbiotérios que estavam distribuídos nesta. A diversificação de *Dromiciops* também se relaciona à transgressão marinha do Mioceno Médio (*Middle Miocene Transgression*-MMT), fenômeno que inundou planícies andinas entre altas latitudes, moldando a origem biogeográfica de várias espécies, incluindo as florestas de *Nothofagus* (Malumián & Náñez, 2011; Quintero-Galvis *et al.*, 2021). Essas características suportam as especificidades da região que é considerada como uma zona biogeográfica única chamada Reino Austral (Morrone 2002; Goin *et al.*, 2007).

CONSIDERAÇÕES FINAIS

O trabalho realizado testou as relações de parentesco entre os gêneros de marsupiais sul-americanos e australianos. Os resultados encontrados mostraram a importância da escolha do método a ser utilizado e também da qualidade dos dados. Dito isso, o estudo de dados moleculares e dados morfológicos podem ajudar a refinar as relações de parentesco do “marsupial relíquia” *Dromiciops*. Além disso, poderá contribuir para melhor compreender a biogeografia histórica de sua linhagem, destacando a relevância de ambas as análises como essenciais nas evidências da dispersão dos marsupiais entre a América do Sul e a Austrália.

AGRADECIMENTOS

C.C. Rangel agradece D. Sedorko, E.V. Oliveira M.C. Langer, M. Groppo-Junior e B.M.G. Guimarães pelas discussões na primeira versão do texto. Agradecemos aos revisores anônimos, que contribuíram significativamente para a qualidade deste texto.

REFERÊNCIAS

- Acosta, M.C.; Mathiasen, P. & Premoli, A.C. 2014. Retracing the evolutionary history of *Nothofagus* in its geo-climatic context: new developments in the emerging field of phylogeology. *Geobiology*, **12**:497–510.
- Amrine-Madsen, H.; Scally, M.; Westerman, M.; Stanhope, M.J.; Krajewski, C. & Springer, M.S. 2003. Nuclear gene sequences provide evidence for the monophyly of australidelphian marsupials. *Molecular phylogenetics and evolution*, **28**:186–196.
- Aplin, K.P. & Archer, M. 1987. Recent advances in marsupial systematics with a new syncretic classification. In: Archer, M. (ed.) *Possums and Opossums. Studies in Evolution*, Surrey Beatty and Sons with the Royal Zoological Society of New South Wales, p. 15–72.

- Barmak, G.; Chornogubsky, L. & Gaetano, L.C. 2021. New Insights on *Pachybiotherium illuminatum* (Mammalia, Marsupialia, Microbiotheriidae) from the Early Miocene of the Pinturas Formation (Santa Cruz Province, Argentina). *Ameghiniana*, **58**:66–71.
- Beck, R.M. 2008. A dated phylogeny of marsupials using a molecular supermatrix and multiple fossil constraints. *Journal of Mammalogy*, **89**:175–189.
- Beck, R.M. 2017. The skull of *Epidolops ameghinoi* from the early Eocene Itaboraí fauna, southeastern Brazil, and the affinities of the extinct marsupialiform order Polydolopimorphia. *Journal of Mammalian Evolution*, **24**:373–414.
- Beck, R.M. 2012. An ‘ameridelphian’ marsupial from the early Eocene of Australia supports a complex model of Southern Hemisphere marsupial biogeography. *Naturwissenschaften*, **99**:715–729.
- Beck, R.M.; Voss, R.S.; Jansa, S.A. 2022. Craniodental morphology and phylogeny of marsupials. *Bulletin of the American Museum of Natural History*, **457**:1–352.
- Berthel, A. 2013. The phylogeny and biogeography of the monito del monte (*Dromiciops gliroides*) and its relatives. *The Honors College at the University of Maine*, 59 p.
- Brown, W.M. 1985. The mitochondrial genome of animals. In: R.J. Macintyre (ed.) *Molecular Evolutionary Genetics*, p. 95–130.
- Case, J.A. 1989. Antarctica: the effect of high latitude heterochroneity on the origin of the Australian marsupials. *Geological Society, Special Publications*, **47**:217–226.
- Crisp, M.D.; Trewick S.A. & Cook L.G. 2011. Hypothesis testing in biogeography. *Trends in Ecology and Evolution*, **26**:66–72. doi:10.1016/j.tree.2010.11.005
- D’elía, G.; Hurtado, N. & D’anatro, A. 2016. Alpha taxonomy of *Dromiciops* (Microbiotheriidae) with the description of 2 new species of monito del monte. *Journal of Mammalogy*, **97**:1136–1152.
- De Queiroz, K. 2007. Species concepts and species delimitation. *Systematic Biology*, **56**:879–886.
- Galtier, N.; Nabholz, B.; Glémin, S. & Hursta, D. 2009. Mitochondrial DNA as a marker of molecular diversity: a reappraisal. *Molecular Ecology*, **18**:4541–4540. doi:10.1111/j.1365-294X.2009.04380.x
- Gayet, M.; Marshall, L.G. & Sempere, T. 1991. The Mesozoic and Paleocene vertebrates of Bolivia and their stratigraphic context: a review. *Revista Técnica da YPFB Santa Cruz*, **12**:393–433.
- Goin, F.J. 1995. Los marsupiales. Evolución biológica y climática de la Región Pampeana durante los últimos cinco millones de años. Un ensayo de correlación con el Mediterráneo occidental. *Consejo Superior de Investigaciones Científicas*, Madrid, p. 165–179.
- Goin, F.J. & Carlini, A.A. 1995. An Early Tertiary Microbiotheriid Marsupial from Antártica. *Journal of Vertebrate Paleontology*, **15**:205–207.
- Goin, F.J. & Abello, M.A. 2013. Los Metatheria sudamericanos de comienzos del Neógeno (Mioceno Temprano, Edad Mamífero Colhuehuapense): Microbiotheria y Polydolopimorphia. *Ameghiniana*, **50**:51–78.
- Goin, F.J. & Candela, A.M. 2004. New Paleogene Marsupials from the Amazon Basin of Eastern Peru. In: K.E. Campbell (ed.) *The Paleogene Mammalian Fauna of Santa Rosa, Amazonian Peru*. Science Series, Natural History Museum, Los Angeles County, p. 15–60.
- Goin, F.J.; Gelfo, J.N.; Chornogubsky, L.; Woodburne, M.O. & Martin, T. 2012. Origins, radiations, and distribution of South American mammals: from greenhouse to icehouse worlds. In: B.D. Patterson & L.P. Costa (eds.) *Bones, Clones, and Biomes: the history and geography of recent neotropical mammals*, p. 20–50.
- Goin, F.J.; Tejedor, M.F.; Abello, M.A. & Martin, G.M. 2010. Un nuevo microbiotheriido (Mammalia, Marsupialia, Microbiotheria) de la Formación Pinturas (Mioceno temprano) de la provincia de Santa Cruz. *Ameghiniana*, **47**:117–122.
- Goin, F.J.; Vieytes, E.C.; Crespo, V.D. & Oliveira, É.V. 2023. †*Estelestes ensis* (Mammalia, Metatheria) from the early Eocene of Baja California (Mexico) as a generalized polydolopimorphian. *Journal of Paleontology*, **97**:533–538. doi:10.1017/jpa.2022.10
- Goin, F.J.; Woodburne, M.O.; Zimicz, A.N.; Martin, G.M. & Chornogubsky, L. 2016. A brief history of South American metatherians. *Dispersal of Vertebrates from between the Americas, Antarctica, and Australia in the Late Cretaceous and Early Cenozoic*, p. 77–124.
- Goin, F.J.; Zimicz, A.N.; Forasiepi, A.M.; Chornogubsky, L.C.; Abello, M.A. & Oliveira, E.V. 2013. The rise and fall of South American metatherians: contexts, adaptations, radiations, and extinctions. In: A.L. Rosenberg, & M.F. Tejedor, (eds.) *Origins and Evolution of Cenozoic South American Mammals*. Springer Verlag, New York.
- Goin, F.J.; Zimicz, A.N.; Reguero, M.; Santillana, S.N.; Marensi, S.A. & Moly, J.J. 2007. New Marsupial (Mammalia) from the Eocene of Antarctica, and the origins and affinities of the Microbiotheria. *Revista de la Asociación Geológica Argentina*, **62**:597–603.
- Hershkovitz, P. 1999. *Dromiciops gliroides* Thomas, 1894, last of the Microbiotheria (Marsupialia), with a review of the family Microbiotheriidae. *Field Museum of Natural History*, **93**:1–60.
- Kirsch, J.A.; Dickerman, A.W.; Reig, O.A. & Springer, M.S. 1991. DNA hybridization evidence for the Australasian affinity of the American marsupial *Dromiciops australis*. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, **88**:10465–10469.
- Kirsch, J.A.; Springer, M.S. & Lapointe, F.J. 1997. DNA- hybridization studies of marsupials and their implications for metatherian classification. *Australian Journal of Zoology*, **45**:211–280.
- Lobos, G.; Charrier, A.; Carrasco, G. & Palma, R.E. 2005. Presence of *Dromiciops gliroides* (Microbiotheria: Microbiotheriidae) in the deciduous forests of central Chile. *Mammalian Biology*, **70**:376–380.
- Lorente, M.; Chornogubsky, L. & Goin, F.J. 2016. On the existence of non-microbiotherian Australidelphian marsupials (Diprotodontia) in the Eocene of Patagonia. *Palaeontology*, **59**:533–547.
- Marshall, L.G. 1982. Systematics of the South American marsupial family: Microbiotheriidae. *Fieldiana*, **10**:1–75.
- Marshall, L.G. 1990. Fossil marsupial from the type Friasian Land Mammal Age (Miocene), Alto Rio Cisnes, Aisen, Chile. *Andean Geology*, **17**:19–55.
- Marshall, L.G. & Muizon, C. 1988. The dawn of the age of mammals in South America. *National Geographic Research*, **4**:23–55.
- Malumián, N. & Nanez, C. 2011. The Late Cretaceous–Cenozoic transgressions in Patagonia and the Fuegian Andes: foraminifera, palaeoecology, and palaeogeography. *Biological Journal of the Linnean Society*, **103**:269–288.
- May-Collado, L.J.; Kilpatrick, C.W. & Agnarsson, I. 2015. Mammals from “down-under”: a multi-gene species-level phylogeny of marsupial mammals (Mammalia, Metatheria). *PeerJ*, **3**:e805. doi.org/10.7717/peerj.805
- Meredith, R.W.; Westerman M. & Springer M.S. 2009. A phylogeny of Diprotodontia (Marsupialia) based on sequences for five nuclear genes. *Molecular Phylogenetics and Evolution*, **51**:554–571.
- Morrone, J.J. 2002. Guest editorial: biogeographical regions under track and cladistic scrutiny. *Journal of Biogeography*, **29**:149–152.
- Nielsen, K.H. 2013. Scientific Communication and the Nature of Science. *Science & Education*, **22**:2068–2085.

- Nilsson, M.A.; Arnason, U.; Peter B.S.; Spencer, P.B.S. & Janke, A. 2004. Marsupial relationships and a timeline for marsupial radiation in South Gondwana. *Gene*, **340**:189–196. doi:10.1016/j.gene.2004.07.040
- Nilsson, M.A.; Churakov, G.; Sommer, M.; Van Tran, N.; Zemmann, A.; Brosius, J. & Schmitz, J. 2010. Tracking marsupial evolution using archaic genomic retroposon insertions. *PLoS Biology*, **8**:e1000436.
- Novak, J.D. 1988. Learning Science and the Science of Learning. *Studies In Science Education*, **5**:77–101.
- Palma, R.E. & Spotorno, A.E. 1999. Molecular systematics of marsupials based on the rRNA 12S mitochondrial gene: the phylogeny of Didelphimorphia and of the living fossil microbiotheriid *Dromiciops gliroides* Thomas. *Molecular Phylogenetics and Evolution*, **13**:525–535. doi:10.1006/mpev.1999.0678
- Parson, W.; Pegoraro, K.; Niederstätter, H.; Föger, M. & Steinlechner, M. 2000. Species identification by means of the cytochrome b gene. *International Journal of Legal Medicine*, **114**:23–28.
- Patterson, B.D.; Rogers, M.A.; Timm, R.M.; Myers, P.; Patton, J.L.; Gardner, A.L.; Wetzel, R.M.; Redford, K.H. & Eisenberg, J.F. 2008. “Order Microbiotheria Ameghino, 1889”. In: A.L. Gardner (ed.) *Mammals of South America, Volume 1: Marsupials, Xenarthrans, Shrews, and Bats*, p. 117–157. doi:10.7208/9780226282428-007
- Patton, J.L. & Smith, M.F. 1994. Paraphyly, polyphyly, and the nature of species boundaries in pocket gophers (genus *Thomomys*). *Systematic Biology*, **43**:11–26.
- Paula Couto, C. 1952. Mamíferos fósseis do início do Cenozoico no Brasil. Marsupialia: Didelphidae. *American Museum Novitates*, **1567**:1–26.
- Quintero-Galvis, J.F.; Saenz-Agudelo, P.; Amico, G.C.; Vasquez, S.; Shafer, A.B.A. & Nespolo, R.F. 2022. Genomic diversity and demographic history of the *Dromiciops* genus (Marsupialia: Microbiotheriidae). *Molecular Phylogenetics and Evolution*, **163**:107405.
- Quintero-Galvis, J.F.; Saenz-Agudelo, P.; Celis-Diez, J.L.; Amico, G.C.; Vasquez, S.; Shafer, A.B. & Nespolo, R.F. 2021. The biogeography of *Dromiciops* in southern South America: Middle Miocene transgressions, speciation and associations with *Nothofagus*. *Molecular Phylogenetics and Evolution*, **163**:107234.
- Quintero-Galvis, J.F.; Saenz-Agudelo, P.; D’elía, G. & Nespolo, R.F. 2024. Local adaptation of *Dromiciops* marsupials (Microbiotheriidae) from southern South America: Implications for species management facing climate change. *Ecology and Evolution*, **14**:e70355.
- Rangel, C.C.; Carneiro, L.M.; Bergqvist, L.P.; Oliveira, É.V.; Goin, F.J. & Babor, M.J. 2019. Diversity, affinities and adaptations of the basal sparassodont *Patene* (Mammalia, Metatheria). *Ameghiniana*, **56**:263–289.
- Rangel, C.C.; Carneiro, L.M.; Tejedor, M.F.; Bergqvist, L.P. & Oliveira, É.V. 2023. A reassessment of *Nemolestes* (Mammalia, Metatheria): Systematics and evolutionary implications for Sparassodonta. *Journal of Mammalian Evolution*, **30**:535–559.
- Reguero, M. & Goin, F.J. 2021. Paleogeography and biogeography of the Gondwanan final breakup and its terrestrial vertebrates: New insights from southern South America and the “double Noah’s Ark Antarctic Peninsula. *Journal of South American Earth Sciences*, **108**:103358.
- Rodríguez-Cabal, M.A.; Amico, G.C.; Novaro, A.J. & Aizen, M.A. 2008. Population characteristics of *Dromiciops gliroides* (Philippi, 1893), an endemic marsupial of the temperate forest of Patagonia. *Mammalian Biology - Zeitschrift Für Säugetierkunde*, **73**:74–76. doi:10.1016/J.MAMBIO.2007.06.002
- Schneider, H. 2003. *Métodos de análise filogenética: um guia prático*. Ribeirão Preto: Holos. 200 p.
- Stutz, N.S. 2023. Metatérios paleógenos e neógenos da Amazônia Ocidental: sistemática e história evolutiva. Programa de Pós-Graduação em Geociências, Universidade Federal do Rio Grande do Sul, cotutela pela Universidade de Montpellier. Tese de Doutorado, 756 p.
- Suárez-Villota, E.Y.; Quercia, C.A.; Nuñez, J.J.; Gallardo, M.H.; Himes, C.M. & Kenagy, G.J. 2018. Monotypic status of the South American relictual marsupial *Dromiciops gliroides* (Microbiotheria). *Journal of Mammalogy*, **99**:803–812.
- Szalay, F.S. 1982. A new appraisal of marsupial phylogeny and classification. In: M. Archer, (ed.) *Carnivorous marsupials*, p. 621–640.
- Szalay, F.S. 1984. Arboreality: is it homologous in metatherian and eutherian mammals? In: M.K. Hecht; B. Wallace, & G.T. Prance (eds.) *Evolutionary Biology*, **18**:215–258.
- Szalay, F.S. 1993. Metatherian Taxon Phylogeny: Evidence and Interpretation from the Cranioskeletal System. In: Szalay, F.S., Novacek, M.J., McKenna, M.C. (eds) *Mammal Phylogeny*. Springer, New York, NY. p. 216–242. doi:10.1007/978-1-4613-9249-1_15.
- Szalay, F.S. & Sargis, E.J. 2001. Model-based analysis of postcranial osteology of marsupials from the Palaeocene of Itaboraí (Brazil) and the phylogenetics and biogeography of Metatheria. *Geodiversitas*, **23**:139–302.
- Woodburne, M.O. & Zinsmeister, W.J. 1984. The first land mammal from Antarctica and its biogeographic implications. *Journal of Paleontology*, **58**:913–948.
- Zagzebski, L. 2017. What is Knowledge. In: J. Greco & E. Sosa (eds.) *The Blackwell Guide to Epistemology*, p. 92–116.
- Zinsmeister, W.J. 1986. Fossil windfall at Antarctica edge. *Natural History*, **95**:60–67