



Marsupiais

Trabalho realizado por:

João Eduardo Oliveira Santos, N.º11

João Rafael Assis Pinheiro, N.º12

12B

**CAMILO
CASTELO
BRANCO**

agrupamento de escolas

Versão Portuguesa.....	1
Introdução	1
Características.....	2
Distribuição e Habitat.....	2
Hábitos.....	3
Reprodução.....	3
Desenvolvimento embrionário	5
História Evolutiva	7
Cenário Geológico	7
Sobre Marsupiais e Placentários.....	8
Marsupialia	9
Microbiotheria	10
Classificação.....	11
Conservação	11
Versão Inglesa	12
Introduction.....	12
Taxonomy	12
Classification.....	13
Phylogenetic relationships.....	14
Australasian marsupials	15
Anatomy.....	15
Skull and teeth	15
Torso	16
General and convergences	16
Body temperature	17
Reproductive system.....	17
Male reproductive system.....	17
Female reproductive anatomy of several marsupial species	18
Early development	18
Geography.....	20
Interaction with Europeans	20

Versão Portuguesa

Introdução

Os marsupiais (latim científico: Marsupialia) constituem uma infraclasse de mamíferos que se distinguem dos demais de sua classe, como os monotremados e placentários, por sua anatomia e fisiologia reprodutiva: são vivíparos com finalização do desenvolvimento no marsúpio, isto é, são animais que apresentam, em sua maioria e nos indivíduos do sexo feminino, uma dobra de pele a qual origina uma bolsa ou marsúpio provido com glândulas mamárias. Há outras diferenças morfológicas, principalmente reprodutivas, entre elas a presença de duas vaginas na fêmea, e um pênis bifurcado nos machos. Os filhotes nascem precocemente com aparência embrionária e logo se prendem às glândulas mamárias da mãe, a fim de completarem seus desenvolvimentos.



Os marsupiais não são antepassados dos placentários. Ambos os grupos surgiram no Cretáceo e desde então competem pelos mesmos nichos ecológicos. Atualmente, restringem-se à América e Oceania, constituindo cerca de 320 espécies, que correspondem por aproximadamente 6% de todas as espécies de mamíferos. No Brasil, existem 44 espécies, sendo todas pertencentes à família Didelphidae, e 14 gêneros. São conhecidos vulgarmente como "catitas", "cuícas", "Gambás", "guaiquicas" e "marmosas".

Taxonomicamente, o termo Metatheria, proposto por Huxley em 1880, é considerado sinônimo do táxon Marsupialia, proposto por Illiger em 1811 (McKenna e Bell 1997). Entretanto, alguns autores consideram o termo Metatheria mais abrangente, por incluir muitos dos marsupiais primitivos.

Características

A caixa craniana é pequena e estreita. Abrigando um cérebro relativamente pequeno e simples se comparado àqueles de mamíferos placentários de tamanho similar. O palato é geralmente fenestrado, isto é, contém aberturas em sua superfície óssea. Os marsupiais, caracteristicamente, possuem um ângulo inflectado ao osso dentário, ausente nos eutérios, e seus ossos nasais sobrepõem os ossos frontais com uma forma de diamante, em contraste à forma retangular dos nasais dos eutérios. A abertura do canal lacrimal é ligeiramente anterior à órbita. Usualmente não possuem a bula auditiva, ou podem possuí-la de forma rudimentar, formada a partir de um osso diferente do dos eutérios.

Os marsupiais também diferem dos placentários em sua fórmula dentária. Mesmo entre os marsupiais a fórmula dentária varia consideravelmente, mas basicamente o número de incisivos na maxila superior é diferente do número presente na maxila inferior, exceto na família Vombatidae. O número máximo de incisivos (vistos em várias famílias) é 5/4 em contraste ao 3/3 dos eutérios. O número de pré-molares e dos molares difere também entre os grupos (3/3 e 4/4 nos marsupiais, 4/4 e 3/3 em placentários). O padrão de reposição dos dentes de leite para os permanentes também apresenta ligeira diferença.

O esqueleto pós-craniano dos marsupiais pode ser distinguido dos esqueletos de eutérios, primariamente, por meio dos ossos epipúbicos, os quais são projetados para frente a partir do púbis. Acreditava-se que os ossos epipúbicos eram uma característica única para a sustentação da bolsa (marsúpio); mas se sabe atualmente que eles são um traço primitivo dos mamíferos, retido até mesmo em alguns poucos eutérios primitivos (Novacek et al., 1998). A presença desses ossos epipúbicos é compartilhada com os monotremados.

Distribuição e Habitat

Os marsupiais atualmente são encontrados no continente americano e na região australiana. Entre as Américas, a América do Sul concentra o maior número de espécies, muitas podem também ser vistas na América Central, mas apenas uma

espécie ocorre na América do Norte, o gambá-da-Virgínia (*Didelphis virginianus*). Na região australiana, a maioria das espécies reside na Austrália e Nova Guiné, mas algumas são encontradas nas ilhas Molucas, Sulawesi e ilhas adjacentes.

Os metatérios divergiram da linha dominante dos eutérios no Cretáceo Médio. Acredita-se que as diversificações iniciais dos marsupiais ocorreram na América do Norte, entretanto, no período do Mioceno Médio, essa linhagem se extinguiu, somente reaparecendo no período que América do Norte e do Sul foram reconectadas, pela formação do istmo do Panamá, no Plioceno. Alguns poucos fósseis marsupiais são conhecidos da Europa, África e Ásia, mas este grupo nunca foi bem estabelecido nesses continentes.

Os marsupiais estão presentes nos mais variados tipos de habitats, das florestas tropicais húmidas da América do Sul aos desertos australianos.

Hábitos

Os marsupiais exibem vasta formação de comportamentos em consequências de sua evolução para preencher a variedade de nichos ecológicos presentes nos continentes americano e australiano. Sendo assim, uma generalização de seus hábitos se torna difícil. Marsupiais podem ser arbóreos, terrestres, fossoriais e ao menos algumas espécies são semiaquáticas. Quanto aos padrões de locomoção, podem incluir: andar, escalar, cavar, correr ou nadar. Os marsupiais não desenvolveram o processo do voo, entretanto, uma espécie é planadora. Quanto ao padrão de atividades, também existe variedade, podendo ser diurnos, noturnos ou crepusculares. Algumas espécies hibernam, mas muitas permanecem ativas o ano inteiro. Alguns são sociais, enquanto outros são solitários.



Os hábitos alimentares são também sortidos, podendo ser herbívoros, carnívoros, insetívoros, onívoros e nectarívoros.

Reprodução

Marsupiais e placentários diferem fortemente em sua anatomia e padrões reprodutivos. Nas fêmeas, o trato reprodutivo é completamente duplo. Ele consiste de duas vaginas laterais que se unem cranialmente, e a partir deste ponto, os dois úteros separados divergem. As vaginas laterais são apenas para a passagem do espermatozoide. O nascimento dos filhotes se dá por meio de uma estrutura na linha mediana, a vagina mediana ou o canal pseudovaginal, o qual se desenvolve no

primeiro parto. Nos machos, o pênis é bifurcado. O escroto, ao contrário dos eutérios, localiza-se à frente do pênis.



Em muitos marsupiais, as fêmeas desenvolvem uma bolsa abdominal, o marsúpio, onde os mamilos estão implantados, tendo também uma função de proteção dos neonatos. O marsúpio não está presente em alguns dasiurídeos (camundongo marsupial) e em alguns didelfídeos (gambás do gênero *Didelphis*). O marsúpio pode ser vestigial em algumas espécies de tamanho diminuto, como as marmosas.

O período de gestação é muito curto, de 8 a 43 dias dependendo da espécie. Os marsupiais não mantêm o corpo lúteo, e o período gestacional é sempre menor ou igual à duração do ciclo estral, sendo então, os filhotes, ejetados ao final do ciclo éstrico na maioria das espécies. A duração da gestação, nos marsupiais, é relativamente independente do tamanho corpóreo.

O desenvolvimento durante a gestação dos marsupiais é muito diferente do apresentado pelos monotremados e pelos placentários. Os neonatos marsupiais apresentam membros torácicos bem desenvolvidos, seus pulmões são relativamente grandes ao nascimento e diversos aspectos de seu desenvolvimento craniano também são acelerados. O desenvolvimento das mandíbulas, do palato secundário, dos músculos faciais e da língua é avançado (enquanto o do sistema nervoso central é retardado), de forma que um neonato marsupial possa se prender a um mamilo e iniciar a amamentação.

Quando os filhotes nascem, eles devem deixar a vagina para se prender a um mamilo, completando assim seu desenvolvimento. O principal modo observado nos macropodídeos (cangurus) é aquele no qual o neonato escala o corpo da mãe até à bolsa, com a ajuda de seus membros anteriores bem desenvolvidos. Acredita-se que o desenvolvimento desses membros em um estágio tão cedo do crescimento dificulta em sua diferenciação para estruturas como nadadeiras e asas, como é visto em outros grupos de mamíferos. A mãe adota uma postura sentada distinta e lambe o caminho da vagina até a bolsa, mas não ajuda o filhote de nenhuma outra maneira em sua jornada. Alguns dasiurídeos e didelfídeos apresentam

filhotes mais altriciais que os cangurus. Estes neonatos são ejetados diretamente para as bolsas (ou então para as áreas mamárias de espécies sem bolsa) no nascimento. Os filhotes recém-nascidos destas espécies são passivos, diferentemente dos cangurus.

A maior parte do desenvolvimento do filhote se dá no marsúpio, sendo assim, o período de lactação excede amplamente o período de gestação. A lactação também continua, por algum tempo, mesmo que o filhote já tenha se desenvolvido o suficiente para se desprender do mamilo da mãe. É nesse momento que tipicamente observamos os filhotes entrando e saindo de suas bolsas. E pode durar até um ano, ou mais em algumas espécies (como no gênero *Macropus*).

Assim, a fêmea marsupial investe pouca energia e recursos durante a gestação, mas a lactação requer investimento substancial. A composição do leite tem variações marcantes nos marsupiais. O primeiro leite é diluído e rico em proteínas, enquanto o leite posterior é mais concentrado e rico em gorduras. A lactação concomitante sem sincronia foi observada em alguns cangurus (como o canguru-vermelho, *Macropus rufus*); ou seja, um filhote imaturo preso a um dos mamilos enquanto um filhote mais maduro bebe em outro mamilo, e a mãe produz tipos distintos de leite em cada um dos mamilos. A composição do leite é, provavelmente, determinada pelo tempo que cada mamilo o produz.

Os padrões reprodutivos também variam consideravelmente entre os marsupiais. Muitas espécies são solitárias, encontrando-se somente na época reprodutiva. A poliginia também pode ser observada em alguns grupos, onde machos disputam o acesso a várias fêmeas, como nos coalas, ou então em estruturas hierárquicas com um macho dominante em animais com vida social, como por exemplo o *Macropus parryi*. A monogamia também está presente, como no *Petauroides volans*, que vivem em grupos familiares que consistem no casal e suas crias.

Desenvolvimento embrionário

Os marsupiais, diferente de outros grupos de mamíferos, apresentam um desenvolvimento embrionário bastante peculiar. Existe um gradiente rostro-caudal de desenvolvimento, de forma que as regiões craniana, cervical e torácica são altamente mais desenvolvidas que as regiões posteriores do animal. Os filhotes nascem após um período extremamente curto de organogênese, o que os faz nascer em uma condição extremamente altricial, ou seja, que depende muito do cuidado da mãe, e mesmo assim possuem um alto nível de independência para realizar determinadas e específicas atividades. Como comparação, nascem semelhantes a um embrião humano com 10 semanas de gestação.

Mesmo nascendo muito vulneráveis, eles apresentam características muito peculiares que são essenciais para sua sobrevivência nesse momento do desenvolvimento. Por exemplo, esses animais saem do útero de suas mães com certos ossos faciais e musculatura craniana muito desenvolvidos.

A explicação para tal característica está no desenvolvimento prematuro da crista, placa neural e região facial quando comparados com mamíferos placentários. A crista neural se acumula em grandes quantidades na região facial, o que providencia material para um acelerado desenvolvimento das estruturas orais e faciais. Além dessas características, também temos os membros anteriores particularmente grandes, assim como as vértebras da região cervical.



Acredita-se que esses aspectos sejam essenciais para a sobrevivência desses organismos, uma vez que precisam, de forma independente, rastejar da vagina da mãe até um mamilo, onde irão se fixar para alimentação. Em contraste com os eutheria, nos quais os períodos de desenvolvimento intrauterino e de lactação são mais igualmente divididos (Renfree, 1983), os marsupiais possuem a maior porção de sua morfogênese durante um período estendido de lactação.



História Evolutiva

Atualmente, Marsupialia é dividido em dois grupos: Ameridelphia que abrange Didelphimorphia e Paucituberculata, encontradas nas Américas; e Australidelphia que inclui Microbiotheria, Dasyuromorphia, Peramelemorphia, Notoryctemorphia e Diprotodontia, da região australiana. Na classificação original, criada por Szalay, Microbiotheria era incluso em Ameridelphia por possuir uma distribuição atual restrita ao Chile e Argentina, no sudoeste da América do Sul, porém estudos morfológicos e moleculares mostraram que este grupo está, na verdade, mais próximo dos marsupiais australianos. Entretanto, a posição exata de Dromiciops dentro do grupo de Australidelphia ainda não está definida, já que há uma grande divergência de opiniões sobre esse assunto entre os pesquisadores.

Cenário Geológico

Durante o Jurássico o supercontinente Pangeia partiu-se em dois, formando a Laurasia ao norte e Gondwana ao sul. O supercontinente Gondwana começou a se partir ainda durante o Jurássico (165-150 milhões de anos atrás), com a separação entre Índia e Austrália. Em seguida Madagascar e Índia se separaram da África, movendo-se para o sudeste, atingindo sua posição atual no início do Cretáceo. A Índia se separou de Madagascar no fim do Cretáceo, seguindo rumo ao norte até colidir com a Ásia, há cerca de 50 milhões de anos. A América do Sul

separou-se da África no início do Cretáceo com a abertura do oceano Atlântico Sul, embora a região nordeste da América do Sul tenha permanecido atrelada ao continente africano até a porção final do Cretáceo.

O continente africano moveu-se em direção nordeste, colidindo com a Eurásia durante o Paleoceno há cerca de 60 milhões de anos, enquanto a América do Sul moveu-se para sudoeste entrando em contato com a Antártica.

Nova Zelândia, Antártica, Austrália e América do Sul permaneceram em contato até o fim do Cretáceo, quando a Nova Zelândia separou-se dos outros três. No fim do Cretáceo surgiu uma conexão entre a região sul dos Andes e a península Antártica, e do leste da Península com a Austrália chamada Arco de Scotia. Durante a maior parte desse período o clima antártico era temperado-quente favorecendo a utilização da península como rota dispersora.

A Nova Zelândia foi a primeira a se separar, no fim do Cretáceo, junto com a Nova Caledônia, com a abertura do mar tasmano. Austrália e América do Sul permaneceram em contato até o início do Eoceno através da Antártica. A Austrália começou a se separar da Antártica no fim do Cretáceo, mas os dois continentes permaneceram em contato até o fim do Eoceno.

América do Sul e Antártica permaneceram em contato através da península antártica até o Oligoceno, quando a passagem de Drake se fechou, cortando a conexão entre os dois continentes e permitindo o estabelecimento da corrente circumpolar ártica e a primeira glaciação da Antártica. Durante a maior parte do Cenozoico a Austrália foi um continente ilha e, portanto, sua fauna evoluiu para uma forma muito distinta dos outros continentes, com grande predominância de marsupiais que ocupavam nichos que em outros continentes eram ocupados por placentários.

Sobre Marsupiais e Placentários

Os placentários estão presentes em grande número em todos os continentes, sendo nativos ou introduzidos, são altamente diversificados e ocupam uma enorme variedade de nichos. Os marsupiais, embora também tenham se diversificado bastante, ficaram geograficamente isolados e restritos, possuindo um número de espécies existentes hoje muito menor do que o de placentários e com distribuição restrita às Américas e Austrália.

São muito poucos os fósseis existentes que representam a dicotomia marsupial-placentária e os que existem são de extrema importância na tentativa de reconstruir a história evolutiva do grupo. O ancestral comum mais recente entre marsupiais e placentários provavelmente data do início do Cretáceo, por volta de 125 milhões de anos atrás.

O fóssil mais antigo de um verdadeiro marsupial foi encontrado na América do Norte e o noroeste americano foi dominado por marsupiais até bem tarde no Cretáceo. Essa evidência, em conjunto com os conhecimentos sobre a geografia do continente americano durante essa era, apóia a hipótese de uma origem norte-

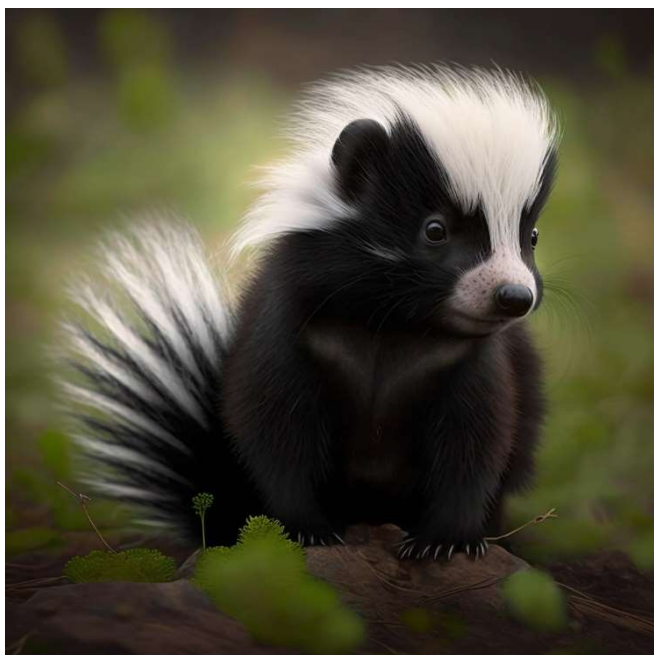
americana, com posterior dispersão para a América do Sul, embora existam hipóteses que se opõe a isso, sugerindo um surgimento sul-americano para o grupo.

Trofimov e Szalay, sugerem ainda que o grupo Marsupialia poderia ter se originado no Velho Mundo, em oposição à hipótese de uma origem na América do Norte, com base na descrição de um marsupial asiático do fim do Cretáceo (*Asiatherium*), que pertenceria à Asiadelphia, uma linhagem anciã de Metatheria que seria independente de seus parentes norte-americanos. Entretanto o registro fóssil é demasiadamente incompleto para que se possa definir com acurácia qual a hipótese mais correta.

Marsupialia

Consideraremos a hipótese de origem na América do Norte como verdadeira. Após o surgimento do grupo e até o fim do Cretáceo, o oeste norte-americano foi dominado por marsupiais que, provavelmente devido à radiação dos placentários, teriam se extinguido, com exceção de uma única família, Didelphidae. Essa família dispersou-se para a América do Sul, onde obteve grande sucesso, passando por uma enorme radiação durante o Cenozoico, devido ao fato de na América do Sul não haver insetívoros ou carnívoros placentários nessa época e, portanto a disponibilidade de nichos ser bastante grande.

Durante a transição Cretáceo-Terciário houve a conexão da região sul dos Andes com a Península Antártica através do Arco da Scotia, e do leste da península com a Austrália. Essa conexão não foi quebrada até o fim do Eoceno, quando o mar sul da Tasmânia se abriu entre a Austrália e a Península Antártica. Durante a maior parte desse período o clima antártico foi mais ameno e a região era coberta de angiospermas. Fósseis encontrados na península mostram o quão importante essa passagem foi para a dispersão não só de marsupiais, mas também de aves ratitas.



O continente australiano permaneceu isolado durante a maior parte do Terciário, o que possibilitou uma enorme radiação do grupo Marsupialia, que ali quase não encontrou predadores ou competidores.

Dromiciops, que provavelmente surgiu no continente australiano, possivelmente não invadiu a América do Sul até um pouco antes do fim da conexão entre os continentes, quando já havia uma grande diferenciação entre os animais americanos e

australianos, formando os dois clados conhecidos hoje como Ameridelphia e Australidelphia.

A ausência de membros do grupo Marsupialia em outros continentes é, em grande parte, consequência do isolamento desses grupos nos continentes americanos e australiano durante a maior parte do Cenozoico. A fauna dos outros continentes possuía uma grande diversidade de placentários que ocupavam nichos equivalentes aos de marsupiais, eventuais dispersões provavelmente não foram bem sucedidas devido ao maior sucesso evolutivo dos placentários nessas regiões.

Microbiotheria

Atualmente a família possui um único gênero com uma única espécie, *Dromiciops gliroides*, e sua distribuição é restrita às florestas úmidas do Chile e algumas regiões da Argentina. O Colocolo é considerado um fóssil vivo por ser o único representante atual da ordem.

Há grandes controvérsias sobre a localização dessa família dentro da árvore filogenética de Marsupialia, o único consenso é de que ela se encontra mais próxima de Australidelphia, ao contrário do que se acreditava quando foi descrita. Há quem acredite que ela se alojaria na base de Australidelphia, como grupo irmão de todos os outros marsupiais australianos; como grupo irmão dos dasyuromorfos, como grupo irmão dos diprotodontes, ou ainda como basal e grupo irmão dos peramelídeos.

O fato de *Dromiciops* encontrar-se alojado no meio de Australidelphia implica duas hipóteses. A primeira de que teria havido múltiplas entradas de Marsupialia na Austrália a partir da América do Sul. E a segunda de que um único ancestral teria migrado para o continente australiano e posteriormente teria havido uma migração de Microbiotheriidae no sentido oposto, de volta para o continente sul-americano, seguida por uma extinção do grupo na Austrália e Antártica. Se a segunda hipótese for verdadeira, Microbiotheriidae esteve presente tanto na Austrália quanto na Antártica antes de migrar para a América do Sul. Fósséis do grupo foram encontrados nas três localidades corroborando com essa hipótese, embora o mais antigo até o momento seja sul-americano, quando deveria ser australiano.

Khasia cordillerensis, que data da metade inicial do Paleoceno encontrado na Bolívia, e *Mirandatherium*, do fim do Paleoceno encontrado no Brasil foram identificados como Microbiotheria, rendendo-lhes o título de mais antigos membros de Australidelphia, porém foram descritos com base apenas em espécimes dentários que podem ser altamente homoplásicos, e, portanto não se pode afirmar com certeza se eram ou não os primeiros marsupiais do clado australianos. O fóssil sul-americano mais antigo pertencente à Australidelphia do qual se tem certeza é *Microbiotherium tehuelchum*, do Mioceno.

O “grupo coroa” mais antigo e com relações filogenéticas definidas é *Djarthia*, que possui uma morfologia altamente plesiomórfica. Há sugestões de que

Australidelphia teria, na verdade, surgido na Austrália ou outra região ao leste da Gondwana e não na América do Sul como comumente se acredita. Essa origem teria se dado a partir de um ancestral semelhante à Djarthia, devido à sua morfologia e à ausência de registros fósseis de australidelfos verdadeiros do início do Paleoceno na América do Sul.~

Classificação

Os marsupiais, tradicionalmente, foram considerados em uma única ordem, **Marsupialia**. Atualmente, o esquema proposto por Aplin e Archer (1987) de classificação, e seguido por Wilson e Reeder (1993; 2005), é o mais aceito pela comunidade científica. Este esquema sistemático é baseado em informações moleculares, mas cada vez mais é suportado por estudos morfológicos e registros fósseis.

- Coorte Boreometatheria
- Coorte Notometatheria
- Superordem Ameridelphia
- Ordem Didelphimorphia (93 espécies)
- Ordem Paucituberculata (6 espécies)
- Superordem Australidelphia
- Ordem Yalkaparidontia (extinta)
- Ordem Microbiotheria (1 espécie)
- Ordem Dasyuromorphia (71 espécies)
- Ordem Notoryctemorphia (2 espécies)
- Ordem Peramelemorphia (24 espécies)
- Ordem Diprotodontia (137 espécies)
- Ordem Peradectia (extinta)
- Ordem Sparassodonta (extinta)

Conservação

Muitos marsupiais estão ameaçados ou em perigo de extinção. A União Internacional para a Conservação da Natureza e de Recursos Naturais (IUCN), lista cerca de 100 espécies com algum grau de ameaça. Segundo a IUCN (2007), cerca de 5 espécies estão em perigo crítico, 27 em perigo, e 47 vulneráveis. Destruição do habitat, a caça predatória e competição com animais exóticos e com rebanhos

comerciais, têm reduzido drasticamente várias populações marsupiais. Pelo ou menos 10 espécies e 6 subespécies foram extintas nos últimos dois séculos como resultado direto da atividade humana, todas na Austrália.

Versão Inglesa

Introduction

Marsupials are any members of the mammalian infraclass Marsupialia. All extant marsupials are endemic to Australasia, Wallacea and the Americas. A distinctive characteristic common to most of these species is that the young are carried in a pouch. Living marsupials include opossums, Tasmanian devils, kangaroos, koalas, wombats, wallabies, and bandicoots among others, while many extinct species, such as the thylacine, are also known.

Marsupials represent the clade originating from the last common ancestor of extant metatherians, the group containing all mammals more closely related to marsupials than to placentals. They give birth to relatively undeveloped young that often reside in a pouch located on their mothers' abdomen for a certain amount of time. Close to 70% of the 334 extant species occur on the Australian continent (the mainland, Tasmania, New Guinea and nearby islands). The remaining 30% are found in the Americas—primarily in South America, thirteen in Central America, and one species, the Virginia opossum, in North America, north of Mexico.

The word marsupial comes from marsupium, the technical term for the abdominal pouch. It, in turn, is borrowed from the Latin marsupium and ultimately from the ancient Greek μάρσιππος mársippos, meaning "pouch".



Taxonomy

Marsupials are taxonomically identified as members of mammalian infraclass Marsupialia, first described as a family under the order Pollicata by German zoologist Johann Karl Wilhelm Illiger in his 1811 work *Prodromus Systematis Mammalium et Avium*. However, James Rennie, author of *The Natural History of Monkeys, Opossums and Lemurs* (1838), pointed out that the placement of five different

groups of mammals – monkeys, lemurs, tarsiers, aye-ayes and marsupials (with the exception of kangaroos, that were placed under the order Salientia) – under a single order (Pollicata) did not appear to have a strong justification. In 1816, French zoologist George Cuvier classified all marsupials under the order Marsupialia. In 1997, researcher J. A. W. Kirsch and others accorded infraclass rank to Marsupialia.

Classification

Marsupialia is further divided as follows:

† – Extinct

- Order Didelphimorphia (93 species) - see list of didelphimorphs
- Family Didelphidae: opossums
- Order Paucituberculata (seven species)
- Family Caenolestidae: shrew opossums
- Superorder Australidelphia
- Order Microbiotheria (one extant species)
- Family Microbiotheriidae: monitos del monte
- Order †Yalkaparidontia (incertae sedis)
- Order Dasyuromorphia (73 species)
- Family †Thylacinidae: thylacine
- Family Dasyuridae: antechinuses, quolls, dunnarts, Tasmanian devil, and relatives
- Family Myrmecobiidae: numbat
- Order Notoryctemorphia (two species)
- Family Notoryctidae: marsupial moles
- Order Peramelemorphia (27 species)
- Family Thylacomyidae: bilbies
- Family †Chaeropodidae: pig-footed bandicoots
- Family Peramelidae: bandicoots and allies
- Order Diprotodontia (136 species)

- Suborder Vombatiformes
- Family Vombatidae: wombats
- Family Phascolarctidae: koalas
- Family † Diprotodontidae: giant wombats
- Family † Palorchestidae: marsupial tapirs
- Family † Thylacoleonidae: marsupial lions
- Suborder Phalangeriformes
- Family Acrobatidae: feathertail glider and feather-tailed possum
- Family Burramyidae: pygmy possums
- Family † Ektopodontidae: sprite possums
- Family Petauridae: striped possum, Leadbeater's possum, yellow-bellied glider, sugar glider, mahogany glider, squirrel glider
- Family Phalangeridae: brushtail possums and cuscuses
- Family Pseudocheiridae: ringtailed possums and relatives
- Family Tarsipedidae: honey possum
- Suborder Macropodiformes
- Family Macropodidae: kangaroos, wallabies, and relatives
- Family Potoroidae: potoroos, rat kangaroos, bettongs
- Family Hypsiprymnodontidae: musky rat-kangaroo
- Family † Balbaridae: basal quadrupedal kangaroos

Phylogenetic relationships

Comprising over 300 extant species, several attempts have been made to accurately interpret the phylogenetic relationships among the different marsupial orders. Studies differ on whether Didelphimorphia or Paucituberculata is the sister group to all other marsupials. Though the order Microbiotheria (which has only one species, the monito del monte) is found in South America, morphological similarities suggest it is closely related to Australian marsupials. Molecular analyses in 2010 and 2011 identified Microbiotheria as the sister group to all Australian marsupials. However, the relations among the four Australidelphid orders are not as well understood. The cladogram below, depicting the relationships among the various marsupial orders, is based on a 2015 phylogenetic study.

Australasian marsupials

DNA evidence supports a South American origin for marsupials, with Australian marsupials arising from a single Gondwanan migration of marsupials from South America, across Antarctica, to Australia. There are many small arboreal species in each group. The term "opossum" is used to refer to American species (though "possum" is a common abbreviation), while similar Australian species are properly called "possums".

Anatomy

Marsupials have the typical characteristics of mammals—e.g., mammary glands, three middle ear bones, and true hair. There are, however, striking differences as well as a number of anatomical features that separate them from eutherians.

Most female marsupials have a front pouch, which contains multiple teats for the sustenance of their young. Marsupials also have other common structural features. Ossified patellae are absent in most modern marsupials (though a small number of exceptions are reported) and epipubic bones are present.



Marsupials (and monotremes) also lack a gross communication (corpus callosum) between the right and left brain hemispheres.

Skull and teeth

The skull has peculiarities in comparison to placental mammals. In general, the skull is relatively small and tight. Holes (foramen lacrimale) are located in the front of the orbit. The cheekbone is enlarged and extends farther to the rear. The angular extension (processus angularis) of the lower jaw is bent toward the center. Another feature is the hard palate which, in contrast to the placental mammals' foramina, always have more openings. The teeth differ from that of placental mammals, so that all taxa except wombats have a different number of incisors in the upper and lower jaws. The early marsupials had a dental formula from that is, per quadrant; they have five (maxillary) or four (mandibular) incisors, one canine, three premolars and four molars, for a total of 50 teeth. Some taxa, such as the opossum, have the original number of teeth. In other groups the number of teeth is reduced. The dental formula for Macropodidae (kangaroos and wallabies

etc.) is $3/1 - (0 \text{ or } 1)/0 - 2/2 - 4/4$. Marsupials in many cases have 40 to 50 teeth, significantly more than most placental mammals. The second set of teeth grows in only at the 3rd premolar site and back; all teeth more anterior to that erupt initially as permanent teeth.

Torso

Few general characteristics describe their skeleton. In addition to unique details in the construction of the ankle, epipubic bones (ossa epubica) are observed projecting forward from the pubic bone of the pelvis. Since these are present in males and pouchless species, it is believed that they originally had nothing to do with reproduction, but served in the muscular approach to the movement of the hind limbs. This could be explained by an original feature of mammals, as these epipubic bones are also found in monotremes. Marsupial reproductive organs differ from the placental mammals. For them, the reproductive tract is doubled. The females have two uteri and two vaginas, and before birth, a birth canal forms between them, the median vagina. The males have a split or double penis lying in front of the scrotum.

A pouch is present in most, but not all, species. Many marsupials have a permanent bag, whereas in others the pouch develops during gestation, as with the shrew opossum, where the young are hidden only by skin folds or in the fur of the mother. The arrangement of the pouch is variable to allow the offspring to receive maximum protection. Locomotive kangaroos have a pouch opening at the front, while many others that walk or climb on all fours have the opening in the back. Usually, only females have a pouch, but the male water opossum has a pouch that is used to accommodate his genitalia while swimming or running.

General and convergences

The sugar glider, a marsupial, (left) and flying squirrel, a rodent, (right) are examples of convergent evolution.

Marsupials have adapted to many habitats, reflected in the wide variety in their build. The largest living marsupial, the red kangaroo, grows up to 1.8 metres (5 ft 11 in) in height and 90 kilograms (200 lb) in weight, but extinct genera, such as *Diprotodon*, were significantly larger and heavier. The smallest members of this group are the marsupial mice, which often reach only 5 centimetres (2.0 in) in body length.

Some species resemble placental mammals and are examples of convergent evolution. This convergence is evident in both brain evolution and behaviour. The extinct thylacine strongly resembled the placental wolf, hence one of its nicknames "Tasmanian wolf". The ability to glide evolved in both marsupials (as with sugar gliders) and some placental mammals (as with flying squirrels), which developed independently. Other groups such as the kangaroo, however, do not have

clear placental counterparts, though they share similarities in lifestyle and ecological niches with ruminants.

Body temperature

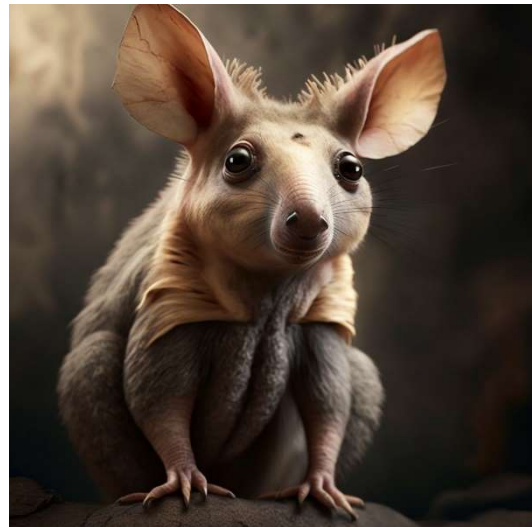
Marsupials, along with monotremes (platypuses and echidnas), typically have lower body temperatures than similarly sized placental mammals (eutherians).

Reproductive system

See also: Kangaroo § Reproduction and life cycle

Female eastern grey kangaroo with a joey in her pouch

Marsupials' reproductive systems differ markedly from those of placental mammals. During embryonic development, a choriovitelline placenta forms in all marsupials. In bandicoots, an additional chorioallantoic placenta forms, although it lacks the chorionic villi found in eutherian placentas.



The evolution of reproduction in marsupials, and speculation about the ancestral state of mammalian reproduction, have engaged discussion since the end of the 19th century. Both sexes possess a cloaca, which is connected to a urogenital sac used to store waste before expulsion. The bladder of marsupials functions as a site to concentrate urine and empties into the common urogenital sinus in both females and males.

Male reproductive system

Most male marsupials, except for macropods and marsupial moles, have a bifurcated penis, separated into two columns, so that the penis has two ends corresponding to the females' two vaginas. The penis is used only during copulation, and is separate from the urinary tract. It curves forward when erect, and when not erect, it is retracted into the body in an S-shaped curve. Neither marsupials nor monotremes possess a baculum. The shape of the glans penis varies among marsupial species.

The male thylacine had a pouch that acted as a protective sheath, covering his external reproductive organs while running through thick brush.

The shape of the urethral grooves of the males' genitalia is used to distinguish between *Monodelphis brevicaudata*, *Monodelphis domestica*, and *Monodelphis*

americana. The grooves form 2 separate channels that form the ventral and dorsal folds of the erectile tissue. Several species of dasyurid marsupials can also be distinguished by their penis morphology. The only accessory sex glands marsupials possess are the prostate and bulbourethral glands. Male marsupials have 1-3 pairs of bulbourethral glands. There are no ampullae of vas deferens, seminal vesicles or coagulating glands. The prostate is proportionally larger in marsupials than in placental mammals. During the breeding season, the male tammar wallaby's prostate and bulbourethral gland enlarge. However, there does not appear to be any seasonal difference in the weight of the testes.

Female reproductive anatomy of several marsupial species

Female marsupials have two lateral vaginas, which lead to separate uteri, but both open externally through the same orifice. A third canal, the median vagina, is used for birth. This canal can be transitory or permanent. Some marsupial species are able to store sperm in the oviduct after mating.

Marsupials give birth at a very early stage of development; after birth, newborn marsupials crawl up the bodies of their mothers and attach themselves to a teat, which is located on the underside of the mother, either inside a pouch called the marsupium, or open to the environment. Mothers often lick their fur to leave a trail of scent for the newborn to follow to increase chances of making it into the marsupium. There they remain for a number of weeks, attached to the teat. The offspring are eventually able to leave the marsupium for short periods, returning to it for warmth, protection, and nourishment.

Early development

This section may contain content that is repetitive or redundant of text elsewhere in the article. Please help improve it by merging similar text or removing repeated statements. (November 2017)

A red-necked wallaby joey inside its mother's pouch.

Prenatal development differs between marsupials and placental mammals. Key aspects of the first stages of placental mammal embryo development, such as the inner cell mass and the process of compaction, are not found in marsupials. The cleavage stages of marsupial development are very variable between groups and aspects of marsupial early development are not yet fully understood.

An infant marsupial is known as a joey. Marsupials have a very short gestation period—usually between 12.5 and 33 days, but as low as 10.7 days in the case of the stripe-faced dunnart and as long as 38 days for the long-nosed potoroo. The joey is born in an essentially fetal state, equivalent to an 8–12 week human fetus, blind, furless, and small in comparison to placental newborns with sizes ranging from 4g to over 800g. A newborn marsupial can be arranged into one of three

grades of developmental complexity. Those who are the least developed at birth are found in dasyurids, intermediate ones are found in didelphids and peramelids, and the most developed are in macropods. Despite the lack of development it crawls across its mother's fur to make its way into the pouch, which acts like an external womb, where it latches onto a teat for food. It will not re-emerge for several months, during which time it is fully reliant on its mother's milk for essential nutrients, growth factors and immunological defence. Genes expressed in the eutherian placenta that are important for the later stages of fetal development are in female marsupials expressed in their mammary glands during their lactation period instead. After this period, the joey begins to spend increasing lengths of time out of the pouch, feeding and learning survival skills. However, it returns to the pouch to sleep, and if danger threatens, it will seek refuge in its mother's pouch for safety.



An early birth removes a developing marsupial from its mother's body much sooner than in placental mammals; thus marsupials have not developed a complex placenta to protect the embryo from its mother's immune system. Though early birth puts the tiny newborn marsupial at a greater environmental risk, it significantly reduces the dangers associated with long pregnancies, as there is no

need to carry a large fetus to full term in bad seasons. Marsupials are extremely altricial animals, needing to be intensely cared for immediately following birth (cf. precocial). Newborn marsupials lack histologically mature immune tissues and are highly reliant on their mother's immune system for immunological protection.

Newborn marsupials must climb up to their mother's teats, their front limbs and facial structures are much more developed than the rest of their bodies at the time of birth. This requirement has been argued to have resulted in the limited range of locomotor adaptations in marsupials compared to placentals. Marsupials must develop grasping forepaws during their early youth, making the evolutive transition from these limbs into hooves, wings, or flippers, as some groups of placental mammals have done, more difficult. However, several marsupials do possess atypical forelimb morphologies, such as the hooved forelimbs of the pig-footed bandicoot, suggesting that the range of forelimb specialization is not as limited as assumed.

Joeys stay in the pouch for up to a year in some species, or until the next joey is born. A marsupial joey is unable to regulate its own body temperature and relies upon an external heat source. Until the joey is well furred and old enough to leave the pouch, a pouch temperature of 30–32 °C (86–90 °F) must be constantly maintained.

Joeys are born with "oral shields", which consist of soft tissue that reduce the mouth opening to a round hole just large enough to accept the mother's teat. Once inside the mouth, a bulbous swelling on the end of the teat attach it to the offspring till it has grown large enough to let go. In species without pouches or with rudimentary pouches these are more developed than in forms with well-developed pouches, implying an increased role in maintaining the young attached to the mother's teat.

Geography

In Australasia, marsupials are found in Australia, Tasmania and New Guinea; throughout the Maluku Islands, Timor and Sulawesi to the west of New Guinea, and in the Bismarck Archipelago (including the Admiralty Islands) and Solomon Islands to the east of New Guinea.

In America, marsupials are found throughout South America, excluding the central/southern Andes and parts of Patagonia; and through Central America and south-central Mexico, with a single species (the Virginia opossum *Didelphis virginiana*) widespread in the eastern United States and along the Pacific coast.

Interaction with Europeans

The first American marsupial (and marsupial in general) that a European encountered was the common opossum. Vicente Yáñez Pinzón, commander of the

Niña on Christopher Columbus' first voyage in the late fifteenth century, collected a female opossum with young in her pouch off the South American coast. He presented them to the Spanish monarchs, though by then the young were lost and the female had died. The animal was noted for its strange pouch or "second belly", and how the offspring reached the pouch was a mystery.

On the other hand, it was the Portuguese who first described Australasian marsupials. António Galvão, a Portuguese administrator in Ternate (1536–40), wrote a detailed account of the northern common cuscus (*Phalanger orientalis*):

Some animals resemble ferrets, only a little bigger. They are called Kusos. They have a long tail with which they hang from the trees in which they live continuously, winding it once or twice around a branch. On their belly they have a pocket like an intermediate balcony; as soon as they give birth to a young one, they grow it inside there at a teat until it does not need nursing anymore. As soon as she has borne and nourished it, the mother becomes pregnant again.

From the start of the 17th century more accounts of marsupials arrived. For instance, a 1606 record of an animal, killed on the southern coast of New Guinea, described it as "in the shape of a dog, smaller than a greyhound", with a snakelike "bare scaly tail" and hanging testicles. The meat tasted like venison, and the stomach contained ginger leaves. This description appears to closely resemble the dusky pademelon (*Thylogale brunii*), in which case this would be the earliest European record of a member of the kangaroo family (Macropodidae).