

Preservação excepcional de biomateriais não mineralizados em fósseis cenozoicos do clado Mammalia

Exceptional preservation of nonmineralized biomaterials in Cenozoic fossils of the Mammalia clade

Conservación excepcional de biomateriales no mineralizados en fósiles cenozoicos del clado

Mammalia

Recebido: 19/10/2022 | Revisado: 29/10/2022 | Aceitado: 30/10/2022 | Publicado: 05/11/2022

Weliton Augusto Gomes

ORCID: <https://orcid.org/0000-0001-5222-2738>

PALEOMOL – Laboratório Virtual de Paleontologia Molecular, Brasil

E-mail: augustoweliton0@gmail.com

Marcio Fraiberg Machado

ORCID: <https://orcid.org/0000-0002-8586-9674>

PALEOMOL – Laboratório Virtual de Paleontologia Molecular, Brasil

E-mail: profmarciofraiberg@gmail.com

Everton Fernando Alves

ORCID: <https://orcid.org/0000-0001-7876-6274>

PALEOMOL – Laboratório Virtual de Paleontologia Molecular, Brasil

E-mail: efalves.mga@gmail.com

Resumo

Os membros da classe Mammalia sofreram uma alta diversificação ecológica, morfológica e taxonômica durante a Era Cenozoica. Com os avanços tecnológicos em Paleontologia Molecular nas últimas décadas, muitas reivindicações de preservação excepcional de biomateriais não mineralizados foram realizadas para este clado. Entretanto, esses dados estão espalhados na literatura e têm associado tais relatos a eventos únicos e raros. Este trabalho apresenta uma revisão da literatura publicada nas últimas seis décadas, tendo por objetivo investigar a frequência com que vestígios de biomateriais não mineralizados são encontrados em fósseis de Mammalia. Os resultados identificaram 79 trabalhos publicados descrevendo biocomponentes endógenos em membros de Metatheria e Theria. Destes, os fragmentos de proteínas foram mais frequentes em depósitos sedimentares (33,3%) e os de sequências de DNA antigo mais frequentes em ambientes deposicionais mais favoráveis à preservação excepcional (53,1%), tais como depósitos de gelo e caverna. Os dados relativos a material orgânico para fósseis de mamíferos são geográfica e taxonomicamente abrangentes, com as superordens Laurasiatheria e Afrotheria apresentando a maior quantidade de relatos. Com o surgimento e aperfeiçoamento de novas técnicas de recuperação de material orgânico, acredita-se que informações paleomoleculares para mamíferos fósseis deverão aumentar, além de ampliar o entendimento dos fatores tafonômicos relacionados à preservação excepcional.

Palavras-chave: Tafonomia; DNA antigo; Paleogenômica; Proteína antiga; Paleoproteômica.

Abstract

The members of the Mammalia class experienced high ecological, morphological and taxonomic diversification during the Cenozoic Era. With technological advances in molecular paleontology in recent decades, many claims for the exceptional preservation of nonmineralized biomaterials have been made for this clade. However, these data are scattered in the literature and have associated such reports with unique and rare events. This study presents a review of the literature published in the last six decades, aiming to investigate the frequency with which vestigial of nonmineralized biomaterials are found in Mammalia fossils. The results identified 79 published studies describing endogenous biocomponents in Metatheria and Theria members. Of these, protein fragments were more frequent in sedimentary deposits (33.3%), and ancient DNA sequences were more frequent in depositional environments more favorable to exceptional preservation (53.1%), such as ice and cave deposits. The data on organic material for mammalian fossils are geographically and taxonomically comprehensive, with the superordinates Laurasiatheria and Afrotheria presenting the largest number of reports. With the emergence and improvement of new techniques for the recovery of organic material, it is believed that paleomolecular information for fossil mammals should increase, in addition to broadening the understanding of taphonomic factors related to exceptional preservation.

Keywords: Taphonomy; Ancient DNA; Paleogenomics; Ancient proteins; Paleoproteomics.

Resumen

Los miembros de la clase Mammalia experimentaron una gran diversificación ecológica, morfológica y taxonómica durante la Era Cenozoica. Con los avances tecnológicos en Paleontología Molecular en las últimas décadas, se han hecho muchas afirmaciones de conservación excepcional de biomateriales no mineralizados para este clado. Sin embargo, estos datos están dispersos en la literatura y han asociado dichos informes con eventos únicos y raros. Este trabajo presenta una revisión de la literatura publicada en las últimas seis décadas, con el objetivo de investigar la frecuencia con la que se encuentran rastros de biomateriales no mineralizados en fósiles de mamíferos. Los resultados identificaron 79 trabajos publicados que describen biocomponentes endógenos en miembros de Metatheria y Theria. De estos, los fragmentos de proteínas fueron más frecuentes en depósitos sedimentarios (33,3 %) y los de secuencias de ADN antiguas fueron más frecuentes en ambientes de depósito más favorables a la conservación excepcional (53,1 %), como depósitos de hielo y cuevas. Los datos relacionados con el material orgánico de los fósiles de mamíferos son geográfica y taxonómicamente completos, y los superórdenes Laurasiatheria y Afrotheria tienen la mayoría de los informes. Con la aparición y mejora de nuevas técnicas de recuperación de materia orgánica, se cree que debe aumentar la información paleomolecular de los mamíferos fósiles, además de ampliar la comprensión de los factores tafonómicos relacionados con la conservación excepcional.

Palabras clave: Tafonomía; ADN antiguo; Paleogenómica; Proteína antigua; Paleoproteómica.

1. Introdução

Evidências geológicas e paleontológicas da Era Cenozoica (65 Ma – presente) indicam que esse intervalo temporal apresentou, desde o seu início, uma alta diversidade ecológica, morfológica e taxonômica de mamíferos (clado Mammalia) (Benevento, et al., 2019). Esse fenômeno é interpretado como resultado da liberação ecológica desse grupo após a extinção de muitas outras espécies, incluindo os dinossauros não-avianos, durante a transição Cretáceo/Paleogeno (K/Pg), que marca o início da Era Cenozoica (Slater, 2013).

Devido a essa rápida radiação experimentada em um intervalo de tempo relativamente curto, reconstruir as relações filogenéticas dos clados desse grupo taxonômico provou-se ser particularmente difícil (Romiguier et al., 2013; Morgan et al., 2013; Tarver et al., 2016; Benevento, et al., 2019; Phillips & Zakaria, 2021). Isso ocorre porque nesse período há poucos sinais filogenéticos acumulados e, quando presentes, quase sempre estão obscurecidos por substituições subsequentes que provavelmente ocorreram muito tempo depois do evento de especiação (Benevento, Benson & Friedman, 2019).

Com o intuito de fornecer mais sinais para a resolução filogenética de animais que experimentaram uma radiação rápida, como nesse caso, nos últimos anos as análises de reconstrução cladística têm utilizado dados de escala genômica e proteômica, como o foram, por exemplo, em tetrápodes (Amemyia et al., 2013; Irisarri & Meyer, 2016), aves modernas (Jarvis et al., 2014) e nos próprios mamíferos (Benevento, et al., 2019; Phillips & Zakaria, 2021). Todavia, os dados obtidos, são incertos e inconclusivos para mamíferos (Benevento, et al., 2019).

Como a divergência entre as principais linhagens de mamíferos parece ter ocorrido em um período entre 1 a 4 milhões de anos (Ma) somente (Halström & Janke, 2010) e as análises filogenéticas utilizando amostras modernas, como supracitado, são inseguras, a preservação excepcional de biomateriais endógenos em fósseis pode fornecer informações biomoleculares com alto potencial de uso filogenético para o grupo (Alves & Machado, 2021a) e contribuir para solucionar alguns problemas comuns identificados em todos os trabalhos de filogenia.

Vale destacar que mesmo que o registro fóssil de elementos ósseos mineralizados de mamíferos seja altamente abundante, por sua vez, no campo da Paleontologia Molecular, que se destina a recuperar, analisar e caracterizar biomateriais não mineralizados em fósseis (Schweitzer, 2003), o relato de achados desse tipo de material no grupo, que vem sendo feito desde a década de 60 (Little, et al., 1962; Wyckoff, et al., 1964; Ho, 1965), ainda está disperso na literatura e associando esse fenômeno a eventos isolados e excepcionais (Gomes et al., 2021a, 2021b).

Sendo o foco deste estudo, os biomateriais não mineralizados podem ser representados no registro fóssil por vestígios de tecidos moles, células, biomoléculas e/ou seus produtos degradados, os quais não são originalmente tecidos

biomineralizados (como ossos e carapaças) e que, por alguma razão, não foram substituídos pelos minerais autigênicos presentes nos sedimentos ao longo da fossilização (Schweitzer, 2003, 2004; Alves & Machado, 2020, 2021b; Alves, 2022).

Diversos tipos desses biomateriais vestigiais já foram encontrados em fósseis de táxons variados (Thomas & Taylor, 2019; Alves & Machado, 2020, 2021a, 2021b, 2021c; Gomes et al., 2021a, 2021b) e são exemplificados por tecidos epitelial, conjuntivo e sanguíneo, estruturas de vasos sanguíneos, hemácias, osteócitos, biomoléculas como proteínas, lipídios, pigmentos de melanina, sequências de peptídeos e aminoácidos e, inclusive, compostos intracelulares quimicamente consistentes com DNA mitocondrial e nuclear (Alves & Machado 2020; Bailleul et al. 2020, 2021; Reest & Currie 2020).

Tendo em vista o grau de relevância dos achados de materiais biológicos endógenos no registro fóssil, essa pesquisa tem por objetivo geral investigar a frequência dos achados reivindicados de biomateriais não mineralizados em fósseis do clado Mammalia advindos de depósitos cenozoicos.

2. Materiais e Métodos

Trata-se de uma pesquisa qualitativa, do tipo revisão narrativa, que permite descrever e analisar o estado da arte acerca de um determinado assunto. Este tipo de estudo não exige o estabelecimento de um percurso metodológico rigoroso e replicável em termos de reprodução de dados e de respostas numéricas para questões específicas (Vosgerau & Romanowsk, 2014). Por outro lado, é uma metodologia fundamental para a aquisição e atualização do conhecimento sobre um assunto específico, com fins de evidenciar os temas que têm recebido pouca atenção na literatura disponível (Rother, 2007).

Para a busca de artigos, foram empregados os descritores “mamíferos”, “fósseis cenozoicos”, “tecidos moles”, “preservação excepcional”, “proteína antiga” e “DNA antigo”, isolados ou de forma combinada, nos idiomas Português e Inglês. A busca foi direcionada em revistas revisadas por pares disponíveis nas bases de dados SciELO, CAPES e PubMed, tendo um intervalo de tempo de busca de cerca de seis décadas (de 1962 a 2021). Quando da ausência de literatura específica acerca da temática nas plataformas supracitadas, ampliou-se a busca para o Google acadêmico.

A busca repercutiu na construção de duas tabelas categóricas, as quais descrevem as principais informações disponíveis nas publicações acerca de reivindicações de vestígios de biomateriais não mineralizados em fósseis do clado Mammalia da Era Cenozoica. A Tabela 1 (consultar material suplementar (doravante MS)) consiste em informações de achados provenientes de depósitos sedimentares (fluvial, marinho, lacustre, por exemplo), ambientes deposicionais considerados como pouco favoráveis para a preservação de biomateriais originais (Simões et al., 2014), já que nesses ambientes os biocomponentes encontram-se expostos aos fatores de degradação ambientais, como altas temperaturas, pressões que ocorrem durante a diagênese das rochas, sazonalidade da temperatura, umidade, radiação solar e agentes bióticos (Sansom, 2014; Alves, 2022). Em contrapartida, a Tabela 2 (MS) contém os dados sobre os achados que provêm de diferentes contextos tafonômicos, tais como poços de piche, preservação em âmbar, depósitos glaciares e cavernas, amplamente entendidos como ambientes de deposição mais favoráveis à conservação de estruturas biomoleculares, células e tecidos (Gobbo & Bertini, 2014).

Foram utilizados como critérios de exclusão para as duas tabelas construídas: (a) artigos que reivindicaram presença de biomateriais total ou parcialmente mineralizados, isto é, em que houve substituição do material biológico pelos minerais autigênicos dos sedimentos durante a fossilização; (b) artigos que reivindicaram presença de biomateriais endógenos de partes duras (como biomateriais constituintes de partes esqueléticas ou carapaças); (c) artigos que reivindicaram presença de biomateriais não mineralizados em fósseis de mamíferos de camadas fossilíferas não-cenozoicas; (d) artigos que reivindicam produtos de degradação de moléculas orgânicas, entretanto apenas evidenciaram elementos químicos orgânicos, tais como organometálicos e organossulfurados; (e) artigos que reivindicaram biomateriais não mineralizados, mas que apresentavam

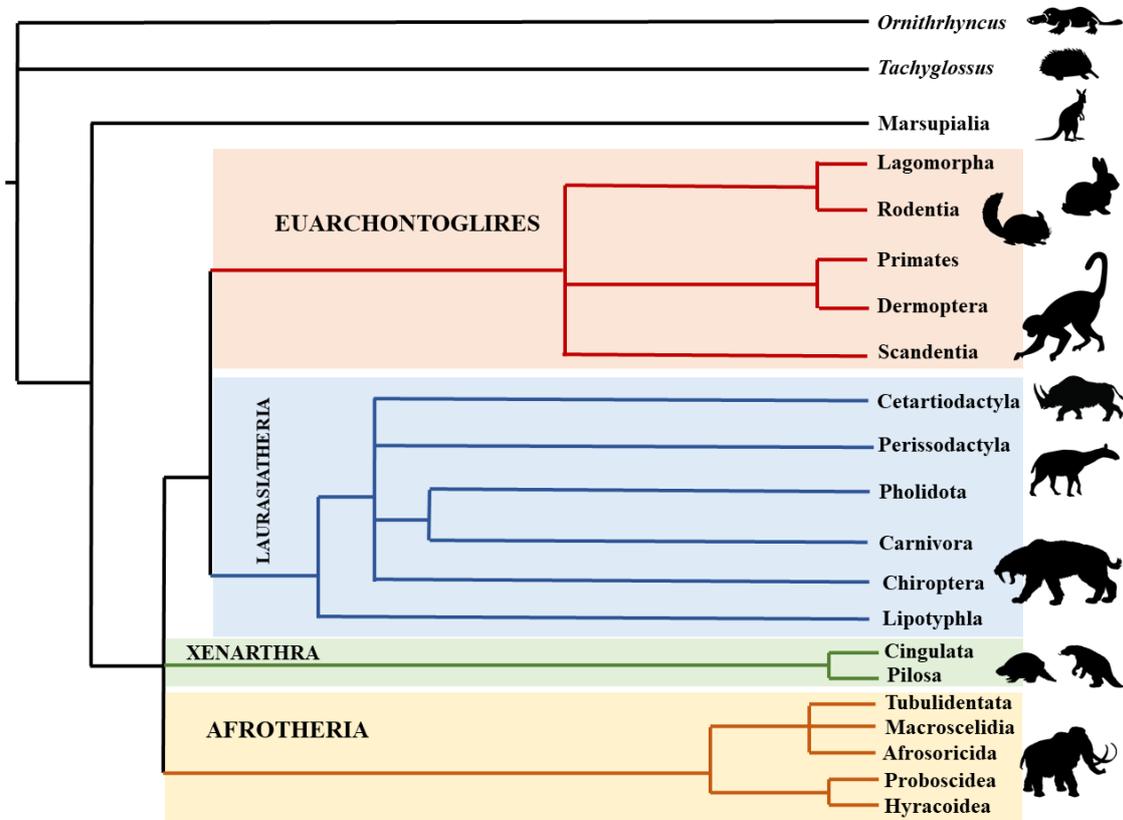
indícios de mimetização por esteira microbiana ou precipitados geoquímicos exógenos; (f) artigos que, embora tenham descrito a presença de biomaterial não mineralizado nos grupos de interesse da pesquisa, não apresentaram informações detalhadas sobre o achado; (g) artigos que não utilizaram técnicas analíticas de recuperação, análise e caracterização dos materiais biológicos endógenos.

3. Fundamentação Teórica

Para a categorização dos achados de biomateriais não mineralizados por grupos taxonômicos do clado Mammalia, foi utilizada como base a hipótese filogenética de Phillips e Zakaria (2021). Quando não foi possível encontrar informações nessa proposta acerca do agrupamento filogenético do clado em análise, utilizou-se a base taxonômica colhida nos próprios artigos científicos que descreveram os achados.

Segundo a hipótese filogenética de Phillips e Zakaria, o clado Mammalia compreende todos os animais representados em Prototheria (os monotremados *Ornithrhyncus* e *Tachyglossus*) e em Theria, o clado mais diversificado. Este, por sua vez, compreende os grupos Metatheria (marsupiais) e Eutheria (placentários). Eutheria, que é o clado com o maior número de representantes, inclui quatro superordens: Euarchontoglires, Laurasiatheria, Xenarthra e Afrotheria (Figura 1). Na proposta de Phillips e Zakaria, Euarchontoglires aparece como táxon irmão do clado Laurasiatheria.

Figura 1 - Proposta filogenética a respeito da origem e diversificação do clado Mammalia. Hipótese evolutiva construída com o uso de filogenia mitogenômica de espécies antigas e vivas atualmente.



Fonte: Adaptado de Phillips e Zakaria (2021).

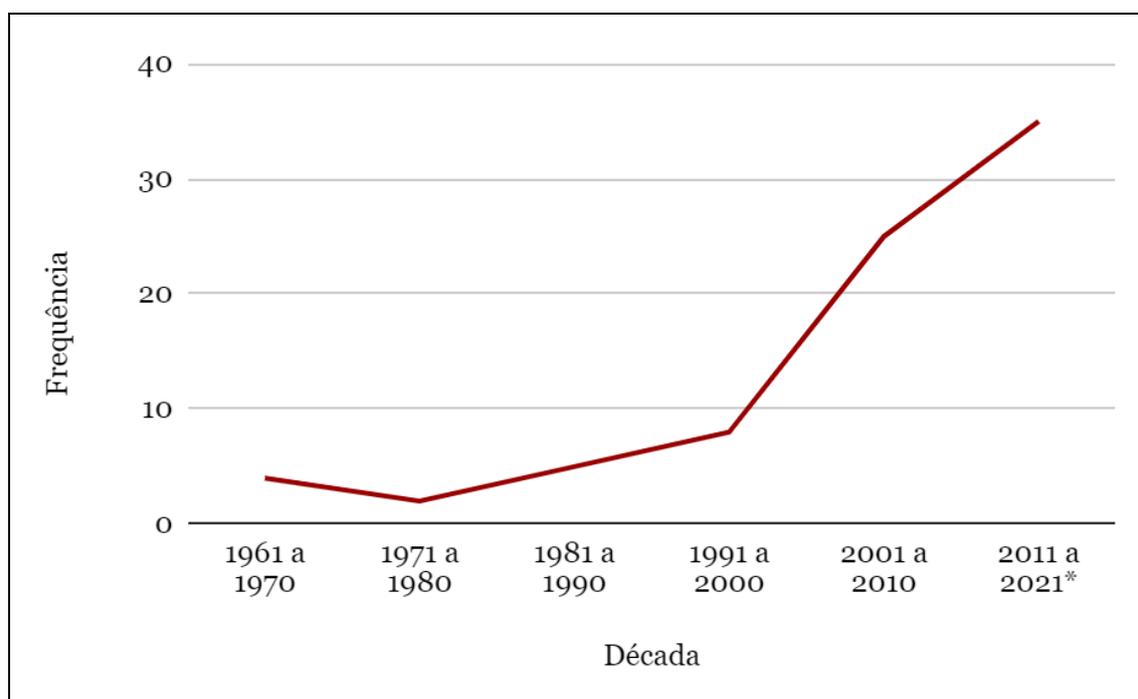
Portanto, com base na proposta filogenética supracitada, agrupamos os diferentes achados vestigiais de biomateriais não mineralizados por grupos taxonômicos pertencentes aos subclados dentro dos cladros principais Metatheria e Eutheria.

4. Resultados e Discussão

4.1 Caracterização geral dos achados

No que diz respeito aos números de publicações por década, os resultados podem ser observados na Figura 2. Observa-se que os trabalhos com reivindicações de biomateriais não mineralizados começaram a ser publicados no início da década de 60, mas se mantiveram escassos até os anos 2000, com um conjunto de 19 artigos publicados em quatro décadas. A partir do novo século, o número de publicações sofreu um acréscimo digno de menção, chegando a 60 trabalhos publicados em somente duas décadas. Essa evolução provavelmente se deva ao estabelecimento oficial da Paleontologia Molecular como campo de pesquisa logo nos primeiros anos do século XXI e pela inserção de novas técnicas de pesquisa paleomoleculares (Alves, 2020; Alves, 2022). Reconhece-se que, com os avanços tecnológicos e as novas descobertas fósseis, a tendência será dessa frequência continuar aumentando nos próximos anos.

Figura 2 - Trabalhos publicados com reivindicações de vestígios de biomateriais não mineralizados encontrados em mamíferos fósseis de diferentes contextos tafonômicos cenozoicos organizados por década. Observação*: optou-se por manter o ano de 2021 na década de 2010.

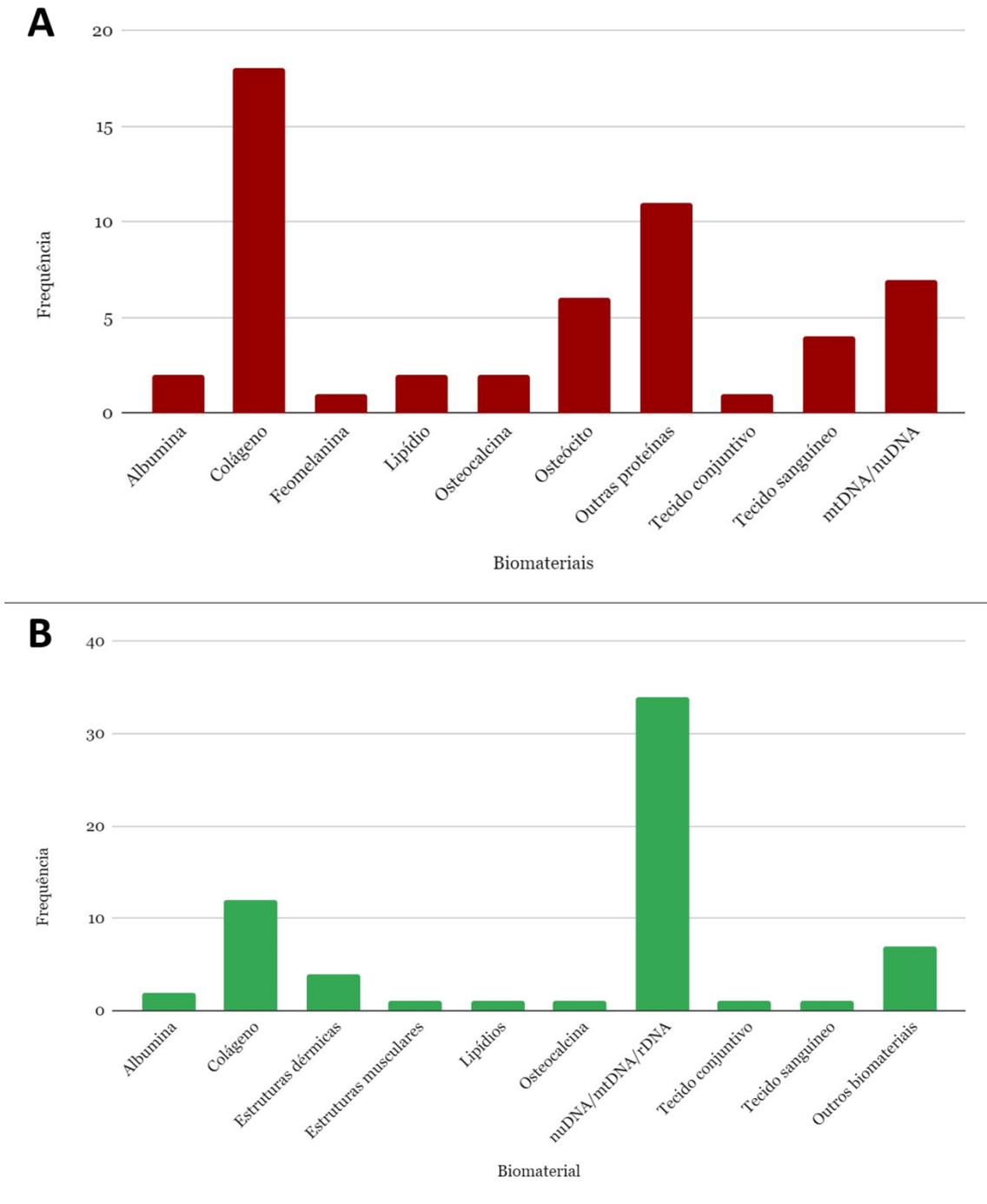


Fonte: Autores (2022).

Neste trabalho, foram identificados 43 artigos que relatam achados de vestígios de biocomponentes originais do clado Mammalia em fósseis recuperados de depósitos sedimentares pouco favoráveis à preservação excepcional (Tabela 1 do MS) e 36 artigos com reivindicações de outros contextos tafonômicos mais favoráveis a esse tipo de preservação (Tabela 2 do MS). Desses, constatou-se uma grande diversidade de tipos de biomateriais não mineralizados recuperados de depósitos sedimentares, sendo os vestígios de colágenos os mais abundantes (33,3%), seguidos por amostras de proteínas não-colagenosas (20,4%) e distantemente por fragmentos genômicos de DNA mitocondrial (mtDNA) e DNA nuclear (nuDNA) (13,0%) (ver Figura 3A). Já para achados de ambientes favoráveis à preservação excepcional, as amostras genômicas de mtDNA, nuDNA e DNA ribossômico (rDNA) lideraram as reivindicações disparadamente (53,1%) em relação ao segundo biomaterial mais frequente, os fragmentos de colágeno (18,8%) (Figura 3B). Vale destacar que alguns artigos notificaram mais

de um tipo de biomaterial endógeno, assim como mais de um tipo de técnica analítica e mais de um fóssil analisado, fazendo com que os dados sobreponham o número de artigos publicados sintetizados em ambas as tabelas.

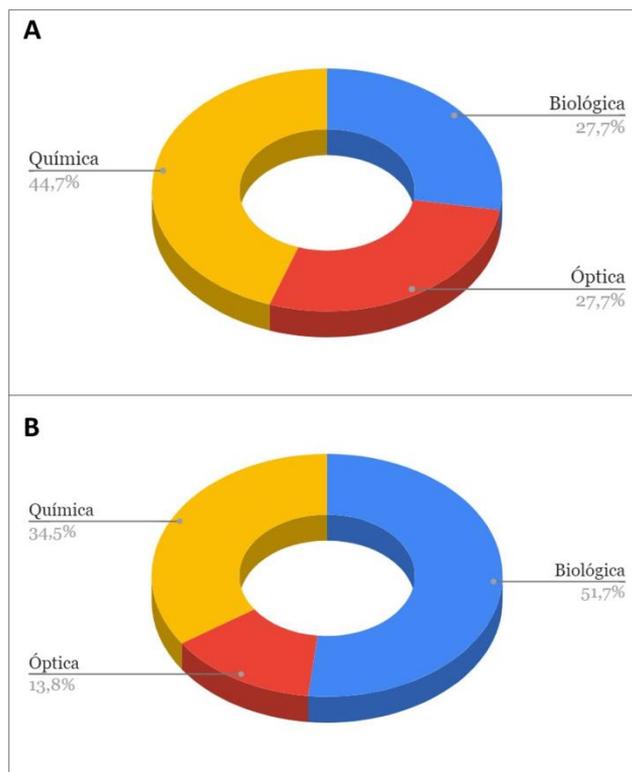
Figura 3 - Frequência dos principais tipos de biomateriais não mineralizados vestigiais encontrados em fósseis do clado Mammalia recuperados da Era Cenozoica. (A) biomateriais recuperados de depósitos sedimentares; (B) biomateriais recuperados de outros contextos tafonômicos mais favoráveis à preservação excepcional.



Fonte: Autores (2022).

Também se verificou uma ampla gama de técnicas analíticas utilizadas, com 44,7% sendo de natureza química, 27,7% biológica e 27,7% óptica para achados em depósitos sedimentares (Figura. 4A), e 51,7% de natureza biológica, 34,5% químicas e 13,8% ópticas para achados de contextos tafonômicos mais favoráveis à preservação excepcional (Figura 4B).

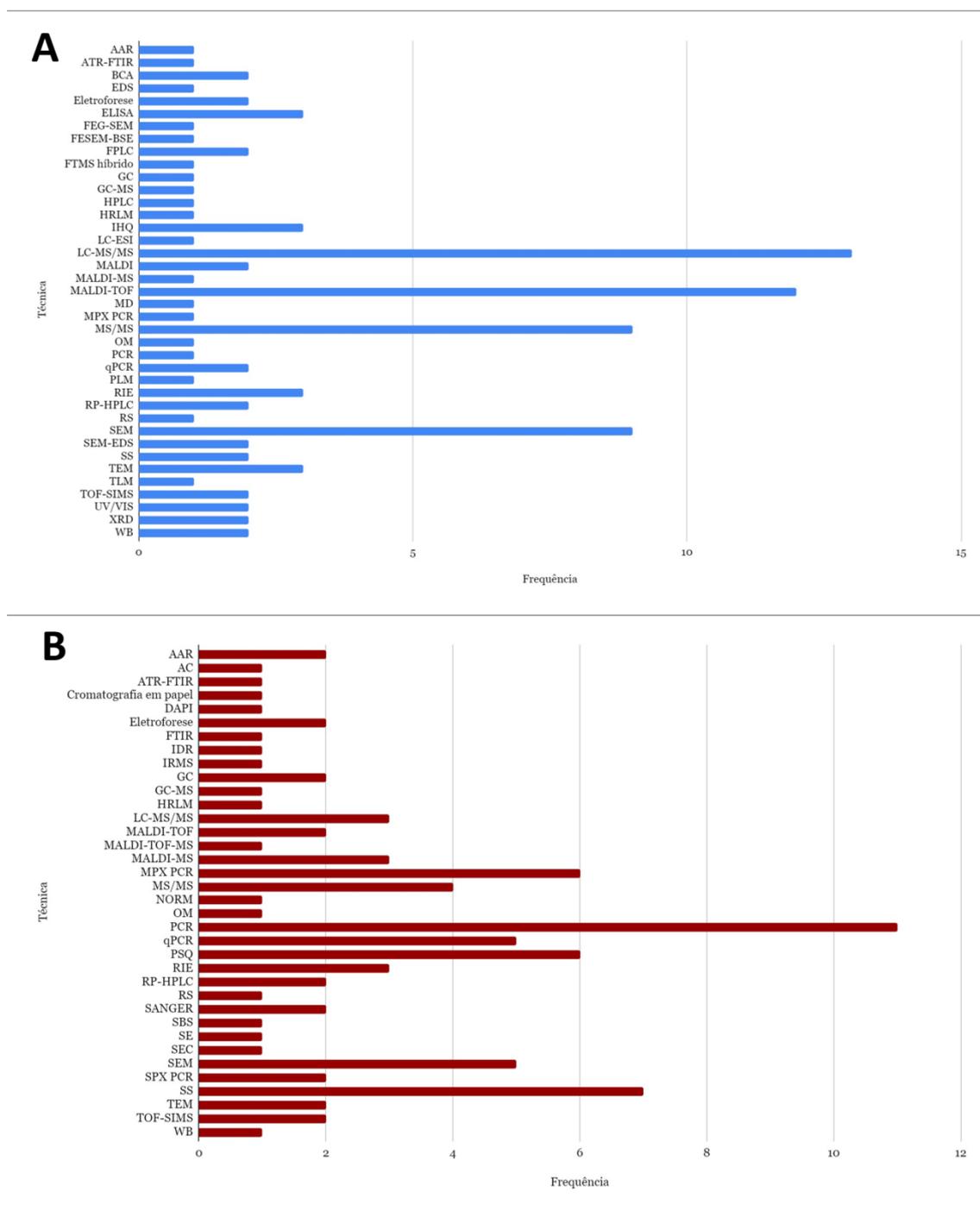
Figura 4 - Frequência dos principais grupos de técnicas analíticas utilizadas na detecção de vestígios de biomateriais não mineralizados encontrados em fósseis do clado Mammalia recuperados da Era Cenozoica. (A) técnicas empregadas em amostras fósseis de depósitos sedimentares; (B) técnicas empregadas em amostras fósseis de outros contextos tafonômicos mais favoráveis à preservação excepcional.



Fonte: Autores (2022).

Numa análise mais profunda e específica, a técnica analítica mais frequentemente empregada na detecção de biomateriais endógenos em fósseis advindos de depósitos sedimentares foi a cromatografia líquida acoplada à espectrometria de massas (LC-MS/MS) com 13,3% dos resultados, seguida por espectrometria de massa de tempo de voo de desorção/ionização a laser assistida por matriz (MALDI-TOF) com 12,2% e por espectrometria de massa em tandem (MS/MS) com 9,2% (Figura 5A). Já para fósseis de mamíferos de depósitos mais favoráveis à preservação excepcional, a técnica de reação em cadeia da polimerase (PCR) sobressaiu às demais, ocupando 12,5% dos resultados, à frente do sequenciamento Shotgun (SS) com 8,0% e PCR multiplex (MPX PCR) e pirosequenciamento (PSQ), ambos com 6,8% (Figura 5B).

Figura 5 - Frequência de técnicas analíticas utilizadas na detecção de vestígios de biomateriais não mineralizados em fósseis do clado Mammalia recuperados da Era Cenozoica. (A) técnicas aplicadas em fósseis advindos de depósitos sedimentares; (B) técnicas aplicadas em fósseis advindos de contextos tafonômicos mais favoráveis à preservação excepcional.



Fonte: Autores (2022).

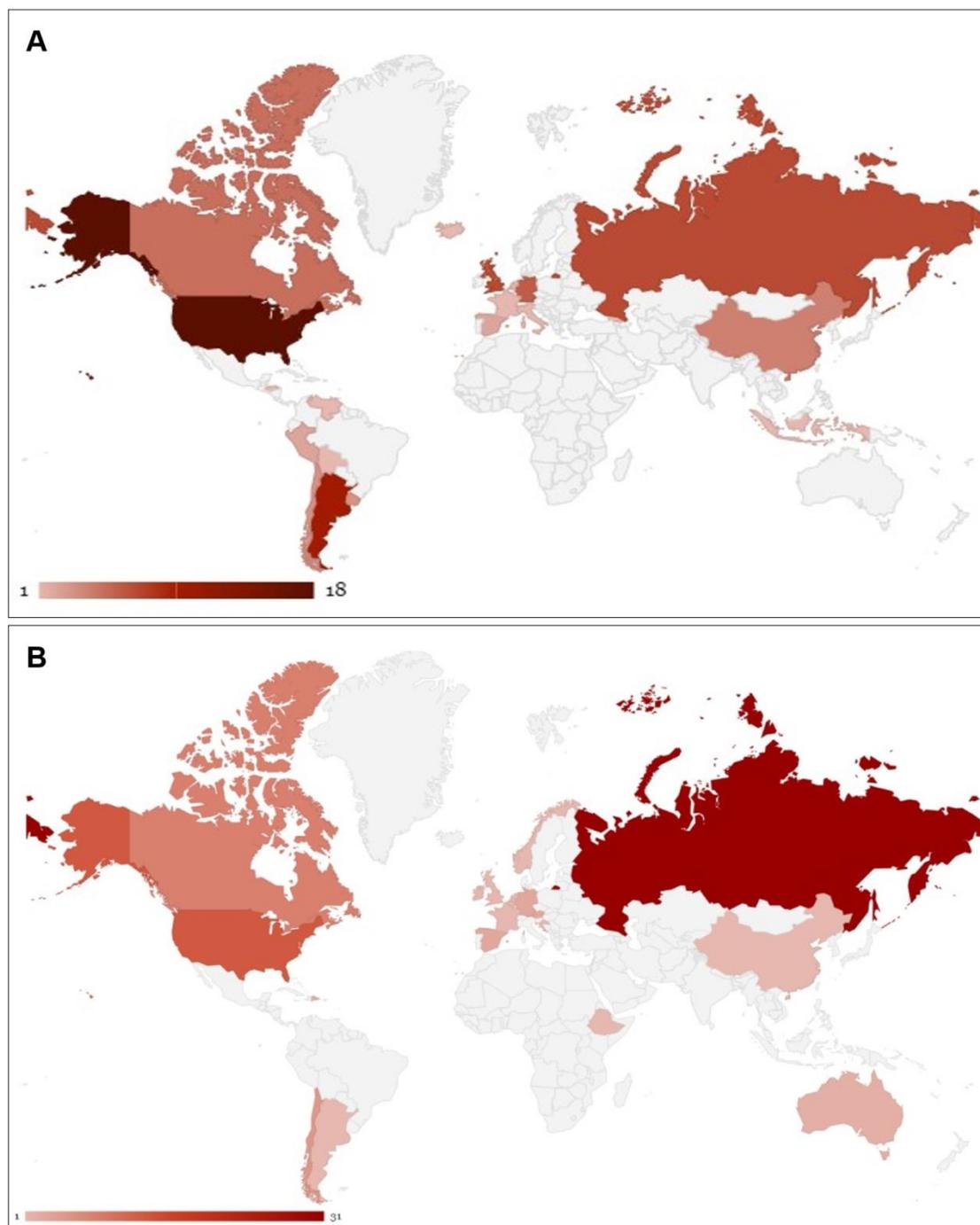
Em relação às Épocas da Era Cenozoica, o Pleistoceno é a que apresentou o maior número de achados de biomateriais originais, isto é, 82,1% do total para fósseis de depósitos sedimentares (Figura. 1.2 do MS) e 91,3% para fósseis de outros contextos tafonômicos mais favoráveis à preservação (Figura. 2.2 do MS). Em relação aos ambientes de deposição, testemunhou-se uma tendente ausência de informações nos artigos quanto às especificações do tipo de ambiente deposicional e tipo de rocha, principalmente nos mais antigos (vide Tabela 1 e 2 do MS). Dos artigos que relataram tais informações, para

ambientes sedimentares, os depósitos fluvial, aluvial e fluxo gravitacional foram mais frequentes (8,0, 6,0 e 6,0%, respectivamente) (Figura. 1.3 do MS). Já para ambientes de outros contextos tafonômicos mais favoráveis à preservação prevaleceram os depósitos cársticos (cavernas) e periglaciais (permafrosts) com 33,9 e 23,7% dos casos, respectivamente (Figura. 2.3 do MS).

Dos artigos da Tabela 1 do MS que mencionam, além do ambiente sedimentar, o tipo de rocha em que o fóssil foi preservado, 24,1% deles relataram arenito, seguido por argilito, siltito e cascalho, todos com a mesma proporção de 17,2% (Figura 1.4 do MS). Estes resultados vão ao encontro com o que pesquisas recentes têm demonstrado, ou seja, de que o rápido sepultamento do organismo ou sua carcaça em um ambiente de arenito parece favorecer a preservação excepcional em relação a outros depósitos sedimentares, como de argilito e xisto, embora ainda não se saiba o real motivo (Schweitzer et al., 2007b; 2009; 2019). Até o momento somente há uma hipótese proposta por Schweitzer et al. (2019) que remete à natureza porosa da areia, a qual facilitaria a dispersão rápida de fluidos supurantes (que são ricos em microrganismos e enzimas degradantes), facilitando assim a conservação de estruturas endógenas de seres vivos durante a formação do fóssil.

Em geral, os achados são abrangentes e com ampla distribuição geográfica. Os dados dispostos na Tabela 1 do MS demonstram que com exceções da África, Oceania e Antártida, todos os demais continentes apresentam reivindicações de biocomponentes endógenos em mamíferos fósseis (os Estados Unidos são o país com o maior número de relatos), como demonstra a Figura 6A. Identicamente, os dados presentes na Tabela 2 do MS revelam que foram achados biomateriais não mineralizados em representantes do táxon estudado em praticamente todos os continentes do mundo (exceto Antártida) como demonstra a Figura 6B. A Rússia, mais especificamente a região da Sibéria, é a que possui o maior número de achados relatados (31 ao todo), provavelmente porque lá representa uma das poucas áreas do globo em que camadas de permafrosts mais antigos que o Holoceno permanecem, junto com o vale de Yukon no Canadá e a Antártida (Liang et al., 2022).

Figura 6 - Distribuição global de diferentes tipos de biomateriais não mineralizados vestigiais encontrados em mamíferos fósseis recuperados de depósitos cenozoicos. (A) depósitos sedimentares; (B) depósitos de contextos tafonômicos mais favoráveis à preservação excepcional.



Fonte: Autores (2022).

A seguir, são discutidos os resultados obtidos e sintetizados nas tabelas para os clados de Mammalia, nos quais foram identificados biomateriais não mineralizados.

4.2 Metatheria

A infraclasse Metatheria compreende os mamíferos marsupiais, que divergiram dos membros da infraclasse Eutheria na segunda metade do Cretáceo Inferior (130,7-120 Ma) ou até mesmo antes conforme alguns indícios apontam (Bi et al., 2018). Embora os marsupiais representem animais que sofreram uma radiação muito menor em relação aos placentários, eles fascinam os pesquisadores por sua biologia reprodutiva altamente especializada e pela ampla distribuição de fósseis em todos os continentes (Eldridge, 2018). Os fósseis metatérios se distinguem dos eutérios pela forma de sua dentição: eles possuem quatro pares de dentes molares em relação ao máximo de três pares dos eutérios (Benton, 1997; Bi et al., 2018). Na busca, encontraram-se poucos registros de biomateriais não mineralizados nesse clado, todos restritos à superordem Australidelphia.

4.2.1 Australidelphia

A superordem Australidelphia compreende quatro ordens, Notoryctemorphia, Peramelemorphia, Dasyuromorphia e Diprotodontia. Os poucos materiais orgânicos endógenos registrados para esse táxon são exclusivos de ambientes tafonômicos mais favoráveis à preservação excepcional (nesse caso, pântanos e cavernas). O primeiro registro foi feito por Rowley et al. (1986) de dois cangurus de espécies indeterminadas da família Macropodidae, ordem Diprotodontia, do Pleistoceno Superior (129-11,7 Ka). Foram identificados colágenos em fragmentos ósseos não determinados no artigo com o uso de técnicas biológicas baseadas em monitoramento da interação antígeno-anticorpo, radioimunoensaio (RIE) e western blot (WB), as quais baseiam-se na especificidade bem documentada e na sensibilidade da resposta imune de vertebrados (Lowenstein & Scheuenstuhl, 1991). Os espécimes foram recuperados de uma região pantanosa e de uma caverna na Austrália.

Outro estudo publicado utilizou técnicas analíticas químicas e biológicas, como PCR quantitativo em tempo real (qPCR), sequenciamento SANGER e pirosequenciamento, e identificou a presença de sequências de mtDNA de diversos fragmentos ósseos de espécimes fósseis de animais das famílias Diprotodontia (canguru-vermelho e rato-canguru) e Dasyuridae (quoll oriental e gato-tigre) do Pleistoceno Superior (Haouchar et al., 2014).

O fato de haver poucas descobertas relatadas de biomateriais não mineralizados em mamíferos metatérios provavelmente deve-se à inúmeras lacunas existentes no registro fóssil e à maioria dos táxons ser conhecido apenas de restos dentários (Eldridge, 2018). A Austrália, por exemplo, possui poucos sítios fossilíferos que preservem mamíferos desde o surgimento do Paleógeno, período em que esse grupo iniciou a divergência (Duchêne et al., 2018). Mesmo assim, essas descobertas, ainda que poucas, demonstram o potencial de se buscar recuperar e analisar mais fósseis de metatérios em cavernas, e que a Austrália pode ser uma localidade que pode fornecer fontes adicionais de informações para investigações paleomoleculares de vertebrados.

4.3 Eutheria

A infraclasse Eutheria compreende os mamíferos placentários, os quais, diferentemente dos metatérios, sofreram uma alta diversificação adaptativa e morfofisiológica, chegando a uma comunidade de mais de 4.000 espécies existentes atualmente (Mess, 2014). A análise de conjuntos de dados moleculares levou a uma revolução na filogenia desse grupo que antes se baseava somente em dados morfológicos (Archibald, 2003); agora, a infraclasse se divide em quatro superordens: Euarchontoglires (roedores, lagomorfos, primatas, musaranhos, lêmures voadores) que evoluíram de forma independente pelos continentes; Laurasiatheria (carnívoros, cetartiodáctilos, pangolins, morcegos) que evoluíram principalmente nos continentes do Hemisfério Norte; Afrotheria (elefantes, peixes-boi, aardvark, musaranhos-elefantes, tenreques) que se originaram na África; e Xenarthra (preguiças, tamanduás, tatus) que tiveram sua principal área de distribuição sendo a América do Sul (Mess, 2014). Durante a busca, encontraram-se diversos relatos de achados de biomateriais endógenos em fósseis desse clado.

4.3.1 Euarchontoglires

Essa superordem atualmente compreende cinco ordens do clado Mammalia: Lagomorpha (coelhos e lebres), Rodentia (roedores), Primates (primatas), Dermoptera (colugos) e Scandentia (tupaias) (Vander Linden et al., 2019). São notáveis as diferenças entre os modos locomotores das ordens, incluindo locomoções fossorial, ricochetal, arbórea, terrestre e planadora (Geng et al., 2020), os quais podem ser encontrados em mais de uma ordem, como, por exemplo, no caso do modo arbóreo, que está presente em Scandentia, Rodentia e Primates (Vander Linden et al., 2019). Essas formas de locomoção há muito tempo são estudadas como campo de investigação de convergência morfofisiológica (Geng et al., 2020).

Dos achados desse clado, Kuch et al. (2002) identificou, através da técnica de PCR, a presença de fragmentos de mtDNA em coprólito da espécie *Phyllotis limatus* do Pleistoceno Superior do Chile, em um ambiente deposicional sedimentar de fluxo gravitacional. Ao se estudar de igual modo um espécime recuperado de ambiente sedimentar, Cleland et al. (2016) analisaram, por meio de espectrometria de massa por transformada de Fourier híbrido (FTMS híbrido), as conchas nasais de um castor-gigante da espécie *Castoroides ohioensis* do Pleistoceno Superior encontrado nos Estados Unidos e identificou a presença de colágenos de tipo 1, um biomaterial que aparentemente apresenta um maior potencial de preservação do que a maioria das proteínas em depósitos sedimentares, conforme nossos resultados demonstraram (ver Figura 3A). Isso ocorre provavelmente porque o colágeno é o principal componente proteico dos ossos (Bray et al., 2020) e também por ser uma biomolécula de estrutura fibrosa de tripla hélice, onde suas longas cadeias peptídicas se entrelaçam para formar as fibrilas, tornando-o um material altamente resistente à fossilização (Rana, 2016).

Já em relação a ambientes tafonômicos mais favoráveis à preservação de biocomponentes não mineralizados, foram encontradas hemácias não nucleadas, supostamente de uma espécie de Platyrrhini, presentes no interior do aparelho digestivo de um carrapato encapsulado em âmbar datado com 20 Ma e recuperado de um depósito turbidítico de arenito na República Dominicana (Poinar, 2017).

Os resultados para Euarchontoglires revelam que, comparada às outras superordens de Theria, há poucos relatos de biomateriais não mineralizados em fósseis para esse clado. Essa tendência pode ser consequência de uma escassez de amostra fóssil disponível para o grupo taxonômico (Beck & Baillie, 2018) ou, talvez, uma falta de interesse ou de recursos para a realização de análises bioquímicas em amostras fósseis do clado. No entanto, ainda assim, os dados obtidos estão de acordo com o esperado, isto é, de que a maioria dos achados fossem de Rodentia, por ser a ordem de Euarchontoglires com maior quantidade de fósseis já encontrados (Fostowicz-Frelik et al., 2021), e nesta análise eles representaram mais da metade dos achados de biomateriais não mineralizados (2 dos 3 relatos).

4.3.2 Laurasiatheria

Essa superordem representa um grupo de mamíferos que se originou no supercontinente Laurásia, compreendendo atualmente seis ordens, a saber Cetartiodactyla (cetáceos e artiodáctilos), Perissodactyla (hipopótamos, equídeos, antas e rinocerontes), Pholidota (pangolins), Carnivora (ursídeos, canídeos, felídeos e mustelídeos), Chiroptera (morcegos) e Eulipotyphla (solenodontes, toupeiras, musaranhos e ouriços).

Este clado é visto como o topo dos desafios para o estabelecimento das relações filogenéticas entre os táxons mamíferos (Hu, et al., 2013) já que, com exceção de Eulipotyphla, todas as demais ordens se diversificaram em um curto período de 1 a 4 milhões de anos (Hallström & Janke, 2010; Zhou et al., 2012). Na ausência de poucos genes com forte sinal filogenético relacionados à divergência dos laurasiaterios, muitas hipóteses filogenômicas foram propostas (por exemplo, somente na última década: Halström et al., 2011; McComarck et al., 2012; Zhou et al., 2012; Nery et al., 2012; Romiguier et al., 2013; Benevento, et al., 2019).

Depois de vários anos de estudos e discussões baseados em dados genômicos, existem apenas duas colocações com certo grau de certeza: Eulipotyphla é um clado-irmão de todos os outros clados Laurasiatérios, e Pholidota é um grupo-irmão de Carnivora; já as colocações das outras quatro ordens (Carnivora, Perissodactyla, Cetartiodactyla e Chiroptera) permanecem um assunto de intenso debate, mesmo que na comparação sejam utilizados milhares de genes para análise cladística (Benevento, et al., 2019).

Contudo, existe um consenso científico de que longas sequências de DNA antigo (aDNA) de fósseis de mamíferos do Cenozoico poderão ajudar nessa empreitada crucial para a compreensão a respeito da evolução dos mamíferos (Lv et al., 2021). Logo, buscar elementos ósseos fossilizados com biocomponentes originais do grupo, principalmente de dados paleogenômicos, é uma tarefa valorosa.

Os achados de biomateriais não mineralizados para o clado Laurasiatheria são numerosos e de grande diversidade tafonômica, além de estarem representados em todas as décadas analisadas neste estudo. Por exemplo, desde o início das pesquisas paleomoleculares com fósseis de mamíferos na década de 60, o Rancho La Brea, localizado no Condado de Los Angeles, se destacou revelando muitos exemplares biomoleculares. As infiltrações de piche dessa região têm, desde então, sido extensivamente estudadas para reconstruir a ecologia e filogenia das últimas comunidades faunísticas do Pleistoceno, principalmente a de vários táxons extintos de mamíferos de médio a grande porte, os quais são abundantes no local e são fontes abundantes de material biológico original do clado Mammalia durante o Cenozoico (Coltrain et al., 2002).

Essas infiltrações são alimentadas por petróleo originário de areias betuminosas inclinadas verticalmente da Bacia de Los Angeles, que fica ao sul das montanhas de Santa Monica (Ibid.). Delas, foram obtidas por meio de análises bioquímicas diversas, diferentes amostras de aminoácidos e fibras de colágenos de táxons Laurasiatérios do Pleistoceno Superior (Wyckoff, et al., 1964; Ho et al., 1965; Wyckoff & Davidson, 1976).

Distintos biocomponentes endógenos para esse clado também foram recuperados de espécimes advindos de ambientes tafonômicos com presença de gelo (glaciares, interglaciares ou periglaciais). Uma quantidade bastante considerável de restos esqueléticos e cadáveres congelados de mamíferos fósseis foram preservados nos permafrosts da zona ártica de Yacutia durante o final do Pleistoceno, por exemplo (Boeskorov et al., 2013). Nesse ambiente deposicional, foram encontrados diversos representantes, incluindo mamutes, rinocerontes lanudos, cavalos e bisões, e esses sendo preservados com diversas informações orgânicas. Os depósitos fossilíferos são amplamente distribuídos nas terras baixas da região norte de Yacutia, Sibéria, com alguns permafrosts tendo atingido mais de 40 metros de espessura e com enormes complexos de gelo (Ibid.). Estes são muito importantes porque numerosos dados sedimentológicos, paleontológicos, geoquímicos e isotópicos foram armazenados neles (Schirmer et al., 2002).

Os resultados deste trabalho colaboram com essa tendência, visto que foram encontrados variados tipos de biomateriais não mineralizados em fósseis de mamíferos do clado Laurasiatheria vindos de Yacutia. Por exemplo, em 1996, Bocherens et al. (1996) recuperaram matéria orgânica colagenosa de diferentes membros das ordens Perissodactyla, Cetartiodactyla e Carnivora. Outra potencialidade da área são os dados genéticos, isto é, alguns estudos com amostras fósseis de cavalos e bisões vindos da região reivindicaram a presença de sequências originais de DNA (Taylor et al., 1996; Nielsen-Marsh et al., 2002; Schubert et al., 2014).

De igual modo, o Alasca e Canadá são territórios de depósitos glaciares pleistocênicos com grandes possibilidades de investigação paleomolecular, entre as quais, sequências genômicas de mtDNA e nuDNA (Nielsen-Marsh et al., 2002; Gilbert et al., 2004; Orlando et al., 2013; Heintzman et al., 2015) e de sequências peptídicas de colágenos (Orlando et al., 2013; Buckley, et al., 2019). Outros lugares com mecanismos de preservação envolvendo o gelo também foram encontrados na Alemanha (Valdiosera et al., 2006) e Noruega (Lindqvist et al., 2010), ambos com presença de sequências de material

genético. Estes resultados mostram a eficácia da preservação excepcional por criopreservação, visto a estabilidade de temperatura que é fator-chave no retardamento da atividade de necrólise (Bettoni et al., 2019).

Inegavelmente as recuperações de biomateriais não mineralizados em fósseis de Laurasiatérios foi maior para ambientes cársticos, provavelmente porque as cavernas parecem ter vantagens a mais, por exemplo, na temperatura e no pH das rochas, favorecendo então a sobrevivência de elementos ósseos, incluindo material genômico (Collins et al., 2002). Foram encontrados vários estudos que reivindicaram a presença de sequências de mtDNA e nuDNA em rinocerontes-lanudos, ursos-das-cavernas, camelos-gigantes, cavalos e macrauquênia recuperados de cavernas do Pleistoceno da Europa, Chile, China, Canadá e Estados Unidos (Orlando et al., 2003; Noonan et al., 2005; Lister et al., 2005; Valdiosera et al., 2006; Orstrom et al., 2006; Krause et al., 2008; Dabney et al., 2013; Westbury et al., 2017). Também foram encontrados dados a respeito de amostras de colágenos nesse tipo de ambiente (Buckley & Collins, 2011; Rao, 2020).

Além desses, muitos exemplos de recuperações de biomateriais orgânicos em depósitos sedimentares variados foram reivindicados para este clado. Destacam-se, entre esses achados, a recuperação de osteócitos e feomelaninas de fósseis de morcegos e um pangolim datados com idades próximas a 48 Ma advindos das pedreiras de xisto de Messel pit, Alemanha (Colleary et al., 2015; Cadena, 2016). Essa localidade vem sendo reconhecida com amplo potencial de preservação excepcional de elementos que naturalmente se mineralizariam, principalmente melaninas (Vinther et al., 2010; O'Reilly et al., 2017). Após essas recuperações, experimentos recentes demonstraram que a melanina parece possuir uma resistência natural aos processos diagenéticos (Rossi et al., 2019), sendo sobressalente às demais biomoléculas. A hipótese proposta é de que durante a diagênese certos metais endógenos propiciariam uma associação com a biomolécula, tornando-a mais estável para sobreviver em fósseis muito antigos (Ibid.), mas ainda novas pesquisas precisam ser feitas.

Além do xisto de Messel Pit, amostragens de albuminas, colágenos e outras proteínas como melaninas foram obtidas de depósito lacustre (Borja et al., 1997), flúvio-lacustre (Rybczynski et al., 2013), terraço alto e fluvial (Buckley, Lawless & Rybczynski, 2019), marinho e lagunar (Boskovic, 2021). Outros trabalhos, embora não especificaram o tipo de ambiente deposicional sedimentar, relataram o encontro de fragmentos de colágenos em bisões, *Dremotherium*, camelos, bovídeos e rinocerontes do Pleistoceno (Little, et al., 1962; Ulrich, 1987; Welker et al., 2017; Buckley, et al., 2019). E, além desses, um estudo reivindicou a presença de peptídeos, lipídios e estruturas semelhantes a vasos sanguíneos de um fóssil de baleia do Neógeno da Formação Pisco, Peru (Vidal, 2006).

Outras descobertas de biomateriais não mineralizados em fósseis de mamíferos de Laurasiatheria foram feitas por Peñalver e Grimaldi (2005). No artigo publicado, eles reivindicaram, com uso de microscopia óptica (OM), a presença de pelos corporais de um possível solenodonte em um âmbar datado do Mioceno encontrado na República Dominicana. As resinas de plantas da família Fabaceae, que são identificadas em várias amostras âmbar da República Dominicana, apresentam uma composição química complexa e possuem muitas variáveis que influenciam simultaneamente os processos de preservação excepcional, facilitando assim a recuperação de amostras maiores como pelos (Lambert et al., 2015).

Os resultados mostram que os fósseis Laurasiatérios são fontes abundantes de informação paleobioquímica e paleohistológica, já que representam uma enorme quantidade de relatos de biomateriais originais dos táxons extintos. Essa propensão pode ser devida a Laurasiatheria ser maior em número de ordens e ter um registro fóssil denso e largamente estudado (Phillips & Zacharias, 2019).

4.3.3 Xenarthra

Esta superordem atualmente compreende duas ordens, a saber Pilosa (tamanduás e preguiças) e Cingulata (tatus). Os xenartros possivelmente surgiram por volta de 59 Ma, no Paleoceno (O'Leary et al., 2013) e se diversificaram abundantemente por toda a América, com alguns representantes chegando a atingir grandes alturas (preguiças-gigantes). Seu registro fóssil é

visivelmente abundante (Boscaini et al., 2019) e representa, junto à Laurasiatheria, uma importante fonte de pesquisa paleontológica molecular.

As pesquisas em Paleontologia Molecular para Xenarthra foram empreendidas em fósseis de diferentes contextos tafonômicos, mas em maior quantidade em preguiças-gigantes recuperadas de cavernas da América do Sul, onde as técnicas PCR e eletroforese permitiram a obtenção de dados genômicos desses seres. Por exemplo, de um mesmo indivíduo de *Myodon darwini* encontrado na Caverna Ultima Esperanza, no Chile, datado do fim do Pleistoceno Superior, sequências de DNA ribossômico (rDNA), mtDNA e nuDNA foram identificadas em dentes, ossos e coprólitos (Höss et al., 1996; Taylor, 1996; Clack, et al., 2012). Outras sequências de mtDNA foram obtidas de uma preguiça-terrestre indeterminada, dessa vez de um exemplar advindo da Argentina (Hofreiter et al., 2003). Além disso, estudos de PCR e qPCR com xenartros de repositório fóssil de museus também renderam informações mitogenômicas (Greenwood et al., 2001; Delsuc et al., 2016).

Relatos de achados de biomateriais não mineralizados para esse clado de outros contextos deposicionais também ocorreram. Por exemplo, o fóssil de uma preguiça-gigante de espécie indeterminada recuperado das infiltrações de piche de La Brea, rendeu a detecção por cromatografia gasosa (GC) de aminoácidos de colágenos (Wyckoff & Davidson, 1976). De um depósito fluvial no Uruguai, por sua vez, elementos fósseis de um *Lestodon armatus* apresentaram fragmentos orgânicos conservados de aminoácidos e peptídeos de colágenos tipo 1 (Buckley et al., 2015). E por intermédio de microscopia digital (MD) e microscopia eletrônica de varredura (SEM), osteócitos, eritrócitos e pedaços de vasos sanguíneos foram identificados em vértebras e fêmur de preguiças-gigantes do Pleistoceno Superior da Formação Gracías e Padre Miguel em Honduras (Zúniga et al., 2019).

De acordo com os resultados obtidos aqui, a busca por dados paleomoleculares para o clado Xenarthra consistiu ao longo dos anos em maior peso para espécies recuperadas de ambientes cársticos, ainda que alguns trabalhos recentes tenham reivindicado a presença de material orgânico de depósitos sedimentares (Buckley et al., 2015; Zúniga et al., 2019). É possível que com a recuperação de novas amostras fósseis e o melhoramento das técnicas analíticas de detecção, novas informações de biomateriais não mineralizados sejam fornecidas para o grupo.

4.3.4 Afrotheria

A maioria dos grupos de mamíferos incluídos nesta superordem compartilha pouca ou nenhuma semelhança morfológica (Stanhope, 1998) e, atualmente, compreende as ordens Hyracoidea (hírcaces), Proboscidea (elefantes, incluindo os extintos mamutes e mastodontes), Afrosoricida (toupeiras-douradas e tenreques), Macroscelidia (musarinho-elefante) e Tubulidentata (porco-formigueiro e aardvark). Dentre esses, Afrotheria é um clado particularmente interessante para as análises de unicidade evolutiva, pois, embora seja relativamente pobre em espécies vivas (cerca de 70), contém uma quantidade excessiva de diversidade adaptativa (Kuntner, et al., 2011) e fósseis de afrotérios são conhecidos largamente em todo o Cenozoico (Tabuce, et al., 2008), especialmente por representantes proboscidianos (Lister, 2013). Os resultados apresentados neste trabalho estão em conformidade com essa tendência, visto que os achados de materiais biológicos endógenos se restringem à ordem Proboscidea, intrinsecamente à família Elephantidae e à extinta família Mammuthidae.

Os relatos de biomateriais não mineralizados para o clado Afrotheria são numerosos e tafonomicamente diversificados, mas os dados vindos de permafrosts da Sibéria e Alasca são sobrepujantes sobre os demais. Desse tipo de ambiente, foram recuperados diversos bioelementos endógenos, tais como colágenos (Goodman et al., 1980; Lowenstein, 1981; Shoshani et al., 1985; Bocherens et al., 1996), albuminas (Lowenstein, 1981; Shoshani et al., 1985), material genético (Taylor, 1996; Krause et al., 2006; Rogaev et al., 2006; Gilbert et al., 2007; Barnes et al., 2007; Miller et al., 2008; Gilbert et al., 2008; Schwarz et al., 2009) e queratinócitos (Gilbert et al., 2007).

A importância da criopreservação para o encapsulamento de biomoléculas, células e tecidos ao longo do tempo profundo já foi discutida acima (ver seção 4.3.2). Dessas localidades, destacam-se o número de fósseis de mamutes-lanosos (*Mammuthus primigenius*) com informação paleobioquímica já encontrados. Por exemplo, uma única pesquisa (Barnes et al., 2007) recuperou centenas de pares de bases de mtDNA de dentes, marfins e ossos curtos de quarenta e um mamutes-lanudos do Pleistoceno Superior de Yacutia, Sibéria.

Depósitos de contextos tafonômicos menos favoráveis à preservação também se mostraram abundantes em recursos de afrotérios para a Paleontologia Molecular. De um depósito marinho do norte da Venezuela, um fóssil de gonfotério de 13 Ka rendeu uma grande amostragem de fragmentos de albumina (Tuross, 1989). Dos leitos do rio Yellowstone, em Montana, entendido como um depósito fluvial, um fóssil de mastodonte (*Mammuth americanum*) e um fóssil de mamute-colombiano (*Mammuthus columbi*) foram fontes abundantes de biomateriais não mineralizados, a saber, colágenos, osteócitos e vasos sanguíneos (Hill, 1998; Hill & Schweitzer, 1999; Schweitzer et al., 2002; Asara et al., 2007).

Outro estudo mais recente, com uma espécie de gonfotério (*Anancus arvenensis*) recuperada do Poço de Argila da Baixa Saxônia, Alemanha, descobriu a presença de proteínas da matriz óssea extracelular no córtex do colo do fêmur, datado com 3 Ma (Schmidt-Schultz et al., 2021). Além de um trabalho com aplicação de variadas técnicas analíticas em espécimes de mamutes provenientes de um canal de fluxo de granulação fina e de um depósito de sumidouro nos Estados Unidos, que encontrou amostras de amidas, aminoácidos, lipídios e colágenos (Colleary et al., 2021). Esses ambientes menos favoráveis à preservação excepcional, conforme mostrado, têm-se mostrado interessantes fontes alternativas de busca por fósseis de afrotérios com dados paleomoleculares.

5. Conclusão

O registro fóssil do clado Mammalia para a Era Cenozoica é extenso e abundante, e nesta pesquisa revelou-se uma fonte notável de variados tipos de vestígios de biomateriais não mineralizados, independentemente de qual é o contexto tafonômico, favorável ou não à preservação excepcional.

Em relação à variabilidade taxonômica, os achados de fragmentos de biocomponentes endógenos ocorreram nas infraclasses Metatheria e Eutheria, com dados para eutérios sendo extensamente superiores, muito provavelmente pela quantidade de espécies para esse clado ser bem maior. Dentro de Eutheria, as superordens Laurasiatheria e Afrotheria foram as com maior número de reivindicações, embora um número considerável também seja encontrado em Euarchontoglires e Xenarthra.

Quanto à frequência de tipos de biomateriais originais vestigiais, o colágeno foi a molécula mais recuperada dentre os trabalhos com fósseis advindos de depósitos sedimentares, a saber, mais de 30 relatos, enquanto para outros contextos tafonômicos mais favoráveis à preservação excepcional, os elementos genéticos foram os mais encontrados, a saber, mais de 40 relatos. O colágeno tem se apresentado como um biomaterial bem resistente às condições adversas da fossilização (Rana, 2016; Alves, 2022), embora seja entendimento comum dentro da Paleontologia que mais estudos precisam ser desenvolvidos para uma análise mais robusta dessa tendência. Por outro lado, o material genético também obteve destaque nesta pesquisa, sendo prevalente para contextos tafonômicos diversos, incluindo depósitos menos favoráveis à preservação excepcional. Isso pode representar um interesse maior dos pesquisadores em buscar dados referentes ao DNA antigo pela sua grande aplicabilidade (Brunson & Reich, 2019).

Em relação à distribuição geográfica, fósseis de mamíferos cenozoicos com informação bioquímica preservada foram encontrados em praticamente todos os continentes, exceto a Antártida. América do Norte, América do Sul e Europa foram os continentes que apresentaram o maior número de relatos, o que pode significar que os pesquisadores desses locais se

empenharam mais na investigação paleomolecular nas últimas décadas ou que tenham tido mais recursos para este tipo de detecção, além da possibilidade de o número de fósseis com conteúdo endógeno ser mais comum para essas regiões. Apesar de os resultados apresentados aqui não conseguirem prever essa questão, novas análises mais profundas poderão contribuir.

A partir destes achados, é possível, de forma preliminar, constatar que muitos fósseis do clado Mammalia têm potencial para preservação excepcional de vestígios de biomateriais não mineralizados e também antecipar que, com o aperfeiçoamento das técnicas de detecção e o surgimento de novos métodos de exploração deste campo, assim como o aumento no número de pesquisas sendo feitas com novos fósseis, esses relatos possam ser ampliados. Também vale destacar a crucial necessidade de novos estudos a fim de se ampliar a compreensão dos processos tafonômicos responsáveis pela preservação desse tipo de material, especificamente o contexto ambiental e as condições geoquímicas.

Em suma, acredita-se que as informações paleobioquímicas produzidas a partir do campo de estudo da Paleontologia Molecular, bem como dados de frequência de ocorrência desses achados, como os que foram aqui apresentados, podem servir de base para novas abordagens filogenéticas, auxiliando esse campo a resolver antigos problemas, especialmente para o clado dos mamíferos.

Referências

- Alves, E. F., & Machado, M. F. (2020). Perspectivas atuais sobre tecidos moles não mineralizados em fósseis de dinossauros não avianos. *Terrae Didactica*, 16, e020028. <https://doi.org/10.20396/td.v16i0.8659539>
- Alves, E. F. (2020). 15 anos da Paleontologia molecular. *Khronos*, (9), 241-244. <https://doi.org/10.11606/khronos.v0i9.172317>
- Alves, E. F., & Machado, M. F. (2021a). Frequência de preservação de biomateriais não mineralizados no registro fóssil de répteis mesozoicos: uma abordagem sobre pterossauros e répteis marinhos. *Brazilian Journal of Development*, 7(5), 44797-44821. <https://doi.org/10.34117/bjdv7n5-076>
- Alves, E. F., & Machado, M. F. (2021b). Proposta de Plano de Aula sobre Paleontologia Molecular para inserção em disciplina de Paleontologia de cursos de graduação em Ciências Biológicas. *Pesquisa e Ensino em Ciências Exatas e da Natureza*, 5, e1695. <http://dx.doi.org/10.29215/pecen.v5i0.1695>
- Alves, E. F., & Machado, M. F. (2021c). Preservação excepcional de biomateriais não mineralizados em fósseis do clado Avialae. *Anuário do Instituto de Geociências*, 44, 37908. https://doi.org/10.11137/1982-3908_2021_44_37908
- Alves, E. F. (2022). *Introdução à Paleontologia Molecular: um guia básico para estudantes e professores universitários*. Maringá: Edição do Autor.
- Amemiya, C. T., Alföldi, J., Lee, A. P., Fan, S., Philippe, H., MacCallum, I., Braasch, I., Manoussaki, T., Schneider, I., Rohner, N., Organ, C., Chalopin, D., Smith, J. J., Robinson, M., Dorrington, R. A., Gerdol, M., Aken, B., Biscotti, M. A., Barucca, M., Baurain, D., Berlin, A. M., Blatch, G. L., Buonocore, F., Burnester, T., Campbell, M. S., Canapa, A., Cannon, J. P., Christoffels, A., De Moro, G., Edkins, A. L., Fan, L., Fausto, A. M., Feiner, N., Forconi, M., Gamielien, J., Gnerre, S., Gnrirke, A., Goldstone, J. V., Haerty, W., Hahn, M. E., Hesse, U., Hoffmann, S., Johnson, J., Karchner, S. I., Kuraku, S., Lara, M., Levin, J. Z., Litman, G. W., Mauceli, E., Miyake, T., Mueller, M. G., Nelson, D. R., Nitsche, A., Olmo, E., Ota, T., Pallavicini, A., Panji, S., Picone, B., Ponting, C. P., Prohaska, S. J., Przybylski, D., Saha, N. R., Ravi, V., Ribeiro, F. J., Sauka-Spengler, P., Scapigliati, G., Searle, S. M. J., Sharpe, T., Simakov, O., Stadler, P. F., Stegeman, J. J., Sumiyama, K., Tabbaa, D., Tafer, H., Turner-Maier, J., Heusden, P., White, S., Williams, L., Yandell, M., Brinkmann, H., Volf, J., Tabin, C. J., Shubin, N., Schartl, M., Jaffe, D. B., Postlethwait, J. H., Ventakesh, B., Di Palma, F., Lander, E. S., Meyer, A., & Lindblad-Toh, K. (2013). The African coelacanth genome provides in-sights into tetrapod evolution. *Nature*, 496(7445), 311-316. <https://doi.org/10.1038/nature12027>
- Archibald, J. D. (2003). Timing and biogeography of the eutherian radiation: fossils and molecules compared. *Molecular Phylogenetics and Evolution*, 28(2), 350-359. [https://doi.org/10.1016/S1055-7903\(03\)00034-4](https://doi.org/10.1016/S1055-7903(03)00034-4)
- Asara, J. M., Schweitzer, M. H., Freimark, L. M., Phillips, M., & Cantley, L. C. (2007). Protein sequences from mastodon and *Tyrannosaurus rex* revealed by mass spectrometry. *Science*, 316(5822), 280-285. <https://doi.org/10.1126/science.1137614>
- Bailleul, A. M., Zheng, W., Horner, J. R., Hall, B. K., Holliday, C. M., & Schweitzer, M. H. (2020). Evidence of proteins, chromosomes and chemical markers of DNA in exceptionally preserved dinosaur cartilage. *National Science Review*, 7(4), 815-822. <https://doi.org/10.1093/nsr/nwz206>
- Bailleul, A. M. (2021). Fossilized cell nuclei are not that rare: Review of the histological evidence in the Phanerozoic. *Earth-Science Reviews*, 216, 103599. <https://doi.org/10.1016/j.earscirev.2021.103599>
- Bailleul, A. M., & Li, Z. (2021). DNA staining in fossil cells beyond the Quaternary: Reassessment of the evidence and prospects for an improved understanding of DNA preservation in deep time. *Earth-Science Reviews*, 216, 103600. <https://doi.org/10.1016/j.earscirev.2021.103600>
- Barnes, I., Shapiro, B., Lister, A., Kuznetsova, T., Sher, A., Guthrie, D., & Thomas, M. G. (2007). Genetic structure and extinction of the woolly mammoth, *Mammuthus primigenius*. *Current Biology*, 17(12), 1072-1075. <https://doi.org/10.1016/j.cub.2007.05.035>
- Beck, R. M., & Baillie, C. (2018). Improvements in the fossil record may largely resolve current conflicts between morphological and molecular estimates of mammal phylogeny. *Proceedings of the Royal Society B*, 285(1893), 20181632. <https://doi.org/10.1098/rspb.2018.1632>

- Benevento, G. L., Benson, R. B., & Friedman, M. (2019). Patterns of mammalian jaw ecomorphological disparity during the Mesozoic/Cenozoic transition. *Proceedings of the Royal Society B*, 286(1902), 20190347. <https://doi.org/10.1098/rspb.2019.0347>
- Benton, M. J. (1997). *Vertebrate Paleontology*. London: Chapman & Hall, 306.
- Bettoni, J. C. (2019). Criopreservação: uma ferramenta para conservação de recursos genéticos de videira. *Agropecuária Catarinense*, 32(2), 92-97. <https://doi.org/10.22491/RAC.2019.v32n2.14>
- Bi, S., Zheng, X., Wang, X., Cignetti, N. E., Yang, S., & Wible, J. R. (2018). An Early Cretaceous eutherian and the placental–marsupial dichotomy. *Nature*, 558(7710), 390-395. <https://doi.org/10.1038/s41586-018-0210-3>
- Bocherens, H., Pacaud, G., Lazarev, P. A., & Mariotti, A. (1996). Stable isotope abundances (13C, 15N) in collagen and soft tissues from Pleistocene mammals from Yakutia: implications for the palaeobiology of the Mammoth Steppe. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, 126(1-2), 31-44. [https://doi.org/10.1016/S0031-0182\(96\)00068-5](https://doi.org/10.1016/S0031-0182(96)00068-5)
- Boeskorov, G. G., Protopopov, A. V., Mashchenko, E. N., Potapova, O. R., Kuznetsova, T. V., Plotnikov, V. V., Grigoryev, S. E., Belolyubskii, I. N., Tomshin, M. D., Shchelchkova, M. V., Kolesov, S. D., van der Plicht, I., & Tikhonov, A. N. (2013). New findings of unique preserved fossil mammals in the permafrost of Yakutia. *Doklady biological sciences: proceedings of the Academy of Sciences of the USSR, Biological sciences sections*, 452(1), 291–295. <https://doi.org/10.1134/S0012496613050116>
- Borja, C., García-Pacheco, M., Olivares, E. G., Scheuenstuhl, G., & Lowenstein, J. M. (1997). Immunospecificity of albumin detected in 1.6 million-year-old fossils from Venta Micena in Orce, Granada, Spain. *American Journal of Physical Anthropology*, 103(4), 433-441. [https://doi.org/10.1002/\(SICI\)1096-8644\(199708\)103:4<3C433::AID-AJPA1%3E3.0.CO;2-O](https://doi.org/10.1002/(SICI)1096-8644(199708)103:4<3C433::AID-AJPA1%3E3.0.CO;2-O)
- Boskovic, D. S., Vidal, U. L., Nick, K. E., Esperante, R., Brand, L. R., Wright, K. R., Sandberg, L. B., & Siviero, B. C. (2021). Structural and protein preservation in fossil whale bones from the Pisco Formation (Middle-Upper Miocene), Peru. *PALAIOS*, 36(4), 155-164. <https://doi.org/10.2110/palo.2020.032>
- Bray, F., Flament, S., Abrams, G., Bonjean, D., Di Modica, K., Rolando, C., Tokarski, C., & Auguste, P. (2020). Extinct species identification from Upper Pleistocene bone fragments not identifiable from their osteomorphological studies by proteomics analysis. *bioRxiv*. <https://doi.org/10.1101/2020.10.06.328021>
- Brunson, K., & Reich, D. (2019). The promise of paleogenomics beyond our own species. *Trends in Genetics*, 35(5), 319-329. <https://doi.org/10.1016/j.tig.2019.02.006>
- Buckley, M., & Collins, M. J. (2011). Collagen survival and its use for species identification in Holocene-lower Pleistocene bone fragments from British archaeological and paleontological sites. *Antiqua*, 1(1), e1-e1. <https://doi.org/10.4081/antiqua.2011.e1>
- Buckley, M., Larkin, N., & Collins, M. (2011). Mammoth and Mastodon collagen sequences; survival and utility. *Geochimica et Cosmochimica Acta*, 75(7), 2007-2016. <https://doi.org/10.1016/j.gca.2011.01.022>
- Buckley, M. (2015). Ancient collagen reveals evolutionary history of the endemic South American ‘ungulates’. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, 282(1806), 20142671. <https://doi.org/10.1098/rspb.2014.2671>
- Buckley, M., Fariña, R. A., Lawless, C., Tambusso, P. S., Varela, L., Carlini, A. A., Powell, J. E., & Martinez, J. G. (2015). Collagen sequence analysis of the extinct giant ground sloths *Lestodon* and *Megatherium*. *PLoS ONE*, 10(11), e0139611. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0139611>
- Buckley, M., Lawless, C., & Rycyzynski, N. (2019). Collagen sequence analysis of fossil camels, *Camelops* and cf *Paracamelus*, from the Arctic and sub-Arctic of Plio-Pleistocene North America. *Journal of Proteomics*, 194, 218-225. <https://doi.org/10.1016/j.jprot.2018.11.014>
- Buckley, M., Recabarren, O. P., Lawless, C., García, N., & Pino, M. (2019). A molecular phylogeny of the extinct South American gomphothere through collagen sequence analysis. *Quaternary Science Reviews*, 224, 105882. <https://doi.org/10.1016/j.quascirev.2019.105882>
- Cadena, E. (2016). Microscopical and elemental FESEM and Phenom ProX-SEM-EDS analysis of osteocyte-and blood vessel-like microstructures obtained from fossil vertebrates of the Eocene Messel Pit, Germany. *PeerJ*, 4, e1618. <https://doi.org/10.7717/peerj.1618>
- Capellini, E., Welker, F., Pandolfi, L., Ramos-Madrugal, J., Samodova, D., Rütther, P. L., Fotakis, A. K., Lyon, D., Moreno-Mayar, J. V., Bukhsianidze, M., Jersie-Christensen, R. R., Mackie, M., Ginolhac, A., Ferring, R., Tappen, M., Palkopoulou, E., Dickinson, M. R., Stafford Jr, T. W., Chan, Y. L., Götherström, A., Nathan, S. K., Heintzman, P. D., Kapp, J. D., Kirillova, I., Moodley, Y., Agusti, J., Kahlke, R. D., Kiladze, G., Martínez-Navarro, B., Liu, S., Velasco, M. S., Sinding, M. S., Kelstrup, C. D., Allentoft, M. E., Orlando, L., Penkman, K., Shapiro, B., Rook, L., Dalén, L., Gilbert, M. P., Olsen, J. V., Lordkipanidze, D., & Willerslev, E. (2019). Early Pleistocene enamel proteome from Dmanisi resolves *Stephanorhinus* phylogeny. *Nature*, 574(7776), 103-107. <https://doi.org/10.1038/s41586-019-1555-y>
- Clack, A. A., MacPhee, R. D., & Poinar, H. N. (2012). Case study: ancient sloth DNA recovered from hairs preserved in paleofeces. *Methods Molecular Biology*, 840: 51–6. https://doi.org/10.1007/978-1-61779-516-9_7
- Cleland, T. P., Schroeter, E. R., Feranec, R. S., & Vashishth, D. (2016). Peptide sequences from the first *Castoroides ohioensis* skull and the utility of old museum collections for palaeoproteomics. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, 283(1832), 20160593. <https://doi.org/10.1098/rspb.2016.0593>
- Colleary, C., Dolocan, A., Gardner, J., Singh, S., Wuttke, M., Rabenstein, R., Habersetzer, J., Schaal, S., Feseha, M., Clemens, M., Jacobs, B. F., Currano, E. D., Jacobs, L. L., Sylvestersen, R. L., Gabbott, S. E., & Vinther, J. (2015). Chemical, experimental, and morphological evidence for diagenetically altered melanin in exceptionally preserved fossils. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 112(41), 12592-12597. <https://doi.org/10.1073/pnas.1509831112>
- Colleary, C., Lamadrid, H. M., O'Reilly, S. S., Dolocan, A., & Nesbitt, S. J. (2021). Molecular preservation in mammoth bone and variation based on burial environment. *Scientific Reports*, 11(1), 1-9. <https://doi.org/10.1038/s41598-021-81849-6>

- Collins, M. J., Nielsen-Marsh, C. M., Hiller, J., Smith, C. I., Roberts, J. P., Prigodich, R. V., Prigodich, R. V., Wess, T. J., Csapo, J., Millard, A. R., & Turner-Walker, G. (2002). The survival of organic matter in bone: a review. *Archaeometry*, 44(3), 388. <https://doi.org/10.1111/1475-4754.t01-1-00071>
- Coltrain, J. B., Harris, J. M., Cerling, T. E., Ehleringer, J. R., Dearing, M. D., Ward, J., & Allen, J. (2004). Rancho La Brea stable isotope biogeochemistry and its implications for the palaeoecology of late Pleistocene, coastal southern California. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, 205(3-4), 199-219. <https://doi.org/10.1016/j.palaeo.2003.12.008>
- Dabney, J., Knapp, M., Glocke, I., Gansauge, M., Weihmann, A., Nickel, B., Valdiosera, C., García, N., Pääbo, S., Arsuaga, J., & Meyer, M. (2013). Complete mitochondrial genome sequence of a Middle Pleistocene cave bear reconstructed from ultrashort DNA fragments. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 110(39), 15758-15763. <https://doi.org/10.1073/pnas.1314445110>
- Delsuc, F., Gibb, G. C., Kuck, M., Billet, G., Hautier, L., Southon, J., Rouillard, J., Fericola, J. C., Vizcaíno, S. F., MacPhee, R. D. E., & Poinar, H. N. (2016). The phylogenetic affinities of the extinct glyptodonts. *Current Biology*, 26(4), R155-R156. <https://doi.org/10.1016/j.cub.2016.01.039>
- Duchêne, D. A., Bragg, J. G., Duchêne, S., Neaves, L. E., Potter, S., Moritz, C., Johnson, R. N., Ho, S. Y. W., & Eldridge, M. D. (2018). Analysis of phylogenomic tree space resolves relationships among marsupial families. *Systematic Biology*, 67(3), 400-412. <https://doi.org/10.1093/sysbio/syx076>
- Eldridge, M. D., Beck, R. M., Croft, D. A., Travouillon, K. J., & Fox, B. J. (2019). An emerging consensus in the evolution, phylogeny, and systematics of marsupials and their fossil relatives (Metatheria). *Journal of Mammalogy*, 100(3), 802-837. <https://doi.org/10.1093/jmammal/gyz018>
- Fostowicz-Frelik, L., Ge, D., & Ruf, I. (2021). Recent advances in the evolution of Euarchontoglires. *Frontiers in Genetics*, 12, 773789. <https://doi.org/10.3389/fgene.2021.773789>
- Geng, W. H., Wang, X. P., Che, L. F., Wang, X., Liu, R., Zhou, T., Roos, C., Irwin, D. M., & Yu, L. (2020). Convergent evolution of locomotory modes in Euarchontoglires. *Frontiers in Ecology and Evolution*, 8, 476. <https://doi.org/10.3389/fevo.2020.615862>
- Gilbert, M. T. P., Wilson, A. S., Bunce, M., Hansen, A. J., Willerslev, E., Shapiro, B., Higham, T. F., Richards, M. P., O'Connell, T. C., Tobin, D. J., Cooper, A., & Janaway, R. C. (2004). Ancient mitochondrial DNA from hair. *Current Biology*, 14(12), R463-R464. <https://doi.org/10.1016/j.cub.2004.06.008>
- Gilbert, M. T. P., Tomsho, L. P., Rendulic, S., Packard, M., Drautz, D. I., Sher, A., Tikhonov, A., Dalen, L., Kuznetsova, T., Kosintsev, P., Higham, T., Collins, M. J., Wilson, A. S., Shidlovskiy, F., Buigues, B., Ericson, P. G., Germonpré, M., Götherström, A., Iacumin, P., Nikolaev, V., Nowak-Kemp, M., Willerslev, E., Knight, J. R., Irzyk, Gerard, Perbost, C. S., Fredrikson, K. M., Harkins, T. T., Sheridan, S., Miller, W., Schuster, S. C., & Campos, P. F. (2007). Whole-genome shotgun sequencing of mitochondria from ancient hair shafts. *Science*, 317(5846), 1927-1930. <https://doi.org/10.1126/science.1146971>
- Gilbert, M. T. P., Drautz, D. I., Lesk, A. M., Ho, S. Y., Qi, J., Ratan, A., Hsu, C., Sher, A., Dalén, L., Götherström, A., Tomsho, L. P., Rendulic, S., Packard, M., Campos, P. F., Kuznetsova, T. V., Shidlovskiy, F., Tikhonov, A., Willerslev, E., Iacumin, P., Buigues, B., Ericson, P. G. P., Germonpré, M., Kosintsev, P., Nikolaev, V., Nowak-Kemp, M., Knight, J. R., Irzyk, G. P., Perbost, C. S., Fredrikson, K. M., Harkins, T. T., Sheridan, S., Miller, W., & Schuster, S. C. (2008). Intraspecific phylogenetic analysis of Siberian woolly mammoths using complete mitochondrial genomes. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 105(24), 8327-8332. <https://doi.org/10.1073/pnas.0802315105>
- Gobbo, S. R., & Bertini, R. J. (2014). Tecidos moles (não resistentes): como se fossilizam? *Terrae Didactica*, 10(1), 2-13. <https://doi.org/10.20396/td.v10i1.8637374>
- Goin, F. J., Woodburne, M. O., Zimic, A. N., Martin, G. M., & Chornogubsky, L. (2016). Dispersal of vertebrates from between the Americas, Antarctica, and Australia in the Late Cretaceous and Early Cenozoic. In *A brief history of South American metatherians*. Springer, Dordrecht, 77-124. https://doi.org/10.1007/978-94-017-7420-8_3
- Gomes, W. A., Machado, M. F., Bélo, P., & Alves, E. F. (2021a). Biomoléculas em fósseis de mamíferos cenozoicos: reivindicações de tecidos moles não mineralizados em fósseis recuperados de diferentes contextos tafonômicos. *Paleoest – Paleontologia em Destaque*, 36(74),45. <https://doi.org/10.13140/RG.2.2.11401.47206>
- Gomes, W. A., Machado, M. F., Bélo, P., & Alves, E. F. (2021b). Paleontologia molecular do Cenozoico: reivindicações de tecidos moles não mineralizados em mamíferos encontrados em depósitos sedimentares pouco favoráveis à preservação. *Paleoest – Paleontologia em Destaque*, 36(74),45. <https://doi.org/10.13140/RG.2.2.18951.21928>
- Goodman, M., Birk, D. E., Romero-Herrera, A. E., Lande, M. A., Dene, H., & Barnhart, M. I. (1980). Collagen preservation in soft tissue from the Magadan mammoth. *FEBS Letters*, 114(1), 30-34. [https://doi.org/10.1016/0014-5793\(80\)80854-4](https://doi.org/10.1016/0014-5793(80)80854-4)
- Greenwood, A. D., Castresana, J., Feldmaier-Fuchs, G., & Pääbo, S. (2001). A molecular phylogeny of two extinct sloths. *Molecular Phylogenetics and Evolution*, 18(1), 94-103. <https://doi.org/10.1006/mpev.2000.0860>
- Hallström, B. M., & Janke, A. (2010). Mammalian evolution may not be strictly bifurcating. *Molecular Biology and Evolution*, 27(12), 2804-2816. <https://doi.org/10.1093/molbev/msq166>
- Hallström, B. M., Schneider, A., Zoller, S., & Janke, A. (2011). A genomic approach to examine the complex evolution of laurasiatherian mammals. *PLoS ONE*, 6(12), e28199. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0028199>
- Haouchar, D., Haile, J., McDowell, M. C., Murray, D. C., White, N. E., Allcock, R. J., Phillips, M. J., Prideaux, G. J., & Bunce, M. (2014). Thorough assessment of DNA preservation from fossil bone and sediments excavated from a late Pleistocene-Holocene cave deposit on Kangaroo Island, South Australia. *Quaternary Science Reviews*, 84, 56-64. <https://doi.org/10.1016/j.quascirev.2013.11.007>
- Heintzman, P. D., Zazula, G. D., Cahill, J. A., Reyes, A. V., MacPhee, R. D., & Shapiro, B. (2015). Genomic data from extinct North American *Camelops* revise camel evolutionary history. *Molecular Biology and Evolution*, 32(9), 2433-2440. <https://doi.org/10.1093/molbev/msv128>
- Hill, C. L. (1998). American mastodon (*Mammot americanum*) from the Doeden Gravels, No. 2 Terrace, Lower Yellowstone River. In *American Quaternary Association Program and Abstracts of the 15th Biennial Meeting*. Puerto Vallarta, Mexico, 180.

- Hill, C. L.; Schweitzer, M. H. (1999). Mammoth (*Mammuthus*) from the Doeden Gravels Eastern Montana: biometric and molecular analyses. *Current Research Pleistocene*, 16, 120-123.
- Hill, R. C., Wither, M. J., Nemkov, T., Barrett, A., D'Alessandro, A., Dzieciatkowska, M., & Hansen, K. C. (2015). Preserved proteins from extinct *Bison latifrons* identified by tandem mass spectrometry; hydroxylysine glycosides are a common feature of ancient collagen. *Molecular & Cellular Proteomics*, 14(7), 1946-1958. <https://doi.org/10.1074/mcp.M114.047787>
- Ho, T. Y. (1965). The amino acid composition of bone and tooth proteins in late Pleistocene mammals. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 54(1), 26-31. <https://doi.org/10.1073/pnas.54.1.26>
- Hofreiter, M., Poinar, H. N., Spaulding, W. G., Bauer, K., Martin, P. S., Possnert, G., & Pääbo, S. (2000). A molecular analysis of ground sloth diet through the last glaciation. *Molecular Ecology*, 9(12), 1975-1984. <https://doi.org/10.1046/j.1365-294x.2000.01106.x>
- Hofreiter, M., Betancourt, J. L., Sbriller, A. P., Markgraf, V., & McDonald, H. G. (2003). Phylogeny, diet, and habitat of an extinct ground sloth from Cuchillo Cura, Neuquen Province, southwest Argentina. *Quaternary Research*, 59(3), 364-378. [https://doi.org/10.1016/S0033-5894\(03\)00030-9](https://doi.org/10.1016/S0033-5894(03)00030-9)
- Höss, M., Dilling, A., Currant, A., & Pääbo, S. (1996). Molecular phylogeny of the extinct ground sloth *Mylodon darwini*. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 93(1), 181-1856. <https://doi.org/10.1073/pnas.93.1.181>
- Hu, J., Zhang, Y., & Yu, L. (2012). Summary of Laurasiatheria (Mammalia) phylogeny. *Zoological Research*, 33(E5-6), E65-74. <https://doi.org/10.3724/SP.J.1141.2012.E05-06E65>
- Irisarri, I., & Meyer, A. (2016). The identification of the closest living relative(s) of tetrapods: phylogenomic lessons for resolving short ancient internodes. *Systematic Biology*, 65(6), 1057-1075. <https://doi.org/10.1093/sysbio/syw057>
- Jarvis, E. D., Mirarab, S., Aberer, A. J., Li, B., Houde, P., Li, C., Ho, S. Y. W., Faircloth, B. C., Nabholz, B., Howard, J. T., Suh, A., Weber, C. C., Fonseca, R. R., Li, J., Zhang, F., Li, H., Zhou, L., Narula, N., Liu, L., Ganapathy, G., Boussau, B., Bayzid, M. S., Zavidovych, V., Subramanian, S., Gabaldón, T., Capella-Gutiérrez, S., Huerta-Cepas, J., Rekepalli, B., Munch, K., Schierup, M., Lindow, B., Warren, W. C., Ray, D., Green, R. G., Bruford, M. W., Zhan, X., Dixon, A., Li, S., Li, N., Huang, Y., Derryberry, E. P., Bertelsen, M. F., Sheldon, F. H., Brumfield, R. T., Mello, C. V., Lovell, P. V., Wirthlin, M., Schneider, M. P. C., Prosdocimi, F., Samaniego, J. A., Velazquez, A. M. V., Alfaro-Núñez, A., Campos, P. F., Petersen, B., Sicheritz-Ponten, T., Pas, A., Bailey, T., Scofield, P., Bunce, M., Lambert, D. M., Zhou, Q., Perelman, P., Driskell, A. C., Shapiro, B., Xiong, Z., Zeng, Y., Liu, S., Li, Z., Liu, B., Wu, K., Xiao, J., Yinqi, X., Zheng, Q., Zhang, Y., Yang, H., Wang, J., Smeds, L., Rheindt, F. E., Braun, M., Fjeldsa, J., Orlando, L., Barker, F. K., Jönsson, K. A., Johnson, W., Koepfli, K., O'Brien, S., Haussler, D., Ryder, O. A., Rahbek, C., Willerslev, E., Graves, G. R., Glenn, T. C., McCormack, J., Burt, D., Ellegren, H., Alström, P., Edwards, S. V., Stamatakis, A., Mindell, D. P., Cracraft, J., Braun, E. L., Warnow, T., Jun, W., Gilbert, M. T. P., & Zhang, G. (2014). Whole-genome analyses resolve early branches in the tree of life of modern birds. *Science*, 346(6215), 1320-1331. <https://doi.org/10.1126/science.1253451>
- Krause, J., Dear, P. H., Pollack, J. L., Slatkin, M., Spriggs, H., Barnes, I., Lister, A. M., Ebersberger, I., Pääbo, S., & Hofreiter, M. (2006). Multiplex amplification of the mammoth mitochondrial genome and the evolution of Elephantidae. *Nature*, 439(7077), 724-727. <https://doi.org/10.1038/nature04432>
- Krause, J., Unger, T., Noçon, A., Malaspina, A., Kolokotronis, S., Stiller, M., Soibelzon, L., Spriggs, H., Dear, P. H., Briggs, A. W., Bray, S. C. E., O'Brien, S. J., Rabeder, G., Matheus, P., Cooper, A., Slatkin, M., Pääbo, S., & Hofreiter, M. (2008). Mitochondrial genomes reveal an explosive radiation of extinct and extant bears near the Miocene-Pliocene boundary. *BMC Evolutionary Biology*, 8(1), 220. <https://doi.org/10.1186/1471-2148-8-220>
- Kuch, M., Rohland, N., Betancourt, J. L., Latorre, C., Stepan, S., & Poinar, H. N. (2002). Molecular analysis of a 11 700-year-old rodent midden from the Atacama Desert, Chile. *Molecular Ecology*, 11(5), 913-924. <https://doi.org/10.1046/j.1365-294x.2002.01492.x>
- Kuntner, M., May-Collado, L. J., & Agnarsson, I. (2011). Phylogeny and conservation priorities of afrotherian mammals (Afrotheria, Mammalia). *Zoologica Scripta*, 40(1), 1-15. <https://doi.org/10.1111/j.1463-6409.2010.00452.x>
- Lambert, J. B., Santiago-Blay, J. A., Wu, Y., & Levy, A. J. (2015). Examination of amber and related materials by NMR spectroscopy. *Magnetic Resonance in Chemistry*, 53(1), 2-8. <https://doi.org/10.1002/mrc.4121>
- Liang, R., Li, Z., LauVetter, M. C., Vishnivetskaya, T. A., Zanina, O. G., Lloyd, K. G., Pfiffner, S. M., Riykina, E. M., Wang, W., Wiggins, J., Miller, J., Hettich, R. L., & Onstott, T. C. (2021). Genomic reconstruction of fossil and living microorganisms in ancient Siberian permafrost. *Microbiome*, 9(1), 1-20. <https://doi.org/10.1186/s40168-021-01057-2>
- Lindqvist, C., Schuster, S. C., Sun, Y., Talbot, S. L., Qi, J., Ratan, A., Tomsho, L. P., Kasson, L., Zeyl, E., Aars, J., Miller, W., Ingólfsson O., Bachmann, L., & Øystein, W. (2010). Complete mitochondrial genome of a Pleistocene jawbone unveils the origin of polar bear. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 107(11), 5053-5057. <https://doi.org/10.1073/pnas.0914266107>
- Lister, A. M., Edwards, C. J., Nock, D. A. W., Bunce, M., van Pijlen, I. A., Bradley, D. G., Thomas, M. G., & Barnes, I. (2005). The phylogenetic position of the 'giant deer' *Megaloceros giganteus*. *Nature*, 438(7069), 850-853. <https://doi.org/10.1038/nature04134>
- Lister, A. M. (2013). The role of behaviour in adaptive morphological evolution of African proboscideans. *Nature*, 500(7462), 331-334. <https://doi.org/10.1038/nature12275>
- Little, K., Kelly, M., & Courts, A. (1962). Studies on bone matrix in normal and osteoporotic bone. *The Journal of Bone and Joint Surgery*, 44(3), 503-519. <https://doi.org/10.1302/0301-620X.44B3.503>
- Lowenstein, J. M. (1981). Immunological reactions from fossil material. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London. B, Biological Sciences*, 292(1057), 143-149. <https://doi.org/10.1098/rstb.1981.0022>
- Lowenstein, J. M., & Scheuenstuhl, G. (1991). Immunological methods in molecular palaeontology. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London. B, Biological Sciences*, 333(1268), 375-380. <https://doi.org/10.1098/rstb.1991.0087>

- Lv, X., Hu, J., Hu, Y., Li, Y., Xu, D., Ryder, O. A., Irwin, D. M., & Yu, L. (2021). Diverse phylogenomic datasets uncover a concordant scenario of laurasiatherian interordinal relationships. *Molecular Phylogenetics and Evolution*, 157, 107065. <https://doi.org/10.1016/j.ympev.2020.107065>
- Mccormack, J. E., Faircloth, B. C., Crawford, N. G., Gowaty, P. A., Brumfield, R. T., & Glenn, T. C. (2012). Ultraconserved elements are novel phylogenomic markers that resolve placental mammal phylogeny when combined with species-tree analysis. *Genome Research*, 22(4), 746-754. <https://doi.org/10.1101/gr.125864.111>
- Mess, A. (2014). Placental evolution within the supraordinal clades of eutheria with the perspective of alternative animal models for human placentation. *Advances in Biology*, 2014, 639274. <https://doi.org/10.1155/2014/639274>
- Miller, W., Drautz, D. I., Ratan, A., Pusey, B., Qi, J., Lesk, A. M., Tomsho, L. P., Packard, M. D., Zhao, F., Sher, A., Tikhonov, A., Raney, B., Patterson, N., Lindblad-Toh, K., Lander, E. S., Knight, J. R., Irzyk, G. P., Fredrikson, K. M., Harkins, T. T., Sheridan, S., Pringle, T., & Schuster, S. C. (2008). Sequencing the nuclear genome of the extinct woolly mammoth. *Nature*, 456(7220), 387-390. <https://doi.org/10.1038/nature07446>
- Morgan, C. C., Foster, P. G., Webb, A. E., Pisani, D., McInerney, J. O., & O'Connell, M. J. (2013). Heterogeneous models place the root of the placental mammal phylogeny. *Molecular Biology and Evolution*, 30(9), 2145-2156. <https://doi.org/10.1093/molbev/mst117>
- Nery, M. F., González, D. J., Hoffmann, F. G., & Opazo, J. C. (2012). Resolution of the laurasiatherian phylogeny: evidence from genomic data. *Molecular Phylogenetics and Evolution*, 64(3), 685-689. <https://doi.org/10.1016/j.ympev.2012.04.012>
- Nielsen-Marsh, C. M., Ostrom, P. H., Gandhi, H., Shapiro, B., Cooper, A., Hauschka, P. V., & Collins, M. J. (2002). Sequence preservation of osteocalcin protein and mitochondrial DNA in bison bones older than 55 ka. *Geology*, 30(12), 1099-1102. [https://doi.org/10.1130/0091-7613\(2002\)030%3C1099:SPOOPA%3E2.0.CO;2](https://doi.org/10.1130/0091-7613(2002)030%3C1099:SPOOPA%3E2.0.CO;2)
- Noonan, J. P., Hofreiter, M., Smith, D., Priest, J. R., Rohland, N., Rabeder, G., Krause, J., Dettler, J. C., Pääbo, S., & Rubin, E. M. (2005). Genomic sequencing of Pleistocene cave bears. *Science*, 309(5734), 597-599. <https://doi.org/10.1126/science.1113485>
- O'Leary, M. A., Bloch, J. I., Flynn, J. J., Gaudin, T. J., Giallombardo, A., Giannini, N. P., Goldberg, S. L., Kraatz, B. P., Luo, Z., Meng, J., Ni, X., Novacek, M. J., Perini, F. A., Randall, Z. S., Rougier, G. W., Sargis, E. J., Silcox, M. T., Simmons, N. B., Spaulding, M., Velazco, P. M., Weksler, M., Wible, J. R., & Cirranello, A. L. (2013). The placental mammal ancestor and the post-K-Pg radiation of placentals. *Science*, 339(6120), 662-667. <https://doi.org/10.1126/science.1229237>
- Orlando, L., Leonard, J. A., Thenot, A., Laudet, V., Guerin, C., & Hänni, C. (2003). Ancient DNA analysis reveals woolly rhino evolutionary relationships. *Molecular Phylogenetics and Evolution*, 28(3), 485-499. [https://doi.org/10.1016/S1055-7903\(03\)00023-X](https://doi.org/10.1016/S1055-7903(03)00023-X)
- Orlando, L., Ginolhac, A., Zhang, G., Froese, D., Albrechtsen, A., Stiller, M., Schuber, M., Cappellini, E., Petersen, B., Moltke, I., Johnson, P. L. F., Fumagalli, M., Vilstrup, J. T., Raghavan, M., Korneliusson, T., Malaspina, A., Vogt, J., Szklarczyk, D., Kelstrup, C. D., Vinther, J., Dolocan, A., Stenderup, J., Velazquez, A. M. V., Cahill, J., Rasmussen, M., Wang, X., Min, J., Zazula, G. D., Seguin-Orlando, A., Mortensen, C., Magnussen, K., Thompson, J. F., Weinstock, J., Gregersen, K., Røed, K. H., Eisenmann, V., Rubin, C. J., Miller, D. C., Antczak, D. F., Bertelsen, M. F., Brunak, S., Al-Rasheid, K. A. S., Ryder, O., Anderson, L., Mundy, J., Krogh, A., Gilbert, M. T. P., Kjaer, K., Sicheritz-Ponten, T., Jensen, L. J., Olsen, J. V., Hofreiter, M., Nielsen, R., Shapiro, B., Wang, J., & Willerslev, E. (2013). Recalibrating *Equus* evolution using the genome sequence of an early Middle Pleistocene horse. *Nature*, 499(7456), 74-78. <https://doi.org/10.1038/nature12323>
- O'Reilly, S., Summons, R., Mayr, G., & Vinther, J. (2017). Preservation of uropygial gland lipids in a 48-million-year-old bird. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, 284(1865), 20171050. <https://doi.org/10.1098/rspb.2017.1050>
- Ostrom, P. H., Schall, M., Gandhi, H., Shen, T. L., Hauschka, P. V., Strahler, J. R., & Gage, D. A. (2000). New strategies for characterizing ancient proteins using matrix-assisted laser desorption ionization mass spectrometry. *Geochimica et Cosmochimica Acta*, 64(6), 1043-1050. [https://doi.org/10.1016/S0016-7037\(99\)00381-6](https://doi.org/10.1016/S0016-7037(99)00381-6)
- Ostrom, P. H., Gandhi, H., Strahler, J. R., Walker, A. K., Andrews, P. C., Leykam, J., Stafford, T. W., Kelly, R. L., Walker, D. N., Buckley, M., & Hampula, J. (2006). Unraveling the sequence and structure of the protein osteocalcin from a 42 ka fossil horse. *Geochimica et Cosmochimica Acta*, 70(8), 2034-2044. <https://doi.org/10.1016/j.gca.2006.01.004>
- Paijmans, J. L. A., Barnett, R., Gilbert, M. T. P., Zepeda-Mendoza, M. L., Reumer, J. W. F., Vos, J., Zazula, G., Nagel, D., Baryshnikov, G. F., Leonard, J. A., Rohland, N., Westbury, M. V., Barlow, A., & Hofreiter, M. (2017). Evolutionary history of saber-toothed cats based on ancient mitogenomics. *Current Biology*, 27(21), 3330-3336. <https://doi.org/10.1016/j.cub.2017.09.033>
- Peñalver, E., & Grimaldi, D. (2005). Assemblages of mammalian hair and blood-feeding midges (Insecta: Diptera: Psychodidae: Phlebotominae) in Miocene amber. *Earth and Environmental Science Transactions of the Royal Society of Edinburgh*, 96(2), 177-195. <https://doi.org/10.1017/S0263593300001292>
- Phillips, M. J., & Zakaria, S. S. (2021). Enhancing mitogenomic phylogeny and resolving the relationships of extinct megafaunal placental mammals. *Molecular Phylogenetics and Evolution*, 158, 107082. <https://doi.org/10.1016/j.ympev.2021.107082>
- Poinar Jr, G. (2017). Fossilized mammalian erythrocytes associated with a tick reveal ancient piroplasms. *Journal of Medical Entomology*, 54(4), 895-900. <https://doi.org/10.1093/jme/tjw247>
- Rana, F. (2016). *Dinosaur blood and the Age of the Earth*. RTB Press.
- Rao, H., Yang, Y., Liu, J., Westbury, M. V., Zhang, C., & Shao, Q. (2020). Palaeoproteomic analysis of Pleistocene cave hyenas from east Asia. *Scientific Reports*, 10(1), 1-12. <https://doi.org/10.1038/s41598-020-73542-x>
- Reest, A. J., & Currie, P. J. (2020). Preservation frequency of tissue-like structures in vertebrate remains from the upper Campanian of Alberta: Dinosaur Park Formation. *Cretaceous Research*, 109(104370). <https://doi.org/10.1016/j.cretres.2019.104370>

- Rogaev, E. I., Moliaka, Y. K., Malyarchuk, B. A., Kondrashov, F. A., Derenko, M. V., Chumakov, I., & Grigorenko, A. P. (2006). Complete mitochondrial genome and phylogeny of Pleistocene mammoth *Mammuthus primigenius*. *PLoS Biology*, 4(3), e73. <https://doi.org/10.1371/journal.pbio.0040073>
- Romiguier, J., Ranwez, V., Delsuc, F., Galtier, N., & Douzery, E. J. (2013). Less is more in mammalian phylogenomics: AT-rich genes minimize tree conflicts and unravel the root of placental mammals. *Molecular Biology and Evolution*, 30(9), 2134-2144. <https://doi.org/10.1093/molbev/mst116>
- Rossi, V., McNamara, M. E., Webb, S. M., Ito, S., & Wakamatsu, K. (2019). Tissue-specific geometry and chemistry of modern and fossilized melanosomes reveal internal anatomy of extinct vertebrates. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 116(36), 17880-17889. <https://doi.org/10.1073/pnas.1820285116>
- Rother, E. T. (2007). Revisão sistemática X revisão narrativa. *Acta Paulista de Enfermagem*, 20(2), v-vi. <https://doi.org/10.1590/S0103-21002007000200001>
- Rowley, M. J., Rich, P. V., Rich, T. H., & Mackay, I. R. (1986). Immunoreactive colla-gen in avian and mammalian fossils. *Naturwissenschaften*, 73(10), 620-623. <https://doi.org/10.1007/BF00368777>
- Rybczynski, N., Gosse, J. C., Harington, C. R., Wogelius, R. A., Hidy, A. J., & Buckley, M. (2013). Mid-Pliocene warm-period deposits in the High Arctic yield insight into camel evolution. *Nature Communications*, 4(1), 1-9. <https://doi.org/10.1038/ncomms2516>
- Sansom, R. S. (2014). Experimental decay of soft tissues. Reading and writing of the fossil record: preservational pathways to exceptional fossilization. *Paleontological Society Papers*, 20, 259-274. <https://doi.org/10.1017/S1089332600002886>
- Schubert, M., Jónsson, H., Chang, D., Der Sarkissian, C., Ermini, L., Ginolhac, A., Albrechtsen, A., Dupanloup, I., Foucal, A., Petersen, B., Fumagalli, M., Raghavan, M., Seguin-Orlando, A., Korneliusen, T. S., Velazquez, A. M. V., Stenderup, J., Hoover, C. R., Alfarhan, A. H., Alquraishi, S. A., Al-Rasheid, K. A. S., MacHugh, D. E., Kalbfleisch, T., MacLeod, J. N., Rubin, E. N., Sicheritz-Ponten, T., Andersson, L., Hofreiter, M., Marques-Bonet, T., Gilbert, M. T. P., Nielsen, R., Excoffier, L., Willerslev, E., Shapiro, B., & Orlando, L. (2014). Prehistoric genomes reveal the genetic foundation and cost of horse domestication. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 111(52), E5661-E5669. <https://doi.org/10.1073/pnas.1416991111>
- Schmidt-Schultz, T. H., Reich, M., & Schultz, M. (2021). Exceptionally preserved extracellular bone matrix proteins from the late Neogene proboscidean *Anancus* (Mammalia: Proboscidea). *PalZ*, 95, 757-765. <https://doi.org/10.1007/s12542-021-00566-7>
- Schwarz, C., Debruyne, R., Kuch, M., McNally, E., Schwarcz, H., Aubrey, A. D., Bada, J., & Poinar, H. (2009). New insights from old bones: DNA preservation and degradation in permafrost preserved mammoth remains. *Nucleic Acids Research*, 37(10), 3215-3229. <https://doi.org/10.1093/nar/gkp159>
- Schweitzer, M., Hill, C. L., Asara, J. M., Lane, W. S., & Pincus, S. H. (2002). Identification of immunoreactive material in mammoth fossils. *Journal of Molecular Evolution*, 55(6), 696-705. <https://doi.org/10.1007/s00239-002-2365-6>
- Schweitzer, M. H. (2003). Reviews and previews: the future of molecular biology. *Palaeontologia Electronica*, 5(2), 1-11.
- Schweitzer, M. H. (2004). Molecular paleontology: some current advances and problems. *Annales de Paléontologie*, 90(2), 81-102. <https://doi.org/10.1016/j.annpal.2004.02.001>
- Schweitzer, M. H., Wittmeyer, J. L., & Horner, J. R. (2007a). Soft tissue and cellular preservation in vertebrate skeletal elements from the Cretaceous to the present. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, 274(1607), 183-197. <https://doi.org/10.1098/rspb.2006.3705>
- Schweitzer, M. H., Suo, Z., Avci, R., Asara, J. M., Allen, M. A., Arce, F. T., & Horner, J. R. (2007b). Analyses of soft tissue from *Tyrannosaurus rex* suggest the presence of protein. *Science*, 316(5822), 277-280. <https://doi.org/10.1126/science.1138709>
- Schweitzer, M. H., Zheng, W., Organ, C. L., Avci, R., Suo, Z., Freimark, L. M., Lebleu, V. S., Duncan, M. B., Heiden, M. G. V., Neveu, J. M., Lane, W. S., Cottrell, J. S., Horner, J. R., Cantley, L. C., Kalluri, R., & Asara, J. M. (2009). Biomolecular characterization and protein sequences of the Campanian hadrosaur *B. canadensis*. *Science*, 324(5927), 626-631. <https://doi.org/10.1126/science.1165069>
- Schweitzer, M. H., Schroeter, E. R., Cleland, T. P., & Zheng, W. (2019). Paleoproteomics of Mesozoic dinosaurs and other Mesozoic fossils. *Proteomics*, 19(16), 1800251. <https://doi.org/10.1002/pmic.201800251>
- Shoshani, J., Lowenstein, J. M., Walz, D. A., & Goodman, M. (1985). Proboscidean origins of mastodon and woolly mammoth demonstrated immunologically. *Paleobiology*, 11(4), 429-437. <https://doi.org/10.1017/S0094837300011714>
- Simões, M. G., Rodrigues, S. C., Bertoni-Machado, C., & Holz, M. (2014). Tafonomia: processos e ambientes de fossilização. In Carvalho, I. S. *Paleontologia: conceitos e métodos*. 3. ed. Editora Interciência, 1, 19-51.
- Slater, G. J. (2013). Phylogenetic evidence for a shift in the mode of mammalian body size evolution at the Cretaceous-Palaeogene boundary. *Methods in Ecology and Evolution*, 4(8), 734-744. <https://doi.org/10.1111/2041-210X.12084>
- Stach, P., Natkaniec-Nowak, L., Dumańska-Słowik, M., Kosakowski, P., Naglik, B., Drzewicz, P., Misiak, J., Pršek, J., George, C., & Gomez, R. E. R. (2021). The study of Dominican amber-bearing sediments from Siete Cañadas and La Cumbre with a discussion on their origin. *Scientific Reports*, 11, 18556. <https://doi.org/10.1038/s41598-021-96520-3>
- Stanhope, M. J., Waddell, V. G., Madsen, O., De Jong, W., Hedges, S. B., Cleven, G. C., Kao, D., & Springer, M. S. (1998). Molecular evidence for multiple origins of Insectivora and for a new order of endemic African insectivore mammals. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 95(17), 9967-9972. <https://doi.org/10.1073/pnas.95.17.9967>
- Tabuce, R., Asher, R. J., & Lehmann, T. (2008). Afrotherian mammals: a review of current data. *Mammalia*, 72(1), 2-14. <https://doi.org/10.1515/MAMM.2008.004>

- Tarver, J. E., Reis, M., Mirarab, S., Moran, R. J., Parker, S., O'Reilly, J. E., King, B. L., O'Connell, M. J., Asher, R. B., Warnow, T., Peterson, K. J., Donoghue, P. C. J., & Pisani, D. (2016). The interrelationships of placental mammals and the limits of phylogenetic inference. *Genome Biology and Evolution*, 8(2), 330-344. <https://doi.org/10.1093/gbe/evv261>
- Taylor, P. G. (1996). Reproducibility of ancient DNA sequences from extinct Pleistocene fauna. *Molecular Biology and Evolution*, 13(1), 283-285. <https://doi.org/10.1093/oxfordjournals.molbev.a025566>
- Thomas, B. D. (2018). *Collagen remnants in ancient bone*. PhD Thesis, University of Liverpool.
- Thomas, B., & Taylor, S. (2019). Proteomes of the past: the pursuit of proteins in Paleontology. *Expert Review of Proteomics*, 16(11-12), 881-895. <https://doi.org/10.1080/14789450.2019.1700114>
- Tuross, N. (1989). Albumin preservation in the Taima-taima mastodon skeleton. *Applied Geochemistry*, 4(3), 255-259. [https://doi.org/10.1016/0883-2927\(89\)90026-7](https://doi.org/10.1016/0883-2927(89)90026-7)
- Ulrich, M. M. W., Perizonius, W. R. K., Spoor, C. F., Sandberg, P., & Vermeer, C. (1987). Extraction of osteocalcin from fossil bones and teeth. *Biochemical and Biophysical Research Communications*, 149(2), 712-719. [https://doi.org/10.1016/0006-291X\(87\)90426-8](https://doi.org/10.1016/0006-291X(87)90426-8)
- Valdiosera, C., García, N., Dalén, L., Smith, C., Kahlke, R., Lidén, K., Angerbjörn, Arsuaga, J. L., & Götherström, A. (2006). Typing single polymorphic nucleotides in mitochondrial DNA as a way to access Middle Pleistocene DNA. *Biology Letters*, 2(4), 601-603. <https://doi.org/10.1098/rsbl.2006.0515>
- van der Valk, T., Pečnerová, P., Díez-del-Molino, D., Bergström, Oppenheimer, J., Hartmann, S., Xenikoudakis, G., Thomas, J. A., Dehasque, M., Saglican, E., Fidan, R. B., Barnes, I., Liu, S., Somel, M., Heintzman, P. D., Nikolskiy, P., Shapiro, B., Skoglund, P., Hofreiter, M., Lister, A. M., Götherström, A., & Dalén, L. (2021). Million-year-old DNA sheds light on the genomic history of mammoths. *Nature*, 591, 265-269. <https://doi.org/10.1038/s41586-021-03224-9>
- Vander Linden, A., Hedrick, B. P., Kamilar, J. M., & Dumont, E. R. (2019). Atlas morphology, scaling and locomotor behaviour in primates, rodents and relatives (Mammalia: Euarchontoglires). *Zoological Journal of the Linnean Society*, 185(1), 283-299. <https://doi.org/10.1093/zoolinnean/zly042>
- Vidal, U. L. (2010). Protein preservation in fossil whale bones of the Miocene/Pliocene Pisco Formation, Peru. Loma Linda University Electronic Theses, Dissertations & Projects, 12, 1-168.
- Vinther, J., Briggs, D. E., Clarke, J., Mayr, G., & Prum, R. O. (2010). Structural coloration in a fossil feather. *Biology Letters*, 6(1), 128-131. <https://doi.org/10.1098/rsbl.2009.0524>
- Vosgerau, D. S. A. R., & Romanowski, J. P. (2014) Estudos de revisão: implicações conceituais e metodológicas. *Revista de Diálogo Educacional*, (14)41, 165-189. <http://dx.doi.org/10.7213/dialogo.educ.14.041.DS08>
- Welker, F., Collins, M. J., Thomas, J. A., Wadsley, M., Brace, S., Cappellini, E., Turvey, S., Reguero, M., Gelfo, J., Kramarz, A., Burger, J., Thomas-Oates, J., Ashford, D., Ashton, P., Rowsell, K., Porter, D., Kessler, B., Fischer, R., Baessmann, C., Kaspar, S., Olsen, J., Kiley, P., Elliott, J., Kelstrup, K., Mullin, V., Hofreiter, M., Willerslev, E., Hublin, J., Orlando, L., Barnes, I., & MacPhee, R. (2015). Ancient proteins resolve the evolutionary history of Darwin's South American ungulates. *Nature*, 522(7554), 81-84. <https://doi.org/10.1038/nature14249>
- Welker, F., Smith, G. M., Hutson, J. M., Kindler, L., Garcia-Moreno, A., Villaluenga, A., Turner, E., Gaudzinski-Windheuser, S. (2017). Middle Pleistocene protein sequences from the rhinoceros genus *Stephanorhinus* and the phylogeny of extant and extinct Middle/Late Pleistocene Rhinocerotidae. *PeerJ*, 5, e3033. <https://doi.org/10.7717/peerj.3033>
- Westbury, M., Baleka, S., Barlow, A., Hartmann, S., Paijmans, J. L. A., Kramarz, A., Forasiepi, A. M., Bond, M., Gelfo, J. N., Reguero, M. A., López-Mendoza, P., Taglioretti, M., Scaglia, F., Rinderknecht, A., Jones, W., Mena, F., Billet, G., Muizon, C., Aguilar, J. L., MacPhee, R. D. E., & Hofreiter, M. (2017). A mitogenomic timetree for Darwin's enigmatic South American mammal *Macrauchenia patachonica*. *Nature Communications*, 8, 15951. <https://doi.org/10.1038/ncomms15951>
- Wyckoff, R. W., Mccaughey, W. F., & Doberenz, A. R. (1964). The amino acid composition of proteins from Pleistocene bones. *Biochimica et Biophysica Acta*, 93(2), 374-377. [https://doi.org/10.1016/0304-4165\(64\)90387-3](https://doi.org/10.1016/0304-4165(64)90387-3)
- Wyckoff, R. W., & Davidson, F. D. (1976). Pleistocene and dinosaur gelatins. *Comparative Biochemistry and Physiology Part B*, 55(1), 95-7. [https://doi.org/10.1016/0305-0491\(76\)90179-6](https://doi.org/10.1016/0305-0491(76)90179-6)
- Yuan, J., Sheng, G., Hou, X., Shuang, X., Yi, J., Yang, H., & Lai, X. (2014). Ancient DNA sequences from *Coelodonta antiquitatis* in China reveal its divergence and phylogeny. *Science China Earth Sciences*, 57(3), 388-396. <https://doi.org/10.1007/s11430-013-4702-6>
- Zhou, X., Xu, S., Xu, J., Chen, B., Zhou, K., & Yang, G. (2012). Phylogenomic analysis resolves the interordinal relationships and rapid diversification of the Laurasiatherian mammals. *Systematic Biology*, 61(1), 150. <https://doi.org/10.1093/sysbio/syr089>
- Zúniga, L. E., Enríquez, L., Vides, C., & Aguilar, D. (2019). Recuperación de tejidos blandos de perezosos fósiles gigantes (Mammalia, Xenarthra, Pilosa) de la zona central del Departamento de Yoro, Honduras. *Revista Ciencia y Tecnología*, (24), 32-4. <https://doi.org/10.5377/rct.v0i24.7875>