

LOS MARSUPIALES

Algunas Observaciones sobre su historia y evolución *

Eustorgio Méndez ⁽¹⁾

INHALTSANGABE

Neuere paläontologische und biologische Untersuchungen haben neues Licht auf die Entwicklung der Beuteltiere geworfen. Neben der These des australischen Ursprungs liegen auch Argumente für die Einwanderung aus Asien, Afrika oder Südamerika vor. Es werden Probleme der Abstammungsgeschichte und des geologischen Alters einiger Arten diskutiert. Parasiten wie Flöhe oder Läuse unterstreichen die Verwandtschaft des australischen und der amerikanischen Beuteltierfauna.

SUMMARY

Recent studies based on fossil material, comparative serology and other biological information have produced new concepts on the evolution of marsupials. The history of marsupials in America is not as obscure as that of the Australian. Problems concerning the phylogeny and geological age still remain unsolved. Evidence of relationships between the American and the Australian marsupial fauna have been drawn from studies of their parasites.

SUMARIO

Estudios recientes basados en materia fósil, la serología comparada y otras informaciones biológicas han producido nuevos conceptos sobre la evolución de los marsupiales. Algunos autores sugieren una probable invasión de Australia desde Asia, otros desde Africa, otros desde Sur América, mientras también el origen australiano es defendido.

Se discuten problemas de filogenia y de la edad geológica. La afinidad entre las faunas americanas y australianas es sugerida por algunos parásitos de marsupiales como pulgas, piojos y otros invertebrados.

Los marsupiales representan un grupo de estudio fascinante por muchas razones; por ejemplo, de acuerdo con la evidencia fósil, estos seres constituyen junto con los insectívoros y, posiblemente con los monotremos, los mamíferos más antiguos que sobreviven en los tiempos actuales. En efecto, algunos marsupiales permanecen tan caracterizados que poseen ciertas condiciones ancestrales que no se encuentran en los monotremos y en los placentarios; además, la presente zoogeografía de los marsupiales que los restringe a la América y a la Región Australiana, es aún más impresionante por su elevado grado de originalidad. Al mismo tiempo, estos seres ejemplifican notablemente la capacidad que tienen ciertos animales para invadir territorios insulares y establecerse con éxito, adaptándose a nuevos y variados habitats. En el curso de su historia muchos marsupiales se han vuelto tan especializados que en diversos casos representan magníficos ejemplos de convergencia y evolución paralela, los cuales reproducen ciertos rasgos similares a los de aquellos presentes en mamíferos pla-

centarios, sumamente especializados. En algunas ocasiones, como sucede con las zarigüeyas *Didelphis* y los cenoléstidos suramericanos, los marsupiales ilustran la sobrevivencia de formas poco especializadas, a pesar de la competencia con algunos mamíferos muy especializados, con el hombre y otros depredadores. Este hecho es todavía más interesante cuando consideramos que las actuales zarigüeyas y sus parientes extintos, son interpretados como los más primitivos de los marsupiales.

Todavía no se ha aclarado del todo el origen de los marsupiales y existen diferentes argumentos que tratan de explicar este evento. Según Keast (1968) y otros autores es posible que los marsupiales se originaran en Norte América, de un tronco pantoterio como una línea separada y

1) Laboratorio Conmemorativo Gorgas y la Escuela de Biología, Universidad de Panamá.
Apartado 6991 — Panamá 5 — Panamá.

* Conferencia presentada en la Sección Vertebrados del 9º Congreso Latinoamericano de Zoología. 9-15 Octubre 1983 — Arequipa — Perú.

paralela a los euterios, ya que sus elementos fósiles más antiguos conocidos corresponden a depósitos del Cretácico Inferior en esa parte del mundo. No obstante, Riek (1970), Kirsch (1977) y otras personas, consideran la posibilidad de que Australia fuera el centro de origen de dichos mamíferos, mientras Crochet (1980) considera que tal vez lo fuera Sur América.

Al parecer, durante el Cretácico se efectuó una irradiación de los marsupiales y es posible que desde Norte América algunos se desplazaran a Eurasia por la conexión terrestre en la región del Estrecho de Bering, tal como ha sido sugerido por Simpson (1961). Hasta ahora se han encontrado fósiles de marsupiales en Europa pero no hay evidencia de su presencia en Asia; no obstante, tal hecho no descarta la posibilidad de que existieran en ese continente en épocas geológicas del pasado; por otro lado, tampoco se han encontrado fósiles de estos mamíferos en África. Recién se descubrió en la Antártida, por vez primera, un marsupial fósil que pertenece a la familia Polydolopidae, la cual también ha sido encontrada en Sur América (Woodburne & Zeinsmeister, 1982). Los hallazgos de ciertos fósiles indican que los marsupiales persistieron en Europa hasta el Mioceno, cuando se extinguieron por causas no conocidas, aunque algunas autoridades creen que es posible que no resistieran una intensa competencia con los mamíferos placentarios.

Se estima que durante la irradiación de los marsupiales norteamericanos, algunos de ellos se trasladaron a Sur América donde se establecieron idealmente alcanzando un progreso considerable y una profunda evolución. Según Clemens (1977), es posible que los marsupiales suramericanos procedan del didélfido *Alphadon* o de un género muy relacionado a éste. Norte y Sur América estuvieron separadas por un espacio de agua durante la mayor parte del Cretácico; no obstante, parece que cierto intercambio de flora y fauna entre esas regiones tuvo lugar en la parte final de dicho período (Raven & Aselrod, 1975). Más tarde, durante el Terciario, la separación entre esas áreas era aún mayor y no fue sino hasta la formación del Istmo de Panamá, durante el Plioceno, cuando estas masas terrestres se unieron otra vez. Como resultado de esa conexión continental, Norte América pudo recuperar el género *Didelphis* como un reinvasor desde Sur América.

No se ha adoptado un criterio definido acerca de cómo pudo haberse desarrollado un posible intercambio faúnic entre Norte y Sur América al final del Terciario, ni de cómo llegaron a dispersarse los marsupiales y otros grupos de mamíferos. La tesis de que Sur América fuera el

centro de origen de los marsupiales, propuesta por Crochet (*lit. cit.*) y apoyada por ciertos autores, está sustentada en la presunta presencia del grupo Pedomyidae (el cual también es norteamericano) y de otros marsupiales en el Cretácico Superior del Perú; sin embargo, los elementos fósiles encontrados son insuficientes para aceptar esta hipótesis ante la existencia de registros más antiguos en Norte América.

Lo cierto es que en Sur América los marsupiales alcanzaron una espléndida irradiación adaptativa, evolucionando en formas carnívoras, herbívoras, omnívoras, insectívoras y posiblemente frugívoras, las cuales se han agrupado en varias familias. En realidad, la fauna de estos mamíferos en Sur América fue más numerosa y diversa en el pasado que en los tiempos actuales, por lo que se cree que al establecerse el puente terrestre centroamericano entre Norte y Sur América al final de la Era Cenozoica la invasión de mamíferos placentarios desde Norte América contribuyó a la desaparición de muchos marsupiales suramericanos. Entre las formas extintas, la familia Borhyaenidae está representada por especies terrestres carnívoras muy variadas, conocidas desde el Eoceno hasta el Pleistoceno, las cuales han sido segregadas en dos subfamilias: Borhyaeninae y Thylacosmilinae. En la primera de ellas se incluyen especies que tuvieron la apariencia de perros, lobos, zorros, mustélidos y hienas, mientras que en la segunda se identifican aquellas formas armadas de caninos superiores exageradamente largos y que, por lo tanto, debieron semejar mucho a los también desaparecidos tigres placentarios "dientes de sable" del género *Smilodon* entre otros.

En la familia Argyrolagidae se agrupan especies fósiles de pequeñas criaturas del Plioceno y del Pleistoceno que debieron parecerse a los ratones marsupiales saltadores del género *Smintropsis* de los actuales dasiúridos australianos.

El grupo Caroloameghiniidae, conocido desde capas del Paleoceno del Brasil y la Argentina, desapareció en el Eoceno y contenía formas que posiblemente tuvieron hábitos omnívoros o frugívoros, parecidos a los de ciertos primates primitivos (Marshall, 1982).

La familia Polydolopidae está bien representada en el Paleoceno suramericano y, aparentemente se extinguió en el Eoceno; además, es interesante notar que dicho grupo también existió en la Antártida (Woodburne & Zeinsmeister, *lit. cit.*). Al parecer, otra familia americana, Pedomyidae, prosperó durante el Cretácico Superior de Norte América y también estuvo presente en Sur América.

Otras familias fósiles americanas, reconocidas recientemente, tales como Stagodontidae,

representada en el Cretácico Superior y Groeberiidae, del Oligoceno, han sido extraídas del grupo didélfido. No hay seguridad de que el género fósil suramericano *Necrolestes* del Mioceno, fuera marsupial o insectívoro; de todas formas, algunos autores lo ubican dentro de la familia didelfoidea Necrolestidae.

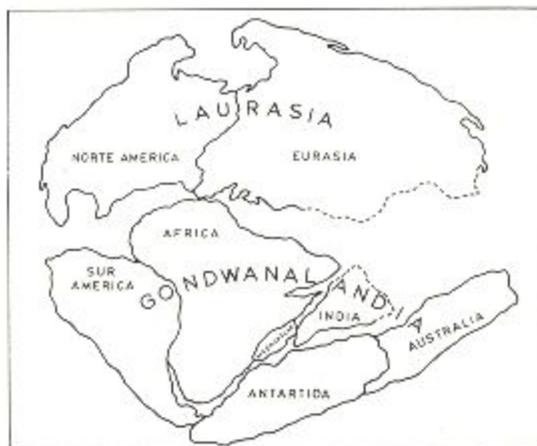
Actualmente sobreviven tres familias de marsupiales americanos: Didelphidae, Caenolestidae y Microbiotheriidae. El descubrimiento de elementos óseos fosilizados de didélfidos en depósitos geológicos del comienzo del Cretácico, correspondientes a la Formación del Río de Leche, en Alberta, Canadá (Fox, 1971), aparentemente introdujo el eslabón más antiguo conocido en la cadena histórica de los marsupiales. A través del tiempo de su evolución, la familia Didelphidae ha alcanzado una apreciable diversificación superior a la de otros grupos de marsupiales americanos y ha desarrollado hábitos alimenticios omnívoros, frugívoros, insectívoros y hasta carnívoros. En la actualidad los didélfidos se encuentran en Canadá, los Estados Unidos de Norte América, México, en algunas islas del Caribe, así como en Centro y Sur América hasta la Patagonia. Aquellos géneros que viven actualmente son los siguientes: *Didelphis*, *Marmosa*, *Monodelphis*, *Lutreolina*, *Philander*, *Metachirus*, *Caluromys*, *Caluromyslops*, *Glironia*, *Lestodelphis*, y *Chironectes*. Este último está representado por la zarigüeya acuática, *C. minimus*, el único marsupial que revela una marcada especialización para la vida acuática. Entre los géneros mencionados, *Marmosa* sobresale como el dominante y más diversificado debido a su impresionante número de especies, estimado en más de cuarenta formas arborícolas que carecen del marsupio.

La familia Caenolestidae, un grupo de especies terrestres carentes del marsupio y con el aspecto de musarañas, posiblemente se originó del grupo Polydolopidae, tal como opinan ciertos autores. No obstante, Patterson y Pascual (1968), entre otras autoridades, creen que los cenolestidos se derivaron de los primeros didélfidos suramericanos. Estos seres han evolucionado en Sur América desde el Eoceno y hoy día existen en selva húmedas andinas desde Colombia hasta Chile, representados por *Lestoros inca*, *Rhyncholestes raphanurus* y varias especies de los llamados "ratones runchos" del género *Caenolestes*. Estos últimos están adaptados a un régimen insectívoro; sin embargo parece que, por lo menos, algunas especies devoran pequeños vertebrados.

La familia Microbiotheriidae se originó en el Paleoceno y hoy día sólo incluye la especie fósil y viviente, *Dromiciops australis*, conocida como

el "monito del monte", la cual está restringida a Chile y la Argentina.

La evidencia que se ha acumulado mediante estudios paleontológicos no establece con propiedad el origen de los marsupiales australianos ni aclara ciertos aspectos de su evolución. Cox (1970) sostiene que dichos mamíferos pudieron haber llegado a Australia desde África a través de la Antártida durante el Cretácico Inferior. En cambio, algunos autores, entre ellos Simpson (1961) y Kest (1968) presumen que en tiempos del Cretácico Superior, Asia tenía un núcleo de marsupiales recibido originalmente de Norte América y que algunos de ellos invadieron Australia trasladándose de una isla a otra a través del Archipiélago Malayo probablemente durante el final del Cretácico. De acuerdo con algunos geólogos, Australia posiblemente estaba conectada con Asia por un puente terrestre en el Jurásico Superior pero dichas áreas llegaron a separarse ampliamente entre el Cretácico Inferior y el Cretácico Superior. Se ha observado también que el océano tiene menos de 600 pies (183 metros) de profundidad en un sector apreciable entre Asia y Australia. Este hecho sugiere que si en algún período el mar estuvo 600 pies más bajo que en el presente, la mayoría de las islas que se encuentran entre esos continentes estuvieron unidas. De otra manera, por el hecho de que el concepto de la separación de los continentes está sostenido por el paleomagnetismo y la paleoclimatología, algunos autores se inclinan a pensar que Australia recibió el tronco original de sus marsupiales al final de la Era Mesozoica o a comienzos de la Era Cenozoica, antes de la separación del Supercontinente Gondwanalandia (La fig. 1, adoptada de Dietz & Holden, 1970, muestra la posible localización de los supercon-



Mapa que muestra la posible localización de los supercontinentes durante el Triásico (Según Dietz & Holden, 1970).

tinentes durante el Triásico). Es interesante observar que la geología de Australia indica que este continente no es más viejo que los otros y su secuencia de rocas corresponde bien a aquella de otras partes del Mundo, y comienza desde la Era Arqueozóica.

Algunos hechos geológicos indican que ya en la mitad del Cretácico Sur América se encontraba unida tanto al África como a Madagascar, la India y Australia. La unión con dichos territorios se perdió gradualmente a través de un largo período pero es posible que la conexión con Australia durara más tiempo. Además, entre otras conjeturas, se especula que hasta hace cerca de cuatro millones de años existieron entre Sur América y Australia rutas de intercambio de organismos de climas frescos y moderados; por lo que parece lógico suponer que Australia recibió sus marsupiales ancestrales desde Sur América vía la Antártida. Al parecer, esta última hipótesis es la que actualmente tiene una mayor acogida y ha sido fortalecida por el reciente hallazgo de marsupiales fósiles en la Antártida (Woodburne & Zinsmeister, *lit. cit.*). Se aprecia también que más tarde, durante el Terciario y el Cuaternario, Australia estuvo completamente aislada, cuando gradualmente recibió de Asia los mórvidos durante el Micoeno y los murciélagos durante el Eoceno. No obstante, el Dingo, *Canis familiares dingo*, fue introducido durante el Pleistoceno por los primeros aborígenes que llegaron a ese territorio.

Es lógico suponer que los primitivos marsupiales que invadieron Australia eran pequeñas criaturas que probablemente fueron transportadas por troncos y residuos vegetales. En la ausencia de competencia con otros mamíferos estos seres comenzaron una irradiación espectacular, ocupando una variedad de nichos ecológicos que son explotados por los placentarios en otras partes del Mundo. Aunque el caudal de material fósil del terciario Australiano es relativamente pobre, indica que por lo menos en el Mioceno los principales grupos, tales como las familias y subfamilias ya estaban representados. Por otro lado, los numerosos fósiles del Pleistoceno parecen indicar que en este período la fauna ya era muy rica tanto en diversidad de formas como en número de individuos.

Las investigaciones basadas en la información osteológica y dentaria, el estudio del material fósil, el análisis de la conformación del pelaje, la serología comparada, los sistemas sanguíneos, sistemas urogenitales, espermatozoides y cromosomas, han contribuido a un mejor conocimiento de la filogenia de los marsupiales y constituyeron la sustentación de recientes clasificaciones tales como las de Ride (1964) y Kirsch

(1977). Además, una buena parte del entendimiento actual de la evolución de los marsupiales, principalmente de la fauna australiana, está basada fundamentalmente en el estudio anatómico de las especies vivientes y, secundariamente, en el material fósil.

La especie *Wynyardia bassiana*, única representante de la familia Wynyardiidae, la cual fuera encontrada en depósitos del Oligoceno en Tasmania, es considerada como el fósil más antiguo conocido de la fauna australiana y algunos autores creen que fue el ancestral de varias formas modernas. Además, se considera que posiblemente era un animal primitivo y arborícola, parecido a una zarigüeya pero no se conocen sus relaciones filogenéticas con otros marsupiales australianos.

La familia Diprotodontidae contiene cuadrúpedos herbívoros desaparecidos que llegaron a alcanzar tallas impresionantes y cuyos registros fósiles se inician en el Mioceno.

Una notable especie que poseía hábitos carnívoros, el "león marsupial", *Thylacoleo carnifax*, representado por fósiles del Pleistoceno, identifica la familia Thylacoleonidae.

Al parecer, el grupo Ektopodontidae existió únicamente en el Mioceno y está representado por el género *Ektopodon*, cuyo aspecto según ciertos autores posiblemente se acercaba al de las zarigüeyas.

Entre los marsupiales australianos actuales, los dasiúridos muestran una gama de tamaños que oscilan desde pequeñas criaturas de hábitos nocturnos e insectívoros, similares a ratones (como los géneros *Antechinus* y *Sminthopsis*), hasta carnívoros del tamaño de un gato doméstico, como la especie *Dasyurus maculatus*, o de la talla de ciertos perros, como en el caso del "Demonio de Tasmania" (*Sarcophilus harrisi*). La familia Dasyuridae es una de las más primitivas y su historia fósil parece iniciarse en el Mioceno y prosperar en el Plioceno y el Pleistoceno, al igual que tratan de hacerlo las formas vivientes en los tiempos actuales. Muchos autores sostienen que los dasiúridos tienen lazos filogenéticos con los didélfidos americanos.

El lobo marsupial (*Thylacinus cyanocephalus*), un magnífico depredador que está en vías de extinción, ha sido separado de los dasiúridos para representar la familia Thylacinidae; sin embargo, este animal, del cual existen fósiles del Mioceno, es considerado por ciertos autores como más afín a los didélfidos americanos.

El hormiguero marsupial (*Myrmecobius fasciatus*) está emparentado con los dasiúridos, pero actualmente se separa en la familia Myrmecobiidae. Tiene cierta semejanza con ciertos hormigueros americanos xenátridos y posee un ho-

cico alargado y agudo, además de una lengua larga; sin embargo, ha retenido unos cincuenta dientes pequeños y degenerados que tiene el aspecto de clavijas.

La familia Peramelidae agrupa a los falsos conejos marsupiales australianos y a sus aliados, seres que tienen un hocico alargado y una cola no prensil. Generalmente los peramelidos son solitarios, nocturnos o crepusculares y, aunque prefieren la dieta insectívora, también consumen algunos vertebrados pequeños y materia vegetal. En realidad, éstos son los únicos marsupiales donde se advierte una especie de placenta primitiva y, de ellos no se conocen formas fósiles.

El topo marsupial, *Notoryctes typhlops*, es una especie aberrante parecida a los "topos dorados" del África (*Chrysochloridae*) y a los verdaderos topes de la familia *Talpidae*. Tal animal está tan modificado morfológicamente debido a sus hábitos fosorios que no muestra señales de afinidad con otros marsupiales, por lo que se ha considerado prudente separarlo en una familia aislada (*Notoryctidae*), la cual no está representada aún por elementos fósiles.

Los vombátidos, o sea los miembros de la familia *Vombatidae*, son animales semifosorios y herbívoros que tienen una semejanza estructural con los roedores, particularmente en patrones de la dentadura. Según parece, aparecieron en el Mioceno y algunas de las formas extintas alcanzaron tamaños impresionantes. Hoy día apenas sobreviven dos especies de este grupo.

La familia *Phascolarctidae* posiblemente apareció en el Mioceno y su única especie sobreviviente es el Oso Koala, *Phascolarctos cinereus*, un animal arborícola que se encuentra actualmente amenazado de extinción y se alimenta exclusivamente de las hojas y la corteza de árboles de eucalipto.

La familia *Burramyidae* contiene pocas especies, algunas de las cuales son conocidas por elementos fosilizados del Pleistoceno y están relacionadas con los petáuridos y los falangéridos. Los burramidos son conocidos como los "marsupiales pigmeos" y constituyen un grupo pequeño de criaturas arborícolas provistas de una cola prensil y de hábitos insectívoros y omnívoros.

La familia *Petauridae*, cuyos registros fósiles se inician desde el Mioceno, incluye los "marsupiales de cola anillada" y también algunos de los "marsupiales voladores". Contiene formas pequeñas, nocturnas y arborícolas, entre las cuales unas son vegetarianas y otras insectívoras.

La familia *Phalangeridae* está relacionada con la anterior filogenéticamente y contiene una gama de especies entre las cuales se destacan los "cuscuses" y ciertas "zarigüeyas planeadoras".

Por lo general, estos seres son nocturnos y arborícolas, además de poseer hábitos fitófagos e insectívoros. Esta familia es una de las más diseminadas y sus fósiles conocidos datan del Pleistoceno.

Dentro de la familia *Macropodidae* se incluyen los canguros y especies afines, un grupo diurno y adaptado al salto, aunque algunas especies también despliegan costumbres arborícolas. Aquellas de talla grande son herbívoras, mientras las más pequeñas son insectívoras. Los fósiles de este grupo se conocen desde el Mioceno hasta el Pleistoceno y, entre las formas de este último período algunas alcanzaron un tamaño gigantesco.

La familia *Tarsipedidae* contiene únicamente al "marsupial mielero", *Tarsipes spenserae*, un pequeño animal arborícola existente desde el Pleistoceno, el cual se alimenta del néctar, del polen y de pequeños insectos que se encuentran en las flores.

Si bien ciertas condiciones externas e internas, así como las relaciones serológicas y otros aspectos biológicos denotan la proximidad entre la fauna marsupial americana y la australiana, ciertos parásitos que se encuentran en estos mamíferos también revelan una afinidad lejana de sus hospederos. Por ejemplo, Sandars (1958) informa que *Zonorchis*, un género de tremátodos, ha sido encontrado en tres especies de marsupiales americanos y en *Thylacius obesulus* (uno de los ratones marsupiales de la familia *Peramelidae*, el cual es conocido ahora como *Isoodon obesulus*). Según Domrow (1970), esa misma autora indicó en 1956 que ciertos géneros de tremátodos y de cestodos son comunes a algunos marsupiales americanos y australianos. También es interesante observar que el género de nemátodos *Echinonema*, por ejemplo, incluye dos especies: una de ellas ha sido encontrada en *Didelphis azarae* en Sur América, mientras la otra está asociada con el peramelido *Isoodon obesulus*. Por otro lado, *Archemyobia*, un género de ácaros de la familia *Myobiidae*, Suborden *Sarcoptiformes*, se encuentra en marsupiales americanos y australianos (Domrow, *lit. cit.*). Hopkins (1949), así como Vanzolini y Guimaraes (1955) señalan que los piojos de los marsupiales americanos y de los australianos están muy relacionados y advierten que su presencia en dichos mamíferos es probablemente primaria. Además, se estima que las diferencias que existen entre estos grupos de parásitos tiene que ver con la evolución que han sufrido a través del tiempo transcurrido desde que los marsupiales australianos y los americanos se separaron de su tronco ancestral común. Los marsupiales no están parasitados por anopluros, es decir, por "piojos chupa-

dores" del Orden Anoplura; sin embargo, un número de especies de la familia Boopidae, del Suborden Amblycera, Orden Mallophaga, o sea de los "piojos masticadores", viven en dichos mamíferos. Dentro de ese grupo, la Subfamilia Boopinae parasita principalmente marsupiales de la Región Australiana, mientras que la Subfamilia Trimenoponinae infesta marsupiales y roedores en Centro y Sur América. Es lógico suponer que tanto en América como en el Territorio Australiano el parasitismo en los marsupiales se estableció antes que en los roedores, en los cuales tal infestación es de carácter secundario.

En tres familias de pulgas se observan claras afinidades filogenéticas entre especies que existen en algunos marsupiales americanos, así como en otras que viven en marsupiales australianos (Traub, 1972). La familia Stephanocircidae, la más caracterizada de ellas, ha sido dividida en las Subfamilias Stephanocircinae y Craneopsyllinae. La primera está limitada a la Región Australiana, mientras que la segunda es Neotropical. Existen representantes de la familia Pygiopsyllidae que están vinculados a marsupiales en Australia y en Sur América; además, ciertos miembros de la familia Hystriochopsyllidae también están asociados con dichos mamíferos en ambos continentes. En el Continente Americano y en el Australiano ciertas pulgas de marsupiales también son encontradas en roedores; sin embargo, se considera que originalmente esos insectos fueron parásitos en los primeros y secundariamente se adaptaron a los roedores tal vez por la mayor abundancia y disponibilidad de los mismos y la ocupación de nichos ecológicos similares.

Es interesante notar que una pulga primitiva fosilizada, perteneciente al Cretácico Inferior australiano, contribuye a dar luz sobre la posible evolución del Orden Siphonaptera a partir de un tronco de dípteros nematóforos y sobre su antigua asociación con los mamíferos, sugiriendo también la probabilidad de que Australia pudo haber sido el centro de origen y de dispersión de los marsupiales (Riek, *lit. cit.*).

Podría juzgarse que las afinidades que muestran organismos parásitos de faunas distantes son de poca significación si se considera que es lógico que las relaciones se presenten en seres que están asociados con hospederos que pertenecen al mismo grupo de mamíferos. Sin embargo, la proximidad entre parásitos que están limitados a dos continentes distantes y diferentes, contribuye a reforzar la teoría de que en alguna época, probablemente durante el Cretácico, los marsupiales se encontraron en algún proceso de dispersión y fue entonces cuando ocurrió la bifurcación de las líneas evolutivas que representan las formas americanas y las australianas.

Tanto Tyndale-Biscoe (1973) como otros autores, se refieren al impacto del hombre en los marsupiales desde épocas prehistóricas y, es evidente que ciertas actividades humanas han contribuido en el pasado y contribuyen actualmente, junto con factores geológicos y de otros tipos, a la desaparición de ciertas especies. Indudablemente, hoy día algunas de las raras formas suramericanas, tales como los cenoléstidos *Lesotoros inca* y *Rhyncholestes raphanurus*, así como otras especies, están amenazadas. Además, algunos marsupiales australianos también están en peligro de extinción, como es el caso del lobo marsupial, *Thylacinus*, del Oso Koala, *Phascogaleos*, y de otras formas interesantes. Sin embargo, muchos marsupiales americanos y australianos sobreviven bien particularmente en ciertos territorios aislados y otros menos alterados; además, en algunas de esas formas es evidente que actualmente se realiza el interesante fenómeno de la especiación.

BIBLIOGRAFIA

- Clemens, W.A.
1977 Phylogeny of the marsupials. En: The Biology of marsupials, ed. B. Stonehouse & D. Gilmore, pp. 51-68. London: University Park Press.
- Cox, C.B.
1970 Migrating marsupials and drifting continents. *Nature* 226: 767-770.
- Crochet, J.Y.
1980 Les Marsupiaux du Tertiaire d'Europe. Editions de la Fondation Singer-Polignae, 43, Paris, 279 pp.
- Dietz, R.S. and J.C. Holden.
1970 The breakup of Pangaea. *Scient. Amer.* 223: 30-41.
- Domrow, R.
1973 The genus *Archemyobia* Jameson in Australia (Acari: Myobiidae). *J. Aust. Ent. Soc.* 12: 131-133.
- Fox, R.C.
1971 Marsupial mammals from the early Campanian, Milk river Formation, Alberta, Canada. En: Early Mammals, ed. D.M. and K.A. Kermack. *J. Linn. Soc. (Zool.)*, Suppl. Vol. 50, pp. 145-164.
- Hopkins, G.H.E.
1949 The host-associations of the lice of mammals. *Proc. Linn. Soc. Lond.* 119: 387-604.
- Keast, A.
1968 Evolution of mammals on southern continents. IV. Australian mammals: Zoogeography and Evolution. *Quart. Rev. Biol.* 43: 373-408.
- Kirsch, J.A.W.
1977 The classification of marsupials, with special reference to karyotypes and serum proteins.

- En*: The Biology of Marsupials, ed. D. Hunsaker, pp. 1-50. New York: Academic Press.
- Marshall, L.G.
1982 A new genus of Caroloameghiniinae (Marsupialia: Didelphoidea: Didelphidae) from the Paleocene of Brazil. *J. Mamm.* 63: 709-716.
- Patterson, B. and R. Pascual
1968 Evolution of Mammals on Southern Continents. V. The fossil mammal fauna of South America. *Quart. Rev. Biol.* 43: 409-451.
- Raven, P.H. & D.I. Axelrod.
1975 History of the flora and fauna of Latin America. *Amer. Scient.* 63: 420-429.
- Ride, W.D.L.
1964 A review of Australian marsupials. *J. Roy. Soc. West. Aust.* 47: 97-131.
- Riek, E.F.
1970 Lower Cretaceous fleas. *Nature* 227: 746-747.
- Sanders, D.F.
1958 A pancreatic fluke, *Zonorchis australiensis* sp. nov. (Trematoda) from Australian marsupials. *Ann. Trop. Med. Parasit.* 52: 129-138.
- Simpson, G.G.
1961 Historical zoogeography of Australian mammals. *Evolution* 15: 431-437.
- Traub, R.
1972 The zoogeography of fleas (Siphonaptera) as supporting the theory of Continental Drift. *J. Med. Ent.* 9: 584-589.
- Tyndale-Biscoe, C.H.
1973 Life of Marsupials. London: Edward Arnold. 254 pp.
- Vanzolini, P.E. & L.R. Guimarães.
1955 Lice and the history of South America land mammals. *Rev. Brasil. Ent.* 3: 13-46.
- Woodburne, M.O. & W.J. Zinsmeister.
1982 Fossil land mammal from Antarctica. *Science* 218: 284-280.

