

Preservação Excepcional de Biomateriais Não Mineralizados em Fósseis do Clado Avialae

Exceptional Preservation of Non-Mineralized Biomaterials in Fossils of the Avialae Clade

Everton Fernando Alves¹  & Marcio Fraiberg Machado² 

¹ PaleoMol - Laboratório Virtual de Paleontologia Molecular (organização independente), Maringá, PR, Brasil

² Faculdade Adventista Paranaense (FAP/IAP), Departamento de Educação, PR, Brasil

E-mails: efalves.mga@gmail.com; profmarciofraiberg@gmail.com

Resumo

Milhares de fósseis de aves primitivas e diversificadas da Era Mesozoica e Cenozoica têm sido descobertos ao redor do mundo. Destes, centenas de estudos encontraram preservação excepcional de biomateriais mineralizados, permitindo ampliar o conhecimento acerca da sua ecologia e evolução. Porém, o clado Avialae apresenta dados escassos a respeito de achados de biomateriais não mineralizados e os que já foram identificados estão dispersos na literatura, associando a ideia das descobertas a fenômenos isolados. Este trabalho apresenta uma revisão da literatura publicada nas últimas duas décadas, com o fim de compreender melhor a frequência dos achados de biomateriais não mineralizados em fósseis do clado Avialae. Os resultados identificaram 12 artigos descrevendo biocomponentes originais para representantes de Anchiornithinae, Confuciusornithidae, Enantiornithes e Euornithes. Destes, as moléculas de proteínas (50%) e melaninas (41,7%) apresentaram maior frequência de achados. Em geral, embora os dados para os grupos não se mostrem taxonomicamente abrangentes, houve ampla distribuição geográfica no globo relativa a bioquímicos originais nas rochas mesozoicas e cenozoicas. No entanto, acredita-se que a frequência é subnotificada e, a partir do surgimento de novas tecnologias, a previsão é de que maior quantidade de biomateriais orgânicos seja identificada nos fósseis.

Palavras-chave: Aves fósseis; Paleontologia Molecular; Moléculas orgânicas

Abstract

Thousands of primitive and diverse fossils birds from Mesozoic and Cenozoic have been discovered around the world. Among these, hundreds of studies have found exceptional preservation of mineralized biomaterials, allowing to expand the knowledge about the ecology and Evolution of birds. However, the Avialae clade presents scarce data regarding non-mineralized biomaterials, and those that have already been identified are dispersed in the scientific publications, associating the idea of the findings with isolated phenomena. This paper presents a review of the literature published in the last two decades, in order to better understand the frequency of non-mineralized biomaterials findings in fossils of the Avialae clade. 12 articles describing original biocomponents for representatives of Anchiornithinae, Confuciusornithidae, Enantiornithes and Euornithes were found. Among these, the molecules of proteins (50%) and melanins (41.7%) showed higher frequency of findings. In general, although the data for the groups were not shown to be taxonomically comprehensive, there was a wide geographic distribution across the globe regarding original biochemicals in mesozoic and cenozoic rocks. However, it is believed that the frequency is underreported and, from the emergence of new technologies, the forecast is that more organic biomaterials will be identified in the fossils.

Keywords: Fossilbirds; Molecular Paleontology; Organic molecules

1 Introdução

Por décadas, as relações filogenéticas dentro e entre os clados paravianos têm sido um desafio para reconstruir. Tradicionalmente, os paravianos têm sido interpretados como um grande grupo que compreende dois subgrupos: Avialae, que inclui *Jeholornis* e as aves modernas, e o Deinonychosauria, composto por Dromaeosauridae e Troodontidae (Turner, Makovicky & Norell 2012).

No entanto, há muito debate e controvérsias sobre a filogenia dos dinossauros e das aves (Avialae), e diferentes estudos produzem distintos resultados. Atualmente, a hipótese de que as aves são descendentes diretas dos dinossauros terópodes é amplamente aceita, embora ainda não seja consenso (Burke & Feduccia 1997; Feduccia & Nowicki 2002; Feduccia, Lingham-Soliar & Hinchliffe 2005; Hinchliffe 1997; James & Pourtless 2009; Lingham-Soliar, Feduccia & Wang 2007; Quick & Ruben 2009; Ruben 2010; Ruben 2017).

A origem de Avialae e do voo das aves é interpretada como tendo ocorrido há aproximadamente 152 Ma, e a radiação adaptativa do grupo de aves durante a Era Mesozoica é atribuída a uma inovação importante: o voo ativo (Benson & Choiniere 2013). Hoje, as aves são amplamente diversificadas e abrangem quase 10.000 espécies.

Ainda nessa discussão, múltiplas linhas de evidência adicionais têm mostrado que biomateriais endógenos descritos para o clado Avialae apresentam preservação excepcional, que, a propósito, se estende aos níveis microestruturais e moleculares (Avciet al. 2005; Navalón et al. 2015; O'Connor et al. 2020; Schweitzer 2011; Vinther et al. 2010).

No campo da Paleobiologia, frequentemente se usa a expressão genérica conhecida como *tecidos moles* para designar estruturas histológicas não biomineralizadas, que podem se apresentar de duas formas: mineralizadas, ou seja, completamente substituídas por minerais autigênicos, e não mineralizadas, isto é, não substituídas por minerais (Alves & Machado 2020; Alves & Machado 2021a; Alves & Machado 2021b). Porém, tal termo não diferencia os diversos tipos de achados de materiais orgânicos em fósseis e, portanto, não representa bem o potencial que estes apresentam para as investigações atuais da Paleontologia. Por sua vez, a expressão *biomateriais não mineralizados*, foco deste estudo, diz respeito às estruturas teciduais, células, moléculas orgânicas ou seus produtos de degradação, a nível de grupos funcionais úteis para rastreamento da molécula original, que não são tecidos originalmente biomineralizados (e.g., ossos), e que de alguma forma não foram substituídos por minerais durante a fossilização (Alves & Machado 2020; Schweitzer 2003; Schweitzer 2004).

Diversos tipos de biocomponentes não mineralizados são encontrados em vertebrados fósseis, tais como estruturas do tecido epitelial e conjuntivo, vasos sanguíneos, hemácias, osteócitos, remanescentes bioquímicos como proteínas, lipídios, pigmentos de melanina, compostos intracelulares quimicamente consistentes com o DNA e dados de sequências peptídicas, incluso os de proteínas histonas, entre outros (Alves & Machado 2020; Bailleul et al. 2020; Reest & Currie 2020). Portanto, neste trabalho, a expressão *biomateriais não mineralizados* será utilizada para caracterizar as reivindicações de remanescentes orgânicos endógenos, distinguindo-os de estruturas biomimetizadas de origem microbiana, precipitados geoquímicos exógenos ou impressões mais comuns quimicamente alterados que de igual forma se encontram no registro fóssil.

Ademais, informações sobre o registro de ocorrências de biocomponentes originais em vertebrados fósseis são escassas tanto na literatura nacional quanto internacional. Tais estruturas teciduais encontradas em rochas da Era Mesozoica e Era Cenozoica são cada vez mais importantes para a atual Paleontologia, e têm contribuído em especial na compreensão da dieta, fisiologia, evolução, ecologia, filogenia e extinção de grupos de aves primitivas. Assim sendo, o objetivo geral desta pesquisa é revisar a literatura publicada nas últimas duas décadas, com o fim de compreender melhor a frequência dos achados de *biomateriais não mineralizados* em fósseis do clado Avialae.

2 Materiais e Métodos

Procurou-se efetuar revisão dos artigos que abordam os descritores “avialae”; “enantiornithes”; “tecidos moles”; “preservação excepcional”; “moléculas orgânicas”; em Português e Inglês. A busca, com os termos em conjunto e, logo após, separados, foi realizada em revistas revisadas por pares das plataformas PubMed, SciELO e CAPES, no intervalo de tempo entre 2000 a 2020. Na ausência de achados com a temática, ampliou-se o espectro de busca para o *Google* acadêmico. A busca resultou em uma lista detalhada das publicações que reivindicaram achados de *biomateriais não mineralizados* em fósseis do clado Avialae (Tabela 1) em rochas da Era Mesozoica e Cenozoica.

Para a construção da tabela foram excluídos os artigos que identificavam apenas casos de *biomateriais mineralizados* (substituição total por minerais autigênicos); artigos que identificaram tecidos originais de partes duras (e.g., biominerais endógenos de ossos); artigos que identificaram *biomateriais não mineralizados* em dinossauros não avianos; artigos que descreveram produtos de degradação de moléculas orgânicas, porém evidenciaram apenas elementos químicos orgânicos (e.g., organometálicos e organossulfurados) que não são constituintes úteis para rastreamento da molécula original;

estudos que não utilizaram técnicas analíticas (ópticas, químicas e/ou biológicas) para identificação e caracterização das estruturas endógenas potencialmente originais; artigos que descreveram *biomateriais* não mineralizados em âmbar; bem como aqueles artigos que, embora tenham identificado *biomateriais* não mineralizados em aves que se encaixavam nos grupos de interesse para este estudo, não apresentaram informações detalhadas para as variáveis selecionadas na construção da tabela.

Além disso, para a análise das relações filogenéticas do clado Avialae, utilizou-se como hipótese evolutiva a versão mais recente da matriz de dados filogenéticos do Theropod Working Group (TwiG), de Pei et al. (2020), que recupera detalhes importantes de estudos anteriores e mostra inter-relações para táxons que nunca foram avaliados em uma análise filogenética.

Para espécimes da Era Cenozoica, quando não foi possível encontrar informações na proposta de Pei et al. (2020) acerca de seu agrupamento filogenético, utilizou-se a base taxonômica colhida nos próprios artigos científicos, revisado pelos pares, que descreveram o achado.

3 Fundamentação Teórica

De acordo com a filogenia paraviana de TwiG (Figura 1), Paraves compreende Deinonychosauria e Avialae. Enquanto Deinonychosauria inclui os grupos Dromaeosauridae e Troodontidae, Avialae abrange os avialanos basais (como Anchiornithinae, *Archaeopteryx*, *Sapeornis*, *Jeholornis*, *Jixiangornis*) e Pygostylia (Confuciusornithidae, Enantiornithes e Euornithes) (Pei et al. 2020).

3.1 Achados de Biomateriais Originais

Os trabalhos que reivindicaram a presença de *biomateriais* não mineralizados em fósseis de representantes de Avialae foram sintetizados na Tabela 1. Para fins didáticos, é importante mencionar que, ao longo da busca, encontraram-se relatos de preservação de elementos químicos orgânicos (e. g., organometálicos e organossulfurados) que, embora se configurem como produtos de degradação de moléculas orgânicas, não podem ser entendidos como *biomateriais* não mineralizados (logo, não foram incluídos na tabela) devido ao fato de que não são úteis para rastreamento de suas biomoléculas originais (Bergmann et al. 2010; Carney et al. 2012; Colleary et al. 2015; Egerton et al. 2015; Manning et al. 2013; Wogelius et al. 2011).

4 Análise Descritiva

Observou-se que muitas são as técnicas analíticas atualmente utilizadas para identificação de bioquímica original em fósseis avianos (Tabela 1). De igual modo, pesquisas recentes fizeram um levantamento e encontraram, além das apresentadas neste estudo, outras técnicas avançadas para análise e identificação de biocomponentes originais em fósseis dos mais variados táxons de vertebrados e invertebrados (Thomas 2018; Thomas & Taylor 2019; Alves & Machado 2021b). A conclusão foi que a maioria das técnicas usadas até agora envolvem instrumentação cara e/ou preparação demorada, considerável experiência para operar e interpretar, além de várias delas serem parcial ou totalmente destrutivas para a amostra. Por isso, a importância de se conhecer os pontos positivos e negativos de cada um dos principais grupos de técnicas analíticas: ópticas, químicas e biológicas.

A busca de literatura que reivindicasse *biomateriais* não mineralizados em Avialae revelou de forma preliminar achados com uma distribuição geográfica ampla no globo terrestre, contemplando os continentes sul-americano, europeu, asiático e africano. Estes dados estão em consonância com estudos prévios que determinaram a frequência de ocorrência de biomateriais originais em fósseis de dinossauros não avianos e outros vertebrados espalhados por cinco continentes (Alves & Machado 2020; Thomas & Taylor 2019).

Quanto à extensão global dos achados de diferentes grupos de bioquímicos originais para Avialae, os resultados da busca são sintetizados na Figura 2. Foi possível constatar de forma preliminar que, dentre os doze artigos que descreveram achados diversos de biomateriais originais em fósseis avianos, as moléculas de proteínas (50%) foram mais frequentes, seguidas de melaninas (41,7%) e outros tipos de materiais orgânicos identificados (16,7%). Em relação a estas frequências vale mencionar que alguns artigos descreveram mais de um tipo de bioquímico original, podendo sobrepor os resultados em relação ao número de artigos publicados.

A seguir serão discutidos os resultados da busca para os principais clados de Avialae, nos quais foram encontrados *biomateriais* não mineralizados.

4.1 Avialanos Basais

Os avialanos interpretados como sendo os mais antigos já descobertos são atribuídos aos táxons Anchiornithinae, *Archaeopteryx*, *Sapeornis*, *Jeholornis* e *Jixiangornis*.

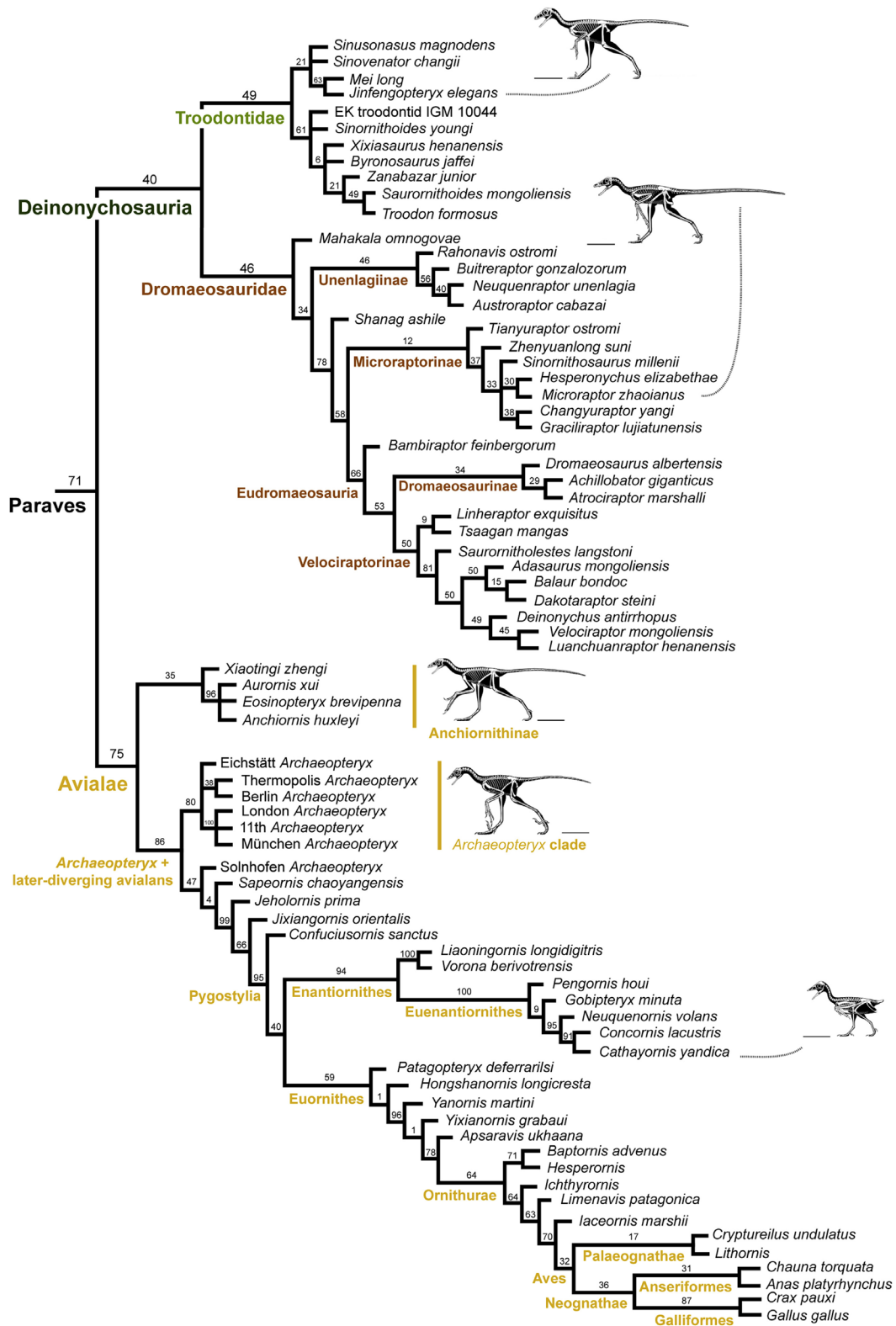


Figura 1 Proposta filogenética a respeito da origem e diversificação do clado Avialae. Hipótese evolutiva atualizada por meio de uma análise automatizada da matriz de dados filogenéticos de celurossauros do Theropod Working Group (TWiG).

Fonte: Pei et al. (2020)

Tabela 1 Trabalhos publicados com reivindicações de biomateriais não mineralizados em fósseis do clado Avialae.

Táxon	Fóssil e biomoléculas associadas	Técnicas analíticas	Idade	Local	Autor	Ano de publicação
Enantiornithes (indeterminado)	Colágeno em ossos embrionários do interior de ovos	IHQ; CM; FM; AFM; FTIR; SIMS	Cretáceo Superior	Membro Bajo de la Carpa, Fm. Rio Colorado, Neuquén, Argentina	Avci et al.	2005
Ave (indeterminada)	β -queratina e pigmento roxo (eumelanina) em pena penácea	SEM; ESEM; EDS	Eoceno Médio, Bartoniano	Xisto de Messel, Darmstadt, Alemanha	Vinther et al.	2010
<i>Inkayacu paracasensis</i> (Pinguim gigante)	Eumelanina em penas	SEM	Eoceno Superior, Priaboniano	Yumaque Point, Reserva de Paracas, Peru	Clarke et al.	2010
<i>Gansus yumenensis</i>	Resíduos (grupos funcionais) de eumelanina em penas	VP-FEG-SEM; EDS; FTIR; RPE; Py-GC/MS	Cretáceo Inferior, Aptiano	Fm. Xiagou, Yumen, Gansu, NW. China	Barden et al.	2011
<i>Anchiornis huxleyi</i>	Eumelanina em penas	SEM; TEM; EDS; ToF-SIMS; FEG-SEM	Jurássico Médio-Superior	Fm. Tiaojishan, Jianchang, Liaoning, NE. China	Lindgren et al.	2015
<i>Eoconfuciusornis zhengi</i>	β -queratina em penas	SEM; TEM; IHQ; ChemiSTEM; ESEM-EDS	Cretáceo Inferior	Grupo Jehol, Fm. Huajiying, Fengning, Hebei, N. China	Pan et al.	2016
Bohaiornithidae	Eumelanina em penas	FEG-SEM; RS; CT Scan	Cretáceo Inferior	Fm. Jiufotang, Jianchang, Liaoning, NE. China	Peteya et al.	2016
<i>Struthio camelus</i>	Proteínas estrutocalcina-1 e -2 associadas a casca de ovo	AAR; LC-MS/MS; Q-TOFMS	Eoceno, Plioceno; Pleistoceno	Sítio de Laetoli, Tanzânia; Sítio de Olduvai Gorge, Tanzânia	Demarchi et al.	2016
Messelirrisoridae	Lipídeos (cera) em glândula uropigial	Py-GC/MS	Cenozoico, Eoceno Médio	Xisto de Messel, Hessen, Alemanha	O'Reilly et al.	2017
<i>Confuciusornis sanctus</i>	Aminoácidos de colágeno em tecido fibrocartilaginoso da articulação do tornozelo de membro posterior	SEM; micro-CT; EDS; FTIR; XANES; SRS-XRF; ToF-SIMS	Cretáceo Inferior	Fm. Yixian, Sihetun, Liaoning, NE. China	Jiang et al.	2017
<i>Anchiornis</i> sp.	α e β -queratinas em penas de membro anterior direito	SEM; TEM; ChemiSTEM; IHQ	Jurássico Superior	Jianchang, W. Liaoning, China	Pan et al.	2019
<i>Avimaia schweitzerae</i>	Material orgânico de núcleos de tecido mamilar e membrana testácea associada à casca ovo	SEM; EDS; micro-CL; CT Scan	Cretáceo Inferior, Aptiano Médio-Inferior	Fm. Xiagou, Yumen, Gansu, NW. China	Bailleul et al.	2019

Observações: Idades baseadas na Tabela Cronoestratigráfica Internacional (International Commission on Stratigraphy 2020). Em publicações que omitiram a idade geológica, foi inferido por correspondência da data da idade publicada à International Commission on Stratigraphy (ICS) (v2020/01). Abreviações: Fm., formação; N, norte; W, oeste; NE, nordeste; NW, noroeste; IHQ, imuno-histoquímica; CM, microscopia confocal; FM, microscopia de fluorescência; AFM, microscopia de força atômica; SEM, microscopia eletrônica de varredura; ESEM, microscopia eletrônica de varredura ambiental; TEM, microscopia eletrônica de transmissão; FEG-SEM, microscopia eletrônica de varredura por emissão de campo; VP-FEG-SEM, microscopia eletrônica de varredura por emissão de campo de pressão variável; ESEM-EDS, microscopia eletrônica de varredura ambiental com espectroscopia de energia dispersiva; EDS, espectroscopia de raios X por dispersão em energia; FTIR, espectroscopia no infravermelho por transformada de Fourier; SIMS, espectrometria de massas de íons secundários; ToF-SIMS, espectrometria de Massa por Íons Secundários de tempo de voo; Q-TOFMS, espectrometria de massa de tempo de voo quádruplo; LC-MS/MS, cromatografia líquida acoplada à espectrometria de massas; RPE, espectroscopia de ressonância paramagnética eletrônica; RS, espectroscopia Raman; XANES, espectroscopia de estrutura próxima da borda de absorção de raios X; SRS-XRF, espectroscopia de fluorescência e absorção de raios-X síncrotron; Py-GC/MS, Pirólise acoplada a cromatografia gasosa e espectrometria de massas; ChemiSTEM, mapeamento elementar de alta resolução; CT Scan, tomografia computadorizada; micro-CL, laminografia computadorizada; micro-CT, microtomografia computadorizada de raios-X; AAR, racemização de aminoácidos.

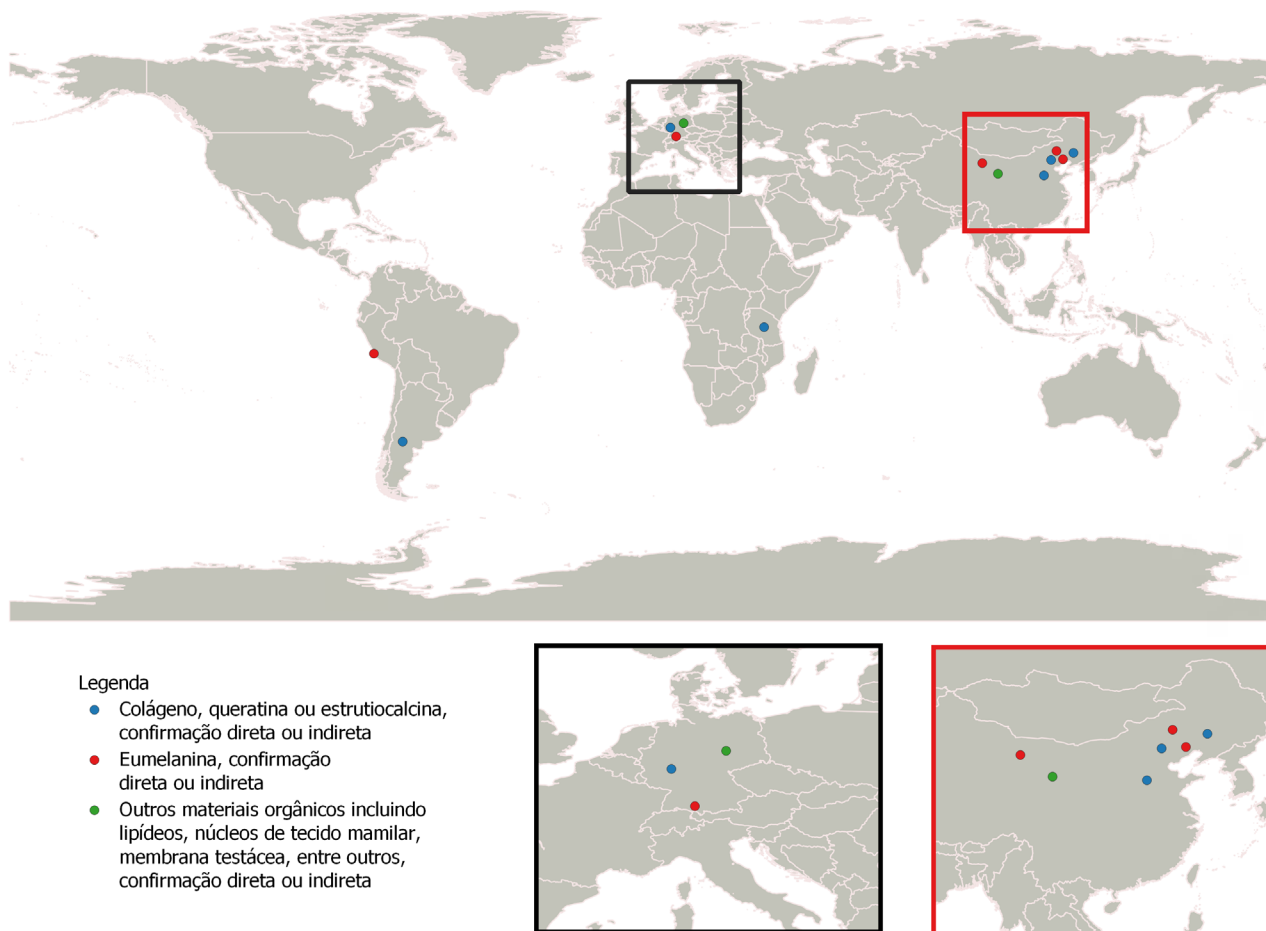


Figura 2 Distribuição global de fósseis do clado Avialae contendo diferentes tipos de biocomponentes não mineralizados encontrados em depósitos sedimentares mesozoicos e cenozoicos. As localizações marcadas dos grupos de bioquímicos sugerem pesquisas futuras sobre a extensão de sua cobertura.

4.1.1 Anchiornithinae

É o grupo de aves extintas interpretado recentemente como os primeiros avianos divergentes na base de Avialae (Rauhut, Tischlinger & Foth 2019; Pei et al. 2020). Essas aves são encontradas nos leitões fósseis do Jurássico Superior (~160Ma) da Formação Tiaojishan no nordeste da China (Pei et al. 2017). Dentre os táxons que compõem o grupo, *Anchiornis* é o gênero mais conhecido, representado por mais de 200 espécimes, seguido por *Xiaotingi*, *Aurornis* e *Eosinopteryx* (Agnolin et al. 2019; Pei et al. 2020).

De todos os avialanos basais, o Anchiornithinae foi o único clado com representantes fósseis a excepcionalmente preservar *biomateriais* não mineralizados (Tabela 1).

Lindgren et al. (2015) analisou por meio de imagens moleculares sensíveis, apoiadas por vários testes analíticos independentes, a espécie *Anchiornis huxleyi* encontrada

em depósitos do Jurássico Médio-Superior da China e identificou a preservação de eumelanina endógena em penas penáceas do espécime.

Em aves, sabe-se que os pigmentos responsáveis pela diversidade de cores estão depositados em regiões de penas e partes nuas como bico e pernas. Esses pigmentos são, em ordem alfabética: carotenóides, flavinas, melaninas, porfirinas, psitacofulvinas, pterinas, purinas e turacinas (Galván & Solano 2016). Mais especificamente em penas, há dois tipos distintos de melanina: 1) eumelanina dando uma aparência preta escura, marrom ou cinza e 2) feomelanina, levando a coloração de um amarelado mais claro a avermelhado. Entender a coloração das penas por meio da identificação de melaninas é relevante para vários aspectos da ecologia aviária existente, incluindo seleção sexual, camuflagem e outras comunicações inter e intraespecíficas (Peteya et al. 2016).

Embora já se saiba que vários tipos de moléculas orgânicas ocorrem em fósseis, em aves, especificamente, a maior parte dos achados de biocomponentes originais tem sido atribuída à melanina (O'Reilly et al. 2017). Ademais, sabe-se que as concentrações de metais são tipicamente mais altas em melanossomas – organelas que sintetizam melaninas – fósseis do que naqueles extraídos de tecidos frescos. Isso é consistente com hipóteses de que certos metais endógenos durante a diagênese promoveriam associações metal-melanina que poderiam aumentar a estabilidade da melanina em fósseis e a sua resistência à decomposição microbiana (Rossi et al. 2019).

Pan et al. (2019), por sua vez, investigou o fóssil de uma espécie não identificada da extinta ave *Anchiornis* e encontrou a presença de proteína original na forma de α e β -queratinas em penas de seu membro anterior direito. Além disso, as penas da ave eram dominadas por α -queratinas, ao contrário das penas maduras de aves atuais, que são dominadas por β -queratinas. Tais achados de *biomateriais não mineralizados* sugerem que o compartilhamento de algumas, mas não todas, as características ultraestruturais e moleculares das penas atuais possam indicar que *Anchiornis* ainda não havia atingido as modificações moleculares necessárias para o voo ativo.

Estudos mostraram que a queratina tem um maior potencial de preservação do que a maioria das outras proteínas, principalmente devido à sua estrutura molecular (McCoy et al. 2019; Pan et al. 2019). A identificação de queratina a partir de testes analíticos de alta resolução é de grande interesse para as pesquisas atuais na Paleontologia, pois embora estruturas originalmente consistentes com queratina tenham sido descritas no registro fóssil, muitos estudos até então se baseavam apenas em comparações de semelhanças morfológicas (Schweitzer et al. 1999). Portanto, raramente a presença de queratina em espécimes de aves fósseis, como as demonstradas neste trabalho, tinha sido testada por meio de análises químicas complementares.

4.2 Pygostylia

Pygostylia é um clado aviano composto pela família Confuciusornithidae e todas as demais aves derivadas (Enantiornithes e Euornithes) (Pei et al. 2020). O termo Pygostylia se deve à presença, em todas as aves do grupo, de um *pigostilo*, isto é, um conjunto fundido das últimas vértebras caudais que funcionavam como uma cauda curta em comparação à cauda longa presente no *Archaeopteryx* (Chiappe et al. 1999). *Biomateriais não mineralizados* foram encontrados em representantes de todos os subclados de Pygostylia (Tabela 1).

4.2.1 Confuciusornithidae

É uma família de aves basais do Cretáceo Inferior (130,7-120 Ma) que engloba desde representantes mais antigos do clado, Confuciusornithiformes, a espécies mais divergentes, que compõem a Biota Jehol, nordeste da China (Falk et al. 2019; Zheng et al. 2017). As principais características deste grupo de aves do tamanho aproximado ao de um corvo são os bicos edêntulos (desdentados) e um par de retrizes (penas da cauda) alongadas e emparelhadas (Chiappe et al. 1999).

Nos últimos anos, alguns estudos conseguiram identificar a presença de biomoléculas originais em espécimes de confuciusornitídeos. Na China, por exemplo, uma equipe de pesquisa aplicou múltiplas técnicas – ópticas, químicas e biológicas – na análise de penas fósseis de uma ave da espécie *Eoconfuciusornis zhengi* e descobriu componentes protéicos originais do tipo β -queratina (Pan et al. 2016).

Além disso, a descoberta de um fóssil chinês da espécie *Confuciusornis sanctus* levou uma equipe de pesquisa a aplicar diversas análises químicas nos biocomponentes notavelmente bem preservados do espécime fóssil. Os resultados revelaram que mesmo alguns dos resíduos moleculares originais, como fragmentos de aminoácidos do colágeno, permaneceram em tecido fibrocartilaginoso da articulação do tornozelo de membro posterior (Jiang et al. 2017). Esses estudos, em conjunto, sugerem que outros fósseis preservados nessas localidades podem fornecer fontes adicionais de informações moleculares.

4.2.2 Enantiornithes

O nome *enantiornithes* significa *oposto às aves*, e tal significado se deve ao fato de os ossos dos pés deste grupo de aves serem fundidos, diferentemente do que ocorre nas aves modernas (Chiappe & Walker 2002). Os enantiornitinos representam um grupo extinto de aves voadoras dominantes durante o Mesozoico, tanto em termos de número total de espécimes quanto da diversidade de espécies, sendo encontrados em todos os continentes, exceto na Antártica (Hu, O'Connor & Zhou 2015).

Em termos morfofuncionais, os enantiornitinos apresentam condições mais apomórficas em comparação com *Archaeopteryx*, *Confuciusornis* e *Sapeornis*, mas em vários aspectos eles parecem ter características ancestrais em relação aos pássaros modernos (Walker 1981). Todos, exceto o grupo que concentra as espécies mais basais de enantiornithes (*e. g.*, Pengornithidae), pertencem ao subclado Euenantiornithes (Hu, O'Connor & Zhou 2015).

Quanto à presença de biomateriais originais em fósseis de aves enantiornitinas, a literatura descreve diversos achados em depósitos de âmbar, que se configuram como microambientes supostamente mais propícios tafonomicamente à preservação de tais estruturas. Sendo encontrados duas asas (Xing et al. 2016), um corpo de filhote quase completo (Xing et al. 2017), um segundo corpo de filhote (Xing et al. 2018a), penas (Xing et al. 2018b), um pé e plumagem de asa (Xing et al. 2019), aminoácidos em penas (McCoy et al. 2019), outra asa (Xing, McKellar & O'Connor 2020a), membros anteriores e posteriores (Xing et al. 2020b) e um pé (Xing et al. 2020c).

Em depósitos sedimentares pouco favoráveis à preservação de biomateriais originais, por sua vez, espécime indeterminado de enantiornitino também fora descrito. Na Argentina, por exemplo, foram encontrados vestígios de uma enantiornitina e as análises subsequentes identificaram colágeno em ossos embrionários no interior dos ovos da ave (Avci et al. 2005).

Além disso, *biomateriais* não mineralizados também foram encontrados em subgrupos de enantiornithes que tiveram classificações mais precisas. A espécie *Gansus yumenensis*, por exemplo, representa um grupo extinto de aves aquáticas que viveu durante o Cretáceo Inferior (~120 Ma) num território que hoje é parte da China (Ji et al. 2011). Uma pesquisa chinesa realizada em um destes espécimes utilizou diversas análises químicas complementar e se identificou grupos funcionais de eumelanina em penas (Barden et al. 2011). De igual modo, análise conduzida em espécime fóssil chinesa da família Bohaiornithidae, grupo basal de aves enantiornitinas do Cretáceo Inferior (125-120 Ma), relatou preservação excepcional de eumelanina em penas (Peteya et al. 2016).

Bailleul et al. (2019) investigaram por meio de múltiplas técnicas analíticas complementares fósseis da espécie *Avimaia schweitzerae*, que viveu onde hoje é a China durante o Cretáceo Inferior (~115 Ma), e encontraram material orgânico de núcleos de tecido mamilar e membrana testácea, ambas membranas que compunham a casca de um ovo enantiornitino.

4.2.3 Euornithes

Euornithes é um subclado de Pygostylia que inclui alguns grupos de aves extintas e vivas da Era Cenozoica (66 Ma a atual) mais próximas de aves modernas do que a Enantiornithes (Pei et al. 2020). *Biomateriais* não mineralizados também têm sido encontrados em aves extintas datadas do mesmo período de tempo, mais especificamente do Eoceno (56-33 Ma; Tabela 1).

Um desses achados foi encontrado em representantes de Messelirrisoridae, ou seja, aves do grupo *coronal*–sinônimo de *Neoaves*, que consiste no último ancestral

comum de todos os pássaros vivos e todos os seus descendentes (Mayr 2014). Messelirrisoridae representa uma família extinta de aves neornitinas da Ordem Bucerotiformes e Superordem Neognathae (Mayr 2020). O único gênero descrito para essa família é o *Messelirrisor*. Os representantes desse grupo são interpretados como sendo aves minúsculas que viveram em regiões florestais predominantes na Europa Central durante o Eoceno Médio (49-37 Ma) (Mayr 2000).

O'Reilly et al. (2017) descreveram um espécime indeterminado de Messelirrisoridae encontrado na Alemanha com a presença de preservação excepcional de cera endógena de glândula uropigial. Ao analisar o material por meio de teste analítico conhecido como Pirólise acoplada à cromatografia gasosa e espectrometria de massa, a fim de investigar a química da provável cera orgânica, a conclusão foi a de que se tratava de resíduos de lipídeos endógenos da glândula uropigial da ave (O'Reilly et al. 2017). Para os autores, os lipídios são particularmente estáveis ao longo do tempo – seja na forma de *lipídeos* parcialmente alterados ou como principais constituintes moleculares do querogênio ou *geopolímeros* fósseis – e pode-se esperar que sejam preservados em certos tecidos de vertebrados.

Biomateriais não mineralizados são encontrados também em pinguins gigantes do Eoceno Superior (35 Ma). A espécie *Inkayacu paracasensis* é um destes exemplos que viveu na América do Sul e pertence a um grupo de aves neornitinas da Ordem Sphenisciformes, Superordem Neognathae (Clarke et al. 2010; Slack et al. 2006; Pei et al. 2020). Um estudo encontrou fósseis da espécie no Peru e, por meio de análise de microscopia eletrônica de varredura, conseguiu identificar a presença do que reivindicou ser eumelanina em penas (Clarke et al. 2010). Relatos da presença de melanina endógena também têm sido associados a espécimes fósseis indeterminados de aves euornitinas. Na Alemanha, por exemplo, um estudo identificou β -queratina e pigmento roxo, consistente com eumelanina, em pena penácea (Vinther et al. 2010).

Se não bastasse, amostras da casca de ovo de aves, geralmente recuperadas em um estado fragmentário, podem ser consideradas representativas do proteoma geral. Na Tanzânia, por exemplo, proteínas estrutiocalcina-1 e -2 foram detectadas por meio de espectrometria de massas em cascas de ovos fósseis de *Struthio camelus* do Plioceno e Pleistoceno (Demarchi et al. 2016).

5 Considerações em Aberto

Esta pesquisa apresentou uma revisão da literatura disponível que objetiva nortear pesquisas mais amplas. Em síntese, diferentes tipos de *biocomponentes* não mineralizados foram preservados em representantes dos

principais subclados de Avialae, como no grupo de avialanos basais representados por espécimes do gênero *Anchiornis* (eumelanina e α e β -queratinas); no grupo Pygostylia por meio de representantes do subgrupo Confuciusornithidae (β -queratina e aminoácidos de proteína colagenosa); do subgrupo Enantiornithes por meio dos representantes Bohaiornithidae, *Gansus* e *Avimaia* (colágeno, eumelaninas, material orgânico de núcleos de tecido mamilar e membrana testácea). E, por último, no subgrupo Euornithes por meio dos representantes Messelirrisoridae, *Inkayacu*, *Struthio* e euornitinos indeterminados (lipídeos, eumelaninas, β -queratina e estrutiocalcina-1 e -2).

Diante disso é possível constatar de forma preliminar, baseado nos dados levantados neste trabalho, que alguns fósseis têm potencial para preservação de matéria orgânica, tornando esse material uma área ativa de pesquisas paleontológicas e geobiológicas. Dentre os doze artigos que descreveram a presença de diversos tipos de biomateriais originais em Avialae, os achados mais frequentes foram os de moléculas de proteínas e melaninas.

O clado Avialae apresenta ampla variedade de táxons, tanto vivos quanto extintos, porém os dados deste trabalho mostraram também de forma preliminar baixa variação de táxons contendo dados bioquímicos originais. Quanto à extensão geográfica, fósseis avianos com a presença de moléculas endógenas foram detectados em quatro continentes do globo. No entanto, a ausência de cobertura em algumas regiões pode significar simplesmente que os pesquisadores ainda não investigaram suficientemente os fósseis em busca de biomoléculas endógenas ou não possuem os recursos para este tipo de detecção.

A propósito, entende-se que a frequência de estruturas orgânicas preservadas em fósseis avianos é subnotificada. Logo, a previsão é a de que, a partir do surgimento de novas tecnologias, esses achados possam ser ampliados, detectando com maior precisão a bioquímica fóssil.

Finalmente, acredita-se que técnicas além daquelas levantadas neste estudo, especialmente as de identificação direta de bioquímicos específicos, ajudariam a confirmar ou anular a hipótese de que as técnicas espectroscópicas e espectrométricas publicadas realmente detectaram a bioquímica original em fósseis avialanos de depósitos sedimentares mesozoicos e cenozoicos, se constituindo, assim, em objetos de estudo para futuras pesquisas nesta área que está atraindo crescente interesse da comunidade científica.

6 Referências

- Alves, E.F. & Machado, M.F. 2020, 'Perspectivas atuais sobre tecidos moles não mineralizados em fósseis de dinossauros não avianos', *Terrae Didactica*, vol. 160, p. e020028. <https://doi.org/10.20396/td.v16i0.8659539>
- Alves, E.F. & Machado, M.F. 2021a, '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*, vol. 5, p. e1695. <http://dx.doi.org/10.29215/pecen.v5i0.1695>
- Alves, E.F. & Machado, M.F. 2021b, 'Frequência de preservação de biomateriais não mineralizados no registro fóssil de répteis mesozoicos: uma abordagem sobre pterossauros e répteis marinhos', *Brazilian Journal of Development*, vol. 7, n. 5, pp. 44797-44821. <https://doi.org/10.34117/bjdv7n5-076>
- Agnolin, F.L., Motta, M.J., Egli, F.B., Lo Coco, G. & Novas, F.E. 2019, 'Paravian Phylogeny and the Dinosaur-Bird Transition: An Overview', *Frontiers in Earth Science*, vol. 6, p. 252. <https://doi.org/10.3389/feart.2018.00252>
- Avcı, R., Schweitzer, M.H., Boyd, R.D., Wittmeyer, J.L., Terán Arce, F. & Calvo, J.O. 2005, 'Preservation of bone collagen from the late Cretaceous period studied by immunological techniques and atomic force microscopy', *Langmuir: the ACS journal of surfaces and colloids*, vol. 21, no. 8, pp. 3584-3590. <https://doi.org/10.1021/la047682e>
- Bailleul, A.M., O'Connor, J., Zhang, S., Li, Z., Wang, Q., Lamanna, M.C., Zhu, X. & Zhou, Z. 2019, 'An Early Cretaceous enantiornithine (Aves) preserving an unlaidd egg and probable medullary bone', *Nature communications*, vol. 10, no. 1, p. 1275. <https://doi.org/10.1038/s41467-019-09259-x>
- Bailleul, A.M., O'Connor, J., Li, Z., Wu, Q., Zhao, T., Monleon, M.A.M., Wang, M. & Zheng, X. 2020, 'Confirmation of ovarian follicles in an enantiornithine (Aves) from the Jehol biota using soft tissue analyses', *Communications biology*, vol. 3, no. 1, p. 399. <https://doi.org/10.1038/s42003-020-01131-9>
- Barden, H.E., Wogelius, R.A., Li, D., Manning, P.L., Edwards, N.P. & van Dongen, B.E. 2011, 'Morphological and geochemical evidence of eumelanin preservation in the feathers of the Early Cretaceous bird', *Gansus yumenensis. PloS one*, vol. 6, no. 10, p. e25494. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0025494>
- Benson, R.B. & Choiniere, J.N. 2013, 'Rates of dinosaur limb evolution provide evidence for exceptional radiation in Mesozoic birds', *Proceedings. Biological sciences*, vol. 280, no. 1768, p. 20131780. <https://doi.org/10.1098/rspb.2013.1780>
- Bergmann, U., Morton, R.W., Manning, P.L., Sellers, W.I., Farrar, S., Huntley, K.G., Wogelius, R.A. & Larson, P. 2010, 'Archaeopteryx feathers and bone chemistry fully revealed via synchrotron imaging', *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, vol. 107, no.20, pp. 9060-9065. <https://doi.org/10.1073/pnas.1001569107>
- Burke, A.C. & Feduccia, A. 1997, 'Developmental Patterns and the Identification of Homologies in the Avian Hand', *Science*, vol. 278, no. 5338, pp.666-668. <https://doi.org/10.1126/science.278.5338.666>
- Carney, R.M., Vinther, J., Shawkey, M.D., D'Alba, L. & Ackermann, J. 2012, 'New evidence on the colour and nature of the isolated *Archaeopteryx* feather', *Nature communications*, vol. 3, p. 637. <https://doi.org/10.1038/ncomms1642>
- Chiappe, L.M., Ji, S-A., Ji, Q. & Norell, M. A. 1999, 'Anatomy and systematics of the Confuciusornithidae (Theropoda: Aves) from the Late Mesozoic of northeastern China', *Bulletin of*

- the American museum of Natural History*, vol. 242, pp. 1-89. <https://doi.org/10.1093/auk/117.3.836>
- Chiappe, L.M. & Walker, C.A. 2002, 'Skeletal morphology and systematics of Cretaceous Euenantiornithes (Ornithothoraces: Enantiornithes)' in Chiappe, L.M. & Witmer, L. M. (eds), *Mesozoic birds: above the heads of dinosaurs*, University of California Press, Berkeley, pp. 240-267.
- Clarke, J., Ksepka, D., Salas-Gismondi, R., Altamirano, A., Shawkey, M., D'Alba, L., Vinther, J., DeVries, T. & Baby, P. 2010, 'Fossil Evidence for Evolution of the Shape and Color of Penguin Feathers', *Science*, vol. 330, no. 6006, pp. 954-957. <https://doi.org/10.1126/science.1193604>
- 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 of the United States of America*, vol. 112, no.41, pp. 12592-12597. <https://doi.org/10.1073/pnas.1509831112>
- Demarchi, B., Hall, S., Roncal-Herrero, T., Freeman, C.L., Woolley, J., Crisp, M.K., Wilson, J., Fotakis, A., Fischer, R., Kessler, B.M., Rakownikow-Jersie-Christensen, R., Olsen, J.V., Haile, J., Thomas, J., Marean, C.W., Parkington, J., Presslee, S., Lee-Thorp, J., Ditchfield, P., Hamilton, J.F., ... & Collins, M.J. 2016, 'Protein sequences bound to mineral surfaces persist into deep time', *eLife*, vol. 5, p. e17092. <https://doi.org/10.7554/eLife.17092>
- Egerton, V.M., Wogelius, R.A., Norell, M.A., Edwards, N.P., Sellers, W.I., Bergmann, U., Sokaras, D., Alonso-Mori, R., Ignatyev, K., van Veelen, A., Anné, J., van Dongen, B., Knoll, F. & Manning, P.L. 2015, 'The mapping and differentiation of biological and environmental elemental signatures in the fossil remains of a 50 million year old bird', *Journal of Analytical Atomic Spectrometry*, vol. 30, pp.627-634. <https://doi.org/10.1039/C4JA00395K>
- Falk, A., O'Connor, J., Wang, M. & Zhou, Z. 2019, 'On the Preservation of the Beak in Confuciusornis (Aves: Pygostylia)', *Diversity*, vol. 11, no. 11, p. 212. <https://doi.org/10.3390/d11110212>
- Feduccia, A. & Nowicki, J. 2002, 'The hand of birds revealed by early ostrich embryos', *Die Naturwissenschaften*, vol. 89, no.9, pp. 391-393. <https://doi.org/10.1007/s00114-002-0350-y>
- Feduccia, A., Lingham-Soliar, T. & Hinchliffe, J.R. 2005, 'Do feathered dinosaurs exist? Testing the hypothesis on neontological and paleontological evidence', *Journal of morphology*, vol. 266, no. 2, pp. 125-166. <https://doi.org/10.1002/jmor.10382>
- Galván, I. & Solano, F. 2016, 'Bird Integumentary Melanins: Biosynthesis, Forms, Function and Evolution', *International journal of molecular sciences*, vol. 17, no. 4, p. 520. <https://doi.org/10.3390/ijms17040520>
- Hinchliffe, R. 1997, 'The Forward March of the Bird-Dinosaurs Halted?', *Science*, vol. 278, no. 5338, pp. 596-597. <https://doi.org/10.1126/science.278.5338.596>
- Hu, H., O'Connor, J.K. & Zhou, Z. 2015, 'A New Species of Pengornithidae (Aves: Enantiornithes) from the Lower Cretaceous of China Suggests a Specialized Scansorial Habitat Previously Unknown in Early Birds', *PloS One*, vol. 10, no. 6, p. e0126791. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0126791>
- International Commission on Stratigraphy. v2020/01, *International Chronostratigraphic Chart*. IUGS, acesso em 03 ago. 2020, <<http://www.stratigraphy.org/ICSChart/ChronostratChart2020-01.jpg>>.
- James, F.C. & Pourtless, J.A., IV. 2009, 'Cladistics and the origin of birds: A review and two new analyses', *Ornithological Monographs*, vol. 66, pp.1-78. <https://doi.org/10.1525/om.2009.66.1.1>
- Ji, S.-A., Atterholt, J., O'Connor, J.K., Lamanna, M.C., Harris, J.D., Li, D.-Q., You, H.-L. & Dodson, P. 2011, 'A new, three-dimensionally preserved enantiornithine bird (Aves: Ornithothoraces) from Gansu Province, north-western China', *Zoological Journal of the Linnean Society*, vol. 162, no. 1, pp. 201-219. <https://doi.org/10.1111/j.1096-3642.2010.00671.x>
- Jiang, B., Zhao, T., Regnault, S., Edwards, N.P., Kohn, S.C., Li, Z., Wogelius, R.A., Benton, M.J. & Hutchinson, J.R. 2017, 'Cellular preservation of musculoskeletal specializations in the Cretaceous bird Confuciusornis', *Nature communications*, vol. 8, p. 14779. <https://doi.org/10.1038/ncomms14779>
- Lindgren, J., Sjövall, P., Carney, R.M., Cincotta, A., Uvdal, P., Hutcheson, S.W., Gustafsson, O., Lefèvre, U., Escuillié, F., Heimdal, J., Engdahl, A., Gren, J.A., Kear, B.P., Wakamatsu, K., Yans, J. & Godefroit, P. 2015, 'Molecular composition and ultrastructure of Jurassic paravian feathers', *Scientific reports*, vol. 5, p. 13520. <https://doi.org/10.1038/srep13520>
- Lingham-Soliar, T., Feduccia, A. & Wang, X. 2007, 'A new Chinese specimen indicates that 'protofeathers' in the Early Cretaceous theropod dinosaur Sinosauropteryx are degraded collagen fibres', *Proceedings. Biological sciences*, vol. 274, no. 1620, pp. 1823-1829. <https://doi.org/10.1098/rspb.2007.0352>
- Manning, P.L., Edwards, N.P., Wogelius, R.A., Bergmann, U., Barden, H.R., Larson, P.L., Schwarz-Wings, D., Egerton, V.M., Sokaras, D., Mori, R.A. & Sellers, W.I. 2013, 'Synchrotron-based chemical imaging reveals plumage patterns in a 150 million year old early bird', *Journal of Analytical Atomic Spectrometry*, vol. 28, pp. 1024-1030. <https://doi.org/10.1039/C3JA50077B>
- Mayr, G. 2000, 'Tiny hoopoe-like birds from the Middle Eocene of Messel (Germany)', *The Auk*, vol. 117, no. 4, pp. 964-970. <https://doi.org/10.1093/auk/117.4.964>
- Mayr, G. 2014, 'The origins of crown group birds: molecules and fossils', *Paleontology*, vol. 57, no. 2, pp. 231-242. <https://doi.org/10.1111/pala.12103>
- Mayr, G. 2020, 'An updated review of the middle Eocene avifauna from the Geiselal (Germany), with comments on the unusual taphonomy of some bird remains', *Geobios*, vol. 62, pp. 45-59. <https://doi.org/10.1016/j.geobios.2020.06.011>
- McCoy, V.E., Gabbott, S.E., Penkman, K., Collins, M.J., Presslee, S., Holt, J., Grossman, H., Wang, B., Solórzano Kraemer, M.M., Delclòs, X. & Peñalver, E. 2019, 'Ancient amino acids from fossil feathers in amber', *Scientific reports*, vol. 9, no. 1, p. 6420. <https://doi.org/10.1038/s41598-019-42938-9>
- Navalón, G., Marugán-Lobón, J., Chiappe, L.M., Luis Sanz, J. & Buscalioni, Á.D. 2015, 'Soft-tissue and dermal arrangement

- in the wing of an Early Cretaceous bird: Implications for the evolution of avian flight', *Scientific reports*, vol. 5, p. 14864. <https://doi.org/10.1038/srep14864>
- O'Connor, J.K., Zheng, X., Pan, Y., Wang, X., Wang, Y., Zhang, X. & Zhou, Z. 2020, 'New information on the plumage of Protopteryx (Aves: Enantiornithes) from a new specimen', *Cretaceous Research*, vol. 116, p. 104577. <https://doi.org/10.1016/j.cretres.2020.104577>
- O'Reilly, S., Summons, R., Mayr, G. & Vinther, J. 2017, 'Preservation of uropygial gland lipids in a 48-million-year-old bird', *Proceedings. Biological sciences*, vol. 284, no. 1865, p. 20171050. <https://doi.org/10.1098/rspb.2017.1050>
- Pan, Y., Zheng, W., Moyer, A.E., O'Connor, J.K., Wang, M., Zheng, X., Wang, X., Schroeter, E.R., Zhou, Z. & Schweitzer, M.H. 2016, 'Molecular evidence of keratin and melanosomes in feathers of the Early Cretaceous bird *Eoconfuciusornis*', *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, vol. 113, no. 49, pp. E7900–E7907. <https://doi.org/10.1073/pnas.1617168113>
- Pan, Y., Zheng, W., Sawyer, R.H., Pennington, M.W., Zheng, X., Wang, X., Wang, M., Hu, L., O'Connor, J., Zhao, T., Li, Z., Schroeter, E.R., Wu, F., Xu, X., Zhou, Z. & Schweitzer, M.H. 2019, 'The molecular evolution of feathers with direct evidence from fossils', *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, vol. 116, no. 8, pp. 3018–3023. <https://doi.org/10.1073/pnas.1815703116>
- Pei, R., Li, Q., Meng, Q., Norell, M.A. & Gao, K.-Q. 2017, 'New Specimens of *Anchiornis huxleyi* (Theropoda: Paraves) from the Late Jurassic of Northeastern China', *Bulletin of the American Museum of Natural History*, vol. 411, pp. 1-67. <https://doi.org/10.1206/0003-0090-411.1.1>
- Pei, R., Pittman, M., Goloboff, P.A., Dececchi, T.A., Habib, M.B., Kaye, T.G., Larsson, H., Norell, M.A., Brusatte, S.L. & Xu, X. 2020, 'Potential for Powered Flight Neared by Most Close Avialan Relatives, but Few Crossed Its Thresholds', *Current biology*, vol. 30, pp. 1-14. <https://doi.org/10.1016/j.cub.2020.06.105>
- Peteya, J.A., Clarke, J.A., Li, Q., Gao, K.-Q. & Shawkey, M.D. 2016, 'The plumage and colouration of an enantiornithine bird from the early cretaceous of china', *Palaeontology*, vol. 60, no. 1, pp. 55–71. <https://doi.org/10.1111/pala.12270>
- Quick, D.E. & Ruben, J.A. 2009, 'Cardio-pulmonary anatomy in theropod dinosaurs: Implications from extant archosaurs', *Journal of morphology*, vol. 270, no. 10, pp. 1232–1246. <https://doi.org/10.1002/jmor.10752>
- Rauhut, O.W., Tischlinger, H. & Foth, C. 2019, 'A non-archaeopterygid avialan theropod from the Late Jurassic of southern Germany', *eLife*, vol. 8, p. e43789. <https://doi.org/10.7554/eLife.43789>
- 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*, vol. 109, p. 104370. <https://doi.org/10.1016/j.cretres.2019.104370>
- 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 of the United States of America*, vol. 116, no. 36, pp. 17880–17889. <https://doi.org/10.1073/pnas.1820285116>
- Ruben J. 2010, 'Paleobiology and the origins of avian flight', *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, vol. 107, no. 7, pp. 2733–2734. <https://doi.org/10.1073/pnas.0915099107>
- Ruben, J. 2017, 'Avian Evolution: The Fossil Record of Birds and Its Paleobiological Significance', *The Auk: Ornithological Advances*, vol. 134, no. 4, pp. 925-926. <https://doi.org/10.1642/AUK-17-117.1>
- Schweitzer, M.H., Watt, J.A., Avci, R., Forster, C.A., Krause, D.W., Knapp, L., Rogers, R. R., Beech, I. & Marshall, M. 1999, 'Keratin immunoreactivity in the Late Cretaceous bird *Rahonavisostromi*', *Journal of Vertebrate Paleontology*, vol. 19, no. 4, pp. 712–722. <https://doi.org/10.1080/02724634.1999.10011183>
- Schweitzer, M.H. 2003, 'Reviews and Previews: The Future of Molecular Biology', *Palaeontologia Electronica*, vol. 5, no. 2, editorial 2, pp. 1-11.
- Schweitzer, M.H. 2004, 'Molecular paleontology: some current advances and problems', *Annales de Paléontologie*, vol. 90, no. 2, pp. 81–102. <https://doi.org/10.1016/j.annpal.2004.02.001>
- Schweitzer, M.H. 2011, 'Soft Tissue Preservation in Terrestrial Mesozoic Vertebrates', *Annual Review of Earth and Planetary Sciences*, vol. 39, pp. 187-216. <https://doi.org/10.1146/annurev-earth-040610-133502>
- Slack, K.E., Jones, C.M., Ando, T., Harrison, G.L., Fordyce, R.E., Arnason, U. & Penny, D. 2006, 'Early penguin fossils, plus mitochondrial genomes, calibrate avian evolution', *Molecular biology and evolution*, vol. 23, no. 6, pp. 1144–1155. <https://doi.org/10.1093/molbev/msj124>
- 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*, vol. 16, no. 11-12, pp. 881-895. <https://doi.org/10.1080/14789450.2019.1700114>
- Turner, A.H., Makovicky, P.J. & Norell, M.A. 2012, 'A review of dromaeosaurid systematics and paravian phylogeny', *Bulletin of the American Museum of Natural History*, vol. 371, pp. 1–206. <https://doi.org/10.1206/748.1>
- Vinther, J., Briggs, D.E., Clarke, J., Mayr, G. & Prum, R.O. 2010, 'Structural coloration in a fossil feather', *Biology letters*, vol. 6, no. 1, pp. 128–131. <https://doi.org/10.1098/rsbl.2009.0524>
- Walker, C. 1981, 'New subclass of birds from the Cretaceous of South America', *Nature*, vol. 292, pp. 51–53. <https://doi.org/10.1038/292051a0>
- Wogelius, R.A., Manning, P.L., Barden, H.E., Edwards, N.P., Webb, S.M., Sellers, W.I., Taylor, K.G., Larson, P.L., Dodson, P., You, H., Da-qing, L. & Bergmann, U. 2011, 'Trace metals as biomarkers for eumelanin pigment in the fossil record', *Science*, vol. 333, no. 6049, pp. 1622–1626. <https://doi.org/10.1126/science.1205748>
- Xing, L., McKellar, R.C., Wang, M., Bai, M., O'Connor, J.K., Benton, M.J., Zhang, J., Wang, Y., Tseng, K., Lockley, M.G., Li, G., Zhang, W. & Xu, X. 2016, 'Mummified precocial

- bird wings in mid-Cretaceous Burmese amber', *Nature communications*, vol. 7, p. 12089. <https://doi.org/10.1038/ncomms12089>
- Xing, L., O'Connor, J.K., McKellar, R.C., Chiappe, L.M., Tseng, K., Li, G. & Bai, M. 2017, 'A mid-Cretaceous enantiornithine (Aves) hatchling preserved in Burmese amber with unusual plumage', *Gondwana Research*, vol. 49, pp. 264-277. <https://doi.org/10.1016/j.jgr.2017.06.001>
- Xing, L., O'Connor, J.K., McKellar, R.C., Chiappe, L.M., Bai, M., Tseng, K., Yang, H., Fang, J. & Li, G. 2018a, 'A flattened enantiornithine in mid-Cretaceous Burmese amber: morphology and preservation', *Science Bulletin*, vol. 63, no. 4, pp. 235-243. <https://doi.org/10.1016/j.scib.2018.01.019>
- Xing, L., Cockx, P., McKellar, R.C. & O'Connor, J. 2018b, 'Ornamental feathers in Cretaceous Burmese amber: resolving the enigma of rachis-dominated feather structure', *Journal of Palaeogeography*, vol. 7, p. 13. <https://doi.org/10.1186/s42501-018-0014-2>
- Xing, L., McKellar, R.C., O'Connor, J.K., Niu, K. & Mai, H. 2019, 'A mid-Cretaceous enantiornithine foot and tail feather preserved in Burmese amber', *Scientific reports*, vol. 9, no. 1, p. 15513. <https://doi.org/10.1038/s41598-019-51929-9>
- Xing, L., McKellar, R.C. & O'Connor, J.K. 2020a, 'An unusually large bird wing in mid-Cretaceous Burmese amber', *Cretaceous Research*, vol. 110, p. 104412. <https://doi.org/10.1016/j.cretres.2020.104412>
- Xing, L., O'Connor, J.K., Niu, K., Cockx, P., Mai, H. & McKellar, R.C. 2020b, 'A New Enantiornithine (Aves) Preserved in Mid-Cretaceous Burmese Amber Contributes to Growing Diversity of Cretaceous Plumage Patterns', *Frontiers in Earth Science*, vol. 8, p. 264. <https://doi.org/10.3389/feart.2020.00264>
- Xing, L., Cockx, P., O'Connor, J.K. & McKellar, R.C. 2020c, 'A newly discovered enantiornithine foot preserved in mid-Cretaceous Burmese amber', *Palaeoentomology*, vol. 3, no. 2, pp.212-219. <https://doi.org/10.11646/palaeoentomology.3.2.11>
- Zheng, X., O'Connor, J.K., Wang, X., Pan, Y., Wang, Y., Wang, M. & Zhou, Z. 2017, 'Preservação excepcional de tecido mole em um novo espécime de *Eoconfuciusornis* e suas implicações biológicas', *National Science Review*, vol. 4, no. 3, pp. 441–452. <https://doi.org/10.1093/nsr/nwx004>

Recebido em: 31/08/2020

Aprovado em: 18/03/2021

Como citar:

Alves, E.F. & Machado, M.F. 2021, 'Preservação Excepcional de Biomateriais Não Mineralizados em Fósseis do Clado Avialae', *Anuário do Instituto de Geociências*, vol. 44: 37908. https://doi.org/10.11137/1982-3908_2021_44_37908