

## Tree Reconciliation analysis による福井県の恐竜を含む 白亜紀前期の恐竜の生物地理的解析

久保 泰

福井県立恐竜博物館  
福井県勝山市村岡町寺尾 51-11

### 要 旨

福井県の恐竜 3 種を含む白亜紀前期の恐竜の種分岐図を、既存の 3 つの種分岐図と Lloyd et al. (2008) による恐竜のスーパーツリーを組み合わせて作成し、Tree Reconciliation analysis を用いて解析した。解析は白亜紀前期の恐竜を日本、(中国+モンゴル)、(タイ+ラオス)、アフリカ、ヨーロッパ、北米、南米、オーストラリアの 8 つの地域にわけて行った。解析の結果、福井県の恐竜相は (中国+モンゴル)、北米の恐竜相と共に地域分岐図で単統群を形成した。解析で得られた地域分岐図は、(タイ+ラオス) が Gondwana の大陸であるオーストラリア、南米、アフリカと姉妹群をなすという点では、白亜紀前期の古地理との整合性がなかったが、ローラシアの大陸が派生的なクレードをなし、アフリカが他の Gondwana の大陸とローラシアの大陸の間に来る点は古地理と齟齬がなかった。しかし、今回得られた地域分岐図では Tree Reconciliation analysis の地域分岐図の良さの指標である分断による種分化の回数が有意に多くはなかった。現在用いられている生物地理の手法は、異なる時代の種の古生物地理を同時に解析することができない。今後の恐竜の生物地理の発展のためには、この問題を解決し、時代の異なる多数の種を同時に解析できる手法が必要である。

キーワード：恐竜、生物地理、Tree Reconciliation analysis、地域分岐図、福井県、白亜紀前期

**KUBO Tai (2014) A biogeographical analysis of the Early Cretaceous dinosaurs including dinosaurs from Fukui, Japan using Tree Reconciliation analysis. Mem. Fukui Pref. Dinosaur Mus. 13 : 1-7.**

Taxon cladogram of Early Cretaceous dinosaurs that include all three species of dinosaurs found from Fukui prefecture, Japan, was manually constructed by combining three taxon cladograms and a dinosaur supertree of Lloyd et al. (2008). This cladogram was biogeographically analyzed using Tree Reconciliation analysis. Dinosaur taxa were assigned to eight biogeographical areas : Japan, (China+Mongolia), (Thailand+Laos), Africa, Europe, North America, South America and Australia. The result showed the dinosaur fauna of Fukui is closely related to those of (China+Mongolia) and North America. However, in the resultant area cladogram (Thailand+Laos) was closely related to Australia, South America, and Africa, which is incongruent with the accepted paleogeography of the Early Cretaceous. Areas that belong to Laurasia except (Thailand+Laos) formed a clade and Africa is the sister group of this clade. Other areas of Gondwana were placed in the basal position of the area cladogram. These topologies matches with the accepted paleogeography of the Early Cretaceous. However, the resultant area cladogram failed the randomization test of a software Treemap, because the number of vicariance event was not statistically high. For the future work of dinosaur biogeography, an algorithm that can compare taxa of different ages without limitation in the number of analyzed taxa is warranted.

## はじめに

定量的な古生物地理の研究は恐竜化石では、それほど行われていない。その大きな原因として、恐竜などの大型脊椎動物では、多くの場合同種の化石が一つの地層からしか見つからず、無脊椎動物化石の研究で用いられる種の有無や豊富さの指標により複数の地域（生物地理区）を比較する手法（Hammer and Harper, 2006）を適用しにくいことが挙げられる。これまでの恐竜を用いた主な定量的な生物地理の研究には（Upchurch et al., 2002 ; Ezcurra, 2010 ; Ezcurra and Agnolín, 2012）がある。これらはどれもCladistic Biogeographyと呼ばれる種分岐図を用いた解析手法による研究である。Cladistic Biogeographyの基本的な考え方は、種分岐図の各種の生息地域を考え、種分岐図の中で繰り返し出てくる生息地域の分岐のパターンを見出して、種分岐図から地域分岐図を作るというものである。Cladistic Biogeographyは10以上もの手法が提唱されているが（Morrone, 2009）、過去の恐竜のCladistic Biogeographyの研究ではTree Reconciliation analysis (TRA)と呼ばれる手法のみが使われている。

TRAはPage (1994) によって提唱された手法で、種分岐図に各種の地域の情報を入れ、それらの地域全てを末端節(OTU)として持つ様々な地域分岐図(Area cladogram)を作成しheuristic searchで、種分岐図に対してもっとも当てはまりが良い地域分岐図を探す手法である。地域分岐図が、種分岐図と完全に一致することはほぼ無いので、地域分岐図の適当なノードで枝の数を倍にする同所的種分化(Sympatry)や、種分岐図に対応する種がないところでは絶滅(Extinction)を仮定して地域分岐図の枝をなくすなどの操作により地域分岐図をつぎはぎして種分岐図の各種に対応する枝がある分岐図を作る (Fig. 1)。一方で、TRAではある種が地域分岐図の途中にある地域を飛び越して地域を変える分散による分布(Dispersal)は一切仮定しない (Page and Charleston, 1998)。地域分岐図に同所的種分化と絶滅の操作をしてつくられた種分岐図に対応する分岐図の、種分岐図への当てはまりの良さの基準としては、種分岐図と比べて増えてしまったノードの数が少ないものほど優れていると考える。ただ、後述するようにノードの数ではなく絶滅や同所的種分化の操作の回数が少なくすむ地域分岐図が良いと考える方法もある。さらにこれらの基準で選ばれた地域分岐図を検定する方法としては、その地域分岐図を使った場合に地域の分断によって起きる種分化(Vicariance)の回数をしらべ、それがランダムに地域分岐図を作った場合に比べて有意に多いかを調べる。回数が有意に多ければ、その地域分岐図は信頼できると判断する。

他のCladistic Biogeographyの手法でなくTRAが恐竜の生物地理の研究で使われている理由は、おそらく手法の優劣ではなく、TRAを行えるソフトウェアCOMPONENTS2.0およびその結果を検証するソフトTREETMAPが公開されており (<http://taxonomy.zoology.gla.ac.uk/software/index.html>), 研究の遂行が他の手法に比べれば簡便であるためだと思われる。

これまでTRAを用いて行われた恐竜の解析では日本の恐竜は *Fukuiraptor* しか含まれていない (Ezcurra and Agnolín, 2012)。しかし、福井県から産出した三種の恐竜、

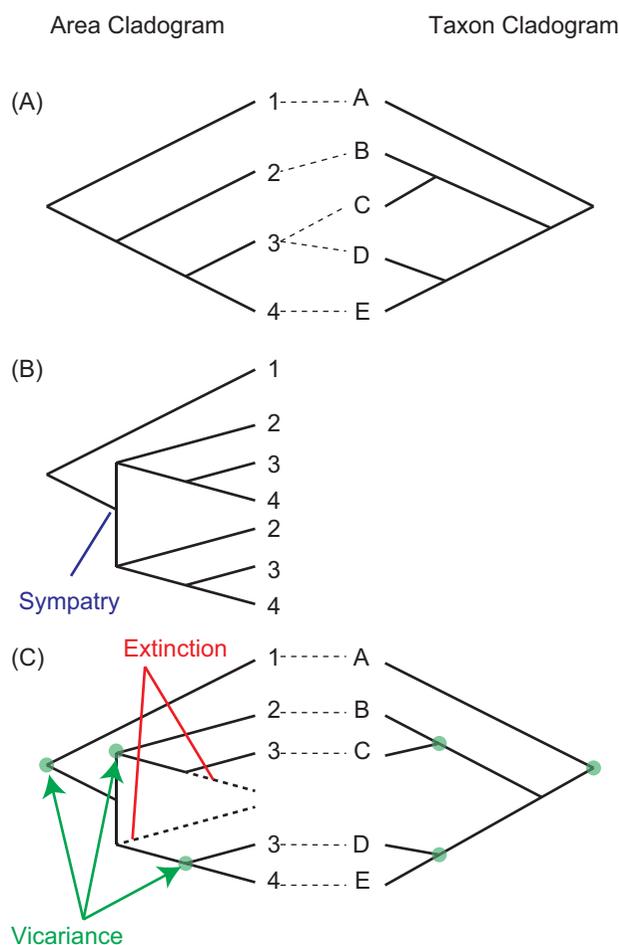


FIGURE 1. An example showing the algorithm to match area and taxon cladograms in TRA. Incongruence between area and taxon cladograms (A) are fixed by modifying an area cladogram by duplicating branches that are derived than the specific node (B) and deleting branches (C). Duplication of a node is interpreted as sympatric speciation and deletion of branch as extinction in TRA. When the same divergence pattern is observed among both area and taxon cladograms, it is considered as vicariance (allopatric speciation) in TRA.

*Fukuiraptor*, *Fukuissaurus*, *Fukuititan*は近年の分岐分析による種分岐図に含まれているため (Sues and Averianov, 2009 ; Carrano et al., 2012 ; Mannion et al., 2013), これらの種分岐図を利用することでCladistic Biogeographyの手法を適用することができる。そこで本研究では、福井県の恐竜3種を含む種分岐図と恐竜のスーパーツリーを組み合わせ、大きな種分岐図(インフォーマルスーパーツリー)を作り、TRAの手法により最適な地域分岐図を探索することで、白亜紀前期のアジアの三つの地域、日本、(中国+モンゴル)、(タイ+ラオス)、およびアジア以外の大陸の恐竜相の生物地理学的な類縁関係を調べた。



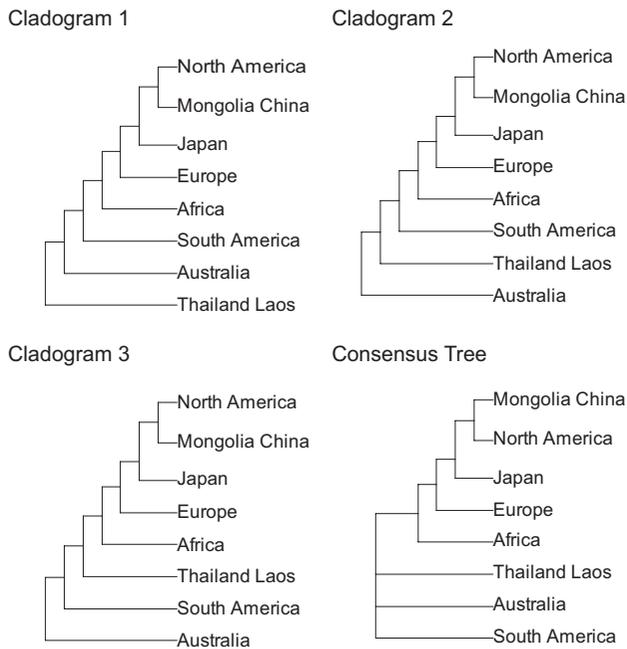


FIGURE 3. Three resultant area cladograms obtained by analyzing the taxon cladogram shown in Fig. 2 by TRA using minimizing "leaves added" option and the consensus tree of these three area cladograms. Numbers of leaves added are 206 for all three area cladograms and numbers of vicariance are 21 for the area cladogram 1 and 20 for area cladograms 2 and 3.

を何回も（一般的には10000回）繰り返して、ランダムに作成された地域分岐図の分断による種分化の回数のヒストグラムを作る。COMPONENTS2.0の解析で得られた地域分岐図を当てはめた時に起きる分断による種分化の回数が多い方の上位5%に含まれていれば、COMPONENTS2.0の解析で得られた地域分岐図が信頼できると判断する。TRAで恐竜の生物地理の解析を行った研究では、この検定が行われており (e.g., Upchurch et al., 2002; Ezcurra, 2010; Ezcurra and Agnolín, 2012), 本研究でも踏襲した。

COMPONENTS2.0およびTREEMAPはウィンドウズXP以前の32ビットのウィンドウズでないと使えない。本研究の遂行にはウィンドウズXPとウィンドウズ7のXPモードを併用した。

### 結果

Leaves added を最小にするオプションでは、元の種分岐図よりもノードが206多い分岐図を作ることができる地域分岐図が3つ得られた (Fig. 3)。得られた地域分岐図で

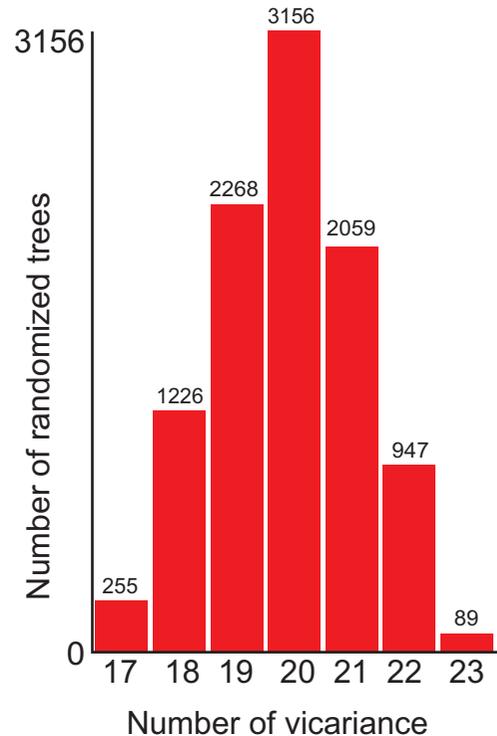


FIGURE 4. A histogram showing result of 10000 randomization tests using TREEMAP software. Number of vicariance events were counted for 10000 randomly generated area cladograms when these were fitted to the taxon cladogram. The histogram indicates numbers of vicariance event in area cladograms obtained in the present analysis that are 21 and 20, are not significantly high.

の分断による種分化の回数はTree1では21回で、Tree2およびTree3では20回であった。絶滅の回数はTree1, 2, 3の順に176, 171, 172回で同所的種分化は全てTree1で65回、Tree2とTree3では66回であった。

TREEMAPでアフリカ、オーストラリア、北米、南米、ヨーロッパ、(タイ+ラオス)、(中国+モンゴル)、日本の8つのOTUを持つ地域分岐図を10000回ランダムに作成し、種分岐図に当てはめると、分断による種分化が起きる回数が最も多い地域分岐図では分断による種分化は23回起きることがわかった (Fig. 4)。本研究で得られた地域分岐図は21回、または20回の分断による種分化が起きているので回数では多い方の上位5%に含まれず (21回は上位31.0%, 20回は上位62.5%), 分断が多い方が良い地域分岐図であるとの基準に照らせば (e.g., Upchurch et al., 2002; Ezcurra, 2010; Ezcurra and Agnolín, 2012), 確からしい地域分岐図であるとはいえなかった。

3つの地域分岐図は、基盤的な位置にくるオーストラリア、(ラオス+タイ)、南米の位置が分岐図によって変わることを除けば、派生的なアフリカ、ヨーロッパ、日本、(中国+モンゴル)、北米の位置関係は全て同じである (Fig. 3)。したがって、これらの3つの地域分岐図の合意樹 (consensus

tree) はもっとも基盤的なノードが4分岐し、南米、オーストラリア、(タイ+ラオス) とその他の地域のクレードに分岐する地域分岐図となる (Fig. 3).

#### 考察およびまとめ

地域分岐図の信頼性は、TRAの手法では分断による種分化の回数が有意に多いか、言いかえればランダムに作成した地域分岐図のうち上位5%に入るかによって判断される。本研究の結果はこの要件を満たさず、信頼性は低い。しかし、実はこの判断基準に客観的な理由はない (Morrone, 2009)。そのため当時の古地理 (e.g., Blakey, 2008, 2009) と地域分岐図に齟齬がないかも、分断による種分化の回数と同様に重要な判断材料である。恐竜の古生物地理は本研究も含めて、主に大陸という非常に大きな地域間の恐竜相を比較しているため、当時の大陸配置と全く異なる地域分岐図が正しい可能性は低い。しかし、古地理と地域分岐図が異なる場合には、海で隔てられていない大陸どうしの間でも生物の交流を疎外する何らかの地理的な障壁があった、あるいは生物同士の交流が汎世界的に活発に行われているために大陸配置と地域分岐図に相関がないなどの説明をすることも可能である。例えば、前者の説明はUpchurch et al. (2002) のジュラ紀中期の恐竜の地域分岐図と古地理、後者の説明はEzcurra (2010) の三畳紀中期の脊椎動物の地域分岐図と古地理、との齟齬を説明するのに使われている。

本研究の地域分岐図の合意樹 (Fig. 3) と白亜紀前期 (105Ma) の古地理図 (Fig. 2) の大きな違いは、タイとラオスからなる地域が南米やオーストラリアと姉妹関係にある点である。古地理図上はタイやラオスとオーストラリアや南米の恐竜が交流するには、必ず北米またはアフリカを超える必要がある。タイとラオスからなる地域分岐図上の位置を除けば、今回得られた地域分岐図ではローラシア大陸に属する、北米、ヨーロッパ、アジアの地域がクレードをなし、その姉妹群にアフリカ、それ以外の Gondwana 大陸に属していた地域が最も基盤的な位置を占める (Fig. 3)。

TRAが“正しい”種分岐図を用いれば正しい地域分岐図を得ることができる手法であると仮定するならば、得られた地域分岐図が、実際の古地理と齟齬があった原因としては、1、分析に含まれていた種数が少ない、または“正しい”種分岐図ではなかった、2、白亜紀前期の恐竜は汎世界種が多く動物相の交流が活発で各地域の配置が反映されなかった、3、同じ時代の恐竜のみを扱うようにしても、恐竜全体の系統図を解析しているため、異なる時代の動物を含めると問題がある Cladistic biogeography の手法では間違った結果を招く可能性がある、の3点が主なものとして考えられる。

1の種数が少ないという点に関しては本研究では種分岐図の種数が87である。この種数が多い少ないかは一概には言えないが、種分岐図は種数が多いほど情報量が多いはずである。情報量が多く“正しい”種分岐図であれば、得られる地域分岐図の各分岐は種分岐図内で何回も繰り返される分岐パターンから支持され、種分岐図の多少の変更では結果が変わりにくはずである。そこで、本研究の種分岐図の“頑健性”を試す意味で種分岐図から *Malawisaurus* を除いて分析を行った。分析の結果得られた地域分岐図はもとの地域分岐図と大きく異なり、タイとラオスからなる

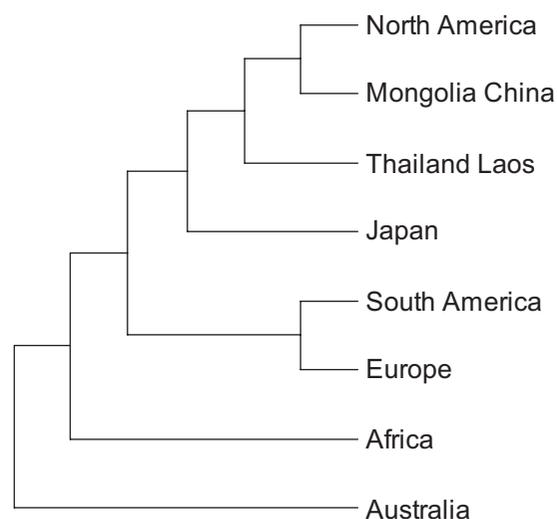


FIGURE 5. The resultant area cladogram of TRA when *Malawisaurus* was omitted from taxon cladogram of Fig. 2. In this cladogram the area consist of Thailand and Laos has sister relationship with the clade consist of China, Mongolia and North America and Europe form a clade with South America. The drastic changes in the topology indicates result of the present analysis is largely affected by the selection of taxa in taxon cladogram.

る地域は、北米と中国+モンゴルがなすクレードの姉妹群となった (Fig. 5)。またヨーロッパは南米とクレードをなした。*Malawisaurus* は本研究で用いた種分岐図の派生的な竜脚形類 12 種のうち唯一アジア以外から発見されている種であるため (Fig. 2)、これを除去することの影響が大きいのだと思われる。とは言え、1種を除くだけで、これだけ地域分岐図に変化があったのは、今回の研究で得られた結果の頑健性が低く、解析に用いた種分岐図が“正しい”あるいは十分な数の種を含んでいなかった可能性を示唆している。現状ではTRAの解析に用いた種分岐図が“正しい”種分岐図か判別する手法はない。得られた地域分岐図の各分岐がどの程度確からしいのかを確かめるためには、従来から用いられている得られた地域分岐図の分断による種分化の回数という基準だけでなく、分岐分析のブートストラップ法と同様に種分岐図で使用される種を、解析に使用した種分岐図からランダムに選んで、重複して選ばれた種の数だけ種数を減らした種分岐図で最適な地域分岐図を作った場合に、もともと得られていた地域分岐図の中にある各分岐がどの程度の確率で復元されるのかがわかるような検定の手法があるとよい。

2、異なる時代の生物を Cladistic biogeography の解析に使用する問題点はこれまでも指摘されており (Grande, 1985; Hunn and Upchurch, 2001)、その問題点に対応するために同じ時代の種だけを用いる手法が使われている。本研究でも、この手法 (Time-Slicing) を用いて白亜紀前期の恐竜だけによる種分岐図を用いたが、白亜紀前期はおよそ 4500 万年にもわたるため、例えば白亜紀前期でも同じ期

の異なる地域の種同士の方が、同じ地域の異なる期の種同士よりも近縁であるなどの問題が生じた可能性がある。このような原因によって地域分岐図が古地理と違うのであれば、これは先述したように白亜紀前期の生物同士の交流が汎世界的に活発に行われていたというようにとらえることができる (Ezcurra and Agnolín, 2012)。

3. これまでTRAでTime-Slicingを行っている研究では言及されていないがTime-Slicingを行っても同じ時代の恐竜全体を一つの種系統図で表す限り、種系統図の根の部分は三疊紀後期より古いという問題点がある。Cladistic biogeographyの手法では種分岐図に同じパターンの地域の分岐が繰り返して現れると仮定して、それらのパターンを見出すことで地域分岐図を復元するが、例えば本研究の場合、白亜紀前期の始めの時点で鳥盤類、竜脚形類、獣脚類の分布が全く異なっていたとすれば、それぞれの分類群の種系統図から共通の地域分岐図を探索することには問題がある。例えば、獣脚類と竜脚形類の中のあるグループが、それぞれ白亜紀前期にある地域から汎世界的に分布を広げたとして、分布を広げたグループが白亜紀前期の最初に居た地域が違えば、同じ地理的イベントへの応答が異なり、その分布変遷の歴史も異なってしまうためである。この問題の解決のためには、種分岐図の根が解析した時代とそれほど離れないように、種分岐図を分類群ごとに幾つかにわけ、それぞれについて解析を行い、同じ地域分岐図のパターンが得られるか確認することが望ましい。

以上の3点のうち、どれが本研究で得られた地域分岐図と古地理の齟齬の説明として可能性が高いだろうか。これまでのTRAによる白亜紀前期の恐竜の2つの分析では、白亜紀前期の古地理と大きく異なる地域分岐図は得られておらず、それぞれに違いはあるが共通する点としてゴンドワナに含まれる地域はクレードを作るという結果が得られている (Upchurch et al., 2002; Ezcurra and Agnolín, 2012)。白亜紀前期に恐竜の交流が速い速度で汎世界的に起きていたため、または白亜紀前期の始まるの時点での各クレードの分布の違いが、本研究で得られた地域分岐図と古地理図との齟齬をもたらしたならば、他の研究でも同じ原因から同様に地域分岐図と古地理図は一致しないはずである。白亜紀前期から中ごろにかけての獣脚類は汎世界的種 (cosmopolitan) であったとの定性的な生物地理の研究もあるが (Barrett et al., 2011)、本研究で得られた地域分岐図が古地理図と合致しないとはいえ、他のTRAを用いた研究結果と矛盾するにもかかわらず白亜紀前期の恐竜の多くが汎世界種であったと考えるのは難しい。これらの事を考え合わせると、本研究の結果が古地理と異なり、また先行研究とも異なった主な理由は、種分岐図に含まれた恐竜の構成が先行研究と異なり、用いた種分岐図が十分な情報を提供できるだけの種数を含むものでなかった、あるいは“正しい”種分岐図でなかった可能性がある。従って、残念ながら、本研究で得られた結果だけから、福井県の恐竜相の分布変遷の歴史を判断するのは難しいと考えざるを得ない。

TRAで得られる地域分岐図は当然ながら種分岐図の樹形および含まれている種に大きく左右される。最適な地域分岐図を得るためには、現在までの研究での分岐分析に含まれている恐竜の種をなるべく多く含んだスーパーツリーを作成し、分析する必要がある。とはいえ、

COMPONENTS2.0では種分岐図に含められる種が100種までであるため、このような研究にはCOMPONENTS2.0では限界があり、TRAと同じアルゴリズムで種の系統樹を求めるiGTP (Chaudhary et al., 2010)などのソフトウェアで生物地理の解析を行う (川北, 私信)、あるいは恐竜の分類群ごとに別々に種分岐図をつくり解析を行う必要がある。

また、TRAに限らないが、現状では古生物地理の解析には時間軸を入れることができない。そのため、化石種を用いた研究であっても、同じ時代の地域しか比べられず、古生物の強みを生かすことができていない。たとえば異なる時代の同じ地域同士が、同じ時代の異なる地域よりも近い関係にあれば、その時期の間その地域で固有の動物相が維持されていたことがわかる。あるいは逆に同じ時代の異なる地域どうしが、異なる時代の同じ地域よりも近い関係にあれば、その時代にそれらの地域間で生物の交流が活発であったことがわかる。しかし、既存の生物地理の手法では化石記録をもちいても、同時代の動物相しか比較できないため、このようなことを客観的に示すことができない。絶滅生物の中でも特に分岐分析による分岐図が数多く得られている脊椎動物では、同時代に生息していなくても、分岐図上での距離として種と種の“近縁さ”を測ることができる。このような分岐図の特性を生かして、異なる時代の動物相を比較できる古生物地理の手法が開発されれば、古脊椎動物の分野でもより多くの古生物地理の研究が行われると期待される。

#### 謝 辞

東京大学総合研究博物館の久保麦野氏には多数の文献を提供していただいた。福井県立恐竜博物館の佐野晋一氏には中生代の古地理について御教示いただいた。査読者の對比地孝亘氏 (東京大学) と川北 篤氏 (京都大学) には有益なご指摘をいただいた。本研究を始めたきっかけは2014年3月に福井県立大学および福井県立恐竜博物館で行われたInternational Symposium on Asian Dinosaurs in Fukuiにおいて福井県の恐竜の古生物地理の発表をしようと思ったことである。シンポジウムを主催した福井県立恐竜博物館のスタッフの方々に心より感謝する。本研究の一部に平成25年度JSPS科研費 (奨励研究) 課題番号25916005を使用した。

#### 引用文献

- Barrett, P. M., R. B. J. Benson, T. H. Rich and P. Vickers-Rich. 2011. First spinosaurid dinosaur from Australia and the cosmopolitanism of Cretaceous dinosaur faunas. *Biology Letters* 7 : 933–936.
- Blakey, R. C. 2008. Gondwana paleogeography from assembly to breakup—A 500 m.y. odyssey. *Geological Society of America Special Papers* 441 : 1–28.
- Blakey, R. C. 2009. Mollweide plate tectonic maps. Downloaded from <http://cpgeosystems.com/> on 19 February 2014.
- Carrano, M. T., R. B. J. Benson and S. D. Sampson. 2012. The phylogeny of Tetanurae (Dinosauria : Theropoda).

- Journal of Systematic Palaeontology 10 : 211–300.
- Chaudhary, R., M. S. Bansal, A. Wehe, D. Fernández-Baca and O. Eulenstein. 2010. iGTP : A software package for large-scale gene tree parsimony analysis. BMC Bioinformatics 11 : 574.
- Ezcurra, M. D. 2010. Biogeography of Triassic tetrapods : evidence for provincialism and driven sympatric cladogenesis in the early evolution of modern tetrapod lineages. Proceedings of the Royal Society B : Biological Sciences 277 : 2547–2552.
- Ezcurra, M. D., and F. L. Agnolín. 2012. A new global palaeobiogeographical model for the late Mesozoic and early Tertiary. Systematic biology 61 : 553–566.
- Grande, L. 1985. The use of paleontology in systematics and biogeography, and a time control refinement for historical biogeography. Paleobiology 11 : 234–243.
- Hammer, Ø., and D. Harper. 2006. Paleontological Data Analysis. Blackwell Publishing, Oxford, United Kingdom, 351 pp.
- Hunn, C. A., and P. Upchurch. 2001. The importance of time/space in diagnosing the causality of phylogenetic events : towards a “chronobiogeographical” paradigm? Systematic biology 50 : 391–407.
- Lloyd, G.T., K.E. Davis, D. Pisani, J. E. Tarver, M. Ruta, M. Sakamoto, D. W. E. Hone, R. Jennings and M. J. Benton. 2008. Dinosaurs and the Cretaceous Terrestrial Revolution. Proceedings of the Royal Society, Series B : Biological Sciences 275 : 2483–2490.
- Mannion, P. D., P. Upchurch, R. N. Barnes and O. Mateus. 2013. Osteology of the Late Jurassic Portuguese sauropod dinosaur *Lusotitan atalaiensis* (Macronaria) and the evolutionary history of basal titanosauriforms. Zoological Journal of the Linnean Society 168 : 98–206.
- Morrone, J. 2009. Evolutionary biogeography : An integrative approach with case studies. Columbia University Press, New York, 301 pp.
- Nelson, G., and N. I. Platnick. 1981. Systematics and Biogeography : Cladistics and vicariance. Columbia University Press, New York, 348 pp.
- Page, R. D. M. 1994. Maps Between Trees and Cladistic Analysis of Historical Associations among Genes, Organisms, and Areas. Systematic Biology 43 : 58–77.
- Page, R. D. M., and M. A. Charleston. 1998. Trees within trees : Phylogeny and historical associations. Trends in Ecology and Evolution 13 : 356–359.
- Sues, H.-D., and A. Averianov. 2009. A new basal hadrosauroid dinosaur from the Late Cretaceous of Uzbekistan and the early radiation of duck-billed dinosaurs. Proceedings of the Royal Society B : Biological Sciences 276 : 2549–2555.
- Upchurch, P., C. A. Hunn and D. B. Norman. 2002. An analysis of dinosaurian biogeography : evidence for the existence of vicariance and dispersal patterns caused by geological events. Proceedings of the Royal Society, Series B : Biological Sciences 269 : 613–621.