

**Ceratopsida dinosauriers
migrationsmönster under krittiden
baserat på paleobiogeografi och
fylogeni**

Lydia Rönning

Examensarbete i geologi vid Lunds universitet,
kandidatarbete, Nr. 510
(15 hp)



Geologiska institutionen
Lunds universitet
2017

Ceratopsida dinosauriers migrations- mönster under krittiden baserat på paleobiogeografi och fylogeni

Kandidatarbete
Lydia Rönning

Geologiska institutionen
Lunds universitet
2017

Innehållsförteckning

| | |
|--|-------|
| Innehållsförteckning | 4 |
| Sammanfattning | 5 |
| Abstract | 6 |
| 1 Inledning och bakgrund | 7 |
| 1.1 Ceratopsia..... | 7-8 |
| 1.2 Krita..... | 8-9 |
| 1.3 Forskningshistoria..... | 9-10 |
| 2 Resultat | 10 |
| 2.1 Ceratopsider av extra intresse..... | 10 |
| 2.1.1 Basala Neoceratopsidae..... | 10 |
| 2.1.1.1 Banbrytande fynd..... | 10-12 |
| 2.1.1.2 Paleobiogeografi och fylogeni..... | 12-13 |
| 2.1.2 Basala Ceratopsidae..... | 13 |
| 2.1.2.1 Omdebatterat ursprung..... | 13-14 |
| 2.1.2.2 Paleobiogeografi och fylogeni..... | 14 |
| 2.2 Paleogeografisk rekonstruering..... | 14 |
| 2.2.1 Äldre krita..... | 14-15 |
| 2.2.2 Yngre krita..... | 15 |
| 2.3 Migration icke-ceratopsia..... | 15-16 |
| 3 Diskussion | 16 |
| 3.1 Migration under äldre krita..... | 16-17 |
| 3.2 Migration under yngre krita..... | 17-18 |
| 4 Slutsatser | 18 |
| 5 Tackord | 18-19 |
| 6 Referenser | 19 |

Ceratopsida dinosauriers migrationsmönster under krittiden baserat på paleobiogeografi och fylogeni

LYDIA RÖNNING

Rönning, L, 2017: Ceratopsida dinosauriers migrationsmönster under krittiden baserat på paleobiogeografi och fylogeni. *Examensarbeten i geologi vid Lunds universitet*, Nr. 510, 19 sid. 15 hp.

Sammanfattning: Infraordningen Ceratopsia, eller horndinosaurier, inom överordningen Dinosauria, uppvisar ett specifikt spridningsmönster. Således har den klassiska migrationsbilden, presenterad av Sereno (1999) av ett enkelriktat migrationsevent från Asien till Nordamerika via Beringssund länge varit en allmängiltig teori på grund av sin enkelhet. Under samma tid lade Chinnery (1998) fram hypotesen om en spridningsväg från Asien till Nordamerika via prehistoriska Europa. Denna hypotes förkastades dock på grund av sin djärva natur. För att bedöma sannolikheten hos de olika hypoteserna analyseras i denna studie publikationer som behandlar horndinosauriernas paleobiogeografi och fylogeni. Dock är problemen vid kartläggning av migrationsmönstret många: Framst har många fynd som motsäger den klassiska hypotesen förbisetts. Vidare är det fossila arkivet bristfälligt vid flera kritiska perioder och platser för migrationen. Därutöver har oenighet bland forskare, både kring släktskapen inom Ceratopsia och vid rekonstruktioner av paleogeografin under krita, lett till motsägelsefulla resultat. Det som kan konstateras om horndinosauriernas migration är att den var mer komplex än vad den klassiska migrationsbilden ger sken av. Spridningen skedde troligen mer globalt, via fler färdvägar, i fler riktningar och under fler etapper än vad som tidigare varit känt.

Nyckelord: Ceratopsia, horndinosaurier, krita, migration, Beringia, fylogeni, paleobiogeografi, paleogeografi, Valaishavet, Tethyshavet, Western Interior Seaway

Handledare: Johan Lindgren

Ämnesinriktning: Paleontologi

The migratory patterns of ceratopsid dinosaurs during the Cretaceous based on paleobiogeography and phylogeny

LYDIA RÖNNING

Rönning, L., 2017: The migratory patterns of ceratopsid dinosaurs during the Cretaceous based on paleobiogeography and phylogeny. *Dissertations in Geology at Lund University*, No. 510, 19 pp. 15 hp

Abstract: The infraorder Ceratopsia, or horned dinosaurs, within the clade Dinosauria, shows a specific, restrained migratory pattern. Therefore, the classical view presented by Sereno (1999), of a monodirectional migratory event from Asia to North America via the Bering's Strait has been commonly accepted in its simplicity. Another hypothesis presented during the same time by Chinnery (1998) suggests a migration route from Asia to North America through prehistoric Europe; however, this scenario has largely been rejected due to its bold nature. In order to evaluate the different hypothesis, this study analyses publications dealing with the phylogeny and paleobiogeography of horned dinosaurs. Yet, problems in mapping the migratory patterns are many: Firstly, several findings that contradict the classical picture have been overlooked. Further, there is a fossil underrepresentation during critical periods and from critical places. Lastly, there are disagreements among scientists, both concerning the relationships within Ceratopsia and in reconstructing the paleogeography of the Cretaceous Period. What can be said at the moment is that the migrations of horned dinosaurs were more complex than the classical idea proposes. The migrations probably were more global, had more routes, more directions, and happened at more stages than have hitherto been assumed.

Keywords: Ceratopsia, Horned dinosaurs, Cretaceous, Migration, Beringia, Phylogeny, Paleobiogeography, Paleogeography, Valais Ocean, Tethys Ocean, Western Interior Seaway

Supervisor: Johan Lindgren

Subject: Paleontology

1 Inledning & Bakgrund

Denna rapport sammanfattar en litteraturstudie som gjorts rörande infraordningen Ceratopsia inom överordningen Dinosauria. Gruppens fossila arkiv och dess geografiska spridningsmönster har intresserat paleontologer världen över, vilket gjort att ett flertal motsägelsefulla hypoteser rörande deras evolution och migrationsmönster presenterats under det senaste århundradet (Chinnery-Allgeier and Kirkland, 2010). Rapportens syfte är att jämföra trovärdigheten hos befintliga hypoteser med fokus på följande frågeställningar:

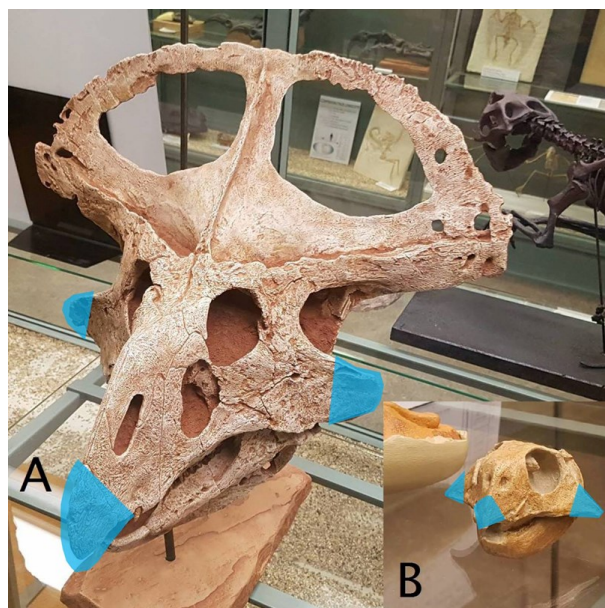
- Vilka paleogeografiska och biogeografiska belegg finns för de olika migrationshypoteserna?
- Vad kan fylogenetiska samband säga om migrationsmönstren?
- Såg migrationsmönstren likadana ut för alla evolutionära linjer inom Ceratopsia?

1.1 Ceratopsia

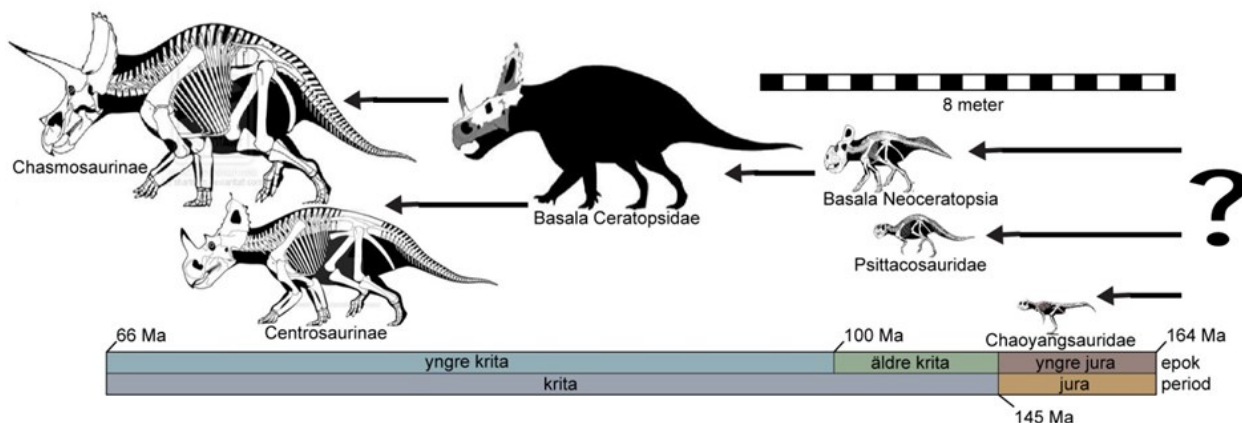
Inom Dinosauria kan Ceratopsias taxonomi beskrivas enligt följande hierarki: infraordningen Ceratopsia, eller horn dinosaurier, ingår i underordningen Marginocephalia tillsammans med gruppens närmaste släkting Pachycephalosauridae, eller tjockskalliga dinosaurier. Underordningen placeras i sin tur i ordningen Ornithischia (fågelhöftade dinosaurier) som är en av två etablerade ordningar inom överordningen Dinosauria (Fastovsky and Weishample, 2009). Infraordningen Ceratopsia särskiljs från andra dinosauriegrupper genom två unika morfologiska egenskaper: dels en välutvecklad nedåtböjd näbb och dels spetsiga utskott från kindbenen (Fastovsky and Weishample, 2009) (Fig. 1). Utöver de specifika dragen har de olika släktena inom Ceratopsia en divers morfologi. I denna rapport har infraordningen valts att delas upp i fyra huvudsakliga morfologiska grupper: Chaoyangosauridae, Psittacosauridae, basala Neoceratopsia och Ceratopsidae (Fig. 2), enligt det system som använts av Han et al. (2015). Då infraordningens ursprung är okänt kan det enbart fastställas att tre parallella evolutionära grenar: Chaoyangosauridae, Psittacosauridae och basala Neoceratopsia, existerade under horn dinosauriernas tidiga historia (Han et al., 2015) (Fig. 3). Att de tre grenarna är var parallella istället för på varandra följande evolutionärt kan fastställas då släktskapen mellan linjerna inte tillåter detta (Han et al., 2015). Eftersom det varken hittats några fossil av psittacosaurider eller basala neoceratopsier från yngre jura till äldre krita (ca 160-125 Ma) har detta antagits bero på "spöklinjer" (luckor i det fossila arkivet)(Han et al., 2015) (Fig. 3). Av de ovannämnda grupperna tillhör de äldsta daterade ceratopsierna familjen Chaoyangosauridae (Eberth, 2010). Psittacosauridae kännetecknas av bipedala djur medan basala neoceratopsier var quadropedala. Medlemmarna av basala Neoceratopsia genomgick morfologiska förändringar från de äldsta släktena, vilka definierade av

en relativt kort plattform på skallens baksida (som agerade fäste för käkmuskulaturen), till de yngre släktena där denna plattform utvecklades till en bred sköld (Farke et al., 2014). Denna nacksköld växte ytterligare hos den fjärde gruppen, Ceratopsidae, som utvecklades direkt från de basala neoceratopsierna. Ceratopsidae kännetecknas av en välutvecklad nacksköld och ornamentering av sköldkamsutskott och längre ansiktshorn (Dodson, 2013) (Fig. 2). Taxonomiskt klassificeras Ceratopsidae som en familj inom Ceratopsia och denna delas in i två underfamiljer: Centrosaurinae och Chasmosaurinae (Fig. 2). Överlag skiljde sig de två ceratopsida leden från basala neoceratopsier genom sin storlek. Av de två underfamiljerna hade Chasmosaurinae en större kroppshydda och även längre nacksköld och horn (Dodson, 2013) (Fig. 2).

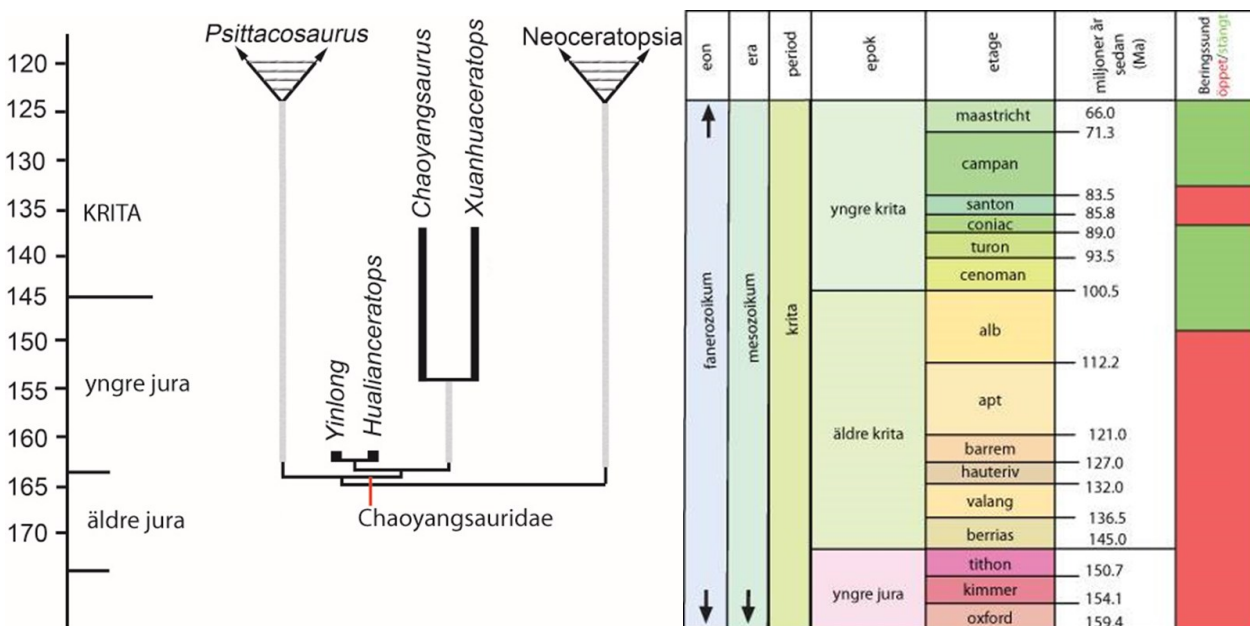
Ceratopsia existerade för mellan 160 och 66 miljoner år sedan varibland de äldsta kända fynden av släktet Yinlong har daterats till yngre jura (160-145 Ma). Resterande fynd har hittats spridda över hela krittiden (145-66 Ma) fram till dess att infraordningen försvinner i och med det stora massutdöendet i slutet av mesozoikum (Eberth, 2010) (Fig. 4). Under sin existens residerade Ceratopsia i två huvudsakliga utbredningsområden: i centrala till östra Asien där 35 % av arterna hittats, och i västra Nordamerika där 62 % av arterna hittats (Dodson, 2013). Utöver den bimodala utbredningen har sporadiska fynd gjorts i östra USA (Chinnery-Allgeier and Kirkland, 2010), Sverige (Lindgren et al., 2007), Ungern (Osi et al., 2010), Uzbekistan (Osi et al., 2010), Mexiko (Dodson, 2013) och Australien (Lindgren et al., 2007). Med undantag av fossilen från Australien och Mexiko har fynden gjorts inom 40 till 60° nordlig bredd, vilket ger infraordningen ett begränsat latitudinellt spridningsmönster.



Figur 1. Horn dinosauriernas unika morfologiska egenskaper markerade med blått hos (A) komplexare former (Protoceratops) och (B) basala former (Psittacosaurus), från Evolutionsmuseet i Uppsala. Foto: Lydia Rönning



Figur 2. Horndinosauriernas evolution under krittiden, från det okända ursprunget (höger) till mer komplexa grupper mot slutet av krita (vänster). Djuren avbildas skalenligt. Figur gjord i Illustrator. Figur: Lydia Rönning



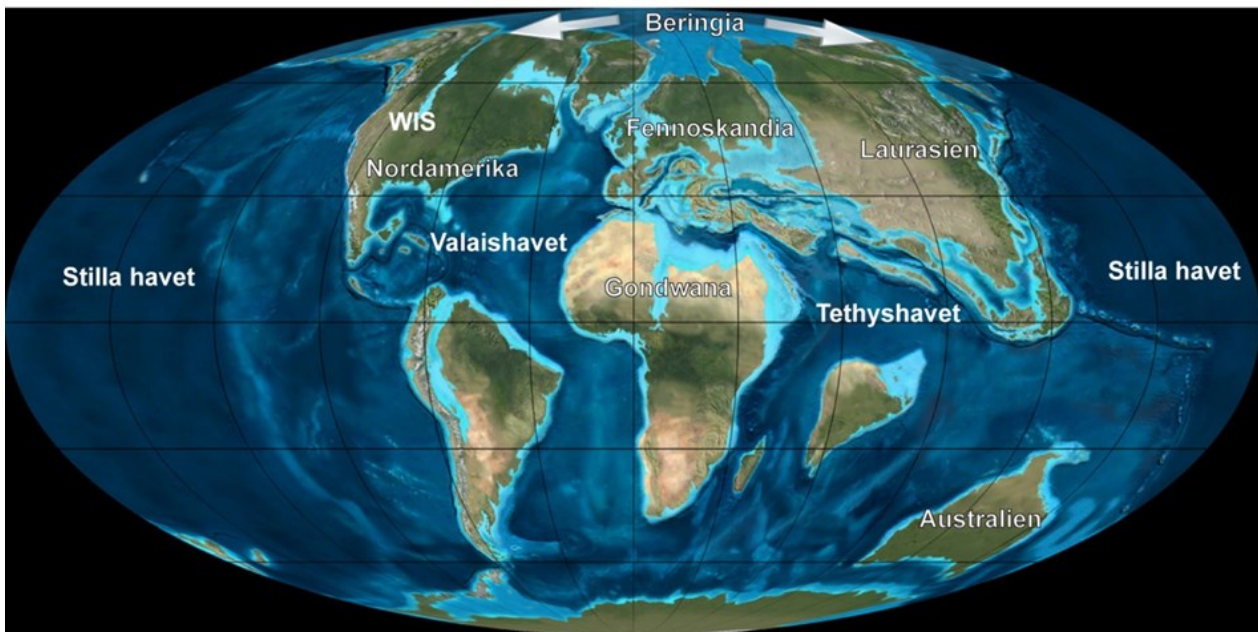
Figur 3. Horndinosauriernas tre initiala evolutionära linjer med eventuella spöklinjier markerade i grått (modifierad efter Han et al. 2015)

Figur 4. Stratigrafisk kolumn över yngre jura och krita med Beringssunds tidliga utbredning markerad (röd färg symboliserar öppet sund och avsaknad av landbaserat biologiskt utbyte mellan kontinenterna, medan grön färg symboliserar stängt sund och därmed en möjlighet för interkontinentalt utbyte). Figur: Lydia Rönning

ter. Detta till skillnad från många andra dinosauriegrupper vars spridningsmönster varit betydligt mera globala (Dodson, 2013). Chaoyangsauridae och Psittacosauridae är begränsade till Asien och tillsammans omfattar grupperna fem släkten och 13 arter på vilka åldrarna varierar mellan 164-100 miljoner år (Eberth, 2010). Basala Neoceratopsia har hittats i alla ovan nämnda regioner förutom Mexico (Dodson, 2013). Utvecklingslinjen utgörs av 21 släkten och 24 arter med åldrar på mellan 125 och 66 miljoner år (Eberth, 2010). Av de äldsta grenarna, dvs. Chaoyangsauridae, Psittacosauridae och basala Neoceratopsia, återfinns 74 % av arterna i Asien (Dodson, 2013). Ceratopsidae, med undantag av släktet Sinoceratops, är begränsade till Nordamerika. Familjen utgörs av 26 släkten innefattande 31 arter, varav 14 tillhör Centrosaurinae och 17 Chasmosaurinae. Åldrarna inom underfamiljerna varierar mellan 86 och 66 miljoner år (Dodson, 2013).

1.2 Krita

Under krita hade kontinentalplattorna sedan länge brutit upp från jättekontinenten Pangea och börjat röra sig mot dagens kontinental konstellationer (Csontos and Voros, 2004). Största delen av jordskorpan upptogs av Stillahavet och mellan Gondwana och Laurasen bredde Tethyshavet ut sig (Fig. 5). I nordvästra Tethys befann sig ett antal mikrokontinenter (dagens Europa) som i norr övergick till fastlandet Fennoskandia (Norden). Genom bildandet av Turgaisundet kom den Fennoskandiska skölden att isoleras under yngre krita (Wang et al., 2013) (Fig. 5). Under denna period utgjordes Atlanten av Valaishavet i söder och en smal rift i norr (Fig. 5) som inte separerade den Europeiska och Nordamerikanska kontinenten förrän under santon (Fig. 4) (Wang et al., 2013). Fram mot mellersta krita



Figur 5. Rekonstruktion av av kontinenterna och havens disposition under slutet av krita (modifierad från Mollewide Plate Tectonic Maps. K-T (65Ma)). <http://jan.ucc.nau.edu/rcb7/mollglobe.html> (Hämtad 2017-05-10).

skars den nordamerikanska kontinenten av i nord-sydlig riktning av Western Interior Seaway (WIS) (Chinnery-Allgeier and Kirkland, 2010) (Fig. 5). Under krita rådde ett typiskt växthusklimat med milda temperaturer, små latitudinella temperaturskillnader och även små skillnader mellan sommar- och vintertemperaturer (Wang et al., 2013). Största delen av Europa ingick i ett mikrokontinentkomplex i nordvästra Tethys där ett varmt tempererat, storskaligt skärgårdslandskap breddade ut sig (Csontos and Voros, 2004). Den asiatiska lågtopografiska kontinenten undergick subduktion i öster och dominerades av ökenlandskap i söder medan det i norr rådde mer tropiskt klimat (Wang et al., 2013). Eftersom den Nordamerikanska plattan rörde sig västerut, mot en kollisionszon, utvecklades där en högre, mer voluminös topografi och kontinenten utmärktes av ett fuktigt och varmt tempererat kustklimat (Wang et al., 2013).

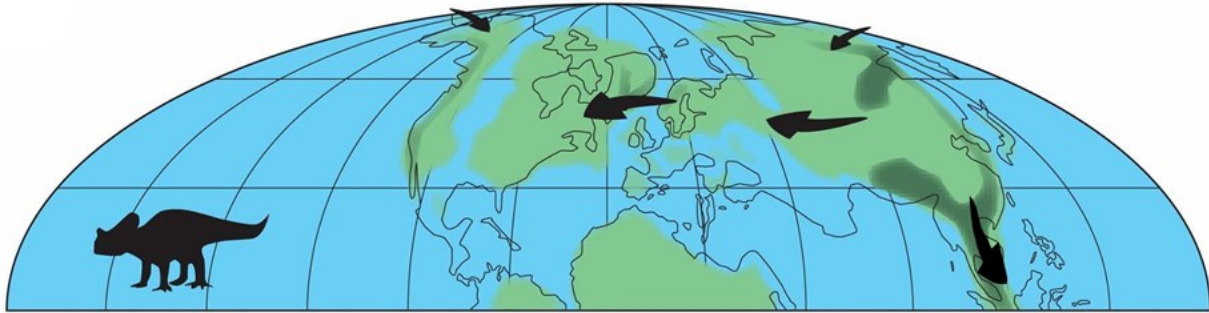
Den mest intressanta aspekten av kritas klimat för den här rapporten rör existensen av landbryggor mellan kontinenterna och havsregressioner som tillät biologiskt utbyte över dessa. En landbrygga som varit av stort intresse är den som existerade över Beringssund, Beringia (Fig. 5). Genom att studera växlingar mellan termofil och arktisk paleobotanik samt syreisotoper hos kalkbärande fossila blötdjur i Ryssland och Alaska presenterades sundets historia av Zakharov et al. (2011). Resultaten visar att sundet troligen var öppet under äldre alb (~107 Ma) (Fig. 4) då paleobiologin visar på penetration av arktiskt polarvatten. Under yngre alb-turon (~100-90 Ma) tyder avsaknaden av polarvatten på att WIS var blockerat och att en landbrygga existerade (Fig. 4). Sundet öppnades igen under en period mellan coniac-santon (~87-78 Ma) för att sedan bilda en landbrygga igen som varade till slutet av maastricht (~66-65 Ma), figur 4. Mot slutet av krita växte landbryggan till en fullgod kontinent, vilket

styrks av dinosauriefossil (Zakharov et al., 2011). Att det rådde relativt sett häftiga klimatfluktuationer kring Beringia-området under krita fastställdes i en studie av Wang et al. (2013). Wang et al. (2013) kunde visa att säsongsmässiga syrefattiga bottenförhållanden som i sin tur var en följd av temporära saltvatteninträngningar i och med sänkning och höjning av havsytan. Resultaten från studien 2013 visar på att fluktuationerna i havsytanivå var som mest frekventa under turonsanton (Wang et al., 2013).

1.3 Forskningshistoria

Enligt data framtagna av Dodson (2013) kan en successiv ökning av antal beskrivna horndinosauriesläkten genom åren observeras, med en kraftig peak för framför allt familjen Ceratopsidae år 2010. Det stora intresset för infraordningen efter millenniumskiftet har lett till att hälften av alla kända arter inom Ceratopsia beskrivits efter 2003 och hälften av alla kända släkten efter 2007 (Dodson, 2013). Utöver det rika fossilarkivet har följande faktorer ökat förutsättningen för kartläggning av infraordningens migrationsmönster: dels möjliggjorde omfattande utgrävningar i Alberta och Utah år 2010 och 2012 kartläggningen av det stratigrafiska ramverket som lade grunden till dagens fylogenetiska kunskaper (Dodson, 2013), dels har de förfinade metoderna för datoriserad fylogenetisk analys och paleogeografiska rekonstruktioner gett mer pålitliga resultat än vad tidigare metoder gjort.

Den klassiska bilden av horndinosauriernas migrationsmönster lades fram av Sereno år 1999 (Chinnery-Allgeier and Kirkland, 2010). I och med den tydligt bimodala fyndutbredningen som är begränsad till västra Nordamerika och centrala/östra Asien blev den allmänt vedertagna migrationsteorin att ett eller flera spridningsevent skett från Asien till Nordamerika via Beringssund, (Chinnery-Allgeier and Kirkland, 2010)



Figur 6. Möjliga migrationsvägar för Ceratopsia via Beringia och Europa på norra halvklotet och en möjlig spridningsväg till Australien (modifierad efter Lindgren et al. 2007).

(Fig. 6). Något som senare skapat problem är det faktum att fossilösa landmassor helt exkluderades ur migrationsbilden. Innan 2010-talet ledde bristfälliga kronologiska kunskaper rörande paleobiostatigrafiska samband inom infraordningen till att även eventuella spöklinjer uteslöts från kartläggningen (Chinnery-Allgeier and Kirkland, 2010). På grund av sin enkelhet hölls den klassiska migrationsbilden fast vid in på 2000-talet trots att flera fossila fynd som motsade utbredningsmönstret hittades (Chinnery-Allgeier and Kirkland, 2010). I boken "New perspectives on horned dinosaurs", redigerad av Ryan, Chinnery-Allgeier och Eberth (2010), tas för första gången de tidigare underskattade fossilen på allvar. I detta verk argumenteras det för hur fynd som blivit avfärdade som för osäkra de senaste 10-15 åren komplicerar horndinosaurernas migrationsbild. Dessutom läggs för första gången konkreta bevis fram för en potentiell spridningsväg över ett prehistoriskt Europa (först presenterat av Chinnery 1998) (Chinnery-Allgeier and Kirkland, 2010) (Fig. 6). Fylogenetiska brister har länge skapat problem vid studier av migrationsvägar då olika författares syn på släktskapen inom Ceratopsia skapar motstridigheter bland de resultat som uppnås. Detta har lett till att ämnet i många studier bara nämns i förbifarten eller inte alls för att undvika osäkerhet (Chinnery-Allgeier and Kirkland, 2010).

2 Resultat

I denna litteraturstudie har tre huvudsakliga områden av horndinosauriernas migrationsmönster valts att analyseras: (2.1) paleobiogeografi och fylogeni hos ceratopsider av speciellt intresse; (2.2) paleogeografiska rekonstruktioner av landbryggor mellan kontinenterna under krita; och (2.3) kort jämförelse med övriga djurgrupper med liknande migrationsmönster under krittiden.

2.1 Ceratopsider av speciellt intresse

Av de fyra evolutionära grenarna inom Ceratopsia är det bara basala Neoceratopsia och de mest primitiva släktena inom Ceratopsidae som är spridda över mer än en kontinent. Genom att jämföra paleobiogeografin och fylogenin hos vissa nyckelsläkten kan ny inform-

ation om gruppernas migrationsmönster erhållas. Hypoteserna har under de senaste årtiondena varit motvilliga till förändring i och med en genomsyrande vilja att hålla fast vid den klassiska migrationsbilden kontra ett fåtal fynd som tydligt motsäger denna bild. I övrigt baseras oenigheten gällande klassificering huvudsakligen på oklarheter i definition mellan olika familjer till följd av luckor i det fossila arkivet.

2.1.1 Basala Neoceratopsia

Basala Neoceratopsia är den gren av infraordningen som har störst global utbredning (Eberth, 2010). Utöver den huvudsakliga bimodala utbredningen i centrala till östra Asien och västra Nordamerika har sporadiska fynd gjorts vid Nordamerikas östkust, i Europa och möjligen Australien. Här tas de fynd upp som under de senaste 23 åren medfört stora förändringar av den klassiska bilden av Ceratopsias migrationsmönster (Chinnery-Allgeier and Kirkland, 2010). Dock är beläggen för de nya hypoteserna gällande basala neoceratopsiers spridningsvägar långt ifrån säkra. Detta på grund av att gruppens fossila arkiv är i stort inkomplett på samtliga kontinenter förutom Asien.

2.1.1.1 Banbrytande fynd

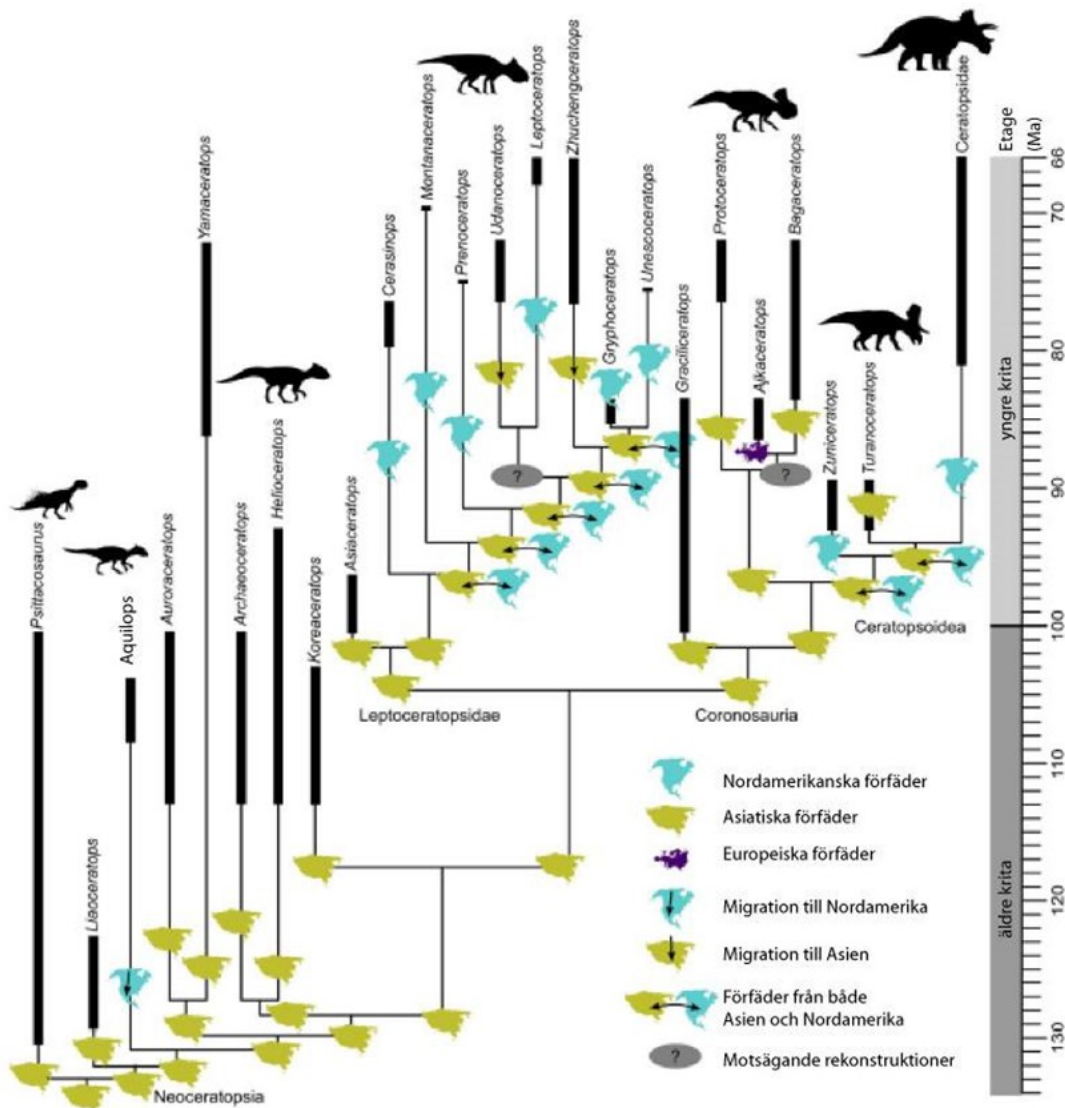
Den klassiska bilden av ett enkelt bimodalt spridningsmönster med monodirektal migration hos Ceratopsia har gjort att de fynd som gjorts utanför det huvudsakliga spridningsmönstret underskattats (Chinnery-Allgeier and Kirkland, 2010). I och med detta avfärdades det första möjliga horndinosauriefyndet utanför Nordamerika och Asien som alltför osäkert. Fossiliet hittades 1994 i Victoria, Australien och utgjordes av ett armbågsben med ceratopsielikt utseende med typiska kraftiga muskelfästen (Chinnery-Allgeier and Kirkland, 2010). Benet daterades till apt och klassificeras som Neoceratopsia, möjligen Leptoceratopsidae tillhörande släktet Serendipaceratops (baserat på benet i fråga) (Chinnery-Allgeier and Kirkland, 2010). Trots osäkerheter i klassificering i och med frambenets fragmentariska natur och avståndsmässiga isolering ger det australiska fyndet en fingervisning om möjliga migrat-

ioner även till södra hemisfären (Lindgren et al., 2007) (Fig. 6).

In på 2000-talet föredrog forskare att hålla fast vid bilden av ett enskilt migrationsevent från Asien till Nordamerika via Beringia under yngre krita i och med ansamlingen av horndinosauriefynd i västra Nordamerika med åldrar avgränsade till denna epok (Fig. 4). Vad som ofta valts att förbise är att det mellan 1998-2005 hittats ställvisa fynd av tänder tillhörande basala neoceratopsier från sen äldre krita i Utah, Idaho och Maryland (Chinnery-Allgeier and Kirkland, 2010). Eftersom fynden motsade hypotesen att infraordningen var begränsad till västra Nordamerika såväl som hypotesen att Ceratopsia enbart existerade på denna kontinent under yngre krita har fossilen i stort sett ignorats fram tills 2010. Av speciellt intresse är fynden från Maryland då de ger direkta bevis för en tidig spridning av neoceratopsier, möjligen primitiva leptoceratopsider, till Nordamerikas östkust. Detta komplicerar inte bara hypotesen om en spridningsväg över Beringia utan väckte (för första gången) genuint in-

teresse för alternativa migrationsvägar (Chinnery-Allgeier and Kirkland, 2010).

Den klassiska, simpla migrationsbilden tvingades slutligen helt överges då det första någorlunda säkra horndinosauriefyndet utanför Asien och Nordamerika hittades. Fynden gjordes 2007 i Kristianstadsbassängen, Sverige, och utgjordes av tänder och två kotkroppar från basala neoceratopsier daterade till senaste tidig campan (Lindgren et al., 2007). Trots sin fragmentariska natur kunde fynden, genom mikroskopisk studie av ytstrukturer, klassificeras som leptoceratopsida och gav ny information om gruppens specialiserade tuggapparatur, paleobiogeografi och fylogenetiska placering inom Ceratopsia (Lindgren et al., 2007). Först och främst komplicerar de svenska fynden den klassiska migrationsbilden då en helt ny spridningsväg till Europa måste kartläggas. Att de europeiska leptoceratopsiderna dessutom uppvisar komplexa släktskap med både asiatiska och nordamerikanska former tyder på multipla, bidirektala spridningsevent, där släktdragen kunnat blandas. Vidare visar fynden



Figur 7. Kladogram över släktskapen inom främst basala Neoceratopsia (modifierad från Farke et al. 2014)

genom sin unika morfologi på existensen av en endemisk ceratopsiefauna i Europa. Hypotesen stöds dels av att den Fennoskandiska skölden troligen isolerades under yngre krita när Turgaisundet nådde Thetyshavet, dels av att de dentala fynden, (trots datering till campan) delar primitiva drag med äldre asiatiska former (Lindgren et al., 2007). Slutligen tyder den mosaik av marin strata från Kristianstadsbassängen på att de svenska leptoceratopsiderna uppehöll sig i ett kustnära arkipelagslandskap. Detta motsäger den allmänt vedertagna hypotesen att basala neoceratopsier uteslutande föredrog arida till semiarida habitat (Lindgren et al., 2007).

Hypotesen att horndinosaurierna existerade även i Europa styrks ytterligare i och med fynd från Izharkut, Ungern (Osi et al., 2010). Fynden bestod av kraniedelar från olika ontogenetiska stadier av arten *Ajkaceratops kozma* som daterades till santon (Osi et al., 2010). Att *Ajkaceratops* uppvisar stora likheter med asiatiska släkten som *Bagaceratops* och *Magnirostris* ger belägg för biologiskt utbyte mellan Europa och Asien och stödjer en spridningsväg från Asien till Europa. Skillnaden i ålder mellan de ungerska och de svenska arterna tyder på att spridningen från Asien till Europa skedde vid åtminstone två separata tillfällen (Osi et al., 2010). Vidare spridning mellan de europeiska mikrokontinenterna efter isoleringen av den Fennoskandiska skölden kan ha skett genom så kallat ”ö-hoppning” i och med att öbågar bildades i samband med subduktionen av Tethyshavet i öster (Csontos and Voros, 2004). Fynden av *Ajkaceratops* motsäger två tidigare hypoteser gällande infraordningen: dels motbevisas den tidigare bilden av europeisk dinosauriefauna som endemisk, delvis influerad av gondwansk fauna då *Ajkaceratops* även uppvisar en del asiatiska drag (Osi et al., 2010). Dessutom verkar släktet fylogenetiskt sett vara direkt efterföljare till det nordamerikanska släktet *Zuniceratops*, vilket visar på ett komplext utbyte mellan de tre landmassorna (Osi et al., 2010). De ungerska fynden har även gett upphov till en ny hypotes, nämligen att endemiska dvärgtaxa utvecklades i Europa. Detta till följd av *Ajkaceratops* ringa storlek i jämförelse med de närbesläktade asiatiska formerna. Dock är det inte fastställt huruvida storlekskillnaden beror på att de europeiska fynden enbart tillhör tidiga ontogenetiska stadier (Osi et al., 2010).

2014 förkastades slutligen den klassiska bilden av ett spridningsevent från Asien till Nordamerika via Beringia under yngre krita i och med fynden av den första säkra basala neoceratopsien från äldre krita i Nordamerika. Fossillet hittades i Cloverlyformationen, Montana, och utgjordes av en skalle tillhörande arten *Aquilops americanus* som daterats till alb (Farke et al., 2014). Fyndet av *Aquilops* ger avgörande bevis för att den initiala migrationen från Asien till Nordamerika skedde innan eller under alb istället för under yngre krita som forskarna tidigare antagit. Att *Aquilops* dessutom vid fylogenetisk klassificering placerades långt från övriga nordamerikanska släkten stödjer hypotesen

om ett komplext utbyte mellan Asien och Nordamerika som troligen skedde bidirektalt och i flera etapper (Farke et al., 2014).

2.1.1.2 Paleobiogeografi och fylogeni

Tack vare den serie välbevarade exemplar av basala neoceratopsier från Asien är det allmänt vedertaget att grenen hade sitt ursprung på kontinenten under äldre krita samt att gruppen diversifierades snabbt under denna tid. De äldsta släktena inom Neoceratopsia, exempelvis *Liaoceratops*, definieras av en kortare nackplattform som senare utvecklades till en längre nacksköld som definierar de yngre släktena, exempelvis *Protoceratops* (Farke et al., 2014) (Fig. 7).

Leptoceratopsider är den enda gruppen inom Neoceratopsia som existerat på alla kontinenter som fynd av infraordningen hittats på och har därmed varit av extra intresse vid paleobiogeografiska studier. Genom att undersöka det äldsta fyndet av leptoceratopsider från Asien respektive Nordamerika kan information rörande migrationsmönstret erhållas. Den mest basala leptoceratopsiden är *Asiaceratops* från tidig cenoman (96.2-100.5 Ma) känd främst från Uzbekistan. Den äldsta kända leptoceratopsiden från Nordamerika är *Gryphoceratops* från sen santon (83.6-84 Ma) (Farke et al., 2014). Leptoceratopsidaes föregångare migrerade troligen tidigare. Genom att korrelera leptoceratopsidae med den äldsta kända ceratopsien från nordamerika, *Aquilops*, från sen äldre krita (~113-105) och övriga mer osäkra tandfynd från Utah, tidig cenoman (~98 Ma), Idaho (~110-101 Ma) och Maryland, alb (~113-110 Ma) (Chinnery-Allgeier and Kirkland, 2010) tyder fynden på en initial migration från Asien till Nordamerika för Ceratopsia innan alb (~104 Ma) eller möjligen så tidigt som apt (~125 Ma) (Farke et al., 2014). Således tyder korrelationen antingen på ett konstant biologiskt utbyte mellan Asien och Nordamerika från apt-alb till och med santon, eller på två separata migrationstillfällen: ett för Leptoceratopsidae och ett för övriga basala Neoceratopsidae. Släktskapen inom Leptoceratopsidae kan även säga något om riktningen, eller eventuellt riktningarna, på migrationen mellan Asien och Nordamerika, figur 7. I och med att två asiatiska släkten, *Udanoceratops* och *Zhuchengceratops*, visade sig vara fylogenetiskt sett djupt rotade inom gruppen tyder detta på minst en eller två spridningsevent tillbaka till Asien från Nordamerika. Att de ovan nämnda släktena daterades till campan respektive yngre krita visar på att spridningen tillbaka till Asien skedde någon gång under denna tid (Farke et al., 2014).

Även om Leptoceratopsidaes globala utbredning är av stort intresse råder det fortfarande stor osäkerhet kring släktskapen inom gruppen och till andra grenar inom Ceratopsia. Osäkerheten grundar sig i de rådande bristerna i det fossila arkivet av vertebrater från tidig yngre krita i Nordamerika (Chinnery-Allgeier and Kirkland, 2010). I och med det äldsta nordamerikanska

släktet *Gryphoceratops* fylogenetiskt djupt rotade placering inom *Leptoceratopsidae* är det mer sannolikt att gruppen spred sig till kontinenten tidigare än santon (Chinnery-Allgeier and Kirkland, 2010). Luckor i det fossila arkivet inom *Leptoceratopsidae* har lett till att paleobiogeografiska rekonstrueringar ofta visat att gruppens ursprung är spritt både till Asien och Nordamerika. Osäkerheten bland fylogenetisk klassificering inom *Leptoceratopsidae* kan även tyda på att de asiatiska släktena var en egen evolutionär linje av gruppen (Chinnery-Allgeier and Kirkland, 2010).

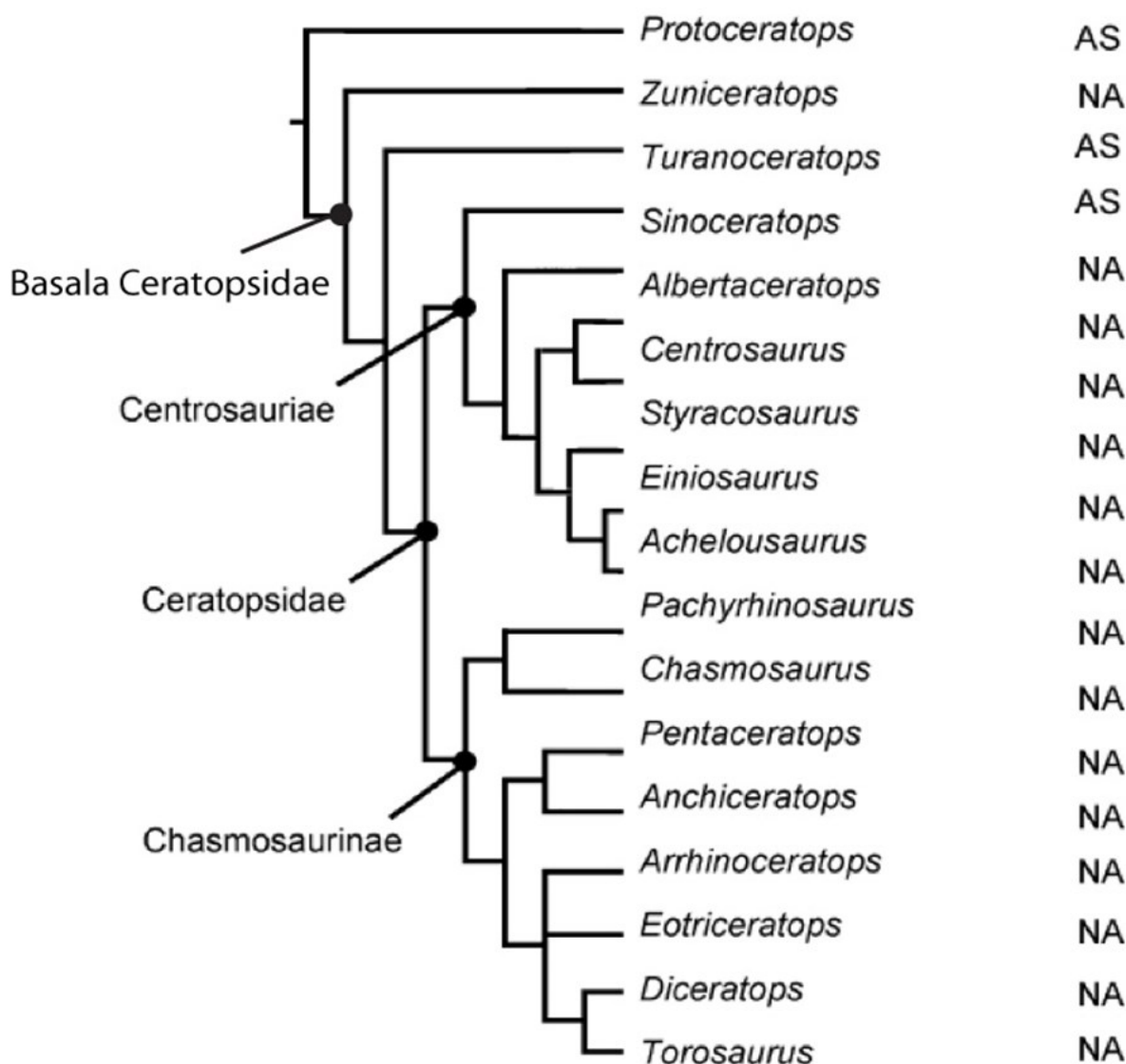
2.1.2 Basala Ceratopsidae

Basala Ceratopsidae är den grupp inom Ceratopsia som representerar den evolutionära övergången från relativt artfattiga grupper med former av rigna storlek

med semiglobal spridning till en mängd snabba artövergångar av mer komplexa former begränsade till Nordamerika. Gruppens ursprung har flitigt debatterats då definitionen av vad som utgör gränsen mellan en ceratopsid och en icke-ceratopsid är oklar (Xu et al., 2010). Frågan har många gånger fallit på ren subjektivitet vilket har lett till inkonsekvens i resonemangen kring migrationshypoteserna.

Här belyses släktskapen mellan asiatiska och nordamerikanska basala ceratopsider för att undersöka det biologiska utbytet mellan landmassorna. Även om tiden för migrationen står klar då de fynd som gjorts av basala ceratopsider från båda världsdelarna i fråga härstammar från samma tidsavsnitt beror spridningsriktningen helt på vilken ursprungshypotes som förutsetts.

2.1.2.1 Omdebatterat ursprung



Figur 8. Släktskapen inom Ceratopsidae och när de avviker från basala Ceratopsidae (NA = Nordamerika, AS = Asien) (modifierad från Xu et al. 2010)

Fram till 1989 då de första fynden av vad man då klassificerade som Ceratopsidae gjordes i Asien hade man trott att familjen var begränsad till Nordamerika. Fynden 1989 gjordes i Uzbekistan och klassificerades som tidigt ceratopsida tillhörande släktet Turanoceratops och daterades till turon (Chinnery-Allgeier and Kirkland, 2010). I och med nya fynd gjorda 1998 i New Mexico tillhörande den äldsta kända nordamerikanska ceratopsiden, Zuniceratops, initierades en långlivad debatt rörande Ceratopsidae's ursprung (Chinnery-Allgeier and Kirkland, 2010). Då Zuniceratops visade sig vara nära besläktad med Turanoceratops visade fynden lika mycket på ett ursprung i Asien som i Nordamerika (Chinnery-Allgeier and Kirkland, 2010). I en studie gjord av Dodson et al. (2004) lades hypotesen fram rörande ett nordamerikanskt ursprung för Ceratopsidae då närmare analys av fynden från Zuniceratops pekade på att släktet uppvisade en del drag typiska för basala Neoceratopsia (Chinnery-Allgeier and Kirkland, 2010).

Såväl det nordamerikanska ursprunget som Turanoceratops klassificering som ceratopsid ifrågasattes i och med upptäckten av en ny asiatisk art, *Sinoceratops zhuchengensis*, av Xu et al. (2010). Den fylogenetiska undersökning som gjordes placerade *Sinoceratops* som det mest basala släktet bland de kända ceratopsiderna inom underfamiljen Centrosaurinae (Fig. 8). Även om majoriteten av de morfologiska karaktärerna var centrosaurina var exemplaret betydligt större, i storleksklass med Chasmosaurinae och uppvisade dessutom två typiska drag för basala Neoceratopsia (mer dorsal placering av hålrummen bakom ögongloben och ett dekorativt hålrum mellan nos och ögonglob) vilket gör *Sinoceratops* till en hybrid av de olika grenarna (Xu et al., 2010). Således ledde resultatet av studien 2010 till att inte bara definitionen mellan underfamiljerna Centrosaurinae och Chasmosaurinae, utan även gränsen mellan ceratopsider och icke-ceratopsider, suddades ut. Därutöver visade undersökningen att Turanoceratops klassificering som ceratopsid varit felaktig då släktet saknar flera av familjens typiska drag. Dessutom ger det stora fylogenetiskt avståndet mellan *Sinoceratops* och Turanoceratops ytterligare belägg för att Turanoceratops troligen var en parallell evolutionär linje till, snarare än en basal medlem av, Ceratopsidae (Xu et al., 2010). Slutligen visade resultaten en mer komplex paleobiogeografi hos familjen där multipla, bidirektala spridningsevent kan ha ägt rum (Xu et al., 2010).

Alla forskare håller dock inte med om hypotesen om ett asiatiskt ursprung för Ceratopsidae. Paleobiogeografiska rekonstruktioner gjorda 2014 tydde återigen på ett Nordamerikanskt ursprung eftersom *Sinoceratops* här helt uteslöts från undersökningen, figur 7. I denna studie valdes istället Zuniceratops som det äldsta kända släktet inom familjen. Migrationen kom istället att ske från Nordamerika till Asien då Turanoceratops åter räknades som en ceratopsid (Farke et al., 2014).

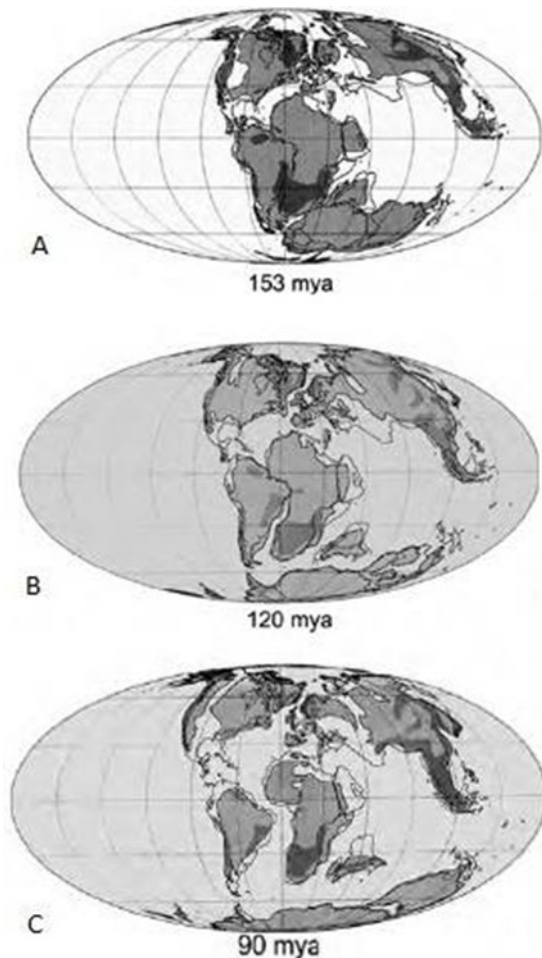
2.1.2.2 Paleobiogeografi och fylogeni

Oberoende av vilken ursprungshypotes en väljer att förhålla sig till visar de basala ceratopsidfynden från turon i både Nordamerika och Asien på en geografisk koppling mellan landmassorna under detta tidsavsnitt. Att det rådde biologiskt utbyte mellan kontinenterna stöds av att det enligt paleogeografiska rekonstruktioner rådde låga havsnivåer under just turon (Farke et al., 2014). I och med detta uppskattas spridningen av basala ceratopsider från Asien till Nordamerika inte ha skett senare än 90 Ma (Farke et al., 2014).

I nuläget finns det två möjliga hypoteser kring spridningen av och släktskapen inom basala Ceratopsidae. Den första möjliga hypotesen talar för ett ursprung i Asien då Turanoceratops räknas som en parallell evolutionär linje till Ceratopsidae, och *Sinoceratops* placeras som den äldsta kända ceratopsiden (Fig. 9). Här är dessutom *Sinoceratops* direkt besläktad med den äldsta kända amerikanska ceratopsiden, Zuniceratops, vilket gör att denna bild kräver minst en enkelriktad spridning från Asien till Nordamerika, men komplexa släktskap bland övriga släkten inom familjen tyder på flera bidirektala spridningsevent (Farke et al., 2014). Den andra möjliga hypotesen sätter ursprunget i Nordamerika då Zuniceratops räknas som den mest basala medlemmen av familjen. Till följd av att *Sinoceratops* inte räknas som ceratopsid förutsätter denna tes minst en eller två monodirektala migrationsevent från Nordamerika till Asien i och med skillnad i ålder på de (enligt denna ursprungshypotes) äldsta Asiatiska formerna: Turanoceratops från turon (90 Ma) och möjligen Udanoceratops från santon (Dodson, 2013). Antal migrationsevent från Nordamerika till Asien beror på huruvida Zuniceratops var föregångare till både de asiatiska ceratopsidsläktena (som i så fall förgrenade sig till två linjer i Asien) eller om Udanoceratops är efterföljare till en andra generations invandrade ceratopsida släkten (Chinnery-Allgeier and Kirkland, 2010).

2.2 Paleogeografisk rekonstatering

Det råder även delade åsikter vid paleogeografiska rekonstruktioner, dvs kring hur kontinenterna var sammanlänkade under krita, vilket har lett till olika resultat. Bilden av när och var eventuella landbryggor existerat har ändrats mycket över åren vilket således påverkat premisserna för hypoteserna kring Ceratopsias migrationsmönster. I detta stycke har perioden valts att delas upp i äldre (140-100 Ma) respektive yngre krita (100-66 Ma) och de regioner som är av mest intresse vid studier av infraordningens spridningsmönster är existensen av landbryggan Beringia vid dagens Beringssund, den nord-sydliga avgränsningen av Nordamerika på grund av WIS och potentiella landbryggor från Europa Asien respektive Nordamerika.



Figur 9. Kontinentala och oceanografiska förändringar från (A) äldre till (B) mellersta och (C) yngsta krita (modifierad från Chinnery et al. 2010)

2.2.1 Äldre krita

Enligt de flesta paleogeografiska rekonstrueringar som gjorts sedan 1993 bildades inte Beringia förrän i slutet av äldre krita för runt 120-125 Ma (Chinnery-Allgeier and Kirkland, 2010). Det är enbart i en rekonstruktion av Scotese et al. (2002) som Beringia antas ha funnits redan för 140 Ma för att sedan brytas upp igen vid 120 Ma, figur 9 (Chinnery-Allgeier and Kirkland, 2010). Enligt de geografiska rekonstruktionerna utförda av Russell et al. (1993) föreslås även en koppling från Europa till både Asien och Nordamerika för cirka 120 Ma. Ytterligare en rekonstruktion gjord av Smith et al. (1994) konfirmerar en koppling mellan i alla fall Europa och Asien under samma tid. Forskarna är ense om att det rädde globala havstransgressioner under äldre krita vilket var orsaken till att ett mittkontinentalt hav, WIS, öppnades i nord-sydlig riktning på den Nordamerikanska kontinenten. Landmassorna separerades gradvis allt mer i och med havsytans stigning. Västra och östra Nordamerika blev troligen fullt separerade av WIS för runt 120 Ma (Chinnery-Allgeier and Kirkland, 2010) (Fig. 9).

2.2.2 Yngre Krita

En rekonstruktion av Beringia, utförd av Blaker et al. (2005) sticker ut från övriga resultat då forskarna föreslår att landbryggan inte existerat förrän för cirka 90 Ma (Chinnery-Allgeier and Kirkland, 2010). Utöver denna studie överensstämmer övriga rekonstruktioner med varandra i att Beringia var en väletablerad landbrygga för biologiskt utbyte runt 94-85 Ma (Chinnery-Allgeier and Kirkland, 2010). I Nordamerika ökade det mittkontinentala havet i både bredd och längd för 115 Ma. WIS undergick en regression vid 110 Ma, men fortsatte att helt separera den västra och östra nordamerikanska landmassan fram till cirka 105 Ma (Chinnery-Allgeier and Kirkland, 2010) (Fig. 9). Enligt majoriteten av paleogeografiska rekonstruktioner gjorda från mellersta äldre krita (120-110 Ma) existerade landbryggor från Asien både till Europa och Nordamerika under denna tid (Chinnery-Allgeier and Kirkland, 2010). Fram mot sen krita (90-66 Ma) ströps troligen det biologiska utbytet mellan Europa och Nordamerika helt eftersom kontinenterna separerades allt mer fram till slutet av krittiden (Chinnery-Allgeier and Kirkland, 2010) (Fig. 9).

2.3 Migration icke-ceratopsia

Ceratopsias bimodala utbredning till Asien och Nordamerika är inte unik utan delas av flera andra dinosauriefamiljer. En av dessa är Tyrannosauridae som, liksom Ceratopsia, visat sig ha ett ursprung i Asien för att sedan, genom multipla spridningsevent, migrerat till Nordamerika över Beringssund (Xu et al., 2010). Mot yngsta krita (94-85 Ma) visar tre undersökningar, varav den senaste gjordes 2004, att all interkontinental spridning av dinosaurier och däggdjur skedde via Beringia under denna tid (Chinnery-Allgeier and Kirkland, 2010).

Ytterligare bevis för att spridning utöver den klassiska bimodala utbredningen av Ceratopsia stöds av europeiska fynd från infraordningens närmaste släkting, Pachycephalosauridae. Systerfamiljen har bland annat hittats i England och Tyskland och daterats till barrem (Chinnery-Allgeier and Kirkland, 2010). Med de data som idag finns angående ceratopsias migrationsmönster är en rimlig hypotes att den interkontinentala spridningen kan ha skett i flera etapper. Detta styrks av att vissa däggdjur, exempelvis de äldsta medlemmarna av gruppen gobiconodontider (från äldsta krita), verkar uppvisa ett initialt spridningsmönster från Asien till Europa under barrem och ytterligare en spridning från Asien till Nordamerika antingen via Beringia eller Europa under apt eller alb (Chinnery-Allgeier and Kirkland, 2010). Även om däggdjursgruppens spridningsmönster liknar horndinosauriernas etappartade vandringar bör det noteras att en jämförelse med däggdjur inte är att föredra vid studier av reptil evolution. Då djurgrupperna inte har samma tillväxtmönster på grund av olika termofysiologi har

de inte heller samma förutsättningar vid migration (M. B. Goodwin, pers. kom. 2017-04-19). För de ceratopsida grenarna ska det initiala utbytet mellan Asien och Nordamerika ha skett tidigare än eller under turon. Det biologiska utbytet ska sedan ha följts av en tids isolering fram till campan då landmassorna återkopplades för att på nytt tillåta interkontinental migration (Chinnery-Allgeier and Kirkland, 2010). Slutligen stöds den djärva hypotesen om en migration omfattande minst två etapper, en under äldre och en under yngre krita, av att liknande spridningsmönster har noterats hos dinosauriegrupperna Therizinosauria, Hadrosauria och Tyrannosauridae (Farke et al., 2014).

Att migration skett mellan Europa och Nordamerika stöds vidare utav att de fyra dinosauriegrupper utöver Ceratopsia som hittats i den mellankretaceiska Cedarformationen, Utah, uppvisar likheter med den europeiska dinosauriefaunan. Åldrarna på grupperna är i enlighet med de paleogeografiska rekonstruktioner som gjorts och stödjer hypotesen om en koppling mellan Europa och Nordamerika för mellan 125 och 120 Ma (Chinnery-Allgeier and Kirkland, 2010)(Chinnery-Allgeier and Kirkland, 2010)(Chinnery-Allgeier and Kirkland, 2010). Utöver dinosaurier har även däggdjursfaunor från sen jura och äldre krita i västra USA visat på likheter med europeiska faunor från äldre krita. Detta ger ännu en fingervisning om att landbryggor mellan Europa och Nordamerika existerade under denna tid (Farke et al., 2014).

3 Diskussion

Den klassiska migrationsbilden har länge föredragits att hålla sig till i sin enkelhet. Men dess bimodala utbredningsmönster till centrala och östra Asien och västra Nordamerika är inte längre möjligt i och med de horndinosaurie- och horndinosaurielika fynd som hittats i Europa, Australien och västra Nordamerika. Även om dessa fynd många gånger avfärdats som för fragmentariska eller alltför få för att vara av fylogenetiskt värde kan de vara viktiga indikatorer för horndinosauriernas utbredning. Om denna sporadiska spridning utöver den huvudsakliga bimodala utbredningen beror på ett underrepresenterat fossilt arkiv (från huvudsakligen Nordamerika och Europa från äldre krita) eller på att Ceratopsia faktiskt var ovanliga på dessa kontinenter är inget som kan fastställas utan ytterligare fossila utgrävningar.

Ytterligare aspekter av den klassiska migrationsbilden som ifrågasätts är huruvida migrationen skedde genom ett enskilt enkelriktat event från Asien till Nordamerika under yngre krita. Redan 1998, ett år innan den klassiska migrationsbilden presenterades, lade Chinnery fram hypotesen om migration över det prehistoriska Europa och en idé om två spridningsevent: ett initialt migrationsevent för Leptoceratopsidae och ett senare event för basala Ceratopsidae (Chinnery-Allgeier and Kirkland, 2010). Drygt 30 år efter Chinnerys studie visar det sig att hypotesen inte är långt ifrån det som anses idag.

3.1 Migration under äldre krita

Eftersom de leptoceratopsida fynd som gjorts i Sverige och Ungern är av primitiv natur antas den initiala migrationen ha skett från centrala Asien till Europa (Osi et al., 2010). Således är den mest troliga hypotesen att den europeiska faunan isolerats under drygt 20 miljoner år under äldre krita för att sedan vara endemisk under yngre krita med laurasiska och gondwanska influenser. I och med Europas bristfälliga fossila arkiv från yngre krita är det omöjligt att bestämma ålder på den initiala migrationen från Asien till Europa. Å andra sidan visar paleogeografiska rekonstruktioner att en landbaserad koppling mellan Asien och Europa ägde rum för 120 Ma och varade fram till 110 Ma. Detta ger en möjlig fingervisning till att den intrakontinentala migrationen av leptoceratopsider inleddes under denna tid även om idag kända europeiska släktena är betydligt yngre, av campansk respektive santonsk ålder. Existensen av spöklinjer i och med den förutsatta isoleringen av de europeiska horndinosaurierna beläggs delvis av släktenas primitiva natur för sin stratigrafiska ålder, delvis av möjligheten att de haft tid nog att utvecklade dvärgtaxa. Jämförelser med rekonstruktioner av andra djursgruppers migrationsmönster, exempelvis av däggdjursgruppen gobiconodonter visar även de en spridning från Asien till Europa genom flera migrationsmoment från barrem till apt eller alb (Chinnery-Allgeier and Kirkland, 2010).

Varför de ceratopsielika fynden från Australien och Nordamerikas östkust inte gärna klassificeras som leptoceratopsida beror på att de åldersmässigt motstrider den stora samling fynd som gjorts av gruppen på det asiatiska inlandet. Att fynden från Australien och Maryland(apt) och från Utah(alb) tyder på ett betydligt äldre ursprung och spridning än de äldsta, säkra asiatiska fynden av släktet Asiaceratops från cenoman (96-101 Ma). Det är omöjligt att säga om Leptoceratopsidae faktiskt hade den tidiga spridning som de australiska och nordamerikanska fynden indikerar och att Asiaceratops i då fall inte är det äldsta kända släktet inom gruppen. En säkrare antagande är istället att de utomasiatiska fynden inte klassificeras som leptoceratopsider utan bara som basala Neoceratopsia, möjligen steget primitivare än Leptoceratopsidae, vilket senast gjordes i en studie av Godefroit och Lambert (2007) (Chinnery-Allgeier and Kirkland, 2010). Leptopsidernas initiala migration är över lag oviss. Det som kan fastställas är att de europeiska släktena existerade på kontinenten under campan och santon. Troligen skedde migrationen tidigare i och med delade morfologiska egenskaper med både äldre asiatiska släkten från tidig yngre krita och betydligt äldre nordamerikanska former från apt till alb. En tidigare spridning möjliggör även den eventuella spridningen till Australien av leptoceratopsider innan eller under apt.

Om spridningen av tidiga leptoceratopsider till Nordamerika skedde via Beringia eller Europa är svårt att fastställa. Vissa belägg för en europeisk färdväg existerar i och med att fyra dinosauriegrupper från Utah och

vissa däggdjursgrupper från Idaho, från sen jura till äldre krita, uppvisar likheter med europeisk dinosauriefauna. Vidare stämmer åldrarna på djurgrupperna överens med att en koppling mellan Europa till Nordamerika för 120 Ma föreslagits (Chinnery-Allgeier and Kirkland, 2010). Ryan, Chinnery-Allgeier och Eberth (2010) framlägger i verket "New perspectives on horned dinosaurs" fram ytterligare två argument varför det initiala migrationseventet av hornedinosaurier bör ha skett via Europa. Enligt det första argumentet (2010) råder viss överlappning av det åldersspann som estimerats för initial invandring av leptoceratopsider och övriga basala Neoceratopsia till Nordamerika med åldern för bildandet av landbryggan Beringia. Dateringen av de äldsta kända fynden av respektive grupp, leptoceratopsida tänder från Maryland och en skalle tillhörande Aquilops från Montana, ger grupperna en äldsta möjlig ålder på 113 Ma. Vidare visar majoriteten av de paleogeografiska rekonstruktioner som gjorts på att Beringia bildades för 125-120 Ma vilket ger grupperna en tidigast möjlig invandring till den nordamerikanska kontinenten under detta tidsspann. Detta ger en överlappning på fem miljoner år om maximal ålder för invandring och minimal ålder för bildningen av landbryggan förutsätts. Enligt det andra argumentet (2010) framläggs det att en direkt förflyttning från nordvästra Alaska till USA:s västkust måste skett över ett orimligt kort tidsspann. Utöver den tidliga överlappningen av hornedinosauriernas invandring och Beringias bildning påskyndas spridningen ytterligare i och med att WIS helt avgränsade de Nordamerikanska landmassorna för 120 Ma. Om en maximal ålder för bildningen av Beringia (125 Ma) förutsätts, ger detta ett smalt tidsspann om dryga 5 miljoner år för gruppen att vandra över kontinenten. Detta hade inneburit en kapplöpning med utbredningen av WIS för att nå USA:s västkust där de mest distala fossila fynden hittats. Utöver Ryan, Chinnery-Allgeier och Ryans (2010) två ståndpunkter finns ytterligare belegg att hämta i och med att ett antal nordamerikanska djurgrupper, nära besläktade med europeiska former, existerade på kontinenten tidigare än vad Beringias beräknade ålder tillåter.

Enligt den geologiska information som idag finns tillgänglig är den mest troliga hypotesen rörande den initiala migrationen av Ceratopsia att den skedde från Asien till Nordamerika via Europa någon gång under yngre jura till äldre krita. Dock är de paleogeografiska indikationerna inte vidare starka för en koppling mellan landmassorna över Turgaisundet och Valaishavet efter barrem. Existensen av landbryggor efter denna etage är i stort spekulativa då det europeiska fossila arkivet från äldre krita är bristfälligt (Farke et al., 2014). Även om det fossila arkivet är begränsat stödjer flera av de fynd som gjorts hypotesen om existensen av landbryggor från Europa till omgärdande kontinenter (Chinnery-Allgeier and Kirkland, 2010). De argument som ger mest stöd för den europeiska färdvägen är osäkerheter i huruvida landbryg-

gan över Beringssund existerade när den initiala migrationen av infraordningen ägde rum. Resultaten från två paleogeografiska undersökningar visar på att Beringia bröts upp för 120 Ma och inte existerade igen förrän långt senare, möjligen för 90 Ma. Trots att resultaten sticker ut i jämförelse med majoriteten av de rekonstruktioner som gjorts pekar de på en möjlighet att all migration mellan Asien och Nordamerika skedde via Europa för 120-90 Ma. Detta säger dock inget om att tillfälliga spridningar över antingen Beringsund, Turgaisundet eller Valaishavet kan ha ägt rum.

3.2 Migration under yngre krita

Kvantitativa studier visar att Ceratopsia hade mindre spridning än andra dinosauriegrupper under yngre krita. Framst är spridningen liten hos familjen Ceratopsidae som är i stort endemisk i Nordamerika under denna tid. Övriga grupper, som exempelvis Leptoceratopsidae, färdades till och från Asien under denna tid. Detta är känt då det äldsta säkra nordamerikanska släktet, Gryphoceratops, från sen santon (84 Ma), och flera asiatiska släkten från slutet av krittiden är släktmässigt djupt rotade inom gruppen. Det är omöjligt att säga om just ceratopsidernas endemiska spridning beror på att det rådde brist på, för familjen, gynnsamma paleoklimat i Asien eller om avsaknaden av ceratopsider på kontinenten beror på fossil underrepresentation. Det sistnämnda alternativet har övervägts i och med fynden av den ceratopsida hybriderna Sinoceratops från yngre krita i östra Kina som motbevisar att familjen inte kunde existera på kontinenten (Xu et al., 2010). Stora tvister har rått om vilka asiatiska fynd som bör räknas som fullt ceratopsida. Beroende på vilket släkte som väljs att klassificeras som det tidigast kända inom familjen ändras positionen för Ceratopsidae's ursprung och där med hur många spridningsevent som ägt rum samt i vilken riktning dessa skedde. Det tidigast kända fyndet av en ceratopsid tillhör släktet Zuniceratops från turon lokaliserat i New Mexiko. Detta ger en senast möjlig koppling mellan Asien och Nordamerika till för 90 Ma, vilket stämmer överens med det allmänna påståendet att det rådde låga havsnivåer under denna tid. Beroende på om ett nordamerikanskt eller asiatiskt ursprung förutsätts blir premisserna för ceratopsidernas interkontinentala migrationsmönster följande: Enligt den första ursprungshypotesen placeras ursprunget i Nordamerika till följd av att Zuniceratops klassificeras som den mest basala ceratopsiden, vilket senast valdes att göras i en studie av Farke et al. (2014). Släktet placeras som mest basalt inom Ceratopsidae i och med att flera drag delas med basala Neoceratopsia. Hypotesen förutsätter att migrationen till Asien skedde monodirektalt och möjligen genom två etapper i och med asiatiska fynd från turon och santon tillhörande Turanoceratops respektive Udanoceratops. Två aspekter av denna hypotes sänker dock trovärdigheten. Dels utesluts helt släktet Sinoceratops ur den paleogeografiska rekonstruktionen trots att dessa fynd var kända fyra år innan studien av Farke et al. (2014) gjor-

des. Dels saknar både Turanoceratops och Udanoceratops flera drag specifika för familjen vilket gör klassificeringen som evolutionära efterföljare till Zuniceratops mindre trovärdigt. Enligt den andra ursprungshypotesen placeras Sinoceratops som den mest basala ceratopsiden efter en utförlig fylogenetisk undersökning som gjordes 2010 av Xu et al. Här förutsätts ett ursprung från Asien och sedan minst en migration till Nordamerika. Dock tyder komplexa släktskap bland de nordamerikanska släktena på att multipla bidirektala spridningsevent ägde rum efter den initiala invandringen. Vidare förutsätter hypotesen att Turanoceratops var en parallella evolutionär linje till Ceratopsidae i och med det långa fylogenetiska avståndet till Sinooceratops (Fig 7).

Vad som komplicerar rekonstruktionen av Ceratopsias migration under yngre krita är att dagens paleogeografiska hypoteser förblir något motsägelsefulla. Dels påstår Ryan, Chinnery-Allgeier och Eberth (2010) att majoriteten av alla rekonstruktioner från tyder på att Beringia var en väletablerad landbrygga för 94-85 Ma och att all migration mellan Asien och Nordamerika uteslutande skedde via denna landbrygga fram till slutet av krita. Däremot påstår Zkharov et al. (2011) att landbryggan över Beringssund under en period inte tillät biologiskt utbyte i och med att sundet var öppet från coniac-santon (87-78 Ma) och att migrationens inte avgränsades till Beringia förrän landbryggan åter slöts för 78 Ma. Med de mest aktuella resultaten från 2011 inberäknade ger detta följande förutsättningar för migrationsevenen under yngre krita: Inledningsvis ger dessa paleogeografiska rekonstruktioner ännu ett motargument för ett nordamerikanskt ursprung för Ceratopsidae. De diskutabla släktskapen till de asiatiska formerna förutsatte här två migrationsevent men i och med öppningen av Beringssund blir den senare invandring av Udanoceratops till Asien en omöjlighet då migrationen skedde när landbryggan inte existerade. Således är ett asiatiskt ursprung är att föredra då ett sådant inte motstrids av den tillfälliga öppningen av Beringssund under coniac-santon. Eftersom Sinoceratops inte är närmare daterad än till yngre krita, vilket ger en maximal ålder på migrationen till 100 Ma och en minimal ålder på 90 Ma, ger detta fortfarande ett tidsspänn på tre miljoner år till förfogande för förflyttning till Nordamerika. Därutöver stämmer den sistnämnda ursprungshypotesen överens med att även tyrannosaurider migrerade under multipla spridningsevent från ett ursprung i Asien till Nordamerika via Beringia under yngre krita. Slutligen stöds påståendet att all interkontinental migration var begränsad till Beringia av att det inte hittats några fynd av övriga dinosaurie- och däggdjurgrupper som tyder på att biologiskt utbyte skedde via Europa mot slutet av krita.

Dock kan möjligheten att den initiala spridningen av Ceratopsidae skedde via landbryggor över Valaishavet inte helt uteslutas då det inte finns några motbevis för deras existerat fram till för 90 Ma (Chinnery-Allgeier and Kirkland, 2010). Detta påstående stöds

ytterligare av den paleogeografiska rekonstruktion som tydde på att Beringia inte bildades förrän 90 Ma. Därutöver utgjorde inte heller WIS en barriär denna migrationsväg förrän efter 105 Ma.

4 Slutsatser

Den globala migrationen av Ceratopsia är betydligt mer komplicerad än vad den klassiska bilden ger sken av. Det finns inget som tyder på att infraordningen vid en specifik tidpunkt vandrade från en kontinent till en annan för att sedan aldrig återvända. Enligt denna litteraturstudie skedde migrationen i ett flertal etapper fördelade över hela krittiden med en huvudsaklig spridning under äldre och en under yngre krita, vilket även stämmer överens med migrationsmönstret hos tre andra dinosauriegrupper.

I nuläget finns det två alternativ för hur migrationen under äldre krita såg ut: Det första alternativet innebär ett konstant biologiskt utbyte mellan Asien och Nordamerika från apt-alb till coniac. Det andra alternativet innebär två separata migrationstillfällen. Den ena huvudsakliga spridningen skedde under apt då primitiva släkten som leptoceratopsidernas föregångare spred sig dels från Asien till Europa (och möjligen Australien), dels till Nordamerikas västkust över Valaishavet (Fig. 7). Den andra huvudsakliga spridningen skedde från Asien till Nordamerika strax innan övergången till yngre krita då främst Leptoceratopsidae och de mest basala medlemmarna av Ceratopsidae migrerade/vandrade via antingen Beringia eller Europa, (Fig. 7) till Nordamerika. Efter 90 Ma upphörde all interkontinental spridning via Europa i och med isoleringen av den Fennoskandiska skölden. Under coniac-santon öppnades Beringssund vilket tillfälligt ströp det landbaserade biologiska utbytet. Från campan till krittidens slut skedde all interkontinental migration via Beringia där basala Neoceratopsia förflyttade sig mellan landmassorna medan Ceratopsidae verkade föredra intrakontinental spridning inom den nordamerikanska kontinenten.

5 Tack

Först och främst skulle jag vilja tilldela ett stort tack till min handledare Johan Lindgren som gjorde denna studie möjlig genom att bidra med stora delar av den information som lade grunden till arbetet samt gav tips på övrig litteratur, experter att kontakta och framför allt tog ned en, till en början, allt för bred frågeställning ned på jorden. Jag skulle även vilja tacka Lunds universitet för finansiering av ett lärorikt studiebesök vid Evolutionsmuseet i Uppsala. Där går ytterligare ett tack till Benjamin Kear som tog sig tid att ge en guddad tur av museets ceratopsiesamling och svara på en uppsjö av frågor. Utan respons hade jag inte varit så nöjd med rapportens innehåll som jag är idag. Därför skulle jag vilja slänga iväg ett tack till Johan Petterson för nya perspektiv på dispositionen och ett tack till min kära Johan Nikula för språklig assistans. Slutligen

skulle jag vilja tacka mina nära vänner Amanda Becker Jensen, Rebecka Stjern och Quan Nguyen för en aldrig falnande kämparglöd, ständig uppmuntran och ovärderligt sällskap som gjorde detta arbete till ett rent nöje.

6 Referenser

- Brown, C. M. & Henderson, D. M. 2015. A New Horned Dinosaur Reveals Convergent Evolution in Cranial Ornamentation in Ceratopsidae. *Current Biology*, 25, 1641-1648.
- Chinnery-Allgeier, B. J. & Kirkland, J. I. 2010. An Update on the Paleobiogeography of Ceratopsian Dinosaurs. *New Perspectives on Horned Dinosaurs*. Bloomington: Indiana University Press.
- Csontos, L. & Voros, A. 2004. Mesozoic plate tectonic reconstruction of the Carpathian region. *Palaeogeography Palaeoclimatology Palaeoecology*, 210, 1-56.
- Dodson, P. 2013. Ceratopsia increase: history and trends. *Canadian Journal of Earth Sciences*, 50, 294-305.
- Eberth, D. A. 2010. A Review of Ceratopsian Palaeoenvironmental Associations and Taphonomy. *New Perspectives on Horned Dinosaurs*. Bloomington: Indiana University Press.
- Farke, A. A., Maxwell, W. D., Cifelli, R. L. & Wedel, M. J. 2014. A Ceratopsian Dinosaur from the Lower Cretaceous of Western North America, and the Biogeography of Neoceratopsia. *Plos One*, 9.
- Fastovsky, D. E. & Weishampel, D. B. 2009. *Dinosaurs: a concise natural history*, Cambridge, Cambridge university press.
- Han, F. L., Forster, C. A., Clark, J. M. & Xu, X. 2015. A new taxon of basal ceratopsian from China and the early evolution of Ceratopsia. *Plos One*, 10.
- Lindgren, J., Currie, P. J., Siverson, M., Rees, J., Cederstrom, P. & Lindgren, F. 2007. The first neoceratopsian dinosaur remains from Europe. *Palaeontology*, 50, 929-937.
- Osi, A., Butler, R. J. & Weishampel, D. B. 2010. A Late Cretaceous ceratopsian dinosaur from Europe with Asian affinities. *Nature*, 465, 466-468.
- Wang, C. S., Scott, R. W., Wan, X. Q., Graham, S. A., Huang, Y. J., Wang, P. J., Wu, H. C., Dean, W. E. & Zhang, L. M. 2013. Late Cretaceous climate changes recorded in Eastern Asian lacustrine deposits and North American Epicontinental sea strata. *Earth-Science Reviews*, 126, 275-299.
- Xu, X., Wang, K. B., Zhao, X. J. & Li, D. J. 2010. First ceratopsid dinosaur from China and its biogeographical implications. *Chinese Science Bulletin*, 55, 1631-1635.
- Zakharov, Y. D., Shigeta, Y., Popov, A. M., Velivetskaya, T. A. & Afanasyeva, T. B. 2011. Cretaceous climatic oscillations in the Bering area (Alaska and Koryak Upland): Isotopic and palaeontological evidence. *Sedimentary Geology*, 235, 122-131.

Tidigare skrifter i serien

”Examensarbeten i Geologi vid Lunds universitet”:

460. Viehweger, Bernhard, 2015: Sources and effects of short-term environmental changes in Gullmar Fjord, Sweden, inferred from the composition of sedimentary organic matter. (45 hp)
461. Bokhari Friberg, Yasmin, 2015: The paleoceanography of Kattegat during the last deglaciation from benthic foraminiferal stable isotopes. (45 hp)
462. Lundberg, Frans, 2016: Cambrian stratigraphy and depositional dynamics based on the Tomten-1 drill core, Falbygden, Västergötland, Sweden. (45 hp)
463. Flindt, Anne-Cécile, 2016: A pre-LGM sandur deposit at Fiskarheden, NW Dalarna - sedimentology and glaciotectonic deformation. (45 hp)
464. Karlatou-Charalampoulou, Artemis, 2016: Vegetation responses to Late Glacial climate shifts as reflected in a high resolution pollen record from Blekinge, south-eastern Sweden, compared with responses of other climate proxies. (45 hp)
465. Hajny, Casandra, 2016: Sedimentological study of the Jurassic and Cretaceous sequence in the Revinge-1 core, Scania. (45 hp)
466. Linders, Wictor, 2016: U-Pb geochronology and geochemistry of host rocks to the Bastnäs-type REE mineralization in the Riddarhyttan area, west central Bergslagen, Sweden. (45 hp)
467. Olsson, Andreas, 2016: Metamorphic record of monazite in aluminous migmatitic gneisses at Stensjöstrand, Sveconorwegian orogen. (45 hp)
468. Liesirova, Tina, 2016: Oxygen and its impact on nitrification rates in aquatic sediments. (15 hp)
469. Perneby Molin, Susanna, 2016: Embryologi och tidig ontogeni hos mesozoiska fisködlor (Ichthyopterygia). (15 hp)
470. Benavides Höglund, Nikolas, 2016: Digitization and interpretation of vintage 2D seismic reflection data from Hanö Bay, Sweden. (15 hp)
471. Malmgren, Johan, 2016: De mellankambrika oelandicuslagren på Öland - stratigrafi och facietyper. (15 hp)
472. Fouskopoulos Larsson, Anna, 2016: XRF-studie av sedimentära borrhärdar - en metodikstudie av programvarorna Q-spec och Tray-sum. (15 hp)
473. Jansson, Robin, 2016: Är ERT och Tidsdomän IP potentiella karteringsverktyg inom miljögeologi? (15 hp)
474. Heger, Katja, 2016: Makrofossilanalys av sediment från det tidig-holocena undervattenslandskapet vid Haväng, östra Skåne. (15 hp)
475. Swierz, Pia, 2016: Utvärdering av vattenkemisk data från Borgholm kommun och dess relation till geologiska förhållanden och markanvändning. (15 hp)
476. Mårdh, Joakim, 2016: WalkTEM-undersökning vid Revingehed provpumpningsanläggning. (15 hp)
477. Rydberg, Elaine, 2016: Gummigranulat - En litteraturstudie över miljö- och hälsopåverkan vid användandet av gummigranulat. (15 hp)
478. Björnfors, Mark, 2016: Kusterosion och äldre kustdyners morfologi i Skälderviken. (15 hp)
479. Ringholm, Martin, 2016: Klimatutlöst matbrist i tidiga medeltida Europa, en jämförande studie mellan historiska dokument och paleoklimatarkiv. (15 hp)
480. Teilmann, Kim, 2016: Paleomagnetic dating of a mysterious lake record from the Kerguelen archipelago by matching to paleomagnetic field models. (15 hp)
481. Schönström, Jonas, 2016: Resistivitets- och markradarmätning i Ängelholmsområdet - undersökning av korrosiva markstrukturer kring vattenledningar. (15 hp)
482. Martell, Josefín, 2016: A study of shock-metamorphic features in zircon from the Siljan impact structure, Sweden. (15 hp)
483. Rosvall, Markus, 2016: Spår av himlakropps-kollisioner - bergarter i nedslagskratrar med fokus på Mien, Småland. (15 hp)
484. Olausson, My, 2016: Resistivitets- och IP-mätningar på den nedlagda deponin Gustavsfält i Halmstad. (30 hp)
485. Plan, Anders, 2016: Markradar- och resistivitetsmätningar - undersökningar utav korrosionsförhöjande markegenskaper kring fjärrvärmeledningar i Ängelholm. (15 hp)
486. Jennerheim, Jessica, 2016: Evaluation of methods to characterise the geochemistry of limestone and its fracturing in connection to heating. (45 hp)

487. Olsson, Pontus, 2016: Ekologiskt vatten från Lilla Klåveröd: en riskinventering för skydd av grundvatten. (15 hp)
488. Henriksson, Oskar, 2016: The Dynamics of Beryllium 10 transport and deposition in lake sediments. (15 hp)
489. Brådenmark, Niklas, 2016: Lower to Middle Ordovician carbonate sedimentology and stratigraphy of the Pakri peninsula, north-western Estonia. (45 hp)
490. Karlsson, Michelle, 2016: Utvärdering av metoderna DCIP och CSIA för identifiering av nedbrytningszoner för klorerade lösningsmedel: En studie av Färgaren 3 i Kristianstad. (45 hp)
491. Elali, Mohammed, 2016: Flygsanddyners inre uppbyggnad – georadarundersökning. (15 hp)
492. Preis-Bergdahl, Daniel, 2016: Evaluation of DC Resistivity and Time-Domain IP Tomography for Bedrock Characterisation at Önnestöv, Southern Sweden. (45 hp)
493. Kristensson, Johan, 2016: Formation evaluation of the Jurassic Stø and Nordmela formations in exploration well 7220/8-1, Barents Sea, Norway. (45 hp)
494. Larsson, Måns, 2016: TEM investigation on Challapampa aquifer, Oruro Bolivia. (45 hp)
495. Nylén, Fredrik, 2017: Utvärdering av borrhålskartering avseende kalksten för industriella ändamål, File Hajdarbrottet, Slite, Gotland. (45 hp)
496. Mårdh, Joakim, 2017: A geophysical survey (TEM; ERT) of the Punata alluvial fan, Bolivia. (45 hp)
497. Skoglund, Wiktor, 2017: Provenansstudie av detritala zirkoner från ett guldförande alluvium vid Ravlunda skjutfält, Skåne. (15 hp)
498. Bergcrantz, Jacob, 2017: Ett fönster till Kattegatts förflutna genom analys av bottenlevande foraminiferer. (15 hp)
499. O'Hare, Paschal, 2017: Multiradionuclide evidence for an extreme solar proton event around 2610 BP. (45 hp)
500. Goodship, Alastair, 2017: Dynamics of a retreating ice sheet: A LiDAR study in Värmland, SW Sweden. (45 hp)
501. Lindvall, Alma, 2017: Hur snabbt påverkas och nollställs luminescenssignaler under naturliga ljusförhållanden? (15 hp)
502. Sköld, Carl, 2017: Analys av stabila isotoper med beräkning av blandningsförhållande i ett grundvattenmagasin i Älvkarleby-Skutskär. (15 hp)
503. Sällström, Oskar, 2017: Tolkning av geofysiska mätningar i hammarborrhål på södra Gotland. (15 hp)
504. Ahrenstedt, Viktor, 2017: Depositional history of the Neoproterozoic Visingsö Group, south-central Sweden. (15 hp)
505. Schou, Dagmar Juul, 2017: Geometry and faulting history of the Long Spur fault zone, Castle Hill Basin, New Zealand. (15 hp)
506. Andersson, Setina, 2017: Skalbärande marina organismer och petrografi av tidigcampanska sediment i Kristianstadsbassängen – implikationer på paleomiljö. (15 hp)
507. Kempengren, Henrik, 2017: Förorenings-spridning från kustnära deponi: Applicering av Landsim 2.5 för modellering av lakvattentransport till Östersjön. (15 hp)
508. Ekborg, Charlotte, 2017: En studie på samband mellan jordmekaniska egenskaper och hydrodynamiska processer när erosion påverkar släntstabiliteten vid ökad nederbörd. (15 hp)
509. Silvé, Björn, 2017: LiDARstudie av glaciala landformer sydväst om Söderåsen, Skåne, Sverige. (15 hp)
510. Rönning, Lydia, 2017: Ceratopsida dinosauriers migrationsmönster under kritiden baserat på paleobiogeografi och fylogeni. (15 hp)



LUNDS UNIVERSITET

Geologiska institutionen
Lunds universitet
Sölvegatan 12, 223 62 Lund