

陕北横山晚三叠世造迹鱼类恢复

王丽芳¹, 卢宗盛², 龚道好², 陈 斌², 李富强²

1. 中国地质大学研究生院, 湖北武汉 430074

2. 中国地质大学地球科学学院, 湖北武汉 430074

摘要: 运用遗迹化石恢复造迹动物的形态结构是古遗迹学研究的难点, 近年来在陕北横山晚三叠世地层中发现大量完好的鱼类游泳遗迹, 能较好地恢复造迹鱼类鳍的着生位置及相关形态结构, 确定造迹鱼的类型. 通过游泳遗迹的形态结构与鱼类形态结构相互关系的分析, 建立了游泳遗迹形态结构参数与造迹鱼类形态结构参数之间的数学关系式. 通过计算显示同一遗迹种的鱼鳍间距与鱼体长度比值一定, 这与现代鱼类形体特征一致. 应用该方法恢复了研究区两遗迹种的造迹鱼类, 其中 *Undichna britannica* 造迹鱼类的尾鳍和臀鳍间距与体长之比为 0.3, 臀鳍和胸鳍间距与体长之比为 0.45~0.5, 尾鳍和腹鳍间距与体长之比为 0.49~0.5, 与邻区相同层位发现的鱼类实体化石 *Wayabulepis zichangensis* 相关特征一致. 另一遗迹种 *Undichna tricosta* 恢复的尾鳍和臀鳍间距与体长之比约为 0.35, 可能与本区相同层位发现的 *Saurichthys huanshenensis* 特征相似.

关键词: 遗迹化石; 鱼类; 游泳遗迹; 晚三叠世; 陕西北部.

中图分类号: Q915

文章编号: 1000-2383(2008)01-0012-07

收稿日期: 2007-03-08

Restoration of Late Triassic Fish Trace Makers in Hengshan County, Shaanxi Province, China

WANG Li-fang¹, LU Zong-sheng², GONG Dao-hao², CHEN Bin², LI Fu-qiang²

1. Graduate School, China University of Geosciences, Wuhan 430074, China

2. Faculty of Earth Sciences, China University of Geosciences, Wuhan 430074, China

Abstract: It is a palaeoichnological puzzle to restore the biological morphology of the trails makers by analyzing trace fossils. Many intact fish swimming trail fossils, which can reflect some biologic features of the trace-maker fish, such as body length, distribution of fish fins, shape and structure of fish fins, have been unearthed recent years from the Late Triassic of Hengshan County, Shaanxi Province. The mathematical formulations based on the analysis of the relationship between the morphological feature parameters of trace and trace producers indicate that, the certain ratio of the distance of fish fins and body length is consistent with that of modern fish. The result of the calculation of the data from fish swimming traces shows that, the trace *Undichna britannica* was made by these fishes, whose distance between caudal fin and anal fin is 0.3 of the body length, the distance between anal fin and pectoral fins is 0.5 of the body length, and the distance between caudal fin and ventral fins is between 0.49—0.5 of the body length. These features are consistent with the those of a fossil fish, named *Wayabulepis zichangensis* sp. nov. in the stratum in close proximity to the trace fossil. The ratio of the distance between caudal fin and anal fin, resulted from the other trace *Undichna tricosta*, is about 0.35, which is similar with the features of the fossil fish named *Saurichthys huanshenensis* in the same stratum.

Key words: trace fossil; fish swimming trails; Late Triassic; northern Shaanxi.

基金项目: 国家自然科学基金项目 (Nos. 49972086, 40372011); CNPC 储层重点实验室“陆相沉积遗迹组构研究及其在高分辨率层序地层分析中应用”项目 (No. 200033).

作者简介: 王丽芳 (1982—), 女, 硕士研究生, 研究方向为古生物学、沉积地质学. E-mail: lfwang11@163.com

0 引言

由于遗迹化石与造迹动物的实体化石很少共同保存,因而造迹动物的形态结构及其类型的确定一直是古遗迹学研究的难点. 保存完好的鱼类游泳遗迹能较好地恢复造迹鱼类的个体大小、鱼鳍着生位置及相关形态结构,确定造迹鱼的类型. Bainbridge (1962)曾观察到现代鱼类尾鳍充分摆动时的摆幅约为 $1/4$ 鱼体长度. 基于这一事实, Higgs (1988) 根据英格兰西南部波西米西 Radnie 盆地石炭纪 (Westphalia 阶) 地层中鱼类尾鳍拖拽痕迹的摆幅大小估算造迹鱼类的个体大小, Haubold *et al.* (2005) 在美国 Alabama 州的 Union Chapel 矿址中发现大量鱼类游泳迹, 并由 Martin and Pyenson (2005) 进行了精细的描述, 计算造迹鱼类体长, 同时推断造迹鱼类游泳速度的变化等. 但是由于标本条件的限制, 国际上未能有人进行造迹鱼类鳍的着生位置、鱼的形态结构等方面特征的研究. 近些年, 卢宗盛等 (卢宗盛和陈斌, 1998; 卢宗盛等, 2003a, 2003b; Lu *et al.*, 2004) 在我国陕西北部描述了大批形态完美, 长达 4 m 以上的大型鱼类游泳遗迹. 本文依据这些完整遗迹化石对造迹鱼类鳍的着生位置及相关结构进行恢复, 并对造迹鱼类的类型进行探讨.

1 陕北横山晚三叠世鱼类游泳遗迹的种类

鱼类游泳遗迹自 Anderson (1976) 年首次系统描述以来, 国外相继描述了 2 属 9 个种: *Undichna simplicitas*, *U. insolentia*, *U. bina* (Anderson, 1976; Buatois and Mangano, 1993; Buatois *et al.*, 1997, 1998; Archer and Maples, 1984), *U. consulca*, *U. britannica* (Higgs, 1988; Buatois *et al.*, 1997, 1998; Gibert *et al.*, 1999; Gibert, 2001; Rodrigo and Joaquim, 2001), *U. unisulca*, *U. gosiutensis* (Gibert *et al.*, 1999; Gibert, 2001; Rodrigo and Joaquim, 2001), *U. radnicensis* (Turek, 1989), *Parundichna schoelli* (Simon *et al.*, 2003). 在陕西横山晚三叠世地层中鱼类游泳遗迹共有 4 个遗迹种 (卢宗盛和陈斌, 1998; 卢宗盛等, 2003a; Lu *et al.*, 2004): *U. bina*, *U. britannica*, *U. tricosta*, *U. prava* (图 1), 这 4 个种中 *U. britannica*, *U. tricosta* 两遗迹种同时存在胸鳍、腹鳍、臀鳍、尾鳍所刻画的波线, 因而是恢复造迹鱼类的理想资料. 本文研究的实际标本一部分来自 2005 年作者在陕西横山庙沟剖面第 7 层 (卢宗盛和陈斌, 1998) 新采集的材料 (如图 2), 另一部分为已发表的本区标本 (卢宗盛和陈斌, 1998; 卢宗盛等, 2003a; Lu *et al.*, 2004).

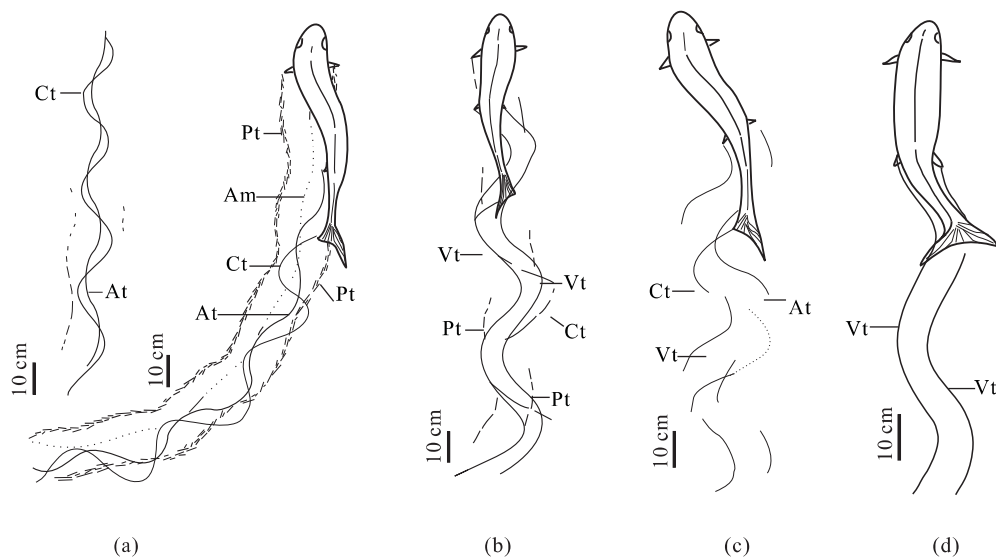


图 1 陕北横山晚三叠世 4 种鱼类游泳遗迹 (据卢宗盛和陈斌, 1998; 卢宗盛等, 2003a, 2003b; Lu *et al.*, 2004 资料综合)

Fig. 1 Four kinds of fish swimming trails in Late Triassic of Hengshan, Shaanxi Province, China

(a) *Undichna britannica*; (b) *U. tricosta*; (c) *U. prava*; (d) *U. bina*; Ct, 尾鳍刻画的波线; At, 臀鳍刻画的波线; Vt, 腹鳍刻画的波线; Pt, 胸鳍拖拽痕; Am, 腹部突起物拖拽痕

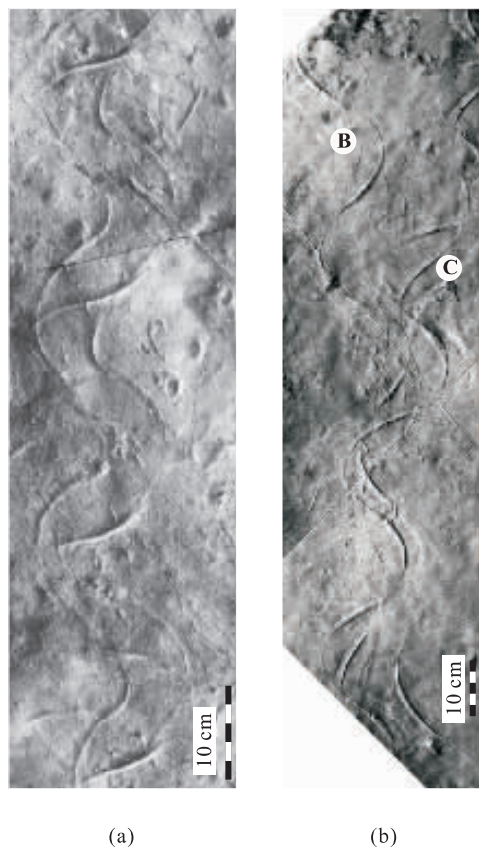


图 2 新采集的鱼类游泳遗迹(标本采自卢宗盛和陈斌(1998)文献中庙沟剖面第 7 层)

Fig. 2 Fish swimming trails collected recently

a. *Undichna tricosta* 标本号:05W-1; b. *U. britannica* 标本号:05W-2(B,C)

2 造迹鱼类鳍的着生位置恢复

鱼类游泳遗迹主要是由着生于鱼体下部的各类鳍在沉积物表面拖拽而形成。因此,可以通过游泳遗迹的形态特征和鱼类的运动特征来恢复造迹鱼类鳍的着生位置。

2.1 鱼类游泳遗迹的形态特征

鱼类游动是由身体两侧的肌肉有节奏地交替波动,由前向后传到尾而实现的。这一运动特征就迫使其有机体呈正弦曲线状运动;当鱼类贴近沉积物表面游动时,鱼鳍在沉积物表层刻画的波线也就呈现正弦曲线状(图 1)。这些正弦波线有连续和不连续等形式。着生于鱼体不同部位的鱼鳍波动存在一定的相位差,且相位差的大小与鱼鳍着生的相对位置有必然联系。因此可以通过遗迹波线相位差来计算鱼鳍着生位置。由于鱼类游动时身体摆动的幅度从前向后逐渐加大,这就决定着生于不同部位的鱼鳍

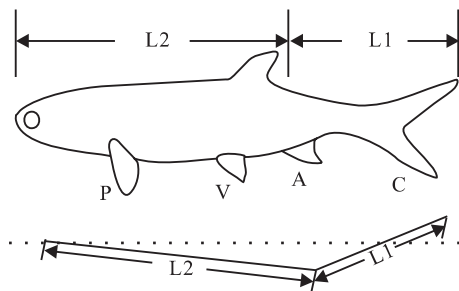


图 3 鱼体运动部位划分

Fig. 3 The division of movement section on fish body

P. 胸鳍; V. 腹鳍; A. 臀鳍; C. 尾鳍; L1. 尾部; L2. 躯干部

所刻画的波线具有不同的振幅,即同一遗迹个体中,振幅从胸鳍到尾鳍逐渐增大,研究区标本能很好地展现上述特征。

前人对鱼类游泳遗迹形态特征描述的参数包括:波长、振幅和相位差(Stanley, 1971; Warren, 1972; Anderson, 1976; Archer and Maples, 1984)。波长为鱼鳍刻画的同一波线相邻波峰或波谷沿遗迹中轴线方向上的间距;振幅为鱼鳍刻画波线的波峰与波谷间距之半,包括尾鳍、臀鳍、腹鳍、胸鳍振幅;相位差即鱼鳍刻画的不同波线间的相邻波峰或波谷沿遗迹中轴线方向的间距,包括尾鳍与臀鳍、臀鳍与腹鳍、臀鳍与胸鳍、腹鳍与胸鳍刻画波线间相位差。

2.2 鱼类运动特征

鱼类游动时,从尾至头部肌肉波动幅度逐渐减小,在头部表现为小角度的晃动,尾部则做大幅度的来回摆动推动身体前进。根据这种运动特征,可将鱼体分为两大部分:尾部(L_1)和躯干部(L_2),两者大致以臀鳍为界;尾鳍和臀鳍归为尾部(L_1),腹鳍和胸鳍归为躯干部(L_2)(图 3)。根据力学原理,尾部和躯干部的摆动幅度同时达到最大或最小,但任意时刻摆向相反,以平衡侧向作用力。

2.3 鱼鳍着生位置与游泳遗迹之间关系

根据鱼类游动时躯干和尾部向相反方向波动,且波动幅度同时达到最大值或最小值的运动特征,建立鱼鳍着生位置与遗迹波线之间的几何关系(图 4)。依据图 4(a~c)所示的几何关系建立的各鱼鳍间距及鱼类摆动角度的计算公式为:

$$\text{尾鳍与臀鳍间距}(L_{CA}): L_{CA} = \text{Sqrt}[(A_C + A_A)^2 + (\Delta S_{CA})^2], \quad (1)$$

$$\text{臀鳍与腹鳍间距}(L_{AV}): L_{AV} = \text{Sqrt}[(A_A - A_V)^2 + (\Delta S_{AV})^2], \quad (2)$$

$$\text{臀鳍与胸鳍间距}(L_{AP}): L_{AP} = \text{Sqrt}[(A_A - A_P)^2 +$$

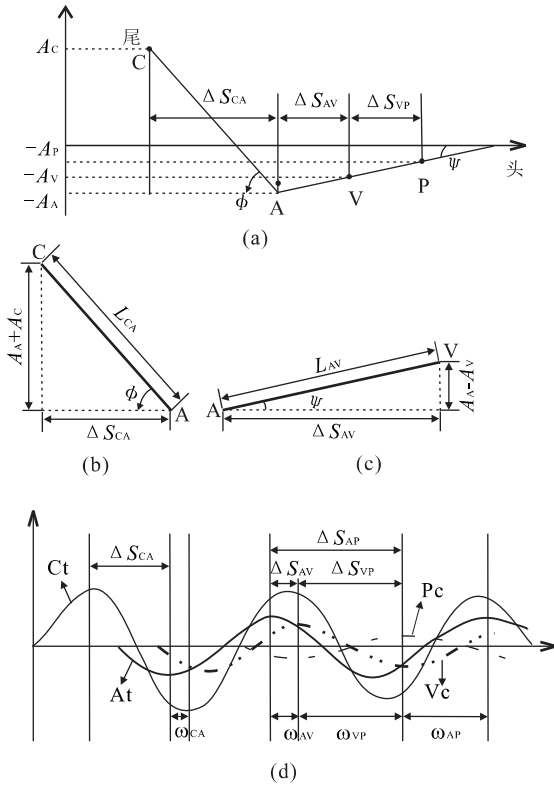


图 4 鱼鳍着生位置与遗迹参数的几何关系

Fig. 4 Geometric relationship between the location of fins and trace parameters

a. 鱼游泳时, 鳍相对位置图解; b. 尾鳍与臀鳍位置关系图解; c. 臀鳍与腹鳍位置关系图解; d. 鱼类游泳迹波线相位差与鳍位差关系示意图。C、A、V、P 分别为尾、臀、腹、胸鳍的触底点; A_C 、 A_A 、 A_V 、 A_P 分别为尾、臀、腹、胸鳍刻画波线的振幅; ΔS_{CA} 、 ΔS_{AV} 、 ΔS_{VP} 分别为尾鳍与臀鳍、臀鳍与腹鳍、腹鳍与胸鳍间距在遗迹中轴线方向上的投影长度, 本文称其为鳍位差; φ 为尾部摆角, ψ 为躯干部摆角; L_{CA} 、 L_{AV} 分别为尾鳍与臀鳍、臀鳍与腹鳍的间距; C_t 尾鳍刻画的波线; A_t 臀鳍刻画的波线; V_c 腹鳍刻画的平行双波线的中迹线; P_c 一对近平行的胸鳍拖拽痕的中迹线; ω_{CA} 、 ω_{AV} 、 ω_{VP} 、 ω_{AP} 分别为尾鳍与臀鳍、臀鳍与腹鳍、腹鳍与胸鳍、波线间的相位差

$$(\Delta S_{AP})^2], \quad (3)$$

$$\text{腹鳍与胸鳍间距}(L_{VP}): L_{VP} = \text{Sqrt}[(A_V - A_P)^2 + (\Delta S_{VP})^2], \quad (4)$$

$$\text{尾部摆动角度}(\varphi): \varphi = \text{Atan}[(A_C + A_A) / \Delta S_{CA}], \quad (5)$$

$$\text{躯干部摆动角度}(\psi): \psi = \text{Atan}[(A_A - A_V) / \Delta S_{AV}] \quad (6)$$

$$\text{或} = \text{Atan}[(A_V - A_P) / \Delta S_{VP}], \quad (7)$$

$$\text{或} = \text{Atan}[(A_A - A_P) / \Delta S_{AP}], \quad (8)$$

式(1)~(8)中 ΔS_{CA} 、 ΔS_{AV} 、 ΔS_{AP} 、 ΔS_{VP} 分别为尾鳍与臀鳍、臀鳍与腹鳍、臀鳍与胸鳍、腹鳍与胸鳍的间

距在遗迹中轴线方向上的投影, 本文称之为鳍位差。遗迹波线相位差与鳍位差的关系可用图 4d 表示, 并采用公式(9)~(12)进行换算。

$$\Delta S_{CA} = \lambda / 2 - \omega_{CA}, \quad (9)$$

$$\Delta S_{AV} = \omega_{AV}, \quad (10)$$

$$\Delta S_{AP} = \lambda - \omega_{AP}, \quad (11)$$

$$\Delta S_{VP} = \omega_{VP}. \quad (12)$$

根据式(1)~(6), 对研究区 10 个保存完好的标本进行了造迹鱼类尾鳍与臀鳍、尾鳍与腹鳍、臀鳍与胸鳍间距及鱼体不同部位摆动角度的计算(表 1)。

3 造迹鱼类体长计算公式的改进

Bainbridge(1962) 通过对现代鱼类的观察研究, 统计出鱼的体长(L_B)约为其尾鳍充分摆动时摆动幅度的 4 倍。因此, Higgs(1988)、卢宗盛和陈斌(1998)均直接运用尾鳍遗迹的振幅估算造迹鱼类的体长, 即公式(13)。然而遗迹标本所反映出的鱼的尾鳍摆幅不一定都是充分摆动情况下的摆幅, 根据公式(5)计算, 本区遗迹标本尾鳍摆动角度最大为 47° , 而最小仅 30.2° 。笔者观察现代鱼类游动时尾鳍充分摆动角度约为 45° , 与化石计算最大摆动角度基本一致。因此笔者选取 45° 作为尾鳍充分摆动时尾鳍摆角的标准值, 据此建立的造迹鱼类体长计算公式为式(14)。

$$L_B = (2A_C) \times 4, \quad (13)$$

$$L_B' = (2A_C \sin 45^\circ / \sin \varphi) \times 4. \quad (14)$$

式(13)为校正前计算公式, 式(14)为 45° 校正后的计算公式, A_C 为尾鳍刻画的波线的振幅(即尾鳍摆幅的 1/2); φ 为根据公式(5)计算的鱼尾摆角。研究区造迹鱼体长度计算结果见表 1。

4 造迹鱼类形体特征恢复

游泳遗迹计算的鳍间距和鱼体长度(表 1)显示, 同一遗迹种所计算的各鳍间距之鱼体长度比值大小是固定的(图 5), 与现代鱼体形体结构一致, 因此可以根据上述计算结果和遗迹波线的组合特征对造迹鱼类鳍的着生位置及部分形态结构进行恢复。

4.1 *Undichna britannica* 遗迹的造迹鱼类形态结构特征

(1) 造迹鱼类个体较大, 由遗迹标本所计算的鱼

表 1 遗迹标本测量数据及计算的鱼体特征(单位:cm)

Table 1 Measurement data of trace fossils and the calculation of fish-body features

序号	标本号	遗迹名称	波长	波线振幅			相位差		
			λ	A_C	A_A	A_P	ω_{CA}	ω_{AP}	ω_{CP}
1	98W-1 ⁽²⁾	<i>Undichna britannica</i>	40	8.4	5	1.6	6	9.2	20
2	99W-2A *		39.4	6	3.3	2	3.6	8.5	11.5
3	98WF-5 ⁽²⁾		40	6.3	3	1.2	4.8	10.2	14.4
4	98W-2 ⁽²⁾		40	6.8	3.5		3.5		
5	05W-2A *		40.5	7	3.5		4.8		
6	05W-2B *		38	7	3.3		4.8		
7	05W-2C *		36.5	7.8	3.5		7.7		
			λ	A_C	A_V	A_P	ω_{CV}	ω_{VP}	ω_{CP}
8	98W-3A ⁽²⁾	<i>Undichna tricosta</i>	42	12.3	6.3	2.0	3.6	8.4	12
9	95W-8 ⁽¹⁾		22	4.4	2.1		3.6		
10	05W-1 *		27.5	8.5	4		3.5		

序号	标本号	遗迹名称	鳍位差			尾部最大摆角(°)	鱼鳍着生位置(cm)		鱼体长度(cm)		
			ΔS_{CA}	ΔS_{AP}	ΔS_{CP}	Φ	Ψ	L_{CA}	L_{AP}	校正前(L_B)	校正后(L_B')
1	98W-1 ⁽²⁾	<i>Undichna britannica</i>	14	30.8	40	43.7	6.5	19.4	31	67.2	68.8
2	99W-2A *		16	30.9	47.5	30.2	2.4	18.5	30.9	48	67.5
3	98WF-5 ⁽²⁾		15.2	29.8	45.6	31.5	3.5	17.8	30	50.4	68
4	98W-2 ⁽²⁾		16.5			32		19.4		54.4	72.4
5	05W-2A *		15.4			34.3		18.6		56	70
6	05W-2B *		14.2			36		17.5		56	67.3
7	05W-2C *		10.5			47		15.4		62.4	60.1
			ΔS_{CV}	ΔS_{VP}	ΔS_{CP}			L_{CV}			
8	98W-3A ⁽²⁾	<i>Undichna tricosta</i>	24.6	8.4	33	约 45		34.8		98.4	98.4
9	95W-8 ⁽¹⁾		14.6			约 27		20		35.2	约 55
10	05W-1 *		17.5			约 42		25.5		68	72

注:表中代号见图 4 说明:(1)卢宗盛和陈斌(1998)中描述的标本;(2)卢宗盛等(2003a,2003b; Lu *et al.*, 2004)中描述的标本;
* 为作者新采集和未发表的标本. 波长、波线振幅、相位差为测量鱼类遗迹特征;鳍位差、尾部最大摆角(°)、鱼鳍着生位置(cm)、
鱼体长度(cm)为计算的鱼体特征.

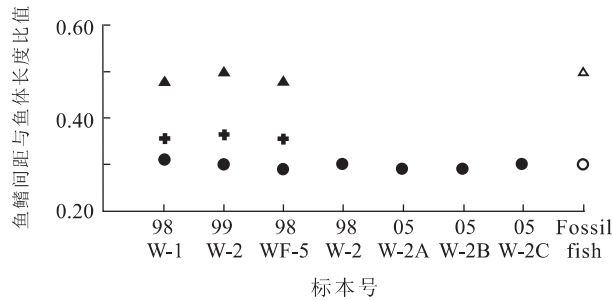


图 5 遗迹化石 *Undichna britannica* 恢复的鱼体特征与实体化石量度的鱼体特征对比

Fig. 5 Features comparison between fish body restored by trace fossils and fish body measured by substantial fossils *Undichna britannica*

▲由遗迹 *U. britannica* 计算的尾鳍和臀鳍间距与体长之比;●由遗迹 *U. britannica* 计算的臀鳍和胸鳍间距与体长之比;+由遗迹 *U. tricosta* 计算的尾鳍和腹鳍间距与体长之比;△实体化石 *Wayaobulepis zichangensis* 量度的尾鳍与臀鳍间距与体长之比;○陕北相同层位发现的实体化石 *Wayaobulepis zichangensis* 量度的臀鳍和胸鳍间距与体长之比

体长一般在 67.3~72.4 cm;(2)造迹鱼类的尾鳍与臀鳍间距与体长之比约为 0.3,胸鳍与臀鳍间距与体长之比为 0.45~0.5,尾鳍和腹鳍间距与体长之比为 0.49~0.5;(3)遗迹化石普遍缺失与腹鳍相对应的平行成对波线,仅个别标本见宽而浅的中央拖拽痕,说明这类鱼的腹部凸度较大(如图 6a).

4.2 *Undichna tricosta* 遗迹的造迹鱼类形态结构特征

个体长度与 *Undichna britannica* 的造迹鱼类相当,研究区标本计算出的体长范围 55~98.4 cm;腹鳍着生位置稍偏后,尾鳍与腹鳍间距仅占体长的 0.35 左右;同样此类鱼也具有较低的胸鳍;臀鳍不发育,游动时基本上不接触底面(如图 6c).

5 恢复的造迹鱼类与实体化石对比

陕北晚三叠世鱼类实体化石的研究历史悠久,

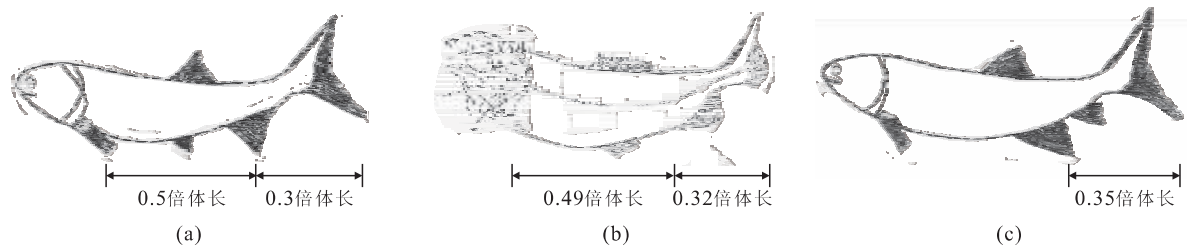


图 6 造迹鱼类部分形体特征复原及与邻区同层位实体化石对比

Fig. 6 The restoration of the building-trace fish body features and the comparison with the substantial fish fossil in the same age (a)由遗迹 *Undichna britannica* 恢复的造迹鱼类;(b)实体化石 *Wayaobulepis zichangensis* 的复原图(据苏德造,1999);(c)由遗迹 *Undichna tricosta* 恢复的造迹鱼类

与本次研究的鱼类游泳遗迹相当或相近层位发现的鱼类实体化石主要有:*Saurichthys huanshenensis*、*Perleidus* cf. *woodwardi*、*Palaeoniscus* sp.、*Gyrolepis* sp.、*Boreosomus* sp. (周晓和刘宪亭,1957), *Triassodus yanchangensis*、*Wayaobulepis zichangensis* (苏德造,1984,1999)。其中苏德造(1984)描述的产于陕北子长的一古鲟类子长瓦窑堡鲟 *Wayaobulepis zichangensis* 与根据 *U. britannica* 遗迹计算的鱼类形态特征基本一致(图 6a, 6b)。 *W. zichangensis* 产于子长县延长群 5 段,鱼类化石体长约 75 cm;尾鳍、臀鳍发达;腹鳍基短,位于纺锤形鱼体最大凸度稍后处;胸鳍着生位置低下;根据苏德造(1999)论文标本测量其尾鳍与臀鳍间距与体长之比为 0.32,臀鳍与胸鳍间距与体长之比为 0.49 (图 6)。这些特征与 *U. britannica* 遗迹恢复的鱼体特征相吻合,同时产地和层位相近,因此,可以判断 *Wayaobulepis zichangensis* 可能是 *U. britannica* 的造迹鱼类之一。

Undichna tricosta 遗迹可能是腹鳍比较发达的鱼类所形成,而且腹鳍着生位置靠后,同时这种鱼的臀鳍不太发达。已发表的陕北晚三叠世实体化石鱼类中,周晓和和刘宪亭(1957)描述的陕北横山麒麟沟的横山龙鱼 *Saurichthys huanshenensis* 特征与其类似。

References

Anderson, A. M., 1976. Fish trails from the Early Permian of South Africa. *Palaeontology*, 19: 397–409.
Archer, A. W., Maples, C. G., 1984. Trace-fossil distribution across a marine-to-nonmarine gradient in the Pennsylvanian of southwestern Indiana. *Journal of Paleontology*, 58: 448–466.
Bainbridge, R., 1962. Caudal fin and body movement in pro-

pulsion of some fish. *Jour. Exp. Biol.*, 40: 23–56.
Buatois, L. A., Mangano, M. G., 1993. Trace fossils from a Carboniferous turbiditic lake: Implications for the recognition of additional nonmarine ichnofacies. *Ichnos*, 2: 237–258.
Buatois, L. A., Mangano, M. G., Maples, C. G., 1997. The paradox of nonmarine ichnofaunas in tidal rhythmites: Integrating sedimentologic and ichnologic data from the Late Carboniferous of eastern Kansas, USA. *Palaio*, 12: 467–481.
Buatois, L. A., Mangano, M. G., Maples, C. G., et al., 1998. Ichnology of an Upper Carboniferous fluvio-estuarine paleovalley: The Tonganoxie sandstone, Buildex Quarry, eastern Kansas, USA. *Journal of Paleontology*, 72 (1): 152–180.
Gibert, J. M de., 2001. *Undichna gosiutensis*, isp. Nov.: A new fish trace fossil of Utah. *Ichnos*, 8: 15–22.
Gibert, J. M de., Buatois, L. A., Fregenal-Martinez, M. A., et al., 1999. The fish trace fossil *Undichna* from the Cretaceous of Spain. *Palaeontology*, 42(3): 407–427.
Haubold, H., Buta, R. J., Rindsberg, A. K., et al., 2005. Atlas of Union Chapel Mine vertebrate trackways and swimming traces. *Alabama Paleontological Society*, 1: 207–276.
Higgs, R., 1988. Fish trails in the Upper Carboniferous of south-west England. *Palaeontology*, 31: 255–272.
Lu, Z. S., Chen, B., 1998. Discovery of Late Triassic fish trails (*Undichna*) in Hengshan county, Shaanxi, China. *Acta Palaeontologica Sinica*, 37 (1): 76–84 (in Chinese with English abstract).
Lu, Z. S., Hao, Z. K., Chen, B., 2003a. New evidences of Late Triassic fish swimming traces in Hengshan county, Shaanxi Province, China. *Acta Palaeontologica Sinica*, 42 (2): 266–273 (in Chinese with English abstract).

- Lu, Z. S., Hou, J. X., Chen, B., 2004. Genetic interpretation of fish swimming trails and calculation of fish-body length in Late Triassic Hengshan, Shaanxi Province, China. *Science in China (Ser. D)*, 47(3): 272—279.
- Martin, A. J., Pyenson, N. D., 2005. Behavioral significance of vertebrate trace fossils from the Union Chapel site. *Alabama Paleontological Society*, 1: 59—73.
- Rodrigo, S. G., Joaquin, J. M., 2001. Fish and tetrapod trace fossils from the Upper Carboniferous of Puertollano, Spain. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, 171: 1—28.
- Simon, T., Hagdorn, H., Hagdorn, M. K., et al., 2003. Swimming trace of a Coelacanth fish from the Lower Keuper of south-west Germany. *Palaeontology*, 46(5): 911—926.
- Stanley, D. J., 1971. Fish-produced markings on the outer continental margin east of the middle Atlantic states. *Journal of Sedimentary Petrology*, 41(1): 159—170.
- Su, D. Z., 1984. A new Palaeoniscoid fish from the Yanchang Group of North Shaanxi and its biostratigraphic significance. *Vertebrata Palasiatica*, 22(4): 261—268 (in Chinese with English abstract).
- Su, D. Z., 1999. A new palaeoniscoid fish from the Upper Triassic of Zichang, northern Shaanxi. *Vertebrata Palasiatica*, 37(4): 257—266 (in Chinese with English abstract).
- Turek, V., 1989. Fish and amphibian trace fossils from Westphalian sediments of Bohemia. *Palaeontology*, 32: 623—643.
- Warren, A., 1972. Queensland trace fossils pose a 230 million old problem. *Australian Natural History*, 17: 160—162.
- Zhou, X. H., Liu, X. T., 1957. Fossil fishes from Hengshan, Shaanxi. *Acta Palaeontologica Sinica*, 5(2): 295—305 (in Chinese with English abstract).

附中文参考文献

- 卢宗盛, 陈斌, 1998. 陕西横山晚三叠世鱼类游泳遗迹 (*Undichna*) 的发现. *古生物学报*, 37(1): 76—84.
- 卢宗盛, 郝朝坤, 陈斌, 等, 2003a. 陕西横山晚三叠世鱼类游泳遗迹化石新材料. *古生物学报*, 42(2): 266—276.
- 卢宗盛, 侯建湘, 陈斌, 等, 2003b. 陕西横山晚三叠世鱼类游泳遗迹的成因解释及鱼体长度估算. *中国科学(D 辑)*, 33(7): 650—657.
- 苏德造, 1984. 陕北延长群—新古鲕类及其生物地层意义. *古脊椎动物学报*, 22(4): 261—268.
- 苏德造, 1999. 记陕北子长晚三叠世—新的古鲕类. *古脊椎动物学报*, 37(4): 257—266.
- 周晓和, 刘宪亭, 1957. 陕西横山麒麟沟鱼化石. *古生物学报*, 5(2): 295—305.