

海绵的分类、演化及其地质意义*

张 维

(中国科学院地质研究所, 北京 100029)

内 容 提 要

本文简述了海绵动物的基本特征, 比较了硅质海绵与钙质海绵在骨针及骨骼结构上的不同, 认为骨针性质与硬体骨骼结构是海绵分类的主要依据。据此把海绵动物划分为普通海绵纲 (Class Demospongiae)、六射海绵纲 (Class Hexactinellida)、钙质海绵纲 (Class Calcispongiae)、异射海绵纲 (Class Heteractinida) 和硬骨海绵纲 (Class Sclerospongiae), 并进一步讨论了不同类别海绵在地史时期的分布及演化。提出海绵除可作为判别环境的标志外, 还是重要的造礁生物。地史时期由海绵形成的成礁期有3次, 它们与不同类型碳酸盐岩隆的生成及油气的聚集有密切关系。

关键词 海绵 硬体骨骼 分类 演化分布

在无脊椎古生物中, 海绵动物的研究程度较为薄弱。这主要由于: 1) 保存完好的化石资料较少; 2) 某种偏见, 如认为海绵化石缺乏地层意义; 3) 相关门类生物研究程度不够, 等等。本文依据骨骼的成分, 骨针组合特征等主要因素, 把海绵动物划分为5纲, 即: 普通海绵纲、六射海绵纲、异射海绵纲、钙质海绵纲和硬骨海绵纲。尽管海绵的演化缓慢, 但每一纲都具有明确的特征和独自の演化趋势。海绵化石可以指相, 并具有一定的地层意义。海绵动物是重要的造礁生物, 它们是无脊椎古生物演化中的重要环节, 应给予它一定的地位。

海绵动物分类的基本依据

海绵动物是结构最简单的多细胞动物。海绵动物的身体表面具有无数小孔, 水流自这些孔洞进入体内后, 通过必要的循环, 再排出体外, 借此完成各种生理活动。海绵动物死后, 软体不能保存, 只有硬体部分才有可能成为化石。

绝大多数海绵都具有各种形式的骨骼, 骨骼与其它无脊椎动物或高等动物的骨骼不同, 多数由骨针构成。在某些钙质海绵中, 骨骼由坚硬的钙质体壁及填充组织组成。骨骼是海绵动物的基本分类依据, 组成骨骼的骨针由造骨细胞直接分泌产生, 通常单射骨针由两个造骨细胞共同组成: 1个细胞建造骨针, 另1个加厚加固。三射及四射骨针也由相应的几对造骨细胞共同生成。骨针多位于中胶层内, 除支撑身体外, 有些骨针还突出于体外, 用以防御敌害的侵袭, 少数骨针位于身体基部, 如根须骨针 (basalia), 起固着作用。

钙质海绵的骨针在形态及大小上变化不大, 硅质海绵的骨针可分为大骨针 (megasclere) 和微骨针 (microsclere) 两类。大骨针既可孤立地分布在海绵体内, 又可彼此连结成坚固

* 此项研究为“中国南方二叠纪造礁生物群落研究”的一部分, 得到国家青年自然科学基金的资助。

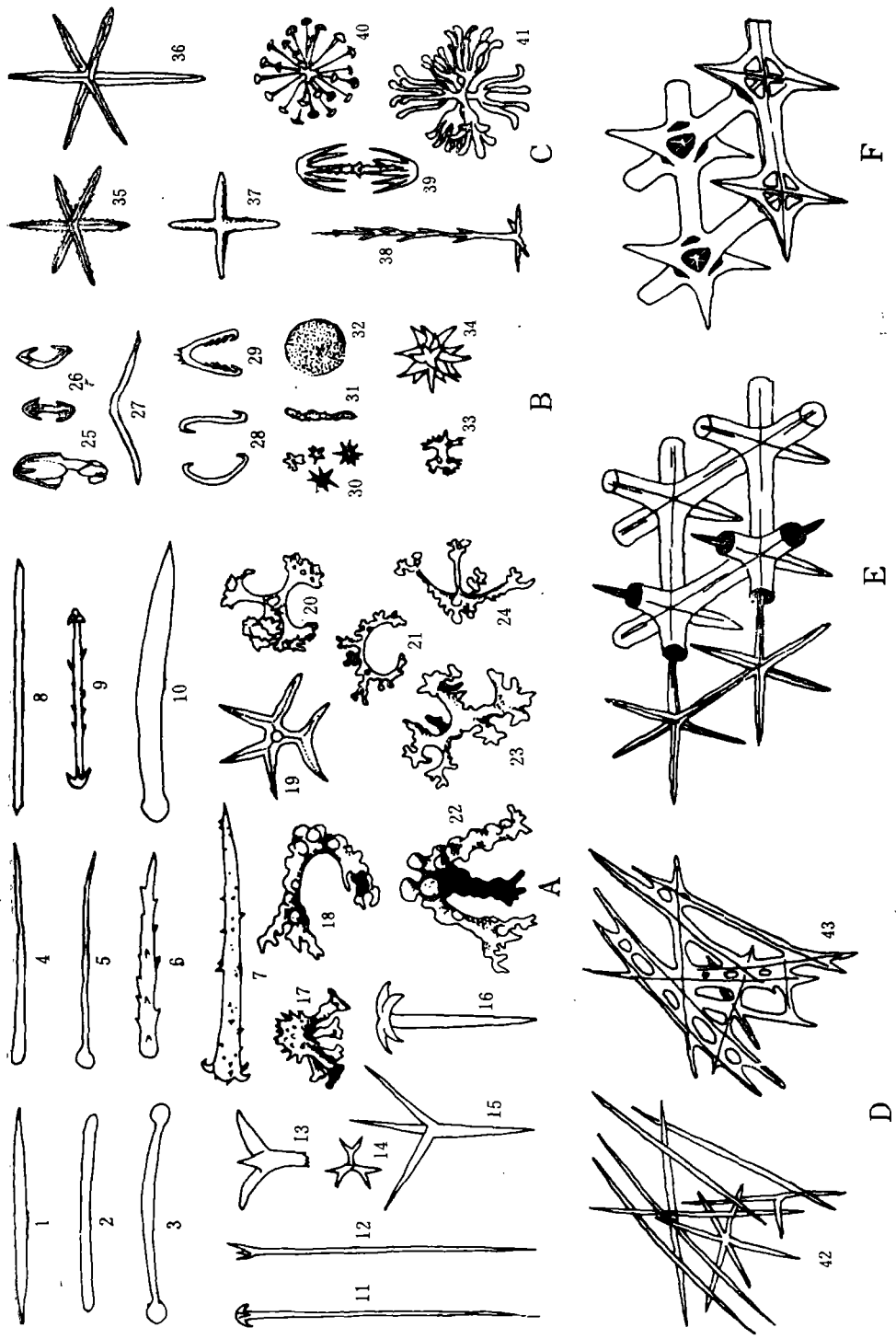


插图 1 常见的各类硅质海绵骨针及骨骼 (Siliceous spicules and skeleton of Demospongia and Hexactinellida)

A. 普通海绵纲的大骨针: 1—10. 各类简单的单射针、双射针; 11—16. 复杂的多射针; 17—24. 各种形态的链状骨针(据 J.K. Rigby, 1983; 7—14. 据 W. D. Hartman, 1980; 16. 据 P. Brien, 1973; 17—24. 据 M. W. Laubenfels, 1955)。B. 普通海绵纲的微骨针(据 W. D. Hartman, 1980)。C. 六射海绵纲的大骨针及微骨针: 35, 36. 六射骨针; 37. 十字骨针; 38—41. 各种微骨针(35—37. 据 W. F. Reif, 1967 修改; 38—41. 据 Schulze, 1887)。D. 六射海绵散架型骨架; 42. 骨架形成前; 43. 已形成的骨架。E. 六射海绵灯海绵型骨架(据 R. E. H. Reid, 1958)。所有骨针均未按比例尺。

的格架。微骨针一般直径约 $1\mu\text{m}$, 长度仅在 $10-100\mu\text{m}$ 之间, 大多嵌埋在中胶层内, 少数位于身体表层或其它部位, 很少连结形成骨架(插图 1)。除硬体骨骼外, 海绵体内不同的结构构造也是重要的分类依据。

通常海绵由体壁及体壁包围的空腔组成。简单的体壁为单层式, 单层体壁经过褶皱形成复杂的体壁, 由此现生海绵可分为单沟型 (ascon)、双沟型 (sycon) 和复沟型 (leucon)。但在化石海绵中, 除容易辨认的单沟型外, 区分其它类型海绵取决于标本的保存状况。海绵体的内部具有由体壁围成的空腔, 即原腔(亦称中央腔或泄殖腔), 原腔顶端形成出水口。在某些种类中, 原腔可以极其发达, 而在另一些种类中, 原腔可以萎缩或完全退化。原腔、出水口以及体壁上的沟、孔等构成了海绵动物特有的沟道系统, 沟道系统具有重要的分类意义。

和其它门类一样, 海绵动物的分类最初也依据于外部形态, 而后才开始注意骨骼组分和内部的结构构造。按照骨针骨骼性质的差别, 可以把海绵动物划分为硅质海绵、角硅质海绵、角质海绵和钙质海绵 4 类。绝大多数化石海绵属硅质海绵或钙质海绵, 这两类海绵在分类依据上有所不同:

1. 硅质海绵类 骨骼主要为硅质骨针组成, 成分为蛋白石。有时这种骨针还和少量海绵

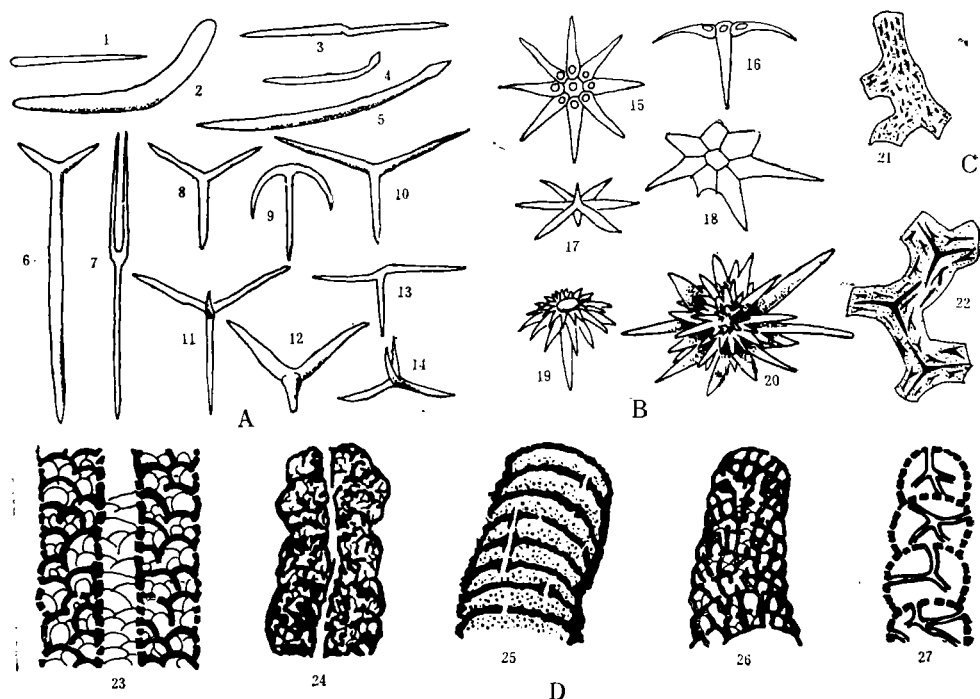


插图 2 常见钙质海绵骨针及硬体骨骼

Calcareous spicules and rigid skeletal frameworks of Calciispongiae and Heteractinida

A. 各种类型的钙质骨针: 1, 2, 4, 5. 为单射针; 3. 双射针; 6—10, 12, 13. 为三射针; 11, 14. 为四射针(据 E. A. Minchin, 1900 修改)。

B. 异射海绵纲的骨针(15—19. 据 R. E. H. Reid, 1979; 20. 据 J. K. Rigby, 1983)。

C. 纤维海绵的骨纤结构: 21. 含单射针、双射针的骨纤; 22. 含三射针及单射针的骨纤(据 B. Ziegler and S. Rietschel, 1970)。

D. 串管海绵的各类填充组织: 23. 泡沫组织; 24. 网状组织; 25. 泡粒组织; 26. 支柱组织; 27. 管状组织(23, 24, 26, 27. 据 A. Seilacher, 1962; E. Ott, 1967; 25. 据 Fan and Zhang, 1985)。均未按比例尺。

质(spongin)共同构成骨骼。大骨针的形态及连结方式等可作为硅质海绵的主要分类依据,如普通海绵纲,大骨针主要为单轴单射针、单轴双射针、四轴针及链结骨针(desmas)等几类,而六射海绵纲的大骨针主要为六射骨针和十字骨针。微骨针在分类中也有非常重要的作用,在普通海绵纲中,依据不同类型微骨针与大骨针的组合,可把海绵鉴定到不同的属;在六射海绵纲中,微骨针成为不同亚纲或目的分类依据。

2. 钙质海绵类 骨骼由钙质骨针、骨纤(fibrous)构成,骨针成分为方解石。缺乏骨针的钙质海绵,如串管海绵(Sphinctozoa),具有钙质的体壁及填充组织。钙质海绵骨针无大骨针和微骨针之分,主要骨针类型包括单射针、双射针、三射针及四射针(插图 2-A),而在串管海绵中,填充组织成为重要分类依据。根据填充组织的性质,可把串管海绵划分到科。常见的填充组织包括泡沫组织、支柱组织、网状组织、管状组织及孢粒组织等(插图 2-D)。骨纤是出现在另一些钙质海绵,如纤维海绵(Inozoa)中的特有结构,这是一种由钙质胶结物把骨针粘结、包裹起来的微细结构(插图 2-C),嵌埋在骨纤中的骨针以三射针及双射针最常见。骨纤是纤维海绵的重要分类依据之一。

海绵动物的分类

有关海绵动物最早的描述及分类可追溯到 19 世纪末(Zittel, 1878; Steinmann, 1882; Hinde, 1887—1893)。本世纪前 50 年也有许多分类方面的尝试,但真正比较明确地建立分类体系的是 Laubenfels (1955)。他把海绵动物分为 3 纲:普通海绵纲、玻璃海绵纲和钙质海绵纲。其分类特点是依据骨针性质和骨骼特征进行划分,并对各类海绵重要的属做了概括性描述。他的工作为海绵的分类奠定了基础。60 年代苏联和法国也建立了自己的分类系统,这些分类大都建立在 Laubenfels 的分类基础之上,划分方案大同小异。

70 年代 Reid (1979) 在《古生物学百科全书》中建立了与前人不同的分类系统。他把海绵动物划分为 4 纲,即:普通海绵纲、钙质海绵纲、六射海绵纲和异射海绵纲。通过比较不难发现,Laubenfels 的玻璃海绵纲实际上包括了六射海绵和异射海绵这两类海绵,而 Reid 认为异射海绵的骨针与六射海绵骨针完全不同,不但形态上有差别,成分上也很难确定其性质。根据 Finks (1960) 的研究,异射海绵的骨针很有可能是钙质而不是硅质,从而应有别于六射海绵,单独建立一纲。此外,Reid 的分类中还考虑到了硬骨海绵。自 60 年代至 70 年代,随着全球范围海绵化石的大量发现及有关资料的积累,已有可能对各个类别的海绵化石进行深入研究,其中 Seilacher (1962), Ott (1967), Dieci 等(1970), Ziegler 和 Rietschel (1970) 对钙质海绵, Finks (1960, 1970), Bergquist 和 Hartman (1969), Bergquist 和 Hogg (1969), Reid (1963, 1968, 1970) 对普通海绵, Reid (1968), Rigby (1971), Reif 和 Robinson (1976) 对六射海绵, Rigby (1967, 1976, 1977, 1983), Rigby 和 Nitecki (1975) 对异射海绵, Hartman (1975, 1980) 对硬骨海绵等均做了大量工作。

在研究海绵动物的同时,一些古生物学家还注意到一些相关门类的研究,为揭示海绵动物的演化提供依据。Wendt (1980) 在对钙质海绵的研究中,认为这类海绵应包括 3 纲:古杯海绵纲、钙质海绵纲和硬骨海绵纲,尽管他提出古杯类有可能是独立的一门,但仍列在他的分类表内。同时他还认为层孔虫可能归属于硬骨海绵纲,这一思想后来得到进一步明确和发挥。在他的 1986 年最新分类中,层孔虫被作为硬骨海绵纲的 1 目,同时异射海绵也作为 1 目,归在钙质海绵纲内。继 Wendt 之后, Rigby 和 Stearn (1983) 在《Sponges and Spongiomorphs》

中归纳了刺毛类和层孔虫,从而使海绵与类海绵生物的对比研究成为一个趋势。

本文认为,把海绵同相关门类生物结合起来研究无疑对揭示生物演化系谱有益,实际上研究 1 个门类在地史时期的演化不可避免地要考察相关门类的情况,然而在明确它们之间的关系之前往往需要做大量而深入的对比研究,这也涉及到研究材料的积累以及对这一范畴的认识深度。就古杯类和层孔虫而言,它们各自作为单独的一类已经得到了详细的描述,尽管在骨骼性质和细微结构上同钙质海绵具有相似性,但仍有足够的证据把它们区别开,特别是考虑到古杯类和层孔虫在骨骼构造快速演化上表现出更高层次的特征,笔者同意目前一些作者的划分方案 (Rigby, 1983; Clarkson, 1986),暂时没有把它们包括在海绵动物门内。

根据硬体骨骼和内部结构构造的差异,本文提出适用于化石海绵的分类如下:

海绵动物门 (Porifera)

1. 普通海绵纲 (Demospongea)

Keratosa 目

Monaxonida 目

Choristida 目

Lithistida 目

2. 六射海绵纲 (Hexactinellida)

1) 六射星海绵亚纲 (Hexacterothra)

Lyssacinosida 目

Hexactinosida 目

Lychniscosida 目

2) 双盘海绵亚纲 (Amphidiscophora)

Amphidiscosida 目

3. 钙质海绵纲 (Calcispongiae 或 Calcarea)

Calcinea 目

Calcaronea 目

Pharetronida 目

Inozoa 亚目

Sphinctozoa 亚目

4. 异射海绵纲 (Heteractinida)

5. 硬骨海绵纲 (Sclerospongiae)

必须说明,本文把异射海绵和硬骨海绵各自作为独自一纲的根据是:

异射海绵: 1)骨针为钙质,而不是硅质,因此不能同六射海绵混淆;2)骨针形态特异,结构与一般钙质海绵骨针不同;3)绝灭于二叠纪,在演化系谱上表现出独立性。

硬骨海绵: 1)主要骨骼为钙质,附属骨骼组分为硅质骨针,这一特征与所有类型海绵不同;2)原腔退化或消失,海绵体在结构上不同;3)在地史中出现最晚,演化中有间断。

主要类别海绵的演化趋势

海绵动物骨骼性质的差异决定了不同的演化方向。六射海绵主要表现为体壁上的演化,普通海绵在整个古生代演化迅速,而钙质海绵又与硅质海绵不同,通过在骨骼矿物成分及微细

构造上的对比研究,表明各类钙质海绵在演化上的共性,同时可间接推断它们可能有着共同的祖先。

1. 硅质海绵类

依据我国云南澄江动物群的发现,原始的硅质海绵出现于早寒武世,但很快发生了分化。最早的六射海绵化石发现于加拿大西部的布吉斯页岩 (Burgess Shale),但在我国南方晚元古代地层中已经发现了六射海绵骨针。原始的六射海绵只具有极薄的体壁,由十字骨针构成一个单层,没有形成立体的格架。海绵体结构同现代单沟型海绵结构相同。由于十字骨针的骨针射大多与海绵体壁近于正切,因此不可能有效地支撑厚的体壁。到晚寒武世,出现了六射骨针,这使得六射海绵从薄壁型向厚壁型转化。奥陶纪的六射海绵至少具有双层的骨针层 (Finks, 1983),从这时起,六射海绵向两个分支演化,一支以 *Pattersonia* Miller, 1889 为代表,中央腔退化;另一支以 *Brachiospongia* Marsh, 1867 和 *Pyruspongia* Rigby, 1971 为代表,具有大而发达的中央腔。在晚古生代,六射海绵的骨针表现为复杂化,有些属出现皮下骨针及体内多刺的六射骨针。微骨针在演化上也向两个方向发展,一个由似轮针向单轮针、双轮针递变,另一个形成似轮针与六射星针的组合 (Wendt, 1980)。这一趋势导致确立了六射海绵的两个亚纲 (Finks, 1983)。值得注意的是在六射海绵漫长的演化史中出现过间断,这一间断发生在三叠纪,许多属在这时消失,直到侏罗纪以后才逐渐恢复。

普通海绵在体壁的演化速度上比六射海绵快,布吉斯页岩中的普通海绵已具有复沟型结构。奥陶纪时,普通海绵获得了重大发展,石海绵类 (Lithistida) 骨骼完全由链结骨针组成,这种骨骼更为坚固,它表明同生活在静水环境的六射海绵相比,石海绵类已从骨骼结构的演变上适应了水动力较强的环境。不具有链结骨针的普通海绵从中奥陶世起形成 3 个独自の演化系列,分别以 *Saccospongia* Ulrich, 1889; *Hindia* Duncan, 1879 和 *Astylospongia* Roemer, 1860 为代表。在古生代至中生代的进化中最终形成两个类群:一个类群骨骼内的骨针主要为四轴针,另一个类群骨骼内的骨针以单轴针为特色。可以观察到 3 个演化趋势:1) 薄壁型演化为厚壁型(这与六射海绵的演化模式相似);2) 从薄壁不具有沟道系统的类型演化为厚壁具有沟道系统的类型,3) 骨针由简单松散地堆聚演变发展为具有规则的格架。整个普通海绵的演化史还表现为骨针类型的分化和最终的统一。此外,对环境的高度适应,代表了普通海绵的进化程度。在海绵动物门内,只有普通海绵不受温度、深度及盐度的控制,能够生存于任何水体。普通海绵纲主要类别在地史中的系谱关系见插图 3。

2. 钙质海绵类

具有游离骨针的钙质海绵自早寒武世就出现了 (Ziegler and Rietschel, 1970)。到中寒武世,出现了无骨针的类型 (Pickett and Jell, 1983)。此后,这两支海绵开始它们各自的演化。具有骨针的一支在整个地史中没有太显著的变化,现生类型的体内仍保留简单的三射、四射骨针。不具有骨针的一支即串管海绵,它在生物门类众多的古生代没有得到很好发展,只是进入二叠纪后才开始迅速繁盛。在以后的演化中,一些类型表现为房室个数的增加和房室叠覆方式上的多样化(张维,1987),一些类型表现为填充组织的不断进化:从简单的泡沫型到复杂的各种类型 (Ott, 1967)。在串管海绵演化史上出现过两次间断,一次在早三叠世,另一次在晚三叠世与侏罗纪之间,第一次间断后不久,串管海绵在中、晚三叠世再度繁盛,但第二次间断后,除幸存几个属外,绝大多数串管海绵的科都绝灭了。

另一类钙质海绵为纤维海绵。目前还难以确定这类海绵的起源,它们自石炭纪突然出现,

表 I 海绵动物门各类海绵
Comparison of main features and skeletal

纲	骨骼成分	骨 针		骨架特征	海绵体形态	生存环境	分布时代	亚纲或目(亚目)	
		大骨针	微骨针						
普通海绵纲 (Demospongiae)	硅质、硅质及海绵质、海绵质	单轴单射针 单轴双射针 四轴骨针 链结骨针	爪形针 螺旋星针 弯形针 镊形针 弓形针 星形针	骨架一般由海绵质粘结而成,形态常不规则,排列简单	杯状 柱状 盘状 单体或群体,个体大小变化大	三个科生存于淡水环境,生活在海洋环境的类型,不受纬度控制,自潮间带至大洋深部都有分布	寒武纪—现代	角海绵目 (Keratosa)	
								单轴海绵目 (Monaxonida)	
								分海绵目 (Choristida)	
								石海绵目 (Lithisida)	
六射海绵纲 (Hexactinellida)	硅质	三轴十字骨针 六射星针	小双轮针	不规则型: 散簇型格架 规则型: 网格型格架 灯海绵型格架 骨架内无海绵质	瓶状筒状 常为大型单体	全部生存于海洋环境,一般栖于静水环境,喜深水	晚元古代—现代	六射星海绵亚纲 (Hexasterophora)	散簇海绵目 (Lyssacinosida)
									六射海绵目 (Hexactinosida)
									灯海绵目 (Lychniscosida)
								双盘海绵亚纲 (Amphidiscophora) 双盘海绵目 (Amphidiscosida)	
钙质海绵纲 (Calcispongiae 或 Calcareae)	钙质	单射骨针 双射骨针 三射骨针 四射骨针		骨架结构简单,无海绵质;部分具有由纤维构成的格架,在缺失骨针的类型中,由坚固的钙质体壁支撑海绵体,体内填充组织为次一级骨骼组分	柱状 杯状 块状 串珠状 板状 穗状 单体或群体	全部海生,多栖于浅而温暖的水体	寒武纪—现代	灰质海绵目 (Calcinea)	
								钙质海绵目 (Calcarenea)	
								箭囊海绵目 (Pharetronida)	串管海绵亚目 (Sphinctozoa)
									纤维海绵亚目 (Inozoa)
硬骨海绵纲 (Sclerospongiae)	文石或方解石、硅质	圆棘刺棒针 棘刺棒针 尖骨针	旋棒星针等	具有坚硬的钙质骨骼,硅质骨针不形成格架,散布于软组织内	柱状、块状多见	全部海生,现生种多栖于热带海洋	二叠纪—现代		
异射海绵纲 (Heteractinida)	钙质	三射、四射、六射、八射骨针,在多射针内,以轮辐状、伞状、花瓣状骨针最常见		骨架规则或不规则 无海绵质	杯状、盘状、钵状等 单体多见	全部海生	晚寒武世—早二叠世	异射海绵亚纲 (Heteractinida)	

基本特征及骨骼结构的比较

structure of different classes in Porifera

骨骼成分	骨 针	骨架特征	形态及生存环境	分布时代
海绵质	基本无骨针	由海绵质构成韧性格架	适应性极强,可生存于淡水或海水,海绵体多为不规则状	现 代
硅质—海绵质	大骨针基本为单轴针微骨针形态多样	骨架由骨针及海绵质构成,结构简单	淡水至海洋环境,生态习性复杂,可钻孔,海绵体形态多样	中寒武世—现代
硅质	大骨针以单轴针,四轴针,蛇形针为主,微骨针形态多样	结构简单,有时不形成格架	全为海生,海绵体形态多样	石炭纪—现代
硅质	链结骨针	骨架规则,全由链结骨针构成	喜栖于温暖浅海,适应深度一般不超过 1500 m,形态多样	寒武纪—现代
硅质	大骨针为六射骨针 微骨针为六射星针	由六射骨针并列或相互交错组成的疏松格架	现生类型栖于静水环境,多在 27-6770 m 深度范围内	奥陶纪—现代
硅质	大骨针为六射骨针 微骨针为六射星针	由相邻六射骨针的骨针射末端彼此粘结、融合而形成的规则网状格架	现生类型栖于深而安静的水体,分布深度 500—4000 m	二叠纪—现代
硅质	大骨针为六射骨针 微骨针为六射星针	六射骨针连结成格架后,中心加厚,形成中空的灯笼型格架	栖于静水环境	三叠纪—现代
硅质	大骨针为三轴六射针, 微骨针以双轮针为主,无六射星针	大骨针分散于体内,未形成坚固格架	一般靠基须骨针或骨针簇固着于软而松的底质,栖息深度可达 5900m,海绵体常为杯状或瓶状	寒武纪—现代
钙质	三射骨针,射等长,夹角相等,有时具有单轴针	骨针分布在表皮层或体内软组织中,一般不形成规则的格架	个体发育早期独特的肠腔囊胚,全部生存于浅海,瓶状、柱状	全 新 世
钙质	三射骨针,其中一射长度远大于另外两射,具单轴针	三射针规则地分布于表皮层,与单轴针共同支撑海绵体,但骨针间粘结不紧密	分为单沟型、双沟型和复沟型,绝大多数栖于浅海,瓶状、壶状等	石炭纪—现代
钙质	缺失骨针	由钙质体壁支撑海绵体,体内具次一级骨骼结构——各种类型的填充组织	栖于 4—18 m 之间的温暖浅海,常见形态为柱状、串珠状、穗状、板状	寒武纪—现代
钙质	双射、三射针常见,均嵌埋在骨纤内	由骨纤形成基本格架,骨纤由内部的骨针支撑	体壁内多具有各类沟道系统,无房室构造,柱状、块状、球状等	早二叠世晚期—现代
钙质—硅质				
钙质	轮辐状,伞状,花瓣状骨针常见无微骨针	骨架规则或不规则	栖于温暖的浅水 杯状、盘状、钵状,单体为主	晚寒武世 早二叠世

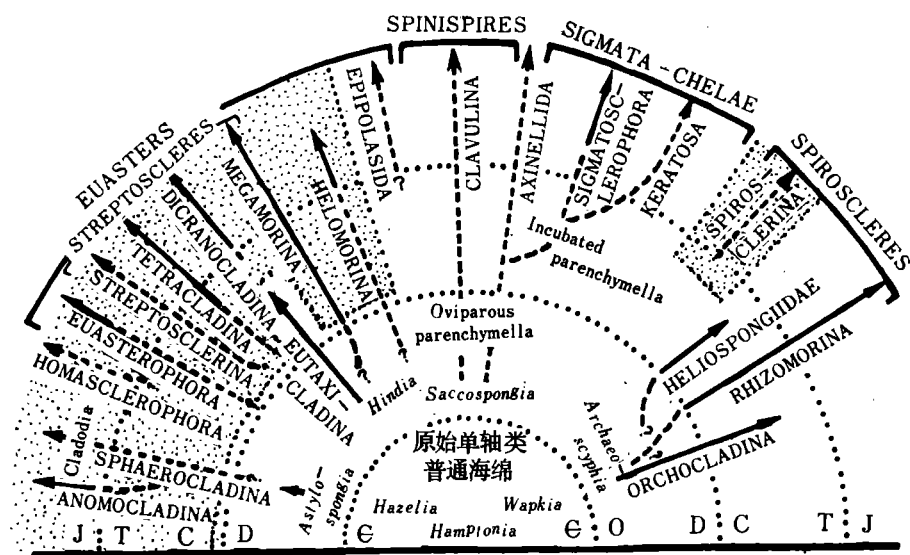


插图3 普通海绵主要类别的演化系谱关系图

Possible fossil history and phylogeny of principle demosponge taxa

图中实线代表已知的化石记录,虚线为推测的演化关系;细点区表示这些类别骨骼内的大骨针主要为四射针(据 Finks, 1967; Rigby, 1983)。

二叠纪达到顶峰。在演化上同串管海绵相似: 第一次繁盛在二叠纪, 早三叠世出现间断, 第二次繁盛在中、晚三叠世, 晚三叠世后又出现间断。纤维海绵在演化上的一个特点, 是骨纤内骨针的变化: 古生代的纤维海绵骨纤内仅有简单的单射、双射针或不含骨针, 中生代纤维海绵骨纤内以三射针为主, 现代属种则以四射针占优势。

异射海绵在骨骼演化上同其它钙质海绵不同, 其骨针射从三射、四射很快发展为六射、八射, 骨针一般具有中央盘, 骨针射与中央盘之间往往具有缝合线。这一现象表明在骨针生成方式上异射海绵有其自己的特点。早期的异射海绵同六射海绵形态相似, 为薄壁型, 以后向厚壁型演化。骨针在演化上尤为明显, 以致出现许多特化类型, 如星状骨针、花瓣骨针、轮辐状骨针等(插图2-B), 这些骨针在其它钙质海绵内极少出现。正是由于异射海绵在短期内完成了高度演化, 所以在古生代末就逐渐走向衰退。

硬骨海绵具有镁-钙质的坚硬骨骼, 同时又含有硅质骨针, 骨针作为次一级的骨骼组分嵌埋在软组织内。根据这种特殊的骨骼构成, Lévi (1973) 和 Vacelet (1977) 认为硬骨海绵可能从普通海绵演化而来, 它们之间具有一定的亲缘关系。从现有资料看, 出现在硬骨海绵体内的骨针多为带刺的单射针, 同普通海绵骨针有很大差别, 事实上很难找到直接的证据表明这两类海绵之间的诸多共性。

关于钙质海绵的系统演化, Ziegler 和 Rietschel (1970) 认为, 简单的类型, 像现代大洋中占优势的那些属, 如分海绵类 (Dialytina), 代表钙质海绵的演化主干, 其它钙质海绵均从此演化而来。这种认识受到了不同程度的挑战, 例如: Vacelet (1977, 1979) 通过对现生串管海绵的研究, 提出串管海绵与普通海绵有亲缘关系, 认为串管海绵是从硅质海绵类演化而来, 以致 Pickett (1982) 等直接把串管海绵归属于普通海绵纲。这从一个方面表明了钙质海绵在演化上的复杂性。本文根据各类海绵的演化趋势得出的结论也和 Ziegler 和 Rietschel 的

认识相反：钙质海绵在演化上应该是多系谱而不是单系谱。

令人鼓舞的是近年来在钙质海绵骨骼细微构造的研究上取得了成果 (Wendt, 1984, 1986)。4 类细微结构(球纤结构——spherulitic structure、柱纤结构——clinogonal structure、层纤结构——Orthogonal structure 和不规则结构——irregular structure) 极少发生转化,但同一类钙质海绵在不同地质时期可具有不同类型的骨骼细微结构,而不同类型的钙质海绵,其细微结构在同一时期具有相似性,这就有可能根据这些结构来进一步讨论钙质海绵的系谱关系(插图 4)。

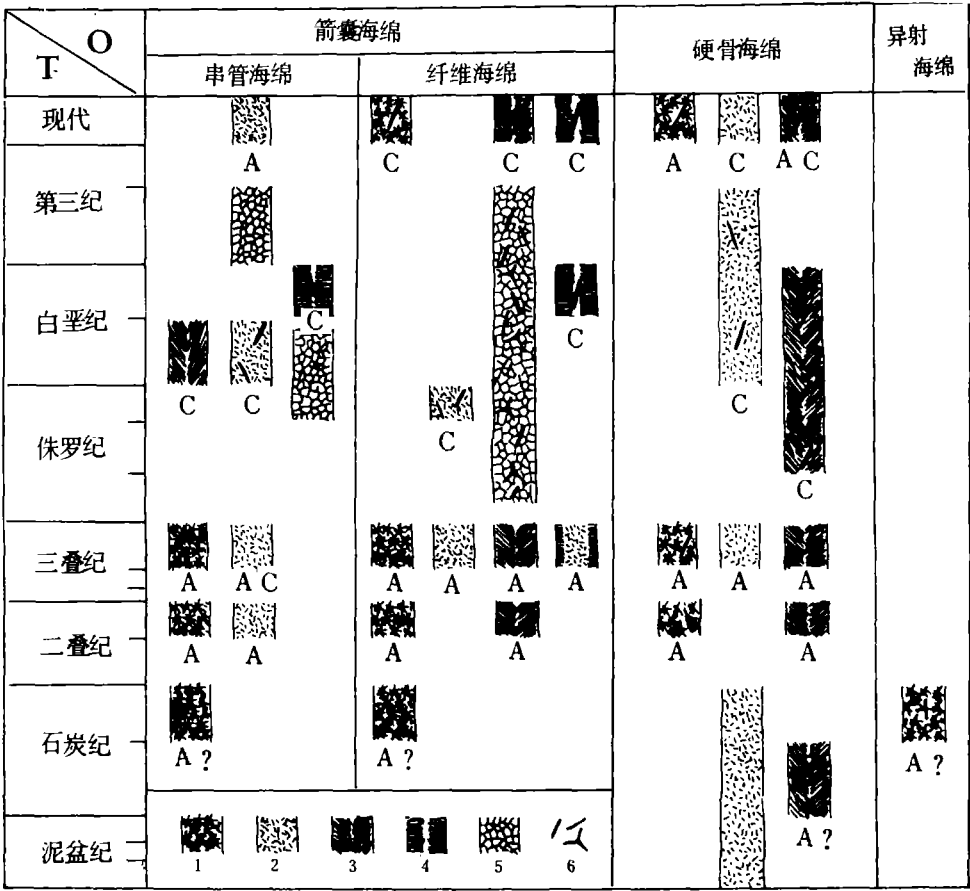


插图 4 不同时期各类钙质海绵的骨骼细微结构
Skeletal microstructures of calcareous sponges in different geological times
(据 Wendt, 1984, 1986 修改)

海绵动物的地质分布及意义

几乎所有不同时代的地层中都已发现过海绵动物化石, 因此在整个地质时代可以得到连续的记录,只是在不同时代各类海绵在组合面貌上有所变化。

早古生代主要是硅质海绵, 最早的普通海绵和六射海绵化石出现在中寒武世,奥陶纪时,普通海绵中的一支——石海绵目得到了飞速发展,它们存在于各种环境,甚至参与造礁。在志留纪和泥盆纪,由于层孔虫和四射珊瑚的崛起,硅质海绵的繁盛受到遏制,此时钙质海绵参与

同这些生物的竞争。串管海绵和纤维海绵都具有很强的适应能力,在石炭纪它们得到发展,二叠纪达到全盛。整个晚古生代的海绵以钙质海绵为主。此时硬骨海绵已经大量出现,这一时期恰恰是层孔虫和四射珊瑚走向衰落的时期。在二叠-三叠纪之间,钙质海绵在演化上出现了间断,以后又迅速繁衍,成为中、晚三叠世的重要造礁生物。自侏罗纪起,钙质海绵进入演化的低谷,硅质海绵又起而代之,这一趋势一直保持至今。

近年来在不同地质时期的沉积物中发现了大量的海绵骨针,这些骨针局部富集,常常形成海绵骨针岩。例如,由于硅质骨针的大量富集,形成含硅质骨针的燧石层,有时硅质页岩也几乎全由海绵骨针组成,这对研究古代沉积环境、气候条件、洋流或构造变动等有直接的帮助。在地层学中,海绵骨针岩等可作为标志层使用。利用海绵化石划分、对比地层也具有应用价值,事实上这一工作在 70 年代就已获得了进展 (Finks, 1971)。海绵化石可以指相,几乎所有四射海绵均生存于静水环境,它们很少出现在动荡水或礁环境,而钙质海绵恰相反。

海绵化石同生物礁有密切关系。在每个地质时期海绵都可出现在礁环境,这可通过与藻类化石共生得到证明。地史中由于海绵的繁盛出现的成礁期有 3 个:第一个在早-中奥陶世,石海绵目参与造礁;第二个在二叠纪,箭囊海绵目参与造礁,这一成礁期在时间和规模上都比前一期大,由串管海绵和纤维海绵形成的礁遍布北美、北非、欧洲至中亚,以及中国南方;第三个在中-晚三叠世,箭囊海绵目参与造礁,这次成礁与第二次有一定的继承关系。

由造礁海绵形成的各类礁灰岩(骨架岩、粘结岩、障积岩等)具有很高的孔隙性和渗透率,这对石油和天然气的生成和储集极为有利,目前已在不同时代的这类地质体内发现大量具有工业意义的油气田,为确定这种地质体、规划找油远景区,深入研究海绵化石、研究造礁海绵对礁体形成、发育的控制机理等,具有非常重要的意义。

笔者曾就文中有关问题同北京大学地质系张昀副教授、中国科学院南京地质古生物研究所董得源副研究员进行过有益的讨论,在此谨致真诚的谢意。

参 考 文 献

- 张 维, 1987: 串管海绵一新属——新瓜达卢佩海绵(*Neoguadalupia*), 兼论塞巴加斯海绵科各属间的关系。地质科学, 1987(3): 231—238.
- Bergquist, P. R. and Hartman, W. D., 1969: Free amino acid patterns and the classification of the Demospongiae. Marine Biology, 3: 247—268.
- , and Hogg, J. J., 1969: Free amino acid patterns in Demospongiae: a biochemical approach to sponge classification. Cahiers Biologique marin, 10: 205—220.
- Clarkson, E. N. K., 1986: Invertebrate palaeontology and evolution, part two: Invertebrate phyla, 4. sponges, archaeocyathid and stromatoporoids, 65—78.
- Dieci, G., Antonacci, A. and Zardini, R., 1970: Le spugne cassiane (Trias medio-superiore) della regione dolomitica attorno a Cartina d'Ampezzo. Bull. Soc. Paleont. Italiana, 7: 94—155.
- Fan Jiasong and Zhang Wei, 1985: Sphinctozoans from Late Permian reefs of Lichuan, West Hubei, China. Facies, 13: 1—44.
- Finks, R. M., 1960: Late Paleozoic sponge faunas of the Texas Region, the siliceous sponges. Bull. Amer. Mus. Nat. Hist., 120(1): 1—160.
- , 1967: The structure of *Saccospongia laxata* Bassler (Ordovician) and the phylogeny of the Demospongiae. J. Paleont., 41: 1137—1149.
- , 1970: The evolution and ecologic history of sponges during Palaeozoic times. In Fry, W. G. (ed.): The biology of the Porifera. Symp. Zool. Soc. London, 25: 3—22.
- , 1971: Sponge zonation in the West Texas Permian type section. In Dutro, J. T. (ed.): Paleozoic perspectives: A paleontological tribute to G. Arthur Cooper, Smithsonian contributions in paleobiology, 3: 285—300.

- , 1983: Fossil Hexactinellida. In Broadhead, T. W. (ed.): Sponges and Spongiomorphs. Univ. Tennessee, Dept. Sci. Stud. Paleont., 7: 55—69, 101—115.
- Hartman, W. D., 1980: Systematics of the Porifera. In Hartman, W. D., Wendt, J. W. and Wiedenmayer, F.: Living and fossil sponges. Univ. Miami, Sedimenta, 8: 24—35.
- and Goreau, T. E., 1975: A pacific tabulate sponge, living representative of a new order of sclerosponges. Postilla, 167: 1—21.
- Hinde, G. J., 1893: Fossil sponges part III, sponges of Jurassic strata. Palaeont. Soc. London, 189—254.
- Laubenfels, de M. W., 1955: Part E, Archaeocyatha and Porifera. In Moore, R. C. (ed.): Treatise on invertebrate paleontology. Geol. Soc. Amer. Univ. Kansas Press. E21—122.
- Lévi, C., 1973: Systématique de la classe des Démospongiaria (Demosponges). In Grassé, P. P. (ed.): Traité de Zoologie, Masson et Cie., Paris, 3, 1: 577—631.
- Ott, E., 1967: Segmentierte Kalkschwämme (Sphinctozoa) aus der alpinen Mitteltrias und ihre Bedeutung als Riffbildner im Wettersteinkalk. Abh. König. Bay. Akad. Wiss. Math.-Phys. Kl., N. F., 131: 1—96.
- Pickett, J., 1982: *Vaceletia progenitor*, the first Tertiary sphinctozoan (Porifera). Alcheringa, 6: 241—247.
- and Jell, P. A., 1983: Middle Cambrian sphinctozoa (Porifera) from New South Wales. Mem. Ass. Australas. Palaeontols., 1: 85—92.
- Reid, R. E. H., 1968: Bathymetric distributions of Calcarea and Hexactinellida in the present and in the past. Geol. Mag., 105: 546—559.
- , 1970: Tetraxons and Demosponge phylogeny. In Fry, W. G. (ed.): The biology of the Porifera. Symp. Zool. Soc. London, 25: 63—89.
- , 1979: Porifera. In Fairbridge, R. W. and Jablonski, D. (ed.): The Encyclopedia of paleontology, encyclopedia of Earth Sciences Series Vol. VII, Dowden, Hutchinson and Ross, Inc. 635—641.
- Reif, W. E. and Robinson, J. A., 1976: On functional morphology of the skeleton in lychnisc sponges (Porifera, Hexactinellida). Palaeontologische Zeitschrift, 50: 57—59.
- Rigby, J. K., 1971: Sponges and reef and related facies through time. Proc. North Amer. Paleont. Convention, J, 1374—1388.
- , 1976: A new Devonian heteractinid sponge from southwestern Ellesmere Island, Arctic Canada. Can. J. Earth Sci., 13: 120—124.
- , 1977: *Constellatospongia*, a new heteractinid astraeosponge from the Upper Ordovician Churchill River Group, Manitoba. Geol. Surv. Can., Bulletin, 269: 131—137.
- , 1983: Sponges of the Middle Cambrian Marjum Limestone from the House Range and Drum Mountains of western Millard County, Utah. J. Paleont., 57: 240—270.
- Rigby, J. K. and Nitecki, M. H., 1975: An unusually well preserved heteractinid sponge from the Pennsylvanian of Illinois and a possible classification and evolutionary scheme for the Heteractinida. J. Paleont., 49(2): 329—339.
- and Stearn, C. W., 1983: Sponges and spongiomorphs, notes for a short course. Univ. Tennessee, Dep. Geol. Sci. Studies Geology, 7: 1—220.
- Seilacher, A., 1962: Die Spinctozoa, eine Gruppe fossiler Kalkschwämme. Akad. Wiss. Literatur Abh. Wiss. Math.-Phys. Klasse, 1961: 721—790.
- Steinmann, G., 1882: Pharetronen-Studien. Neues Jahrbuch für Mineralogie, Geologie und Paläontologie, 139—191.
- Vacelet, J., 1977: Éponges Pharétronides actuelles et Sclerosponges de Polynésie française, de Madagascar et de la Réunion. Bull. Mus. national d'Hist. naturelle, (3): 444, 345—368.
- , 1981: Éponges hypercalcifiées ("Pharétronides", "Sclérosponges") des cavités des récifs coralliens de Nouvelle-Calédonie. Bull. Mus. nat. d'Hist. naturelle, (4): 3, 313—351.
- Wendt, J., 1979: Development and skeletal formation, microstructure, and mineralogy of rigid calcareous sponges from Late Palaeozoic to Recent. Coll. intern. CNRS, 291: 449—457.
- , 1984: Skeletal and spicular mineralogy, microstructure and diagenesis of coralline calcareous sponges. Palaeontographica Amer., 54: 326—336.
- , 1986: Reefs in time and space (Notes for a short course). Chengdu, Sichuan.
- Ziegler, B. and Rietschel, S., 1970: Phylogenetic relationships of fossil calcisponges. In Fry, W. G. (ed.): The biology of the Porifera Symp. Zool. Soc. London, 25: 23—40.
- Zittel, K. A. von. 1878: Studien über fossile Spongien, Zweiter Abtheilung Lithistidae; Dritte Abtheilung, Monactinellidae, Tetractinellidae und Calcispongiae. Abh. Bayer. Akad. Wiss. Math. naturw. Kl., 13(2): 91—138.

[1989年8月16日收到]

CLASSIFICATION, EVOLUTION AND GEOLOGICAL SIGNIFICANCE OF FOSSIL SPONGES

Zhang Wei

(*Institute of Geology, Academia Sinica, Beijing 100029*)

Key words sponge, rigid skeleton, classification, evolution, distribution

Summary

Taxonomy of fossil sponges at the highest level is based on the rigid skeleton, since the soft tissue is not preserved in the fossils. Most sponges have an internal skeleton, which may consist of 1) calcareous spicules; 2) siliceous spicules; 3) siliceous spicules and organic matter (spongin) or 4) spongin fibers only. In calcareous sponges, a few have calcareous non-spicular wall structures (Sphinctozoa), and a few have fibrous structures (Inozoa) in which calcareous spicules are embedded and cemented together. The following is an accepted classification of fossil sponges:

Phylum: Porifera

I. Class: Demospongia (Cambrian—Recent)

Skeleton composed of siliceous spicules and spongin, or spongin only. Megasccleres being one to four-rayed spicules and microsccleres including chelas, sigmas, toxons, forceps, sigmaspires and asters. Most microsccleres not preserved in fossil demosponges.

1. Order: Keretosa (Recent)
2. Order: Monaxonida (Middle Cambrian—Recent)
3. Order: Choristida (Carboniferous—Recent)
4. Order: Lithistida (Cambrian—Recent)

II. Class: Hexactinellida (Late Proterozoic—Recent)

Megasccleres mainly being hexactins and stauractins which are found in some earliest hexactinellids. Microsccleres including hexasters and amphidiscs, with no spongin.

I). Subclass: Hexasterophora: Microsccleres are hexasters.

1. Order: Lyssacinosida (Ordovician—Recent)
2. Order: Hexactinosida (Permian—Recent)
3. Order: Lychniscosida (Triassic—Recent)

II). Subclass: Amphidiscophora: Microsccleres being amphidiscs.

Order: Amphidiscosida (Cambrian—Recent)

III. Class: Calcispongiae (=Calcarea) (Cambrian—Recent)

Framework composed of calcareous spicules and /or non-spicular skeleton. All spicules only of primary types such as monoactine, diactine, triactine and tetractine.

1. Order: Calcinea (Recent)
2. Order: Calcaronea (Carboniferous—Recent)
3. Order: Pharetronida (Cambrian—Recent)
 - 1) Suborder: Inozoa (Permian—Recent)
 - 2) Suborder: Sphinctozoa (Cambrian—Recent)

IV. Class: Heteractinida (Late Cambrian—Early Permian)

Skeleton composed of 3-, 4-, 6- or 8-rayed calcareous spicules which may be interlocked and or embedded in a solid non-spicular skeleton, with no spongin.

V. Class: Sclerospongiae (Permian—Recent)

Sponges with a skeleton composed of siliceous spicules and spongin fibers as well as a basal massive skeleton of calcium carbonate occurring as either aragonite or calcite.

The oldest isolated spicules of Hexactinellida are found in Late Proterozoic (Doushantuo Formation), South China; some first entire hexactinellid sponges are from the Middle Cambrian (Burgess Shale), West Canada. These earliest hexactinellids have got a single layer of parallel stauractins, and a more complex form, with two or more layers of parallel hexactins, appearing in the Upper Cambrian. A general evolutionary trend from early thin-walled form to later thick-walled form can be seen in this group. From Ordovician, hexactinellids developed into two branches: a) the branch with a large and broad central spongocoel such as the genera *Brachiospongia* and *Pyruspongia*; b) the branch with the central spongocoel reduced and degenerated, such as the genus *Pettersonia*. Post-Paleozoic hexactinellids became a conservative group, in which only a few tenuous lineages seemed to have crossed the Permian and Triassic boundary. Most hexactinellids limited their extent to deeper marine facies.

The principal demosponges are found in Lower Cambrian (Chiungchussu Formation), Yunnan, China, mostly consisting of monaxonic forms. The lithistids occupied a supremacy during the Ordovician. In fact, they constituted the most important reef-builders with a wide distribution, but they became a small group at the end of the Devonian, probably due to the development of stromatoporoids and other reef-building organisms. Non-lithistids of Demospongia have undergone a slow and continuous evolution. Three evolutionary trends are evident in demosponges: 1) Thin-walled sponges developed into forms with thicker, more massive walls (similar to patterns seen in Hexactinellids); 2) Thin-walled sponges without canal system developed into forms with thick walls equipped with a canal system; and 3) Simple assemblages of spicules developed into more complex regular frameworks. Today demosponges have persisted as a major class of sponges. They occupy environments ranging from warm, shallow subtidal, high energy to quiet, cold oceanic deeps, and from modern seas to freshwater ponds and lakes.

In calcareous sponges, Inozoa seemed to have spread out from the Tethys Region where they suddenly appeared in the uppermost Lower Permian of Sicily. A similar high diversity is found in Upper Permian reefs of Tunisia and China. The evolution of this group still remains obscure, not only because of their scanty fossil records, but also because of their generalized nature. Sphinctozoa were the most important reef builders during Late Paleozoic and Mesozoic. They first appeared in Cambrian and then developed into a large group during the Late Paleozoic. A general trend in the evolution of Sphinctozoa is the development of increasing chambers and filling structure. The earliest genera have almost empty chambers while complex forms have various filling tissues and numerous chambers. Their development in species diversity in geological times is similar to that of Inozoa: the highest diversity was in the Permian, with a gap in the Lower Triassic; while the second peak was in the Upper Triassic, with a gap from Middle Liassic to the uppermost Middle Jurassic.