



海绵动物侧壁孔结构的水动力功能与生态适应性： 基于计算流体力学的见解*

洪彦杰^{1,2} 王泽坤³ 罗翠^{1,2**} 沈程程⁴

¹ 中国科学院南京地质古生物研究所, 古生物学与油气地层应用全国重点实验室, 南京 210008;

² 中国科学院大学, 北京 100049;

³ 自然史博物馆, 伦敦 SW7 5BD;

⁴ 自然资源部第二海洋研究所 海洋生态系统动力学重点实验室, 杭州 310012

摘要 生物形态结构与环境的互作机制是生物学与生态学研究的核心议题, 也是理解自然选择如何塑造物种演化轨迹的基础之一。然而, 在海绵动物的形态功能研究中, 既往研究多聚焦于宏观形态, 对功能结构的认识仍显不足。侧壁孔(parietal gaps)是海绵体表引人注目的大型孔洞结构, 其最早的化石记录可追溯到寒武纪第三期, 多见于深水海绵, 可能是对深水环境的一种适应性进化特征。尽管该结构在海绵化石和现生海绵动物中屡见报道, 但以往研究对其具体功能仅限于推测, 并存在争议。前人提出的各种假说目前仍缺乏客观的定量研究予以验证。对形态功能原理认识不足制约了人们对生物—环境互作机制的理解, 削弱了利用形态特征反推古环境参数的可靠性。本研究采用计算流体力学(Computational Fluid Dynamics, CFD)方法, 以阿氏偕老同穴海绵(*Euplectella aspergillum*)这一典型的现生深水六放海绵为例, 通过构建更接近其真实生理状态的对比模型, 在三种雷诺数($Re = 437.5$ 、 875 和 1750)条件下模拟了流场特性, 从水动力角度定量评估侧壁孔的功能及生态适应意义。研究结果表明: 侧壁孔显著增大了海绵中央腔的被动水流, 并形成贯穿腔体的上升流, 有助于海绵进行氧气摄取、废物排出和配子交换等生理活动; 在侧壁孔存在时, 模型的时均阻力系数略有上升, 但其波动幅度显著降低, 有利于海绵维持相对稳定的力学状态、减少涡激振动及基底侵蚀风险。侧壁孔引导的水流交换, 可能有助于提高海绵在较缺氧的深水环境中的氧吸收效率, 以维持其正常生命活动。然而, 在氧含量充足的浅水透光带, 侧壁孔可能反而会降低海绵的滤食效率。本研究采用CFD建模方法有效揭示了现生海绵动物侧壁孔与其外部水环境和海水深度的耦合演化机制, 为未来深水生物的古今对比研究提供了新的可行路径。

关键词 海绵动物 偕老同穴 侧壁孔 计算流体力学 被动水流 深水适应机制

中文引用 洪彦杰, 王泽坤, 罗翠, 沈程程, 2026. 海绵动物侧壁孔结构的水动力功能与生态适应性: 基于计算流体力学的见解. 古生物学报, 65(1): 99–112. DOI: 10.3724/aps.2025046

英文引用 Hong Yan-jie, Wang Ze-kun, Luo Cui, Shen Cheng-cheng, 2026. Hydrodynamic and ecological functions of the parietal gaps in Porifera: insights from Computational Fluid Dynamics analysis. Acta Palaeontologica Sinica, 65(1): 99–112. DOI: 10.3724/aps.2025046

Hydrodynamic and ecological functions of the parietal gaps in Porifera: insights from Computational Fluid Dynamics analysis

HONG Yan-jie^{1,2}, WANG Ze-kun³, LUO Cui^{1,2}, SHEN Cheng-cheng⁴

收稿日期: 2025-10-14; 改回日期: 2026-02-28; 录用日期: 2026-03-04

* 国家自然科学基金重点项目(42330209), 国家自然科学基金面上项目(41972016)。

** 通讯作者: 罗翠, 副研究员, e-mail: cluo@nigpas.ac.cn

1 State Key Laboratory of Palaeobiology and Stratigraphy, Nanjing Institute of Geology and Palaeontology,
Chinese Academy of Sciences, Nanjing 210008, Jiangsu, China;

2 University of Chinese Academy of Sciences, Beijing 100049, China;

3 The Natural History Museum, London SW7 5BD, UK;

4 Key Laboratory of Marine Ecosystem Dynamics, Second Institute of Oceanography, Ministry of Natural
Resources, Hangzhou 310012, Zhejiang, China

Abstract The interaction between organismal morphology and the environment constitutes a central theme in biology and ecology, providing foundational insights into how natural selection shapes the evolutionary trajectories of species. However, previous functional morphological studies on sponges have predominantly focused on their overall shapes, leaving the functional significance of other structural features underexplored. Parietal gaps—the conspicuous, large pores on the body wall of thin-walled sponges—are likely an adaptive trait for deep-water settings, as suggested by their bathymetric distribution. The origin of this characteristic can be traced back to the Cambrian Stage 3. Nevertheless, despite being documented in both fossils and extant sponges, the specific function of parietal gaps remains speculative and debated, lacking objective quantitative validation. This gap in understanding the morpho-functional principles has constrained paleontologists’ ability to interpret organism-environment interactions and to leverage the morphological features for paleoenvironmental reconstructions. In this study, Computational Fluid Dynamics (CFD) was employed to explore the function of parietal gaps, using the hexactinellid sponge *Euplectella aspergillum* as a model. Comparative hydrodynamic models were developed to reflect the in vivo physiological condition of *E. aspergillum*, enabling simulations and analyses of flow field characteristics more accurately under conditions of three Reynolds numbers ($Re = 437.5, 875$ and 1750). The results demonstrate that parietal gaps significantly enhance passive flow and generate consistent upward currents within the atrium, thereby supporting essential physiological processes of the sponges, such as oxygen uptake, waste removal, and gamete exchange. With the presence of parietal gaps, although the time-averaged drag coefficient of the model is slightly increased, the amplitude of drag fluctuations is markedly reduced. Collectively, this contributes to the stabilization of the mechanical environment, reduction of vortex-induced vibrations, and mitigation of substrate erosion risks. The improved water exchange and mechanical stabilization conferred by the parietal gaps may offer critical advantages in low-oxygen, deep-water environments, effectively supporting the sponge’s physiological functions. In contrast, in oxygen-rich, shallow-water habitats, these benefits become less pronounced; the presence of parietal gaps may even impair filter-feeding efficiency, potentially resulting in adverse effects. This study not only reveals the underlying mechanisms of parietal gaps as an adaptive feature to deep-water environments but also highlights the potential of CFD as a tool for investigating the morphological functions of deep-sea and fossil organisms.

Key words Porifera, *Euplectella aspergillum*, parietal gaps, Computational Fluid Dynamics, passive flow, deep-water adaptation

1 引 言

海绵动物是现存最古老的后生动物类群之一,不仅是追溯后生动物起源的关键研究对象,更是研究古海洋生态系统演化的重要一环。根据世界海洋物种名录(World Register of Marine Species, WoRMS, 2026)统计,现生海绵动物9500余种,广泛分布于淡水、潮间带及深海等多种生境。海绵形态结构与环境因子的耦合演化机制,是其生物学与生态学研究的核心问题之一。在诸多环境因素中,水动力条件和沉积作用被广泛认为是影响海绵形态的主导环境因子(Bell and Smith, 2004; Bell, 2007; Schönberg, 2021)。前人研究表明,海绵宏观形态特征通常对应特定的功能适应策略,某些形态特征在群落中的

分布优势度可作为环境特征的指示指标(Bell and Barnes, 2000)。基于功能形态对海绵群落进行表征的研究方法已在多项工作中得到应用,并展现出良好的可操作性与适用性(Lawler and Osborn, 2008; Gerovasileiou *et al.*, 2017)。Schönberg (2021)进一步确立了一套标准化的分类方案,明确区分了不同生境中的海绵优势生长形式,包括披覆状、块状、杯状和直立状等。然而,现有研究多聚焦于环境特征与海绵动物宏观形态的关联,而对其骨架结构在特定环境中起作用的具体力学机制仍缺乏定量研究。

侧壁孔(parietal gaps)是一类可能具有独特适应功能、但与环境互作机制尚不明确的骨架结构特征。“侧壁孔”这一术语最早由Schulze (1887)在研究薄壁型六放海绵(Hexactinellida)时提出,定义为:

“分布于整个海绵体表的孔洞, 海绵内部可借助侧壁孔与外部环境进行介质交换”。(Schulze, 1887, p. 47)。这类侧壁孔结构相对简单, 通常仅为薄壁上的圆形或卵圆形开口, 缺乏复杂的附属构造, 其起源可追溯至寒武纪(胡杰, 2004; Rigby, 1969; Wu *et al.*, 2005) (图1-B)。除寒武纪浅水生物群中的少量化石记录外, 该类结构主要出现在深水的六放海绵中(图1-A), 涵盖多个化石类群如 *Lantianospongia* (胡杰, 2004; Xiao *et al.*, 2005)、*Hintzespongia* (Rigby and Gutschick, 1976; Rigby, 1983; Rigby *et al.*, 2010; Ren *et al.*, 2025)、*Ratcliffespongia* (Rigby, 1969; Rigby and Church, 1990; Wu *et al.*, 2005) 以及现生类群 *Euplectella* (Owen, 1841; Schulze, 1887; Tabachnick

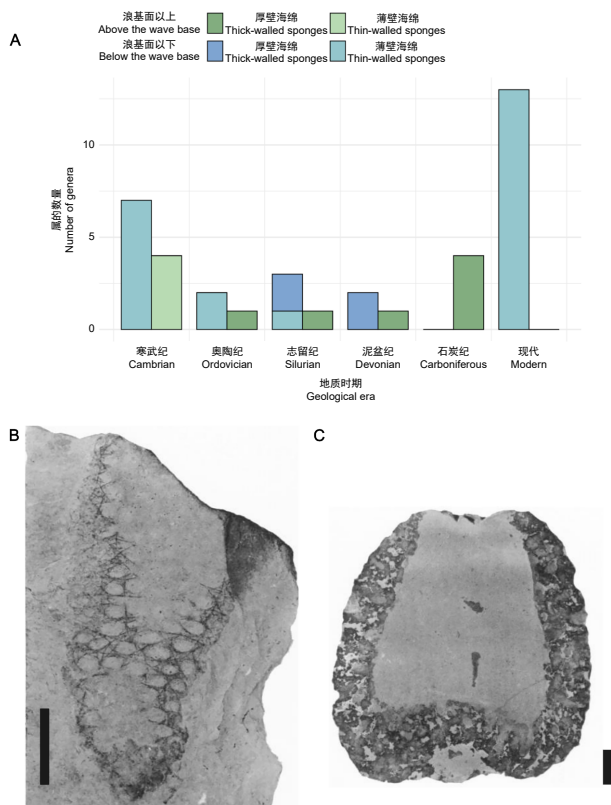


图1 具侧壁孔海绵的地质时代分布、生境类型及典型形态特征

Fig. 1 Temporal-environmental distribution and typical morphology of fossil and extant sponge genera with parietal gaps

A. 具侧壁孔海绵的地质时代和生境分布, 数据来源详见补充材料表S1。B. 具有薄壁型侧壁孔的 *Ratcliffespongia perforata* (引自 Rigby, 1969, pl. 25, fig. 2)。C. 具有厚壁型侧壁孔的 *Malumispongium hartnageli* (引自 Rigby, 1967, pl. 101, fig. 1)。比例尺: B, C = 2 cm。

A. Temporal-environmental distribution of fossil and extant sponge genera with parietal gaps (data from Supplementary Table S1). B. *Ratcliffespongia perforata* with thin-walled parietal gaps (reproduced from Rigby, 1969, pl. 25, fig. 2). C. *Malumispongium hartnageli* with thick-walled parietal gaps (reproduced from Rigby, 1967, pl. 101, fig. 1). Scale bars: B, C = 2 cm.

et al., 2008)、*Walteria* (Schulze, 1887; Ijima, 1901; Shen *et al.*, 2021)、*Regadrella* (Schulze, 1887; Ijima, 1901)等; 此外, 在同处较深水环境的钙质海绵化石 *Petaloptyon* (Rigby and Collins, 2004)中亦有报道。需要指出, 本文所采用的“深水”与“浅水”划分主要基于海岸带水动力条件, 以浪基面(约为半个波浪波长的水深)为界(Peters and Loss, 2012; Flemming, 2024)。该划分方式在水动力学研究中更具物理意义, 且在化石海绵生境分类中具有更高的可操作性。寒武纪早期的古杯动物主要生活于浅水环境, 其体壁由内外两层构成, 均具孔洞结构(Kruse, 1978; Savarese, 1992; Debrenne *et al.*, 2012)。然而, 与海绵动物的侧壁孔相比, 古杯动物内外壁孔洞在尺度上显然更小(Kruse, 1978; Savarese, 1992; Gibson *et al.*, 2023; Wang *et al.*, 2024a), 其功能是否与海绵侧壁孔等同尚无直接证据。因此, 侧壁孔结构被普遍推测为对深水环境的一种适应性特征(Carrera and Botting, 2008; Carrera and Ortega, 2009)。然而, 前人还有报道另一类所谓“侧壁孔”, 该结构被保存在浅水厚壁海绵化石中(图1-C), 其化石记录最早可追溯至早奥陶世(Carrera, 1998) (图1-A), 例如 *Larisspongia* (Carrera, 1998)、*Stioderma* (García-Bellido and Rigby, 2004)和 *Arakespongia* (Rigby, 1970)等。在这类化石中, 体壁上的孔洞需要更长纵深与更复杂的结构来匹配体壁厚度, 孔之间还会发育联结管, 使得厚壁海绵管网系统更加复杂。因此, 厚壁海绵体壁上的开孔与薄壁型侧壁孔的结构特征和功能可能都存在较大差异。本文选取的研究对象特指薄壁型侧壁孔。

尽管侧壁孔相关报道较多(详见补充材料表S1), 但大多止步于形态描述, 少有对其功能的探讨(胡杰, 2004; 陈爱林, 2015; Ijima, 1901; Wu *et al.*, 2005; Botting *et al.*, 2017)。关于侧壁孔的具体功能, 目前存在多种假说(表1), 但这些假说主要是基于形态学观察的主观推测, 缺乏实验观察或定量研究证据支持。由表1可见, 前人认为海绵侧壁孔可能具备多种生理功能, 尤其在调控被动水流(passive flow)方面可能具有重要作用。被动水流是指由环境水流自身的物理特性(如速度差或压力梯度)驱动流体, 通过生物体内部通道的现象, 区别于生物体主动消耗能量(例如借助鞭毛运动)产生的流体运动

表 1 海绵动物侧壁孔的功能推测
Table 1 Proposed hypotheses on the functions of sponge parietal gaps

来源	观点
Ijima (1901)	侧壁孔可能是次生的出水孔(oscula)
胡杰(2004)	侧壁孔可能具有以下功能: 分离骨架上的垂向压力; 可能是最经济的增加海绵体高度的途径; 增加海绵体内的被动水流, 减少海绵体在滤食过程中的能量消耗并提高滤食效率
Wu等(2005)	侧壁孔可能与滤食的水动力机制有关“这些侧壁孔是出水孔(oscula)还是入水孔(ostia)如今仍然没有测试”
陈爱林(2015)	侧壁孔可提高进水量, 增加摄食效率
Botting等(2017)	侧壁孔能够减少建构一定高度的骨架所需的材料量
本文	侧壁孔能够显著增强中央腔内的被动水体交换, 并形成上升流, 从而有利于氧气摄取、代谢废物排出及配子交换等关键生理过程; 同时, 该结构还有助于海绵维持整体力学稳定性, 减弱涡激振动, 并降低基底侵蚀风险然而, 侧壁孔的存在可能在一定程度上削弱海绵的主动滤食效率

(Vogel and Bretz, 1972; Vogel, 1974)。鉴于海绵主动泵水所伴随的高代谢成本(Hadas *et al.*, 2008), 利用环境水流实现的被动通气和滤食机制, 可能代表了重要的适应性优势, 尤其在深水等营养受限或具备适宜水动力条件的环境中, 此类策略在能量节约方面具有显著意义(Leys *et al.*, 2011)。然而, 具有侧壁孔结构的海绵动物要么为化石物种、要么为栖息于深水的现生物种, 这就为侧壁孔相关的功能研究带来了挑战: 不同地质背景与沉积环境带来的埋藏学差异导致部分海绵化石的结构信息保存不全; 而深水样本不仅取样难度大, 也难以进行原位观测与实验验证。

20世纪70年代, Vogel开创性地利用金属和有机玻璃模型设计了一系列流体力学实验, 研究海绵动物体内的被动水流机制(Vogel, 1974, 1978)。尽管其模型在入水孔(ostia)形态模拟方面存在失真的情况(Vogel, 1974; Reiswig, 1975; Gibson *et al.*, 2023), 但其所模拟孔洞直径和孔隙率等方面与侧壁孔特征高度吻合, 对本文拟开展的侧壁孔功能研究在范式建立与机制阐释方面具有重要启发意义。不过, 受当时实验技术限制, 流场特性的分析较为粗略, 许多水动力学细节未能揭示。近年来, 计算流体力学(Computational Fluid Dynamics, CFD)方法逐渐发展成为研究生物形态功能的重要工具, 为深水环境中古生物与现生生物的生物学和生态学分析和对比提供了新视角。相较于物理实验, CFD方法能够更精确地刻画模型周围的流场结构与流动细节。围绕具侧壁孔的阿氏偕老同穴海绵(Porifera: Hexactinellida: *Euplectella aspergillum*), 前人已经开展了一系列CFD研究。但由于研究目的不同, 这些研究仍未能很好地解答侧壁孔的功能问题。如Fal-

cucci等(2021, 2024)系统分析了海绵动物完整骨架的内外流场, 但其模型未考虑软组织的影响, 骨架孔隙率与活体海绵存在显著差异, 这可能影响水动力响应的准确度(Leys *et al.*, 2022)。Fernandes等(2021b)构建了更接近活体形态的海绵模型并开展了综合水动力分析, 但该研究主要关注骨架结构的力学性能, 所采用的来流强度($Re \geq 5500$)远高于海绵正常生存环境, 且未系统分析内部流场模式。

为探究侧壁孔结构对薄壁海绵内外流场的影响及其适应性意义, 本研究基于对*E. aspergillum*的精细观察, 建立了更接近其真实生理结构的三维模型, 并在接近其自然生境水流速度的条件下开展了计算流体力学分析。通过数值模拟分析, 旨在对侧壁孔功能的相关假说进行检验, 从而更准确地推断其生物学功能。

2 方 法

2.1 3D建模

在发育了侧壁孔结构的多种海绵化石和现生海绵动物中, 本文选取现生深水六放海绵*E. aspergillum*作为建模分析对象, 这主要基于以下两点考虑: 其一, 该物种是侧壁孔结构原始定义所依据的代表性海绵之一; 其二, 这是一种现生海绵, 相对于化石海绵来说, 较易获取其实际的形态学数据(含完整骨架和软组织分布)和其生活时的环境参数(如水深、流速等)。实验模型采用免费开源的3D计算机图形软件Blender (Version 3.6LTS)构建。建模过程综合参考了现生*E. aspergillum*样本的实际观测数据(图2-A), 以及前人已发表的*Euplectella*属图像(图2-B)和研究结果(Owen, 1841; Schulze, 1887; Hooper *et*

al., 2002; Shimizu *et al.*, 2015; Falcucci *et al.*, 2021; Fernandes *et al.*, 2021b; Chen *et al.*, 2022)。模型主体高19 cm (不包括根须和筛板高度), 壁厚0.25 cm, 袖带(cuff)高度为0.6 cm。筛板(sieve-plate)长轴设置为2.8 cm, 短轴为2.6 cm, 高1 cm, 厚0.25 cm (图2-C, 2-D)。在螺旋脊的建模过程中, 参考了Fernandes等(2021b)的一些原则:

- (1) 螺旋脊相对于海绵的长轴呈45°夹角;
- (2) 相邻脊以90°角相交;
- (3) 相邻脊不会交叉, 但可能会形成T型连接;
- (4) 顺时针脊和逆时针脊的数量相近。

在实际标本中, 螺旋脊的高度总体呈现远端高而基部低的趋势, 但其具体数值存在个体差异且并非完全规律。鉴于前人已对螺旋脊的功能进行了系统研究, 并明确指出其主要作用在于减小海绵所受到的升力波动, 同时为海绵骨架提供额外的力学加固(Falcucci *et al.*, 2021; Fernandes *et al.*, 2021b)。本研究未将螺旋脊作为核心研究对象, 因此在模型

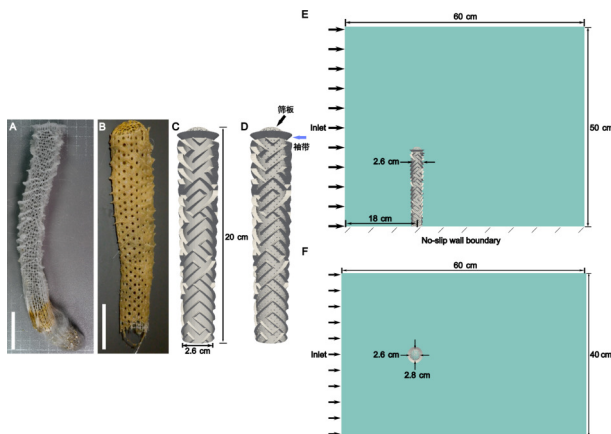


图2 具侧壁孔海绵的形态建模与CFD计算域

Fig. 2 Morphological modeling of sponges with parietal gaps and the CFD domain

A. *E. aspergillum*的硅质骨架结构。B. *E. curvistellata*的活体标本, 骨架有软组织覆盖(引自Shimizu等, 2015; Figure 1B)。C. 无侧壁孔的E1模型。D. 具侧壁孔的E2模型, 孔径为0.12 cm。其中黑色箭头指示筛板, 蓝色箭头指示袖带。E. CFD计算域侧视图, 显示来流边界(inlet)及底部无滑移壁面边界条件(no-slip wall boundary)。F. CFD计算域顶视图, 显示来流边界(inlet)。比例尺: A = 2 cm, B = 5 cm。

A. Siliceous skeleton of *E. aspergillum*. B. A specimen of *E. curvistellata* with soft tissue preserved (reproduced from Shimizu *et al.*, 2015, fig. 1B). C. E1 model, without parietal gaps. D. E2 model, with parietal gaps; Each pore measures 0.12 cm in diameter. Black arrow points to the sieve-plate; blue arrow denotes points to the cuff. E. Side view of the CFD domain, showing the inlet and the no-slip wall boundary condition at the bottom. F. Top view of the CFD domain, showing the inlet. Scale bars: A = 2 cm, B = 5 cm.

建立中, 将螺旋脊简化为由基部向远端线性增高, 根据对*E. aspergillum*骨架的实测数据(图2-A), 设置为最低0.2 cm, 最高0.6 cm (图2-C, 2-D)。

本研究主要关注侧壁孔的功能, 因此构建了两组对照模型: 对照组模型(E1)未设置侧壁孔结构(图2-C); 而实验组模型(E2)则引入了与真实海绵孔径尺寸(直径0.12 cm)相当的侧壁孔, 排列方式参考Chen等(2022)的模型。模型孔隙率为7.63%, 与Fernandes等(2021b)模型的6%及Chen等(2022)模型的8%相似(图2-D)。

2.2 计算流体力学分析

数值模拟采用基于有限体积法的OpenFOAM 5.x (Jasak, 1996)软件进行。计算域设置为60 cm×40 cm×50 cm的长方体区域, 将具有固定流体速度的上游边界设置为来流边界(inlet), 模型固定在距离来流边界18 cm的下表面处(图2-E, 2-F)。基于力学基本原理, 在“不可压缩单相流”中, 仅压力梯度可产生作用力, 故压力绝对值在流动分析中不具物理意义(Wang *et al.*, 2024b)。因此, 本研究将计算域的内部压力及出口边界压力设定为固定值100 m²/s², 其余边界采用零压力梯度条件(Wang *et al.*, 2024b)。基底及海绵模型表面均施加无滑移壁面边界条件(no-slip wall boundary)。为简化计算, 忽略流体作用力可能引起的海绵形变。利用snappyHexMesh工具对流体—海绵交界面区域进行了局部网格细化, 并进行网格无关性测试以确定最佳网格大小, 以平衡剖分分辨率和计算效率。

为评估侧壁孔结构在不同流速环境中的流体力学性能, 本研究基于深水近床区域0—10 cm/s的实测流速分布(旷芳芳等, 2020; Owens and Warren, 2001; Yanagimoto and Kawabe, 2007), 选取了三个具有代表性的雷诺数(*Re*)工况进行模拟, 分别为 $Re = 437.5$ 、875和1750。雷诺数的定义为: $Re = \frac{ul}{\nu}$ 。其中 u 为流速, l 为特征长度尺度(本研究选取的 l 不包括螺旋脊的高度), ν 为流体运动黏度。鉴于*E. aspergillum*栖息于2—10 °C的海水环境, 设定水的运动黏度 $\nu = 1.6 \times 10^{-6} \text{ m}^2/\text{s}$ 。考虑到环境温度与盐度可能存在的小幅波动, 该黏度的实际值可能存在不超过基准值16%的潜在偏差(Nayar *et al.*, 2016)。本研究最大模拟流速($U_{\max} = 10 \text{ cm/s}$)对应的特征雷诺

数为1750, 远低于阻力系数骤降的临界过渡区间($2 \times 10^5 < Re < 5 \times 10^5$) (Lehmkuhl *et al.*, 2014), 因此采用层流模型进行模拟。在求解纳维-斯托克斯(Navier-Stokes equations)方程和连续性方程时, 采用PISO (Pressure-Implicit with Splitting of Operators) 算法处理压力—速度耦合问题(Issa *et al.*, 1986)。数值结果通过开源软件ParaView 5.13.1实现可视化。

3 结果分析

3.1 模型外部流场特征

为深入阐明两种模型流场的分布特征, 本研究沿中心线纵向剖面提取了速度云图(图3-A–3-L)和涡量场(图4-A–4-F)。结果显示, E1与E2模型外部流场的宏观拓扑结构高度相似, 仅在模型背流面近壁区域, 因E2模型内部水流排出而存在局部差异。来流在模型前保持近水平运动, 并在模型自由端前缘形成强上升流区域, 其最大垂直速度分量可达来流速度的90%以上。随后, 该高速流体沿筛板顶部进一步加速, 最大速度达到来流速度的1.2倍。在自由端后缘, 流体发生分离: 一部分流体维持斜向下游的速度分量持续运动, 致使尾流仅在下部区域呈现近平行流动。另一部分流体流向壁面形成回流区, 并与圆柱绕流相互作用, 生成梢涡(tip vortex) (图3-A–3-F, 图4-A–4-F)。在受梢涡主导的三角区域内, 卡门涡街(Kármán vortex street)被显著抑制, 自由端附近区域几乎观察不到明显的涡形成区。值得注意的是, E2模型的梢涡影响范围较E1模型更小(图4-A–4-F)。该差异可能主要由以下两方面因素导致: (1) 侧壁孔引发来流分流, 致使流经筛板顶部区域的流量及流速降低, 削弱了下洗流(downwash flow)强度; (2) E2模型中部分流体经由靠近自由端的侧壁孔排出, 可能进一步抑制下游区域的垂向流速(Falcucci *et al.*, 2021)。在梢涡影响区下方的尾流中, 卡门涡街恢复其主导作用, 可观察到交替出现的正负涡团, 但依然表现为斜向涡脱落(图4-A–4-F)。本研究两组模型外部流场的主要特征与典型的有限长圆柱绕流基本一致(Park and Lee, 2004; Sumner *et al.*, 2004; Palau-Salvador *et al.*, 2010)。研究还发现, 随着雷诺数降低, 梢涡的空间影响范围呈现一定程度的扩大趋势。模型背流面基部逐渐形成与上部梢涡反向

的尾流涡结构, 其影响范围随雷诺数降低而增强, 但始终弱于上部梢涡。此反向涡旋的形成同样在一定程度上抑制了基部附近的涡形成区(图3-A–3-F, 图4-A–4-F)。此类涡结构亦见于有限长圆柱绕流实验(Sumner *et al.*, 2004)。

3.2 模型内部流场特征

与外部流场不同, 两种模型的内部水流模式则截然不同。在无侧壁孔的E1模型中, 水流无法经侧壁进入中央腔。内部流动仅表现为模型上部的局部循环(图3-A–3-C), 而底部流场则因缺乏主导流向而趋于停滞(图3-M–3-O)。上部循环主要由顶部高速水流产生的低压区及其诱导的黏性夹带(viscous entrainment)效应驱动(Vogel, 1974)。具体表现为, 水流分别由出水孔前缘与后缘流入, 自中部区域流出(图3-G–3-I)。而在具有侧壁孔的E2模型中, 水流可经侧壁孔进入中央腔, 并在腔内转向形成贯穿模型全高的上升流(图3-D–3-F)。尽管E2模型顶部高速水流的速度小于E1模型, 导致顶部低压与黏性夹带作用较弱, 但水流在侧壁孔前缘减速所产生的附加动压(Vogel, 1974)提供了额外驱动力。因此, 流经E2模型内部的流速显著高于E1模型(图3-M–3-R), 其流量更是高达E1模型的30至40倍(表2)。此外, 侧壁孔的存在使得进入中央腔的水流发生分流: 一部分水流通过下游的侧壁孔流出, 其余部分则汇入上升流并从顶部出水孔排出(图3-D–3-F)。随着雷诺数(Re)增大, 进入中央腔室的总体积流量增加, 同时经顶部出水孔排出的流量占比减少(表2), 这一趋势与Falcucci等(2024)在 $Re = 100$ — 5000 范围内观测到的规律一致。需要指出的是, 本研究中出水孔流量占比高于Falcucci等(2024)的实验结果(表2)。这可能是由于本研究模型孔隙率(7.63%)更接近活体海绵动物生活时体壁的实际孔隙率, 显著低于Falcucci等(2024)采用的网格骨架模型(41%), 从而减少了通过侧壁孔的泄流量。在 $Re = 1750$ 时, 进一步观察到E2模型内部的二维平面上升流转化为三维螺旋上升流(图3-P–3-R)。Falcucci等(2024)的实验中也报道了相似的流态转变现象。

3.3 阻力与升力

在所有工况下($Re = 437.5$ — 1750), E2模型的时

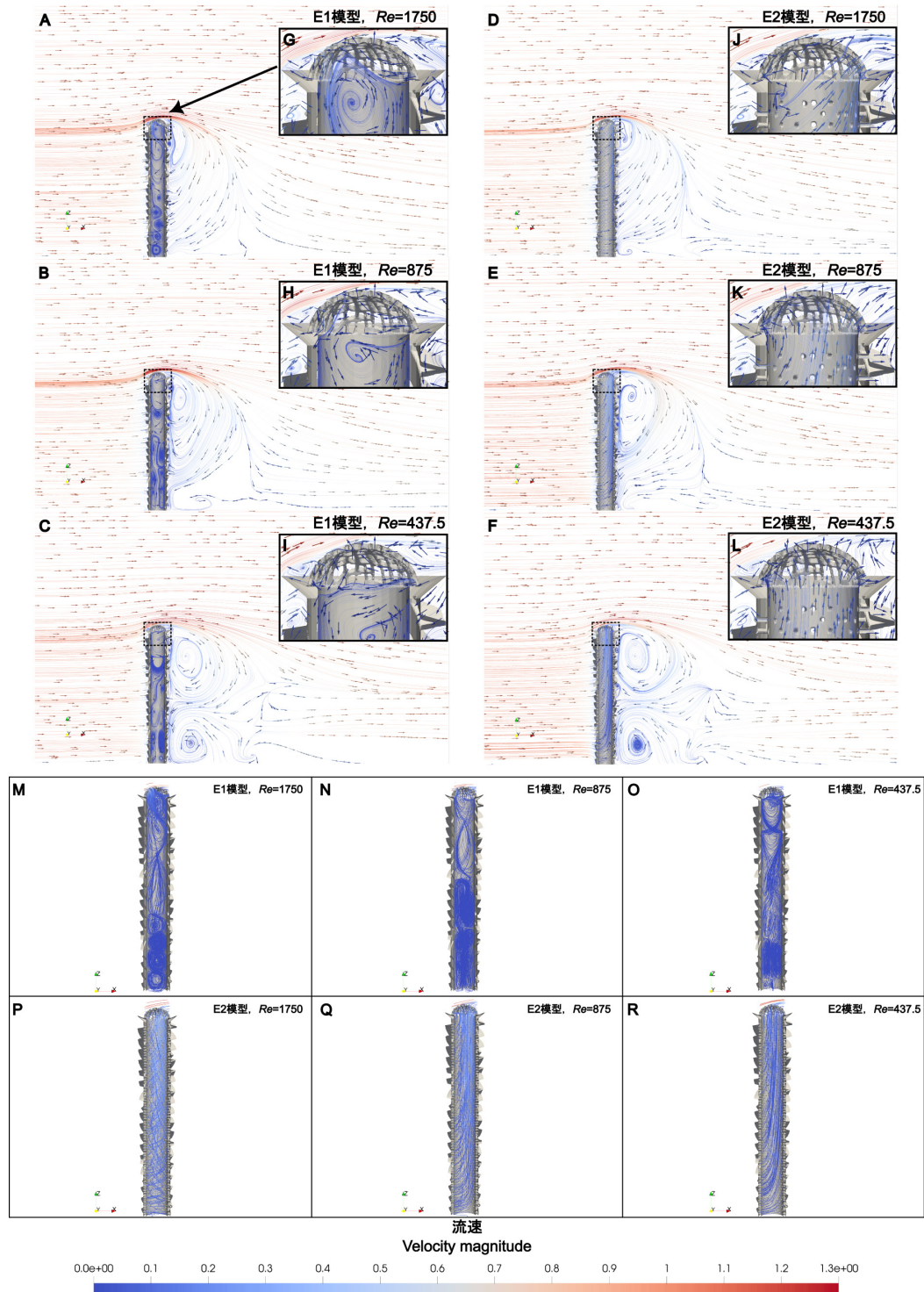


图3 模型E1和E2的时均速度场

Fig. 3 Time-averaged velocity field for Models E1 and E2

A–C. E1模型纵剖面的时均流线分布。D–F. E2模型纵剖面的时均流线分布。G–L. 出水孔的流场细节(A–F中的黑色方框)。M–O. E1模型内部三维流线结构。P–R. E2模型内部三维流线结构。速度采用来流速度 U_0 进行无量纲化处理($U^* = U/U_0$)。水流方向为从左向右。

A–C. Time-averaged streamline pattern in the longitudinal plane of Model E1. D–F. Time-averaged streamline pattern in the longitudinal plane of Model E2. G–L. Flow field details at the osculum (black boxes in A–F). M–O. 3D streamline structures within Model E1. P–R. 3D streamline structures within Model E2. Velocities are normalized by free-stream velocity ($U^* = U/U_0$). Flow direction: from left to right.

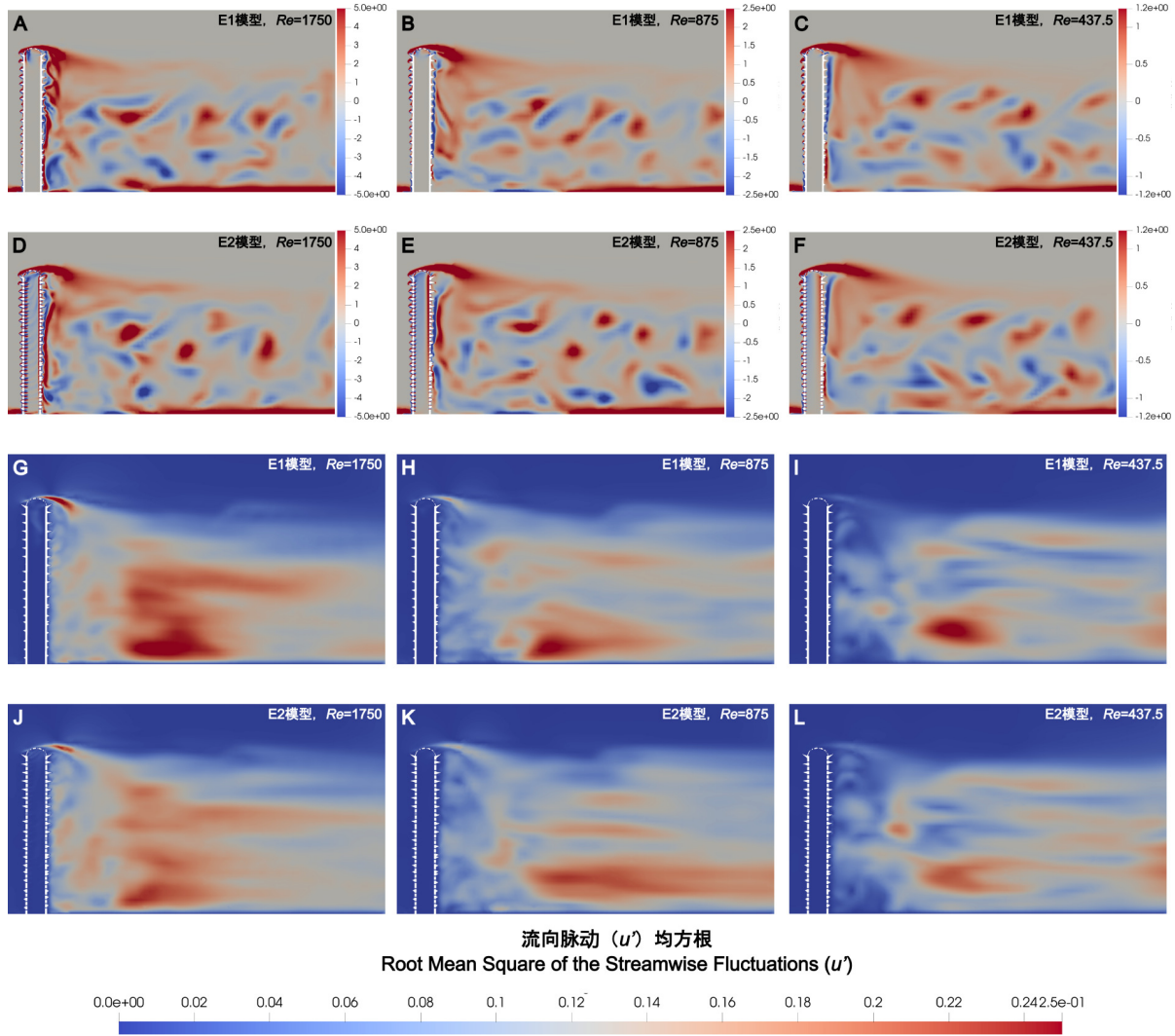


图4 模型E1和E2中心线处纵剖面的涡度场(ω_y)和流向脉动(u')均方根

Fig. 4 Vorticity field (ω_y) and root mean square of the streamwise fluctuations (u') in the longitudinal plane at the centerline for Models E1 and E2

A–C. E1模型纵剖面的涡度场(ω_y)。D–F. E2模型纵剖面的涡度场(ω_y)。G–I. E1模型的流向脉动(u')均方根。J–L. E2模型的流向脉动(u')均方根。流向速度采用来流速度 U_0 进行无量纲化处理($u' = u''/U_0$)。水流方向为从左向右。

A–C. Vorticity field (ω_y) in the longitudinal plane of model E1. D–F. Vorticity field (ω_y) in the longitudinal plane of model E2. G–I. Root mean square of the streamwise fluctuations (u') of Model E1. J–L. Root mean square of the streamwise fluctuations (u') of Model E2. Streamwise velocities are normalized by free-stream velocity ($u' = u''/U_0$). Flow direction: from left to right.

均阻力系数($\bar{C}_D$)系统性地高于E1模型,且两组模型的 $\bar{C}_D$ 均随雷诺数降低呈递减趋势(表2)。该结果与Falcucci等(2021)的报道相左,后者的研究指出骨架模型的阻力系数相较实心模型更低。此差异可能源于Falcucci等采用的周期性边界条件(periodic boundary condition)简化了实际流动,未能充分反映实际流动中的三维效应。在三维圆柱绕流问题中,圆柱背流面形成的下洗流可有效抑制卡门涡街的发展,从而显著降低阻力系数(Sumner *et al.*, 2004; Palau-Salvador *et al.*, 2010)。而在本研究的E2模型

中,侧壁孔结构的存在削弱了模型背面的下洗流,这可能是其阻力系数较高的主要原因。

尽管E1模型的阻力系数较低,其阻力系数标准差却显著高于E2模型(表2),这表明E2模型受到的阻力波动更小。已有研究指出(Baban *et al.*, 1989; Baban and So, 1991),模型后方脉动回流是“非定常阻力”的主要来源。实验结果显示,E2模型背后的流向脉动明显弱于E1模型(图4-G-4-L)。在三维流动中,模型顶部的“非定常分离流”是诱发脉动回流的最关键因素(Baban *et al.*, 1989; Baban and So, 1991)。

表2 E1和E2模型的流量特性与流体力学系数对比

Table 2 Comparison of flux characteristics and fluid mechanical coefficients between Models E1 and E2

模型	参数	$Re = 1750$	$Re = 875$	$Re = 437.5$
E1	时均阻力系数($\bar{C}_D$)	1.3198	1.2666	1.2299
	总阻力(N)	37.54×10^{-3}	9.008×10^{-3}	2.187×10^{-3}
	阻力系数标准差	0.0356	0.0071	0.0039
	时均升力系数($\bar{C}_L$)	0.0728	0.0595	0.0522
	流经中央腔的流量(m^3/s)	65.95×10^{-8}	14.37×10^{-8}	4.261×10^{-8}
	上游壁面压强差(m^2/s^2)	93.11×10^{-4}	23.25×10^{-4}	5.166×10^{-4}
	下游壁面压强差(m^2/s^2)	108.4×10^{-5}	28.14×10^{-5}	1.941×10^{-5}
E2	时均阻力系数($\bar{C}_D$)	1.3586	1.2712	1.2493
	总阻力(N)	38.65×10^{-3}	9.041×10^{-3}	2.221×10^{-3}
	阻力系数标准差	0.0292	0.0028	0.0033
	时均升力系数($\bar{C}_L$)	0.0540	0.0547	0.0397
	流经中央腔的流量(m^3/s)	2033×10^{-8}	531.4×10^{-8}	133.6×10^{-8}
	出水孔流量占比(%)	39.52	55.53	64.14
	上游壁面压强差(m^2/s^2)	72.85×10^{-4}	18.38×10^{-4}	4.367×10^{-4}
	下游壁面压强差(m^2/s^2)	-93.57×10^{-5}	-16.71×10^{-5}	-5.669×10^{-5}

注: 在壁面压强差的计算中, 以指向模型内部的压强为正。

Note: When calculating the wall pressure difference, an inward-directed pressure toward the model is defined as positive.

因此, E2模型背面较弱的下洗流在导致更高时均阻力系数的同时, 反而减弱了阻力脉动强度。

两组模型的时均升力系数($\bar{C}_L$)均为正值(表2), 此现象由非对称螺旋脊结构导致, Fernandes等(2021)已对此进行了系统论证。侧壁孔结构使 $\bar{C}_D$ 值降低了约8%—25%。

3.4 壁内外压差

模型内外壁的压差可能对附着在壁上的软组织的(图2-B)主动泵送活动产生影响。为探究侧壁孔对模型壁面压差的影响, 笔者计算了模型壁两侧各100个均匀分布点的压差均值, 得到了壁面内外压强差(表2)。结果显示, 在无侧壁孔的E1模型中, 上下游壁面均受到指向模型内部的压力, 其中上游壁面所受的压力远大于下游壁面, 约为后者的8—25倍。引入侧壁孔后, E2模型上游壁面所受的向内压力显著减小, 降至E1模型的约78%—85%, 且随着雷诺数升高, 下降幅度更加明显。下游壁面所受压力的方向发生了根本性改变, 由内向变为外向, 其绝对值则表现出强烈的雷诺数依赖性: 在高雷诺数条件下(1750及875), E2模型的壁面受力强度较E1分别下降了13.7%和40.6%; 然而, 当雷诺数降至437.5时, E2模型却仍维持了较高水平的向外压力, 其绝对值约为E1模型的2.9倍。

4 讨论

长期以来, 海绵动物一直被视为善于利用外部水流引起的流动进行滤食的典型案例(Vogel and Bretz, 1972; Vogel, 1974, 1977, 1978)。然而, 由于海绵动物门组织结构的高度多样性, 环境水流与由领细胞(choanocyte)主动泵送所产生的内部水流之间的耦合机制可能因物种而异(Patterson *et al.*, 1997; Leys *et al.*, 2011)。前人研究结果表明, 侧壁孔结构直接贯穿海绵体壁, 为环境水流不经软组织过滤而直接进入中央腔提供了路径(Shimizu *et al.*, 2015; Gong and Li, 2020; Shen *et al.*, 2021)。通过侧壁孔进入中央腔的水流主要受环境流场条件影响, 基本不受海绵复杂组织的直接影响。但这部分水流进入中央腔之后, 可在中央腔内与海绵软组织主动泵送产生的水流发生相互作用, 共同影响海绵动物的生存和代谢活动。

由前述实验结果可知, 侧壁孔的核心功能在于重构内部流场并显著提高中央腔的被动流量(图3, 表2)。具侧壁孔的海绵模型被动流量与活体六放海绵*Aphrocalistes vastus*出水孔处的实测流量在数量级上相当(Leys *et al.*, 2011)。侧壁孔所诱导的中央腔上升流有助于清除代谢废物和沉积物, 并促进中央腔内外水体的交换。

主动泵送是一项能耗较高的生理活动,在环境流较弱、食物资源有限的深水环境中,海绵可能降低其泵送强度(Leys *et al.*, 2011)。而在海绵不泵水或泵水强度较弱的情况下,表层分子扩散是其获取氧气的唯一传输途径(Hoffmann *et al.*, 2008)。而由侧壁孔进入的水流可使中央腔周围的海绵组织直接接触含氧水体,因此即便在主动泵送速率较低时,内部组织仍可持续获取氧气。此外,中央腔内的水流速度低于外部流场(图3-A-3-F),延长了水体在腔内的滞留时间,有利于氧分子的充分扩散,更长的滞留时间还可能促进海绵配子交换(Falcucci *et al.*, 2021, 2024)。与孔隙度较高的骨架模型(Falcucci *et al.*, 2021, 2024)相比,本研究结果表明,生活状态下(骨架上附着有软组织的情况下)的偕老同穴海绵身体构型可更有效地利用被动水流,减少从下游侧壁孔的流体损失,从而提升体内物质交换的整体效率。

此外,本研究的模拟结果还表明,侧壁孔结构促进中央腔的内外水体交换效应可能对于体型长径比较大的海绵来说更有意义,因为如果不发育侧壁孔,此时顶盖驱动流只能局限于中央腔上部(图3)。而对于长径比较小的海绵来说,顶盖驱动流本身可能已足以产生覆盖整个中央腔的被动流(Gibson *et al.*, 2023)。

侧壁孔还显著改变了海绵所受的水动力作用。具体而言,侧壁孔的存在使海绵的时均阻力系数有所增加,但其波动幅度明显降低(表2)。底栖生物通常具有较强的抗剥离能力,例如大型藻类的附着力可超过100 N (Milligan and DeWreede, 2000; Di-martino *et al.*, 2015),体型较小的双壳动物附着力也可达0.14—5.5 N (Peyer *et al.*, 2009; Clements *et al.*, 2018)。 *E. aspergillum*本身就拥有发达的根束和坚韧的骨架结构(Fernandes *et al.*, 2021a; Chen *et al.*, 2022),因此最高约0.001 N的阻力增加(表2)对其固着稳定性与骨架完整性的影响可忽略不计。而阻力系数波动的减小为海绵提供了更稳定的力学环境,有助于减少涡激振动,避免骨架结构因疲劳而断裂,尤其是应力集中的基部(Fernandes *et al.*, 2021b)。同时,稳定的流向阻力减少了海绵在流场中的整体晃动幅度,使其能够维持相对稳定的空间姿态,这可能有助于提升滤食过程的稳定性。此外,更小的

阻力波动和较弱的下洗流还有助于减轻对海绵基底周边底床的侵蚀作用,减少海绵自基底剥脱的风险。因此,综合分析E1和E2模型中阻力系数和阻力系数标准差的实验结果,侧壁孔的存在总体来说有利于提高 *E. aspergillum* 的固着稳定性。

以上分析表明侧壁孔的确能为深水低能量、低氧环境中生活的海绵动物带来一些适应优势。相比之下,在浅水环境中,侧壁孔可能优势不再,甚至可能成为劣势。浅水环境中食物更为充足,海绵可以维持更长时间的主动泵送,加之水体氧浓度较高,氧气不再是限制其生长的主要因素(Hoffmann *et al.*, 2008; Leys *et al.*, 2011)。值得注意的是,寒武纪浅水生物群中也存在一定数量具侧壁孔的海绵化石(图1-A) (陈爱林, 2015),该现象可能与早古生代海洋普遍贫氧的背景有关(Wang *et al.*, 2025)。另一方面,侧壁孔的存在可能会降低海绵的摄食效率:首先,部分水流经侧壁孔直接进入中央腔后并由出水孔排出,无法被入水孔周围的细胞所滤食;其次,侧壁孔会改变海绵体壁内外的压力梯度(表2),在浅水高流速环境中,这种效应尤为显著。已有研究表明(Asadzadeh *et al.*, 2019, 2020),海绵动物主要通过维持领细胞室两侧的结构性压差,驱动水流通过其狭窄而复杂的管道系统。因此,侧壁孔所引起的压力梯度变化,可能在一定程度上削弱海绵的主动泵送能力。此外,对于浅水区域中具备较强主动泵送能力的海绵,下游泄流还可能会导致出水孔射流强度减弱(Vogel, 1978),增大再滤食已过滤水体的风险(Bidder, 1923)。

由上述模拟结果与讨论分析可见,CFD定量模拟方法可为理解海绵动物形态特征的适应性功能和适应机制提供更精确、可检验的见解。胡杰(2004)、陈爱林(2015)等曾提出该类结构可能增强被动水流并提升滤食效率。然而,E2模型下游壁面压强差为负的计算结果表明,尽管侧壁孔的存在使得海绵内部被动流量大幅提升,但未必能增强海绵的滤食效率。本研究还表明,在CFD定量模拟中,模型细节可能对准确捕捉流动物理机制至关重要。与Falcucci等(2021, 2024)研究的对比表明,采用周期性边界条件可能会忽略流体运动的三维效应,而孔隙率参数则对进入中央腔的总流量及出水孔流量占比具有关键影响。

尽管本研究在侧壁孔功能探究方面取得一定进展,但仍存在局限性。当前工作主要针对长径比较大的*E. aspergillum*,尚未系统讨论长径比变化对流场的影响。已有研究指出,在三维圆柱绕流问题中,长径比是影响尾流结构的关键因素(Sumner *et al.*, 2004; Palau-Salvador *et al.*, 2010; Rostamy *et al.*, 2013)。化石记录中存在一些长径比较小且可能具备侧壁孔的海绵物种,如*Crumillospongia* (Rigby, 1986),其水流模式可能与*E. aspergillum*存在差异。在后续工作中,可进一步引入多物理场耦合模拟,综合考虑海绵组织的弹性变形、长径比变化以及主动泵水行为的影响,从而在更接近生物真实生理状态的条件下,全面揭示海绵动物侧壁孔结构在生态适应与进化中的功能意义。

5 结 论

本文基于CFD方法,以现生六放海绵*Euplectella aspergillum*为例,系统分析了侧壁孔结构对海绵水动力特性的影响及其生态适应意义。研究结果表明:

(1) 侧壁孔结构显著增强了海绵动物中央腔的被动水流。与无侧壁孔模型相比,带有侧壁孔的模型内部被动流量增大了30至40倍,该数值与活体六放海绵*Aphrocalistes vastus*出水孔处实测流量处于同一量级,并在中央腔中形成稳定的上升流场。该流动模式有效促进了海绵体内外水体的交换,从而有利于其完成氧气摄取、代谢废物排出以及配子交换等关键生理过程。

(2) 侧壁孔改变了海绵动物的水动力特性。尽管时均阻力系数略有上升,但其波动幅度显著降低,表明侧壁孔结构有助于稳定海绵在流场中的力学环境,减少涡激振动,降低结构疲劳风险,并可能减轻对周边基底的侵蚀。

(3) 侧壁孔可以被视为海绵动物对深水低能量、低氧环境的一种适应性特征。该结构在低流速条件下仍能维持较高的中央腔被动流量,弥补深水环境中主动泵送能力有限所带来的生理限制。而在高能量浅水环境中,其优势可能因整体阻力增加和摄食效率下降而减弱。

(4) 本研究凸显了CFD模拟在验证形态功能假说方面的强大能力,为难以进行原位观测的深水生

物和化石生物提供了有效的定量研究工具。相较于以往基于推测和理论推演的形态功能学研究,CFD方法能够更直观、细致地解析流场特征,其输出结果具备可验证性,并可与其他相似实验进行定量对比。

附录(Supplementary) 表 S1, 见电子版(DOI: [10.3724/aps.2025846](https://doi.org/10.3724/aps.2025846))。

致谢 衷心感谢四位评审专家对本文提出的细致而富有建设性的意见,这些建议显著提升了本文在表述上的清晰度与论证的严谨性。同时,感谢中国科学院南京地质古生物研究所的吴俊贤博士在偕老同穴标本拍摄过程中给予的专业指导和帮助。

参考文献 (References)

- 陈爱林, 2015. 云南澄江生物群多孔动物系统古生物学. 昆明: 云南大学, 博士研究生学位论文. 1–222.
- 胡杰, 2004. 皖南早寒武世荷塘组海绵化石生物群. 南京: 南京地质古生物研究所, 博士研究生学位论文. 1–142.
- 旷芳芳, 潘爱军, 张俊鹏, 黄奖, 蔡尚湛, 李家军, 李墨, 2020. 基于潜标观测的吕宋海峡以东深海海流的低频变异. *海洋学报*, 42: 1–8. DOI: [10.3969/j.issn.0253-4193.2020.09.001](https://doi.org/10.3969/j.issn.0253-4193.2020.09.001)
- Asadzadeh S S, Kiørboe T, Larsen P S, Leys S P, Yahel G, Walther J H, 2020. Hydrodynamics of sponge pumps and evolution of the sponge body plan. *eLife*, 9: e61012. DOI: [10.7554/eLife.61012](https://doi.org/10.7554/eLife.61012)
- Asadzadeh S S, Larsen P S, Riisgård H U, Walther J H, 2019. Hydrodynamics of the leucon sponge pump. *Journal of the Royal Society Interface*, 16: 20180630. DOI: [10.1098/rsif.2018.0630](https://doi.org/10.1098/rsif.2018.0630)
- Baban F, So R M C, 1991. Aspect ratio effect on flow-induced forces on circular cylinders in a cross-flow. *Experiments in Fluids*, 10: 313–321. DOI: [10.1007/BF00190247](https://doi.org/10.1007/BF00190247)
- Baban F, So R M C, Ötügen M V, 1989. Unsteady forces on circular cylinders in a cross-flow. *Experiments in Fluids*, 7: 293–302. DOI: [10.1007/BF00198447](https://doi.org/10.1007/BF00198447)
- Bell J J, 2007. Contrasting patterns of species and functional composition of coral reef sponge assemblages. *Marine Ecology Progress Series*, 339: 73–81. DOI: [10.3354/meps339073](https://doi.org/10.3354/meps339073)
- Bell J J, Barnes D K A, 2000. The influences of bathymetry and flow regime upon the morphology of sublittoral sponge communities. *Journal of the Marine Biological Association of the United Kingdom*, 80: 707–718. DOI: [10.1017/S0025315400002538](https://doi.org/10.1017/S0025315400002538)
- Bell J J, Smith D, 2004. Ecology of sponge assemblages (Porifera) in the Wakatobi region, south-east Sulawesi, Indonesia: richness and abundance. *Journal of the Marine Biological Association of the United Kingdom*, 84: 581–591. DOI: [10.1017/S0025315404009580h](https://doi.org/10.1017/S0025315404009580h)
- Bidder G P, 1923. The relation of the form of a sponge to its currents.

- Journal of Cell Science, S2-67: 293–324. DOI: [10.1242/jcs.s2-67.266.293](https://doi.org/10.1242/jcs.s2-67.266.293)
- Botting J P, Muir L A, Zhang Yuan-dong, Ma Xuan, Ma Jun-ye, Wang Long-wu, Zhang Jian-fang, Song Yan-yan, Fang Xiang, 2017. Flourishing sponge-based ecosystems after the end-Ordovician mass extinction. *Current Biology*, 27: 556–562. DOI: [10.1016/j.cub.2016.12.061](https://doi.org/10.1016/j.cub.2016.12.061)
- Carrera M, 1998. First Ordovician sponge from the Puna region, north-western Argentina. *Ameghiniana*, 35: 393–412.
- Carrera M G, Botting J P, 2008. Evolutionary history of Cambrian spiculate sponges: implications for the Cambrian evolutionary fauna. *Palaos*, 23: 124–138. DOI: [10.2110/palo.2006.p06-089r](https://doi.org/10.2110/palo.2006.p06-089r)
- Carrera M G, Ortega G, 2009. The hexactinellid sponge *Cyathophycus* from the Upper Ordovician of the Argentine Precordillera. *Ameghiniana*, 46: 449–459.
- Chen Ai-lin, 2015. Systematic Palaeontology of Poriferans from the Chengjiang Biota, Yunnan. Kunming: Yunnan University, Ph. D Degree Dissertations. 1–222 (in Chinese with English abstract).
- Chen Hong-shun, Jia Zi-an, Li Ling, 2022. Lightweight lattice-based skeleton of the sponge *Euplectella aspergillum*: On the multifunctional design. *Journal of the Mechanical Behavior of Biomedical Materials*, 135: 105448. DOI: [10.1016/j.jmbbm.2022.105448](https://doi.org/10.1016/j.jmbbm.2022.105448)
- Clements J C, Hicks C, Tremblay R, Comeau L A, 2018. Elevated seawater temperature, not pCO₂, negatively affects post-spawning adult mussels (*Mytilus edulis*) under food limitation. *Conservation Physiology*, 6: cox078. DOI: [10.1093/conphys/cox078](https://doi.org/10.1093/conphys/cox078)
- Debrenne F, Zhuravlev A Y, Kruse P D, 2012. Treatise online, no. 50: part E, revised, volume 4, chapter 19: systematic descriptions: Archaeocyatha. Treatise Online. DOI: [10.17161/to.v0i0.4335](https://doi.org/10.17161/to.v0i0.4335)
- Dimartino S, Mather A V, Alestra T, Nawada S, Haber M, 2015. Experimental and computational analysis of a novel flow channel to assess the adhesion strength of sessile marine organisms. *Interface Focus*, 5: 20140059. DOI: [10.1098/rsfs.2014.0059](https://doi.org/10.1098/rsfs.2014.0059)
- Falcucci G, Amati G, Bella G, Facci A L, Krastev V K, Polverino G, Succi S, Porfiri M, 2024. Adapting to the abyss: passive ventilation in the deep-sea glass sponge *Euplectella aspergillum*. *Physical Review Letters*, 132: 208402. DOI: [10.1103/PhysRevLett.132.208402](https://doi.org/10.1103/PhysRevLett.132.208402)
- Falcucci G, Amati G, Fanelli P, Krastev V K, Polverino G, Porfiri M, Succi S, 2021. Extreme flow simulations reveal skeletal adaptations of deep-sea sponges. *Nature*, 595: 537–541. DOI: [10.1038/s41586-021-03658-1](https://doi.org/10.1038/s41586-021-03658-1)
- Fernandes M C, Aizenberg J, Weaver J C, Bertoldi K, 2021a. Mechanically robust lattices inspired by deep-sea glass sponges. *Nature Materials*, 20: 237–241. DOI: [10.1038/s41563-020-0798-1](https://doi.org/10.1038/s41563-020-0798-1)
- Fernandes M C, Saadat M, Cauchy-Dubois P, Inamura C, Sirota T, Milliron G, Haj-Hariri H, Bertoldi K, Weaver J C, 2021b. Mechanical and hydrodynamic analyses of helical strake-like ridges in a glass sponge. *Journal of the Royal Society Interface*, 18: 20210559. DOI: [10.1098/rsif.2021.0559](https://doi.org/10.1098/rsif.2021.0559)
- Flemming B W, 2024. The concept of wave base: fact and fiction. *Geo-Marine Letters*, 44: 14. DOI: [10.1007/s00367-024-00776-3](https://doi.org/10.1007/s00367-024-00776-3)
- García-Bellido D C, Rigby J K, 2004. Devonian and Carboniferous sponges from Spain. *Journal of Paleontology*, 78: 431–455. DOI: [10.1666/0022-3360\(2004\)078<0431:DACSFS>2.0.CO;2](https://doi.org/10.1666/0022-3360(2004)078<0431:DACSFS>2.0.CO;2)
- Gerovasileiou V, Dimitriadis C, Arvanitidis C, Voultsiadou E, 2017. Taxonomic and functional surrogates of sessile benthic diversity in Mediterranean marine caves. *PLoS ONE*, 12: e0183707. DOI: [10.1371/journal.pone.0183707](https://doi.org/10.1371/journal.pone.0183707)
- Gibson B M, Chipman M, Attanasio P, Qureshi Z, Darroch S A F, Rahman I A, Laflamme M, 2023. Reconstructing the feeding ecology of Cambrian sponge reefs: the case for active suspension feeding in Archaeocyatha. *Royal Society Open Science*, 10: 230766. DOI: [10.1098/rsos.230766](https://doi.org/10.1098/rsos.230766)
- Gong Lin, Li Xin-zheng, 2020. A new species of Euplectellidae (Porifera: Hexactinellida: Lyssacinosa) from the northwestern Pacific Ocean. *Bulletin of Marine Science*, 96: 181–192. DOI: [10.5343/bms.2019.0048](https://doi.org/10.5343/bms.2019.0048)
- Hadas E, Ilan M, Shpigel M, 2008. Oxygen consumption by a coral reef sponge. *Journal of Experimental Biology*, 211: 2185–2190. DOI: [10.1242/jeb.015420](https://doi.org/10.1242/jeb.015420)
- Hoffmann F, Røy H, Bayer K, Hentschel U, Pfannkuchen M, Brümmer F, de Beer D, 2008. Oxygen dynamics and transport in the Mediterranean sponge *Aplysina aerophoba*. *Marine Biology*, 153: 1257–1264. DOI: [10.1007/s00227-008-0905-3](https://doi.org/10.1007/s00227-008-0905-3)
- Hooper J N A, Van Soest R W M, 2002. Systema Porifera. a guide to the classification of sponges. Systema Porifera. Boston, MA: Springer US: 1–7. DOI: [10.1007/978-1-4615-0747-5_1](https://doi.org/10.1007/978-1-4615-0747-5_1)
- Hu Jie, 2004. The sponge fossil assemblage from the Early Cambrian Hetang Formation in southern Anhui. Nanjing: Nanjing Institute of Geology and Palaeontology, Ph. D Degree Dissertations. 1–142 (in Chinese with English abstract).
- Ijima I, 1901. Studies on the Hexactinellida. contribution I. (Euplectellidae). Tokyo: Imperial University of Tokyo. 1–299. DOI: [10.5962/bhl.title.16267](https://doi.org/10.5962/bhl.title.16267)
- Issa R I, Gosman A D, Watkins A P, 1986. The computation of compressible and incompressible recirculating flows by a non-iterative implicit scheme. *Journal of Computational Physics*, 62: 66–82. DOI: [10.1016/0021-9991\(86\)90100-2](https://doi.org/10.1016/0021-9991(86)90100-2)
- Jasak H, 1996. Error analysis and estimation for the finite volume method with applications to fluid flows. London: Imperial College London. 1–392.
- Kruse P D, 1978. New Archaeocyatha from the early Cambrian of the Mt. Wright area, New South Wales. *Alcheringa: An Australasian Journal of Palaeontology*, 2: 27–47. DOI: [10.1080/03115517808619076](https://doi.org/10.1080/03115517808619076)
- Kuang Fang-fang, Pan Ai-jun, Zhang Jun-peng, Huang Jiang, Cai Shang-zhan, Li Jia-jun, Li Mo, 2020. Low frequency variation of abyssal current east of the Luzon Strait: Cast study from in situ observation. *Haiyang Xuebao*, 42: 1–8 (in Chinese with English abstract).
- Lawler M, Osborn J, 2008. Photogrammetric classification of sponge morphometric diversity. University of Tasmania. Conference contribution.
- Lehmkuhl O, Rodríguez I, Borrell R, Chiva J, Oliva A, 2014. Unsteady forces on a circular cylinder at critical Reynolds numbers. *Physics of Fluids*, 26: 125110. DOI: [10.1063/1.4904415](https://doi.org/10.1063/1.4904415)
- Leys S P, Matveev E, Suarez P A, Kahn A S, Asadzadeh S S, Kiorboe T, Larsen P S, Walther J H, Yahel G, 2022. Models of flow

- through sponges must consider the sponge tissue. *Nature*, 603: E23–E25. DOI: [10.1038/s41586-021-04380-8](https://doi.org/10.1038/s41586-021-04380-8)
- Leys S P, Yahel G, Reidenbach M A, Tunnicliffe V, Shavit U, Reiswig H M, 2011. The sponge pump: the role of current induced flow in the design of the sponge body plan. *PLoS ONE*, 6: e27787. DOI: [10.1371/journal.pone.0027787](https://doi.org/10.1371/journal.pone.0027787)
- Milligan K L D, DeWreede R E, 2000. Variations in holdfast attachment mechanics with developmental stage, substratum-type, season, and wave-exposure for the intertidal kelp species *Hedophyllum sessile* (C. Agardh) Setchell. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, 254: 189–209. DOI: [10.1016/S0022-0981\(00\)00279-3](https://doi.org/10.1016/S0022-0981(00)00279-3)
- Nayar K G, Sharqawy M H, Banchik L D, Lienhard V J H, 2016. Thermophysical properties of seawater: a review and new correlations that include pressure dependence. *Desalination*, 390: 1–24. DOI: [10.1016/j.desal.2016.02.024](https://doi.org/10.1016/j.desal.2016.02.024)
- Owen R, 1841. Description of a New Genus and Species of Sponge (*Euplectella aspergillum*). *Proceedings of the Zoological Society of London*, 9: 3–5.
- Owens W B, Warren B A, 2001. Deep circulation in the northwest corner of the Pacific Ocean. *Deep-Sea Research Part I: Oceanographic Research Papers*, 48: 959–993. DOI: [10.1016/S0967-0637\(00\)00076-5](https://doi.org/10.1016/S0967-0637(00)00076-5)
- Palau-Salvador G, Stoesser T, Fröhlich J, Kappler M, Rodi W, 2010. Large eddy simulations and experiments of flow around finite-height cylinders. *Flow, Turbulence and Combustion*, 84: 239–275. DOI: [10.1007/s10494-009-9232-0](https://doi.org/10.1007/s10494-009-9232-0)
- Park C W, Lee S J, 2004. Effects of free-end corner shape on flow structure around a finite cylinder. *Journal of Fluids and Structures*, 19: 141–158. DOI: [10.1016/j.jfluidstructs.2003.12.001](https://doi.org/10.1016/j.jfluidstructs.2003.12.001)
- Patterson M R, Chernykh V I, Fialkov V A, Savarese M, 1997. Trophic effects of sponge feeding within Lake Baikal's littoral zone. 1. In situ pumping rates. *Limnology and Oceanography*, 42: 171–178. DOI: [10.4319/lo.1997.42.1.0171](https://doi.org/10.4319/lo.1997.42.1.0171)
- Peters S E, Loss D P, 2012. Storm and fair-weather wave base: A relevant distinction? *Geology*, 40: 511–514. DOI: [10.1130/G32791.1](https://doi.org/10.1130/G32791.1)
- Peyer S M, McCarthy A J, Lee C E, 2009. Zebra mussels anchor byssal threads faster and tighter than quagga mussels in flow. *Journal of Experimental Biology*, 212: 2027–2036. DOI: [10.1242/jeb.028688](https://doi.org/10.1242/jeb.028688)
- Reiswig H M, 1975. The aquiferous systems of three marine Demospongiae. *Journal of Morphology*, 145: 493–502. DOI: [10.1002/jmor.1051450407](https://doi.org/10.1002/jmor.1051450407)
- Ren Xin-yi, Hu Ya-zhou, Strotz L C, Luo Mei, Zhang Cai-bin, Zhang Zhi-fei, 2025. Unraveling the role of spicules in shaping sponge body structure: evidence from the Early Cambrian Shuijingtuo Formation. *Biology*, 14: 826. DOI: [10.3390/biology14070826](https://doi.org/10.3390/biology14070826)
- Rigby J K, 1967. Two new early Paleozoic sponges and the sponge-like organism, *Gaspespongia basalis* Parks, from the Gaspé Peninsula, Quebec. *Journal of Paleontology*, 41: 766–775.
- Rigby J K, 1969. A new middle Cambrian Hexactinellid sponge from western Utah. *Journal of Paleontology*. *Journal of Paleontology*, 43: 125–128.
- Rigby J K, 1983. Sponges of the Middle Cambrian Marjum limestone from the House Range and Drum Mountains of western Millard County, Utah. *Journal of Paleontology*, 57: 240–270.
- Rigby J K, 1986. Sponges of the Burgess Shale (Middle Cambrian), British Columbia. *Palaeontographica Canadiana*, 2: 1–105.
- Rigby J K, Chamberlain C K, Black B A, 1970. Mississippian and Pennsylvanian sponges from the Ouachita Mountains of Oklahoma. *Journal of Paleontology*, 44: 816–832.
- Rigby J K, Church S B, 1990. A new middle Cambrian Hexactinellid, *Ratcliffespongia wheeleri*, from western Utah, and skeletal structure of *Ratcliffespongia*. *Journal of Paleontology*, 64: 331–334. DOI: [10.1017/S0022336000018527](https://doi.org/10.1017/S0022336000018527)
- Rigby J K, Church S B, Anderson N K, 2010. Middle Cambrian sponges from the Drum Mountains and House Range in western Utah. *Journal of Paleontology*, 84: 66–78. DOI: [10.1666/08-046.1](https://doi.org/10.1666/08-046.1)
- Rigby J K, Collins D, 2004. Sponges of the Middle Cambrian Burgess Shale and Stephen Formations, British Columbia. Toronto: Royal Ontario Museum. 1–164.
- Rigby J K, Gutschick R C, 1976. Two new lower Paleozoic hexactinellid sponges from Utah and Oklahoma. *Journal of Paleontology*, 50: 79–85.
- Rostamy N, Sumner D, Bergstrom D J, Bugg J D, 2013. Flow above the free end of a surface-mounted finite-height cylinder. *Fluid-Structure-Sound Interactions and Control*. Berlin, Heidelberg: Springer: 167–172. DOI: [10.1007/978-3-642-40371-2_24](https://doi.org/10.1007/978-3-642-40371-2_24)
- Savarese M, 1992. Functional analysis of archaeocyathan skeletal morphology and its paleobiological implications. *Paleobiology*, 18: 464–480. DOI: [10.1017/S0094837300011003](https://doi.org/10.1017/S0094837300011003)
- Schönberg C H L, 2021. No taxonomy needed: Sponge functional morphologies inform about environmental conditions. *Ecological Indicators*, 129: 107806. DOI: [10.1016/j.ecolind.2021.107806](https://doi.org/10.1016/j.ecolind.2021.107806)
- Schulze F E, 1887. Report on the Hexactinellida collected by H. M. S. Challenger during the years 1873–1876. Her Majesty's Stationery Office (HMSO). 1–514.
- Shen Cheng-cheng, Cheng Hong, Zhang Dong-sheng, Lu Bo, Wang Chun-sheng, 2021. A new species of the glass sponge genus *Walteria* (Hexactinellida: Lyssacinosa: Euplectellidae) from northwestern Pacific seamounts, providing a biogenic microhabitat in the deep sea. *Acta Oceanologica Sinica*, 40: 39–49. DOI: [10.1007/s13131-021-1939-3](https://doi.org/10.1007/s13131-021-1939-3)
- Shimizu K, Amano T, Bari M R, Weaver J C, Arima J, Mori N, 2015. Glassin, a histidine-rich protein from the siliceous skeletal system of the marine sponge *Euplectella*, directs silica polycondensation. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 112: 11449–11454. DOI: [10.1073/pnas.1506968112](https://doi.org/10.1073/pnas.1506968112)
- Sumner D, Heseltine J L, Dansereau O J P, 2004. Wake structure of a finite circular cylinder of small aspect ratio. *Experiments in Fluids*, 37: 720–730. DOI: [10.1007/s00348-004-0862-7](https://doi.org/10.1007/s00348-004-0862-7)
- Tabachnick K R, Janussen D, Menschenina L, 2008. New Australian Hexactinellida (Porifera) with a revision of *Euplectella aspergillum*. *Zootaxa*, 1866: 7–68. DOI: [10.11646/zootaxa.1866.1.3](https://doi.org/10.11646/zootaxa.1866.1.3)
- Vogel S, 1974. Current-induced flow through the sponge, *Halichondria*. *The Biological Bulletin*, 147: 443–456. DOI: [10.2307/1540461](https://doi.org/10.2307/1540461)
- Vogel S, 1977. Current-induced flow through living sponges in nature. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United*

- States of America, 74: 2069–2071. DOI: [10.1073/pnas.74.5.2069](https://doi.org/10.1073/pnas.74.5.2069)
- Vogel S, 1978. Evidence for one-way valves in the water-flow system of sponges. *Journal of Experimental Biology*, 76: 137–148. DOI: [10.1242/jeb.76.1.137](https://doi.org/10.1242/jeb.76.1.137)
- Vogel S, Bretz W L, 1972. Interfacial organisms: passive ventilation in the velocity gradients near surfaces. *Science*, 175: 210–211. DOI: [10.1126/science.175.4018.210](https://doi.org/10.1126/science.175.4018.210)
- Wang Hai-yang, Li Chao, Peng Yong-bo, Zhang Jun-peng, Cheng Meng, Cao Xiao-bin, Qie Wen-kun, Zhang Zi-hu, Dodd M S, Hou Ming-cai, Wallace M, v S Hood A, Lyons T W, Bao Hui-ming, 2025. Two-billion-year transitional oxygenation of the Earth's surface. *Nature*, 645: 665–671. DOI: [10.1038/s41586-025-09471-4](https://doi.org/10.1038/s41586-025-09471-4)
- Wang Jia-yue, Song Bao-peng, Liang Yue, Liang Kun, Zhang Zhi-fei, 2024a. The internal anatomy and water current system of Cambrian Archaeocyaths of South China. *Life*, 14: 167. DOI: [10.3390/life14020167](https://doi.org/10.3390/life14020167)
- Wang Ze-kun, Edgecombe G D, Hou Jin-bo, 2024b. Function of flow wakes for queuing trilobites: Positioning rather than drag reduction—Criteria for drag force assessment in palaeontological CFD simulations. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, 646: 112239. DOI: [10.1016/j.palaeo.2024.112239](https://doi.org/10.1016/j.palaeo.2024.112239)
- WoRMS, 2026. World Register of Marine Species. Available from <https://www.marinespecies.org> at VLIZ. Accessed (2026-04-20). DOI: [10.14284/170](https://doi.org/10.14284/170)
- Wu Wen, Yang Ai-hua, Janussen D, Steiner M, Zhu Mao-yan, 2005. Hexactinellid sponges from the Early Cambrian black shale of south Anhui, China. *Journal of Paleontology*, 79: 1043–1051. DOI: [10.1666/0022-3360\(2005\)079\[1043:HSFTEC\]2.0.CO;2](https://doi.org/10.1666/0022-3360(2005)079[1043:HSFTEC]2.0.CO;2)
- Xiao Shu-hai, Hu Jie, Yuan Xun-lai, Parsley R L, Cao Rui-ji, 2005. Articulated sponges from the Lower Cambrian Hetang Formation in southern Anhui, South China: their age and implications for the early evolution of sponges. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, 220: 89–117. DOI: [10.1016/j.palaeo.2002.02.001](https://doi.org/10.1016/j.palaeo.2002.02.001)
- Yanagimoto D, Kawabe M, 2007. Deep-circulation flow at mid-latitude in the western North Pacific. *Deep Sea Research Part I: Oceanographic Research Papers*, 54: 2067–2081. DOI: [10.1016/j.dsr.2007.09.004](https://doi.org/10.1016/j.dsr.2007.09.004)

(责任副主编: 张志飞)