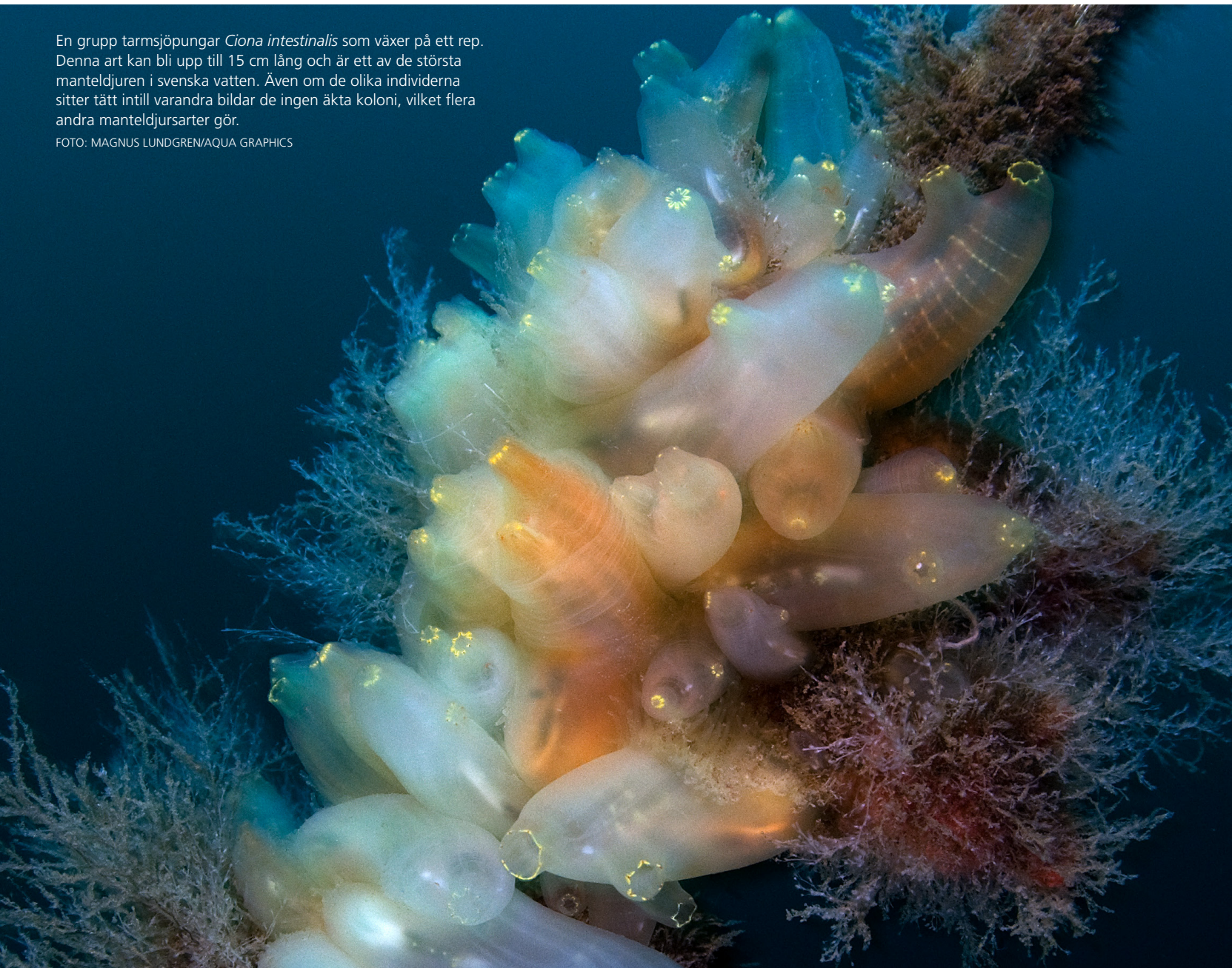
UNDERSTAM Tunicata – manteldjur

STAM Chordata
UNDERSTAM
ORDNING
FAMILJ
SLÄKTE

Manteldjur (Tunicata) är en grupp helt marina ryggsträngsdjur (Chordata). De flesta av dem saknar ryggsträng som vuxna, och med undantag för svanssjöpungar (Appendicularia) är det bara hos larverna som en ryggsträng finns. Manteldjur har fått sitt namn av att de omges av en s.k. mantel – en för gruppen unik struktur som omger alla de inre organen likt en säck. I manteln finns en inströmningsöppning och en utströmningsöppning. Vattnet som tas in genom inströmningsöppningen – munsifonen – passerar en gälkorg där organiska partiklar fångas in i ett nät av slem och förs vidare till matsmältningskanalen. Unikt för manteldjur är också att de kan producera cellulosa som inlagras i manteln.

Manteldjur har traditionellt betraktats som systergrupp till övriga ryggsträngsdjur. Senare tiders forskning – framför allt molekylärbiologisk forskning – visar dock att manteldjur troligen är närmare besläktade med kraniedjur (Craniata), och att de tillsammans med dessa utgör systergrupp till lansettryggsträngsdjur (Cephalochordata).

Den stora majoriteten av de drygt 2 500 kända arterna av manteldjur är s.k. sjöpungar. Dessa är ofta fastsittande djur som kan vara från några millimeter upp till några decimeter långa. Övriga arter är frisimmande, planktiska och oftast små arter. Manteldjur finns i alla världens hav, såväl arktiska som tropiska. I Sverige har 53 arter av manteldjur påträffats.



En grupp tarmsjöpungar *Ciona intestinalis* som växer på ett rep. Denna art kan bli upp till 15 cm lång och är ett av de största manteldjuren i svenska vatten. Även om de olika individerna sitter tätt intill varandra bildar de ingen äkta koloni, vilket flera andra manteldjursarter gör.
FOTO: MAGNUS LUNDGREN/AQUA GRAPHICS

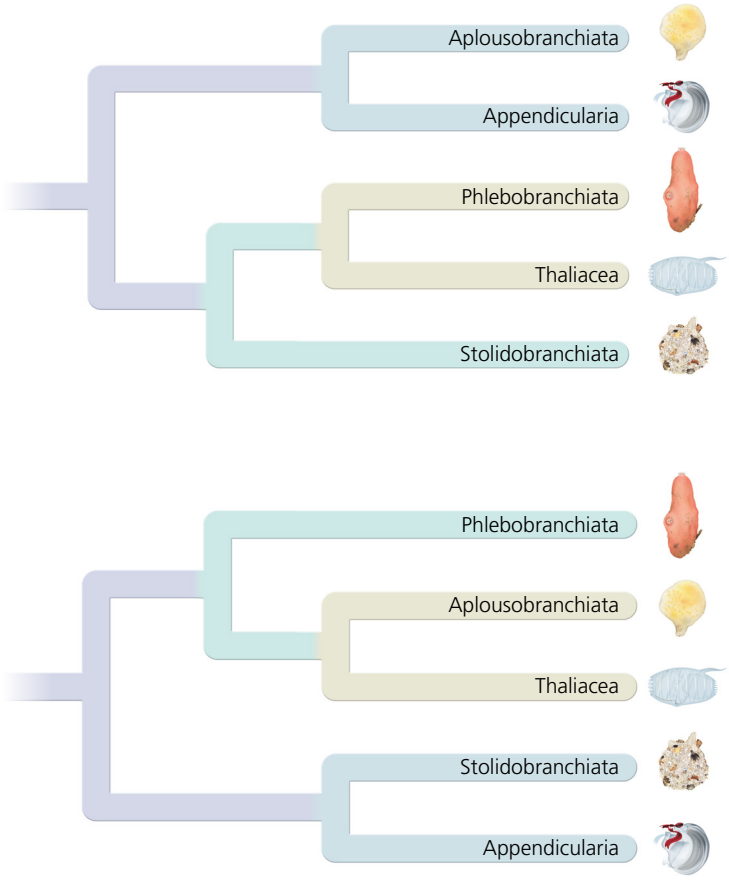
Manteldjur är en grupp ryggsträngsdjur som enbart lever i havet. De uppvisar en förbryllande mångformighet i sin byggnad, och de omfattar såväl fastsittande sjöpungar som frisimmande salper och svanssjöpungar. Trots detta utgör manteldjur systematiskt sett en väl sammanhållen, monofyletisk grupp. De är ensamma bland flercelliga djur om att kunna bilda cellulosa, som finns inlagrat i det yttre hölje som skyddar djuret, den s.k. manteln. Cellulosa, som är en s.k. polysackarid, är en viktig beståndsdel i cellväggen hos växter och bakterier, och det är världens vanligaste organiska förening. Hos manteldjur kallas cellulosaämnet ”tunicin” efter gruppens vetenskapliga namn – Tunicata (tunica betyder mantel). Zoologer konstaterade tidigt att manteldjur utgör en monofyletisk/naturlig grupp (Linnaeus 1758, De Blaineville 1816), men det dröjde länge innan man insåg att de är nära släkt med ryggradsdjur. Det var den då 26-årige ryssen Alexander Kowalevsky från Sankt Petersburg som i en banbrytande uppsats 1866 påvisade likheten mellan sjöpungarnas larver och grodyngel. Innan dess betraktades manteldjur som en undergrupp inom stammen blötdjur och ansågs vara närmast släkt med musslor. Både manteldjur och musslor lever av mikroskopiska planktondjur, som de fångar genom att filtrera havsvattnet genom ett omfattande system av gälar. Kowalevsky visade att manteldjurens larver har en ryggsträng som motsvarar ryggradsdjurens kotpelare samt ett längsgående nervrör som motsvarar ryggmärgen. När man väl upptäckt likheterna på larvstadiet visade fördjupade anatomiska studier att även vuxna manteldjur har flera likheter med ryggradsdjur och övriga kraniedjur. Bland annat har deras gälkorg (som är homolog med svalget hos kraniedjur) gälspringor (jfr avsnittet Chordata, sid. 32), och på gälkorgens undersida finns en längsgående, flimmerhårsbeklädd fåra – den s.k. endostylen. Endostylen är ett slemproducerande organ som finns hos manteldjur och lansettfiskar. Slemmet förs med hjälp av cilier ut över gälkorgen och täcker insidan av denna i form av ett mycket tunt och finmaskigt nät. I slemmet, som produceras kontinuerligt, transporteras födopartiklar till matstrupen. Hos manteldjur finns också en neuralkörtel med en flimmerhårsbeklädd tratt – flimmerorganet – som öppnar sig mot ”munöppningen” vid gälkorgens början, och som möjligen motsvarar adenohypofysen hos ryggradsdjur.

Manteldjur har en mängd olika reproduktionsstrategier. De producerar normalt ägg och spermier och förökar sig oftast sexuellt, men det finns sådana som också förökar sig genom asexuell knoppning eller har komplicerade livscykler med flera generationer av olika utseende. De flesta manteldjur är tvåkönade (hermafroditer) och fungerar både som hane och hona. Det finns dock undantag från denna regel, till exempel den pelagiska svanssjöpungen glasgrodd *Oikopleura dioica* som är skildkönad. Fortplantningen skiljer sig markant mellan olika grupper av manteldjur (se avsnittet Livscykel under respektive grupp).

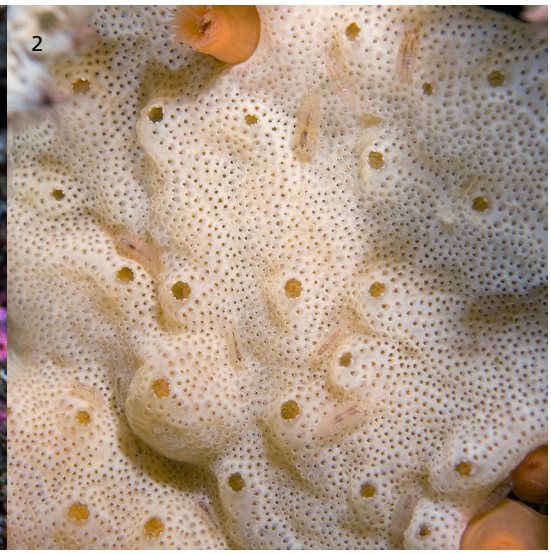
Manteldjurens klassificering

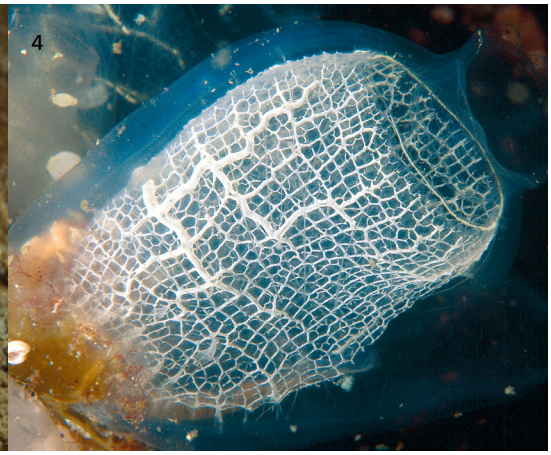
Manteldjuren har traditionellt delats in i tre huvudgrupper, ofta benämnda ”klasser”: Ascidiacea (sjöpungar) som innefattar tre ordningar, Appendicularia (svanssjöpungar) och Thaliacea (salper). Totalt omfattar gruppen mellan 2 500 och 3 000 arter, varav 53 förekommer i svenska vatten.

Släktskapet mellan de olika grupperna av manteldjur är omtvistat och man vet heller inte hur de utvecklats ur ett gemensamt ursprung, trots flera försök att kartlägga detta med både morfologiska och genetiska data.



Det finns flera uppfattningar om hur olika grupper av manteldjur är besläktade. Tidigare, när sjöpungar ansågs utgöra en naturlig grupp, fördes Stolidobranchiata ensam till ordningen Pleurogona, medan Aplousobranchiata och Phlebobranchiata fördes till ordningen Enterogona. Salper och svanssjöpungar utgjorde då egna klasser.
Illustrationen visar två mer moderna uppfattningar. Enligt den första är Aplousobranchiata närmast besläktad med svanssjöpungar (Appendicularia), medan Phlebobranchiata närmast är släkt med salper (Thaliacea). Enligt den andra är Aplousobranchiata närmast släkt med salper och Stolidobranchiata närmast släkt med svanssjöpungar. Vissa grupper av sjöpungar är alltså mer besläktade med pelagiska manteldjur än med andra sjöpungar. Det tyder på att pelagiska arter har utvecklats minst två gånger bland manteldjuren.





Ordning Aplousobranchiata: klubbsjöpung *Clavelina lepadiformis* (1), svampsjöpung *Didemnum albidum* (2)

Ordning Phlebobranchiata: tarmsjöpung *Ciona intestinalis* (3), nätsjöpung *Corella parallelogramma* (4)

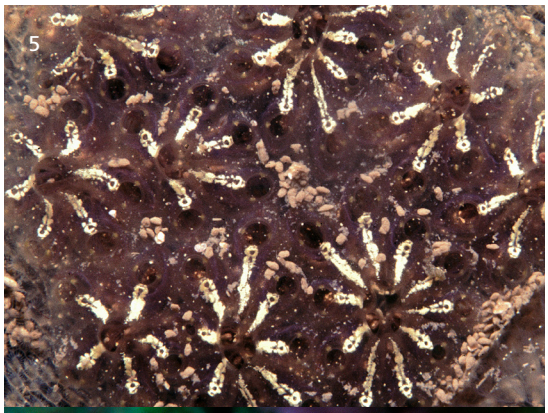
Ordning Stolidobranchiata: blomsjöpung *Botryllus schlosseri* (5), taggsjöpung *Styela rustica* (6).

FOTO: MAGNUS LUNDGREN/AQUA GRAPHICS, (1, 2, 6)

ERLING SVENSEN/UWPHOTO (3, 4)

ANDERS SALESJÖ (5)

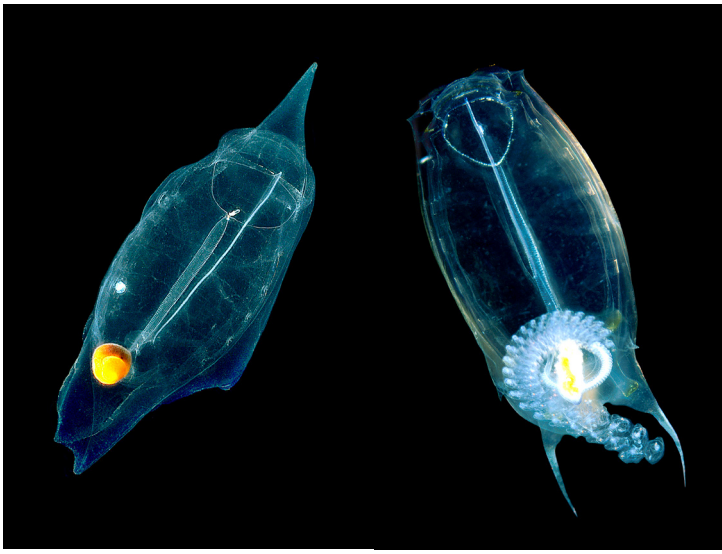
I Nationalnyckeln presenteras manteldjuren indelade i fem ordningar i en följd som gör att de tre ordningar som funktionellt är sjöpungar (”Ascidiacea”) kommer först, medan de pelagiska och mycket specialiserade grupperna svanssjöpungar (Appendicularia) och salper (Thaliacea) placeras sist. Presentationsordningen indikerar alltså inte det inbördes släktskapet mellan grupperna.



Sjöpungar (”Ascidiacea”)

Sjöpungar är den artrikaste gruppen bland manteldjuren. Trots att de lätt känns igen på sitt fastsittande vuxenstadium visar såväl morfologiska som molekylära undersökningar att sjöpungar inte utgör någon monofyletisk grupp. I Nationalnyckeln använder vi därför namnen ”Ascidiacea” och sjöpungar främst av praktiska skäl för att peka på de anatomiska likheter som trots allt finns, medan vi undviker benämningen ”klass”. I Norden förekommer 81 arter av sjöpungar, varav minst 46 har påträffats i svenska vatten, och totalt finns över 2 500 arter beskrivna. De tre ordningarna Aplousobranchiata, Phlebobranchiata och Stolidobranchiata skiljer sig åt bl.a. vad gäller gälkorgens byggnad.

Ordning Appendicularia: Familj Oikopleuridae
FOTO: ERLING SVENSEN/UWPHOTO



Ordning Thaliacea: Familj Salpidae
FOTO: PER R. FLOOD/BATHYBIOLOGICA

Svanssjöpungar (Appendicularia)

Svanssjöpungar (appendikularier) omfattar tolv nordiska arter, varav fem har påträffats i svenska vatten. Två arter är vanliga och kan periodvis påträffas i mycket stora ansamlingar. Totalt finns omkring 70 arter beskrivna. Gruppen kallas ibland också Copelata eller Larvacea.

Salper (Thaliacea)

Salper påträffas sällan i nordiska vatten, kanske mest beroende på att mycket få människor letar efter dem. Totalt har fem arter påträffats i Norden, varav endast två i svenska vatten. Salper är vanliga i tropiska hav, och de följer då och då med varma vattenmassor upp till våra breddgrader. Totalt är omkring 70 arter beskrivna, men det finns troligen betydligt fler.

Byggnad och funktion

Manteldjurens kropp täcks av en s.k. mantel. Dess yttersta lager är den huvudsakligen extracellulära tunikan som till stora delar består av tunicin, en form av cellulosa. Under tunikan finns ett skikt av epidermisceller och innanför detta epidermisskikt finns ett bindvävslager som också innehåller muskler. Hos svanssjöpungar är manteln inte speciellt framträdande, men biokemiska undersökningar visar att de fullbildade djurens hus – liksom larvernas mantel – innehåller tunicinfibrer. Förekomsten av en mantel med tunicin är alltså ett utmärkande drag för alla manteldjur.

Den gen som svarar för förmågan att tillverka cellulosa hos bakterier respektive manteldjur uppvisar stora likheter. Detta stöder hypotesen att manteldjur fått egenskapen genom att tillvarata arvsmassan från någon bakterie. Förutom tunicin innehåller manteln även mukopolysackarider och proteiner. Hos sjöpungar innehåller manteln dessutom blodkärl.

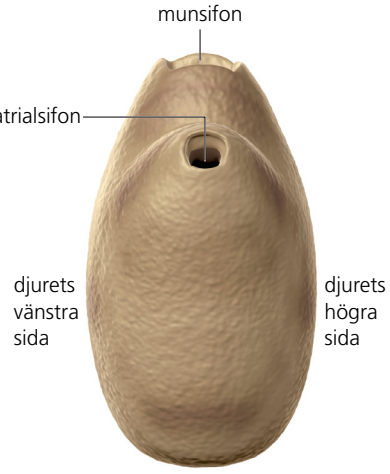
I manteln finns två öppningar, s.k. sifoner: en munsifon för inströmmande vatten som för med sig födopartiklar och syre, och en atrialsifon för utströmmande vatten som transporterar bort restprodukter. Sifonerna kan vara förlängda som rör eller bara utgöra två hål i manteln.

Inre anatomi

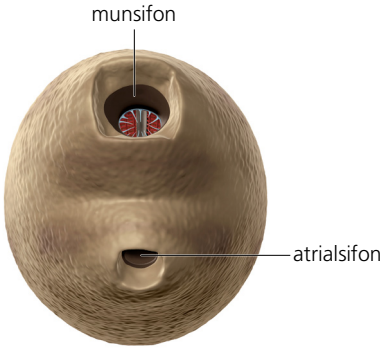
Så gott som alla manteldjur livnär sig av plankton som de silar ur havsvattnet med hjälp av en inre filtreringsanordning kallad gälkorg. Gälkorgen tar emot det inkommande vattnet genom en öppning, ett slags mun, som står i direkt förbindelse med munsifonen. Runt gälkorgens öppning finns ofta s.k. muntentakler, vilkas uppgift är att grovsortera inströmmande vatten så att inte alltför stora partiklar kommer ned i korgen och täpper till systemet. I gälkorgens sidoväggar finns s.k. gälspringor – öppningar som hos svanssjöpungar mynnar direkt ut i det omgivande vattnet medan de hos sjöpungar och salper mynnar i ett vattenfyllt hålrum som kallas atrium från vilket vattnet förs ut genom atrialsifonen. Antalet gälspringor kan variera från flera tusen hos stora sjöpungar till ett enda par hos svanssjöpungar. I de flesta fall är gälspringornas celler beklädda med flimmerhår (cilier), vilka skapar det vattenflöde som möjliggör näringsupptag. Insidan av gälkorgen täcks också av komplicerade nätverk av slemtrådar (slemnät) som fångar födopartiklar så små som enskilda bakterier men släpper igenom vatten. Slemnäten produceras av endostylen (se nedan) som sitter längs buksidan av gälkorgen. På motsatt sida (ryggsidan) finns oftast en struktur som kallas rygglist och bl.a. har till uppgift att rulla ihop slemnäten, som då innehåller födopartiklar. På gälkorgens insida finns också på varje sida en s.k. flimmerslinga som förbinder främre delen av endostylen med främre delen av rygglisten. De båda flimmerslingornas

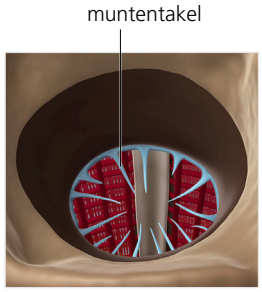
Generaliserad anatomi hos manteldjur

Djurets vänstra sida

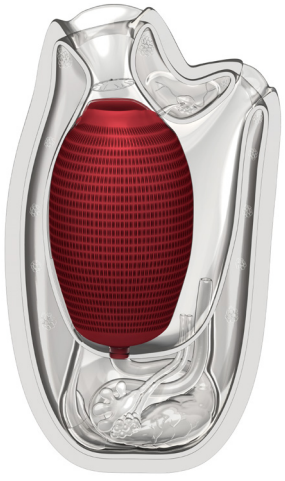


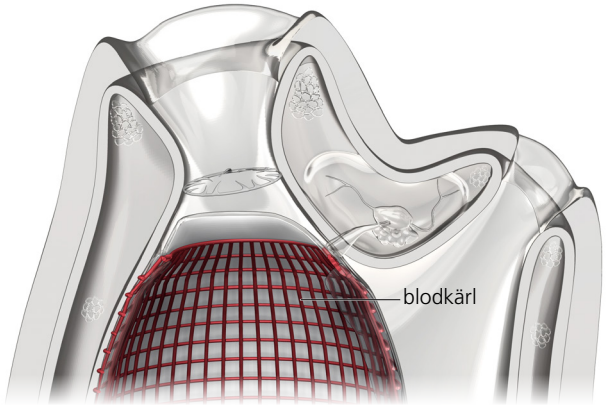
Djuret sett från ryggsidan



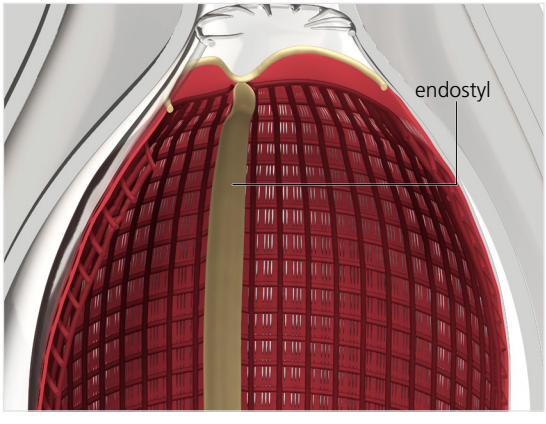


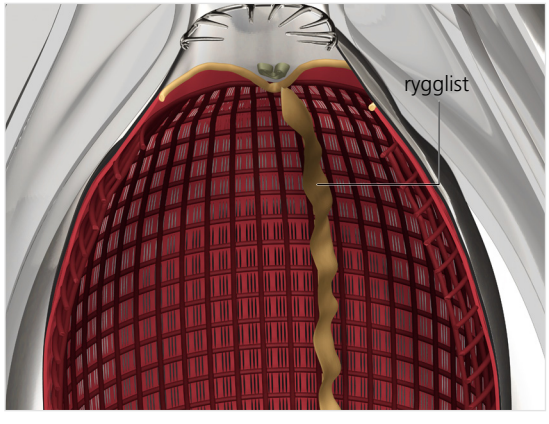
Tentaklerna hindrar större partiklar från att komma in i gälkorgen.



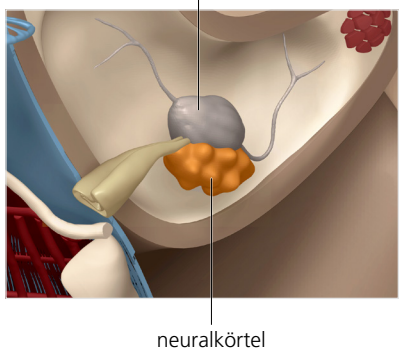


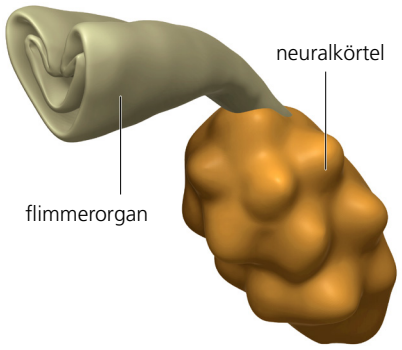
Gälkorgen är uppbyggd av blodkärl och gälspringor. Blodkärlssystemet utgår från endostylartären, som sitter på gälkorgens insida. Det består antingen av endast tvärgående kärl eller av både tvärgående och längsgående kärl. Ibland har de längsgående kärlen utstående papiller.



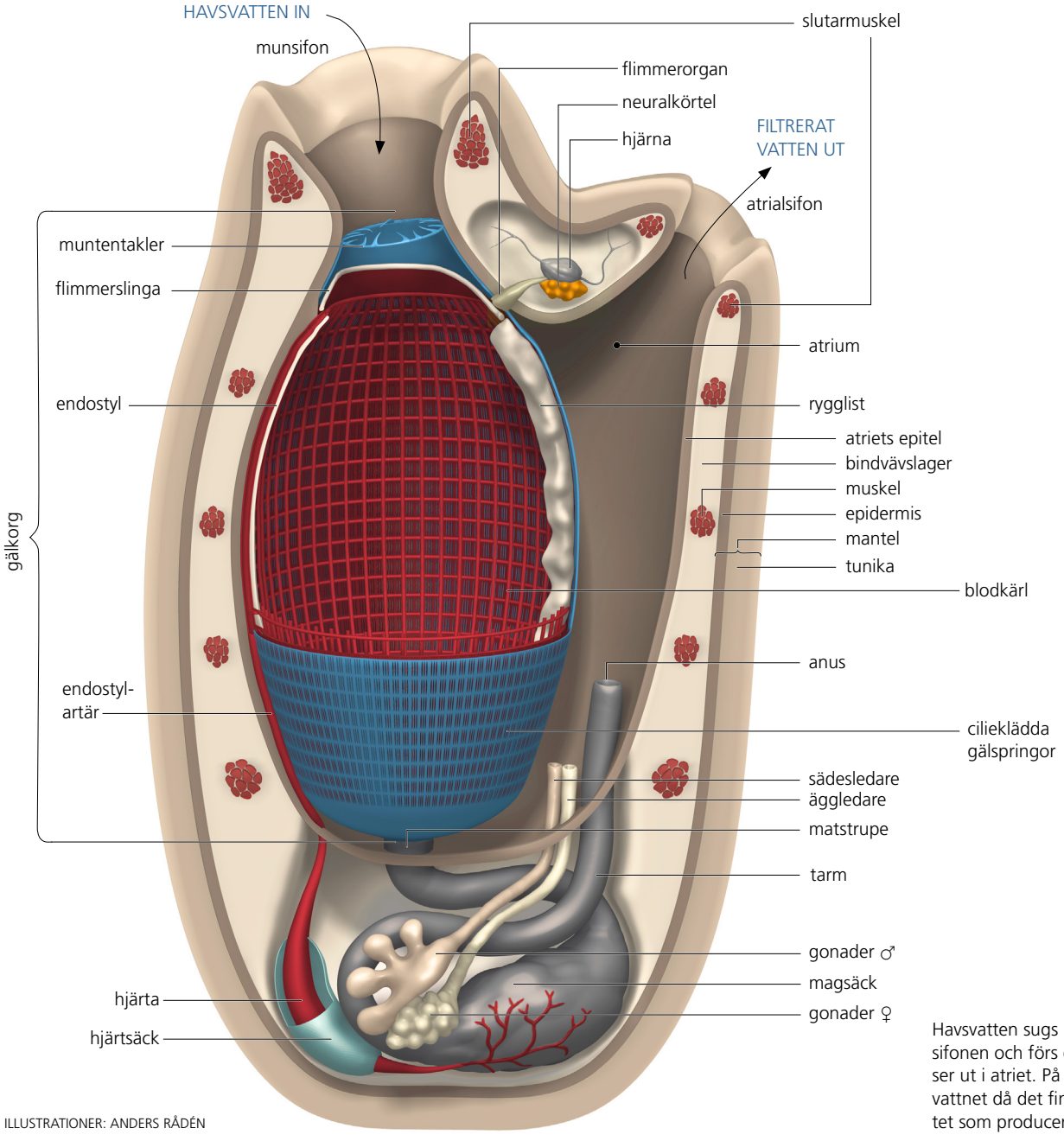


Endostylen som producerar slemnätet löper längs gälkorgens buksida.
Längs gälkorgens ryggsida löper rygglisten, som rullar upp slemnätet för vidare transport till matstrupen.





Flimmerorganet förbinder den hormonproducerande neuralkörteln med gälkorgen. Genom flimmerorganets veckade öppning kan inströmmande vatten passera till neuralkörtel och hjärna.

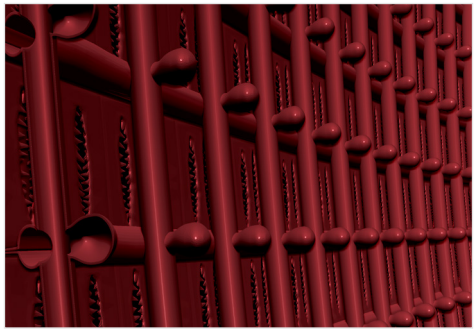


Havsvatten sugs in genom munsifonen och förs genom cilierörelser ut i atriet. På sin väg passerar vattnet då det finmaskiga slemnätet som produceras av endostylen.

ILLUSTRATIONER: ANDERS RÅDÉN

Hos Aplousobranchiata bildas tvärgående blodkärl. Mellan dem löper rader av gälspringor.

Hos Phlebobranchiata och Stolidobranchiata bildas också längsgående kärl från de tvärgående kärlen. De startar som utväxter på de tvärgående kärlen, förlängs och smälter samman när de möts.



Hos Phlebobranchiata bildas dessutom papiller vid korsningarna. Hos vissa arter finns även s.k. sekundärpapiller som sitter mellan korsningarnas papiller.

funktion är att hjälpa till att transportera slemnätet till rygglisten. Hos salper inom gruppen Doliolida är de asymmetriskt placerade och tar delvis över rygglistens funktion. Hos alla manteldjur förs det hoprullade slemnätet sedan ned mot svalget och sväljs för att transporteras vidare till mage och tarm, där näring och slem spjälkas. Det mesta av de restprodukter som inte kan spjälkas förs via tarmen ut genom analöppningen till atriet och därifrån vidare ut till det omgivande havsvattnet. En liten del lagras upp i speciella celler eller strukturer i kroppen.

Endostylen löper som en liten fåra längs mitten av gälkorgens nedre del (buksidan). Den är körtelrik och har specialiserade celler med långa cilier, vilka separerar de två nät av slemtrådar som tillverkas av cellerna i endostylens högra respektive vänstra halva. Här finns också celler som binder jod till organiska molekyler, och det är möjligt att jod i manteldjurens fall hjälper till att ”hålla kvar” slemmet vid gälkorgen. Jod ingår även i flera hormoner och underlättar metamorfosen från larv till vuxen individ. Endostylen anses vara besläktad med ryggradsdjurens sköldkörtel, som tillverkar jodhaltiga hormoner.

Gälkorgens utseende varierar mycket mellan olika grupper av manteldjur och är ofta en viktig karaktär vid artbestämning.

Efter gälkorgen följer en kort och U-formig matsmältningskanal som delas in i matstrupe, magsäck och tarm. Många av cellerna i matsmältningskanalens väggar har flimmerhår och producerar slem, medan andra celler är specialiserade för att ta upp näring. Muskelfibrer är däremot sällsynta; det är i första hand flimmerhåren som driver tarminnehållet vidare genom matsmältningskanalen. I matsmältningskanalens vägg finns också flera typer av körtelceller som producerar både matsmältningsenzymer och hormoner. I övergången mellan magsäck och tarm finns en s.k. tarmkörtel, vilken ofta består av ett antal grenade kanaler som löper ihop i tarmen. Tarmkörteln har länge betraktats som ett för manteldjuren unikt organ, men eftersom den delvis fyller samma funktion som lansettfiskarnas levertarm och ryggradsdjurens lever skulle den kunna ha samma ursprung som dessa.

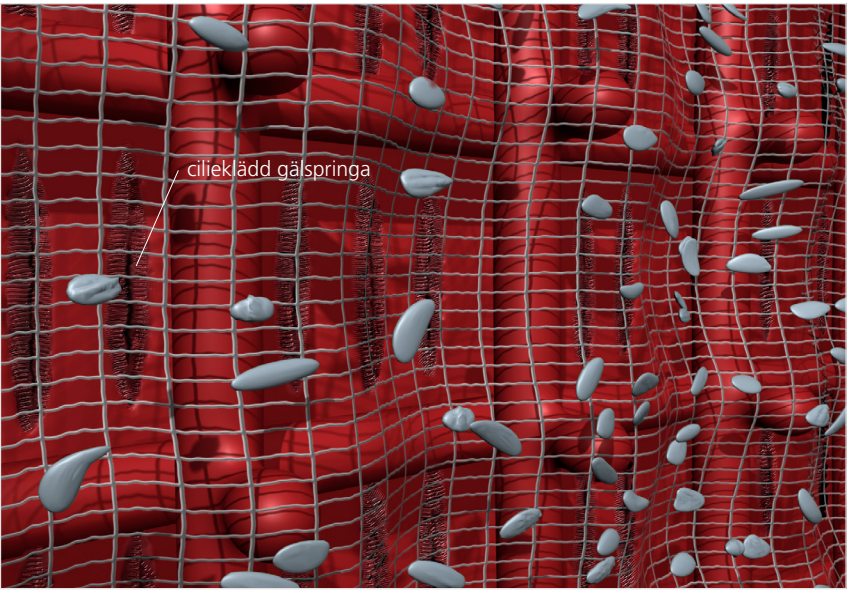
I anslutning till tarmen finns fortplantningsstrukturerna, dvs. gonaderna. Nästan alla manteldjur är hermafroditer och har korsbefruktning mellan olika individer. Honans och hanens gonader kan vara skilda åt eller förenade till ett enda organ. Testiklarna ser ofta ut som ett antal små blåsor spridda över ett större ovarium. I testiklarna produceras små, avlånga sädesceller. Både testiklar och ovarier är omgivna av ett hölje av celler (epitel). En del arter släpper ut ägg och spermier i vattnet, medan andra ”ruvar” äggen tills larverna kommer ut.

Manteldjuren släpper större delen av sina vattenlösliga avfallsprodukter rakt ut i havsvattnet – de har alltså inga särskilda exkretionsorgan. Hos vissa arter omges emellertid tarmen av specialiserade celler som lagrar avfallsprodukter i form av kristaller. Det bönformiga organ – njursäcken – som sitter på höger sida hos sjöpungsfamiljen Molgulidae består just av sådana celler.

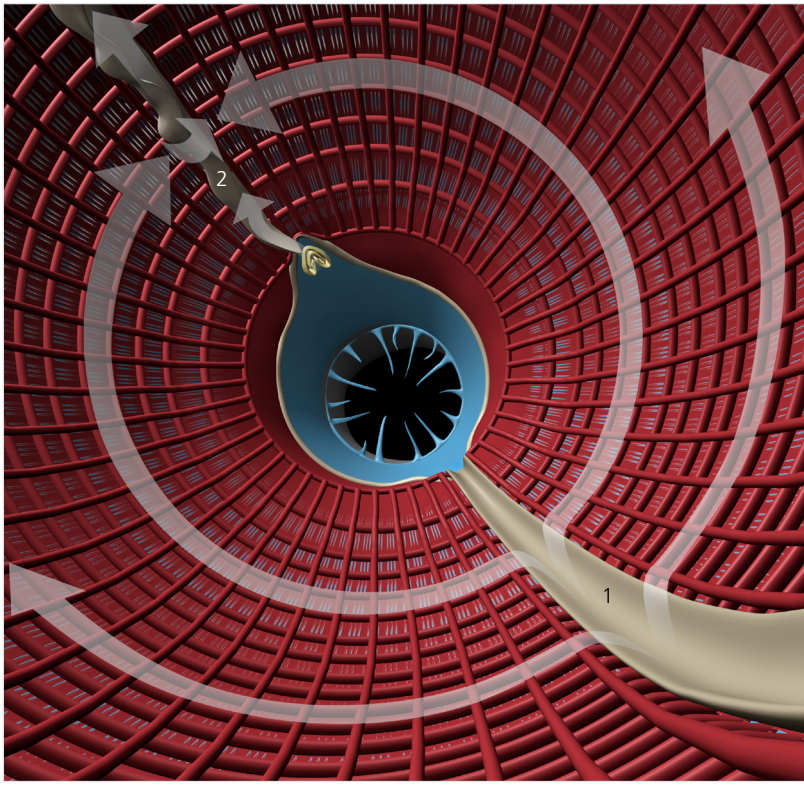
Muskulatur

Manteldjurens muskulatur är svagt utvecklad. Det finns inget komplett muskelskikt som omger kroppen. Däremot finns det enskilda muskelfibrer, vilka hos salper bildar kraftiga muskelband. Det är sammandragningar av dessa muskelband som ger salper förmågan att röra sig framåt med ett slags jetdrift. Alla manteldjur kan öppna och stänga sin mun- och atrialsifon med hjälp av ringformiga slutarmuskler.

Flertalet vuxna manteldjur saknar mer omfattande kroppsmuskulatur, men den elastiska och stadiga manteln fungerar som motkraft till muskelsammandragningar, och djuren kan åstadkomma ganska kraftiga rörelser (hosta, dra ihop sig eller sträcka ut sig). För alla grodyngelsliknande former är det viktigt att kunna simma; i sjöpungslarvernas fall för att aktivt leta upp ett lämpligt substrat, i svanssjöpungarnas fall för att försäkra sig om att kunna få tag i föda. Eftersom muskelceller endast kan dra ihop sig, men inte



Rörelsen hos gälspringornas cilier producerar en vattenström genom gälspringorna ut ur gälkorgen och vidare till atriet. På vägen ut måste havsvattnet passera slemnätet. Slemnätet är mycket finmaskigt. Jämfört med blodkärlens storlek visas slemnätet på bilden med mycket grövre trådar och större maskor än det har i verkligheten. Slemnätet är egentligen så finmaskigt att enskilda maskor inte skulle synas i bildens skala. Även så små föremål som enskilda bakterier kan fångas upp av de mikroskopiska maskorna.



Slemnätet produceras av endostylen (1). Det produceras i en höger- respektive vänsteruppsättning och förflyttas sedan över gälkorgen i höger- respektive vänstervarv för att till slut fångas upp av rygglisten (2). Där rullas näten ihop och transporteras med sitt infångade innehåll ned till matstrupen.

ILLUSTRATIONER: ANDERS RÅDÉN

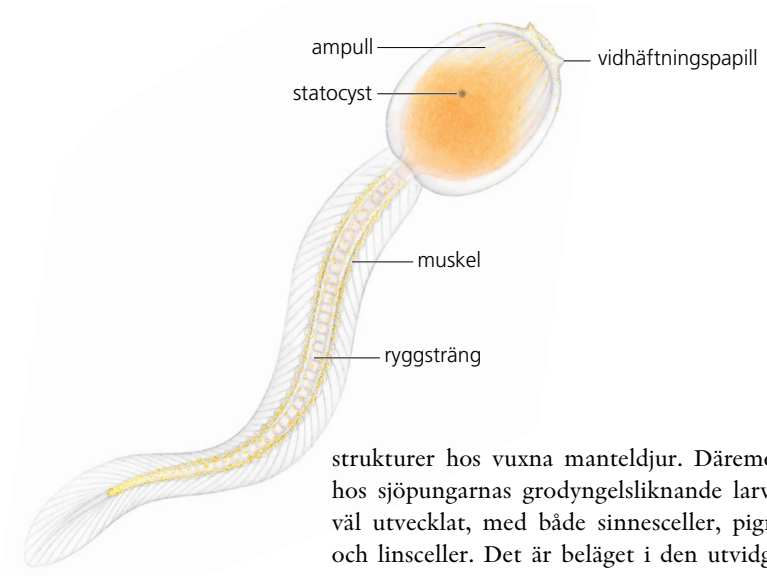
själva töja sig, behöver de en motverkande (antagonistisk) muskel som kan sträcka ut dem igen. Hos manteldjurens grodyngelslika stadier motverkar musklerna på respektive sida av svansen varandra. Men det behövs något mer för att svansen skall åstadkomma en effektiv vågrörelse. Detta ”något” är ryggsträngen; en skelettliknande struktur som gör svansen stadig, och som gör det möjligt att böja den i vågrörelser på ett ordnat sätt. Det bör påpekas att svansens byggnad är mycket lik den man finner hos lansettfiskar och ryggradsdjur. Även hos dessa finns en skelettstruktur i mitten, flankerad av muskler på båda sidor. Hos manteldjur utgörs svansmusklerna alltid av enskilda muskelceller, medan muskelfibrerna i ryggradsdjurens tvärstrimmiga muskulatur egentligen består av flera celler och har flera kärnor. Muskelcellerna förenas aldrig till muskelgrupper åtskilda av bindväv. Med andra ord bildas aldrig några riktiga kroppssegment (s.k. somiter) hos manteldjuren.

Nervsystem

Det centrala nervsystemet hos alla manteldjur har förmågan att uppfatta och reagera på olika slags sinnesintryck. Alla manteldjur som hittills undersökts har nyligen visat sig ha en rad sekundära sinnesceller längsmed muntentaklerna. Systemet som helhet kallas kronorgan (coronal organ). Sinnescellerna liknar de hårceller som finns i fiskarnas sidolinjesystem och i kraniedjurens inneröra. Precis som dessa har de cilier i spetsen, vilka omges av mikrovilli. Även om det än så länge saknas experimentella bevis antyder placeringen att det är dessa celler som styr den så kallade hostreflexen som omnämns nedan. I atriet hos vissa sjöpungar finns också ett antal tryckkänsliga celler samlade i små fläckar som täcks av slem, och som påminner strukurellt om sinnesorganen längs fiskarnas sidolinje. Manteldjur kan också reagera på t.ex. kemiska signaler och förändringar i ljusstyrka.

Hjärnan är hos vuxna manteldjur en kompakt men mycket liten struktur belägen på djurets ryggsida, hos sjöpungar mellan mun- och atrialsifonen. Dess läge används för att definiera vad som är manteldjurens rygg- respektive buksida. Hjärnan är vanligtvis en rund bildning av högst blygsam storlek. Från hjärnan utgår ett fåtal nerver. I direkt anslutning till hjärnan finns en s.k. neuralkörtel som står i förbindelse med det omgivande vattnet via flimmerorganet – en trattliknande struktur som mynnar nära gälkorgens öppning. Neuralkörtelns funktion är inte känd, men den innehåller hormoner som har föreslagits vara delaktiga i t.ex. att samordna könsmognad och utsläpp av könsceller. Hos lansettfiskar och kraniedjur finns en liknande körtel som mynnar strax framför munhålan. Hos kraniedjur finns denna förbindelse endast under embryonalstadiet, men hos lansettfiskar finns den kvar även hos den vuxna individen. Liknande hormoner har påvisats i körtelvävnaden hos båda grupperna. Hos kraniedjur motsvaras denna körtelvävnad möjligen av adenohypofysen (hypofysens framlob).

Vuxna salper har ett enkelt, skålformigt öga i anslutning till hjärnan, men i övrigt har man hittills inte med säkerhet hittat några välavgränsade ljuskänsliga



Larv av krusbärssjöpung *Dendrodoa grossularia* sedd från sidan. Larven simmar genom att snabbt röra svansen från sida till sida som ett grodyngel. Statocysten är ett jämviktsorgan som hjälper larven att avgöra vad som är upp och ned.

ILLUSTRATION: HELENA SAMUELSSON

strukturer hos vuxna manteldjur. Däremot är ögat hos sjöpungarnas grodyngelsliknande larver ganska väl utvecklat, med både sinnesceller, pigmentceller och linsceller. Det är beläget i den utvidgade delen längst fram i nervröret, dvs. i hjärnan. Ett annat viktigt sinnesorgan beläget i hjärnan är den så kallade statocysten, ett jämviktsorgan som ger djuret förmågan att skilja på vad som är upp och ned. Sinnesceller som reagerar på kemiska signaler finns i de främre s.k. vidhäftningspapillerna på sjöpungarnas grodyngelsliknande larver, och mekanoreceptorer finns utplacerade längs deras svans.

Nervsystemets utveckling

Hos manteldjur med ett grodyngelsliknande larvstadium bildas nervsystemet på ett sätt som är slående likt kraniedjurens. Tidigt under embryonalutvecklingen plattas epidermis-cellerna längs ryggens mittlinje till, sjunker in och bildar ett ihåligt, vätskefyllt rör (det s.k. nervröret, som motsvarar kraniedjurens ryggmärg). Sjöpungslarver har också en grupp celler längs ryggsidan av kroppen som påminner om neurallistcellerna hos kraniedjur (se Craniata: Med huvudet i fokus). Neurallistcellerna kan alltså ha utvecklats redan hos en gemensam föregångare till manteldjur och kraniedjur.

Hos sjöpungsarter som förökar sig könlöst genom knoppning finns inget tydligt larvstadium. Dock bildas ändå ett ihåligt nervrör hos var och en av de nya individerna. Längst fram i manteldjurslarvernas nervsystem utvidgas nervröret. Denna ansvällning kallas hjärna (ibland hjärnblåsa eller cerebralganglion) och innehåller ett antal sinnesstrukturer.

Cirkulationssystem

Manteldjurens cirkulationssystem (blodkärlssystem) är inte speciellt väl studerat. Precis som hos flertalet ryggradslösa djur är insidan av kärlen inte beklädd med endotelceller (epitel). Blodkärlen är mer eller mindre ordnade i håligheter i det extracellulära materialet. Hjärtat – cirkulationssystemets centrum – är inte heller något annat än ett större hålrum i det extracellulära materialet. Det är beläget strax bakom gälkorgen, på djurets buksida. Den vätskefyllda, avlånga hjärtsäck (perikardium) som innesluter hjärtat är den enda äkta kroppshåla (coelom) som finns hos alla manteldjur. Hjärtsäckens insida är beklädd med mesodermala celler (mesotel). De mesodermala cellerna innehåller muskelfilament som gör att hjärtat kan dras samman. Hjärtat hos lansettfisklarver och unga fiskembryon är konstruerat på ett liknande sätt. En egenskap som är helt unik för manteldjurens hjärta är emellertid att dess sammandragningar byter riktning med ett par minuters mellanrum, så att blodet ömsom pumpas framåt, ömsom bakåt.

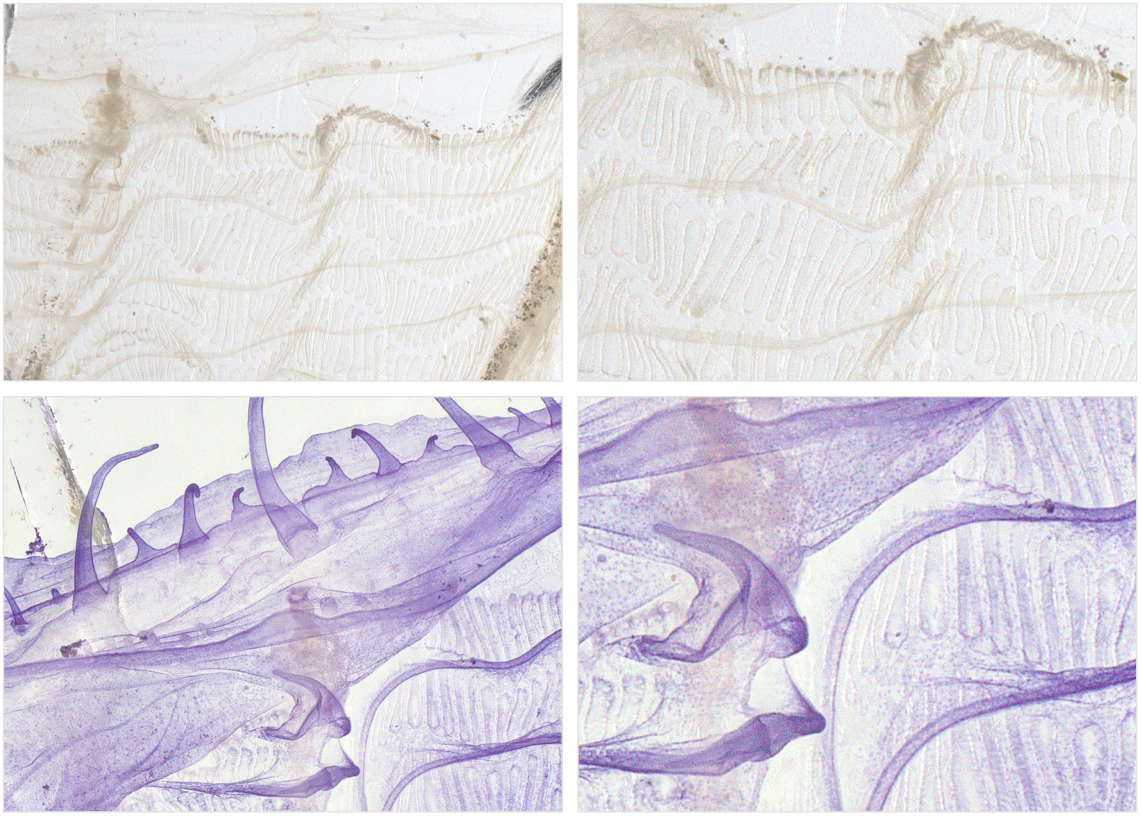
Det viktigaste blodkärlet framför hjärtat är endostylartären, som löper parallellt med endostylen längs dess undersida. Från endostylartären pumpas blodet genom gälkorgens blodkärl upp mot hjärnan och syresätter denna. Som tidigare nämnts består manteln inte enbart av extracellulärt material, utan även delvis av celler. Flertalet manteldjur har därför även ett så kallat mantelkärl som går ut i manteln. Ett bukkärl utgår från bakre delen av hjärtat och försörjer både tarmens och gonadernas (könskörtlarnas) celler med syre. Hos de minsta svanssjöpungarna är cirkulationssystemet nästan helt bortreducerat, men en hjärtsäck med muskelfibrer finns hos de flesta.

Man kan hitta ett flertal olika typer av celler i manteldjurens blod, men man känner inte till funktionen hos de flesta celltyperna. Dessutom kan blodet innehålla stamcellsliknande celler och celler som kan lagra upp extremt höga halter av metallen vanadin (drygt 10 000 000 gånger högre än i det omgivande vattnet). Till skillnad från kraniedjur saknar manteldjur röda blodkroppar och hemoglobin.

Manteldjurens fossila historia

Eftersom flertalet manteldjur saknar mineraliserade skelettdelar är fossilmaterialet sparsamt. De äldsta fossil vilka betraktats som manteldjur är *Yarnemia ascidiformis* och *Inkrylovia* cf. *lata* från ediacaraperioden (för 635–542 miljoner år sedan). Dock finns det inte många strukturelement i dessa fossil från norra Ryssland som styrker deras identitet som manteldjur, så klassificeringen kan ifrågasättas. I Nevada har man hittat ett något yngre fossil (från övre kambrium) som, förutsatt att man tolkat det rätt, liknar de nu existerande arterna i familjen Botryllidae i fråga om koloniernas byggnad. Ytterligare ett tveksamt manteldjursfossil, som fått namnet *Catellocaula vallata*, har påträffats i ordoviciumavlagringar i USA. Det är en s.k bioimmuration, dvs. ett mjukt djur som bevarats tack vare att dess yta varit övervuxen med hårdskaliga påväxtorganismer.

I manteln hos vissa sjöpungar, till exempel arterna i familjen Didemnidae (ordning Aplousobranchiata) finns ytterst karakteristiska kalkspikler, vilka givetvis fossiliseras relativt lätt. Kalkspikler som med stor sannolikhet härrör från sjöpungar tillhörande denna familj har påträffats i europeiska lager från tertiär.



När man studerar manteldjurens inre anatomi kan det vara en stor fördel om man har färgat in vävnaderna så att olika strukturer syns bättre. De två övre bilderna visar hur det kan se ut utan infärgning, medan de två nedre bilderna är infärgade med bromtymolblått. På de nedre bilderna syns bl.a. gälspringorna mycket bättre. Bilderna visar klubbsjöpung *Clavelina lepadiformis*.
FOTO: CHRISTOPHER REISBORG

Insamling och artbestämning

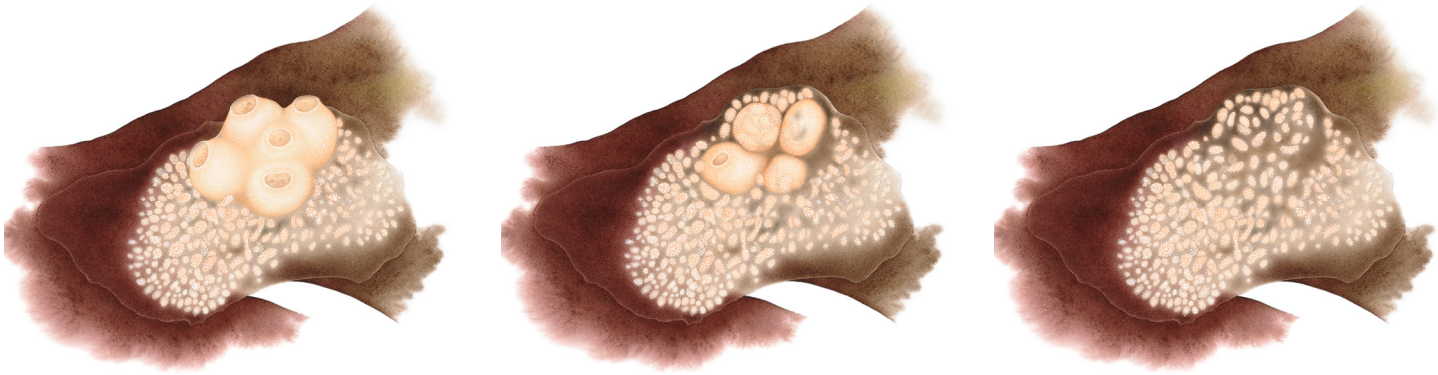
Eftersom manteldjuren omfattar så olikartade livsformer måste man använda en rad olika metoder för att samla in dem. De pelagiska arterna (svanssjöpungar och salper) går mycket lätt sönder vid insamling, och trasiga djur är ofta svåra att identifiera. De kan fångas in med hjälp av planktonhåvar som dras efter långsamt gående fartyg eller håvas in för hand från en brygga. I håven kommer dock djuren med största säkerhet att skadas. Vill man försöka samla in djuren levande måste man dyka eller snorkla och plocka dem för hand i burkar eller plastpåsar som tillsluts under vattenytan. Salper är lite tåligare än svanssjöpungar, men måste omedelbart föras över till stora burkar eller hinkar om man vill hålla dem vid liv.

Sjöpungar är lättare att samla in. Man kan få dem i s.k. bottenskrapor, och de kan plockas för hand vid dykning och snorkling – eller rentav på stranden eller på bryggpelare. Sjöpungar sitter ofta fast på substrat som till exempel stenar, musselskal, bryggor och brunalger, eller kanske på andra sjöpungar. Sitter de fast på klippor eller stora stenar måste man ta loss dem försiktigt från underlaget med en kniv. Om de får tillgång till friskt havsvatten kan man sedan hålla vissa arter levande i akvarium i flera månader.

Om man har möjlighet att studera djuren levande kan man komma långt i artbestämningen, men många av karaktärerna som nämns i arttexterna kan vara svåra att urskilja, och man kan behöva behandla sitt djur innan man går vidare i identifikationsproceduren.

Man vill att djuret ska vara välmående och gärna sträcka lite på sifonerna. Om djuret störs drar det snabbt ihop sig, och då är det mycket svårt att urskilja detaljer som muntentakler osv. Detta gäller förstås i synnerhet små djur. När man ska titta närmare på individerna i en sjöpungskoloni behöver man lägga möda på att preparera dem först. Man kan bedöva hela kolonin långsamt genom att först låta den ligga kallt så att djuren sträcker ut sina sifoner och sedan gradvis droppa ned bedövningsmedel. Alkohol (omkring 80 %), magnesiumklorid ($MgCl_2$, 7 %) eller upplösta mentolkristaller är medel som ofta används för bedövning av sjöpungar. Skålen som djuren ligger i ska under tiden stå orörd och svalt, eftersom många sjöpungar reagerar på värme och ljus genom att dra ihop sig. Bedövningsproceduren kan ibland ta flera timmar medan man långsamt och gradvis ökar andelen bedövningsmedel i skålen. Till sist är djuret helt avslappnat, och man kan hantera det utan att det drar ihop sig. Om man har att göra med en liten koloni kan det då vara dags att preparera ut en enskild individ (zooid) ur den gemensamma manteln. Man kan också fixera djuret i en formalinblandning som gör att vävnaderna styvnar lite, vilket gör att de blir mer hållbara vid dissektion.

Vid dissektion är det lämpligt att förvara djuret i en liten skål med havsvatten. Skålen bör ha en bottenplatta där man kan fästa nålar. Man öppnar försiktigt djuret och nålar fast manteln och eventuellt gälkorgen på flera olika ställen i bottenplattan. Sedan kan



Många sjöpungsarter ändrar utseende efter säsong. När de övergår till vinterstadium är de mycket svåra att artbestämma. Här visas någon av de två kolonibildande arterna blomsjöpung *Botryllus schlosseri* eller labyrintsjöpung *Botrylloides leachii*. På den första bilden har de fem individer som visas börjat gå in i vinterstadiet, och på de följande bilderna blir de allt mindre.

ILLUSTRATION: HELENA SAMUELSSON

man studera gälkorg, rygglist, flimmerorgan m.m. i detalj. Det kan vara en fördel att färga in vävnaderna med bromtymolblått (BTB). Det blir då mycket lättare att studera t.ex. gälkorgens komplicerade strukturer, flimmerorganets öppning och muskelfibrerna.

Eftersom de naturliga färgerna ofta försvinner snabbt vid förvaring i de vanliga fixeringslösningarna bör det levande djurets färg fotodokumenteras eller åtminstone noteras skriftligen. Hos kolonibildande arter är de enskilda djuren ofta ganska små, och det är absolut nödvändigt att preparera fram och dissekera flera exemplar om man ska kunna se alla viktiga karaktärer. Hos kolonibildande arter kan de enskilda individerna dessutom tillbakabildas så kraftigt att de inte går att identifiera med säkerhet under vissa delar av året. Ibland måste man också preparera djuren och undersöka dem i ljusmikroskop med hög förstoring. Under alla omständigheter kräver artbestämning av manteldjur ett bra preparermikroskop, god belysning och – framför allt – ett stort mått av envishet.

”Ascidiacea” – sjöpungar

Totalt är över 2 500 sjöpungsarter beskrivna. Gruppen inrymmer allt ifrån färggranna arter som man kan hitta vid tropiska och subtropiska klippstränder till rovlevande djuphavsarter som livnär sig av pelagiska kräftdjur. Som stamträdet i figur s. 43 visar är ”Ascidiacea” inte en enhetlig (monofyletisk) grupp (därav citationstecknen). Tidigare delades sjöpungarna in i ordningarna Pleurogona, där gonaderna fäster i kroppsväggen, och Enterogona, där gonaderna är placerade i tarmslingans direkta närhet. De olika grupperna av sjöpungar (Aplousobranchiata, Phlebobranchiata och Stolidobranchiata) indelas med utgångspunkt från hur gälkorgen är uppbyggd – om den är veckad och om den bär längsgående blodkärl eller s.k. papiller. Detta är sådant som inte syns utanpå djuret, och man kan därför sällan veta vilken ordning djuret tillhör bara genom att titta på de yttre karaktärerna.

Sjöpungar är ofta fastsittande och bottenlevande som vuxna, men de har frisimmande larver som påminner mycket om grodyngel. När larverna utvecklats färdigt väljer de ett lämpligt ställe där de slår sig ned för resten av livet, varvid de omvandlas (metamorfoserar) till vuxna individer. Några få kolonilevande arter kan dock förflytta sig även som vuxna genom att långsamt glida fram på ett substrat, medan andra kan sprida sig genom att följa med t.ex. drivande alger och – inte minst – båtskrov.

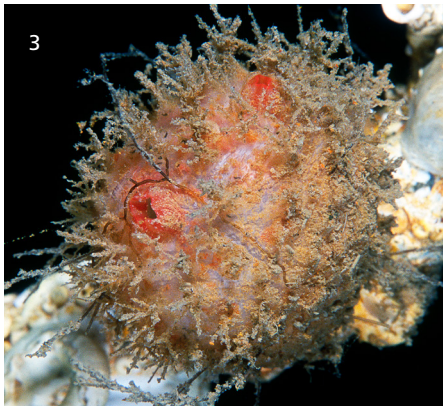
Ekologi

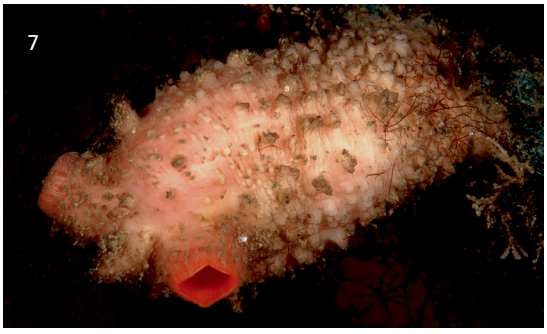
De flesta sjöpungar lever i direkt samspel med andra djurgrupper. De fungerar som substrat och livsmiljö för ett stort antal arter av mossdjur, snäckor, musslor, hydroider (nässeldjur inom gruppen Hydrozoa), bägardjur (Entoprocta) och kräftdjur. Några av dessa växer utanpå manteln, andra lever i själva manteln eller i atriet, och det finns flera artspecifika samband. Många sjöpungsarter växer också gärna på andra sjöpungar, och man hittar ofta stora ansamlingar (kluster) sammansatta av ett flertal olika arter. Inuti sjöpungarnas atrium kan man också hitta många arter. Särskilt vanligt är det att hitta en eller flera små hoppkräftor (Copepoda), vilka tycks leva hela livet i den trygga miljö som sjöpungsatriet utgör.

Sjöpungar utgör också ett direkt hot mot flera arter eftersom de kan växa till oerhört snabbt både i storlek och antal om de hittar en gynnsam miljö. Ett exempel på detta är att blåmusselodlingar ofta drabbas av tarmsjöpung *Ciona intestinalis*. Under en period på några veckor kan de band som man hänger ut för de små blåmusslorna att växa på bli övertäckta av sjöpungar, som tillsammans väger hundratals kilogram. Sjöpungarna tar då över helt och gör det omöjligt för musslorna att växa.

Kolonilevande sjöpungar kan breda ut sig över stora ytor och växa på (och därmed kväva) andra bottenlevande organismer. I och med att tillväxten kan vara mycket snabb ger det stora effekter lokalt, och det finns flera exempel på s.k. invasiva sjöpungsarter som helt eller delvis kan slå ut inhemsk fauna. Eftersom sjöpungar gärna växer på båtskrov har de lätt att sprida sig från en hamn till en annan, och i vissa regioner kan detta medföra problem.

En enda zooid av en sjöpung kan filtrera omkring 300 liter vatten varje dygn (beroende på art – det finns de som klarar både mer och mindre), och en tät





Manteln varierar mycket i utseende mellan olika sjöpungar. Den kan vara slät, knottrig eller rynkig, tjock eller tunn, genomskinlig eller ogenomskinlig och ha olika färger.

Översta raden: en hinnsjöpung *Didemnum* sp. (1), sandfinger *Pelonaia corrugata* (2) och kaktussjöpung *Boltenia echinata* (3).

Mellersta raden: slemsjöpung *Diplosoma listerianum* (4), kubing *Pyura tessellata* (5) och nätsjöpung *Corella parallelogramma* (6).

Nedersta raden: taggsjöpung *Styela rustica* (7), tvålbit *Ascidia virginea* (8).

FOTO: ERLING SVENSEN/ UWPHOTO (1, 4, 5)

MAGNUS LUNDGREN/ AQUA GRAPHICS (3, 6)

ANDERS SALESJÖ (2, 7, 8)

population av sjöpungar påverkar därför planktonsammansättningen i det omgivande vattnet avsevärt.

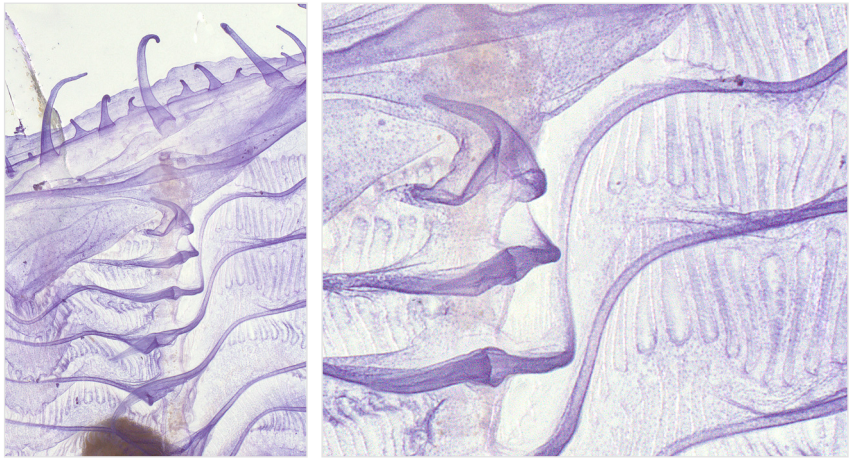
Försvar

De allra flesta sjöpungsarter lever stora delar av sina liv helt fastsittande eller löst förankrade i bottnen. Det innebär att de inte kan fly undan fiender. Istället har de sin mantel, som ofta är ett utmärkt skydd. Den är seg och hållbar (tack vare cellulosainnehållet) och kan nybildas om den trasas sönder. Även sifonerna och delar av gälkorgen tycks kunna nybildas om de inte blivit alltför skadade. Hos många arter bildas kemiska substanser som läcker ut på mantelns utsida och hindrar både påväxt och rovdjursattacker. Sjöpungar kan ansamla relativt stora mängder metaller (t.ex. koppar, vanadin och järn) och producera ämnen med antibiotiska egenskaper.

Byggnad och funktion

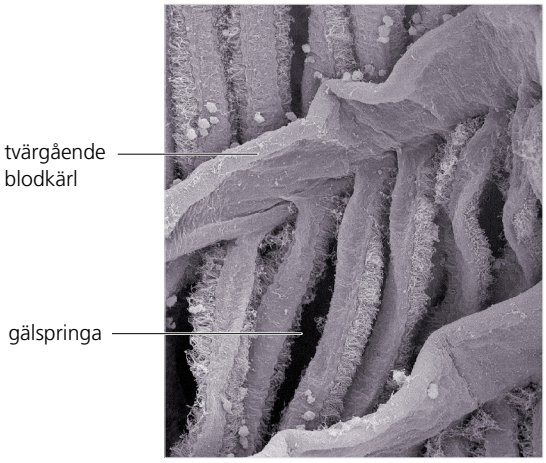
Mantel

Bland sjöpungar finns det en mycket stor variation i färg och form, eftersom de anpassar sig till de levnadsförhållanden som råder där de sitter fast. Att ange formen på en fastsittande sjöpung är därför inte alltid så lätt. Det är framför allt mantelns struktur, konsistens och färg som varierar. Manteln kan vara mjuk och dallrig, hård och seg som läder eller tunn som papper. Manteln omsluter kroppens inre organ, och det enda lagret av epidermisceller (epidermisskiktet) utsöndrar kontinuerligt extracellulärt material som bildar resten av manteln – tunikan. Manteln kan vara bjärt färgad – antingen enhetligt eller i något mönster – eller oansenligt gråbrunaktig. Den kan innehålla sandkorn från det omgivande bottensedimentet eller kristaller av varierande form och material (t.ex. urinämne eller kalk) som djuret själv producerat. Manteln kan vara slät och helt fri från påväxt eller så till den grad övervuxen med alger och allehanda kalkskalsbildande små påväxtdjur att ett sjöpungssläkte fått namnet *Microcosmus*, vilket betyder miniatyrvärld. Det allra yttersta skiktet av manteln kallas ofta kutikula, och det är alltså på kutikulan som alger och påväxtdjur fäster.



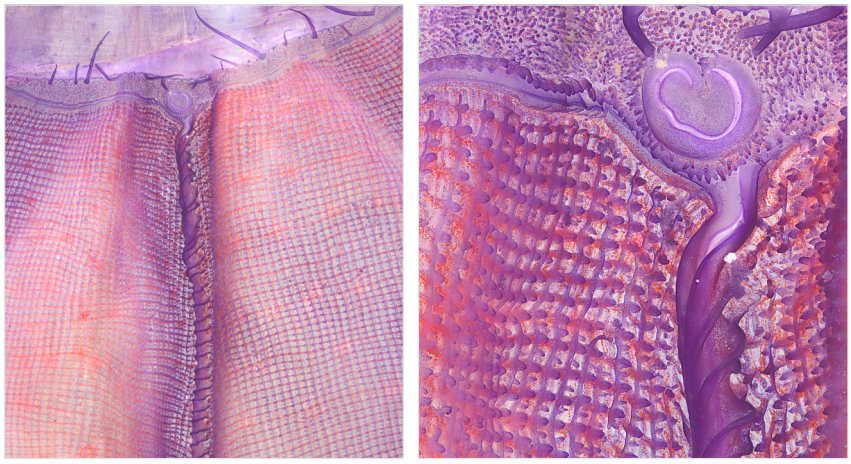
Hos ordningen Aplousobranchiata finns bara tvärgående blodkärl i gälkorgen. Bilderna visar delar av gälkorgen hos klubbsjöpung *Clavelina lepadiformis*. På den vänstra bilden ser man muntentakler och de fingerlika flikar som ersätter rygglisten. På den högra bilden ser man gälspringorna tydligt.

FOTO: CHRISTOPHER REISBORG



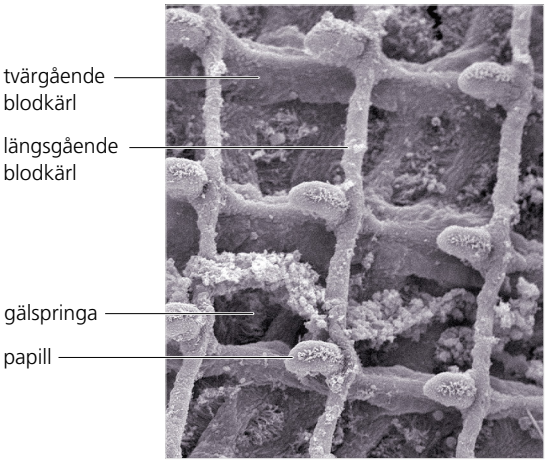
SEM-bild, dvs. foto taget genom ett svepelektronmikroskop av gälkorgen hos klubbsjöpung *Clavelina lepadiformis*.

FOTO: THOMAS STACH



Hos ordningen Phlebobranchiata, här representerad av tandsjöpung *Ascidia mentula*, finns både tvär- och längsgående blodkärl, vilket gör att gälkorgen ser ut som ett finmaskigt nät. På vänstra bilden syns endostylen. På högra bilden syns det hästskoformiga flimmerorganet, och under detta rygglisten med sina flikar.

FOTO: CHRISTOPHER REISBORG

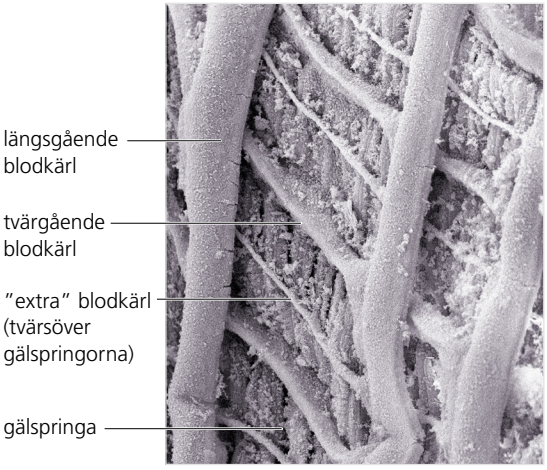


SEM-bild av gälkorgen hos rynksjöpung *Ascidia obliqua*. Blodkärl och papiller syns tydligt.

FOTO: THOMAS STACH

Hos ordningen Stolidobranchiata, här representerad av havspotatis *Polycarpa pomaria*, är gälkorgen ofta tydligt längsveckad, vilket syns som mörkare linjer på den vänstra bilden. På den högra bilden syns rygglisten samt den veckade – och därmed ytförstorade – gälkorgen.

FOTO: CHRISTOPHER REISBORG



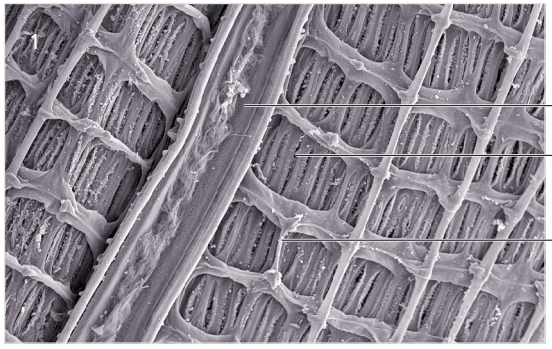
SEM-bild av gälkorgen hos kubing *Pyura tessellata*.

FOTO: THOMAS STACH

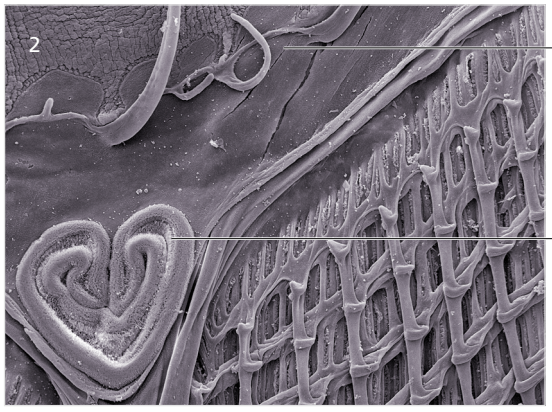
Gälkorg

Inuti manteln sitter gälkorgen, det organ som tar upp störst plats hos en sjöpung. Gälkorgens byggnad är förvånansvärt ömtålig och invecklad. Längst in i munsifonen, precis där gälkorgen börjar, finns en ring av muntentakler som hindrar att det kommer in alltför stora partiklar, vilka skulle kunna skada den ömtåliga gälkorgens insida. Dessa tentakler är vanligen enkla och utdraget fingerlika, men de kan också vara grenade, t.ex. inom familjerna Pyuridae och Molgulidae. På ryggsidan i gälkorgens mynning, strax bakom tentaklerna, finns en flimmerhårsbeklädd tratt. Denna tratt är mynningen till neuralkörteln, och den kallas flimmerorgan eller ibland dorsaltuberkel. Flimmerorganet kan vara format som en enkel öppning eller en springa med böjda eller spiralvridna läppar. Gälspringorna ser vanligtvis ut som rader av långsträckta spalter. Den enklaste utformningen finns inom ordningen Aplousobranchiata. Men gälspringorna kan också vara böjda, utdragna och spiralformigt ordnade som hos familjerna Corellidae (ordningen Phlebobranchiata) och Molgulidae (ordningen Stolidobranchiata). Hos familjen Molgulidae finns speciella konformiga inbuktningar – infundibulae – i gälkorgens vägg, riktade in mot gälkorgens mitt. I inbuktningarnas väggar kan det finnas böjda eller spiralvridna gälspringor. Hos familjen Corellidae finns liknande bildningar.

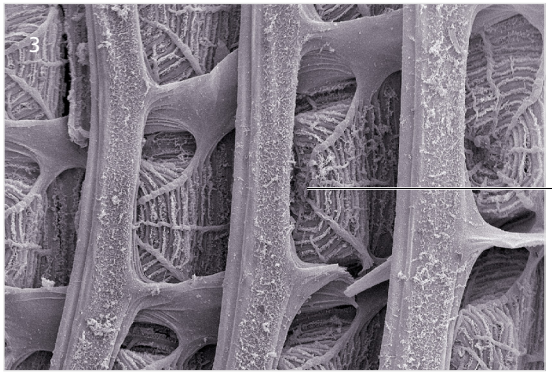
Inuti gälkorgen finns hos sjöpungar inom ordningen Aplousobranchiata tvärgående blodkärl som förbinder det stora längsgående bukkärlet med det längsgående ryggkärlet. Hos arterna inom ordningarna Phlebobranchiata och Stolidobranchiata finns dessutom längsgående blodkärl som korsar de tvärgående kärlen, vilket gör att det hela ser ut som nätmaskor. De löper längsmed endostylen och hjälper till att bära upp slemnätet och transportera det upp till rygglisten. Hos många arter inom Phlebobranchiata sitter flimmerhårsbeklädda kärlutskott (s.k. papiller) med jämna mellanrum längs dessa invändiga, längsgående blodkärl. Hos en del släkten finns bara primärpapiller, vilka sitter där tvärgående och längsgående blodkärl korsar varandra. Hos andra släkten finns också sekundärpapiller på de längsgående kärlen.

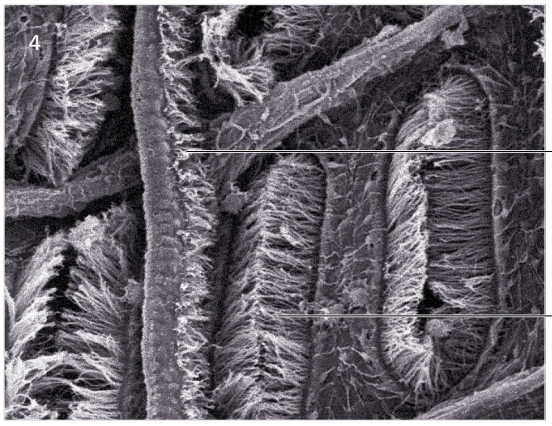


Endostylen löper som en fåra längs gälkorgens buksida. Den producerar det slemnät som samlar in föda, och som täcker gälkorgens insida. Slemnätet förstörs när djuret prepareras och syns inte på bilden. Sträv sjöpung *Ascidiella scabra*.



Längst upp i gälkorgen kan man se flimmerorganets mynning. Flimmerorganet motsvarar möjligen adenohypofysen hos kraniedjur. Sträv sjöpung *Ascidiella scabra*.





Hos familjen Molgulidae finns konformiga inbuktningar – infundibulae – i gälkorgens vägg. Gälspringorna i infundibulae är vridna i spiral. Parprick *Eugyra arenosa* (3).

På blodkärlen i gälkorgen och runt gälspringorna finns cilier som flyttar nätet mot ryggsidan och rygglisten resp. skapar vattenströmmar. Labyrintsjöpung *Botrylloides leachii* (4).

FOTO: THOMAS STACH (1–4)

SEM-bild är foto taget genom ett svepelektronmikroskop. Samtliga gråskalefotografier på detta uppslag är tagna med denna teknik.

Matsmältningskanal

Gälkorgen leder vidare till matsmältningskanalen via matstrupen. Därefter följer en mer eller mindre väl avgränsad magsäck, vars väggar kan vara släta, veckade eller beklädda med knottror eller åsar. Efter magsäcken kommer tarmen, som mynnar i atriet. Inom ordningen Aplousobranchiata är större delen av matsmältningskanalen belägen bakom/nedanför gälkorgen; endast tarmen löper parallellt med gälkorgens översida. Hos de flesta andra sjöpungar finns större delen av matsmältningskanalen på vänster sida om gälkorgen, och det finns även ett fåtal arter (familjen Corellidae) som har matsmältningskanalen till höger om gälkorgen. För att avgöra vad som är höger och vänster sida på sjöpungen håller man den med munsifonen riktad framåt/uppåt och atrialsifonen riktad mot sig.

Nervsystem

Hjärnan är belägen mellan de båda sifonerna. Den sitter alltid i anslutning till neuralkörteln, som via flimmerorganet mynnar i gälkorgen strax bakom (innanför) muntentaklerna.

Hos de grodyngelsliknande sjöpungslarverna ser nervsystemet helt annorlunda ut. Där utgörs det av ett ihåligt rör som löper längs djurets ryggsida. Längst fram är det utvidgat till en miniatyrhjärna, som är centrum i larvens nervsystem. Den tar emot nervimpulser från perifera sinnesceller som ger djuret information om t.ex. huruvida underlaget är lämpligt att slå sig ned på. Där finns också ett välutvecklat öga med både pigmentceller och linsceller. Ett annat sinnesorgan som finns hos flertalet sjöpungslarver är statocysten, ett jämviktsorgan som ger larven förmåga att orientera sig i rummet. Efter att ha simmat omkring en kort period i havsvattnet uppvisar alla sjöpungslarver som hittills undersökts den så kallade skuggreflexen. Simmar de in under något skuggande föremål vänder de och börjar simma uppåt mot föremålets undersida. Det förklarar att man så ofta hittar vuxna sjöpungar på undersidan av klippblock och utskjutande klipphyllor, eller rent av inne i springor och grottor.

Muskulatur

De fullbildade sjöpungarnas muskulatur är ofta ganska svagt utvecklad. Hos vissa arter är musklerna dock klart synliga som längsgående, bandlika strukturer (t.ex. hos tarmsjöpung *Ciona intestinalis* och arterna i släktet *Polycarpa*), och ibland ser man också tydliga tvärgående muskler. Muskulaturen består huvudsakligen av ett glest nätverk av celler i kroppsväggen, strax under mantelns epidermisskikt, speciellt kring sifonerna. Partiklar som är för stora för att lätt kunna passera genom matsmältningskanalen utlöser en s.k. hostreflex. Genom en snabb sammandragning av kroppsväggens muskulatur stöts vattnet – och därmed även det olämpliga föremålet – tillbaka ut genom munsifonen. Effekten kan förbättras ytterligare av att atrialsifonen samtidigt stängs. Hostreflexen utlöses troligen av mekanoreceptorer – flimmerhårsbeklädda celler i kronorganet – som står i förbindelse med nervsystemet och reagerar vid beröring. Förutom denna muskulatur finns även enstaka muskelceller i andra delar av kroppen, till exempel i muntentaklerna eller i flikarna på rygglisten.

Hos sjöpungslarver är muskulaturen begränsad till svansen, som de simmar med. Hos flertalet arter är stjärtfenan vertikal som hos en fisk, och musklerna löper längs svansens vänstra respektive högra sida. Hos larverna inom ordningen Aplousobranchiata är stjärtfenan emellertid vriden 90° så att den är horisontell som hos en val, och musklerna ger intryck av att löpa längs svansens över- och undersida. De flesta små larver har exakt tre rader av muskelceller på vardera sidan, men hos många av de kolonibildande arternas storvuxna larver är detta antal mycket högre.

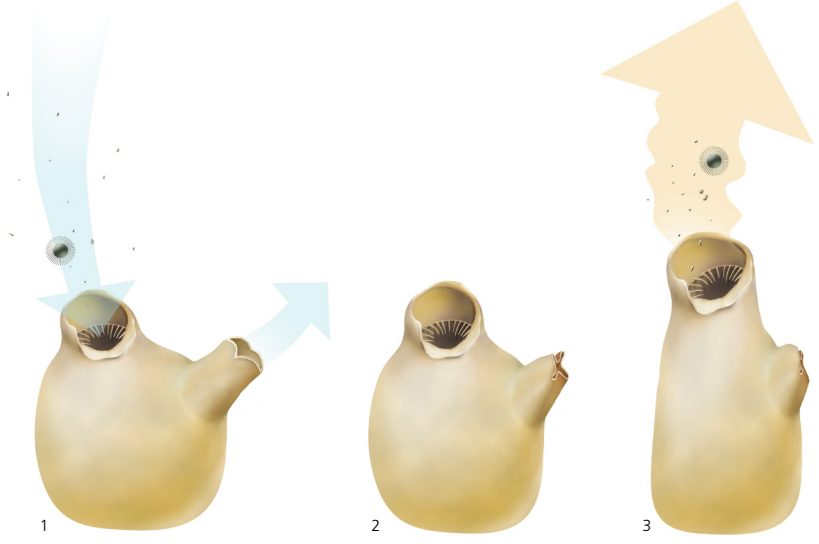
Cirkulationssystem

Sjöpungarnas cirkulationssystem består av en hjärtsäck (perikardium) som omger ett större blodkärl. Det är muskelfibrerna i de epitelceller som täcker hjärtsäckens insida som gör att denna kan dra ihop sig och fungera som cirkulationssystemets pump. Då och då kastas cirkulationsriktningen om. När hjärtat driver blodet framåt löper det genom endostylartären och sedan uppåt genom gälkorgens blodkärl (där syreupptagning sker) mot hjärnan samt i viss mån vidare bakåt. Bakom (nedanför) hjärnan finns emellertid inga tydliga blodkärl, utan blodet flyter fritt i hålrum (lakuner) mellan cellerna. När hjärtat börjar pumpa blodet åt andra hållet flyter det bakåt mot

1 Havsvatten med födopartiklar strömmar in genom munsifonen och filtrerat vatten går ut via atrialsifonen.

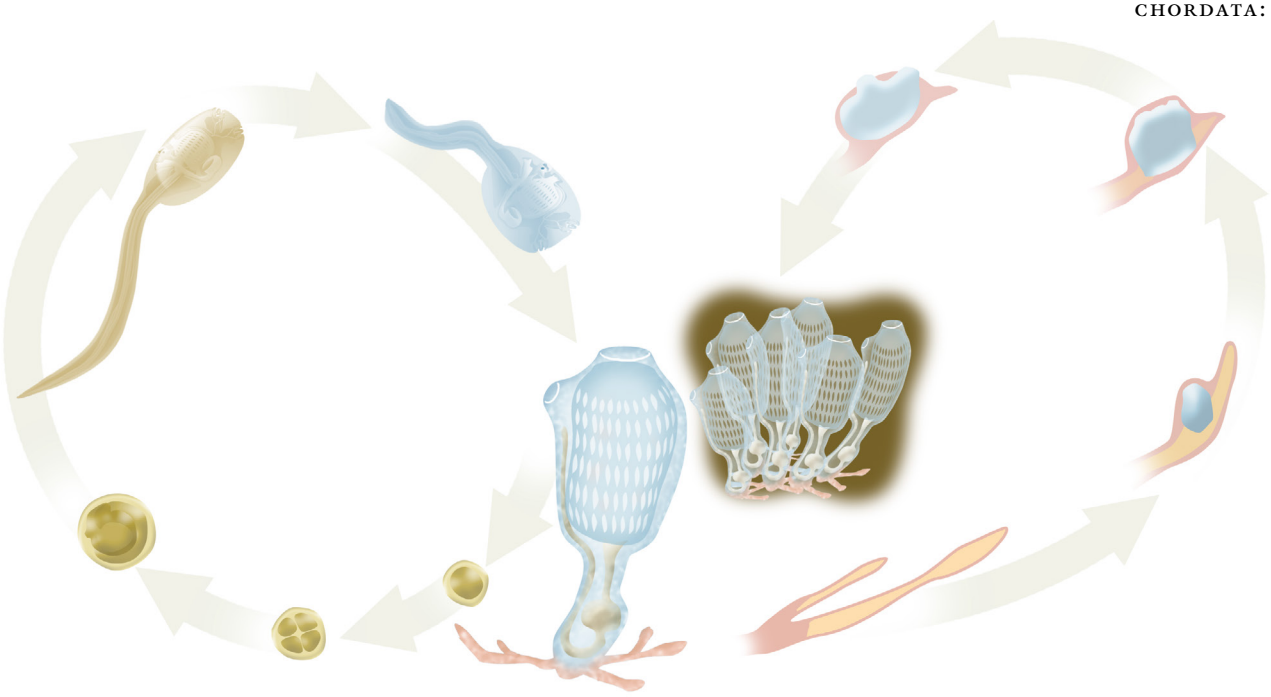
2 Om en för stor partikel eller organism kommit in genom munsifonen känner sjöpungen av det. Vattenströmmen stannar av, varvid filtreringen upphör.

3 Atrialsifonen sluts och musklerna runt kroppen dras snabbt samman. Vatten strömmar hastigt ut ur munsifonen och tar de oönskade partiklarna eller organismerna med sig.



Med hjälp av den s.k. hostreflexen kan sjöpungen göra sig av med stora partiklar som annars riskerar att förstöra den känsliga filtreringsapparaten.

ILLUSTRATION: JAN-ÅKE WINQVIST



Sjöpungar fortplantar sig oftast könligt (vänstra delen av bilden). Ur ett befruktat ägg kläcks en svansförsedd larv som simmar fritt i vattnet. Efter en kort tid – ofta bara några timmar – slår sig larven ned. Svansen tillbakabildas och djuret utvecklas till en fastsittande sjöpung. Hos vissa arter kan också könlös förökning ske genom knoppning. Nya individer (zooider) växer upp från en gemensam basal vävnadssträng (stolon) som förankrar zooiderna vid varandra. De nya zooiderna kan sedan åter föröka sig könligt.

ILLUSTRATION: JAN-ÅKE WINQVIST

matsmältningskanalen och förser dess och gonadernas celler med blod som just syresatts i gälkorgen. På ömse sidor om hjärtat finns dessutom stora blodkärl som leder ut i manteln. På så sätt förses mantelns celler hela tiden med friskt blod, oavsett åt vilket håll hjärtat pumpar.

Avfallshantering

Vattenlösliga avfallsprodukter som bildas vid matsmältningen (t.ex. ammoniumföreningar) utsöndras direkt i det omgivande vattnet. Det finns speciella celler som kallas vandrande njurceller (nefrocyter), vilka kan ta upp och lagra andra avfallsprodukter som sedan för gott bakas in i manteln. Hos arterna inom ordningen Phlebobranchiata täcks matsmältningskanalens insida av sådana enkla njurceller, men hos familjerna Ascidiidae och Corellidae finns istället många små s.k. njurblåsor som omger magen och tarmen. Hos familjen Molgulidae inom ordningen Stolidobranchiata finns ett speciellt bönformigt organ – njursäcken – på kroppens högra sida. Hos många arter av sjöpungar kan även neuralkörteln ta upp och lagra osmältbara partiklar.

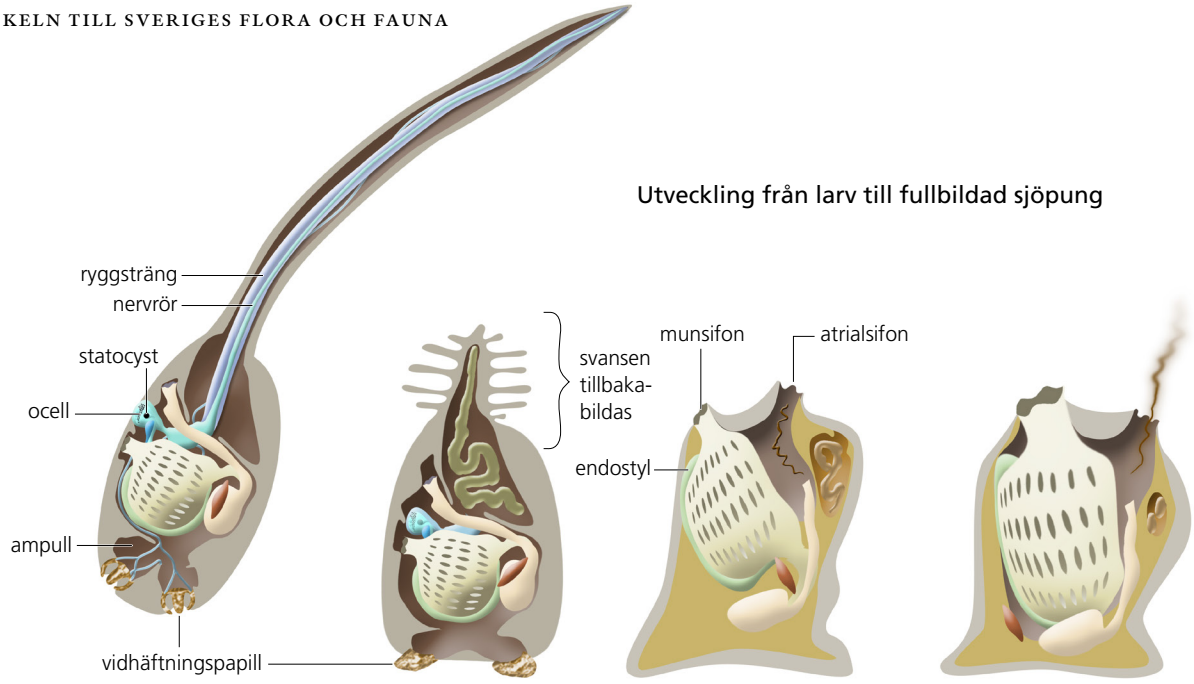
Gonader

Sjöpungar är hermafroditer, vilket innebär att varje individ hela tiden är både hane och hona. Gonadernas byggnad och placering i kroppen varierar däremot kraftigt. Inom ordningarna Aplousobranchiata och Phlebobranchiata finns hanliga och honliga uppsättningar av gonader (testiklar resp. ovarier) i närheten av matsmältningskanalen. Inom ordningen Stolidobranchiata är gonaderna istället fästa vid den del av atriets yttervägg som vetter mot kroppshålan, vanligen på kroppens högra och vänstra sida. Eftersom gonadernas form och struktur varierar kraftigt mellan olika grupper och arter utgör de viktiga taxonomiska karaktärer som är användbara vid artbestämningen av sjöpungar.

Livscykel

Varje enskild sjöpungsart har en unik livscykel, skräddarsydd för att passa just den artens ekologiska nisch. Så gott som alla sjöpungar har emellertid ett frisimmande, grodyngelsliknande larvstadium och ett fastsittande vuxenstadium där djuret livnär sig genom att filtrera fram föda ur havsvattnet. Larver utvecklas alltid ur befruktade ägg, men hos många grupper av sjöpungar förekommer dessutom könlös förökning genom knoppning. Den könlösa förökningen resulterar i att det bildas kolonier bestående av sammanfogade individer (s.k. zooider) som sitter ihop på ett antal olika sätt. De kan vara insvepta i en gemensam mantel eller vara helt åtskilda sånär som på att de är förbundna med varandra genom en enda vävnadstråd (en s.k. stolon). Eftersom den första zooid som utvecklas från en larv som slagit sig ned inte producerar några könsceller, sker en ständig växling mellan generationer med könlig (sexuell) respektive könlös (asexuell) förökning hos vissa kolonibildande sjöpungar.

Men låt oss återvända till det befruktade ägget. Hos alla manteldjur som hittills undersökts (dvs. huvudsakligen sjöpungar) följer den tidiga embryonalutvecklingen ett mycket strikt mönster; det sätt på vilket cellerna delar sig skiljer sig endast obetydligt mellan olika arter. En än mer förbryllande egenhet är att den enskilda cellens förmåga att utvecklas till olika vävnadstyper bestäms på ett mycket tidigt stadium. Redan vid 1900-talets början visade man experimentellt att om ett sjöpungsembryo delas på tvåcellsstadiet blir resultatet inte två kompletta individer som hos t.ex. ryggradsdjur, lansettfiskar eller sjöborrar.



Innan sjöpungslarven slår sig ned har den en svans med ryggsträng och nervrör. Den har också ett jämviktsorgan (en statocyst) och ett enkelt öga (en ocell). Ampuller och vidhäftningspapiller med klibbigt sekret gör att larven kan sätta sig fast på ett lämpligt substrat.
Så snart larven slagit sig ned börjar svansen tillbakabildas. Larvens yttre hölje och fenorna på svansen löses upp, och mun- och atrialsifonen öppnas för in- och utströmmande vatten. De inre organen roteras 90 grader så att de sitter riktade åt rätt håll för en vuxen sjöpung. Endostylen förstoras och börjar producera slem, medan gälkorgen växer till och börjar fungera som filtreringsmekanism.
ILLUSTRATION: JAN-ÅKE WINQVIST

Istället utvecklas i de flesta fall två ofullständiga – ”halva” – embryon. Sjöpungar har en embryonalutveckling som är snabb och lätt att studera, och cellernas specifika uppgifter bestäms mycket tidigt. Det faktum att sjöpungar är så lika ryggradsdjuren (t.ex. människan) gör dem till utmärkta modellorganismer. Att förstå t.ex. hur ett nervsystem anläggs från början till slut hos en sjöpung kan ge grundläggande insikter om hur människans nervsystem anläggs. Alltså kan bl.a. den medicinska forskningen ta stora kliv framåt med hjälp av studier av manteldjur. Tarmsjöpung *Ciona intestinalis* blev år 2002 det första marina ryggradslösa djur som fick hela sin arvsmassa kartlagd. Denna art är också hittills det enda ryggsträngsdjur där vi känner till de flesta detaljerna i den komplicerade händelsekedjan i vilken samverkan mellan olika gener och molekyler bestämmer hur det vuxna djurets olika vävnader och organ ska se ut och fungera.

Det befruktade ägget utvecklas genom en rad celldelningar – först till en ihålig cellboll (blastula), därefter till en dubbelväggig gastrula och sedan till ett stadium som är typiskt för ryggsträngsdjur, den så kallade neurulan. På neurulastadiet sjunker en strimma av huden på embryots ryggsida in och bildar ett ihåligt rör inuti djuret som är snarlikt – och med all säkerhet motsvarar – kraniedjurens nervrör och ryggmärg. Därefter tillväxer embryot på längden, utvecklar en mantel samt bildar en bål och en svans. Det blir således mycket likt ett grodyngel i miniatyr. Svansens enda uppgift är att ge sjöpungslarven rörelseförmåga. För det ändamålet är den utrustad med en skelettkomponent – ryggsträngen – samt med muskler och en mantel som bildar en fenliknande struktur. Detta gör att larven kan simma med fiskliknande rörelser. I motsats till larver av de flesta andra ryggradslösa djur är det frisimmande larvstadiet hos många sjöpungar mycket kort (bara några timmar), och larven äter inte något under denna period. Svansen försvinner (tillbakabildas) när djuret så småningom slår sig ned och förvandlas (metamorfoserar) till en vuxen sjöpung. Larvens främsta uppgift är att hitta ett lämpligt ställe att slå sig ned på, och att förbereda sig morfologiskt för sitt framtida, fastsittande liv. För denna uppgift är larven utrustad med ett antal sinnesorgan. Bland annat finns ett antal knottror med receptorer för kemiska signaler (kemoreceptorer) belägna i djurets främre del, ett organ som gör att larven kan orientera sig i gravitationsfältet (dvs. känna skillnad på uppåt och nedåt) och ett komplett öga bestående av både pigmentceller och linsceller. I samverkan med

nervsystemet ger dessa sinnesceller larven förmågan att reagera på vissa bestämda sätt. Knottrorna med kemoreceptorer innehåller också celler vilka utsöndrar ett sekret som hjälper till att förankra djuret vid underlaget före metamorfosen, och de kallas därför vidhäftningspapiller. När larven är mogen att omvandlas till en sjöpung tenderar den att vända och börja simma intensivt uppåt om den hamnar under något mörkt föremål. Ute i det fria ökar detta beteende (den tidigare nämnda skuggreflexen) sannolikheten för att larverna ska hitta till det slags skyddade platser, t.ex. på undersidan av en utskjutande klippa, där de vuxna sjöpungarna föredrar att sitta. En av fördelarna med att slå sig ned på ett mörkt ställe är att sjöpungarna inte riskerar att bli övervuxna av eller konkurrera om utrymmet med alger.

Hos arterna inom ordningen Aplousobranchiata finns gälspringor, endostyl och atrium färdigutvecklade redan före metamorfosen. Hos andra arter utgör det som ska bli gälkorg och matsmältningskanal endast en klump av mer eller mindre odifferentierade celler i larvens bål.

Larver tillhörande olika familjer och arter av sjöpungar skiljer sig åt i fråga om ett antal detaljer, vilket kan användas av forskare som studerar djuren närmare i laboratorier. Här i Nationalnyckeln beskriver vi dock inte skillnaderna i larvernas utseende och byggnad. Dock kan nämnas att larver av ordningen Aplousobranchiata skiljer sig från larver inom de andra ordningarna i flera avseenden. De är större, har en svans som är vriden 90° så att den är horisontell (som hos valar), medan övriga behåller en vertikal svans (som hos fiskar), och de tre vidhäftningspapillerna sitter i en rad, medan de bildar en triangel hos de andra ordningarna.

Larver av de flesta arter påträffas under sommarmånaderna, främst hos arter eller populationer som lever på grunt vatten. På djupare vatten, där temperaturen är ungefär densamma hela året, kan också fortplantning ske året runt, och hos vissa arter påträffar man bara larver under vintern. I de flesta fall är larverna mycket små, och i och med att de är så kortlivade är det ganska sällan man får tag i dem när man gör insamlingar. I alla de fall där man har studerat larver i naturen har de slagit sig ned nära föräldrarna. Det kan dock bero på att man bara har studerat kolonibildande arter, eftersom deras larver är betydligt större än hos solitära arter och därför lättare att följa när man snorklar. En annan studie visar att ungefär 90 % av alla manteldjurslarver blir uppätna av fiskar innan de hinner slå sig ned.

I stora drag tycks det finnas två olika livsstrategier bland de vuxna sjöpungarna. De stora, solitära (ej kolonibildande) arterna, som inte förökar sig på könlös väg, satsar all sin energi på att producera ett stort antal små ägg. Sädescellerna saknar betydelse i detta sammanhang. Precis som hos de flesta andra djur – med undantag för rundmaskar (Nematoda) – är nämligen spermierna små, talrika och ”billiga” att producera. Äggen släpps ut fritt i vattnet, där de befruktas, och hela embryonalutvecklingen äger rum ute i vattnet. Detta är en riskabel strategi för embryona, och dödligheten är jämförelsevis hög. Den andra strategin förekommer främst (men inte uteslutande) hos kolonibildande sjöpungar. Även här släpps spermierna rakt ut i vattnet, men de jämförelsevis få och stora äggen hålls kvar av den enskilda zooiden (”individen”) – antingen i slutet av ovariet eller i atriet. Där befruktas de av spermier från en annan zooid, normalt från en annan koloni, och embryonalutvecklingen äger rum i skydd av föräldrakolonin. Eftersom denna utvecklingsmiljö är betydligt tryggare är dödligheten lägre, och embryonalutvecklingen går långsammare än hos flertalet solitära arter.

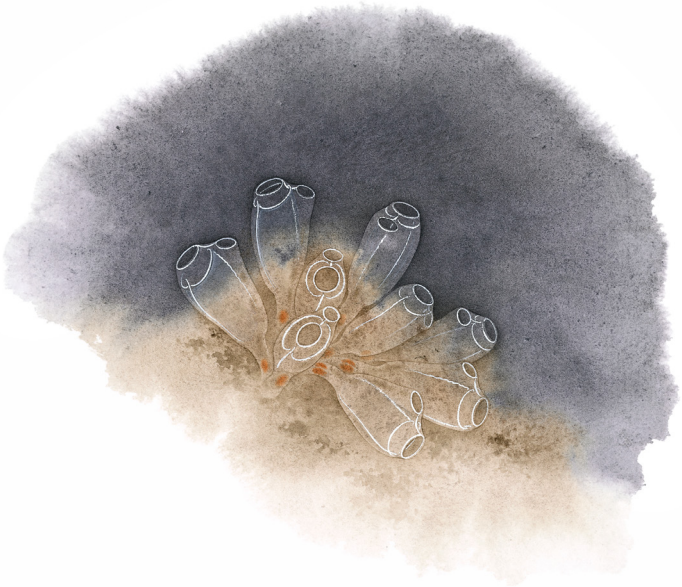
Livscykeln varierar emellertid kraftigt mellan olika sjöpungsarter och bestäms av fler faktorer än huruvida arten är solitär eller kolonibildande. Vissa arter är ettåriga, t.ex. tarmsjöpung *Ciona intestinalis*, medan andra är fleråriga, t.ex. kubing *Pyura tessellata*.

Att tänka på när man artbestämmer sjöpungar:

- Habitatet (hårdbotten, mjukbotten, djup) kan påverka utvecklingen av vissa karaktärer hos djuret, t.ex. rottrådar och fästplatta.
- Färgen hos olika individer kan variera och är därför ofta en opålitlig karaktär.
- Pigmenteringen kan vara mycket användbar, men inom de flesta arter förekommer också individer som saknar pigmentering.
- Formen kan variera mycket och är därför ofta en opålitlig karaktär.
- Storleken kan vara vansklig att använda, eftersom man sällan känner till djurets ålder.
- Sifonerna är ofta artspecifika i fråga om bl.a. placering, antal lober, storlek, form och relativ längd.
- Sifonernas lober (flikar) kan vara en bra karaktär, men antalet kan variera mellan olika individer. Dessutom kan skadade lober regenereras (återbildas), och då kan deras utseendet bli kraftigt avvikande.
- Beroende på vilken grupp man tittar på får man kanske leta efter olika karaktärer som kännetecknar arten.
- Antalet muntentakler förändras med åldern; äldre och större individer har fler muntentakler.

Några sjöpungar som är lätta att artbestämma

När man hittar en sjöpung som man vill artbestämma måste man oftast använda sig av en bestämningsnyckel, där man steg för steg väljer mellan olika alternativ för att så småningom komma fram till vilken art det rör sig om. Men det finns ett antal arter av sjöpungar som är ganska lätta att känna igen. På dessa sidor har vi valt några av de arter som man kan lära sig att känna igen utan att gå in på för mycket detaljer. Arterna är placerade i systematisk ordning. Illustrationerna visar typiska individer, men de olika arterna varierar i form och färg, och det är inte alla individer som går att identifiera säkert med utgångspunkt från bilderna. Om du tycker att du kan känna igen den individ du försöker identifiera bör du läsa vidare om den arten på artsidan längre fram i boken för att se om det stämmer. Är du osäker på bestämningen bör du gå vidare till nyckeln på sidan 24 för att försöka komma fram till rätt art.



Klubbsjöpung *Clavelina lepadiformis*
Ordning: Aplousobranchiata

Storlek: Upp till 4 cm lång.
Kännetecken: Glasklara och avlånga individer med vita strukturer inuti kroppen. Individerna bildar en koloni, och de är sammanbundna nedtill med en s.k. stolon (en vävnadstråd som förbinder individerna med varandra). Ofta ser man också att magen är tydligt rödbrun.
Miljö: Vanlig på klippväggar från ytan och nedåt under sommaren. Tillbakabildas under vintern och är då svår att känna igen.
Gå till utförligare artbeskrivning >

Apelsinsjöpung *Polyclinum aurantium*
Ordning: Aplousobranchiata

Storlek: Koloni upp till 3 cm i diameter. Enskilda zooider 8–12 mm långa.
Kännetecken: Klumpformig art som kan skifta i orangegula eller grå nyanser. Ytan är slät och ger ett gelatinöst intryck. Individerna sitter oregelbundet arrangerade runt gemensamma utströmningsöppningar synliga som hål i ytan.
Miljö: Lever på stenar och musselskal från ett fåtal meters djup ned till 100 m.
Gå till utförligare artbeskrivning >

Havsfikon *Synoicum pulmonaria*
Ordning: Aplousobranchiata

Storlek: Koloni upp till 10 cm i diameter (sällsynt 14 cm). Enskilda zooider upp till 3 cm långa.
Kännetecken: Klumpformig art som kan skifta i smutsgula eller grå nyanser. Ytan är slät och ger ett gelatinöst intryck, men ibland är den sträv av inbäddade sandkorn. Individerna sitter arrangerade i stjärnformiga system runt gemensamma utströmningsöppningar synliga som små hål i ytan.
Miljö: Lever på klippor, stenar och grusiga bottnar med skalinslag, från 20 m och nedåt.
Gå till utförligare artbeskrivning >

koloni

zooid

Kranssjöpung *Aplidium turbinatum*
Ordning: Aplousobranchiata

Storlek: Koloni ca 1 cm hög. Enskilda zooider 5–6 mm långa.
Kännetecken: En koloni med långsmala individer placerade i en regelbunden krans runt en större, gemensam öppning. Manteln är genomskinlig, och genom den kan man se vita strukturer, brandgula strimmor och röda punkter.
Miljö: Lever på hårda bottnar, gärna med inslag av stora alger, på mellan 5 och 30 meters djup.
Gå till utförligare artbeskrivning >

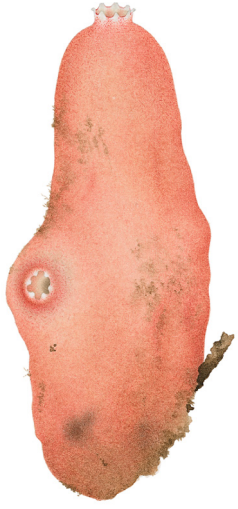
ung, genomskinlig individ

Tarmsjöpung *Ciona intestinalis*
Ordning: Phlebobranchiata

Storlek: Upp till 15 cm hög och 3–4 cm i diameter nedtill i svenska vatten.
Kännetecken: Långsträckt och slank art som har två runda, korta sifoner i toppen. Manteln kan vara blek, men kroppen lyser ofta kraftigt orange genom den.
Miljö: Växer i stora klasar på rep, bryggor och stenar samt gärna i musselodlingar från ytan ned till omkring 30 meters djup (finns dock även betydligt djupare). Mycket vanlig art som finns i stora mängder under sensommaren.
Gå till utförligare artbeskrivning >

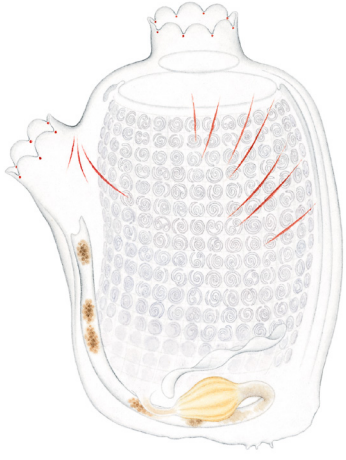
Tandsjöpung *Ascidia mentula*
Ordning: Phlebobranchiata

Storlek: Högst 18 cm lång i svenska vatten.
Kännetecken: En stor sjöpung med kraftig mantel som kan variera i färg mellan smutsgrå och klarröd. Munsifonens kanter har små vita flikar som påminner om tänder.
Miljö: Lever på klippor, stenar, skal eller alger på mellan 5 och 150 meters djup. Fäster mot underlaget med en stor del av kroppen. Vanlig.
Gå till utförligare artbeskrivning >



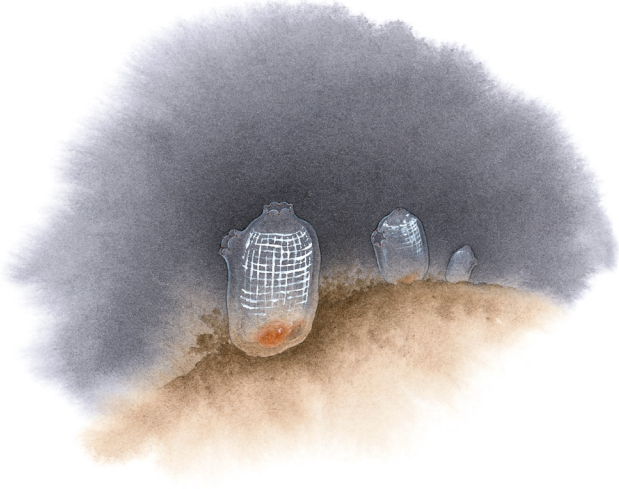
Tvålbit *Ascidia virginea*
Ordning: Phlebobranchiata

Storlek: Sällan mer än 6 cm lång i svenska vatten (max 10 cm).
Kännetecken: En alldeles glatt, mjölkigt rosafärgad art som har små sifonöppningar och en rektangulär kropp. Munsifonen är riktad uppåt och sitter högst upp, medan atrialsifonen sitter en bit längre ned och pekar åt sidan.
Miljö: Lever på klippor, skal och stenar från 7 meters djup och nedåt. Vanlig.
Gå till utförligare artbeskrivning >



Nätsjöpung *Corella parallelogramma*
Ordning: Phlebobranchiata

Storlek: Upp till 5 cm hög och 3 cm bred.
Kännetecken: Har en mantel som är genomskinlig som glas. Inuti den rektangulära kroppen kan man se organen (magen är ofta tydligt rödbrun), och ofta skymtar gälkorgen som en kritvit, nätliknande struktur.
Miljö: Lever på steniga bottnar och skalgrusbankar på mellan 5 och 40 meters djup. Kan även sitta fast på alger och rör av havsborstmaskar.
Gå till utförligare artbeskrivning >

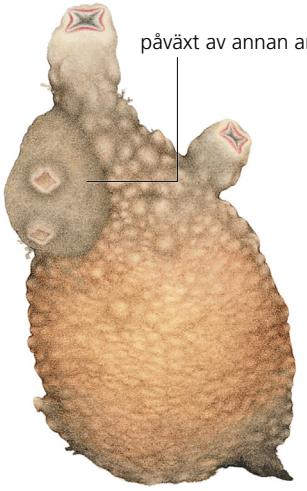


Taggsjöpung *Styela rustica*
Ordning: Stolidobranchiata

Storlek: Upp till 8 cm lång, men oftast 4–5 cm.
Kännetecken: En brun eller rödaktig sjöpung som har läderartad och skrynklig mantel. Sifonerna sitter högst upp på djuret, och mellan dem finns en karakteristisk ”tagg” – en uppstickande struktur i manteln.
Miljö: Lever fastsittande på stenar eller skal, ibland också på brunalger, på mellan 3 och 30 meters djup.
Gå till utförligare artbeskrivning >

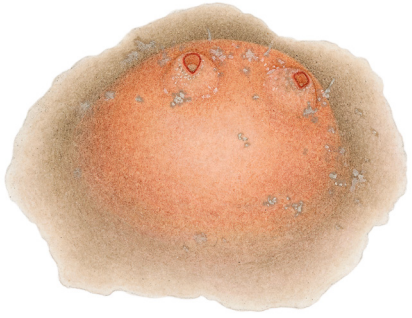
Havspotatis *Polycarpa pomaria*
Ordning: Stolidobranchiata

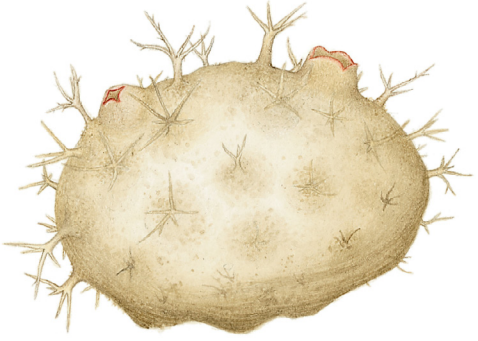
Storlek: Upp till 7 cm lång (sällsynt upp till 9 cm).
Kännetecken: Rund och ofta mörkt brun med seg, rynkigt skrovlig mantel samt två sifoner som sträcks ut till rätt långa rör. Sifonerna har oftast röda markeringar som syns när de är utsträckta.
Miljö: Föredrar steniga bottnar men påträffas också på bottnar med sandinslag på grunt vatten och ned till 500 meters djup. Mycket vanlig art som ofta bär andra arter av sjöpungar på sin mantel.
Gå till utförligare artbeskrivning >



Krusbärssjöpung *Dendrodoa grossularia*
Ordning: Stolidobranchiata

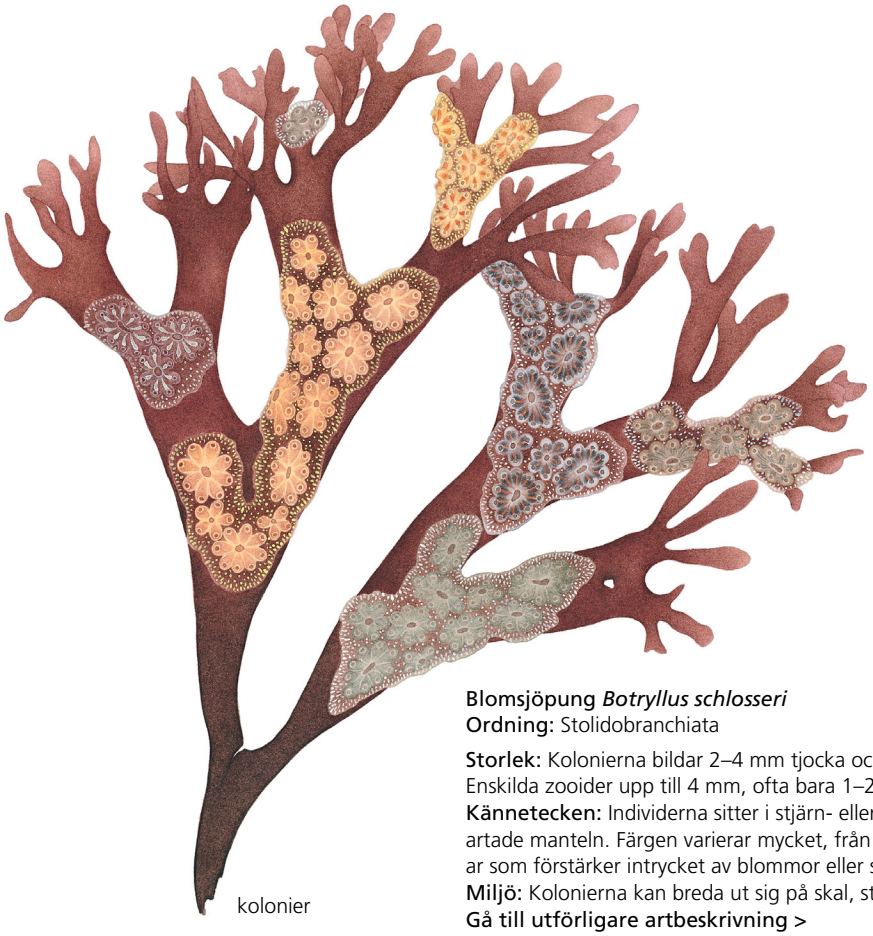
Storlek: Upp till 2,5 cm hög.
Kännetecken: Finns i flera varianter, men lättast att känna igen är den rödbruna, platta variant som är mycket vanlig och har de små sifonöppningarna mitt uppe på kroppen.
Miljö: Fäster ofta på musselskal eller stenar. Lever från 2 meters djup och nedåt.
Gå till utförligare artbeskrivning >

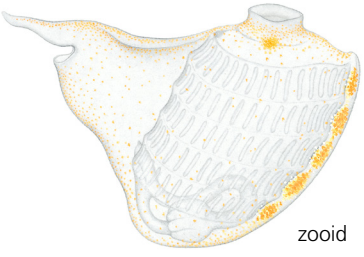




Kaktussjöpung *Boltenia echinata*
Ordning: Stolidobranchiata

Storlek: Oftast högst 2 cm i diameter (upp till 5 cm i arktiska vatten).
Kännetecken: En art med läderartad mantel som kan ha en mängd långa och förgrenade utskott. Dessa gör att sjöpungen ser ut som en liten kaktus. Kroppen är ofta rund som en boll.
Miljö: Lever på hårdbotten från 3 meters djup och nedåt.
Gå till utförligare artbeskrivning >


kolonier


zooid

Blomsjöpung *Botryllus schlosseri*
Ordning: Stolidobranchiata

Storlek: Kolonierna bildar 2–4 mm tjocka och ofta mer än 10 cm breda överdrag på varierande underlag. Enskilda zooider upp till 4 mm, ofta bara 1–2 mm.
Kännetecken: Individerna sitter i stjärn- eller blomformiga mönster runt gemensamma öppningar i den geléartade manteln. Färgen varierar mycket, från brun och rödbrun till orange eller lila, ibland med vita markeringar som förstärker intrycket av blommor eller stjärnor.
Miljö: Kolonierna kan breda ut sig på skal, stenar, alger eller andra underlag ned till 50 meters djup.
Gå till utförligare artbeskrivning >

zooider, färg- och formvariation

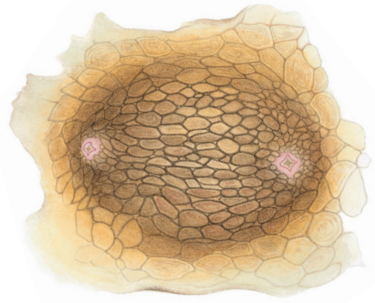
koloni

Labyrintsjöpung *Botrylloides leachii*
Ordning: Stolidobranchiata

Storlek: Kolonierna bildar 2–4 mm tjocka överdrag på olika underlag. Enskilda zooider 1–3 mm.
Kännetecken: Individerna sitter i slingrande, parallella mönster runt gemensamma öppningar i den geléartade manteln. Färgen varierar mycket; från brun och rödbrun till orange eller lila.
Miljö: Kolonierna kan breda ut sig på skal, stenar, alger eller andra underlag på mellan 5 och 50 meters djup.
Gå till utförligare artbeskrivning >

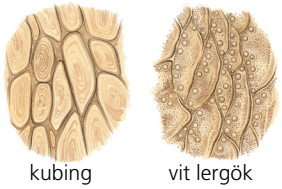
Kubing *Pyura tessellata*
Ordning: Stolidobranchiata

Storlek: Upp till 2,5 cm lång.
Kännetecken: Manteln är uppdelad i regelbundna ”plåtar” eller ”sköldar” – den påminner om ryggen på en sköldpadda. Hela kroppens undersida fäster mot underlaget, och sifonerna sitter i varsin ände av kroppen. Observera att sjögurkan vit lergök *Psolus squamatus* med indragen tentakelkrans kan likna kubing, men skiljs från denna genom att plåtarna överlappar varandra.
Miljö: Lever på stenar eller skal från 20 meters djup och nedåt.
Gå till utförligare artbeskrivning >



uppifrån

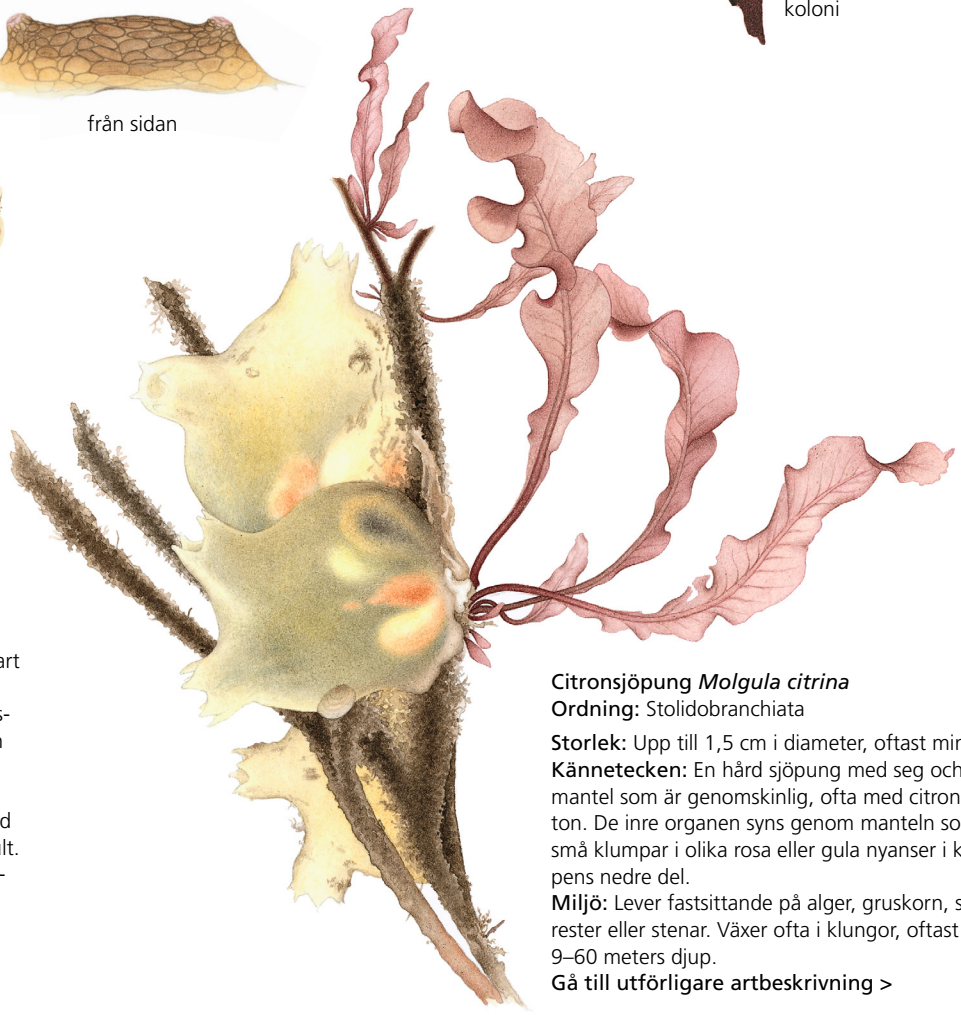
från sidan



kubing vit lergök

Sandfinger *Pelonaia corrugata*
Ordning: Stolidobranchiata

Storlek: Oftast 4–5 cm (sällsynt upp till 12 cm).
Kännetecken: En långsmal art som nästan påminner om en mask, eftersom manteln dessutom är mjuk och böjlig. Kan ha många hårlika utskott på den nedre delen av manteln. Färgen varierar; ofta blek med nyanser av gult eller brandgult.
Miljö: Lever nedgrävd i sandbottnar på 30 till 50 meters djup och påträffas sällan.
Gå till utförligare artbeskrivning >



Citronsjöpung *Molgula citrina*
Ordning: Stolidobranchiata

Storlek: Upp till 1,5 cm i diameter, oftast mindre.
Kännetecken: En hård sjöpung med seg och fast mantel som är genomskinlig, ofta med citrongul ton. De inre organen syns genom manteln som små klumpar i olika rosa eller gula nyanser i kroppens nedre del.
Miljö: Lever fastsittande på alger, gruskorn, skalrester eller stenar. Växer ofta i klungor, oftast på 9–60 meters djup.
Gå till utförligare artbeskrivning >