

## STAM Echinodermata – tagghudingar

ÖVERSTAM

Deuterostomia

STAM

ÖVERKLASS

KLASS

ORDNING

FAMILJ

SLÄKTE

Tagghudingar är en av tre stammar inom överstammen Deuterostomia. Gruppen kännetecknas av ett inre kalkskelett och ett unikt vattenkärslsystem, det s.k. ambulakralsystemet, som leder ut i böjliga slangfötter. Huvud och hjärna saknas, och de vuxna djurens kropp har en symmetri som bygger på femtalighet.

Larverna är däremot tydligt bilateralsymmetriska. Tagghudingar lever enbart i havet, och de flesta rör sig långsamt över botten med hjälp av slangfötterna.

Tagghudingar omfattar över 7000 arter och delas in i fem klasser, vilka samtliga är representerade i Sverige.



1



2



3



4



Tagghudingar är faktiskt närmare släkt med oss själva än vad de flesta andra djur är, även om det kan vara svårt att se likheterna. Liksom ryggradsdjur har de ett inre kalkskelett, men detta är uppbyggt på ett annat sätt än hos ryggradsdjuren och det har också utvecklats på ett helt annat sätt. Ofta sticker delar av skelettet ut i form av taggar eller andra utskott. Det är sådana taggar som har gett djurgruppen både dess svenska och dess vetenskapliga namn (Echinodermata från grekiskans echinos = taggig och derma = hud). Tagghudingar kan vara fritt levande eller fastsittande, och de finns bara i marina miljöer, även om enstaka arter kan klara sig i bräckt vatten.

Tagghudingar har en rad karaktärsdrag som skiljer dem från övriga flercelliga djur. Ett av dem är deras speciella form. Larverna är tydligt bilateralsymmetriska, vilket visar att tagghudingar ingår i gruppen

Bilateria (bilaterier eller tresiktsdjur). De vuxna tagghudingarna har däremot oftast tydlig femtalig radiär symmetri.

Ett av tagghudingarnas viktigaste drag är det inre kalkskelettet, som är uppbyggt på ett unikt sätt utan motsvarighet inom den övriga djurvärlden (se nedan under Kroppsvägg och skelett).

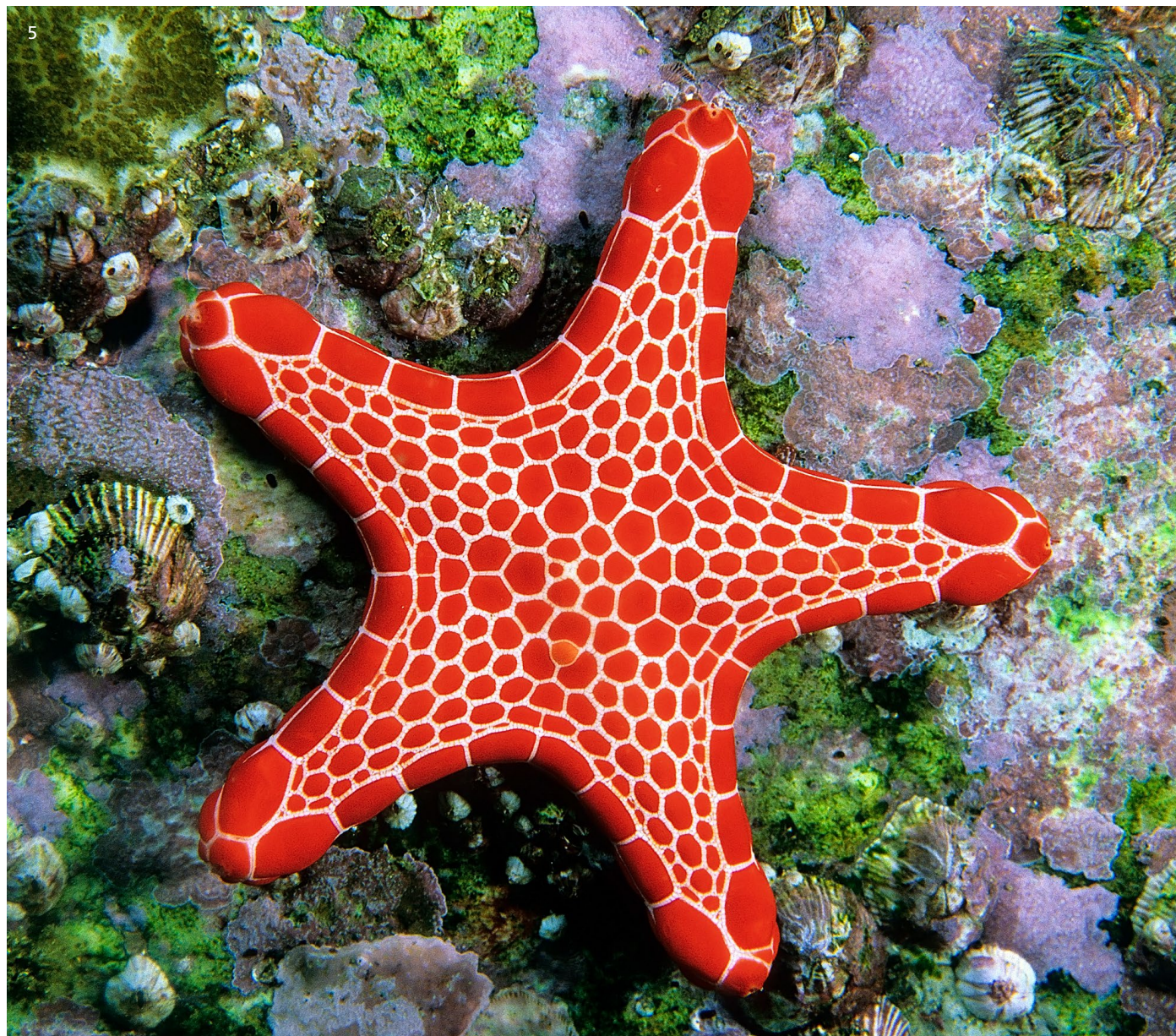
Ett annat unikt drag är det s.k. ambulakralsystemet. Detta består av en komplicerad serie av vätskefyllda kanaler som står i förbindelse med talrika, cylindriska, böjliga slangfötter.

En av tagghudingarnas märkligaste egenskaper är att de har en typ av vävnad som kallas föränderlig bindväv. Bindvävens hårdhet eller mjukhet kan ändras mycket snabbt och drastiskt och står under nervsystemets kontroll, och den har många olika och viktiga funktioner, vilka beskrivs nedan.

Representanter för de fem olika tagghudingsklasserna.

1. Liljestjärna: *Comanthura* sp. (Filippinerna)
2. Sjögurka: *Colochirus* sp. (Filippinerna)
3. Sjöborre: *Parasalenia* sp. (Indonesien)
4. Ormstjärna: *Ophiethrix fragilis* (Irland) och
5. Sjöstjärna: *Pentagonaster duebeni* (Australien)

FOTO: NILS AUKAN/UWPHOTO (1), GARY BELL/OCEANWIDE-IMAGES (2, 3, 5), BERNARD E PICTON/UWPHOTO (4)





Andra gemensamma (men inte unika) drag hos tagghudingar är att de saknar huvud, hjärna och centralt nervsystem.

Alla tagghudingar är så stora att de är synliga för blotta ögat. De minsta är vissa arter av sjögurkor som bara är några millimeter långa. De största är sjöstjärnor som har en diameter på långt över en meter, sjöborrar med en skaldiameter på över 30 cm, och sjögurkor som väger över 5 kg. De längsta är sjögurkor som kan bli över två meter långa.

Det finns drygt 7000 beskrivna nu levande arter av tagghudingar. En mindre andel av dessa kan överleva i brackvatten, men inte en enda finns i sötvatten. De artrikaste områdena är västra delen av Stilla havet (vid Australien och östra Asien) och Indiska oceanen.

Tagghudingar är en djurgrupp som dominerar makrofaunan i många områden på havets botten, vilket de troligen gjort sedan den geologiska perioden kambrium, som började för omkring 545 miljoner år sedan. Eftersom tagghudingar ofta är talrika där de finns har de stor ekologisk betydelse i många olika miljöer från strandkanten ned till botten i djuphavsgravarna. Så gott som alla är bottenlevande som vuxna, men enstaka arter av sjögurkor lever hela sitt liv i de fria vattenmassorna.

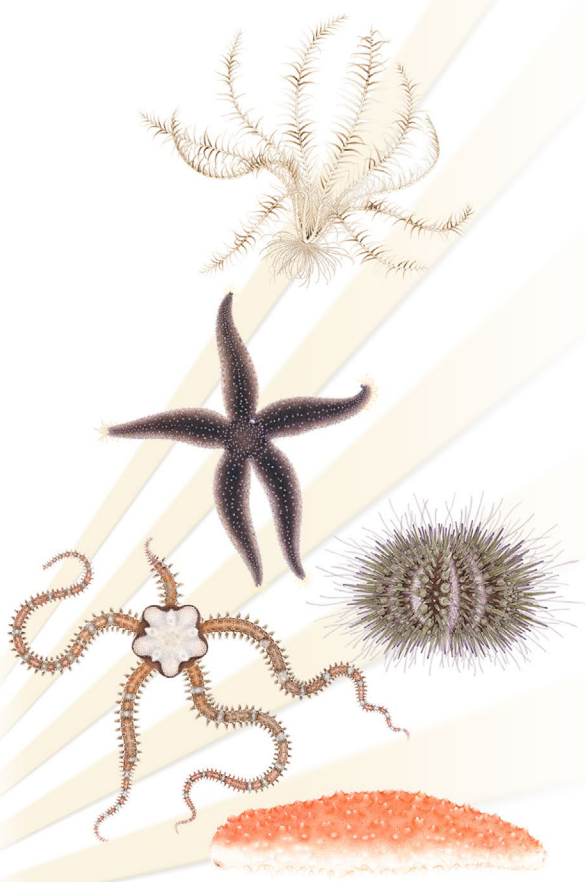
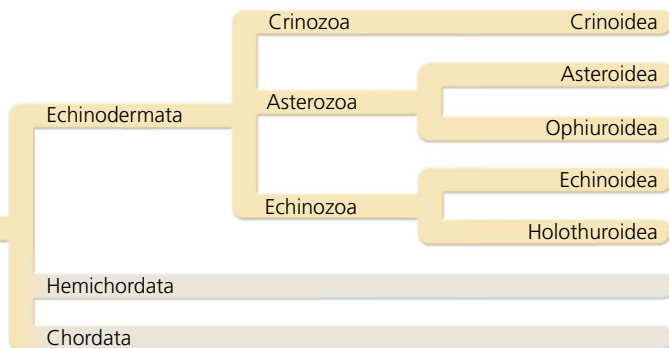
Det finns gott om fynd av fossila tagghudingar, eftersom deras kalkskelett bevaras väl i sedimenten. Ungefär 13 000 fossila arter har beskrivits. De fördelas på ca 16 utdöda och fem nu levande klasser.

Nu levande tagghudingar delas in i de fem klasserna liljestjärnor, sjöstjärnor, ormstjärnor, sjöborrar och sjögurkor. Även om gruppen är förhållandevis välkänd upptäcks årligen nya arter. Ytterligare en klass, Concentricycloidea, upprättades 1986 utifrån några exemplar av arter inom släktet *Xyloplax* funna på djupt vatten utanför Nya Zeeland. Senare har det dock visat sig att det rör sig om avvikande sjöstjärnor.

## Byggnad och funktion

Tagghudingarnas kroppsform varierar mycket både mellan och inom de fem klasserna. Hos liljestjärnor, sjöstjärnor och ormstjärnor har kroppen mer eller mindre tydliga radiära utskott, som kallas armar, från en central del med mun, som kallas skiva eller central-skiva (hos liljestjärnor calyx). Skivan kan vara rund, tillplattad, stjärnformig eller femkantig. Sjöborrar och sjögurkor saknar armar och kan vara runda, ovala eller, i sjögurkornas fall, maskformiga.

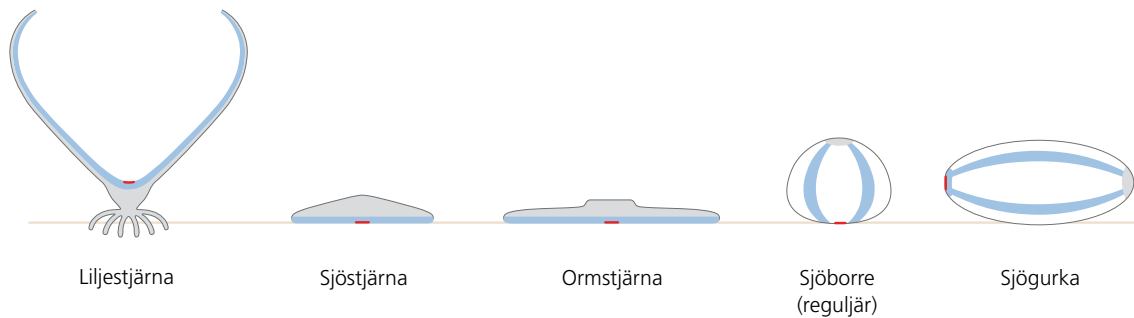
Tagghudingar saknar huvud och egentlig fram- och bakände. Man brukar därför utgå från munnen då kroppens orientering ska beskrivas. Den kroppssida där munnen finns kallas oralsida och den motsatta kallas aboralsida. Hos liljestjärnor är oralsidan vänd uppåt, medan den är vänd mot underlaget hos



Här visas den indelning av tagghudingarna som följs i Nationalnyckeln.

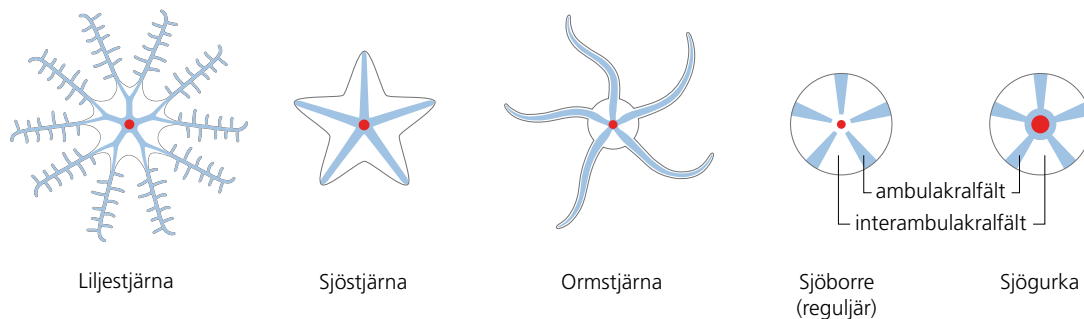
SLÄKTTÄD: JAN-ÅKE WINQVIST/HELENA SAMUELSSON

Bilderna visar munnens (röd) och slangfötternas (blå) placering hos de fem klasserna av tagghudingar. Den kroppssida där munnen finns kallas oralsida och den motsatta kallas aboralsida (grå i bilden).



Hos liljestjärnor är oralsidan vänd uppåt, medan den är vänd mot underlaget hos sjöstjärnor, ormstjärnor och sjöborrar. Sjögurkor har sin oralsida vänd i rörelseriktningen. Slangfötterna finns alltid på oralsidan, men hos sjöborrar och sjögurkor fortsätter de mot aboralsidan.

De nedre bilderna visar samma djur sedda från oralsidan. Här visar sig deras femtaliga symmetri i antalet armar och/eller slangfötternas arrangemang.



Hos sjöborrar och sjögurkor, som saknar armar, utgår slangfötterna normalt i fem dubbla rader från s.k. ambulakralfält, vilka löper längs kroppssidan från den orala kroppssänden mot den aborala. De mellanliggande fem fälten kallas interambulakralfält.

ILLUSTRATION: ANNA NORDIN/  
ANDREA KLINTBJER

sjöstjärnor, ormstjärnor och sjöborrar. Sjögurkorna har sin oralsida vänd i rörelseriktningen, och hos dem kan man därför tala om en tydlig framände respektive bakände. Även vissa sjöborrar, s.k. irreguljära sjöborrar, har en framände och en bakände med munnen förskjutet i riktning mot undersidans främre del.

Hos de flesta tagghudingar mynnar analöppningen mitt på den aborala sidan, men det finns en del avvikelser. Hos liljestjärnor sitter både mun och analöppning riktade uppåt, dvs. på oralsidan, och hos irreguljära sjöborrar har analöppningen förskjutits så att den sitter längst bak på djuret eller på djurets undersida. Ormstjärnor och några sjöstjärnor saknar analöppning, vilket innebär att restprodukter avges genom munnen.

De flesta tagghudingar har en femtalig symmetri, vilken framträder tydligast genom arrangemanget av slangfötterna. Hos liljestjärnor, sjöstjärnor och ormstjärnor är dessa placerade längs armarna. Hos sjöborrar och sjögurkor, som saknar armar, utgår slangfötterna normalt i fem dubbla rader från s.k. ambulakralfält (radier), vilka löper längs kroppssidan från den orala kroppssänden mot den aborala. De mellanliggande fem fälten kallas interambulakralfält (interradier). Man kan tänka sig en typisk sjöborre

som en sjöstjärna med uppvikta armar som har vuxit samman, och där sjöstjärnans översida har reducerats till ett litet område runt sjöborrens analöppning.

Sjögurkor och irreguljära sjöborrar som har anpassats till ett grävande levnadssätt har fått en tydlig framände och bakände. Hos många av dessa kan man även urskilja en ventralsida (baksida) och en dorsalsida (ryggsida). Det innebär att dessa djur har s.k. sekundär bilateralsymmetri.

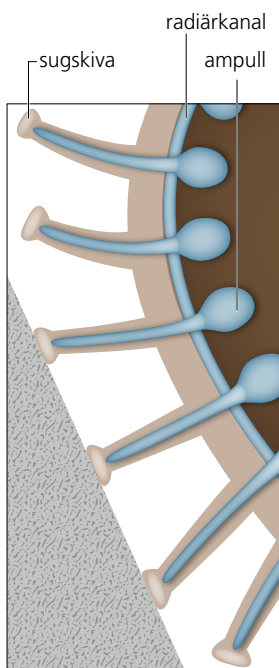
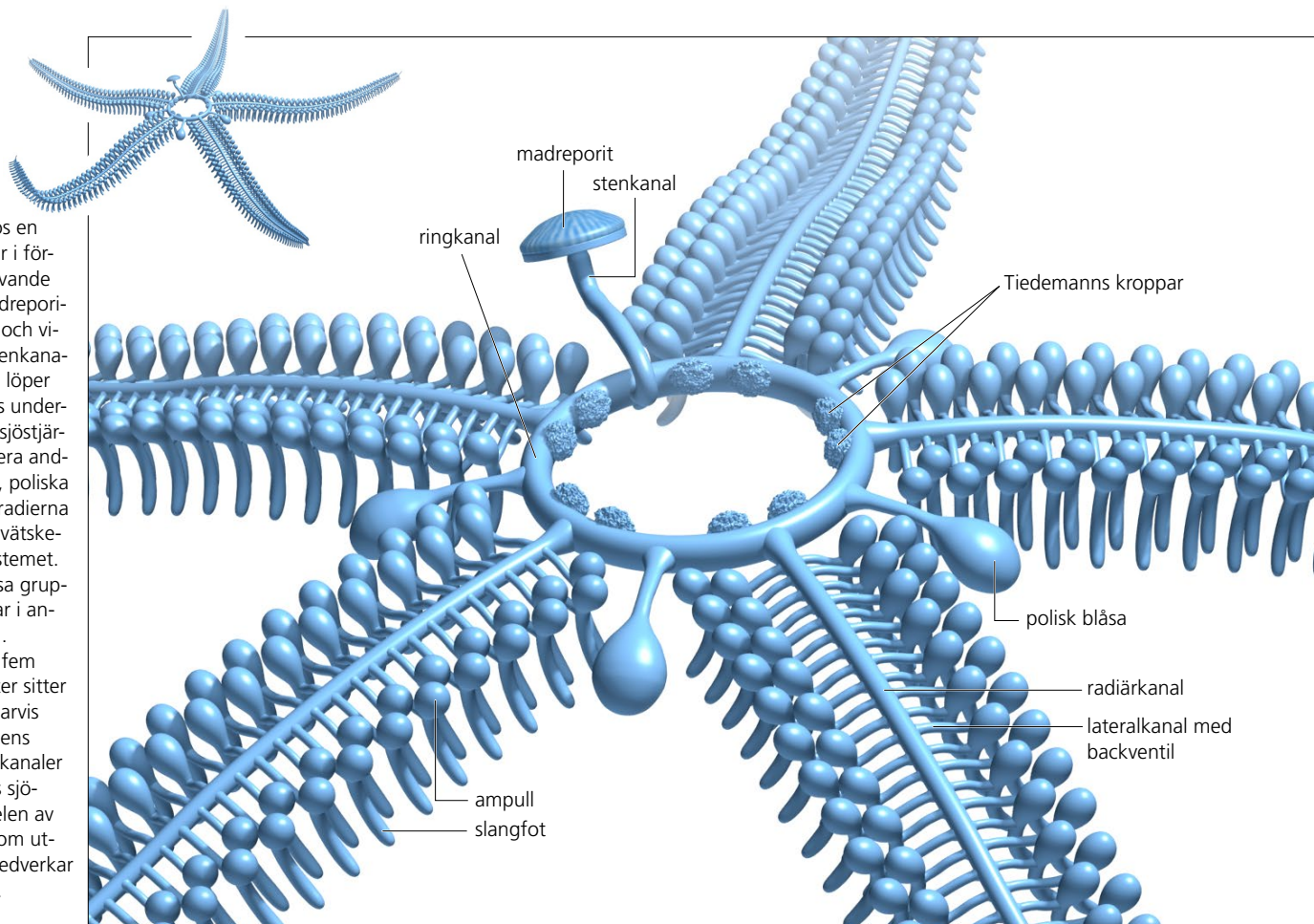
Även om kroppens symmetri som regel är femtalig, kan t.ex. 4-, 6- eller 7-taliga individer av vanligen femtaliga arter förekomma. Vissa arter av sjöstjärnor och enstaka ormstjärnor har ett större antal armar och därmed t.ex. sextalig eller sjutalig symmetri. Hos de flesta liljestjärnor och några ormstjärnor förgrenas de fem armarna en till många gånger.

Tagghudingarnas larver är till skillnad från de vuxna djuren tydligt bilateralsymmetriska (se s. 49). Övergången från larv till ungdomsstadium (juvenil) är en genomgripande process som kallas metamorfos. Efter metamorfosen har hos vissa grupper det som var larvens vänstra sida kommit att bli det vuxna djurets oralsida, medan larvens högra sida har utvecklats till aboralsidan. Detta innebär att kroppens axel från mun till analöppning ändrar riktning i rät vinkel.



Ambulakralsystemet hos en sjöstjärna. Systemet står i förbindelse med det omgivande havsvattnet genom madreporiten på djurets översida och vidare genom den s.k. stenkanalen till ringkanalen som löper runt munnen på djurets undersida. Hos vissa arter av sjöstjärnor finns, liksom hos flera andra tagghudingsgrupper, poliska blåsor som sitter i interradierna och anses innehålla en vätskereserv till ambulakralsystemet. Dessutom finns hos vissa grupper Tiedemanns kroppar i anslutning till ringkanalen. Från ringkanalen utgår fem radiärkanaler. Slangfötter sitter hos de flesta grupper parvis anslutna till radiärkanalens sidor med smala lateralkanaler med en backventil. Hos sjöstjärnor har den inre delen av slangfoten en ampull som utgör vätskereserv och medverkar vid slangfotens rörelser.

ILLUSTRATION: ERIK NASIBOV



Arter som använder slangfötterna till att fästa vid hårda underlag har ofta både ampull och sugskiva. Bilden visar slangfötter hos en sjöstjärna.

ILLUSTRATION: ANDREA KLINTBJER

### Ambulakralsystemet

En av tagghudingarnas viktigaste gemensamma strukturer är deras ambulakralsystem (vattenkärssystem). Det är ett system som saknar motsvarighet inom alla andra djurgrupper, och utgör därför en s.k. apomorfi för tagghudingar. Ambulakralsystemet är väl utvecklat hos sjöstjärnor, som därför ofta används som modell när man beskriver och illustrerar systemet (se bild ovan), även om det hos andra grupper av tagghudingar kan se helt annorlunda ut.

Ambulakralsystemet utvecklas ur larvens mellersta vänstra coelomavsnitt, kallat hydrocoelet, och består av smala, vätskefyllda kanaler. Det är uppbyggt som en ringformig kanal runt svalget, och från denna utgår radiärkanaler. Dessa kanaler leder till tunnväggiga, slangformiga utskott kallade slangfötter (även ambulakralfötter eller podier). Slangfötterna syns som rörformiga utväxter i de speciella regioner av kroppsväggen som kallas ambulakralfält (hos vissa grupper ambulakrallrännor). Systemet tillförs havsvatten genom ett slags silplatta som kallas madreporit (eller madreporplatta) och den s.k. stenkanalen. Stenkanalen har fått sitt namn av att den ofta är hård p.g.a. inlagringar av kalk. Placeringen och utseendet av madreporit och stenkanal varierar mellan grupperna.

Kanalerna i ambulakralsystemet har cilierade väggar. Dessa cilier svarar för den inre vätsketransporten. I kanalerna finns även olika typer av amöbocyter (coelomocyter och amöbocyter) med olika funktioner. En del av dessa bildas i strukturer som kallas Tiedemanns kroppar.

Varje slangfot står i förbindelse med radiärkanalen genom en lateralkanal med en backventil. När denna är stängd fungerar varje slangfot och ampull som en hydrostatisk enhet, vilken tillåter att slangfotens rörelser kan styras av muskler. Musklernas aktivitet medför en tryckökning som pressar ut vätska genom slangfotens vägg. Vätskeförlusten kompenseras genom tillförsel av ny vätska via radiärkanalen när musklerna är avslappnade. Vätsketrycket i slangfötterna upprätthålls även av att ambulakraltvätskan har en förhöjd koncentration av kaliumjoner och därmed något högre osmolaritet än omgivningen.

Hos framför allt sjöstjärnor och sjöborrar är en av ambulakralsystemets viktigaste uppgifter att medverka vid förflyttningen med hjälp av slangfötterna. En tagghuding kan ha upp till 2 000 slangfötter. De enskilda slangfötterna tar ett litet steg när tagghudingens tar sig fram (se bild). Förflyttning kräver därför att rörelserna hos alla dessa slangfötter koordineras.





Slangfötterna kan användas till bland annat förflyttning, som hos sjuarmad sprödstjärna *Luidia ciliaris* på bilden till vänster. Hos sjögurkor är de främre slangfötterna omvandlade till stora tentakler som används för att plocka in föda i munnen; bilden nedan till vänster visar mjölksgurka *Ocnus lacteus*. Även liljestjärnornas pyttesmå slangfötter används för att fånga in föda ur vattnet. Bilden nedan visar nordlig fjäderstjärna *Antedon petasus*.

FOTO: ERLING SVENSEN/UWPHOTO (T.V.), CHRISTOPHER REISBORG (NEDAN)

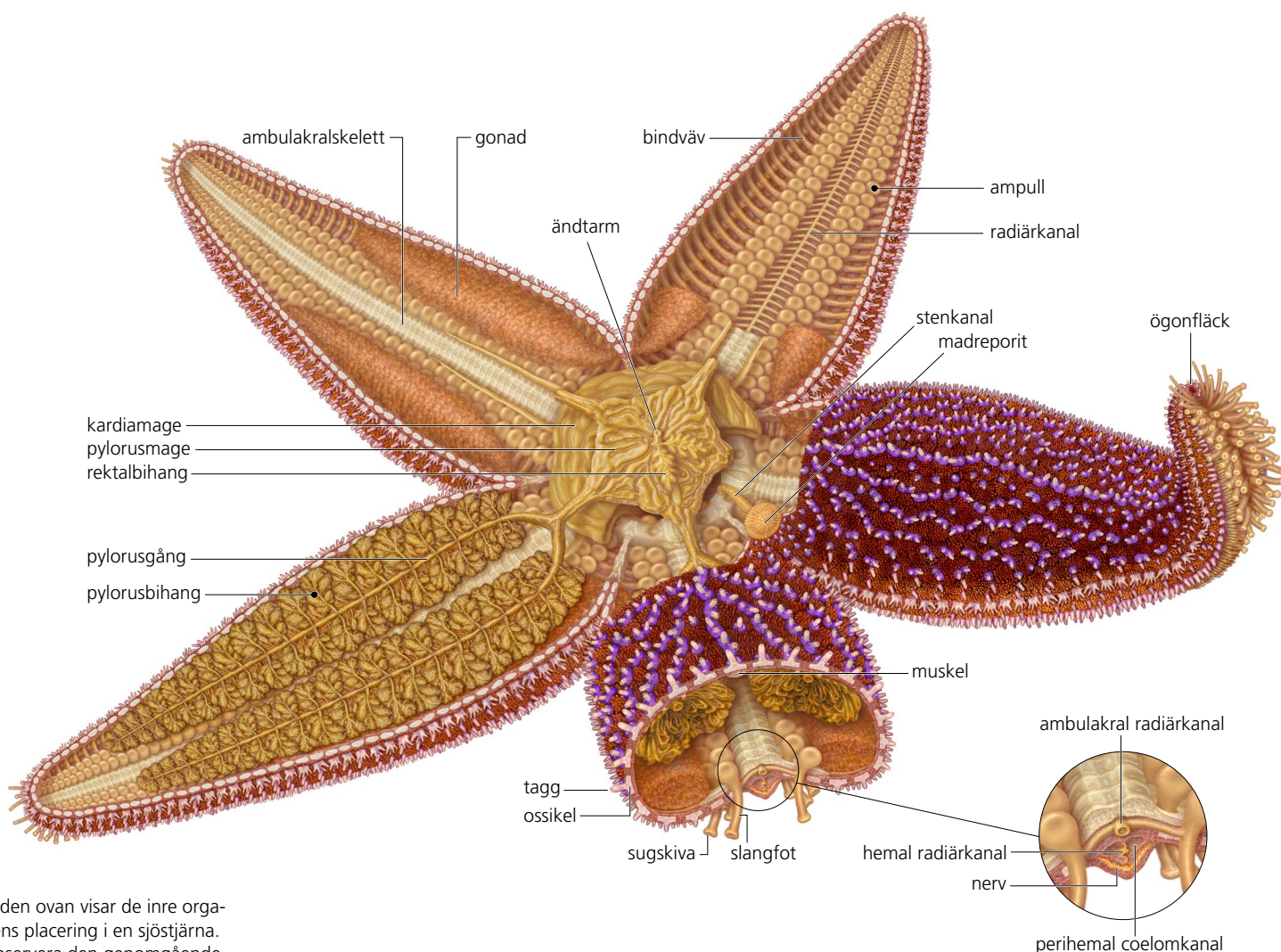


Hos vissa arter har slangfötterna en sugskiva (vidhäftningsskiva) som styrs av muskler. Hos ett flertal sjöstjärnor har man också påvisat förekomsten av ett system av dubbelverkande körtlar för vidhäftning (eng. duo-gland adhesion system). En eller flera körtelceller på vardera slangfoten avsondrar ett sekret som fäster slangfoten mot underlaget. När det är dags att lösgöras från underlaget avsondrar intilliggande körtlar ett annat sekret som bryter bindningen mellan slangfot och lim. Liknande dubbelverkande körtelssystem har påträffats hos så skilda grupper som plattmaskar och tandsnäckor (Scaphopoda). Många tagghudingar, exempelvis sjöborrar, sätter sig ofta fast så effektivt att slangfötterna brister om man med våld försöker ta loss djuren från underlaget. Slangfötter

med sugskiva finns hos arter som lever på hårdbotten eller hos sådana arter på mjukbotten som äter stora bytesdjur, t.ex. musslor, vilkas skal måste öppnas genom att skalhalvorna dras isär med våld. Hos liljestjärnor och ormsstjärnor saknas sugskivor helt. Detta är också fallet hos en del grävande sjöborrar och hos vissa sjöstjärnor, speciellt sådana sjöstjärnearter som äter genom att föra in mindre bytesdjur hela i magen.

Slangfötterna har även andra viktiga funktioner än förflyttning. Med sina tunna väggar deltar de i andning och utsöndring. Hos vissa tagghudingar har slangfötterna sinnessceller och används för att känna igen kemiska substanser. Hos liljestjärnor, de flesta ormsstjärnor och många sjögurkor används de främst för födoinsamling och inte alls för förflyttning.





Bilden ovan visar de inre organens placering i en sjöstjärna. Observera den genomgående symmetrin hos alla system för rörelse, ämnesomsättning, fortplantning och samordning. Kroppens vätskesystem och nerver löper ut på samma sätt i alla sjöstjärnans armar.

ILLUSTRATION: ERIK NASIBOV

### Radiär inre anatomi

Utmärkande för den inre anatomin hos tagghudingar är att uppbyggnaden av de inre organen i stora drag följer den femtaliga symmetrin, eftersom de består av radiära utskott från en central ring. Egentligt hjärta och centralt nervsystem saknas.

Matsmältningssystemet ser mycket olika ut hos olika tagghudinggrupper (se bilder nästa sida) och beskrivs därför i presentationen av respektive klass.

Tagghudingar har ofta gonader (könskörtlar) som är förgrenade eller uppdelade i flera delar. De ser olika ut hos olika klasser, men generellt ligger ägg respektive spermier i anslutning till en eller flera s.k. gonoporer (könsporer). När könsprodukterna är mogna släpps de ut genom porerna.

Tagghudingar har flera olika system med kroppsvätskor. Tre av dem är rörformiga och har en radiär uppbyggnad. De löper i grova drag parallellt t.ex. i armen på en sjöstjärna (se bild ovan). Det första av dem är det perihemala coelomet, som omger bland annat de radiära nerverna. Det andra är ambulakralsystemet, som har förbindelse med det omgivande

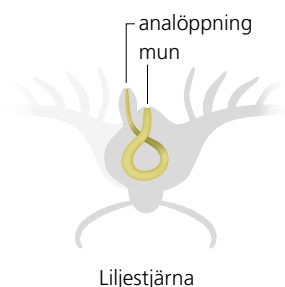
havsvattnet (se föregående uppslag) och det tredje är hemalsystemet, som innehåller hemalvätska.

Hemalsystemet har fått sitt namn av att det har liknats vid ett blodkärlssystem, även om dess roll som cirkulationssystem är oklar. En viktig komponent i systemet utgörs av det s.k. axialkomplexet, som ligger längs stenkanalen i ambulakralsystemet (se bild s. 29). Axialkomplexets funktion är inte helt klarlagd, men eftersom man har kunnat påvisa att det sker ultrafiltrering här kan det ha viss betydelse som utsöndringsorgan.

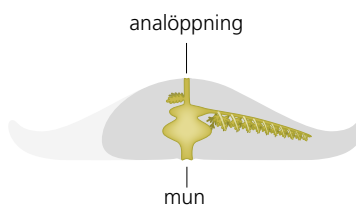
### Kroppsvägg och skelett

Kroppsväggen hos tagghudingar består av tre lager (se bild nederst på nästa sida). Ytterst täcks kroppen av en mycket tunn överhud (epidermis) som bara är ett cellager tjock. Under överhuden finns en ibland kraftigt utvecklad läderhud (dermis). Denna innehåller skelett, muskulatur och bindväv. Under läderhuden finns det inre lagret epitel (peritoneum) som begränsar kroppshålorna (coelomen). Detta lager är liksom epidermis bara ett cellager tjockt, och det är

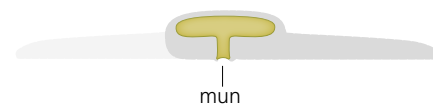




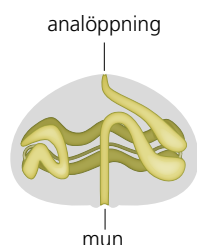
Liljestjärna



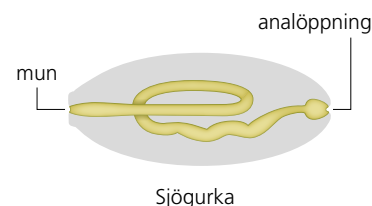
Sjöstjärna



Ormstjärna



Sjöborre



Sjögurka

Det finns stora olikheter i anatomin mellan de olika tagghudingsklasserna. Bilderna visar orienteringen av matsmältningssystemet.

ILLUSTRATION: ANDREA KLINTBJER

tätt besatt med flimmerhår. Taggar och andra utstickande delar är täckta av överhuden, men denna kan vara avnött så att skelettelementen ser nakna ut. På vissa ytor, t.ex. ambulakrallrännorna hos liljestjärnor, är överhuden rikligt besatt med flimmerhår (cilier).

De flesta tagghudingar har ett välutvecklat inre skelett som till största delen (upp till 95 %) är uppbyggt av kalciumkarbonat, men som också innehåller mindre mängder magnesiumkarbonat (upp till 15 %), medan ryggradsdjurens skelett istället främst innehåller kalciumfosfat. Ytterligare oorganiska beståndsdelar och spårelement ingår och dessutom en mindre mängd organiskt material.

Skelettet bildas inte genom att mineraler deponeras utanför cellerna, vilket är fallet hos de flesta andra djur med skal eller skelett (inklusive ryggradsdjuret). Istället bildas enskilda skelettelement, ossikler, inuti specialiserade celler, sklerocyter. Vid tillväxten sammansmälter olika sklerocyter till en cellmassa utan cellgränser (ett s.k. syncytium).

Varje ossikel består i själva verket av en sammanhängande kristall av kalciumkarbonat som bildar en öppen och nätformig struktur (ett s.k. stereom), där mellanrummen är utfyllda av levande vävnad. Hos sjöborrar kan "nätverket" vara finmaskigt och svårt att se utom vid hög förstoring. Under skelettets tillväxt kan ossiklerna ändra form på olika sätt, och vissa kan även växa samman eller lösas upp.

Skelettets form varierar kraftigt mellan och även inom de olika grupperna. Hos de flesta grupper ger det i samverkan mellan muskulatur och bindväv stöd och form åt kroppen. Hos sjögurkor har kalkskelettet nästan helt förlorat sin stödjande funktion och reducerats till mikroskopiska strukturer i huden, vilka ligger åtskilda från varandra (se bild s. 178).

Mot kroppens utsida utvecklar tagghudingarna ofta olika typer av andra skelettelement, såsom



FOTO: CHRISTOPHER REISBORG

Kroppsväggen hos tagghudingar har många utskott som innehåller skelettelement, ossikler, av olika storlek och form. Bilden nedan t.v. visar kroppsväggen hos en sjöborre i genomsnitt. Bilden t.v. visar taggar och pedicellaries hos tångsjöborre *Psammechinus miliaris*.

Varje ossikel i skelettet utgörs av en sammanhängande nätformig kristallstruktur av kalciumkarbonat, ett s.k. stereom. I mellanrummen finns levande vävnad. Bilden nedan visar en koda i armen hos vitfläckig fransormstjärna *Ophiura albida*.

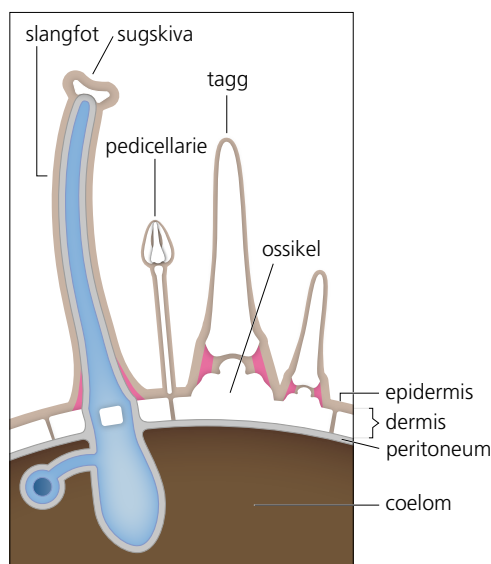
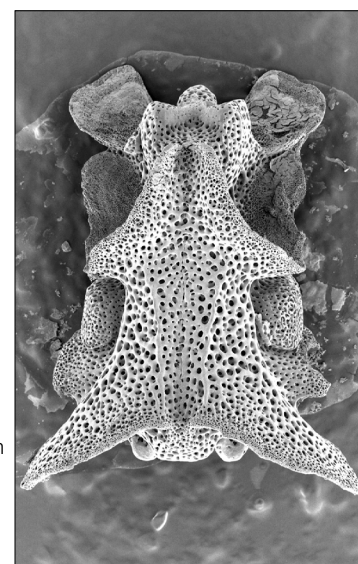


ILLUSTRATION: ANDREA KLINTBJER



SEM-BILD (svepelektronmikroskop): SABINE STÖHR



taggar, sfäridier och pedicellariier. Taggar finns hos sjöstjärnor, ormstjärnor och sjöborrar. Taggarna kan vara antingen orörliga eller rörliga på en kulle vid basen. Deras uppbyggnad, form och funktion varierar kraftigt mellan grupperna. Sfäridier finns endast hos sjöborrar. Man antar att de utgör en typ av sinnesorgan, förmodligen jämviktsorgan.

Pedicellariier är små griporgan som liknar tänger. De finns endast hos sjöstjärnor och sjöborrar och har en för varje art karakteristisk form, vilket gör att man kan använda dem vid klassifikation och artbestämning. Pedicellarierna finns i olika storlekar och former och har olika uppgifter. De olika typerna av pedicellariier sitter dessutom i olika områden på kroppen. De kan användas till försvar, fångst och sönderdelning av bytesorganismer samt till att hålla kroppen ren. Hos vissa sjöborrar står pedicellariernas griplor i förbindelse med giftkörtlar.

Tagghudingar kan även ha utskott som inte innehåller skelettelement. Förutom slangfötterna kan det finnas hudgälar, s.k. papulae, ytförstorande strukturer som tillåter en ökad transport av syre från omgivande vatten till kroppshålan.

### Föränderlig bindväv och regeneration

En unik egenskap hos alla tagghudingar är att de har s.k. föränderlig bindväv. Denna finns främst i huden men även i andra delar av djuret som bildats av mesodermet (se s. 24–25). Skelettelementen ligger till stor del inbäddade i denna bindväv och de båda strukturerna samverkar.

På något sätt som man ännu inte känner i detalj kan nervimpulser snabbt ändra hårdheten hos denna bindväv. Hos vissa arter kan det ske en ändring från mycket hårt till nästan flytande tillstånd på mindre än en sekund och åter till hårt tillstånd lika snabbt; hos andra arter kan det ta upp till ett par minuter. Förmågan till en så snabb ändring av bindvävens mekaniska egenskaper kan utnyttjas på flera sätt och har

stor betydelse vid t.ex. födoupptag, förflyttning och försvar (se vidare nedan under Levnadssätt).

Den fysiologiska kontrollen av den föränderliga bindväven och den molekylära bakgrunden till dess dramatiska förändringar är ofullständigt kända. Mekanismerna är dock av stort intresse inom modern medicinsk forskning (se s. 52). Tagghudingarnas läderhud innehåller många typer av celler, t.ex. muskel-, nerv- och skelettbildande celler samt amöbocyter, men det är extracellulära proteiner i bindvävens grundmassa (matrix) som har förmåga att ändra hårdhet, vilket sker genom nervpåverkan.

Den föränderliga bindväven används på olika sätt hos olika grupper av tagghudingar. Sjöborrar utnyttjar hårdheten hos bindväven för att fixera taggarna, vilket gör att de kan motstå angrepp från predatorer, eller för att hålla sig kvar i klippskrevor där vattenrörelserna är kraftiga. Hos alla grupper med armar har den föränderliga bindväven en viktig funktion i försvaret mot angripare. Om ormstjärnor utsätts för angrepp eller stress tillåter bindvävens föränderliga egenskaper dem att släppa ifrån sig sina armar eller delar av dem (s.k. autotomi).

Många tagghudingar har en mycket god förmåga till regeneration, vilket innebär att om t.ex. en sjöstjärna eller ormstjärna mist en arm, växer en ny ut inom kort. Liljestjärnor och enstaka ormstjärnor och sjöstjärnor kan förutom armar även förlora centrala delar inklusive t.ex. mage och tarmkanal, vilka snabbt regenereras under gynnsamma förhållanden.

### Nervsystem

Tagghudingar saknar hjärna och centralt nervsystem, och man har heller inte påträffat några tydliga ganglier hos dem. Istället är nervsystemet uppbyggt av två eller tre diffusa nervnät.

Det första är ett ektoneuralt system, som tar emot sinnesintryck från överhuden och styr slangfötternas rörelser. Detta system, som är välutvecklat hos alla



Om en sjöstjärna förlorar en del av en arm växer den ut igen. Även flera hela armar kan nybildas.

FOTO: ERLING SVENSEN/UWPHOTO





tagghudningar utom liljestjärnor, består av en nervring runt matstrupen (esofagus) och har fem nerver som löper utåt. Dessa nervstammar sträcker sig utåt längs varje arm (eller ambulakralfält) för att nå slangfötterna, samt ampuller och pedicellier när sådana finns.

Det andra är ett hyponeuralt system, som används för att framkalla muskelrörelser. Även detta utgörs av en nervring runt munnen med fem nerver som löper utåt, men det ligger djupare in i djurets vävnad. Detta hyponeuralt system är endast välutvecklat hos ormstjärnor och i viss omfattning hos sjöstjärnor.

Det tredje är ett entoneuralt system, som hos liljestjärnor utgör det mest framträdande nervnätet och finns i djurets aborala sida. Från en ansamling av celler i den centrala delen av kroppen (calyx) strålar nerver ned till cirrerna (liljestjärnornas fasthållningsorgan) samt vidare uppåt inuti varje arm. Det entoneuralt systemet är otydligt eller saknas helt hos övriga klasser av tagghudningar.

Ljuskänslighet har påvisats hos många olika tagghudningar. Hårstjärnor kommer t.ex. ofta fram under dygnets mörka timmar men gömmer sig när det blir ljus. Många sjöborrar kan när de utsätts för en skugga (en tänkbar fiende) snabbt rikta sina taggar mot denna, och när vissa sjögurkor utsätts för samma sak försvinner de blixtnabbt ned i sina gångar i botten.

Även ormstjärnor uppvisar ljuskänslighet, och man har föreslagit att delar av kalkskelettet kan fungera som linser som fokuserar ljuset direkt på nerver.

Andra tagghudningar har specifika ljuskänsliga organ. Hos sjöstjärnor finns i vardera armspetsen en ögonfläck sammansatt av många delögon, ett s.k. komplexöga. Sjöborrar har ljuskänsliga celler på slangfötterna. De hjälper djuret att uppfatta skuggor och att orientera sig genom att de kan avgöra varifrån ljuset kommer.

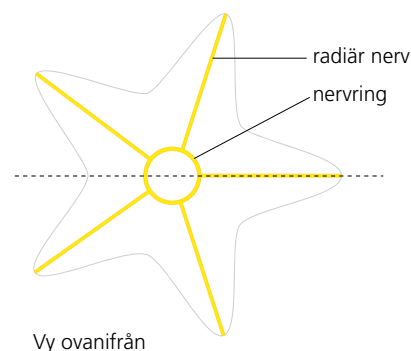
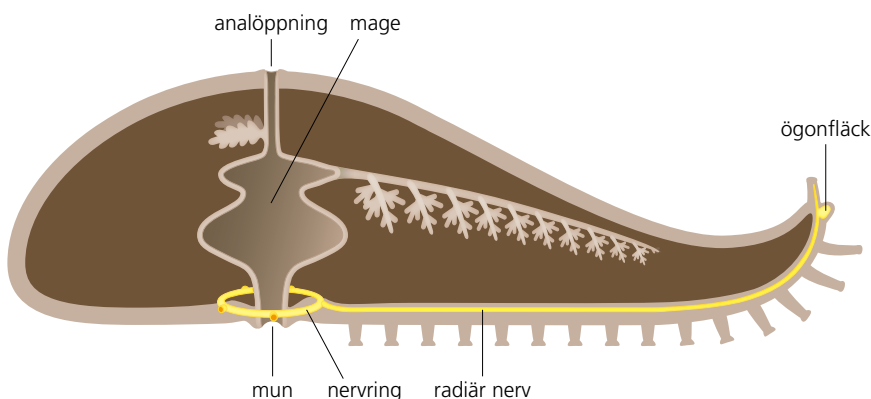
Många tagghudningar kan även producera synligt ljus, ett fenomen som kallas bioluminescens, men funktionen är ännu oklar.

Viss kommunikation mellan individer av samma art sker med hjälp av kemiska signaler i vattnet, s.k. feromoner (doftämnen). Larver kan t.ex. med sina kemoreceptorer upptäcka om vuxna individer av den egna arten finns i närheten, attraheras av dessa, och därigenom finna lämpliga platser att slå sig ned på (bottenfälla). Hos vissa arter utlöses metamorfosen av att vuxna individer finns i närheten. Även utsläpp av ägg och spermier i vattnet styrs av feromoner. Kemisk kommunikation av detta slag är förmodligen mycket vanlig i havet, men fenomenet har endast studerats i begränsad omfattning.

### Levnadssätt

Bland tagghudningar finns djur med vitt skilda sätt att skaffa sig föda, vilket visar sig i skilda sätt att utnyttja unika strukturer och egenskaper. Slangfötterna används t.ex. hos en liljestjärna för att fånga in partiklar ur vattnet, medan de fungerar som fasthållningsorgan hos en sjöstjärna som angriper en mussla. Sjöstjärnan kan dessutom snabbt göra sin föränderliga bindväv mycket hård, vilket ger det stöd för muskulaturen som slangfötterna kräver för att kunna dra isär muskelskalen (se s. 76).

Som försvar mot fiender kan, som nämnts ovan, många tagghudningar kasta av sig kroppsdelar för att lura angripare, s.k. autotomi (självstympning). Dessutom producerar många tagghudningar gifter. Minst 85 arter av tagghudningar är giftiga att äta eller vidröra, även om få är dödliga för människan (se s. 52–53). Bland svenska arter vet man att åtminstone röd solsjöstjärna *Crossaster papposus* och gul solsjöstjärna *Solaster endeca* är giftiga att äta, men det finns ingen art som är farlig att vidröra (förutom att man kan sticka sig på sjöborrarnas spetsiga taggar).



Sjöstjärnans nervsystem består av två diffusa nervnät. Bilden visar det ektodermala nervnätet, som är mest välutvecklat. Det är uppbyggt av en nervring runt matstrupen och fem nerver som löper utåt i armarna. Det hyponeuralt nervsystemet ligger intill och löper parallellt med detta system. Alla tagghudningar saknar hjärna.

ILLUSTRATION: ANDREA KLINTBJER



### Förökning och utveckling

De flesta arter bland tagghudingarna förökar sig enbart sexuellt, och de är normalt skildkönade men saknar tydliga yttre könsskillnader. Endast hos ett fåtal arter är det möjligt att se skillnad mellan honor och hanar. Enstaka arter inom olika grupper är hermafroditer, bl.a. dvärgormstjärna *Amphipholis squamata* och tarmsjögurka *Mesothuria intestinalis* i svenska vatten.

Hos de flesta tagghudingar släpps könscellerna fritt ut i vattnet där befruktningen sker. Parning i egentlig mening förekommer alltså inte, men utsläpp av ägg och/eller spermier i vattnet kan samordnas mellan könen av yttre stimuli. Fortplantningen kan dels synkroniseras genom att alla individer reagerar på samma miljöfaktorer i omgivningen, såsom närings-tillgång, temperatur och ljus, dels av feromoner som andra individer av samma art släpper ut.

Hos ett mindre antal arter direktutvecklas äggen i modern, men flertalet arter har frisimmande (pelagiska) larver (se vidare nedan om olika larvtyper). Metamorfosen till den vuxna grundplanen är ofta dramatisk (se exempel i bildserien nedan).

Hos vissa sjöstjärnor och ormstjärnor förekommer även asexuell förökning, genom att nya fullständiga individer kan utvecklas från delar av vuxna djur som aktivt delar sig. Den föränderliga bindväven och den goda förmågan till regeneration gör att de kan dela sin centrala skiva, varefter vardera halvan återbildar

de saknade armarna och organen. Ätminstone en art bland sjöstjärnorna kan föröka sig asexuellt med endast fragment av armarna som utgångspunkter.

Även vissa sjögurkor kan föröka sig asexuellt. Hos dem har man funnit att kroppen hos de vuxna individerna ofta tvärdelar sig vid mitten, varefter vardera halvan återbildar förlorade delar. Asexuell förökning är inte känd hos liljestjärnor och vuxna sjöborrar.

Asexuell förökning genom knoppning har också rapporterats hos larver av en del sjöstjärnor, sjöborrar och ormstjärnor.

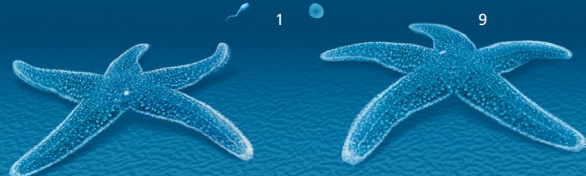
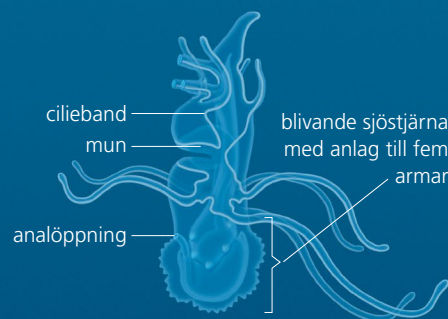
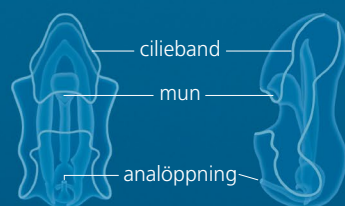
### Olika larvtyper

Varje klass av tagghudingar brukar kopplas till sin speciella typ av larv. Samtidigt finns många exempel på avvikelser. Med hjälp av genetiska analyser har man kunnat se vissa mönster för hur olika larvtyper har uppkommit.

Man tror att det fanns en gemensam ursprunglig larvform för samtliga tagghudingar. Den kallas dipleurula. Ur denna utvecklades inom varje klass olika larvformer som troligen var planktotrofa, dvs. de livnärde sig av plankton. Dessa anses motsvara några nu levande larvtyper: bipinnaria/brachiolaria hos sjöstjärnor, pluteuslarver hos ormstjärnor (s.k. ophiopluteus) och sjöborrar (s.k. echinopluteus) samt auricularia hos sjögurkor. Hos liljestjärnor är det tveksamt om det förekommer några planktotrofa larver.

### Livscykel hos vanlig sjöstjärna *Asterias rubens*

1. Könsceller.
2. Befruktat ägg.
3. Det befruktade ägget utvecklas till en gastrula med urmun och urtarm.
4. När mun och analöppning har bildats har larven en tydlig fram- och bakände och är en bilateral-symmetrisk bipinnaria (med cilieband, se även nästa sida).
5. Det följande stadiet kallas brachiolaria.
6. Skivan till det radiärsymmetriska vuxna djuret bildas i djurets bakre del vinkelrätt mot horisontalplanet i larvens längdriktning. Det som var larvens vänstra sida blir oralsida på sjöstjärnan. Så småningom kan man urskilja fem anlag till det vuxna djurets armar.
- 7-8. Juvenil sjöstjärna.
9. Vuxen sjöstjärna.



Inom alla klasser uppkom därefter arter och grupper med gulerika ägg och larver som var lecitotrofa, dvs. de fick all sin näring från ägget. Hos dessa har olika typer av reduktioner i byggnaden kommit att ske. Det finns därför en mångfald av larvtyper som är lecitotrofa och som morfologiskt mer eller mindre avviker från sina planktotrofa föregångare.

Genomgående för tagghudingslarvernas utvecklingsmönster är att gulerika ägg ofta medför förkortad larvutveckling och tillbakabildning av strukturer för födoinsamling. Sådana reduktioner har skett såväl med de planktotrofa larvernas tarm som med de större, långsträckta, cilierade strukturer för insamling av föda som finns hos brachiolaria- och pluteuslarverna. Kvar blir en mer eller mindre avlång eller rundad larv utan karakteristiska utskott och med en enklare ciliering. De larver som man brukar kalla vitellaria och doliolaria har inget gemensamt ursprung utan är närmast att betrakta som funktionellt likartade typer som uppkommit flera gånger hos olika grupper när strukturer som används vid planktonätande reducerats under utveckling till lecitotrofi.

Till höger presenteras de olika typer av planktotrofa tagghudingslarver som man brukar skilja mellan. Nedan visas en typ av lecitotrof larv med ett karakteristiskt utseende som brukar kallas doliolaria. Benämningen vitellaria används antingen som ett samlingsnamn för alla lecitotrofa larver eller enbart för dem som har cilier jämnt spridda över kroppen. Vitellarialarver finns inom alla tagghudingsklasser och kan påminna om de planktotrofa larvtyperna eller ha en enklare form.

Bilderna visar endast ett exempel på varje larvtyp och variationen i utseende är mycket stor (se t.ex. s. 87). Vissa larver kan gå att bestämma till grupp eller art, men kunskapen är generellt sett bristfällig. En del av larverna har t.o.m. beskrivits under egna artnamn innan man visste vilken djurgrupp de tillhörde. Nationalnyckeln innehåller inte bestämningsnycklar till larverna utan enbart till vuxna djur.

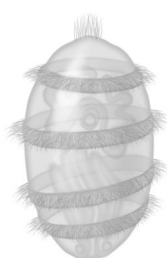
### Lecitotrofa larver (livnär sig av äggulan)



**Larvtyp:** Doliolaria (vitellaria)

**Djurgrupp:** Förekommer hos liljestjärnor, ormstjärnor och sjögurkor.

**Beskrivning:** Tunnformig med ett eller flera cilieband.



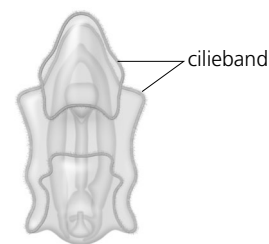
### Planktotrofa larver (livnär sig av plankton)



**Larvtyp:** Bipinnaria

**Djurgrupp:** Unik för klassen sjöstjärnor

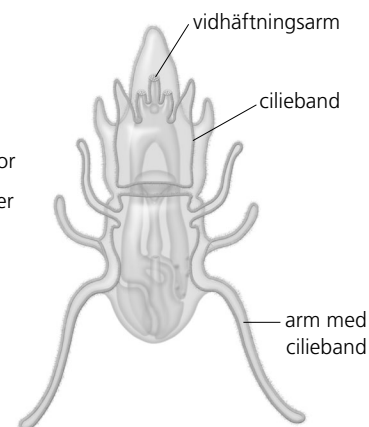
**Beskrivning:** Kännetecknas av två separata cilieband. Saknar helt skelettelement.



**Larvtyp:** Brachiolaria

**Djurgrupp:** Unik för klassen sjöstjärnor

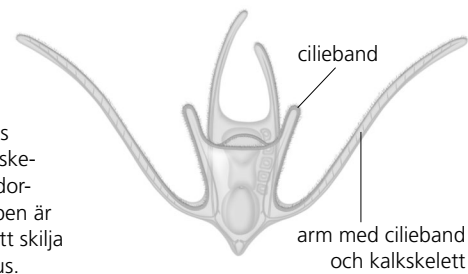
**Beskrivning:** Ett larvstadium som följer efter bipinnaria. Kännetecknas av tre korta armar som kan användas för vidhäftning.



**Larvtyp:** Ophiopluteus

**Djurgrupp:** Förekommer hos ormstjärnor

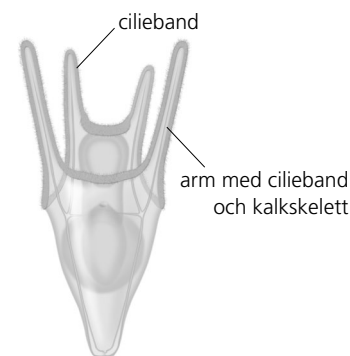
**Beskrivning:** Kännetecknas av 1–4 par armar med kalkskelett riktade uppåt och åt sidorna. Variationen inom gruppen är stor, och det är ofta svårt att skilja larvtypen från echinopluteus.



**Larvtyp:** Echinopluteus

**Djurgrupp:** Förekommer hos sjöborrar

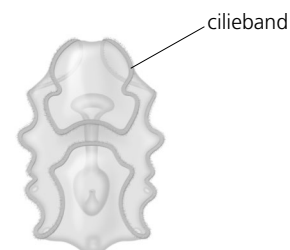
**Beskrivning:** Kännetecknas av 1–6 par uppåtriktade armar med kalkskelett. Variationen inom gruppen är stor, och det är ofta svårt att skilja larvtypen från ophiopluteus.



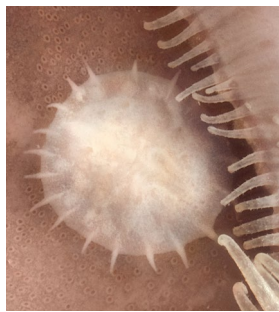
**Larvtyp:** Auricularia

**Djurgrupp:** Unik för klassen sjögurkor

**Beskrivning:** Liknar bipinnaria men har ett enda kontinuerligt cilieband. Kan ha spridda ossikler.







Parasitisk havsborstmask inom familjen liljeborstmaskar (Myzostomidae) på liljestjärna. Se även bild på s. 64.

FOTO: CHRISTOPHER REISBORG

## Parasiter och symbionter

Bland vitt skilda grupper av organismer finns det sådana som lever tätt knutna till tagghudingar, allt från bakterier, alger och protozoer (encelliga "djur") till kammaneter, olika typer av maskar, blötdjur, kräftdjur och till och med ryggradsdjur.

Vissa organismer är enbart kända som parasiter hos tagghudingar. Ett exempel är den mycket speciella grupp av havsborstmaskar som kallas liljeborstmaskar (Myzostomidae). Dessa maskar lever främst som parasiter på liljestjärnor, men några arter har också påträffats inuti ormstjärnor.

Bland blötdjuren finns en familj av snäckor (Eulimidae) med många arter som uteslutande lever som parasiter på olika tagghudingar. De flesta arterna ser ut som andra snäckor och påträffas på eller nedsänkta i värdjurets kroppsvägg, som de genomborrar med sin proboscis (snabel) till dess att denna finner en lämplig vävnad att suga näring eller celler ur. Vissa av arterna har dock reducerat bort skalens helt så att de mest liknar maskar. En sådan är *Enteroxenos oestergreni* som lever inuti den stora röda arten signalsjögurka *Parastichopus tremulus*.

Hos några få arter av sjögurkor kan man finna den smala pärlfisken *Carapus acus* (familjen nålfiskar, Carapidae) som blir upp till 20 cm lång och bosätter sig inuti vattenlungan (se s. 177). Fisken lämnar sitt värddjur på natten för att söka föda och återvänder sedan till säkerheten inuti vattenlungan när sjögurkan

utvidgar sin analöppning för att andas in. Upp till 15 pärlfiskar har påträffats i en enda sjögurka. Negativa effekter hos värdjuret har hittills inte observerats. Denna fisk lever längs östra Atlantens kust, inklusive Medelhavet, från Brittiska öarna och söderut till Afrikas sydspets. Ytterligare fem arter av nålfiskar med liknande levnadssätt finns i andra delar av världen. Några av dem äter av sjögurkornas gonader och är alltså parasiter.

Tagghudingar kan också själva leva på andra organismer. Åtminstone en sjögurkeart i Stilla havet (*Rynkatorpa pawsoni* i familjen Synaptidae) ser vid första anblicken ut som en liten mask och är känd för att kunna sitta fast på djuphavsmarulkar. Fiskens vävnader verkar inte vara utsatta för någon överkan, varför man antar att sjögurkan inte är en parasit.

## Ekologisk betydelse

På sand- och lerbottnar i tillräckligt salt vatten dominerar biomassan ofta av olika ormstjärnor och grävande sjöborrar. En del av dessa är viktiga som predatorer, men framför allt bidrar deras grävning och omrörning av sedimentet samt ventilation av detta med vattenströmning genom deras grävda gångar till att livsbetingelserna förbättras också för många andra bottenlevande djur. På hårbotten finns andra typer av sjöborrar. I de flesta delar av världens hav är ytvattnet inte utsötat som i svenska vatten, och stora mängder tagghudingar av många slag finns där ofta ända upp till strandkanten.

Tagghudingarnas rikliga förekomst på botten fortsätter utåt mot större djup, och i djuphavet är denna djurstam ännu mer dominerande än i de flesta grundare områden, framför allt vad gäller ormstjärnor och sjögurkor. Tagghudingarna är faktiskt den grupp som ofta har den största biomassan av makrofaunan på djuphavets botten. Här kan man se en fantastisk variation och mångfald av anpassningar, speciellt hos sjögurkor; bland annat kan de ha omvandlade muntentakler vilka nästan liknar händer och används för att samla in sedimentpartiklar. Det finns också arter som har ett slags simfenor.

Många arter av tagghudingar genomgår kraftiga populationssvängningar, varav en del närmast kan liknas vid explosionsartade ökningar. Under 1970-talet gav media stora rubriker åt en sjöstjärna i Indiska oceanen och Stilla havet, nämligen törnekrona *Acanthaster planci*. Den äter koralldjur och blev speciellt på Stora barriärrevet utanför Australiens nordostkust så talrik att enorma områden med korallrev ödelades. Man spekulerade i olika faktorer bakom det observerade fenomenet och pekade som tänkbara orsaker ut exempelvis överfiske av en predator på sjöstjärnan (snäckan *Charonia tritonis*), kärnvapenprover och framför allt övergödning och medföljande algbloomning. Geologiska borrhningar i Stora barriärrevet har dock visat att ett flertal lager med stora mängder skelett från



Pärlfisken *Carapus acus* lever inuti sjögurkan *Holothuria tubulosa*.

ILLUSTRATION: ERIK NASIBOV



törnekrona har avsatts sedan senaste istiden. Dessa visar tydligt att liknande populationsexplosioner har inträffat redan under förhistorisk tid. Orsakerna bakom utbrotten har man dålig kunskap om.

Längs nordvästra Europas kuster, också i Sverige, inträffade en liknande explosionsartad ökning av mängden sjöborrar under slutet av 1970- och början av 1980-talen. Nästan alla klippbottnar "översvämmades" under några år av sjöborrar, främst av släktena *Echinus*, *Gracilechinus* och *Strongylocentrotus*, och dessa åt upp nästan allt annat. Den industri som skördar brunalger (av släktet *Laminaria*) för tillverkning av stabiliseringsmedel fick därmed stora problem längs kusterna vid Norge och Brittiska öarna. Ingen hade någonsin under sin livstid upplevt någonting liknande i vår del av världen, och marinbiologerna stod villrådiga inför orsakerna bakom sjöborrarnas explosionsartade ökning och den efterföljande minskningen till de vanliga mängderna. Det visade sig dock

så småningom att Adolf Erik Nordenskiöld hade rapporterat liknande massförekomster av sjöborrar längs kusterna i Norra ishavet under Vegaexpeditionen 1878–1880, men observationen föll i glömska intill nyligen. Oavsett orsak är fenomenet alltså inte nytt.

### Utbredning

Tagghudingar lever där salthalten är hög, även om ett begränsat antal arter har tolerans för lägre salthalt, t.ex. vanlig sjöstjärna *Asterias rubens*. Det innebär att tagghudingar i Sverige, med enstaka undantag, bara finns längs västkusten och bara på sådant djup att det utsötade vattnet från Baltiska strömmen inte når ned. På sidorna 246 och 247 finns ett salthaltsdiagram och en djupkarta som ger en bild av förutsättningarna för tagghudingarnas utbredning i Sverige. I kartan visas också vissa lokaler som nämns i texterna om utbredning av enskilda arter.

Bilden nedan visar hur en grupp törnekronor *Acanthaster planci* äter rent på korallrev när de rör sig framåt (uppåt i bilden).

FOTO: BENT CHRISTENSEN/AZOTE





### Effekter av människans miljöpåverkan

Människans påverkan på havsmiljön förändrar levnadsbetingelserna för många arter, bland andra tagghudingar. Sådana förändringar är t.ex. kemiska föroreningar, övergödning, överfiske och införsel av helt främmande arter, ofta med fartygens ballastvatten. Sådana förändringar är den inhemska faunan inte anpassad för att klara.

I vår del av världen har vi bland annat sett att många arter tagghudingar, vid sidan av andra organismer, slagits ut från områden som drabbats av eutrofiering och därpå följande syrebrist.

Eftersom många tagghudingar växer långsamt och lever länge är de också känsliga för bottentrålning, som är en av de mest våldsamma av de storskaliga och genomgripande förändringar som vi människor utsätter havet för. I Skagerrak har en del sjöstjärnor och exempelvis en av de största ormstjärnorna i svenska vatten, piprensarormstjärna *Asteronyx loveni*, minskat kraftigt i antal, sannolikt på grund av bottentrålning. *Asteronyx loveni* lever på andra djur som sticker upp ur sedimenten, t.ex. större piprensare *Funiculina quadrangularis*, vilken är känslig för trålning.

Människans påverkan kan också göra att levnadsbetingelserna för en art förbättras. Slätbukig tråddormstjärna *Amphiura filiformis*, som lever nedgrävd, fanns vid 1970-talets början ganska sparsamt i Skagerrak. Därefter ökade den i antal på många lämpliga bottenar inom området fram till slutet av 1980-talet så att den hade ungefär tio gånger så stor population. Orsaken var troligen ökad tillgång till föda på grund av övergödning med ökad sedimentation av växtplankton som följd.

Bilden nedan visar en mjukbotten med spår av trålning. Ovan visas piprensarormstjärna *Asteronyx loveni* på större piprensare *Funiculina quadrangularis*, två arter som drabbas av bottentrålning.

ILLUSTRATION: HELENA SAMUELSSON  
FOTO: TOMAS LUNDÄLV/GÖTEBORGS  
UNIVERSITET



Införsel av främmande arter har också visat sig kunna vara förödande. Arten *Asterias amurensis* (som är nära släkt med vanlig sjöstjärna *Asterias rubens*) från norra Stilla havet infördes oavsiktligt till södra Australien och Tasmanien. Där har denna glupska predator orsakat stor skada på naturliga populationer av olika djur, och dessutom i odlingar av musslor och ostron.

### Tagghudingar inom forskningen

Tagghudingarnas unika egenskaper intresserar inte bara zoologer. Det finns många intressanta ingångar till forskning inom olika områden som skulle kunna få tillämpningar inom medicin och teknik.

Eftersom tagghudingar i princip genomgår samma tidiga embryonalutveckling som människor har man använt tagghudingsembryon, främst av sjöborrar, för att studera mekanismer som även finns hos oss.

Tagghudingars speciella stamceller, som de själva utnyttjar vid regeneration, har visat sig vara värdefulla inom cancerforskning och andra medicinska områden.

Tagghudingarnas föränderliga bindväv är intressant dels inom forskning kring bindvävssjukdomar som artrit, dels vid utveckling av nya kompositmaterial med biomedicinska tillämpningar, t.ex. kirurgisk användning av klister som fungerar tillsammans med levande vävnad. En sådan produkt kan utvinnas som biprodukt vid kommersiell fångst av sjöborrar. Dessutom finns flera tillämpningar inom nanoteknologi.

Internationellt pågår forskning om biologiskt aktiva substanser hos marina organismer. Många mediciner och viktiga ämnen har upptäckts genom detta. Tagghudingar innehåller många typer av gifter. En vanlig typ är saponiner, tvättmedelsliknande ämnen som kan skada cellmembraner (fungerar som detergent – ytspänningen minskas och cellerna/bakterierna spricker). Andra typer av gifter kan hämma celledelning och förökning. Det finns också gifter som hämmar andningen. Hos några släktingar till kamsjöstjärna *Astropecten irregularis* har man funnit tetrodotoxin, ett av de kraftigaste nervgifter som man känner till, eftersom det blockerar nervcellernas natriumkanaler. Giftet har fått namn efter blåsfiskar (familjen Tetraodontidae) hos vilka man först upptäckte det.

Man har också hittat andra biologiskt aktiva substanser med intressant användning. Från svenska tagghudingar har man t.ex. isolerat flera biologiskt aktiva glykosider med medicinsk användning, och från sjögurkor har man identifierat antikoagulerande och antiinflammatoriska ämnen.

Det dubbelverkande körtelsystemet för vidhäftning av slangfötterna hos vissa tagghudingar är också intressant. Denna kemiska mekanism skulle kunna få tekniska tillämpningar i form av t.ex. klister som fungerar under vatten, samt inom exempelvis kirurgi.

Fiskare i Stilla havets övärld utnyttjar sjögurkor vars gift kan hämma andningen till att bedöva fiskar



och bläckfiskar i tidvattensdammar, så att dessa lättare kan fångas. Det värmetåliga giftet holothurin är kemiskt besläktat med kokain och hindrar t.ex. funktionen hos fiskgälar. Vid sidan av att vara lätt psykoaktivt har detta gift tillväxthämmande effekt på tumörceller. Gifter med denna typ av farmaceutisk verkan är naturligtvis intressanta för läkemedelsindustrin.

### Tagghudingar som mat

Flera arter av reguljära sjöborrar har ätliga gonader (könskörtlar). Gonaderna hos *Paracentrotus lividus* (bilden längst ner till höger) – som förekommer i Medelhavet och norrut till Engelska kanalen – anses vara en delikatess och säljs ofta på fiskmarknader. Gonaderna hos ätlig sjöborre *Echinus esculentus*, som finns i svenska vatten, är däremot ganska beska.

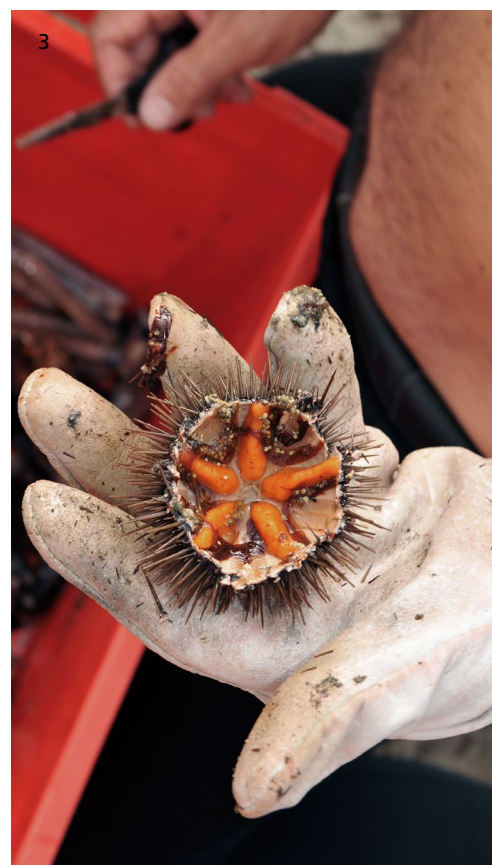
Stora sjögurkor är viktiga i det asiatiska köket. Torkade sjögurkor kallas trepang eller bêche-de-mer. Japanska och koreanska fiskare tar årligen upp över 10 000 ton av *Apostichopus japonicus*, som också odlas i akvakultur för mänsklig konsumtion. Ytterligare över 500 ton av *Parastichopus*-arter fiskas årligen upp

vid Nordamerika. Tyvärr har sjögurkorna i många tropiska miljöer, särskilt på korallrev i Sydostasien, drabbats av överfiske. Eftersom sjögurkor äter stora mängder sediment har deras storskaliga försvinnande i korallrevsmiljöer medfört att bottenmaterialet blivit mera slammigt och vattnet mera grumligt.

Numera förekommer såväl naturlig skörd som akvakultur av arter i flera asiatiska kustländer, men även i t.ex. Ecuador, Cuba, Egypten, Madagaskar och Tanzania. Avkok vid processande av trepang måste hållas genom sandbäddar för att inte förgifta havsmiljön i närheten (jfr ovan om holothurin).

Enligt FAO:s fiskeristatistik uppgick världsfångsten av tagghudingar 2010 till ca 100 000 ton (stabil), medan odlingen uppgick till 137 000 ton (i kraftig ökning). Sjögurkor saltorkas (1) och kan sedan förvaras torr eller djupfrysas. Före tillagning läggs de i vatten så att de sväller upp och återfår sin naturliga form, varefter man tar bort det yttersta hudlagret. Sjöborrarnas gonader (3) äts råa eller marinerade. På tallriken nederst till vänster (2) syns både en sjögurka (trepang) och sjöborregonader.

FOTO: LEV RADIN/ISTOCKPHOTO (1), IGOR CHERNOMORCHENKO/ISTOCKPHOTO (2), CYNOCUB/ISTOCKPHOTO (3)





### Utvecklingshistoria

Tagghudingar kan spåras långt tillbaka i tiden tack vare kalkskelettet, som bevaras väl som fossil. Trots rik tillgång på fossil är dock tagghudingarnas utvecklingshistoria förvånansvärt dåligt känd. Det finns fortfarande flera konkurrerande teorier om de olika klassernas inbördes släktskap. Det är inte heller riktigt klart vilka som ska betraktas som de första tagghudingarna.

Som tidiga tagghudingar betraktas under alla omständigheter helicoplacoiderna, som levde under kambrium (för omkring 525 miljoner år sedan). De var spolformiga med spiralformigt arrangerade skelettplattor och tre ambulakrallrännor.

Bakgrunden till att radiärsymmetri utvecklades hos vuxna tagghudingar var sannolikt att de först anpassades till ett stillasittande liv som suspensionsätare. Djur med ett sådant levnadssätt (t.ex. koralldjur) är ofta radiärsymmetriska. Fram till mellersta kambrium var alla tagghudingar suspensionsätare, eller antas ha varit sådana eftersom fossilen från den tiden utgörs av fastsittande former med uppåtvända ambulakralfält och slangfötter.

Bland liljestjärnorna antas de skaftade formerna, sjöljiljorna, ha kommit först. Bilden nedan till vänster visar fossil av *Pentacrinus briareus* från England som härstammar från äldre jura. Bilden nedan till höger visar delar av stjärkar från sjöljiljor från Siljan som härstammar från yngre ordovicium (alla exemplar från Evolutionsmuseet, Uppsala universitet). Liknande fynd kan man göra på flera platser i Sverige, bland annat på stränder på Gotland.

FOTO: CHRISTOPHER REISBORG



Redan under äldre paleozoikum hade ett tjugotal tagghudingsklasser utvecklats, och bland dessa fanns även föregångarna till de nu levande fem klasserna. Av klasserna antas 15 ha varit antingen suspensionsätare eller både suspensions- och sedimentätare, varav elva hade femtalig symmetri. En kombination av suspensionsätande och femtalig symmetri dominerade alltså hos de tagghudingar som levde i de planktonrika haven under äldre paleozoikum (kambrium–silur). De var också talrika under de senare perioderna av den paleozoiska eran (främst devon och karbon), då flera numera utdöda klasser nådde sin största mångformighet.

### Två utvecklingslinjer

Om man bortser från den udda klassen Homalozoa, (de s.k. carpoidéerna, som brukar räknas som tagghudingar trots att de saknade ambulakralsystem) gick tagghudingarnas utveckling i två huvudriktningar. Den första utvecklingslinjen har traditionellt kallats Pelmatozoa och omfattar alla fastsittande tagghudingar med munnen vänd uppåt. Härifrån härstammar dels gruppen Crinozoa, där dagens liljestjärnor ingår, dels den nu utdöda gruppen Blastozoa. Inom Blastozoa utvecklades klassen Eocrinoidea till många olikartade former under mellersta kambrium och existerade sedan in i silur (se bild på nästa sida). Under äldre ordovicium hade gruppen Crinoidea (liljestjärnor) uppstått, och den kom senare att bli den dominerande gruppen av pelmatozoer.

Den andra utvecklingslinjen har kallats Eleutherozoa och omfattar alla fritt levande, rörliga tagghudingar med munnen vänd nedåt. Hit hör de nu levande grupperna sjöstjärnor, ormstjärnor, sjöborrar och sjögurkor. De flesta av dem har kvar sin femtaliga symmetri, medan sjögurkor och irreguljära sjöborrar uppvisar tydliga tendenser mot bilateralsymmetri.

### Liljestjärnor

Liljestjärnor var viktiga inslag i faunan under paleozoikum. Rester av liljestjärnor har i betydande grad bidragit till kalkstensavlagringar avsatta under denna tid över världen. Det är t.ex. fossila liljestjärnor som till största delen bygger upp toppen av Mount Everest.

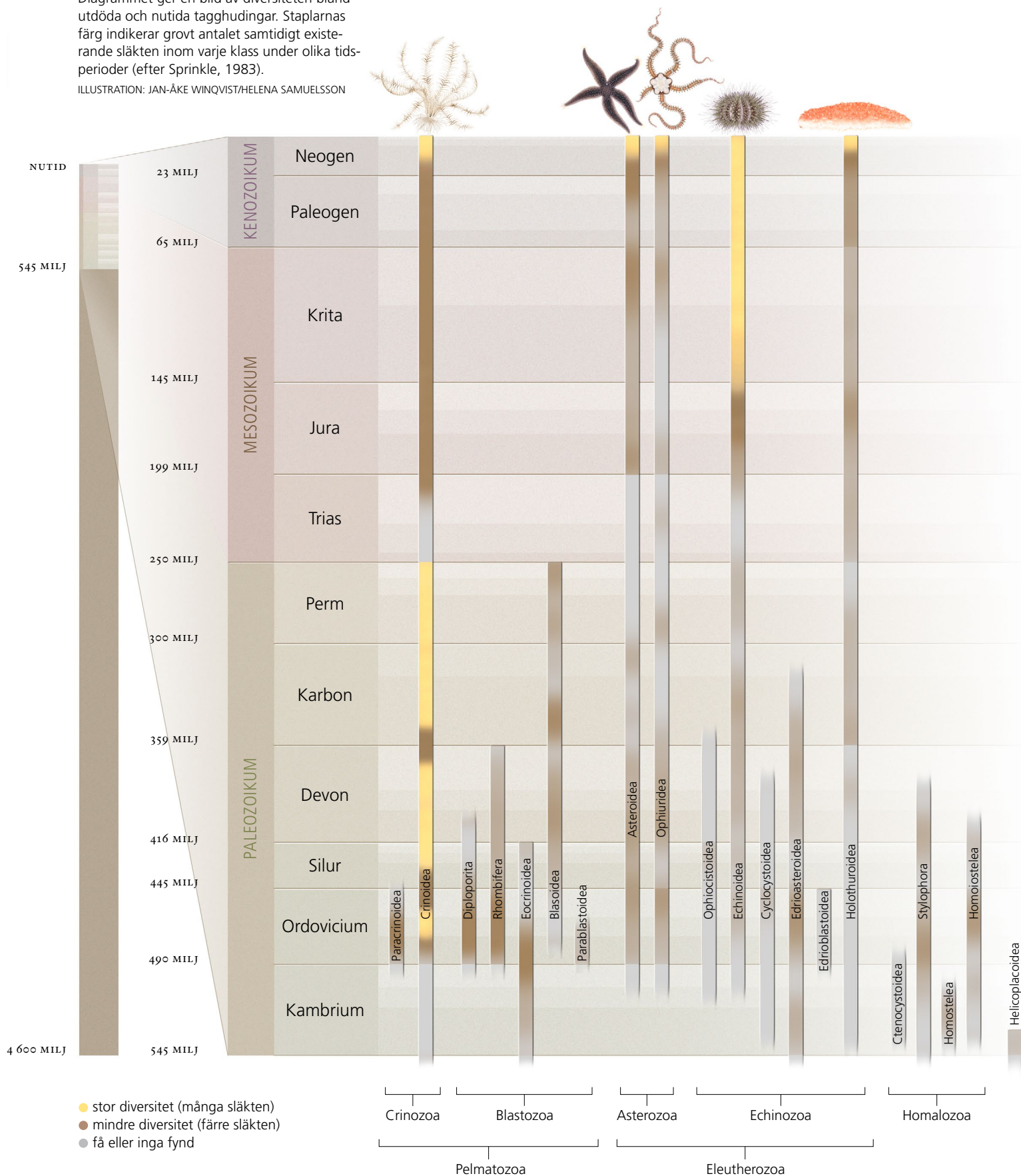




## Nutida och utdöda tagghudingsklasser

Diagrammet ger en bild av diversiteten bland utdöda och nutida tagghudingar. Staplarnas färg indikerar grovt antalet samtidigt existerande släkter inom varje klass under olika tidsperioder (efter Sprinkle, 1983).

ILLUSTRATION: JAN-ÅKE WINQVIST/HELENA SAMUELSSON







Cystoidéerna tillhör den utdöda gruppen Blastozoa. De var runda till avlångt päronformiga djur med oögränsade armar och skelettplattor med porer. Fossil av cystoidéer brukar kallas kristalläpplen, vilket syftar på att djurens inre har ombildats till kalkspatkristaller som har vuxit in mot mitten, en från varje platta. Bilderna visar fossil från Öland (ovan) och Siljan (till vänster). Båda härstammar från yngre ordovicium (exemplar från Evolutionsmuseet, Uppsala universitet).

FOTO: CHRISTOPHER REISBORG

Bakgrunden till detta är att de var vanliga i havet mellan de indiska och asiatiska kontinentplattorna och bildade stora sedimentlager där. Kontinentaldriften har därefter pressat den indiska plattan norrut mot den asiatiska, så att den tidigare havsbotten med sina marina fossil veckats och pressats upp och numera utgör planetens högsta toppar.

På Gotland är liljestjärnor viktiga som fossil i avlagringar från silur och kan på vissa ställen vara mycket talrika, så att kalkstenen huvudsakligen består av dem. Kompletta individer är dock sällan bevarade där.

Under mesozoikum fanns många släkten av liljestjärnor med stjälk (sjöiljor) och de flesta av släktena levde kvar under lång tid. Hos vissa former från jura kunde stjärken vara mycket lång, faktiskt upp till drygt 20 meter. De stjärklösa liljestjärnorna (härstjärnorna) blev vanliga först under jura. Deras större förmåga att röra sig var en viktig faktor som gjorde dem framgångsrika, och de är mycket talrika ännu idag.

### Sjöstjärnor

De tidigaste äkta sjöstjärnorna levde under mitten av ordovicium. Sjöstjärnornas diversifiering (utveckling av många sinsemellan olika former) har ett klart samband med att de utvecklade många olika sätt att ta upp föda. De kan vara sedimentätare, suspensionsätare, plocka in mindre bytesdjur i munnen eller vara predatorer på större byten. Sjöstjärnor som aktivt har jagat och ätit musslor har funnits under åtminstone de

senaste 400 miljoner åren. Det är därför mycket troligt att en del av de karakteristiska egenskaperna hos musslorna har utvecklats som försvar mot sjöstjärnor, t.ex. utseendet hos ligamentet och låständerna hos de båda skalhalvorna. Man har konstaterat att låständerna mellan skalhalvorna hos musslor faktiskt utvecklades redan under slutet av ordovicium och början av silur, dvs. under samma tid som den stora expansionen skedde av sjöstjärnor som äter genom att kränga ut magen (se presentationen av klassen Asteroidea). Det är också möjligt att denna förmåga hos sjöstjärnorna var orsaken till att armfotingar (Brachiopoda) misslyckades med att evolutionärt diversifieras på nytt efter massutdöendet under slutet av perm. Mot dessa sjöstjärnor hade armfotingarna (som levde på botten) ett ringa skydd, och de måste därför ha varit mycket sårbara. De flesta armfotingar lever idag i miljöer där det inte finns många sjöstjärnor, t.ex. djupt nere i sedimentet, på stenar och undervattensklippor med ganska starka vattenströmmar.

### Ormstjärnor

Ormstjärnor verkar i stort sett ha behållit samma byggnad som de haft sedan ordovicium, och många av deras släkten har liksom sjöstjärnornas funnits under mycket lång tid.

Under det stora massutdöendet vid gränsen mellan perm och trias dog många ormstjärnegrupper ut, varefter de överlevande genomgick en kraftig diversifiering. Bland nu levande ormstjärnor är det endast en eller ett par familjer som fanns representerade redan före trias. I övrigt verkar de inte ha blivit särskilt negativt påverkade av någon av de övriga stora händelserna med massutdöenden under jordens historia.



Fossil av sjöstjärnan *Neopaleaster hesslandi* från Gotland. Exemplet härstammar från silur och är typexemplaret för arten, s.k. holotyp (från Evolutionsmuseet, Uppsala universitet).

FOTO: CHRISTOPHER REISBORG



### Sjöborrar

De första sjöborrarna uppträdde i ordovicium, alltså samtidigt med den riktigt stora diversifieringen av tagghudingar. Sjöborrar verkar ha varit en relativt liten och obetydlig komponent i faunan under resten av paleozoikum. Förmodligen var de begränsade till vissa speciella miljöer. Olika evolutionära trender har kunnat urskiljas hos de paleozoiska sjöborrarna, och några nya linjer uppstod mot slutet av trias, men den verkliga evolutionära explosionen kom under jura.

Underklassen Cidaroida utgjorde den utvecklingsmässiga utgångspunkten för alla sjöborrar efter paleozoikum, medan de själva har gått igenom mycket små förändringar. Moderna cidaroider är så lika de fossila att de brukar kallas "levande fossil". Hos paleozoiska cidaroider har man sett evolutionära trender vilka samtliga är uttryck för förbättrad rörelseförmåga på hårt underlag. Det fanns några släkten av småväxta cidaroider under trias, inklusive de första cidaroiderna av modern typ. Gruppen kulminerade i mångfald under mesozoikum och minskade sedan i betydelse. Den är ännu idag talrik i Indiska oceanen och Stilla havet och representeras dessutom av en endemisk familj (Ctenocidaridae) vid Antarktis.

Cidaroidernas taggar har genomgått en anmärkningsvärd utveckling. Släkten som lever på grunt vatten kan ha spolförmiga, klubbformiga eller på annat sätt egendomligt formade taggar. De flesta av dessa sjöborrar är långsamma, och taggarnas funktion verkar främst vara att fixera djuren mot underlaget i miljöer med kraftiga vattenrörelser. Långsträckta och smala taggar är vanliga främst hos arter från djuphavet och mjukbotten på olika djup.

Gruppen Euechinoidea, som uppstod under trias, innefattar alla mesozoiska och nu levande sjöborrar utom gruppen Cidaroida.

En grupp av irreguljära sjöborrar har utvecklat en mer avlång kroppsform som en anpassning till grävande livsföring (se s. 160). De morfologiskt mest avvikande formerna (ordningen Spatangoida) utvecklades



Fossil av sjöborrar från Skåne. Till vänster skelett av *Trisalenia loveni* och till höger lösa taggar av *Tylocidaris gosae*. Alla härstammar från yngre krita (exemplar från Evolutionsmuseet, Uppsala universitet).

FOTO: CHRISTOPHER REISBORG

först under krita. Den adaptiva utvecklingen hos de mer extrema formerna av grävande sjöborrar, t.ex. de svenska *Echinocardium*-arterna, har gjort deras morfologi mycket avlägsen den man finner hos deras reguljära, paleozoiska förfäder. Så snart den mer långsträckta kroppsformen hade uppkommit utvecklades även en mängd andra morfologiska karaktärer som en följd av det förändrade levnadssättet i de nya miljöerna som invaderades.

### Sjögurkor

De tidigaste fossilen som man har tolkat som sjögurkor kommer från ordovicium, medan de tidigaste fossila skelettelement som helt säkert kommer från sjögurkor (släktet *Palaeocucumaria*) påträffats i lager avsatta under devon. Reduktionen av kroppens skelettplattor till den typ av mindre skelettelement som vi ser hos de flesta sjögurkor idag, kom att ge upphov till den flexibla kropp som är så typisk för de flesta av dagens sjögurkor.

Eftersom skelettelementen hos de flesta sjögurkor reducerats till mikroskopisk storlek är möjligheten för att intakta sjögurkor ska fossiliseras mycket liten. Den bäst kända faunan med fossila sjögurkor kommer från lager avsatta under mellersta trias i norra Spanien, där olika ovanligt välbevarade individer med större skelettelement i form av plattor uppvisar en påtaglig morfologisk och ekologisk diversitet inom gruppen. Endast några få släkten med sådana större plattor existerar idag, och de tillhör alla ordningen Dendrochirotida.



### Tagghudingarnas systematik

Tagghudingarna är alltså en av tre stammar inom överstammen Deuterostomia (se s. 24 under Deuterostomia). När det gäller tagghudingarnas inbördes släktskap följer Nationalnyckeln i stort sett den högre systematik som används i WoRMS (Appeltans m.fl., 2012) även om många handböcker numera återgått till den tidigare indelningen i Pelmatozoa (som omfattar fossila grupper och de nu levande liljestjärnorna, alltså arter som åtminstone under en del av sitt liv är festsittande) och Eleutherozoa (som omfattar övriga tagghudingar som inte är festsittande under någon del av sitt liv). Det är fortfarande oklart om Pelmatozoa och Eleutherozoa utgör monofyletiska grupper.

Det som också är osäkert vad gäller tagghudingarnas övergripande systematiska indelning är om klasserna Asterozoa (sjöstjärnor) och Ophiurozoa (ormstjärnor) ska föras samman till överklassen Asterozoa, som i den indelning som följs här i Nationalnyckeln, eller om sjöstjärnor är ett taxon som står vid sidan om ormstjärnor, sjöborrar och sjögurkor och därmed är systergrupp till samtliga dessa. Tillsammans benämns de sistnämnda tre i så fall Cryptosyringida. Det finns flera karaktärer som förenar sjöstjärnor och ormstjärnor, men det finns också olikheter. De som föredrar att skilja sjöstjärnor från de övriga menar att nervsystemets generella organisation är en avgörande karaktär.

Oavsett placering av övriga klasser anses sjöborrar och sjögurkor utgöra en gemensam grupp. Båda dessa har en förkalkad ring runt svalget, ett utvidgat munfält och aborala ambulakralfält, en generell förlängning av

kroppsxaxeln, och skelettelement (ossikler) i slangfötterna. Dessa synapomorfier gör att man för samman klasserna Echinozoa (sjöborrar) och Holothurozoa (sjögurkor) till överklassen Echinozoa.

### Insamling och studier

Några arter av tagghudingar går att plocka längs västkustens stränder, men för de flesta kräver insamlingen dykning eller båtar med speciell utrustning (se bilder på nästa sida). Djuren är ofta lätta att hitta i material som samlats in från botten eftersom de är makroskopiska, åtminstone som vuxna. Det är bäst att studera djuren direkt efter insamling. Om de behöver förvaras en tid bör detta ske i kallt saltvatten och i mörker, eller åtminstone inte i direkt solljus.

Det är lätt att känna igen de fem klasserna av tagghudingar med hjälp av t.ex. översikten på nästa uppslag. För bestämning till art krävs studier av karaktärer som presenteras närmare under respektive klass.

Ibland kan man behöva få djuren att sträcka ut sig för att kunna studera dem. Då kan man bedöva djuren. Detta kan också vara ett sätt att undvika att vissa arter går sönder. Om man vill bevara djuren en längre tid måste de fixeras, vilket innebär att vävnaderna stabiliseras och hårdas.

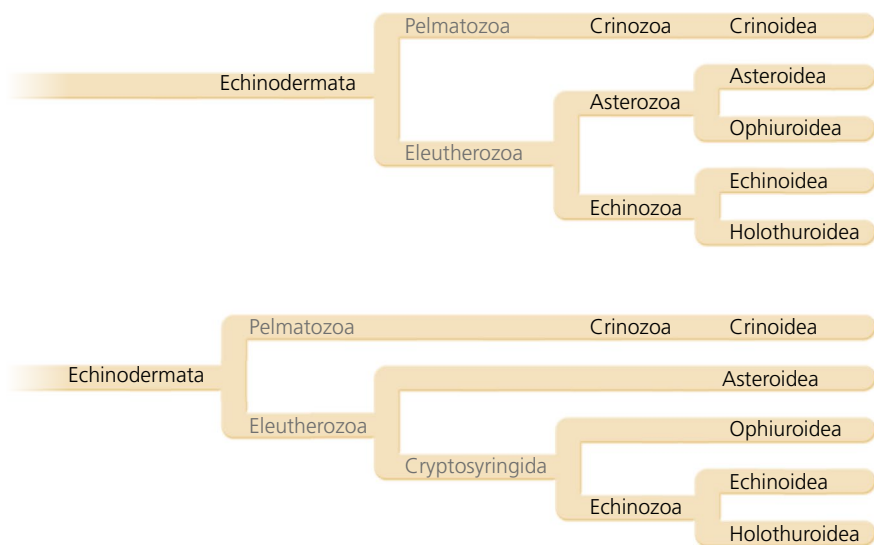
Bedövning och avlivning av tagghudingar sker lättast genom att de läggs i en behållare med sötvatten, eventuellt kolsyrat. Efter några minuter brukar de inte reagera vid beröring och kan då fixeras. Man kan också försiktigt successivt tillsätta magnesiumklorid eller magnesiumsulfat. Ett annat alternativ är att försiktigt strö mentolkristaller på ytan av det saltvatten där djuret förvaras.

Fixering sker bäst i 2–4 % formalinlösning i vatten som buffras med 1 matsked borax (dinatriumtetraborat) per liter. Bufferten är viktig eftersom formalin med tiden, och under inverkan av ljus, övergår till myrsyra som förstör kalkskelettet. En fördel med formalin är att form och färger i viss utsträckning bibehålls. Den främsta nackdelen är att formalin är kraftigt allergent och eventuellt även cancerframkallande.

Konservering i 80 % alkohol fungerar också, men färgerna försvinner då snabbt. Någon egentlig fixering, dvs. stabilisering av proteinerna, sker dock inte genom alkoholen utan djuret dehydreras (urvattnas), vilket får det att skrupna.

Tagghudingar kan också förvaras torkade. Efter fixering i formalin under minst några dagar kan formalinen fullständigt elimineras genom att det avsköljda djuret placeras i en lösning av ammoniak (0,5 dl per liter vatten) över natten, varefter det sköljs och torkas.

All förvaring bör ske i mörker, eftersom solljus förstör färgerna hos alla tagghudingar. Djur som varit i formalin kan normalt inte användas till molekylärbiologiska studier, eftersom formalin binder DNA-molekylerna till proteiner mycket hårt.



De två släkträden visar två alternativa teorier om släktskapet mellan de olika tagghudingsklasserna. Grupperna Pelmatozoa, Eleutherozoa och Cryptosyringida presenteras inte i de följande taxatexterna här i Nationalnyckeln, som följer det förenklade trädet på s. 40.

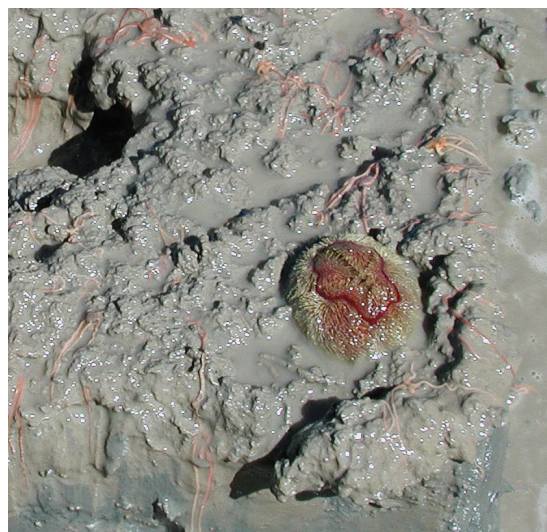




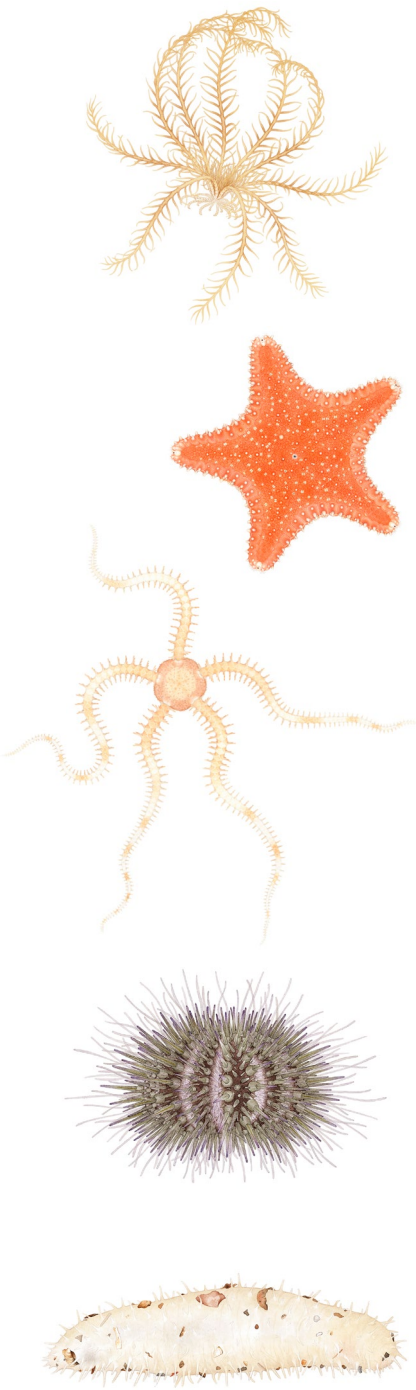
Insamling av tagghudingar för inventering och studier görs framför allt från båt med hjälp av bottenkrapor och andra specialredskap. Bilden ovan (1) visar bokens illustratör Helena Samuelsson med en röd solsjöstjärna *Crossaster papposus*. Materialet studeras och sorteras bäst direkt efter insamling (2, 4). Bilderna till höger är från Svenska artprojektets marina inventering år 2009. Till höger i den övre bilden (2) syns en av bokens författare, framlidne Hans G. Hansson.

Bilderna nedan (3) visar ett sedimentprov (0,1 m<sup>2</sup> bottenyta) från Skagerrak taget med en s.k. Olaussonhämtnare. När sedimentet försiktigt spolat bort blottläggs bottenfaunan, som ofta domineras av tagghudingar. Här syns ett stort antal ormstjärnor och en grävande, irreguljär sjöborre.

FOTO: ANDERS RÅDÉN (1), MATZ BERGGREN (2,4), TOMAS CEDHAGEN (3)







| KROPPSFORM                                                                                                                                            | UTSKOTT                                                                                                                        | MATSMÄLTNINGSSYSTEM                                                                                                                                                |
|-------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------|--------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------|--------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------|
| Central skiva (calyx, kan sitta på en stjälk) med tydligt avgränsade armar. På undersidan av calyx (eller stälken) finns fasthållningsorgan (cirrer). | Armar med små förgreningar i form av pinnulae.                                                                                 | Mun på översidan.<br>Analöppning på översidan.                                                                                                                     |
| Central skiva med otydligt avgränsade armar.                                                                                                          | Tydliga taggar.<br>Hudgälar finns, speciellt hos stora former.<br>Pedicellariier finns hos många.<br>Paxiller finns hos många. | Mun på undersidan.<br>Analöppning på översidan.                                                                                                                    |
| Central skiva med tydligt avgränsade armar.                                                                                                           | Tydliga taggar.                                                                                                                | Mun på undersidan.<br>Analöppning saknas.                                                                                                                          |
| Kropp uppifrån sett rund eller något avlång. Armar saknas.                                                                                            | Tydliga taggar.<br>Pedicellariier finns.                                                                                       | Mun på undersidan.<br>Analöppning antingen på översidan eller baktill/ undertill (det senare hos irreguljära sjöborrar som därmed har en framände och en bakände). |
| Kropp tydligt avlång. Armar saknas.                                                                                                                   | Vårtor eller papiller finns hos många.                                                                                         | Mun i framänden (dvs. munnen definierar djurets framände).<br>Analöppning i bakänden.                                                                              |



FOTO: ERLING SVENSEN/UWPHOTO

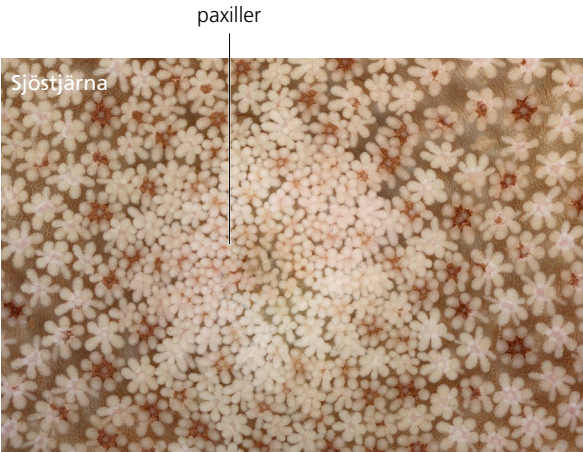
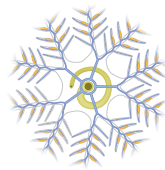
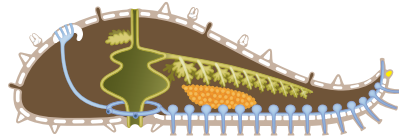
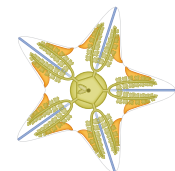
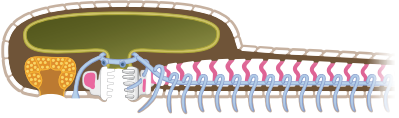
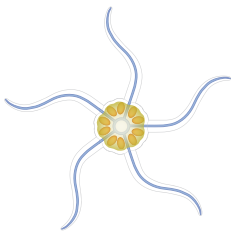
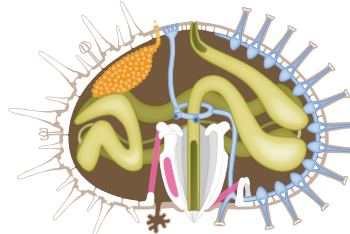
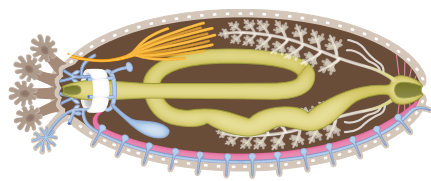
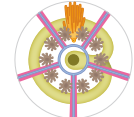


FOTO: CHRISTOPHER RESBORG



| AMBULAKRALSYSTEM                                                                                                                                                     | SKELETT                                                                | ■ matsmältningssystem ■ ambulakralsystem □ skelett ■ epidermis (hud) ■ muskler       |                                                                                       |                                          |
|----------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------|------------------------------------------------------------------------|--------------------------------------------------------------------------------------|---------------------------------------------------------------------------------------|------------------------------------------|
| Madreporit saknas.<br>Små slangfötter.<br>– Ampuller saknas.<br>– Sugskiva saknas.                                                                                   | Böjligt, ledat skelett uppbyggt av större ossikler med bindväv mellan. |    |    | LILJESTJÄRNOR                            |
| Madreporit på översidan.<br>Kraftiga slangfötter.<br>– Ampuller finns.<br>– Sugskiva finns hos vissa.                                                                | Böjligt, ledat skelett uppbyggt av större ossikler med bindväv mellan. |    |    | SJÖSTJÄRNOR                              |
| Madreporit på undersidan.<br>Slanka slangfötter.<br>– Ampuller saknas.<br>– Sugskiva saknas.                                                                         | Böjligt, ledat skelett uppbyggt av större ossikler med bindväv mellan. |    |   | ORMSTJÄRNOR                              |
| Madreporit på översidan.<br>Kraftiga slangfötter.<br>– Ampuller finns.<br>– Sugskiva finns hos många.                                                                | Orörligt skelett, hudens ossikler sammanväxta till ett helt skal.      |  |  | SJÖBORRAR                                |
| Inre madreporit (oftast).<br>Främre slangfötter omvandlade till tentakler, övriga tydliga eller helt reducerade.<br>– Ampuller finns.<br>– Sugskiva finns hos många. | Endast spridda ossikler i huden samt en svalgring.                     |  |  | SJÖGURKOR <a href="#">HYPERLÄNK INI!</a> |

