

Dinoflagellater

– hopplock från livets smörgåsbord

En organism som svalt en organism som svalt en organism som svalt en organism! Dinoflagellaterna är en sorts naturens ryska dockor. Dessa märkliga varelser presenteras här av växtfysiologerna Lars Olof Björn och Nils Ekelund.

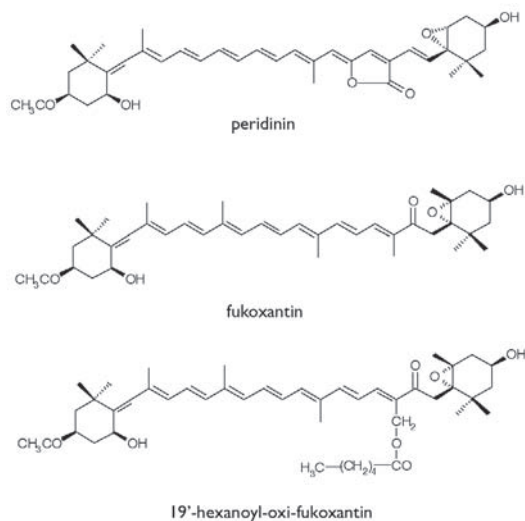
LARS OLOF BJÖRN & NILS G. A. EKELUND

Dinoflagellaterna orsakar många bekymmer. De ger ofta upphov till giftiga algblomningar ("red tides") med fiskdöd och fördärvade musselodlingar som följd. De orsakar också problem för de systematiker som försöker inordna dem i den levande världens stora sammanhang. Trots att de på svenska ofta kallas pansaralger och traditionellt räknats in bland algerna, så är det högst tveksamt om de ska uppfattas som sådana. Bara ungefär hälften av de cirka 2500 arterna lever av fotosyntes, och inom modern vetenskap är det nästan bara förmågan till fotosyntes som är gemensam för det vi i allmänhet uppfattar som alger. Förutom dessa nutida arter av dinoflagellater känner man till nästan lika många utdöda.

Traditionellt har man indelat algerna efter deras färg: Grönalger (som har ungefär samma färgämnen som högre växter), rödalger (vilka färg oftast domineras av pigmentet fykoerytrin), brunalger (med karotenoiden fukoxantin), blågrönalger (som man senare förstätt är bakterier och döpt om till cyanobakterier), och ytterligare några grupper. Det har senare visat sig att uppdelningen inte var så lyckad. Det finns rödfärgade grönalger, det finns cyanobakterier med "grönalgsfärgen" klorofyll *b* och sådana med "rödalsfärgen" fykoerytrin, och nästan alla rödalger innehåller fykocyanin, ibland mer än fykoerytrin så att de är blåaktiga till färgen. Klorofyll *d* ansågs länge vara typiskt för rödalger. Sedan trodde man ett tag att det bara var

en artefakt som uppkom genom omvandling av klorofyll *a* när man extraherar rödalger. Nu är den gängse uppfattningen att klorofyll *d* bara finns i vissa cyanobakterier. Om man får det i extrakt av rödalger beror det på att dessa har cyanobakterier som påväxt (Murakami m.fl. 2004).

Tidigt upptäckte man att det var något lurrt med den grupp som kallas för dinoflagellater. Inte nog med att ungefär hälften av arterna helt saknar fotosyntesförmåga och de färgämnen som är förknippade därmed. Dessa vållade dock inget större bekymmer för botanisterna eftersom zoologerna gärna tog hand om dem. Men den hälft som hade förmåga att utnyttja ljuset

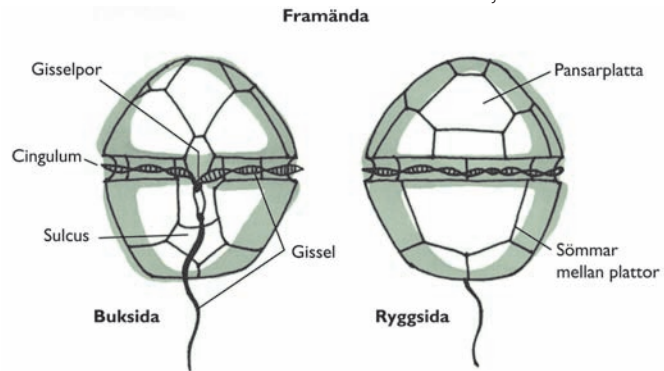


Figur 1. Kemiska formler för några av de karotenoider (en sorts gula eller gulröda färgämnen) som förekommer i dinoflagellater.

Formulas for some carotenoids occurring in dinoflagellates.

Figur 2. Byggnaden hos *Gonyaulax (Lingulodinium) polyedra* som exempel på en dinoflagellat med cellulosa skal. Denna organism har varit ett populärt objekt för studier av bioluminescens och av den biologiska klockan.

The structure of *Gonyaulax (Lingulodinium) polyedra*, a dinoflagellate with a shell of cellulose plates. It has been a popular object for studies of bioluminescence and the biological clock.



energi visade sig vara en brokig samling. En del tycktes ha färgämnen som en rödalg, en del som en brunalg, de flesta har ett speciellt färgämne (peridinin) som inte finns hos några andra, och några var utrustade som grönalger. En del dinoflagellater, till exempel *Karenia brevis* (som ställer till med giftiga algblomningar), har i sina kloroplaster den mycket speciella karotenoiden 19'-hexanoyl-oxi-fukoxantin (Tangen & Bjørnland 1981, Kite & Dodge 1988; figur 1), som annars finns hos *Emiliania huxleyi* (tillhörande kalkflagellaterna, Coccolithophoridae, inom den större alggrupp som kallas haptofyter). Det föreföll som dinoflagellaterna varit gäster vid ett smörgåsbord där var och en plockat till sig vad den hade lust med.

Den vanligaste typen av dinoflagellat, och kanske den ursprungligaste, är den som innehåller peridinin. Detta peridinin sitter tillsammans med klorofyll *a* på ett flertal varianter av ett protein. Peridininets funktion är tvåfaldig: Dels fungerar det som antennpigment, som samlar upp ljusenergi och leder energin vidare till klorofyll *a*, så att det kan utnyttjas i fotosyntesprocessen. Dels har det, liksom det betakaroten som de flesta syreutvecklande organismer är utrustade med, förmåga att "urladda" så kallat singlettsyre, det vill säga syre i ett tillstånd som är energiladdat på ett farligt sätt.

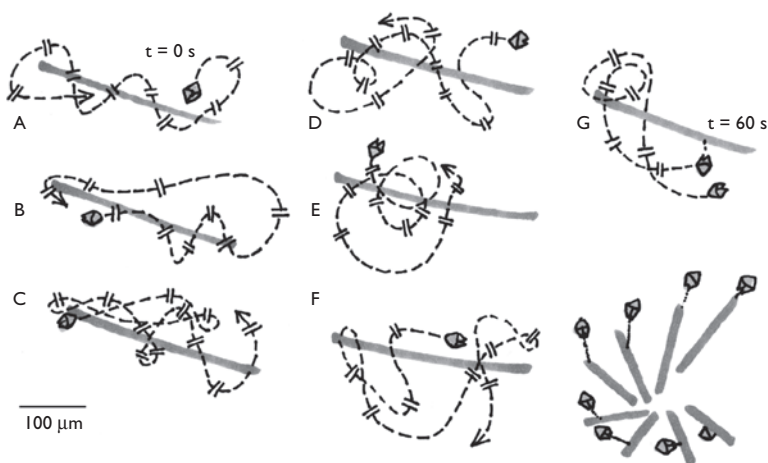
När man med elektronmikroskopi, biokemi, molekylärbiologi, paleontologi och andra specialgrenar inom vetenskapen försöker reda ut dinoflagellaternas släktskap med annat levande,

så finner man att deras delar, i synnerhet kloroplasterna, härstammar från flera håll, olika för olika arter.

Olika sätt att livnära sig

Som nämnts finns det många dinoflagellater som inte livnär sig genom fotosyntes, utan genom att äta andra organismer, och många kombinerar båda sätten att livnära sig. I själva verket är ganska få arter helt autotrofa (självförsörjande med organiska ämnen). Även många arter med fotosyntesförmåga måste ta upp en del organiska ämnen ur sin omgivning. En del lever som parasiter på bland annat fiskar eller kräfdjur eller på andra dinoflagellater, och det finns till och med de som lever inuti andra.

Den mest välkända heterotrofa (icke-fotosyntetiska) dinoflagellaten är antagligen *Noctiluca*, som orsakar mareld. *Noctiluca* kan för övrigt även livnära sig fotosyntetiskt med hjälp av en algsymbiont (Sweeney 1976). Också många andra dinoflagellater, både fotosyntetiskt levande och andra, har förmåga att sända ut ljus. Det är en synnerligen energikrävande process, som måste ha medfört en stor fördel för att kunna utvecklas. Det är inte alldeles självklart vad denna fördel är, men en teori förefaller rimlig. Ljusutsändandet blir särskilt intensivt när dinoflagellaterna stimuleras mekaniskt, som i bränningar eller när en båt eller en fisk drar fram genom vattnet. Man tänker sig att ett djur – till exempel en liten fisk eller ett kräfdjur – som skulle frestas att jaga dinoflagellater skulle



Figur 3. Bildsekvens (A–G) under ungefär en minut som visar hur en dinoflagellat (*Protoperdinium spinulosum*) har "fått korn på" en trådformig kiselalg (*Chaetoceros*) och till slut (G och längst ner till höger) sänder ut en "metrev" bestående av en tunn cytoplasmatråd genom samma öppning i pansaret där gisslen sticker ut och tar fast kiselalgen med den. Man ser på dessa bilder exempel på det spiralvisa simmande som gett gruppen dess namn (*dine* = virvel, spiral). Omritad efter Jacobson & Anderson (1986).

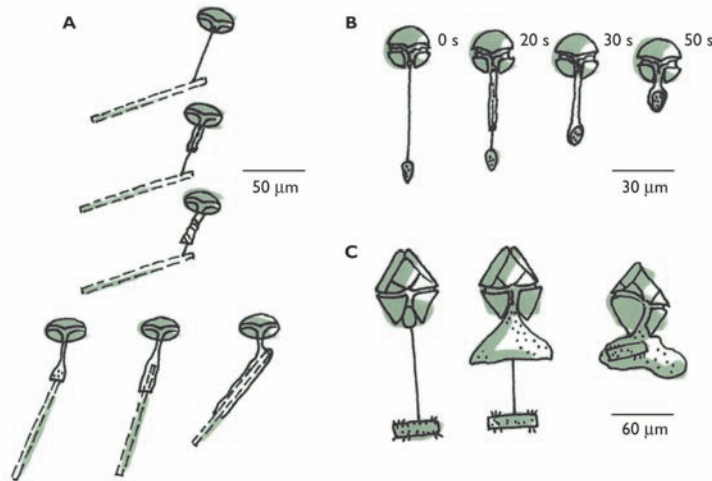
Series of drawings showing how a dinoflagellate has localized a filamentous diatom and finally (G and lower right) sends out a "fishing line" consisting of a thin cytoplasmic filament through the same opening in the shell where the cilia penetrate, and catches the diatom. The drawings illustrate the helicoidal way of swimming which has given the group its name (*dine* = helix, vortex).

dra på sig uppmärksamhet från större jägare på grund av ljuset de orsakar. Ett annat försvar som många dinoflagellater har är deras stora giftighet.

Dinoflagellater är i allmänhet försedda med två gissel med vilkas hjälp de kan simma omkring. Ett gissel är utsträckt och kan ge fart framåt. Det andra ligger i en fåra i en slinga runt "kroppen" och kan användas för att vrida cellen runt dess egen längdaxel (figur 2). Det sammanlagda resultatet av de båda gisslens verksamhet blir att dinoflagellaten rör sig framåt i en spiralformad bana. De fotosyntetiskt levande dinoflagellaterna använder sin rörelseförmåga till att simma upp i närheten av vattenytan om morgonen för att dra nytta av ljuset, men gömma sig om natten på större djup, där de också har bättre möjlighet att komma åt en del näringsämnen. De rovlevande dinoflagellaterna använder naturligtvis sin rörelseförmåga för att nå sina byten (figur 3).

Som benämningen pansaralger antyder så är många dinoflagellater omgivna av ett skal, som är sammansatt av flera plattor (figur 2). Kemiskt sett är det i allmänhet uppbyggt av bland annat cellulosa. Även dinosporin, ett ämne som påminner om sporopollenin, kan ingå (Kokinos m.fl. 1998, Seo & Fritz 2000). Sporopollenin är det mycket motståndskraftiga ämne i pollenkornens cellvägg som gör att man kan artbestämma pollenkorn fast de legat tusentals år i torvmossar. Förmågan att tillverka cellulosa finns även hos cyanobakterierna (Nobles m.fl. 2001), och dinoflagellaterna – liksom för övrigt också högre växter – har säkert fått den förmågan i och med att deras förfäder en gång tog upp cyanobakterier i sig och gjorde om dem till kloroplaster. Det finns också dinoflagellater med förkalkade skal och några med skal av kiselsyra.

De byten som dinoflagellater fångar utgörs mest av bakterier och encelliga alger, till



Figur 4. En till tre minuter långa sekvenser av hur olika dinoflagellater efter att ha fångat in en alg med sin "metrev" inhöljer den med sin fångstslöja för att därefter lösa upp den och tillgodogöra sig näringsämnena. I sekvens A fångar dinoflagellaten *Zygabikodinium lenticulatum* kiselalgen *Leptocylindrus danicus*, i sekvens B äter dinoflagellaten *Oblea rotunda* en cell av *Pyromimonas* sp. (med tider i sekunder angivna), i sekvens C är det dinoflagellaten *Protoperidinium conicum* som gett sig på kiselalgen *Corethron hystrix*. Omritad efter Jacobson & Anderson (1986).

One- to three-minute sequences showing how various dinoflagellates after having caught an alga with their "fishing line" wrap it into their "fishing cloak" to dissolve and absorb it.

exempel kiselalger och grönalger. De största skallösa arterna som *Noctiluca* kan till och med svälja fiskrom. Fångst- och ätmetoderna varierar mycket. En del "sväljer" helt enkelt sina byten, tar in hela bytet innanför sin cellmembran. Men det fungerar förstås inte för de bepansrade arterna. De kan i stället, efter att först ha lokaliserat och fångat in bytet med en metrevsliknande tråd (figur 4A), släppa ut en "fångstslöja" i form av en hinna med vilken de omsluter bytet (figur 4 & 5). Denna hinna avger matsmältningsenzymer som löser upp bytet, varefter näringsämnena kan tas upp av dinoflagellaten. Ofta är dinoflagellatens byte större än den själv.

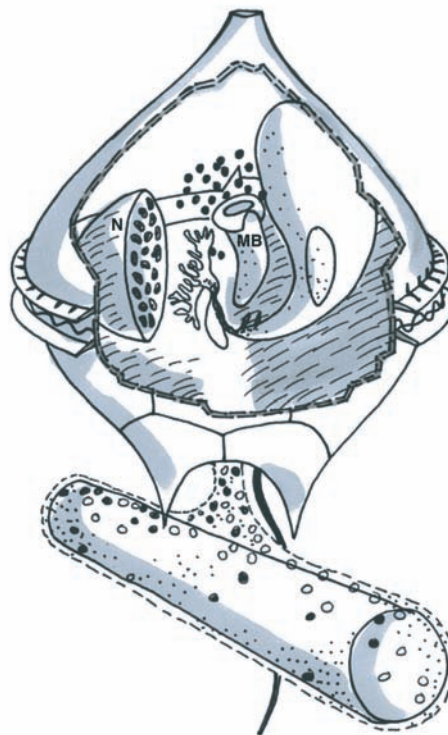
Kloroplasternas ursprung

De celldelar hos eukaryota (kärnförsedda) organismer i vilka fotosyntesen äger rum kallas kloroplaster. Kloroplaster är en organelltyp (en organell är en avgränsad, ofta membranomsluten del av en eukaryot cell) som mera

allmänt går under beteckningen plastider. I celler av vanliga landväxter är varje kloroplast omgiven av två hinnor (membraner), men hos dinoflagellater har de oftast tre hinnor omkring sig. Man förklarar de högre växternas dubbla kloroplasthöljen med att dessa organeller utvecklats ur grönalger, som i sin tur uppstått genom att en heterotrof organism för mycket länge sedan i sig upptagit cyanobakterier som symbionter. Cyanobakterierna har så småningom gett upphov till kloroplasterna. Andra bakterier har gett upphov till mitokondrierna, cellernas kraftverk, som också de är försedda med dubbla membraner. Dinoflagellaternas kloroplaster har däremot utvecklats genom upptagning av eukaryota alger som redan varit försedda med kloroplaster. Kloroplasterna i dessa upptagna alger har i sin tur inte alltid direkt uppstått ur upptagna cyanobakterier, utan ur upptagna alger. Det är alltså som om en organism sväljer en organism som sväljer en organism som sväljer en organism; man kallar detta för tertiär endosymbios. Med

Figur 5. Dinoflagellaten *Protoperidinium spinulosum* har fångat en cylindrisk kiselalg i sin fångstslöja. Från kiselalgen går en slangformad del av slöjan in i dinoflagellatens inre. För att de inre delarna ska bli mer synliga har en del av pansaret och det mesta av cellkärnan (N) skurits bort. Särskilt kan man här lägga märke till MB = "mikrotubulikorgen", från vilken fångstslöjan utgår. Från dinoflagellaten nedåt och förbi kiselalgen sträcker sig den fångstråd eller "metrev" med vilken kiselalgen först infångades. Omritad efter Jacobson & Anderson (1992).

The dinoflagellate *Protoperidinium spinulosum* (cut open to show the interior) has caught a diatom in its "fishing veil" emanating from the microtubular basket (MB). N= cell nucleus.



tanke på att dinoflagellaterna dessutom kan vara endosymbionter i djur (främst koralldjur men även till exempel svampdjur, maneter, foraminiferer, plattmaskar), så kan det bli ganska komplicerade symbiosförhållanden. Det är som en rysk matrjosjka-docka.

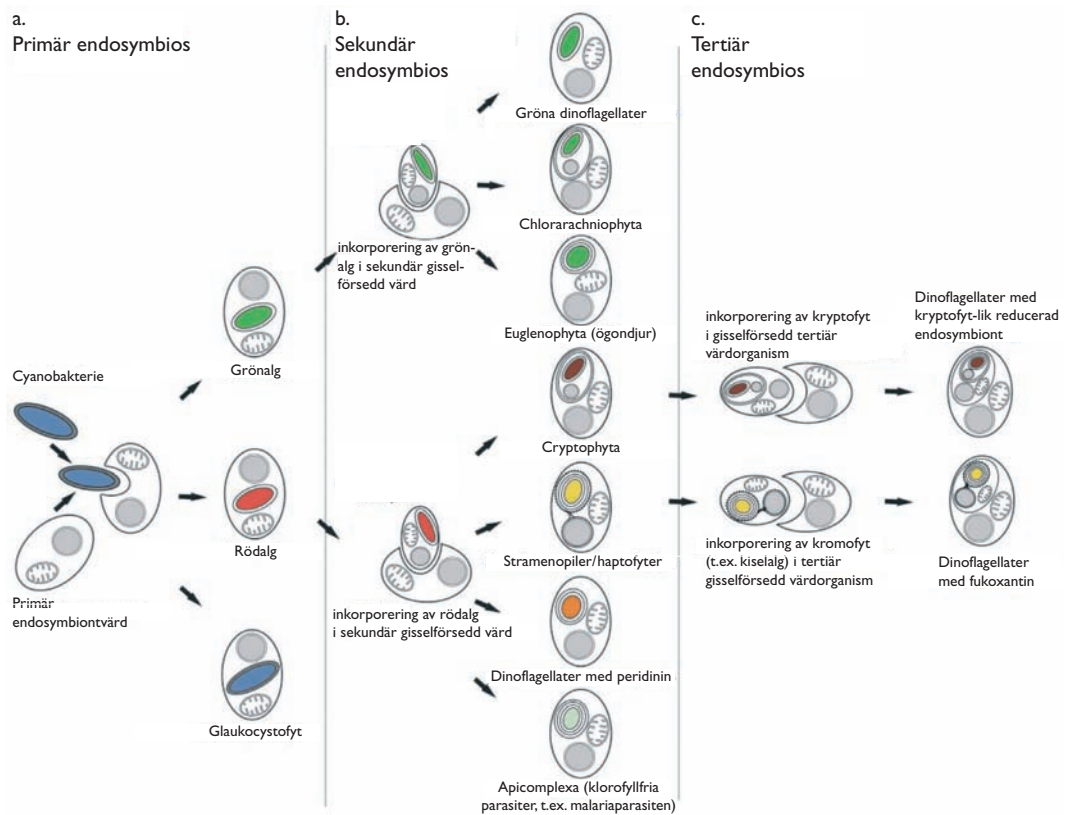
Dinoflagellaters orienteringsförmåga

När en kloroplast genom flerstegs-endosymbios inte längre behövs för fotosyntes kan den helt försvinna, men det kan också hända att den reduceras till en "ögonfläck". Det är en membranomgiven organell (ibland också utan membran) som själv inte är ljuskänslig, men som medverkar till dinoflagellaters förmåga att orientera sig efter ljuset. Genom att ögonfläcken kastar sin skugga på cellens ljuskänsliga område kan dinoflagellaten avgöra från vilket håll ljuset kommer. Som nämnts ovan simmar många dinoflagellater om natten ned till djup i havet där det finns mer näringsämnen, och upp mot ytan i gryningen så att de kan använda

dagsljuset till fotosyntesen. För att simma åt rätt håll har de hjälp av sin förmåga att bestämma ljusriktningen.

Dinoflagellaternas arvs massa

Vid sekundär och tertiär endosymbios så kommer det ju i slutresultatet att förutom slutvärdens cellkärna kommer med en respektive två cellkärnor från de "svalda" organismerna. De kommer under den fortsatta evolutionen att reduceras eller försvinna, eftersom inte alla deras gener behövs i den sammansatta organismen. De flesta generna har ju sina motsvarigheter i slutvärdens cellkärna. Ibland finns det emellertid kvar rester av dessa cellkärnor, så kallade nukleomorfer. Även mitokondrier och kloroplaster har sina gener. I människor och djur finns det mycket få gener i mitokondrierna, men i växter betydligt fler. Växter har också en hel del gener i kloroplasterna (och i andra plastider), men det finns inte så många gener i kloroplasterna som i de cyanobakterier som de härstam-



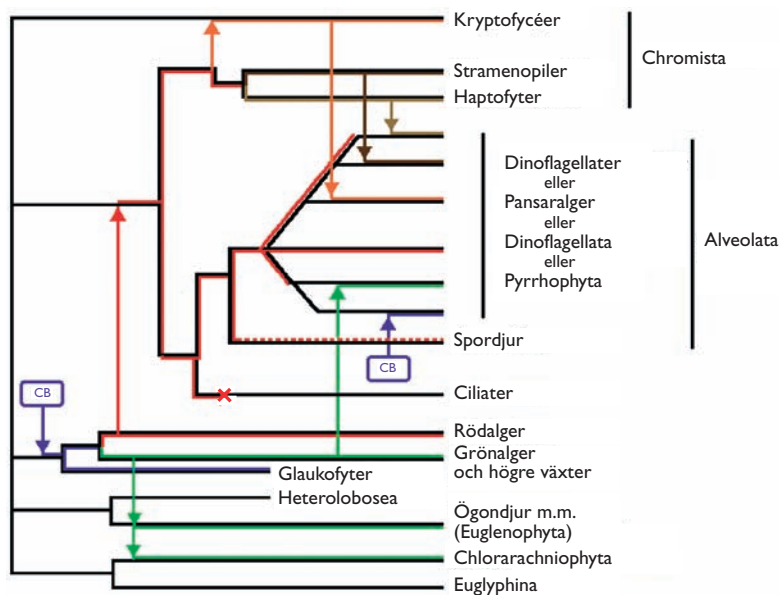
Figur 6. Schema över hur kloroplaster genom endosymbios uppstått hos dinoflagellater och andra alggrupper. Efter Stoebe & Maier (2002).

Diagram showing how chloroplasts in dinoflagellates and other algal groups have been obtained through endosymbiosis.

mar från. En del av de ursprungliga cyanobakterie-generna har försvunnit på grund av att de inte är nödvändiga i växtcellen, andra har flyttat över till cellkärnan. Orsaken till överflyttningen till cellkärnan även av många gener som är nödvändiga för fotosyntesen är antagligen att kloroplaster, särskilt när de är belysta, är en farlig miljö för DNA. I kloroplasterna hanteras farliga energiformer och radikaler (molekyler med udda elektroner, som är mycket reaktiva), och syrehalten är hög. Kvar i kloroplasterna blir bara de gener vilkas aktivitet bäst regleras av tillståndet i kloroplasten, och vilkas produkter måste bli snabbt tillgängliga.

Hos en del dinoflagellater har uttunningen av kloroplasternas genetiska material gått mycket längre än hos högre växter (Hackett m.fl. 2004). Hos andra är förhållandet rakt motsatt. Det finns dinoflagellater som permanent har inlemmat en i stort sett intakt kiselalg i sin cell. De har dock fullständigt "tämjt" den, så att den delar sig i takt med att dinoflagellaten delar sig.

Dinoflagellaters cellkärnor innehåller mer DNA än några andra varelsers. Cellkärnan är så stor att den upptar en stor del av cellvolymen. Detta framgår av figur 5, även om större delen av cellkärnan där tagits bort för att andra celldelar ska kunna visas. Dinoflagellater har



Figur 7. Översikt över hur olika alger och protozoer uppkommit genom endosymbios. De svarta linjerna anger utvecklingsgången för de gener som inte har sitt ursprung i plastider. CB = cyanobakterie som ger upphov till den första kloroplasten. Den uppåtgående röda pilen till vänster symboliserar att den stora gruppen Chromoalveolata (Chromista + Alveolata) ursprungligen erhållit sina kloroplaster genom att inkorporera en rödalg (liksom de nedåtgående gröna pilarna anger att ögondjursgruppen Euglenophyta och den lilla gruppen Chlorarachniophyta fått sina kloroplaster genom att ta upp en grönalg). Det röda krysset visar hur ciliaterna förlorat sina kloroplaster. En del dinoflagellater har förlorat sina ursprungliga kloroplaster och en del av dessa har tagit upp nya genom att inkorporera celler från kryptofycéer (Cryptophyta), haptofyter eller stramenopiler. Spordjuren (Apicomplexa eller Sporozoa) har behållit plastider (men förlorat pigmenten, vilket anges genom att den röda linje som för till dem har streckats). Haptofyterna (Haptophyceae) kallas också Prymnesiophyta eller Phytomastigophora. Här ingår bland annat coccolitoforider (kalkflagellater). Stramenopilerna (som också kallas Heterokontophyta) omfattar bland annat kiselalger, brunalger och gulgrönalger. Diagrammet försöker inte framställa evolutionens tidsskala på ett rättvisande sätt och avbrotten i strecken för de små organismgrupperna glaukofyter (Glaucophyta) och Heterolobosea betyder inte att dessa grupper skulle vara utdöda. Modifierat efter Bhattcharaya m.fl. (2003).

Overview of how various algae and protozoa have evolved by endosymbiosis. Vertical arrows signify transfer of plastids (endosymbiotic events). "Rödalg" = red algae, "grönalger och högre växter" = green algae and higher plants.

mellan 12 och 400 kromosomer i kärnan, och dessa är, i motsats till vad fallet är hos andra organismer, synliga (kondenserade) under hela cellcykeln. Utom hos några "primitiva" grupper saknas histoner. Cellkärna och celledelning uppvisar också andra ovanliga drag, bland annat

så upplöses inte kärnmembranen när cellkärnan delar sig – som hos djur och växter – utan snörps ihop på mitten.

Hos högre växter och grönalger sätts det koldioxidbindande enzymet rubisco (ett kortare sätt att skriva ribulosbisfosfat-karboxylas-oxygenas)

samman av två delar, varav den ena bildas med hjälp av en gen i cellkärnan, den andra med hjälp av en gen i kloroplasten. Hos peridininhaltiga dinoflagellater liksom hos rödalger finns det en annan typ av detta enzym, som bildas enbart med hjälp av ett par gener i cellkärnan. Ännu märkligare är att denna gen till sin struktur till 80 procent motsvaras av en gen hos bakterien *Rhodospirillum rubrum* som utför fotosyntes utan syreutveckling (Morse m.fl. 1995). Det är kanske därifrån som dinoflagellaterna har ”knyckt” genen. En annan tänkbar möjlighet är kanske ännu mer fascinerande: Man tror att mitokondrier härstammar från den bakteriegrupp som *Rhodospirillum* tillhör. Kanske följde rubisco-genen med de första mitokondrierna, och kom tidigt att överföras till cellkärnan hos dinoflagellaternas förfäder.

Det har kanske sålunda förekommit att dinoflagellater plockat upp inte bara hela celler eller hela kloroplaster från olika håll, utan även enskilda gener. Det tycks till och med ha hänt att enskilda gener, till exempel den för enzymet enolas, har satts ihop av delar från olika håll (Keeling & Palmer 2001).

Dinoflagellater har fler enzym med ovanliga egenskaper. De flesta enzym har bara ett katalytiskt centrum. I sällsynta fall kan det finnas två. Men det ljusalstrande enzymet, luciferas, hos *Gonyaulax polyedra* (*Lingulodinium polyedrum*) har tre katalytiska centra på samma enzymmolekyl (Liu m.fl. 2004).

Tillfälliga förbindelser

Dinoflagellaternas symbiosmöjligheter är inte uttömda med det som skildrats ovan. De kan exempelvis ta upp intakta cyanobakterier, som bibehåller förmågan till ett självständigt liv, och de kan en viss tid behålla kloroplaster från algceller som de förtärt. Dessa kloroplaster tycks en tid kunna utföra fotosyntes, och förmodligen drar dinoflagellaten nytta av detta. Men så småningom går kloroplasten under och assimileras och går samma öde till mötes som resten av den ”svalda” algcellen. Mot bakgrunden av sådana tillfälliga förbindelser är det lättare att förstå kloroplasternas uppkomst.

Bevis för att en upptagen alg verkligen blivit integrerad som en organell i en dinoflagellatcell kan knappast erhållas annat än genom att man antingen håller dinoflagellaten i kultur och ser att dinoflagellaten och endosymbionten delar sig synkront och att symbiontförhållandet kvarstår under flera generationer eller genom att man konstaterar att endosymbionten har exporterat viktiga gener till värdcellens cellkärna. Fields och Rhodes (1991) beskriver hur *Gymnodinium acidotum* kunde odlas under sådana förhållanden att den förlorade sin kryptofycé-endosymbiont *Chroomonas*. Det visade sig omöjligt att få dinoflagellaten att genomgå celledelning eller hålla sig vid liv någon längre tid i ett sådant tillstånd. När den åter sammanfördes med *Chroomonas* togs denna genast upp igen, och dinoflagellaten kunde sedan leva autotrofiskt ett par veckor utan tillsats av ytterligare *Chroomonas*-celler. Flera andra *Gymnodinium*-arter har permanenta endosymbionter.

Dinoflagellater uppträder också ofta själva som symbionter inuti en rad ryggradslösa djur, som så kallade zooxanteller. Särskilt viktig är deras förekomst i koralldjur.

Dinoflagellaternas evolution

Av det ovanstående framgår att olika delar av en dinoflagellat kan härstamma från olika håll, och det råder inte enighet om hur deras evolution gått till. Speciellt finns det olika meningar om huruvida de första dinoflagellaterna hade kloroplaster eller inte. De senaste årens forskningsresultat gör dock följande bild ganska sannolik:


För mycket länge sedan, under prekambrium, inkorporerade en heterotrof (icke-fotosyntetisk) organism i sig först en sorts bakterie som gav upphov till mitokondrier, dels (antagligen långt senare) en sorts cyanobakterie som direkt eller indirekt gav upphov till alla plastider (kloroplaster och likartade organeller) i alla senare organismer. Denna cyanobakterie var utrustad med såväl fykobiliproteiner (fykoerytrin, fykocyanin och allofykocyanin) som klorofyll *a* och klorofyll *b*. Hos senare frilevande cyanobakterier har i allmänhet antingen klorofyll *b* (det gäller de flesta) eller fykobiliproteinerna gått

förlorade, men man kan också träffa på sådana som har båda pigmenttyperna (Hess m.fl. 1996). Hos den kloroplast som härstammade från denna första "endosymbiotiska händelse" (som kanske har ägt rum endast en gång) försvann fykobiliproteinerna på den utvecklingslinje som ledde till grönalger och högre växter. På en annan utvecklingslinje försvann klorofyll *b*, och denna utvecklingslinje ledde till rödalger (figur 7).

I ett senare utvecklingskede, kanske under kambrium, kom en gemensam kloroplastfri förfader till dinoflagellater och spordjur att ta upp en encellig rödalg och omvandla den till kloroplast. Även spordjuren (som till exempel malariaparasiten) har rudimentära plastider (som här inte kallas kloroplaster utan apikoplaster), och man har visat att de är genetiskt besläktade med såväl rödalger som de peridininhaltiga dinoflagellaternas kloroplaster. Kanske gav en utvecklingslinje redan i kambrium, men senast under tidig trias, upphov till riktiga dinoflagellater. Under trias spjälkades flera grupper av från dinoflagellaternas huvudlinje, och en del förlorade åter sina plastider. Till dessa hör den plastidlösa mareldsorganismen. (Det är dock inte helt uteslutet att dess förfäder aldrig haft kloroplaster, utan att de bara kommit in på dinoflagellaternas huvudspår.)

De dinoflagellater som behöll kloroplaster utvecklade peridinin, och denna plastidtyp anses alltså vara den ursprungligaste bland nu levande dinoflagellater. Men även på denna utvecklingslinje förlorade många organismer så småningom sina kloroplaster, medan andra bytte ut dem genom ytterligare endosymbioshändelser, och en del som förlorat sina kloroplaster fick nya (Ishida & Green 2002). Några tog upp kloroplaster från den "gröna" (klorofyll *b*-haltiga) utvecklingslinjen, alltså från grönalger, och dessa kloroplaster blev omgivna av två membraner, precis som hos högre växter. Andra tog upp hela celler av en alggrupp som kallas rekylalger (kryptofycéer), som i sin tur fått plastider genom att ta upp rödalger. Åter andra tog upp hela celler av kiselalger eller brunalger.

Livscykel och generationsväxling

De flesta frilevande dinoflagellater har flera olika celltyper: vegetativa celler, gameter, zygoter och motståndskraftiga cystor. De utdöda dinoflagellaterna har kunnat studeras nästan enbart som fossil av cystor, samt genom de kemiska fossil de efterlämnat. Gameter (köns-celler) uppkommer genom tudelning av en vegetativ cell, och kan förenas till en zygot. Zygoten ger upphov till nya vegetativa celler, eventuellt med en cysta som mellanstadium om miljöförhållandena är ogynnsamma. De vegetativa cellerna kan också föröka sig könlöst genom delning. 

- Författarna tackar Susanne Ekelund för omritning av bilder, samt professor Lars Hederstedt och en anonym granskare för värdefulla synpunkter.

Citerad litteratur

- Bhattacharaya, D., Yoon, H. S. & Hackett, J. D. 2003. Photosynthetic eukaryotes unite: endosymbiosis connects the dots. – *BioEssays* 26: 50–60.
- Fields, S. D. & Rhodes, R. G. 1991. Ingestion and retention of *Chroomonas* spp. (Cryptophyceae) by *Gymnodinium acidotum* (Dinophyceae). – *J. Phycol.* 27: 525–529.
- Hackett, J. D., Yoon, H. S., Soares, M. B. m.fl. 2004. Migration of the plastid genome to the nucleus in a peridinin dinoflagellate. – *Curr. Biol.* 14: 213–218.
- Hess, W. R., Partensky, F., van der Stay, G. W. M. m.fl. 1996. Coexistence of phycoerythrin and a chlorophyll *alb* antenna in a marine prochlorophyte. – *Proc. Natl. Acad. Sci. USA* 93: 11126–11130.
- Ishida, K. & Green, B. R. 2002. Second- and third-hand chloroplasts in dinoflagellates: Phylogeny of oxygen-evolving enhancer 1 (PsbO) protein reveals replacement of a nuclear-encoded plastid gene by that of a haptophyte tertiary endosymbiont. – *Proc. Natl. Acad. Sci. USA* 99: 9294–9299.
- Jacobson, D. M. & Anderson, D. M. 1986. Thecate heterotrophic dinoflagellates: Feeding behavior and mechanisms. – *J. Phycol.* 22: 249–258.
- Jacobson, D. M. & Anderson, D. M. 1992. Ultrastructure of the feeding apparatus and myonemal system of the heterotrophic dinoflagellate *Protoperidinium spinulosum*. – *J. Phycol.* 28: 69–82.

- Keeling, P. J. & Palmer, J. D. 2001. Lateral transfer at the gene and subgenetic levels in the evolution of eukaryotic enolase. – Proc. Natl. Acad. Sci. USA 98: 10745–10750.
- Kite, G. C. & Dodge, J. D. 1988. Cell and chloroplast ultrastructure in *Gyrodinium aureolum* and *Gymnodinium galatheanum*, two marine dinoflagellates containing an unusual carotenoid. – Sarsia 73: 131–138.
- Kokinos, J. P., Eglinton, T. I., Goñi, M. A. m.fl. 1998. Characterization of a highly resistant biomacromolecular material in the cell wall of a marine dinoflagellate resting cyst. – Organ. Geochem. 28: 265–288.
- Liu, L., Wilson, T. & Hastings, J. W. 2004. Molecular evolution of dinoflagellate luciferases, enzymes with three catalytic domains in a single polypeptide. – Proc. Natl. Acad. Sci. USA 101: 16555–16560.
- Morse, D., Salois, P., Markovic, P. & Hastings, J. W. 1995. A nuclear-encoded form II RuBisCO in dinoflagellates. – Science 268: 1622–1624.
- Murakami, A., Miyashita, H., Iseki, M. m.fl. 2004. Chlorophyll *d* in an epiphytic cyanobacterium of red algae. – Science 303: 1633.
- Nobles, D. R., Romanovicz, D. K. & Brown, Jr., R. M. 2001. Cellulose in cyanobacteria. Origin of vascular plant cellulose synthase? – Plant Physiol. 127: 529–542.
- Seo, K. S. & Fritz, L. 2000. Cell-wall morphology correlated with vertical migration in the non-motile marine dinoflagellate *Pyrocystis noctiluca*. – Mar. Biol. 137: 589–594.
- Stoebe, B. & Maier, U.-G. 2002. One, two, three: nature's tool box for building plastids. – Protoplasma 219: 123–130.
- Sweeney, B. M. 1976. *Pedinomonas noctilucae* (Prasinophyceae), flagellate symbiotic in *Noctiluca* (Dinophyceae) in southeast Asia. – J. Phycol. 12: 460–464.
- Tangen, K. & Bjørnland, T. 1981. Observations on pigments and morphology of *Gyrodinium aureolum* Hulburt, a marine dinoflagellate containing 19^h-hexanoyloxyfucoxanthin as the main carotenoid. – J. Plankton Res. 3: 389–401.

Allmän läsning om dinoflagellater

- Hackett, J. D., Anderson, D. M., Erdner, D. L. & Bhattacharya, D. 2004. Dinoflagellates: a remarkable evolutionary experiment. – Am. J. Bot. 91: 1523–1534.
- Introduction to the Dinoflagellata. – Internet: www.ucmp.berkeley.edu/protista/dinoflagellata.html
- Spector, D. L. (red.) 1984. Dinoflagellates. – Academic Press.
- Taylor, F. J. R. (red.) 1987. The biology of dinoflagellates. – Blackwell.

ABSTRACT

Björn, L. O. & Ekelund, N. G. A. 2005. Dinoflagellater – hopplock från livets smörgåsbord. [Dinoflagellates – collections from the smorgasbord of the living world.] – Svensk Bot. Tidskr. 99: 7–16. Uppsala. ISSN 0039-646X

The dinoflagellates constitute a group within the protistan supergroup Alveolata, and can be referred neither to the plant nor the animal kingdom. They swim about using two flagella and orient using various stimuli. About half of the species are capable of oxygenic photosynthesis, but most of them complement this with capture of prey. Some live entirely by capturing small organisms, others are parasites. Some species are able to emit light. The group has a long evolutionary history, and almost as many extinct species as extant ones have been described. Remarkable is the way the photosynthetically potent dinoflagellates have acquired their chloroplasts by endosymbiosis with photosynthetic organisms from many different groups. In some cases repeated endosymbiotic events have taken place.



Lars Olof Björn blev professor i växtfysiologi i Köpenhamn 1971 och i botanik i Lund 1972, och är sedan 2001 emeritus. Han har framför allt studerat olika verkningar av ljus och ultraviolett strålning

på växter och andra organismer.

Adress: Inst. för cell- och organismbiologi, Lunds universitet, Sölveg. 35B, 223 62 Lund
E-post: lars_olof.bjorn@cob.lu.se



Nils Ekelund är professor i växtfysiologi vid Mittuniversitetet sedan 2002. Han studerar bland annat hur mikro- och makroalger reagerar på ultraviolett strålning, låga temperaturer och olika nivåer av salthalt.

Adress: Inst. för naturvetenskap och miljö, Mittuniversitetet, 851 70 Sundsvall.
E-post: nils.ekelund@miun.se