

Koraller och zooxantheller

– ett marint partnerskap

De flesta revbildande koraller lever i ett ömsesidigt beroende med så kallade zooxantheller, encelliga alger som lever inuti koralldjuret och som med hjälp av sin fotosyntes bidrar till försörjningen. Växtfysiologerna Lars Olof Björn och Nils Ekelund berättar om de senaste forskningsrönen om korallernas ursprung, uppbyggnad och osäkra framtid.

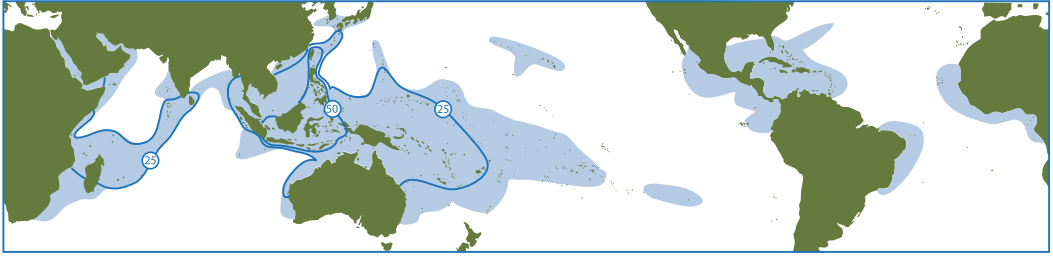
LARS OLOF BJÖRN & NILS G. A. EKELUND

Läsaren kan fråga sig vad korallrev har i en botanisk tidskrift att göra. Koraller är ju djur! Men de flesta håller väl med om att lavar hör till botaniken, även om de egentligen inte är växter. De är ju svampar (alltså heterotrofa organismer utan fotosyntesförmåga) som lever i symbios med cyanobakterier eller alger (eller bådadera).

På motsvarande sätt är korallrev till stor del byggda av heterotrofa organismer (i detta fall en sorts nässeldjur) i symbios med alger. Det finns också koralldjur som inte lever i symbios med alger, exempelvis död mans hand *Alcyonium digitatum*, en läderkorall som växer längs de danska, svenska och norska västkusterna (upp till Lofoten) på flera tiotals meters djup, där det inte finns mycket ljus för fotosyntes. Men vi ska här i huvudsak inskränka oss till de mer ytligt levande koraller för vilka fotosyntesen hos de inneboende algerna är av avgörande betydelse. Dit hör framför allt de stenkoraller (Scleractinia) som bygger upp de stora korallrev som utgör mycket viktiga geologiska strukturer och som är bland de artrikaste ekosystemen som finns på vår jord (figur 1 & 2). Korallreven anses vara hotade av de miljöförändringar som nu äger rum i form av ändrat klimat, föroreningar, turistslitage med mera.

Figur 1. Korallreven är havets mest mångformiga ekosystem, med otaliga växelverkningar mellan de många olika organismer som lever där. Korallreven har det gemensamt med det mest mångformiga ekosystemet på land, de tropiska regnskogarna, att deras existens i dag är hotad, genom direkt förstörelse, nedsmutsning och klimatförändringar. Foto: Ove Hoegh-Guldberg. Coral reefs are the most diverse marine ecosystems, with innumerable interactions between the many organisms living there.





Figur 2. Korallrevens utbredning i världshaven. Korallrev förekommer där det är tillräckligt grunt och varmt, och där vattnet inte är förorenat eller påverkat av flodmynningar. Från Buddemeier m.fl. (2004). The distribution of coral reefs in the seas. Coral reefs occur where seas are sufficiently shallow and relatively warm, and where the water is not polluted or affected by estuaries.

Om havet stiger (som efter den senaste istiden) eller landet sjunker så kan korallrev fortsätta att växa på höjden under mycket lång tid och bilda mycket tjocka lager. På Stora Barriärrevet utanför Australien har man borrar sig ned över 200 meter och studerat hur art-sammansättningen har varierat under de senaste 790 000 åren (Braga & Aguirre 2004).

De alger som lever symbiotiskt i koralldjuren är framför allt dinoflagellater av släktet *Symbiodinium*. Sådana endosymbionter (som lever inuti den andra organismen) kallas zooxantheller. Ibland inkluderar man i denna beteckning även de rödalger, kiselalger och kryptofycéer som ibland också kan påträffas som endosymbionter.

Vi har i en tidigare artikel (Björn & Ekelund 2005) behandlat dinoflagellaterna och speciellt den egendomliga uppkomsten av deras kloroplaster (där fotosyntesen äger rum). *Symbiodinium* hör till de släkten som har fått sina kloroplaster genom att i sina celler inkorporera en annan kloroplastbärande organism. *Symbiodinium* anses ha inlemmat en encellig organism (troligen tillhörande den alggrupp som kallas haptofyter, se Yoon m.fl. 2002), som i sig redan inlemmat en encellig rödalg (som i sin tur fått sina kloroplaster genom att ta upp en cyanobakterie).

Eftersom rödalgernas kloroplaster omges av två membraner, så skulle man vänta sig att *Symbiodinium*-kloroplaster har fyra membraner (två från rödalgs-kloroplasten, en från rödalgers

cellmembran, och en från algvärdens inbuktade cellmembran), men i själva verket är det bara tre. En membran har alltså eliminerats under evolutionens gång.

Ett karakteristiskt pigment för denna grupp av dinoflagellater är peridinin. Även gruppens kloroplaster skiljer sig från dem hos andra dinoflagellater såväl som från alla andra varelser genom DNA-molekylernas anordning. Hos alla andra organismer ligger alla kloroplastens gener i en stor ringformad DNA-molekyl. De peridinin-innehållande dinoflagellaterna har däremot sina gener fördelade på ett stort antal små DNA-ringar.

Koraller med zooxantheller påminner genom sin komplicerade flerstegiga endosymbios i hög grad om ryska dockor: Inuti korallen finns zooxantheller (dinoflagellater) som inuti sig har reducerade haptofyter som inuti sig har reducerade rödalger som inuti sig har kloroplaster (reducerade cyanobakterier).

Revs och korallers evolution

Koraller fanns redan under kambrium för över 500 miljoner år sedan, men de var mycket olika dagens och bildade antagligen inga rev på egen hand. En del av dem hade kalkskelett och ingick i rev som byggdes upp huvudsakligen av andra organismer, till exempel svampdjur.

Under ordovicium blev två nya grupper av koraller med kalkskelett, Tabulata och Rugosa, mycket vanliga. Det fanns då ännu inga

dinoflagellater, och det är inte känt om dessa tidiga koraller hade fotosyntetiska symbionter. Med någorlunda säkerhet kan man spåra symbios av detta slag 210 miljoner år tillbaka, till den senare delen av trias.

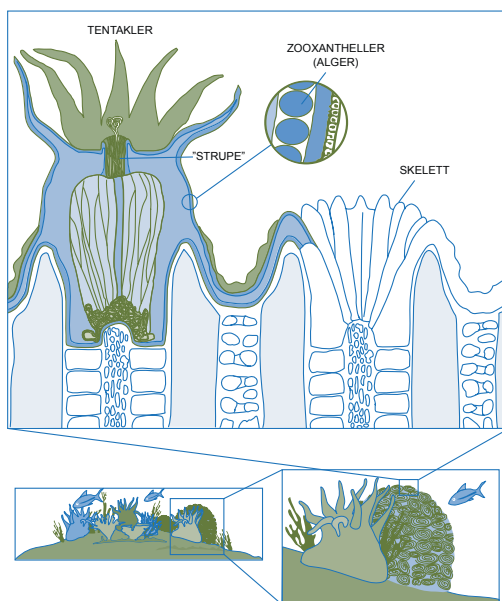
Permperioden avslutades för 261 miljoner år sedan med en stor miljökatastrof, om vars orsaker experterna tvistar. Det verkar som om alla kalkavlagrande koraller (i varje fall Tabulata och Rugosa) dog ut vid detta tillfälle, och det följde ett tidsavsnitt på drygt 50 miljoner år från vilket man inte hittat några korallrev (Stanley 2003).

Därefter uppkommer den typ av stenoraller (Scleractinia) som utgör huvudkomponenten i moderna korallrev (figur 3). Ungefär hälften av alla släkten och arter av dessa har dinoflagellater som samarbetspartner och tycks inte kunna överleva utan dem. Stenorallerna utvecklades sannolikt från skalllösa polyper (som inte lämnat fossil) i triastidens Tethyshav, och är därför inte närmare besläktade med de äldre revbildande korallerna.

Dinoflagellaterna av släktet *Symbiodinium* räknar också sina anor från denna tid. De har ingått symbios inte bara med koraller och andra nässeldjur, utan också med till exempel svampdjur, nakensäckor och musslor. De finns också i foraminiferer, hos vilka de, liksom hos korallerna, spelar en viktig roll för kalkavlagringen. Men i detta fall rör det sig nog åtminstone i en del fall om parasitism från foraminiferernas sida, eftersom det förefaller som om de ofta löser upp de inneboende dinoflagellaterna i samband med sin fortplantning.

Anatomisk byggnad

Ett koralldjurs celler bildar två skikt, ett som är i kontakt med havsvattnet (oralt epitel), och ett som är i kontakt med och bildar kalkskelettet (kalciblastiskt epitel) (figur 4). Vart och ett av dessa består av två cellager, ektoderm och endoderm. Mellan de båda cellagren finns en cellfri massa, mesoglea, till stor del bestående av proteinet kollagen. Zooxanthellerna finns i ektodermet, huvudsakligen i det som ligger på havsvattensidan. Några andra detaljer framgår av figur 4.

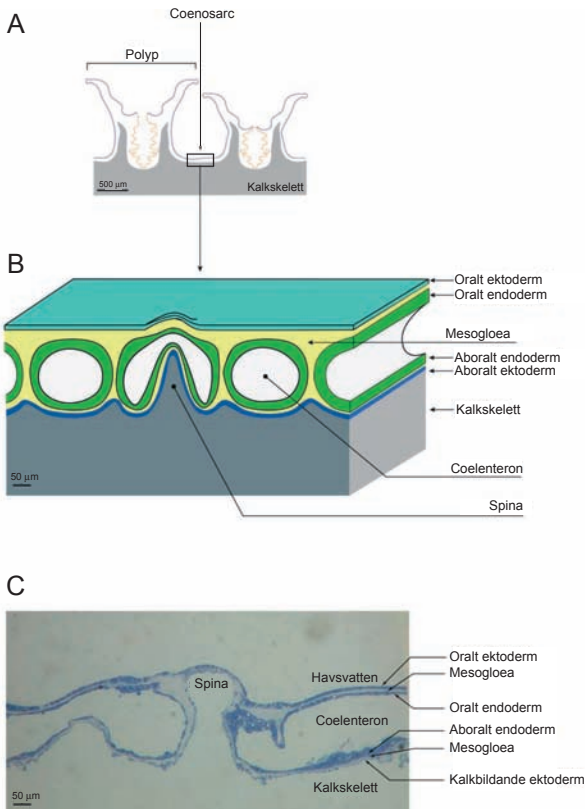


Figur 3. Ett korallrev är ett komplicerat ekosystem med många fastsittande och omkringsimmande organismer. Förstoringen överst visar byggnaden hos en kolonibildande stenorall. Från Buddemeier m.fl. (2004).

A coral reef is a complicated ecosystem with many sessile and many swimming organisms. The magnified view on top shows the structure of a colony-forming stone coral.

Inte alltid trogna partner

Vid parasitism och symbiosförhållanden finner man ofta att de båda samlevande parterna utvecklats tillsammans (samevolution), så att släkträdet för värden eller den ena symbiospartnern har stora likheter med släkträdet för parasiten eller den andra symbiospartnern. I några fall kan man se tecken på något liknande med *Symbiodinium*-symbios, men i allmänhet är sambandet svagt eller saknas helt. Stenoraller som är nära släkt behöver alltså inte alls innehålla *Symbiodinium*-stammar som är nära släkt. Tvärtom kan ofta två olika korallararter visa sig inhysa samma *Symbiodinium*-stam, och en viss art kan ingå symbios med olika *Symbiodinium*-stammar som inte är närmare släkt. Det är till och med så att samma korallkoloni (samma klon av koralldjur) kan ha olika stammar i olika



Figur 4 A, B) Den levande delen av en stenkorall består av ett mot havsvattnet vänt vävnadsskikt, oralt epitel, och ett mot kalkskelettet vänt, kalkavsöndrande, kalci-blastiskt epitel. Båda epitelerna är uppbyggda av ektoderm (epidermis) och endoderm (gastrodermis) med en mellanliggande cellfri massa, mesoglea, bestående huvudsakligen av proteinet kollagen. Coelenteron är korallens matsmältningsrum, och spina ett utskott från kalkskelettet.

C) Mikroskopisk bild motsvarande teckningen i figur 4B. Från Allemand m.fl. (2004). A, B) The living part of a stony coral consists of one tissue layer (the oral epithelium) towards the sea water, and another mineral-secreting one (the aboral epithelium) towards the calcium carbonate skeleton. Both layers consist of ectoderm and endoderm with a cell-free material, mesoglea, in between. The latter consists mainly of the protein collagen. – The coelenteron is the cavity in which food digestion takes place, and the spina (spinule) is a protrusion of the skeleton. C) Microscopic picture corresponding to the drawing in Fig. 4B.

delar. En stam kan leva i de solbelysta delarna av kolonin, en annan i de mer beskuggade. De olika egenskaperna hos olika stammar kan göra detta fördelaktigt för korallen. En del *Symbiodinium*-stammars fotosyntessystem har stor tålig-het mot starkt ljus, medan andra som skadas av starkt ljus kan utnyttja svagt ljus mer effektivt. Olika stammar har också olika förmåga att bilda mykospurinlika aminosyror som skyddar mot ultraviolett strålning. Ökad UV-strålning leder till en ökning av innehållet av sådana skyddande ämnen.

Zooxanthellernas roll vid kalkbildningen

Den kalk (kalciumkarbonat) som stenkoraller avsätter är i allmänhet (dock inte alltid, se Houck m.fl. 1975) av den kristallform som kallas aragonit, i motsats till andra koraller (Kaczorowska m.fl. 2003) och de flesta andra

kalkbildande djur, som använder sig av kristallformen kalcit. Detta kan vara viktigt för hur korallerna påverkas av miljöförändringar.

Man förstår inte helt hur kalkbildningen går till. Antagligen är mekanismen inte riktigt densamma hos koraller med och utan zooxantheller, och vi ska koncentrera oss på de förstnämnda. Hos dessa är kalkbildningen snabbare i ljus än i mörker. Ljusets stimuleringsverkan beror på en koppling till zooxanthellernas fotosyntes, och detta på minst två olika sätt. Dels ger fotosyntesen syre och organiska ämnen, som efter upptagning i koralldjuret används för produktion av adenosintrifosfat (ATP). Detta ATP driver i sin tur ett protein (en ATPas) som pumpar kalciumjoner till ytan på de växande kalkkristallerna, och också pumpar bort vätejoner. Bortförslenn vätejoner gör att pH-värdet höjs och att bikarbonatjoner omvandlas till karbonatjoner, vilka

kan förena sig med kalciumjonerna till aragonit. Om detaljerna i detta har experterna lite olika uppfattningar. Det är möjligt att zooxanthellernas förbrukning av koldioxid också hjälper till (ungefär som avdunstningen av koldioxid från vattnet i en grotta gör att det faller ut droppsten; i båda fallen bidrar avlägsnandet av koldioxid till att lösligt bikarbonat övergår till olösligt karbonat).

Havsvatten är svagt alkaliskt, och det oorganiska kolet föreligger huvudsakligen som bikarbonatjoner. Förekalkningsprocessen (bildningen av kalciumkarbonat) kan därför uttryckas med formeln $\text{Ca}^{2+} + \text{HCO}_3^- \rightarrow \text{CaCO}_3 + \text{H}^+$, dvs. vätejoner frigörs i processen, som leder till att pH sjunker. Lågt pH medför emellertid minskad kristalliseringstendens för kalciumkarbonat.

Zooxanthellernas fotosyntetiska assimilation kan symboliseras med formeln $\text{H}^+ + \text{HCO}_3^- \rightarrow (\text{CH}_2\text{O}) + \text{O}_2$. Vi låter här (CH_2O) symbolisera alla organiska ämnen som bildas vid assimilationen, även om vi vet att de inte har denna formel. Processen förbrukar vätejoner och tenderar att höja pH. Eftersom zooxanthellerna assimilerar kol med hjälp av rubisco, så är koldioxid den form av oorganiskt kol som direkt omvandlas till organiskt. Man kan tänka sig processen i två steg: $\text{H}^+ + \text{HCO}_3^- \leftrightarrow \text{H}_2\text{O} + \text{CO}_2 \rightarrow (\text{CH}_2\text{O}) + \text{O}_2$. Den första delreaktionen här är reversibel och pH-höjningen den själv åstadkommer motverkar att den går mot höger. Vi kan därför förstå att hela processen stimuleras av korallens kalkbildning, som producerar vätejoner och får reaktionen att gå åt höger. Omvänt stimuleras kalkbildningen av zooxanthellernas förbrukning av vätejoner.

Denna teori stöds av flera experimentella fakta. Korallernas kalkbildning och zooxanthellernas assimilation "går i takt", med en enhet kalciumkarbonat för varje bildad syremolekyl, åtminstone något så när: den lägsta kvot som uppmäts är 0,3 och den högsta 4,7 (se tabell 1 hos McConnaughey & Whelan 1997). Kalkbildningen hämmas av en substans som hämmar det enzym (karboanhydras) som katalyserar omvandlingen mellan bikarbonatjoner och

koldioxid, men hämningen äger rum bara hos zooxanthellhaltiga koraller.

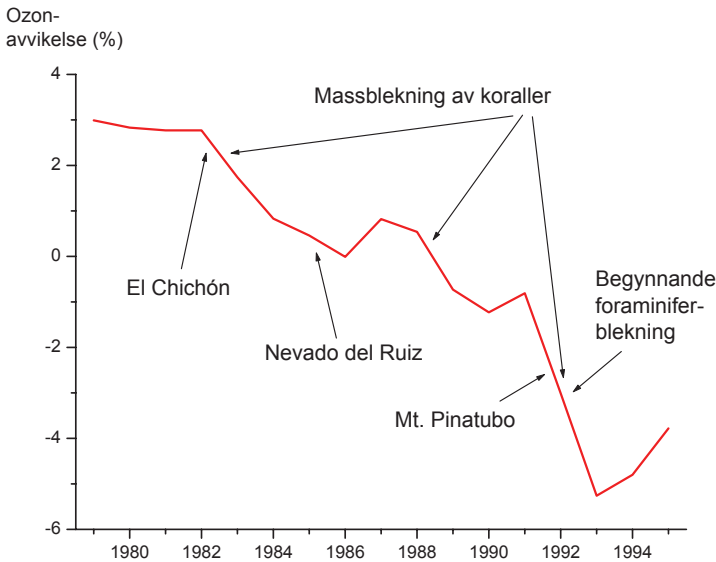
Kalkbildningen minskas också av ett ämne som hämmar en ATP-driven kalciumjonpump. Detta tyder på att korallerna aktivt pumpar ut kalciumjoner i utrymmet där kristallisationen av kalciumkarbonat äger rum. ATP för pumpens energiförsörjning bildas huvudsakligen genom korallens respiration av organisk substans från zooxanthellernas assimilation, och det syre zooxanthellerna bildar är en ytterligare hjälp. Man har visat att ökad syrehalt leder till ökad kalkbildning. Större delen av assimilationsprodukterna från zooxanthellerna överförs till koralldjuret.

Symbios innebär fördelar för båda parter

Med symbios menar man ju ett förhållande som medför fördelar för båda de kontrahenter som medverkar. Det är uppenbart att korallen har fördel av sina zooxantheller. Den får fotosyntesprodukter som komplement till de djur den kan fånga med sina tentakler. Man har visat att koralldjuren avger ämnen som får zooxanthellerna att släppa ifrån sig fotosyntesprodukter (Gates m.fl. 1999). Korallen får som nämnts också hjälp av zooxanthellerna med att bilda sitt kalkskelett. En del koraller kan inte överleva utan sina zooxantheller. *Symbiodinium*-cellerna klarar sig däremot också i fritt tillstånd, men som zooxantheller i korallerna får de av kalkpansaret skydd mot att bli uppätta, och man får också förmoda att de får hjälp med att skaffa sig en del näringsämnen, till exempel kväve, som korallen samlar in med sina byten.

En osäker framtid i en föränderlig värld

Eftersom korallrev har funnits så länge, medan jorden genomgått stora förändringar, så skulle man kunna tro att de kommer att bestå under överskådlig tid. Det är dock inte säkert. Korallreven hotas av olika föroreningar, till exempel oljeutsläpp och närsalter från jordbruk och befolkningscentra, av turism och fiske, av organismer från andra delar av världen som sprids med fartyg, av den grumling av vattnet som orsakas av ökad erosionen (avskogning, skogsbruk) samt, kanske allra mest, av den ökande



Figur 5. Samband mellan stora vulkanutbrott, förtunning av ozonlagret, och blekning av korallrev. Efter Hallock (2005).
Correlation between major volcanic eruptions, depletion of the ozone layer, and bleaching of coral reefs.

koldioxidhalten. Man skulle ju kunna tro att en ökad koldioxidhalt skulle underlätta bildningen av karbonat, men det är tvärtom. Med stigande koldioxidhalt i atmosfären så sjunker pH i havets ytvatten, och jämvikten förskjuts mot lösligt bikarbonat.

På ett korallrev finns ju förutom koraller många andra organismer, och av dessa är de förkalkade rödalger (familjen Corallinaceae) av speciell betydelse för helheten. Ett släkte som finns i Sverige är *Lithothamnion*, som är ett viktigt släkte också på exempelvis Stora Barriärrevet. De växer särskilt på de ställen som är speciellt utsatta för bränningarna, och som utan dessa alger skulle eroderas och få hela revet att försvinna. Deras skelett är inte uppbyggt enbart av kalciumkarbonat utan har ett stort inslag av magnesium. Denna magnesiumkalcit börjar lösas upp vid högre pH än korallernas kalcit, och det är inte omöjligt att havets pH kommer att sjunka till denna nivå så småningom, en minskning av pH-värdet med cirka 0,4 enheter. Enligt Chisholm (2000) sker redan nu en viss utlösning av kalk under dygnets mörka

del, men den kompenseras ännu så länge av en större kalkinlagring under dagen. En del arter är märkliga genom att de kan växa även i otroligt svagt ljus, och de har påträffats ned till ett djup av 268 meter (Littler m.fl. 1985).

Har det hänt tidigare att koldioxidhalten stigit på liknande sätt som nu, så att vi kan dra lärdomar av vad som hände då? Vid slutet av triasperioden blev den vulkaniska aktiviteten ovanligt hög, och vulkanerna avgav koldioxid. Det förefaller som om speciellt livet i havet drabbades av en omfattande massutrotning. Det finns de som anser att det berodde på att den höga koldioxidhalten förhindrade bildningen av kalkskelett och därmed av marina fossil (Hautmann 2004), men man har också gett uttryck för uppfattningen att varken vulkanernas koldioxidutsläpp eller massutrotningen varit så omfattande som man ansett tidigare (Hallam 2004). Hur det än är med detta, så står det tämligen klart att förändringen av havsmiljön aldrig förut varit snabbare än den är nu.

Man skulle ju kunna tro att en temperaturhöjning skulle vara gynnsam för korallreven,

eftersom de då skulle kunna sprida sig till högre breddgrader. Att det tvärtom är så att en temperaturhöjning är ett hot mot korallerna utreds av Buddemeier m.fl. (2004). Ett fenomen som vållat mycket bryderi och skrivits mycket om är, att korallrev bleks, dels genom att zooxanthellerna minskar sin pigmenthalt, dels genom att korallerna får färre zooxantheller (Hoegh-Guldberg 1999).

Kalkbildningen är viktig för att ta bort koldioxid ur atmosfären, och planktonorganismer är ännu viktigare än korallerna i detta avseende. När de dör sjunker deras skal nedåt. Många avlagras på havsbotten, medan andra löses upp på vägen. Den andel som löses upp blir högre när koldioxidhalten stiger och havets pH sjunker. Det är alltså en ond spiral: när vi släpper ut mer koldioxid genom vår förbränning och förstör skogar som kan ta upp den, så minskar också havets förmåga att avlägsna koldioxiden genom att binda den i bottensediment.

Några forskare menar att ozonlagrets förtunning och den ökade ultraviolettera strålningen i dagsljuset som följt med denna, har bidragit till stressen på korallreven. Figur 5 visar hur blekning av korallrev har inträffat i samband med vulkanutbrott som har påverkat ozonlagret. Men vulkanutbrott förändrar ju miljön också på andra sätt, så sambandet är inte entydigt.



Citerad litteratur och vidare läsning

Evolution

- Braga, J. C. & Aguirre, J. 2004. Coralline algae indicate Pleistocene evolution from deep, open platform to outer barrier reef environments in the northern Great Barrier Reef margin. – *Coral Reefs* 23: 547–558.
- Ezaki, Y. 1998. Paleozoic Scleratinia: progenitors or extinct experiments? – *Paleobiology* 24: 227–234.
- Scrutton, C. 1999. Paleozoic corals: their evolution and palaeoecology. – *Geology Today*, September–October, sid. 184–193.
- Stanley, Jr., G. D. 2003. The evolution of modern corals and their early history. – *Earth-Science Reviews* 60: 195–225.
- Wood, R. 1998. The ecological evolution of reefs. – *Annu. Rev. Ecol. Syst.* 29: 179–206.

Förkalkning

- Allemand, D., Ferrier-Pagès, C., Furla, P. m.fl. 2004. Biomineralisation in reef-building corals: from molecular mechanisms to environmental control. – *C.R. Palevol* 3: 453–467.
- Chisholm, J. R. 2000. Calcification by crustose coralline algae on the Northern Great Barrier Reef, Australia. – *Limnol. Oceanogr.* 45: 1476–1484.
- Houck, J. E., Buddemeier, R. W. & Chave, K. E. 1975. Skeletal low-magnesium calcite in living scleractinian corals. – *Science* 189: 997–999.
- Kaczorowska, B., Hacura, A., Kupka, T. m.fl. 2003. Spectroscopic characterization of natural corals. – *Anal. Bioanal. Chem.* 377: 1032–1037.
- McConnaughey, T. A. & Whelan, J. F. 1997. Calcification generates protons for nutrient and bicarbonate uptake. – *Earth Sci. Rev.* 42: 95–117.

Symbiodinium-stammars släktskapsförhållanden

- Carlos, A. A. 1999. Phylogenetic position of *Symbiodinium* (Dinophyceae) isolates from tridacnids (Bivalvia), Cardiids (Bivalvia), a sponge (Porifera), a soft coral (Anthozoa), and a free-living strain. – *J. Phycol.* 35: 1054–1062.
- Dickmann, O. E., Olsen, J. L., Stam, W. T. & Bak, R. P. M. 2003. Genetic variation within *Symbiodinium* clade B from the coral genus *Madracis* in the Caribbean (Netherlands Antilles). – *Coral Reefs* 22: 29–33.
- LaJeunesse, T. C. 2001. Investigating the biodiversity, ecology, and phylogeny of endosymbiotic dinoflagellates in the genus *Symbiodinium* using the ITS region: in search for a "species" level marker. – *J. Phycol.* 37: 866–880.
- Rowan, R. 1998. Diversity and ecology of zooxanthellae on coral reefs. – *J. Phycol.* 34: 407–417.
- Yoon, H. S., Hacket, J. D. & Battacharya, D. 2002. A single origin of the peridinin- and fucoxanthin-containing plastids in dinoflagellates through tertiary endosymbiosis. – *Proc. Natl. Acad. Sci. USA* 99: 11724–11729.

Miljöförändringar och övrigt

- Björn, L. O. & Ekelund, N. G. A. 2005. Dinoflagellater – hopplock från livets smörgåsbord. – *Svensk Bot. Tidskr.* 99: 7–16.
- Buddemeier, R. W., Kleypas, J. A. & Aronson, R. B. 2004. Coral reefs and global climate change: potential contributions of climate change to stresses on coral reef ecosystems. – Pew Center on Global Climate Change, Arlington, VA (www.pewclimate.org/global-warming-in-depth/all_reports/coral_reefs/index.cfm).
- Feely, R. A., Sabine, C. L., Lee, V. J. m.fl. 2004. Impact of anthropogenic CO₂ on the CaCO₃ system in the oceans. – *Science* 305: 362–366.

- Gates, R. D., Bil, K. Y. & Muscatine, L. 1999. The influence of an anthozoan "host factor" on the physiology of a symbiotic dinoflagellate. – *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.* 232: 241–259.
- Hallam, A. 2004. How catastrophic was the end-Triassic mass extinction? – *Lethaia* 35: 147–157.
- Hallock, P. 2005. Global change and modern coral reefs: New opportunities to understand shallow-water carbonate depositional processes. – *Sedimentary Geol.* 175: 19–33.
- Hautmann, M. 2004. Effect of end-Triassic CO₂ maximum on carbonate sedimentation and marine mass extinction. – *Facies* 50: 257–261.
- Hoegh-Guldberg, O. 1999. Climate change, coral bleaching and the future of the world's coral reefs. – *Mar. Freshwat. Res.* 50: 839–866 ([www.reef.edu.au/OHG/res-pic/HG%20papers/Hoegh-Guldberg%201999.pdf](http://www reef.edu.au/OHG/res-pic/HG%20papers/Hoegh-Guldberg%201999.pdf)).
- Littler, M. M., Littler, E. S., Blair, S. M. & Norris, J. N. 1985. Deepest known plant life discovered on an uncharted seamount. – *Science* 227: 57–59.
- Lundin, K. & Malmberg, K. 2004. Koraller i nordiska vatten. – *Fauna och Flora* 99(3): 12–15.

ABSTRACT

Björn, L. O. & Ekelund, N. G. A. 2006. Koraller och zooxantheller – ett marint partnerskap. [Corals and zooxanthellae – a marine partnership.] – *Svensk Bot. Tidskr.* 100: 263–270. Uppsala. ISSN 0039-646X.

Most reef-building corals live in partnership with so-called zooxanthellae in a mutually dependent way. Zooxanthellae are unicellular algae (dinoflagellates) inside the coral polyps, and by their photosynthesis they contribute to the sustenance of the coral.

Corals already existed during the Cambrian period, more than 500 million years ago, but these were very different from today's reef-building species. The scleractinians or stony star corals, the main structural component in modern reefs, did not appear until after the great end-Permian extinction 261 million years ago. The dinoflagellate genus *Symbiodinium*, which forms the symbiosis with the corals, also stems from this time.

The coral reefs of the world, the marine ecosystems with the highest biological diversity, are now endangered due to coastal "development", oil spills and other local pollution, acidification due to atmospheric carbon dioxide increase, and climate change.



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, Mittuniversitetet, 851 70 Sundsvall
E-post: nils.ekelund@miun.se