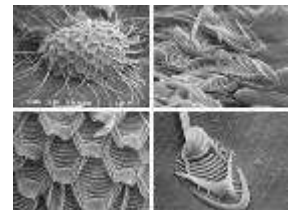
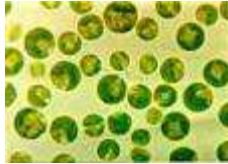


INTRODUKTION TIL ALGER



Januar 2009

Susse Wegeberg

Biologisk Institut · Det Naturvidenskabelige Fakultet · Københavns Universitet

Claus Felby

Skov & Landskab · Det Biovidenskabelige Fakultet · Københavns Universitet

Indholdsfortegnelse

Introduktion.....	1
Hvad er alger?.....	1
Hvor findes alger?.....	2
Algegrupper	2
Mikroalger	2
Makroalger	6
Algers kemiske opbygning.....	9
Cellevægskomponenter.....	9
Cellulose	9
Alginat.....	9
Agar.....	10
Carrageenan	10
Mannaner	10
Cellernes øvrige indholdsstoffer.....	10
Lipider	10
Laminarin og mannitol.....	11
Formering	12
Grønalgenes livshistorier	13
<i>Ulva lactuca</i>	13
To eksempler på formering hos grønne mikroalger.....	14
Brunalgenes livshistorie	15
<i>Fucus</i> sp.	15
<i>Laminaria</i> sp.	15
Kiselalgers formering.....	16
Rødalgenes livshistorie.....	17
<i>Polysiphonia</i> sp.	17
Furealgers formering.....	18

Algebiomasse og –produktion.....	19
Vækstbetingelser.....	19
Lys.....	19
Næringsalte.....	20
Saltholdighed.....	21
Temperatur.....	23
Eksponeringsgrad.....	23
Kommerciel anvendelse.....	24
Fortykningsmidler.....	24
Human ernæring.....	24
Chlorella og Spirulina.....	24
Nori, dulce, wakame og kombu.....	24
Medicinske formål.....	26
Gødning.....	26
Nye anvendelser af alger.....	27
Litteratur.....	28

Introduktion

Hvad er alger?

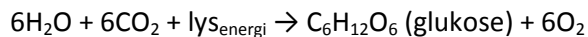
Ordet alge anvendes om en række organismer, som er yderst forskellige mht opbygning og formering. Variationen er allerede åbenbar for lægmand, der sandsynligvis kender alger både som giftige masseforekomster om sommeren, og som tang drevet i land langs kysterne. Ved et nærmere studium fremgår det klart, at algerne ikke er nogen homogen gruppe. I dag placeres forskellige traditionelle algegrupper i forskellige riger og de enkelt gruppers slægtskab kan være større med bakterier, svampe, encelled dyr og højere planter, end deres indbyrdes slægtskab.

Læren om alger (fykologi) betragtes dog stadig som en selvstændig gren af botanikken, men efterhånden mest af historiske og praktiske årsager. Algerne defineres fortsat ud fra formering via sporer (og ikke frø), mangel på styrke- og transporterende væv, og evnen til at udføre fotosyntese, dvs evnen til, via tilførsel af CO₂ og lys, at kunne danne kulhydrater (Boks 1).

Boks 1. Principperne i fotosyntesen

Fotosyntese er en biokemisk proces ved hvilken noget af lysets (fotoner) energi bliver konverteret til kemisk energi i planter, alger og visse bakterier. Ved fotosyntese omdanner klorofyl fortrinsvis de røde og blå dele af lyset til kemisk energi. Da klorofyl er grønt, tilbagekastes en betydelig del af netop det grønne lys, hvorved bladene får deres karakteristiske grønne farve. Denne kemiske energi bruges så til at omdanne vand og CO₂ til glukose og ilt. I planterne foregår fotosyntesen i cellernes grønkorn.

Den overordnede kemiske reaktion for fotosyntesen er:



Organismer, der indeholder klorofyl og har evnen til at udføre fotosyntese, befinder sig i bunden af fødekæden, idet de danner fødegrundlag for alle øvrige organismer. De kaldes derfor også primærproducenter. Udover at bidrage med kulhydrater producerer de, via fotosyntesen, jo også ilt, hvilket kan være et vigtigt bidrag til vandets iltkoncentrationer, især ved bunden (makroalgerne).

Indenfor algerne findes der dog også farveløse former, der kan optage organisk stof som føde. Flere af disse optager faste partikler og betegnes derfor traditionelt som dyr. De henregnes dog fortsat til algerne pga at de i opbygning eller formering ligner former blandt de fotosyntetiserende alger. Den traditionelle skelnen mellem dyr og planter, som indefor de senere år altså er forkastet, vaskes yderligere ud ved at visse alger ernærer sig både ved fotosyntese og ved optagelse af organisk stof.

Indenfor fykologi forekommer der forholdsvis skarpe skel mellem mikroalger og makroalger. Årsagen er, at der blandt disse grupperinger er store forskelle i algerens biologi og metoder til artsidentifikation. Mikroalger er encellede, mens makroalgerne er flercellede, ofte plantelignende alger. Ofte kan algerne identificeres på udseende (morfologi), men især for mikroalgerne er forskellene kun synlige ved hjælp af scanningelektron-mikroskopi (SEM) og transmissionselektron-mikroskopi (TEM), hvor man ser på f.eks ornamentering på kiselskaller eller udformningen af skæl/plader.

Hvor findes alger?

Alger findes mange andre steder end i deres mest almindelige element, nemlig vand. Der findes også i alger i/på fugtig jord, klipper, træ, men også i ørkner. Visse alger findes inden i andre dyr og planter, hvor de i symbiose forsyner værtsorganismen med kulhydrater via fotosyntesen, mens værten forsyner algen med næringsstoffer.

I vand findes alger både i vandsøjlen, pelagisk, og tilknyttet bunden eller sedimentet, benthisk, og de findes både i fersk- og havvand. Disse alger vil ofte være forskellige arter, men der findes arter, der både kan optræde i havvand og ferskvand (f.eks arter af vandhår, *Cladophora* spp.), og også algegrupper, der forekommer både pelagisk og benthisk.

Mikroalger findes primært pelagisk. De findes dog også som benthiske former, f.eks imellem sandskorn på sandvader. Der findes mange arter både i fersk- og havvand, men også her er der en forholdsvis skarp opdeling mellem ferskvands- og havbiologi, formodentligt pga af de meget store forskelle i habitaterne (levestederne), og de deraf følgende store forskelle i levevilkår og artsammensætning. Mikroalgernes sammensætning styres iøvrigt i høj grad af mængden af næringsalte (N og P) og pH.

Makroalgerne forekommer primært marint, og langt de fleste makroalgerne kræver fast og stabilt underlag for at kunne vokse, kun ganske få arter kan vokse, selvom de er løstliggende. De marine makroalger vokser i zoner, der er mest udprægede i områder med kraftigt tidevand. Nogle vokser over højvandslinien, hvor de højstsiddende kun får saltpåvirkning i form af støv, de lavere voksende vædes af saltvand i form af bølgesprøjt eller bølgeslag. En del havalger findes i tidevandszonen, hvor de udsættes for skiftevis vanddækning og tørlægning. De fleste vokser dog under lavvandslinien og findes i klare tropiske have helt ned til 100-200 m dybde, i danske farvande kun til ca 35 m dybde.

Algegrupper

Mikroalger

Mikroalgerne består af mange undergrupper, men de dominerende er kiselalger, furealger og grønalger.

Kiselalger

Kiselalgerne er en artsrig og økologisk meget vigtig gruppe både pelagisk og benthisk, såvel i ferskvand som i havet. Pga deres store udbredelse og hurtige vækst er kiselalgerne en af de vigtigste fotosyntetiserende organsimegrupper globalt og står skønsmæssigt for ca en fjerdedel af den totale globale fotosyntese. De står bl.a for de store opblomstringer, som finder sted i foråret og efteråret . I disse perioder kan vandet forkomme lettere brunligt. Over sommeren afløses kiselalgerne af grøn- eller blågrønalger (se senere).



Fig. 1. Kiselalger, der kan være både cirkelrunde eller aflange.

Kiselalger indeholder foruden klorofyl en hel del karotenoider, hvis farve dominerer over klorofyllets grønne farve. Cellerne fremtræder derfor gule eller gulbrune. Cellevæggen består af kisel og er opbygget af to lige store skaller, runde eller aflange, der passer ind i hinanden ligesom låget på en dåse. Kiselskallerne er ofte meget detaljerede og smukt ornamenterede (Fig. 1).

Furealger

Furealgerne - eller panserflagellater, som de også kaldes, er kendetegnet ved at have cellen dækket af celluloseplader, der tilsammen danner et panser. Imellem pladerne går der en fure på tværs og en på langs, hvori svingtrådene ligger (Fig. 2). Furene er dog en del af cyto-skellettet, idet også nøgne furealger, altså dem uden panserpladerne, har furer. Furealgerens pigmenter er klorofyl og karotenoider. De kan også være farveløse og optage føde. De har flere utrolige måder, hvorpå de kan optage organisk føde (Boks 2).

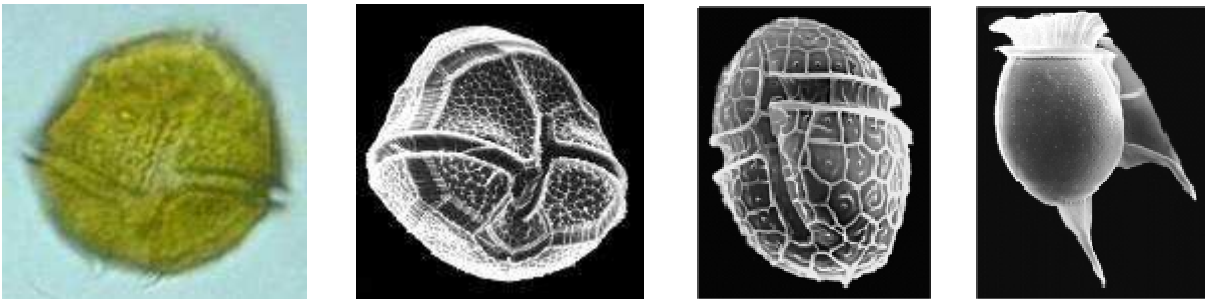


Fig. 2. Eksempler på furealger.

Boks 2. Fødeoptagelse hos furealger

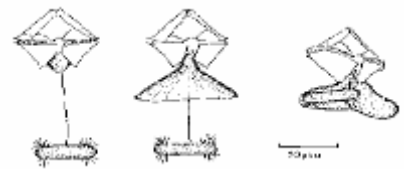
Omkring halvdelen af furealgerne ernærer sig ved optagelse af organisk materiale, f.eks bakterier, andre alger og zooplankton, og mangler kloroplaster. Nogle arter kan skifte mellem optagelse af føde og fotosyntese. Der findes en lang række fødeoptagelsesmekanismer, her følger nogle eksempler:

Tube feeding (pedunkel eller phagopod) Rør, dannet af cellens plasma, strækkes ud af cellen. Gennem røret optages hele celler eller det kan gennembore byttellevægge og opsuge byttets plasma.

Optagelse af hele celler
Via et svælg kan hele celler omslutes og indeslutes i en fødevakuole, hvorefter cellen fordøjes enzymatisk.



Pallium feeding
Furealgen svømmer rundt om f.eks en kiselalge og hæfter sig til den med en tråd, udsender et net, pallium, fra området hvor længde- og tværfure mødes. Dette net omslutter kiselalgen. Celleindholdet hos kiselalgen opløses af enzymer fra furealgen. Når fordøjelsen er afsluttet trækkes pallium tilbage og den tomme kiselskal efterlades.




Det var hos furealgerne, at man først observerede evnen til at producere giftstoffer. I de senere år har man dog opdaget lignende produktioner, men andre slags giftstoffer, hos både kiselalger og blågrønalger (se senere). Disse gifte udgør et stort problem i forhold til skaldyrsproduktion. Problemet er, at skaldyr, ved deres filtration af vandet, optager alger inkl giftstoffer. Skaldyrerne bliver ikke selv påvirket af gifterne, men akkumulerer dem. Hvis man indtager skaldyr med et relativt højt indhold af f.eks furealge-gifte, kan man blive meget syg alt afhængigt af typen af giftstofferne. Der er defineret forskellige former for forgiftninger

baseret på algegifte (Boks 3). Derfor overvåges algeopblomsteringer nu nøje, og det er ikke muligt at eksportere skaldyr, uden at man kan fremvise et tilstrækkeligt nationalt monitoringsystem.

Boks 3. Giftstoffer hos én-cellede alger

En række én-cellede alger kan producere giftstoffer, som kan opkoncentreres i fødekæden via fisk og skaldyr, og forårsage forgiftninger af mennesker og dyr. Det drejer sig især om nervegifte, levergifte og diarré-fremkaldende gifte. Giftproducerende alger findes hovedsageligt indefor blågrønalger, furealger, kiselalger, stilkalger samt en algegruppe kaldet Raphidophyceae. Der kendes desuden enkelte giftproducerende rødalger. Giftige blågrønalger er primært et problem i fersk- og brakvand, mens giftige alger fra de øvrige grupper mest findes i havet. Hvorfor visse alger producerer giftstoffer er ikke afklaret, og der findes formentligt flere forklaringer.

Algegruppe	Vigtigste slægter	Syndrom	Gifttype	Hovedsymptom
Blågrønalger	<i>Nodularia</i>		Nodularin	Mavesmerter
Furealger	<i>Alexandrium</i> <i>Gymnodinium</i> <i>Dinophysis</i> <i>Prorocentrum</i>	Paralytisk Skaldyrs Forgiftning (PSP) Diarræstisk Skaldyrs Forgiftning (DSP)	Saxitoxiner (ca 20 forskellige) Okadainsyre	Lammelse af åndedrætsorganer Diarré og opkastning
	<i>Karenia</i>	Neurotoksisk Skaldyrs Forgiftning (NSP)	Brevetoxin	Desorientering
Kiselalger	<i>Gambierdiscus</i> <i>Prorocentrum</i> <i>Pseudo-nitzschia</i>	Ciguatera Fiske Forgiftning (CFP) Amnesisk Skaldyrs Forgiftning	Ciguatera Domoin syre	Variabelt, typisk balancebesvær Hukommelsestab

Grønalger

Grønalgerne er den algegruppe, der på celleplan ligner de højere planter mest, og gruppen findes både hos mikro- og makroalger. Farven er græsgrøn, idet algerne kun indeholder klorofyl. Oplagsstoffet er stivelse. Ligesom hos karplanterne aflejres den inde i kloroplastrene i form af lysbrydende korn. Cellerne er ofte omgivet af en kraftig væg, der hos de fleste indeholder et fast lag af cellulose.

De mikroskopiske grønne alger er en særdeles vigtig mikroalgegruppe i både det ferske og marine pelagiske miljø. De forekommer som enkeltceller eller i kolonier, med eller uden svingtråde. Cellerne kan antage mange smukke former og giver ofte et fantastisk førstegangsindtryk på folk, der aldrig har set en vandprøve i mikroskopet før (Fig. 3).

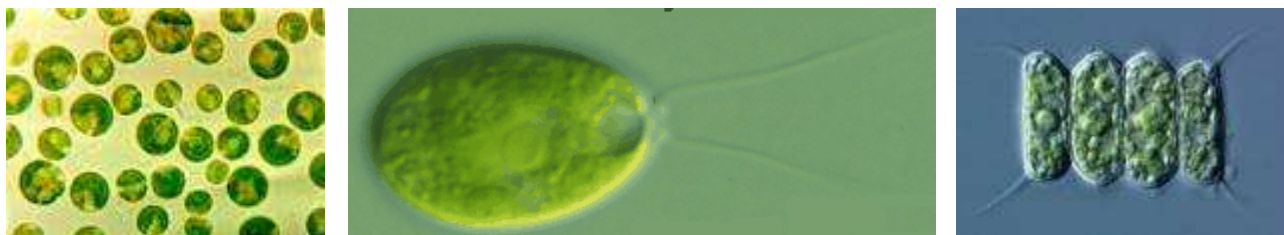


Fig. 3. Forskellige former af én-cellede grønne alger, fra venstre mod højre: *Chlorella*, uden svingtråde; *Chlamydomonas*, med svingtråde, og kolonien på 4 celler af *Scenedesmus*.

Øvrige mikroalgegrupper

De øvrige mikroalgegrupper er af mindre kvantitativ betydning, men nogle få yderligere nævnes her for at give fornemmelse af den store diversitet indenfor alger.

Stilkalger blev kendt af offentligheden i forbindelse med den store opblomstring i slutningen af 80'erne i Norge. Kun få i verden var i stand til identificere denne alge i nanostørrelse. Det var dog af stor vigtighed, idet denne lille, men antalsrige art var giftig og dermed udgjorde en trussel mod de norske havbrug. Imellem de ens svingtråde har den en lille "stilk", som anvendes til at fange bytte med (Fig. 4). Stilkalger er nemlig en af de algegrupper, der kan optage organiske partikler. Endvidere er stilkalger dækket af smukke skæl, som man i TEM kan se, og som bruges til at identificere arterne. Cellerne fremstår gullige pga deres indhold af karotenoider. Stilkalgerne minder derfor meget om *gulalger*, hvoraf nogle også er skælbærende (Fig. 4), kan optage organisk stof, og har tilsvarende pigmentering og oplagsstof. Gulalgerne er dog udelukkende ferskvandsalger, betydeligt større, har ikke denne karakteristiske stilk, og slægtskabet mellem gul- og stilkalgerne er faktisk ikke særligt stort, idet gulalgerne tilhører heterokonterne, som er en linie med to uens svingtråd; en glat piskesvingtråd og en fjersvingtråd, der er, som navnet antyder, besat med små hårlignende tråde.

Rekylalger er også relativt små og uanselige, men er vigtige i fødekæden pga deres ofte høje antal (Fig. 4). Fotosyntetiske pigmenter omfatter karotenoider og phycobiliner (røde og blå pigmenter, som er nært beslægtet med dem, der også kendes fra rødalger (se disse)). Rekylalgerne farve afhænger af forholdet mellem pigmenter, og de kan derfor fremstå grønne, olivenfarvede, brune, gule, røde eller blå. Rekylalger optræder som symbionter hos dyr (f.eks. ciliater, søanemoner) eller hos andre algegrupper (furealger, se disse) og er med til at give en specifik farve til disse organismer.

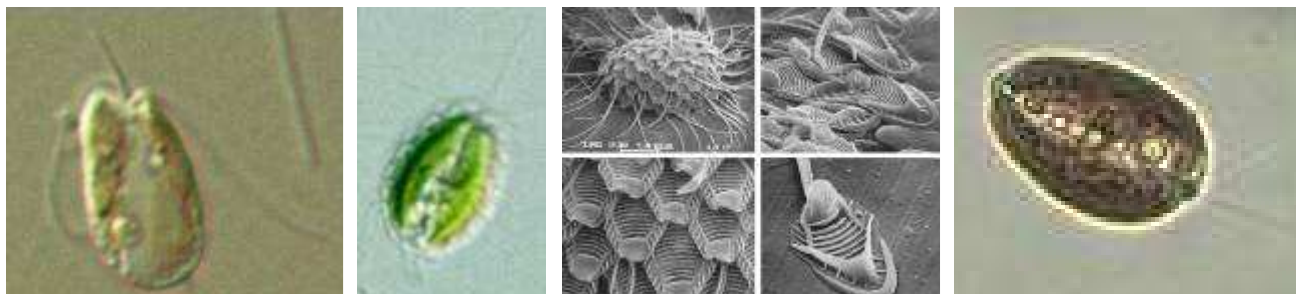


Fig. 4. Eksempler på andre algegrupper, fra venstre mod højre. Stilkalge med 2 svingtråde og haptonema; gulalge med 2 svingtråde og skæl; 4 SEM-fotos af skæl; og en rekylalge med 2 svingtråde.

I Tabel 1 er de vigtigste pigmenter og det primære oplagsstof for de nævnte mikroalgeklasser samlet.

	Pigmenter	Oplagsstof
Kiselalger	klorofyl, β -caroten	chrysolaminaran
Furealger	klorofyl, β -caroten, diadinoxanthin, peridinin	stivelse
Grønalger	klorofyl	stivelse
Stilkalger	klorofyl, β -caroten, fucoxanthin, diatoxanthin, diadinoxanthin	paramylon
Gulalger	klorofyl, β -caroten, fucoxanthin	chrysolaminaran
Rekylalger	klorofyl, phycocyanin, phycoerythrin, α -caroten, alloxanthin	stivelse

Tabel 1. Vigtigste pigmenter og primært oplagsstof hos klasser af mikroalger. Fra van den Hoek et al. 1996.

Makroalger

Makroalgerne er delt op i tre hovedgrupper: rødalger, grønalger og brunalger. Nogle af de enkelte gruppers karakteristika er opsummeret i Tabel 2. Se iverigt tekst.

	Pigmenter	Oplagringsstof	Cellevæg
Grønalger	Klorofyl (grøn)	Stivelse	Cellulosefibriller
Rødalger	Klorofyl Phycocyanin (blå) Phycoerythrin (rød)	Rødalgestivelse	Fibrillær fraktion: Cellulose Amorf fraktion: Agar/carrageenan
Brunalger	Klorofyl Fucoxanthin (brun)	Chrysolaminaran	Cellulosefibriller understøttet af calcium alginat. Amorf slimlag af fucoidan/fucan og alginat

Tabel 2. De tre makroalgegrupperes karakteristika mht pigmentering, type af oplagsstof samt cellevægskomposition.

Grønalger

Grønalgerne er allerede karakteriseret ovenfor under mikroalgerne, men de makroskopiske former findes i en stor formmæssig variation fra trådformet, over tykke, svampeagtige former til bladformer (Fig. 5). De er alle klart grønne og forekommer både i zonerne over vandlinien og ned til 30 m dybde. De fleste er under 20 cm høje, men kan være dominerende på sten og klipper på lavere vand. I beskyttede bugter og vige kan løstliggende grønalger forekomme i store mængder, og her kan individer nå størrelser på op til 1 m.

Makroskopiske grønalger er endvidere karakteriseret ved at bruge stivelse som oplagringsstof ved overskud af fotosynteseprodukter (Tabel 2).



Fig. 5. Eksempler på fler-cellede grønalger, fra venstre mod højre: Sølalat (*Ulva lactuca*); plysalge (*Codium fragile*); klippevandhår (*Cladophora rupestris*).

Rødalger

Rødalgerne forekommer hovedsageligt marint, men der findes arter, der er knyttet til strømmende, ferske vande. Disse arter (*Batrachospermum* spp., *Lemanea* spp.) foretrækker næringsfattigt vand, hvoraf der kun findes enkelt habitater i Danmark, og derfor kun enkelte arter af disse rødalger i Danmark. I havet findes de fra nogle få arter i bølgeslagszonen til de fleste arter for makroalgerne under laveste vandlinie til de største dybder.

Rødalger er primært karakteriseret ved deres rødlige farve (Fig. 6) samt deres unikke formering (se senere). Den røde farve opstår ved, at det grønne klorofyl dækkes af to vandopløselige farvestoffer, et blå (phycocyanin) og et rødt (phycoerythrin). Det skiftende mængdeforhold mellem farvestofferne giver rødalgerne meget forskellige farver, som igen kan variere i forhold til lysintensitet. Hvis cellerne beskadiges vil de vandopløselige pigmenter først trække ud, hvorved rødalgen, eller dele af den, vil fremstå grønne pga

den afdækkede klorofyl. Rødalgerne er også meget forskelligt opbyggede fra fine eller grove buske til kødede/pergamentagtige løv (Fig. 6). De fleste er mindre end 45 cm høje og bliver i Danmark sjældent over 75 cm.



Fig. 6. Eksempler på rødalger med forskellige farve-skalaer, som skyldes forskellige mængdeforhold i pigmentering eller graden af forekomst af barkceller. Barkceller er med til at gøre algen mørk og stiv i løvet. Fra venstre mod højre: Ledtang (*Polysiphonia* sp.); søl (*Palmaria palmata*); vortetang (*Mastocarpus stellatus*).

Celle væggene består, ligesom hos grønalgerne, af et indre fast lag af cellulose, og et ydre mere slimet lag, som er pektinstoffer (agar, carrageenan), se nedenfor.

Rødalgerne er endvidere karakteriseret ved deres oplagsstof, som er et kulhydrat kaldet rødalgestivelse.

Brunalger

Brunalgerne fremstår brune pga indholdet af karotenoider, specielt fucoxanthin. Brunalgerne ser meget forskelligt ud både i farve og størrelse, spændende fra cm-høje, gulbrune totter og mellemstore, brune grenede buske til de meterhøje, læderagtige, brunlige/grønligesortagtige tangplanter. De store tangplanter er flerårige og karakteriserer både kystzonerne (f.eks blæretang, *Fucus vesiculosus*) (Fig. 7) og det dybere vand (finger-, palme- og sukkertang, hhv, *Laminaria digitata*, *L. hyperborea* og *Saccharina latissima*) (Fig. 7). De repræsenterer hermed de former for makroalger, der kan blive størst. Faktisk kan den største brunalge (*Macrocystis purifera*) blive op til 60 m (Fig. 7), men den findes dog ikke i Danmark.



Fig 7. Eksempler på brunalger. Vatalge (*Ectocarpus siliculosus*), der er fint trådformet; blæretang (*Fucus vesiculosus*) og fingertang (*Laminaria digitata*), der har kraftigt læderformet løv.

Som oplagsstof indeholder brunalgerne laminaran og i visse tilfælde mannitol (se nedenfor).

Der forekommer grupper, som har repræsentanter både hos mikro- og makroalgerne. Dette gælder jo grønalgerne, rødalger har også nogle ganske få encellede arter, men her tænkes især på blågrønalgerne.

Blågrønalger

Blågrønalgerne hører både til bakterier og alger. De kaldes derfor også cyanobakterier. Forskellen på bakterier og alger er bla, at bakterier ikke har nogen veldefineret cellekerne og heller ikke nogen kloroplaste, hvor klorofylen ligger organiseret. Derfor hører blågrønalgerne til prokaryoterne, mens de øvrige alger hører til eukaryoterne, som har defineret cellekerne og kloroplast. De kan dog udføre fotosyntese, og har faktisk samme pigmentering som rødalgerne, blot oftest med dominans af phycocyanin.

Blågrønalger har både én- og flercellede former (Fig. 8), og også både pelagiske og benthiske former. De er nok bedst kendt for masseopblomstringerne i Østersøen om sommeren, hvor der også kan forekomme giftige kloner. Faktisk kan flere af de blågrønne arter være særdeles giftige (Boks 3), hvorfor deres tæthed og udbredelse også følges tæt om sommeren med henblik på badevandsvarsler. Blågrønalger har nogle specielle celler, heterocyter, som gør at algerne kan fikse kvælstof, og derved gøre dem uafhængige af vandets indhold af kvælstof. Det giver dem en konkurrencefordel ved næringssaltsbegrænsning i sommermånedene.



Fig. 8. Blågrønalger. Venstre: Én-cellet i deling. Højre: Flercellet med heterocyter. Heterocyterne gør at blågrønalger kan fikse kvælstof fra luften.

Algers kemiske opbygning

Alger har mange lighedstræk med landjordens planter, men også nogle fundamentale forskelle. Da de har fulgt en anden evolutionær retning og er udviklet til et vandigt miljø er ikke blot deres cellevægge, men også de forbindelser, som er byggestenene i deres bærende strukturer, forskellige fra landjordens planter. Cellevæggene hos alger har forskellig opbygning alt efter hvilken gruppe de tilhører. Hos grønalger kan man identificere op til 7 forskellige lag i cellevæggen, mens der hos nogle brunlager blot kan være tale om et enkelt lag.

Ligesom hos landjordens planter består algernes cellevægge hovedsageligt af sukkerstoffer (carbonhydrater) med 5 (C5) eller 6 (C6) carbonatomer, men der er oftest tale om en anden kemisk sammensætning hos algerne. Det at alger ikke har behov for at bære sig selv gør, at de ikke indholder stoffet lignin, men istedet baserer sig på pektiner og carbonhydrater til at opretholde deres 3-dimensionelle struktur i det rent vandige miljø.

I forhold til oplagsnæring finder man de samme stoffer i alger som hos landjordens planter. Det være sig fedtsyrer (olier) og stivelse men også det animalske næringsstof glycogen hos blågrønalger.

For alle tre typer af oplagsnæring gælder, at de er kompatible med de nuværende industrielle processer til fremstilling af biodiesel og ethanol.

Derudover indeholder alger en lang række funktionelle stoffer som kan være relevante i forhold til fødevarer, kosmetik og medicinsk anvendelse (se Kommerciel anvendelse). I forhold til anvendelse til bioenergi, kan disse være værdifulde bi-produkter, men mængdemæssigt er de uden betydning for energiproduktion.

Cellevægskomponenter

Nedenstående er en kort beskrivelse af de forbindelse, som udgør algernes cellevægge og dermed hovedbestanddelen af deres biomasse.

Cellulose

Algerne cellevægge indeholder større eller mindre mængder af cellulose i lighed med landbaserede planter, men indholdet er generelt lavere i alger. Også hos alger er cellulose en strukturel komponent. Da algerne ikke indeholder lignin vil cellulosen formentlig være mere tilgængelig overfor f.eks enzymatisk nedbrydning.

Alginat

En væsentlig bestanddel af brunalgerne cellevægge består af alginsyre også kaldet alginat. Alginat er opbygget som en lineær polymer uden sidekæder. I polymeren indgår guluron- og mannuron syre (Fig. 9). Begger er afledt af C6 carbonhydrater, og der kendes kun få enzymer, som er i stand til at nedbryde alginat. Alginat er uopløseligt i vand, men kan binde vand og dermed forme en gel. Alginat anvendes industrielt som fortykningsmiddel i fødevarer, til kosmetik, samt papirfremstilling.

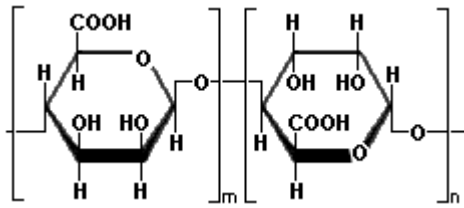


Fig. 9. Kemisk formel for alginat.

Agar

Agar findes i røddalger og er opbygget af som lange kæder af agarbiose (D-galactose og 3,6-anhydro-L-galactose) (Fig. 10). Agar anvendes både som fortykningsmiddel og som teknisk gel til bakteriekulturer og biokemiske analyser.

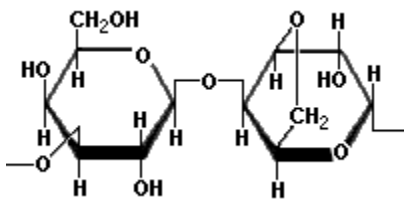


Fig. 10. Kemisk formel for agar.

Carrageenan

Carrageenan er en generel betegnelse for flere forskellige carbonhydrat polymerer. De adskiller sig fra agar ved at have sulfatgrupper ($-\text{OSO}_3^-$) istedet for en eller flere af hydroxylgrupperne i agar. Carrageenan bruges også som fortyknings- og geleretingsmiddel i fødevarer.

Mannaner

Mannaner (manosyl) er C6 carbonhydrater og findes i cellevæggen hos en række grønalger hvor de danner fibril lignende strukturer bundet sammen med glycosidbindinger. I modsætning til agar, alginat og carrageenan kan de nedbrydes til fermenterbare carbonhydrater.

Derudover er der fundet en række C5 carbonhydrater som arabinan og xylan i en række forskellige alger. Andre kemiske forbindelser, som kan ophobes i algers cellevægge omfatter sporopollenin og calciumioner.

Cellernes øvrige indholdsstoffer

Igen vil der udelukkende blive gjort rede for de indholdsstoffer, der kan være af kvantitativ betydning for en energiproduktion.

Lipider

Algers evne til at overleve eller strække deres udbredelse over meget forskellige miljømæssige forhold, skyldes i høj grad den enorme diversitet i cellulære lipider og algerne selv til at modificere lipid-metabolismen effektivt som respons til ændringer i kårerne (Guschina & Harwood 2006).

I følge Hu et al. (2008) produceres lipiderne hovedsageligt af algerne til membranlipider i cellernes organeller. Men under suboptimale eller stressede forhold kender man fra mange mikroalger, herunder også grønalger, at de kan ændre deres biosyntetiske pathways for lipider til dannelse og oplagring af neutrale lipider, hovedsageligt som formen triacylglycerol (TAG). TAG afviger fra membranlipiderne ved ikke at have nogen strukturel opgave, men fungerer primært som oplagring af carbon og energi. Herudover

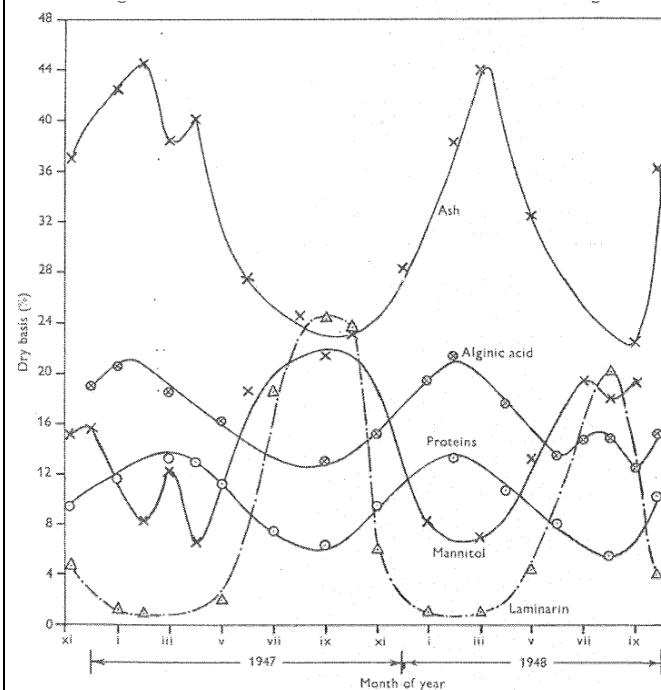
er der tegn på, at disse TAGs også spiller en noget mere aktiv rolle i stress-responset. Når TAGs produceres, pakkes de i lipidlegemer i cellens cytoplasma eller, som kendt hos en grønalg, i kloroplasten.

Andre neutrallipider, der også kan findes i alger, er hydrocarboner. De forekommer normalt i mængder under 5% af den tørrede cellevægt (DCW), men er fundet i store mængder hos grønalgen *Botryococcus braunii* (op til 80% af DCW). *B. braunii* producerer hydrocarboner af typer, der svarer til dem, der er i petroleum (Banerjee et al. 2002, Metzger & Largeau 2005)!

Laminarin og mannitol

Indholdsstofferne, oplagsstoffet laminarin og osmolytten mannitol i brunalger, udgør på visse tider af året en betydelig andel af biomassen, op til knap 25% af tørvægten i sensommermånederne. Men indholdet af disse sukkerstoffer varierer med årstiden i forbindelse med den årlige vækstrytme, og findes derfor kun i relativt meget lave koncentrationer om vinteren (Boks 4).

Boks 4. Årstidsvariation i indholdsstoffer hos store brunalger



Der forekommer en udtalt relativ årstidsvariation i de store brunalgers indholdsstoffer, som afspejler deres vækstmønster. Indholdet af mannitol og laminaran har optima i sensommeren/tidligt efterår og alginat om vinteren .

Figuren viser årstidsvariationen af det indbyrdes forhold af indholdsstoffer (aske, alginat, proteiner, mannitol og laminaran) i hele planter af sukkertang (*Saccharina latissima*). Fra Black 1950.

Formering

Både ukønnet og kønnet formering er vidt udbredet indefor algerne, men indenfor visse algegrupper og -klasser kan den kønnede formering dog være helt ukendt.

Den simpleste form for ukønnet formering er celledeling hos mikroalger eller fragmentering hos makroalger. Der kan også dannes særlige formeringsenheder, sporer, som efter frigørelse kan udvikles direkte til en ny alge uden at fusionere med en anden celle, som det sker i kønnet formering.

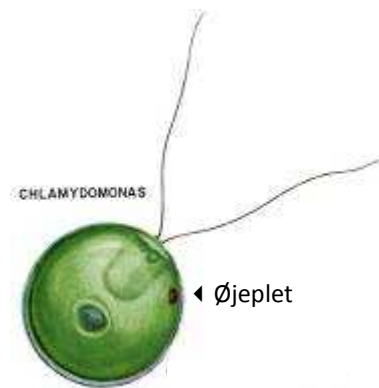
Kønnet formering omfatter hos alger oftest fusion af celler, cellekerner, forening af kromosomer ($2N$) og en reduktionsdeling, hvor antallet af kromosomer igen reduceres til det halve (N). Kønscellerne, gameterne, kan være ubevægelige eller bevægelige med svingtråde. Bevægelige gameter har ofte øjeplet (Boks 5), hvormed mange kan svømme imod lys; et fænomen, der også kaldes positiv fototaksi. Hvis alle gameter, hunlige så vel som hanlige, svømmer mod lyset øges muligheden for fusion af cellerne.

Boks 5. Øjeplet hos mikroalger og gameter

Mange alger med svingtråde eller gameter har øjeplet, som gør det muligt for dem at orientere sig efter lyset. Øjepletten består af karotenoid-dråber, og er som regel placeret i en kloroplast i nærheden af en fotoreceptor.

Fotoreceptoren kan sidde i cellemembranen eller som en opsvulmning på svingtråden. Øjepletten fungerer som en skærm, der kaster lyset tilbage mod fotoreceptoren. Når lys rammer fotoreceptoren ændres in- og outflow af salte i cellen, hvormed svingtrådens bevægelsesretning ændres. Øjepletten er altså ikke et egentligt øje med billedannelse og afstandsbedømmelse.

Mange algeceller svømmer med en roterende bevægelse for at registrere, hvor lyset kommer fra.



Formeringen hos alger betegnes livshistorier netop pga, at mange algearter har både ukønnet og kønnet formering. Formeringen behøver derfor ikke foregå som en cyklus, men kan tage "afstikkere" i form af frigivelse af ukønnede sporer alt efter optimale eller suboptimale forhold.

Nedenfor præsenteres nogle få eksempler på livshistorier hos både mikro- og makroalger, for at give en forståelse for, hvilke biologiske mekanismer man bør overveje i forbindelse med f.eks dyrkning af algearter i stor kommerciel skala.

Grønalgerens livshistorier

Ulva lactuca

Ulva lactuca (søsalat) er en makroskopisk grønalg, som er almindelig i de danske farvande. Den er oftest op til 20 cm høj, men kan blive meter-stor løstliggende på næringsrige og beskyttede lokaliteter.

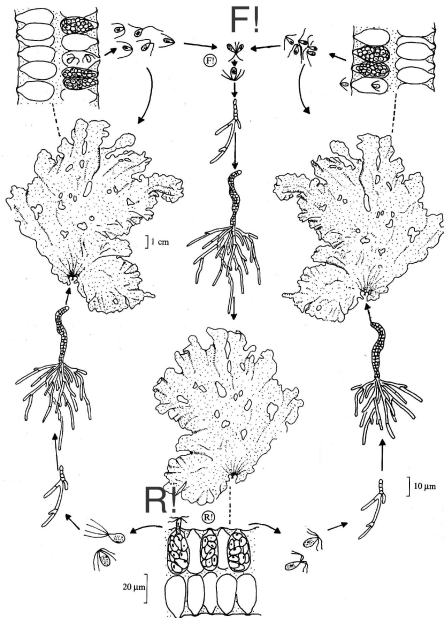


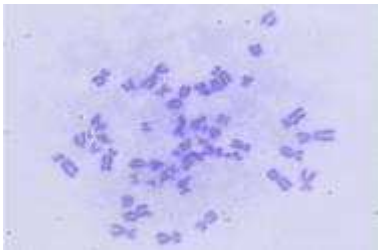
Fig. 11. Søsalats (*Ulva lactuca*) livshistorie. For forklaring, se tekst. Fra van den Hoek et al. (1995).

Søsalats livshistorie (Fig. 11) udgøres af et skifte mellem to udseendemæssigt ens generationer, nemlig sporofyten og gametofyten. På de hanlige og hunlige gametofyter, som er haploide (N) (Boks 6), dannes

Boks 6. Haploid vs diploid

Diploide celler (2N) har to komplette sæt af kromosomer. Dyr's kropsceller er diploide.

Haploide celler (N) har et komplet sæt af kromosomer. I dyr er gameter (køns-celler) haploide.



Haploide celler kan dannes ved deling af andre haploide celler, eller ved deling af en diploid celle. Dette sker ved henholdsvis mitose eller meiose (reduktionsdeling).

Mitose producerer to datterceller, som er identiske med modercellen. Hvis modercellen er haploid (N), vil døtre-cellerne også blive haploide. Hvis modercellen er diploid (2N) bliver døtre-cellerne også diploide: $N = N$, $2N = 2N$

Denne type af celledeling fører til at populationer af mikroorganismer kan vedligeholdes eller øges, alt efter forholdene, og at multicellulære organismer kan vokse og reparere ødelagt væv.

Meiose producerer datterceller, der har det halve antal kromosomer i forhold til modercellen: $2N = N$

Meiosen gør organismer i stand til at reproducere seksuelt. Gameter er haploide. Fusion af gameter fører til fordobling af kromosomerne. Meiose involverer to delinger, som i alt producerer 4 døtre-celler.

kønscellerne ved omdannelse af indholdet i helt almindelige celler. Disse kønsceller, gameter, frigives, hanlige og hunlige gameter smelter sammen og danner en zygote, som nu har det fulde antal kromosomer (diploid, 2N). Zygoten settler og spirer til en sporofyt, som er 2N. Sporofyten formerer sig vegetativt ved frigivelse af sporer, der spirer til hanlige og hunlige gametofyter. Idet sporerne dannes reduceres antallet af kromosomer, således at sporofytens sporer, og dermed gametofyterne, er haploide.

To eksempler på formering hos grønne mikroalger

Alle bevægelige grønalgeceller, også hos makroalgerne, har altid en svingtrådsbesætning, der udelukkende består af piskesvingtrådstypen.

Chlamydomonas sp.

Chlamydomonas (Fig. 12a) er en køn grønalge med en karakteristisk bægerformet kloroplast og to svingtråde. Den formerer sig ukønnet (Fig. 12b) ved deling af en svingtrådsløs, tykvægget celle til 4 døtre celler. De frigives ved bristning af den tykke væg og er selv forsynet med svingtråde.

Kønnet formeringen hos *Chlamydomonas* (Fig. 12c) sker ved sammensmeltning af to ens celler, men af modsat parringstype (ikke egentligt han og hun). Det er helt almindelige celler, der kan fungere som gameter. Zygoten omgives af en tyk væg, og kan derved også fungere som hvilestadium. Ved spiring deles cellen ved en reduktionsdeling og der dannes 4 eller 8 nye, haploide celler (afhængigt af art).

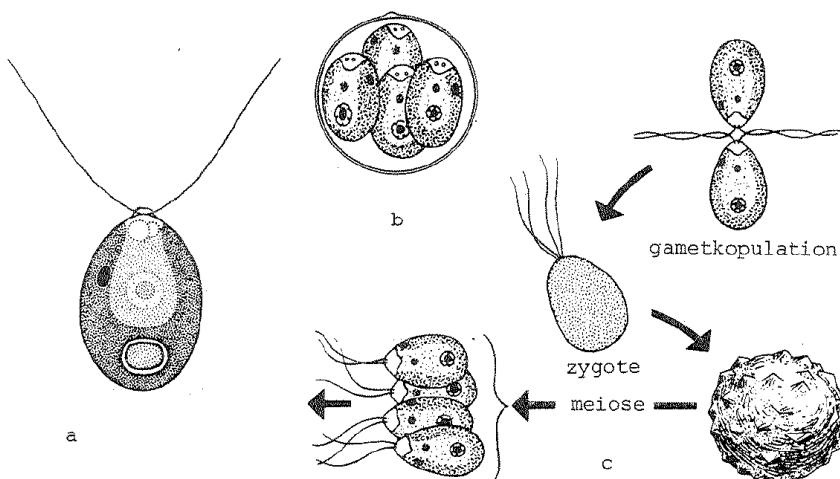


Fig. 12. *Chlamydomonas* sp. a. Vegetativ celle. b. Ukønnet formering. c. Kønnet formering. For yderligere forklaring, se tekst. Fra Nielsen (1987).

Chlorella sp.

Chlorella tilhører den gruppe af mikroskopiske grønalger, som ikke har svingtråde og hvor kun ukønnet formering er kendt (Fig. 13). Cellen deler sig i 4 døtre celler, som frigives ved bristning af modercellens væg.

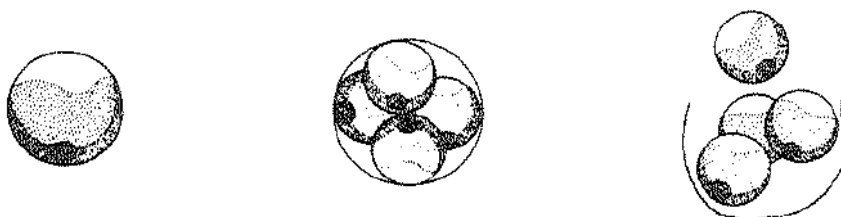


Fig. 13. *Chlorella* sp. Ukønnet formering. For forklaring, se tekst. Fra Nielsen (1987).

Brunalgernes livshistorie

Det bør understreges, at der findes forskellige variationer af livshistorier indenfor brunalgerne, men fællesnævnerne er: 1) bevægelige sporer med to forskellige slags svingtråde, en piskesvingtråd og en fjersvingtråd, 2) sporer dannes i specielle strukturer, der kan være én- eller flerrummede, 3) anvendelse af feromoner, duftstoffer, til at sikre mødet mellem hanlige og hunlige gameter, og 4) livshistorien består af et skifte mellem gametofyter og sporofyter - bortset fra hos klørtangarterne (*Fucus* spp.), f.eks blæretang. De har en livshistorie (Fig. 14), der afviger fuldstændigt fra ovenstående iøvrigt generelle træk hos brunalgerne.

Fucus sp.

Hos blæretang (*F. vesiculosus*) dannes gameterne i særlige fordybninger, der findes i de opsvulmede skudspidser. De hanlige gameter er små og bevægelige, mens der hos hunnen findes store ubevægelige ægceller. Når gameterne frigives tiltrækkes de hanlige gameter til ægcellerne vha feromoner, og der sker en befrugtning. Den derved dannede zygote settler og spirer direkte op til en ny blæretangs-plante. Der findes altså kun én generation i livshistorien, den store, velkendte plante, med de parvistillede blærer.



Fig. 14. Livshistorien hos blæretang (*Fucus vesiculosus*). For forklaring, se tekst. Af Lena Kautsky.

Blæretang findes ved alle vores kyster, hvis der blot er stabilt substrat, som den kan sidde fast på. Den kan tåle at blive regelmæssigt tørlagt og findes derfor i tidevandszonen, hvor vanddækket skifter over døgnet.

Laminaria sp.

Livshistorien hos palmetang (*Laminaria digitata*) er kendetegnet ved et skifte mellem en stor sporofyt og mikroskopiske gametofyter (Fig. 15). Der dannes sporer i specielle celler på både over- og underside på bladet. De sidder så tæt, at der er hele områder, sori, som fremstår velafgrænsede og mørke (Fig. 15). Når sporerne frigives, settler de og spirer til henholdsvis hanlige og hunlige gametofytter. På de hanlige gametofytter dannes hanlige gameter i små "sække", mens den hunlige gamet i dette tilfælde er en ubevægelig ægcelle. Ved at frigive feromoner tiltrækkes de hanlige gameter til ægcellen, hvorefter der sker en befrugtning. Zygoten, som nu er dannet på den hunlige gametofyt, spirer direkte til sporofyten.

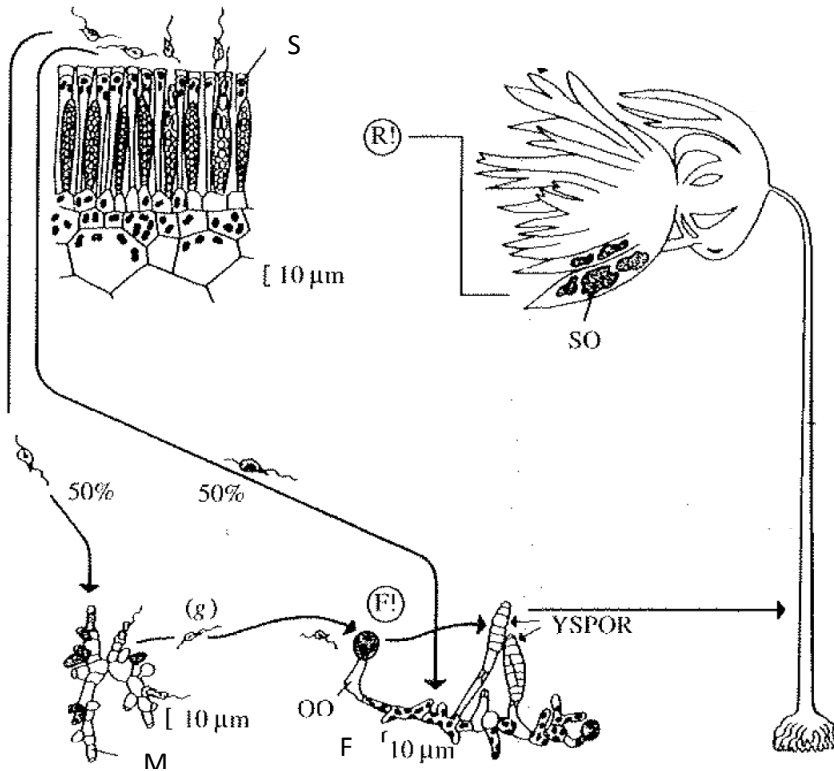


Fig. 15. Livshistorien hos palmetang (*Laminaria hyperborea*).

SO = Sori
 S = Celler med sporer
 M = Hanlig gametofyt
 F = Hunlig gametofyt
 OO = Ægcelle
 YSPOR = Ny sporofyt

R! = Reduktionsdeling
 F! = Befrugtning

For forklaring, se tekst. Fra Hoek et al. (1995).

Palmetang findes primært i vores nordlige farvande, da den kræver relativ høj saltholdighed, og vokser derfor også på lidt dybere vand (3-30 m).

Kiselalgers forering

Kiselalgerne formerer sig ukønnet ved celledeling, hvor hver skaldel altid fungere som øvre skaldel for døtrecellerne (Fig. 16). Resultatet er, at den ene dattercelle bliver mindre end den anden. Derfor falder gennemsnitsstørrelsen ved fortsatte delinger. Når gennemsnitsstørrelsen har nået et kritisk niveau, gendannes den oprindelige størrelse ved kønnet forering.

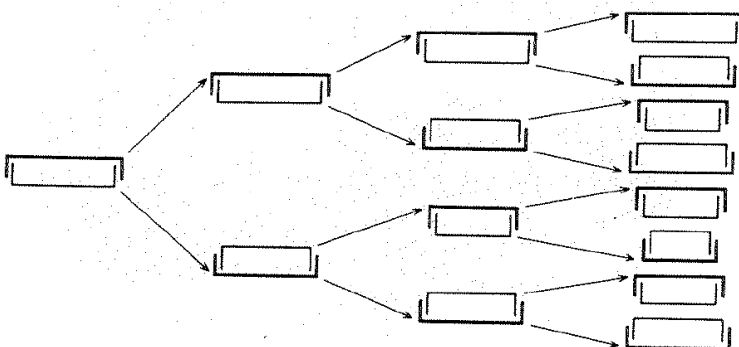


Fig. 16. Skema over fordelingen af cellestørrelser ved kiselalger efter en, to og tre delinger. For yderligere forklaring, se tekst. Fra Nielsen (1987).

Kønnet forering hos kiselalger foregår ved hjælp af en bevægelige hanlig gamet med én fjersvingtråd og en ægcelle. Efter befrugtningen dannes en tykvægget zygote, hvis størrelse svarer til den maksimale indenfor den pågældende art. Fra denne zygote opstår nye vegetative celle af artens maksimale størrelse.

Rødalgernes livshistorie

Rødalgerne har den mest komplicerede livshistorie, idet de kan veksle mellem 3 forskellige generationer, gametofyterne og to typer af sporofyter; karposporofyten og tetrasporofyten.

Polysiphonia sp.

Nedenfor vises den "klassiske" udgave af rødalgernes livshistorie (Fig. 17), den for ledtang (*Polysiphonia* sp.), men forskellige arter af rødalger kan have endog særdeles modificerede udgaver af denne.

På den hanlige gametofyt findes nogle akslignende strukturer, hvorpå de hanlige gameter, spermater, er dannet. Spermaterne er såkaldt ubevægelige. Indenfor rødalgerne findes der ingen bevægelige stadier, eller dvs ingen stadier med svingtråde. Man har efterhånden kunne påvise en vis grad af bevægelighed hos sporerne, men det er mere bevægelse af selve cellen på amøboid vis. Når de hanlige gameter frigives skal de ramme ægcellen, som hos rødalger kaldes karpogoniet. For at øge chancen for befrugtning har karpogoniet en hårlignende udvækst, der efter befrugtning henfalder. Zygote dannes, når cellekernen fra spermater og karpogoniet smelter samme. Zygote spirer til en diploid, lille forgrenet struktur, karposporofyten, direkte på den haploide, hunlige gametofyt. Karposporofyten frigiver karposporer, som er mitotisk dannede, dvs stadig 2N. Disse sporer vokser op til en plante, der udseendemæssigt er magen til gametofytterne, og som kaldes tetrasporofyten. Når tetrasporofyten danner sporer, sker reduktionsdelingen og tetrasporerne, som de kaldes, spirer til 50% hunlige gametofytter og 50% hanlige gametofytter.

Livshistorien gennemføres altså over tre stadier, gametofyt, karposporofyt og tetrasporofyt, hvilket er helt unikt for rødalgerne. Karposporofyten sørger for en mangfoldiggørelse af zygote og sikrer dermed, at én enkelt befrugtning resulterer i et hav af sporer og dermed mange nye planter. Så til trods for rødalgernes formeringsmæssige svaghed i og med, at de ikke har en specielt effektiv befrugtning, så er det den mest succesrige makroalge-gruppe, med størst udbredelse og flest arter.

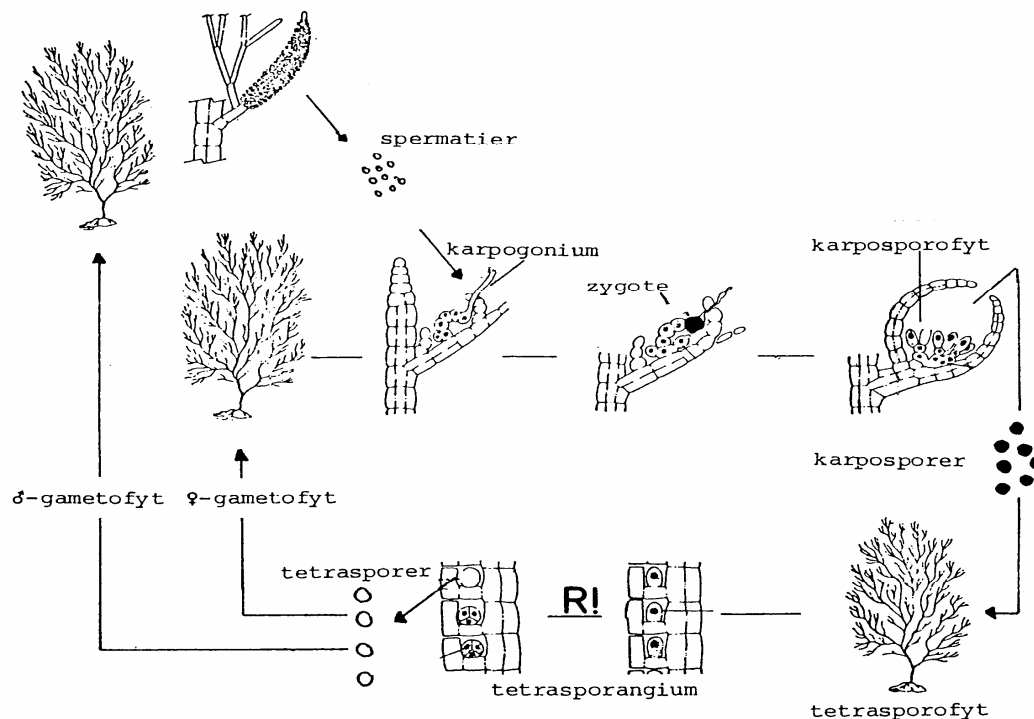


Fig. 17. *Polysiphonias* livshistorie. Se teksten for forklaring. Fra Nielsen (1987).

Furealgers formering

Hos furealgerne foregår den ukønnede formering ved simpel celledeling. Et eksempel på en livscyklus med kønnet formering er vist i Fig. 18. Kønnet formering starter med gametdannelse. Gameterne kan være enten ens eller størrelsesmæssigt forskellige. To gameter, oftest fra hver sin klon, smelter samme til en bevægelig zygote. Hos 10-20% dannes herefter et hvilestadium. Efter en obligatorisk hvileperiode kan cysten (Boks 7) spire, og på dette tidspunkt sker reduktionsdelingen. Furealger har derfor et reduceret kromosom-antal (N), og kun zygoten er diploid (2N).

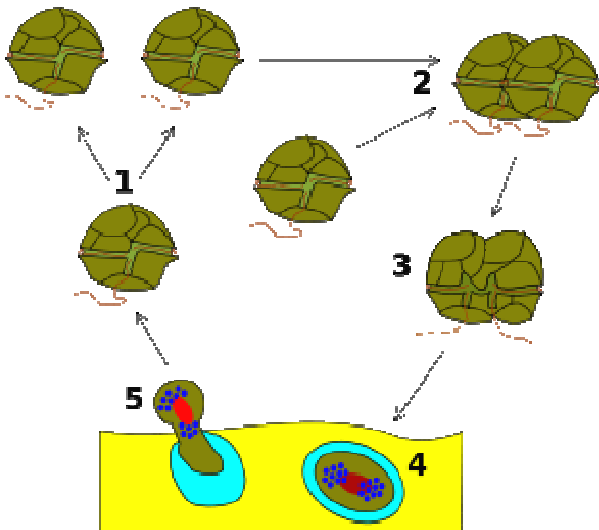
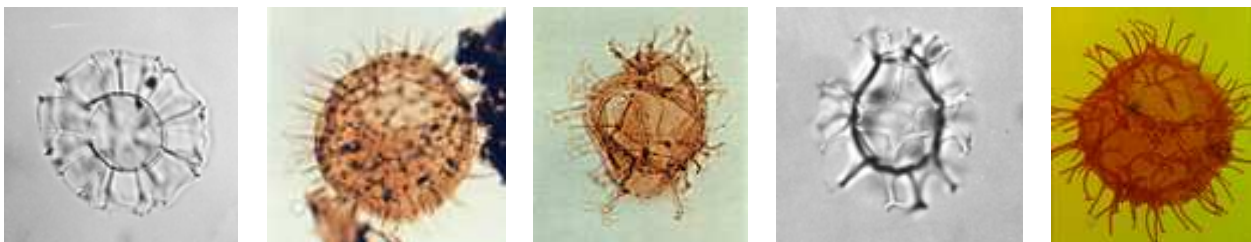


Fig. 18. Eksempel på formering hos furealgen. 1) Ukønnet formering ved celledeling. 2) Gameter fra forskellige kloner smelter sammen og danner 3) en bevægelig zygote. 4) Zygoten incystrer sig og efter en hvileperiode 5) spirer cysten og danner de vegetative stadier af furealgen.

Boks 7. Cyster hos furealger

Cysterne er så karakteristiske, at de kan identificeres til art. Da cysterne kan hvile mange år i sedimenter og alligevel være i stand til at spire ved induktion, kan de bruges som indikator for miljømæssige forhold i palæontologisk perspektiv. Ved at spire cyster fra aldersbestemte sedimentlag og udføre forsøg til påvisning af artens optimale vækstbetingelser, kan fortidige miljøforhold på det pågældende prøvetagningssted indiceres.



Eksempler på artspecifikke cyster hos furealgerne.

Eksemplerne på livshistorier viser, at man må kende hver enkelt algearts livshistorie for at kunne dyrke algerne. Den kønnede formering er vigtig, hvis man vil holde sine kulturer opdaterede. Ved simpel celledeling eller fragmentering sker der ingen fornyelse af genmaterialet, hvorfor sådan en stamme på sigt vil blive skrøbelig overfor ændringer i de omgivende forhold. Endvidere skal kiselalger f.eks. udføre kønnet formering for at genopnå fuld størrelse.

Algebiomasse og –produktion

Algers produktion er for mange overraskende høj. På lavt vand og i makroalgedominerede samfund kan produktionen nå et niveau på 1000-2000 g C m⁻² år⁻¹, hvilket svarer til primærproduktionen i en tropisk regnskov og til intensivt dyrket land. De mikroskopiske alger når årlige produktionsrater på ca 1000 g C m⁻².

Produktionen i havet og i ferskvand udføres primært af alger. Der findes også vandplanter (f.eks ålegræs, *Zostera marina*), der bidrager til primærproduktionen i vand, men det vil være på relativt lavt vand, og ofte også kun i rene og klare vande, hvor lysforholdene er optimale.

Algerne udgør grundlaget for livet i både de ferske og marine vande ved at producere kulhydrater og ilt som resultat af fotosyntesen, men også som fysisk struktur (Boks 8).

Boks 8. Algenes bidrag til økosystemet

Udover bidrage til iltkoncentrationen ved bunden, udgør makroalgerne også en vigtig fysisk struktur i havet. De udøver beskyttelse og genererer gemmesteder for fiskeyngel og mange andre marine dyr. Derved fungerer de også som spisekammer for dyr højere oppe i fødekæden.

Kun få dyr græsser direkte på makroalgerne; stort set kun snegle og søpindsvin er i stand til at finde algerne og fordøje dem. Som partikulært materiale kan makroalger dog spores langt op i fødekæden.

Mikroalger (fytoplankton) græsses af de mikroskopiske dyr (zooplankton), som igen danner fødegrundlag for fisk, fiskeyngel og larvestadiet af mange forskellige marine dyr. Der er få fisk, som direkte græsser fytoplankton, og de findes især i ferskvand. Der er derfor en delikat balance mellem forekomst og biomasse af fytoplankton, zooplankton og de øvrige dyr højere oppe i fødekæden.

Vækstbetingelser

Lys

Lys er nødvendigt for at opbygge organisk materiale vha fotosyntese. Som tommelfingerregel siger man, at mindst 1% af overfladelyset er nødvendigt, og den zone, hvor man har fra 100-99% af overfladelyset, kaldes den fotiske zone. Der findes alger, der kan klare sig med endnu mindre lys, f.eks kalkrødalger.

Da mange mikroalger kan bevæge sig og har øjeplet, er de i stand til at forblive i zonen med optimale lysbetingelser. Og nogle udfører endda døgnvandring (f.eks furealger); en opstigen til lys igennem dagen, hvorefter de lader sig synke lidt dybere igennem natten.

Ubevægelige mikroalger kan nedsætte synkehastigheden på forskellig vis og derved forblive i længere tid i den fotiske zone. De nedsætter synkehastigheden ved at øge friktionen; de kan have børster eller horn (Fig. 19), eller have oplagstof af lipid, der øger boyancen.

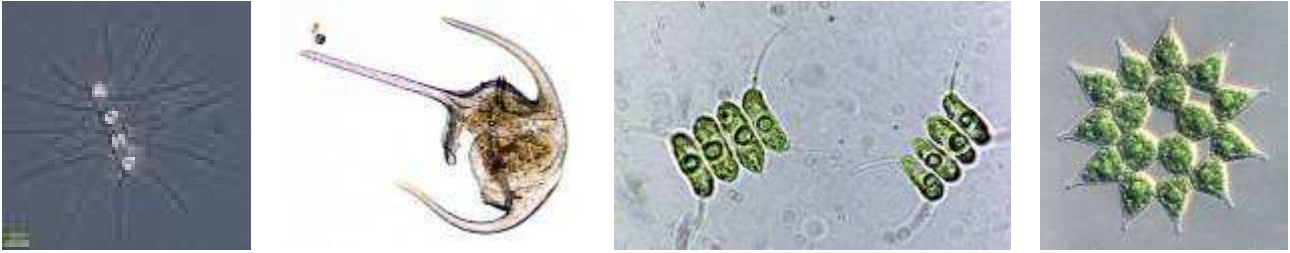


Fig. 19. Eksempler på metoder til at øge flydeevnen. Fra venstre mod højre: Kiselalgen *Chaetoceros* med børster; furealgen *Ceratium* med horn; ferskvandsalgerne *Scenedesmus* og *Pediastrum* med horn.

Da makroalgerne står ved bunden kan de have brug for at blive løftet op mod lyset. Derfor har adskillige af de store brunalger luftholdige flydeblærer, som retter løvet op i vandet. Alger har ikke styrkevæv, som hos højere planter, og det er bl.a disse flydemekanismer, der gør at visse store brunalgearter danner enorme tangskove (Fig. 20).

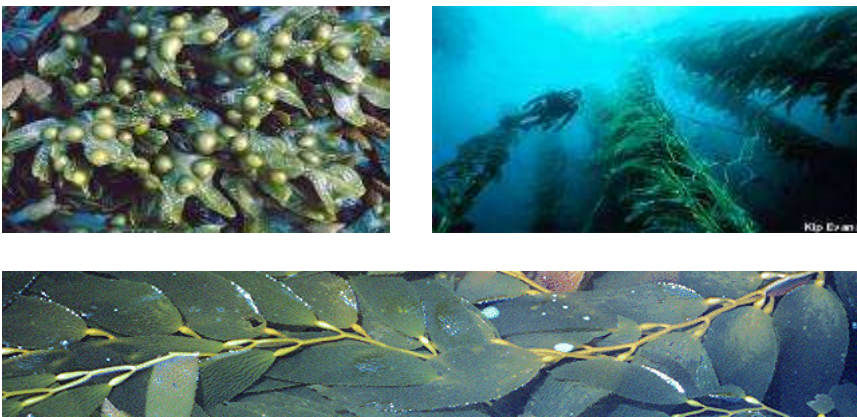


Fig. 20. Eksempler på brunalgearter med luftfyldte blærer. Fra venstre mod højre: *Fucus vesiculosus* med parvistillede blærer; *Macrocystis pyrifera*, der vokser i Stillehavet og kan blive op til 60 m. Nederst: Close-up af *M. pyrifera*. Blærene forekommer enkeltvis ved basis af bladene.

Det er også lysbetingelserne, der afgør hvor dybt makroalger kan vokse. Hvis der er stor lysudslukning pga mange partikler i vandet (f.eks mikroalger, opslemmet sediment), vokser makroalgerne på lavere vand end hvis vandet har stor grad af klarhed.

Næringsalte

For at kunne indbygge de kulhydrater, som produceres via fotosyntesen i celledetale er kvælstof (N) og fosfor (P) nødvendige byggestene, og derfor helt afgørende for vækst og produktion (Fig. 21).



Fig 21. Primær produktion. A. Tilstrækkelig med næringsalte til vækst. B. Næringsaltbegrænsning.

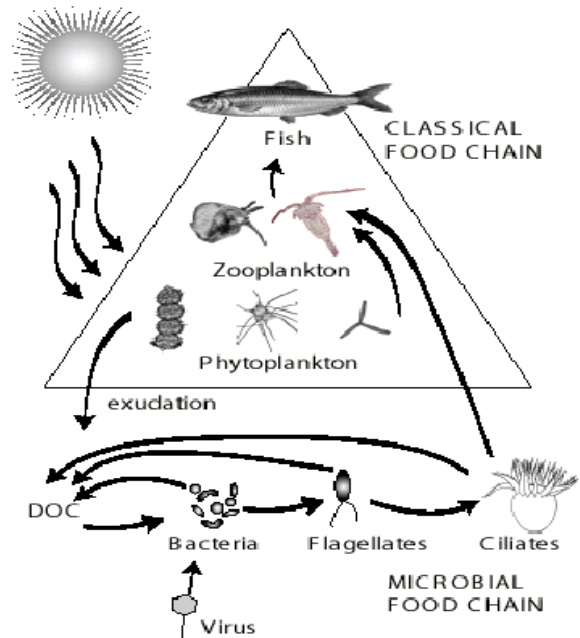
Hvis der er mangel på næringsalte vil algerne lække overskuddet af fotosynteseproduktionen, da de ikke kan "slukke" for fotosyntesen (Fig. 21B). Denne lækage af opløst organisk kulstof (DOC) kan dog optages af andre mikroorganismer og udgør en vigtig del af den mikrobielle løkke i fødekæden (Boks 9).

Boks 9. Den mikrobielle løkke

Den "klassiske" pelagiske fødekæde udgøres af primærproducenterne, dvs fytoplankton, der ædes af de mikroskopiske dyr, zooplankton, som igen ædes af marine dyr og fisk osv, indtil man når niveauet med de såkaldte toppredatorer; marine dyr, som ikke har naturlige fjender, f.eks hajer, tandhvaler.

Eksudater, dvs organiske stoffer, der lækkes fra fytoplankton, danner grobund for en hel verden af mikroorganismer. Bakterier gror på disse opløste organiske stoffer (dissolved organic carbon, DOC), og større mikroorganismer lever af bakterierne osv, indtil vi er tilbage i den "klassiske" fødekæde.

Via den mikrobielle løkke remineraliseres næringsalte, som på visse tider af året udgør en vigtig kilde af N og P for fytoplankton.



Hvis der tilføres for mange næringsalte til vandet øges primærproduktionen, hvilket nedsætter lysgennemtrængningen af vandsøjlen. Det fører til dårligere lysforhold for makroalgerne ved bunden. Dermed tilføres der mindre ilt til bunden, idet makroalgerne ikke kan gennemføre fotosyntesen, og efterhånden forsvinder. Samtidig sker der en øget tilførsel af organisk materiale, når mikroalgerne synker ud, og derfor stiger forbruget af ilt ved bunden, idet nedbrydningsprocessen af organisk materiale er iltforbrugende. I løbet af somre med relativt høje temperature kan dette overforbrug af ilt føre til decideret iltsvind med stor effekt på dyrelivet.

Saltholdighed

Der er en stejl gradient i saltholdighed i de indre danske farvande (Fig. 22). Disse havområder kan, sammen med Østersøen opfattes som et kæmpestort estuarie. Faldet i saltholdighed, fra ca 30 psu (Practical Salinity Unit = ‰) i overfladevandet i det nordlige Kattegat til omkring 8 psu ved Bornholm, har en kraftig indvirkning på algernes artssammensætning og -antal, idet de forskellige koncentrationer af salte indenfor og udenfor cellen stiller store krav til fysiologien, og kan føre til osmotisk stress.

Det er velkendt, at antallet af makroalgearter falder med den faldende saltholdighed (Fig. 23). En tommelfingerregel siger, at antallet af rødalgearter halveres hver gang saltholdigheden falder 10 psu.

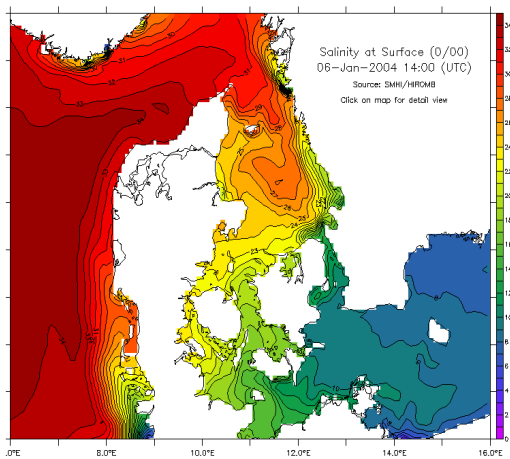


Fig. 22. Saltholdigheden i de danske farvande.

Antal makroalgearter

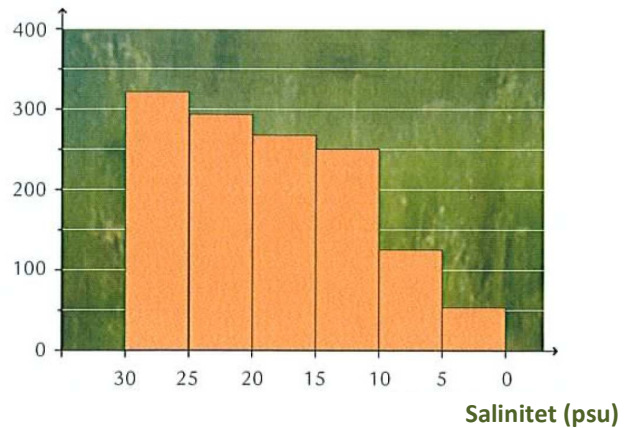


Fig. 23. Antal af makroalgearter i forhold til saltholdighed. Fra Borum (2006).

Den øgede fysiologiske stress ved faldende saltholdighed kan føre til genetiske ændringer eller/og ændringer i algernes udseende. Ofte vil makroalger, der er store, flotte og karakteristiske ved relativt høj saltholdighed, være betydeligt mindre og kan være svære at identificere efter en nordatlantisk flora (Fig. 24).



Fig. 24. *Delesseria sanguinea* fra forskellige saltholdighedsregimer. A. Grolle Grund, ca 20 psu. B. Møns Klint, ca 10 psu. Leg. & det. Aase Kristiansen.

Mikroalgernes respons til saltholdighed kan være ændringer i vækstrate og mængden af forskellige indholdsstoffer, f.eks lipidindholdet. Men det afhænger fuldstændigt af arten. F.eks viste nogle kommercielt interessante mikroalger, arter af *Isochrysis* og *Nannochloropsis*, lineær, positiv korrelation mellem lipidindhold og saltholdighed, mens en kiselalgeart af *Nitzschia*, viste lineær, negativ korrelation (Renaud & Perry 1994).

Sukkerstofferne hos nogle af de store brunalger fungerer som osmolyter, dvs stoffer der skal hjælpe til med at opretholde en balance mellem saltkoncentrationerne indenfor og udenfor cellen. Man kunne således forvente forskelle i indholdet af mannitol hos individer af arter, der vokser ved hhv høj og lav saltholdighed.

Temperatur

Temperatur har fundamental effekt på kemiske reaktionsrater, hvilket påvirker stofskifteraterne, som igen har en direkte effekt på algernes vækstrater. Q_{10} er en koefficient for forøget stofskifterate ved en temperaturstigning på 10°C. Normalt er Q_{10} omkring 2, hvilket betyder en rate-fordobling. Men hvis organismen er meget stresset af temperaturstigningen kan Q_{10} være meget højere. En forholdsvis høj respiration efterlader mindre energi til vækst. På den anden side reducerer meget lave temperaturer tilsvarende stofskiftet, hvilket også nedsætter væksthastigheden. Derfor ser man ofte, at forskellige arter har temperaturoptima for vækst, som afspejler deres naturlige omgivelser. Den nordatlantiske makrogrønalg, søsalat (*Ulva lactuca*), har f.eks en optimal vækstrate ved 10-15°C (Fortes & Lüning 1980), mens den japanske art af *Ulva*, *U. pertusa*, har temperaturoptimum ved 20-25°C.

Der er sammenhæng mellem temperatur og lyskrav, idet højere temperaturer fører til højere lyskrav hos algerne. Lysmætning af fotosyntesen hos f.eks en kiselalge, *Skeletonema costatum*, sker allerede ved <10 $\mu\text{mol fotoner m}^{-2} \text{s}^{-1}$ ved 0 og 5°C, men først omkring 30 $\mu\text{mol fotoner m}^{-2} \text{s}^{-1}$ ved 22°C (Yoder 1979).

Temperaturen indvirker også på algernes formering, idet mange arter kræver visse kår, temperatur-, lys- og næringsaltforhold for at danne gameter eller bringe hvilestadier til spiring.

Eksponeringsgrad

Eksponeringsgraden har stor effekt på makroalger. Da de er fasthæftede, udsættes de for forskellig grad af mekanisk stress i form af vindinduceret vandbevægelse.

En undersøgelse i Grønland (Wegeberg 2007) viste at forskellige arter af store brunalger havde forskellige præferencer mht eksponeringsgrad (Tabel 3). I forhold til tre kategorier af eksponeringsgrad; eksponeret, semi-eksponeret og beskyttet, udgjorde de fire dominerende arter forskellige andele af biomassen. Hultang (*Agarum clathratum*) havde størst biomasse på de stationer, der var beskyttet til semi-eksponeret. Vingetang (*Alaria esculenta*) og *Laminaria nigripes* foretrak klart de eksponerede stationer, mens sukkertang (*Saccharina latissima*) havde størst biomasse på stationer tilhørende kategorien af semi-eksponering.

Biomasse (kg/m^2)	Total	<i>Agarum clathratum</i>	<i>Alaria esculenta</i>	<i>Laminaria nigripes</i>	<i>Saccharina latissima</i>
Eksponeret	8.2	0	3.5	4.4	0.2
Semi-eksponeret	4.5	1.2	1.2	0.3	1.8
Beskyttet	3.0	1.1	0.8	0.2	0.7

Tabel 3. Biomassefordeling af 4 store brunalgearter i forhold til eksponeringsgrad i Sydvestgrønland. Efter Wegeberg (2007).

Kommerciel anvendelse

Algebiomasse er traditionelt blevet anvendt til ernæring, både som kosttilskud (mikroalger såsom *Chlorella* og *Spirulina*) og som havets "grøntsager" (makroalger). I de senere år er produktionen af pektiner som fortykningsmidler og "nutraceuticals" blevet mere og mere vigtig, faktisk så vigtig, at man i den seneste tid taler om mangel på biomasse til denne produktion.

Makroalgeomel og -ekstrakter er også kendt som produktionsfremmende på f.eks kartofler, og resultater af anvendelse af visse aktive stoffer fra nogle makroalgegrupper til medicinske formål ser lovende ud.

I det store og hele er der stigende interesse for anvendelse af algebiomasse til en vifte af produktioner, bl.a. pga. den globale sult- og brændselproblematik.

Fortykningsmidler

Fortykningsmidler, der er ekstraheret fra makroalger falder i 3 kategorier: Alginater, agarer og carrageenaner. Den første er udelukkende ekstraheret fra brunalger, mens de to andre ekstraheres fra rødalger. Disse geleringsmidler har vist sig at være svære at erstatte med kunstige fortykningsmidler, idet deres eksakte gelerings- og viskositetsegenskaber er svære at efterligne. Derfor er det også svært at forestille sig, at disse alge-polysaccharider vil blive erstattet af kunstige produkter i nærmeste fremtid.

Human ernæring

Chlorella og Spirulina

Chlorella og *Spirulina* er hhv. ferskvandsgrøn- og blågrønalger. De dyrkes overalt i verden til kommercielle formål:

Kosttilskudet "Chlorella" er af arten *Chlorella pyrenoidosa*, og dens indhold af bl.a. klorofyl, proteiner og forskellige vitaminer og mineraler menes at have visse gavnlige effekter, så som – og jeg citerer - ..."styrker immunforsvaret, får sår, skader og mavesår til at heles hurtigere, bidrager til at beskytte mod giftig forurening, regulerer fordøjelsen og tarmfunktionen, stimulerer væksten og får skadet væv til at gro, hæmmer alderdomsprocessen og giver et effektivt værn mod stråleskader"!

Trade-navnet "Spirulina" dækker i virkligheden over to blågrønalgearter af *Arthrospira*, som tidligere hørte til *Spirulina*-slægten. Det fungerer som et kosttilskud pga. højt indhold af proteiner, vitaminer og mineraler, og menes, blandt mange andre positive effekter, at virke slankende og kolesteroldnedsættende.

Nori, dulce, wakame og kombu

I Asien er der stærk tradition for at spise makroalger. Der er en stigende tendens til, at den vestlige verden også begynder at tage makroalgerne til sig til ernæring, men stadig ikke i særlig høj grad. I de nordlige Nordatlantiske lande (Grønland, Island, Irland, Norge), som alle har en rig, især brunalge-, flora har man tidligere anvendt disse i ernæringen, men dog kun i mindre skala.

Nori

Nori-sushi er blevet en verdenskendt ret. Nori er det japanske ord for *Porphyra*, som på dansk kaldes purpurhinde. *Porphyra* indsamles, skylles i ferskvand og findeles. *Porphyra*-pulpen tørres papirtyndt i rammer på en størrelse af 17 x 20 cm, hvilket giver nori-ark, der vejer 2.6 g. I starten blev *Porphyra* høstet fra naturlige forekomster i havet, hvor de gror på klipper og sten. Men i 1949 afslørede den engelske forsker Kathleen Drew Baker *Porphyras* komplicerede livshistorie, hvilket gav adgang til en effektiv kommercialisering af dyrkningen af *Porphyra* i de kystnære farvande i Japan (Fig. 25). *Conchocelis*-stadiet kan forholdsvis nemt dyrkes og opbevares på "stand-by" i kultur. Den dyrkes i store haller i kar med havvand og med skaller af kammuslinger (*Pecten*). Når det er tid til at tilså (inokulere) net, som overflyttes til havet for tilvækst af *Porphyra*, udsættes conchocelis-stadiet af den japanske art, *P. tenera*, for kortdagsbetingelser (lys i mindre end 12 timer i døgnet) i kombination med en vandtemperatur på 22°C, og den producerer masser af conchosporer. De store net nedsænkes i sporesuppen, hvor sporerne relativt hurtigt settler på nettene. Herefter overføres nettene til havet. Efter 50 - 60 dage kan *Porphyra*-bladene høstes.

I Japan hædrer man K.D. Bakers forskning hvert år på Havets Dag ved at placere blomsterbuketter ved hendes statue i Kumamoto-provinsen. Statuen har inskriptionen "Havets Moder"!



Fig. 25. Dyrkning af *Porphyra* in Det Japanske Hav. A. Skaller med *conchocelis*-stadie. B. Stativer til inokulering af net. Man skal forestille sig et langt net, som nedsænkes i et stort kar med conchosporer. C. Inokulerede net i havet. D. Høst af *Porphyra*-blade, der vokser på nettene.

Porphyra bliver hovedsageligt dyrket i Japan, men også andre lande som Kina, Korea og Israel er nye vigtige producenter. Nori har højt indhold af proteiner og vitaminer samtidigt med et lavt indhold af kalorier.

Dulse, Kombu og Wakame

Dulse, Kombu og Wakame er tørrede makroalger af den røde makroalgeart *Palmaria palmata*, også kaldet søl på nordisk, og de to asiatiske brunalgearter *Saccharina japonica* og *Undaria pinnatifida* (Fig. 26). De atlantiske paralleller er sukkertang, *Saccharina latissima*, og vingetang, *Alaria esculenta*. Disse tørrede makroalgeprodukter bliver som regel opblødte og skyllet i ferskvand og derefter anvendt i salater.



Fig. 26. Makroalgearter, der sælges som tørrede produkter til human ernæring. A. *Palmaria palmata* på stilken af store brunalger, Færøerne. B. *Saccharina japonica*, og C. *Undaria pinnatifida* fra Asien.

Medicinske formål

Man ved, at brun- og rødalgeekstrakter kan anvendes i bekæmpelse af kræft, men endnu ikke hvorfor. Adskillige forsøg er tidligere blevet gjort på at udvikle medicin til kræftbehandling, men selv om der blev opnået gode resultater, kunne det tilsyneladende ikke opretholde forskningsinteressen. Nogle undersøgelser har fokuseret på særlige indholdstoffer i de store brunalgearter, så som fucoidan eller fucaner, som er sulforiserede polysaccharider, der kun findes i brunalger og nogle bakterier. Adskillige undersøgelser har også vist, at brunalgeekstrakt kan udvise nogen aktivitet imod HIV i cellekultur.

Nuværende forskning i Japan har vist, at når fucoidan gives til cancerceller, der er dyrket i petriskåle, bliver de bogstaveligt talt udraderet i løbet af 72 timer. Processen, hvormed disse celler visnede væk, var selv-inducerende, idet DNA'et i hver cancercelle blev nedbrudt af fordøjelsesenzymer, som var indeholdt i de selvsamme celler. Denne process er kendt som apoptose.

Selvom fucoidan findes i andre makroalger og planter, regnes kombu og wakame for at være specielt rige kilder, og især brystkræfttilfælde er sjældnere i Japan end i vestlige lande, hvilket kan skyldes den større andel af makroalger i føden.

Forskningen er indtil videre udført mere eller mindre sporadisk i laboratorier i Japan, Frankrig, Australien og i USA, og resultaterne på makroalgeekstrakter til medicinske formål er opmuntrende, men ikke endelig. Mere forskning er så absolut nødvendig.

Når man anbefaler makroalger, er det en god ide, at foreslå at man spiser de hele planter, idet de aktive stoffer er bedre bevaret, når makroalgerne ikke processeres. Man bør dog udvise forsigtighed, da nogle af de store brunalger indeholder store mængder af iod, selvom millioner af japaner indtager omkring 8 g dag⁻¹ uden problemer.

Gødning

Flydende ekstrakter fra brunalger sælges til anvendelse i land- og havebrug. Der er rapporteret en bred vifte af positive effekter på produktionen, når man bruger flydende tangekstrakt, så som forøget kornproduktion, modstandsdygtighed over for frost, øget optagelse af inorganiske bestanddele fra jorden, øget resistens mod stressfremkaldende faktorer og mindre tab i forbindelse med opbaring, når det gælder frugt.

Flydende tangekstrakt anvendes ved meget høje fortyndinger. De aktive stoffer har derfor en effekt ved meget lave koncentrationer. Men hvilke stoffer, der forårsager den øgede production, ved man faktisk endnu ikke!

I vandbregnen *Azolla* (fig. til højre) findes blågrønalger som symbionter. Blågrønalgerne evne til at fikserer luftens kvælstof udnyttes i rismarker, som tilføres slam med cyanobakterier eller beplantes med *Azolla* istedet for at bruge kunstgødning.



Nye anvendelser af alger

Interessen for at anvende biomasse til bioenergi er steget voldsomt de seneste år, og derfor er også de marine biomasser igen i vælten, tilsvarende i 80'erne. Nu er det ikke blot et spørgsmål om oliepriser men bl.a også om CO₂-aftrykket. Der er gjort forsøg med at producere mikroalger i storskala, men prisen for at konvertere til biodiesel er stadig 5 gange højere end fossile olieprodukter. Produktion af makroalger i storskala til bioethanol er stadig preliminær, men interessen er stigende. Mikroalgernes lipidindhold gør dem mest velegnede til konvertering til biodiesel, mens makroalger, med deres indhold af forskellige sukkerstoffer, gør dem mest velegnede til bioethanol-produktion. Brun- og rødalgerne indeholder dog værdifulde aktive stoffer, som det måske vil være mere rentabelt at ekstrahere først i et bioraffinaderi-koncept; ekstraktion af aktive stoffer til medicin- og kosmetikindustrierne, ekstraktion af pektinstofferne til bl.a fødevarerindustrien, og dernæst konvertere restproduktet til energi (bioethanol, biogas, varme). Makroalger kan også anvendes som dyrefoder i begrænset omfang (f.eks til får). Der er endvidere udført forsøg med at anvende tangekstrakter til smågrise som en slags vækstfremmer. De aktive stoffer i makroalgerne virker tilsyneladende imod diarré.

Et alvorligt problem, som har fået stigende opmærksomhed, er nedgangen i den naturlige fiskebestand til konsum så vel som bestanden af skidtfisk til fremstilling af fiskemel, der anvendes i foder til fiskeopdræt. For at finde erstatning for proteinerne har man gjort forsøg med tilsætning af alger i fiskefoder, i sær med rødalgen purpurhinde, *Porphyra*. Disse forsøg viser, at 10-15% af fiskemelet kan erstattes med *Porphyra* uden negativ effekt på fiskeproduktionen.

Makroalger kan også være vigtig for fiskeproduktionen ved at fungere som biofilter i det, der kaldes integreret multi-trofisk akvakultur, IMTA. IMTA kan f.eks bestå af en produktion af fisk, muslinger som den ekstraktive komponent af organiske stoffer (fiskefoderrester, fækaler fra fiskene), og en makroalgeart som den ekstraktive komponent af de inorganiske stoffer, der afgives fra både fisk og muslinger (Fig. 27). Introduktionen af biofilter komponenter i forbindelse med akvakultur har mødt stor interesse, fordi muligheden for en mere miljøneutral fiskeproduktion sammen med én til flere andre værdifulde produktioner virker både logisk og attraktiv.

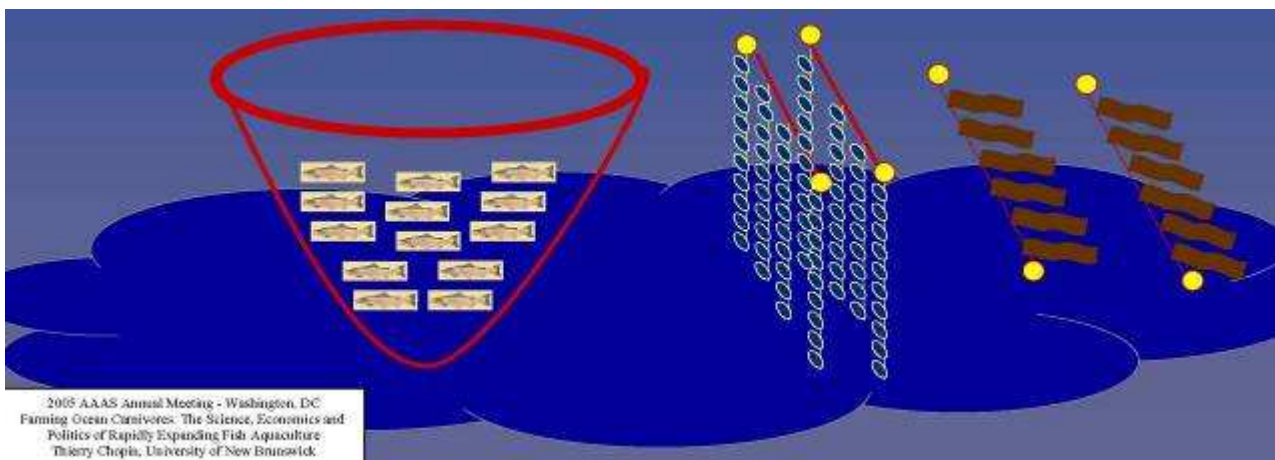


Fig. 27. Konceptet for IMTA; en fodret komponent (fisk), en organisk ekstraktionskomponent (muslinger) og en inorganisk ekstraktionskomponent (makroalge-arter). Efter Chopin 2005.

Litteratur

- Banerjee A, Sharma R, Christ Y & Banerjee UC. 2002. *Botryococcus braunii*: a renewable source of hydrocarbons and other chemicals. *Crit Rev Biotechnol* 22: 245-279.
- Black, WAP (1950). The seasonal variation in weight and chemical composition of the common British Laminariaceae. *J Mar Biol Assoc UK* 29: 45-72.
- Borum J. 2006. 7. Havbundens planter. In: Fenchel T. (ed.). *Naturen i Danmark. Havet*. Gyldendal, Copenhagen: 149-169.
- Chopin T. 2005. Presentation. 18. International Seaweed Symposium, Bergen, Norway.
- Fortes MD & Lüning K. 1980. Growth rates of North Sea macroalgae in relation to temperature, irradiance and photoperiod. *Helgoländer Meeresunters* 34: 15-29.
- Hoek C van den, Mann DG & Jahns HM. 1995. *Algae. An introduction to phycology*. Cambridge University Press. 623 pp.
- Hu Q, Sommerfeld M, Jarvis E, Ghirardi M, Posewitz M, Seibert M & Darzins A. 2008. Microalgal triacylglycerols as feedstocks for biofuel production: perspectives and advances. *The Plant Journal* 54: 621-639.
- Metzger P & Largeau C. 2005. *Botryococcus braunii*: a rich source for hydrocarbons and related lipids. *Appl Microbiol Biotechnol* 66: 486-496.
- Nielsen H. 1987. *Introduktion til alger og bakterier*. Nucleus. 190 pp.
- Renaud SM & Perry DL. 1994. Microalgae for use in tropical aquaculture II: Effect of salinity on growth, gross chemical composition and fatty acid composition of three species of marine microalgae. *J Appl Phycol* 6: 347-356.
- Wegeberg S. 2007. Er tang en ny marin ressource i Grønland? *Vand & Jord* 3: 117-120.
- Yoder JA. 1979. Effect of temperature on light-limited growth and chemical composition of *Skeletonema costatum* (Bacillariophyceae). *J Phycol* 15: 362-370.