

Hidra kao objekt u evolucijskim istraživanjima

Franić, Iva

Undergraduate thesis / Završni rad

2010

Degree Grantor / Ustanova koja je dodijelila akademski / stručni stupanj: **University of Zagreb, Faculty of Science / Sveučilište u Zagrebu, Prirodoslovno-matematički fakultet**

Permanent link / Trajna poveznica: <https://um.nsk.hr/um:nbn:hr:217:862242>

Rights / Prava: [In copyright](#) / [Zaštićeno autorskim pravom.](#)

Download date / Datum preuzimanja: **2024-04-19**



Repository / Repozitorij:

[Repository of the Faculty of Science - University of Zagreb](#)



SVEUČILIŠTE U ZAGREBU
PRIRODOSLOVNO – MATEMATIČKI FAKULTET
BIOLOŠKI ODSJEK

HIDRA KAO OBJEKT U EVOLUCIJSKIM ISTRAŽIVANJIMA
HYDRA AS AN OBJECT IN EVOLUTIONARY RESEARCH
SEMINARSKI RAD

Iva Franić

Preddiplomski studij znanosti o okolišu
(Undergraduate Study of Environmental Sciences)

Mentor: doc. dr. sc. Goran Kovačević

Zagreb, 2010.

SADRŽAJ

1. UVOD.....	1
2. OSNOVNE ZNAČAJKE HIDRE I UZ NJU VEZANA EVOLUCIJSKA ISTRAŽIVANJA.....	2
2.1. Taksonomija, filogenija i genom hidre.....	2
2.2. Građa tijela hidre.....	4
2.3. Matične stanice i regeneracija.....	5
2.4. Formiranje osi.....	7
2.5. Živčani sustav hidre.....	9
2.6. Imunološki sustav hidre.....	10
2.7. Optjecajni sustav hidre.....	10
3. SIMBIOZA.....	11
3.1. Endosimbioza zelene hidre i algi roda <i>Chlorella</i>	11
4. ZAKLJUČCI.....	14
5. LITERATURA.....	15
6. SAŽETAK.....	18
7. SUMMARY.....	18

1. UVOD

Hidra je radijalno simetrična višestanična slatkovodna životinja jednostavne građe koja pripada skupini žarnjaka, staroj više od 600 milijuna godina (Watanabe i sur., 2009 a). Upravo kod žarnjaka prvi puta u živome svijetu susrećemo definiranu građu tijela, epitel, imunološki, živčani i optjecajni sustav, ali i specifično za njih žarne stanice. Zbog toga je hidra važan eksperimentalni organizam koji nam može pomoći u razumijevanju građe prvih višestaničnih organizama, ali je bitna i za razumijevanje evolucije višestaničnih životinja od zajedničkog pretka. Hidra je jednostavan višestanični organizam značajan za razumijevanje biologije odvedenijih životinja te se stoga može smatrati živim fosilom (Meinhardt, 2002).

Od kada je u 18. stoljeću upravo kod hidre Trembley (1744) otkrio njenu čudesnu moć regeneracije, nova otkrića samo su se nizala. Uskoro je otkriveno i nesporno razmnožavanje pupanjem, matične stanice te kompleksna diferencijacija kojom iz matičnih stanica nastaju specijalizirani tipovi stanica, a koja se odvija prema određenim prostorno vremenskim pravilima (Bosch, 2009). Danas je hidra važan model u istraživanjima vezanim uz regeneraciju, biologiju matičnih stanica, pojavu glavnih tjelesnih osi i razvitka građe tijela kod odvedenijih višestaničnih životinja (Chapman i sur., 2010). S obzirom na pojavu endosimbioze između zelene hidre *Hydra viridissima* i zelenih jednostaničnih algi roda *Chlorella*, hidra je važan eksperimentalni organizam kod proučavanja simbotskih odnosa.

U ovom radu željela bih ukazati na osnovne karakteristike hidre te na neka evolucijska istraživanja vezana uz nju.

2. OSNOVNE ZNAČAJKE HIDRE I UZ NJU VEZANA EVOLUCIJSKA ISTRAŽIVANJA

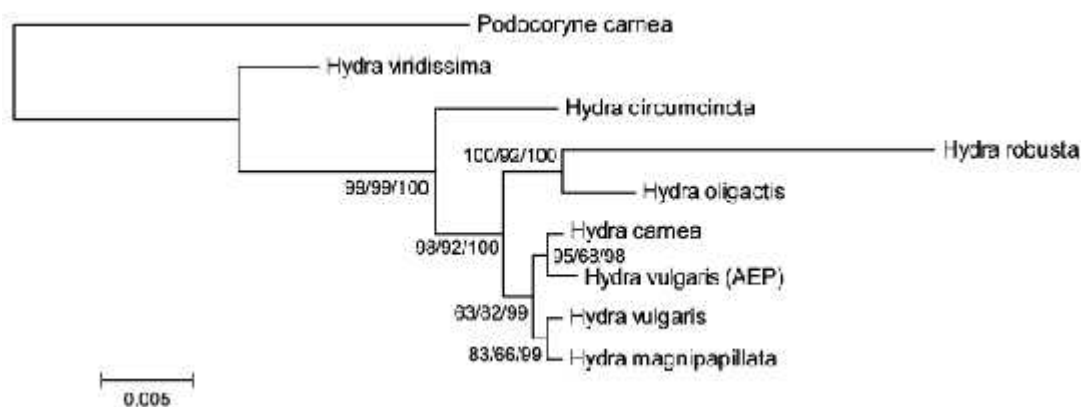
Kao što je već prije navedeno, hidra je radijalno simetričan višestaničan slatkovodni žarnjak jednostavne tjelesne građe. Tijelo joj je podijeljeno na tri regije: hipostom s lovkama, gastralni dio s pupnom regijom i stopalo s bazalnom pločom. Tijelo se sastoji od tri sloja: ektoderma, endoderma i mezogleje koji okružuju gastralnu šupljinu. Hidra je predatorska životinja čija probava može biti izvanstanična (u gastralnoj šupljini) i unutarstanična (unutar endoderma). Razmnožava se nesporno pupanjem, ali u nepovoljnim uvjetima može se razmnožavati i spolno. Živačni sustav joj je jednostavan. Živačne stanice oblikuju mrežu. Kod hidre susrećemo i primitivni imunološki i optjecajni sustav.

2.1. Taksonomija, filogenija i genom hidre

Taksonomski i filogenetski odnosi unutar roda *Hydra* poprilično su diskutabilni i nejasni. Rod *Hydra* pripada koljenu Cnidaria, razredu Hydrozoa, redu Hydroida i porodici Hydridae. Danas je opisano oko 30 vrsti unutar roda *Hydra* (Hemmrich i sur., 2007), ali točan broj vrsta nije siguran. Prvu vrstu, *Hydra polypus*, opisao je Carl Linné (1758), nakon čega su opisane brojne druge vrste unutar roda. Početkom 20. stoljeća Schulze (1917) je svrstao sve hidre u 3 roda *Hydra*, *Pelamtohydra* i *Chlorohydra*, međutim danas je najkorištenija Linnéova taksonomija koja sadrži samo jedan rod, rod *Hydra*. Campbell (1987) je na temelju morfoloških karakteristika podijelio sve poznate vrste roda *Hydra* u 4 skupine: viridissima grupa u koju spadaju simbiotske zelene hidre, braueri grupa, oligactis grupa i vulgaris grupa u koju spadaju nesimbiotske, tzv. smeđe hidre.

Filogenetska istraživanja osam najčešće korištenih vrsta roda *Hydra* u istraživanjima ukazuju na sestrinski odnos vrste *Hydra viridisima* sa skupinom smeđih nesimbiotskih hidri kao što pokazuje Sl. 1. Isto tako, ustanovljeno je da su *Hydra circumcincta* i *Hydra oligactis* sestrinske vrste svim drugim vrstama roda *Hydra* (Hemmrich i sur., 2007). Ovo istraživanje ide u prilog prije navedenoj Campbelllovoj podjeli roda *Hydra*. Međutim, zbog nedovoljne istraženosti drugih vrsta unutar roda, filogenija roda *Hydra* i dalje ostaje neriješena.

Žarnjaci, a samim time i hidre posjeduju velik broj homolognih gena genima vertebrata (Kortschak i sur., 2003) zbog čega čine iznimno važnu skupinu za komparativna evolucijska istraživanja (Zacharias i sur., 2004).



Slika 1. Filogenetsko stablo roda *Hydra*

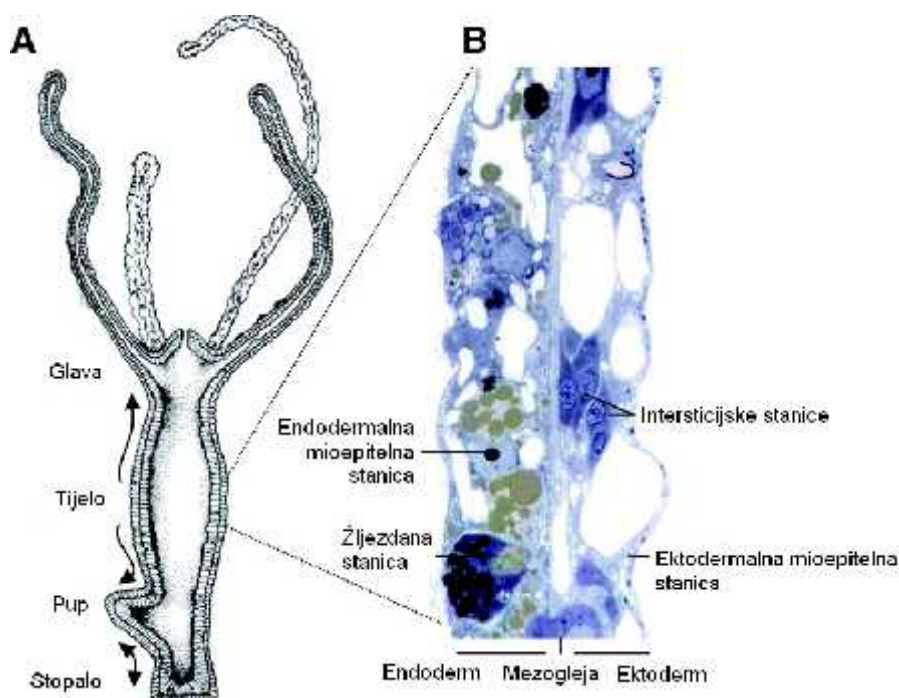
(Hemrich i sur., 2007)

Istraživanja su pokazala da vrste unutar roda *Hydra* imaju jednak broj kromosoma ($2n=30$). Što se veličine kromosoma i genoma tiče, najmanje kromosome (3 puta manje od kromosoma smeđe hidre) i najmanji genom (380 Mpb) ima vrsta *Hydra viridissima*, dok je najveći genom pripisan vrsti *Hydra oligactis* (1450 Mpb) (Zacharias i sur., 2004).

Vrlo bitan događaj u istraživanjima hidre i evolucije živog svijeta bio je sekvenciranje kompletnog genoma vrste *Hydra magnipapillata* na J. Craig Venter Institutu (Chapman i sur., 2010).

2. 2. Građa tijela hidre

Na tijelu odraslog polipa hidre jasno se mogu razlikovati: regija stopala s bazalnim diskom koji luči sluz kojom se polip pričvršćuje za podlogu, tijelo hidre s pupnom regijom koje obuhvaća i gastralnu šupljinu čiji otvor se nalazi na vrhu hipostoma, okružen lovkama (Sl. 2.). Dio tijela na kojemu se nalazi otvor gastralne šupljine naziva se glavom, a otvor ustima. Smještaj glave, odnosno usta hidre vrlo je diskutabilna tema koja će biti spomenuta u daljnjem tekstu.



Slika 2. Građa polipa hidre (A) Longitudinalni presjek hidre sa strelicama koje pokazuju kretanja tkiva (B) Mikrograf s prikazom građe epitela

(Prilagođeno prema Bosch, 2007)

Žarnjaci su prva skupina životinja s definiranim epitelom. Epitel hidre sastoji se od ektoderma i endoderma razdvojenih mezoglejom (ekstracelularni matriks) (Sl. 2.). Kod žarnjaka se govori i o pojavi prvih tkiva, međutim, stanice koje izgrađuju epitel imaju određeni stupanj nezavisnosti, a neke stanice žarnjaka nemaju funkcionalnu i strukturalnu specijalizaciju, koja je tipična za stanice viših mnogostaničnih životinja, zbog čega nije sasvim točno govoriti o tkivima (Matoničkin i sur., 1998). Naime, epitelne stanice hidre sadrže mišićna vlakna, sudjeluju u imunološkoj obrani organizma te probavljanju hrane te ih njihova višestruka funkcija čini različitim od stanica viših mnogostaničnih životinja (Watanabe i sur., 2009 a).

2.3. Matične stanice i regeneracija

Tijelo hidre građeno je od otprilike 20 tipova stanica koje je moguće svrstati u 3 glavne skupine, ovisno o stanicama iz kojih su se diferencirale.

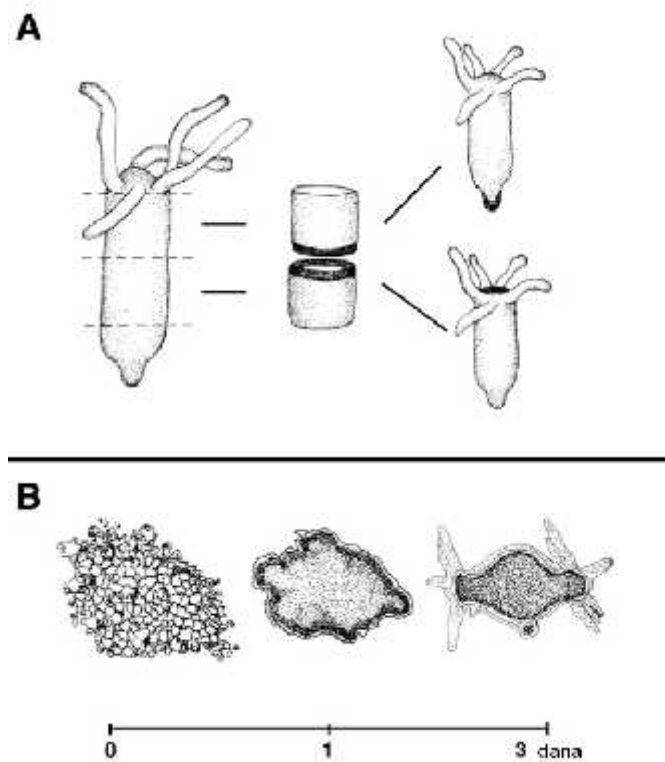
Ektodermalne mioepitelne stanice nalaze se s vanjske strane mezogleje dok su endodermalne mioepitelne stanice smještene s unutrašnje strane mezogleje gdje oblažu gastralnu šupljinu (Sl. 2.). Intersticijske stanice (I-stanice) se nalaze umetnute između ektodermalnih mioepitelnih stanica, dok se zimogene stanice nalaze u endodermalnom sloju. Svi ovi tipovi stanica imaju svojstvo dijeljenja i diferencijacije u jedan ili više tipova stanica (matične stanice) što hidru, uz svojstvo nespolnog razmnožavanja pupanjem, na određeni način čini besmrtnim organizmom (Bosch, 2009), povoljnim modalnim organizmom za istraživanja vezana uz matične stanice i diferencijaciju stanica, te za razumijevanje razvitka tkiva viših mnogostaničnih organizama, regeneraciju... Mioepitelne matične stanice nalaze se u gastralnom dijelu tijela polipa gdje dijeljenjem neprestano nastaju nove stanice koje se zatim kreću prema apikalnom dijelu životinje, prema stopalu ili pak sudjeluju u stvaranju novih pupova. Pritom se ektodermalne mioepitelne matične stanice koje putuju prema apikalnom dijelu diferenciraju u baterijske stanice na lovkama, dok se one koje putuju prema stopalu diferenciraju u stanice bazalne ploče. Endodermalne mioepitelne matične stanice koje putuju prema apikalnom dijelu životinje diferenciraju se u endodermalne stanice lovki, a one koje putuju u stopalo u endodermalne stanice stopala. Intersticijske stanice se pak diferenciraju u više tipova stanica: živčane stanice, žarne stanice, žljezdane i spolne stanice. Čak 70 % produkata pluripotentnih I-stanica su živčane i žarne stanice (Watanabe i sur., 2009 a).

Ranija istraživanja su pokazala da ukoliko hidri uklonimo I-stanice i stanice nastale njihovom diferencijacijom da će se hidra građena samo od epitela normalno razvijati, rasti, pupati i regenerirati se (Marcum i Campbell, 1978).

S druge strane u tijelu hidre javlja se i neprestano umiranje stanica. Programirana smrt stanica javlja se kod većine živih organizama u svrhu odstranjivanja oštećenih stanica, zaštite od infekcija, regulacije broja stanica te održavanja homeostaze unutar tkiva i takav se proces naziva apoptoza. U tijelu hidre gotovo da nema tragova smrti stanica dok se u području lovki, glave i stopala broj mrtvih stanica povećava. Aktivacija cistein proteaze je okidač za početak apoptoze, a istraživanja su pokazala da postoji kontrola apoptoze putem čimbenika rasta što je do sad bilo poznato samo kod viših životinja (David CN i sur., 2005). Hidra je osim po svojoj besmrtnosti poznata i kao organizam koji posjeduje iznimnu sposobnost regeneracije i to upravo zahvaljujući

prije spomenutim matičnim stanicama (Bosch, 2009).

U prirodi postoje dva poznata oblika regeneracije koje je početkom 20. st. definirao Thomas Hunt Morgan (1901). Prvi podrazumijeva izostanak dijeljenja postojećeg tkiva i njegovu reorganizaciju u nove strukture. Upravo takav oblik regeneracije se pojavljuje kod hidre gdje se stanice iz gastralne regije diferenciraju u stanice glave ili stopala (Bosch, 2007) kao što prikazuje Sl. 3.. Drugi oblik regeneracije podrazumijeva proces prilikom kojeg postoji dioba stanica. Počeci proučavanja regeneracije hidre sežu daleko u prošlost kada je u 18. stoljeću Abraham Trembley primjetio regenerativnu moć hidre.



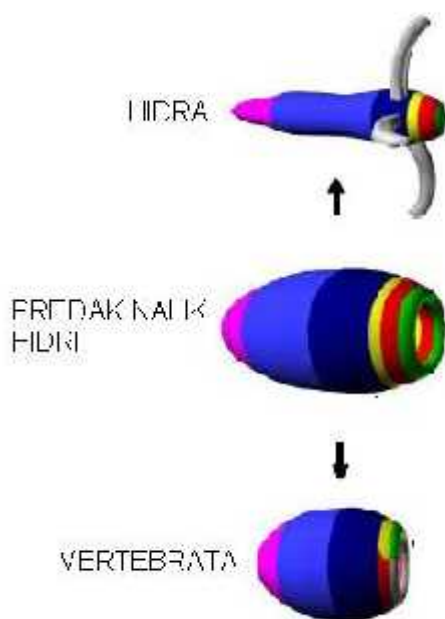
Slika 3. Regeneracija hidre (A) Klasični eksperiment koji pokazuje regeneraciju glave i stopala na istom presjeku (B) Regeneracija polipa iz skupa izoliranih stanica

(Prilagođeno prema Bosch, 2007)

Daljnja istraživanja pokazala su da regenerativnu moć unutar hidre imaju jedino epitelne stanice i to nakon što su iz tijela hidre uklonjeni svi drugi tipovi stanica (Marcum i Campbell, 1978). Da bi došlo do normalne regeneracije glave, osim epitelnih stanica, potrebni su i mezogleja te kritična veličina tkiva koje se treba regenerirati. Najmanje tkivo koje se može regenerirati mora imati oko 300 epitelnih stanica (Shimizu i sur., 1993). Regeneracijska moć hidre čini hidru vrlo bitnim modelom za proučavanje razvitka tijela kod višestaničnih organizama.

2.4. Formiranje osi

Hidra je radijalno simetričan organizam koji se građom tijela može poistovjetiti s prvim višestaničnim organizmima. Pripada koljenu Cnidaria koji su najbliža vanjska grupa grupi Bilateria. Zbog toga je razumijevanje građe tijela hidre vrlo važno u proučavanju nastanka bilateralne simetrije i pojave glavnih tjelesnih osi kod viših organizama. Iako se, kako je već prije spomenuto, upravo područje hipostoma s lovkama naziva glavom hidre, a otvor gastralne šupljine ustima, novija istraživanja pokazuju da je to vrlo diskutabilna tema. Brojnim istraživanjima otkriveno je da bazalni disk hidre evolucijski odgovara ustima viših organizama (Shimizu i sur., 2005). Usta hidre razvijaju se iz blastopora isto kao i analni otvor viših vertebrata (Meinhardt, 2002). Postoji više dokaza koji na to ukazuju: bazalna ploča bogata je živčanim stanicama, te je osjetljiva na dodir, epitel bazalne ploče luči sluz pomoću koje se prihvaća za podlogu što je analogno nižim parazitskim višestaničarima koji se prilikom prihvaćanja za žrtvu primaju ustima. Osim toga u centru bazalne ploče pronađena je pora koja je direktno povezana s probavnim traktom i kroz koju, iako rijetko, postoji izmjena fluida (Shimizu i sur., 2005).



Slika 4. Regije ekspresije homolognih gena kod hidre, hidri sličnog zajedničkog pretka i vertebrata; ljubičasto – gen Nk2 i njegovi homolozi, krajnje anteriorne strukture koje uključuju srce i prednji mozak, plavo – centralni dio mozga, tamno plavo - regija lovki i žuto – regija hipostoma odgovaraju ostatku mozga, crveno i zeleno – geni brachyury i Wnt, regija probavila

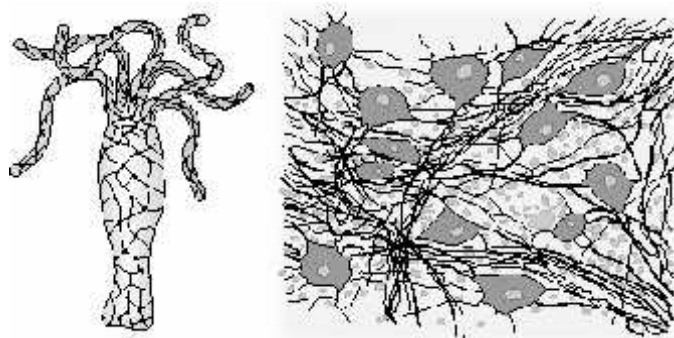
(Prilagođeno prema Meinhardt, 2002)

Zasigurno, najfascinantniji dokazi ove tvrdnje vezani su uz sve očitiji napredak genetike. Naime, u razvitku i diferencijaciji stopala hidre sudjeluju dva gena: transkripcijski faktor CnNK2 te signalni peptid pedibin koji stimulira formaciju stopala i regeneraciju. Između ta dva gena postoji očita interakcija; pedibin služi kao pozicijski signal genu CnNK2 (Thomsen i sur., 2004). Gen CnNK2 vrlo je bitan jer njegov vertebratni homolog Nkx – 2.5 uzrokuje kod npr. miševa, muha ili nematoda povezivanje usta preko farinksa na probavni trakt što zapravo dokazuje da bazalna ploča uistinu odgovara ustima viših organizama (Shimizu i sur., 2005). S druge strane postoje i geni vezani uz formiranje glave kod hidre, a to su: brachyury homolog HyBra1, wnt geni (HyWnt, Hy – cat, HyTcf), gen prdl 1 i peptid HEADY (Bosch, 2003).

Nadalje, ako na temelju ekspresije homolognih gena pretpostavimo da su usta hidre analogna analnom otvoru vertebrata te uzmemo u obzir da postoje homologni geni do čije ekspresije dolazi i u "glavi " hidre i u regiji glave vertebrata, dolazimo do zaključka da je vertebratni mozak mogao evolucijski nastati iz kompletnog hidrolikog pretka, osim male regije između lovki i otvora gastralne šupljine gdje se naknadno evolucijski umetnulo probavilo i analni otvor. Gene koji su kod takvog hidri sličnog pretka ekspresijom upravljali gotovo cijelim organizmom danas nalazimo lokalizirane isključivo u području mozga vertebrata (Sl. 4.), s tim da bi stopalo hidre odgovaralo krajnje anteriornom dijelu mozga (Meinhardt, 2002).

2.5. Živčani sustav hidre

Žarnjaci su prva skupina organizama na Zemlji kod kojih se pojavljuje živčani sustav i zbog toga su dobar model za razumijevanje živčanih sustava primitivnih organizama kao i evolucije onih složenijih. Živčani sustav hidre sastoji se od živčanih i osjetnih stanica koje oblikuju jednostavnu živčanu mrežu (Sl. 5.) postavljenu s obje strane mezogleje na bazi epitelnih ektodermalnih i endodermalnih stanica (Watanabe i sur., 2009 b).



Slika 5. Živčani sustav hidre

(www.dericbownds.net)

Živčane stanice hidre odlikuje multifunkcionalnost za razliku od neurona odvedenijih životinja koji su usko specijalizirani. Živčane stanice nastaju neprestano konstantnom diferencijacijom iz intersticijskih pluripotentnih matičnih stanica i gibaju se duž tijela hidre zajedno s epitelnim stanicama. To podrazumijeva kretanja u smjeru hipostoma, u smjeru stopala ili pak sudjeluju u stvaranju pupova. U perihipostomalnoj regiji tijela hidre opisan je živčani prsten koji je stabilan i statičan i za kojeg se pretpostavlja da odgovara centralnom živčanom sustavu odvedenijih organizama (Koizumi, 2002). Toj teoriji u prilog idu novootkriveni geni čija ekspresija se očituje u području "glave" hidre, a koji imaju svoje homologe specifične za regiju glave vertebrata (Meinhardt, 2002).

2.6. Imunološki sustav hidre

Hidra je u okolišu u kojem živi u kontaktu s brojnim, potencijalno štetnim organizmima kao što su virusi, bakterije, protisti... Kao odgovor na napade iz okoliša žarnjaci su, pa tako i hidre, razvili prvi imunološki sustav koji kao takav može poslužiti za razumijevanje obrambenih strategija prvih višestaničnih organizama. Žarnjaci nemaju pokretne fagocite, hemolimfu ili nepropusne barijere kao što su egzoskelet ili kutikula. Imunološki sustav hidre bazira se na epitelnim endodermalnim i ektodermalnim stanicama koje imaju svojstvo fagocitiranja te izlučuju antimikrobne peptide u svrhu obrane od infekcija (Bosch i sur., 2009). Istraživanja vezana uz imunološki sustav hidre ukazala su na očitu povezanost tog sustava sa živčanim sustavom u smislu veze između broja neurona i antibakterijske aktivnosti. Dokazano je da su antibakterijski aktivnije one stanice koje imaju manje neurona. Ta istraživanja potvrđuju da su od samih početaka svoga razvitka imunološki i živčani sustav bili povezani (Kasahara i Bosch, 2003).

2.7. Optjecajni sustav hidre

Dugo se smatralo da se optjecajni sustav hidre temelji na difuziji. Međutim, istraživanja su pokazala da stopalo hidre i srce viših organizama imaju zajedničko podrijetlo (Shimizu i Fujisawa, 2003). Kada se u gastrovaskularnu šupljinu hidre injektira boja, a hidra je opuštena, boja se koncentrira u dijelu gastrovaskularne šupljine uz stopalo i u samom stopalu. Kontrakcijom boja se rasprostire po cijeloj gastralnoj šupljini hidre. Marcum i Campbell su 1978. godine pokazali da polipi bez živčanih stanica ne pokazuju spontane kontrakcije što je upućivalo na to da su kontrakcije usko povezane sa živčanim sustavom. Shimizu i Fujisawa su 2003. godine uistinu i pokazali da se odstranjivanjem lovki i stopala kontrakcije hidre znatno smanjuju što je upućivalo na činjenicu da se upravo u tim regijama nalaze kontraktilni signali. Prisutnost neuropeptida Rfamide I – IV u lovkama i stopalu potvrđuju takvu teoriju jer upravo ti neuropeptidi uzrokuju kontrakcije srca kod nekih viših organizama. Već prije spomenuti gen *Nkx – 2.3* kod kralježnjaka i roda *Drosophila* sudjeluje u formaciji srca što je bitno zbog nađenog homologa *CnNk – 2* u stopalu hidre.

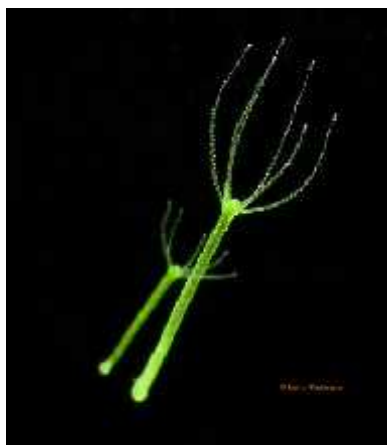
3. SIMBIOZA

Simbioza predstavlja dugotrajan tijesan suživot dvije ili više vrsta organizama koji pripadaju različito nazvanim kategorijama i žive u uskom odnosu većinu svog života. Ukoliko unutar jedne citoplazme nalazimo barem dva genoma različitog evolucijskog podrijetla gdje postoji zatvoren fizički kontakt dvaju simbionata govorimo o endosimbiozi. Endosimbioza je iznimno važna u evoluciji jer se prema endosimbiotskoj teoriji postanka eukariotske stanice smatra da su mitohondriji i plastidi nastali endosimbiozom iz prokariotskih organizama (bakterija i cijanobakterija). Simbiotski odnosi samim time imaju veliku važnost u evoluciji i raznolikosti živoga svijeta.

Najstarija skupina eumetazoa za koju se zna da održava stabilne simbioze s jednostaničnim algama su upravo životinje iz koljena Cnidaria kojima pripada i hidra (Habetha i Bosch, 2005). Zelena hidra (*Hydra viridissima* Pallas, 1766) je tipičan primjer endosimbioze jer u njenim gastrodermalnim mioepitelnim stanicama žive brojne jednostanične zelene alge roda *Chlorella* (Habetha i sur., 2003).

3.1. Endosimbioza zelene hidre i algi roda *Chlorella*

Jedini primjer stabilne endosimbioze s algama unutar roda *Hydra* nalazimo kod vrste *Hydra viridissima* (Habetha i sur., 2003) zbog čega ju nazivamo zelenom hidrom (Sl. 6.), a sve ostale vrste unutar roda *Hydra* nazivamo smeđim hidrama (Rahat i Reich, 1986).



Slika 6. Vrsta *Hydra viridissima*
(www.aquamax-weblog.blogspot.com)

Organizmi ili vrste koje ne mogu živjeti u endosimbiozi nazivaju se nesimbiotskim organizmima ili vrstama dok organizmi/vrste koje mogu živjeti u endosimbiotskom odnosu određeno vrijeme, ali nakon odvajanja simbionata mogu normalno živjeti dalje nazivaju se aposimbiotskim vrstama/organizmima. Zelena hidra svoje ime duguje zelenoj boji koja potječe od jednostaničnih algi roda *Chlorella* (Sl. 7.) koje nastanjuju njene gastrodermalne mioepitelne stanice. U svakoj stanici nalazimo 20 – 40 algi (Habetha i sur., 2003).

Rod *Chlorella* je veliki rod polifiletskog porijekla čija su taksonomija i filogenija još uvijek nejasni. Vrste roda *Chlorella* pripadaju razredu Trebouxiophyceae, a neke vrste pripadaju razredu Chlorophyceae. Dugo se smatralo da se endosimbiotske alge iz hidre ne mogu uspješno izolirati u stabilnoj kulturi, ali 2010. godine opisana je njihova uspješna, trajna izolacija (Kovačević i sur., 2010.).



Slika 7. Vrsta *Chlorella vulgaris*

(Prilagođeno prema www.botany.natur.cuni.cz)

Za uspostavu simbioze zelene hidre i algi roda *Chlorella* bile su potrebne preadaptacije kod obaju organizama. Zelena hidra može razlikovati svoje simbioante od drugih čestica tokom fagocitoze, a prepoznavanje se temelji na interakciji površine fagocita i alge. Kada ih fagocitiraju, alge se smještaju u zasebne vakuole u gastrodermalnim stanicama bliže mezogleji koje se nazivaju simbiosomima. Hidra može održavati konstantan broj algi u stanici sprječavanjem simbioze, izbacivanjem alge iz stanice ili probavljanjem algi (Baghdasarian i Muscatine, 2000). Alge i hidra su u mutualističkom endosimbiotskom odnosu što znači da obje strane imaju dobit iz takvog odnosa. Istraživanja koja su uspoređivala rast simbiotskih i aposimbiotskih hidri pokazala su da u

uvjetima s malo hrane pod svjetlom aposimbotske hidre sporije rastu od simbiotskih jer simbiotske hidre konstantno dobivaju produkte fotosinteze svog simbionta (Habetha i sur., 2003). Aposimbotske hidre normalno nastavljaju živjeti bez svojih simbionata i mogu nanovo postati simbiotske.

Osim zaštite koju alga dobiva u stanicama hidre, hidra algu opskrbljuje sa ugljikovim dioksidom i nutrijentima. Alga zatim fotosintetizira i hidru opskrbljuje produktima fotosinteze koju sama provodi.

Specifično za alge roda *Chlorella* je da proizvode maltozu koja onemogućuje spajanje simbiosoma sa lizosomom (Cernichiari i sur., 1969). Upravo različita količina saharida koju izlučuju razlikuje simbiotske od slobodnoživućih algi. Naime, simbiotske alge izlučuju manje raznolike, ali pune veće količine mono- i disaharida proporcionalno sa snižavanjem pH vrijednosti (Reisser i Widowski, 1992). Perialgalni prostor također pomaže uspostavljanju endosimbioze niskim pH. Nakon uspostave simbioze alge se smještaju u mirnije dijelove stanice, bliže mezogleji.

U povoljnim uvjetima hidra se razmnožava nespolno pupanjem. To znači da dioba algi mora biti usklađena sa dijeljenjem stanica hidre kako bi se održavao stalan broj algi po stanici. U nepovoljnim uvjetima hidra se razmnožava spolno prilikom čega spolne stanice nastaju iz intersticijskih stanica i tvore jajnike i testise. Primijećeno je da je oogeneza kod zelene hidre praćena transportom simbiotskih algi iz endoderma u ektoderm u oocite. Smatra se da alga ima promotorsku ulogu u oogenezi čime osigurava svoj prijenos u slijedeću generaciju (Habetha i sur., 2003).

Također, primijećeno je da tijekom oogeneze kod vrste *Hydra viridissima* dolazi do ekspresije biljnog peroksidaznog gena HvAPX1. Moguće je da je gen porijeklom od nekog davnog fotosintetskog endosimbionta (ne nužno *Chlorella*). Gen je prisutan kod svih vrsta roda *Hydra*, ali kod vrste *Hydra magnipapillata* nije povezan sa oogenezom. Time se da naslutiti da je predak hidri zapravo bio simbiotski polip. Funkcija HvAPX1 gena je zasad nesigurna, ali moguće je da sudjeluje u formaciji jajnika i oogenezi regulacijom redoks stanja ili da štiti jaja od oksidacije i degradacije (Habetha i Bosch, 2005).

Određene promjene u simbiozi zelene hidre i alge mogu se primijetiti ukoliko hidru tretiramo nekim štetnim kemijskim spojevima kao što su herbicidi. Jedna od promjena koje se događaju je širenje perialgalnog prostora endosimbionata uslijed tretiranja herbicidom što se može protumačiti kao obrambeni odgovor. Javlja se i potpuna degradacija i gubitak simbiosoma te spajanje više perialgalnih prostora u jedan što rezultira vakuolama od po tri alge unutar vakuole. Nakon oporavka hidra uspostavlja prvotni odnos sa simbiotima što upućuje na to da su

primijećene promjene dio obrambenog sustava hidre (Kovačević i sur., 2007).

4. ZAKLJUČCI

Već više od 300 godina organizmi iz roda *Hydra* koriste se u različitim istraživanjima, pa tako i evolucijskim. Bazalni položaj u filogenetskom stablu višestaničnih životinja čini hidru bitnim organizmom za razumijevanje građe prvih višestaničnih organizama te za razumijevanje evolucije višestaničara od zajedničkog pretka. Danas je hidra važan model u istraživanjima vezanim uz regeneraciju, matične stanice, pojavu glavnih tjelesnih osi i razvitka građe tijela kod odvedenijih višestaničnih životinja, te za istraživanja simbiotskih odnosa. U budućnosti, unaprjeđenjem metoda molekularne biologije i genetike otvaraju se nove mogućnosti proučavanja i razumijevanja evolucije višestaničnih organizama, u čemu će hidra kao bitan modalni organizam imati zasigurno vrlo važnu ulogu.

5. LITERATURA

- Baghdasarian G, Muscatine L (2000) Preferential expulsion of dividing algal cells as a mechanism for regulating algal-cnidarian symbiosis. *Bio Bull* 199: 278-286
- Bosch TCG (2009) Hydra and the evolution of stem cells. *Bioessays* 31: 478-486
- Bosch TCG, Augustin R, Anton-Erxleben F, Fraune S, Hemmrich G, Zill H, Rosenstiel P, Jacobs G, Schreiber S, Leippe M, Stanisak M, Grotzinger J, Jung S, Podschun R, Bartels J, Harder J, Schroder JM (2009) Uncovering the evolutionary history of innate immunity: The simple metazoan Hydra uses epithelial cells for host defence. *Dev Comp Immunol* 33: 559–569
- Bosch TCG (2007) Why polyps regenerate and we don't: towards a cellular and molecular framework for Hydra regeneration. *Dev Biol* 303: 421-433
- Bosch TCG (2003) Ancient signals: peptides and the interpretation of positional information in ancestral metazoans. *Comp Biochem Physiol, Part B: Biochem Mol Biol* 136: 185-196
- Campbell RD (1987) A new species of Hydra (Cnidaria, Hydrozoa) from North-America with comments on species clusters within the genus. *Zool J Linn Soc* 91: 253-263
- Cernichiari E, Muscatine L, Smith DC (1969) Maltose excretion by the symbiotic algae of *Hydra viridis*. *Proc Roy Soc Lond B* 173: 557-576
- Chapman JA, Kirkness EF, Simakov O, Hampson SE, Mitros T, Weinmaier T, Rattei T, Balasubramanian PG, Borman J, Busam D, Disbennett K, Pfannkoch C, Sumin N, Sutton GG, Viswanathan LD, Walenz B, Goodstein DM, Hellsten U, Kawashima T, Prochnik SE, Putnam NH, Shu S, Blumberg B, Dana CE, Gee L, Kibler DF, Law L, Lindgens D, Martinez DE, Peng J, Wigge PA, Bertulat B, Guder C, Nakamura Y, Ozbek S, Watanabe H, Khalturin K, Hemmrich G, Franke A, Augustin R, Fraune S, Hayakawa E, Hayakawa S, Hirose M, Hwang JS, Ikeo K, Nishimiya-Fujisawa C, Ogura A, Takahashi T, Steinmetz PR, Zhang X, Aufschnaiter R, Eder MK, Gorny AK, Salvenmoser W, Heimberg AM, Wheeler BM, Peterson KJ, Böttger A, Tischler P, Wolf A, Gojobori T, Remington KA, Strausberg RL, Venter JC, Technau U, Hobmayer B, Bosch TC, Holstein TW, Fujisawa T, Bode HR, David CN, Rokhsar DS, Steele RE (2010) The dynamic genome of Hydra. *Nature* 464: 592-596
- David CN, Schmidt N, Schade M, Pauly B, Alexandrova O, Böttger A (2005) Hydra and the evolution of apoptosis. *Integr Comp Biol* 45: 631-638
- Habetha M, Bosch TCG (2005) Symbiotic Hydra express a plant-like peroxidase gene during oogenesis. *J Exp Biol* 208: 2157-2165

- Habetha M, Anton-Erxleben F, Neumann K, Bosch TCG (2003) The *Hydra viridis*/ *Chlorella* symbiosis. Growth and sexual differentiation in polyps without symbionts. *Zoology* 106: 1-8
- Hemmrich G, Anokhin B, Zacharias H, Thomasen TCG (2007) Molecular phylogenetics in Hydra, a classical model in evolutionary developmental biology. *Mol Phyl Evol* 44: 281-290
- Kasahara S, Bosch TCG (2003) Enhanced antibacterial activity in Hydra polyps lacking nerve cells. *Dev Comp Immunol* 27: 79-85
- Koizumi O (2002) Developmental neurobiology of hydra, a model animal of cnidarians. *Can J Zool* 80: 1678-1689
- Kortschak RD, Samuel G, Saint R, Miller DJ (2003) EST analysis of the cnidarian *Acropora millepora* reveals extensive gene loss and rapid sequence divergence in the model invertebrates. *Curr Biol* 13: 2190-2195
- Kovačević G, Franjević D, Jelenčić B, Kalafatić M (2010) Isolation and cultivation of endosymbiotic algae from green hydra and phylogenetic analysis of 18S rDNA sequences. *Folia biol (Kraków)* 58: 135-143
- Kovačević G, Kalafatić M, Ljubešić N (2007) New Observations on Green Hydra Symbiosis. *Folia biol (Kraków)* 55: 1-2
- Linné C (1767) *Systema Naturae*. U: Hemmrich G, Anokhin B, Zacharias H, Thomasen TCG (2007) Molecular phylogenetics in Hydra, a classical model in evolutionary developmental biology. *Mol Phyl Evol* 44: 281-290
- Marcum BA, Campbell RD (1978) Development of Hydra lacking nerve and interstitial cells. *J Cell Sci* 29: 17-33
- Matoničkin I, Habdija I, Primc-Habdija B (1988) Tip organizacije Ameria – beskolutićavci. U: *Beskralješnjaci – biologija nižih avertebrata*. Školska knjiga, Zagreb, pp 280 - 298
- Meinhardt H (2002) The radial symmetric hydra and the evolution of the bilateral body plan: an old body became a young brain. *BioEssays* 23: 185-191
- Morgan TH (1901) Regeneration in the egg, embryo, and adult. U: Bosch TCG (2007) Why polyps regenerate and we don't: towards a cellular and molecular framework for Hydra regeneration. *Dev Biol* 303: 421-433
- Rahat M, Reich V (1986) Algal endosymbiosis in brown hydra: host/symbiont specificity. *J Cell Sci* 86: 273-286
- Reisser W, Widowski M (1992) Taxonomy of eukaryotic algae endosymbiotic in freshwater associations. U: Reisser W, *Algae and Symbioses: Plants, Animals, Fungi, Viruses, Interactions Explored*. Biopress Limited, Bristol, pp 21 – 40

- Schulze P (1917) Neue Beiträge zu einer Monographie der Gattung Hydra. U: Hemmrich G, Anokhin B, Zacharias H, Thomasen TCG (2007) Molecular Phylogenetics in Hydra, a classical model in evolutionary developmental biology. Mol Phyl Evol 44: 281-290
- Shimizu H, Takaku Y, Fuyisawa T (2005) The basal disc of hydra is evolutionary related to the mouth of higher organisms. U: Bosch TGC, Holstein TW, David CN Abstract book of the international workshop hydra and the molecular logic of regeneration. DFG, Tübingen, p 24
- Shimizu H, Fuyisawa T (2003) Peduncle of hydra and the mouth of higher organisms share a common ancestral origin. Genesis 36: 182-186
- Shimizu H, Sawada Y, Sugiyama T (1993) Minimum tissue size required for hydra regeneration. Dev Biol 155: 287–296
- Thomsen S, Till A, Wittlieb J, Beetz C, Khalturin K, Bosch TCG (2004) Control of foot differentiation in Hydra: in vitro evidence that the NK-2 homeobox factor CnNK-2 autoregulates its own expression and uses pedibin as target gene. Mech Dev 121: 195-204
- Trembley A (1744) Mémoires, pour servir à l'histoire d'un genre de polypes d'eau douce, à bras en forme de cornes. U: Bosch TCG (2007) Why polyps regenerate and we don't: towards a cellular and molecular framework for Hydra regeneration. Dev Biol 303: 421-433
- Watanabe H, Hoang VT, Mattner R, Holstein TW (2009 a) Immortality and the base of multicellular life: Lessons from cnidarian stem cells. Semin Cell Dev Biol 20: 1114-1125
- Watanabe H, Fujisawa T, Holstein TW (2009 b) Cnidarians and the evolutionary origin of the nervous system. Develop Growth Differ 51: 167-183
- Zacharias H, Anokhin B, Khalturin K, Bosch TCG (2004) Genome sizes and chromosomes in the basal metazoan Hydra. Zoology 107: 219-227
- www.aquamax-weblog.blogspot.com/2008/08/grne-hydra-hydra-viridissima.html
- www.botany.natur.cuni.cz/algo/CAUP/H1955_Chlorella_vulgaris.htm
- www.dericbownds.net/bom99/Ch02/Ch02.html

6. SAŽETAK

Hidra je radijalno simetrična slatkovodna višestanična životinja. Pripada vrlo staroj skupini Cnidaria koja je najbliža vanjska grupa grupi Bilateria. Kod žarnjaka se prvi puta u životinjskom svijetu pojavljuju određeni sustavi kao što su imunološki, živčani i optjecajni sustav, epitel i definirana građa tijela. Hidra se koristi kao model u istraživanjima vezanim uz regeneraciju, pojavu glavnih tjelesnih osi i razvitka građe tijela kod odvedenijih višestaničnih životinja. S obzirom na pojavu endosimbioze kod zelene hidre *Hydra viridissima* i jednostaničnih zelenih algi roda *Chlorella*, bitna je i za proučavanje simbiotskih odnosa. U ovom radu željela sam ukazati na osnovne karakteristike hidre te na neka evolucijska istraživanja vezana uz nju. Hidra se već više od 300 godina koristi u istraživanjima, pa tako i evolucijskim. Unaprjeđenjem metoda molekularne biologije i genetike otvaraju se nove mogućnosti eksperimentalnog proučavanja i boljeg razumijevanja evolucije višestaničnih organizama, u čemu će hidra kao bitan modalni organizam imati zasigurno vrlo važnu ulogu.

7. SUMMARY

Hydra is radially symmetric freshwater multicellular animal. Hydra belongs to an ancient group of Cnidaria, which is the nearest outgroup to Bilateria. Cnidarians are the first group of animals with immunologic, nervous and circulatory systems, epithel and defined body plan. Hydra is used as a model in research related to regeneration, the appearance of the main body axis and the development of body build in higher multicellular animals. Given the emergence of endosymbiosis between *Hydra viridissima* and unicellular green algal genus *Chlorella*, green hydra is essential for study of symbiotic relationships. In this paper, I wanted to point out the basic features of Hydra and some evolutionary research related thereto. Over 300 years it has been used in research, including evolutionary research. With advancement of molecular biology and genetics new possibilities are opened for experimental study and a better understanding of the evolution of multicellular organisms, in which the hydra as a significant modal organism has certainly a very important role.