

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: **2024-08-26**



Repository / Repozitorij:

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



SVEU ILIŠTE U ZAGREBU
PRIRODOSLOVNO – MATEMATI KI FAKULTET
BIOLOŠKI ODSJEK

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

Iva Frani
Preddiplomski studij znanosti o okolišu
(Undergraduate Study of Environmental Sciences)
Mentor: doc. dr. sc. Goran Kova evi

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. Živani 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 simetri na višestani na slatkovodna životinja jednostavne gra e koja pripada skupini žarnjaka, staroj više od 600 milijuna godina (Watanabe i sur., 2009 a). Upravo kod žarnjaka prvi puta u živome svijetu susre emo definiranu gra u tijela, epitel, imunološki, živ ani i optjecajni sustav, ali i specifi no za njih žarne stanice. Zbog toga je hidra važan eksperimentalni organizam koji nam može pomo i u razumijevanju gra e prvih višestani nih organizama, ali je bitna i za razumijevanje evolucije višestani nih životinja od zajedni kog pretka. Hidra je jednostavan višestani ni organizam zna ajan za razumijevanje biologije odvedenijih životinja te se stoga može smatrati živim fosilom (Meinhardt, 2002).

Od kada je u 18. stolje u upravo kod hidre Trembley (1744) otkrio njenu udesnu mo regeneracije, nova otkri a samo su se nizala. Uskoro je otkriveno i nesporno razmnožavanje pupanjem, mati ne stanice te kompleksna diferencijacija kojom iz mati nih stanica nastaju specijalizirani tipovi stanica, a koja se odvija prema odre enim prostorno vremenskim pravilima (Bosch, 2009). Danas je hidra važan model u istraživanjima vezanim uz regeneraciju, biologiju mati nih stanica, pojavu glavnih tjelesnih osi i razvitka gra e tijela kod odvedenijih višestani nih životinja (Chapman i sur., 2010). S obzirom na pojavu endosimbioze izme u zelene hidre *Hydra viridissima* i zelenih jednostani nih algi roda *Chlorella*, hidra je važan eksperimentalni organizam kod prou avanja simbotskih odnosa.

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

2. OSNOVNE ZNAJKE HIDRE I UZ NJU VEZANA EVOLUCIJSKA ISTRAŽIVANJA

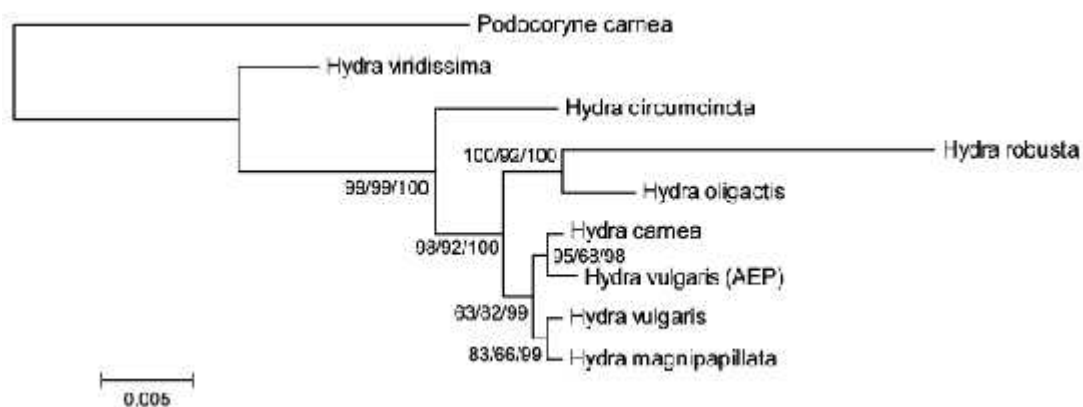
Kao što je već prije navedeno, hidra je radijalno simetričan višestaničan slatkovodni žarnjak jednostavne tjelesne građe. Tijelo joj je podijeljeno na tri regije: hipostom s lovkama, gastralni dio s pupnom regijom i stopalo s bazalnom plošom. Tijelo se sastoji od tri sloja: ektoderma, endoderma i mezogleje koji okružuju gastralnu šupljinu. Hidra je predatorska životinja čija probava može biti izvanstanična (u gastralnoj šupljini) i unutarstanična (unutar endoderma). Razmnožava se nespolno pupanjem, ali u nepovoljnim uvjetima može se razmnožavati i spolno. Živani sustav joj je jednostavan. Živane 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 vrsta 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 Campbellovoj 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 genoma 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*

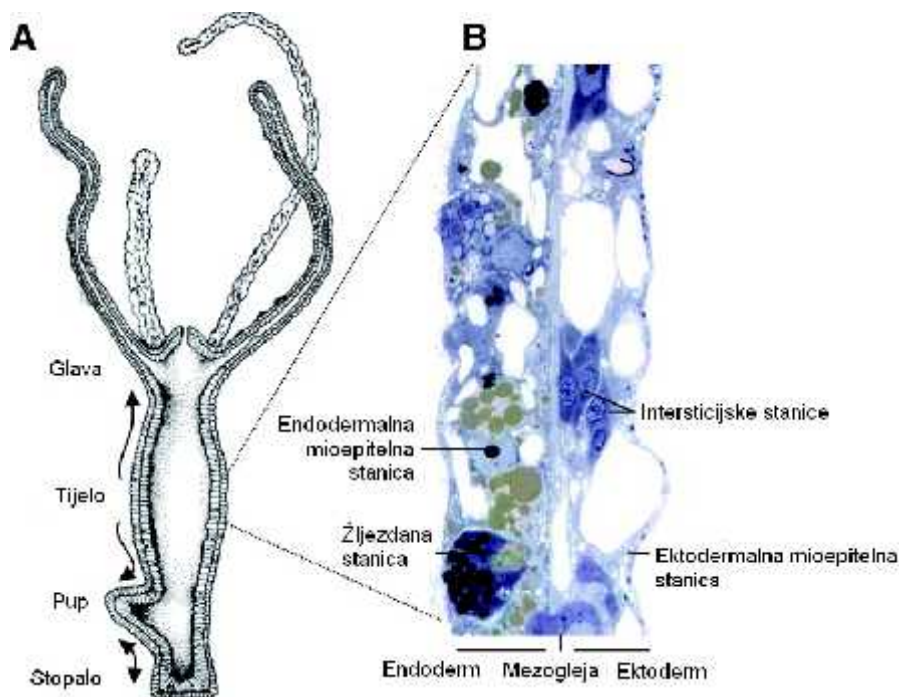
(Hemrich i sur., 2007)

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 i 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 potpunog genoma vrste *Hydra magnipapillata* na J. Craig Venter Institutu (Chapman i sur., 2010).

2.2. Građa i tijela hidre

Na tijelu odraslog polipa hidre jasno se mogu razlikovati: regija stopala s bazalnim diskom koji luči i 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 i 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 mnogostanih životinja, zbog čega nije sasvim točno govoriti o tkivima (Matonkin i sur., 1998). Naime, epitelne stanice hidre sadrže mišićna vlakna, sudjeluju u imunološkoj obrani organizma te probavljanju hrane te imaju njihovu višestruku funkciju različitim od stanica viših mnogostanih životinja (Watanabe i sur., 2009 a).

2.3. Mati ne 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.

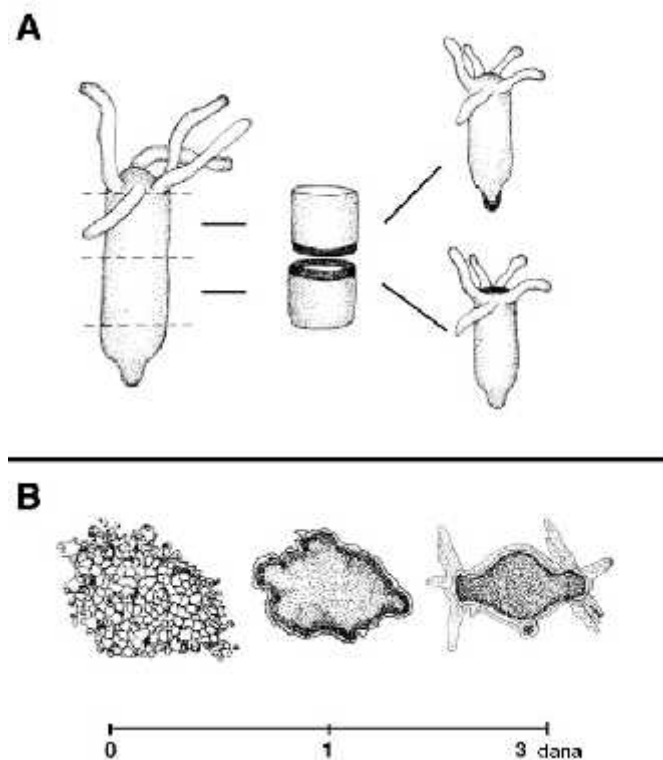
Ektodermalne mioepitelne stanice nalaze se s vanjske strane mezogleje dok su endodermalne mioepitelne stanice smještene s unutrašnje strane mezogleje gdje oblažu gastralnu šupljinu (Sl. 2.). Intersticijske stanice (I-stanice) se nalaze umetnute između u ektodermalnih mioepitelnih stanica, dok se zimogene stanice nalaze u endodermalnom sloju. Svi ovi tipovi stanica imaju svojstvo dijeljenja i diferencijacije u jedan ili više tipova stanica (mati ne stanice) što hidru, uz svojstvo nespolnog razmnožavanja pupanjem, na određeni način besmrtnim organizmom (Bosch, 2009), povoljnim modalnim organizmom za istraživanja vezana uz mati ne stanice i diferencijaciju stanica, te za razumijevanje razvitka tkiva viših mnogostanih organizama, regeneraciju... Mioepitelne mati ne 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 mati ne 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 mati ne 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: živane stanice, žarne stanice, žljezdane i spolne stanice. Oko 70 % produkata pluripotentnih I-stanica su živane i žarne stanice (Watanabe i sur., 2009 a).

Ranija istraživanja su pokazala da ukoliko hidri uklonimo I-stanice i stanice nastale njihovom diferencijacijom da 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 inhibitora 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. Po povijesti razvoja regeneracije hidre sežu daleko u prošlost kada je u 18. stoljeću Abraham Trembley primjetio regenerativnu moć hidre.



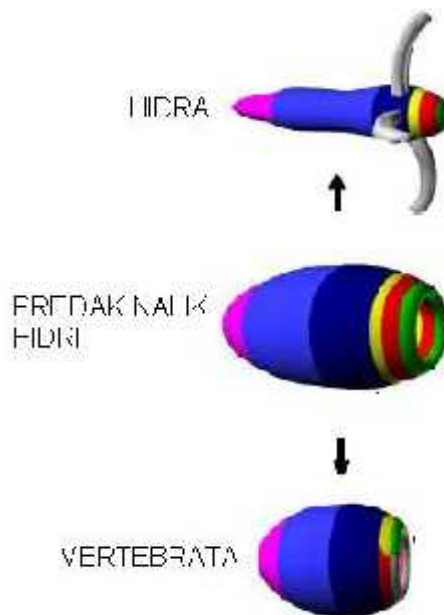
Slika 3. Regeneracija hidre (A) Klasični eksperiment koji pokazuje regeneraciju glave i stopala na istom presjeku (B) Regeneracija polipa iz skupa izoliranih stanica

(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 višestanih 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 živanim stanicama, te je osjetljiva na dodir, epitel bazalne ploče luči i sluz pomoću koje se prihvaća za podlogu što je analogno nižim parazitskim višestaničnim arima 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

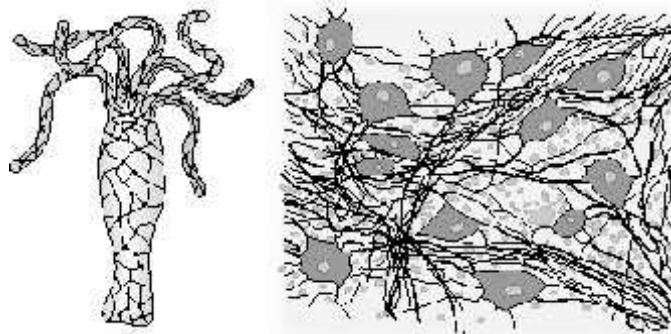
(Prilagođeno prema Meinhardt, 2002)

Zasigurno, najfascinantniji dokazi ove tvrdnje vezani su uz sve o itiji 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. Izme u ta dva gena postoji o ita 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 plo a 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 ije ekspresije dolazi i u "glavi " hidre i u regiji glave vertebrata, dolazimo do zaklju ka da je vertebratni mozak mogao evolucijski nastati iz kompletnog hidrolkog pretka, osim male regije izme u lovki i otvora gastralne šupljine gdje se naknadno evolucijski umetnulo probavilo i analni otvor. Gene koji su kod takvog hidri sli nog pretka ekspresijom upravljali gotovo cijelim organizmom danas nalazimo lokalizirane isklju ivo u podru ju mozga vertebrata (Sl. 4.), s tim da bi stopalo hidre odgovaralo krajnje anteriornom dijelu mozga (Meinhardt, 2002).

2.5. Živani sustav hidre

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



Slika 5. Živani sustav hidre

(www.dericbownds.net)

Živane stanice hidre odlikuje multifunkcionalnost za razliku od neurona odvedenijih životinja koji su usko specijalizirani. Živane stanice nastaju neprestano konstantnom diferencijacijom iz intersticijskih pluripotentnih maternih 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 živani prsten koji je stabilan i statičan i za kojeg se pretpostavlja da odgovara centralnom živanom sustavu odvedenijih organizama (Koizumi, 2002). Toj teoriji u prilog idu novootkriveni geni čija ekspresija se otkriva 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 višestanih 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 očit povezanost tog sustava sa živanim 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 živani 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 živanih stanica ne pokazuju spontane kontrakcije što je upućivalo na to da su kontrakcije usko povezane sa živanim 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 kraljevnjaka i roda *Drosophila* sudjeluje u formaciji srca što je bitno zbog naenog homologa *CnNk – 2* u stopalu hidre.

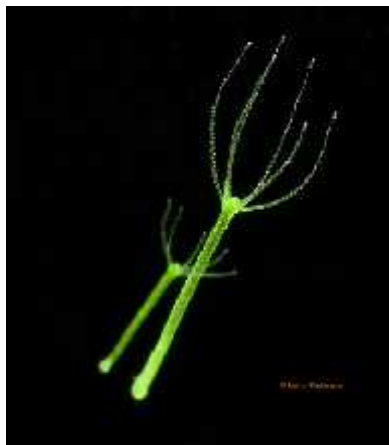
3. SIMBIOZA

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 života svijeta.

Najstarija skupina eumetazoa za koju se zna da održava stabilne simbioze s jednostanim 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 jednostane 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 smećim 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 nesimbotskim organizmima ili vrstama dok organizmi/vrste koje mogu živjeti u endosimbotskom odnosu određeno vrijeme, ali nakon odvajanja simbiota mogu normalno živjeti dalje nazivaju se aposimbotskim vrstama/organizmima. Zelena hidra svoje ime duguje zelenoj boji koja potječe od jednostanih 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 endosimbotske alge iz hidre ne mogu uspješno izolirati u stabilnoj kulturi, ali 2010. godine opisana je njihova uspješna, trajna izolacija (Kováčević 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 simbiote 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 avanjem simbioze, izbacivanjem alge iz stanice ili probavljanjem algi (Baghdasarian i Muscatine, 2000). Alge i hidra su u mutualističkom endosimbotskom odnosu što znači da obje strane imaju dobit iz takvog odnosa. Istraživanja koja su uspoređivala rast simbiotskih i aposimbotskih hidri pokazala su da u

uvjetima s malo hrane pod svjetlom aposimbiotske hidre sporije rastu od simbiotskih jer simbiotske hidre konstantno dobivaju produkte fotosinteze svog simbionta (Habetha i sur., 2003). Aposimbiotske 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 različit količina saharida koju izlučuju razlikuje simbiotske od slobodnoživu ih algi. Naime, simbiotske alge izlučuju manje raznolike, ali puno 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 stabilan 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 može 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 (Kováčević 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 višestanih životinja čini hidru bitnim organizmom za razumijevanje građe prvih višestanih organizama te za razumijevanje evolucije višestanih organizama 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 višestanih životinja, te za istraživanja simbiotskih odnosa. U budućnosti, unaprjeđenjem metoda molekularne biologije i genetike otvaraju se nove mogućnosti proučavanja i razumijevanja evolucije višestanih organizama, u čemu je 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, Botteger 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
- Hemrich 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, Jelenić B, Kalafati 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, Kalafati M, Ljubešić N (2007) New Observations on Green Hydra Symbiosis. *Folia biol (Kraków)* 55: 1-2
- Linné C (1767) *Systema Naturae*. U: Hemrich 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
- Matonić I, Habdija I, Primc-Habdija B (1988) Tip organizacije Ameria – beskoluti avci. U: *Beskralješnjaci – biologija nižih avvertebrata. 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, Thomsen 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, Tutzing, p 24
- Shimizu H, Fuyisawa T (2003) Penducle of hydra and the hearth 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 á l'histoire d'un genre de polypes d'eau douce, á 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 simetri na slatkovodna višestani na 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, živani 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 višestanih životinja. S obzirom na pojavu endosimbioze kod zelene hidre *Hydra viridissima* i jednostanih 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. Unapriježenjem metoda molekularne biologije i genetike otvaraju se nove mogućnosti eksperimentalnog proučavanja i boljeg razumijevanja evolucije višestanih organizama, u čemu je 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.