

Знакомимся с разнообразием животного мира

Сколько на Земле животных? Количественно оценить это разнообразие можно, лишь взяв для подсчёта “единицу измерения” — вид. Любой зоолог, которому вы зададите вопрос “сколько видов животных на Земле?”, ответит на него не сразу..., а цифра, которую он назовёт, непременно будет иной, чем скажет предыдущий ваш собеседник-специалист... В справочной литературе вы тоже найдёте неодинаковую информацию, с расхождением чуть ли не в полмиллиона — от миллиона до полутора миллионов описанных на сегодня видов... Например, млекопитающих описано около 3700 видов, птиц — более 8600 видов, до 9000 видов пресмыкающихся и земноводных. Ну, а если попытаться оценить более примитивных животных, например, насекомых, то здесь расхождения просто космические — от одного до 10 миллионов видов... Оценка числа видов, которые ещё предстоит описать, тоже неодинакова — от 10 до более 100 миллионов видов. Вот что такое — разнообразие животных!

Изучение разнообразия животного мира — одно из фундаментальных направлений зоологической науки. Зоологи-систематики, специалисты по той или иной группе животных ставят перед собой задачу описания и классификации живых организмов, а также установления связи между видами и более крупными группами животных. Они дают в руки учёных других специальностей исходные данные для их работы, потому что без точного определения видов, без знания их родственных отношений, их распространения и условий существования невозможно развитие таких наук, как генетика, экология, охрана живой природы. Без знания разнообразия животного мира просто нереален прогресс жизненно важных для человечества областей знаний, таких, например, как медицина, в задачу которой вхо-

дит в том числе и борьба с рядом болезней, связанных с переносчиками их животными, или защита растений, болезни которых тоже часто связаны с паразитирующими на них животными существами.

Представители ряда видов животных, в силу их многочисленности, относительной простоты устройства, нетребовательности к условиям обитания и потому простоты содержания в лабораторных условиях служат науке для решения множества вопросов физиологии, гистологии, молекулярной биологии, биохимии и других “тонких” дисциплин, помогающих современным разработкам в биологии и медицине. Такие животные называются “модельными объектами”, и им мы должны быть благодарны за прогресс современной науки. В результате хозяйственной, а часто и бесхозяйственной деятельности человечества происходят резкие изменения в биосфере Земли, и многие животные становятся редкими или вообще исчезают. Сохранение разнообразия животного мира — одна из главных задач человечества.

Наконец, знание разнообразия животного мира и путей его сохранения — проблема образования и культуры людей, в частности, просвещения молодого поколения.

Учитывая всё сказанное, Зоологический институт принял создание новой научно-популярной серии “Разнообразие животных”. Каждый из небольших выпусков этой серии будет посвящён какому-то известному или важному в том или ином отношении представителю животного мира — одному виду, группе видов или более высокому таксономическому рангу, например, как в первой книге этой серии, — гидрам, то есть отряду животных. В других выпусках внимание будет уделено целым биоценозам — группам животных, обитающих вместе в одинаковых условиях, или занимающих специфические “экологические ниши” — таких как, например, обитатели залитых водой городских подва-

лов; “криопелагические” животные, обитающие подо льдом или “мейобентосные” — мельчайшие обитатели грунта дна водоёмов.

Читатель этой серии встретится с уже знакомыми ему животными, включёнными в школьные и даже вузовские программы по зоологии. В книгах этой серии заинтересованный читатель — будь то школьник или студент и даже преподаватель биологических дисциплин, да и просто любящий природу человек найдёт расширенную и профессионально изложенную информацию о разных живых обитателях планеты. Материалы, изложенные в этой серии, будут написаны профессионалами, и потому содержат не просто серьёзную научную информацию, но и касаются современного состояния изученности каждого описываемого объекта.

Создатели серии надеются, что тема каждого выпуска будет интересной читателям и послужит дополнительным материалом для школьных и университетских программ. Прочтя каждую книгу, человек повысит своё образование, полюбит не только “героев” каждого выпуска, но и животный мир в целом. Может даже на кого-то эта серия повлияет в выборе профессии, что было бы очень важно и приятно знать авторам, издателям и центру зоологических исследований в нашей стране — Зоологическому институту Российской академии наук.

Ждём Ваших отзывов о серии “Разнообразие животных”, уважаемый читатель. Просьба направлять отзывы по адресу: С. Д. Степаньянц, Зоологический институт РАН, Университетская наб., 1, Санкт-Петербург 199034 Россия.

А. Ф. Алимов, академик,
директор Зоологического института РАН.

С. Д. Степаньянц, старший научный сотрудник,
автор идеи серии “Разнообразие животных”

1. Кто и Как открыл гидру

В 1702 году редактору “Трудов Королевского общества” (что в Великобритании более всего соответствует Трудам Академии наук) в Лондон пришло письмо от голландца Антона Левенгука. Левенгук нашёл в воде искусственных каналов возле города Дельфта, на водных растениях крошечных существ — “анималикул”, которые то вытягивались, то сокращались и при этом шевелили своими “рогами”. На “брюхе” одной анималикулы сидело другое такое же существо, “прикрепляясь своим хвостом к первому”. Письмо А. Левенгука напечатали, как тогда было принято, в “Трудах Королевского общества” и, таким образом, можно сказать, что открытие гидры (а это была именно гидра) официально произошло в 1703 году

Мало, кто обратил тогда внимание на это открытие. Какие-то анималикулы, да ещё в воде весьма грязных каналов... Возможно, человечество ещё очень долго ничего бы не знало о гидре, если бы не другое открытие, буквально взбудоражившее учёных и весь просвещённый мир Европы 18-го века...

Швейцарец Абраам Трамбле родился в Женеве, изучал математику и готовился к духовной карьере, считал себя учеником и последователем великого Р.А.Ф. Реомюра (Вкл. 1)... “Плиний 18-го века” Реомюр известен не только тем, что изобрёл ртутный термометр. Прежде всего, он прославился своими натуралистическими исследованиями и публикациями. Реомюр отстаивал новый подход к изучению природы: только наблюдения и факты, требующие многократных проверок. Реомюра можно считать основателем экологической зоологии и создателем теории регенерации. Шеститомное исследование Реомюра “Мемуары к истории насекомых” (Réaumur, 1742) посвящено ряду опытов и наблюдений над анатомией, физиологией и жизненными циклами разных

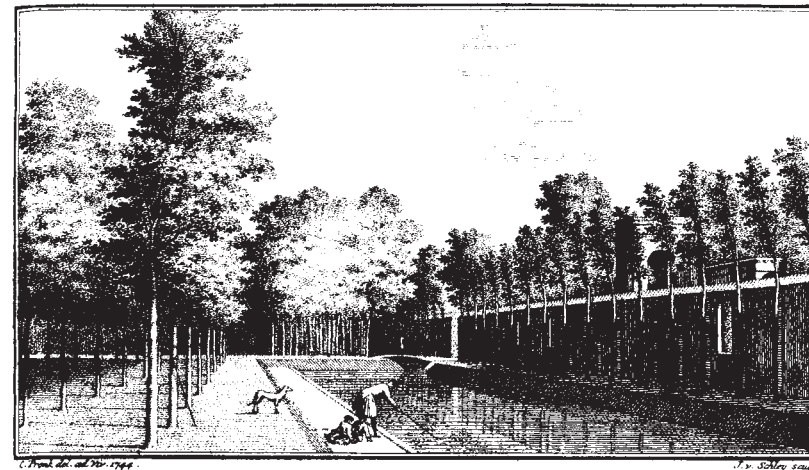


Рис. 1. Парк в имении Зоргфлит (Голландия), где была открыта гидра.

животных (и не только насекомых). Самое, пожалуй, интересное это — опыты по восстановлению оторванных конечностей у раков — здесь впервые появляется слово “регенерация”... Так вот тридцатилетний А. Трамбле (Вкл. 2), приехавший на заработки в Голландию и ставший учителем детей графа Бентинка, проводил со своими воспитанниками наблюдения над живой природой в парке имения Зоргфлит (неподалеку от Гааги, Рис. 1). В прудах парка он обнаружил маленькие зелёные организмы и, ничего не зная об открытии Левенгука, принял их за растения. Полагая, что проверить это можно очень просто, Трамбле разрезал найденный объект и вскоре убедился, что каждый из фрагментов восстановился до целого организма. Посоветовавшись с Реомюром, Трамбле понял, что имел дело с полипами. Будучи животными, они способны к регенерации двух половинок своего тела до целых организмов. И, что самое удивительное, даже основательно размельчённый, полип восстанавливает каждый кусочек до целого организма.

Известие о чудесном размножении полипов мгновенно распространилось среди образованных людей Европы. О нём говорили, писали в письмах как о величайшей сенсации. Люди “доставали” живых полипов, чтобы повторить опыты Трамбле. Абраам охотно делился своими “насекомыми полипами” и, посылая желающим живой материал, подробно описывал в своих письмах суть произведённых им опытов по регенерации. Эти опыты повторялись многими и, таким образом, реальность регенерации мельчайших фрагментов до состояния нормальных животных была многократно подтверждена. Тема стала самой модной, вплоть до светских салонов и королевского двора... Открытие было сделано Трамбле в 1740 г., но он долго не публиковал своих опытов, хотя щедро делился результатами наблюдений. Поэтому-то, прежде чем мир увидел книгу самого А. Трамбле, появилось немало публикаций “повторителей” опытов Трамбле.

Оригинальное исследование А. Трамбле было опубликовано в 1744 году. Оно названо “Мемуары к истории одного рода пресноводных полипов с руками в форме рогов” (Trambley, 1744, русский перевод — Трамбле, 1937). Называя открытые им организмы “полипами”, А. Трамбле употреблял по отношению к ним также слово “гидра”, однако в метафорическом смысле, поскольку находил сходство между почкующимся полипом “с пятью головами” и мифической Лернейской Гидрой, с которой сражался Геракл (Рис. 2). “Я отрезал головы той из них, которая имела их семь, и через несколько дней я увидел чудо ... у неё появлялось семь новых голов”. Здесь своевременно сказать, что родовое название *Hydra* было предложено Карлом Линнеем в 1746 году (Linné, 1758). Как принято считать, именно с Трамбле ведётся отсчёт времени открытия гидры. Известно высказывание о том, что 18-й век прославили два открытия: электричества и гидры (Le Cat)... Наверное, это — не очень сильное преувеличение.



Рис. 2. Борьба Геракла с Лернейской гидрой (по изображению на обложке книги P. Tardent “Hydra”, 1988).

2. “Мемуары к истории одного рода пресноводных полипов”

Почему-то принято считать, что мемуары это — воспоминания очевидцев о прожитом или об известных современниках, с которыми автор был знаком лично. На самом деле мемуары (fr. “*mémoires*”) — это ещё и научные труды, изданные в рамках какого-нибудь общества, а, говоря проще, — сборники научных трудов

Как уже было сказано, Абраам Трамбле впервые опубликовал результаты своих исследований по гидре в 1744 году. Он назвал их “Мемуары к истории одного рода пресноводных полипов с руками в форме рогов”. В предисловии к этой книге Трамбле объясняет столь длинное и весь-

ма экзотическое название тем, что полипов в природе существует много, и потому для конкретности он вводит эпитет — пресноводные, добавляя к нему самый отличительный с его точки зрения признак — форму рук, которые у этих животных напоминают “рога”...

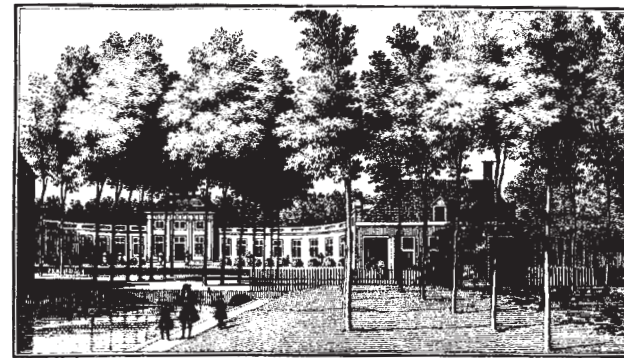
Всего в книге Трамбле четыре мемуара. Каждый сопровождается гравюрами, виньетками и, что самое главное, множеством рисунков полипов. Всё это выполнено Пьером Лионэ — натуралистом и гравёром, учеником Реомюра, известным также своей монографией о личинке бабочки-древоточца *Cossus cossus*¹.

Первый мемуар

“Где описываются полипы, их форма, их движения и часть того, что удалось открыть относительно их строения” (Рис. 3)

В первом мемуаре Трамбле рассказывает о том, как и на чём были обнаружены первые полипы: на растениях, извлечённых из рва, таких как ряска, стебель хвоща и водяная лилия. Но, кроме того, они были найдены и на досках, гнилых листьях, соломинках, на камнях, и даже на других животных, например, на раковинах улиток и коконах насекомых. Этот мемуар посвящён описанию формы, строения и движений полипов (Рис. 4). Факты, открытые Трамбле, как он полагал, настолько необыкновенны, что он не склонен ожидать доверия к ним читателя на слово (!). Для убедительности Трамбле ставил такую задачу: “Я введу читателя, насколько я буду в состоянии, в мой кабинет, заставляю его

¹ Для сведения любознательного читателя — латинские названия рода и вида в научных публикациях пишутся *курсивом* — косыми буквами. На западе этот полиграфический термин обозначается как “italic”.



MEMOIRES POUR L'HISTOIRE DES POLYPES.

PREMIER MÉMOIRE.

Où l'on décrit les Polypes, leur Forme, leurs Mouvements, & une partie de ce qu'on a pu découvrir sur leur Structure.



DES Faits auffi finguliers, auffi contraires aux idées généralement reçues sur la nature des Animaux, que le font ceux que m'a fait voir l'Infecte dont je vais donner l'Histoire, demandent, pour être admis, les preuves les plus évidentes. Il est arrivé plus d'une fois, que la précipitation, & l'amour

A du

Рис. 3. Титульный лист оригинала “Мемуаров” А. Трамбле.

повторить мои наблюдения и покажу ему те средства, которыми я пользовался при этом. Он сам будет, таким образом, свидетелем моих успехов”...

Это было время большего, чем сейчас, доверия к слову... Однако и тогда требовались свидетели, и Трамбле из-

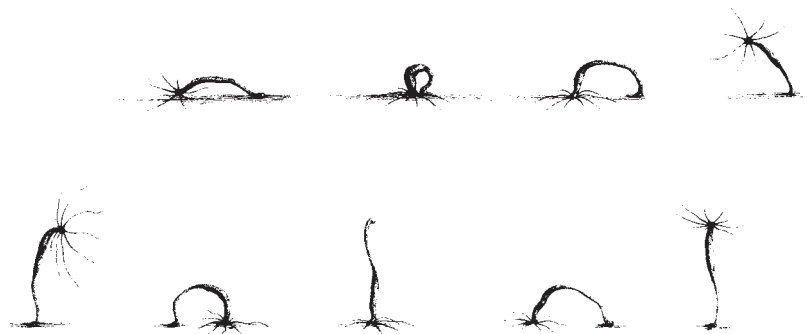


Рис. 4. “Шагание” гидры по субстрату.

брал для подтверждения своих опытов человека, которого считал великим наблюдателем, “украшением Франции и своего века” — Р. А. Ф. Реомюра. Трамбле посылал Реомюру найденных им близ Гааги существ и тщательно описывал все свои эксперименты. Реомюр повторял эти опыты не только на полученных от Абраама животных, но и на других, во множестве собранных им самим в окрестностях Парижа. Как пишет в первом мемуаре Трамбле, именно “Господин де Реомюр дал этим животным название Полипов”.

Итак, на даче близ Гааги (об этом читатель знает из первой главы) вместе с учениками Трамбле обнаружил три вида полипов, тогда ещё не имевших название “гидра”. Теперь без сомнения можно сказать, что *Hydra viridissima* (зелёная гидра, а по Трамбле — вид № 1), *Hydra vulgaris* (вид № 2) и *Hydra (Pelmatohydra) oligactis* (вид № 3) были первыми видами гидр, открытыми в середине 18-го века женеццем Абраамом Трамбле, соответственно, в июне 1740 г, в апреле и июле 1741 г.

В первом мемуаре Трамбле описывает форму тела, длину щупалец, особенности передвижения полипов (похожего на таковое гусениц) всех трёх видов. Интересны наблюдения Трамбле над сокращениями и вытягиваниями полипов, над

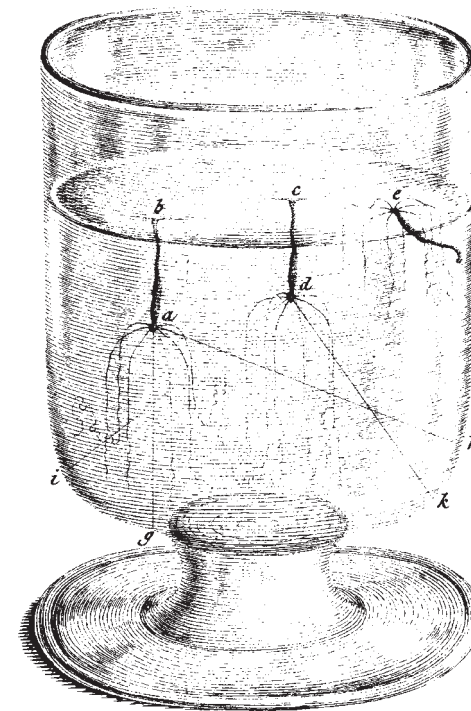


Рис. 5. Опыт Трамбле с подвешиванием гидры к плёнке воды.

влиянием температуры воды на поведение гидр, над способами прикрепления полипов ко дну и стенкам аквариума и даже к поверхностной плёнке воды (снизу таковой, когда вдруг наблюдатели увидели полипа, прикрепленного одним щупальцем к этой плёнке). “Я никогда не видел, чтобы полипы плавали, и, кажется, что они этого не могут”. Эксперименты, описываемые Трамбле относительно способа прикрепления гидр к поверхностной плёнке воды, заслуживают особого внимания и легко могут быть повторены каждым желающим: “Если полип хочет перейти со стенки сосуда на поверхность воды, ему достаточно... высунуть из воды

самым незначительным образом ту часть тела, с помощью которой он должен держаться, и дать ей время высохнуть... Если, например, полип прикреплен к стенке сосуда близ поверхности воды (Рис. 5), он поднимает, чтобы перейти на неё, свой передний конец тела к этой поверхности, он высовывает его из воды и даёт ему высохнуть в течение мгновения. Затем он открепляет свой задний конец от стекла, приближает его к поверхности и высовывает его: в один момент он оказывается сух и в состоянии поддерживать полипа, который убирает под воду свой передний конец. Тогда он окажется подвешенным к поверхности воды...". "Я искал средств заставить их подвешиваться, когда мне это захочется ... я начинаю с того, что помещаю их в неглубокий сосуд и жду, чтобы они хорошенько расправились. Затем я вытягиваю их из воды. Для этой цели я пользуюсь кисточкой... Помещаю кончик кисточки под полипа, понемногу толкаю его к поверхности воды и извлекаю его на этой кисточке, к которой он остается прикрепленным. Обыкновенно случается, что, трогая полипа кисточкой, заставляешь его сократиться ... и он кончает сокращаться в тот момент, когда выходит из воды... Полипа надо оставить вне воды на кисточке... одну минуту..., затем кисточка берётся в одну руку, а в другую — остро отточенное перо. Я постепенно опускаю в воду кончик кисточки и с ним передний конец полипа, находящегося на ней; я продолжаю погружать его в воду, пока вне её остается лишь небольшой кусочек заднего конца, ... в этот момент я удаляю (отделяю — *Ред.*) кончиком пера, находящегося у меня в другой руке, ту часть полипа, которая уже находится в воде и которая, как это часто бывает, уже плавно отделилась от кисточки; я удаляю (отделяю) её от кисточки и, таким образом, дуя при этом на полипа, я заставляю отделиться от кисточки его задний конец, который прикасается ещё к ней и который находится

вне воды. Как только кисточка отделена, я убираю её и оставляю полипа в покое. Конец, находящийся вне воды, обычно и остаётся в таком состоянии, тело простирается в воде, и полип оказывается подвешенным к поверхности воды".

Идея описываемым выше путём подвесить гидру к плёнке воды пришла Трамбле благодаря известному "фокусу" подвешивания к воде булавки, "которая может держаться на воде, если её сторона, не соприкасающаяся с водой, остаётся сухой на дне углубления, образованного самой водой".

Много наблюдений касается окраски полипов трёх видов, в целом, как полагает Трамбле, постоянной для каждого вида — зелёной у *viridissima* и красно-коричневой или бурой у двух других видов. Однако опыты показали, что оттенки окраски заметно меняются в зависимости от сокращения или вытягивания полипа. Полипы могут вообще терять цвет, становиться белыми, а затем медленно восстанавливать характерный для вида цвет.

Очень интересны и точны описания щупалец трёх видов. "Зелёные полипы имеют наиболее короткие руки. Я редко встречал среди них таких, длина рук которых превосходила бы половину длины их тела... Руки длиной в один дюйм очень обыкновенны у полипов второго вида... Полипы третьего вида легко отличимы по их хвосту, но длина их рук является ещё другим, весьма замечательным признаком и очень удобным для отличия их от других видов. Вот почему я буду их часто называть долгорукими полипами". Руки выходят из переднего конца полипа, который может иметь разную форму: от конического соска до усечённого конуса. В последнем случае, если рассматривать его с помощью лупы, можно увидеть отверстие, могущее открываться и закрываться". Отверстие Трамбле называет ртом.

Заслуживают внимания объяснения, даваемые Трамбле тому, как полипы прикрепляются или открепляются от по-

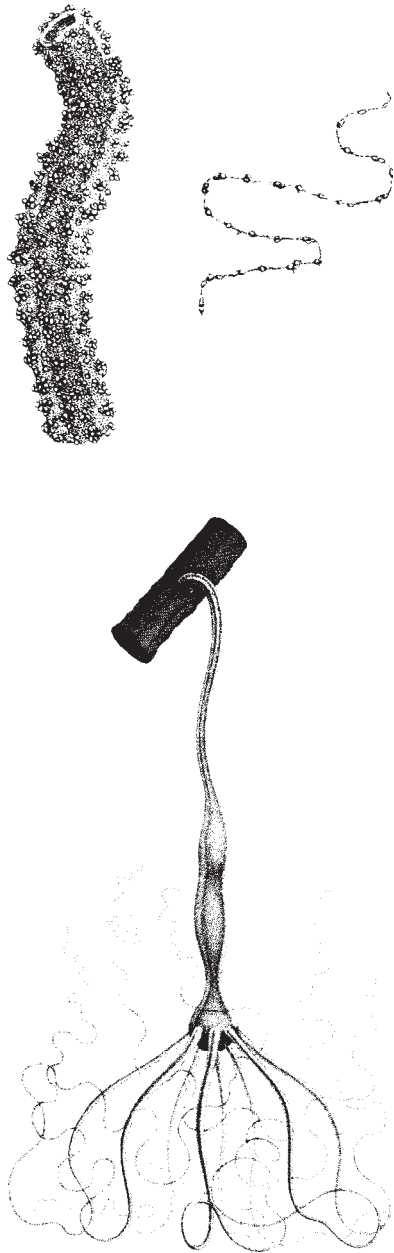


Рис. 6. Гидра с просвечивающей полостью тела.

верхности предметов, на которых находятся. “Несомненно, что тело полипов напоминает шагреновую кожу, оно даже усеяно мелкими зёрнышками; я не хотел бы утверждать, что назначение этих зёрен или их единственное назначение заключается в снабжении полипов липким веществом или водой, в зависимости от того, желают ли они прикрепиться или открепиться, или же хотят схватить то, что их руки встречают, или выпустить, когда что-нибудь держат”. Очевидно, что здесь даётся первое, хоть и невнятное, описание действия стрекательных капсул — самого главного признака, определяющего принадлежность животного к типу Cnidaria. Трамбле изучал устройство “зёрен”, покрывающих тело и в большей степени щупальца гидр (Рис. 6), но, скорее всего, вклю-

Рис. 7. Фрагмент щупальца гидры со стрекательными капсулами.

чал в это понятие и стрекательные капсулы, и водоросли-хлореллы, содержащиеся в коже “зелёных” гидр.

Трамбле устанавливает также, что тело полипа внутри полое, и называет эту полость желудком или кишкой. Трамбле изучал полость гидры с помощью лупы или разрезая тело гидры поперёк на три части. Полость проходит по всей длине полипа (Рис. 7) и, открываясь ртом, по мнению Трамбле, должна заканчиваться также отверстием.

Второй мемуар

“О питании полипов, о способе схватывать и поглощать добычу, о причине окраски полипов и о том, что можно было ещё открыть об их строении. О времени и способах, наиболее пригодных для отыскания полипов”

В этой главе Трамбле даёт очень подробное описание своих наблюдений над особенностями питания гидр, объектами которого оказались в первую очередь “тонкие тысяченожки с жалом” — малощетинковые черви *Stylaria* и “маленькие водяные блошки” — ветвистоусые рачки *Daphnia*.

Эксперименты по питанию (Рис. 8) дались Трамбле далеко не сразу: впервые он исследовал питание гидры № 2, когда полип этого вида постепенно стал заглатывать “тысяченожку”. То же было проделано по отношению к виду № 3, чьи длинные руки обвивали тысяченожку и затем, сокращаясь, направляли жертву ко рту. Ни разу экспериментатору не удалось констатировать, что тысяченожке удалось “освободиться, оборвав руку полипа”. “Когда полипу нечего есть, его можно часто видеть с открытым ртом, но это отверстие обычно так мало, что надо пользоваться лупой, чтобы обнаружить его. Наоборот, когда добыча подне-

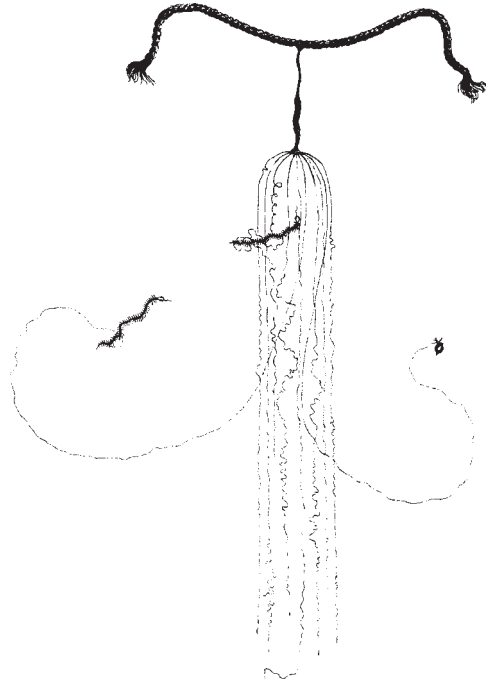


Рис. 8. Гидра, заглатывающая тысяченожку.

тью поглощать тысяченожку, несмотря даже на то, что жертва оказывала сопротивление... “По мере того, как желудок наполняется, кожа полипа растягивается, объём желудка увеличивается, тело укорачивается и становится шире и более приземистым и, когда желудок полон, руки обычно довольно сильно сокращены, полип свисает вниз и находится без движения... По мере того, как идёт пищеварение и полип освобождается от того, что не может служить для питания, его тело суживается и вытягивается: он постепенно принимает вновь свою прежнюю форму”. Особенно легко и в большом количестве исследователь добывал для полипов водяных блошек — дафний, которых один полип мог загло-

сена руками ко рту, он сначала открывается несколько больше и всегда в соответствии с размерами животного, которое полип должен ввести внутрь своего тела. Губы его растягиваются понемногу и точно прилаживаются к форме добычи”. Руки полипа не содействуют вхождению пищи в полость, тогда как губы полипа совершают как бы сосательные движения. Трамбле, доказывая это, отрезал полипу руки, что не мешало животному с лёгкостью

поглощать тысяченожку, проталкивая в свою полость одну за другой. Кроме “тысяченожек” и блошек, Трамбле предлагал полипам других малощетинковых червей, личинок комаров, мальков плотвы, кусочки дождевых червей, улиток и даже кусочки говядины, баранины и телятины. Описывая процесс питания гидр, Трамбле цитирует поэму Овидия “Метаморфозы”: “Так-то в глубинах вод полип, схватив свою жертву, держит её, со всех сторон опутав руками”...

Потрясает несколько историй, рассказанных Трамбле: “Однажды я хотел дать есть молодому полипу, ещё прикреплённому к своей матери. Я выбрал момент, когда их головы и руки были повернуты в разные стороны, и тогда спустил на руки молодому полипу небольшого червяка. Мать сейчас же повернула голову и принялась схватывать этого червяка... Я вытащил червяка из воды и затем совершенно отрезал у матери все щупальца — я даже отрезал ей голову, после чего вернул молодому полипу червя, полагая, что он не может быть больше похищен у него. После того как я увидел, что он схватил его, я перестал наблюдать за ним и вернулся к нему приблизительно через полчаса... Я увидел тогда вещь, которой не ожидал. У матери на остатке тела были отворочены губы, и червь, которого я рассчитывал найти в желудке молодого, как раз входил в таковой матери, я не скажу через её рот, но через то отверстие на конце туловища без головы, которое образовывали отвёрнутые края переднего конца этого животного, так искалеченного...”. Можно сказать, что с этого опыта начались эксперименты Трамбле по *регенерации* гидры. И ещё один эксперимент: “...мне удалось ввести одного полипа в желудок другого и принудить его остаться там... Ни один полип не умер, хотя и оставался в желудке другого целых 4 или 5 дней...”, и это при том, что “из всех животных, служащих пищей полипам, я не нашёл ни одного, которое могло бы жить в их желудке более суток”.

Любопытно, что в опытах с кормлением Трамбле попытался положить на дно стаканов, в которых сидели гидры, обездвиженных червей, на расстоянии 5–6 дюймов от полипов, желая выяснить, схватят ли полипы неподвижную пищу. “Оказывается, это часто случалось” — пишет он. Тут же возник вопрос, как гидры видят?! “... я ничем не пренебрёг, чтобы убедиться, не имеют ли полипы глаз. Нет ни одного места их тела, которого бы я старательно не исследовал с помощью лупы и микроскопа, но я никак не мог обнаружить какой-либо части тела, которая по своему положению и по структуре дала бы мне основание предполагать, что это был глаз”.

Трамбле ставил эксперименты с кормлением гидр в разные сезоны и заключает, что “нет сезона, когда бы они не ели, кроме того времени зимы, когда вода имеет температуру, весьма близкую к замерзанию. Холод приводит их в оцепенение и лишает их активности, необходимой для поисков пищи и хватания добычи... Если в такое время опустить им на руки червя, они ... не обнаруживают никакого желания съесть его”. Если увеличить температуру, аппетит гидр возрастает, возвращаются и силы, необходимые для ловли животных. Одновременно выходят из оцепенения и служащие пищей гидре животные или таковые вылупляются из отложенных ранее яиц. Активнее всего гидры питаются летом, и процесс пищеварения в этот сезон происходит в течение примерно 12 часов, когда полип извлекает из съеденного животного “питательный сок и выделяет экскременты” через рот. В более холодное время года это происходит двое-трое суток.

В этом мемуаре Абраам Трамбле с сожалением замечает, что ему плохо удалось расшифровать сам процесс переваривания пищи в желудке полипов. Однако он отмечает, что в желудке у гидры пища “постоянно толкается и переталкивается из одного конца желудка в другой”. Наблюдать это лучше, когда пища в желудке в значительной мере уже *мацерирова-*

на. Он сравнивает “это качание пищи” с перистальтическим движением, которое распространяет питательный сок по всему желудку полипов. Особенно хорошо это видно, если полип заглотил какое-нибудь окрашенное животное, например, плоских червей с красным кишечником или “чёрных слизней” — планарий рода *Polycelis*. Наблюдая за “растеканием” окрашенного питательного сока, Трамбле видел, как этот сок курсирует вдоль желудка и заходит в полости каждого щупальца гидры. При этом тело полипа может менять свой цвет...

Исследования изменений окраски гидр составляют самостоятельную часть работы Трамбле по их пищеварению. Как уже сказано выше, чтобы добиться получения ярких красных гидр, Трамбле кормил полипов белыми турбелляриями с красным кишечником, или “пауками” — водяными клещами *Eylais* и *Hydrachna*, а для превращения их в “чёрных гидр” — фрагментами чёрных планарий. Самым любопытным опытом Трамбле, как нам кажется, было окрашивание бурых в природе гидр вида № 3 (*oligactis*) в зелёный цвет, для чего полипам давались зелёные тли, и стенки тела этих гидр приобретали слабо-зелёный оттенок. Был поставлен опыт по продолжительности сохранения приобретённого цвета — окрашенные в чёрный или красный цвет гидры сохраняли этот оттенок тела в течение 1–2 недель.

Завершая второй мемуар, Трамбле уделил внимание ещё нескольким аспектам своего изучения полипов. В частности, он рассказал о поисках животных, которые бы поедали гидр. Он предлагал полипов рыбам, но плотва, первоначально приблизившись к гидре и схватив её, вскоре выбросила полипа, “как будто питая к нему большое отвращение”... То же повторилось и в опыте с водяными жуками-вертячками. Последних удалось обмануть, дав гидре заглотить большого червя и неузнаваемо вздуться... Несколько вертячек схватили полипа с червем и съели обоих... Подробно останавливается



Рис. 9. Гидра, заражённая инфузориями.

Трамбле и на заражении полипов “вшами” — инфузориями, от которых гидры чувствуют себя угнетёнными и могут даже погибнуть (Рис. 9). Как мы узнаем далее (стр. 43, 44), почки гидры в состоянии депрессии могут не отделяться. Образуется временная колония (Рис. 10).

В конце второго мемуара Трамбле даёт ряд рекомендаций натуралистам, в каких водоёмах и как следует ловить гидр и в каких условиях их лучше всего содержать. Несомненно, эти рекомендации вполне могут быть применимы и нынешними любителями природы.

Третий мемуар “О размножении полипов”

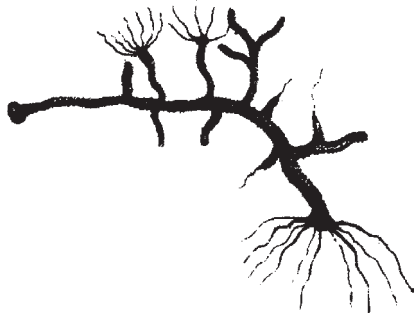


Рис. 10. Временная колония гидр в состоянии депрессии.

Абраам Трамбле продолжал сомневаться, что полипы — животные, и считал, что, узнав, каким способом они размножаются, он сможет разобраться в этом вопросе... Среди первых открытых им полипов, многие “имели детёнышей”. В декабре 1740 г. Трамбле начал до-

искиваться, каким способом гидры размножаются в естественных условиях. Разумеется, в декабре и в январе все его попытки наблюдать этот процесс в стаканах ни к чему не привели... Лишь в конце февраля он нашёл на стенке одного из полипов небольшой вырост. Он тотчас отделил этого полипа от остальных, предоставив ему персональный стакан. Спустя четыре дня, он увидел появление на этом выросте щупалец. Отделение от матери произошло в середине марта. Трамбле так описывает один из случаев отделения молодого полипа от материнского: “один полип, на котором находился молодой, готовый отделиться, согнул своё тело дугой и прикрепил оба конца к стенке сосуда. Молодой находился наверху этой дуги, его голова была прикреплена к стеклу. Мать лишь сократила немного свое тело так, что оно, благодаря этому, превратилось в хорду той дуги, которую оно до этого образовало. Оба конца её остались прикрепленными к стеклу. Молодой, который держался своими руками за стекло, не последовал за своей матерью, когда она удалялась. Он остался на своем месте, его задний конец отделился от тела матери: они разделились и сразу оказались даже на некотором расстоянии друг от друга”.

Трамбле отмечает, что обследованные им виды №№ 1, 2, 3 имеют разное количество щупалец. У вида № 2 (*vulgaris*), полипов которого он кормил дольше остальных, руки растут последовательно, в течение примерно года и достигают 18–20 штук. Интересны наблюдения Трамбле о том, сколь тесно молодые полипы связаны с материнским телом и, в первую очередь, связан ли желудок молодого с таковым матери. Не вдаваясь в подробности эксперимента, можно сказать, что он нашёл соединительное отверстие материнской и “детской” полостей и, более того, дав по червяку матери и “ребёнку”, он вскоре увидел, что оба червяка сосредоточились в нижней части полости матери и затем питательная жижи-

ца, оставшаяся от переваривания червяков, какое-то время курсировала сквозь полости матери и её почки...

Идя дальше, Трамбле предлагал почке “красного червя”, а матери — “чёрного”, после чего молодой полип краснел, а его матушка чернела, но спустя какое-то время краска смешивалась и оба полипа становились красно-чёрными...

Далее Трамбле заинтересовался плодовитостью полипов, регулярно давая корм отсаженным полипам видов №№ 2 и 3. Представитель второго вида (*vulgaris*) в течение двух месяцев произвёл 45 детей и, по наблюдениям исследователя, материнский полип может давать в среднем 20 почек в месяц. Попытка выяснить, что происходит между полипами и то, что “способствует их плодовитости”, не увенчалась успехом... “...как я ни старался, я ничего не мог заметить ни между молодыми, находящимися на одной матери, ни между молодыми и их матерью, что могло бы вызвать во мне малейшее подозрение”... Короче говоря, Трамбле не мог обнаружить наличие полового размножения у гидр... “У цветов можно обнаружить пестик и тычинки: надлежало знать, нет ли у полипов подобных частей...”. Он искал нечто подобное в голове или руках полипов... Для выяснения своего предположения он нещадно отрезал головы и щупальца матери и детям по многу раз и, несмотря на отсутствие голов и щупалец, почки появлялись на телах тех и других после кормления... Случаи поперечных делений полипов Трамбле наблюдал очень редко и справедливо считал, что этот способ размножения совсем не типичен для гидр. Наконец, Трамбле обнаружил на теле ряда полипов вида № 2 (*vulgaris*) несколько овальных телец, каждое из которых сидело на ножке, а, спустя некоторое время, отваливалось на дно. Что происходило с таким тельцем позже, Трамбле пронаблюдать не успел... Но сейчас для нас очевидно, что он был на пороге открытия полового размножения гидр (Рис.

Рис. 11. Изображённая Трамбле гидра с “овальными тельцами”, в которых он не распознал гонады.

11), поскольку овальные тельца — ни что иное, как *гонады* гидры.

Так и не обнаружив полового размножения у полипов, Трамбле заканчивает свой третий мемуар размышлениями о сходстве полипов с растениями, у которых размножение происходит также с помощью почек и черенков. И в то же время он сравнивает “полипов с руками в форме рогов” с другими животными, обнаруженными им тоже в прудах. Трамбле назвал это животное “полипом с султаном”, а была это пресноводная мшанка. У этого полипа Трамбле обнаружил яйца и заключил, что все полипы так или иначе должны продуцировать яйца.



Четвёртый мемуар

“Операции, произведенные на полипах, и их результаты”

Первый опыт Трамбле состоял в поперечном рассечении гидры на две половинки. Трамбле подробно описывает процесс зарастания базальной части той половинки, у которой была оставлена “голова” — рот и щупальца, и ещё подробнее — процесс восстановления головной части у второй половинки гидры, лишённой “головы” в момент разрезания “материнского” полипа. Любопытно в этом опыте следующее: процесс закладки щупалец на месте разреза второй половинки протекает тем же путём, как и у почки полипа, и в последовательности, свойственной данному виду. Суще-

ственно также и то, что, если вторая половинка разрезанного поперек материнского полипа осталась без боковых почек, они могут начать выпочковываться до того, как сформировалась новая “голова” этой половинки. Гидра может восстанавливаться даже из самого маленького кусочка, например, из отрезанного тончайшим образом ротового диска со щупальцами. Сначала такие щупальца существовали сами по себе и захватывали ртом предлагаемую им пищу... Поев, руки наращивали тело до полного нормального полипа.

Далее Трамбле готовил из целого полипа 3 или 4 поперечных среза, производил отсечение головы и рук у материнского и нескольких прикрепленных дочерних полипов. Во всех случаях происходило полное восстановление каждого из фрагментов до полного полипа.

Затем Трамбле перешёл к продольному разрезанию полипов. Разрезав полипа на две продольные половинки, он получал в каждой из них по “полтрубки” (гастральной кишки), и по половинке головы (половину рта и половину щупалец). Поведение каждой продольной половинки весьма своеобразно: она плотно закручивается так, что её “кожа” (наружный слой) всегда оказывается внутри, а затем, когда эта половинка вновь разворачивается, её края вдоль оси тела соединяются и вновь образуется трубка, после чего восстанавливается полное число “рук на голове”. По наблюдениям Трамбле, полное восстановление разрезанных вдоль половинок происходит в течение часа. Позже Трамбле умудрялся разрезать полипа на четыре продольные фрагмента и каждый из них ещё поперек. Во всех случаях происходило восстановление каждого фрагмента до полного полипа.

Ещё более интересным было разрезание полипа вдоль, но не до конца, в результате чего впоследствии получается гидра с двумя головами, двумя телами и одним “хвостом”. Рассекая каждую из голов ещё надвое, он получал полипа с

четырьмя головами и одним хвостом... Добившись получения полипа с семью головами (Рис. 12), он отрезал каждую из семи, и, спустя некоторое время, все семь голов восстановились снова. Ту же картину Трамбле получал, оставляя у полипа одну голову и многократно разрезая хвостовую часть. Он мог получить полипа с одной головой и множе-

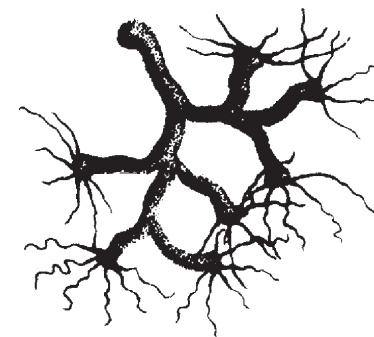


Рис. 12. Опыт Трамбле по регенерации гидры.

ством хвостов. Прodelывая подобные опыты в самых разных вариантах, Трамбле заключил, что “каким бы образом и в каком бы направлении ни разрезать полипа, его не убиваешь, а, наоборот, из одного делаешь множество новых...”*.

Опыты по выворачиванию полипов гидр были самыми блестящими экспериментами Трамбле. Сам он по этому поводу пишет следующее: “Я обращаюсь теперь к опыту, который по странности не уступает тем, о которых была речь до сих пор”. Главная задача, предшествующая и обеспечивающая выворачивание — накормить гидру, чтобы её рот и кишка были сильно расширены... Первый опыт был произведен с полипом № 2 (*vulgaris*). Ему был дан червь и, после полного заглатывания, не дожидаясь, когда пища начнет перевариваться, экспериментатор нажимает на полипа в районе его основания, как бы проталкивая червя обратно

* Дорогой читатель! Мы предполагаем, что многим, кто прочтёт изложенные выше и далее опыты А. Трамбле, они покажутся негуманными и даже жестокими. Ведь, как будет видно из следующих глав, у гидры, как и у всякого животного, есть нервы... Конечно, опыты по регенерации не могли быть для подопытных гидр нечувствительными... Но эти гидры служили экспериментатору и, соответственно, науке, за что мы должны быть благодарны этим маленьким представительницам царства животных.

ко рту... Червь высовывается изо рта... рот полипа и его желудок при этом весьма расширены. Экспериментатор вынимает полипа из воды и кладёт его на левую ладонь, а правой рукой, с помощью свиной щетинки нажимает на основание гидры, вталкивая задний конец полипа в пустую часть расширенной кишки и, как бы вворачивая полипа в себя самого... Это, как ни странно, легко удаётся, и спустя некоторое время задний конец полипа вместе с выходящим изо рта червем сам оказывается вышедшим через рот. Таким образом, полип, сидящий на кончике щетинки, оказывается вывернутым и, если опустить его обратно в воду, то можно рассматривать его внутреннюю поверхность. Если щетинку вынуть, то рот полипа весьма скоро втягивается внутрь и в течение часа полип может вернуться в нормальное положение. Однако экспериментатору было интересно знать, может ли полип существовать в вывернутом состоянии и как долго. Для этого он накалывал вывернутого наизнанку полипа в области губ на щетинку (процесс накалывания крайне деликатен и интересующихся процессом мы отсылаем к оригиналу четвёртого мемуара), мешающую ему выворачиваться обратно и, помещая щетинку с полипом обратно в сосуд с водой, мог наблюдать за ним: кормить, и, что потрясает больше всего, видеть, как ведут себя боковые полипчики, которые в момент выворачивания матери были на её стенках. Потрясает то, что внутри матери эти полипчики тоже выворачиваются! Трамбле наблюдал размножение вывернутых полипов. Что касается продолжительности жизни полипа в вывернутом состоянии, то он “кормил одного вывернутого полипа больше двух лет”.

Вкусив всю прелесть огромных возможностей гидр, с которыми производятся эксперименты по регенерации (а читатель, конечно, догадался, что именно таким термином должны обозначаться восстановительные процессы у гидр), Трамбле увлёкся самыми разными вариантами “надругатель-

ства” над полипами и всякий раз получал потрясающие свидетельства их живучести и возвращения к нормальному функционированию. Он, например, “вкладывал” одного полипа в другого, наблюдал за последним больше недели и убедился, что “внутренний” полип не переваривается “наружным”, хотя при этом он благополучно переваривал данных ему в качестве пищи червей. Не произошло это и тогда, когда внутрь одного полипа был вложен другой, но предварительно вывернутый полип... Спустя какое-то время, внутренний полип “слился” с наружным головой и ртом, но при этом оставалось два ряда щупалец (Рис. 13). Эта “химера” жила у Трамбле пять месяцев, питаясь и размножаясь, и умерла от какой-то инфекции.

Опыты по “сращиванию” нескольких полипов путём соединения их частей Трамбле удавались столь же успешно. Следуя его примеру, другие современники Трамбле неоднократно делали попытки “срастить” гидр и морскую крапиву (морских гидроидных полипов) (Реомюр) и даже актиний (Ла-Рошаль). Сам Трамбле в попытках сравнить регенерационные возможности “пресноводных полипов с руками в форме рогов” с морскими полипами жестоко ошибался хотя бы в том, что относил к морским полипам кого угодно, даже каракатиц, сообщая с удивлением, что они устроены сложнее, чем пресноводные гидры, имеют самцов и самок, которые спариваются и несут яйца...

Заканчивая четвёртый мемуар о полипах, Трамбле возвращается к тому, с чего начал — растения полипы или

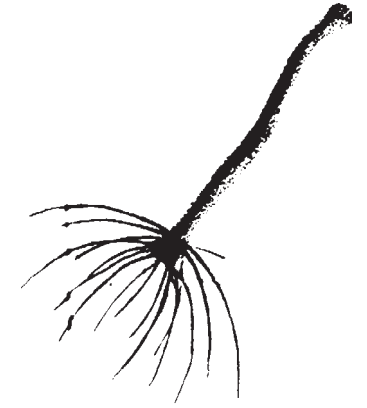


Рис. 13. Гидра с двумя рядами щупалец.

животные?! Его вывод: на самом деле исследователи ещё очень мало знают о растениях и тем более о животных и не представляют себе всех возможностей тех и других. Он приводит высказывание своего современника, очень знаменитого в то время голландского врача и химика Германа Бургава (Boerhaave, 1668–1738) о различиях между растениями и животными: “это различие заключается в способе добывания пищи... Пища растений добывается наружными корнями, а пища животных — внутренними”, “животное имеет внутри сосуды в качестве корней, с помощью которых оно извлекает вещество из пищи”. Исходя из сказанного Бургавом и из способов питания полипов, которых Трамбле описывает в своих “Мемуарах”, он заключает, что гидры — “скорее животные”, которые имеют “в частностях больше сходства с растениями, чем многие другие известные нам животные”, “...может быть, поэтому их следовало бы называть животными-растениями”.

3. Что было после Абраама Трамбле?

Как мы уже писали, “Мемуары...” Трамбле наделали немало шума в обществе, потому что в значительной мере они меняли устоявшиеся представления “о постоянном порядке Мира”.

Желающих повторить опыты Трамбле было немало, но в основном это были дилетанты, которым редко удавалось продвинуть вперёд знания о гидре, полученные и описанные гениальным швейцарцем.

В 1755 г. в Нюрнберге вышла книга немецкого естествоиспытателя и художника А. Резеля фон Розенгофа “Развлечения с насекомыми” (Rösel von Rosenhof, 1755). В одном из томов этого красочного издания есть наблюдения и над гидрами, рисунки которых выполнены автором в духе

иллюстраций к “Мемуарам...” Трамбле. Фон Розенгоф, будучи художником и, соответственно, очень наблюдательным человеком, смог обнаружить ещё один вид гидр (названный позже П. С. Палласом *Hydra attenuata*), а его рисунки и заставки к книге, выполненные к тому же в цвете, заслуживают воспроизведения в нашей книге о гидре (Вкл. 3).

Немногим позже гидрой заинтересовались зоологи-систематики. Как мы уже писали, Карл Линней впервые использовал название “гидра” как *таксономическое, родового* уровня — *Hydra*, и всех описанных ранее гидр отнёс к одному *виду Hydra polypus*. Паллас (Pallas, 1766) дал всем четырём видам, обнаруженным Трамбле и Фон Розенгофом, латинские названия: *Hydra oligactis*, *H. vulgaris*, *H. viridissima* и *H. attenuata*. Много позже и до наших дней число видов (и даже родов) гидр во всем мире то увеличивается, то уменьшается, в зависимости от взглядов зоологов, специалистов по данной группе. Но об этом мы поговорим немного позже. А пока, в конце 18-го века человечеству известно четыре вида гидр, известно, что они — скорее животные, чем растения, известны в общих чертах их строение, огромные регенерационные потенции и ничего не известно об их половом размножении, клеточной структуре, стрекательных капсулах и уж, конечно, ничего не могло быть известно об их хромосомах, генах и о том, сколь огромной может быть роль этих маленьких полипов в современных молекулярно-биологических исследованиях.

3.1. Как внешне устроена гидра?

Это известно ещё с 18-го века, со времён Трамбле, и мало что нового добавили морфологи за два следующих столетия... Гидра — одиночный полип. Её тело — полый внутри цилиндр, трубка, периодически открывающаяся с обеих

концов. Верхнее отверстие — рот, чаще открытое (Вкл. 4), но бывает и замкнутое; через него гидра получает пищу, но он же служит анальным отверстием, так как через рот выбрасываются продукты, оставшиеся от переваривания пищи (Campbell, 1985b). Нижнее отверстие (*аборальная пора*) чаще, напротив, замкнуто, отчего о нём имеется мало сведений. Ряд исследователей, даже такой видный немецкий морфолог как Н. Кляйненберг (Kleinenberg, 1872), оспаривал существование этого отверстия. И, тем не менее, это отверстие на подошве гидры имеется, оно, по мнению многих специалистов, не выполняет функции *ануса*, а, скорее всего, служит присоской для прикрепления гидры к субстрату, в дополнение к слизи, выделяемой подошвой. Подробно об аборальной поре писал И. И. Канаев (Канаев, 1928) (Рис. 14).

Трамбле называл верхнюю часть тела гидры “головой” (см. стр. 82 этой книги). Он был прав, конечно, потому что мы привыкли — где рот, там и голова! На самом деле специалисты используют немного другой термин по отношению к телу гидры — “головной конец”. Здесь у гидры хорошо виден конусовидный выступ — *гипостом*, а в центре гипостома — рот. Вокруг ротового отверстия имеется венчик щупалец: чаще всего их 6–8, но бывает и больше, до 16 (Вкл. 5). Щупальца гидры полые и каждая полость щупальца соединена с полостью тела полипа. Щупальца бывают короткие и длинные, например, у “длиннорукой” гидры (*oligactis*) длина одного щупальца, когда оно расправлено, вдвое превышает длину всего тела полипа, а в сокращённом виде превращается в короткий обрубок. Чаще всего у одного полипа вытягиваются или сокращаются сразу все щупальца его венчика, но бывает, и нередко, что щупальца одной “головы” ведут себя по-разному, например, одно щупальце хватается рачка и с трудом удерживает его, а остальные даже не пытаются ему помочь удержать жертву... Основная часть

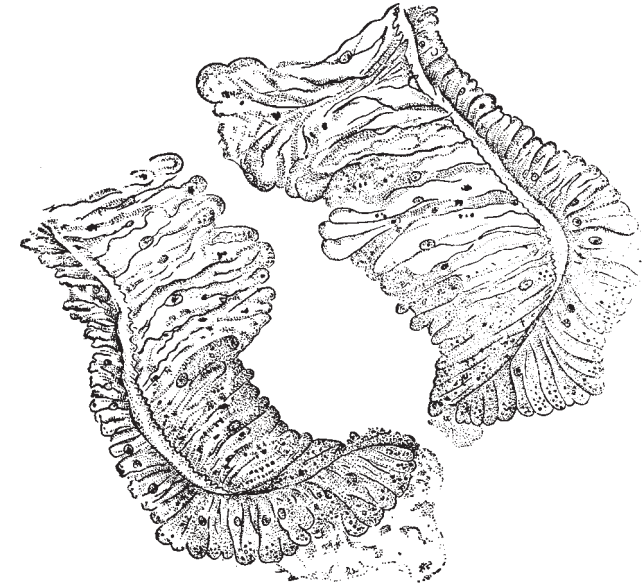


Рис. 14. Аборальная часть гидры с порой (продольный разрез, по Канаеву, 1952).

тела гидры — туловище, как правило, вытянутое (в виде цилиндра), особенно если гидра голодная, а в сокращённом виде — почти шаровидное. Нижняя часть тела — стебелёк, который короче и заметно уже туловища. Стебелёк выражен не у всех видов гидр. Например, у “стебельчатой” = “длиннорукой” гидры (*oligactis*) стебелек довольно длинный, резко обособленный и много уже тела. У некоторых видов стебелёк почти не выражен. Заканчивается стебелёк подошвой, о которой мы уже говорили. Щупальца ловят добычу и направляют её в рот гидры. Полость туловища, где пища переваривается — желудок. В стебелёк внутренняя полость тоже заходит, но переваривания пищи здесь не происходит, зато стебелёк вместе с щупальцами принимает участие в движении полипа.

Движения гидры заслуживают особого внимания. Будучи скорее прикреплённым, чем подвижным животным, гидра долгие часы может “сидеть”, прикрепившись подошвой к тем или иным подводным предметам или растениям. Удивительно, что при этом она двигается телом и щупальцами и очень быстро может превратиться из удлинённого цилиндра в приземистый пенёк и даже шарик, а её щупальца из длинных тонких плетей, сократившись, становятся короткими и толстенькими палочками. Так гидра ведёт себя во время охоты и заглатывания пищи. При передвижении в пространстве (а это случается нечасто!) гидра открепляется от субстрата и, либо, планируя, падает вниз, на дно с расправленными щупальцами, либо всплывает из глубины к поверхности воды — при этом возле аборальной поры её подошвы появляется пузырёк воздуха. Специалисты называют эти способы “пассивным” передвижением, в отличие от движения “активного”. Гидра может, например, “шагать”, что описано и изображено всё тем же Трамбле (Рис. 4). Такое движение полипа очень забавно, напоминая движение гусеницы. Полип сидит, прикрепившись подошвой к субстрату, подтягивает к подошве свою головную часть и прикрепляется ею в том же месте, после чего подошва отрывается и, направляясь по оси движения, закрепляется снова, вновь отделяя от субстрата передний конец... и так далее. Пока гидра “нащупывает” одним из концов место следующего прикрепления (готовится к “шагу”), она больше всего напоминает движущуюся гусеницу бабочки-пяденицы. В результате такого шагания гидра как бы переворачивается через голову — как циркачка, делает настоящие “кульбиты”... Гидра может также “скользить” по субстрату, используя подошву и щупальца, или только подошву и... “ходить по потолку”. Последние “фокусы” гидры тоже описаны Трамбле — помните, как он кисточкой вытаскивал полипа на нижнюю часть поверхностной плёнки воды.

Говоря об устройстве гидры, нельзя сразу же не сказать о её почках и о том, где эти почки образуются. Как происходит почкование и какую роль играют почки в жизни гидры, мы порассуждаем попозже. А сейчас — только об их месте на теле полипа. Описал почки гидр, конечно же, Трамбле, но первым исследователем, заинтересовавшимся местом образования почек, был немецкий зоолог Х.Г. Эренберг (Ehrenberg, 1838). По его мнению, почки образуются в нижней части туловища полипа (“зона почкования”), что, по И.И. Канаеву (1952), объясняется наибольшим скоплением пищи в нижнем отделе кишечника и, соответственно, наиболее благоприятными для почкования условиями именно в этом месте. Почки возникают в виде бугорков, но очень скоро развиваются в нормальные дочерние полипчики, ничем не отличающиеся от материнской гидры. Обычно почек бывает 1–3 одновременно, но может быть и 8². А вот честь описания и трактовки других образований — мужских и женских гонад — принадлежит уже 19-му веку: сделал это твёрдо и правильно Н. Кляйненберг (1872). Гонады возникают периодически, на короткое время — время полового размножения гидры (об этом — тоже позже). Чаще всего на одном полипе возникают гонады одного пола, но известны и *гермафродитные гидры*. Женские гонады (овальные тельца) находятся в зоне почкования, в нижней части полипа: причина та же — максимальное обеспечение яиц питательными веществами. Мужские гонады (о них, кстати, писал Трамбле, не зная, что это как раз и есть свидетельство полового размножения полипов — предмет его нереализованных поисков!) (конические или полусферические выросты) располагаются чаще всего по спирали по всему телу полипа, либо только в его дистальной части, почти под щупальцами.

² Выше мы говорили о том, что гидры — одиночные полипы. Закономерно — так оно и есть. Но, пока на теле материнской гидры имеются дочерние полипчики, можно говорить о существовании в жизненном цикле гидр временных колоний.

3.2. Из чего состоят ткани гидры?

Ещё в середине 19-го века считалось, что у гидры нет клеток. Всё, что сегодня нам известно о клеточном строении тканей гидры (о её гистологии) берёт свое начало от работ немецкого исследователя Н. Кляйненберга (Kleinenberg, 1872) и нашего соотечественника А.А. Коротнева (1876–1883).

а) Наружный слой гидры называется *эктодермой* (или *эпидермисом*)

Её функции гораздо сложнее таковых внутреннего слоя, что связано с соприкосновением с весьма изменчивой внешней средой. Клетки эктодермы очень разнообразны и чаще всего многофункциональны, даже один и тот же тип клеток выполняет разные функции: эпителиально-мышечные, железистые, половые, нервные, чувствительные, стрекательные и, наконец, клетки — предшественники всех вышеназванных типов — интерстициальные (*i*-клетки).

Эпителиально-мышечные клетки, плотно смыкаясь друг с другом эпителиальной частью, образуют покров полипа, а мышечная часть этих клеток располагается параллельно оси тела гидры и все вместе мышечные отростки образуют мышечную сеть.

Эпителиальная часть клетки также может выполнять железистые функции, особенно в области подошвы гидры. *i*-клетки лежат между эпителиально-мышечными, из них образуются нервные, чувствительные, половые и стрекательные клетки, потому что интерстициальные клетки называются “**плюрипотентными**” (*plurimum, lat.* — много). Нервные клетки диффузно разбросаны по всему эпителию, образуя подобие нервной сети, которая вместе с чувствительной сетью (возникающей из тех же *i*-клеток) образует нервную систему

гидры. Изучением нервной системы гидры в конце 18-го и начале 19-го веков занимались К. Шнайдер (Schneider, 1890, 1902), Й. Хаджи (Hadži, 1909) и Мак-Конел (McConnell, 1932).

б) *Стрекательные капсулы — книды, нематоциты*

Самые потрясающие клетки, возникающие в эктодерме, это, конечно, нематобласты, в которых формируются стрекательные капсулы — *книды*, или *нематоциты* (Вкл. 6). Описаны они были ещё Левенгуком и Трамбле, которые называли их “зёрнышками”, но не смогли объяснить их природу и функции. Х.Г. Эренберг подробно описал строение нематоцисты, а развитие и функции этих образований описаны Карлом Мёбиусом (Möbius, 1866) и Кляйненбергом.

Стрекательная капсула, развивающаяся внутри специализированной клетки нематобласта, имеет нить, ввёрнутую в неё (тип укладки нити внутри капсулы различен) и чаще всего вооружённую волосками, шипами или стилетами, но бывают и “голые” — невооружённые нити. По мере развития и совершенствования оптической техники знания о тонких структурах стрекательных капсул и их нитей также продвигаются вперед. Известны очень подробные публикации по этому вопросу (Weill, 1934; Канаев, 1952; Charman, 1961; Tardent, 1988; Östman, 1999 и другие). Эти и другие авторы занимались вопросами классификации капсул.

Существуют две основные системы классификации капсул, из которых одна (более ранняя) исходит из принципа действия стрекательной капсулы. Автор этой системы П. Шулце (Schulze, 1922) разделил все известные ему капсулы на четыре основных типа: *пенетранты*, *вольвенты* и *глутинанты* двух размеров — *стереолины* (*малые глутинанты*) и *стрептолины* (*большие глутинанты*). Другую классификацию придумал Р. Вейл (Weill, 1934), она базируется на строении капсул, включает более 40 типов и по сей день продолжает совершенствоваться

(Mariscal, 1974; Боженова, 1988; Östman, 2000 и др.). Договоримся, что гидра имеет четыре типа книд: *стенотелы* (*пенетранты*); *десмонемы* (*вольвенты*); *голотрихи изоризы* (*стрептолины*) и *атрихи изоризы* (*стереолины*) (Рис. 15, вкл. 6).

Механизм выстреливания стрекательной капсулы и её химизм — также интересные и пока ещё загадочные вопросы. Давно известно, что на поверхности каждой стрекательной клетки есть волосок или шипик — *книдоциль*. Стоит прикоснуться к этому книдоцилю — своеобразному рецептору клетки, как свёрнутая внутри капсулы нить вывёртывается как палец из перчатки и расправляется в водной среде. Действия такой нити различны и зависят от типа капсулы. Если это — *стенотела*, нить которой снабжена мощными шипами-стилетами, способными пробить даже толстую кожу жертвы, то из капсулы в неё попадает яд, парализующий пойманное животное. Другие капсулы, например, *десмонемы* имеют липкие нити, которые оплетают жертву или способствуют удерживанию подошвы полипа на субстрате.

в) Внутренний слой гидры называется *энтодермой* (или *гастродермисом*)

Этот слой выстилает кишечную полость гидры (Рис. 14). Он начинается ото рта и заканчивается у подошвы полипа. Главную часть клеток этого слоя составляют эпителиально-мышечные, или пищеварительные и железистые клетки. Эпителиальная часть такой клетки направлена к кишечной полости, а мышечная, как и в эктодерме, лежит к первой под прямым углом и параллельно оси гидры. Любопытно, что эпителиальная часть клетки снабжена двумя (или больше) жгутиками, в задачу которых входит создавать вокруг себя водовороты и тем самым гнать жидкость в кишечнике полипа, доставляя пищевые частицы пищеварительным клет-

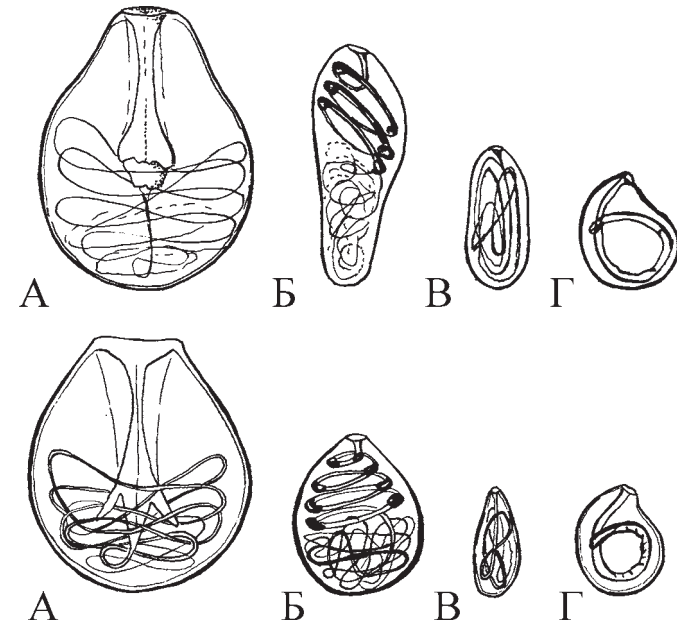


Рис. 15. Схематическое изображение нематоцист *Chlorohydra viridissima* (верхний ряд) и *Hydra circumcincta* (нижний ряд). Обозначения см. вкл. 6 (рисунок Б. Анохина).

кам, которые умеют эти частицы поглощать (фагоцитировать). **Фагоцитоз** или внутриклеточное пищеварение открыл И. И. Мечников, опубликовав свои наблюдения об этих процессах впервые в немецком издании в 1880 г. Почитать об этом советуем в полном собрании его сочинений на русском языке (Мечников, 1950). У гидр внутриклеточное пищеварение наблюдала и описала Руфь Бойтлер (Beutler, 1924, 1927, 1933). В начале 19-го века строение энтодермы изучали уже известные нам исследователи — Мак-Конел, Канаев и др. Железистые клетки энтодермы изучались многими и особенно интенсивно во второй половине 20-го века (Campbell, 1967a, b, c, d; Chapman, 1974; Schmidt & David, 1986 и др.).

Интерстициальные клетки в энтодерме весьма бедны и из них здесь возникают железистые клетки. Стрекательных клеток в энтодерме ещё меньше, и есть мнение, что здесь они вообще не возникают, а попадают “транзитом” из эктодермы. Столь же немногочисленны в энтодерме нервные и чувствительные клетки, которые, возможно, дифференцируются из эпителиально-мускульных.

Все клетки гидры недолговечны и нуждаются в обновлении. Это происходит либо путём дифференциации из *i*-клеток, либо благодаря *митозам* — особой форме деления клеток. Это явление систематически изучал Карл Мак-Конел (McConnell, 1933a,b; Campbell, 1985a).

3.3. Ещё немного о физиологии гидр — их питании, выделении, дыхании и обмене

Мы читали с вами, дорогие любители гидр, во “Втором мемуаре” о том, как изучал питание полипов А. Трамбле, и теперь нам кажется, что уж об этом-то мы знаем всё... Но ведь Трамбле не знал стрекательных капсул и химизма питания. А между тем даже голодная гидра не реагирует на кусочек бумаги или стеклянную палочку... Зато плывущую дафнию полип моментально стрекает, парализует, прижимает к щупальцу и отправляет в рот, раскрывая его очень широко. Жидкая пища — бульон из раздавленных рачков или, как ни странно, раствор хинина вызывают ту же реакцию — широко раскрытый рот и даже выворачивание его наизнанку (Goetsch, 1921a, b). Уже знакомая нам Руфь Бойтлер изучала подробнейшим образом процессы переваривания пищи у гидры: белки, жиры и *гликоген* усваиваются гидрой хорошо, а растительный крахмал, хитин и целлюлоза — нет. Состав *эксcretов* гидры, выделяемых вместе с непереваженными фрагментами через рот, также изучен Бойтлер, и по её данным

они представляют собой кристаллики и пигменты нескольких типов, имеющие подобие мочевой кислоты или жира.

Органов дыхания у гидры нет, но потребность в кислороде имеется, хотя непродолжительное время гидра живёт и без него. Бойтлер, например, утверждала, что гидре свойственен *азротаксис* — движение к кислороду и именно поэтому она прикрепляется к поверхностной плёнке воды: берёт кислород из воздуха. “Дышит” гидра поверхностью щупалец, туловища и, возможно, подошвы. Зелёные гидры воспринимают кислород с помощью своих “поселенцев” — зелёных водорослей-*зоохлорелл*.

Автор теории “физиологических *градиентов*” американский биолог Чарльз Чайлд (Child, 1947a, b) исследовал окислительные и, соответственно, обменные процессы у гидр. По его данным, интенсивность окислительных процессов полипа падает от концов щупалец к их основаниям и от гипостома к зоне почкования и затем к подошве; и обратно вверх — от подошвы к зоне почкования, то есть обнаруживается встречный осевой градиент (Рис. 16). Любопытно, что при возникновении почки на макушке таковой отмечена область интенсивного окисления и возникает градиент падения в направлении материнского тела, но при появлении щупалец у молодого полипа картина градиентов становится такой же, как и у взрослой материнской гидры. Чайлд помещал живых гидр в крепкие растворы *витальных* (“жизненных” = не убивающих живое) красок и наблюдал процесс окрашивания полипов. Сначала красились щупальца, начиная с их кончиков, при этом интенсивность окрашивания падала к основанию щупальца. Позже окрашивался гипостом, а затем туловище в направлении зоны почкования. Почка имела самый яркий цвет в области своей макушки, и интенсивность её окрашивания падала в направлении тела матери. Самые ярко окрашенные части гидры — в первую

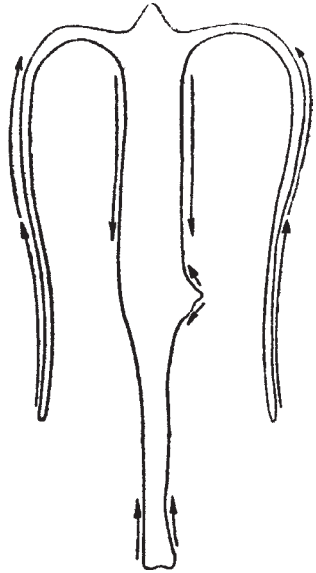


Рис. 16. Схема физиологического градиента (по Child, 1947). Стрелками указано направление падения градиента.

очередь концы щупалец — вскоре начинали распадаться, что свидетельствовало о ядовитом действии витальных красок при их высокой концентрации. Но при всём этом последовательность окрашивания разных частей полипа показывает распределение физиологического градиента гидры.

3.4. Депрессии и продолжительность жизни гидры

Гидры, как и всякое живое существо, подвержены депрессиям — болезненному состоянию, вызванному голодом или негативными воздействиями внешней среды. А. Трамбле ставил опыты с голодающими гидрами, и мы знаем, что полипы долго выдерживают голодание — худеют, вытягиваются в длину, расставляют свои щупальца под углом к оси тела, как бы говоря: “хочу есть!”. Но через пару недель их активность снижается, полипы сжимаются, становятся вялыми, не реагируют на раздражения, начинают терять щупальца; у них прекращается почкование... А если посмотреть на их клеточный состав, то бросается в глаза уменьшение числа нематоцитов в эктодерме и образование деградирующих групп эпителиально-мускульных клеток в энтодерме. Примерно такую же картину описывает А. Коротнев (1880), развивая идею образования “зимующих” гидр при

понижении температуры воды. Депрессии, вызванные “болезнями” у гидр, например, нападением “вшей” (по Трамбле; в действительности поселением на теле полипа инфузорий) или воздействием ядовитых веществ, растворённых в воде (по Чайлду), проявляются сходным образом. Наши эксперименты с содержанием гидр в лабораторных аквариумах говорят о том, что, если определённые виды гидр поместить в аквариум с нетипичными для вида условиями среды, они теряют некоторые характерные для своего вида свойства и могут погибнуть (Anokhin et al., 1998). Появление уродств в морфологии гидр также оказывается следствием их депрессивного состояния (Вкл. 7).

Признаки старения полипов очень похожи на таковые депрессивного состояния. Однако есть и некоторые показатели наступления старости. Так, у “гидр-старушек” при сохранении интенсивности почкования появляются аномалии в морфологии почек и их размерах. Появление дополнительных образований в области гипостома и рта, уменьшение их размеров при нормальном аппетите гидры, ослабление регенерационных потенций — типичные показатели старения полипа. Любопытный признак старости — образование колоний гидр (Рис. 10, 17).

Сколько живёт гидра?!

Вопрос, волновавший и волнующий по сей день исследователей... На одном из международных конгрессов по окончании официальной программы была объявлена викторина. На зелёной лужайке собрались участники совещания и им задавались разные курьёзные вопросы. В том числе были номинации “самый трудный вопрос” и “самый остроумный ответ”. Так вот, самым трудным был вопрос: “Сколько живёт гидра?” А приз за самый остроумный ответ на него получил профессор из Цюриха Пьер Тардент, который ска-

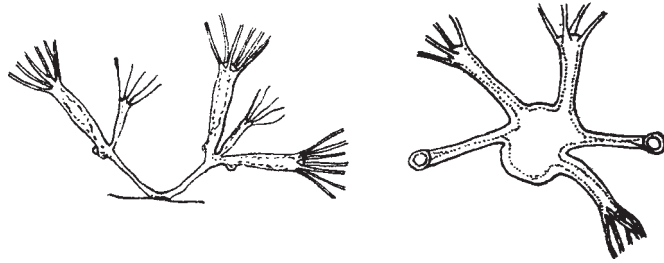


Рис. 17. Образование колонии у гидры, вызванное её депрессивным состоянием (по ВоеCKER, 1914).

зал так: “Гидра будет жить до тех пор, пока лаборантка не разобьёт пробирку, в которой гидра содержится”... Действительно, по мнению известного исследователя Бриана (1968), “гидра живёт вечно”. До сих пор этот вопрос не решён...

3.5. Что известно сегодня о размножении гидр?

Как мы только что выяснили, сказать, сколько живёт каждый полип гидры, пока трудно. Но продление существования гидр на уровне вида обеспечивается размножением. Сегодня твёрдо известно, что гидры могут размножаться бесполом и половым путями.

а) Бесполое размножение

Ещё во времена А. Трамбле бесполое размножение было изучено весьма детально. Продольные и поперечные деления нетипичны для нормального жизненного цикла (*онтогенеза*) гидр. Вызванное искусственно (читай выше об опытах Трамбле), деление приводит к появлению новых полипов путём регенерации. В начале 20-го века этими вопросами занимался Е. Коршельт (Korschelt, 1907, 1909, 1917), а позже о разных типах деления гидр писали П. Бриан (Brien & Reniers-Decoen, 1949; Brien 1951, 1958, 1965a, 1965b) и И. И. Канаев (1952).

Почкование — вот главный тип бесполого размножения гидры. После Левенгука и Трамбле почкование изучал Эренберг (Ehrenberg, 1838). О форме и порядке образования почек мы писали в морфологическом разделе этой книги. Интересно, в каком порядке появляются щупальца у почек (первым этот вопрос изучил М. С. Мережковский в 1878 г. — Mereschkowsky, 1878) и, главное, что у разных видов гидр щупальца на почке возникают по-разному. Например, у стебельчатой гидры всё начинается с двух щупалец на почке, а потом их число удваивается (Вкл. 8). У зелёной гидры на почке сразу возникает большее число щупалец (Вкл. 9).

Из какого клеточного материала возникает почка? Это начали изучать В. Маршал (Marshall, 1882) и А. Ланг (Lang, 1892) — ученик знаменитого А. Вейсмана. Между исследователями возник жесточайший спор о том, клетки какого слоя участвуют в начальной стадии возникновения почки. По теории Вейсмана-Ланга почка начинается с утолщения эктодермы, в которой идёт активное митотическое деление *i*-клеток. Этот взгляд опровергали Ф. Брэм (Braem, 1894), Д. Гелей (Gelei, 1925) и И. Канаев (Канаев, 1930), утверждавшие, что в процессе образования почки участвуют оба слоя, поскольку митозы происходят в интерстициальных клетках эктодермы, но затем идёт миграция *i*-клеток в энтодерму. Весьма любопытны данные о температуре воды, при которой начинается почкование у гидр. У стебельчатой гидры интенсивное почкование происходит при температуре 16–19°C. По данным Бриана (Brien, 1965a,b), гонады, начинающие развиваться при температуре чуть более 10°C, с повышением температуры до 18–20°C редуцируются, а на их месте развиваются почки. И наоборот, развивающаяся почка при понижении температуры может трансформироваться в гонаду, когда путём усиленного митотического деления *i*-клеток эктодермы в ней возникает двойной эктодермальный слой —

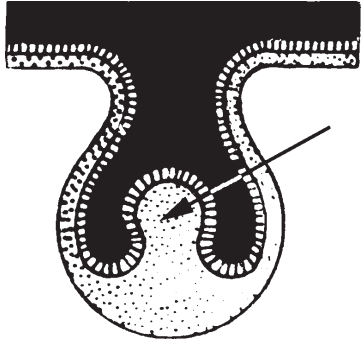


Рис. 18. Схематическое изображение медузоидного узелка (стрелка).

так, как это обычно происходит при возникновении *медузоидного узелка* (Рис. 18).

б) Половое размножение

Абрааму Трамбле очень хотелось найти приметы полового размножения полипов. Он писал: “Я старался выяснить, не являются ли эти животные яйцеродными”. Как мы уже писали, он нашёл у полипов “маленькие сферические выросты” белого и жёлтого цвета, на ножках или другие — наподобие пирамиды, заострённые сверху и прикреплённые к стенке полипа всем основанием. Без сомнения, Трамбле нашёл яйца и семенники, но не смог, к сожалению, объяснить их предназначение. Немного позже П. Паллас (Pallas, 1766) наблюдал вылупление полипчика из яйца, но объяснял это как один из вариантов почкования. В начале 19-го века яйца гидр принимали за паразитических инфузорий (!) (St.Vincent, 1824). Лишь в 1872 г. Кляйненберг (Kleinenberg, 1872) правильно описал возникновение гонад гидры из *i*-клеток эктодермы. Гонады — временные (сезонные) образования у гидры. Они появляются на теле полипа при определённом стечении обстоятельств: подходящих для полового размножения температуре (у разных видов она — различна), кислородном содержании, оптимальном количестве пищи (не голодание, и не обжорство!) и т. д. Как известно, чаще всего гидры — раздельнополые животные. Это значит, что одни полипы — женские особи, а другие — мужские. Гораздо реже на одном полипе формируются и яичники (как правило, в области зоны почкования моло-

дых особей), и семенники (ближе к области гипостома) (Вкл. 10). Есть доказательства того, что пол особи предопределён даже тогда, когда гонад на полипе нет. Более того, молодые полипы имеют тот же пол, что и у “материнской” особи (это — тот случай когда “матерью” могут называть и мужскую особь!), на которой они возникли. Но внешних половых различий (полового диморфизма) у гидр не отмечено. На одном полипе возникает до 10 яичников (чаще 2–3). Семенники на одном полипе более многочисленны. В каждом яичнике развиваются первичные яйца (*оогонии*) и множество питательных клеток, возникших из интерстициальных клеток эктодермы. Первичные яйца имеют псевдоподии, которые захватывают питательные клетки. В конце концов, один оогоний поглощает не только питательные клетки, но и остальные оогонии. В итоге в каждом яичнике гидры развивается только один *ооцит* — яйцо. Впервые это установил А. А. Коротнев (1880), а наиболее подробно изложил Бриан (Brien, 1965a,b). В конце 20-го века этому вопросу посвящено множество публикаций (Айзенштадт, 1980; Tardent, 1988; Holstein, 1995; и др.). Созревание ооцита описано Даунингом (Downing, 1909): происходят два деления созревания (первое — *редукционные деление*, а второе — *эквационное*), после чего эктодерма, покрывающая яйцо, разрывается, оно стремительно вырывается наружу и остаётся прикреплённым к материнскому телу тонкой протоплазматической ножкой (Вкл. 11). Яйцо готово “ждать” оплодотворения 10–30 часов. Если этого не произошло, яйцо отваливается от своего “родного” полипа, падает на дно и там может ползать ещё несколько часов в ожидании “заблудившихся” сперматозоидов. Спермии развиваются из *i*-клеток эктодермы семенников, претерпевающих многократные деления и превращающихся сначала в *сперматогонии*, затем в *сперматоциты* и, наконец, в *спер-*

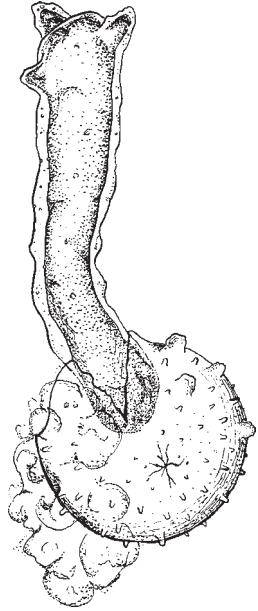


Рис. 19. Вылупление полипа *Hydra circumcincta* из эмбриотеки (рисунок Б. Анохина).

матозоиды. Группы спермиев разных стадий созревания собраны в мешки (**цисты**), заполняющие пространства между эпителиально-мускульными клетками эктодермы. Созревшие сперматозоиды очень малы и, выходя в воду, окружают во множестве яйцо женской особи или (если полип двуполой) яйца своей же особи. Предполагается, что один сперматозоид оплодотворяет одно яйцо. Оплодотворённое яйцо сразу начинает дробиться и, пройдя ряд стадий дробления, превращается в раннюю личинку — **бластулу**. На стадии 64 клеток личинка называется **гаструлой** — в это время она уже покрыта тонкой хитиновой оболочкой (**эмбриотекой**), зачастую с наружными выростами и шипиками. Форма и расположение шипиков у эмбриотек бывают разными у разных видов гидр. Зародыш в эмбриотеке сначала держится на стенке полипа, а затем отваливается, падая на дно. В таком виде зародыш может пережить зиму, а весной, при повышении температуры воды, он прорывает оболочку своего шипастого “домика” и развивается в молодого полипчика (Рис. 19).

в) Новости регенерации

Как известно, понятие “регенерация” включает разные процессы обновления и восстановления организма.

Физиологическая регенерация, т. е. обновление клеток и тканей, происходит у нормальных, неповреждённых гидр.

Об этом мы уже немного говорили. В 1960-е годы проводилось немало экспериментов, показывающих, какие внешние и внутренние факторы влияют на дифференциацию интерстициальных клеток (*i*-клеток), на клеточные миграции и на взаимоотношения между клетками разных слоёв во время регенерации. Показано, что на эти процессы существенно влияет не только температура воды, состояние сытости полипа, внутриклеточные паразиты, но даже и то, какой участок полипа обследуется (Spangenberg, 1961).

Травматической регенерацией пресноводных полипов занимался А. Трамбле. Мы знаем, сколько было у него последователей-современников. И по сей день эксперименты по регенерации не прекращаются. Правда, сейчас они трактуются на новом, современном уровне, с учётом понимания процессов регуляции в организме гидры. Всё, что оказывает влияние на процесс нормальной физиологической регенерации, безусловно относится и к восстановлению искусственно травмированных участков гидры. Интересны опыты с получением так называемых “**мультиполярных**” (многополярных) гидр (Weimer, 1928, 1932). На разных горизонтальных уровнях тела гидры вырезались колечки, которые регенерировали по-разному — взятые ближе к голове давали новых полипов с одной “головой”, **униполярных**, а взятые из ближайшего к подошве участка вырастали в **биполярных** (с двумя головами) и, наконец, в мультиполярных особей (Рис. 20) — давайте вспомним теорию “физиологического градиента”, стр. 41, 42. С градиентом связаны и попытки восстановить подошву у гидры, что удаётся далеко не всегда — только если у гидры есть стебелёк и подошва отрезана вместе с частью стебелька.

Сращивание — близкий к регенерации процесс. Впервые сращивал полипов также Трамбле. В 20-м веке множество исследователей занималось разного рода сращиванием гидр, называя свои опыты “**трансплантацией**” (соедине-

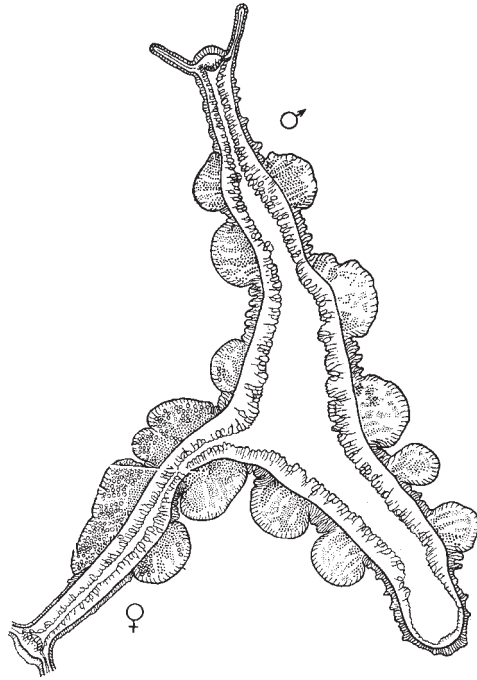


Рис. 20. Мультиполярная особь гидры.

ние частей тела) или “конплантацией” (соединение целых полипов). В этих опытах крайне важно считаться с полярностью полипов: соединяемые части могут быть ориентированы одинаково — обращены головами в одну сторону, или же по-разному — головные концы обращены в разные стороны. Вариантов трансплантации может быть бесчисленное множество и, если

операции выполнены корректно, то, как бы ни работала фантазия экспериментатора, в конечном итоге пластичность гидры “берёт своё” и восстанавливается её естественная форма.

Самыми замечательными экспериментами по сращиванию гидр, на наш взгляд, оказались попытки создать *химер*, когда сращивались гидры разных видов. Слово “химера” идёт от греческой мифологии, где фигурировали чудовища, например, с головой льва, телом лошади и хвостом дракона. Создать химер из гидр оказалось непросто, хотя это старались сделать многие экспериментаторы, начиная опять-таки с Трамбле. Удалось это сделать впервые В. М. Исаеву (1923, 1924), которого И. И. Канаев справедливо назвал “первым русским продолжателем работы Трамбле”. Не зря Канаев посвятил свой перевод на русский язык “Мемуа-

ров...” Трамбле (1937) Виталию Михайловичу Исаеву. Исаев соединял гидр двух видов *oligactis* и *vulgaris*. Ему удалось вложить красную *oligactis* в серую *vulgaris*, в результате чего, после долгих перестроек и “фокусов” с внешним видом этой химеры, началось почкование. Возникающие почки больше походили на *oligactis*, отчего Исаев назвал их “*олигактоидами*”. Исаеву безусловно удалось получить потомство как следствие бесполого размножения, при котором, видимо, произошло смешение клеток тканей обоих видов. Но у него не было доказательств, что свойства полученных олигактоидов наследственно закрепились. Современные исследования этих процессов лежат в области выявления морфогенетических потенциалов гидры, причём в равной мере интересны как “потенциал активации”, так и “потенциал подавления” перечисленных выше процессов (Achermann, 1985).

3.6. Систематика гидр

На протяжении всего нашего повествования о гидре мы называли “имена” тех или иных видов: сначала, по Трамбле, как “№ 1, № 2, № 3”, а затем, по Линнею и Палласу, приводили латинские названия видов, такие как *oligactis*, *vulgaris*, *viridissima*, *attenuata* и другие. Таким образом, мы касались нелёгкого вопроса систематики гидр. Учёные-систематики пытались привести в порядок систему гидр, искали типичные признаки их внешнего и внутреннего устройства, чтобы согласно “*бинарной номенклатуре*” Карла Линнея классифицировать гидр, дать им видовые названия и упорядочить все виды по более крупным признакам в рода и семейства. Изредка специалисты пытались упорядочить систему всех известных им гидр. Чаще это происходило на региональном уровне, а это значит, что гидр, например, Европы, Америки, Япо-

нии классифицировали отдельно и таким образом получалось, что в каждом регионе описывали “свои” виды гидр, которые редко сравнивали с видами других регионов. В результате, если бы кто-то захотел суммировать количество всех видов гидр в мире, он насчитал бы их не менее 30: 13 — в Америке; 5 — в Европе; 6 — в Африке и на Мадагаскаре; 4 — в Японии; около 6 в России и т. д. В большинстве случаев это всё — разные виды. Характерно, что, во-первых, многие систематики для различения видов не всегда пользуются одними и теми же признаками (*видовыми критериями*) и, во-вторых, одни специалисты работают с живыми, а другие — с фиксированными коллекционными экземплярами. В результате подчас получаются несравнимые результаты, потому что фиксированные экземпляры имеют изменённые признаки.

Несколько лет тому назад специалисты Зоологического института Российской академии наук в Санкт-Петербурге поставили перед собой задачу выявить количество видов гидр, обитающих в России и на прилегающих территориях. В их задачу входила унификация видовых и родовых признаков гидр. В качестве главного методического момента была выбрана работа с исключительно живым материалом. Здесь уместно вспомнить Реомюра, апологета натуралистического подхода в исследованиях природы. Мы, авторы данной книги, начали свою работу со сбора в природе и содержания живых гидр в аквариумах. “Аквариумы” — сказано более чем громко! Борис Анохин содержит гидр дома, на подоконнике, в чашках Петри (Вкл. 12). Каждому виду он подбирает свои условия, максимально близкие к тем, которые он зафиксировал в момент сбора в водоёме. Для каждого вида отмечается специфика его экологии — температура воды, её прозрачность, содержание солей тяжёлых металлов; качество субстрата и концентрация пищи. Признаки внешней прижизнен-

ной морфологии важны чрезвычайно: количество и длина щупалец, последовательность их появления на молодых полипах, длина тела, наличие и размеры стебелька; количество латеральных почек полипов, место появления гонад, их число и форма, наличие разнополости или гермафродитизма; особенности жизненного цикла; форма и морфология эмбриотеки и т. д. Особое внимание уделяется строению книд, которых у всех гидр четыре типа: стенотелы, десмонемы, атрихи изоризы и голотрихи изоризы, но детали морфологии двух из них, первого и последнего, — особенно видоспецифичны (Рис. 15, вкл. 6). При поисках новых видовых параметров мы решительно остановились на изучении хромосом гидр разных видов. Этому вопросу мы посвящаем отдельную главу (стр. 70), но уже сейчас мы можем сказать, что, скорее всего, число хромосом у всех видов гидр одинаково, однако морфология хромосом и их размеры нередко видоспецифичны. Итак, начав изучение гидр с северо-западной части России, и отчасти Беларуси, мы установили, что в этом районе обитает четыре вида — *oligactis*, *vulgaris*, *circumcincta* и *oxusnida*. По данным немецкого исследователя Томаса Холштейна (Holstein, 1995), в Центральной Европе обитает пять видов гидр: кроме названных, ещё и *viridissima*. Скорее всего, последний вид будет найден и в пресных водоёмах России. Несколько позже для тех, кто захочет самостоятельно научиться определять гидр, мы предложим *определительный ключ* для этих видов. Но сначала надо немного порассуждать, объединяются ли эти виды по каким-то показателям в более высокие, родовые группы.

Было время, когда существовала система гидр с подразделением их на три рода — “стебельчатые” гидры были отнесены к роду *Pelmatohydra*, “зелёные” — к роду *Chlorohydra*, а все остальные — к роду *Hydra* (Human, 1940). Позже эта система была пересмотрена: систематики, работавшие с кол-

лекционным материалом, стали говорить, что наличие стебля у полипа — признак непостоянный и упразднили род пельматогидр, так же как стали считать, что зелёный цвет обеспечивается не клетками самой гидры, а простейшими, обитающими в тканях полипов (об этих простейших мы расскажем чуть позже — стр. 67), и потому нельзя говорить о самостоятельности рода *Chlorohydra*. Таким образом, род *Hydra* прочно утвердился как единственный у гидр, и с этим согласились все систематики. Изучая вышеназванные виды и их характерные прижизненные признаки, авторы этой книги пришли к мысли о необходимости вернуть назад старую систему. Из приведенной ниже таблички видно, почему рода *Pelmatohydra* и *Chlorohydra* имеют право считаться самостоятельными (*валидными*, как говорят систематики).

Читатель! Если ты решил сесть за определение гидр, которых поймал в ближайшем водоёме, мы хотим посоветовать тебе:

1 — для начала рассортируй весь собранный материал на группы с одинаковыми на первый взгляд гидрами;

2 — постарайся, чтобы в каждой группе было как можно больше одинаковых полипчиков.

Только в этом случае ты сможешь воспользоваться предлагаемыми в определительном ключе признаками, каждый из которых проявляется в большинстве случаев, хотя могут быть и исключения.

Мы не можем дать совет каждому читателю, в каких водоёмах его родного города или области водятся гидры. Но мы знаем, где их можно собрать в Москве или в Санкт-Петербурге. Например, в Москве их можно встретить в прудах усадьбы Шереметьевых (Кусково), в Подмосковье — в ирригационных каналах, отходящих от Учинского водохранилища (см. стр. 63). В Санкт-Петербурге гидры водятся в водоёмах зоны отдыха “Озерки”, в Южно-Приморском

Таблица родовых признаков гидр

Признак (у живого полипа)	<i>HYDRA</i>	<i>PELMATOHYDRA</i>	<i>CHLOROHYDRA</i>
Длина щупалец по отношению к длине тела	длиннее, равна, или короче	значительно длиннее	короче
Характер образования щупалец на почке	одновременно	не одновременно	одновременно
Наличие стебелька	-	+	-
Количество мужских гонад	2-12	до 20	2-6
Морфология эмбриотки	с шипами	с шипами	покрыта <i>полигональными</i> пластинками
Цвет	оттенки коричневого, красно-оранжевого, бурого	оттенки коричневого, красно-оранжевого, бурого	зелёный
Особенности строения голотрих изориз	капсулы не зауживаются к основанию, а если и зауживаются, то незначительно; верхняя часть невыстреленной нити уложена поперечными, или косыми витками	капсулы не зауживаются к основанию; вся невыстреленная нить уложена продольными витками	капсулы зауживаются к основанию; верхняя часть невыстреленной нити уложена поперечными, или косыми витками
Кариотип	симметричный; 2n=30; крупные хромосомы	симметричный; 2n=30; крупные хромосомы	симметричный; 2n=30; мелкие хромосомы

парке, под Петербургом — в Кавголовских и Токсовских озёрах, в Лужском районе — в реке Оредеж.

3.7. Определительный ключ видов и родов гидр, известных на территории Центральной Европы и России³

1(2). Полип при жизни ярко-зелёного цвета, капсулы голотрих изориз значительно зауживаются к основанию.....

Род *Chlorohydra* — *Chl. viridissima* (Pallas, 1766) (Рис. 21, вкл. 9)

Хромосомы *Chlorohydra* отличаются значительно меньшими размерами, чем хромосомы остальных гидрид (Вкл. 13)

2(1). Полип при жизни иного цвета, капсулы голотрих изориз не зауживаются к основанию, а если и зауживаются, то незначительно.

3(6). Тело со стебельком. Вся невыстреленная нить голотрих изориз уложена в капсуле продольными витками.....

..... Род *Pelmatohydra*

4(5) Длина голотрих изориз превышает их ширину примерно в 2–3 раза..... *Pelmatohydra oligactis* (Pallas, 1766) (Рис. 22)

5(4) Длина голотрих изориз превышает их ширину чаще всего меньше, чем в 2 раза.....

..... *Pelmatohydra baikalensis* (Swarzewsky, 1923) (Рис. 23)

³ Если любознательный читатель хочет научиться определять виды и роды тех или иных животных, он должен знать следующее: Определительные ключи русской таксономической школы строятся чаще всего по принципу “дихотомии” — даётся теза с неким признаком, здесь — 1, и тут же приведена ссылка на антитезу, с противоположным тезе признаком, здесь — (2). Если определяющему подошёл признак 1, у него гидра зелёного цвета, он в нашем случае гидру определяет сразу. Если первый признак не приемлем, определяющий переходит к его антитезе — (2), и т. д. Например, читатель, у тебя гидра не зелёного цвета, а бурая, в этом случае ты отправляешься к антитезе 2 и выясняешь, что полипов не зелёного цвета могут иметь несколько видов гидр... Отправляешься к тезе 3 — есть ли у твоего полипа стебелёк? Если стебелёк имеется, ты держишь в руках *Pelmatohydra oligactis* или *P. baikalensis* (теза 4 или её антитеза 5). Если же стебелёк нет (теза 6) — у тебя либо *Hydra circumcincta*, либо *Hydra vulgaris*, или *Hydra oxycnida* — выбрать из этих трёх видов нужный можно лишь, изучив форму стрекательных капсул (8, 9) и длину щупалец (7 и 10). Дерзай, дорогой читатель, определяй свою гидру!

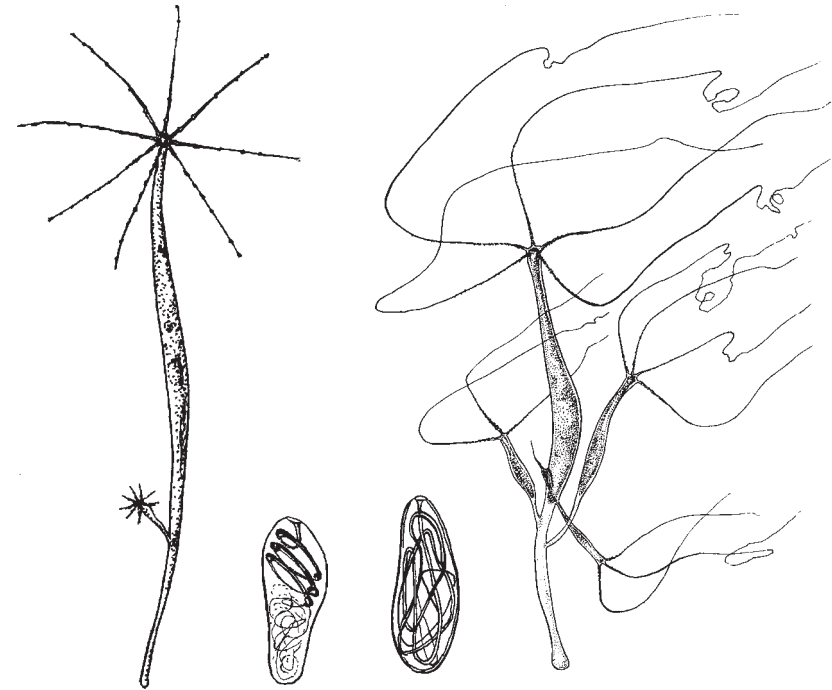


Рис. 21. *Chlorohydra viridissima*. Полип и голотрих изориза (рисунок Б. Анохина).

Рис. 22. *Pelmatohydra oligactis*. Полип и капсула голотрихи изоризы (рисунок Б. Анохина).

Живёт только в Байкале, т. е., как принято говорить — *эндемичен* для этого озера.

6(3). Тело без стебелька. Верхняя часть невыстреленной нити голотрих изориз уложена в капсуле поперечными, или косыми витками..... Род *Hydra*

7(10). Щупальца в расслабленном состоянии не превышают длину тела, а если и превышают, то очень незначительно.

8(9). Гидры мелкие, изредка достигают 15 мм. Ширина капсул голотрих изориз превышает половину их длины.....

..... *Hydra circumcincta* Schulze, 1914 (Рис. 24)

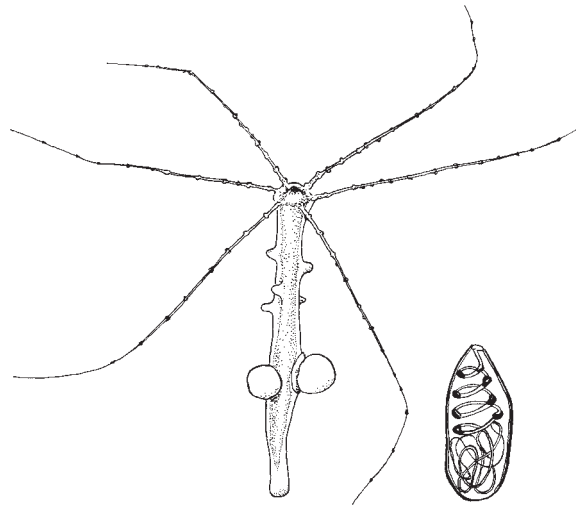


Рис. 26. *Hydra vulgaris*. Полип и капсула голотрихи изоризы (рисунок Б. Анохина).

ственную кишечную полость. Но позже и губки, и гребневки получили статус самостоятельных типов, а наши “Полипы”, включая гидр, стали называться Кnidариями (Cnidaria) или Стрекающими — по главному признаку этих животных — наличию у них стрекательных капсул. Ведь так велось со времён самого Аристотеля, называвшего известных ему полипов “крапивой” — “*cnide*”. Кnidарии — одни из самых просто устроенных животных и потому называются ещё низшими беспозвоночными. Морские полипы и медузы, сифонофоры, “морские цветки”-анемоны (или актинии), самые разные кораллы — мягкие и каменистые строители рифов — всё это стрекательные, живущие в основном в морях и океанах. Некоторые из морских кnidарий, например, медузы — одиночные организмы, но большинство из них — сложно устроенные колонии (Рис. 27). Нельзя не сказать, что полипы и медузы — две стадии, или жизненные формы в пределах двух крупных групп кnidарий — гидроидных и сцифоидных, которые объединяются в подтип *медузоzoев*. Для многих видов характерно отдельное существование

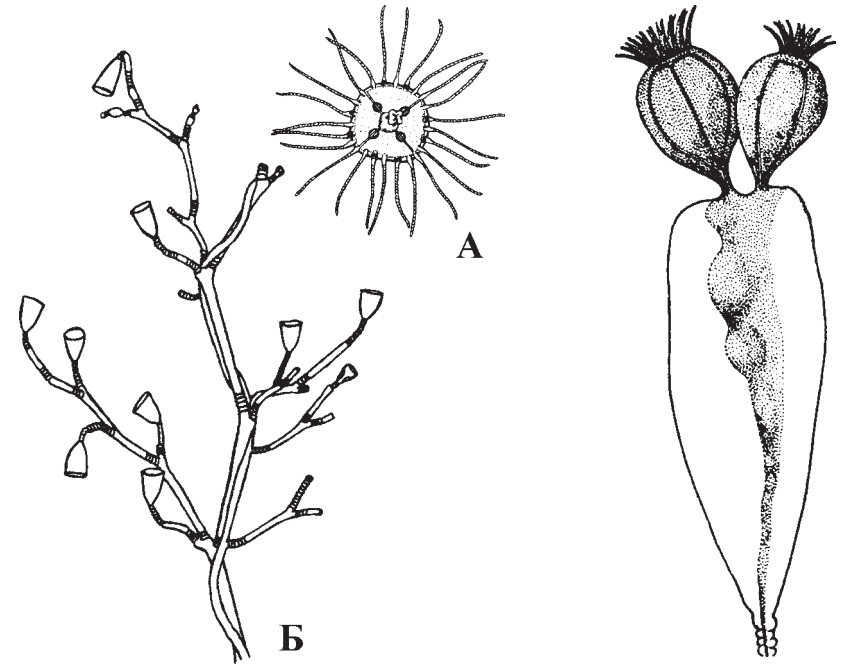


Рис. 27. Медуза морского гидроида обелии (А) и колония морского полипа рода *Obelia* (Б) (рисунок Н. Пантелеевой).

полипов (чаще всего на дне) и медуз (преимущественно в планктоне). У других на колониях существуют одновременно особи-полипы и особи-медузы, но в этом случае медузы не отрываются никогда и находятся в недоразвитом состоянии (Рис. 28). Актинии и кораллы медуз не имеют вообще.

Гидры — преимущественно одиночные пресноводные стрекательные. Как мы видели, они устроены предельно просто, гораздо проще, чем их морские родственники. Наверное, поэтому сложилось представление, что из всех кnidарий гидры — самые примитивные и чуть ли не прародители остальных кnidарий. У гидр медузы тоже отсутствуют, но гона-

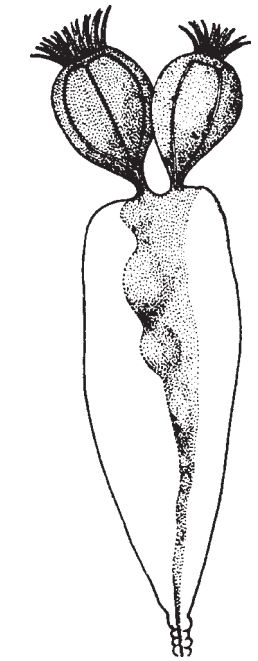


Рис. 28. Недоразвитые медузы морского гидроида ляомедеи.

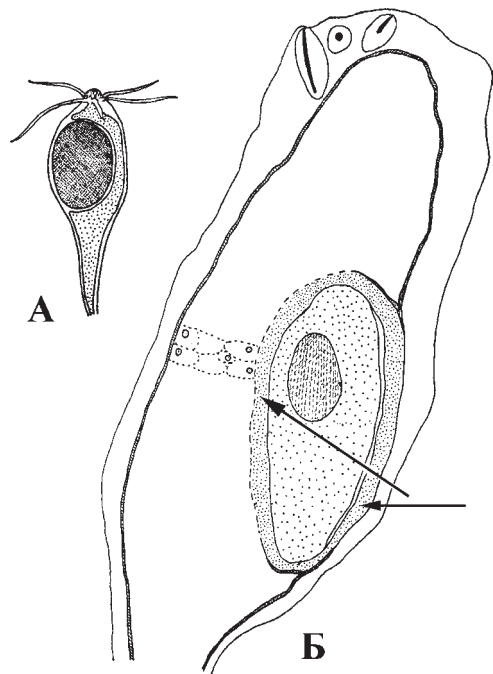


Рис. 29. Полип морского гидроида ризии с гонадой (А); гонада ризии, закладывающаяся по типу медузоидного узелка (Б). Стрелками показаны два слоя эктодермы.

ды, о которых мы писали раньше (стр. 35, 46, 47), развиваются в эпителии гидры по способу, очень похожему на то, как образуются медузы у морских гидроидных полипов. Некоторые специалисты даже утверждают, что гонады гидры — предельный случай деградации медуз. Похоже, что они правы.

В некоторых группах морских гидроидных известны виды, у которых полипы внешне похожи на гидр, а стадии развития медуз идут в направлении их деградации и могут достигать уровня недоразвития, близкого к таковому у гидры (Рис. 29). Значительная часть таких видов обитает в опреснённых участках моря и даже выходит в заливы моря, где вода почти пресная. Невольно возникает предположение, что путь возникновения гидр наметился при переходе

некоторых гидроидных полипов к жизни в пресных водах, что повлекло за собой упрощение устройства полипов и деградацию медуз. Раз так, то гидры, скорее всего, *вторично упрощённые* книдарии и, возможно, состоят в самом близком родстве с изображёнными на Схеме (между стр. 64 и 65) моеризидами, протогидридами и бореогидридами. Таким образом, не гидры дали начало всем стрекающим, а некоторые возникшие в море около 600 миллионов лет назад прародители, имеющие уже стрекательные капсулы, дали огромный мир морских книдарий (всего их около 7000 видов), и лишь несоизмеримо меньшая их часть, возможно в стадии личинок, относительно недавно (от 150 до нескольких десятков миллионов лет назад) перешла в пресные воды, дав начало пресноводной фауне книдарий; среди них были и гидры.

3.9. Распространение

Итак, мы знаем, что гидры — исключительно пресноводные стрекающие. Пока нельзя сказать с полной уверенностью, что они встречаются во всех озёрах и реках (континентальных водоёмах) Земли. Гидры известны в Европе, Азии, Северной и Южной Америке, Канаде, на Британских островах, в Японии, Австралии и Новой Зеландии. Представляет огромный интерес вопрос о встречаемости и видовой принадлежности гидр на островах в различных зонах океанов. Пока есть данные о гидрах на Цейлоне и совсем недавно Р. Кэмпбелом описаны гидры Мадагаскара (Campbell, 1999). Дальнейшее изучение островных гидр может помочь в решении вопроса о времени их возникновения в историческом аспекте.

Как мы уже говорили (стр. 51, 52), часто виды гидр описывались на основании только региональных исследований, без сравнения с видами других регионов. Это привело

к тому, что появились виды, эндемичные для Америки (7), Японии (1), и даже Байкала (1). Есть основания думать, что часть этих видов впоследствии будет упразднена (сведена в синонимы к другим, ранее описанным видам). Уже сегодня исследования на Байкале не привели к новому обнаружению ранее описанного в качестве эндемичного вида *oxysnoides*, зато показали наличие, причём в массовом количестве *P. oligactis*, считавшегося ранее европейским и североамериканским видом. *H. circumcincta*, также рассматриваемая ранее как европейский вид, встречена авторами этой книги на Байкале, на озере Ханка и в окрестностях Владивостока. Обнаружена в названных дальневосточных регионах и ранее считавшаяся европейской *Hydra vulgaris*. Пока остаётся европейским вид *H. oxysnida*. Таким образом, мы стоим на пороге существенного уменьшения известного количества видов и расширения границ обитания каждого из оставшихся в качестве валидных видов гидр.

3.10. Экология

Как читатель уже знает из первого мемуара А. Трамбле, гидры были обнаружены на растениях, извлечённых из рва: на ряске, стебле хвоща, на водяной лилии, на досках, гнилых листьях, соломинках, на камнях, и даже на других животных, например, на раковинах улиток и коконах насекомых. Действительно, гидра может поселиться практически на любом субстрате. Однако полипы не любят сидеть на заиленных поверхностях, предметах, покрытых слизью или поросших сине-зелёными водорослями. Этих животных чаще можно встретить на молодых, ещё не “заросших” водорослями, бактериями частях водных растений, на нижней, не заиленной, стороне ветвей, коряг. Мы находили огромные скопления гидр в водоёмах на кусках полиэтиленовой плён-

ки и на пластиковых бутылках. Любят гидры селиться поближе к поверхности воды: на нижней стороне плавающих листьев кубышки, кувшинки, рдестов, на тянущихся к свету ветвях элодеи, роголистника. Почему? Прежде всего, из-за того, что гидры стремятся туда, где больше пищи.

Бывают и исключения: *H. circumcincta*, напротив, предпочитает жить поближе ко дну — на затопленных веточках, опавших листьях..., причём почти всегда прикрепляется на сторону, которая обращена ко дну водоёма (тыльную сторону). Поэтому найти маленьких полипов этого вида непросто. Однако нельзя сказать, что гидры живут исключительно на малых глубинах. Встречали их и на глубине 10–20 м.

Излюбленный пищевой объект хищников-полипов гидр — планктонные ракообразные, которые часто “роются” именно у поверхности воды.

Пресноводных полипов можно обнаружить в водоёмах совершенно разного типа. В реках гидры предпочитают селиться в заводях, старицах, под берегом, то есть в местах, где течение не столь бурно, хотя мы встречали гидр (*P. oligactis*) и на быстринах реки Олонки, что в Карелии. Очень любят полипы небольшие озёра, пруды. Приходилось видеть гидр и в больших канавах, заболоченных местах, что совсем не типично для этих животных — они не выносят воды с низкими значениями рН, попросту говоря, кислой воды (именно такова коричневато-жёлтая вода торфяных озёр и болот). Большие лужи, ручьи, озерца, появляющиеся на непродолжительное время весной или после сильных дождей — тоже места, не совсем подходящие для гидр, хотя тут и могут в больших количествах развиваться другие водные обитатели, например, ракообразные. Наоборот, в акваториях крупнейших озёр (Байкал, Ладожское, Онежское), в крупных водохранилищах, гидр просто не может не быть. Только надо помнить, что гидра — животное очень нежное,

поэтому практически бессмысленно искать её там, где часто бушует прибой. В таких водоёмах гидра либо уходит на глубину, где волнение мало ощущается, либо ищет прибежище в бухтах, устьях ручьёв и рек.

Как читатель помнит, помимо почкования, гидры размножаются и половым путём — откладывают яйца, которые покрываются плотной оболочкой — эмбриотеккой. В таком виде будущая гидра перезимовывает. Однако есть данные, что гидр, правда, в небольшом количестве, наблюдали и в разгар зимы, в скованном льдом водоёме. Зато летом или осенью, в благоприятных условиях численность полипов может достигать внушительных значений. Нашим коллегам приходилось наблюдать огромные скопления гидр. По сообщению К. Б. Регель, в Хабаровском крае, в верховьях реки Иня, в протоке, идущей из озера Хал-Деги, на нерестилищах нерки вокруг углублений на дне, куда эта рыба мечет икру, образовывались широкие розоватые кольца из тысяч гидр.

Э. И. Извекова описывает наблюдаемую ею картину, когда на бетонных берегах ирригационных каналов в Подмосковье можно было видеть живой ковёр из гидр. Ирригационные каналы — это искусственная система каналов, идущих от различных водохранилищ на западе, северо-западе и севере Московской области. Водоохранилища образованы рекой Москва. Каналы от них через очистные станции доставляют воду в город. Э. И. Извекова ловила гидру в таком канале, отходящем от Учинского водохранилища. По всей видимости, такие пики численности кратковременны. В обоих приведенных примерах наблюдали представителей рода *Pelmatohydra*. Именно эти гидры способны к очень интенсивному почкованию: на одной материнской особи порой можно встретить до 10–20 ещё не отпочковавшихся полипчиков.

Куда уж с ними тягаться *Hydra circumcincta*, *Hydra vulgaris* или *Hydra oxycnida* с их одной или тремя почками! Может быть, именно благодаря такому обильному почкованию, да ещё при наличии очень длинных (до 7 см) уловистых щупалец и на фоне непритязательности полипов этого рода к внешним условиям, стебельчатая гидра стала самым обычным представителем пресноводных книдарий во всех континентальных водоёмах.

Плотность гидр оценивается от нескольких особей до 500–1000 экземпляров на метр поверхности субстрата (это, например, подсчитано для реки Оредеж Ленинградской области). При этом установлено, что гидры способны съесть около 2,5 % всех ракообразных, обитающих на этой площади, а при массовом развитии (5000–15000 особей на м²) они могут уничтожить практически весь планктон. По данным американских исследователей (Cuker, Mozley, 1981), работавших на одном из озёр штата Аляска, численность гидр, достигающая максимума во второй половине июля – начале августа, составляет 135 особей на 1 м² скалистого мелководья. Эти цифры свидетельствуют о том, что при решении различных экологических проблем, в частности, касающихся круговорота органического вещества в водоёме, учёные обязательно должны принимать во внимание гидр.

3.11. Симбионты

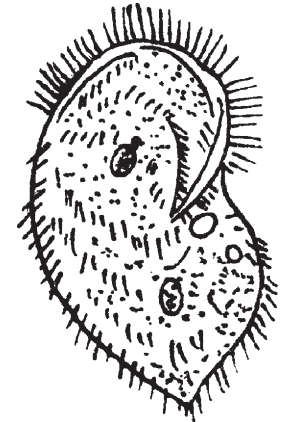
Стоит заговорить о симбионтах гидр, первое, что приходит в голову, разумеется — хлореллы, одноклеточные зелёные симбионты (*Chlorella vulgaris*) зелёной гидры *Chlorohydra viridissima*. Как мы знаем, эта гидра имеет зелёный цвет, обеспечиваемый не своими клетками, а хлореллами, нахо-

дящимися в клетках энтодермы полипа. Роль этих водорослей в жизни гидры изучалась многими специалистами. К. Хэфнер (Haffner, 1925) полагал, что эти водоросли нужны гидре для использования кислорода, выделяемого ими на свету, и как продукт питания, поскольку отмершие хлореллы поглощаются эпителиальными клетками энтодермы гидр. Есть также мнение, что гидре не нравится избыток хлорелл в её тканях, и она регулирует их численность, усваивая также часть живых клеток водоросли. Примечательно, что максимальное количество водорослей сосредотачивается в тех отделах туловища гидры, где обмен веществ протекает особенно интенсивно: в области гипостома, гонад и подошвы. Эти участки гидры окрашены в ярко-зелёный цвет. Мы знаем, что яйца гидры формируются в эктодерме. Так вот, хлореллы могут пассивно проникать с током питательных веществ из энтодермы в эктодерму и “инфицировать” яйцо, окрашивая его в зелёный цвет. Если поместить хлорогидру в 1%-ный глицерин, спустя какое-то время клетки энтодермы лопаются, хлореллы оказываются снаружи и вскоре гибнут. Гидра же теряет свою зелёную окраску и становится белой. Такая белая хлорогидра может (при хорошем кормлении) жить довольно долго, но при этом голодающая белая форма живёт не больше двух месяцев, тогда как зелёная может жить без пищи четыре месяца и больше. Не без усилий, но всё же удавалось заразить хлореллами другие виды гидр, которые временно и на короткий срок могли приобрести зелёную окраску. Скорее, “заражённость” хлореллами других видов гидр носит характер болезни, тяжело переносимой полипами и могущей их погубить, что позволяет относить эту заражённость к проявлению паразитизма, а не симбиоза. *Симбиоз* же хлореллы с хлорогидрой, видимо, формировался как паразитизм, позже переросший в полезное для обоих симбионтов явление.

Рис. 30. Инфузория керона, в массе поселяющаяся на гидрах.

3.12. Паразиты

Описанные А. Трамбле “вши”, поедающие щупальца гидр, в действительности оказались инфузориями — триходинами, керонами (Рис. 30, вкл. 11) и прородонами. Другим наружным паразитом гидр можно считать маленького рачка анхистропуса. Яд нематодист на паразитов не действует (по Tardent, 1988). Известны также паразитические гидрамёбы и турбеллярии микростомумы. Последние, питаясь гидрами, захватывают их книды и используют в дальнейшем как орудие нападения (такие чужие книды называются “клеточкнидами”). Враги гидр — моллюски рода *Limnea*, личинки хирономусов и некоторые рыбки.



4. Новейшие исследования

В 1988 г. известный швейцарский зоолог, профессор Пьер Тардент опубликовал научную книгу (по его словам, “брошюру” — Tardent, 1988) “Hydra”, в задачу которой, как и у нас, входило изложение информации о гидре, но по данным последних на то время исследований, его собственных и ближайших коллег.

В этой брошюре затронуты все основные аспекты изучения гидр, но главным образом с позиций биологии развития и физиологических процессов, протекающих в теле гидры. Интересующиеся найдут в этой книге много информации о морфологии и функциях стрекательных капсул,

дифференциациях клеток в тканях гидр и морфогенезах при регенерации тканей гидр.

С тех пор прошло ещё 15 лет, и наука о гидрах снова продвинулась вперёд. Гидра стала приобретать всё более важное значение как объект, на котором проверяются самые современные методики и решаются ультрасовременные проблемы биологии (т. е. стала *“модельным объектом”*). Значение гидры как модельного объекта прекрасно изложил доктор Альфред Гирер, профессор Института Биологии развития в Тюбингене (Германия) в своей лекции *“Hydra the model – model for what?”* (“Гидра как модель, модель чего?”), прочитанной в 1999 году на Международном совещании по биологии развития (Gierer, 1999). Будучи физиком, Гирер начал интересоваться биологией и тем, в какой области биологии в наибольшей степени приложимы физические законы и понимание пространственных моделей. Он начал работать в области теоретических вопросов биологии развития и в процессе своих исследований, заключил, что “гидра — одна из наиболее чистых моделей, позволяющих изучать главные процессы развития”. При всём этом Гирер с сожалением констатировал, что, если посмотреть по Интернету ссылки на публикации с ключевым словом “гидра”, то за последние пять лет таковых можно насчитать 319, при том, что со словом “мышь” он нашёл в Интернете 66526 публикаций. И всё же, по мнению профессора Гирера, значение исследований, проведенных на гидре, существенно превышает таковое во всех других областях...

4.1. Хромосомы

Большинство наших читателей уже знает, что основную роль в передаче наследственных свойств организмов играют хромосомы и содержащиеся в них *гены*. Даже если

в школе вам ещё ничего об этом не рассказывали, вы, конечно, что-то читали или слышали о генетике. Вы знаете, что эта наука изучает наследственность, ищет объяснения тому, как и почему черты родителей передаются их детям.

Как наука, генетика возникла и сформировалась в начале 20-го века. Хромосомы, однако, были описаны значительно раньше, ещё в 19-м веке, но роль этих клеточных структур как носителей наследственных факторов в то время не была доказана. Мало кому известно, что одним из самых первых объектов, у которых были описаны хромосомы, стали гидры. В 1891 году немецкий ученый А. Брауэр (Brauer, 1891), изучая на цитологических препаратах процесс созревания яиц (*оогенез*) и спермиев (*сперматогенез*) у гидр, впервые увидел и описал их хромосомы. После него хромосомы гидр наблюдали многие другие *цитологи* и *эмбриологи*, однако никому из них так и не удалось точно определить число хромосом в *кариотипе* объекта исследования. Дело, по-видимому, заключалось в использовании мало подходящих для этой цели методов. Изучение морфологических деталей строения органов проводится обычно на изготовленных с помощью микротомы серийных гистологических срезах этих органов. Если объект мал, как, например, гидра, при помощи особого прибора — микротомы — делаются тончайшие срезы целого животного. Далее производится реконструкция изучаемого объекта по срезам. В процессе реконструкции, в нашем случае кариотипа, довольно легко “потерять” несколько хромосом, особенно мелких.

Начало 1950-х годов ознаменовалось существенным прогрессом в технике приготовления хромосомных препаратов и в методах изучения хромосом. Для изучения кариотипов стали использовать методики приготовления так называемых “давленных”, а затем “воздушно-высушенных” цитологических препаратов. Эти методики применяются для

изучения кариотипов и в настоящее время. При их использовании риск “потерять” хромосомы значительно снижается, ибо в первом случае кусочек ткани (или даже целый организм, например, гидра) просто раздавливается на стекле, а во втором — из него приготавливается клеточная суспензия, которая затем равномерно распределяется по поверхности стекла. Никаких потерь! Очень важно, что приготовление таких препаратов менее трудоёмко по сравнению с методикой срезов, однако и эти методики, конечно же, требуют специальных знаний и навыков. В *кариологии* (наука, изучающая кариотипы и ядро в целом) гидр используются обе методики, но в последнее время предпочтение отдаётся методике “воздушно-высушенных” препаратов. Чтобы достигнуть лучшего разброса и распластывания хромосом на цитологическом препарате, ткани стали обрабатывать *гипотоническими* растворами. Для увеличения числа метафаз на препарате (в *митозе* и *мейозе* на стадии *метафазы* хромосомы приобретают оптимальную для их изучения степень спирализации; позже мы расскажем о мейозе несколько подробнее) стали использовать специальные вещества, так называемые *цитостатики*, прежде всего колхицин. Цитостатики блокируют образование веретена деления клеток в митозе и мейозе, в результате чего хромосомы остаются на стадии метафазы, которая и даёт исследователю наиболее полную информацию о кариотипе (смотрите, например, метафазу митоза на вклейках 14 и 16 и метафазу мейоза на вклейке 15; объяснения к этим рисункам будут даны ниже).

Если мы рассмотрим критически все накопленные к настоящему времени данные (отбросив сомнительные, особенно конца 19-го – начала 20-го веков), окажется, что список видов гидр с известными хромосомными числами включает шесть названий — это *Pelmatohydra oligactis*, *P. baikalensis*,

Hydra viridissima, *H. vulgaris*, *H. circumcincta* и *H. oxiconida*. Все эти виды имеют $2n=30$. Символом $2n$ (*диплоидное* число хромосом) обозначают число хромосом во всех клетках организма, за исключением половых — спермиев и яйцеклеток, которые называются *гаметами*. $2n$ — это двойной набор хромосом, полученных при оплодотворении от отца и от матери; в спермиях и яйцеклетках число хромосом вдвое меньше — это *гаплоидное* число, оно обозначается символом n .

На вклейке 14 представлен кариотип *H. vulgaris*. Это (так же как вклейки 13, 15 и 16) микрофотография, сделанная прямо с цитологического препарата на микроскопе, снабжённом фотонасадкой. Попробуйте подсчитать, сколько хромосом имеется в этой метафазной пластинке. Вы насчитаете 30 хромосом. Итак, кариотип *H. vulgaris* включает $2n=30$. Если вы вырежете каждую хромосому (только не разрезайте книгу, лучше скопируйте всю метафазную пластинку, например, на кальку), попытаете разложить хромосомы сначала по парам, например, по величине, и затем в ряд, в порядке уменьшения их длин, то вы получите “*кариограмму*” этого вида. Составляя кариограмму, вы столкнётесь с трудностью идентификации *гомологов* (см. ниже), а затем и с выстраиванием их в убывающий размерный ряд. Дело в том, что в этом кариотипе нет особенно крупных или, наоборот, особенно мелких хромосом; большинство хромосомных пар близко по величине — такой кариотип называют “*симметричным*”. Но если вам удалось составить кариограмму, то знайте: это уже элемент научной работы кариолога. Именно такую процедуру он производит, когда изучает кариотип конкретного вида и хочет, например, сравнить его с кариотипами других видов. Хромосомы каждой пары происходят, соответственно, от отца и от матери и называются гомологичными хромосомами, или — гомологами. Обратите внимание, что в некоторых хромосомах

видна перетяжка. На самом деле перетяжки — так называемые первичные перетяжки, или *центромеры* — имеются в каждой хромосоме (естественно, что в гомологичных хромосомах они располагаются в одинаковых местах). Центромера представляет собой важнейший участок хромосомы, её механический “центр”, к которому прикрепляются нити веретена, растягивающие сестринские хромосомы к разным полюсам в *анафазе* митоза и мейоза. В хромосомах гидр центромеры обычно плохо видны, однако ниже мы расскажем, как нам удалось решить эту проблему.

Конечно, данные имеются не для всех видов, однако уже сейчас можно предположить, что симметричный по структуре кариотип с $2n=30$ — либо единственный, либо наиболее характерный для гидр в целом. Тридцать хромосом в диплоидном наборе гидр — много это или мало? Чтобы ответить на этот вопрос, надо знать, какие вообще хромосомные числа встречаются у животных и как часто. Так вот, у животных хромосомные числа варьируют от $2n=2$ до $2n=446$, однако крайние значения встречаются очень редко, последнее всего раз — у одного вида бабочек-голубянок из рода *Lysandra*. Чаще всего хромосомные числа животных находятся в интервале от $2n=12$ до $2n=24$ (White, 1973). Мы видим, что свойственное гидрам число хромосом не очень существенно превышает верхнюю границу этого диапазона, поэтому гидр следует отнести к животным с относительно низкими хромосомными числами. Возможно, этот вывод справедлив и для других гидроидных, так как все до сих пор изученные виды этой группы имеют числа хромосом, близкие или равные 30.

Настоящая методическая революция произошла в начале 1970-х годов, когда появились методики дифференциального окрашивания хромосом. Под воздействием разных химических веществ, хромосомы приобретают совсем дру-

гой вид — они уже не выглядят такими ровно окрашенными, однородными, какими мы их видели на вклейке 14. В хромосомах выявляются тёмно окрашенные участки — блоки, или *бэнды* (от английского слова band, *мн.* bands). Такие хромосомы называют “полосатыми”. Методики дифференциального окрашивания дают абсолютно новую информацию о хромосомах, их тонкой структуре и, как вы увидите ниже, даже молекулярном составе. У беспозвоночных животных, в том числе у гидр, чаще и с большим успехом применяют методики *C-* и *AgNOR-бэндинга*. Этими методами в хромосомах выявляются бэнды, представляющие собой высокоповторяющиеся последовательности ДНК (*C-бэндинг*) и локусы рибосомальной ДНК (*AgNOR-бэндинг*). О том, что такое ДНК, мы расскажем вам при описании результатов использования методов *молекулярной цитогенетики* — тогда упомянутые выше термины станут для вас более понятными. Бэнды нередко служат надёжными маркерами для цитологической идентификации отдельных хромосом в кариотипе (помните, как трудно было выявить гомологичные хромосомы в стандартно окрашенном кариотипе *H. vulgaris*?), а также для сравнительного изучения кариотипов у близких видов и даже надвидовых таксонов, например, родов.

На вклейке 15 вы видите хромосомы *Hydra vulgaris*, окрашенные по методу *C-бэндинга*. Обратите внимание, что здесь не 30 хромосом, а всего 15 структур весьма причудливой конфигурации. Это одна из стадий *мейоза* — процесса образования гамет из первичных половых клеток. Мейоз включает два последовательных деления. В первом делении происходит самое основное событие мейоза — *конъюгация* гомологичных хромосом с образованием пар (*бивалентов*) и обмен генетическим материалом между гомологичными хромосомами (*кроссинговер*). На вклейке 15 представлена

стадия метафазы первого деления мейоза с 15 бивалентами, в каждом из которых гомологичные хромосомы образуют один или несколько перекрёстов. Эти перекрёсты свидетельствуют об обменах и называются *хиазмами*. В каждом биваленте вы видите пару ярких точек — это и есть С-бэнды. Оказалось, что у гидр они находятся в центромерах, что позволяет определить морфологию каждой хромосомной пары. Как вы помните, после обычной окраски центромеры удаётся выявить с большим трудом. По положению центромеры определяют морфологический тип хромосом. Хромосомы называются одноплечими, или *акроцентрическими*, если центромера располагается совсем близко к концу. На самом деле, второе плечо в этих хромосомах имеется, однако оно столь крошечное, что цитологическими методами его выявить, как правило, не удаётся. Центромера, расположенная не на конце хромосомы, делит её на две части (*плечи*), поэтому такие хромосомы называются *двуплечими*. Они бывают трёх типов — *метацентрические*, *субметацентрические* и *субтелоцентрические*. В первом случае центромера располагается в центре хромосомы, разделяя её на две равные части; в двух других центромера смещена относительно центра — плечи в этих хромосомах имеют неравную длину, в субтелоцентрических асимметрия очень велика.

В кариотипе *H. vulgaris* все хромосомы двуплечие — мета- и субметацентрические, поэтому число плеч в диплоидном наборе равно 60. Этот показатель часто используется для характеристики кариотипа, его называют “фундаментальное число” и обозначают “FN” (аббревиатура английского “Fundamental Number”).

На фотографии (Вкл. 16) представлен кариотип *P. oligactis*. Теперь вы уже можете сказать сами, какая это стадия. Вы правы — это стадия метафазы митоза (та же, что на вкл. 14).

Этот вид, как и все прочие виды гидр, имеет $2n=30$. Согласитесь, что картина бэндинга напоминает таковую на вкл. 15 — в центромере каждой хромосомы видны яркие блоки. Однако эта картина получена совсем другим методом — одним из методов молекулярной цитогенетики.

Методы молекулярной цитогенетики позволяют выявить молекулярный состав ДНК хромосом непосредственно на цитологических препаратах (т. е. на стеклах, содержащих распластанные хромосомы), не прибегая для этих целей к методу молекулярного секвенирования (определение последовательности ДНК). Выше мы обещали рассказать, что такое *ДНК*. Если раньше вы ничего не знали о ДНК, то этот материал может показаться вам трудным для понимания. Однако попробуем разобраться. Каждая хромосома содержит одну молекулу ДНК — сокращённое название *дезоксирибонуклеиновой* кислоты, являющейся носителем генетической (наследственной) информации. Молекула ДНК представляет собой длинный неразветвлённый линейный полимер, состоящий из миллионов нуклеотидов (*дезоксирибонуклеотидов*). В состав нуклеотидов входят четыре вида азотистых оснований — *аденин* (А), *гуанин* (Г), *тимин* (Т) и *цитозин* (Ц), последовательность которых и составляет генетическую информацию. Эту последовательность нуклеотидов можно сравнить с упорядоченным набором букв, из которых строятся слова, предложения и главы в книге. Американские ученые Ф. Айала и Д. Кайгер (1988) образно называют гены “молекулярными фразами, в которых слова — определённые фрагменты последовательности — построены из нуклеиновых букв”. Пространственная организация молекулы ДНК была установлена Джимом Уотсоном и Френсисом Криком (Watson & Crick, 1953). Они показали, что молекула ДНК имеет форму спирали, состоящей из двух полинуклеотидных цепей. Эти цепи соединяются друг с

другом через пары азотистых оснований, при этом аденин всегда составляет пару тимину (АТ-пара), а гуанин всегда соседствует с цитозином (ГЦ-пара).

Так вот, яркие центромерные блоки, которые мы видим на вклейке 16, представляют собой многочисленные повторы АТ-пар нуклеотидов ДНК. Эта картина получена в результате окрашивания хромосом *P. oligactis* специальным веществом — флюорохромом, специфичным к АТ-парам нуклеотидов ДНК. Сам метод основан на способности соответствующих последовательностей ДНК хромосом (АТ или ГЦ) ярко флюоресцировать при связывании с определённым флюорохромом. Анализируя препарат с помощью специального флюоресцентного микроскопа, исследователь видит “сигналы” в тех участках хромосом, которые обогащены, соответственно, АТ- (как в нашем случае) или ГЦ-парами. Теперь вы можете сами сделать вывод, что у гидр **кластеры** (скопления) АТ-богатой ДНК находятся в области центромер. Тот же результат был получен и для других видов гидр, т. е. такая локализация АТ-повторов, по-видимому, для гидр характерна. Совсем другую картину мы наблюдали после окрашивания хромосомы гидр флюорохромами, специфичными к ГЦ- богатой ДНК. В этом случае сигналов не было совсем. Мы предположили, что ГЦ-пары в хромосомах гидр распределяются равномерно, т. е. не образуют кластеров.

В свое время крупнейший цитогенетик 20-го века Д. Уайт (White, 1973) разработал некую классификацию уровней кариологического анализа, обозначив каждый уровень в иерархии греческими буквами от “альфа” до “дзета”. Согласно этой классификации, самый низкий уровень “*альфа*” (“альфа”-кариология) включает определение только числа и относительных размеров хромосом. На уровне “*бета*” анализируются положение в хромосомах центромеры и, соответ-

ственно, морфологический тип хромосом. К “бета”-кариологии Уайт отнёс также выявление половых хромосом, однако в некоторых группах животных, в том числе у гидр, половые хромосомы отсутствуют. Самые высокие уровни кариологии — “гамма” и “дельта” — предусматривают картирование (изучение последовательностей) специфических бэндов и других участков хромосом, что становится возможным только при использовании методов дифференциальной окраски. Есть ещё уровни “*эпсилон*” и “*дзета*”, но они касаются только так называемых гигантских политенных хромосом некоторых двукрылых насекомых, например, дрозофил и хирономид.

Можем ли мы определить, на каком уровне по шкале Уайта находится в настоящее время кариология гидр? Любой ответ на этот вопрос будет лукавством. С одной стороны, кариология гидр, ещё совсем недавно разрабатываемая исключительно рутинными методами анализа хромосом, в последнее время достигла по формальным показателям самого высокого уровня развития — “дельта”. С другой стороны, в этой области сделано ещё ничтожно мало и будущих исследователей хромосом гидр ждёт очень много открытий.

4.2. Антитела

“*Анти-*” означает “против”... Есть в этом термине что-то настораживающее, даже пугающее... Так уж мы воспитаны — раз “анти”, значит плохо! На сей раз это не так! Потому что антитела — наши помощники. Это всего-навсего особый тип белков, который вырабатывается организмом, чтобы противостоять и бороться с чужеродными и вредными веществами (*антигенами*), попавшими в организм — например, с разного рода инфекциями: вирусными

или бактериальными заболеваниями. Разве это не благородная миссия?! Антитела бывают разными и специфическими для разных антигенов.

Последние десятилетия антитела используются в качестве маркеров для исследования разного рода биологических процессов, в том числе таких, как ростовые и регенерационные аспекты развития. И тут опять всплывают классические опыты А. Трамбле по регенерации гидр...

Современные биологи задаются вопросом — почему, если у гидры отрезать голову и ногу, оставив только тело, регенерация идет только по одному “сценарию” — на месте отрезанной головы всегда образуется новая голова, а на месте отрезанной ноги — только нога...

Как показано американскими исследователями (Heimfeld et al., 1985), решить эти вопросы могут помочь антитела-метки. Почему? — Причин несколько: во-первых, антитела имеют высокую степень чувствительности и специфичности, позволяющих распознавать тончайшие различия даже между, казалось бы, идентичными клетками гидр. Во-вторых, они могут быть использованы даже для распознавания тончайших ранних признаков клеточной дифференциации, позволяющих устанавливать связи между разными популяциями клеток, что невозможно сделать другими методами. Наконец, антитела помогают сохранять жизнеспособность изолированных фрагментов тела гидры, чтобы изучать потенции различных клеточных популяций. В результате эти исследователи, выделив различные антитела (названные TS 19, TS 12, JD 1, TS 23, AC 2, CP 4), показали, что первое из них способно метить клетки щупалец гидры, второе — эктодермальные клетки тела гидры, третье — нервные клетки, четвертое — нематоциты, а пятое и шестое из названных антител позволяют изучать интерстициальные клетки и их дифференциацию в половые и стрекательные.

4.3. Гены

(эта глава написана аспирантом кафедры эмбриологии Санкт-Петербургского государственного университета Г. Гениховичем)

Молекулярная биология, генная инженерия, клонирование, расшифровка генома человека — темы сейчас весьма обсуждаемые. Необыкновенные вещи, иногда даже волшебные сказки доводится слышать по телевидению, радио или читать в газетах про эти модные отрасли науки. На фоне подобных сообщений статьи в научных журналах выглядят довольно бледно. Куда им до рассказов о легионах клонированных солдат или смертельной опасности, грозящей человечеству, если оно решится употреблять в пищу генетически модифицированные помидоры. Однако, приглядевшись внимательнее и привыкнув к суховатому научному языку, читатель заметит, что интриги в серьёзных статьях, к примеру, по генетике развития животных, ничуть не меньше, чем в статьях про помидоров-убийц... Кроме того, ощущается преклонение авторов научных публикаций перед стройностью программы развития организма, безошибочно ведущей от одной клетки — оплодотворённой яйцеклетки — к формированию сложного тела со многими органами и тканями. Эта сложнейшая программа осуществляется путём включения различных генов, причём только в определённом месте, только в необходимое время и с тончайшим образом регулируемой интенсивностью работы.

Для изучения генетических программ развития живых организмов биологи выбрали несколько так называемых “модельных объектов”. Прежде всего, это было сделано потому, что подобные исследования чрезвычайно трудоёмки и дороги, а механизмы развития весьма консервативны, и для их понимания не обязательно на молекулярном уровне изучать развитие большого числа видов. Излюбленными моде-

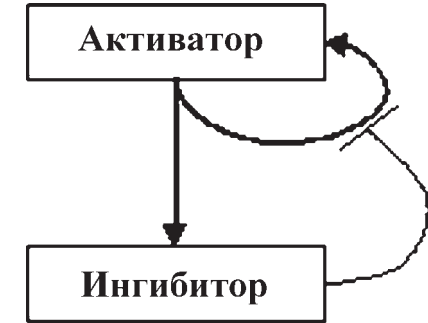
лями молекулярных биологов можно назвать таких животных как плодовая мушка *Drosophila*, круглый червь *Caenorhabditis elegans*, морские ежи, асцидии *Ciona intestinalis*, рыбка *Danio rerio*, шпорцевая лягушка, цыплёнок и мышь. Не стоит забывать и о гидре, ведь среди научных лабораторий, проводящих исследования по молекулярной биологии развития животных, есть довольно большое число занимающихся этим примитивным организмом.

Чем же привлекательна гидра для молекулярного биолога? Ответов два. Они противоположны и при этом оба верны.

Первый ответ заключается в том, что гидра устроена очень просто. Значительно проще, чем любое *билатерально-симметричное* животное, то есть животное, у которого есть три основные оси: передне-задняя, спинно-брюшная и ось “лево-право”. Организм животных создает внутри себя систему позиционной информации (что-то вроде системы координат), инструкциям которой подчиняются все клетки. Каждая клетка билатерально-симметричных животных должна “знать” своё положение относительно трёх названных выше осей и активировать те или иные генетические программы в зависимости от того, где она находится. А у гидры ось тела только одна и потому гидра — *радиально-симметрична*: её тело — трубка из двух слоев клеток с головой на одном конце и ногой⁴ на противоположном. Единственная дополнительная структура, периодически появляющаяся у размножающейся бесполом путём гидры — это (как читатель уже знает) почка. Таким образом, система позиционной информации у гидры сильно упрощена. Рассмотрим, как она действует.

⁴ Головой гидры называют участок, включающий гипостом и венчик щупальцев, ногой — область стебелька и подошву. Эти названия не несут биологического смысла, но настолько удобны, что ими пользуются в научных журналах, причём пишут без кавычек.

Рис. 31. Схема математической модели Гирера и Майнхардта.



Деление клеток происходит в туловищном отделе гидры. Клетки затем смещаются к голове и ноге и там “слущиваются” при движении полипа. Кроме того, при образовании почек в них смещается большая масса клеток. Голова и нога представляют собой организующие центры, которые заставляют клетки, попавшие туда, включать определённые гены, которые отличают клетку туловища от клетки головы или ноги. Примером может служить ген *ks1*. Он работает только в эпителиально-мышечных клетках эктодермы, находящихся в нижней трети щупалец, и в кольцевой зоне вокруг оснований щупалец (Weinziger et al., 1994; Bosch & Khalturin, 2002). В этом месте эпителиально-мышечные клетки эктодермы дифференцируются в так называемые “батарейные клетки” — вместилища для стрекательных капсул. Голова и нога препятствуют возникновению второй головы или ноги поблизости от уже имеющихся. Однако с расстоянием этот эффект затухает. В том месте, где запрет на образование головы снимается, закладывается почка. Этот процесс описывается математической моделью (Gierer & Meinhardt, 1972; Meinhardt, 1993), созданной А. Гирером и Х. Майнхардтом (см. схему на рис. 31). Вкратце смысл её таков: клетки головы экспрессируют гены-активаторы, продукты которых стимулируют запуск тех же самых генов в соседних клетках. Кроме этого, продукты генов-активаторов стимулируют работу генов-ингибиторов, тормозящих работу активаторов. Гены-активаторы кодируют

ют высокомолекулярные продукты, которые почти не диффундируют от места их производства, и таким образом в голове поддерживается информация о том, что это — голова. Гены-ингибиторы кодируют низкомолекулярные продукты, которые легко диффундируют из места производства и не дают включаться генам-активаторам нигде, кроме уже существующей головы. Концентрация ингибитора, однако, уменьшается с увеличением расстояния от места его производства, и когда она становится ниже определённого значения, — “разрешается” новая голова, которая в данном случае будет почкой. Таким же образом поддерживается и нога, однако ингибиторы ноги, вероятно, сильнее, поскольку в нормальной гидре вторичных ног не образуется. В пользу идеи локальной активации говорят и эксперименты с пересадками. Если пересадить кусочек ткани головы одной гидры в туловищный отдел другой гидры, то независимо от того, как далеко от существующей головы расположено место, в которое произведена пересадка, там образуется новая голова. Иными словами, если “программа головы” уже запущена, то существующая рядом голова не может её отключить (Рис. 32А). Если же пересаживать кусочек апикальной ткани гидры, регенерирующей голову (т. е. такой ткани, в которой “программа головы” только запускается), то чем дальше от существующей головы сделана пересадка, тем больше процент пересадок, в результате которых образуется почка (Рис. 32Б). На сегодняшний день известно несколько генов, которые вовлечены в систему, позволяющую клеткам “понять”, в каком месте относительно оси голова-нога они находятся. Эти гены, например, *HMP1*, *HMMP*, *FARM1* и др. (Yan et al., 1995; Leontovich et al., 2000; Kumpfmüller et al., 1999), принадлежат, в основном, к семейству металлопротеиназ матрикса, то есть кодируют ферменты, расщепляющие белки внеклеточного матрикса, на котором распо-

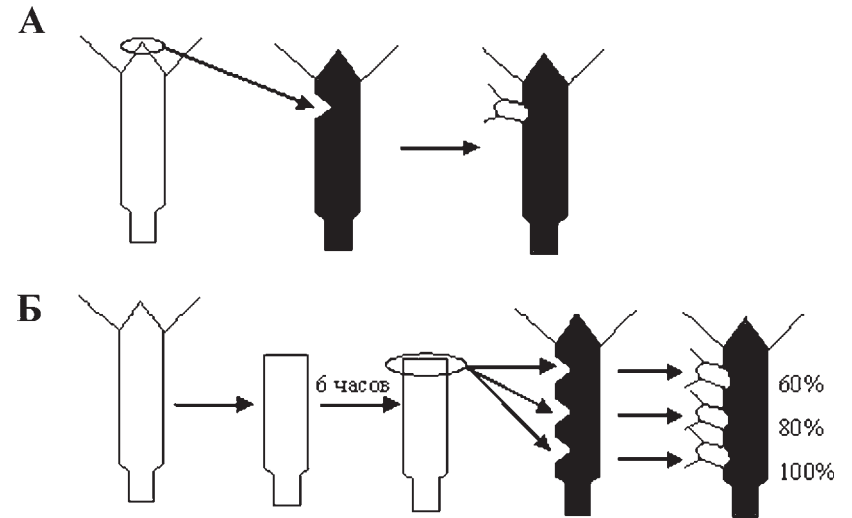


Рис. 32. А. Пересадка кусочка ткани головы одной гидры поблизости от головы другой вызывает образование почки. Имеющаяся голова не может отключить уже запущенную в гидре-доноре генетическую программу образования головы. Б. Пересадки кусочка регенерирующей головы одной гидры в различные участки тела другой также вызывают образование почки. Но так как в регенерирующей части программа головы только запускается, существующая голова может ингибировать образование новой вблизи от себя. Показан процент пересадок, приведших к образованию почки. Чем больше расстояние от существующей головы, тем этот процент выше.

лагаются клетки эктодермы и энтодермы. Концентрация металлопротеиназ матрикса гидры плавно увеличивается от одного конца животного к другому, таким образом, в каждой точке гидры относительно оси голова-нога внеклеточный матрикс имеет уникальный химический состав, по которому клетка может чётко определить своё положение. Что

же происходит, когда гидре отрезают голову? Каким образом запускается регенерация? Ведь известно, что, в отличие от большинства других, способных к регенерации животных, например, хвостатых амфибий, гидра сначала полностью восстанавливает систему позиционной информации от головы до ноги на основе имеющихся клеток, и только потом начинает расти благодаря делению клеток. На данный момент об этом процессе имеются довольно чёткие представления. В железистых клетках энтодермы гидры обнаружены гранулы, содержащие короткие белковые молекулы под названием HEADY. При отрезании головы в районе раны эти гранулы опустошаются, и HEADY становится доступен для рецепторов (рецептор пока не найден) на эпителиально-мышечных клетках. Сигнал, вызываемый связыванием HEADY с рецептором, заставляет клетки, до операции бывшие клетками туловища, включать программу образования головы и стимулирует перераспределение позиционных координат клеток вдоль оси (Lohmann, Bosch, 2000).

Второй верный ответ на вопрос, почему генетики развития занимаются гидрой, как уже говорилось, противоположен первому: гидра устроена гораздо сложнее, чем кажется. Книдарии отделились от остальных животных очень давно — более 500 миллионов лет назад. Тем не менее, если мы начнём смотреть, какие у гидры есть гены, то испытаем не меньшее удивление, чем если зайдём в пещеру неандертальца и обнаружим там цветной телевизор в рабочем состоянии. У гидры есть представители практически всех консервативных семейств регуляторных генов (т. е. генов, которые управляют работой других генов более низкого уровня), встречающихся у более эволюционно продвинутых групп животных. Наличие многих из таких генов ставит исследователя в тупик, потому что у гидры может не быть морфологической структуры или функции, которую обслуживают

эти гены у билатеральных животных. Хорошим примером может стать ген *Brachyury*, который у всех билатерально-симметричных животных работает при определении тех клеток зародыша, которые станут *мезодермой*, т. е. дадут потом мышцы, кости, хрящи, глубокие слои кожи у позвоночных, и ряд других производных. Проблема в том, что мезодермы у гидры нет, а ген есть (Technau & Vode, 1999). Он экспрессируется в голове у каждой гидры. Какова его функция — пока загадка. Другой пример — гены группы *Hox*. У билатерально-симметричных животных эти важнейшие гены определяют судьбу клетки, в зависимости от её положения относительно передне-задней оси. У гидры нет передне-задней оси. А гены есть (см., к примеру, Gauchat et al., 2000). Зачем они нужны — опять загадка. А если вспомнить наши рассуждения (см. 3.9) о вторичном упрощении гидр?! (комментарий авторов данной книги).

Генетика книдарий очередной раз убеждает нас в том, что природа чрезвычайно экономна в смысле изобретения новых путей развития. Существует ограниченное количество высококонсервативных генетических программ, которые используются при постройке организма. Но эти программы могут брать под свой контроль самые различные процессы, так, например, один и тот же регуляторный каскад *Wnt* у мухи определяет, где будут проходить границы между сегментами, а у лягушки — где будет её спина. Как вы, наверное, догадываетесь, этот каскад работает и у гидры — животного без спины и сегментов — и функция его пока не ясна.

Когда не ясна функция, генетики начинают говорить об эволюции. Существуют математические методы определения степени родства тех или иных систематических групп, популяций и даже отдельных особей, основанные на сравнении последовательности нуклеотидов определённых участков ДНК. Естественно, сразу видно, что книдарии сильно

отличаются от более продвинутых групп животных, но наличие у гидры и её родственников большинства важных регуляторных генов, играющих ключевые роли в формировании значительно более сложных многоклеточных организмов, позволяет говорить о некотором минимальном наборе записанных в ДНК программ, который позволил общему предку всех существующих животных быть истинно многоклеточным и открыл эволюционные перспективы, приведшие к нынешнему удивительному разнообразию животных.

5. Литература

Дорогой и искренне уважаемый нами читатель! Если ты заинтересовался этой книгой — значит ты умный и любознательный человек. Возможно, ты просто хочешь больше знать, и это уже заслуживает уважения. Но может ты — будущий биолог, или уже сделал свой выбор и можешь назвать себя естествоиспытателем или биологом: зоологом, морфологом, физиологом, экологом — всё равно, ты определил свой путь. Работа во всех этих областях науки требует умения и любви к работе не только с живыми представителями флоры или фауны, с коллекциями, но и с литературой.

Научно-популярная литература, а наша книга относится именно к этому жанру, вовсе не требует ссылок на литературу, или предполагает минимальное их количество. Мы же, как читатель уже убедился, даём ссылки на отечественные и зарубежные публикации почти в полном требуемом объёме и делаем это умышленно. Мы убеждены, что *наш* читатель должен не просто верить нам на слово, а всегда иметь возможность найти оригинальные публикации по тому или иному изложенному в книге вопросу. Будущие исследователи должны к тому же уметь пользоваться литературой и уметь цитировать литературу, поэтому приведенный нами

список публикаций, на которые мы ссылаемся, сделан профессионально, так, как это принято по международному стандарту: в алфавитном порядке, начиная с русской литературы (на кириллице) и затем продолженный публикациями на всех языках, написанными латиницей.

Читай оригиналы, любознательный и образованный читатель! Это очень поможет тебе в дальнейшем...

Хотим предупредить тебя, Читатель, что далеко не все из приведенных в Списке литературы публикаций ты можешь найти в Интернете. Это понятно, потому что за короткое время существования Интернета лишь публикации последних лет размещены на сайтах журналов и авторов статей. Лишь в отдельных случаях специалисты позволяют себе роскошь сослаться и скопировать изданную ранее, нужную ему статью. Заказать копию нужной статьи читатель может в библиотеках Зоологического института РАН и др.

- Айзенштадт Т.Б. 1980. Исследование оогенеза у гидры. IV. Фагоцитарная активность ооцитов // Оогенез. Т.11. Вып.1. С.31-38.
- Айала Ф., Кайгер Дж. 1988. Современная генетика. Т.2. М.: Мир. 368 с.
- Боженова О.В. 1988. Современные представления о классификации стрекательных капсул Cnidaria // В.М. Колтун, С.Д. Степаньянц (ред.). Губки и книдарии. Современное состояние и перспективы исследований. Л.: ЗИН РАН. С.57-71.
- Бриан П. 1968. Бластогенез и гаметогенез // Э. Вольф, П.Г. Светлов (ред.). Происхождение и развитие половых клеток в онтогенезе позвоночных и некоторых групп беспозвоночных. Л.: Медицина. С.17-74.
- Исаев В.М. 1923. Химеры у гидр // Труды I Всероссийского Съезда зоологов. С.153-154.
- Исаев В.М. 1924. Химеры // Труды Бюро по прикладной ботанике. Т.13. Вып.14. С.47-63.
- Канаев И.И. 1952. Гидра. Очерки по биологии пресноводных полипов М.- Л.: изд-во АН СССР. 372 с.
- Коротнев А.А. 1876. Опыт сравнительного изучения Coelenterata, ч. I // Известия Общества любителей естествознания, антропологии и

- этнографии. Т.18. Вып.3. С.28-34.
- Коротнев А.А. 1880. Опыт сравнительного изучения Coelenterata, ч. II-III // Известия Общества любителей естествознания, антропологии и этнографии. Т.37. Вып.2. 61 с.
- Мечников И.И. 1950. Исследования о внутриклеточном пищеварении у беспозвоночных // И.И. Мечников. Собрание сочинений. Т.6. М. С.3-21.
- Трамбле А. 1937. Мемуары к истории одного рода пресноводных полипов с руками в форме рогов / Пер. с фр. И. Канаева. М.-Л.: Гос. изд-во биол. и мед. л-ры. 344 с.
- Achermann J. 1985. The use of mutants and chimeras to explore the gradients underlying pattern formation in *Hydra* // H.M. Lenhoff & P. Tardent (eds.). From Trembley's polyps to new directions in research on *Hydra* // Proceedings of a Symposium honoring Abraham Trembley (1710-1784) // Société de Physique et d'Historie naturelle. Geneva. Vol.38. No.3. P.447-459.
- Anokhin B.A., Stepanjants S.D. & Kuznetsova V.G. 1998. *Hydra* Fauna of Leningrad Region and adjacent territory: taxonomy with the karyological analysis // Trudy Zoologicheskogo Instituta RAN. Vol.276. P.19-26.
- Beutler R. 1924. Experimentelle Untersuchungen über die Verdauung bei *Hydra* // Zeitschrift für Vergleichende Physiologie. Bd 1. H.1-2. S.56-63.
- Beutler R. 1927. Die Wasserstoffionenkonzentration im Magen der *Hydra* // Zeitschrift für Vergleichende Physiologie. Bd 6. H.3-4. S.473-488.
- Beutler R. 1933. Über Sauerstoffempfindlichkeit bei *Hydra* // Zeitschrift für Vergleichende Physiologie. Bd 18. H.4. S.718-739.
- Boecker E. 1914. Depression und Missbildungen bei *Hydra* // Zoologischer Anzeiger. Bd 44. H.2. S.75-80.
- Bosch T.C.G., Khalturin K. 2002. Patterning and cell differentiation in *Hydra*: novel genes and the limits to conservation // Canadian Journal of Zoology. Vol.80. P.1670-1677.
- Braem F. 1894. Über die Knospung bei mehrschichtigen Tieren, insbesondere bei Hydroiden // Biologisches Zentralblatt. Bd 14. S.140-161.
- Brauer A. 1891. Über die Entwicklung von *Hydra* // Zeitschrift für Wissenschaftliche Zoologie. Bd 52. S.169-216.
- Brien P. 1951. Contribution à l'étude des Hydres d'eau douce (*Hydra fusca*, *H. viridis*, *H. attenuata*). Croissance et reproduction // Bulletin de la Société zoologique de France. Vol.76. No.4. P.277-296.
- Brien P. 1958. La reproduction asexuée // L'Année Biologique. Vol.34. P.241-297.
- Brien P. 1965a. Considérations à propos de la reproduction sexuelle des invertébrés // L'Année Biologique. Vol.4. No.5-6. P.329-365.
- Brien P. 1965b. L'embryogénèse et la sénescence de l'Hydre d'eau douce (*Hydra fusca (oligactis)* Pallas) // Mémoires de l'Académie Royale de Belgique, Classe des sciences. Vol.36. No.1. P.1-113.
- Brien P. & M. Reniers-Decoen. 1949. La croissance, la blastogénèse, l'ovogénèse chez *Hydra fusca* (Pallas) // Bulletin biologique de la France et de la Belgique. Vol.83. No.4. P.293-386.
- Campbell R.D. 1967a. Tissue dynamics of steady state growth in *Hydra littoralis*. I. Patterns of cell division // Developmental Biology. Vol.15. No.4. P.487-502.
- Campbell R.D. 1967b. Tissue dynamics of steady state growth in *Hydra littoralis*. II. Patterns of tissue movement // Journal of Morphology. Vol.121. No.1. P.19-28.
- Campbell R.D. 1967c. Tissue dynamics of steady state growth in *Hydra littoralis*. III. Behaviour of specific cell types during tissue movements // Journal of experimental Zoology. Vol.164. No.3. P.379-391.
- Campbell R.D. 1967d. Growth and tissue renewal patterns in *Hydra littoralis* // Dissertations' Abstract. Vol.27. No.10. P.3401.
- Campbell R.D. 1985a. Sex determination in *Hydra*: roles of germ cells (interstitial cells) and somatic cells // Journal of experimental Zoology. Vol.234. No.3. P.451-458.
- Campbell R.D. 1985b. Does a *Hydra* have a mouth (when it is closed) // H.M. Lenhoff & P. Tardent (eds.). From Trembley's Polyps to new directions in research on *Hydra*: Proceedings of a Symposium honoring Abraham Trembley (1710-1784) // Archives des Sciences. Genève. Vol.38. No.3. P.359-370.
- Campbell R.D. 1999. The *Hydra* of Madagascar (Cnidaria: Hydrozoa) // Annales de Limnologie. Vol.35. No.2. P.95-104.
- Chapman D.M. 1974. Cnidarian histology // L. Muscatine & H.M. Lenhoff (eds.). Coelenterate biology. Reviews and new perspectives. Academic Press, New York, San Francisco & London. P.1-92.
- Chapman G.B. 1961. The fine structure of the stenoteles of *Hydra* // H.M. Lenhoff & W.F. Loomis (eds.). The Biology of *Hydra* and of some other Coelenterates. University of Miami Press, Coral Gables, Florida. P.131-137.
- Child C.M. 1947a. The effects of certain depressing agents on intracellular oxidation of indicators in *hydra* // Physiological Zoology. Vol.20. P.332-348.

- Child C.M. 1947b. Oxidation and reduction of indicators by hydra // Journal of experimental Zoology. Vol.104. P.153-195.
- Cuker B.E., Mozley S.C. 1981. Summer population fluctuations, feeding, and growth of *Hydra* in an arctic lake // Limnology and Oceanography. Vol.26. No.4. P.697-708.
- Downing E.R. 1909. The ovogenesis of hydra // Zoologische Jahrbücher Abteilung Anatomie. Vol.28. P.293-324.
- Ehrenberg C. G. 1838. Beobachtungen über die Organisation der Armpolypen // Mitteilungen aus dem Berliner Gesellschaft der Naturforschungen Freunde, 2 Quartal. S.27-29.
- Gauchat D., Mazet F., Berney C., Schummer M., Kreger S., Pawlowski J., Galliot B. 2000. Evolution of Antp-class genes and differential expression of Hydra Hox/paraHox genes in anterior patterning // Proceedings of the National Academy of Sciences. Washington. Vol.97. P.4493-4498.
- Gelei J. 1925. Bemerkungen zu der morphologischen und physiologischen Gliederung des Körpers unserer Süßwasserpolyphen // Zoologische Anzeiger. Bd 64. H.5-6. S.117-125.
- Gierer A. 1999. Hydra the model – model for what? // Max-Planck-Institut für Entwicklungsbiologie, Tübingen. 8th International Workshop on Hydroid Development. Tutzing. Germany. P.1-37.
- Gierer A., Menhardt H. 1972. A theory of biological pattern formation // Cybernetik. Vol.12. P.30-39.
- Goetsch W. 1921a. Experimentelle Untersuchungen über die Nahrungsaufnahme, Regeneration und Fortpflanzung von Hydren // Naturwissenschaften. Bd 9. H.31. S.610-615.
- Goetsch W. 1921b. Ungewöhnliche Arten von Nahrungsaufnahme bei Hydren // Biologisches Zentralblatt. Bd 41. H.9. P.414-422.
- Hadži J. 1909. Über das Nervensystem von *Hydra* // Arbeiten aus dem Zoologischen Institut der Universität. Wien. Vol.17. P.225-268.
- Haffner K. von. 1925. Untersuchungen über die Symbiose von *Dalyellia viridis* und *Chlorohydra viridissima* mit Chlorellen // Zeitschrift für wissenschaftliche Zoologie. Bd 126. H.1. P.1-69.
- Heimfeld S., Javois L.C., Dunne J.F., Littlefield C.L., Huang H. and Bode H.R. 1985. Monoclonal antibodies: a new approach to the study of *Hydra* development // H.M. Lenhoff & P. Tardent (eds.). From Trembley's polyps to new directions in research on *Hydra* // Proceedings of a Symposium honoring Abraham Trembley (1710-1784) // Société de Physique et d'Historie naturelle. Geneva. Vol.38. No.3. P.429-438.
- Hobmayer B., Rentzsch F., Kuhn K., Happel C.M., von Laue C.C., Snyder P., Rothbacher U., Holstein T.W. 2000. *Wnt* signalling molecules act in axis formation in the diploblastic metazoan *Hydra* // Nature. Vol.407. P.186-189.
- Holstein T. 1995. Cnidaria: Hydrozoa // Süßwasserfauna von Mitteleuropa. 1/2+3. Stuttgart, Jena, NY. Gustav Fisher Verlag. 110 S.
- Hyman L.H. 1940. The Invertebrates: Protozoa through Ctenophora. New York, London. 726 p.
- Issayev W. 1924. Researches on animal chimaeres // Journal of Genetics. Vol.14. P.273-354.
- Kanaev I.I. 1928. Über den Porus aboralis bei *Pelmatohydra oligactis* Pall. // Zoologische Anzeiger. Bd 76. H.1-2. S.37-44.
- Kanaev I.I. 1930. Zur Frage der Bedeutung der Interstitiellen Zellen bei *Hydra* // Wilhelm Roux' Archiv für Entwicklungs Mechanik der Organismen. Bd 122. H.4. S.736-759.
- Kleinenberg N. 1872. *Hydra*. Eine anatomisch-entwicklungsgeschichtliche Untersuchung. Leipzig. Wilhelm Engelmann. 90 S.
- Korotneff A. 1880. Über anatomische, biologische und embriologische Beobachtungen an *Hydra* // Zoologischer Anzeiger. Bd 3. S.165-167.
- Korotneff A. 1883. Zur Kenntnis der Embriologie von *Hydra* // Zeitschrift für Wissenschaftliche der Zoologie. Bd 38. S.314-322.
- Korschelt E. 1907. Regeneration und Transplantation. Jena. Gustav Fisher. 286 S.
- Korschelt E. 1909. Über Langsteilung und Doppelbildung bei *Hydra* // Zoologischer Anzeiger. Bd 34. S.284-285.
- Korschelt E. 1917. Zum Wesen der ungeschlechtliche Fortpflanzung nebst Bemerkungen über ihre Beziehungen zur geschlechtlichen Fortpflanzung // Zeitschrift für wissenschaftliche Zoologie. Bd 117. H.3. S.301-459.
- Kumpfmüller G., Rybakine V., Takahashi T., Fujisawa T., Bosch T.C.G. 1999. Identification of an astacin matrix metalloprotease as target gene for *Hydra* foot activator peptides // Development Genes and Evolution. Vol.209. No.10. P.601-607.
- Lang A. 1892. Über die Knospung bei *Hydra* und einigen Hydropolyphen // Zeitschrift für wissenschaftliche Zoologie. Bd 54. S.365-385.
- Leontovich A.A., Zhang J., Shimokawa K., Nagase H., Sarras Jr.M.P. 2000. A novel hydra matrix metalloproteinase (HMMP) functions in extracellular matrix degradation, morphogenesis and the maintenance of differentiated cells in the foot process // Development. Vol.127. P.907-920.
- Linné C. 1758. Systema Naturae. T.1. 824 p.

- Lohmann J.U., Bosch T.C.G. 2000. The novel peptide HEADY specifies apical fate in a simple radially symmetric metazoan // *Genes. Dev.* Vol.14. P.2771-2777.
- MacWilliams H.K. 1982. Pattern formation in *Hydra* head regeneration // *American Zoologist*. Vol.22. P.17-26.
- Mariscal R.N. 1974. Nematocysts // L. Muscatine & H.M. Lenhoff (eds.). *Coelenterate Biology. Reviews and new perspectives.* New York, San Francisco & London. Academic Press. P.129-178.
- Marshall W. 1882. Über einige Lebenserscheinungen des Süßwasserpolypen über eine neue Form von *Hydra viridis* // *Zeitschrift für wissenschaftliche Zoologie*. Bd 37. S.664-701.
- McConnell C.H. 1932. The development of the ectodermal nerve net in the buds of *Hydra* // *Quarterly Journal of Microscopical Science*. London. Vol.75. No.3. P.495-509.
- McConnell C.H. 1933a. Mitosis in *Hydra*. Mitosis in the ectodermal epitheliomuscular cells of *Hydra* // *The Biological Bulletin of the Marine Biological Laboratory of Woods Hole*. Vol.64. No.1. P.86-95.
- McConnell C.H. 1933b. Mitosis in *Hydra*. Mitosis of the secretory cells of the entoderm of *Hydra* // *The Biological Bulletin of the Marine Biological Laboratory*. Woods Hole. Vol.64. No.1. P.96-102.
- Meinhardt H. 1993. A model for pattern formation of hypostome, tentacles, and foot in hydra: how to form structures close to each other, how to form them at a distance // *Developmental Biology*. Vol.157. No.2. P.321-333.
- Mereschkowsky C. 1878. On the mode of development of the tentacles in the genus *Hydra* // *Annales and Magazine of Natural History*. London. Ser.5. P.251-256.
- Möbius K. 1866. Über den Bau, den Mechanismus und die Entwicklung der Nesselkapseln einiger Polypen und Quallen // *Annals and Magazine of Natural History*. London. Vol.17. P.387.
- Östman C. 1999. Nematocysts and their value as taxonomic parameters within the Campanulariidae (Hydrozoa). A review based on light and scanning electron microscopy // S.D. Stepanjants (ed.). *Obelia* (Cnidaria, Hydrozoa). Phenomenon. Aspects of investigation. Perspectives of employment. *Zoosystematica Rossica*. Suppl.1. P.17-28.
- Östman C. 2000. A guideline to nematocyst nomenclature and classification, and some notes on the systematic value of nematocysts // C.E. Mills, F. Boero, A. Migotto, J.M. Gili (eds.). *Trends in Hydrozoan Biology – IV. Scientia Marina*. Vol.64. No.1. P.31-46.
- Pallas P.S. 1766. *Elenchus zoophytorum sistens generum adumbrationes generaliores et specierum cognitarium succinctas descriptiones cum selectis auctorum synonymis.* Hagae Comitum XIV. Fransiscum Varrentrapp. 451 p.
- Réaumur R.A.F. 1742. *Mémoires pour servir à l'histoire des insects.* Imprimerie Royale, Paris. 6 volumes.
- Rösel von Rosenhof A.J. 1755. *Insecten Belüstigung. Dritter Theil. Historie der Polypen und anderer Kleiner Wasserinsekten.* Nürnberg: Johann Joseph Fleischmann. A.J. Rösel von Rosenhof. S.433-550.
- Schmidt T. & David C. N. 1986. Gland cells in *Hydra*: cell cycle kinetics and development // *Journal of Cell Sciences*. Vol.85. P.197-215.
- Schulze P. 1922. *Cnidaria. Nesseltiere. Süßwasserhydrozoen* // *Biologie der Tiere Deutschlands*. Berlin. Verlag von Gebrüder Borntraeger. Lfg 1. Teil 3. S.1-31.
- Schneider K.C. 1890. *Histologie von Hydra fusca mit besonderer Berücksichtigung des Nervensystem der Hydroidpolypen* // *Archive für Mikroskopie und Anatomie*. Bd 35. S.321-379.
- Schneider K.C. 1902. *Lehrbuch der vergleichende Histologie der Tiere*. Jena. 579 S.
- Spangenberg D.B. 1961. A study of normal and abnormal regeneration of *Hydra* // H.M. Lenhoff & W.F. Loomis (eds.). *The biology of Hydra and of some other Coelenterates.* University of Miami Press, Coral Gables, Florida. P.413-423.
- St. (Saint)-Vincent B. de. 1824. *Polype* // M.M. Lamouroux, B. St.-Vincent de, E. Deslongchamps. *Encyclopédie Méthodique. Histoire Naturelle des Zoophytes, ou animaux rayonnés, faisant suite a l'histoire naturelle des vers, de Brugere.* T.2. Zoophytes. A Paris. P.631-646.
- Tardent P. 1988. *Hydra* // *Neujahrsblatt herausgegeben von der Naturforschenden Gesellschaft in Zürich*. Bd.190. 100 S.
- Technau U., Bode H.R. 1999. HyBra1, a Brachyury homologue, acts during head formation in *Hydra* // *Development*. Vol.126. P.999-1010.
- Trembley A. 1744. *Mémoires pour servir a l'histoire d'un genre de polypes d'eau douce a bras en forme de cornes.* A Leide. J. & H. Verbeek. 351 p.
- Weill R. 1934. *Contribution a l'étude des Cnidaries et de leurs nématocystes 1, 2* // *Travaux de la Station Zoologique de Wimereux*. T.10, 11. 702 p.
- Weimer B.R. 1928. Reversal of polarity in *Hydra* by means of KCN // *Proceedings Western Virginia Academy*. Vol.2. P.77-79.
- Weimer B.R. 1932. *The physiological gradients of Hydra*. II. The effect of

- feeding on reconstitution // Journal of experimental Zoology. Vol.62. P.93-107.
- Weinziger R., Salgado L.M., David C.N., Bosch T.C.G. 1994. *Ks1*, an epithelial cell-specific gene, responds to early signals of head formation in *Hydra* // Development. Vol.120. P.2511-2517.
- Watson J.D., Crick F.H.C. 1953. The structure of DNA // Cold Spring Harbor Symp. Quant. Vol.18. P.123-131.
- White M.J.D. 1973. Animal cytology and evolution. 3rd ed. London, New York, Melbourne. Cambridge University Press. 961 p.
- Yan L., Pollock G.H., Nagase H., Sarras M.P. 1995. A 25.7 x 10³ M hydra metalloproteinase (HMP1), a member of the astacin family, localizes to the extracellular matrix of *Hydra vulgaris* in a head specific manner and has a developmental function // Development. Vol.121. P.1591-1602.

Словарь терминов, объяснение которых отсутствует в тексте

- Аборальная пора** — отверстие, находящееся на конце полипа (“aborальном” конце), противоположном его головной части.
- Акроцентрические хромосомы** — хромосомы, в которых центромера (см. ниже) располагается на конце (одноплечие хромосомы).
- Анафаза** — стадия митоза или мейоза (см. ниже), во время которой происходит расхождение хроматид или целых хромосом.
- Анус** (мед.) — анальное, или заднепроходное отверстие.
- Биваленты** — пары сконъюгированных гомологичных хромосом в профазе мейоза.
- Бэнды** — полосы в хромосомах, выявляющиеся после дифференциального окрашивания.
- Бэндинги** — разные типы дифференциального окрашивания и сам рисунок дифференциального окрашивания хромосом.
- Веретено деления** — нити белковой природы, соединяющие полюса клетки с центромерными участками хромосом и растягивающие хроматиды или хромосомы к разным полюсам в анафазе.
- Вид** — таксономический ранг ниже рода. В вид объединяются все индивиды той или иной группы живых организмов, имеющие сходные морфологические признаки видового ранга и способные скрещиваться и давать потомство.
- Гаплоидное число хромосом** — одинарное число непарных хромосом, попадающее в спермии и яйцеклетки в результате мейоза.
- Ген** (от греческого слова *genos* — рождение) — единица наследственного материала, носитель наследственности.
- Гермафродитизм** (от греческого слова *hermaphroditos* — мифол.: сын Гермеса и Афродиты) — наличие признаков мужского и женского пола в одном и том же организме.
- Гипостом** — самая терминальная (верхняя) часть полипа, на которой располагается рот.
- Гипотонический раствор** (от греческих слов *huro* — под и *tonos* — напряжение) — раствор, осмотическое давление которого ниже осмотического давления внутриклеточного содержимого; понижает тонус помещённых в него клеток и тканей.
- Гликоген** (от греческого слова *glykys* — сладкий) — животный крахмал из группы полисахаридов (сложных углеводов).

Гомологичные хромосомы — парные хромосомы диплоидного набора, происходящие, соответственно, от отцовского и материнского организма.

Гонады (от греческого слова *gonē* — семя) — половые железы организма, в которых развиваются яйцеклетки и сперматозоиды.

Градиент (от латинского слова *gradiens* — шагающий) — мера возрастания или убывания в пространстве какой-нибудь величины (в данном случае — интенсивности окислительных процессов).

Диплоидное число хромосом — двойной набор хромосом в клетке или у особи.

Карิโอтип (от греческого корня *karuo* — ядро) — диплоидный набор хромосом, свойственный конкретному организму.

Колхицин — вещество (яд), используемое в цитологии для блокирования веретена деления клетки с целью получения большого числа метафазных хромосомных пластинок.

Конъюгация хромосом — попарное объединение гомологичных хромосом в мейозе с образованием бивалентов.

Кроссинговер — обмен участками между гомологичными хромосомами в мейозе.

Мацерация (от латинского слова *maceratio* — размягчение) — распад объекта на отдельные клетки в результате действия различных веществ.

Медузоидный узелок — ранний этап закладки медузоидной почки путём разрастания эктодермы и прогибания энтодермы, с последующим появлением полости колокола будущей медузы.

Мезодерма — третий зародышевый листок у билатеральных многоклеточных животных, возникающий между эктодермой и энтодермой (отсутствует у губок и кишечнополостных).

Мейоз — процесс, включающий два последовательных деления ядра и приводящий к образованию сперматозоидов и яйцеклеток с гаплоидным числом хромосом.

Метафаза — одна из стадий митоза или мейоза.

Метацентрические хромосомы — двуплечие хромосомы, в которых центромера находится посередине.

Митоз — процесс деления ядра клетки, в результате которого образуются две дочерние, причем число хромосом в каждой из них совпадает с числом хромосом в исходной клетке.

Оогенез — процесс развития яйцеклеток.

Полигональный (от греческих слов *poly* — много, *gonia* — угол) — многоугольный.

Регенерация (от латинского слова *regeneratio* — восстановление) — восстановление организмом утраченных или повреждённых органов и тканей.

Род — таксономический ранг уровня ниже семейства и выше вида. В род объединяются близкие виды, характеризующиеся сходством основных признаков и имеющие общее происхождение.

Симбиоз (от греческого слова *symbiosis* — сожительство) — сожительство организмов, принадлежащих к разным видам и разным группам, приносящее взаимную пользу.

Сперматогенез — процесс развития сперматозоидов.

Субметацентрические хромосомы — двуплечие хромосомы, в которых центромера несколько смещена относительно середины.

Субтелоцентрические хромосомы — двуплечие хромосомы, в которых центромера располагается близко к одному из концов (*теломер*).

Таксономия (от греческих слов *taxis* — расположение в порядке и *nomos* — закон) — теория и практика классификации организмов.

Хиазмы — перекрест между гомологичными хромосомами, сопровождающийся кроссинговером (обменом генетическим материалом).

Химера (от греческого слова *chimaira* — чудовище) — живое существо, чаще всего — мифическое, соединяющее в себе внешние признаки, свойственные разным группам животных, а иногда ещё и растений.

Центромера — механический центр хромосомы, место прикрепления нитей веретена.

Цитология (от греческих слов *kytos* — клетка и *logos* — учение) — наука о клетке.

Цитостатик — химическое вещество (например, колхицин), блокирующее веретено деления клетки; в цитологии используется для увеличения числа метафазных пластинок.

Экскреты (от латинского слова *excretum* — выделение) — конечные продукты обмена веществ, выделяемые наружу живым организмом.

Эмбриология (от греческих слов *embryon* — зародыш и *logos* — учение) — наука о раннем зародышевом развитии организмов.

Эндемичный таксон (от греческого слова *endemos* — местный) — таксон, распространённый только в данной местности.

Содержание

Знакомимся с разнообразием животного мира	3
1. КТО И КАК ОТКРЫЛ ГИДРУ	6
2. “МЕМУАРЫ К ИСТОРИИ ОДНОГО РОДА ПРЕСНОВОДНЫХ ПОЛИПОВ”	9
<i>Первый мемуар</i> , “где описываются полипы, их форма, их движения и часть того, что удалось открыть относительно их строения”	10
<i>Второй мемуар</i> , “О питании полипов, о способе схватывать и поглощать добычу, о причине окраски полипов и о том, что можно было ещё открыть об их строении. О времени и способах, наиболее пригодных для отыскания полипов”	17
<i>Третий мемуар</i> , “О размножении полипов”	22
<i>Четвёртый мемуар</i> , “Операции, произведенные на полипах, и их результаты”	25
3. ЧТО БЫЛО ПОСЛЕ АБРААМА ТРАМБЛЕ?	30
3.1. Как внешне устроена гидра?	31
3.2. Из чего состоят ткани гидры?	36
3.3. Ещё немного о физиологии гидр – их питании, выделении, дыхании и обмене	40
3.4. Депрессии и продолжительность жизни гидры	42
3.5. Что известно сегодня о размножении гидр?	44
3.6. Систематика гидр	51
3.7. Определительный ключ видов и родов гидр, известных на территории Центральной Европы и России	56
3.8. От кого произошли гидры и кому они родня	59
3.9. Распространение	63
3.10. Экология	64
3.11. Симбионты	67
3.12. Паразиты	69

4. НОВЕЙШИЕ ИССЛЕДОВАНИЯ	69
4.1. Хромосомы	70
4.2. Антитела	79
4.3. Гены	81
5. ЛИТЕРАТУРА	88
Словарь терминов, объяснение которых отсутствует в тексте	97
Содержание	100

Издания Товарищества научных изданий КМК Все цены указаны без НДС!

Биология

Избранные труды по палеоэкологии и филоценогенетике. В.В. Жерихин. ISBN 5-87317-138-6. 2003. vi + 542 с. Формат 170 x 240 мм. Тв. перепл. — Цена 200 руб.

Морфогенез и эволюция. В.Г. Черданцев. ISBN 5-87317-127-0. 2003. 360 с. Формат 145 x 205 мм. Тв. перепл. — Цена 150 руб.

Иллюстрированный определитель растений Средней России. Том.2. И.А. Губанов, К.В. Киселева, В.С. Новиков, В.Н. Тихомиров. ISBN 5-87317-128-9. 2003. 665 с. Формат 210x295 мм. Тв. перепл. — Цена 250 руб.

Измерение и мониторинг биологического разнообразия: стандартные методы для земноводных. /Пер. с англ. С.Л. Кузьмин (ред.). ISBN 5-87317-125-4. 2003. xxx + 380 с. в мягк. обл. Формат 175x250 мм. — Цена 150 руб.

Состав и распространение энтомофаун земного шара. О.Л. Крыжановский. ISBN 5-87317-116-5. 2002. 237 с., цв. вкл. (карта). Формат 170x244 мм. Тв. перепл. — Цена 150 руб.

Булавоусые чешуекрылые Северной Азии [Серия “Определители по флоре и фауне России”. Вып.4]. Ю.П. Коршунов. ISBN 5-87317-115-7. 2002. 424 с., илл. Формат 170x244 мм. Тв. перепл. — Цена 300 руб.

Зонтичные (Umbelliferae) Киргизии. М.Г. Пименов, Е.В. Клюйков. ISBN 5-87317-113-0. 2002. 288 с., илл., карты. Формат 200x285 мм. Тв. перепл. — Цена 250 руб.

Сорта яблоны коллекции Ботанического сада МГУ (каталог). И.Н. Гусева, Т.В. Кочешкова. ISBN 5-87317-106-8. 2002. Формат 140x210 мм. 108 стр. в мягк. обл. 44 цв. фото. — Цена 100 руб.

Определитель сосудистых растений севера Российского Причерноморья. [Серия “Определители по флоре и фауне России”. Вып.3]. А.С. Зернов. ISBN 5-87317-105-х. 2002. 283 с. Формат 170x244 мм. Тв. перепл. — Цена 150 руб.

Флора мхов средней части Европейской России. Том 1. М.С. Игнатов, Е.А. Игнатова. ISBN 5-87317-104-1. 2003. 608 с., бум. мелов. Формат 195x270 мм. Тв. перепл. — Цена 450 руб.

Биология гидротермальных систем. А.В. Гебрук (ред.). ISBN 5-87317-099-1. 2002. 543 с. с цв. вкл., в тв. перепл. Формат 210x260 мм. — Цена 250 руб.

Наземные звери России. Справочник-определитель. [Серия “Определители по флоре и фауне России”. Вып.2]. И.Я. Павлинов, С.В. Крускоп, А.А. Варшавский, А.В. Борисенко. ISBN 5-87317-094-0. 2002. 298 с. Формат 170x244 мм. Тв. перепл. — Цена 150 руб.

Иллюстрированный определитель растений Средней России. Том.1. И.А. Губанов, К.В. Киселева, В.С. Новиков, В.Н. Тихомиров. ISBN 5-87317-091-6. 2002. 526 с. Формат 210x295 мм. Тв. перепл. — Цена 200 руб. (для организаций — 240 руб.)

Деревья и кустарники зимой. Определитель древесных и кустарниковых пород по побегам и почкам в безлистном состоянии [Серия “Определители по флоре и фауне России”. Вып.1]. Е.Т. Валягина-Малюткина. ISBN 5-87317-086-Х. 2001. 281 с. Формат 170x244 мм. Тв. перепл. — Цена 120 руб.

Знакомство с нематодами: Общая нематология. Учебник для студентов. Б. Вайшер, Д.Д.Ф. Браун. Пер. с англ. ISBN 5-87317-083-5. 2001. 206 с. Формат 143x213 мм.— Цена 200 руб.

Головохоботные черви (Cephalorhyncha) Мирового Океана (Определитель морской фауны). А.В. Адрианов, В.В. Малахов. ISBN 5-87317-067-3. 1999. 328 стр. Формат 205x285 мм. — Цена 100 руб.

Земноводные бывшего СССР. С.Л. Кузьмин. ISBN 5-87317-070-3. 1999. 298 с. с цв. фото. Формат 200x280 мм. — Цена 120 руб.

Вестиментиферы — бескишечные беспозвоночные морских глубин. В.В. Малахов, С.В. Галкин. ISBN 5-87317-057-6. 1998. 206 стр. Формат 205x290 мм. — Цена 70 руб.

Приапулиды: строение, развитие, филогения и система. А.В. Адрианов, В.В. Малахов. ISBN 5-87317-022-3. 1996. 268 стр. Формат 210x285 мм. — Цена 50 руб.

География, путешествия

Пятеро на Рио-Парагвай. Документальная повесть. В.Н. Танасийчук. ISBN 5-87317-139-4. 2003. 253 с. + ч/б фото. Формат 143x213 мм. — Цена 70 руб.

Переход к устойчивому развитию: глобальный, региональный и локальный уровни. Зарубежный опыт и проблемы России. Н.Ф. Глазовский и др. ISBN 5-87317-093-2. 2002. 444 с. Формат 167x238 мм. Тв. перепл. — Цена 150 руб.

История

Сокровенное сказание монголов. С.А. Козин (перевод). ISBN 5-87317-120-3. 2002. 156 с. Формат 142x215 мм. — Цена 120 руб.

Морфология истории. Г.Ю. Любарский. ISBN 5-87317-079-7. 2000. 449 с. в тв. перепл. Формат 143x214 мм. — Цена 75 руб.

Заказать эти и другие издания изд-ва КМК можно по адресу:

123100 Москва, а/я 16 изд-во КМК

Михайлову Кириллу Глебовичу

Комп. почта: kmk2000@online.ru

СТЕПАНЬЯНЦ Софья Давыдовна,
КУЗНЕЦОВА Валентина Григорьевна,
АНОХИН Борис Александрович

ГИДРА: ОТ АБРААМА ТРАМБЛЕ ДО НАШИХ ДНЕЙ

Серия “РАЗНООБРАЗИЕ ЖИВОТНЫХ”. Вып. 1

Москва – Санкт-Петербург: Товарищество научных изданий
КМК. 2003. 102 с., цв. вкл.

ГУП ППП Типография “Наука” — 121099 Москва, Шубинский пер., 6
Формат 60x90/16. Объем 6,5 печ.л. Бум. офсетная.
Подписано в печать ...12.2003. Тираж 3000 экз. Заказ № ...