

durante los estadios larvarios y tras la metamorfosis dan lugar a la mayoría de las estructuras externas del insecto adulto. El *notum* se forma a partir de una zona de los discos imaginales de ala delimitada por la expresión de los genes del C-Iro en el segundo estadio larvario (A). Posteriormente, en el tercer estadio larvario la integración de las vías de señalización del Receptor del Factor de Crecimiento Epidérmico (EGFR, por su nombre en inglés, *Epidermal Growth Factor Receptor*) y *Decapentaplegic*, ortólogo en *Drosophila* de los ligandos de la familia de las *Bone Morphogenetic Proteins*, (BMP) por distintas secuencias *enhancer* específicas de posición restringen la expresión de los genes del C-Iro al territorio que dará lugar a la parte lateral del *notum* (B, C). Allí las proteínas Iroquois participan en el establecimiento del patrón de órganos sensoriales controlando la expresión de los genes proneurales *achaete* (*ac*) y *scute* (*sc*) (D) mediante su interacción con *enhancers* específicos de posición. Estos genes, que codifican factores de transcripción de la familia bHLH, se denominan proneurales porque confieren a las células la capacidad de ser una célula precursora del órgano sensorial (SOP, por su nombre en inglés, *Sensory Organ Precursor cell*), la cual por divisiones sucesivas da lugar a todos los componentes de cada queta. Hay que destacar que las SOPs se diferencian en los discos imaginales siempre en las mismas posiciones (E) y dentro de los grupos proneurales (D). Por tanto, el patrón de expresión de los genes proneurales (D) define la posición de los SOPs y de las quetas. Pero éstas no son las únicas funciones de estos factores de transcripción. Así, las proteínas proneurales *Achaete* y *Scute* especifican el desarrollo de neuroblastos del sistema nervioso central y controlan el ciclo celular y la determinación sexual. Las proteínas *Iroquois* por su parte contribuyen a la formación de bordes organizadores de patrón y crecimiento en los discos de ala y ojo-antena, a la especificación de una serie de músculos embrionarios, a la formación del patrón de venas y a la definición del eje dorso-ventral embrionario

por citar sólo algunas de sus funciones. Esta pleotropía (multiplicidad de funciones) de las proteínas *Iroquois* y de otras muchas implicadas en el desarrollo, que actúan en diferentes tipos celulares, tejidos y en diferentes etapas del desarrollo, se basa en una expresión génica diferencial, controlada en el espacio y en el tiempo por *enhancers* específicos de posición, algunos de los cuales, concretamente los que dirigen la expresión en el *notum* lateral (B), hemos caracterizado en nuestro laboratorio. La formación de precursores neurales a lo largo de todo el reino animal está controlada por genes ortólogos a los genes proneurales inicialmente identificados en *Drosophila*, y la función reguladora de los genes proneurales de las proteínas *Iroquois*, su capacidad de especificar regiones corporales y definir bordes organizadores también se han conservado a lo largo de la evolución. Así pues, estos dos grupos de factores de transcripción ejemplifican la versatilidad funcional de las proteínas reguladoras del desarrollo, basada principalmente en sus diferentes patrones de expresión controlados por secuencias reguladoras en *cis*.

Referencias

1. Carroll, S. B. (2005). Evolution at two levels: on genes and form. PLoS Biol 3, e245.
2. Cavodeassi, F., Modolell, J. and Gomez-Skarmeta, J. L. (2001). The Iroquois family of genes: from body building to neural patterning. Development 128, 2847-2855.
3. Gomez-Skarmeta, J. L., Campuzano, S. and Modolell, J. (2003). Half a century of neural pre-patterning: the story of a few bristles and many genes. Nat Rev Neurosci 4, 587-598.
4. Letizia, A., Barrio, R. and Campuzano, S. (2007). Antagonistic and cooperative actions of the EGFR and Dpp pathways on the Iroquois genes regulate *Drosophila* mesothorax specification and patterning. Development 134, 1337-1346.

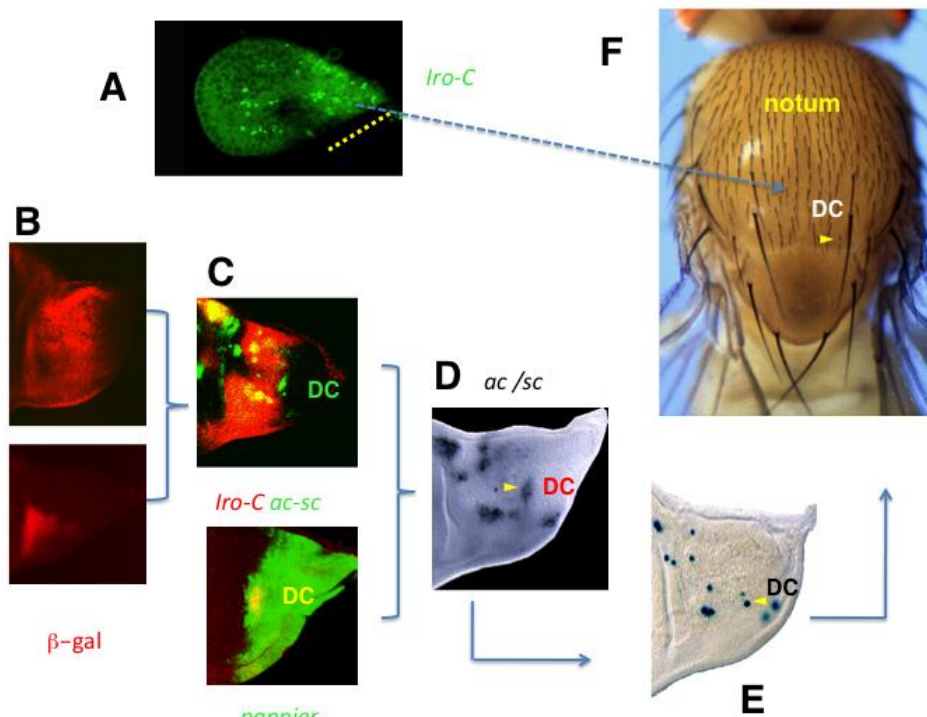


Figura. Especificación progresiva del notum y del patrón de quetas en el disco imaginal de ala. En el control de la expresión de los genes proneurales *ac* y *sc* intervienen las proteínas Iroquois y otros factores de transcripción como Pannier que se expresan en los discos de ala en dominios parcialmente solapantes con los grupos proneurales. DC, grupo proneural (C, D), SOP (D) y queta (F) dorsocentral.