

cepción de la cuenca oriental con una influencia indopacífica en alza. A su vez, cada cuenca (Mar de Alborán, Adriático, Golfo de Gábes, Mar Egeo, Mar Negro, etc.) posee una comunidad íctica muy particular que viene a depender de su localización geográfica, condiciones geoclimáticas y características físico-químicas de sus aguas.

Podemos concluir con las palabras de Arambourg, que comenta, como el Mediterráneo constituye un centro activo de intercambio y evolución de las faunas marinas de otros mares y océanos.

**J.A. Reina Hervás (Profesor de Enseñanza Secundaria)**

## BIOLOGÍA VEGETAL

### LA CUTÍCULA VEGETAL Y SU HUELLA FÓSIL

La cutícula vegetal, o membrana extracelular que cubre la parte aérea de las plantas, ha demostrado en los últimos años ser de una gran importancia taxonómica, al reflejar los patrones celulares de la epidermis subyacente. Pero este papel clave queda aún puesto de mayor relieve en el caso de los restos fósiles vegetales. El motivo no es otro que, en muchos casos, la cutícula pasa por ser la única fuente de información anatómica disponible [Spicer, R. A., *Advances in Botanical Research*, 16, 95 (1989)]. De este modo, la membrana cuticular se convierte en la parte vegetal que mejor soporta los procesos de fosilización, ofreciendo los datos suficientes para la identificación y clasificación de la planta de la que procede. Tal es así que, hoy en día, el análisis cuticular es considerado como una técnica estándar importante de investigación en paleobotánica. Más aún, a través del estudio de diferentes similitudes epidérmicas es posible relacionar restos de distintos órganos como pertenecientes a la misma estructura vegetal.

Por todo lo anteriormente expuesto, queda patente el interés hacia un estudio pormenorizado del proceso de fosilización y hacia el conocimiento exhaustivo de la estructura y la composición química de la cutícula. De esta forma, se puede llegar a una mejor interpretación de la información ofrecida por los restos fósiles. Frente a la investigación de la fosilización en distintos medios ambientes actuales, concentrada en los procesos necrológicos que sufren las plantas y en el desarrollo de procesos sedimentarios, últimamente está cobrando auge un estudio más detallado de la composición química cuticular [Tegelaar *et al.*, *Paleobiology*, 17, 133 (1991)].

Las cutículas de las plantas superiores son de una naturaleza química heterogénea. Además de una fracción, normalmente pequeña, de ceras (tanto

epi como intracuticulares), nos encontramos con una estructura insoluble compuesta por dos biopolímeros, los cuales pueden presentarse juntos o por separado en la misma membrana cuticular: la cutina y el, aún bastante desconocido, cután. La naturaleza química de ambos es muy diferente, de ahí que su resistencia a la multitud de procesos que sufren durante la fosilización sea, asimismo, muy distinta. Así, la cutina, un poliéster de elevado peso molecular y grado de entrecruzamiento compuesto principalmente de hidroxiácidos alcanóicos  $C_{16}$  y  $C_{18}$  funcionalizados, es muy inestable frente a los procesos de degradación químicos y bioquímicos. No sucede igual con el cután, componente mayoritario de muchas de las cutículas fósiles estudiadas hasta el momento: *Waldria speciosa*, *Autunia conferta*, *Ginkgo huttonii*,... [Nip *et al.*, *Organic Geochemistry*, 10, 769 (1986)]. Su presencia en plantas actuales es, sin embargo, escasa, a excepción de la hoja de *Beta vulgaris*, cuya membrana cuticular es casi prácticamente cután. Está también confirmada su existencia, junto a cutina, en monocotiledóneas como *Agave americana* y *Clivia miniata*, en cantidad que depende de la edad de la hoja.

La naturaleza y biogénesis del cután son casi totalmente desconocidas hasta el momento. Si parece evidente que está compuesto por una parte polisacárida y otra de naturaleza hidrocarbonada, con aportaciones aromáticas y alifáticas, formando una estructura de gran consistencia. La riqueza en enlaces carbono-carbono le confiere una gran estabilidad, causa que explicaría que sea el biopolímero cuticular que resiste mejor el proceso de fosilización. De esta forma, no solo las cutículas formadas exclusivamente por cután, sino que también, aquéllas mezcla del mismo y cutina, dejarán una impronta fósil constituida prácticamente por cután. La cutina sólo aparece en fósiles de muy buena conservación, aunque también se han encontrado derivados de cutina ricos en enlaces tipo éter, químicamente muy estables. Se piensa que estos derivados, encontrados exclusivamente en angiospermas dicotiledóneas, guardan, como no, relación con su estructura química; específicamente, con su riqueza en grupos epoxi, que en ciertas condiciones, reaccionan generando los ya mencionados enlaces éter, de difícil hidrólisis. Por otro lado, aún no se explica por qué este complejo biopolímero extracelular ha visto reducida tan drásticamente su presencia durante la evolución de las plantas vasculares.

Queda, por tanto, puesta de manifiesto la importancia en la investigación básica sobre la cutícula vegetal, en la obtención de mayor información sobre su estructura y composición, que permita un mejor aprovechamiento de los datos ofrecidos por los restos fósiles. La mejor comprensión de la naturaleza de la cutícula vegetal y de los factores que la afectan son necesarios para un análisis más completo y riguroso.

**José F. Villena (Becario de Investigación) y A. Heredia (Profesor Titular de Bioquímica).**

## BIOLOGÍA ANIMAL

### LA SEGMENTACIÓN CEFÁLICA EN LOS VERTEBRADOS (y 2): EL MODELO PROSOMÉRICO.

En el número 22 de *Encuentros en la Biología*, correspondiente al mes de marzo, comentábamos la probable existencia de una organización segmentaria en el rombencéfalo o parte posterior del encéfalo de vertebrados. Esta organiza-

ción se manifiesta tanto a nivel morfológico (los rombómeros) como por un patrón muy definido de expresión de los genes *Hox*. Cada segmento embrionario, según la hipótesis que manejábamos, parece constar de un par de

rombómeros, un código específico de expresión de genes *Hox*, y una población de células de la cresta neural que va a dar lugar, entre otros derivados, al esqueleto branquial.

¿Qué sucede con la porción anterior del encéfalo de vertebrados? En esta porción anterior, o prosencéfalo, se van a desarrollar los hemisferios cerebrales, así como el tálamo y el hipotálamo. En principio, todo parece indicar que la situación es muy diferente con respecto a la existencia de un hipotético patrón segmentario. En el prosencéfalo embrionario no existen constricciones patentes que definan segmentos visibles, como sucede en el rombencéfalo. Por otra parte, el punto de vista generalmente aceptado acerca de la organización del encéfalo es el llamado "modelo columnar", que hace hincapié en la disposición logitudinal de las estructuras nerviosas. Además, los genes del complejo *Hox* no llegan a expresarse a ese nivel. De hecho, ningún gen *Hox* se expresa por delante del rombencéfalo.

A pesar de estos inconvenientes, un grupo de neurobiólogos, entre los que figuran dos profesores de la Universidad de Murcia, ha propuesto lo que denominan "el modelo prosomérico", es decir, la hipótesis de que el prosencéfalo también está organizado de forma segmentaria [Rubenstein et al., *Science*, **266**, 578 (1994)]. ¿Que evidencias existen a favor de esta hipótesis? Sobre todo, la existencia de patrones de expresión de genes homeóticos en áreas muy definidas del prosencéfalo de los embriones de pollo y ratón. Los autores citan una treintena de estos genes, que contienen la secuencia homeobox aunque no pertenecen al complejo *Hox*. Es interesante resaltar que entre estos genes se encuentran miembros de las familias *Dlx*, *Emx* y *Otx*, homólogos de genes que regulan la organización de la cabeza en *Drosophila*.

Según Rubenstein y sus colaboradores, existirían seis segmentos o "prosómeros" denominados, de atrás hacia delante, como p1, p2... p6. El gen *Gbx-2*, por ejemplo, se expresa a nivel lateral en p2. *Sonic hedgehog*, a su vez, marca el límite entre p2 y p3, y así sucesivamente.

¿Qué interés puede tener esta hipótesis? Es posible que contribuya a comprender mejor los procesos de formación de patrones e histogénesis en un órgano tan extraordinariamente complejo como el encéfalo anterior. Es posible que la hipótesis revele también la existencia de "organizadores transversales", es decir, anillos de neuroepitelio, dispuestos a nivel de los límites intersegmentarios,

con propiedades inductoras. La hipótesis también tiene implicaciones evolutivas. No debe ser casual que genes homólogos dirijan la formación de la cabeza en moscas y en vertebrados. Además, fenómenos de duplicación, delección o reespecificación de segmentos pueden estar relacionados con las grandes modificaciones del encéfalo anterior que se registran en la evolución de los vertebrados.

Los autores de la hipótesis no la consideran, de momento, aplicable a los primordios del neocórtex, los que originan la corteza cerebral de los mamíferos. No existe, en las primeras etapas del desarrollo, una partición transversal de los primordios neocorticales en dominios de expresión génica.

La idea generalizada es que la formación de patrones en el neocórtex depende fundamentalmente de las aferencias talámicas, es decir, de la llegada de axones procedentes del tálamo. Sin embargo, una experiencia publicada muy poco antes del artículo de Rubenstein y cols. señala, por primera vez, la posibilidad de que exista una especificación regional del neocórtex anterior a la llegada de las aferencias talámicas [Cohen-Tannoudji et al., *Nature*, **368**, 460 (1994)]. Se trata de la proporcionada por una línea de ratones transgénicos en cuyo

genoma se ha insertado el gen *LacZ* de *Escherichia coli*. Estos ratones expresan este gen, cuyo producto es el enzima beta-galactosidasa, en el neocórtex del embrión, concretamente en las neuronas de la capa IV del área somatosensorial. La expresión se considera como un marcador intrínseco de identidad del córtex somatosensorial. Los investigadores realizaron experimentos consistentes en el trasplante de un fragmento de los primordios corticales a otras zonas del encéfalo, como el cerebelo, o incluso se injertaron en cerebros de ratones recién nacidos. La extracción de los injertos se hizo antes de la llegada de las aferencias talámicas. Pues bien, a pesar de esto, las neuronas expresaron el marcador, indicando que su proceso de diferenciación, como parte de la corteza somatosensorial, ya estaba iniciado en el momento del injerto. Una posible explicación de este resultado podría estar en los procesos de organización segmentaria y especificación regional propuestos por el modelo prosomérico.

**R. Muñoz-Chápuli, Profesor Titular de Biología Animal.**

## NEUROBIOLOGÍA

### EL CANTO DE LAS AVES: UNA CUESTIÓN DE NEURONAS

El canto de las aves es uno de esos comportamientos que muestra un dimorfismo sexual acentuado. En la mayoría de las especies, son los machos los que cantan con más frecuencia o, al menos, producen cantos más complejos. Este dimorfismo sexual en el comportamiento del canto llega a extremos como en el caso de una especie de pinzón, el pinzón cebrado australiano, en la cual sólo canta el macho. En otros casos, como el del canario, ambos sexos son capaces de cantar, pero es el macho el que produce cantos más elaborados y complejos.

Gran parte de la estructura acústica del canto de las aves se produce modulando el flujo de aire que pasa a través del órgano vocal o *siringe*, un órgano muscular interpuesto en las vías respiratorias

de las aves. La *siringe* consiste esencialmente en una caja resonante que contiene unas membranas vibrátiles en su interior, cuyo 'tono' es regulado por la tensión contráctil de fibras musculares esqueléticas (algo parecido ocurre con las cuerdas vocales de la laringe, que regulan el flujo de aire que pasa por ella modificando de esa forma el tono de la voz). Los pájaros cantores han desarrollado un sistema de núcleos (grupos neuronales distinguibles histológicamente) en el encéfalo que contribuyen al aprendizaje y producción del canto (ver figura). La contracción de la musculatura de la *siringe* está gobernada por motoneuronas, localizadas en un núcleo denominado hipogloso (H), cuyos axones inervan directamente las fibras musculares de ese órgano (en