



Ni cabalmente clásico, ni completamente molecular: un análisis del concepto de gen en la genética del comportamiento

Nahuel PALLITTO
Guillermo FOLGUERA



RESUMEN

El modo en que las ciencias biológicas conceptualizan a los genes ha sido analizado por diversos autores de la filosofía de la biología. Pese al reconocimiento de una pluralidad de conceptos de gen diferentes al seno de la disciplina, se ha impuesto una conceptualización de carácter principalmente dualista, identificando un concepto de gen clásico (gen-P) y otro concepto de gen molecular (gen-D). A su vez, se ha manifestado la independencia de tales conceptos y la imposibilidad de hallar nociones “híbridas”. En este artículo, analizamos con cuáles conceptos de gen opera la genética del comportamiento y mostramos que la caracterización hegemónica no se ajusta a lo que sucede en el área. En particular, postulamos que en la genética del comportamiento conviven dos distintos conceptos de gen, siendo uno de ellos de índole “híbrida”. De aquí que nuestra propuesta se enmarca en el consenso pluralista de la filosofía de la biología, pero rechaza el carácter dualista que ha fundamentalmente adoptado.

PALABRAS-CLAVE • Gen-P. Gen-D. Genética del comportamiento. Dualismo. Pluralismo.

INTRODUCCIÓN

En tiempos recientes, el concepto de gen ha sido objeto de clarificaciones diversas por parte de filósofos de la biología. Preguntas tales como “¿qué es un gen?”, “¿cuál es su función en un organismo?” y “¿qué relación existe entre los genes y el fenotipo?” han sido cuidadosamente abordadas por investigadores que incorporan como objeto de análisis a los propios marcos teóricos y conceptuales de la biología. En términos generales, los estudios existentes coinciden en reconocer múltiples conceptos de gen diferentes al seno de la biología (cf. Waters, 1994; 2004; 2007; Moss, 2003a; 2003b; 2008; Stotz *et al.*, 2004; Griffiths & Tabery, 2008; El-Hani, 2007; Meyer *et al.*, 2011). Como consecuencia de ello, se ha establecido cierto consenso pluralista en torno al concepto de gen (Beurton *et al.*, 2000; Stotz & Griffiths, 2004; Rheinberger *et al.* 2015). No obstante, a pesar de la diversidad conceptual propuesta, en la bibliografía específica

predominan fundamentalmente dos conceptualizaciones distintas: la primera de ellas concibe a los genes como generadores de diferencias fenotípicas y ha sido denominada como “concepto de gen clásico” (cf. Waters, 1994; 2004; 2007) o “gen-P” (cf. Moss, 2003a; 2003b; 2008). La segunda, concibe a los genes como secuencias específicas de ADN que sirven como templados en la producción de otras moléculas y ha sido denominada como “concepto molecular de gen” (cf. Waters, 1994) o “gen-D” (cf. Moss, 2003a; 2003b; 2008). Para estos autores, los conceptos coexisten de forma autónoma en la biología, instanciándose en distintos programas de investigación y correspondiendo a distintos dominios de aplicación. A su vez, Moss advirtió que las conceptualizaciones no deben ser confundidas ni solapadas, rechazando de este modo formas híbridas, y que operar con conceptualizaciones intermedias supondría algún tipo de error conceptual o empírico (cf. Moss, 2003a; 2003b).

Sin embargo, la biología presenta campos del conocimiento en los cuales los genes parecieran ser conceptualizados de manera diferente a las propuestas por Waters y Moss, exhibiendo escenarios complejos que obligan a cuestionar el compromiso con las distinciones establecidas por dichos autores. Tal es el caso, a nuestro entender, de la genética del comportamiento, subdisciplina de la biología del comportamiento que indaga la relación entre los genes y el fenotipo comportamental. La genética del comportamiento se consolidó formalmente como subdisciplina en la década de 1960, tras implicarse en la tendencia general de la biología del siglo xx que adoptó a los genes como los principales elementos explicativos de los fenómenos asociados con la vida (cf. Lewontin, 2000; Fox Keller, 2002; Moss, 2003a). Como cabría esperar, las ciencias biológicas del comportamiento no presentaron una excepción a dicha tendencia, reconociendo algunos de sus principales referentes que la genética ocupó un rol epistemológico fundamental en la integración de campos del conocimiento previamente relegados de la disciplina. En palabras de Robert Plomin y colaboradores, “de hecho, la genética es central para las ciencias de la vida y le otorga a las ciencias del comportamiento un lugar dentro de las ciencias biológicas” (Plomin *et al.*, 2013, p. xvii).

Así, a pesar de numerosos embates y rechazos que recibieron históricamente las elucidaciones genéticas del comportamiento por ser consideradas explicaciones reduccionistas y deterministas, en las últimas décadas los campos del conocimiento comportamentales que acuden al nivel genético de explicación se han vigorizado y han logrado cierta visibilidad y reconocimiento público (cf. McGue, 2010). A su vez, cabe reconocer que las tensiones planteadas no se fueron resolviendo sino disolviendo y que, al margen de acuerdos y disensos, las ciencias biológicas del comportamiento se encuentran actualmente inmersas en asociaciones entre genes y comportamientos. Asimismo, los interrogantes a los que la genética del comportamiento busca dar respuesta permiten comprender por qué la subdisciplina resulta ser un campo de estudio fecundo para analizar conceptualmente cómo se conciben los genes. Esto se debe a

que, frente a determinado comportamiento animal o humano, los análisis de la genética del comportamiento pretenden, por un lado, cuantificar la influencia genética en la variación fenotípica de una población y, por el otro, reconocer cuáles son los genes involucrados y comprender el modo en que los mismos influyen en ciertos comportamientos (cf. McGue, 2010; Plomin *et al.*, 2013).

Para ello, los investigadores del área utilizan estrategias de la genética cuantitativa y estrategias de la genética molecular, las cuales se basan en heurísticas de otras áreas de la biología (cf. Plomin *et al.*, 2002). En ese sentido, se reconoce que la estrategia de la genética cuantitativa reposa en métodos y conceptos de la genética de poblaciones o cuantitativa, mientras que la de la genética molecular lo hace en métodos y conceptos de la biología molecular (cf. McClearn, 1993; Longino, 2012; Plomin *et al.*, 2013). De este modo, en la genética del comportamiento confluyen al menos dos aproximaciones genéticas distintas cuyas caracterizaciones filosóficas previas muestran diferencias teóricas y metodológicas importantes. Entre las divergencias teóricas, se encuentra el modo en que se considera que tales subdisciplinas conceptualizan a las entidades denominadas genes. Por ejemplo, retomando las distinciones de Waters y Moss, se reconoce que el concepto clásico de gen, o gen-P, subyace a la genética de poblaciones o cuantitativa y el concepto molecular, o gen-D, a la biología molecular (cf. Waters, 1994; Moss, 2003a; Rheinberger *et al.*, 2015).

Surge, como consecuencia, la pregunta por el modo en que la genética del comportamiento, área en la que se reúnen dos aproximaciones con conceptualizaciones de los genes diferentes, concibe a las entidades genéticas. Puesto el interrogante en el contexto de un consenso filosófico de carácter fundamentalmente dualista que excluye conceptos genéticos intermedios, el objetivo principal del presente trabajo es indagar con cuáles conceptos de gen opera la genética del comportamiento. A su vez, se buscan abordar interrogantes tales como: ¿coexisten las conceptualizaciones clásicas y moleculares desvinculadas o es que prevalece alguno de los conceptos por sobre el otro? ¿Quizás fluctúa el discurso entre las dos conceptualizaciones? ¿O se da el caso de que el concepto de gen adoptó alguna forma híbrida en la subdisciplina al confluir en ella la genética cuantitativa y la genética molecular? En medio de todas estas posibilidades, nuestra hipótesis general de trabajo es que en la genética del comportamiento coexisten dos conceptualizaciones distintas de gen: la estrategia de la genética cuantitativa conserva el concepto clásico o gen-P mientras que la estrategia de la genética molecular adopta una conceptualización híbrida de gen entre las indicadas por Waters y Moss. De aquí que nuestra propuesta se enmarca en el consenso pluralista de la filosofía de la biología, pero rechaza el carácter dualista que ha fundamentalmente adoptado.

Con este fin, el trabajo posee la siguiente estructura. En la próxima sección, realizaremos una revisión crítica de los conceptos de gen en la biología propuestos por Waters y Moss. A continuación, en la sección 2 brindaremos una descripción más

detallada de la genética del comportamiento, puntualizando en las características de sus dos estrategias de análisis fundamentales y en el modo en que cada una de dichas estrategias conceptualiza a los genes. Luego, en la sección 3 arribando al nodo argumentativo del trabajo, compararemos los conceptos involucrados en el área con las distinciones realizadas por Waters y Moss. Finalmente, en la última sección, realizaremos una serie de consideraciones generales acerca del caso aquí presentado en su vínculo con los análisis conceptuales provenientes de la filosofía de la biología.

I LAS CONCEPTUALIZACIONES HEGEMÓNICAS DE LOS GENES EN LA FILOSOFÍA DE LA BIOLOGÍA

Tal como fue anticipado en la Introducción, se pueden reconocer diversos estudios realizados desde la filosofía de la biología que han registrado e indagado la presencia de distintos modos de conceptualizar el gen al seno de la biología. En esta sección nos centraremos en las caracterizaciones ofrecidas por Waters y Moss. Dicha elección se justifica en que éstas suelen ser las más citadas y recuperadas en la bibliografía filosófica específica que aborda la conceptualización de los genes. Si bien nuestro trabajo no presenta objetivos ni pretensiones históricas, resulta necesario a nuestros fines algunas alusiones al devenir de la genética como campo subdisciplinar de la biología. En los orígenes de la genética, por tanto, comienza nuestro recorrido.

1.1 UNA BREVE CONTEXTUALIZACIÓN HISTÓRICA

El siglo XIX marcó una bisagra en las investigaciones de los seres vivos al incorporar al fenómeno de la herencia como tema central de estudio de la biología (cf. Jacob, 1973; Bowler, 1989). Surgieron por entonces dos propuestas alternativas para dar cuenta de dicho fenómeno: una que concebía a la herencia como una magnitud análoga a una fuerza física y otra que la conceptualizaba como si se tratara de una estructura material particulada (cf. Gayon, 2000). La primera de ellas, que dio origen a la tradición biométrica y más tarde a la genética cuantitativa, fue la que predominó durante la segunda mitad del siglo XIX y tuvo como principal exponente a Francis Galton, quien desarrolló métodos estadísticos para estimar la correlación de caracteres entre individuos parentales y descendientes. El coeficiente de correlación no era otra cosa que una medida de la herencia como fuerza de grados de intensidad variable. Sin embargo, a principios del siglo XX, con la recuperación de los trabajos de Gregor Mendel, comenzó a imperar la representación estructuralista de la herencia (cf. Gayon, 2000).

Al margen de no poder brindar un sustrato material que fuera responsable de la transmisión de características entre generaciones, la herencia empezó a ser expresada fundamentalmente en un lenguaje de unidades o partículas.¹ Lo estrictamente relevante era qué tipo de unidades hereditarias presentaban los individuos y en qué combinaciones. Estas unidades, denominadas previamente como “factores”, recibieron en 1909 por Johannsen el nombre de “genes” (cf. Falk, 1986, 2010; Rheinberger *et al.*, 2015). Con un objeto de estudio novedoso, y con un método experimental propio, surgía así la genética, una nueva ciencia de la herencia que presentaba como objetivo fundamental el estudio de poblaciones de organismos con el fin de investigar cómo se heredaban los rasgos fenotípicos entre generaciones (cf. Jacob, 1973; Bowler, 1989).

En lo que respecta a la descripción material de los genes, muchos de los principales investigadores de la época reconocían que dicha especificación no resultaba necesaria: “Al nivel al cual los experimentos genéticos descansan, no hay ni la más mínima diferencia entre si el gen es una unidad hipotética o una partícula material” (Morgan, 1935, p. 3). Al margen de las posibilidades técnicas y teóricas de entonces, el operar con entidades cuya naturaleza material se desconocía encuentra su justificación en la propia práctica de la genética de la primera mitad del siglo xx. Los genes eran estudiados de manera indirecta a través del fenotipo, el cual se suponía estaba determinado por la estructura genética subyacente. De este modo, distintos aspectos fenotípicos eran considerados indicadores de diferentes variantes genéticas, concibiendo así al fenotipo como una “ventana” al genotipo (cf. Rheinberger *et al.*, 2015). Lo relevante para el área desde un punto de vista epistémico era la relación que existía entre un cambio en las variantes de un gen y el cambio en un rasgo fenotípico determinado.

En el marco de la teoría evolutiva de la primera mitad del siglo xx, el concepto de gen adoptó características similares en su relación con el fenotipo. Como expresó Scott Gilbert,

el gen de la Síntesis Moderna de la década de 1940 era una abstracción. No era una secuencia, su estructura era desconocida (y generalmente pensada proteína), y los mecanismos para dar cuenta de los cambios genéticos (mutación y recombinación) no eran explicados. Pero, además, dada la naturaleza abstracta y matemática del gen, nada de eso importaba. El gen podía ser cualquier cosa que tuviese las propiedades de transmisión con cambio infrecuente. Los alelos “A” y “a” ni siquiera necesitaban ser ADN (Gilbert, 2000, p. 179).

Al igual que en el campo de la genética, los genes en la síntesis moderna se definían y manifestaban por las diferencias fenotípicas que causaban.

¹ Pablo Lorenzano (2007) analiza detalladamente los cambios y las continuidades teóricas de lo comúnmente conocido como *genética clásica* desde los trabajos de Mendel hasta los de Morgan, brindando una caracterización alternativa al relato de la “historia oficial”.

1.2 O BIEN CLÁSICO O BIEN MOLECULAR

Nos encontramos, pues, con lo que resulta ser uno de los primeros conceptos de gen que aparecieron en la biología y que ha sido caracterizado por Waters y Moss de distinta manera, aunque con similitudes importantes. Waters (cf. 1994; 2004; 2007) lo denominó “concepto clásico de gen”. Para el autor, el concepto se centra en la idea de que los genes son unidades cuyas mutaciones resultan en diferencias fenotípicas. En una dirección similar, Moss (cf. 2003a; 2003b; 2008) indicó que el gen de la primera etapa de la genética, o genética clásica, se pensaba y se concebía en virtud de su relación con el fenotipo. Como el autor considera que la relación entre el genotipo y el fenotipo se comprendía de una manera preformacionista, denominó a este sentido del gen como “gen-P”.² Así, nos propone la siguiente descripción: “Lo que permite a algo satisfacer las condiciones de ser un gen-P es algún tipo de relación predictiva en la aparición de cierto fenotipo (...) siendo indeterminado con respecto a la estructura del ADN, es decir, a la secuencia específica de nucleótidos” (Moss, 2008, p. 41). Resulta sumamente interesante profundizar en las consideraciones realizadas por Waters y Moss, para quienes la propia significación del gen clásico supone consideraciones acerca del fenotipo. Por un lado, ambos parecieran reconocer que el concepto encierra la idea de gen como “generador de diferencias”.

Una diferencia en un gen puede provocar una diferencia en una variable fenotípica en un contexto genético y ambiental particular, permitiendo esquemas predictivos. En ese sentido, el gen constituye un factor que, al variar entre un conjunto de organismos, genera diferencias fenotípicas observables en dichos organismos. Pero, a su vez, el concepto de gen-P presenta aspectos de referencia de mayor amplitud que conviene desvelar. Centrémonos nuevamente en las palabras de Moss: “El gen-P se asocia a, de hecho, es definido por un fenotipo y de este modo arrastra la noción de fenotipo al espacio semántico de referencia de la palabra gen” (Moss, 2008, p. 42). Independientemente del tipo de relación que se asuma entre uno y otro, lo realmente significativo y emblemático de esta forma de concebir a los genes es que de los mismos siempre se predicen cosas vinculadas con el fenotipo, como ser relaciones, efectos, contribuciones, o hasta determinaciones, de los rasgos fenotípicos. Sin dudas, esta consideración trasciende y amplía la mera postulación de los genes como potenciales generadores de diferencias, al abrir todo un abanico de posibles efectos de los genes sobre el plano fenotípico.

Sin embargo, los esquemas conceptuales de la genética sufrieron importantes modificaciones a mediados del siglo xx con el descubrimiento de la estructura del ADN y la formulación del denominado “dogma central” de la biología, dando paso al naci-

² La letra “P” simboliza preformacionismo. Como reconoce el propio Moss, preformacionismo aquí adopta un sentido diferente a como es concebido por la historia de la biología, refiriéndose a un tipo particular de relación entre el genotipo y el fenotipo.

miento de la biología molecular. La propia noción de gen, concepto central del área, sufrió cambios a partir de entonces, identificándose los genes con secuencias nucleotídicas de las moléculas de ADN localizadas en los núcleos celulares. De este modo, la conceptualización de los genes como entidades abstractas cedió su lugar a una nueva conceptualización de los genes como entidades materiales cuya especificidad funcional estaba determinada por la secuencia de nucleótidos que los conformaban. En palabras de Waters, “el concepto fundamental que subyace a la aplicación de ‘gen’ en la biología molecular es aquel de un gen para una secuencia lineal en un producto en algún estado de expresión génica, de aquí en adelante denominado ‘concepto molecular de gen’” (1994, p. 178). De manera análoga, Moss denomina a este concepto de gen como “gen-D”, donde la letra “D” simboliza desarrollo. Para el autor, el gen-D se encuentra definido por una secuencia de ADN, siendo indeterminado con respecto al fenotipo. Dice Moss al respecto: “si algún fragmento de ADN sirve de templado en la producción de una molécula de ARN complementaria, entonces, para un biólogo trabajando a nivel celular o molecular, dicho fragmento cuenta como un gen” (Moss, 2008, p. 42). A su vez, el autor agrega que esta concepción no predica nada acerca del fenotipo. Tomando en cuenta lo expresado por los autores, el concepto molecular de gen o gen-D se asienta en una estructura molecular que especifica la estructura de sus productos, también pertenecientes al nivel de organización molecular.

Ahora bien: la reconceptualización de los genes acontecida a mediados del siglo xx no ha supuesto un abandono del concepto de gen como generador de diferencias. Todavía hoy, se considera que ciertos programas de investigación utilizan dicho concepto de manera útil y legítima (cf. Schwartz, 2000; Stotz *et al.*, 2004; Rheinberger *et al.*, 2015). A partir de ello, Waters y Moss sostienen que desde la irrupción de la biología molecular conviven en la biología las dos conceptualizaciones de los genes presentadas. Por un lado, entonces, se halla aquella conceptualización propia de la genética clásica, la genética de poblaciones y la genética cuantitativa que concibe los genes en su relación con el fenotipo (gen clásico o gen-P) y aquella otra propia de la biología del desarrollo o la biología molecular que concibe a los genes como unidades de ADN que sirven como recursos del desarrollo en la producción de moléculas (gen molecular o gen-D). A su vez, estos autores rechazan o dan por descontada la presencia de conceptualizaciones intermedias, argumentando uno de ellos que formas híbridas constituyen errores de tipo conceptual. Pero, ¿qué sucede en el caso de la genética del comportamiento? ¿Cómo conceptualiza y opera con los genes el área? Nuestro próximo paso, entonces, consiste en revisar conceptualmente cada una de las estrategias involucradas en el área con el fin de abstraer el modo en que la subdisciplina conceptualiza y opera con las entidades genéticas.

2 LA CONCEPTUALIZACIÓN DE LOS GENES EN LA GENÉTICA DEL COMPORTAMIENTO

2.1 EL GEN EN LA ESTRATEGIA DE LA GENÉTICA CUANTITATIVA

En la primera sección, hemos comentado que la genética del comportamiento utiliza dos estrategias de análisis diferentes: una de parentesco cuantitativo y otra de parentesco molecular. Comencemos, pues, analizando el concepto de gen presente en la estrategia de la genética cuantitativa. Para ello, conviene trazar brevemente algunos acontecimientos históricos que resultan significativos para su comprensión.

Como ha sido reconocido, el marco teórico de la genética cuantitativa surgió en virtud de algunas críticas que le fueron realizadas a la genética de poblaciones a mediados del siglo xx (cf. Falconer & Mackay, 1996). En particular, las críticas apuntaban a una de las conjeturas asumidas por los modelos utilizados, los cuales suponían que los rasgos fenotípicos se hallaban controlados por variantes alélicas presentes en uno, dos o a lo sumo tres loci genotípicos (cf. Okasha, 2012). Ciertamente, las explicaciones evolutivas de la genética de poblaciones se comprometieron con un concepto de gen determinista, en la medida en que se supuso que la segregación de rasgos fenotípicos de una generación a la siguiente se hallaba garantizada por la segregación de alelos durante la meiosis.³ Una noción semejante entre el genotipo y el fenotipo resultaba necesaria para conciliar los mecanismos de herencia mendelianos con las exigencias de la teoría evolutiva darwiniana. Sin embargo, tal caracterización del gen como determinante de un rasgo fenotípico no parecía eficaz al momento de explicar la variación continua observada en la mayoría de los rasgos fenotípicos de los individuos de las poblaciones estudiadas. Así, ciertos investigadores se vieron en la necesidad de realizar distinciones que permitiesen dar cuenta de las variaciones continuas en función de los factores mendelianos. En uno de los libros actualmente canónicos dentro del área de la genética cuantitativa, leemos:

Por lo tanto, la distinción entre los genes concernientes a los caracteres mendelianos y aquellos concernientes a los caracteres métricos reposa en la magnitud de sus efectos relativos en relación con otras fuentes de variación. Un gen que posea un efecto suficientemente importante para causar una discontinuidad fenotípica, independientemente de la segregación en otros *loci* y de la variación no-genética, puede ser estudiado por métodos Mendelianos, mientras que un gen cuyos efectos son pequeños para causar una discontinuidad no pueden ser

³ George C. Williams (1966, p. 24) definió al gen de la genética de poblaciones como “aquello que segrega y recombina con frecuencia apreciable”. De todos modos, en lo que respecta a la relación entre los genes y el fenotipo, el autor sostuvo: “Por supuesto, la selección de dichos genes está mediada por el fenotipo, y para ser selecto favorablemente, un gen debe aumentar el éxito reproductivo fenotípico medido como el efecto aritmético medio de su actividad en la población en la que es selecto.” (Williams, 1966, p. 25). Como puede apreciarse, además de ser unidades de segregación y recombinación, los genes evolutivos también son unidades funcionales cuyos alelos determinan distintas clases fenotípicas en las poblaciones.

estudiados de manera individual (...) La distinción, aunque conveniente, no es una de carácter fundamental, y no hay buenas evidencias para decir que hay dos tipos de genes con propiedades diferentes (Falconer & Mackay, 1996, p. 101).

Como se advierte, no hay un desacuerdo esencial entre la genética de poblaciones y la genética cuantitativa en el modo de conceptualizar y operar con los genes. En ambos casos se los concibe en términos de sus efectos sobre el fenotipo. La diferencia estriba en la magnitud de esos efectos, es decir, si los mismos son lo suficientemente grandes e importantes para establecer una fuerte asociación entre un alelo y un fenotipo o si son pequeños y contribuyen en una proporción baja a determinado fenotipo. En virtud de lo dicho, la genética cuantitativa lidia con los llamados «rasgos poligénicos», aquellos que se consideran afectados por muchos genes de efectos pequeños, actuando de manera simultánea (cf. Falconer & Mackay, 1996; Okasha, 2012). La descomposición de la influencia sobre el fenotipo en varias unidades genéticas de baja contribución permitió conciliar la idea herencia particulada con la observación de que la mayoría de los rasgos fenotípicos varían de forma continua en las poblaciones.

Este mismo marco teórico es utilizado en el caso de la metodología de la genética cuantitativa en el contexto de la genética del comportamiento:

Para rasgos comportamentales complejos en el ser humano, experimentos de la naturaleza (gemelos) y experimentos de la cultura (adopciones) son ampliamente usados para estimar el efecto neto de los genes y el ambiente. La teoría que subyace a estos métodos se denomina genética cuantitativa. La genética cuantitativa estima el grado en que las diferencias observadas entre individuos se deben a diferencias genéticas o a diferencias ambientales de algún tipo, sin especificar cuáles son los genes o ambientes específicos involucrados (Plomin *et al.*, 2013, p. 73).

Conocer, entonces, la base genética de estos rasgos complejos y cuantitativos constituye el objetivo principal de la estrategia de genética cuantitativa en la genética del comportamiento. Para lograr este objetivo, se elaboran modelos matemáticos que pretenden diseccionar la variación fenotípica observada en una población en componentes de variación genética y ambiental. La siguiente ecuación ilustra una de sus versiones más sencillas:

$$P_{ij} = G_i + E_j \quad (I)$$

En la cual:

P es la desviación fenotípica respecto a la media poblacional; G, la contribución genética a la desviación y E, el componente ambiental.

Mientras que:

i es el individuo determinado y j, el ambiente particular.

Lo que este modelo nos informa es cuánto de la desviación en un rasgo fenotípico con respecto a la media poblacional se puede atribuir a influencias genéticas o del ambiente. Dicho de otro modo, estos estudios se preguntan cuánto de la variación observada en los comportamientos individuales de una población determinada puede ser atribuido a diferencias genéticas de algún tipo entre los individuos y cuánto puede ser atribuido a diferencias ambientales a las cuales se encuentran expuestos. De este modo, los estudios que se centran en esta estrategia contrastan las similitudes fenotípicas con el grado de similitud genética entre individuos. Si individuos que se encuentran más emparentados genéticamente también tienden a ser más parecidos en algún rasgo comportamental, se estima que los genes poseen un efecto en la variación del rasgo en cuestión. Los sujetos que se utilizan en los análisis suelen ser gemelos idénticos, hermanos dicigóticos, hermanos dados en adopción y parientes de todo tipo. La idea básica es comparar fenotipos de sujetos que difieran en el grado de similitud genética, controlando de una manera estadística las fuentes de similitud ambiental. Por ejemplo, si un estudio muestra que gemelos idénticos tienden a ser más similares que hermanos dicigóticos que en promedio comparten un 50% del genoma, se concluye que existe una contribución de los genes en la variación del comportamiento. En ese sentido, tanto los genes como el ambiente constituyen posibles factores modificadores del fenotipo.

Hasta el momento, entonces, la conceptualización genética analizada no pareciera mostrar compromisos teóricos con ningún tipo de sustrato material ni con el modo en que los genes funcionan. Tal es, como mostramos, la característica central del concepto de gen en la estrategia de la genética cuantitativa, heredera del mismo campo semántico de la genética mendeliana y de poblaciones. Los análisis de la estrategia de la genética cuantitativa, por sus propios esquemas teóricos y conceptuales, no requieren de la especificación material de los factores hereditarios ni del modo en que los mismos operan en la generación de la variabilidad fenotípica continua. Por ello, se vuelve innecesario en dicha estrategia especificar cuáles son los genes involucrados y cuáles son los factores ambientales intervinientes (cf. Plomin *et al.*, 2013). Simplemente se pretende detectar de una manera estadística las fuentes de variación comportamental que se observa en las poblaciones, considerando que las mismas pueden ser genéticas o ambientales. Así es como puede expresarse algo acerca del control genético de un rasgo sin información exacta acerca de los genotipos subyacentes (cf. Ridley, 2004). Esto se vuelve posible en la medida en que se restringe el concepto de gen a su relación con el fenotipo y es precisamente eso lo que realiza la estrategia de la genética cuantitativa, al adoptar una conceptualización “fenotípica” del gen. En esta manobra conceptual, se vuelve irrelevante la consideración de la cadena causal de eventos que conectan al genotipo con el fenotipo (cf. Feldman & Lewontin, 1975). Por estos motivos, sostenemos que la estrategia cuantitativa en la genética del comportamiento

conceptualiza y opera con los genes de la forma clásica o, en términos de Moss, como si se trataran de Genes-P. En efecto, lo dicho puede verse reflejado en diversos artículos de *Behavior Genetics*, principal revista en temas concernientes al análisis genético de los comportamientos. A modo de ejemplo, en Haworth y colaboradores (2009) se utilizan datos de 11000 pares de gemelos provenientes de seis estudios de cuatro países diferentes para estimar la contribución de la variabilidad genética en habilidades cognitivas superiores. Asimismo, un estudio longitudinal de 409 familias adoptivas y 208 familias no adoptivas, citado por McGue y sus colaboradores revela resultados consistentes con un incremento de la influencia de factores genéticos en el hábito de consumir alcohol durante la transición de la adolescencia a la temprana adultez (cf. McGue *et al.*, 2014). En ambos casos, se conceptualiza y opera con los genes en función de sus efectos sobre el fenotipo, sin recurrir a descripciones o análisis que involucren el nivel molecular.

Ahora, nuestro próximo paso consiste en indagar el concepto de gen que presupone la estrategia de la genética molecular dentro de la genética del comportamiento.

2.2 EL GEN EN LA ESTRATEGIA DE LA GENÉTICA MOLECULAR

Si los estudios de la genética cuantitativa mostraron influencias significativas de varianza genética sobre la varianza fenotípica, entonces se abre el camino a la investigación que corresponde a la estrategia de la genética molecular. En ese sentido, la estrategia en cuestión procura brindar respuestas a las preguntas que exceden el marco teórico de la genética cuantitativa. Ahora, el desafío consiste en identificar cuáles son los genes que se encuentran efectivamente involucrados y, posteriormente, analizar cómo afectan a un fenotipo comportamental en cuestión (cf. Plomin *et al.*, 2002; 2013; Longino, 2012). De este modo, la estrategia asociada a la genética molecular apunta al reconocimiento e identificación de áreas genómicas particulares que contengan genes específicos (o marcadores genéticos que segreguen junto con dichos genes) con un efecto en un comportamiento determinado. Entonces, en general, a las estimaciones de la genética cuantitativa le sucede la búsqueda de aquellos marcadores o genes vinculados con la variación fenotípica. Para ello existen diversas metodologías, siendo una de las más utilizadas en la actualidad aquella que se conoce como GWAS (*Genome Wide Association Studies*).

Estos estudios sondan gran parte del genoma en busca de asociaciones entre rasgos cuantitativos y variantes nucleotídicas denominadas SNP's (*Single Nucleotide Polymorphisms*). Como el nombre lo indica, se trata de diferencias en un único nucleótido halladas en un grupo de individuos. Si tales variantes se encuentran con mayor frecuencia en aquellos individuos que presentan determinado comportamiento o

patología, se estima que en aquella región del genoma residen uno o más genes que contribuyen con su ocurrencia. Como puede apreciarse, los estudios clásicos parten de una clase fenotípica de interés para luego buscar aquellos marcadores moleculares que correlacionen con el fenotipo en cuestión. Una vez identificados los marcadores genéticos, se procede a analizar el modo en que se conectan causalmente con un comportamiento determinado. ¿Cómo se conceptualizan, entonces, los genes desde la perspectiva de la estrategia de la genética molecular? A su vez, ¿cómo se opera con el concepto en el marco de dicha estrategia? Para comenzar a brindar una respuesta a tales interrogantes conviene observar la siguiente descripción de los genes propuesta por investigadores del área:

Para los genetistas del comportamiento, lo más importante de entender respecto al ADN como base de la herencia es que el proceso mediante el cual los genes afectan al comportamiento no es místico. Los genes codifican secuencias de aminoácidos que forman los miles de proteínas de las cuales los organismos están formados. Las proteínas crean el esqueleto, los músculos, el sistema endócrino, el sistema inmune, el sistema digestivo y, más importante para el comportamiento, el sistema nervioso (Plomin *et al.*, 2013, p. 44).

Desde este punto de vista, en la estrategia de la genética molecular los genes contienen información para las secuencias de aminoácidos de las proteínas que afectan los comportamientos de los organismos (cf. Charney, 2012). Conceptualmente, los genes ejercen sus efectos sobre el comportamiento mediados por proteínas que afectan al sistema nervioso. Aunque su acción inmediata consista en intervenir en la producción de otras moléculas, lo cierto es que presentan un efecto indirecto sobre el sistema nervioso y el fenotipo comportamental, pudiendo predicar acerca de ellos cosas vinculadas con determinados comportamientos. Pues bien, ¿frente a qué tipo de concepto estamos aquí? En una primera aproximación, se observa que el concepto no pareciera ajustarse rigurosamente a las propuestas de Waters y Moss. Por un lado, presenta cierta semejanza con el concepto molecular de gen o gen-D, en la medida en que los genes ejercen su rol a través de la producción de moléculas de ARN y proteínas. Pero, por otro lado, conservan también características del concepto clásico de gen o gen-P, ya que de los genes se predicen efectos vinculados con el fenotipo.

Este mismo carácter intermedio puede apreciarse a partir de los pasos metodológicos que sigue la estrategia en su búsqueda por identificar genes específicos. En principio, como se desprende de la conceptualización mencionada, la búsqueda supone la posibilidad de hallar secuencias nucleotídicas de ADN, objetivo no propuesto por la estrategia de la genética cuantitativa. Un estudio típico suele incluir cuatro pasos (cf. Pearson & Manolio, 2009):

- (1) Se selecciona un conjunto de individuos que presente el rasgo de interés y un grupo control que no lo presente.
- (2) Se aísla el ADN de cada individuo y se lo secuencia en las regiones que presentan polimorfismos.
- (3) Se realizan análisis estadísticos que determinen si existen asociaciones significativas entre algunos SNPs y los rasgos en cuestión.
- (4) Se replica el estudio en alguna población que sea independiente de la utilizada en el primer estudio o se analizan experimentalmente las implicancias funcionales de los SNPs hallados.

Si bien es cierto que los genes se identifican conceptualmente con secuencias nucleotídicas (ya sea que el propio SNP corresponda a un gen o se encuentre ligado al mismo), se accede a éstos, como establece el punto (3), a través de las correlaciones que presentan las variantes con las diferencias fenotípicas presentes en una población de individuos en un tiempo determinado. Es decir que aquellos polimorfismos hallados operan, al igual que en el caso de la estrategia de la genética cuantitativa, como generadores de diferencias fenotípicas. Precisamente, porque se parte de diferencias fenotípicas observables es que dichas secuencias nucleotídicas son reconocidas en primer lugar.

Nuevamente, examinar algunos artículos de *Behavior Genetics* servirá para ilustrar el aparentemente carácter híbrido que adopta el gen en la estrategia de parentesco molecular. Davis y sus colaboradores conducen un GWAS con el fin de identificar variantes nucleotídicas que se encuentren asociadas a la habilidad cognitiva general en la niñez (cf. Davies *et al.*, 2010). Los autores comentan que veintiocho de los SNP's inspeccionados se encuentran próximos a genes moleculares con implicancias funcionales en la habilidad cognitiva de los niños. En otro trabajo llevado a cabo por Ficks y Waldman (2014), los investigadores realizan un meta-análisis de estudios que analizan la asociación entre polimorfismos en dos genes serotoninérgicos ($5HTTLPRK$ y $MAOA-uVNTR$) y la aparición de comportamientos antisociales. En ambos casos se trata de variantes en secuencias nucleotídicas que afectan la producción de proteínas (un transportador y una enzima, respectivamente) relevantes en el metabolismo de la serotonina, neurotransmisor vinculado a fenotipos comportamentales antisociales.

Tenemos, pues, la oportunidad de caracterizar cómo la estrategia de la genética molecular conceptualiza y opera con la entidad de gen. En un sentido, los genes son secuencias de ADN que sirven como templates a partir de los cuales se expresan distintos productos moleculares, ya sean ARN o proteínas. Es decir, la estrategia pareciera estar asumiendo el concepto de gen molecular o gen-D. Dar con un gen supone encontrar una secuencia nucleotídica en el ADN con alguna implicancia en la producción de otras moléculas. Sin embargo, dicha manera de concebir a los genes coexiste con la conceptualización clásica, en la medida en que el punto de acceso al nivel genético lo

constituyen las diferencias fenotípicas observadas en una población y los genes ejercen sus efectos sobre los comportamientos a través de la producción de proteínas. Lo dicho pareciera indicar, en efecto, que el gen de la estrategia molecular en la genética del comportamiento es uno de tipo híbrido.

3 UNA SUBDISCIPLINA Y DOS ESTRATEGIAS: ¿CUÁLES GENES?

Nos encontramos, por tanto, nuevamente enfrentados con el problema inicial del presente trabajo. Recordemos que en la bibliografía específica de la filosofía de la biología se reconocen principalmente dos conceptualizaciones diferentes de las entidades genéticas y se rechazan o excluyen formas híbridas o intermedias. Según Moss: “El gen-P y el gen-D constituyen diferentes tipos cualitativos de conceptos explicativos. No hay ningún gen que sea simultáneamente un gen-P y gen-D; confundirlos es tanto un error conceptual categórico como un error empírico” (Moss, 2003a, p. 60). Sin embargo, la descripción realizada de las estrategias utilizadas en la genética del comportamiento apunta, en diversos sentidos, en una dirección contraria a la de los autores considerados.

En primer término, hemos mostrado que el área fluctúa entre dos conceptos parcialmente diferenciados de gen, distanciándonos con respecto a Waters y Moss en la consideración que un mismo programa de investigación opera con un solo concepto de gen. Por un lado, la estrategia de la genética cuantitativa concibe a los genes de la forma clásica o como Genes-P, sin brindar explicaciones que involucren descripciones moleculares de los genes. Por otro lado, la estrategia de la genética molecular concibe a los genes en lo que pareciera ser una forma híbrida o intermedia entre el concepto clásico de gen y el concepto molecular. Esta última consideración nos conduce al segundo punto de desencuentro, el cual apunta a la posibilidad de encontrar en la práctica efectiva de la biología modos híbridos de conceptualizar y operar con las entidades genéticas. Dicha apreciación vale únicamente para la estrategia de parentesco molecular, la cual concibe a los genes como secuencias nucleotídicas que presentan efectos fenotípicos mediados por la producción de proteínas. Como también hemos argumentado, la forma en que se identifican los polimorfismos asociados a determinados fenotipos requería de una metodología que partiera de diferencias fenotípicas, suponiendo así que aquellas secuencias halladas responden simultáneamente a ser entidades moleculares y entidades generadoras de diferencias fenotípicas. En ese sentido, entonces, el concepto de gen asumido por la estrategia se solapa parcialmente con el concepto clásico o gen-P y el concepto molecular o gen-D.

Cuando Moss percibe que los investigadores conciben simultáneamente a los genes como generadores de diferencias fenotípicas y como entidades moleculares,

considera que los mismos incurren en errores conceptuales y empíricos. Pero mantener dentro del campo semántico de referencia del gen molecular aspectos vinculados con el fenotipo no implica necesariamente confundir el contenido de los conceptos o equivocar el dominio de aplicación de los mismos. Eso supondría imponer distinciones conceptuales a la propia práctica científica que opera muchas veces de forma independiente a las propias abstracciones o categorizaciones que se realizan desde la filosofía. La genética del comportamiento es un claro ejemplo de un campo subdisciplinar de la biología que en algunas ocasiones opera *de facto* con un concepto híbrido entre el considerado clásico y el molecular. Al mismo tiempo, aunque sin llegar a ser tan taxativo como Moss, Waters también excluye la posibilidad de un concepto híbrido. A lo sumo, admite la eventualidad de que los investigadores alternen entre el concepto clásico y el molecular en distintos momentos de una investigación. Como él mismo lo expresa:

Quizás una de las características más interesantes de este desarrollo conceptual es que los biólogos continúan usando ambos conceptos. Cuando los biólogos moleculares se centran en secuencias nucleotídicas, piensan en los genes en términos del concepto molecular. Pero en estadios tempranos de investigación, cuando no se han acercado a especificar secuencias nucleotídicas, tienden a pensar en los genes en términos del concepto clásico (Waters, 1994, p.184).

Según el autor, el hecho de focalizarse en una secuencia nucleotídica supone comprometerse con el concepto molecular. Pero lo cierto es que tal aseveración confronta con el modo en que los genetistas del comportamiento conciben a los genes a nivel molecular.

Resumiendo, pues, la genética del comportamiento parece tratarse de una subdisciplina con dos estrategias de análisis y dos conceptualizaciones genéticas que presentan diferencias entre sí pero que no responden fielmente a lo propuesto por Waters y Moss, siendo una de ellas de carácter híbrido. Cabe, entonces, preguntarse ahora cómo se vinculan entre sí. Y para brindar una respuesta a tal interrogante hay un factor que no puede pasar desapercibido en el ir y venir de las reflexiones: son los hallazgos de la genética cuantitativa, que opera con el concepto de gen-P, los que informan y guían la búsqueda de genes moleculares y el estudio de sus funciones (cf. Plomin *et al.*, 2002; Turkheimer, 2012). Por lo tanto, la referencia al fenotipo comportamental preexiste, tanto histórica como epistémicamente, a la identificación molecular de los genes. El reconocimiento de secuencias genómicas particulares ya se realiza en el contexto de la búsqueda de asociaciones entre las mismas y algún comportamiento determinado. De este modo, si quisiéramos preservar las distinciones de Waters y Moss para el caso de la genética del comportamiento, consideramos que los genes-P se “molecularizan” sin perder en el proceso su carácter de ser predicadores de características fenotípicas,

originando esa conceptualización híbrida que presenta la estrategia de la genética molecular. Desde luego, esta conclusión no nos compromete con estar de acuerdo con el modo que tienen los genetistas del comportamiento de caracterizar a los genes a nivel molecular. En la última sección brindaremos una breve reflexión al respecto.

CONSIDERACIONES FINALES

En estas notas acerca de la conceptualización de los genes en la genética del comportamiento, nos hemos simplemente limitado a comprender el modo en que se conceptualizan los genes, y se opera con ellos, en la genética del comportamiento. Como hemos mostrado en primer lugar, en la bibliografía específica de la filosofía de la biología predominan dos conceptualizaciones de gen diferentes que se originaron en los trabajos de Waters y Moss. En una de ellas, el gen se concibe en función de sus efectos sobre el fenotipo, siendo indeterminado con respecto a los procesos moleculares y a los mecanismos que vinculan a los genes con el fenotipo (gen clásico o gen-P). En el segundo caso, el gen se conceptualiza como una secuencia nucleotídica que opera como un recurso del desarrollo en la producción de otras moléculas (gen molecular o gen-D).

Dado el escenario planteado, ¿cómo se han integrado estos dos conceptos de gen diferentes al seno de la genética del comportamiento, la cual utiliza conceptos y estrategias de la genética molecular y la genética cuantitativa? Pues bien, consideramos que la integración se materializó conservando el concepto clásico o gen-P en la estrategia de la genética cuantitativa y conformándose una conceptualización híbrida de gen en el caso de la estrategia molecular, a la vez que ambas conceptualizaciones fluctúan en virtud de la aproximación escogida para realizar un determinado estudio dentro de la subdisciplina. Al mismo tiempo, hemos esbozado que tal conceptualización pudo haber surgido en virtud de la propia secuencia metodológica de pasos que, tanto histórica como epistémicamente, ha adoptado y adopta la subdisciplina en cuestión. En ese sentido, entonces, creemos que el concepto de la estrategia cuantitativa se ha proyectado al ámbito molecular, forjándose un concepto de gen que es a la vez clásico y molecular.

Pero a diferencia de las propuestas analizadas de los filósofos de la biología, nuestro pensar no inculpa a los genetistas del comportamiento de incurrir en errores conceptuales, al haber solapado el gen clásico y el gen molecular en un mismo concepto, tal como, por ejemplo, hiciera Moss (2003b) con Richard Dawkins y su concepto de replicador. En todo caso, sin expectativas de profundizar en una reflexión que ciertamente merece un tratado aparte, opinamos que las explicaciones causales que se realizan entre los genes moleculares y el fenotipo podrían responder a un esquema de simplificación que soslaya todas las complejidades de los factores y los niveles de or-

ganización que se encuentran entre el genotipo y el fenotipo. Dicho en otras palabras, bajo este esquema el gen híbrido constituiría un concepto explicativo reductivo entre el comportamiento y ciertas secuencias nucleotídicas del ADN. Sin dudas, a nuestros ojos, esta simplificación presenta implicancias indeseables, en la medida en que la prevalencia de ciertos comportamientos humanos se explica en función de distintas variantes genéticas y en la medida en que tales explicaciones abren paso a distintos desarrollos biotecnológicos que buscan manipular los genes a nivel molecular.

La *World Transhumanist Association* (2015), por ejemplo, propone a la ingeniería genética como uno de los principales medios disponibles para expandir las capacidades humanas, tanto físicas como comportamentales. No obstante, en donde Moss percibe una confusión entre dos conceptos que debieran mantenerse separados en virtud de una abstracción filosófica, nosotros observamos una conceptualización genética reductiva propia de la biología contemporánea. Negar la forma en que un programa de investigación de gran relevancia en la biología contemporánea conceptualiza a sus entidades y/o procesos es poner a la filosofía por delante de la propia práctica científica. Entendemos que la búsqueda es más bien la inversa. Una vez comprendido el modo en que se opera con un determinado concepto, se pueden analizar cuáles son las implicancias, los problemas o los inconvenientes epistémicos asociados a esa forma de entenderlo, para reflexionar luego acerca de la necesidad de repensar los esquemas conceptuales en juego. ☞

Nahuel PALLITTO

Grupo de Filosofía de la Biología.

Consejo Nacional de Investigaciones Científicas y Técnicas.

Universidad de Buenos Aires, Argentina.

nahuelpallitto@gmail.com

Guillermo FOLGUERA

Grupo de Filosofía de la Biología.

Consejo Nacional de Investigaciones Científicas y Técnicas.

Universidad de Buenos Aires, Argentina.

guillefolguera@yahoo.com.ar

Neither wholly classical, nor completely molecular:
an analysis of the gene concept in behaviour genetics.

ABSTRACT

The way in which the biological sciences conceptualize genes have been analysed by a diversity of authors working in philosophy of biology. Despite recognizing the presence of a plurality of concepts, a dualistic conceptualization prevails where a classical gene (Gene-P) and a molecular gene (Gene-D) have been identified. Besides, it has been declared that such concepts are independent and that it is impossible to find “hybrid” notions. In this article we analyse which gene concepts behaviour geneticists operate with and we show that the standard view does not fit well to what is happening in the area. In particular, we postulate that in behaviour genetics there are two different gene concepts, one of which has a “hybrid” nature. In that sense, our proposal shares the pluralistic consensus but rejects the dualistic character that has fundamentally adopted.

KEYWORDS • Gene-P. Gene-D. Behaviour genetics. Dualism. Pluralism.

REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS

- BEURTON, P.; FALK, R. & RHEINBERGER, H. (Ed.). *The concept of the gene in development and evolution*. Cambridge: Cambridge University Press, 2000.
- BOWLER, P. J. *The mendelian revolution: the emergence of hereditarian concepts in modern science and society*. London: Athlone Press, 1989.
- CHARNEY, E. Behavior genetics and postgenomics. *Behavioral and Brain Sciences*, 35, p. 331-410, 2012.
- DAVIS, O. S. P. et al. A three-stage genome-wide association study of general cognitive ability: hunting the small effects. *Behavior Genetics*, 40, p. 759-67, 2010.
- EL-HANI, C. N. Between the cross and the sword: The crisis of the gene concept. *Genetics and Molecular Biology*, 30, 2, p. 297-307, 2007.
- FALCONER, D. S. & MACKAY, T. F. C. *introducción a la genética cuantitativa*. Zaragoza: Acribia, 1996.
- FALK, R. What is a gene? *Studies in History and Philosophy of Science*, 17, 2, p. 133-73, 1986.
- FELDMAN, M. W. & LEWONTIN, R. The heritability hang-up. *Science*, 190, 4220, p. 1163-8, 1975.
- FICKS, C. A. & WALDMAN, I. D. Candidate genes for aggression and antisocial behavior: a meta-analysis of association studies of the 5HTTLPR and MAOA-Uvntr. *Behavior Genetics*, 44, 5, p. 427-44, 2014.
- FOX KELLER, E. *The century of the gene*. Cambridge: Harvard University Press, 2002.
- _____. Genes as difference makers. In: Krinsky, S. & Gruber, J. (Ed.). *Genetic explanations. Sense and nonsense*. Cambridge: Harvard University Press, 2013. p. 34-42.
- GAYON, J. From measurement to organization: a philosophical scheme for the history of the concept of heredity. In: BEURTON, P.; FALK, R. & RHEINBERGER, H. (Ed.). *the concept of the gene in development and evolution. historical and epistemological perspectives*. Cambridge: Cambridge University Press, 2000. p. 69-90.
- GILBERT, S. Genes classical and genes developmental. The different use of genes in evolutionary syntheses. In: BEURTON, P.; FALK, R. & RHEINBERGER, H. (Ed.). *the concept of the gene in development and evolution. historical and epistemological perspectives*. Cambridge: Cambridge University Press, 2000. p. 178-92.
- GRIFFITHS, P. E. & TABERY, J. Behavioral genetics and development: Historical and conceptual causes of controversy. *New Ideas in Psychology*, 26, p. 332-52, 2008.
- HAWORTH, C. et al. A twin study of the genetics of high cognitive ability selected from 11,000 twin pairs in six studies from four countries. *Behavior Genetics*, 39, p. 359-70, 2009.
- KRIMSKY, S. & GRUBER, J. (Ed.). *Genetic explanations. Sense and nonsense*. Cambridge: Harvard University Press, 2013.

- LEWONTIN, R. *The triple helix: gene organism and environment*. Cambridge: Harvard University Press, 2000.
- LONGINO, H. Knowledge for what? monist, pluralist, pragmatist approaches to the sciences of behavior. In: PLAISANCE, K. & REYDON, T. (Ed.). *Philosophy of Behavioral Biology*. Londres: Springer, 2012. p. 25-40.
- LORENZANO, P. Filosofía diacrónica de la ciencia: el caso de la genética clásica. *Filosofía e História da Biologia*, 2, p. 369-92, 2007.
- MCCLEARN, G. E. Behavioral genetics: the last century and the next. In: PLOMIN, R. & MCCLEARN, G. E. (Ed.). *Nature, nurture and psychology*. Washington: APA Books, 1993. p. 27-51.
- MCGUE, M. The end of behavioral genetics? *Behavioral Genetics*, 40, p. 284-96, 2010.
- MCGUE, M. et al. Parent-offspring similarity for drinking: a longitudinal adoption study. *Behavior Genetics*, 44, p. 620-8, 2014.
- MEYER, L. et al. How to understand the gene in the twenty-first century? *Science and Education*, 20, p. 1-30, 2011.
- MORGAN, T. The relation of genetics to physiology and medicine. *The Scientific Monthly*, 41, 1, p. 5-18, 1935.
- MOSS, L. One, two (too?), many genes? *The Quarterly Review of Biology*, 78, 1, p. 57-67, 2003a.
 _____. *What genes can't do*. Cambridge: The MIT Press, 2003b.
 _____. The meanings of the gene and the future of the phenotype. *Genomics, Society and Policy*, 4, 1, p. 38-57, 2008.
- OKASHA, S. Population genetics. *The Stanford Encyclopedia of Philosophy*, 2012. Disponible en: <<http://plato.stanford.edu/archives/fall2015/entries/population-genetics/>>. Acceso: 23 jun. 2017.
- PEARSON, T. & MANOLIO, T. How to interpret a genome-wide association study. *Journal of the American Medical Association*, 299, 11, p. 1335-44, 2008.
- PLAISANCE, K. & REYDON, T. (Ed.). *Philosophy of behavioral biology*. London: Springer, 2012.
- PLOMIN, R. & MCCLEARN, G. E. (Ed.). *Nature, nurture and psychology*. Washington: APA Books, 1993.
- PLOMIN, R. et al. *Behavioral genetics in the postgenomic era*. Washington: American Psychological Association, 2002.
- PLOMIN, R. et al. *Behavioral genetics*. Nueva York: Worth Publishers, 2013.
- RHEINBERGER, H. et al. Gene. *The Stanford Encyclopedia of Philosophy*, 2015. Disponible en: <<http://plato.stanford.edu/archives/spr2015/entries/gene/>>. Acceso: 22 abr. 2017.
- RIDLEY, M. *Evolution*. Oxford: Blackwell Publishing, 2004.
- SCHWARTZ, S. The differential concept of the gene: past and present. In: BEURTON, P.; FALK, R.; RHEINBERGER, H. (Ed.). *The concept of the gene in development and evolution. historical and epistemological perspectives*. Cambridge: Cambridge University Press, 2000. p. 26-39.
- STOTZ, K. & GRIFFITHS, P. E. Genes: Philosophical analyses put to the test. *History and Philosophy of the Life Sciences*, 26, 1, p. 5-28, 2004.
- STOTZ, K. et al. How biologists conceptualize genes: an empirical study. *Studies in History and Philosophy of Biological and Biomedical Sciences*, 35, p. 647-73, 2004.
- TURKHEIMER, E. Genome wide association studies of behavior are social science. In: PLAISANCE, K. & REYDON, T. (Ed.). *Philosophy of behavioral biology*. London: Springer, 2012. p. 43-64.
- WATERS, K. Genes made molecular. *Philosophy of Science*, 61, 2, p. 163-85, 1994.
 _____. What was classical genetics? *Studies in History and Philosophy of Science*, 35, 4, p. 783-809, 2004.
 _____. Causes that make a difference. *The Journal of Philosophy*, 104, 11, p. 551-79, 2007.
- WILLIAMS, G. C. *Adaptation and natural selection*. Princeton: Princeton University Press, 1966.