
SONIDOS, RUIDOS Y SILENCIOS:
ENTRE LA CRISIS
Y LA PERMANENCIA DEL
DETERMINISMO GENÉTICO
EN LA BIOLOGÍA CONTEMPORÁNEA

NAHUEL PALLITTO
ALICIA MASSARINI
GUILLERMO FOLGUERA

ABSTRACT. SOUNDS, BLASTS AND SILENCES: BETWEEN THE CRISIS AND THE PERMANENCE OF GENETIC DETERMINISM IN CONTEMPORARY BIOLOGY
This work critically analyzes the characterization of genetic determinism given by some areas of contemporary biology. The main hypothesis is that even if some important theoretical changes have occur in recent decades, genetic determinism continues to be assumed in areas such as behavioral biology and some techno-scientific endeavors such as the Human Genome Project.

KEY WORDS. Genetic determinism, quantitative genetic, genotype-phenotype relationship, biological synthesis, the extended synthesis, epigenesis, Evo-Devo, behavioral biology, Human Genome Project, theoretical diversity.

INTRODUCCIÓN

Las caracterizaciones y alcances del determinismo han sido una de las principales discusiones con relación a las ciencias que indagan la vida. En particular, durante el siglo XX, a partir de la conformación y consolidación de la denominada teoría sintética de la evolución (TSE) una de las formas de determinismo que ha prevalecido es el denominado “determinismo genético”. En términos generales, dada la conformación de las teorías de la genética clásica y de la genética de poblaciones como el *núcleo duro* de la TSE, durante varias décadas fue aceptado sin mayores cuestionamientos que los genes eran el factor explicativo fundamental para dar cuenta de la variabilidad y el desarrollo de lo viviente. Sin embargo, conforme avanzaba el siglo XX, diversas críticas fueron dirigidas a dicha concepción. En las últimas décadas, esa desconfianza se expresó en intentos diversos de

Grupo de Filosofía de las Ciencias-FCEN/FFyL-CONICET, Universidad de Buenos Aires, Argentina.

nahuelpallitto@gmail.com / aliciamassarini@yahoo.com.ar / guillefolguera@yahoo.com.ar

extender y modificar los pilares de la TSE. Al considerar esto, la cuestión central que motiva el presente trabajo es sobre cuál es el estado actual del determinismo genético dentro de la biología contemporánea, tratando de reconocer algunos de los principales planteamientos teóricos que se han esgrimido, así como indagar algunas de las áreas en las que permanece vigente.

Con este fin, el trabajo posee la siguiente estructura. En la próxima sección se analizarán algunas de las principales caracterizaciones que se han dado con relación al determinismo genético. La estrategia que se ha elegido para ello es analizar las interpretaciones que se han sostenido de los modelos generados desde la genética cuantitativa que relacionan la variación del genotipo con aquella del fenotipo. En la tercera sección se realizará una breve presentación de algunas de las principales modificaciones teóricas de la denominada *extensión* de la TSE, focalizando en cómo dichos cambios han impactado tanto en la caracterización como en el rol del determinismo genético en las investigaciones que indagan el ámbito genético en la actualidad. En la cuarta sección se presentará y analizará la vigencia del determinismo genético en algunas áreas de las ciencias de la vida. En particular se indagarán dos casos paradigmáticos, la biología del comportamiento y el proyecto genoma humano (PGH). Al final serán presentados algunos apuntes relativos al estado actual y a las perspectivas del determinismo genético en la biología.

DETERMINISMO GENÉTICO EN EL NÚCLEO DURO DE LA SÍNTESIS BIOLÓGICA Y LOS LÍMITES IMPUESTOS POR EL RUIDO DEL DESARROLLO

A. EL ÁMBITO GENÉTICO COMO PRINCIPAL ELEMENTO EXPLICATIVO Y LA APARICIÓN DEL "RUIDO"

En una primera aproximación resulta necesario reconocer dos sentidos diferentes en los que se suele aplicar la noción de determinismo genético en las indagaciones biológicas. A partir de los aportes realizados por la genética clásica y la genética de poblaciones, convivieron dos sentidos diferentes de determinismo genético en la medida en que desde cada una de las áreas intentó explicar la variabilidad *sincrónica* y *diacrónica*, respectivamente. En el primer caso, el determinismo genético básicamente consiste en la idea que dado un gen o un conjunto de genes en un organismo determinado, queda entonces establecido con cierta precisión su fenotipo. En el segundo caso, ¿qué se entiende por determinismo genético en términos *diacrónicos*? En los términos de Phillip Hedrick, para este caso un modelo es determinista cuando "dado un equilibrio inicial particular, con valores particulares para los parámetros, el equilibrio en algún periodo de tiempo en el futuro está precisamente determinado" (Hedrick, 2005: 11). Como puede verse, pese a sus diferencias, ambas acepciones poseen un

aspecto común que prevaleció durante gran parte del siglo XX: la noción de que los genes son los principales agentes explicativos de la diversidad de lo viviente.

A partir de lo señalado, podemos reconocer que algunas de las principales características del determinismo genético pueden observarse a partir del análisis de la relación asumida entre el genotipo y el fenotipo. Por ello, la estrategia de análisis aquí escogida para iniciar nuestro recorrido es indagar los modelos generados por la genética cuantitativa que presentan la relación entre la variación genotípica y la fenotípica. Si bien es cierto que expresar que los genes son los principales agentes explicativos de la variabilidad fenotípica de una población no equivale necesariamente a realizar aseveración alguna respecto a la determinación de un fenotipo particular a partir del genotipo subyacente, dichos modelos han históricamente influido de forma significativa, incluso en la actualidad, en la vigencia del determinismo genético. Aunque en varias oportunidades esto ha sido criticado, los modelos de la genética cuantitativa fueron reiteradas veces utilizados para realizar inferencias causales de la influencia del nivel genético en el desarrollo individual. A su vez, tales modelos permiten una visualización clara de las entidades que son asumidas como unidades de información, herencia y variación fenotípica (UIHV_f), elementos cuya apreciación altera significativamente las consideraciones respecto al determinismo genético. Al mismo tiempo, cabe recordar que dichos modelos han sido de gran importancia en el seno de la comunidad científica y que han sentado las bases para las elaboraciones teóricas de diversas subdisciplinas en las últimas décadas del siglo XX. En su versión más simple, el modelo de la genética cuantitativa señala que la variación en el fenotipo responde a dos *factores* principales:

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

En el cual

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

Mientras que

i individuo determinado y j ambiente particular.

Es evidente, como veremos, que este modelo fue objeto de ciertas precisiones y cambios. Una de las extensiones tuvo que ver con la representación del factor genético en una nueva versión del modelo (II). Así, el componente genético presenta a su vez tres subcomponentes diferentes, la varianza genética aditiva (A), la dominante (D) y la epistática (I), dada por la interacción entre los genes:

$$G_i = A_i + D_i + I_i \quad (\text{II})$$

y entonces

$$P_{ij} = A_i + D_i + I_i + E_j \quad (\text{III})$$

Sin duda, el reconocimiento de la importancia de la variación epistática en el establecimiento del fenotipo alteró la caracterización temprana de determinismo genético o del fenotipo como mero producto de los efectos aditivos de los genes, en la medida en que la epistasia conlleva a abandonar un tipo de relación una-a-una entre las variantes genotípicas y fenotípicas, asumiendo entonces la forma alternativa una-a-muchas.

Como puede observarse, estas modificaciones llevaron a complejizar la relación entre las variantes fenotípicas y las variantes genotípicas. Frente a ello, pese a dichos cambios, desde la perspectiva de la TSE el ámbito genético permaneció como el principal componente explicativo en un modelo que continuaba presentando como una de sus principales virtudes su gran simplicidad y predictibilidad. Cabe señalar que dicha simplicidad tuvo como contraparte significativas restricciones en cuanto a su alcance, en la medida en que, por ejemplo, pudo percibirse que la expresión del componente genético mostraba importantes variaciones en función del ambiente en el que organismo vive. La importancia de dicho efecto condujo a la incorporación de un nuevo término en el modelo de la genética cuantitativa: la inclusión de un componente correspondiente a la expresión diferencial de un gen con relación al ambiente del organismo ((GE), interacción genotipo x ambiente). De ese modo:

$$P_{ij} = A_i + D_i + I_i + E_j + GE_{ij} \quad (\text{IV})$$

Además de la consideración de los factores ambientales en la determinación del fenotipo, el modo de caracterizar a todos aquellos factores que establecieron complejizaciones respecto al modelo inicial de la relación genotipo-fenotipo fue planteado en términos de "eventos azarosos [ocurridos] en el desarrollo" (Griffith, et al., 1998: 17). Incluso reconocida la importancia de este tipo de factores en la determinación del fenotipo, todos aquellos factores no genéticos fueron entendidos como "ruido del desarrollo" (*developmental noise*). A su vez, cabe puntualizar aquí la extrapolación mencionada anteriormente, en la cual la información relativa a la partición de la variabilidad fenotípica poblacional es utilizada para inferir cómo interaccionan el nivel genético y su ambiente en el desarrollo. No debemos olvidar que el concepto de gen utilizado por la genética clásica o la genética cuantitativa es el de mero "generador de diferencias fenotípicas" (Moss, 2003), lo que limita su acceso a consideraciones onto-

genéticas. No obstante, tal como nos informa el libro de Anthony Griffith, la extrapolación al nivel individual de inferencias planteadas en el nivel poblacional no se ha podido evitar. De esta manera, si la incorporación de una componente ambiental se convirtió en un elemento necesario de explicación de las diferencias fenotípicas individuales en la genética clásica o en los modelos de la genética cuantitativa, resultó natural también su consideración a nivel de desarrollo individual.

Cabe en esta metáfora sonora un aspecto a ser observado. El término *ruido* no es menor en la medida en que se entiende como *mero* obstáculo de la determinación genética. Sin embargo, este *ruido* adquirirá nuevas formas y significaciones en el último tercio del siglo XX, que dará origen a un conjunto teórico con grandes implicaciones tanto en la caracterización como en el alcance del determinismo genético en los programas de investigación de la biología.

B. EL RUIDO COMO LÍMITE DEL DETERMINISMO GENÉTICO

Como adelantamos, se consideró que el *ruido del desarrollo* jugaba un papel menor en cuanto a la determinación del fenotipo. Mas tarde, su importancia fue aumentando cuando se intentaba explicar la diversidad fenotípica de lo viviente y los mecanismos a través de los cuales los genes se vinculan con el fenotipo, aun desde la pluma de algunos de los referentes de la TSE. Esta importancia puede verse expresada en las palabras de Hedrick, autor de unos de los libros principales en genética de poblaciones:

Por otro lado, los datos experimentales generados desde los organismos modelos y puestos a prueba en condiciones controladas de laboratorios o invernaderos no reflejarían adecuadamente la complejidad de la naturaleza y los factores importantes que operan en sistemas naturales. Por ejemplo, los experimentos de laboratorios con variantes segregantes genéticas en *Drosophila* han proporcionado demostraciones de gran utilidad de selección y de deriva genética para propósitos heurísticos (...). Sin embargo, si hay demasiadas restricciones, luego tal experimento puede reflejar sólo el modelo teórico que supuestamente es examinado y provee poca información acerca del sistema en la naturaleza (Hedrick, 2005: 4).

Un reconocimiento similar es asumido por Griffith y colaboradores en el libro *Introducción al análisis de la genética clásica*, otra obra de gran relevancia en el ámbito de la genética. En dicha obra se señala respecto al ruido del desarrollo que “para cualquier genotipo dado (...) permanece alguna incerteza de cómo el fenotípico exacto resultará” (Griffith, et al., 1998: 17). Agrega también que las “relaciones del genotipo al fenotipo en la naturaleza son casi siempre uno-a-muchos más que uno-a-uno. Esto explica la rareza de clases fenotípicas discretas en las poblaciones naturales” (Griffith, et al., 1998: 19).

Desde estas perspectivas y otras similares enmarcadas en la TSE, fue reconociéndose la necesidad de incluir versiones más *sofisticadas* y restringidas en el alcance del determinismo genético. Se trataba de un escenario de cierta complejidad en la medida en que el determinismo genético entendido de modo general no es una mera teoría que pueda ser puesta a prueba. Por el contrario, parece haber actuado más bien como uno de los supuestos fundamentales del programa de investigación de la síntesis biológica. De este modo, durante varias décadas el determinismo genético parece haberse tratado de un eje estructurador de la investigación biológica, en la medida en que el gen fue considerado como el “punto de inicio” de las investigaciones científicas, esto es, el componente explicativo fundamental de cualquier variación fenotípica tanto diacrónica como sincrónica (Fox Keller, 2000). En otras palabras, pese a los elementos teóricos incorporados en los modelos de la genética cuantitativa, los genes continuaron considerándose las únicas UIHV_f. Aun en presencia de un marco conceptual interaccionista, los genes mantuvieron su carácter exclusivo de agentes informacionales del desarrollo y de factores responsables de la transmisión de dicha información entre generaciones. Este rol primordial de los genes, a la vez que tuvo serias implicaciones epistemológicas y metodológicas, reforzó cierta noción fiscalista que acompañó a la biología de la TSE. Con todo, durante las últimas décadas surgieron nuevas y significativas modificaciones teóricas en la forma de concebir la relación genotipo-fenotipo que, como veremos, no sólo generaron nuevas restricciones en cuanto al alcance del determinismo genético y la capacidad de los modelos de la genética cuantitativa de explicar las dinámicas causales de rasgos individuales, sino que además parecen haber puesto en cuestión la legitimidad teórica de su uso como supuesto en el programa de investigación de la TSE o, incluso en un sentido más fuerte, el sustento del programa mismo.

EL RUIDO SE HACE SONIDO: LA EXTENSIÓN DE LA SÍNTESIS BIOLÓGICA
Y SUS EFECTOS SOBRE EL DETERMINISMO GENÉTICO

Desde fines de la década de los sesenta se inició un periodo de críticas dirigidas a algunos de los principales supuestos de la síntesis biológica (Araújo, 2006; Bowler, 1998; Buss, 1983; Stanley, 1975). A partir de los aportes de investigadores tales como Stephen J. Gould, Niles Eldredge, Ian Tattersall y Richard Lewontin, entre otros, se originaron nuevos escenarios teóricos interpretativos y cuestionamientos de algunos de los principales pilares teóricos de la TSE. Una de las críticas más significativas se refiere al grado de aplicabilidad de los modelos generados desde la genética cuantitativa y la genética de poblaciones. En palabras de Elliott Sober, para el caso del determinismo que entendimos como *diacrónico*,

[...] esos modelos determinísticos son *idealizaciones*. Modelos en la mecánica Newtoniana que asumen que la Tierra es una perfecta esfera o que el plano inclinado no tiene rozamiento, los modelos idealizados en la biología evolutiva, los modelos deterministas son falsos debido a que ellos asumen que las poblaciones que están siendo descritas contienen infinitos organismos individuales (Sober, 2009: 156).

En un sentido similar, Carl Schlichting y Massimo Pigliucci sostiene que: “a pesar que los modelos de la genética cuantitativa no pueden ser inherentemente correctos o falsos (i.e., matemáticamente consistentes), ha habido discusión considerable sobre la relevancia de algunos de sus supuestos y sobre su aplicabilidad restringida a la evolución en las poblaciones naturales” (Schlichting y Pigliucci, 1998: 12). Dichos autores señalan diferentes aspectos que cuestan ser aceptados tanto en el caso del determinismo diacrónico como en el del sincrónico: tamaño poblacional infinito, constancia de los parámetros genéticos cuantitativos, cruzamientos panmícticos, relevancia menor de la variación epistática y de la interacción genotipo / ambiente (Schlichting y Pigliucci, 1998).

Por otro lado, los cuestionamientos a un tipo de relación uno-a-uno entre el genotipo y el fenotipo también motivaron, entre otros aspectos, el origen de una nueva área de investigación: la genómica comparada. Cabe recordar que la genómica comparada se propuso indagar las interacciones epistáticas a escalas genómicas. Aun así, los nuevos análisis continuaron centrándose en el propio ámbito genético, aunque enfocándose en las redes génicas y en la identificación de sus interacciones dentro de los genomas (Purugganan, 2010). En cuanto a los cambios teóricos, éstos parecen estar dirigidos hacia cierto reconocimiento de la complejidad. También desde estos abordajes se realizaron modificaciones significativas al modelo lineal genotipo-fenotipo, a la vez que se amplió el rol de la epistasis, se incorporaron datos asociados con la evolución molecular, se extendieron las escalas de la organización genética y se incluyeron datos adicionales a la propia *ubicación* del gen.

Otra de las elaboraciones teóricas de gran importancia que se han dado en las últimas décadas fue la correspondiente a la plasticidad fenotípica y las normas de reacción. Para nuestros fines, resulta importante diferenciar ambos conceptos. Por un lado, el término norma de reacción “refiere al conjunto de fenotipos que pueden ser producidos por un individuo que es expuesto a diferentes condiciones ambientales” (Schlichting y Pigliucci, 1998: 51). Cuando el fenotipo varía en diferentes ambientes, se señala que es plástico. Como puede verse, la plasticidad fenotípica ha surgido a partir de la mayor importancia relativa que fue cobrando la interacción GE (ver modelo IV) por lo que también se explica que el aumento de la importancia de este término haya generado una nueva alteración sobre las caracterís-

ticas y alcances del determinismo genético. Si bien desde estas perspectivas todavía se conserva el ámbito genético como el elemento explicativo principal del fenotipo de los organismos, paulatinamente el ambiente comienza a abandonar aquel estatus de mero *ruido*, para ser considerado positivamente en cualquier explicación evolutiva, y no ya como mero generador de *ruidos*.

Del mismo modo, aquel *ruido* también es incorporado como elemento explicativo fundamental a partir de la recuperación del desarrollo de los organismos como un aspecto a ser indagado, luego de tantas décadas de *marginalización* dentro de la TSE. A partir de la década de los noventa se da origen a una nueva área del conocimiento denominada biología evolutiva del desarrollo (*evo-devo*) que no sólo intentó otorgar mayor relevancia al desarrollo de los organismos dentro de los estudios enmarcados en la TSE, sino que también buscó lograr una integración teórica entre los modelos que explican el desarrollo y aquellos centrados en la evolución de los organismos. A pesar de arrancar con un “objeto de estudio” de gran antigüedad —como es el desarrollo embrionario— *evo-devo* presentó un esquema novedoso a partir de estudios centrados en las áreas genético-moleculares (Amundson, 2005). A su vez, algunas de sus teorías estuvieron básicamente dirigidas a dar cuenta del origen de la variación fenotípica, lo que, según algunos investigadores, ha representado “la principal incompletitud de la teoría evolutiva” (Kirschner y Gerhart, 2010: 276). Esta frase debe ser entendida en función del propio desarrollo de las secciones anteriores. Si el genotipo no constituye el principal elemento explicativo del fenotipo, los mecanismos propuestos como generadores de variabilidad genotípica no consiguen dar cuenta del origen de la totalidad de la variabilidad fenotípica. En principio, este hiato dio origen a análisis diversos, de los cuales uno de los principales fue el “encendido” de genes en diferentes etapas del desarrollo. Entre las principales conclusiones conceptuales que se han establecido desde esta perspectiva aparece la consolidación de un *desacople* (al menos parcial) entre la evolución fenotípica y la genética, lo que niega la posibilidad de una relación lineal entre ambas.

Otra de las nociones relevantes sobre la relación genotipo-fenotipo fue la de epigénesis. Cabe señalar que el término epigénesis ha sido utilizado en sentidos diversos (Jablonka y Lamb, 2007). Respecto a uno de los usos más habituales, James Griesemer señala que los “sistemas con la misma secuencia nucleotídica pueden tener estados epigenéticos diferentes y transmisibles” (Griesemer, 1998: 107). Al igual que en los casos anteriores, la noción de epigénesis le otorga mayor importancia a los efectos del ambiente, a la vez que limita la injerencia del ámbito genético en la determinación del fenotipo. Por otro lado, en una de sus interpretaciones, la noción de epigénesis acentúa la *recuperación* que hemos mencionado acerca de los estudios de desarrollo, en la medida en que se trata de “un

ensamble de procesos que propagan características fenotípicas a través del desarrollo" (Schlichting y Pigliucci, 1998: 232). En otra de sus versiones, esto se expresa además por la incorporación de material extragenético que puede ser transmitido a través de generaciones de organismos. Por herencia extragenética nos referiremos a la transmisión de rasgos fenotípicos entre generaciones a través de mecanismos que no involucran al material genético (Stamps, 2003). Así, "todos esos sistemas [de herencia] permiten que determinadas consecuencias de la interacción entre los organismos y su ambiente sean incorporadas en y mantenidas dentro de los sistemas de información portadores, y la información será transmitida a futuras generaciones" (Jablonka, et al., 1998: 206) Ciertamente es que la aceptación de los sistemas de herencia extragenéticos es aún terreno de debates y disensos, pero su consolidación como tema de debate claramente ha crecido en la comunidad académica en los últimos años. Las críticas señaladas se refieren tanto al alcance empírico de la propuesta de los mecanismos de herencia epigenética, así como a aspectos diversos de la teoría en cuestión (Fox Keller, 1998). Por otro lado, junto a la expansión de las nociones de epigénesis, *evo-devo* incluyó otras nociones tales como la de constreñimientos (*constraints* (Gould 1977)), que imponen "límites y rutas preferenciales que son sobreimpuestas a la acción de la selección" (Schlichting y Pigliucci, 1998: 155). Los constreñimientos pueden ser de diferente naturaleza, tales como genéticos, filogenéticos, mecánicos, funcionales, anatómicos, del desarrollo, selectivo, ecológicos, etc. La consolidación de esta idea dentro de la biología contemporánea estableció ciertos límites no sólo en cuanto a las conformaciones posibles de los fenotipos, sino respecto a la necesidad de incluir en el análisis elementos explicativos correspondientes a los niveles de organización biológica superiores al genético.

Como hemos visto, la extensión de la TSE que se ha dado en las últimas décadas ha tenido como uno de los rasgos principales el problematizar la relación entre el genotipo y el fenotipo. Retomando lo desarrollado en la segunda sección, dichas elaboraciones teóricas prosiguieron quitándole el peso relativo el genotipo como el principal elemento explicativo del fenotipo. Consideradas en su conjunto, todas estas alteraciones parecieran tener fuertes implicaciones no sólo en el *debilitamiento* de los supuestos que sostienen una concepción reduccionista determinista de la relación entre genes y ambiente sino también, que parece ser aún más significativo, en su propia consideración como supuesto y soporte del programa de investigación de la TSE en su versión extendida. ¿Qué implicaciones podrían tener dichos cambios? Quizás una de las respuestas a este interrogante esté dada, parafraseando a Jablonka, en la idea de establecer al *fenotipo como punto de partida y al genotipo como sólo uno de los posibles punto(s) de llegada* (Jablonka, 2006). Desde esta nueva perspectiva, el gen e incluso el conjunto de los genes y sus interacciones (el ambiente genético) es sólo

uno de los posibles elementos explicativos, cuya injerencia debería, en todo caso, verificarse para cada variante fenotípica analizada. Esta perspectiva, por supuesto, dista de estar totalmente incorporada en la actualidad en las investigaciones afines a los estudios genéticos y genético-moleculares. En particular, los modelos de la genética cuantitativa parecieran estar cumpliendo un rol significativo en la persistencia del determinismo genético, en la medida en que “muchos genetistas cuantitativos consideran que el hallazgo de un rasgo con alta heredabilidad, aun cuando éste se trate de un concepto estadístico poblacional, tiene implicancias en el mecanismo causal de los rasgos individuales” (Fox Keller, 2010: 71). Creemos que tal error conceptual emerge constantemente de la consideración por parte de dichos investigadores de los genes como únicas UIHV_i y de su persistencia en intentar dar explicaciones relativas a los mecanismos del desarrollo individual a partir de modelos poblacionales.

NI RUIDO, NI SONIDO, SILENCIO: ÁREAS DE VIGENCIA
DEL DETERMINISMO GENÉTICO

A. LA BIOLOGÍA DEL COMPORTAMIENTO
Y LA VIGENCIA DEL DETERMINISMO COMO SUPUESTO

A pesar de los numerosos cuestionamientos que se han planteado en las últimas décadas con relación a los alcances del determinismo genético hay áreas de la biología en las que este supuesto pareciera no haber sido revisado en absoluto. Una de esas áreas es la biología del comportamiento. Pensemos que durante el siglo XX, la búsqueda de la explicación de la conducta de los animales encontró en el determinismo genético un supuesto general para todas aquellas perspectivas que asumieron la existencia de una base biológica del comportamiento.

En el caso de la ecología del comportamiento, subdisciplina evolutiva de la biología del comportamiento, una de las ideas más significativas que fueron generadas durante las décadas de 1960 y 1970 fue la de ‘*fitness* inclusivo’, propuesta por William Hamilton (Barnard, 2004). El concepto de *fitness* inclusivo se planteó en respuesta a uno de los desafíos históricos de la biología del comportamiento: cómo explicar los comportamientos denominados “altruistas”. En términos generales, el *fitness* fue considerado una medida de supervivencia y éxito reproductivo individual, es decir, un indicador de la cantidad de descendientes de un individuo en el curso de su vida. Sin embargo, desde la genética de poblaciones el *fitness* fue entendido básicamente como la contribución diferencial de alelos en el *pool* génico de la población. De esta manera, Hamilton propuso que un gen puede propagarse a expensas de su portador si éste contribuye a conferir suficientes ventajas a sus parientes u otros individuos portadores del mismo gen (Hamilton, 1964). El *fitness* dejaba de ser únicamente propie-

dad del organismo biológico individual para pasar a ser, alternativamente, una propiedad de los genes (Alcock, 2005; Barnard, 2004). En palabras de Stuart West y colaboradores, la teoría de *fitness* incluso “es una teoría genética para explicar las adaptaciones a nivel individual” (West, et al., 2011: 234), aunque se refiere a una propiedad poblacional o sistémica.

En el escenario de dicha discusión, el desarrollo de ese concepto significó abandonar las pretensiones de que pudiera existir algún agente causal de cambio a un nivel extraorganísmico o extragenético, lo que contribuyó al abandono de la teoría de la selección de grupos propuesta por Edward Wynne-Edwards en el contexto de las explicaciones del comportamiento animal.

La determinación biológica de la conducta dentro de la TSE ha encontrado numerosos problemas cuando intentó aplicarse al caso particular de nuestra especie. Por ejemplo, Theodosius Dobzhansky, uno de los grandes *arquitectos* de la síntesis biológica, señaló respecto a la explicación de la conducta humana:

Mi fenotipo actual, lo que yo soy como organismo y como ser humano, ha sido determinado por mi genotipo, a la vez que el conjunto de medios en que he tenido que desempeñarme durante el transcurso de mi vida. Por supuesto que el medio circundante incluye todo aquello que de una y otra manera puede ejercer influencia sobre el hombre. Comprende el conjunto del ambiente físico, clima, suelo, nutrición —y lo que es de suma importancia en el desarrollo humano, el medio cultural— todo lo que una persona aprende, o padece en las relaciones con sus semejantes en la familia, comunidad y sociedad a la cual pertenece (Dobzhansky, 1969: 61).

Pese al reconocimiento de los múltiples factores involucrados en la explicación de la conducta de los seres vivos y, principalmente de la humana, resulta notable reconocer cómo, en términos generales, el determinismo genético ha permanecido vigente en estos años a pesar de las modificaciones teóricas ocurridas en la síntesis biológica y a su extensión posterior.

Unos años después, la noción de determinismo biológico de la conducta humana asumió una nueva forma en la pluma de Edward O. Wilson. Este autor caracterizó la sociobiología como “el estudio sistemático de la base biológica de todas las formas de comportamiento social” (Wilson, 1980: 4). Desde esta perspectiva, la “conducta social” fue comprendida como fenotipo, y “la base biológica” como la información genética subyacente. En palabras de Wilson: “La evolución social es el resultado de la respuesta genética de la población a la presión ecológica, dentro de las limitaciones impuestas por la inercia filogenética” (Wilson, 1980: 33). La sociobiología utilizó como pilares constitutivos conceptos de la biología evolutiva y, en particular, de la biología de poblaciones, tanto en sus aspectos genéticos como ecológicos. Lo que primó en cualquier caso fueron los genes, los

cuales, por un lado, fueron considerados como las unidades de selección y, por el otro, los “encargados” de organizar el repertorio completo de conductas de cada especie. Podría pensarse que este tipo de sociobiología no sobrevivió a Wilson, aunque son numerosos los trabajos continúan sosteniendo un fuerte determinismo genético (Bruneau, et al., 2012, Hate-mi y McDermott, 2012).

¿Qué tipo de determinismo genético está actuando y de qué modo lo hace tanto en la ecología del comportamiento como en la sociobiología? Al inicio del apartado se realizó una aclaración importante sobre la ecología del comportamiento como subdisciplina evolutiva. Tal distinción cobra un carácter fundamental en la medida en que, al igual que la genética cuantitativa, no es un área que indague el desarrollo individual de los rasgos que estudia. Con referencia a esto, Ian Owens menciona que “ecólogos del comportamiento típicamente asumen, primero, que los patrones fenotípicos de comportamiento observados reflejan con precisión los patrones genéticos y, segundo, que los detalles de la arquitectura genética no influirán seriamente la evolución de aquellos comportamientos” (Owens, 2007: 358). Sin embargo, en la mayoría de los casos tanto desde la ecología del comportamiento como desde la sociobiología poco o nada se conoce acerca de la genética de los rasgos bajo estudio (Barnard, 2004, Owens, 2007). Al respecto, Alan Grafen introduce la noción de ‘gambito fenotípico’ (*phenotypic gambit*) para explicar el proceder de dichas áreas (Grafen, 1984). El autor señala que estos investigadores modelan la evolución de los comportamientos como si estuviesen controlados por el más simple de los sistemas genéticos, es decir, como si cada estrategia comportamental estuviera representada por un alelo en un *locus* haploide (reproducción asexual). Podemos observar así cómo la consideración de los genes como únicas UIHV_r, junto con la apropiación de conceptos y modelos de la genética de poblaciones y la genética cuantitativa, ha funcionado como supuesto estructurador del área.

B. EL PROYECTO GENOMA HUMANO Y EL DETERMINISMO GENÉTICO

Así como hay áreas de investigación teórica en la biología en las que el determinismo genético parece conservar no sólo su carácter de supuesto, sino también una versión más fuerte, otro tanto puede reconocerse en algunos campos de aplicación tecnocientífica recientes. Veamos uno de los principales ejemplos de los últimos años. Uno de los grandes proyectos tecnocientíficos cuyas bases teóricas han supuesto una particular relación genotipo-fenotipo ha sido el proyecto genoma humano (PGH). En una primera aproximación puede verse cómo actúa la determinación genética como supuesto fundamental de dicho emprendimiento tecnológico, en la

medida en que se considera que las bases biológicas del fenotipo estarían dadas fundamentalmente por el ordenamiento de las bases nucleotídicas correspondientes. Entre sus primeros y principales resultados, el PGH encontró que los seres humanos tenemos alrededor de treinta mil genes, un número muy inferior al esperado. En el 2003, la revista *Genome Research* se permitía publicar un artículo encabezado con esta perturbadora frase: “Hay una revolución ocurriendo en las ciencias biológicas” (Ehrenberg, et al., 2003). Luego del recorrido realizado en este trabajo, cabe entonces preguntarse: ¿Se trata en efecto de una revolución el resultado señalado del PGH? Para responder a este interrogante, en primer lugar debemos reconocer en qué tipo de análisis se ha basado la confianza del PGH en el nivel genético. En general, la genética del comportamiento utiliza estrategias de la genética cuantitativa y la genética molecular. Para el caso de los estudios genéticos del comportamiento humano, “consideraciones éticas han confinado los estudios de genética del comportamiento a los métodos tradicionales de la genética cuantitativa” (Griffiths y Tabery, 2008: 334), lo que nos remite al equívoco presentado en apartados anteriores donde se confunden las causas de las diferencias individuales fenotípicas con las del desarrollo de los rasgos de un individuo. Resulta interesante reconocer igualmente el tipo de determinismo genético que ha sido puesto en cuestión. Para ello cabe recordar el modelo IV de la genética cuantitativa en versión más sofisticada: $P_{ij} = A_i + D_i + I_i + E_j + GE_{ij}$. Es claro que, a pesar del equívoco expuesto, el tipo de análisis involucrado por el PGH desestimó tanto la expresión diferencial de un genotipo en diferentes ambientes como el *ruido del desarrollo*, así como tampoco fue incluido en su análisis el factor correspondiente a la epistasia. Además, no fueron consideradas ninguna de las modificaciones teóricas más recientes enmarcadas en la extensión de la TSE, tales como los efectos epigenéticos. A partir de todo lo analizado, resulta claro que el tipo de determinismo genético que cuestionan las últimas interpretaciones de los resultados del PGH es una de las versiones menos sofisticadas, es decir, aquella que asume una relación uno-a-uno entre los caracteres genotípicos y los fenotípicos.

APUNTES FINALES: SONIDOS, RUIDOS Y SILENCIOS,
EL DETERMINISMO GENÉTICO EN LA BIOLOGÍA CONTEMPORÁNEA

A partir del recorrido que hemos realizado, pudimos analizar diferentes aspectos relativos al determinismo genético de la biología en las últimas décadas y, en términos generales, se ha podido reconocer que la TSE parece haberlo asumido en sus programas de investigación. Sin embargo, pese a su vigencia durante varias décadas, se han reconocido diferentes tipos de determinismo genético en el seno de su núcleo teórico duro. Esto puede analizarse a partir de la indagación y la interpretación ulterior de los

diversos modelos de la relación entre las variaciones genotípicas y las variaciones fenotípicas generados desde el ámbito de la genética cuantitativa. Recordemos que, en sus primeras versiones, estos modelos asumieron una relación entre las variantes genotípicas y fenotípicas de una-a-una. Posteriormente, esta primera propuesta fue sufriendo modificaciones a partir de la inclusión de factores tales como los de epistasis o la interacción genotipo / ambiente. Aun así, más allá de las diferencias entre los distintos tipos de modelos, en todos los casos en la TSE el ámbito genético no sólo permaneció como el principal elemento explicativo sino el único en términos *positivos*, al ser considerados los genes como las únicas UIHV_f. Desde dichas perspectivas, todos aquellos factores que imponían restricciones a la determinación genética formaban parte del *ruido*, que era conceptualizado como mera *exterioridad* de lo biológicamente significativo. Cabe señalar que en las últimas décadas, dichos aspectos recibieron nuevas modificaciones en el marco de la denominada extensión de la TSE. Estos cambios, entre los cuales fueron reconocidos una reconceptualización del rol del ambiente en el desarrollo y la expresión del fenotipo, y una complejización de la relación genotipo-fenotipo, ahora bajo el vínculo muchos-a-muchos, no sólo parecen haber introducido nuevos elementos explicativos con relación al fenotipo mediante elaboraciones teóricas de gran importancia, sino que a partir de cierta consideración de un *desacople* (al menos parcial) entre la evolución genética y la fenotípica, las investigaciones biológicas deben ahora encontrar su *inicio* en el fenotipo para, en todo caso, verificar el tipo de vínculo que presentan dichas variantes con la trama de factores que no sólo involucra al material genético correspondiente, sino también al proteoma y al interactoma.

Pese a todas las modificaciones y extensiones teóricas que fueron establecidas relativas al vínculo entre las variantes genotípicas y fenotípicas, resulta interesante reconocer la presencia del determinismo genético como supuesto en numerosos programas de investigación dentro de la biología de la actualidad. Como ejemplo hemos analizado la presencia del determinismo genético en un área de gran importancia como la biología del comportamiento, tanto en los estudios de los animales, como para el caso particular del hombre. Otro tanto puede verse en emprendimientos tecnocientíficos tales como el PGH. En dicho caso, la baja cantidad de genes que fueron descubiertos en el hombre indica no sólo el carácter de supuesto del determinismo genético en las investigaciones realizadas, sino la caracterización asumida, así como la reconsideración del llamado "ADN basura", extragenético y no codificante. De este modo, puede establecerse que el reconocimiento de los (apenas) treinta mil genes sólo pone en cuestión las versiones más simplificadas del determinismo genético, aquellas que pretendían establecer una relación una-a-una entre las variantes fenotípicas y las genéticas. A partir de todo lo analizado, nuevos interro-

gantes hacen su aparición, y señalemos dos de ellos. Una de las preguntas se refiere a qué actitud debemos asumir frente a una diversidad subdisciplinar notable en los estudios de lo viviente y que parece sugerir problemas de coherencia interna en la biología contemporánea, expresado en nuestro caso por el grado de aceptación del determinismo genético así como la diversidad en sus caracterizaciones. La otra pregunta es interrogar acerca de qué implicaciones tiene el asumir un supuesto por parte de los programas de investigación que presenta importantes problemas de legitimidad teórica dentro de la biología, tal como es el caso de la presencia del determinismo genético en el área de los estudios actuales de biología del comportamiento.

BIBLIOGRAFÍA

- Alcock, J. (2005), *Animal Behavior: An Evolutionary Approach*. Massachusetts: Sinauer Associates.
- Amundson, R. (2005), *The Changing Role of the Embryo in Evolutionary Thought Roots of Evo-Devo*. Cambridge: Cambridge University Press.
- Araújo, M. (2006), "Estará em curso o desenvolvimento de um novo paradigma teórico para a evolução?" en L. A. Pereira Martins, A. C. Regner y P. Lorenzano (eds.), *Ciências da Vida: Estudos Filosóficos e Históricos*. San Pablo: AFHIC, pp. 1-27.
- Barnard, C. (2004), *Animal Behavior: Mechanism, Development, Function and Evolution*. Essex: Pearson Education Limited.
- Bowler, P. J. (1998), *Historia Fontana de las ciencias ambientales*. México D. F: Fondo de Cultura Económica.
- Bruneau, E. G., Dufour, N. y Saxe, R. (2012), "Social cognition in members of conflict groups: behavioural and neural responses in Arabs, Israelis and South Americans to each other's misfortunes," *Philosophical Transactions of the Royal Society B Biological Sciences* 367: 717-730.
- Buss, L. W. (1983), "Evolution, development, and the units of selection," *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America* 80: 1387-1391.
- Dobzhansky, T. (1969), *Herencia y naturaleza del hombre*. Buenos Aires: Losada.
- Ehrensberg, M., Elf, J. y Aurell, E. (2004), "There is a revolution occurring in the biological sciences," *Genome Research* 13: 2377-2380.
- Fox Keller, E. (1998), "Structures of Heredity," *Biology and Philosophy* 13: 113-118.
- Fox Keller, E. (2010), *The Mirage of a Space between Nature*. Durham: Duke University Press.
- Gould, S. J. (1977), *Ontogeny and Phylogeny*. Cambridge: The Belknap Press of Harvard University.
- Grafen, A. (1984), "Natural selection, kin selection and group selection," in J. Krebs y N. Davies (eds.), *Behavioural Ecology: An Evolutionary Approach*. Oxford: Blackwell Scientific Publications, pp. 62-84.
- Griesemer, J. (1998), "Review," *Biology and Philosophy* 13: 103-112.
- Griffith, A. J. F., Miller, J. H., Suzuki, D. T., Lewontin, R. C. y Gelbart, W. M. (1998), *Introducción al análisis de la genética clásica*. Nueva York: Freeman and Company.
- Griffiths, P. E. y Tabery, J. (2008), "Behavioral genetics and development: Historical and conceptual causes of controversy," *New Ideas in Psychology* 23: 332-352.
- Hamilton, W. D. (1964), "The genetical evolution of social behavior," *Journal of Theoretical Biology* 7: 17-52.
- Hatemi, P. K. y McDermott, R. (2012), "The genetics of politics: discovery, challenges, and progress," *Trends in Genetics* 28: 525-533.
- Hedrick, P.W. (2005), *Genetics of Populations*. Massachusetts: Jones and Bartlett.
- Jablonka, E. (2006), "Genes as followers in evolution — a post-synthesis synthesis?" *Biology and Philosophy* 21: 143-154.
- Jablonka, E. y Lamb, M. (2007), "The expanded evolutionary synthesis — a response to Godfrey-Smith, Haig, and West-Eberhard," *Biology and Philosophy* 22: 453-472.
- Jablonka, E., Lamb, M y Avital, E. (1998), "Lamarckian' mechanisms in Darwinian evolution," *Trends in Ecology & Evolution* 13: 206-210.

- Kirschner, M. W. y Gerhart, J. C. (2010), "Facilitated variation," en M. Pigliucci y G. B. Müller (eds.), *Evolution. The Extended Synthesis*. Cambridge: MIT Press, pp. 253-280.
- Moss, L. (2003), *What Genes Can't Do*. Massachusetts: MIT Press.
- Owens, I. (2007), "Where is behavioral ecology going?" *Trends in Ecology and Evolution* 21: 356-361.
- Purugganan, M. (2010), "Complexities in genome structure and evolution," in M. Pigliucci y G. B. Müller (eds.), *Evolution. The Extended Synthesis*. Cambridge: MIT Press, pp. 117-134.
- Schlichting, C. D y Pigliucci, M. (1998), *Phenotypic Evolution*. Sunderland: Sinauer.
- Sober, E. (2009), *Evidence and Evolution*. Cambridge: Cambridge University Press.
- Stamps, J. (2003), "Behavioural processes affecting development: Tinbergen's fourth question comes of age," *Animal Behaviour* 66: 1-13.
- Stanley, S. M. (1975), "A theory of evolution above the species level," *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America* 72: 646-650.
- West, S. A., El Mouden, C., y Gardner, A. (2011), "Sixteen common misconceptions about the evolution of cooperation in humans," *Evolution and Human Behavior* 32: 231-262.
- Wilson, E. O. (1980), *Sociobiología: la nueva síntesis*. Barcelona: Ediciones Omega.