

UNIVERSIDAD DE BUENOS AIRES

FACULTAD DE PSICOLOGÍA

BIOLOGÍA DEL COMPORTAMIENTO - 090

Profesor Asociado Regular Dr. Rubén N. Muzio

TEÓRICO

“Genética del Comportamiento”

Lic. Fabián Marcelo Gabelli

2014

CÁTEDRA DE BIOLOGÍA DEL COMPORTAMIENTO

**Facultad de Psicología
Universidad de Buenos Aires**

TEÓRICO 2

GENÉTICA DEL COMPORTAMIENTO

**Gabelli Fabián Marcelo
Prof. Regular Adjunto**

1996

Este texto fue utilizado como monografía para optar al cargo de Profesor Adjunto

Genética del Comportamiento

La idea de que factores genéticos influyen sobre el comportamiento animal es antigua, y como era de esperar, fue Darwin (1871) uno de los primeros en mostrarse interesado por dicho proceso.

Resulta claro actualmente que el comportamiento animal, desde la estereotipada danza de cortejo hasta los complejos rasgos humanos como por ejemplo "la personalidad", están determinados en forma conjunta por influencias tanto genéticas como ambientales. También es sabido que, generalmente, la complejidad del fenotipo comportamental dificulta el análisis detallado de la influencia que genes y ambiente poseen sobre su desarrollo. A pesar de ello, gracias al perfeccionamiento en los métodos de identificación de genes conductuales y de los complejos mecanismos de interacción tanto de genes entre sí como con el ambiente, esta disciplina ha mostrado muy importantes avances en los últimos tiempos. (Mann, 1994)

1) Diferentes Objetivos y Enfoques de la Genética del Comportamiento

El estudio de las bases genéticas de la variación en la conducta entre especies, poblaciones o individuos ha sido el punto de partida de la genética del comportamiento. Por ejemplo, el comportamiento migratorio de una pequeña ave europea, el carricero de cabeza negra (*Sylvia atricapilla*), varía significativamente dependiendo de la población. Mientras la población que anida en Alemania hace dos migraciones anuales entre Europa y África, la que anida en una isla del oeste Africano (Cabo Verde) no realiza desplazamiento alguno (Berthold et. al., 1990). En humanos, los hijos de maníaco-depresivos, poseen un mayor riesgo de padecer dicha alteración comparados con los hijos de padres sin dicha enfermedad (Mendlewicz y Ranier, 1977).

Si bien el marco teórico general de esta disciplina es lo suficientemente laxo como para permitir muy diferentes planteos, el modelo de la conducta de alimentación de las larvas de la mosca del vinagre (*Drosophila melanogaster*) puede tomarse como ejemplo del tipo de preguntas y los distintos pasos a seguir cuando se intenta explicar la relación entre la conducta y los genes de un animal, objetivo central de la Genética del Comportamiento.

1) ¿Existen diferencias poblacionales para esta conducta?

Ciertas larvas llamadas "rovers" son muy activas, desplazándose continuamente durante la alimentación mientras que otras llamadas "sitters" son sedentarias. (de Belle et. al., 1987, 1989)

2) ¿Las diferencias que se observan son al menos en parte debidas a diferencias genéticas?

Todos los huevos se desarrollaron en cajas de Petri con exactamente el mismo sustrato alimenticio, reduciendo los posibles efectos ambientales. Bajo este ambiente uniforme solo es posible identificar los dos fenotipos nombrados.

3) ¿Existe un patrón de herencia para este rasgo?

Para encontrar una respuesta se desarrollaron líneas puras por endocria, logrando dos líneas genéticamente uniformes, para el carácter en cuestión. Así una de las líneas exhibió invariablemente fenotipo "rover", desplazándose unas cuatro veces más que los ejemplares que mostraron fenotipo "sitter". Al aparear adultos de ambas líneas puras, la siguiente generación (F1) fue fenotípicamente "rover". Cuando adulta, la generación F1 fue endocriada y dio como resultado una generación F2 con una proporción 1:3 de fenotipos "sitter" : "rover".

4) ¿Cuántos genes controlan este comportamiento?

Aplicando las predicciones derivadas de las leyes de Mendel (principios de segregación y distribución independiente)(Curtis et. al.1989), estos resultados permiten suponer que los "rover" poseen una o dos copias de la forma dominante (**FF** o **Ff**) de un gen que afecta la conducta alimenticia de las larvas denominado "for", mientras que las "sitter" poseen dos copias de la forma recesiva de dicho gen (**ff**).

5) ¿En qué cromosoma está ubicado dicho gen?

El gen esta ubicado en el segundo de los 4 cromosomas que posee Drosophila.

6) ¿Cómo afecta la acción del gen la expresión de la conducta?

El gen es responsable de la producción de una enzima, la proteinquinasa cíclica dependiente de GMP, la cual es importante en las vías de comunicación intracelular.

7) ¿Cuáles son los cambios a nivel del gen o los procesos posteriores hasta la producción de la proteína?

A partir del mismo gen y por medio de mecanismos específicos se generan distintas versiones de la enzima, el fenotipo "sitter" parecería tener una alteración que afecta sólo una forma de la enzima, mostrando una influencia específica sobre la conducta de alimentación sin afectar el estado general de la larva.

8) ¿Qué proporción de la variación en la conducta alimenticia de estas larvas se debe a factores genéticos y qué proporción a factores ambientales?

A pesar de conocerse el gen específico que afecta dicho rasgo, los autores coinciden en que: el que la larva sea genéticamente "rover" no implica que no pueda comportarse como "sitter". Si por ejemplo, se depriva de comida a las larvas "rover", aumenta la probabilidad de que cuando se les ofrezca alimento se comporten como "sitter" (Barinaga, 1994), por lo que la influencia ambiental no debe ser descartada.

9) ¿Qué factores pueden haber actuado haciendo que la selección natural favorezca a uno u otro fenotipo?

Existen ambas formas de larvas en diferentes poblaciones de *Drosophila*. Variaciones naturales de los microhabitats en variables como: densidad poblacional (alta densidad se seleccionarían positivamente las "rover") y grado de parasitismo (alto parasitismo se seleccionarían negativamente las "rover"), determinarían la frecuencia de cada uno de los genotipos en las poblaciones naturales.

Mas allá del tipo y cantidad de preguntas que caben plantearse bajo el marco teórico de esta disciplina, los diferentes líneas de investigación pueden agruparse en dos principales.

a) Análisis de los mecanismos genéticos subyacentes a diferencias comportamentales que ocurren en la naturaleza. El objetivo principal consiste en comprender el origen ontogénico y el significado evolutivo de la diferencia comportamental.

b) Análisis de los efectos específicos de el o los genes que están influyendo sobre una conducta. Determinar principios generales de como los sistemas (nervioso, endocrino, etc.) se organizan funcionalmente.

En cuanto a los modelos experimentales utilizados, existen marcadas diferencias entre estos dos diferentes enfoques:

a) Analiza aquellos comportamientos que presentan diferencias en condiciones naturales. Las bases genéticas comprometidas en dichos comportamientos presentan efectos directos sobre la conducta. Los investigadores abocados a este tipo de preguntas suelen valerse de diversas técnicas. Seleccionando artificialmente, se logran líneas puras para cada una de las variantes. Se observan directamente las variantes comportamentales en condiciones naturales. Se analizan comparativamente la conducta de gemelos, mellizos, casos de adopción, etc..

b) Estudia modelos que presenten alteraciones genéticas del comportamiento, sin importar si estas ocurren o no naturalmente. Mas aun, muchas de las técnicas destinadas a generar mutantes comportamentales, se han desarrollado con estos fines. A través de mutaciones en genes únicos, los patrones comportamentales han sido particionados en sus distintos componentes.

No existe una perfecta división entre estos dos posibles enfoques; de hecho se solapan en muchos aspectos y varios estudios difícilmente puedan ser encasillados en una u otra línea. Sin embargo, ciertos conceptos, como por ejemplo ¿qué características debe poseer un "gen comportamental"?, permiten establecer una línea divisoria entre ambos enfoques

Un gen que genere una parálisis completa de los miembros de un vertebrado con seguridad afectará diferentes comportamientos del mismo. Sin embargo, ¿Debe ser este gen considerado un gen comportamental? El debate lejos de ser trivial plantea una serie de consideraciones interesantes que pueden desarrollarse a través de un ejemplo.

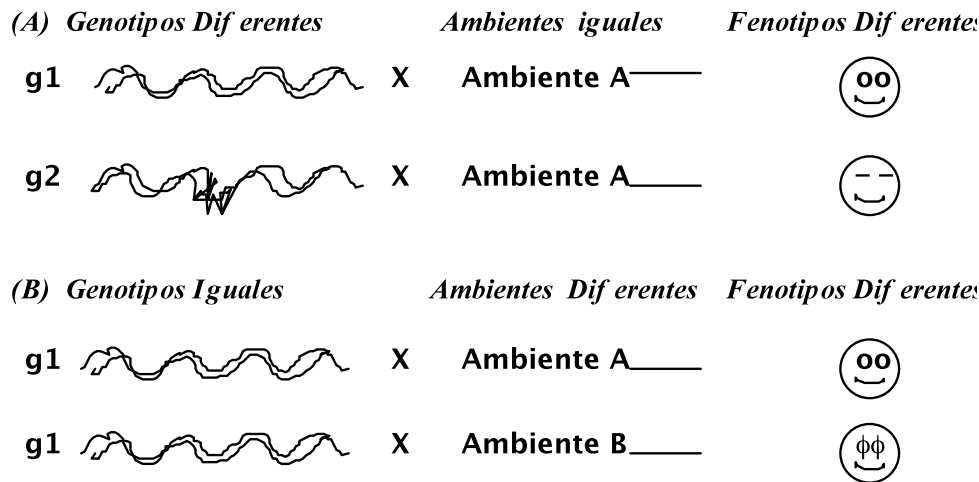
Drosophila mutantes portadoras del alelo "shaker", a diferencia de las salvajes (normales), muestran movimientos rítmicos espontáneos de sus patas, incluso estando anestesiadas. Este alelo ocasiona alteraciones en la permeabilidad de la membrana celular de las neuronas, para los iones potasio (K^+), provocando serias alteraciones en el sistema nervioso. Como resultado de esta alteración las células nerviosas poseen una mayor actividad en las moscas "shaker" afectando la locomoción (Hall, 1994)(Quinn y Gould, 1979). Mutantes como el "shaker" son parte del debate por ser considerado como un ejemplo de gen comportamental por investigadores de neurociencias (enfoque B) pero no por etólogos (enfoque A).

Al no ser los genes los efectores directos del comportamiento, una alteración en cualquiera de los sistemas que intermedian entre gen y conducta, como el sistema nervioso de los "shaker", seguramente cambiará la conducta. Sin embargo ¿qué significado evolutivo puede tener un alelo como el "shaker"?, para muchos investigadores de neurociencias (enfoque "B") la respuesta no tiene la trascendencia que posee para los etólogos (enfoque "A"). Para estos últimos el comportamiento a analizar, debe ser algo que el animal realiza naturalmente y el gen debe afectar al comportamiento de una manera específica. El mutante "shaker" es mas bien visto como una enfermedad y la alternativa (salvaje) del "shaker" es más bien un individuo sano y no una conducta en particular.(Barinaga, 1994)

2) Métodos para identificar la relación entre diferencias genéticas y comportamentales

Varios son los métodos utilizados para poner a prueba la hipótesis de que las diferencias genéticas entre individuos son las responsables de las diferencias que éstos presentan en su comportamiento (ver figura 1 A). La hipótesis alternativa esta basada en que las diferencias ambientales son las responsables de las distintas variantes comportamentales (ver Figura 1B). Ambas hipótesis parten de la teoría de que durante el desarrollo de una conducta, la interacción entre el genotipo individual y el ambiente, dan como resultado un fenotipo comportamental particular que dependerá de ambos. (ver figura 1)

Figura 1: Posibles fuentes de diferenciación entre Individuos



Métodos basados en la comparación de distintos genotipos en ambiente constante:

2.1) Apareamientos selectivos:

Se puede comparar y evaluar la influencia de los genes sobre el comportamiento, examinando sistemáticamente el resultado del cruzamiento selectivo de individuos de diferentes especies, poblaciones o distintas líneas dentro de una misma población.

2.1.a) Entrecruzamiento entre especies emparentadas:

En aquellas especies en que los híbridos son viables, es posible estudiar la herencia de determinados rasgos comportamentales para los cuales dichas especies poseen un desempeño diferente. Este es el ejemplo de dos especies de grillos (*Gryllus campestris*) y (*Gryllus bimaculatus*), en las cuales las respectivas larvas difieren marcadamente en su agresividad, siendo las primeras significativamente más agresivas que las segundas. La primera generación (F1) presentó en su totalidad el nivel de agresividad de (*G. campestris*). Al cruzar ejemplares de la primera generación entre sí, se obtuvo un 23% de larvas poco agresivas tipo (*G. bimaculatus*) y un 77% del tipo conductual (*G. campestris*). Al cruzar individuos de la F1 con la línea paterna (*G. campestris*) el 100% de las larvas se comportaron como (*G. campestris*). Al hacer lo mismo con la línea paterna (*G. bimaculatus*) se obtuvieron un 53% del tipo (*G. bimaculatus*) y un 47% de (*G. campestris*). Un modelo genético tentativo para explicar la diferencia en la agresividad de las larvas de estas dos especies, consiste en relacionar dicha conducta con un solo gen poseedor al menos de dos alelos uno dominante (tipo

agresivo) y el otro recesivo (no agresivo), con dominancia completa entre alelos. Así, las larvas del tipo (*G. campestris*) poseerían dos genotipos posibles (**AA**) o (**Aa**) mientras que las tipo (*G. bimaculatus*) serían (**AA**), representando "A" al alelo dominante y "a" al recesivo (Hörman-Heck, 1957).

2.1.b) Entrecruzamiento entre individuos de diferentes poblaciones:

Es un hecho común, el que diferentes poblaciones de una misma especie presenten diferencias marcadas en distintos rasgos, entre estos los comportamentales. Un posible ejemplo es el de la conducta migratoria del carricero de cabeza negra (*Sylvia atricapilla*). Peter Berthold y colegas analizaron las tendencias migratorias de las poblaciones de esta ave localizadas en Cabo Verde (África) y Alemania. La población africana es sedentaria mientras que la Europea es migratoria desplazándose al continente Africano ida y vuelta cada año por dos rutas posibles, vía España o vía Israel. Asumiendo que existían diferencias genéticas entre estas dos poblaciones, los autores plantearon la hipótesis de que al menos un gen estaba encargado de determinar si el ave migraría o sería sedentaria. Para poner a prueba la misma, trasladaron individuos de ambas poblaciones a aviarios, y se aparearon machos de Alemania con hembras de Cabo Verde y viceversa. Para medir la conducta migratoria en padres e hijos, se diseñaron habitáculos especiales capaces de registrar la actividad de vuelo dentro de los mismos. Durante el período correspondiente a las migraciones se midió la actividad de vuelo nocturna (momento en el cual se desplazan en estado natural). Los ejemplares de origen Alemán volaron cada noche durante varias semanas cerca de 370 horas. Los ejemplares de Cabo Verde durmieron sin interrupción durante el mismo período. Los híbridos, a diferencia de la población africana, presentaron actividad nocturna, pero menor que los padres alemanes (aproximadamente 260 horas durante el mismo período). Estos resultados respaldan la hipótesis de que la influencia de factores genéticos es determinante en la conducta migratoria de esta especie. (Berthold et. al., 1990)

2.1.c) Entrecruzamiento entre individuos de diferentes líneas comportamentales dentro de una misma población:

Un ejemplo clásico de análisis genético intrapoblacional, es el concluyente estudio llevado a cabo por Rothenbulher (1964), sobre la conducta de limpieza de celdas en la abeja europea (*Apis mellifera*). Las reinas de esta especie depositan sus huevos en celdas donde la larva se desarrolla y metamorfosea. Las celdas de una colmena son limitadas y se reutilizan una vez que la metamorfosis termina y la nueva abeja la abandona. Debido a ello las abejas obreras realizan una minuciosa tarea de limpieza sobre las celdas. Cuando una larva muere dentro de su celda, las obreras abren

la misma y sacan la larva muerta fuera de la colmena. Esta tarea además de habilitar nuevamente la celda, evita que ésta se convierta en un foco de infección en la colmena, debido a que una de las causas de mortalidad más importantes, es debida a bacterias. Así como hay colonias resistentes ("higiénicas") a ser infectada debido a que limpian rápidamente las celdas, hay otras susceptibles (no-higiénicas) donde larvas y pupas muertas quedan dentro de las celdas. Cuando colmenas "higiénicas" fueron cruzadas con "no-higiénicas", toda la descendencia (F1) se comportó como "no-higiénica", indicando que este carácter es dominante. Al realizar la retrocruza de la "F1" con la línea paterna "higiénica" surgieron cuatro fenotipos diferentes los cuales pueden verse en la figura 2.

Figura 2:

Tipos parentales hembras	F1 hembras	Retrocruzamiento		
		Zánganos	Reina	Obreras
		haploides	higiénica	diploides
Higiénica uu rr		ur		uu rr (1)
	u+ r+	u+		uu r+ (2)
No +++++	No	+r	uu rr	u+ rr (3)
Higiénica	higiénica	++		u+ r+ (4)

Los fenotipos correspondientes a las obreras obtenidos del retrocruzamiento de una reina higiénica (parental) con los zánganos originados a partir de las reinas de la F1 son:
(1) "**uurr**", higiénicas que destapan celdas y las limpian.

(2). "**uur+**", solo destapan celdas.

(3) "**u+rr**", solo limpian si encuentran una celda destapada.

(4) "**u+r+**" no-higiénicas, no destapan ni limpian.

Rothenbuhler, pudo así demostrar que las variantes comportamentales de limpieza de celdas en abejas, están determinadas por dos genes uno que influye sobre la apertura de celdas y otro sobre la limpieza del interior de las mismas (Lacadena, 1981)

2.2) Técnicas de selección artificial:

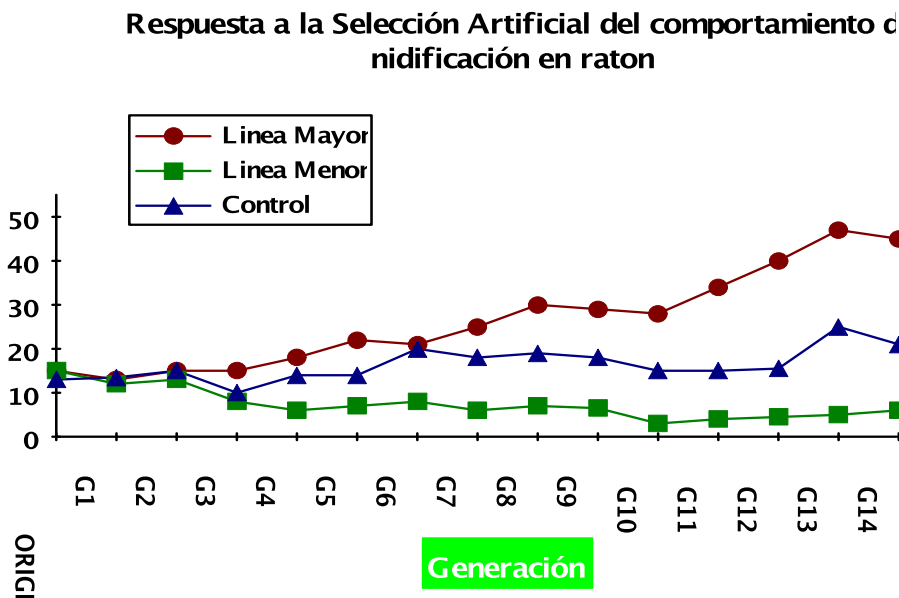
Los tres ejemplos arriba mencionados muestran como, individuos con conductas naturalmente diferenciadas presentan diferencias genéticas entre sí. Sin embargo, en muchos casos no existe una evidente dicotomía entre dos posibles fenotipos para un mismo comportamiento. Por el contrario, al analizar un rasgo en particular se observa

toda una gama de conductas que puede o no poseer extremos comportamentales muy diferenciados entre si.

La técnica de selección artificial esta basada en que cierto grado de variabilidad genética existe para dicho rasgo, y que la misma, es al menos en parte, responsable de las diferencias observadas. De ser esto cierto, si durante suficientes generaciones se promueve un apareamiento controlado y selectivo en la población experimental, (solo los portadores de ciertos rasgos se reproducen, y se impide que los individuos con otras características lo hagan), se deberían obtener líneas o linajes puros, cada uno compuesto por individuos con una u otra de las características comportamentales seleccionadas. La mosca de la fruta (*Drosophila sp*), el ratón (*Mus sp.*) y la rata (*Ratus sp.*) de laboratorio son los modelos animales habitualmente utilizados por genetistas del comportamiento para experimentos de selección artificial.

Selección artificial del comportamiento de nidificación en ratón: Lynch (1980), estudió la conducta de construcción del nido en el ratón común (*Mus domesticus*). Esta especie acepta algodón como material para la construcción del nido en condiciones de laboratorio. La conducta de nidificación se cuantificó midiendo la cantidad de algodón (en gramos) que los ejemplares transportaban hasta la caja nido, durante un período de 4 días. La población inicial transportó en promedio entre 13 y 18 gramos de algodón, y a partir de esta se seleccionó una línea "mayor" y una "menor". Para la primera se cruzaron los machos y hembras que más algodón transportaron, para la segunda los peores colectores. Como control se realizaron apareamientos al azar entre individuos de la población. Sobre las crías de cada uno de estos tres grupos, se midió nuevamente la cantidad de algodón transportado. Dicho diseño se repitió durante 15 generaciones manteniendo en todos los casos constante el ambiente. Al final de las 15 generaciones la cantidad de material promedio transportado fue de 40 gramos para la línea "mayor", 5 gramos para la "menor" y aproximadamente 15 gramos para la "control". Estos resultados confirman la existencia de bases genéticas en la varianza observada para este comportamiento.(ver figura 3)

Figura 3:



2.3) Estudios comparativos de gemelos.

Desde sus comienzos (Galton 1869, citado en Mc Farland 1993), el estudio de la genética del comportamiento humano, se ha concentrado principalmente en comparar hasta que punto el comportamiento de individuos emparentados es más semejante que cuando se los compara con cualquier otra persona de su población. El estar emparentado implica, muy probablemente, no solo genética semejante sino muy probablemente ambientes semejantes. Debido a esto se ha concentrado la atención sobre estudios comparativos entre gemelos idénticos y gemelos hermanos (mellizos, trillizos, etc). Los gemelos idénticos o monocigóticos, provienen de la duplicación de un único huevo fertilizado por lo que no existe diferencia genética alguna entre ellos. Los mellizos o gemelos dicigóticos, provienen de dos óvulos distintos fertilizados por dos espermatozoides distintos, por lo que son genéticamente equivalentes a dos hermanos completos (hijos del mismo padre y madre). La gran ventaja de estos modelos es que tanto gemelos entre sí, como mellizos entre sí, estuvieron sometidos a ambientes muy semejantes y donde la gran diferencia entre unos y otros está casi exclusivamente basada en diferencias genéticas (los primeros son idénticos y los segundos comparten en promedio un 50% de sus genes).

Cuando gemelos monocigóticos (GM) son comparados entre sí en cuanto a una serie de rasgos psicológicos, el grado de semejanza puede ser estimado mediante correlaciones. Valores de correlación de "1" o cercanos a "1" implican que las mediciones del rasgo que se está analizando en cada "GM" arrojaron valores idénticos o

muy parecidos. Por el contrario si las correlaciones muestran valores de "0" o cercanos a "0", esto implicará que la magnitud o cualidad del rasgo de un "GM" no nos permitirá predecir nada acerca de dicho rasgo en el otro "GM". Dichas correlaciones fueron aplicadas tanto a gemelos monocigóticos (GM) como dicigóticos (GD) para las mismas características, en diferentes estudios (Bouchard, 1994) (Bouchard, et. al. 1990) (Loehlin,1992). Un ejemplo de dichas comparaciones se muestra en la tabla 1.

Tabla 1: Correlación Promedio entre gemelos monocigóticos o gemelos dicigóticos en varias medidas de Personalidad.(se incorporan como ejemplo la altura y peso)

Rasgo	Número de Estudios	Correlación Promedio entre Gemelos	
		GD	GM
Extroversión	30	.25	.52
Neuroticismo	23	.22	.51
Masculinidad-Femeneidad	7	.17	.43
Conformidad	5	.2	.41
Flexibilidad	7	.29	.46
Impulsividad	6	.29	.48
Altura		.50	.93
Peso		.43	.83

Bouchard, 1984 (extraído de Trivers, 1985)

Los gemelos monocigóticos muestran sistemáticamente una mayor similitud que los dicigóticos, lo cual, debido a que ambos tipos se desarrollan bajo ambientes similares, implicaría que diferencias genéticas son las responsables de distinguir a los "GD" o de hacer más semejantes a los "GM". Sin embargo, al desconocerse el verdadero efecto del ambiente sobre muchos de los rasgos psicológicos, entre ellos los presentados en la tabla 1, muchos psicólogos cuestionan la relevancia de dichas comparaciones (Plomin y Daniels, 1987). Estos basan sus críticas en la idea de que, los "GM" con seguridad experimentan un ambiente mas semejante que los "GD". Por lo tanto, si el efecto del ambiente fuese importante, esta diferencia (incluso en el caso de ser menor), podría ser radical al momento de explicar las diferencias observadas, o más aún, justificar porque los "GM" son tan parecidos. (Bouchard, 1994)

Métodos basados en la respuesta a ambientes alternativos:

Todas las experiencias arriba analizadas están caracterizadas por mantener constantes los factores ambientales, mientras se exploran los efectos genéticos. El diseño experimental complementario consiste en estudiar los efectos de la variación sistemática del ambiente, manteniendo invariante las bases genéticas de la población experimental.

2.4) Cambios ambientales y territorialidad en arañas:

La araña del desierto (*Agelenopsis aperta*) construye tela y defiende un área alrededor de la misma. Esta conducta territorial impide que otras arañas construyan telas cerca de la propia. Esta especie posee un amplio rango de distribución, a lo largo del cual, el tamaño territorial varía considerablemente. Entre otros, factores climáticos y de abundancia de presas, son los responsables del cambio en el tamaño territorial (Riechert, 1981).

Las diferencias poblacionales en el tamaño territorial podrían deberse a diferencias genéticas por lo cual por herencia se mantendría el carácter. Otra hipótesis considera probable que los individuos evalúen la oferta local de alimento o factibilidad de caza y ajusten el tamaño territorial a esta variable.

Riechert, realizó una serie de experiencias para poner a prueba estas dos hipótesis. Obtuvo muestras de dos poblaciones: una ribereña, de territorios pequeños ($0,6\text{m}^2$) y una de pastizal de territorios grandes ($3,8\text{m}^2$). Las arañas fueron llevadas al laboratorio y expuestas a un régimen de densidad de presas constante para ambas y equivalente al promedio de los valores encontrados en todos los ambientes naturales. Una vez aclimatadas al laboratorio, cada araña fue colocada individualmente en un cilindro metálico que impedía detectar la presencia de otras arañas. Como resultado de esto, hubo un aumento de la proximidad entre las telas de diferentes individuos. Posteriormente, el cilindro fue removido y la conducta territorial de las arañas analizada. Las arañas ribereñas establecieron sus pequeños territorios, y las de los pastizales sus territorios de mayor extensión, sin que el cambio en las condiciones de oferta de presas alterara sus conductas territoriales. El restablecimiento de los territorios con magnitudes semejantes a las naturales hizo que ciertos sujetos no consiguieran espacio suficiente, lo cual no afectó el tamaño territorial sino que por el contrario dejó sin territorio a varios animales. (Patridge, 1983).

Estos resultados sugieren que las diferencias poblacionales se deben a diferencias genéticas o que al menos ni la densidad de presas ni la de conespecíficos condicionan el tamaño territorial.

2.5) Adopción y crianza diferencial de individuos emparentados:

En aquellos caso en que las crías puedan ser transferidas de los padres originales a padres alternativos, de la misma o distinta población, raza o especie, se estará en condiciones de comparar individuos genéticamente similares (esto dependerá del grado de parentesco) criados en ambientes diferentes.

2.5.1) Adopción Interespecífica:

Un ejemplo interesante de adopción interespecífica está dado por dos especies de loros, el galah (*Cacatua roseicapilla*) y la cacatúa rosada (*Cacatua leadbeateri*). Ambas especies anidan en huecos naturales de árboles, por lo cual dichos huecos se convierten en un recurso limitante. En algunos casos ambas especies comparten un mismo hueco sin que exista competencia hasta el momento de incubar, cosa que ocurre luego de estar terminada la puesta. Al momento de incubar, la cacatúa rosada de mayor tamaño desplaza al galah, pero no a los huevos depositados en su nido, por lo cual termina adoptando a los pichones de galah.

Cuando se analizó la conducta vocal de los pichones adoptivos se encontró que dependiendo de la vocalización analizada los resultados diferían. Las llamadas de solicitud de alimento fueron idénticas a las de su especie, pero las llamadas de contacto social utilizadas en las bandadas eran típicas de la especie de sus padres adoptivos. A pesar de tratarse de la misma conducta (vocalizaciones) los efectos ambientales difirieron dependiendo del contexto social en que se utilizaban (Alcock, 1993).

2.5.2) Adopción Intraespecífica en humanos:

Los estudios de adopción constituyen unos de los pilares en el análisis comparado de la influencia que genes y ambiente poseen en ciertos comportamientos complejos en humanos. Por ejemplo la esquizofrenia se considera una alteración hereditaria. Los hijos de esquizofrénicos poseen un 13% de riesgo de desarrollar el comportamiento, 13 veces más que para la población en general (1%). Heston en 1966, presentó resultados de estudios de adopción, los cuales permitieron evaluar si el incremento en los riesgos para los descendientes, se debía a influencias genéticas o ambientales. Analizó los hijos de madres esquizofrénicas que habían sido adoptados, por padres normales, al momento de nacer, y comparó la ocurrencia de este complejo comportamiento, con un grupo control de niños adoptados. De 47 hijos de madres esquizofrénicas que fueron adoptados, 5 fueron diagnosticados como esquizofrénicos, mientras en el grupo control no se detectó dicha alteración.

La probabilidad de presentar la enfermedad no difirió de la observada en niños criados por sus propios padres esquizofrénicos (Plomin et. al., 1994). Los padres y hermanos adoptivos de un niño que desarrolla la esquizofrenia, no presentan un incremento significativo en el riesgo de ser esquizofrénicos, pero los verdaderos parientes biológicos sí. Más aún, los hijos de padres normales, adoptados por sujetos no emparentados que desarrollan la enfermedad luego de la adopción, no mostraron incrementos significativos en el riesgo de esquizofrenia. (Nicol y Gottesman, 1993) Estudios complementarios de adopción, intentaron evaluar la influencia ambiental sobre determinados rasgos cognitivos. El ambiente compartido, entre hijos, es considerado como componente de la varianza ambiental que afecta las diferencias individuales en tests de Inteligencia (IQ). En 11 estudios, la correlación promedio de los valores de IQ entre hermanos adoptados (no biológicos) fue de 0,3. Esto sugiere que el 30% de la varianza en los valores de IQ es debida a haber compartido las influencias ambientales (Bouchard y McGue, 1981)

3) Estudio de las variaciones comportamentales cuantitativas

Muchos de los ejemplos arriba considerados pertenecen a animales cuyos comportamientos pueden ser clasificados en categorías fenotípicas discretas donde no hay fenotipos intermedios. Así, las abejas podían ser Higiénicas o No-higiénicas y las larvas de grillos agresivas o no-agresivas. Las características de los sujetos es predecible por lo que se simplifica la contabilización de los distintos fenotipos (se es "A" o "B") y se pueden realizar análisis estadísticos confiables y robustos.

Resultados tan elegantes como los de las experiencias de Rothenbuhler o Hörmann-Heck, no son comunes en la bibliografía y deben en gran parte su notoriedad a las ventajas de la discontinuidad en los rasgos estudiados.

Sin embargo muchos de los caracteres comportamentales son de variación continua y las poblaciones no pueden ser clasificadas en categorías discretas entre las cuales no existan intermedios.

La diferencia entre ambos tipos de caracteres radica en que en el primer caso uno o muy pocos genes son los responsables de actuar en el desarrollo de la conducta. En el segundo, la variación continua puede ser resultado de la acción de un número variable de genes actuando independientemente sobre el rasgo en cuestión, sin poder descartar que factores ambientales o la combinación de ambos sean los responsables.

Estos caracteres de variación continua son denominados usualmente caracteres cuantitativos y el estudio de la variación genética comprometida es llamada "Genética Cuantitativa" (Falconer, 1981)

3.1 Grado de determinación genética y heredabilidad:

Como ya se mencionó el fenotipo (F) de un individuo está determinado por factores ambientales (A) y genéticos (G) los cuales se combinan en forma aditiva. Si VF representa la variación fenotípica total observada en una población, VG: el componente genotípico de la variación total y VA: el componente ambiental, la relación entre dichos factores será:

$$VF=VG+VA+VI$$

donde VI: representa la variación atribuible a la interacción entre genotipo y ambiente.

¿Cómo se puede determinar, a partir de una fórmula general como esta, la contribución de los genes a las diferencias individuales encontradas en un rasgo comportamental dentro de una población?

La heredabilidad expresa la proporción de la variación fenotípica total que es atribuible al componente genético (Lacadena, 1981). La heredabilidad es un concepto poblacional, que suele utilizarse en dos sentidos. En un sentido *amplio* se refiere a la proporción de variación que es debida a los genes y en un sentido *estricto*, se refiere sólo a aquella parte de la variación genética que se transmite a través de las generaciones. Esta diferencia está basada en que para algunos efectos genéticos los genes actúan individualmente, y son denominados "aditivos", ya que los efectos individuales se suman unos a otros en un efecto general. Existen efectos denominados "no aditivos" que son el resultado de efectos genéticos de dominancia y epistasis, los cuales dependen de la configuración particular de genes que están presentes. Los efectos "no aditivos" contribuyen a la variación genética en una población dada en cada generación, pero debido a la redistribución de los genes durante la reproducción no se transmiten de padres a hijos.

La heredabilidad (h^2) en el sentido *amplio* incluye ambos tipos de efectos y es también denominada "grado de determinación genética" (DG), calculándose como (Drickamer y Vessey, 1992):

$$h^2=DG=VG/VF=VG/(VG+VA) \quad (\text{considerando } VI=0)$$

El rango de valores de h^2 es: $0 \leq h^2 \leq 1$

Una forma de evaluar el grado de determinación genética, consiste en estudiar diferentes cruzamientos entre líneas endocriadas para cierto carácter conductual. Un

ejemplo hipotético puede plantearse analizando la conducta de correr en una rueda metálica utilizando ratones como modelo animal. Supongamos dos líneas endocriadas diferenciada por la actividad de correr en la rueda, donde "A" es 5 veces mas activa que "B". Siendo "A" y "B" homogéneos genéticamente, la F1 resultado de cruzar a ambas, también será homogénea genéticamente hablando. Así cualquier diferencia interna a cada una de las líneas y a la F1 será debida al ambiente. La tabla 2 muestra los distintos apareamientos entre líneas, los valores promedios para el carácter bajo estudio y la varianza intralínea correspondiente.

Tabla 2: Cálculo del grado de determinación genética para el comportamiento de correr en una rueda de metal para líneas endocriadas de ratón (Drickamer y Vessey, 1992).

Línea endocriada	Número medio de vueltas de rueda cada 24 horas	Varianza
A	1107	112
B	5680	418
F1 (AxB)	5235	325
F2 (F1xF1)	4745	465

$$V_A = 112 + 418 + 325 / 3 = 285$$

$$V_G = 465 - 285 = 180$$

$$G_D = V_G / V_F = 180 / 465 = .39$$

Esto implica que el 39 por ciento de la variación en el comportamiento de correr en la rueda, para estas líneas de ratón, puede ser atribuido a influencias genética. Es importante resaltar que dicho valor es valido para las condiciones de análisis, ya que los efectos genéticos dependen de cada ambiente en particular en el cual se expresan. La heredabilidad no es una medida invariable de la influencia de los genes en un carácter particular, sino un indicador de la manera en que los efectos genéticos alteran su expresión en un ambiente particular, para una población determinada, en un momento dado.

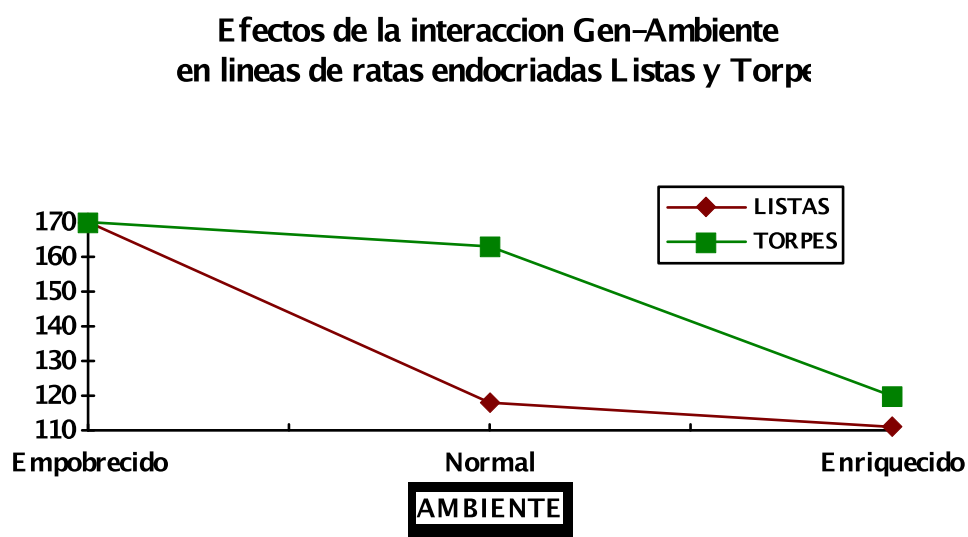
Las estimaciones de heredabilidad pueden estar sujetas a errores de diferentes fuentes, siendo las más importantes la interacción gen-ambiente y la correlación gen-ambiente.

La interacción se refiere al hecho de que una particular combinación de genes y ambiente genera consecuencias no predecibles al considerar a ambos por separado. Por

ejemplo, dos genotipos pueden ser similares en ambientes normales, pero diferir radicalmente en respuesta a otro mas estresante. No debe confundirse esta interacción con la interacción genotipo-ambiente durante el desarrollo (teoría epigenética (Gottlieb, 1992)) acerca de la cual se discutirá mas adelante.

Un ejemplo de los efectos de la interacción resulta de analizar el comportamiento de recorrido de un laberinto, de las líneas endocriadas de ratas "Listas" y "Torpes" desarrolladas por Tryon entre 1920 y 1940. Cooper y Zubek en 1958, alojaron dichas líneas endocriadas bajo tres posibles ambientes uno normal (similar a aquel donde fueron seleccionada), uno empobrecido (el cual carecía de objetos) y uno enriquecido (al cual se le incluyeron sectores tipo laberinto). Al testear en un laberinto convencional las líneas "listas" y "torpes", criadas en condiciones normales, mostraron un desempeño muy diferente. Sin embargo, ambas líneas criadas en ambiente empobrecido mostraron un igualmente pobre desempeño y las de ambiente enriquecido un igualmente buen desempeño. (ver figura 4) (McFarland, 1993)

Figura 4:



La correlación gen-ambiente se refiere al hecho de que no existe independencia entre las influencias genéticas y ambientales sobre un rasgo comportamental. Por ejemplo, hijos de padres emocionalmente inestables, heredaran de estos no solo la predisposición a ser inestables emocionalmente sino también el ambiente de inestabilidad en el cual deberán desarrollarse. Este tipo de correlación es denominada "pasiva" ya que ocurre independientemente del comportamiento del niño (Loehlin, 1992)

4) Métodos de alteración del genoma como generador de variantes conductuales:

4.1) Mutaciones

La mayoría de los ejemplos expuestos hasta aquí, están caracterizados por el estudio de variantes comportamentales naturales, para las cuales se estudió la influencia diferencial de genes y ambiente, utilizando apareamientos selectivos, variaciones ambientales o la simple observación.

Diferentes manipulaciones experimentales suelen utilizarse para analizar la relación entre diferentes sistemas fisiológicos y el comportamiento animal. Así, se miden y alteran las concentraciones de hormonas o se registran y estimulan eléctricamente distintos componentes del sistema nervioso. Asimismo, gran parte del conocimiento acumulado sobre el efecto específico de los genes sobre el comportamiento ha partido del estudio sistemático de mutantes genéticos.

Muchas de las mutaciones utilizadas con estos fines surgen en forma espontánea en la naturaleza, pero la inducción mediante agentes mutagénicos ha permitido generar un increíble número de variantes conductuales para la mosca del vinagre (*Drosophila melanogaster*). Los mutantes comportamentales poseen alteraciones en diferentes aspectos, con la ventaja de que la mutación comportamental está acompañada en muchos casos, de alteraciones en rasgos que permiten fácilmente identificar la variante. Así, por ejemplo, un cambio en la coloración general del animal es indicador de ciertas modificaciones en la cópula. (Benzer, 1973)

Algunos mutantes comportamentales para (*Drosophila melanogaster*):

No fototáxico	Moscas carecen del movimiento normal hacia la luz.
Hiperkinético	Se mueven constantemente, incluso anestesiadas
Infructuoso	Los machos cortejan hembras pero no logran copularlas
Coitus interruptus	Los machos cortejan a las hembras y las copulan pero las mismas finalizan antes de lo normal.
Dunce	Alteración en ciertas tareas de aprendizaje.

La alteración de los patrones de actividad diaria, de ciclos aproximadamente 24 se observa en tres mutantes diferentes. Los denominados "per⁰", no exhibe actividad rítmica aparente, los "per^S" muestran períodos de aproximadamente 19 horas y las moscas "per^L" prolongación de los mismos a ciclos de 29 horas (Baylies et. al., 1987.) (Yu et. al., 1987.). Los cambios, al comparar mutantes, a nivel del ADN nuclear consistió en modificaciones en solo un par de nucleótidos. El producto del gen en

cuestión en individuos salvaje es una proteína de unos 1200 aminoácidos la cual en el mutante "per⁰" posee tan solo 400. Los mutantes "per¹" y "per^S" producen la misma proteína que los salvajes pero con un solo aminoácido cambiado.

Para probar que la dependencia de las alteraciones estaba basada en un solo gen, mediante técnicas de transformación genética, se lograron introducir plásmidos portantes del alelo salvaje "per⁺" del gen en cuestión, en larvas de moscas mutantes. Los mutantes transformados a "per⁺" mostraron un período normal semejante al salvaje, lo cual apoya la hipótesis de que el alelo "+" del gen "per" es esencial para que las moscas posean ciclos normales de 24 horas (Zehring et. al. 1984).

4.2) Mutantes, cambios en el sistema nervioso y diferencias comportamentales:

4.2.1) Alteraciones en la bioquímica de sistema nervioso.

Vale reconocer que el sistema nervioso es con seguridad el sistema que mayor efecto posee sobre la conducta de la mayoría de los animales. Cada célula nerviosa está dotada de un conjunto de genes que se encargará a lo largo de su desarrollo de controlar todas sus funciones, entre ellas la química de la célula. Así, la química de la célula nerviosa condiciona la transmisión de los mensajes a través de esta, y de una en otra. Una pequeña alteración en un gen puede ocasionar cambios neuroquímicos de efectos considerables en la conducta. Este es el caso de alteraciones en neurotransmisores y ciertos comportamientos complejos en humanos.

La dopamina, serotonina y noradrenalina serían las responsables de intermediar, en muchos casos mediante mecanismos no conocidos, en diferentes conductas complejas en humanos. Así modificaciones en el dosaje de estos neurotransmisores ha mostrado relacionarse con alteraciones comportamentales como: esquizofrenia (Nicol & Gottesman, 1993), retardos mentales (Brunner, et. al. 1993), agresión (Brunner, et. al. 1993 b), etc.

Si bien, desde principios de siglo, los genetistas han logrado identificar loci específicos comprometidos en rasgos poligénicos, la gran mayoría de los resultados fueron obtenidos en el modelo de la mosca del vinagre. Debido a ello las evidencias sobre cambios genéticos, modificaciones bioquímicas y alteraciones comportamentales en humanos, en el caso de existir, son muy recientes y de lo contrario resultan de observaciones indirectas. Por ejemplo, las evidencias de que la dopamina está relacionada con la esquizofrenia resultan de los efectos de drogas antipsicóticas llamadas "neurolépticos". Estas, actúan bloqueando los receptores para dopamina y han

mostrado buenos resultados en el tratamiento de la esquizofrenia. La enzima L-dopa, por el contrario, incrementa los niveles de dopamina haciendo que pacientes con Parkinson (deficiencia de dopamina) muestren cuadros psicóticos con rasgos semejantes a una esquizofrenia (Nicol & Gottesman, 1993)

En ciertos casos los cambios observados están relacionados con los dosajes del neurotransmisor debido a cambios en la producción de enzimas responsables del metabolismo de los mismos, como el caso de las Monoaminooxidasas (MAO) A y B. Familias con bajos niveles de MAO tienen 8 veces mas intentos de suicidio que aquellas con altos niveles de MAO. (Buchsbaum, et. al. 1976)

4.2.2) Alteraciones estructurales del sistema nervioso:

El análisis de relaciones específicas entre mutaciones, variantes estructurales del sistema nervioso y comportamientos alternativos posee un modelo por excelencia : El nematodos (*Caenorhabditis elegans*). Las grandes ventajas de este modelo consisten en que un es un organismo simple del cual se conoce profundamente su neuroanatomía y neurofisiología, y el cual posee un considerable repertorio de comportamientos. Sumado a esto, alrededor de 250 genes han sido identificados como reguladores de su conducta mediante técnicas de mutación. El conocimiento detallado de este organismo ha llegado a tal extremo que tanto el número de neuronas (302), sinapsis (5000) y uniones neuromusculares (2000) como la posición exacta de las mismas, están al alcance de cualquier investigador que desee analizar su comportamiento. Además, mediante técnicas láser se ha logrado identificar el rol específico para 40 de las 118 clases estructurales de neuronas. En cuanto a la bioquímica, la gran mayoría de los neurotransmisores y receptores son familiares para cualquier neurobiólogo. (Thomas 1994)

Se conocen, para esta especie, varias formas de aprendizaje no asociativo. Diferentes taxias, en especial con respecto a olores hacia los cuales responde incluso en gradientes de variaciones graduales y para unas 60 compuestos volátiles. Posee respuestas sensoriales a feromonas, etc.

Estudios detallados se han hecho con respecto a la respuesta a la estimulación mecánica. Existen diferentes mutantes para la sensibilidad táctil, los cuales son muy específicos en sus efectos. Estos mutantes responden y se mueven normalmente pero solo ante estimulaciones táctiles fuertes. Los receptores al tacto son un conjunto de 6 neuronas mecanoreceptoras. Los mutantes posibles para este rasgo, están ubicados en 12 loci diferentes y sus efectos van desde la pérdida de microtúbulos citoplasmáticos, pasando por alteraciones en su contacto con a hipodermis, hasta la desaparición casi completa del mecanoreceptor.

Estos mutantes han probado ser muy importantes en el estudio del rol de los genes en el desarrollo y función de los receptores táctiles de esta especie.

4.2.3) Mutantes, propiedades eléctricas de la membrana celular y comportamiento:

Cuando un paramecio contacta con un obstáculo con su parte anterior inmediatamente invierte la dirección de natación por unos segundos, luego de los cual reinicia su marcha con un pequeño cambio en la orientación. La respuesta de evitación normal depende de una secuencia específica de cambios químicos y comportamiento resultantes, que puede esquematizarse de la siguiente manera:

1) estímulo táctil 2) cambio en la permeabilidad de membrana 3) entrada de iones (calcio) Ca^{++} 4) Cambio positivo en el potencial de membrana 5) cambio en la actividad de las cilias 6) cambio en la dirección de desplazamiento 7) sistema de bombas sacan Ca^{++} hasta restablecer el potencial de membrana original (aproximadamente 2 segundos) 8) reinicio de la dirección de natación original (Kung et. al. 1975).

Hay diferentes mutantes para esta conducta con respuesta más rápidas o más lentas. Por ejemplo, algunos no cambian la respuesta insistiendo en atravesar el obstáculo. Estos mutantes surgen porque la membrana no cambia su permeabilidad ante estímulos táctiles. Existen mutantes llamados paranoicos, que no pueden repolarizar la membrana luego del potencial de acción y como consecuencia de ello realiza natación invertida en forma espontanea encuentre o no un obstáculo (Kung, et. al., 1972).

5) Genética del Comportamiento y Desarrollo:

Cada comportamiento es el resultado de la interacción entre estímulos externos y condiciones internas. Como los sistemas internos de procesamiento de información son establecidos y van siendo funcionales durante el curso del desarrollo, cualquier conducta esta limitada por la forma en que la información es procesada por cada sujeto, a lo largo de la distintas etapas ontogénicas. Entre las acciones mas notorias de los diferentes genes que contribuyen a rasgos conductuales, esta el de los genes reguladores que actúan coordinando los complejos procesos embriológicos. El producto de la actividad de dichos genes esta condicionado por el momento particular en el desarrollo y las condiciones ambientales al momento, en que el gen comienza a expresarse.

El conocimiento del desarrollo del comportamiento depende de la identificación de los factores que pueden influenciar dicho proceso y la forma en que lo hacen. Dado que el genoma es la mayor fuente de información interna para el sistema en desarrollo,

identificar cuales son los genes que actúan sobre el mismo y la forma en que lo hacen, resulta esencial para el progreso de esta área. Estos conceptos figuran entre los principales objetivos de la genética del comportamiento razón por la cual esta disciplina ha contribuido enormemente al estudio del desarrollo del comportamiento. Debido en parte a dicho solapamiento entre ambas ramas de la biología, los genetistas del comportamiento se han visto comprometidos muchas veces en la controversia Nature (control genético) - Nurture (influencias ambientales).

5.1) Diferencias Genéticas, Índice de Inteligencia (IQ) y la controversia Nature-Nurture:

Para gemelos idénticos criados juntos la correlación de IQ oscila entre 0,5 y 0,9. Bouchard y colaboradores, estudiando mellizos y gemelos, estimaron que la heredabilidad del IQ es de 0,7. Debido a que la heredabilidad de los scores de IQ es generalmente significativa, suele interpretarse erróneamente que la "Inteligencia" está **genéticamente determinada**. Mas allá del problema de establecer una relación entre IQ e inteligencia, esta interpretación es incorrecta. Los resultados encontrados al comparar con las técnicas enumeradas solo permiten decir: Diferencias genéticas entre las personas estudiadas hasta la fecha contribuyen en forma significativa en las diferencias en scores determinados en tests de IQ. Esto no implica que el IQ sea "genético" o "genéticamente determinado" o "heredado" en el sentido de no necesitar de influencias ambientales para su desarrollo.

Es necesario diferenciar dos conceptos:

- 1) Reconocer que existen influencias genéticas importantes en la generación de las conductas, así, diferencias genéticas acompañan a diferencias en el rasgo, incluso en comportamientos complejos.

- 2) Cuantificar la independencia con respecto al ambiente por parte de determinadas conductas. Esto es para decir que una conducta es innata descartando el efecto ambiental (Baumrind, 1991).

5.2) Ontogenia del canto en aves y la controversia Nature-Nurture.

Un ejemplo del pensamiento dicotómico es el de muchos estudios sobre la ontogenia de la conducta de canto en aves. Varios son los modelos planteados intentando representar no solo los estadios sino también los efectos de genes y ambiente en el desarrollo de esta conducta. El modelo del Templado auditivo (Konishi, 1965), es uno de los mas clásicos, en el cual se han inspirado innumerable diseños experimentales. Dichos diseños están estructurados administrando la experiencia ambiental a la que están sometidas las aves durante su desarrollo. Ciertos diseños eliminan la retroalimentación auditiva, otros solo la posibilidad de que el pájaro pueda escucha a otras aves, etc. (Konishi, 1985). En todos los casos se intentan dos manipulaciones alternativas: un mismo genotipo en diferentes ambientes o distintos genotipos en un único ambiente. Por ejemplo, los distintos sujetos de una camada son distribuidos en tres posibles grupos experimentales donde cambian las condiciones ambientales, a) los sujetos son aislados de conespecíficos, b) los sujetos son ensordecidos y c) los sujetos son entrenados con grabaciones de cantos conespecíficos. Dependiendo de las características del canto final que produzcan se concluirá que:

- 1) Si todos cantan parecido independientemente del tratamiento entonces se dirá que el canto es instintivo o puramente genético.
- 2) Si "a" y "c" cantan normalmente pero "b" no, se dirá que el canto solo depende de poder escucharse durante la ontogenia sin que el uso de modelos afecte el producto. Por lo tanto el canto tiene un componente ambiental pero regido por un modelo innato.

El siguiente es un ejemplo hipotético que permite esclarecer conceptos sobre la genética como determinante del comportamiento (Instinto) o como factor de influencia.

Diagrama de dos posibles experiencias: Johnston (1988) (h^2 e la heredabilidad)

		Genotipos							
		g1	g2	g3	g4	g5	g6	g7	g8
A	a1				0				
m	a2				0				
b	a3				0				
i	a4				0				
e	a5	0	0	0	0	0	0	0	0
n	a6				0				Experimento 1
t	a7				0				$h^2 = 1$
e	a8				0				
s	a9				0				
	0								Experimento 2
									$h^2 = 0$

En el experimento 1 animales de diferente genotipo son colocados bajo un mismo ambiente (a5) y por lo tanto cualquier diferencia comportamental será debida a diferencias genéticas o innatas.

En el experimento 2 animales del mismo genotipo (g4) son colocados en diferentes ambientes y por ende cualquier diferencia en el comportamiento será debida a factores ambientales o diferencias adquiridas.

La pregunta que invalida en parte dichos diseños es: ¿cuál es el aporte de genes y comportamiento en los animales donde se cruza el diseño (g5-a4)? Los animales son los mismos para ambos diseños sin embargo si hacemos el experimento 1 decimos que su conducta es innata y si hacemos el 2 decimos que es adquirida.

Estos diseños se parecen mucho a algunos de los comentados a lo largo de este texto, ¿invalida entonces esta crítica lo expuesto con anterioridad? La respuesta es NO, las interpretaciones en diseños de este tipo son correctas cuando nos preguntamos sobre la fuente de variación en una población particular, para una característica dada y bajo un ambiente específico (Genética del Comportamiento), pero nada nos dice sobre el desarrollo de dicha conducta (Ontogenia del Comportamiento).

Debido a esto, puede comprenderse que gran parte de la controversia escapa a la genética del comportamiento debido a las diferencias en los objetivos y muchas veces, esta es, el resultado de simples mal interpretaciones o problemas de terminología. (Kroodsma, 1988)

Bibliografía:

- Alcock, J. 1993 "Animal Behavior" An Evolutionary Approach. Fifth Edition. Sinauer Associates, Inc. Publishers, Sunderland, Massachusetts.
- Barinaga, M. 1994. "From fruit flies, rats, mice: evidence of genetic influence", Science 264: 1690-1693.
- Baumrind, D. 1991 "To nurture nature" Behavioral and Brain Sciences 14 (3): 386 :
- Baylies, M. K., T. A. Bargiello, F.R. Jackson, and M.W. Young. 1987. "Changes in abundance or structure of the per gene product can alter periodicity of the Drosophila clock". Nature 326:390-392.
- Benzer, S. 1973 "Genetic dissection of behaviour" Scientific American 299: 24-37.
- Berthold, P., W. Wiltschko, H. Miltenberger, and U. Querner. 1990. "Genetic transmission of migratory behavior into a nonmigratory bird population". Experientia 46:107-108.
- Bouchard, T. J. Jr. 1994. "Genes, Environment, and Personality". Science 264.1700-1701.
- Bouchard, T. J. Jr., and M. McGue. 1981 "Familial studies of intelligence: A review." Science 212:1055-1059.
- Bouchard, T. J. Jr, D.T. Lykken, M. McGue, N. L. Segal, A. Tellegen. 1990 "Sources of human psychological differences: the Minnesota study of twins Darwin, C. 1871. "The descent of man and selection in relation to sex". Murray, London, ; reprinted by Princeton University Press, Princeton, New Jersey.
- Brunner H. G., M. Nelen, X. O. Breakefield, H. H. Ropes and B.A. van Oost. 1993. "Abnormal behavior associated with a point mutation in the structural gene for monoamine oxidase A". Science 262:578-580.
- Brunner H. G., M.R. Nelen, P. van Zandvoort, N.G.G.M. Abeling, A. H. van Gennip, E.C. Wolters, M.A. Kuiper, H.H. Ropers and B. A. van Oost. 1993b "X-Linked borderline mental retardation with prominent behavioral disturbance: phenotype, genetic localization, and evidence for disturbed monoamine metabolism" Am. J. Hum. Genetics 52:1032-1039.
- Buchsbaum, M.S., R.D. Coursey, and D.L. Murphy. 1976 "The biochemical high-risk paradigm: behavioral and familial correlates of low platelet monoamine oxidase activity. Science 194:339-341
- Curtis E. y N. Barnes. 1989 "Biología" pp:264-268. Ed. Med. Panamericana.
- de Belle, J.S., and M. B. Sokolowski. 1987. "Heredity of rover/sitter: alternative foraging strategies of Drosophila melanogaster larvae". Heredity 59: 73-83.

- de Belle, J.S., A. J. Hilliker, and M. B. Sokolowski. 1989. "Genetic localization of foraging (for): a major gene for larvae behavior in *Drosophila melanogaster*." *Genetics* 123:157-163.
- Drickamer L. C. and S. H. Vessey 1992 "Animal Behavior" mechanisms. Ecology. and Evolution. Third Edition. WCB Publishers.
- Falconer, D. S., 1981 "Introduction to quantitative genetics"(2nd rev. edit.) Longman, 384 pp.
- Gottlieb, G. 1992 "Individual development and evolution" The genesis of novel behavior. Oxford University Press.
- Hall, J. C. 1994 "The mating of a fly" *Science* 264:1702-1714.
- Hörman-Heck, S. V. 1957. "Untersuchungen über den Erbgang einiger Verhaltensweisen bei Gryllenbastarden (*Gryllus campestris*) X (*Gryllus* Mann, C. 1994. "Behavioral Genetics in transition", *Science* 264: 1686-1689.
- Johnston T. D. 1988 "Developmental explanation and the ontogeny of birdsong: Nature/Nurture redux" *Behavioral and Brain Sciences* 11 (4): 617-663.
- Konishi, M. 1965 a "The role of auditory feedback in the control of vocalization in the white-crowned sparrow". *Zeit. Tierpsychologie* 22: 771-783.
- Konishi, M. 1985 "Birdsong: From behavior to neuron". *Annual Review of Neuroscience* 8:125-170.
- Kroodsma, D. E. 1988 "Behavioral ontogeny research: No pain, no gain?." *Behavioral and Brain Sciences* 11(4):639-640
- Kung, C. and Eckert, R. 1972 "Genetic Modification of electric properties in an excitable membrane" *Proc. Nat. Acad. Sci. USA*. 69 (1): 93-97.
- Kung, C., S. Y. Chang, Y. Satow, J. van Houten, and H. Hansma. 1975. "Genetic dissection of behavior in *Paramecium*. *Science* 188:898-904.
- Lacadena, J. R. 1981 "Genética". 3^a edición. Capítulo 21:961. AGESA. Madrid. .
- Loehlin, J.C. 1992 "Genes and Environment in Personality Development". Individual Differences and Development Series. Volume 2. SAGE Publications. London.
- Lynch, C. B. 1980 "Response to divergent selection for nesting behavior in *Mus musculus*" *Genetics* 96:757-765
- McFarland, D. 1993 "Animal Behaviour" 2^o edition. Longman Scientific & Technical.
- Mendlewicz, J., and J. D. Ranier. 1977. "Adoption study supporting genetic transmission of manic-depressive illness". *Nature* 268:327-329.
- Nicol S. E. and I. I. Gottesman. 1993. "Clues to the Genetics and Neurobiology of Schizophrenia". *Exploring Animal Behavior. Readings from American Scientist.* edited by Sherman P. W. and John Alcock.

- Patridge, L. 1983 "Genetics and Behaviour" en *Animal Behaviour*, 3 Genes, Development and Learning. editado por Halliday T. R. and Slater P.J.B. Blackwell Scientific Publications.
- Plomin, R. and D. Daniels 1987 "Why are children in the same family so different from one another? *Behavioral and Brain Sciences* 10 (1):1-60.
- Plomin R., M. J. Owen and P. McGuffin. 1994 "The genetic Basis of Complex Human Behaviors". *Science* 264:1733-1739.
- Quinn, W. G and Gould, J. L.1979. "Nerves and Genes" . *Nature* 278:19-23.
bimaculatus)". *Z. Tierpsychol.* 14:137-183.
 reared apart"*Science* 250:223-228
- Riechert S. E. 1981 "The consequences of being territorial: spiders, a case study. *American Naturalist* 117:871-892.
- Thomas J. H. 1994 "The mind of a worm". *Science* 264:1698-1699.
- Trivers, R. L.1985 "Social Evolution" The Benjamin-Cummings Publishing Company, Inc. Menlo Park USA.
- Yu, Q., A. C. Jacquier, Y. Citri, M. Hamblen, J. C Hall, and M. Rosbash. 1987. "Molecular mapping of point mutations in the period gene that stop or speed up biological clocks in *Drosophila melanogaster*". *Proceedings of the National Academy of Sciences* 84:784-788.
- Zehring , W. A., D. A. Wheeler, P. Reddy, R. J. Konopka, C. PO. Kyriacou, M. Rosbach, and J. C. Hall. 1984. *Cell* 39:369-376.
Behavioral and Brain Sciences 11 (4):639-640.