

LOS CONCEPTOS DE HERENCIA Y DE VARIACIÓN HEREDITARIA

THE CONCEPTS OF INHERITANCE AND HEREDITARY VARIATION

Gustavo CAPONI
*Universidade Federal de Santa Catarina**

RESUMEN: La idea de herencia extendida se ha transformado en un leitmotiv de lo que se ha dado en llamar 'síntesis extendida'. Dicha idea, entretanto, lleva a ignorar una de las marcas distintivas de lo que clásicamente se ha entendido por transmisión hereditaria: su estrecha asociación con el proceso de reproducción. Sin considerar tal asociación, la noción de herencia, más que ampliarse, de hecho, se disuelve; y aceptar esa disolución acarrearía demasiadas dificultades para el discurso de las ciencias biológicas. Una de esas dificultades tiene que ver con el concepto de variación hereditaria. Con la disolución de la noción de herencia, ese concepto también se disolvería; y, sin éste, la Teoría de la Selección Natural no puede articularse. Pero, no habiendo motivos valederos para aceptar semejante costo teórico, aquí quiero mostrar que ambos conceptos, el de herencia y el de variación hereditaria, pueden y deben ser elucidados sin aceptar la idea de herencia ampliada.

PALABRAS CLAVE: Herencia; Reproducción; Selección Natural; Variaciones Hereditarias.

* Profesor Titular del Departamento de Filosofía. Rua Esteves Júnior 605 (Apto.1414), 88015-130 Florianópolis SC, Brasil. E-Mail: gustavoandrescaponi@gmail.com

ABSTRACT: The idea of extended inheritance has become a leitmotif of what has been called ‘extended synthesis’. This idea, meanwhile, leads to ignoring one of the distinctive marks of what has been classically understood as hereditary transmission: its close association with the process of reproduction. Without considering such an association, the notion of inheritance, rather than being extended, in fact, dissolves; and accepting such a dissolution would bring too many difficulties for the discourse of biological sciences. One of these difficulties has to do with the concept of ‘hereditary variation’. With the dissolution of the notion of inheritance, this concept would also dissolve; and, without it, the Theory of Natural Selection would become unreliable. But, as there are no valid reasons to accept such a theoretical cost, here I want to show that both concepts, that of inheritance and that of hereditary variation, may and should be elucidated without accepting the idea of extended inheritance.

KEYWORDS: Hereditary Variations; Inheritance; Natural Selection; Reproduction.

1. Presentación

En la Biología contemporánea, la representación del desarrollo orgánico como simple expresión génica ha pasado a ser considerada una simplificación abusiva (Bonduriansky & Day, 2018, 7; Rose & Rose, 2019, 88). Sabiéndose que dicho proceso depende de otros *recursos ontogenéticos*¹, acabó poniéndose en cuestión el presupuesto de que esos otros recursos fuesen meros coadyuvantes de esas secuencias de ácidos nucleicos a las que se dio en llamar genes; y se fue imponiendo la idea de que esos elementos ‘no genéticos’ no se limitaban a ofrecer los medios para la ejecución de un programa genéticamente definido (Lewontin, 2000, 14). Ellos, acabó por concluirse, también definían las direcciones de la ontogenia (Oyama, 1985): las claves rectoras del desarrollo no estaban inscriptas, ni única ni preponderantemente, en las secuencias de ácidos nucleicos (Lewontin, 2000, 20). Por el contrario, esas claves estaban definidas por una compleja red de recursos ontogenéticos cuyas interacciones establecían la agenda del desarrollo (Lewontin, 2000, 18; Bonduriansky & Day, 2018, 13).

Pero, además, puesto que una parte significativa de esos otros recursos ontogenéticos no genéticos debe ser producida, o disponibilizada, por los progenitores

¹ Uso la expresión ‘recurso ontogenético’ como equivalente de la expresión inglesa ‘developmental resource’, frecuente en la literatura actual.

del nuevo individuo en formación, o incluso por la totalidad del grupo o población en la que dicho individuo debía desarrollarse, también fue configurándose la idea de una *herencia ampliada* (Noble *et al*, 2014, 2238); que se erigió en una de las banderas más notorias de lo que se ha dado en llamar ‘síntesis extendida’ (Laland *et al*, 2015, 4). Dicha idea, entretanto, aun si considerada en la formulación más prudente que de ella proponen Russell Bonduriansky y Troy Day (2018, 138), no es tan fácil de aceptar. Ella lleva a ignorar una de las marcas distintivas de lo clásicamente entendido por ‘transmisión hereditaria’: su estrecha asociación con la reproducción. Ignorando esa asociación, pertinentemente subrayada por Francesca Merlin (2014), la noción de *herencia* más que ampliarse se difumina; y eso acarrea demasiadas dificultades para el discurso de las ciencias biológicas. Una de ellas tiene que ver con el concepto de *variación hereditaria*. Cuando los contornos de la noción de *herencia* se desdibujan, ese concepto también pierde la nitidez que él requiere para poder operar en el marco de la Teoría de la Selección Natural sería in formulable.

Por eso, lo que aquí quiero mostrar es que no hay motivos valederos para aceptar tal costo teórico. Asumir que el desarrollo es irreducible a la expresión de un programa genético, no es incompatible con el reconocimiento de que existen ciertos recursos ontogenéticos que se transmiten por la mediación de la reproducción; siendo esos recursos que tenemos que considerar para definir la herencia y la condición hereditaria de las variaciones sobre las que opera la selección natural. Sin negar que el desarrollo suponga otros factores y materiales cuya importancia no debe menoscabarse, la consideración de esos recursos ontogenéticos que se transmiten ‘verticalmente’ permite cernir una noción deflacionaria de *herencia* y una noción operativa de *variación hereditaria*.

Así, al igual que Francesca Merlin (2017, 273), yo también asumo que “la noción de *transmisión* es más amplia que la noción de *herencia*”; y, siguiendo su línea de argumentación, también voy a vincular la noción de *herencia* con la noción de *reproducción* (Merlin, 2017, 274). Pero, diferentemente de lo que Merlin propone, yo no voy a postular una asociación necesaria entre la herencia y la trasmisión de recursos ontogenéticos vinculados con el desarrollo de la propia capacidad de reproducción. En lugar de eso, le daré más importancia a una condición que entiendo menos exigente, pero aun así suficiente: la independencia funcional, con relación al sistema que se reproduce, que debe poder ser alcanzada por los sistemas resultantes de esa reproducción. Luego, una vez que la noción de *herencia* esté delimitada, voy a valerme de ella para aclarar la de *variación hereditaria*.

2. No mezclamos las cosas

Si por ‘recurso ontogenético’ debe entenderse cualquier factor o material que esté involucrado en el desarrollo de un ser vivo, entonces, no puede haber ninguna duda de que las secuencias de ácidos nucleicos, los ‘genes’, son recursos ontogenéticos importantes (Morange, 2001, 46). Pero, con el mismo derecho, también son recursos ontogenéticos los nutrientes que sustentan a un ser vivo a lo largo de su ciclo vital, posibilitando y hasta determinando, ese proceso (Bonduriansky & Day, 2018, 14). Que la musculatura de un individuo alcance cierto grado de desarrollo dependerá, ciertamente, de una norma de reacción genéticamente acotada (Lewontin, 2000, 22). Pero, que, dentro del intervalo de esa norma de reacción, dicho individuo alcance cierto nivel determinado de desarrollo muscular, y no otro cualquiera, dependerá de factores ambientales como la alimentación y el ejercicio. Por lo mismo, si consideramos la metamorfosis de los batracios, también podemos decir que allí la luz solar es un recurso ontogenético crucial. Como también lo son, en el caso de *Homo sapiens*, las interacciones sociales que posibilitan el desarrollo del habla.

Pero es muy importante no confundir la extensión del concepto de *recurso ontogenético* con la extensión del *concepto de herencia*. Lo hereditario no debe homologarse a lo ontogenéticamente relevante y ni siquiera con lo ontogenéticamente relevante que se transmite de generación en generación. En el caso de los genes, todas esas cosas coinciden. Ellos son recursos ontogenéticos que los sistemas que se reproducen legan a los sistemas resultantes de esa reproducción; y por eso ahí hablamos de herencia. Ya si pensamos en la luz solar que es condición necesaria para la metamorfosis de una rana, la situación cambia. Esa luz es un elemento del entorno abiótico cuya existencia es independiente de los renacuajos y de lo que sus progenitores hayan podido hacer. La luz es un recurso ontogenético ya disponible en el ambiente; y no legado, o producido, por los progenitores. Por eso, aunque se trate de algo ontogenéticamente crucial, esa luz no podrá considerarse un factor hereditario. Como tampoco puede ser así considerado un idioma; aun cuando se trate de un recurso ontogenético clave para el desarrollo del habla que, de hecho, se transmite transgeneracionalmente, pero no por la mediación de la reproducción.

Es verdad que las interacciones sociales que posibilitan el desarrollo del habla no ocurrirían si no existiese un grupo social; y eso las distingue de la luz que el renacuajo precisa para desarrollarse. Pero, para que esas interacciones posibiliten el desarrollo del habla, es necesario que el grupo cuente con un idioma que

organice sus intercambios simbólicos; y, en este sentido, es muy difícil decidir si, en la ontogenia del habla, la disponibilidad de un idioma es más o menos importante que los recursos genéticos que también están ahí involucrados. Sin contar con estos recursos, esas interacciones serían incapaces de estimular el desarrollo del habla; pero, también es obvio que, sin esas interacciones, los genes tampoco serían capaces, por sí mismos, de hacernos hablar (Lewontin, 2000, 28-9). Los genes, en lo que atañe al desarrollo de esa capacidad, serían impotentes sin el concurso de otros recursos ontogenéticos cuya disponibilidad depende del grupo en el cual ese desarrollo ocurre y de un patrimonio simbólico que ese grupo viene produciendo y transmitiendo a lo largo de generaciones. En el desarrollo del habla, eso que Jablonka y Lamb (2005, 193) llaman ‘herencia simbólica’, parece ser tan crucial como la herencia genética.

Pero, usando la expresión ‘herencia simbólica’ de esa manera, Jablonka y Lamb ya están presuponiendo esa idea de *herencia ampliada* que es bandera de la ‘síntesis extendida’. Y ante eso es pertinente señalar que, aunque el desarrollo suponga la transmisión transgeneracional de recursos ontogenéticos muy heterogéneos, ese reconocimiento no debe llevarnos a olvidar que la usualmente llamada ‘herencia biológica’ guarda diferencias muy significativas con esos otros procesos de transmisión transgeneracional de recursos ontogenéticos que hoy suelen denominarse ‘herencia simbólica’ (Jablonka & Lamb, 2005, 193), ‘herencia comportamental’ (Jablonka & Lamb, 2005, 155), y ‘herencia de nicho’ (Sterelny, 2001; Odling-Smee, 2010). Dichas diferencias derivan de la asociación necesaria que la llamada ‘herencia biológica’ tiene con la reproducción; y ellas son relevantes para la comprensión de diferentes procesos biológicos, entre los cuales la selección natural es el más significativo (Merlin, 2014, 248). Sin el reconocimiento de la especificidad de esa ‘herencia biológica’, la selección natural sería un proceso ininteligible.

Para que exista selección natural, debe existir una población en la que ocurran formas variantes cuyas peculiaridades, resultando en el desempeño más o menos eficiente de alguna función biológica, produzcan diferencias de éxito reproductivo entre sus portadores. Ése, sin embargo, es sólo un primer requisito para la existencia de la selección natural. Faltan otros dos requisitos que son cruciales; ambos relativos al carácter hereditario que deben tener esas variaciones que generan diferencias de éxito reproductivo. Uno tiene que ver con la transmisibilidad transgeneracional de las variaciones allí implicadas; y el otro está relacionado con lo que suele describirse como la ‘verticalidad’ de esa transmisión.

La relevancia de la transmisibilidad transgeneracional emana del hecho de que la selección natural dependa menos de la capacidad de producir una descendencia más o menos numerosa, que de la capacidad de producir una descendencia que también tenga mayor éxito reproductivo que la media de la población. La selección natural sólo premia el éxito reproductivo que se transmite a la propia descendencia. Una variación que confiere una alta capacidad, o fertilidad, reproductiva, pero que por no ser transmisible a la prole no le brinda a ésta ninguna ventaja reproductiva, nunca será seleccionada. Por eso, la noción evolucionaria de *transmisión hereditaria* conlleva la idea de que dicha transmisión debe poder sustentarse a lo largo de una secuencia generacional significativamente larga. Un recurso ontogenético que sólo pase de padres a hijos, sin poder transmitirse a generaciones posteriores, no sería, en este sentido, algo hereditario. Lo hereditario tiene que ser capaz de producir configuraciones mínimamente perdurables en la secuencia de las generaciones; y esto se relaciona con otra cuestión que también es crucial para la Teoría de la Selección Natural: la acumulación transgeneracional de los cambios (Sterelny, 2001, 339). La configuración de adaptaciones mínimamente complejas supone cambios sucesivos que sean transgeneracionalmente acumulables (Dawkins, 1996, 45; Bonduriansky & Day, 2018, 141).

Pero, para que una variación sea seleccionable, no alcanza con su transmisión y acumulación transgeneracional. También es necesario que esa transmisión sea vertical: que vaya únicamente de los individuos que se reproducen a los individuos que resultan de esa reproducción (Merlin, 2014, 248). Si una característica ventajosa no sólo se transmite a la propia prole, sino también a la prole de los demás miembros de la población, eso hará que dicha característica no otorgue ventajas selectivas. Éstas no existirán porque el resto de la población, o por lo menos una parte de ella, también presentará esa característica. Y no creo que gane mucho introduciendo una partición entre dos tipos de transmisión transgeneracional de recursos ontogenéticos: la ‘herencia vertical’, resultante en posibles ventajas selectivas; y una otra ‘herencia’ que, por no presentar esa restricción, tampoco acarrearía ventajas selectivas. Lo que ahí estaríamos haciendo no sería más que inventar términos nuevos para expresar conceptos ya conocidos; y para los cuales ya teníamos designaciones bien establecidas.

Insisto, entretanto, que no estoy negando que esas otras formas de transmisión de recursos ontogenéticos sean cruciales para el desarrollo; ni tampoco pretendo desconocer que ellas son factores evolutivos a ser muy considerados. Los cambios producidos en su entorno por una población de seres vivos siempre redundan en nuevas presiones selectivas actuantes sobre ese mismo linaje

(Caponi, 2017a, 134); valiendo lo mismo para las invenciones comportamentales y simbólicas. Aunque no se transmitan por herencia biológica, la preservación transgeneracional de esas invenciones también puede generar presiones selectivas de impacto evolutivo apreciable. La invención y la difusión en una población de un nuevo patrón comportamental puede generar presiones selectivas que premien cualquier cambio biológicamente heredable que facilite u optimice ese comportamiento, o que facilite su aprendizaje (Diogo, 2017, 29). Y lo mismo se aplica para las invenciones simbólicas o técnicas. La producción de un recurso técnico o simbólico que se transmita y preserve a lo largo de las generaciones puede resultar en presiones selectivas que premien cualquier modificación biológicamente heredable que facilite y optimice su aprovechamiento (Caponi, 2017b, 29).

Más aún: para entender esos procesos evolutivos es necesario admitir la especificidad de lo que habitualmente fue llamado ‘herencia’. En caso contrario, nuestra comprensión de los mismos se torna algo confusa. Los efectos evolutivos que generan las invenciones comportamentales, las simbólicas y las técnicas, suponen complejas articulaciones de variables que resultarían ininteligibles si no discriminamos entre las diferentes formas que puede tomar la transmisión transgeneracional de recursos ontogenéticos (*cf.* Caponi, 2017b). Y esto también se cumple en el caso de los cambios en el ambiente que genera la actividad de los seres vivos. La modificación en el suelo que producen las lombrices puede redundar en presiones selectivas que premien ciertas variaciones hereditarias entre las lombrices de las sucesivas generaciones. Pero, para reconocer eso, y comprenderlo, no es necesario hablar de una ‘herencia de nicho’ (*cf.* Caponi, 2017a).

3. Herencia y reproducción

Debemos comenzar nuestro análisis, entonces, por la noción biológica de reproducción. Y subrayo lo de ‘biológica’ para dejar claro que aquí hablaremos de algo que no guarda analogías demasiado significativas con procesos como la reproducción de una obra de arte o el fotocopiado. En estos procesos de replicación también ocurre una multiplicación de entidades en la que se preserva cierta semejanza. Pero allí faltan otros elementos que son cruciales en el concepto de reproducción biológica; y que intento considerar en esta definición:

Un sistema X se reproduce cuando él genera otro sistema Z tal que:

[1] *Z guarda alguna semejanza estructural y funcional con X; y esa semejanza no puede explicarse sin la mediación de X.*

[2] *La ontogenia de Z supone, en su inicio y como condición necesaria, materiales M producidos y configurados por la actividad de X; y que, en algún momento de su constitución, llegan a funcionar como partes de X.*

[3] *En algún momento de su ontogenia, Z puede generar, por su propia actividad, las estructuras y recursos que precisa para persistir con independencia de X.*

Pero es importante resaltar que, en esta definición, no sólo importan los requisitos [1], [2] y [3]. También es muy importante la afirmación de que la reproducción ocurre cuando un sistema genera, por su propia actividad, a otro. La noción biológica de reproducción supone, en efecto, las ideas de replicación y de semejanza. Pero la propia presunción de que X se reproduce cuando él genera otro sistema Z, indica que, cuando hablamos de reproducción, aludimos a una replicación que debe conjugarse reflexivamente. La reproducción supone un sistema que, por su propia actividad y funcionamiento, produce otros sistemas más o menos semejantes a él (*cf.* Dawkins, 1993, 19; Maturana & Varela, 1994, 93). La fotocopia de una imagen, o la falsificación de una obra de arte, no son, en este sentido, fenómenos que nos aproximen a la noción biológica de reproducción. En la fotocopia, y en la falsificación, la semejanza entre el original X y su copia Z sin duda existe; y esa semejanza no es causalmente independiente de X. Allí, por lo tanto, se cumple la cláusula [1] de la definición que acabo de proponer. Pero, en la medida en que X no es activo en su replicación, no cabe hablar de reproducción en el sentido biológico del término. Ahí, X no se replica: es replicado.

Sin embargo, para que pueda hablarse de reproducción en sentido biológico no sólo es preciso que Z resulte de la actividad de X. También debe ocurrir que una parte de los materiales necesarios para el inicio de la ontogenia de Z hayan sido partes de X, a las que éste produjo y configuró por su propia actividad. Por eso, la división de una gota de agua G en dos gotas H y K, no puede ser considerada como un evento reproductivo. No lo es porque H y K no se formaron a partir de materiales producidos por G. Ésta no produjo nuevas moléculas de agua que luego formaron las gotas H y K. Estas dos se formaron a partir de

moléculas que prexistían a G. La fisión de una bacteria, en cambio, si es un proceso de reproducción. Como también lo es la fisión de una estrella de mar; y también la mitosis de una célula eucariota, inclusive la de aquellas integradas en un organismo multicelular. En todos los casos, hay en juego una biomasa cuya existencia y configuración depende del individuo que se reproduce; y es a eso que alude el ítem [2] de la definición.

Lo cierto, entretanto, es que lo hasta aquí dicho sobre la reproducción también se aplica, en algún sentido, al desarrollo y crecimiento de un organismo. La cola que la lagartija regenera después de la amputación resultante del ataque de un pájaro, además de suponer la actividad de la lagartija, cumple con los requisitos [1] y [2] de la definición ofrecida. Las células que componen ese nuevo apéndice guardan semejanzas estructurales y funcionales con el resto de las células de la lagartija; y esas semejanzas no pueden explicarse si no es por la mediación de la misma lagartija que las produjo. Por eso, para completar la definición, precisamos del requisito [3]. Éste permite establecer esa distinción entre crecimiento y reproducción sobre cuya necesidad Godfrey-Smith (2009, 70) nos alertó; aunque, de hecho, esa diferencia deba ser procurada en una dirección diferente de aquella en la que ese autor fue a buscarla. A mi entender, la diferencia entre crecimiento y reproducción reside en el hecho de que, en este último caso, la estructura que surge puede ser considerada como poseyendo, o como siendo pasible de alcanzar, por su propio desarrollo, una viabilidad independiente del individuo que efectivamente la produjo (Caponi, 2017c, 15).

La multiplicación de las ramas de un árbol, que compiten entre sí por luz, no es un fenómeno reproductivo porque esas ramas dependen, a lo largo de toda su existencia, de las mismas raíces de ese árbol del cual se originaron. Si el árbol muere, las ramas mueren. Por eso ahí hablamos de crecimiento y no de reproducción. Aunque sí hablaríamos de reproducción si, con una de esas ramas, pudiésemos hacer un esqueje que prendiese, desarrollando sus propias raíces. Ese esqueje se transformaría en un nuevo individuo capaz de competir por suelo y luz con el árbol del que se desprendió. El esqueje conquistaría así una independencia que la cola de la lagartija nunca conseguiría. El esqueje puede generar las raíces que precisa para sostenerse; pero, una cola de lagartija no puede generar una lagartija que la sostenga. Nosotros quizá podamos trasplantarla a una lagartija que la esté precisando; pero esa receptora no habría sido producida por la propia cola. Como sí ocurre con las raíces del esqueje.

Nótese, sin embargo, que, aunque la regeneración de la cola de la lagartija no sea proceso reproductivo, en ese proceso de crecimiento no dejan de estar involucrados procesos de multiplicación celular que sí son procesos reproductivos. Esto, entretanto, no es paradójico. La independencia de una nueva estructura que se da en la reproducción, y no en el crecimiento, siempre es relativa al sistema X que se considere como generador del sistema Z. La cola de la lagartija no es independiente del individuo a partir del cual ella crece; por eso, en ese caso, hablamos de crecimiento. Pero, si consideramos cada una de las células de los tejidos de esa cola, la situación cambia. Dichas células, aunque no son independientes con relación al individuo total en el que se desarrollan (que es la lagartija tomada como un todo), sí son, en cambio, independientes con relación a las células de las que, en cada caso, cada una de ellas derivó. Las células que van formando la nueva cola, o cualquier otra estructura de la lagartija en cuestión, conquistan una autonomía funcional que no es menor que la de las células de las cuales ellas surgen. Por eso, y con toda pertinencia, hablamos de reproducción celular; aún en el caso de las células de un organismo multicelular.

Podemos hablar, en efecto, de la reproducción de un organismo unicelular y de la reproducción de un organismo pluricelular; y también podemos hablar de la reproducción de cada una de las células que componen a las células de ese organismo pluricelular. Además, también podemos hablar de la reproducción de un líquen y de otros tipos de más complejos de holobiontes, como los biofilms, sin que eso nos inhiba de hablar de la reproducción de cada uno de los simbioses integrados en esos sistemas. Eso, además, puede hacerse sin ignorar la diferencia existente entre la reproducción de las células de un verdadero organismo pluricelular (formado a partir de una cigota) y la reproducción de un simbiote. En este caso, el sistema x a partir del cual el elemento simbiote z se genera puede o no ser parte del holobionte Z que él, z, está efectivamente integrando. Puede darse el caso de que ese sistema x haya sido parte del holobionte X del cual se desprendió el nuevo holobionte Z. En el caso de que la célula z integrada en un organismo pluricelular Z, ella siempre surge de otra célula x que ya era parte de Z y esa x puede ser la propia cigota.

Pero, lo que a nosotros más nos interesa es que, dada esa elucidación de la noción de reproducción que acabo de ensayar, también es dable llegar a una delimitación de la noción de herencia. Podemos decir que esta última alude al conjunto de recursos ontogenéticos descritos en el ítem [2] de la definición de reproducción antes propuesta. Y aquí puede ser oportuno resaltar la diferencia que existe entre mi tentativa de elucidar el concepto de *herencia* y aquella otra

ensayada por Francesca Merlin. El punto de partida de Merlin también es una definición de reproducción; pero es una definición diferente de la aquí propuesta. Según Merlin (2017, 275), la reproducción es “la producción de nuevas entidades que están dotadas con la capacidad de adquirir la capacidad de reproducir”; y de ahí se deriva esta definición de herencia: “transmisión intergeneracional, vía reproducción, del conjunto de factores y mecanismos (genéticos y no genéticos) que confieren a la nueva entidad la capacidad de adquirir la capacidad de reproducirse”. Yo, en cambio, prefiero no darle ese papel a la reproducción en ninguna de las dos definiciones. Pero no por el temor a una posible circularidad; sino por el hecho de que esas definiciones ‘recursivas’, que Merlin (2014, 249) propone, me parecen demasiado restrictivas.

Esa referencia a la capacidad de reproducirse que, según Merlin (2014, 249), deberían tener los sistemas resultantes de los procesos reproductivos, nos llevaría a considerar que la procreación de una mula, por parte de una yegua y un burro, no es un fenómeno de reproducción; y, por los mismos motivos, deberíamos también negar que allí se estuviese dando un fenómeno hereditario: la yegua y el burro no transmiten a su progenie la capacidad de reproducirse. Fue por eso, para evitar esas restricciones, que preferí definir la reproducción apelando a otras consideraciones; derivando de ahí la siguiente definición de recurso ontogenético hereditario: *dado el proceso reproductivo por el cual el sistema X genera a un sistema Z, se puede caracterizar como recursos ontogenéticos hereditarios a aquellos que, habiendo sido condición necesaria para el efectivo inicio de la ontogenia de Z, y también para su eventual reproducción, fueron previamente configurados por la propia actividad de X, llegando incluso a comportarse, en algún momento, como partes suyas.*

La noción de herencia aludiría, entonces, a los recursos ontogenéticos a los que se aplica esa caracterización; y en ella ya se explicita la suposición de que, en caso de poder ocurrir, la reproducción de Z supondrá los recursos ontogenéticos transmitidos por X. Siendo por ese motivo que es dable esperar que exista alguna semejanza entre X y los sistemas que resulten de la eventual reproducción de Z. Pero, además de conllevar la idea de que la herencia es una transmisión de recursos ontogenéticos que no está limitada a una única secuencia generacional, la definición de dichos recursos que acabo de proponer también trae consigo una restricción de la cual se deriva la verticalidad de esa transmisión. La misma deriva, en primer lugar, de la asunción de que los recursos ontogenéticos que integrarían el legado hereditario deben ser producidos y configurados por el sistema que se

reproduce; y eso excluye cosas que pueden ser cruciales para la ontogenia. Por ejemplo: la luz que los renacuajos precisan para transformarse en ranas.

Pero además de eso, también está la presunción de que esos recursos ontogenéticos fueron partes del sistema que se reproduce. Antes del inicio de la ontogenia del individuo resultante del proceso reproductivo, esos materiales que después operaron como recursos ontogenéticos, sólo pudieron persistir, y preservar su configuración, en virtud de su integración funcional en el sistema que iría a reproducirse. Esos materiales, para decirlo de otro modo, sólo pueden persistir y preservar su organización en virtud de su integración funcional en el sistema que se reproduce o en el sistema que resulta de esa reproducción. En este sentido, el nido que un pájaro prepara para sus pichones no es una parte de ese pájaro. No lo es porque esa estructura, pese a ser producida por la propia actividad del pájaro, puede persistir, y hasta ser usada por otros seres vivos, independientemente de esa ave que lo construye.

Además, un huevo puede ser incubado fuera del nido construido por sus progenitores; y eso también pone al nido por fuera del universo de los recursos ontogenéticos descritos en el ítem [2] de mi definición de reproducción. No obstante, su importancia para la incubación de los huevos y para el desarrollo de los pichones, el nido no es un recurso ontogenético hereditario porque él no es un recurso imprescindible para el inicio de esa ontogenia. Que es lo que también ocurre en el caso de esos recursos ontogenéticos, como pueden ser sistemas simbólicos y esquemas comportamentales, que, siendo condición necesaria para la ontogenia de ciertas características y habilidades biológicamente muy importantes, se tramiten de generación en generación sin que el proceso de reproducción tenga que terciar en esa transmisión.

Sin embargo, aunque la delimitación del concepto de *herencia* que se está proponiendo imponga restricciones no contempladas por la idea de herencia ampliada; también hay que decir que dicho concepto tampoco limita el universo de los recursos ontogenéticos hereditarios a secuencias de ácidos nucleicos. En este sentido, y usando la expresión propuesta por Francesca Merlin (2014, 248), puede hablarse de una “definición restringida de herencia ampliada”. Es más: en lo que atañe a la extensión de ese concepto moderadamente amplio de herencia puedo asumir la heteróclita lista de ejemplos de materiales y factores hereditarios que la propia Merlin propone, aunque sin considerarla exhaustiva. La misma incluye:

Componentes de ADN y proteínas de la cromatina; factores epigenéticos celulares (proteínas que reproducen bucles autosuficientes, micro ARN, grupos metílicos y patrones resistentes a la reprogramación del epigenoma); organelas citoplasmáticas como las mitocondrias maternas; gradientes químicos intracelulares; membranas nucleares y celulares; y algunos endosimbiontes, en particular los que acompañan a los gametos maternos (Merlin, 2017, 276).

En este sentido, puede ser útil comparar la propuesta de Merlin con la de Bonduriansky y Day. Estos autores introducen una división entre dos tipos de herencia: la genética, compuesta por secuencias de ADN; y la no genética, que estaría integrada por la transmisión de factores como los contemplados por Merlin, pero también por factores cuya transmisión no está acoplada a la reproducción (Bonduriansky & Day, 2018, 17)². Merlin, en cambio, propone una única noción herencia que abarca factores genéticos y no-genéticos; pero, en este último caso, se restringe a esos recursos ontogenéticos cuya transmisión esté indisolublemente acoplada a la reproducción. Y esta restricción es la clave que nos permite ampliar el concepto de herencia sin difuminarlo. Por supuesto, determinar con precisión la extensión de dicho concepto, estableciendo qué cabe y qué no cabe bajo su intensión, según cuál sea el linaje de seres vivos considerados, ya es, en última instancia, asunto de investigación empírica y no de elucidación conceptual: asunto de ciencia y no de reflexión filosófica. Lo que sí es tema reflexión filosófica es la elucidación de la noción de 'variación hereditaria' que puede derivarse de esa definición de herencia.

4. ¿Qué es una variación hereditaria?

Podría pensarse que la idea de herencia que acabo de proponer nos permitiría definir las características hereditarias como aquellas cuya configuración depende de recursos ontogenéticos hereditarios. Pero, puesto que no hay ninguna característica cuyo desarrollo no dependa de alguna base hereditaria, dicha definición nos llevaría a concluir que todas las características de un ser vivo son hereditarias. Hablar castellano, no parece ser algo que esté hereditariamente determinado;

² Claramente, Bonduriansky y Day (2018, 154) admiten a la transmisión cultural como una forma de herencia no-genética.

pero, sin haber heredado (en el sentido limitado que aquí le hemos dado a esa noción) ciertos recursos genéticos vinculados al desarrollo del habla, nunca seríamos capaces de hablar cualquier idioma. Además, siguiendo una línea de razonamiento semejante a esa que nos lleva a pensar que ‘todo es hereditario’, también podríamos concluir que ‘todo es adquirido’. De hecho, no existe característica de un ser vivo cuya ontogenia no dependa de recursos provistos por el ambiente en el que el ciclo vital de cada ser vivo ocurre (Fox Keller, 2010, 5-7).

Ante eso, podría parecer conveniente no hablar de ‘características hereditarias’, prefiriéndose hablar de ‘características heredables’ que pueden serlo en mayor o menor grado. Pero, para que esa noción escalar que es la *heredabilidad* tenga algún sentido y resulte mínimamente operacional, es necesario dejar de considerar características particulares de un individuo (Fox-Keller, 2010, 30), e incluso diferencias respecto de una característica que se den entre dos individuos (Fox-Keller, 2010, 38). En lugar de eso, tenemos que pensar en términos poblacionales (Fox-Keller, 2010, 53). Es decir: tenemos que salir de la Biología del Desarrollo, ingresando en el campo de la Genética de Poblaciones (Feldman, 1992, 151; Fox-Keller, 2010, 57).

Allí, la heredabilidad no es entendida como atributo de una característica atribuida a un viviente individual; pasando a ser definida como predicado poblacional. Concretamente, como la proporción atribuible a factores hereditarios de la variancia que los individuos de una población presentan con relación a una determinada característica (Futuyma, 2005, 548); y aunque, en Genética de las Poblaciones, esos factores hereditarios son homologados a genes, el uso de la noción de *heredabilidad* no depende de tal homologación. Ella es compatible con definiciones moderadamente ampliadas de herencia como la aquí bocetada; y para entenderla podemos considerar el largo que puede alcanzar el cuello de los diferentes individuos de una población de jirafas. Ciertamente, ese largo presentará una variancia dependiente tanto de factores hereditarios como de factores ambientales cuyo peso relativo es estimable siguiendo diferentes procedimientos (Feldman, 1992, 152).

Uno de esos procedimientos, que sería difícil de realizar pero fácil de comprender, puede ser el de producir muchos clones de una única jirafa de esa misma población; implantado luego los embriones de ahí resultantes en hembras, también de esa misma población, que deberán gestarlos y criarlos en condiciones muy variadas en lo que respecta a clima, disponibilidad de alimentos, exposición a parásitos de todo tipo, e incluso a la necesidad de ejecutar, o no, ciertos

movimientos vinculados con distintos tipos de comportamientos. Posteriormente, después del destete y también del tiempo necesario para que esos clones (siempre sometidos a condiciones de vida diferentes) lleguen a su adultez; se podrá medir la variancia que presenta el largo de sus cuellos. Y será la comparación de esa variancia del cuello de los clones con la variancia, para esa misma característica, que se da en la totalidad de la población, lo que nos dará una idea respecto del grado de heredabilidad de esa característica en esa población específica. Es decir: esa comparación nos permitirá sopesar la heredabilidad de la variancia en el cuello que se da en esa población de jirafas que estamos examinando.

En sentido estricto, la heredabilidad es, entonces, una propiedad que se predica de la variancia de una característica en una población concreta (Cardellino & Rovira, 1987, 67). Es la variancia, y no la característica, la que puede ser más o menos heredable; y esa variancia es atributo de una población y no de un individuo (Fox-Keller, 2010, 57). Por eso, un índice de heredabilidad, nada nos dice sobre la probabilidad que una jirafa de cuello largo tiene de engendrar otra con esa misma característica. Ese índice sólo nos indica cuál sería el valor medio del cuello que es dable esperar en una generación subsiguiente de esa misma población de jirafas, si las condiciones ambientales se mantienen contantes. Con todo, aun así, el hecho de que el índice de la heredabilidad de la variancia de una característica sea superior a cero, nos indica algo que es muy importante para entender el concepto de *variación hereditaria*: si, en una población, la heredabilidad de la variancia de una característica es superior a cero, una parte de las variaciones individuales que resultan en esa variancia debe depender de factores hereditarios. Es decir: para que haya variancia debe haber variaciones; y para que una parte de esa variancia sea heredable, en sentido poblacional, es necesario que una parte de esa variancia derive de variaciones que, en alguna medida, dependan de factores hereditarios. Y ahí ya está, implícito, el concepto de *variación hereditaria* que se quiere elucidar.

Para que una parte de la variancia de una característica en una población sea heredable, es necesario que una parte de esa variancia dependa de variaciones hereditarias; y las variaciones son hereditarias si ellas dependen de recursos ontogenéticos sujetos a transmisión hereditaria. Pensemos en una población de mariposas en las que se dan dos coloraciones: una clara y otra melánica. Tales coloraciones, para darse, dependen de diversos recursos ontogenéticos; muchos de los cuales, pudiendo ser o no hereditarios, deben estar presentes en el caso de ambas coloraciones. Pero, si la diferencia entre exhibir una u otra coloración depende, aunque sólo sea parcialmente de recursos ontogenéticos que son

hereditarios, podremos entonces decir que estamos ante variaciones hereditarias. Por eso, la heredabilidad de la variancia de ese carácter será superior a cero; y eso posibilitará que la misma sea sensible a presiones selectivas (*cf.* Cardellino & Rovira, 1987, 68). O, dicho de otro modo, para que en una población puedan ocurrir presiones selectivas sobre un estado de carácter, la variancia de éste debe tener un grado mínimo de heredabilidad; y eso significa que una parte de las variaciones que determinan esa variancia obedece a recursos ontogenéticos hereditarios.

Pero es importante subrayar que aquí no se está queriendo dar una definición de la condición hereditaria de una característica, ni tampoco se está insistiendo en buscar un gradiente de heredabilidad que pueda atribuirse a características de organismos individuales. Ahora, el predicado hereditario lo estamos usando para definir variaciones; y la noción de *variación* es semejante a la de *estado de carácter*: se define polarmente, por referencia a una alternativa. Es decir: un estado de carácter sólo se registra en la polaridad derivado-primitivo; y siempre es derivado o primitivo por referencia a otro estado de carácter (Amorim, 1997, 266). Una variación, por su parte, se define siempre por referencia a una alternativa: una variación es un estado de carácter del cual existe una variante alternativa en la población analizada; y, si la diferencia entre esos dos posibles estados de carácter que se dan en la población depende de recursos ontogenéticos de transmisión hereditaria, diremos que ella es una variación hereditaria.

Es por eso que la variancia que ella contribuye a incrementar es hereditaria en sentido poblacional; siendo únicamente en ese plano poblacional que se puede hablar de una variancia más o menos heredable, y más o menos sensible a presiones selectivas. De las variaciones, tomadas individualmente, no cabe hacer estimaciones sobre grados de heredabilidad. No hay cómo establecer grados de heredabilidad para las variaciones. Ellas son o no son heredables; y lo serán si entre los factores que determinan que un individuo presente una u otra de esas variantes alternativas se cuenta, o no se cuentan, recursos ontogenéticos hereditarios. La cuantificación de esa heredabilidad, insisto, queda reservada para el plano poblacional; que es en donde la variancia se hace manifiesta. Y es en ese mismo plano poblacional en donde sabremos hasta qué punto esas variaciones pueden quedar sometidas a presiones selectivas. Pero es claro que, sin esas variaciones calificables como hereditarias, el grado de heredabilidad de la variancia poblacional de un carácter cualquiera, sería igual a cero.

Bibliografía

- AMORIM, Dalton (1997). *Elementos Básicos de Sistemática Filogenética*. Ribeirão Preto: Holos.
- BONDURIANSKY, Russell & DAY, Troy (2018). *Extended Heredity*. Princeton: Princeton University Press.
- CAPONI, Gustavo 2017a. “Sobreestimación epistemológica de la construcción de nicho”. *Metatheoria* Vol. 8/1, pp. 129-144.
- (2017b). “Del efecto Baldwin al efecto Huxley”. *Revista Colombiana de Filosofía de la Ciencia* Vol. 34, pp. 7-40.
- (2017c) “El correlato ecológico del semaforonte”. *Ludus Vitalis* Vol. 48, pp. 1-28.
- CARDELLINO, Ricardo & ROVIRA, Jaime (1987). *Mejoramiento Genético Animal*. Montevideo: Hemisferio Sur.
- DAWKINS, Richard (1993). *El gen egoísta*. Barcelona: Salvat
- (1996). *The blind watchmaker*. London: Norton.
- DIOGO, Rui (2017). *Evolution driven by organismical behavior*. Cham: Springer.
- FELDMAN, Marcus (1992). “Heritability”, en Fox-Keller, Evelyn & Lloyd, Elisabeth (eds.) *Keywords in Evolutionary Biology*. Cambridge: Harvard University Press, pp. 151-158.
- FOX-KELLER, Evelyn (2010). *The mirage of a space between nature and nurture*. London: Duke University Press.
- FUTUYMA, Douglas (2005). *Evolution*. London: Sinauer.
- GODFREY-SMITH, Peter (2009). *Darwinian population and natural selection*. Oxford: Oxford University Press.
- LALAND, Kevin; ULLER, Tobias; FELDMAN, Marcus; STERELNY, Kim; MÜLLER, Gerd; MOCZEK, Armin; JABLONKA, Eva; ODLING-SMEE, John (2015). “The extended evolutionary synthesis: its structure, assumptions and predictions”. *Proceedings of the Royal Society B* Vol. 282, pp. 1-14.
- LEWONTIN, Richard (2000). *The triple helix*. Cambridge: Harvard University Press.
- MATURANA, Humberto & VARELA, Francisco (1994). *De máquinas y seres vivos*. Santiago: Universitaria.
- MERLIN, Francesca (2014). “L’héritité au-delà du tout génétique: problèmes et enjeux”. En Merlin, Francesca & Hoquet, Thierry (eds.), *Précis de Philosophie de la Biologie*. Paris: Vuibert, pp. 237-250

- (2017). “Limited extended inheritance”. En Huneman, Philippe & Walsh, Denis (eds.), *Challenges in evolutionary theory*. Oxford: Oxford University Press, pp.285-301.
- MORANGE, Michel (2001). *The misunderstood gene*. Cambridge: Harvard University Press.
- NOBLE, Denis; JABLONKA, Eva; JOYNER, Michael; MÜLLER, Gerd; OMHOLT, Stig (2014). “Evolution evolves”. *Journal of Physiology* Vol. 592/11, pp. 2237-2244.
- ODLING-SMEE, John (2010). “Niche inheritance”. Pigliucci, Massimo & Müller, Gerd (eds.): *Evolution: the extended synthesis*. Cambridge: MIT Press, pp. 175-208.
- OYAMA, Susan (1985). *The ontogeny of information: developmental systems and evolution*. Cambridge: Cambridge University Press.
- ROSE, Hilary & ROSE, Steven (2019). *Genes, células y cerebros*. Buenos Aires: IPS
- STERELNY, Kim (2001). “Niche construction, developmental systems, and extended replicator”. En Oyama, Susan; Griffiths, Paul; Gray, Russell (eds.), *Cycles of contingency: developmental systems and evolution*. Cambridge: MIT Press, pp. 333-350.

Recibido: 27/05/2020

Aceptado: 12 /06/2020



ENDOXA está bajo una licencia de Creative Commons
Reconocimiento-NoComercial-SinObraDerivada 4.0 Internacional