

La heredabilidad en las ciencias del deporte: entendidos y malentendidos

DR. CARLOS MAGALLANES

Profesor de Educación Física por el Instituto Superior de Educación Física - ISEF. Doctor en Educación Física por la Universidad de Gama Filho - UFG (Brasil). Profesor visitante en el Departamento de Medicina del Deporte de la Universidad de Mainz - Alemania.
Contacto: camagallanes@gmail.com

Resumen: La heredabilidad es un parámetro estadístico poblacional que nos indica en qué medida las diferencias fenotípicas que presentan los individuos pueden ser explicadas por sus diferencias genéticas. La misma siempre hace referencia a una característica fenotípica concreta, en una población particular, en un momento determinado. Debido a la importancia que la heredabilidad tiene para la investigación en genética – incluyendo la vinculada a la aptitud y actividad física – y en función de las constantes confusiones que se generan en torno a su interpretación, nos proponemos aclarar su concepto, limitaciones y frecuentes malentendidos.

Palabras clave: Heredabilidad. Genética de la actividad física. Genética del rendimiento físico. Genética de la aptitud física.

HERITABILITY IN THE SPORT SCIENCES: UNDERSTANDINGS AND MISUNDERSTANDINGS

Abstract: Heritability is a statistical population parameter which allows us to know the proportion of phenotypic variation in a population that is attributable to genetic variation between individuals. It always refers to a specific phenotypic trait in a given population at a given time. Because of the importance heritability has to the research in genetics – including the one related to fitness and physical activity – and due to the permanent confusion the interpretation of this parameter generates, our purpose is to clarify its concept, limitations and frequent misunderstandings.

Key words: Heritability. Genetics of physical activity. Genetics of physical performance. Genetic of fitness.

INTRODUCCIÓN

El interés en conocer si las diferencias de características físicas y conductuales que manifiestan los individuos se deben a la herencia o al ambiente es muy antiguo. Esta cuestión, a veces expresada como el dilema “nature vs. nurture” ha generado, y continúa haciéndolo, grandes debates y controversias. Clásicas son las disputas que por mucho tiempo opusieron a “innatistas” y “ambientalistas”, en las cuales cada grupo pretendía demostrar la prevalencia de su punto de vista.

Quizás haya sido Francis Galton (1884) quien realizó los primeros estudios científicos en

el ser humano, vinculados a la influencia de la herencia sobre características fenotípicas. A pesar de las nefastas derivaciones eugenésicas que los trabajos de Galton propiciaron – especialmente en Estados Unidos y posteriormente en la Alemania Nazi – sus estudios fueron fundamentales para el establecimiento de métodos de investigación.

En el campo de las ciencias del ejercicio, las primeras publicaciones relacionadas a la influencia genética sobre características de la aptitud física fueron realizadas por los grupos de Vassilis Klissouras y de Paavo Komi en la década de 1970 (SPURWAY; WACKERHAGE, 2006). A partir de la década de 1980 y hasta la fecha, diríamos que ha sido Claude Bouchard y su

equipo de trabajo los que pasaron a efectuar la más extensiva serie de investigaciones al respecto (BOUCHARD; PÉRUSSE, 1994; BOUCHARD, MALINA y PÉRUSSE, 1997). En los últimos años, con el ingreso de la biología en la era genómica y con el continuo avance tecnológico en el área de la biología molecular, varios y cada vez más numerosos son los laboratorios y autores que vienen publicando estudios en este campo de investigación.

Basta acompañar un poco de cerca las noticias en el ámbito biomédico para percibir que de manera casi diaria, se detectan nuevas alteraciones o variaciones genéticas asociadas a la manifestación de un determinado fenotipo, y hasta “doña Rosa” nos comenta que, según leyó o escuchó decir, tal o cual característica tiene un alto porcentaje de heredabilidad y por lo tanto - ella concluye - es muy poco lo que se puede modificar la misma.

En el ambiente de la Educación Física y el Entrenamiento Deportivo la situación no es muy diferente. El problema radica en que no es solamente “doña Rosa” quien se entera de estas cosas y luego extrae esas u otras disparatadas conclusiones, sino también muchos colegas y entrenadores. Quizás el más frecuente malentendido sea realizar el siguiente tipo de razonamiento: si una determinada característica fenotípica – VO_2 máx, frecuencia de pasos en la carrera, etc. – tiene un X% de heredabilidad, eso significa que X% de la característica está determinada por los genes que nos pasan nuestros padres – y por lo tanto imposible de modificar – y apenas el (100-X)% restante es lo que podemos mejorar con el entrenamiento. Esto es, como después mostraremos, completamente falso. Y si en lugar de VO_2 máx o frecuencia de pasos, colocamos inteligencia, rendimiento escolar, infidelidad, etc. las consecuencias de una mala interpretación pueden resultar bastante más problemáticas.

El origen de la confusión radica, creemos, en que heredabilidad es una palabra que utilizamos en el lenguaje cotidiano con un significado relativamente amplio, pero en el ámbito de la genética, en cambio, el término posee un significado técnico muy específico.

El propósito de este artículo es aclarar esta y otras confusiones que existen en torno a la interpretación de la heredabilidad. Por motivos

de espacio disponible, dividiremos el artículo en dos partes que serán publicadas en sucesivas ediciones de la revista. En la primera parte, comenzaremos presentando brevemente los fundamentos metodológicos de los estudios en genética y a continuación analizaremos el concepto de heredabilidad. En la segunda parte, y previo a haber mencionado algunas de las principales limitaciones metodológicas que los estudios y estimativas de este estadístico poseen, expondremos e intentaremos aclarar los más frecuentes malentendidos sobre su interpretación. Finalizaremos señalando que a pesar de las críticas y controversias que dicho parámetro suscita, el mismo es y seguirá siendo de gran utilidad para la investigación en genética. De esto se concluye la necesidad de comprender el real significado y alcance del término y, al mismo tiempo, se justifica la relevancia y propósito del artículo.

ACLARACIONES TERMINOLÓGICAS

Con el objetivo de facilitar la comunicación, realizamos algunas aclaraciones en cuanto a la manera que utilizamos los siguientes términos.

Fenotipo, rasgo fenotípico o característica fenotípica: fenotipo es la expresión del genotipo en un determinado ambiente. Esta es su definición formal en biología y así utilizamos el término, pero destacamos lo siguiente: a) que lo usamos como sinónimo de característica o rasgo fenotípico; es decir cuando decimos, por ejemplo, “la heredabilidad de un determinado fenotipo” siempre significa “la heredabilidad de una determinada característica fenotípica”. b) Que nos referimos siempre a lo que en lenguaje técnico se denomina “característica cuantitativa multifactorial o compleja”; esto es, características poligénicas (afectada por numerosos genes) posible de ser influidas por el ambiente. Todas las características de la aptitud física pertenecen a esta categoría. c) Recordamos que los caracteres fenotípicos no son apenas los morfológicos; las características fisiológicas, de la conducta, etc. son también rasgos fenotípicos.

Características (fenotípicas) de la aptitud física o fenotipos de la aptitud física: bajo esta

denominación incluimos a todas las características de la aptitud física asociadas con la salud y el rendimiento (morfológicas, fisiológicas, etc.).

Heredabilidad: la definición técnica será posteriormente presentada. Aquí simplemente queremos precisar que siempre nos referimos a la “heredabilidad de una determinada característica fenotípica”; apenas por economía de palabras a menudo decimos solamente heredabilidad.

Ambiente: aunque en el lenguaje cotidiano nos referimos al ambiente como lo que rodea al individuo (entendido como organismo), a rigor, el ambiente se define siempre en referencia al nivel jerárquico que estemos considerando (gen, célula, organismo, población, especie, etc.). Por lo general utilizamos el término en su acepción habitual, pero es importante tener presente que desde el punto de vista del genoma completo, ambiente es todo lo que no es el genotipo, y desde el punto de vista del gen individual, incluso el resto de los genes constituyen parte de su ambiente. Además e independientemente de estas disquisiciones, queremos recordar que los hábitos del estilo de vida (actividad física, alimentación, etc.) y el entorno cultural, también forman parte del ambiente.

PRIMERA PARTE FUNDAMENTOS METODOLÓGICOS DEL ESTUDIO DE LA INFLUENCIA GENÉTICA SOBRE CARACTERES FENOTÍPICOS

Como forma de ubicar el tema central de esta primera parte del artículo - concepto y estimativa de la heredabilidad - en el contexto más amplio de la investigación genética, vamos a comenzar describiendo brevemente, en primer lugar, los métodos disponibles, y a seguir, la secuencia de pasos que suelen seguir las investigaciones en este campo de estudio.

Métodos disponibles

El conjunto de métodos existentes para estudiar las bases genéticas de fenotipos cuantitativos complejos suelen ser agrupados en dos grandes categorías o tipos de abordaje: de arriba hacia

abajo y de abajo hacia arriba. En ocasiones se hace referencia a un tercer tipo de abordaje, mixto o híbrido, constituido por una combinación de métodos de los dos anteriores.

- a) Abordaje de arriba hacia abajo (top-down approach; unmeasured genotype): la denominación refiere a que las inferencias respecto a la influencia de los genes sobre la característica fenotípica en cuestión son realizadas a partir del fenotipo. Históricamente este abordaje estima la contribución de factores genéticos y ambientales sobre caracteres fenotípicos, haciendo uso de diversas herramientas estadísticas basadas en los paradigmas de la epidemiología genética. Por medio de la observación de semejanzas y diferencias (covarianza) en los fenotipos de interés entre varios tipos de familiares (individuos emparentados que difieren en su similitud genética y/o en su similitud ambiental) se estiman las contribuciones, no observadas, de los genes y del ambiente.
- b) Abordaje de abajo hacia arriba (bottom-up approach; measured genotype): la denominación refiere a que las inferencias respecto a la influencia de los genes sobre la característica fenotípica en cuestión son realizadas a partir del ADN. A través de diferentes técnicas de secuenciación y marcado, se investiga la influencia que la variación del ADN¹ posee sobre el fenotipo de interés y, de ser posible, se procura identificar los genes o regiones cromosómicas que tienen efecto sobre el mismo. Complementariamente, en combinación con otros procedimientos (estudio del ARN, etc.), se puede intentar identificar los mecanismos de expresión y regulación genética.
- c) Abordaje mixto: la combinación creativa de métodos y técnicas provenientes de los dos abordajes mencionados, ofrece interesantes posibilidades de investigar cuáles son los genes

¹ La variación del ADN entre los individuos participantes en el estudio suele estimarse a partir del análisis de pequeñas porciones del mismo. No obstante, el rápido avance tecnológico pronto posibilitará secuenciar el genoma entero en cuestión de horas y medir la variación del material genético en su totalidad.



y/o la combinación de genes que afectan el fenotipo de interés.

Secuencia de pasos en la investigación

Conceptualmente, el procedimiento de investigación de las bases genéticas de características fenotípicas podría resumirse en los siguientes pasos:

- 1- Identificar si el fenotipo de interés posee o no una mayor distribución en ciertas familias o individuos emparentados. Esto suele hacerse de manera informal, a través de la simple observación.
- 2- Si existe evidencia positiva de lo anterior, el segundo paso consiste en determinar si los factores genéticos tienen o no influencia sobre lo mismo (pues podría darse el caso que las diferencias se debieran exclusivamente a factores ambientales).
La manera más frecuente de hacer esta determinación es mediante la estimativa de la heredabilidad², para lo cual se puede recurrir ya sea a métodos de arriba hacia abajo o de abajo hacia arriba.
- 3- De haber evidencia de la influencia de factores genéticos en las diferencias del fenotipo en cuestión, el tercer paso se dirige a determinar si existe algún gen o región cromosómica particularmente responsable por una cuota parte importante de las diferencias. Si bien ciertos métodos de arriba hacia abajo pueden sugerir - a través de la evidencia estadística - la existencia de algún gen o región cromosómica de efecto mayor, los métodos de abajo hacia arriba son los que resultan más eficaces.
- 4- Finalmente, se realizan estudios para identificar las regiones cromosómicas (o incluso genes específicos) con especial impacto sobre las

diferencias en el fenotipo de interés. Estudios complementarios realizados con animales son frecuentemente utilizados durante este último paso. Obviamente, aquí sólo es posible utilizar métodos de abajo hacia arriba.

- 5- De haberse culminado los pasos anteriores de manera exitosa, eventualmente se podría continuar con el estudio de los mecanismos de regulación y expresión de los genes de interés.

De lo expuesto hasta aquí, y para luego pasar a discutir el concepto de heredabilidad, concluimos este apartado sintetizando algunos puntos.

- El estudio genético de características fenotípicas puede realizarse a través de métodos provenientes del campo de la genética cuantitativa, genética de poblaciones y biología molecular (abordajes de abajo hacia arriba y de arriba hacia abajo).
- La identificación y cuantificación de la influencia que los factores genéticos poseen en los fenotipos de interés, puede realizarse haciendo uso de diversos métodos.
- Familiares emparentados en diferente grado, y en ciertos casos también no familiares – estudios de adopción, por ejemplo –, pueden utilizarse para estimar la influencia que los genes y el ambiente ejercen sobre las características fenotípicas.
- Una de las maneras - la más frecuente, pero no la única - de expresar el peso o importancia que los factores genéticos poseen sobre el fenotipo en cuestión es mediante la determinación de la heredabilidad³.
- Los supuestos asumidos, el tipo y número de individuos que componen la muestra y los métodos utilizados en el estudio son factores, entre otros, que afectan la validez, confiabilidad y sensibilidad de la medida.
- Las reducidas posibilidades de experimentación,

² Si bien los cálculos pueden llegar a ser bastante sofisticados, la lógica que existe por detrás de los estudios de heredabilidad es muy simple. Si la covarianza de una característica fenotípica entre sujetos más cercanamente emparentados es significativamente menor que la covarianza de dicha característica entre sujetos emparentados más lejanamente, se puede deducir que esa característica posee considerable influencia genética.

³ La influencia genética sobre un fenotipo puede expresarse de otras maneras simples y sin asumir presupuestos. Por ejemplo, como correlación – comparando la relación entre la similitud existente entre gemelos monocigóticos y dicigóticos – o también como el cociente de varianzas (F) entre la varianza existente entre gemelos dicigóticos y la varianza existente entre gemelos monocigóticos ($F = (\text{Sigma}^2_{DZ}) / \text{Sigma}^2_{MZ}$). Un F significativamente superior a 1 indicaría que existen efectos genéticos de importancia.

control y manipulación de variables que implican los estudios con humanos – cuando son comparados con estudios realizados con plantas o animales – colocan un límite a la precisión y exactitud de los resultados.

- A pesar que los métodos de abajo hacia arriba suelen ser mejores para estimar la heredabilidad – pues requieren menos presupuestos, se puede incluir individuos emparentados en distinto grado, etc. – los mismos no siempre están disponibles.
- Si bien en los últimos años se ha extendido ampliamente la utilización de abordajes metodológicos más robustos – como el path analysis, por ejemplo, que entre otras posibilidades y ventajas permite estimar la heredabilidad analizando distinto tipo de familiares o incluso no familiares – la enorme mayoría de estudios de heredabilidad publicados hasta la década del 90 han sido realizados, al menos en el campo de las ciencias del ejercicio, con diseños menos potentes, y en general incluyendo únicamente hermanos gemelos y en un número reducido.
- Quizás sea innecesario mencionarlo, pero destacamos que ninguno de esos estudios anteriores a la década del 90, hicieron uso de métodos de abajo hacia arriba (tecnología no disponible o poco accesible).

En suma, luego de constatar que cierto fenotipo de interés se agrupa en individuos emparentados, puede surgir el interés de cuantificar el papel que tienen los genes. Esto es posible hacerlo estimando la heredabilidad.

CONCEPTO Y ESTIMATIVA DE LA HEREDABILIDAD

El análisis biológico de caracteres fenotípicos cuantitativos multifactoriales se basa en el intuitivo entendimiento que el fenotipo está determinado por el genotipo, el ambiente y las relaciones recíprocas entre genotipo y ambiente. Es decir, $F = G + A + G*A$ (donde, F: fenotipo; G: genotipo; G*A: relaciones recíprocas entre genotipo y ambiente).

De manera análoga, las diferencias fenotípicas observadas pueden ser expresadas como la sumatoria de las diferencias (no observadas) de

genotipo, ambiente y de las diferencias debidas a las relaciones entre genotipo y ambiente.

Esto es,

$$\text{Sigma}^2_F = \text{Sigma}^2_G + \text{Sigma}^2_A + \text{Sigma}^2_{A*G}$$

(donde, Sigma^2_F : varianza fenotípica total; Sigma^2_G : varianza genotípica; Sigma^2_{A*G} : varianza de las relaciones recíprocas entre genotipo y ambiente).

A partir de este modelo conceptual, se define la heredabilidad en sentido amplio (H^2) como el cociente entre la varianza genotípica y la varianza fenotípica total⁴. Escrito a manera de fórmula, $H^2 = \text{Sigma}^2_G / \text{Sigma}^2_F$

La determinación de H^2 nos indica, pues, con un valor porcentual, en qué medida las diferencias fenotípicas que presentan los individuos (Sigma^2_F) pueden ser explicadas por sus diferencias genéticas (Sigma^2_G). En otras palabras, la estimativa de la heredabilidad nos informa sobre la relativa importancia que los genes y el ambiente poseen como causantes de las diferencias fenotípicas que presentan los individuos; la misma siempre hace referencia a una característica fenotípica concreta, en una población particular, en un momento o edad determinada.

Observemos que los tres términos (G, A y G*A) que componen el fenotipo o la varianza fenotípica pueden ser, al menos en teoría, subsecuentemente fraccionados. Tomemos un término de cada vez y procedamos a dicho fraccionamiento.

Componente genético

Suelen distinguirse efectos genéticos de adición, dominancia y epistasia.

$$\text{Sigma}^2_G = \text{Sigma}^2_{Ad} + \text{Sigma}^2_{Do} + \text{Sigma}^2_{Ep}$$

Efectos aditivos (Ad): cuando los dos alelos – formas alternativas de un gen – que componen un locus contribuyen de igual manera en el fenotipo. Otra manera de expresarlo es decir que el efecto del genotipo heterocigoto sobre el fenotipo en cuestión se encuentra entre el efecto genotípico de los dos genotipos homocigotos.

Efectos de dominancia (Do): cuando un alelo o forma del gen es dominante sobre el otro alelo o forma del gen. Un alelo es dominante sobre otro cuando basta una copia del mismo para evidenciar

⁴ El término heredabilidad y su definición como parámetro estadístico poblacional fue introducido por Sewall Wright y Ronald Fischer a comienzos del siglo pasado (VISSCHER *et al.*, 2008).

efecto a nivel del fenotipo. Contrariamente, un alelo recesivo debe estar presente de manera doble para repercutir sobre el fenotipo.

Otra manera de expresarlo es decir que el efecto del genotipo heterocigoto en el fenotipo no es intermedio entre los efectos de los dos genotipos homocigotos.

Efectos epistáticos (Ep): la epistasis se refiere a las interacciones de genes - alelos de diferentes loci - entre sí. Existen efectos epistáticos cuando los diversos genes que influyen sobre la característica fenotípica en cuestión no actúan de manera independiente. Es decir, los efectos no pueden simplemente adicionarse.

Componente ambiental

De manera análoga a lo efectuado con el componente genético, es posible referirnos a efectos ambientales compartidos y no compartidos.

$$\text{Sigma}^2_A = \text{Sigma}^2_C + \text{Sigma}^2_R$$

Efectos compartidos o comunes – a veces referidos como ambiente cultural – (C): integrados por los factores ambientales que impactan sobre todos los individuos de la población o muestra (en general se refiere a una familia).

Efectos no compartidos o no comunes – a veces referidos como efecto residual – (R): integrados por los factores ambientales que son específicos a un individuo particular⁵.

Componente genotipo*ambiente

Son recíprocas y complejas las maneras en que genotipo y ambiente se afectan mutuamente. Es frecuente diferenciar entre interacciones y correlaciones.

$$\text{Sigma}^2_{G*A} = \text{Sigma}^2_{\text{Int}} + \text{Sigma}^2_{\text{Cor}}$$

Interacciones Genotipo*Ambiente: refiere a la manera particular en que cada organismo, en función de su genotipo, responde a influencias ambientales modificando su fenotipo. Es decir,

⁵ Al igual que se habla de heredabilidad, puede utilizarse el concepto de ambientalidad para hacer referencia a la fracción de la varianza fenotípica atribuible a la varianza ambiental. En ciertas ocasiones, y cuando el diseño de estudio lo permite, puede ser útil estimar la heredabilidad cultural (c2). La misma es definida como la proporción de la varianza fenotípica atribuible a los efectos del ambiente familiar común o compartido (c2 = Sigma2C / Sigma2F). La heredabilidad cultural cuantifica la importancia de la transmisión cultural a través de generaciones.

individuos con distintos genotipos responden de distinto modo a un determinado ambiente, así como también, un mismo individuo (mismo genotipo) en distintos ambientes, podrá responder con efectos fenotípicos diferentes.

Correlaciones Genotipo* Ambiente: particularmente destacadas en los estudios sobre la conducta pero muy poco tenidas en cuenta en el ámbito de la biología, las correlaciones entre genotipo y ambiente refieren a cómo las características genotípicas del individuo determinan – de cierta manera, sea consciente o inconscientemente – sus ambientes y experiencias y, a través de estos últimos, acaban influyendo sobre sus caracteres fenotípicos.

Como menciona Oliva (1997), si las interacciones Genotipo*Ambiente destacan el papel mediador que desempeñan determinadas características del sujeto, las correlaciones Genotipo*Ambiente resaltan el papel activo del sujeto como constructor de sus ambientes o contextos de desarrollo.

Heredabilidad en sentido amplio (h²) vs. Heredabilidad en sentido restringido (h²)

El haber presentado con cierto detalle el fraccionamiento de los diferentes términos que componen la varianza fenotípica total, tuvo como principal propósito mostrar su complejidad. Si bien el modelo teórico es intuitivo y de fácil comprensión, en la práctica resulta extremadamente difícil – o mismo imposible – distinguir y cuantificar la totalidad de los componentes mencionados.

Surge así una segunda manera de definir y estimar la heredabilidad, denominada heredabilidad en sentido estrecho o restringido (h²) que se deriva de un modelo más simple que considera la varianza fenotípica como compuesta apenas por la varianza ambiental y la varianza genética de efectos aditivos. Es decir,

$$\text{Sigma}^2_F = \text{Sigma}^2_{Ad} + \text{Sigma}^2_A$$

Y por lo tanto,

$$h^2 = \text{Sigma}^2_{Ad} / \text{Sigma}^2_F$$

Escapa a nuestro objetivo presentar y discutir las particularidades de las diferentes fórmulas disponibles para el cálculo de la heredabilidad, pero como nos parece que ayuda en lo conceptual, por ser simple e intuitiva, exponemos la de Clark (1956) para la estimativa de la heredabilidad

estrecha:

$$h^2 = (\text{Sigma}^2_{DZ} - \text{Sigma}^2_{MZ}) / \text{Sigma}^2_{DZ}$$

Lo que sí importa destacar es que, inherente a su definición, la heredabilidad estrecha (h^2) asume como despreciables los efectos de interacción y correlación entre genotipo y ambiente, así como también los efectos genéticos epistáticos y de dominancia. Otro presupuesto asumido en la estimativa de h^2 es que los individuos se aparean de forma randómica para la característica fenotípica en cuestión.

Debido a que la amplia mayoría de estudios de heredabilidad en el campo de la actividad física – y todos los anteriores a la década del 90 – han estimado la heredabilidad estrecha (h^2), en la segunda parte del artículo comenzaremos discutiendo las limitaciones que se derivan de asumir estos presupuestos mencionados, así como otras limitaciones metodológicas que poseen los estudios de heredabilidad en general.

A partir de ahí, pasaremos a aclarar las frecuentes confusiones que existen respecto a la interpretación de la heredabilidad; confusiones que se originan de no comprender que la heredabilidad de una característica fenotípica:

1. consiste en un cociente de varianzas; alude, por tanto, no a una característica sino a su varianza;
2. es un parámetro estadístico poblacional; no se refiere a ningún individuo en particular;
3. es una estimativa probabilística; no implica determinismo;
4. es una medida contextual; específica de una población, ambiente y momento determinado.

REFERENCIAS

BOUCHARD, Claude; PÉRUSSE, Louis. Heredity, activity level, fitness and health. In: BOUCHARD, Claude; SHEPHARD, Roy; STEPHENS, Thomas (Ed.). **Physical Activity, Fitness and Health**. Champaign, IL: Human Kinetics, 1994. p. 106-118.

BOUCHARD, Claude; MALINA, Robert; PÉRUSSE, Louis. **Genetics of Fitness and Physical Performance**. Champaign, IL: Human Kinetics, 1997. 408 p.

CLARK, Philip. The heritability of certain anthropometric characters as ascertained from measurements of twins. **American Journal of Human Genetics**, USA, v. 8, n. 1, p. 49-54, marzo, 1956.

GALTON, Francis. **Hereditary Genius: an inquiry into its laws and consequences**. USA: Nabu Press, 2010. 154 p.

OLIVA DELGADO, Alfredo. La controversia entre herencia y ambiente. Aportaciones de la genética de la conducta. **Apuntes de Psicología**, Sevilla, v. 51, p. 21-37, 1997.

SPURWAY, Neil; WACKERHAGE, Henning. **Genetics and Molecular Biology of Muscle Adaptation**. USA: Churchill Livingstone Elsevier, 2006. 273 p.

VISSCHER, Peter.; HILL, William W.; WRAY, Naomi. Heritability in the genomics era – concepts and misconceptions. **Nature Reviews / Genetics**. USA: Nature Publishing Group, v. 9, p. 255-266, abril, 2008.