

Revisió

Genètica i aprenentatge: Com influeixen els gens en l'assoliment educatiu

David Bueno i Torrens*

Secció de Genètica Biomèdica, Evolutiva i del Desenvolupament, Facultat de Biologia,
Universitat de Barcelona; dbueno@ub.edu.

Resum

El cervell és l'òrgan del pensament. El pensament es defineix com l'acte de pensar; és a dir, d'exercir la facultat de concebre, jutjar o inferir, o de considerar alguna cosa, una opinió o un conjunt d'idees sobre un tema determinat. Inclou implícitament els processos d'aprenentatge. Les funcions mentals, que inclouen tots els aspectes del comportament humà, com els relacionats amb l'aprenentatge, sorgeixen de l'activitat del cervell. Les connexions neuronals que generen i donen suport a les funcions mentals es formen en el decurs de la vida, cosa que permet l'aprenentatge de nous conceptes i habilitats. Tant la formació i el funcionament del cervell, com també la plasticitat neuronal, estan influenciats per l'activitat d'un conjunt de gens i també per modificacions epigenètiques, que contribueixen a la regulació de l'expressió gènica adaptant-la a les condicions ambientals. En aquesta revisió, dirigida especialment a professionals de l'educació, s'analitzen les aportacions genètiques i epigenètiques a aspectes mentals relacionats amb els processos d'aprenentatge, en termes d'heretabilitat. Argumentaré que, malgrat la majoria, si no tots els aspectes relacionats amb l'aprenentatge tenen un rerefons genètic clar, els processos educatius permeten incrementar o disminuir les capacitats innates de cada persona. Parlaré, per tant, de la importància de l'educació en el context de l'heretabilitat dels processos vinculats a l'aprenentatge. La conclusió serà que, malgrat que en la majoria d'aquests processos cerebrals l'heretabilitat és relativament alta, les pràctiques educatives constitueixen un element clau per al desenvolupament dels estudiants, atès que permeten millorar, o alternativament disminuir, totes les capacitats cognitives. Per tant, un dels objectius principals de l'educació en un món canviant i incert hauria de ser formar persones adaptables i versàtils que puguin i vulguin aprofitar al màxim les seves capacitats. Els coneixements derivats de la genètica i l'epigenètica, i també de la neurociència, s'haurien d'utilitzar per millorar la comprensió que tenim els professionals de l'educació sobre els orígens biològics de les diferències en les capacitats cognitives, la qual cosa hauria de permetre desenvolupar pràctiques educatives més respectuoses i flexibles per assolir l'objectiu esmentat, formar persones adaptables i versàtils que puguin i vulguin aprofitar al màxim les seves capacitats en un entorn canviant i incert.

Abstract

The brain is the organ of thought. The word thought is defined as the act of thinking about or considering something: an idea or opinion, or a set of ideas about a particular subject. It implicitly includes the processes of learning. Mental func-

* Correspondència:

David Bueno i Torrens
dbueno@ub.edu

Citació:

Bueno D. Genètica i aprenentatge:
Com influeixen els gens en
l'assoliment educatiu. JONED.
Journal of Neuroeducation. 2020;
1(1); 52-65.

Declaració ètica

En ser una revisió bibliogràfica no
hi ha aspectes ètics a declarar.

Contribucions dels autors

L'autor confirma que és l'únic
col·laborador d'aquest treball
i que l'ha aprovat per a la seva
publicació.

Fons de finançament

Aquest treball ha estat finançat pel
Ministeri de Ciència, Innovació i
Universitats (Subvenció BFU2017-
86152-P).

Declaració de conflictes d'interès

L'autor declara que la investigació
es va dur a terme en absència de
relacions comercials o financeres
que es poguessin interpretar com
a possibles conflictes d'interès.

Article original

Aquest article ha estat traduït
i adaptat per l'autor a partir
de: Bueno D. Genetics and
Learning: How the Genes
Influence Educational Attainment
Front. Psychol. 2019; 10: 1622.
doi:10.3389/fpsyg.2019.01622

*El manuscrit ha estat acceptat per
tots els autors, en el cas d'haver-
ne més d'un, i les figures, taules i
imatges no estan subjectes a cap
tipus de Copyright.*

tions, including most if not all aspects of human behaviour, such as those related to learning, arise from the activity of the brain. Neural connections that generate and support mental functions are formed throughout life, which enables lifelong learning of new concepts and skills. Both brain formation and function, as well as neural plasticity, are influenced by the activity of a variety of genes and also by epigenetic modifications, which contribute to the regulation of gene expression by adapting it to environmental conditions. In this review, aimed especially at education professionals, I discuss the genetic and epigenetic contributions to mental aspects related to learning processes in terms of heritability. I will argue that, despite most if not all aspects related to learning having a clear genetic background, innate abilities can be enhanced or diminished through educational processes. Thus, the importance of education, in the context of the inheritability of learning processes, will be discussed. The conclusion I draw is that, despite the relatively high genetic heritability shown in most brain processes associated with learning, educational practices are a key contributor to student development, allowing genetically based skills to be enhanced or alternatively diminished. Therefore, one of the main goals of education in a changing and uncertain world should be to form adaptable and versatile people who can, and want to, make the most of their capabilities. Thus, knowledge derived from genetics and epigenetics, as well as from neuroscience, should be used to enhance education professionals' understanding of the biological origins of differences in mental capabilities, thereby empowering them with the possibility to adopt more respectful and flexible educational practices to attain the goal mentioned above.

Paraules clau: genètica, epigenètica, heretabilitat, ambient, aprenentatge, adaptació.

Introducció

Tot i que l'aprenentatge és una tasca complexa que implica moltes funcions cognitives, el cervell és capaç d'aprendre noves habilitats i conceptes en el decurs de tota la vida, interactuant dinàmicament amb l'entorn. Biològicament, la capacitat d'aprendre permet que les respostes conductuals es vagin adaptant progressivament a l'entorn, modificant aspectes que poden afavorir la supervivència de l'individu en un ambient complex, dinàmic i canviant. L'educació es basa en aquesta capacitat d'aprenentatge i ha d'optimitzar les funcions cognitives tenint en compte la cultura humana. És a dir, en funció de cada context històric i social específic, l'educació ha de contribuir a formar persones capaces de transformar-se mitjançant l'aprenentatge de manera activa i autodirigida durant tota la seva vida. L'educació també hauria d'afavorir que les persones estiguessin predisposades a millorar les seves habilitats i coneixements en qualsevol direcció que triïn fins al límit

de les seves possibilitats, creixent intel·lectualment i emocionalment. És a dir, hauria d'afavorir que les persones poguessin i volguessin aprofitar al màxim les seves capacitats.

El cervell es forma durant el desenvolupament embrionari i fetal sota la direcció de determinats programes genètics (per a una descripció general del desenvolupament del cervell, vegeu¹). Tanmateix, el seu connectoma, que és el mapa de connexions neuronals, es continua construint i reconstruint en el decurs de tota la vida gràcies a la capacitat que té d'establir noves connexions neuronals. Aquest procés de plasticitat neuronal, que és com s'anomena, és la base cel·lular de l'aprenentatge. Des de la perspectiva psicològica, la capacitat d'aprendre requereix moltes funcions cognitives diferents, d'habilitats mentals que s'utilitzen en el procés d'adquisició de coneixements. Les funcions cognitives, com la memòria de treball, el control cognitiu, l'atenció, la intel·ligència i les funcions executives, així com altres funcions relacionades com la motivació i la resilièn-

cia, es desenvolupen a través de l'activitat del cervell, la qual, al seu torn, depèn de la connectivitat i el funcionament neuronals. Tant la construcció del cervell com el funcionament de les seves neurones es basen en programes genètics, de manera que els gens han d'exercir com a mínim alguna influència sobre les funcions cognitives implicades en els processos d'aprenentatge.

El genoma humà està format per uns 20.300 gens², i tots poden presentar diverses variants genètiques o al·lels. Els diversos al·lels d'un mateix gen es distingeixen per presentar diferents seqüències de nucleòtids, la qual cosa comporta diferències en el missatge que codifiquen i això, al seu torn, es reflecteix en les funcions biològiques que controlen o influeixen a través de les proteïnes que sintetitzen. De la mateixa manera que algunes persones tenen els ulls verds mentre que d'altres els tenen marrons o blaus, o que algunes són més altes que d'altres, les variacions individuals degudes a les influències genètiques també es poden trobar en les característiques psicològiques, incloses les relacionades amb les funcions cognitives. Per exemple, Davies i els seus col·laboradors³ han identificat 148 gens independents nous, a més del 709 que ja s'havien identificat prèviament, que estan associats a funcions cognitives generals, i Zwir i els seus col·laboradors⁴ han identificat 736 gens que estan associats significativament al temperament, alguns dels quals estan compartits amb els de la primera llista.

Per posar un altre exemple, també s'han trobat diversos gens els al·lels dels quals influeixen de manera diferent la memòria de treball⁵. La memòria de treball és un sistema que permet mantenir disponibles simultàniament però de manera temporal diverses informacions per a ser processades cognitivament. Està inclosa en les anomenades funcions executives, que són el conjunt de processos necessaris per al control cognitiu de la conducta. Per exemple, el gen COMT, que codifica un enzim que és responsable del reciclatge de determinats neurotransmissors com la dopamina, un neurotransmissor que al seu torn s'associa a la motivació i a les sensacions de recompensa, entre altres funcions, presenta un sistema al·lèlic conegut com a Val158Met que sembla influir en la memòria de treball i en l'assoliment educatiu⁶. La nomenclatura que es fa servir en aquests dos al·lels del gen COMT fa referència a la posició de l'aminoàcid de la proteïna corresponent que és diferents en els

diversos al·lels; és a dir, l'aminoàcid que es troba en la posició 158 de l'enzim COMT pot ser una valina (Val) o bé una metionina (Met), segons la seqüència de cadascun d'aquests dos al·lels. En aquest context, la forma Val faria que el lòbul prefrontal del cervell, que és on es troben els circuits neuronals implicats en la memòria de treball, presentés una activitat menor que la forma Met, la qual cosa comportaria que aquesta funció cognitiva fos menys eficient en les persones que porten aquest al·lel. En altres treballs, com per exemple en el de Walter i els seus col·laboradors⁷, s'ha trobat que aquest mateix sistema al·lèlic també influeix en la facilitació social, que és una característica cognitiva que es defineix com una millora del rendiment produïda per la mera presència d'altres persones, i que també és important en els processos d'aprenentatge.

Malgrat l'existència d'influències genètiques en la majoria, si no en totes les funcions cognitives associades a l'aprenentatge, no hi ha dubte que hi ha diversos factors que fan que la identificació de gens específics i d'al·lels concrets a aspectes determinats relacionats amb la vida mental sigui molt difícil. Aquests factors inclouen: (1) l'elevat nombre de gens implicats; (2) les interaccions generalment complexes entre els diversos gens implicats; (3) el fet que qualsevol gen, i fins i tot qualsevol sistema al·lèlic, poden influir en diferents dominis psicològics simultàniament, com per exemple en la memòria de treball i la facilitació social, com s'ha explicat en el cas concret del sistema al·lèlic Val158Met del gen COMT, i (4) la influència de molts aspectes ambientals en les funcions mentals, inclosos els entorns socials, familiars i educatius. Per exemple, s'han identificat dotzenes de gens diferents que influeixen en la intel·ligència, mesurada a través del quocient d'intel·ligència (IQ); tanmateix, cap d'aquests gens no contribueix a més de l'1% de la mesura total d'aquesta característica⁸. En conseqüència, des de la perspectiva educativa les dades més informatives provenen de l'anomenada heretabilitat. L'heretabilitat és una dada estadística que reflecteix quina proporció de la variació d'una característica determinada és deguda a diferències genètiques. Tanmateix, cal tenir present que no indica quants gens hi estan implicats ni tampoc quins són aquests gens o els seus al·lels, ni tampoc expressa quina quantitat d'aquesta característica depèn exclusivament del genoma.

Aquesta revisió se centra en l'heretabilitat de les funcions cognitives que es consideren rellevants per als processos d'aprenentatge. Els infants no són una simple *tabula rasa*, com s'havia pensat, ja que estan condicionats en gran manera pel seu genoma. Tanmateix, l'entorn on viuen i es desenvolupen, inclòs l'entorn l'educatiu, és també un factor significatiu que els pot permetre aprofitar al màxim les seves capacitats, tant en aspectes intel·lectuals com també emocionals. Dit d'una altra manera, tot i que el cervell és mal·leable i es pot canviar mitjançant l'educació i les experiències diàries, i en conseqüència també ho poden fer les funcions cognitives que genera i gestiona, la seva formació i el seu funcionament es basen en un substrat genètic que l'influeix de manera moderada i fins i tot, a vegades, elevada. Per tant, el fet de conèixer l'existència d'aquestes influències genètiques i epigenètiques en el desenvolupament de les funcions cognitives i l'abast de la seva influència, pot ajudar als professionals de l'educació a utilitzar estratègies pedagògiques que siguin més respectuoses i flexibles. Aquestes estratègies haurien de tenir en compte les influències genètiques per destacar la importància de les pràctiques educatives com a factor ambiental que contribueix a maximitzar el potencial de les competències dels estudiants. El que encara no es pot dir amb un nivell suficient de certesa és quines característiques es poden millorar amb més facilitat o quines són més difícils de canviar. No totes són igualment susceptibles d'experimentar canvis significatius mitjançant la intervenció educativa, ja que estan influenciades per una gran varietat de factors, des del ventall de gens diferents que poden actuar sobre una mateixa característica fins a la concurrència d'un gran nombre de factors ambientals, inclosa l'educació, però també d'experiències individuals que són gairebé impossibles de quantificar.

Què implica el concepte d'heretabilitat

Hi ha una gran quantitat d'evidències que donen suport a la conclusió que les diferències individuals en la majoria, si no en totes les característiques psicològiques que es poden mesurar de manera fiable estan influenciades substancialment per factors genètics. És a dir, que les característiques psicològiques, incloses les funcions cognitives imprescindibles per a l'aprenentatge, són parcialment heretables. Per

quantificar quina proporció de la variació d'una característica determinada que es troba en les persones d'una població es deu a diferències genètiques, s'utilitza el concepte estadístic d'heretabilitat. Tot i que es fa servir molt sovint, es pot interpretar erròniament amb molta facilitat, la qual cosa pot provocar concepcions errònies contraproductives a l'hora de plantejar qüestions educatives i psicològiques. Primerament, l'heretabilitat no és una propietat que tinguin els gens d'una persona individual, sinó que és un paràmetre que s'aplica a tota una població concreta. Per tant, com qualsevol altre paràmetre poblacional, com per exemple la mitjana aritmètica, només es pot utilitzar per descriure el fenomen i les seves relacions o efectes pel que fa a la població, no d'individus concrets.

Tècnicament, l'heretabilitat es defineix com la proporció de la variabilitat en qualsevol característica observable que estigui associada a la variació genètica de la població. Aquesta variació genètica implica l'existència d'al·lels que contribueixin de manera diferent a la característica analitzada. Si aquest raonament s'aplica a la variació de les funcions cognitives entre els individus d'una població, es pot dir que l'heretabilitat fa referència a la proporció de la variància d'una característica particular que s'associa a la variació genètica dins d'aquesta població. Cal emfasitzar que s'associa a la variància d'una característica, però no aporta cap informació sobre la causa d'aquella característica. No diu res sobre el nombre de gens implicats, ni sobre les relacions entre aquests gens, ni quins gens o al·lels específics hi estan implicats, ni tampoc sobre quina part de la característica en qüestió depèn exclusivament del genoma.

Per entendre millor el concepte de l'heretabilitat de les funcions cognitives, primer cal comprendre d'on venen les diferències individuals. Qualsevol característica observable d'un individu s'anomena "fenotip"; és un terme ampli que s'aplica a qualsevol característica que es pugui observar, mesurar i analitzar. Tenir els ulls de color blau, per exemple, és el fenotip ulls blaus, i tenir-los verds és el fenotip ulls verds. En aquest sentit, les funcions cognitives es poden considerar també com a fenotips, ja que es poden observar, analitzar i mesurar mitjançant proves adequades. L'expressió dels fenotips depèn del fons genètic de l'individu, que s'anomena "genotip", així com de les diverses influències ambientals

que modulen la funció gènica. En aquest context, l'assumpció bàsica que cal fer és que la variància fenotípica que s'observa en una població respecte a un caràcter determinat és deguda a les variàncies genètiques i a les ambientals. La variància és una mesura estadística que quantifica com es dispersen un conjunt de valors a partir de la seva mitjana. Aquesta assumpció es pot representar linealment de la manera següent: $V_p = V$

[+ $V_E + V_I$, on V_p , V_G i V_E representen les variàncies fenotípiques, genètiques i ambientals, respectivament, i V_I , la variància de la interacció entre els gens i l'ambient. És interessant assenyalar que la manifestació d'un tret particular, el fenotip, no només depèn del fons genètic i de l'ambient, sinó també de la interacció que s'estableix entre cada fons genètic i l'ambient concret on es troba aquell individu. Alguns fenotips, com per exemple el grup sanguini dins el sistema ABO, només mostren variància genètica, sense cap influència ambiental. D'altres, en canvi, com l'alçada, estan influenciats per variàncies genètiques, ambientals i també per les interaccions que s'estableixen entre elles.

Els efectes genètics dels diversos gens implicats en una mateixa característica es poden combinar de manera additiva o no additiva. Un efecte genètic additiu és aquell en què els diversos efectes genètics es combinen de manera lineal. Els efectes genètics no additius, en canvi, són els que inclouen diferents combinacions no lineals, com per exemple que un dels al·lells domini sobre els altres o quan existeixen interaccions epistàtiques, que són aquelles en què l'efecte d'un gen depèn de la presència d'un o més gens modificadors. La diferència entre els efectes genètics additius i els no additius distingeix dos conceptes diferents d'heretabilitat. L'heretabilitat en sentit ampli, que es representa com a H^2 , considera tots els efectes genètics, tant els additius com els no additius, mentre que l'heretabilitat en sentit estRICTE, o h^2 , només inclou els efectes genètics additius. Des d'un punt de vista pràctic, els efectes genètics additius són més previsibles que els no additius.

L'heretabilitat es pot estimar mitjançant diversos mètodes, com per exemple els estudis de bessons, familiars i d'adopció, els quals es poden combinar amb anàlisis genòmiques moleculars de gens candidats o mitjançant estudis amplis d'associació de genoma (GWAS segons les inicials en anglès, *Genome Wide Association Studies*), que permeten associar el

fenotip d'interès amb la seqüència genòmica dels individus. Els GWAS són estudis observacionals d'un conjunt d'al·lells de tot el genoma en diferents individus per comprovar si hi ha alguna variant associada amb la característica analitzada. Se centren normalment en associacions entre diferents polimorfismes d'un sol nucleòtid (SNPs, o *Single Nucleotide Polymorphisms*), que són el tipus més habitual de variació genètica en les persones. Cada SNP representa una diferència en un sol nucleòtid dins de la molècula de DNA. Hi ha aproximadament entre 4 i 5 milions de SNPs en el genoma d'una persona, que poden ser únics o trobar-se també en moltes altres persones. En el context dels càlculs d'heretabilitat per a funcions cognitives, els SNPs poden ser utilitzats com a marcadors biològics o poden tenir un paper directe en la característica analitzada. L'heretabilitat indica quina proporció de la variància d'una característica entre individus dins d'una població és deguda a diferències genètiques i, com s'ha esmentat, només s'ha d'utilitzar com a paràmetre de la població.

Els estudis clàssics de bessons comparen la similitud entre bessons idèntics (monozigòtics) i fraters (dizigòtics) que han estat criats junts o, alternativament, per separat. Els bessons idèntics són genèticament idèntics, mentre que els bessons fraters comparteixen, de mitjana, el 50% dels seus gens. En els bessons fraters criats junts, les diferències observades en el fenotip analitzat es poden atribuir tant a diferències genètiques com també a diferències ambientals no compartides (vegeu a continuació l'explicació de què són les diferències ambientals compartides i les no compartides). En canvi, en els bessons idèntics que s'han criat per separat, les diferències fenotípiques que s'observin només es poden atribuir a diferències ambientals no compartides. De la mateixa manera, els estudis en famílies i d'adopció, que investiguen la similitud entre diferents membres d'una família en funció del seu grau de consanguinitat, permeten combinar diferents graus de relacions genètiques i ambientals. Per exemple, Plomin i Spinath⁹ van examinar la correlació de l'heretabilitat intel·lectual en bessons monozigòtics i dizigòtics, i també en infants adoptats. Com era d'esperar, la correlació és més alta en els bessons monozigòtics (> 0,8) que en els dizigòtics (\approx 0,6). Curiosament, però, les diferències entre aquestes correlacions del quocient d'intel·ligència augmenten amb l'edat, fet que suggereix que les influències ambien-

tals són menys rellevants a mesura que es van fent grans, la qual cosa fa que l'heretabilitat augmenti. La correlació en infants adoptats és de 0,0. Per ser estadísticament significatius, aquests estudis s'han de basar en un nombre suficient d'individus, però el nombre precís depèn de la magnitud de l'efecte que es detecti, i pot anar des de només algunes dotzenes de parelles fins a 10.000 individus quan els efectes d'algunes variacions són molt petits¹⁰.

L'heretabilitat s'expressa en una escala que va de 0 a 1 o, alternativament, com un percentatge, és a dir, de 0 % a 100%. Un valor de 0,0 (o de 0%) s'ha d'interpretar com una característica en què les diferències observades no estan associades amb cap variació genètica, sinó només amb diferències ambientals. Per contra, un valor d'1,0 (o de 100%) s'ha d'interpretar com una característica en què les diferències observades s'associen exclusivament a la variació genètica, i no a diferències ambientals. Aquest darrer cas, però, no significa que l'entorn no sigui important, sinó que no influeix en la variància d'aquella característica (recordem que la variància mesura el grau de dispersió dels valors d'aquella característica a partir de la seva mitjana). Hem de tenir en compte que l'heretabilitat no mesura el grau de sensibilitat d'una característica als canvis de l'entorn, sinó que és un valor estadístic que depèn de les condicions ambientals. Per exemple, una característica pot tenir una heretabilitat completa (1,0) en unes condicions ambientals específiques, però es pot veure alterada dràsticament en unes altres condicions ambientals. Això es pot veure, per exemple, en certs trastorns genètics que afecten el metabolisme, com és el cas de la fenilcetonúria (PKU), que es deu a una mutació en un sol gen (el gen de la fenilalanina hidroxilasa). La PKU produeix discapacitat intel·lectual per l'acumulació de l'aminoàcid fenilalanina, entre altres efectes fenotípics (revisat per¹¹). En condicions d'ingesta normal d'aliments, la PKU té una heretabilitat d'1,0, però les intervencions dietètiques que redueixen la ingesta de fenilalanina des del naixement fan que les conseqüències fenotípiques siguin negligibles. És a dir, si canvien les condicions ambientals, també pot canviar l'heretabilitat. Si augmenta la variació ambiental, es redueix la proporció de la variància fenotípica a causa de la diversitat genètica.

De la mateixa manera, i per esmentar un altre exemple en aquest cas en un context educatiu, Colodro-Conde i els seus col·laboradors¹² van descriu-

re un canvi en l'heretabilitat de l'assoliment educatiu en una cohort espanyola després de la introducció d'una política educativa específica l'any 1970, que estava destinada a promoure l'educació. La variació ambiental compartida va disminuir, la qual cosa va provocar un increment de l'heretabilitat des de 0,44 a 0,67 per als homes. Aquesta dada recolza al paper de la política educativa en l'afectació del pes relatiu dels factors genètics i ambientals en l'assoliment educatiu. D'aquesta manera, afirmar que una habilitat cognitiva específica, com per exemple la resiliència, té una heretabilitat del 0,52 en els homes¹³, no implica que l'educació rebuda només pugui afectar el 0,48 (o el 48%) de les diferències totals. Així, una heretabilitat de 0,52 significa que el 52% de la variabilitat de les respostes de resiliència està associada a la variància genètica de la població real, però no indica fins a quin punt aquesta habilitat cognitiva es pot modificar de manera efectiva en cada individu, tenint en compte el seu fons genètic, per canvis produïts en l'entorn.

Com s'ha esmentat anteriorment, es poden distingir dos tipus diferents de diferències ambientals: els factors ambientals compartits i els no compartits. Els factors ambientals compartits són aquells aspectes de l'entorn d'una persona que necessàriament es comparteixen amb altres persones de la mateixa família, com poden ser, per exemple, l'estil de criança i les creences generals dels pares, l'estatus socioeconòmic i cultural dels pares i el tipus de barri on viu la família. És a dir, són les característiques de l'entorn que experimentarien tots els infants d'aquella família en particular. D'altra banda, els factors ambientals no compartits són qualsevol aspecte de l'entorn i qualsevol experiència que pot ser diferent per als diversos infants d'una mateixa família, com per exemple l'ordre de naixement o qualsevol experiència atzarosa que tingui lloc a la seva vida (haver patit assetjament sexual, haver tingut un accident o una malaltia infecciosa, etcètera).

També és important tenir en compte que, dependent del mètode o mètodes emprats per calcular l'heretabilitat de qualsevol característica, el valor pot variar. Això es fa evident quan es comparen diferents treballs que analitzen una mateixa característica. Des de la perspectiva educativa, el missatge important respecte les dades d'heretabilitat no és el valor precís de cap característica particular, sinó entendre que les funcions cognitives rellevants per

a l'aprenentatge estan influïdes tant per la genètica dels individus com pel seu entorn, inclosos els factors ambientals compartits i els no compartits.

Com ja s'ha dit, l'heretabilitat no és un valor constant i pot variar amb l'edat. Per exemple, l'heretabilitat de l'IQ varia des de 0,22 a la primera infantesa fins a més de 0,8 en l'edat adulta, amb un efecte substancial de l'ambient compartit durant la infantesa que no es manté posteriorment, en etapes més tardanes de la vida¹⁴ (Figura 1). Els canvis de l'heretabilitat en el transcurs de la vida de les persones s'han d'interpretar tenint en compte que són percentatges. Els efectes genètics i els ambientals (inclosos tant els efectes ambientals compartits com els no compartits), han de sumar sempre el 100% (o 1,0), de manera que un augment de la contribució ambiental a la variància de la característica que s'analitza implica necessàriament una disminució corresponent de la contribució genètica, i viceversa. En aquest exemple, el fet que l'heretabilitat de l'IQ sigui significativament menor durant la infantesa indica que les pràctiques educatives són molt més influents i eficaces en aquesta etapa de la vida que posteriorment en l'edat adulta. Finalment, en algunes característiques també hi ha diferències en el valor de l'heretabilitat en funció del sexe, probablement a causa de la interacció de les hormones sexuals amb altres xarxes genètiques. Per exemple, Boardman i els seus col·laboradors¹³ van calcular que l'heretabilitat de la resiliència és de 0,52 en homes i de 0,35 en dones, i van argumentar que aquesta divergència pot ser deguda a diferències pel que fa a l'autoacceptació, que és un dels aspectes més importants del funcionament psicològic en

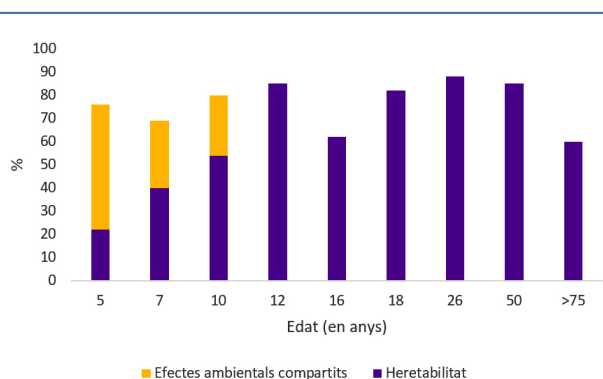


Figura 1. Heretabilitat de l'IQ en funció de l'edat en un estudi transversal realitzat en bessons holandesos. Dades de¹⁴. L'heretabilitat i els efectes ambientals compartits es mostren per edats; la resta fins arribar al 100% correspon als efectes ambientals no compartits.

aquesta característica. No obstant això, sempre s'ha de tenir en compte que l'heretabilitat no mesura la sensibilitat de les característiques als canvis en l'entorn; fins i tot una característica amb heretabilitat completa (1,0) es pot veure alterada per canvis ambientals. Aquest fet és crucial per a l'educació.

L'heretabilitat del temperament i de les funcions cognitives

S'han publicat nombrosos treballs on s'ha calculat l'heretabilitat de diverses característiques psicològiques i funcions cognitives mitjançant diferents proves i mètodes en diverses poblacions, tant d'heretabilitat en sentit ampli com també en sentit estricte. Tot i que no tots els treballs coincideixen en els valors que donen, principalment a causa dels diferents mètodes emprats, poden servir de base per a comprendre fins a quin punt la contribució genètica efecte els processos d'aprenentatge, que és l'objectiu principal d'aquesta revisió.

El temperament i la personalitat són elements clau de les característiques psicològiques que poden influir en les capacitats d'aprenentatge. El temperament es defineix clàssicament com el conjunt d'aspectes de la personalitat que expressen emocions bàsiques com la por, la ira i el fàstic, els quals es mantenen estables durant el desenvolupament i són heretables, més que no apresos¹⁵. Hi ha un cert debat pel que fa a si aquesta definició ha d'incloure només l'aprenentatge procedimental, que està present en tots els animals, o també els processos cognitius intencionals i l'aprenentatge autobiogràfic, que aparentment només es troben en les persones¹⁶. Tanmateix, inclou la personalitat, que es pot definir com el conjunt de característiques i mecanismes psicològics que formen part de l'individu, els quals estan organitzats, són relativament duradors i influeixen en com interaccionen i s'adapten les persones als entorns intrapsíquics, físics i socials¹⁷. La majoria d'estudis s'han realitzat tenint en compte les anomenades cinc grans característiques de la personalitat o *Big Five*, que són l'extraversió, la facilitat d'arribar a acords, la consciència, el neuroticisme i l'obertura, o alternativament les tres grans característiques de la personalitat o *Big Three*, que són l'emocionalitat positiva, l'emocionalitat negativa i la restricció. Bouchar¹⁴ va estimar l'heretabilitat en sentit ampli (H^2) per a l'extraversió (0,54), la facilitat d'arribar a acords

(0,42), la consciència (0,49), el neuroticisme (0,48) i l'obertura (0,57) (els *Big Five*); i també per a l'emocionalitat positiva (0,5), l'emocionalitat negativa (0,44) i la restricció (0,52) (els *Big Three*), unes característiques que segons aquesta anàlisi no presenten efectes ambientals compartits, sinó únicament efectes ambientals no compartits, com poden ser les experiències atzaroses. Kandler i els seus col·laboradors¹⁸, en canvi, van estimar l'heretabilitat en sentit estricte (h^2) de l'obertura entre 0,37 i 0,66 depenent de la prova utilitzada; i de l'extraversió, entre 0,35 i 0,66, també segons la prova utilitzada. Com s'ha dit anteriorment, tot i que les dades no sempre coincideixen degut al mètode utilitzat i a les poblacions analitzades, poden servir de base per entendre l'existència de contribucions genètiques complexes a les diferents característiques de la personalitat.

Altres trets psicològics d'interès per als processos d'aprenentatge i per als quals s'ha calculat l'heretabilitat són els anomenats "Sis tipus de personalitat de Holland", que inclouen la personalitat realista, la investigadora, l'artística, la social, l'emprenedora i la convencional. Tot i que aquest esquema s'ha debatut i criticat per la seva simplicitat¹⁹, la **Taula 1** resumeix algunes de les dades d'heretabilitat en sentit ampli i de l'efecte de l'entorn compartit, segons el treball realitzat per Bouchard¹⁴. Unes altres característiques del temperament rellevants per als processos d'aprenentatge i que s'ha descrit que fluctuen amb el pas del temps són l'afecte positiu, com per exemple la cortesia i la capacitat d'interessar-se pel benestar de les altres persones, i l'afecte negatiu, com per exemple disgustar-se. Segons Zheng i els seus col·laboradors²⁰, no es detecta cap heretabilitat per a l'afecte

positiu, però sí que presenta una influència ambiental compartida significativa (0,42), malgrat que hi ha una gran quantitat de literatura sobre la seva heretabilitat²¹. Per contra, l'afecte negatiu és moderadament heretable, i la seva heretabilitat s'estima en el 0,53. Curiosament, tant l'afecte positiu com el negatiu fluctuen seguint unes oscil·lacions mensuals, i aquestes fluctuacions mostren una heretabilitat important, del 0,34 i el 0,54 per l'efecte positiu i el negatiu respectivament. De la mateixa manera, s'ha estimat que la fortalesa de caràcter, la perseverança i la passió per assolir objectius a llarg termini, que són característiques predictores de l'èxit acadèmic, presenten una heretabilitat de 0,37²².

També hi ha molta literatura disponible pel que fa a l'heretabilitat de les funcions cognitives i d'altres trets psicològics directament relacionats als processos d'aprenentatge i a l'èxit acadèmic, com per exemple la memòria de treball, el pensament racional i experimental, la capacitat lingüística i de càlcul, la resiliència, l'estil d'afrontament, la capacitat de fixar l'atenció, el control cognitiu, la creativitat, la musicalitat, l'habilitat artística, la capacitat de planificació, la cooperació, la confiança i el processament relacional (vegeu²³ per a una revisió de l'heretabilitat dels diferents dominis cognitius). Tanmateix, l'heterogeneïtat de les dades, que es relaciona amb la varietat de mètodes utilitzats i de les poblacions analitzades, inclosa l'edat dels individus i de si es calcula l'heretabilitat en sentit ampli o en sentit estricte, fa que sigui molt difícil sistematitzar-ho. La **Taula 2** resumeix alguns dels treballs més rellevants sobre aquesta qüestió. Per simplicitat, tenint en compte que aquesta revisió està pensada per a ser útil als professionals de l'educació i servir de base per entendre les contribucions genètiques als processos d'aprenentatge, s'ometen els detalls dels mètodes utilitzats, la població analitzada i el tipus d'heretabilitat calculada.

També s'ha demostrat que les diferències individuals en l'assoliment educatiu són molt heretables. Segons²⁴, en infants de 9 anys els resultats acadèmics valorats a través dels exàmens mostren una heretabilitat de 0,57 en matemàtiques i de 0,66 en humanitats, mentre que l'efecte de l'ambient compartit és de 0,34 en matemàtiques i de 0,30 en humanitats. De la mateixa manera, l'heretabilitat dels resultats acadèmics incrementa en el període comprès entre els 6 i els 9 anys fins a 0,66. En aquest cas, però, l'efecte de l'ambient compartit és negligible (0,0), i per tant

Taula 1. Estimacions de l'heretabilitat en sentit ampli i dels efectes ambientals compartits dels "Sis tipus de personalitat de Holland"¹⁴.

Sis tipus de personalitat de Holland	Heretabilitat (H^2)	Efectes ambientals compartits
Realista	0,36	0,12
Investigadora	0,36	0,10
Artística	0,39	0,12
Social	0,37	0,08
Emprenedora	0,31	0,11
Convencional	0,38	0,11

Taula 2. Heretabilitat d'algunes característiques cognitives vinculades als processos d'aprenentatge.

Característica	Heretabilitat	Font bibliogràfica
Intel·ligència	de 0,2 a 0,8, segons l'edat (vegeu la Figura 1)	14
	0,22 to 0,93 segons la prova	18
Intel·ligència molt alta	0,33	51
Creativitat	de 0,08 a 0,62, segons la prova	18
Memòria de treball	0,39	52
	de 0,40 a 0,65	53
	0,72	54
Pensament experimental	0,44	52
Pensament racional	0,34	52
Resiliència (adaptació positiva davant les adversitats)	0,52 (homes) 0,38 (dones)	55
Afrontar les emocions (com a estratègia per a gestionar les adversitats)	0,14	
Afrontar les tasques (com a estratègia per a gestionar les adversitats)	0,11	
Atenció focalitzada	0,28	56
Control cognitiu	0,49	56
Perseverança	0,37	25
Capacitat de planificació	0,53	57
Cooperativitat	0,13	58
Processament relacional	0,67	54
Habilitat lingüística i de càlcul	0,68	59
Musicalitat	de 0,21 a 0,51, segons la prova	60
Habilitat artística	0,29	61

l'efecte ambiental més important és el no compartit, de 0,34. Això suggereix que les experiències atzaroses, molt probablement relacionades amb els processos educatius, com per exemple les relacions particulars que s'estableixen amb els companys i els professors, tenen una influència molt més gran en els guanys educatius que les situacions generals d'aprenentatge. De la mateixa manera, Rimfeld i els seus col·laboradors²⁵ van calcular que l'heretabilitat de l'assoliment acadèmic en els estudiants britànics de nivell A era d'entre 0,35 i 0,75.

També és important tenir en compte que hi ha paràmetres de la funció i de l'estructura del cervell

relacionats amb els processos d'aprenentatge i amb l'assoliment acadèmic que també mostren una heretabilitat elevada. Per exemple, la connectivitat efectiva en l'estat de repòs de l'anomenada "xarxa en mode de defecte" mostra una heretabilitat de 0,54²⁶. La xarxa en mode de defecte és una gran xarxa neuronal que permet la interacció de múltiples regions cerebrals. És la base neurològica del jo i se sap que participa en moltes funcions diferents que són crucials per a l'aprenentatge autodirigit i per a qüestions relacionades amb la identitat pròpia, com és la informació autobiogràfica, l'autoreferenciació, el sentit del propi jo, la teoria de la ment, les avaluacions so-

cial, el raonament moral, els records el passat i els pensaments de futur.

De la mateixa manera, les funcions executives, que com s'ha definit en un paràgraf anterior són un conjunt de processos cognitius necessaris per al control cognitiu del comportament, és a dir, seleccionar i controlar amb èxit les conductes que faciliten l'assoliment dels objectius escollits, i que inclou el control de l'atenció, la inhibició cognitiva, el control inhibitori, la memòria de treball i la flexibilitat cognitiva, també mostren una heretabilitat moderada a alta, de 0,29 a 0,72 depenent del procés analitzat²⁷. Igual que amb l'assoliment educatiu, l'efecte de l'entorn compartit és negligible, però l'efecte de l'entorn no compartit oscil·la entre 0,24 i 0,71, també en funció del procés analitzat.

En resum, malgrat que la majoria, si no totes, les característiques associades a la capacitat d'aprenentatge, inclosos el temperament i la personalitat, així com la capacitat de controlar el comportament cap a objectius autodirigits, mostren una heretabilitat elevada, els factors ambientals també són significatius. Sempre s'ha de tenir en compte que l'heretabilitat reflecteix la part de les diferències en una característica concreta d'una població que és atribuïble a diferències genètiques, però no mesura la sensibilitat d'aquesta característica als canvis de l'entorn. Els canvis ambientals poden alterar el fenotip de qualsevol d'aquestes característiques. A més, en algunes funcions cognitives, els factors ambientals compartits semblen ser molt influents mentre que en d'altres, com és el cas, per exemple, de les funcions executives, els factors ambientals no compartits són els més influents.

Les dificultats per establir amb precisió quins són els factors més influents, juntament amb alguns malentesos i errors comuns sobre el significat i la significació biològica dels conceptes de funció genètica i d'heretabilitat, han provocat que s'hagin fet algunes propostes educatives amb l'aparença de comptar amb una base científica quan, de fet, no en tenien cap, com és el cas, per exemple, dels anomenats estils d'aprenentatge²⁸⁻³⁰. Segons una enquesta publicada per³¹, més del 90% dels professionals de l'educació del Regne Unit, d'Holanda, de Turquia, de Grècia i de la Xina creuen que el procés d'aprenentatge millora quan s'utilitza l'estil d'aprenentatge més adequat per cada persona. Tanmateix, malgrat que hi ha molta literatura sobre aquest tema, ben pocs tre-

balls es basen en el mètode científic, i els que sí que si han basat no permeten deduir que les pràctiques educatives basades en estils d'aprenentatge siguin beneficioses³². Per exemple, un article publicat per Doll i els seus col·laboradors³³ sobre la influència de diversos al·lels del gen COMT que, com s'ha dit, afecta la dopamina a l'escorça prefrontal, en el qual es conclou que els alumnes aprenen més ràpidament de les seves experiències quan no se'ls dona cap consell però que al mateix temps això fa que siguin molt més impressionables quan se'ls donen instruccions, ha estat interpretat de manera errònia per algunes persones com una manera de predir els estils d'aprenentatge.

En conjunt, aquestes dades emfasitzen la importància tant dels processos d'aprenentatge compartit com de les experiències atzaroses, com per exemple les relacions particulars que s'estableixen entre un individu i els seus companys i professors i qualsevol experiència imprevisible que es produeixi durant la seva vida, la qual cosa posa de manifest el paper crucial dels professionals de l'educació a l'hora de maximitzar les habilitats dels estudiants per permetre'ls aprofitar al màxim les seves capacitats, mitjançant pràctiques educatives respectuoses i flexibles, tenint en compte les influències genètiques inevitables.

Vinculació de l'entorn amb els gens

A partir de les dades anteriors, és evident que els factors ambientals configuren les funcions cognitives a través del cervell. D'una banda, se sap que afecten la plasticitat neuronal i contribueixen a donar forma a les xarxes neuronals. Per exemple, s'ha vist que hi ha una plasticitat neuronal subjacent substancial associada al desenvolupament que sustenta els canvis de conducta típics de l'adolescència (per a una revisió, vegeu³⁴), així com durant la infància³⁵. Tot i que aquesta plasticitat neuronal està fora de l'abast d'aquesta revisió, és important ressaltar la seva implicació a l'hora de modificar i adaptar la conducta mitjançant l'aprenentatge. També és important tenir en compte que el connectoma, el mapa de les connexions neuronals del cervell que es forma mitjançant mecanismes de plasticitat neuronal, també té influències genètiques. L'heretabilitat del connectoma per a tot el cervell és de 0,2, però depèn de cada regió cerebral³⁶.

D'altra banda, també se sap que diversos factors ambientals contribueixen a la regulació de la funció

gènica mitjançant modificacions epigenètiques. Aquesta àrea, la "neuroepigenètica", ha sorgit com un subcamp important de la neurociència, i permet vincular els factors ambientals amb les funcions gèniques que afecten les funcions cognitives³⁷. L'epigenètica es refereix a la regulació reversible de diverses funcions gèniques que es produeix independentment de la seqüència de DNA, i ve mediada principalment per canvis en la metilació del DNA i en l'estructura de la cromatina mitjançant modificacions post-traducionals de les histones³⁸. Les histones són les proteïnes bàsiques al voltant de les quals s'estructura el DNA. S'han descrit diverses modificacions epigenètiques en les histones, com l'acetilació, la metilació, la fosforilació, la SUMOilació i la ubiquitinilació, la qual cosa estableix un codi complex en les histones que modula l'expressió gènica. Malgrat la complexitat bioquímica d'aquests processos, l'important pel que fa a l'objectiu d'aquesta revisió és que les modificacions epigenètiques són essencials per a la regulació adaptativa a llarg termini de l'expressió gènica. Dit d'una altra manera, l'epigenètica permet vincular les particularitats ambientals amb la funció gènica, adaptant la fisiologia i el comportament dels organismes.

S'ha descrit que la metilació del DNA contribueix, per exemple, a la formació i l'emmagatzematge de la memòria i, en conseqüència, als processos d'aprenentatge³⁹ (revisat⁴⁰⁻⁴¹). També s'ha demostrat que les diferències en la metilació del DNA influeixen en l'avaluació de les funcions executives⁴² i que la desnutrició infantil es troba associada a metilacions del DNA que poden deteriorar l'atenció i la cognició⁴³. De la mateixa manera, s'ha vist que la variació epigenètica del gen que codifica el receptor D2 de la dopamina influeix en la maleabilitat de la intel·ligència⁴⁴⁻⁴⁵. Tot i que la neuroepigenètica és un camp de recerca relativament nou, l'evidència de la seva importància en la regulació de les funcions cognitives està creixent ràpidament.

Destaquen molt especialment els efectes dels traumes i dels entorns educatius de la primera infantesa sobre el desenvolupament cognitiu. Per exemple, s'ha descrit que l'assetjament infantil es correlaciona amb la regulació epigenètica del receptor de glucocorticoides al cervell, la qual cosa afavoreix la manifestació de comportaments depressius més tard en l'adolescència i l'edat adulta⁴⁶. Això afecta específicament l'eix hipotalàmic-hipofisari-suprare-

nal⁴⁷, i també el gen de la monoamina oxidasa de tipus A, el qual té diversos al·lels implicats en comportaments impulsius i molts altres efectes cognitius⁴⁸. De la mateixa manera, s'ha demostrat que l'abandonament infantil es correlaciona amb signatures epigenètiques específiques que tenen implicacions en la vulnerabilitat psiquiàtrica⁴⁹. Per esmentar un altre cas, recentment s'ha demostrat que la criança i parentalitat negativa, que és la que es basa en poc caliu emocional, indiferència, negligència, rebuig o hostilitat, es correlaciona amb modificacions epigenètiques específiques en un conjunt de gens que poden afavorir la depressió posteriorment en la vida⁵⁰.

Malgrat que la major part dels treballs s'han centrat en experiències negatives i els seus efectes epigenètics sobre la vulnerabilitat psiquiàtrica, els canvis en les signatures epigenètiques a causa de les experiències infantils s'han de veure com un sistema adaptatiu que permet a les persones superar els traumes i continuar creixent, però que té conseqüències posteriors en la vida. Aquest sistema adaptatiu de signatures epigenètiques està influenciat per molts tipus d'experiències i condicions ambientals, sense les quals la supervivència seria molt més difícil i, per tant, esdevé un sistema paral·lel al de la plasticitat neuronal a l'hora de modificar el comportament mitjançant l'aprenentatge.

En resum, cada cop es reconeix més la importància dels diversos factors ambientals per a la regulació de la funció gènica que afecta la personalitat i les funcions cognitives. Els treballs esmentats només representen la punta de l'iceberg. L'objectiu d'aquesta secció no ha estat revisar tots els treballs que relacionen l'epigenètica i el comportament, sinó posar en relleu la importància dels entorns d'aprenentatge no només per a la plasticitat neuronal sinó també per a la manifestació fenotípica del genoma, més enllà de l'heretabilitat general dels diferents processos d'aprenentatge i de les funcions cognitives.

Conclusions

Les dades genètiques i epigenètiques més recents de què es disposa emfasitzen el paper crucial que poden tenir els professionals de l'educació, les famílies i la societat en general quan contribueixen a l'educació de persones que puguin i vulguin aprofitar al màxim les seves capacitats. Aquestes influències poden contribuir a maximitzar les habilitats

que els estudiants tenen a la seva disposició per afrontar un món canviant i incert. Tot i que la formació i el funcionament del cervell es basen en un substrat genètic que l'influeix en un grau moderat o alt, el cervell també és mal·leable i es veu afectat per l'educació i les experiències diàries, i per tant també es veuen afectades les funcions cognitives. Com s'ha dit en aquest article, els infants no són, certament, cap *tabula rasa*, però fins i tot una característica que presenti una heretabilitat elevada es pot veure molt alterada per l'ambient, el qual actua directament sobre la mal·leabilitat cerebral o mitjançant modificacions epigenètiques. Tanmateix, també cal assenyalar que, amb les dades actuals, encara no es pot dir amb un nivell suficient de fiabilitat quines característiques cognitives es poden millorar amb més facilitat o quines són més difícils de canviar. No

totes poden variar significativament mitjançant intervencions educatives, i això depèn de diversos factors. Finalment, les dades actuals també apunten a un altre factor important en educació: l'aprenentatge ha de ser percebut com a adaptatiu pel cervell, atès que tant la plasticitat neuronal com les modificacions epigenètiques tenen aquesta funció adaptativa. L'estil d'ensenyament és crucial perquè es produeixi aquesta percepció.

Agraïments

L'autor agraeix la tasca de l'editor i de les persones implicades en la maquetació d'aquest treball. També agraeix suggeriments que van fer els avaluadors durant el procés de revisió del treball original, que han resultat molt útils per millorar la qualitat del treball.

Referències

- Brown M, Keynes R, Lumsden A. *The Developing Brain*. Oxford: Oxford University Press; 2001.
- Salzberg, SL. Open questions: How many genes do we have? *BMC Biology*. 2018; 16(94). doi: 10.1186/s12915-018-0564-x.
- Davies G, Lam M, i col. Study of 300,486 individuals identifies 148 independent genetic loci influencing general cognitive function. *Nat. Commun*. 2018; 9(1), 2098.
- Zwir I, Arnedo J, Del-Val C, Pulkki-Råback L, Konte B, Yang SS, i col. Uncovering the complex genetics of human temperament. *Mol. Psychiatry*. 2018. doi: 10.1038/s41380-018-0264-5.
- Karlsgodt KH, Bachman P, Winkler AM, Bearden CE, Glahn DC. Genetic influence on the working memory circuitry: behavior, structure, function and extensions to illness. *Behav. Brain Res*. 2011; 225(2), 610-622.
- Enoch MA, Waheed JF, Harris CR, Albaugh B, Goldman D. COMT Val158Met and cognition: main effects and interaction with educational attainment. *Genes Brain Behav*. 2009; 8, 36-42.
- Walter NT, Markett SA, Montag C, Reuter M. A genetic contribution to cooperation: dopamine-relevant genes are associated with social facilitation. *Soc. Neurosci*. 2011; 6(3), 289-301.
- Plomin R, von Stumm S. The new genetics of intelligence. *Nat. Rev. Genet*. 2018; 19, 148-159.
- Plomin R, Spinath FM. Intelligence: genetics, genes, and genomics. *J. Pers. Soc. Psychol*. 2004; 86(1), 112-29.
- Posthuma D, Boomsma DI. A note on the statistical power in extended twin designs. *Behav. Genet*. 2000; 30(2), 147-58.
- Al Hafid N, Christodoulou J. Phenylketonuria: a review of current and future treatments. *Transl. Pediatr*. 2015; 4(4), 304-317.
- Colodro-Conde L, Rijdsdijk F, Tornero-Gómez MJ, Sánchez-Romera JF, Ordoñana JR. Equality in Educational Policy and the Heritability of Educational Attainment. *PLoS One*. 2015; 10(11), e0143796.
- Boardman JD, Blalock CL, Button TM. Sex differences in the heritability of resilience. *Twin Res. Hum. Genet*. 2008; 11(1), 12-27.
- Bouchard Jr TJ. Genetic Influence on Human Psychological Traits: A Survey. *Curr. Dir. Psychol. Sci*. 2004; 13(4), 148-151.
- Shiner RL, Buss KA, McCloskey SG, Putnam SP, Saudino KJ, Zentner M. What Is Temperament Now? Assessing Progress in Temperament Research on the Twenty-Fifth Anniversary of Goldsmith et al. *Child Development Perspectives*. 2012. doi: 10.1111/j.1750-8606.2012.00254.x.
- Zwir I, Arnedo J, Del-Val C, Pulkki-Råback L, Konte B, Yang SS, i col. Uncovering the complex genetics of human character. *Mol. Psychiatry*. 2018. doi: 10.1038/s41380-018-0263-6.
- Larsen RJ, Buss D. *Personality Psychology: Domains of Knowledge About Human Nature* (6th Ed.). Boston: McGraw Hill; 2017.
- Kandler C, Riemann R, Angleitner A, Spinath FM, Borkenau P, Penke L. The nature of creativity: The roles of genetic factors, personality traits, cognitive abilities, and environmental sources. *J. Pers. Soc. Psychol*. 2016; 111(2), 230-249.
- Nauta MM. The Development, Evolution, and Status of Holland's Theory of Vocational Personalities: Reflections and Future Directions for Counseling Psychology. *J. Couns. Psychol*. 2010; 57(1), 11-22.
- Zheng Y, Plomin R, von Stumm S. Heritability of intraindividual mean and variability of positive and negative affect. *Psychol. Sci*. 2016; 27(12), 1611-1619.

21. Wingo AP, Almlí LM, Stevens JS, Jovanovic T, Wingo TS, Tharp G, i col. Genome-wide association study of positive emotion identifies a genetic variant and a role for microRNAs. *Mol. Psychiatry*. 2017; 22, 774-783.
22. Rimfeld K, Ayorech Z, Dale PS, Kovas Y, Plomin R. Genetics affects choice of academic subjects as well as achievement. *Sci. Rep.* 2016; 6, 26373. doi: 10.1038/srep26373.
23. Goldberg X, Lemos S, Fañanás L. A systematic review of the complex organization of human cognitive domains and their heritability. *Psicothema*. 2014; 26(1), 1-9.
24. Pokrope A, Sikora J. Heritability, family, school and academic achievement in adolescence. *Soc. Sci. Res.* 2015; 53, 73-88.
25. Rimfeld K, Kovas Y, Dal, PS, Plomin R. True grit and genetics: Predicting academic achievement from personality. *J. Pers. Soc. Psychol.* 2016; 111(5), 780-789.
26. Xu J, Yin X, Ge H, Han Y, Pang Z, Liu B, Liu S, Friston K. Heritability of the Effective Connectivity in the Resting-State Default Mode Network. *Cereb. Cortex*. 2017; 27(12), 5626-5634.
27. Friedman NP, Miyake A, Young SE, Defries JC, Corley RP, Hewitt JK. Individual differences in executive functions are almost entirely genetic in origin. *J. Exp. Psychol.* 2008; 137(2), 201-225.
28. Newton PM. The Learning Styles Myth is Thriving in Higher Education. *Front. Psychol.* 2015; 6, 1908.
29. Macdonald K, Germine L, Anderson A, Christodoulou J, McGrath LM. Dispelling the Myth: Training in Education or Neuroscience Decreases but Does Not Eliminate Beliefs in Neuromyths. *Front. Psychol.* 2017; 8, 1314.
30. Newton PM, Miah M. Evidence-Based Higher Education - Is the Learning Styles 'Myth' Important? *Front. Psychol.* 2017; 8, 444.
31. Howard-Jones PA. Neuroscience and education: myths and messages. *Nat. Rev. Neurosci.* 2014; 15, 817-824.
32. Rohrer D, Pashler H. Learning styles: where's the evidence? *Med. Educ.* 2012; 46, 634-635.
33. Doll BB, Bath KG, Daw ND, Frank MJ. Variability in Dopamine Genes Dissociates Model-Based and Model-Free Reinforcement Learning. *J. Neurosci.* 2016; 36,1211-1222.
34. Sachser N, Hennessy MB, Kaiser S. The adaptive shaping of social behavioural phenotypes during adolescence. *Biol. Lett.* 2018; 14(11). doi: 10.1098/rsbl.2018.0536.
35. Miskolczi C, Halász J, Mikics É. Changes in neuroplasticity following early-life social adversities: the possible role of brain-derived neurotrophic factor. *Pediatr. Res.* 2018. doi: 10.1038/s41390-018-0205-7.
36. Miranda-Dominguez O, Feczko E, Grayson DS, Walum H, Nigg JT, Fair DA. Heritability of the human connectome: A connectivity study. *Netw. Neurosci.* 2018; 2(2), 175-199.
37. Sweatt JD. The emerging field of neuroepigenetics. *Neuron*. 2013; 80(3), 624-632.
38. Allis D. (Ed) *Epigenetics* (2nd Ed.). New York: Cold Spring Harbor Laboratory Press; 2015.
39. Day JJ, Sweatt JD. DNA methylation and memory formation. *Nat. Neurosci.* 2010; 13, 1319-1323.
40. Schmauss C. The roles of class I histone deacetylases (HDACs) in memory, learning, and executive cognitive functions: A review. *Neurosci. Biobehav. Rev.* 2017; 83, 63-71.
41. Collins BE, Greer CB, Coleman BC, Sweatt JD. Histone H3 lysine K4 methylation and its role in learning and memory. *Epigenetics Chromatin*. 2019; 12(1), 7. doi: 10.1186/s13072-018-0251-8.
42. Ibrahim O, Sutherland HG, Haupt LM, Griffiths LR. An emerging role for epigenetic factors in relation to executive function. *Brief Funct. Genomics*. 2018; 17(3), 170-180.
43. Peter CJ, Fischer LK, Kundakovic M, Garg P, Jakovcevski M, Dincer A, i col. DNA Methylation Signatures of Early Childhood Malnutrition Associated With Impairments in Attention and Cognition. *Biol. Psychiatry*. 2016; 80(10), 765-774.
44. Delvecchio G, Bellani M, Altamura AC, Brambilla P. The association between the serotonin and dopamine neurotransmitters and personality traits. *Epidemiol. Psychiatr. Sci.* 2016; 25(2), 109-112.
45. Kaminski J, Schlagenhauf F, Rapp M, Awasthi S, Ruggeri B, Deserno L, i col. Epigenetic variance in dopamine D2 receptor: a marker of IQ malleability? *Transl. Psychiatry*. 2018; 8(1), 169. doi: 10.1038/s41398-018-0222-7.
46. McGowan PO, Sasaki A, D'Alessio AC, Dymov S, Labonté B, Szyf M, Turecki G, Meaney, MJ Epigenetic regulation of the glucocorticoid receptor in human brain associates with childhood abuse. *Nat. Neurosci.* 2009; 12(3), 342-348.
47. Farrell C, Doolin K, O'Leary N, Jairaj C, Roddy D, Tozzi L, i col. DNA methylation differences at the glucocorticoid receptor gene in depression are related to functional alterations in hypothalamic-pituitary-adrenal axis activity and to early life emotional abuse. *Psychiatry Res.* 2018; 265, 341-348.
48. Checknita D, Ekström TJ, Comasco E, Nilsson KW, Tiihonen J, Hodgins S. Associations of monoamine oxidase A gene first exon methylation with sexual abuse and current depression in women. *J. Neural. Transm.* 2018; 125(7), 1053-1064.
49. Cecil CA, Smith RG, Walton E, Mill J, McCrory EJ, Viding E. Epigenetic signatures of childhood abuse and neglect: Implications for psychiatric vulnerability. *J. Psychiatr. Res.* 2016; 83, 184-194.
50. Hein S, Thomas T, Yu Naumova O, Luthar SS, Grigorenko EL. Negative parenting modulates the association between mother's DNA methylation profiles and adult offspring depression. *Dev. Psychobiol.* 2018. doi: 10.1002/dev.21789.
51. Zabaneh D, Krapohl E, Gaspar HA, Curtis C, Lee SH, Patel H, Newhouse S, Wu HM, Simpson MA, Putallaz M, Lubinski D, Plomin R, Breen G. A genome-wide association study for extremely high intelligence. *Mol. Psychiatry*. 2018; 23(5), 1226-1232.
52. Fletcher JM, Marks AD, Hine DW, Coventry WL. Heritability of preferred thinking styles and a genetic link to working memory capacity. *Twin Res. Hum. Genet.* 2014; 17(6), 526-534.
53. Blokland GA, McMahan KL, Thompson PM, Martin NG, de Zubicaray GI, Wright MJ. Heritability of working memory brain activation. *J. Neurosci.* 2011; 31(30), 10882-10890.
54. Hansell NK, Halford GS, Andrews G, Shum DH, Harris, SE, Davies G, i col. Genetic basis of a cognitive complexity metric. *PLoS One*. 2015; 10(4), e0123886. doi: 10.1371/journal.pone.0123886.
55. Navrady LB, Zeng Y, Clarke TK, Adams MJ, Howard DM, Deary IJ, McIntosh AM. Genetic and environmental contributions

- to psychological resilience and coping. *Wellcome Open Res.* 2018; 3, 12. doi: 10.12688/wellcomeopenres.13854.1.
56. Ocklenburg S, Ströckens F, Bless JJ, Hugdahl K, Westerhausen R, Manns M. Investigating heritability of laterality and cognitive control in speech perception. *Brain Cogn.* 2016; 109, 34-39.
57. Tuvblad C, May M, Jackson N, Raine A, Baker LA. Heritability and Longitudinal Stability of Planning and Behavioral Disinhibition Based on the Porteus Maze Test. *Behav. Genet.* 2017; 47(2), 164-174.
58. Hiraishi K, Shikishima C, Yamagata S, Ando J. Heritability of decisions and outcomes of public goods games. *Front. Psychol.* 2015; 6, 373. doi: 10.3389/fpsyg.2015.00373.
59. Kovas Y, Voronin I, Kaydalov A, Malykh SB, Dale PS, Plomin R. Literacy and numeracy are more heritable than intelligence in primary school. *Psychol. Sci.* 2013; 24(10), 2048-2056.
60. Gingras B, Honing H, Peretz I, Trainor LJ, Fisher SE. Defining the biological bases of individual differences in musicality. *Philos. Trans. R. Soc. Lond. B Biol. Sci.* 2015; 370(1664):20140092. doi: 10.1098/rstb.2014.0092.
61. Arden R, Trzaskowski M, Garfield V, Plomin R. Genes influence young children's human figure drawings and their association with intelligence a decade later. *Psychol. Sci.* 2014; 25(10), 1843-1850.