

Ehud Lamm* y Eva Jablonka*

Dos legados de Lamarck: una perspectiva del siglo XXI sobre el uso/desuso y la herencia de caracteres adquiridos

Resumen | Lamarck ha dejado muchos legados para generaciones futuras de biólogos. Su herencia mejor conocida fue una sugerencia explícita, desarrollada en la *Philosophie zoologique* (PZ), que los efectos del uso y desuso (caracteres adquiridos) pueden ser heredados e impulsar la transformación de especies. Esta sugerencia se formuló bajo la forma de dos leyes, a las que nos referimos con los nombres de: ley de plasticidad biológica y ley de continuidad fenotípica. Colocamos a estas leyes en su contexto histórico, y distinguimos entre las intuiciones clave de Lamarck e interpretaciones posteriores neolamarckianas de sus ideas. Argumentamos que el énfasis puesto por Lamarck en el papel jugado por la organización de los seres vivos y su modelo fisiológico de reproducción es directamente relevante para las preocupaciones del siglo XXI, e ilustramos esto mediante la discusión de la continuidad genómica intergeneracional y la evolución cultural.

77

Lamarck's Two Legacies: A 21st-century Perspective on Use/Disuse and the Inheritance of Acquired Characters

Abstract | Lamarck has left many legacies for future generations of biologists. His best known was an explicit suggestion, developed in *Philosophie zoologique* (PZ), that the effects of use and disuse (acquired characters) can be inherited and can drive species transformation. This suggestion was formulated as two laws, which we refer to as the law of biological plasticity and the law of phenotypic continuity. We put these laws in their historical context and distinguish between Lamarck's key insights and later neo-lamarckian interpretations of his ideas. We argue that Lamarck's emphasis on the role played by the organization of living beings and his physiological model of reproduction are directly relevant to 21st century concerns, and illustrate this by discussing intergenerational genomic continuity and cultural evolution.

Palabras clave | Lamarck – plasticidad biológica – acomodamiento fenotípico – herencia biológica – continuidad genómica intergeneracional – continuidad cultural

Keywords | Lamarck – biological plasticity – phenotypic accommodation – biological heritage – intergenerational genomic continuity – cultural continuity

* Instituto Cohn para la Historia y Filosofía de la Ciencia y las Ideas. Universidad de Tel-Aviv, Israel. **Correo electrónico:** eva.jablonka@kcl.ac.uk

Las dos leyes de Lamarck

LA PRINCIPAL CONTRIBUCIÓN de Lamarck al pensamiento evolutivo fue su sugerencia de que la herencia de caracteres adquiridos impulsa el cambio evolutivo. La idea de que los efectos del uso y desuso —“caracteres adquiridos”— son heredados no fue original de él; la tomó como cosa establecida, de la misma manera que hicieron la mayoría de los biólogos de los siglos XVIII y XIX (incluyendo a Charles Darwin).

Sugerimos que la primera ley, que describe cómo se desarrollan los caracteres a través del uso o el desuso, puede ser descrita en términos modernos como la ley de plasticidad biológica. La segunda ley, que afirma que los efectos de estas “adquisiciones” evolutivas se heredan, puede ser descrita como la ley de la continuidad fenotípica. Creemos que estas articulaciones modernas de las ideas de Lamarck pueden contribuir a discusiones sobre la herencia y la evolución

Sin embargo, su insistencia de que los efectos de tal herencia van más allá de cambios dentro de las especies y que pueden explicar la generación de especies nuevas, patrones de diversidad, y la adaptación dio lugar a la teoría de la evolución (Burkhardt 2011), y se transformó en tema de experimentación, especulación y acalorados debates a partir de entonces. Su propuesta, que fue popular durante el último tercio del siglo XIX pero que fue rechazada durante la mayor parte del XX, en la actualidad vuelve a recibir consideración seria (véase Gisis y Jablonka 2011 para las perspectivas histórica, biológica y filosófica). No revisaremos aquí muchos estudios que muestran que variaciones introducidas por el desarrollo pueden tener efectos heredables, dado que dichas revisiones están siendo publicadas de manera regular (por ejemplo, Jablonka y Raz 2009; Turner 2011; Jablonka 2013; Rechavi 2013). Más bien nos gustaría mostrar las continuidades y discontinuidades entre las dos leyes que Lamarck presentó en su *Philosophie zoologique* (PZ) y las concepciones del siglo XXI de la adaptación fi-

siológica y la herencia. Por lo tanto, empezaremos con las dos famosas leyes de Lamarck, como se describen en la PZ:

“Primera Ley. En cada animal que no ha rebasado los límites de su desarrollo, el uso más frecuente y continuo de cualquier órgano gradualmente refuerza, desarrolla y hace crecer dicho órgano, y le otorga un poder proporcional al tiempo que ha sido usado; mientras el desuso permanente de cualquier órgano lo

debilita imperceptiblemente, lo deteriora, y disminuye progresivamente su capacidad funcional, hasta que finalmente desaparece”.

“Segunda Ley. Todas las adquisiciones o pérdidas que la naturaleza endilga a los individuos, a través de la influencia del entorno en el que su raza ha sido colocada desde hace tiempo, y por lo tanto a través de la influencia del uso predominante o el desuso permanente de cualquier órgano, todos ellos se preservan por reproducción en los nuevos individuos que surgen, siempre y cuando las modificaciones adquiridas sean comunes a ambos sexos, o por lo menos a los individuos que producen las crías” (Lamarck, PZ, Primera parte, 113); aquí como en otras páginas de este trabajo, PZ se refiere a la traducción inglesa de *Philosophie zoologique* de Lamarck, 1809).

Sugerimos que la primera ley, que describe cómo se desarrollan los caracteres a través del uso o el desuso, puede ser descrita en términos modernos como la *ley de plasticidad biológica*. La segunda ley, que afirma que los efectos de estas “adquisiciones” evolutivas se heredan, puede ser descrita como la *ley de la continuidad fenotípica*. Creemos que estas articulaciones modernas de las ideas de Lamarck pueden contribuir a discusiones sobre la herencia y la evolución.

La ley de plasticidad biológica

El punto de vista de Lamarck sobre la flexibilidad y capacidad de respuesta de los organismos vivos (lo que hoy llamaríamos plasticidad fenotípica) era distinta de una simple noción de flexibilidad material. Le dedicó mucha atención a las diferentes maneras en que estaban organizados los organismos vivos, y consideraba que sus formas de organización eran fundamentales para entender cómo reaccionan a los estímulos (por ejemplo, si hay una respuesta localizada o coordinada) y cómo evolucionan. Lamarck consideraba a la capacidad de respuesta biológica como una propiedad fundamental definitoria (“primitiva”) de la organización viva. La capacidad de respuesta de los objetos vivientes era para él el resultado del efecto combinado de los tipos de material químico a partir de los cuales están construidas las entidades biológicas (materia gelatinosa en animales, mucilaginoso en plantas, organizada en ambos casos como tejido), y la dinámica auto organizativa de flujos de electricidad y calor (que él llamaba fluidos sutiles) que moldean este material de una manera que conduce a su auto mantenimiento y complejización. Esta manera de ver la organización biológica estaba en el núcleo de su enfoque del origen de la vida (segunda parte de la PZ) y de la evolución de las capacidades psicológicas (tercera parte de la PZ). Es un punto de vista que ya había desarrollado en *Recherches sur l'organisation des corps vivants* de 1802, y que cita en PZ:

...la función del movimiento de fluidos en las partes flexibles de los cuerpos vivientes, y especialmente en el tejido celular de las más simples entre ellas, es tallar rutas, sitios de depósito y salidas, para crear canales y a partir de ahí diversos órganos, para variar estos canales y órganos de acuerdo con la diversidad de los movimientos o caracteres de los fluidos que los causan, finalmente para ensanchar, prolongar, dividir y gradualmente solidificar estos canales y órganos. Esto se ve afectado por sustancias que incesantemente se van formando en los fluidos, y que luego son separadas de ellos, y en parte asimiladas y unidas a los órganos, mientras el resto es rechazado.

...que el estado de organización en cada cuerpo viviente ha sido adquirido gradualmente por la influencia cada vez mayor de los movimientos de fluidos (primero en el tejido celular y después en los órganos formados en él), y por el constante cambio en el carácter y estado de estos fluidos por los continuos desperdicios y renovaciones que proceden dentro de ellos. (PZ 232-233; énfasis de los autores).

Lo que es central en el punto de vista de Lamarck, tanto en sus primeros trabajos como en los posteriores, es la organización dinámica que se manifiesta en las actividades que subyacen en la manera en que una entidad viviente usa o desusa sus órganos y utiliza los recursos de su entorno. Cree que los estados gelatinoso y mucilaginoso, que por sí solos podrían sostener la organización viva, han sido (y continúan siendo) formados espontáneamente; una vez que esta materia se expone a flujos de energía calórica y eléctrica ambientales, la materia se organiza para formar entidades vivientes y auto sustentadas, que están provistas de la capacidad de nutrirse, crecer y adaptarse a su condición de vida (véase por ejemplo, PZ 239).

Como la PZ deja bien en claro, Lamarck estaba trabajando contra una filosofía vitalista dominante, y reaccionaba contra el punto de vista de que el entorno era inherentemente contrario al organismo (Gigliani 2013), una percepción que siguió vigente en el pensamiento posterior darwiniano y neodarwiniano. Xavier Bichat, cuyos puntos de vista sobre este tema fueron explícitamente rechazados por Lamarck, había estado preocupado por la habilidad de organismos frágiles para resistir los efectos destructivos del medio ambiente. Estas preocupaciones lo llevaron a varias nociones de amortiguamiento interno vitalista, y luego fueron reemplazadas por alternativas más mecanicistas, que abrieron el camino para la hipótesis de Walter B. Cannon en el siglo XX: la homeostasis. Sin embargo, el concepto homeostático de estabilidad sigue siendo congruente con el cuadro de un medio ambiente externo y destructivo, enfatiza mecanismos internos que conducen a la *falta* de cambio macroscópico aparente y, lo más significativo, considera a la organización biológica como frágil. Para Lamarck, por el contrario, la interacción con el entorno es esencial para el ajuste adaptativo del

organismo, que frecuentemente está asociado con hábitos y morfología alterados, un aumento de complejidad (por ejemplo, división del trabajo) conduciendo a un incremento de la estabilidad.

Las actividades fisiológicas de las entidades vivientes, las prácticas a que son destinadas partes del organismo, son los usos y desusos en los que pensaba Lamarck. Uso y desuso, pensaba, ocurren tanto en plantas como en animales, aunque de diferentes maneras porque estas clases de organismo tienen diferentes formas de organización. En las plantas, que no se mueven y no forman hábitos (para Lamarck los hábitos están mediados por un sistema nervioso), los cambios se adquieren por medio de actividades fisiológicas como la nutrición, la absorción y la transpiración, que son moduladas por las condiciones ambientales (la cantidad de luz, calor, humedad, etc.) y por medio de la dominancia de algunos movimientos internos (PZ 108). En animales, los cambios provocados por el uso y desuso son mediados por el sistema nervioso y por los hábitos que el animal forma, que a su vez son mediados por las necesidades percibidas que, siempre según Lamarck, son la necesidad de comer, el impulso sexual, el bienestar en general, y evitar el dolor (PZ 352). Lo que se altera en los animales no primitivos cuando se enfrentan con nuevos desafíos es su “sentimiento interior”, que requiere un sistema nervioso central y se manifiesta plenamente sólo en animales que pueden moverse. El sentimiento interior es el precursor y la condición para la formación de las emociones que se encuentran en los animales más desarrollados, y sus efectos específicos dependen de la organización interna del sistema nervioso y la morfología del animal, ambos de los cuales están vinculados con las actividades del organismo. El concepto de Lamarck del sentimiento interior es similar a las ideas de los fisiólogos posteriores acerca del ambiente interior y los mecanismos para preservar la homeostasis, pero las diferencias entre sus puntos de vista y las ideas que surgieron posteriormente son importantes. Su concepción fisiológica de la organización dinámica y plástica no subraya el aspecto de amortiguamiento (canalización) de la adaptación fisiológica; en lugar de ello, el uso y desuso conducen a nuevos hábitos que hacen que el organismo sea más estable al hacerlo más complejo, más diferenciado.

El énfasis de Lamarck sobre la organización plástica y flexible fue adoptado por los neolamarckianos franceses. Laurent Loison (2011) razona que el neolamarckismo francés estuvo estructurado inicialmente en torno de la noción de plasticidad que se hallaba en el núcleo de las investigaciones fisiológicas que fueron fundamentales para la biología francesa del siglo XIX y principios del XX. Las ideas de Lamarck fueron interpretadas en el contexto de la investigación fisiológica en zoología, teratología, microbiología y, lo más llamativo, botánica, donde estudios ecológicos de poblaciones de plantas y estudios fisiológicos en el laboratorio mostraron el gran alcance y prevalencia de la plasticidad

adaptativa de las plantas. Los ajustes de organismos multicelulares y de microbios ante condiciones cambiadas fueron interpretados por los lamarckistas franceses en términos de plasticidad individual: uso y desuso.

La noción de “adquisición” en sentido lamarckiano estaba vinculada estrechamente con la de uso y desuso, porque es a través del uso y desuso activos que los organismos vivos “adquieren” sus nuevas adaptaciones. Una adquisición evolutiva era vista por Lamarck y sus seguidores como resultado de la respuesta del organismo ante un aporte ambiental generalmente persistente, que conduce a un nuevo fenotipo (por ejemplo, adquirir una gran musculatura, un bronceado, aprender a esquiar). Sin embargo, por más que el término parezca intuitivamente claro, el uso de la palabra “adquirido” está lleno de ambigüedades, igual que su imagen en espejo, la palabra “innato”. Mameli y Bateson (2006) hicieron una lista de 26 significados parcialmente traslapados de “innato”, y analizaron sus muchos usos incorrectos y excesos de interpretación. Griffiths, quien estudió la manera en que la palabra “innato” es usada por los legos (es decir la noción que la “biología folklórica” tiene del término), mostró que se identifica con “naturaleza interior”, y que esta naturaleza interior se identifica con la *fijeza* (los caracteres innatos son insensibles a los aportes ambientales), la *tipicidad* (el individuo es un representante normal y sano de su especie) y la *teleología* (el rasgo es adaptativo, las desviaciones son patológicas) (véase Griffiths 2002; 2011; Griffiths, Machery y Linnquist 2009). Como han mostrado a través de sus análisis Bateson, Mameli y Griffiths y sus colegas, aunque los términos parecen dicotómicos, los atributos de “innato” no lo distinguen claramente de “adquirido”. Esto puede conducir a confusiones conceptuales. Por ejemplo, mientras el desarrollo de un rasgo adquirido es por definición sensible al contexto, el rasgo adquirido es habitualmente un resultado de una respuesta organismal típica, y con frecuencia –aunque no invariablemente– adaptativa, involucrando la movilización de mecanismos fisiológicos ya desarrollados (Bateson y Mameli 2007; véase también Lehrman 1953). Más aun, cada rasgo de un organismo vivo es sensible a algún contexto, y el desarrollo embriológico que se desenvuelve de una manera típica para cada especie puede ser, con frecuencia, descrito como una cascada de inducciones (Semon 1921; Waddington 1957). Por lo tanto, la “tipicidad” y la “teleología” no distinguen entre características innatas y adquiridas, y no hay características indiscutiblemente “fijas”.

Desde el punto de vista de Lamarck, las distinciones más obvias que es preciso hacer para clarificar lo que significa “adquirido” son (i) la que existe entre adquisición pasiva y adquisición evolutiva (activa), y (ii) la que existe entre una adquisición evolutiva que depende del aprendizaje (que es específica de los animales y se basa en mecanismos neurales de aprendizaje y conducta motora) y una adquisición que no depende del sistema nervioso (y que puede aplicarse a

todos los organismos vivos). Por poner ejemplos simples, consideremos la distinción entre los tres casos siguientes, cada uno de los cuales tiene que ver con un rasgo “adquirido”: un hueso recientemente fracturado (adquirido); un hueso torcido que resultó del remodelado que siguió a una fractura del mismo; y una habilidad adquirida en el manejo de una presa peligrosa (por ejemplo, un escorpión) que resultó del proceso de aprendizaje de una suricata. El hueso recién fracturado no se considera como una adquisición biológica, por más que el hueso haya “adquirido” una forma nueva, porque no hubo actividad biológica funcional involucrada en la respuesta a la fractura. Por el otro lado, un hueso que se ha remodelado después de una fractura puede ser concebido como una “adquisición” biológica: la cicatrización-remodelación se basa en mecanismos que, en promedio, permiten al animal sobrellevar el trauma que significa la fractura de un hueso (por más que una instancia particular de remodelación haya resultado incómoda). Similarmente, cuando una suricata individual aprende a manejar escorpiones, se puede decir que la habilidad es evolutivamente adquirida (por medio de aprendizaje neural), porque involucra actividad biológica. Sin embargo, en este caso están involucrados el sistema nervioso y la conducta motora, y este tipo de respuesta biológica exige, según Lamarck, consideraciones adicionales a las involucradas en las adquisiciones fisiológicas que no involucran el sistema nervioso. Una vez que un sistema nervioso se ha instalado, se transforma en el sistema organizativo del animal, cuyas respuestas sensoriales y motoras están controladas por él. Esa es la razón por la cual los animales no se adaptan tan directamente a los entornos alterados como las plantas; según Lamarck, cada cambio en la fisiología del animal es mediado por su sistema nervioso y por sus hábitos. Esta mediación significa que las condiciones externas tienen un efecto menos directo sobre la fisiología del animal, y explica la mayor flexibilidad fisiológica y morfológica de las plantas.

El término que se emplea en la actualidad para describir la “adquisición” activa de nuevas capacidades y características durante el desarrollo es *plasticidad fenotípica*. La discusión más amplia y detallada sobre la plasticidad hasta la fecha es la de West-Eberhard (2003). Igual que Lamarck, West-Eberhard entiende a la plasticidad como un rasgo “primitivo”, una característica definitoria de la vida: “...es razonable llegar a la conclusión que la plasticidad fenotípica ha sido una propiedad de los organismos vivientes desde su origen” (West-Eberhard 2003, 180). Nota que la plasticidad no significa necesariamente que alteraciones en las condiciones acarreen una modificación del fenotipo macroscópico del organismo. La respuesta de un organismo a un cambio en sus condiciones de vida puede ser una modificación tanto de su fenotipo como del mantenimiento activo de su estado macroscópico (por ejemplo, su nivel de azúcar en sangre) a pesar de las condiciones cambiadas, un proceso que requiere cambios en la

naturaleza y/o actividades subyacentes a los mecanismos (por ejemplo, mecanismos hormonales), y que por lo tanto requiere plasticidad a un nivel microscópico fundamental. En consecuencia, West-Eberhard define la plasticidad de manera amplia como:

... la capacidad de un organismo para reaccionar ante un aporte ambiental interno o externo con un cambio de forma, estado, movimiento o ritmo de actividad. Podrá o no ser adaptativa (una consecuencia de selección anterior). A veces se define la plasticidad como la capacidad de un fenotipo asociado con un solo genotipo para producir más de una forma alternativa continuamente variable de morfología, fisiología y/o conducta en diferentes circunstancias ambientales (Stearns 1989). Se refiere a todo tipo de variantes fenotípicas inducidas por el ambiente (Stearns 1989).

La plasticidad incluye respuestas que son reversibles e irreversibles, adaptativas y no adaptativas, activas y pasivas, además de continua o discontinuamente variables (West-Eberhard 2003, 33).

Además de las distinciones mencionadas en la cita (pasivo y activo, reversible e irreversible, continuo y discontinuo), West-Eberhard examina calificativos adicionales, igualmente importantes, como respuesta evolutiva maduracional y no maduracional, respuestas aprendidas (cuyo desarrollo requiere descripción psicológica), y respuestas que no requieren ese tipo de descripción; plasticidad de desenlace abierto, que da lugar a lo novedoso (como la capacidad de una cabra lisiada para caminar sobre sus patas traseras), y plasticidad que conduce a un rango predefinido de respuestas (como el desarrollo de diferentes castas en insectos sociales). La plasticidad de desenlace abierto es de particular interés porque la novedad producida no es, por definición, resultado de una pasada selección genética para el rasgo nuevo, de modo que no puede suponerse que existe en estado latente al interior de algún "programa genético" subyacente.

West-Eberhard califica la reorganización evolutiva involucrada en la generación de fenotipos novedosos como *acomodamiento fenotípico* (West-Eberhard 2003). Está mediado por propiedades biológicas generales tales como la flexibilidad mecánica y la multiplicidad de elementos de regulación parcialmente yuxtapuestos, y también a través de procesos de exploración y estabilización selectiva basados en la generación de numerosas variantes e interacciones, de las cuales sólo se estabilizan y manifiestan eventualmente un pequeño conjunto. Pueden encontrarse ejemplos de mecanismos de exploración-estabilización en cada nivel de complejidad biológica, desde el celular hasta el social/cultural. La estabilización selectiva subyace a la formación de vástagos al interior de la célula (Gerhart y Kirshner 1997), la estabilización de conexiones sinápticas durante el desarrollo y el aprendizaje en animales (Changeux, *et al.* 1973, Edelman

1987), aprendizaje por ensayo y error (Skinner 1981), y la estabilización de prácticas culturales (Sperber 1996). Para West-Eberhart, algunos procesos de plasticidad de desenlace abierto que permiten a los organismos sobrellevar condiciones impredecibles podrían ser parte de *todos* los procesos de acomodamiento (incluyendo aquéllos que comprenden reacciones “típicas” del organismo) porque un organismo siempre está enfrentado a cierto grado de impredecibilidad: el entorno siempre es algo errático, y el desarrollo siempre resulta algo “ruidoso”.

West-Eberhard define el acomodamiento fenotípico como el “ajuste mutuo adaptativo entre partes variables” (West-Eberhard 2003, 51), una definición con reminiscencias de la creencia de Lamarck que la adaptación fisiológica a través del uso-desuso conduce a nuevas formas de (auto) organización. Como ya notamos, para Lamarck, igual que para West-Eberhard, la organización dinámica es un concepto clave, y el ajuste ante condiciones adversas implica sobrellevar con éxito desafíos ambientales. El bienestar del individuo y su éxito reproductivo exigen que el organismo se adapte al entorno o que adapte el entorno a sí mismo. Lamarck se enfocó sobre las adaptaciones del organismo, y por razones obvias (falta de información) no estableció diferencias entre diferentes tipos de estrategias plásticas, algo que hoy representa un tema de mucho interés. Por ejemplo, Jablonka y Lamb (1995, 172) distinguieron cuatro tipos de respuesta plástica ante los desafíos: (i) una respuesta no estresante (que se mantiene dentro del rango de las reacciones típicas del organismo; por ejemplo, la respuesta de una planta ante el cambio de la extensión del día); (ii) una respuesta estresante específica pero familiar (por ejemplo, la reacción ante un depredador); (iii) una respuesta a un factor de estrés general, no agudo y familiar (por ejemplo, hambre moderada); (iv) respuesta a condiciones catastróficas a las que no se puede adaptar fisiológica ni conductualmente (por

Para West-Eberhart, algunos procesos de plasticidad de desenlace abierto que permiten a los organismos sobrellevar condiciones impredecibles podrían ser parte de todos los procesos de acomodamiento (incluyendo aquéllos que comprenden reacciones “típicas” del organismo) porque un organismo siempre está enfrentado a cierto grado de impredecibilidad: el entorno siempre es algo errático, y el desarrollo siempre resulta algo “ruidoso”

ejemplo, inanición extrema, choque por calor extremo). Cada uno de estos tipos de acomodamiento apela a diferentes tipos de mecanismos genómicos y evolutivos, y lleva a la generación de diferentes tipos de variaciones heredables no genéticas o genéticas (Lamm y Jablonka 2008; Shapiro 2011).

Otra manera en que los organismos pueden adaptarse al ambiente y afectar la evolución es mediante la alteración del entorno que experimentan. Hacen esto mediante la migración a un sitio diferente, o modificando su entorno, por ejemplo por medio de la construcción de madrigueras o nidos, una práctica que se conoce como “construcción de nicho” (Odling-Smee, *et al.* 2003). Los procesos de migración y construcción de nicho empezaron a ser enfatizados en el último cuarto del siglo XX, en parte como alternativas al modelo lamarckiano que hacía énfasis sobre el acomodamiento fenotípico. A diferencia del uso y desuso, la migración y la construcción de nicho no modifican a los organismos directamente involucrados; más bien afectan las presiones de selección que enfrentan dichos organismos y sus descendientes, conduciendo indirectamente a cambios en la prole por medio de selección natural.

Continuidad fenotípica: un concepto histórico de la herencia

Resulta claro que el foco sobre la plasticidad ilustrado por la primera ley de Lamarck es de primera importancia para la biología del siglo XXI, y es igualmente claro que hoy en día “plasticidad” carga significados e implicaciones que eran impensables hace 200 años. Nuestro conocimiento actual acerca de los procesos que subyacen en la plasticidad y la herencia también nos permite entender mejor como los caracteres “adquiridos” pueden ser transmitidos a descendientes, como se sugiere en la segunda ley de Lamarck.

Los conceptos modernos sobre la herencia biológica y la herencia de bienes se derivan del contexto legal que se ocupa de la transferencia de patrimonios ancestrales, tales como bienes raíces y dinero. El término “herencia” se incorporó por primera vez a la biología en 1807, pero el término fue usado de muchas maneras poco consistentes durante todo el siglo XIX. Se decía que diferentes cosas eran heredadas: objetos externos que pertenecían a antepasados, como bienes raíces; partes físicas de esos mismos antepasados; el potencial para el desarrollo de caracteres, y las condiciones iniciales que son necesarias o que facilitan tales desarrollos. Esta multiplicidad de significados llevó a Johannsen (1911), en un trabajo significativo en el que definió términos fundamentales como fenotipo, genotipo y gen, a criticar la vaga y metafórica noción de herencia. En su lugar, Johannsen propuso un concepto ahistórico, explícitamente no evolutivo, de las potencialidades genéticas que se transmiten entre generaciones:

la concepción de genotipo es por lo tanto una visión “ahistórica” de las reacciones de los seres vivos, por supuesto, sólo en la medida en que atañe a la verdadera herencia... Sugiero que es útil para enfatizar esta concepción ahistórica “radical” de la herencia en su antagonismo a la transmisión, o punto de vista del fenotipo... Por cierto, la evolución de tipos de herramientas, instrumentos e implementos de todo tipo está —por lo menos parcialmente— siguiendo adelante por medio de factores selectivos combinados con tradición, con esta última no solamente conservando los tipos útiles sino también estimulando activamente su mejoría. Pero esto no tiene nada que ver con el concepto biológico de herencia (Johannsen 1911, 139-140).

Luego concluye: “La herencia puede entonces ser definida *como la presencia de genes idénticos en ancestros y descendencia*” (Johannsen 1991, 159; las itálicas son de Johannsen). Según este punto de vista, que se ha vuelto muy influyente y ha guiado el pensamiento sobre la herencia y la evolución durante la mayor parte del siglo XX, sólo pueden alterarse los genotipos; un rasgo fenotípico es una característica de un organismo que resulta de las interacciones entre un potencial inicial interno (genético-evolutivo) y el entorno externo, y sólo el potencial genético es lo que se hereda de una manera biológica “real” (para una discusión sobre esto, véase Jablonka y Lamb 1995, 2005). Después del descubrimiento del ADN el genotipo se identificó con la secuencia de ADN presente en la célula, y la herencia biológica se identificó exclusivamente con la replicación del ADN.

Con toda claridad el concepto de herencia de Lamarck no coincide con la definición de Johannsen: para Lamarck la herencia es un aspecto de la evolución y, por lo tanto, es “histórico” por definición. Sin embargo, es importante hacer notar que el concepto de Lamarck no es una variante temprana de una teoría de pangénesis como aquella que desarrolló Darwin más tarde (y le dio nombre). Darwin postuló que unos minúsculos gemmas que se forman durante el desarrollo y que representan el rasgo (y las variaciones que adquiere durante el desarrollo) se acumulan en los órganos reproductivos y se transmiten a la prole donde constituyen la semilla para la construcción de caracteres similares. De esta manera, las teorías de pangénesis explican la herencia de modificaciones adquiridas evolutivamente, de tal forma que resulta tentador leer la segunda ley de Lamarck como una versión vaga de algo semejante a pangénesis. Hasta hace poco los modelos de pangénesis fueron rechazados debido a la aceptación de la barrera línea germinal/soma propuesto por August Weismann en la década de los 1880, y la insistencia de Johannsen de que sólo el genotipo se hereda (véase Jablonka 2013; Rechavi 2013 para conocer evidencia reciente de herencia de variaciones adquiridas por vía de la línea germinal). Sin embargo, la visión pangénica de la herencia no era parte de las ideas de Lamarck. Él no propuso una teoría de herencia biológica, y durante su época la concepción de

herencia como un proceso de tipo específico que se aplicaba a todas las características del organismo —tanto las típicas de una especie como las características específicas de un individuo— todavía estaba cristalizando. En lugar de eso, Lamarck estaba comprometido con un punto de vista de continuidad fisiológica, de herencia como desarrollo extendido entre generaciones. Según él, los ancestros transfieren los cambios de organización adquiridos al mismo tiempo en que lo hacen con tendencias y aptitudes evolutivas: “de la misma manera en que la reproducción transmite *formas adquiridas* tanto internas como externas, también transmite al mismo tiempo *una aptitud para ciertos tipos especializados de movimientos y hábitos correspondientes*” (PZ, 346: itálicas de los autores). Las características son productos del desarrollo y deben ser “adquiridas” ontogénicamente. Para Lamarck, la transmisión no es un proceso de formar o copiar ciertos gemmas o determinantes, sino un proceso de reconstrucción evolutiva que involucra una respuesta a condiciones ambientales recurrentes y que conduce a cambios graduales, sistémicos, en la forma y aptitudes del organismo.

La manera lamarckiana de concebir la herencia resulta contra intuitiva para muchos biólogos de hoy. Sin embargo, West-Eberhard ha presentado una concepción de la herencia que es similar en algunos aspectos a la implicada por Lamarck, y que puede ayudar a clarificar su punto de vista y mostrar su relevancia para nuestra visión vigente y extendida de la herencia. Al igual que Lamarck, West-Eberhard está comprometida con la idea de que “todo orden procede del orden”. De esta manera subraya la significación evolutiva de lo que ella llama la continuidad del fenotipo, en otras palabras “*las continuas y traslapadas conexiones fenotípicas entre generaciones mediadas por fenotipos de progenie construidos por los padres (por ejemplo, huevos, esporas, semillas, y efectos de desarrollos posteriores)*” (West-Eberhard 2003, 93, itálicas de los autores). En lugar de pensar en progenitores y vástagos como individuos autónomos conectados por la transmisión del genotipo paterno/materno a la progenie, West-Eberhard sugiere que tomemos en cuenta que existe una cadena ininterrumpida de fenotipos intermediarios consistente, por ejemplo, en el huevo no fertilizado, el huevo después de la fertilización con esperma, las larvas, los ejemplares juveniles y los adultos. Cada una de ellas es una entidad plástica organizada. Los genes siempre operan en el contexto de una entidad ya organizada que fue moldeada por eventos y generaciones anteriores. Todos los fenotipos intermedios, como los fenotipos en general, son plásticos. La evolución, según West-Eberhard resulta de la reacción de fenotipos intermedios (puentes) a los estímulos genéticos y ambientales, que pueden incluir potencialmente estímulos adicionales maternos. Dado que el genoma cigótico interactúa con otros componentes preexistentes en el huevo fertilizado, se ve acotado por la estructura construida por los padres.

Por consiguiente, lo que West-Eberhard llama “la continuidad del fenotipo”, la cadena ininterrumpida de conexiones fenotípicas, subyace en la reconstrucción de la organización evolutiva ancestral adquirida en generaciones subsiguientes. Aunque enfatiza la existencia de fenotipos-puente organizados, que son evolutivamente plásticos, mientras Lamarck subrayaba la transferencia de cambios de organización y aptitudes evolutivas de ancestros a descendientes, las afinidades entre los dos enfoques son obvias: ambos contemplan la herencia como evolución intergeneracionalmente extendida, y la continuidad fisiológica es un punto central para sus concepciones de la misma.

Unos pocos ejemplos pueden aclarar este cuadro y ayudar a mostrar la continuidad entre evolución y herencia. West-Eberhard hace notar que las transcripciones de genes maternos en el huevo siguen siendo usadas después de comenzado el desarrollo embrionario. Más dramáticamente, en la especie de rana *Xenopus* los genes cigóticos no están expresados en absoluto hasta varias horas después de la fertilización cuando la blástula ya contiene 4,000 células (West-Eberhard 2003, 96). Más aun, los efectos maternos pueden acumularse a lo largo de varias generaciones. Por ejemplo, en langostas migratorias los efectos de hacinamiento transmitidos por vía materna se acumulan por varias generaciones antes de que el fenotipo migratorio se exprese plenamente (West-Eberhard 2003, 98). Por consiguiente, los efectos evolutivos maternos y, más generalmente, los ancestrales exigen una extensión del concepto de herencia y un regreso a una visión “histórica” de la misma.

Sin embargo, la “herencia biológica” incluye más que los efectos maternos extendidos. Además de la herencia a través de la replicación del ADN (el aspecto “ahistórico”), la herencia hoy en día se considera como abarcando la herencia evolutiva y la herencia infectiva (la herencia de factores adquiridos del medio ambiente, como virus, trozos de ADN y ARN, y priones que después son transmitidos verticalmente). La herencia evolutiva incluye: (i) la herencia de variaciones fenotípicas que no son dependientes de cambios en la secuencia del ADN. Éstas incluyen variaciones epigenéticas, conductuales y simbólicas (Jablonka y Lamb 1995, 2014). (ii) La herencia de cambios en el ADN que son regulados y dirigidos por sistemas de control que responden a señales evolutivas y claves ambientales (Lamm y Jablonka 2008; Shapiro 2011; Lamm 2014). Frecuentemente se interpreta estos fenómenos como apoyos al concepto lamarckiano de herencia, aunque algunos de ellos (especialmente los enfocados en herencia por línea germinal de variaciones epigenéticas) están más en consonancia con las teorías de herencia neolamarckianas (pangénesis) de los biólogos de las postrimerías del siglo XIX y comienzos del XX (descritos en Robinson 1979) que con la concepción fisiológica de la herencia propugnada por Lamarck. Sin embargo, como las variaciones evolutivas adquiridas en una generación pueden tener

efectos fisiológicos en la siguiente, que conducen a una similitud entre padres y progenie, los varios mecanismos de herencia forman un continuum. Por ejemplo, si se expone a una rata embarazada a la acción de la sustancia vinclozolina, esto puede afectar su estado fisiológico de maneras que alteran el desarrollo somático-fisiológico y conductual de su progenie, cambiar la cromatina en su cepa celular, y conducir a la transmisión de los estados alterados adquiridos a las generaciones futuras (Guerrero-Bosagna, Settles, Lucker y Skinner 2010).

Para Lamarck, la herencia no era simplemente una relación entre padres y progenie; involucraba también el entorno, los hábitos que desarrolla un individuo durante su ontogenia, y los efectos acumulativos de los hábitos formados por los ancestros. Esta continuidad fenotípica multi generacional caracteriza la herencia evolutiva de manera más general, y tiene implicaciones evolutivas

Para Lamarck, la herencia no era simplemente una relación entre padres y progenie; involucraba también el entorno, los hábitos que desarrolla un individuo durante su ontogenia, y los efectos acumulativos de los hábitos formados por los ancestros. Esta continuidad fenotípica multi generacional caracteriza la herencia evolutiva de manera más general, y tiene implicaciones evolutivas. Alexander Badyaev y sus colegas estudiaron el acomodamiento fenotípico en el pinzón doméstico (*Carpodacus mexicanus*), un pájaro que a partir de los años 1940 ha incrementado en gran medida su territorio, habiéndose extendido desde su hábitat original en California tanto a las áreas calurosas y húmedas de Alabama como a las zonas frías y secas de Montana. Estas expansiones se llevaron a cabo mediante adaptaciones fisiológicas en cada población, que condujeron a diferencias divergentes significativas entre ambos sexos. Diversos análisis han mostrado que las adaptaciones ocurrieron por medio de cambios en la fisiología y conducta ponedora de

las madres, es decir, a través de efectos maternos inducidos por el entorno. Los pájaros se adaptaron durante la vida de un solo ejemplar, con las hembras que migraban de un ambiente a otro volviéndose con la edad progresivamente mejor adaptadas a su nuevo entorno, y los ajustes siguieron mejorando en generaciones subsiguientes (Badyaev 2009). Badyaev ha sugerido que la siguiente etapa evolutiva puede involucrar la estabilización de la transmisión hereditaria a través de herencias epigenéticas por vía de las líneas germinales, ocurriendo la estabilización final cuando las variaciones genéticas que confieren aun mayor

estabilidad al desarrollo de las aves desplazan a las variaciones epigenéticas, un proceso que West-Eberhard (2003) llama acomodamiento genético. Por más que esta progresión de mecanismos estabilizadores de herencia no constituye la única posibilidad (puede ocurrir acomodamiento genético sin la intervención de efectos maternos ni de herencia por líneas germinales, y la herencia por cepa celular puede no estar precedida por efectos maternos), sí resulta probable porque la herencia epigenética estabiliza los cambios inducidos y acomodados por el entorno, guiando de esta manera la selección que conduce a su acomodamiento genético.

Discusión: los beneficios de un marco interdisciplinario

La complejidad inherente en la frase “la herencia de caracteres adquiridos” problematiza no únicamente la noción de herencia sino también la de caracteres y en consecuencia la de “individuo” a quien se está atribuyendo el “rasgo”. Algunas concepciones de caracteres son simples y directas: un organismo (por ejemplo, un humano) se puede describir como poseedor de rasgos morfológicos (cabeza redonda, miembros largos, hombros anchos), caracteres fisiológicos (alto nivel de azúcar, colesterol bajo, presión sanguínea normal) o caracteres definidos por atributos conductuales/psicológicos (activo, alerta, emocionalmente dependiente). Por supuesto, las categorías se traslapan porque la morfología y la fisiología están estrechamente emparentadas, y lo psicológico puede ser visto como un aspecto especial de lo fisiológico. En todos estos casos hay un traslape evidente entre “rasgo” y un fenotipo construido evolutivamente, pero no siempre es el caso. Una alteración evolutiva en una secuencia específica de ADN, como la que resulta de un cambio genético programado inducido por el entorno en una levadura, ¿es un rasgo? Si consideramos el genoma como un sistema evolutivo (Lamm 2011, 2014), la respuesta es claramente positiva, mientras desde un punto de vista “ahistórico” la respuesta es negativa.

La naturaleza del “individuo” es crucial para nuestro juicio sobre el estatus de rasgo de un atributo. Si el individuo de interés es un linaje, puede pensarse en un atributo estadístico (colectivo) como un rasgo. Por ejemplo, la frecuencia de recombinación en un cromosoma particular, que es alta en un linaje pero baja en otro, es un rasgo de linaje. Si el individuo es una comunidad de organismos más o menos coherente, un holobionte, entonces los socios constituyentes potencialmente variables pueden pensarse como un rasgo del socio focal (el que representa el foco principal de interés). De esta manera, si pensamos en los humanos y sus muchos simbioses intestinales microbianos como un “holobionte humano”, entonces para la parte humana de la asociación tener un particular tipo de simbiote, o combinaciones de simbioses, es un rasgo que ha estado

activamente en construcción durante el desarrollo del humano (con una contribución inicial que llega como parte del fenotipo puente producido por la madre); de manera parecida, para una bacteria que forma parte del holobionte, su socio humano contribuye a su fenotipo multifacético (Gilbert 2011). Más aún, un nicho construido ecológicamente puede ser visto como uno de los caracteres de un organismo individual o grupo de organismos. Una presa de castores, por ejemplo, puede ser vista como un rasgo construido evolutiva y conductualmente, que tiene cualidades que la distinguen que dependen de los métodos de construcción de los castores y el entorno local, incluyendo la presa que fue adquirida a los padres (Odling-Smee, *et al.* 2003). En este caso el carácter —el tipo de presa— de los grupos individuales de castores está construido socialmente. Si nos ocupamos de la cultura, reconocemos que las prácticas culturales son caracteres compuestos: están integrados por componentes conductuales y de nicho social (por ejemplo, artefactos y herramientas) que son caracteres tanto del individuo como del sistema social del que forman parte. Más aun, las instituciones y sistemas sociales tales como empresas pueden tener caracteres colectivos (por ejemplo, eficiencia o cortesía).

Un marco que enfatiza la plasticidad y la continuidad fenotípica, y que por lo tanto subraya la vinculación entre evolución y herencia, los mecanismos interconectados de transmisión, y los múltiples niveles de individualidad, exige un enfoque interdisciplinario. Este se debe a que todos los caracteres, sean heredables o no, son el resultado de la evolución, que siempre contiene contribuciones genéticas y epigenéticas, y en humanos también incluye aportes conductuales y simbólicos. Herencia y evolución, por lo tanto, necesitan incorporar mecanismos múltiples de “adquisición” y transmisión, además de varios niveles de individualidad. Ilustraremos esto mostrando cómo este marco influye sobre la investigación genómica y sobre el estudio de la evolución cultural.

Continuidad de la evolución genómica

En eucariotas el genoma consiste de cromatina, que está compuesta por ADN enroscado alrededor de varias proteínas de histona, juntas con otras proteínas no histónicas y moléculas de ARN. La cromatina tiene una estructura tridimensional que se relaciona con la expresión génica, y ADN inaccesible a la máquina de lectura debido a que su estructura no está expresada. La conformación de la cromatina es dinámica y cambia durante la vida de la célula, dependiendo de las actividades y funciones de esta última. El reconocimiento de la importancia de la organización y dinámica de la cromatina es crucial para entender tanto la herencia como la evolución (Lamm 2011). Cuando las células se dividen, se reproducen componentes de cromatina (además de la secuencia de ADN) en las células

hijas, y de esta manera la conformación tridimensional de la cromatina se “copia” parcialmente; su estructura se elabora y se completa posteriormente por mecanismos que operan en las células hijas (revisado en Lamm 2014). La herencia de la conformación de cromatina concuerda con los puntos de vista sobre herencia que se discutieron anteriormente, tanto con la propuesta vaga de Lamarck como con la idea moderna de la continuidad del fenotipo propuesta por West-Eberhard. Además de enzimas y otras contribuciones maternas (por ejemplo, moléculas de ARN no codificante y factores regulatorios) que se transmiten al cigoto, la estructura de la cromatina de los padres afecta la estructura de cromatina y la expresión génica del cigoto, y constituye una parte importante de lo que West Eberhard llama fenotipo puente.

Los factores y procesos que mantienen variantes de estructuras de cromatina a lo largo del tiempo, y por lo tanto llevan a la memoria celular o herencia celular, son mecanismos *epigenéticos*. Un tipo de mecanismo epigenético es la metilación del ADN. Grupos metilo pueden agregarse a las citosinas del ADN, y si bien no alteran las propiedades codificadoras de la secuencia, los patrones de metilación de la citosina sí afectan la probabilidad de transcripción. Es crucial que cambios en los patrones de metilación del ADN pueden ser inducidos por el entorno, y son copiados cuando el ADN se replica. Si los patrones de metilación del ADN o sus efectos fenotípicos son tomados como caracteres, entonces el descubrimiento y dilucidación de este mecanismo de copiado molecular brinda apoyo a un modelo neolamarckiano para la herencia de caracteres adquiridos.

La metilación del ADN es apenas uno de varios mecanismos de herencia epigenética. Otros mecanismos incluyen la reproducción de modificaciones de la histona, el templetado tridimensional de proteínas como los priones, que se transmiten a través de la división celular, la transferencia y reproducción de pequeñas moléculas de ARN que actúan como reguladoras de la expresión génica, y la transmisión de componentes de lazos autocatalíticos de retroalimentación positiva que son pasados de madre a hija durante la división celular y reconstruyen las actividades celulares de las progenitoras (revisado y discutido en Jablonka y Lamb 2014).

Además de la transmisión al interior de una cepa celular, se sabe que los mismos mecanismos epigenéticos moleculares cumplen papeles en el mantenimiento y transmisión de cambios a niveles más altos de organización biológica. A veces subyacen en la herencia de caracteres conductuales por rutas que evitan la cepa celular (revisado y discutido en Jablonka y Lamb 2014). En particular, fenotipos conductuales adquiridos, inducidos por estrés, que están asociados con cambios en la cromatina y regulación génica en los centros de miedo y recompensa del cerebro de mamíferos, son reconstruidos en la progenie. Por ejemplo, cachorros de rata criados por madres que les prodigan poco aseo y

lamidas se transforman en adultos temerosos y fácilmente estresados, mientras que cachorros criados por madres que los asean y lamen en abundancia se vuelven adultos audaces y relativamente libres de estrés. Estas diferencias de conducta se reflejan en la estructura de la cromatina en los cerebros de las ratas, y se reproducen cuando las hembras tratan a su progenie de la misma manera en que ellas mismas fueron tratadas por sus madres (Kappeler y Meaney 2010).

Los mecanismos epigenéticos también pueden influir sobre cambios en la secuencia de ADN. Por ejemplo, ciertos tipos de pequeñas moléculas de ARN inhiben los movimientos de transposones, de tal manera que un cambio evolutivo que reduce la producción de estas pequeñas moléculas de ARN puede realzar la transposición, llevando así a cambios en la organización del ADN. En consecuencia, hasta la transmisión confiable de secuencias de ADN puede ser alterada evolutivamente, y la continuidad genética y epigenética se encuentran estrechamente vinculados (Lamm y Jablonka 2008; Lamm 2011; 2014).

Continuidad cultural

Las sociedades y la cultura cambian con el tiempo, y exhiben dinámicas que trascienden las de los individuos. Es por lo tanto natural intentar capturar estas dinámicas por medio de herramientas evolutivas. Sin embargo, los intentos por hacerlo han dado pie a muchas controversias. Joseph Fracchia y Richard Lewontin (1999), por ejemplo, insisten en que tales enfoques se valen de “naciones *ad hoc* simplistas de la aculturación individual y de la supervivencia y reproducción diferencial de elementos culturales. No queda claro qué clase de trabajo útil se puede hacer mediante la sustitución de la metáfora de la evolución por la historia” (52). Uno de los enfoques a los que se refieren incorpora la idea de los memes culturales, que fue introducida por Richard Dawkins (1976). El discurso memético se basa en la premisa, compartida por otras propuestas sobre evolución cultural, de que la cultura puede ser descompuesta en unidades semiindependientes, que son supuestamente análogas a los genes. El destino de estas unidades (por ejemplo, una tonada pegadiza, la higiene de alimentos) se estudia luego usando modelos de genética de población modificados y enriquecidos que no solamente toman en cuenta la información transmitida verticalmente sino también la que transmiten pares y maestros. Además de observar los efectos de selección, desplazamiento, migración y variación aleatoria, que se usan en la genética de población convencional, estos modelos incorporan procesos que son específicos para la generación, adquisición y transmisión de información cultural. Incluyen la variación “guiada”, basada en el aprendizaje individual por ensayo y error; herencia combinada, que se produce cuando un individuo adopta el promedio de varias variantes culturales con las que se ha

encontrado; y la adquisición preferencial de variantes debido a su contenido (sesgo de contenido), o el estatus del modelo (sesgo de prestigio), o por la necesidad de estar de acuerdo con un patrón cultural dominante (sesgo de conformidad). Aunque más complejos que los métodos usados en la genética poblacional tradicional, la mayoría de los practicantes de este enfoque aceptan de buen grado que ver la cultura de este modo sigue siendo una simplificación crasa, pero argumentan que se trata de una idealización que vale la pena (Heinrich, Boyd y Richerson 2008).

Estamos de acuerdo con Fracchia y Lewontin (1999) en que los procesos históricos humanos son imposibles de entender mediante el estudio de cómo se diseminaron memes individuales en diferentes poblaciones, sea una idealización o no. Los modelos de evolución cultural pueden ser apropiados para situaciones muy localizadas (Mesoudi 2011), y podrían también ser aplicables a animales que carecen de una rica vida mental. Sin embargo, dado que tanto la adquisición como la transmisión de prácticas sociales y culturales son procesos evolutivos de construcción, los modelos de evolución cultural también deben incorporar los factores que afectan la fisiología y la conducta, y contribuyen a la persistencia de las prácticas. Por ejemplo, para comprender la persistencia cultural de la pobreza urbana, cualquier modelo tendría que incorporar los efectos epigenéticos a largo plazo tales como la desnutrición *in utero* y el estrés psicológico durante el desarrollo temprano, además de múltiples factores familiares y sociales. Y dado que la relación entre la dinámica del desarrollo individual y la del sistema social (por ejemplo, las jerarquías sociales, las instituciones, las normas, etc.) debe ser tomada en cuenta, un enfoque más productivo para entender el cambio cultural debería estar enfocado sobre la plasticidad y la continuidad intergeneracional, y tomar en cuenta más de una escala temporal (la del individuo, la familia, la comunidad, etc.). Una propuesta para un enfoque de este tipo ha sido delineada por Tavory, *et al.* (2014).

Las ideas de Lamarck, tal como se analizan y discuten en el presente trabajo, van más allá de las concepciones tradicionales del lamarckismo, y se transformaron en sinónimos de la herencia de caracteres adquiridos y de un modelo específico pangenético de todo lo que abarca tal herencia. Hemos argumentado que esta perspectiva tradicional, mayoritaria, se adapta mucho mejor con las concepciones posteriores neolamarckianas de herencia —que surgieron en los siglos XIX y XX— y oscurece algunos aspectos clave de las propias ideas de Lamarck. Dos legados de Lamarck —el papel de la organización fenotípica y la plasticidad, y la continuidad de los fenotipos modificados en la herencia— que fueron presentados como en sus dos leyes de la PZ, siguen siendo altamente relevantes en nuestros días. Estos legados de Lamarck son inherentes a, y unifican los enfoques usados en muchas disciplinas biológicas, incluyendo la epigenética

médica, la epigenómica conductual y la coevolución cognitiva-sociocultural. Gracias a que se reconoce ahora que la comprensión de la herencia biológica y la evolución exige un enfoque interdisciplinario de amplio espectro, la manera original de pensar de Lamarck se ha hecho mucho más relevante ahora de lo que fue durante la mayor parte del siglo XX. ■

Agradecimiento

Agradecemos a Marion Lamb por sus numerosas contribuciones a este manuscrito.

Referencias

- Badyaev, Alexander V. «Evolutionary significance of phenotypic accommodation in novel environments: An empirical test of the Baldwin effect.» *Philosophical Transactions of the Royal Society of London. Series B, Biological Sciences* 364, 2009: 1125-1141.
- Bateson, Patrick y Matteo Mameli. «The innate and the acquired: useful clusters of residual distinction from folk biology?» *Developmental Psychobiology* 49 (2007): 818-831.
- Burkhardt Jr., Richard W. «Lamarck, Cuvier, and Darwin on animal behavior and acquired characters.» En *The transformations of Lamarckism*, editado por Snait Gissis y Eva Jablonka, 33-44. Cambridge MA: MIT Press, 2011.
- Changeux, Jean-Pierre, Philippe Courrege, y Antoine Danchin. «Theory of epigenesis of neuronal networks by selective stabilization of synapses.» *Proceedings of the National Academy of Sciences USA* 70, n° 10 (1973): 2974-2978.
- Dawkins, Richard. *The selfish gene*. Oxford: Oxford University Press, 1976.
- Edelman, Gerald M. *Neural Darwinism: the theory of neuronal group selection*. Nueva York: Basic Books, 1987.
- Fracchia, Joseph y Richard C. Lewontin. «Does culture evolve?» En *History and Theory. The return of science: evolutionary ideas and history*. Special issue 38 (1999): 52-78.
- Gerhart, John y Mark Kirschner. *Cells, embryos, and evolution: Towards a cellular and developmental understanding of phenotypic variation and evolutionary adaptability*. Malden, MA: Blackwell, 1997.
- Gigliani, Guido. «Jean-Baptiste Lamarck and the place of irritability in the history of life and death.» En *Vitalism and the scientific image in post-enlightenment life science, 1800-2010*, editado por Sebastian Normandin y Charles T. Wolfe, 19-49. Berlín: Springer, 2013.
- Gilbert, Scott. «Symbionts as an epigenetic source of heritable variation.» En

- The transformations of Lamarckism*, editado por Gissis Snait y Eva Jablonka, 293-293. Cambridge MA: MIT Press, 2011.
- Gissis, Snait. B. y Eva Jablonka. (Eds.). *The transformations of Lamarckism: from subtle fluids to molecular biology*. Cambridge, MA: MIT Press, 2011.
- Griesemer, J. R. «Reproduction and the reduction of genetics.» En *The concept of the gene in development and evolution, Historical and epistemological perspectives*, editado por P. Beurton, R. Falk y H-J. Rheinberger. Cambridge: Cambridge University Press, 2000.
- Griffiths, Paul E. «What is innateness?» *The Monist* 85 (2002): 70-85.
- . «Our plastic natures.» En *The transformations of Lamarckism*, editado por Snait Gissis y Eva Jablonka, 318-330. Cambridge MA: MIT Press, 2011.
- , Eduard Machery y Stefan Linquist. «The vernacular concept of innateness.» *Mind and Language* 24, 2009: 605-630.
- Guerrero Bosagna, Carlos, Matthew Settles, Lucker Ben y Michael K. Skinner. «Epigenetic transgenerational actions of vinclozolin on promoter regions of the sperm epigenome.» *PLoS ONE* 5, nº 9 (2010). e13100.doi:10.1371/journal.pone.0013100.
- Henrich, Joseph, Robert Boyd y Peter J. Richerson. «Five misunderstandings about cultural evolution.» *Human Nature* 19 (2008): 119-137.
- Jablonka, Eva. «Epigenetic inheritance and plasticity: The responsive germline.» *Progress in Biophysics and Molecular Biology* 111 (2013): 99-107.
- y Marion J. Lamb. *Epigenetic inheritance and evolution: The Lamarckian dimension*. Oxford: Oxford University Press, 1995.
- y Marion. J. Lamb. *Evolution in four dimensions: genetic, epigenetic, behavioral, and symbolic variation in the history of life*. Cambridge, MA: MIT Press, 2014.
- y Gal Raz. «Transgenerational epigenetic inheritance: Prevalence, mechanisms, and implications for the study of heredity and evolution.» *Quarterly Review of Biology* 84 (2009): 131-176.
- Johannsen, Wilhelm. «The genotype conception of heredity.» *American Naturalist* 45 (1911): 129-159.
- Kappeler, Laurent y Meaney Michael J. «Epigenetics and parental effects.» *BioEssays* 32 (2010): 818-827.
- Lamarck, Jean-Baptiste B. *Zoological Philosophy: An exposition with regard to the natural history of animals*. Traducido por H. Elliot. Chicago: University of Chicago Press, reedición de 1984 de la edición de 1914. Publicado por primera vez como *Philosophie zoologique, ou exposition des considerations relatives a l'histoire naturelle des animaux*. París, Dentu, 1809.
- Lamm, Ehud. «The metastable genome: A Lamarckian organ in a Darwinian world?» En *The transformation of Lamarckism*, editado por Snait Gissis y

- Eva Jablonka: 345-355. Cambridge MA: MIT Press, 2011.
- . «The genome as a developmental organ.» *Journal of Physiology*, 2014 (en prensa).
- y Eva Jablonka. «The nurture of nature: hereditary plasticity in evolution.» *Philosophical Psychology* 21 (2008): 305-319.
- Lehrman, Daniel S. «Critique of Konrad Lorenz's theory of instinctive behavior.» *Quarterly Review of Biology* 28, n° 4 (1953): 337-363.
- Loison, Laurent. «The notions of plasticity and heredity among French Neo-Lamarckians (1880-1940): From complementarity to incompatibility.» En *The transformations of Lamarckism*, editado por Snait Gissis y Eva Jablonka, 67-76. Cambridge MA: MIT Press, 2011.
- Mameli, Matteo y Patrick Bateson. «Innateness and the sciences.» *Biology and Philosophy* 21, n° 2 (2006): 155-188.
- Mesoudi, Alex. *Cultural evolution: How Darwinian theory can explain human culture and synthesize the Social Sciences*. Chicago: University of Chicago Press, 2011.
- Odling-Smee, John F., Kevin L. Laland y Mark W. Feldman. *Niche construction: The neglected process in evolution*. Princeton, NJ: Princeton University Press, 2003.
- Rechavi, Oded. «Guest list or black list: heritable small RNAs as immunogenic memories.» *Trends in Cell Biology* 24 (2013): 212-220.
- Robinson, Gloria. *A prelude to genetics*. Lawrence, KS: Coronado Press, 1979.
- Semon, Richard. *The mneme*. Londres: Allen y Unwin, 1921. (Traducción de la 3ª edición de 1911 por Louis Simon 1921).
- Shapiro, James. A. *Evolution: A view from the 21st century*. Upper Saddle River, NJ: FT Press Science, 2011.
- Sperber, Dan. *Explaining culture: A naturalistic approach*. Oxford: Blackwell, 1996.
- Tavory, Iddo, Simona Ginsburg y Eva Jablonka. «The reproduction of the social: A developmental system approach.» En *Developing scaffolds in evolution, culture, and cognition*, editado por Linnda Caporael, James R. Griesemer y William C. Wimsatt: 307-325. Cambridge, MA: MIT Press, 2014.
- Turner, Bryan M. «Environmental sensing by chromatin: an epigenetic contribution to evolutionary change.» *FEBS Letters* 585 (2011): 2032-2040. (*Epigenetics Special Issue*).
- Waddington, Conrad H. *The strategy of the genes*. Londres: Allen and Unwin, 1957.
- West-Eberhard, Mary-Jane. *Developmental plasticity and evolution*. Oxford: Oxford University Press, 2003.