

Carl Woese y los dominios de la vida

Carl R. Woese fue un investigador que *revolucionó* lo que se sabía acerca de los seres vivos y con el cual la enseñanza de la biología y los libros de texto aún no hicieron justicia, ya que sus aportes no han recibido el reconocimiento que merecen (Foto de portada). Tal vez sea porque sus principales descubrimientos pertenecen a una disciplina biológica un tanto *árida*: la sistemática de bacterias y demás organismos unicelulares.

Woese nació en Siracusa (Nueva York) en 1928. Su formación académica comenzó en el área de la física y se graduó en 1950 en el Amherst College (Massachusetts). Luego comenzó su doctorado en un tema de biofísica (inactivación de virus por radiación) en el laboratorio de Ernest Pollard¹ en la Universidad de Yale, donde obtuvo el doctorado en 1953. Estudió dos años de medicina, pero dejó esa carrera para reincorporarse al laboratorio de Pollard, donde comenzó su posdoctorado incursionando en la microbiología al investigar sobre métodos de inactivación de la germinación de esporas; fue ahí cuando inició un recorrido que lo llevaría a ser uno de los científicos que revolucionó esta disciplina. A comienzos de la década del 60¹ trabajó en los laboratorios de la compañía General Electric (Figura 1) y en 1964 ingresó a la Universidad de Illinois, donde desarrolló el resto de su carrera como investigador.

Durante la década del sesenta se desentrañó el código genético² y eso despertó en Woese un interés especial por estudiar la evolución de dicho código. En 1965 publicó un artículo en la revista PNAS titulado "Sobre la evolución del código genético" donde señaló que una vez descubierto el código genético era hora de investigar su evolución.

1- Renombrado físico estadounidense que desarrolló todo el sistema de radares en la Segunda Guerra Mundial.

2- Marshall Nirenberg y Heinrich Matthaei en 1961 descubren la primera correspondencia codón-aminoácido (UUU = fenilalanina).

3- Título original "On the evolution of genetic code".

por Pablo Adrián Otero

pabloadrianotero@gmail.com

Pablo Adrián Otero es licenciado en Ciencias Biológicas (FCEN-UBA). Docente de biología en el CBC, UBAXXI e Instituto Superior de Formación Docente N° 186. Además se desempeña como editor de la revista Boletín Biológica. Es investigador independiente de temas de historia de la biología.

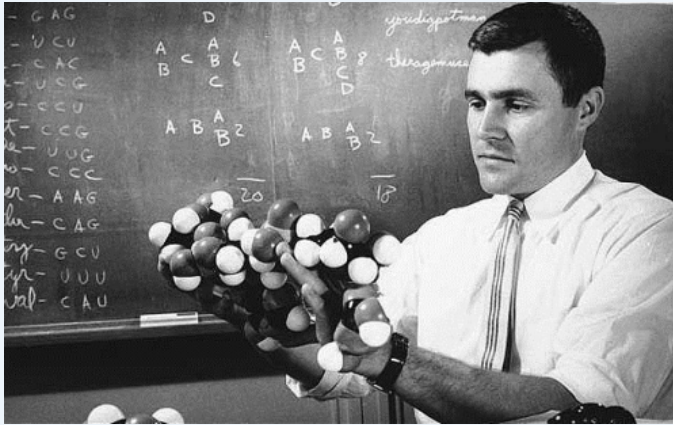


Figura 1. Carl Woese sosteniendo un modelo de ARN (1961). Foto: Associated Press.

Evolución del código genético

El proceso de traducción de proteínas es tan complejo y requiere de tantos actores moleculares que Woese propuso que en un inicio debió ser un proceso mucho más simple e inexacto, con una tasa de error mayor. En esas condiciones cada secuencia de nucleótidos produciría una familia de proteínas parecidas (proteína *promedio*) y no un único polipéptido. Para Woese eso no sería un problema dadas las condiciones de esa época. Se supone que en el medio abundaban las moléculas orgánicas ("el océano de Oparin") y no había necesidad de un metabolismo tan elaborado ni de mucha variedad de enzimas. Además esas primeras enzimas (que eran proteínas *promedio*) seguramente no tenían el grado de especificidad de las actuales y podrían actuar sobre una variedad de sustratos. Sin embargo esto llevaba a una paradoja ya que en el mismo mecanismo de traducción estaban implicadas las proteínas que este sistema producía.

¿Cómo se podría volver más preciso un proceso si sus componentes eran producidos de forma inexacta? Woese propuso que la correspondencia "un codón - un aminoácido" habría evolucionado de a poco y que esto habría ocurrido dado que la tasa de error en la primera, segunda o tercera posición del codón no era igual ni producía los mismos efectos en la proteína final. Según él, en un inicio los codones codificarían para tipos de aminoácidos (no para un aminoácido en particular); propuso dos grupos: *aminoácidos funcionales* y *no funcionales*. Los aminoácidos *no funcionales* serían meros espaciadores entre los aminoácidos funcionales de las proteínas. Luego el sistema habría evolucionado en codificar y separar los aminoácidos *funcionales* en diferentes tipos más específicos, hasta llegar a la correspondencia exacta actual del código genético.

A partir de entonces sus investigaciones se centraron en el ARN, sobre todo en los ARN ribosomales (ARNr), ya que son parte de la maquinaria de síntesis de proteínas. El ARNr posee algunas características que lo hacen la molécula ideal para estudiar la evolución de los seres vivos: está en todos tipos de organismos y sus genes poseen una baja tasa de mutación y de transferencia lateral. Durante los años siguientes Woese y su equipo se dedicaron, de forma silenciosa, a estudiar y secuenciar el ARNr 16S de varios tipos de bacterias y 18S de algunas especies eucariotes. La historia sigue, pero debemos hacer un alto en el camino.

¿Qué es una bacteria?

Suponemos que la respuesta a esta pregunta se sabe desde hace muchos años, pero no es así. A partir de mitad del siglo XIX, investigadores como Ferdinand Cohn, Louis Pasteur y Robert Koch reconocieron que las bacterias eran organismos diferentes que no podían ser incluidos en los dos reinos de Linneo. Ernst Haeckel, en 1866, propuso incluir a todos los microorganismos en un nuevo reino: los Protistas, nombre que deriva de *primordiales*. Ya en el siglo XX, Edouard Chatton propone en 1938 separar a los organismos en procariotas y eucariotas, dicotomía basada en diferencias en la organización celular. En el mismo año, Herbert Copeland agrega el cuarto reino al esquema de clasificación: el reino Monera, que incluía los organismos unicelulares procariotas.

A pesar de todo esto la respuesta a qué es y qué no es una bacteria no quedaba clara. Los esfuerzos por describir que características eran comunes a todas las bacterias eran infructuosos, incluso Sergei Winogradsky consideró imposible esa tarea. Roger Stanier y Cornelius van Niel, dos microbiólogos renombrados, encararon este desafío y en 1941 llegaron a la misma conclusión: no era posible hacerlo. Veintiún años después, escribieron un trabajo titulado "El concepto de bacteria"⁴ y retomaron el desafío. Al iniciar el artículo los autores señalan *cuan desalentador es dedicar la vida a estudiar un grupo de organismos que no se pueden definir satisfactoriamente en términos biológicos*. Hasta ese momento la clasificación de las bacterias se hacía según características morfológicas y fisiológicas, como la presencia o ausencia de flagelo, tipo de pared (tinción de Gram) y de metabolismo. En ese trabajo ambos investigadores llegaron a la conclusión que la propiedad distintiva de las bacterias⁵ *era la naturaleza procariota de sus células*. En ese momento se selló la igualdad entre los términos bacteria y procariota.

4- Título original "The concept of a bacterium".

5- También incluyen en su definición a las, por entonces llamadas algas azules, actuales cianobacterias.

Table 1. Association coefficients (S_{AB}) between representative members of the three primary kingdoms

	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13
1. <i>Saccharomyces cerevisiae</i> , 18S	—												
2. <i>Lemna minor</i> , 18S	0.29	—											
3. L cell, 18S	0.33	0.36	—										
4. <i>Escherichia coli</i>	0.05	0.10	0.06	—									
5. <i>Chlorobium vibrioforme</i>	0.06	0.05	0.06	0.24	—								
6. <i>Bacillus firmus</i>	0.08	0.06	0.07	0.25	0.22	—							
7. <i>Corynebacterium diphtheriae</i>	0.09	0.10	0.07	0.28	0.22	0.34	—						
8. <i>Aphanocapsa</i> 6714	0.11	0.09	0.09	0.26	0.20	0.26	0.23	—					
9. Chloroplast (<i>Lemna</i>)	0.08	0.11	0.06	0.21	0.19	0.20	0.21	0.31	—				
10. <i>Methanobacterium thermoautotrophicum</i>	0.11	0.10	0.10	0.11	0.06	0.11	0.12	0.11	0.14	—			
11. <i>M. ruminantium</i> strain M-1	0.11	0.10	0.10	0.12	0.07	0.13	0.12	0.11	0.12	0.51	—		
12. <i>Methanobacterium</i> sp., Cariacoisolate JR-1	0.08	0.13	0.09	0.07	0.06	0.06	0.09	0.10	0.10	0.25	0.25	—	
13. <i>Methanosarcina barkeri</i>	0.08	0.07	0.07	0.12	0.09	0.12	0.10	0.10	0.12	0.30	0.24	0.32	—

Figura 2. Tabla (adaptada para su mejor comprensión) de coeficientes de asociación (S_{AB}) publicada en el artículo de 1977 de Woese y colaboradores en la revista PNAS. La tabla es simétrica, las filas son las mismas que las columnas. El coeficiente de asociación toma valores entre cero y uno, vale uno (en la tabla figura como un -) cuando las muestras comparadas son idénticas y cero cuando son completamente diferentes. En rojo están las especies de eucariotas, en azul las bacterias y en verde las arqueobacterias. Nótese que los valores son mayores dentro de cada grupo que entre ellos.

La respuesta alcanzada llevaba a una nueva pregunta: ¿qué es ser procariota? la definición que dieron estos autores se basaba en una serie de estructuras de las cuales carecen las células procariotas pero que sí poseen las eucariotas: membranas internas (organelas), membrana nuclear, inmovilidad del contenido interno (ausencia de citoesqueleto), fibras que forman flagelos. Además de las diferencias en los mecanismos de división celular, recombinación de información genética y composición de la pared celular.

Aclarados estos términos, volvamos a la historia de Carl Woese...

Hasta 1965 todos los estudios de filogenia se basaron en la comparación de características fenotípicas (morfológicas, fisiológicas, bioquímicas y metabólicas). En ese año Zuckerkandl y Pauling publicaron el primer trabajo sobre filogenia utilizando secuencias de macromoléculas. La revolución en la sistemática y filogenia de los microorganismos vendría de la aplicación de estas nuevas técnicas y de la mano de un extraño para la microbiología: Carl Woese.

Para el año 1977, Woese y su equipo tenían secuenciado el ARNr 16S de varias especies de bacterias y organelas, además del ARNr 18S de algunas especies eucariotas. Compararon las secuencias de estos ácidos nucleicos y publicaron sus resultados en la revista PNAS en un artículo llamado "Estructura filogenética del dominio procariota: los reinos primarios"⁶. Los resultados mostraban que todas las variedades de organismos se agrupaban en tres grupos

diferentes (Figura 2), y grande fue su sorpresa cuando se percató que no todos los procariotas quedaban incluidos en el mismo grupo. Dado que Woese estaba seguro que las diferencias entre los ARNr eran producto de la historia evolutiva (filogenia) propuso llamar a esos tres grupos *Reinos Primarios*. Las especies eucariotas formaban parte del reino primario Urkaryotes, las bacterias clásicas (cianobacterias, Gram + y -) quedaban incluidas en el reino primario Eubacterias y en el tercer grupo quedaban las especies procariotas metanogénicas (bacterias anaeróbicas que reducen el dióxido de carbono a metano), a ese reino primario lo denominó Archaeobacteria. El prefijo *archae* refería a la aparente antigüedad de ese tipo de metabolismo.

En este primer artículo Woese no propuso ningún árbol evolutivo y planteó que quedaba por determinar la relación evolutiva entre esos tres *reinos primarios*. Además, propuso que el ancestro común de estos tres grupos debía tener una estructura más simple que los actuales procariotas y una tasa de mutación mucho mayor (Recuadro 1).

La propuesta de los *reinos primarios* de Woese pateó el tablero; la división fundamental entre los seres vivos no es en plantas y animales, o procariotas y eucariotas, la división es en tres tipos. ¿Qué hacer con la dicotomía procariota-eucariota? Según Woese era preciso dejarla de lado ya que no reflejaba la filogenia y solo servía para oscurecer y obstaculizar las futuras investigaciones. Demás está aclarar la mala recepción que tuvo su propuesta dentro de la comunidad científica.

6- Título original "Phylogenetic structure of prokaryotic domain: The primary kingdoms".

Progenotes y el ancestro universal

Woese creía que el antecesor común de todos los seres vivos (LUCA) se habría originado como producto de un periodo de gran velocidad en los cambios genéticos, tal vez materializados en el ARN. Propuso que en esa época previa debieron existir unas estructuras simples a las que llamó progenotes. Los progenotes debían tener la información genética en muchas copias poco relacionadas entre sí (era pregenómica), una alta tasa lateral de transferencia, además de un mecanismo de división muy simple. Dadas estas condiciones las tasas de mutación serían muy altas y los cambios genéticos muy rápidos. Lo novedoso de su propuesta es que estos progenotes habrían evolucionado, no de forma individual, sino como una comunidad. Luego algunos procesos, como por ejemplo la traducción, debieron "cristalizarse", es decir disminuir su velocidad de cambio. LUCA se habría originado como producto de ese periodo y algunas de sus características (como el código genético) están presentes en todas las formas de vida que de él descendieron.

En los siguientes años Woese continuó buscando pruebas que reforzaran su propuesta y en 1980 publicó un nuevo trabajo que incluía datos de secuencias de ARNr de 170 especies. En ese artículo propuso que las arqueobacterias, también conocidas como *extremófilas*, habrían evolucionado de forma independiente de las bacterias, en nichos ecológicos poco comunes en la actualidad pero tal vez muy abundantes en otras épocas. Además señaló que habría indicios de que las arqueobacterias estarían más emparentadas evolutivamente con los eucariotas que con las eubacterias.

En 1987, en una revisión publicada en la revista *Microbiological Reviews*, Woese propuso el primer árbol evolutivo construido a partir de la comparación del ARNr 16 S de más de doscientas cincuenta especies (Figura 3).

En ese mismo artículo señaló las diferencias principales entre las eubacterias y las arqueobacterias: las arqueobacterias poseen secuencias repetitivas de ADN e intrones en algunos genes. Se desarrollan en nichos ecológicos extremos (*extremófilas*) pero poseen menos variabilidad metabólica que las eubacterias⁷. No hay especies de arqueobacterias fotosintéticas aunque si hay algunas que utilizan la luz para bombear protones. La composición de la pared celular carece de peptidoglucano y es más variable entre las arqueobacterias que en las eubacterias.

7- Actualmente se sabe que las arqueas no solo están presentes en ambientes extremos sino que están ampliamente distribuidos (suelo, océanos e intestinos).

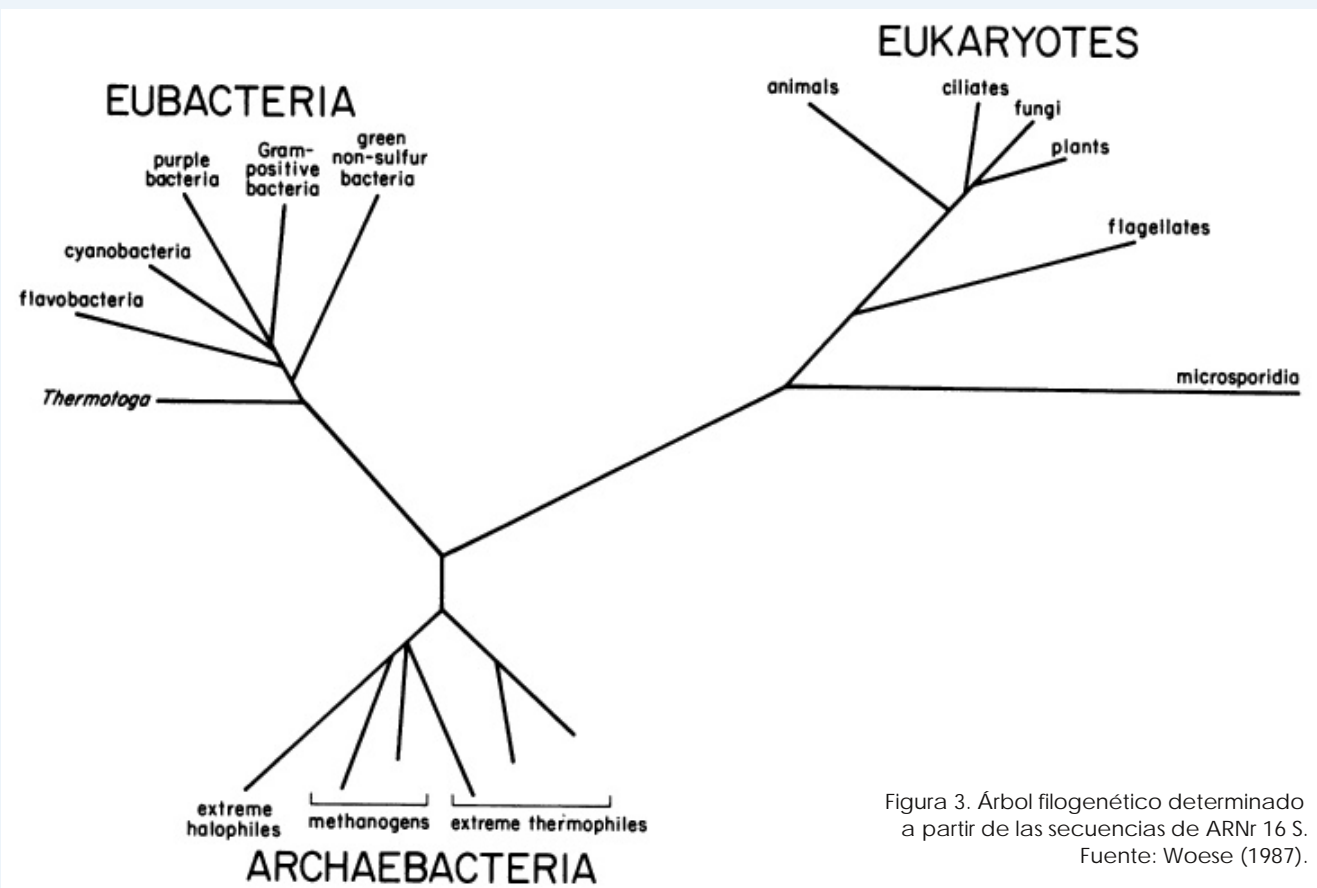


Figura 3. Árbol filogenético determinado a partir de las secuencias de ARNr 16 S. Fuente: Woese (1987).

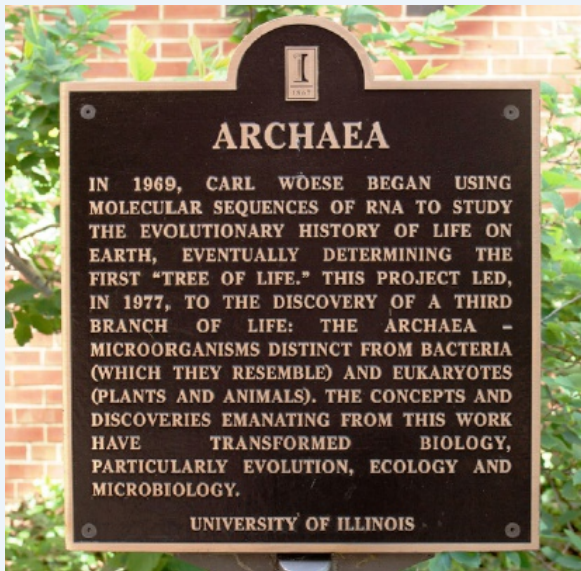


Figura 4. Placa recordatoria ubicada en la Universidad de Illinois. El texto de la placa dice: En 1969, Carl Woese comenzó a utilizar secuencias de ARN para estudiar la historia evolutiva de la vida en la Tierra, determinando el primer "árbol de la vida". Este proyecto condujo, en 1977, al descubrimiento de una tercera rama de la vida: las arqueas - microorganismos distintos de las bacterias (a los cuales se asemejan) y eucariotas (plantas y animales). Los conceptos y descubrimientos que emanaron de este trabajo han transformado la biología, ecología y microbiología. Foto: W. F. Doolittle.

No todos los procariontes son bacterias

Para Woese la clasificación de reinos propuesta por Robert Whittaker en 1969, así como la dicotomía procariota-eucariota no reflejaban la evolución. En cuanto a esta última, sugirió que resultó *una pared en lugar de un puente* que frenó el progreso de las investigaciones en microbiología. El sistema de clasificación de los cinco reinos ignora las diferencias entre los procariontes, las cuales son más relevantes e importantes que las existentes entre los reinos eucariotas. Si las diferencias entre eucariotas dieron origen a cuatro reinos, las diferencias dentro de las bacterias y de las arqueobacterias son tantas, y ocurrieron a lo largo de tantos millones de años, que ameritarían formular muchos reinos más en cada uno de estos grupos de organismos. Por este motivo en 1990 Woese

propone una nueva categoría taxonómica superior a reino: el dominio.

Los dominios correspondían a los tres grandes tipos de organismos: Eucarya⁸, Bacteria y Archaea (Figura 4). Los cambios de nombres respecto de los *reinos primarios* obedecen a diferentes razones. El nombre *Archaea* (arqueas) sigue relacionado con la aparente naturaleza primitiva de estos organismos pero se le quita *bacteria* para evitar la confusión y resaltar de que estos seres vivos no deben ser confundidos con las bacterias reales. Eubacteria cambia a *Bacteria*, por ser innecesario aclarar que son las únicas bacterias existentes.

Woese además propuso que dentro de cada dominio quedaba la tarea de definir los nuevos reinos y sugirió que se revisara la validez del reino Protista.

Según él, la dicotomía procariota-eucariota solo reflejaba las diferencias citológicas pero no las moleculares, las arqueas celularmente eran procariontes pero molecularmente estaban más emparentadas con los eucariotas (Tabla).

8- Aunque en la mayoría de los libros de texto este término se escribe con "k" (Eukarya), en los artículos originales Woese lo escribía con "c" (Eucarya).

	BACTERIA	ARCHAEAE	EUKARYA ⁸
Membrana nuclear	Ausente	Ausente	Presente
Organelas (endomembranas)	Ausente	Ausente	Presente
Cromosoma/s	Uno, circular (puede haber plásmidos)	Uno, circular (puede haber plásmidos)	Muchos, lineales
ADN asociado a histonas	No	Sí	Sí
Pared celular	Sí, de peptidoglucano	Sí, de composición variable pero nunca peptidoglucanos	En algunos casos, pero hecha de hidratos de carbono (celulosa o quitina)
Lípidos de membrana	Bicapa. Glicerol unido ácidos grasos mediante uniones éster	Monocapa. Glicerol unido a isoprenoides ramificados por enlaces éter	Bicapa. Glicerol unido ácidos grasos mediante uniones éster
Ribosomas	70 S	70 S	80 S
ARN polimerasa	Un tipo, relativamente simple	Un tipo, relativamente compleja	Varias, relativamente complejas
Traducción	Comienza con formilmetionina	Comienza con metionina	Comienza con metionina
Intrones	Ausentes	Presentes en algunos genes	Presentes
Reproducción sexual	No ¹	No se conoce	Sí (meiosis y fecundación)

Tabla. Diferencias citológicas y moleculares entre las células de los tres dominios. Notas: 1): aunque puede haber recombinación de algunos genes por mecanismos diferentes a la meiosis.

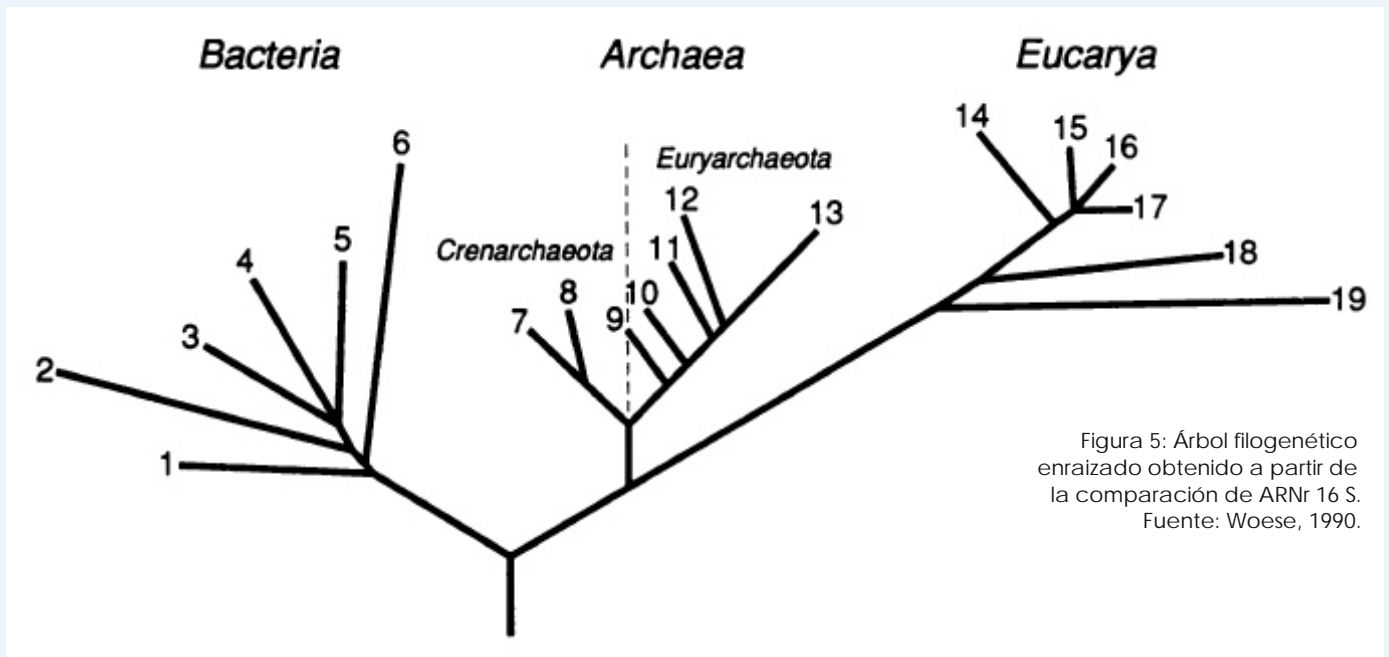


Figura 5: Árbol filogenético enraizado obtenido a partir de la comparación de ARNr 16 S. Fuente: Woese, 1990.

Las arqueas comparten algunos rasgos (sobre todo citológicos) con las bacterias pero evolucionaron de forma independiente durante mucho tiempo, lo que produjo que tengan cualidades únicas. A pesar de ser ambos grupos procariontes son tan diferentes entre sí como cada uno lo es con los eucariontes.

El árbol filogenético propuesto en ese artículo tal sea el primer árbol universal ya que proponía relaciones filogenéticas entre los tres dominios (Figura 5). Según estos resultados los tres dominios constituyen grupos monofiléticos y el reino Monera no tendría sentido alguno ya que es polifilético. Tampoco tendría sentido filogenético el término procariota como tal.

¿Y la dicotomía procariota-eucariota tan presente hoy día en las clases de biología? Norman Pace, un reconocido microbiólogo que trabajó con Woese, dedica todo un artículo en el año 2009 a analizar la validez de del término procariota y sugiere que directamente debería dejar de utilizarse. Los organismos pueden ser de tres formas: bacterias, arqueas y eucariotas. La dicotomía procariota-eucariota es obsoleta y contraproducente ya que sugiere sucesos evolutivos erróneos como que por ejemplo los procariotas (bacterias) dieron origen a los eucariotas (Figura 6).

Aunque el árbol de la vida propuesto por Woese era una hipótesis que estuvo sometida a constante revisión, tres décadas de estudios avalan su propuesta de los tres dominios de la vida. Durante ese tiempo recibió críticas diversas, algunas de parte de grandes referentes, como es el caso de Ernst Mayr que en 1998 lo trató de *amateur* y dijo que *no estaba entrenado como biólogo*⁹ y que *desconocía los principios de la clasificación*. De

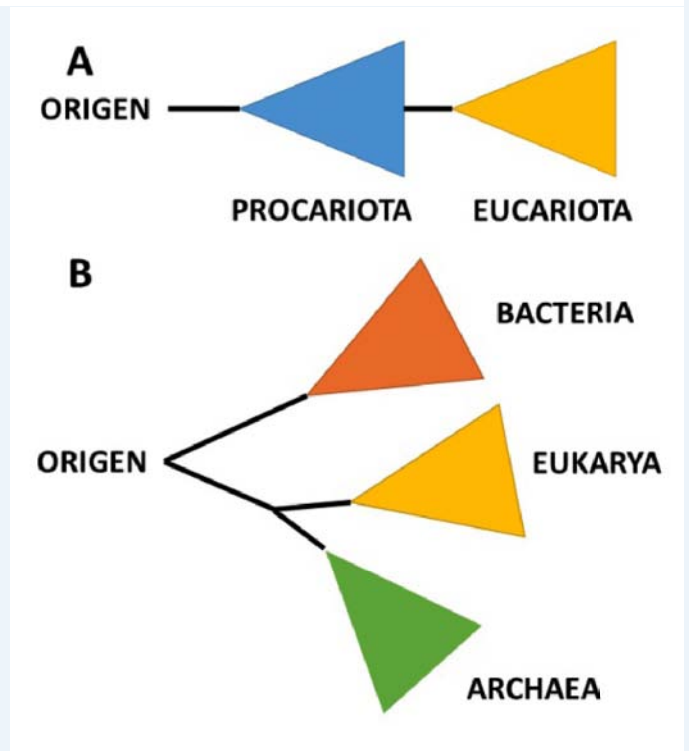


Figura 6. Diferentes patrones de evolución. A) Los procariotas (tal como sugiere el nombre) como ancestros de los eucariotas, B) El origen y relación entre los tres dominios propuestos por Woese. Fuente: modificado a partir de Pace (2009).

hecho se elaboraron nuevos sistema de clasificación que ignoraron estos resultados, como por ejemplo el desarrollado por Lynn Margulis que propuso crear el reino Procaryota con dos subreinos Archaea y Bacteria o el de Thomas Cavalier-Smith que incluye dos imperios Bacteria y Eukaryota.

9- Esto es cierto ya que su formación académica es como físico, hecho que Woese reivindicaba y agradecía.

Reconocimiento y final

Sus aportes trascendieron la sistemática y sus métodos de trabajo de secuenciación del ARN revolucionaron otras áreas, como la microbiología ecológica. Muchos microorganismos que no se pueden cultivar en laboratorio, gracias a las técnicas de secuenciación de ARN, se pueden muestrear igual y así estudiar y caracterizar las especies de bacterias y arqueas presentes en diferentes.

Sus investigaciones con *extremófilos* demostraron que los seres vivos pueden vivir en la Tierra en ambientes más severos, esto sirvió de fuente de inspiración para una rama nueva de la biología: la *astrobiología*, ya que se ampliaron las zonas potencialmente habitables donde buscar vida en otros planetas.

Dentro del ámbito científico su tarea y sus aportes fueron reconocidos mediante premios muy importantes. En 1992 recibió la *Medalla Leeuwenhoek*, premio que se entrega desde 1877 y cada diez años aproximadamente a quienes hayan contribuido significativamente a la microbiología (entre sus ganadores están muchos de los investigadores nombrados en este artículo: Cohn, Pasteur, Winogradsky, Van Niel y Stanier). En el año 2000 recibió la *Medalla Nacional de Ciencia de Estados Unidos* y en 2003 el *Crafoord Price*, premio que entrega la Real Academia de las Ciencias de Suecia a disciplinas que no son premiadas por el Premio Nobel.

Murió el 30 de diciembre de 2012.

Referencias Bibliográficas

- Campbell, N. A. y Reece, J. B. (2005). *Biología*. Madrid: Ed. Médica Panamericana S.A.
- Fox, G. E., Stackebrandt, E., Hespell, R. B., Gibson, J., Maniloff, J., Dyer, T. A., et al. (1980). The phylogeny of prokaryotes. *Science*, 209,457-463.
- Goldenfeld, N. y Pace, N. R. (2013). Carl Woese (1928-2012). *Science*, 339, 661.
- Koonin, E. V. (2014). Carl Woese's visión of celular evolution and the domains of life. *RNA Biology*, 11 (3), 197-204.
- Mayr, E. (1998). Two empires or three? *PNAS*, 95, 9720-9723.
- Moore, P. B. (2014). Carl Woese: A structural biologist's perspective. *RNA Biology*, 11 (3), 172-174.
- Nair, P. (2012). Woese and Fox: life rearranged. *PNAS*, 109 (4), 1019-1021.
- Noller, H. (2013). Carl Woese (1928-2012). Discover of life's third domain, the Archaea. *Nature*, 493, 610.
- Olsen, G. J. y Woese, C. R. (1993). Ribosomal RNA: a key to phylogeny. *FASEB*, 7, 113-123.
- Pace, N. R., Olsen, G. J. y Woese, C. R. (1986). Ribosomal RNA Phylogeny and the primary lines of evolutionary descent. *Cell*, 48, 325-326.
- Pace, N. R. (2009). Problems with "prokaryote". *Journal of Bacteriology*, 191 (7), 2008-2010.
- Sapp, J. (2005). The prokaryote-eukaryote dichotomy: meanings and mythology. *Microbiology and Molecular Biology Reviews*, 69 (2), 292-305.
- Solomon, E. P., Berg, L. R. y Martin, D. W. (2013). *Biología*. México DF: Cengage Learning
- Stanier, R. Y. y van Niel C. B. (1962). The concept of a bacterium. *Archiv für Mikrobiologia*, 42, 17-35.
- Woese, C. R. (1965). On the evolution of the genetic code. *PNAS*, 54, 1546-1552.
- Woese, C. R. y Fox, G. E. (1977). Phylogenetic structure of the prokaryotic domain: The primary kingdoms. *PNAS*, 74 (11), 5088-5090.
- Woese, C. R. y Fox, G. E. (1977). The concept of celular evolution. *Journal of molecular evolution*, 10, 1-6.
- Woese, C. R. (1987). Bacterial evolution. *Microciological Reviews*, 51 (2), 221-271.
- Woese, C. R., Kandler, O. y Wheelis, M. L. (1990). Towards a natural system of organisms: Proposal for domains Archaea, Bacteria and Eucarya. *PNAS*, 87, 4576-4579.
- Woese, C. R. (1994). There must be a prokaryote somewhere: Microbiology's search fot itself. *Microbiological Reviews*, 58 (1), 1-9.
- Woese, C. R. (1998). The universal ancestor. *PNAS*, 95, 6854-6859.

Fuente foto de portada: <https://news.illinois.edu/blog/view/6367/204914>

HISTORIA DE LA BIOLOGIA

Si usted es docente y/o investigador y desea difundir su trabajo en esta sección, contáctese con Pablo Adrián Otero, responsable de la misma. (pabloadrianotero@gmail.com)