Universidad Central "Marta Abreu" de Las Villas Facultad Química - Farmacia Departamento de Química



Trabajo de Diploma

Título: Diseño de un Índice de Habitabilidad Quimiosintética

Autor: Rosmery Nodarse Zulueta

Tutor: Dr. C. Rolando Pedro Cárdenas Ortiz

Cotutor: M. Sc. Noel Pérez Díaz

Santa Clara, 2017

Dedicatoria

A mis abuelos y hermanas.

Agradecimientos

Agradecer a mis abuelos por el apoyo incondicional que me dieron, a mis hermanas por sacarme una sonrisa cuando más lo necesitaba y a mis padres por alentarme a continuar mis estudios.

Agradecer también a mis tutores Rolando Cárdenas Ortiz, Noel Pérez Díaz, por la guía, apoyo y sobre todo por la paciencia que me brindaron durante todo este tiempo, a Dailé Ávila por su disposición a ayudarme con la biología y su preocupación por mí, a Jorge David Llanes por su ayuda y amistad incondicional.

A mi novio por soportar mis cambios de humor y estar ahí cuando lo necesitaba.

A todos aquellos que de una forma u otra me apoyaron.

Por último y no menos importante a aquellos que nunca confiaron en mí.

Resumen

En la presente tesis se propone un índice de habitabilidad para ecosistemas en los que el mecanismo predominante de producción biológica primaria es la quimiosíntesis. Como bases teóricas para diseñar este índice se utilizaron un modelo general de biogénesis y la Teoría Cuantitativa de la Habitabilidad. Posteriormente se aplicó el índice a ecosistemas hidrotermales, específicamente a respiraderos hidrotermales de las profundidades oceánicas en los que la oxidación del sulfuro de hidrógeno provee la energía necesaria para la quimiosíntesis.

Palabras clave: Quimiosíntesis, habitabilidad, respiradero hidrotermal

Abstract

In this thesis it is proposed a habitability index for ecosystems in which the dominant mechanism for biological primary production is chemosynthesis. The main theoretical basis to devise the above mentioned index was a general model for biogenesis and Quantitative Habitability Theory. The index was applied to hydrothermal ecosystems, namely hydrothermal vents in which the oxidation of hydrogen sulfide supplies the energy needed for chemosynthesis.

Keywords: Chemosynthesis, habitability, hydrothermal vent

Índice

Introducción	7
Capítulo 1: Revisión Bibliográfica	9
1.1. Reacciones Químicas de Importancia para la Quimiosíntesis	9
1.2 Cuantificación de la Habitabilidad	14
1.2.1 Habitabilidad Primaria: el Rol de la Luz	16
1.2.3 La Función de la Temperatura	17
1.2.4 Habitabilidad Primaria Acuática: el Rol de los Nutrientes	17
1.3 Los Respiraderos Hidrotermales	18
Capítulo 2: Materiales y Métodos	22
2.1 Teoría Cuantitativa de la Habitabilidad	22
2.2. Diseño de la Función Química <i>f</i> (<i>Q</i>)	24
2.3 Función de la Temperatura	25
2.4 Función de los Nutrientes	26
Capítulo 3: Discusión de los Resultados	27
3.1 Cálculo del Potencial Quimiosintético en los Respiraderos Hidrotermales	27
3.2 Cálculo de la Función de la Temperatura	
3.3. Cálculo de la Función de los Nutrientes	32
3.4. Cálculo del Índice de Habitabilidad Quimiosintética	33
3.4.1. Cálculo del Índice de Habitabilidad ([N]=10µmol/L)	33
3.4.2. Cálculo del Índice de Habitabilidad Quimiosintética ([N]=100µmol/L)	35
3.4.2. Cálculo del Índice de Habitabilidad Quimiosintética ([N]=1000 μ mol/L)	
Conclusiones	
Recomendaciones	
REFERENCIAS BIBLIOGRÁFICAS	40

Introducción

Introducción

Todas las formas de vida conocidas necesitan energía para elaborar su compleja maquinaria bioquímica basada en el carbono (proteínas, carbohidratos, lípidos). Aquellas formas que incorporan el carbono a partir de fuentes inorgánicas (como el CO₂) se llaman autótrofas, y las que lo hacen a partir de fuentes orgánicas se llaman heterótrofas. Por otro lado, hasta el momento se conocen dos tipos de energía que los seres vivos pueden utilizar para construir su bioquímica: la energía luminosa (organismos fotosintéticos, los cuales en cuanto a biomasa dominan en la superficie del planeta) y la energía de reacciones químicas redox (organismos quimiosintéticos, dominan en las profundidades del planeta). Combinando lo mencionado respecto a la fuente para incorporar el carbono y fuente de energía utilizada para ello, en nuestro pueden organismos quimioautótrofos, planeta se encontrar quimioheterótrofos, fotoautótrofos y fotoheterótrofos.

Hasta hace unas pocas décadas se pensaba que la vida basada en la fotosíntesis era mucho más común que la basada en la quimiosíntesis, en buena medida porque la mayoría de los lugares en que esta se encuentra son de un acceso relativamente sencillo, en contraposición con la vida quimiosintética, con frecuencia situada en lugares de difícil acceso. Sin embargo, frecuentes y continuos avances científicos y tecnológicos desde la década de los 1980's hasta el presente han venido evidenciando que los microorganismos quimiotróficos (autótrofos y heterótrofos) literalmente permean los kilómetros superiores de la corteza continental y las profundidades oceánicas, e incluso juegan un rol decisivo en el control de la química del agua en la hidrosfera (Bethke, 2008).

Lo anterior ha conducido incluso a la propuesta de un nuevo modelo de biosfera en la Tierra (Por, 2008, R. D. Vetter, 1987), compuesta por una biosfera superficial (eubiosfera) que depende fundamentalmente de la fotosíntesis y con estado redox oxidante, una bacteriosfera en la corteza profunda en la que solo habitan bacterias procariotas que realizan quimiosíntesis a partir de compuestos que provienen del manto terrestre (sobre todo compuestos de azufre) y con estado redox reductor, y una deuterobiosfera intermedia en la interfase oxidante-reductora del planeta que depende de ambos mecanismos de producción primaria, aunque probablemente más de la quimiosíntesis.

Estos descubrimientos relativamente recientes pero que van en aumento han llevado a algunos autores a plantear que en nuestro planeta probablemente la biomasa total de vida subterránea y de fondos oceánicos es superior a la superficial y que incluso la vida en la Tierra pudo haber surgido en las profundidades y no en la superficie marina (Ortiz, 2017) (Dirk Schulze-Makuch). Esto equipara a la quimiosíntesis con la fotosíntesis en cuanto a relevancia a la hora de estimar cuantitativamente la habitabilidad de cualquier cuerpo planetario.

Teniendo en cuenta lo expuesto anteriormente y considerando que esta es un área de investigación importante, relativamente reciente, y en la que por ende no existen muchos trabajos relacionados, se plantea el siguiente:

Problema Científico:

Existe la necesidad de implementar métodos que permitan cuantificar la habitabilidad de los ecosistemas basados en la quimiosíntesis.

Como objetivos se plantean los siguientes:

Objetivo General:

Proponer un índice para cuantificar la habitabilidad quimiosintética.

Objetivos Específicos

- Seleccionar una reacción redox relevante para la habitabilidad quimiosintética.
- Diseñar una función química que refleje la utilización de la energía química por parte de los organismos quimioautótrofos.
- Diseñar el índice de habitabilidad quimiosintética y aplicarlo a un caso de estudio.

Capítulo 1: Revisión Bibliográfica

La quimiosíntesis fue predicha en 1890 por el microbiólogo, ecólogo y edafólogo ruso-ucraniano Sergei Nikolaievich Vinogradsky. Su predicción fue corroborada en 1977 cuando el submarino Alvin, el primer sumergible de océano profundo, detectó ecosistemas basados en la quimiosíntesis en la falla de las Islas Galápagos, punto caliente volcánico del Pacífico Este. A partir de ese momento se han sucedido descubrimientos de tales ecosistemas en muchas partes del planeta, por ejemplo el Golfo de México.

Desde el punto de vista teórico, se ha planteado que en cualquier proceso químico de oxidación – reducción en donde se genere como mínimo una energía libre de 10kJ/mol podrá sostener vida microbiana (Pohlman, 2011) aumentando así el número de posibilidades para la quimiosíntesis. En la práctica, varios estudios demuestran la existencia de un gran número de reacciones químicas que son de gran importancia para la quimiosíntesis, así como de un grupo de bacterias quimiosintéticas que son capaces de utilizar estas (Jimeno, 2009). En el siguiente epígrafe se refieren los principales grupos de reacciones químicas con uso reportado en la quimiosíntesis y varios organismos o ecosistemas en que se presentan.

1.1. Reacciones Químicas de Importancia para la Quimiosíntesis

• Reacciones del Azufre

Se reportan varias reacciones en la que se oxida azufre en presencia de oxígeno, entre las cuales se encuentran:

$H_2S + \frac{1}{2}O_2 \rightarrow S + H_2O$	$\Delta G=209$ kJ/mol	(1.1)
--	-----------------------	-------

$$2 S + 3O_2 + 2H_2O \rightarrow 2SO_4^{2-} + 4H^+ \Delta G = 487 kJ/mol$$
 (1.2)

 $H_2S + 2O_2 \rightarrow SO_4^{2-} + 2H^+ \qquad \Delta G = 794 \text{ kJ/mol} \quad (1.3)$

Existe todo un grupo de bacterias quimiosintéticas que son capaces de tomar compuestos tóxicos de azufre como el sulfuro de hidrógeno para producir materia orgánica, estas son conocidas como bacterias incoloras del azufre y son bacterias aerobias obligadas ya que necesitan oxígeno para la oxidación. El término incoloras es empleado para diferenciar dicho grupo de las bacterias fotosintéticas pigmentadas (bacterias fotosintéticas verdes y púrpuras) (Brock, 1978). El grupo de bacterias de azufre incoloras está integrado por los siguientes géneros: Thiobacillus, Thiosphaera, Thiomicrospira, Thermothrix, Beggiatoa y Sulfolobus. Aunque se han reportado otros géneros con la capacidad para oxidar azufre. Estas bacterias pueden vivir en diferentes ambientes, tales como en los respiraderos hidrotermales. Es conveniente señalar que en las reacciones de oxidación de azufre descritas anteriormente, uno de los productos generados es H⁺. Por lo tanto, una de los resultados de la oxidación de compuestos de azufre, por bacterias de azufre incoloras, es la acidificación del medio. El ácido que generan estas bacterias es ácido sulfúrico (H₂SO₄).

La capacidad de las bacterias del azufre para producir sulfuro de hidrógeno se utiliza en ocasiones en la agricultura para corregir suelos muy alcalinos. También son capaces de transformar el sulfuro de hidrógeno en sulfato, el cual es asimilable por las plantas, con lo que se cierra el ciclo biogeoquímico del azufre.

• Reacciones del Nitrógeno

Entre estas reacciones se pueden distinguir tres, las cuales son:

1. Reacción nitrosificante

$$2NH_3 + 3O_2 \rightarrow 2NO_2^- + 2H^+ + 2H_2O$$
 $\Delta G = 271kJ/mol$ (1.4)

Como ejemplo de bacterias quimiosintéticas que son capaces de realizar este tipo de reacción están las *Nitrosomonas* también conocidas como bacterias nitrosificantes (Boran Kartal, 2011).

2. Reacción nitrificante

$$NO_2^- + \frac{1}{2}O_2 \rightarrow NO_3^ \Delta G = 75 \text{kJ/mol} \quad (1.5)$$

Entre las bacterias que realizan este tipo de reacción están las *Nitrobacter* conocidas también como bacterias nitrificantes (Boran Kartal, 2011).

Estás bacterias están ampliamente difundidas en el suelo y son las responsables de oxidar amoníaco (NH₃), generalmente procedente de la descomposición de la materia orgánica (cadáveres, excreción), y transformarlo en nitratos (NO₃⁻) asimilables por las plantas; cerrando así el ciclo del nitrógeno(Carvajal-Arroyo, 2013).

3. Oxidación Anaeróbica del Amonio

La oxidación anaeróbica del amonio (Anammox, por sus siglas en inglés) es un proceso microbiano globalmente importante del ciclo del nitrógeno (Knight, 2010, B, 2013). Las bacterias mediadoras de este proceso fueron identificadas en 1999, y en ese momento fueron una gran sorpresa para la comunidad científica. La reacción química es la siguiente:

$$NH_4^+ + NO_2^- \rightarrow N_2 + 2H_2O$$
 (1.6)

Este proceso es responsable del 30-50% del N_2 gaseoso que se produce en los océanos. Las bacterias que realizan el proceso anammox pertenecen al filo bacteriano *Planctomycetes*. En la actualidad, se han descubierto cinco géneros de anammox: *Brocadia, Kuenenia, Anammoxoglobus, Jettenia* (todas las especies de agua dulce) y *Scalindua* (especies marinas). Las bacterias anammox se caracterizan por varias propiedades sorprendentes: todas poseen un anammoxosoma, un compartimiento unido a la membrana dentro del citoplasma en donde se realiza esta reacción química (Reimann, 2015, Yan, 2013). El proceso

Capítulo 1: Revisión Bibliográfica

de anammox que se encontró originalmente se encontraba a temperaturas de 20 °C a 43 °C, pero más recientemente, se han encontrado procesos de este tipo alrededor de 36°C a 52°C en aguas termales y 60 °C a 85 °C en los respiraderos hidrotermales situados a lo largo de la cordillera del Atlántico Medio (M, 2011, G., 2011).

La aplicación del proceso de anammox se encuentra en la eliminación de amonio en el tratamiento de aguas residuales y consiste en dos procesos separados. El primer paso es la nitrificación parcial (nitritación) de la mitad del amonio a nitrito por las bacterias oxidantes del amoniaco:

$$2NH_4^{+} + 3O_2 \rightarrow 2NO_2^{-} + 4H^{+} + 2H_2O \qquad (1.7)$$

El amonio y el nitrito resultantes se convierten en el proceso anammox a gas dinitrógeno y alrededor del 15% de nitrato (no mostrado) por las bacterias anammox:

$$NH_4^+ + NO_2^- \rightarrow N_2 + 2 H_2O$$
 (1.8)

Ambos procesos pueden tener lugar en un reactor donde dos gremios de bacterias forman gránulos compactos.

• Reacciones del Hierro

 $2FeCO_3 + 3H_2O + \frac{1}{2}O_2 \rightarrow 2Fe (OH)_3 + 2CO_2 \qquad \Delta G = 167 \text{kJ/mol} (1.9)$

En los océanos profundos, las bacterias oxidantes del hierro derivan sus necesidades energéticas oxidando el hierro (II) en hierro (III). El electrón extra obtenido de esta reacción alimenta las células, reemplazando o aumentando el fototrofismo tradicional. El hierro ferroso se oxida espontáneamente a pH neutro, pero no a pH ácido, por lo que estas bacterias del hierro deben vivir en ambientes ácidos para su supervivencia; las *Acidithiobacillus ferrooxidans* son un ejemplo de estas. En general, las bacterias oxidantes del hierro sólo pueden existir en áreas con altas concentraciones de hierro, como nuevos lechos de lava o áreas de actividad hidrotérmica (donde hay Fe disuelto). La mayor parte del océano carece de hierro, debido tanto al efecto oxidativo

Capítulo 1: Revisión Bibliográfica

del oxígeno disuelto en el agua como a la tendencia de los procariotas a tomar el hierro (Jimeno, 2009). Las camas de lava proveen a las bacterias con hierro directamente del manto de la Tierra, pero sólo las rocas ígneas recién formadas tienen niveles suficientemente altos de hierro no oxidado. Lo que aún se desconoce es cómo las bacterias del hierro extraen el hierro de la roca. Los respiraderos hidrotermales también liberan grandes cantidades de hierro disuelto en el océano profundo, permitiendo que las bacterias sobrevivan.

Además, el alto gradiente térmico alrededor de los respiraderos significa que una gran variedad de bacterias pueden coexistir, cada una con su propio nicho de temperatura especializado.

Independientemente del método catalítico utilizado, las bacterias quimioautotróficas proporcionan una fuente importante pero frecuentemente ignorada de alimentos para los ecosistemas de aguas profundas, que de otro modo reciben luz solar limitada y nutrientes orgánicos.

• Reacciones del Hidrógeno

 $H_2 + \frac{1}{2}O_2 \rightarrow H_2O$ $\Delta G=238 kJ/mol$ (1.10)

Las bacterias del hidrógeno (son aquellas que son capaces de realizar este tipo de reacción), son quimioautótrofas facultativas capaces de utilizar hidrógeno molecular como fuente de energía (Jimeno, 2009, Brock, 1978).

Todas estas bacterias se pueden encontrar en hábitats como los sedimentos profundos o alrededor de relieves submarinos o dorsales oceánicas donde la corteza terrestre es delgada y existen respiraderos hidrotermales. Estas bacterias transforman los productos químicos que se emiten de estos respiraderos hidrotermales, en su mayoría tóxicos para muchos seres vivos, en alimento y energía, desempeñando el papel de organismos productores en el ecosistema. A partir de estas bacterias pueden surgir pequeñas cadenas tróficas basadas en la quimiosíntesis, en vez de en la fotosíntesis. En la industria también son muy apreciadas por contener enzimas que pueden soportar condiciones de elevada temperatura y presión. Algunas de ellas pueden convertir compuestos químicos peligrosos en otras formas menos nocivas para la vida y por ello son ideales para la limpieza de zonas con derrame de petróleo y, de forma general, en el tratamiento de residuos tóxicos.

• Otras Reacciones

Se han reportado otras reacciones, detectadas en menor medida, y en general se considera que el inventario de procesos redox de utilidad para la quimiosíntesis no está cerrado. Un ejemplo es la oxidación de Mn²⁺a Mn⁴⁺ por parte de las bacterias oxidantes del manganeso en rocas ígneas de lava. El manganeso es mucho más raro que el hierro en la corteza oceánica, pero es mucho más fácil para las bacterias extraerlo del vidrio Además, oxidación de ígneo. cada manganeso produce aproximadamente el doble de energía que una oxidación de hierro debido a la ganancia del doble del número de electrones. Mucho todavía se desconoce sobre las bacterias oxidantes de manganeso porque no han sido cultivadas y documentadas en gran medida (Jimeno, 2009, Brock, 1978).

1.2 Cuantificación de la Habitabilidad

La habitabilidad es una medida de cualquier entorno de sustentar vida, desde un cuerpo cósmico hasta un ecosistema. En este contexto se desarrolla la Teoría Cuantitativa de la Habitabilidad (Aguila, 2014) cuyo objetivo es estudiar la distribución, abundancia y productividad de la vida. La misma puede ser aplicada a cualquier forma de vida, desde organismos procariotas (organismos cuyas células no poseen núcleo definido, como las bacterias), hasta eucariotas (organismos cuyas células tienen un núcleo definido separado del citoplasma, como las plantas) (Aguila, 2014).

De especial interés es la emergente e interdisciplinar Teoría Cuantitativa de la Habitabilidad (TCH), que traza un puente entre la Ecología y la Astrobiología, y cuyo objetivo es explicar la distribución, abundancia y productividad de la vida (Ortiz, 2017). Es escalable en espacio y tiempo, de manera que puede ser aplicada tanto a escala de planeta como de ecosistema, a cualquier tipo de vida y en cualquier etapa de la evolución del Universo (Rolando Cardenas 2014, Ortiz, 2017). Su principal postulado plantea que, en principio, un índice de habitabilidad puede ser escrito como un producto de funciones f_i de conjuntos de variables ambientales que influyen sobre la vida:

$$IH = \prod_{i=1}^{n} f_i(\{x_j\})$$
 (1.11)

Un aspecto importante de los índices de habitabilidad es que a través de estos se puede hacer una estimación de la productividad primaria neta *PPN* (Ortiz, 2017).

$$PPN = IH. PPN_{max} \tag{1.12}$$

Donde:

 $PPN_{máx}$: es la productividad primaria neta máxima que el entorno natural en estudio puede sostener indefinidamente. Es la máxima velocidad a la que se puede formar materia viva.

En este trabajo de diploma se tienen en cuenta las premisas del modelo general de biogénesis y se sigue la metodología propuesta en (Aguila, 2014) para la construcción de los índices de habitabilidad, este modelo consta de los siguientes aspectos:

- Aspecto mineral: Se necesitan varios elementos químicos para formar estructuras vivas estables, mientras que otros pueden ser dañinos (como la salinidad excesiva en zonas costeras). Esto se representa mediante la función f_M .
- Aspecto mezclador (solvente): Los elementos biogénicos necesitan de un solvente para combinarse y formar las complejas moléculas biológicas. Esto se representa mediante la función f_S .

• Aspecto energético: Se necesita una fuente de energía para vencer las barreras de potencial de las reacciones bioquímicas, mantener el bajo nivel de entropía típico de los seres vivos, y para que estos puedan realizar trabajo. Esto se representa mediante la función f_E .

1.2.1 Habitabilidad Primaria: el Rol de la Luz

En los ecosistemas acuáticos basados en la fotosíntesis las variables ambientales que más influyen en la habitabilidad están relacionadas con la luz y la temperatura (aspecto energético), los nutrientes y la salinidad (aspecto mineral). La selección de las variables para construir un índice de habitabilidad depende de dónde se aplicará éste. En la actualidad, la luz es el factor natural limitante más importante, lo cual es más acentuado para todos los ecosistemas cuando es de noche (Rolando Cardenas 2014) (Hadjibiros, 2013, Kirk, 2011).

Teniendo en cuenta lo expuesto en este epígrafe, se propone el índice Habitabilidad Primaria Acuática (HPA) considerando el aspecto energético de la vida (Aguila, 2014, Ortiz, 2017, Rolando Cardenas 2014).

$$HPA = f_E = f(L) f(T)$$
(1.13)

Donde:

f(L) y f(T) son funciones de la luz y la temperatura, respectivamente.

1.2.2 La Función de la Luz

En este caso se utilizó el modelo *E* de fotosíntesis (Ortiz, 2017, Rolando Cardenas 2014, Rolando Cárdenas Ortiz, 2017, Fritz, 2008)

$$\frac{P(z)}{P_S} = \frac{1 - exp(-E_{PAR}(z)/E_S)}{1 + E_{UV}^*(z)}$$
(1.14)

Donde:

P(z) y P_S son la tasa de fotosíntesis a la profundidad z y la tasa máxima posible, respectivamente, $E_{PAR}(z)$ es la irradiancia de la radiación

Capítulo 1: Revisión Bibliográfica

fotosintéticamente activa (*PAR*), por sus siglas en inglés) a la profundidad *z*, $E^*_{UV}(z)$ es la irradiancia de la radiación ultravioleta a la profundidad *z*, convolucionada con un espectro de acción biológica $\varepsilon(\lambda)$, el cual pondera las longitudes de onda ultravioletas de acuerdo a su potencial para inhibir la fotosíntesis (Fritz, 2008, Sander W. Hogewoning, 2012). Las expresiones para su cálculo son:

$$E_{PAR}(z) = \sum_{\lambda} E(\lambda, z) \Delta \lambda \qquad (1.15)$$

$$E_{UV}^*(Z) = \sum_{\lambda} \varepsilon(\lambda) E(\lambda, z) \Delta \lambda \qquad (1.16)$$

Donde las irradiancias espectrales $E(\lambda, z)$ son calculadas mediante la ley de Lambert-Beer.

1.2.3 La Función de la Temperatura

Se ha utilizado:

$$f(T) = 1 - \left(\frac{T \circ pt - T}{T \circ pt - 273}\right)^2$$
(1.17)

Esta ecuación es simétrica respecto a $T_{\delta pt}$, que es la temperatura óptima para la vida para la mayoría de los productores primarios acuáticos (alrededor de 298 K) (Volk, 1987, Ortiz, 2017).

1.2.4 Habitabilidad Primaria Acuática: el Rol de los Nutrientes

No solo se debe tener en cuenta la luz sino que se debe considerar también el papel que juegan los nutrientes, pues la mayoría de las especies conocidas necesitan alrededor 20 elementos químicos para sobrevivir. Para el diseño del índice de habitabilidad no es necesario considerarlos todos, sino solamente el limitante (Ortiz, 2017, Dirk Schulze-Makuch, T.D. Sharkey), en los ecosistemas acuáticos suelen ser el nitrógeno, el fósforo o el hierro.

Teniendo en cuenta lo mencionado se presenta el índice de habitabilidad primaria acuática (*AHI*)

$$AHI = f(N)f(R) f(T)$$
(1.18)

En donde f(R) es la función de la luz y f(T) es la función de la temperatura, las cuales se calculan por las ecuaciones (1.14) y (1.17), respectivamente. La función de los nutrientes f(N) fue inspirada por la cinética de Michaelis-Menten (Ortiz, 2017, Dirk Schulze-Makuch, Aranda, 2008), normalizada respecto al máximo valor posible $f_{máx}[NL]$:

$$f(N) = \left\langle \frac{v_{máx}[NL]}{K_M + [NL]} \right\rangle / f_{máx}[NL]) \qquad (1.19)$$

En esta, $v_{máx}$ es la velocidad máxima de asimilación del nutriente limitante, K_M es la constante de semisaturación conocida como constante de Michaelis – Menten y [*NL*]es la concentración de nutriente limitante.

1.3 Los Respiraderos Hidrotermales

Una fuente hidrotermal, también conocida como respiradero hidrotermal, fumadero o fumarola hidrotermal, se origina por una fisura en la corteza del planeta. Fueron los primeros ecosistemas en que se documentó la quimiosíntesis como mecanismo de producción primaria. Por su importancia para el tema, y porque en el grupo de la autora se han realizado trabajos previos relacionados con estos (Michel, 2013), se seleccionaron como caso de estudio en esta tesis.

Los respiraderos hidrotermales se encuentran comúnmente en lugares que son volcánicamente activos, donde el magma está relativamente cerca de la superficie del planeta. En los alrededores de estas fuentes hidrotermales a menudo se hospedan comunidades complejas de organismos que se alimentan de los compuestos químicos disueltos en los fluidos que emiten.

Durante años la vida ha sido vista dependiente de la energía proveniente del Sol, pero aquellos organismos de aguas profundas no tienen acceso a la luz solar, por lo que dependen de los nutrientes que se encuentran en los depósitos de polvo y productos químicos de los fluidos hidrotermales en el que viven. Hasta la primera mitad del siglo pasado, se pensaba que la vida submarina dependía de la vida fotosintética existente cerca de la

Capítulo 1: Revisión Bibliográfica

superficie, donde reciben luz solar. Estudios realizados desde los 80's del siglo pasado muestran que si este fuera el único mecanismo por el cual se obtienen los nutrientes y la energía necesaria para mantener la vida, hubiese muy poca diversidad en las profundidades del mar. Sin embargo, se ha demostrado que en el fondo del mar en las zonas de respiraderos hidrotermales hay una gran población de microorganismos. Allí la vida se puede sostener gracias a un conjunto de bacterias quimiosintéticas que aprovechan los compuestos minerales disueltos que respiraderos provienen hidrotermales de los Estas bacterias quimiosintéticas son capaces de utilizar los compuestos de azufre, en particular sulfuro de hidrógeno, compuesto químico altamente tóxico para la gran mayoría de los organismos, para producir materia orgánica mediante el proceso de quimiosíntesis. Estas son la fuente básica de alimentación para el resto de los organismos (animales) del fondo oceánico.

Las fuentes hidrotermales a más de 2000 metros de profundidad son capaces de hospedar a comunidades muy particulares de organismos, los cuales se alimentan de los compuestos químicos disueltos que se emiten de estos. Estos respiraderos surgen cerca de las dorsales oceánicas, donde se crea y se expande la nueva corteza terrestre y el magma fluye cerca de la superficie. El agua del mar se cuela por dentro de las fisuras del suelo y se calienta al entrar en contacto con la roca caliente del manto con temperaturas de hasta 1200 ^oC (Forrest, 2004). Debido a las altas presiones que hay a esa profundidad el agua no hierve, pero el calor que genera disuelve las rocas que alcanza a su paso. Cuando emerge por las chimeneas esa agua sobrecalentada alcanza los 400 ^oC, se enfría rápidamente al entrar en contacto con el agua de mar circundante y los compuestos químicos disueltos precipitan, formando grandes nubes de humo.

El color del humo que desprenden los respiraderos hidrotermales depende de los compuestos químicos disueltos. El color negro se deriva de los compuestos de azufre y hierro, los cuales combinados forman sulfuros metálicos. Las nubes blancas en cambio contienen compuestos de bario, calcio y sílice.



Figura 1: Respiradero Hidrotermal

Vivir en un ambiente tan particular requiere de significativas adaptaciones; por ello alrededor de estos respiraderos se establecen comunidades de animales muy peculiares, las primeras conocidas que se desarrollan sin luz solar. La base de esta cadena la constituyen un grupo de bacterias (grupo de microorganismos unicelulares), procariotas quimioautótrofas que son capaces de aprovechar los minerales y sustancias disueltas alrededor de los respiraderos hidrotermales, en su mayoría compuestos inorgánicos altamente tóxicos para un gran número organismos, para producir materia orgánica mediante de la quimiosíntesis.

De este modo usan compuestos químicos para obtener energía, en vez de luz solar como la mayoría de los productores fotosintéticos.

Algunos de estos microorganismos son extremófilos; pueden vivir a temperaturas superiores a 110 ⁰C (Charles Fisher, 2007, Kenneth S. Johnson, 2015). En las fuentes hidrotermales, estos microorganismos utilizan el sulfuro de hidrógeno para sintetizar materia orgánica, la reacción que más contribuye a esto es:

$$H_2S + 2O_2 \rightarrow SO_4^{2-} + 2H^+ \qquad \Delta G = 794 kJ/mol$$

Las masas de bacterias sustentan a una gran cantidad de organismos que aprovechan esta materia orgánica, que poseen adaptaciones para hacer frente a las altísimas temperaturas y a las sustancias tóxicas que emanan de las chimeneas.

Un ejemplo de estos organismos son los gusanos tubícolas, estos gusanos viven dentro de grandes tubos fijados al sustrato y su supervivencia depende de las bacterias quimiosintéticas simbióticas que habitan en un órgano especializado que poseen en el interior de su cuerpo. El sulfuro de hidrógeno del agua de los respiraderos permite que estas bacterias produzcan materia orgánica, de la que a su vez se alimentan los gusanos. Otro ejemplo de estas relaciones es el cangrejo blanco (*Shinkai Crosnieri*) y mejillones (*Bhathymodiolus Platifrons*).



Figura 2: Gusanos tubícolas de las comunidades cercanas a los respiraderos hidrotermales

Capítulo 2: Materiales y Métodos 2.1 Teoría Cuantitativa de la Habitabilidad

En este capítulo se describe el procedimiento realizado para determinar el índice de habitabilidad quimiosintético en los respiraderos hidrotermales. La Teoría Cuantitativa de la Habitabilidad explica la distribución, abundancia y productividad de la vida. Está integrada por elementos de Modelos de Idoneidad de Hábitat, Teoría Metabólica de la Ecología (TME), Dinámica de Poblaciones, Macroecología, Biogeografía y Ecofisiología, y puede ser aplicada a cualquier forma de vida. Los siguientes postulados (Aguila, 2014) (página web) son la base de esta teoría:

Postulado I: *La habitabilidad de un ambiente para una especie está definida como la tasa metabólica normalizada de las especies como función de estado ambiental*. Este postulado es la definición de la habitabilidad cuantitativa. Es similar al Índice de Idoneidad de Hábitat (IIH) en la ecología pero con algunas diferencias importantes. Es un número directamente relacionado con la tasa metabólica, entre -1 y +1, que da peso al efecto de las variables ambientales físicas, químicas o biológicas. Los valores positivos están interpretados como ambientes habitables (potencial para la actividad y crecimiento), mientras que valores negativos se entienden como ambientes inhabitables (potencial para la vida (supervivencia sin actividad o sin crecimiento).

Postulado II: *Las complejas funciones de habitabilidad de diversas variables ambientales pueden ser construidas como el producto de otras más simples*. Este producto establece un método para construir funciones de habitabilidad complejas a partir de otras simples. Esto no siempre puede ser el caso para todas las variables, pero sirve como un punto de partida para otros desarrollos complejos. Se han usado construcciones combinadas similares para estudiar los efectos simultáneos de

temperatura, pH y actividad del agua con crecimiento microbiano, productividad primaria de plantas y fitoplancton.

Postulado III: *Las tasas de crecimiento máximo tienen lugar durante una actividad metabólica máxima*. Por consiguiente, mediciones de tasas de crecimiento pueden ser usadas para estimar la habitabilidad. Pero en la práctica, pueden ser difíciles las mediciones directas o indirectas de las tasas metabólicas. Los cambios en las biomasas o productividad relacionados con el crecimiento, pueden ser usados para calcular la habitabilidad.

Postulado IV: *La ocupación de un ambiente dado por una especie, está definida como la biodensidad normalizada de las especies*. Este postulado es la definición de ocupación cuantitativa. Es un valor entre 0 y 1, que puede ser interpretado como la fracción de población o biomasa, comparada con el máximo potencial (capacidad de carga).

Postulado V: *La ocupación puede ser estimada de la habitabilidad de un ambiente a partir de una ecuación de crecimiento y una ocupación inicial*. Este postulado establece una relación entre la habitabilidad y la *ocupación*. Puede ser usada para modelar los efectos de los ambientes en la distribución, abundancia y productividad de una o múltiples especies incluyendo interacciones entre poblaciones.

Como se mencionó, el índice de habitabilidad puede ser escrito como un producto de funciones f_i de conjuntos de variables ambientales que influyen sobre la vida (Ortiz, 2017, Rolando Cárdenas Ortiz, 2017). En este trabajo se quiere calcular un índice de habitabilidad primaria, pero incluyendo una componente quimiosintética por lo que quedaría de la siguiente forma:

$$QHI = f(N)f(Q) f(T)$$
(2.1)

Donde f(Q) es la función del potencial quimiosintético, f(T) es la función de la temperatura y f(N) es la función de los nutrientes. La

novedad de este trabajo está en que este es el primer estudio realizado de índice de habitabilidad que incluye una función química.

2.2. Diseño de la Función Química f(Q)

A continuación se presentan algunas ideas (preliminares) para modelar el potencial quimiosintético en las profundidades oceánicas, específicamente en los respiraderos hidrotermales. Un primer aspecto a considerar es la geometría del chorro de agua caliente que emana del manto. Podría comenzarse por considerar una lámina, posteriormente se pasaría a geometrías más realistas tales como un cilindro o un cono truncado (Rolando Cárdenas Ortiz, 2017, Ortiz, 2017, Pohlman, 2011, R. D. Vetter, 1987). Se consideraría la reacción química que más contribuye, la cual es:

$$H_2S + 2O_2 \rightarrow SO_4^{2-} + 2H^+$$
 (2.2) $\Delta G = 794 kJ/mol$

Esta reacción libera una energía libre $\Delta G=794$ kJ/mol, siendo esta una gran reserva de energía para los organismos quimiosintéticos. En esta reacción la sustancia limitante será el oxígeno (Pentyliuk, 2014, Childress, 1981, Joël Radford-Knoery, 2001, Fabrice J. Fontaine 2007), especialmente en las cercanías del chorro caliente. Existen indicios de que desde el punto de vista macroscópico la dinámica de la quimiosíntesis se asemeja a la de la fotosíntesis, por lo que por analogía con el modelo E de fotosíntesis se puede plantear el siguiente modelo macroscópico para la quimiosíntesis:

$$\frac{Q}{Qs} = 1 - e^{-l/q}$$
 (2.3)

Donde:

Q es la tasa de quimiosíntesis, Q_S es su tasa máxima posible, I es la intensidad de energía libre liberada por la reacción redox representada por la ecuación (2.2) en determinado plano paralelo a la lámina emisora

de oxígeno, q es una medida de la eficiencia con que el organismo utiliza esta intensidad de la energía liberada.

En una primera aproximación se considerará que el movimiento del oxígeno es solo por difusión, (CHILDRESS, 1981) y su flujo φ entonces se podrá calcular mediante la ley de Fick:

$$\varphi = -D \frac{d[O_2]}{dx} \tag{2.4}$$

Donde:

 $[O_2]$ es la concentración de dioxígeno, x es la distancia perpendicular a la lámina emisora de este, el flujo φ es la cantidad de dioxígeno (moles) que llega a determinado plano paralelo a la lámina emisora, por unidad de área (m²) y de tiempo (s). Al multiplicarlo por la energía libre liberada por cada mol de oxígeno consumido en la reacción (ecuación 2.2) se obtiene la intensidad I y se puede utilizar el modelo dado por la ecuación (2.3) para estimar el potencial para la quimiosíntesis.

2.3 Función de la Temperatura

En este caso se utilizó la misma ecuación que en el caso de la fotosíntesis (ecuación 1.17) asumiendo una temperatura óptima para la vida de los productores primarios en los respiraderos hidrotermales de 298 K (Volk, 1987, Ortiz, 2017), y se varió la temperatura en un rango de 273 K – 323 K.

A pesar de que la mayoría de los microorganismos que viven alrededor de estas fuentes hidrotermales son extremófilos, es decir, que pueden vivir a temperaturas superiores a 110 °C (Charles Fisher, 2007, Kenneth S. Johnson, 2015) y de que en los respiraderos hidrotermales se alcanzan temperaturas de hasta 400 °C en las cercanías del fluido hidrotermal, se eligió este rango de temperatura debido a que la mayor población de bacterias quimiosintéticas no viven en el mismos chorros de fluido caliente, sino que estas se encuentran a cierta distancia de este. La temperatura va disminuyendo al alejarse del chorro de agua caliente porque esta se mezcla con el agua de mar que está a su alrededor, la cual tiene una temperatura alrededor de los 5^{0} C.

2.4 Función de los Nutrientes

Como se mencionó en el capítulo anterior, se debe considerar el papel que juegan los nutrientes, pues la mayoría de las especies conocidas necesitan alrededor de 20 elementos químicos para sobrevivir. Para el diseño de este índice de habitabilidad no es necesario considerarlos todos, sino solamente el limitante (Ortiz, 2017, Dirk Schulze-Makuch), que en el caso de los ecosistemas en los respiraderos hidrotermales por lo general es el nitrógeno. El cálculo de esta función fue inspirada por la cinética de Michaelis-Menten (Rolando Cárdenas Ortiz, 2017, Ortiz, 2017), normalizada respecto al máximo valor posible $f_{máx}[NL]$:

$$f(N) = \langle \frac{v_{max}[NL]}{K_M + [NL]} \rangle / f_{max}[NL]$$
(2.5)

En esta, $v_{máx}$ es la velocidad máxima de asimilación del nutriente limitante y K_M es la constante de semisaturación conocida como constante de Michaelis-Menten. Dichas constantes se tomaron de (Yamamoto, 2007) con valores de $v_{máx}$ de 0.3day⁻¹ y 0.005gm⁻² respectivamente. Las concentraciones de nutriente limitante se tomaron con valores de 10, 100, 1000µmol/L, debido a que existe gran variabilidad en las concentraciones de nutriente limitante al ir de un respiradero hidrotermal a otro, como este es un estudio preliminar se quiso tomar un rango que incluyera a todos estos ecosistemas.

Capítulo 3: Discusión de los Resultados

3.1 Cálculo del Potencial Quimiosintético en los Respiraderos Hidrotermales

Para el cálculo del potencial quimiosintético en los respiraderos hidrotermales se hizo uso de las fórmulas (2.3) y (2.4). En la siguiente tabla se muestran los valores de concentración de oxígeno y las distancias a las cuales se tomaron estos valores, así como los valores de los gradientes de concentración. Se tomaron estos valores de distancias porque la mayor población de microorganismos se encuentran en las cercanías de las fumarolas y no alejadas de estas, ya que la temperatura del fluido hidrotermal decae rápidamente al irse mezclando con el agua de mar circundante, que a esas profundidades típicamente tiene una temperatura de alrededor de 5^oC.

X; m	[O ₂]; mg/mol	[O₂]; mol/m ³	Δ [O₂]; mol/m ³	Δ x; m	Δ [O2] / Δ x; mol/m ⁴
2,5	0,0	0,00			
3,0	1,0	0,03	0,03	0,50	0,06
3,5	2,0	0,06	0,03	0,50	0,06
4,0	3,0	0,09	0,03	0,50	0,06
4,5	4,0	0,13	0,03	0,50	0,06
5,0	5,0	0,16	0,03	0,50	0,06

Tabla 3.1: Concentración y gradiente de dioxígeno a una distancia x de la lámina hidrotermal

En esta tabla $\Delta[O_2]$ y Δx son las variaciones de concentración de dioxígeno y de las distancias respectivamente y $\Delta[O_2]/\Delta x$ es el gradiente de la concentración de dioxígeno.

En la próxima tabla se pueden observar los valores de temperatura, coeficientes de difusión de la sustancia limitante, que en los respiraderos hidrotermales es el dioxígeno, así como los valores obtenidos del flujo de difusión de este y la intensidad de energía libre liberada por la reacción redox (2.2).

T; ⁰ C	T; K	D; cm ² /s	D; m²/s	φ; mol/m ² s	I; J/m ² s
0	273	1,04	1,0E-04	7,E-06	5,18
5	278	1,25	1,2E-04	8,E-06	6,19
10	283	1,47	1,5E-04	9,E-06	7,29
15	288	1,71	1,7E-04	1,E-05	8,47
20	293	1,96	2,0E-04	1,E-05	9,75
25	298	2,24	2,2E-04	1,E-05	11,1
30	303	2,53	2,5E-04	2,E-05	12,6
35	308	2,84	2,8E-04	2,E-05	14,1
40	313	3,16	3,2E-04	2,E-05	15,7
45	318	3,50	3,5E-04	2,E-05	17,4
50	323	3,86	3,9E-04	2,E-05	19,2
55	328	4,24	4,2E-04	3,E-05	21,0
60	333	4,63	4,6E-04	3,E-05	23,0
65	338	5,04	5,0E-04	3,E-05	25,0
70	343	5,47	5,5E-04	3,E-05	27,1
75	348	5,91	5,9E-04	4,E-05	29,4
80	353	6,38	6,4E-04	4,E-05	31,7
85	358	6,86	6,9E-04	4,E-05	34,0
90	363	7,36	7,4E-04	5,E-05	36,5
95	368	7,88	7,9E-04	5,E-05	39,1
100	373	8,41	8,4E-04	5,E-05	41,8

Tabla 3.2: Cálculo del flujo de difusión y la intensidad de energía libre liberada

En la tabla 3.3 se aprecian los valores de las tasas de quimiosíntesis a distintas temperaturas.

		Q/Qs; %	Q/Qs; %	Q/Qs; %	Q/Qs; %	Q/Qs; %
T; ⁰ C	T; K	$q=5 W/m^2$	q=15W/m ²	q=20W/m ²	$q=25W/m^2$	q=100W/m ²
0	273	64,5	29,2	22,8	18,7	5,05
5	278	71,0	33,8	26,6	21,9	6,00
10	283	76,7	38,5	30,5	25,3	7,03
15	288	81,6	43,2	34,5	28,7	8,13
20	293	85,8	47,8	38,6	32,3	9,29
25	298	89,2	52,3	42,6	35,9	10,5
30	303	91,9	56,7	46,6	39,5	11,8
35	308	94,0	60,9	50,5	43,1	13,1
40	313	95,7	64,9	54,4	46,6	14,5
45	318	96,9	68,6	58,1	50,1	16,0
50	323	97,8	72,1	61,7	53,6	17,4
55	328	98,5	75,4	65,1	56,9	19,0
60	333	99,0	78,4	68,3	60,1	20,5
65	338	99,3	81,1	71,4	63,2	22,1
70	343	99,6	83,6	74,3	66,2	23,8
75	348	99,7	85,9	77,0	69,1	25,4
80	353	99,8	87,9	79,5	71,8	27,1
85	358	99,9	89,7	81,8	74,4	28,9
90	363	99,9	91,2	83,9	76,8	30,6
95	368	100,0	92,6	85,8	79,1	32,4
100	373	100,0	93,8	87,6	81,2	34,1

Tabla 3.3: Cálculo de las tasas de quimiosíntesis a distintas temperaturas

Posteriormente se realizó un gráfico de las tasas de quimiosíntesis vs temperatura para diferentes medidas de la eficiencia con que el organismo utiliza la intensidad de la energía liberada de la ecuación redox de sulfuro de hidrógeno. Los valores de eficiencia se toman por la analogía con los modelos de fotosíntesis.

Capítulo 3: Discusión de los Resultados



Gráfico I: Tasas de Quimiosíntesis vs Temperatura

En este gráfico se puede observar que las tasas de quimiosíntesis se incrementan con el incremento de la temperatura en el rango estudiado, lo cual equivale a un incremento de la productividad primaria. Este incremento en las tasas de quimiosíntesis se produce más rápidamente para aquellos organismos más eficientes en el aprovechamiento de la energía química, hasta el momento en que se alcanza la saturación $(Q/Q_s=100\%)$. Los organismos menos eficientes son más inertes a los cambios de temperatura en el sistema, lo cual se evidencia en un incremento más lento de la tasa de quimiosíntesis con el incremento de la temperatura.

3.2 Cálculo de la Función de la Temperatura

Los cálculos realizados se hicieron mediante la ecuación (1.17) mencionada en el primer capítulo, en la que como temperatura óptima para la mayoría de los productores primarios se tomó 298 K, y a su vez se fue variando la temperatura en el rango 273 K-373 K. A pesar que la mayoría de los microorganismos que viven alrededor de estas fuentes hidrotermales son extremófilos, pudiendo vivir a temperaturas superiores a 110 0 C (Charles Fisher, 2007, Kenneth S. Johnson, 2015) y de que en los respiraderos hidrotermales se alcanzan temperaturas de hasta 400 0 C en las cercanías del chorro de agua, se eligió este rango de

Capítulo 3: Discusión de los Resultados

temperatura debido a que la mayor población de bacterias quimiosintéticas no viven en el mismo chorro de agua caliente, sino que estás se encuentran un poco más alejadas de este. La temperatura va disminuyendo al alejarse del fluido hidrotermal porque este se mezcla con el agua de mar que está a su alrededor, la cual en la mayoría de los casos tiene una temperatura de alrededor de 5 $^{\circ}$ C a estas grandes profundidades.

En la siguiente tabla se observan los valores obtenidos de la función de la temperatura:

T; ⁰ C	T; K	f(T)
0	273	0.00
5	278	0.36
10	283	0.64
15	288	0.84
20	293	0.96
25	298	1.00
30	303	0.96
35	308	0.84
40	313	0.64
45	318	0.36
50	323	0.00
55	328	-0.44
60	333	-0.96
65	338	-1.56
70	343	-2.24
75	348	-3.00
80	353	-3.84
85	358	-4.76
90	363	-5.76
95	368	-6.84
100	373	-8.00

Tabla3.4: Valores de la Función Temperatura

En los siguientes gráficos se puede observar claramente que la función de la temperatura es simétrica alrededor de la temperatura óptima para la vida de los productores primarios.



Gráfico II: Valor de f(T) vs. Temperatura

3.3. Cálculo de la Función de los Nutrientes

Los cálculos de la función de los nutrientes se realizaron mediante la ecuación (2.5) del capítulo anterior, en la que $v_{máx}$ toma un valor de 0.3 day⁻¹mientras que la constante de semisaturación tiene un valor de 0.005 g.m⁻². Estos cálculos se realizaron a diferentes concentraciones de nitrógeno: 10, 100 y 1000 µmol/L. Estos valores de concentración fueron tomados de la bibliografía consultada, y debido a que son muy variables de un ecosistema a otro, en este primer estudio se quiso barrer un rango de concentración que incluyera a todos estos ecosistemas. En la siguiente tabla se pueden observar los resultados:

Tabla 3.5:	Cálculo	de la	Función	de l	los N	Nutrie	entes	f(N)

[N]; µmol/L	$f(N); day^{-1}$	$f(N)/f(N)_{máx}$
10	0,295	0,983
100	0,299	0,998
1000	0,300	1,000

Como se puede observar en la tabla 3.5 la función de los nutrientes no tiene una variabilidad significativa al variar la concentración del nutriente limitante (nitrógeno en este caso). Esto sucede porque la constante de Michaelis-Menten K_M utilizada es equivalente a una concentración de nitrógeno mucho menor que las concentraciones de nitrógeno referidas para los respiraderos hidrotermales. O sea, evaluando la ecuación (2.5) para [NL]=[N]:

$$f(N) = \langle \frac{v_{max}[N]}{K_M + [N]} \rangle / f_{max}[N]$$

Si $K_M \ll [N]$, entonces se puede despreciar K_M , quedando:

$$f(N)\approx \langle v_{m\acute{a}x}\rangle/f_{m\acute{a}x}[N],$$

lo cual explica la poca variabilidad de f(N).Es de señalar que el valor de K_M utilizado corresponde a organismos fotosintéticos lacustrinos (Yamamoto, 2007). Es probable que para las procariotas quimiosintéticas de los respiraderos hidrotermales este valor sea distinto, pero en el momento de realizar este trabajo no se disponía de esos datos.

3.4. Cálculo del Índice de Habitabilidad Quimiosintética

En este epígrafe se exponen los cálculos realizados para el índice de habitabilidad quimiosintética, los cuales se realizaron mediante la ecuación (2.1) del capítulo 2. Estos índices se calcularon para diferentes concentraciones de nitrógeno, nutriente limitante en las fumarolas.

3.4.1. Cálculo del Índice de Habitabilidad ([N]=10µmol/L)

En la siguiente tabla se pueden observar los valores de los índices de habitabilidad a una concentración del nutriente limitante de 10 μ mol/L a distintas temperaturas y distintos potenciales químicos.

Capítulo 3: Discusión de los Resultados

		QHI	QHI	QHI	QHI	QHI
		Q/Qs; %	Q/Qs ;%	Q/Qs; %	Q/Qs; %	Q/Qs ;%
T;⁰C	Т;К	q=5 W/m ²	q=15W/m ²	q=20W/m ²	q=25W/m ²	q=100W/m ²
0	273	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00
5	278	25,1	12,0	9,41	7,75	2,12
10	283	48,2	24,2	19,2	15,9	4,42
15	288	67,4	35,6	28,5	23,7	6,71
20	293	80,9	45,1	36,4	30,5	8,76
25	298	87,6	51,4	41,9	35,3	10,3
30	303	86,7	53,5	44,0	37,2	11,1
35	308	77,6	50,3	41,7	35,5	10,8
40	313	60,2	40,8	34,2	29,3	9,13
45	318	34,3	24,3	20,5	17,7	5,65
50	323	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00

Tabla 3.6: Cálculo del índice de habitabilidad a una [N]=10µmol/L

En el gráfico se muestran los resultados obtenidos para el cálculo de los índices de habitabilidad quimiosintética:



Gráfico III: Índice de Habitabilidad Quimiosintética vs Temperatura ([N]=10µmol/L)

3.4.2. Cálculo del Índice de Habitabilidad Quimiosintética ([N]=100µmol/L).

En esta sección se calculó el índice de habitabilidad quimiosintética a una concentración del nutriente limitante de 100µmol/L a distintas temperaturas y potenciales químicos. En la siguiente tabla se pueden observar los resultados.

		QHI	QHI	QHI	QHI
_		Q/Qs; %	Q/Qs ;%	Q/Qs; %	Q/Qs; %
T;⁰C	T;K	q=5 W/m²	q=15W/m ²	q=20W/m ²	q=25W/m ²
0	273	0,00	0,00	0,00	0,00
5	278	25,5	12,1	9,56	7,88
10	283	49,0	24,6	19,5	16,2
15	288	68,5	36,2	29,0	24,1
20	293	82,2	45,8	37,0	30,9
25	298	89,0	52,2	42,5	35,8
30	303	88,1	54,3	44,7	37,8
35	308	78,8	51,1	42,4	36,1
40	313	61,1	41,5	34,7	29,8
45	318	34,8	24,7	20,9	18,0
50	323	0,00	0,00	0,00	0,00

Tabla 3.7: Cálculo del índice de habitabilidad a una [N]=100µmol/L.

En el siguiente gráfico se muestran los resultados anteriores:

Capítulo 3: Discusión de los Resultados



Gráfico IV: Índice de habitabilidad quimiosintética vs temperatura ([N]=100µmol/L)

3.4.2. Cálculo del Índice de Habitabilidad Quimiosintética ([N]=1000µmol/L)

En este epígrafe se presentan los resultados obtenidos para el índice de habitabilidad quimiosintética a una concentración de nitrógeno de 1000µmol/L.

		QHI	QHI	QHI	QHI	QHI
		Q/Qs; %	Q/Qs ;%	Q/Qs; %	Q/Qs; %	Q/Qs ;%
T;⁰C	T;K	q=5 W/m ²	q=15W/m ²	q=20W/m ²	q=25W/m ²	q=100W/m ²
0	273	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00
5	278	25,6	12,2	9,58	7,89	2,16
10	283	49,1	24,6	19,5	16,2	4,50
15	288	68,6	36,3	29,0	24,1	6,83
20	293	82,3	45,9	37,0	31,0	8,92
25	298	89,2	52,3	42,6	35,9	10,5
30	303	88,2	54,4	44,8	37,9	11,3
35	308	79,0	51,1	42,5	36,2	11,0
40	313	61,2	41,5	34,8	29,8	9,30
45	318	34,9	24,7	20,9	18,0	5,75
50	323	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00

	Tabla 3.8:	Cálculo de	l índice de	habitabilidad	a una [N]=1000	umol/L
--	------------	------------	-------------	---------------	---------	---------	--------



En el gráfico se pueden observar estos resultados:

Gráfico V: Índice de habitabilidad quimiosintética vs temperatura ([N]=1000µmol/L)

De los gráficos III-V se puede apreciar alta sensibilidad de la habitabilidad quimiosintética al parámetro de eficiencia quimiosintética y a la temperatura, y baja sensibilidad a la concentración del nutriente limitante. Sin embargo, debe notarse que en esta primera modelación de la habitabilidad quimiosintética la disponibilidad de datos no ha sido alta (algo común en las Ciencias del Mar), por lo que se recomienda para trabajos futuros el refinamiento del índice de habitabilidad propuesto con la adquisición de nuevos datos de temperatura, nutrientes y eficiencia quimiosintética.

Conclusiones

• Basado en un modelo general de biogénesis, se propuso un índice de habitabilidad quimiosintética, el cual considera la energía liberada por reacciones redox, la temperatura y la concentración de nutriente limitante (nitrógeno) como las variables ambientales más importantes para sostener la vida quimiosintética.

Para ello:

- Se determinó que la oxidación del sulfuro de hidrógeno por el dioxígeno es un proceso redox muy relevante en los respiraderos hidrotermales, en gran medida por su alto rendimiento energético.
- Se diseñó una función química utilizando analogías con la fotosíntesis, dada la escasez de datos para la quimiosíntesis. Esta función refleja la manera en que la energía proveniente del proceso redox es utilizada por las células quimiosintéticas.
- Se diseñó un índice de habitabilidad como producto de la mencionada función química, una función del nutriente limitante (nitrógeno) y una función de la temperatura. Se aplicó dicho índice de los respiraderos hidrotermales ecosistemas en las a profundidades oceánicas. Se pudo apreciar alta sensibilidad de la quimiosintética al parámetro habitabilidad de eficiencia quimiosintética y a la temperatura, y baja sensibilidad a la concentración del nutriente limitante.

Recomendaciones

- Considerar otras reacciones químicas como fuente de energía redox para la quimiosíntesis, por ejemplo, la oxidación anaeróbica del amoniaco. Refinar la función química, incluyendo una determinación más precisa del parámetro de eficiencia quimiosintética.
- Refinar el tratamiento de la función de la temperatura, considerando que muchas especies que viven en ecosistemas hidrotermales son termófilas.
- Continuar la búsqueda de datos para una determinación más exacta de la función de los nutrientes.
- Extender el estudio de la habitabilidad quimiosintética a otras geometrías de respiradero hidrotermal, como un cono truncado, etc.
- Aplicar a otros contextos, tales como los eventos anóxicos oceánicos.

REFERENCIAS BIBLIOGRÁFICAS

Página web: <u>http://phl.upr.edu/projects/planetary</u>

AGUILA, M. L. 2014. *Aplicaciones de la Teoría Cuantitativa de la Habitabilidad a Entornos Acuáticos*. Universidad Central Marta Abreu de Las Villas.

ARANDA, J. S., SALGADO, E 2008. Modelación de catálisis enzimática con enzimas alostéricas. *Revista Mexicana de Ingeniería Química*

B, K. 2013. "How to make a living from anaerobic ammonium oxidation". *FEMS Microbiology Reviews*, 37.

BETHKE, C. M. 2008. Geochemical and Biogeochemical Reaction Modeling.

BORAN KARTAL, W. J. M., NAOMI M. DE ALMEIDA, IRINA CIRPUS, JOLEIN GLOERICH, WIM GEERTS, HUUB J. M. OP DEN CAMP 2011. Molecular mechanism of anaerobic ammonium oxidation. *Nature*, 479.

BROCK, T. D. 1978 Biología de los microorganismos. 779.

CARVAJAL-ARROYO, J. M. 2013. Inhibitory Impact of Nitrite on the Anaerobic Amomonium Oxidizing (Anammox) Bacteria: Inhibition Mechanisms and Strategies to Improve the Reliability of the Anammox Pocess as a N-Removal Technology, The University of Arizona.

CHARLES FISHER, K. K. A. N. N. 2007. Hydrothermal Vent ecosystems.

CHILDRESS, T. J. M. A. J. J. 1981. Effects of temperature, pressure and oxygen concentration on the oxygen consumptionrate hidrothermal vent crab Bythograea Themydron. *Physiol. Zool.*, 2.

DIRK SCHULZE-MAKUCH, L. N. I. Life in the Universe Expectations and Constraints [Online].

FABRICE J. FONTAINE, W. S. D. W., DAVID A. BUTTERFIELD 2007. Physical controls on the salinity of mid-ocean ridge hydrothermal vent fluids. *Earth and Planetary Science Letters*, 257.

FORREST, M. J. 2004. *The geology, geochemistry and ecology of a shallow water submarine hydrothermal vent in bahia Concepcion, Baja California Sur, Mexico* The Faculty of the Institute of Earth Systems Science & Policy California State University Monterey Bay.

FRITZ, J., NEALE, P., DAVIS, R., PELLOQUIN, J.: 2008. Response of Antarctic phytoplankton to solar UVR exposure: Inhibition and recovery of photosynthesis in coastal and pelagic assemblages. *Marine Ecology* 365.

G., H. Y. 2011. "Residence of habitat-specific anammox bacteria in the deep-sea subsurface sediments of the South China Sea: analyses of marker gene abundance with physical chemical parameters". *Microb Ecol.* .

HADJIBIROS, K. 2013. Ecology and Applied Environmental Science.

JIMENO, A. B. 2009 Biología 2.

JOËL RADFORD-KNOERY, C. R. G., J.-L. CHARLOU, J.-P. DONVAL, Y. FOUQUET 2001 Distribution and behavior of dissolved hydrogen sulfide in hydrothermal plumes *Limnology and Oceanography*.

KENNETH S. JOHNSON, C. L. B., CAROLE M CHILDRESS 2015. In Situ Measurements of Chemical Distributions in a Deep-Sea Hydrothermal Vent Field. *SCIENCE*, 23I.

KIRK, J. 2011. Light and Photosynthesis in Aquatic Ecosystems.

KNIGHT, H. 2010. Bugs will give us free power while cleaning our sewage". *New Scientist.*

M, L. 2011. "Spatial distribution and abundances of ammonia-oxidizing archaea (AOA) and ammonia-oxidizing bacteria (AOB) in mangrove sediments". *Appl Microbiol Biotechnol.*

MICHEL, N. P. R. C. O. M. L.-M. 2013. The potential for photosynthesis in hydrothermal vents: a new avenue for life in the Universe? *Astrophys Space Sci*, 346.

ORTIZ, R. P. C. 2017. *La Habitabilidad de los Entornos Naturales* La Habana. PENTYLIUK, N. 2014. Variations in oxygen level in relation to temperature in the hydrothermal vents of the Juan de Fuca Ridge. *Oceans First*, **1**, 51-58.

POHLMAN, J. W. 2011. The biogeochemistry of anchialine caves: progress and possibilities. *Springer Science+Business*, 677.

POR, F. 2008. Deuterobiophere the Chemosynthetic Second Biosphere of the Globe. *ntegrative Zoology*.

R. D. VETTER, M. E. W., AARON L. KURTSMAN AND G. N. SOMERO 1987. Sulfide Detoxification by the Hydrothermal Vent Crab Bythograea thermydron and OtherDecapod Crustaceans. *Physiological Zoology*, 60.

REIMANN, J. J., MIKE S.M.; KELTJENS, JAN T. 2015. Chapter 7 Metal Enzymes in "Impossible" Microorganisms Catalyzing the Anaerobic Oxidation of Ammonium and Methane". In Peter M.H. Kroneck and Martha E. Sosa Torres. Sustaining Life on Planet Earth: Metalloenzymes Mastering Dioxygen and Other Chewy Gases. Metal Ions in Life Sciences. *Springer*.

ROLANDO CARDENAS, N. P., JESUS MARTINEZ-FRIAS AND OSMEL MARTIN 2014. On the Habitability of Aquaplanets. *Challenges*.

ROLANDO CÁRDENAS ORTIZ, N. P. D., DAILÉ AVILA-ALONSO Y ROSMERY NODARSE-ZULUETA. 2017. ¿Se originó la vida en el eón Hadeico?; De manera fotosintética o quimiosintética ? [Online].

SANDER W. HOGEWONING, E. W., PETER DOUWSTRA, GOVERT TROUWBORST, WIM VAN IEPEREN,ROBERTA CROCE, AND JEREMY HARBINSONA 2012. Photosynthetic Quantum Yield Dynamics: From Photosystems to Leaves. *American Society of Plant Biologists*, 24.

T.D. SHARKEY, J. D. A. M. A. J. P. A synopsis about the biochemistry and photochemistry of terrestrial photosynthesis.

VOLK, T. 1987. Feedbacks between weathering and atmospheric CO2 over the last 100 million years. *American Journal of Science*, 763.

YAMAMOTO, T. A. E. A. G. R. T. 2007. Stability and dynamical behavior in a lake-model and implications for regime shifts in real lakes. 2006.

YAN, J. H., SCM; OP DEN CAMP, HJM; VAN NIFTRIK, L; STAHL, DA; KONNEKE, M; RUSH, D; SINNINGHE DAMSTE, JS; HU, YY; JETTEN 2013. "Mimicking the oxygen minimum zones: stimulating interaction of aerobic archaeal and anaerobic bacterial ammonia oxidizers in a laboratory-scale model system". *Environ Microbiol*.