



UNIVERSIDAD AUTÓNOMA DEL ESTADO DE MORELOS

FACULTAD DE CIENCIAS BIOLÓGICAS

**CUANTIFICACIÓN DE LA HABITABILIDAD DE LA LUNA ENCÉLADO A
PARTIR DE ANÁLOGOS METABÓLICOS E HIDROTERMALES
TERRESTRES**

TESIS PROFESIONAL

QUE PARA OBTENER EL TÍTULO DE:

B I Ó L O G O

P R E S E N T A:

CARLOS ALBERTO SORIANO LÓPEZ

CODIRECTORAS DE TESIS:

DRA. LILIA MONTOYA LORENZANA

DRA. ELVA ESCOBAR-BRIONES



CUERNAVACA, MORELOS

Octubre, 2020.

Índice general	Pág.
1. Introducción	1
2. Marco teórico	3
2.1. La luna Encélado	3
2.1.1. Características físicas del satélite	3
2.1.2. Características geológicas	6
2.1.3. Situación térmica del satélite	8
2.1.4. Características del océano	9
2.2. Procesos hidrotermales: aspectos geoquímicos	12
2.3. Sustento del hidrotermalismo en Encélado	14
2.4. Habitabilidad y vida en la Tierra	20
2.4.1. Habitabilidad cuantitativa	24
3. Planteamiento del problema y propuesta de solución	29
3.1. Selección de las ventila análoga a Encélado	29
3.2. Selección de los metabolismos asociados a sistemas hidrotermales	33
3.3. Estimación de biomasa en el sistema por medio de la energía de Gibbs.	36
4. Justificación	38
5. Hipótesis	40
6. Objetivos	40
7. Conceptualización del problema	41
7.1. Estimación de la energía de Gibbs disponible en un ambiente análogo, a partir de sus características fisicoquímicas.	41
7.2. Conversión de la energía de un metabolismo disimilatorio a biomasa	44
7.3. Interpretación de la cantidad de biomasa como unidad de habitabilidad o como índice de la misma.	45
7.4. Cálculo de biomasa	45
8. Resultados	53

8.1.	Acotamiento de los intervalos de temperatura y pH de Encélado y en sus sistemas análogos	53
8.2.	Prevalencia de moléculas presentes en los sitios de interés (Encélado y análogos) tras la comparación de condiciones fisicoquímicas	55
8.3.	Análisis de datos bajo pruebas de normalidad Shapiro - Wilk y de Anderson – Darling	56
8.4.	Análisis de los conjuntos de datos con el índice de plausibilidad: valor de P	57
8.5.	Acotamiento de los intervalos de concentración (mínima y máxima) de las moléculas presentes en sistemas análogos y que forman pares redox en metabolismos disimilatorios	59
8.6.	Energía libre de las reacciones disimilatorias asociadas a sistemas hidrotermales terrestres en función de la energía de formación	63
8.7.	Energía libre de las reacciones disimilatorias asociadas a sistemas hidrotermales terrestres en función de la concentración de reactantes y productos en Encélado y sus sistemas análogos	65
8.8.	Energía libre de las reacciones disimilatorias asociadas a sistemas hidrotermales terrestres en función de pH	67
8.9.	Energía libre de las reacciones disimilatorias asociadas a sistemas hidrotermales terrestres en función de temperatura	69
8.10.	Cuantificación de la producción de moléculas energéticas	73
8.11.	Estimación de la biomasa potencialmente sustentable en Encélado y su comparación con la Tierra y Europa	75
9. Discusión		84
10. Conclusiones		93
11. Bibliografía		98
12. Apéndices		110

ÍNDICE DE TABLAS E IMÁGENES

Figuras	Pág.
Figura 1.- Representación gráfica de las zonas diferenciadas que componen a Encélado.	5
Figura 2.- Fotografía del Satélite Encélado donde se aprecian algunos de los rasgos geológicos en su superficie, en particular, las famosas “rayas de tigre” en el hemisferio sur.	6
Figura 3.- Imágenes de los hemisferios norte y sur de Encélado donde se muestran las 4 depresiones del polo sur denominadas “Rayas de Tigre”.	7
Figura 4.- Imagen que muestra plumas emanando desde el polo sur.	11
Figura 5.- Esquemático de los seis tipos de circulación de fluidos hidrotermales.	14
Figura 6.- Mosaico de imágenes que muestran algunas chimeneas (monolitos de carbonato) pertenecientes al campo <i>Lost City</i> .	32
Figura 7.- Diagrama representativo de la metodología desarrollada en este trabajo.	41
Figura 8.- Distribución de muestras de fluidos de los sitios posiblemente análogos y Encélado, en función de pH y temperatura. Los números representan a los campos hidrotermales análogos considerados en el presente trabajo en distintas localidades.	54
Figura 9.- A) Diagrama de Venn sobre coincidencia de presencia de elementos y compuestos en los sitios de interés del proyecto y B) Esquema de coincidencia de reacciones metabólicas de acuerdo al par redox, en dos sitios análogos y Encélado.	56
Figura 10.- Mapa de la localización de los sitios posiblemente análogos incluidos en el presente trabajo.	57
Figura 11.- Gráfico que muestra la distribución de concentraciones molares (M) de tres pares redox (de los campos <i>Lost City</i> y Omán): A) $H_2 - O_2$; B) $H_2 - CO_2$ y C) $CH_4 - O_2$.	61
Figura 12.- Distribución de la energía libre en función de temperatura.	70
Figura 13.- Producción anual de biomasa (g/año) a través de las reacciones metabólicas 7, 10 y 13 bajo distintas variables (pH y temperatura) con base en el flujo hidrotermal mínimo propuesto para Encélado.	76
Figura 14.- Producción anual de biomasa (g/año). A) A través de las reacciones metabólicas de los tres órdenes de importancia bajo la variable de pH. B) A través de las reacciones de primer orden de importancia (7), (10) y (13) bajo la variable de temperatura). Ambas con base ahora, en el flujo hidrotermal máximo propuesto para Encélado.	77
Figura 15.- Producción anual de biomasa (g/año) en las reacciones 7, 10 y 13 según los mínimos y máximos de flujos y reactantes.	78
Tablas	
Tabla 1.- Datos comparativos de algunos cuerpos del sistema solar.	3
Tabla 2.- Registro de la composición química de la pluma de Encélado	9

Tabla 3.- Características químicas en los fluidos hidrotermales de algunas localidades con actividad hidrotermal.	30
Tabla 4.- Selección de las reacciones redox más conocidas que están asociadas a microbios quimilitoautótrofos en ventilas hidrotermales.	35
Tabla 5.- Energía generada (ΔG°) a partir de la hidrólisis de los enlaces de algunas moléculas orgánicas	37
Tabla 6.- Flujo de material (agua circulante) en ventilas de sistemas hidrotermales terrestres Europa y Encélado.	46
Tabla 7.- Comparación de algunos parámetros entre Tierra, Europa y Encélado relacionados con su habitabilidad.	49
Tabla 8.- Concentraciones de las moléculas identificadas en los ambientes análogos bajo pruebas de normalidad (Shapiro-Wilk [W] y Anderson-Darling [A]).	58
Tabla 9.- Concentraciones molares (M [concentración en moles de soluto por litro de disolución]) mínimas y máximas de reactantes en sitios análogos, que participan en reacciones metabólicas asociadas a microorganismos de ventilas hidrotermales.	62
Tabla 10.- Energía de Gibbs estándar (ΔG°) de las reacciones de primer, segundo y tercer orden según la diferencia de la energía libre de formación de productos y reactivos.	64
Tabla 11.- Energías libres mínimas y máximas en función de las concentraciones proporcionada por las reacciones (7), (10) y (13).	66
Tabla 12.- Energías libres generada por las reacciones metabólicas de primer, segundo y tercer orden (que son, en este trabajo, las menos plausibles de efectuarse) planteadas en Encélado según cambios de pH.	68
Tabla 13.- Energía libre generada por las reacciones metabólicas de primer y segundo orden planteadas en Encélado según distintas temperaturas.	71
Tabla 14.- Cantidad de moles de moléculas formadas por ΔG dada por reacciones metabólicas de primer orden ((7), (10) y (13)) en función de distintas variables (pH, temperatura y concentración).	73
Tabla 15.- Trabajos previos que calculan la producción anual de biomasa entre la Tierra, Europa y Encélado.	80
Tabla 16.- Comparación sobre biomasa calculada en este trabajo en Encélado y Europa utilizando la misma metodología.	81
Tabla 17.- Tabla de organismos procarióticos con alguno de los metabolismos disimilatorios que se propone podrían ocurrir en Encélado. Se lista el nombre del género	83
Tabla 18.- Comparación entre la biomasa por m^2 de superficie entre la Tierra y Encélado.	91

AGRADECIMIENTOS

A la Dra. Lilia Montoya Lorenzana y a la Dra. Elva Escobar-Briones, coodirectoras y pilares también, de esta tesis. A ambas, mil gracias por su apoyo, consejos, acompañamiento, orientación y paciencia para conmigo. Les agradezco también por ser dos referentes científicos de quienes he aprendido mucho.

También a la Dra. Ma. Marcela Osorio Beristain, a la Dra. Ma. Del Rayo Sánchez Carbente, a la Dra. Ma. Guadalupe Cordero Tercero y al Mtro. Ricardo Miranda Blancas: por el tiempo que dedicaron en la revisión de esta tesis, por sus correcciones y sugerencias todas.

Finalmente, y de manera especial, a mis padres, por quienes estoy aquí

1. INTRODUCCIÓN

Actualmente, el satélite de Saturno, Encélado, representa un sitio de gran relevancia planetaria e interés astrobiológico en nuestro sistema solar, debido a sus características físicas, geológicas y químicas; p.ej. este tiene un océano interno, múltiples chorros de vapor de agua en el hemisferio sur que arrastran consigo compuestos orgánicos y granos de hielo, características que han sido detectadas por la sonda espacial Cassini, que definen a Encélado como un cuerpo helado conocido en nuestro sistema solar, geológicamente activo (Nimmo *et al.*, 2007; McKay *et al.*, 2008; Dougherty *et al.*, 2009; Spencer & Nimmo, 2013; Nimmo y Porco, 2014; Travis & Schubert, 2015; Crouch *et al.*, 2017).

Encélado fue descubierto en el año de 1789 por el astrónomo William Herschel (Spencer *et al.*, 2006). Su exploración en los últimos cinco lustros ha causado fascinación y asombro debido al descubrimiento de una pluma de vapor de agua emanando desde su polo sur. El sobrevuelo sobre el satélite en julio del 2005, realizado por la nave espacial Cassini, reveló su naturaleza activa (Porco *et al.*, 2006; Spencer *et al.*, 2009) y desde entonces, ha continuado el estudio sobre este satélite.

En el contexto astrobiológico, el hecho de que en Encélado coexistan agua en estado líquido, una alta riqueza en compuestos orgánicos, y una fuente de energía que favorece diversas reacciones químicas (p.ej. por hidrotermalismo), abre la posibilidad de suponer la idea de que Encélado puede ser habitable (Parkinson *et al.*, 2007; Spencer *et al.*, 2009; Kieffer & Jakosky, 2008; McKay *et al.*, 2008; Lunine *et al.*, 2015; MacKenzie *et al.*, 2016). Lo anterior se ha planteado con base en que muchas de las piezas clave necesarias para la vida se producen en sistemas serpentinizados, es decir, agua líquida, potencial fuente de energía y en algunos casos, compuestos orgánicos (indirectamente) (Amador *et al.*, 2017), que en conjunto, podrían favorecer las reacciones que se presentan en distintas vías metabólicas.

Así mismo, aún bajo la premisa de que Encélado es habitable, es imperativa la cuantificación de dicha habitabilidad. Esto a razón de que la cuantificación de la habitabilidad de otros cuerpos planetarios puede brindar información sobre la distribución de la vida en el Universo, los organismos vivos y la habitabilidad.

En ese sentido, el presente proyecto se ocupa de ofrecer una aproximación cuantitativa de la habitabilidad del satélite Encélado con base en vida quimiosintética, es decir, aquella que aprovecha los desequilibrios químicos; por lo que este es el primer trabajo de Astrobiología en México enfocado en la posible habitabilidad de dicho satélite.

2. MARCO TEÓRICO

2.1. La luna Encélado

2.1.1. Características físicas del Satélite

El satélite Encélado es un cuerpo planetario con un radio de ~252 km, cubierto por una capa de hielo (Thomas *et al.*, 2007, Spencer *et al.*, 2009) y cuya masa, calculada por Jacobson y coautores (2006) es de $10.8022 \pm 0.0101 \times 10^{19}$ kg. El tamaño comparativo de Encélado y su distancia a Saturno se presentan en la tabla 1.

Este cuerpo helado tiene una densidad media de $1,609 \text{ kg/m}^3$ (Jacobson *et al.*, 2006; Thomas *et al.*, 2007). Dada esta densidad, Encélado está probablemente compuesto por una fracción de masa de roca de ~ 50 - 60% y de hielo-agua de ~ 50- 40% (Spencer *et al.*, 2009). El núcleo de Encélado (posiblemente condrítico carbonáceo) es de un tamaño de entre ~150 y 190 km con una densidad de ~ $3,500 \text{ kg/m}^3$ y su presión a 100 km de profundidad, es equivalente a la encontrada a 300 m de profundidad en la Tierra (Nimmo & Porco, 2014; Ramírez, 2017).

Tabla 1.- Datos comparativos de algunos cuerpos del sistema solar.

Cuerpo planetario	Radio (km)	Distancia al Sol (UA) ^[A]	Distancia planeta-satélite (km)
Tierra	6,371.008 ^[1]	1 ^[2]	-
Luna	1,737.4 ^[1]	-	384,400 ^[3]
Saturno	58,232 ^[1]	9.5 ^[2]	-
Encélado	252.1 ^[1]	-	294,710.52 ^[4]
Júpiter	69,911 ^[1]	5.2 ^[2]	-
Europa	1,560.8 ^[1]	-	671,000 ^[5]

Notas: ^[A] 1 Unidad Astronómica (UA) equivale a ~150,000,000 km.

^[1] (Archinal *et al.*, 2011); ^[2] (Gombosi *et al.*, 2009); ^[3] (NASA); ^[4] (Kivelson, 2006) y ^[5] (NASA)

Las observaciones de la nave espacial Cassini revelaron una atmósfera dinámica compuesta principalmente de iones, donde posteriormente se detectaron plumas activas que emanan de fracturas en el hemisferio sur y cerca del polo sur (Dougherty *et al.*, 2009). Spencer y coautores (2009) estiman que la composición de la superficie coincide con la composición observada en la pluma (compuesta por H₂O, CO₂ y orgánicos).

La superficie del satélite tiene una temperatura promedio entre 70 y 80 K (-203.15 y -193.15 °C, respectivamente) (Dougherty *et al.*, 2009; Howett *et al.*, 2010; Nimmo y Porco, 2014). Goguen y coautores (2013) sugieren que, regionalmente, la temperatura en el polo sur es de 197 ± 20 K (-76.15 °C). Sekine y coautores (2015), reportan que las nanopartículas de sílice detectadas en la pluma de Encélado provienen de reacciones generadas a una temperatura de ~ 373 K (~ 99.85 °C), esto tras el acercamiento al magma; Ramírez (2017) sugiere que la interfaz núcleo-océano, presenta esa misma temperatura.

Encélado es uno de los cuerpos planetarios con mayor albedo¹ en el sistema solar. Durante la noche del 13 de enero de 2005, una alineación perfecta entre Sol, la Tierra y Saturno, permitió la medición del albedo de los satélites de Saturno con mayor precisión (Verbiscer *et al.*, 2007). Actualmente, el valor del albedo en Encélado se ha determinado entre $\sim 0.8 - 1$ y en donde 1 es el valor más alto (Howett *et al.*, 2010; Spencer *et al.*, 2006; Nimmo y Porco, 2014). El alto valor del albedo se debe a que la superficie está compuesta casi en su totalidad por hielo de agua.

¹ Coeficiente de la radiación reflejada por una superficie respecto a la radiación que incide sobre ella.

Respecto a la estructura interior, se estima que este satélite helado es un cuerpo planetario organizado en capas (ver figura 1). Para [Nimmo y Porco \(2014\)](#), Encélado presenta estructuralmente dos capas:

- a) una superficial de agua (H_2O), con una densidad entre 900 y 950 kg/m^3 y un grosor de 47 a 61 km (para estos autores la superficie es mayormente de agua congelada y el mar u océano es regional y se localiza debajo del polo sur del satélite). La superficie está dominada por hielo con un tamaño de partícula entre 10 y $100 \mu\text{m}$.
- b) Un núcleo de silicato.

En el presente trabajo se considera a la capa subsuperficial de agua como una zona más, dando así tres zonas diferenciadas: **a)** capa de hielo con un grosor de 150 a 170 km ([Schubert et al., 2007](#)); **b)** capa u océano global de agua líquida de 43 a 61 km y **c)** un núcleo presumiblemente de silicato de entre 150 y 190 km de grosor ([Nimmo & Porco, 2014](#), [Nimmo et al., 2007](#)) con un radio de $\sim 160 \text{ km}$ ([Olgin et al., 2011](#), [Schubert et al., 2007](#); [Ramírez, 2017](#)).

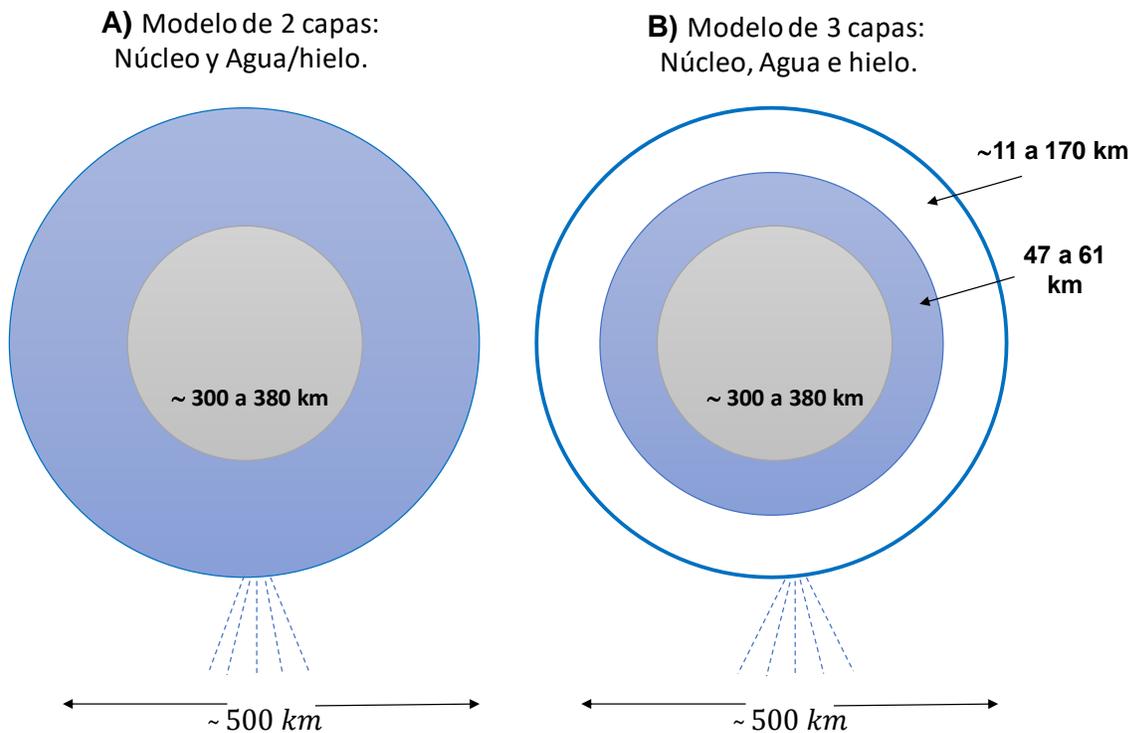


Figura 1.- Representación gráfica de las zonas diferenciadas que componen a Encélado.
Elaboración propia con base en los datos de la sección 2.1.1.

2.1.2. Características geológicas

Encélado es un cuerpo planetario muy activo geológicamente, principalmente, en la región de su polo sur (Spencer *et al.*, 2006; Porco *et al.*, 2006; Verbiscer *et al.*, 2007; Kite & Rubin, 2016). La percepción anterior se debe principalmente a la interpretación de las imágenes y mediciones obtenidas por Cassini durante sus sobrevuelos del año 2005 que indican que el satélite presenta rasgos geológicos únicos, por ejemplo, las fracturas denominadas “Rayas de Tigre” (figura 2).

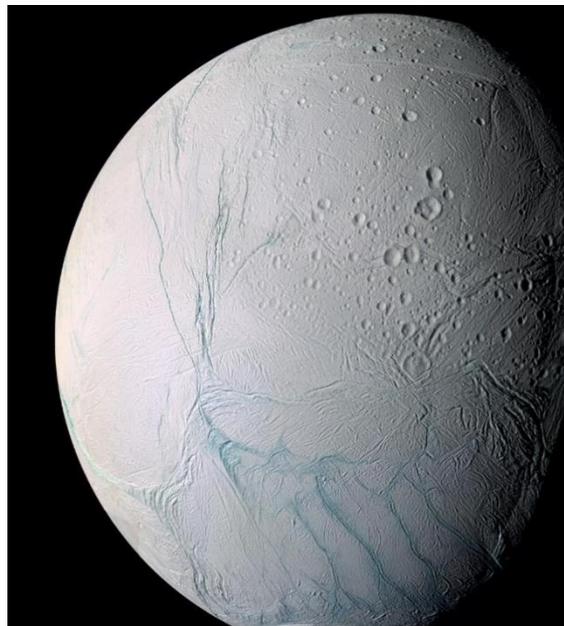


Figura 2.- Fotografía del Satélite Encélado donde se aprecian algunos de los rasgos geológicos en su superficie, en particular, las famosas “rayas de tigre” en el hemisferio sur.

Crédito de la imagen: [NASA](#).

Las “Rayas de Tigre” son cuatro fisuras que se encuentran en el hemisferio sur (ver figura 3) en donde parece estar concentrada la mayoría de la actividad

tectónica actual (Brown *et al.*, 2006; Porco *et al.*, 2006; Spencer *et al.*, 2006; Kieffer & Jakosky, 2008; Spencer & Nimmo, 2013). Estas son descritas como prominentes depresiones lineales de ~ 0.3 km de profundidad, una longitud de 130 a 135 km y 2 km de ancho además de estar separadas por regiones de aproximadamente 35 km (Spencer *et al.*, 2009, Patthoff & Kattenhorn, 2011; Nimmo & Porco, 2014). Tales fisuras presentan una temperatura de ~167 K (-106.15 °C) (Dougherty *et al.*, 2009). De dichas depresiones emanan aproximadamente 100 chorros de agua con moléculas orgánicas e inorgánicas disueltas (Nimmo & Porco, 2014; Lunine *et al.*, 2015). Parte de este material termina formando parte del anillo E de Saturno. Según Tokar y coautores (2006) y Postberg y coautores (2008), la mezcla es arrojada a una tasa de ~100 kg/s (3×10^{27} moléculas/s), aunque Spencer y coautores (2009) infieren una tasa de ~200 kg/s de vapor de agua (H₂O). Algunas de las moléculas en disolución son nitrógeno molecular (N₂), dióxido de carbono (CO₂), metano (CH₄), amoníaco (NH₃) e hidrocarburos como el etileno (C₂H₄), entre otras.

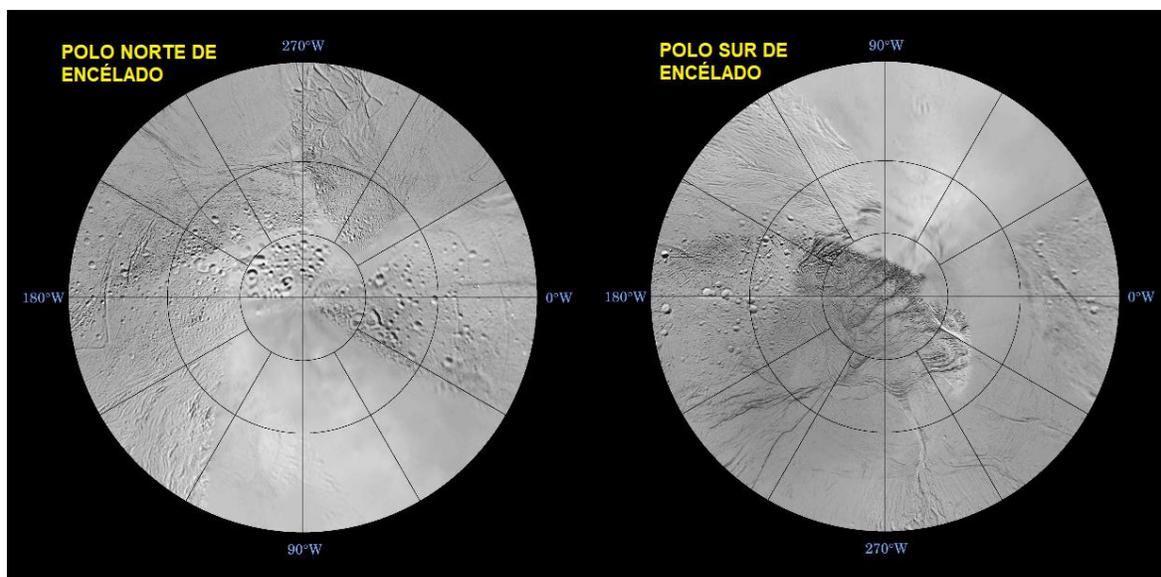


Figura 3.- Imágenes de los hemisferios norte y sur de Encélado donde se muestran las 4 depresiones del polo sur denominadas “Rayas de Tigre”. Imagen modificada de: [NASA](#).

Las plumas del hemisferio sur del satélite son la fuente de las moléculas que dan lugar al anillo E que envuelve al menos a once de los satélites de Saturno (Verbiscer *et al.*, 2007; Lunine *et al.*, 2015). Para Spencer y coautores (2009) el anillo E está compuesto, principalmente, de las partículas pequeñas que escapan fácilmente de Encélado.

2.1.3 Situación térmica del satélite

Mediciones infrarrojas de alta resolución sugieren que las regiones con mayor flujo de energía térmica a lo largo de las fracturas (de donde emanan los chorros activos) tienen una longitud que va desde pocos a decenas de metros de longitud (Nimmo & Porco, 2014; Lunine *et al.*, 2015). Dos explicaciones se proponen para la energía presente en las “Rayas de Tigre”: una es que el calor se produce por disipación de marea y la otra es que se trata de calor generado por decaimiento radiactivo. En ambos casos es posible una actividad criovolcánica a la que se le puede asociar directa o indirectamente, una actividad hidrotermal (Porco *et al.*, 2006; Nimmo & Porco, 2014).

Spencer y coautores (2009) plantean que la fuente más plausible de la energía térmica en el satélite, y que sería la principal responsable de la existencia de un océano y de la mayor parte de su actividad geológica, es la proveniente de las mareas gravitacionales; estas se producen por la interacción gravitacional entre el satélite y el planeta al tiempo que el primero se traslada alrededor del segundo en una órbita elíptica. Esta fuente de energía se disipa en calor que promueve convección y reacciones, como la serpentización a baja temperatura (ver sección 2.3) (Travis & Schubert, 2015).

Según Spencer y coautores, (2009), las mareas (generadas por fuerzas gravitatorias) generan calor, y así como pasa en nuestro sistema Tierra-Luna, la interacción gravitatoria en el sistema Saturno-Encélado crea mareas, generando calor en su interior. Nimmo y Porco (2014) estiman por mediciones del instrumento CIRS (*Composite Infrared Spectrometer*) de Cassini, que de las “Rayas de Tigre”

emana una energía de ~5 GW, mientras que [Howett y coautores \(2011\)](#) calculan un valor de 15.8 ± 3.1 GW; [Vance \(2018\)](#) propone que posiblemente la potencia en todo el interior puede alcanzar los 20 GW.

2.1.4 Características del océano

Cassini obtuvo diversos datos respecto a la composición química y las características fisicoquímicas de los chorros de agua del satélite, que mostraron una enorme riqueza química que proporciona un panorama favorable para la promoción de diversas reacciones químicas ([Waite et al., 2017](#); [Waite et al., 2011](#); [MacKenzie et al., 2016](#)). El conjunto de moléculas identificadas en Encélado se presenta en la tabla 2. Asimismo, con los datos químicos se reafirma el supuesto de que los chorros de vapor de agua emanados del polo sur de Encélado provienen de un depósito de agua líquida, posiblemente un océano ([Porco et al., 2006](#); [Patthoff & Kattenhorn, 2011](#); [Nimmo et al., 2007](#); [Postberg, et al. 2015](#)), en donde podrían ocurrir procesos hidrotermales activos ([Spencer et al., 2009](#); [Waite et al., 2011](#)).

El reservorio de agua líquida de Encélado, debajo de la corteza de hielo, es un posible océano global o regional ([Nimmo & Porco, 2014](#), [Less et al., 2014](#); [Postberg et al., 2015](#)). Según [Porco y coautores \(2006\)](#), la pluma (conjunto de chorros con base en mezcla de vapor de agua, otras moléculas y polvo) conforma una columna que alcanza hasta 30 km de altura, donde la densidad del vapor de agua es de 7.16×10^6 kg por m^3 . Tal pluma está compuesta en un ~90 % de vapor de agua y granos de hielo ([Nimmo & Porco, 2014](#)) y en un ~10 % de otras moléculas.

Tabla 2.- Registro de la composición química de la pluma y otras regiones de Encélado:

Pluma
Elementos: ^{40}Ar , Br, Ca, Cl, C ^[A] , K, Mg, N ^[B] , Na
Iones: Si^+ , O^+ , NH_4^+ , HCN^+
Moléculas orgánicas: CH_3OH , $\text{C}_2\text{H}_4\text{O}$, $\text{C}_2\text{H}_6\text{O}$, H_2CO
Moléculas inorgánicas: H_2 ^[1] , N_2 , CO , CO_2 ^[2] , H_2O_2 ^[3] , NH_3 ^[4] , H_2S , H_2O

Otros compuestos CH ₄ ^[5]
Superficie H ₂ O y H ₂ O ₂ ^[3]
Hidrocarburos detectados C ₂ H ⁺ _{3,4,5, 6} ; C ₃ H ⁺ _{5,6,7,8} ; CH ₃ ⁺ ; CH ₄ ; C ₄ H ⁺ _{2, 4, 6, 7,8,9, 10} ; C ₅ H ⁺ _{6,12} ; C ₆ H ⁺ ₆

^[A] Inorgánico. ^[B] Reducido. Concentración (%): ^[1] 0.4-1.4; ^[2] 0.3 – 0.8; ^[3] 0.5; ^[4] 0.4 – 1 y ^[5] 0.1 - 0.3.

(Glein *et al.*, 2016; Hodyss *et al.*, 2009; Hsu *et al.*, 2015; Mousis *et al.*, 2009; Newman *et al.*, 2007; Newman *et al.*, 2007; Waite *et al.*, 2006; Waite *et al.*, 2009; Waite *et al.*, 2011; Waite *et al.*, 2017).

La caracterización química de la pluma de Encélado se llevó a cabo mediante espectrometría con varios instrumentos del Cassini: CDA, UVIS, VIMS, CIRS e INMS; este conjunto de instrumentos detectó los distintos elementos, moléculas y compuestos (ver tabla 2) (JPL-NASA, 2004; Porco *et al.*, 2006; Spencer *et al.*, 2009).

Entre los compuestos detectados por los instrumentos de Cassini que son principalmente relevantes para este trabajo se encuentran principalmente el H₂, CO₂ y el CH₄.

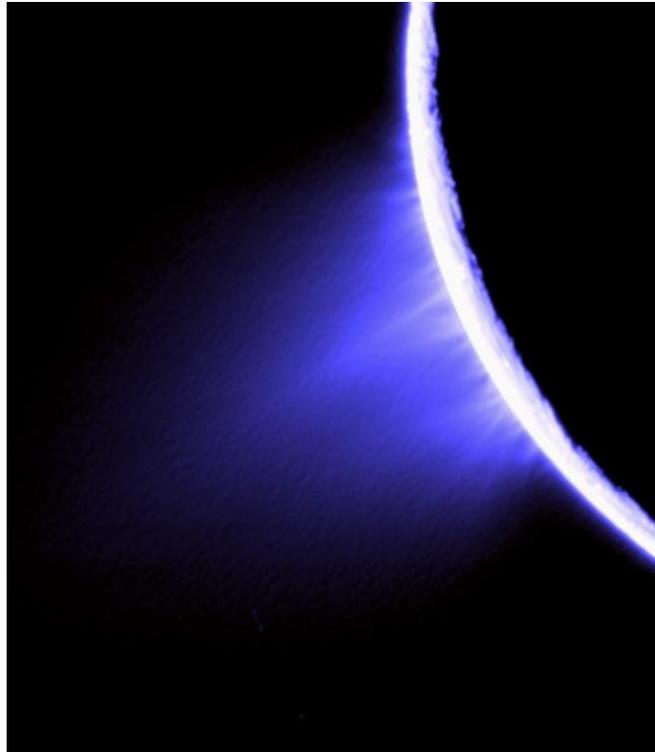


Figura 4.- Imagen que muestra plumas emanando desde el polo sur.

Crédito de la imagen: NASA.

Para [Nimmno y Porco \(2014\)](#), el amoníaco (NH_3) tiene importancia astrobiológica por su propiedad anticongelante por la situación térmica del océano de Encélado, es decir, el océano tiene una baja temperatura y el amoníaco puede contribuir a mantener el agua en estado líquido. Además, el amoníaco es una fuente de nitrógeno biológicamente disponible para la vida en la Tierra.

Los chorros, además de agua, contienen diversos granos de hielo y moléculas como p.ej. H_2 y CH_4 (ver tabla 2). La explicación es que los granos, de unos pocos micrómetros y ricos en cloruro de sodio (NaCl), se forman por la congelación instantánea de gotas de agua salada proveniente de un depósito subsuperficial (posiblemente de un océano subsuperficial o de un acuífero) que ha estado en contacto con el núcleo de silicato y que alimenta a los chorros ([Spencer et al., 2009](#); [Nimmo y Porco, 2014](#)). Lo anterior representan una evidencia directa de agua líquida subsuperficial y ayuda a inferir algunos procesos internos del satélite.

2.2 Procesos hidrotermales: aspectos geoquímicos

Los procesos de alteración hidrotermal ocurren donde existe infiltración de agua a través de fracturas, la cual entra en contacto con una fuente de calor (magma); el agua al calentarse se convierte en vapor que sale expulsado a través de las fracturas arrastrando consigo minerales y metales. En la Tierra, esto se presenta por circulación y/o flujo de fluido oceánico a través de grietas que conectan con la corteza oceánica, y en el que una cámara magmática transfiere energía calorífica al agua por convección (Colin-Garcia. *et al.*, 2016; Humphris & Klein, 2017). En un sistema hidrotermal hay procesos geoquímicos y físicos que provocan alteraciones hidrotermales, que pueden ser de alta (>300 °C) o baja temperatura (~ 100 °C) y dan lugar a reacciones de hidratación, hidrólisis y oxidación (Ramírez, 2017).

Los procesos hidrotermales se originan en las fisuras del lecho oceánico, principalmente en los límites de placas divergentes (Colin-Garcia. *et al.*, 2016) y también en zonas de destrucción de los fondos marinos (p.ej. el anillo de Fuego en el Pacífico), donde las placas tectónicas se desplazan dejando espacios por los que se filtra agua oceánica con una temperatura de 2 a 4 °C.

Conforme el agua se aproxima a la cámara magmática, a profundidades superiores a los 2 800 m por debajo del nivel del mar, ocurre una alteración física en la que el agua se calienta y entra a una fase a alta presión y temperatura. Esta es la fase del agua supercrítica, donde sus propiedades difieren totalmente de las del agua en la superficie. El agua supercrítica tiene una temperatura que puede rondar 400 °C o más y la presión supera los 300 bares; esta agua es altamente corrosiva para las rocas de silicato, una propiedad de importancia cuando se estudian sistemas hidrotermales profundos y la alteración de rocas y sedimentos (Hovland *et al.*, 2006; Hovland *et al.*, 2006; Hovland *et al.*, 2006). La convección ocasiona el ascenso del agua a modo de un géiser submarino con temperaturas superiores a 300 °C (temperaturas frecuentes en fumarolas negras). El agua disuelve a su paso los contenidos minerales de las rocas de la propia corteza (Lara-Lara *et al.*, 2008),

por lo que diversos elementos y compuestos (p.ej. azufre, el hierro, el cobre, el zinc y otros metales) pueden provenir de estos procesos (Colin-Garcia. *et al.*, 2016).

La composición de las partículas asociadas a los fluidos termales en las ventilas de las dorsales oceánicas terrestres es esencialmente: Cl^- , Na^+ , Ca^{2+} , Mg^{2+} , SiO_2 , H_2O , Fe^{2+} , K y H_2 (Ramírez, 2017). También se pueden encontrar SO_4^{2-} y PO_4^{3-} , y otros elementos como Mn, Li, Rb, Cs, y volátiles liberados de las reacciones de la roca fluida y la desgasificación del magma (H_2 , CO_2 y CH_4), que pueden ser aprovechados por algunos microorganismos (Humphris & Klein, 2017). Ejemplo son las comunidades de respiraderos de aguas profundas localizadas entre 2.8 y 10 km bajo el nivel del mar que obtienen energía de la reacción del sulfuro de hidrógeno (H_2S) del respiradero cuando entra en contacto con el oxígeno (O_2) disuelto en el agua de mar (Spencer *et al.*, 2009) así como también de reacciones donde participan por ejemplo el hidrógeno y el metano (Urabe, 2015).

Los sistemas hidrotermales se pueden clasificar según distintas variables geológicas (Colin-Garcia *et al.*, 2016) siendo la profundidad una de las más importantes, pues esta determina las alteraciones fisicoquímicas de los compuestos resultantes de los procesos hidrotermales (Hovland *et al.*, 2006).

En la figura 5 se muestran distintos tipos de sistemas hidrotermales representados por seis esquemas según su tipo de roca de basamento, permeabilidad y del tamaño y duración de la fuente de calor. El número 4, representa los sistemas hidrotermales de interés en este proyecto (ventilas blancas) debido a que no hay contacto directo con la cámara magmática, sino que el flujo de calor es por convección; similar a lo que se propone, sucede en Encélado. En las ventilas blancas el tipo de roca es ultramáfica (ver figura A1 del apéndice A) y el hidrógeno (H_2) es muy abundante como resultado de serpentinización (ver siguiente sección) (Urabe, 2015).

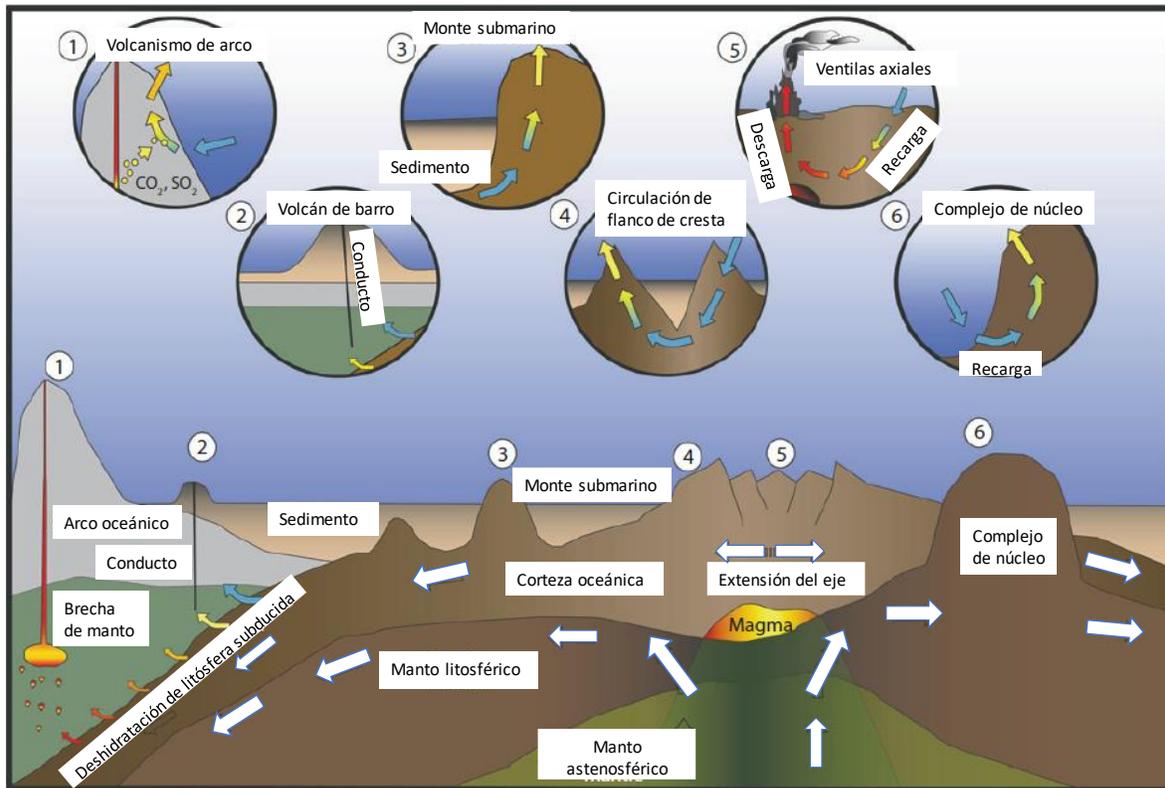


Figura 5.- Esquema de los seis tipos de circulación de fluidos hidrotermales. Imagen modificada de [Bach y Reeves \(2018\)](#).

2.3 Sustento del hidrotermalismo en Encélado

Dada la asociación común del agua líquida con el lecho de roca, rico en olivino en la Tierra (p.ej. la Ofiolita Tablelands, Canadá, ([Brazelton et al., 2013](#))), es probable que existan entornos geoquímicos similares en el sistema solar como pueden ser los satélites helados de Júpiter y Saturno ([Amador, Bandfield, Brazelton, & Kelley, 2017](#)).

Se ha sugerido que las reacciones de serpentinización pueden influir en el desarrollo de algunos objetos helados del sistema solar, como Encélado, ya que pueden generar calor en una región determinada que podría resultar en la fusión del hielo, cambiar la densidad de la roca, o contribuir en los procesos energéticos ([Malamud y Prialnik, 2013](#)).

Considerando las características del núcleo de Encélado, [Ramírez \(2017\)](#) propone que al contener condritas carbonáceas, además de carbono y gases, minerales primarios como los olivinos, piroxenos y feldespatos (ver tabla A1 del apéndice A); algunos de estos minerales son susceptibles a alteración hidrotermal y podrían participar en procesos de serpentinización. El conocimiento de los minerales primarios preponderantes en las condritas carbonáceas, contribuye a suponer que la serpentinización por baja temperatura ha ocurrido en el núcleo de Encélado. Se plantea entonces, que el proceso geoquímico de la serpentinización a baja temperatura podría ser fundamental para crear un ambiente con capacidad de ser habitable en Encélado.

[Malamud y Prialnik \(2013\)](#) presentan un modelo de serpentinización que muestra que por calentamiento radiactivo a corto plazo, en un inicio Encélado pudo diferenciarse completamente en un núcleo interno rocoso, coronado por una corteza muy fina y helada, y que, a largo plazo, la serpentinización por baja temperatura se pudo haber desencadenado solo con la presencia de amoníaco (NH_3) en el agua. El modelo de Malamud y Prialnik coincide con un trabajo de [Nimmo y Porco \(2014\)](#) donde registraron la presencia de amoníaco en el satélite a partir de los espectros obtenidos por la nave espacial Cassini.

[Choblet y coautores \(2017\)](#), realizaron un estudio en el que modelaron la transferencia de calor a partir de fricción de marea en el núcleo rocoso hacia la corteza de Encélado, mostrando como resultado que se puede generar una liberación de calor de más de 10 GW, calor que favorece la intensa y eficiente interacción entre el hielo, agua y núcleo en Encélado. En el sentido de la energía interna liberada, [Howett y coautores \(2011\)](#) proponen una liberación de energía (ver sección 2.1.3 de este trabajo) mayor a 10 GW.

Por otro lado, un desequilibrio químico en las reacciones de serpentinización fue evidenciado por la presencia de hidrógeno molecular (H_2) en las plumas de

vapor de agua del satélite a partir del análisis de las firmas químicas de una interacción agua-roca entre el océano y un núcleo rocoso (Waite *et al.*, 2017). Según Okland y coautores (2012), la alteración de rocas ultramáficas por serpentinización a baja temperatura genera hidrógeno molecular (H_2) a través de la oxidación del hierro ferroso en olivino o piroxeno y la reducción del agua. El registro químico obtenido por la nave espacial *Cassini* confirmó la presencia de hidrógeno molecular (H_2) en las plumas que emanan de Encélado (tabla 2). Para Waite y coautores (2017), la fuente más plausible de este hidrógeno son los procesos hidrotermales donde participan minerales reducidos y materiales orgánicos. Según Soto y Estradas (2013), la mayoría de las ventilas hidrotermales de temperatura alta (aprox. 300 °C) se asocian con las fronteras de placas activas.

Otra evidencia de la existencia de procesos hidrotermales en Encélado, planteada por Postberg y coautores (2015), es la detección del nano-sílice coloidal², la cual se originaría durante el enfriamiento del líquido hidrotermal durante su ascenso hacia las aguas subsuperficiales, cuya temperatura es cercana a 0 °C. Además, para su formación, se requiere pH alcalino (8.5 - 10.5). Por tanto los análisis realizados por la nave espacial *Cassini*, describen en conjunto un océano alcalino subsuperficial en contacto con el núcleo rocoso del satélite y con actividad hidrotermal (Glein *et al.*, 2015; Hsu *et al.*, 2015; Lunine *et al.*, 2015; Postberg *et al.*, 2015; MacKenzie *et al.*, 2016).

La hipótesis actual para la actividad geotérmica de Encélado, sustentada por varias líneas de investigación, es que actualmente en su océano se efectúan procesos hidrotermales que cambian la composición química del fluido, mismo que es expulsado en las plumas de vapor de agua. Además, el calor interno en el satélite genera la circulación del fluido (Nimmo & Porco, 2014; Travis & Schubert, 2015; Postberg *et al.*, 2015) que a su vez, modifica la composición química de la pluma.

² Que pasa de fase líquida (en este caso) a agregados sólidos.

[Sekine y coautores \(2015\)](#), propusieron un modelo experimental donde aplican las restricciones a las reacciones de serpentización de baja temperatura en Encélado. Los autores argumentan que la formación de nanopartículas de sílice detectadas por *Cassini*, está sustentada por una actividad hidrotermal geológicamente reciente o en curso.

Por lo anteriormente expuesto se consideró en este trabajo de tesis a Encélado como un cuerpo planetario con actividad hidrotermal.

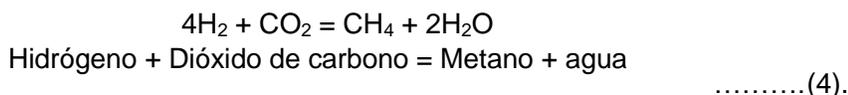
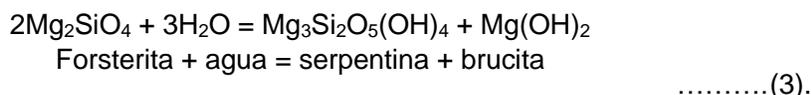
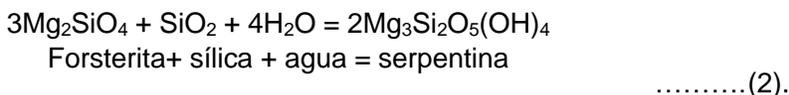
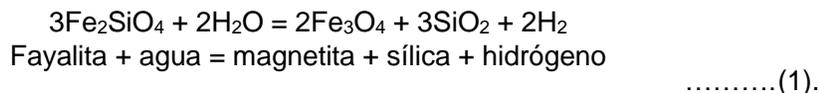
- **Procesos de serpentización**

Algunas reacciones de serpentización son exotérmicas³ y todas ellas involucran la oxidación metamórfica de rocas ultramáficas en presencia de agua líquida para formar minerales serpentizados hidratados. La serpentización altera las propiedades físicas y químicas de la roca del fondo marino formando por ejemplo, sílices por hidratación de rocas máficas y ultramáficas (ver figura A1 del apéndice A) ([Iyer, 2007](#); [Malamud & Prialnik, 2013](#); [Amador et al., 2017](#)).

Este proceso favorece la presencia de compuestos como el metano (CH₄) y el hidrógeno molecular (H₂) como productos en los fluidos hidrotermales ([Kelley et al., 2005](#); [Russell et al., 2010](#)). Como se describe anteriormente, el hidrógeno se produce por la oxidación del hierro ferroso (Fe²⁺) ([Okland et al., 2012](#)). Según [Humphris & Klein \(2017\)](#), las reacciones que tienen lugar en los sistemas hidrotermales están determinadas por factores tales como el grosor y la composición de los sedimentos. En este último influyen la abundancia y el tipo de materia orgánica, la presencia y la ubicación de estructuras del suelo marino (p.ej. capas de sedimentos impermeables que pueden afectar las vías de flujo de fluidos) así como la temperatura de reacción.

³ Que transmiten calor al medio y/o sistema.

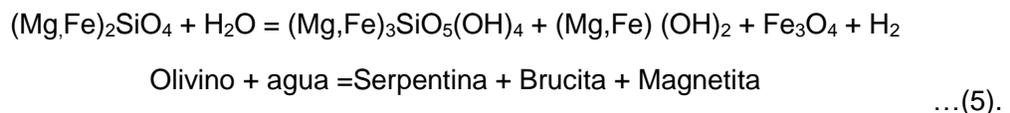
El proceso de serpentinización abarca, principalmente, tres reacciones representadas en las ecuaciones (1) a (3). Un ejemplo de reacción secundaria incluye la producción de metano a partir de dióxido de carbono (ecuación 4) (Amador *et al.*, 2017):



La exposición de las rocas del manto al agua de mar produce una serie de reacciones de reducción-oxidación y disolución-precipitación y como consecuencia se forman minerales secundarios p.ej. serpentina, brucita o talco; generalmente magnetita y las fases accesorias clorita, tremolita y carbonatos, así como trazas de sulfuros secundarios, aleaciones y granate. La composición isotópica de los fluidos que se ventilan en estas zonas hidrotermales es consistente con las reacciones que ocurren por serpentinización a temperaturas de entre ~100 a >300 °C (Humphris & Klein, 2017), de baja y alta temperatura, respectivamente.

Las rocas ultramáficas están compuestas principalmente de olivino, ortopiroxeno y clinopiroxeno, y son fuente para reacciones sensibles a la temperatura en un amplio intervalo (p.ej. 110 a 300 °C) y ligeramente dependientes de la presión. Las rocas participan como los reactivos minerales (p.ej. olivino, ortopiroxeno y clinopiroxeno) y como sus productos (p.ej. tremolita, talco, serpentina y brucita) durante la hidratación (Iyer, 2007). La serpentinización produce también fases hidratadas de Fe/Mg-serpentina que pueden representarse mediante la fórmula general $(\text{Mg}, \text{Fe}^{2+})_3 (\text{Si}_2\text{O}_5) (\text{OH})_4$ (Amador, Bandfield, Brazelton, & Kelley,

2017). Según [Humphris y Klein \(2017\)](#), las condiciones reducidas se generan por la oxidación del ion ferroso (Fe^{2+}) contenido en los minerales como el olivino y el ortopiroxeno, en ion férrico (Fe^{3+}) que se encuentra en minerales secundarios (representándose como $2\text{FeO} + \text{H}_2\text{O}$ y $\text{Fe}_2\text{O}_3 + \text{H}_2$, respectivamente). La reacción general por serpentinización de olivino se representa por la ecuación 5.



Las condritas carbonáceas contienen carbono, gases volátiles y minerales primarios. Los minerales predominantes son del tipo olivinos, piroxenos y feldespatos, donde minerales como el olivino resultan susceptibles a la alteración hidrotermal y a efectos de desgaste. Los productos de la alteración pueden ser variados y derivados de la serpentinización ([Ramírez, 2017](#)). Según [Malamud y Prialnik \(2013\)](#), la serpentinización se pudo haber desencadenado en Encélado durante su evolución temprana.

La enorme relevancia de este tipo de rocas (máficas y ultramáficas) se da en el estudio del origen y la formación de la vida en la Tierra, pues varios minerales máficos/ultramáficos y sus productos de alteración favorecen altamente las interacciones entre las moléculas orgánicas ([Westall et al., 2018](#)). Los procesos biogeoquímicos activos dentro de las plumas hidrotermales de los océanos profundos tienen el potencial de afectar los ciclos biogeoquímicos a escala global. Recientemente se ha revelado que las plumas de los respiraderos son ricas en hierro disuelto (un importante micronutriente que limita la productividad en algunas áreas) y que durante el eón hádico, los respiraderos alcalinos sirvieron posiblemente como reactores de flujo electroquímico que más tarde produciría gradientes de protones no biológicos con una magnitud y polaridad equivalentes a la biológica.

Además, algunas reacciones redox⁴ que ocurrían en la superficie de minerales máficos/ultramáficos en la corteza pudieron haber impulsado el metabolismo primitivo ([German et al., 2016](#); [Sojo et al., 2016](#); [Westall et al., 2018](#)).

2.4 Habitabilidad y vida en la Tierra

La vida en la Tierra se basa en mecanismos que utilizan energía para llevar a cabo el mantenimiento celular, crecimiento y reproducción, los cuales se asocian intrínsecamente al metabolismo: reacciones químicas que degradan y generan compuestos químicos utilizando moléculas de transferencia de energía (p.ej. ATP [adenosin trifosfato]). Los organismos vivos requieren tipos de energía como la luminosa (p.ej. fotoautótrofos) o la química (p.ej. quimiótrofos) para mantenimiento y procesos de regulación ([Hand et al., 2007](#)).

En la Tierra, los organismos vivos pueden realizar funciones y trabajo gracias a la energía obtenida por reacciones bioquímicas que almacenan la energía en forma de enlaces fosfato. Algunos ejemplos de dichas reacciones son la fotosíntesis, la fermentación y la respiración ([Lehninger, 2017](#)).

Aunque es conocida la prosperidad de organismos vivos en un amplio intervalo de variables físicas y químicas, incluyendo niveles altos de estrés (cambios bruscos medioambientales [físicoquímicos]) ([Shock & Holland, 2007](#)), actualmente, no se cuenta con una definición totalmente consensuada para el término *vida*. Pese a ello, es plausible definir a un ser vivo con base en sus características; p.ej. la presencia de metabolismo y la reproducción, ambas, sellos característicos de todo organismo vivo ([Leigh et al., n.d.](#); [Canfield et al, 2005](#)).

Dado que el acoplamiento de habitabilidad y vida es común para la biología, se deben comprender por separado para entender la habitabilidad en otros cuerpos

⁴ De óxido-reducción.

planetarios, ya que estos podrían sustentar una diversidad biológica o biomasa distinta a la encontrada en la Tierra (Cockell *et al.*, 2016).

En ese sentido, la habitabilidad involucra aspectos como “materia”, “energía” y “procesos antientrónicos” (p.ej. reacciones bioquímicas) (Aréchiga 1999; Shock & Holland, 2007) y es definida como un entorno capaz de brindar sustento a organismos vivos y por tanto metabolismos, pero que no necesariamente los contiene (Shock y Holland, 2007; Mendez, 2014; Cockell *et al.*, 2016; MacKenzie *et al.*, 2016). Se conoce que la disponibilidad de energía química es el factor limitante para la habitabilidad (Hand *et al.*, 2007).

En ese sentido, el estudio de la habitabilidad puede dirigirse a la determinación de si un entorno proporciona los elementos que sustenten vida como la conocemos: agua en estado líquido, fuentes de energía aprovechables (p.ej. química) y nutrientes (Shock & Holland, 2007; MacKenzie *et al.*, 2016; Cockell *et al.*, 2017; Crouch *et al.*, 2017).

Actualmente, es conocido que hay relativamente pocos intervalos de variables ambientales lo suficientemente estresantes para el metabolismo que terminen excluyendo a los organismos (Shock & Holland, 2007). Cuando el organismo se adecúa a estas variables, quiere decir que sobrepasa el umbral de Potencia Neta (PN) energética, es decir, tiene más energía disponible de la que requiere, y entonces puede crecer y reproducirse.

Las arqueas, por ejemplo, se han adaptado al estrés energético crónico mediante diversos mecanismos bioquímicos, p.ej. membranas de baja permeabilidad y vías catabólicas específicas (Valentine, 2007). Por tanto, es importante considerar al ambiente como el factor más importante al referirse a habitabilidad pues por ejemplo, Larowe y Amend, (2015) argumentan que el rendimiento de biomasa, es decir, la producción de células nuevas, se calcula a partir de la energía extraída del medio y que depende de las condiciones ambientales.

Bajo tales perspectivas, el estudio de las diferentes condiciones ambientales a lo largo de la historia de la Tierra es necesario para entender la evolución de la vida. [Arney y coautores \(2016\)](#) evidenciaron que, bajo el supuesto de la congelación superficial de la Tierra en el Arcaico, la habitabilidad pudo mantenerse en el agua subsuperficial líquida.

Por otro lado, [Pearce y coautores \(2018\)](#) argumentan que para entender los límites de habitabilidad es necesario aplicar el conocimiento de los registros de vida. Gracias a la astrofísica, geofísica y geología (p.ej. por medio de muestras fósiles y estromatolitos) se ha podido establecer un punto temporal aproximado de cuándo apareció la vida en la Tierra.

El entendimiento de los aspectos referentes a los organismos vivos en la Tierra permite extrapolar su plausibilidad fuera de esta. Son los organismos en nuestro planeta, los que nos proporcionan un modelo bioquímico con el cual podemos construir nuestra comprensión de la vida en el Universo ([Hoehler et al., 2007](#)).

- **“Habitabilidad” en Astrobiología.**

Dentro del campo de la Astrobiología, los términos "habitable" y "habitabilidad" son importantes debido a temáticas como el origen de la vida en la Tierra y la búsqueda de pruebas de vida en otros cuerpos planetarios; incluyendo el reconocimiento de los límites de la habitabilidad terrestre ([Dartnell, 2011](#)).

[Safonova y coautores \(2016\)](#), proponen que uno de los factores a considerar en la habitabilidad, es la edad de los planetas y cuerpos planetarios ya que en la Tierra hay indicios de vida activa desde hace ~ 3,800 millones de años.

También, conociendo los requerimientos por los organismos vivos, se puede reducir la búsqueda de sitios habitables a únicamente aquellos que cumplan con tales requerimientos.

Un término asociado comúnmente con la habitabilidad es el de “zona habitable” (ZH). Para [Chyba y Phillips \(2001\)](#) y [Safonova y coautores \(2016\)](#), el término implica la estabilidad del agua líquida en un cuerpo planetario, lo cual es importante debido a que las reacciones bioquímicas requieren agua líquida ([Travis & Schubert, 2015](#)). Sin embargo, [Cockell y coautores \(2016\)](#) proponen que este término es la capacidad de un espacio físico particular para proporcionar el conjunto de recursos y condiciones requeridas para algún tipo de vida. Esto reduce el espectro de posibilidades para que los cuerpos planetarios sean potencialmente habitables. La existencia de cuerpos planetarios rocosos en el sistema solar y el frecuente descubrimiento de exoplanetas en las últimas dos décadas han motivado el desarrollo de criterios genéricos para cuantificar la habitabilidad ([Cardenas y coautores 2014](#)).

Los aportes de la Astrobiología han favorecido la delimitación de las características específicas que deben identificarse en la búsqueda de vida. Así pues, se plantea que cualquier cuerpo planetario en el espectro de búsqueda debe presentar 1) agua en estado líquido o algún otro disolvente eficaz como análogo del agua líquida, 2) una fuente de energía propia o externa y 3) nutrientes químicos, tanto moléculas orgánicas como inorgánicas como p.ej. H₂, CH₄, Mg, S, Si, etc., ya que estas moléculas participarían en reacciones químicas que permitan el sustento biótico ([Shock & Holland, 2007](#))([Spencer et al., 2009](#); [Spencer & Nimmo, 2013](#)) ([Kattenhorn & Prockter, 2014](#)).

En ese sentido, Encélado cuenta con las tres características principales para ser habitable: 1) la fuente de energía interna (por la actividad tectónica que favorece el hidrotermalismo) 2) agua en estado líquido (conforme las observaciones de Cassini) y 3) elementos/compuestos/moléculas orgánicas e inorgánicas que pueden

favorecer reacciones bioquímicas. Por lo anterior, Encélado cumple con las características de un cuerpo planetario con una habitabilidad potencial (Postberg *et al.*, 2015; MacKenzie *et al.*, 2016).

2.4.1 Habitabilidad cuantitativa

En este trabajo de tesis se reconocen dos tipos de habitabilidad en astrobiología: la habitabilidad planetaria y la habitabilidad ecológica.

La habitabilidad planetaria (mayormente utilizada) involucra aquella región donde coinciden factores como: agua líquida en el cuerpo planetario de estudio, algún tipo de energía, una atmósfera y nutrientes (Ehlmann *et al.*, 2016). Sin embargo, esta definición es insuficiente en cuanto a sus fundamentos biológicos. Shock y Holland (2007) argumentan que la búsqueda de energía (desde el punto de vista ecológico) debe ser de aquella solamente aprovechable por los seres vivos; en la fotosíntesis p.ej., las plantas no utilizan la luz solar para alimentarse (como fuente de nutrientes), pero sí como fuente de energía para sintetizar compuestos (Lehninger, 2017); por otro lado, las fuentes involucradas en el hidrotermalismo, no son fuente de alimento *per se*, pero promueven reacciones que sirven como fuente de energía calorífica.

La habitabilidad ecológica en cambio, abarca cuestiones enfocadas en la relación entre los organismos vivos y el ambiente. Lo anterior, debido a que existen algunas variables biológicas universales específicas que se pueden usar como indicadores de habitabilidad, por ejemplo, la tasa de crecimiento, la tasa metabólica, la productividad y la respiración (Valentine, 2007; Hoehler y coautores, 2018; Jones *et al.*, 2018). Así, el término de habitabilidad, podría definirse de forma muy general como la cuantificación energética de la capacidad de un planeta para desarrollar y sustentar vida (Shock & Holland, 2007; Schulze-Makuch *et al.*, 2011), y es ahí donde

la productividad biológica (cambio en la cantidad de biomasa con respecto al tiempo) parece aproximar mejor la habitabilidad.

En ese sentido, los metabolismos en la biología terrestre ofrecen una forma comparable de la habitabilidad basada en el criterio de energía cuantificable (Hoehler *et al.*, 2007). Por tanto, la cuantificación de la habitabilidad cuantitativa representa un gran campo de estudio (Hoehler *et al.*, 2007), cuando se establece una escala de demanda energética. A su vez, la demanda energética está determinada por la cuantificación de la energía requerida por la biología terrestre (Hoehler *et al.*, 2007).

Lo anterior, permite priorizar los objetivos de exploración al combinar las variables ambientales, la disponibilidad de nutrientes y la productividad primaria neta (PPN) (Schulze-Makuch *et al.*, 2011; Cardenas *et al.*, 2014). La PPN se diferencia de la productividad primaria bruta (PPB), pues la PPB representa la energía total que se fija en un ecosistema, mientras que la PPN representa la energía total (proporcionada por el entorno), producto de la PPB menos la utilizada para mantenimiento y crecimiento. En ambas aplican variables como el suministro y la demanda de energía.

- **Suministro y demanda de energía**

Ya que los organismos utilizan la energía (energía aprovechable) del ambiente, es crucial tomar el suministro de energía como una variable principal para la cuantificación de la habitabilidad.

Para construir una medida directa de habitabilidad se requiere saber cómo el ambiente afecta a cada una de estas variables biológicas impactando a las especies o las comunidades según sea el caso.

Bajo lo descrito anteriormente, en el presente trabajo se define a la habitabilidad como la capacidad cuantificable de un entorno/ambiente capaz de sustentar algún metabolismo que efectúe funciones de mantenimiento, crecimiento

y reproducción. Así, la cuantificación de la habitabilidad se basa en la determinación del suministro de energía (en inglés P_S que significa *power supply*) que representa a aquel suministro proporcionado por el ambiente. Por otra parte, una mayor capacidad de suministrar energía aprovechable por los organismos representa mayor capacidad de habitabilidad. La segunda, P_D o demanda de potencia (por sus siglas en inglés: *power demand*), representa la energía requerida por los organismos. La diferencia de ambas potencias resulta en la P_N o potencia neta (por sus siglas en inglés: *net power*), es decir, un umbral en el que un organismo puede crecer y reproducirse (Shock & Holland, 2007).

Así pues, la potencia, que combina la energía disponible en un sistema con la velocidad a la que se procesa o disipa, es la que limita el potencial de síntesis de biomasa en un entorno determinado (Larowe & Amend, 2015) y el balance entre la energía biológica demandada y la disponible del entorno, representa una herramienta útil para comparar a los sistemas (Hoehler, 2004).

En la presente tesis se plantea que algunas condiciones químicas y fisicoquímicas presentes en el océano del satélite Encélado generan un escenario de desequilibrio químico puntual (cerca de la pluma o en la base de la infiltración) propiciado principalmente durante los procesos hidrotermales locales y que podría explotarse por algunas formas de vida (p.ej. organismos quimiolitótrofos⁵). Estos organismos utilizarían la energía química (de las reacciones) como principal suministro de energía (P_S). Tal desequilibrio químico proporcionaría un entorno habitable cuantificable.

El suministro de energía química se da en las reacciones de óxido-reducción⁶ que están lejos del equilibrio químico (Shock & Holland, 2007). Las reacciones redox son parte fundamental de la vida pues ellas son las que otorgan energía aprovechable para los seres vivos. La oxidación⁷ en un océano p.ej., pueden hacer

⁵ Organismos que obtienen energía a partir de la oxidación de compuestos inorgánicos.

⁶ Tipo de reacciones bioquímicas disimilatorias (que generan energía durante el proceso de reacción) de importancia metabólica.

⁷ Proceso que involucra pérdida de electrones.

la diferencia entre un océano inhabitable y uno con capacidad de sustentar complejas formas celulares (Hand *et al.*, 2007).

Este estado de desequilibrio químico es potencialmente explotable por algunas formas de vida como los quimiolitótrofos, que se sustentan a partir de fuentes de energía química (Waite *et al.*, 2017) y más cuando el entorno suministra una fuente considerable de electrones (Jones *et al.*, 2018). Por ejemplo, en la ruta metabólica de la metanogénesis los microorganismos obtienen energía a partir del hidrógeno (H_2) y dióxido de carbono (CO_2) para liberar metano (CH_4) (ver tabla 4, reacción 10).

Otro caso de quimiolitotrofia es la oxidación del hidrógeno con otros aceptores de electrones (ver tabla 4, reacción 9) donde el hidrógeno puede actuar como una fuente primaria de electrones para las comunidades microbianas quimiolitotróficas y por lo tanto, se ha sugerido que su disponibilidad es esencial en la Tierra para la existencia de una biosfera profunda subsuperficial (Okland *et al.*, 2012).

Adicionalmente, aunque se cuente con un escenario habitable, esto es, con una suficiente PN para sustentar al menos un metabolismo, hay otras variables que deben ser consideradas para evaluar la eficiencia de la PN. Para Hoehler (2004) y Valentine (2007), estas variables son la “energía de mantenimiento” (ME por sus siglas en inglés) y el “cuanto de energía biológica” (BEQ por sus siglas en inglés). La ME define el flujo energético mínimo de un catabolismo necesario para mantener la actividad celular. BEQ define el rendimiento mínimo de energía catabólica en un metabolismo.

Lo anterior es relevante debido a que el aprovechamiento de la energía no es lineal, sino que sufre variaciones de acuerdo con el entorno de los organismos y esto afecta su tasa metabólica. Hoehler y coautores, (2018) sugieren, por ejemplo, que las alteraciones ambientales alteran las condiciones fisicoquímicas de un metabolismo incrementando o disminuyendo sustancialmente la demanda energética de un organismo. En ese sentido, la cuantificación de la habitabilidad con base en la ecuación 30, considera las variables *ME* y *BEQ*.

Otra variable es el Y_{ATP} ⁸ (variable de rendimiento energético de ATP en este caso). En la cuantificación, la molécula energética ATP no puede dejarse de lado porque la energía celular es transportada por moléculas acarreadoras de energía (ver tabla 4).

Así, además de cuantificar la habitabilidad de Encélado, es plausible definir los nichos metabólicos que podrían ser sustentados en su océano.

El rendimiento energético o *yield* (Y), es el cociente que expresa la eficiencia de un proceso de conversión y se define como la cantidad de biomasa (en kg) o producto formado (p.ej. kg o mol) a partir de un sustrato consumido (p.ej. fuente de carbono o nitrógeno expresado en en kg o moles), en relación con unidades de tiempo (p.ej. año, mes u h) cuando se expresa una tasa. En lugar de masa celular puede utilizarse la producción de ATP intracelular (moles) (IUPAC, 1992).

$$PN = PS - PD$$

..... (Ec. 6).

⁸ El rendimiento puede aplicarse no solo a ATP.

3 PLANTEAMIENTO DEL PROBLEMA Y PROPUESTA DE SOLUCIÓN

3.1. Selección del tipo de ventila análoga a Encélado

La elección del sistema análogo ideal a Encélado es significativa porque los análogos permiten inferir las características fisicoquímicas del sistema y porque estas serán determinantes en la valoración de la habitabilidad.

Dado que el grupo mineral de las serpentinas se crea a través de reacciones que también producen hidrógeno molecular (H_2) en presencia de agua líquida, la identificación de serpentinas u otro mineral es un indicador único de dos de los tres componentes comúnmente asumidos como necesarios para un entorno habitable: agua líquida y una fuente de energía ([Amador, Bandfield, Brazelton, & Kelley, 2017](#)). Las reacciones agua-rocas ultramáficas a baja temperatura conducen a la producción de compuestos químicos reducidos que podrían sostener a productores primarios quimiótrofos en diversas comunidades microbianas ([Okland, Huang, Dahle, Thorseth, & Pedersen, 2012](#)). También, en los mares terrestres asociados a las ventilas hidrotermales, además de roca hay sedimentos finos, comúnmente arcillas, donde se asientan las comunidades bacterianas y usan los recursos que se infiltran desde las capas subsuperficiales dentro de un intervalo térmico más estable

Son condiciones alcalinas (pH 9 a 11) y de temperatura baja (~ 373 K) las que se sugiere, prevalecen en el océano y sistemas hidrotermales de Encélado ([Glein *et al.*, 2015](#); [Postberg *et al.*, 2015](#); [Sojo *et al.*, 2016](#)). También, se argumenta que los respiraderos hidrotermales de tipo alcalino (como los de roca tipo ultramáfica comparados en la tabla 3) ofrecen condiciones similares a las que utilizan los autótrofos modernos. Esto destaca su utilidad en el estudio del origen de la vida y su potencial aplicación a estudios astrobiológicos.

En la siguiente tabla (tabla 3) se muestra una comparación de característica fisicoquímica entre algunos campos hidrotermales incluidos dos campos de interés para este trabajo: *Lost City* y Omán.

Tabla 3.- Características químicas en los fluidos hidrotermales de algunas localidades con actividad hidrotermal.

Localización	T (° C)	pH	Concentración (mM)			
			H ₂	CH ₄	H ₂ S	Fe
Roca máfica						
Dorsal del pacífico oriental	> 250	N.D.	0.33–8.91	0.05–0.75	6.2–23.2	0.2–6.64
Lucky Strike, Dorsal mesoatlántica	170 - > 300	3.5 – 4.9	0.02–0.73	0.30–0.85	1.4–4.6	0.03–0.86
Roca ultramáfica ^[A]						
Rainbow, Cordillera del Atlántico Medio	> 300	2.8	16	2.5	1.2	24.1
Lost City, Centro del Océano Atlántico	~ 100	9-11	<1 - 15	1-2	N.D.	N.D.
Omán, Península arábiga	~18 - 40	7-10				
Roca dacita / andesita						
Mariner Field, Cuenca del Lau	288 - > 300	2.4 – 2.7	0.04–0.10	0.01	6.9 – 9.0	10.5–13.0
DESMOS Caldera, Cuenca del Manus	> 188 - 120	2.1 – 2.7	N.D.	N.D.	5.3 – 9.7	0.01–4.4

Nota: N.D.: No determinado; ^[A] Tipos de minerales asociados a las rocas ultramáficas en tabla A1 del apéndice 1.

(Gamo et al., 1997; Charlou et al., 2000; Kelley et al., 2005; Charlou et al., 2002; Kormas, 2006; Takai et al., 2008; Holden et al., 2012; Canovas, Hoehler, & Shock, 2017).

Campo hidrotermal *Lost City*

Lost City es un campo hidrotermal ubicado a la mitad del Océano Atlántico. Se estima que ha estado activo durante posiblemente los últimos 100,000 años. Fue descubierto en el año 2000 y a la fecha se ha entendido más acerca de su evolución, así como sus procesos químicos, geológicos y biológicos. En este último caso participa una biota sostenida en parte por metano e hidrógeno abióticos (Kelley *et al.*, 2005; Ludwig *et al.*, 2005; Kelley *et al.*, 2007). Este campo hidrotermal pertenece a las denominadas fumarolas blancas las cuales se mantienen a bajas temperaturas (desde ~50 °C a ~100 °C) y sus fluidos se conforman de agua marina (ver figura 6), que se diferencian de las fumarolas negras debido a que estas últimas presentan altas concentraciones de metales (originados por lixiviación y diagénesis temprana, por ejemplo), un pH ácido (< 5) y una temperatura elevada (>400 °C). En ambos tipos de fumarolas, el fluido se conforma de agua proveniente del contacto directo o indirecto con la cámara magmática (Kelley *et al.*, 2007; Colin-Garcia. *et al.*, 2016) y agua percolada que es modificada por diversos procesos llevados a cabo por la reacción con las rocas del fondo marino, dando lugar al fluido final (expulsado) (Humphris & Klein, 2017). La alteración de las rocas proporciona energía disponible biológicamente (Amador *et al.*, 2017).

Las fumarolas blancas presentan estructuras conocidas como monolitos de carbonato de calcio (CaCO₃) lo cuales son similares a chimeneas, que están formadas también por depósitos de sulfatos. Estos monolitos se pueden apreciar en *Lost City*, alcanzando una altura de hasta más de 60 m y sus fluidos son expulsados a ~1 m de altura sobre la chimenea. El fluido de las chimeneas presenta una temperatura que va desde menos de 40 °C hasta ~90 °C y un pH de 9 a 11 (Kelley *et al.*, 2005; Ludwig *et al.*, 2005; Kelley *et al.*, 2007; Russell *et al.*, 2010; Colin-Garcia. *et al.*, 2016). Los carbonatos son precipitados de los fluidos y sirven como importantes fuentes de energía para los microorganismos que prosperan en las paredes porosas de las chimeneas (Kelley *et al.*, 2005). Tal es caso de bacterias que consumen ácido fórmico como fuente de carbono inorgánico y liberan dióxido

de carbono; el cual a su vez, es aprovechado por arqueas metanógenas (Lang *et al.*, 2018). Las condiciones anteriores (principalmente lo referido a temperatura y pH) son motivo para que el campo hidrotermal de *Lost City* sea un ambiente análogo a campos hidrotermales en Encélado (Postberg *et al.*, 2015).

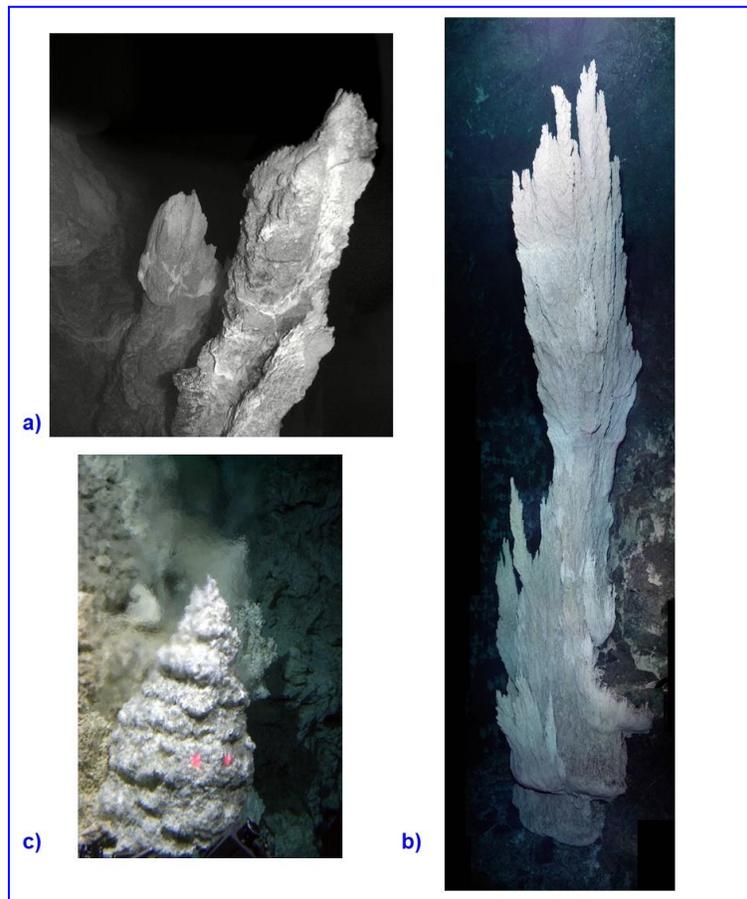


Figura 6.- Mosaico de imágenes que muestran algunas chimeneas (monolitos de carbonato) pertenecientes al campo *Lost City*: **a)** Primera imagen de *Lost City* **b)** Chimenea de carbonato que crece desde un acantilado de serpentinita y **c)** Chimenea de carbonato expulsando fluidos a 91 °C y pH de 11. Imágenes obtenidas de: <http://www.lostcity.washington.edu/>

3.2. Selección de los metabolismos asociados a sistemas hidrotermales.

Una seria posibilidad que se ha considerado, es que la vida puede estar presente en Encélado o que al menos las condiciones ambientales del océano pueden ofrecer sustento para seres vivos (Spencer *et al.*, 2009; MacKenzie *et al.*, 2016). En este proyecto se analiza la propuesta de que el tipo de vida que puede estar presente en Encélado sería microbiana y sostenida por quimiosíntesis (Jakosky & Shock, 1998; McCollom, 1999; Chyba, 2000), como sucede en la Tierra, específicamente en ventilas hidrotermales y dependiente de la geoquímica local de los campos hidrotermales (McCollom & Shock, 1997; Kelley *et al.*, 2007; Kelley *et al.*, 2005). En los respiraderos hidrotermales de este satélite se propone que el metabolismo de la vida que podría existir sería de tipo hidrogenotrófica o metanogénica (Spencer *et al.*, 2009). Lo anterior a razón de que los pares redox para estas reacciones fueron confirmados a través de datos obtenidos por la nave *Cassini* (ver tabla 4).

Así mismo, a diferencia del sedimento marino, donde las comunidades microbianas se sustentan en la degradación de materia biogénica proveniente de la zona fótica, en la litosfera oceánica asociada a hidrotermalismo, la energía metabólica se obtiene en gran parte de compuestos abióticos reducidos formados por interacciones entre el agua de mar circulante y las rocas basálticas ultramáficas (Okland, Huang, Dahle, Thorseth, & Pedersen, 2012).

Como se indicó anteriormente, las zonas de serpentización activas crean ambientes habitables donde las fuentes externas de energía (p.ej. solar) no están disponibles y los ecosistemas son impulsados por una fuente interna (p.ej. magma) y por sus productos (Amador, Bandfield, Brazelton, & Kelley, 2017). De esta forma, el menú metabólico para los microorganismos autótrofos en los respiraderos hidrotermales, por ejemplo *Lost City*, está definido por las reacciones de serpentización y el hidrógeno en el fluido es el producto reducido dominante y la fuente de energía más abundante para estos (Kelley *et al.*, 2005).

Las reacciones de óxido-reducción o reacciones redox son de vital importancia ya que además de ser útiles para los organismos fotótrofos, son necesarias para los quimiótrofos, en ambos casos, son opciones para la disimilación⁹ ([Lehninger, 2017](#)), es decir, para generar energía y mantener a los seres vivos. De las reacciones comunes de sistemas hidrotermales (tabla 4), las seleccionadas según la disponibilidad de uno o ambos componentes del par redox en Encélado queda de la siguiente manera: hidrogenotróficos (representadas por las ecuaciones 7 a 12 de la tabla 4), metanotróficos (representadas por las ecuaciones 13 y 14), oxidantes de sulfuros (reacción 15) y nitrificantes (representadas por las ecuaciones 22 y 24). Entre las reacciones seleccionadas destaca la metanogénesis del hidrógeno porque ambas moléculas del par redox se han detectado en la pluma (reacción 10; ver tabla 4) ([Waite et al., 2006](#); [Waite et al., 2011](#)) (ver tabla 2).

⁹ Ruta donde hay generación de energía y donde el producto puede utilizarse como aceptor final de electrones.

Tabla 4. Selección de las reacciones redox más conocidas que están asociadas a microbios quimilitoautótrofos en ventilas hidrotermales. Información obtenida de (Urabe *et al.*, 2015).

Reductor	Oxidante	Metabolismo	Ecuación química	Ec.
Hidrógeno ^[1]	Oxígeno ^[2]	Hydrogenotrofia	$2\text{H}_2 + \text{O}_2 = 2\text{H}_2\text{O}$	7
Hidrógeno ^[1]	Compuestos férricos	Hydrogenotrofia	$\text{H}_2 + 2\text{Fe}^{3+} = 2\text{Fe}^{2+} + 2\text{H}^+$	8
Hidrógeno ^[1]	Sulfato	Hydrogenotrofia	$4\text{H}_2 + \text{SO}_4^{2-} + 2\text{H}^+ = \text{H}_2\text{S} + 4\text{H}_2\text{O}$	9
Hidrógeno ^[1]	Dióxido de carbono ^[1]	Hydrogenotrofia (metanogénesis)	$4\text{H}_2 + \text{CO}_2 = \text{CH}_4 + 2\text{H}_2\text{O}$	10
Hidrógeno ^[1]	Azufre	Hydrogenotrofia	$\text{H}_2 + \text{S}^0 = \text{H}_2\text{S}$	11
Hidrógeno ^[1]	Nitrato	Hydrogenotrofia	$5\text{H}_2 + 2\text{NO}_3^- + 2\text{H}^+ = \text{N}_2 + 6\text{H}_2\text{O}$	12
Metano ^[1]	Oxígeno ^[2]	Metanotrofia	$\text{CH}_4 + 2\text{O}_2 = \text{CO}_2 + 2\text{H}_2\text{O}$	13
Metano ^[1]	Sulfato	Metanotrofia	$\text{CH}_4 + \text{SO}_4^{2-} = \text{HCO}_3^- + \text{HS}^- + \text{H}_2\text{O}$	14
Sulfuro ^[1]	Oxígeno ^[2]	Oxidación del sulfuro	$\text{HS}^- + 2\text{O}_2 = \text{SO}_4^{2-} + \text{H}^+$	15
Azufre	Oxígeno ^[2]	Oxidación del azufre	$2\text{S}^0 + 2\text{H}_2\text{O} + 3\text{O}_2 = 2\text{SO}_4^{2-} + 4\text{H}^+$	16
Tiosulfato	Oxígeno ^[2]	Oxidación del tiosulfato	$\text{S}_2\text{O}_3^{2-} + 2\text{O}_2 + \text{H}_2\text{O} = 2\text{SO}_4^{2-} + 2\text{H}^+$	17
Sulfuro ^[1]	Nitrato	Denitrificación	$10\text{HS}^- + 4\text{H}^+ + 14\text{NO}_3^- = 10\text{SO}_4^{2-} + 7\text{N}_2 + 2\text{H}_2\text{O}$	18
Azufre	Nitrato	Denitrificación	$5\text{S}^0 + 2\text{H}_2\text{O} + 6\text{NO}_3^- = 5\text{SO}_4^{2-} + 4\text{H}^+ + 3\text{N}_2$	19
Tiosulfato	Nitrato	Denitrificación	$5\text{S}_2\text{O}_3^{2-} + 8\text{NO}_3^- + \text{H}_2\text{O} = 10\text{SO}_4^{2-} + 2\text{H}^+ + 4\text{N}_2$	20
Compuestos ferrosos	Oxígeno ^[2]	Oxidación del hierro	$4\text{Fe}^{2+} + \text{O}_2 + 4\text{H}^+ = 4\text{Fe}^{3+} + 2\text{H}_2\text{O}$	21
Compuestos ferrosos	Nitrato	Nitrificación	$10\text{Fe}^{2+} + 2\text{NO}_3^- + 12\text{H}^+ = \text{N}_2 + 10\text{Fe}^{3+} + 6\text{H}_2\text{O}$	22
Nitrito	Oxígeno ^[2]	Nitrificación	$2\text{NO}_2^- + \text{O}_2 = 2\text{NO}_3^-$	23
Amoniaco ^[1]	Oxígeno ^[2]	Nitrificación	$2\text{NH}_3 + 3\text{O}_2 = 2\text{NO}_2^- + 2\text{H}^+ + 2\text{H}_2\text{O}$	24
Amonio	Nitrito	Anammox ⁽³⁾	$\text{NH}_4^+ + \text{NO}_2^- \rightarrow \text{N}_2 + 2\text{H}_2\text{O}$	25

Nota: ¹⁾ Las moléculas han sido detectadas en la pluma de Encélado. ²⁾ Se infiere la presencia de oxígeno como un producto de la radiólisis de las moléculas y coincide con la detección de peróxido de hidrógeno (H_2O_2) (Newman *et al.*, 2007); se propone en este trabajo como una reacción teóricamente viable para ocurrir en Encélado.

3.3. Estimación de biomasa en el sistema por medio de la energía de Gibbs.

Una vez seleccionados los metabolismos probables en Encélado, se obtiene la energía de Gibbs de las reacciones asociadas a dichos metabolismos; dicha medida/obtención servirá para determinar si tales reacciones pueden generar energía disponible y aprovechable (p.ej. por microorganismos). Primero serán estimadas las energías de Gibbs en condiciones estándar (constantes de 25 °C, pH 7, concentración de 1 molar y los gases con una presión parcial de 1 atm) y después con modificaciones en función de pH, temperatura y concentraciones de reactivos y productos.

Posteriormente, se calcula cuánto de la energía de Gibbs puede ser aprovechable, es decir, que pueda ser transferida a enlaces energéticos de moléculas acarreadoras de energía como el ATP, entre otras (ver tabla 5), para finalmente calcular la producción de biomasa, que es proporcional a la cantidad de ATP producida.

Aún cuando hay valores de rendimiento estándar en la síntesis de moléculas energéticas (ATP y otras) y en la síntesis de biomasa (expresado como Y_{ATP}), estos cambian en función de las condiciones fisiológicas ([Russell & Cook, 1995](#)). La biomasa es la masa promedio de organismos biológicos vivos por unidad de área o en un momento dado. Los organismos pueden ser microorganismos, plantas o animales, etc. ([IUPAC, 1992](#); [Rodríguez, 2013](#)).

Debido a que el ATP no es ancestral ni la única molécula acarreadora de energía, actualmente, se han sugerido otras moléculas de intercambio energético, por ejemplo el acetil fosfato por ser más simple ([Martin & Russell, 2007](#)). En ese sentido, el rendimiento energético debe ser considerado como un factor importante debido a que en cada paso de reacciones bioquímicas en el organismo hay pérdidas de energía, de tal modo que parte de la energía aprovechable es disipada durante

el proceso hasta que llega el momento en que ya no se puede aprovechar (Lehninger, 2017) por lo que cualquier alteración en los resultados debido a este factor, podría ser significativa.

Tabla 5. Energía generada ($\Delta G'_{\circ}$) a partir de la hidrólisis de los enlaces de algunas moléculas orgánicas (Martin & Russell, 2007).

Molécula	Energía liberada ($\Delta G'_{\circ}$ = kJ/mol)
Fosfoenolpiruvato (PEP)	-62
1,3- bisfosfoglicerato	-52
Acetil fosfato (AcP)	-43
Carbamoil fosfato	- 39
Acetil-CoA	-32
ATP	-31
Glucosa-1-fosfato	-21
Pirofosfato inorgánico (PP _i)	-20
Glucosa-6-fosfato	-14

4 JUSTIFICACIÓN

Se plantea la realización de una estimación cuantitativa de la habitabilidad de Encélado, ya que, aun cuando la literatura sugiere que este satélite cuenta con las condiciones suficientes para sostener vida, existen varios factores que incentivan o menguan la permisividad de la vida, por ejemplo, aquellos factores físicoquímicos asociados a las reacciones bioquímicas. Por lo tanto, al estimar estas afectaciones se podrá evaluar la habitabilidad de Encélado. La estimación de habitabilidad servirá para abonar al conocimiento astrobiológico del sistema solar y de otros sistemas planetarios.

La necesidad de realizar esta valoración es la de ampliar el conocimiento sobre el sustento para la vida, esto para poder aplicarlo objetivamente fuera de la Tierra y tratar de conocer la mayoría de las variables involucradas. El interés recae también en el hecho de que aunque existen modelos sobre la habitabilidad de Encélado, p.ej. [Taubner y coautores \(2018\)](#) donde los autores exploran el crecimiento de tres especies de arqueas metanógenas en presencia de variables como presencia de gases, presiones hidrostáticas y otros compuestos químicos en la disolución durante la incubación, etc.; no se ha aplicado una estimación global para el satélite. Asimismo, los modelos actuales que cuantifican la habitabilidad abordan en mayor medida a Marte, entre los cuerpos rocosos, y al satélite joviano Europa (p.ej. los estudios de [Hand y coautores \(2007\)](#) y [Chyba \(2000\)](#)) entre los cuerpos de hielo. En este último, por ejemplo, los autores proponen que el desequilibrio químico en la capa de hielo que cubre el océano de Europa es originado por partículas aceleradas de la magnetosfera de Júpiter y produciría suficientes moléculas orgánicas y oxidantes para una sustancial biosfera en Europa ([Chyba, 2000](#)). Por lo tanto, se considera oportuno realizar un análisis que haga posible las comparaciones entre los sistemas de interés astrobiológico.

Los resultados del presente trabajo servirán para ahondar en el tema de habitabilidad en Encélado y para entender el ambiente como un factor que regula

de forma determinante la presencia de vida. La información recabada permitirá contribuir a las ideas sobre la vida como fenómeno universal.

5 HIPÓTESIS

Los factores bioenergéticos asociados directamente al metabolismo de los seres vivos (p.ej. energía de Gibbs, suministro y rendimiento energéticos, etc.) comunes en sistemas hidrotermales, permitirán evaluar cuán habitable es un entorno con actividad hidrotermal, tal como Encélado, uno de los satélites del planeta Saturno.

6 OBJETIVOS

6.1 Objetivo general

Cuantificar la habitabilidad de Encélado a partir de la cantidad de microorganismos que podrían ser sustentados en los sistemas hidrotermales del satélite.

6.2 Objetivos específicos

1. Definir las condiciones ambientales de los sistemas hidrotermales en Encélado con base en análogos terrestres.
2. Calcular la tasa de producción anual de biomasa (índice de habitabilidad) que potencialmente Encélado puede producir.
3. Comparar el índice de habitabilidad de Encélado con el de la Tierra, y el del satélite Europa.
4. Contribuir a la evaluación de la habitabilidad en Encélado.

7. CONCEPTUALIZACIÓN DEL PROBLEMA

7.1 Estimación de la energía de Gibbs disponible en un ambiente análogo, a partir de sus características fisicoquímicas.

En el presente trabajo se realizan diferentes estimaciones, tanto en condiciones estándar como en condiciones con variables modificadas (temperatura y pH), de la energía de Gibbs (ΔG) aprovechable por metabolismos a partir del potencial redox de los reactantes de reacciones químicas que ocurren en las chimeneas blancas en la Tierra como sitios análogos de Encélado. Algunas de las reacciones más frecuentes en los sistemas hidrotermales, incluyendo las consideradas en los cálculos de este trabajo, se listan en la tabla 4.

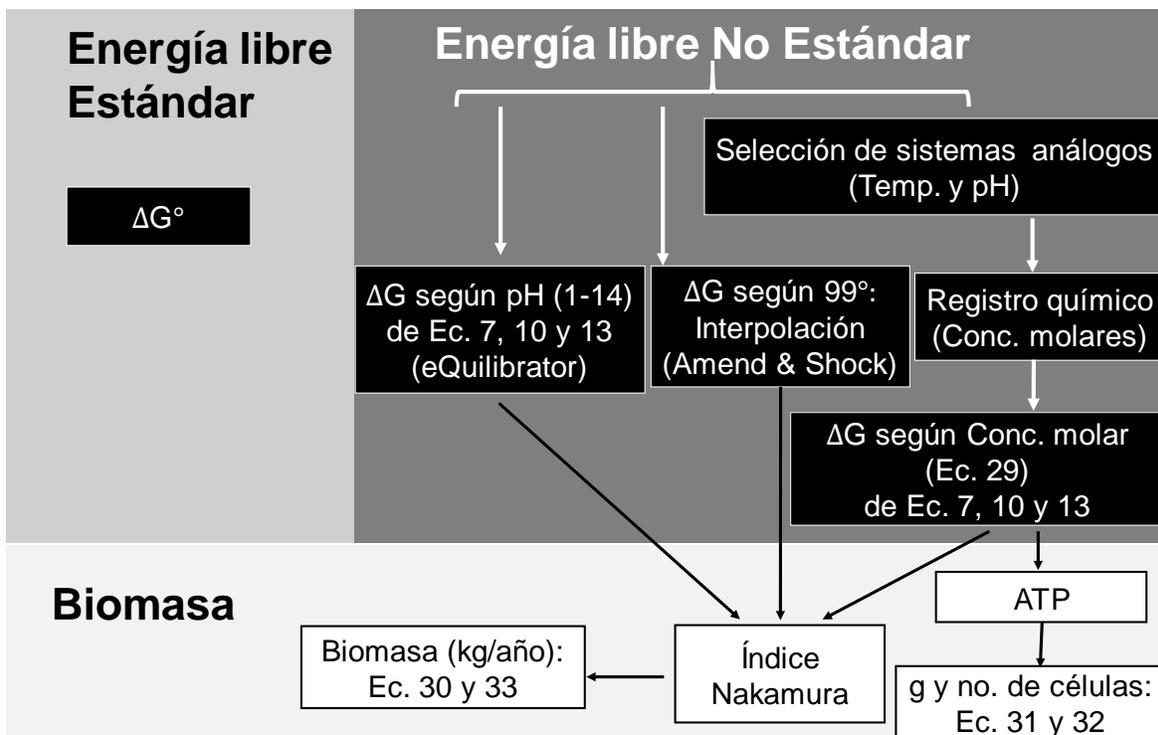
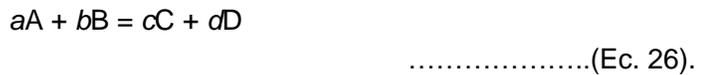


Figura 7. Diagrama representativo de la metodología desarrollada en este trabajo.

Diversas reacciones en desequilibrio producen energía útil para los organismos, quienes la aprovechan para realizar funciones fisiológicas como sobrevivencia, mantenimiento o reparación, crecimiento y replicación (Valentine,

2007). Es decir, las vías metabólicas disimilativas que generan energía (tabla 4) y que suceden cada segundo en cualquier ser vivo, brindan al organismo una potencia (energía/tiempo) que de ser suficiente dará sustento a las funciones fisiológicas mencionadas anteriormente (Hoehler *et al.*, 2007).

El primer paso para evaluar la potencia es calcular la energía de Gibbs (ΔG°) en condiciones estándar, es decir a temperatura, presión parcial de los gases, concentración y pH constantes e iguales a 25 °C, 1 atmósfera, 1 molar y 7, respectivamente. En los cálculos, las ecuaciones 26 y 27 muestran, respectivamente, la forma general de una ecuación balanceada y la manera de calcular la energía libre estándar (ΔG°) a partir de la diferencia de la energía libre de formación de productos y reactivos. La energía de formación de distintos compuestos están disponibles en diferentes fuentes bibliográficas (Christina Smolke, 2009).



$$\Delta G^\circ = \sum G_{f^\circ}^{\text{productos}} - \sum G_{f^\circ}^{\text{reactivos}} \quad \dots\dots\dots(\text{Ec. 27}).$$

Donde ΔG° representa a la energía de Gibbs estándar y G_{f° representa a la energía libre de formación.

Posteriormente, se calcula la energía de Gibbs bajo condiciones no estándar, es decir, condiciones ambientales o fisiológicas (Dolfing, 2015). Para calcular la energía libre en entornos bajo condiciones no estándar y con el objetivo de utilizar aquellas condiciones presentes en el satélite, como lo son la temperatura de la interfaz del núcleo-depósito de agua o el pH alcalino del océano de Encélado, se aplica la ecuación 28:

$$\Delta G_i = \Delta G_i^\circ + rT \ln a_i \quad \dots\dots\dots(\text{Ec. 28}).$$

Donde T es la temperatura en grados Kelvin (298.15 K equivalente a 25 °C) y a_i , que es una cantidad adimensional, que representa la desviación de los componentes de la solución ideal.

eQuilibrator (<http://equilibrator.weizmann.ac.il/>) es una interfaz en línea que permite analizar termodinámicamente reacciones y compuestos bioquímicos según condiciones variables y su conjunto de algoritmos calculan la energía libre utilizando la diferencia de energía de formación de reactantes y productos (ecuación 27) y permite conocer la energía requerida o generada por las reacciones bioquímicas (Flamholz *et al.*, 2011). Con este programa es posible calcular la energía libre de reacciones bajo condiciones de pH distintas a la estándar (7) y de la concentración fisiológica estándar de metabolitos. Uno de los algoritmos básicos de (*eQuilibrator*) es el mostrado en la ecuación 28).

Para cambios en G_f° en función de la temperatura Dolfig (2015) sugiere interpolar los valores calculados previamente por Amend y Shock (2001). La temperatura que se utilizó para calcular la energía libre no estándar fue de 99 °C. Esta interpolación es aplicable a reacciones que ocurren a temperaturas entre 2 y 200 °C y es un intervalo que incluye a la temperatura promedio de sistemas hidrotermales alcalinos terrestres (aprox. 100 °C) y a la propuesta para el escenario hidrotermal de Encélado (aproximadamente 373 K o 99.5 °C) (ver sección 2.1.1). Es decir, se calculó la energía libre a una temperatura de 99 °C utilizando el modelo de Amend y Shock (2001) puesto que ellos no determinaron la energía a esa temperatura exacta.

También, se estimó la energía libre considerando la concentración molar de reactantes y productos mediante la ecuación (29). Esta ecuación utiliza la energía libre de formación obtenida por medio de la ecuación (27), la constante general de los gases, R (que es igual a 8.314 J/mol K), la temperatura, T (por tanto, permite modificaciones de acuerdo con la temperatura en Encélado), así como la concentración molar de reactantes y productos.

$$\Delta G = \Delta G^\circ + RT \ln \frac{[C]^c [D]^d}{[A]^a [B]^b} \dots\dots\dots(\text{Ec. 29}).$$

Donde ΔG representa a la energía de Gibbs, ΔG° representa a la energía de Gibbs estándar, R a la constante general de los gases, T a la temperatura y $\ln C^c D^d / A^a B^b$ representa la concentración de reactantes ($A^a B^b$) y productos ($C^c D^d$).

Debido a que no se cuenta con información acerca de la concentración molar de los compuestos y elementos presentes en las chimeneas del satélite Encélado, los datos a utilizar serán los obtenidos de fluidos en los sistemas análogos terrestres a Encélado, p.ej. *Lost City* y Omán (Seyfried *et al.*, 2015; Canovas *et al.*, 2017).

Para realizar lo anterior, se hizo un registro de las concentraciones de las moléculas de importancia biológica (ejemplo H_2 , O_2 , CO_2), es decir, los pares redox (ver tabla 4), en el fluido hidrotermal de los análogos. Lo anterior con el fin de aplicar la similitud entre Encélado y sus análogos terrestres para inferir composición del fluido hidrotermal en el satélite. Las concentraciones se analizaron mediante pruebas de normalidad (normalidad de Shapiro-Silk y de Anderson-Darling). El registro servirá para definir las concentraciones mínima y máxima en los análogos para estimar las condiciones bioenergéticas de las reacciones redox que se podrían llevar a cabo en los sistemas hidrotermales en Encélado.

7.2. Conversión de la energía de un metabolismo disimilatorio a biomasa

En el presente trabajo se estimó la cantidad de energía resultante de las reacciones químicas en las fuentes hidrotermales de Encélado para calcular la cantidad de biomasa que pudiera estar generándose en el satélite. Para lograr esto, en primer lugar, se calculó cuántos los moles de moléculas acarreadoras de energía pueden ser extraíbles bajo condiciones de eficacia de aprovechamiento de la energía generada por las reacciones (las reacciones en mención pueden ser consultadas

en la tabla 4 y el número de moles de las moléculas acarreadoras de energía en la tabla 5). Posteriormente, se realizó un ajuste para aproximar qué tan eficiente es el aprovechamiento de esa energía, por parte de microorganismos terrestres. Para ello se utilizarán los datos de la energía de Gibbs bajo el principio de concentración molar, que serán los datos que reflejen una aproximación al escenario de las condiciones reales del satélite Encélado.

7.3. Interpretación de la cantidad de biomasa como unidad de habitabilidad o como índice de la misma.

Tras el análisis de la energía aprovechable, generada por el desequilibrio químico, se aproximó la biomasa que Encélado podría albergar en función de las variables: pH, temperatura, tipo de metabolismo asociado, molécula acarreadora de energía, rendimiento de producción (Y_{ATP}) del sistema a diferentes entornos y se realizó una comparación con la biomasa estimada en la Tierra y en el satélite Europa (McCollom, 1999) por ser este, otro sitio de interés también astrobiológico y con la Tierra (McCollom & Shock, 1997). En ambos casos, se utilizaron las estimaciones de biomasa de campos hidrotermales. Dicha comparación se realizó con la tasa promedio de producción anual de biomasa (índice de habitabilidad) como unidad de comparación.

7.4. Cálculo de Biomasa

En este trabajo, la estimación de la biomasa se basó en la energía metabólica disponible a partir de las reacciones de distintas moléculas (p.ej. H_2 , CH_4 , O_2 y CO_2) y en la determinación del mantenimiento energético celular (ME).

Aunque la biomasa potencial no puede determinarse de forma directa, es posible aproximarse con sustento en la producción primaria quimiosintética (como p.ej. en comunidades asociadas a ventilas hidrotermales). Esta estimación se basa en la ecuación 30 propuesta por Nakamura y Takai, (2015):

$$BM_{hydro} = \frac{F_{hydro} \times BE_{hydro}}{ME} \quad (30).$$

Donde BM_{hydro} es la biomasa potencial (peso seco [es decir, sin fluido] medida en Kg / año) que podría ser sustentada por el fluido hidrotermal total; F_{hydro} es el flujo hidrotermal total (kg de fluido hidrotermal/año); BE_{hydro} es la cantidad de energía química potencialmente disponible (kJ/mol) a partir del metabolismo de los microorganismos quimiolitotróficos (McCollom y Shock, 1997) y ME es la energía de mantenimiento en un microorganismo quimiolitotrófico, es decir, el suministro de energía requerido para mantener determinada cantidad de biomasa por unidad de tiempo (kJ/g peso seco/año).

Los valores de tales variables son estimados de la siguiente manera:

F_{hydro} : En el presente trabajo se utilizó un flujo global de Encélado de 6×10^{11} y 2.5×10^{12} kg/año (ver tabla 6), como flujo global mínimo y máximo, respectivamente.

Tabla 6. Flujo de material (agua circulante) en ventilas hidrotermales terrestres, de Europa y de Encélado.

Lugar	Cantidad de flujo (kg/año)
Tierra	Máximo global: $(0.2-5.4) \times 10^{17}$ - 1660×10^{17} Mínimo global: 0.72×10^{13} [1] - 650×10^{13} [2]
Europa	Global: 3.1536×10^{14}
Encélado	Mínimo: 6×10^{11} [4] Máximo: 2.5×10^{12} [4]

[1] (Nielsen et al., 2006), [2] (Elderfield y Schultz, 1996; Harris, Fisher, y Chapman, 2004), (Lowell y Dubose, 2005), [4] [Choblet et al., 2017 (SOM)].

BE_{hydro} : Esta es la energía químicamente disponible y provienen de las reacciones representadas por las ecuaciones (7), (10) y (13), principalmente (ver tabla 4). El cálculo de esta variable contempla las siguientes condiciones:

- a) La energía de Gibbs en condiciones estándar (ΔG°), por la diferencia entre la energía libre de formación G_f° de reactantes y la de productos (ver tabla 10).
- b) Diferencias en el pH (utilizando *eQuilibrator*).
- c) Con cambios en función de la temperatura (tabla 12), considerando la interpolación sugerida por [Dolfing, \(2015\)](#) de la energía calculada por [Amend y Shock \(2001\)](#).
- d) En cuanto al cambio en la energía libre según la concentración molar de reactantes y productos, se realizó un registro de las diferentes concentraciones de moléculas en sistema hidrotermales análogos a Encélado (campos hidrotermales de baja temperatura y de tipo alcalino). Para seleccionar de manera objetiva los datos a utilizar (mínimos y máximos) se aplicaron pruebas de distribución normal: Shapiro-Wilk y Anderson-Darling ([Miodrag, 2011](#)) y se determinaron los valores de desviación estándar. Las pruebas de distribución normal se realizaron con ayuda del programa PAST ([Hammer et al., 2001](#)). En este caso, se aplica la concordancia de flujo mínimo–concentración mínima y flujo máximo–concentración máxima.

ME: Todos los microorganismos requieren un mínimo de energía para su mantenimiento celular; ME, que representa la cantidad de energía requerida para que una célula realice sus actividades y sea viable, esto incluye la reparación de los daños y confrontar el estrés metabólico causado por el ambiente ([Tijhuis et al., 1993](#); [Valentine, 2007](#); [Jones et al., 2018](#)). Se utilizó el valor de 2.9×10^{12} kJ/g/año y 1.8×10^{12} kJ/g/año para metabolismos aerobios y anaerobios, respectivamente, según los datos de [Nakamura y Takai \(2015\)](#). Se prefirieron estos valores a los de otros autores ([Jones et al., 2018](#)); [Hoehler et al. 2018](#)), debido a que se consideran para metabolismos aerobios y anaerobios asociados a ecosistemas hidrotermales.

Se aplicó la concordancia para que en las reacciones con y sin oxígeno se utilice uno u otro valor. El resultado final será la suma de los valores arrojados tras la

aplicación de las ecuaciones (7), (10) y (13) (hidrogenotrofía, metanogénesis y metanotrofía respectivamente; ver tabla 4).

Tabla 7. Comparación de algunos parámetros entre Tierra, Europa y Encélado relacionados con su habitabilidad.

Objeto	Océano			Global	
	Volumen del océano (m ³)	pH	Temperatura (K)	Flujo anual de energía (GW)	Biomasa (g/año)
Tierra	1.335 × 10 ¹² [1]	5 a 8.4 [4]	623 (fluido) 15 a 843.15 (fluido) 275.15 (fumarolas) [8]	32 × 10 ³ (global oceánica) 9 × 10 ³ (hidrotermalismo) [13]	A) 10 ¹³ [16] B) 104.9 × 10 ¹⁵ [17] C) 0.77 × 10 ¹⁶ C [18]
Encélado	2.466 a 3.037 × 10 ¹³ [2]	10.8 a 13.5 [5]	27 - 273 [9, 10]	30 -100 (global) [14] ~15 (polo sur) [14]	4 × 10 ⁷ - 2 × 10 ¹² [19]
Europa	3 × 10 ¹⁸ [3]	8 a 7 [6] 10 a 11 [7]	210 - 275 [11, 12]	5-25 × 10 ³ (global) 5 × 10 ³ (hidrotermalismo) [15]	D) 10 × 10 ⁸ -10 ⁹ [20, 21] ~10 ⁶ -10 ⁷ [22]

A: Potencial total de producción quimiosintética primaria en ventilas hidrotermales de fondo marino a nivel global. El fluido hidrotermal representativo utilizado en los cálculos proviene del respiradero del Sismómetro de Fondo Oceánico (OBS) a 21 ° N en el Levante del Pacífico Oriental (EPR); B: Producción primaria neta mundial estimada de C (ecosistemas terrestres y oceánicos), C: **C** oceánico fijado por quimioautótrofos; D: (por oxidantes de la superficie).

[1] (NOAA 2010), [2] (Ramírez, 2017), [3] (NASA, n.d.-b), [4] (Cifuentes y coautores 1986), [5] (Glein et al, 2015), [6] (McCollom, 1999), [7] (Marion et al 2003), [8] (Cifuentes, García, & Frias, 1986), [9] (Glein & Shock, 2010), [10] (Spencer et al., 2006), [11] (McCollom, 1999), [12] (Marion et al 2003), [13] (Elderfield & Schultz, 1996), [14] (Howett et al., 2011; Choblet et al., 2017), [15] (Lowell et al., 2001), [16] (McCollom & Shock, 1997), [17] (Field, et al., 1998), [18] (Middelburg, 2011), [19] (Steel et al., 2017), [20] (McCollom, 1999), [21] (Montoya, 2002), [22] (Chyba & Phillips, 2002).

De igual manera, es posible estimar la cantidad de gramos de células (g), por medio de la ecuación (31), a partir de la cantidad de ATP¹⁰ que se puede formar según la cantidad de fluido circulante. En ese sentido, el cálculo se realiza obteniendo el fluido final y considerando al hidrógeno (H₂) como la molécula limitante en la reacción, en todos los casos. Lo anterior porque según los registros aquí utilizados, esta molécula limita la cantidad de veces que se completarán las reacciones, p.ej. en las de primer orden ((7), (10) y (13); ver tabla 4 y figura 8) que son las de mayor relevancia en este trabajo.

La ecuación (31) tiene la forma:

$$gc = \frac{(F_{hydro} \times M_{H_2}) \times ATP_p}{ATP (Mr)} \dots\dots\dots (31).$$

En donde **gc** representa a los gramos de células que se pueden producir, **F_{hydro}** representa la cantidad de fluido estimado para Encélado (ver tabla 6); **M** representa la concentración molar del reactante limitante (concentraciones molares mínima y máxima obtenida [ver tabla 8]), en este caso el H₂; **ATP_p** representa la cantidad de moléculas de ATP que se pueden obtener según la energía libre obtenida por las reacciones metabólicas; esta variable (que representa a su vez a la variable MEQ) puede ser sustituida por otra molécula energética (ver tabla 14); finalmente **ATP (Mr)** es la cantidad de ATP requerida para formar 1 gramo de células (*Y_{ATP}*; 10.5 y 32 como cantidad de moles mínima y máxima respectivamente (Neijssel & Mattos, 1994; (Russell & Cook, 1995)). Se aplicó la combinación flujo mínimo–concentración mínima de H₂–requerimiento mínimo de ATP y flujo máximo–concentración máxima de H₂–requerimiento máximo de ATP.

¹⁰ A partir de la energía requerida para la formación de un solo mol de ATP, definida también como la cantidad mínima de energía biológica (*BEQ*)

Con los resultados obtenido de la ecuación (31), se puede obtener un número aproximado de las células (procariontes) que se pueden formar según la cantidad de moles de ATP requerida para sustentar a una célula:

$$\text{No. de Células} = \text{gc} / 0.0096 \dots\dots\dots (32).$$

donde **gc** es el valor obtenido al emplear la ecuación (31) y **0.0096** es la cantidad de moléculas de ATP requeridos para la síntesis celular (1 célula procarionte; *Escherichia coli* como modelo (Bennett et al., 2009)).

También se utilizó un método adicional (ecuación (33)), que es una modificación del método de la ecuación (30), propuesto por Nakamura y Takai (2015). para calcular los gramos de biomasa anual que podrían ser sustentados en Encélado, considerando nuevamente al flujo hidrotermal como sustento principal, pero utilizando solamente los datos de las reacciones (7), (10) y (13) del presente trabajo (tabla 4). Esta modificación se utilizó para calcular la energía proporcionada por estas tres reacciones bajo las tres variables utilizadas en el presente trabajo (pH, temperatura y concentración de reactantes) y por ser consideradas de primer orden (es decir, las de mayor importancia para este trabajo; ver figura 8). El método se representa de la siguiente manera:

$$\text{Biomasa (g)} = \frac{\text{BE}_{hydro} \times \text{BE}_{hydro} \times \text{MC}}{\text{ME}} \dots\dots\dots (33).$$

donde F_{hydro} nuevamente representa el flujo hidrotermal propuesto para Encélado 6×10^{11} y 2.5×10^{12} kg/año [ver tabla 6], dato mínimo y máximo respectivamente.

BE_{hydro} representa, como ya se mencionó, la energía de Gibbs (ΔG) que se puede generar usando los valores para las distintas reacciones, en cuyo caso se consideran las variables de pH, temperatura y concentración de reactantes. En el caso de la energía en función de la concentración, se aplica la concordancia de flujo mínimo – energía por concentración mínima y flujo máximo-energía por concentración máxima.

MC representa la concentración molar (mínima y máxima) de los reactantes, multiplicada por el coeficiente estequiométrico de cada reactante según cada reacción (ver tablas 10 y 5). Esto se aplica para contar con un análisis más riguroso, pues nos indicaría un posible número de reacciones que se podrían efectuar al año.

ME representa de nueva cuenta los valores de 2.9×10^{12} y 1.8×10^{12} (kJ/g)/año para metabolismos aerobios y anaerobios respectivamente (Nakamura & Takai, 2015), en cuyo caso se aplica la concordancia para que en las reacciones con oxígeno sea considerado el primer valor y en las reacciones sin oxígeno, el segundo.

El conteo total es la suma de los valores individuales de **Biomasa (g)** tras la aplicación de las reacciones representadas en las ecuaciones (7), (10) y (13) (hidrogenotrofia, metanogénesis y metanotrofia respectivamente; ver tabla 4).

Se reitera que, todas las estimaciones se realizaron concordando valor mínimo con valor mínimo (p.ej. flujo mínimo con cantidad mínima de energía) y valor máximo con valor máximo (p.ej. flujo máximo con cantidad máxima de energía). Lo anterior tras considerar que es oportuno el contar con la posibilidad de ofrecer un intervalo mínimo y máximo en los resultados finales.

8. Resultados

8.1 Acotamiento de los intervalos de temperatura y pH de Encélado y en sus sistemas análogos

Se presentan en esta sección las condiciones de pH y temperatura presentes en varios sitios con actividad hidrotermal y en Encélado con la intención de determinar qué sitios en la Tierra pueden considerarse análogos a este satélite con base en similitudes en los dos parámetros físicos mencionados y acorde a lo planteado en el objetivo uno de este trabajo.

Para Encélado, el pH va de 9 a 11 y su temperatura es de 99 °C (ver sección 2.1.1).

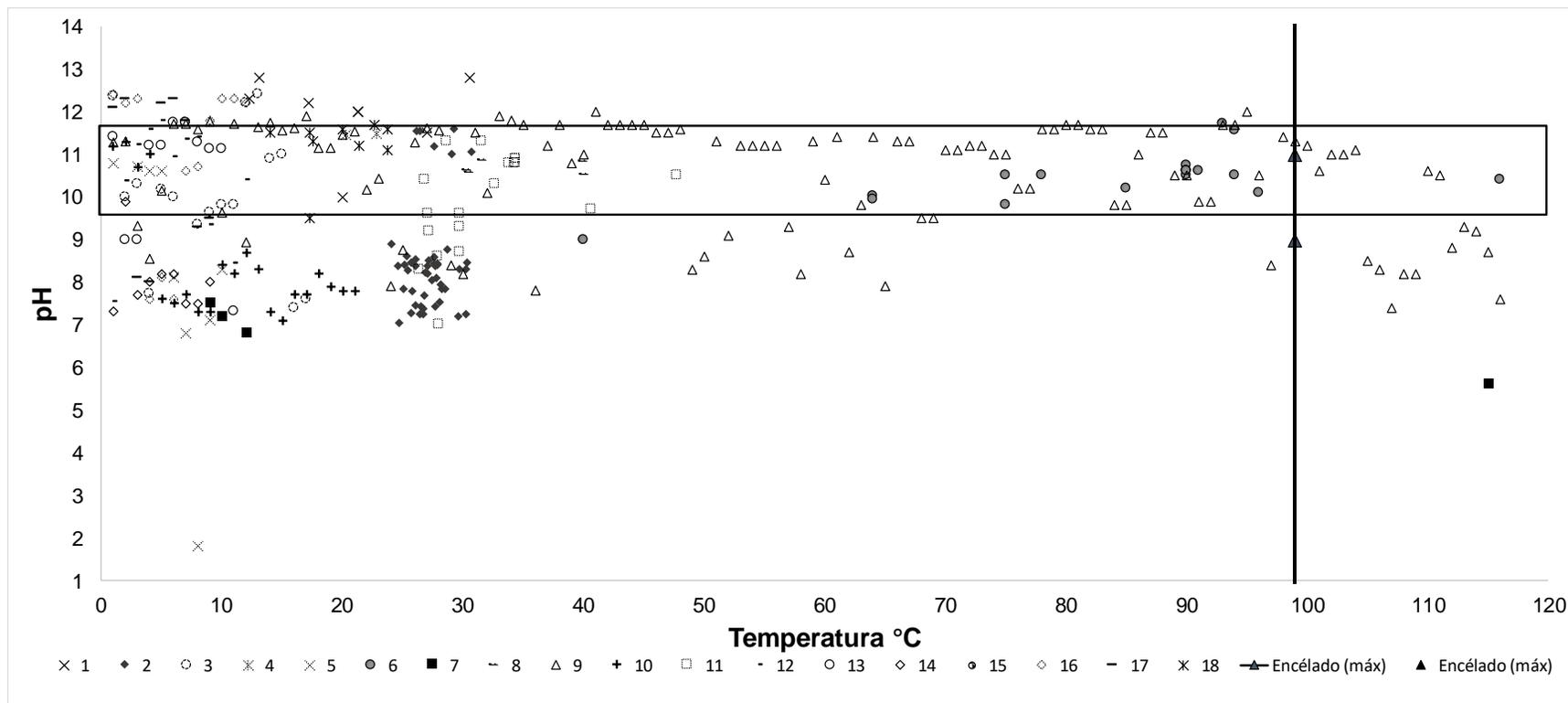


Figura 8. Distribución de muestras de fluidos de los sitios posiblemente análogos y Encélado, en función de pH y temperatura. Los números representan a los campos hidrotermales análogos considerados en el presente trabajo en distintas localidades: 1) Ofiolita Dinárica, Bosnia y Herzegovina; 2) Ofiolita Santa Elena, Costa Rica; 3) *Coast Ranche Ophiolite* (C.R.O.); 4) Campo termal de Génova, Italia; 5) Campo termal de Hakuba Happo; 6) *Lost City*, Atlántico Medio; 7) *Mid Atlantic Range*; 8) Campo Hidrotermal de Nueva Caledonia, Francia-Australia; 9) Ofiolita de Omán, Emiratos Árabes; 10) Ofiolita de Othrys, Grecia; 11) Ofiolita de Zambales, Filipinas; 12) Campo termal *Cabeço de Vide*, Portugal; 13) Afloramiento termal de Ronda, España; 14) S.S.F. Mariana del Sur; 15) *AHS*; 16) Ofiolita de *Tablelands*, California; 17) Campo termal de Voltri Massif, Italia y 18) Campo hidrotermal de Liguria, Italia.

Nota: El recuadro representa el intervalo de pH de Encélado (9 a 11) y la línea, el intervalo de la temperatura (~ 99 °C) y la línea vertical remarcada representa la temperatura propuesta (99.9 °C o 373 K) en la interfaz núcleo-océano del satélite (ver sección 2.1.1).

. (Boschetti *et al.*, 2013; Boulart *et al.*, 2013; Brazelton *et al.*, 2006; Brazelton *et al.*, 2017; Canovas *et al.*, 2017; Cardace *et al.*, 2012; Cardace *et al.*, 2015; Crespo-Medina *et al.*, 2014; Crespo-Medina, *et al.*, 2017 - MS; Deville y Prinzhofer, 2016; Dewandel *et al.*, 2005; Etiope *et al.*, 2013; Etiope *et al.*, 2016; Etiope *et al.*, 2017; Hosgormez *et al.*, 2008; Humphris y Klein, 2017; Kelley *et al.*, 2007; Kelley *et al.*, 2001; Marques *et al.*, 2018; Miller *et al.*, 2016; Paukert *et al.*, 2012; Perner *et al.*, 2013; Peters, 1988; Proskurowski *et al.*, 2008 - MS; Proskurowski *et al.*, 2006; Rempfert *et al.*, 2017; Sánchez-Murillo *et al.*, 2014; M.S.; Seyfried *et al.*, 2015; Suda *et al.*, 2014; Szponar *et al.*, 2013).

La relación entre temperatura y pH en distintas muestras de fluidos (figura 8) permite decir cuáles sistemas hidrotermales terrestres son análogos a Encélado (Porco *et al.*, 2006) con base en los intervalos generales de temperatura (línea), y pH (rectángulo punteado) en Encélado y los posibles sistemas análogos. En ese sentido, se puede apreciar que *Lost City* y la Ofiolita de Omán son los únicos dos sitios análogos al satélite.

Encélado comparte intervalos de alcalinos de pH (9-11) con Omán (9-12), y con *Lost City* (10 a 10.5) (Kelley *et al.*, 2001; Porco *et al.*, 2006; Canovas *et al.*, 2017). Sin embargo, en cuestión de temperatura se aprecia que el campo hidrotermal *Lost City* es el análogo ligeramente más próximo (porque tiene un intervalo de temperatura menos amplio a diferencia de Omán) a la temperatura que se supone prevalece en los sistemas hidrotermales de Encélado que es de aproximadamente 100 °C (Porco *et al.*, 2006). El criterio para seleccionar análogos utiliza como punto de referencia la temperatura porque es el factor que mayormente determina la composición del fluido, incluso el pH es dependiente de la temperatura. Con ayuda de estos gráficos se obtuvo el intervalo de concentración de las moléculas, es decir, se obtuvieron los intervalos mínimos y máximos de la concentración de las moléculas de cada par redox que participa en las reacciones metabólicas que probablemente ocurren en los tres sitios de estudio. Estas reacciones son las representadas por las ecuaciones 7, 10 y 13 (ver tabla 4).

8.2 Prevalencia de moléculas presentes en los sitios de interés (Encélado y análogos) tras la comparación de condiciones fisicoquímicas

. Se muestra en esta sección, la coincidencia tanto de elementos y compuestos químicos, como de reacciones metabólicas, en el satélite Encélado y en campos análogos a este. Cuales redox

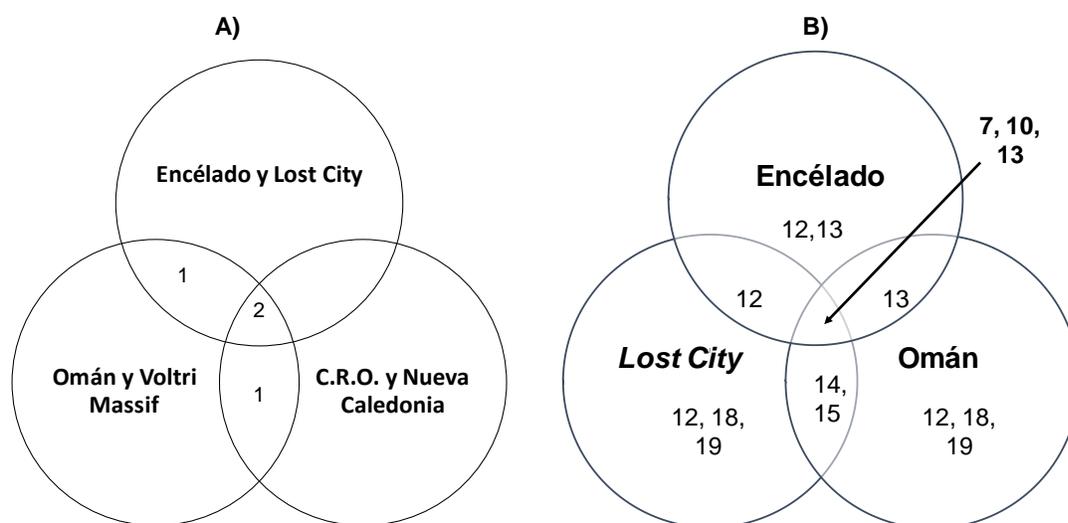


Figura 9. A) Diagrama de Venn sobre coincidencia de presencia de elementos y compuestos en los sitios de interés del proyecto y B) Esquema de coincidencia de reacciones metabólicas de acuerdo al par redox, en dos sitios análogos y Encélado.

Nota: Diagramas realizados con ayuda del programa *InteractiVenn* (Heberle *et al.*, 2015).

En la parte A) de la figura 9, las zonas dentro de los círculos representan a Encélado, *Lost City*, Omán, Voltri Massif, *Coast Range Ophiolite* (C.R.O.) y Nueva Celedonia, donde el número 2 representa la coincidencia de la presencia de las moléculas H₂ y CH₄ en al menos 4 de los sitios mencionados (ver tabla 3A del apéndice 3). Tales sitios análogos se seleccionaron entre otros analizados también en este trabajo (ver figura 9), bajo el criterio de que son campos hidrotermales con los parámetros de temperatura y pH (~15 a ~100 °C y 7-12 de pH) más próximos a Encélado (~99 °C y 9-11 pH).

Dada la coincidencia de la presencia del par redox de las reacciones (7), (10) y (13) (ver figura 9, parte B) en los tres sitios de relevancia para este trabajo, estas son consideradas como las reacciones de primer orden de importancia para este trabajo.

8.3 Análisis de datos bajo pruebas de normalidad Shapiro - Wilk y de Anderson – Darling

Las pruebas de normalidad son análisis basados en hipótesis alternativas cuyo propósito e importancia, radica en determinar si las distribuciones estudiadas son normales y no distribuciones anómalas o irregulares en una serie de datos. Son importantes para saber también, que las muestras representativas son reales y no producto del azar (Seier, 2011).

En general, en cuanto a las pruebas con mayor certeza, pueden incluirse la de Shapiro-Wilk (W) y la de Anderson-Darling (A²) (Thode, 2011), pues según Seier, (2011), son las mejores pruebas para detectar desviaciones de normalidad .

En este sentido, la prueba de Shapiro-Wilk (W) incluso presenta un mayor rigor que la prueba de Anderson-Darling (Seier, 2011) puesto que tiene mayor potencia estadística, es decir, que puede detectar mejor los datos no normales (Cabrera et al., 2017).

8.4 Análisis de los conjuntos de datos con el índice de plausibilidad: valor de P

El valor de P es un índice de la plausibilidad o implausibilidad de las observaciones reales (junto con otras más extremas, no observadas), en las cuales se acepta como nulo el resultado cuando los valores están en un intervalo menor al estipulado.

En ese sentido, se muestra el análisis de los intervalos de temperatura y pH de los fluidos hidrotermales de diferentes sitios posiblemente análogos terrestres a Encélado (ver figura 10 y tabla 8), para posiblemente utilizarlos como análogos químicos y que la composición de sus fluidos sea considerada análoga a la composición de los fluidos del satélite (ver figura 9). Lo anterior con el fin de validar que los fluidos de estos sitios sean útiles para inferir las reacciones que podrían prevalecer en Encélado.

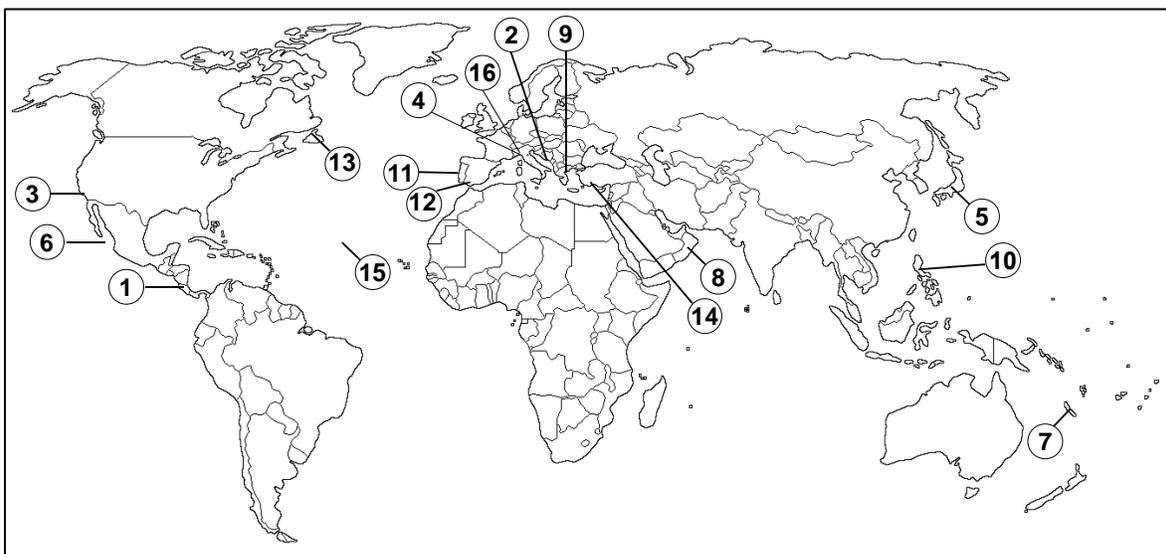


Figura 10. Mapa de la localización de los sitios posiblemente análogos incluidos en el presente trabajo.

Nota: 1.- Ofiolita Santa Elena (Costa Rica); 2.- Ofiolita Dinárica (Bosnia y Herzegovina); 3.- Ofiolita C.R.O. (California); 4.- Campo termal de Genova (Italia); 5.- Campo termal de *Hakuba Happo* (Japón); 6.- Campo hidrotermal de Isla Socorro (México); 7.- Campo hidrotermal de Nueva Caledonia (Francia/Australia); 8.- Ofiolita de Omán (Emiratos Árabes); 9.- Ofiolita *Othrys* (Grecia); 10.- Ofiolita de Zambales (Filipinas); 11.- Campo termal *Cabeço de Vide* (Portugal); 12.- Afloramiento termal de Ronda (España); 13.- Ofiolita de *Tablelands* (Canadá); 14.- Ofiolita de *Chimera*-Turquía; 15.- Campo hidrotermal *Lost City* (Atlántico Medio); 16.- Campo termal de *Voltri Massif* (Italia).

Tabla 8. Concentraciones de las moléculas identificadas en los ambientes posiblemente análogos bajo pruebas de normalidad (Shapiro-Wilk [W] y Anderson-Darling [A]).

Molécula	No. datos (N)	Shapiro-Wilk (W)	Valor normal (P)	Anderson-Darling (A ²)	Valor normal (α)	Coefficiente de correlación
H ₂	252	0.3	0-1	76.28	1.3×10^{-42}	0.5436
CH ₄	285	0.09		107.7	0	0.29
O ₂	89	0.5		18.92	1.5×10^{-44}	0.73
CO ₂	106	0.2		36.91	3.5×10^{-81}	0.46
NH ₃	62	0.5		11.69	2.2×10^{-28}	0.72
Fe	35	0.2		11	4.7×10^{-27}	0.52
C ₂ H ₄	27	0.83		0.9768	1.1×10^{-02}	0.9
C ₂ H ₆	109	0.3		34.47	1.6×10^{-76}	0.75
C ₂ H ₈	59	0.45		15.91	4.8×10^{-38}	0.6

Nota: (P) y (α) representan los valores a los que los índices de las pruebas (W y A²) resultan normales. Si el índice de la prueba (W) está entre el intervalo de (P), y si el de (A²) está por encima de (α), los valores se consideran normales (Thode, 2011). Hay moléculas de las que se tiene más datos que de otras (p.ej. CH₄ y H₂) debido a que en las muestras un campo de las que se tomaron los datos, hubo más presencia (concentraciones molares) de estas que de las demás.

Los valores, de las muestras de los sitios mencionados en la figura 8 y registrados en la tabla 8, reflejan que la distribución de todos los conjuntos de valores de concentración que fueron analizados y pueden considerarse normales. Esta conclusión porque al analizar los valores bajo las pruebas de Shapiro-Wilk y Anderson Darling, se encuentran dentro de las condiciones de valor normal. Se destaca, sin embargo, que aunque el índice del metano (CH₄) es muy bajo (debido a la amplia distribución de

concentraciones encontradas de esta molécula), el índice se encuentra dentro del intervalo aceptable del valor de P, por lo que es considerado como un grupo de datos normal.

8.5 Acotamiento de los intervalos de concentración (mínima y máxima) de las moléculas presentes en sistemas análogos y que forman pares redox de reacciones en metabolismos disimilatorios.

Se presenta en esta sección, la manera en que se distribuyen las moléculas reactantes que participan en las reacciones seleccionadas como de primer orden ((7), (10) y (13)), mismas que fueron obtenidas tras el registro de las muestras de los sitios análogos de interés (ver sección 8.1 y 8.5).

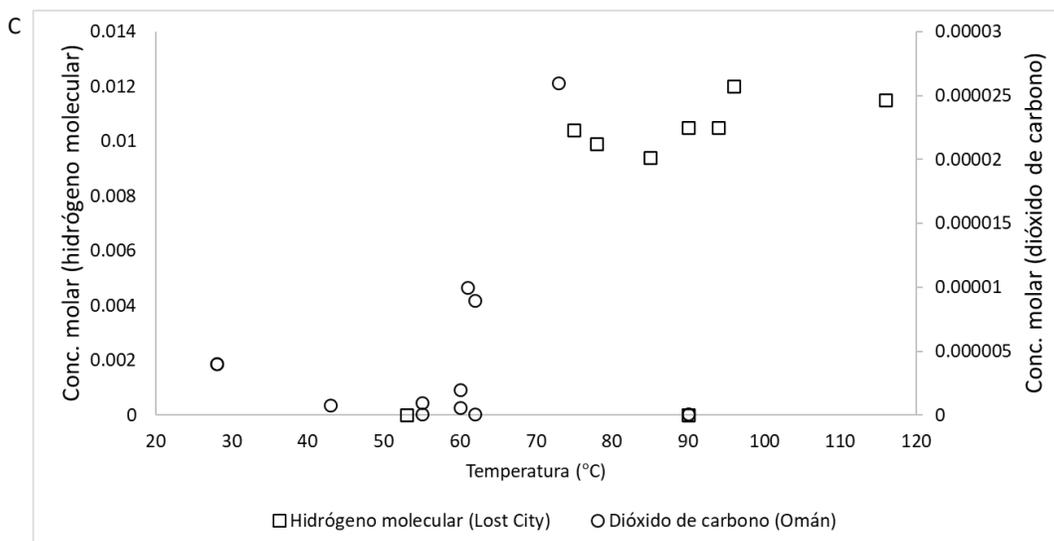
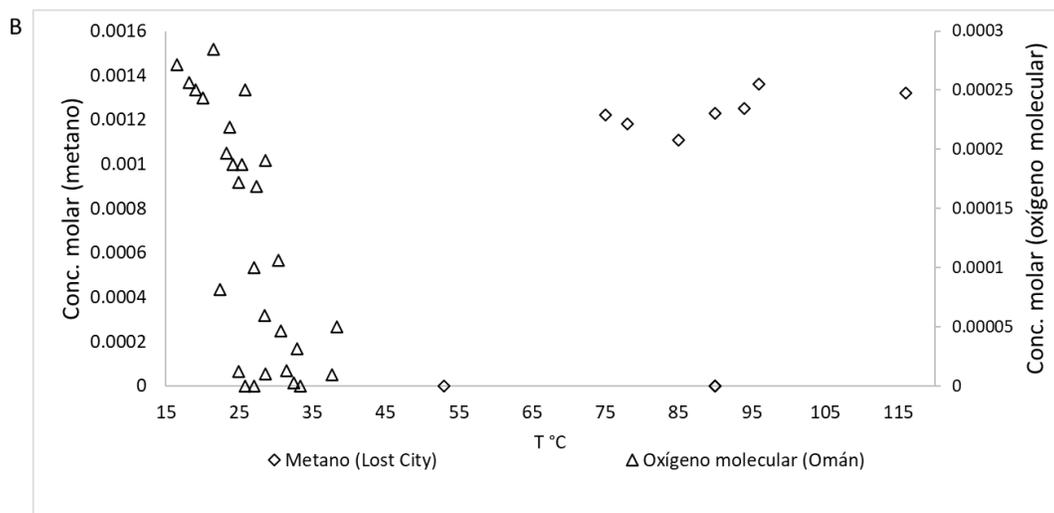
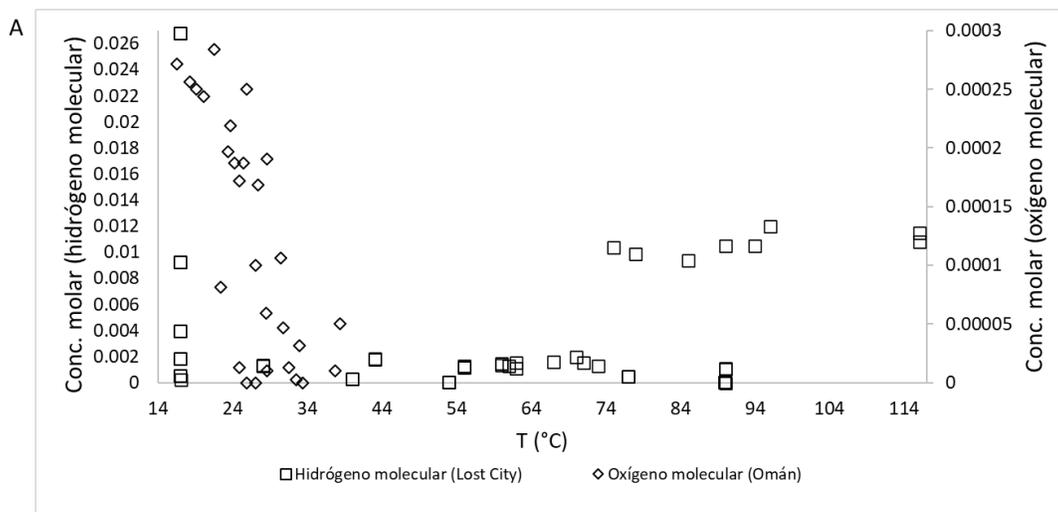


Figura 11. Gráfico que muestra la distribución de concentraciones molares (M) de tres pares redox (de los campos *Lost City* y Omán): A) H₂ - O₂; B) H₂ - CO₂ y C) CH₄ - O₂.

Nota: Los pares participan en las reacciones 7, 13 y 10 (hidrogenotrofia; metanotrofia y metanogénesis, respectivamente; ver tabla 4) y han sido planteadas como las de mayor plausibilidad de llevarse a cabo en Encélado. Se muestra delante de los reactantes, el sitio donde hubo mayor determinación de estos; p.ej. en *Lost City* no se encontró determinación de O₂.

Como se aprecia en las distribuciones de las concentraciones molares (H₂, O₂, CO₂ y CH₄) (figura 11), aunque hay un intervalo de concentraciones amplio, la mayoría de estas se encuentran mayormente distribuidas a temperaturas < 100 °C, lo que sustenta en gran medida, la plausibilidad de que estos mismos reactantes (H₂, O₂, CO₂ y CH₄) pueden estar presentes en Encélado, dado que los sitios análogos estudiados en este trabajo, cuentan con características fisicoquímicas muy similares al satélite en mención.

Tabla 9. Concentraciones molares (M [concentración en moles de soluto por litro de disolución]) mínimas y máximas de reactantes en sitios análogos, que participan en reacciones metabólicas asociadas a microorganismos de ventilas hidrotermales.

Concentraciones (M) mínimas y máximas							
Molécula	H ₂	CH ₄	O ₂	CO ₂	NH ₄	Fe	H ₂ O
Máxima	445.005	3.471	284.375	501.892	115.294	0.004	0.002
Mínima	3.25×10^{-10}	5.84×10^{-13}	0.7×10^{-7}	4.1×10^{-9}	0.1×10^{-6}	1.07×10^{-8}	0.005

(Boschetti *et al.*, 2013; Boulart *et al.*, 2013; Brazelton *et al.*, 2006; Brazelton *et al.*, 2017; Canovas *et al.*, 2017; Cardace *et al.*, 2012; Cardace *et al.*, 2015; Crespo-Medina *et al.*, 2014; Crespo-Medina, *et al.*, 2017 - MS; Deville y Prinzhofer, 2016; Dewandel *et al.*, 2005; Etiope *et al.*, 2013; Etiope *et al.*, 2016; Etiope *et al.*, 2017; Hosgomez *et al.*, 2008; Humphris y Klein, 2017; Kelley *et al.*, 2007; Kelley *et al.*, 2001; Marques *et al.*, 2018; Miller *et al.*, 2016; Paukert *et al.*, 2012; Perner *et al.*, 2013; Peters, 1988; Proskurowski *et al.*, 2008 - MS; Proskurowski *et al.*, 2006; Rempfert *et al.*, 2017; Sánchez-Murillo *et al.*, 2014; M.S.; Seyfried *et al.*, 2015; Suda *et al.*, 2014; Szponar *et al.*, 2013).

Los datos de la tabla 9 fueron obtenidos en primer lugar, bajo la pauta de que las moléculas H_2 , O_2 , CO_2 y CH_4 se encuentran presentes en Encélado (ver tabla 2) y en segundo lugar, tras el registro de las diversas concentraciones de tales moléculas en los campos análogos (ver figura 8).

Los datos obtenidos tras el registro fueron sometidos a las pruebas de normalidad (ver tabla 8) para así contar con la certeza de que los valores utilizados dentro de los intervalos mínimos y máximos, fuesen considerados normales según las pruebas de Shapiro-Wilk y Anderson-Darling (Thode, 2011).

8.6 Energía libre de las reacciones disimilatorias asociadas a sistemas hidrotermales terrestres en función de la energía de formación

Se presentan en esta sección, las energías libres estándar de las reacciones asociadas a sistemas hidrotermales, que fueron contempladas en este trabajo (ver tabla 10); energías que se obtuvieron con base en la ecuación (29).

Tabla 10. Energía de Gibbs estándar (ΔG°) de las reacciones de primer, segundo y tercer orden (ver figura 8), según la diferencia de la energía libre de formación de productos y reactivos (por cálculos basados en la ecuación 2).

No. de reacción	Donador de electrones	Aceptor de electrones	Energía de formación de los reactivos (kJ/mol)	Energía de formación de los productos (kJ/mol)	Energía libre de la reacción (kJ/mol)
7*	Hidrógeno	Oxígeno	16.32	-474.4	-490.72
8	Hidrógeno	Compuestos férricos	-9.2	-157.74	-148.54
9	Hidrógeno	Sulfato	-744.6	-976.67	-232.07
10*	Hidrógeno	Dióxido de carbono	-386.48	-503.73	-117.25
11	Hidrógeno	Azufre molecular	0	-27.87	-27.87
12**	Hidrógeno	Nitrato	-222.6	-1423.2	-1200.6
13*	Metano	Oxígeno	-1.69	-623.68	-621.99
14**	Metano	Sulfato	-778.93	-811.95	-33.02
15**	Sulfuro	Oxígeno	44.69	-744.6	-789.29
16	Azufre molecular	Oxígeno	-425.44	-744.6	-319.16
17	Tiosulfato	Oxígeno	N.D	-1489.2	N.D
18***	bisulfuro	Nitrato	-1437.7	-7920.4	-6482.7
19***	Azufre molecular	Nitrato	-1142.2	-3723	-2580.8
20	Tiosulfato	Nitrato	N.D.	-7446	N.D.
21	Compuestos ferrosos	Oxígeno	-299.16	-492.8	-193.64
22	Compuestos ferrosos	Nitrato	-999.3	-1469.2	-469.9
23	Nitrito	Oxígeno	-58.08	-222.6	-164.52
24	Amoníaco	Oxígeno	-10.25	-548.8	-538.55
25	Amonio	Nitrito	-27	-474.4	-444.4

Nota: N.D.; No determinado. ; * Reacciones de primer orden, ** Reacciones de segundo orden y *** Reacciones de tercer orden.

Tras la obtención de los valores de las energías libres de formación, se obtuvo la energía libre estándar de las reacciones por medio de la energía libre de formación (ecuación (27)) cuyo fundamento se basa en el principio de diferencia de energías libres estándar entre los productos y reactantes y cuya información puede ser consultada en bibliografía abierta p.ej. [Candfield *et al.*, 2005]).

8.7 Energía libre de las reacciones disimilatorias asociadas a sistemas hidrotermales terrestres en función de la concentración de reactantes y productos en Encélado y sus sistemas análogos

Se presentan en esta sección las energías libres de las reacciones asociadas a sistemas hidrotermales y seleccionadas de primer orden para este trabajo (ec. (7), (10) y (13); ver figura 8 y tabla 10), en función de las concentraciones molares (mínimas y máximas) de reactantes y productos, por medio de la ecuación y con la previa obtención de la energía libre estándar (ver sección 8.6).

$$\Delta G = \Delta G^\circ + RT \ln \frac{[C]^c [D]^d}{[A]^a [B]^b} \dots\dots\dots(29)$$

donde R= 8.314 J/mol, K = 0.008314 kJ/mol y T es igual a 25 °C.

Se muestra a continuación el ejemplo, del procedimiento para la reacción de metanotrofía **CH₄ + 2O₂ = CO₂ + 2H₂O** (ecuación (13)) presenta una ΔG_f° : -621.99 kJ/mol y con concentraciones mínima y máxima de reactivos (CH₄ y O₂) y productos (CO₂ y H₂O) presentes en la tabla 9:

$$\bullet \Delta G (\text{mínima}) = (-621,99 \text{ kJ/mol}) + (0,008314 \text{ kJ/mol}) (25 \text{ °C}) \ln \left(\frac{(0.00000000409091) (0.00150^2)}{(0.00000000000058384) (0.00000007^2)} \right)$$

$$\Delta G (\text{valor mínimo}) = -588.33 \text{ kJ/mol}$$

$$\bullet \Delta G (\text{máxima}) = (-621,99 \text{ kJ/mol}) + (0,008314 \text{ kJ/mol}) (25 \text{ °C}) \ln \left(\frac{(501.8928073) (0.005625^2)}{(3.47106) (284.375^2)} \right)$$

$$\Delta G (\text{valor máximo}) = -618.40 \text{ kJ/mol}$$

Se aplicó el mismo procedimiento para las reacciones de hidrogenotrofia y metanogénesis (reacciones (7) y (10) respectivamente). Los resultados se muestran en la tabla 11.

Tabla 11.- Energías libres mínimas y máximas en función de las concentraciones proporcionada por las reacciones (7), (10) y (13).

No. Reacción	Metabolismo	Energía libre según la concentración disponible (kJ/mol)	
		Mínima	Máxima
7	$2\text{H}_2 + \text{O}_2 = 2\text{H}_2\text{O}$	-480.91	496.58
10	$4\text{H}_2 + \text{CO}_2 = \text{CH}_4 + 2 \text{H}_2\text{O}$	-104.58	-125.5
13	$\text{CH}_4 + 2\text{O}_2 = \text{CO}_2 + 2\text{H}_2\text{O}$	-588.33	-618.4

La obtención de los valores presentes en la tabla 11, se da gracias a los datos que se obtuvieron de concentración y tras su análisis con las pruebas de normalidad Shapiro-Wilk y Anderson-Darling utilizando el programa *PAST* (Hammer *et al.*, 2001). Se utilizan las distintas concentraciones de reactantes de las reacciones (7), (10) y (13), y dado que las pruebas de normalidad arrojan una distribución normal (ver tabla 8) indicativo de su fiabilidad para calcular con ellas los intervalos mínimos y máximos la energía libre de tales reacciones. Se puede apreciar que, entre los valores de energía libre, la diferencia más notoria es la de la reacción (7) en comparación con la diferencia entre energías mínimas y máximas de las otras dos reacciones. Sin embargo, al considerarse únicamente tres reacciones para los cálculos en este proyecto, es plausible que entre más reacciones pudieran ser consideradas haya más las diferencias entre mínimos y máximos en los valores de energía libre

8.8 Energía libre de las reacciones disimilatorias asociadas a sistemas hidrotermales terrestres en función de pH

Se presentan en esta sección, las energías libres de las reacciones asociadas a sistemas hidrotermales, de los tres órdenes de importancia que fueron contempladas en este trabajo (ver figura 8 y tabla 10), en función de pH.

Tabla 12. Energías libres generada por las reacciones metabólicas de primer, segundo y tercer orden (que son, en este trabajo, las menos plausibles de efectuarse) planteadas en Encélado según cambios de pH. Con base en los cálculos con el programa *eQuilibrator* (Flamholz et al., 2012) y sustentado en (Dolfing, 2015).

pH	Reacciones de primer orden			Reacciones de segundo orden		Reacciones de tercer orden		
	7	10	13	12	14	8	9	11
	kJ/mol disponibles							
1	-498	-188.8	-309.3	-1269.4	-42.2	-87.9	-229.1	-256.7
2	-491.8	-169.9	-321.8	-1226.5	-39.4	-90.5	-213.6	-223
3	-485.1	-149.9	-335.2	-1181.8	-35.3	-92.9	-195.1	-185.5
4	-478.5	-130.3	-348.3	-1137.6	-33.3	-95.3	-176.4	-147.9
5	-472.1	-110.9	-361.2	-1093.9	-33	-97.8	-157.7	-110.7
6	-466	-92.7	-373.3	-1052.2	-33	-100.4	-139.9	-75
7	-460.3	-75.4	-384.8	-1012	-33	-103.3	-122.7	-40.6
8	-454.6	-58.3	-396.2	-972.1	-33	-106.1	-105.6	-6.4
9	-448.9	-41.3	-407.6	-932.2	-33.3	-109	-88.5	-27.8
10	-443.4	-24.7	-418.6	-893.3	-35	-111.9	-71.8	-61.2
11	-439.4	-12.9	-426.5	-862.1	-39.4	-115.6	-58.2	-88.5
12	-440	-14.6	-425.4	-853.5	-45	-121.6	-53.6	-97.6
13	-440.7	-16.8	-423.9	-845.8	-50.7	-127.7	-49.3	-106.1
14	-440.8	-17	-423.8	-834.8	-56.4	-133.5	-43.8	-117.2

Notas: Las ecuaciones de las reacciones establecidas en la tabla son las presentes en la tabla 4.; Dentro de recuadro punteado se presentan las energías por reacción dentro del intervalo de pH estimado para Encélado (pH 9, 10 y 11).

Según los datos presentados, se aprecia que las reacciones que proporcionan mayor energía son las de las ecuaciones 10 y 12, que son reacciones de primer y segundo orden, respectivamente, lo que da muestra de que las distintas condiciones ambientales influyen por ejemplo, en la energía generada por una reacción metabólica. También, se aprecia

que, en la mayoría de estas reacciones, a menor pH, mayor es la energía, salvo en las reacciones (13), (14) y (8), en cuyo caso se presenta más energía a pH alcalino.

8.9 Energía libre de las reacciones disimilatorias asociadas a sistemas hidrotermales terrestres en función de temperatura

Se presentan en esta sección, la distribución (ver figura 12) de las energías libres de las reacciones asociadas a sistemas hidrotermales, de primer y tercer orden de importancia que fueron contempladas en este trabajo (ver figura 9 y tabla 10), en función de temperatura. Lo anterior, porque son las reacciones consideradas en este trabajo como más plausibles de suceder en Encélado, dada la presencia de sus reactantes en los sitios análogos más próximos a Encélado y de las que más detección hay en aquellos sitios con características fisicoquímicas similares a las del satélite (ver sección 8.2).

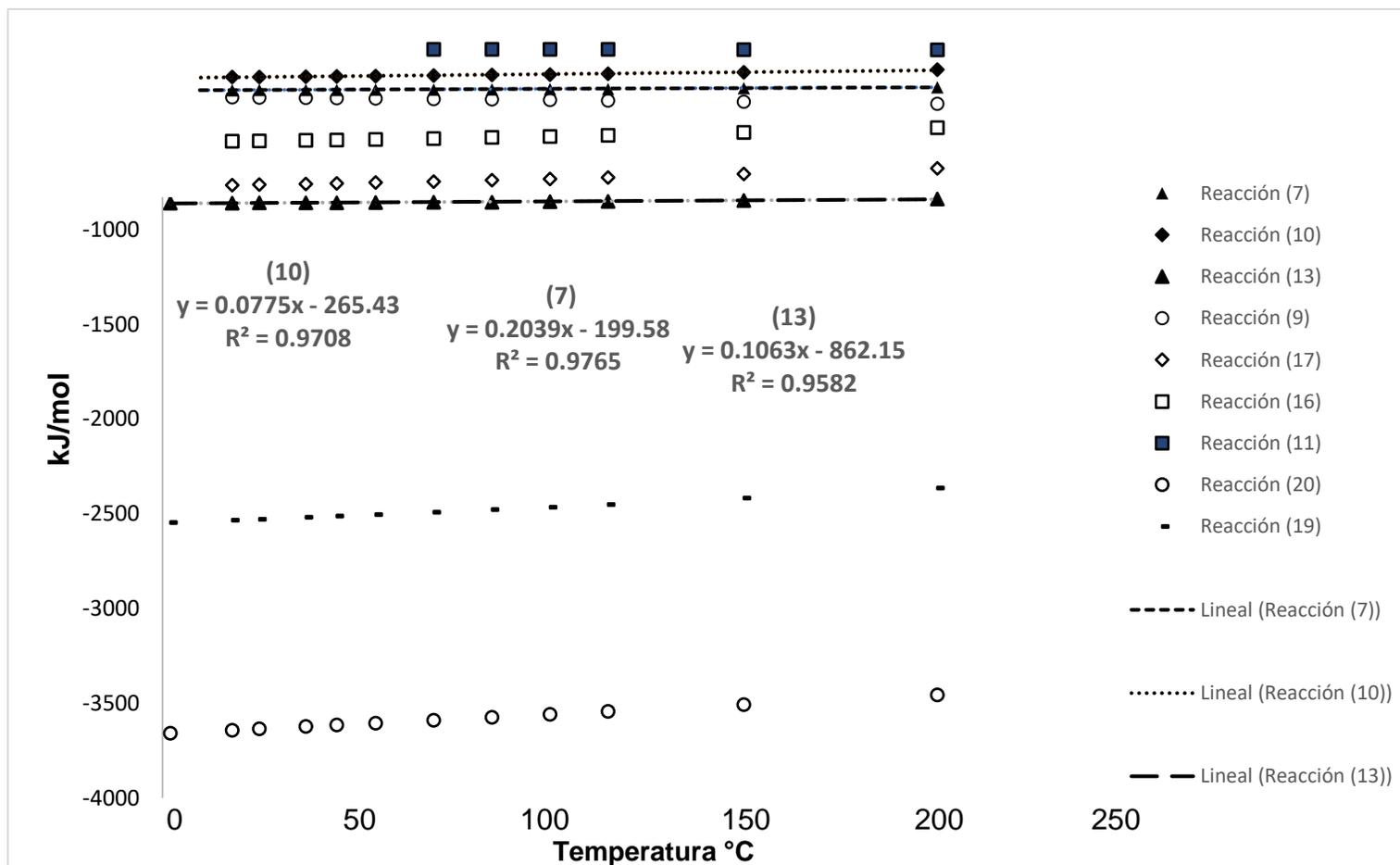


Figura 12: Distribución de la energía libre en función de temperatura (según datos de [Amend y Shock, \(2001\)](#)).

Nota: La línea sólida vertical representan gráficamente a la temperatura de Encélado (99 °C).

Se observa en este gráfico (figura 12), la misma tendencia que en los gráficos de puntos de muestra (figura 8) y de muestras de reactantes (figura 11), es decir, a menor temperatura ($< 100\text{ }^{\circ}\text{C}$) mayor generación y distribución de energías libres (en este caso).

Se presenta el valor obtenido de las pendientes y los valores de R^2 para los valores obtenidos mediante las ecuaciones (7), (10) y (13) (primer orden), (ver apéndice 4), pues dicho valor de R^2 representa un coeficiente de determinación que mide el grado de fiabilidad o bondad del ajuste del modelo ajustado a un conjunto de datos (Martínez, 2005); cuanto más cercano a 1, mayormente fiable puede considerarse. Se utilizó el valor de pendiente para realizar una interpolación cuando se conoce el valor asignado de alguno de los ejes, en este caso para calcular la energía libre en función de la temperatura en los sistemas hidrotermales de Encélado ($\sim 99\text{ }^{\circ}\text{C}$; ver sección 2.1.1).

Tabla 13: Energía libre generada por las reacciones metabólicas de primer y segundo orden planteadas en Encélado según distintas temperaturas. La energía fue inferida con base en las estimaciones de Amend y Shock, (2001) quienes calcularon la energía libre (ΔG°) en función de temperatura en un intervalo de temperatura entre 2 y $200\text{ }^{\circ}\text{C}$, es decir, diferente a $25\text{ }^{\circ}\text{C}$ (Dolfing, 2015).

Temp. $^{\circ}\text{C}$	Reacciones de primer orden			Reacciones de tercer orden					
	7	10	13	9	17	16	11	20	19
	kJ/mol disponibles								
2	-263.94	-196.02	-859.72	-299.58	-768.68	-537.03	-44.81	-3657.59	-2545.8
18	-263.45	-194.53	-859.28	-302	-764.38	-533.75	-45.39	-3641.55	-2533.47
25	-263.17	-193.73	-858.97	-303.08	-762.23	-532.09	-45.64	-3634.49	-2527.93
37	-262.62	-192.17	-858.31	-304.96	-758.24	-528.97	-46.07	-3622.38	-2518.22
45	-262.2	-191.01	-857.79	-306.24	-755.38	-526.72	-46.35	-3614.29	-2511.64
55	-261.63	-189.45	-857.05	-307.85	-751.59	-523.73	-46.71	-3604.17	-2503.29
70	-260.67	-186.87	-855.8	-310.33	-745.53	-518.9	-47.23	-3588.98	-2490.51
99	-258.5	-181.1	-852.87	N.D.	N.D.	N.D.	N.D.	N.D.	N.D.

115	-257.18	-177.69	-851.03	-318.13	-724.75	-502.14	-48.73	-3543.23	-2450.32
150	-253.9	-169.22	-846.39	-324.67	-706.09	-486.75	-49.71	-3507.25	-2416.33
200	-248.44	-155.32	-838.43	-335.03	-675.58	-461.23	-50.95	-3454.68	-2363.73

Nota: N.D.: No determinado.; Las ecuaciones de las reacciones establecidas en la tabla son las presentes en la tabla 4.; Dentro del recuadro con línea punteada se presentan las energías por reacción para la temperatura estimada para Encélado (~99°C); 7) hidrogenotrfía, 10) metanogénesis y 13) metanotrofia (ver tabla 4).

En la tabla 13 se presentan los distintos valores de energía libre cuando se toma en cuenta la temperatura del entorno y con base en las estimaciones de [Amend y Shock, \(2001\)](#). Solamente se muestran los valores de las reacciones de primer y tercer orden, esto dado que dentro de sus estimaciones no se hallaron valores de energía para las reacciones consideradas en este trabajo como de segundo orden. Se puede apreciar que la tendencia es que la energía generada es mayor a menores temperaturas (salvo en las reacciones (9), (17) y (11), Se utilizó la interpolación de los datos de [Amend y Shock, \(2001\)](#) a fin de poder obtener la energía resultante a 99 °C, que es la temperatura propuesta para la interfaz del núcleo-corteza de Encélado. Se aplicó tal interpolación solo a las reacciones sugeridas de primer orden ((7), (10) y (13)), puesto que como se ha mencionado previamente, es probable la presencia de ambos reactantes.

La interpolación del modelo de estimación de energía libre por temperatura de ([Amend y Shock, 2001](#)): conociendo el valor de “x” (temperatura) y se desea obtener el valor de “y” (energía libre). Se utilizaron los datos de ese modelo para estimar la energía generada a 99 °C (temperatura de la interfaz núcleo-océano de Encélado) por las tres reacciones de primer orden. Las energías resultantes bajo la interpolación de las reacciones (7), (10) y (13) son -258.5, -181.1 y -852.87 kJ/mol, respectivamente.

8.10 Cuantificación de la producción de moléculas energéticas

Se presentan en esta sección, la posible cantidad de distintas moléculas energéticas formadas con base en la energía libre de los distintos cálculos de energías libres de las reacciones de primer orden de importancia en este trabajo, en función de pH, temperatura y concentración molar (ver sección 8.7, 8.8 y 8.9).

La producción de las diferentes moléculas energéticas se obtiene por medio de la división de la energía libre (resultante de las reacciones (7), (10) y (13) y obtenida por medio de la ecuación (29)) entre la energía libre de la molécula energética, es decir, la cantidad de kJ/mol requeridos para su formación (tabla 14). Se muestran los valores por una única función, pues se reitera que cada estimación fue independiente (pH independiente p.ej.) porque los métodos de estimación no permiten la estimación con dos variables juntas; el programa *eQuilibrator* permite realizar ajustes con modificación de pH pero no de temperatura y de concentraciones molares diferentes.

Tabla 14.- Cantidad de moles de moléculas formadas por ΔG dada por reacciones metabólicas de primer orden ((7), (10) y (13)) en función de distintas variables (pH, temperatura y concentración).

		1	2	3	4	5	6	7	8	9
Ec. y función	Energía generada - kJ/mol	kJ requeridos para formar 1 mol de molécula								
		62	52	43	39	32	31	21	20	14
7 (pH 9)	448.9	7.24	8.63	10.44	11.51	14.03	14.48	21.38	22.45	32.06
10 (pH 9)	41.3	0.67	0.79	0.96	1.06	1.29	1.33	1.97	2.07	2.95
13 (pH 9)	407.6	6.57	7.84	9.48	10.45	12.74	13.15	19.41	20.38	29.11
7 (pH 10)	443.4	7.15	8.53	10.31	11.37	13.86	14.30	21.11	22.17	31.67

10 (pH 10)	24.7	0.40	0.48	0.57	0.63	0.77	0.80	1.18	1.24	1.76
13 (pH 10)	418.6	6.75	8.05	9.73	10.73	13.08	13.50	19.93	20.93	29.90
7 (pH 11)	439.4	7.09	8.45	10.22	11.27	13.73	14.17	20.92	21.97	31.39
10 (pH 11)	12.9	0.21	0.25	0.30	0.33	0.40	0.42	0.61	0.65	0.92
13 (pH 11)	426.5	6.88	8.20	9.92	10.94	13.33	13.76	20.31	21.33	30.46
7 (99 °C)	258.5	4.17	4.97	6.01	6.63	8.08	8.34	12.31	12.93	18.46
10 (99 °C)	181.1	2.92	3.48	4.21	4.64	5.66	5.84	8.62	9.06	12.94
13 (99 °C)	852.87	13.76	16.40	19.83	21.87	26.65	27.51	40.61	42.64	60.92
7 (conc. mín)	480.91	7.76	9.25	11.18	12.33	15.03	15.51	22.90	24.05	34.35
10 (conc. mín)	104.58	1.69	2.01	2.43	2.68	3.27	3.37	4.98	5.23	7.47
13 (conc. mín)	588.33	9.49	11.31	13.68	15.09	18.39	18.98	28.02	29.42	42.02
7 (conc. máx)	496.58	8.01	9.55	11.55	12.73	15.52	16.02	23.65	24.83	35.47
10 (conc. máx)	125.5	2.02	2.41	2.92	3.22	3.92	4.05	5.98	6.28	8.96
13 (conc. máx)	618.4	9.97	11.89	14.38	15.86	19.33	19.95	29.45	30.92	44.17

Nota: Ec. y función representa el número de la reacción metabólica (ver tabla 4) y la función según la cual se obtiene la energía libre

[Según: pH (9, 10 y 11), temperatura (99 °C), y por las concentraciones mínimas y máximas de reactantes].

1.- Fosfoenolpiruvato (PEP), 2.- 1,3- bisfosfoglicerato, 3.- acetil fosfato, 4.- carbamoil fosfato, 5.- acetil-coA, 6.- Adenosín trifosfato (ATP), 7.- glucosa-1-fosfato, 8.- pirofosfato inorgánico y 9.- glucosa-6-fosfato

8.11 Estimación de la biomasa potencialmente sustentable en Encélado y su comparación con la Tierra y Europa

En esta sección se muestra el rendimiento energético o Y_{ATP} , obtenido tras la obtención de la energía libre y, con el rendimiento, la estimación de la cantidad de células (en gramos) que puede formarse/sostenerse por medio del desequilibrio químico prevaleciente en los sistemas hidrotermales de Encélado. También, se evaluó la cantidad de fluido expulsado (kg/año) en Encélado. Esta última permitió la estimación de la producción anual de biomasa (índice de habitabilidad) que potencialmente podría producirse en este satélite.

- 1) Biomasa potencial mínima estimada producida por el flujo hidrotermal mínimo propuesto para Encélado (ver tabla 6)**

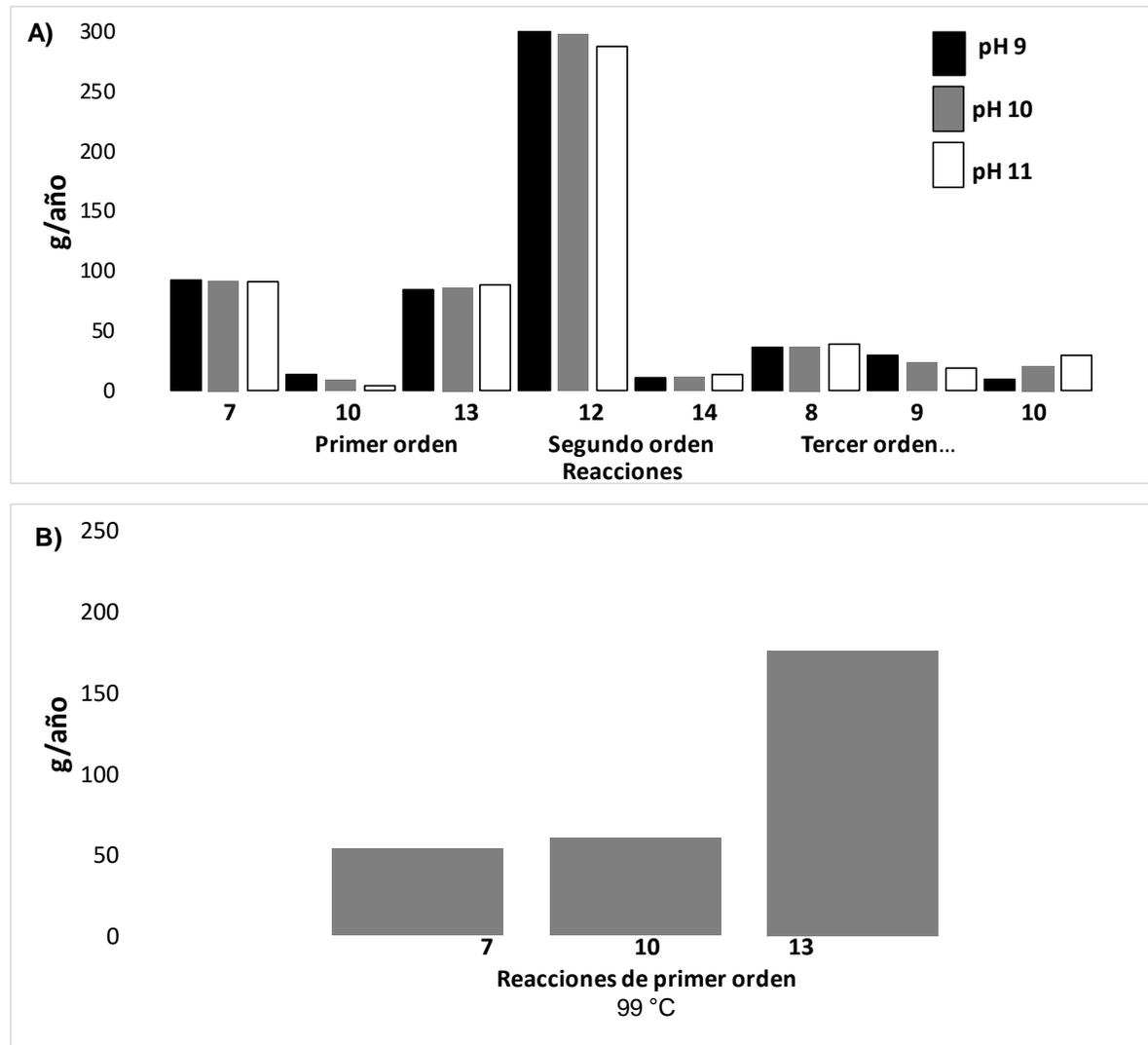


Figura 13: Producción anual de biomasa (g/año). A) A través de las reacciones metabólicas de los tres órdenes de importancia bajo la variable de pH. B) A través de las reacciones de primer orden de importancia (7), (10) y (13) bajo la variable de temperatura). Ambas con base en el flujo hidrotermal mínimo propuesto para Encélado.

Nota: En la sección A de la imagen, los colores negro, gris y blanco representan pHs 9, 10 y 11 respectivamente.

2) **Biomasa potencial mínima estimada producida por el flujo hidrotermal máximo propuesto para Encélado (ver tabla 6)**

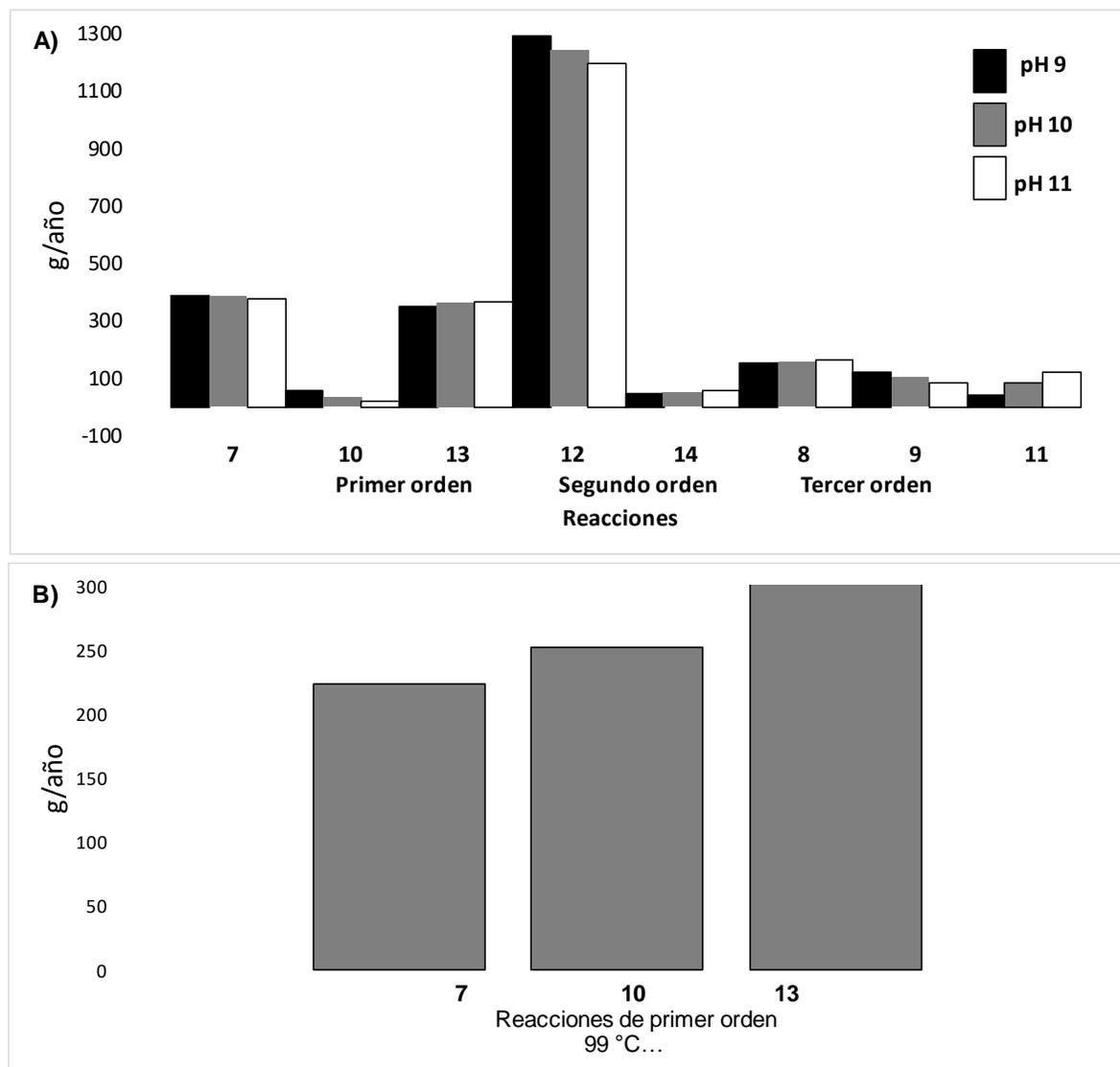


Figura 14: Producción anual de biomasa (g/año). A) A través de las reacciones metabólicas de los tres órdenes de importancia bajo la variable de pH. B) A través de las reacciones de primer orden de importancia (7), (10) y (13) bajo la variable de temperatura). Ambas con base ahora, en el flujo hidrotermal máximo propuesto para Encélado.

Nota: En la sección A de la imagen, los colores negro, gris y blanco representan pHs 9, 10 y 11 respectivamente.

Como puede apreciarse en las figuras 13 y 14, aunque existen diferencias entre la cantidad de biomasa generada para distintos valores de una misma variable (p.ej. pH's 9, 10 y 11); se aprecia una mayor diferencia entre la biomasa producida mediante el flujo máximo en contraste con la asociada al mínimo. Más aún, existe también una diferencia notable entre la biomasa producto de las distintas reacciones. Lo anterior brinda un panorama del intervalo de valores que se pueden obtener de biomasa a partir de energías libres producto de múltiples reacciones químicas.

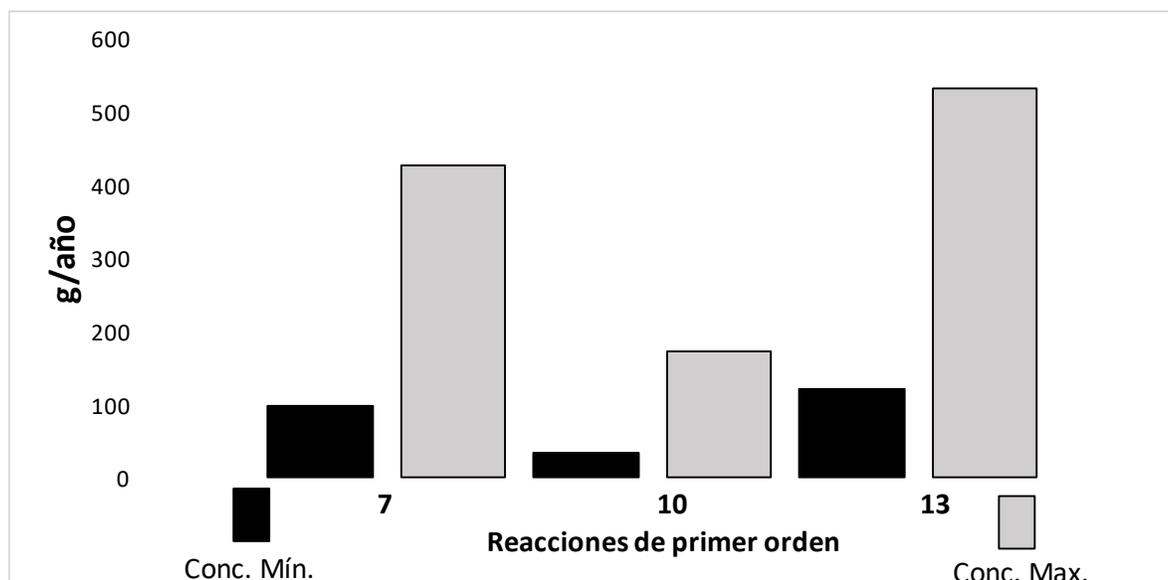


Figura 15: Producción anual de biomasa (g/año) en las reacciones 7, 10 y 13 según los mínimos y máximos de flujos y reactantes.

Se aprecia en la figura 15, una diferencia en la producción anual de biomasa (g/año) producto de las reacciones que ocurrirían debido al desequilibrio químico del fluido hidrotermal en Encélado. Se muestran las estimaciones según las concentraciones mínimas y máximas de los reactantes. Se considera oportuno

resaltar el hecho de que la diferencia se presenta en hasta en cinco veces más biomasa para la reacción 13, comparando concentración máxima frente a la mínima.

Tabla 15. Trabajos previos que calculan la producción anual de biomasa en la Tierra, Europa y Encélado.

Producción global anual de biomasa (g/año)	
Tierra: ecosistemas quimiosintéticos	1.5×10^{14} [a]
Tierra: ecosistemas hidrotermales	74×10^{11} [a]
Europa	10×10^8 - 10^9 [b, c] $\sim 10^6$ - 10^7 [d]
Encélado	$4 \times 10^7 - 2 \times 10^{12}$ [e]

[a] (Nakamura & Takai, 2015), [b](McCollom, 1999), [c](Montoya, 2002), [d] (Chyba & Phillips, 2002) y [e] (Bennett et al., 2009; Steel et al., 2017),

Tabla 16. Comparación sobre biomasa calculada en este trabajo en Encélado y Europa utilizando la misma metodología.

Producción de biomasa anual para Encélado						
Estimación		Variable				Concentración de reactantes
		pH 9	pH 10	pH 11	99 °C	
Biomasa (g/año)	Ec. (30)	191 - 795.7	187 - 777.41	183.4 - 764.4	290 - 1210	256.08 – 1,136
	Ec. (33)	$1.8 \times 10^{-05} - 8 \times 10^5$	$1.9 \times 10^{-05} - 7 \times 10^5$	$1.9 \times 10^{-05} - 7 \times 10^5$	$2.9 \times 10^{-05} - 1 \times 10^6$	$2.4 \times 10^{-05} - 1 \times 10^6$
	Ec. (31)	$17 - 3 \times 10^{13}$	$26 - 4.9 \times 10^{13}$	$47.25 - 8.9 \times 10^{13}$	$6 - 1.1 \times 10^{13}$	$7.6 - 1.3 \times 10^{13}$
No. de células	Ec. (32)	$18,168 - 1 \times 10^{17}$	$28,378 - 1.6 \times 10^{17}$	$51,649 - 3 \times 10^{17}$	$6,645 - 3.7 \times 10^{16}$	$8,389 - 4.17 \times 10^{16}$
Producción de biomasa anual (g/año) estimada para Europa						
Ec. (30) con flujo mínimo estimado [tabla 6] a 85 °C: 1.5×10^5			Ec. (30) con flujo máximo estimado [tabla 6] a 100 °C: 1.53×10^5			

Los datos obtenidos en la tabla 16, representan el compendio de los resultados de los cálculos de las reacciones (7), (10) y (13) (de primer orden) según los diferentes métodos de estimación y acorde con las distintas variables, esto es, pH, temperatura y concentración molar de reactantes (M), en concordancia con el flujo hidrotermal circulante mínimo y máximo de Encélado. Esto atiende a que las estimaciones de la energía libre generada por tales reacciones se realizaron bajo cada variable, por lo que, al obtener la producción anual de biomasa, la suma solo se puede hacer entre las mismas variables y sus modificaciones.

Aunque se cuenta con valores de energías libres estimadas por la variable de pH, en el caso de algunas reacciones consideradas de segundo y/o tercer orden, la biomasa resultante no sería comparable entre las tres variables propuestas y sus modificaciones (a pH 9, 10 y 11; a temperatura de 99 °C; y concentración molar mínima y máxima), debido a la falta de datos; motivo por el que se consideraron inviables sus estimaciones.

Tabla 17.- Tabla de organismos procarióticos con alguno de los metabolismos disimilatorios que se propone podrían ocurrir en Encélado. Se lista el nombre del género

Organismos (género)	Sitios donde se han descrito organismos con el metabolismo	Densidad (de células; g x cm ³ / año)	Células/ml
<i>Hydrogenophaga</i>	<i>Lost City, Voltri Massif, Tablelands</i>	0.056 - 21.9 ^[a]	> 2.2 ×10 ⁵ ^[b]
<i>Silanimonas</i>	<i>Lost City, Voltri Massif, Tablelands</i>		
<i>Methanosarcina</i>	<i>Lost City, Voltri Massif, Nueva Celedonia</i>		
<i>Methylophaga</i>	<i>Lost City y Omán</i>		

Nota: ^[a] Lost City. ^[b] Dato de *Tablelands*. La selección de estos organismos se realizó de manera subjetiva tomando en cuenta las condiciones fisicoquímicas antes discutidas.

(Wirsen & Molyneaux, 1993; Kormas et al., 2006; Brazelton et al., 2013; Quéménéur et al., 2015; Zhang et al., 2016; Frouin et al., 2018; Thomas et al., 2018; Xu et al., 2018).

En esta tabla están registrados aquellos organismos que utilizan algunos de los metabolismos que podría ser sustentados en Encélado (ver tabla 4; reacciones de primer orden (7), (10) y (13). Se registraron aquellos de mayor coincidencia entre los distintos campos hidrotermales que se utilizaron como ambientes análogos (figura 9) y de los que hay un registro (ver [apéndice 3](#)). También, se incluye la cantidad de biomasa (g) y número de células en algunos de ellos. Cabe destacar que en *Lost City* se han reportado todos los metabolismos registrados en el conjunto de sistemas análogos incluidos en el presente trabajo (principalmente (7), (10) y (13)), lo que sustenta en mayor medida, el planteamiento de considerar que así como estos metabolismos pueden sustentarse en este campo hidrotermal terrestre, así también lo pueden hacer en Encélado.

9 Discusión.

- **Sobre las comunidades biológicas asociadas a hidrotermalismo**

Tras las primeras exploraciones de las ventilas hidrotermales del fondo oceánico en la década de 1970, estas cobraron relevancia biológica por sus comunidades, que representan una densidad considerable de biomasa, así como por la diversidad presente ([Corliss et al. 1979](#); [Spres et al 1980](#)).

Aunque el estudio de las comunidades quimiosintéticas del fondo marino se ha realizado con cada vez mayor interés, este ha estado concentrado principalmente en tratar de comprender los límites de las actividades biológicas de los microorganismos, así como utilizar a estos como modelo para el estudio del origen y evolución de la vida en la Tierra, de la posible vida extraterrestre y de la habitabilidad en otros cuerpos planetarios ([Junnash y Mottl 1985](#); [Takai et al 2006](#); [Takai 2011](#))

Un tercer punto de interés es el estudio del papel que desempeñan las comunidades quimiosintéticas y su impacto en algunos ciclos biogeoquímicos de elementos bioesenciales ([Edwards et al. 2015](#)) así como la biomasa potencial producto de estas comunidades ([McCollom y Shock, 1997](#)).

- **Sobre la relevancia del metabolismo**

Los resultados en este trabajo, de manera general infieren distintos escenarios de habitabilidad en Encélado con el hidrotermalismo como proceso que genera fuentes de energías aprovechables. El enfoque para aproximar su habitabilidad fue principalmente en la actividad metabólica primitiva.

La determinación del orden de importancia de las reacciones metabólicas que pudieron ser usadas se basó en la quimiosíntesis actual (mostrada en [fig. 7](#)) representó el eje central del presente trabajo (ver sección 8.2). Se logra determinar pues, que aparte de un ambiente para el origen de la vida en la Tierra en ambientes evaporíticos, por ejemplo, pozas de origen volcánico ([Damer & Deamer, 2020](#)), la

quimiosíntesis en ventilas hidrotermales presenta distintas coincidencias entre los reactantes presentes en los sitios análogos, por tanto, hay distintos grados de plausibilidad de que las reacciones ocurran en Encélado. En plausibilidad de mayor a menor, tenemos que las reacciones de primer orden corresponden a una coincidencia total entre sitios análogos (ver figura 9), por tanto, hay una mayor plausibilidad de que se puedan efectuar en Encélado, en comparación con las determinadas en este trabajo como de segundo y tercer orden de relevancia. Así mismo, existen reacciones que no se consideran dentro de estas determinaciones pero que, dado que se conoce su presencia en hidrotermales terrestres, podrían ser utilizadas en trabajos posteriores; reacción anammox p.ej. (ver [tabla 4](#)).

Se encuentran coincidencias de reacciones metabólicas según el par redox en los dos sitios análogos y Encélado (parte B de la figura 9). Esto se refiere a las reacciones representadas por las ecuaciones (7), (10) y (13), referidas aquí como de primer orden, puesto que los reactantes de estas moléculas, están o son factibles de estar presentes en Encélado, *Lost City* y Omán, mientras que las de segundo orden de relevancia son las reacciones representadas por las ecuaciones (12), (14) y (15) en cuyo caso sus reactantes no han sido confirmados en Encélado. Se aplica el criterio de que *Lost City* y Omán por ser similares a Encélado pueden fungir como sitios posiblemente análogos para inferir la concentración de sus reactantes. Además, los reactantes de las reacciones de tercer orden, que son las representadas por las ecuaciones (18) y (19), no se han confirmado en Encélado y no están registrados en al menos un par de sitios análogos. En el presente trabajo se consideran las reacciones de segundo y tercer orden ya que, al estar asociadas a metabolismos hidrotermales, no se descarta que puedan llevarse a cabo bajo un sistema serpentizado como el de Encélado.

- **Sobre los parámetros fisicoquímicos**

Aunque no se cuenta con datos acerca de la presencia de O₂ en la pluma de Encélado, se plantea que pudiera estar presente como reactante debido a que este se deposita en la corteza y se origina mediante procesos de radiólisis en la capa de

hielo de agua (Teolis *et al.*, 2017), de manera similar a lo planteado para el satélite Europa (Chyba, 2000).

La acotación obtenida con sitios análogos a Encélado, *Lost City* y Omán es relevante para estimar la habitabilidad debido a que con ella se podrán establecer las reacciones posibles, aun cuando puedan participar en Encélado algunas reacciones en mayor medida que otras.

Así también, como se ha comentado previamente, según la distribución de temperatura y pH en los fluidos pertenecientes a los sitios análogos mostrada en la fig. 8, es posible apreciar que existe una tendencia y se reconoce que los sitios se localizan principalmente a menor temperatura (~15 – 35 °C), esto dentro de los hidrotermales conocidos como de baja temperatura (< 100 °C (Nakamura & Takai, 2015; Ramírez, 2017)). Esta tendencia se aprecia también en el caso de la distribución de los hidrocarburos identificados en los sitios análogos (C₂H₆ [etano] y C₃H₈ [propano], ver apéndice 6); es decir, abundan más a menor temperatura. Esto último es relevante pues al ser compuestos de tipo orgánico, se pueden realizar mayores cuestionamientos sobre qué otros compuestos orgánicos podrían ser generados allí. Además, los hidrocarburos podrían ser a su vez, fuente de nutrientes químicos para algún tipo de metabolismo microbiano (oxidación de hidrocarburos con o sin oxígeno). Esta cuestión podría extenderse también a la química general de los campos hidrotermales de baja temperatura, como es lo propuesto para Encélado.

En tal sentido, estas distribuciones (principalmente las observadas en la fig. 9) son de gran relevancia para este trabajo, puesto que son indicativas de la pauta para considerar a los campos hidrotermales registrados, como análogos del satélite (principalmente *Lost City*) y para obtener de esta información como la concentración de los componentes de sus fluidos lo cual sirve para inferir las reacciones con mayor posibilidad de presentarse en Encélado.

Por otro lado, gracias a la aplicación de las pruebas de normalidad, se logró contar con una mayor certeza de que los datos utilizados sobre las muestras de los

campos hidrotermales terrestres son confiables, lo que disminuye el riesgo de algún tipo de sesgo durante los cálculos realizados.

En cuanto a la distribución de las moléculas que actúan como par redox de las reacciones de primer orden, puede apreciarse en la figura 12, la tendencia de su prevalencia a baja temperatura (~15 – 35 °C). Por otra parte, aunque se sugiere que Encélado presenta una temperatura mayor (~99 °C), estas tendencias nos ayudan a inferir en qué intervalos podrían estarse generando las moléculas en el satélite. También, ayudan a suponer que estas moléculas se presentan en un amplio margen de condiciones fisicoquímicas.

- **Sobre las cuestiones energéticas**

En el contexto de la energía generada por las reacciones de primer orden, (figura 9), es de resaltar que en cuanto al pH (tabla 12) existe una mayor energía a mayor pH para las reacciones (7) y (13), sin embargo, la reacción 10 mostró lo contrario, pues se libera mayor energía a menor pH, lo que indica que es necesario analizar las reacciones por separado y que el pH es importante porque no se puede generalizar: no hay una tendencia. Entonces, tales reacciones deben ser consideradas por separado ya que, en suma, son un reflejo de condiciones meramente naturales.

En el caso de la energía de Gibbs en función de la temperatura (tabla 13), se aprecia que a mayor temperatura disminuye la energía disponible, lo que se puede apreciar también en la figura 12, y se destaca que las variaciones difieren en mayor medida por el tipo de reacción, por lo que, aunque en este trabajo se da mayor relevancia a las reacciones de primer orden ((7), (10) y (13)), no pasa desapercibida la energía proporcionada por las reacciones de segundo y tercer orden, pues desde luego, Encélado es un sistema dinámico. Al igual que con el pH, las condiciones ambientales influyen en la biomasa potencial y por ende, en el nivel de habitabilidad de cualquier sitio.

En cuanto a las moléculas energéticas que podrían generarse por la energía liberada, se resalta de nueva cuenta que hay una gran variedad de ellas, además

del ATP (Martin y Russell, 2007), pues al hablar de la búsqueda de metabolismos fuera de la Tierra, esto seguramente debe ser considerado pues es necesario abarcar no solo de la diversidad metabólica microbiana, sino también la diversidad celular en la Tierra.

Esta cuantificación es relevante en este trabajo, pues es de resaltar que en los sistemas biológicos satisfacer los requisitos energéticos es vital, pues la energía libre debe estar disponible en al menos cierta cantidad o nivel mínimo para que esta pueda ser aprovechada de manera útil por los organismos en el metabolismo conocido como asimilatorio.

Para Hoehler (2004), la restricción acerca de las moléculas energéticas y la energía para su formación surge porque todos los organismos conocidos utilizan una molécula común, ATP, para almacenar energía e impulsar los procesos que requieren energía celular. Por lo tanto, la energía libre debe ser suficiente para impulsar la síntesis de ATP de ADP y la energía química puede ser aprovechada y acoplada a la síntesis de ATP. Este autor también utiliza el término de cantidad energética mínima transferible (ΔG_{min}) que a veces se denomina Cuanto de Energía Biológica (BEQ [por las siglas en inglés de *Biological Energy Quantum*]) y que, así como el cambio de energía de Gibbs (ΔG) predice la favorabilidad de los procesos químicos, el BEQ define el mínimo de energía necesario para formar moléculas energéticas. Un suministro continuo de estas determina la favorabilidad de la actividad biológica continua, por lo que es fundamental cuantificar con precisión el BEQ, si se desea comprender su potencial y entender las restricciones de la distribución de la vida en p.ej., el subsuelo.

Algo relevante a comentar, es el hecho de que aún y cuando en Encélado no está aún confirmada la presencia de O_2 , trabajos previos muestran que tras la interacción entre partículas cargadas e ionizantes con la capa de hielo en Europa, se puede generar la ruptura de los enlaces de las moléculas de agua, es decir ocurre radiólisis (Chyba, 2000; Hand *et al*, 2007). Esta última da lugar a moléculas de hidrógeno y diversos oxidantes entre los que se encuentra el oxígeno. El medio por que estas moléculas llegarían al océano sería debido al reciclaje de la corteza de

hielo, que ocurre cuando la corteza se fractura y posteriormente los espacios de fractura son llenados por fluido que termina congelándose; parte del material desprendido durante el agrietamiento cae al océano, lo que permitiría la entrada continua de moléculas oxidantes, y dada la similitud de Europa con Encélado, es posible inferir el mismo principio a nuestro satélite de estudio.

- **Sobre la comparación de la Habitabilidad**

Finalmente, con los resultados de biomasa potencial, se puede realizar una comparación de la habitabilidad cuantitativa entre Encélado, la Tierra y Europa, fundamentada en la biomasa por quimiosíntesis. Los resultados mostraron que la biomasa que puede generarse por el desequilibrio químico en el interior de Encélado es hasta en 5-6 órdenes de magnitud que en la Tierra y tres menos que en Europa (ver tablas 15 y 16). Este es un resultado relevante en el sentido de que además de la Tierra, existe otro lugar con la capacidad de poder generar una cantidad de biomasa (diferente cantidad bajo diferentes escenarios fisicoquímicos) todo con base en la energía libre disponible por las reacciones metabólicas utilizadas; ver [tabla 16](#)). Se resalta el hecho de que el volumen de agua es menor en el satélite de estudio que en la Tierra y en Europa (ver [tabla 7](#)); factor que influye considerablemente, pues se infirió que a mayor cantidad de flujo, mayor será la biomasa potencial.

Así, en las [figuras 13, 14 y 15](#), se puede apreciar que, hay diferencias significativas en cuanto a la cantidad de biomasa producida a partir de las distintas reacciones y del flujo hidrotermal mínimo y máximo, pues en el caso de la reacción (10) p.ej., esta presenta una mayor cantidad de biomasa generable con base en la concentración de reactantes que por pH o temperatura. Es de suma importancia entonces, considerar siempre las variables de un ambiente al evaluar qué tan habitable puede ser.

En cuestión de comparación entre modelos de estimación, se pueden hacer algunas observaciones. El modelo de cálculo de biomasa para Encélado, utilizado por Steel y coautores (2017), está fundamentado en el flujo de energía del satélite (~ 15 -20 GW) y esta a su vez determina la energía calorífica, las reacciones de serpentinización, la temperatura de la interfaz del núcleo-océano y la producción anual de H₂; por tanto, define directamente la producción de biomasa y número de células. Por lo que, al utilizar otras referencias de tal flujo de energía [por ejemplo ~30 GW propuesta por (Choblet *et al.*, 2017)], la biomasa potencial en Encélado posiblemente podría ser mayor, por lo que el flujo de energía es otro factor muy importante.

En el caso del método de McCollom (1999), se utiliza el flujo oceánico y la energía libre (ΔG) para el cálculo de la biomasa anual, con la reacción de metanogénesis como reacción modelo. En ese sentido, el trabajo de McCollom y el presente trabajo cuentan con algunas similitudes, sin embargo, el trabajo de Steel y coautores (2017) cobra mayor relevancia ya que se enfoca en el mismo cuerpo de estudio. Sin embargo, esos modelos trabajan bajo condiciones estándar, y sus estimaciones son aproximaciones que no consideran variaciones ambientales.

Steel y coautores (2017), p.ej., estiman una cantidad de biomasa anual de 4×10^7 a 2×10^9 gramos, que corresponden a una concentración de $\sim 10^9$ células por cm³ en las ventilas, $\sim 10^8$ en la pluma, y cuando son diluidas en el océano ellos predicen hasta 4,250 células por cada cm³ en el océano.

En este trabajo, los resultados arrojan un valor de biomasa al año 3×10^{19} de gramos dando esto un valor de 7×10^{10} células por año, también; resultando en 428.5 células por m³ en el océano. Este valor, si bien es bajo, en contraste con el dato de la densidad celular por parte de Steel y coautores (2017), representa únicamente la cantidad de células producidas por la energía de solamente 3 reacciones (las de primer orden; ver tabla 4) y por el flujo del fluido hidrotermal del satélite. Por lo tanto, considera el reactante limitante, es decir el valor máximo que se puede formar bajo reacciones de primer orden, pues, aunque se pudo obtener un valor mucho más alto considerando las demás reacciones (segundo y tercer

orden) así como el valor del flujo sin considerar al reactante limitante, se optó descartar esa posibilidad, con el fin de dar una aproximación más real a las condiciones que podrían estarse llevando a cabo en el satélite.

Así mismo, dado el dato de la densidad celular de $\sim 2.2 \times 10^8$ (por l³) en *Tablelands* (ver [tabla 17](#)), se puede inferir que la producción celular en Encélado es dos órdenes de magnitud mayor que en un solo campo hidrotermal en la Tierra. Si bien, un solo campo representa un sitio muy pequeño a comparación de toda Tierra, es de resaltar el hecho de que Encélado es un cuerpo planetario pequeño a comparación de la Tierra, aunado a las condiciones que aún se desconocen de ese satélite, por ello, se considera que esta estimación es un reflejo de la posible capacidad de Encélado de producir biomasa en su interior.

En ese sentido en la tabla 18 se presenta un índice de biomasa por m² con el fin de comparar la habitabilidad entre la Tierra y Encélado, con base en la biomasa de ecosistemas quimiosintéticos.

Tabla 18.- Comparación entre la biomasa por m² de superficie entre la Tierra y Encélado.

	Biomasa (g) por m² de superficie
Tierra	~294.11
Encélado	~ 2×10^{-7} - 1×10^5

Nota: Tales valores se obtienen con base en la biomasa aproximada de ecosistemas quimiosintéticos. Para obtener tales resultados se utilizó el valor de biomasa en la Tierra presente en la tabla 15 y los valores de biomasa en Encélado de este trabajo presentes en la tabla 16 (valor mínimo y máximo obtenido; ver apéndice 5).

Los resultados presentes en la tabla 16 brindan un panorama donde las variables ambientales influyen de manera considerable en la biomasa potencial que puede ser generada y es de resaltar que existen diferencias entre los resultados a partir de los métodos de estimación de biomasa (g), células (g) y número de células aún en este trabajo y con los reportes previos.

Los resultados presentes en la tabla 18 muestran que el índice de habitabilidad por m² de superficie, es mayor en Encélado que en la Tierra.

De tal manera que, si bien este trabajo cuenta con algunas limitaciones, como por ejemplo el utilizar solamente 3 reacciones para sus estimaciones, la idea principal es ofrecer resultados lo más apegados posible a la realidad posible, según lo conocido hasta ahora sobre de las condiciones que prevalecen en el satélite. Por ello, aunque los valores aquí presentados como la biomasa potencial en Encélado son menores en comparación con estudios previos ([Bennett et al., 2009](#); [Steel et al., 2017](#)), se reitera que son suficientes para mostrar distintos panoramas de la capacidad de la habitabilidad de Encélado.

10 Conclusiones

De manera general, se concluye que cuantificar la habitabilidad de un sitio, brinda el soporte para determinar si este cuenta con los parámetros, requisitos y/o condiciones al menos en valores mínimos, para delimitarlo como habitable según su capacidad de albergar y dar sustento a al menos algún tipo de organismo conocido en la Tierra.

Así mismo, de forma particular y acorde a los objetivos específicos de este trabajo, se concluye en primer lugar, que dadas las condiciones físicas y químicas, el ambiente hidrotermal de Encélado es altamente similar al campo hidrotermal de *Lost City* en cuanto a pH y temperatura, cuestión que brinda un panorama realista al extrapolar las variables ambientales de este campo a las de Encélado, lo que indica que algunos de los procesos fisicoquímicos que se desarrollan en *Lost City*, posiblemente se desarrollan o desarrollen también en el satélite.

Se reitera también, que los entornos geológicos dominados por actividad hidrotermal son objetivos naturales para las investigaciones, pues su amplia diversidad geoquímica puede proveer suficiente energía para sustentar organismos microbianos (Som *et al.*, 2014), y este trabajo muestra que el desequilibrio químico en Encélado (originado en este caso por el hidrotermalismo), puede generar condiciones suficientes para conferirle ser objeto de investigación en misiones espaciales futuras con el objeto responder si en su interior yacen organismos microbianos.

El escenario de un Encélado habitable se sustenta además, con el hecho de que la actividad hidrotermal da como resultado una abundancia de H₂ (Hsu *et al.*, 2015; Waite *et al.*, 2017), molécula que en la Tierra ha jugado un papel importante en la geoquímica y biología del planeta desde las primeras etapas de su historia, y ya que el origen y la evolución de una amplia variedad de metabolismos antiguos están relacionados con esta molécula (Hoehler, 2005), no puede descartarse tal planteamiento con Encélado. Lo anterior cobra relevancia con los descubrimientos de comunidades microbianas asociadas a ventilas hidrotermales (p.ej. en *Lost City*).

Lo anterior porque, aunque todos los sitios análogos considerados en este trabajo comparten condiciones fisicoquímicas bastante similares, como por ejemplo la composición química de fluidos y las concentraciones a las que se presentan, es la temperatura de los fluidos hidrotermales la que representa el factor principal de diferencia entre ellos y por tanto, al estudiar la evolución y los procesos de *Lost City*, tanto fisicoquímica como biológicos, podemos hipotetizar procesos similares en Encélado.

Otra de las conclusiones a las que se llega en este trabajo es que la tasa de producción de biomasa es un parámetro que puede brindar mayor fiabilidad en cuanto a la capacidad de habitabilidad de un sistema, pues al ser sus estimaciones de tipo energético-metabólicas, presentan mayor certeza que al compararlo con cuestiones meramente astronómicas (como p.ej. la distancia a la que un planeta se encuentra de su estrella), debido esto a que el modelo de habitabilidad cuantitativa considera a la Potencia Neta como el eje para establecer qué tan habitable es un sitio fuera del planeta y aunque la habitabilidad planetaria marca el indicio de la búsqueda, es según el principio de la energía como se puede dar cumplimiento a la definición de sitios habitables. Desde luego, siempre y cuando se conozcan los datos requeridos para tales cálculos. En ese sentido, con los resultados aquí presentados, podemos estipular que Encélado cuenta con una potencia neta mayor a cero ($PN > 0$), es decir que el suministro de energía es mayor a la demanda, entendible esto como un índice de habitabilidad cuantitativa favorable.

En el océano terrestre, las comunidades de microorganismos y sobre todo los productores primarios litótrofos y autótrofos asociados a ventilas hidrotermales, son de interés por su capacidad de obtener energía de sustancias inorgánicas (p.ej. del hidrógeno molecular y del metano) derivadas de procesos físicos y químicos de la subsuperficie oceánica, como las interacciones agua-roca ([Nakamura y Takai, 2015](#)), y estas a su vez, dan sustento a redes superiores de producción. Sin embargo, la única biomasa en Encélado podría ser de tipo microbiana quimiosintética.

Como tercera conclusión, podemos decir que, al conocer y comparar el índice o nivel de habitabilidad de un sitio o sistema, con los índices de otros sistemas (p.ej. entre Encélado y Tierra-Europa), es posible determinar si uno es más o menos habitable que otro según su producción de biomasa. Esto es de ayuda, pues con ello se podrían modificar los métodos de búsqueda de vida fuera del planeta. Por ejemplo, para medir la cantidad de C en cierta unidad de superficie (biomasa por m^2), o bien, acorde con este trabajo, al tener Encélado una menor producción de biomasa y considerando el volumen del océano, los instrumentos de medición de futuras expediciones tendrían que ser diseñados con capacidad de detectar al menos un mínimo de células en cierto espacio oceánico (no. de células por cm^3).

Finalmente, con base en el planteamiento de la hipótesis de este trabajo, se concluye que sí es posible estimar la habitabilidad de un cuerpo planetario con base en el cambio en la energía de Gibbs, pero también que podrían utilizarse otras aproximaciones cuantitativas, basadas también en dichos cambios y con la consideración de más factores físicos, químicos e incluso, biológicos.

Entre los factores mencionados en el párrafo anterior está la energía del entorno (misma que varía por las condiciones ambientales, p.ej. de temperatura y pH). Además, como ya se ha argumentado, son tanto la energía puesta a disposición por la geoquímica como la energía requerida para la bioquímica lo que definen la habitabilidad (Som, Fristad, & Hoehler, 2014). Por lo tanto, al centrarse en las reacciones químicas exergónicas (aquellas que proporcionar energía) y cuanto varían según las condiciones, es posible el trazo de cuán habitable es un sitio. Por otra parte, cuantificar cómo las variables ambientales afectan la energía de la reacción metabólica común a todos los organismos es un requisito para comprender cómo las interacciones biogeoquímicas han evolucionado a lo largo del tiempo (Larowe & Helgeson, 2007) y también, cómo podrían seguir evolucionando en un futuro. Por ejemplo, el trabajo de Neubeck y Freund(2020), hace referencia a cómo las formas de vida temprana en la Tierra posiblemente evolucionaron haciendo frente a entornos estresantes ricos en azufre (homólogo del oxígeno), lo que originó el desarrollo de enzimas que hiciesen frente a tal estrés. Dicho

planteamiento, al ser aplicado en Encélado, indica que el desarrollo de ciertas enzimas que actúen frente al estrés ambiental debe ser considerado con mayor detenimiento para futuras estimaciones de habitabilidad. Pese a que en Encélado los sistemas hidrotermales son referidos como de tipo alcalino (con bajos niveles de azufre), este trabajo considera la presencia de oxígeno y aunque la energía mínima de mantenimiento (MEM) se utiliza aquí como el valor mínimo de energía necesaria para que una célula bacteriana pueda mantenerse, crecer y reproducirse, seguramente tendría que ampliarse a un valor que considere la energía para el desarrollo de otro tipo de enzimas, como las mencionadas antiestrés (posiblemente de tipo antioxidante también).

- **Perspectivas**

Ya que la biomasa calculada en este trabajo se fundamentó en una serie de reacciones asociadas a ventilas hidrotermales con distintos escenarios, la cantidad de biomasa potencial en Encélado podría aumentar posiblemente considerando otros factores (p.ej., otro tipo de reacciones metabólicas no consideradas aquí).

Además, se propone que la estimación de la habitabilidad debería ser en cada caso cuantitativa, tanto en Encélado como en cualquier otro sitio potencialmente habitable y que el modelo recomendable es el de [Nakamura & Takai, \(2015\)](#) (ecuación 30), cuando se trata de planetas y cuerpos celestes oceánicos, debido a que involucra aspectos metabólicos como la energía mínima de mantenimiento (*MEM*)

También se plantea que los tipos de vida quimiotrófica (microorganismos quimiótrofos; arqueas o bacterias) son los mejores referentes como plausibles formas de vida análogas para otros sitios fuera de nuestro planeta.

Finalmente, se espera que este trabajo sea referente para otros trabajos de habitabilidad, por ejemplo, la estimación de la capacidad de habitabilidad en entornos submarinos de algún otro cuerpo planetario o alguno otro de implicaciones ecológicas.

11 Bibliografía

- Aldar, S. K., & Tisljar, J. (2014). *Introduction To Mineralogy and Petrology*.
- Amador, E. S., Bandfield, J. L., Brazelton, W. J., & Kelley, D. (2017). The Lost City Hydrothermal Field: A Spectroscopic and Astrobiological Analogue for Nili fossae, Mars. *Astrobiology*, *17*(11), 1138–1160.
- Amend, J. P., & Shock, E. L. (2001). Energetics of overall metabolic reaction of thermophilic and hyperthermophylic Archaea and Bacteria. *FEMS Microb. Revs.*, *25*, 175–243.
- Aréchiga Hugo. (1999). *Que es un ser vivo*. México, D.F.: UNAM.
- Arney, G., Domagal-Goldman, S. D., Meadows, V. S., Wolf, E. T., Schwieterman, E., Charnay, B., ... Trainer, M. G. (2016). The Pale Orange Dot: The Spectrum and Habitability of Hazy Archean Earth. *Astrobiology*, *16*(11), 873–899.
- Bach, W., & Reeves, E. P. (2018). Hydrothermal Vents. In *ENCYCLOPEDIA OF GEOCHEMISTRY* (p. 712). Springer.
- Bennett, B. D., Kimball, E. H., Gao, M., Osterhout, R., Dien, S. J. Van, & Rabinowitz, J. D. (2009). Absolute metabolite concentrations and implied enzyme active site occupancy in *Escherichia coli*. *Nature Chemical Biology*, *5*(8).
- Boschetti, T., Etiopio, G., & Toscani, L. (2013). Abiotic methane in the hyperalkaline springs of Genova , Italy. *Procedia Earth and Planetary Science*, *7*, 248–251.
- Boulart, C., Roscoff, S. B. De, & Monnin, C. (2013). Differences in gas venting from ultramafic-hosted warm springs : The example of oman and voltri ophiolites
Differences in gas venting from ultramafic-hosted warm springs : the example of oman and voltri ophiolites, (December).
- Brazelton, W. J., Morrill, P. L., Szponar, N., & Schrenk, O. (2013). Bacterial Communities Associated with Subsurface Geochemical Processes in Continental Serpentinite Springs. *Applied and Environmental Microbiology*, *79*(13), 3906–3916.
- Brazelton, W. J., Schrenk, M. O., Kelley, D. S., & Baross, J. A. (2006). Methane- and Sulfur-Metabolizing Microbial Communities Dominate the Lost City Hydrothermal Field Ecosystem. *Applied and Environmental Microbiology*, *72*(9), 6257–6270.
- Brazelton, W. J., Thornton, C. N., Hyer, A., Twing, K. I., Longino, A. A., Lang, S. Q., ... Schrenk, M. O. (2017). Metagenomic identification of active methanogens and methanotrophs in serpentinite springs of the Voltri Massif , Italy. *PeerJ*, 1–33.
- Brown, R. H., Clark, R. N., Buratti, B., Cruikshank, D. P., Barnes, J. W., Mastrapa, R. M. E., ... Sotin, C. (2006). Composition and Physical Properties of Enceladu's surface. *Science*, *311*(March), 1425–1429.
- Cabrera, D., Zanazzi, J. F., Zanazzi, J. L., & Boaglio, L. (2017). Comparación de potencias en pruebas estadísticas de normalidad con datos escasos. *Revista Facultad de Ciencias Exactas , Físicas Y Naturales*, *4*.
- Candfield et al. (2005). Appendix 1: useful constants and conversions r ¼ 8.314 kJ mol.
- Advances in Marine Biology*, *48*.

- Canfield, & et al. (2005). Chapter 3 Thermodynamics and Microbial Metabolism. *Advances in Marine Biology*, 48, 1–374.
- Canovas, P. A., Hoehler, T., & Shock, E. L. (2017). Geochemical bioenergetics during low-temperature serpentinization: An example from the Samail ophiolite, Sultanate of Oman. *Journal of Geophysical Research: Biogeosciences*, 122(7), 1821–1847.
- Cardace, D., Carnevale, D., Schrenk, M. O., Twing, K. I., Mccollom, T. M., Hoehler, T. M., ... States, U. Mineral Controls on Microbial Niche Space in Subsurface Serpentinites of the Coast Range Ophiolite , Northern California (2012).
- Cardace, D., Meyer-dombard, D. A. R., Woycheese, K. M., Arcilla, C. A., Brazelton, W., & Carolina, E. (2015). Feasible metabolisms in high pH springs of the Philippines. *Frontiers in Microbiology*, 6(February).
- Cardenas, R., Perez, N., Martinez-Frias, J., & Martin, O. (2014). On the Habitability of Aquaplanets. *Challenges*, 5, 284–293.
- Charlou, J. L., Donval, J. P., Douville, E., Jean-baptiste, P., & Radford-knoery, J. (2000). Compared geochemical signatures and the evolution of Menez Gwen (37° 50' N) and Lucky Strike (37° 17' N) hydrothermal fluids , south of the Azores Triple Junction on the Mid-Atlantic Ridge. *Chemical Geology*, 171, 49–75.
- Charlou, J. L., Donval, J. P., Fouquet, Y., Jean-baptiste, P., & Holm, N. (2002). Geochemistry of high H₂ and CH₄ vent fluids issuing from ultramafic rocks at the Rainbow hydrothermal field (36° 14' N , MAR). *Chemical Geology*, 191, 345–359.
- Choblet, G., Tobie, G., Sotin, C., Běhounková, M., Čadek, O., Postberg, F., & Souček, O. (2017). Powering prolonged hydrothermal activity inside Enceladus. *Nature Astronomy*, 1(12), 841–847.
- Christina Smolke. (2009). *The metabolic pathway engineering handbook, two volume set.* (C. Press, Ed.).
- Chyba, C. F. (2000). Energy for microbial life on Europa. *Nature*, 403(6768), 381–382. <https://doi.org/10.1038/35000281>
- Chyba, C. F., & Phillips, C. B. (2002). Invited Paper. *Origin of Life and Evolution of the Biosphere*, 32, 47–68.
- Chyba, C., & Phillips, C. (2001). Possible ecosystems and the search for life on Europa. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 98(3), 801–804.
- Cifuentes, L., García, T., & Frias, M. (1986). *El océano y sus recursos. ii. las ciencias del mar: oceanografía geológica y oceanografía química. Las ciencias del Mar: Oceanografía geológica y Oceanografía Química.* Retrieved from <http://www.bio-nica.info/biblioteca/Cifuentes1997b.pdf>
- Cockell, C. S., Bush, T., Bryce, C., Direito, S., Fox-Powell, M., Harrison, J. P., ... Zorzano, M. P. (2016). Habitability: A Review. *Astrobiology*, 16(1), 89–117.
- Colin-Garcia., M., Heredia, A., Cordero, G., Camprubí, A., Negrón-Mendoza, A., Ortega-Gutiérrez, F., ... Ramos-Bernal, S. (2016). Hydrothermal vents and prebiotic chemistry: a review. *Boletín de La Sociedad Geológica Mexicana*, 68(3), 599–620.

- Crespo-Medina, M., Twing, K. I., Sánchez-Murillo, Ricardo Brazelton, W. J., & McCollom, Thomas M. Schrenk, M. O. (2017). Methane Dynamics in a Tropical Serpentinizing Environment: The. *Frontiers in Microbiology*, 8(May), 1–14.
- Crespo-Medina, M., Twing, K. I., Kubo, M. D. Y., Hoehler, T. M., Cardace, D., McCollom, T., & Schrenk, M. O. (2014). Insights into environmental controls on microbial communities in a continental serpentinite aquifer using a microcosm-based approach. *Frontiers in Microbiology*, 5.
- Crouch, J., Waite, J. H., Reh, K., Bolton, S., Lorenz, R. D., Hand, K. P., ... German, C. R. (2017). Ocean Worlds Explorer. *L P I Contrib*, 2017(1989).
- Damer, B., & Deamer, D. (2020). The Hot Spring Hypothesis for an Origin of Life. *Astrobiology*, 20(3).
- Dartnell, L. (2011). Biological constraints on habitability. *a&G*, 52(November), 1.25-1.28.
- Deville, E., & Prinzhofer, A. (2016). The origin of N₂-H₂-CH₄-rich natural gas seepages in ophiolitic context: A major and noble gases study of fluid seepages in New Caledonia. *Chemical Geology*.
- Dewandel, B., Lachassagne, P., Boudier, F., Al-Hattali, S., Ladouche, B., Pinault, J.-L., ... Al-suleimani, Z. (2005). A conceptual hydrogeological model of ophiolite hard-rock aquifers in Oman based on a multiscale and a multidisciplinary approach. *Hydrogeology*, 13(February 2014).
- Dolfing, J. (2015). Protocols for Calculating Reaction Kinetics and Thermodynamics. In *Hydrocarbon and Lipid Microbiology Protocols. Springer Protocols Handbooks* (p. 15). Springer, Berlin, Heilderberg.
- Dougherty, M. K., Esposito, L. W., & Krimigis, S. M. (2009). *Saturn from Cassini-Huygens*. (Springer, Ed.) (1st ed.).
- Ehlmann, B. L., Anderson, F. S., Andrews-Hanna, J., Catling, D. C., Christensen, P. R., Cohen, B. A., ... Zahnle, K. J. (2016). The sustainability of habitability on terrestrial planets: Insights, questions, and needed measurements from Mars for understanding the evolution of Earth-like worlds. *Journal of Geophysical Research: Planets*, 1927–1961.
- Elderfield, H., & Schultz, A. (1996). MID-OCEAN RIDGE HYDROTHERMAL FLUXES AND THE CHEMICAL COMPOSITION OF THE OCEAN. *Annual Review of Earth and Planetary Sciences*, 24, 191–224.
- Etiopie, G., Samardzic, N., Grassa, F., Hrvatovic, H., Mio_sic, N., & Skopljak, F. (2017). Methane and hydrogen in hyperalkaline groundwaters of the serpentinized Dinaride ophiolite belt, Bosnia and Herzegovina. *Applied Geochemistry*, 84, 286–296.
- Etiopie, G., Tsikouras, B., Kordella, S., Ifandi, E., Christodoulou, D., & Papatheodorou, G. (2013). Methane flux and origin in the Othrys ophiolite hyperalkaline springs, Greece. *Chemical Geology*, 347, 161–174.
- Etiopie, G., Vadillo, I., Whiticar, M. J., Marques, J. M., Carreira, P. M., Tiago, I., ... Urresti, B. (2016). Abiotic methane seepage in the Ronda peridotite massif, southern Spain Applied Geochemistry Abiotic methane seepage in the Ronda peridotite massif, southern. *Applied Geochemistry*, 66(March).

- Field, C. B., Behrenfeld, M. J., Randerson, J. T., & Falkowski, P. (1998). Primary production of the biosphere: Integrating terrestrial and oceanic components. *Science*, 281(5374), 237–240.
- Flamholz, A., Noor, E., Bar-Even, A., & Milo, R. (2011). EQUilibrator - The biochemical thermodynamics calculator. *Nucleic Acids Research*, 40(D1), 770–775.
- Flamholz, A., Noor, E., Bar-Even, A., & Milo, R. (2012). EQUilibrator - The biochemical thermodynamics calculator. *Nucleic Acids Research*, 40(D1), 770–775.
- Frouin, E., Bes, M., Ollivier, B., Quéméneur, M., Postec, A., Debroas, D., ... Erauso, G. (2018). Diversity of Rare and Abundant Prokaryotic Phylotypes in the Prony Hydrothermal Field and Comparison with Other Serpentinite-Hosted Ecosystems. *Frontiers in Microbiology*, 9(February), 1–13.
- Gamo, T., Okamura, K., Charlou, J., Urabe, T., Auzende, J., Ishibashi, J., ... Chiba, H. (1997). Acidic and sulfate-rich hydrothermal fluids from the Manus back-arc basin, Papua New Guinea. *Geology*, 25.
- Glein, C. R., Baross, J. A., & Waite, J. H. (2015). The pH of Enceladus' ocean. *Geochimica et Cosmochimica Acta*, 162, 202–219.
- Glein, C. R., Jr, J. H. W., Lunine, J. I., & Geochemical, I. (2016). 47th Lunar and Planetary Science Conference (2016) HOW MUCH HYDROTHERMAL HYDROGEN MIGHT WE FIND IN ENCELADUS ' PLUME ? Estimate based on redox mass balance : We have Estimate based on hydrothermal energy bal- 47th Lunar and Planetary Science Conference , 1–2.
- Glein, C. R., & Shock, E. L. (2010). Sodium chloride as a geophysical probe of a subsurface ocean on Enceladus. *Geophysical Research Letters*, 37(9), n/a-n/a.
- Goguen, J. D., Buratti, B. J., Brown, R. H., Clark, R. N., Nicholson, P. D., Hedman, M. M., ... Blackburn, D. G. (2013). The temperature and width of an active fissure on Enceladus measured with Cassini VIMS during the 14 April 2012 South Pole flyover. *Icarus*, 226(1), 1128–1137.
- Hammer, Ø., Harper, D. A. T., & P.D., R. (2001). PAST. Retrieved from http://palaeo-electronica.org/2001_1/past/issue1_01.htm
- Hand, K. P., Carlson, R. W., & Chyba, C. F. (2007). Energy, Chemical Disequilibrium, and Geological Constraints on Europa. *Astrobiology*, 7(6).
- Harris, R. N., Fisher, A. T., & Chapman, D. S. (2004). Fluid flow through seamounts and implications for global mass fluxes. *Geology*, 32(8), 725–728.
- Heberle, H., Meirelles, G. V., da Silva, F. R., Telles, G. P., & Minghim, R. (2015). InteractiVenn: a web-based tool for the analysis of sets through Venn diagrams. *BMC Bioinformatics*, 16, 169.
- Hodyss, R., Parkinson, C. D., Johnson, P. V., Stern, J. V., Goguen, J. D., Yung, Y. L., & Kanik, I. (2009). Methanol on Enceladus. *Geophysical Research Letters*, 36(17), 2–4.
- Hoehler, T. M. (2004). Biological energy requirements as quantitative boundary conditions for life in the subsurface. *Geobiology*, 2.
- Hoehler, T. M. (2005). Metal Ions in Biological Systems. In *Metal Ions in Biological*

- Systems* (pp. 9–48).
- Hoehler, T. M., Amend, J. P., & Shock, E. L. (2007). A “Follow the Energy” Approach for Astrobiology. *Astrobiology*, 7(6), 819–823.
- Hoehler, T. M., Losey, N. A., Gunsalus, R. P., & McInerney, M. J. (2018). Environmental constraints that limit methanogenesis. In *Biogenesis of Hydrocarbons* (pp. 1–26).
- Holden, J. F., Breier, J. A., Rogers, K. L., D., S. M., & Toner, B. M. (2012). Biogeochemical Processes at Hydrothermal Vents Microbes and Minerals, Bioenergetics, and Carbon Fluxes. *Oceanography*, 25(3), 196–208.
- Hosgormez, H., Etioppe, G., & Yalc, M. N. (2008). New evidence for a mixed inorganic and organic origin of the Olympic Chimaera fire (Turkey): a large onshore seepage of abiogenic gas. *Geofluids*, 8, 263–273.
- Hovland, M., Fichler, C., Rueslåtten, H., & Johnsen, H. K. (2006). Deep-rooted piercement structures in deep sedimentary basins - Manifestations of supercritical water generation at depth? *Journal of Geochemical Exploration*, 89(1–3 SPEC. ISS.), 157–160.
- Hovland, M., Kuznetsova, T., Rueslåtten, H., Kvamme, B., Johnsen, H. K., Fladmark, G. E., & Hebach, A. (2006). Sub-surface precipitation of salts in supercritical seawater. *Basin Research*, 18(2), 221–230.
- Hovland, M., Rueslåtten, H. G., Johnsen, H. K., Kvamme, B., & Kuznetsova, T. (2006). Salt formation associated with sub-surface boiling and supercritical water. *Marine and Petroleum Geology*, 23(8), 855–869.
- Howett, C. J. A., Spencer, J. R., Pearl, J., & Segura, M. (2010). Thermal inertia and bolometric Bond albedo values for Mimas, Enceladus, Tethys, Dione, Rhea and Iapetus as derived from Cassini/CIRS measurements. *Icarus*, 206(2), 573–593.
- Howett, C. J. A., Spencer, J. R., Pearl, J., & Segura, M. (2011). High heat flow from Enceladus’ south polar region measured using 10-600 cm-1 Cassini/CIRS data. *Journal of Geophysical Research E: Planets*, 116(3), 1–15.
- Hsu, H.-W., Postberg, F., Sekine, Y., Shibuya, T., Kempf, S., Horányi, M., ... Srama, R. (2015a). Ongoing hydrothermal activities within Enceladus. *Nature*, 519(7542), 207–210.
- Hsu, H.-W., Postberg, F., Sekine, Y., Shibuya, T., Kempf, S., Horányi, M., ... Srama, R. (2015b). Ongoing hydrothermal activities within Enceladus. *Nature*.
- Humphris, S. E., & Klein, F. (2017). Progress in Deciphering the Controls on the Geochemistry of Fluids in Seafloor Hydrothermal Systems. *Annual Reviews*, (August 2017), 1–29.
- IUPAC. (1992). Glossary for Chemists of Terms Used. *Pure & Applied Chemistry*, 64(1), 143–168.
- Iyer, K. (2007). *Mechanisms of serpentinization and some geochemical effects*. University of Oslo.
- Jacobson, R. A., Antreasian, P. G., Bordi, J. J., Criddle, K. E., Ionasescu, R., Jones, J. B., ... Stauch, J. R. (2006). The Gravity Field of the Saturnian System from Satellite

- Observations and Spacecraft Tracking Data. *The Astronomical Journal*, 132(6), 2520–2526.
- Jakosky, B. M., & Shock, E. L. (1998). The biological potential of Mars, the early Earth, and Europa. *Journal of Geophysical Research*, 103(E8), 19359.
- Jones, R. M., Goordial, J. M., & Orcutt, B. N. (2018). Low energy subsurface environments as extraterrestrial analogs. *Frontiers in Microbiology*, 9(July), 1–18.
- JPL-NASA. (2004). Cassini-Huygens Mission to Saturn and Titan. Retrieved from <http://saturn.jpl.nasa.gov/spacecraft/instruments-cassini-vims.cfm>
- Kattenhorn, S. A., & Prockter, L. M. (2014). 45th Lunar and Planetary Science Conference. In *Subduction on Europa: the case for plate tectonics in the ice shell*.
- Kelley, D., Früh-Green, G., Karson, J., & Ludwig, K. (2007). The Lost City Hydrothermal Field Revisited. *Oceanography*, 20(4), 90–99.
- Kelley, D. S., Karson, J. A., Blackman, D. K., Fruh-Green, G. L., Butterfield, D. A., Lilley, M. D., ... Rivizzigno, P. (2001). An off-axis hydrothermal vent field near the Mid-Atlantic Ridge at 30°N. *Nature*, 412(6843), 145–149.
- Kelley, D. S., Karson, J. a, Fru, G. L., Yoerger, D. R., Shank, T. M., Butterfield, D. a, ... Sylva, S. P. (2005). A Serpentinite-Hosted Ecosystem: The Lost City Hydrothermal Field. *Science*, 307(March), 1428–1434.
- Kieffer, S. W., & Jakosky, B. M. (2008). Enceladus - Oasis or ice ball? *Science*, 320(5882), 1432–1433.
- Kite, E. S., & Rubin, A. M. (2016). Sustained eruptions on Enceladus explained by turbulent dissipation in tiger stripes. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 113(15), 3972–3975.
- Kormas, K. A., Tivey, M. K., Damm, K. Von, & Teske, A. (2006). Bacterial and archaeal phylotypes associated with distinct mineralogical layers of a white smoker spire from a deep-sea hydrothermal vent site (9 ° N , East Pacific Rise). *Environmental Microbiology*, 8(5), 909–920.
- Lang, S. Q., Früh-green, G. L., Bernasconi, S. M., Brazelton, W. J., Schrenk, M. O., & Mcgonigle, J. M. (2018). Deeply-sourced formate fuels sulfate reducers but not methanogens at Lost City hydrothermal field. *Nature*, (December 2017), 1–10.
- Lara-Lara, J., Arenas, F. V., Bazán, G. C., Díaz, C. V., Escobar, B. E., García, A. M., ... Eduardo, • J. (2008). Los ecosistemas marinos. *Capital Natural de México*, 1, 135–159.
- Larowe, D. E., & Amend, J. P. (2015). Catabolic rates, population sizes and doubling / replacement times of microorganisms in naturak settings. *American Journal of Science*, 315(March), 167–203.
- Larowe, D. E., & Helgeson, H. C. (2007). Quantifying the energetics of metabolic reactions in diverse biogeochemical systems: electron flow and ATP synthesis. *Geobiology*, 5, 153–168.
- Lehninger, A. L. (2017). *Principles of biochemistry* (7th ed.). W. H. Freeman and Company.

- Leigh, J. A., Stahl, D. A., & Staley, J. T. (n.d.). Evolution of metabolism and early microbial communities. In *Metabolism Clinical And Experimental* (pp. 222–236).
- Less, L., Stevenson, S. J., Parisi, M., Hemingway, D., Jacobson, R. A., Lunine, J. I., ... Tortora, P. (2014). The Gravity Field and Interior Structure of Enceladus. *Science*, 344.
- Lowell, R. P., & Dubose, M. (2005). Hydrothermal systems on Europa. *Geophysical Research Letters*, 32(February), 4–7.
- Ludwig, K. A., Kelley, D. S., Shen, C., Cheng, H., & Edwards, R. L. (2005). *U/Th Geochronology of Carbonate Chimneys at the Lost City Hydrothermal Field (Abstract)*. American Geophysical Union. Retrieved from 2005AGUFM.V51B1487L
- Lunine, J. I., Waite, J. H., Postberg, F., Spilker, L., & Clark, K. (2015). Enceladus life finder: the search for life in a habitable moon. *46th Lunar and Planetary Science Conference*, 3(1525), 3–4.
- MacKenzie, S. M., Caswell, T. E., Phillips-Lander, C. M., Stavros, E. N., Hofgartner, J. D., Sun, V. Z., ... Mitchell, K. L. (2016). THEO concept mission: Testing the Habitability of Enceladus's Ocean. *Advances in Space Research*, 58(6), 1117–1137.
- Malamud, U., & Prialnik, D. (2013). Modeling serpentinization: Applied to the early evolution of Enceladus and Mimas. *Icarus*, 225(1), 763–774.
- Marion, G. M., Fritsen, C. H., Marion, G. M., Eicken, H., & Payne, M. C. (2003). The Search for Life on Europa: Limiting Environmental Factors , Potential Habitats , and Earth Analogues. *Astrobiology*, 3(4), 785–811.
- Marques, J. M., Etiope, G., Neves, M. O., Carreira, P. M., Rocha, C., Vance, S. D., ... Suzuki, S. (2018). Linking serpentinization, hyperalkaline mineral waters and abiotic methane production in continental peridotites An integrated hydrogeological-bio-geochemical model from the Cabeco de Vide CH₄-rich aquifer (Portugal). *Applied Geochemistry*.
- Martin, W., & Russell, M. J. (2007). On the origin of biochemistry at an alkaline hydrothermal vent. *Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences*, 362(1486), 1887–1926.
- Martínez, R. E. (2005). Errores frecuentes en la interpretación del coeficiente de determinación lineal. *Anuario Jurídico Y Económico Escorialense*, XXXVIII, 315–332.
- McCollom, T. M. (1999). Methanogenesis as a potential source of chemical energy for primary biomass production by autotrophic organisms in hydrothermal systems on Europa. *Journal of Geophysical Research: Planets*, 104(E12), 30729–30742.
- McCollom, T. M., & Shock, E. L. (1997). Geochemical constraints on chemolithoautotrophic metabolism by microorganisms in seafloor hydrothermal systems. *Geochimica et Cosmochimica Acta*, 61(20), 4375–4391.
- McKay, C. P., Porco, C. C., Altheide, T., Davis, W. L., & Kral, T. A. (2008). The Possible Origin and Persistence of Life on Enceladus and Detection of Biomarkers in the Plume. *Astrobiology*, 8(5), 909–919.
- Mendez, A. (2014). What is habitability and how is it measured? Retrieved from http://phl.upr.edu/library/notes/what_is_habitability

- Middelburg, J. J. (2011). Chemoautotrophy in the ocean. *Geophysical Research Letters*, 38(24), 94–97.
- Miller, H. M., Matter, M., Kelemen, P., Ellison, E. T., Conrad, M. E., Fierer, N., ... Templeton, A. S. (2016). Modern water / rock reactions in Oman hyperalkaline peridotite aquifers and implications for microbial habitability. *Geochimica et Cosmochimica Acta*, 179, 217–241.
- Miodrag, L. (2011). *International Encyclopedia of Statistical Science*. Springer.
- Montoya, L. L. (2002). *Producción de hidrocarburos bajo condiciones hidrotermales experimentales y sus implicaciones en el mantenimiento de una biosfera en Europa*. UNAM.
- Mousis, O., Lunine, J. I., Waite, J. H., Magee, B., Lewis, W. S., Mandt, K. E., ... Cordier, D. (2009). Formation Conditions of Enceladus and Origin of Its Methane Reservoir. *The Astrophysical Journal*, 701(1), L39–L42.
- Nakamura, K., & Takai, K. (2015). Geochemical Constraints on Potential Biomass Sustained by Subseafloor Water–Rock Interactions. In *Subseafloor Biosphere Linked to Hydrothermal Systems: TAIGA Concept* (pp. 11–28).
- NASA. (n.d.-a). Europa. Retrieved from <https://solarsystem.nasa.gov/moons/jupiter-moons/europa/by-the-numbers/>
- NASA. (n.d.-b). Planets Earth's Moon: By the Numbers. Retrieved from <https://solarsystem.nasa.gov/planets/moon/facts>
- Neijssel, O. M., & Mattos, M. J. T. De. (1994). The energetics of bacterial growth : a reassessment. *MicroReview*, 13(2), 179–182.
- Neubeck, A., & Freund, F. (2020). Sulfur Chemistry May Have Paved the Way for Evolution of Antioxidants. *Astrobiology*, 20(5), 1–6.
- Newman, S. F., Buratti, B. J., Jaumann, R., Bauer, J. M., & Momary, T. W. (2007). Hydrogen Peroxide on Enceladus. *The Astrophysical Journal*, 670(2), L143–L146.
- Nielsen, S. G., Hole, W., Butterfield, D., & Alt, J. C. (2006). Hydrothermal fluid fluxes calculated from the isotopic mass balance of thallium in the ocean crust. *Earth and Planetary Science Letters*, 251(October), 120–133.
- Nimmo, F., & Porco, C. C. (2014). Enceladus. In *Encyclopedia of the Solar System* (pp. 851–859).
- Nimmo, F., Spencer, J. R., Pappalardo, R. T., & Mullen, M. E. (2007). Shear heating as the origin of the plumes and heat flux on Enceladus. *Nature*, 447(7142), 289–291.
- Okland, I., Huang, S., Dahle, H., Thorseth, I. H., & Pedersen, R. B. (2012). Low temperature alteration of serpentized ultramafic rock and implications for microbial life. *Chemical Geology*, 318–319, 75–87.
- Olgin, J. G., Smith-Konter, B. R., & Pappalardo, R. T. (2011). Limits of Enceladus's ice shell thickness from tidally driven tiger stripe shear failure. *Geophysical Research Letters*, 38(2), 1–5.
- Parkinson, C. D., Liang, M.-C., Hartman, H., Hansen, C. J., Tinetti, G., Meadows, V., ... Yung, Y. L. (2007). Enceladus: Cassini observations and implications for the search

- for life. *Astronomy and Astrophysics*, 463, 353.
- Patthoff, D. A., & Kattenhorn, S. A. (2011). A fracture history on Enceladus provides evidence for a global ocean. *Geophysical Research Letters*, 38(18), 1–6.
- Paukert, A. N., Matter, J. M., Kelemen, P. B., Shock, E. L., & Havig, J. R. (2012). Reaction path modeling of enhanced in situ CO₂ mineralization for carbon sequestration in the peridotite of the Samail Ophiolite, Sultanate of Oman. *Chemical Geology*, 330–331, 86–100.
- Pearce, B. K. D., Tupper, A. S., Pudritz, R. E., & Higgs, P. G. (2018). Constraining the Time Interval for the Origin of Life on Earth. *Astrobiology*, 18(3), 343–364.
- Perner, M., Hansen, M., Seifert, R., Strauss, H., Koschinsky, A., Petersen, S., & Kiel, O. (2013). Linking geology, fluid chemistry, and microbial activity of basalt- and ultramafic-hosted deep-sea hydrothermal vent environments. *Geobiology*, 11, 340–355.
- Peters, T. (1988). Geochemistry of manganese-bearing cherts associated with alpine ophiolites and the hawasina formations in Oman. *Marine Geology*, 84, 229–238.
- Porco, C. C., Helfenstein, P., Thomas, P. C., Ingersoll, A. P., Wisdom, J., West, R., ... Squyres, S. (2006). Cassini Observes the Active South Pole of Enceladus. *Science*, 311(5766), 1393–1401.
- Postberg, F., Hsu, H.-W., Sekine, Y., Shibuya, T., & Team, C. S. (2015). The latest on hydrothermal activity on Enceladus from Cassini and Laboratory work (Abstract). *Physics, Space Science, Planetary Science, Marine-Earth*, 10, 6–7.
- Postberg, F., Kempf, S., Srama, R., Grün, E., Hillier, J. K., Green, S. F., & McBride, N. (2008). Organic molecules in saturnian E-ring particles. Probing subsurface oceans of Enceladus? *Proceedings of the International Astronomical Union*, 4(S251), 317–318.
- Proskurowski, G., Lilley, M. D., Kelley, D. S., & Olson, E. J. (2006). Low temperature volatile production at the Lost City Hydrothermal Field, evidence from a hydrogen stable isotope geothermometer, 229, 331–343.
- Proskurowski, G., Lilley, M. D., Seewald, J. S., Früh-Green, G. L., Olson, E. J., Lupton, J. E., ... Kelley, D. S. (2008). Abiogenic Hydrocarbon Production at Lost. *Science*, 319(2008), 319–607.
- Quéménéur, M., Palvadeau, A., Postec, A., Monnin, C., & Chavagnac, V. (2015). Endolithic microbial communities in carbonate precipitates from serpentinite-hosted hyperalkaline springs of the Voltri Massif (Ligurian Alps, Northern Italy). *Environ Sci Pollut Res*.
- Ramírez, C. A. K. (2017). *Procesos internos y externos asociados al criovulcanismo en la luna enceladO*. Universidad Nacional Autónoma de México.
- Rempfert, K. R., Miller, H. M., Bompard, N., Nothaft, D., Matter, J. M., Kelemen, P., ... Templeton, A. S. (2017). Geological and Geochemical Controls on Subsurface Microbial Life in the Samail Ophiolite, Oman. *Frontiers in Microbiology*, 8(February).
- Rodríguez, A. (2013). Biogen. Retrieved from <http://biogendr.com/uncategorized/lorem-ipsam-dolor-sit-amet-consectetur-adipiscing-elit-aenean-commodo-ligula-eget-dolor-aenean-massa/>

- Russell, J. B., & Gregory, M. (1995). Energetics of Bacterial Growth: Balance of Anabolic and Catabolic Reactions. *Microbiological Reviews*, 59(1), 48–62.
- Russell, M. J., Hall, A. J., & Martin, W. (2010). Serpentinization as a source of energy at the origin of life. *Geobiology*, 8(5), 355–371.
- Safonova, M., Murthy, J., & Shchekinov, Y. A. (2016). Age aspects of habitability. *International Journal of Astrobiology*, 15(2), 93–105.
- Sánchez-Murillo, R., Gazel, E., Gill, Schwarzenbach, E. M., Crespo-Medina, M., Schrenk, M. O., Boll, J., & Gill, B. C. (2014). Geochemical evidence for active tropical serpentinization in the Santa Elena Ophiolite, Costa Rica: An analog of a humid early Earth? *Geochemistry, Geophysics, Geosystems*, 15, 1783–1800.
- Schubert, G., Anderson, J. D., Travis, B. J., & Palguta, J. (2007). Enceladus: Present internal structure and differentiation by early and long-term radiogenic heating. *Icarus*, 188(2), 345–355.
- Schulze-Makuch, D., Méndez, A., Fairén, A. G., von Paris, P., Turse, C., Boyer, G., ... Irwin, L. N. (2011). A Two-Tiered Approach to Assessing the Habitability of Exoplanets. *Astrobiology*, 11(10), 1041–1052.
- Seier, E. (2011). Normality Test: Power Comparison. In *International Encyclopedia of Statistical Science* (p. 1061).
- Sekine, Y., Shibuya, T., Postberg, F., Hsu, H. W., Suzuki, K., Masaki, Y., ... Sirono, S. I. (2015). High-temperature water-rock interactions and hydrothermal environments in the chondrite-like core of Enceladus. *Nature Communications*, 6, 1–8.
- Seyfried, W. E., Pester, N. J., Tutolo, B. M., & Ding, K. (2015). The Lost City hydrothermal system: Constraints imposed by vent fluid chemistry and reaction path models on seafloor heat and mass transfer processes. *Geochimica et Cosmochimica Acta*, 163, 59–79.
- Shock, E. L., & Holland, M. E. (2007). Quantitative Habitability. *Astrobiology*, 7(6), 839–851. <https://doi.org/10.1089/ast.2007.0137>
- Sojo, V., Herschy, B., Whicher, A., Camprubí, E., & Lane, N. (2016). The Origin of Life in Alkaline Hydrothermal Vents. *Astrobiology*, 16(2), 181–197.
- Som, S. M., Fristad, K. E., & Hoehler, T. M. (2014). An integrative approach to assessing habitability of H₂ metabolisms in hydrothermal springs. In *45th Lunar and Planetary Science conference*.
- Soto, L., & Estradas, A. (2013). La exploración en el mar profundo de ambientes extremos : sistemas hidrotermales. *La Frontera Final: El Océano Profundo*, 85–105.
- Spencer, J. R., Barr, A. C., Esposito, L. W., Helfenstein, P., Ingersoll, A. P., Jaumann, R., ... Waite, J. H. (2009). Enceladus: An Active Cryovolcanic Satellite. In *Saturn from Cassini-Huygens* (pp. 1–42). Springer.
- Spencer, J. R., Barr, A. C., Esposito, L. W., Helfenstein, P., Ingersoll, A. P., Jaumann, R., ... Waite, J. H. (2009). Enceladus: An Active Cryovolcanic Satellite (first). Springer Open.
- Spencer, J. R., & Nimmo, F. (2013). Enceladus: An Active Ice World in the Saturn System.

- Annual Review of Earth and Planetary Sciences*, 41(1), 693–717.
- Spencer, J. R., Pearl, J., Segura, M., Flasar, F. M., Mamoutkine, A., Romani, P., ... Lopes, R. M. C. (2006). Cassini Encounters Enceladus: Background and the Discovery of a South Polar Hot Spot. *Interactions*, 385(March), 1401–1405.
- Steel, E. L., Davila, A., & McKay, C. P. (2017). Abiotic and Biotic Formation of Amino Acids. *Astrobiology*, 17(9), 862–875.
- Suda, K., Ueno, Y., Yoshizaki, M., Nakamura, H., Kurokawa, K., Nishiyama, E., ... Maruyama, S. (2014). Origin of methane in serpentinite-hosted hydrothermal systems: The CH₄ – H₂ – H₂O hydrogen isotope systematics of the Hakuba Happo hot spring. *Earth and Planetary Science Letters*, 386, 112–125.
- Szponar, N., Brazelton, W. J., Schrenk, M. O., Bower, D. M., Steele, A., & Morrill, P. L. (2013). Geochemistry of a continental site of serpentinization, the Tablelands Ophiolite, Gros Morne National Park: A Mars analogue. *Icarus*, 224(2), 286–296.
- Takai, K., Nunoura, T., Ishibashi, J., Lupton, J., Suzuki, R., Hamasaki, H., ... Horikoshi, K. (2008). Variability in the microbial communities and hydrothermal fluid chemistry at the newly discovered Mariner hydrothermal field, southern Lau Basin. *Journal of Geophysical Research*, 113.
- Taubner, R. S., Pappenreiter, P., Zwicker, J., Smrzka, D., Pruckner, C., Kolar, P., ... Rittmann, S. K. M. R. (2018). Biological methane production under putative Enceladus-like conditions. *Nature Communications*, 9(1), 1–11.
- Teolis, B. D., Plainaki, C., Cassidy, T. A., & Raut, U. (2017). Water Ice Radiolytic O₂, H₂, and H₂O₂ Yields for Any Projectile Species, Energy, or Temperature: A Model for Icy Astrophysical Bodies. *Journal of Geophysical Research: Planets*, 122(10), 1996–2012.
- Thode, H. (2011). Normality Test. In *International Encyclopedia of Statistical Science* (p. 1058).
- Thomas, P. C., Burns, J. A., Helfenstein, P., Squyres, S., Veverka, J., Porco, C., ... Jacobson, R. A. (2007). Shapes of the saturnian icy satellites and their significance. *Icarus*, 190(2), 573–584.
- Thomas, T. R. A., Das, A., & Ponnappakkam, L. (2018). A Review on the Phylogeography of Potentially Chemoautotrophic Bacteria from Major Vent and Seep Fauna and Their Contribution to Primary Production A Review on the Phylogeography of Potentially Chemoautotrophic Bacteria. *Geomicrobiology Journal*, 451, 1–24.
- Thomson, E., & Delaney, J. R. (2001). Evidence for a weakly stratified European ocean sustained by seafloor heat flux, 106(2000).
- Tijhuis, L., Loosdrecht, M. V., & Heijnen, J. J. (1993). A Thermodynamically Based Correlation for Maintenance Gibbs Energy Requirements in Aerobic and Anaerobic Chemotrophic Growth, 42(4), 509–519.
- Tokar, R. L., Johnson, R. E., Hill, T. W., Pontius, D. H., Kurth, W. S., Cray, F. J., ... Gurnett, D. A. (2006). The interaction of the atmosphere of Enceladus with Saturn's plasma. *Science*, 311(5766), 1409–1412.
- Travis, B. J., & Schubert, G. (2015). Keeping Enceladus warm. *Icarus*, 250, 32–42.

- Urabe, T. et al. (2015). Introduction of TAIGA Concept. In *Subseafloor Biosphere Linked to Hydrothermal Systems* (p. 6). Springer Open.
- Valentine D. L. (2007). Adaptations to energy stress dictate the ecology and evolution of the Archaea. *Nature Reviews Microbiology*, 5, 316–323.
- Vance, S. D. (2018). The Habitability of Icy Ocean Worlds in the Solar System. In *Handbook of exoplanets*.
- Verbiscer, A., French, R., Showalter, M., & Helfenstein, P. (2007). Enceladus: cosmic graffiti artist caught in the act. *Science (New York, N.Y.)*, 315(5813), 815.
- Waite, J. H., Magee, B., Brockwell, T., Zolotov, M. YU., Teolis, B., Lewis, W. S. (2011). Enceladus' Plume Composition. *EPSC-DPS*, 6.
- Waite, J. H., Glein, C. R., Perryman, R. S., Teolis, B. D., Magee, B. A., Miller, G., ... Bolton, S. J. (2017a). Cassini finds molecular hydrogen in the Enceladus plume: Evidence for hydrothermal processes. *Science*, 356(6334), 155–159.
- Waite, J. H., Glein, C. R., Perryman, R. S., Teolis, B. D., Magee, B. A., Miller, G., ... Bolton, S. J. (2017b). Cassini finds molecular hydrogen in the Enceladus plume: Evidence for hydrothermal processes. *Science*, 356(6334), 155–159.
- Waite, J. H., Jr, J. H. W., Combi, M. R., Ip, W., Cravens, T. E., Jr, R. L. M., ... Tseng, W. (2006). Cassini Ion and Neutral Mass. *Science*, 311(2006), 1419–1423.
- Waite Jr, J. H., Lewis, W. S., Magee, B. A., Lunine, J. I., McKinnon, W. B., Glein, C. R., ... Ip, W.-H. (2009). Liquid water on Enceladus from observations of ammonia and 40Ar in the plume. *Nature*, 460(7259), 1164–1164.
- Westall, F., Hickman-Lewis, K., Hinman, N., Gautret, P., Campbell, K. A., Bréhéret, J. G., ... Brack, A. (2018). A Hydrothermal-Sedimentary Context for the Origin of Life. *Astrobiology*, 18(3), 259–293.
- Wirsen, C. O., & Molyneaux, J. (1993). Chemosynthetic Microbial Activity at Mid-Atlantic Ridge Hydrothermal Vent Sites the Atlantic. *Journal of Geophysical Research*, 98(92), 9693–9703.
- Xu, W., Gong, L., Pang, K., & Luo, Z. (2018). Fungal diversity in deep-sea sediments of a hydrothermal vent system in the Southwest Indian Ridge. *Deep-Sea Research Part I*, 131(November 2017), 16–26.
- Zhang, L., Kang, M., Xu, J., Xu, J., Shuai, Y., Zhou, X., & Yang, Z. (2016). Bacterial and archaeal communities in the deep-sea sediments of inactive hydrothermal vents in the Southwest India Ridge. *Nature Publishing Group*, (196), 1–11.

12 Apéndices

Apéndice 1. Minerales asociados a Encélado

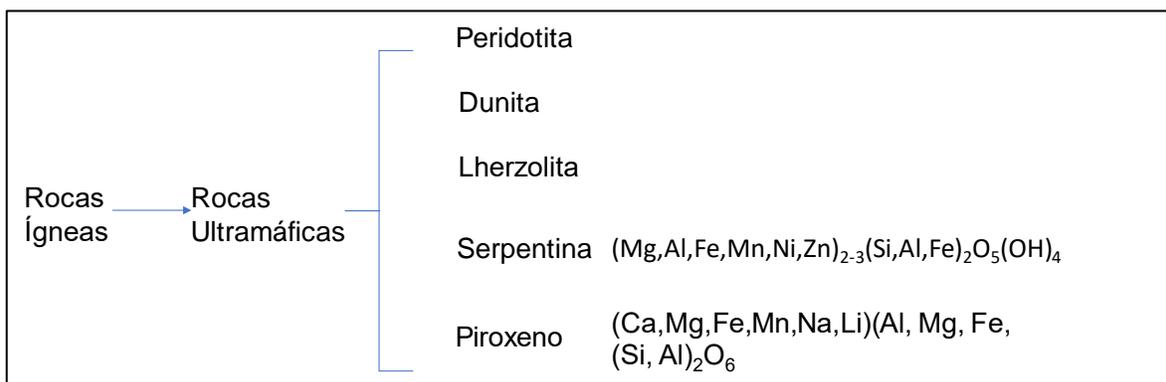


Figura 1A. Esquema sobre los tipos de rocas ultramáficas, de las cuáles está compuesto el núcleo de Encélado. Modificada de: (Aldar & Tisljar, 2014).

Tabla 1A. Minerales propuestos para el núcleo de Encélado.

Mineral	Fórmula
Olivino	Mg_2SiO_4 Fe_2SiO_4
Piroxeno	$\text{Mg}_2\text{Si}_2\text{O}_6$ $\text{Fe}_2\text{Si}_2\text{O}_6$
Serpentina	$\text{Mg}_3\text{Si}_2\text{O}_5(\text{OH})_4$ $\text{Fe}_3\text{Si}_2\text{O}_5(\text{OH})_4$
Brucita	$\text{Mg}(\text{OH})_2$ $\text{Fe}(\text{OH})_2$
Magnetita	Fe_3O_4
Feldespatos	$(\text{Na, K})\text{AlSi}_3\text{O}_8$

(Choblet et al., 2017; Ramírez, 2017).

Apéndice 2. Obtención de energía libre.

Obtención de ΔG a partir de la ecuación (28) de la sección 7.1.

Se utilizaron los datos de las energías libres estándar de compuestos ya reportadas (p.ej. (Christina Smolke, 2009)).

Obtención de la molaridad (moléculas reactantes e hidrocarburos en fluido hidrotermal).

La obtención de la molaridad (M) se obtuvo a partir de distintas unidades de concentración como la molalidad, porcentaje (% v/v) y porcentaje (% g/v) utilizadas en los reportes de los fluidos hidrotermales.

Mismo procedimiento fue utilizado para las otras concentraciones (ver figura 12 y tabla 9) y así poder realizar las gráficas de tendencia.

Apéndice 3. Selección de metabolismos análogos con mayores similitudes entre campos

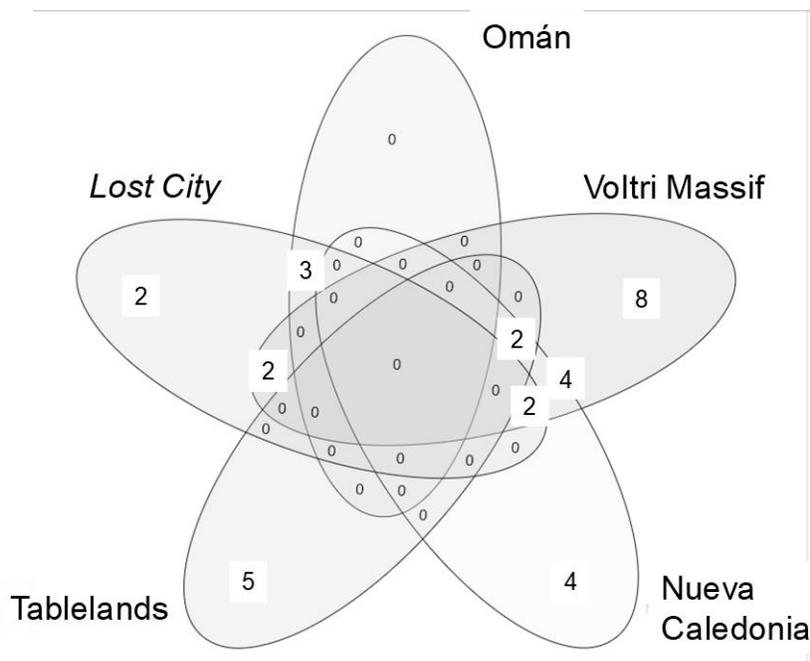


Figura 3 A Coincidencia de presencia de microorganismos en los sitios análogos.

Nota: 1.- *Voltri Massif* – *Nueva Caledonia* – *Tablelands*: *Silanimonas* y *Hydrogenophaga*; 2.- *Lost City* – *Voltri Massif* – *Nueva Caledonia*: *Hyphomonas* y *Methanosarcina*; 3.- *Lost City* – *Omán*: *Metylophaga*, *Desulfotalea* y *Thalassobius*.

En el diagrama de la figura 3 se presentan las coincidencias de organismos en algunos de los sitios análogos estudiados en este trabajo. Los números exteriores representan una cantidad de organismos que no presentan coincidencias y en la parte central, los números representan la cantidad de organismos que coinciden en los sitios. En el pie de figura de la figura 3A, se mencionan los organismos con mayor coincidencia y los sitios en los que se presentan.

Tabla 3A. Algunas moléculas presentes en Encélado y sitios análogos

Sitio	Moléculas
Encélado	H ₂ , CH ₄ y CO ₂
Campo hidrotermal <i>Lost City</i> , Atlántico Medio	CH ₄ , H ₂ , CO ₂ Y SO ₄
Campo termal <i>Voltri Massif</i> , Italia	CH ₄ , O ₂ Y CO ₂
Ofiolita C.R.O., California	H ₂ , O ₂ Y CH ₄
Ofiolita de Omán; Emiratos Árabes	CH ₄ , SO ₄ Y O ₂
Campo hidrotermal de Nueva Celedonia, (Francia/Australia).	CO ₂ , S ₂ Y SO ₄

Apéndice 4. Factor de correlación e interpolación entre valores de temperatura para la obtención de energía libre. Ver figura 12 de la sección 8.9.

Tabla 4A. Valores asociados a la interpolación de energía libre en función de temperatura (ver sección 7) a 99 °C.

	Ec. 7	Ec. 10	Ec. 13
Coefficiente de correlación (R ²)	0.97	0.97	0.95
Pendiente	0.07754296	0.20388683	0.10629582
Energía libre a 99 °C (kJ/mol)	-258.5	-181.1	-852.87

Apéndice 5. Comparación de habitabilidad (g/m²) entre la Tierra y Encélado.

	m ² de superficie	Biomasa considerada (g)
Tierra	5.1×10^{11}	1.5×10^{14}
Encélado	7986.5×10^5	Mínimo: 183.4 Máximo: 8.9×10^{13}

Apéndice 6. Distribución de concentraciones en sitios análogos, de hidrocarburos detectados en Encélado.

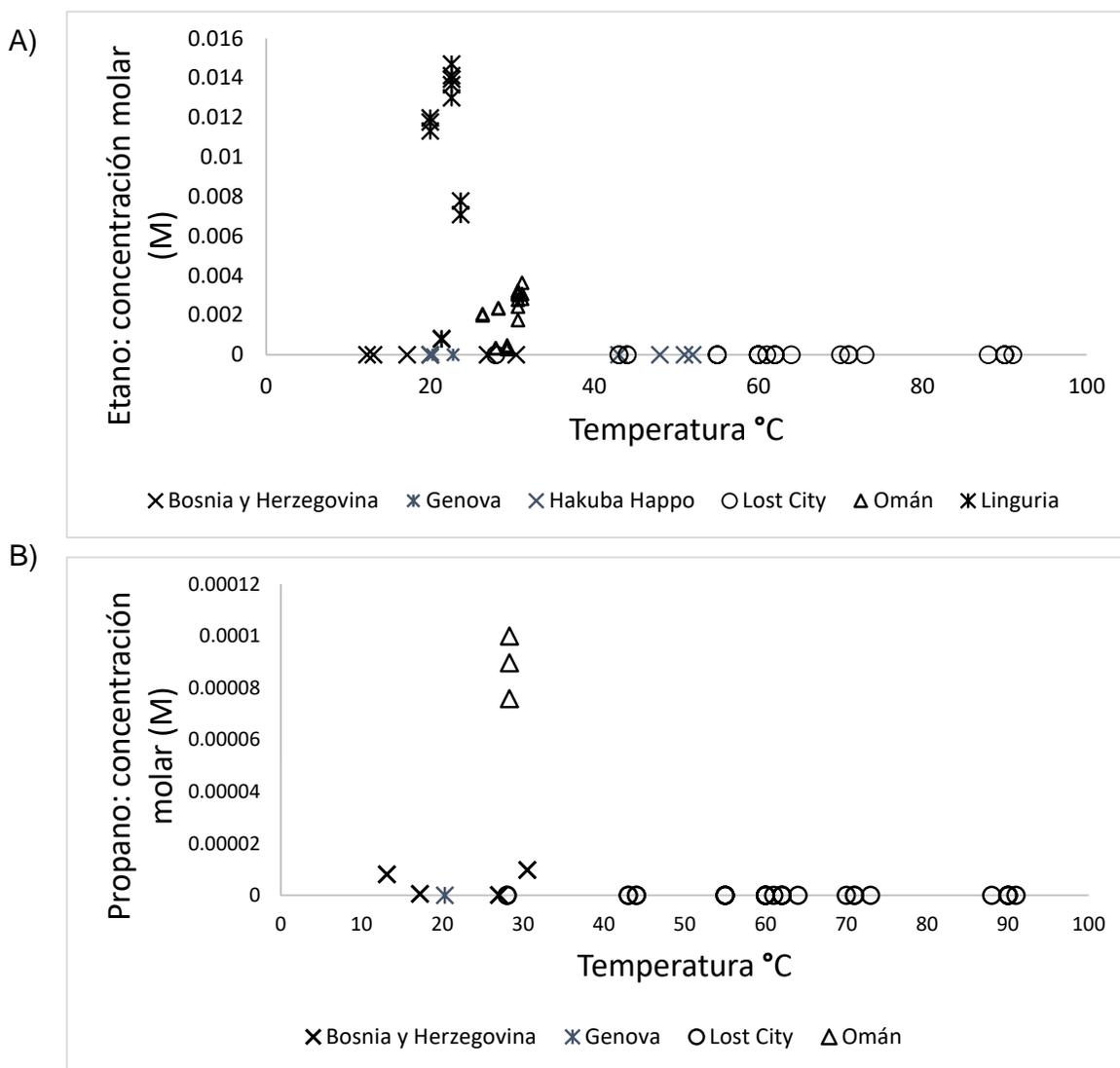


Figura 6A. Ejemplos de concentraciones molares de hidrocarburos (A: etano y B: propano) presentes en sitios análogos y a la vez, detectados en Encélado (sin concentraciones

determinadas aún) (ver tabla 2).

(Boulart, Roscoff, & Monnin, 2013; Boschetti, Etiope, & Toscani, 2013; Etiope et al., 2017; Proskurowski *et al.* 2006; Proskurowski et al., 2008. M.S.; Suda et al., 2014).

Cuernavaca, Mor., octubre 14-2020

DRA. DULCE MARÍA ARIAS ATAIDE
DIRECTORA GENERAL DE SERVICIOS ESCOLARES, UAEM.
P R E S E N T E.

Por este conducto comunico a Usted, que he revisado el documento que presenta el Pasante de Biólogo: **C. Carlos Alberto Soriano López**, con el título del trabajo **CUANTIFICACIÓN DE LA HABITABILIDAD DE LA LUNA ENCÉLADO A PARTIR DE ANÁLOGOS METABÓLICOS E HIDROTERMALES TERRESTRES**

En calidad de miembro de la comisión revisora, expreso la siguiente decisión:

VOTO A FAVOR:

 SI

VOTO EN CONTRA: _____

NECESITA AGREGAR O ELIMINAR ALGO: _____

COMENTARIOS: _____

A T E N T A M E N T E



DRA. MARÍA MARCELA OSORIO BERISTAIN



UNIVERSIDAD AUTÓNOMA DEL
ESTADO DE MORELOS

Se expide el presente documento firmado electrónicamente de conformidad con el ACUERDO GENERAL PARA LA CONTINUIDAD DEL FUNCIONAMIENTO DE LA UNIVERSIDAD AUTÓNOMA DEL ESTADO DE MORELOS DURANTE LA EMERGENCIA SANITARIA PROVOCADA POR EL VIRUS SARS-COV2 (COVID-19) emitido el 27 de abril del 2020.

El presente documento cuenta con la firma electrónica UAEM del funcionario universitario competente, amparada por un certificado vigente a la fecha de su elaboración y es válido de conformidad con los LINEAMIENTOS EN MATERIA DE FIRMA ELECTRÓNICA PARA LA UNIVERSIDAD AUTÓNOMA DE ESTADO DE MORELOS emitidos el 13 de noviembre del 2019 mediante circular No. 32.

Sello electrónico

MARIA MARCELA OSORIO BERISTAIN | Fecha:2020-10-14 15:32:39 | Firmante

nNkH78RDvJeFE8m++RhAicW5uVbEqqwWJr1sGNSAAkBr+tiC1juag/HT+MFTuxKFzHI2N2dkpq1BI8zR0cSaQlpGxkD+bCqED03xZSIjW3eOkIY0+plACDkoPIWhi74IYMwD6TPg/i+G/g6i21Vv+AZuOAZKZiCp6LVgQfWUhtXnf5YsQN2cN5Mm/8LqMrOoOsyVELiHaKDaLgkSzLwxv2L1pnSefpWEQaHvoAXDJyWgUA1zHxqiFEBhc9JbDiZnEjZeCxI5RkjCyPuBVSyqa0xIjEajBtabSkSKiYleaqkwFaN9cvJrY8j2frQBOMMUM+KlowAglDbqhoPmjo+ROA==

Puede verificar la autenticidad del documento en la siguiente dirección electrónica o escaneando el código QR ingresando la siguiente clave:



[aoxY16](#)

<https://efirma.uaem.mx/noRepudio/qh6pFWm6RGyzgszHq8WZble64mg3Wjio>



Cuernavaca, Mor., **8 de octubre 2020**

**DRA. DULCE MARÍA ARIAS ATAIDE
DIRECTORA GENERAL DE SERVICIOS ESCOLARES, UAEM.
P R E S E N T E.**

Por este conducto comunico a Usted, que he revisado el documento que presenta el Pasante de Biólogo: **C. Carlos Alberto Soriano López**, con el título del trabajo **CUANTIFICACIÓN DE LA HABITABILIDAD DE LA LUNA ENCÉLADO A PARTIR DE ANÁLOGOS METABÓLICOS E HIDROTERMALES TERRESTRES**

En calidad de miembro de la comisión revisora, expreso la siguiente decisión:

VOTO A FAVOR: **El alumno ha realizado los cambios sugeridos, por tanto estoy de acuerdo.**

VOTO EN CONTRA: _____

NECESITA AGREGAR O ELIMINAR ALGO: _____

COMENTARIOS: _____

A T E N T A M E N T E



DRA. MARÍA DEL RAYO SÁNCHEZ CARBENTE



UNIVERSIDAD AUTÓNOMA DEL
ESTADO DE MORELOS

Se expide el presente documento firmado electrónicamente de conformidad con el ACUERDO GENERAL PARA LA CONTINUIDAD DEL FUNCIONAMIENTO DE LA UNIVERSIDAD AUTÓNOMA DEL ESTADO DE MORELOS DURANTE LA EMERGENCIA SANITARIA PROVOCADA POR EL VIRUS SARS-COV2 (COVID-19) emitido el 27 de abril del 2020.

El presente documento cuenta con la firma electrónica UAEM del funcionario universitario competente, amparada por un certificado vigente a la fecha de su elaboración y es válido de conformidad con los LINEAMIENTOS EN MATERIA DE FIRMA ELECTRÓNICA PARA LA UNIVERSIDAD AUTÓNOMA DE ESTADO DE MORELOS emitidos el 13 de noviembre del 2019 mediante circular No. 32.

Sello electrónico

MARIA DEL RAYO SANCHEZ CARBENTE | Fecha:2020-10-08 15:26:39 | Firmante

NEFvWFEBwxbW7vRzvbRCj55yK5uDkNiGc4A7NVzx2wU5WNoj2DTkQdwF/bPjnxQ5eH28XW9r6UhobDGY8tFoYkvKc4/U8e/TQOsV7AmDW/dmcd9qlejnrTlvRoWjA9lvcOnqL
D4lIMZHncSWcVX++pBBK7ET+87QPJ5l+OPxpX7oKoOBu34PPovsMQ33mpZcFCT3lcaOq4Satbv6ikelCy+Mq+cCsS3WZFE69kQ5XIHjN5X+/Y3tolzHFxG7z3CrGs0VxKcnqJOU
bNZoi/q9zu28LqVXQBAmR73wiCxCMN4KeBOhkjri28RtDpYKGN7eIRCSEgo9rMLjhsM8ft5f5A==

Puede verificar la autenticidad del documento en la siguiente dirección electrónica o
escaneando el código QR ingresando la siguiente clave:



h13E0A

<https://efirma.uaem.mx/noRepudio/rmaESYYTD99S4J7QtM2kru8B2wScHn1X>



Cuernavaca, Mor., a miércoles 07 de octubre , 2020__

DRA. DULCE MARÍA ARIAS ATAIDE
DIRECTORA GENERAL DE SERVICIOS ESCOLARES, UAEM.
P R E S E N T E.

Por este conducto comunico a Usted, que he revisado el documento que presenta el Pasante de Biólogo: **C. Carlos Alberto Soriano López**, con el título del trabajo **CUANTIFICACIÓN DE LA HABITABILIDAD DE LA LUNA ENCÉLADO A PARTIR DE ANÁLOGOS METABÓLICOS E HIDROTERMALES TERRESTRES**

En calidad de miembro de la comisión revisora, expreso la siguiente decisión:

VOTO A FAVOR: Elva Escobar _____

VOTO EN CONTRA: _____

NECESITA AGREGAR O ELIMINAR ALGO: _____

COMENTARIOS: _____

A T E N T A M E N T E

Elva Escobar Briones

DRA. ELVA ESCOBAR BRIONES



UNIVERSIDAD AUTÓNOMA DEL
ESTADO DE MORELOS



FACULTAD
DE CIENCIAS
BIOLÓGICAS

FACULTAD DE CIENCIAS BIOLÓGICAS
Licenciatura en Biología
Programa Educativo de Calidad *Acreditado* por el CACEB 2018-2023

Cuernavaca, Mor., 31 de octubre de 2020

DRA. DULCE MARÍA ARIAS ATAIDE
DIRECTORA GENERAL DE SERVICIOS ESCOLARES, UAEM.
PRESENTE.

Por este conducto comunico a Usted, que he revisado el documento que presenta el Pasante de Biólogo: **C. Carlos Alberto Soriano López**, con el título del trabajo **CUANTIFICACIÓN DE LA HABITABILIDAD DE LA LUNA ENCÉLADO A PARTIR DE ANÁLOGOS METABÓLICOS E HIDROTERMALES TERRESTRES**

En calidad de miembro de la comisión revisora, expreso la siguiente decisión:

VOTO A FAVOR: SI

VOTO EN CONTRA: _____

NECESITA AGREGAR O ELIMINAR ALGO: _____

COMENTARIOS: Considero que la tesis del Sr. Soriano es un trabajo interesante y de calidad.

ATENTAMENTE

Ma. Guadalupe Cordero T.
DRA. MARÍA GUADALUPE CORDERO TERCERO



UNIVERSIDAD AUTÓNOMA DEL
ESTADO DE MORELOS

Se expide el presente documento firmado electrónicamente de conformidad con el ACUERDO GENERAL PARA LA CONTINUIDAD DEL FUNCIONAMIENTO DE LA UNIVERSIDAD AUTÓNOMA DEL ESTADO DE MORELOS DURANTE LA EMERGENCIA SANITARIA PROVOCADA POR EL VIRUS SARS-COV2 (COVID-19) emitido el 27 de abril del 2020.

El presente documento cuenta con la firma electrónica UAEM del funcionario universitario competente, amparada por un certificado vigente a la fecha de su elaboración y es válido de conformidad con los LINEAMIENTOS EN MATERIA DE FIRMA ELECTRÓNICA PARA LA UNIVERSIDAD AUTÓNOMA DE ESTADO DE MORELOS emitidos el 13 de noviembre del 2019 mediante circular No. 32.

Sello electrónico

MARÍA GUADALUPE CORDERO TERCERO | Fecha:2020-11-01 00:27:44 | Firmante

KBhcp/1HM0wnZ11asvPSholjnxxyifBh9iDquLKltc2kkbjP99ell/jQ8wfkTkq58Or1OeDzFf3a3Od+Yn76kDRI2y8URjazsdQxROX1bj/pb2v2MAadJ2zdRTMecvK5UlkORUNLxR+hv9UI6h/acQbQEcPsaFus/UDWtotnAy5y2iTMiWTOhvQtV5cUd4528KRj4leo8OHi1wXlqdKhwROcGV/0OdTBTg2+WVpxsKKeia9k/8v+5Mj/j5/rSFnci/9NKpVlQvSKolRP40a1vlf927jYxWajYoe8zho6WrsAzgLsdepYB8BxWtHQqYI3j1hQsQYKh1Z2Lu71oAwW6PA==

Puede verificar la autenticidad del documento en la siguiente dirección electrónica o escaneando el código QR ingresando la siguiente clave:



AeGq5i

<https://efirma.uaem.mx/noRepudio/WtN1RiWLuQCW58gNQbLqPHHEy3ACIrNW>



Cuernavaca, Mor., 8 de octubre de 2020

DRA. DULCE MARÍA ARIAS ATAIDE
DIRECTORA GENERAL DE SERVICIOS ESCOLARES, UAEM.
P R E S E N T E.

Por este conducto comunico a Usted, que he revisado el documento que presenta el Pasante de Biólogo: **C. Carlos Alberto Soriano López**, con el título del trabajo **CUANTIFICACIÓN DE LA HABITABILIDAD DE LA LUNA ENCÉLADO A PARTIR DE ANÁLOGOS METABÓLICOS E HIDROTÉRMICOS TERRESTRES**

En calidad de miembro de la comisión revisora, expreso la siguiente decisión:

VOTO A FAVOR: X _____

VOTO EN CONTRA: _____

NECESITA AGREGAR O ELIMINAR ALGO: _____

COMENTARIOS: _____

ATENTAMENTE



M. en C. RICARDO MIRANDA BLANCAS



UNIVERSIDAD AUTÓNOMA DEL
ESTADO DE MORELOS

Se expide el presente documento firmado electrónicamente de conformidad con el ACUERDO GENERAL PARA LA CONTINUIDAD DEL FUNCIONAMIENTO DE LA UNIVERSIDAD AUTÓNOMA DEL ESTADO DE MORELOS DURANTE LA EMERGENCIA SANITARIA PROVOCADA POR EL VIRUS SARS-COV2 (COVID-19) emitido el 27 de abril del 2020.

El presente documento cuenta con la firma electrónica UAEM del funcionario universitario competente, amparada por un certificado vigente a la fecha de su elaboración y es válido de conformidad con los LINEAMIENTOS EN MATERIA DE FIRMA ELECTRÓNICA PARA LA UNIVERSIDAD AUTÓNOMA DE ESTADO DE MORELOS emitidos el 13 de noviembre del 2019 mediante circular No. 32.

Sello electrónico

RICARDO MIRANDA BLANCAS | Fecha:2020-10-11 20:37:34 | Firmante

n1FfDrVjx2a8ltkcmNnVELOa+0bc8cLffz4LPEAqnm4FR11V8RvFZ21o+n2el3UK94PdYkobz+LGFSxJZQCIPeFU9Ac8m3imWLoM6UNeHPrQIZxyIMLD3WF5pSi4kVjRFFFSRim
GPPJBqwr3ee2ayQnsInD2UsJvjkJE4d9nqW6Jt7y+ItZCt24YND8wiOBrLu51SEBAbJPK3+65eDXKpEhKrp/xUPhvSa7jf/6p5bA66X+ESJtHZy/dNLHx2/CMGrrmzV3rzrgFKi3mdM
0eHmBOKgC2g8C/CGIn1TDSJf4+NgpZJpSjzBBJoXsgifHVfpVQNYkBUy63eCqkbAsfQ==

Puede verificar la autenticidad del documento en la siguiente dirección electrónica o
escaneando el código QR ingresando la siguiente clave:



dXZTWI

<https://efirma.uaem.mx/noRepudio/cegToYCF3uDY86Eavz9zP6HZs4WVVDKWT>

