

ARTÍCULO DE INVESTIGACIÓN

El papel dual de los biofilms en la exploración espacial

Victor Stephen Santos-Linares^{1,2}

<https://orcid.org/0009-0009-0379-7469>

Julio César Tineo-Pérez^{2,3}

<https://orcid.org/0009-0007-2989-3438>

Jehoshua Macedo-Bedoya^{1,2,3}

<https://orcid.org/0009-0008-7958-5318>

¹Laboratorio de Ecología Tropical y Análisis de Datos, Facultad de Ciencias Biológicas, Universidad Nacional Mayor de San Marcos, Lima, Perú

²Red de Investigadores en Biodiversidad, Ecología y Conservación (RIBEC), Perú

³Asociación Peruana de Astrobiología, Perú

Recibido: 30/11/2025 • Revisado: 20/12/2025 • Aceptado: 24/12/2025

Resumen

Las comunidades microbianas adheridas a superficies representan un componente inevitable de los hábitats espaciales y muestran respuestas fisiológicas particulares bajo condiciones de microgravedad, incluyendo un aumento en la complejidad estructural y en la tolerancia al estrés. Estas características incrementan los riesgos asociados a la degradación de materiales, la alteración de sistemas críticos y la salud de las tripulaciones en entornos cerrados. Sin embargo, dichas propiedades también abren oportunidades para su aprovechamiento en procesos de reciclaje, producción de materiales y mantenimiento de sistemas autosuficientes durante misiones de larga duración. Este trabajo analiza de forma sintética esta dualidad funcional, resaltando la importancia de estrategias de control y uso dirigido en el contexto de la exploración humana más allá de la Tierra.

Palabras clave: Comunidades microbianas; hábitats espaciales; microgravedad; reciclaje biológico; sistemas autosuficientes.

Citar como:

Santos-Linares, V. S., Tineo-Pérez, J. C., y Macedo-Bedoya, J. (2025). El papel dual de los biofilms en la exploración espacial. *Revista Científica de Astrobiología*, 2(2), 42–55. <https://doi.org/10.69976/aspast.v2n2.3>

RESEARCH ARTICLE

The dual role of biofilms in space exploration

Victor Stephen Santos-Linares^{1,2}

<https://orcid.org/0009-0009-0379-7469>

Julio César Tineo-Pérez^{2,3}

<https://orcid.org/0009-0007-2989-3438>

Jehoshua Macedo-Bedoya^{1,2,3}

<https://orcid.org/0009-0008-7958-5318>

¹Laboratorio de Ecología Tropical y Análisis de Datos, Facultad de Ciencias Biológicas, Universidad Nacional Mayor de San Marcos, Lima, Perú

²Red de Investigadores en Biodiversidad, Ecología y Conservación (RIBEC), Perú

³Asociación Peruana de Astrobiología, Perú

Recibido: 30/11/2025 • Revisado: 20/12/2025 • Aceptado: 24/12/2025

Abstract

Microbial communities attached to surfaces constitute an unavoidable component of space habitats and exhibit distinctive physiological responses under microgravity conditions, including increased structural complexity and enhanced stress tolerance. These characteristics elevate the risks associated with material degradation, disruption of critical systems, and crew health in confined environments. However, such properties also create opportunities for their exploitation in recycling processes, material production, and the maintenance of self-sustaining systems during long-duration missions. This work provides a concise analysis of this functional duality, highlighting the importance of control strategies and targeted applications in the context of human exploration beyond Earth.

Keywords: Biological recycling; microbial communities; microgravity; self-sustaining systems; space habitats.

Cite as:

Santos-Linares, V. S., Tineo-Pérez, J. C., y Macedo-Bedoya, J. (2025). El papel dual de los biofilms en la exploración espacial. *Revista Científica de Astrobiología*, 2(2), 42–55. <https://doi.org/10.69976/aspast.v2n2.3>

Introducción

Los biofilms han acompañado a la microbiología desde sus inicios. Antonie van Leeuwenhoek, en el siglo XVII, describió por primera vez comunidades microbianas organizadas al observar el sarro dental bajo sus lentes artesanales (Donato, 2018). Aunque su hallazgo pasó desapercibido durante siglos, constituye la primera evidencia documentada de la existencia de biofilms (Guerrero, 2023). No fue sino hasta mediados del siglo XX que diversos estudios demostraron que muchas bacterias crecen y se comportan de manera distinta cuando están adheridas a superficies, lo que impulsó una nueva forma de entender la vida microbiana (Heukelekian y Heller, 1940; Percival et al., 2011).

Con el avance de la microscopía electrónica durante las décadas de 1960 y 1970, se logró caracterizar la estructura tridimensional de los biofilms y reconocer la relevancia de su matriz extracelular, lo que marcó un cambio conceptual decisivo en su estudio (Donlan, 2002; Hall-Stoodley y Stoodley, 2009). Investigadores como Characklis y Costerton consolidaron la visión moderna de los biofilms como una comunidad microbiana autoorganizada y firmemente adherida a superficies (Characklis, 1973; Costerton et al., 1978). Además, se evidenció que su resistencia, reforzada por la matriz polimérica extracelular (EPS), les permite persistir incluso en condiciones extremas (Branda et al., 2005). A medida que la humanidad expande su presencia más allá de la superficie terrestre, estos ecosistemas microscópicos viajan con nosotros, transformando los hábitats espaciales en sistemas cerrados y biológicamente activos, como lo demuestran numerosos estudios realizados en la Estación Espacial Internacional (La Duc et al., 2004; Zea et al., 2017; Urbaniak et al., 2022).

Esta inevitable transferencia de vida microbiana ha puesto en evidencia una paradoja biológica central para el futuro de la exploración espacial: los biofilms son, al mismo tiempo, un contaminante peligroso y un recurso biotecnológico. Por un lado, su capacidad para adherirse a superficies, promover la biocorrosión y actuar como reservorios de patógenos representa un riesgo permanente para la integridad estructural de las naves y para la salud de las tripulaciones (Yadav, 2018; Marra et al., 2024). Por otro lado, su eficiencia metabólica y notable resistencia ofrecen oportunidades únicas para fortalecer la autonomía espacial, facilitando la reutilización de recursos in situ (ISRU), el soporte vital bioregenerativo (BLSS) y la protección frente a la radiación (Niederdorfer et al., 2017; Philipp et al., 2024). Esta dualidad convierte a los biofilms en un elemento clave para las misiones espaciales de larga duración. Más allá de describir su comportamiento en microgravedad, este trabajo examina cómo su presencia influye tanto en la operación de sistemas espaciales cerrados como en el desarrollo de estrategias biotecnológicas orientadas a incrementar la autonomía fuera de la Tierra. Además, se abordan los principales desafíos asociados a su control, así como su potencial aplicación en sistemas de soporte vital regenerativos y en la utilización de recursos locales, aportando un marco de análisis que permite considerar a los biofilms no solo como un riesgo, sino también como un componente funcional en el diseño de futuras misiones espaciales.

Metodología

Se llevó a cabo una revisión bibliográfica exhaustiva orientada a analizar la doble función de los biofilms en el contexto de la exploración espacial. Para ello, se consultaron bases de datos académicas como Google Scholar, PubMed, Scopus y Web of Science.

La búsqueda de artículos científicos, tesis, revisiones y otros documentos relevantes se realizó mediante términos específicos como “biofilms”, “matriz polimérica extracelular”, “microgravedad” y “biotecnología espacial”. Los documentos seleccionados fueron evaluados críticamente y su contenido se sintetizó en un formato coherente que permitiera abordar tanto los riesgos como las aplicaciones potenciales de los biofilms en misiones espaciales de larga duración. Asimismo, se establecieron criterios de inclusión y exclusión para asegurar la pertinencia, calidad y enfoque temático de la literatura analizada.

Formación y respuesta fisiológica de los biofilms en condiciones de microgravedad

Los biofilms son comunidades microbianas cuya formación depende de la adhesión celular, la señalización química y las condiciones fisicoquímicas del entorno. En microgravedad, estos procesos experimentan cambios profundos. La ausencia de sedimentación y convección altera la forma en que los microorganismos se aproximan a las superficies, favoreciendo patrones de adhesión distintos a los observados en la Tierra (Zea et al., 2020). Estudios realizados en plataformas de microgravedad simulada y en la Estación Espacial Internacional han mostrado que especies como *Pseudomonas aeruginosa*, *Staphylococcus aureus* o *Candida albicans* desarrollan biofilms más gruesos, con mayor biomasa y arquitecturas más irregulares que en condiciones normales de gravedad (Kim et al., 2013; Satoh et al., 2011; Hupka et al., 2023). Asimismo, se ha documentado que la microgravedad modifica la expresión génica relacionada con la síntesis de EPS, incrementando la producción de polisacáridos y proteínas estructurales que densifican la matriz y aumentan su capacidad protectora (Ali et al., 2023).

La microgravedad también afecta la motilidad microbiana y la dinámica de los gradientes químicos. En ausencia de convección, los gradientes de nutrientes y desechos se vuelven más estables y definidos, lo que genera microambientes marcados dentro del biofilm y acelera la diferenciación celular (Justiniano, 2023). Este fenómeno favorece la formación de microcolonias más robustas y estructuras tridimensionales complejas, lo que podría estar asociado a la ausencia de una referencia gravitacional definida. Además, la microgravedad promueve la agregación celular en suspensión, un paso previo a la adhesión y al establecimiento del biofilm sobre superficies inertes de hábitats espaciales como polímeros, metales o componentes de sistemas de soporte vital (Zea et al., 2020).

En conjunto, la evidencia disponible indica que los incrementos en el grosor, la biomasa y la complejidad estructural de los biofilms en microgravedad no son uniformes entre microorganismos ni plataformas experimentales. Estudios comparativos han mostrado que bacterias modelo como *Pseudomonas aeruginosa* y *Escherichia coli* presentan respuestas más consistentes, con biofilms más densos y organizados, mientras que otros taxones exhiben variabilidad significativa en función de las condiciones de cultivo y del sistema experimental empleado (Nickerson et al., 2000; Wilson et al., 2007). Asimismo, los resultados obtenidos en experimentos de vuelo espacial tienden a diferir de aquellos generados en plataformas de microgravedad simulada, lo que sugiere que factores asociados al entorno orbital, como la radiación y el confinamiento, contribuyen de manera decisiva a la arquitectura del biofilm (Crabbé et al., 2010; Kim et al., 2022). Estas discrepancias resaltan incertidumbres persistentes relacionadas con la extrapolación entre plataformas y la duración limitada de muchos estudios, subrayando la necesidad de diseños experimentales comparativos y estandarizados para evaluar de forma robusta el comportamiento de los biofilms en el

espacio.

Riesgos asociados a biofilms en el espacio

Los biofilms que se desarrollan en entornos espaciales representan una potencial amenaza que involucra riesgos estructurales, operacionales y sanitarios (Figura 1). La adhesión microbiana a estructuras metálicas, polímeros y elastómeros utilizados en naves y estaciones espaciales estimula procesos de degradación inducida microbiológicamente (Klintworth et al., 1999; Horneck et al., 2010). Estos procesos comprometen la integridad y confiabilidad de sistemas críticos, incluidos los circuitos de agua potable, control ambiental, generación de energía y ventilación (Novikova et al., 2006; Marra et al., 2024). Estudios realizados en vuelos espaciales y en microgravedad simulada han demostrado que tanto bacterias como hongos forman matrices extracelulares densas en comparación con condiciones terrestres, acelerando el deterioro de materiales en la Estación Espacial Internacional (Checinska Sielaff et al., 2019; Hupka et al., 2023).

Desde el punto de vista sanitario, los biofilms incrementan el riesgo para la tripulación a través de al menos dos mecanismos complementarios. En primer lugar, funcionan como reservorios persistentes de microorganismos oportunistas, algunos de los cuales muestran incrementos en la virulencia, resistencia al estrés y tolerancia a antimicrobianos en condiciones de microgravedad (Zea et al., 2017; Urbaniak et al., 2022). En segundo lugar, la estructura tridimensional del biofilm y la abundante producción de EPS reducen la eficacia de los procedimientos de limpieza y desinfección, un problema particularmente crítico en entornos cerrados donde el uso de biocidas está restringido por su toxicidad para la tripulación y su compatibilidad con los materiales (La Duc et al., 2004).

Estudios han demostrado que microorganismos cultivados en microgravedad presentan cambios en la expresión génica, incluyendo respuesta al estrés oxidativo y aumentando la resistencia, lo que sugiere que los protocolos de higiene convencionales no son directamente extrapolables al contexto espacial (Wilson et al., 2002; Zea et al., 2017). Este riesgo se ve incrementado por la disfunción del sistema inmune inducida por el vuelo espacial, caracterizada por alteraciones en la respuesta inflamatoria, disminución de la actividad de células NK y cambios en la microbiota humana, lo que incrementa la susceptibilidad de los astronautas a infecciones oportunistas durante misiones prolongadas (Crucian et al., 2018; Justiniano et al., 2023).

Adicionalmente, la presencia de biofilms complica la gestión y estabilidad de los sistemas biológicos cerrados empleados para el soporte vital, como los sistemas de reciclaje de agua, filtros de CO₂ y módulos de cultivo vegetal (Mora et al., 2019). La heterogeneidad microambiental generada dentro de los biofilms, con gradientes marcados de oxígeno, pH y nutrientes puede alterar los procesos biogeoquímicos previstos, reducir la eficiencia metabólica de los consorcios microbianos diseñados y favorecer la proliferación de especies no deseadas (Cortese et al., 2020). Estas alteraciones tienen implicancias directas para la resiliencia, eficiencia y autonomía de misiones de larga duración, particularmente en escenarios de exploración y asentamiento extraplanetario donde la capacidad de mantenimiento y reemplazo de componentes es limitada (Berliner et al., 2021).

Figura 1



Nota. Riesgos estructurales, operacionales y sanitarios de los biofilms en sistemas espaciales (Imagen generada por IA).

Los biofilms como herramientas biotecnológicas

Los biofilms constituyen un potencial recurso biotecnológico para incrementar la autonomía y sostenibilidad de las misiones espaciales de larga duración (Verseux et al., 2016). Sus propiedades emergentes, como la cooperación metabólica, la eficiencia en el uso de recursos y la estabilidad funcional en condiciones extremas, los posicionan como candidatos viables para aplicaciones que van más allá de su consideración tradicional como contaminantes (Cortese et al., 2020; Cockell et al., 2022). En entornos espaciales cerrados, donde el reabastecimiento desde la Tierra es limitado, estas características resultan particularmente relevantes para el desarrollo de sistemas biológicos integrados.

Los biofilms también desempeñan un papel central en el reciclaje de recursos y la gestión de sistemas bioregenerativos de soporte vital (Godia et al., 2002; Hendrickx et al., 2006). Comunidades microbianas organizadas en biofilms pueden ser integradas en biorreactores para la depuración de aguas residuales, la conversión de desechos orgánicos en nutrientes reutilizables y la regulación de flujos de carbono y nitrógeno (Hendrickx et al., 2006; Menezes et al., 2015; Verseux et al., 2016). En entornos espaciales cerrados, la estabilidad funcional de estos biofilms es especialmente relevante, ya que su estructura multicelular amortigua fluctuaciones ambientales y permite una mayor resiliencia frente a perturbaciones físicas y químicas en comparación con cultivos planctónicos (McLean et al., 2001; Flemming et al., 2016; Zea et al., 2020).

Adicionalmente, los biofilms ofrecen oportunidades significativas para el desarrollo de sistemas agrícolas y de producción de alimentos en el espacio (Huang et al., 2018; De Micco et al., 2022). Determinados consorcios bacterianos y fúngicos pueden mejorar la disponibilidad de nutrientes, aumentar la retención de agua en sustratos artificiales y suprimir patógenos vegetales, contribuyendo a la eficiencia de sistemas de cultivo en microgravedad o gravedad reducida (Cortese et al., 2020). Estos biofilms funcionales podrían integrarse en sistemas de agricultura espacial como componentes clave para

sostener la producción de alimentos frescos en misiones prolongadas (Paradiso et al., 2014).

Desde una perspectiva más amplia, los biofilms también constituyen modelos experimentales valiosos para la ingeniería ecológica en ambientes extraterrestres (Menezes et al., 2015). Su capacidad para establecer gradientes microambientales internos (por ejemplo, oxígeno, pH y nutrientes) permite el diseño de ecosistemas microbianos controlados, adaptados a condiciones extremas y capaces de cumplir funciones específicas de manera simultánea (Cockell et al., 2022, Sepe et al., 2025).

En conjunto, estas aplicaciones evidencian que el aprovechamiento biotecnológico de los biofilms en el espacio implica un delicado balance entre funcionalidad y control. Su implementación exitosa requiere considerar no solo su rendimiento biológico, sino también requisitos operativos como la estabilidad a largo plazo, las necesidades de monitoreo, la compatibilidad con materiales y los riesgos asociados a su proliferación no controlada. Con el fin de integrar estas aplicaciones en un marco operativo común y facilitar su evaluación en el contexto del diseño de misiones espaciales, se presenta una síntesis comparativa de las principales áreas de aplicación, junto con sus requisitos operativos críticos y los riesgos asociados (Tabla 1).

Tabla 1
Aplicaciones potenciales de biofilms en misiones espaciales y principales desafíos operativos

Aplicación	Descripción	Requisito Operativo	Riesgo Asociado	Estado / Concreto	Referencias
Biomíneralización y Biofabricación	Uso de consorcios microbianos para precipitar minerales y crear materiales o consolidar regolitos.	Control preciso de la actividad metabólica y de la adhesión de los biofilms al sustrato.	Biocorrosión de materiales estructurales adyacentes; crecimiento descontrolado.	Experimental (análogos terrestres). Ej.: Uso de <i>Sporosarcina pasteurii</i> para cementar arena marciana.	Dhami et al. (2013); Dikshit et al. (2022)
Reciclaje en sistemas BLSS	Degradación de residuos orgánicos por biofilms en biorreactores para regenerar nutrientes y agua.	Monitoreo continuo de la eficiencia y composición de la comunidad para evitar disfunciones.	Obstrucción de tuberías y filtros; producción de metabolitos tóxicos (ej. amoníaco).	Implementación parcial. Ej.: El bucle de desechos microbianos en el sistema MELiSSA (ESA).	Schuerger (1998); Lasseur et al. (2010); De Micco et al. (2023)
Agricultura Espacial y Rizobiotomas	Biofilms rizosféricos que mejoran la disponibilidad de nutrientes y protegen raíces en cultivos.	Mantener equilibrio entre especies benéficas y patógenas; evitar exceso de biomasa.	Escape de microorganismos fitopatógenos; formación de biopelículas en tanques.	En estudio en la ISS. Ej.: Experimento Rhizosphere para estudiar interacciones planta-microbio.	Massa et al. (2017); Larkin et al. (2021); Morrison et al. (2021)
Protección Biológica Contra Radiación	Uso de biopelículas densas como escudo complementario para atenuar radiación ionizante.	Garantizar viabilidad a largo plazo y adhesión estable; validar eficacia del blindaje.	Degradación de la capacidad de blindaje por muerte microbiana; liberación de esporas.	Conceptual. Ej.: Estudios de <i>D. radiodurans</i> sobre su resistencia a la radiación.	Mastroleo et al. (2009); Guo et al. (2023); Gouveia et al. (2025)

Nota. Aplicaciones potenciales de biofilms en misiones espaciales y principales requisitos operativos y riesgos asociados.

Biofilms y protección planetaria: implicaciones operativas

La presencia inevitable de biofilms en misiones espaciales introduce desafíos directos para la protección planetaria, particularmente en contextos de exploración robótica y humana de cuerpos potencialmente habitables. Más allá de la preocupación general por la contaminación biológica, los biofilms representan un riesgo específico debido a su elevada resistencia ambiental, su capacidad de persistencia y su tolerancia a condiciones de estrés como radiación, desecación y limitación de nutrientes, lo que puede reducir la eficacia de los protocolos tradicionales de esterilización y control de biocarga (Nicholson et al., 2009; Venkateswaran et al., 2014; Mora et al., 2019). En este contexto, su manejo requiere criterios operativos que consideren no solo la presencia de microorganismos viables, sino también su organización en comunidades estructuradas y metabólicamente activas.

Desde una perspectiva aplicada, la protección planetaria frente a biofilms implica decisiones explícitas entre estrategias de mitigación y de uso dirigido. En fases sensibles de una misión o en componentes expuestos al entorno externo, la mitigación debe priorizar la contención física, la limitación del crecimiento y el monitoreo continuo de la actividad microbiana, con el objetivo de minimizar el riesgo de liberación accidental y contaminación hacia otros cuerpos celestes (Rummel et al., 2014; Kminek et al., 2017). Por el contrario, en aplicaciones biotecnológicas controladas, como los sistemas de soporte vital bioregenerativo o procesos de biofabricación, los biofilms podrían emplearse de manera dirigida siempre que se establezcan protocolos claros de confinamiento, seguimiento y respuesta ante desviaciones funcionales. Esta aproximación permite integrar los principios de protección planetaria no solo como una restricción normativa, sino como un marco operativo que orienta decisiones de diseño, monitoreo y gestión del riesgo biológico en misiones espaciales de larga duración, en concordancia con las recomendaciones internacionales del COSPAR (Rummel et al., 2014; Berliner et al., 2021).

Conclusiones

Las comunidades microbianas adheridas a superficies en entornos espaciales constituyen un componente inevitable de los sistemas cerrados asociados a la exploración humana más allá de la Tierra. Su capacidad de formar biofilms más complejos y resistentes bajo condiciones de microgravedad incrementa los riesgos de degradación de materiales, alteraciones en sistemas críticos y efectos adversos sobre la salud de las tripulaciones. Al mismo tiempo, estas propiedades confieren a los biofilms un potencial significativo para su aplicación en procesos bioregenerativos, reciclaje de recursos y producción in situ, convirtiéndolos en elementos funcionales para misiones de larga duración. En este contexto, el desafío central no radica en su eliminación, sino en comprender y gestionar su interacción con materiales espaciales, su respuesta a protocolos de limpieza en microgravedad, su evolución fisiológica durante el vuelo y su integración controlada en sistemas como biorreactores de soporte vital y consorcios microbianos funcionales. Todo ello debe abordarse dentro de un marco operativo que combine eficiencia tecnológica, bioseguridad y principios de protección planetaria, permitiendo pasar de una gestión reactiva de los biofilms a una aproximación predictiva y orientada al diseño de futuras arquitecturas espaciales.

Conflictos de interés

Los autores declaran que no existe conflicto de intereses entre ellos ni con terceros.

Referencias

- Ali, A., Zahra, A., Kamthan, M., Husain, F. M., Albalawi, T., Zubair, M., Alatawy, R., Abid, M., y Noorani, M. S. (2023). *Microbial Biofilms: Applications, Clinical Consequences, and Alternative Therapies*. Microorganisms, 11(8), 1934. <https://doi.org/10.3390/microorganisms11081934>
- Berliner, A. J., Hilzinger, J. M., Abel, A. J., McNulty, M., Makrygiorgos, G., y Cumbers, J. (2021). *Towards a biomanufactory on Mars*. Frontiers in Astronomy and Space Sciences, 8, 120. <https://doi.org/10.3389/fspas.2021.711550>
- Branda, S. S., Vik, S., Friedman, L., y Kolter, R. (2005). *Biofilms: the matrix revisited*. Trends in Microbiology, 13(1), 20–26. <https://doi.org/10.1016/j.tim.2004.11.006>
- Characklis, W. G. (1973). *Attached microbial growths—II. Frictional resistance due to microbial slimes*. Water Research, 7, 1249–1258. [https://doi.org/10.1016/0043-1354\(73\)90002-X](https://doi.org/10.1016/0043-1354(73)90002-X)
- Checinska Sielaff, A., Urbaniak, C., Mohan, G. B. M., Stepanov, V. G., Tran, Q., Wood, J. M., ... y Venkateswaran, K. (2019). *Characterization of the total and viable bacterial and fungal communities associated with the International Space Station surfaces*. Microbiome, 7(1), 50. <https://doi.org/10.1186/s40168-019-0666-x>
- Cockell, C. S. (2022). *Bridging the gap between microbial limits and extremes in space: space microbial biotechnology in the next 15 years*. Microbial Biotechnology, 15(1), 29–41. <https://doi.org/10.1111/1751-7915.13927>
- Cortese, M., et al. (2020). *Fungal biotechnology in space: Why and how?* Applied Microbiology and Biotechnology, 104, 7409–7421. https://doi.org/10.1007/978-3-030-29541-7_18
- Costerton, J. W., Geesey, G. G., y Cheng, K. J. (1978). *How bacteria stick*. Scientific American, 238(1), 86–95. <https://doi.org/10.1038/scientificamerican0178-86>
- Crabbé, A., Pycke, B., Van Houdt, R., Monsieurs, P., Nickerson, C., Leys, N., y Cornelis, P. (2010). *Response of Pseudomonas aeruginosa PAO1 to low shear modelled microgravity involves AlgU regulation*. Environmental Microbiology, 12(6), 1545–1564. <https://doi.org/10.1111/j.1462-2920.2010.02184.x>
- Crucian, B., Babiak-Vazquez, A., Johnston, S., Pierson, D. L., Ott, C. M., y Sams, C. (2018). *Immune system dysregulation during spaceflight*. Frontiers in Immunology, 9, 1437. <https://doi.org/10.3389/fimmu.2018.01437>
- De Micco, V., Amitrano, C., Mastroleo, F., Aronne, G., Battistelli, A., Carnero-Diaz, E., ... y Leys, N. (2023). *Plant and microbial science and technology as cornerstones to Bioregenerative Life Support Systems in space*. npj Microgravity, 9(1), 69.
- Dhami, N. K., Reddy, M. S., y Mukherjee, A. (2013). *Biomining of calcium carbonates and their engineered applications: a review*. Frontiers in Microbiology, 4, 314. <https://doi.org/10.3389/fmicb.2013.00314>
- Dikshit, R., Gupta, N., Dey, A., Viswanathan, K., y Kumar, A. (2022). *Microbial induced calcite precipitation can consolidate martian and lunar regolith simulants*. Plos One, 17(4), e0266415. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0266415>
- Donato, V. (2018). *El mundo de los biofilms*. Editorial Autores de Argentina.
- Donlan, R. M. (2002). *Biofilms: Survival mechanisms of clinically relevant microorganisms*. Clinical Microbiology Reviews, 15(2), 167–193. <https://doi.org/10.1128/CMR.15.2.167-193.2002>
- Flemming, H. C., Wingender, J., Szewzyk, U., Steinberg, P., Rice, S. A., y Kjelleberg, S. (2016). *Biofilms: An emergent form of bacterial life*. Nature Reviews Microbiology, 14(10), 869–879.

- 14(9), 563–575. <https://doi.org/10.1038/nrmicro.2016.94>
- Gódia, F., Albiol, J., Montesinos, J. L., Pérez, J., Creus, N., Cabello, F., Mengual, X., y Montras, A. (2002). *MELISSA: A loop of interconnected bioreactors to develop life support in space*. Journal of Biotechnology, 99(3), 319–330. [https://doi.org/10.1016/S0168-1656\(02\)00222-5](https://doi.org/10.1016/S0168-1656(02)00222-5)
- Gouveia, A. G., Taoufiq, A., Antunes, W., y Romão, C. V. (2025). *Metal-induced biofilm formation by radiation resistant bacteria Deinococcus radiodurans and Deinococcus indicus*. Extremophiles, 29(3), 38.
- Guerrero, A. C. (2023). *Images and the development of the microbial biofilm concept* (Doctoral dissertation). Arizona State University.
- Guo, Q., Zhan, Y., Zhang, W., Wang, J., Yan, Y., Wang, W., y Lin, M. (2023). *Development and regulation of the extreme biofilm formation of Deinococcus radiodurans R1 under Extreme environmental conditions*. International Journal of Molecular Sciences, 25(1), 421.
- Hall-Stoodley, L., y Stoodley, P. (2009). *Evolving concepts in biofilm infections*. Cellular Microbiology, 11(7), 1034–1043. <https://doi.org/10.1111/j.1462-5822.2009.01323.x>
- Hendrickx, L., De Wever, H., Hermans, V., Mastroleo, F., Morin, N., Wilmotte, A., Janssen, P., y Mergeay, M. (2006). *Microbial ecology of the closed artificial ecosystem MELiSSA (Micro-Ecological Life Support System Alternative): reinventing and compartmentalizing the Earth's food and oxygen regeneration system for long-haul space exploration missions*. Research in Microbiology, 157(1), 77–86. <https://doi.org/10.1016/j.resmic.2005.06.014>
- Heukelekian, H., y Heller, A. (1940). *Relation between Food Concentration and Surface for Bacterial Growth*. Journal of Bacteriology, 40(4), 547–558. <https://doi.org/10.1128/jb.40.4.547-558.1940>
- Horneck, G., Klaus, D. M., y Mancinelli, R. L. (2010). *Space microbiology*. Microbiology and Molecular Biology Reviews, 74(1), 121–156.
- Huang, B., Li, D. G., Huang, Y., y Liu, C. T. (2018). *Effects of spaceflight and simulated microgravity on microbial growth and secondary metabolism*. Military Medical Research, 5(1), 18. <https://doi.org/10.1186/s40779-018-0162-9>
- Hupka, M., Kedia, R., Schauer, R., Shepard, B., Granados-Presa, M., Vande Hei, M., Flores, P., y Zea, L. (2023). *Morphology of Penicillium rubens Biofilms Formed in Space*. Life, 13(4), 1001. <https://doi.org/10.3390/life13041001>
- Justiniano, Y. A. V., Goeres, D. M., Sandvik, E. L., Kjellerup, B. V., Sysoeva, T. A., Harris, J. S., y HerrNeckar, L. E. (2023). *Mitigation and use of biofilms in space for the benefit of human space exploration*. Biofilm, 5, 100102. <https://doi.org/10.1016/j.biofilm.2022.100102>
- Kim, W., Tengra, F. K., Young, Z., Shong, J., Marchand, N., Chan, H. K., Pangule, R. C., Parra, M., Dordick, J. S., y Plawsky, J. L. (2013). *Spaceflight promotes biofilm formation by Pseudomonas aeruginosa*. PLoS ONE, 8(4), e62437. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0062437>
- Kim, J. K., Yun, H., Yeom, C. H., Kim, E. J., Kim, W., Lee, C. S., Kim, B. G., y Jeong, H. J. (2022). *Flow cytometry-based rapid detection of Staphylococcus aureus and Pseudomonas aeruginosa using fluorescent antibodies*. RSC Advances, 12(53), 34660–34669. <https://doi.org/10.1039/d2ra05694a>
- Klintworth, R., Reher, H. J., Viktorov, A. N., y Bohle, D. (1999). *Biological induced corrosion of materials II: new test methods and experiences from MIR station*. Acta Astronautica, 44(7-12), 569–578. [https://doi.org/10.1016/S0094-5765\(99\)00069-7](https://doi.org/10.1016/S0094-5765(99)00069-7)

- Kminek, G., Conley, C., Hipkin, V., y Yano, H. (2017). *COSPAR's planetary protection policy*. Space Research Today, 200, 12-25.
- La Duc, M. T., Kern, R., y Venkateswaran, K. (2004). *Microbial monitoring of spacecraft and associated environments*. Microbial Ecology, 47(2), 150-158.
- Larkin, E., Schuerger, A., Barker, R., Lee, J. A., Haveman, N., Enciso, J. F., ... y Espinoza, J. L. (2021). *Ground and Flight-Based Plant Microbial Interaction Research and Related Space Crop Production Applications*.
- Lasseur, C., Brunet, J., De Weever, H., Dixon, M., Dussap, G., Gódia, F., ... y Van Der Straeten, D. (2010). *MELiSSA: the European project of closed life support system*. Gravitational and Space Research, 23(2).
- Marra, D., Ferraro, R., y Caserta, S. (2024). *Biofilm contamination in confined space stations: Reduction, coexistence or an opportunity?* Frontiers in Materials, 11, 1374666. <https://doi.org/10.3389/fmats.2024.1374666>
- Massa, G., Dufour, N., Carver, J., Hummerick, M., Wheeler, R., Morrow, R. y Smith, T. (2017). *VEG-01: Veggie Hardware Validation Testing on the International Space Station*. Open Agriculture, 2(1), 33-41. <https://doi.org/10.1515/opag-2017-0003>
- Mastroleo, F., Van Houdt, R., Leroy, B., Benotmane, M. A., Janssen, A., Mergeay, M., Vanhavere, F., Hendrickx, L., Wattiez, R., y Leys, N. (2009). *Experimental design and environmental parameters affect Rhodospirillum rubrum S1H response to space flight*. The ISME Journal, 3(12), 1402–1419. <https://doi.org/10.1038/ismej.2009.74>
- McLean, R. J., Cassanto, J. M., Barnes, M. B., y Koo, J. H. (2001). *Bacterial biofilm formation under microgravity conditions*. FEMS Microbiology Letters, 195(2), 115–119. <https://doi.org/10.1111/j.1574-6968.2001.tb10507.x>
- Menezes, A. A., Cumbers, J., Hogan, J. A., y Arkin, A. P. (2015). *Towards synthetic biological approaches to resource utilization on space missions*. Journal of the Royal Society Interface, 12, 20140715. <https://doi.org/10.1098/rsif.2014.0715>
- Mora, M., Wink, L., Kögler, I., Mahnert, A., Rettberg, P., Schwendner, P., Demets, R., Cockell, C., Alekhova, T., Klingl, A., Krause, R., Zolotarief, A., Alexandrova, A., y Moissl-Eichinger, C. (2019). *Space Station conditions are selective but do not alter microbial characteristics relevant to human health*. Nature Communications, 10(1), 3990. <https://doi.org/10.1038/s41467-019-11682-z>
- Morrison, M. D., Thissen, J. B., Karouia, F., Mehta, S., Urbaniak, C., Venkateswaran, K., Smith, D. J., y Jaing, C. (2021). *Investigation of Spaceflight Induced Changes to Astronaut Microbiomes*. Frontiers in Microbiology, 12, 659179. <https://doi.org/10.3389/fmicb.2021.659179>
- Nickerson, C. A., Ott, C. M., Mister, S. J., Morrow, B. J., Burns-Keliher, L., y Pierson, D. L. (2000). *Microgravity as a novel environmental signal affecting Salmonella enterica serovar Typhimurium virulence*. Infection and Immunity, 68(6), 3147–3152. <https://doi.org/10.1128/IAI.68.6.3147-3152.2000>
- Nicholson, W. L., Schuerger, A. C., y Setlow, P. (2009). *The solar UV environment and bacterial spore UV resistance: Considerations for planetary protection and Earth-to-Mars transport by natural processes*. Mutation Research/Reviews in Mutation Research, 571(1–2), 249–264. <https://doi.org/10.1016/j.mrrev.2004.10.001>
- Niederdorfer, R., Besemer, K., Battin, T. J., y Peter, H. (2017). *Ecological strategies and metabolic trade-offs of complex environmental biofilms*. NPJ Biofilms and Microbiomes, 3, 21. <https://doi.org/10.1038/s41522-017-0029-y>
- Novikova, N., De Boever, P., Poddubko, S., Deshevaya, E., Polikarpov, N., Rakova, N., Coninx, I., y Mergeay, M. (2006). *Survey of environmental biocontamination on*

- board the International Space Station. *Research in Microbiology*, 157(1), 5–12. <https://doi.org/10.1016/j.resmic.2005.07.010>
- Paradiso, R., De Micco, V., Buonomo, R., Aronne, G., Barbieri, G., y De Pascale, S. (2014). *Soilless cultivation of soybean for Bioregenerative Life-Support Systems: a literature review and the experience of the MELiSSA Project - Food characterisation Phase I*. *Plant Biology*, 16 Suppl 1, 69–78. <https://doi.org/10.1111/plb.12056>
- Percival, S. L., Malic, S., Cruz, H., y Williams, D. W. (2011). *Introduction to biofilms*. En *Biofilms and veterinary medicine* (pp. 41–68). Springer.
- Philipp, L. A., Bühler, K., Ulber, R., y Gescher, J. (2024). *Beneficial applications of biofilms*. *Nature Reviews Microbiology*, 22(5), 276–290. <https://doi.org/10.1038/s41579-023-00985-0>
- Rummel, J. D., Beaty, D. W., Jones, M. A., Bakermans, C., Barlow, N. G., Boston, P. J., ... Viso, M. (2014). *A new analysis of Mars “special regions”: Findings of the second MEPAG Special Regions Science Analysis Group (SR-SAG2)*. *Astrobiology*, 14(11), 887–968. <https://doi.org/10.1089/ast.2014.1227>
- Schuerger, A. C. (1998). *Microbial contamination of advanced life support (ALS) systems poses a moderate threat to the long-term stability of space-based bioregenerative systems*. *Life Support & Biosphere Science*, 5(3), 325–337.
- Satoh, K., et al. (2011). *Fungal contamination in the International Space Station Kibo module*. *Microbiology and Immunology*, 55, 611–618.
- Sepe, F., Costanzo, E., Ionata, E., y Marcolongo, L. (2025). *Biotechnological Potential of Extremophiles: Environmental Solutions, Challenges, and Advancements*. *Biology*, 14(7), 847. <https://doi.org/10.3390/biology14070847>
- Urbaniak, C., Morrison, M. D., Thissen, J. B., Karouia, F., Smith, D. J., Mehta, S., ... y Venkateswaran, K. (2022). *Microbial Tracking-2, a metagenomics analysis of bacteria and fungi onboard the International Space Station*. *Microbiome*, 10(1), 100. <https://doi.org/10.1186/s40168-022-01293-0>
- Venkateswaran, K., Vaishampayan, P., Cisneros, J., Pierson, D. L., Rogers, S. O., y Perry, J. (2014). *International Space Station environmental microbiome—Microbial inventories of ISS filter debris*. *Applied Microbiology and Biotechnology*, 98(14), 6453–6466. <https://doi.org/10.1007/s00253-014-5650-6>
- Verseux, C., Baqué, M., Lehto, K., de Vera, J. P. P., Rothschild, L. J., y Billi, D. (2016). *Sustainable life support on Mars—the potential roles of cyanobacteria*. *International Journal of Astrobiology*, 15(1), 65–92. <https://doi.org/10.1017/S147355041500021X>
- Wilson, J. W., Ott, C. M., Ramamurthy, R., Porwollik, S., McClelland, M., Pierson, D. L., y Nickerson, C. A. (2002). *Low-Shear modeled microgravity alters the Salmonella enterica serovar typhimurium stress response in an RpoS-independent manner*. *Applied and Environmental Microbiology*, 68(11), 5408–5416. <https://doi.org/10.1128/AEM.68.11.5408-5416.2002>
- Wilson, J. W., Ott, C. M., Höner zu Bentrup, K., Ramamurthy, R., Quick, L., Porwollik, S., Cheng, P., McClelland, M., Tsapraillis, G., Radabaugh, T., Hunt, A., Fernandez, D., Richter, E., Shah, M., Kilcoyne, M., Joshi, L., Nelman-Gonzalez, M., Hing, S., Parra, M., Dumars, P., ... Nickerson, C. A. (2007). *Space flight alters bacterial gene expression and virulence and reveals a role for global regulator Hfq*. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 104(41), 16299–16304. <https://doi.org/10.1073/pnas.0707155104>
- Yadav, N., Kour, D., y Yadav, A. N. (2018). *Microbiomes of freshwater lake ecosystems*. *J Microbiol Exp*, 6(6), 245–248. <https://doi.org/10.15406/jmen.2018.06.00223>

- Zea, L., Larsen, M., Estante, F., Qvortrup, K., Moeller, R., Dias de Oliveira, S., ... y Klaus, D. (2017). *Phenotypic changes exhibited by E. coli cultured in space*. *Frontiers in Microbiology*, 8, 1598. <https://doi.org/10.3389/fmicb.2017.01598>
- Zea, L., McLean, R. J., Rook, T. A., Angle, G., Carter, D. L., Delegard, A., ... y Justiniano, Y. A. V. (2020). *Potential biofilm control strategies for extended spaceflight missions*. *Biofilm*, 2, 100026. <https://doi.org/10.1016/j.bioflm.2020.100026>