

© 2025 Universidad Nacional Autónoma de México, Facultad de Estudios Superiores Zaragoza.

Este es un artículo Open Access bajo la licencia CC BY-NC-ND (<http://creativecommons.org/licenses/by-nc-nd/4.0/>).

TIP Revista Especializada en Ciencias Químico-Biológicas, 28: 1-14, 2025.

<https://doi.org/10.22201/fesz.23958723e.2025.743>

Levaduras de ambientes extremos: adaptaciones de supervivientes invisibles

**Miguel Rosas-Paz, Blanca Martínez-Castillo,
Miguel Orozco-González y James González***

Laboratorio de Biología Molecular y Genómica, Departamento de Biología
Celular, Facultad de Ciencias, Universidad Nacional Autónoma de México.
Avenida Universidad # 3000, Ciudad Universitaria, 04510, Alcaldía Coyoacán,
Ciudad de México, México. E-mail: *james@ciencias.unam.mx

RESUMEN

Las levaduras son hongos unicelulares de uso común en la elaboración del pan, la cerveza y el vino. Sin embargo, cubren otras funciones esenciales en la naturaleza; estos microorganismos en los ecosistemas contribuyen a la descomposición de la materia orgánica y en el reciclaje de los nutrientes. Además, por su extraordinaria capacidad adaptativa, producto de la evolución, sobreviven en casi cualquier hábitat del planeta, incluidos los más extremos, como los climas polares, los desiertos con alta radiación solar e incluso el espacio exterior. Este artículo de revisión explora algunas de las estrategias que permiten a las levaduras prosperar en inhóspitas circunstancias al soportar el frío, la radiación ultravioleta, sobrevivir en lugares como el espacio sideral o en condiciones de estrés. Un análisis de su versatilidad refleja su impacto en la economía circular y su relevancia en la naturaleza.

Palabras clave: adaptación al estrés, levaduras cosmopolitas, microorganismos resilientes, ambientes extremos.

Yeasts from extreme environments: adaptations of invisible survivors

ABSTRACT

Yeasts are unicellular fungi commonly used in the production of bread, beer, and wine. However, they also fulfill crucial ecological roles in nature. In ecosystems, these microorganisms contribute to the decomposition of organic matter and nutrient recycling. Moreover, their remarkable adaptive capacity, shaped by evolutionary processes, enables them to survive in virtually any habitat on Earth, including extreme environments such as polar regions, sun-exposed deserts, and even outer space. This review article explores some of the strategies that enable yeasts to thrive under harsh conditions, such as cold, ultraviolet radiation, and other environmental stressors. An analysis of their versatility underscores their impact on the circular economy and their broader ecological significance.

Keywords: adaptation to stress, cosmopolitan yeasts, resilient microorganisms, extreme environments.

INTRODUCCIÓN

Las levaduras son hongos microscópicos y unicelulares que, a pesar de su tamaño, desempeñan un papel crucial en los ecosistemas, pues llevan a cabo la descomposición de la materia orgánica y el reciclaje continuo de los nutrientes en la naturaleza (Pérez, 2022). En la vida cotidiana, el término “levadura” es un referente en la elaboración del pan, el vino o la cerveza, productos que forman parte de la historia y cultura de la humanidad. Por otra parte, las levaduras también están relacionadas con enfermedades como la candidiasis, una afección común en humanos y otros animales (Lima, Ribeiro, Colombo & de Almeida, 2022). Sin embargo, pocas veces nos detenemos a considerar el ciclo de vida de estos microorganismos y su capacidad para adaptarse a entornos diversos y extremos.

Entre las levaduras más conocidas, *Saccharomyces cerevisiae* destaca por su habilidad para convertir azúcares en alcohol y dióxido de carbono, un proceso fundamental en la elaboración de los alimentos y las bebidas fermentadas (Lahue, Madden, Dunn & Smukowski, 2020). Por otro lado, especies como *Candida albicans* son conocidas por su papel como agentes patógenos. Más allá de estas facetas, las levaduras son pilares de la biología y de la biotecnología moderna. Su uso abarca desde la producción de bioetanol hasta investigaciones en genética y biología molecular, por su versatilidad metabólica y su capacidad de adaptación (Dunn & Stambuk, 2022). Lejos de ser solo ingredientes culinarios o patógenos, las levaduras son microorganismos que ilustran la resiliencia y el ingenio de la vida.

La resistencia de las levaduras las convierte no sólo en organismos de valor biotecnológico, sino también en modelos excepcionales para estudiar los principios de la adaptación biológica. Estos microorganismos han evolucionado para colonizar entornos extremos que desafían los límites de la vida (**Figura 1**), desde los polos helados hasta los desiertos abrasadores, soportando condiciones de alta radiación ultravioleta, escasez severa de nutrientes e incluso a la hostilidad del espacio exterior (Segal-Kischinevsky *et al.*, 2022).

Las levaduras no solo ofrecen una visión única sobre la resiliencia de la vida, sino que también abren nuevas investigaciones en biotecnología y en campos tan diversos como la industria alimentaria, la medicina, la gestión de residuos y la astrobiología. En este artículo explicamos su capacidad adaptativa y mencionamos la transición hacia un futuro biotecnológico.

Levaduras omnipresentes: exploración de los límites de la vida

Las levaduras son habitantes prácticamente universales; se encuentran en la superficie de plantas y frutas, en el suelo,

en los océanos, formando parte de la microbiota intestinal de invertebrados y vertebrados, e incluso en nuestra piel (Boekhout *et al.*, 2022; Starmer & Lachance, 2011). Pero su presencia no se limita a los entornos comunes: también se desarrollan en los entornos más extremos, en desafío de lo que se considera habitable (Buzzini, Turchetti & Yurkov, 2018).

Para los humanos, habitar en ambientes extremos requiere el uso de una tecnología avanzada y de herramientas especializadas. Esto plantea lo siguiente: ¿cómo logran las levaduras prosperar en condiciones tan adversas? La respuesta radica en una serie de estrategias adaptativas: como la producción de proteínas protectoras, la formación de esporas altamente resistentes y cambios en la composición de su membrana celular. Estas características les permiten resistir temperaturas extremas, radiación intensa e incluso a una deshidratación severa (Segal-Kischinevsky *et al.*, 2022).

El estudio de los diversos hábitats que colonizan las levaduras y la comprensión de los mecanismos que sustentan su resistencia no sólo son un marco de referencia sino que también abren la oportunidad de la investigación en áreas como la biotecnología y la astrobiología. Estos microorganismos aportarían información relevante sobre los procesos que les permiten sobrevivir y estrategias para mejorar la resistencia de otros organismos en entornos similares, así como el desarrollo de la vida extraterrestre.

Levaduras adaptadas al frío: sobrevivientes de parajes helados

Habitar en los extremos polares del planeta, para un humano sin protección adecuada sería fatal. Sin embargo, algunas levaduras han evolucionado para no solo resistir, sino prosperar en estas condiciones extremas. Estas son las levaduras psicrófilas o psicrotolerantes, las cuales han encontrado formas ingeniosas de adaptarse al frío extremo (González *et al.*, 2020).

El frío intenso ralentiza el metabolismo, inhibe la actividad enzimática e incluso forma cristales de hielo dentro de las células, dañándolas de manera irreversible. Pero las levaduras de climas fríos producen moléculas crioprotectoras como el glicerol y la trehalosa. Estos osmolitos previenen la congelación del agua intracelular al atenuar la formación de cristales de hielo mediante la disminución del punto de congelación (Shen, Zhang & Chen, 2021).

En otros casos, como el de las levaduras del género *Glaciozyma*, la clave está en las proteínas anticongelantes, que al unirse a los cristales de hielo, detienen su crecimiento y evitan el daño de las estructuras celulares (**Figura 2A**). Este mecanismo es determinante para evitar que la célula se congele y muera (Kim, Lee, Do & Jung, 2014; Segal-Kischinevsky *et al.*, 2022).

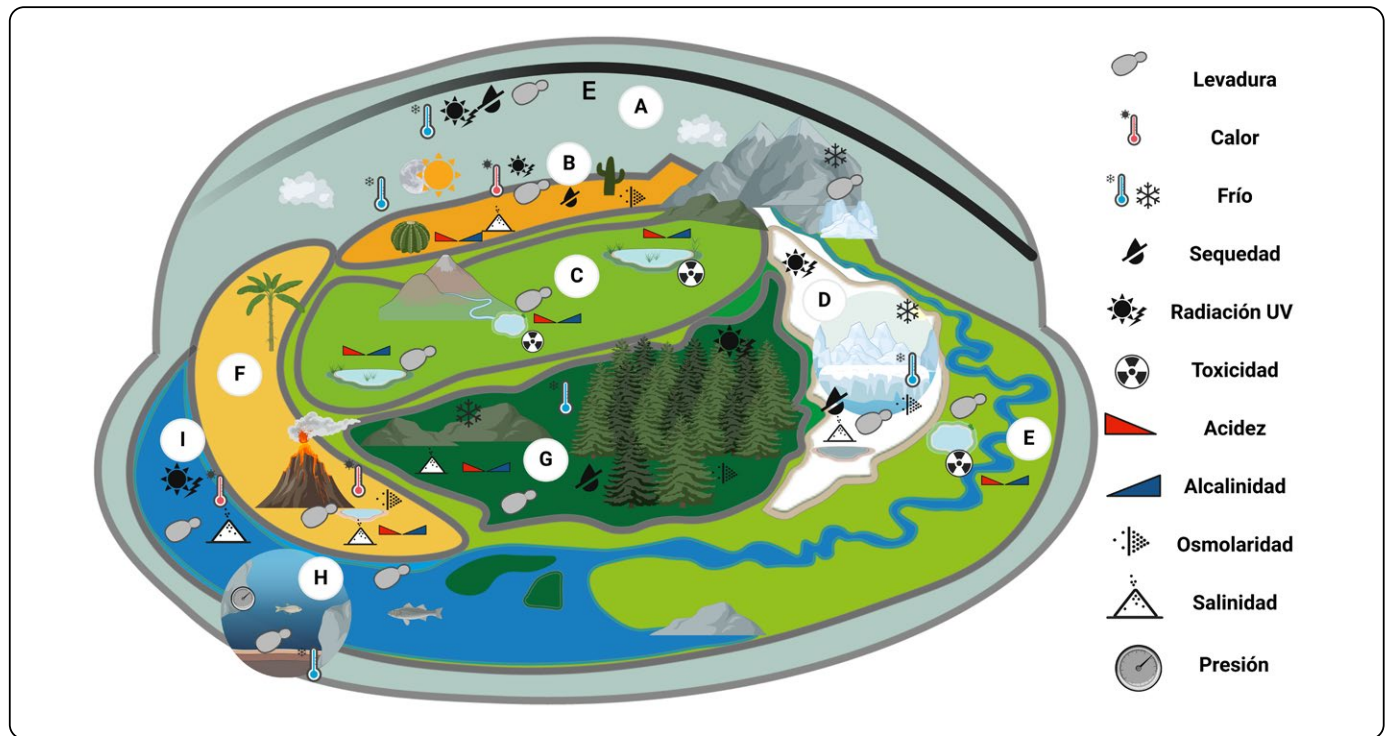


Figura 1. Distribución de las levaduras en diversos ecosistemas. En la estratosfera (línea negra); (A) en montañas altas, las levaduras enfrentan sequedad, radiación UV y frío; (B) en desiertos y otros ambientes terrestres (C, F, G), soportan calor extremo, sequedad, salinidad, acidez, alcalinidad y radiación UV; (E) también habitan cuerpos de agua dulce; (D) glaciares y estuarios, donde enfrentan frío, calor, alta osmolaridad, toxicidad y salinidad; (H, I) en ecosistemas marinos, sobreviven a los cambios de temperatura, alta presión, salinidad y radiación UV. Los íconos a la derecha resumen las características fisicoquímicas extremas en las que habitan. Imagen modificada de González, Villarreal-Huerta, Rosas-Paz & Segal-Kischinevsky (2025).

En un frío extremo, las funciones de la membrana plasmática, esa barrera flexible que protege y regula la interacción de las células con su entorno, se ven comprometidas. Por el contrario, entre 25 y 28 °C, la membrana mantiene una fluidez adecuada, lo que permite el movimiento constante de proteínas y moléculas, como si nadaran libremente en un lago. Sin embargo, a temperaturas más bajas, esta fluidez disminuye y la membrana se endurece, asemejándose a un lago congelado donde el movimiento queda restringido (Buzzini & Margesin, 2014). Para contrarrestar este efecto, las levaduras modifican la composición de la membrana al incrementar la proporción de los ácidos grasos insaturados de los fosfolípidos (**Figura 2B**). Estas moléculas crean espacios en la estructura de la membrana, reducen la rigidez y permiten conservar la fluidez de la membrana a bajas temperaturas (Buzzini & Margesin, 2014). Este ingenioso ajuste asegura que las proteínas y otras moléculas funcionen para garantizar la supervivencia celular en situaciones extremas.

Al estudiar cómo las levaduras enfrentan temperaturas extremas, no solo se amplía el conocimiento sobre la biología de estos microorganismos, sino también el surgimiento de propuestas que pueden aplicarse en distintas áreas de la biotecnología,

como la producción de enzimas resistentes al frío o nuevos métodos de criopreservación.

Levaduras adaptadas al calor: estrategias de supervivencia en lugares cálidos

Si bien el frío representa un desafío para las levaduras, el calor plantea problemas opuestos que también han sido superados en los desiertos, las aguas termales y los respiraderos hidrotermales, con temperaturas de entre 40-50 °C. Uno de los principales retos en los ambientes cálidos es la estabilidad de la membrana plasmática, ya que el calor excesivo incrementa su fluidez, volviéndola inestable. Para contrarrestar esto, las levaduras, principalmente las termotolerantes y termófilas (levaduras capaces de crecer en temperaturas que van desde los 30 a 45 °C) incrementan en un 40% el contenido de ácidos grasos saturados (lípidos) en la membrana. En cambio, el contenido de los ácidos grasos saturados en organismos psicrófilos y mesófilos es menor (10-30%), (Arthur & Watson, 1976). Estos ácidos grasos saturados forman estructuras más ordenadas y estables (**Figura 2C**), que conservan la rigidez de la membrana y permiten regular los procesos celulares esenciales (Buzzini *et al.*, 2018; Segal-Kischinevsky *et al.*, 2022).

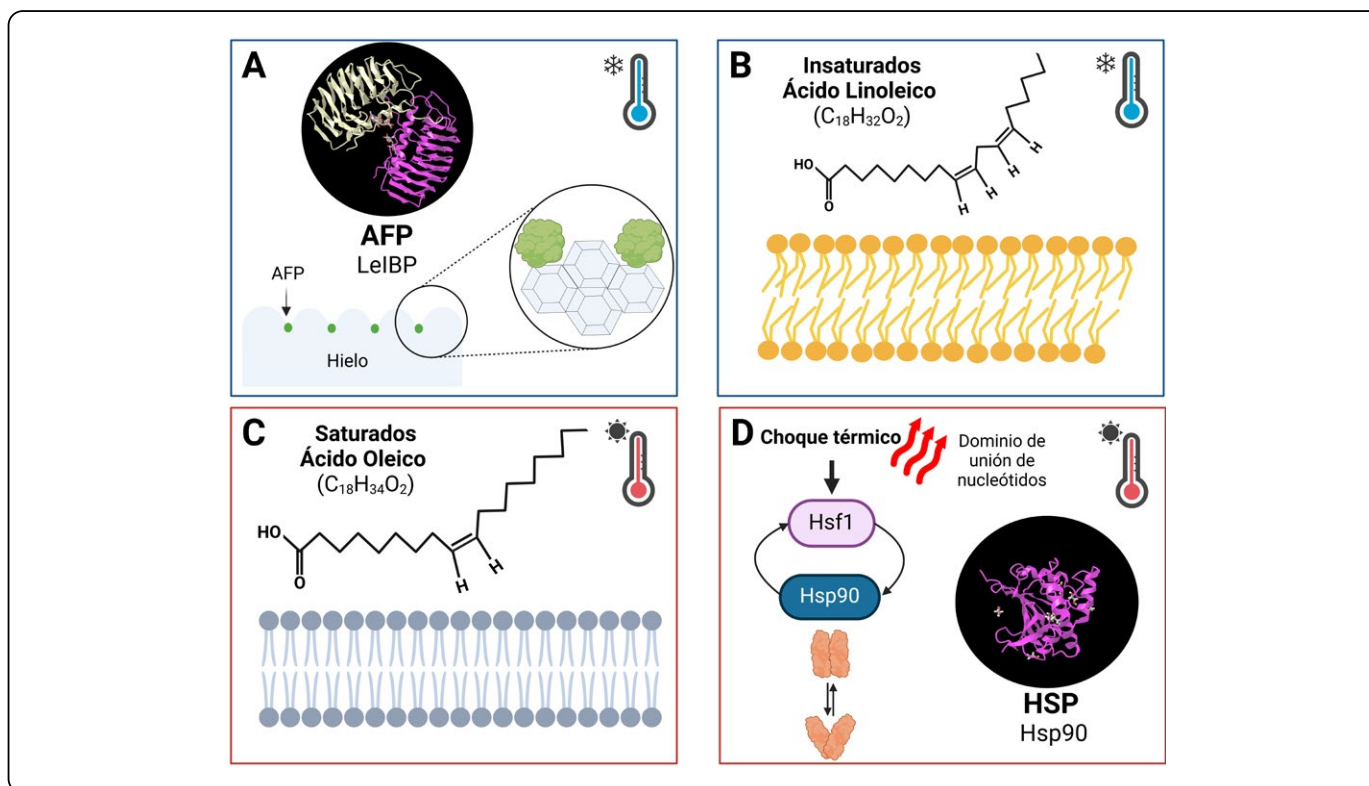


Figura 2. Estrategias de supervivencia de las levaduras en temperaturas extremas. (A) Protección contra el frío: levaduras como *Glaciozyma* sp. AY30, producen proteínas anticongelantes (por sus siglas en inglés, Antifreeze Protein, AFP) como LeIBP, que se unen a los cristales de hielo, detienen su crecimiento y evitan el daño celular. Estas proteínas actúan mediante interacciones hidrófobas y enlaces de hidrógeno con las moléculas de agua del hielo, protegiendo estructuras celulares críticas (Lee *et al.*, 2012); (B) Membranas más flexibles: en ambientes fríos, las levaduras aumentan la proporción de ácidos grasos insaturados, como el ácido linoleico en su membrana plasmática. Esta modificación incrementa la fluidez de la membrana, compensa los efectos del frío y permite que las células funcionen a bajas temperaturas (Buzzini & Margesin, 2014); (C) Resistencia al calor: por el contrario, en entornos cálidos, las levaduras aumentan los ácidos grasos saturados en su membrana, como los ácidos palmitoleico, oleico y mirístico, lo que otorga mayor rigidez y estabilidad frente al calor extremo (Arthur & Watson, 1976); (D) Defensa proteica: en condiciones de calor elevado, las proteínas de choque térmico (por sus siglas en inglés, Heat Shock Proteins, HSP) desempeñan un papel crucial al estabilizar otras proteínas y preservar sus funciones. En *Candida albicans*, la Hsp90, regulada por el factor Hsf1, actúa como una chaperona que asegura la estabilidad de las proteínas esenciales para la señalización celular, como las quinasas activadas por estrés, lo que facilita la remodelación de la pared celular y la adaptación térmica (Brown, Cowen, di Pietro & Quinn, 2017; Leach, Klipp, Cowen & Brown, 2012; Leach *et al.*, 2016; Whitesell *et al.*, 2019). Imagen creada con BioRender.com en noviembre de 2024.

El calor también altera el plegamiento de las proteínas y afecta su función. En respuesta, las levaduras producen proteínas de choque térmico (por sus siglas en inglés, Heat Shock Proteins, HSP), que estabilizan a las proteínas esenciales para mantener la homeostasis celular y evitar su desnaturalización (**Figura 2D**). Además, moléculas como la trehalosa ayudan a mantener la conformación nativa de las proteínas para evitar que se agreguen proteínas dañadas, y proteger a la célula del intenso calor (Brown *et al.*, 2017; de Marañón Chaudanson, Joly & Gervais, 1999; Naseeruddin, Goli & Linga, 2014).

Este acondicionamiento, que abarca tanto la estabilidad de la membrana como la protección de las proteínas, subrayan su capacidad para sobrevivir. Es de llamar la atención que algunos mecanismos utilizados para enfrentar el calor también lo son

para el frío, lo que revela la versatilidad de estas estrategias evolutivas frente a las fluctuaciones térmicas.

Levaduras a las que no dañan los rayos solares: estrategias frente a la radiación ultravioleta

El sol ilumina la Tierra con una poderosa radiación ultravioleta (UV), que se clasifica en tres tipos: UV-A, UV-B y UV-C; estas radiaciones se diferencian por su longitud de onda y nivel de energía. Aunque estas son esenciales para la vida, también inducen estrés oxidativo y provocan daños en los componentes celulares clave, como los ácidos nucleicos, las proteínas y los lípidos (Kreusch & Duarte, 2021). Este estrés resulta de la acumulación de especies reactivas de oxígeno (ROS), moléculas altamente reactivas que si no son neutralizadas, alteran el equilibrio celular y comprometen su funcionamiento

(Shi *et al.*, 2017). El humano, para protegerse de la radiación UV, utiliza diversos tipos de vestimenta para reducir el riesgo de un daño celular.

Pero ¿qué hacen las levaduras para sobrevivir a esta amenaza? La mayoría de ellas están expuestas directamente a la radiación solar, por lo que han desarrollado compuestos fotoprotectores, es decir, pigmentos (carotenoides y melanina) y antioxidantes (vitaminas y enzimas), que ayudan a disipar la energía UV y mitigar el daño oxidante al neutralizar las ROS (Buzzini *et al.*, 2018; Rastogi, Richa, Sinha, Singh & Häder, 2010).

Un ejemplo fascinante de esta habilidad es el género *Rhodotorula* (Tang, Wang, Zhang, Cai & He, 2019). En esta levadura, la radiación UV estimula la síntesis de carotenoides como el β -caroteno, el toruleno y la torularhodina, pigmentos que actúan como barrera protectora (Kot, Błażej, Kieliszek, Gientka & Bryś, 2019). Además de protección, estos compuestos otorgan tonalidades vibrantes, del naranja al rosado, resultado de su estructura química y una cadena de enlaces conjugados capaz de absorber y disipar la radiación UV de forma eficiente (**Figura 3**). Esta capacidad protectora no solo se debe a su habilidad para absorber la energía, sino también a su destreza para neutralizar las ROS mediante la transferencia de electrones o hidrógeno, con el fin de evitar el daño oxidativo (Genç *et al.*, 2020).

Estas moléculas no solo bloquean la radiación UV, también poseen propiedades antioxidantes, que reducen la acción de las ROS, que amenazan la integridad celular. Así, aunque estén expuestas a los rayos solares, la evolución les confirió mecanismos de defensa altamente efectivos para sortear este desafío.

Levaduras resistentes a la escasez de nutrientes

Cuando los nutrientes son limitados, los animales migran en busca de alimento, pero algunas levaduras no tienen esta opción. Sin la capacidad de desplazarse, desarrollaron mecanismos para sobrevivir a una baja disponibilidad de ellos. Un ejemplo de esta carencia es en los suelos de la Antártica, lugar en el que habitan y donde además resisten a las bajas temperaturas, sin afectar su desarrollo (Viñarta *et al.*, 2016; Rosas-Paz *et al.*, 2024).

El mecanismo que les permite sobrevivir en condiciones oligotróficas es la quiescencia, un estado reversible en el que la célula detiene la división celular y reduce su metabolismo, permitiéndoles conservar energía hasta que las condiciones ambientales sean más favorables (Sun & Gresham, 2021). Este estado es fundamental para la supervivencia en ambientes con escasos nutrientes (**Figura 4A**).

Diferentes oligotrofías inducen el establecimiento de la quiescencia en las levaduras. Por ejemplo, se ha descrito

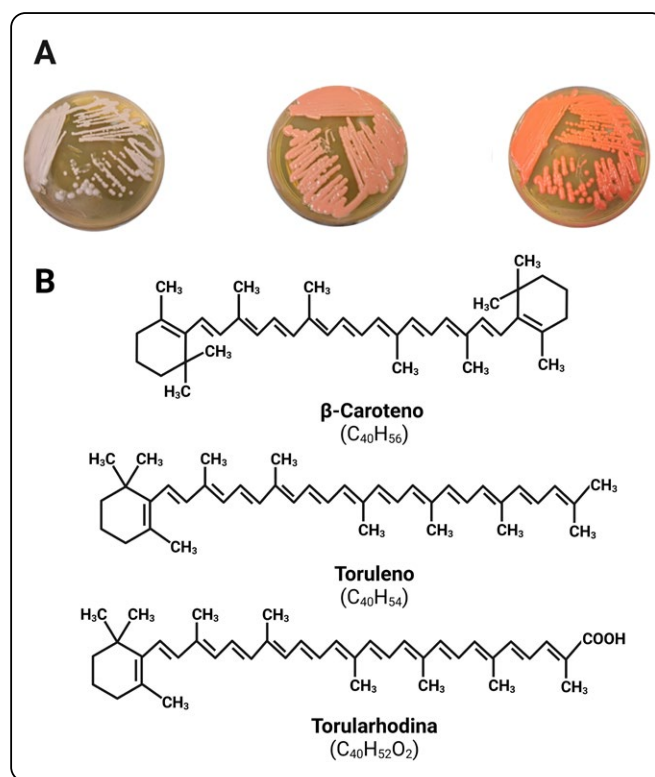


Figura 3. Producción de carotenoides en las especies del género *Rhodotorula*. (A) Las levaduras del género *Rhodotorula* adquieren tonalidades que varían del rosa al naranja, debido a la acumulación de distintos carotenoides; (B) Ver estructuras químicas de los carotenoides más representativos: i) el β -caroteno contiene 11 enlaces dobles conjugados y un anillo de β -ionona; ii) el toruleno, con 13 enlaces dobles; iii) la torularhodina, que incluye 14 enlaces dobles y un grupo carbonilo en lugar de un grupo metilo, también está presente el característico anillo de la β -ionona. El inciso (B) se adaptó de Tang *et al.* (2019).

en *Schizosaccharomyces pombe* que la privación de fosfato desencadena este estado. Durante este proceso, *S. pombe* reprime la síntesis ribosomal y modula la producción de tRNAs, estrategias que permiten conservar energía y prolongar la viabilidad celular en condiciones de estrés prolongado (Garg, Sanchez, Miele, Schwer & Shuman, 2023).

La esporulación es otra estrategia frente a la escasez de nutrientes en ciertas levaduras. La falta de nitrógeno o carbono induce a la formación de esporas. Estas esporas, que contienen material genético y organelos protegidos por una capa resistente, toleran condiciones extremas como temperaturas fluctuantes, radiación UV y deshidratación (**Figura 4B**), (Ohtsuka *et al.*, 2022). Un dato relevante es el hallazgo de esporas latentes en cerámica egipcia, con más de 4,000 años de antigüedad, que se lograron germinar y utilizar en la elaboración actual de cerveza y pan (Aouizerat *et al.*, 2019). Este hallazgo de vida suspendida en el tiempo demuestra la autosuficiencia de las levaduras para permanecer inactivas durante largos períodos

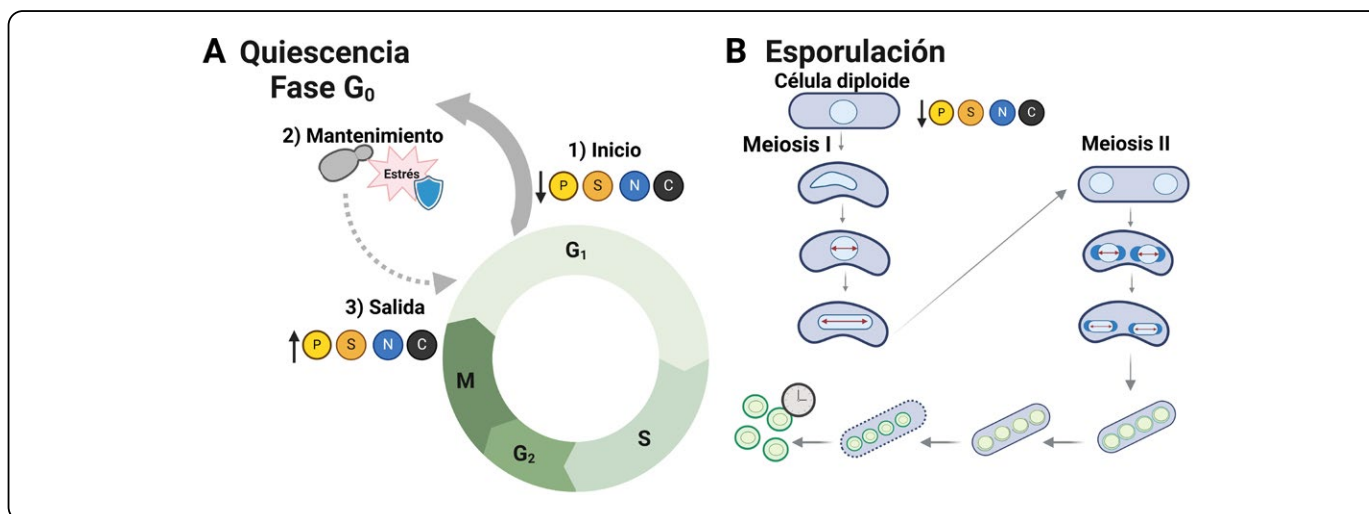


Figura 4. Estrategias de algunas levaduras ante la escasez de nutrientes. (A) Quiescencia: estado reversible en el que las células salen del ciclo celular y entran en reposo (G₀) en respuesta a la falta de nutrientes esenciales como el carbono, el nitrógeno, el azufre y/o el fósforo (C, N, S, P). Este proceso incluye tres fases: 1) *Iniciación*, las células detectan la escasez, se detiene en la primera fase del ciclo celular (G₁) y salen del ciclo celular; 2) *Mantenimiento*, las células en G₀ conservan sus funciones básicas y desarrollan resistencia al estrés prolongado; y 3) *Salida*, las células vuelven al ciclo celular, síntesis (S), segunda fase del ciclo celular (G₂) y mitosis (M) para reanudar la proliferación (Sun & Gresham, 2021); (B) *Esporulación*: proceso inducido por la falta de nutrientes, como el nitrógeno, que interrumpe la mitosis y lleva a las células diploides a una meiosis irreversible. Durante la meiosis I, los cromosomas homólogos se separan en dos núcleos, a diferencia de la meiosis II en la que se segregan las cromátidas hermanas y se forman cuatro núcleos haploides. Posteriormente, se sintetizan membranas y paredes que encapsulan a los núcleos para la formación de esporas. Estas esporas maduras son altamente resistentes, se liberan tras la lisis de la célula madre y permanecen viables en condiciones extremas hasta que el ambiente es favorable (Ohtsuka, Imada, Shimasaki & Aiba, 2022). Imagen creada con BioRender.com en noviembre de 2024.

de tiempo y ser estimuladas hasta que las condiciones del medio les sean favorables.

Aunque las levaduras no pueden migrar por sí solas, la quiescencia y la esporulación les permiten superar la escasez de nutrientes y sobrevivir a la hostilidad del medio hasta que los recursos son nuevamente accesibles.

Levaduras en la microbiota gastrointestinal y en simbiosis con los humanos

Las levaduras forman parte esencial de la comunidad microbiana conocida como microbiota, coexisten en simbiosis con organismos multicelulares. Estas comunidades simbióticas se encuentran en una amplia variedad de seres vivos, desde plantas y esponjas marinas hasta insectos, reptiles y mamíferos (Baedke, Fábregas-Tejeda & Nieves-Delgado, 2020). En los seres humanos, la microbiota coloniza distintas áreas del cuerpo, incluyendo el tracto gastrointestinal, la cavidad oral, la piel, el tracto vaginal y los pulmones (**Figura 5**). Para sobrevivir en estos ambientes, las levaduras conviven con la acidez gástrica, las fluctuaciones de temperatura, la baja disponibilidad de oxígeno y la interacción con el sistema inmunológico del hospedero (Anwar *et al.*, 2021; Mishra & Koh, 2018).

El tránsito de las levaduras a través del tracto gastrointestinal comienza en la boca, un ambiente cálido, húmedo y rico

en nutrientes (Sultan, Kong, Rizk & Jabra-Rizk, 2018). Estas condiciones favorecen su desarrollo y el de otros microorganismos presentes en la cavidad oral. Allí, las levaduras forman asociaciones simbióticas con otros microbios, integrándose en biopelículas que les ofrecen protección frente a condiciones adversas, como el estrés ambiental y la acción de antimicrobianos (Kadkhodaei *et al.*, 2024). Además, estas biopelículas facilitan la interacción entre microorganismos, preparándolos para su permanencia en el sistema digestivo.

El tracto gastrointestinal representa un sitio especialmente desafiante debido a un ambiente complicado. En el estómago, por ejemplo, predomina un medio altamente ácido, resultado de la completa disociación del ácido clorhídrico. Este pH bajo actúa como una barrera natural contra muchos microorganismos. No obstante, levaduras como *Saccharomyces cerevisiae* y *Candida glabrata* han desarrollado respuestas específicas para adaptarse; entre ellas, la activación de la respuesta de integridad de la pared celular. Este mecanismo incluye la producción de polímeros de glucano, que refuerzan la pared celular con una estructura protectora más resistente que mejora su tolerancia a la acidez (Alkalbani *et al.*, 2022). Además, las levaduras modifican la composición lipídica de su membrana plasmática mediante la síntesis de esteroides, que estabilizan su estructura frente al estrés ácido. Estas modificaciones generan una cubierta más tolerante al pH estomacal.

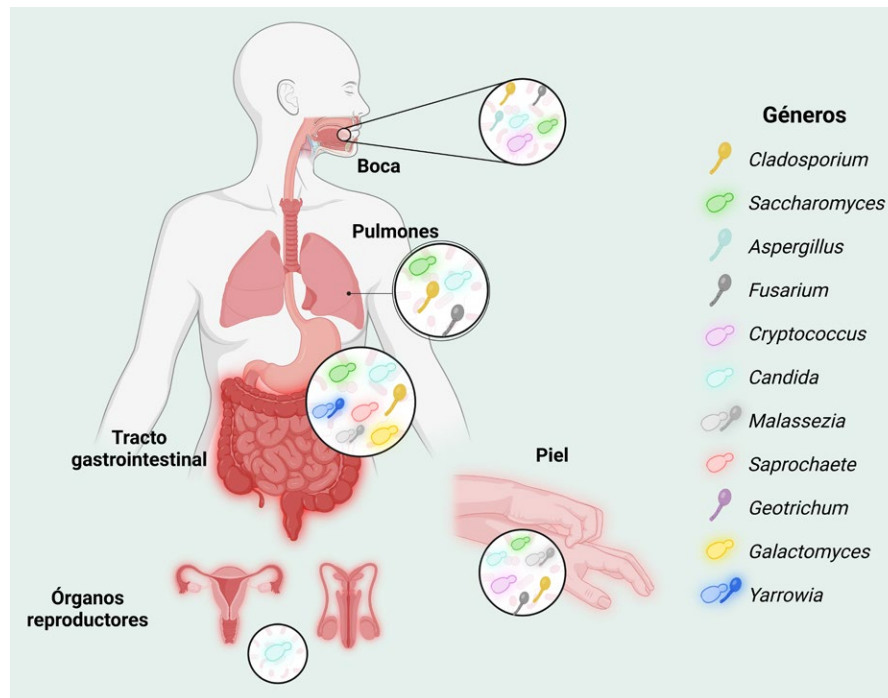


Figura 5. Distribución de los hongos que habitan en el cuerpo humano. La microbiota humana incluye diversos microorganismos, como los hongos levaduriformes, los filamentosos y los dimórficos. En la cavidad oral, las especies del género *Candida* son predominantes. En los pulmones, aunque la diversidad fúngica es menor que la bacteriana, los hongos contribuyen a la función inmunológica. En el tracto gastrointestinal, *Candida* sp., es la levadura más común, mientras que *Malassezia* sp., y *Cladosporium* sp., son colonizadoras potenciales. En la piel, *Malassezia* es el hongo más frecuente, y en los órganos reproductores o genitales, *Candida albicans* desempeña un papel importante en la salud reproductiva (Alkalbani *et al.*, 2022; Bradford & Ravel, 2017; Fiers, Gao & Iliev, 2019; Grice & Segre, 2011; Hallen-Adams & Suhr, 2017; Nash *et al.*, 2017; Nguyen & Kalan, 2022; Rozaliyani *et al.*, 2023; Santacrose *et al.*, 2023). Imagen creada con BioRender.com en noviembre de 2024.

Por otro lado, entre los mecanismos que las levaduras han desarrollado para adaptarse al ambiente ácido y hostil del estómago, destaca su capacidad para mantener una forma unicelular, como ocurre en los hongos dimórficos. Estos hongos pueden alternar entre una forma unicelular (levaduriforme) y una forma filamentosa en respuesta a cambios ambientales, como variaciones en el pH, lo que les confiere una ventaja adaptativa adicional en entornos fluctuantes. La capacidad de algunos hongos para permanecer en su forma levaduriforme en condiciones de acidez no solo les permite reforzar su pared celular y membrana plasmática, sino que también favorece su diseminación y la conservación de una relación comensal con el hospedero, incluso en condiciones adversas (Kadkhodaei *et al.*, 2024). Por el contrario, en un pH alcalino, estos hongos adoptan su fenotipo filamentoso patógeno (Kadkhodaei *et al.*, 2024). Esta respuesta diferencial a las fluctuaciones del pH depende de las vías de señalización que regulan genes involucrados en la transición entre el fenotipo comensal (levadura) y el patógeno (filamentoso) de estos hongos (Alkalbani *et al.*, 2022).

Un mecanismo de adaptación celular muy peculiar es la liberación de vesículas extracelulares, estructuras capaces de transportar moléculas como miRNAs, mRNAs y proteínas, que desempeñan funciones específicas, entre ellas, la comunicación celular. Lo que llama la atención es que estas vesículas pueden contener bacterias vivas, como *Helicobacter pylori*, el microorganismo responsable de la gastritis (Kadkhodaei *et al.*, 2024). En esta relación simbiótica, la adaptación de las levaduras facilita que las bacterias ingresen de forma segura al tracto intestinal, al fungir como un “caballo de Troya”. Una vez allí, las bacterias infectan el tejido humano y provocan enfermedades.

En el caso de las levaduras patógenas como *Cryptococcus neoformans*, la liberación de las vesículas extracelulares les permite no solo comunicarse con otras levaduras para formar biopelículas, sino también interactuar con células del tejido humano, para modular la respuesta inmunitaria del hospedero (Mierzejewska *et al.*, 2023). Por lo tanto, la secreción de estas vesículas es fundamental para la colonización del tracto

gastrointestinal, y favorecer la supervivencia de las levaduras patógenas en este entorno hostil.

Por otra parte, en el intestino delgado, las condiciones cambian y predominan los ácidos y sales biliares, que dañan a las membranas celulares y generan estrés oxidativo. Algunas levaduras, como *Saccharomyces boulardii*, producen hidrolasas de sales biliares, enzimas que descomponen estas moléculas, reducen su toxicidad y facilitan así su supervivencia (Alkalbani *et al.*, 2022). En cambio, *Yarrowia lipolytica* utiliza polifosfatos para regular el equilibrio del fosfato, mantener un pH intracelular adecuado estable y adaptarse a las variaciones del pH intestinal.

Entre las levaduras del tracto gastrointestinal, *Candida albicans* destaca por coexistir tanto con otras especies microbianas como con el sistema inmunológico del huésped. Esta levadura, común pero potencialmente patógena, modula su virulencia al limitar la formación de hifas, estructuras alargadas que aumentan su capacidad invasiva. Este control se logra mediante modificaciones epigenéticas en genes que codifican la proteína potenciadora del crecimiento filamentoso (*EFG1*) y el regulador del cambio de estado blanco-opaco (*WOR1*). Estos ajustes establecen un equilibrio en el entorno intestinal, para disminuir su impacto patogénico y favorecer su integración en la microbiota (Fiers *et al.*, 2019).

Estos mecanismos de adaptación demuestran la importancia de las características de las levaduras para integrarse en el

ecosistema del hospedero. Su habilidad para sobrevivir y prosperar en condiciones poco convencionales, al tiempo que mantienen relaciones simbióticas, es crucial para su papel en la microbiota gastrointestinal. Comprender estas interacciones no solo amplía nuestro conocimiento sobre la microbiota, sino que también abre posibilidades a nuevas aplicaciones en la salud humana, como el diseño de probióticos o terapias antimicrobianas específicas.

Levaduras en la estratósfera: desafíos en la exploración espacial

La exploración del espacio ha sido uno de los grandes sueños de la humanidad. Desde el envío de naves no tripuladas hasta misiones con astronautas, estos avances han marcado hitos históricos. Sin embargo, la supervivencia en el espacio es un gran reto debido a las condiciones extremas que predominan fuera de la Tierra. El espacio se caracteriza por tener temperaturas gélidas, alta incidencia de radiación solar, desecación extrema, falta de nutrientes y la ausencia de gravedad (Hammond & Birdsall, 2022). Aunque es común estudiar cada uno de estos factores por separado, en el espacio actúan simultáneamente, lo que genera un ambiente aún más hostil.

Aunque las levaduras no habitan el espacio de manera natural, algunas especies han demostrado la capacidad de resistir en condiciones similares a las espaciales. Un ejemplo es la levadura *Naganishia friedmannii*, que ha sido utilizada en experimentos para evaluar su viabilidad en la estratósfera, un entorno cuyas

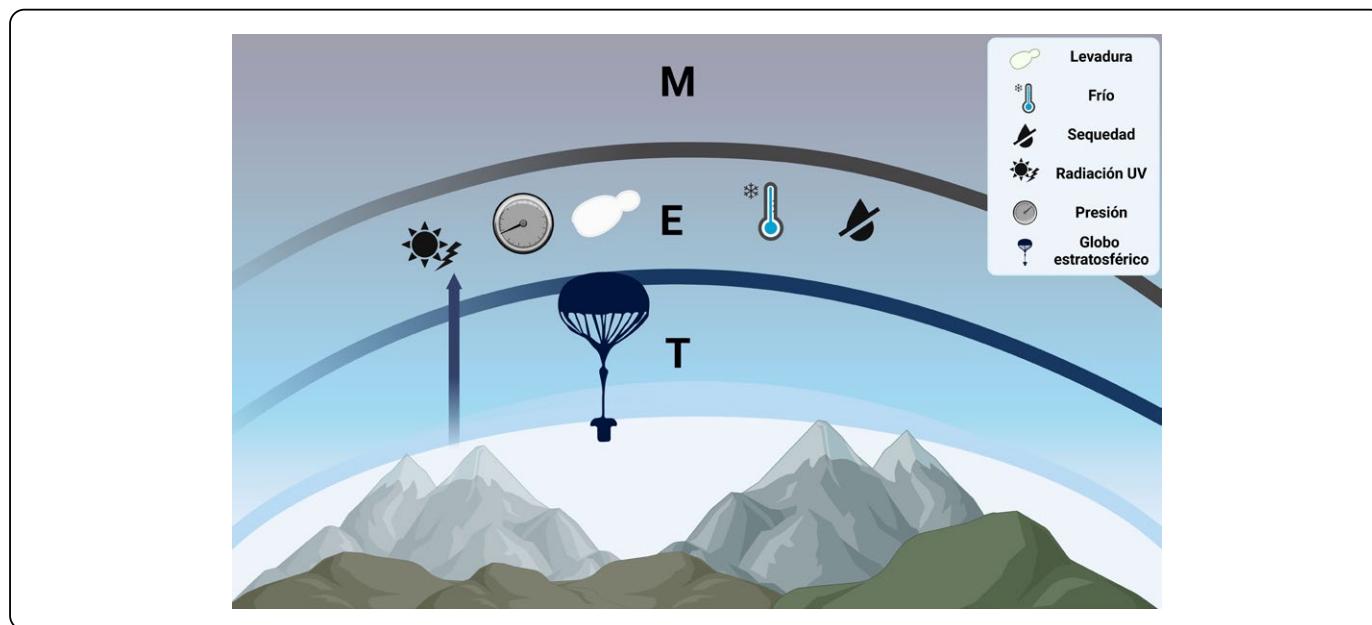


Figura 6. Levaduras en la atmósfera. Se realizaron vuelos estratosféricos para estudiar este ambiente caracterizado por radiación UV intensa, baja presión, sequedad y temperaturas muy bajas, condiciones similares a Marte, fundamentales para investigaciones en astrobiología. Además, se recrearon condiciones estratosféricas en el laboratorio con levaduras aisladas de un volcán del desierto de Atacama a altitudes de 4,000-5,000 m.s.n.m. La atmósfera terrestre se organiza en capas: Troposfera (T, 0-12 Km), Estratósfera (E, 12-50 Km) y Mesosfera (M, 50-80 Km). Información adaptada de Pulschen *et al.* (2018). Imagen creada con BioRender.com en noviembre de 2024.

condiciones recuerdan a las de la superficie de Marte (Pulschen *et al.*, 2018). Para estos estudios, se utilizaron sistemas de globos acondicionados para transportar muestras biológicas a grandes altitudes, temperaturas bajo cero y una alta radiación UV (**Figura 6**). Los resultados mostraron que *N. friedmannii* sobrevive en estas circunstancias, crece a temperaturas tan bajas como -6.5°C y tolera alta incidencia de radiación UV. Además, se adapta a las diferencias de presión entre la estratósfera y la litosfera, lo que evidencia su impresionante capacidad de supervivencia (Pulschen *et al.*, 2018).

En experimentos de microgravedad simulada, otras levaduras como *Candida albicans* y *Naganishia tulchinsky* han mostrado respuestas interesantes. Por ejemplo, *C. albicans* incrementa la formación de biopelículas, lo que refuerza su tolerancia a distintos tipos de estrés (Nielsen *et al.*, 2021). Por su parte, *N. tulchinskyi* cambia sus características hacia el fenotipo denominado Titán, que consiste en un cambio morfológico asociado con un mayor tamaño celular y, en contextos terrestres, una mayor virulencia y la posibilidad de evadir el sistema inmune, ya que su tamaño impide la fagocitosis por parte de los macrófagos (Leo & Onofri, 2023; Zaragoza & Nielsen, 2013). Estos cambios no solo mejoran la resistencia de las levaduras a ambientes extremos, sino que también aumentan su patogenicidad y resistencia a los antifúngicos. Esto supone un riesgo potencial para los astronautas, cuyo sistema inmunológico tiende a debilitarse durante las misiones espaciales. Por ello, es crucial implementar medidas preventivas para mitigar el riesgo de infecciones en estas circunstancias (Leo & Onofri, 2023).

Más allá de los riesgos, las investigaciones abren nuevas opciones para el estudio de microorganismos que se utilicen en la colonización de sitios inhóspitos, tanto en la Tierra como fuera de ella. Los conocimientos adquiridos serían la contribución a soluciones innovadoras para la vida en el espacio exterior.

Levaduras que habitan en aguas residuales: un potencial biotecnológico

En los últimos años, los microorganismos que prosperan en ambientes poco favorables para la vida han despertado un creciente interés científico. Entre estos destacan también las levaduras que habitan en efluentes secundarios o aguas residuales, que se caracterizan por sus condiciones químicas y físicas desafiantes. Estas aguas, provienen de desechos industriales y sometidas a tratamientos iniciales, suelen contener compuestos tóxicos y una falta de nutrientes que dificultan el desarrollo de la mayoría de los seres vivos (**Figura 7**).

La composición de las aguas residuales varía según su origen industrial, desde variaciones del pH, presencia de metales pesados, altas concentraciones de solutos o compuestos tóxicos (Igwegbe *et al.*, 2022). Por ejemplo, el efluente generado por la industria del aceite de oliva contiene un pH ácido (≈ 5.5) y altas concentraciones de compuestos

fenólicos, como ácido cafeico y flavonoides, conocidos por sus propiedades fungicidas. Sin embargo, *Candida tropicalis* por sus características muestra gran tolerancia a este tipo de hábitat, ya que produce enzimas que degradan los compuestos fenólicos y aprovecha los subproductos metabólicos resultantes para acumular lípidos. Por esto, su utilidad es imprescindible en la biorremediación de efluentes industriales y la producción sostenible de oleoquímicos (Dias, Lopes, Ramôa, Pereira & Belo, 2021).

Otro ejemplo destacado es el de *Kluyveromyces marxianus* y *Pichia anomala*, que captan metales pesados, como Pb^{2+} y Cd^{2+} en aguas residuales, gracias a la producción de biosurfactantes (Nicula, Lungulescu, Rîmbu, Marinescu, Corbu & Csutak, 2023). Además, su actividad se complementa con el biosurfactante de *Yarrowia lipolytica*, lo que facilita la remoción. Los biosurfactantes son moléculas anfipáticas que reducen la tensión superficial del medio, al aumentar la solubilidad de diversos compuestos lo que facilita su movilización, captura o biodegradación. Así, las levaduras productoras de estas moléculas no solo logran sobrevivir a la contaminación, sino que también actúan activamente en su descontaminación, consolidándose como herramientas potenciales para la biorremediación (Nicula *et al.*, 2023).

Cabe destacar que las aguas residuales, tanto de origen industrial como urbano, presentan una composición compleja que incluye nutrientes, metales pesados, sales, patógenos, compuestos solubles y materia orgánica particulada. En especial, las aguas residuales urbanas, a pesar de su carga contaminante, constituyen también una fuente rica en microorganismos con potencial biotecnológico. Entre ellos, se encuentran levaduras como *Candida pseudolambica*, *Yarrowia lipolytica* y *Debaryomyces hansenii*, conocidas por su eficacia para metabolizar azúcares simples y ácidos grasos. Asimismo, especies como *Rhodotorula glutinis* y *Rhodotorula mucilaginosa* destacan por su habilidad para acumular lípidos y carotenoides, lo que las convierte en candidatas prometedoras para aplicaciones en biotecnología ambiental y energética (Buratti *et al.*, 2022; Andreu & del Olmo, 2024).

Ejemplos específicos del papel de las levaduras en la economía circular

La economía circular, para el Parlamento Europeo, es un modelo de producción y consumo que busca minimizar la generación de residuos y reincorporar aquellos existentes al ciclo productivo. Este enfoque permite dar un nuevo valor a desechos y subproductos industriales, para reducir la contaminación y promover el aprovechamiento sostenible de los recursos (**Figura 7**). En este contexto, las levaduras emergen como valiosas herramientas biotecnológicas gracias a su forma de sobrevivir en condiciones adversas. Sus características no solo las hacen útiles para la biorremediación, sino también para la generación de productos con alto valor agregado.

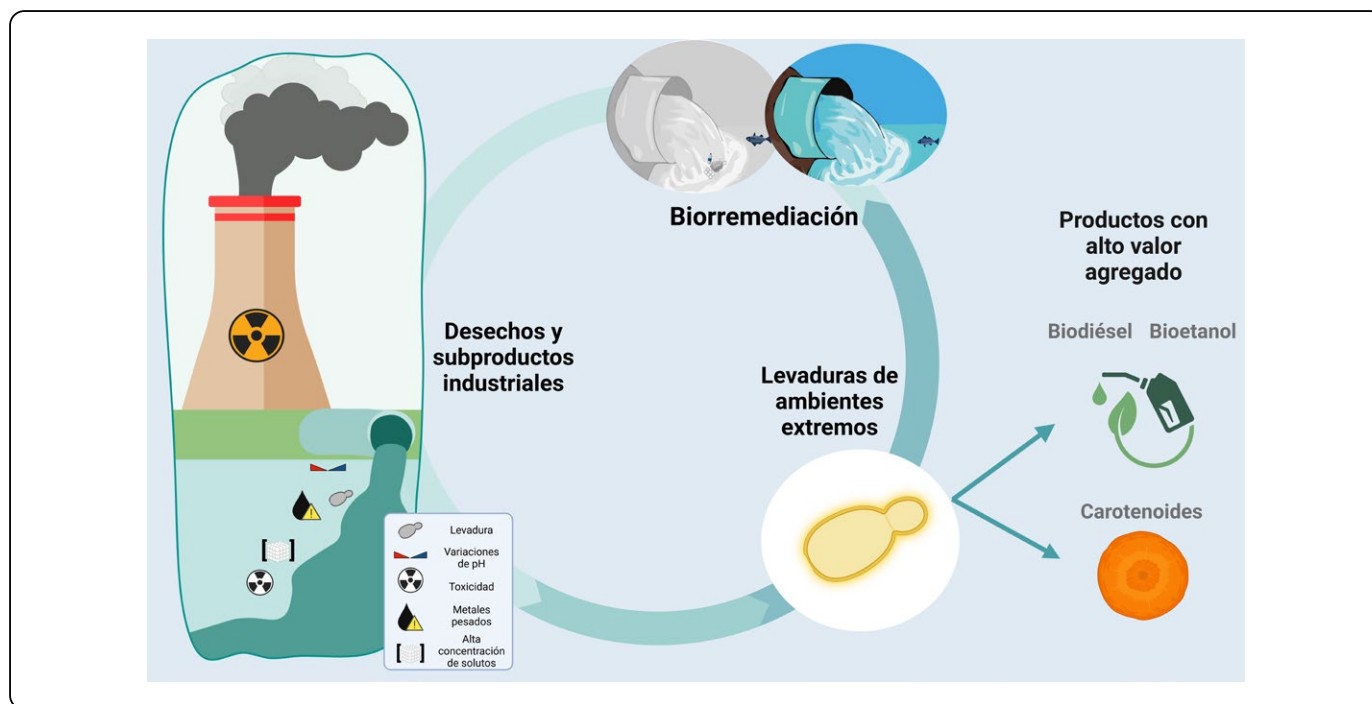


Figura 7. Levaduras, aguas residuales y economía circular. En las aguas residuales, las levaduras viven entre contaminantes y sustancias tóxicas provenientes de las actividades industriales. Sin embargo, gracias al uso de levaduras extremófilas y el desarrollo biotecnológico, es posible transformar este entorno en una oportunidad. Estas levaduras no solo contribuyen a la biorremediación, al restaurar ecosistemas dañados, sino que también permiten obtener productos de alto valor agregado a partir de los contaminantes, acciones que fomentan la economía circular, al convertir los residuos en recursos útiles para un desarrollo sostenible. Imagen creada con BioRender.com en noviembre de 2024.

Biorremediación en la industria textil

La industria textil genera compuestos químicos tóxicos, entre los que podemos encontrar a los colorantes azo, que se caracterizan por la presencia de uno o más grupos azo ($-N=N-$) en su estructura química. Estas moléculas son motivo de preocupación ambiental debido a su alta estabilidad, reactividad y potencial tóxico, incluida su capacidad de formar aminas aromáticas mutagénicas y posiblemente carcinogénicas tras su degradación. Ante este problema, las levaduras han demostrado poder degradar estos compuestos mediante la acción de enzimas modificadoras de lignina, como la lignina peroxidasa, la peroxidasa dependiente de manganeso y la lacasa. Estas enzimas actúan de forma sinérgica, lo que facilita tanto la despolimerización de la lignina como la ruptura de las estructuras de los tintes, su decoloración y la reducción de la carga tóxica del agua (Ali, Sun, Koutra, El-Zawawy, Elsamahy & El-Shetehy, 2021).

Además, algunas levaduras como *Meyerozyma guilliermondii*, *Yarrowia* sp. y *Sterigmatomyces halophilus* pueden adaptarse a estas condiciones hostiles, y como parte de su metabolismo secundario, acumulan lípidos que, con el uso de lipasas, se transforman en biodiésel. De esta manera, no solo se logra la biorremediación de los efluentes, sino también el

aprovechamiento sostenible de los residuos generados (Ali *et al.*, 2021).

Producción de bioproductos con valor agregado

Más allá de la biorremediación, estas levaduras también pueden convertir a los residuos industriales orgánicos, como la materia lignocelulósica, en productos útiles como el bioetanol y los carotenoides (Figura 7). El bioetanol se puede obtener de levaduras no convencionales del género *Candida*, que fermentan azúcares derivados de los residuos industriales (Romero-Frasca, Velasquez-Orta, Escobar-Sánchez, Tinoco-Valencia & Orta-Ledesma, 2021).

Uno de los últimos avances tecnológicos que se explora con las levaduras termotolerantes para la producción de bioetanol, es un proceso conocido como sacarificación y fermentación simultáneas (SSF). Este método tradicionalmente requiere cambios de temperatura que incrementan los costos energéticos. Sin embargo, levaduras como *Kluyveromyces marxianus* y *Ogataea polymorpha* operan a temperaturas cercanas a 45-50 °C, lo que elimina la necesidad de enfriamiento intermedio y acelera el proceso. Estas levaduras son más eficientes que la convencional *Saccharomyces cerevisiae*, cuyo rango óptimo está por debajo del intervalo de las enzimas

que hidrolizan la celulosa (Choudhary, Singh & Nain, 2016; Hoffman *et al.*, 2021).

Por otra parte, los carotenoides, producidos por las especies del género *Rhodotorula* (**Figura 7**), son moléculas con propiedades antioxidantes y anticancerígenas muy valoradas en la industria alimentaria y farmacéutica (Dias *et al.*, 2021). Estas levaduras convierten los residuos en compuestos de alto valor comercial, lo cual fortalece su papel en un modelo de economía circular que combina innovación, sostenibilidad y desarrollo biotecnológico.

Por lo tanto, las levaduras extremófilas no solo están revolucionando la manera en que abordamos los problemas ambientales, sino que también abren camino hacia un futuro más sostenible y tecnológicamente avanzado.

CONCLUSIONES

Las levaduras son microorganismos extraordinarios que, debido a su capacidad para adaptarse a condiciones extremas, han desarrollado una variedad de respuestas adaptativas que les permiten sobrevivir en una amplia gama de lugares. Esta resiliencia les ha permitido habitar prácticamente cualquier rincón del planeta, desde los fríos polares hasta los desiertos abrasadores, y más allá, hasta el inhóspito espacio exterior. Las levaduras no solo sobreviven en este tipo de hábitats, sino que prosperan en ellos, un testimonio de su llamativa flexibilidad y su resistencia a factores como la radiación ultravioleta, las temperaturas extremas y la escasez de nutrientes.

Por sus características, no solo son microorganismos inigualables desde el punto de vista biológico, también destacan por su valor biotecnológico. Las levaduras han demostrado ser potencialmente útiles en los procesos de biorremediación aplicados en aguas residuales y en la producción de bioproductos de alto valor, como el bioetanol, los carotenoides y el biodiésel. Su capacidad para soportar condiciones ambientales adversas y reutilizar residuos industriales como materia prima las convierte en aliadas estratégicas para avanzar hacia un modelo de desarrollo más sostenible.

A lo largo de una gran parte de la historia, las levaduras han sido invisibles para la humanidad, desde su presencia como simbioses en el cuerpo humano hasta su participación en la fermentación de alimentos y bebidas. Hoy en día, su resistencia extraordinaria para vivir en las condiciones de los lugares referidos abre nuevas posibilidades, incluso para la exploración espacial. No es imposible pensar en la probabilidad de que, en el futuro, las levaduras sean parte experimental en las travesías espaciales tripuladas por humanos para contribuir a la comprensión de la vida fuera de la Tierra. Y como ha sucedido durante miles de años, las levaduras seguirán siendo microorganismos aliados, cuya utilidad y valor para la ciencia hoy se reconocen más que nunca.

AGRADECIMIENTOS

Agradecemos en especial a Nayeli Torres Ramírez por todas sus recomendaciones y las sugerencias que permitieron mejorar este artículo. A Genaro Vázquez Victorio por su valioso apoyo técnico en la edición de las figuras creadas con BioRender. A los programas de Posgrado de Ciencias Biológicas y de Ciencias Bioquímicas de la Universidad Nacional Autónoma de México (UNAM). Al Consejo Nacional de Ciencia y Tecnología (CONACYT) por las becas otorgadas de posgrado. Miguel Rosas-Paz es estudiante de doctorado del Posgrado en Ciencias Biológicas, UNAM (966189). Miguel Orozco-González y Blanca Martínez Castillo son estudiantes de maestría del Posgrado en Ciencias Bioquímicas, UNAM (1315573 y 2065939). Agradecemos al Programa de Apoyo a Proyectos de Investigación e Innovación Tecnológica (PAPIIT/DGAPA/UNAM IA204923 y IN217825) por otorgar financiamiento para desarrollar nuestra investigación y fomentar la difusión de la ciencia. Además, extendemos nuestro agradecimiento a la Dirección de la Facultad de Ciencias, UNAM y a los Grupos Interdisciplinarios de Investigación (GII-UNAM) por el apoyo brindado en el marco del proyecto “Intensificación de los procesos para la obtención de biocompuestos a partir de aguas residuales” - Proyecto: GII3307, Instituto de Ingeniería, UNAM.

REFERENCIAS

- Ali, S. S., Sun, J., Koutra, E., El-Zawawy, N., Elsamahy, T. & El-Shetehy, M. (2021). Construction of a novel cold-adapted oleaginous yeast consortium valued for textile azo dye wastewater processing and biorefinery. *Fuel*, **285**, 119050. <https://doi.org/10.1016/j.fuel.2020.119050>
- Alkalbani, N. S., Osaili, T. M., Al-Nabulsi, A. A., Olaimat, A. N., Liu, S.-Q., Shah, N. P., Apostolopoulos, V. & Ayyash, M. M. (2022). Assessment of Yeasts as Potential Probiotics: A Review of Gastrointestinal Tract Conditions and Investigation Methods. *Journal of Fungi*, **8**(4), 365. <https://doi.org/10.3390/jof8040365>
- Andreu C. & del Olmo M. (2024) Biocatalysis with Unconventional Yeasts. *Catalysts*, **14**(11), 767. <https://doi.org/10.3390/catal14110767>
- Anwar, H., Iftikhar, A., Muzaffar, H., Almatroudi, A., Allemailem, K. S., Navaid, S., Saleem, S. & Khurshid, M. (2021). Biodiversity of Gut Microbiota: Impact of Various Host and Environmental Factors. *BioMed Research International*, **2021**(5575245), 9. <https://doi.org/10.1155/2021/5575245>
- Aouizerat, T., Gutman, I., Paz, Y., Maeir, A. M., Gadot, Y., Gelman, D., Szitenberg, A., Drori, E., Pinkus, A., Schoemann, M., Kaplan, R., Ben-Gedalya, T., Copenhagen-Glazer, S., Reich, E., Saragovi, A., Lipschits, O., Klutstein, M. & Hazan, R. (2019). Isolation and Characterization of Live Yeast Cells from Ancient Vessels as a Tool in Bio-Archaeology. *mBio*, **10**(2), 10.1128/mbio.00388-19. <https://doi.org/10.1128/mbio.00388-19>

- Arthur, H. & Watson, K. (1976). Thermal adaptation in yeast: growth temperatures, membrane lipid, and cytochrome composition of psychrophilic, mesophilic, and thermophilic yeasts. *Journal of Bacteriology*, **128**(1), 56-68. <https://doi.org/10.1128/jb.128.1.56-68.1976>
- Baedke, J., Fábregas-Tejeda, A. & Nieves Delgado, A. (2020). The holobiont concept before Margulis. *Journal of Experimental Zoology Part B: Molecular and Developmental Evolution*, **334**(3), 149-155. <https://doi.org/10.1002/jez.b.22931>
- Boekhout, T., Amend, A. S., El Baidouri, F., Gabaldón, T., Geml, J., Mittelbach, M., Robert, V., Tan, C. S., Turchetti, B., Vu, D., Wang, Q.-M. & Yurkov, A. (2022). Trends in yeast diversity discovery. *Fungal Diversity*, **114**(1), 491-537. <https://doi.org/10.1007/s13225-021-00494-6>
- Bradford, L. L. & Ravel, J. (2017). The vaginal mycobiome: A contemporary perspective on fungi in women's health and diseases. *Virulence*, **8**(3), 342-351. <https://doi.org/10.1080/21505594.2016.1237332>
- Brown, A. J. P., Cowen, L. E., di Pietro, A. & Quinn, J. (2017). Stress Adaptation. *Microbiology Spectrum*, **5**(4), 10.1128/microbiolspec.funk-0048-2016. <https://doi.org/10.1128/microbiolspec.funk-0048-2016>
- Buratti, S., Girometta, C. E., Baiguera, R. M., Barucco, B., Bernardi, M., De Girolamo, G., Malgaretti, M., Oliva, D., Picco, A. M. & Savino, E. (2022) Fungal Diversity in Two Wastewater Treatment Plants in North Italy. *Microorganisms*, **10**(6), 1096. <https://doi.org/10.3390/microorganisms10061096>
- Buzzini, P. & Margesin, R. (Eds.). (2014). Cold-adapted Yeasts: Biodiversity, Adaptation Strategies and Biotechnological Significance. *Springer nature*, New York. <https://doi.org/10.1007/978-3-642-39681-6>
- Buzzini, P., Turchetti, B. & Yurkov, A. (2018). Extremophilic yeasts: the toughest yeasts around? *Yeast*, **35**(8), 487-497. <https://doi.org/10.1002/yea.3314>
- de Marañón, I. M., Chaudanson, N., Joly, N. & Gervais, P. (1999). Slow heat rate increases yeast thermotolerance by maintaining plasma membrane integrity. *Biotechnology and Bioengineering*, **65**(2), 176-181. [https://doi.org/10.1002/\(SICI\)1097-0290\(19991020\)65:2<176::AID-BIT7>3.0.CO;2-5](https://doi.org/10.1002/(SICI)1097-0290(19991020)65:2<176::AID-BIT7>3.0.CO;2-5)
- Choudhary, J., Singh, S. & Nain, L. (2016). Thermotolerant fermenting yeasts for simultaneous saccharification fermentation of lignocellulosic biomass. *Electronic Journal of Biotechnology*, **21**, 82-92.
- Dias, B., Lopes, M., Ramôa, R., Pereira, A. S. & Belo, I. (2021). *Candida tropicalis* as a Promising Oleaginous Yeast for Olive Mill Wastewater Bioconversion. *Energies*, **14**(3), Article 3. <https://doi.org/10.3390/en14030640>
- Dunn, B. & Stambuk, B. U. (2022). Yeasts: From the Laboratory to Bioprocesses. En *Yeasts: From Nature to Bioprocesses* (pp. 396-430). Bentham Science Publishers. <https://www.benthamdirect.com/content/books/9789815051063.chap14>
- Fiers, W. D., Gao, I. H. & Iliev, I. D. (2019). Gut mycobiota under scrutiny: fungal symbionts or environmental transients? *Current Opinion in Microbiology*, **50**, 79-86. <https://doi.org/10.1016/j.mib.2019.09.010>
- Garg, A., Sanchez, A. M., Miele, M., Schwer, B. & Shuman, S. (2023). Cellular responses to long-term phosphate starvation of fission yeast: Maf1 determines fate choice between quiescence and death associated with aberrant tRNA biogenesis. *Nucleic Acids Research*, **51**(7), 3094-3115.
- Genç, Y., Bardakci, H., Yücel, Ç., Karatoprak, G. Ş., Küpeli Akkol, E., Hakan Barak, T. & Sobarzo-Sánchez, E. (2020). Oxidative stress and marine carotenoids: Application by using nanoformulations. *Marine Drugs*, **18**(8), 423.
- González, J., Romero-Aguilar, L., Matus-Ortega, G., Pardo, J. P., Flores-Alanis, A., Segal-Kischinevsky, C., González, J., Romero-Aguilar, L., Matus-Ortega, G., Pardo, J. P., Flores-Alanis, A. & Segal-Kischinevsky, C. (2020). Levaduras adaptadas al frío: el tesoro biotecnológico de la Antártica. *TIP Revista Especializada en Ciencias Químico-Biológicas*, Vol. **23**, 1-14. <https://doi.org/10.22201/fesz.23958723e.2020.0.267>
- González, J., Villarreal-Huerta, D., Rosas-Paz, M. & Segal-Kischinevsky, C. (2025). Biotechnological applications of yeasts under extreme conditions. En: *Extremophilic Yeasts*. Buzzini, P. & Turchetti, B. *Springer Nature*. Switzerland
- Grice, E. A. & Segre, J. A. (2011). The skin microbiome. *Nature Reviews Microbiology*, **9**(4), 244-253. <https://doi.org/10.1038/nrmicro2537>
- Hallen-Adams, H. E. & Suhr, M. J. (2017). Fungi in the healthy human gastrointestinal tract. *Virulence*, **8**(3), 352-358. <https://doi.org/10.1080/21505594.2016.1247140>
- Hammond, T. G. & Birdsall, H. H. (2022). Yeast in Space. En Y. V. Pathak, M. Araújo dos Santos & L. Zea (Eds.), *Handbook of Space Pharmaceuticals* (pp. 717-732). Springer International Publishing, Switzerland. https://doi.org/10.1007/978-3-030-05526-4_8
- Hoffman, S. M., Alvarez, M., Alfassi, G., Rein, D. M., Garcia-Echauri, S., Cohen, Y. & Avalos, J. L. (2021). Cellulosic biofuel production using emulsified simultaneous saccharification and fermentation (eSSF) with conventional and thermotolerant yeasts. *Biotechnology for Biofuels*, **14**(1), 157. <https://doi.org/10.1186/s13068-021-02008-7>
- Igwegbe, C. A., Obiora-Okafo, I. A., Iwuozor, K. O., Ghosh, S., Kurniawan, S. B., Rangabhashiyam, S., Kanaoujiya, R. & Ighalo, J. O. (2022). Treatment technologies for bakers' yeast production wastewater. *Environmental Science and Pollution Research*, **29**(8), 11004-11026. <https://doi.org/10.1007/s11356-021-17992-4>
- Kadkhodaei, S., Hatefi, A., Pedramnia, S., Godini, E., Khalili-Samani, S., Saniee, P., Sarrafnejad, A., Salmanian, A.-H., Sotoudeh, M., Graham, D. Y., Malekzadeh, R. & Siavoshi, F. (2024). Role of Oral Yeast in Replenishing Gastric Mucosa with Yeast and *Helicobacter pylori*. *Yeast*, **41**(11-12), 645-657. <https://doi.org/10.1002/yea.3983>

- Kim, H. J., Lee, J. H., Do, H. & Jung, W. (2014). Production of Antifreeze Proteins by Cold-Adapted Yeasts. En P. Buzzini y R. Margesin (Eds.), *Cold-adapted Yeasts: Biodiversity, Adaptation Strategies and Biotechnological Significance* (pp. 259-280). Springer, Berlin. https://doi.org/10.1007/978-3-642-39681-6_12
- Kot, A. M., Błażej, S., Kieliszek, M., Gientka, I. & Bryś, J. (2019). Simultaneous Production of Lipids and Carotenoids by the Red Yeast *Rhodotorula* from Waste Glycerol Fraction and Potato Wastewater. *Applied Biochemistry and Biotechnology*, **189**(2), 589-607. <https://doi.org/10.1007/s12010-019-03023-z>
- Kreusch, M. G. & Duarte, R. T. D. (2021). Photoprotective compounds and radioresistance in pigmented and non-pigmented yeasts. *Applied Microbiology and Biotechnology*, **105**(9), 3521-3532. <https://doi.org/10.1007/s00253-021-11271-5>
- Lahue, C., Madden, A., Dunn, R. R. & Smukowski Heil, C. (2020). History and Domestication of *Saccharomyces cerevisiae* in Bread Baking. *Frontiers in Genetics*, **11**, 584718. <https://doi.org/10.3389/fgene.2020.584718>
- Leach, M. D., Farrer, R. A., Tan, K., Miao, Z., Walker, L. A., Cuomo, C. A., Wheeler, R. T., Brown, A. J. P., Wong, K. H. & Cowen, L. E. (2016). Hsf1 and Hsp90 orchestrate temperature-dependent global transcriptional remodelling and chromatin architecture in *Candida albicans*. *Nature Communications*, **7**(1), 11704. <https://doi.org/10.1038/ncomms11704>
- Leach, M. D., Klipp, E., Cowen, L. E. & Brown, A. J. P. (2012). Fungal Hsp90: a biological transistor that tunes cellular outputs to thermal inputs. *Nature Reviews Microbiology*, **10**(10), 693-704. <https://doi.org/10.1038/nrmicro2875>
- Lee, J. H., Park, A. K., Do, H., Park, K. S., Moh, S. H., Chi, Y. M. & Kim, H. J. (2012). Structural Basis for Antifreeze Activity of Ice-binding Protein from Arctic Yeast*. *Journal of Biological Chemistry*, **287**(14), 11460-11468. <https://doi.org/10.1074/jbc.M111.331835>
- Leo, P. & Onofri, S. (2023). Yeasts in the Era of Astrobiological Research. *Journal of the Indian Institute of Science*, **103**(3), 699-709. <https://doi.org/10.1007/s41745-023-00378-5>
- Li, Z., Li, C., Cheng, P. & Yu, G. (2022). *Rhodotorula mucilaginosa*—alternative sources of natural carotenoids, lipids, and enzymes for industrial use. *Heliyon*, **8**(11), e11505. <https://doi.org/10.1016/j.heliyon.2022.e11505>
- Lima, R., Ribeiro, F. C., Colombo, A. L. & de Almeida, J. N. (2022). The emerging threat antifungal-resistant *Candida tropicalis* in humans, animals, and environment. *Frontiers in Fungal Biology*, **3**, 957021. <https://doi.org/10.3389/ffunb.2022.957021>
- Mierzejewska, J., Kowalska, P., Marlicka, K., Dworakowska, S., Sitkiewicz, E., Trzaskowski, M., Gluchowska, A., Mosieniak, G. & Milner-Krawczyk, M. (2023). Exploring Extracellular Vesicles of Probiotic Yeast as Carriers of Biologically Active Molecules Transferred to Human Intestinal Cells. *International Journal of Molecular Sciences*, **24**(14), 11340. <https://doi.org/10.3390/ijms241411340>
- Mishra, A. A. & Koh, A. Y. (2018). Adaptation of *Candida albicans* During Gastrointestinal Tract Colonization. *Current Clinical Microbiology Reports*, **5**(3), 165-172. <https://doi.org/10.1007/s40588-018-0096-8>
- Naseeruddin, S., Goli, J. & Linga, V. (2014). Yeast diversity adaptation and thermotolerance. *KAVAKA*, **42**, 87-100.
- Nash, A. K., Auchtung, T. A., Wong, M. C., Smith, D. P., Gesell, J. R., Ross, M. C., Stewart, C. J., Metcalf, G. A., Muzny, D. M., Gibbs, R. A., Ajami, N. J. & Petrosino, J. F. (2017). The gut mycobiome of the Human Microbiome Project healthy cohort. *Microbiome*, **5**(1), 153. <https://doi.org/10.1186/s40168-017-0373-4>
- Nguyen, U. T. & Kalan, L. R. (2022). Forgotten fungi: the importance of the skin mycobiome. *Current Opinion in Microbiology*, **70**, 102235. <https://doi.org/10.1016/j.mib.2022.102235>
- Nicula, N. O., Lungulescu, E. M., Rîmbu, G. A., Marinescu, V., Corbu, V. M. & Csutak, O. (2023). Bioremediation of wastewater using yeast strains: an assessment of contaminant removal efficiency. *International Journal of Environmental Research and Public Health*, **20**(6), 4795.
- Nielsen, S., White, K., Preiss, K., Peart, D., Gianoulas, K., Juel, R., Sutton, J., McKinney, J., Bender, J., Pinc, G., Bergren, K., Gans, W., Kelley, J. & McQuaid, M. (2021). Growth and Antifungal Resistance of the Pathogenic Yeast, *Candida Albicans*, in the Microgravity Environment of the International Space Station: An Aggregate of Multiple Flight Experiences. *Life*, **11**(4), 283. <https://doi.org/10.3390/life11040283>
- Ohtsuka, H., Imada, K., Shimasaki, T. & Aiba, H. (2022). Sporulation: A response to starvation in the fission yeast *Schizosaccharomyces pombe*. *MicrobiologyOpen*, **11**(3), e1303. <https://doi.org/10.1002/mbo3.1303>
- Pérez, S. Á. (2022). Ecology: Yeasts on their Natural Environment. En *Yeasts: From Nature to Bioprocesses* (pp. 27-57). Bentham Science Publishers.Singapore. 10.2174/97898150510631220201
- Pulschen, A. A., de Araujo, G. G., de Carvalho, A. C. S. R., Cerini, M. F., Fonseca, L. de M., Galante, D. & Rodrigues, F. (2018). Survival of Extremophilic Yeasts in the Stratospheric Environment during Balloon Flights and in Laboratory Simulations. *Applied and Environmental Microbiology*, **84**(23), e01942-18. <https://doi.org/10.1128/AEM.01942-18>
- Rastogi, R. P., Richa, Sinha, R. P., Singh, S. P. & Häder, D.-P. (2010). Photoprotective compounds from marine organisms. *Journal of Industrial Microbiology and Biotechnology*, **37**(6), 537-558. <https://doi.org/10.1007/s10295-010-0718-5>
- Romero-Frasca, E., Velasquez-Orta, S. B., Escobar-Sánchez, V., Tinoco-Valencia, R. & Orta Ledesma, M. T. (2021). Bioprospecting of wild type ethanologenic yeast for ethanol fuel production from wastewater-grown microalgae.

- Biotechnology for Biofuels*, **14**(1), 93. <https://doi.org/10.1186/s13068-021-01925-x>
- Rosas-Paz, M., Zamora-Bello, A., Torres-Ramírez, N., Villarreal-Huerta, D., Romero-Aguilar, L., Pardo, J. P., El Hafidi, M., Sandoval, G., Segal-Kischinevsky, C. & González, J. (2024). Nitrogen limitation-induced adaptive response and lipogenesis in the Antarctic yeast *Rhodotorula mucilaginosa* M94C9. *Frontiers in Microbiology*, **15**, 1416155. <https://doi.org/10.3389/fmicb.2024.1416155>
- Rozaliyani, A., Antariksa, B., Nurwidya, F., Zaini, J., Setianingrum, F., Hasan, F., Nugrahapraja, H., Yusva, H., Wibowo, H., Bowolaksono, A. & Kosmidis, C. (2023). The Fungal and Bacterial Interface in the Respiratory Mycobiome with a Focus on *Aspergillus* spp. *Life*, **13**(4), 1017. <https://doi.org/10.3390/life13041017>
- Santacroce, L., Passarelli, P. C., Azzolino, D., Bottalico, L., Charitos, I. A., Cazzolla, A. P., Colella, M., Topi, S., Godoy, F. G. & D'Addona, A. (2023). Oral microbiota in human health and disease: A perspective. *Experimental Biology and Medicine*, **248**(15), 1288-1301. <https://doi.org/10.1177/15353702231187645>
- Segal-Kischinevsky, C., Romero-Aguilar, L., Alcaraz, L. D., López-Ortiz, G., Martínez-Castillo, B., Torres-Ramírez, N., Sandoval, G. & González, J. (2022). Yeasts Inhabiting Extreme Environments and Their Biotechnological Applications. *Microorganisms*, **10**(4), 1-26. <https://doi.org/10.3390/microorganisms10040794>
- Shen, L., Zhang, S. & Chen, G. (2021). Regulated strategies of cold-adapted microorganisms in response to cold: a review. *Environmental Science and Pollution Research*, **28**(48), 68006-68024. <https://doi.org/10.1007/s11356-021-16843-6>
- Shi, K., Gao, Z., Shi, T.-Q., Song, P., Ren, L.-J., Huang, H. & Ji, X.-J. (2017). Reactive Oxygen Species-Mediated Cellular Stress Response and Lipid Accumulation in Oleaginous Microorganisms: The State of the Art and Future Perspectives. *Frontiers in Microbiology*, **8**(793), 1-9. <https://doi.org/10.3389/fmicb.2017.00793>
- Starmer, W. T. & Lachance, M.-A. (2011). Chapter 6 - Yeast Ecology. En C. P. Kurtzman, J. W. Fell & T. Boekhout (Eds.), *The Yeasts (Fifth Edition)* (pp. 65-83). Elsevier. USA. <https://doi.org/10.1016/B978-0-444-52149-1.00006-9>
- Sultan, A. S., Kong, E. F., Rizk, A. M. & Jabra-Rizk, M. A. (2018). The oral microbiome: A Lesson in coexistence. *PLoS Pathogens*, **14**(1), e1006719. <https://doi.org/10.1371/journal.ppat.1006719>
- Sun, S. & Gresham, D. (2021). Cellular quiescence in budding yeast. *Yeast*, **38**(1), 12-29. <https://doi.org/10.1002/yea.3545>
- Tang, W., Wang, Y., Zhang, J., Cai, Y. & He, Z. (2019). Biosynthetic Pathway of Carotenoids in *Rhodotorula* and Strategies for Enhanced Their Production. *Journal of Microbiology and Biotechnology*, **29**(4), 507-517. <https://doi.org/10.4014/jmb.1801.01022>
- Viñarta, S. C., Angelicola, M. V., Barros, J. M., Fernández, P. M., Mac Cormack, W., Aybar, M. J. & de Figueroa, L. I. C. (2016). Oleaginous yeasts from Antarctica: Screening and preliminary approach on lipid accumulation. *Journal of Basic Microbiology*, **56**(12), 1360-1368. <https://doi.org/10.1002/jobm.201600099>
- Whitesell, L., Robbins, N., Huang, D. S., McLellan, C. A., Shekhar-Guturja, T., LeBlanc, E. V., Nation, C. S., Hui, R., Hutchinson, A., Collins, C., Chatterjee, S., Trilles, R., Xie, J. L., Krysan, D. J., Lindquist, S., Porco, J. A., Tatu, U., Brown, L. E., Pizarro, J. & Cowen, L. E. (2019). Structural basis for species-selective targeting of Hsp90 in a pathogenic fungus. *Nature Communications*, **10**(1), 402. <https://doi.org/10.1038/s41467-018-08248-w>
- Zaragoza, O. & Nielsen, K. (2013). Titan cells in *Cryptococcus neoformans*: Cells with a giant impact. *Current Opinion in Microbiology*, **16**(4), 409. <https://doi.org/10.1016/j.mib.2013.03.006>