



**Somos calidad,
somos USC**

**Producción de enzimas de interés industrial mediante fermentación fúngica: una
revisión sistemática**

Autor

Natalia Orozco Rojas

Microbióloga

Director

Julián Alonso Rojas Barreto

Grupo de Investigación

Microbiología, Industria y Ambiente GIMIA

Línea de Investigación

Microbiología industrial y Bioprocesos

Facultad de Ciencias Básicas

Microbiología

Universidad Santiago de Cali

Santiago de Cali-Colombia

2026

IMPACTOS

IMPACTO	PRODUCTO	BENEFICIARIO(S)
Económico	Matriz comparativa de procesos SSF/SmF por enzima (celulasa, xilanasas, pectinasa, lipasa, amilasa), sustratos (incluidos residuos agroindustriales) y rendimientos; recomendaciones costo-efectivas basadas en la evidencia.	Empresas biotecnológicas e industriales (alimentos, papel, textil, detergentes, bioenergía), productores que aprovechan residuos, emprendimientos, tomadores de decisión.
Responsabilidad social	Síntesis de evidencia sobre valorización de residuos por fermentación fúngica para economía circular; sección de buenas prácticas (aprovechamiento de subproductos, reducción de desperdicios).	Comunidades agrícolas y agroindustriales, asociaciones/cooperativas, empresas con enfoque sostenible, programas de extensión universitaria.
Científico	Estado del arte sistematizado (46 artículos) con identificación de brechas (falta de estandarización, escasos estudios de escalado, comparaciones SSF vs SmF limitadas) y líneas de investigación futuras.	Investigadores, estudiantes, docentes, grupos y semilleros de biotecnología, microbiología industrial y bioprocesos.
Indicadores de gestión	Protocolo reproducible de revisión (criterios de inclusión/exclusión, estrategia de búsqueda, diagrama PRISMA, tabla	Jurados, tutores, programas académicos, futuros estudiantes que

IMPACTO	PRODUCTO	BENEFICIARIO(S)
	maestra y extracción de datos) que asegura trazabilidad del proceso.	repliquen la metodología; institución (mejora de calidad académica).
Tecnológico	Recomendaciones técnicas basadas en evidencia para selección de hongos, tipo de fermentación (SSF/SmF), condiciones y sustratos según enzima objetivo; mapeo de tecnologías (RSM/DoE, biorreactores, escalado).	Ingenieros en bioprocesos, tecnólogos, laboratorios de I+D, plantas piloto, empresas de biotecnología industrial.
Técnico	Tabla consolidada de parámetros operacionales: pH, temperatura, tiempo, inóculo, humedad (SSF), agitación/aeración (SmF), fuente C/N, método de cuantificación y unidades; rangos óptimos por enzima.	Técnicos de laboratorio, analistas de producción, equipos de control de calidad, estudiantes en formación práctica.
Ambiental	Análisis comparativo de ventajas y limitaciones de SSF/SmF en uso de agua, manejo de residuos y biomasa; síntesis de estudios sobre empleo de residuos como sustrato y reducción de impacto ambiental.	Áreas de sostenibilidad (ESG), entidades ambientales, industrias con metas de reducción de residuos, comunidad en general.
Social	Documento final y base bibliográfica organizada que fortalecen la formación académica y la disponibilidad de información	Comunidad universitaria, estudiantes, docentes, bibliotecas académicas y público interesado en biotecnología.

IMPACTO	PRODUCTO	BENEFICIARIO(S)
	confiable sobre biotecnología enzimática; insumos para docencia y aprendizaje.	
Cultural	Aporte a la cultura científica e innovación sostenible: divulgación en sustentación, pósteres y conclusiones accesibles sobre uso de hongos y residuos para producción de enzimas industriales.	Comunidad académica y público general; eventos institucionales (socialización de proyectos), fortalecimiento de la cultura de innovación local.

PRODUCCIÓN DE ENZIMAS DE INTERÉS INDUSTRIAL MEDIANTE FERMENTACIÓN FÚNGICA: UNA REVISIÓN SISTEMÁTICA

Natalia Orozco Rojas ¹, natalia.orozco02@usc.edu.co.

Facultad de Ciencias Básicas. Universidad Santiago de Cali. Campus Pampalinda Calle 5 # 62-00. Santiago de Cali. Colombia.

RESUMEN

Las celulasas, xilanasas, pectinasas, lipasas y amilasas son enzimas de interés industrial por su participación en procesos de hidrólisis, modificación de biomoléculas, clarificación, biopulido, desengrase y transformación de sustratos en sectores como alimentos, papel, textiles, detergentes y biorrefinerías. Su producción mediante fermentación fúngica se ha estudiado como alternativa biotecnológica frente a procesos convencionales con mayores costos y generación de subproductos contaminantes. En esta revisión sistemática se reunió y organizó información sobre la obtención de estas enzimas a partir de hongos mediante fermentación en estado sólido (SSF) y fermentación sumergida (SmF), con énfasis en microorganismos productores, residuos agroindustriales usados como sustratos, variables fisicoquímicas y resultados de actividad, rendimiento o productividad. Los estudios revisados reportan con mayor frecuencia los géneros *Aspergillus*, *Trichoderma* y *Penicillium*, asociados con secreción extracelular de enzimas y adaptación a matrices lignocelulósicas. La fermentación en estado sólido se relaciona con el aprovechamiento de residuos sólidos como cáscaras, bagazos, salvados y pulpas, mientras que la fermentación sumergida permite mayor control de pH, agitación, aireación y transferencia de masa. La comparación entre estudios muestra limitaciones recurrentes, especialmente heterogeneidad en unidades de medición, métodos de cuantificación y condiciones reportadas, lo que restringe la comparación directa entre procesos. La revisión identifica microorganismos, sustratos y condiciones de fermentación reportados en la producción fúngica de enzimas de interés industrial.

PALABRAS CLAVE

Enzimas industriales; fermentación en estado sólido; fermentación sumergida; celulasas; xilanasas; pectinasas; lipasas; amilasas; residuos agroindustriales; optimización estadística; bioprocesos.

ABSTRACT

Cellulases, xylanases, pectinases, lipases and amylases are industrially relevant enzymes because they participate in hydrolysis, biomolecule modification, clarification, biopolishing, degreasing and substrate transformation in sectors such as food, paper, textiles, detergents and biorefineries. Their production through fungal fermentation has been studied as a biotechnological alternative to conventional processes associated with higher costs and generation of contaminating byproducts. This systematic review gathered and organized information on the production of these enzymes from fungi through solid-state fermentation (SSF) and submerged fermentation (SmF), with emphasis on producing microorganisms, agro-industrial residues used as substrates, physicochemical variables and reported activity, yield or productivity. The reviewed studies frequently report the genera *Aspergillus*, *Trichoderma* and *Penicillium*, associated with extracellular enzyme secretion and adaptation to lignocellulosic matrices. Solid-state fermentation is related to the use of solid residues such as peels, bagasse, brans and pulps, whereas submerged fermentation allows greater control of pH, agitation, aeration and mass transfer. The comparison among studies shows recurrent limitations, especially heterogeneity in units, quantification methods and reported conditions, which restricts direct comparison among processes. This review identifies microorganisms, substrates and fermentation conditions reported in fungal production of industrially relevant enzymes.

KEYWORDS

Industrial enzymes; solid-state fermentation; submerged fermentation; cellulases; xylanases; pectinases; lipases; amylases; agro-industrial residues; statistical optimization; bioprocessing.

HIGHLIGHTS

- La fermentación en estado sólido reporta actividades enzimáticas favorables en estudios que emplean residuos lignocelulósicos como sustratos.
- Los residuos agroindustriales, como cáscaras, bagazos, salvados y pulpas, se emplean como fuentes de carbono en la producción fúngica de enzimas mediante fermentación en estado sólido y fermentación sumergida.
- Los géneros *Aspergillus* sp., *Trichoderma* sp. y *Penicillium* sp. se reportan con frecuencia por su capacidad de secreción extracelular y adaptación a diferentes sustratos.
- El pH, la temperatura, el tiempo de incubación, la humedad y la composición del sustrato modifican la actividad y la productividad enzimática.

INTRODUCCIÓN

En sectores como alimentos, detergentes, papel y celulosa, textiles, farmacéutico y biorrefinerías, enzimas como celulasas, xilanasas, pectinasas, lipasas y amilasas se utilizan en procesos de hidrólisis, modificación de polímeros, clarificación, biopulido, desengrase y transformación de sustratos. La producción microbiana de enzimas se ha estudiado por su aplicación en procesos industriales y por su relación con la reducción de costos de producción. Entre los microorganismos productores, los hongos filamentosos presentan capacidad de secreción extracelular de enzimas. Los géneros *Aspergillus* sp., *Trichoderma* sp. y *Penicillium* sp. se reportan con frecuencia por su actividad enzimática, adaptación a diferentes sustratos y respuesta a condiciones de cultivo optimizadas.

La fermentación fúngica se desarrolla principalmente mediante fermentación sumergida (SmF) y fermentación en estado sólido (SSF). La SmF se realiza en medio líquido y permite controlar variables como pH, agitación, aireación y transferencia de masa. La SSF se realiza sobre sustratos sólidos con baja humedad libre, lo que permite el crecimiento del hongo sobre matrices lignocelulósicas. La selección de una modalidad u otra depende de la enzima objetivo, la cepa productora, el sustrato disponible, las condiciones de operación y la escala del proceso.

El uso de residuos agroindustriales como sustratos fermentativos se relaciona con la disponibilidad de materiales ricos en celulosa, hemicelulosa, pectina, almidón u otros compuestos aprovechables por los hongos. Cáscaras, bagazos, pulpas, salvados y biomasa lignocelulósica pueden emplearse como fuentes de carbono en la producción de enzimas. La actividad enzimática depende de variables como pH, temperatura, tiempo de incubación, humedad en SSF, agitación o aireación en SmF, y fuentes de carbono y nitrógeno. Por esta razón, varios estudios aplican diseños experimentales para ajustar las condiciones del cultivo y evaluar su efecto sobre la producción enzimática.

La producción de enzimas por fermentación fúngica presenta información heterogénea en unidades de medición, métodos de cuantificación y condiciones reportadas. Esta revisión sistemática (2010-2026) aborda cinco familias enzimáticas de interés industrial: celulasas, xilanasas, pectinasas, lipasas y amilasas. La pregunta orientadora fue la siguiente: ¿qué evidencia científica reporta la literatura sobre la producción de enzimas industriales mediante fermentación fúngica y cómo se relacionan el tipo de fermentación, el sustrato y las condiciones del proceso con el desempeño enzimático obtenido? Para responderla, se compararon los tipos de fermentación, los microorganismos productores, los sustratos, las variables operacionales, las estrategias de optimización y los resultados reportados como actividad, rendimiento o productividad.

METODOLOGÍA

2.1. Enfoque y tipo de estudio

Esta monografía se desarrolló como revisión sistemática de literatura científica, orientada a recopilar, clasificar y analizar estudios sobre la producción de enzimas de interés industrial mediante fermentación fúngica. La búsqueda se delimitó al periodo 2010-2026 e incluyó publicaciones arbitradas sobre procesos fermentativos para la producción de celulasas, xilanasas, pectinasas, lipasas y amilasas. Se priorizaron hongos filamentosos y levaduras con aplicación industrial, en especial los géneros *Aspergillus* sp., *Trichoderma* sp. y *Penicillium* sp., sin excluir otras especies que cumplieran los criterios de selección.

2.2. Fuentes de información y estrategia de búsqueda

La identificación de registros se realizó en ScienceDirect/Elsevier, SpringerLink, Wiley Online Library, PubMed/PMC y Google Scholar. El proceso siguió una estructura tipo PRISMA, organizada en fases de identificación, depuración, cribado, elegibilidad e inclusión. En la fase de identificación se reunieron los registros obtenidos en las bases consultadas. Luego se eliminaron duplicados y documentos sin relación directa con la producción de enzimas mediante fermentación fúngica. Posteriormente, se revisaron títulos y resúmenes de acuerdo con los criterios definidos. Finalmente, se evaluó el texto completo de los documentos elegibles y se conformó el conjunto final de artículos incluidos en el análisis.

Los términos de búsqueda se agruparon en tres componentes: organismo productor (fungal, fungi, filamentous fungi, *Aspergillus*, *Trichoderma*, *Penicillium*), producto enzimático (industrial enzyme, cellulase, xylanase, pectinase, lipase, amylase) y proceso fermentativo (solid-state fermentation, SSF, submerged fermentation, SmF, bioreactor, optimization, response surface methodology, RSM, CCD, CCRD).

Las ecuaciones se adaptaron a cada base de datos. Entre las combinaciones principales se incluyeron:

- fungal AND (cellulase OR xylanase OR pectinase OR lipase OR amylase) AND (solid-state fermentation OR SSF OR submerged fermentation OR SmF)
- (*Aspergillus* OR *Trichoderma* OR *Penicillium*) AND enzyme production AND (SSF OR SmF) AND (optimization OR RSM OR CCD OR CCRD)
- industrial enzyme AND fungal fermentation AND agro-industrial residues.

2.3. Criterios de inclusión y exclusión

Criterios de inclusión

Se incluyeron estudios que cumplieran con los siguientes criterios:

Tabla 1. Criterios de inclusión para artículos de revisión de literatura.

No.	Criterio
-----	----------

1	Producción de al menos una de las enzimas objetivo: celulasa, xilanasas, pectinasa, lipasa o amilasa.
2	Uso de organismos fúngicos como productores, incluyendo hongos filamentosos o levaduras.
3	Descripción del sistema de fermentación empleado: fermentación en estado sólido, fermentación sumergida, procesos secuenciales o biorreactores, cuando aplicara.
4	Reporte de resultados cuantificables o comparables, como actividad enzimática, rendimiento, productividad o condiciones óptimas, junto con variables del proceso como pH, temperatura, tiempo de incubación, humedad, agitación o aireación.
5	Publicaciones entre 2010 y 2026 en fuentes académicas arbitradas.

Criterios de exclusión

Tabla 2. Criterios de exclusión para artículos de revisión de literatura.

No.	Criterio
1	Estudios centrados en la aplicación de enzimas comerciales sin descripción del proceso de producción o fermentación.
2	Estudios en los que la enzima no fuera producida mediante fermentación fúngica.

3	Publicaciones cuyo objetivo principal no correspondiera a la producción de enzimas fúngicas, como estudios centrados en bioactivos medicinales, ecología de suelos, antifúngicos o biodegradación sin producción enzimática.
4	Documentos sin información mínima sobre el proceso fermentativo o sin resultados medibles que permitieran su comparación.

2.4. Proceso de selección de estudios (flujo tipo PRISMA)

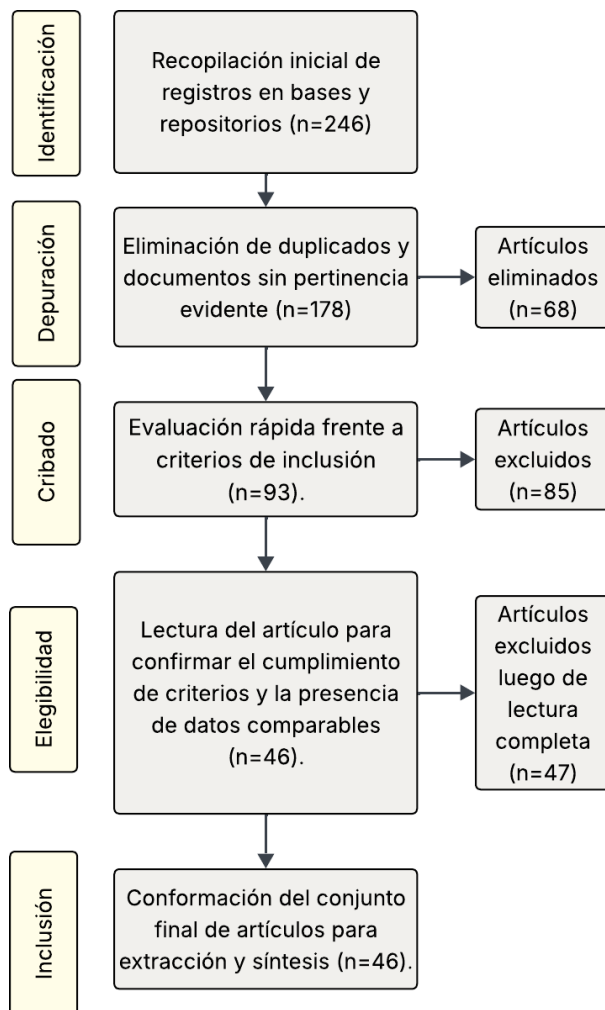


Figura 1. Diagrama de flujo tipo PRISMA del proceso de selección de estudios.

Fuente: elaboración propia.

2.5. Extracción de datos y variables analizadas

Se diseñó una matriz de extracción para organizar la información de los estudios incluidos. En cada artículo se registraron las siguientes variables: enzima objetivo, microorganismo productor, tipo de fermentación, sustrato o medio utilizado, condiciones de operación, estrategia de optimización, resultado principal y aplicación industrial reportada o sugerida.

Las condiciones de operación incluyeron pH, temperatura, tiempo de incubación, humedad y tamaño de partícula en fermentación en estado sólido, así como agitación y aireación en fermentación sumergida, cuando estos datos fueron reportados. Los resultados se conservaron con la unidad utilizada por cada autor, debido a que los estudios emplearon diferentes métodos de cuantificación y unidades de actividad enzimática. Esta organización permitió comparar los estudios sin modificar los datos originales.

La información extraída se presenta en la Tabla 3, donde se relacionan las variables empleadas para el análisis comparativo.

Tabla 3

Matriz de artículos

Familia / eje	Autor(es) y año	Enzima	Microorganismo	Tipo de fermentación	Sustrato o medio principal	Condiciones de operación / variables evaluadas	Estrategia de optimización	Resultado principal	Aplicación o aporte para la revisión
Celulasas	Boondaeng et al. (2024)	Celulasa y β -glucosidasa	<i>Aspergillus</i> sp. IN5	SSF	Residuos de soja	Fuente de carbono, pH, temperatura y tiempo de incubación	Optimización de parámetros de cultivo	Actividad de celulasa de $2,91 \pm 0,03$ U/g y β -glucosidasa de $183,43 \pm$	Relación a la producción de celulasas con el tipo de sustrato y las condiciones fisicoqu

								1,99 U/g	ímicas del cultivo.
Celulas	Ellilä et al. (2017)	Celula sa	<i>Trichoderma reesei</i>	SSF	Cáscara de soja y melaza	Fuente de carbono y composición del sustrato	Modificación genética y evaluación de costos	La fuente de carbono representó más del 50% del costo de producción	Muestra la importancia del sustrato en el costo y rendimiento del proceso.
Celulas	Santa Rosa et al. (2018)	Endoglucanasa y β -glucosidasa	<i>Penicillium</i> sp. LMI01	SmF	Carboximetilcelulosa	Tiempo de fermentación y comparación con <i>T. reesei</i> QM9414	Comparación de actividad enzimática	Pico de endoglucanasa a las 72 h y β -glucosidasa a las 120 h	Presenta a <i>Penicillium</i> sp. como cepa productora de celulasas en fermentación sumergida.
Celulas	Soleimaninanadegani et al. (2014)	Celula sa	<i>Aspergillus fumigatus</i> SK1	SSF	Racimos de frutos vacíos de palma aceitera	Inóculo, humedad, temperatura y sulfato de amonio	Diseño factorial y ANOVA	Condiciones óptimas: inóculo 10^9 , humedad 74%, 39 °C y sulfato de	Evidencia el efecto conjunto de variables operacionales sobre la producción de

								amoni o 3,5 g/L	celulas a.
Celulas	Mrudula y Murugamal (2011)	Celulas	<i>Aspergillus niger</i>	SSF y SmF	Residuos de fibra de coco	pH, temperatura, tiempo de incubación y fuente de carbono	Comparación entre SSF y SmF	SSF mostró mayor rendimiento; máximo a 72 h en SSF y 96 h en SmF	Permite comparar ambos sistemas de fermentación usando el mismo microorganismo y sustrato.
Celulas	Darabzadeh et al. (2019)	Celulas	<i>Trichoderma reesei</i> mutante	SSF	Subproductos de arroz	Humedad, fuente de fósforo y temperatura	Optimización de condiciones de cultivo	Condiciones óptimas: humedad 74%, K_2HPO_4 2 g/L y 30 °C	Muestra el uso de cepas mutantes y residuos agrícolas en la producción celulolítica.
Celulas	Salihu et al. (2015)	CMCasa, FPasa y β -glucosidasa	<i>Aspergillus niger</i>	SSF	Bagazo, plátano, maíz, soja, cáscara de soja y otros residuos	Tipo de residuo agrícola y tiempo de incubación	Selección de sustrato	La cáscara de soja produjo las mayores actividades de CMCa	Confirma que el tipo de sustrato modifica la producción de celulasas.

								sa, FPasa y β - glucos idasa	
Celulas	Sohail et al. (2016)	Endoglucanasa y β -glucosidasa	<i>Aspergillus terreus</i>	SSF y SmF	CMC, salicina, Sigmacel I, papel filtro, bagazo y mazorca de maíz	Fuente de carbono, pH, temperatura e iones metálicos	Comparación de sustratos y sistemas fermentativos	La CMC favoreció endoglucanasa y la salicina favoreció β -glucosidasa	Relaciona los inductores de carbono con fracciones específicas del complejo celulolítico.
Celulas	Dutt y Kumar (2014)	CMCasa, FPasa y β -glucosidasa	<i>Aspergillus flavus</i> y <i>Aspergillus niger</i>	SSF y SmF	Paja de arroz y celobiosa	pH, temperatura, tiempo de incubación y cepa	Optimización de fermentación	<i>A. niger</i> presentó mayor actividad que <i>A. flavus</i> en varias fracciones enzimáticas	Muestra diferencias de actividad entre especies del mismo género.
Celulas	Burah et al. (2018)	Celulosa	<i>Aspergillus niger</i> y <i>Trichoderma viride</i>	SSF	Madera en descomposición	pH, temperatura, tiempo de incubación y concentración de sustrato	Optimización de condiciones	Condiciones óptimas: 120 h, pH 7 y 35 °C	Presenta el uso de cultivos mixtos para producción de celulosa.

Celulas	Narra et al. (2012)	FPasa, endoglucanasa y β -glucosidasa	<i>Aspergillus terreus</i>	SSF	Paja de arroz	Tamaño de inóculo, humedad y pH inicial	Diseño Box-Behnken	pH óptimo cercano a 5 y efecto del inóculo sobre el rendimiento	Destaca la importancia del inóculo, humedad y pH en SSF.
Celulas	Herculano et al. (2011)	β -glucosidasa, FPasa y endoglucanasa	<i>Aspergillus japonicus</i> URM5620	SSF	Harina o torta de ricino	Tamaño de partícula, humedad, pH, temperatura y cantidad de sustrato	Optimización de variables de cultivo	Actividades máximas de β -glucosidasa, FPasa y endoglucanasa bajo condiciones ajustadas	Relaciona el tamaño de partícula y la humedad con la producción enzimática.
Celulas	Sharma et al. (2016)	Celula	<i>Aspergillus niger</i>	SmF	Agua de coco y papel periódico	Tiempo de incubación, concentración de sustrato y glucosa	Optimización de medio	Máxima producción con 3 días, 8% de sustrato y 0,07% de glucosa	Presenta un medio alternativo para producción de celulas en SmF.
Celulas	Mangalayanayaki y	Celula	<i>Trichoderma harzianum</i>	SSF	Cáscara de arroz, semillas	Tipo de sustrato y	Comparación de	<i>T. harzianum</i>	Evidencia diferencias

	Madhavan (2015)		<i>Fusarium oxysporum</i>		de algodón y mazorca de maíz	tiempo de incubación	cepas y sustratos	mostró mayor actividad que <i>F. oxysporum</i>	ías de actividad según cepa y sustrato.
Celulasas	Navaneethan et al. (2020)	Celulasas	<i>Aspergillus flavus</i> SB04	SSF	Salvado de arroz	pH, temperatura, humedad, tiempo, fuente de carbono y nitrógeno	Metodología de superficie de respuesta	Condiciones óptimas: pH 6, 33 °C, humedad inicial de 75 mL y 14 días	Confirma la utilidad de diseños estadísticos en la optimización de SSF.
Celulasas	Sajith et al. (2014)	Endoglucanasa y celulasas	<i>Aspergillus flavus</i> BS1	SmF y SSF	CMC; harina de tapioca en serrín	Temperatura, tiempo de incubación y fuente de carbono	Comparación entre SmF y SSF	SSF duplicó el rendimiento obtenido en SmF	Muestra el desempeño de <i>A. flavus</i> BS1 en medios lignocelulósicos.
Celulasas	Gomathi et al. (2012)	CMCasa	<i>Aspergillus flavus</i>	SmF	Salvado de trigo	pH, temperatura, inóculo, sustrato, peptona e iones metálicos	Optimización de medio	Mayor producción con 3 días, pH 6, 30 °C, 4% de inóculo y 1% de peptona	Relaciona fuente de nitrógeno e iones metálicos con actividad enzimática.

Celulasas	Rubeena et al. (2013)	Celulasas	<i>Trichoderma harzianum</i>	Fermentación en medio basal	Fuentes sintéticas y naturales de carbono	pH, temperatura, fuente de carbono y nitrógeno	Selección de condiciones de cultivo	Actividad de celulasas de 146 U/mL a pH 4 y 28 °C	Presenta el uso de fuentes naturales como harina de plátano y papa.
Xilanasas	Pal y Khanum (2010)	Xilanasas	<i>Aspergillus niger</i> DFR-5	SSF	Torta de soja y salvado de trigo	Humedad, temperatura, tiempo, relación C/N y extracción	Optimización de producción y extracción	Actividad máxima de 2596 UI/g y recuperación de 92,5%	Relación proporción carbono/nitrógeno y extracción con rendimiento de xilanasas.
Xilanasas	Adhyaru et al. (2015)	Xilanasas	<i>Aspergillus tubingensis</i> FDHN1	SSF	Paja de sorgo	pH, temperatura, relación extractante/sólido, agitación y tiempo de extracción	Optimización upstream y downstream	Producción de 4105 U/g con parámetros de extracción optimizados	Evidencia estabilidad de xilanasas en amplio rango de pH y temperatura.
Xilanasas	Pandya y Gupte (2012)	Xilanasas	<i>Aspergillus tubingensis</i> JP-1	SSF	Paja de trigo	pH, humedad, temperatura, surfactantes, nitrógeno y	Optimización de proceso y aplicación	Producción de hasta 6887 U/g de paja de trigo	Relación producción de xilanasas con sacarificación de

						pretrata miento			residuo s agrícola s.
Xilana sas	Liao et al. (2012)	Xilana sa y β - xilosid asa	<i>Penicilli um oxalicu m GZ-2</i>	SmF	Paja de trigo, rastrajo de maíz, salvado de trigo y paja de arroz	Tipo de sustrato , fuente de nitrógen o, pH y temper atura	Caract erizaci ón de enzima s xilanolí ticas	Activid ad de xilana sa de 115,2 U/mL y β - xilosid asa de 89 mU/m L	Present a xilanas as acidófil as con estabili dad térmica.
Xilana sas	Da Silva Delabona et al. (2012)	Xilana sa, celula sa y endogl ucana sa	<i>Aspergi llus niger P47C3 y Aspergi llus fumigat us P40M2</i>	SSF	Salvado de trigo, salvado de soja, bagazo de naranja y bagazo de caña	Humed ad inicial y tipo de residuo	Evalua ción de humed ad y sustrat o	Mayor activid ad de xilana sa con salvad o de trigo y 50% de hume dad inicial	Evidenc ia el efecto de la humeda d y del residuo agroind ustrial.
Xilana sas	Joshi y Khare (2011)	Xilana sa	<i>Scytali dium thermo philum</i>	SSF	Torta desaceit ada de <i>Jatropha curcas</i>	pH, humeda d, temper atura, inóculo y suplem entació n con xilano	Optimi zación de condici ones	Activid ad de 1445 U/g bajo condic iones optimi zadas	Present a una xilanas a termoes table aplicad a en bioblan queo de pulpa.
Xilana sas	Mardawa ti et al. (2018)	Xilana sa	<i>Trichod erma viride, Aspergi llus</i>	Ferm entaci ón con bioma	Residuo s lignocelu lósicos	Tiempo, tamaño de partícul a,	Compa ración de cepas y	<i>T. viride</i> alcanz ó 815 U/mL	Muestra el efecto del tamaño

			<i>niger</i> y <i>Penicillium</i> sp.	sa de palma	de palma aceitera	temperatura y proporción de sustrato	condiciones	a las 36 h	de partícula y la proporción de sustrato
Xilanas	Lin et al. (2015)	Xilana sa	<i>Penicillium ramulosum</i> N1	Fermentación fúngica	Paja de cebada	pH, temperatura y fuente de carbono	Optimización de condiciones	Actividad de xilana sa de 250 U/mL; óptimos de 55 °C y pH 3	Reporta resistencia a pH ácido y proteasas.
Xilanas	Liao et al. (2015)	Xilanas múltiples	<i>Penicillium oxalicum</i> GZ-2	Fermentación con residuos agrícolas	Residuos agrícolas ricos en xilano	Expresión génica, isoenzimas, especificidad y parámetros cinéticos	Zimografía, MALDI-TOF-MS/MS y expresión heteróloga	Identificación de múltiples xilanas y genes <i>xyn</i>	Explica la diversidad de isoenzimas xilanolíticas en una misma cepa.
Pectinas	Tirado et al. (2022)	Pectinasa	<i>Aspergillus niger</i> ATCC 6275	SmF	Cáscaras de naranja, limón y residuos de palma	Tipo de cosustrato, concentración, temperatura, pH, tiempo y agitación	Evaluación estadística del cosustrato	Actividad máxima de 28,53 U/mL con naranja y 41,6 U/mL con residuos de palma	Relación tipo de residuo y concentración con actividad pectinolítica.

Pectinas	Osorio Díaz (2022)	Enzimas pectinolíticas	<i>Aspergillus</i> sp.	Fermentación fúngica	Albedo de piña, albedo de maracuyá y mezclas	Cepa, fuente de carbono y pH	Comparación de cepas y sustratos	Producción variable según cepa, sustrato y pH	Evidencia variación de producción entre cepas del mismo género.
Pectinas	Dongo Martínez y Vizcarra Llerena (2014)	Pectinas y celulasas	<i>Trichoderma</i> sp. y <i>Aspergillus niger</i>	SSF	Cáscara de cebolla y orujo de cebada	Fuente de carbono, inóculo y tipo de sustrato	Producción conjunta de enzimas	Actividad pectinolítica de 67,53 mg de azúcar /mL	Relación producción enzimática con extracción de bixina.
Pectinas	Valle-Ortiz et al. (2024)	Pectinasa	<i>Aspergillus niger</i> NRRL 332	SmF	Medio para producción de pectinasa aplicada a uva	pH, temperatura y tiempo de fermentación	Cinética de crecimiento y evaluación de condiciones	Producción de 9,6 U/mL a 72 h, 30 °C y pH 5,5	Muestra aplicación en extracción de compuestos fenólicos durante maceración de uva.
Pectinas	Reginatto et al. (2017)	Pectinasa	<i>Aspergillus niger</i> LB-02-SF	SmF y SSF	Medio con pectinasa cítrica como inductor	Glucosa, pectina, pH, agitación y suministro de oxígeno	Optimización de medio e inducción enzimática	Producción de 14 U/mL, 40% superior al control	Demuestra el efecto del inductor y la composición del medio.
Lipasas	Hernández Rodríguez	Lipasa	<i>Rhizopus</i> sp.	SSF	Agrolita como	Tipo de solvente,	Evaluación de estabilidad	Conservación	Análisis de estabilidad de

	z et al. (s. f.)		19 y 43aIV		soporte inerte	liofilización y actividad residual	dad en solventes	cercana al 80% de actividad en solventes no polares	lipasas en medios orgánicos.
Lipasas	Peña et al. (s. f.)	Lipasa	Hongos termófilos T1.6aB y 3cVs-31	SSF	Agrolita y aceite de oliva	Temperatura, tiempo de incubación e inductor lipídico	Evaluación de termoe estabilidad	La cepa T1.6aB conservó 100% de actividad tras 4 h a 30, 40 y 50 °C	Relación cepa productora y temperatura con estabilidad de lipasa.
Lipasas	De Jesús Serrat-Díaz et al. (2018)	Lipasa extracelular	Hongos filamentosos lipolíticos	SmF	Aceite de soja	Fuente lipídica, pH y tiempo de fermentación	Selección de cepas productoras	Actividades de 580 y 584 U/L en cepas ML5-32 y ML6-35	Presenta cepas aisladas de ambientes grasos como productoras de lipasa.
Lipasas	Ladrón de Guevara et al. (2018)	Lipasa extracelular	Hongos filamentosos	Fermentación fúngica	Aceite de soja	Fuente de carbono, tiempo de cultivo y actividad extracelular	Aislamiento y selección de cepas	Cuatro cepas acumularon más de 200 U/L en siete días	Relación lipasas fúngicas con aplicaciones en biodiesel y

									biocatálisis.
Amilasas	Vargas et al. (2016)	Glucosamylasa y α -amilasa	<i>Aspergillus niger</i> y otros hongos	SmF	Papa de descarte y sales minerales	pH, temperatura, agitación, tiempo e inóculo	Selección de hongo productor	<i>A. niger</i> produjo 128 U/L a las 48 h	Identificó a <i>A. niger</i> como productor de amilasas con aplicación en detergentes.
Amilasas	De la Cruz et al. (2016)	Amilasa	Hongos filamentosos ambientales	Medios sólido, semisólido y líquido	Suelo, arroz húmedo, aire, pan enmohecido y salvado de trigo	Medio de cultivo y tiempo de incubación	Aislamiento y evaluación en agar almidón	<i>A. niger</i> alcanzó 963 UA/dL	Evidenció producción de amilasa en aislamientos ambientales.
Amilasas	Arguero Tayupanta (2014)	Amilasa	Hongos productores de amilasa	Fermentación con residuos	Salvado de trigo, cáscara de papa y cáscara de arroz	Tipo de residuo, temperatura y tiempo de incubación	Comparación de sustratos	Mayor actividad con salvado de trigo: 83.498 UI	Muestra la influencia del sustrato y su composición nutricional.
Amilasas	Anselmi (2017)	α -amilasa	<i>Aspergillus oryzae</i>	SmF	Afrechillo de trigo	Oxígeno disuelto, pH y presencia de proteínas contaminantes	Evaluación de producción selectiva	Producción de α -amilasa con presencia de proteasas	Señala la necesidad de recuperar y estabilizar la enzima producida.

								minantes	
Amilasas	Figueroa-Ceballos et al. (2019)	Amilasas	Hongos anamorfos	Ensayos en agar almidón	Hojarasca de <i>Quercus</i> sp.	Cepa y capacidad de degradación de almidón	Evaluación de halos de hidrólisis	37 de 40 cepas produjeron amilasas	Amplía el grupo de hongos evaluados para producción amilolítica.
Amilasas	Sancén (2017)	Glucosamilasas	<i>Aspergillus niger</i> y <i>Aspergillus nidulans</i>	Cultivo en medio sólido	Medio con glucosa	Concentración de glucosa y relación carbono/sales minerales	Evaluación de represión catabólica	<i>A. niger</i> alcanzó 2,0 U/mL; glucosa puede ejercer represión catabólica	Explica el efecto de glucosa sobre la producción de amilasas.
Residuos agroindustriales	Ruiz Sabogal (s. f.)	Celulasas	Hongos productores de celulasas	SSF	Residuos de plátano, caña de azúcar, paja de maíz y residuos frutales	Tipo de residuo lignocelulósico	Revisión / evaluación de residuos	Uso de sustratos ricos en celulosa	Refuerza el uso de residuos como fuente de carbono en fermentación fúngica.
Residuos agroindustriales	Florian et al. (2025)	Celulasas	<i>Aspergillus niger</i> y <i>Aspergillus oryzae</i>	SmF	Cascarilla de café y cáscaras de naranja	Tipo de residuo y actividad enzimática	Evaluación de sustratos	Actividades de 0,370 FPU/mL y 0,400	Muestra el uso de residuos de café y naranja

								FPU/ mL	como fuentes de carbono .
Residuos agroindustriales	Pérez-Contreras et al. (2025)	Enzimas industriales	Revisión sobre residuos agroindustriales	No aplica	Bagazos, hojas, pajas, cáscaras y biomasa vegetal	Composición lignocelulósica y disponibilidad del residuo	Revisión documental	Identificación de residuos con celulosa y hemicelulosa	Sustenta el uso de residuos agroindustriales en procesos fermentativos.
Optimización / secretoma	Torres (2020)	Enzimas secretadas	<i>Aspergillus brasiliensis</i>	Cultivo líquido y sólido	Medios comparados para análisis de secretoma	Tipo de cultivo y proteínas secretadas	Análisis de secretoma	Cultivo sólido: 242 proteínas; cultivo líquido: 62 proteínas	Relación tipo de cultivo con perfil de proteínas extracelulares.

2.6. Síntesis y análisis de la información

La información se analizó mediante una síntesis descriptiva y comparativa. Los estudios se agruparon por familia enzimática: celulasas, xilanasas, pectinasas, lipasas y amilasas. En cada grupo se revisaron el microorganismo productor, el sistema de fermentación, el sustrato empleado, las condiciones de operación, la estrategia de optimización y el resultado principal reportado.

La comparación entre fermentación en estado sólido y fermentación sumergida se realizó a partir de los datos disponibles en cada artículo. No se calcularon promedios generales de actividad enzimática, debido a la heterogeneidad en unidades, sustratos, tiempos de

incubación, condiciones de cultivo y métodos de cuantificación. El análisis se orientó a identificar patrones de producción, variables operacionales asociadas con mayor actividad enzimática y limitaciones metodológicas que afectan la comparación entre estudios.

DISCUSIÓN

Este apartado analiza los estudios incluidos a partir de tres variables principales: microorganismo productor, tipo de fermentación y condiciones de operación. La información se organiza por familias enzimáticas: celulasas, xilanasas, pectinasas, lipasas y amilasas. También se compara la fermentación en estado sólido (SSF) y la fermentación sumergida (SmF), con énfasis en el uso de residuos agroindustriales como sustratos.

3.1. Panorama general de la producción enzimática por hongos

La producción fúngica de enzimas depende de la capacidad del microorganismo para secretar proteínas extracelulares y utilizar sustratos complejos como fuente de carbono y energía. En los estudios revisados se reportan con frecuencia los géneros *Aspergillus* sp., *Trichoderma* sp. y *Penicillium* sp., asociados con degradación de biomasa vegetal y producción de enzimas hidrolíticas. El rendimiento enzimático varía según la cepa, el sustrato, el pH, la temperatura, el tiempo de incubación, la humedad en SSF y la agitación o aireación en SmF.

3.2. Comparación entre fermentación en estado sólido (SSF) y fermentación sumergida (SmF)

La fermentación en estado sólido (SSF) se realiza sobre sustratos sólidos con baja humedad libre. Este sistema se emplea con residuos lignocelulósicos como salvados, bagazos, cáscaras y pulpas, debido a su contenido de celulosa, hemicelulosa o pectina. La fermentación sumergida (SmF) se realiza en medio líquido y permite controlar variables como pH, agitación, aireación y transferencia de masa. Esta modalidad facilita el seguimiento del proceso y su ajuste en sistemas con mayor control operacional.

La comparación entre ambas modalidades indica que la SSF se utiliza con frecuencia cuando el proceso emplea residuos sólidos como sustrato, mientras que la SmF permite mayor control de las condiciones de cultivo. La selección del sistema depende de la enzima objetivo, la cepa productora, el sustrato disponible, las variables operacionales y la escala del proceso.

3.3. Resultados por familias enzimáticas

3.3.1. Celulasas

Las celulasas son enzimas hidrolíticas que degradan la celulosa, principal polisacárido estructural de la pared vegetal. Su actividad depende de la acción coordinada de endoglucanasas, exoglucanasas y β -glucosidasas, las cuales participan en la ruptura de enlaces internos, la liberación de celobiosa y la formación de glucosa. Estas enzimas se aplican en biorrefinerías, alimentos, papel, textiles y aprovechamiento de biomasa lignocelulósica (Bhardwaj et al., 2021).

En los artículos revisados, la producción de celulasas se evaluó principalmente en hongos de los géneros *Aspergillus*, *Trichoderma* y *Penicillium*. Las variables analizadas con mayor frecuencia fueron el tipo de sustrato, el tiempo de incubación, el pH, la temperatura y la humedad del sistema fermentativo.

Boondaeng et al. (2024) evaluaron la producción de celulasas por *Aspergillus* sp. IN5 mediante fermentación en estado sólido, usando residuos de soja como sustrato. Los autores analizaron el efecto de la fuente de carbono, el pH, la temperatura y el tiempo de incubación sobre la actividad enzimática. Los aislamientos fúngicos se obtuvieron de suelo superficial rico en humus y se seleccionaron por su actividad celulolítica. El cultivo se realizó en medio de sales mínimas, con siete días de incubación. La mayor producción se obtuvo con residuos de soja, con actividad de celulasa de $2,91 \pm 0,03$ U/g de sustrato y β -glucosidasa de $183,43 \pm 1,99$ U/g de sustrato. Este resultado se relacionó con la composición del residuo, que contiene proteínas, minerales, azúcares y carbohidratos disponibles para el crecimiento fúngico.

La temperatura modificó la actividad de las enzimas evaluadas. La celulasa presentó mayor actividad a 35 °C, mientras que la β -glucosidasa mostró mayor actividad a 40 °C. El pH también influyó en la producción enzimática, debido a que las celulasas fúngicas suelen presentar mejor actividad en condiciones ácidas o ligeramente ácidas. El tiempo de incubación óptimo fue de cinco días; antes de este periodo la producción fue menor y después se redujo por agotamiento de nutrientes y acumulación de subproductos en el medio. Estos resultados muestran que la producción de celulasas depende del ajuste conjunto de la fuente de carbono, la temperatura, el pH y el tiempo de incubación.

Ellilä et al. (2017) evaluaron la producción de celulasa por *Trichoderma reesei* mediante fermentación en estado sólido, usando cáscara de soja como sustrato. Este residuo presentó baja contribución a la viscosidad del medio, aportó nutrientes para el crecimiento del microorganismo y tuvo bajo contenido de lignina, característica relevante porque la lignina puede unirse a las celulasas y afectar su disponibilidad. El estudio empleó una cepa modificada de *T. reesei* para favorecer la secreción de celulasas en presencia de azúcares represores. Cuando se añadió melaza de caña de azúcar como fuente adicional de carbono, la incorporación de un gen de invertasa de *Aspergillus niger* permitió el consumo directo de sacarosa por parte de la cepa.

El mismo trabajo evaluó los costos de producción y encontró que más del 50% del costo de la enzima final correspondía a la fuente primaria de carbono. Este dato permite relacionar la selección del sustrato con la viabilidad económica del proceso. Los autores también reportaron menor productividad con bagazo, paja de caña de azúcar o melaza, lo que confirma que la composición del sustrato modifica el rendimiento final (Ellilä et al., 2017).

Santa Rosa et al. (2018) estudiaron la producción de celulasas por *Penicillium* sp. LMI01, con énfasis en endoglucanasa y β -glucosidasa. La cepa fue aislada de material vegetal en descomposición de la región amazónica. La producción se realizó mediante fermentación sumergida, inoculando 1 mL de suspensión de esporas en 500 mL de medio de Weber y Mendels. Se empleó carboximetilcelulosa como fuente de carbono y un medio con sales, peptona, extracto de levadura y micronutrientes. Para la

comparación, *T. reesei* QM9414 se cultivó bajo las mismas condiciones. La actividad enzimática se evaluó mediante el método estándar de la IUPAC; la endoglucanasa se cuantificó con CMC y la β -glucosidasa con celobiosa. En *Penicillium* sp. LMI01, la actividad máxima de endoglucanasa se observó a las 72 horas de fermentación sumergida, aunque en ese mismo tiempo *T. reesei* QM9414 presentó mayor actividad.

La β -glucosidasa mostró mayor actividad en etapas posteriores de la fermentación. En *Penicillium* sp. LMI01, el pico de actividad se presentó a las 120 horas y superó el valor observado en *T. reesei* QM9414. La actividad total de celulasa del extracto de *Penicillium* sp. fue similar a la del control con *T. reesei*. Al considerar la concentración de proteínas, la actividad específica de FPasa fue mayor en *Penicillium* sp., lo que indica secreción de enzimas celulolíticas funcionales. Estos resultados ubican a *Penicillium* sp. LMI01 como una cepa con capacidad para producir celulasas bajo fermentación sumergida (Santa Rosa et al., 2018).

Soleimaninanadegani et al. (2014) evaluaron la producción de celulasa por *Aspergillus fumigatus* SK1 mediante fermentación en estado sólido, usando racimos de frutos vacíos de palma aceitera como sustrato. Mediante análisis ANOVA se identificaron como variables influyentes el tamaño del inóculo, la humedad, la temperatura y la concentración de sulfato de amonio. Las condiciones óptimas fueron un tamaño de inóculo de 10^9 , humedad de 74%, temperatura de 39 °C y sulfato de amonio de 3,5 g/L. Bajo estas condiciones se obtuvieron actividades máximas de 1,608 U/g para FPasa, 21,1729 U/g para CMCasa y 22,216 U/g para β -glucosidasa.

Mrudula y Murugammal (2011) compararon la producción de celulasa por *Aspergillus niger* mediante fermentación en estado sólido y fermentación sumergida, usando residuos de fibra de coco como sustrato. El hongo se cultivó inicialmente en agar CMC. Los sustratos evaluados, entre ellos salvado de arroz, residuos de fibra de coco, cáscara de arroz y salvado de trigo, fueron molidos y tratados con NaOH al 1% durante una hora. En fermentación sumergida se utilizó un medio con sales, peptona, micronutrientes y residuos de fibra de coco. En fermentación en estado sólido se emplearon 10 g de

residuos de fibra de coco con agua destilada. Al finalizar el proceso, la enzima se extrajo del sustrato, se filtró y se centrifugó.

La máxima producción se obtuvo a las 72 horas en fermentación en estado sólido y a las 96 horas en fermentación sumergida. La actividad se evaluó mediante CMCasa y FPasa. En fermentación en estado sólido se obtuvieron 8,89 U/g y 3,56 U/g de salvado micelial seco para CMCasa y FPasa, respectivamente. En fermentación sumergida se obtuvieron 3,29 U/mL y 2,3 U/mL de caldo de cultivo. Los autores reportaron mayor rendimiento en fermentación en estado sólido, con un valor 14,6 veces superior al obtenido en fermentación sumergida. Las condiciones óptimas fueron pH 6 y temperatura de 30 °C. La adición de peptona, lactosa y residuos de fibra de coco como fuente de carbono incrementó la productividad en ambos sistemas (Mrudula & Murugammal, 2011).

Darabzadeh et al. (2019) evaluaron la producción de celulasa por una cepa mutante de *Trichoderma reesei* CECT 2414 obtenida por radiación gamma, mediante fermentación en estado sólido. Como sustratos se emplearon subproductos de arroz, incluidos cáscara, paja y salvado de arroz. Las esporas se prepararon en solución salina estéril y la celulasa se extrajo con agua destilada. Las variables evaluadas fueron humedad, fuente de fósforo y temperatura de incubación. Las condiciones óptimas fueron humedad de 74%, K_2HPO_4 a 2 g/L como fuente de fósforo y temperatura de 30 °C.

Salihu et al. (2015) evaluaron diferentes residuos agrícolas para la producción de celulasas por *Aspergillus niger*. Los sustratos incluyeron bagazo de caña de azúcar, plátano, tallo de maíz, soja, cáscara de soja, torta de karité, cacahuate y yuca. Todos los residuos permitieron la producción de celulasas después de 96 horas de incubación. La cáscara de soja produjo las mayores actividades, con 9,91 U/g para CMCasa, 6,20 U/g para FPasa y 5,69 U/g para β -glucosidasa.

Sohail et al. (2016) evaluaron la producción de celulasa por *Aspergillus terreus*, aislado de suelo, mediante fermentación en estado sólido y fermentación sumergida. Se emplearon diferentes fuentes de carbono, como CMC, salicina, Sigmacell y papel filtro. La CMC indujo mayor producción de endoglucanasa, mientras que la salicina favoreció la producción de β -glucosidasa. En fermentación sumergida, la producción específica y

volumétrica de celulasa aumentó entre 1,7 y 20 veces frente a la obtenida por fermentación en estado sólido con bagazo de caña de azúcar, mazorca de maíz y sustratos comerciales purificados. La fermentación en estado sólido también permitió obtener concentraciones altas de endoglucanasa y β -glucosidasa.

El mismo trabajo evaluó la termoestabilidad de endoglucanasa y β -glucosidasa. La endoglucanasa presentó mayor termoestabilidad y aumentó su actividad entre 1,2 y 1,5 veces en presencia de K^+ , Ca^{2+} y Mg^{2+} . El pH ligeramente ácido se asoció con mejor rendimiento enzimático, de acuerdo con las condiciones de actividad reportadas para celulasas fúngicas (Sohail et al., 2016).

Dutt y Kumar (2014) evaluaron la optimización de la fermentación en estado sólido para la producción de celulasa por *Aspergillus flavus* y *Aspergillus niger*. La comparación entre ambas cepas se realizó a partir de la actividad de CMCasa. Para *A. flavus* se obtuvo un porcentaje de actividad de 42,69%, mientras que para *A. niger* fue de 40,08%. En ambos casos, la producción en fermentación en estado sólido fue superior a la reportada en fermentación sumergida. Las condiciones óptimas fueron temperatura de incubación de 30 °C, periodo de incubación de cinco días y pH de 4,8, valor compatible con las condiciones ácidas requeridas para el crecimiento fúngico y la producción de celulasas. La fuente de carbono utilizada fue paja de arroz y la fuente de azúcar fue celobiosa para ambas cepas. En *A. flavus*, las actividades óptimas fueron 17,24 U/mL para CMCasa, 1,92 U/mL para FPasa y 0,69 U/mL para β -glucosidasa. En *A. niger*, los valores fueron 24,32 U/mL para CMCasa, 2,47 U/mL para FPasa y 0,82 U/mL para β -glucosidasa. Estos resultados muestran diferencias de actividad entre especies del mismo género bajo condiciones de cultivo similares (Dutt & Kumar, 2014).

Burah et al. (2018) produjeron celulasa mediante fermentación en estado sólido a partir de un cultivo combinado de *Aspergillus niger* y *Trichoderma viride*, aislados de madera en descomposición. Las condiciones óptimas fueron 120 horas de incubación, pH 7 y temperatura de 35 °C. También se reportó que el aumento de la concentración del sustrato incrementó la actividad enzimática. Este trabajo muestra que los cultivos mixtos

pueden emplearse para la producción de celulasa cuando se controlan variables como temperatura, tiempo de incubación, pH y concentración del sustrato (Burah et al., 2018). Narra et al. (2012) produjeron celulasa por *Aspergillus terreus* mediante fermentación en estado sólido, usando paja de arroz como sustrato. La cepa fue aislada de paja degradada y caracterizada mediante criterios fisiológicos y morfológicos. Las variables de optimización fueron tamaño del inóculo, relación de humedad y pH inicial. La actividad de FPasa se cuantificó mediante el procedimiento de la IUPAC con papel filtro como sustrato. La endoglucanasa se midió con CMC y la β -glucosidasa con PNPG. La optimización se realizó mediante diseño Box-Behnken. El tamaño del inóculo modificó el rendimiento enzimático, debido a su efecto sobre el crecimiento fúngico y la disponibilidad de oxígeno y azúcares. Un inóculo elevado puede favorecer la aglomeración celular y reducir la transferencia de oxígeno, mientras que un inóculo bajo prolonga la fase de latencia. El pH óptimo reportado fue 5 (Narra et al., 2012).

Herculano et al. (2011) evaluaron la producción de celulasa por *Aspergillus japonicus* URM5620 mediante fermentación en estado sólido, empleando harina o torta de ricino como sustrato. Para el proceso se utilizó torta de ricino con tamaño de partícula entre 3 y 8 mm. Esta variable puede modificar la porosidad del sustrato y el transporte de nutrientes y oxígeno durante la fermentación. Las actividades máximas reportadas fueron 88,3 U/g para β -glucosidasa, 953,4 U/g para FPasa y 191,6 U/g para endoglucanasa. Las condiciones evaluadas incluyeron cantidad de sustrato, humedad inicial, pH y temperatura. Las condiciones óptimas fueron 5 g de sustrato, humedad inicial de 15%, temperatura de 25 °C y pH 6.

Sharma et al. (2016) evaluaron la producción de celulasa por *Aspergillus niger* mediante fermentación sumergida, usando agua de coco como medio natural y papel periódico como sustrato. La mayor producción se obtuvo con tres días de incubación, 8% de sustrato y 0,07% de glucosa, con una actividad de 0,53 IU/mL. El aumento de la concentración de sustrato y del tiempo de incubación incrementó la actividad hasta un punto óptimo; después de ese periodo, la producción disminuyó. La glucosa también mostró un efecto dependiente de la concentración, ya que su exceso redujo la producción

de celulasa. Los autores identificaron la composición del medio y el tiempo de incubación como variables limitantes del proceso (Sharma et al., 2016).

Mangalanayaki y Madhavan (2015) evaluaron la producción de celulasa por *Trichoderma harzianum* y *Fusarium oxysporum* mediante fermentación en estado sólido, usando cáscara de arroz, semillas de algodón y mazorca de maíz como sustratos. La mayor actividad se obtuvo con semillas de algodón y seis días de incubación, con 0,40 mg/mL para *T. harzianum* y 0,030 mg/min para *F. oxysporum*. Con mazorca de maíz y cinco días de incubación se obtuvieron 0,32 mg/mL para *T. harzianum* y 0,0232 mg/mL para *F. oxysporum*. Estos resultados indican que la actividad enzimática depende de la cepa productora y del sustrato empleado (Mangalanayaki & Madhavan, 2015).

Navaneethapandian et al. (2020) produjeron celulasa por *Aspergillus flavus* SB04 mediante fermentación en estado sólido, usando salvado de arroz como sustrato. La fermentación se evaluó durante 28 días y se optimizaron variables como pH, temperatura, humedad, fuentes de carbono y fuentes de nitrógeno. La mayor producción se obtuvo con pH 6, temperatura de 33 °C, humedad inicial de 75 mL y 14 días de fermentación. La optimización se realizó mediante metodología de superficie de respuesta. Los autores reportaron que el tiempo de incubación, el pH y la humedad modificaron el rendimiento enzimático; después de ciertos periodos de fermentación, la degradación del sustrato y los cambios metabólicos redujeron la producción de celulasa (Navaneethapandian et al., 2020).

Sajith et al. (2014) evaluaron la producción de celulasa por *Aspergillus flavus* BS1 mediante fermentación sumergida y fermentación en estado sólido. En fermentación sumergida se emplearon sales basales suplementadas con 1% de carboximetilcelulosa, obteniendo un rendimiento máximo de endoglucanasa de 2,793 U/mL a 28 °C y cinco días de incubación. En fermentación en estado sólido se utilizó harina de tapioca al 10% en serrín, con un rendimiento de 5,408 U/g de sustrato seco a 28 °C y tres días de incubación. La producción en fermentación en estado sólido fue aproximadamente el doble de la obtenida en fermentación sumergida. La adición de una fuente natural de carbono aumentó la producción de celulasa, lo que indica la capacidad de *A. flavus* BS1 para producir esta enzima en medios lignocelulósicos (Sajith et al., 2014).

Gomathi et al. (2012) estudiaron la producción de CMCasa por *Aspergillus flavus* mediante fermentación sumergida con salvado de trigo. La mayor producción se obtuvo con tres días de incubación, pH 6, temperatura de 30 °C, 4% de inóculo en Czapek Dox, 4% de salvado de trigo y 1% de peptona. También se evaluó el efecto de iones metálicos sobre la actividad enzimática. Los iones Zn^{2+} , Cu^{2+} , Na^{2+} y Ca^{2+} actuaron como activadores de la actividad enzimática. Los parámetros cinéticos indicaron estabilidad frente a variaciones de pH y temperatura.

Rubeena et al. (2013) evaluaron una cepa de *Trichoderma harzianum* con actividad celulolítica, hemicelulolítica y ligninolítica en ensayos en placa. Para estudiar la producción de celulasa, se empleó un medio de sales basales con fuentes sintéticas de carbono, como glucosa, dextrosa, maltosa y lactosa, y fuentes naturales como cáscara de plátano, harina de plátano, papa y tapioca. También se evaluaron fuentes de carbono y nitrógeno, entre ellas extracto de carne, extracto de levadura, peptona y $NaNO_3$. Las condiciones óptimas fueron pH 4 y temperatura de 28 °C, con una actividad de celulasa de 146 U/mL. Entre las fuentes naturales, las harinas de plátano y papa produjeron actividades comparables a las obtenidas con CMC, con valores de 147 U/mL y 168 U/mL, respectivamente. El $NaNO_3$ fue la fuente de nitrógeno con mejor respuesta, con una producción de celulasa de 150 U/mL. Estos resultados indican que *T. harzianum* puede producir celulasas a partir de fuentes sintéticas y naturales de carbono.

Los artículos sobre celulasas muestran que el rendimiento enzimático depende de la interacción entre cepa, sustrato y condiciones de cultivo. Las condiciones reportadas con mayor frecuencia se ubican entre 28 y 35 °C, pH ácido o ligeramente ácido y periodos de incubación entre tres y seis días, aunque algunos estudios emplean tiempos mayores según el sustrato y el microorganismo. La fermentación en estado sólido reporta actividades favorables con residuos lignocelulósicos como soja, arroz, coco, paja y salvado. La fermentación sumergida permite mayor control de las variables del medio y facilita la comparación de cepas bajo condiciones definidas.

La selección del microorganismo y del sustrato modifica directamente la actividad obtenida. Los géneros *Aspergillus*, *Trichoderma* y *Penicillium* se reportan con frecuencia, pero las especies y cepas presentan respuestas distintas bajo condiciones similares. Por

esta razón, la comparación entre estudios requiere registrar especie, cepa, sustrato, tipo de fermentación, condiciones de operación y unidad de actividad enzimática.

3.3.2. Xilanasas

Las xilanasas son enzimas que hidrolizan el xilano, principal componente de la hemicelulosa en biomasa vegetal. Su actividad permite liberar xilooligosacáridos y azúcares fermentables, con aplicaciones en papel, alimentos, clarificación, panificación, biocombustibles y pretratamiento de residuos lignocelulósicos (Bhardwaj et al., 2019).

En los trabajos revisados, la producción de xilanasas se evaluó principalmente en hongos de los géneros *Aspergillus*, *Penicillium* y *Trichoderma*, además de hongos termófilos. Los sustratos más frecuentes fueron salvado de trigo, paja de sorgo, paja de trigo, residuos de palma y torta de *Jatropha curcas*. Las variables de optimización incluyeron humedad, pH, temperatura, tiempo de incubación, tamaño de partícula y condiciones de extracción.

Pal y Khanum (2010) evaluaron la producción y extracción de xilanasas por *Aspergillus niger* DRF-5 mediante fermentación en estado sólido. Los autores analizaron el efecto de los sustratos sólidos, el medio de humectación, la humedad inicial, el tiempo y la temperatura de incubación. La mayor actividad fue de 2596 UI/g de sustrato seco, obtenida con una mezcla de torta de soja y salvado de trigo en proporción 30:70, humedad de 70% con solución salina mineral, temperatura de 40 °C y seis días de incubación. También se optimizaron parámetros de extracción, como volumen de extractante, agitación y tiempo de recuperación. Con agua como extractante y centrifugación a 200 rpm durante una hora, se obtuvo una recuperación de 92,5%. La optimización del medio y de la extracción incrementó 5,4 veces la producción de xilanasas.

La cepa productora fue aislada de suelo cercano a residuos de verduras y frutas. El inóculo se preparó con una suspensión final de 1×10^6 esporas/mL. La fermentación en estado sólido se realizó con bagazo de caña de azúcar, cáscara de piña, cáscara de plátano, maíz y salvado de arroz, previamente macerados, humedecidos e inoculados con 1 mL de suspensión de esporas. La combinación de sustratos carbonados y nitrogenados modificó la producción, debido a su efecto sobre la disponibilidad de nutrientes, la dispersión del calor y la transferencia de oxígeno. El material rico en

proteína en forma de polvo favoreció la mezcla con el sustrato carbonado. La actividad mínima se obtuvo con salvado de trigo (820 UI/gds), mientras que la mayor actividad se registró con una mezcla de salvado de trigo y torta de soja en proporción 70:30 (1545 UI/gds), lo que indica que la relación carbono/nitrógeno influye en la producción enzimática (Pal & Khanum, 2010).

Adhyaru et al. (2015) emplearon *Aspergillus tubingensis* FDHN1 para producir xilanasas con bajo nivel de celulasa mediante fermentación en estado sólido. Se evaluaron varios residuos agrícolas y la paja de sorgo fue el sustrato con mejor respuesta. La producción inicial alcanzó 2449 U/g. La xilanasas crudas presentaron estabilidad en un rango de pH entre 3 y 8 durante 24 horas, además de estabilidad térmica. El análisis por electroforesis y zimograma mostró la presencia de múltiples formas de xilanasas.

Los parámetros de extracción también fueron optimizados. La mayor recuperación de xilanasas fue de 4105 U/g, usando una relación extractante/sólido de 12:1, tampón citrato de sodio 0,05 M a pH 6,5, agitación de 150 rpm, 90 minutos de extracción y temperatura de 40 °C. Estas condiciones aumentaron 6,66 veces la recuperación de xilanasas respecto a las condiciones iniciales (Adhyaru et al., 2015).

Pandya y Gupte (2012) evaluaron la producción de xilanasas extracelulares por *Aspergillus tubingensis* JP-1 mediante fermentación en estado sólido. Se analizaron pH inicial, agentes humectantes, humedad, surfactantes, fuentes de nitrógeno, aditivos y pretratamientos del sustrato. La paja de trigo fue el sustrato con mejor rendimiento para producir xilanasas con baja actividad celulolítica. La mayor producción se obtuvo a los ocho días, con temperatura de 30 °C, pH 6,0 y relación de humedad 1:5, alcanzando 6887 U/g de paja de trigo sin tratar. La xilanasas crudas se aplicó en la sacarificación de paja de trigo, salvado de trigo y salvado de arroz. El pretratamiento con NaOH 1N y NH₄SO₄ 1N mejoró la hidrólisis enzimática de la paja de trigo (Pandya & Gupte, 2012).

Liao et al. (2012) produjeron enzimas xilanolíticas acidófilas por *Penicillium oxalicum* GZ-2 mediante fermentación sumergida. Los sustratos evaluados fueron paja de trigo, rastrojo de maíz, salvado de trigo y paja de arroz. La expresión de isoformas de xilanasas dependió del tipo de sustrato y de la fuente de nitrógeno. Mediante zimogramas SDS-

PAGE se identificó que la paja de trigo fue el mejor inductor, con actividad de xilanasas de 115,2 U/mL y β -xilosidasa de 89 mU/mL. Las condiciones óptimas fueron temperatura de 50 °C y pH 4,0. Las xilanasas conservaron actividad en un rango amplio de pH y mantuvieron más del 90% de actividad a 50 °C durante 30 minutos. Estos resultados muestran que *P. oxalicum* GZ-2 produce xilanasas acidófilas con estabilidad térmica (Liao et al., 2012).

Da Silva Delabona et al. (2012) evaluaron el efecto de la humedad inicial en la producción de enzimas degradadoras de biomasa por *Aspergillus niger* P47C3 y *Aspergillus fumigatus* P40M2 mediante fermentación en estado sólido. Los residuos evaluados fueron salvado de trigo, salvado de soja, bagazo de naranja y bagazo de caña de azúcar. El salvado de trigo y el salvado de soja fueron los sustratos con mejor respuesta. La mayor actividad de xilanasas fue de 1055,6 UI/g con salvado de trigo y 50% de humedad inicial. El complejo enzimático también presentó actividad de celulasa de 5,0 FPU/g y endoglucanasa de 56,6 UI/g. El complejo obtenido con *A. fumigatus* P40M2 mostró actividad en pH ácido y temperaturas entre 50 y 65 °C.

Joshi y Khare (2011) evaluaron la producción de xilanasas por el hongo termófilo *Scytalidium thermophilum* mediante fermentación en estado sólido, usando torta desaceitada de *Jatropha curcas* como sustrato. La cepa se mantuvo en agar papa dextrosa a 4 °C y el inóculo se preparó con solución salina estéril y Tween-80 al 0,1%. La fermentación se realizó con 5 g de torta desaceitada, humedad 1:2,5, inóculo de 1×10^3 esporas e incubación a 45 °C. La actividad de xilanasas se determinó con xilano de cáscara de avena a 50 °C durante 15 minutos.

La optimización del proceso indicó que el sustrato debía suplementarse con 1% de xilano de cáscara de avena, ajustarse a pH 9, humedad 1:3 p/v, inóculo de 1×10^6 esporas por 5 g de torta y temperatura de incubación de 45 °C. Bajo estas condiciones se obtuvo una actividad de 1445 U/g de torta desaceitada. La enzima se evaluó en el blanqueo biológico de pulpa de papel, lo que muestra una aplicación técnica del extracto enzimático producido a partir de este subproducto (Joshi & Khare, 2011).

Mardawati et al. (2018) evaluaron la producción de xilanasa a partir de biomasa lignocelulósica residual de palma aceitera. Se emplearon las cepas *Trichoderma viride* ITB CC L67, *Aspergillus niger* ITB CC L51 y *Penicillium* sp. ITB CC L96. Las variables analizadas fueron tiempo de incubación, tamaño de partícula del sustrato y proporción de racimos de frutos vacíos de palma aceitera en el medio líquido. La actividad aumentó durante las primeras 36 horas de incubación. A las 36 horas, las actividades fueron 815 U/mL para *T. viride*, 624 U/mL para *A. niger* y 789 U/mL para *Penicillium* sp.

El tamaño de partícula de la fibra de palma aceitera modificó el crecimiento fúngico y la producción de xilanasa. Las partículas de menor tamaño favorecieron la formación de biomasa y se asociaron con mayor actividad enzimática. Al comparar las tres cepas evaluadas, *T. viride* ITB CC L67 presentó la mayor producción de xilanasa, con una temperatura óptima de 32,8 °C y una proporción de sustrato de 0,63 (Mardawati et al., 2018).

Lin et al. (2015) evaluaron la producción de xilanasa por *Penicillium ramulosum* N1, cepa aislada de madera en descomposición y productora de xilanasas y celulasas extracelulares. La adición de 1% de paja de cebada como fuente de carbono permitió obtener una actividad de xilanasa de 250 U/mL. Las condiciones óptimas reportadas fueron temperatura de 55 °C y pH 3. La enzima conservó actividad en condiciones ácidas y presentó resistencia frente a proteasas.

Liao et al. (2015) analizaron la producción de múltiples xilanasas por *Penicillium oxalicum* GZ-2 usando residuos agrícolas como sustrato. Mediante zimografía y MALDI-TOF-MS/MS se identificaron ocho bandas activas asociadas con xilanasas putativas. Estas enzimas estuvieron codificadas por seis genes de xilanasa, entre ellos *xyn10A*, *xyn11A*, *xyn10B* y *xyn11B*, expresados en *Pichia pastoris*. Los genes *xyn10A* y *xyn10B* pertenecieron a la familia 10 de glucósido hidrolasas, mientras que *xyn11A* y *xyn11B* correspondieron a la familia 11. Las enzimas fueron activas frente a xilanos y presentaron diferencias en propiedades catalíticas, parámetros cinéticos y especificidad por sustrato (Liao et al., 2015).

Los estudios sobre xilanasas muestran que la actividad depende del sustrato, la humedad, el tamaño de partícula, el pH, la temperatura y las condiciones de extracción. Varias xilanasas fúngicas conservaron actividad en rangos amplios de pH y temperatura, lo que permite su evaluación en procesos como bioblanqueo, alimentos y sacarificación de biomasa. Los residuos como paja de trigo, salvado, biomasa de palma y torta de *Jatropha curcas* se reportan como sustratos útiles por su contenido de xilano y su disponibilidad como subproductos agroindustriales.

3.3.3. Pectinasas

Las pectinasas son enzimas que degradan pectina, polisacárido presente en la pared celular vegetal y en la lámina media de frutas y otros tejidos vegetales. Su actividad se aplica en clarificación de jugos, extracción de compuestos fenólicos, maceración de tejidos, obtención de colorantes naturales y procesos textiles (Haile & Ayele, 2022).

En los artículos analizados, los sustratos empleados con mayor frecuencia fueron residuos de frutas y otros materiales vegetales ricos en pectina. La actividad pectinolítica dependió de la cepa, la composición del medio, el pH, la temperatura, el tiempo de fermentación y la presencia de inductores como pectina cítrica.

Tirado et al. (2022) evaluaron la producción de pectinasas por *Aspergillus niger* ATCC 6275 mediante fermentación sumergida. Como fuente de carbono se utilizaron cáscaras de naranja y limón provenientes de residuos agroindustriales, previamente secadas, molidas y tamizadas. El medio de fermentación incluyó medio mineral, glucosa al 1% y 2% de cáscara residual. El inóculo correspondió a una suspensión de $1,8 \times 10^6$ esporas/mL, con incubación a 35 °C, pH 5 y 120 rpm. La mayor actividad se obtuvo a las 72 horas con cáscara de naranja, con 28,53 U/mL, mientras que con cáscara de limón se obtuvo 18,45 U/mL.

El análisis estadístico mostró efecto del cosustrato sobre la producción de pectinasas ($p < 0,05$). En un trabajo paralelo con la misma cepa y residuos de palma como sustrato, se obtuvo una actividad de pectinasa de 41,6 U/mL a las 72 horas, con temperatura de 30 °C y 5% de concentración de residuo. Estos datos indican que el tipo de sustrato y su concentración modifican la actividad enzimática alcanzada (Tirado et al., 2022).

Osorio Díaz (2022) evaluó residuos agroindustriales de piña y maracuyá como fuentes de carbono para la producción de enzimas pectinolíticas por cepas de *Aspergillus* sp. Los sustratos analizados fueron albedo de piña, albedo de maracuyá, mezclas de ambos residuos y pectina comercial. Las cepas con actividad pectinolítica fueron *Aspergillus* M6P21, *Aspergillus* MM3 y *Aspergillus* M16P21. En la cepa M6P21 se obtuvo 0,2816 g/L con albedo de piña, 0,2740 g/L con albedo de maracuyá, 0,3923 g/L con la mezcla de ambos albedos y 0,3090 g/L con pectina comercial. En la cepa MM3 se reportaron 0,2856 g/L con albedo de piña, 0,2694 g/L con albedo de maracuyá, 0,2549 g/L con la mezcla y 0,3090 g/L con pectina comercial. Estos resultados muestran que, aun con una misma fuente de carbono, la producción varía según la cepa utilizada.

El mismo estudio evaluó el efecto del pH durante tres días, usando valores de 4,0, 5,6 y 6,5. La producción enzimática fue mayor en pH 6,5 y 4,0. Las enzimas obtenidas también se probaron en jugos de piña, maracuyá, carambolo y guayaba agría, donde se observó capacidad de clarificación asociada a la actividad pectinolítica (Osorio Díaz, 2022).

Dongo Martínez y Vizcarra Llerena (2014) evaluaron la producción conjunta de pectinasas y celulasas mediante fermentación en estado sólido, usando cáscara de cebolla y orujo de cebada como medios de cultivo. Las cepas de *Trichoderma* sp. y *Aspergillus niger* fueron aisladas y purificadas a partir de tierra agrícola. La producción enzimática se indujo con pectina cítrica al 0,75% y carboximetilcelulosa al 0,5% como fuentes de carbono. El inóculo se preparó con $4,5 \times 10^7$ esporas/mL de *A. niger* y *Trichoderma* sp. La actividad enzimática fue de 4,16 mg de glucosa/mL de extracto celolítico y 67,53 mg de azúcar/mL de extracto pectinolítico. Las enzimas obtenidas se aplicaron en la extracción de bixina a partir de semilla de achiote, proceso asociado con degradación de pared celular vegetal (Dongo Martínez & Vizcarra Llerena, 2014).

Valle-Ortiz et al. (2024) evaluaron pectinasas producidas por *Aspergillus niger* NRRL 332 para la extracción de compuestos fenólicos durante la maceración de uva. La producción se realizó mediante fermentación sumergida, con evaluación de temperatura, pH y cinética de crecimiento. Las condiciones óptimas fueron 30 °C y pH 5,5. La máxima actividad se obtuvo a las 72 horas, con una producción de 9,6 U/mL de pectinasa. En la

aplicación sobre uva, el uso de pectinasas incrementó la concentración de fenoles solubles totales, variable relacionada con características sensoriales del producto final (Valle-Ortiz et al., 2024).

Reginatto et al. (2017) evaluaron la producción de pectinasa por *Aspergillus niger* LB-02-SF mediante fermentación sumergida, con posterior análisis del proceso en fermentación en estado sólido. Se estableció un medio de cultivo y se evaluó la adición de pectina cítrica como inductor enzimático después del crecimiento de biomasa. La ausencia de glucosa redujo el crecimiento celular, pero favoreció la producción de pectinasa. La concentración máxima de biomasa fue de 11 g/L a las 48 horas. Cuando la pectina se añadió al inicio del proceso, la producción de pectinasa alcanzó 14 U/mL, valor 40% superior al control. También se optimizaron pH, agitación y suministro de oxígeno como variables del proceso (Reginatto et al., 2017).

En los estudios sobre pectinasas, los sustratos más frecuentes fueron residuos con contenido de pectina, especialmente cáscaras cítricas, albedos de frutas y otros subproductos vegetales. La producción dependió de la fuente de carbono, la concentración del sustrato, la cepa productora, el pH y la presencia de inductores como pectina cítrica. Las aplicaciones reportadas se relacionan con clarificación de jugos, extracción de colorantes y recuperación de compuestos fenólicos.

3.3.4. Lipasas

Las lipasas son enzimas que catalizan la hidrólisis de triglicéridos y pueden participar en reacciones de esterificación y transesterificación. Se aplican en alimentos, detergentes, síntesis de biocombustibles y biotransformaciones, especialmente cuando se requiere estabilidad frente a temperatura o solventes orgánicos (Kumar et al., 2023).

En los trabajos revisados se evaluó la producción de lipasas fúngicas y su comportamiento bajo condiciones de aplicación. Las variables analizadas incluyeron estabilidad térmica, actividad residual en solventes orgánicos y capacidad de crecimiento de las cepas en medios ricos en aceites o grasas.

Hernández Rodríguez et al. (s. f.) evaluaron lipasas producidas por cepas termotolerantes de *Rhizopus* sp. 19 y 43aIV mediante fermentación en estado sólido, usando agrolita como soporte inerte. La materia fermentada fue liofilizada a $-50\text{ }^{\circ}\text{C}$ durante 12 horas. Los biocatalizadores se emplearon para determinar actividad residual frente a solventes no polares, polares próticos y polares apróticos. La actividad enzimática se midió con ácido oleico como referencia. Las lipasas conservaron cerca del 80% de su actividad en solventes no polares, posiblemente por la retención de una capa acuosa sobre la proteína, necesaria para mantener la flexibilidad estructural asociada con la actividad catalítica.

El etanol redujo la estabilidad de los biocatalizadores y afectó las reacciones de hidrólisis y síntesis enzimática. Este efecto se relacionó con la interacción del solvente con el sitio activo de la lipasa. En contraste, los solventes polares apróticos no redujeron la estabilidad ni la capacidad de hidrólisis sobre ácido oleico. Estos resultados muestran que la actividad de las lipasas depende del tipo de solvente empleado en el medio de reacción (Hernández Rodríguez et al., s. f.).

Peña et al. (s. f.) evaluaron el efecto de la temperatura sobre lipasas producidas por hongos termófilos. Se trabajó con las cepas T1.6aB y 3cV s-3 1, usando agrolita como soporte y medio Pontecorvo con aceite de oliva como inductor enzimático. Las lipasas se extrajeron con agua y la actividad se determinó mediante hidrólisis de p-nitrofeniloctanoato. La lipasa de la cepa T1.6aB conservó el 100% de actividad después de cuatro horas de incubación a $30\text{ }^{\circ}\text{C}$, $40\text{ }^{\circ}\text{C}$ y $50\text{ }^{\circ}\text{C}$. La lipasa de la cepa 3cV presentó menor actividad durante la primera hora, aunque duplicó su actividad después de cuatro horas a $30\text{ }^{\circ}\text{C}$ y $40\text{ }^{\circ}\text{C}$. Estos datos indican que la termoestabilidad depende de la cepa productora y del tiempo de incubación.

De Jesús Serrat-Díaz et al. (2018) evaluaron cuatro cepas de hongos filamentosos lipolíticos para producir lipasa extracelular mediante fermentación sumergida. Las cepas fueron aisladas de materiales contaminados con aceite vegetal: MS1-5 se obtuvo de sedimentos en zanjas de drenaje de petróleo crudo, MS2-8 de suelo contaminado con residuos de petróleo, y ML5-32 y ML6-35 de aguas residuales con diferente contenido

de grasa. Se empleó aceite de soja como fuente de carbono. Las cepas ML5-32 y ML6-35 presentaron las mayores actividades a las 48 horas de fermentación y pH 4,8, con valores de 580 U/L y 584 U/L, respectivamente.

Ladrón de Guevara et al. (2018) aislaron cepas fúngicas lipolíticas a partir de materiales contaminados con residuos de aceite vegetal, debido al interés de estas enzimas en reacciones asociadas con síntesis de biodiesel. Se evaluaron 40 cepas usando aceite de soja como única fuente de carbono y un medio con extracto de levadura, peptona y glucosa. De esta selección, se aislaron 12 cepas de hongos filamentosos, de las cuales cuatro acumularon más de 200 U/L de lipasa extracelular en siete días. En los cultivos se observó biomasa filamentosa compacta o difusa. Los autores reportaron que las lipasas producidas conservaron actividad entre 40 °C y 60 °C, con estabilidad hasta cuatro horas en algunas condiciones evaluadas.

En los estudios sobre lipasas, la estabilidad de la enzima fue una variable central, además de la cantidad producida. Las cepas fúngicas aisladas de ambientes ricos en aceites o grasas produjeron lipasas extracelulares con actividad medible. La conservación de actividad frente a solventes orgánicos y temperaturas moderadas permite considerar estas enzimas para procesos de síntesis, alimentos y biodiesel. Sin embargo, la comparación entre estudios requiere mayor uniformidad en unidades, condiciones de ensayo y criterios de actividad.

3.3.5. Amilasas

Las amilasas son enzimas que degradan almidón mediante ruptura de enlaces glucosídicos, con formación de dextrinas, maltosa o glucosa según el tipo de enzima. Se aplican en alimentos, panificación, detergentes, fermentaciones industriales y producción de alcohol (Vargas et al., 2016).

En los estudios revisados se evaluaron cepas de *Aspergillus*, *Penicillium*, *Geotrichum* y hongos anamorfos. Los sustratos empleados incluyeron materiales ricos en almidón y residuos agroindustriales como papa, trigo y arroz.

Vargas et al. (2016) evaluaron hongos productores de amilasas, entre ellos *Penicillium expansum*, *P. digitatum*, *P. islandicum*, *Aspergillus clavatus*, *A. ochraceus*, *A. niger*, *A. fumigatus*, *A. oryzae*, *A. flavus*, *A. nidulans* y *Geotrichum candidum*. El medio de fermentación se preparó con papa de descarte y sales KH_2PO_4 , MgSO_4 y NaNO_3 a pH 4. El inóculo fue de 2×10^6 conidios/mL, con incubación a 25 °C y agitación de 250 rpm. La mayor producción fue obtenida por *A. niger* a las 48 horas, con 128 U/L. El rendimiento respecto a la biomasa fue de 18,3 U/g. Las enzimas producidas correspondieron a glucoamilasa y α -amilasa, con actividad en un rango de temperatura entre 20 °C y 40 °C y pH entre 4 y 8 (Vargas et al., 2016).

De la Cruz et al. (2016) aislaron hongos filamentosos ambientales a partir de suelo, arroz húmedo, aire y pan enmohecido. Se emplearon agar Sabouraud y agar almidón al 1% suplementado con sales para evaluar la producción de amilasas. Después de siete días de incubación, la actividad enzimática se determinó mediante halos de hidrólisis en agar almidón. El hongo con mayor producción fue *Aspergillus niger*, con 963 UA/dL. Este resultado se relacionó con su capacidad de crecimiento en medios con requerimientos nutricionales simples.

El mismo estudio comparó medios sólidos, semisólidos y líquidos. El medio sólido con salvado de trigo favoreció la producción de amilasa por *A. niger*, posiblemente por su aporte de nutrientes y compuestos disponibles para el crecimiento fúngico (de la Cruz et al., 2016).

Arguero Tayupanta (2014) evaluó residuos agroindustriales para la producción de amilasa, incluyendo salvado de trigo, cáscara de papa y cáscara de arroz. El salvado de trigo presentó la mayor actividad, con 83.498 UI. La cáscara de papa alcanzó 52.092 UI a 30 °C y 48 horas de incubación, mientras que la cáscara de arroz presentó la menor actividad, con 12.471 UI a 30 °C. La diferencia entre sustratos se relacionó con su composición nutricional, especialmente el contenido de proteínas. El análisis económico del proceso indicó factibilidad para reducir costos en la producción de enzimas mediante el uso de residuos agroindustriales.

Anselmi (2017) evaluó la producción selectiva de α -amilasa por *Aspergillus oryzae* mediante fermentación sumergida, usando afrechillo de trigo como subproducto agroindustrial. La producción de α -amilasa estuvo acompañada por proteínas con actividad proteolítica, como leucina aminopeptidasa A y proteasa alcalina 1, que pueden afectar la estabilidad de la enzima. La glucoamilasa no requirió separación estricta de la α -amilasa, debido a que ambas enzimas pueden actuar de forma complementaria. El estudio también señaló limitaciones del cultivo en erlenmeyer por el bajo control sobre oxígeno disuelto y pH del medio.

Figueroa-Ceballos et al. (2019) evaluaron 40 cepas de hongos anamorfos aisladas de hojarasca de *Quercus* sp. para determinar su capacidad amilolítica. La actividad se evaluó mediante halos de degradación en agar almidón. De las cepas evaluadas, 37 produjeron amilasas, lo que correspondió al 92,5%. La cepa *Virgaria nigra* SL12517 presentó la mayor actividad amilolítica. Estos resultados indican que los hongos anamorfos también pueden producir amilasas con actividad detectable en ensayos de degradación de almidón.

Sancén (2017) comparó la producción de amilasas en cultivo sumergido y en medio sólido. El cultivo sumergido puede presentar represión catabólica por carbono cuando hay glucosa disponible en el medio, mientras que el cultivo en medio sólido puede reducir este efecto bajo determinadas condiciones. La glucosa puede actuar como fuente represora de carbono y disminuir la producción de amilasas si no se controla su concentración. La mayor actividad glucoamilasa se obtuvo al tercer día de cultivo con *Aspergillus niger*, con 2,0 U/mL en medio CMS. En *A. nidulans* se obtuvo 1,0 U/mL en el mismo medio. El control de la relación carbono/sales minerales fue necesario para evaluar el efecto de la glucosa sin reducir la actividad amilolítica (Sancén, 2017).

En los estudios sobre amilasas, *Aspergillus niger* se reporta con frecuencia como productor eficiente, especialmente con sustratos ricos en almidón y subproductos como salvado de trigo, papa y arroz. El medio sólido favoreció la producción en algunas condiciones, mientras que la fermentación sumergida permitió controlar variables como pH y oxígeno disuelto. La represión catabólica por glucosa aparece como una variable

relevante, debido a que puede reducir la producción si la fuente de carbono no se ajusta de forma adecuada.

3.4. Residuos agroindustriales como materia prima

Los estudios revisados emplean residuos agroindustriales como sustratos para la producción de enzimas fúngicas. Entre los materiales reportados se incluyen cáscaras, bagazos, salvados, pulpas y biomasa lignocelulósica. Estos residuos pueden reducir el costo del medio de cultivo y aprovechar materiales derivados de procesos agrícolas o industriales.

La variabilidad del residuo constituye una limitación técnica. Su composición química, humedad, tamaño de partícula y grado de pretratamiento pueden modificar el crecimiento fúngico y la actividad enzimática. Por esta razón, la selección del sustrato debe acompañarse de caracterización previa y control de condiciones antes de comparar rendimientos o proponer procesos a mayor escala.

Ruiz Sabogal (s. f.) estudió la producción de celulasas mediante fermentación en estado sólido, usando sustratos con disponibilidad de celulosa como fuente de carbono. Entre los subproductos evaluados se incluyeron residuos de plátano, caña de azúcar, paja de maíz y residuos frutales. El uso de estos materiales también se reporta en la producción de otras enzimas fúngicas, debido a su disponibilidad y a su composición lignocelulósica.

Florian et al. (2025) evaluaron cascarilla de café y cáscaras de naranja como fuentes de carbono para la producción de celulasas mediante fermentación sumergida. Las celulasas producidas por *Aspergillus niger* y *Aspergillus oryzae* presentaron actividades de 0,370 FPU/mL con cascarilla de café y 0,400 FPU/mL con cáscaras de naranja. Estos resultados indican que ambos residuos pueden emplearse como sustratos para la producción fúngica de celulasas.

Pérez-Contreras et al. (2025) describen el uso de residuos agroindustriales en México como alternativa para la producción de enzimas de interés industrial. Entre los materiales reportados se incluyen bagazos, cáscaras de maíz, hojas de maíz, paja de trigo, cáscara plateada, cáscara de cacao y hojas de plátano. Estos residuos contienen celulosa y

hemicelulosa, compuestos que pueden actuar como fuentes de azúcares fermentables, entre ellos glucosa y xilosa. Su aprovechamiento requiere considerar la composición del residuo y el tratamiento previo necesario para favorecer el crecimiento microbiano y la producción enzimática (Pérez-Contreras et al., 2025).

3.5. Optimización de condiciones y análisis del secretoma

Los estudios revisados emplean metodologías de optimización para ajustar variables como pH, temperatura, humedad, tiempo de incubación, concentración de sustrato y fuente de nitrógeno. Estos diseños permiten evaluar el efecto individual y combinado de las variables sobre la actividad enzimática.

El análisis del secretoma permite identificar las proteínas secretadas por el hongo bajo diferentes condiciones de cultivo. Esta herramienta se utiliza para relacionar el tipo de fermentación, la composición del medio y el perfil de enzimas extracelulares producido por el microorganismo.

Torres (2020) comparó el secretoma de *Aspergillus brasiliensis* en cultivo líquido y sólido. El cultivo sólido presentó 242 proteínas identificadas, frente a 62 proteínas en cultivo líquido. Este resultado indica que el cultivo sólido puede favorecer una mayor diversidad de proteínas secretadas bajo las condiciones evaluadas. El análisis del secretoma permite complementar la evaluación de actividad enzimática con la identificación de proteínas asociadas al proceso fermentativo.

3.6. BreCONCLUSIONES

La fermentación en estado sólido y la fermentación sumergida presentan condiciones operativas diferentes para la producción fúngica de enzimas industriales. La fermentación en estado sólido se emplea con frecuencia cuando el proceso utiliza residuos lignocelulósicos como sustrato, debido a que estos materiales aportan carbono, estructura física y humedad retenida. La fermentación sumergida permite mayor control de variables como pH, aireación y agitación, lo que favorece la reproducibilidad del cultivo y su ajuste en sistemas de biorreactor.

Los géneros *Aspergillus* sp., *Trichoderma* sp. y *Penicillium* sp. fueron los microorganismos más reportados en los artículos revisados. Su uso se relaciona con la secreción extracelular de enzimas y con su capacidad de crecimiento en sustratos agroindustriales. Sin embargo, los resultados no deben generalizarse por género, ya que la actividad enzimática varía entre especies, cepas, sustratos y condiciones de cultivo.

Los residuos agroindustriales se emplean como sustratos para la producción de celulasas, xilanasas, pectinasas, lipasas y amilasas. Entre los materiales más reportados se encuentran cáscaras, bagazos, salvados, pulpas y otros subproductos vegetales. Su uso puede disminuir el costo del medio de cultivo y aprovechar biomasa residual, siempre que el sustrato sea caracterizado y se controlen variables como humedad, tamaño de partícula, composición química y pretratamiento.

La comparación entre estudios presenta limitaciones metodológicas. Las diferencias en unidades de actividad enzimática, métodos de cuantificación, sustratos, tiempos de incubación y reporte de variables operacionales dificultan el contraste directo entre publicaciones. La estandarización de protocolos, el registro completo de las condiciones de cultivo y la evaluación en escala piloto son necesarios para mejorar la comparación de resultados y orientar su aplicación industrial.

DECLARACIÓN DEL USO DE INTELIGENCIA ARTIFICIAL

Los autores declaran que no se utilizaron herramientas de inteligencia artificial.

CONFLICTO DE INTERESES

Los autores declaran que no tienen conflicto de intereses

REFERENCIAS BIBLIOGRÁFICAS

Adebami, G. E., Adebayo-Tayo, B. C., Kuila, A., Babalola, B. A., & Abiala, M. A. (2025). Biosourcing and optimization of fungal lipase production from cheap agro waste via solid state fermentation. *Scientific Reports*, 15, 20967. <https://doi.org/10.1038/s41598-025-06505-9>

Adhyaru, D. N., Bhatt, N. S., & Modi, H. A. (2015). Optimization of upstream and downstream process parameters for cellulase-poor-thermo-solvent-stable

xylanase production and extraction by *Aspergillus tubingensis* FDHN1. *Bioresources and bioprocessing*, 2(1), 3.

Ahmed, A., & Bibi, A. (2018). Fungal cellulase; production and applications: minireview. *Life: International Journal of Health and Life-Sciences*, 4(1), 19-36. <https://doi.org/10.20319/ijhls.2018.41.1936>

Ahmed, T., Rana, M. R., Zzaman, W., Ara, R., & Aziz, M. G. (2021). Optimization of substrate composition for pectinase production from *Satkara* (*Citrus macroptera*) peel using *Aspergillus niger*-ATCC 1640 in solid-state fermentation. *Heliyon*, 7, e08133. <https://doi.org/10.1016/j.heliyon.2021.e08133>

Ali, I., Abdullah, R., Saqib, S., Nisar, K., Kaleem, A., Iqtedar, M., Iqbal, I., & Chen, X. (2025). Statistical optimization of pectinases from thermophilic *Aspergillus fumigatus* BT-4 employing response surface methodology through submerged fermentation using agricultural wastes. *BMC Biotechnology*, 25, 1. <https://doi.org/10.1186/s12896-024-00942-6>

Amobonye, A., Bhagwat, P., Magwaza, B., & Pillai, S. (2025). Comparative secretome dynamics of *Beauveria bassiana* under solid-state and submerged fermentation. *Scientific African*, e03080. <https://doi.org/10.1016/j.sciaf.2025.e03080>

Anselmi, P. A. (2017). Producción de alfa-amilasa fúngica en cultivos sumergidos empleando subproductos agroindustriales (Bachelor's thesis, Universidad Nacional de Rosario. Facultad de Ciencias Bioquímicas y Farmacéuticas.).

Arguero Tayupanta, A. P. (2014). Estudio de la producción de enzima amilasa mediante *Aspergillus niger* por fermentación sólida, con el uso de residuos agroindustriales (Bachelor's thesis, Quito, 2014.).

Atalla, S. M. M., Ahmed, N. E., Awad, H. M., El Gamal, N. G., & El Shamy, A. R. (2020). Statistical optimization of xylanase production, using different agricultural wastes by *Aspergillus oryzae* MN894021, as a biological control of faba bean root

diseases. *Egyptian Journal of Biological Pest Control*, 30, 125. <https://doi.org/10.1186/s41938-020-00323-z>

Balakrishnan, M., Jeevarathinam, G., Santhosh Kumar, S. K., Muniraj, I., & Uthandi, S. (2021). Optimization and scale-up of α -amylase production by *Aspergillus oryzae* using solid-state fermentation of edible oil cakes. *BMC Biotechnology*, 21, 1-???. <https://doi.org/10.1186/s12896-021-00686-7>

Barbieri, G. S., Bento, H. B. S., de Oliveira, F., Picheli, F. P., Dias, L. M., Masarin, F., & Santos-Ebinuma, V. C. (2022). Xylanase production by *Talaromyces amestolkiae* valuing agroindustrial byproducts. *BioTech*, 11, 15. <https://doi.org/10.3390/biotech11020015>

Bhardwaj, N., Kumar, B., Agrawal, K., & Verma, P. (2021). Current perspective on production and applications of microbial cellulases: A review. *Bioresources and Bioprocessing*, 8, 95. <https://doi.org/10.1186/s40643-021-00447-6>

Bhardwaj, N., Kumar, B., & Verma, P. (2019). A detailed overview of xylanases: An emerging biomolecule for current and future prospective. *Bioresources and Bioprocessing*, 6, 40. <https://doi.org/10.1186/s40643-019-0276-2>

Boondaeng, A., Keabpimai, J., Trakunjae, C., Vaithanomsat, P., Srichola, P., & Niyomvong, N. (2024). Cellulase production under solid-state fermentation by *Aspergillus* sp. IN5: Parameter optimization and application. *Heliyon*, 10(5).

Burah, B. (2018). Isolation, Production and Optimization of Cellulase from a Combination of *Aspergillus Niger* and *Trichoderma Viride* Isolated from Decaying Woods. *International Journal Of Biochemistry & Physiology*, 3(4). <https://doi.org/10.23880/ijbp-16000139>

Colla, L. M., Primaz, A. L., Benedetti, S., Loss, R. A., de Lima, M., Reinehr, C. O., Bertolin, T. E., & Costa, J. A. V. (2016). Surface response methodology for the optimization of lipase production under submerged fermentation by filamentous fungi. *Brazilian Journal of Microbiology*, 47(2), 461-467. <https://doi.org/10.1016/j.bjm.2016.01.028>

Darabzadeh, N., Hamidi-Esfahani, Z., & Hejazi, P. (2019). Optimization of cellulase production under solid-state fermentation by a new mutant strain of *Trichoderma reesei*. *Food science & nutrition*, 7(2), 572-578.

da Silva Delabona, P., Pirota, R. D. P. B., Codima, C. A., Tremacoldi, C. R., Rodrigues, A., & Farinas, C. S. (2013). Effect of initial moisture content on two Amazon rainforest *Aspergillus* strains cultivated on agro-industrial residues: Biomass-degrading enzymes production and characterization. *Industrial Crops and Products*, 42, 236-242.

de Jesús Serrat-Díaz, M., de Guevara, A. A. L., Soutelo-Jiménez, A., & Lavadié-González, C. E. (2019). Extracellular lipase activity in filamentous fungi isolated from residues of the vegetable oil industry cultivated in submerged fermentation. *Revista Cubana de Química*, 31(1), 3-15.

de la Cruz, M. O., Barragán, J. A., Zerpa, S. I., & Castillo, M. S. (2016). Aislamiento y evaluación de hongos filamentosos ambientales con buena producción de amilasa. *PUEBLO CONTINENTE*, 23(1), 157-166.

Dey, P., Singh, J., Scaria, J., & Anand, A. P. (2018). Improved production of cellulase by *Trichoderma reesei* (MTCC 164) from coconut mesocarp-based lignocellulosic wastes under response surface-optimized condition. *3 Biotech*, 8, 402. <https://doi.org/10.1007/s13205-018-1421-x>

Din, A. R. J. M., Chua, T. L., Azam, Z. M., Othman, N. Z., & El-Enshasy, H. A. (2025). Solid-state fermentation of spent mushroom substrate through a synergistic fungal consortium for enzymatic cocktail production. *Bioresource Technology Reports*, 32, 102417. <https://doi.org/10.1016/j.biteb.2025.102417>

Dongo Martínez, D., & Vizcarra Llerena, J. D. (2014). Obtencion de Celulasas y Pectinasas a Partir de los Hongos *Trichoderma Sp* y *Aspergillus Niger* Desarrollados en Dos Sustratos Pectinocelulosicos para Extraer el Colorante Natural de la Semilla del Achiote (*Bixa Orellana*).

Dutt, D., & Kumar, A. (2014). Optimization of cellulase production under solid-state fermentation by *Aspergillus flavus* (AT-2) and *Aspergillus niger* (AT-3) and its impact on stickies and ink particle size of sorted office paper. *Cell Chem Technol*, 48(3-4), 285-298.

Ellilä, S., Fonseca, L., Uchima, C., Cota, J., Goldman, G. H., Saloheimo, M.,... & Siika-Aho, M. (2017). Development of a low-cost cellulase production process using *Trichoderma reesei* for Brazilian biorefineries. *Biotechnology for biofuels*, 10(1), 30.

Espinoza-Abundis, C., Soltero-Sánchez, C., Romero-Borbón, E., & Córdova, J. (2023). Cellulase and xylanase production by a newly isolated *Penicillium crustosum* strain under solid-state fermentation, using water hyacinth biomass as support, substrate, and inducer. *Fermentation*, 9, 660. <https://doi.org/10.3390/fermentation9070660>

Figuroa, R., Morales, O., & González, M. D. C. B. (2019). Producción de amilasas por cepas de hongos anamorfos aislados de la hojarasca de *Quercus* sp. *Revista Científica: Instituto de Investigaciones Químicas y Biológicas de la Facultad de Ciencias Químicas y Farmacia. Universidad de San Carlos de Guatemala.*, 29(1), 5.

Florian, E. D. M., Monroy, N. D. D., Pabón, A. M. A., Peñaloza, Y. M., & Galvis, M. L. R. (2025). Obtención de enzimas celulasas a partir de residuos agroindustriales por fermentación sumergida. *Revista Colombiana de Biotecnología*, 27(1), 26-36.

Garg, S. (2026). The importance of fungal biotechnology for sustainable applications. *Trends in Biotechnology*. <https://doi.org/10.1016/j.tibtech.2025.06.010>

Gomathi C, Muthulakshmi C, Guru Kumar D, Ravikumar G, Kalaiselvi M, Uma C (2012) Submerged fermentation of wheat bran by *Aspergillus flavus* for production and characterization of carboxy methyl cellulase. *Asian Pac J Trop Biomed* 2(1):S67-S73

Haile, M., & Ayele, A. (2022). Pectinase from microorganisms and its industrial applications. *The Scientific World Journal*, 1881305. <https://doi.org/10.1155/2022/1881305>

Herculano, P. N., Porto, T. S., Moreira, K. A., Pinto, G. A., Souza-Motta, C. M., & Porto, A. L. F. (2011). Cellulase production by *Aspergillus japonicus* URM5620 using waste from castor bean (*Ricinus communis* L.) under solid-state fermentation. *Applied Biochemistry and Biotechnology*, 165(3), 1057-1067.

Hernández-Rodríguez, B. E., Córdova-López, J. A., Bárzana-García, E., & Favela-Torres, E. ESTABILIDAD EN SOLVENTES ORGÁNICOS POLARES DE LIPASAS PRODUCIDAS POR HONGOS TERMOTOLERANTES EN FERMENTACIÓN EN MEDIO SÓLIDO.

Issa, Q. M. (2025). Determining the optimal conditions for crude cellulase production from *Fusarium oxysporum* isolated from native environments. *Nature Environment and Pollution Technology*, 24(4), D-1760. <https://doi.org/10.46488/nept.2025.v24i04.d1760>

Jalil, M. T. M., & Ibrahim, D. (2021). Partial purification and characterisation of pectinase produced by *Aspergillus niger* LFP-1 grown on pomelo peels as a substrate. *Tropical Life Sciences Research*, 32(1), 1-22. <https://doi.org/10.21315/tlsr2021.32.1.1>

Joshi, C., & Khare, S. K. (2011). Utilization of deoiled *Jatropha curcas* seed cake for production of xylanase from thermophilic *Scytalidium thermophilum*. *Bioresource Technology*, 102(2), 1722-1726.

Kumar, A., Verma, V., Dubey, V. K., Srivastava, A., Garg, S. K., Singh, V. P., & Arora, P. K. (2023). Industrial applications of fungal lipases: A review. *Frontiers in Microbiology*, 14, 1142536. <https://doi.org/10.3389/fmicb.2023.1142536>

Ladrón de Guevara, A. A., & Serrat-Díaz, M. (2018). Aislamiento y selección de hongos lipolíticos de materiales contaminadas con desechos de aceite vegetal. *Revista Cubana de Química*, 30(3), 362-378.

Liao, H., Xu, C., Tan, S., Wei, Z., Ling, N., Yu, G.,... & Xu, Y. (2012). Production and characterization of acidophilic xylanolytic enzymes from *Penicillium oxalicum* GZ-2. *Bioresource Technology*, 123, 117-124.

Liao, H., Zheng, H., Li, S., Wei, Z., Mei, X., Ma, H.,... & Xu, Y. (2015). Functional diversity and properties of multiple xylanases from *Penicillium oxalicum* GZ-2. *Scientific Reports*, 5(1), 12631.

Lima, L. G. R., Gonçalves, M. M. M., Couri, S., Melo, V. F., Sant'Ana, G. C. F., & da Costa, A. C. A. (2019). Lipase production by *Aspergillus niger* C by submerged fermentation. *Brazilian Archives of Biology and Technology*, 62, e19180113. <https://doi.org/10.1590/1678-4324-2019180113>

Lin, C., Shen, Z., Zhu, T., & Qin, W. (2015). Newly isolated *Penicillium ramulosum* N1 is excellent for producing protease-resistant acidophilic xylanase. *Journal of Molecular Microbiology and Biotechnology*, 25(5), 320-326.

Magwaza, B., Amobonye, A., & Pillai, S. (2024). Microbial β -glucosidases: Recent advances and applications. *Biochimie*, 225, 49. <https://doi.org/10.1016/j.biochi.2024.05.009>

Mangalanayaki, R., & Madhavan, S. (2015). Cellulase production by *Trichoderma harzianum* and *Fusarium oxysporum* under solid state fermentation. *WJPPS*, 4, 1822-1828.

Mardawati, E., Kresnowati, M. T. A. P., Purwadi, R., Bindar, Y., & Setiadi, T. (2018). Fungal production of xylanase from oil palm empty fruit bunches via solid state cultivation. *Int. J. Adv. Sci. Eng. Inf. Technol*, 8(6), 2539-2546.

Mondal, S., Halder, S. K., & Mondal, K. C. (2022). Tailoring in fungi for next generation cellulase production with special reference to CRISPR/Cas system. *Systems Microbiology and Biomanufacturing*, 2, 113-129. <https://doi.org/10.1007/s43393-021-00045-9>

Morán-Aguilar, M. G., Costa-Trigo, I., Domínguez, J. M., & Paz, A. (2025). Enhancing the biovalorization of olive oil pomace through the production of

enzymatic cocktails by solid-state fermentation. *Biocatalysis and Agricultural Biotechnology*, 68, 103721. <https://doi.org/10.1016/j.bcab.2025.103721>

Mrudula, S., & Murugammal, R. (2011). Production of cellulase by *Aspergillus niger* under submerged and solid state fermentation using coir waste as a substrate. *Brazilian journal of microbiology*, 42, 1119-1127.

Mohd Din, A. R. J., Chua, T. L., Azam, Z. M., Othman, N. Z., El-Enshasy, H. A., & Yong, J. W. H. (2025). Solid-state fermentation of spent mushroom substrate through a synergistic fungal consortium for enzymatic cocktail production. *Bioresource Technology Reports*, 32, 102417. <https://doi.org/10.1016/j.biteb.2025.102417>

Mwendwa, P. K., Omwenga, G. I., Maingi, J. M., & Karanja, A. W. (2025). Evaluation of cellulase production by endophytic fungi isolated from young and mature leaves of medicinal plants using maize cob substrate. *Scientific Reports*, 15, 17842. <https://doi.org/10.1038/s41598-025-94864-8>

Myeong, S., Lee, Y.-Y., & Yun, J. (2025). Optimization and bioreactor scale-up of cellulase production in *Trichoderma* sp. KMF006 for higher yield and performance. *International Journal of Molecular Sciences*, 26, 3731. <https://doi.org/10.3390/ijms26083731>

Narra, M., Dixit, G., Divecha, J., Madamwar, D., & Shah, A. R. (2012). Production of cellulases by solid state fermentation with *Aspergillus terreus* and enzymatic hydrolysis of mild alkali-treated rice straw. *Bioresource Technology*, 121, 355-361.

Navaneethapandian, U., Kumar, A. G., Liduja, K., Jayachithra, R., & Gopakumaran, N. (2020). Biocatalyst: cellulase production in solid state fermentation (ssf) using rice bran as substrate. *Biointerface Res Appl Chem*, 11(1), 7689-99.

Nour, S. A., El-Sayed, G. M., Taie, H. A. A., Emam, M. T. H., El-Sayed, A. F., & Salim, R. G. (2022). Safe production of *Aspergillus terreus* xylanase from *Ricinus communis*: gene identification, molecular docking, characterization, production of

xylooligosaccharides, and its biological activities. *Journal of Genetic Engineering and Biotechnology*, 20, 121. <https://doi.org/10.1186/s43141-022-00390-9>

Osorio Diaz, M. C. (2022). Enzimas pectinolíticas de cepas de *Aspergillus niger* (p. Micheli, 1729) en la fermentación de residuos agroindustriales de piña (*Ananas comosus*) y maracuyá (*Passiflora edulis*).

Pal, A., & Khanum, F. (2010). Production and extraction optimization of xylanase from *Aspergillus niger* DFR-5 through solid-state-fermentation. *Bioresource technology*, 101(19), 7563-7569.

Pandya, J. J., & Gupte, A. (2012). Production of xylanase under solid-state fermentation by *Aspergillus tubingensis* JP-1 and its application. *Bioprocess and biosystems engineering*, 35(5), 769-779.

Peña, R., Loera, O., Rodríguez, A., & Favela, E. EFECTO DE LA TEMPERATURA SOBRE LA ESTABILIDAD DE LIPASAS DE HONGOS TERMÓFILOS.

Pérez-Contreras, S., Avalos-de la Cruz, D. A., Herrera-Corredor, J. A., Lizardi-Jiménez, M. A., Baltazar-Bernal, O., & Martínez, R. H. (2025). Residuos agroindustriales en México: Una alternativa para la producción de enzimas de interés industrial: Valorización de residuos agroindustriales. *Agro-Divulgación*, 5(1).

Putri, D. N., Khootama, A., Perdani, M. S., Utami, T. S., & Hermansyah, H. (2020). Optimization of *Aspergillus niger* lipase production by solid state fermentation of agro-industrial waste. *Energy Reports*, 6(Suppl. 2), 331-335. <https://doi.org/10.1016/j.egy.2019.08.064>

Reginatto, C., Rossi, C., Miglioranza, B. G., dos Santos, M., Meneghel, L., da Silveira, M. M., & Malvessi, E. (2017). Pectinase production by *Aspergillus niger* LB-02-SF is influenced by the culture medium composition and the addition of the enzyme inducer after biomass growth. *Process biochemistry*, 58, 1-8.

Rubeena M, Neethu K, Sajith S, Sreedevi S, Priji P, Unni KN, Sarath Josh MK, Jisha VN, Praddep S, Benjamin S (2013) Lignocellulolytic activities of a novel strain of *Trichoderma harzianum*. *Adv Biosci Biotechnol* 4:214-221

Ruiz Sabogal, O. L. Producción de celulasas fúngicas a partir de procesos de fermentación utilizando residuos agroindustriales.

Sajith, S., Sreedevi, S., Priji, P., Unni, K. N., & Benjamin, S. (2014). Production and partial purification of cellulase from a novel fungus, *Aspergillus flavus* BS1. *Annals of microbiology*, 64(2), 763-771.

Salihu, A., Abbas, O., Sallau, A. B., & Alam, M. Z. (2015). Agricultural residues for cellulolytic enzyme production by *Aspergillus niger*: effects of pretreatment. *3 Biotech*, 5(6), 1101-1106.

Sancén, G. C. (2017). Efecto de altas concentraciones de glucosa sobre la producción de amilasas y análisis del secretoma de *Aspergillus niger* en cultivo en medio sólido (Doctoral dissertation, UNIVERSIDAD AUTONOMA METROPOLITANA).

Santa-Rosa, P. S., Souza, A. L., Roque, R. A., Andrade, E. V., Astolfi-Filho, S., Mota, A. J., & Nunes-Silva, C. G. (2018). Production of thermostable β -glucosidase and CMCase by *Penicillium* sp. LMI01 isolated from the Amazon region. *Electronic Journal of Biotechnology*, 31, 84-92.

Šekuljica, N., Jakovetić Tanasković, S., Mijalković, J., Simović, M., Pavlović, N., Đorđević, N., Culetu, A., Gazikalović, I., Luković, N., Bakrač, J., & Knežević-Jugović, Z. (2023). Xylanase production by solid-state fermentation for the extraction of xylooligosaccharides from soybean hulls. *Food Technology and Biotechnology*, 61(4), 439-450. <https://doi.org/10.17113/ftb.61.04.23.8073>

Sethi, B. K., Nanda, P. K., & Sahoo, S. (2016). Enhanced production of pectinase by *Aspergillus terreus* NCFT 4269.10 using banana peels as substrate. *3 Biotech*, 6, 36. <https://doi.org/10.1007/s13205-015-0353-y>

Sharma, S., Sharma, V., & Kuila, A. (2016). Cellulase production using natural medium and its application on enzymatic hydrolysis of thermo chemically pretreated biomass. *3 Biotech*, 6(2), 139.

Shet, A. R., Muhsinah, A. B., Alsayari, A., Achappa, S., Desai, S. V., Mahnashi, M. H., Muddapur, U. M., Shaikh, I. A., Mannasaheb, B. A., & Khan, A. A. (2022). Media optimization by response surface methodology for the enhanced production of acidic extracellular pectinase by the indigenously isolated novel strain *Aspergillus cervinus* ARS2 using solid-state fermentation. *Fermentation*, 8, 485. <https://doi.org/10.3390/fermentation8100485>

Sit, N., Kalita, B. J., & colaboradores. (2024). Optimization of conditions for production of pectinase in solid-state fermentation with *Aspergillus flavus* using dried Assam lemon peel powder as substrate. *Measurement: Food*, 14, 100166. <https://doi.org/10.1016/j.meaf00.2024.100166>

Sohail, M., Ahmad, A., & Khan, S. A. (2016). Production of cellulase from *Aspergillus terreus* MS105 on crude and commercially purified substrates. *3 Biotech*, 6(1), 103.

Soleimaninanadegani, M., Madihah, M. S., & Ang, S. K. (2014). Factors affecting cellulase production by *Aspergillus fumigatus* SK1 from solid state fermentation of oil palm empty fruit bunches using application of 2-level factorial design. *Bulletin of Environmental and Scientific Research*, 3(2-3), 16-24.

Thakur, G., Sutaoney, P., Joshi, V., & Ghosh, P. (2024). Response surface optimization of cellulase production by *Aspergillus stellatus* NFCCI 5299 in shake flask submerged fermentation using wheat bran. *3 Biotech*, 14, 21. <https://doi.org/10.1007/s13205-023-03860-0>

Tirado, K. H., González, M. E. P., Reyes, B. G., Montes, A. L., & González, A. G. (2022). Revalorización de residuos agroindustriales en la producción de pectininasas y xilanasas en fermentación sumergida con *Aspergillus niger* ATCC 6275. *Revista de Ciencias Farmacéuticas y Biomedicina*, 4(suplemento 1), 33-33.

Torres, E. F. (2020). Análisis comparativo del secretoma de *Aspergillus brasiliensis* obtenido en cultivo líquido y sólido TESIS Para obtener el grado de doctor en biotecnología PRESENTA (Doctoral dissertation, UNIVERSIDAD AUTÓNOMA METROPOLITANA).

Valle-Ortiz, D. J., Durán-Páramo, E., Fernández-Linares, L. C., Valencia-del Toro, G., & Ayala-Guerrero, L. M. (2024). Efecto de pectinasas de *Aspergillus niger* en la extracción fenólica durante la maceración de uva. CURRENT TOPICS IN AGRONOMIC SCIENCE Учредители: Universidad Autonoma Chapingo, 4(2).

Vargas, M., Piro, B., & Rubio, C. (2016). Selección de un hongo filamentoso altamente productor de amilasas para ser usadas en detergentes biodegradables. Boletín Micológico, 31(1).