



ARTÍCULO DE REVISIÓN

CUBAN JOURNAL OF AGRICULTURAL SCIENCE

Sitio de la revista: <https://cjascience.com> Cu-ID: <https://cu-id.com/1996/v59e04>

HONGOS LIGNOCELULOLÍTICOS Y SUS ENZIMAS: POTENCIAL BIOTECNOLÓGICO EN CUBA LIGNOCELLULOLYTIC FUNGI AND THEIR ENZYMES: BIOTECHNOLOGICAL POTENTIAL IN CUBA

✉ELAINE C. VALIÑO CABRERA^{1*}, ✉MARYEN ALBERTO VÁZQUEZ¹, ✉J. C. DUSTET MENDOZA²,
✉YANEISY GARCÍA HERNÁNDEZ¹, ✉LOURDES L. SAVÓN VALDÉS¹, ✉MADELEIDY MARTÍNEZ PÉREZ¹

¹Instituto de Ciencia Animal, C. Central, km 47½, San José de las Lajas, Mayabeque, Cuba

²Grupo de Biotecnología Aplicada, Facultad de Ingeniería Química,
Universidad Tecnológica de La Habana "José Antonio Echeverría" Cujae, La Habana, Cuba

*Email: elainevalino@gmail.com

La revalorización de la biomasa lignocelulósica para su uso en la producción animal, se ha estudiado como una solución ante el déficit de alimentos en este sector. Esta reseña aborda, fundamentalmente, los aspectos relacionados con los hongos lignocelulolíticos, sus enzimas y su potencial biotecnológico en Cuba. Se recopila información acerca de los avances alcanzados en los procesos de bioconversión mediante fermentación en estado sólido con cepas altamente productoras de compuestos bioactivos. Se describe la diversidad y versatilidad de las celulasas y ligninasas con la capacidad para degradar sustratos complejos y compuestos fenólicos. Lo anterior constituye un interesante reto en la actualidad, que pasa por la elucidación de los complejos mecanismos bioquímicos y fisiológicos involucrados con la degradación fúngica. El diseño de estrategias para la producción de enzimas lignocelulolíticas permitirá la mejora de la digestibilidad y la calidad nutritiva de fuentes alternativas, que de forma sostenible y ecológica puedan lograr producciones agropecuarias más eficientes.

The revaluation of lignocellulosic biomass for use in animal production has been studied as a solution to the food shortage in this sector. This review deals with aspects related to lignocellulolytic fungi, their enzymes, and their biotechnological potential in Cuba. Information is collected on the progress made in bioconversion processes using solid-state fermentation with strains that are highly productive of bioactive compounds. The diversity and versatility of cellulases and ligninases with the ability to degrade complex substrates and phenolic compounds are described. This constitutes an interesting challenge today, which involves elucidating the complex biochemical and physiological mechanisms involved in fungal degradation. The design of strategies for the production of lignocellulolytic enzymes will allow improving digestibility and nutritional quality of alternative sources, which can achieve more efficient agricultural production in a sustainable and ecological way.

Palabras clave: animales monogástricos, celulosa, fibra, lignina

Key words: monogastric animals, cellulose, fiber, lignin

Introducción

La necesidad cada vez más creciente de alcanzar en el trópico una producción animal de especies monogástricas eficiente y con bajos costos (Korver 2023 y Wlazlak *et al.* 2023) condiciona la selección de materias primas alternativas con una biodisponibilidad aceptable, y que compita lo menos posible con la alimentación del hombre.

Los coproductos agrícolas se han convertido en componentes importantes de la economía circular con su uso en la alimentación animal (Plouhinec *et al.* 2023). Una de las vías para su implementación fue la utilización de microorganismos productores de enzimas exógenas, capaces del mejoramiento del valor nutritivo, la reducción del contenido de fibra y de factores antinutricionales.

Recibido: 01 de noviembre de 2024

Aceptado: 10 de enero de 2025

Conflicto de intereses: Los autores declaran que no existe conflicto de intereses con los resultados de la investigación y la publicación de este manuscrito.

Declaración de contribución de autoría CRediT: Elaine C. Valiño Cabrera: Investigación, Análisis formal, Redacción - documento original. Maryen Alberto Vázquez: Investigación, Análisis formal, Redacción - documento original. J.C. Dustet Mendoza: Investigación, Análisis formal, Redacción - documento original. Yaneisy García Hernández: Investigación, Análisis formal, Redacción - documento original. Lourdes L. Savón Valdés: Investigación, Análisis formal, Redacción - documento original. Madeleidy Martínez Pérez: Investigación, Análisis formal, Redacción - documento original.



Este artículo se encuentra bajo los términos de la licencia Creative Commons Attribution-NonCommercial (CC BY-NC 4.0). <https://creativecommons.org/licenses/by-nc/4.0/>



Los hongos lignocelulolíticos son microorganismos aptos para desarrollar procesos de bioconversión mediante fermentación en estado sólido (FES), debido a su capacidad para crecer en sustratos con bajo contenido de agua (Zwinkels *et al.* 2023). Las nuevas aplicaciones de FES fúngicas han ganado gran interés en las últimas décadas para producir compuestos orgánicos valiosos, así como para valorizar diferentes desechos y descartes agroalimentarios. Se reduce así su impacto ambiental (Cebrián e Ibarruri 2023).

La gama de productos industriales que se pueden obtener a través de la FES fúngica incluye enzimas, ácidos orgánicos, biocombustibles y varios compuestos activos y otros como antibióticos, pigmentos o agentes de control biológico, con aplicaciones en alimentos, piensos, productos farmacéuticos, cosméticos, biocombustibles o sectores agronómicos (Boondaeng *et al.* 2024). La FES presenta varias ventajas entre ellas menos requisitos de energía y mayor productividad. Sin embargo, varios aspectos operativos permanecen sin una solución técnica efectiva, por lo que solo unos pocos compuestos se implementan industrialmente (Kuhad *et al.* 2016).

La bioconversión de sustratos fibrosos de diferente naturaleza tiene como punto crítico el acceso a la matriz polisacáridica. Este aspecto depende, en gran medida, de la composición de la fibra y, en especial, del contenido de celulosa y lignina (Saldarriaga-Hernández *et al.* 2020). La complejidad estructural de la fibra, así como su estrecha asociación y entrecruzamiento químico las convierten en biomoléculas de carácter recalcitrante.

Las enzimas que modifican la celulosa tienen la capacidad de hidrolizar los enlaces β -1,4-glucosídicos a productos de bajo peso molecular, incluidas hexosas y pentosas. Su compleja organización consta de tres componentes principales: endo- β -glucanasa, exo- β -glucanasa y las β -glucosidasas. Las etapas secuenciales de la celulólisis requieren de una secuencia sinérgica de eventos (Singh *et al.* 2021). Sin embargo, las enzimas que modifican la lignina son de tipo oxidativo, inespecíficas, y actúan mediante mediadores no-proteicos (Dias *et al.* 2022). Entre las principales enzimas ligninolíticas, las lacasas (oxidorreductasas capaces de degradar las unidades fenólicas y aromáticas de la lignina con la reducción del oxígeno molecular a agua) son las de mayor aplicación industrial (Coêlho *et al.* 2021). Por esta razón, el diseño de estrategias para la producción de enzimas lignocelulolíticas permitirá mejorar la digestibilidad y la calidad nutritiva de fuentes alternativas para que, de una forma sostenible y ecológica, se puedan lograr producciones agropecuarias más eficientes. Esta reseña aborda, fundamentalmente, los aspectos relacionados con los hongos lignocelulolíticos, sus enzimas y su potencial biotecnológico en Cuba.

Estructura de la pared celular y composición del material lignocelulósico

Las características, composición y estructura de las paredes celulares vegetales se describen por diferentes autores en la literatura internacional. Según Quiroz y Folch-Mallol (2011), la estructura de la pared celular es responsable de la resistencia a la tensión, así como de dar forma a la célula y conferirle resistencia contra agentes patógenos. Es una estructura altamente organizada, formada por celulosa, hemicelulosa y el polímero fenólico lignina. La composición y porcentajes varían entre las especies de plantas, según la edad, el tejido y la etapa de crecimiento (Zhang y Lynd 2004).

Celulosa: Es el principal componente de la pared celular de las plantas. Es el polímero más abundante en la naturaleza: constituye 50 % de su peso seco. Según el grado de polimerización, puede tener de 2000 a 25 000 unidades de glucosa. Está compuesta por monómeros de D-glucosa, unidos por enlaces β -1,4 glucosídicos que forman las moléculas de celobiosa. La configuración del enlace β glucosídico forman una estructura cristalina. Las regiones cristalinas están separadas por celulosa amorfa. La celulosa está entrelazada, con la hemicelulosa y la lignina, y forman una estructura altamente resistente a la degradación, por lo que muy pocos microorganismos pueden hidrolizarla (Kameshwar y Qin 2016).

Hemicelulosa: Es un polímero complejo de heteropolisacáridos, formado por pentosas (D-xilosa y L-arabinosa) y hexosas (D-glucosa, D-manosa y D-galactosa), que forman cadenas ramificadas, además de los azúcares ácidos 4-O-metilglucurónico, D-galacturónico y D-glucurónico, unidos por enlaces glucosídicos β -1,4 y otros por enlaces β -1,3. Posee ramificaciones formadas por los azúcares (xilanos, xiloglucanos, mananos, glucomanos y glucanos). El xilano constituye más del 70 % de la composición de la hemicelulosa. Es el más abundante y está formado por enlaces β -1,4 de unidades de D-xilosa. Actúa como conexión entre la lignina y la celulosa a través de enlaces del tipo éster, y con la celulosa por puentes de hidrógeno (Sajith *et al.* 2016).

Lignina: Es un polímero altamente resistente a la degradación química y biológica. Son pocos los organismos que pueden mineralizar la hidrólisis de los polisacáridos que protege. Forma parte de la pared celular, como soporte estructural e impermeabilidad. Estructuralmente, es un heteropolímero irregular, insoluble y ramificado, formado por tres alcoholes aromáticos del tipo fenilpropano: alcohol coumarílico, coniferílico y sinapílico, unidos por enlaces C-C y enlaces éter entre los anillos aromáticos. La lignina es el componente más difícil de degradar del material lignocelulósico (Saldarriaga-Hernández *et al.* 2020).

Principales enzimas glucolíticas que participan en la degradación de la lignocelulosa

Las celulasas son O-glucósido hidrolasas que hidrolizan el enlace β -1,4 de la celulosa. Se caracterizan por su estructura modular: catalítico, péptido de unión y de unión a celulosa. Se clasifican de acuerdo con su actividad enzimática: endoglucanasas, exoglucanasas y β -glucosidasas (Escuder *et al.* 2018).

Las endoglucanasas (EC 3.2.1.4; 1,4- β -D-glucano-4-glucanohidrolasa) son enzimas monoméricas, cuya masa molecular oscila entre los 22 y la 45 kDa. Estas enzimas inician el ataque de las regiones amorfas de la fibra de celulosa, luego la acción de las celobiohidrolasas en los extremos reductor y no reductor. Las endoglucanasas no están glicosiladas; pero pueden contener una cantidad relativamente baja de carbohidratos (de 1 a 12 %). El pH óptimo es entre 4 y 5. La temperatura óptima oscila entre 50 y 70 °C.

Las exoglucanasas o celobiohidrolasas (EC 3.2.1.74; 1,4- β -D-glucano-glucanohidrolasa y EC 3.2.1.91; 1,4- β -D-glucano-celobiohidrolasa) actúan en los extremos reductor y no reductor de las cadenas de celulosa, liberan celobiosa. Estas enzimas representan de 40 a 70 % del componente total del sistema, y pueden hidrolizar la celulosa cristalina. Son enzimas con una masa molecular entre los 50 y los 65 kDa. Su glicosilación es muy baja (menor que 12 %), el pH óptimo es entre 4 y 5, y su temperatura óptima es de 37 a 60 °C.

Las β -glucosidasas pesan entre 35 y 640 kDa, mayormente están glicosiladas. Tienen un pH óptimo entre 3.5 y 5.5 y una temperatura óptima entre 45 y 75 °C. Los sistemas enzimáticos de celulasas actúan en sinergia. Aunque el sinergismo entre los distintos componentes del complejo celulasa aún no está completamente elucidado, está claro que depende de diferentes factores, como la naturaleza del sustrato, la afinidad del componente celulasa por el sustrato, la estereo-especificidad de dicho componente, la concentración de la enzima y la proporción entre los componentes enzimáticos (Zhao *et al.* 2019).

Las hemicelulasas son glicósido hidrolasas; pero algunas pueden ser carbohidrato esterasas. Las xilanasas son las principales enzimas que participan en la degradación de la hemicelulosa. En este grupo, se encuentran las endoxilanasas (EC 3.2.1.8; endo-1,4- β -D-xilanasas) y las β -xilosidasas (EC 3.2.1.37; xilano 1,4- β -xilosidasa). Además, requieren enzimas accesorias, como xilano esterasas, ferúlico y coumárico esterasas, α -arabinofuranosidasas y α -4-metil glucuronosidasas, entre otras, que actúan de manera sinérgica (Hu *et al.* 2013).

La despolimerización de la lignina involucra enzimas oxidativas extracelulares, que liberan productos altamente inestables y que posteriormente experimentan reacciones de oxidación, las peroxidasas y lacasas (Viswanath *et al.* 2014). Entre las peroxidasas están la lignino peroxidasa (LiP;

EC 1.11.1.14) y la peroxidasa, dependiente de manganeso (MnP; EC 1.11.1.13), son enzimas oxidoreductasas. La lignino peroxidasa es una glicoproteína que puede oxidar los compuestos fenólicos y no fenólicos, las aminas, los éteres aromáticos y los aromáticos policíclicos y es la más efectiva. La peroxidasa, dependiente de manganeso, utiliza el manganeso como sustrato y lo oxida de Mn^{2+} a Mn^{3+} y actúa como oxidante de los compuestos de la lignina. En otros estudios, se encontró un tercer tipo la peroxidasa versátil que combina ambas actividades.

Las lacasas (p-difenol oxígeno-óxidoreductasas; EC 1.10.3.1) son enzimas polifenoloxidasas. Presentan cuatro iones de cobre en su centro activo y catalizan la oxidación de compuestos fenólicos mediante la reducción del oxígeno molecular a agua, lo que genera compuestos insolubles de fácil recuperación. Catalizan además, la oxidación de muchos compuestos fenólicos y no fenólicos en presencia de mediadores (Brink *et al.* 2019).

Hongos productores de enzimas celulolíticas

Las enzimas celulolíticas son un complejo que cataliza la conversión progresiva de la celulosa. Los mecanismos catalíticos de este complejo enzimático se desarrollan de forma sinérgica, lo que garantiza la eficiencia de la bioconversión. Los hongos celulolíticos producen estas enzimas en condiciones de déficit de fuentes alternativas de carbono de mayor degradabilidad y absorción y de otras fuentes de nitrógeno, también ricas en energía metabolizable y proveedores de cadenas carbonadas. Esta característica se debe al estricto control por represión catabólica a que están sometidos los genes de las celulasas (Beier *et al.* 2022). Estos microorganismos en tales condiciones utilizan las enzimas para desprender del sustrato sólido, los azúcares simples, y emplearlos como fuente carbonada (Singh *et al.* 2021).

Existen actividades complementarias entre los tipos de enzimas que poseen y se consideran las responsables del sinergismo, dado que la acción de dos o más enzimas combinadas es mayor que la suma de las actividades individuales en la degradación (Sajith *et al.* 2016). Puede ocurrir sinergismo entre y dentro de las diferentes clases de enzimas celulolíticas. Aunque el sinergismo entre los distintos componentes del complejo celulasa aún no está completamente elucidado, está claro que depende de diferentes factores, como la naturaleza del sustrato, la afinidad por el sustrato, la estereo-especificidad, la concentración de la enzima y la proporción entre los componentes enzimáticos (Saidi *et al.* 2024). Además, el desempeño de las mezclas de celulasas en los procesos de conversión de biomasa depende de varias de sus propiedades, incluida la estabilidad, la inhibición del producto, la especificidad, la sinergia entre las diferentes enzimas, la unión productiva a la celulosa, las características físicas y la composición de la biomasa celulósica (Sajith *et al.* 2016).

Los géneros de hongos más utilizados en la biodegradación de la biomasa lignocelulolíticas son *Trichoderma*, *Aspergillus* y *Penicillium*, correspondiendo a más de 50 % de los estudios relacionados con celulasas, su uso de forma más productiva está condicionado al uso de mezclas enzimáticas altamente eficientes (Passos et al. 2018). En la literatura científica disponible se muestran diferentes tipos de géneros y especies, involucrados en la producción de enzimas celulasas (tabla 1). La mayoría de estos estudios solo toman en cuenta ensayos *in vitro* para demostrar sus potencialidades enzimáticas.

Las enzimas ligninolíticas se producen por un gran número de hongos que pertenecen a la división *Ascomycota* y *Basidiomycota* (de Oliveira Rodrigues et al. 2020). La mayoría de los hongos ligninolíticos pertenece al grupo *Basidiomycetes*, microorganismos más eficientes en degradar totalmente la lignina. Estos hongos secretan varias enzimas extracelulares que son esenciales para la transformación inicial de la lignina y que en conjunto logran su mineralización (Iram et al. 2021). Las lacasas son de las enzimas que más se discuten en los trabajos científicos, de ahí que se particularice en las características de los hongos productores de estas proteínas. Sin embargo, los hongos pertenecientes a la división *Ascomycota* son microorganismos descomponedores con repertorios versátiles de enzimas extracelulares e intracelulares con alto potencial para la despolimerización de lignina (Jain et al. 2017). Los estudios acerca de la producción de enzimas ligninolíticas en las diferentes especies que comprende la división *Ascomycota* son recientes, por lo que su aplicación en los diferentes campos de la biotecnología apenas se considera. Pese a ello, se encuentran varios reportes en la literatura científica que discuten acerca de las producciones enzimáticas de estos microorganismos, principalmente sobre la producción de enzimas lacasas (Pérez-Grisales et al. 2019).

Hongos productores de enzimas ligninolíticas

Los hongos productores de lacasas pueden secretar diferentes isoformas de la proteína. El número de isoenzimas depende de cada especie y su expresión depende de los componentes del cultivo, la presencia de inductores específicos y las condiciones de crecimiento. Las características de estabilidad, pH, temperatura óptima y afinidad por los diferentes sustratos puede diferir considerablemente entre las isoenzimas (Xie y Liu 2024).

Las lacasas que se obtienen a partir de hongos ligninolíticos presentan gran aplicación, debido a su facilidad de separación, purificación y producción en biorreactores (Hernández et al. 2019 y Liu et al. 2022), lo que permite su producción a gran escala. Las lacasas provenientes de estos hongos presentan un potencial redox mayor (hasta 0,8 V) que las lacasas vegetales y bacterianas (0,4-0,5 V), razón por la cual tienen mayores aplicaciones biotecnológicas (Osma et al. 2014). Sin embargo, la aplicación de las lacasas a nivel comercial es limitada a causa de que estas enzimas se producen en pequeñas cantidades. Esta problemática es la causa fundamental que condiciona el incremento de los estudios de nuevas cepas productoras de lacasas, así como de métodos más eficientes para su obtención y purificación, que garanticen una adecuada cantidad, especificidad y actividad catalítica (Xie y Liu 2024).

Dada la elevada complejidad estructural de la lignina (Reid 1995), los mecanismos naturales que efectúan su degradación son enzimas que no reconocen el sustrato de forma estereoespecíficas, pero que permiten la formación de agentes oxidantes capaces de reaccionar con los anillos aromáticos de los residuos de fenilpropano y con las cadenas carbonadas enlazadas a estos anillos, que desencadenan reacciones de oxidación que proceden a través de radicales libres. Las cadenas alifáticas, obtenidas posteriormente,

Tabla 1. Especies de hongos involucrados en la producción de enzimas celulasas en biomasa lignocelulósica

Géneros	Especies	Referencias
<i>Aspergillus</i>	<i>A. niger</i> , <i>A. oryzae</i> , <i>A. fumigatus</i> , <i>A. nidulans</i> , <i>A. heteromorphus</i> , <i>A. acculeatus</i> , <i>A. terreus</i> , <i>A. flavus</i>	Kuhad et al. (2011), Sajith et al. (2016), Ma et al. (2024)
<i>Penicillium</i>	<i>P. brasilianum</i> ; <i>P. occitanis</i> ; <i>P. decumbans</i> ; <i>P. fusiculosum</i> ; <i>P. janthinellum</i> ; <i>P. pinophilum</i> , <i>P. echinulatum</i>	Schneider et al. (2014), Sajith et al. (2016), Lodha et al. (2020), Bhandari et al. (2021)
<i>Trichoderma</i>	<i>T. reesei</i> , <i>T. longibrachiatum</i> ; <i>T. harzianum</i> ; <i>T. koningii</i> , <i>T. viride</i> , <i>T. branchiatum</i> ; <i>T. atroviride</i>	Kuhad et al. (2016), Passos et al. (2018), Hamdan y Jasim (2021), Liu et al. (2021)
<i>Fusarium</i>	<i>F. solani</i> , <i>F. oxysporum</i>	Kuhad et al. (2011), Cruz-Davila et al. (2022), Devi et al. (2024)
<i>Neurospora</i>	<i>N. crassa</i>	Alhomodi et al. (2022)
<i>Thermoascus</i>	<i>T. aurantiacus</i>	Jain et al. (2017), Singh y Bajar (2019)
<i>Curvularia</i>	<i>C. lunata</i> , <i>C. indicum</i>	Yadav y Vivekanand (2020)
<i>Lichtheimia</i> (termotolerante)	<i>L. ramosa</i>	Schwab et al. (2021)

se degradan hasta dióxido de carbono y agua por parte de algunos microorganismos. En otros organismos lo que ocurre es la despolimerización de las unidades. La cooperación entre enzimas diversas y sus mecanismos precisos de regulación se hacen evidentes cuando se puntualiza que la degradación de lignina *in vitro* no ha podido realizarse (Cullen 1997). En la [tabla 2](#) se presentan diferentes tipos de géneros y especies de hongos involucrados en la producción de enzimas ligninolíticas en biomasa lignocelulósica.

Potencial biotecnológico en Cuba

En las últimas décadas, se realizaron en Cuba investigaciones encaminadas al incremento del valor biológico de los residuos de la industria azucarera a partir de la inoculación de hongos filamentosos por los grupos de investigación de la Universidad de La Habana (UH), Instituto Cubano de los Derivados de la Caña de Azúcar (ICIDCA), Universidad Tecnológica de La Habana (Cujae) y el Instituto de Ciencia Animal (ICA). Estas últimas instituciones concentraron sus esfuerzos en la búsqueda de nuevos microorganismos con fines productivos.

El ICA cuenta con colecciones de microorganismos con potencialidades de uso en la alimentación animal. Uno de ellos, referente a cepas mutantes lignocelulolíticas de hongos para la acción enzimática en sustratos altamente fibrosos, como el bagazo de caña de azúcar (Sosa *et al.* 2017), y el otro de cepas de hongos, con producción de enzimas β glucosidasas, perteneciente al ICIDCA y a la Cujae (Dustet e Izquierdo 2004). Las cepas se identificaron molecularmente y sus secuencias de nucleótidos se registraron en el Genbank. En la [tabla 3](#), se muestra la actividad degradativa de estos microorganismos en diferentes sustratos fibrosos utilizados en la alimentación animal.

Las cepas mutantes del ICA pertenecen a las especies *Trichoderma viride*, *Penicillium implicatum* y *Aspergillus fumigatus*, productoras de enzimas endo, exo β 1-4 glucosidasa y β glucosidasa. Estas cepas son resistentes a represión

catabólica con actividad hidrolítica sobre bagazo de caña de azúcar, mediante sistema de fermentación en estado sólido, con potencial para la sacarificación de otras gramíneas. Las cepas de *Aspergillus* (J-1, 6, 21, 27) y *Neurospora* (E623), perteneciente a la Cujae y al ICIDCA, se identificaron como *A. niger*, *A. fumigatus* y *N. crassa*. Estas son eficientes también en el proceso de sacarificación y fermentación simultánea del bagazo, pero con una producción β -glucosidasa superior a las mutantes. Por lo que pudieran utilizarse en sinergia con cocteles de crudos enzimáticos o de microorganismos (Menéndez *et al.* 2015). Aquí actúan las principales enzimas del primer grupo endo, exo β 1-4 glucosidasa, β glucosidasa y un segundo grupo endo xilanasas y β xilosidasas, que rinden glucosa y xilosa respectivamente, así como las accesorias: α arabinofuranosidasas, endo-mananasas, pectinasas, pectato liasa, α y β galactosidasas, que rinden arabinosa, manosa, ácido galacturónico y galactosa respectivamente, las cuales no se encuentran cuantificadas. Sin embargo, se comprobó por electroforesis sobre gel de poliacrilamida, que las enzimas principales presentan bandas bien definidas entre los 25 y 66 kDa, comparados con los patrones comerciales de la NOVOZYMES (Valiño *et al.* 2020).

Las enzimas de estas cepas fúngicas, demostraron también producir una serie de cambios positivos en el contenido de nutrientes de las leguminosas (*Canavalia ensiformis*, *Lablab purpureus*, *Vigna unguiculata* y *Mucuna pruriens*) a través de la fermentación en estado sólido de las harinas de granos (Valiño *et al.* 2015) y de las harinas de follaje (Savón *et al.* 2014, Valiño *et al.* 2016 y Scull *et al.* 2018). Estos cambios fueron: incremento en el contenido de aminoácidos esenciales, proteínas solubles y digestibilidad *in vitro* de la materia seca; disminución significativa de los niveles de alfa galactósidos e inositoles penta y hexa- fosfatado; reducción de inhibidores de proteasas y lectinas, así como del grado de polimerización de los taninos. Se realizaron otros estudios para profundizar en el conocimiento de las características fisiológicas y bioquímicas de estas cepas de hongos, así como nuevas cepas fúngicas más eficientes.

Tabla 2. Diferentes tipos de géneros y especies de hongos involucrados en la producción de enzimas ligninolíticas

Géneros	Especies	Referencias
<i>Phanerochaete</i>	<i>P. chrysosporium</i> , <i>P. sordida</i>	Mori <i>et al.</i> (2021)
<i>Pleurotus</i>	<i>P. ostreatus</i>	Liguori <i>et al.</i> (2015), Asensio-Grau <i>et al.</i> (2020), El-Ramady <i>et al.</i> (2022)
<i>Ganoderma</i>	<i>G. lucidum</i>	de Oliveira Rodrigues <i>et al.</i> (2020)
<i>Xylaria</i>	<i>X. polymorpha</i>	Wattanakitjanukul <i>et al.</i> (2020)
<i>Phlebia</i>	<i>P. radiata</i>	Liu <i>et al.</i> (2021)
<i>Physisporinus</i>	<i>P. rivulosus</i>	Alhujaily <i>et al.</i> (2024)
<i>Ceriporiopsis</i>	<i>C. subvermispora</i>	Khan <i>et al.</i> (2024)
<i>Trametes</i>	<i>T. versicolor</i>	Dao <i>et al.</i> (2023)

Tabla 3. Biodegradación de biomasa lignocelulósica con hongos lignocelulolíticos aislados en Cuba

Sustrato fibroso	Microorganismo	Actividad enzimática			Referencias
		Exo Glucanasa	Endo Glucanasa	Lacasa	
FES en biorreactor (30 L/min de flujo de aire)					
<i>Saccharum officinarum</i> (bagazo)	<i>Trichoderma viride</i> M5-2	19.21 UI/gMS	54.82 UI/gMS	-	Ibarra <i>et al.</i> (2002), García <i>et al.</i> (2002)
<i>S. officinarum</i> (bagazo hidrolizado)	<i>T. viride</i> M5-2	8.82 UI/gMS	16.21 UI/gMS	-	Valiño <i>et al.</i> (2004)
<i>S. officinarum</i> (bagazo hidrolizado)	<i>T. viride</i> 137	5.8 UI/gMS	6.10 UI/gMS	-	Valiño <i>et al.</i> (2003)
<i>S. officinarum</i> + <i>Vigna unguiculata</i> 80:20	<i>T. viride</i> 137 MCX1	1.84 UI/gMS	7.26 UI/gMS	-	Valiño <i>et al.</i> (2004)
<i>S. officinarum</i> (bagazo hidrolizado)	<i>Aspergillus niger</i> (J1)	1 UI/mL	-	-	Dustet e Izquierdo (2004)
<i>S. officinarum</i> (bagazo hidrolizado)	<i>Aspergillus niger</i> (J1) y <i>A. fumigatus</i> (6)	10 UPF/gMS de celulosa	-	-	Menéndez <i>et al.</i> (2015)
FES con harinas de granos de leguminosas					
<i>Vigna unguiculata</i>	<i>T. viride</i> M5-2	12.71 UI/mL	18.10 UI/mL	-	Valiño <i>et al.</i> (2015)
<i>Labblab purpureus</i>	<i>T. viride</i> M5-2	12.23 UI/mL	17.08 UI/mL	-	
<i>Canavalia ensiforme</i>	<i>T. viride</i> M5-2	0.73 UI/mL	0.54 UI/mL	-	
<i>Mucuna pruriens</i>	<i>T. viride</i> M5-2	0.69 UI/mL	0.67 UI/mL	-	Valiño <i>et al.</i> (2016)
<i>Triticum aestivum</i> (salvado de trigo)	<i>T. viride</i> M5-2	0.22 UI/mL	0.21 UI/mL	0.22 U/mL	Valiño <i>et al.</i> (2020)
<i>M. pruriens</i> (follaje)	<i>A. fumigatus</i> (6)	0.20 UI/mL	-	-	Pérez-Soler <i>et al.</i> (2016)
<i>M. pruriens</i> (follaje)	<i>Aspergillus niger</i> (J1)	0.34 UI/mL	-	-	
<i>M. pruriens</i> (follaje)	<i>Neurospora crassa</i> (EC-623)	0.39 UI/mL	-	-	
FES con diferentes fuentes fibrosas					
Heno de gramíneas	<i>Curvularia kusanoi</i> L7	0.80 UI/mL	2.36 UI/mL	-	Vázquez <i>et al.</i> (2019)
<i>T. aestivum</i> (salvado de trigo)	<i>C. kusanoi</i> L7	0.34 UI/mL	-	2800 U/L	
<i>S. officinarum</i> (bagazo)	<i>C. kusanoi</i> L7	0.802 UI/mL	2.73 UI/mL	0.06 U/mL	Vázquez <i>et al.</i> (2022)
<i>T. aestivum</i> (salvado de trigo)	<i>C. kusanoi</i> L7	0.535 UI/mL	0.340 UI/mL	1200 U/L	

Vázquez *et al.* (2019) aislaron 35 cepas de hongos, de acuerdo con las características morfológicas propias de cada cultivo se caracterizaron hasta nivel genérico, lo cual permitió agruparlas en 11 géneros: *Trichoderma*, *Curvularia*, *Fusarium*, *Aspergillus*, *Penicillium*, *Neurospora*, *Hypoxylon*, *Cladosporium*, *Paecilomyces* y *Mucor*. Los aislados de *Trichoderma* sp., *Hypoxylon* sp., *Aspergillus fumigatus*, *Curvularia kusanoi* y *Curvularia lunata* presentaron la mayor potencialidad lignocelulolítica. Las secuencias de nucleótidos de estas cepas se registraron en el Genbank. La cepa *Curvularia kusanoi* L7 desarrolló la mayor inducción de enzimas lacasas, con crecimiento en co-cultivo, mineralización del carbono, producción de altas concentraciones de enzimas celulasas y lacasas con la capacidad para degradar sustratos fibrosos. El aislamiento,

identificación, caracterización y conservación de estos microorganismos se convirtieron en eslabones fundamentales para la obtención de productos agropecuarios por vía biotecnológica para su posterior uso en la ganadería o en la bioindustria (Vázquez *et al.* 2022).

Evaluaciones fúngicas y su actividad enzimática en fuentes fibrosas destinadas a especies de interés productivo

El aprovechamiento de la biomasa lignocelulósica en la alimentación animal se presenta como una solución importante al déficit de alimentos para el ganado. El aumento de los precios de los cereales y de otros componentes de las dietas crea la necesidad de buscar alternativas más económicas, que permitan obtener un producto alimenticio con valor nutricional adecuado.

En la biomasa lignocelulósica, varios residuos agroindustriales presentan una composición química y física que permite su uso con resultados satisfactorios en este campo. Muchos de ellos se emplean en la producción de alimentos para animales, como los rumiantes, las aves, los cerdos, entre otras especies de interés económico (Plouhinec *et al.* 2023). En la [tabla 4](#), se resume el potencial biotecnológico de diferentes fuentes fibrosas biotransformadas con enzimas celulasas y lacasas de hongos lignocelulolíticos y suministrada a diferentes especies de animales monogástricos en Cuba.

El empleo de la harina de forraje integral de dólido, fermentada con las cepas *T. viride* 137 MCX1 y *T. viride* M5-2 al 10 % en la alimentación de pollos de ceba, no modifica el peso vivo final y la composición corporal (Martínez *et al.* 2016). Sin embargo, reduce el contenido

de grasa abdominal y tiene efecto en las retenciones fecales aparentes de diferentes nutrientes y en los ciegos del animal. Ambas cepas tuvieron un comportamiento similar para los indicadores mencionados (Savón *et al.* 2014). La fermentación en estado sólido con las cepas mutantes *T. viride* 137 MCX1 y *T. viride* M5-2, posibilitó el mejoramiento del valor nutritivo y la reducción del contenido de fibra. Además, redujo el contenido de factores antinutricionales de especies de leguminosas rastreras, comprobado en pollos de ceba con los siguientes resultados: con la inclusión 10 % en la dieta disminuyó 30 % de los flavonoides, se observó alargamiento de las vellosidades intestinales a nivel del duodeno, disminuyó la digestibilidad aparente de la materia seca y proteína bruta, aumentó la bolsa de Fabricio y disminuyó el contenido de polifenoles (Scull *et al.* 2018). Además de ser sustratos idóneos para la obtención de altas producciones de inóculos,

Tabla 4. Potencial biotecnológico de diferentes fuentes fibrosas biotransformadas con enzimas celulasas y lacasas de hongos lignocelulolíticos, suministradas a diferentes especies de animales monogástricos.

Cepas	Animal	Fuente fibrosa	Resultados	Referencias
<i>T. viride</i> 137 MCX1	Pollos de ceba	Harina integral <i>L. purpureus</i>	Disminuyó la retención fecal aparente y de la fracción fibrosa excepto para la hemicelulosa La retención de nitrógeno fue similar al control de maíz / soya	Savón <i>et al.</i> (2014)
<i>T. viride</i> M5-2	Pollos de ceba	Harina integral <i>L. purpureus</i>	La sustitución del maíz/soya por 10 % de harina de forraje de dólido integral mejoró los indicadores fisiológicos y en la respuesta inmune	
<i>T. viride</i> 137 MCX-1	Pollos de ceba	Harina de forraje integral <i>L. purpureus</i>	La inclusión de 10 % de harina de forraje de dólido integral fermentada, fue similar al control en la retención fecal aparente del nitrógeno y disminuyó la de la materia orgánica. La FDN, FDA y celulosa fueron inferiores al control y la hemicelulosa no varió. No se observaron diferencias en los ciegos vacíos con respecto al control.	Martínez <i>et al.</i> (2016)
<i>T. viride</i> M5-2	Pollos de ceba	Harina de forraje integral <i>L. purpureus</i>	La inclusión de 10 % de harina de forraje de dólido integral fermentada disminuyó la retención fecal aparente del nitrógeno y la materia orgánica con respecto al control. Con respecto a la fracción fibrosa disminuyeron todos los indicadores, excepto la hemicelulosa. Aumentó el peso de los ciegos vacíos con respecto al control.	
<i>C. kusanoi</i>	Pollos de ceba	<i>S. officinarum</i> (bagazo)	El pretratamiento enzimático aumentó la digestibilidad <i>in vivo</i> de la fibra del bagazo de caña de azúcar en dietas para aves con las enzimas nativas	Alberto <i>et al.</i> (2024)
<i>C. kusanoi</i> + <i>T. pleurotica</i>	Pollos de ceba	<i>S. officinarum</i> (bagazo)	El pretratamiento enzimático con enzimas inducidas, aumentan la digestibilidad <i>in vivo</i> de la fibra del bagazo de caña de azúcar en dietas para aves.	
<i>C. kusanoi</i>	Conejos	<i>S. officinarum</i> (bagazo)	El pretratamiento enzimático con lacasas L7 nativas aumentan la digestibilidad <i>in vivo</i> de la fibra del bagazo de caña de azúcar con las enzimas nativas.	
<i>C. kusanoi</i> + <i>T. pleurotica</i>	Conejos	<i>S. officinarum</i> (bagazo)	El pretratamiento enzimático con lacasas inducidas, aumentan la digestibilidad <i>in vivo</i> de la fibra del bagazo de caña de azúcar en dietas para conejos.	

sin la utilización de otras fuentes de nitrógeno ni fuentes minerales, permitió su producción para la obtención de los crudos enzimáticos fibrolíticos en los distintos sustratos, así como un nuevo producto diferente al de la enzima como alimento alternativo. Según Alberto *et al.* (2024), las enzimas lacasas y celulasas de *Curvularia kusanoi*, y el consorcio *C. kusanoi*, *T. pleurotica* y *T. viride* M5-2, nativas como inducidas, modificaron la estructura de la lignina de la paja de trigo cruda, mejoraron la calidad nutritiva y la digestibilidad del bagazo de caña de azúcar y aumentaron la digestibilidad *in vivo* del bagazo de caña de azúcar en dietas para aves y conejos. Al mismo tiempo que constituyeron una alternativa de pretratamiento de fuentes fibrosas para la producción animal.

Consideraciones finales

La biomasa lignocelulósica se ha considerado una fuente importante con gran potencial para la producción sustentable de biocombustibles y bioproductos. Sin embargo, la viabilidad económica de estos procesos depende de la conversión eficiente de los polisacáridos estructurales en oligosacáridos y azúcares monoméricos fermentables. Para lograrlo, es necesario contar con cepas altas productoras, desarrollar tecnologías de uso de cócteles o inductores enzimáticos, que pueden provenir de distintos organismos lignocelulolíticos, y que se puedan optimizar estos procesos en la mejora de los residuos agropecuarios para la producción animal. El uso de enzimas adecuadas en nutrición de monogástricos, permitió bajar el consumo de maíz como componente más importante en los piensos, por lo que se logró un considerable ahorro para el productor, además de un mejor aprovechamiento de las dietas. Aunque deben realizarse estudios para determinar los niveles de inclusión, de los extractos crudos obtenidos en estas producciones, los nutricionistas conocedores del tema ven como ventaja, no solo, la mejora en la conversión del alimento, sino en la digestibilidad y en otros factores causados por el alto contenido de fibra, lo que tendría grandes beneficios: la utilización de los extractos crudos por su valor agregado en enzimas para las diferentes industrias, así como la mejora en alimentos convencionales. La producción de extractos enzimáticos fibrolíticos para otros sectores industriales aseguraría también beneficios, en la calidad de los productos obtenidos en los mercados cubanos del textil, papelería, cuero, farmacéutica y para alimento animal. Por esta razón, el diseño de estrategias para la producción de enzimas lignocelulolíticas permitirá mejorar la digestibilidad y la calidad nutritiva de fuentes alternativas que de una forma sostenible y ecológica, puedan lograr producciones agropecuarias más eficientes.

Agradecimientos

Se agradece especialmente al técnico de laboratorio Nereyda Albelo Dorta y Alejandro Albelo por la colaboración en la recopilación de datos.

Referencias

- Alberto, M., Valiño, E.C., Savón, L. & Rodríguez, B. 2024. Nuevo pretratamiento enzimático de fuentes fibrosas destinadas a especies de interés productivo. XV Congreso Científico Agropecuario Internacional FCA Promega. Panamá.
- Alhomodi, A.F., Gibbons, W.R. & Karki, B.J. 2022. Estimation of cellulase production by *Aureobasidium pullulans*, *Neurospora crassa*, and *Trichoderma reesei* during solid and submerged state fermentation of raw and processed canola meal. *Bioresource Technology Reports*, 18(5): 101063, ISSN: 2589-014X. <https://doi.org/10.1016/j.biteb.2022.101063>.
- Alhujaily, A., Mawad, A.M.M., Albasri, Ma. & Fuying, H.M. 2024. Efficiency of thermostable purified laccase isolated from *Physisporinus vitreus* for azo dyes decolorization. *World Journal of Microbiology and Biotechnology*, 40(5): 138, ISSN: 1573-0972. <https://doi.org/10.1007/s11274-024-03953-9>.
- Asensio-Grau, A., Calvo-Lerma, J., Heredia, A. & Andrés, A. 2020. Enhancing the nutritional profile and digestibility of lentil flour by solid-state fermentation with *Pleurotus ostreatus*. *Food and Function*, 11(9): 7905-7912, ISSN: 2042-650X. <https://doi.org/10.1039/d0fo01527j>.
- Beier, S., Stiegler, M., Hitzzenhammer, E. & Schmoll, M. 2022. Screening for genes F in cellulase regulation by expression under the control of a novel constitutive promoter in *Trichoderma reesei*. *Current Research in Biotechnology*, 4(12): 238-246, ISSN: 2599-2628. <https://doi.org/10.1016/j.crbiot.2022.04.001>.
- Bhandari, S., Pandey, K.R., Joshi, Y.R. & Lamichhane, S.K. 2021. An overview of multifaceted role of *Trichoderma* spp. for sustainable agriculture. *Archives of Agriculture and Environmental Science*, 6(1): 72-79, ISSN: 2456-6632. <https://doi.org/10.26832/24566632.2021.0601010>.
- 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): e26601, ISSN: 2405-8440. <https://doi.org/10.1016/j.heliyon.2024.e26601>.
- Brink, D.P., Ravi, K., Lidén, G. & Gorwa, M.F. 2019. Mapping the diversity of microbial lignin catabolism: experiences from the eLignin database. *Applied Microbiology and Biotechnology*, 103(10): 3979-4002, ISSN: 1432-0614. <https://doi.org/10.1007/s00253-019-09692-4>.
- Cebrián, M. & Ibarruri, J. 2023. Filamentous fungi processing by solid-state fermentation. Filamentous Fungi Biorefinery. In book: Current Developments in Biotechnology and Bioengineering. pp: 251-292, ISBN: 978-0-323-91872-5. <https://doi.org/10.1016/B978-0-323-91872-5.00003-X>.

- Coêlho, M., Câmara J.R., Santos, F.A., Ramos, J.G., de Vasconcelos, S.M., Soares, T.C., de Melo, S.F., Machado, D.A. & Campos, L.T. 2021. Use of agroindustrial wastes for the production of cellulases by *Penicillium* sp. FSDE15. *Journal of King Saud University - Science*, 33(16): 101553, ISSN: 1018-3647. <https://doi.org/10.1016/j.jksus.2021.101553>.
- Cruz-Davila, J., Pérez, J.V., Castillo, D.S.D. & Diez, N. 2022. *Fusarium graminearum* as a producer of xylanases with low cellulases when grown on wheat bran. *Biotechnology Reports*, 35: e00738, ISSN: 2215-017X. <https://doi.org/10.1016/j.btre.2022.e00738>.
- Cullen, D. 1997. Recent advances on the molecular genetics of ligninolytic fungi. *Journal of Biotechnology*, 53(2-3): 273-289, ISSN: 1873-4863. [https://doi.org/10.1016/S0168-1656\(97\)01684-2](https://doi.org/10.1016/S0168-1656(97)01684-2).
- Dao, C.N., Tabil, L.G., Mupondwa, E. & Dumonceaux, T. 2023. Modeling the microbial pretreatment of camelina straw and switchgrass by *Trametes versicolor* and *Phanerochaete chrysosporium* via solid-state fermentation process: A growth kinetic sub-model in the context of biomass-based biorefineries. *Frontiers in Microbiology*, 14: 1130196, ISSN: 1664-302X. <https://doi.org/10.3389/fmicb.2023.1130196>.
- de Oliveira Rodrigues, P., Gurgel, L.V.A., Pasquini, D., Badotti, F., Góes-Neto, A. & Baffi, M.A. 2020. Lignocellulose-degrading enzymes production by solid-state fermentation through fungal consortium among Ascomycetes and Basidiomycetes. *Renewable Energy*, 145(C): 2683-2693, ISSN: 1879-0682. <https://doi.org/10.1016/j.renewe.2019.08.041>.
- Devi, A., Singh, A. & Kothari, R. 2024. Fungi based valorization of wheat straw and rice straw for cellulase and xylanase production. *Sustainable Chemistry for the Environment*, 5: 100077, ISSN: 2949-8392. <https://doi.org/10.1016/j.scenv.2024.100077>.
- Dias, M.C., Belgacem, M.N., de Resende, J.V., Martins M.A., Damásio, R.A.P., Tonoli, G.H.D. & Ferreira, S.R. 2022. Eco-friendly laccase and cellulase enzymes pretreatment for optimized production of high content lignin-cellulose nanofibrils. *International Journal of Biological Macromolecules*, 209(Pt A): 413-425, ISSN: 1879-0003. <https://doi.org/10.1016/j.ijbiomac.2022.04.005>.
- Dustet, J.C. & Izquierdo, E. 2004. Aplicación de balances de masa y energía al proceso de fermentación en estado sólido de bagazo de caña de azúcar con *Aspergillus niger*. *Biotecnología Aplicada*, 21: 85-91, ISSN: 1027-2852. <https://d1wqtxts1xzle7.cloudfront.net/85907663/BA002102OL085-091-libre.pdf?1652465375>.
- El-Ramady, H., Abdalla, N., Fawzy Z., Badgar, K., Llanaj, X., Törös, G., Hajdú, P., Eid, Y. & Prokisch, J. 2022. Green Biotechnology of Oyster Mushroom (*Pleurotus ostreatus* L.): A Sustainable Strategy for Myco-Remediation and Bio-Fermentation. *Sustainability*, 14(6): 3667, ISSN: 2071-1050. <https://doi.org/10.3390/su14063667>.
- Escuder, J.J., De Castro, M.E., Cerdán, M.E., Rodríguez, E., Becerra, M. & González, M. I., 2018. Cellulases from thermophiles found by metagenomics. *Microorganisms*, 6(3): 66-73, ISSN: 2076-2607. <https://doi.org/10.3390/m0119e15>.
- García, Y., Ibarra, A., Valiño, E. C., Dustet, J., Oramas, A. & Albelo, N. 2002. Study of a solid fermentation system with agitation in the Biotransformation of sugarcane bagasse by the *Trichoderma viride* strain M5-2. *Cuban Journal of Agricultural Science*, 36 (3): 265-270, ISSN: 0034-7485. <https://www.redalyc.org/pdf/1930/193018103011.pdf>.
- Hamdan, N.T. & Jasim, H.M. 2021. Cellulase from *Trichoderma longibrachiatum* Fungus: A Review. *World Bulletin of Public Health*, 4: 52-68, ISSN: 2749-3644. <https://scholarexpress.net/index.php/wbph/article/view/244>.
- Hernández, D.J.M., Ferrera, C.R. & Alarcón, A. 2019. Trichoderma: importancia agrícola, biotecnológica, y sistemas de fermentación para producir biomasa y enzimas de interés industrial. *Chilean Journal of Agricultural & Animal Sciences*, 35(1): 98-112, ISSN: 0719-3890. <https://dx.doi.org/10.4067/S0719-38902019005000205>.
- Hu, J., Arantes, V., Pribowo, A. & Saddler, J.N. 2013. The synergistic action of accessory enzymes enhances the hydrolytic potential of a “cellulase mixture” but is highly substrate specific. *Biotechnology for biofuels*, 6(112): 1-12, ISSN: 2731-3654. <https://doi.org/10.1186/1754-6834-6-112>.
- Ibarra, A., García, Y., Valiño, E.C., Dustet, J., Albelo, N. & Carrasco, T. 2002. Influence of aeration on the bioconversion of sugarcane bagasse by *Trichoderma viride* M5-2 in a static bioreactor of solid fermentation. *Cuban Journal of Agricultural Science*, 36(2): 153-158, ISSN: 0034-7485. <https://www.redalyc.org/pdf/1930/193018119012.pdf>.
- Iram, A., Cekmecelioglu, D. & Demirci, A. 2021. Ideal Feedstock and Fermentation Process Improvements for the Production of Lignocellulolytic Enzymes. *Processes*, 9(1): 38, ISSN: 2227-9717. <https://doi.org/10.3390/pr9010038>.
- Jain, K.K., Kumar, S., Deswal, D. & Kuhad, R.C. 2017. Improved production of thermostable cellulase from *Thermoascus aurantiacus* RCKK by fermentation bioprocessing and its application in the hydrolysis of office waste paper, algal pulp, and biologically treated wheat straw. *Applied Biochemistry and Biotechnology*, 181(2): 784-800, ISSN: 1559-0291. <https://doi.org/10.1007/s12010-016-2249-7>.
- Kameshwar, A.K. & Qin, W. 2016. Recent developments in using advanced sequencing Technologies for the genomic studies of lignin and cellulose degrading microorganisms. *International Journal Biological Science*, 12(2): 156-171, ISSN: 1449-2288. <https://doi.org/10.7150/ijbs.13537>.

- Khan, N.A., Khan, M., Sufyan, A., Saeed, A., Sun, L., Wang, S., Nazar, M., Tang, Z., Liu, Y. & Tang, S. 2024. Biotechnological Processing of Sugarcane Bagasse through Solid-State Fermentation with White Rot Fungi into Nutritionally Rich and Digestible Ruminant Feed. *Fermentation*, 10(4): 181, ISSN: 2311-5637. <https://doi.org/10.3390/fermentation10040181>.
- Korver, D.R. 2023. Review: Current challenges in poultry nutrition, health, and welfare. *Animal*, 17(2): 100755, ISSN: 1751-7311. <https://doi.org/10.1016/j.animal.2023.100755>.
- Kuhad, R.C., Deswal, D., Sharma S., Bhattacharya A., Jain, K.K., Kaur A., Pletschke B.I., Singh A. & Karp M. 2016. Revisiting cellulase production and redefining current strategies based on major challenges. *Renewable and Sustainable Energy Reviews*, 55(C): 249-272, ISSN: 1879-0690. <https://doi.org/10.1016/j.rser.2015.10.132>.
- Kuhad, R.C., Gupta, R. & Singh, A. 2011. Microbial cellulases and their industrial applications. *Enzyme Research*, 2011(1): 280696, ISSN: 2090-0414. <https://doi.org/10.4061/2011/280696>.
- Liguori, R., Ionata, E., Marcolongo, L., Vandenbergh, L.P., La Cara, F. & Faraco, V. 2015. Optimization of *Arundo donax* saccharification by (hemi) cellulolytic enzymes from *Pleurotus ostreatus*. *BioMed Research International*, 2015: 951871, ISSN: 2314-6141. <https://doi.org/10.1155/2015/951871>.
- Liu, L., Huang, W., Liu, Y. & Meng, Li. 2021. Diversity of cellulolytic microorganisms and microbial cellulases. *International Biodeterioration & Biodegradation*, 163(3): 105277, ISSN: 1879-0208. <https://doi.org/10.1016/j.ibiod.2021.105277>.
- Liu, W., Zhao, M., Li, M., Li, X., Zhang, T., Chen, X., Yan, X.Y., Bian, L.S., An, Q., Li, W. & Han, M. 2022. Laccase activities from three white-rot fungal species isolated from their native habitat in North China using solid-state fermentation with lignocellulosic biomass. *BioResources*, 17(1): 1533-1550, ISSN: 1930-2126. <https://doi.org/10.15376/biores.17.1.1533-1550>.
- Lodha, A., Pawar, S. & Rathod, V. 2020. Optimised cellulase production from fungal co-culture of *Trichoderma reesei* NCIM 1186 and *Penicillium citrinum* NCIM 768 under solid-state fermentation. *Journal of Environmental Chemical Engineering*, 8(5): 103958, ISSN: 2213-3437. <https://doi.org/10.1016/j.jece.2020.103958>.
- Ma, X., Li, S., Tong, X. & Liu, K. 2024. An overview on the status and future prospects in *Aspergillus* cellulase production. Review article. *Environmental Research*, 244: 117866, ISSN: 1096-0953. <https://doi.org/10.1016/j.envres.2023.117866>.
- Martínez, M., Díaz, M.F., Hernández, Y., Sarmiento M., Sarduy, L. & Sierra, F. 2016. Diferentes fuentes alternativas de alimentos para aves con la intención de contribuir a la soberanía alimentaria local. Congreso Internacional Agrodesarrollo. ISSN: 978-959-7138-23-5.
- Menéndez, Z., Dustet, J., Sevilla, I., Zumalacárregui, L. & Martí, M. 2015. Aplicación de crudos enzimáticos de origen fúngico en la hidrólisis del bagazo de caña de azúcar. *ICIDCA sobre los derivados de la caña de azúcar*, 49(3): 9-10, ISSN: 0138-6204. <https://www.redalyc.org/articulo.oa?id=223144218002>.
- Mori, T., Ikeda, K., Kawagishi, H. & Hirai, H. 2021. Improvement of saccharide yield from wood by simultaneous enzymatic delignification and saccharification using a ligninolytic enzyme and cellulase. *Journal of Bioscience and Bioengineering*, 132(3): 213-219, ISSN: 1347-4421. <https://doi.org/10.1016/j.jbiosc.2021.04.016>.
- Osma, J.F., Toca, J. L. & Rodríguez, S. 2014. Cost analysis in laccase production. *Journal of Environmental Management*, 92(11): 2907-2912, ISSN: 1095-8630. <https://doi.org/10.1016/j.jenvman.2011.06.052>.
- Passos, D.F., Pereira Jr., N. & Castro, A.M. 2018. A comparative review of recent advances in cellulases production by *Aspergillus*, *Penicillium* and *Trichoderma* strains and their use for lignocellulose deconstruction. *Current Opinion in Green and Sustainable Chemistry*, 14: 60-66, ISSN: 2452-2236. <https://doi.org/10.1016/j.cogsc.2018.06.003>.
- Pérez-Grisales, M.S., Castrillón-Tobón, M., Copete-Pertuz, L.S., Plácido, J. & Mora-Martínez, A.L. 2019. Biotransformation of the antibiotic agent cephradroxyl and the synthetic dye Reactive Black 5 by *Leptosphaerulina* sp. immobilised on Luffa (*Luffa cylindrica*) sponge. *Biocatalysis and Agricultural Biotechnology*, 18: 101051, ISSN: 1878-8181. <https://doi.org/10.1016/j.bcab.2019.101051>.
- Pérez-Soler, H., Dustet-Mendoza, J.C. & Valiño-Cabrera, E. 2016. Incremento de la calidad nutritiva potencial de la harina de follaje de *Stizolobium niveum* (Mucuna) mediante fermentación en estado sólido con el hongo *Trichoderma viride* M5-2. *Revista CENIC. Ciencias Químicas*, 47: 30-33, ISSN: 0253-5688. <http://www.redalyc.org/articulo.oa?id=181648522004>.
- Plouhinec, L., Neugnot, V., Lafond, M. & Berrin, J.G. 2023. Carbohydrate-active enzymes in animal feed. *Biotechnology Advances*, 65: 108145, ISSN: 1873-1899. <https://doi.org/10.1016/j.biotechadv.2023.108145>.
- Quiroz, R.E. & Folch-Mallol, J.L. 2011. Plant cell wall degrading and remodeling proteins: current perspectives. *Biocatalysis and Bioprocessing*, 28(4): 205-215, ISSN: 1027-2852. <http://scielo.sld.cu/pdf/bta/v28n4/bta01411.pdf>.
- Reid, I. D. 1995. Biodegradation of lignin. *Canadian Journal of Botany*, 73(S1): 1011-1018. ISSN: 0008-4026. <https://doi.org/10.1139/b95-351>.

- Saidi, Al., S.M.K., Al-Kharousi, Z.S.N., Rahman, M.S., Sivakumar, N., Suleria, A.H., Ashokkumar, Husain, M. & Al-Habsi, N. 2024. Thermal and structural characteristics of date-pits as digested by *Trichoderma reesei*. *Heliyon*, 10: e28313, ISSN: 2405-8440. <https://doi.org/10.1016/j.heliyon.2024.e28313>.
- Sajith, S., Priji, P., Sreedevi, S. & Benjamin, S., 2016. An overview on fungal cellulases with an industrial perspective. *Journal of Nutrition & Food Sciences*, 6(1): 461, ISSN: 2155-9680. <https://doi.org/10.4172/2155-9680.1000461>.
- Saldarriaga-Hernández, S., Velasco, C, Flores, P., Rostro, M., Parra, R., Iqbal, H. & Carrillo, D. 2020. Biotransformation of lignocellulosic biomass into industrially relevant products with the aid of fungi-derived lignocellulolytic enzymes. *International Journal of Biological Macromolecules*, 161: 1099-1116, ISSN: 1879-0003. <https://doi.org/10.1016/j.ijbiomac.2020.06.047>.
- Savón, L., Valiño, E.C., Bell, R. & Hernández, Y. 2014. Dynamics of the physical properties and the fiber fractioning of the meal of dolich integral forage (*Lablab purpureus*), biotransformed with *Trichoderma viride* for feeding monogastrics. *Cuban Journal of Agricultural Science*, 48(2): 145-147, ISSN: 2079-3480. <https://www.cjascience.com/index.php/CJAS/article/view/473>.
- Schneider, W.D., dos Reis, L., Camassola, M. & Dillon, A.J. 2014. Morphogenesis and production of enzymes by *Penicillium echinulatum* in response to different carbon sources. *BioMed Research International*, 214: 254863, ISSN: 2314-6141. <https://doi.org/10.1155/2014/254863>.
- Schwab, F., Sanchez, R.M. & Vela Gurovic, M.S. 2021. Characterization of a thermotolerant species of the genus *Lichtheimia* isolated from fermented oil industry waste. *Boletín de la Sociedad Argentina de Botánica*, 56: 145, ISSN: 0373-580X. https://botanicaargentina.org.ar/wp-content/uploads/2021/09/Boletin-56-suplemento_XXXVIII-Jornadas-Argentinas-de-Botanica.pdf.
- Scull, I., Savón, L., Spengler, I., Herrera, M. & González, V. 2018. Potentiality of the forage meal of *Stizolobium niveum* and *Stizolobium aetivum* as a nutraceutical for animal feeding. *Cuban Journal of Agricultural Science*, 52(2): 223-234, ISSN: 2079-3480. <https://www.cjascience.com/index.php/CJAS/article/view/802>.
- Singh, A. & Bajar, S. 2019. Optimization of cellulolytic enzyme production by thermophilic fungus *Thermoascus aurantiacus* using response surface methodology. *Indian Journal of Biochemistry and Biophysics (IJBB)*, 56(5): 399-403, ISSN: 0975-0959. <https://doi.org/10.56042/ijbb.v56i5.28248>.
- Singh, A., Bajar, S., Devi, A. & Pant, D. 2021. An overview on the recent developments in fungal cellulase production and their industrial applications. *Bioresource Technology Reports*, 14: 100652, ISSN: 2589-014x. <https://doi.org/10.1016/j.biteb.2021.100652>.
- Sosa, A., González, N., García, Y., Marrero, Y., Valiño, E.C., Galindo, J., Sosa, D., Alberto, M., Roque, D., Albelo, N., Colomina, L. & Moreira, O. 2017. Collection of microorganisms with potential as additives for animal nutrition at the Institute of Animal Science. *Cuban Journal of Agricultural Science*, 51(3): 311-319, ISSN: 2079-3480. <https://www.cjascience.com/index.php/CJAS/article/view/759>.
- Valiño, E.C., Alberto, M., Dustet, J.C. & Albelo, N. 2020. Production of lignocellulases enzymes from *Trichoderma viride* M5-2 in wheat bran (*Triticum aestivum*) and purification of their laccases. *Cuban Journal of Agricultural Science*, 54(1): 53-64, ISSN: 2079-3480. <https://cjascience.com/index.php/CJAS/article/view/946>.
- Valiño, E.C., Dustet, J.C., Pérez, H., Brandão, L.R., Rosa, A.C. & Scull, I. 2016. Transformation of *Stizolobium niveum* with cellulolytic fungi strains as functional food. *Academia Journal of Microbiology Research*, 4(4): 62-71, ISSN: 2315-7771. <https://doi.org/10.15413/ajmr.2015.0106>.
- Valiño, E., Elías, A., Carrasco, T. & Albelo, N. 2003. Effect of inoculation of the strain *Trichoderma viride* 137 in self-fermented sugarcane bagasse. *Cuban Journal of Agricultural Science*, 37(1): 43-49, ISSN: 0034-7485 <https://www.redalyc.org/pdf/1930/193018072007.pdf>.
- Valiño, E.C., Elías, A., Torres, V., Carrasco, T. & Albelo, N. 2004. Improvement of the composition of sugarcane bagasse by the strain *Trichoderma viride* M5-2 in a solid-state fermentation bioreactor. *Cuban Journal of Agricultural Science*, 38(2): 145-153, ISSN: 0034-7485 <https://www.redalyc.org/articulo.oa?id=193017901006>.
- Valiño, E., Savón, L., Elías, A., Rodríguez, M. & Albelo, N. 2015. Nutritive value improvement of seasonal legumes *Vigna unguiculata*, *Canavalia ensiformis*, *Stizolobium niveum*, *Lablab purpureus*, through processing their grains with *Trichoderma viride* M5-2. *Cuban Journal of Agricultural Science*, 49(1): 81-89, ISSN: 2079-3480. <https://www.cjascience.com/index.php/CJAS/article/view/552>.
- Vázquez, M.A., Cabrera, E.C.V., Aceves, M.A. & Mallol, J.L.F. 2019. Cellulolytic and ligninolytic potential of new strains of fungi for the conversion of fibrous substrates. *Biotechnology Research and Innovation*, 3(1): 177-186, ISSN: 2452-0721. <https://doi.org/10.1016/j.bior.2018.11.001>.
- Vázquez, M.A., Valiño, E.C., Torta, L., Laudicina, A., Sardina, M.T. & Mirabile, G. 2022. Potencialidades del consorcio microbiano *Curvularia kusanoi*-*Trichoderma pleuroticola* como pretratamiento biológico para la degradación de fuentes fibrosas. *Revista MVZ Córdoba*, 27(2): e2559, ISSN: 0122-0298. <https://doi.org/10.21897/rmvz.2559>.

- Viswanath, B., Rajesh, B., Janardhan, A., Kumar, A. P. & Narasimha, G. 2014. Fungal laccases and their applications in bioremediation. *Enzyme Research*, 2014: 163242, ISSN: 2090-0414. <http://doi.org/10.1155/2014/163242>.
- Wattanakitjanukul, N., Sukkasem, C., Chiersilp, B. & Boonsawang, P. 2020. Use of Palm Empty Fruit Bunches for the Production of Ligninolytic Enzymes by *Xylaria* sp. in Solid State Fermentation. *Waste and Biomass Valorization*, 11(6): 3953-3964, ISSN: 1877-2641. <https://doi.org/10.1007/s12649-019-00710-0>.
- Wlazlak, S., Pietrzak, E., Biesek, J. & Dunislawska, A. 2023. Modulation of the immune system of chickens a key factor in maintaining poultry production-a review. *Poultry Science*, 102(8): 102785, ISSN: 1525-3571. <https://doi.org/10.1016/j.psj.2023.102785>.
- Xi, T., Liu, Z., Liu, Q. & Wang, G. 2015. Structural insight into the oxidation of sinapic acid by Cot A laccase. *Journal of Structural Biology*, 190(2): 155-161, ISSN: 1095-8657. <https://doi.org/10.1016/j.jsb.2015.03.005>.
- Xie, J. & Liu, S. 2024. Kinetic understanding of fiber surface lignin effects on cellulase adsorption and hydrolysis. *Results in Surfaces and Interfaces*, 14: 100185, ISSN: 2666-8459. <https://doi.org/10.1016/j.rsufi.2024.100185>.
- Yadav, M. & Vivekanand, V. 2020. Biological treatment of lignocellulosic biomass by *Curvularia lunata* for biogas production. *Bioresource Technology*, 306(4): 123151, ISSN: 1873-2976. <https://doi.org/10.1016/j.biortech.2020.123151>.
- Zhang, Y.H. & Lynd, L.R. 2004. Toward an aggregated understanding of enzymatic hydrolysis of cellulose: noncomplexed cellulase systems. *Biotechnology and Bioengineering*, 88(7): 797-824, ISSN: 1097-0290. <https://doi.org/10.1002/bit.20282>.
- Zhao, C., Xie, B., Zhao, R. & Fang, H. 2019. Microbial oil production by *Mortierella isabellina* from sodium hydroxide pretreated rice straw degraded by three-stage enzymatic hydrolysis in the context of on-site cellulase production. *Renewable Energy*, 130(C): 281-289, ISSN: 1879-0682. <https://doi.org/10.1016/j.renene.2018.06.080>.
- Zwinkels, J., Wolkers, R. J. & Smid, E.J. 2023. Solid-state fungal fermentation transforms low-quality plant-based foods into products with improved protein quality LWT Food. *Science and Technology*, 184: 114979, ISSN: 1096-1127. <https://doi.org/10.1016/j.lwt.2023.114979>.