

Los microorganismos fermentadores de lignocelulosa como una alternativa sostenible para la obtención de bioetanol

Lignocellulose fermenting microorganisms as a sustainable alternative for fuel ethanol production

Ávila-Mascareño, M.F.¹ , Gallegos-Máynez, L.L.¹, Gonzalez-Vazquez, I. I.¹,
Parra-Cota, F.I.² , de los Santos Villalobos, S.^{1*} 

¹ Instituto Tecnológico de Sonora, 5 de febrero 818 Sur, C.P. 85000, Cd. Obregón, Sonora, México

² Campo Experimental Norman E. Borlaug, C.P. 85000, Cd. Obregón, Sonora, México.



Please cite this article as/Como citar este

artículo: Ávila-Mascareño, M.F., Gallegos-Máynez, L.L., Gonzalez-Vazquez, I. I.1, Parra-Cota, F.I., de los Santos Villalobos, S. (2025). Lignocellulose fermenting microorganisms as a sustainable alternative for fuel ethanol production. *Revista Bio Ciencias*, 12, e1790.

<https://doi.org/10.15741/revbio.12.e1790>

Article Info/Información del artículo

Received/Recibido: October 16th 2024.

Accepted/Aceptado: December 30th 2024.

Available on line/Publicado: March 04th 2025.

RESUMEN

A nivel mundial el sector energético y productivo generan una explotación crítica de los combustibles fósiles. Las reservas más grandes tienen un margen de tiempo para su explotación dependiendo de factores como sus fundamentos geológicos, de ingeniería, gastos iniciales, factores de recuperación, límites de yacimiento, mecanismos de recuperación y estimaciones volumétricas, entre otros. Además, el número de yacimientos de petróleo para satisfacer la demanda actual está en retroceso. Una de las alternativas para mitigar los problemas del agotamiento del crudo es sustituirlo con otro que sea económica, ambiental y socialmente sostenible. La industria agrícola produce toneladas de residuos al año, estos residuos están formados por lignocelulosa, el cual es el principal componente de la pared celular de las plantas, mediante la remoción de lignina es posible liberar la glucosa contenida en la celulosa de la biomasa y utilizarla como fuente en la producción de etanol. Existen microorganismos capaces de metabolizar la lignina de la planta para la liberación de esta sustancia, por lo que el presente estudio hace una revisión de los avances que se han generado en la búsqueda de combustibles más sostenibles, específicamente el bioetanol utilizando microorganismos.

PALABRAS CLAVE: Etanol, biocombustibles, lignocelulosa, microorganismos, residuos agrícolas.

*Corresponding Author:

Sergio de los Santos-Villalobos. Dpto de Ciencias Agronómicas y Veterinarias. Instituto Tecnológico de Sonora. 5 de febrero, 818 sur, Cajeme. C.P. 85000, Ciudad Obregón, Sonora, México. Teléfono: 410-90-00. Ext. 2124.

E-mail: sergio.delossantos@itson.edu.mx

ABSTRACT

Globally, the energy and production sectors generate a critical exploitation of fossil fuels. The largest reserves have a period for their exploitation depending on factors such as their geological and engineering fundamentals, initial costs, recovery factors, reservoir limits, recovery mechanisms, and volumetric estimates, among others. In addition, the number of oil reservoirs to meet current demand is in decline. One of the alternatives to mitigate the problems of crude oil depletion is to replace it with another that is economically, environmentally, and socially sustainable. The agricultural industry produces tons of residues per year, these residues are formed by lignocellulose, which is the main component of the cell wall of plants, by removing lignin it is possible to release the glucose contained in the cellulose of the biomass and use it as a source in the ethanol production. There are microorganisms capable of metabolizing plant lignin to release this substance, therefore this study reviews the advances that have been generated in the search for more sustainable fuels, specifically bioethanol using microorganisms.

KEY WORDS: Ethanol, biofuels, lignocellulose, microorganisms, agricultural residues.

Introducción

Desde las primeras décadas del siglo XX el petróleo ha sido un factor determinante para el establecimiento de la economía, la industria, el desarrollo y las relaciones exteriores de México (Alvarez-Rivera, 2023). Los yacimientos de petróleo que se explotan actualmente fueron formados hace millones de años, debido a la acumulación y descomposición de grandes cantidades de materia orgánica (vegetal y animal) contenidas y sepultadas dentro de rocas sedimentarias, sujetas a ciertos niveles de temperatura, presión, y calidad de la materia orgánica; existen distintos yacimientos o depósitos: los marinos son potencialmente generadores de petróleo líquido, mientras que, los continentales son generadores de gas (Prado-González, 2021). Estos depósitos están distribuidos a lo largo de nuestro país, principalmente en Campeche, Tabasco, Veracruz, Tamaulipas, Oaxaca entre otros estados de la República Mexicana, de los cuáles existe una creciente y exponencial demanda ocasionada por el decline en la producción de hidrocarburos (Estrada-Estrada *et al.*, 2013).

Estados Unidos es el mayor consumidor de petróleo a nivel mundial (López, 2008), con una demanda diaria de 21 millones de barriles, de los cuales México contribuye con 1.5 millones (Gil-Valdivia, 2008). En la República Mexicana se ha creado una tensión económica a pesar del incremento en el precio del crudo de exportación de los últimos años (Ramírez-Salas

& Vargas-Zamora, 2023), debido a que la dependencia de combustibles fósiles en el país para los sectores industriales, energético y de transporte genera que el costo de la energía también aumente (Quezada González *et al.*, 2024). Respecto al sector energético en México, de acuerdo con la Comisión Federal de Electricidad y la Secretaría de Energía, dos tercios de la energía eléctrica que se consume es producida en plantas termoeléctricas a partir de combustibles fósiles derivados del petróleo, tales como: diésel, combustóleo, aceites pesados y gas natural (Pedrozo-Acuña, 2021).

Actualmente, diversas investigaciones han reportado un agotamiento de las reservas del llamado “oro negro” (Rodríguez-Álvarez, 2022). El principal yacimiento de hidrocarburos en México es el campo Akal con el yacimiento Cantarell ubicado en Campeche, este yacimiento permitió que el campo Akal contribuyera con más del 30 % de la producción total del crudo del país (800 Mbpd) en los años de 1979 al 2000. Al año 2006 ya aportaba con el 50 % de la producción total con 1,500 Mbpd, sin embargo, para 2008 su producción cayó a la mitad, y para el año 2018 se reportaban valores menores a 50 Mbpd continuando con esta tendencia a la baja (Galicia-Pineda & Arciniega-Esparza, 2023).

Aunado a esto, existe una problemática de refinación en México, la cual es insuficiente para satisfacer la demanda nacional y la falta de tecnologías e infraestructura para procesar el crudo, por lo que el país se ha visto obligado a importar más de la tercera parte del crudo generando un déficit comercial de más de 5 mil millones de dólares en 2006 (Gil-Valdivia, 2008).

Además de la problemática económica y de agotamiento de combustibles fósiles, existe el enorme impacto ambiental que éstos generan, ya que la combustión, extracción, elaboración y transporte provoca contaminación de aire, agua y suelo (Benavente-Ysart & Benito-Olalla, 2021). El impacto negativo en el aire se debe a las emisiones de gases de efecto invernadero, siendo los combustibles fósiles los responsables de emitir el 80 % del CO₂ a nivel global (Meloni *et al.*, 2022). Además, tienen consecuencias directas en el calentamiento global y en la salud, así como en el agua y el suelo que se ven afectados principalmente por derrames de petróleo y desecho de aceites quemados, lo cual impacta negativamente la flora, fauna, los microorganismos, y la fertilidad de los suelos (Vergara-Salas, 2023).

Al reducir el uso y dependencia de estos combustibles (tanto en el sector energético y de transporte) se disminuirían las emisiones de CO₂ y otros contaminantes, se estima que el uso de bioetanol de segunda generación (obtenido de residuos agroindustriales) en lugar del bioetanol convencional reduciría las emisiones netas de CO₂ entre 70-90 % (Hackenberg, 2008). Ante esta problemática, la generación y/o adopción de tecnologías limpias, eficientes y sostenibles con el ambiente representan una alternativa viable para satisfacer la demanda energética actual, y a largo plazo disminuir costos ambientales, sociales y económicos. Una de las alternativas viables para sustituir parcial o completamente los combustibles fósiles es el uso de biocombustibles.

Un biocombustible se refiere a cualquier tipo de combustible que se derive de la biomasa, es decir, de organismos vivos como animales y plantas (o sus desechos metabólicos), la generación y uso de biocombustibles se presenta como una herramienta que permite disminuir la

concentración de gases de efecto invernadero como el CO₂ que se libera a la atmósfera en otros procesos de producción convencionales (Delgado-Alvarado *et al.*, 2023). La producción de un biocombustible como el etanol depende de la materia prima que se utilice y se puede clasificar en dos tipos: i) primera generación, compuesto por fuentes de alto contenido de azúcar y almidón y ii) segunda generación, aquel proveniente de residuos agrícolas (Jiménez-Jiménez *et al.*, 2020).

La producción de bioetanol es crucial para mitigar el declive en la disponibilidad de combustibles fósiles convencionales, ya que ofrece una alternativa sostenible y renovable. En este contexto, se presenta la siguiente revisión sobre los avances en los métodos de obtención de celulosa a partir de residuos agrícolas (biomasa lignocelulósica), con un enfoque particular en el uso de pretratamientos biológicos, como hongos y bacterias, para optimizar la producción de bioetanol.

Discusión

Desafíos para México

El bioetanol se obtiene a partir de material orgánico, utilizando diferentes azúcares como fuente de carbono. Los principales países que lo fabrican son Brasil, el cual aprovecha la sacarosa de la caña de azúcar y Estados Unidos, que utiliza la glucosa del maíz, ambos países en conjunto producen más de 94 mil millones de litros de bioetanol al año, lo que supone el 85 % de la producción mundial (Torroba, 2020). Para México, existen diversos retos en la producción de bioetanol, en primera instancia, el etanol que se produce va dirigido a bebidas embriagantes y a la industria como solvente (Ibarra-Díaz, 2020), en segundo lugar, la materia prima de donde se obtienen los azúcares para su posterior fermentación (agave, melazas, granos), generan una cantidad limitada de etanol que no se puede usar a gran escala y además, utilizar caña de azúcar o maíz, no representa una opción para el país, ya que estos cultivos forman parte de la base alimentaria de México, y no es posible aumentar la superficie agrícola de estos cultivos para satisfacer las necesidades alimentarias y de producción de bioetanol para combustible.

Los biocombustibles de primera generación, se producen a partir de cultivos agrícolas. Por ejemplo, del maíz (*Zea mays*), caña de azúcar (*Saccharum officinarum* L.), remolacha azucarera (*Beta vulgaris*) y sorgo (*Sorghum* spp.), mientras que el biodiesel puede derivarse de plantas como la palma de aceite (*Elaeis guineensis*), jatropha (*Jatropha curcas*), soya (*Glycine max*), colza (*Brassica napus*), cártamo (*Carthamus tinctorius*) y girasol (*Helianthus annuus*). Mientras que, los biocombustibles de segunda generación, se obtienen principalmente de residuos agrícolas, agroindustriales y forestales (Cisneros-López *et al.*, 2020).

El bioetanol de primera generación se produce a nivel mundial desde el año 2000, con una producción que pasó de 13 a 94 mil millones de litros en 2014. En México, se está trabajando en la producción comercial del bioetanol, con planes para mezclarlo en un 5.8 % con gasolina, principalmente obtenido del jugo de caña de azúcar en San Luis Potosí y Veracruz, y del sorgo en Tamaulipas (PEMEX, 2015). En la República Mexicana se han identificado varios desperdicios

agrícolas con potencial para producir bioetanol de segunda generación, como rastrojos de cultivos (maíz, caña de azúcar, arroz, cebada, sorgo y trigo) y subproductos agroindustriales (bagazo de caña, olotes de maíz, cáscaras de arroz, café y girasol). El país podría generar anualmente millones de litros de bioetanol a partir de estos residuos, destacando la caña de azúcar con 3,405 millones de litros (UNCTAD, 2012).

Uno de los principales desafíos es la selección de la materia prima agrícola y el método de procesamiento, los materiales ricos en azúcares simples, como la caña y el sorgo dulce, así como aquellos ricos en almidón, como la papa, el camote y los cereales, se consideran de primera generación, y requieren del uso de agua, enzimas y microorganismos para la fermentación. En estos casos, el costo de la materia prima puede representar hasta el 80 % del costo total del combustible (Chuck-Hernández *et al.*, 2011).

El uso de lignocelulosa es una de las alternativas económicas y socialmente responsables para la producción de bioetanol, este material se encuentra contenido en los residuos agroindustriales como: la paja de trigo, el bagazo de caña, residuos derivados del maíz, arroz y mandioca, de tal forma que su uso al mismo tiempo que aprovecha los residuos (que generalmente se queman), minimiza la emisión de gases de efecto invernadero y genera un producto indispensable para la población (Macías-Alcívar & Zambrano-García, 2023).

Biomasa lignocelulósica

La lignocelulosa es el principal componente de la pared celular de las plantas, se forma con capas de celulosa y hemicelulosa (polímeros complejos) estrechamente unidos a la lignina, como se muestra en la Figura 1. La celulosa es la unión de moléculas de glucosas, cuyas cadenas poliméricas están organizadas en regiones cristalinas altamente ordenadas, acompañadas de zonas amorfas, formando un material muy estable e insoluble en agua. Asimismo, la hemicelulosa está formada por un grupo de heteropolisacáridos ramificados constituidos principalmente por cadenas cortas y ramificadas de azúcares, entre los que destacan pentosas (generalmente D-xilosa y L-arabinosa), hexosas (como D-galactosa, D-glucosa y D-manosa), así como ácidos urónicos (ácido glucurónico, 4-O-metilgalacturónico y galacturónico) y desoxihexosas (ramnosa y fucosa), la hemicelulosa es más fácil de solubilizar e hidrolizar que la celulosa (Chávez-Vilcahuamán & Poma-Fierro, 2021).

Por su parte, la lignina es un polímero aromático de estructura compleja, ramificada y amorfa formada por tres unidades de fenilpropano resultantes de la polimerización enzimática de los alcoholes sinapílico, coniferílico, y p-cumarílico, las unidades monoméricas que conforman la lignina se encuentran unidas por enlaces carbono-carbono y enlaces tipo éter (Maceda *et al.*, 2021).

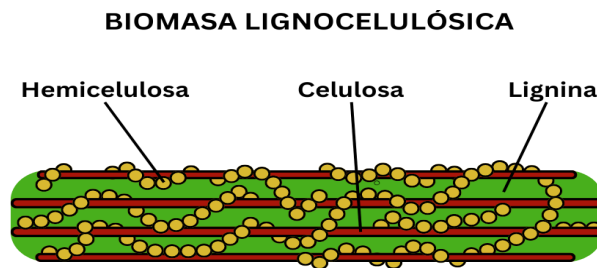


Figura 1. Composición de la biomasa lignocelulósica.

Fuente: Elaboración propia basada en Gnansounou & Dauriat (2005).

Los materiales que conforman el material lignocelulósico están presentes en rangos de variabilidad dependiendo de la planta en cuestión. En el caso de la composición de la madera, los rangos más comúnmente encontrados son: Celulosa: 38-50 %; Hemicelulosa: 23-32 % y Lignina: 15-25 % (Timoteo-Cruz, 2023). En el caso de la paja de trigo, el material lignocelulósico cuenta con 14.4 % de lignina, celulosa 38.7 % y 30.0 % de hemicelulosa (Ramos-Sevilla, 2017).

Pre-tratamientos físicos y químicos para remoción de lignina

En un principio, la materia prima lignocelulósica se encuentra contenida en un material complejo y rígido, con fibras de celulosa de alta cristalinidad, dentro de una matriz de hemicelulosa y envuelta en una pared de lignina, formando un material muy rígido, por esto, se necesita de un pretratamiento que remueva la lignina y la hemicelulosa, reduzca la cristalinidad de la celulosa y aumente la porosidad del material, eliminando el contenido de sustancias que dificulten la hidrólisis.

Existen diferentes pretratamientos: i) físicos, son aquellos que utilizan el pulverizado mecánico en donde el material es triturado, también se destaca la pirólisis de la celulosa, la cual se fundamenta en la velocidad de calentamiento en un intervalo de temperatura de 200-400 °C (Vaca-Guevara, 2023), se considera que forma el material para un posterior proceso exotérmico que da como resultado CO_2 , CO , más H_2O y carbonización (Albis-Arrieta *et al.*, 2021); ii) Los métodos químicos, como la ozonólisis, que utiliza un proceso de reducción en el contenido de lignina por medio de grandes cantidades de ozono para degradar la lignina y hemicelulosa, sin producir residuos tóxicos (Villarreal-Villarreal, 2021). En adición a los métodos químicos, el método de deslignificación oxidativa utiliza un agente oxidante el cual puede ser peróxido de hidrógeno, para aumentar la disposición a la hidrólisis enzimática ya que elimina cerca de la mitad de la lignina y la mayoría de la hemicelulosa (Amasifuen-Rengifo, 2022).

Otros pre-tratamientos químicos utilizan, por ejemplo: NaOH , compuesto que tiene una eficiencia de obtención del 41.5 % de celulosa, 22.5 % de hemicelulosa y 11.2 % de lignina.

Mientras que, el uso de glicerol y ácido sulfúrico tiene una eficiencia de 28.82 % de celulosa, 29.24 % de hemicelulosa y 32.55 % de lignina. Por otra parte, el uso de peróxido de hidrógeno alcalino reporta una eficiencia de 31.74 % de celulosa, 34.95 % de hemicelulosa y 4.46 % de lignina (Chen *et al.*, 2021). Para llegar a una escala industrial, utilizando métodos químicos, se debe resolver la problemática que traen consigo los productos de alto coste y la eliminación de residuos que impiden la producción industrial de etanol celulósico.

Pre-tratamientos biológicos para remoción de lignina

Los pretratamientos biológicos, utilizan microorganismos degradadores de lignina, mediante un proceso oxidativo que produce CO₂ y agua como producto final. Un pretratamiento biológico incrementa la accesibilidad al material celulósico favoreciendo una subsecuente hidrólisis y fermentación. La desventaja que estos presentan es la capacidad limitada de los microorganismos a tolerar el etanol, así como la tendencia de las enzimas a ser inhibidas durante la hidrólisis (Ventura-Ibañez, 2020).

De esta manera, se ha reportado que el mínimo consumo de estos azúcares se obtiene con el uso de hongos de pudrición blanca, además de que se reducen los tiempos de fermentación. Lo anterior se debe a la degradación de la lignina por la eliminación de barreras encargadas de proteger la celulosa, y el incremento al acceso para la hidrólisis enzimática (Mendoza-Morales & Rincón-Díaz, 2021).

Estos procesos ofrecen diversas ventajas, tales como: su costo-efectividad, no requieren el uso de equipos o reactivos químicos (nocivos) adicionales, y son sostenibles con el medio ambiente evitando la formación parcial o total de compuestos tóxicos o inhibidores para la acción de los microorganismos (Cazuriaga-Durán, 2023). Por lo cual, se han desarrollado diversos estudios enfocados a aislar e identificar microorganismos con capacidades incrementadas para la degradación de lignocelulosa, con el objetivo de incorporarlos en los pre-tratamientos biológicos como se reporta en la Tabla 1.

En el pretratamiento biológico, se recurren a microorganismos como los hongos marrones, blancos, y de podredumbre blanda los cuales realizan la degradación de componentes lignocelulósicos específicos como la lignina y de la hemicelulosa, entre estos encontramos a *Sclerotium rolfsii*, *Phanerochaete chrysosporium*, *Volvariella volvacea*, *Schizophyllum commune*, *Pycnoporus sanguineus*, *Bjerkandera adusta*, y algunos ascomicetos como *Trichoderma reesei*, y especies de *Aspergillus*, y *Penicillium* (Cuervo *et al.*, 2009). El microorganismo utilizado para un pretratamiento biológico debe tener mayor afinidad por la lignina y degradarla más rápido que a los carbohidratos. La celulosa y la hemicelulosa contenidas se hidrolizan por medio de enzimas para convertir posteriormente la celulosa en glucosa y la hemicelulosa en monosacáridos (pentosas), por último, se procede a una fermentación (Grijalva-Vallejos, 2013).

El uso de microorganismos genéticamente modificados para mejorar la eficiencia en la fermentación y la tolerancia al etanol presenta desafíos regulatorios significativos. Para la producción de etanol se debe contar con la capacidad deseada, respaldada por evaluaciones

económicas y financieras que incluyan inversiones de capital y rendimientos económicos, así como integrar sistemas de calidad como ISO 9001 y normas ambientales ISO 14000 (Ramos-Soto *et al.*, 2020). Muchos países tienen normativas estrictas sobre el uso de organismos modificados genéticamente, lo que limita la aprobación de ciertas cepas que podrían mejorar la eficiencia de la producción. Estos desafíos incluyen la seguridad biológica, la aceptación pública y la regulación en torno al impacto ambiental. El proceso de aprobación de nuevas cepas o tecnologías de ingeniería genética puede ser largo y costoso, lo que retrasa su implementación. Un ejemplo de microorganismos genéticamente modificados es el del microorganismo *Saccharomyces cerevisiae*, el cual es eficaz en la fermentación de hexosas, pero no metaboliza pentosas como la arabinosa y xilosa, presentes en la biomasa lignocelulósica. La xilosa, que constituye alrededor del 35 % de los azúcares de esta biomasa, es una fuente potencial para la obtención de productos de alto valor, como el xilitol, por lo que, mediante ingeniería genética, se han desarrollado cepas recombinantes de *S. cerevisiae* con capacidad mejorada para fermentar xilosa. El proceso consistió en silenciar el gen GAL80 para mejorar la captación y asimilación de xilosa, logrando que las cepas recombinantes consumieran hasta un 18 % de xilosa, sin generar etanol. La cepa parental 202-3 pasó de consumir 7 % de xilosa a 14 %, y la producción de xilitol aumentó en un 345 %. La cepa recombinante R2-MAPL alcanzó un consumo de xilosa del 20 %, con un incremento del 196 % en la producción de xilitol. La cepa B2G-MAPL logró un consumo de xilosa del 28 %, con un aumento del 337 % en la producción de xilitol, demostrando que las estrategias mejoraron significativamente el rendimiento en ambas variables (Patiño-Lagos, 2021).

Tabla 1. Microorganismos utilizados para el pretratamiento biológico.

Bacteria/Hongo	Lignocelulosa	Característica
<i>P. Chrysosporium</i> ⁽¹⁾	Bagazo de caña de azúcar	Degrada el 5.8 % de la lignina presente y aumenta la cantidad de celulosa en un 0.2 %. Alcanza su máxima actividad en el día 20 y luego disminuye.
<i>Cladosporium</i> sp ⁽¹⁾	Bagazo de caña de azúcar	Muestra un valor del 15.9 % para la degradación de lignina y un aumento del 2 % en la cantidad de celulosa. Su máxima actividad ocurre en el día 15.
<i>Pleurotus</i> spp ⁽²⁾	Paja de trigo	Degrada la hemicelulosa en un 97.22 %, la celulosa en un 89.97 % y la fracción de lignina en un 93.54 %.
<i>Pleurotus</i> spp ⁽²⁾	Fibra de algodón.	Degrada la hemicelulosa en un 54.45 %, la celulosa en un 85.27 % y la lignina en un 0 %.

Continuation

Tabla 1. Microorganismos utilizados para el pretratamiento biológico.

Bacteria/Hongo	Lignocelulosa	Característica
<i>Fusarium sp</i> ⁽³⁾	Bagazo de caña de azúcar	Degrada la lignina en un 5.2 % y aumenta el porcentaje de celulosa en un 1.4 %. Su máxima actividad ocurre en el día 15.
<i>Fusarium concolor</i> ⁽³⁾	Paja de trigo.	Designifica la paja de trigo en 5 días.
<i>Coriolus versicolor</i> ⁽³⁾	Bambú.	Se observa una disminución en la cantidad de lignina y hemicelulosa, junto con un aumento de hasta el 37 % en la tasa de sacarificación después del tratamiento.
<i>Gloeophyllum trabeum</i> y <i>Fomitopsis pinicola</i> ⁽³⁾	Pino y abeto.	Aumento en la sacarificación.
<i>Sphingomonas paucimobilis</i> y <i>Bacillus circulans</i> ⁽³⁾	-	Aumentan la liberación de azúcares en hasta un 94 % a partir del papel de oficina.
<i>P. sanguineus</i> y <i>B. adusta</i> ⁽³⁾	Paja de trigo.	Toleran condiciones de alta temperatura y operan en un amplio rango de pH, una propiedad útil para el proceso de hidrólisis de celulosa.

Sotelo-Navarro et al., (2012)¹, Delfin-Alcalá & Durán de Bazúa (2003)², Cuervo et al., (2009)³.

Hidrólisis enzimática

La hidrólisis enzimática se lleva a cabo principalmente por un grupo de enzimas denominadas genéricamente celulasas, que son una mezcla de distintas actividades enzimáticas cuya acción conjunta produce la degradación de la celulosa (Fernandes-Klajn, 2017). Diversos hongos y bacterias son productores de este tipo de enzimas, i.e. los géneros *Trichoderma*, *Phanerochaete* y *Fusarium*, los cuales presentan la capacidad de producir dicho complejo enzimático en grandes cantidades y de forma extracelular, facilitando su separación en los medios de cultivo (Escudero-Agudelo, 2022).

Existen 3 tipos de celulasas: las endoglucanasas que cortan la celulosa y forman oligosacáridos, las exoglucanasas que generan glucosa y celobiosas, y las glucosidasas o carbohidrolasas que hidrolizan la celobiosa para generar moléculas de glucosa (Gamarra-Mendoza, 2024). El complejo enzimático de celulasas utilizado durante la hidrólisis del material pretatado está formado por un conjunto de carbohidrolasas, capaces de degradar los enlaces glucosídicos de los polisacáridos, liberando glucosa y otros monosacáridos para su fermentación (Manrique-Hernandez, 2019). Por otro lado, los hongos basidiomicetes de podredumbre blanca generan enzimas extracelulares como la lignina peroxidasa (LiP), manganoso peroxidasa (MnP) y lacasa; enzimas claves para la degradación de la lignina (Muñoz-Duarte, 2012).

Microorganismos fermentadores de etanol

Concluida la fase de hidrólisis continúa la etapa de la fermentación alcohólica, en la cual, se degradan los azúcares a etanol por medio de microorganismos, bajo diversas estrategias de fermentación (Lara-Román, 2023). Un microorganismo ideal es aquel que cuente con las siguientes características: i) alta productividad y rendimiento del etanol, ii) capaz de reducir la cantidad de subproductos indeseables, iii) tolerar inhibidores generados por hidrólisis, iv) una elevada tolerancia al etanol y al estrés osmótico ocasionado por la concentración de azúcares fermentables (Leighton-Rendón *et al.*, 2023).

El género más utilizado en la producción de etanol es *Saccharomyces*, debido a su habilidad de convertir los azúcares a etanol rápidamente. Además de su gran osmotolerancia, y resiliencia a cambios de temperatura, a ambientes ácidos y con una alta aceptación en la industria. Sin embargo, en este caso, la *Saccharomyces cerevisiae* no es óptima para los hidrolizados de hemicelulosa, pues presenta altos costos de aireación, elevada producción de biomasa y es incapaz de metabolizar pentosas, el cual es uno de los azúcares principales en la hemicelulosa (Ramírez-Soto & López de Ávila, 2024). Es por esto, que se han estudiado microorganismos que cumplan con el proceso fermentativo para producir etanol, partiendo de hidrolizados de hemicelulosa. Entre las especies promisorias se encuentran *Escherichia coli*, *Klebsiella oxytoca*, *Zymomonas mobilis* y *S. cerevisiae* modificada por ingeniería de vías metabólicas (Dien *et al.*, 2003) cuyas principales características metabólicas se describen a continuación.

i. *Escherichia coli*

Cepas de esta especie presentan características favorables para este proceso, tales como su capacidad para fermentar gran cantidad de azúcares y su extenso conocimiento sobre su uso a nivel industrial. Los requerimientos para su crecimiento son mínimos y presenta mayor tolerancia a inhibidores en comparación con *S. cerevisiae* y *Z. mobilis* (Zaldivar & Ingram, 1999; Zaldivar *et al.*, 1999). Además, en su metabolismo anaerobio, las cepas silvestres de *E. coli* forman acetil Co-A a partir de piruvato, y, al utilizarlo, la enzima alcohol deshidrogenasa (ADHE) forma acetaldehído para después formar etanol. Sin embargo, esta vía fermentativa está desbalanceada, ya que se genera un NADH por cada molécula de piruvato requiriendo dos NADH para convertir el piruvato en etanol. Así, para mantener el balance energético en *E. coli* una cantidad igual de acetil-CoA debe ser convertida a acetato, lo cual disminuye los rendimientos de etanol (Ingram *et al.*, 1998).

Por otra parte, se han construido cepas etanologénicas de *E. coli*, entre ellas, KO11, la cual tiene en su cromosoma el operón PET (production of ethanol), que contiene genes que codifican para las enzimas piruvato descarboxilasa (PDC) y alcohol deshidrogenasa (ADBH) de *Z. mobilis*. Estas enzimas, logran incrementar el rendimiento de conversión de glucosa o xilosa en etanol, hasta en un 27% (Huerta-Beristain et al., 2005). Sin embargo, al cultivar esta cepa utilizando hidrolizados de hemicelulosa de bagazo de caña, alcanza rendimientos de etanol menores al 70% del teórico, en comparación al 95% en medios ricos, esto debido a que el carbono se desvía a la producción de ácidos orgánicos (Huerta-Beristain et al., 2008). Además, aunque la productividad del etanol de la cepa KO11 es similar a la de las levaduras en cultivos lote, la tolerancia a etanol es mucho menor, por lo cual se han generado mutantes que la incrementan (Jarboe et al., 2007).

ii. *Zymomonas mobilis*

Ésta es una bacteria gram negativa que presenta mayores tasas específicas de consumo de azúcares, y velocidades de producción de etanol que las levaduras, produciendo menos biomasa y más tolerancia al etanol (hasta 120 g/l). Lo anterior debido al metabolismo anaerobio de la glucosa mediante la vía de Entner-Doudoroff (ED), en lugar de la de Embden-Meyerhof-Parnas (EMP). La vía ED genera la mitad de ATP y, en consecuencia, genera menos biomasa y aumenta el carbono dirigido a la fermentación (Dien et al., 2003).

Z. mobilis tiene la desventaja de fermentar sólo glucosa, fructosa y sacarosa. Por lo cual, se ha modificado genéticamente para fermentar azúcares como xilosa y arabinosa. Por ejemplo, (Zhang et al., 1995), modificaron genéticamente *Z. mobilis* e introdujeron cuatro genes de *E. coli*: xilosa isomerasa (*xylA*), xilosa cinasa (*xylB*), transcetolasa (*tktA*) y transaldolasa (*talB*), obteniendo la cepa *Z. mobilis* pZB5, que obtuvo la capacidad de fermentar xilosa con un rendimiento del 86% para la producción de etanol. De manera similar, (Deanda et al., 1996) construyeron una cepa de *Z. mobilis* pZB206 que fermenta arabinosa a etanol con un rendimiento del 98% con respecto al valor teórico, a través de un plásmido que expresa cinco genes de *E. coli*, L-arabinosa isomerasa (*araA*), L-ribulosa cinasa (*araB*), L-ribulosa-5- fosfato-4-epimerasa (*araD*), transcetolasa (*tktA*) y transaldolasa (*talB*).

iii. *Klebsiella oxytoca*

Esta es una bacteria aislada del papel y madera, capaz de crecer a pH de 5.0, y a una temperatura de 35°C, utilizando hexosas y pentosas para su crecimiento, así como celobiasa y celotriasa (Freer & Detroy, 1983), por lo que es apta para producir etanol partiendo de celulosa.

La producción de etanol por esta especie bacteriana se lleva a cabo mediante la vía de piruvato formato liasa (PFL). Al introducir el operón PET (con los genes PDC y ADH de *Z. mobilis*), se incrementó la concentración de etanol producida hasta el 90% (Ohta et al., 1991). Además, esta cepa fermenta xilosa tan rápido como la glucosa (2 g/l h), esto es, 2 veces más rápido que *E. coli* KO11. También, se ha logrado obtener la cepa *K. oxytoca* P2 mediante mutagénesis, integrando el operón PET en su cromosoma con la capacidad de metabolizar glucosa (100 g/l) o celobiasa (100 g/l) en 48 horas, produciendo entre 44-45 g/l de etanol (Wood & Ingram, 1992).

iv. *Saccharomyces cerevisiae*

Esta especie es conocida por ser la levadura utilizada por excelencia en la producción de etanol, capaz de fermentar glucosa, manosa, fructosa, sacarosa y maltosa por medio de la vía EMP (Guaraca-Vallejo, 2023). Sin embargo, presenta el obstáculo para producir etanol de ciertas pentosas, como arabinosa y xilosa, encontradas en la hemicelulosa. Por esto, se han realizado diferentes investigaciones de ingeniería de vías metabólicas para lograr metabolizar estas fuentes de carbono.

Para metabolizar xilosa, la vía utilizada es introducir una enzima heteróloga que convierta la xilosa de la hemicelulosa en xilulosa, la cual puede ser metabolizada por *S. cerevisiae*. Para ello se puede utilizar la xilosa isomerasa, capaz de convertir la D-xilosa en D-xilulosa, mediante una reacción de óxido-reducción. En este sentido, se ha logrado expresar la xilosa isomerasa de *Piromyces sp.* E2 en la cepa modificada *S. cerevisiae* RWB 217, que además de expresar el gen *xylA*, sobreexpresa los genes involucrados en la conversión de xilosa en intermediarios de la glucólisis (van Maris *et al.*, 2006).

Esta cepa, es capaz de crecer en anaerobiosis, produciendo etanol, CO₂, glicerol y biomasa, presentando la tasa de producción de etanol específica más alta utilizando xilosa (0.46 g/g célula-h), de esta manera, una alternativa similar se utilizó para lograr la fermentación de arabinosa en *S. cerevisiae*, mediante la sobreexpresión de la vía de utilización de arabinosa en bacterias, en donde ciertas enzimas convierten la arabinosa a ribulosa, sumado a la sobreexpresión de un gen que codifica para una permeasa de galactosa de levadura (GAL2), mediante evolución metabólica a condiciones limitadas de oxígeno (van Maris *et al.*, 2006). Los resultados obtenidos no son los más eficientes ni favorables, pues no presenta una tasa específica de producción de etanol alta, ni gran rendimiento; sin embargo, este método sigue siendo la alternativa más promisoría para producir etanol a partir de arabinosa.

Existen muchos microorganismos capaces de metabolizar de manera eficiente distintos sustratos. Es necesario explorar el desarrollo de estos microorganismos, así como su resistencia a variaciones de temperatura, pH y presión, lo que permitiría la implementación de procesos más flexibles y rápidos que favorezcan la producción de etanol y aumenten la productividad de las biorrefinerías.

Conclusiones

El bioetanol representa una de las alternativas más prometedoras para sustituir los combustibles fósiles, ofreciendo una opción viable y fundamentada para mitigar el agotamiento de los recursos de crudo. Su viabilidad se basa en las ventajas que presenta su proceso de producción, ya que no genera altas emisiones de CO₂ ni otros gases de efecto invernadero. La producción de bioetanol de segunda generación representa una ventaja al no impactar sobre la industria agrícola (sin modificar la producción de alimentos), mediante el uso de residuos

lignocelulósicos que naturalmente ya genera la agricultura.

Este proceso biotecnológico se muestra efectivo, aunque su principal desafío radica en encontrar el microorganismo ideal para fermentar los distintos tipos de azúcares presentes en la biomasa lignocelulósica, que no solo logre altas tasas de producción de etanol, sino que también minimice la generación de subproductos. La biología molecular, combinada con la ingeniería de vías metabólicas, ha facilitado el desarrollo de cepas mejoradas de microorganismos, aumentando el rendimiento de etanol en comparación con cepas silvestres, permitiendo la fermentación de una mayor variedad de azúcares y mejorando la resistencia a altas concentraciones de etanol e inhibidores.

Dentro de las perspectivas del bioetanol, en los últimos años se ha estudiado el de tercera generación, producido a partir de algas, las cuales tienen una alta capacidad de producción de lípidos y azúcares, haciéndolo más eficiente y menos costoso. El futuro del bioetanol es prometedor, y aún quedan muchos aspectos por explorar y finalmente desarrollarlo como una alternativa confiable para la seguridad energética. A medida que las tecnologías avanzan y se optimizan los procesos, se espera que los costos de producción de bioetanol disminuyan, lo que lo hará más competitivo frente a los combustibles fósiles, especialmente en un escenario de precios fluctuantes del petróleo.

Contribución de los autores

- Conceptualización del trabajo, Ávila-Mascareño, M.F., Gallegos-Máynez, L.L., de los Santos Villalobos, S.
- Escritura y preparación del manuscrito: Ávila-Mascareño, M.F., Gallegos-Máynez, L.L. Gonzalez Vazquez, I. I., Parra-Cota, F.I., de los Santos Villalobos, S
- Redacción, revisión y edición: Ávila-Mascareño, M.F., Gallegos-Máynez, L.L. Gonzalez Vazquez, I. I., Parra-Cota, F.I., de los Santos Villalobos, S
- Administrador de proyectos: Parra-Cota, F.I., de los Santos Villalobos, S
- Adquisición de fondos: Parra-Cota, F.I., de los Santos Villalobos, S.

“Todos los autores de este manuscrito han leído y aceptado la versión publicada del mismo.”

Financiamiento

Esta investigación no recibió financiamiento externo.

Conflicto de interés

Los autores declaran no tener conflicto de interés.

Referencias

- Albis-Arrieta, A., Colón Castro, M., & Quintero Parra, M. (2021). Efecto catalítico del Na₂CO₃ sobre la pirólisis de los residuos del sorgo (*Sorghum bicolor* L. Moench). *Prospectiva*, 19(1), 1–18. <https://dialnet.unirioja.es/servlet/articulo?codigo=7999808>
- Alvarez-Rivera, D. (2023). Producción y consumo de combustibles de transporte en México. *Economía Actual*, 16(1), 25–28. https://www.researchgate.net/publication/376112771_Produccion_y_consumo_de_combustibles_de_transporte_en_Mexico
- Amasifuen-Rengifo, A. S. (2022). Deslignificación de residuos agrícolas y agroindustriales, mediante un proceso químico para obtener pulpa de celulosa en la región Ucayali [Tesis de Licenciatura, Universidad Nacional de Ucayali]. <http://repositorio.unu.edu.pe/handle/UNU/5243>
- Benavente-Ysart, C., & Benito-Olalla, C. (2021). La desinversión en combustibles fósiles: ¿Una solución al cambio climático? [Tesis de Licenciatura]. Universidad Pontificia Comillas.
- Cazuriaga-Durán, R. K. (2023). Optimización del proceso de biotratamiento de biomasa de segunda generación a partir de residuos de pepa de uva para la producción de biodiesel en un biorreactor discontinuo [Tesis de Licenciatura, Universidad Mayor de San Andrés]. <http://repositorio.umsa.bo/xmlui/handle/123456789/32908>
- Chávez-Vilcahuamán, J. N., & Poma-Fierro, C. R. (2021). Determinación de la influencia de la concentración del H₂SO₄, tiempo y temperatura en el pretratamiento ácido de los residuos de maíz morado. [Tesis de Licenciatura, Universidad Nacional del Centro de Perú]. <http://repositorio.uncp.edu.pe/handle/20.500.12894/7318>
- Chen, J., Zhang, B., Luo, L., Zhang, F., Yi, Y., Shan, Y., Liu, B., Zhou, Y., Wang, X., & Lü, X. (2021). A review on recycling techniques for bioethanol production from lignocellulosic biomass. *Renewable and Sustainable Energy Reviews*, 149, 111370. <https://doi.org/10.1016/j.rser.2021.111370>
- Chuck-Hernández, C., Pérez-Carrillo, E., Heredia-Olea, E., & Serna-Saldívar, S. O. (2011). Sorgo como un cultivo multifacético para la producción de bioetanol en México: tecnologías, avances y áreas de oportunidad. *Revista Mexicana de Ingeniería Química*, 10(3), 529–549.
- Cisneros-López, M. A., García-Salazar, J. A., Mora-Flores, J. S., Martínez-Damian, M. A., García-Sánchez, R. C., Valdez-Lazalde, J. R., & Portillo-Vázquez, M. (2020). Evaluación económica con opciones reales: Biorefinería de bioetanol de segunda generación en Veracruz, México. *Agricultura, Sociedad y Desarrollo*, 17(3), 397–413. <https://dialnet.unirioja.es/servlet/articulo?codigo=7759510>
- Cuervo, L., Folch, J. L., & Estela Quiroz, R. (2009). Lignocelulosa Como Fuente de Azúcares Para la Producción de Etanol. *Revista BioTecnología*, 13(3), 11–25. https://www.researchgate.net/profile/Jorge-Folch-Mallol/publication/266610846_Lignocelulosa_Como_Fuente_de_Azucars_Para_la_Produccion_de_Etanol/links/54451eba0cf2f14fb80e9651/Lignocelulosa-Como-Fuente-de-Azucars-Para-la-Produccion-de-Etanol.pdf

- Deanda, K., Zhang, M., Eddy, C., & Picataggio, S. (1996). Development of an arabinose-fermenting *Zymomonas mobilis* strain by metabolic pathway engineering. *Applied and Environmental Microbiology*, 62(12), 4465–4470. <https://doi.org/10.1128/aem.62.12.4465-4470.1996>
- Delfín-Alcalá, I., & Durán de Bazúa, C. (2003). Biodegradación de residuos urbanos lignocelulósicos por *Pleurotus*. *Revista Internacional de Contaminación Ambiental*, 19(1), 37–45. <https://www.redalyc.org/articulo.oa?id=37019104>
- Delgado-Alvarado, S. J., Zambrano-Maldonado, G. J., Burgos-Briones, G. A., & Moreira-Mendoza, C. A. (2023). Evaluación de los residuos agroindustriales con potencial para biocombustibles. *Revista Colón Ciencias, Tecnología y Negocios*, 10(2), 53–73. <https://doi.org/10.48204/j.colonciencias.v10n2.a4140>
- Dien, B. S., Cotta, M. A., & Jeffries, T. W. (2003). Bacteria engineered for fuel ethanol production: current status. *Applied Microbiology and Biotechnology*, 63(3), 258–266. <https://doi.org/10.1007/s00253-003-1444-y>
- Escudero-Agudelo, J. (2022). Estudio del potencial biotecnológico de actinobacterias de Cuatro Ciénegas, Coahuila con actividad celulolítica [Tesis doctoral, Universidad Autónoma de Nuevo León]. <http://eprints.uanl.mx/23854/1/1080328528b.pdf>
- Estrada-Estrada, J., Hernández Santoyo, J., José Alfredo Ontiveros Montesinos, Rodríguez Bolaños, F., Jaime Buenrostro, E. Y., Ubaldo Higuera, A. de los Á., & Chavarría Hernández, I. R. (2013). Prospectiva de Petróleo Crudo y Petrolíferos 2013-2027. https://www.gob.mx/cms/uploads/attachment/file/62951/Prospectiva_de_Petr_leo_y_Petrol_feros_2013-2027.pdf
- Fernandes-Klajn, F. (2017). Producción de biocombustibles a partir de mezclas de pentosas y hexosas de residuos agrícolas [Tesis de Maestría, Universidad de Jaén]. <https://hdl.handle.net/10953.1/21612>
- Freer, S. N., & Detroy, R. W. (1983). Characterization of cellobiose fermentations to ethanol by yeasts. *Biotechnology and Bioengineering*, 25(2), 541–557. <https://doi.org/10.1002/bit.260250218>
- Galicia-Pineda, I., & Arciniega-Esparza, S. (2023). Análisis integral de la industria petrolera mexicana usando sistemas de información geográfica. Congreso Mexicano Del Petróleo, 1–21. https://www.researchgate.net/publication/368359285_Analisis_integral_de_la_industria_petrolera_mexicana_usando_sistemas_de_informacion_geografica
- Gamarra-Mendoza, N. N. (2024). Producción de celulasas y xilanasas de *Aspergillus niger* en tres sistemas de fermentación [Tesis doctoral, Universidad Nacional Agraria]. <https://hdl.handle.net/20.500.12996/6555>
- Gil-Valdivia, G. (2008). La crisis del petróleo en México, el sector energético nacional y la visión de largo plazo del desarrollo del país. In G. Gil Valdivia & S. Chacón Domínguez (Eds.), *La crisis del petróleo en México* (1st ed., Vol. 1, pp. 31–46). Foro Consultivo Científico y Tecnológico. https://www.foroconsultivo.org.mx/libros_editados/petroleo.pdf
- Gnansounou, E., & Dauriat, A. (2005). Ethanol fuel from biomass: A review. *Journal of Scientific & Industrial Research*, 64(1), 809–821. https://www.researchgate.net/publication/37446360_Ethanol_fuel_from_biomass_A_review
- Grijalva-Vallejos, N. (2013). Degradación de residuos vegetales mediante inoculación con cepas microbianas. *Enfoque UTE*, 4(1), 1–13. <https://doi.org/10.29019/enfoqueute.v4n1.21>
- Guaraca-Vallejo, N. A. (2023). Extracción de azúcares fermentables a partir del nopal (opuntia

- ficus) de la estación experimental Tunshi-Riobamba mediante hidrólisis ácida como fuente de obtención de bioetanol [Tesis de Licenciatura, Escuela Superior Politécnica De Chimborazo]. <http://dspace.esPOCH.edu.ec/handle/123456789/21540>
- Hackenberg, N. (2008). Biocombustibles de segunda generación. *Revista Virtual REDESMA*, 2(2), 49–62.
- Huerta-Beristain, G., Utrilla, J., Hernández-Chávez, G., Bolívar, F., Gosset, G., & Martinez, A. (2008). Specific ethanol production rate in ethanologenic *Escherichia coli* strain KO11 is limited by pyruvate decarboxylase. *Journal of Molecular Microbiology and Biotechnology*, 15(1), 55–64. <https://doi.org/10.1159/000111993>
- Huerta-Beristain, G., Utrilla-Carreri, J., Hernández-Chávez, G., Bolívar, F., Gosset, G., & Martínez, A. (2005). Ingeniería metabólica para incrementar el flux y rendimiento de etanol el *Escherichia coli* etanologénica. *Revista Mexicana de Ingeniería Química*, 4(1), 25–36. <https://www.redalyc.org/pdf/620/62040103.pdf>
- Ibarra-Díaz, N. (2020). Estudio del aprovechamiento integral del cultivo de cebada (*Hordeum vulgare* L.) para la producción de etanol [Tesis doctoral, Tecnológico Nacional de México]. <https://rinacional.tecnm.mx/jspui/handle/TecNM/1612>
- Ingram, L., Gomez, P., Lai, X., Moniruzzaman, M., Wood, B., Yomano, L., & York, S. (1998). Metabolic engineering of bacteria for ethanol production. *Biotechnology and Bioengineering*, 58(2–3), 204–214. [https://doi.org/10.1002/\(sici\)1097-0290\(19980420\)58:2/3<204::aid-bit13>3.0.co;2-c](https://doi.org/10.1002/(sici)1097-0290(19980420)58:2/3<204::aid-bit13>3.0.co;2-c)
- Jarboe, L. R., Grabar, T. B., Yomano, L. P., Shanmugan, K. T., & Ingram, L. O. (2007). Development of ethanologenic bacteria. *Advances in Biochemical Engineering/Biotechnology*, 108, 237–261. https://doi.org/10.1007/10_2007_068
- Jiménez-Jiménez, W. J., Valdez-López, L. L., & Duque-Mariño, M. M. (2020). Fuentes alternativas para la producción de biocombustibles. *Polo Del Conocimiento*, 5(10), 200–214. <https://polodelconocimiento.com/ojs/index.php/es/article/view/1799/3483>
- Lara-Román, C. N. (2023). Obtención del bioetanol como aditivo de gasolina apto para biocombustible alternativo a partir de la fermentación de residuos cítricos de la Amazonia Boliviana [Tesis de Licenciatura, Universidad Mayor de San Andrés]. <https://repositorio.umsa.bo/xmlui/handle/123456789/33643>
- Leighton-Rendón, J. S., Plata Rincón, M. Á., & Villalobos Romero, A. P. (2023). Obtención de bioetanol a partir del corozo a través del proceso de la fermentación alcohólica [Tesis de Licenciatura, Universidad EAN]. <http://hdl.handle.net/10882/12862>
- López, A., J. H. (2008). Geopolítica del petróleo y crisis mundial. *Dyna*, 75(156), 1–8. <http://www.redalyc.org/articulo.oa?id=49612071001>
- Maceda, A., Soto-Hernández, M., Peña-Valdivia, C. B., Trejo, C., & Terrazas, T. (2021). *Lignina: composición, síntesis y evolución*. *Madera y Bosques*, 27(2), e2722137. <https://doi.org/10.21829/myb.2021.2722137>
- Macías Alcívar, J. O., & Zambrano García, E. E. (2023). Microorganismos celulolíticos para la descomposición de la cáscara del coco en el sitio “Sosote”, cantón Rocafuerte [Tesis de Licenciatura, Escuela superior politécnica agropecuaria de Manabí Manuel Félix López]. <http://repositorio.espam.edu.ec/handle/42000/2255>
- Manrique-Hernandez, L. F. (2019). Sustitución del *aspergillus oryzae* por las enzimas alfa amilasa y glucoamilasa en la elaboración de sake [Tesis de licenciatura, Universidad de

- Pamplona]. <http://repositoriodspace.unipamplona.edu.co/jspui/handle/20.500.12744/4760>
- Meloni, E., Martino, M., Iervolino, G., Ruocco, C., Renda, S., Festa, G., & Palma, V. (2022). The Route from Green H₂ Production through Bioethanol Reforming to CO₂ Catalytic Conversion: A Review. *Energies*, 15(7), 2383. <https://doi.org/10.3390/en15072383>
- Mendoza-Morales, N. A., & Rincón Díaz, J. M. (2021). Evaluación de la implementación de hongos de la podredumbre blanca en una fermentación en solido para la generación de biomasa como producto de beneficio energético utilizando residuos lignocelulósicos [Tesis de Licenciatura, Fundación Universidad de América]. <https://hdl.handle.net/20.500.11839/8669>
- Muñoz-Duarte, L. D. (2012). Evaluación de enzimas degradadoras de lignina producidas por aislamientos fúngicos de cultivos de arroz [Tesis de Licenciatura, Pontificia Universidad Javeriana]. <https://repository.javeriana.edu.co/handle/10554/11795?locale-attribute=es>
- Ohta, K., Beall, D. S., Mejia, J. P., Shanmugam, K. T., & Ingram, L. O. (1991). Metabolic engineering of *Klebsiella oxytoca* M5A1 for ethanol production from xylose and glucose. *Applied and Environmental Microbiology*, 57(10), 2810–2815. <https://doi.org/10.1128/aem.57.10.2810-2815.1991>
- Patiño-Lagos, M. A. (2021). Mejoramiento genético de una levadura *Saccharomyces cerevisiae* aislada en territorio colombiano para la fermentación de xilosa. [Tesis de Doctorado], Universidad Nacional de Colombia. <https://repositorio.unal.edu.co/handle/unal/81969>
- Pedrozo-Acuña, A. (2021). El nexo agua-energía en plantas termoeléctricas. *Perspectivas IMTA*, 2(27). <https://doi.org/10.24850/b-imta-perspectivas-2021-27>
- PEMEX (Petróleos Mexicanos). (2015). Resultados de licitación para adquisición de bioetanol anhidro. Mexicanos. Boletín de prensa núm. 24. 19/03/2015. www.pemex.com.
- Prado-González, I. (2021). La logística detrás de la industria de O&G: Análisis de un caso práctico [Maestría, Universidad de Cantabria]. <http://hdl.handle.net/10902/22079>
- Quezada González, F. J., Medina Jiménez, A., & Vega Campos, M. Á. (2024). Acercamiento Teórico a la Transición Energética en México. *Nau Yuumak Avances de Investigación En Organizaciones y Gestión*, 3(5), 55–84. <https://nau.unison.mx/index.php/nau/article/view/50>
- Ramírez-Salas, E., & Vargas Zamora, M. A. (2023). Sector petrolero, contexto internacional e implicaciones en las finanzas públicas de México. *DIVULGARE Boletín Científico de La Escuela Superior de Actopan*, 11(Especial), 70–77. <https://doi.org/10.29057/esa.v11iEspecial.11424>
- Ramírez-Soto, C., & López de Ávila, L. M. (2024). Fermentación de xilosa de una cepa de *Saccharomyces cerevisiae* mejorada a través de ingeniería evolutiva. *Revista Colombiana de Biotecnología*, 26(1), 11–19. <https://revistas.unal.edu.co/index.php/biotecnologia/article/view/110533>
- Ramos-Sevilla, I. (2017). Caracterización química de tres residuos lignocelulósicos generados en la región del Cantón Alausí. *Revista Del Instituto de Investigación FIGMMG-UNMSM*, 20(40), 80–85. <https://revistasinvestigacion.unmsm.edu.pe/index.php/iigeo/article/view/14393>
- Ramos-Soto, A. L., Londoño, D. C., Sepulveda-Aguirre, J., & Martínez-Jiménez, R. (2020). Gestión integral e integrada: Experiencia de las empresas en México/ Comprehensive and integrated management: Experience of companies in México. *Revista de Ciencias Sociales*, 26(3), 31–44. <https://doi.org/10.31876/rcs.v26i3.33229>
- Rodríguez-Álvarez, A. (2022). Concentración y poder de mercado en el sector del petróleo a escala global. El caso de las empresas chinas [Licenciatura, Universidad de Valladolid].

- <https://uvadoc.uva.es/handle/10324/56590>
- Sotelo-Navarro, P. X., Castañeda-Briones, M. T., Cruz-Colín, M. del R., & Ávila-Jiménez, M. (2012). Deslignificación de la fibra insoluble del bagazo de caña en medio sólido. *Revista Cubana de Química*, 24(2), 192–197. <https://www.redalyc.org/articulo.oa?id=443543726012>
- Timoteo-Cruz, B. (2023). Estrategias para el fraccionamiento de material lignocelulósico en la obtención de productos de valor agregado [Tesis Doctoral, Universidad autónoma del Estado de México]. <http://hdl.handle.net/20.500.11799/140120>
- Torroba, A. (2020). Atlas de los biocombustibles líquidos 2019-2020. <https://repositorio.iica.int/handle/11324/13974>
- UNCTAD (United Nations Conference on Trade and Development). (2012). Mexico's agriculture development: Perspectives and outlook. New York. USA.
- Vaca-Guevara, H. W. (2023). Implementación de un reactor de obtención de biochar mediante pirolisis para su uso como combustible en plantas de generación eléctrica [Tesis de Licenciatura, Universidad Técnica del Norte]. <https://repositorio.utn.edu.ec/handle/123456789/13813>
- van Maris, A. J. A., Abbott, D. A., Bellissimi, E., van den Brink, J., Kuyper, M., Luttik, M. A. H., Wisselink, H. W., Scheffers, W. A., van Dijken, J. P., & Pronk, J. T. (2006). Alcoholic fermentation of carbon sources in biomass hydrolysates by *Saccharomyces cerevisiae*: current status. *Antonie van Leeuwenhoek*, 90(4), 391–418. <https://doi.org/10.1007/s10482-006-9085-7>
- Ventura-Ibañez, E. A. (2020). Obtención experimental de bioetanol a partir de material lignocelulósico de residuos del maíz amarillo (marlo u olote) [Tesis de Licenciatura, Universidad Autónoma Juan Misael Saracho]. <https://repositorioslatinoamericanos.uchile.cl/handle/2250/7943356?show=full>
- Vergara-Salas, L. (2023). Contaminación del suelo con hidrocarburos de petróleo en los centros de atención automotriz del distrito de Huancavelica, Perú, 2021 [Ingeniería]. Universidad continental.
- Villarreal-Villarreal, J. A. (2021). Evaluación de polyporales ligninolíticos de la estación biológica guanderas en el tratamiento de biomasa de maíz [Tesis de Licenciatura, Universidad Técnica del Norte]. <http://repositorio.utn.edu.ec/handle/123456789/10984>
- Wood, B. E., & Ingram, L. O. (1992). Ethanol production from cellobiose, amorphous cellulose, and crystalline cellulose by recombinant *Klebsiella oxytoca* containing chromosomally integrated *Zymomonas mobilis* genes for ethanol production and plasmids expressing thermostable cellulase genes from *Clostridium thermocellum*. *Applied and Environmental Microbiology*, 58(7), 2103–2110. <https://doi.org/10.1128/aem.58.7.2103-2110.1992>
- Zaldivar, J., & Ingram, L. O. (1999). Effect of organic acids on the growth and fermentation of ethanologenic *Escherichia coli* LY01. *Biotechnology and Bioengineering*, 66(4), 203–210. [https://doi.org/10.1002/\(sici\)1097-0290\(1999\)66:4<203::aid-bit1>3.0.co;2-#](https://doi.org/10.1002/(sici)1097-0290(1999)66:4<203::aid-bit1>3.0.co;2-#)
- Zaldivar, J., Martinez, A., & Ingram, L. O. (1999). Effect of selected aldehydes on the growth and fermentation of ethanologenic *Escherichia coli*. *Biotechnology and Bioengineering*, 65(1), 24–33. [https://doi.org/10.1002/\(sici\)1097-0290\(1999\)65:1<24::aid-bit4>3.0.co;2-2](https://doi.org/10.1002/(sici)1097-0290(1999)65:1<24::aid-bit4>3.0.co;2-2)
- Zhang, M., Eddy, C., Deanda, K., Finkelstein, M., & Picataggio, S. (1995). Metabolic Engineering of a Pentose Metabolism Pathway in Ethanologenic *Zymomonas mobilis*. *Science* (New York, N.Y.), 267(5195), 240–243. <https://doi.org/10.1126/science.267.5195.240>