



Journal home page: <http://www.journalijar.com>

INTERNATIONAL JOURNAL
OF INNOVATIVE AND APPLIED RESEARCH

RESEARCH ARTICLE

Article DOI: 10.58538/IJAR/2002

DOI URL: <http://dx.doi.org/10.58538/IJAR/2003>

LACASA MECANISMO DE ACCIÓN Y ACTIVIDAD BIOLÓGICA

Lara Gervacio José Alan, Coctecon Chavelas Fredi Cesar, Gaytán Serna, Elissa, Ramírez Gutiérrez José Fernando and Dolores Vargas Álvarez

Facultad de Ciencias Químicas Biológicas y Biomédicas; Universidad Autónoma de Guerrero. Avenida Lázaro Cárdenas S/N colonia la haciendita, Chilpancingo de los bravo, México C. P 39070.

Manuscript Info

Manuscript History

Received: 04 December 2022

Final Accepted: 08 January 2022

Published: January 2022

Keywords:

Podredumbre Blanca, Lacasa, Lignina, Degradación

Abstract

En esta revisión, se analizan los diferentes mecanismos de acción y actividad biológica de la enzima lacasa ($4 \text{ benzenodiol} + \text{O}_2 \rightleftharpoons 4 \text{ benzosemiquinone} + 2\text{H}_2\text{O}$) desde un punto de vista químico, se explica la función de la enzima en los organismos que la producen y comentamos acerca de las posibles aplicaciones biotecnológicas que pueda proporcionar la misma, con especial interés en los procesos de biorremediación desde un análisis bioético. Se analizó especialmente las especies productoras de lacasa (EC 1.10.3.2) de los hongos de podredumbre blanca *Trametes versicolor* y *Pleurotus ostreatus* debido a sus propiedades que los dotan de importancia clave en los procesos biotecnológicos deseados. Se explica también la relación de la lacasa (EC 1.10.3.2) con la lignificación y los distintos polímeros en los que actúa.

*Corresponding Author:- Dolores Vargas Álvarez

Introduction:-

En el mundo actual, la contaminación es un problema que debe ser remediado con mayor urgencia, pues cada vez se presentan más estragos en el planeta por el calentamiento global y la alteración de los ecosistemas, sin embargo la búsqueda de alternativas a dichos problemas está poco desarrollada, pues existen diversas alternativas que pueden ser muy útiles y bastante económicas comparadas con las existentes. Por lo que considera importante exponer todas las alternativas para solucionar este problema.

Una probable alternativa es la utilización de enzimas ligninolíticas, siendo la de mayor interés para nosotros la lacasa (EC 1.10.3.2), ya que esta es muy eficiente para la degradación de contaminantes. La enzima lacasa ($4 \text{ benzenodiol} + \text{O}_2 \rightleftharpoons 4 \text{ benzosemiquinone} + 2\text{H}_2\text{O}$) ha sido ampliamente estudiada gracias a su capacidad de degradar una amplia variedad de compuestos recalcitrantes. Fue descrita por primera vez en el año 1883 por Yoshida cuando estudió la savia del árbol de la laca. No fue sino hasta 1896 cuando Bertrand y Laborde observaron que esta enzima también se encuentra en los hongos. A la fecha es una de las enzimas mejor caracterizadas operativa y fisicoquímicamente. En la naturaleza, se encuentra ampliamente distribuida. Está bien establecido que las típicas lacasas fúngicas son glicoproteína. Las lacasas son regularmente las primeras enzimas que segregan los hongos ligninolíticos a los medios circundantes para degradar la lignina (1). Los hongos ligninolíticos productores de la podredumbre blanca de la madera, son altamente estudiados debido a la capacidad que tienen de degradar lignina siendo esto posible gracias a las enzimas que secretan los mismos que son de tipo peroxidasas y oxidasas(2). Las lacasas constituyen la familia de las oxidasas, Los hongos más estudiados en este sentido son *Trametes versicolor* y

Pleurotus ostreatus, sin embargo a nivel mundial se ha retomado el interés por encontrar nuevas lacasas que tengan cualidades catalíticas y operativas que les permitan ser utilizadas en diversos procesos biotecnológicos. (3). En esta revisión se pretende resaltar la importancia de la lacasa (EC 1.10.3.2), mecanismo de acción y los microorganismos asociados, las aplicaciones que tiene está en las diferentes industrias y la aplicación para la resolver algunos de los muchos problemas provocados por la contaminación de suelos y ríos.

Lacasa

La lacasa (EC 1.10.3.2) es una enzima perteneciente a la familia de las oxidasas azules multicobre, mayormente son observadas como enzimas extracelulares sin embargo también se han observado la presencia de lacasas intracelulares, estas enzimas han sido identificadas en múltiples organismos como bacterias, hongos, plantas, insectos (7). Sin embargo, son mayormente producidas en hongos ya que forman parte de sus sistemas ligninolíticos, en especial los hongos de podredumbre blanca ya que estos producen grandes cantidades de lacasa (EC 1.10.3.2) extracelular (5).

Hongos de podredumbre blanca

Lo que ha provocado que estos hongos sean de gran interés es su capacidad para la degradación de materiales contaminantes, biorremediar suelos contaminados y aguas residuales (6).

Los hongos descomponen la materia orgánica mediante la hidrólisis de sustratos a través de su sistema enzimático, absorbiendo en su pared celular (7), las lacasas fúngicas obtenidas de dichos hongos tienen la capacidad de degradar compuestos lignocelulósicos y compuestos aromáticos (6). La estructura de las lacasas depende del organismo de cual provenga, en las bacterias se sabe que regularmente solo se presenta un átomo y en ocasiones (no tan comunes) dos de cobre, mientras que en hongos presentan tres y hasta cuatro átomos de cobre distribuidos a lo largo de su estructura (8), las lacasas (EC 1.10.3.2) fúngicas son mayormente utilizadas en la industria debido a su gran adaptabilidad (9).

Actividad biológica de hongos *Trametes versicolor* y *Pleurotus ostreatus* en biorremediación

La inmovilización enzimática es una alternativa versátil para mejorar la estabilidad de las enzimas y permitir su reutilización (10). Los resultados de la de lignificación revelan que la enzima conduce a una marcada reducción en el contenido de lignina de todos los desechos lignocelulósicos con la deslignificación más alta cerca del 100% en bagazo (producido como consecuencia de la fabricación de caña de azúcar y constituye un subproducto de esta producción) de azúcar, seguido de salvado de trigo y estufa de maíz después de 15h (11) La temperatura influye mucho en el crecimiento de los hongos, ya que si hay un descontrol puede dañar su estructura (10). El *Trametes versicolor* así mismo asegura su supervivencia en diferentes soportes lignocelulósicos en condiciones de cultivo continuo (12), Se demuestra que la lacasa (EC 1.10.3.2) inmovilizada podría ser una prometedora opción de catalizador verde para la deslignificación eficiente de los resultados de la biomasa residual lignocelulósica (11) Dicho hongo ayuda en la biorremediación ya que al momento de inocular el hongo en sistema de fase sólida al usar el sistema enzimático lacasa (EC 1.10.3.2) y citocromo P-450 complementan la degradación (13).

Su impacto en esta especie ha sido valorado hasta en los residuos de las tinciones biológicas, ya que si no son usados adecuadamente éstos repercuten en la salud, pero los consorcios fúngicos/bacterianos incrementan el estatus de remoción en tinciones (14).

Armillarium

Armillaria es un género fúngico causante de la pudrición blanca de la madera y, como tal, es capaz de degradar la lignina gracias a un sistema de enzimas extracelulares de alto potencial redox y baja especificidad, que le permiten degradar, además, una variedad de compuestos fenólicos, entre los que se cuentan los mayores contaminantes ambientales registrados. En los últimos años se han comenzado a investigar las ligninasas de este organismo, en especial las lacasas, con perspectivas biotecnológicas de desarrollo industrial y remediación ambiental, utilizando la degradación enzimática de colorantes industriales como modelos de contaminantes fenólicos (15).

Las especies *A. mellea* y *A. ostoyae* son altamente patógenas para plantas leñosas, mientras que, *A. gallica* se considera un patógeno débil, pero que puede causar enfermedad en árboles debilitados. Las especies de *Armillaria* se propagan en el suelo por crecimiento vegetativo subterráneo y se extienden por el sistema radicular de árboles susceptibles (16).

Lentinus tigrinus

Es una especie de hongo de la podredumbre blanca que descompone la madera, perteneciente a la clase Homobasidiomycetes y al orden Tricholomatales tiene una forma agaricoide (un hongo con laminillas) y secotioide (con estructuras cerradas contenedoras de esporas). En ambas formas, las laminillas se originan como crestas de tejido en la superficie del esporocarpio joven, mientras que en la forma secotioide, una capa de hifas prolifera desde los márgenes de las laminillas en desarrollo y eventualmente encierra el himenóforo. Ambas formas son basidiosporicas (que contienen esporas), pero solo la forma agaricoide libera esporas al aire; en la forma secotioide, las esporas quedan atrapadas dentro del esporocarpio (17).

Crece solitarios o más a menudo en grupos cerca de agua estancada en madera, troncos, ramas, tocones o en variedades de especies de árboles tropicales.

Son degradadores eficientes de sustratos lignocelulósicos debido a su capacidad para producir enzimas como lacasas (EC 1.10.3.2) y peroxidasas (18). Su mecanismo de acción es su actividad catalítica en las enzimas ligninolíticas provocando una oxidación enzimática del sustrato por H_2O_2 (peroxidasas) u O_2 (lacasas (EC 1.10.3.2)) con formación de intermedios reactivos (radicales fenoxi, radicales arilo y quinonas) que pueden polimerizar espontáneamente o iniciar la degradación del sustrato. Como resultado, el sustrato experimenta mineralización o descomposición en fragmentos solubles de bajo peso molecular o condensación (19).

Schizophyllum commune

Schizophyllum commune es un hongo comestible y de podredumbre blanca que crece en casi todo el planeta. Se han encontrado diversos componentes de interés en el S. commune entre los que destacan, polisacáridos, fenoles, terpenos y ergosteroles.

El S. commune tiene la maquinaria más completa para la degradación de polisacáridos. Los polisacáridos de Schizophyllum commune o SPGs (por sus siglas en inglés Schizophyllum commune polysaccharide) ha atraído la atención debido a su bioactividad como lo es su actividad inmunomoduladora, anticancerosa, antitumoral, antiinflamatoria y antioxidantes. (20-21)

El genoma del S. commune comprende una amplia variedad de complejos que participan en la lignificación, siendo una de estos complejos la presencia de fenoloxidasas (21).

La lacasa es la enzima principal que participa en la lignificación en esta especie, las lacasas inmobilizadas del S. commune muestran una amplia tolerancia al pH elevado y una mayor estabilidad a las altas temperaturas, concluyendo que estas son muy efectivas para biolignificación de residuos (22).

Esta amplia variedad de enzimas presentes en el Schizophyllum lo convierten en un proveedor de enzimas con amplias aplicaciones biotecnológicas (21).

Por otro lado, lo que le hace ser diferente al resto ya que tiene un pie lateral que le permite adherirse a la madera y la ventaja de este es que es un cosmopolita, es decir, que puede afectar a cualquier tipo de árbol rápidamente, preferentemente caducifolios (hojas de árboles, arbustos y plantas que caducan), del bosque o de los cultivos por igual. (23)

Lacasas fúngicas

Las lacasas (EC 1.10.3.2) fúngicas son glicoproteínas con centros de cobre, reducen dos moléculas de oxígeno y una de agua, tiene pH ácido y son termotolerantes, está agrupada en las fenoloxidasas, forman parte del sitio catalítico y llevan a cabo la transferencia de electrones (7), contienen cuatro átomos de cobre en su estructura, que le conceden diferentes propiedades. El átomo de cobre tipo-1 (T1) provoca el color azul de la lacasa (EC 1.10.3.2), el átomo de cobre tipo-2 (T2) y dos átomos de tipo · (T3) participan en las reacciones de oxidación (9).

Una lacasa (EC 1.10.3.2) extracelular puede ser producida a partir del hongo Trametes versicolor si se utiliza el bioprocésamiento de estado sólido y se hace que la enzima producida sea efectivamente inmobilizada. Una vez que la lacasa (EC 1.10.3.2) sea inmobilizada arroja el mayor rendimiento de inmobilización, condiciones óptimas del 3,0% (p/v) concentración de alginato de sodio, 2,4% $CaCl_2$, 0,25% concentración de quitosano tras un tiempo de inmobilización de 5h (10).

Debido a que este tipo de hongo tiene isoformas que lo hacen degradar a la madera ya que tiene resistencia a los compuestos fenólicos y esto hace que pueda tener un gran efecto de descomposición en materia prima, algunos biopolímeros que se pueden utilizar como materiales de refuerzo para inmovilizar lacasas (EC 1.10.3.2) fúngicas (24-25)

Mecanismo de acción

El mecanismo de acción de las lacasas consiste en la oxidación mono electrónica, eliminando un electrón y un protón del grupo hidroxilo o amino para dar lugar a un radical fenoxilo o amino (26), utilizando el oxígeno molecular como aceptor de electrones, estas también descarboxilan y degradan grupos metoxilo por desmetilación, algunas lacasas utilizan transportadores de electrones mientras que otras no (27).

Sustratos de la lacasa

Diversos autores señalan que las lacasas no tienen un sustrato específico, siendo esta razón por la cual pueden transformar diferentes tipos de materia y en algunos casos mineralizar gran cantidad de agentes xenobióticos y recalcitrantes (8).

Lignina

La lignina es uno de los biopolímeros más abundantes en las plantas y junto con la celulosa y la hemicelulosa conforma la pared celular de las mismas en una disposición regulada a nivel nano-estructural, es importante mencionar que la Trametes es considerada como un recurso renovable asequible y de potencial uso industrial (28). Gracias a la lignina hidrolítica tiene gran importancia en la medicina durante la producción de un preparado para el tratamiento de trastornos agudos del estómago y el intestino basado en su gran poder de adsorción, Una importante propiedad de la lignina es su poder antibiótico, el cual inhibe el crecimiento de las Salmonella, Estafilococcus y numerosos actinomicetos (29).

Celulosa

La celulosa es uno de los compuestos orgánicos más abundantes. es la principal polisacárido de las plantas y constituye aproximadamente el 45 % del peso seco de la madera es un polímero lineal de 500-1500 unidades de glucosa unidas por enlaces B14, formando cadenas largas no ramificadas. La cadena de celulosa consiste en un extremo una unidad de D-glucosa con un grupo C4-OH original (extremo no conductor) y el otro extremo termina con un grupo C1-OH original, que está en equilibrio con la estructura aldehído (extremo conductor). La celulosa constituye la materia prima del papel y de los tejidos de fibras naturales, En la pared celular, las cadenas de celulosa se agregan formando microfibrillas que constituyen el elemento base de los materiales celulósicos ya que las mismas se orientan de forma diferente en cada nivel de la pared secundaria para darle resistencia (32). Es importante mencionar que la lignina en la biorrefinerías como fuente de biocombustibles, químicos y alimentos en las biorrefinerías del futuro es un tópico de interés científico creciente (30). Sin embargo, las características fisicoquímicas de la lignina y su compactación con la celulosa han dificultado la explotación biotecnológica de grandes cantidades de biomasa vegetal (31).

Hemicelulosa

Estas son un grupo muy diverso de polisacáridos presentes en las paredes celulares de muchas plantas y que representan más de un tercio de la biomasa de dichas estructuras.

Tienen estructuras más bien amorfas, que son solubles en soluciones acuosas (33).

Son polisacáridos químicamente heterogéneos, constituidos por diferentes unidades de monosacáridos incluyendo pentosas (xilosa y arabinosa), hexosas (glucosa, manosa y galactosa) y ácidos urónicos, unidos entre sí por enlaces glucosídicos, formando estructuras ramificadas y en general amorfas (34).

Degradación de la lignina

Estas enzimas están implicadas en la degradación de lignina (35), mediante hongos de podredumbre blanca, este es un proceso multi enzimático oxidativo que ocurre en su metabolismo secundario, el sistema enzimático actúa sobre la superficie de la pared celular del hongo implicando la despolimerización inicial como la fase de transformación de los productos derivados de dicha reacción para ser incorporados a las rutas metabólicas y la adición de metabolitos de bajo peso molecular y reactivos al oxígeno para mineralizar la lignina y acceder a la molécula de celulosa, la cual utiliza como fuente de carbono.

El sistema enzimático de las fenoloxidasas está compuesto por dos actividades enzimáticas principales, siendo la primera por oxidasas y la segunda por peroxidasas, estas enzimas son capaces de actuar de forma directa en el polímero de la lignina. Las enzimas peroxidasas están presentes en la mayoría de hongos que degradan lignina además pueden estar presentes en procesos naturales de lignocelulosa (36-37).

Se ha descrito que la secreción de enzimas ligninolíticas al medio extracelular ocurre cuando se encuentran niveles limitados de carbono o nitrógeno, a su vez se sabe que la producción de estas enzimas se optimiza durante la presencia de grandes cantidades de oxígeno (38), además son capaces de oxidar compuestos con potenciales redox mayores al propio (39). Para su aplicación industrial son estimuladas con la introducción de compuestos aromáticos y fenólicos derivados de la lignina, su actividad enzimática en un pH entre los 3 a 10 y un rango de temperatura que oscila entre 5° C y 55° C (9).

Deslignificación de biomasa lignocelulósica

El uso de enzimas para la conversión de celulosa ha llamado la atención debido a su naturaleza orgánica y que resultan fáciles de producir.

La degradación de la celulosa en diferentes polisacáridos, ocurre en los complejos multienzimáticos de celulosa que presentan los hongos filamentosos, siendo estos la mayor fuente de hemicelulasas y celulasas.

Las celobiohidrolasas se encargan de degradar parte cristalina de la celulosa y liberar celobiosa (40)

El uso de las lacasas en la degradación de biopolímeros estructurales como la lignina es materia de estudio para el aprovechamiento de gigantescos volúmenes de biomasa vegetal residual.

Los microorganismos de podredumbre blanca han desarrollado un sistema extracelular de enzimas oxidativas con actividad específica, que les permite despolimerizar y mineralizar la lignina de forma muy eficiente (41). Este proceso puede realizarse simultáneamente a la degradación de la celulosa, o de manera secuencial y selectiva. Las proteínas que integran el sistema enzimático de estos microorganismos incluyen las lacasas (EC 1.10.3.2).

La deslignificación permite alcanzar altos rendimientos con un impacto medioambiental bajo. Además, estos sistemas, y especialmente la deslignificación enzimática, se han aplicado con éxito en otros sectores de la industria lignocelulósica, incluyendo el proceso de blanqueo de pastas en la industria papelera (42). Todo ello hace que los sistemas biológicos de deslignificación estén generando gran atención en la transformación industrial de la biomasa lignocelulósica para la producción de materiales, productos químicos, biocombustibles y energía, sin embargo este proceso puede llevar desde días a horas (43).

Las etapas de deslignificación se llevan a cabo de manera secuencial, con etapas de filtración y lavado entre el tratamiento con lacasa.

Organismos productores de lacasa (EC 1.10.3.2) excluyendo hongos.

Los organismos que posean el genotipo *lcc1*, *lcc2* y *lcc3* responsable de la manifestación fenotípica de la enzima lacasa (EC 1.10.3.2) no son exclusivos de los hongos de la podredumbre blanca/hongos ligninolíticos (44), si no que se encuentran también en una variedad de animales, plantas y bacterias (45). Algunos de estos son los siguientes.

Insectos

En los insectos también está presente la intervención de la enzima lacasa (EC 1.10.3.2) para la formación de cutículas esclerotizadas (45), como en el mosquito:

-*Anopheles sinensis*, en donde se observa que la supresión de la el gen *lcc2* responsable de la producción de lacasa (EC 1.10.3.2) resulta en la alteración del color y resistencia a patógenos durante la metamorfosis pupal de *Anopheles sinensis* (46)

Plutella xylostella, el gen *lcc1* que fenotípicamente se expresa como la producción de la enzima lacasa (EC 1.10.3.2), y está presente en todos los estadios larvales (47), muestra una correlación entre el aumento de la

expresión de este gen y la infección bacteriana, bajando en producción tras 24 horas. Llegando a la conclusión del rol del gen *lcc1* como una función inmunitaria por parte *Plutella xylostella*.

Coptotermes formosanus Shiraki, En este caso la enzima lacasa (EC 1.10.3.2) cumple una función alimenticia cuando esta especie segrega una mezcla de enzimas ligninolíticas y celulolíticas (48), para ser capaz de degradar la biomasa leñosa, en esta especie se presenta el gen *lcc1*.

-*Sitobion avenae*, una de las plagas más destructivas para los cereales, utiliza la enzima lacasa (EC 1.10.3.2) en sus glándulas salivales e intestino medio, presuntamente para la desintoxicación de compuestos fenólicos de los cereales que come, siendo fundamental para que esta especie se adapte a digerir las plantas resistentes que se pudieran presentar (49).

Penaeidae

Los peneidos son una familia de crustáceos del orden de los decápodos que incluye varias especies de importancia económica.

Litopenaeus vannamei, se cree que la enzima lacasa (EC 1.10.3.2) cumple una función inmunitaria contra las bacterias en esta especie, y también juega un papel clave al catalizar la oxidación de la hidroquinona (50).

Penaeus monodon, en las enzimas activas fenoloxidasas responsables de la melanosis ocurrida en *Penaeus monodon* está relacionada la enzima lacasa (EC 1.10.3.2), junto con catecol oxidasas y tirosinasas (51).

Plantas y vegetales

Las lacasas vegetales comparten similitudes en estructura molecular y reacciones químicas con las lacasas fúngicas, pero en las plantas se cumplen otras funciones tales como la cicatrización de heridas, el mantenimiento estructural e integral de la pared celular y las respuestas de las plantas al estrés ambiental (52).

-*Saccharum spontaneum* L. En esta especie se han encontrado genes relacionados con la producción de la enzima lacasa, regulados por señales de luz, fitohormonas, estrés abiótico y algunos factores de transcripción específicos (53), se sospecha que la función de la enzima está ampliamente relacionado con la estructura de los tallos.

-*Toxicodendron vernicifluum*. Encontrada en el aceite y savia que segrega, probablemente de utilidad para la polimerización del mismo (54).

Lacasas (EC 1.10.3.2) bacterianas

El papel de la Lacasa (EC 1.10.3.2) en organismos bacterianos como *Yersinia enterocolitica* strain y *Bacillus pumilus* es diverso pero destacan sus propiedades (55) siendo estas una producción de enzimas tolerantes a la alcalis y termoestables, con capacidad para ser usadas en la decoloración de tintes sintéticos, y como método de biorremediación (56).

En la especie *Azospirillum lipoferum* su función es participar en la formación de la melanina.

En *Bacillus subtilis* participa en la producción de pigmentos en la capa endospora.

En *Bacillus licheniformis* está implicada en la dimerización de los ácidos fenólicos (57).

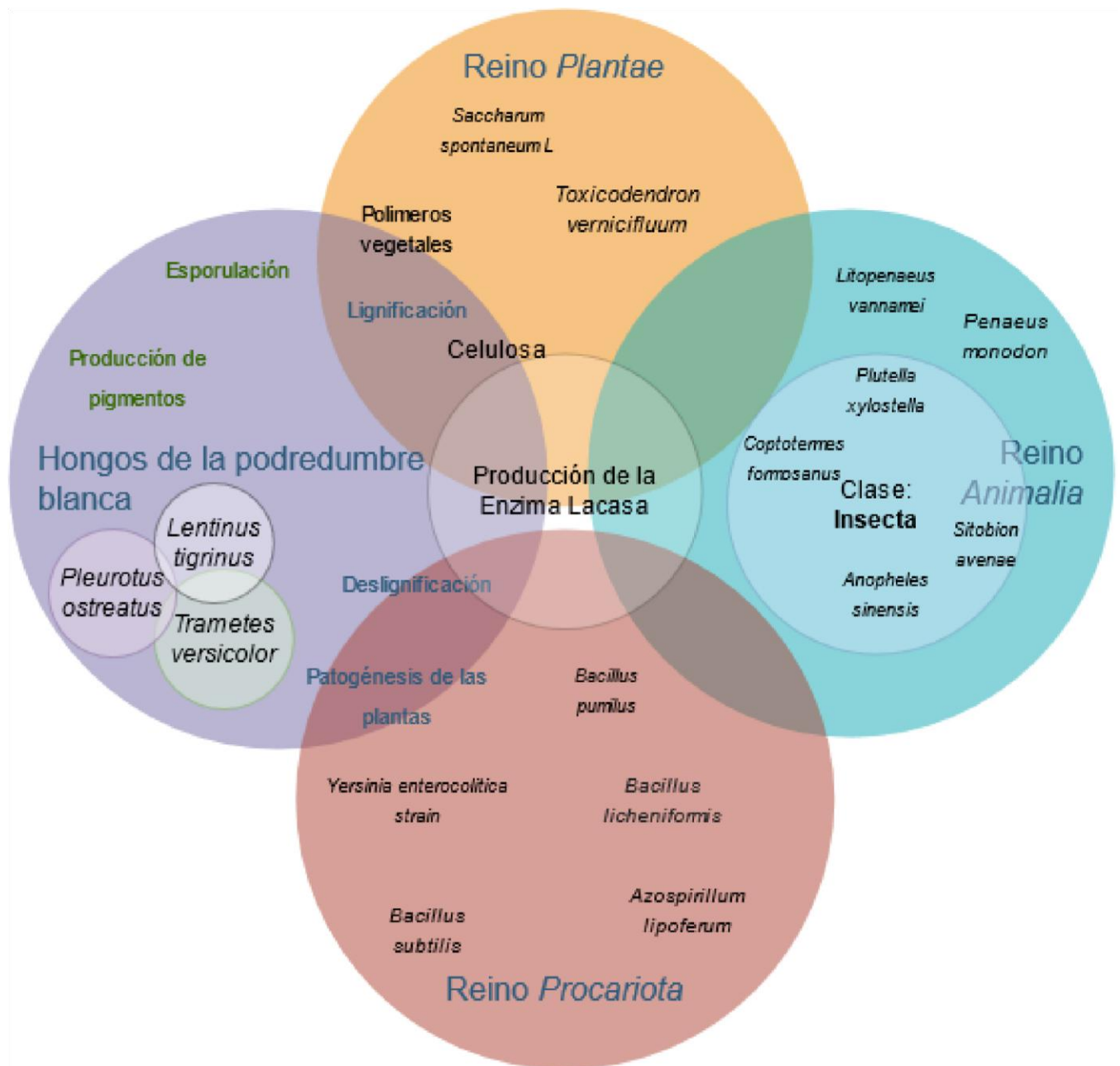


Figura 1:- Especies productoras de lacasa (EC 1.10.3.2).

En el centro en forma de círculo está ubicada la condición de producción de la enzima lacasa (EC 1.10.3.2), el organismo debe producir de manera autónoma dicha enzima. Rodeando esta condición y relacionado con ella, se encuentran cuatro círculos, tres de los cuales representan al reino plantae, procariota y animalia., el círculo sobrante representa a los hongos de la podredumbre blanca, pues más que hacer hincapié en el reino Fungi, se hace en estos hongos, por su capacidad para producir importantes cantidades de la enzima Lacasa (EC 1.10.3.2).

Dentro del círculo del Reino Procariota se encuentran cinco especies de bacterias productoras de lacasa (EC 1.10.3.2), las cuales son: *Yersinia enterocolitica*, *Bacillus pumilus*, *Azospirillum lipoferum*, *Bacillus subtilis* y *Bacillus licheniformis*.

Dentro del círculo del reino Plantae se encuentran dos especies las cuales son: *Saccharum spontaneum* L. y *Toxicodendron vernicifluum*, además se encuentran dos compuestos encontrados en este reino nombrados de manera general, los cuales son

“Polímeros vegetales” y “Celulosa”.

Dentro del círculo representante del reino animalia se encuentra otro círculo que contiene a los organismos pertenecientes a la clase insecta, estos son cuatro especies: *Anopheles sinensis*, *Plutella xylostella*, *Coptotermes formosanus* Shiraki y *Sitobion avenae*, fuera de esta clasificación pero todavía pertenecientes al reino animalia, se encuentran dos especies pertenecientes a la familia Penaeidae los cuales son *Litopenaeus vannamei* y *Penaeus monodon*.

En el círculo de los Hongos de la podredumbre blanca, hay tres especies de suma importancia que se destacan, estos organismos son *Trametes versicolor*, *Pleurotus ostreatus* y *Lentinus tigrinus*.

En color verde y azul en el círculo están nombradas las funciones que realizan estos organismos usando la enzima lacasa (EC 1.10.3.2) y con qué reinos interactúan a la hora de realizar estas actividades.

Estas funciones son: Esporulación, producción de pigmentos, lignificación, deslignificación y patogénesis de las plantas.

Cuadro 2:- Hongos ligninolíticos.

Hongo	Respuesta a la presencia	cita
<i>Armillaria</i> spp	Alicina	Beal, E. J. et al., 2015
<i>Trametes versicolor</i>	Colorantes trifenilmetanos y azoicos	Hernández- Sáenz et al., 2020
<i>Pleurotus ostreatus</i>	Enzima lacasa (EC 1.10.3.2)	Hernández y López, 2014
<i>Lentinus tigrinus</i>	Materia húmica del suelo	.Zavarzina A. G, 2017

Descripción: En la primera columna se encuentra el nombre científico del hongo nombrado, en la segunda columna se encuentran las sustancias a las cuales el organismo reacciona produciendo enzimas de entre las cuales está la Lacasa (EC 1.10.3.2), y en la tercera columna se encuentra la cita que incluye a los autores del estudio.

Lacasa (EC 1.10.3.2)

Aplicación biotecnológica

La variedad de compuestos que puede degradar la enzima lacasa la hace ideal para su utilización en procesos biotecnológicos como por ejemplo procesos industriales de blanqueamiento de pulpas (58), remoción de colorantes sintéticos (59), desintoxicación de compuestos residuales en la elaboración de pasta de celulosa (60) y degradación de compuestos encontrados en herbicidas (61).

Debido a su versatilidad oxidativa, bajos requerimientos catalíticos y capacidad de catalizar reacciones de degradación o polimerización, las lacasas han demostrado su eficacia en diferentes aplicaciones industriales entre las que destacan el tratamiento de contaminantes emergentes que pueden afectar severamente el medio ambiente y están siendo exploradas como agentes anticancerígenos y antimicóticos. Además, actualmente se están investigando las lacasas como parte de celdas de combustible enzimáticas para su aplicación en marcapasos o en dispositivos electrónicos portátiles como relojes inteligentes, bandas de ejercicio y dispositivos de electrocardiogramas(62). La integración de etapas enzimáticas con lacasa mediadora, puede aportar una estrategia limpia y efectiva para la deslignificación y blanqueo de pastas de papel.

Las lacasas fúngicas no tienen un sustrato específico, por lo que pueden transformar y algunas veces mineralizar por completo una gran variedad de contaminantes ambientales, cabe destacar que también posee otras funciones como lo son: clarificación del vino (remoción de compuestos fenólicos), análisis de drogas (distinguir morfina de codeína), deslignificación y procesos de biorremediación (decoloración de efluentes, blanqueamiento y deslignificación de la pulpa de papel, degradación de herbicidas y xenobióticos(63).

A continuación el siguiente cuadro muestra las diferentes aplicaciones de la lacasa en las distintas industrias

Aplicaciones de la lacasa en la biotecnología

Industria del papel	Industria de alimentos	Industria textil	Biorremediación y salud	Biorefinerías
Como agente decolorante de la pulpa	Estabilizadoras de bebidas: vino, cerveza, zumo	Degradación de colorantes textiles	Sus sustratos contribuyen en la degradación de compuestos xenobióticos cíclicos presentes en suelos y descargas de aguas residuales	Uso en biorefinerías lignocelulósicas como agentes deslignificantes y detoxificantes
Potencial en el blanqueo de la pasta	Producción de jarabe de glucosa a partir de almidón	Blanqueamiento de textiles o como detergente	Agentes anticancerígenos y antimicóticos	Producción de bioenergía y bioproductos
Modificación de fibras de madera, para la manufactura de materiales como cartón	Mejoramiento de la calidad del pan		Como celdas de combustible enzimática para su aplicación de marcapasos	Eliminación de compuestos fenólicos inhibitorios presentes en los medios lignocelulósicos de producción de etanol

Conclusiones:-

Finalmente concluimos en que la actividad biológica de la enzima lacasa vista durante esta revisión, resulta muy interesante ya que su actividad actúa en beneficio de los seres vivos que la producen, desafortunadamente terminamos con su función en la vida sin saber la gran utilidad que estas puedan tener, de tal manera que para evitar estas acciones podemos hacer uso de las investigaciones científicas que aborden estos seres productores de la enzima. Además de que puede resultar de utilidad para procesos biotecnológicos por su diversidad de usos ya que lacasa no tiene un sustrato en específico; esto nos expone que su aplicación muestre beneficios en los sectores: agrícolas, bio-tratamiento de suelos y aguas residuales, remoción de residuos desechados por industrias como la textil, residuos de las elaboraciones de tinciones biológicas, prótesis en humanos, tratamiento de malformaciones tanto óseas como mutagénicas, alimentos que presenten mayor retardo en su oxidación sin dejar a un lado que se puede seguir usando en bioenergía. Como medidas a futuro podemos incentivar el conocimiento sobre esta enzima y sus diversas aplicaciones haciendo videos educativos e invitaciones a foros virtuales gratuitos.

Bibliografía:-

1. Téllez Téllez M, Sánchez C, Díaz R, Díaz Godínez G. Zymogram patterns of extracellular laccases of *Pleurotus* species grown on non-inducer agar medium. *Rev Mex Ing Quim.* 2012;11(3):383
2. Caudillo Ortega L, García Nieto RM, Morales Hernández CE. Aplicación de lacasas producidas por hongos para degradación de colorantes microbiológicos (orceína y cristal violeta). *Jovenes en la ciencia [Internet].* 2015 [citado el 11 de junio de 2021];1(2):633–7. Disponible en: <http://repositorio.ugto.mx/handle/20.500.12059/2541>
3. Fernández Fernández M. Inmovilización de lacasa : métodos y potenciales aplicaciones industriales [Internet]. [España, Vigo]: Universidad de Vigo; 2013 [citado 2021]. Disponible en: <http://www.investigacion.biblioteca.uvigo.es/xmlui/handle/11093/75>
4. Rodríguez-Delgado MM, Alemán-Nava GS, Rodríguez-Delgado JM, Dieck-Assad G, Martínez-Chapa SO, Barceló D, et al. Laccase-based biosensors for detection of phenolic compounds. *Trends Analyt Chem.* 2015; 74:21–45.
5. Atilano Camino M M, García González A, Álvarez Valencia L H, García Reyes R B. Efecto de diferentes residuos lignocelulósicos en la producción de lacasas por un hongo de pudrición blanca. *Revista de Ciencias Farmacéuticas y Biomedicina (ISSN: 2448-8380).* 2017;0(0):29
6. Ortellado L E, Fonseca M I, Barchuk M L, Sawostjanik Afanasiuk S S, Villalba L L, Zapata P D. Efecto de iones metálicos y compuestos aromáticos sobre la actividad lacasa en *Trametes* sp. nativo de Misiones. *Rev cienc tecnol.* 2016;(26):4–10.

7. Paredes-Juárez A K, Villegas-Villareal E, Díaz-Godínez R, Díaz-Godínez G. Applications of laccase enzymes of *Pleurotus ostreatus*. *Mex J Biotechnol.* 2017; 2(1):134–44.
8. Olvera-García C, Díaz-Godínez G, Sánchez C, Álvarez-Cervantes J, Martínez- Carrera D, Díaz R. Lacasas de *Pleurotus ostreatus*. *Mex J Biotechnol.* 2017; 2(1):122–34.
9. Zdarta J, Antecká K, Frankowski R, Zgoła-Grześkowiak A, Ehrlich H, Jesionowski T. The effect of operational parameters on the biodegradation of bisphenols by *Trametes versicolor* laccase immobilized on *Hippospongia communis* spongin scaffolds. *Sci Total Environ.* 2018;615:784–95.
10. Vera M, & Rivas B. L. Inmovilización de *Trametes versicolor* laccase en diferentes microesferas poliméricas basadas en PGMA utilizando metodología de superficie de respuesta: Optimización de condiciones. *Revista de Ciencias Aplicadas del Polímero.* 2017. (134):36 45249. doi:10.1002/app.45249
11. Torán J, Blánquez P, & Caminal G. Comparación entre varios reactores con *Trametes versicolor* inmovilizado en soporte lignocelulósico para los tratamientos continuos de aguas residuales hospitalarias. *Tecnología biorrecursiva.* 2017;(243): 966-974. doi:10.1016/j.biortech.2017.07.055
12. García-Galán, M. J., Rodríguez-Rodríguez, C. E., Vicent, T., Caminal, G, et al. (2011). Biodegradación de sulfametano por *Trametes versicolor*: Eliminación de lodos de aguas residuales e identificación de productos intermedios por UPLC– QqTOF-MS. *Ciencia del Medio Ambiente Total,* 409(24), 5505–5512. doi:10.1016/j.scitotenv.2011.08.022
13. García-Galán, M. J., Rodríguez-Rodríguez, C. E., Vicent, T., Caminal, G, et al. Biodegradación de sulfametano por *Trametes versicolor*: Eliminación de lodos de aguas residuales e identificación de productos intermedios por UPLC– QqTOF-MS. *Ciencia del Medio Ambiente Total.* 2011. 409(24), 5505–5512. doi:10.1016/j.scitotenv.2011.08.022
14. Hernández-Sáenz D, Puentes-Morales CS, Mateus-Maldonado JF, PedrozaCamacho LD, Ramírez-Rodríguez J, Rivera-Hoyos CM, et al. Evaluación del consorcio entre *Pleurotus ostreatus*, *Trametes versicolor* y bacterias aeróbicas para remoción de colorantes sintéticos. *Rev Colomb Biotechnol.* 2020;22(1):45–59.
15. Paula E, Olga A, Maria S, Jose M. Detección de *Armillaria* mediante técnicas moleculares a partir de muestras de suelo de diferentes especies forestales en Galicia. *sociedad española de ciencias forestales.* 2018; 10(26):155-160
16. Jesus O, Miguel L, Maria B, Juan P, Martha E. Control biológico y químico de *Armillaria* spp Aisladas en aguacate. *Congreso latinoamericano de aguacate.* 2017; 3(10): 163171.
17. Wu B, Xu Z, Knudson A, Carlson A, Chen N, Kovaka S, et al. Genomics and development of *Lentinus tigrinus*: A white-rot wood-decaying mushroom with dimorphic fruiting bodies. *Genome Biol Evol.* 2018;10(12):3250–61
18. Dulay RMR, Cabrera EC, Kalaw SP, Reyes RG, Hou CT. Nutritional requirements for mycelial growth of three *Lentinus* species from the Philippines. *Biocatal Agric Biotechnol.* 2020;23(101506):101506.
19. Zavarzina AG, Lisov AV, Leontievsky AA. The role of ligninolytic enzymes laccase and a versatile peroxidase of the white-rot Fungus *Lentinus tigrinus* in biotransformation of soil humic matter: Comparative in vivo study. *J Geophys Res Biogeosci.* 2018;123(9):2727–42.
20. Chen Z, Yin C, Fan X, Ma K, Yao F, Zhou R, et al. Characterization of physicochemical and biological properties of *Schizophyllum commune* polysaccharide extracted with different methods. *Int J Biol Macromol.* 2020;156:1425–34
21. Asgher M, Wahab A, Bilal M, Nasir Iqbal HM. Lignocellulose degradation and production of lignin modifying enzymes by *Schizophyllum commune* IBL-06 in solidstate fermentation. *Biocatal Agric Biotechnol.* 2016;6:195–201
22. Kumar VP, Naik C, Sridhar M. Production, purification and characterization of novel laccase produced by *Schizophyllum commune* NI-07 with potential for delignification of crop residues. *Appl Biochem Microbiol.* 2015;51(4):432–41
23. *Schizophyllum commune* [Internet]. *Elmedinaturaldelbages.cat.* [citado el 13 de junio de 2021]. Disponible en: <https://elmedinaturaldelbages.cat/es/species/schizophyllumcommune-es/>
24. Durak H, *Trametes versicolor* (L.) setas licuefacción en disolventes supercríticos: Efectos de las condiciones de funcionamiento en los rendimientos del producto y caracterización cromatográfica. *El Diario de fluidos supercríticos.* 2018.(131): 140– 149. doi:10.1016/j.supflu.2017.09.013
25. Amara S, Perrot T, Navarro D, Deroy A, Benkhelfallah, A, Chalak A, et al. Registro,

- E. Actividades enzimáticas de dos peroxidases recombinantes que contienen hemo, Tv DyP1 y Tv VP2, identificadas a partir del Secretome de *Trametes versicolor*. *Microbiología Aplicada y Ambiental*. 2018; (84): 8. doi:10.1128/aem.02826-17
26. Del Moral S, Ramírez-Coutiño L, García Gómez M de J. Aspectos relevantes del uso de enzimas en la industria de los alimentos. *Revista Iberoamericana de Ciencias [Internet]*. 2015;2(3):88–102. Disponible en: www.reibci.org
 27. Asgher M, Noreen S, & Bilal M. (2017). Enhancement of catalytic, reusability, and longterm stability features of pIversicolor IBL-04 laccase immobilized on different polymers. *Int J Biol Macromol*. 2016;(95): 54–62. doi:10.1016/j.ijbiomac..11.012
 28. Labeaga Viteri A. Polímeros biodegradables. Importancia y potenciales aplicaciones. [online] E-spacio.uned.es. Available at: <http://e-spacio.uned.es/fez/eserv/bibliuned:master-Ciencias-CyTQ- Alabeaga/Labeaga_Viteri_Aitziber_TFM.pdf>2018
 29. Aixa R, Gutiérrez Villanueva, Céspedes, C G, Ana Celia de Armas Martínez, Carvajal, Y A. & Ramos, G.V. , "VALORIZACIÓN DE LA LIGNINA EN EL CONCEPTO DE BIORREFINERÍA (I)", *Centro azúcar*, 2020;47(3):95-105.
 30. Grilli, Diego, Egea, Vanina, Paez Lama, Sebastián, Carcaño, Diego, Allegretti, Liliana, Sosa Escudero, Miguel, Nora Arenas, Graciela, Degradación y utilización de la hemicelulosa contenida en especies forrajeras por *Pseudobutyrvibrio ruminis* y *Pseudobutyrvibrio xylanivoransibrio*. *Revista de la Facultad de Ciencias Agrarias [Internet]*. 2015; 47 (2): 231-243.
 31. Jaramillo R D, Perna O, Ríos L E & Escobar J. "Efecto de la melaza de caña tratada con ácido sulfúrico en la producción de celulosa por *Gluconacetobacter xylinus* IFO 13693", *Revista colombiana de química*. 2015;43(2):25-31.
 32. Wu B, Xu Z, Knudson A, Carlson A, Chen N, Kovaka S, et al. Genomics and development of *Lentinus tigrinus*: A white-rot wood-decaying mushroom with dimorphic fruiting bodies. *Genome Biol Evol*. 2018;10(12):3250–61
 33. Chávez-Sifontes, Marvin, Domine, Marcelo E. LIGNINA, ESTRUCTURA Y APLICACIONES: MÉTODOS DE DESPOLIMERIZACIÓN PARA LA OBTENCIÓN DE DERIVADOS AROMÁTICOS DE INTERÉS INDUSTRIAL. *Avances en Ciencias e Ingeniería [Internet]*. 2013;4(4)
 34. Luis Felipe C.S, Jorge A.C, Rubén D, Gerardo D.G. Uso potencial de biorreactores para la producción de lacasas de hongos basidiomicetos. *Mexican Journal of Biotechnology*. 2017 Jan 1;2(1):15-36(2448–6590).
 35. Domínguez González A, Hernández Soto R, Salgado Román JM, Ardila Arias AN, Hernández Maldonado JA. Obtención de compuestos aromáticos por oxidación de lignina con lacasa inmovilizada en alginato. *Agrociencia* (1996). 2018;52(2):191–202
 36. Camino Atilano M M, González García A, Álvarez Valencia L H, Reyes García R B. Efecto de diferentes residuos lignocelulósicos en la producción de lacasas por un hongo de pudrición blanca. *Revista de Ciencias Farmacéuticas y Biomedicina* (ISSN:2448-8380). 2017;1(1):29.
 37. Zamora Muñoz J, Sánchez C, Hernández Domínguez E, Álvarez Cervantes J, Díaz R. Herramientas bioinformáticas usadas en el estudio de enzimas fenoloxidasas del género *Pleurotus*. *Mex J Biotechnol*. 2018;3(1):95–118.
 38. Echavarría CA, Gallón AIM, editores. Inducción de la actividad de lacasa en *Ganoderma* sp. y actividad antioxidante de su biomasa [Internet]. Vol. 44. *Revista Cubana de Farmacia*; 2010. Disponible en: http://scielo.sld.cu/scielo.php?script=sci_arttext&pid=S0034-75152010000400011&lng=es&tlng=es.
 39. Camacho Morales RL, Gerardo Gerardo JL, Guillén Navarro K, Sánchez JE. Producción de enzimas ligninolíticas durante la degradación del herbicida paraquat por hongos de la pudrición blanca. *Rev Argent Microbiol*. 2017;49(2):189–96
 40. Kondaveeti S, Patel SKS, Woo J, Wee JH, Kim S-Y, Al-Raoush RI, et al. Characterization of cellobiohydrolases from *Schizophyllum commune* KMJ820. *Indian J Microbiol*. 2020;60(2):160–6
 41. Moreno, A.D., Ibarra, D., Eugenio, M.E., Tomás-Pejó, E. Laccases as versatile enzymes: from industrial uses to novel applications, (2020) *Journal of Chemical Technology and Biotechnology*, 95 (3), pp. 481-494. <https://doi.org/10.1002/jctb.6224>
 42. Revollo Escudero, Enrique Luis, Serna Daza, Oriana Danuta, Hernández Torres, Jorge, Caracterización de actinobacterias raras, degradadoras de lignocelulosa: Demostración de actividad lacasa en dos aislados de *Tsukamurella* sp y *Cellulosimicrobium* sp. *Revista Colombiana de Biotecnología [Internet]*. 2018; XIV (2):

- 70-80.
43. Javier A, Fernando M, Dayanira M. Efecto del pretratamiento químico y enzimático en la deslignificación de biomasa agroindustrial típica del cauca. *Biotecnología en el Sector Agropecuario y Agroindustrial*. 2016;13(1):45-53.
 44. Le Roy J, Blervacq A-S, Créach A, Huss B, Hawkins S, Neutelings G. Spatial regulation of monolignol biosynthesis and laccase genes control developmental and stress-related lignin in flax. *BMC Plant Biol*. 2017;17(1):124
 45. Asano T, Seto Y, Hashimoto K, Kurushima H. Mini-review an insect-specific system for terrestrialization: Laccase-mediated cuticle formation. *Insect Biochem Mol Biol*. 2019;108:61–70
 46. Geng A, Wu J, Xie R-R, Li X, Chang F-X, Sun J-Z. Characterization of a laccase from a wood-feeding termite, *Coptotermes formosanus*: Characterization of a termite laccase. *Insect Sci*. 2018;25(2):251–8.
 47. Wang Z-H, Hu R-M, Ye X-Q, Huang J-H, Chen X-X, Shi M. Laccase 1 gene from *Plutella xylostella* (PxLac1) and its functions in humoral immune response. *J Insect Physiol*. 2018;107:197–203
 48. Geng A, Wu J, Xie R-R, Li X, Chang F-X, Sun J-Z. Characterization of a laccase from a wood-feeding termite, *Coptotermes formosanus*: Characterization of a termite laccase. *Insect Sci*. 2018;25(2):251–8
 49. Zhang Y, Fan J, Francis F, Chen J. Molecular characterization and gene silencing of Laccase 1 in the grain aphid, *Sitobion avenae*. *Arch Insect Biochem Physiol*. 2018;97(4):e21446.
 50. Shi L, Chan S, Li C, Zhang S. Identification and characterization of a laccase from *Litopenaeus vannamei* involved in anti-bacterial host defense. *Fish Shellfish Immunol*. 2017;66:1–10
 51. Bris CL, Cudennec B, Dhulster P, Drider D, Duflos G, Grard T. Melanosis in *Penaeus monodon*: Involvement of the Laccase-like Activity of Hemocyanin. *J Agric Food Chem*. 2016;64(3):663–70.
 52. Wang J, Feng J, Jia W, Chang S, Li S, Li Y. Lignin engineering through laccase modification: a promising field for energy plant improvement. *Biotechnol Biofuels*. 2015;8(1):145.
 53. Zhang W, Lin J, Dong F, Ma Q, Wu S, Ma X, et al. Genomic and Allelic analyses of laccase genes in sugarcane (*Saccharum spontaneum* L.). *Trop Plant Biol*. 2019;12(3):219–29
 54. Takano M, Nakamura M, Tabata M. Comprehensive analysis of the isozyme composition of laccase derived from Japanese lacquer tree, *Toxicodendron vernicifluum*. *J Wood Sci [Internet]*. 2021;67(1).doi:10.1186/s10086-021-01943-1
 55. Chandra R, Chowdhary P. Properties of bacterial laccases and their application in bioremediation of industrial wastes. *Environ Sci Process Impacts*. 2015;17(2):326–42.
 56. Ahlawat S, Singh D, Virdi J S, Sharma K K. Molecular modeling and MD-simulation studies: Fast and reliable tool to study the role of low-redox bacterial laccases in the decolorization of various commercial dyes. *Environ Pollut*. 2019;253:1056–65.
 57. Luis Felipe C.S, Jorge A.C, Rubén D, Gerardo D.G. Uso potencial de biorreactores para la producción de lacasas de hongos basidiomicetos. *Mexican Journal of Biotechnology*. 2017 Jan 1;2(1):15-36(2448–6590).
 58. Valdés S, Garita C, Esquivel C, Villegas L R. Aislamiento y purificación de la enzima lacasa: evaluación de su potencial biodegradador en residuos agrícolas [Internet]. *Smbb.mx*. 2020 [citado el 27 de abril de 2021]. Disponible en: <https://smbb.mx/wpcontent/uploads/2020/08/6-Valdes-et-al-2020.pdf>
 59. Hernández-Sáenz D, Puentes-Morales C S, Mateus-Maldonado J F, PedrozaCamacho L D, Ramírez-Rodríguez J, Rivera-Hoyos C M, et al. Evaluación del consorcio entre *Pleurotus ostreatus*, *Trametes versicolor* y bacterias aeróbicas para remoción de colorantes sintéticos. *Rev Colomb Biotecnol*. 2020;22(1):45–59
 60. Rivera-Hoyos C M, Morales-Álvarez E D, Abelló-Esparza J, Buitrago-Pérez D F, Martínez-Aldana N, Salcedo-Reyes J C, et al. Detoxification of pulping black liquor with *Pleurotus ostreatus* or recombinant *Pichia pastoris* followed by CuO/TiO₂/visible photocatalysis. *Sci Rep*. 2018;8(1):3503.
 61. Camacho-Morales R L, Gerardo-Gerardo J L, Guillén Navarro K, Sánchez J E. Producción de enzimas ligninolíticas durante la degradación del herbicida paraquat por hongos de la pudrición blanca. *Rev Argent Microbiol*. 2017;49(2):189–96.
 62. Paredes J, Ana K, Elba V, Ruben G, Gerardo D. Aplicaciones de las enzimas Lacasas de *pleurotus ostreatus*. *Mexican journal of biotechnology*. 2017; 2(1): 135-144.
 63. Arboleda Echavarría Carolina, Mejía Gallón Amanda Inés. Inducción de la actividad de lacasa en *Ganoderma* sp. y actividad antioxidante de su biomasa. *Rev Cubana Farm [Internet]*. 2017 Dic [citado 2021 Jun 13] ; 44(4): 519-532. Disponible en: http://scielo.sld.cu/scielo.php?script=sci_arttext&pid=S003475152010000400011&lng=es.