

Trabajo de Revisión

Explorando la diversidad de levaduras en mieles del mundo: una revisión científica

Exploring yeast diversity in honeys worldwide: a scientific review

María Cristina Soldati^{1,2}, Lucas Lannutti^{1,3}, Nair Temis Olguin Alderete^{1,3}

¹Laboratorio de Microbiología Enológica, Instituto de Tecnología e Innovación, Universidad de Morón;

²Instituto de Recursos Biológicos, Centro de Investigación en Recursos Naturales,
Instituto Nacional de Tecnología Agropecuaria;

³Consejo Nacional de Investigaciones Científicas y Técnicas (CONICET)

Manuscrito recibido: 23 de octubre de 2025; aceptado para publicación: 10 de marzo de 2026

Autor de Contacto: Dra. Nair Temis Olguin Alderete. Laboratorio Microbiología Enológica, Instituto de Tecnología e Innovación, Universidad de Morón. Machado N° 914 (B1708BPH) Morón, Buenos Aires, Argentina
Email: ntolguin@gmail.com Tel.: +54 11 3883 5904

Resumen

La miel es un producto natural complejo generado por las abejas a partir del néctar de las flores. Alberga una microbiota diversa, compuesta principalmente por bacterias y hongos, entre ellos levaduras. Estas levaduras, muchas de las cuales son osmotolerantes y adaptadas a condiciones extremas, han sido objeto de un creciente interés en los últimos años por su diversidad, su papel ecológico y su potencial biotecnológico. En esta revisión se analizan los estudios realizados en distintas regiones del mundo sobre la diversidad de levaduras presentes en mieles, abordando los métodos utilizados para su identificación, los géneros y especies más comunes, y los factores que influyen en su distribución. Además, se discuten sus funciones ecológicas y sus posibles aplicaciones en áreas como la industria alimentaria y la biotecnología. Si bien aún existen importantes vacíos de conocimiento, especialmente en regiones submuestreadas, el estudio de las levaduras asociadas a mieles representa una oportunidad valiosa para comprender mejor la ecología microbiana de este alimento ancestral y para explorar nuevas fuentes de compuestos bioactivos e innovaciones tecnológicas.

Palabras clave: levaduras, diversidad, miel, biotecnología.

Abstract

Honey is a complex natural product generated by bees from floral nectar. It harbors a diverse microbiota, composed mainly of bacteria and fungi, including yeasts. Many of these yeasts, which are osmotolerant and adapted to extreme conditions, have attracted increasing interest in recent years due to their diversity, ecological roles, and biotechnological potential. This review analyzes studies conducted in different regions of the world on the diversity of yeasts present in honeys, addressing the methods used for their identification, the most common genera and species, and the factors that influence their distribution. In addition, their ecological functions and potential applications in areas such as the food industry and

biotechnology are discussed. Although significant knowledge gaps remain, particularly in under sampled regions, the study of yeasts associated with honey represents a valuable opportunity to better understand the microbial ecology of this ancestral food and to explore new sources of bioactive compounds and technological innovations.

Keywords: yeasts, diversity, honey, biotechnology.

DOI: <http://doi.org/10.34073/444>

Introducción

La miel es una solución super saturada considerada como un endulzante natural, compuesta principalmente de azúcares (glucosa y fructosa, en mayor proporción) y producida por la abeja común *Apis mellifera*. Se produce al convertir la sacarosa del néctar o del mielato (miel elaborada por las abejas con la savia y las secreciones azucaradas que otros insectos dejan al realizar picaduras en las hojas de los árboles o arbustos) en el tracto digestivo de la abeja bajo la influencia de enzimas, principalmente la invertasa. Es un producto ampliamente valorado por el ser humano, siendo un alimento rico en carbohidratos que proporciona una fuente rápida de energía y constituye una alternativa más saludable frente al azúcar refinado, debido a que contiene compuestos bioactivos como enzimas, aminoácidos, vitaminas, minerales y metabolitos fenólicos con actividad antioxidante y antimicrobiana. Además, posee múltiples usos medicinales y se ha reportado que ayuda a combatir infecciones, calma el dolor de garganta, protege contra el daño celular y es utilizada por comunidades locales para tratar quemaduras y heridas, acelerando la cicatrización y reduciendo el riesgo de infecciones. Por último, también es utilizada en la industria cosmética, particularmente en productos para el cuidado de la piel debido a sus propiedades hidratantes y antibacterianas (Schencke et al., 2016; Ramos Gallardo et al., 2017; Cianciosi et al., 2018; Jiménez García, 2015; García-Chaviano et al., 2022; Pimentel et al., 2022).

Este producto alimenticio tiene un microbioma muy diverso, compuesto en su mayor parte por microorganismos que provienen del polen, las flores, el suelo, el aire, el polvo y el tracto digestivo de las abejas (Xiong et al., 2022; Błońska and Buszewski, 2025). Adicionalmente, algunos contaminantes microbiológicos pueden entrar en contacto con el producto durante el procesamiento impropio o mediante el uso de equi-

pamiento y contenedores no estériles (Olaitan et al., 2007; Wang et al., 2012). Sin embargo, las propiedades fisicoquímicas de la miel, como la acidez, la concentración de azúcar y el contenido de agua, influyen en su composición microbiana y restringen el crecimiento de la mayoría de los microorganismos en un ambiente de estrés osmótico (Olaitan et al., 2007; Balzan et al., 2020). Esto resulta en un microbioma dominado por bacterias formadoras de esporas y levaduras, con prevalencia de colonización de bacterias y levaduras osmófilas, capaces de tolerar ambientes de alta presión osmótica y con alto contenido de azúcar (Coll Cárdenas et al., 2008; Machado et al., 2019). Estos microorganismos representan un problema para la industria de la miel, ya que pueden causar fermentación de la miel y posterior pérdida económica para los productores. Sin embargo, la alta tolerancia de estos microorganismos a las condiciones antes mencionadas resulta en una ventaja a nivel biotecnológico por los numerosos usos que pueden brindar por ejemplo para la industria vitivinícola y la biosíntesis de productos químicos con valor agregado (Liu et al., 2016; Rakicka et al., 2017; Rzechonek et al., 2017; Rywińska et al., 2011; Ziuzia et al., 2023).

Numerosos estudios han reportado la presencia de levaduras de los géneros *Zygosaccharomyces*, *Saccharomyces*, *Candida*, *Starmerella*, *Metschnikowia*, entre otros. Estas levaduras han sido aisladas tanto de mieles producidas por abejas melíferas como por meliponinos (también conocidos como abejas sin aguijón), mostrando así una riqueza de especies que se asocia con la flora, el clima e incluso con la especie de abeja (Carvalho et al., 2010; da Silva et al., 2024; Echeverrigaray et al., 2021; Kleinjan et al., 2024; Luca et al., 2024).

Al mismo tiempo, la diversidad de estas levaduras también se ha asociado a patrones geográficos. Por ejemplo, algunas mieles patagónicas presentan un predominio de *Starmerella magnoliae*, mieles de la provincia de Jujuy (Argentina) pre-

sentan predominio de *Candida parapsilosis*, *Zygosaccharomyces bailii*, *Zygosaccharomyces mellis* y *Tausonia pullulans*, mieles chilenas presentan preponderantemente *Zygosaccharomyces rouxii* y *Candida sp.*, mientras que estudios en Brasil identifican géneros como *Zygosaccharomyces* y *Starmerella* de forma generalista en mieles de abejas sin aguijón (Carrizo Villoldo et al., 2020; Echeverrigaray et al., 2021; Kleinjan et al., 2024; Rodríguez Machado et al., 2024). En cuanto a la presencia de estas levaduras por fuera de Latinoamérica, se encuentran por ejemplo estudios de caso en mieles de Italia donde predominan *Debaryomyces hansenii*, *Zygosaccharomyces rouxii* y *Aureobasidium pullulans* (Sinacori et al., 2014); estudios en mieles de España, donde predomina el género *Metschnikowia* (Seijo et al., 2011) y en trabajos en mieles de Portugal, se observa por ejemplo la presencia de *Meyerozyma caribbica* (Roxo, 2023). Estos trabajos refuerzan la idea de que el origen vegetal, la especie de abeja y las condiciones ambientales (regionales) determinan la presencia comunitaria de estas levaduras. En base a lo antes planteado, el objetivo de esta revisión fue compilar y analizar los conocimientos actuales sobre la diversidad de cepas de levaduras asociadas a diferentes tipos de mieles producidas en el mundo, evaluando cuáles son los métodos de identificación más utilizados, la distribución geográfica de las cepas, así como también las funciones ecológicas de estas levaduras y su potencial biotecnológico.

Desarrollo

Origen y composición microbiológica de la miel

Las abejas obreras (especialmente en el caso de *Apis mellifera*) recolectan el néctar floral y/o el mielato, almacenándolo inicialmente en el buche melario, iniciándose así la transformación bioquímica del néctar en miel. En esta fase, las enzimas clave: invertasa (α -glucosidasa), diastasa (amilasa) y glucosa oxidasa, se secretan desde las glándulas hipofaríngeas y torácicas de las abejas, siendo cruciales para la maduración del néctar. La invertasa descompone la sacarosa en glucosa y fructosa, mientras que la diastasa actúa sobre polisacáridos del néctar o del polen para producir azúcares más simples, y la glucosa oxidasa genera ácido gluconico y peróxido de hidrógeno, aportando propiedades

antimicrobianas a la miel. El nivel de expresión de estas enzimas aumenta conforme las abejas envejecen y cambian de rol dentro de la colmena, con mayores actividades en obreras forrajeras respecto a jóvenes nodrizas (Ohashi et al., 1999; Bucekova et al., 2014; Machado de Melo et al., 2017, Alaerjani et al., 2022; Baena Diaz et al., 2022).

Una vez depositado en las celdas del panal, el néctar se somete a un proceso mecánico y fisiológico: las obreras lo abanicán con sus alas para promover la evaporación del agua, reduciendo su humedad del 70 – 80 %, hasta aproximadamente 15 – 18 % en la miel madura. Durante esta etapa, la actividad enzimática continúa y se producen oligosacáridos adicionales como kestosa o melezitosa, los que contribuyen a la textura, estabilidad y propiedades prebióticas de la miel (Balasubramanyam, 2020; Pavlovic et al., 2025). Finalmente, cuando la concentración de agua es óptima y la densidad de azúcares adecuada, las abejas sellan las celdas con cera, lo que garantiza la conservación a largo plazo del producto, inhibiendo el crecimiento microbiano gracias a su alta osmolaridad, pH ácido y presencia de peróxido de hidrógeno generado por la glucosa oxidasa (Alshareef et al., 2022). Respecto de la composición microbiológica de la miel, esta constituye un ecosistema complejo, con una microbiota que tiene origen en distintas fuentes. Algunos autores clasifican estas fuentes en primarias y secundarias (Santorelli et al., 2023). Las fuentes primarias están representadas por algunos microorganismos propios de las abejas, por microorganismos del entorno que estos animales exploran, y por los microorganismos propios de la colmena. Por otro lado, las fuentes secundarias son microorganismos que pueden llegar a contaminar la miel durante la extracción, manipulación o almacenamiento del producto (Silva et al., 2017; Vázquez-Quiñones et al., 2018).

En el caso de las fuentes primarias, se han reportado diversos microorganismos en el tracto digestivo y en la superficie corporal de las abejas. Como ejemplos se pueden mencionar algunos trabajos que remarcan la presencia de *Bifidobacterium chooladohabitans*, *Enterococcus faecium* y *Lactocaseibacillus spp.* (Vega et al., 2024), o de *Gilliamella apicola*, *Snodgrassella alvi* y *Frischella perrara* (Silva et al., 2017) en el tracto digestivo de *A. mellifera*. En relación con las levaduras, hay evidencia sobre la presencia de diversos géneros en el tracto digestivo y la superficie corporal de *A.*

mellifera y en distintas especies de meliponinos. Por ejemplo, Lizama Canto (2011) encontró que para la superficie corporal de dos especies de meliponinos existe una diversidad importante de especies de levaduras (20 morfo-tipos). Por otra parte, también para diferentes especies de abejas sin aguijón, Silva-Cerqueira y colaboradores (2024) encontraron la presencia distintiva de *Metschnikowia sp.* y *Saccharomyces sp.* En el caso de *A. mellifera*, más allá de los casos típicos de especies de tipo *Saccharomyces*, se han encontrado diversas especies de levaduras en su tracto intestinal, como por ejemplo *Rhodotorula sp.* y *Starmerella magnoliae* (Tauber et al., 2022; Rutkowski et al., 2023). Cabe destacar que todos estos microorganismos pueden ser también transferidos a la miel, contribuyendo así a su composición microbiológica (Fig. 1) (Luca et al., 2024).

Por otra parte, como se mencionó anteriormente, los microorganismos pueden tener su origen en el néctar de las flores, el polen, el mielato, el suelo y en ocasiones el aire, siendo transportados por las mismas abejas hasta la colmena y luego colonizar las mieles. Entre las levaduras podemos encontrar numerosas especies de diversos géneros (*Candida*, *Metschnikowia*, *Kloeckera*, *Pichia*, *Zygosaccharomyces*), sugiriendo un flujo constante desde el entorno floral hacia las colmenas (Fig. 1) (Xiong et al., 2022; Luca et al., 2024). Algunas de estas levaduras, como las del género *Metschnikowia sp.*, presentan una distribución restringida al entorno floral (néctar, polen) o al mielato, mientras que otras como *Zygosaccharomyces*, se localizan casi exclusivamente en las reservas alimenticias almacenadas por las abejas (Seijo et al., 2011; Rutkowski et al., 2023).

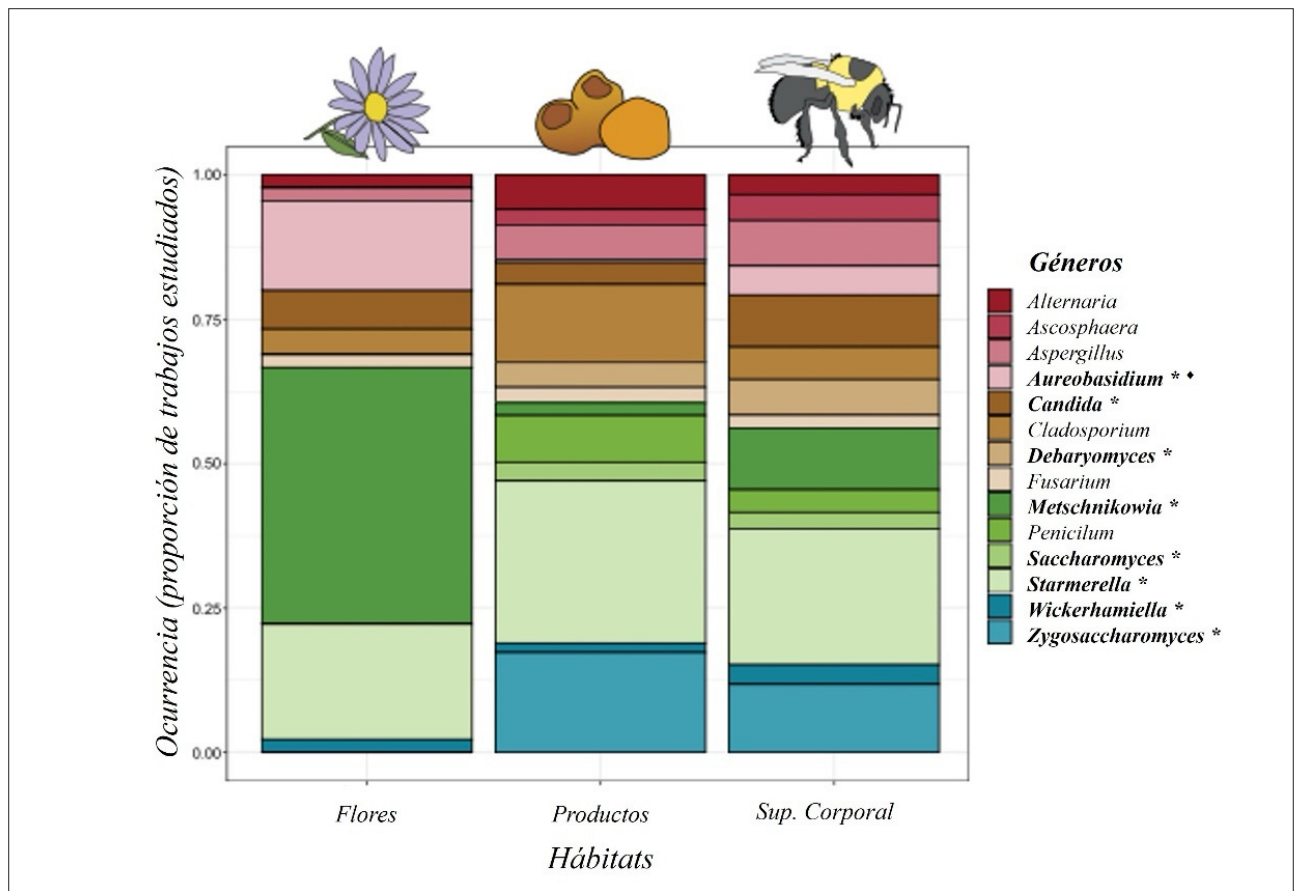


Figura 1. Composición general de comunidades de hongos asociados a diferentes hábitats relacionados con abejas, incluyendo flores, productos y superficie corporal. En la imagen están representados los 14 géneros fúngicos con mayor presencia y se encuentran resaltados (*) los 8 géneros más representativos en el grupo de las levaduras; (♦) son consideradas levaduras algunas especies dentro del género. Fuente: modificado de Rutkowski et al., (2023).

Respecto de las fuentes secundarias, corresponden a la incorporación de microorganismos durante la cosecha y procesamiento de la miel, a través del uso de equipos y por la manipulación humana (Silva et al., 2017; Vázquez-Quiñones et al., 2018; Cinar, 2020). Particularmente para las levaduras, se destaca la presencia de algunas de tipo osmófilas como por ejemplo *Zygosaccharomyces*, *Dioszegia*, *Aureobasidium*, *Sporobolomyces*, *Vishniacozyna* y *Candida*, que logran multiplicarse en las condiciones fisicoquímicas de la miel, especialmente si la manipulación y el almacenamiento son inadecuados (Grabowski y Klein, 2017; Buzzini et al., 2018; Balzan et al., 2020).

Características fisicoquímicas de la miel

Las mieles poseen una serie de características fisicoquímicas que modifican la microbiota que las habita, inhibiendo el crecimiento de diferentes microorganismos gracias a su alta osmolaridad, pH ácido y presencia de peróxido de hidrógeno (producido por la glucosa-oxidasa), antioxidantes fenólicos, flavonoides y posiblemente lisozimas, que actúan como agentes antimicrobianos (Alshareef et al., 2022).

De esta manera, dichas propiedades fisicoquímicas la convierten en un entorno extremadamente selectivo para los distintos microorganismos. Con una actividad de agua (a_w) menor a 0.62 (equivalente a un contenido de humedad inferior al 20%), la miel inhibe el crecimiento de la mayoría de las bacterias (que requieren $a_w \geq 0.90$) y de los mohos ($a_w \geq 0.80$), reservando su microbiota principalmente a levaduras osmófilas adaptadas a estas condiciones de alta osmolaridad (Bucekova et al., 2018; Sindi et al., 2019; Luca et al., 2024; Osés et al., 2024).

Por otro lado, el alto contenido de azúcares simples (glucosa, fructosa y sacarosa) genera un fuerte estrés osmótico: el agua intracelular de los microorganismos se desplaza hacia el medio externo, provocando desecación celular y detención del crecimiento (Masoura et al., 2020; Luca et al., 2024). Este entorno hiperosmótico, define una comunidad dominada por levaduras osmófilas que pueden mantener su viabilidad en condiciones adversas, en ocasiones mediante la síntesis de sustancias osmoprotectoras (Mager et al., 1993; Rodríguez-González et al., 2017; Xu et al., 2022).

La acidez de la miel, que ronda un pH de 3.2 y 4.5, también constituye un ambiente hostil para muchos microorganismos

(Allen et al., 1991). En este sentido, las condiciones mínimas de pH de algunas bacterias son incompatibles con algunos valores de este rango de acidez. Por ejemplo: *Escherichia coli* (4.3), *Salmonella spp.* (4.0), *Pseudomonas aeruginosa* (4.4), *Streptococcus pyogenes* (4.5) (O'Grady et al., 1997). De esta manera, la miel sin diluciones presenta capacidades antibacterianas (Olaitan et al., 2007).

Otro componente clave es el peróxido de hidrógeno (H_2O_2) generado por la enzima glucosa oxidasa, secretada por las abejas hacia el néctar durante la maduración de la miel. Esta enzima produce H_2O_2 y ácido glucónico, lo cual ejerce un potente efecto antimicrobiano cuando la miel se diluye en contacto con humedad ambiental o agua exógena, que estimula la actividad enzimática (Albaridi, 2019; Nolan et al., 2019; Masoura et al., 2020). Estudios recientes han demostrado una sinergia entre el H_2O_2 y el ácido glucónico, donde estos dos reactivos en conjunto provocan alteraciones en la membrana celular, con generación de especies reactivas de oxígeno y eventual muerte microbiológica, incluso cuando cada compuesto en forma individual está por debajo de su concentración inhibitoria mínima (Masoura et al., 2020). Además, los compuestos fenólicos y antioxidantes presentes en las mieles oscuras pueden potenciar esta actividad antimicrobiana, actuando junto con el peróxido y modulando la eficiencia del sistema mediante inhibición de catalasas microbiológicas o ambientales (Taormina et al., 2001; Sindi et al., 2019).

Sumando todos estos elementos, la miel se comporta entonces como un producto bacteriostático, controlando la propagación de la mayoría de los microorganismos presentes en ella, pero en muchos casos sin provocar su muerte celular.

Levaduras: principales sobrevivientes osmófilas

Las levaduras osmófilas representan un grupo fúngico muy exitoso en la miel, debido a su capacidad única para crecer en ambientes con concentraciones de azúcar extremadamente altas. Estudios cuantitativos realizados en Alemania sobre muestras de miel fresca y mielato revelaron que existe una estrecha correlación entre el contenido de humedad, la actividad de agua y la presencia de levaduras osmófilas (Schneider et al., 2003).

Un ejemplo clásico es *Zygosaccharomyces mellis* (Sinonimia: *Saccharomyces bisporus var. Mellis*), que necesita de

al menos un 10 a 20 % de glucosa para su crecimiento y que alcanza su nivel óptimo con alrededor del 60 % de glucosa en el medio, lo cual la define como una levadura osmófila obligatoria (Munitis et al., 1976). Más recientemente se describió otra nueva especie de levadura osmófila obligada, *Zygosaccharomyces favi*, aislada de miel y del “pan de abeja” en Hungría, siendo incapaz de crecer en medios con mayor actividad de agua que la miel (Čadež et al., 2015).

Las condiciones de la miel no solo favorecen a las levaduras osmófilas obligatorias, sino también a otras especies, como por ejemplo *Z. rouxii* o *Z. bailii*, que pueden crecer incluso en medios moderadamente ácidos (pH 2–4) y con elevados niveles de azúcar, condiciones típicas de mieles con bajo contenido de agua (Silva et al., 2017; Majtan et al., 2021; Ziuzia et al., 2023; Luca et al., 2024). Otras especies dentro de los géneros *Saccharomyces*, *Candida*, *Debaryomyces*, *Metschnikowia*, *Starmerella*, *Pichia*, *Aureobasidium* y *Rhodotorula* han sido identificadas mediante métodos tradicionales de cultivo celular, así como también a través nuevas metodologías moleculares de secuenciación, especialmente en mieles florales silvestres o monoflorales (Silva et al., 2017; Xiong et al., 2022; Ziuzia et al., 2023; Agarbati et al., 2024; Silva-Cerqueira et al., 2024; da Silva et al., 2024; Luca et al., 2024). Por ejemplo, estudios recientes con mieles de abejas sin aguijón (*Melipona scutellaris*), permitieron aislar distintas cepas de *Starmerella lactis-condensi*, *Debaryomyces hansenii* y *Candida apicola* (da Costa Neto y de Moraes, 2020; da Silva et al., 2024). Por otro lado, en *A. mellifera*, se han aislado cepas de *Meyerozyma guilliermondii*, *Hanseniaspora uvarum*, *Hanseniaspora guilliermondii*, *Kazachstania unispora* y *Yarrowia lipolytica* (Ziuzia et al., 2023; Agarbati et al., 2024; Viveros-Lizondo et al., 2024). Estos hallazgos sugieren que la composición de levaduras en las mieles es mucho más diversa de lo que históricamente se consideraba, especialmente cuando se tienen en cuenta parámetros como el origen silvestre de las mieles o las especies que las producen.

Por último, debemos destacar que se ha demostrado que muchas de estas levaduras osmófilas producen sustancias que podrían actuar como osmoprotectoras intracelulares, ya sea de enzimas como de estructuras celulares. Entre estas se pueden mencionar los polialcoholes (por ejemplo, el eritritol) o los fructooligosacáridos, que les permiten resistir el

estrés osmótico y mantener su viabilidad (Loray, 2002). Otros estudios, también han demostrado la producción de estas sustancias por parte de las levaduras y la función osmoprotectora que las mismas poseen (Moon et al., 2010; Chen et al., 2022). A modo de ejemplo, un estudio clásico de la temática analizó más de 1700 cepas de levaduras, aisladas de miel y polen, y observó que existían múltiples especies que eran capaces de convertir sacarosa en eritritol y fructooligosacáridos. Estos compuestos presentan rendimientos relevantes, contribuyendo no solo a la adaptabilidad osmótica de las cepas, sino resaltando su potencial funcional biotecnológico (Park et al., 1996; Ziuzia et al., 2023). Es esperable entonces que la composición microbiológica de la miel esté dominada principalmente por estas levaduras altamente especializadas, capaces de prosperar donde otras especies no logran establecerse.

Diversidad de levaduras en mieles

Como se mencionó en el apartado anterior, existe una muy amplia variedad de cepas de levaduras presentes en las mieles del mundo. Esa diversidad varía considerablemente según la región geográfica de origen, el tipo de abeja y el origen floral.

Diversos estudios han demostrado la importancia del origen geográfico sobre la diversidad de levaduras que pueden ser encontradas en la miel. Particularmente para Norteamérica, estudios realizados en México, permitieron identificar diversas especies, entre ellas *Kluyveromyces marxianus*, *Saccharomyces pastorianus* (Sinonimia: *Saccharomyces carlsbergensis*) y *Nakaseomyces glabratus* (Sinonimia: *Candida glabrata*) (Pardiñas Ríos, 2016) y *Starmerella apicola* (Lizama Canto, 2011), en tanto que, en Estados Unidos se han podido identificar especies como *Debaryomyces hansenii* (de Oliveira Scoaris et al., 2021). Hacia el otro extremo del continente, en Argentina, existen estudios que analizaron la diversidad en mieles de la Patagonia, mostrando similitudes y contrastes entre las especies encontradas en mieles de Chubut, Río Negro y Neuquén (Kleinján et al., 2024). Como especies representativas en las tres regiones se menciona por ejemplo a *Starmerella magnoliae* y a *Pichia membranifaciens*. Por el contrario, se resalta la presencia diferencial de *Nakaseomyces glabratus*, *Saccharomyces uvarum* y *Rhodotorula mucilaginosa* en Neuquén. Este trabajo de-

muestra que, incluso dentro de una misma región, los sitios de origen pueden impactar en las cepas de levadura encontradas. En este sentido, también existen estudios mixtos que contrastan la presencia diferencial de levaduras en distintas regiones de América. Por ejemplo, en un muestreo realizado en cinco colmenas de Brasil y cuatro colmenas de Estados Unidos, permitió identificar 47 especies pertenecientes a 29 géneros. En Brasil el microbioma estuvo dominado por *Aureobasidium sp.* y *Candida orthopsilosis*, mientras que en Estados Unidos la especie mayoritaria fue *Debaryomyces hansenii* (de Oliveira Scoaris et al., 2021).

Si analizamos lo que sucede en Europa, podemos encontrar diferencias respecto de las especies que se observan. Por ejemplo, en España, un análisis sobre 126 mieles del noroeste del país arrojó que *Metschnikowia sp.* aparece como especie mayoritaria, en el 54 % de las muestras (Seijo et al., 2011), mientras que, en Portugal, pudo identificarse de forma diferencial *Meyerozyma caribbica* (Roxo, 2023). Por otro lado, en Italia, se aislaron cepas de *Debaryomyces hansenii*, *Naganishia uzbekistanensis* (Sinonimia: *Cryptococcus uzbekistanensis*), *Meyerozyma guilliermondii*, *Hanseniaspora uvarum*, y *Starmerella roseus*, entre otras (Sinacori et al., 2014; Agarbati et al., 2024) y en Hungría, a partir de investigaciones realizadas por Molnár y colaboradores (2025), se encontraron en mayor proporción especies de *Zygosaccharomyces* y *Starmerella* y en menor proporción *Rhodotorula mucilaginosa*, *Sporobolomyces roseus*, *Filobasidium magnum* y *Aureobasidium pullulans*, entre otras.

Asimismo, si nos enfocamos en estudios realizados en Asia, se puede observar aun mayor diversidad. Por ejemplo, en mieles de China y solo considerando muestreos en la ciudad de Xinxiang, se encontraron las siguientes especies: *Zygosaccharomyces siamensis*, *Aureobasidium pullulans*, *Naganishia albida*, *Saccharomyces cerevisiae*, *Wickerhamomyces anomalus*, *Rhodotorula glutinis*, *Pichia kluyveri*, *Barnettozyma californica*, *Rhodotorula kratochvilovae*, *Candida tropicalis* y *Pichia terricola*. Los autores proponen que esa alta diversidad observada podría atribuirse a que fueron analizados distintos tipos de mieles. En mieles de Indonesia y Malasia, se identificaron especies como *Debaryomyces hansenii*, *Priceomyces melissophilus*, *Cystobasidium minutum*, *Meyerozyma guilliermondii*, *Z. mellis* y *Z. rouxii* (Magdalena et al., 2024; Ullah et al., 2024).

Considerando una perspectiva alternativa, múltiples estudios han señalado que la diversidad de levaduras presentes en la miel puede verse influenciada por la especie que da origen a la misma. Estudios comparativos muestran que las mieles provenientes de abejas melíferas (*Apis mellifera*) tienden a presentar una composición fúngica consistente a nivel mundial, frecuentemente dominada por osmófilas clásicas (*Zygosaccharomyces*, *Saccharomyces*). Por otro lado, las abejas sin aguijón (*Melipona sp.*, *Tetragonisca sp.*) exhiben mayor variabilidad taxonómica respecto de las levaduras que se encuentran relacionadas con ellas y, en muchos casos, una mayor abundancia relativa de géneros como *Starmerella*, *Candida*, *Kazachstania* y *Schizosaccharomyces* entre otros. Estas diferencias han sido documentadas mediante diferentes técnicas, las cuales demuestran composiciones fúngicas distintas entre especies del género *Apis* y del género *Melipona*, en diferentes regiones tropicales y templadas (Echeverrigaray et al., 2021; Rutkowski et al., 2023; da Silva et al., 2024; Silva-Cerqueira et al., 2024; Roque et al., 2024). En un estudio comparativo realizado en Yucatán (México), se analizó la microbiota fúngica de mieles obtenidas de *A. mellifera* y de la abeja sin aguijón *Melipona beecheii* mediante la secuenciación de sus ITS (*Internal Transcribed Spacers*). Los resultados revelaron estructuras comunitarias claramente diferenciadas: la miel de *A. mellifera* presenta un perfil fúngico más uniforme y similar al de otras regiones, mientras que la miel de *M. beecheii* exhibe una composición radicalmente distinta, probablemente influenciada por diferencias en el panal, su fisiología y comportamiento de cada especie (Jacinto-Castillo et al., 2022). Estos patrones se correlacionan con estudios realizados en Brasil, donde se identificó una mayor riqueza y diversidad de levaduras en mieles de abejas sin aguijón como *M. scutellaris*, *Nannotrigona testaceicornes* y *Tetragonisca angustula*, a partir de las cuales se aislaron especies como *Kazachstania exigua*, *Starmerella lactis-condensi*, *Schizosaccharomyces pombe* (Barbosa et al., 2016; Fernandes et al., 2018; da Silva et al., 2024). Esto podría estar relacionado con la fisiología, hábitat y dinámica social específica de cada especie de abeja, lo que influiría no solo en la composición, sino también en la densidad de las levaduras que colonizan la miel (Rutkowski et al., 2023).

Por último, en cuanto al origen floral de la miel, un análisis

comparativo realizado en China, mediante ensayos de genómica y secuenciación, encontró que las mieles de origen multifloral presentan una mayor riqueza fúngica que las mieles de origen monofloral (Xiong et al., 2022). Entre las especies más frecuentes en mieles monoflorales destacan *Bettsia alvei* o *Yarrowia lipolytica*, mientras que en mieles multiflorales son más comunes géneros como *Zygosaccharomyces* o *Saccharomyces*. Estas variantes sugieren que la composición de la miel puede estar determinada en buena parte por la flora visitada por las abejas y que los diferentes néctares aportan distintos microhábitats y fuentes de inoculación para las levaduras (Xiong et al., 2022; Luca et al., 2024).

Métodos actuales de identificación

La identificación de levaduras asociadas a la miel ha evolucionado con el tiempo desde los enfoques clásicos, basados en aislamiento por cultivo, hacia técnicas moleculares de alta resolución. Los métodos convencionales consisten en cultivar muestras de miel en medios selectivos, seguidos de pruebas bioquímicas y morfológicas para una caracterización preliminar. Aunque estas técnicas permiten la recuperación de levaduras viables y la evaluación de su fisiología, presentan limitaciones al subestimar la diversidad real, ya que muchas especies no son cultivables en condiciones de laboratorio estándar (Kurtzman et al., 2011; Rodrigues et al., 2018). Al mismo tiempo, la comparación entre ensayos morfofisiológicos y métodos moleculares, ha evidenciado que los primeros son poco confiables para la identificación inequívoca de levaduras cuando se utilizan de forma única, mientras que los métodos moleculares resultan sólidos para dicha identificación (Rodrigues et al., 2018; Lannutti et al., *datos aún no publicados*).

Las técnicas moleculares constituyen una opción confiable para la identificación de un gran número de especies, debido a su alto nivel de especificidad. Por ejemplo, aquellas que están basadas en la amplificación y secuenciación de la región ITS (*Internal Transcribed Spacer*), se han convertido en el estándar para la identificación taxonómica de levaduras en miel y polen (Carvalho et al., 2010). Esta herramienta permite discriminar entre especies cercanas con alta precisión y ha sido ampliamente utilizada para describir comunidades complejas en mieles monoflorales y multiflorales (Ullah et al., 2024; Molnár et al., 2025). Esta aproximación supera las

limitaciones del cultivo, permitiendo detectar especies raras o de baja abundancia, así como levaduras que dependen de interacciones simbióticas específicas para crecer (Lannutti et al., *datos aún no publicados*).

Más recientemente, la implementación de la tecnología NGS (*Next Generation Sequencing*) ha revolucionado este tipo de estudios. Plataformas como Illumina, MiSeq o PacBio permiten realizar análisis metagenómicos y de metabarcoding, generando perfiles comunitarios completos, revelando no solo la identidad de las especies, sino también su abundancia relativa y posibles funciones ecológicas (Balzan et al., 2020; Xiong et al., 2022). Diversos estudios han demostrado que la miel alberga una microbiota fúngica muy diversa, mucho más de lo que se estimaba con métodos tradicionales, incluyendo géneros raramente reportados (Bovo et al., 2018; Rodrigues et al., 2018; Zhang et al., 2025). De esta forma, las técnicas moleculares constituyen hoy una estrategia complementaria esencial para la caracterización integral de los microorganismos presentes en la miel de abejas, entre ellos la identificación de diferentes cepas de levaduras (Lannutti et al., *datos aún no publicados*).

Función ecológica y Potencial Biotecnológico

La miel posee varios compuestos antimicrobianos que matan o suprimen el crecimiento y la proliferación de un amplio espectro de microorganismos, incluidos patógenos multirresistentes (Nolan et al., 2019; Combarros-Fuertes et al., 2020). Particularmente, las levaduras presentes en la miel juegan un papel ecológico relevante al mediar interacciones microbianas a través de estrategias competitivas. Esto deriva en un gran potencial para distintas industrias, entre ellas las involucradas en la alimentación o la salud (Vicente et al., 2020; Kregiel et al., 2022; 2023). Algunas especies pueden producir proteínas tóxicas, que inhiben el crecimiento de otras especies que pueden resultar en una competencia directa a su crecimiento, pero que al mismo tiempo representan una amenaza patogénica para los seres humanos. Por ejemplo, *Zygosaccharomyces bailii secreta zygocina*, una toxina que es capaz de inhibir el crecimiento de *Candida albicans*, *Candida krusei* y *Candida glabrata*, entre otras (Weiler y Schmitt, 2003). Además, estas interacciones en la miel producen una serie de moléculas antimicrobianas, como por ejemplo surfactantes, péptidos antimicrobianos y antibióti-

cos, entre otros. Éstos contribuyen a las estrategias defensivas de la miel, favoreciendo su relevancia como reservorio ecológico activo para sustancias de interés (Brudzynski, 2021).

Otras levaduras osmófilas como *Metschnikowia pulcherrima*, ofrecen potencial biotecnológico como agentes de biocontrol. Esta levadura, por ejemplo, produce pulcherrimina, un pigmento que secuestra hierro del medio y que también tiene actividad citotóxica, inhibiendo o limitando así el crecimiento de distintos patógenos como *Candida* spp., *Penicillium* spp. y *Aspergillus* spp. (Kregiel et al., 2023). En el ámbito agrícola, otras especies del mismo género, como *Metschnikowia andauensis* y *Metschnikowia citriensis*, han demostrado un alto potencial en el biocontrol de hongos fitopatógenos postcosecha, como *Penicillium expansum* en manzanas y peras, así como *Geotrichum citri-aurantii*, causante de la podredumbre en cítricos (Spadaro et al., 2013; Wang et al., 2020; Settler-Ramirez et al., 2021).

Por otro lado, la fermentación llevada a cabo por las levaduras adaptadas a los ambientes de alta concentración de azúcares propone alternativas tecnológicas novedosas para las industrias farmacéutica, cosmética y enológica (Haniffadli et al., 2024). Estas levaduras pueden, por ejemplo, transformar azúcar en compuestos útiles como etanol, ácido acético o metabolitos secundarios que enriquecen aromas y sabores (Luca et al., 2024; Mota y Vilela, 2024). Así, más allá de su papel de fermentadoras no deseadas en miel, estas levaduras representan un recurso potencial para la biotecnología alimentaria, en particular para la producción de bebidas fermentadas artesanales o ingredientes funcionales, aprovechando exclusivamente su tolerancia osmótica y capacidad metabólica (Kleinjan et al., 2024; Praveen y Brogi, 2025). Por ejemplo, el género *Metschnikowia*, juega un papel significativo en la elaboración de vino y ha sido estudiado extensamente (Morera et al., 2022; Puyo et al., 2023; Staniszewski y Kordowska-Wiater, 2023). La aplicación de este género se extiende más allá de la producción de alcohol, y sirve para mejorar el sabor y el aroma de los vinos, consideraciones críticas en la industria vitivinícola, así como también para prevenir el crecimiento microbiano no deseado durante la fermentación (Binati et al., 2023; Canonico et al., 2023; Puyo et al., 2023).

Finalmente, la actividad antibacteriana de algunas de estas

levaduras sirve como un ingrediente activo para la industria cosmética. Esta industria utiliza, entre otras, a *Metschnikowia agaves* y *Metschnikowia reukaufii* por la producción de sustancias relacionadas con la función de barrera de la piel y anti edad (Haniffadli et al., 2024). Todo esto, en su conjunto, sugiere el desarrollo de nuevas rutas de investigación para determinar, desarrollar y aplicar el potencial biotecnológico de estas levaduras melíferas en distintas industrias.

Discusión y Conclusiones

La evidencia recopilada demuestra que la miel constituye un hábitat singular donde convergen factores fisicoquímicos extremos, como la alta osmolaridad, acidez, bajo contenido de agua y la presencia de compuestos antimicrobianos. Estos factores seleccionan de forma estricta la microbiota asociada, con particular hincapié en las levaduras osmotolerantes (Alshareef et al., 2022; Luca et al., 2024). Si bien géneros como *Zygosaccharomyces*, *Starmerella*, *Metschnikowia* y *Candida* han sido identificados con frecuencia, estudios recientes realizados con nuevas tecnologías de identificación, han revelado que la diversidad fúngica en mieles del mundo es mucho mayor de lo que se creía con base en métodos tradicionales de cultivo. Estos hallazgos nos obligan a reconsiderar la visión reduccionista que limitaba la microbiota fúngica de la miel a unos pocos taxones recurrentes, indicando un panorama más complejo y dinámico. Al mismo tiempo, también podemos concluir que la combinación de técnicas de análisis constituye una estrategia complementaria esencial para caracterizar de manera integral la diversidad de levaduras en la miel.

De igual manera, es interesante destacar que aún hoy persisten importantes vacíos de conocimiento. Tal como se muestra en este trabajo, la mayoría de los estudios disponibles se concentran en mieles de *A. mellifera* y en un número relativamente limitado de regiones geográficas, mientras que la diversidad de levaduras en mieles producidas por abejas sin aguijón o en ecosistemas tropicales y subtropicales sigue estando subexplorada (Tauber et al., 2022; Rutkowski et al., 2023; Silva-Cerqueira et al., 2024). Incluso, no se ha llegado al punto de diferenciar siquiera basándose en el linaje de *A. mellifera* en cuestión. Asimismo, las diferencias derivadas

del origen de la colmena y de las distintas prácticas apícolas aplicadas, aún no se comprenden plenamente (Xiong et al., 2022) y deberían ser estudiadas exhaustivamente.

Al mismo tiempo, gran parte de la evidencia disponible proviene de zonas específicas, principalmente asociadas a mayores recursos, mientras que regiones tropicales o subtropicales, así como también comunidades de abejas nativas están insuficientemente muestreadas. Estudios innovadores, como un proyecto de ciencia ciudadana en Suecia (Persson et al., 2024), demuestran que la miel puede aportar una gran biodiversidad en cuanto a levaduras. En ese trabajo se identificaron más de 2500 cepas, pertenecientes a más de 70 especies (algunas de ellas desconocidas), muchas de las cuales toleran condiciones altamente extremófilas, produciendo metabolitos de valor biotecnológico aun poco estudiados. Por otro lado, estudios realizados en Sudáfrica han demostrado que la asociación entre la incidencia de levaduras en el néctar de las flores y los polinizadores es dependiente del contexto, con un fuerte componente biogeográfico, indicando que la interacción entre polinizadores es desconocida y debe ser estudiada en profundidad (de Vega et al., 2009), evaluando *a posteriori* el impacto que esta tenga sobre la miel producida y su microbiota asociada. Este tipo de hallazgos subrayan la necesidad de ampliar geográfica y taxonómicamente el muestreo, los análisis, así como también integrar enfoques de carácter inclusivo y participativo.

Estos vacíos limitan no solo la comprensión de la ecología microbiana de la miel, sino también la posibilidad de aprovechar de manera racional el potencial biotecnológico de sus levaduras. Aun así, existen estudios promisorios que permiten identificar aplicaciones prácticas para estas levaduras. Como fuera mencionado, las aplicaciones son amplias con impacto en numerosas industrias (Kregiel et al., 2022; 2023; Haniffadli et al., 2024; Luca et al., 2024).

Como conclusión general, las futuras investigaciones deberán priorizar un enfoque integrado que combine métodos de cultivo, caracterización fisiológica y de genómica funcional, junto con estudios metagenómicos de mayor escala y en regiones submuestreadas. Resultará esencial evaluar no solo la taxonomía de las levaduras presentes, sino también sus funciones metabólicas, su interacción con bacterias cohabitantes y su rol en la calidad, conservación y propiedades bioactivas de la miel. Además, será crucial evaluar el perfil

funcional de estas levaduras: actividad enzimática, producción de compuestos bioactivos, capacidad antioxidante, potencial como agentes biocontroladores y sus aplicaciones en el contexto alimentario, farmacológico y/o cosmético.

Conflictos de interés

Los autores declaran que no existen conflictos de interés.

Agradecimientos

Este trabajo ha sido financiado por el subsidio de la Universidad de Morón (PICT 2025 N° 80020250100009UM). MCS es alumna de doctorado en la UM; LL agradece a CONICET y a la UM por su beca posdoctoral cofinanciada; NTO es miembro de la Carrera de Investigación del CONICET.

Referencias bibliográficas

- Agarbati, A., Gattucci, S., Canonico, L., Ciani, M., & Comitini, F. (2024). Yeast communities related to honeybees: occurrence and distribution in flowers, gut mycobiota, and bee products. *Applied Microbiology and Biotechnology*, 108(1), 175. <https://doi.org/10.1007/s00253-023-12942-1>
- Alaerjani, W. M. A., Abu-Melha, S., Alshareef, R. M. H., Al-Farhan, B. S., Ghramh, H. A., Al-Shehri, B. M. A., Bajaber, M. A., Khan, K. A., Alrooqi, M. M., Modawe, G. A., & Mohammed, M. E. A. (2022). Biochemical reactions and their biological contributions in honey. *Molecules (Basel, Switzerland)*, 27(15), 4719. <https://doi.org/10.3390/molecules27154719>
- Albaridi, N. A. (2019). Antibacterial potency of honey. *International Journal of Microbiology*, 2019, 2464507. <https://doi.org/10.1155/2019/2464507>
- Alshareef, R. M. H., Al-Farhan, B. S., & Mohammed, M. E. A. (2022). Glucose oxidase and catalase activities in honey samples from the southwestern region of Saudi Arabia. *Applied Sciences (Basel, Switzerland)*, 12(15), 7584. <https://doi.org/10.3390/app12157584>
- Baena-Díaz, F., Chévez, E., Ruiz de la Merced, F., & Porter-

- Bolland, L. (2022). Apis mellifera en México: producción de miel, flora melífera y aspectos de polinización. Revisión. *Revista mexicana de ciencias pecuarias*, 13(2), 525–548. <https://doi.org/10.22319/rmcp.v13i2.5960>
- Balasubramanyam, M. V. (2020). Evaluation of Enzymatic Activity in the Transformation of Nectar into Honey in Indigenous Rockbee, *Apis dorsata* F. *Asian Journal of Research in Zoology*, 3(4), 13–19.
- Balzan, S., Carraro, L., Merlanti, R., Lucatello, L., Capolongo, F., Fontana, F., Novelli, E., Larini, I., Vitulo, N., & Cardazzo, B. (2020). Microbial metabarcoding highlights different bacterial and fungal populations in honey samples from local beekeepers and market in north-eastern Italy. *International Journal of Food Microbiology*, 334(108806), 108806. <https://doi.org/10.1016/j.ijfoodmicro.2020.108806>
- Barbosa, R. N., Bezerra, J., Souza-Motta, C., Gomes, B. S., Costa, C., & Melo, H. (2016). Prospection on yeasts from stingless bees honey in Brazilian Tropical dry forest (Caatinga). *Gaia scientia*, 10(4), 151–159. <https://doi.org/10.21707/gsv10.n04a11>
- Binati, R. L., Maule, M., Luzzini, G., Martelli, F., Felis, G. E., Ugliano, M., & Torriani, S. (2023). From bioprotective effects to diversification of wine aroma: Expanding the knowledge on *Metschnikowia pulcherrima* oenological potential. *Food Research International (Ottawa, Ont.)*, 174(Pt 1), 113550. <https://doi.org/10.1016/j.foodres.2023.113550>
- Błoska, D., & Buszewski, B. (2025). Characterization of honey microbiome using MALDI-TOF mass spectrometry and physicochemical study. *Molecules (Basel, Switzerland)*, 30(6). <https://doi.org/10.3390/molecules30061266>
- Bovo, S., Ribani, A., Utzeri, V. J., Schiavo, G., Bertolini, F., & Fontanesi, L. (2018). Shotgun metagenomics of honey DNA: Evaluation of a methodological approach to describe a multi-kingdom honey bee derived environmental DNA signature. *PloS One*, 13(10), e0205575. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0205575>
- Brudzynski, K. (2021). Honey as an ecological reservoir of antibacterial compounds produced by antagonistic microbial interactions in plant nectars, honey and honey bee. *Antibiotics (Basel, Switzerland)*, 10(5), 551. <https://doi.org/10.3390/antibiotics10050551>
- Bucekova, M., Buriova, M., Pekarik, L., Majtan, V., & Majtan, J. (2018). Phytochemicals-mediated production of hydrogen peroxide is crucial for high antibacterial activity of honeydew honey. *Scientific Reports*, 8(1), 9061. <https://doi.org/10.1038/s41598-018-27449-3>
- Bucekova, M., Valachova, I., Kohutova, L., Prochazka, E., Kloudiny, J., & Majtan, J. (2014). Honeybee glucose oxidase-its expression in honeybee workers and comparative analyses of its content and H₂O₂-mediated antibacterial activity in natural honeys. *The Science of Nature*, 101(8), 661–670. <https://doi.org/10.1007/s00114-014-1205-z>
- Buzzini, P., Turchetti, B., & Yurkov, A. (2018). Extremophilic yeasts: the toughest yeasts around? *Yeast (Chichester, England)*, 35(8), 487–497. <https://doi.org/10.1002/yea.3314>
- Čadež, N., Fülöp, L., Dlačuchy, D., & Péter, G. (2015). *Zygosaccharomyces favi* sp. nov., an obligate osmophilic yeast species from bee bread and honey. *Antonie van Leeuwenhoek*, 107(3), 645–654. <https://doi.org/10.1007/s10482-014-0359-1>
- Canonico, L., Agarbati, A., Galli, E., Comitini, F., & Ciani, M. (2023). *Metschnikowia pulcherrima* as biocontrol agent and wine aroma enhancer in combination with a native *Saccharomyces cerevisiae*. *Lebensmittel-Wissenschaft Und Technologie [Food Science and Technology]*, 181(114758), 114758. <https://doi.org/10.1016/j.lwt.2023.114758>
- Carrizo Villoldo, A. E., Carrizo, C. B., Benítez Ahrendts, M. R., & Carrillo, L. (2020). Levaduras aisladas de mieles como antagonistas de mohos patógenos de cultivos. *Revista de la Facultad de Agronomía*, 119(2), 054. <https://doi.org/10.24215/16699513e054>
- Carvalho, C. M., Meirinho, S., Estevinho, M. L. F., & Choupina, A. (2010). Especies de levaduras asociadas a la miel: métodos diversos de identificación. *Archivos de zootecnia*, 59(225), 103–113. <https://doi.org/10.21071/az.v59i225.4896>
- Chen, S., Tang, Q., Geng, J., Liu, Y., Jiang, J., Cai, X., Cao, H., Wu, Y., Ren, Y., Liu, K., & Cao, Y. (2022). Detection of viable *Zygosaccharomyces rouxii* in honey and honey products via PMA^{XX}-qPCR. *Journal of Food Quality*, 2022, 1–8. <https://doi.org/10.1155/2022/8670182>
- Cianciosi, D., Forbes-Hernández, T. Y., Afrin, S., Gasparrini, M., Reboredo-Rodríguez, P., Manna, P. P., Zhang, J., Bravo Lamas, L., Martínez Flórez, S., Agudo Toyos, P., Quiles, J. L., Giampieri, F., & Battino, M. (2018). Phenolic compounds in honey and their associated health benefits: A review. *Mole-*

- cules (Basel, Switzerland)*, 23(9), 2322. <https://doi.org/10.3390/molecules23092322>
- Cinar, A. (2020). The presence of mold in chestnut honey: is a risk factor to health? *Fresenius Environmental Bulletin*, 29, 11581–11587. <https://acikerisim.btu.edu.tr/items/67a647d1-6107-41de-8610-298b40f3d481/full>
 - Coll Cárdenas F, Villat C, Laporte G, Noia M, Mestorino N. (2008). Características microbiológicas de la miel. revisión bibliográfica. *Veterinaria Cuyana*, 3(1), 29–34.
 - Combarros-Fuertes, P., Fresno, J. M., Estevinho, M. M., Sousa-Pimenta, M., Tornadijo, M. E., & Estevinho, L. M. (2020). Honey: Another alternative in the fight against antibiotic-resistant bacteria? *Antibiotics (Basel, Switzerland)*, 9(11), 774. <https://doi.org/10.3390/antibiotics9110774>
 - da Silva, R. N. A., Magalhães-Guedes, K. T., de Oliveira Alves, R. M., Souza, A. C., Schwan, R. F., & Umsza-Guez, M. A. (2024). Yeast diversity in honey and pollen samples from stingless bees in the state of Bahia, Brazil: Use of the MALDI-TOF MS/genbank proteomic technique. *Microorganisms*, 12(4), 678. <https://doi.org/10.3390/microorganisms12040678>
 - da Silva, R. N. A., Magalhães-Guedes, K. T., de Souza, C. O., de Oliveira Alves, R. M., & Umsza-Guez, M. A. (2024). Microbiological and physical-chemical characteristics of pollen and honey from stingless bees: a review. *Food Production, Processing and Nutrition*, 6(1). <https://doi.org/10.1186/s43014-024-00268-y>
 - de Oliveira Scoaris, D., Hughes, F. M., Silveira, M. A., Evans, J. D., Pettis, J. S., Bastos, E. M. A. F., & Rosa, C. A. (2021). Microbial communities associated with honey bees in Brazil and in the United States. *Brazilian Journal of Microbiology*, 52(4), 2097–2115. <https://doi.org/10.1007/s42770-021-00539-7>
 - de Vega, C., Herrera, C. M., & Johnson, S. D. (2009). Yeasts in floral nectar of some South African plants: Quantification and associations with pollinator type and sugar concentration. *Suid-Afrikaanse Tydskrif Vir Plantkunde [South African Journal of Botany]*, 75(4), 798–806. <https://doi.org/10.1016/j.sajb.2009.07.016>
 - Echeverrigaray, S., Scariot, F. J., Foresti, L., Schwarz, L. V., Rocha, R. K. M., da Silva, G. P., Moreira, J. P., & Delamare, A. P. L. (2021). Yeast biodiversity in honey produced by stingless bees raised in the highlands of southern Brazil. *International Journal of Food Microbiology*, 347(109200), 109200. <https://doi.org/10.1016/j.ijfoodmicro.2021.109200>
 - Fernandes, R. T., Rosa, I. G., & Conti-Silva, A. C. (2018). Microbiological and physical-chemical characteristics of honeys from the bee *Melipona fasciculata* produced in two regions of Brazil. *Ciencia rural*, 48(5). <https://doi.org/10.1590/0103-8478cr20180025>
 - García, J., & María, I. (2018). *La miel: beneficios nutricionales y efectos terapeuticos en pacientes con heridas crónicas*. Universitat de les Illes Balears.
 - García-Chaviano, M. E., Armenteros-Rodríguez, E., Escobar-Álvarez M Del, C., Garcíachaviano, J. A., Méndez-Martínez, J., & Ramos-Castro, G. (s/f). Composición química de la miel de abeja y su relación con los beneficios a la salud. *Rev. Méd. Electrón [Internet]*. 2022 Ene.-Feb, 44.
 - Grabowski, N. T., & Klein, G. (2017). Microbiology of processed edible insect products - Results of a preliminary survey. *International Journal of Food Microbiology*, 243, 103–107. <https://doi.org/10.1016/j.ijfoodmicro.2016.11.005>
 - Haniffadli, A., Ban, Y., Rahmat, E., Kang, C. H., & Kang, Y. (2024). Unforeseen current and future benefits of uncommon yeast: the *Metschnikowia* genus. *Applied Microbiology and Biotechnology*, 108(1), 534. <https://doi.org/10.1007/s00253-024-13369-y>
 - Jacinto-Castillo, D. F., Canto, A., Medina-Medina, L. A., & O'Connor-Sánchez, A. (2022). Living in honey: bacterial and fungal communities in honey of sympatric populations of *Apis mellifera* and the stingless bee *Melipona beecheii*, in Yucatan, Mexico. *Archives of Microbiology*, 204(12), 718. <https://doi.org/10.1007/s00203-022-03319-5>
 - Januário da Costa Neto, D., & Benevides de Morais, P. (2020). The vectoring of *Starmerella* species and other yeasts by stingless bees in a Neotropical savanna. *Fungal Ecology*, 47(100973), 100973. <https://doi.org/10.1016/j.funeco.2020.100973>
 - Kleinjan, V., Flores, M. G., Eugenia Rodríguez, M., Apablaza, O., & Lopes, C. A. (2024). DIVERSIDAD Y POTENCIAL BIOTECNOLÓGICO DE LEVADURAS AISLADAS DE MIELES PATAGÓNICAS. *Boletín Digital de la FaCA*, 2(1), 2–6. https://revele.uncoma.edu.ar/index.php/boletin_electronico_FCA/article/view/5338
 - Kregiel, D., Czarnecka-Chrebelska, K. H., Schusterová, H.,

- Vadkertiová, R., & Nowak, A. (2023). The Metschnikowia pulcherrima clade as a model for assessing inhibition of Candida spp. And the toxicity of its metabolite, pulcherrimin. *Molecules (Basel, Switzerland)*, 28(13), 5064. <https://doi.org/10.3390/molecules28135064>
- Kregiel, D., Nowacka, M., Rygala, A., & Vadkertiová, R. (2022). Biological Activity of Pulcherrimin from the Metschnikowia pulcherrima Clade. *Molecules (Basel, Switzerland)*, 27(6), 1855. <https://doi.org/10.3390/molecules27061855>
 - Kurtzman, C. P., Fell, J. W., Boekhout, T., & Robert, V. (2011). Methods for isolation, phenotypic characterization and maintenance of yeasts. En *The Yeasts* (pp. 87–110). Elsevier.
 - Liu, G., Tao, C., Zhu, B., Bai, W., Zhang, L., Wang, Z., & Liang, X. (2016). Identification of Zygosaccharomyces mellis strains in stored honey and their stress tolerance. *Food Science and Biotechnology*, 25(6), 1645–1650. <https://doi.org/10.1007/s10068-016-0253-x>
 - Lizama, B. (2011). *Levaduras asociadas a dos especies de abejas sin aguijón (Apidae: Meliponini) y a tres especies de la flora nectarífera de Yucatán. Tesis Doctoral* [[Object Object]]. Posgrado en Ciencias Biológicas. CICY, Yucatán, México.
 - Lizama Canto, B. M. (2011). *Levaduras asociadas a dos especies de abejas sin aguijón (apidae: meliponini) y a tres especies de la flora nectarífera de Yucatán. Centro de Investigación Científica de Yucatán, Posgrado en Ciencias Biológicas.*
 - Loray, M. A. (2002). *Estudio y mejoramiento genético de levaduras osmotolerantes* [[Object Object], Tesis Doctoral. Facultad de Ciencias Exactas y Naturales. Universidad de Buenos Aires]. https://bibliotecadigital.exactas.uba.ar/greenstone3/exa/collection/tesis/document/tesis_n3440_Loray
 - Luca, L., Pauliuc, D., & Oroian, M. (2024). Honey microbiota, methods for determining the microbiological composition and the antimicrobial effect of honey - A review. *Food Chemistry: X*, 23(101524), 101524. <https://doi.org/10.1016/j.fochx.2024.101524>
 - Machado, C., Trama, A., & Libonatti, C. (2019). *Verificación de la calidad microbiológica de miel cruda y de envases en una fraccionadora bonaerense* [UNCPBA]. <https://ridaa.unicen.edu.ar:8443/server/api/core/bitstreams/74776572-e6d4-4c02-b048-7e4049f8ffdb/content>
 - Machado De-Melo, A. A., Almeida-Muradian, L. B. de, Sanchó, M. T., & Pascual-Maté, A. (2018). Composition and properties of Apis mellifera honey: A review. *Journal of Apicultural Research*, 57(1), 5–37. <https://doi.org/10.1080/00218839.2017.1338444>
 - Magdalena, M., Priyambada, C. R., Widiyanto, D., Wedhastri, S., & Prijambada, I. D. (2024). Yeast diversity in honey produced by wild honeybees at different elevations. *Baghdad Science Journal*, 21(11), 3488–3496. <https://doi.org/10.21123/bsj.2024.9870>
 - Mager, W. H., & Varela, J. C. S. (1993). Osmostress response of the yeast Saccharomyces. *Molecular Microbiology*, 10(2), 253–258. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2958.1993.tb01951.x>
 - Majtan, J., Bucekova, M., Kafantaris, I., Szweda, P., Hammer, K., & Mossialos, D. (2021). Honey antibacterial activity: A neglected aspect of honey quality assurance as functional food. *Trends in Food Science & Technology*, 118, 870–886. <https://doi.org/10.1016/j.tifs.2021.11.012>
 - Masoura, M., Passaretti, P., Overton, T. W., Lund, P. A., & Gkatzionis, K. (2020). Use of a model to understand the synergies underlying the antibacterial mechanism of H2O2-producing honeys. *Scientific Reports*, 10(1), 17692. <https://doi.org/10.1038/s41598-020-74937-6>
 - Molnár, M., Ács-Szabó, L., Papp, L. A., Cziáky, Z., & Miklós, I. (2025). Insight into the yeast diversity of Hungarian honeys. *Diversity*, 17(5), 325. <https://doi.org/10.3390/d17050325>
 - Moon, H.-J., Jeya, M., Kim, I.-W., & Lee, J.-K. (2010). Biotechnological production of erythritol and its applications. *Applied Microbiology and Biotechnology*, 86(4), 1017–1025. <https://doi.org/10.1007/s00253-010-2496-4>
 - Morera, G., de Ovalle, S., & González-Pombo, P. (2022). Prospection of indigenous yeasts from Uruguayan Tannat vineyards for oenological applications. *International Microbiology: The Official Journal of the Spanish Society for Microbiology*, 25(4), 733–744. <https://doi.org/10.1007/s10123-022-00257-6>
 - Mota, J., & Vilela, A. (2024). Exploring microbial dynamics: The interaction between yeasts and acetic acid bacteria in Port wine vinegar and its implications on chemical composition and sensory acceptance. *Fermentation*, 10(8), 421. <https://doi.org/10.3390/fermentation10080421>

- Munitis, M. T., Cabrera, E., & Rodríguez-Navarro, A. (1976). An obligate osmophilic yeast from honey. *Applied and Environmental Microbiology*, 32(3), 320–323. <https://doi.org/10.1128/aem.32.3.320-323.1976>
- Nolan, V. C., Harrison, J., & Cox, J. A. G. (2019). Dissecting the antimicrobial composition of honey. *Antibiotics (Basel, Switzerland)*, 8(4), 251. <https://doi.org/10.3390/antibiotics8040251>
- Ohashi, K., Natori, S., & Kubo, T. (1999). Expression of amylase and glucose oxidase in the hypopharyngeal gland with an age-dependent role change of the worker honeybee (*Apis mellifera* L.). *European Journal of Biochemistry*, 265(1), 127–133. <https://doi.org/10.1046/j.1432-1327.1999.00696.x>
- Olaitan, P. B., Adeleke, O. E., & Ola, I. O. (2007). Honey: a reservoir for microorganisms and an inhibitory agent for microbes. *African Health Sciences*, 7(3), 159–165. <https://doi.org/10.5555/afhs.2007.7.3.159>
- Osés, S. M., Rodríguez, C., Valencia, O., Fernández-Muiño, M. A., & Sancho, M. T. (2024). Relationships among hydrogen peroxide concentration, catalase, glucose oxidase, and antimicrobial activities of honeys. *Foods (Basel, Switzerland)*, 13(9), 1344. <https://doi.org/10.3390/foods13091344>
- Pardiñas Rios, V. (2016). *Aislamiento de levaduras osmotolerantes a partir de miel de abeja de diferentes fuentes florales para su utilización en diversos procesos de fermentación*. Facultad de Ciencias Químicas, Universidad Autónoma de Puebla.
- Park, Y. K., Koo, M. H., & Oliveira, I. M. (1996). Biochemical characteristics of osmophilic yeasts isolated from pollens and honey. *Bioscience, Biotechnology, and Biochemistry*, 60(11), 1872–1873. <https://doi.org/10.1271/bbb.60.1872>
- Pavlović, R., Stojanović, S., Pavlović, M., Drulović, N., Vujčić, M., Dojnov, B., & Vujčić, Z. (2025). Glycosidase isoforms in honey and the honey bee (*Apis mellifera* L.): Differentiating bee- and yeast-derived enzymes and implications for honey authentication. *Insects*, 16(6). <https://doi.org/10.3390/insects16060622>
- Persson, K., Winnicki, L., Martindale, M., Persson, A., & Geijer, C. (2024). *Citizen Science Unlocks the Diversity of Swedish Honey Yeast*. https://research.chalmers.se/publication/544369/file/544369_Fulltext.pdf
- Pimentel, T. C., Rosset, M., de Sousa, J. M. B., de Oliveira, L. I. G., Mafaldo, I. M., Pintado, M. M. E., de Souza, E. L., & Magnani, M. (2022). Stingless bee honey: An overview of health benefits and main market challenges. *Journal of Food Biochemistry*, 46(3), e13883. <https://doi.org/10.1111/jfbc.13883>
- Praveen, M., & Brogi, S. (2025). Microbial fermentation in food and beverage industries: Innovations, challenges, and opportunities. *Foods (Basel, Switzerland)*, 14(1). <https://doi.org/10.3390/foods14010114>
- Puyo, M., Simonin, S., Klein, G., David-Vaizant, V., Quijada-Morín, N., Alexandre, H., & Tourdot-Maréchal, R. (2023). Use of oenological tannins to protect the colour of rosé wine in a bioprotection strategy with *Metschnikowia pulcherrima*. *Foods (Basel, Switzerland)*, 12(4), 735. <https://doi.org/10.3390/foods12040735>
- Rakicka, M., Biegalska, A., Rymowicz, W., Dobrowolski, A., & Miroczuk, A. M. (2017). Polyol production from waste materials by genetically modified *Yarrowia lipolytica*. *Bioresource Technology*, 243, 393–399. <https://doi.org/10.1016/j.biortech.2017.06.137>
- Ramos, G. G., Sánchez, C., & Gallager, H. S. (2017). Presentación de casos clínicos sobre el uso de la miel en el tratamiento de heridas. *Dermatología Cosmética, Médica y Quirúrgica*, 15, 265–271.
- Rodrigues, A. M. D., Pinheiro, R. E. E., Costa, J. A., Santos, J. T. O., Poli, J. S., Rosa, C. A., & Nóbrega, M. M. G. P. (2018). Comparison between morphophysiological and molecular methods for the identification of yeasts isolated from honey. *International Food Research Journal*, 25(1), 418–422.
- Rodríguez Machado, A., Caro, C. M., Hurtado-Murillo, J. J., Gomes Lobo, C. J., Zúñiga, R. N., & Franco, W. (2024). Unconventional yeasts isolated from Chilean honey: A probiotic and phenotypic characterization. *Foods (Basel, Switzerland)*, 13(10), 1582. <https://doi.org/10.3390/foods13101582>
- Rodríguez-González, M., Kawasaki, L., Velázquez-Zavala, N., Domínguez-Martín, E., Trejo-Medecigo, A., Martagón, N., Espinoza-Simón, E., Vázquez-Ibarra, A., Ongay-Larios, L., Georgellis, D., de Nadal, E., Posas, F., & Coria, R. (2017). Role of the Sln1-phosphorelay pathway in the response to hyperosmotic stress in the yeast *Kluyveromyces lactis*: Hyperosmotic stress in *K. lactis*. *Molecular Microbiology*, 104(5), 822–836. <https://doi.org/10.1111/mmi.13664>

- Roque, W. F., de Moura, J. M., Santos-Silva, L., da Silva, G. F., de Carvalho, L. A. L., Pinheiro, D. G., Wobeto, C., & Soares, M. A. (2024). Fungal community structure in bees: influence of biome and host species. *Symbiosis (Philadelphia, Pa.)*. <https://doi.org/10.1007/s13199-024-01012-3>
- Roxo, I. N. (2023). *Exploring the fungal diversity in Portuguese honey (Doctoral dissertation)*.
- Rutkowski, D., Weston, M., & Vannette, R. L. (2023). Bees just wanna have fungi: a review of bee associations with non-pathogenic fungi. *FEMS Microbiology Ecology*, 99(8). <https://doi.org/10.1093/femsec/fiad077>
- Rywiska, A., Juszczak, P., Wojtatowicz, M., & Rymowicz, W. (2011). Chemostat study of citric acid production from glycerol by *Yarrowia lipolytica*. *Journal of Biotechnology*, 152(1–2), 54–57. <https://doi.org/10.1016/j.jbiotec.2011.01.007>
- Rzechonek, D. A., Dobrowolski, A., Rymowicz, W., & Miroczuk, A. M. (2018). Recent advances in biological production of erythritol. *Critical Reviews in Biotechnology*, 38(4), 620–633. <https://doi.org/10.1080/07388551.2017.1380598>
- Santorelli, L. A., Wilkinson, T., Abdulmalik, R., Rai, Y., Creevey, C. J., Huws, S., & Gutierrez-Merino, J. (2023). Beehives possess their own distinct microbiomes. *Environmental Microbiome*, 18(1), 1. <https://doi.org/10.1186/s40793-023-00460-6>
- Schencke, C., Vásquez, B., Sandoval, C., & del Sol, M. (2016). El Rol de la Miel en los Procesos Morfofisiológicos de Reparación de Heridas. *Revista Internacional de Morfología [International Journal of Morphology]*, 34(1), 385–395. <https://doi.org/10.4067/s0717-95022016000100056>
- Schneider, A., Horn, H., & Hammes, W. P. (2003). The occurrence of osmophilic yeasts in honey. *Deutsche Lebensmittel-Rundschau*, 99(8), 310–319.
- Seijo, M. C., Escuredo, O., & Fernández-González, M. (2011). Fungal diversity in honeys from northwest Spain and their relationship to the ecological origin of the product. *Grana*, 50(1), 55–62. <https://doi.org/10.1080/00173134.2011.559555>
- Settler-Ramírez, L., López-Carballo, G., Hernández-Muñoz, P., Fontana, A., Strub, C., & Schorr-Galindo, S. (2021). New Isolated *Metschnikowia pulcherrima* Strains from Apples for Postharvest Biocontrol of *Penicillium expansum* and Patulin Accumulation. *Toxins*, 13(6), 397. <https://doi.org/10.3390/toxins13060397>
- Silab, S. I. L. D. (2013). Active ingredient with cutaneous application obtained from *metschnikowia agaves* and uses for improving the state of the skin (Patent Núm. 20130274221A1). En *US Patent* (Núm. 20130274221A1).
- Silva Cerqueira, A. E., Lima, H. S., Silva, L. C. F., Veloso, T. G. R., de Paula, S. O., Santana, W. C., & da Silva, C. C. (2024). *Melipona* stingless bees and honey microbiota reveal the diversity, composition, and modes of symbionts transmission. *FEMS Microbiology Ecology*, 100(7). <https://doi.org/10.1093/femsec/fiae063>
- Silva, M. S., Rabadzhiev, Y., Eller, M. R., Iliev, I., Ivanova, I., & Santana, W. C. (2017). Microorganisms in Honey. En *Honey Analysis*. InTech.
- Sinacori, M., Francesca, N., Alfonzo, A., Cruciat, M., Sanino, C., Settanni, L., & Moschetti, G. (2014). Cultivable microorganisms associated with honeys of different geographical and botanical origin. *Food Microbiology*, 38, 284–294. <https://doi.org/10.1016/j.fm.2013.07.013>
- Sindi, A., Chawn, M. V. B., Hernandez, M. E., Green, K., Islam, M. K., Locher, C., & Hammer, K. (2019). Anti-biofilm effects and characterisation of the hydrogen peroxide activity of a range of Western Australian honeys compared to Manuka and multifloral honeys. *Scientific Reports*, 9(1), 17666. <https://doi.org/10.1038/s41598-019-54217-8>
- Spadaro, D., Lorè, A., Garibaldi, A., & Gullino, M. L. (2013). A new strain of *Metschnikowia fructicola* for postharvest control of *Penicillium expansum* and patulin accumulation on four cultivars of apple. *Postharvest Biology and Technology*, 75, 1–8. <https://doi.org/10.1016/j.postharvbio.2012.08.001>
- Staniszewski, A., & Kordowska-Wiater, M. (2023). Probiotic yeasts and how to find them-Polish wines of spontaneous fermentation as source for potentially probiotic yeasts. *Foods (Basel, Switzerland)*, 12(18). <https://doi.org/10.3390/foods12183392>
- Taormina, P. J., Niemira, B. A., & Beuchat, L. R. (2001). Inhibitory activity of honey against foodborne pathogens as influenced by the presence of hydrogen peroxide and level of antioxidant power. *International Journal of Food Microbiology*, 69(3), 217–225. [https://doi.org/10.1016/s0168-1605\(01\)00505-0](https://doi.org/10.1016/s0168-1605(01)00505-0)
- Tauber, J. P., McMahon, D., Ryabov, E. V., Kunat, M., Ptaszyska, A. A., & Evans, J. D. (2022). Honeybee intestines retain

- low yeast titers, but no bacterial mutualists, at emergence. *Yeast (Chichester, England)*, 39(1–2), 95–107. <https://doi.org/10.1002/yea.3665>
- Ullah, S., Huyop, F., Wahab, R. A., Huda, N., Oyewusi, H. A., Sujana, I. G. A., Saloko, S., Andriani, A. A. S. P. R., Mohamad, M. A. N., Abdul Hamid, A. A., Mohd Nasir, M. H., Antara, N. S., & Gunam, I. B. W. (2024). The first ITS1 profiling of honey samples from the Southeast Asian region Lombok, Bali and Banggi Island. *Scientific Reports*, 14(1), 14122. <https://doi.org/10.1038/s41598-024-64838-3>
 - Vázquez-Quiñones, C. R., Moreno-Terrazas, R., Natividad-Bonifacio, I., Quiñones-Ramírez, E. I., & Vázquez-Salinas, C. (2018). Microbiological assessment of honey in México. *Revista Argentina de Microbiología*, 50(1), 75–80. <https://doi.org/10.1016/j.ram.2017.04.005>
 - Vega, M. F., Libonatti, C., Ramos, O. Y., & Basualdo, M. (2024). Caracterización de una comunidad microbiana aislada de colonias de abejas melíferas. *Revista Argentina de microbiología*, 56(3), 265–269. <https://doi.org/10.1016/j.ram.2024.01.001>
 - Vicente, J., Ruiz, J., Belda, I., Benito-Vázquez, I., Marquina, D., Calderón, F., Santos, A., & Benito, S. (2020). The genus *Metschnikowia* in enology. *Microorganisms*, 8(7), 1038. <https://doi.org/10.3390/microorganisms8071038>
 - Viveros-Lizondo, N., Fernández-Pacheco, P., & Arévalo-Villena, M. (2024). The diversity of yeasts in beekeeping environments and the selection of a culture starter for the development of a mead. *Fermentation*, 10(8), 389. <https://doi.org/10.3390/fermentation10080389>
 - Wang, R., Starkey, M., Hazan, R., & Rahme, L. G. (2012). Honey's ability to counter bacterial infections arises from both bactericidal compounds and QS inhibition. *Frontiers in Microbiology*, 3, 144. <https://doi.org/10.3389/fmicb.2012.00144>
 - Wang, S., Ruan, C., Yi, L., Deng, L., Yao, S., & Zeng, K. (2020). Biocontrol ability and action mechanism of *Metschnikowia citriensis* against *Geotrichum citri-aurantii* causing sour rot of postharvest citrus fruit. *Food Microbiology*, 87(103375), 103375. <https://doi.org/10.1016/j.fm.2019.103375>
 - Weiler, F., & Schmitt, M. J. (2003). Zygocin, a secreted antifungal toxin of the yeast *Zygosaccharomyces bailii*, and its effect on sensitive fungal cells. *FEMS Yeast Research*, 3(1), 69–76. [https://doi.org/10.1016/s1567-1356\(02\)00126-5](https://doi.org/10.1016/s1567-1356(02)00126-5)
 - Xiong, Z. R., Sogin, J. H., & Worobo, R. W. (2022). Microbiome analysis of raw honey reveals important factors influencing the bacterial and fungal communities. *Frontiers in Microbiology*, 13, 1099522. <https://doi.org/10.3389/fmicb.2022.1099522>
 - Xu, X., Zhu, Y., Li, Y., Yang, W., Zhou, H., & Chen, X. (2022). Proteomics Analysis of *Zygosaccharomyces mellis* in Response to Sugar Stress. *Processes (Basel, Switzerland)*, 10(6), 1193. <https://doi.org/10.3390/pr10061193>
 - Zhang, W.-Q., Wei, Y.-M., Wu, H.-W., Cai, Y.-L., Lei, Y.-H., & Sun, Y.-F. (2025). Yeast diversity in wild honey from different regions of xinjiang analyzed by high-throughput sequencing and culturable technology. *Microbiology*, 94(1), 79–90. <https://doi.org/10.1134/s0026261724605517>
 - Ziuzia, P., Janiec, Z., Wróbel-Kwiatkowska, M., Lazar, Z., & Rakicka-Pustułka, M. (2023). Honey's yeast-new source of valuable species for industrial applications. *International Journal of Molecular Sciences*, 24(9), 7889. <https://doi.org/10.3390/ijms24097889>