



DETERIORO DEL PATRIMONIO POR HONGOS QUE COLONIZAN SOPORTES CELULÓSICOS: MECANISMOS INVOLUCRADOS

HERITAGE DETERIORATION BY FUNGI THAT COLONIZE CELLULOSE SUPPORTS: MECHANISMS INVOLVED

En homenaje a Juan Carlos Lindquist

Daniela S. Nitiu^{1,3*} , Andrea C. Mallo^{1,4} & Mario C. N. Saparrat^{2,3*}

1. Cátedra de Palinología, Facultad de Ciencias Naturales y Museo, Universidad Nacional de La Plata, La Plata, Argentina

2. Instituto de Fisiología Vegetal, Facultad de Ciencias Agrarias y Forestales, Universidad Nacional de La Plata, La Plata, Argentina

3. Consejo Nacional de Ciencia y Tecnología (CONICET), Argentina

4. Comisión de Investigaciones Científicas de la Provincia de Buenos Aires (CIC, PBA), Argentina

*danielanitiu@fcnym.unlp.edu.ar

Citar este artículo

NITIU D. S., A. C. MALLO & M. C. N. SAPARRAT. 2025. Deterioro del patrimonio por hongos que colonizan soportes celulósicos: mecanismos involucrados. *Bol. Soc. Argent. Bot.* 60: 391-404.

DOI: <https://doi.org/10.31055/1851.2372.v60.n4.49258>

Recibido: 23 Jun 2025

Aceptado: 2 Dic 2025

Publicado en línea: 31 Dic 2025

Publicado impreso: 31 Dic 2025

Editor: Leopoldo J. Iannone

ISSN versión impresa 0373-580X

ISSN versión on-line 1851-2372

SUMMARY

Background and aims: Paper documents held in museums and libraries may show noticeable signs of deterioration caused by the activity of various cellulolytic fungi. The objective of this review is to contextualize the processes of fungal transformation of cellulose within the context of paper biodeterioration.

M&M: A literature review focused on scientific sources on the aforementioned processes was conducted. Specialized databases, articles, and other recently published academic works were consulted.

Results: Knowledge of the biology of cellulolytic fungi and the mechanisms involved in the biodeterioration of cultural assets is key to designing control strategies. Currently, there is a trend toward the application of new sustainable methodologies for controlling these fungi, including noninvasive intervention techniques that limit the colonization and cellulolytic activity of paper-colonizing fungi by applying volatile oils, essential oils, and technologies based on polyphenolic compounds and metallic nanoparticles. However, foxing stains on papers damaged by cellulolytic fungi remain a cause for concern.

Discussion and conclusions: Since a broad spectrum of fungi colonizing paper are cellulolytic, understanding the mechanisms that influence their attack is essential for designing effective and sustainable conservation strategies for historical documents.

KEY WORDS

Biodeterioration, cellulose degradation, fungal load, heritage assets, paper.

RESUMEN

Introducción y objetivos: Los documentos en papel custodiados en museos y bibliotecas pueden mostrar signos notorios de deterioro causados por la actividad de diferentes hongos celulolíticos. El objetivo de esta revisión es contextualizar los procesos de transformación fúngica de la celulosa en los fenómenos del biodeterioro del papel.

M&M: Se llevó a cabo una revisión bibliográfica centrada en fuentes científicas sobre los procesos mencionados. Se consultaron bases de datos especializadas, artículos y otras obras académicas de reciente publicación.

Resultados: El conocimiento de la biología de los hongos celulolíticos y los mecanismos que involucran el biodeterioro de los bienes culturales es clave para diseñar estrategias de control. En la actualidad, hay una tendencia a la aplicación de nuevas metodologías sostenibles de control de estos hongos, con la inclusión de técnicas de intervención no invasivas que limiten la colonización y la actividad celulolítica de los hongos que colonizan papel aplicando aceites volátiles, aceites esenciales y tecnologías a base de compuestos polifenólicos y nanopartículas metálicas. Sin embargo, las manchas de *foxing* en los papeles deteriorados por los hongos celulolíticos sigue siendo un tema de preocupación.

Discusión y conclusiones: Puesto que un amplio espectro de los hongos que colonizan papel son celulolíticos, el conocimiento sobre los mecanismos que los involucran durante el ataque de este sustrato es fundamental para diseñar estrategias de conservación de documentos históricos que sean efectivas y sustentables.

PALABRAS CLAVE

Bienes patrimoniales, biodeterioro, degradación de celulosa, mecanismos fúngicos, papel.

INTRODUCCIÓN

Hoy en día la información se resguarda principalmente sobre formatos electrónicos (Bankole, 2010). Sin embargo, a lo largo de la historia el papel ha sido uno de los materiales más utilizados para registrar el conocimiento humano. En este sentido, la preservación y cuidado de documentación impresa en papel es crucial en la custodia de patrimonio en bibliotecas, archivos y otros centros de información (Simon-Nobbe *et al.*, 2008). Por ello, el proceso de biodeterioro de papel es una preocupación que causa enormes daños en manuscritos y libros antiguos únicos que se conservan en bibliotecas y archivos (Fig. 1).

El componente estructural del papel es la celulosa; sin embargo, otros constituyentes como el almidón, otros carbohidratos y polímeros aromáticos como la lignina también pueden estar presentes (Bhardwaj & Bhatnagar, 2002). Así, el papel es susceptible a una amplia variedad de agentes biológicos, incluidos los hongos, que tienen una notable capacidad para atacar y despolimerizar celulosa, ya que proporciona un sustrato adecuado de carbono y energía para su crecimiento (Shrivastava, 2015). Además, las condiciones climáticas de los recintos donde se resguardan los papeles influyen en el aporte de diferentes inóculos fúngicos, cuya diversidad y carga de propágulos, incrementa el potencial de deterioro de los documentos por la germinación de las mencionadas diásporas y la colonización en la trama del papel (Chadeganipour *et al.*, 2013). Otro aspecto importante de la contaminación microbiológica por hongos que deterioran papel en bibliotecas y archivos está relacionado con la salud de los bibliotecarios y diferentes usuarios de los documentos, ya que algunos taxones de hongos que colonizan papel también son potencialmente patógenos, causando alergias y otros efectos tóxicos (Simon-Nobbe *et al.*, 2008).

Existen diferentes metodologías para minimizar el deterioro del papel causado por hongos celulolíticos. En la actualidad se están explorando diferentes técnicas de tratamiento antifúngico, que incluyen prácticas convencionales y otras opciones alternativas que intentan considerar el cuidado del medioambiente. El objetivo de este trabajo es proporcionar una aproximación acerca de los procesos de transformación de diferentes soportes celulósicos de importancia patrimonial por acción

de los hongos y los mecanismos involucrados en la biodegradación del papel que deben ser considerados como potenciales puntos de control del biodeterioro que producen.

MATERIALES Y MÉTODOS

Para la elaboración de este trabajo se llevó a cabo una revisión bibliográfica centrada en fuentes científicas relevantes sobre el conocimiento de los procesos implicados en biodeterioro y biodegradación fúngica del papel. Se consultaron las siguientes bases de datos especializadas: Medline, Pubmed y Web of Science Journals, 74 artículos revisados por pares y literatura académica, con reportes publicados hasta el mes de julio de 2025, con el fin de identificar hallazgos clave, enfoques metodológicos y vacíos en el conocimiento existente. Por lo tanto, esta revisión permite contextualizar el problema y fundamentar la importancia del desarrollo de estos estudios.

RESULTADOS

Hongos celulolíticos asociados a soportes del patrimonio documental en papel

En las colecciones del patrimonio cultural, así como en las bibliotecas, el papel y sus derivados son los materiales orgánicos dominantes. En este entorno, los hongos juegan un rol clave en el biodeterioro (Szczepanowska & Lovett, 1992; Maggi *et al.*, 2000). El biodeterioro del papel causado por los hongos puede manifestarse principalmente a través de dos mecanismos: i) uno físico, debido a la diferenciación de micelio que coloniza el papel y abre la trama de las fibras; y ii) el deterioro químico generado por los hongos mediante la síntesis y liberación de enzimas extracelulares y metabolitos difusibles que conducen a la despolimerización y al deterioro estético de la trama del papel utilizado como fuente de nutrientes y energía. Aunque las bacterias también pueden deteriorar el papel, los hongos requieren menor tenor de humedad para colonizarlo, pudiendo hacerlo bajo las condiciones que normalmente existen en bibliotecas, archivos o museos. No obstante, en áreas con clima húmedo y cercanas a cuerpos de agua, donde la humedad relativa del aire tiende a ser alta, es prioritario implementar sistemas de control de

humedad para preservar sus colecciones (Maggi *et al.*, 2000) (Fig. 1).

Parámetros, tales como el movimiento del aire (ya que puede actuar como una fuente adicional de esporas), la temperatura, la humedad, el pH y la luz, gobiernan la colonización, el crecimiento y la degradación de un sustrato por parte de los hongos. En este sentido, los hongos son activos en un sustrato (por ejemplo, en su rol saprotrófico) cuando las condiciones ambientales son adecuadas. Es decir: si las temperaturas están entre 25 °C y 30 °C; la disponibilidad de agua es alta (humedad relativa alrededor del 70-75 % o más); y la bioreceptividad del sustrato y sus propiedades físico-químicas son compatibles con las demandas de los hongos asociados. Se ha informado que la humedad relativa y la temperatura tienen una fuerte influencia en la colonización y actividad de un amplio espectro de hongos. Cuando los factores ambientales no son los adecuados, los hongos disminuyen su capacidad de degradación porque baja el metabolismo y también su desarrollo, ya que en general, necesitan de una HR alta para reproducirse. Por ello, algunos forman estructuras de resistencia para sobrevivir en épocas donde las condiciones no son favorables para su desarrollo. Si las condiciones se restauran, se activará el crecimiento de los hongos a partir de las esporas existentes u otras estructuras disponibles en el sustrato (Robles *et al.*, 2021). Sin embargo, algunos hongos pueden vivir en condiciones estresantes utilizando varios mecanismos que permiten su funcionalidad en tales condiciones (por ejemplo, hongos xerotolerantes).

Los hongos que causan deterioro en el papel provienen principalmente del aire, del polvo acumulado y de los soportes, incluyendo taxones que revelan tasas de crecimiento lentas, así como también representantes xerofílicos como los pertenecientes a los géneros *Aspergillus* (P. Micheli ex Haller), *Cladosporium* (Link), *Chrysosporium* (Corda), *Paecilomyces* (Bainier), y *Penicillium* (Link) (Sequeira *et al.*, 2012). Los hongos colonizan el papel penetrando en la matriz de microfibrillas o creciendo superficialmente a fin de poder cubrir los requerimientos fisiológicos para sustentar su crecimiento y reproducción, pudiendo incluso actuar el sustrato como un vector/soporte para la dispersión de los propágulos fúngicos (Mesquita *et al.*, 2009; Sterflinger & Piñar, 2013). La Figura 2 muestra algunos hongos registrados en estudios aeromicológicos de ambientes interiores.

También, la manipulación de objetos de papel colonizados con hongos puede constituir un grave riesgo para la salud, ya que muchos de éstos pueden ser patógenos/tóxicos, incluso estando muertos (Pinzari *et al.*, 2006; Pinzari & Montanari, 2011). Además, estos microorganismos son ampliamente reconocidos como agentes alergénicos implicados en enfermedades respiratorias (Spatafora *et al.*, 2016). Muchos hongos disponibles en estado de esporas en el aire en altas concentraciones, como los del género *Cladosporium*, pueden causar enfermedades respiratorias alérgicas cuando son inhalados (Calvo *et al.*, 2017a; Saparrat *et al.*, 2017).

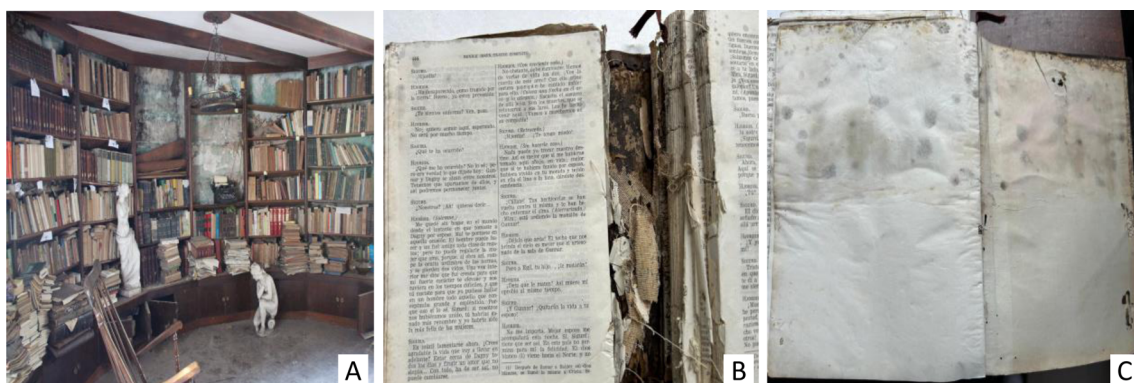


Fig. 1. Efectos del biodeterioro y la biodegradación en material bibliográfico. **A:** Biblioteca con libros exhibiendo un alto grado de deterioro. **B:** Libro con visible biodeterioro. **C:** Manchas de *foxing* por colonización de hongos.

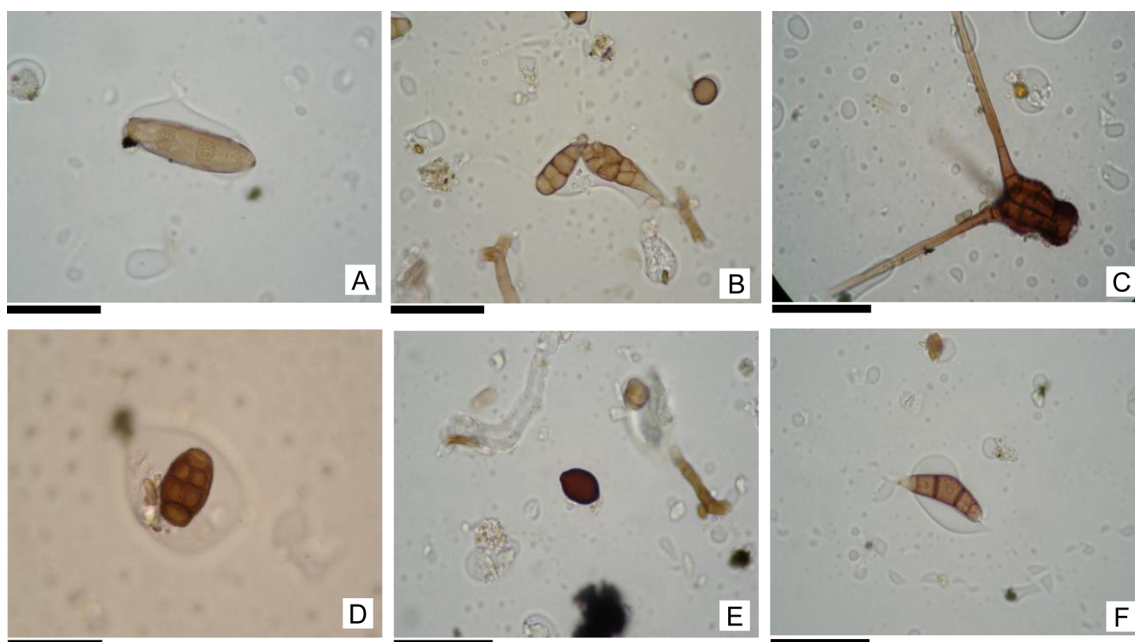


Fig. 2. Esporas de hongos registradas en estudios aeromicológicos en ambiente interior. **A:** *Drechslera* sp. (S. Ito). **B:** *Alternaria alternata* (Fr.) Keissl. **C:** *Tetraploa* sp. Berk & Broome. **D:** *Pythomyces* sp. Berk & Broome. **E:** *Chaetomium* sp. Kuntze. **F:** *Curvularia* sp. Boedijn. Escalas= A-F: 10 μ m

La Tabla 1 exhibe algunas de las publicaciones consultadas, incluyendo los sustratos celulósicos y los taxones fúngicos reportados.

Capacidad de los hongos para causar daños estructurales en el papel

La demanda de carbono y energía por muchos hongos que tienen habilidad para despolimerizar celulosa determina que muchos de ellos puedan colonizar el papel y deteriorarlo. No obstante, esto es dependiente de las condiciones ambientales y de la disponibilidad de los propágulos fúngicos para acceder al sustrato y colonizarlo. Puesto que la estructura del papel está dada por la celulosa, la mayoría de los hongos que crecen sobre él son celulolíticos y, por lo tanto, causan severos daños estructurales en el papel. En este sentido, la celulosa presenta un estado semicristalino, en el que se identifican sectores ordenados y amorfos, siendo estos últimos los más susceptibles al ataque microbiano.

Analizando la celulólisis como un proceso que conduce a la degradación de la celulosa, se

pueden identificar tres principales fases durante el ataque fúngico: i) la amorfogénesis, evento inicial de acondicionamiento que consiste en la desorganización de sectores cristalinos; ii) la despolimerización extracelular que genera conjuntos de oligosacáridos hasta celobiosa o incluso glucosa, que pueden ingresar a las vías metabólicas de los microorganismos asociados al proceso de degradación; y iii) el último paso que corresponde a la oxidación propiamente dicha de la glucosa.

La desorganización de las regiones cristalinas de la celulosa del papel es clave para que quede expuesta al ataque enzimático, aumentando su susceptibilidad a la despolimerización. Los hongos despolimerizan la celulosa principalmente a través de la participación de enzimas extracelulares. Sin embargo, algunos hongos también degradan celulosa a través de la generación de especies activas de oxígeno. No obstante, son escasos los datos de reportes sobre hongos que utilizan este mecanismo y que se encuentran mencionados como colonizadores de papel en patrimonio documental (Mallo *et al.*, 2017).

Tabla 1. Hongos reportados como agentes de biodeterioro asociados a diversos sustratos y ambientes. *El superíndice indica el Phylum al que pertenecen: a, Ascomycota; (b) Basidiomycota; y (c) Subphylum Mucoromycotina.

Sustrato/fuente de aislamiento	Taxa/Taxón*	Observaciones	Referencias
Obras de arte en papel	<i>Alternaria solani</i> ^a , <i>Penicillium notatum</i> ^a , <i>Fusarium oxysporum</i> ^a , <i>Chaetomium globosum</i> ^a	Describe un método para la producción rápida de manchas de hongos en papel y la eliminación y prevención de manchas.	Szczepanowska & Lovett (1992)
Muestras de polvo procedentes de encuadernaciones y estanterías de archivo de un depósito de la Sala Alessandra del Archivo del Estado de Roma	<i>Cladosporium</i> ^a , <i>Penicillium</i> ^a , <i>Aspergillus</i> ^a , <i>Chaetomium</i> ^a , <i>Alternaria</i> ^a	<i>Cladosporium</i> predominante en muestras de invierno. <i>Penicillium</i> en las muestras de verano. Los autores sostienen que el polvo crea un microambiente y un recurso trófico para los microorganismos.	Maggi <i>et al.</i> (2000)
Papel degradado de un libro del siglo XVI	<i>Aspergillus versicolor</i> ^a , <i>Aspergillus nidulans</i> ^a , <i>Botryotinia fuckeliana</i> ^a , <i>Cladosporium cladosporioides</i> ^a , <i>Debaryomyces hansenii</i> ^a , <i>Epicoccum nigrum</i> ^a , <i>Penicillium pinophilum</i> ^a , <i>Rhizopus arrizus</i> ^a	Análisis filogenéticos y de ADN a partir de fragmentos de papel.	Michaelson <i>et al.</i> (2006)
Aire ambiental y libros tratados químicamente de la biblioteca pública brasileña de Maginhos, FIOCRUZ Rio de Janeiro	<i>Aspergillus versicolor</i> ^a , <i>Eurotium chevalieri</i> ^b (teleomorpho de <i>A. Aspergillus versicolor</i>)	Se realizaron pruebas de radiosensibilidad en hongos aislados en papel y madera. <i>A. versicolor</i> se inactivó con dosis 20 kGy. <i>E. chevalieri</i> fue inactivado con dosis de 14,5 kGy.	Da Silva <i>et al.</i> (2006)
Papel de pulpa de madera	<i>Aspergillus versicolor</i> ^a , <i>C. carneum</i> ^a y <i>Penicillium chrysogenum</i> ^a	Especies más frecuentes.	Mesquita <i>et al.</i> (2009)
Papel de pulpa de madera	<i>Chaetomium globosum</i> ^a	Poco común.	Mesquita <i>et al.</i> (2009)
Aire interior en un archivo y una muestra de pulpa de madera	<i>Aspergillus fumigatus</i> ^a , <i>Epicoccum nigrum</i> ^a	Hongos más frecuentes en el ambiente interior.	Mesquita <i>et al.</i> (2009)
Papel (papel verjurado, papel de pulpa de madera) y textiles de celulosa textiles (algodón, lino)	<i>Alternaria</i> sp. ^a , <i>Aspergillus clavatus</i> ^a , <i>A. flavus</i> ^a , <i>A. glaucus</i> ^a , <i>A. terreus</i> ^a , <i>A. repens</i> ^a , <i>A. ruber</i> ^a , <i>A. fumigatus</i> ^a , <i>A. ochraceus</i> ^a , <i>A. nidulans</i> ^a , <i>Aspergillus sect niger</i> ^a , <i>Botrytis cinerea</i> ^a , <i>Chaetomium globosum</i> ^a , <i>C. elatum</i> ^a , <i>C. indicum</i> ^a , <i>Eurotium asfelodami</i> ^a , <i>Fusarium</i> sp. ^a , <i>Mucor</i> sp. ^c , <i>Rhizopus oryzae</i> ^c , <i>Stachybotrys charatarum</i> ^a , <i>Toxicocladosporium irritans</i> ^a , <i>Trichoderma harzianum</i> ^a , <i>T. viride</i> ^a , <i>Stemphylium</i> sp. ^a , <i>Ulocladium</i> sp. ^a	Datos basados en más de 20 estudios llevados a cabo en museos austriacos.	Sterfing <i>et al.</i> (2010)
Grabados de 1920 y 1958	<i>Taeniola (Torula)</i> sp. ^a , <i>Chaetomium</i> sp. ^a	Deterioro asociado a la presencia de adhesivos. 2- Deterioro fúngico como resultado del huracán Katrina (2005)	Szczepanowska & Cavaliere (2012)
Periódicos del siglo XVII	<i>Aspergillus sclerotiorum</i> ^a , <i>Cladosporium</i> sp. ^a , <i>Torula</i> sp. ^a		Szczepanowska & Cavaliere (2012)
Materiales de la Biblioteca de Ciencias Médicas de la Universidad de Isfahan	<i>Acremonium</i> sp. ^a , <i>Alternaria</i> sp. ^a , <i>Aspergillus niger</i> ^a , <i>Aspergillus</i> sp. ^a , <i>Aureobasidium</i> ^a , <i>Botrytis</i> ^a , <i>Chaetomium</i> ^a , <i>Cladosporium</i> ^a , <i>Curvularia</i> ^a , <i>Deschleria</i> ^a , <i>Epicoccum</i> ^a , <i>Fusarium</i> ^a , <i>Geotrichum</i> ^a , <i>Mucor</i> ^c , <i>Neurospora</i> ^a , <i>Penicillium</i> ^a , <i>Phoma</i> ^a , <i>Rhizopus</i> ^a , <i>Rhodotorula</i> ^b , <i>Scopulariopsis</i> ^a , <i>Syncephalastrum</i> ^c , <i>Trichoderma</i> ^a , <i>Trichosporon</i> ^b	Se registraron 1265 colonias pertenecientes a 26 géneros de hongos en el aire y distintas superficies de libros y hojas de ejemplares de la biblioteca.	Chadeganipour <i>et al.</i> (2013)

Sustrato/fuente de aislado	Taxa /Taxón*	Observaciones	Referencias
Mapas	<i>Aspergillus</i> spp. ^a y <i>Penicillium</i> spp. ^a	Mapoteca del Archivo Nacional de la República de Cuba.	Molina Veloso & Borrego Alonso (2014)
Mapas en textil y papel conservados en el Archivo Nacional de Cuba	<i>Aspergillus flavus</i> ^a , <i>A. niger</i> ^a , <i>A. oryzae</i> ^a , <i>A. caespitosus</i> ^a , <i>A. caespitosus</i> ^a , <i>Penicillium citrinum</i> ^a , <i>P. fellutanum</i> ^a , <i>P. waksmanii</i> ^a	<i>A. caespitosus</i> y <i>A. ornatus</i> fueron potentes agentes degradadores de celulosa, almidón y gelatina. Se estudió la actividad enzimática y la capacidad de biodegradación de las cepas aisladas.	Molina Veloso & Borrego Alonso (2014)
Obras de arte en papel, pinturas en papel y manuscritos	<i>Aspergillus</i> ^a , <i>Alternaria</i> ^a , <i>Cephalosporium</i> ^a , <i>Cladosporium</i> ^a , <i>Fusarium oxysporium</i> ^a , <i>Curvularia lunata</i> ^a , <i>Chaetomium</i> ^a , <i>Mycelia sterilia</i> , <i>Mucor</i> ^c , <i>Penicillium</i> ^a , <i>Phoma</i> ^a , <i>Stachybotrys</i> , <i>Trichoderma</i> ^a	Muchos taxones producen manchas superficiales de diversos colores que dan lugar a manchas en las pinturas. Se estudió la actividad celulolítica de <i>Alternaria alternata</i> , <i>Aspergillus niger</i> , <i>Fusarium oxysporium</i> , <i>Phoma</i> y <i>Trichoderma</i> a diferentes PH y temperaturas.	Shrivastava (2015)
Objetos de patrimonio textil histórico	<i>Aspergillus penicillioides</i> ^a	El análisis de la biodiversidad con la técnica de PCR-DGGE reveló diferencias tanto en el número como en la biodiversidad de los genotipos fúngicos.	Lech et al. (2015)
Maderas doradas de dos altares presentes en la Iglesia Espíritu Santo: Santa Ursula Altar y Nosa Senhora de Boa Morte Altar (Évora, Portugal)	<i>Cladosporium</i> ^a (4 cepas), <i>Mucor</i> ^c (1 cepa), <i>Penicillium</i> ^a (2 cepas)	Los agentes microbianos predominantes fueron hongos filamentosos, principales agentes de alteración de madera. Se destacaron enzimas celulolíticas y xylanolíticas.	Rosado et al. (2015)
Documentos en papel	<i>Aspergillus</i> sp. ^a , <i>Penicillium</i> sp. ^a , <i>Cladosporium</i> sp. ^a , <i>Alternaria</i> sp. ^a , <i>Emicella</i> sp. ^a , <i>Eurotium</i> sp. ^a , <i>Gliomastix</i> sp. ^a , <i>Paecilomyces</i> sp. ^a , <i>Scopulariopsis</i> sp. ^a , <i>Trichophyton</i> sp. ^a , <i>Candida</i> sp. ^a , <i>Rhodotorula</i> sp. ^b	Todos los aislados excretaron ácidos al medio de cultivo. Las cepas fúngicas identificadas fueron capaces de adherirse al papel causando daño en sus fibras.	Borrego et al. (2018)
Documentos en papel	<i>Chaetomium murorum</i> ^a , <i>C. globosum</i> ^a , <i>Penicillium</i> sp. ^a , <i>P. crysogenum</i> ^a , <i>P. commune</i> ^a , <i>Stachybotrys chartarum</i> ^a , <i>Chaetomium</i> sp. ^a , <i>Myxotrichum deflexum</i> ^a	El análisis entre manchas fúngicas específicas con una posible coincidencia con los hongos cultivados e identificados varió del 13 al 64 % en los tres documentos estudiados.	Sequeira et al. (2019)
Aire interior de repositorios	<i>Acrodontium simplex</i> ^a , <i>Aspergillus</i> sp. ^a , <i>Cladosporium</i> sp. ^a , <i>Chrysosporium</i> sp. ^a , <i>Cylindrocarpum lichenicola</i> ^a , <i>Harposporium</i> sp. ^a , <i>Neurospora crassa</i> ^a , <i>Nigrospora</i> sp. ^a , <i>Penicillium</i> sp. ^a , <i>Scolecobasidium</i> sp. ^a , <i>Trichophyton</i> sp. ^a	Todos los taxones analizados excretaron ácidos; la mayoría de ellos degradaron celulosa, almidón y gelatina, mientras que el 48 % excretó diferentes pigmentos. El 33 % de ellos mostró el mayor potencial biodegradativo.	Borrego & Molina (2020)
Aire interior en una biblioteca de educación	<i>Acremonium</i> sp. ^a , <i>Alternaria</i> sp. ^a , <i>Aspergillus</i> sp. ^a , <i>Bipolaris</i> sp. ^a , <i>Cladosporium</i> sp. ^a , <i>Curvularia</i> sp. ^a , <i>Fonsecaea</i> sp. ^a , <i>Fusarium</i> sp. ^a , <i>Micella sterilia</i> , <i>Neurospora</i> sp. ^a , <i>Nigrospora</i> sp. ^a , <i>Penicillium</i> sp. ^a , <i>Rhodotorula</i> sp. ^b , <i>Scopulariopsis</i> sp. ^a , <i>Trichosporium</i> sp. ^a , <i>Ulocladium</i> sp. ^a , <i>Veronaea</i> sp. ^a	Los resultados resaltan la importancia de las rutinas de desinfección ambiental en espacios cerrados, para prevenir enfermedades en usuarios y preservar la colección.	Silva et al. (2021)

Sustrato/fuente de aislado	Taxa /Taxón*	Observaciones	Referencias
Manuscrito conservado en el Biblioteca el Cairo, Egipto	<i>Penicillium chrysogenum</i> ^a , <i>P. citrinum</i> ^a , <i>Aspergillus ustus</i> ^a , <i>A. terreus</i> ^a , <i>A. chinensis</i> ^a , <i>Paecilomyces</i> sp. ^a <i>Induratia</i> sp. ^a	Los hongos producen enzimas hidrolíticas de alta actividad, como la celulosa, la amilasa, la gelatinasa y la pectinasa, que desempeñan un papel fundamental en la biodegradación. El manuscrito exhibe signos de deterioro, incluyendo cambio de color, fragilidad y debilidad.	Abdel-Maksoud <i>et al.</i> (2022)
Manuscritos en papel severamente compactados	<i>Aspergillus niger</i> ^a , <i>Cladosporium</i> ^a , <i>Chaetomium</i> ^a	El estudio concluye que el apelmazamiento de los manuscritos se debe a la acción enzimática de hongos (<i>A. niger</i> , <i>Cladosporium</i> sp., <i>Chaetomium</i> sp.) combinada con fluctuaciones de temperatura y humedad, afectando la cristalización de la celulosa y favoreciendo el deterioro del papel.	Mohamed <i>et al.</i> (2023)
Estudio sobre aerosoles fúngicos en el ambiente interior de la Biblioteca Popular de Gaira, en el distrito de Santa Marta, Colombia	<i>Aspergillus</i> sp. ^a , <i>Penicillium</i> sp. ^a , <i>Cladosporium</i> ^a , <i>Curvularia</i> ^a , <i>Chrysomilia</i> ^a , <i>Cunninghamella</i> ^a y <i>Paecilomyces</i> ^a	Se evaluó la concentración de aerosoles versus las condiciones de temperatura y humedad hallando correlaciones significativas entre las variables. Se postula que un aumento del 10% en la humedad podría duplicar la concentración de aerosoles fúngicos.	Camargo Caicedo (2023)
Revisión sobre roles y la importancia de los hongos en el biodeterioro del patrimonio cultural	Hongos filamentosos adaptados a condiciones extremas (dematiáceos y xerófilos). Líquenes y géneros como <i>Aspergillus</i> ^a , <i>Cladosporium</i> ^a y <i>Alternaria</i> ^a	El artículo examina los roles y la importancia de los hongos en el biodeterioro del patrimonio cultural, con referencia a los mecanismos implicados y a la variedad de sustancias afectadas, así como a los métodos mediante los cuales el biodeterioro fúngico puede evaluarse y combatirse, y cómo ciertos procesos fúngicos pueden aprovecharse en la bioprotección.	Gadd <i>et al.</i> (2023)
Documentos históricos clave de Costa Rica	Los géneros más frecuentes fueron <i>Cladosporium</i> ^a , <i>Penicillium</i> ^a y <i>Purpureocillium</i> ^a	El análisis fisicoquímico y la microbiota dio que 95 % de los hongos aislados presentó actividad celulolítica.	Escudero-Leiva <i>et al.</i> (2024)
Manuscrito iluminado histórico del periodo Mameluco (Egipto y Siria)	<i>A. fumigatus</i> ^a , <i>A. niger</i> ^a , <i>A. flavus</i> ^a , <i>Alternaria alternata</i> ^a y <i>Trichoderma</i> ^a	Se evalúa la eficacia de diversos fungicidas, nanopartículas, y mezclas de fungicidas frente a un aislado de <i>Aspergillus flavus</i> . Difenoconazole fue el más efectivo para inhibir el crecimiento del aislado de <i>A. flavus</i> .	Abdel-Hamied <i>et al.</i> (2024)

En la despolimerización enzimática de la celulosa por los hongos celulolíticos actúan diferentes enzimas con distintos mecanismos catalíticos, unos hidrolíticos y otros oxidativos (Fig. 3). Se han reportado tres principales grupos de enzimas hidrolíticas: i), endoglucanasas, endo 1,4- β -D-glucano-4-glucanohidrolasas, que catalizan en forma aleatoria la hidrólisis de los enlaces glucosídicos de la cadena de celulosa; ii), exoglucanasas, celobiohidrolasas (exo 1,4- β -D-glucano-4-celobiohidrolasas), que liberan celobiosa o glucosa desde el extremo reductor o no-reductor de la celulosa; y iii), β -glucosidasas, también conocidas como celobiasas, que hidrolizan celobiosa y otras celodextrinas solubles a glucosa. Con respecto a las enzimas oxidativas involucradas en la celulólisis, que actúan de manera complementaria al sistema de celulasas hidrolíticas, se encuentran las monooxigenasas líticas de polisacáridos y las celobiosa-deshidrogenasas que oxidan celulosa o sus productos de degradación a través de reacciones redox.

Entre las enzimas mencionadas, las endoglucanasas son clave en el proceso porque aumentan notablemente el número de extremos (nuevos) reductores y no reductores (incluyendo extremos de cadena y oligosacáridos). Dado que las endoglucanasas son activas en regiones amorfas de la celulosa, algunas otras proteínas con actividad expansina (*loosenina* y *swollenina*), cuya acción

principal es mejorar el acceso a la trama de las cadenas de celulosa empaquetadas, juegan un papel clave en la “amorfogénesis” (Bennett & Klich, 2003). Esto aumenta el área superficial de la celulosa por el deslizamiento de microfibrillas y, por lo tanto, abre la matriz fibrilar (creando nuevas superficies dentro de la matriz de celulosa) y proporciona a las enzimas catalíticas un mejor acceso a los enlaces glucosídicos dentro de las cadenas de celulosa, así como reactividad al polímero.

Aunque los agentes que se utilizan para limitar el ataque de hongos sobre papel (tales como los biocidas de baja masa molecular, diferentes enzimas como la papaína, soforolípidos y otros biosurfactantes (Meng, 2023; Derksen, 2024), han revelado ser una estrategia de control efectiva, hay escasa información sobre el mecanismo que estos compuestos desencadenan en el proceso y que bloquea la celulólisis. En este sentido, actualmente se están analizando diferentes aceites volátiles como los asociados al romero (*Salvia rosmarinus* Spen. = *Rosmarinus officinalis* L.) y a la lavanda (*Lavandula angustifolia* Mill.), cuya actividad es responsable de la inhibición de la actividad de enzimas celulolíticas (Paolino *et al.*, 2025). También los aceites esenciales del clavo de olor [*Syzygium aromaticum* (L.) Merr. & L. M. Perry] inhiben la actividad celulolítica de *Penicillium digitatum* (Pers) Sacc. y *P. italicum* (Wehmer) (Kahledi & Zahani, 2018). Los estudios sobre los aceites esenciales revelan que éstos ejercen un doble efecto, actuando como antifúngico directo y reduciendo la actividad de las enzimas que los hongos involucran durante el deterioro de los sustratos celulósicos colonizados (Houssain *et al.*, 2013). Los mecanismos de acción sugeridos incluyen: i) daño e incremento de la permeabilidad de la membrana celular (tal como reportado para monoterpenos como el linalool y el 1,8-cineole (D'Auria *et al.*, 2005; Behmanesh *et al.*, 2015); ii) interferencia en la síntesis de ergosterol y su desestabilización a nivel de membrana que conduce a la pérdida de integridad osmótica (Shahina *et al.*, 2022); iii). inhibición de procesos como la germinación y el crecimiento fúngico, que limita la expansión del biofilm en la superficie del papel; y iv) limitación de la síntesis de micotoxinas, tales como las aflatoxinas de *Aspergillus flavus* (Link) (Da Silva *et al.*, 2020). No obstante, la actividad antifúngica de estos biocidas no convencionales

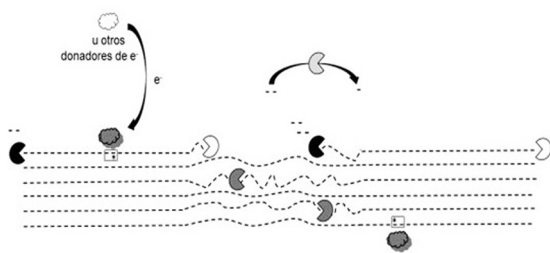


Fig. 3. Modelo de la degradación enzimática de celulosa por hongos celulolíticos que colonizan papel. Se indican a través de formas de diferente color las enzimas con actividad hidrolítica: endoglucanasas (gris oscuro), exoglucanasas (blanco y negro) y β -glucosidasas (gris claro). Las formas tipo-nube de diferente color corresponden a las enzimas con mecanismos de catálisis de tipo oxidativo: monooxigenasas líticas de polisacáridos (gris oscuro) y celobiosa-deshidrogenasas (blanco).

depende fuertemente de la quimiovariedad, del método de extracción, y del perfil químico según su interacción con mezclas de solventes específicos, así como su concentración y método de aplicación (Mijatovic *et al.*, 2022; Paolino *et al.*, 2024). Además, la existencia de grupos peroxidables en muchos aceites esenciales puede tener un efecto contradictorio, ya que pueden activar el oxígeno y conducir a una celulólisis oxidativa, que compromete no solo la estructura del papel sino su deterioro estético, tal como el ocasionado por la generación de grupos cromóforos en la trama del papel (Nitíu *et al.*, 2020). Otras estrategias diferentes, que también resultan prometedoras en el control del ataque fúngico sobre papel, utilizan tecnologías a base de compuestos polifenólicos y nanopartículas de óxido de Cerio (CeO₂NPs). Estas últimas han mostrado alta eficacia, inhibiendo la germinación de esporas fúngicas y la proliferación de las colonias resultantes, con mayor impacto en aplicaciones profilácticas (Jo *et al.*, 2009). El crecimiento de *Bipolaris sorokiniana* (Sacc.) Shoemaker y *Magnaporthe grisea* (T. T. Hebert) M. E. Barr es severamente afectado según la composición de estas nanopartículas, siendo su acción antifúngica disminuida cuando los cationes de plata son neutralizados por cloruros (Mahmoud *et al.*, 2025). También se registró una mayor eficacia preventiva cuando la aplicación de las nanopartículas fue realizada antes de la inoculación de esporas, probablemente porque sus metales componentes como plata (Ag) actúan por contacto directo con esporas y tubos germinativos, afectando su viabilidad. Por lo tanto, la necesidad de un monitoreo ambiental riguroso como el potencial de tratamientos alternativos y sostenibles -basados en aceites esenciales y nanopartículas- que superan las limitaciones de los biocidas tradicionales en la conservación del patrimonio documental, es de crucial importancia. Del mismo modo, es relevante conocer la concentración efectiva de un biocida a utilizar para controlar la actividad de un hongo celulolítico que coloniza papel y su interacción con las enzimas que éste involucra.

Aunque la mayoría de los hongos que colonizan papel son celulolíticos, existe también una microbiota asociada a este sustrato que puede incluir hongos con diferentes habilidades fisiológicas que son incapaces de despolimerizar celulosa. Por ejemplo, representantes de Mucorales, que

pertenecen a hongos sacarofílicos, no pueden utilizar carbohidratos complejos y desempeñan un rol como oportunistas en el papel deteriorado. Si las esporas están disponibles y las condiciones para germinar son adecuadas, desarrollan colonias típicas utilizando compuestos de carbono solubles que son fácilmente asimilables y derivados de la despolimerización de la celulosa causada por la actividad de los sistemas enzimáticos extracelulares, que han sido secretados por otros hongos celulolíticos como *Chaetomium globosum* (Kunze) (Calvo *et al.*, 2017b). Además de la celulosa y sus monómeros, el papel puede albergar otras fuentes importantes de carbono, como rellenos, aprestos o polvo, que pueden ser ricos en proteínas y azúcares o al captar CO₂, nitrógeno combinado y gases ricos en carbono de la atmósfera. Así, bajo condiciones estresantes, los hongos pueden desarrollarse alimentándose de estos sustratos alternativos (Gourlay *et al.*, 2013). Además, la estrategia de supervivencia de los hongos que deterioran el papel bajo estas condiciones también podría incluir el uso de fuentes de carbono endógenas alternativas, como los lípidos disponibles en las esporas. Todas estas limitaciones pueden llevar a un desarrollo micelial poco conspicuo en el papel, lo que se asocia con la producción de metabolitos secundarios fúngicos en lugar de la acumulación de biomasa (Coughlan, 1985).

Capacidad de los hongos para causar deterioro estético en el papel: foxing

Otro de los problemas que también presentan los materiales confeccionados a base de soportes celulósicos o papel, es la aparición de las manchas de *foxing*. El deterioro por *foxing* de un sustrato celulósico proveniente de un objeto o documento con valor histórico es un fenómeno complejo que implica alteraciones del material debido a la acción de diversos organismos, incluyendo a los hongos celulolíticos, cuyo origen ha sido tratado recientemente por Nitíu *et al.* (2025). El trabajo aborda el problema según el concepto del “Triángulo de la enfermedad” como un proceso multifactorial debido a activadores biológicos, inorgánicos y/o involucrando la simultaneidad de factores bióticos y abióticos en el sustrato. Entre ellos, se postula que las manchas pueden estar formadas por compuestos de origen fúngico, incluyendo melaninas (Nitíu *et al.*, 2020, 2022), lípidos peroxidables (Karbowska-Berent *et al.*, 2014), y productos derivados de la

degradación de la celulosa, junto a su reacción con aminoácidos procedentes del micelio (reacción de Maillard) (Florian, 1996; Arai, 2000) y su relación con la acidificación del papel probablemente debido al metabolismo fúngico en el área afectada (Karbowska-Berent *et al.*, 2014). Los iones de metales de transición, como el hierro (II) y el cobre (I), pueden actuar como catalizadores de la oxidación de la celulosa (Choi, 2007), fenómeno activado bajo condiciones de alta humedad relativa (Tang, 1978). Rebrikova & Manturovskaya (2000) llamaron la atención sobre este efecto catalítico. Su hipótesis es que el envejecimiento del papel se acelera en las zonas oxidadas debido a la acción catalítica de metales de transición a través de la formación de radicales libres. Diversos autores (*e.g.*, Cain *et al.*, 1982) han reportado la actividad fúngica en el papel en estrecha relación con la acumulación de inclusiones metálicas, tal como lo propuso desde un principio Iliams & Beckwith (1935). Su hipótesis propone que los hongos, al degradar la celulosa, acidifican la matriz y esta condición moviliza sales de hierro disponibles como impurezas y presentes en la mayoría de los papeles, generando la precipitación de sales ferrosas orgánicas que, con el tiempo, se oxidan y originan acúmulos de óxidos o hidróxidos de hierro. También el aumento del contenido de agua en el papel puede facilitar la actividad de microorganismos, incluidos los hongos celulolíticos, y la activación de reacciones fisicoquímicas que conduzcan a la degradación oxidativa de la celulosa, generando el desarrollo de núcleos de color. La coloración asistida por condensación localizada de humedad ocurre preferentemente en áreas amorfas del papel, en lugar de las cristalinas, ya que las primeras son más porosas y susceptibles a la colonización fúngica y acción de despolimerización de celulosa, tal vez debido a ser más higroscópicas que las áreas no afectadas siendo el sitio de inicio del desarrollo del *foxing* (Peters, 2000, Choi, 2007). Entre los hongos reportados como agentes principales involucrados en la formación de *foxing* en materiales de archivo se encuentran los representantes del Phylum Ascomycota correspondientes a la familia Eurotiaceae, con *Aspergillus* y *Penicillium* como dos de los géneros más frecuentes y abundantes en registros asociados a este tipo de manchas en el papel (Nieto-Fernandez *et al.*, 2003, Karbowska-Berent *et al.*, 2014; Mallo *et al.*, 2017).

DISCUSIÓN Y CONCLUSIONES

La limpieza y el control ambiental de sitios de guarda del patrimonio cultural en soporte celulósico, así como el monitoreo de la calidad del aire son procedimientos claves para la prevención del biodeterioro del papel. Aunque estrategias con nanopartículas (como óxido de cerio) se están desarrollando para limitar los efectos de especies de *Aspergillus* sobre papel, sugiriendo su rol como agentes que dañan la membrana de los hongos (Hashem *et al.*, 2022; Mahmoud *et al.*, 2025), efectos colaterales del estrés oxidativo sobre los hongos no pueden descartarse. Considerando que los hongos, incluyendo muchos celulolíticos, responden al estrés oxidativo diferenciando estructuras de resistencia como esporas y esclerocios, aunque limiten la degradación de celulosa pueden incrementar su daño estético. Por lo tanto, las estrategias eficaces de prevención contra el deterioro por hongos celulolíticos deben ser mejoradas y optimizadas a fin de minimizar el ataque y modificación del papel. Como se analizó en este trabajo, la degradación de la celulosa por acción fúngica causa tanto daño estructural de los documentos como la síntesis y acumulación de estructuras cromóforas que deterioran estéticamente al material. Asimismo, esto facilita la colonización de otros hongos no celulolíticos que contribuyen con la generación de un biofilm diverso sobre el papel que dificulta su remoción con poca intervención de la pieza. El conocimiento de la biología de estos hongos activadores del proceso del deterioro del papel es fundamental para la conservación y restauración de papel deteriorado. Hasta el momento no hay datos concluyentes acerca de los mecanismos y factores que inducen el biodeterioro. Por lo tanto, son necesarias más investigaciones para desarrollar procesos efectivos y sustentables para disminuir el impacto del biodeterioro fúngico en el patrimonio cultural.

AGRADECIMIENTOS

Esta investigación fue financiada parcialmente por la Agencia Nacional de Promoción Científica y Tecnológica (ANPCyT) del Ministerio de Ciencia, Tecnología e Innovación Productiva de Argentina a través de los proyectos PICT 2019-00207 (M.

C. N. Saparrat) y PICT 2021 Aplicados CAT II 00036, el CONICET a través del proyecto PIP 11220200100527CO (M. C. N. Saparrat) y la Secretaría de Ciencia y Tecnología de la Universidad Nacional de La Plata, Argentina, a través del Proyecto I+D N1019 (D. S. Nitiu) y A344 (M. C. N. Saparrat).

CONTRIBUCIÓN DE LOS AUTORES

DSN, ACM y MCNS realizaron la investigación y participaron en la redacción del manuscrito.

BIBLIOGRAFÍA

- ABDEL-HAMIED, M., G. H. ABDEL-MAKSoud, S. ABD-ALRAHMAN, A. ABDELHAFEZ, & R.F. AHMED. 2024. Preliminary study for evaluation of some fungicides against *Aspergillus flavus* isolated from historical illuminated paper manuscript dated back to the Mamluk period. *Biocat. Agric. Biotechnol.* 57: 103113.
<https://doi.org/10.1016/j.bcab.2024.103113>
- ABDEL-MAKSoud G., M. ABDEL-NASSER, M. H. SULTAN, A. M. EID, ... & A. FOUDA. 2022. Fungal Biodeterioration of a Historical Manuscript Dating Back to the 14th Century: An Insight into Various Fungal Strains and Their Enzymatic Activities. *Life* 12: 1821.
<https://doi.org/10.3390/life12111821>
- ARAI, H. 2000. Foxing caused by Fungi: twenty-five years of study. *Inter. Biodet. Biodegr.* 46: 181-188.
[https://doi.org/10.1016/S0964-8305\(00\)00063-9](https://doi.org/10.1016/S0964-8305(00)00063-9)
- BANKOLE, O. M. 2010. A review of biological deterioration of library materials and possible control strategies in the tropics. *Libr. Rev.* 59: 414-442.
- BEHMANESH F., H. PASHA, A. A. SEFIDGAR, M. TAGHIZADEH, ... & L. SHIRKHANI. 2015. Antifungal effect of Lavender Essential Oil (*Lavandula angustifolia*) and Clotrimazole on *Candida albicans*: An In Vitro Study. *Scientifica* 2015: 261397. <https://doi.org/10.1155/2015/261397>
- BENNETT, J. W. & M. KLICH. 2003. Mycotoxins. *Clin. Microbiol. Rev.* 16: 497-516.
<https://doi.org/10.1128/cmr.16.3.497-516.2003>
- BHARDWAJ, N. & I. K. BHATNAGAR. 2002. Microbial deterioration of paper paintings. *Biodeterior. Mater.* 2: 132-135.
- BORREGO, S., P. GUIAMETI, I. VIVAR, & P. BATTISTONI. 2018. Fungi involved in biodeterioration of documents in paper and effect on substrate. *Acta Microscopica* 27: 37-44.
- BORREGO S, MOLINA A, & T. ABRANTE. 2020. Sampling and Characterization of the Environmental Fungi in the Provincial Historic Archive of Pinar Del Río, Cuba. *J. Biomed. Res. Environ. Sci.* 1: 404-420.
<https://doi.org/10.37871/jbres1172>
- CAINC., E. MILLER & M.A. MILLER. 1982. Photographic, spectral and chromatographic searches into the nature of foxing. En: *American Institute for Conservation (AIC) 10th Annual Meeting*, pp. 54-62. AIC, Wisconsin.
- CALVO, A. M. d. C., A. DOCTERS, M. V. MIRANDA & M. C. N. SAPARRAT. 2017a. The Use of Gamma Radiation for the Treatment of Cultural Heritage in the Argentine National Atomic Energy Commission: Past, Present, and Future. *Top. Curr. Chem. (Z)* 375: 9. <https://doi.org/10.1007/s41061-016-0087-2>
- CALVO, A. M. d. C., A. DOCTERS, M. V. MIRANDA & M. C. N. SAPARRAT. 2017b. The use of gamma radiation for the treatment of cultural heritage in the Argentine National Atomic Energy Commission: past, present, and future. En: VENTURI, M. & M. D'ANGELANTONIO (eds.), *Applications of Radiation Chemistry in the Fields of Industry, Biotechnology and Environment*. Topics in Current Chemistry Collections, pp. 227-247. Springer, Cham.
https://doi.org/10.1007/978-3-319-54145-7_8
- CAMARGO CAICEDO, Y., H. BORJA PÉREZ, M. MUÑOZ FUENTES & A. M. VELEZ PEREIRA. 2023. Assessment of fungal aerosols in a public library with natural ventilation. *Aerobiologia* 39: 37-50. <https://doi.org/10.1007/s10453-022-09772-5>
- CHADEGANIPOUR, M., R. OJAGHI, H. RAFIEI, M. AFSHAR & S. T. HASHEMI. 2013. Bio-deterioration of library material: study of fungi threatening printed materials or libraries in Isfahan University of Medical Sciences in 2011. *Jundishapur J. Microbiol.* 6: 127-131. <https://doi.org/10.5812/jjm.4751>
- CHOI, S. 2007. Foxing on paper: a literature review, *J. Am. Inst. Conserv.* 46:137-152.
<https://doi.org/10.1179/019713607806112378>
- COUGHLAN, M. P. 1985. The properties of fungal and bacterial cellulases with comment on their production and application. *Biotechnology and genetic engineering reviews. Biotechnol. Genet. Eng. Rev.*3: 39-110.
<https://doi.org/10.1080/02648725.1985.10647809>

- DASILVA, M., A. M. L. MORAES, M. M. NISHIKAWA, M. J. A. GATTI, ... & A. NÓBREGA, 2006. Inactivation of fungi from deteriorated paper material by radiation, *Int. Biodet. and Biodegr.* 57: 163-167. <https://doi.org/10.1016/j.ibiod.2006.02.003>
- DA SILVA BOMFIM, N., C. Y. KOHIYAMA, L. P. NAKASUGI, S. B. NERILO, ... & M. MACHINSKI Jr.. 2020. Antifungal and antiaflatoxicogenic activity of rosemary essential oil (*Rosmarinus officinalis* L.) against *Aspergillus flavus*. *Food Addit. Contam.: Part A* 37: 153-161. <https://doi.org/10.1080/19440049.2019.1678771>
- D'AURIA, F. D., M. TECCA, V. STRIPPOLI, G. SALVATORE, ... & G. MAZZANTI. 2005. Antifungal activity of *Lavandula angustifolia* essential oil against *Candida albicans* yeast and mycelial form. *Med. Mycol.* 43: 391-396. <https://doi.org/10.1080/13693780400004810>
- DERKSEN, K., P. BRIMBLECOMBE, G. PIÑAR, M. WALDHERR, ... & P. QUERNER. 2024. Fungal biodeterioration risk in monastic libraries without climate control. *Microorganisms* 12: 1450. <https://doi.org/10.3390/microorganisms12071450>
- ESCUDERO-LEYVA, E., N. M. BLANCO-ZAPATA, S. A. CASTRO-GARRO & K. R. LIPS. 2022. Unveiling the mycobiota of historic documents of Costa Rica by culturomics. *PLoS ONE* 17: e0272247.
- FLORIAN, M. L. E. 1996. The role of the conidia of fungi in fox spots. *Stud. Conserv.* 41: 65-75. <https://doi.org/10.1179/sic.1996.41.2.65>
- GADD, G. M., M. FOMINA & F. PINZARI, 2024. Fungal biodeterioration and preservation of cultural heritage, artwork, and historical artifacts: extremophily and adaptation. *Microbiol. Mol. Biol.* 88: e00200-22. <https://doi.org/10.1128/mmbr.00200-22>
- GOURLAY, K., J. HU, V. ARANTES, M. ANDBERG, & J. SADDLER. 2013. Swollenin aids in the amorphogenesis step during the enzymatic hydrolysis of pretreated biomass, *Bioresour. Technol.* 142: 498-503. <https://doi.org/10.1016/j.biortech.2013.05.053>
- HASHEM, A. H., E. SAIED, B. H. AMIN, F. O. ALOTIBI, ... & M. A. ELBAHNASAWY. 2022. Antifungal Activity of Biosynthesized Silver Nanoparticles (AgNPs) against *Aspergilli* Causing Aspergillosis: Ultrastructure Study. *J. Funct. Biomater.* 13:242. <https://doi.org/10.3390/jfb13040242>
- HUSSAIN, A., A. SHRIVASTAVA & S. K. JAIN. 2013. Antifungal activity of essential oils against local wood degrading cellulolytic filamentous fungi. *Adv. Biores.* 4:161-167.
- ILIAMS, T. M. & T. D. BECKWITH. 1935. Notes on the causes and prevention of foxing in books. *Libr. Q.* 5:407-418. <https://doi.org/10.1086/613729>
- JO, Y.-K., B. KIM & G. JUNG. 2009. Antifungal Activity of Silver Ions and Nanoparticles on Phytopathogenic Fungi. *Plant Dis.* 93: 1037-1043. <https://doi.org/10.1094/PDIS-93-10-1037>
- KARBOWSKA-BERENT, J., J. JARMILKO & J. CZUCZKO. 2014. Fungi in fox spots of a drawing by Leon Wyczółkowski *Restaurator.* 35: 159-179. <https://doi.org/10.1515/rest-2014-1000>
- KHALEDI, N. & F. ZAHANI. 2018. Biological Effects of Various Essential Oils on Citrus Decay Pathogens. *Int. J. New Technol. Res.* 4: 129-139.
- LECH, T., A. ZIEMBIŃSKA-BUCZYŃSKA & N. KRUPA, N. 2015. Analysis of microflora present on historical textiles with the use of molecular techniques. *Int. J. Conserv. Sci.* 6: 137-144.
- MAGGI, O., A. M. PERSIANI, F. GALLO, P. VALENTI, ... & M. SCORRANO. 2000. Airborne fungal spores in dust present in archives: proposal for a detection method, new for archival materials. *Aerobiologia* 16: 429-434. <https://doi.org/10.1023/A:1026522826477>
- MAHMOUD, S. M. A., M. M. A. MANSOUR, M. A. ALI & M. Z. M. SALEM. 2025. Protection of paper manuscripts by antimicrobial polyphenolic compounds from fungal extracts and antioxidant nanoparticles. *npj Herit. Sci.* 13: 248. <https://doi.org/10.1038/s40494-025-01785-w>
- MALLO, A. C., D. S. NITIU, L. A. ELÍADES & M. C. N. SAPARRAT. 2017. Fungal degradation of cellulosic materials used as support for cultural heritage. *Int. J. Conserv. Sci.* 8: 619-632.
- MENG, Q., X. LI, J. GENG, C. LIU & S. BEN. 2023. A biological cleaning agent for removing mold stains from paper artifacts. *Heritage Sci.* 11: 243. <https://doi.org/10.1186/S40494-023-01083-3>
- MESQUITA, N., A. PORTUGAL, S. VIDEIRA, S. RODRIGUEZ-ECHEVERRI, ... & H. FREITAS. 2009. Fungal diversity in ancient documents. A case study on the Archive of the University of Coimbra. *Int. Biodet. Biodegr.* 63: 626-629. <https://doi.org/10.1016/j.ibiod.2009.03.010>
- MICHAELSEN, A., F. PINZARI, K. RIPKA, W. LUBITZ & G. PIÑAR. 2006. Application of molecular techniques for identification of fungal communities colonizing paper material. *Int. Biodet.*

- and Biodegrad.* 58: 133-141.
<https://doi.org/10.1016/j.ibiod.2006.06.019>
- MIJATOVIC, S., J. A. STANKOVIC, I. C. CALOVSKI, E. DUBLJANIN, ... & A. DZAMIC. 2022. Antifungal activity of *Lavandula angustifolia* essential oil against *Candida albicans*: time-kill study on pediatric sputum isolates. *Molecules* 27: 6300. <https://doi.org/10.3390/molecules27196300>.
- MOHAMED, W. S. A., M. M. A. MANSOUR, G. ABDEL-MAKSoud & M. A. TAHA. 2023. A scientific approach for evaluating extremely caked paper manuscript: Bio-deterioration and physico-chemical deterioration. *Pigment & Resin Technology* 52: 1023-1038.
- MOLINA VELOSO, A. & S. F. BORREGO ALONSO. 2014. Caracterización de hongos aislados de mapas conservados en el Archivo Nacional de la República de Cuba. *Ge-conservacion* 6: 35-44.
<https://doi.org/10.37558/gec.v6i0.169>
- NIETO-FERNANDEZ, F., S. A. CENTENO, M. T. WYPYSKI, M. P. DIBONAVENTURA, ... & R. J. KOESTLER. 2003. Enzymatic approach to removal of fungal spots from drawings on paper. En: KOESTLER, R. J., V. H. KOESTLER, A. E. CHAROLA & F. NIETO-FERNANDEZ (eds.), *Art, Biology and Conservation: Biodeterioration of Works of Art*, pp. 111-127. Metropolitan Museum of Art, Nueva York.
- NITIU D. S., A. C. MALLO & M. C. N. SAPARRAT. 2020. Fungal melanins that deteriorate paper cultural heritage: An overview. *Mycologia* 112: 859-870.
<https://doi.org/10.1080/00275514.2020.1788846>
- NITIU, D. S., A. C. MALLO & M. C. N. SAPARRAT. 2022. Pigmentos sintetizados por hongos negros y su impacto en el deterioro del patrimonio documental en papel. *Bol. Soc. Argent. Bot.* 57: 169-184.
<https://doi.org/10.31055/1851.2372.v57.n2.36580>
- NITIU, D. S., A. C. MALLO & M. C. N. SAPARRAT. 2025. Hacia una mejor comprensión del foxing en el papel: precursores, fuentes y características. *Ge-conservación* 27: 24-35.
<https://doi.org/10.37558/gec.v27i1.1348>
- OLIVEIRA SEQUEIRA, S., H. PAIVA DE CARVALHO, N. MESQUITA, A. PORTUGAL & M. F. MACEDO. 2019. Fungal stains on paper: is what you see what you get? *Conservar Patrimônio* 32, 18-27. <https://doi.org/10.14568/cp2018007>
- PAOLINO, B., M. C. SORRENTINO, J. TROISI, M. DELLI CARRI, ... & S. PACIFICO. 2024. *Lavandula angustifolia* mill. for a suitable non-invasive treatment against fungal colonization on organic-media cultural heritage. *Herit. Sci.* 12: 53. <https://doi.org/10.1186/s40494-024-01166-9>
- PAOLINO, B., M. C. SORRENTINO, S. PACIFICO, M. C. GARRIGOS, ... & G. BORRIELLO. 2025. A Preliminary Study on the Efficacy of Essential Oils Against *Trichoderma longibrachiatum* Isolated from an Archival Document in Italy. *Heritage* 8: 187. <https://doi.org/10.3390/heritage8060187>
- PETERS, D. 2000. An alternative to foxing? Oxidative degradation as a cause of cellulosic discolouration. *Papier Restaurierung* 1: 55-60.
<https://doi.org/10.1080/15632628.2000.12461750>
- PINZARI, F. & M. MONTANARI. 2011. Mould growth on library materials stored compactus-type shelving units. En: ABDUL-WAHAB, S. (ed.), *Sick Building Syndrome in Public Buildings and Workplaces*, pp. 196-203. Springer, Berlin.
https://doi.org/10.1007/978-3-642-17919-8_11
- PINZARI, F., G. PASQUARIELLO & A. DE MICO. 2006. Biodeterioration of Paper: A SEM Study of Fungal Spoilage Reproduced Under Controlled Condition, *Macromol. Symp.* 238: 57-66.
<https://doi.org/10.1002/masy.200650609>
- REBRIKOVA, N. L. & N. V. MANTUROVSKAYA. 2000. Foxing - A New Approach to an Old Problem. *Restaurator* 21: 85-100.
<https://doi.org/10.1515/REST.2000.85>
- ROBLES, C. A., S. PEREIRA & C. C. CARMARAN. 2021. Efecto de compuestos volátiles fúngicos sobre hongos causantes de biodeterioro en patrimonio histórico; *Bol. Soc. Arg. Bot.* 56 (Supl): 143.
<https://doi.org/10.31055/1851.2372.v56.nSuplemento>
- ROSADO, T., M. SILVA, C. PEREIRA, J. MIRAO, ... & A. T. CALDEIRA. 2015. Gilded Woodcarving Alteration: Assessment of Filamentous Fungi Action. *Int. J. Conserv. Sci.* 6: 499-506.
- SAPARRAT, M. C. N., A. BÁRCENA & P. BALATTI. 2017. Microorganismos del suelo y su participación en la formación de la materia orgánica: lignocelulólisis y mecanismos involucrados. En: ALBANESI, A. S. (ed.), *Microbiología Agrícola. Un Aporte de la Investigación en Argentina*, pp. 65-92. Magna Publicaciones, Tucumán.
- SEQUEIRA, S., E. J. CABRITA & M. F. MACEDO. 2012. Antifungals on paper conservation: An overview. *Int. Biodet. Biodegr.* 74: 67-86.
<https://doi.org/10.1016/j.ibiod.2012.07.011>
- SHAHINA, Z., R. AL HOMSI, J. D. W. PRICE, M. WHITEWAY, ... & T. E. S. DAHMS. 2022. Rosemary essential oil and its components

- 1,8-cineole and α -pinene induce ROS-dependent lethality and ROS-independent virulence inhibition in *Candida albicans*. *PLoS ONE* 17: e0277097. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0277097>
- SHRIVASTAVA, S. 2015. Biodeterioration of art objects on paper and their conservation. *Res. J. Recent Sci.* 4: 42-46.
- SIMON-NOBBE, B., U. DENK, V. PÖLL, R. RID, & M. BREITENBACH. 2008. The spectrum of fungal allergy. *Int. Arch. Allergy Immunol.* 145:58-86. <http://doi.org/10.1159/000107578>
- SPATAFORA, J. W., Y. CHANG, G. L. BENNY, K. LAZARUS, ... & J. E. STAJICH. 2016. A phylum-level phylogenetic classification of zygomycete fungi based on genome-scale data. *Mycologia* 108: 1028-1046. <https://doi.org/10.3852/16-042>
- STERFLINGER, K. & G. PIÑAR. 2013. Microbial deterioration of cultural heritage and works of arts -tilting at windmills? *App. Microbiol. Biotechnol.* 97: 9637-9646. <https://doi.org/10.1007/s00253-013-5283-1>
- SZCZEPANOWSKA, H. & C. M. LOVETT. 1992. A study of the removal and prevention of fungal stains on paper. *J. Am. Ins. Conserv.* 31: 147-160. <https://doi.org/10.1179/019713692806066664>
- SZCZEPANOWSKA, H. & R. CAVALIERE. 2012. Conserving our Cultural Heritage: The Role of Fungi in Biodeterioration. En: JOHANNING, E., P. MOREY & P. AUGER (eds.), *Bioaerosols - Fungi, Bacteria, Mycotoxins in Indoor and Outdoor Environments and Human Health*, pp. 293-309. Fungal Research Group, Albany.
- TANG, L. C. 1978. Determination of Iron and Copper in 18th and 19th century books by Flameless Atomic Absorption Spectroscopy. *J. Am. Inst. Conserv.* 17: 19-32. <https://doi.org/10.2307/3179753>