

Poisonous lichens, lichen poisonings – adventures in the world of lichens

Literature review

J. Vetter

Állatorvostudományi Egyetem,
Növénytani Tanszék
H-1077, Budapest
Rottenbiller u. 50.

*e-mail:vetter.janos@univet.hu

Mérgező zuzmók, zuzmómérgezések – kalandozások a zuzmók világában

Irodalmi áttekintés

Vetter János**ÖSSZEFOGLALÁS**

A szerző szakirodalmi adatok alapján összefoglalja a zuzmók legfontosabb biológiai tulajdonságait. A gomba- (mikobionta) és a fotoszintetikus zöldalga- v. cianobaktérium-partner (fotobionta) és határozatlan számú felszíni mikroorganizmus mutualisztikus közösségét jelentő zuzmók a szárazföldi növénytársulások 8 százalékán vannak jelen. A zuzmók egyes állatcsoportok számára táplálékok, takarmányforrások (néha szükségtakarmányként) is lehetnek. A zuzmókra a kis fehérje-, zsír-, a változó hamu- és az igen jelentős szénhidráttartalom jellemző (cellulóz, hemicellulóz, lichenin és izolichenin). A hatóanyagaik közül kiemelkedő az uzneasav biológiai hatása, hiszen a nem-kérődzők, ill. az ember esetében májkárosodásokat okoz, a kérődző, nagy növényevőknél (rénszarvas, általában a szarvasfélék) a bendő mikrobiótája az uzneasavat jórészt hatástalanítja.

SUMMARY

Lichens represent a mutualistic community of fungal partners (mycobiont) and photosynthetic partners (photobiont), furthermore an undetermined number of other microorganisms living in and on the surface layers contribute to this association. They are present in 8 % of terrestrial plant communities. Lichens are characterized not only by their slow growth, but also by their extreme tolerance to various environmental conditions. Under the given conditions, lichens can also be a source of feed (most often in case of emergency only) for certain groups of animals. After a brief, general characterization of the world of lichens, our literature review also presents some secondary metabolites of lichens, their number today is more than a thousand. Most of the secondary substances are produced by the mycobiont partner, but microcystins are synthesized by the cyanobacterial members of the lichen communities. The chemical composition of lichens is characterized by low protein and fat content, variable ash content and a very significant carbohydrate content, the latter group is characterized by special polysaccharides such as lichenin and izolichenin, that do not occur anywhere else beside cellulose and hemicellulose. All this can be supplemented by specific lichen metabolites (usnic acid, pulvinic acid, microcystins and others) and lead to rare but typical lichen poisonings. The biological effect of usnic acid is outstanding, as it causes liver damage in non-ruminants and in humans, and in ruminants, large herbivores (reindeer, usually cervids) the rumen bacterial flora largely neutralizes usnic acid. It has been proven that lichens are behind the classic poisonings that caused massive animal deaths (Wyoming, 2003-2004), although it is possible that not only usnic acid, but also other constituents are responsible for the symptoms. Lichens where the photobiont partner can produce liver-damaging microcystins can pose a potential danger. Changes in climatic conditions may increase the role of lichens as a forage source for certain animal groups. Further tests and data are necessary for an even more precise understanding of lichen poisoning.

A régebbi növénytani tankönyveket fellapozva a növényvilág egyes törzseinek ismeretése között találjuk meg a zuzmókkal foglalkozó fejezetet. Napjainkra azonban a helyzet alapvetően megváltozott, hiszen a zuzmókat, a gombák és zöldalgák és/vagy cianobaktériumok mutualisztikus, azaz kölcsönösen előnyös együttélését jelentő életközösségeket a gombavilág részének tekintjük, másszóval ezek a lichenizált gombák (a zuzmók tudománya pedig a lichenológia), amelyek nem alkotnak elkülöníthető rendszertani egységet. A zuzmókat a klasszikus felfogás szerint két élőlény kapcsolata hozza létre: a gombapartner (a mikobionta) hifái életteret biztosítanak a fotoszintetizáló alga- vagy cianobaktérium-partner (fotobionta) számára. A mikobionta a vizet és az ásványi anyagokat veszi fel és biztosítja a fotobionta számára, amely viszont fotoszintézise révén szerves anyagokat szintetizál és ad át a mikobiontának. Határozatlan számú, további felszíni mikroorganizmusok (baktériumok, bazídiumos élesztőgombák) járulnak hozzá a zuzmók anyagcsere-folyamataihoz [1].

A zuzmókat két élőlény kapcsolata hozza létre: a gombapartner (a mikobionta) hifái életteret biztosítanak a fotoszintetizáló alga- vagy ciano-baktérium-partner (fotobionta) számára

A mikobionta-partner a zuzmók döntő részében (98%) tömlősgomba, a fotobionták főként a zöld- (85%), vagy a kékalgákhoz (10%), azaz a cianobaktériumok csoportjához tartoznak

Jelenleg kb. 18–20 000-re tehető a zuzmófajok száma

A ZUZMÓKAT ALKOTÓ SZERVEZETEK

Az eddig előfordult partnereket az **1. ábrán** tekinthetjük át. Megállapítható, hogy a mikobionta-partner a zuzmók döntő részében (98%) tömlősgomba, a fotobionták főként a zöld- (85%), vagy a kékalgákhoz (10%), azaz a cianobaktériumok csoportjához tartoznak. Azt a néhány szervezetet, amelyekben sárgás-zöld (3–4%) vagy barna algák (egy taxon) élnek együtt gombákkal, nem soroljuk a zuzmók közé [1, 2]. Hazai fajaink gombaalkotói a tömlősgombák közül kerülnek ki. Jelenleg a lichenológia kb. 18–20 000-re teszi az élő zuzmófajok számát. Élőhelyeik igen sokfélék, a szárazföldi ökoszisztémák körülbelül 8%-án találhatunk zuzmókat, a sarkoktól a trópusokig, a síkságoktól a magashegységekig (ismert néhány faj édesvízből vagy a tengerek partvidéki zónáiból is). A zuzmótelepek általában extrém környezeti feltételek (hőmérséklet, vízhiány, sótartalom, tápanyagszegénység) között is képesek élni vagy túlélni. Egyes fajok főként légszennyező anyagokra (kén-, nitrogén-, ill. nehézfém-tartalom) érzékenyek, ezért jól használhatóak bioindikátorként is [2, 3].

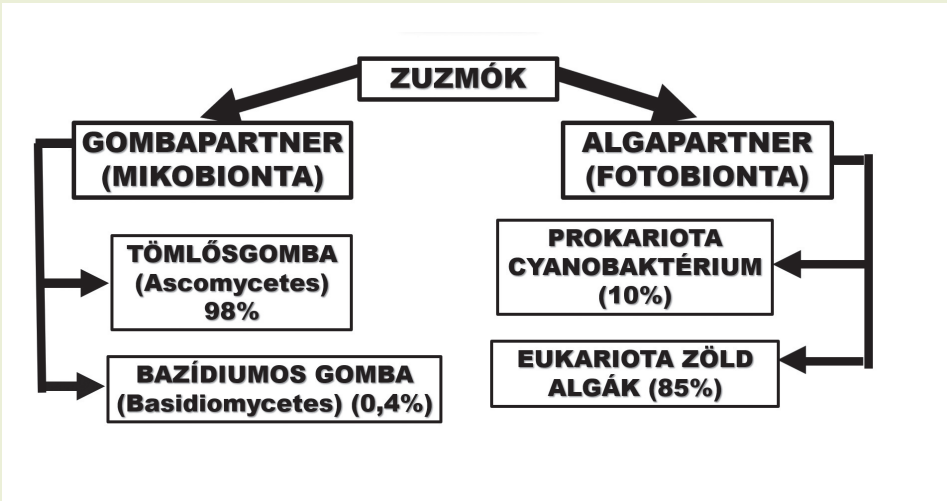
A zuzmók előbb bemutatott felépítését 2016 óta újabb információk egészítik ki. Egy nemzetközi kutatócsoport [4] a bazídiumos gombákhoz tartozó, olyan élesztőgombákat is leírt, amelyek a zuzmótelep kéreg részében helyezkednek el. A kutatócsoport új megállapítása szerint az egyébként tömlősgombákat tartalmazó bokros zuzmók telepében tehát két gombapartner és egy algapartner él (élhet) együtt. Ez a megállapítás új, részleteit, következményeit illetően azonban további vizsgálatsorozatokra van még szükség. Ugyancsak kutatandó, hogy az ún. zuzmólakó gombák parazita vagy paraszimbionta természetűek-e, a fotoszintetikus partnerből is előfordulhat egyszerre két vagy három különböző taxon.

A ZUZMÓTELEP FELÉPÍTÉSE

Morfológiai szempontból kétféle zuzmótelep létezik, az egynemű (*homomer*), amelyet a gombahifák és az algák laza együttese jellemez és a gyakoribb, rétegzett, kompaktabb szerkezetű *heteromer* telep. Ez utóbbi esetében a felső kéregréteg alatt rendeződnek a fotoszintetizáló algasejtek. Ez alatt találjuk a laza hifaelemekből álló bélréteget, alul pedig a szorosabb, második kéregréteg helyezkedik el (**2. ábra**). Az alsó kéreg és a természetes aljzat különbözőképpen kapcsolódhat egymáshoz, egyesek a teljes felülettel, mások rögzítő képletekkel kötődhetnek az aljzathoz. A zuzmótelep formája többféle lehet. A *kéregtelepűek* (vékony bevonat az aljzaton) mellett a hullámos lebenyekből, karéjokból összetevődő *lombos telepűek* és az aljzatról felfelé ágaskodó vagy éppen lecsüngő *bokros* zuzmók képezik a leggyakoribb formákat. Példaként a kéregtelepű térképzuzmót

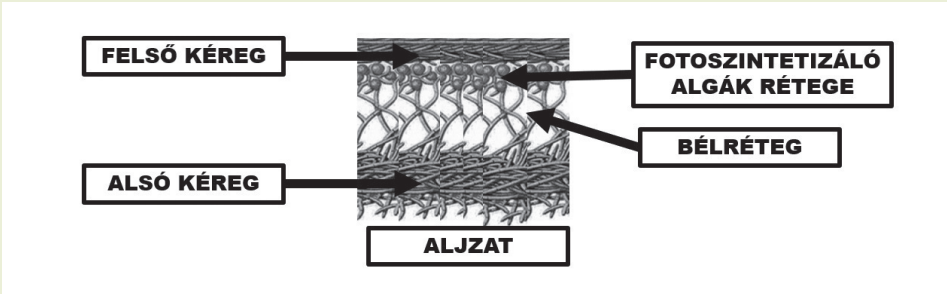
1. ÁBRA. A zuzmókat alkotó szervezetek áttekintése

FIGURE 1. Overview of lichen's components



2. ÁBRA. A heteromer zuzmótelep szerkezete

FIGURE 2. Structure of the heteromer lichen's thallus



3. ÁBRA. A kéregtelepű térkép-zuzmó (1), a lombos telepű Hypogymnia physodes (2) és a bokroszuzmókhoz tartozó szakállzuzmó (3) telepei

FIGURE 3. Thalli of the crustose (yellow map lichen: 1), of the foliose (Hypogymnia physodes – monk's hood lichen: 2) and of the fruticose (beard lichen – Usnea: 3) lichens



(*Rhizocarpon geographicum*), a lombos telepű *Hypogymnia physodes*-t és a bokros zuzmók közé tartozó szakállzuzmó (*Usnea*) fajokat szemléltetjük (3. ábra).

Vajon hogyan hasznosította korábban, ill. hasznosítja ma e szervezeteket az ember? Hasznosításuk régi és új lehetőségeit a 4. ábrán vázoljuk fel [5–14].

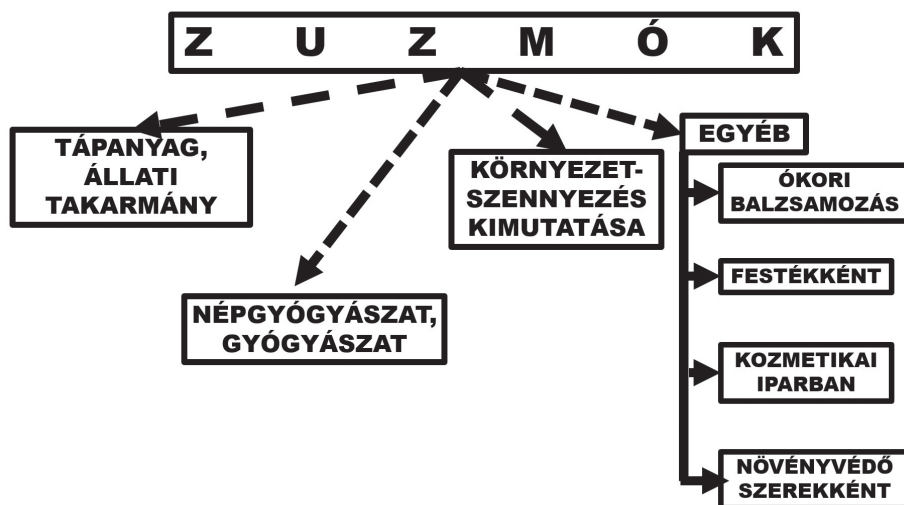
A ZUZMÓK MINT TÁPANYAGOK

A zuzmók régóta, számos kultúrkörben szolgáltak emberi táplálékul is

Történeti és néprajzi adatok igazolják, hogy a zuzmók régóta, számos kultúrkörben szolgáltak emberi táplálékul is (Észak-Amerika, Európa, Ázsia, Afrika). Sokszor a rendkívüli helyzetek (éhínség, háborús helyzetek, katasztrófák) tették szükségessé táplálékszerepüket, máskor ezek nélkül is táplálkozásunk elemei lehettek, vagy akár ritka, különleges fogásként fordulnak elő néhol, mai táplálkozásunkban is. Kínában pl. 15 féle ehető zuzmót tartanak nyilván [5], egyeseket pörkölés, sütés vagy más tartósítás

4. ÁBRA. A zuzmók
hasznosításának
fő lehetőségei [5–14]

FIGURE 4. Main possibilities
for the utilization of lichens
[5–14]



**A zuzmók összes
szénhidráttartma
jelentős (53–79%),
a nyersrosttartalom
5–16%, míg a
hamutartalom 4 és
12% között változik**

után fogyasztják. Indiában, és Közel-Keleten egyes fajokat fűszerként vagy ételízesítőként alkalmaznak. Van tudomásunk a zuzmóból történő alkohol előállításáról is [5].

A zuzmók kémiai összetételét illetően nemcsak a különböző fajok, hanem ugyanazon faj különböző termőhelyen élő populációi is jelentősen eltérhetnek. A ZHAO és mtsai 12 publikáción alapuló szakirodalmi áttekintése alapján megállapíthatjuk, hogy a zuzmók nyersfehérje- és a nyerszsírtartalma kicsi (5–16%, ill. 1,3–6,5%) [5]. Vannak kivételek is, hiszen az afrikai zuzmó keverék, a „Yari”, csak 5,3%-os fehérjetartalmú, de aminosavösszetétele igen jónak mondható [15]. Az összes szénhidráttartalom jelentős (53–79%), a nyersrosttartalom 5–16%, míg a hamutartalom 4 és 12%-ok között változik. Utóbbi értékek azt is jelzik, hogy az ásványi anyagok mennyisége akár nagyobb koncentrációkat is elérhet. Az 1. táblázatban ZHAO és mtsai nyomán tekinthetjük át a fontos makro- és mikroelemek mennyiségeinek alakulását. A táblázat adatai szerint legtöbb a Ca-ból, majd a K-ból fordul elő, a Mg-tartalom sokkal kiegyenlítettebb. Érdekes, hogy a Fe-tartalom adatai között előfordul 8250 ppm-es érték is. A Cu akár 180 ppm-es, a Mn 233 ppm-es koncentrációt is elért egyes zuzmómintákban. Nem meglepő az sem, hogy a Ni és a Cr elemekből is mértek 10–20 ppm-es koncentrációkat [5].

1. TÁBLÁZAT. Az ehető zuzmók ásványi összetétele [5]

TABLE 1. Mineral composition of some edible lichens [5]

Elemek	Koncentráció határai (ppm)	Elemek	Koncentráció határai (ppm)
K	800–5497	Mn	20–233
P	24–1340	Cu	4,3–180
S	553–815	Zn	31–741
Ca	3082–17087	Ni	1,92–9,85
Mg	227–1506	Cr	6,1–21,6
Na	10–370	Li	4,7
Fe	311–8250	Co	0,01–1,0

A vízdékony
cukrok aránya
néhány tized és
1,9% közötti, a
szénhidrátok
döntő hányadát
a hemicellulóz-
frakció alkotja

A zuzmók száraz tömegének döntő részét, közel 75–80%-át a szénhidrátok teszik ki. Ezek sorában monoszacharidok (D-glükóz, D-galaktóz, D-fruktóz, D-tagatóz, D-xilóz), cukoralkoholok (ribitol, mannitol, volemitol), diszacharidok (szacharóz, trehalóz) találhatóak, százalékos arányban azonban a legtöbb a poliszacharid (hemicellulózok, cellulóz, lichenin, izolichenin). A zuzmó-poliszacharidok közül a homopolimer glukánok (α - és β -glukánok), valamint a heteropolimer galaktomannánok a legfontosabbak. Specifikus, másutt elő nem forduló alkotóként írták le a lichenint ($C_6H_{10}O_5$)_n és az izolichenint ($C_6H_{10}O_5$)_n.

Az Észak-Európában gyakori *Cetraria islandica* zuzmófajból izolálta BERZELIUS svéd vegyész 1813-ban a licheninből és az izolicheninből álló poliszacharid-keveréket. A lichenin hideg vízben oldhatatlan lineáris (1→3)-(1→4)- β -D-glukán, a két kötéstípus aránya 3:7 [16]. A lichenin hideg vízben oldható típusát izolálták az *Evernia prunastri* zuzmófajból, itt az (1→3) kötés dominál, az arány 3:1. A röntgenkrisztallográfiai vizsgálatok szerint a licheninnek hármass, helikális térszerkezete van, ehhez hasonló tulajdonság több, gombából származó, oldható β -glukán molekulát is jellemez. BERZELIUS azonosította a zuzmó hideg vízben oldható, α -glukán frakcióját, amelyet először zuzmókeményítőként (a jódos festés kék színe miatt) írt le. A későbbi szerkezet vizsgálatok szerint a poliszacharidban α -(1→3) és α -(1→4) kötések vannak. Különböző kutatóműhelyek különböző kötésarányokat találtak, a molekula tömege 26 és 2000 kDa közötti, azaz igen változatos. Néhány zuzmófaj szénhidrátfrakcióinak alakulását mutatja be az AKBULUT és YILDIZ adatainak felhasználásával szerkesztett 2. táblázat [17]. A szénhidrátok összesen a zuzmók száraztömegének 80–85%-át alkotják, a vízdékony cukrok aránya néhány tized és 1,9% közötti, a szénhidrátok döntő hányadát a hemicellulóz-frakció alkotja. Mindezt a cellulóz, majd a lichenintartalmak követik. Utóbbi, mint jellemző zuzmókomponens, a különböző fajokban eltérő arányban fordul elő, általában néhány %, bár a *Cetraria* fajok akár 51%-ban is tartalmazhatják. A legtöbb zuzmófaj egyébként kissé kesernyés ízű és nem nagy tápértékű.

2. TÁBLÁZAT. Néhány zuzmófaj szénhidráttartalmai [17]

TABLE 2. Carbohydrate contents of some lichen species [17]

Zuzmók	Vízdékony cukor (%)	Lichenin (%)	Hemicellulóz (%)	Cellulóz (%)	Összes szénhidrát (%)
<i>Cetraria</i> fajok	1,5–1,9	18,8–50,9	25,8–59,7	3,9	82,5–83,9
<i>Alectoria ochroleuca</i>	1,2	45,6	34,6	3,7	85,1
<i>Cladonia</i> fajok	0,3–0,4	1,6–4,1	68,5–73,8	7,3–10,8	80,2–83,7
<i>Peltigera aphtosa</i>	0,4	4,9	35,2	8,3	48,8
Összesítve: min–max	0,3–1,9	1,6–50,9	25,8–73,8	3,7–10,8	48,8–85,1

A zuzmók nem kevés állatfaj élőhelyén és táplálkozásában játszanak kisebb-nagyobb szerepet. Az észak-amerikai Sziklás-hegységben élő vöröshátú erdei pocok (*Myodes glareolus*) és az északi repülő mókus (*Glaucomus sabrinus*) táplálkozásában a zuzmók, ill. bizonyos gombák is jelentős alkotók lehetnek. DUBAY és MTSAI ezen állatok táplálkozási preferenciáit, ill. a tápanyagok emészthetőségét

**Több nagy testű
növényevő
táplálkozásában
szerepet játszanak
a zuzmók,
leginkább télen**

is vizsgálták [6]. Az érintett zuzmófajok főleg a *Bryoria* nemzetséghez tartoznak. Ezek összetételére a kicsi nitrogén- (0,76%) és lipidtartalom (1,20%), ill. a nagy neutrális detergens rosttartalom (Neutral Detergent Fiber, NDF) jellemző (átlag 26%), a savdetergens rosttartalom (Acid Detergent Fiber, ADF) nem mérhető, a nyershamutartalom kicsi. A szerzők megállapították, hogy az említett kisemlősök télen több zuzmót fogyasztanak, de a zuzmótartalmú tápanyagot ilyenkor ki kell egészíteniük nitrogénforrással, mert a csak zuzmót tartalmazó táplálkozás nem biztosítja a nitrogén-anyagcsere egyensúlyát.

A nagyobb testű növényevők közül jónéhány állatfaj jellemezhető azzal, hogy táplálkozásában – különösen télen – szerepet kapnak a zuzmók is. Ide nemcsak a magasabb hegységek állatfajai tartoznak (a kőszáli kecske /*Capra ilex*/, a zerge /*Rupicapra rupicapra*/, a hegyi kecske /*Oreamnos americanus*/), hanem a szarvasok körébe tartozó gímszarvas (*Cervus elaphus*), a vapiti (*Cervus canadensis*), a dám-szarvas (*Dama dama*), a jávorszarvas (*Alces alces*), az őszvérszarvas (*Odocoileus hemionus*) és a villásszarvú antilop (*Antilocapra americana*) is. Meghatározó zuzmófogyasztó (lehet) a rénszarvas (*Rangifer tarandus*). Adott esetben a zuzmófogyasztás felléphet más növényevőknél is (őz: *Capreolus capreolus*). A szakirodalom alapján megállapítható, hogy a tápanyagként (szükség tápanyagként) szolgáló zuzmókat a kis fehérje- és zsírtartalom, a nagy szénhidrátszint (kevés oldható cukor, de sok különböző tulajdonságú poliszacharid – hemicellulóz, cellulóz, lichenin, ill. kevés kitin) jellemzi. A hamutartalmak széles határok között változnak, jelezve, hogy a termőhelyi adottságok és a szóban forgó zuzmófaj szerint eltérő ásványi elem-forrásként jöhetnek szóba. Ez jelezhet kisebb K-, Mg-, nagyobb Ca-tartalmakat, ill. néhány mikroelem különböző mennyiségét. Korábban utaltunk arra, hogy a zuzmók lassú gyarapodású, de hosszabb élettartamú szervezetek. Egyes elemekből tehát képesek jelentősebb mennyiséget felvenni vagy akár csak felületükön megkötni, ami a fogyasztó szervezet számára akár toxikus is lehet.

A lehetséges táplálékforrásként szereplő zuzmók esetében más tényezők is okozhatnak problémát, ilyen pl. a speciális zuzmóanyagok csoportja. A zuzmók világában – hasonlóan a növényekéhez – elsődleges és másodlagos molekulák jelenlétéről beszélhetünk. Az elsődleges anyagcseretermékek univerzálisak, a zuzmók világában is ilyenek az aminosavak, a fehérjék, a poliszacharidok, a poliolok, a vitaminok és a karotinoidok. A másodlagos anyagcsere anyagai nem univerzálisak, inkább bizonyos taxonokra specifikusak, csak néhány anyag fordul elő másutt, pl. gombákban, esetleg egyes növényekben is. A másodlagos molekulák igen stabilak, bioszintézisük genetikailag szabályozott, de sokszor függ az adott taxon morfológiájától vagy akár a termőhely sajátosságaitól is.

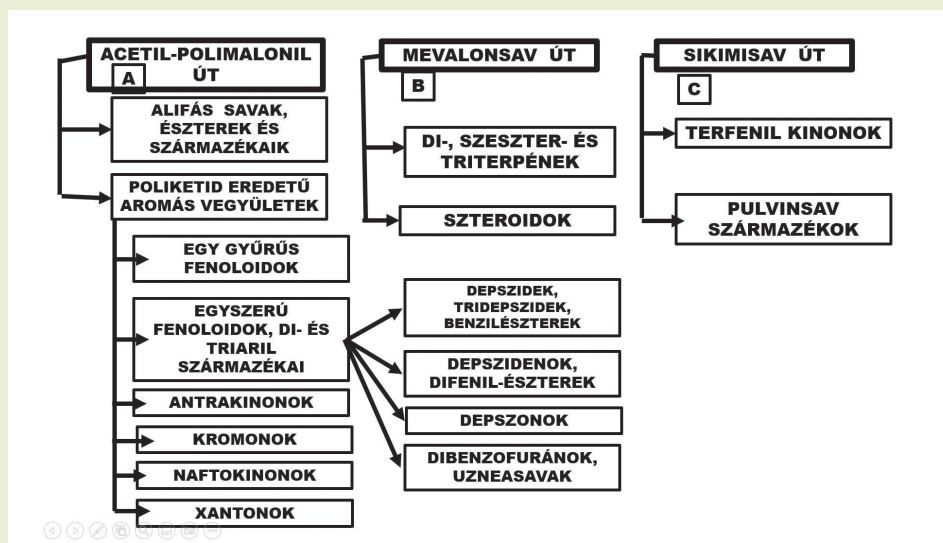
A ZUZMÓK MÁSODLAGOS ANYAGAI

**A másodlagos
zuzmóanyagok
legtöbbször
a zuzmótelep
bélrétegében
lokalizálódnak**

A másodlagos zuzmóanyagok legtöbbször a zuzmótelep bélrétegében (ritkán a kéregben) lokalizálódnak. A zuzmóanyagokra vonatkozó első tudományos összefoglaló 1858-ban jelent meg [18, 19]. A kémiai analitikai és szerkezetkutatási módszerek finomodásával, új és új technikák alkalmazásával rohamosan kezdett nőni a zuzmók ismert másodlagos vegyületeinek a száma. Napjainkra ez több mint ezer [2, 3, 21], s ez a szám tovább növekszik. A zuzmóanyagok csoportosítását a legtöbb szerző bioszintézisükre vezeti vissza, a kérdés tehát az, milyen anyagcsereutakhoz köthető keletkezésük. A bioszintézis szerinti csoportosításukat, néhány fontos példájukat az **5. ábrán** mutatjuk be [2, 22]. A ma ismert másodlagos anyagok nagy része az első csoporthoz, azaz a fenoloid-, ill. poliketid-eredetű molekulákhoz sorolható. A szintéziséhez szükséges szénatomokat a fotobionta-partner autotróf anyagcseréje szolgáltatja és juttatja el mikobionta partneréhez. A másodlagos molekulák egyik legfontosabb funkciója a védekezés, a növényevők, különösen a növényevő gerinctelenek ellen. Szá-

5. ÁBRA. A másodlagos zuzmóanyagok, bioszintézisük három fő iránya (A: acetylmalonil út; B: mevalonsav út; C: shikimisav út) szerinti csoportosításban [2, 22]

FIGURE 5. Secondary lichen substances in the grouping according to their three main biosynthetic ways (A: acetylmalonil way; B: mevalonic acid way; C: shikimic acid way) [2, 22]



mos zuzmóanyag a fogyasztó gerinctelenek lassabb növekedését okozza. Más vegyületek, a zuzmók felső kéregrétegében a beérkező fényenergiát csökkentik. A karotinoidok pl. kettős szerepűek, hiszen a fotoszintézisben járulékos festékként segítenek, ugyanakkor védenek az UV sugárzás fotó-oxidatív hatásától. Az erős napsugárzásnak kitett *Xanthoria* zuzmó közel háromszor annyi karotinoidot tartalmaz, mint az árnyékos helyen élő [23].

ZUZMÓMÉRGEZÉSEK – MÉRGEZŐ ZUZMÓANYAGOK

Az első, publikált állati zuzmómérgezés az 1930-as évek végén, az észak-amerikai Sziklás-hegységben fordult elő. A szóban forgó területen, a szarvasmarhákat és juhokat érintő mérgezésről BEATH számolt be 1939-ben és okként az adott területen nagy számban élő, mai néven *Xanthoparmelia chlorochroa* zuzmófajt jelölte meg [24]. Hosszú időn át nem közöltek újabb zuzmómérgezéses esetet. 2004 február-márciusában azonban tömeges mérgezés történt Wyoming állam délkeleti részében, egy speciális vadgazdasági területen (Red Rim Wildlife Habitat Management Area). 2003–2004 telén tömeges gímszarvaselhullást tapasztaltak [25]. A jelzett időben kb. 800 szarvas mozgott az adott területen. Itt már évek óta igen száraz viszonyok uralkodtak, a terület többé-kevésbé túllegeltetett is volt. 2004. február elején két élő, de elfekvő állat került be a területről az állami állatorvosi laboratóriumba. Ezt követően további, igen rossz állapotú állatokat találtak, először 7, majd 60 ilyen esetet tapasztaltak. Az érintett állatok gyengesége nőtt, de láztalanok voltak, normál pulzus- és légzésszámmal. A vörvizek a 12 állat mindegyikénél emelkedett szérumkreatinkináz-aktivitást mértek, két állat esetében nagyobb szérum-laktátdehidrogenáz és aszpartát-aminotranszferáz aktivitás is megfigyelhető volt. A szérumalbumin- és a kalciumionértékek a legtöbb állatban csökkentek. Az állatokból gyűjtött vizeletminták csak egy esetben tartalmaztak vérvomokat. A laboratóriumi vizsgálatok egyébként kizárták ismert bakteriális, vírus- vagy parazitafertőzések lehetőségét, ill. sok, ismert toxin hatását is. Az izomszövetminták kórszövettani vizsgálatai akut, degeneratív myopathiát mutattak ki. Az érintett állatoknál különböző kezeléseket alkalmaztak, egyeseknél A-, B-, D-, E-vitaminokat és szelént, másoknál gyulladáscsökkentő, ill. kortikoszteroid-kezelést adtak. Egyik állat sem reagált a kezelésekre, mert vagy elpusztultak vagy eutanáziát kellett végrehajtani állapotuk rosszabbodása miatt [25]. A bendőtartalmak mikroszkópos vizsgálata során

**Az USA-ban
több esetben is
leírtak tömeges
zuzmómérgezést
vadon élő
állatokban**

kiderült, hogy valamennyi állat fogyasztott a területen tömeges *Xanthoparmelia chlorochroa* zuzmófajból. A területről körülbelül 50 kg zuzmót gyűjtöttek és néhány állaton etetési kísérletet végeztek. Két héten át adagolták a zuzmóval kevert lucernaszénát. Először a zuzmós keveréket adták, majd naponta csökkentették a lucerna mennyiségét. A három kísérleti szarvas 1,1–3,6 kg zuzmót fogyasztott naponta. Négy nap után narancs-vörös színű vizeletet észleltek. A 3 állatból kettőnél a gyengeséget és bénulásos tüneteket rögzítették, a tiszta zuzmó fogyasztását követő 7–10. napokon az állatokat elaltatták és patológiai vizsgálatot végeztek rajtuk. Degeneratív myopathiát állapítottak meg, amely megegyezett az állományban megfigyelt állatokban tapasztaltakkal.

Az említett zuzmófaj takarmányalkotóként való biztos szerepéről 1972-ben is beszámoltak, a zuzmót kimutatva a bendőben [26]. A korábban említett szerző (BEATH), arra következtetett, hogy a zuzmókban lévő uzneasav tűnik a mérgező komponensnek, hiszen ezt a zuzmó 1,6 %-ban tartalmazza [5, 23]. A toxikózisban fontos szerepe lehet tehát e vegyületnek, bár más anyagok esetleges szerepét sem lehet egyértelműen kizárni. Érdekes, hogy minden érintett állat esetében a járással nem összefüggő vázizmok, ill. a szívizomzat sem volt érintett az izomkárosodásban. A vizelet színeződése nem függött össze a myopathiával, nem találtak veseelváltozásokat egy állatban sem, és a vizeletvizsgálat adatai sem utaltak nephrosusra [23]. Irodalmi adatok jelzik azt, hogy a navahó indiánok az adott zuzmót vörös festékforrásként alkalmazták [27].

A wyomingi eset kapcsán 2004. január 26. és február 8. között 327 állat pusztult el, a becsült összes veszteség 400 és 500 állat között lehetett. A legtöbb érintett állat (84%) nőstény volt, és csak 31 borjú volt az elpusztultak között. A tömeges mérgezés területén élő más állatfajok (villásszarvú antilop, öszvérszarvas) nem voltak érintettek. Bár ugyanott élt néhány ló és szarvasmarha is, a szerzők nem találták nyomát annak (pl. patanyomok, ürülék maradványok a zuzmótelepen), hogy fogyasztottak volna a zuzmóból. A *Xanthoparmelia chlorochroa* zuzmófaj mérgező hatását illetően DAILEY és mtsai juhokkal végeztek etetési modellkísérleteket [28]. A zuzmók különböző termőhelyeiről gyűjtött mintáit lucernaszénával keverve adták az anyajuhok számára, majd naponta növelték a zuzmó arányát, a 10. napon már tiszta zuzmót fogyasztottak az állatok, egészen a 21. napig (3–3 állat). A legerősebb klinikai tüneteket mutató állatcsoportnál először a vörös vizelet, majd egyéb tünetek jelentkeztek. Lokomotoros rendellenességek – különösen a reggeli órákban – fejlődtek ki gyorsan két állatnál, beleértve a merev lábú, nyúlszerű, ugráló járást, a kerítés darabokra való támaszkodást. Minden kísérleti állatnál emelkedett kreatinkináz-aktivitást mértek. Valamennyi vizeletminta vörös színű volt, de mentes hemoglobintól és myoglobintól. Az említett tüneteket mutató állatok izomszöveteinek változásai csak a vázizomokra terjedtek ki. Az etetési kísérletek során az állatok inkoordinációja inkább izom-, mint idegrendszeri eredetűnek látszott.

DAILEY és mtsai egy másik kísérletben a juhoknak tiszta uzneasavat adagoltak [29]. Az adott dózisú uzneasavat melaszos szuszpenzió formájában juttatták a lucernaszénára, az így kezelt takarmányadagokat 7 napig kapták az állatok. Az uzneasavadagok hatása erősen megnövekedett a negyedik-ötödik napon, mindkét állat fokozatosan súlyosbodó tüneteket (hasi diszkomfort, letargia) mutattak, az egyik a hatodik, a másik a hetedik napon pusztult el. Mindkét állatnál extrém nagy LDH- (tejsav-dehidrogenáz), AST- (aszpartát-aminotranszferáz) és kreatinkináz-aktivitások voltak mérhetőek a negyedik-ötödik napokon, a hatodik napon nagy, de már csökkenő értéket tapasztaltak. Az egyes izmok kórszövettani vizsgálatakor különböző vázizomelfajulásokat, -károsodásokat találtak. Úgy tűnik tehát, hogy az uzneasav jelentős dózisa – időben növekvő módon – izomdegenerációt okoz már néhány nap alatt is. E magyarázatot a három enzim növekvő aktivitása is alátámasztotta.

**Az elhullott
állatokban megfigyelt
vázizomkárosodásért
a zuzmók
uzneasavkomponense
tehető felelőssé**

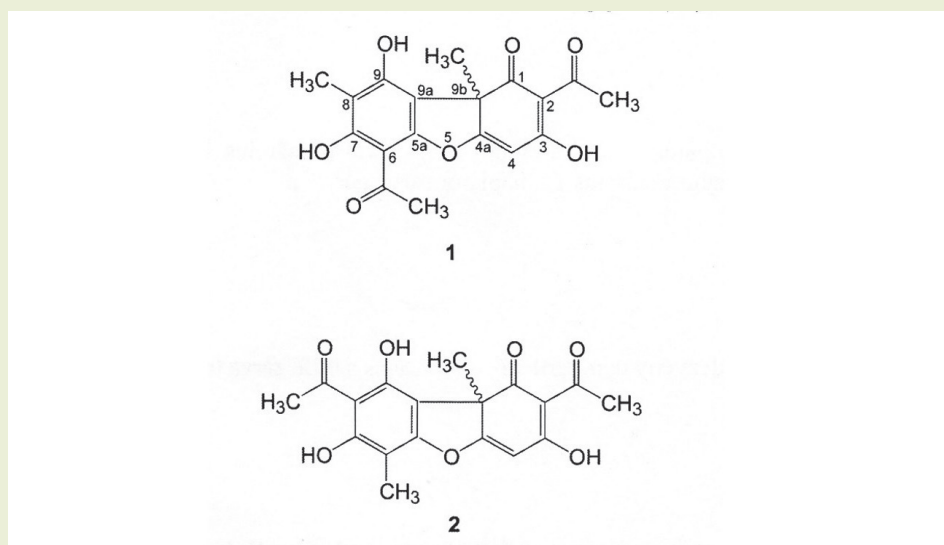
MÉRGEZŐ ZUZMÓALKOTÓK

1. UZNEASAV

Az uzneasavat, mint a zuzmóvilág gyakori másodlagos anyagcseretermékét, először 1844-ben írták le [30]. A molekula egy dibenzo-furandion származék, összegképlete $C_{18}H_{16}O_7$, szerkezetét a 6. ábra mutatja be (6. ábra 1), a molekula teljes neve: 2,6-diacetil-7,9-dihidroxi-8,9b-dimetildibenzo[*b,d*]furán-1,3(2*H*,9*bH*)-dion. Az uzneasav sárga, kristályos vegyület, amely a zuzmótelepek kéregrétegében fordul elő. Két enantiomer formája van, (+) és (–), amit a 9b pozícióban lévő metilcsoport helyzete határoz meg. További természetes izomer az izouzneasav (6. ábra 2), ahol az A gyűrű szubsztitúciós szerkezete különbözik [31]. A molekula három OH-csoportja

6. ÁBRA. Az uzneasav kémiai szerkezete (uzneasav: 1; izouzneasav: 2)

FIGURE 6. Chemical structure of usnic acid (1: usnic acid; 2: isousnic acid)



közül a harmadik pozícióban lévő a legerősebb savas karakterű (a keto-csoport induktív hatása nyomán), a hetedik és a kilencedik pozícióban lévő OH-csoportok kevésbé savasak [31]. Molekulánk erősen lipofil, semleges és anionos formában is, ennek következménye, hogy a molekula biokémiai „szétkapcsolóként” működhet, hasonlóan a közismert 2,4-dinitro-fenol ilyen hatásához [32]. Az uzneasav passzív diffúzióval jut át a mitokondrium belső membránján a mátrixba, ahol ionizálódva proton szabadul fel. Végül is protongradiens alakul ki a belső membránon és ez szétkapcsolja az elektrontranszportot és az energiatermelést. Ez a jelenség – amelyet sok *in vitro* vizsgálat igazol – játszhat főszerepet a molekula májkárosító hatásában [32]. MOREIRA és mtsai állatkísérletekben igazolták, hogy az uzneasav hatása 2,5 μ M koncentrációig főleg szétkapcsolóként érvényesül a májsejtekben [33]. Nagyobb koncentrációk esetén további anyagcserehatások, komplikációk léphetnek fel. Az uzneasav egyébként széleskörben kimutatható a zuzmóvilágban, sok nemzetség fajaiban (*Cladonia*, *Lecanora*, *Usnea*, *Parmelia*, *Evernia*) fordul elő.

Az uzneasav emberre gyakorolt hatása a bőrön kifejtett irritációban, kontakt dermatitiszben vagy a kötőhártya irritációjában, gyulladásában ismert (erdei munkások, favágók esetei). Érzékenység is kialakulhat az emberben e vegyületekre, hiszen sokféle kozmetikai termék (parfümök, izzadásgátlók, napvédő termékek) tartalmaz uzneasavat, ill. általában zuzmókat.

Az uzneasav egyes humán táplálékkiegészítő készítmények alkotórésze [33], mert a testtömeg csökkenését idézi elő. Egy esetbeszámoló tárgyalja pl. a 28 éves testépítő hölgy esetét, aki többféle táplálékkiegészítő és zsírégető készítményt szedett, amely készítmények tablettákként 4 és 12 mg uzneasavat is tartalmaztak [34]. Az egyébként egészséges páciens állapota a készítmények egyhónapos

Az uzneasav emberben bőrirritációt, kontakt dermatitist vagy a kötőhártya-iritációt, -gyulladást okoz

A bendő mikrobiótája képes lebontani jelentős uzneasav-adagokat is

szedése után igen gyorsan romlott, kimerült lett, nem tudta gyakorlatait végezni, rossz közérzete volt és a sárgaság tünetei jelentkeztek. A vérvizsgálat paraméterei szinte minden esetben igen magas értékeket mutattak (bilirubin, enzimaktivitások stb.). Az illetőn májátültetést végeztek, az eltávolított májrészlet súlyos elhalást és parenchyma-kollapszust mutatott [34].

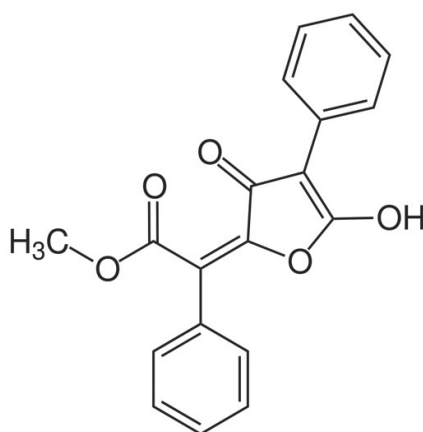
A növényevő állatokon (rénszarvasok, juh és szarvasok) tett megfigyelések, ill. etetési kísérletek szerint a nagy dózisú uzneasav jellegzetes (lásd korábban), akár halálos végű megbetegedéseket (ataxia, végtagbénulások stb.) okoz. Klasszikus toxikológiai adatok jelzik, hogy a 10 mg/ttkg dózissal kezelt macskák anyagcseréje felgyorsult, amit a hyperventilláció, a nagyobb oxigénfelvétel, a testhőmérséklet emelkedése mutatott [31]. A molekula LD_{50} -értéke egérben 25 mg/ttkg, patkányban és nyúlban 30 mg/ttkg, míg kutyában 40 mg/ttkg [31]. A rénszarvasok esetében, ahol a zuzmófogyasztás szinte rendszeresnek mondható, részletesebben vizsgálták az uzneasav és a bendő baktériumflórájának viszonyát. SUNDSET és mtsai új baktériumot izoláltak a bendőből (*Eubacterium rangiferina*), amely az uzneasav (sőt néhány más zuzmóanyag) jelenlétében is nőni és működni képes [35]. Az idézett szerző munkacsoportja etetési kísérletében a hím gímszarvasok három héten át fogyasztották *ad libitum* a kontroll tápanyagot, majd a *Cladonia stellaris* zuzmófaj volt a kísérleti takarmány 4 héten át (9,1 mg uzneasav/g szárazanyag). Az állatok számított uzneasavfelvétele 91–117 mg/ttkg volt naponta. Mindezek ellenére sem az uzneasavat, sem származékait nem találták sem a bendőfolyadékban, sem a vizeletben vagy a bélsárban. A kísérlet eredménye azt jelzi, hogy a felvett, jelentős uzneasavadagot gyorsan és teljesen lebontja a bendő mikroorganizmus-közössége [36].

2. VULPINSAV ÉS A FARKASZUZMÓ

Ezt a másodlagos zuzmóanyagot 1925-ben izolálták, a sárga színű molekula a pulvinsav észterszármazéka, amely eredendően a fenilalanin és a tirozin aromás aminosavakból származtatható (7. ábra). A pulvinsav mérgező hatású a húsevő emlősökre, ill. rovarokra és puhatestűekre, de nincs ilyen hatása a nyúlra és az egérre [37].

7. ÁBRA. A vulpinsav molekulája

FIGURE 7. Molecule of the vulpinic acid



A farkaszuzmó (*Letharia vulpina*) néhány (2–7) centiméteres, sárgás-zöldes színű, elágazó faj, amely a természetben tűlevelű és lombos fák kérgén, ill. faanyagán, kezeletlen fából készült faházakon, zsindelyeken, kerítésoszlopokon fordul elő, főleg Észak-Amerikában, de megtalálható Észak- és Dél-Európa hegyvidékein,

**Vulpisavat tartalmazó
farkaszuzmót
használtak farkasok
és rókák mérgezésére**

a Kaukázusban, a Krím félszigeten, sőt Észak-Afrikában is. Ma már Európában többnyire ritka, veszélyeztetett faj. A zuzmófaj tudományos története LINNÉ névadásával kezdődik. 1751-ben írta le a fajt, megjegyezve, hogy e zuzmót gyapjúruhák sárga festésére alkalmazzák. A zuzmó használatának gyökeresen más lehetőségéről árulkodik a Skandináv félsziget néprajzi múltja és a faj etnográfiai eredetű elnevezése. A zuzmó mérgezőszerként való hasznosítása főként a Skandináv félsziget középső részére és Észak-Kaliforniára vezethető vissza [38]. Az acsomavi vadászok nyílméregként alkalmazták mókusok elejtésére. Uppsalában JOHANNES SCHEFFERUS (1626–1679) számolt be a zuzmó rókák elleni használatáról. Egy dán botanikus (JØRGEN TYGE HOLM) jó 100 évvel később tájékoztatta LINNÉT, hogy a norvég vadászok porrá törlik a zuzmót, majd egy rénszarvastetemre helyezve megfagyasztják, így készítve csalétket a farkasok (rókák) számára. Sokféle néprajzi megfigyelés és publikáció nyomán CARL SANTESSON toxikológus foglalkozott behatóan a kérdéssel [39]. A farkaszuzmó hatóanyaga a 6–12 %-os mennyiségben jelenlévő szagtalan, íztelen vulpinsav. A vulpinsav toxicitását vizsgálva különböző állatfajokra megállapították, hogy a macskák sokkal érzékenyebbek, mint más fajok (béka, egér, nyúl). A ragadozók általában érzékenyebbek, míg a rágcsálók és pl a sün. nagyobb dózisoknak is ellenáll. A macskának adott 30 mg/ttkg adag már letális volt. Összegezve a farkaszuzmó toxicitásának irodalmát: történeti és néprajzi adatok igazolják a farkas (róka) elleni csalétekként játszott szerepét; a vulpinsav toxikus volta kétségtelen.

3. MIKROCISZTINEK

Egyes zuzmótaxonok – fotoszintetikus partnereik révén – olyan toxinokat is képesek szintetizálni, amelyek korábban, önállóan élő cianobaktériumok nyomán váltak ismertté. Ilyenek a mikrocisztinek, amelyek bemutatását a szabadon élő partnereikkel kapcsolatos ismeretek áttekintésével kell kezdenünk.

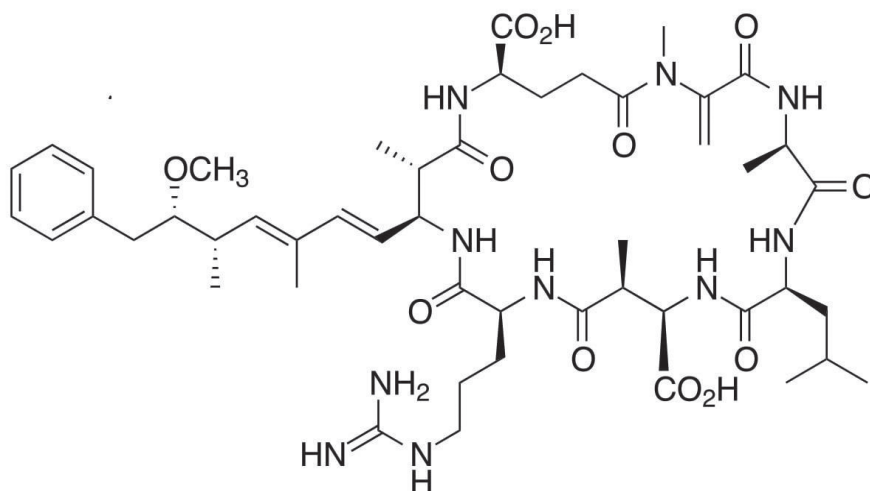
A szabadon élő cianobaktériumok mikrocisztin-termelése

A mikrocisztin-vegyületcsoportot termelő cianobaktériumok (kéalgák) a különböző vizek néhol tömeges fajai. Lehetséges mérgező hatásukra vonatkozó első adatok egy kínai hadvezértől származnak, aki a „színes vizet” ivó katonák mérgezéséről számolt be egy dél-kínai folyó mellől. Az első tudományos publikáció 1878-ban jelent meg és egy ausztrál tó melletti mérgezésről tudósított. A múlt század végén sok tudományos vizsgálat írta le egyes cianobaktérium-nemzetségek (*Anabaena*, *Microcystis*, *Oscillatoria*, *Nostoc*) hatóanyagait. A mikrocisztinek ciklikus hepta-peptidek csoportjába tartozó, viszonylag kis molekulák (8. ábra) [40]. A lineáris molekulák az egyes aminosavak N- és C-terminálisainak kondenzációival képeznek ciklikus szerkezetet. A heptapeptideket alkotó aminosavak között szokatlan szerkezetű, nem fehérjealkotó aminosavakat is találunk. Ilyen pl. az adda, a 3-amino-9-metoxi-2,6,8-trimetil-10-fenil-4,6-diénessav [41]. A ciklikus peptidek molekulatömege 1000 Dalton körüli, vízdékonyak és általában nem képesek áthaladni a sejtmembránokon: felvételük speciális szállítóvegyületeket igényel. A mikrocisztinek igen stabilak vizes oldatban, a molekulák félléletideje 3 hét, pH = 1-nél, és 40 °C-on, forralás és mikrohullámú kezelés hatására sem bomlanak le. A ma ismert mikrocisztinek száma százas nagyságrendű. A vegyületek mérgező hatásának alapja, hogy gátolni képesek egy kulcsenzim, a szerin/treonin-proteinfoszfatazok különböző típusait [40]. A gerincesek testében a mikrocisztinek főként a májsejtekben halmozódnak fel, ami végül is a sejtszerkezet irreverzibilis károsodását okozza. Felborul a sejtek normális oxidáns/antioxidáns aránya, ami végül a DNS-károsodáshoz, ill. a sejt pusztulásához vezet. A mikrocisztinek más állati szervekben: a vesében, a szívben, az ivarmirigyekben, sőt az izomzatban is felhalmozódhatnak, mind gerinces, mind gerinctelen állatok esetén. A gerinceseknél a hepatotoxikus LD₅₀-érték fajtól függően 50 és 300 µg/ttkg közötti.

**A cianobaktériumok
által termelt rendkívül
stabil mikrocisztinek
kifejezett májkárosító
hatásúak**

8. ÁBRA. A mikrocisztin LR ciklikus peptid kémiai szerkezete

FIGURE 8. Chemical structure of the cyclic peptide microcystin LR



Mikrocisztinek okozta humán mérgezések viszonylag ritkán fordulnak elő, bár pl. Braziliában (Curuaru városában) 50 páciens halt meg neuro- és hepatotoxikus tüneteket mutatva [38].

Állatkísérletekben a mikrocisztinek elsősorban hepatotoxikus ágensként működnek, egérrel végzett kísérletekben akár már 20 perc után jelentkezik ilyen hatásuk, néhány óra után a májsejtek elpusztulnak, a toxinok hosszútávú, krónikus májkárosodást okozhatnak, ilyenkor már karcinogénnek is bizonyultak. A használatok esetében tapasztalt tünetek: hasmenés, hányás, gyengeség, elfekvés és sok esetben halál.

A zuzmótársulások mikrocisztinjei

A zuzmók 13%-ánál állapították meg, hogy fotobiontái cianotoxinokat állítanak elő. A leggyakoribb ilyen cianobaktériumok a *Nostoc* nemzetséghez sorolhatók [41, 42]. KAASALAINEN és mtsai négy kontinensről származó, 803 zuzmómintát teszteltek a mikrocisztin szintéziséért felelős enzimkomplex génszakaszára nézve [43]. A vizsgálatok során a minták 12%-ából mutatták ki a keresett enzimek génszakaszát vagy magukat a mikrocisztineket. Eddig 50 új, ismeretlen vagy alig ismert mikrocisztin-típust találtak [43]. Pozitív eredményt egyébként a skóciai minták 58%-ában, a norvég minták 30%-ában, az oregoni minták 21%-ában találtak. A finn kutatócsoport eredményeiből az is következik, hogy a cianobaktérium-komponens toxikus heptapeptidjeinek termelése globális jelenség és sok zuzmópopulációban fordul (vagy fordulhat) elő. A cianotoxinok azonosított szerkezeti típusai arra utalnak, hogy a zuzmó-életközösség fontos tere lehet a cianobaktériumok diverzifikációjának.

Az említettek gyakorlati jelentősége az, hogy a zuzmók nemcsak gombaalkotójuk, hanem fotoszintetikus partnerük mérgező terméke révén is jelenthetnek, okozhatnak toxikológiai problémát az őket fogyasztó vadonélő vagy használatok számára.

EGYÉB TOXIKÓZISOK LEHETŐSÉGEI A ZUZMÓK KÖRÉBEN

Korábban említettük, hogy bizonyos zuzmótaxonok jó bioindikátorként használhatók, különösen a levegő tisztaságának vagy éppen szennyezettségének a jelzésére. A zuzmók lassú növekedésük, nagy felületük és jelentős tűrőképességük mellett kitettek lehetnek különböző ásványi elemek, akár a nehézfémek jelentős

**A zuzmók
13%-ánál
állapították meg,
hogy fotobiontái
mikrocisztineket
állítanak elő**

mértékű hatásainak is. A nagy koncentrációban egyébként káros nehézfémeket képesek számukra inaktív állapotban felhalmozni telepükben.

A végzett mérések szerint pl. a közép-skandináviai, réztartalmú, pirites kőzetben élő zuzmók 5%-ban halmoztak fel rezet vagy a *Lecanora polytropa* faj 1,35% rezet akkumulál, amelynek 50%-a kicserélhető formában volt jelen [44]. A zuzmók nehézfém-felhalmozása dinamikus folyamat. A különböző fémtartalmú oldatokba merített zuzmók gyorsan akkumulálják a fémeket, ez a folyamat főként fiziko-kémiai jellegű, amit több faktor, így főként a pH és a hőmérséklet erősen befolyásolhat. A pH savanyodása és a magasabb hőmérséklet gyorsítja az anyagok felvételét. A bejutó elemek legtöbbször kationokként kötődnek a sejtfalakhoz, ami főként karboxil- és foszfát-csoportok révén történik. A fémek kötése rendszerint együtt jár protonok felszabadulásával.

Témánk, azaz a mérgező zuzmók szempontjából előállhat olyan helyzet, hogy a zuzmópopulációk, valamilyen környezeti okra visszavezethetően, adott elemből jelentős mennyiséget vesznek fel, ill. tartalmazznak, így, ha azt az állatok takarmányként hasznosítják, akár toxikózis is történhet.

Korunk drámaian változó klimatikus viszonyai között olyan takarmányhiányok is felléphetnek, amikor a nagy tűrőképességű zuzmók helyi jelentősége felértékelődik. Számíthatunk arra is, hogy egyes zuzmótaxonok cianobaktérium-komponensei májkárosító mikrocisztinek termelése révén válhatnak ki toxikózisokat.

IRODALOM

- Hawksworth DL, Grube M (2020) Lichens redefined as complex ecosystems. *New Case Study from Malaysia. Sustainability* 14: 7254 doi.org/10.3390/su14127254
- Phytol. 227: 1281–1283 <https://doi.org/10.1111/nph.16630>
- Molnár K (2011) A *Hypogymnia physodes* (L.) Nyl. zuzmófaj populációi depszid- és depszidon-típusú szekunder anyagcseretermékeinek analitikai vizsgálata és molekuláris genetikai elemzése. PhD értekezés, Pécsi Tudományegyetem.
- Farkas E (2007) Lichenológia – a zuzmók tudománya. MTA Ökológiai és Botanikai Kutatóintézete, Vácrátót, pp. 193.
- Spribile T, Tuovinen V, Res P, Vanderpool D, Wolinski H, Alme CM, Schneider K, Stabentheiner E, Heller MT, Thor G, Mayrhofer H, Johannessen H, McCutcheon JP (2016) Basidiomycetes yeasts in the cortex of ascomycota macrolichens. *Science* 353:488–492 <https://doi.org/10.1126/science.aaf8287>
- Zhao Y, Wang M, Xu B (2021) A comprehensive review on secondary metabolites and health-promoting effects of edible lichen. *J Funct Foods* 80:104283 <https://doi.org/10.1016/j.jff.2020.104283>
- Dubay SA, Hayward GD, Del Rio CM (2008) Nutritional value and diet preference of arboreal lichens and hypogeous fungi for small mammals in the Rocky Mountains. *Can J Zool* 86:851–862 <https://doi.org/10.1139/Z08-054>
- Elkhateeb WA, Daba GM (2020) Lichens – masters of extraordinary symbiosis with potent pharmaceuticals. *Egypt Pharm J* 19:197–201 https://doi.org/10.4103/epj.epj_11_20
- Gautam AK, Yadav D, Bhgyawant SS, Sing PK, Jin JO (2021) Lichen: A comprehensive review on Lichens as natural sources exploring nutritional and biopharmaceutical benefits. *Progr Nutr* 23: e2021153 <https://doi.org/10.23751/pn.v23i3.9833>
- Yang MX, Derkota S, Wang LS, Schneidegger C (2021) Ethnolichenology – The use of Lichens in the Himalayas and Southwestern Parts of China. *Diversity* 13: 330. doi.org/10.3390/d13070330
- Abas A, Aiyub K, Awang A (2022) Biomonitoring Potentially Toxic Elements (PTEs) Using Lichen Transplant *Usnea misaminensis*: A
- Schmull M, Brown DL (2009) *Pseudovernia furfuracea*, the mummy's lichen at the Farlow Herbarium. *Opuscula Philolichenum* 6:45–50
- Shukla P, Upreti DK, Nayaka S, Tiwari P (2014) Natural dyes from Himalayan lichens. *Ind J Trad Knowl* 13:195–201
- Illana-Esteban C (2016) Lichen used in perfumery. *Bol Soc Micol Madr* 40:217–223.
- Furmanek L, Czarnota P, Seaward MRD (2022) A review of the potential of lichen substances as antifungal agents: the effects of extracts and lichen secondary metabolites on *Fusarium* fungi. *Arch Microbiol* 204:523 <https://doi.org/10.1007/s00203-022-03104-4>.
- Glew RS, Vanderjagt DJ, Chuang LT, Huang YS, Millson, M, Glew RH (2005) Nutrient content of four edible wild plants from West-Africa. *Plant Foods Hum Nutr* 60:187–193 <https://doi.org/10.1007/s11130-005-8616-0>
- Olafsdottir ES, Ingolfssdottir K (2001) Polysaccharides from Lichens: Structural Characteristics and Biological Activity. *Planta Med* 67:199–208 <https://doi.org/10.1055/s-2001-12012>
- Akbulut G, Yildiz A (2010) An Overview to Lichens: The Nutrient Composition of Some Species. *Kafkas Üniv Fen Bil Enst Derg* 3:79–86
- Gmelin L (1858) *Handbuch der organischen Chemie*, Vol. V. 94–97
- Zopf W (1907) Die Flechtenstoffe in chemischer, botanischer, pharmakologischer und technischer Beziehung. G. Fischer Verlag, Jena pp. 449
- Cocchietto M, Skert N, Nimis PL, Sava G (2002) A review of usnic acid, an interesting natural compound. *Naturwissenschaften* 89:137–146 <https://doi.org/10.1007/s00114-002-0305-3>
- Molnár K, Farkas E (2010) Current results on Biological Activities of Lichen Secondary Metabolites: A Review. *Z Naturforsch C J Biosci* 65:157–173 <https://doi.org/10.1515/znc-2010-3-401>

23. Elix JA, Stocker-Wörgötter E (2008) Biochemistry and secondary metabolites. In: Nash TH (ed.) Lichen Biology second edition, Cambridge University Press, 104–133
24. Bhattacharyya S, Rani Deep R, Singh S, Nayak B (2016) Lichen Secondary Metabolites and Its Biological Activity. American J. of Pharmtech Research 6:28–44
25. Beath OA (1939) Poisonous plants and livestock poisoning. Wyoming Agricultural Experiment Station Bulletin 231:49–53
26. Cook WE, Raisbeck MF, Cornish TE, Williams ES, Brown B, Hiatt G, Kreeger TJ (2007) Paresis and Death in Elk (*Cervus elaphus*) Due to Lichen intoxication in Wyoming. J Wildl Dis 43:498–503 <https://doi.org/10.7589/0090-3558-43.3.498>
27. Marcum CI (1980) Summer fall food habits and forage preferences of a western Montana elk herd. In: North American elk: Ecology, behavior and management. Boyce MD, Hayden-Wang LD (eds.). University of Wyoming, Laramie, Wyoming, pp. 54–62.
28. Brodo IM, Sharnhoff SD, Sharnhoff S (2001) *Xanthoparmelia chlorochroa*. In: Lichens of North America, Yale University Press, New Heavens and London pp. 795
29. Dailey R, Montgomery DL, Ingram JT, Siemion R, Raisbeck MF (2008) Experimental reproduction of tumbleweed shield lichen (*Xanthoparmelia chlorochroa*) poisoning in a domestic sheep model. J Vet Diagn Invest 20:760–765 <https://doi.org/10.1177/104063870802000607>
30. Dailey R, Montgomery DL, Ingram JT, Siemion R, Vasquez M, Raisbeck MF (2008) Toxicity of the Lichen Secondary Metabolite (+)-Usnic Acid in Domestic Sheep. Vet Pathol 45:19–25 <https://doi.org/10.1354/vp.45-1-19>
31. Knop W (1844) Chemisch-physiologische Untersuchung über die Flechten. Annalen der Chemie und Pharmazie 49:103–124
32. Ingolfssdottir K (2002) Usnic acid. Phytochemistry 61:729–736 [https://doi.org/10.1016/S0031-9422\(02\)00383-7](https://doi.org/10.1016/S0031-9422(02)00383-7)
33. Guo L, Shi Q, Fang JL, Mei N, Ali AA, Lewis SM, Leakey JEA, Frankos VH (2008) Review of Usnic Acid and *Usnea barbata* Toxicity. J Environ Sci Health C Environ Carcinog Ecotoxicol Rev 26:317–338 <https://doi.org/10.1080/10590500802533392>
34. Moreira CT, Oliveira AL, Comar JF, Peralta RM, Bracht A (2013) Harmful effects of usnic acid on hepatic metabolism. Chem Biol Interact 203:502–511 <https://doi.org/10.1016/j.cbi.2013.02.001>
35. Krishna YR, Mittal V, Grewal P, Fiel M, Schiano T (2011) Acute liver failure caused by far burners and dietary supplements: A case report and literature review. Can J Gastroenterol 25:157–160 <https://doi.org/10.1155/2011/174978>
36. Sundset MA, Kohn A, Mathiesen SV, Praesteng KE (2008) *Eubacterium rangiferina*, a novel usnic acid resistant bacterium from reindeer rumen. Naturwissenschaften 95:741–749 <https://doi.org/10.1007/s00114-008-0381-0>
37. Sundset MA, Barboza PS, Green TK, Folkow LP, Blix AS, Mathiesen SD (2010) Microbial degradation of usnic acid in the reindeer rumen. Naturwissenschaften 97:273–278 <https://doi.org/10.1007/s00114-009-0639-1>
38. Sachin MB, Mahalakshmi TR, Kekuda TRP (2018) Insecticidal efficacy of lichens and their metabolites – A mini review. J of Applied Pharmaceutical Science 8:159–164
39. Svanberg I, Stahlberg S (2017) Killing wolves with lichen. Wolf Lichen *Letharia vulpina* (L.) Hue, in Scandinavian Folk Biology. Swedish Dialects and Folk Traditions 140:173–187
40. Santesson CG (1939) Einiges über die giftige Fuchs- oder Wolfsflechte (*Letharia vulpina* (L.) Vain.). Acta Soc Med Ups 45:1–8
41. Vasas G (2014) Algavirágzások környezetterhelése és toxinjainak variabilitása. MTA doktori értekezés, Debreceni Egyetem, pp. 195.
42. Du X, Liu H, Yuan L, Ma Y, Wang R, Chen X, Losiewicz MD, Guo H, Zhang H (2019) The Diversity of Cyanobacterial Toxins on Structural Characterization, Distribution and Identification: A Systematic Review. Toxins 11:530 <https://doi.org/10.3390/toxins11090530>
43. Kaasalainen U, Jokela J, Fewer DP, Sivonen K, Rikkinen J (2009) Microcystin Production in the Tripartite Cyanolichen *Peltigera leucophlebia*. Mol Plant Microbe Interact 22:695–702 <https://doi.org/10.1094/MPMI-22-6-0695>
44. Kaasalainen U, Fewer DP, Jokela J, Wahlstein M, Sivonen K, Rikkinen J (2012) Cyanobacteria produce a high variety of hepatotoxic peptides in lichen symbiosis. Proc Natl Acad Sci 109:5886–5891 <https://doi.org/10.1073/pnas.1200279109>
45. Backor M, Loppi S (2009) Interaction of lichens with heavy metals. Biol Plant 52:214–222 <https://doi.org/10.1007/s10535-009-0042-y>

Közlésre érkező: 2023. jan. 11.