

ULOGA I ZNAČENJE SEKUNDARNIH BILJNIH METABOLITA U ISHRANI
BILJOJEDA

J. Rogošić, T. Šarić, I. Župan, Z. Šikić

Sažetak

Biljni sekundarni metaboliti su vrlo raznolike vrste molekula prisutne u većini vaskularnih biljaka. Ti prirodni biljni spojevi ne sudjeluju u primarnom metabolizmu biljke. U većim koncentracijama štite biljku od biljojeda i raznih štetnika, djelujući negativno na njihove stanične i metaboličke procese. U nižim dozama i koncentracijama mogu imati potpuno blagotvoran utjecaj na ishranu i zdravlje životinja.

U ovom radu donosimo moguće učinke biljaka s ljekovitim svojstvima na hranidbeno ponašanja životinja koje nastaje kao posljedica ishrane mediteranskim grmovima bogatim sekundarnim biljnim metabolitima. Taj mehanizam – hranidbeno ponašanje životinja uvjetovano posljedicama – ukazuje da životinje ispašom u mediteranskim pašnjačko-šumskim sastojinama s raznolikim biljnim vrstama mogu zadovoljiti svoje prehrambene potrebe samostalnim odabrom biljaka s ljekovitim svojstvima kako bi se neutraliziralo negativno djelovanje biljaka s visokim sadržajem nepoželjnih biljnih spojeva. Razumijevanje ponašanja životinja pri ishrani različitim biljnim vrstama važno u je prvom redu radi zdravstvenog stanja i dobrobiti životinja, smanjenja razine stresa i straha, te mogućnosti otkrivanja ranog stadija bolesti životinja. Stoga, strategija ispaše u biokemijski / biološki raznolikim prirodnim ekosustavima trebala bi omogućiti preživačima da ispolje svoje hranidbene sklonosti prema svim biljnim vrstama prisutnim u pašnjačkoj zajednici.

Ključne riječi: mediteranski grmovi, biljojedi, sekundarni biljni metaboliti, tanini, terpeni, saponini, ljekovito bilje.

Uvod

Mediteranski prirodni pašnjaci odlikuju se bogatstvom biljnih vrsta koje se međusobno razlikuju po okusu, mirisu, teksturi i količini hranjivih tvari. Većina tih biljaka sadrži različite skupine sekundarnih biljnih spojeva koji - ako ih biljka sadrži u prekomjernim količinama - mogu imati negativan učinak na stoku, zbog svojih negativnih djelovanja na stanične i metaboličke procese (Cheeke i Shull, 1985; Cheeke, 1998). Međutim, mnogi od tih sekundarnih biljnih spojeva u odgovarajućim dozama i koncentracijama mogu imati ljekovit učinak na zdravlje životinja. Dobro je poznat i objašnjen način na koji sekundarni biljni metaboliti utječu na izbor hrane/biljnih vrsta od strane biljojeda (McArthur i sur., 1991; Duncan i sur., 1994; Provenza i sur., 2003a). Isto tako, mnoga su istraživanja (Kronberg i Walker 1993; Cheeke 1998) potvrdila značajne razlike među preživačima u odnosu na toleranciju i kemijsku otpornost organizma prema tim spojevima. Preživači koji se hrane brstom i koji brste i pasu imaju veću jetru u odnosu na tjelesnu težinu od preživača koji se isključivo hrane ispašom (Hofmann 1989; McArthur i sur., 1991), a samim time imaju i veći kapacitet za detoksikaciju sekundarnih biljnih metabolita. Općenito, zeljanice i drvenaste biljne vrste sadrže više sekundarnih biljnih metabolite od trava. Često se uočava da preživači koji se prvenstveno hrane ispašom trava odabiru manje količine zeljastih i/ili drvenastih biljnih vrsta (Hansen i Child, 1980), iako te vrste mogu sadržavati značajne količine hranidbenih tvari i biti u izobilju nazočne u pašnjačkoj sastojini.

Životinje bolje zadovoljavaju svoje hranidbene potrebe kada na raspolaganju imaju raznovrsniju krmu koja se razlikuje u hranjivim tvarima i sekundarnim biljnim metabolitima, nego kada su ograničene na izbor samo jedne vrste hrane (Provenza i sur., 2003a; 2003b; Rogošić i sur., 2007a; 2008). U intenzivnim stočarskim proizvodnim sustavima, životinje su često hranjene sa svega nekoliko krmnih usjeva, čime su koncentracije i raznovrsnosti sekundarnih biljnih spojeva u obroku životinje znatno smanjeni. S druge pak strane u prirodnim pašnjačkim sastojinama, životinjama se pruža mogućnost izbora većeg broja pašnjačkih vrsta.

Prof.dr.sc. Jozo Rogošić; mr. Tomislav Šarić, dr.vet.med.; dr.sc. Ivan Župan; dr.sc. Zoran Šikić; Odjel za ekologiju, agronomiju i akvakulturu, Sveučilište u Zadru, Trg Kneza Višeslava 9, 23 000 Zadar, Hrvatska.
e-mail: jrogosic@unizd.hr.

Na taj način, one potencijalno mogu konzumirati različite koncentracije i skupine sekundarnih biljnih spojeva od kojih mogu imati koristi u svojoj prehrani. U odgovarajućim dozama i koncentracijama, sekundarni biljni spojevi mogu ispoljavati izravne koristi za preživače koji se očituje kroz suzbijanje bakterija, parazita i gljivica koji nastanjuju tijelo biljojeda te uzrokuju slabljenje općeg zdravstvenog stanja (Engel, 2002). Priroda takvog dvostrukog djelovanja (otrov/lijek) samo je pitanje doze i koncentracije sekundarnih biljnih produkta, trenutnog fiziološkog stanja životinje i njezine tolerancije prema određenom kemijskom spoju (Plotkin, 2000).

U novije vrijeme, sekundarni biljni metaboliti sve se više prepoznavaju kao spojevi važni za zdravlje životinja i njihovu prehranu, iako je donedavno prevladavalo mišljenje veterinara, agronoma i ekologa da oni imaju samo negativan učinak na zdravlje i prehranbene navike biljojeda (Dawson i sur., 1999). Međutim, konzumiranje biljka s visokim sadržajem tanina djeluje tako da biljojedi smanjuju infestiranost unutarnjim parazitima, a vezivanje tanina na proteine u buragu preživača ublažuju nadimanje (Waghorn 1990; Min i Hart, 2003). Tanini također poboljšavaju prehranu preživača jer sprečavaju razgradnju proteina sve dok ne dođu do kisele sredine sirišta te na taj način omogućuju prolazak visokokvalitetnih proteina do tankog crijeva gdje bivaju apsorbirani (Barry i sur., 2001).

U ovom preglednom radu sadržana su posljednja znanstvena dostignuća i spoznaje o sekundarnim biljnim metabolitima koji u određenim koncentracijama ispoljuju ljekovita svojstva i tako izravno i/ili neizravno mogu spriječiti i eliminirati različite bolesti u preživača. Provedena istraživanja ukazuju kako boljim razumijevanjem interakcija između sekundarnih biljnih metabolita i hranidbenog ponašanja može doći do poboljšanja općeg zdravstvenog stanja životinja.

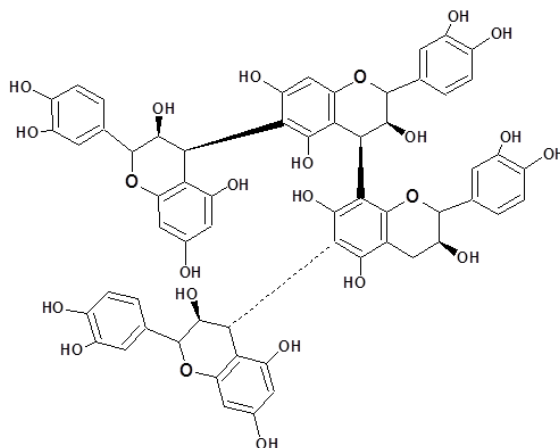
Različite uloge sekundarnih biljnih metabolita u prehranbenim navikama preživača pri ispaši u mediteranskim pašnjačko-šumskim sastojinama

Većina mediteranskih grmova sadrži veće koncentracije sekundarnih biljnih metabolita koji ispoljavaju otrovno djelovanje te na taj način imaju odbijajući učinak na konzumaciju od strane biljojeda (Silanikove i sur., 1996a; 1996b; Rogošić i sur., 2006a; 2006b; 2007a). Do nedavno se pretpostavljalo da ove tvari isključivo služe za kemijsku obranu biljaka od biljojeda, posebno u prirodnim pašnjačko-šumskim sastojinama (Rogošić i sur., 2006b). Danas s novim spoznajama, ti spojevi u odgovarajućim dozama i koncentracijama mogu imati pozitivnu ulogu u suzbijanju razvoja patogena koji narušavaju zdravlje životinja (Engel, 2002). Danas je malo dostupnih informacija o tome kako biljojedi iskorištavaju ljekovite spojeve sekundarnih biljnih metabolita za ishranu i poboljšanje zdravstvenog stanja. Prema istraživanjima Provenze i Villalba (2006) potvrđeno je da biljojedi mogu naučiti koristiti ljekovite pripravke za ublažavanje učinaka acidoze, kao i trovanja taninima i terpenima. Biljojedi odabiru dnevni obrok koji im (i) osigurava potrebnu količinu energije i proteina, (ii) sinkronizira opskrbu energijom i proteinima, (iii) izjednačava zalihe makrohranjiva i otrova i (iv) koriste prednosti komplementarnosti različitih vrsta otrova (Provenza i Villalba, 2006; Rogošić i sur., 2003; Rogošić i sur., 2007b). Upravo gore navedeni primjeri ukazuju kako biljojedi mogu razlikovati glavne značajke hrane te se prilagoditi interakcijama između hranjivih tvari, biljnih toksina i lijekova.

U sljedećim poglavljima analizirati ćemo i pojasniti različite uloge tanina, terpena i saponina - glavnih kategorija sekundarnih biljnih spojeva u mediteranskim grmovima. Navedeni spojevi ispoljuju negativne i pozitivne učinke u prehranbenim navikama biljojeda, ovisno o njihovoj prirodi i koncentraciji, kao i drugim čimbenicima vezanim za životinju (vrsta životinja, fiziološko stanje) te samom sastavu krmnog obroka.

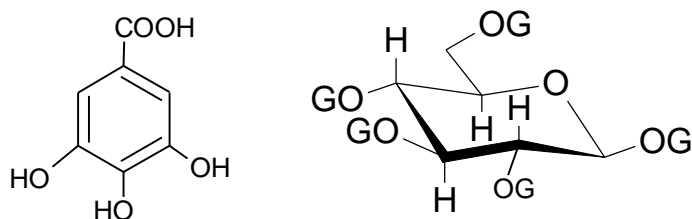
1. Negativni učinci tanina u ishrani biljojeda

Tanini su složeni polifenolni bezdušični spojevi široko rasprostranjeni u mediteranskim grmolikim vrstama. Općenito, taninini najčešće formiraju komplekse s proteinima, te u manjoj mjeri s polisaharidima, aminokiselinama, metalnim ionima i vitaminima. Molekularna masa tanina se kreće od 500 do 20 000. Na temelju građe i kemijske prirode tanina izdvajamo dvije osnovne skupine: hidrolizirani (pirogalni) i kondenzirani (katehinski) tanini. Kondenzirani tanini (sl.1.) ili proantocijanidini sastoje se od flavanolskih jedinica kojih može biti i do 17 u jednoj molekuli. Vrsta i položaj interflavanolskih veza utječu na cjelokupni oblik i fleksibilnost takve taninske molekule. Ako je broj (n) flavanolskih jedinica velik, tada će ukupna struktura težiti da bude globularna.



Slika 1. Struktura kondenziranih tanina
Figure 1. The structure of condensed tannins

Hidrolizirani tanini sastoje se od nekoliko jedinica galne kiseline i nekog šećera, najčešće D-glukoze (sl.2.). Različitost struktura hidroliziranih tanina proizlazi iz vrste šećera, broja jedinica galne kiseline te broja i vrste veza između jedinica galne kiseline. Hidrolizirani tanini zbog svoje strukture imaju veliku molekularnu masu. Uz djelovanje slabe kiseline ili baze hidrolizirani tanini se mogu lako razložiti na svoje strukturne jedinice, to jest hidrolizirati na ugljikohidrat i fenolne kiseline.



Slika 2. Strukturne jedinice od kojih su građeni hidrolizirani tanini
Figure 2. Structural units that form hydrolyzable tannins

Kondenzirani tanini mogu imati negativne učinke na prehranu preživača zbog vezivanja s proteinima u buragu (Jones i Mangan, 1977). Smanjenje razgradnje proteina u rumenu općenito ima negativne učinke na probavljivost krme što se odražava kroz smanjenje dostupnosti proteina, inhibiciju enzima, smanjenje palatabilnosti, manje crijevne propusnosti, kelaciju minerala i negativno djelovanje apsorbiranih spojeva na različita tkiva (Bernays i sur., 1989; Clausen i sur., 1992; Reed, 1995). Međutim, istraživanjima Foley-a i sur. (1999) je utvrđeno da u nekim slučajevima kondenzirani tanini nemaju negativan učinak na probavu, vjerojatno zbog toga što crijevne bakterije razgrađuju složene spojeve i omogućuju djelomičnu mikrobnu razgradnju

kondenziranih tanina. Hidrolizirani tanini se lako hidroliziraju u probavnom traktu na šećere i jednostavne fenolne spojeve koji mogu biti apsorbirani i uzrokovati toksičnost. Naime, krajnji otrovni produkti razgradnje hidroliziranih tanina mogu uzrokovati hemoragijski gastroenteritis, nekrozu jetre i renalnu tubularnu nekrozu (Murdiati i sur., 1992; Reed, 1995). Kondenzirani tanini su veliki polimeri, povezani ugljik-ugljik vezom s flavan-3-ol jedinicama koje se teže razgrađuju u crijevima, stoga se slabo apsorbiraju i nisu toksični (Jones i Mangan, 1977; Murdiati i sur., 1992; Shimada, 2006). Mediteranski grmovi s visokim sadržajem tanina poput vrsta *Quercus ilex*, *Arbutus unedo* i *Pistacia lentiscus* (Rogošić i sur., 2006b; 2007a) smanjuju unos biomase grmova, a time i proizvodnost životinja te u ekstremnim slučajevima mogu imati i letalno djelovanje. U radovima Perevolotsky i sur. (1993) i Silanikove i sur. (1994) koncentracije tanina iznad 5% smanjuje unos hrane i probavljivost mediteranskih grmova poput *Quercus calliprinos*, *Pistacia lentiscus* i *Ceratonia siliqua*.

2. Korisni učinci tanina u prehrani biljojeda

U novije vrijeme sve se više pažnje poklanja korisnim učincima tanina i polifenolnih spojeva na zdravlje i hranidbene potrebe preživača. Ta se otkrića mogu izravno iskoristiti u svrhu kvalitetnijeg upravljanja prirodnim pašnjačkim potencijalima kako bi se ostvarila dobrobit životinja i očuvao prirodni okoliš. Pri niskim koncentracijama, kondenzirani tanini mogu poboljšati prehranu preživača smanjenjem degradacije proteina u buragu zbog vezivanja s proteinima u reverzibilne komplekse. U vezanim kompleksima s taninima, proteini dospijevaju u tanko crijevo gdje bivaju apsorbirani (Liu i sur., 1998; Ben Salem i sur., 2005; Min i sur., 2004). Druga potencijalna prednost tanina je njihov antiparazitski učinak koji dovodi do značajnog smanjenja infestacija nematodima u ekstenzivnim sustavima ispaše (Singh i sur., 2003; Landau i sur., 2010). Ovi učinci na parazite pripisuju se poboljšanoj opskrbi proteinima u organizmu, zbog prije opisane manje razgradnje proteina u buragu preživača i veće dostupnosti proteina u crijevima, te direktnog učinka tanina na nematode. I drugi sekundarni metaboliti, kao npr. alkaloidi, terpeni, fenoli i eterična ulja također imaju antiparazitska svojstva (Kayser i sur., 2003; Hocquemiller i sur., 1991), dok seskviterpenski laktoni imaju antitumorsko, anti-bakterijsko i anti-gljivična djelovanje te kardiotonična svojstva (Picman, 1986; Robles i sur., 1995; Huffman i sur., 1998). Dakle, sekundarni biljni spojevi u određenim dozama i koncentracijama mogu ispoljavati više korisnih učinaka na zdravlje i proizvodne sposobnosti životinja. Istraživanja provedena u Tunisu pokazala su da taninom bogato lišće *Acacia cyanophylla*, ima anti-parazitski učinak u ovaca (Akkari i sur., 2008). Kondenzirani tanini iz biljke *Lotus corniculatus* (Schreurs i sur., 2004) i *Dorycnium rectum* (Tavendale i sur., 2005) inhibiraju *in vitro* stvaranje skatola i indola u buragu. Tanini iz biljke *Vaccinium vitis-idaea* imaju antimikrobno djelovanje protiv *Porphyro gingivals* i *Prevotella intermedia* te imaju potencijal za liječenje parodontalnih bolesti (Ho i sur., 2001). Također, biljni ekstrakti bogati taninima s antibakterijskim učinkom su medvjede grožđe *Arctostaphylos uva-ursi*, brusnica *Vaccinium vitis-idaea* i tropska biljka *Syzygium jambos* (Annuk i sur., 1999; Djipa i sur., 2000). Kondenzirani tanini u slobodnom obliku često su vezani za proteine i tako imaju dokazano djelovanje protiv slobodnih radikala te smanjuju osjetljivost stanica na otrovne tvari (Hagerman i sur., 1999). Tanini iz nekoliko vrsta biljaka učinkovito djeluju na bakterije *Clostridium perfringens*, pa se stoga koriste za reguliranje proljeva u prasadi tijekom promjene hrane iz tekuće u krutu (Makkar, 2003). Hidrolizirani tanini prisutni u nekim afričkim biljkama (npr. kori *Terminalia macroptera*) imaju antimikrobno djelovanje protiv bakterija *Pseudomonas fluorescira*, *Bacillus subtilis* i *Mycobacterium tuberculosis* (Asres i sur., 2001; Conrad i sur., 2001).

3. Negativni učinci terpena u prehrani biljojeda

Terpenoidi su najveća skupina biljnih sekundarnih metabolita. Danas je poznato između 15.000 i 20.000 različitih terpenoida sa zajedničkim biosintetskim podrijetlom iz mevalonata (Langenheim, 1994). Brojnim studijama je utvrđeno da antimikrobnim djelovanjem smanjuju *in vitro* probavljivost u preživača, posebice u slučajevima kada mikrobiološki sastav buraga nije prilagođen ovim spojevima (Oh i sur., 1967; Schwartz i sur., 1980a). Nagy i Tengerdy (1968) navode da eterična ulja biljaka roda *Artemisia* (Sagebrush) smanjuju broj bakterija u buražnom soku jelena, nema dokaza o adaptaciji mikroorganizama. Ipak, stvarni *in vivo* učinci terpena su manji zbog gubitka tijekom žvakanja, preživanja, ruktusa i apsorpcije iz buraga (Freeland i Janzen, 1974; Cluff sur., 1982; Pederson i Welch, 1982). Newbold i sur. (2004) navode da mješavina eteričnih ulja u ishrani ovaca općenito nema veliki utjecaj na probavu odnosno fermentaciju i razvoj amonijaka u buragu, te broj protozoa. Većina malih lipofilnih metabolita kao što su monoterpeni relativno lako se apsorbiraju (Sorensen i sur., 2004; McLean i Duncan, 2006). Biljni sekundarni metaboliti koje preživači apsorbiraju uglavnom se metaboliziraju kombinacijom oksidacije, redukcije i hidrolize (prva faza) i konjugacijskim procesima (druga faza) (Dearing and Cork, 1999). U prvoj fazi, enzimi mijenjaju polaritet dodavanjem funkcionalne grupe, prvenstveno putem mješovitih funkcija oksidacije citokroma P450s u glatkom endoplazmatskom retikulumu, osobito u jetri (Dearing sur., 2005). U drugoj fazi, proces konjugacije uključuje reakcije metabolita s hidrofilnim endogenim spojevima poput glukuronske kiseline, sulfata, glicina i glutationa što rezultira s manje toksičnim oblicima koji se lakše izlučuju u urin ili žuči (Cheeke i Schull, 1985; Smith, 1992). Ovi procesi povećavaju polaritet i topljivost lipofilnih metabolita te olakšavaju njihovo izlučivanje (Smith, 1992; Dearing and Cork, 1999). Sposobnost životinja za detoksikacijom terpena ovisiti o indukcije enzima (zbog izloženosti toksinima) i inhibiciji od drugih konkurentnih metabolita (Pass i McLean, 2002). Općenito, terpeni koji nisu modificirani u buragu nakon apsorpcije pojačavaju toksični učinak na metabolizam preživača.

Visoki sadržaj terpena i njihovih ekstrakata u pojedinim grmovima dokazano negativno utječu na unos hrane, probavljivost i proizvodne sposobnosti životinja u različitim sustavima držanja. Količina terpena i specifičnih monoterpena utječe na unos grmova *Juniperus* spp. u koza (Riddle i sur., 1996; Pritz i sur., 1997), dok su sve vrste monoterpena negativno povezane s uzimanjem vrste *Artemisia tridentata* ssp. *tridentata* od strane ovaca (Yabann i sur., 1985; Dziba i Provenza, 2007. Ngugi i sur. (1995) navode da je hranjenje ovaca smjesom koja sadrži do 30% udjela *Artemisia tridentata* ssp. *vaseyana* rezultiralo smanjenjem unosa hrane, probavljivosti suhe tvari i zadržavanja dušika, proporcionalno s povećanjem udjela biljke u obroku. Koze i ovce također pokazuju ograničenu sklonost prema grmovima bogatim terpenima (*Juniperus phoenicea*, *Helichrysum italicum*, i *Juniperus oxycedrus*) u mediteranskoj makiji (Rogošić i sur., 2006b; 2006c).

4. Korisni učinak terpena u prehrani biljojeda

Terpeni predstavljaju jednu od najraznolikijih skupina biljnih sekundarnih metabolita koji se razlikuju po mirisu, antibiotskom učinku i odbijajućem djelovanju prema kukcima. Mnogim istraživanjima je potvrđeno da terpeni sadržani u mediteranskim grmovima smanjuje unos biomase, dok se o imunomodulacijskim učincima terpena ne zna dovoljno. Terpeni ekstrahirani iz drveća *Zanthoxylum rhoifolium* iz Južne Amerike značajno poboljšavaju citotoksičnost NK stanica *in vitro* i *in vivo* u različitim tumorima (Da Silva i sur., 2007). Terpeni u biljci *Ginkgo biloba* (npr. ginkgolidi i bilobalidi) smanjuju nastajanje pred upalnih citokina (Li, 2000). Neki terpeni ispoljavaju imunosupresivna (Okada i sur., 1996), bakteriostatska i baktericidna svojstva (Oh

sur., 1970; Nagy i Regelin, 1977) kao i selektivno djelovanje na bakterije buraga (Villalba sur., 2006a.). Selektivni učinci terpena na probavni trakt, isto kao i u tanina, mogu imati posredne učinke na modulaciju imuniteta.

5. Negativni učinci saponina u prehrani biljojeda

Saponini su glikozidni spojevi sastavljeni od aglikona i monosaharida koji mogu varirati u broju i vrsti (Marston i Hostettmann, 1991; Majak, 2001). Iako postoje tri glavne skupine saponina (glikozidi triterpena, steroidi i steroidni alkaloidi), glikozidi triterpena su daleko najčešći (Marston i Hostettmann, 1991). U većim koncentracijama u biljnom materijalu saponini mogu djelovati kao surfaktanti te uzrokovati hemolizu crvenih krvnih stanica, mijenjati membransku propusnost i uzrokovati lizu stanice, te mogu izazivati crijevne lezije i oštećenja jetre (Oleszek i sur., 1999; Majak, 2001). Većina saponina slabo se apsorbira u probavnom traktu životinje, posebno kada su mukozne membrane crijeva čvrste i formirane, pa stoga saponini obično ne ispoljavaju otrovna svojstva (Marston i Hostettmann, 1991; Majak, 2001). Saponini iz nekih biljnih vrsta mijenjaju probavne mikroorganizme, osobito u preživača (Gee i sur., 1993). Saponini mogu smanjiti populaciju protozoa u buragu vezujući se za kolesterol preko stanične membrane i time uzrokovati razgradnju i smrt stanice (Makkar i sur., 1997). Međutim, za razliku od prethodnog primjera, istraživanjima Abreu i sur. (2004) je uočeno povećanje broja protozoa u ovaca hranjenih s plodovima *Sapindus saponaria* s visokim sadržajem saponina. Isto tako, utvrđeno je da saponini nemaju negativan učinak na probavljivost organske tvari. Vrlo je malo znanstvenih informacija dostupno u vezi štetnih djelovanja saponina sadržanih u mediteranskim grmovima, s obzirom da je svega nekoliko vrsta sa visokim sadržajem saponina opisano u literaturi, kao i zbog činjenice da je toksičnost saponina manja u odnosu na druge vrste sekundarnih spojeva. Trave s visokim sadržajem saponina, poput *Brachiaria* spp. su vrlo važna stočna krma u tropskim područjima diljem svijeta, iako je u nekim slučajevima utvrđeno da prilikom hranjenja sisavaca saponini mogu biti averzivni (Gershenzon i Croteau, 1991). Sam mehanizam djelovanja biljnih saponina na unos, probavljivost krme i proizvodnost životinja nisu dobro poznati. *Hedera helix* je opće rasprostranjeni mediteranski grm s visokim sadržajem saponina, čiji gorki toksični spojevi štite biljku od biljojeda i izravno djeluju na hranidbeno ponašanje životinja (Rogošić i sur., 2003; 2006a; 2007a).

6. Korisni učinak saponina u prehrani biljojeda

Piskavica (*Trigonella foenum-graecum* L.) je biljka bogata saponinima, najčešće uzgajana u azijskim i bliskoistočnim zemljama. Njezine sjemenke smanjuju kolesterol u krvi i proizvode niže koncentracije kolesterola u mlijeku, a također poboljšavaju profil funkcionalnih masnih kiselina i imaju hipoglikemijski i anti-dijabetski učinak dokazan u štakora (Francis i sur., 2001; Shah i Mir, 2004) i ljudi (Petit i sur., 1993; Al-Habori i Raman, 1998). Saponini iz biljke *Glycyrrhiza radix* djeluju antivirusno, dok oni iz biljke *Quillaja saponaria* djeluju imunostimulirajuće.

U mnogim istraživanjima saponini su razmatrani s ciljem ublažavanja ruminalne razgradnje proteina i povećanja dostupnosti proteina nakon prolaza kroz burag. Nekim istraživanjima je potvrđeno da saponini smanjuju emisije metana u preživača (Hess i sur., 2003; Pen i sur., 2007). Ovisno o različitoj vrsti saponina i sastavu obroka u preživača različita su gledanja o učincima saponina na razinu i udio kratko lančanih masnih kiselina, amonijaka, proteolitičkih i post-ruminalnih proteina. Pri praktičnoj primjeni saponina u ishrani preživača, naglasak bi svakako trebao biti samo na jednu kategoriju saponina budući da saponini vrlo lako ulaze u reakcije s drugim sekundarnim metabolitima i stvaraju različite interakcije. Pritom je važno određivanje sastava

saponina u biljnom tkivu, iako je kemijska analiza za pojedine saponinske spojeve vrlo otežana (Lee i sur., 2009).

S obzirom na osjetljivost protozoa na saponine, korištenje biljaka koje sadrže saponine za moguću kontrolu protozoa trebalo bi dodatno istraživati. Dosad je proveden tek mali broj istraživanja na saponinima u kontekstu hranidbenog ponašanja biljojeda, te je naglasak uglavnom stavljan na moguće negativne učinke saponina u ishrani preživača (Chapman i Chapman, 2002). Međutim, saponini imaju potencijal u interakciji s ostalim sekundarnim metabolitima poput tanina u povećanju konzumacije mediteranskih grmova od strane ovaca i koza (Rogošić i sur., 2003; 2007b).

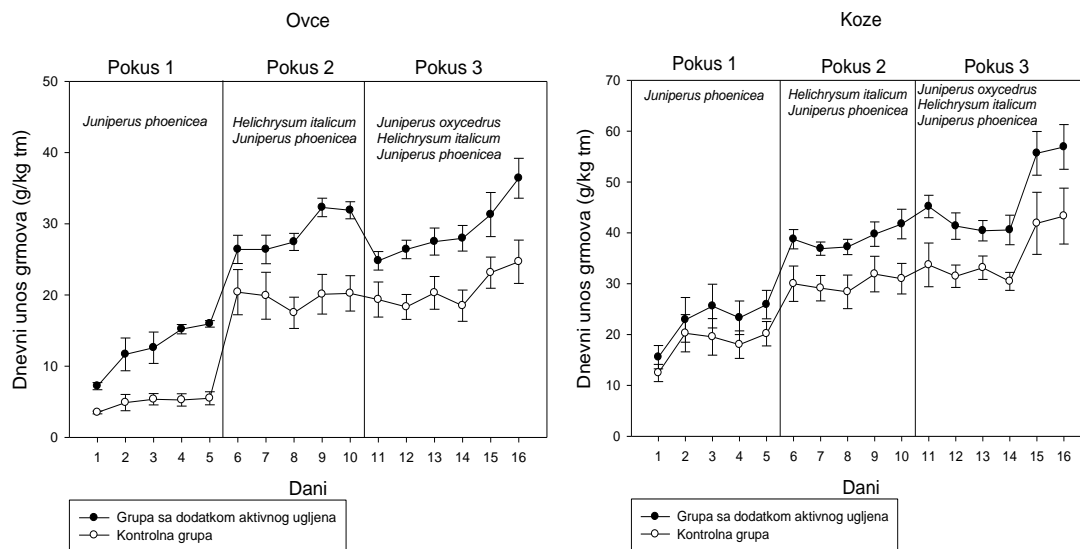
Učinak biljaka s ljekovitim svojstvima na konzumiranje mediteranskih grmova bogatim terpeninima

Sredozemne grmolike sastojine odlikuju se raznolikošću biljnih vrsta bogatim primarnim hranjivima i sekundarnim biljnim metabolitima (farmaceutski spojevi), važnih za prehranu i zdravlje preživača. Zbog takvog djelovanja, prirodne pašnjačke sastojine često se smatraju hranjivim centrima i prirodnim ljekarnama.

S intenziviranjem stočarske proizvodnje i prihvaćanjem uloge sekundarnih biljnih metabolita kao otrova, rezultiralo je biokemijskom (ne)ravnotežom u ishrani preživača, gdje je naglasak stavljen na makrohranjiva (primarna energija), dok su sekundarni biljni metaboliti gotovo zanemareni. Koncentracija sekundarnih biljnih metabolita u krmnim usjevima sve se više smanjuje zbog programa selekcije koji su usmjereni na povećanje biljne potrošnje. Sve veći broj istraživanja na prirodnim biljnim vrstama upućuje na pozitivne učinke sekundarnih biljnih metabolita na biljke, životinje i ljude. U ekstenzivnim stočarskim sustavima, kao što su Mediteranski prirodni pašnjaci, životinje imaju slobodan i stalan pristup raznolikom bilju bogatom hranidbenim i medicinskim svojstvima. U području Sredozemlja, ljudi tisućljećima koriste mnoge autohtone biljke zbog svojih ljekovitih svojstava (González-Tejero i sur., 2008).

Tri biljke s ljekovitim svojstvima [*Foeniculum vulgare* Mill. (*Apiaceae*), *Matricaria chamomilla* L. (*Asteraceae*) and *Achillea millefolium* L. (*Asteraceae*)] istraživane su kako bi se utvrdio njihov utjecaj na konzumiranje terpenima bogat grm *Juniperus phoenicea* L., jedan od najzastupljenijih grmova u sastojinama mediteranske makije. Zbog svoje široke rasprostranjenosti ova grm ima veliki potencijal za gospodarsko iskorištavanje kao krme u ishrani ovaca i koza (Rogošić i sur., 2006c). Do sada nije sasvim poznato kolika količina eteričnih ulja smanjuju palatibilnost vrsta roda *Juniperus*, ali njihov jak i gorak okus odbija biljojede (Launchbaugh i Provenza, 1994). Istraživanjima Riddle i sur., (1996) je utvrđeno kako su životinje razvile uvjetovanu odbojnost prema ovoj vrste zbog kemijskom sastava i udjela različitih eteričnih ulja. Drugi razlog za slabu palatibilnost grma *J. phoenicea* je inhibicija mikroba u buragu i debelom crijevu čija smanjena aktivnost u probavnom traktu može dovesti do smanjene probavljivosti (Nagy i sur., 1968; Oh i sur., 1967; Schwartz i sur., 1980b).

Dodatak vitamina, minerala, aminokiselina i ugljikohidrata često poboljšava sposobnost biljojeda za detoksikacijom ili tolerancijom na fitotoksine poput eteričnih ulja (Boyd i Campbell, 1983). Proteini u odnosu na energiju pokazali su se korisnijim za koze prilikom konzumiranja grmova roda *Juniperus* (Taylor i sur., 2002). Dodavanjem aktivnog ugljena u prehrani ovaca i koza povećava se unos ukupne biomase mediteranskih grmova s visokim udjelom terpena (sl. 3) i to u kombinacijama kada su životinje hranjene s tri (*Juniperus phoenicea*, *Helichrysum italicum* i *Juniperus oxycedrus*), dva (*Juniperus phoenicea* i *Helichrysum italicum*) i jednom vrstom grma (*Juniperus phoenicea*) (Rogošić i sur., 2006c).



Slika 3. – PROSJEČAN DNEVNI UNOS ZELENE BIOMASE GRMOVA (G/KG TM) U OVACA I KOZA ČIJE OBROK JE/NIJE NADOPUNJEN S AKTIVNIM UGLJENOM KADA SU IM PONUĐENA 3, 2, ILI 1 GRM BOGAT TERPENIMA (Rogošić i sur., 2006c)

Figure 3. – AVERAGE DAILY INTAKE BY SHEEP AND GOATS SUPPLEMENTED OR NOT WITH ACTIVATED CHARCOAL WHEN OFFERED 3, 2 OR 1 TERPENE-RICH SHRUB SPECIES (Rogošić et al., 2006c)

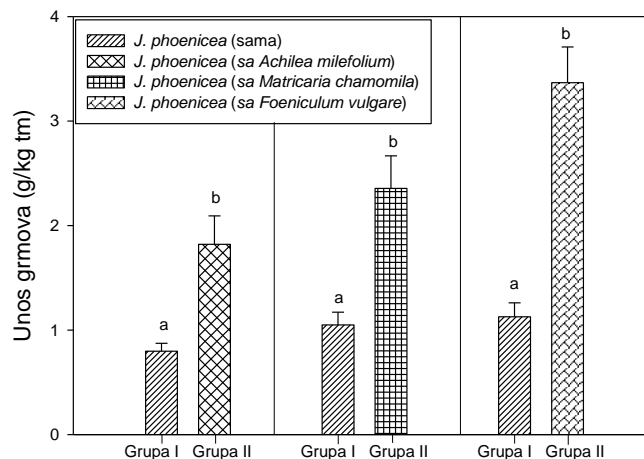
Biljke s ljekovitim svojstvima (*Foeniculum vulgare*, *Matricaria chamomilla* i *Achillea millefolium*) se vrlo često u literaturi navode kao biljni lijekovi kako za razne probavne smetnje tako i za niz drugih bolesti. Međutim, nema dovoljno znanstvenih spoznaja o mogućnosti njihovog korištenja kao krmnog dodatka za stoku koja konzumira visoke koncentracije sekundarnih biljnih spojeva. Pretpostavlja se da biljke koje ublažavaju želučane smetnje imaju potencijal za uklanjanje negativnih učinaka sekundarnih biljnih spojeva konzumiranih tijekom brsta mediteranskih grmova. Eterična ulja komorača (*Foeniculum vulgare*) se obično koriste u veterinarskoj medicini za ublažavanje crijevnih grčeva. Iako točan mehanizam djelovanja je nepoznat smatra se da ulje koromača opušta mišićni spazam, koji nastaje zbog nastanka plinova u crijevima (Wynn i Fougere, 2007). Također, koromač poboljšava apetit i ima blago laksativno djelovanje. Aneton, glavni sastojak eteričnog ulja komorača, kemijski je sličan katekolaminima poput adrenalina, noradrenalina i dopamina, što rezultira da koromač ima simpatičko djelovanje, kao što su bronhodilataciju i ublažavanje simptoma mučnine, žgaravice i grčeva u novorođenčadi (Mills i Bone 2000).

Kamilica *Matricaria chamomilla* (Asteraceae) je biljka koja se koristi za liječenje raznih bolesti u ljudi još od antičkih vremena. Glavni sastojci kamilice su aminokiseline, polisaharidi, masne kiseline, eterična ulja, mineralni elementi, flavonoidi, fenolni i drugi spojevi. Nekoliko farmakoloških svojstava kamilice je utvrđeno i dokumentirano na temelju, prvenstveno, *in vitro* studija i studija na životinjama u kojima je dokazano antibakterijsko, antivirusno, antifungalno, sedativno i protuupalno djelovanje, te djelovanje protiv nadima i čireva.

Stolisnik *Achillea millefolium* L. (Asteraceae) je višegodišnja biljka priznata u tradicionalnoj medicini zbog svog protuupalnog djelovanja. Koristi se u narodnoj medicini za liječenje želučanih poremećaja. Provedene biokemijske analize utvrdile su prisutnost eteričnih ulja, tanina, terpeni i glikoproteinske sluzi.

U nedavno provedenim istraživanjima Odjela za ekologiju, agronomiju i akvakulturu (Rogošić, neobjavljeni podatci), koze su hranjene grmom *Juniperus phoenicea* s visokom koncentracijom terpena u kombinaciji sa i bez dodatnog prihranjivanja s tri navedene ljekovite biljke (koromač, kamilica i stolisnik). Postignuti rezultati su pokazali da su koze povećale prosječni dnevni unos biomase *J. phoenicea* kada su hranjene u kombinaciji s komoračem, kamilicom i stolisnikom (sl. 4). Umjesto očekivane zamjene *J. phoenicea* za palatabilniji koromač, životinje su

nastavile i dalje jesti *J. phoenicea* i povećale ukupni unos hrane. Prema postignutim rezultatima, komorač kao dodatak hrani za preživače rezultira povećanim konzumiranjem grmova s visokom koncentracijom terpena. Ono što je u ovom trenutku još nepoznanica: (i) da li komorač, kamilica i stolisnik ublažavaju učinke konzumiranih sekundarnih metabolita u životinja i (ii) da li je njihov učinak uvjetovan biokemijskim sastavom konzumiranih grmova.



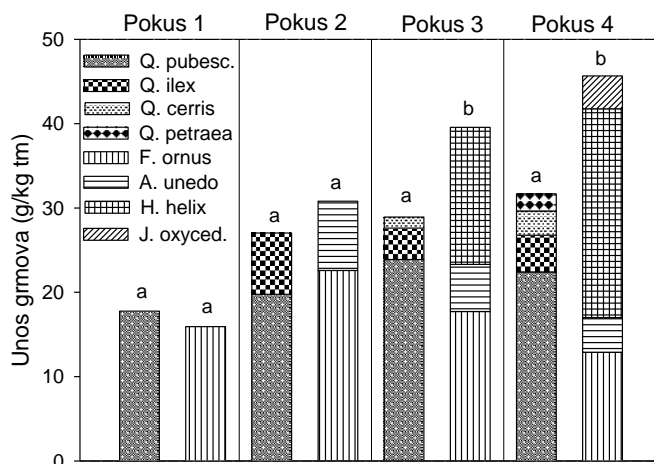
Slika 4. – PROSJEČNI UNOS ZELENE BIOMASE GRMOVA (G/KG TM) U KOZA HRANJENIH TERPENIMA BOGATIM GRMOM *JUNIPERUS PHOENICEA* POJEDINAČNO I U KOMBINACIJI S BILJKAMA KOJE IMAJU LJEKOVITE UČINKE (*FOENICULUM VULGARE*, *MATRICARIA CHAMOMILLA* I *ACHILLEA MILLEFOLIUM*), N = 6 ZA POKUSNU GRUPU; P < 0,01 (Rogošić i sur. – NEOBJAVLJENI PODATCI).

Figure 4. – AVERAGE BIOMASS INTAKE (G/KG BW) OF HIGH-TERPENE SHRUB *JUNIPERUS PHOENICEA* BY GOATS FED INDIVIDUALLY AND IN COMBINATIONS WITH MEDICAL PLANTS *FOENICULUM VULGARE*, *MATRICARIA CHAMOMILLA* AND *ACHILLEA MILLEFOLIUM*, N = 6 PER TREATMENT GROUP; P < 0,01 (Rogosić et al., UNPUBLISHED).

Važnost biološke raznolikosti za ishranu i zdravlje preživača

Za ispašu preživača na mediteranskim prirodnim pašnjacima, postoje dodatni razlozi zašto ishrana raznolikim biljnim vrstama povećava kvalitetu prehrane, zdravlje i dobrobit životinja. Prvo, ne postoji jedna biljka koja ima savršenu ravnotežu hranjivih tvari za koju bi bilo utvrđeno da zadovoljavaju zahtjeve životinja (Westoby, 1978). Nadalje, ispaša raznovrsnim biljkama pruža zdravstvene koristi koje nisu moguće u slučaju kada se životinje hrane sa samo jednom vrstom hrane (Engel, 2002). Također, većina biljka sadrži sekundarne biljne spojeve koji u odgovarajućim dozama mogu djelovati pozitivno na zdravlje (Provenza i Villalba, 2006), ali u većim dozama mogu biti otrovni (Frost i sur., 2003). Ako biljojedi imaju mogućnost izbora vrlo će rijetko konzumirati toliku količinu otrova koja će rezultirati trovanjem, budući da životinje reguliraju unos hrane koja sadrži biljne otrove (Foley i sur., 1999). U pravilu, biljojedi bi trebali konzumirati više različitih biljaka s različitim vrstama, a time i manjim koncentracijama biljnih otrova. Različiti biljni otrovi imaju različite učinke na životinjski organizam, ali i različite mehanizme za njihovu detoksikaciju (Freeland i Janzen, 1974). Hranidbene kombinacije grmova u obroku s većim brojem mediteranskih grmova rezultiraju većim ukupnim unosom biomase grmova od strane koza i ovaca (Rogošić i sur., 2006a, 2007a). Veća biološka/biokemijska raznolikost omogućuje biljojedima veću kombinaciju različitih biljnih vrsta u obroku, čime se ublažavaju negativne posljedice od biljnih otrova i poboljšava hranidbeni status životinje. Osim toga, životinje nauče kombinirati (konzumirati) različite vrste i klase biljnih otrova i tako smanjuju negativne učinke na metabolizam hranidbenih tvari i općenito na zdravlje životinja (Provenza i sur., 2003a; 2003b). Prema tome, ako biljojedi imaju na raspolaganju veći broj različitih biljnih vrsta, koje se široko razlikuju u kvaliteti krme i sastavu sekundarnih biljnih metabolita, značajno se može utjecati na povećanje unosa biomase i hranjivih tvari kroz interakciju makrohranjivo-fitotoksin i međusobnu

komplementarnost među fitotoksinima sadržanim u različitim istraživanim grmovima (sl. 5). Tako su prema prikazanim rezultatima koze hranjene s različitim mediteranskim grmovima koji pripadaju različitim biljnim vrstama, rodovima i porodicama konzumirale više zelene biomase od koza hranjenih s različitim kombinacijama vrsta roda hrasta (*Q. pubescens*, *Q. ilex*, *Q. cerris* i *Q. petraea*), grmovima s koncentracijama tanina.



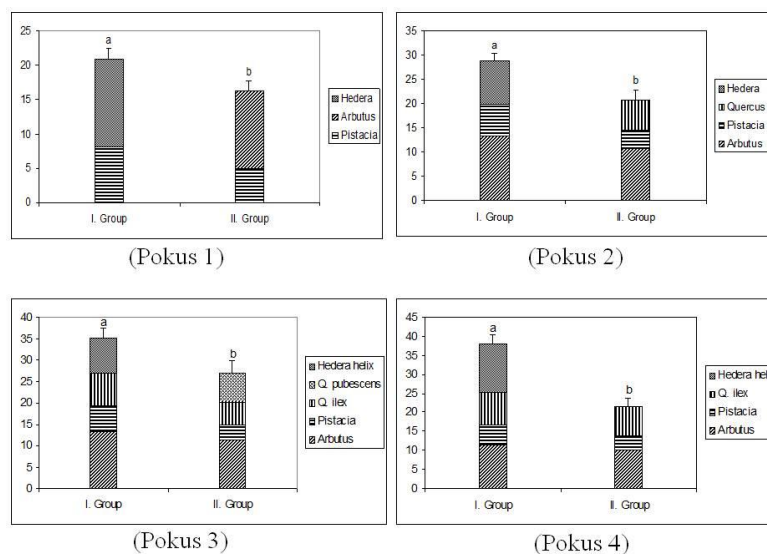
Slika 5. – PROSJEČNI UNOS ZELENE BIOMASE GRMOVA (G/KG TM) U KOZA HRANJENIH GRMOVIMA BOGATIM TANINIMA KOJI PRIPADAJU RAZLIČITIM VRSTAMA RODA QUERCUS (*Q. PUBESCENS*, *Q. ILEX*, *Q. CERRIS* I *Q. PETRAEA*) I GRMOVIMA KOJI PRIPADAJU RAZLIČITIM VRSTAMA I RODOVIMA (*FRAXINUS ORNUS*, *ARBUTUS UNEDO*, *HEDERA HELIX* I *JUNIPERUS OXYCEDRUS*), N = 6 PO POKUSNOJ GRUPI; P < 0,01 (Rogošić i sur. - NEOBJAVLJENI PODATCI).

Figure 5. – TOTAL SHRUBS INTAKE (G/KG BW) OF GOATS FED DIFFERENT COMBINATIONS OF HIGH-TANNIN SHRUBS OF THE SAME GENUS QUERCUS (*Q. PUBESCENS*, *Q. ILEX*, *Q. CERRIS* AND *Q. PETRAEA*) AND SHRUBS THAT BELONG TO DIFFERENT SPECIES AND DIFFERENT GENUS (*FRAXINUS ORNUS*, *ARBUTUS UNEDO*, *HEDERA HELIX* I *JUNIPERUS OXYCEDRUS*), N = 6 PER TREATMENT GROUP; P < 0,01 (Rogosić et al., UNPUBLISHED).

Kod prerijskog bjelorepog jelena zabilježen je veći unosu hrane kada su mu ponuđeni zajedno zelena biomasa grma *Artemisia tridentata* Nutt. i *Juniperus communis* L. [12,3 g kg⁻¹ tjelesne težine (BW)], koje sadrže različite vrste tanina i terpena, nego kad su mu ponuđeni pojedinačno samo *A. tridentata* (4,2 g kg⁻¹ BW) ili *J. communis* (7,8 g kg⁻¹ BW) (Smith, 1992). Od biomase biljke *Trichosurus vulpecula* su priređena dva obroka, od kojih je jedan sadržavao fenolne i terpenske spojeve, a drugi samo jedan od tih biljnih toksina, životinje su ukupno više konzumirale biomase kada je obrok sadržavao kombinaciju fenolnih i terpenskih spojeva nego kada je u obroku bio prisutan samo jedan od tih toksina (Dearing i Cork, 1999). Životinje mogu najbolje zadovoljiti svoje potrebe za hranjivim tvarima i regulirati unos biljnih toksina kada su im ponuđene različite biljne vrste koje se razlikuju u hranjivim tvarima i biljnim otrovima nego kada su ograničeni na samo jednu biljnu vrstu, iako ista može imati visoku hranidbenu vrijednost. U prijašnjim istraživanjima (Rogošić sur., 2006b; 2006c; 2007a; 2008) utvrđeno je kako biološka raznolikost igra važnu ulogu u ishrani biljojeda na mediteranskim prirodnim pašnjacima. Povećanjem broja različitih grmova u obroku sitnih preživača povećao se ukupan unos biomase, bez obzira da li su grmovi sadržavali jednu ili više različitih vrsta i klasa sekundarnih spojeva. Mediteranska makija ima visoku raznolikost biljnih vrsta koje pružaju hranjivu osnovu kao i stanište za različite vrste divljih i domaćih životinja (Rogošić, 2000). Ako se biološka raznolikost mediteranske makije smanji, gdje će svega nekoliko vrsta grmova biti dominantno, biljojedima će uvelike biti otežano sastaviti dnevni obrok od malog broja biljnih vrsta koje neće osigurati dovoljne količine hranidbenih tvari, a istovremeno, vrlo će se teško izbjeći trovanje sekundarnim biljnim spojevima.

Komplementarnost bioaktivnih sekundarnih biljnih spojeva u mediteranskim grmovima

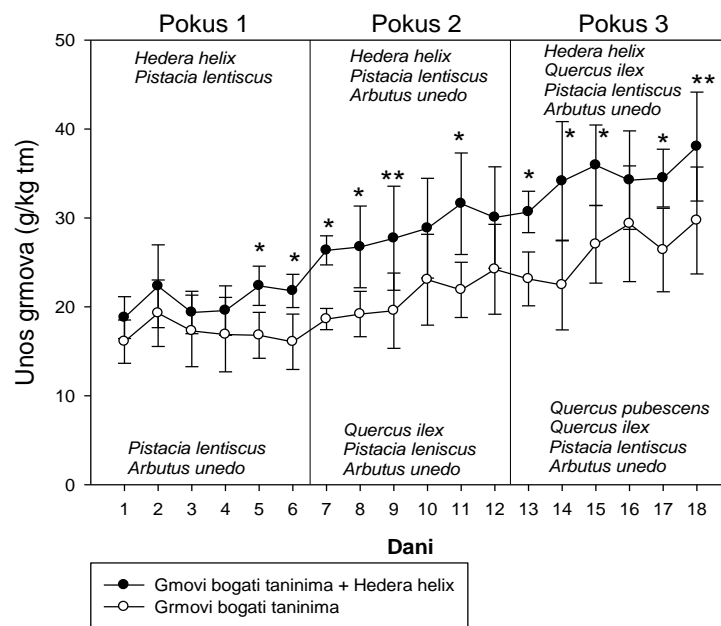
Komplementarnost prirodnih bioaktivnih spojeva vrlo su česta u prirodi (Schmidt i sur., 1998). Tanini i saponini dvije su glavne skupine fitokemijskih spojeva koje prevladavaju u mediteranskim grmovima. Kao što je već spomenuto, tanini i saponini imaju i negativne i pozitivne učinke na biljojede. Prema istraživanjima Rogošića i sur. (2007b) ovce su konzumirale više biomase grmova koji su sadržavali tanine i saponine od grmova koji su sadržavali samo jednu vrstu biljnih otrova. Ovdje je najvjerojatnije došlo do komplementarne interakcije između tanina i saponina, te je na taj način smanjen negativni toksični učinak svakog pojedinog biljnog otrova. Na slici 6 je vidljivo kako ovce u prva tri pokusa konzumiraju više biomase grmova kada su hranjene različitim grmovima koji sadrže tanine i saponine nego kad su hranjene jednakim brojem grmova koji su sadržavali samo tanine. Ovi rezultati upućuju na komplementarnu interakciju grmova koji sadrže različite vrste i klase sekundarnih spojeva, pogotovo s obzirom da je unos biomase *Pistacie lentiscus* (grm s najvišim indeksom tanina) povećan u svim pokusima, pogotovo kada je ponuđen u obroku zajedno s grmom *Hedera helix* koji sadrži visoki udio saponina. Svaki grm ima jedinstvenu kombinaciju primarnih i sekundarnih spojeva, a time vjerojatno i jedinstven okus, miris, teksturu i hranidbeni profil. Hipoteza komplementarnosti sekundarnih biljnih metabolita pretpostavlja da različite biljne vrste sadrže različite vrste i klase fitotoksina koje omogućuju različite kombinacije komplementarnosti tijekom konzumiranja od strane biljojeda. Na taj se način smanjuju negativni toksični učinci svakog pojedinačnog biljnog otrova.



Slika 6. – PROSJEČNI UNOS ZELENE BIOMASE GRMOVA (G/KG TM ± SE) U OVACA HRANJENIH KOMBINACIJOM GRMOVA BOGATIH TANINIMA (*QUERCUS ILEX*, *PUBESCENS*, *ARBUTUS UNEDO* I *PISTACIA LENTISCUS*) I BOGATIM SAPONINIMA (*HEDERA HELIX*); N = 6 PO POKUSNOJ GRUPI, P < 0,01 (Rogošić i sur., 2007b).

Figure 6. – AVERAGE SHRUB BIOMASS INTAKE (G/KG BW ± SE) BY SHEEP FED WITH DIFFERENT COMBINATIONS OF HIGH-TANNIN SHRUBS (*QUERCUS ILEX*, *PUBESCENS*, *ARBUTUS UNEDO*, AND *PISTACIA LENTISCUS*) AND HIGH-SAPONIN SHRUB *HEDERA HELIX*; N = 6 PER TREATMENT GROUP; P < 0.01 (Rogosić et al., 2007b).

Pozitivni učinci očito su ovisni o relativnim omjerima pojedinih toksina (Pfister i sur., 1997). Tanini, saponini i druge fitokemikalije vjerojatno tvore kemijske komplekse unutar probavnog trakta. Za tanine i saponine je utvrđeno da *in vitro* formiraju kelacijske komplekse s metalnim ionima (Freeland i sur., 1985). Zbog formiranja intestinalnih kompleksa smanjuje se apsorpcija tih spojeva. Ukupna količina pojedene biomase grmova povećava se, kako se je povećavao broj grmova od prvog do trećeg pokusa. Iako, ti pokusi nisu statistički uspoređeni (sl. 7) dobiveni rezultati zorno pokazuje da s povećanjem broja grmova u obroku koza povećava se i količina pojedene biomase grmova.



Slika 7. – UKUPNI DNEVNI UNOS BIOMASE GRMOVA (G/KG TM \pm SE) U OVACA HRANJENIH S RAZLIČITOM KOMBINACIJOM GRMOVA BOGATIH TANINIMA (*QUERCUS ILEX*, *QUERCUS PUBESCENS*, *ARBUTUS UNEDO* I *PISTACIA LENTISCUS*) S DODATKOM ILI BEZ DODATAKA GRMA BOGATOG SAPONINIMA (*HEDERE HELIX*). ZVJEZDICA OZNAČAVA STATISTIČKI ZNAČAJNU RAZLIKU (* $P < 0.01$; ** $P < 0.05$) IZMEĐU GRUPE U ODREĐENOM DANU (Rogošić i sur., 2007b).

Figure 7. – TOTAL DAILY INTAKE OF SHRUBS BIOMASS (G/KG BW \pm SE) BY SHEEP FED WITH DIFFERENT COMBINATIONS OF HIGH-TANNIN SHRUBS (*QUERCUS ILEX*, *QUERCUS PUBESCENS*, *ARBUTUS UNEDO*, AND *PISTACIA LENTISCUS*) WITH OR WITHOUT THE HIGH-SAPONIN SHRUB *HEDERA HELIX*. ASTERISKS INDICATED SIGNIFICANT (* $P < 0.01$; ** $P < 0.05$) DIFFERENCES ON A SPECIFIC DAY BETWEEN GROUP 1 AND GROUP 2 (Rogošić et al., 2007b).

Samoliječenje u životinja

Biljojedi mogu razviti mehanizme kako bi zadržali homeostazu i istovremeno naučili izbjegavati određenu pašnjačku vrstu jer im nepovoljno djeluje na organizam ili pak preferirati okuse povezane s hranjivim tvarima zato što im povećava bolju ishranjenost i opće stanje. Isto tako, biljojedi mogu naučiti uzimati različite druge supstance u okruženju kao što su lijekovi budući da oni također povećavaju njihovo opće hranidbeno i zdravstveno stanje (Janzen, 1978.). Jednako tako, kao što na hranidbeno ponašanje životinja u traženju hrane utječu hranjive tvari i sekundarni biljni metaboliti isti odgovori mogu biti usmjereni u traženju pojedinih biljnih spojeva u prirodi koji pridonose smanjenju/eliminiranju bolesti u biljojeda (Lozano, 1998.).

Naša je pretpostavka da se odabir hrane od strane biljojeda može interpretirati kao konstantna potraga za spojevima (supstancama) u vanjskom okruženju koje osiguravaju homeostatičku korist unutarnjem okruženju u životinja (Villalba i Provenza, 2006.). S ovog stajališta sekundarni biljni metaboliti mogu biti „ljekovite supstance“ koje povećavaju dobrobit stanica i staničnih procesa koji omogućavaju život. Tako samoliječenje u životinja kao npr. uzimanje hranjivih tvari i izbjegavanje trovanja sekundarnim biljnim metabolitima spada u dimenziju homeostatičkog ponašanja u životinja. Uzimanje hranjivih tvari i lijekova je sredstvo do istog cilja-ostati zdrav. (Engel, 2002.).

Od prapovijesnih vremena, čovjek je tražio pretpostavljeno ponašanje u samoliječenju životinja i tako stečene spoznaje koristio u vlastitom liječenju (Huffman, 2003). Implikacije samoliječenja nadilaze životinjske vrste i sežu od osiguravanja mogućnosti za otkrivanje novih lijekova (Clayton i Wolf, 1993.) do nadgledanja zdravlja divljih i domaćih životinja (Lozano, 1998.) kao i poboljšanja ljudskog zdravlja. (Engel, 2002.).

Istraživanje samoliječenja u životinja dovelo je do pojave novog znanstvenog područja, često nazivanog zoofarmakognozija, koja se bavi hranidbenim ponašanjem životinja pri odabiru i korištenju sekundarnih biljnih metabolita i drugih ne-hranjivih tvari za liječenje i sprečavanje bolesti (Rodriguez i Wrangham, 1993). Iako se malo zna o sposobnosti životinja za samoliječenje, mnoga su zapažanja anegdotalna i dvosmislena (Lozano, 1998; Houston et al, 2001), ipak postoje dokazi o samoliječenju u životinja (Engel, 2002). Istraživači koji tvrde da se životinje samoliječe u prirodnim uvjetnim čine to na temelju opažanja kako bolesne životinje traže tvari koje nisu dio njihove svakodnevne prehrane, od kojih često nemaju niti prehrabene koristi, a koje sadrže aktivne sastojke koji povoljno djeluju na njihovo zdravstveno stanje (Ketch i sur., 2001; Engel, 2002; Huffman, 2003). Količina dostupnih podataka o samoliječenju životinja do sada je najveća u primata, osobito Afričkih čovjekolikih majmuna (Huffman, 2003). Samoliječenje u ovih životinja odnosi se na kontrolu unutarnjih parazita i pružanje olakšanja kod želučano-crijevnih bolova (Huffman, 2003). Drugi dokazi samoliječenja u životinja u divljini proizlaze iz proučavanja čimpanzi. Ovi primati su poznati kako biraju nekoliko biljnih vrsta koje sadrže spojeve koji, uneseni u prikladnim razinama, imaju ljekovita svojstva. Takvi spojevi su, na primjer, antibiotik methoxypsoralen u biljci *Ficus exasperata* (Rodriguez i Wrangham 1993), antimalarijski liminoidi u biljci *Trichilia rubescens* (Krief i sur. 2004), te antiparazitski seskviterpen laktoni u srži biljke *Veronia amygdalena*. Postoje snažni dokazi da čimpanze biraju barem jednu od tih vrsta, *V. amygdalena*, naročito zbog svojih ljekovitih svojstava (Huffman 2001, 2003). Unatoč njenoj cjelogodišnjoj dostupnosti, čimpanze jedu ovu biljku uglavnom tijekom kišnih mjeseci, na vrhuncu sezone infestacije nematodima, te ih ciljano konzumiraju one životinje koje pokazuju znakove bolesti. Postoje neki dokazi kako je konzumacija *V. amygdalena* povezana s poboljšanjem zdravlja i dramatičnim smanjenjem opterećenja parazitima (Huffman 2001). S obzirom na ograničenja u istraživanju slobodno živućih primata, dokazi u samoliječenju čimpanza ostali su uglavnom korelativni i na razini promatranja (Lozano 1998. Hutchings et al 2003). Istraživanja na stoci su dala značajne znanstvene dokaze u samoliječenju domaćih životinja, posebice u kontekstu ublažavanja utjecaja unesenih toksina u životinjski organizam. Provenza i sur. (2000) su pokazali da ovce hranjene hranom bogatom taninima selektivno jedu polietilenglikole (PEG), koji smanjuju negativne učinke tih sekundarnih biljnih spojeva. Nadalje, vrijeme provedeno u ishrani na mjestima gdje je PEG prisutan povećava se u odnosu na rezultate iz kontrole, kada je taninska kiselina dodana u hranu. Ovce su također selektivno uzimale natrijev bikarbonat i natrijev bentonit i time neutralizirale acidozu uzrokovanu prekomjernim korištenjem žitarica. U istom pokusu su na sličan način, konzumirale dikalcijev fosfat i ublažile učinke uzimanja oksalne kiseline (Villalba i sur. 2006b). Ovi su pokusi uspješni dokazati da asocijativno učenje čini važnu mehanističku osnovu u samoliječenju u ovaca. Ovce razlikuju ljekovita svojstva PEG od ne-ljekovitih tvari na način da selektivno konzumiraju PEG nakon što su pojele hranu bogatu taninima (Villalba i Provenza, 2001). Ovce su naučile selektivno uzimati tri lijeka - natrijev bentonit, PEG i dikalcij fosfata – što je dovelo do oporavka od bolesti nastalih zbog prevelikog uzimanja žitarica, tanina i oksalne kiseline (Villalba i sur., 2006b.). Nasuprot tome, ovce koje su jele istu hranu i lijekove, ali s vremenskim odmakom nisu se oporavili od bolesti, bez obzira na to koju su hranu konzumirali prije izbora lijeka. Ova su istraživanja pokazala kako je učenje kritični mehanizam u samoliječenju te kako su ovce u mogućnosti formirati višestruke asocijacije vezane za bolest i izbor lijeka.

Zaključak

Sekundarni biljni metaboliti većinom su prisutni u mediteranskim grmovima kojima se hrane domaći i divlji biljojedi. Nekada se za ove biljne spojeve pretpostavljalo da služe kao kemijska obrana od biljojeda. Međutim, danas s novim saznanjima ti sekundarni biljni spojevi u odgovarajućim dozama djeluju ljekovito i suzbijaju štetne unutrašnje parazite u preživača.

Općenito, biljojedi mogu bolje zadovoljiti hranidbene potrebe i regulirati unos biljnih otrova kada se hrane različitim biljnim vrstama, koje se razlikuju u sadržaju hranjivih tvari i različitim biljnim otrovima, nego kada su ograničeni na samo jednu biljnu vrstu (hranu), pa čak ako je riječ o kvalitetnom krmnom usjevu. Prirodne pašnjačke zajednice s velikom brojem pašnjačkih vrsta, doslovno čine prehrambene centre i ljekarne s različitim sadržajem biljnih hranjiva i sekundarnih biljnih metabolita važnih za prehranu i zdravlje biljojeda. S intenziviranjem stočarske proizvodnje došlo je do selekcije krmnih biljaka s visokim udjelom hranjivih tvari (uglavnom energije) i manjim udjelom sekundarne biljnih metabolita. U novije vrijeme mnogi su znanstvenici počeli prepoznavati prehrambene i farmaceutske vrijednosti sekundarnih biljnih spojeva za životinje i čovjeka. Samoliječenje u životinja osigurava bolje oblikovanje održivih sustava ispaše koji mogu poboljšati ishranu, zdravlje i dobrobit životinja, te racionalnije iskorištavati zemljišne potencijale. Razumijevanje načina ishrane životinja na prirodnim pašnjacima trebalo bi dovesti do novih gledišta prema pašnjačkim vrstama koje ne čine samo krmu za stoku nego joj osiguravaju mnoštvo ljekovitih spojeva.

LITERATURA

1. Abreu, A., Carulla, J. E., Lascano, C.E., Diaz, T.E., Kreuzer, M., Hess, H.D. (2004): Effects of *Sapindus saponaria* fruits on ruminal fermentation and duodenal nitrogen flow of sheep fed a tropical grass diet with and without legume. *J. Anim. Sci.* 82: 1392-1400.
2. Akkari, H., Ben Salemb, H., Gharbia, M., Abidib, S., Darghoutha, M.A. (2008): Feeding *Acacia cyanophylla* Lindl. foliage to Barbarine lambs with or without PEG: Effect on the excretion of gastro-intestinal nematode egg. *Anim. Feed Sci. Tech.* 147: 182-192.
3. Al Habori, M., Raman, A. (1998): Antidiabetic and hypocholesterolaemic effects of fenugreek. *Phytother. Res.* 12: 233-242.
4. Annuk, H., Hirno, S., Turi, E., Mikelsaar, M., Arak, E., Wadstrom, T. (1999): Effect on cell surface hydrophobicity and susceptibility of *Helicobacter pylori* to medicinal plant extracts. *FEMS Microbiol. Lett.* 172: 41-45.
5. Asres, K., Bucar, F., Edelsbrunner, S., Kartnig, T., Hoger, G., Thiel, W. (2001): Investigations on antimycobacterial activity of some ethiopian medicinal plants. *Phytother. Res.* 15: 323-326.
6. Barry, T.N., McNeill, D.M., McNabb, W.C. (2001): Plant secondary compounds; their impact on nutritive value and upon animal production, in: *Proceedings of the XIX International Grass Conference, Sao Paulo, Brazil*, pp. 445-452.
7. Ben Salem, H., Makkar, H.P.S., Nefzaoui, A., Hassayoun, L., Abidi, S. (2005): Benefit from the association of small amounts of tannin-rich shrub foliage (*Acacia cyanophylla* Lindl.) with soya bean meal given as supplements to Barbarine sheep fed on oaten hay. *Anim. Feed Sci. Tech.* 122: 173-186.
8. Bernays, E.A., Cooper-Driver, G., Bilgener, M. (1989): Herbivores and plant tannins. *Adv. Ecol. Res.* 19: 263-302.
9. Boyd, J.N., Campbell, T.C. (1983): Impact of nutrition on detoxication. in: Caldwell, J., Jakoby, W.B. (Eds.), *Biological basis of detoxication*. Academic Press, New York, pp 287-306.
10. Chapman, C.A., Chapman, L.J. (2002): Foraging challenges of red colobus monkeys: influence of nutrients and secondary compounds. *Comp. Biochem. Phys. A.* 133: 861-875.
11. Cheeke, P.R., Shull, L.R. (1985): *Natural Toxicants in Feeds and Poisonous Plants*. Avi Publishing Company, Inc., Westport, Conn., USA, pp. 492.
12. Cheeke, P.R. (1998): *Natural Toxicants in Feeds, Forages and Poisonous Plants*, second ed. Interstate Publ. Inc., Danville, p. 481.
13. Clausen, T.P., Reichardt, P.B., Bryant, J.P., Provenza, F. D. (1992): Condensed tannins in plant defense: a perspective on classical theories, in: Hemingway, R.W., Laks, P.E. (Eds.), *Plant Polyphenols*, Plenum Press, New York, NY, pp. 639-651.
14. Clayton, D.H., Wolfe, N.D. (1993): The adaptive significance of self-medication. *Trends Ecol. Evol.* 8: 60-63.
15. Cluff, L.K., Welch, B.L., Pederson, J.C., Brotherson, J.D. (1982): Concentration of monoterpenoids in rumen ingesta of wild mule deer. *J. Range Manage.* 35: 192-194.
16. Conrad, J., Vogler, B., Reeb, S., Klaiber, I., Papajewski, S., Roos, G., Vasquez, E., Setzer, M.C., Kraus, W. (2001): Isoterchebulin and 4,6-O-isoterchebuloyl-D-glucose, novel hydrolyzable tannins from *Terminalia macroptera*. *J. Nat. Prod.* 64: 294-299.
17. Da Silva, S.L., Figueiredo, P.M.S., Yano, T. (2007): Chemotherapeutic potential of the volatile oils from *Zanthoxylum rhoifolium* Lam leaves. *Eur. J. Pharmacol.* 576: 180-188.
18. Dawson, J.M., Buttery, P.J., Jenkins, D., Wood, C.D., Gill, M. (1999): Effects of dietary quebracho tannin on nutrient utilization and tissue metabolism in sheep and rats. *J. Sci. Food. Agric.* 79: 1423-1430.

19. Dearing, M.D., Cork, S. (1999): Role of detoxification of plant secondary compounds on diet breadth in a mammalian herbivore, *Trichosurus vulpecula*. *J. Chem. Ecol.* 25: 1205-1219.
20. Dearing, M.D., Foley, W.J., McLean, S. (2005): The influence of plant secondary metabolites on the nutritional ecology of herbivorous terrestrial vertebrates. *Annu. Rev. Ecol. Evol. Syst.* 36: 169-189.
21. Djipa, C.D., Delmee, M., Quetin-Leclercq, J. (2000): Antimicrobial activity of bark extracts of *Syzygium jambos* (L) Alston (*Myrtaceae*). *J. Ethnopharmacol.* 71: 307-313.
22. Duncan, A.J., Hartley, S.E., Iason G.R. (1994): The effect of monoterpene concentrations in sitka spruce (*Picea sitchensis*) on the browsing behavior of red deer. *Can. J. Zool.* 72: 1715-1720.
23. Dziba, L.E. and F.D. Provenza (2007): Dietary monoterpene concentrations influence feeding patterns of lambs. *Appl. Anim. Behav. Sci.* 109: 49-57.
24. Engel, C. (2002): *Wild Health*. Houghton Mifflin Co., Boston, p. 276.
25. Foley, W.J., Iason, G.R., McArthur, C. (1999): The role of plant secondary metabolites in the nutritional ecology of mammalian herbivores: how far have we come in 25 years? in: Jung, H.J., Fahey, G.C. (Eds), *Nutritional Ecology of Herbivores*. American Society of Animal Science, Savoy IL, pp. 130-209.
26. Francis, G., Makkar, H.P.S., Becker, K. (2001): Antinutritional factors present in plant-derived alternate fish feed ingredients and their effects in fish. *Aquaculture* 199: 197-227.
27. Freeland, W.J., Janzen, D.H. (1974): Strategies in herbivory by mammals - role of plant secondary compounds. *Am. Nat.* 108: 269-289.
28. Freeland, W.J., Calco, P.H., Anderson, L.R. (1985): Tannins and saponin - interaction in herbivore diets. *Biochem. Syst. Ecol.* 13: 189-193.
29. Frost, R.A., Scott, C.B., Walker, J.W., Hartmann, F.S. (2003): Effects of origin, experiences early in life, and genetics on bitterweed consumption by sheep. *Appl. Anim. Behav. Sci.* 84: 251-264.
30. Gee, J.M., Price, K.R., Ridout, C.L., Wortley, G.M., Hurrell, R.F. (1993): Saponins of Quinoa (*Chenopodium quinoa*): Effect of processing on their abundance in Quinoa product and their biological effects on intestinal mucosal tissue. *J. Sci. Food Agric.* 63: 201-209.
31. Gershenzon, J., Croteau, R. (1991): Terpenoids, in: Rosenthal, G. A., Berenbaum, M.R. (Eds.), *Herbivores. Their Interactions with Secondary Plant Metabolites*, Vol. I. The Chemical Participants (2nd Ed.). Academic Press, Inc., New York, pp. 165-219.
32. González-Tejero, M.R., Casares-Porcel, M., Sánchez-Rojas, C.P., Ramiro-Gutiérrez J.M., Molero-Mesa, J., Pieroni, A., Giusti, M.E., Censorii, E., de Pasquale, C., Della, A., Paraskeva-Hadjichambi, D., Hadjichambis, A., Houmani, Z., El-Demerdash, M., El-Zayat, M., Hmamouchi, M., ElJohrig, S. (2008): Medicinal plants in the Mediterranean area: Synthesis of the results of the project Rubia. *J. Ethnopharmacol.* 116: 341-357.
33. Hagerman, A.E., Riedl, K.M., Rice, R.E. (1999): Tannins as biological antioxidants, in: Gross, G.G., Hemingway, R.W., Yoshida, T., (Eds), *Plant Polyphenols 2: Chemistry, Biology, Pharmacology, Ecology*. Plenum Press, New York, pp. 495-505.
34. Hansen, H.H., Child, R.D. (1980): Goat diets on an upland hardwood ecosystem. *J. Anim. Sci.* 51 (Suppl. 1): p. 238.
35. Hess, H.D., Monsalve, L.M., Lascano, C.E., Carulla, J.E., Diaz, T.E., Kreuzer, M. (2003): Supplementation of a tropical grass diet with forage legumes and *Sapindus saponaria* fruits: effects on in vitro ruminant nitrogen turnover and methanogenesis. *A. J. Agr. Res.* 54: 703-713.
36. Ho, K.Y., Tsai, C.C., Huang, J.S., Chen, C.P., Lin, T.C., Lin, C.C. (2001): Antimicrobial activity of tannin components from *Vaccinium vitis-idaea* L. *J. Pharm. Pharmacol.* 53: 187-191.
37. Hocquemiller, R., Cortes, D., Arango, G.J., Myint, S.H., Cave, A., Angelo, A., Munoz, V., Fournet, A. (1991): Isolation and synthesis of espiptanol, a new antiparasitic monoterpene. *J. Nat. Prod.* 54: 445-452.
38. Hofmann, R.R. (1989): Evolutionary steps of ecophysiological adaptation and diversification of ruminants: a comparative view of their digestive system. *Oecologia* 78: 443-457.
39. Houston, D.C., Guardi, J.D., Hall A.J. (2001): Soil consumption by elephants might help to minimize the toxic effects of plant secondary compounds in forest browse. *Mammal Rev.* 31: 249-254.
40. Huffman, M.A., Ohigashi, H., Kawanaka, M., Page, J.E., Kirby, G.C., Gasquet, M., Murakami, A., Koshimizu, K. (1998): African great ape self-medication: a new paradigm for treating parasite disease with natural medicines? in: Ageta, H., Aimi, N., Ebizuka, Y., Fujita, T., Honda, G. (Eds.), *Towards Natural Medicine Research in the 21st Century*. Elsevier Science, Amsterdam, pp. 113-123.
41. Huffman, M.A., 2001. Self-meditative behavior in the African great apes: an evolutionary perspective into the origins of human traditional medicine. *BioScience* 51: 651-61.
42. Huffman, M.A. (2003): Animal self-medication and ethno-medicine: exploration and exploitation of the medicinal properties of plants. *P. Nutr. Soc.* 62, 371-381.
43. Hutchings, M.R., Athanasiadou, S., Kyriazakis, I., Gordon, I.J. (2003): Can animals use foraging behaviour to combat parasites? *P. Nutr. Soc.* 62: 361-70.
44. Janzen, J. (1978): Complications in interpreting the chemical defenses of trees against tropical arboreal plant-eating vertebrates. In *The ecology of arboreal folivores* (ed. G Montgomery), pp. 73-84. Smithsonian Institution Press, Washington, DC, USA.

45. Jones, W.T., Mangan, J.L. (1977): Complexes of condensed tannins of sainfoin (*Onobrychis viciifolia* Scop.) with fraction 1 leaf protein and with submaxillary mucoprotein, and their reversal by polyethylene-glycol and pH. *J. Sci. Food Agric.* 28: 126-136.
46. Kayser, O., Kiderlen, A.F., Croft, S.L. (2003): Natural products as antiparasitic drugs. *Parasitol. Res.* 90: 55-62.
47. Ketch, L.A., Malloch, D., Mahaney, W.C., Huffman, M.A. (2001): Comparative microbial analysis and clay mineralogy of soils eaten by chimpanzees (*Pan troglodytes schweinfurthii*) in Tanzania. *Soil Biol. Biochem.* 33: 199-203.
48. Krief, S., Martin, M.T., Grellier, P., Kasenene, J., Sevenet, T. (2004): Novel antimalarial compounds isolated in a survey of self-medicative behavior of wild chimpanzees in Uganda. *Antimicrob. Agents Ch.* 48: 3196-3199.
49. Kronberg, S.L., Walker, J.W. (1993): Ruminal metabolism of leafy spurge in sheep and goats: a potential explanation for differential foraging on spurge by sheep, goats and cattle. *J. Chem. Ecol.* 19: 2007-2017.
50. Langenheim, J.H. (1994): Higher plant terpenoids: A phyto-centric overview of their ecological roles. *J. Chem. Ecol.* 20: 1223-1280.
51. Launchbaugh, K.L., Provenza, F.D. (1994): The effect of flavor intensity and toxin dose on the formation and generalization of flavor aversions in sheep. *J. Anim. Sci.* 72: 10-13.
52. Landau, S., Azaizeh, H., Muklada, H., Glasser, T., Ungar, E.D., Baram, H., Abbas, N., Markovics A. (2010): Anthelmintic activity of *Pistacia lentiscus* foliage in two Middle Eastern breeds of goats differing in their propensity to consume tannin-rich browse. *Vet. Parasitol.* 173(3-4): 280-6.
53. Lee, S.T., Mitchell, R., Wang, Z., Heiss, C., Gardner, D., Azadi, P. (2009): The isolation, characterization and quantification of steroidal saponins in switchgrass (*Panicum virgatum* L.). *J. Agric. Food Chem.* 57: 2599-2604.
54. Li, X.Y. (2000): Immunomodulating components from Chinese medicines. *Pharmaceut. Biol.* 38: 33-40.
55. Liu, F.Y., Hodgson, J., Barry, T.N. (1998): Effects of grazing sequence and condensed tannins on ingestive behaviour, herbage intake, and performance of lambs grazing Yorkshire fog pasture. *New Zeal. J. Agr. Res.* 41: 359-366.
56. Lozano, G.A. (1998): Parasitic stress and self-medication. *Adv Study Behav.* 27: 291-317.
57. Majak, W. (2001): Review of toxic glycosides in rangeland and pasture forages. *J. Range Manage.* 54: 494-498.
58. Makkar, H.P.S., Blummel, M., Becker, K. (1997): *In vitro* rumen apparent and true digestibilities of tannin-rich forages. *Anim. Feed Sci. Tech.* 67: 245-251.
59. Makkar, H.P.S. (2003): Effects and fate of tannins in ruminant animals, adaptation to tannins, and strategies to overcome detrimental effects of feeding tannin-rich feeds. *Small Ruminant Res.* 49: 241-256.
60. Marston, A., Hostettmann, K. (1991): Plant saponins: chemistry and molluscicidal action, in: Harborne, J.B., Tomas-Barberan, F.A. (Eds.), *Ecological Chemistry and Biochemistry of Plant Terpenoids*. Oxford Univ. Press, New York, NY. pp. 264-286.
61. McArthur, C., Hagerman, A., Robbins, C.T. (1991): Physiological strategies of mammalian herbivores against plant defenses, in: Palo, R.T., Robbins, C.T. (Eds.), *Plant Defenses Against Mammalian Herbivory*. CRC Press, Boca Raton, FL, pp. 103-114.
62. McLean, S., Duncan, A.J. (2006): Pharmacological perspectives on the detoxification of plant secondary metabolites: Implications for ingestive behavior of herbivores. *J. Chem. Ecol.* 32: 1213-1228.
63. Mills, S., Bone, K. (2000): *Principles and Practice of Phytotherapy*. Churchill Livingstone, Toronto, ON. pp 104-107.
64. Min, B.R., Hart, S.P. (2003): Tannins for suppression of internal parasites. *J. Anim. Sci.* 81: 102-109.
65. Min, B.R., Pomroy, W.E., Hart, S.P., Sahl, T. (2004): The effect of short-term consumption of a forage containing condensed tannins on gastro-intestinal nematode parasite infections in grazing wether goats. *Small Ruminant Res.* 51: 279-283.
66. Murdiati, T.B., McSweeney, C.S., Lowry, J.B. (1992): Metabolism in sheep of gallic acid, tannic acid and hydrolyzable tannin from *Terminalia oblongata*. *Aust. J. Agr. Res.* 43: 1307-1319.
67. Nagy, J.G., Tengerdy, R.P. (1968): Antibacterial action of essential oils of *Artemisia* as an ecological factor. II. Antibacterial action of volatile oils of *Artemisia tridentata* (big sagebrush) on bacteria from the rumen of mule deer. *Appl. Microbiol.* 16: 441-444.
68. Nagy, J.G., Regelin, W.L. (1977): Influence of plant volatile oils on food selection by animals. *Proc. Congr. Game Biol.* 13: 225-230.
69. Ngugi, R.K., Hinds, F.C., Powell, J. (1995): Mountain big sagebrush browse decreases dry matter intake, digestibility, and nutritive quality of sheep diets. *J. Range Manage.* 48: 487-492.
70. Oh, H.K., Sakai, T., Jones, M.B., Longhurst W.M. (1967): Effect of various essential oils isolated from douglas fir needles upon sheep and deer rumen microbial activity. *Appl. Microbiol.* 15: 777-784.
71. Oh, J.H., Jones, M.B., Longhurst, W.M., Connolly, G.E. (1970): Deer browsing and rumen microbial fermentation of Douglas fir as affected by fertilization and growth stage. *Forest Sci.* 16: 21-27.
72. Okada, Y., Matono, N., Shiono, M., Takai, T., Hikida, M., Ohmori, H. (1996): Suppression of *in vitro* cellular immune response by nitrogen-containing terpene alcohol derivatives. *Biol. Pharm. Bull.* 19: 1443-1446.
73. Oleszek, W.A., Hoagland, R.E., Zablotowicz, R.M. (1999): Ecological significance of plant saponins, in: Inderjit, K., Dakshini, M.M., Foy, C.L. (Eds.), *Principles and Practices in Plant Ecology: Allelochemical Interactions*. CRC Press, Boca Raton, FL. pp. 451-465.

74. Pass, G.J., McLean, S. (2002): Inhibition of the microsomal metabolism of 1,8-cineole in the common brushtail possum (*Trichosurus vulpecula*) by terpenes and other chemicals. *Xenobiotica* 32: 1109-1126.
75. Pederson, J.C., Welch, B.L. (1982): Effects of monoterpene exposure on ability of rumen inocula to digest a set of forages. *J. Range Manage.* 35: 500-502.
76. Pen, B., Takaura, K., Yamaguchi, S., Asa, R., Takahashi, J. (2007): Effects of *Yucca schidigera* and *Quillaja saponaria* with or without beta-1-4 galacto-oligosaccharides on ruminant fermentation, methane production and nitrogen utilization in sheep. *Anim. Feed Sci. Tech.* 138: 75-88.
77. Perevolotsky, A., Brosh, A., Ehrlich, O., Gutman, M., Henkin, Z., Holtezer, Z. (1993): Nutritional values of common oak (*Quercus calliprinos*) browse as fodder for goats: experimental results in ecological perspective. *Small Ruminant Res.* 11: 95-106.
78. Petit, P., Sauvaire, Y., Ponsin, G., Manteghetti, M., Fave, A., Ribes, G. (1993): Effects of a fenugreek seed extract on feeding behavior in the rat - Metabolic-endocrine correlates. *Pharmacol. Biochem. Be.* 45: 369-374.
79. Pfister, J.A., Provenza, F.D., Manners, G.D., Gardner, D.R., Ralphs, M.H. (1997): Tall larkspur ingestion: can cattle regulate intake below toxic levels? *J. Chem. Ecol.* 23: 759-777.
80. Phy, T.S., Provenza, F.D. (1998): Sheep fed grain prefer foods and solutions that attenuate acidosis. *J. Anim. Sci.* 76: 954-960.
81. Picman, A.K. (1986): Biological activities of sesquiterpene lactones. *Biochem. Syst. Ecol.* 14: 255-281.
82. Plotkin, M.J. (2000): *Medicine Quest*, in: *Search of Nature's Healing Secrets*. Penguin Putnam Inc., New York, p. 224.
83. Pritz, R.K., Launchbaugh, K.L., Taylor, C.A. (1997): Effects of breed and dietary experience on juniper consumption by goats. *J. Range Manage.* 50: 600-606.
84. Provenza, F.D., Burritt, E.A., Perevolotsky, A., Silanikove, N. (2000): Self-regulation of intake of polyethylene glycol by sheep fed diets varying in tannin concentrations. *J. Anim. Sci.* 78: 1206-1212.
85. Provenza, F.D., Villalba J.J., Bryant J.P. (2003a): Foraging by herbivores: Linking the biochemical diversity of plants with herbivore culture and landscape diversity, in: Bissonette, J.A., Storch, I. (Eds.), *Landscape ecology and resource management: Linking theory with practice*. Island Press, New York, pp. 387-421.
86. Provenza, F.D., Villalba, J.J., Dziba, L.E., Atwood, S.B., Banner, R.E. (2003b): Linking herbivore experience, varied diets, and plant biochemical diversity. *Small Ruminant Res.* 49: 257-274.
87. Provenza, F.D., Villalba, J.J. (2006): Foraging in Domestic Vertebrates: Linking the Internal and External Milieu, in: Bels, V.L. (Eds.), *Feeding in domestic vertebrates: From structure to function*. CABI Publ., Oxfordshire, UK, pp. 210-240.
88. Reed, J.D. (1995): Nutritional toxicology of tannins and related polyphenols in forage legumes. *J. Anim. Sci.* 73: 1516-1528.
89. Riddle, R.R., Taylor Jr., C.A., Kothmann, M.M., Huston, J.E. (1996): Volatile oil contents of ashe and redberry juniper and its relationship to preference by Angora and Spanish goats. *J. Range Manage.* 49: 35-41.
90. Robles, M., Arguellini, M., West, J., Rodriguez, E. (1995): Recent studies on zoopharmacognosy, pharmacology and neurotoxicology of sesquiterpene lactones. *Planta Med.* 61: 199-203.
91. Rodriguez, E., Wrangham, R.W. (1993): Zoopharmacognosy: The use of medicinal plants by animals, in: *Downum K.R., Romeo, J.T., Stafford, H. (Eds.), Phytochemical Potential of Tropical Plants* pp. 89-105.
92. Rogošić, J. (2000): Management of the Mediterranean Natural Resources. Skolska naklada. Mostar, Bosnia/Herzegovina. pp. 352. (In Croatian).
93. Rogošić, J., Pfister, J.A., Provenza, F.D. (2003): Interaction of tannins and saponins in herbivore diets. VII International Rangel. Congr. Durban, South Africa. pp.103-105.
94. Rogošić, J., Estell, R.E., Skobic, D., Martinovic, A., Maric, S. (2006a): Role of species diversity and secondary compound complementarity on diet selection of Mediterranean shrubs by goats. *J. Chem. Ecol.* 32: 1279-1287.
95. Rogošić, J., Pfister, J.A., Provenza, F.D., Grbeša, D. (2006b): Sheep and goats preference for and nutritional value of Mediterranean Maquis shrubs. *Small Ruminant Res.* 64: 169-179.
96. Rogošić, J., Pfister, J.A., Provenza, F.D., Grbeša, D. (2006c): The effect of activated charcoal and number of species offered on intake of Mediterranean shrubs by sheep and goats. *Appl. Anim. Behav. Sci.* 101: 305-317.
97. Rogošić, J., Pfister, J.A., Provenza, F.D. (2007a): The effect of polyethylene glycol and number of species offered on intake of Mediterranean shrubs by sheep and goats. *J. Anim. Sci.* 86: 3491-3496.
98. Rogošić, J., Estell, R.E., Skobić, D., Stanić, S. (2007b): Influence of secondary compound complementarity and species diversity on consumption of Mediterranean shrubs by sheep. *Appl. Anim. Behav. Sci.* 107: 58-65.
99. Rogošić, J., Pfister, J.A., Provenza, F.D., Pavličević, J. (2008): The effect of polyethylene glycol and number of species offered on intake of Mediterranean shrubs by sheep and goats. *J. Anim. Sci.* 86: 3491-3496.
100. Schmidt, K.A., Brown, J.S., Morgan, R.A. (1998): Plant defenses as complementary resources: a test with squirrels. *Oikos* 81: 130-142.
101. Schreurs, N.M., Tavendale, M.H., Lane, G.A., Barry, T.N., McNabb, W.G. (2004): Effect of white clover (*Trifolium repens*), perennial grass (*Lolium perenne*) and *Lotus corniculatus* on *in vitro* skatole and indole formation, in: Stockdale, R., Heard, J., Jenkin, M. (Eds), *Animal Production in Australia Proceedings of the 25th Biennial Conference of the Australian Society of Animal Production* CSIRO Publishing, Melbourne, Australia, pp. 164-167.
102. Schwartz, C.C., Nagy, J.G., Regelin, W.L. (1980a): Juniper oil yield, terpene concentration, and antimicrobial effects on deer. *J. Wildl. Manage.* 44: 107-113.

103. Schwartz, C.C., Regelin, W.L., Nagy, J.G. (1980b): Deer preference for juniper forage and volatile oil treated foods. *J. Wildl. Manage.* 44: 114-120.
104. Shah, M.A., Mir, R.S. (2004): Effect of dietary fenugreek seed on dairy cow performance and milk characteristics. *Can. J. Anim. Sci.* 84: 725-729.
105. Shimada, T. (2006): Salivary proteins as a defense against dietary tannins. *J. Chem. Ecol.* 32: 1149-1163.
106. Silanikove, N., Nitsan, Z., Perevolovsky, A. (1994): Effect of a daily supplementation of polyethylene glycol on intake and digestion of tannin-containing leaves (*Ceratonia siliqua*) by sheep. *J. Agric. Food Chem.* 42: 2844-2847.
107. Silanikove, N., Gilboa, N., Nir, I., Perevolovsky, A., Nitsan, Z. (1996a): Effect of a daily supplementation of polyethylene glycol on intake and digestion of tannins-containing leaves (*Quercus calliprinos*, *Pistacia lentiscus* and *Ceratonia siliqua*) by goats. *J. Agric. Food Chem.* 44: 199-205.
108. Silanikove, N., Gilboa, N., Perevolovsky, A., Nitsan, Z. (1996b): Goats fed tannin-containing leaves do not exhibit toxic syndromes. *Small Ruminant Res.* 21: 195-201.
109. Singh, B., Bhat, T.K., Singh, B. (2003): Potential therapeutic applications of some antinutritional plant secondary metabolites. *J. Agric. Food Chem.* 51: 5579-5597.
110. Smith, G.S. (1992): Toxicification and detoxification of plant compounds: an overview. *J. Range Manage.* 45: 25-30.
111. Sorensen, J.S., Turnbull, C.A., Dearing, M.D. (2004): A specialist herbivore (*Neotoma stephensi*) absorbs fewer plant toxins than does a generalist (*Neotoma albigula*). *Physiol. Biochem. Zool.* 77: 139-148.
112. Tavendale, M.H., Lane, G.A., Schreurs, N.M., Fraser, K., Meagher, L.P. (2005): The effects of condensed tannins from *Dorycnium rectum* on skatole and indole ruminal biogenesis for grazing sheep. *Aust. J. Agr. Res.* 56: 1331-1337.
113. Taylor, W.G., Zulyniak, H.J., Richards, K.W., Acharya, S.N., Bittman, S., Elder, J.L. (2002): Variation in diosgenin levels among 10 accessions of fenugreek seeds produced in western Canada. *J. Agric. Food Chem.* 50: 5994-5997.
114. Villalba, J.J., Provenza, F.D. (2001): Preference for polyethylene glycol by sheep fed a quebracho tannin diet. *J. Anim. Sci.* 79: 2066-2074.
115. Villalba, J.J., Provenza, F.D. (2002): Polyethylene glycol influences selection of foraging location by sheep consuming quebracho tannin. *J. Anim. Sci.* 80: 1846-1851.
116. Villalba, J.J., Provenza, F.D., Olson, K.C. (2006a): Terpenes and carbohydrate source influence rumen fermentation, digestibility, intake, and preference in sheep. *J. Anim. Sci.* 84: 2463-2473.
117. Villalba, J.J., Provenza, F.D., Shaw, R. (2006b): Sheep self-medicate when challenged with illness-inducing foods. *Anim. Behav.* 71: 1131-1139.
118. Waghorn, G.C. (1990): Beneficial effects of low concentrations of condensed tannins in forages fed to ruminants, in: Akin, D.E., Ljungdahl, L.G., Wilson, J.R., Harris, P.J. (Eds.), *Microbial and Plant Opportunities to Improve Lignocellulose Utilization by Ruminants*. Elsevier Science Publishing Co., New York, pp. 137-247.
119. Westoby, M. (1978): What are the biological bases of varied diets? *Amer. Nat.* 112: 627-631.
120. Woodward, A., Coppock, D.L. (1995): Role of plant defense in the utilization of native browse in southern Ethiopia. *Agroforest. Syst.* 32: 147-161.
121. Wynn, S.G., Fougère, B. (2007): *Veterinary herbal medicine*. St. Louis, Mosby/Elsevier, pp.714.
122. Yabann, W.K., Burritt, E.A., Malechek, J.C. (1985): Sagebrush (*Artemisia tridentata*) monoterpenoid concentrations as factors in diet selection by free-grazing sheep, in: Provenza F.D., Flinders, J.T., McArthur, E.D. (Eds.), *Proc. Symp. Plant-Herbivore Interactions*. Intermountain Research Sta., Forest Service, USDA, Ogden, UT. pp. 64-70.

ROLE AND IMPORTANCE OF PLANT SECONDARY METABOLITES IN HERBIVORES NUTRITION

Summary

Plant secondary metabolites (also called phytotoxins; natural products) are molecules made in most vascular plants that are not necessary for their survival, but in higher concentrations protect plants from consumers or from pathogens. These phytochemicals can adversely affect cellular and metabolic processes in herbivores, but also at low doses and in appropriate mixtures, they can have beneficial effects on animal nutrition, health and other therapeutic impacts.

In this paper, we demonstrate the potential effects of plants with medicinal properties on animal foraging behavior as a function of the consequences they experience after ingestion of Mediterranean shrubs that are rich in phytotoxins. This mechanism – behavior by consequences – suggests animals are able to meet nutritional requirements and self-select certain plants with medicinal properties if they are offered the opportunity to do so when foraging in diverse Mediterranean shrub communities. Understanding the feeding behavior of ruminants when offered a variety of plant species is necessary to be able to improve their health and well-being by reducing levels of stress and fear; it may also lead to the early detection of illness. Thus, management strategies in biochemically/biologically diverse ecosystems should benefit from allowing ruminants to manifest their feeding preferences.

Key words: Mediterranean shrubs, herbivores, secondary compounds, activated charcoal, polyethylene glycol, calcium hydroxide, medicinal plants.

Primljeno: 17.09.2013.