





# Forord

Dette er det siste arbeidet i min mastergrad i Naturforvaltning og er skrevet på Institutt for Naturforvaltning ved Fakultet for miljøvitenskap og teknologi ved Norges miljø- og biovitenskapelige universitet. Den masteroppgaven gir 30 studiepoeng og er basert på feltstudier av bjørk på to hogstflater i Ringsaker og Voss sommeren 2014.

Først vil jeg takke min hovedveileder førsteamanuensis Line Nybakken for tydelig og faglig begrunnede veiledninger og korrigeringer gjennom hele prosessen, særlig under laboratoriearbeidet! Likeledes vil jeg rette en stor takk til min tilleggsveileder forsker Hilde Karine Wam for all hjelp og utholdende og undervisende veiledning under dataforklaring og statistiske analyser! Under laboratoriearbeidet var også avdelingsingeniør Annie Aasen meg og flere til stadig hjelp ved praktiske utfordringer! Hjertelig takk!

Jeg vil også takke min vennlige svoger Daniel Krøger for bistand under det språklige arbeidet, samt nyttige innspill fra min bror Olav Fjære i skriveprosessen.

Norges miljø- og biovitenskapelige universitet

Ås, Norge, 13. mai 2015

---

Sigmund Fjære

*«Vet du det ikke, eller har du ikke hørt det? Herren er den evige Gud som skapte jordens ender. Han blir ikke trett, han blir ikke utmattet, hans forstand er uransakelig.» Jes. 40:28.*

## Sammendrag

Uttaket av heltrehogst (GROT) til bioenergiformål forventes å øke i Norge i tiden framover. GROT-uttak gir økt biomasseuttak og dermed større næringsuttak fra skogen. Mengden karbon og nitrogen i jordbunnen reduseres etter GROT-uttak, samt at gjenvekstens biomasse reduseres. Næringsverdien til et plantemateriale bestemmes mye av forholdet mellom karbon og nitrogen, samt konsentrasjonen av sekundære metabolitter. Planteforsvarshypotesene søker å forklare hvordan planten avveier mellom plantevekst og produksjon av sekundære metabolitter. I denne oppgaven har jeg undersøkt betydningen av heltrehogst vs konvensjonell hogst på konsentrasjonen av fenoler og mengden av nitrogen og karbon i gjenveksten av bjørk (*Betula spp.*) ved å samle inn lauv fra to hogstflater på Voss og Gaupen. Høstprøvene fra Voss viste effekt av behandling, der GROT-uttak førte til mindre nitrogen i lauvprøvene, mens GROT-uttak førte til mer karbon i vår- sommerprøvene fra Voss. Mangel på utslag på Gaupen kan skyldes forskjellige vekstvilkår i forhold til Voss, eller det lengere tidspunktet fra hogst til innsamling i forhold til Voss. Jeg fant negative utslag av GROT-uttak på konsentrasjonen av klorogensyrer og MeOH-uløselige kondenserte tanniner, mens apigeniner viste positive utslag. Voss viste høyere innhold av klorogensyrer enn Gaupen, mens forholdet var motsatt for flavonoider, trolig påvirket av et høyere beitetrykk på Gaupen enn på Voss, som gir høyere produksjon av mer kompliserte og spesialiserte forbindelser som flavonoider. Sesongmønsteret viste en økning for tanninene utover i sesongen, mens mange av flavonoidene gikk motsatt vei, som bare delvis er i tråd med PCM-hypotesen. Resultatene viser at konsekvensene av heltrehogst for næringsverdien i gjenveksten av bjørk ikke må undervurderes.

**Nøkkelord:** *Betula spp.*, bjørk, heltrehogst, GROT-uttak, gjenvekst, sekundære metabolitter, fenoler, tanniner, karbon, nitrogen.

## Abstract

The rate of whole tree harvesting (hereafter named GROT) for bioenergy purposes in Norway is more than likely going to grow in the times coming. GROT- withdrawn increases the biomass withdrawn from the forest, and as a consequence there is being removed more of the nutrient from the forest. The amount of carbon and nitrogen in the soil or ground is reduced, and the regrew of the biomass is reduced. A plant's nutritive value is based mainly on the relationship between carbon and nitrogen, and also the concentration of secondary metabolites. The many plant-defense-hypotheses tries to explain how the plant may choose between growth and production of secondary metabolites. In this master thesis I have studied the impact of GROT- withdrawn versus traditional stem cutting and tried to see any differences based on the concentration of phenolic, and also the amount of the remaining nitrogen and carbon in the regrown birch (*Betula spp.*). I have collected leaves from trees on two separate clear-cut fields, Voss and Gaupen. The samples collected in the autumn, from Voss, was showing a effect of GROT. The tests showed less nitrogen compared to samples from conventional harvest. However, the samples from GROT collected in the spring and summer, turned out to consist of a higher concentration of carbon. There were negative test results from GROT-fields versus traditional stem cutting from Voss when testing for concentration of chlorogenic acids and MeOH-insoluble condensed tannins, but apigenins showed positive. The lack of significant result from Gaupen may caused by the time-frame from the tree felling to the samples was taken who differ between the places, and different conditions of soil. Voss showed a higher concentration of chlorogenic acids than Gaupen results, but the opposite was true for flavonoids. I suspect the result is a effect of a higher rate of grazing in Gaupen. Grazing does produce a higher level of more complicate and special compounds like flavanoids. When comparing the results up against the seasons, the tannins was increasing throughout the season, while many of the flavanoids decreased. This is not fully in line with the PCM-hypothesis. My findings show that the consequences of GROT- withdrawn relative to the nutrition value of regrown birch must not be overlooked.

**Keywords:** *Betula spp.*, birch, whole tree harvesting, regrew, secondary compounds, phenolics, tannins, carbon, nitrogen.

## Innhold

1. Innledning .....	1
2. Materiale og metoder .....	6
2.1 Studieområde.....	6
2.2 Feltarbeid.....	7
2.3 Oppmaling .....	8
2.4 Ekstraksjon .....	8
2.5 Fenoler.....	9
2.6 Tanniner .....	10
2.7 C/N-analyser.....	11
2.8 Statistiske analyser .....	11
3. Resultater .....	13
3.1 Nitrogen og karbon.....	13
3.2 Fenoler.....	15
4. Diskusjon .....	24
4.1 C- og N- konsentrasjon .....	24
4.2 Fenolsyrer og mer ressurskrevende flavonoider .....	25
4.3 Tanniner .....	27
5. Oppsummerende konklusjoner og forvaltningsimplikasjoner .....	29
Bibliografi .....	30

## 1. Innledning

I dagens miljøproblematikk har konseptet bioenergi fått en stadig økende oppmerksomhet grunnet både dens billige og fornybare egenskaper som ressurs (Saarsalmi et al. 2010). Bioenergi i Norge har et realistisk ressurspotensial på 21 TWh, og av dette er biomasse fra skogen beregnet å utgjøre hele 17 TWh (Nybakke et al. 2014). Det er derfor forventet at bruken av bioenergi vil øke i tiden framover og dermed avlaste fossilt brensel. I skogbruket har derfor GROT-uttak blitt en relevant avvirkningsbehandling; hvor man med heltrehogst fjerner også GREiner Og Topper (GROT), og hele treet blir brukt som energiprodukt (Palviainen & Finér 2012).

Tap av næringsstoffer i jordbunnen ved konvensjonell hogst har tradisjonelt sett ikke utløst stor bekymring (Fox 2000). Dette forandrer seg med heltrehogst, som gir både økt biomasseuttak og derved økt uttak av næringsstoffer (Finér et al. 2003; Mann et al. 1988), og ofte kortere rotasjonstid (Kimmins 1977), sistnevnte fordi trærne ikke nødvendigvis oppnår hogstmodenhetsalder før de avvirknes. Perry et al. (2008) sammenlignet effekten av GROT-uttak med konvensjonell hogst og fant at fjerning av GROT fører til 52 - 288 % økning av næringsuttaket, mens Palviainen & Finér et al. (2012) fant at uttaket av nitrogen ble nesten firedoblet. Dess større trekronen er, dess større blir tapet (Kimmins 1977). Effekten av uttaket av næring forsterkes ytterligere ved at næringskonsentrasjonen også er betydelig høyere i bladverk, greiner og kroner sammenlignet med hva den er i stammen (Palviainen & Finér 2012; Perry et al. 2008). Nålene er den viktigste kilden til nitrogentilførsel til jordbunnen de første årene etter hogst, både fordi det tar lengre tid å mineralisere kvistene enn nålene (Hyvönen et al. 2000), men også fordi nålene er rikere på nitrogen (Smolander et al. 2008).

Effekten av GROT-uttak for næringsstoffene karbon og nitrogen i jordsmonnet er relativt godt undersøkt, men viser til dels motstridende resultater. Olsson et al. (1996) fant at heltrehogst resulterte i et høyere C:N- forhold i humuslaget. Johnsen og Curtis (2001) fant i sin metaanalyse at konvensjonell hogst av bartrær hadde en positiv effekt på mengde C og N i jorden (+18% samlet), mens heltrehogst av bartrær resulterte i mindre karbon og nitrogen i jorden (-6% samlet). Både hogst av blandingsskog og løvtrær hadde imidlertid ikke-signifikante resultater for både konvensjonell hogst og heltrehogst. Johnson et al. (2002) konkluderer blant annet med at kvistavfallet ikke bidrar noe i vesentlig grad til økt karboninnhold i jordsmonnet, og Smolander et al. (2008) fant at GROT-uttak fører til mindre lett nedbrytbart nitrogen i jordsmonnet, i tillegg til selve næringsuttaket.



GROT-effekter på gjenvekstens produksjon er også kjent; Egnell & Valinger (2003) fant at GROT-behandling førte til 20 % mindre biomasse i gjenveksten av furu (*Pinus sylvestris L.*) sammenlignet med tradisjonell hogst. Betydningen av GROT-uttak på mengde nitrogen, karbon og særlig sekundære metabolitter i gjenveksten på hogstflatene, er imidlertid tilnærmet ukjent.

C:N-forholdet i planten er en viktig parameter for plantens egnethet som beitemateriale. Jo mer nitrogen, jo mer attraktivt er plantematerialet, fordi planteeterne ofte er begrenset av nitrogentilgangen (Mattson 1980; Perry et al. 2008; White 1984), særlig i tidsperioden da kroppen er i vekst (Parker et al. 2009). Nitrogen er også ofte en begrensende faktor for plantevekst i boreale skoger (Chapin 1980; Lundborg 1997; Nohrstedt 2001; Tamm 1991), så GROT-uttak kan potensielt også redusere beitbar plantemasse.

Selv om herbivori kan være til fordel for begge parter (Raven & Zedler 2013), er den aller oftest en ulempe for planten ved at bladverket som forsvinner, inneholder av stivelse, og redusert bladmengde medfører redusert fotosyntetisk område (Perry et al. 2008). For å forsvare seg kan plantene utvikle fysiske tilpasninger, eller de kan produsere kjemiske forsvarskomponenter; sekundære metabolitter. De kjemiske forsvarskomponentene har stor diversitet, og det er forskjeller fra individ til individ hos en art (Krebs 2014).

Fenoler er en samlebetegnelse på flere forbindelser, deriblant flavonoider, tanniner og fenolsyrer (Siegler 1998), og er den mest utbredte gruppen av sekundære komponenter. Dette er kvantitative forbindelser som er billig å produsere fordi de er karbonbasert, sammenlignet med kvalitative forbindelser som i større grad er nitrogenbaserte. Karbon-baserte fenoler øker med økende lystilgang (Barber & Marquis 2011; Iason & Hester 1993), og finnes derfor i rikere omfang på hogstflater, der det er mye lys. Tanniner er en del av gruppen fenoler, og deles gjerne inn i kondenserte og hydrolyserte tanniner (Hagerman & Butler 1991). Innenfor gruppen fenoler er flavonoider og kondenserte tanniner mer kostbare å produsere enn for eksempel fenolsyrer og hydrolyserte tanniner (Gershenson 1994), fordi de har en trefoldet ringstruktur, og er dermed komplekse forbindelser (Edwards & Gatehouse 1999). Fenolene kan være smaksnedsettende eller fordøyelseshindrende (Harborne 1997), og det er vist sammenhenger mellom konsentrasjonen av fenoler i planten og beitepreferansen hos planteeterne for planten (Haukioja et al. 1985a; Ikonen et al. 2002; Persson et al. 2012; Stolter et al. 2013; Tahvanainen et al. 1985). Tanniner er vidt utbredt i både lauv- og bartrær, og deres effekter kan være både positive og negative (Barbehenn & Peter Constabel 2011;

Lindroth 2002; Min et al. 2003; Villalba & Provenza 2009), men oftest er effekten for planteeteren redusert utnyttelse av proteinet i dietten (Jones et al. 2010; McArt et al. 2009).

Det er kostbart for plantene å produsere slike kjemiske våpen, fordi tilgjengeligheten av assimilert karbon og nitrogen fra jordsmonnet er begrenset. Dette leder til «trade-off»; en avveining for plantene om de skal prioritere ressursene til vekst, reproduksjon, vedlikehold, eller allokere dem til produksjon av sekundære metabolitter (Persson et al. 2012). Allokering til forbedret forsvar gir på den ene siden redusert vekst, men på den andre siden mindre herbivory fra planteetere, og dermed økt vekst (Stamp 2003).

De såkalte planteforsvars-hypotesene søker å forklare hvordan plantene prioriterer mellom vekst og forsvar. Det er vanskelig å finne en teori som forklarer hele sammenhengen; kanskje inneholder de hver for seg heller deler av virkeligheten (Stamp 2003).

Den eldste hypotesen er *optimal defense hypothesis (OD)*, som ble utviklet i 1970-årene. Et fundamentalt element i denne hypotesen er at plantene produserer så mye forsvarskomponenter som er nødvendig for å overleve, men heller ikke mer (Krebs 2014; Perry et al. 2008).

Feeny's (1976) *apparency hypothesis* bygger på den første hypotesen, men denne teorien skiller mellom at noen planter er mer tilgjengelige for planteeterne enn andre, på grunn av form, størrelse, levetid eller utbredelse. Poenget er ihvertfall at disse plantene trenger et annet forsvar enn de lettere tilgjengelige plantene. Mange har forlatt denne teorien i dag (Krebs 2014).

En tredje hypotese kalles *the resource availability hypothesis (RA)*. Denne teorien, som også kalles *growth-rate hypothesis (GR)*, skiller mellom dess raskere planten vokser, dess mindre energi bruker den på forsvarsmekanismer (Coley et al. 1985), fordi vekstraten er nært forbundet med tilgjengeligheten av ressursene (Krebs 2014; Perry et al. 2008).

*Carbon: nutrient balance hypothesis (CNB)* (Bryant et al. 1983) postulerer at ved mangel på nitrogen, vil det bli økt mengde karbon til karbonbasert forsvar. Ved lysknapphet vil derimot karbon brukes på vekst, og det blir redusert karbonforsvar, men mer nitrogenforsvar. Denne hypotesen og tolkningen av den er gjenstand for mye diskusjon i forskningslitteraturen (Hamilton et al. 2001; Hyvärinen et al. 2003; Koricheva 2002).

En annen hypotese er den såkalte *growth-differentiation balance hypothesis (GDB)* (Herms & Mattson 1992). Denne hypotesen fokuserer på balansen mellom celledifferensiering og vekst.

Plantens karbonopptak er ikke nok til å dekke plantens behov til både vekst og forsvar. Dette betyr at dersom for eksempel veksten øker, så reduseres forsvaret. I næringsrike områder vil planten prioritere vekst (Stamp 2003), men hvis jorden næringsfattig, så vil overskuddet av fiksert karbon bli brukt til å produsere sekundære metabolitter (Perry et al. 2008).

En nyere hypotese er *protein competition model (PCM)*, som er avledet fra og utfyller RA og GDB, og til dels som et alternativ til CNB-hypotesen. Dette hypotesen argumenterer også for en avveining i plantens syntese av vekst og forsvar, fordi både proteiner og fenyylpropanoider (kondenserte tanniner, flavonoider, fenolsyrer) dannes fra den samme forløperen (fenylalanin), og syntesen av proteiner konkurrerer dermed med syntesen av fenyylpropanoider (Haukioja et al. 1998; Jones & Hartley 1999; Koricheva et al. 1998).

Flere har undersøkt effekten av nitrogentilførsel på innholdet av fenoler, og også her ser resultatene ut til å sprike noe. Randriamanana et al. (2014) fant i sitt studie av osp (*Populus tremula*) at redusert nitrogentilgang førte til lavere konsentrasjoner av lavmolekylære fenoler og kondenserte tanniner i bladene. Keski-Saari & Julkunen-Tiitto (2003) undersøkte effekten av ulike nitrogentilførseler på frøplanter av fjellbjørk (*Betula pubescens ssp. czerepanovii*), og fant at konsentrasjonen av flavonoider (quercetiner, myricetiner, apigeniner, kaempferoler) og kondenserte tanniner i de første bladene ble redusert ved lavere nitrogentilførsel. Og Hakulinen et al. (1995) fant et negativt forhold mellom tilført mengde nitrogen og blant annet klorogensyre i svartvier (*Salix myrsinifolia*). Keski-Saari et al. (2005) som blant annet undersøkte effekten av økt nitrogentilførsel for mengden fenoler i bjørk (*Betula spp.*), fikk et mer kompliserende resultat, der redusert konsentrasjon av fenoler som følge av økt nitrogentilgang bare ble observert konsekvent for løselige kondenserte tanniner. Det samme hadde Keinänen et al. (1999) funnet; gjødsling hadde ingen effekt på totalmengden av fenoler utenom tanniner, kun på kondenserte tanniner i hengebjørk. Lignende mønster er vist for osp (*Populus tremuloides*), rød eik (*Quercus rubra*) og sukkerlønn (*Acer saccharum*) (Kinney et al. 1997). Muzika (1993) fant også varierende mønster i kjempeedelgran (*Abies grandis*), der terpenene forble upåvirket av økt nitrogentilførsel, mens noen fenoler (blant annet klorogensyrer) økte. Og Haukioja et al. (1998) fant at konsentrasjonen av kondenserte tanniner i blader av trær ble redusert ved nitrogengjødsling, mens det ikke var signifikante forskjeller for flavonoidene. Stolter (2010) fant en negativ korrelasjon i furunåler mellom mengde nitrogen og konsentrasjonen av fenoler, men også flere ikke-signifikante forhold i andre bartrær. Imidlertid viser noen studier også tydelig at nitrogengjødsling fører til lavere konsentrasjon av fenoler (Bryant et al. 1987; Koricheva et al. 1998; Tuomi et al. 1984).

I denne masteroppgaven undersøkte jeg betydningen av heltrehogst for næringsverdien i gjenveksten av bjørk. Dette gjorde jeg ved å analysere bladene fra bjørk (*Betula spp.*) som vokste på hogstflater med konvensjonell behandling med blader fra hogstflater med heltrehogst.

Bjørk er en av flere pionerarter på hogstflater (sammen med blant annet osp, selje (*Salix caprea*), rogn (*Sorbus aucuparia*)). Disse har god spredningsevne og trives godt med økt lys- og nitrogentilgang (Børset 1985). I bjørk er fenoler den vanligste og kvantitativt største gruppen av sekundære metabolitter (Bryant et al. 1993; Hartley & Firn 1989; Keinänen et al. 1999; Ossipov et al. 2001), og fenolene kan utgjøre mer enn 10 % av tørrvekten i bjørketrær (Haukioja et al. 1985b), selv om andre trær som gran (*Picea abies*) kan inneholde to-tre ganger så mye fenoler som bjørk (Kanerva et al. 2008). I en undersøkelse av Keinänen og Julkunen-Tiitto (1998) ble det funnet hele 45 ulike enkeltforbindelser av fenoler i blader av bjørk. Til tross for dette er bjørk en viktig beiteplante for flere planteetere, deriblant elg, særlig på sommerstid (Hjeljord 2008; Shipley et al. 1998).

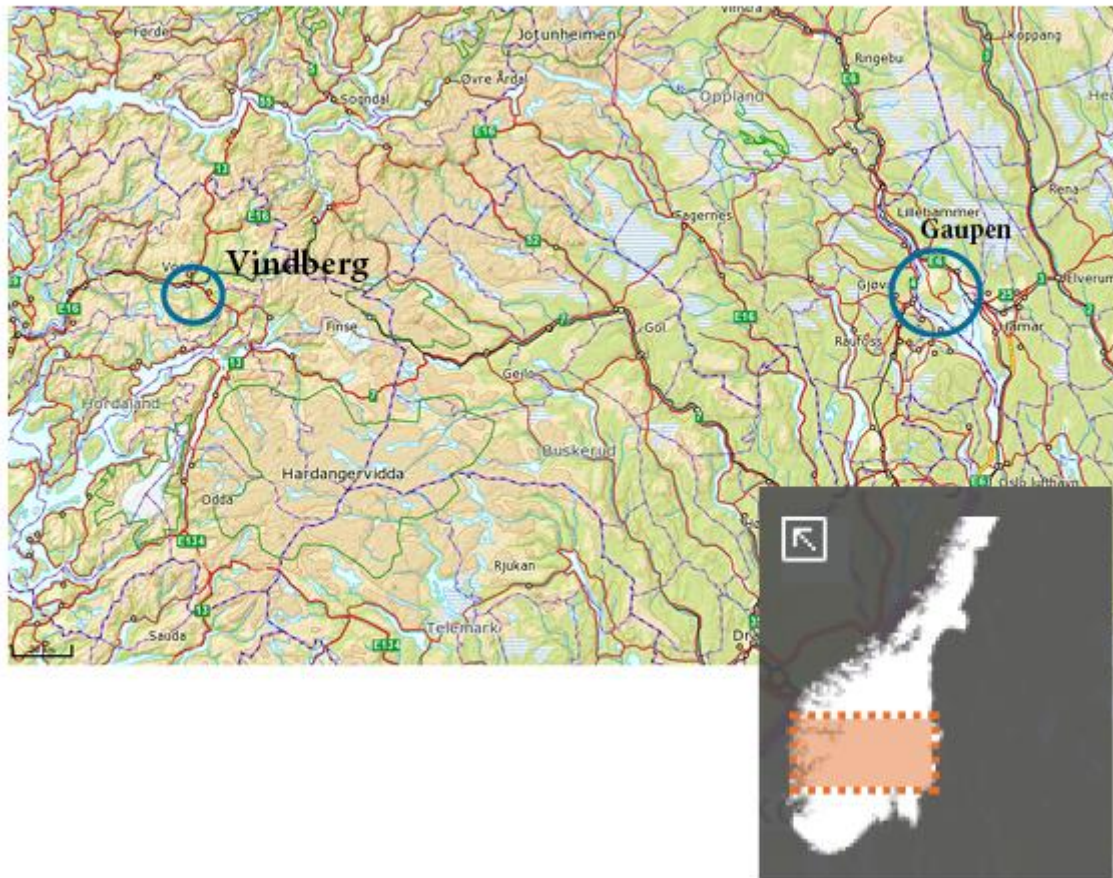
Min hypotese var at GROT-uttak fra hogstflater ville påvirke innholdet av fenoler og karbon og nitrogen i gjenveksten av bjørk. Basert på den foregående litteraturgjennomgangen, postulerte jeg at det ville være mindre nitrogen i gjenveksten av bjørk etter GROT-uttak, sammenlignet med konvensjonell hogst. Innholdet av karbon vil være tilnærmet likt. Dette var i henhold til planteforsvars- teorien GDB. Plantene kan ikke vokse så raskt etter GROT-uttak, da de har mindre næring tilgjengelig, og de vil produsere mer antibeitestoffer som fenoler og tanniner, siden de får et overskudd av karbon.

## 2. Materiale og metoder

### 2.1 Studieområde

Jeg samlet inn plantemateriale fra bjørk (*Betula spp*) på hogstflater på Gaupen i Ringsaker og på Vindberg i Voss (referert som Voss i det følgende) (Figur 1). Dette er boreal barskog dominert av norsk gran, der klimaet på Voss er kystpreget, mens Gaupen mer preges av innlandsklima. Årlig nedbørsmengde er forskjellig for Gaupen og Voss med henholdsvis 585 og 1550 mm. Gjennomsnittstemperaturen er 3.2 og 4.3 °C, og terrengets helningsgrad for de ulike stedene er 9 og 22.8 ° (Nicholas Clarke, pers. med.). Skogboniteten var middels til høy i begge studieområdene, men mer variert på Voss (G14-20) enn på Gaupen (G17-20), målt etter H40-systemet (Tveite 1977).

Skogen på Gaupen ble avvirket i mars 2009, og GROT ble samlet i september 2009. Skogen på Voss ble avvirket i januar 2011, og GROT ble samlet i oktober 2011. Det faktiske GROT-uttaket var 62-63 % av den potensielle GROTen (nåler falt av under transport og lagring) (Holt Hanssen 2014). Hogstflaten på Gaupen var omlag 200m\* 400m, mens hogstflaten på Voss var omlag 150m \* 150m. På Gaupen var det 6 delflater med GROT-uttak, og 6 delflater med vanlig hogst. På Voss var det 5 delflater med GROT-uttak, og 5 delflater med vanlig hogst. Gaupen-flatene hadde en størrelse på 20 x 20m pluss 5 m buffersone, mens Voss-flatene var 12 x 12m pluss 4 m buffersone.



Figur 1. Kartet viser lokaliseringen av Vindberg (Voss) og Gaupen

## 2.2 Feltarbeid

Jeg samlet inn plantemateriale på tre tidspunkt i sesongen. Vårinnsamlingen ble fortatt 21. mai på Gaupen, og 26. mai på Voss. Sommerinnsamlingen skjedde 2. juli på Voss, og 5. juli på Gaupen. Høstinnsamlingen skjedde 1. september på Gaupen, og 3. september på Voss.

Jeg samlet blader fra 5 trær pr forsøksflate. Disse trærne var i snitt ca 1,5 m høye (variasjon fra 1,20-1,80). Vi hadde et a priori ønske om å samle trær med lik beitegrad (10-30 % av årets skudd fjerna eller skadd av herbivorer), mens praktisk talt alle plantene på Voss viste seg å være tilnærmet ubeitet. Antall tilgjengelig bjørk var også begrenset på Voss, så det totale antall prøver ble 60 trær på Gaupen, og 38 trær på Voss.

De utvalgte bjørkeplantene skulle ikke stå i umiddelbar nærhet til GROT-haugene (dvs ikke i buffersonene). Bladene ble samlet fra de ytre 15-20 cm av et sideskudd. De ble dratt / rasket

av for å etterligne elgens beiteteknikk. Bladene var godt utsprunget ved vårinnsamlingen, og heller ikke begynt å gulne ved høstinnsamlingen.

Bladene ble lagt i en papirkonvolutt, og merket. De ble oppbevart i en kjøleboks (-20°C), fram til de ble lagt i et tørkeskap på Ås, på 30°C. Bladene lå i tørkeskapet i minst 2 døgn.

Konvoluttene ble deretter samlet i brødposer / plastposer og lagt i en pappeske, som igjen ble lagt i en av fryseboksene på Ås (-20°C).

### 2.3 Oppmaling

Oppmaling av bladene ble foretatt med en kulemølle av typen Retsch MM400 (Retsch GmbH, Germany). Eventuelle bladstilker ble fjernet med en skalpell før materialet ble kjørt på kulemølla. Det var tilstrekkelig med 30 sekunder med frekvensen 30 ristinger pr sekund for at bjørkebladene skulle bli knust, dvs tilnærmet melstruktur. Metallegget med kulen ble vasket med etanol og tørket i tørkeskap på 50°C mellom hver prøve. Melet helte jeg i eppendorfrør for oppbevaring i fryser.

Senere veide jeg inn 15 mg ( $\pm 0,5$ mg) av bladmassen og overførte dette til precellysrør for ekstrahering (samt 3-5 små stålkuler i hvert rør). Prøvene ble veid inn på ei mirkovekt (UMX2, Mettler Toledo AS, Oslo, Norge) med nøyaktighet 0.0001 mg. For å sikre at prøvene inneholdt samme fuktighet som luften i veierommet før innveiingen, ble prøvene tatt opp av fryseren en dag i forveien og lokket tatt av.

### 2.4 Ekstraksjon

Ekstraksjonen foregikk ved å tilsette metanol (99,9 % Gradient grade for liquid chromatography, LiChrosolv, Reag Ph Eur, Merck KGaA, Darmstadt, Germany) til prøvene før jeg homogeniserte i en Precellys 24 (Bertin technologies, France) og sentrifugerte i en Eppendorf Centrifuge 5417 C (Hamburg, Germany) og tilslutt fordampet ekstratet i en Eppendorf Concentrator plus (Hamburg, Germany).

Jeg begynte med å tilsette 600  $\mu$ l MeOH til precellysrørene, før de ble homogenisert (20 sekunder og 6300 omdreininger i minuttet). Prøvene ble deretter satt i isbad i 15 minutter. Deretter ble de sentrifugert på 15000 omdreininger i minuttet i 3 minutt. Supernatanten overførte jeg med en pasteurpipette til et reagensrør på 10ml.

Alt beskrevet i avsnitt over bortsett fra å sette prøvene i isbad i 15 minutter, ble gjentatt tre ganger. Til sammen ble det derfor 4 ekstraheringer. Da var prøveresten helt avfarget.

Supernatanten i glassrørene ble fordampet med en rotavapor (Concentrator plus, Eppendorf AG, Hamburg, Germany) før jeg oppbevarte ekstraktene i fryser (-20 °C) fram til HPLC-kjøring. Eppendorfrøret med planteresten lot jeg stå i romtemperatur i ca 2-3 dager, slik at all væsken hadde fordampet, før jeg satt det i kjøleskap.

## 2.5 Fenoler

Før de lavmolekylære fenolene ble analysert på HPLC, lot jeg de ekstraherte prøvene stå i romtemperatur med lokket av i ca 20 min for å tine. Deretter tilsatte jeg 200 µl MeOH til ekstraktene og brukte ultralydbad for å løse opp alt. Deretter tilsatte jeg 200 µl ultrarent (Millipore 18,1 MΩ) H<sub>2</sub>O. Jeg sentrifugerte deretter ekstraktet før jeg tømte det over i en HPLC-vial med lokk.

Fenolene ble detektert ved hjelp av High Performance Liquid Chromatography (HPLC), (Agilent 1100 Series, Hewlett Packard, Waldbronn, Germany). Instrumentet bestod av en binær pumpe (G1312A), temperaturregulert autosamler (G1330A), temperaturregulert kolonne (G1316A) med en Thermo Scientific kolonne (Thermo Fisher Scientific, Waltham, USA) med en ODS Hypersil (4,6 X 50 mm) med partikler (3 µm), og en UV-detektor (G1315A).

Jeg brukte metoden til Julkunen-Tiitto & Sorsa (2001), med injeksjonsvolum på 20 µl. Strømningshastigheten var 2,0 ml/min, med metanol:vann- gradienten (løsning B:A) beskrevet i tabell 1. B-løsningen var metanol (enten LiChrosolv Reag Ph Eur, 99,9 % metanol, Gradient grade for liquid chromatography, Reag Ph Eur, Merck KGaA, Darmstadt, Germany eller HiPerSolv Chromanorm, 100 % metanol, VWR CHEMICALS, France), mens A-løsningen var ultrarent vann tilsatt ortofosforsyre (pro analysi ortho-Phosphoric acid, 85 %, Merck KGaA, Darmstadt, Germany) og tetrahydrofuran (99,9 % Tetrahydrofuran for liquid chromatography, Merck KGaA, Darmstadt, Germany). Injektoren og kolonnens temperaturer var henholdsvis 25 og 30°C.

Fenolene ble videre identifisert ved å sammenligne retensjonstider ved 320 nm og deres UV-spekter opp mot kjente standarder av de ulike stoffene. Spekteret 320 nm ble brukt fordi det her var enklest å skille toppene fra hverandre og flest topper hadde høy absorbans. Standard for fenolsyrene var neoklorogensyre (Fluka), for myricetinderivatene var det myricetin -3-rhamnoside (Fluka), for quercetinderivatene var det quercetin -3- glucuronide (Fluka), for apigeninderivatene var det apigenin -7- glucoside (Fluka), for kaempferolderivatene var det kaempferol -3- glucoside (Fluka), og for naringeninene var det naringenin (Sigma).



Konsentrasjonen i mikrogram pr gram ble regnet slik: (Areal fra HPLC-kromatografi \* RF\* Volum µl som prøven ble kjørt i) / (Volum µl injeksjon \* Vekt mg)

Responsfaktorene (RF) var: Andre fenolsyrer /klorogensyrer = 0.000748, kaempferoler = 0.001123, quercetiner = 0.001598, myricetiner = 0.003302, apigeniner = 0.001316, naringeniner = 0.00329.

Tabell 1 Prosentvis fordeling av løsning A og B for run-tiden i HPLC-maskinen

Minutter	% løsning B	% løsning A
5	0	100
10	15	75
20	30	60
40	50	50
45	50	50
46	100	0
58	100	0
60	0	0

## 2.6 Tanniner

Da planteresten fra ekstraksjonen hadde tørket i minst to døgn, veide jeg inn 1,5 – 5,0 mg av planteresten i et 25 ml rør, for å analysere for de ikke- metanol- løselige tanninene, etter Hagerman (1995).

Deretter tilsatte jeg 6ml butanolsyre (950 ml butanol + 50 ml konsentrert HCl), 1 ml MeOH, 200 µl jernreagens (2% Ferric ammonium sulfat i 2N HCl. 16,6 ml konsentrert HCl fortynnes til 100 ml = 2N HCl. Deretter 0,5 g  $\text{FeNH}_4(\text{SO}_4)_2 \times 12\text{H}_2\text{O}$  i 25 ml 2NHCl).

Rørene ble så kokt i vannbad i 50 min, og avkjølt i romtemperatur i ca 15-20 min før jeg målte absorbansen ved 550 nm på et spektrofotometer (UV-1800 Shimadzu spectrophotometer, Shimadzu Corporation, Kyoto, Japan). UV-kuvettene som ble brukt var PMMA 2,5 ml makro (Brand GMBH, Wertheim, Germany).

Ekstraksjon av de MeOH-løselige tanninene fra HPLC-prøvene ble utført ca 1 døgn etter at prøvene hadde blitt løst opp for HPLC-analyse. Selve metoden er identisk som for de ikke-MeOH løselige tanninene, bortsett fra at jeg tok ut 100 µl prøve istedenfor i stedet for 1,5-5,0 mg, og at jeg brukte 900 µl i stedet for 1 ml MeOH.

Konsentrasjonen av metanolløselige tanniner (mg/g) ble beregnet ut fra formelen =  $\frac{((\text{Absorbans} + 0,0176) / 0,008) * \text{Totalt volum av HPLC-prøve i } \mu\text{l}}{(\text{Prøvevolum tatt av HPLC-sample i } \mu\text{l} * \text{Vekt av innveid prøve i mg})}$ . Mens konsentrasjonen av de metanoluløselige tanninene (mg/g) ble beregnet ut fra formelen =  $\frac{((\text{Absorbans} + 0,0176) / 0,008)}{\text{vekt av rest innveid i mg}}$ .

## 2.7 C/N-analyser

Totalt karbon- og nitrogeninnhold ble målt med en elementanalysator (Elementar vario MICRO Cube, Germany). Konsentrasjoner ble daglig korrigert med en faktor i forhold til analysert standard acetanilid.

Jeg veide inn 5-6,5 mg bladmasse fra hver prøve på en foliebit av tinn.

C:N-forholdet ble beregnet ved å dele antall prosent karbon på antall prosent nitrogen.

## 2.8 Statistiske analyser

Jeg brukte statistikkprogrammet R, versjon 2.15.3 (R Development Core Team 2012). Jeg brukte lineære modeller med blandede effekter («lme» fra nlme) (Smith et al. 2009) for å teste effekten av sted, tid og behandling (GROT vs konvensjonell) på mengden av nitrogen og karbon, og konsentrasjon av ulike fenoler.

Jeg fjernet innholdet av MeOH-uløselige kondenserte tanniner i 16 prøver grunnet tekniske feil på laboratoriet. Jeg vurderte alle responser mot alle forklaringsvariabler i spredningsplot, og jeg fjernet innholdet av en enkeltforbindelse i 14 prøver, som jeg anså som uteliggere.

Histogram visste overveidende normalfordelte responser (sjekket individuelt mot hver forklaringsvariabel), og residualplot fra utprøvende lineære modeller («lm») bekreftet homogen varians for praktisk talt alle responsene. For klorogensyrer og kampferoler var heteroskedastisitet et mulig problem. Jeg valgte da å kjøre testene med data fra Gaupen og Voss hver for seg fremfor å lære (for meg unødvendig) avansert statistikk som additiv modellering o.l.. Lineære modeller (lm), generalisert lineære modeller (glm med quasi binomial) og mixed effects models (lme) gav de samme resultatene, som dermed bekrefter at de observerte effektene var solid forankret i datamaterialet, og ikke bare utslag av statistisk metode.

Jeg bestemte dem optimale strukturen på random-effektene med AIC («anova», REML estimering), og beholdt treID som tilfeldig skjæringspunkt for alle responsene. Deretter fant jeg den optimale strukturen på fixed-effektene (minste mulige parsimoni) også basert på AIC

(ML estimering). For å tyde utslaget av de individuelle nivåene på de kategoriske forklaringsvariablene, støttet jeg meg på Wald-statistikk (med tilnærmet frihetsgrader), hvor P-verdier  $\leq 0.05$  ble betraktet som statistisk signifikant. Statistikk-parameterne for modellene med blandede effekter som oppgis i teksten er fra endelig kjøring med REML estimering.

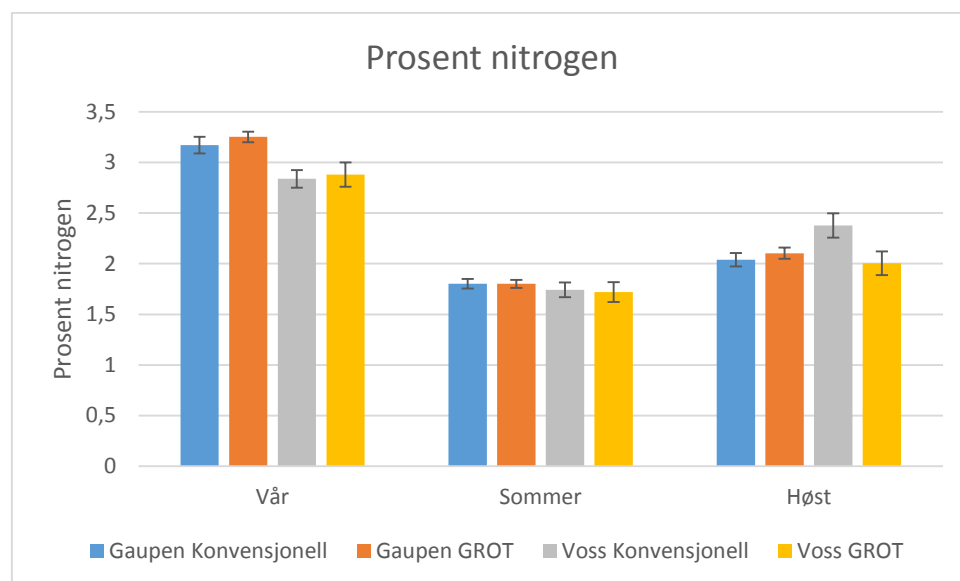
### 3. Resultater

For utfyllende teststatistikk, se tabell 2, vedlegg 1.

#### 3.1 Nitrogen og karbon

##### Nitrogen

Det var en sammenheng mellom innsamlingstidspunkt og mengde nitrogen i lauvprøvene ( $F = 476.4$ ,  $P < 0.001$ , figur 2), der vårprøvene hadde høyere innhold ( $t = 14.6$ ,  $P < 0.001$ ), og sommerprøvene lavere innhold ( $t = -3.8$ ,  $P < 0.001$ ) enn høstprøvene. Nitrogeninnholdet var også påvirket av sted (2-veis interaksjon tid\*sted  $F = 14.1$ ,  $P < 0.001$ ) og til dels behandling (3-veis interaksjon tid\*sted\*behandling  $F = 3.3$ ,  $P = 0.040$ ). Vårprøvene fra Voss hadde mindre nitrogen enn vårprøvene fra Gaupen ( $t = -2.3$ ,  $P = 0.021$ ), uavhengig behandling. For høstprøvene på Voss var det dessuten mindre nitrogen ved GROT-uttak enn ved konvensjonelt uttak ( $t = 2.6$ ,  $P = 0.010$ ).

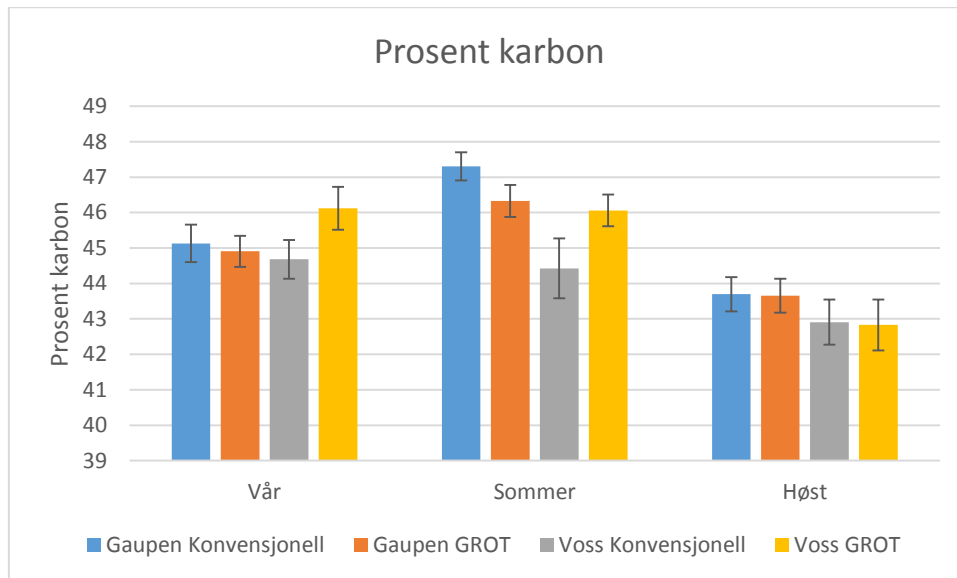


Figur 2. Gjennomsnittlig ( $\pm 1$  SE) prosent nitrogen fordelt på tidspunktene vår, sommer og høst, for stedene Gaupen og Voss, med behandlingene konvensjonell og GROT.

##### Karbon

Som for nitrogen, var det en sammenheng mellom innsamlingstidspunkt og mengde karbon i lauvprøvene ( $F = 33.9$ ,  $P < 0.001$ , figur 3), men her hadde sommerprøvene ( $t = 7.0$ ,  $P < 0.001$ ) og ikke vårprøvene ( $t = 3.0$ ,  $P = 0.003$ ) det høyeste innholdet i forhold til høstprøvene. Dette tidsmønsteret varierte noe med sted (tid\*sted  $F = 3.8$ ,  $P = 0.023$ ), og det var først og fremst Gaupen som viste høyere verdier sommerstid ( $t = 2.7$ ,  $P = 0.007$ ). Vår- og sommerprøvene fra Voss hadde derimot mer karbon ved GROT-uttak enn ved konvensjonelt uttak (interaksjon sted\*behandling  $F = 4.0$ ,  $P = 0.048$ ). Sommerprøvene viste antydning til

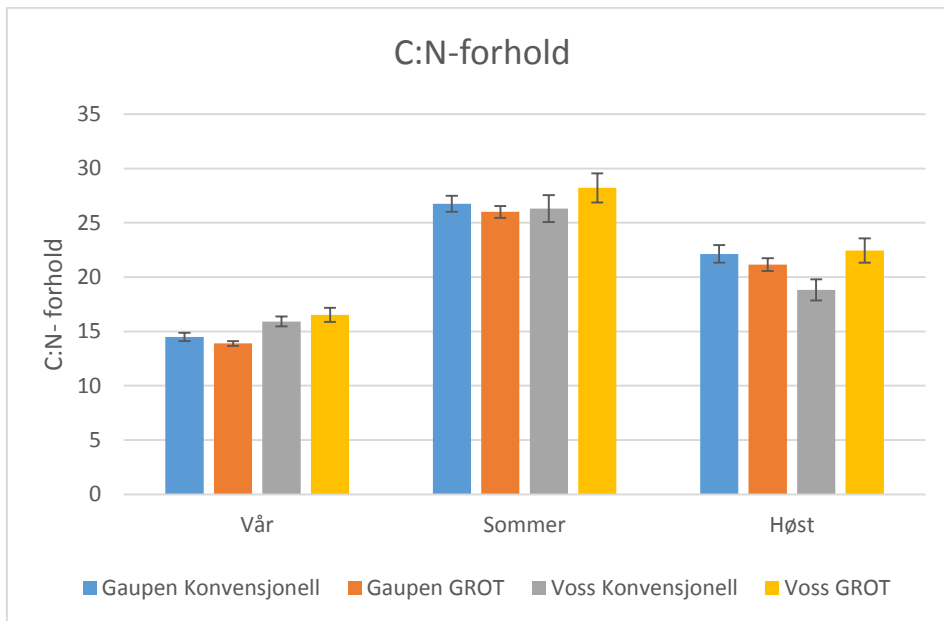
motsatt GROT: konvensjonell - forhold mellom Voss og Gaupen, men 3-veis interaksjonen tid\*sted\*behandling var ikke signifikant.



Figur 3. Gjennomsnittlig ( $\pm 1$  SE) prosent karbon fordelt på tidspunktene vår, sommer og høst, for stedene Gaupen og Voss, med behandlingene konvensjonell og GROT.

### C:N-forhold

Det var en sammenheng mellom interaksjonen sted\*behandling og C:N-forholdet i lauvprøvene ( $F = 5.1$ ,  $P = 0.027$ ) hvor GROT-uttak gav høyere C:N-forhold i lauvprøvene enn konvensjonell behandling på høsten på Voss ( $t = -2.8$ ,  $F = 0.006$ , figur 4). Denne forskjellen viste en antydning til å øke utover i sesongen (3-veis interaksjon tid\*sted\*behandling,  $F = 1.9$ ,  $P = 0.149$ ). C:N- forholdet var nesten dobbelt så høyt sommerstid ( $26.8 \pm 0.96$ ) som på våren ( $15.2 \pm 0.42$ ) ( $F = 383.2$ ,  $P = \leq 0.001$ ).

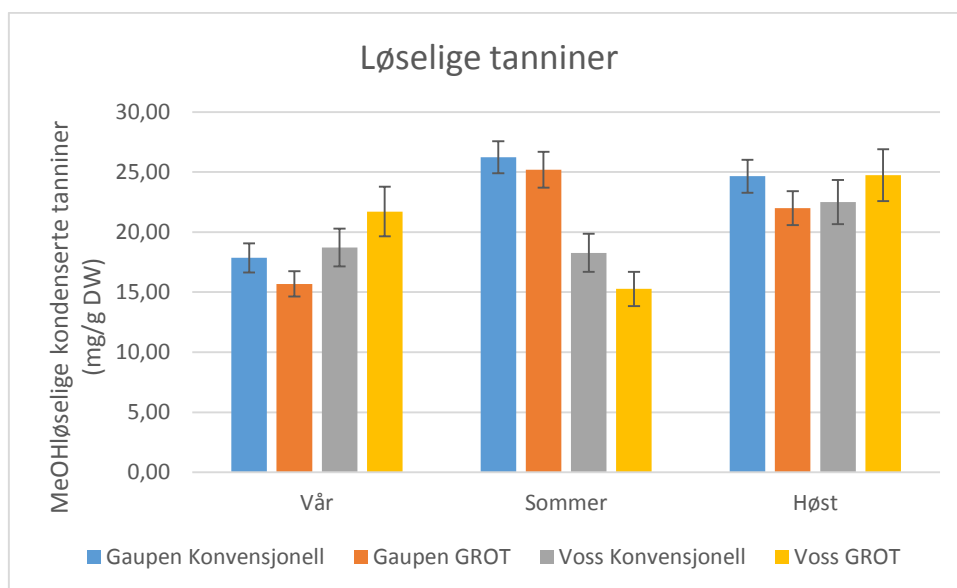


Figur 4. Gjennomsnittlig ( $\pm 1$  SE) C:N-forhold fordelt på tidspunktene vår, sommer og høst, for stedene Gaupen og Voss, med behandlingene konvensjonell og GROT.

### 3.2 Fenoler

#### MeOH-løselige tanniner

Det var en sammenheng mellom innsamlingstidspunkt og konsentrasjonen av MeOH-løselige tanniner i lauvprøvene ( $F = 17.6$ ,  $P < 0.001$ , figur 5), der vårprøvene viste lavere ( $t = -5.7$ ,  $P < 0.001$ ) og sommerprøvene høyere ( $t = 2.1$ ,  $P = 0.038$ ) innhold enn høstprøvene. Dette varierte derimot med sted (interaksjonen tid\*sted  $F = 26.4$ ,  $P < 0.001$ ). Vårprøvene på Voss hadde mer løselige tanniner enn vårprøvene på Gaupen ( $t = 2.0$ ,  $P = 0.043$ ), mens forholdet var motsatt i sommerprøvene ( $t = -5.0$ ,  $P < 0.001$ ). Det var tendenser til utslag av GROT på innholdet av løselige tanniner, men forskjellen til konvensjonell viste ingen klare mønstre med tid og sted (tid\*sted\*behandling  $F = 2.1$ ,  $P = 0.128$ ). Vår- og høstprøvene viste motsatt utslag av GROT for Voss (+) og Gaupen (-).

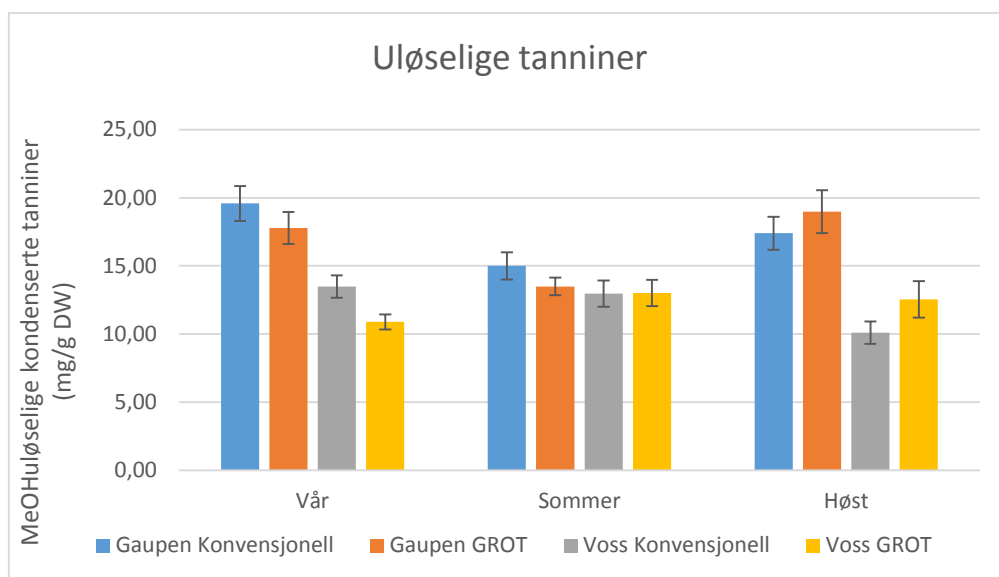


Figur 5. Gjennomsnittlig ( $\pm 1$  SE) konsentrasjon av metanolløselige kondenserte tanniner fordelt på tidspunktene vår, sommer og høst, for stedene Gaupen og Voss, med behandlingene konvensjonell og GROT.

### MeOH-uløselige tanniner

Som for de MeOH-løselige tanninene, varierte konsentrasjonen av MeOH-uløselige tanniner med sted ( $F = 45.1$ ,  $P < 0.001$ , figur 6), der prøvene fra Voss hadde lavere innhold enn prøvene fra Gaupen ( $t = -5.7$ ,  $P < 0.001$ ). Men stedsforskjellen gjaldt ikke hele sesongen (interaksjonen tid\*sted  $F = 6.6$ ,  $P = 0.002$ ), bare i vår- og høstprøvene.

Innsamlingstidspunktet og konsentrasjonen av uløselige tanniner i lauvprøvene viste også en generell sammenheng ( $F = 4.1$ ,  $P = 0.019$ , figur uløselige tanniner), der sommerprøvene ( $t = -3.7$ ,  $P < 0.001$ ) hadde lavere innhold enn høstprøvene. Behandling så ut til å ha motsatt utslag for vår- og høstprøvene, uavhengig sted (interaksjonen tid\*behandling  $F = 3.1$ ,  $P = 0.049$ ). Om våren var det mest uløselige tanniner ved konvensjonelt uttak ( $t = 2.5$ ,  $P = 0.015$ ), mens det om høsten var en tendens til at det var høyest konsentrasjon ved GROT-uttak.

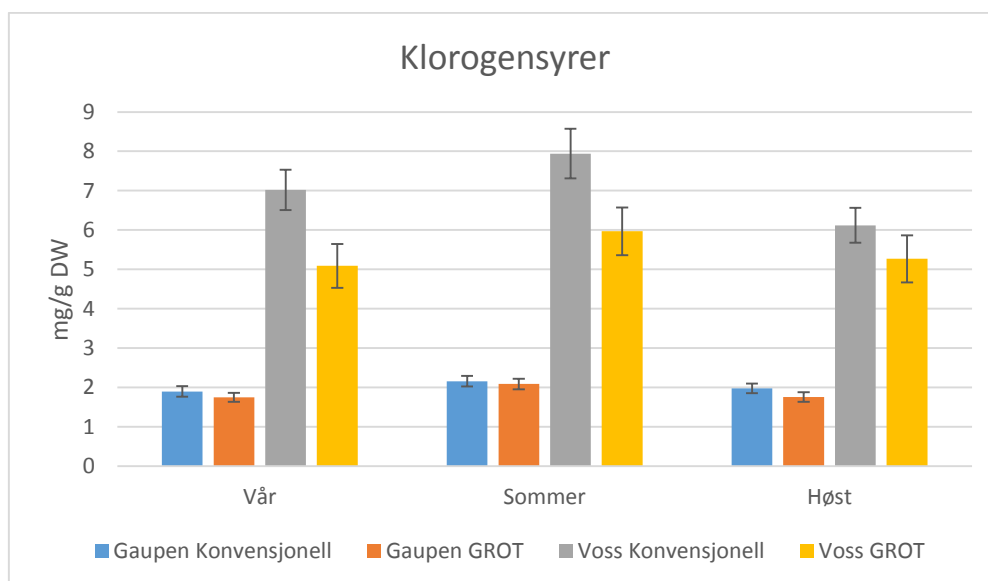


Figur 6. Gjennomsnittlig ( $\pm 1$  SE) konsentrasjon av metanoluløselige kondenserte tanniner fordelt på tidspunktene vår, sommer og høst, for stedene Gaupen og Voss, med behandlingene konvensjonell og GROT.

### Klorogensyrer

I gruppen klorogensyrer inngår det fire enkeltforbindelser, hvor alle ble funnet på Voss, og tre av dem på Gaupen (tabell 3, vedlegg 2). Det var svært tydelige utslag av sted på konsentrasjonen av klorogensyrer i lauvprøvene ( $F = 213.2$ ,  $P < 0.001$ , figur 7), hvor innholdet var lavere på Gaupen enn på Voss ( $t = 7.5$ ,  $P < 0.001$ ), i motsetning til mange av de andre fenolene. Interaksjonen sted\*behandling viste sammenheng med mengden klorogensyrer ( $F = 7.7$ ,  $P = 0.007$ ), og dette forholdet var også påvirket av tid (3-veis interaksjon tid\*sted\*behandling  $F = 3.6$ ,  $P = 0.031$ ), hvor spesielt de konvensjonelle sommerprøvene fra Voss viste høyere konsentrasjon enn GROT prøvene ( $t = 2.6$ ,  $P = 0.010$ ).

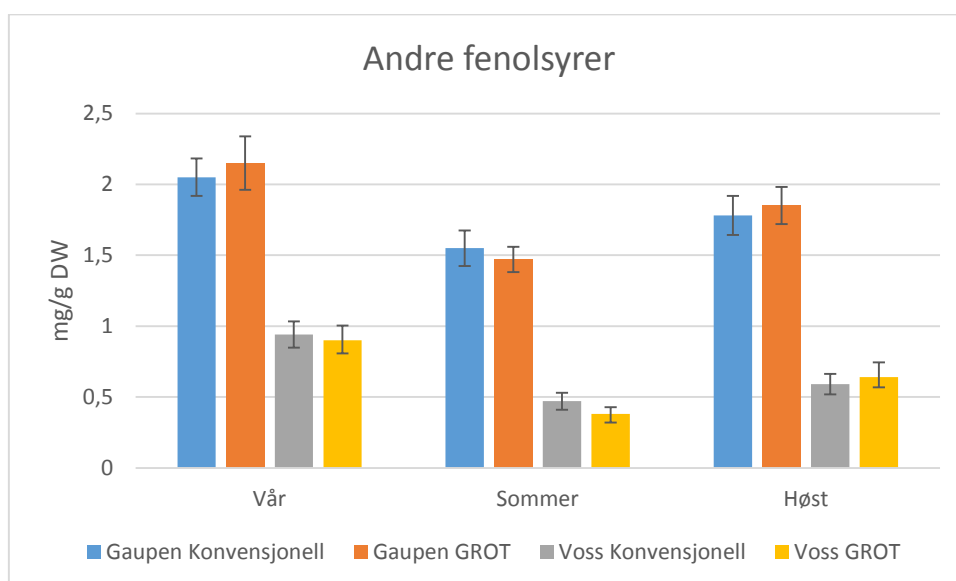




Figur 7. Gjennomsnittlig ( $\pm 1$  SE) konsentrasjon av klorogensyre fordelt på tidspunktene vår, sommer og høst, for stedene Gaupen og Voss, med behandlingene konvensjonell og GROT.

### Andre fenolsyrer

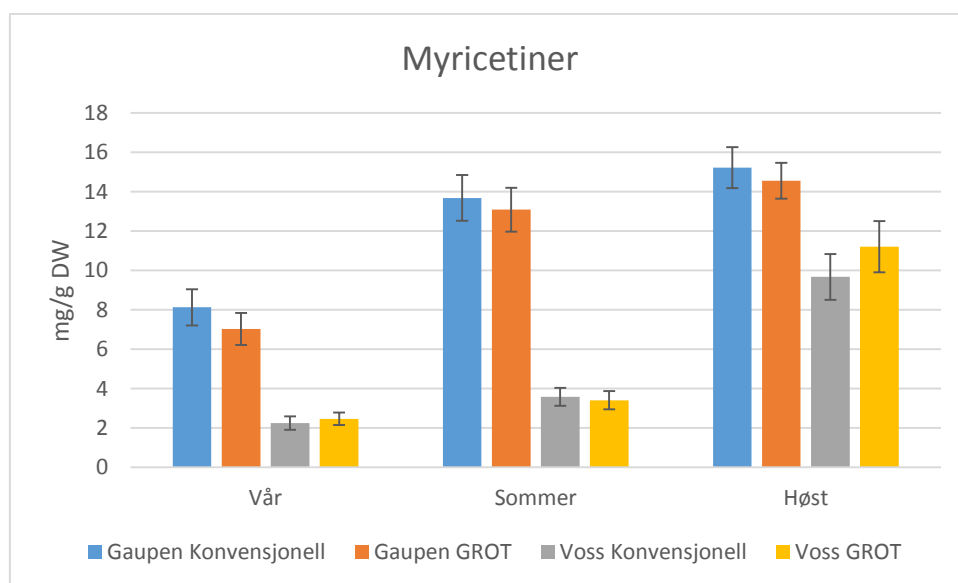
I gruppen andre fenolsyrer inngår det 13 andre fenolsyrer, hvorav syv av dem ble funnet på Voss, og tolv av dem ble funnet på Gaupen (tabell 3, vedlegg 2). I likhet med klorogensyrene var det en sterk sammenheng mellom sted og konsentrasjon av disse syrene i lauvprøvene ( $F = 106.1$ ,  $P < 0.001$ , figur 8), hvor innholdet var lavere i prøvene fra Voss ( $t = -10.3$ ,  $P < 0.001$ ) enn fra Gaupen. Det var også sammenheng med innsamlingstidspunktet ( $F = 37.3$ ,  $p \leq 0.001$ ), der vårprøvene viste høyest innhold ( $t = 4.7$ ,  $P < 0.001$ ), mens sommerprøvene viste lavest innhold ( $t = -4.1$ ,  $P < 0.001$ ).



Figur 8. Gjennomsnittlig ( $\pm 1$  SE) konsentrasjon av andre fenolsyrer fordelt på tidspunktene vår, sommer og høst, for stedene Gaupen og Voss, med behandlingene konvensjonell og GROT.

### Myricetiner

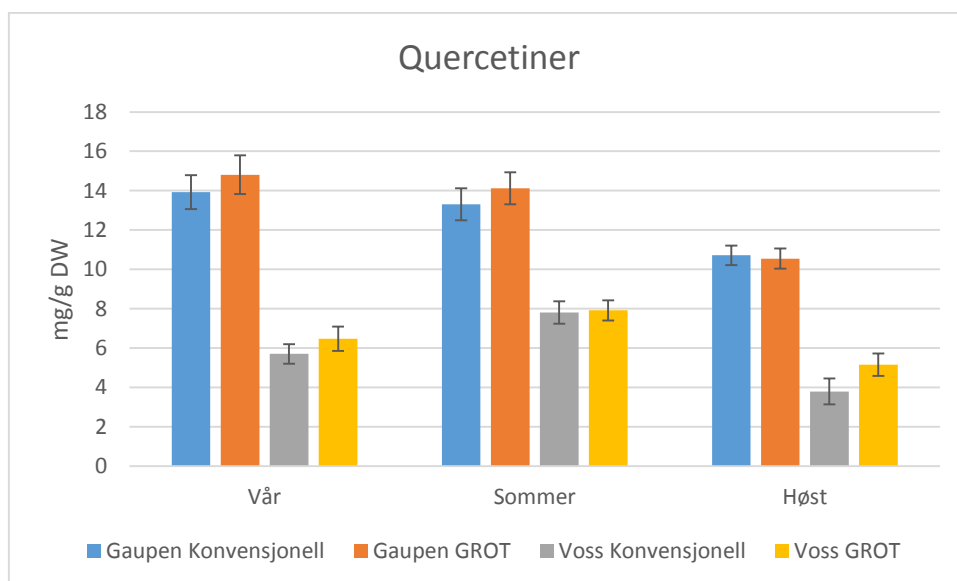
Vi identifiserte tre glykosylater av myricetiner, hvorav alle tre ble funnet på Gaupen, mens bare to på Voss (tabell 3, vedlegg 2). Tidspunkt for innsamling og konsentrasjon av myricetiner i lauvprøvene viste en nær sammenheng ( $F = 116.5$ ,  $P < 0.001$ , figur 9), der vår- ( $t = -11.2$ ,  $P < 0.001$ ) og sommerprøvene ( $t = -2.4$ ,  $P < 0.001$ ) viste lavere innhold enn høsten. Sted viste også en tydelig sammenheng med konsentrasjon av myricetiner i lauvprøvene ( $F = 60.9$ ,  $P < 0.001$ ), hvor innholdet var lavere på Voss ( $t = -4.3$ ,  $P < 0.001$ ) enn på Gaupen.



Figur 9. Gjennomsnittlig ( $\pm 1$  SE) konsentrasjon av myricitriner fordelt på tidspunktene vår, sommer og høst, for stedene Gaupen og Voss, med behandlingene konvensjonell og GROT.

### Quercetiner

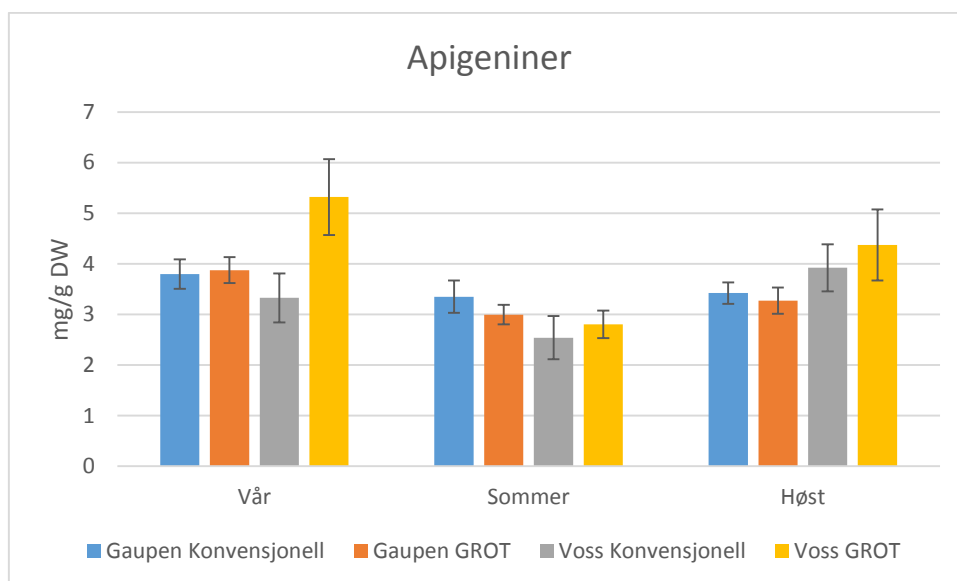
I gruppen quercetiner inngår det 4 enkeltforbindelser av quercetiner, der samtlige ble funnet både på Gaupen og Voss (tabell 3, vedlegg 2). Sted og konsentrasjon av quercetiner i lauvprøvene viste en tydelig sammenheng ( $F = 122.8$ ,  $P < 0.001$ , figur 10), hvor det var lavere konsentrasjon av quercetiner på Voss ( $t = -7.8$ ,  $P < 0.001$ ) enn på Gaupen. Innhøstningstidspunktet og konsentrasjonen av quercetiner ( $F=37.4$ ,  $P<0.001$ ) viste at vår- og sommerprøvene (henholdsvis  $t = 7.3$ ,  $P < 0.001$ , og  $t = 6.0$ ,  $P < 0.001$ ) hadde høyere innhold enn høsten.



Figur 10. Gjennomsnittlig ( $\pm 1$  SE og utvalgsstørrelse) konsentrasjon av quercetiner fordelt på tidspunktene vår, sommer og høst, for stedene Gaupen og Voss, med behandlingene konvensjonell og GROT.

### Apigeniner

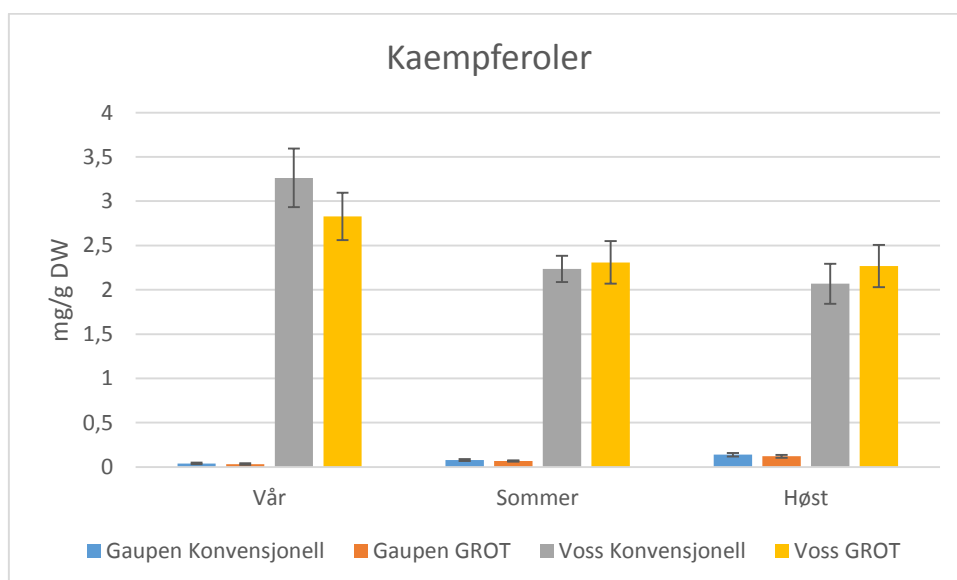
Vi fant 5 ulike apigeninderivater; fire av dem ble funnet på Gaupen, og fire på Voss (tabell 3, vedlegg 2). Sammenhengen mellom innhøstningstidspunktet og konsentrasjonen av apigeniner i lauvprøvene var svakere enn for mange av de andre fenolene ( $F = 10.3$ ,  $P < 0.001$ , figur 11), og vårprøvene viste kun en trend ( $t = 1.7$ ,  $P = 0.088$ ) til høyere innhold enn sommer- og høstprøvene. Imidlertid viste 2-veis interaksjonen tid\*sted ( $F = 4.7$ ,  $P = 0.011$ ) at sommerprøvene fra Voss inneholdt mindre apigeniner enn høstprøvene ( $t = -2.9$ ,  $P = 0.003$ ). I motsetning til de fleste andre fenolene, gav sted ingen signifikant sammenheng for mengden av apigeniner. Men interaksjonen sted\*behandling ( $F = 5.0$ ,  $P = 0.027$ ) viste at det var mindre apigeniner i de konvensjonelle prøvene ( $t = -2.2$ ,  $P = 0.027$ ) enn i GROT- prøvene fra Voss på våren, selv om 3-veis interaksjonen ikke var signifikant.



Figur 11. Gjennomsnittlig ( $\pm 1$  SE) konsentrasjon av apigeniner fordelt på tidspunktene vår, sommer og høst, for stedene Gaupen og Voss, med behandlingene konvensjonell og GROT.

### Kaempferoler

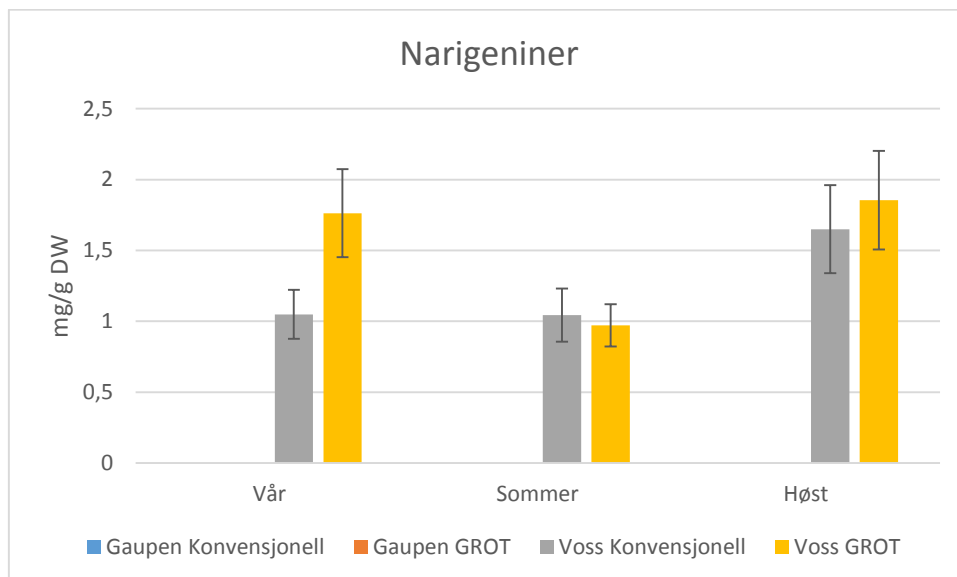
Gruppen kaempferoler inneholder syv enkeltforbindelser, hvor kun to av dem ble funnet på Gaupen, mens alle ble funnet på Voss (tabell 3, vedlegg 2). I analysene inkluderte vi bare prøvene fra Voss, og konsentrasjonen av kaempferoler i lauvprøvene viste en sammenheng med tid ( $F = 11.5$ ,  $P = 0.001$ , figur 12), der vårprøvene ( $t = 4.4$ ,  $P < 0.001$ ) viste høyere verdier enn sommer- og høstprøvene.



Figur 12. Gjennomsnittlig ( $\pm 1$  SE) konsentrasjon av kaempferoler fordelt på tidspunktene vår, sommer og høst, for stedene Gaupen og Voss, med behandlingene konvensjonell og GROT.

### Naringeniner

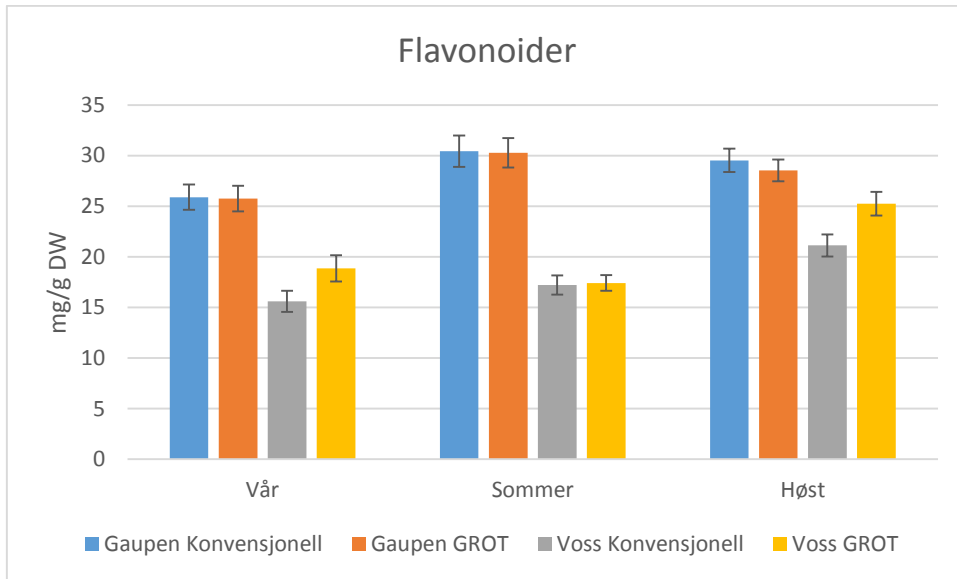
Vi identifiserte 3 naringeniner, samtlige kun funnet på Voss (tabell 3, vedlegg 2). Som for kaempferolene var det en sammenheng mellom innhøstningstidspunktet og konsentrasjon av naringeniner i lauvprøvene fra Voss ( $F = 5.6$ ,  $P = 0.006$ , figur 13), der sommerprøvene ( $t = -3.3$ ,  $P = 0.002$ ) viste lavere verdier enn høstprøvene.



Figur 13. Gjennomsnittlig ( $\pm 1$  SE) konsentrasjon av naringeniner fordelt på tidspunktene vår, sommer og høst, på Voss, med behandlingene konvensjonell og GROT.

### Sum flavonoider

Sted gav utslag på totalkonsentrasjonen av flavonoider i lauvprøvene ( $F = 96.1$ ,  $P < 0.001$ , figur 14), hvor prøvene fra Voss ( $t = -2.7$ ,  $P = 0.009$ ) hadde mindre flavonoider enn prøvene fra Gaupen. Det var også en sammenheng mellom innhøstningstidspunktet og totalkonsentrasjonen av flavonoider ( $F = 13.7$ ,  $P < 0.001$ ), der vårprøvene ( $t = -3.1$ ,  $P = 0.002$ ) viste lavere innhold enn høstprøvene. Dette forholdet var ytterligere påvirket av sted (interaksjonen tid\*sted  $F = 9.1$ ,  $P < 0.001$ ) som viste at sommerprøvene ( $t = -4.2$ ,  $P < 0.001$ ) fra Voss hadde lavere innhold av flavonoider enn høstprøvene. Det var en tendens til at behandling avhengig av sted gav utslag på totalmengden flavonoider (interaksjonen behandling\*sted  $F = 2.7$ ,  $P = 0.101$ ).



Figur 14. Gjennomsnittlig ( $\pm 1$  SE) konsentrasjon av flavonoider fordelt på tidspunktene vår, sommer og høst, for stedene Gaupen og Voss, med behandlingene konvensjonell og GROT.

## 4. Diskusjon

### 4.1 C- og N- konsentrasjon

Prøvene fra Gaupen viste ingen effekt av GROT-uttak på nitrogeninnholdet, mens de fra Voss viste effekter av behandling på høsten, der GROT-uttak førte til mindre nitrogen i lauvprøvene. Dette er et resultat som samsvarer med Johnson et al. (2002), som riktignok ikke undersøkte sesongvariasjoner, men som fant (stedsbetinget) lavere nitrogeninnhold i gjenveksten av furu etter heltrehogst kontra konvensjonell hogst. Manglende utslag av behandling på mengde nitrogen (bortsett fra høstprøvene fra Voss) kan skyldes at bjørk som er et pionertre (Børset 1985), er godt rustet til å utnytte det noe begrensede nitrogenet som finnes, mens det er de senere suksesjonsartene som får problemer med lavere nitrogeninnhold i jorden. I tillegg har bjørk som de fleste lauvtreslag en større del av næringen lagret i stammen og barken (Perry et al. 2008), og vi analyserte bare blader.

Vi samlet lauvet fem år etter hogst på Gaupen, og tre år etter hogst på Voss. Kanskje kan denne tidsforskjellen forklare hvorfor vi ikke fant signifikante forskjeller på Gaupen. Etter en hogst øker nemlig næringstilgangen i jorden (Jurgensen et al. 1997), men den økte nitrogenmineraliseringen starter ett år etter hogsten, og tar ofte slutt tre til fem år etter (Prescott 2002). Gaupen vil i så fall være ute av denne prosessen, og eventuell GROT-effekt vil kunne forsvinne. Samtidig fant Olsson et al. (2000) lavere nitrogenkonsentrasjon i 8-10 års gammel gjenvekst av gran- og furunåler etter heltrehogst kontra konvensjonell hogst, mens effekten ble svakere etter 16-18 år. Uavhengig av tidsperspektivet; skogboniteten på Gaupen er mer produktiv enn på Voss (bonitet G20 på Gaupen og G14-20 på Voss). Det er derfor trolig lettere for plantene på Gaupen enn på Voss å kompensere for eventuell dårligere næringstilgang ved GROT-uttak.

Jeg fant motsatt utslag av GROT på det relative karboninnholdet i vår- og sommerprøvene fra Voss og Gaupen. Plantenes desidert viktigste karbonkilde er CO<sub>2</sub> fra luften (Barnes et al. 1998). Kanskje skyldes den observerte forskjellen i karboninnholdet økt vannknapphet ved GROT-uttak på grunn av større vindeksponering og lavere jordassimilasjon av H<sub>2</sub>O, når topper og kvister fjernes. Ved vannstress lukkes stomata (Barnes et al. 1998; Larcher 1995), og karbonassimilasjon reduseres. På grunn av forskjellene i nedbør vil plantene på Gaupen ha opplevd langt større grad av vannstress enn plantene på Voss, som kan forklare at karbonmengden var høyere i konvensjonelt uttak enn GROT-uttak i sommerprøvene fra Gaupen.

Mine delvis manglende utslag på mengde karbon og nitrogen må sees i lys av litteraturen. Som tidligere nevnt er ikke GROT-uttak ensbetydende med redusert mengde nitrogen og karbon i jordsmonnet. Huntington & Ryan (1990) fant for eksempel ingen forandringer i mengde nitrogen og karbon i jordbunnen, samtidig som Lundborg (1997) hevder at heltrehogst fører til redusert mineralisering av nitrogen i jordsmonnet, mindre nitrifisering, og også mindre nitrogenakkumulering. Johnson og Curtis (2001) fant kortvarige økte mengder av karbon og nitrogen i jordsmonnet etter konvensjonell hogst. Etter 4-5 år reduseres nivået tilbake til det opprinnelige. De argumenterer derfor for at uttak av GROT kan være mer miljøvennlig på lang sikt, dersom GROT-uttaket kan bidra til mindre bruk av for eksempel fossilt brensel. Johnson et al. (2002) konkluderer dessuten at økt biomasse i gjenveksten der hogstavfallet blir liggende på hogstflaten ikke alene kan tilskrives økt næringstilgang, men at eventuell økt biomasse ved konvensjonell hogst skyldes forbedrede fysiske og kjemiske strukturer i jordsmonnet, og bedre konkurranseforhold ved at kvisten på bakken hindrer konkurrerende foryngelse.

Nitrogeninnholdet i mine data var høyest i vårprøvene, mens karboninnholdet og C:N-forholdet var høyest i sommerprøvene. Det kreves mye nitrogen på våren i utviklingen av nye skudd og blad, og planten overfører mye nitrogen til bladene i denne perioden, mens det overføres til andre plantedeler mot høsten (Millard & Proe 1991; Millett et al. 2005). Mine resultater støttes av flere; både Riipi et al. (2002) og Palo et al. (1985) fant også at proteinnivået (aminosyrer) i hengebjørk (*Betula pendula Roth*) var høyest på våren, og minket utover sommeren, og Chapin og Kedrowski (1983) visste at nitrogeninnholdet i papirbjørk (*Betula papyrifera*) var høyest på våren og minket utover sommeren. At karboninnholdet var høyest på sommeren, kan skyldes at det er på våren og forsommeren at planten har behov for å produsere blader, og mye av karbonet lagres der. Mot høsten lagres heller karbonet i stammen, røttene, og kvistene for sikre karbohydrater til neste sesong (Barnes et al. 1998).

#### 4.2 Fenolsyrer og mer ressurskrevende flavonoider

Flere studier viser en generell sammenheng mellom beitetrykk og mengde fenoler, slik Krebs (2014) hevder. For eksempel var elgbeiting på blåbær (*Vaccinium myrtillus*) positivt korrelert med akkumulering av sekundære metabolitter (Persson et al. 2012). Raven & Zedler (2013) viser til at papirbjørk har vist seg å produsere mer fenoler i skuddene etter beiting fra snøskohare (*Lepus americanus*). Stolter (2005) fant derimot at grønnvier *Salix phylicifolia* når den ble beitet produserte mindre fenoler i den beitede kvisten, mens ubeitede kvister både hadde mer fenoler og nitrogen.



I motsetning til mange av de andre fenolene visste Voss høyere konsentrasjon av klorogensyrer (en type fenolsyre) enn Gaupen (mens forholdet var motsatt for gruppen andre fenolsyrer, men der var imidlertid konsentrasjonene mye svakere). Totalkonsentrasjonen av flavonoidene (myricetinene, quercetinene, apigeninene, kaempferolene og narigeninene) var høyere på Gaupen enn på Voss. Fenolsyrer er generelt billigere å produsere enn flavonoider (Gershenson 1994). I henhold til *optimal defense hypothesis* og *apparency hypothesis*, som skiller mellom tilgjengelige og mindre tilgjengelige planter i relasjon til planteforsvar, så kan stedsforskjellene forklares ved høyere beitetrykk på Gaupen, dersom beitetrykket påvirker forholdet mellom fenolsyrer og flavonoidene. Billige forbindelser som klorogensyrer kan raskt omformes for å danne mer kompliserte og spesialiserte forbindelser som flavonoider. Kanskje bidrar derfor det lave beitetrykket på Voss til at plantene har en relativt større andel «generelt forsvar» (billig forsvar), mens de mer beita plantene på Gaupen har måttet spesialisere sitt forsvar med flavonoider. I tillegg er trolig skogsmarken mer næringsrik (høyere bonitet) på Gaupen enn på Voss, så vil det være mer lønnsomt for plantene på Voss (begrensede ressurser) å produsere mer klorogensyrer i forhold til flavonoidene.

Antallet enkeltforbindelser var derimot ganske likt; flest fenolsyrer på Gaupen, mens Voss hadde flest derivater av kaempferoler, mens naringeninene ble utelukkende funnet på Voss. Det varierer hvorvidt man har funnet apigeniner i bjørkeblader. Keski-Saari et al. (2005) fant ikke nevnte stoff i vanlig bjørk (*Betula pubescens Ehrh.*) og hengebjørk, mens Valkama et al. (2003) fant flere derivater av apigenin i de samme treslagene.

Tidsmønsteret for summen av flavonoider viste at vårprøvene hadde de laveste konsentrasjonene. De individuelle gruppene viste derimot motsatte mønster; konsentrasjonen av myricetiner (og delvis apigeniner) økte utover i sesongen, mens quercetiner og kaempferoler hadde motsatt mønster. Sistnevnte er i samsvar med hva Nurmi et al. (1996) fant i fjellbjørk, nemlig at lavmolekylære fenoler fikk redusert konsentrasjon utover i sesongen. Riipi et al. (2002) fant også at glykosider av quercetin, myricetin og kaempferol i fjellbjørk (*Betula pubescens ssp. tortuosa*) nådde en topp mot slutten av juni (mellom min første og andre innsamling), og minket utover sommeren. Feeny og Bostock (1968) fant derimot en svakt økende konsentrasjon av quercetiner utover i sesongen i eik (*Quercus robur L.*). I henhold GDB-hypotesen skulle produksjonen av fenoler være minst på våren, og høyest på sommeren, da bladproduksjonen var mindre, men mens fotosyntesen fortsatt var høy (Riipi et al. 2002). Og i henhold til PCM-hypotesen skulle man også forvente mindre produksjon av

fenoler om våren dersom proteinsyntesen konkurrerer med allokeringen til sekundære metabolitter. Mine resultater støtter bare delvis disse postulasjonene.

Det var bare en tendens til positiv effekt av GROT-uttak for summen av flavonoidene i høstprøvene fra Voss, som i så fall er i henhold til GDB- hypotesen. Keski-Saari et al. (2005) fant heller ikke signifikante effekter av endret nitrogen tilførsel på mengden flavonoider i hengebjørk og vanlig bjørk. Jeg fant økte konsentrasjoner av apigeniner (i vårprøvene fra Voss) etter GROT-uttak, mens Keski-Saari et al. (2005) fant det i quercetiner. Noe overraskende minket konsentrasjonen av klorogensyrer ved GROT-uttak på sommeren på Voss, men Keski-Saari et al. (2005) fant ingen effekt av endret nitrogen tilgang på konsentrasjonen av klorogensyrer.

Manglende sammenhenger av behandling på konsentrasjonen av andre fenolsyrer kan skyldes at disse er billigere å produsere enn flavonoidene (Gershenzon 1994), og derfor påvirkes produksjonen av dem i mindre grad av nitrogen tilgjengeligheten enn for eksempel for produksjonen av flavonoidene. Samtidig fant Keski-Saari et al. (2005) redusert innhold av cinnamic-syrer ved redusert nitrogen tilgang.

Manglende utslag av behandling på quercetinene i høstprøvene fra Voss og på naringeninene i vårprøvene skyldes trolig lav utvalgsstørrelse og stor varians generelt.

#### 4.3 Tanniner

Konsentrasjonen av de MeOH-løselige kondenserte taninnene økte utover i sesongen, som er i tråd med hva Riipi et al. (2002) fant i blader fra fjellbjørk. De MeOH-uløselige kondenserte tanninene skilte seg fra de løselige; her var det sommerprøvene som hadde den laveste konsentrasjonen, mens Riipi et al. (2002) fant motsatt, nemlig at de celleveggbundne uløselige tanninene nådde en topp i juli, før det ble mindre av dem utover sensommeren.

Konsentrasjonen av flavonoider minket utover i sesongen, mens tanninmengden økte. En sannsynlig forklaring kan være at noen av de flavonoidene blir omdannet til tanniner utover i sesongen (Nurmi et al. 1996).

Baldwin et al. (1987) fant i sin undersøkelse at nivået av kondenserte tanniner i gulbjørk (*Betula allegheniensis* Britt.) var høyest i juni, og likt i mai og juli (nivået var imidlertid lavt sammenlignet med hydrolyserte tanniner), mens Feeny og Bostock (1968) fant økt konsentrasjon av kondenserte tanniner i eik utover i sesongen, i likhet med andre studier på andre arter (Cooper-Driver et al. 1977; Dement & Mooney 1974).

GROT-uttak hadde en signifikant negativ effekt på konsentrasjonen metanoluløselige kondenserte tanniner i vårprøvene fra Voss, mens det om høsten var en tendens til det motsatte. Men Smolander et al. fant også at GROT hadde en negativ effekt på kondenserte tanniner i jordbunnen ti år etter tynning (2008), selv om det ikke er noen langtidseffekt (15-30 år) av dette (2010). Barbehenn og Peter Constabel (2011) hevder imidlertid at ved redusert nitrogen tilgjengelighet vil planten produsere mere tanniner. Funnene til Keski-Saari et al. (2005) underbygger dette; de fant at økt nitrogen tilgang gav lavere konsentrasjon av kondenserte tanniner. Tendensen til mer metanoluløselige tanniner på høsten i prøvene fra Voss kan derfor forklares med redusert tilgjengelighet av nitrogen. Imidlertid påpeker Keski-Saari og Julkunen-Tiitto (2003) at økt mengde sekundære metabolitter ved redusert nitrogen tilgang ikke automatisk kan tolkes dit hen at det akkumuleres forsvarskomponenter, da redusert nitrogen tilgang også fører til redusert biomasse, og dermed blir konsentrasjonen av sekundære metabolitter sterkere uten at planten produserer noe mer enn før.

Gaupen hadde høyere konsentrasjon enn Voss av MeOH-uløselige kondenserte tanniner på våren og høsten. Det samme gjaldt de MeOH-løselige kondenserte tanninene på sommeren, mens det var motsatt på våren. Som tidligere nevnt var det mer beiteskader på Gaupen, men Barbehenn og Peter Constabel (2011) hevder at tanniner trolig påvirkes mer av nitrogen tilgang og vannstress enn beitepress, som også er i tråd med hva Keinanen et al. (1999) fant; at mengden tanniner var uendret ved beiting.

Jeg har i denne oppgaven undersøkt effekten av GROT-uttak for næringsverdien i gjenveksten av bjørk på en hogstfate. Bjørka kan utgjøre hoveddelen av dietten til viktige planteetere som elg sommerstid (Wam & Hjeljord 2010). Elgen synes å beite på trær som den har beitet på tidligere (Shipley et al. 1998), kanskje forårsaket av ulike mengder av antibeitestoffer (Stolter 2008). Kunnskapen om virkningene av forskjellige antibeitestoffer på plantenes smakelighet og næringsverdi (for elg) er begrenset (Hjeljord 2008), men tanniner har vist seg å ha en proteinbindende effekt for planteeteren (Hagerman 1989; Jones et al. 2010), mens man ikke har funnet denne virkningen for lavmolekylære fenoler som myricetiner, quercetiner eller kaempferoler (Bartolomé et al. 2000). Uansett vitner mine resultater om at konsekvensene av heltrehogst for næringsverdien i gjenveksten av bjørk ikke skal undervurderes. GROT-uttak gav utslag for både karbon, nitrogen og fenolinnhold i bjørkebladene.

## 5. Oppsummerende konklusjoner og forvaltningsimplikasjoner

GROT-uttak førte til lavere nitrogeninnhold på høsten i lauvprøvene fra Voss, mens vår og sommerprøvene fra Voss viste høyere karboninnhold ved GROT-uttak. Apigeninene viste redusert konsentrasjon i de konvensjonelle prøvene vs GROT i vårprøvene fra Voss. Det var bare en tendens til positiv effekt av GROT-uttak for summen av flavonoidene i høstprøvene fra Voss, mens det for de MeOH-uløselig kondenserte tanninene var motsatte utslag av GROT-uttak i vår og høstprøvene fra Voss. Lengden på tidsperioden fra hogst til innsamling av lauv bidrar trolig til at effekter av GROT på Gaupen viskes ut. Voss viste høyere innhold av klorogensyrer enn Gaupen, kanskje forårsaket av forskjeller i beitetrykket. De fleste flavonoidene fikk redusert konsentrasjon utover i sesongen, mens tanninene økte utover i sesongen.

For minimalisere effektene av GROT på sekundære metabolitter i gjenveksten kan man la barnålene bli liggende igjen på hogstflaten (Lundborg 1997). I tillegg bør man søke å ta ut GROT fra hogstklasse 5 (slutthogst), når trærnes næringsrike del (kronen) utgjør en forholdsmessig mindre andel av treet (Palviainen & Finér 2012). Slik kan trærne nyttes til bioenergiformål, samtidig som at beitekvaliteten i gjenveksten opprettholdes. Framtidige studier må gjerne inkludere flere plantearter og undersøke effekten av GROT-uttak direkte på planteeternes beitepreferanser og diett.

## Bibliografi

- Baldwin, I., Schultz, J. & Ward, D. (1987). Patterns and sources of leaf tannin variation in yellow birch (*Betula allegheniensis*) and sugar maple (*Acer saccharum*). *Journal of Chemical Ecology*, 13 (5): 1069-1078.
- Barbehenn, R. V. & Peter Constabel, C. (2011). Tannins in plant–herbivore interactions. *Phytochemistry*, 72 (13): 1551-1565.
- Barber, N. A. & Marquis, R. J. (2011). Light environment and the impacts of foliage quality on herbivorous insect attack and bird predation. *Oecologia*, 166 (2): 401-409.
- Barnes, B. V., Zak, D. R., Denton, S. R. & Spurr, S. H. (1998). *Forest Ecology*. New York: John Wiley and Sons, Inc. 774 s.
- Bartolomé, B., Estrella, I. & Hernández, M. T. (2000). Interaction of Low Molecular Weight Phenolics with Proteins. *Journal of Food Science*, 65 (4): 617-621.
- Bryant, J., Clausen, T., Reichardt, P., McCarthy, M. & Werner, R. (1987). Effect of nitrogen fertilization upon the secondary chemistry and nutritional value of quaking aspen (*Populus tremuloides Michx.*) leaves for the large aspen tortrix (*Choristoneura conflictana* (Walker)). *Oecologia*, 73 (4): 513-517.
- Bryant, J. P., Chapin, F. S. I. & Klein, D. R. (1983). Carbon/Nutrient Balance of Boreal Plants in Relation to Vertebrate Herbivory. *Oikos*, 40 (3): 357-368.
- Bryant, J. P., Clausen, T. P., Reichardt, P. B. & Werner, R. A. (1993). Effects of mineral nutrition on delayed inducible resistance in Alaska paper birch. *Ecology*, 74 (7): 2072.
- Børset, O. (1985). *Skogskjøtsel I Skogøkologi*. Oslo: Landbruksforlaget.
- Chapin, F. S. (1980). The Mineral Nutrition of Wild Plants. *Annual Review of Ecology and Systematics*, 11: 233-260.
- Chapin, F. S. & Kedrowski, R. A. (1983). Seasonal Changes in Nitrogen and Phosphorus Fractions and Autumn Retranslocation in Evergreen and Deciduous Taiga Trees. *Ecology*, 64 (2): 376-391.
- Coley, P. D., Bryant, J. P. & Chapin, F. S. (1985). Resource availability and plant antiherbivore defense. *Science*, 230: 895-899.
- Cooper-Driver, G., Finch, S., Swain, T. & Bernays, E. (1977). Seasonal variation in secondary plant compounds in relation to the palatability of *Pteridium aquilinum*. *Biochemical Systematics and Ecology*, 5 (3): 177-183.
- Dement, W. & Mooney, H. (1974). Seasonal variation in the production of tannins and cyanogenic glucosides in the chaparral shrub, *Heteromeles arbutifolia*. *Oecologia*, 15 (1): 65-76.
- Edwards, R. & Gatehouse, J. A. (1999). Secondary metabolism. I: Lea, P. J. & Leegood, R. C. (red.) *Plant biochemistry and molecular biology*, s. 193-218. Chichester, England: John Wiley & Sons.
- Egnell, G. & Valinger, E. (2003). Survival, growth, and growth allocation of planted Scots pine trees after different levels of biomass removal in clear-felling. *Forest Ecology and Management*, 177 (1): 65-74.
- Feeny, P. P. & Bostock, H. (1968). Seasonal changes in the tannin content of oak leaves. *Phytochemistry*, 7 (5): 871-880.
- Feeny, P. P. (1976). Plant apparency and chemicals defense. I: Wallace, J. W. & Mansell, R. L. (red.) *Biochemical interactions between plants and insects*, s. 1-40. New York: Plenum.
- Finér, L., Mannerkoski, H., Piirainen, S. & Starr, M. (2003). Carbon and nitrogen pools in an old-growth, Norway spruce mixed forest in eastern Finland and changes associated with clear-cutting. *Forest Ecology and Management*, 174 (1): 51-63.

- Fox, T. R. (2000). Sustained productivity in intensively managed forest plantations. *Forest Ecology and Management*, 138 (1): 187-202.
- Gershenzon, J. (1994). The cost of plant chemical defense against herbivory: a biochemical perspective. I: Bernays, E. A. (red.) *Insect-Plant Interactions*, s. 105-173. Boca Raton: CRC Press.
- Hagerman, A. E. (1989). Chemistry of tannin-protein complexation. I: Hemingway, R. W. & Karchesy, J. J. (red.) *Chemistry and significance of condensed tannins*, s. 323-333. New York: Plenum Press.
- Hagerman, A. E. & Butler, L. G. (1991). Tannins and lignins. I: Rosenthal, G. A. & Berenbaum, M. R. (red.) *Herbivores : their interaction with secondary plant metabolites*, s. 355-388. San Diego: Academic Press.
- Hagerman, A. E. (1995). Acid butanol assay for proanthocyanidins. I: Hagerman, A. E. (red.) *Tannin Analysis*, s. 24-25. Oxford: Department of chemistry, Miami university.
- Hakulinen, J., Julkunen-Tiitto, R. & Tahvanainen, J. (1995). Does nitrogen fertilization have an impact on the trade-off between willow growth and defensive secondary metabolism? *Trees*, 9 (4): 235-240.
- Hamilton, J. G., Zangerl, A. R., DeLucia, E. H. & Berenbaum, M. R. (2001). The carbon-nutrient balance hypothesis: its rise and fall. *Ecology Letters*, 4: 86-95.
- Harborne, J. B. (1997). Plant Secondary Metabolism. I: Crawley, M. (red.) *Plant Ecology*, s. 132-155. Cambridge: Blackwell Science.
- Hartley, S. & Firn, R. (1989). Phenolic biosynthesis, leaf damage, and insect herbivory in birch (*Betula pendula*). *Journal of Chemical Ecology*, 15 (1): 275-283.
- Haukioja, E., Niemelä, P. & Sirén, S. (1985a). Foliage phenols and nitrogen in relation to growth, insect damage, and ability to recover after defoliation, in the mountain birch *Betula pubescens ssp tortuosa*. *Oecologia*, 65 (2): 214-222.
- Haukioja, E., Suomela, J. & Neuvonen, S. (1985b). Long-term inducible resistance in birch foliage: triggering cues and efficacy on a defoliator. *Oecologia*, 65 (3): 363-369.
- Haukioja, E., Ossipov, V., Koricheva, J., Honkanen, T., Larsson, S. & Lempa, K. (1998). Biosynthetic origin of carbon-based secondary compounds: cause of variable responses of woody plants to fertilization? *Chemoecology*, 8 (3): 133-139.
- Herms, D. A. & Mattson, W. J. (1992). The Dilemma of Plants: To Grow or Defend. *The Quarterly Review of Biology*, 67 (3): 283.
- Hjeljord, O. (2008). *Viltet, biologi og forvaltning*. Ås: Tun forlag. 352 s.
- Holt Hanssen, K. (2014). *Grothøsting i slutthogst og tynning - effekter på foryngelse og skogproduksjon*. Skog og Landskap, Sluttseminar 12. februar.
- Huntington, T. G. & Ryan, D. F. (1990). Whole-tree-harvesting effects on soil nitrogen and carbon. *Forest Ecology and Management*, 31 (4): 193-204.
- Hyvärinen, M., Walter, B. & Koopmann, R. (2003). Impact of fertilisation on phenol content and growth rate of *Cladina stellaris* : a test of the carbon-nutrient balance hypothesis. *Oecologia*, 134 (2): 176-181.
- Hyvönen, R., Olsson, B. A., Lundkvist, H. & Staaf, H. (2000). Decomposition and nutrient release from *Picea abies* (L.) Karst. and *Pinus sylvestris* L. logging residues. *Forest Ecology and Management*, 126 (2): 97-112.
- Iason, G. R. & Hester, A. J. (1993). The Response of Heather (*Calluna Vulgaris*) to Shade and Nutrients--Predictions of the Carbon-Nutrient Balance Hypothesis. *Journal of Ecology*, 81 (1): 75-80.
- Ikonen, A., Tahvanainen, J. & Roininen, H. (2002). Phenolic secondary compounds as determinants of the host plant preferences of the leaf beetle *Agelastica alni*. *Chemoecology*, 12 (3): 125-131.

- Johnson, D. W. & Curtis, P. S. (2001). Effects of forest management on soil C and N storage: meta analysis. *Forest Ecology and Management*, 140 (2): 227-238.
- Johnson, D. W., Knoepp, J. D., Swank, W. T., Shan, J., Morris, L. A., Van Lear, D. H. & Kapeluck, P. R. (2002). Effects of forest management on soil carbon: results of some long-term resampling studies. *Environmental Pollution*, 116: 201-208.
- Jones, C. G. & Hartley, S. E. (1999). A Protein Competition Model of Phenolic Allocation. *Oikos*, 86 (1): 27-44.
- Jones, P. D., Rude, B., Muir, J. P., Demarais, S., Strickland, B. K. & Edwards, S. L. (2010). Condensed Tannins' Effect on White-Tailed Deer Forage Digestibility in Mississippi. *The Journal of Wildlife Management*, 74 (4): 707-713.
- Julkunen-Tiitto, R. & Sorsa, S. (2001). Testing the Effects of Drying Methods on Willow Flavonoids, Tannins and Salicylates. *Journal of Chemical Ecology*, 27 (4): 779-789.
- Jurgensen, M. F., Harvey, A. E., Graham, R. T., Page-Dumroese, D. S., Tonn, J. R., Larsen, M. J. & Jain, T. B. (1997). Impacts of Timber Harvesting on Soil Organic Matter, Nitrogen, Productivity, and Health of Inland Northwest Forests. *Forest Science*, 43 (2): 234-251.
- Kanerva, S., Kitunen, V., Lopenen, J. & Smolander, A. (2008). Phenolic compounds and terpenes in soil organic horizon layers under silver birch, Norway spruce and Scots pine. *Cooperating Journal of International Society of Soil Science*, 44 (4): 547-556.
- Keinänen, M. & Julkunen-Tiitto, R. (1998). High-performance liquid chromatographic determination of flavonoids in *Betula pendula* and *Betula pubescens* leaves. *Journal of Chromatography A*, 793 (2): 370-377.
- Keinänen, M., Julkunen-Tiitto, R., Mutikanien, P., Walls, M., Ovaska, J. & Vapaavuori, E. (1999). Trade-offs in phenolic metabolism of silver birch: effects of fertilization, defoliation, and genotype. *Ecology*, 80 (6): 1970-1986.
- Keski-Saari, S. & Julkunen-Tiitto, R. (2003). Resource allocation in different parts of juvenile mountain birch plants: effect of nitrogen supply on seedling phenolics and growth. *Physiologia Plantarum*, 118: 114-126.
- Keski-Saari, S., Pusenius, J. & Julkunen-Tiitto, R. (2005). Phenolic compounds in seedlings of *Betula pubescens* and *B. pendula* are affected by enhanced UVB radiation and different nitrogen regimens during early ontogeny. *Global Change Biology*, 11 (7): 1180-1194.
- Kimmins, J. P. (1977). Evaluation of the consequences for future tree productivity of the loss of nutrients in whole-tree harvesting. *Forest Ecology and Management*, 1: 169-183.
- Kinney, K. K., Lindroth, R. L., Jung, S. M. & Nordheim, E. V. (1997). Effects of CO<sub>2</sub> and NO<sub>3</sub><sup>-</sup> availability on deciduous trees: phytochemistry and insect performance. *Ecology*, 78 (1): 215-230.
- Koricheva, J., Larsson, S., Haukioja, E. & Keinaenen, M. (1998). Regulation of woody plant secondary metabolism by resource availability: hypothesis testing by means of meta-analysis. *Oikos*, 83 (2): 212-226.
- Koricheva, J. (2002). The carbon-nutrient balance hypothesis is dead; long live the carbon-nutrient balance hypothesis? *Oikos*, 98: 537-539.
- Krebs, C. J. (2014). *Ecology: The Experimental Analysis of Distribution and Abundance*. 6. utg. Harlow, England: Pearson. 646 s.
- Larcher, W. (1995). *Physiological Plant Ecology*. New York: Springer. 506 s.
- Lindroth, R. L. (2002). Effects of Paper Birch Condensed Tannin on Whitemarked Tussock Moth (*Lepidoptera: Lymantriidae*) Performance. *Environmental Entomology*, 31 (1): 10-14.
- Lundborg, A. (1997). Reducing the Nitrogen Load: Whole-Tree Harvesting: A Literature Review. *Ambio*, 26 (6): 387-393.

- Mann, L. K., Johnson, D. W. & West, D. C. (1988). Effects of whole-tree and stem-only clearcutting on postharvest hydrologic losses, nutrient capital, and regrowth. *Forest Science*, 34 (2).
- Mattson, W. J. (1980). Herbivory in Relation to Plant Nitrogen Content. *Annual Review of Ecology Systematics*, 11: 119-161.
- McArt, S. H., Spalinger, D. E., Collins, W. B., Schoen, E. R., Stevenson, T. & Bucho, M. (2009). Summer dietary nitrogen availability as a potential bottom-up constraint on moose in south-central Alaska. *Ecology*, 90 (5): 1400-1411.
- Millard, P. & Proe, M. F. (1991). Leaf demography and the seasonal internal cycling of nitrogen in sycamore (*Acer pseudoplatanus L.*) seedlings in relation to nitrogen supply. *New Phytologist*, 117 (4): 587-596.
- Millett, J., Millard, P., Hester, A. J. & McDonald, A. J. S. (2005). Do Competition and Herbivory Alter the Internal Nitrogen Dynamics of Birch Saplings? *New Phytologist*, 168 (2): 413-422.
- Min, B. R., Barry, T. N., Attwood, G. T. & McNabb, W. C. (2003). The effect of condensed tannins on the nutrition and health of ruminants fed fresh temperate forages: a review. *Animal Feed Science and Technology*, 106 (1): 3-19.
- Muzika, R.-M. (1993). Terpenes and phenolics in response to nitrogen fertilization: A test of the carbon/nutrient balance hypothesis. *Chemoecology*, 4 (1): 3-7.
- Nohrstedt, H.-Ö. (2001). Response of Coniferous Forest Ecosystems on Mineral Soils to Nutrient Additions: A Review of Swedish Experiences. *Scandinavian Journal of Forest Research*, 16 (6): 555-573.
- Nurmi, K., Ossipov, V., Haukioja, E. & Pihlaja, K. (1996). Variation of total phenolic content and individual low-molecular-weight phenolics in foliage of mountain birch trees (*Betula pubescens ssp. tortuosa*). *Journal of Chemical Ecology*, 22 (11): 2023-2040.
- Nybakke, K., Isachsen, O. K. & Sidelnikova, M. (2014). Bioenergi i Norge. *Norges vassdrags- og energidirektorat*, 2014:41. 67 s.
- Olsson, B., Lundkvist, H. & Staaf, H. (2000). Nutrient status in needles of Norway spruce and Scots pine following harvesting of logging residues. *An International Journal on Plant-Soil Relationships*, 223 (1): 163-175.
- Olsson, B. A., Staaf, H., Lundkvist, H., Bengtsson, J. & Kaj, R. (1996). Carbon and nitrogen in coniferous forest soils after clear-felling and harvests of different intensity. *Forest Ecology and Management*, 82 (1): 19-32.
- Ossipov, V., Haukioja, E., Ossipova, S., Hanhimäki, S. & Pihlaja, K. (2001). Phenolic and phenolic-related factors as determinants of suitability of mountain birch leaves to an herbivorous insect. *Biochemical Systematics and Ecology*, 29 (3): 223-240.
- Palo, R., Sunnerheim, K. & Theander, O. (1985). Seasonal variation of phenols, crude protein and cell wall content of birch (*Betula pendula Roth.*) in relation to ruminant in vitro digestibility. *Oecologia*, 65 (3): 314-318.
- Palviainen, M. & Finér, L. (2012). Estimation of nutrient removals in stem-only and whole-tree harvesting of Scots pine, Norway spruce, and birch stands with generalized nutrient equations. *European Journal of Forest Research*, 131 (4): 945-964.
- Parker, K. L., Barboza, P. S. & Gillingham, M. P. (2009). Nutrition integrates environmental responses of ungulates. *Functional Ecology*, 23 (1): 57-69.
- Perry, D. A., Oren, R. & Hart, S. C. (2008). *Forest Ecosystems*. 2. utg. Baltimore: The Johns Hopkins University Press. 606 s.
- Persson, I. L., Julkunen-Tiitto, R., Bergstrom, R., Wallgren, M., Suominen, O. & Danell, K. (2012). Simulated moose (*Alces alces L.*) browsing increases accumulation of secondary metabolites in bilberry (*Vaccinium myrtillus L.*) along gradients of habitat productivity and solar radiation. *J Chem Ecol*, 38 (10): 1225-34.



- Prescott, C. E. (2002). The influence of the forest canopy on nutrient cycling. *Tree Physiology*, 22: 1193-1200.
- R Development Core Team. (2012). *R: A language and environment for statistical computing*. Vienna, Austria: R Foundation for Statistical Computing.
- Randriamanana, T. R., Nybakken, L., Lavola, A., Aphalo, P. J., Nissinen, K. & Julkunen-Tiitto, R. (2014). Sex-related differences in growth and carbon allocation to defence in *Populus tremula* as explained by current plant defense theories. *Tree Physiology*, 00 (1-17).
- Raven, P. H. & Zedler, P. H. (2013). The Dynamics of Communities and Ecosystems. I: *Raven Biology of Plants*, s. 31,2 - 31,25. Tilgjengelig fra [www.whfreeman.com/raven8e](http://www.whfreeman.com/raven8e). New York: W. H. Freeman and Company.
- Riipi, M., Ossipov, V., Lempa, K., Haukioja, E., Koricheva, J., Ossipova, S. & Pihlaja, K. (2002). Seasonal Changes in Birch Leaf Chemistry: Are There Trade-Offs between Leaf Growth and Accumulation of Phenolics? *Oecologia*, 130 (3): 380-390.
- Saarsalmi, A., Tamminen, P., Kukkola, M. & Hautajärvi, R. (2010). Whole-tree harvesting at clear-felling: Impact on soil chemistry, needle nutrient concentrations and growth of Scots pine. *Scandinavian Journal of Forest Research*, 25 (2): 148-156.
- Shipley, L. A., Blomquist, S. & Danell, K. (1998). Diet choices made by free-ranging moose in northern Sweden in relation to plant distribution, chemistry, and morphology. *Can. J. Zool.*, 76: 1722-1733.
- Siegler, D. S. (1998). *Plant Secondary Metabolism*. Boston, USA: Kluwer Academic Publisher. 759 s.
- Smith, G. M., Ieno, E. N., Saveliev, A. A., Walker, N., Zuur, A. F. & SpringerLink. (2009). *Mixed effects models and extensions in ecology with R*. New York: Springer. 574 s.
- Smolander, A., Levula, T. & Kitunen, V. (2008). Response of litter decomposition and soil C and N transformations in a Norway spruce thinning stand to removal of logging residue. *Forest Ecology and Management*, 256 (5): 1080-1086.
- Smolander, A., Kitunen, V., Tamminen, P. & Kukkola, M. (2010). Removal of logging residue in Norway spruce thinning stands: Long-term changes in organic layer properties. *Soil Biology and Biochemistry*, 42 (8): 1222-1228.
- Stamp, N. (2003). Out of the Quagmire of Plant Defense Hypotheses. *The Quarterly Review of Biology*, 78 (1): 23-55.
- Stolter, C., Ball, J. P., Julkunen-Tiitto, R., Lieberei, R. & Ganzhorn, J. U. (2005). Winter browsing of moose on two different willow species: food selection in relation to plant chemistry and plant response. *Canadian Journal of Zoology*, 83 (6): 807-819.
- Stolter, C. (2008). Intra-individual Plant Response to Moose Browsing: Feedback Loops and Impacts on Multiple Consumers. *Ecological Monographs*, 78 (2): 167-183.
- Stolter, C., Ball, P. J., Niemela, P. & Julkunen-Tiitto, R. (2010). Herbivores and variation in the composition of specific phenolics of boreal coniferous trees: a search for patterns. *Chemoecology*, 20: 229-242.
- Stolter, C., Ball, J. P. & R, J.-T. (2013). Seasonal differences in the relative importance of specific phenolics and twig morphology result in contrasting patterns of foraging by a generalist herbivore. *Canadian Journal of Zoology*, 91 (5): 338-347.
- Tahvanainen, J., Helle, E., Julkunen-Tiitto, R. & Lavola, A. (1985). Phenolic compounds of willow bark as deterrents against feeding by mountain hare. *Oecologia*, 65 (3): 319-323.
- Tamm, C. O. (1991). *Nitrogen in terrestrial ecosystems: questions of productivity, vegetational changes, and ecosystem stability*. Ecological studies, b. 81. Berlin: Springer-Verlag. 115 s.

- Tuomi, J., Niemelä, P., Haukioja, E., Sirén, S. & Neuvonen, S. (1984). Nutrient stress: an explanation for plant anti-herbivore responses to defoliation. *Oecologia*, 61 (2): 208-210.
- Tveite, B. (1977). Site-index curves for Norway spruce (*Picea abies* (L.) Karst.). *Report Norwegian Forest Research Institute*, 33: 1-84.
- Valkama, E., Salminen, J.-P., Koricheva, J. & Pihlaja, K. (2003). Comparative Analysis of Leaf Trichome Structure and Composition of Epicuticular Flavonoids in Finnish Birch Species. *Annals of Botany*, 91 (6): 643-655.
- Villalba, J. J. & Provenza, F. D. (2009). Learning and Dietary Choice in Herbivores. *Rangeland Ecology & Management*, 62 (5): 399-406.
- Wam, H. K. & Hjeljord, O. (2010). Moose summer and winter diets along a large scale gradient of forage availability in southern Norway. *European Journal of Wildlife Research*, 56: 745-755.
- White, T. (1984). The abundance of invertebrate herbivores in relation to the availability of nitrogen in stressed food plants. *Oecologia*, 63 (1): 90-105.

## Vedlegg 1

Tabell 2. F- og t-verdier fra Mixed Effects Models for prosent nitrogen, prosent karbon, C:N-forhold, og konsentrasjon av fenoler i bjørkelauv. Stjerne (\*) bak tallet indikerer signifikansnivået; \*P<0.05, \*\*P<0.01, \*\*\*P<0.001. Forbindelser merket med hake (^) foran indikerer at tallmaterialet bare er fra Voss. Løs tan = MeOH- løselige kondenserte tanniner. Uløs tan = MeOH- uløselige kondenserte tanniner. Apig = Apigeniner. Nar = Naringeniner. Kaem = Kaempferoler. Quer = Quercetiner. Myr = Myricetiner. Flav = Flavonoider. Klorogens = Klorogensyrer. AFS = Andre fenolsyrer.

	%N	%C	C:N	Løs tan	Uløs tan	Apig	Nar <sup>^</sup>	Kaem <sup>^</sup>	Quer	Myr	Flav	Klorogens	AFS
<i>Tid, F</i>	476.4 ***	33.9 ***	383.2 ***	17.1 ***	4.1 *	10.3 ***	5.6 **	11.5 ***	37.3 ***	116.5 ***	13.7 ***	14.5 ***	37.3 ***
<i>Tid vår, t</i>	14.6 ***	3.0 ***	-9.5 ***	-5.7 ***	-1.1	1.7	-1.4	4.4 ***	7.3 ***	-11.7 ***	-3.1 **	-0.03	4.7 ***
<i>Tid sommer, t</i>	-3.8 ***	7.0 ***	6.4 ***	2.1 *	-3.7 ***	-0.6	-3.3 **	0.5	6.0 ***	-2.4 *	1.3	1.5	-4.1 ***
<i>Sted, F</i>	2.7	3.0	1.3	2.4	45.1 ***	2.3			122.8 ***	60.9 ***	96.1 ***	213.2 ***	106.1 ***
<i>Sted Voss, t</i>	-0.7	-0.1	1.0	0.1	-5.7 ***	3.4 **			-7.8 ***	-4.3 ***	-2.7 **	7.5 ***	-10.3 ***
<i>Behandling, F</i>	0.1	0.2	0.3		0.1	1.2					0.5	6.7 *	
<i>Beh. kon., t</i>	-0.7	0.9	1.0		-1.6	0.4					0.4	0.6	
<i>Tid*Sted, F</i>	14.1 ***	3.8 *	6.6 ***	26.4 ***	6.6 **	4.6 *			4.5 *	16.0 ***	9.1 ***	9.2 ***	
<i>Vår*Voss, t</i>	-2.3 *	1.6	1.3	2.0 *	0.2	-0.9			-2.5 *	-0.8	-1.6	0.02	
<i>Sommer* Voss, t</i>	-0.03	-1.1	0.9	-5.0 ***	3.2 **	-3.0 **			0.2	-5.2 ***	-4.2 ***	1.4	
<i>Sommer*Gaupen, t</i>		2.7 **											
<i>Tid* Beh., F</i>	1.8		0.6		3.1 *							1.0	
<i>Vår* Kon., t</i>	-0.1		-0.4		2.5 *							-0.2	
<i>Sommer* Kon., t</i>	0.6		-0.2		1.5							-0.5	
<i>Sted* Beh., F</i>	1.6	4.0 *	5.1 *			5.0 *					2.7	7.7 **	

<i>Voss* Kon., t</i>	2.6 *	-2.0 *	-2.8 **	-2.2 *	-1.7	1.2
<i>Tid*Sted* Beh., F</i>	3.3 *		1.9			3.6 *
<i>Vår*Voss* Kon., t</i>	-2.2 *		2.0			1.8
<i>Sommer* Voss*Kon., t</i>	-2.2 *		1.0			2.6 *

## Vedlegg 2

Tabell 3. Konsentrasjon (mg / g DW)  $\pm$  1 SE av enkeltforbindelsene som ble funnet i lauvprøvene på Gaupen og Voss.

Enkeltforbindelse	Gaupen						Voss					
	Konvensjonell			GROT			Konvensjonell			GROT		
	Vår	Sommer	Høst	Vår	Sommer	Høst	Vår	Sommer	Høst	Vår	Sommer	Høst
<b>Klorogensyre 1</b>	1.65 $\pm$ 0.13	2.07 $\pm$ 0.13	1.69 $\pm$ 0.11	1.43 $\pm$ 0.10	1.99 $\pm$ 0.13	1.48 $\pm$ 0.11	6.84 $\pm$ 0.51	7.72 $\pm$ 0.62	6.12 $\pm$ 0.44	4.84 $\pm$ 0.55	5.79 $\pm$ 0.61	5.27 $\pm$ 0.60
<b>Klorogensyre 2</b>	0.16 $\pm$ 0.01	0 0	0.17 $\pm$ 0.01	0.21 $\pm$ 0.03	0 0	0.17 $\pm$ 0.01	0.09 $\pm$ 0.01	0.14 $\pm$ 0.02	0 0	0.10 $\pm$ 0.01	0.11 $\pm$ 0.01	0 0
<b>Klorogensyre 3</b>	0.09 $\pm$ 0.01	0.09 $\pm$ 0.01	0.12 $\pm$ 0.01	0.10 $\pm$ 0.01	0.10 $\pm$ 0.01	0.11 $\pm$ 0.01	0.08 $\pm$ 0.01	0.08 $\pm$ 0.01	0 0	0.09 $\pm$ 0.01	0.06 $\pm$ 0.01	0 0
<b>Klorogensyre 4</b>	0 0	0 0	0 0	0 0	0 0	0 0	0.01 $\pm$ 0.01	0 0	0 0	0.06 $\pm$ 0.01	0 0	0 0
<b>Andre fenolsyrer 1</b>	0.11 $\pm$ 0.02	0.03 $\pm$ 0.01	0.03 $\pm$ 0.01	0.14 $\pm$ 0.03	0.02 $\pm$ 0.01	0.02 $\pm$ 0.01	0.20 $\pm$ 0.04	0 0	0 0	0.14 $\pm$ 0.04	0 0	0 0
<b>Andre fenolsyrer 2</b>	1.57 $\pm$ 0.11	1.20 $\pm$ 0.11	1.16 $\pm$ 0.10	1.65 $\pm$ 0.16	1.13 $\pm$ 0.08	1.23 $\pm$ 0.11	0.56 $\pm$ 0.08	0.03 $\pm$ 0.01	0.43 $\pm$ 0.08	0.57 $\pm$ 0.08	0.06 $\pm$ 0.01	0.45 $\pm$ 0.09

<b>Andre fenolsyrer</b> <b>3</b>	0.24 ± 0.02	0.14 ± 0.01	0.12 ± 0.01	0.24 ± 0.02	0.15 ± 0.01	0.13 ± 0.01	0.16 ± 0.04	0.41 ± 0.07	0.10 ± 0.01	0.12 ± 0.01	0.33 ± 0.05	0.09 ± 0.01
<b>Andre fenolsyrer</b> <b>4</b>	0.007 ± 0.003	0.007 ± 0.002	0.026 ± 0.004	0.008 ± 0.004	0.010 ± 0.003	0.025 ± 0.005	0	0.014 ± 0.004	0.011 ± 0.005	0.007 ± 0.002	0.013 ± 0.004	0.019 ± 0.004
<b>Andre fenolsyrer</b> <b>5</b>	0	0	0.037 ± 0.006	0	0	0.042 ± 0.008	0.003 ± 0.002	0	0.052 ± 0.011	0.006 ± 0.003	0	0.074 ± 0.013
<b>Andre fenolsyrer</b> <b>6</b>	0.074 ± 0.014	0	0.059 ± 0.010	0.042 ± 0.009	0	0.037 ± 0.012	0	0	0	0	0	0
<b>Andre fenolsyrer</b> <b>7</b>	0.027 ± 0.010	0	0.046 ± 0.010	0.064 ± 0.018	0	0.036 ± 0.010	0	0	0	0	0	0
<b>Andre fenolsyrer</b> <b>8</b>	0	0.084 ± 0.016	0.164 ± 0.017	0	0.061 ± 0.012	0.164 ± 0.020	0	0	0	0	0	0
<b>Andre fenolsyrer</b> <b>9</b>	0	0.069 ± 0.016	0.065 ± 0.015	0	0.073 ± 0.014	0.073 ± 0.013	0	0.023 ± 0.021	0	0	0.009 ± 0.009	0

<b>Andre fenolsyrer 10</b>	0	0	0.024 ± 0.009	0	0	0.026 ± 0.016	0	0	0	0	0	0
<b>Andre fenolsyrer 11</b>	0	0.015 ± 0.005	0.018 ± 0.006	0	0.021 ± 0.007	0.031 ± 0.008	0	0	0	0	0	0
<b>Andre fenolsyrer 12</b>	0.009 ± 0.003	0	0.035 ± 0.009	0.012 ± 0.004	0	0.033 ± 0.007	0	0	0	0	0	0
<b>Andre fenolsyrer 13</b>	0	0	0	0	0	0	0.016 ± 0.007	0	0	0.057 ± 0.018	0	0
<b>Myricetin- glykosid 1</b>	6.9 ± 0.79	10.6 ± 0.98	12.0 ± 0.91	5.7 ± 0.68	10.3 ± 0.88	11.3 ± 0.81	2.1 ± 0.31	3.3 ± 0.43	3.3 ± 0.30	2.2 ± 0.29	3.1 ± 0.47	3.8 ± 0.48
<b>Myricetin- glykosid 2</b>	0.25 ± 0.04	0.62 ± 0.07	0.74 ± 0.05	0.24 ± 0.03	0.48 ± 0.04	0.67 ± 0.07	0	0	0	0	0	0
<b>Myricetin- glykosid 3</b>	0.99 ± 0.21	2.41 ± 0.36	2.51 ± 0.37	1.09 ± 0.21	2.27 ± 0.39	2.59 ± 0.32	0.18 ± 0.04	0.28 ± 0.05	6.42 ± 1.08	0.27 ± 0.07	0.34 ± 0.05	7.41 ± 1.21
<b>Quercetin -3- galactoside</b>	8.5 ± 0.61	7.7 ± 0.53	6.4 ± 0.40	8.9 ± 0.64	7.7 ± 0.42	6.4 ± 0.37	4.2 ± 0.44	5.8 ± 0.48	2.5 ± 0.56	4.8 ± 0.54	5.8 ± 0.47	3.6 ± 0.56

<b>Quercetin -3-glucoside</b>	2.48 ± 0.32	1.86 ± 0.20	1.84 ± 0.24	2.14 ± 0.24	2.25 ± 0.20	1.85 ± 0.16	0.2 ± 0.02	0.27 ± 0.04	0.29 ± 0.11	0.37 ± 0.07	0.49 ± 0.12	0.34 ± 0.09
<b>Quercetin -3-glucuronide</b>	1.95 ± 0.17	1.74 ± 0.11	1.49 ± 0.11	1.93 ± 0.15	1.93 ± 0.20	1.46 ± 0.13	1.33 ± 0.13	1.27 ± 0.16	0.64 ± 0.14	1.30 ± 0.14	1.28 ± 0.14	0.93 ± 0.14
<b>Quercetin -3-arabinofuranoside</b>	0.94 ± 0.23	2.02 ± 0.24	0.95 ± 0.21	1.83 ± 0.24	2.25 ± 0.32	0.79 ± 0.16	0	0.51 ± 0.11	0.40 ± 0.12	0	0.34 ± 0.08	0.32 ± 0.08
<b>Apigeninderivat 1</b>	0	0.01 ± 0.006	0.06 ± 0.008	0	0.02 ± 0.008	0.07 ± 0.010	0	0	0	0	0	0
<b>Apigeninderivat 2</b>	0.59 ± 0.06	0.72 ± 0.09	0.72 ± 0.05	0.56 ± 0.06	0.56 ± 0.03	0.65 ± 0.06	0.25 ± 0.05	0.30 ± 0.05	0.51 ± 0.10	0.46 ± 0.08	0.35 ± 0.04	0.70 ± 0.09
<b>Apigeninderivat 3</b>	2.85 ± 0.25	2.61 ± 0.24	2.57 ± 0.15	2.93 ± 0.22	2.42 ± 0.17	2.49 ± 0.21	2.09 ± 0.34	1.65 ± 0.31	2.35 ± 0.40	3.34 ± 0.52	2.02 ± 0.18	3.24 ± 0.55
<b>Apigeninderivat 4</b>	0.36 ± 0.04	0	0.08 ± 0.02	0.39 ± 0.05	0	0.07 ± 0.02	0	0	1.07 ± 0.30	0	0	0.80 ± 0.16
<b>Apigeninderivat 5</b>	0	0	0	0	0	0	0.99 ± 0.18	0.59 ± 0.14	0	1.51 ± 0.21	0.43 ± 0.14	0
<b>Kaempferol 1</b>	0.04 ± 0.01	0.08 ± 0.01	0.06 ± 0.01	0.03 ± 0.01	0.07 ± 0.01	0.05 ± 0.01	0.65 ± 0.09	0.07 ± 0.07	0	0.45 ± 0.10	0.28 ± 0.11	0
<b>Kaempferol 2</b>	0	0	0	0	0	0	0.65 ± 0.12	0.09 ± 0.04	0	1.06 ± 0.14	0.12 ± 0.07	0



<b>Kaempferol 3</b>	0	0	0	0	0	0	0	0.69 ± 0.12	0	0	0.79 ± 0.12	0
<b>Kaempferol 4</b>	0	0	0	0	0	0	1.34 ± 0.20	0.20 ± 0.03	0.35 ± 0.06	0.91 ± 0.12	0.12 ± 0.03	0.43 ± 0.09
<b>Kaempferol 5</b>	0	0	0	0	0	0	0.41 ± 0.04	0.83 ± 0.10	0.14 ± 0.05	0.34 ± 0.04	0.71 ± 0.10	0.11 ± 0.05
<b>Kaempferol 6</b>	0	0	0.08 ± 0.02	0	0	0.08 ± 0.01	0.19 ± 0.09	0.35 ± 0.02	0.64 ± 0.13	0.05 ± 0.04	0.27 ± 0.02	0.69 ± 0.17
<b>Kaempferol 7</b>	0	0	0	0	0	0	0	0	0.92 ± 0.15	0	0	1.02 ± 0.15
<b>Naringenin 1</b>	0	0	0	0	0	0	0.47 ± 0.15	0.82 ± 0.17	1.45 ± 0.26	1.45 ± 0.28	0.78 ± 0.12	1.76 ± 0.34
<b>Naringenin 2</b>	0	0	0	0	0	0	0.57 ± 0.14	0.21 ± 0.06	0	0.31 ± 0.09	0.18 ± 0.04	0
<b>Naringenin 3</b>	0	0	0	0	0	0	0	0	2.92 ± 0.06	0	0	1.69 ± 0.03





Norges miljø- og  
biovitenskapelige  
universitet

Postboks 5003  
NO-1432 Ås  
67 23 00 00  
[www.nmbu.no](http://www.nmbu.no)