

이산화탄소 농도 증가가 상수리나무 잎의 계절현상에 미치는 영향

서동진 · 오창영* · 한심희 · 이재천

국립산림과학원 산림유전자원부

(2014년 8월 6일 접수; 2014년 9월 26일 수정; 2014년 9월 27일 수락)

Effects of Elevated CO₂ Concentration on Leaf Phenology of *Quercus acutissima*

Dong-Jin Seo, Chang-Young Oh*, Sim-Hee Han and Jae-Cheon Lee

Department of Forest Genetic Resources, Korea Forest Research Institute, Suwon 441-847, Korea

(Received August 6, 2014; Revised September 26, 2014; Accepted September 27, 2014)

ABSTRACT

Effects of elevated CO₂ on leaf phenology of *Quercus acutissima* were examined using open-top chambers, which had ambient and elevated CO₂ concentrations (ambient × 1.4, ambient × 1.8). To analyze the effect of chamber, non-treatment block was established near outside of the chambers. In 2013, budburst, leaf unfolding, coloring, and shedding were surveyed, and spring phenology was surveyed in 2014. Thermal sum (base temperature +5°C) of each phenological event occurred was recorded. In addition, bud samples were collected and analyzed for carbohydrate contents in March 2014. Elevated CO₂ concentration advanced budburst and leaf unfolding, and delayed shedding in 2013. However, in 2014, the temperature of the spring season was high, and there was no significant effect of elevated CO₂ concentration on spring phenology. Carbohydrates content, such as starch, total non-structural carbohydrate and total soluble sugar, were significantly increased in response to elevated CO₂ concentration. It has been proposed that elevated CO₂ concentration could extend the growing season of temperate species with increased possibility of frost damage due to early bud opening and leaf unfolding. However, our analysis showed that the increased carbohydrate concentration in bud under elevated CO₂ would reduce the possibility of early spring frost damage by acting as cryoprotectant.

Key words: *Quercus acutissima*, Leaf phenology, Carbon dioxide, Open-top chamber, Climate change, Carbohydrate

I. 서 론

수목의 생물계절학적인 현상은 수종 고유의 유전적 특성과 환경의 영향을 받아 나타나는데, 잎의 생물계절 현상은 광주기, 기온과 밀접한 관계에 있다(Lechowicz, 1995). 지난 50년동안 수목의 개엽과 개화가 10년에 2~3일 빨라지는 것으로 나타났고(Menzel, 2000; Walther *et al.*, 2002), 2050년 경 개엽은 현재보다

27~54일 빨라질 것으로 예측되고(Loustau *et al.*, 2007), 앞으로 지구 온난화가 가속된다면 그 변화는 더욱 커질 것이다(Morin *et al.*, 2010).

대기 이산화탄소 농도의 증가는 수목의 생리생태적 특성을 변화시키는데, 전분이나 호르몬 농도가 달라져 휴면상태나 성장패턴을 변화시키고, 이로 인하여 수목의 계절현상 변화를 유발시킨다(Cannell, 1990; Jach *et al.*, 2001). 이러한 생물계절현상 변화에 대한 연구



* Corresponding Author : Chang-Young Oh
(chang05@forest.go.kr)

는 생산성 및 동해피해 발생과 연계되기 때문에 봄의 개엽과 가을의 낙엽 또는 동아 형성 시기에 대한 것이 주를 이루고 있다(Chen *et al.*, 1999; Karnosky, 2003). 아한대 지역에서의 이른 개엽은 생육기간의 연장으로 탄소흡수의 증대를 기대할 수 있지만(Beuker, 1994; Chen *et al.*, 1999), 생육시기 초기의 잎과 줄기 조직은 성숙한 조직에 비하여 민감하기 때문에 이른 개엽은 늦서리에 의한 피해 가능성이 높아지게 된다(Murray *et al.*, 1989; Taschler *et al.*, 2004). 한편 일부 수종에서는 이산화탄소가 높아진 환경이 수용성 당의 함량을 높여 내한성이 증가한다고 보고되었다(Ögren *et al.*, 1997).

이산화탄소 농도 증가에 의한 봄철 수목의 동아 파열은 빠르게 나타나거나(Karnosky, 2003), 지연되거나(Murray *et al.*, 1994; Repo *et al.*, 1996), 변동이 없는(Norby *et al.*, 2003; Badeck *et al.*, 2004) 등 다양한 양상으로 나타났고, 가을의 동아 형성 시기도 빨라지거나(Mousseau and Enoch, 1989; Murray *et al.*, 1994), 지연되어(Karnosky *et al.*, 2003) 나타났다. 이러한 수목의 생물계절학적 현상은 토양의 양료 상황과(Koike, 1995; Murray *et al.*, 1994), 개체 또는 종자 산지의 차이에 의한 유전적 특성의 영향으로 다르게 나타나기도 하였다(Murray *et al.*, 1994).

우리나라 온대중부의 대표적 활엽수종인 상수리나무를 대상으로 대기 중 이산화탄소 농도 증가가 생물계절현상에 미치는 영향을 확인하고자 본 연구를 수행하였으며, 나아가 미래 기후변화 상황에서의 반응을 예측하기 위한 생리생태적 특성 변화의 기초자료를 구축하고자 하였다.

II. 재료 및 방법

2.1. 연구시설 및 기상자료 수집

본 실험은 국립산림과학원 산림유전자원부(경기도 수원시) 구내의 상부개방형온실(OTC)을 이용하였다. 시험구 배치는 이산화탄소 처리 농도에 따라서 현재 농도(OTC1), 현재 농도의 1.4배 처리구(OTC2), 현재 농도의 1.8배 처리구(OTC3) 등 3가지로 구분하였으며, 온실의 영향을 확인하기 위하여 외부에 비교구(NOTC)를 설치하였다. 상부개방형온실의 구조 및 운영 방법 등에 대한 구체적인 내용은 Lee *et al.* (2012)에 기술되어 있다.

각 처리구별로 지상 3m 지점에 온도 측정기(TRH-3203, RIXEN, Taiwan)를 설치하여 2013년 1월 1일부터 2014년 5월 31일까지의 기온을 측정하였으며, 적산온도 산출을 위한 기준 온도는 일 평균 5°C로 하였다.

2.2. 공시재료

상수리나무는 2009년에 식재되었으며, 당해 8월부터 이산화탄소 처리를 시작하였다. 각 개체의 OTC 내 위치는 모두 동일하게 하여 각 처리구별로 3본씩 식재하였다. 공시재료로 쓰인 상수리나무는 국립산림과학원 산림유전자원부의 클론보존원에서 접수를 채취하여 2008년에 접목한 것으로, 실험에 쓰인 개체는 모두 동일 클론이며 생장이 유사한 개체를 이용하였다.

2.3. 잎의 계절현상 조사

잎의 계절현상은 2013년에 동아 파열, 개엽, 단풍, 낙엽 시기를 대상으로 조사하였으며, 2014년도에는 동아 파열과 개엽에 대하여 조사하였다. 각 단계별 일자는 Haggerty and Mazer(2008)의 방법에 따라 결정하였다.

2.4. 탄수화물 함량 분석

탄수화물 함량분석을 위하여 2014년 3월 10일에 처리구별 각 개체에서 무작위로 동아를 채취하고 동결 건조 후 분쇄하여 분석에 사용하였다. 포도당, 자당, 전분을 대상으로 분석하였으며, 시중에 시판되는 분석 kit(포도당: Sigma, GAHK20; 자당: Sigma, SCA20; 전분: Sigma, SA20)를 이용하여 측정하였다. 총 비구조 탄수화물(TNC)과 총 가용성 당류(TSS)의 함량은 Paynter *et al.*(1991)의 방법에 따라 계산하였다.

2.5. 통계분석

분산분석을 이용하여 이산화탄소 농도 처리의 효과를 검증하였으며, 처리구간 비교는 Duncan의 다중검정을 실시하였다. 온실효과를 검증하기 위하여 NOTC와 OTC1을 대상으로 t-test를 실시하였다.

III. 결과 및 고찰

이산화탄소 처리 농도가 증가함에 따라서 2013년의 경우 동아 파열은 최대 5일정도 빨라졌으며, 개엽은 6

Table 1. Average day of year and p-values, determined by ANOVA, of each leaf phenological characteristics

	2013				2014	
	Budburst	Unfolding	Coloring	Shedding	Budburst	Unfolding
OTC1	112.5±2.1a	120.5±0.7a	286.0±4.2a	294.0±4.2a	104.0±0.0	104.5±0.7
OTC2	109.0±1.4ab	116.5±0.7b	291.0±1.4ab	296.0±2.8a	93.0±1.4	104.5±0.7
OTC3	107.3±1.2b	114.7±1.5b	293.7±1.5b	303.0±1.1b	94.3±5.9	103.0±3.6
<i>P</i>	0.0490	0.0146	0.0668	0.0390	0.1019	0.7656
NOTC	114.7±4.0	121.0±1.0	275.0±2.0	287.0±3.0	103.0±1.7	105.0±1.0
<i>P</i> *	0.5484	0.5908	0.0264	0.1137	0.4226	0.5908

Mean values followed by different letters represent significant differences among treatments within each column (Duncan's multiple range test, $p < 0.05$)

*The p-value from t-test between NOTC and OTC1.

Table 2. Means of temperature sum (°C; base temperature +5°C) of the date (the average day of year) when the leaf phenological event occurred

	2013				2014	
	Budburst	Unfolding	Coloring	Shedding	Budburst	Unfolding
OTC1	302.5±23.8a	399.9±9.0a	4188.1±63.6	4299.6±61.5	363.2±0.0a	369.1±8.5
OTC2	269.8±11.6ab	346.0±8.2b	4255.9±17.3	4325.6±38.1	247.3±11.2b	369.6±8.5
OTC3	244.3±15.3b	316.5±16.8b	4241.8±23.4	4346.5±9.7	253.4±55.2b	344.0±46.9
<i>P</i>	0.0497	0.0062	0.2583	0.4523	0.0657	0.6466
NOTC	278.5±39.0	352.7±11.6	3808.7±35.6	4022.4±40.4	321.3±23.2	346.6±12.3
<i>P</i> *	0.5031	0.0174	0.0030	0.0082	0.0892	0.0959

Mean values followed by different letters represent significant differences among treatments within each column (Duncan's multiple range test, $p < 0.05$)

*The p-value from t-test between NOTC and OTC1.

일, 낙엽은 9일 가량 늦어진 것으로 나타났다(Table 1). 단풍의 경우에는 통계적으로 이산화탄소 농도 증가에 따른 유의적 차이는 없었지만, 평균적으로 5~8일 가량 늦어진 것으로 나타났다. 반면에 2014년에는 동아 파열과 개엽 시기 모두 처리구간의 통계적 유의한 차이가 나타나지 않았다(Table 1). 생물계절현상이 일어난 날짜의 적산온도를 비교한 결과 2013년에 비하여 2014년 봄철의 기온이 상대적으로 높은 것이 확인되었다(Table 2). NOTC에서 개엽이 나타난 날짜의 적산온도는 2013년 352.7°C, 2014년 346.6°C로 개엽 적정 적산온도는 약 350°C로 여겨진다. NOTC의 연도간 개엽 시기는 2013년 121일에서 2014년 105일로 16일 가량 단축되었으며, 모든 상부개방형온실의 개엽 시기가 동일한 것으로 나타났다. 이는 2014년의 높은 봄철 기온이 이산화탄소 농도 증가에 의한 영향보다 계절현상의 변화에 더 큰 작용을 했기 때문으로 여겨진다.

침엽수종 중 구주적송(*Pinus sylvestris*)을 대상으로

이산화탄소 농도를 약 700ppm으로 상승하여 처리한 경우 봄철의 동아파열이 6~9일 가량 빨라진다고 보고되었으며(Jach and Ceulemans, 1999), *Picea sitchensis*의 경우에는 4~6일 가량 늦게 나타났다고 보고되었다(Murray *et al.*, 1994). 활엽수종 중 *Populus trichocarpa* (Sigurdsson, 2001), *Acer rubrum*, *Acer saccharum* (Norby *et al.*, 2003), *Populus tremuloides* (Karnosky *et al.*, 2003)을 대상으로 연구한 결과에 의하면 봄철의 생물계절현상은 이산화탄소의 농도 증가에 의한 영향을 받지 않는 것으로 보고되었다. 이산화탄소 농도 증가에 따른 낙엽 지연 현상은 *Populus tremuloides*와 *Betula papyrifera*에서도 보고되었다(Riikonen *et al.*, 2008). 낙엽은 광주기 또는 온도에 민감하게 반응하여 나타나고(Lee, 2012), 토양의 양료 상황에 따라 다르게 나타나는데(Sigurdsson, 2001), 본 연구에서의 낙엽 지연현상은 높은 이산화탄소 농도에서 잎의 생리적 활성이 높아져 나타난 결과로 판단된다(Jach and Ceulemans, 1999).

Table 3. Means of carbohydrates content (mg/g) in bud which collected in March 2014

	Glucose	Sucrose	Starch	TNC	TSS
OTC1	0.17±0.02	0.21±0.25	0.13±0.00a	0.52±0.22a	0.40±0.22a
OTC2	0.23±0.17	0.31±0.02	0.16±0.04a	0.70±0.19a	0.54±0.15a
OTC3	0.46±0.23	0.53±0.19	0.25±0.00b	1.23±0.04b	0.99±0.03b
<i>P</i>	0.1234	0.2461	0.0017	0.0224	0.0394
NOTC	0.23±0.06	0.38±0.10	0.12±0.04	0.73±0.10	0.62±0.07
<i>P*</i>	0.3348	0.3607	0.6810	0.2920	0.2464

TNC: Total non-structural carbohydrate, TSS: Total soluble sugar

Mean values followed by different letters represent significant differences among treatments within each column (Duncan's multiple range test, $p < 0.05$)

*The *p*-value from t-test between NOTC and OTC1.

동아내 탄수화물 함량 중 전분, 총 비구조 탄수화물 (TNC) 및 총 가용성 당(TSS)에서 이산화탄소 처리 농도가 증가함에 따라서 함량이 증가한 것으로 나타났다(Table 3). 분석에 쓰인 동아는 2014년 3월에 채취한 것으로 2013년의 이산화탄소 처리에 의한 영향으로 판단할 수 있다. 따라서 본 연구결과에서 봄철 개엽이 빨라진 것은 동아 내 탄수화물 함량의 증가와 관계된 것으로 판단된다(Cannell, 1990).

수목의 생육기간에 대하여 다양하게 정의할 수 있지만 동아 파열에서부터 낙엽까지를 생육기간으로 여길 수 있다(White and Nemani, 2003). 본 연구에서 2013년의 생육기간은 OTC1과 비교하여 OTC2는 약 6일, OTC3는 약 14일 가량 길어진 것으로 나타났다. 조기 개엽 및 늦은 낙엽은 서리피해의 가능성을 높게 된다. 하지만 이산화탄소 농도 증가에 의한 효과보다 온도상승에 의한 조기 개엽 현상이 민감하게 나타났다. 동아 내 전분 및 당 함량이 증가한 것으로 나타났다. 따라서 현재 예측하는 수준에서의 이산화탄소 농도 증가와 온도의 상승은 조기 개엽 등 생물계절현상을 변화시키지만, 봄철의 동해피해 발생 가능성은 낮을 것으로 판단된다(Cannell and Smith, 1986; Murray *et al.*, 1994).

적 요

대기 이산화탄소 농도 증가가 상수리나무 잎의 생물계절현상에 미치는 영향을 알아보고자 본 연구를 수행하였다. 상부개방형온실을 이용하여 대기 이산화탄소 농도를 높여 처리하였다. 대기 이산화탄소 처리 농도의 설정은 현재 농도, 현재 농도의 1.4배, 현재 농도

의 1.8배 등 3 처리구로 하였고, 온실효과에 대한 검정을 위하여 상부개방형온실 외부에 비교구를 설치하였다. 잎의 생물계절현상은 2013년에 동아 파열, 개엽, 단풍, 낙엽에 대하여 각 생물계절현상이 나타나는 일자와 적산온도를 조사하였고, 2014년에는 봄철 계절현상인 동아 파열과 개엽에 대하여 각각의 일자와 적산온도를 조사하였다. 동아 내의 탄수화물 함량 분석을 위하여 2014년 3월에 각 처리구별로 동아를 채취하여 분석하였다. 봄철의 생물계절현상이 연도간에 차이가 나타났는데, 2013년도에는 동아 파열과 개엽 시기가 이산화탄소 처리 농도가 증가함에 따라 빨라지는 것으로 나타났다. 봄철 기온이 높았던 2014년도에는 동아 파열 및 개엽 시기 모두 처리구간에 차이가 나타나지 않았다. 단풍과 낙엽 등 가을철의 생물계절현상은 이산화탄소 처리 농도가 증가함에 따라서 늦어지는 것으로 나타났다. 동아 내의 탄수화물 함량 분석 결과 이산화탄소 처리 농도가 증가함에 따라서 전분, 총 비구조 탄수화물, 총 수용성 당류의 함량이 증가하는 것으로 나타났다. 대기 이산화탄소 농도의 상승은 상수리나무의 개엽을 빠르게 하고 낙엽을 늦추어 전체적인 생육기간을 연장시키게 될 것이다. 봄철의 이른 개엽은 동해피해의 가능성을 높이나, 개엽 시기는 온도에 의한 영향을 크게 받으며, 전년도 이산화탄소 농도 증가에 의하여 동아 내의 전분, 수용성 당 등 탄수화물 함량이 증가되기 때문에 봄철의 동해피해 가능성은 낮을 것으로 판단된다.

REFERENCES

Badeck, F. W., A. Bondeau, K. Böttcher, D. Doktor, W.

- Lucht, J. Schaber, and S. Sitch, 2004: Responses of spring phenology to climate change. *New Phytologist* **162**, 295-309.
- Beuker, E., 1994: Adaptation to climatic changes of the timing of bud burst in populations of *Pinus sylvestris* L. and *Picea abies* (L.) Karst. *Tree Physiology* **14**, 961-970.
- Brown, L. R., 1991: Carbon dioxide enrichment accelerates the decline in nutrient status and relative growth rate of *Populus tremuloides* Michx. seedlings. *Tree Physiology* **8**, 161-173.
- Cannell, M. G. R., 1990: Modelling the phenology of trees. *Silva Carelica* **15**, 11-27.
- Cannell, M. G. R., and R. I. Smith, 1986: Climatic warming, spring budburst and frost damage on trees. *Journal of Applied Ecology* **23**, 177-191.
- Chen, W. J., T. A. Black, P. C. Yang, A. G. Barr, H. H. Neumann, Z. Blanken, M. D. Novak, J. Eley, and R. J. Ketler, 1999: Effects of climatic variability on the annual carbon sequestration by a boreal aspen forest. *Global Change Biology* **4**, 41-53.
- Haggerty, B. P., and S. J. Mazer, 2008: *The Phenology Handbook*. <https://www.usanpn.org/phenologyhandbook>.
- Jach, M. E., and R. Ceulemans, 1999: Effects of elevated atmospheric CO₂ on phenology, growth and crown structure of Scots pine (*Pinus sylvestris*) seedlings after two years of exposure in the field. *Tree Physiology* **19**, 289-300.
- Jach, M. E., R. Ceulemans, and M. B. Murray, 2001: Impacts of greenhouse gases on the phenology of forest trees. *The Impact of Carbon Dioxide and Other Greenhouse Gases on Forest Ecosystems*, D. F. Karnosky, R. Ceulemans, G. E. Scarascia-Mugnozza and J. L. Innes (Eds.), Wallingford, CABI Press, 193-235.
- Karnosky, D. F., 2003: Impacts of elevated atmospheric CO₂ on forest trees and forest ecosystems: knowledge gaps. *Environment International* **29**, 161-169.
- Karnosky, D. F., D. R. Zak, K. S. Pregitzer, C. S. Awmack, J. G. Bockheim, R. E. Dickson, G. R. Hendrey, G. E. Host, J. S. King, B. J. Kopper, E. L. Kruger, M. E. Kubiske, R. L. Lindroth, W. J. Mattson, E. P. McDonald, A. Noormets, E. Oksanen, W. F. J. Parsons, K. E. Percy, G. K. Podila, D. E. Riemenschneider, P. Sharma, R. Thakur, A. Söber, J. Söber, W. S. Jones, S. Anttonen, E. Vapaavuori, B. Mankovska, W. Heilman, and J. G. Isebrands, 2003: Tropospheric O₃ moderates responses of temperate hardwood forests to elevated CO₂: a synthesis of molecular to ecosystem results from the Aspen FACE project. *Functional Ecology* **17**, 289-304.
- Koike, T., 1995: Effects of CO₂ in interaction with temperature and soil fertility on the foliar phenology of alder, birch, and maple seedlings. *Canadian Journal of Botany* **73**, 149-157.
- Lechowicz, M. J., 1995: Seasonality of flowering and fruiting in temperate forest trees. *Canadian Journal of Botany* **73**, 175-182.
- Lee, K. J., 2012. *Tree Physiology* (3rd ed.). Seoul University Press, Seoul, 514pp.
- Lee, J. C., D. H. Kim, G. N. Kim, P. G. Kim, and S. H. Han, 2012: Long-term climate change research facility for trees: CO₂-enriched open top chamber system. *Korean Journal of Agricultural and Forest Meteorology* **14**, 19-27.
- Loustau, D., J. Ogée, E. Dufrêne, M. Déqué, J-L. Dupouey, V. Badeau, N. Viovy, P. Ciais, M-L. Desprez-Loustau, A. Roques, I. Chuine, and F. Mouillot, 2007: Impacts of climate change on temperate forests and interaction with management. *Forest and climate change*, P.H. Freer-Smith, M. S. J. Broadmeadow, and J. M. Lynch (Eds) Cab International, Wallingford, 143-150.
- Menzel, A., 2000: Trends in phenological phases in Europe between 1951 and 1996. *International Journal of Biometeorology* **44**, 76-81.
- Morin, X., J. Roy, L. Sonié, and I. Chuine, 2010: Changes in leaf phenology of three European oak species in response to experimental climate change. *New Phytologist* **186**, 900-910.
- Mousseau, M. and H. Z. Enoch, 1989: Carbon dioxide enrichment reduces shoot growth in seet chestnut seedlings (*Castanea sativa* Mill.). *Plant, Cell and Environment* **12**, 927-934.
- Murray, M. B., M. G. R. Cannell, and R. I. Smith, 1989: Date of bud burst of fifteen tree species in Britain following climatic warming. *Journal of Applied Ecology* **26**, 693-700.
- Murray, M. B., R. I. Smith, I. D. Leith, D. Fowler, H. S. J. Lee, A. D. Friend, and P. G. Jarvis, 1994: Effects of elevated CO₂, nutrition and climatic warming on bud phenology in Sitka spruce (*Picea sitchensis*) and their impact on the risk of frost damage. *Tree Physiology* **14**, 691-706.
- Norby, R. J., J. S. Hartz-Rubin, and M. J. Verbrugge, 2003: Phenological responses in maple to experimental atmospheric warming and CO₂ enrichment. *Global Change Biology* **9**, 1279-1801.
- Ögren, E., T. Nilsson, and L. G. Sundblad, 1997: Relationship between respiratory depletion of sugars and loss of cold hardiness in coniferous seedlings over wintering at raised temperatures: indications of different sensitivities of spruce and pine. *Plant, Cell and Environment* **20**, 247-53.
- Paynter, V. A., J. C. Reardon, and V. B. Shelbure, 1991: Carbohydrate changes in shortleaf pine (*Pinus echinata*) needles exposed to acid rain and ozone. *Canadian Journal of Forest Research* **21**, 110-116.
- Repo, T. H. Hanninen, and S. Kellomaki, 1996: The effects of long-term elevation of air temperature and CO₂ on the frost hardiness of Scots pine. *Plant, Cell and Environment* **19**, 209-216.
- Riikonen, J., K. Kets, J. Darbah, E. Oksanen, A. Sober, E. Vapaavuori, M. E. Kubiske, N. Nelson, and D. F. Karnosky,

- 2008: Carbon gain and bud physiology in *Populus tremuloides* and *Betula papyrifera* grown under long-term exposure to elevated concentrations of CO₂ and O₃. *Tree Physiology* **28**, 243-254.
- Sigurdsson, B. D., 2001: Elevated [CO₂] and nutrient status modified leaf phenology and growth rhythm of young *Populus trichocarpa* trees in a 3-year field study. *Trees* **15**, 403-413.
- Taschler, D., B. Beikircher, and G. Neuner, 2004: Frost resistance and ice nucleation in leaves of five woody timberline species measured in situ during shoot expansion. *Tree Physiology* **24**, 331-337.
- Walther, G-R., E. Post, P. Convey, A. Menzel, C. Parmesan, T. J. C. Beebee, J-M. Fromentin, O. Hoegh-Guldberg, and F. Bairlein, 2002: Ecological responses to recent climate change. *Nature* **416**, 389-395.
- White, M. A., and R. R. Nemani, 2003: Canopy duration has little influence on annual carbon storage in the deciduous broad leaf forest. *Global Change Biology* **9**, 967-972.