

총 설

## 흰개미가 생태계 탄소 순환에 미치는 영향: 고사목 분해를 중심으로

김성준 · 이종열 · 한승현 · 장한나 · 이소혜 · 윤현민 · 손요환\*

고려대학교 환경생태공학과

### Influences of Termite Activities on Ecosystem Carbon Cycle: Focusing on Coarse Woody Debris Decomposition

Seongjun Kim, Jongyeol Lee, Seung Hyun Han, Hanna Chang, Sohye Lee,  
Hyeon Min Yun and Yowhan Son\*

Department of Environmental Science and Ecological Engineering, Korea University, Seoul 02841, Korea

**요약:** 흰개미는 전세계적으로 2600여종 이상이 보고되었으며, 집을 형성하고 군체를 이루는 등 각종 생존 전략을 바탕으로 다양한 생태계에서 살아가고 있다. 그런데 근래 흰개미 활동이 육상 생태계의 탄소 순환에 중요한 역할을 하는 것으로 알려지면서 이에 대한 연구가 진행되고 있다. 관련 연구 결과를 분석한 결과, 흰개미의 활동은 토양 유기탄소 농도 변화, 메탄 발생 및 유기물 분해 등을 조절하여 탄소 순환에 영향을 미치는 것으로 나타났다. 흰개미 집은 흰개미 생물량이 집중된 지점으로 일반 토양에 비하여 평균 1.8배 많은 유기탄소를 함유하며, 열대 산림 및 사바나 지역에서 연간 0.0-6.0 kg ha<sup>-1</sup>의 메탄을 방출하는 메탄의 점 발생원이었다. 또한 흰개미의 섭식 활동은 고사목의 부피 대비 표면적의 비율을 증가시켜 고사목 분해를 가속화하였다. 이 중에서도 Rhinotermitidae과 흰개미에 의한 고사목 분해는 온대 산림의 탄소 순환에서 중요한 것으로 보고되고 있다. 그러나 이에 대한 연구는 극히 부족한 실정이므로 온대 산림에서의 흰개미에 의한 고사목 분해 연구가 필요하다. 흰개미에 의한 고사목 분해는 고사목을 결의 수직 방향으로 잘라 만든 단판 시료에 흰개미의 접근을 차단한 후 분해되도록 하고, 처리하지 않은 시료의 분해율과 비교함으로써 연구할 수 있다. 흰개미에 의한 고사목 분해 연구를 통하여 육상 생태계 중 특히 온대 산림에서의 탄소 순환을 보다 명확히 이해할 수 있을 것으로 기대된다.

**Abstract:** Globally, there are more than 2600 species of termites which adapted plenty of terrestrial ecosystems by various strategies such as making termite nest and society. Various studies were recently carried out on termites because they play significant roles in the context of carbon (C) cycle of terrestrial ecosystems. According to the results of previous studies, termite activities influenced the amount of soil organic C, methane emission, and organic matter decomposition. Termite nests, where termite biomass was concentrated, exhibited 1.8 times higher soil organic C concentration than reference soils, and emitted 0.0-6.0 kg ha<sup>-1</sup> year<sup>-1</sup> of methane in tropical forests and savannas. Feeding activity of termites, in addition, accelerated coarse woody debris (CWD) decomposition by increasing the surface area to volume ratio of CWD. Especially, CWD decomposition induced by the Rhinotermitidae family appeared to be significant for the C cycle in temperate forests. However, more studies should be conducted on termite-induced CWD decomposition in temperate forests because few studies have dealt with it. The termite-induced CWD decomposition could be measured by preparing disc-shaped CWD samples, excluding access of termites to the CWD samples, and comparing the decomposition rate of the CWD samples with and without the termite exclusion treatment. Studies on the termite-induced CWD decomposition would contribute to further elucidation of the C cycle in temperate forests.

**Key words:** carbon cycle, termite activity, terrestrial ecosystem, coarse woody debris decomposition, organic carbon

## 서 론

대기, 육지, 해양 등을 포함하는 탄소 순환은 양분 순환

및 에너지 이동에 밀접하게 관련된 현상으로서 주목받고 있다. 특히 육상 생태계가 많은 양의 탄소를 저장하고 있고 육상 생태계의 탄소 순환이 대기 중 이산화탄소 농도에 직접적으로 영향을 미치기 때문에 육상 생태계에서의 탄소 순환 과정을 이해하는 것이 중요하다(Pan et al.,

\*Corresponding author  
E-mail: yson@korea.ac.kr

2011). 육상 생태계의 탄소는 이산화탄소가 광합성을 통해 유기물로 고정되고, 먹이연쇄를 따라 이동하며, 생물체로 인한 분해와 호흡으로 대기로 방출되는 등의 과정을 거치며 순환한다. 따라서 육상 생태계의 생물 활동이 탄소 순환에 미치는 영향을 구명하는 것은 탄소 순환을 이해하는 데에 핵심적인 연구 주제이다.

토양 내에 서식하는 토양 동물은 동식물의 사체 및 부식질의 분해와 물질 순환 과정에서 다양한 역할을 수행한다. 그 중에서도 사회성 곤충인 흰개미는 많은 경제적 피해를 발생시키는 주요 해충으로 분류되어 있으며, 육상 생태계의 탄소 순환에서 중요한 토양 동물이다(Jouquet et al., 2011). 흰개미의 활동은 토양 특성을 변화시켜 토양 내 유기탄소량을 조절하고, 유기물을 작게 부수어 분해를 촉진하며, 유기물을 메탄 등의 형태로 전환하여 대기로 배출하는 등 육상 생태계의 탄소 순환에 직, 간접적으로 영향을 미친다(Jamali et al., 2013; Sarcinelli et al., 2013). 특히 흰개미가 열대 건조 지역에서 온대 산림에 이르는 넓은 지역에 분포하므로 흰개미의 활동이 육상 생태계의 탄소 순환에서 중요한 역할을 할 것으로 예상된다(Jones and Eggleton, 2011). 또한 기후 변화로 인한 대기 온도 상승이 흰개미의 서식 범위와 활동량을 변화시킬 것으로 추정되고 있어(Lee and Chon, 2011), 다양한 지역에서 흰개미 연구를 추진하는 것은 기후 변화에 따른 탄소 순환 변동을 이해하는 데에 중요하다.

흰개미의 활동은 열대 및 건조 지역에서 가장 활발하며, 이에 따라 흰개미에 관한 생태학 분야 연구는 해당 지역을 중심으로 진행되어 왔다(Jouquet et al., 2011). 특히 사바나 및 열대 건조 지역에서는 흰개미의 지중 활동으로 인한 토양 특성 변화에 초점을 둔 연구가 다수 진행되었다(Sileshi et al., 2010). 그리고 이산화탄소와 메탄 발생 및 유기물 분해 연구 등 물질 순환 측면에서 흰개미 활동의 영향을 구명하고자 한 연구도 있다(Brümmner et al., 2009; Buxton, 1981; Usher, 1975). 또한 열대 산림에서도 유사 연구가 진행되어 흰개미에 의한 유기물 분해 및 양분 재순환 촉진 현상 등이 보고되고 있다(Lu et al., 2013; Takamura, 2001).

반면 흰개미의 생태적 중요성에도 불구하고 온대 산림을 대상으로 한 흰개미 연구는 극히 제한된 분야를 중심으로 진행되었다. 예를 들어 우리나라 및 일본 등에 서식하는 흰개미에 대한 연구는 종 분류(Park and Bae, 1997; Takematsu, 2006; Yasuda et al., 2000), 방제 방법(Lee and Jeong, 2004; Ra et al., 2012; Yamauchi et al., 1998; Yoshimura, 2011), 장 내 공생 미생물 및 효소(Kitade, 2007; Park, 1998; Park et al., 2010) 등에 초점을 맞추고 있으며, 생태계 탄소 순환의 관점에서 온대 산림의 흰개미를 연구한 사례는 국내외를 막론하고 극히 부족한 상황이다. 이

에 본 논문에서는 흰개미의 분류 및 습성을 소개하고, 흰개미의 활동이 육상 생태계 탄소 순환에 미치는 영향에 대한 과거 연구 자료를 분석하여 향후 연구 방향을 제안하고자 한다. 또한 이 중에서도 온대 산림의 탄소 순환에서 특히 중요한 흰개미에 의한 고사목 분해를 연구하는데 필요한 방법을 제시하고자 한다.

## 흰개미의 분류 및 습성

흰개미는 흰개미상과(Termitoidae) 또는 흰개미하목(Isoptera)으로 분류되고 전세계적으로 2600여종 이상이 보고된 사회성 곤충이다(Lo and Eggleton, 2011). 흰개미의 군체를 이루는 습성이 개미 등이 속하는 벌목(Hymenoptera)과 유사하나, 흰개미는 분류학적으로 바퀴목(Blattodea)에 속하는 것으로 알려져 있다(Eggleton, 2011). 흰개미 분류 체계는 일반적으로 체내에 셀룰로오스 분해를 돕는 원생동물 및 박테리아가 공생하는 하등 흰개미 6과(Hodotermitidae, Kalotermitidae, Mastotermitidae, Rhinotermitidae, Serritermitidae 및 Termopsidae)와 박테리아만이 공생하는 고등 흰개미 1과(Termitidae)로 정리된다(Table 1). 이러한 분류 체계는 계통분류학 분야 연구가 진행됨에 따라 지속적으로 수정 및 보완되고 있으며, 근래에는 Termopsidae과와 Kalotermitidae과 사이의 계통분류학적 관계 구명 및 Rhinotermitidae과와 Termitidae과에 속한 아과들의 분류 체계 재정립 등이 필요한 것으로 지적되고 있다(Engel et al., 2009; Lo and Eggleton, 2011).

생태계를 우점하는 흰개미 종은 기후 조건에 따라 상이한데, 온대 지역에서는 Kalotermitidae과, Rhinotermitidae과, Termopsidae과가 열대 지역에서는 Termitidae과가 널리 분포하는 것으로 알려져 있다(Engel et al., 2009; Maynard et al., 2015). 그리고 이들 흰개미는 각 서식 환경에 맞는 적응 전략을 가진다. 예를 들어 온대 지역에서 서식하는 흰개미는 기온이 감소하여 환경 조건이 불리해질 경우 토심 1 m 이상의 심토로 이동하는 등의 적응 행동을 보이는 것으로 알려져 있다(Maynard et al., 2015). 또한 흰개미는 집을 만들어 외부의 불리한 환경 조건을 차단하고 그 속에서 군체를 이룬다. 흰개미 집의 형태는 흙더미, 토양 내 통로 및 나무에 매달린 형태 등 다양하며, 동일한 종 내에서도 지역별로 집의 크기 및 형태가 다른 것으로 알려져 있다(Korb, 2011). 특히 열대 지역에 서식하는 흰개미는 흙더미 형태의 집을 형성하는 데에 유기물을 소화하여 만든 분비물 등을 이용하기 때문에 양분 및 유기탄소가 흰개미 집에 집적되는 것으로 보고되고 있다(Sileshi et al., 2010).

한편 흰개미의 먹이는 분류군에 따라 다른 것으로 알려져 있다. 하등 흰개미로 분류되는 흰개미과의 경우 대부분

**Table 1. Diet and habitat of major termite families (Jones and Eggleton, 2011; Lo and Eggleton, 2011).**

Category	Family	Main diet	Main habitat
Lower termites	Hodotermitidae	Grasses	Arid grasslands (only in the Old World)
	Kalotermitidae	Dry woods	Coasts, deserts, oceanic islands, temperate and tropical forests
	Mastotermitidae	Woods	Savannas (only in northern Australia)
	Rhinotermitidae	Woods	Deserts, mangroves, oceanic islands, temperate and tropical forests
	Serritermitidae	Woods	Tropical forests (only in South America)
	Termopsidae	Wet woods	Temperate forests, tropical alpine areas
Higher termites	Termitidae	Diverse	Savannas, semi-deserts, tropical forests

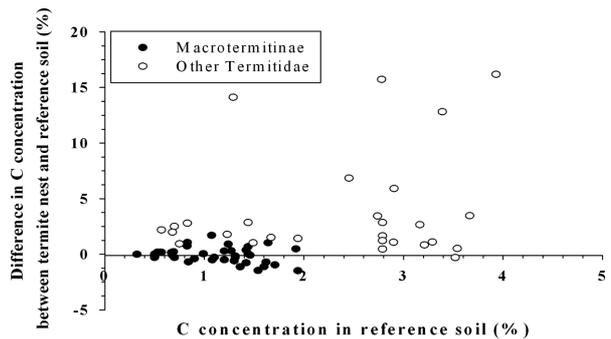
분 식물체로부터 유래된 목질부를 섭식한다(Table 1). 반면 전체 흰개미 종의 약 70%를 포함하는 Termitidae과는 목질부 뿐만 아니라 낙엽, 부식질 및 토양 유기물, 초식 동물의 배설물 등 다양한 먹이를 섭식하는 것으로 보고되고 있다(Table 1). 이 중에서도 Macrotermitinae아과의 흰개미들은 수확한 유기물을 이용하여 기른 곰팡이의 균사체를 섭식하는 등 다른 Termitidae과 흰개미와 구분되는 특징을 보인다(Lo and Eggleton, 2011).

비록 그 존재가 널리 알려진 것은 아니나, 국내에도 일본 흰개미의 아종인 *Reticulitermes speratus kyushuensis*가 전국적으로 분포하고 있다(Han et al., 1998; Park and Bae, 1997). *R. speratus kyushuensis*가 속한 Rhinotermitidae과는 주로 땅 속에서 서식하며 목질부를 먹는 하등 흰개미과로서, 특히 온대 지역에서 가장 우점하는 흰개미 집단으로 알려져 있다(Maynard et al., 2015). 그런데 국내에 서식하는 *R. speratus kyushuensis*는 지중 흰개미로서 온난한 시기에 지중, 지표 및 목재 내에서 활동할 뿐만 아니라 겨울철에도 땅 속에서 먹이 탐색 활동을 지속하는 것으로 보고된 바 있다(Lee and Jeong, 2004).

### 흰개미의 활동과 생태계 탄소 순환

#### 1. 토양 유기탄소

흰개미의 지중 활동은 토양 내 유기탄소의 분포와 양에 영향을 미친다. 흰개미는 먹이를 탐색하거나 흰개미 집을 만드는 등의 활동으로 토양 유기탄소를 이동시키며, 이로 인하여 흰개미가 많은 지역의 토양 탄소 동태는 흰개미가 적은 지역과 상이하다(Sileshi et al., 2010). 즉, 지렁이 등 다른 토양 동물의 활동과 유사하게, 토양 내에서의 흰개미 활동은 유기탄소량이 낮은 심토를 지표로 옮기거나 표토의 유기물을 토양 깊이 분음으로써 토양 유기탄소의 분포를 조절한다(Bagine, 1984). 또한 흰개미가 생성하는 분비물 및 배설물에는 많은 유기탄소가 함유되어 있으므로, 흰개미가 활발하게 활동하는 경우 토양 탄소 농도는 점차 증가하게 된다(Donovan et al., 2001). 그리고 흰개미가 탄소를 체내 생물량의 형태로 저장하고 있기 때문에(Itakura et al., 2006), 흰개미 군체에서 대량으로 발생하는 흰개미



**Figure 1. Difference in carbon (C) concentration in termite nests of Termitidae family (Macrotermitinae subfamily and the others) compared to C concentration in reference soil. The difference in C concentration indicates C concentration of termite nests minus C concentration of reference soils (Abe and Wakatsuki, 2010; Abe et al., 2011; Ackerman et al., 2007; Arshad, 1982; Asawalam and Johnson, 2007; Asawalam et al., 1999; Ekundayo and Aghatise, 1996; Ekundayo and Orhue, 2011; Garba et al., 2011; Garnier-Sillam and Harry, 1995; Gosling et al., 2012; Hesse, 1955; Jiménez et al., 2008; Jouquet et al., 2004; Jouquet et al., 2005; Kang, 1978; Kaschuk et al., 2006; López-Hernández, 2001; Maduakor et al., 1995; Menichetti et al., 2014; Ndiaye et al., 2004; Park et al., 1994; Sarcinelli et al., 2009; Sarcinelli et al., 2013; Traoré et al., 2008; Traoré et al., 2015; Watson, 1975; Wood and Johnson, 1983).**

사체도 토양 유기탄소의 유입원 중 하나로 알려져 있다(Jouquet et al., 2011).

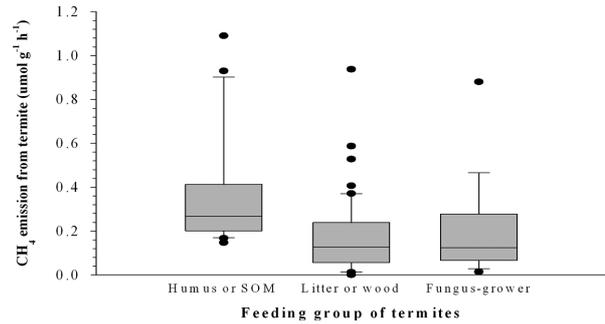
주로 열대 지역에 서식하는 Termitidae과 흰개미의 흙더미 형태의 집은 흰개미 생물량이 집중된 지점이며, 일반적인 토양보다 높은 유기탄소량을 유지한다(Sileshi et al., 2010). 과거에 Termitidae과 흰개미의 집과 일반 토양의 탄소 농도를 비교한 68개 측정 사례를 종합한 결과, Termitidae과 흰개미 집의 탄소 농도는 일반 토양에 비하여 평균 1.8배 높았으나, 그 경향은 아과별로 다른 것으로 나타났다(Figure 1). Termitidae과 중에서도 곰팡이를 기르는 집단인 Macrotermitinae아과의 흰개미 집 탄소 농도는 0.07-2.77%(평균 1.01%)로 일반 토양의 탄소 농도인 0.32-1.94%(평균 1.10%)와 유사하였다. 그리고 Macrotermitinae아과를 연구한 39개 사례 중 절반 이상인 21개 사례에서 흰개미 집의 탄소 농도가 일반적인 토양의 탄소 농도에 비하여 낮았다. 그러나 이와는 달리, 다른 아과에 속하는

Termitidae과 흰개미 집의 탄소 농도는 1.68-20.1%(평균 6.23%)로 인근 지역의 토양 탄소 농도인 0.57-5.17%(평균 2.42%)의 약 2.5배에 달하였으며, 1개의 사례를 제외한 모든 측정 사례에서 흰개미 집의 탄소 농도가 토양 탄소 농도에 비해 높았다. 이처럼 Macrotermitinae아과의 흰개미 집이 Termitidae과에 속한 다른 아과의 집과 상이한 특성을 보이는 것은, 흰개미 집을 만드는 데에 Macrotermitinae아과의 흰개미가 유기탄소량이 비교적 낮은 심토와 타액을 이용하는 반면, 다른 분류군의 흰개미는 유기탄소를 다량 함유한 표토와 식물체를 분해하여 만든 분비물을 이용하는 것으로부터 기인한 현상으로 알려져 있다(Abe et al., 2011).

온대 산림에 분포하는 흰개미는 대부분 땅 속이나 가해한 목재 내에 군체를 형성하며 눈에 띄는 흙더미 형태의 집을 만들지 않는 것으로 알려져 있다(Maynard et al., 2015). 유사하게 우리나라에 널리 분포하는 *R. speratus kyushuensis*도 지중 흰개미로서 흙더미 형태의 집을 만들지 않는 습성을 가진다(Han et al., 2004). 이와 같은 흰개미의 습성을 고려하면, 국내에서는 흰개미 집 형성에 따른 토양 유기탄소 저장 특성은 분명하지 않을 것으로 생각된다. 한편 온대 산림의 흰개미는 지표와 심토 사이를 이동하는 과정에서 토양 입자와 그 속에 저장된 유기탄소를 수직적으로 이동시킬 것으로 추정되나(Holt and Lepage, 2000; Maynard et al., 2015), 이에 관한 연구 사례가 전무하여 국내 산림에서의 흰개미에 의한 토양 유기탄소 분포 변화 양상은 여전히 불분명한 부분으로 남아 있다.

## 2. 메탄 발생

흰개미의 물질 대사 과정은 육상 생태계에 고정된 탄소를 대기 중으로 되돌려 보내는 것이다. 흰개미의 장 속에 공생하는 미생물은 흰개미가 섭취한 유기물을 소화하는



**Figure 2.** CH<sub>4</sub> emission from termites of different feeding groups including humus or soil organic matter (SOM) feeders, litter or wood feeders, and fungus-growers. Box plots show median and 10th, 25th, 75th, and 90th percentiles, and dots outside the box plots denote outliers (Jeeva et al., 1999; Martius et al., 1993; Nunes et al., 1997; Sanderson, 1996; Sugimoto et al., 1998).

과정에서 메탄을 생성한다. 그런데 흰개미가 방출하는 메탄의 양은 흰개미의 종, 장 내 공생 미생물 종류, 온도 및 습도 등 다양한 요인에 따라 다르다(Brümmner et al., 2009; Jamali et al., 2013; Nunes et al., 1997). 한편 흰개미의 메탄 배출량을 보고한 90여 사례를 비교한 결과, 섭취하는 먹이의 종류가 흰개미의 메탄 방출량에 큰 영향을 미치는 것으로 나타났다(Figure 2). 특히 부식질이나 토양 유기물을 섭취하는 흰개미는 흰개미 생물량 1 g 당 평균 0.35  $\mu\text{mol h}^{-1}$ 의 메탄을 배출하였는데, 이는 낙엽낙지 및 고사목을 먹는 흰개미의 메탄 배출량인 평균 0.17  $\mu\text{mol h}^{-1}$ 와 곰팡이를 기르는 흰개미의 메탄 배출량인 평균 0.20  $\mu\text{mol h}^{-1}$ 보다 1.5배 이상 많은 양이다(Jeeva et al., 1999; Martius et al., 1993; Nunes et al., 1997; Sanderson, 1996; Sugimoto et al., 1998). 섭취하는 먹이별로 흰개미의 메탄 배출량이 다른 것은 흰개미와 공생하는 장내 미생물이 먹이에 맞게 적응하는 현상으로부터 기인한 것으로 추정되나, 이에 관한 기작은 아직까지 정확히 구명되지 않은 상황이다(Brune, 2010).

**Table 2.** Summary for previous studies extrapolating the landscape-scale CH<sub>4</sub> emission from termite nests and net CH<sub>4</sub> balance in several tropical ecosystems.

Location	Ecosystem	Emission from termite nests (kg ha <sup>-1</sup> year <sup>-1</sup> )	Net balance (kg ha <sup>-1</sup> year <sup>-1</sup> )	Reference
Cameroon	Premontane forest	0.5	-6.1	Macdonald et al. (1999)
	Premontane forest	1.2	-3.1	
Burkina Faso	Rainforest	0.1	-4.8	Macdonald et al. (1999)
	Rainforest	0.2	-4.2	
	Rainforest	0.0	-3.4	
Burkina Faso	Savana grassland	0.0	0.2	Brümmner et al. (2009)
Australia	Savana woodland	0.2	-0.9	Jamali et al. (2011)
Australia	Savana woodland	4.9	-21.7	Jamali et al. (2013)
	Savana woodland	2.5	3.6	
	Savana woodland	6.0	-9.1	
	Wetland	2.0	8.9	

한편 흰개미는 전세계에서 두 번째로 큰 자연 메탄 발생원으로 여겨지고 있다(Brune, 2010). 전세계적으로 흰개미에 의하여 발생하는 메탄의 양은 연간 약 19.7 Tg으로 추정되는데, 이는 전세계 메탄 배출량의 약 4%에 해당하는 것이다(Sanderson, 1996). 특히 흰개미는 아프리카, 남아메리카, 동남아시아 등 연평균 기온이 높은 열대 지역에서 중요한 메탄 발생원이다. 이에 따라 열대 지역에서 수행된 연구 중 일부는 흰개미에 의한 메탄 발생량과 단위 면적 당 흰개미 수 등을 토대로 열대 지역의 메탄 수지에 대한 흰개미의 기여도를 추론하였다(Table 2). 해당 연구들을 종합한 결과, 흰개미 집은 열대 산림에서 연간 0.0-1.2 kg ha<sup>-1</sup>, 사바나에서 연간 0.0-6.0 kg ha<sup>-1</sup>, 습지에서 연간 2.0 kg ha<sup>-1</sup>의 메탄을 대기 중으로 방출하는 메탄의 점발생원인 것으로 나타났다(Brümmer et al., 2009; Jamali et al., 2011; Jamali et al., 2013; Macdonald et al., 1999). 그러나 흰개미의 영향을 반영한 메탄 수지는 열대 산림에서 연간 -6.1 - -3.1 kg ha<sup>-1</sup>, 사바나에서 연간 -21.7-3.6 kg ha<sup>-1</sup>, 습지에서 연간 8.9 kg ha<sup>-1</sup>로 나타나 대부분의 열대 지역에서 0 이하의 값으로 계산되었다(Brümmer et al., 2009; Jamali et al., 2011; Jamali et al., 2013; Macdonald et al., 1999). 이는 흰개미 집에서 많은 양의 메탄이 발생함에도 불구하고 흰개미가 많이 서식하는 열대 지역은 메탄 흡수원으로서 기능하고 있음을 의미한다.

우리나라를 포함한 온대 지역에 서식하는 흰개미도 메탄을 발생시킨다. 온대 지역의 흰개미가 배출하는 메탄의 양은 종 및 연구 사례별로 상이한데, 실내 실험에서는 1 g의 흰개미가 하루에 0.09-9.75 μmol의 메탄을 발생시키는 것으로 보고되기도 하였다(Maynard et al., 2015). 그리고 흰개미에 의한 메탄 발생량을 추정 한 Sanderson(1996)에서는 온대 지역에서 흰개미에 의하여 발생하는 메탄의 양은 연간 0.05 Tg인 것으로 나타났다. 그런데 전세계적으로 발생하는 메탄의 총량이 연간 약 500-600 Tg에 달한다는 점을 고려하면, 온대 지역의 흰개미에 의해 발생하는 메탄은 전체 생태계 탄소 순환 측면에서는 큰 비중을 차지하지 않을 것으로 사료된다(Brune, 2010; Sanderson, 1996).

### 3. 고사목 분해

흰개미의 고사목 섭식 활동은 고사목의 부피 대비 표면적의 비율을 증가시킴으로써 뒤따라 일어나는 미생물에 의한 고사목 분해를 가속화시킨다. 그리고 흰개미가 섭식한 고사목은 흰개미 장 내부의 공생 미생물 활동으로 인해 빠르게 분해되며, 결국 흰개미의 배설물, 분비물 및 사체 등의 형태로 토양 탄소 저장고에 유입되거나 메탄 및 이산화탄소의 형태로 대기 방출되는 것으로 알려져 있다(Jouquet et al., 2011). 이에 따라 건조 지역과 열대 및 온

대 산림에 널리 분포하는 흰개미과인 Termitidae과와 Rhinotermitidae과에 의한 고사목 분해가 집중적으로 연구되고 있다(Table 3). 특히 기존 연구에서는 Termitidae과 흰개미의 활동이 사바나, 건조 지역 및 열대 산림의 고사목 분해에서 매우 중요한 것으로 나타났다(Table 3). 즉, 지역별 흰개미 분포 차이로 인한 고사목 분해율 차이(Schuurman, 2005), 흰개미의 섭식에 의한 고사목에 저장된 양분의 재순환 촉진(Lu et al., 2013; Takamura, 2001), 흰개미 접근 차단에 따른 고사목 분해를 감소 현상(Collins, 1981; Takamura, 2001) 등이 발견되었다. 더욱이 사바나 지역 연구에서는 Termitidae과 흰개미가 전체 낙엽낙지 생산량의 대부분(85-91%)을 섭식하는 것으로 보고되기도 하였다(Buxton, 1981; Usher, 1975).

한편 Rhinotermitidae과 흰개미는 섭식 활동을 하여 온대 산림의 고사목 분해를 촉진한다(Table 3). 기존 연구에서는 Rhinotermitidae과 흰개미가 9개월 간 고사목 중량의 3-20%를 섭식하며(Gentry and Whitford, 1982), Rhinotermitidae과 흰개미가 서식하는 온대 산림의 고사목은 흰개미가 서식하지 않는 온대 산림의 고사목에 비하여 11.5% 빠르게 분해되는 것으로 나타났다(Warren and Bradford, 2012). 그리고 Ulyshen(2014a)는 흰개미에 의한 고사목 분해가 *Pinus taeda* 고사목의 밀도 감소율의 13.7-20.5%에 해당하는 것으로 보고하였다. 한편 Ulyshen et al.(2014)가 연구한 *P. taeda* 조림지에서는, 흰개미 차단 처리가 고사목의 밀도와 중량 감소율을 크게 변화시키지 않았으나, 고사목의 부피 감소율을 15-20% 낮게 하였다. 더욱이 Bradford et al.(2014)의 연구에서는 분해에 의한 고사목 탄소 저장량 감소율이 흰개미 생물량, 곰팡이 군체 형성량 및 토양 온도에 정비례하여 증가하는 것으로 나타나기도 하였다. 또한 이 연구에서는 온대 산림에서의 고사목의 분해율이 Rhinotermitidae과 흰개미와 같은 토양 동물의 활동 여부에 따른 지역 간 차이를 보이며, 기온 등 무기 환경 인자만으로 이를 파악하는 것은 불가능한 것으로 보고하였다. 이러한 선행 연구 사례들은 온대 산림에서 흰개미가 고사목 분해자로서 중요한 기능을 하고, 흰개미에 의한 고사목 분해를 이해하는 것이 온대 산림의 탄소 순환을 구명하는 데에 중요하다는 점을 시사하고 있다.

우리나라에 분포하는 *R. speratus kyushuensis*도 Rhinotermitidae과에 속한다는 사실을 고려하면, 흰개미의 섭식 활동은 국내 산림의 고사목 분해 과정에서도 중요한 역할을 할 것으로 예상된다. 특히 국내에서 고사목은 산림 탄소 저장량의 약 2-3%를 차지하며 국내 산림이 장령화됨에 따라 고사목량이 점차 증가할 것으로 추정되므로(Lee et al., 2015; Noh et al., 2013), 흰개미에 의한 고사목 분해를 연구하여 고사목 분해 과정을 구명하는 것은 국내 산림 탄소 순환을 보다 정확히 모델링하는 데에 필요할

Table 3. Summary for previous studies on termite-induced coarse woody debris (CWD) decomposition.

Continent	Ecosystem	Dominant taxon	Major finding	Reference
Africa	Savanna, tropical forest	-	Feeding activity of termites remarkably contributed to CWD decomposition	Hopkins (1966)
	Savanna woodland	Termitidae	Termites consumed 85% of total litter production	Usher (1975), Buxton (1981)
	Savanna grasslands, shrublands, woodlands	Termitidae	Termites consumed 91% of total litter production	Buxton (1981)
	Savanna woodland	Termitidae	Termites harvested 60% of CWD production	Collins (1981)
	Arid grassland, woodland	Rhinotermitidae, Termitidae	Macrotermitinae significantly contributed to variations in CWD decomposition across the sites	Schuurman (2005)
Asia	Tropical forests	Termitidae	Feeding activity of termites played a dominant role in CWD decomposition	Abe (1980)
	Tropical forests	Termitidae	Termite exclusion significantly decreased decomposition of <i>Shorea macroptera</i> but did not change that of <i>Neobalanocarpus heimii</i>	Takamura (2001)
	Tropical forest	-	Termite-induced CWD decomposition accelerated root penetration into CWD	Lu et al. (2013)
Australia	Arid woodland	Termitidae	Termites harvested 26% of CWD production	Lee and Butler (1977)
	Arid woodland, shrubland	Termitidae	Termites harvested 15.6 g m <sup>-2</sup> and 3.2 g m <sup>-2</sup> of plant materials from the sites within a year	Park et al. (1993)
North America	Arid grassland	Rhinotermitidae	Termites harvested 17% of CWD production	Haverty and Nutting (1975)
	Temperate forests	Rhinotermitidae	Termites consumed 3-20% of CWD mass in oak and pine forests within 9 months	Gentry and Whitford (1982)
	Arid shrubland	Termitidae	CWD with feeding activity of termites were decomposed 16.9% faster than CWD without that of termites	Whitford et al. (1982)
	Temperate forests	Rhinotermitidae	CWD decomposition was 11.5% higher where termites were found	Warren and Bradford (2012)
	Temperate forests	Rhinotermitidae	Carbon losing rate from CWD positively correlated to termite biomass in temperate forests	Bradford et al. (2014)
	Temperate forests	Rhinotermitidae	Termites contributed to approximately 20.5% and 13.7% of CWD density loss respectively in flooded and unflooded forests after 31 months	Ulyshen (2014a)
	Temperate forest	Rhinotermitidae	Feeding activity of termites had significant effects on CWD volume loss but did not influence CWD mass loss	Ulyshen et al. (2014)
	Tropical forest	Rhinotermitidae, Termitidae	Termites consumed less than 5% of total litter production	Salick et al. (1983)
South America	Tropical forest	Kalotermitidae, Rhinotermitidae, Termitidae	Termites played more important roles in CWD decomposition compared to beetles	Genet et al. (2001)
	Tropical forest	Termitidae	Termites harvested 3% of CWD production	Vasconcellos and Moura (2010)

것이다. 그러나 온대 산림의 *Rhinotermitidae*과에 의한 고사목 분해 연구는 모두 미국에서 진행되었으며 이들 연구에서의 분해율 산정 방법이 일관되지 않고 상이하어, 우리나라 등 다른 지역의 온대 산림에서 흰개미가 고사목 분해에 기여하는 정도를 파악하는 데에 어려움이 있다 (Table 3). 한편 국내에서 Lee and Jeong(2004) 등이 흰개미에 의한 목재 분해 관련 실내 실험을 일부 진행한 바 있으나, 통제된 실내와 실제 산림의 조건이 매우 다르기 때문에 야외 연구를 통하여 흰개미에 의한 고사목 분해 과정을 파악하는 것이 필요할 것으로 사료된다(Maynard et al., 2015).

야외에서 흰개미에 의한 고사목 분해 연구를 진행하는 데에는 많은 어려움이 따른다. 특히 과거 연구의 실험 설계 및 자료 분석 방법 등이 극히 상이하어 향후 연구 진행에 필요한 방법론이 통일되어있지 않다(Ulyshen and Wagner, 2013). 그리고 연구에 이용된 방법이 일관되지 않아 기존 연구 결과를 종합하여 정량적으로 분석하는 것이 불가능한 실정이다(Ulyshen, 2014b). 따라서 흰개미에 의한 고사목 분해 연구 방법론을 재정리해야 하며, 이를 바탕으로 국내외 온대 산림을 대상으로 관련 연구 결과를 축적해야 한다. 이에 본 논문에서는 흰개미에 의한 고사목 분해 연구에 필요한 시료 준비, 흰개미 차단 처리 및 고사목 분해 측정 등 3가지 연구 방법을 제시하고자 한다.

## 흰개미에 의한 고사목 분해 연구 방법

### 1. 시료 준비

적절한 고사목 시료를 준비하는 것은 흰개미가 고사목 분해율에 미치는 영향을 정량하는 연구에서 매우 중요하다. 상당수의 연구에서 인위적으로 가공된 나무 조각이나 막대기를 연구지에 배치하여 고사목의 분해 현상을 모의하였다(Bradford et al., 2014; Gentry and Whitford, 1982; Takamura, 2001; Usher, 1975; Warren and Bradford, 2012). 그러나 가공된 시료는 실제 고사목과 비교하여 그 형태와 성질이 상이하어 흰개미에 의한 고사목 분해율을 정량하는데서 오차가 발생할 수 있다. 특히, 일부 미생물과 곰팡이 등이 가공 처리된 나무 조각이나 막대기를 섭식하지 않으나 흰개미는 가공된 나무와 고사목 모두를 섭식하기 때문에 가공된 나무 시료를 사용할 경우 실험 오차가 증가할 수 있다(Ulyshen and Wagner, 2013). 한편 다른 연구들에서는 실제 고사목을 결의 수직 방향으로 잘라 만든 단판이나 원기둥 형태로 사용하였고(Buxton, 1981; Collins, 1981; Ulyshen, 2014a; Ulyshen et al., 2014), 이 방법이 고사목의 분해와 흰개미의 고사목 섭식 활동을 보다 현실적으로 모의할 수 있는 방법인 것으로 판단된다.

### 2. 흰개미 차단 처리

흰개미 외에 다른 분해자도 고사목을 분해시킬 수 있으므로 전체 고사목 분해율 중 흰개미에 의한 고사목 분해율을 분리하여 측정하기 위한 처리가 필요하다(Ulyshen and Wagner, 2013). 이를 위하여 야외에 배치한 일부 고사목 시료에 흰개미 접근을 차단하기 위한 인위적 처리를 하고, 그 시료의 분해율을 흰개미가 직접 가해한 고사목의 분해율과 비교하는 연구가 추진되고 있다. 기존 연구에서는 흰개미 차단 처리로 고사목 주변에 살충제를 뿌리거나(Gentry and Whitford, 1982; Ulyshen et al., 2014), 고사목을 그물망으로 감싸거나(Ulyshen, 2014a; Ulyshen et al., 2014), 공중에 매달거나(Collins, 1981), 혹은 위가 뚫린 스테인리스 재질 용기에 넣는 등(Takamura, 2001) 다양한 방법이 시도되었다. 기존에 사용된 살충제 등을 이용한 화학적 차단 처리는 수분 조건 등 시료 인근의 무기 환경 조건을 교란시키지 않는다는 장점이 있으나, 화학 약품 살포는 생태계를 교란시킬 수 있으므로 이를 실제 적용하는 데에는 주의가 필요하다(Ulyshen and Wagner, 2013). 한편 공중에 매달거나 위가 뚫린 스테인리스 재질 용기에 넣는 등의 처리는 지표로부터의 흰개미 접근을 효과적으로 차단할 수는 있으나, 비행 능력이 있는 곤충의 접근을 차단할 수 없고 시료와 토양 간 접촉면이 존재하지 않아 시료의 수분 조건 등이 크게 교란될 수 있다(Ulyshen and Wagner, 2013). 그물망 처리는 실제 적용 및 시료 관리가 용이하여 널리 이용되고 있으나, 그물망의 눈금 크기가 과도하게 크거나 작은 경우 시료의 수분 조건이 교란되거나 흰개미 접근이 완전히 차단되지 않을 수 있다(Kampichler and Bruckner, 2009). 그러나 최근 연구에서 온대 산림의 고사목에 대한 0.38 mm 눈금 크기의 그물망 처리가 고사목 시료의 함수율을 증가시키나 분해 실험의 결과를 교란시키지 않는 것으로 보고된 바 있기 때문에(Ulyshen, 2014a), 이러한 그물망 처리가 향후 국내 산림에서 흰개미에 의한 고사목 분해 연구를 진행하는데 이용 가능한 방법일 것으로 생각된다.

### 3. 고사목 분해 측정

실험조건에 노출된 고사목 시료가 흰개미의 섭식 활동 외에 다른 요인의 영향을 받을 수 있으므로 시료 분석에 주의를 기울여야 한다. 특히 흰개미가 고사목을 섭식하는 과정에서 생성된 구멍을 토양으로 메꾸거나, 토양과 고사목 사이를 오가는 과정에서 토양을 고사목 내부로 유입시킬 수 있다(Ulyshen and Wagner, 2013). 따라서 고사목 시료에 유입된 토양의 건중량을 제외하지 않고 분해율을 측정할 경우 흰개미에 의한 고사목 분해가 과소 추정될 우려가 있다. 고사목 내부의 토양을 제거하기 위한 방법은 연구별로 차이가 있으나, *Rhinotermitidae*과 흰개미를

대상으로 한 최근 연구에서 고사목 시료를 완전 연소시킨 후 남은 흙의 무게를 측정하여 이를 보정한 바 있다 (Ulyshen, 2014; Ulyshen et al., 2014).

한편 흰개미의 영향을 파악하는데 중요한 다른 과정은 고사목 분해율을 정확하게 제시하는 것이다. 고사목 시료의 분해율을 계산하는 기준은 고사목 시료의 건중량 (Collins, 1981; Gentry and Whitford, 1982; Warren and Bradford, 2012), 부피(Ulyshen et al., 2014), 밀도(Ulyshen, 2014a), 탄소 저장량(Bradford et al., 2014; Takamura, 2001) 등 다양하며, 이는 연구 목적에 따라 선택되어야 한다. 그리고 측정 결과를 분해상수 등 널리 이용되는 형태로 표기하여 서로 다른 연구지의 결과를 비교분석할 수 있게 해야 한다.

## 결론

본 문헌 조사를 통해 흰개미의 활동이 육상 생태계 탄소 순환에서 중요함을 알 수 있었다. 토양 내에서의 흰개미 활동은 토양 유기탄소의 분포와 양에 영향을 미치며, 특히 흰개미 집의 탄소 농도는 일반적인 토양에 비하여 높은 것으로 나타났다. 또한 흰개미 군체는 열대 산림 및 사바나 지역에서 메탄의 점 발생원으로서 기능을 하였다. 그러나 선행 연구 결과와 온대 지역에 분포하는 흰개미의 습성을 고려하였을 때, 흰개미 집의 탄소 저장 특성과 흰개미에 의한 메탄 발생은 우리나라와 같은 온대 지역의 탄소 순환에서는 큰 비중을 차지하지 않을 것으로 사료된다. 한편 흰개미의 활동은 고사목 분해 속도를 증가시켜 육상 생태계 내 탄소 이동을 촉진하며, 특히 온대 지역에서 우점하는 *Rhinotermitidae*과 흰개미의 섭식 활동이 고사목 분해를 가속화하는 것으로 나타났다. 우리나라에 분포하는 흰개미도 *Rhinotermitidae*과로 분류되며, 따라서 흰개미의 활동은 국내 산림에서의 고사목 분해 및 탄소 순환 과정에서 중요한 역할을 할 것으로 추정된다.

이처럼 *Rhinotermitidae*과 흰개미의 활동이 고사목 분해에 중요함에도 불구하고, 우리나라에서 진행된 흰개미에 의한 고사목 분해 연구는 전무한 실정이다. 따라서 국내 산림의 흰개미를 대상으로 한 고사목 분해 연구가 추진되어야 한다. 따라서 고사목을 잘라 만든 시료에 흰개미 차단 처리를 한 후 분해되도록 하고, 처리하지 않은 시료의 분해율과 비교하는 야외 연구가 필요하다. 그런데 이러한 연구에 인위적으로 가공된 나무 막대기 등을 이용할 경우 다른 분해자의 활동을 교란시킬 수 있으므로 실제 고사목을 결의 수직 방향으로 잘라 가공을 최소화한 시료를 이용할 필요가 있다. 그리고 흰개미의 접근을 차단하는 데에는 인근 생태계의 교란을 최소화할 수 있는 그물망 처리를 이용하는 것이 타당할 것이다. 또한 흰개미가 토양

과 고사목 사이를 오가는 과정에서 토양 입자를 시료 내부로 이동시킬 수 있다는 것을 고려하여, 시료 내부의 토양을 먼저 제거한 후 분해율 측정을 해야 할 것으로 판단된다. 이와 같은 방법으로 흰개미에 의한 고사목 분해 연구들을 실제 추진함으로써 국내 산림에서의 탄소 순환을 보다 명확히 이해할 수 있을 것이다.

## 감사의 글

본 연구는 ‘한국연구재단 이공학개인지초연구지원사업 (과제번호: 2015R1D1A1A01057124)’과 ‘산림청 임업기술 연구개발사업(과제번호: S121313L130100)’의 지원을 바탕으로 진행되었습니다.

## References

- Abe, S.S., and Wakatsuki, T. 2010. Possible influence of termites (*Macrotermes bellicosus*) on forms and composition of free sesquioxides in tropical soils. *Pedobiologia* 53: 301-306.
- Abe, S.S., Watanabe, Y., Onishi, T., Kotegawa, T., and Wakatsuki, T. 2011. Nutrient storage in termite (*Macrotermes bellicosus*) mounds and the implications for nutrient dynamics in a tropical savanna Ultisol. *Soil Science and Plant Nutrition* 57: 786-795.
- Abe, T. 1980. Studies on the distribution and ecological role of termites in a lowland rain forest of West Malaysia. 4. the role of termites in the process of wood decomposition in the Pasoh Forest Reserve. *Revue d'Ecologie et de Biologie du Sol* 17: 23-40.
- Ackerman, I.L., Teixeira, W.G., Riha, S.J., Lehmann, J., and Fernandes, E.C.M. 2007. The impact of mound-building termites on surface soil properties in a secondary forest of central Amazonia. *Applied Soil Ecology* 37: 267-276.
- Arshad, M.A. 1982. Influence of the termite *Macrotermes michaelseni* (SJÖST) on soil fertility and vegetation in a semi-arid savannah ecosystem. *Agro-Ecosystems* 8: 47-58.
- Asawalam, D.O., and Johnson, S. 2007. Physical and chemical characteristics of soils modified by earthworms and termites. *Communications in Soil Science and Plant Analysis* 38: 513-521.
- Asawalam, D.O., Osodeke, V.E., Kamalu, O.J., and Ugwa, I.K. 1999. Effects of termites on the physical and chemical properties of the acid sandy soils of southern Nigeria. *Communications in Soil Science and Plant Analysis* 30: 1691-1696.
- Bagine, R.K.N. 1984. Soil translocation by termites of the genus *Odontotermes* (Holmgren) (Isoptera: Macrotermitinae) in an arid area of northern Kenya. *Oecologia* 64: 263-266.
- Bradford, M.A., Warren, R.J., Baldrian, P., Crowther, T.W., Maynard, D.S., Oldfield, E.E., Wieder, W.R., Wood, S.A., and

- King, J.R. 2014. Climate fails to predict wood decomposition at regional scales. *Nature Climate Change* 4: 625-630.
- Brune, A. 2010. Methanogens in the digestive tract of termites. In: *Microbiology Monographs* (ed) Hackstein, J.H.P. Springer, Berlin. pp. 81-100.
- Brümmer, C., Papen, H., Wassmann, R., and Brüggemann, N. 2009. Fluxes of CH<sub>4</sub> and CO<sub>2</sub> from soil and termite mounds in south Sudanian savanna of Burkina Faso (West Africa). *Global Biogeochemical Cycles* 23: 13.
- Buxton, R.D. 1981. Changes in the composition and activities of termites communities in relation to changing rainfall. *Oecologia* 51: 371-378.
- Collins, N.M. 1981. The role of termites in the decomposition of wood and leaf litter in the southern Guinea savanna of Nigeria. *Oecologia* 51: 389-399.
- Donovan, S.E., Eggleton, P., Dubbin, W.E., Batchelder, M., and Dibog, L. 2001. The effect of a soil-feeding termite, *Cubitermes fungifaber* (Isoptera: Termitidae) on soil properties: termites may be an important source of soil microhabitat heterogeneity in tropical forests. *Pedobiologia* 45: 1-11.
- Eggleton, P. 2011. An introduction to termites: biology, taxonomy and functional morphology. In: *Biology of termites: a modern synthesis* (eds) Bignell, D.E., Roisin, Y., and Lo, N. Springer, Dordrecht. pp. 1-26.
- Ekundayo, E.O., and Aghatise, V.O. 1996. Soil properties of termite mounds under different land use types in a typical Paleudult of midwestern Nigeria. *Environmental Monitoring and Assessment* 45: 1-7.
- Ekundayo, E.O., and Orhue, E.R. 2011. Physical and chemical properties of termite mounds and surrounding soil as influenced by land use in the Niger Delta region of Nigeria. *Nigerian Journal of Soil and Environmental Research* 9: 53-58.
- Engel, M.S., Grimaldi, D.A., and Krishna, K. 2009. Termites (Isoptera): their phylogeny, classification, and rise to ecological dominance. *American Museum Novitates* 3650: 1-27.
- Garba, M., Cornelis, W.M., and Steppe, K. 2011. Effect of termite mound material on the physical properties of sandy soil and on the growth characteristics of tomato (*Solanum lycopersicum* L.) in semi-arid Niger. *Plant and Soil* 338: 451-466.
- Garnier-Sillam, E., and Harry, M. 1995. Distribution of humic compounds in mounds of some soil-feeding termite species of tropical rainforests: its influence on soil structure stability. *Insectes Sociaux* 42: 167-185.
- Genet, J.A., Genet, K.S., Burton, T.M., Murphy, P.G., and Lugo A.E. 2001. Response of termite community and wood decomposition rates to habitat fragmentation in a subtropical dry forest. *Tropical Ecology* 42: 35-49.
- Gentry, J.B., and Whitford, W.G. 1982. The relationship between wood litter infall and relative abundance and feeding activity of subterranean termites *Reticulitermes* spp. in three southeastern coastal plain habitats. *Oecologia* 54: 63-67.
- Gosling, C.M., Cromsigt, J.P.G.M., Mpanza, N., and Oloff, H. 2012. Effects of erosion from mounds of different termite genera on distinct functional grassland types in an African savannah. *Ecosystems* 15: 128-139.
- Han, S.H., Lee, K.S., and Cung, Y.J. 1998. Characteristic of termite inhabits in South Korea and the control. *Conservation Studies* 19: 145-172. (In Korean with English abstract)
- Haverty, M.I., and Nutting, W.L. 1975. A simulation of wood consumption by the subterranean termite, *Heterotermes aureus* (Snyder), in an Arizona desert grassland. *Insectes Sociaux* 22: 92-102.
- Hesse, P.R. 1955. A chemical and physical study of the soils of termite mounds in East Africa. *Journal of Ecology* 43: 449-461.
- Holt, J.A., and Lepage, M. 2000. Termites and soil properties. In: *Termites: evolution, sociality, symbioses, ecology* (eds) Abe, T., Bignell, D.E., and Higashi, M. Kluwer Academic Publishers, Dordrecht. pp. 389-407.
- Hopkins, B. 1966. Vegetation of the Olokemeji Forest Reserve, Nigeria: IV. The litter and soil with special reference to their seasonal changes. *Journal of Ecology* 54: 687-703.
- Itakura, S., Okuda, J., Utagawa, K., Tanaka, H., and Enoki, A. 2006. Nutritional value of two subterranean termite species, *Cuptotermes formosanus* Shiraki and *Reticulitermes speratus* (Kolbe) (Isoptera: Rhinotermitidae). *Japanese Journal of Environmental Entomology and Zoology* 17: 107-115.
- Jamali, H., Livesley, S.J., and Hutley, L.B., Fest, B., Arndt, S.K. 2013. The relationships between termite mound CH<sub>4</sub>/CO<sub>2</sub> emissions and internal concentration ratios are species specific. *Biogeosciences* 10: 2229-2240.
- Jamali, H., Livesley, S.J., Grover, S.P., Dawes, T.Z., Hutley, L.B., Cook, G.D., and Arndt, S.K. 2011. The importance of termites to the CH<sub>4</sub> balance of a tropical savanna woodland of northern Australia. *Ecosystems* 14: 698-709.
- Jeeva, D., Bignell, D.E., Eggleton, P., and Maryati, M. 1999. Respiratory gas exchanges of termites from the Sabah (Borneo) assemblage. *Physiological Entomology* 24: 11-17.
- Jiménez, J.J., Decaëns, T., and Lavelle, P. 2008. C and N concentrations in biogenic structures of a soil-feeding termite and a fungus-growing ant in the Colombian savannas. *Applied Soil Ecology* 40: 120-128.
- Jones, D.T., and Eggleton, P. 2011. Global biogeography of termites: a compilation of sources. In: *Biology of termites: a modern synthesis* (eds) Bignell, D.E., Roisin, Y., and Lo, N. Springer, Dordrecht. pp. 477-498.
- Jouquet, P., Ranjard, L., Lepage, M., and Lata, J.C. 2005. Incidence of fungus-growing termites (Isoptera, Macrotermitinae) on the structure of soil microbial communities.

- Soil Biology and Biochemistry 37: 1852-1859.
- Jouquet, P., Tessier, D., and Lepage, M. 2004. The soil structural stability of termite nests: role of clays in *Macrotermes bellicosus* (Isoptera, Macrotermitinae) mound soils. *European Journal of Soil Biology* 40: 23-29.
- Jouquet, P., Traoré, S., Coosai, C., Hartmann, C., and Bignell, D. 2011. Influence of termites on ecosystem functioning. ecosystem services provided by termites. *European Journal of Soil Biology* 47: 215-222.
- Kampichler, C., and Bruckner, A. 2009. The role of microarthropods in terrestrial decomposition: a meta-analysis of 40 years of litterbag studies. *Biological Reviews* 84: 375-389.
- Kang, B.T. 1978. Effect of some biological factors on soil variability in the tropics III. effect of *Macrotermes* mounds. *Plant and Soil* 50: 241-251.
- Kaschuk, G., Santos, J.C.P., Almeida, J.A., Sinhorati, D.C., and Berton Jr. J.F., 2006. Termite activity in relation to natural grassland soil attributes. *Scientia Agricola* 63: 583-588.
- Kitade, O. 2007. Characteristics and host-symbiont relationships of termite gut flagellates. *Japanese Journal of Protozoology* 40: 101-112. (In Japanese)
- Korb, J. 2011. Termite mound architecture, from function to construction. In: *Biology of termites: a modern synthesis* (eds) Bignell, D.E., Roisin, Y., and Lo, N. Springer, Dordrecht. pp. 349-374.
- Lee, J., Han, S.H., Kim, S., Chang, H., Yi, M.J., Park, G.S., Kim, C., Son, Y.M., Kim R., and Son, Y. 2015. Estimating the changes in forest carbon dynamics of *Pinus densiflora* and *Quercus variabilis* forests in South Korea under the RCP 8.5 climate change scenario. *Korean Journal of Agricultural and Forest Meteorology* 17: 35-44. (In Korean with English abstract)
- Lee, K.-S., and Jeong, S.-Y. 2004. Ecological characteristics of termite (*Reticulitermes speratus kyushuensis*) for preservation of wooden cultural heritage. *Conservation Studies* 37: 327-348. (In Korean with English abstract)
- Lee, K.E., and Butler, J.H.A. 1977. Termites, soil organic matter decomposition and nutrient cycling. *Ecological Bulletines* 25: 544-548.
- Lee, S.-H., and Chon, T.-S. 2011. Effects of climate change on subterranean termite territory size: a simulation study. *Journal of Insect Science* 11: 1-14.
- Lo, N., and Eggleton, P. 2011. Termite phylogenetics and cladogenesis with symbionts. In: *Biology of termites: a modern synthesis* (eds) Bignell, D.E., Roisin, Y., and Lo, N. Springer, Dordrecht. pp. 27-50.
- Lu, M., Davidescu, M., Sukri, R.S., and Daskin, J.H. 2013. Termites facilitate root foraging by trees in a Bornean tropical forest. *Journal of Tropical Ecology* 29: 563-566.
- López-Hernández, D. 2001. Nutrient dynamics (C, N and P) in termite mounds of *Nasutitermes ephratae* from savannas of the Orinoco Llanos (Venezuela). *Soil Biology and Biochemistry* 33: 747-753.
- Macdonald, J.A., Jeeva, D., Eggleton, P., Davies, R., Bignell, D.E., Fowler, D., Lawton, J., and Maryati, M. 1999. The effect of termite biomass and anthropogenic disturbance on the CH<sub>4</sub> budget of tropical forests in Cameroon and Borneo. *Global Change Biology* 5: 869-879.
- Maduakor, H.O., Okere, A.N., and Onyeunuforo, C.C. 1995. Termite mounds in relation to the surrounding soils in the forest and derived savanna zones of southeastern Nigeria. *Biology and Fertility of Soils* 20: 157-162.
- Martius, C., Wassmann, R., Thein, U., Bandeira, A., Rennenberg, H., Junk, W., and Seiler, W. 1993. Methane emission from wood-feeding termites in Amazonia. *Chemosphere* 26: 623-632.
- Maynard, D.S., Crowther, T.W., King, J.R., Warren, R.J., and Bradford, M.A. 2015. Temperate forest termites: ecology, biogeography, and ecosystem impacts. *Ecological Entomology* 40: 199-210.
- Menichetti, L., Landi, L., Nannipieri, P., Katterer, T., Kirchmann, H., and Renella, G. 2014. Chemical properties and biochemical activity of colonized and abandoned litter-feeding termite (*Macrotermes* spp.) mounds in chronic Cambisol area on the Borana Plateau, Ethiopia. *Pedosphere* 24: 399-407.
- Ndiaye, D., Lensi, R., Lepage, M., and Brauman, A. 2004. The effect of the soil-feeding termite *Cubitermes niokoloensis* on soil microbial activity in a semi-arid savanna in West Africa. *Plant and Soil* 259: 277-286.
- Noh, N.J., Kim, C., Bae, S.W., Lee, W.K., Yoon, T.K., Muraoka, H., and Son, Y. 2013. Carbon and nitrogen dynamics in a *Pinus densiflora* forest with low and high stand densities. *Journal of Plant Ecology* 6: 368-379.
- Nunes, L., Bignell, D.E., Lo, N., and Eggleton, P. 1997. On the respiratory quotient (RQ) of termites (Insecta: Isoptera). *Journal of Insect Physiology* 43: 749-758.
- Pan, Y., Birdsey, R.A., Fang, J., Houghton, R., Kauppi, P.E., Kurz, W.A., Phillips, O.L., Shvidenko, A., Lewis, S.L., Canadell, J.G., Ciais, P., Jackson, R.B., Pacala, S.W., McGuire, A.D., Piao, S., Rautiainen, A., Sitch, S., and Hayes, D. 2011. A large and persistent carbon sink in the world's forests. *Science* 333: 988-993.
- Park, H.-C. 1998. Symbiotic relationship between termite, *Reticulitermes speratus kyushuensis* Morimoto, and its intestinal microorganisms. *Korean Journal of Soil Zoology* 3: 19-24.
- Park, H.-C., and Bae, T.-W. 1997. Morphological description of *Reticulitermes speratus kyushuensis* Morimoto (Isoptera: Rhinotermitidae) in southern part of Korea. *Korean Journal of Soil Zoology* 2: 59-64.
- Park, H.C., Majer, J.D., and Hobbs, R.J. 1994. Contribution of the western Australian wheatbelt termite, *Drepanotermes tamminensis* (Hill), to the soil nutrient budget. *Ecological Research* 9: 351-356.

- Park, H.C., Majer, J.D., Hobbs, R.J., and Bae, T.U. 1993. Harvesting rate of the termite, *Drepanotermes tamminensis* (Hill) within native woodland and shrubland of the western Australian wheatbelt. *Ecological Research* 8: 269-275.
- Park, M.-K., Son, H.-J., Kim, Y.-G., Lee, S.-M., Kim, K.-K., and Park, H.-C. 2010. Optimal condition to produce protease by strain separated from the intestine of *Reticulitermes speratus*. *Journal of Life Science* 20: 77-81. (In Korean with English abstract)
- Ra, J.-B., Kim, K.-B., and Leem, K.-H. 2012. Effect of heat treatment conditions on color change and termite resistance of heat-treated wood. *Journal of Korean Wood Science and Technology* 40: 370-377. (In Korean with English abstract)
- Salick, J., Herrera, R., and Jordan, C.F. 1983. Termitaria: nutrient patchiness in nutrient-deficient rain forests. *Biotropica* 15: 1-7.
- Sanderson, M.G. 1996. Biomass of termites and their emissions of methane and carbon dioxide: a global database. *Global Biogeochemical Cycles* 10: 543-557.
- Sarcinelli, T.S., Ernesto, C., Schaefer, C.E.G.R., de Souza Lynch, L., Arato, H.D., Viana, J.H.M., de Albuquerque Filho, M.R., and Goncalves, T.T. 2009. Chemical, physical and micromorphological properties of termite mounds and adjacent soils along a toposequence in Zona da Mata, Minas Gerais State, Brazil. *Catena* 76: 107-113.
- Sarcinelli, T.S., Schaefer, C.E.G.R., Filho, E.I.F., Mafia, R.G., and Neri, A.V. 2013. Soil modification by termites in a sandy-soil vegetation in the Brazilian Atlantic rain forest. *Journal of Tropical Ecology* 29: 439-448.
- Schuurman, G. 2005. Decomposition rates and termite assemblage composition in semiarid Africa. *Ecology* 86: 1236-1249.
- Sileshi, G.W., Arshad, M.A., Konaté, S., and Nkunika, P.O.Y. 2010. Termite-induced heterogeneity in African savanna vegetation: mechanisms and patterns. *Journal of Vegetation Science* 21: 923-937.
- Sugimoto, A., Inoue, T., Tayasu, I., Miller, L., Takeichi, S., and Abe, T. 1998. Methane and hydrogen production in a termite-symbiont system. *Ecological Research* 13: 241-257.
- Takamura, K. 2001. Effects of termite exclusion on decay of heavy and light hardwood in a tropical rain forest of Peninsular Malaysia. *Journal of Tropical Ecology* 17: 541-548.
- Takematsu, Y. 2006. Present status of taxonomy of termites in Japan. *House and Household Insect Pests* 28: 29-35. (In Japanese)
- Traoré, S., Tigabu, M., Jouquet, P., Ouédraogo, S.J., Guinko, S., and Lepage, M. 2015. Long-term effects of *Macrotermes* termites, herbivores and annual early fire on woody undergrowth community in Sudanian woodland, Burkina Faso. *Flora* 211: 40-50.
- Traoré, S., Tigabu, M., Ouédraogo, S.J., Boussim, J.I., Guinko, S., and Lepage, M.G. 2008. *Macrotermes* mounds as sites for tree regeneration in a Sudanian woodland (Burkina Faso). *Plant Ecology* 198: 285-295.
- Ulyshen, M.D. 2014a. Interacting effects of insects and flooding on wood decomposition. *PLoS ONE* 9: 9.
- Ulyshen, M.D. 2014b. Wood decomposition as influenced by invertebrates. *Biological Reviews*. (online published)
- Ulyshen, M.D., and Wagner, T.L. 2013. Quantifying arthropod contribution to wood decay. *Methods in Ecology and Evolution* 4: 345-352.
- Ulyshen, M.D., Wagner, T.L., and Mulrooney, J.E. 2014. Contrasting effects of insect exclusion on wood loss in a temperate forest. *Ecosphere* 5: 15.
- Usher, M.B. 1975. Studies on a wood-feeding termite community in Ghana, West Africa. *Biotropica* 7: 217-233.
- Vasconcellos, A., and Moura, F.M.D.S. 2010. Wood litter consumption by three species of *Nasutitermes* termites in an area of the Atlantic Coastal Forest in northeastern Brazil. *Journal of Insect Science* 10: 9.
- Warren, R.J., and Bradford, M.A. 2012. Ant colonization and coarse woody debris decomposition in temperate forests. *Insectes Sociaux* 59: 215-221.
- Watson, J.P. 1975. The composition of termite (*Macrotermes* spp.) mounds on soil derived from basic rock in three rainfall zones of Rhodesia. *Geoderma* 13: 147-158.
- Whitford, W.G., Steinberger, Y., and Ettershank, G. 1982. Contributions of subterranean termites to the "economy" of Chihuahuan Desert ecosystems. *Oecologia* 55: 298-302.
- Wood, T.G., and Johnson, R.A. 1983. Modification of soils in Nigerian savanna by soil-feeding *Cubitermes* (Isoptera, Termitidae). *Soil Biology and Biochemistry* 15: 575-579.
- Yamauchi, K., Ohdake, J., and Ishikura, H. 1998. Termite control technology in the new era - termite colony elimination by the sentricon system-. *House and Household Insect Pests* 20: 17-24. (In Japanese)
- Yasuda, I., Nakasone, Y., Kinjo, K., and Yaga, S. 2000. Morphology and distribution of termites in Ryukyu Islands and North and South Daito Islands. *Japanese Journal of Entomology* 3: 139-156. (In Japanese with English abstract)
- Yoshimura, T. 2011. Strategies towards the integrated management of the invasive dry-wood termite, *Incisitermes minor*. *Mokuzai Gakkaishi* 57: 329-339. (In Japanese with English abstract)