

## Note

<https://doi.org/10.11626/KJEB.2021.39.2.218>

Korean J. Environ. Biol.

39(2) : 218-224 (2021)

ISSN 1226-9999 (print)

ISSN 2287-7851 (online)

## 브루나이 열대우림 내 주요 3개 수종 고사목의 초기 질량 감소율과 탄질율 변화

노유진, 장민주<sup>1</sup>, 손요환<sup>1,\*</sup>

국립생태원 보전평가연구본부 기후생태연구실, <sup>1</sup>고려대학교 대학원 환경생태공학과

## The initial mass loss rates and the changes in carbon/nitrogen ratio of dead woods for the three dominant tree species in tropical rainforests of Brunei Darussalam

Yujin Roh, Minju Jang<sup>1</sup> and Yowhan Son<sup>1,\*</sup>

Division of Climate & Ecology, Bureau of Conservation & Assessment Research, National Institute of Ecology, Seocheon 33657, Republic of Korea

<sup>1</sup>Department of Environmental Science and Ecological Engineering, Graduate School, Korea University, Seoul 02841, Republic of Korea

### \*Corresponding author

Yowhan Son

Tel. 02-3290-3015

E-mail. yson@korea.ac.kr

Received: 5 April 2021

Revised: 9 June 2021

Revision accepted: 10 June 2021

**Abstract:** This study was conducted to determine the mass-loss rates and the changes in carbon/nitrogen (C/N) ratio of dead woods, which were of following species: *Dryobalanops aromatic*, *D. rappa*, and *Cratoxylum arborescens*. These were dominant tree species in mixed Dipterocarp forests (MDF) and peat swamp forests (PSF) in Brunei Darussalam. In May, 2019, 48 dead wood samples (15 cm × 4.8 cm × 5 cm) were placed in MDF and PSF sites, and all the samples were collected after 16 months. The effects of species on mass loss were statistically significant ( $p < 0.05$ ); however, no difference was observed in the mass loss obtained from the two forest types ( $p > 0.05$ ). The initial density ( $\text{g} \cdot \text{cm}^{-3}$ ) of the dead woods *D. aromatic*, *D. rappa*, and *C. arborescens*, was  $0.64 \pm 0.02$ ,  $0.60 \pm 0.00$ , and  $0.44 \pm 0.01$ , respectively. Also the annual mass loss rate (%) was estimated to be 6.37, 8.17, and 18.53 for *D. aromatic*, *D. rappa*, and *C. arborescens*, respectively. The proportion of dead woods in decay class III was only 25% of *C. arborescens* samples, which were attacked by wood-feeding invertebrates, such as termites. The C/N ratio decreased significantly in *D. aromatic* and *D. rappa*, but the decreasing trend of C/N ratio was not statistically significant in *C. arborescens*. The results indicate that physical traits of dead woods, such as density, could be one of the main factors causing the decomposition of dead woods initially, as invertebrates such as termites are one of the key decomposers of dead wood in tropical rainforests. In the samples of *C. arborescens*, which was attacked by invertebrates, nitrogen immobilization occurred to lesser extent as compared to that observed in *D. aromatic* and *D. rappa*.

**Keywords:** mass loss rate, carbon/nitrogen ratio, *Dryobalanops aromatic*, *Dryobalanops rappa*, *Cratoxylum arborescens*

## 서 론

고사목은 산림생태계에서 임목의 고사로 발생하며, 탄소와 질소가 많이 포함되어 물질 순환에 중요한 영향을 미치는 고사 유기물이다(Harmon *et al.* 1986; Chambers *et al.* 2000; Lasota *et al.* 2018). 그러나 고사목에는 탄소에 비해 다른 양분이 상대적으로 적게 포함되어 있고, 고사목은 리그닌과 같은 난분해성 구조로 구성되어 분해 속도가 매우 느리므로, 생태계 내 탄소와 질소의 물질 순환에 장기적으로 작용한다(Harmon *et al.* 1986; Kim *et al.* 2017). 한편 기후변화에 따라 고사목이 늘어날 가능성이 점차 높아지고 있어(Aleixo *et al.* 2019), 고사목의 분해가 생태계에 미치는 영향에 대한 다각적인 연구가 필요하다.

고사목의 분해는 기후를 포함하는 거시적인 비생물적 인자보다는 지역적인 생물적 인자의 영향을 더 크게 받는 것으로 알려져 있다(Bradford *et al.* 2014). 또한 분해자의 분해 속도는 수종에 따라 크게 다르며(Takamura 2001; Cornwell *et al.* 2009; Zuo *et al.* 2014), 분해 초기 단계에 가장 빠르게 진행되는 것으로 보고되고 있다(Takamura 2001; Mori *et al.* 2014).

열대우림은 전지구 산림 탄소 저장량의 약 55% (471 Pg C)를 차지하여 탄소 순환에 매우 중요한 역할을 한다. 그런데 열대우림의 탄소는 바이오매스에 약 56%가 저장되어 있으므로(Pan *et al.* 2011) 열대우림 내 고사목의 탄소 동태를 파악하는 것이 중요하나, 아직까지 관련 연구가 매우 부족한 실정이다(Seibold *et al.* 2015). 특히 동남아시아

열대우림에서는 이엽시과 혼효림(Mixed dipterocarp forests, MDF)과 이탄습지림(Peat swamp forests, PSF)이 광범위하게 출현하므로 해당 산림 유형에 관한 고사목 연구가 필요하다.

본 연구는 동남아시아 열대우림의 MDF와 PSF에서 주로 출현하는 3개 수종별 고사목의 초기 분해 속도와 여기에 영향을 주는 인자를 알아보기 위하여 수행되었다. 이를 위해 16개월 동안 브루나이에서 세 가지 수종(*Dryobalanops aromatic*, *Dryobalanops rappa*, *Cratoxylum arborescens*)을 대상으로 고사목의 질량 감소율과 탄질율의 변화를 분석하였다.

## 재료 및 방법

본 연구는 브루나이 안둘라우(Andulau) 지역의 MDF(4°39'24.2"N, 114°31'12.6"E)와 바다스(Badas) 지역의 PSF(4°34'8.0"N, 114°24'39.5"E)에서 수행되었다(Fig. 1). 연구 대상 수종으로 보르네오섬의 고유종이자 안둘라우 지역의 우점 수종인 *D. aromatic* (Dipterocarpaceae), 바다스 지역의 우점 수종인 *D. rappa* (Dipterocarpaceae), 그리고 두 지역에서 공통적으로 자생하는 *C. arborescens* (Hypericaceae)를 선정하였다.

총 57개(3개 수종×19개 시료)의 고사목 시료를 동일한 규격(15 cm×5.8 cm×5 cm=435 cm<sup>3</sup>)으로 제작한 후, 24 시간 동안 실험실에서 풍건시켰다. 고사목의 초기 특성 분

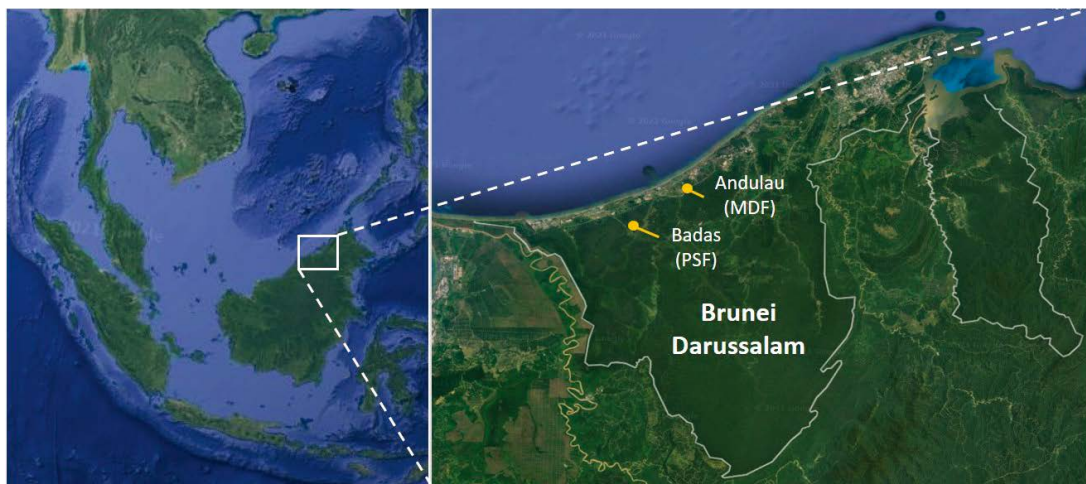


Fig. 1. The location of the study sites in Andulau (Mixed dipterocarp forests, MDF) and Badas (Peat swamp forests, PSF) in Brunei Darussalam.

석을 위하여 9개(3개 수종×3개 시료) 시료를 항량에 도달할 때까지 103°C에서 건조시켜서 전건 무게를 측정하고 밀도[전건 무게(g)/부피(435 cm<sup>3</sup>)]를 구하였다. 나머지 48개 고사목 시료는 원형 상태로 실험하기 위해 건조시키지 않았다.

2019년 5월, 총 48개(3개 수종×2개 산림 유형×4개 조사구×2개 시료)의 고사목 시료를 안둘라우와 바다스 지역 4개 조사구(1.5 m×4 m)의 지표면에 수종별로 2개씩 배치하고, 16개월 후 수거하였다. 수거 시 고사목을 분해 상태에 따라 4단계의 부후 등급(I-생목과 유사하게 단단함, II-일부 분해가 진행되었으나 여전히 단단해 구조의 변화가 느껴지지 않음, III-손으로 쥐었을 때 고사목이 움직이는 느낌, IV-손에 힘을 주면 쉽게 파괴)으로 구분하였다.

수거된 고사목으로부터 토양과 불순물을 깨끗하게 제거하고, 103°C에서 일주일 동안 건조시켜 전건 무게와 16개월 후의 고사목 밀도를 측정하였다. 밀도 측정 시, 흰개미의 섭식과 같이 고사목의 일부가 유실되는 현상을 분해에 반영하기 위하여 초기 부피(435 cm<sup>3</sup>)가 지속된다고 가정하였다. 그리고 수종별 고사목의 연간 질량 감소율[(X<sub>0</sub>-X<sub>t</sub>)/(X<sub>0</sub>×t); X<sub>0</sub>: 초기 전건 무게, X<sub>t</sub>: t개월 후 전건 무게, t: 분해 기간]을 산정하였다. 이 때 *D. aromatic*과 *C. arborescens*의 분해에 관한 기존 연구(Mori et al. 2014)를 바탕으로 16개월 동안 고사목의 질량이 일정하게 감소한다고 가정하였다. 그리고 고사유기물에 관한 지수함수 식(Olson 1963; k=[-ln(X<sub>t</sub>/X<sub>0</sub>)]/t)을 이용하여 수종별 16개월 동안의 분해상수(k)와 질량 반감기[T<sub>0.5</sub>; X<sub>t</sub>=(X<sub>0</sub>×0.5)가 될 때의 t]를 산출하였다.

채취한 시료의 일부를 잘게 분쇄하여 원소분석기(Vario Macro CHN; Elementar Analysensystem GmbH, Germany)를 이용해 고사목 전건 무게에 대한 탄소와 질소 농도(%), 그리고 탄질율을 구하였다.

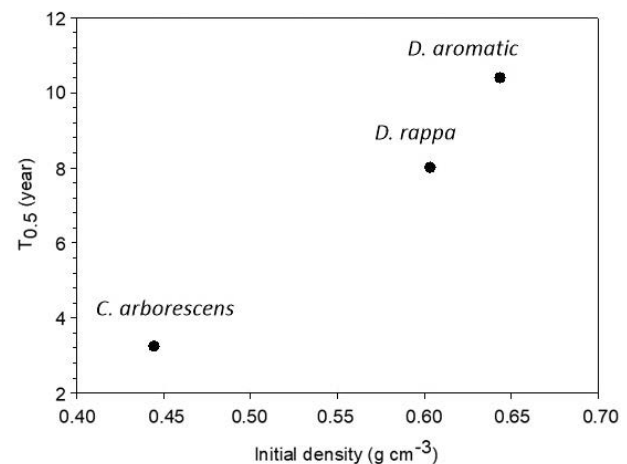
이원분산분석으로 고사목 밀도에 대한 산림 유형, 수종과 이들의 상호작용에 따른 영향을 파악하고, t-test로 수종별 분해 전과 16개월 후 탄질율의 변화를 분석하였다. 모든 통계 분석은 SAS 9.4 소프트웨어(SAS system; Cary, USA)를 사용하여 수행하였다.

### 결과 및 고찰

산림 유형과 수종에 관한 이원분산분석 결과, 16개월 동

**Table 1.** The effect of forest types, species, and their interaction on the density of dead woods during the 16 months (forest type = mixed dipterocarp forests & peat swamp forests, species = *Dryobalanops aromatic*, *D. rappa* and *Cratoxylum arborescens*). The number of samples was 9 (in the beginning) and 24 (after 16 months). The values highlighted in bold indicate statistical significance (p<0.05).

Effect	Df	In the beginning		After 16 months	
		F	p	F	p
Forest type (F)	1	-	-	0.12	0.7341
Species (S)	2	<b>71.67</b>	<b>&lt;0.0001</b>	<b>121.42</b>	<b>&lt;0.0001</b>
F × S	2	-	-	<b>6.09</b>	<b>0.0048</b>



**Fig. 2.** The initial density (g·cm<sup>-3</sup>) of dead wood and the decomposition half-life (T<sub>0.5</sub>) of *Dryobalanops aromatic*, *D. rappa* and *Cratoxylum arborescens*.

안 고사목의 밀도 변화는 산림 유형에 따라 차이가 없었으나(p>0.05), 수종별로는 차이가 있었다(p<0.01; Table 1). 분해 전 수종별 밀도(g cm<sup>-3</sup>)는 *D. aromatic*에서 0.64±0.02, *D. rappa*에서 0.60±0.00, *C. arborescens*에서 0.44±0.01이었으며, 16개월 후 *D. aromatic*에서 0.59±0.01, *D. rappa*에서 0.54±0.01, 그리고 *C. arborescens*에서 0.33±0.02로 감소하였다. 연간 질량 감소율(%)은 *D. aromatic*에서 6.37, *D. rappa*에서 8.17, *C. arborescens*에서 18.53였으며 세 수종의 평균 질량 감소율(%)은 11.02로 나타났다. 16개월 동안의 분해상수(k)는 *D. aromatic*에서 0.07, *D. rappa*에서 0.09, *C. arborescens*에서 0.21였으며, 질량 반감기(T<sub>0.5</sub>)는 분해 전 밀도가 높은 *D. aromatic*, *D. rappa*, *C. arborescens* 순서로 높게 나타났다(Fig. 2). 부후 등급의 경우 *C. arborescens*에서 고사목을 분해하는 주요 무척추동물인 흰

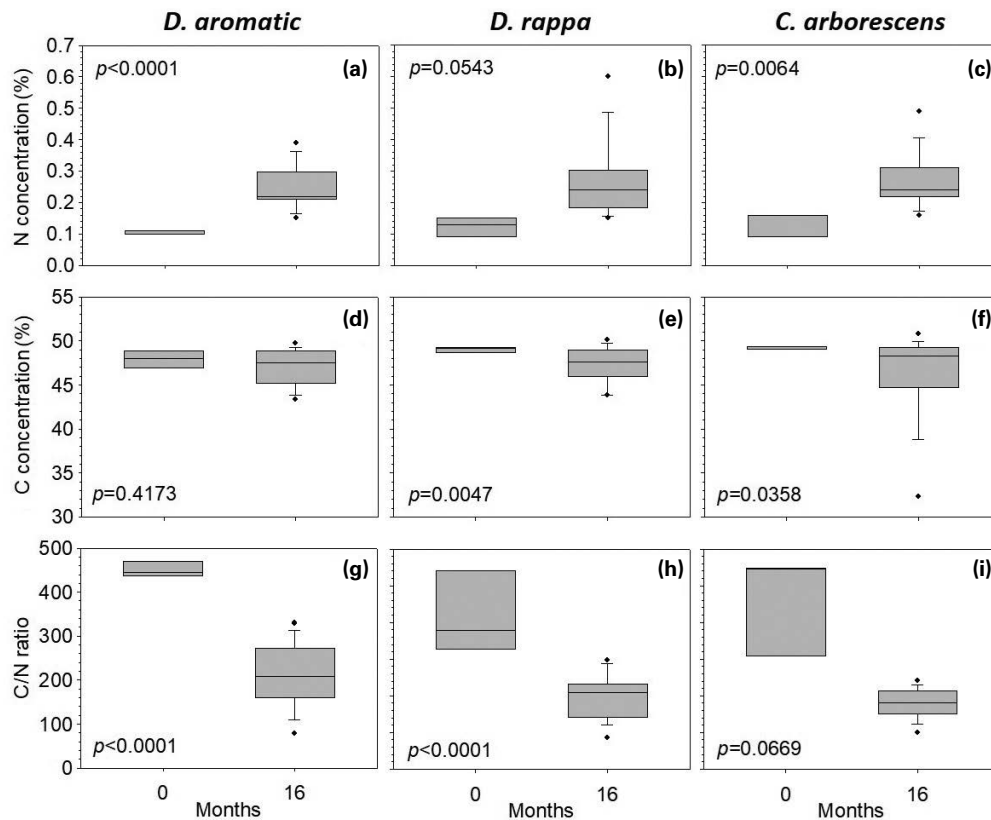
개미의 영향을 받은 시료가 관찰되어 III 등급이 약 25% (4 개; Table 2)로 높았다. 탄질율은 시간에 따라 차이가 있었다 ( $p < 0.0001$ ). 수종별 분해 전후의 탄질율은 *D. aromatic* 과 *D. rappa*에서 시간에 따라 통계적으로 유의하게 감소하는 경향이 나타났으나 ( $p < 0.001$ ), *C. arborescens*에서는 그 경향이 유의하지 않았다 (Fig. 3).

본 연구에서 도출한 분해상수는 기존 연구에서 열대우림 내 자연적인 고사로 발생한 155개의 고사목 시료의 분해상수 범위 (0.015–0.67; Chambers *et al.* 2000)에 포함된다. 그러나 질량 감소율의 경우 *D. aromatic*과 *D. rappa*는 열대우림 지역의 다른 이엽시과 수종 (*Neobalanocarpus heimii*, *Shorea macroptera*)의 초기 1년간 질량 감소율 범위보다 낮으며 (16–26%; Takamura 2001), *C. arborescens*는 이 범위에 해당한다. 이러한 결과는 *D. aromatic*과 *D. rappa*의 경우 밀도가 비교적 높고, 약용물질과 향료 등 난분해성 물질을 다량 함유한 용뇌수과에 해당하기 때문인 것으로 추정된다 (Bown 1995; Shanbhag and Sundararaj 2013).

특히 *D. aromatic*은 열대우림 20개의 주요 목재 수종 중에서도 밀도 감소율이 6개월간 5% 이하로 나타나는 등 분해 속도가 매우 낮은 것으로 보고되었고 (Shanbhag and Sundararaj 2013), 열대우림의 32개 수종에 대한 2.7년간의 분해율을 분석한 연구에서도 고사목의 질량 반감기는 *D. aromatic*에서 3.5년, *C. arborescens*에서 2.2년으로 보고되어 *D. aromatic*이 *C. arborescens*보다 느리게 분해되는 것으로

**Table 2.** The number of dead wood samples in different decay classes of the three tree species after 16 months.

Species	Decay class				Total
	I	II	III	IV	
<i>D. aromatic</i>	13	3	0	0	16
<i>D. rappa</i>	11	5	0	0	16
<i>C. arborescens</i>	3	9	4	0	16
Total	27	17	4	0	48



**Fig. 3.** The changes in (a–c) nitrogen (N) concentration, (d–f) carbon (C) concentration, and (g–i) C/N ratio for the three species (*Dryobalanops aromatic*, *D. rappa* and *Cratoxylum arborescens*) during 16 months of study.



나타났다(Mori *et al.* 2014). 또한, 연구 기간 동안 이례적으로 오랫동안 지속된 폭우로 인해 시료가 침수되어 분해자의 활동이 저하됨으로써 분해 속도가 비교적 낮게 나타났을 가능성도 있다.

기존 연구에 따르면, 브루나이 MDF의 임목 바이오매스는  $524.5 \text{ Mg ha}^{-1}$ 이다(Lee *et al.* 2018). 그리고 열대우림 임목의 연간 고사율은 1.47%이며(Lewis *et al.* 2004), 고사목 중 지표면에 누운 고사목은 약 78%를 차지한다(Gora *et al.* 2019a). 따라서 MDF에서 연간  $6.01 \text{ Mg ha}^{-1}$ 의 누운 고사목이 생성된다고 가정하면, 고사유기물의 탄소 농도(0.5%; Chambers *et al.* 2000)와 본 연구에서 도출한 MDF 수종의 평균 연간 질량 감소율(11.02%)을 바탕으로 고사목 생성 초기에 연간  $0.66 \text{ Mg ha}^{-1}$ 의 고사목이 분해되고 이에 따라  $0.33 \text{ Mg C ha}^{-1}$ 의 탄소가 고사목에서 산림생태계로 이동할 것으로 추정된다.

*C. arborescens*는 *D. aromatic*과 *D. rappa*에 비해 초기 밀도가 상대적으로 낮았으며, 분해에 의한 탄질물의 변화가 없었고, 흰개미의 물리적 분해 흔적이 비교적 많이 나타났다. 한편 고사목의 분해는 분해 기질인 고사목과 이를 이용하는 분해자의 상호작용에 의해 나타난다(Cornwell *et al.* 2009; Jacobsen *et al.* 2017). 그리고 고사목 분해자는 균류와 무척추동물류로 구분되며(Ulyshen 2016), 기온 등의 환경 조건이 분해자의 활성에 영향을 주기도 하지만(Yoon *et al.* 2015; Noh *et al.* 2017; Gora *et al.* 2019b; Law *et al.* 2019; Griffiths *et al.* 2021), 분해 초기에는 수종의 특성이 분해자의 반응에 중요하게 작용한다(Mori *et al.* 2014; Zuo *et al.* 2014). 분해자가 무척추동물인 경우 밀도와 같은 수종별 물리적 특성에 따라 초기 섭식 선호가 달라지는 것으로 보고되고 있다(Nakagawa *et al.* 2016; Roh *et al.* 2018). 특히 열대우림에서는 고사목을 이용하는 흰개미의 다양성과 수도가 매우 높고(Cornwell *et al.* 2009) 흰개미가 고사목을 왕성하게 분해하므로(Griffiths *et al.* 2019), 이들의 섭식을 제한하는 밀도가 초기 분해의 주요 인자로 작용할 가능성이 있다(Shanbhag and Sundarara 2013). 한편 분해자의 유형에 따라 고사목의 성분 변화에 차이가 나타날 수 있는데, 미생물이 고사목을 분해할 때 미생물에 의한 질소 부동화가 일어난다(Laiho and Prescott 2004). 이 경우 고사목 내 탄소는 미생물의 호흡으로 방출되지만 미생물이 체내에 저장한 질소로 인해 고사목의 질소 농도는 증가하고, 이에 따라 일정 기간 동안 고사목의 탄질물이 감소하는 경향이 있다(Laiho and Prescott 2004; Noh *et al.* 2017).

그러나 흰개미가 고사목을 분해하는 경우, 흰개미는 장 내 공생미생물을 통해 질소를 고정하는 등의 방법으로 고사목으로부터 부족한 질소량을 보충하고 장 내 탄질물을 적합한 수준으로 조절한다(Higashi *et al.* 1992). 그리고 흰개미는 고사목 외부로 이동이 가능하므로, 흰개미가 주요한 분해자일 경우 고사목 내 탄질물이 감소하는 경향은 크게 나타나지 않는다(Ulyshen *et al.* 2017). 본 연구에서 무척추동물이 분해에 비교적 중요한 영향을 미쳤을 것으로 판단되는 *C. arborescens*에서 탄질물의 감소가 통계적으로 유의하지 않은 것은 이와 관련이 있는 것으로 볼 수 있다.

## 결 론

본 연구는 동남아시아 열대우림 지역인 브루나이에서 MDF와 PSF의 우점 수종 3개를 대상으로 16개월 동안 수종별 초기 질량 감소율과 탄질물의 변화를 분석하였다. 그 결과, *D. aromatic*은 6.37%, *D. rappa*는 8.17%, *C. arborescens*는 18.53%의 질량이 감소하고, MDF에서 고사목은 연간  $0.66 \text{ Mg ha}^{-1}$ 가 분해되어  $0.33 \text{ Mg C ha}^{-1}$ 의 탄소가 산림생태계로 이동하는 것으로 추정되었다. 이러한 고사목의 초기 질량 감소율은 수종에 따라 차이가 있으며 이는 밀도와 같은 임목의 물리적 특성에 의한 것으로 판단된다. 그런데 본 연구의 고사목 분해량은 열대우림의 주요 수종 중에서도 분해가 느린 *D. aromatic*과 *D. rappa*를 대상으로 하여 얻은 것으로서 일반적인 열대우림 지역의 고사목 분해율보다는 낮은 것이다. 한편, *D. aromatic*과 *D. rappa*에 비해 *C. arborescens*는 탄질물이 통계적으로 유의하게 감소하지 않았는데, 이것은 흰개미가 주요 분해자로 작용하여 상대적으로 미생물에 의한 질소 부동화의 영향이 적게 나타난 결과일 가능성이 있다. 즉, 열대우림 내 고사목의 분해는 산림생태계의 탄소 순환에 장기적으로 작용하나, 그 분해 속도와 고사목의 성분 변화는 수종과 분해자의 유형에 따라 달라질 가능성이 있다. 본 연구는 제한적인 시간과 수종 및 시료 수를 바탕으로 진행되었기 때문에, 앞으로 분해자의 분해 속도에 영향을 주는 대상 고사목의 물리적, 화학적 특성과 분해자의 유형에 따른 고사목의 성분 변화에 관한 추가 연구가 필요한 것으로 판단된다.

## 적 요

본 연구에서는 열대우림인 브루나이 MDF와 PSF의 주

요 수종 (*D. aromatic*, *D. rappa*, *C. arborescens*)을 대상으로 초기 분해 단계의 수종별 질량 감소율과 탄질율의 변화를 파악하였다. 2019년 5월에 총 48개의 고사목 시료 (15 cm × 4.8 cm × 5 cm)를 산림 지표면에 배치하고 16개월 후 수거하였다. 분해 전 수종별 고사목의 밀도 ( $\text{g cm}^{-3}$ )는  $0.64 \pm 0.01$  (*D. aromatic*),  $0.60 \pm 0.00$  (*D. rappa*),  $0.44 \pm 0.02$  (*C. arborescens*) 등이었으며, 16개월 동안 수종별 연간 질량 감소율 (%)은 6.37 (*D. aromatic*), 8.17 (*D. rappa*), 18.53 (*C. arborescens*) 등으로 나타났다. 부후등급은 *C. arborescens*에서 III등급이 약 25%로 높았으며 흰개미의 분해 흔적이 나타났다. 한편, 16개월 후 탄질율은 *D. aromatic*과 *D. rappa*에서 통계적으로 유의하게 감소하였으나, *C. arborescens*에서는 감소하는 경향이 유의하지 않았다. 이러한 연구 결과는 열대우림 내 고사목의 초기 분해는 밀도와 같은 수종의 물리적 특성에 따라 차이가 나타날 수 있으며, 주요 분해자의 유형에 따라 탄질율의 변화에도 상대적으로 차이가 있을 수 있음을 시사하는 것이다.

## 사 사

본 논문은 산림청 임업진흥원의 ‘열대림 탄소흡수량 MRV 및 관리체계 구축 방안 연구 (2018110C10-2020-BB01)’, 환경부 국립생태원의 ‘대발생 곤충 모니터링과 천적의 활용가능성 탐색 (NIE-C-2021-36)’ 과제의 지원을 받아 수행되었습니다.

## REFERENCES

- Aleixo I, D Norris, L Hemerik, A Barbosa, E Prata, F Costa and L Poorter. 2019. Amazonian rainforest tree mortality driven by climate and functional traits. *Nat. Clim. Change* 9:384–388.
- Bown D. 1995. *Encyclopaedia of Herbs and their Uses*. Dorling Kindersley Publishing. NY.
- Bradford MA, IRJ Warren, P Baldrian, TW Crowther, DS Maynard, EE Oldfield, WR Wieder, SA Wood and JR King. 2014. Climate fails to predict wood decomposition at regional scales. *Nat. Clim. Change* 4:625–630.
- Chambers JQ, N Higuchi, JP Schimel, LV Ferreira and JM Melack. 2000. Decomposition and carbon cycling of dead trees in tropical forests of the central Amazon. *Oecologia* 122:380–388.
- Cornwell WK, JH Cornelissen, SD Allison, J Bauhus, P Eggleton, CM Preston, F Scarff, JT Weedon, C Wirth and AE Zanne. 2009. Plant traits and wood fates across the globe: rotted, burned, or consumed? *Glob. Change Biol.* 15:2431–2449.
- Gora EM, RC Kneale, M Larjavaara and HC Muller-Landau. 2019a. Dead wood necromass in a moist tropical forest: stocks, fluxes, and spatiotemporal variability. *Ecosystems* 22:1189–1205.
- Gora EM, JM Lucas and SP Yanoviak. 2019b. Microbial composition and wood decomposition rates vary with microclimate from the ground to the canopy in a tropical forest. *Ecosystems* 22:1206–1219.
- Griffiths HM, P Eggleton, N Hemming-Schroeder, T Swinfield, JS Woon, SD Allison, DA Coomes, LA Ashton and CL Parr. 2021. Carbon flux and forest dynamics: increased deadwood decomposition in tropical rainforest tree-fall gaps. *Glob. Change Biol.* 27:1601–1613.
- Griffiths HM, LA Ashton, TA Evans, CL Parr and P Eggleton. 2019. Termites can decompose more than half of deadwood in tropical rainforest. *Curr. Biol.* 29:R118–R119.
- Harmon ME, JF Franklin, FJ Swanson, P Sollins, SV Gregory, JD Lattin, NH Anderson, SP Cline, NG Aumen, JR Sedell, GW Lienkaemper, K Cromack and KW Cummins. 1986. Ecology of coarse woody debris in temperate ecosystems. *Adv. Ecol. Res.* 15:133–302.
- Higashi M, T Abe and TP Burns. 1992. Carbon–nitrogen balance and termite ecology. *Proc. Biol. Sci.* 249:303–308.
- Jacobsen RM, H Kauserud, A Sverdrup-Thygeson, MM Bjorbækmo and T Birkemoe. 2017. Wood-inhabiting insects can function as targeted vectors for decomposer fungi. *Fungal Ecol.* 29:76–84.
- Kim S, G Li, SH Han, H Chang, HJ Kim and Y Son. 2017. Differential effects of coarse woody debris on microbial and soil properties in *Pinus densiflora* Sieb. et Zucc. *Forests*. *Forests* 8:292.
- Laiho R and CE Prescott. 2004. Decay and nutrient dynamics of coarse woody debris in northern coniferous forests: a synthesis. *Can. J. For. Res.* 34:763–777.
- Lasota J, E Błońska, W Piaszczyk and M Wiecheć. 2018. How the deadwood of different tree species in various stages of decomposition affected nutrient dynamics? *J. Soils Sediments* 18:2759–2769.
- Law S, P Eggleton, H Griffiths, L Ashton and C Parr. 2019. Suspended dead wood decomposes slowly in the tropics, with microbial decay greater than termite decay. *Ecosystems* 22:1176–1188.
- Lee S, J Lee, S Kim, Y Roh, KA Salim, WK Lee and Y Son. 2018. Forest structure and carbon dynamics of an intact lowland mixed dipterocarp forest in Brunei Darussalam. *J. For. Res.*

- 29:199–203.
- Lewis SL, OL Phillips, D Sheil, B Vinceti, TR Baker, S Brown, AW Graham, N Higuchi, DW Hilbert, WF Laurance, J Lejoly, Y Malhi, A Monteagudo, PN Vargas, B Sonke, JW Terborgh and RV Martinez. 2004. Tropical forest tree mortality, recruitment and turnover rates: calculation, interpretation and comparison when census intervals vary. *J. Ecol.* 92:929–944.
- Mori S, A Itoh, S Nanami, S Tan, L Chong and T Yamakura. 2014. Effect of wood density and water permeability on wood decomposition rates of 32 Bornean rainforest trees. *J. Plant Ecol.* 7:356–363.
- Nakagawa M, M Hori, M Umemura and T Ishida. 2016. Relationships of wood density and wood chemical traits between stems and coarse roots across 53 Bornean tropical tree species. *J. Trop. Ecol.* 32:175.
- Noh NJ, TK Yoon, RH Kim, NW Bolton, C Kim and Y Son. 2017. Carbon and nitrogen accumulation and decomposition from coarse woody debris in a naturally regenerated Korean red pine (*Pinus densiflora* S. et Z.) forest. *Forests* 8:214.
- Olson JS. 1963. Energy storage and the balance of producers and decomposers in ecological systems. *Ecology* 44:322–331.
- Pan Y, RA Birdsey, J Fang, R Houghton, PE Kauppi, WA Kurz, OL Phillips, A Shvidenko, SL Lewis, JG Canadell, P Ciais, RB Jackson, SW Pacala, AD McGuire, S Piao, A Rautiainen, S Sitch and D Hayes. 2011. A large and persistent carbon sink in the world's forests. *Science* 333:988–993.
- Roh Y, S Lee, G Li, S Kim, J Lee, SH Han and Y Son. 2018. Changes in the contribution of termites to mass loss of dead wood among three tree species during 23 months in a lowland tropical rainforest. *Sociobiology* 65:59–66.
- Seibold S, C Bäessler, R Brandl, MM Gossner, S Thorn, MD Ulyshen and J Müller. 2015. Experimental studies of dead-wood biodiversity—a review identifying global gaps in knowledge. *Biol. Conserv.* 191:139–149.
- Shanbhag RR, R Sundararaj and N Erbilgin. 2013. Physical and chemical properties of some imported woods and their degradation by termites. *J. Insect Sci.* 13:63.
- Takamura K. 2001. Effects of termite exclusion on decay of heavy and light hardwood in a tropical rain forest of Peninsular Malaysia. *J. Trop. Ecol.* 17:541–548.
- Ulyshen MD. 2016. Wood decomposition as influenced by invertebrates. *Biol. Rev.* 91:70–85.
- Ulyshen MD, R Shefferson, S Horn, MK Taylor, B Bush, C Brownie, S Seibold and MS Strickland. 2017. Below- and above-ground effects of deadwood and termites in plantation forests. *Ecosphere* 8:e01910.
- Yoon TK, NJ Noh, S Kim, S Han and Y Son. 2015. Coarse woody debris respiration of Japanese red pine forests in Korea: controlling factors and contribution to the ecosystem carbon cycle. *Ecol. Res.* 30:723–734.
- Zuo J, M Fonck, JV Hal, JHC Cornelissen and MP Berg. 2014. Diversity of macro-detritivores in dead wood is influenced by tree species, decay stage and environment. *Soil Biol. Biochem.* 78:288–297.