

# モリシマアカシア林の リターフォール量と被食量

渡辺弘之・羽谷啓造・上中光子

An Estimation of Annual Litter Fall and Grazing Loss  
in a Black Wattle (*Acacia mearnsi*=*A. mollissima*) Plantation

Hiroyuki WATANABE, Keizo HAYA and Mitsuko UENAKA

## 要 旨

和歌山県白浜町 京都大学白浜試験地のモリシマアカシア林で、リターフォール量を1977年、1978年の2年間調べた。

1977年のリターフォール量は ha あたり9,041kg, 1978年は9,701kgであった。この大きな値は1977年ではアカシアの葉4,482kg, さや1,509kg, 種子496kgと花1,763kgに, 1978年はアカシアの葉4,251kg, さや2,983kg, 種子1,223kg, 花413kgによった。

このリターフォールによって林地に供給される養分量は1977年で ha あたり, 窒素192.9kg, りん5.4kg, カリウム32.6kg, 1978年で窒素197.4kg, りん5.3kg, カリウム34.3kgで, とくに, 窒素が大きな値を示した。

虫糞の落下量は1977年で ha あたり78kg, 1978年は171kgで, 被食量は食葉性昆虫の同化効率を20%とすると, 97.8kgと213.3kgとなる。一方, トラップ回収時までの減少を25%, 切り落とし量を20%とすると, 被食量は156.4kg, 341.2kgとなり, これは落葉量(新葉量)の3.5%, 8.0%に, さらに, 全着葉量の1.7%, 4.0%に相当した。

## ま え が き

モリシマアカシア (*Acacia mearnsi*=*A. mollissima*) は早生樹あるいは肥料木として, 九州天草, 岡山県玉野, 伊豆地方などには, まだ, かなり大きな造林地があり, 西日本各地のゴルフ場などにもよく植えられている。しかし, 一時期にくらべ, 本種の造林は著しく下火になっていた。ところが, 最近, マツクイムシ被害跡地への本種の造林が, 再び, 見なおされ始めているようである。

このモリシマアカシアのリターフォール量は調べられていないし, リターフォールによる養分還元量, さらに, ていねいに分けた虫糞量から, 食葉性昆虫の被食量を推定してみたところ, 興味あるデータが得られたので報告する。

## 調 査 地

調査は和歌山県西牟婁郡白浜町立ヶ谷 京都大学白浜試験地1林班西斜面, 海岸近くのモリシ

マアカシア (*Acacia mearnsi*=*A. mollissima*) の1960年植栽, 18年生の林分で行なった。

調査林分の概要は下記のとおりである。

## 調 査 方 法

このモリシマアカシア林に 50 cm×50 cm のゴース製トラップを10個, 地表約 1 m の高さに設置し, 1977年1月から1978年12月まで, 2年間, 1ヶ月ごとに落下したリターを回収した。分析の内容をアカシアの葉・枝・樹皮・さや(未熟なものと成熟したものに分ける)・花・やに・種子と, 飛来・運搬されてきたアカシア以外の樹木の葉・枝・樹皮・果実・花, および, 虫体・虫糞・鳥糞, その他に区分し, その絶乾重量を求めた。

養分分析は窒素はケルダール変法, りんは光電比色法, カリウムは炎光光度法で, それぞれ分析した。なお, 分析は演習林, 薬師寺清雄氏にお願いしたものである。

## 結果および考察

### 1 リターフォール量

表2に示したとおり, 1977年のリターフォール量は 9,041.5kg/ha, モリシマアカシアのものが 8,798.9kg, その内訳は落葉 4,482.0kg, 落枝 520.2kg, さや 1,508.6kg, 種子 496.3kg, 花 1,763.1kg, やに 25.7kg, その他の樹木の落葉 67.5kg, 果実 50.7kg/ha であった。

1978年は, 9,701.3kg/ha, モリシマアカシアは 9,433.6kg, その内訳は落葉 4,250.8kg, 落枝 561.3kg, さや 2,983.3kg, 種子 1,223.3kg, 花 413.0kg, その他の樹木の落葉 57.2kg, 果実 14.3kg/ha などであった。

この2年を比較すると, アカシアの葉, 枝などは両年であまりかわらないが, さや,

Table 1. Description of study area

|                               |            |
|-------------------------------|------------|
| Mean D・B・H cm                 | 13.0(5~26) |
| Mean height m                 | 11         |
| Tree density /ha              | 1,600      |
| Basal area m <sup>2</sup> /ha | 23.5       |
| Volume m <sup>3</sup> /ha     | 105.4      |

Table 2. Amount of each component in litter fall

(d・w kg/ha・yr.)

|                        |             | 1977     | %    | 1978     | %    |
|------------------------|-------------|----------|------|----------|------|
| Acacia mearnsi         | leaf        | 4,481.99 | 49.6 | 4,250.83 | 43.8 |
|                        | branch      | 520.20   | 5.8  | 561.34   | 5.8  |
|                        | bark        | 2.95     | —    | 1.68     | —    |
|                        | pod         | 1,508.61 | 16.7 | 2,983.33 | 30.7 |
|                        | seed        | 496.32   | 5.5  | 1,223.28 | 12.6 |
|                        | flower      | 1,763.14 | 19.5 | 412.98   | 4.3  |
|                        | resin       | 25.68    | —    | 0.13     | —    |
| Total                  |             | 8,798.89 |      | 9,433.58 |      |
| Others                 | leaf        | 67.52    | 0.7  | 57.18    | 0.6  |
|                        | branch      | 1.04     | —    | —        | —    |
|                        | bark        | 0.37     | —    | 0.51     | —    |
|                        | seed, fruit | 50.66    | 0.6  | 14.25    | 0.1  |
|                        | flower      | 1.54     | —    | —        | —    |
| Total                  |             | 121.14   |      | 71.93    |      |
| Insect residue         |             | 10.49    | 0.1  | 5.28     | —    |
| Insect feces           |             | 78.16    | 0.9  | 170.60   | 1.8  |
| Bird feces             |             | 6.50     |      | 1.42     |      |
| Unidentified materials |             | 26.27    | 0.3  | 18.47    | 0.2  |
| Total                  |             | 9,041.45 |      | 9,701.27 |      |

種子、花の落下量が大きく異なる。すなわち、1977年は開花年であったようで、花は1,763.1kgであったのに、1978年ではわずか413.0kgである。この開花は次年、1978年の結実につながり、さやが1977年の1508.6kgに対し、2,983.3kgとほぼ2倍、種子も496.3kgが1,223.3kgと、2倍以上の落下量を示した。また、量的にはわずかであるが、アカシアの樹幹によくやにが浸出し、たまるが、これが1977年には25.7kgも落下したのに、1978年にはわずか0.1kgしか落下しなかった。やにの浸出は開花の生理に関係するものかも知れない。

いずれにしろ、1977年にさやがリターフォール量の16.7%、種子が5.5%、花が19.5%、1978年にはさやが30.7%、種子が12.6%、花が4.3%で、生殖器官の落下量が1977年で40%、1978年で46%を占めたことは、他の樹種にはない特徴であろう。

只木はモリシマアカシア4年生林<sup>1)</sup>で、着葉量を9.9t/haと推定し、葉の寿命は2年であるとして、葉生産量は4.9tであったとし、3～7年生の林分<sup>2)</sup>では7～10t/haであったことを述べているが、これも落葉量は3.5～5tとみなされ、本研究の落葉量4.5t、4.3tとほぼ同様の値になり、モリシマ・アカシアの落葉量が、他の樹種の森林にくらべ、かなり大きいことがわかった。

## 2 リターフォールの季節的变化

モリシマアカシア林のリターフォールの季節変化を図1に示した。リターフォールは6～8月に著しく多くなるが、アカシアの落葉だけをみると、12～4月の冬期間にやや多くなるものの1977年では毎月300kg/ha、1978年では6月にやや少なくなったが、200kg/haの毎月の落下があった。モリシマアカシアの落葉は1年を通じて行なわれ、季節的変動の少ない樹種であるといえ

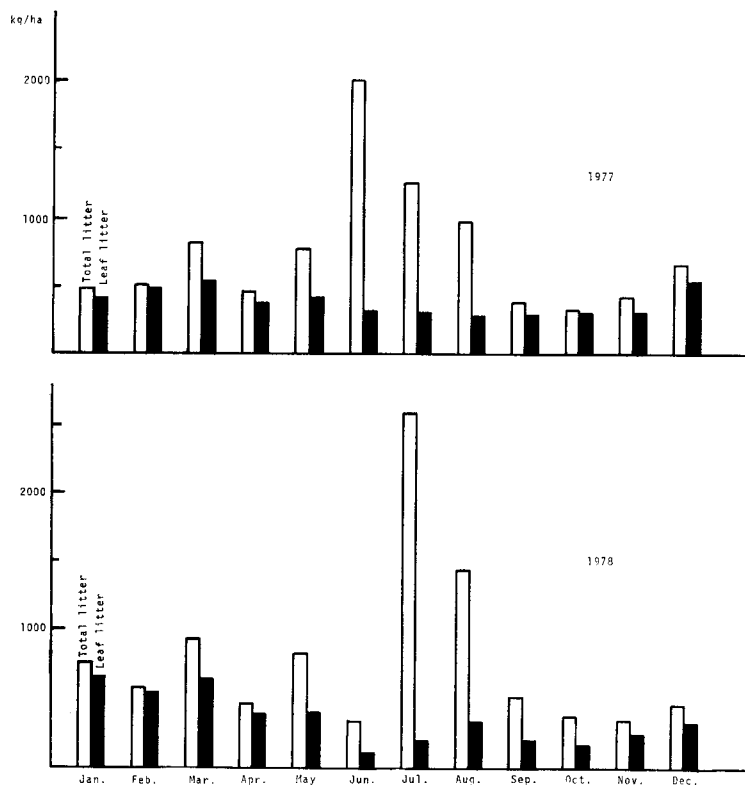


Figure. 1. Seasonal fluctuation of total and leaf litter fall

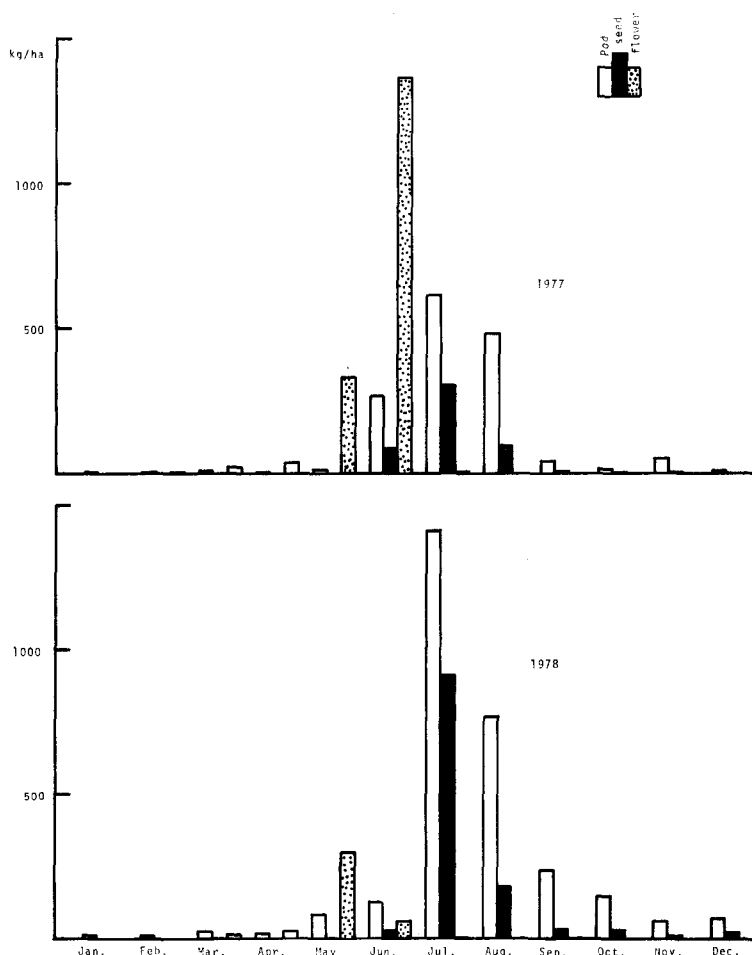


Figure 2. Seasonal fluctuation of pods, seeds and flowers in litter fall

よう。

落葉量が夏の間、少ないのに、リターフォール量が夏に著しく大きくなるのは、アカシアのさや、種子、花の落下によるものである。

図2に示したように、1977年6月の増加はさやが263.6kg、種子が82.2kg、花が1,366.7kg/haも落下し、7月はさやが613.2kg、種子が302.3kg、花が3.4kg落下したことによっている。また、1978年7月の増加はさやが1,409.3kg、種子911.0kg、花の1.2kgの落下があったことによるものである。

1977年の5月に開花した花は6月に落下し、受粉した花部は生長、成熟し、次年の1978年7月、8月に、種子を含んださやとなって落下したものであることを示している。このことはモリシマアカシアの開花・結実に年次変動があること、それも、かなり大きな変動であることを示すものであろう。

### 3 養分供給量

このリターフォールによって、林地に供給された養分量を表3に示した。1977年には窒素がhaあたり192.9kg、りん5.4kg、カリウム32.6kg、1976年には窒素が197.4kg、りん5.3kg、カリウム34.8kgとなった。とくに、窒素とりんの供給量が、今までに調べられているいろいろな森林

での値<sup>わ</sup>にくらべ、著しく大きな値になっている。窒素固定を行なうマメ科植物として、土壌を肥沃化していることを示すものであろう。

Table 3. Annual return of nutrient elements to soil

kg/ha・yr.

|                        |        | 1977   |      |       | 1978   |      |       |
|------------------------|--------|--------|------|-------|--------|------|-------|
|                        |        | N      | P    | K     | N      | P    | K     |
| Acacia                 | leaf   | 97.71  | 1.96 | 8.93  | 92.67  | 1.86 | 8.47  |
|                        | branch | 7.33   | 0.16 | 0.78  | 7.91   | 0.17 | 0.84  |
|                        | bark   | 0.04   | —    | —     | 0.02   | —    | —     |
|                        | pod    | 15.54  | 0.33 | 4.26  | 30.73  | 0.65 | 8.42  |
|                        | seed   | 19.65  | 0.74 | 4.98  | 48.44  | 1.82 | 12.29 |
|                        | flower | 46.19  | 1.93 | 12.44 | 10.82  | 0.45 | 2.91  |
|                        | resin  | 0.46   | —    | 0.04  | —      | —    | —     |
| Others                 | leaf   | 1.36   | 0.07 | 0.43  | 1.15   | 0.06 | 0.36  |
|                        | branch | 0.01   | —    | —     | —      | —    | —     |
|                        | bark   | —      | —    | —     | —      | —    | —     |
|                        | fruit  | 0.73   | 0.07 | 0.20  | 0.21   | 0.02 | 0.05  |
|                        | flower | 0.04   | —    | —     | —      | —    | —     |
| Insect residue         |        | 0.84   | 0.04 | 0.10  | 0.42   | 0.02 | 0.04  |
| Insect fece            |        | 2.06   | 0.09 | 0.38  | 4.49   | 0.19 | 0.84  |
| Bird fece              |        | 0.17   | —    | 0.03  | 0.03   | —    | —     |
| Unidentified materials |        | 0.75   | 0.04 | 0.06  | 0.53   | 0.03 | 0.04  |
| Total                  |        | 192.88 | 5.43 | 32.63 | 197.42 | 5.27 | 34.26 |

Table 4. Percentage of nutrient elements to total weight

|                        |             | Total N | P     | K     |
|------------------------|-------------|---------|-------|-------|
| Acacia                 | leaf        | 2.18%   | 0.04% | 0.20% |
|                        | branch      | 1.41    | 0.03  | 0.15  |
|                        | pod         | 1.03    | 0.02  | 0.28  |
|                        | seed        | 3.96    | 0.15  | 1.00  |
|                        | flower      | 2.62    | 0.11  | 0.71  |
|                        | resin       | 1.81    | 0.03  | 0.17  |
| Others                 | leaf        | 2.02    | 0.10  | 0.63  |
|                        | fruit, seed | 1.45    | 0.13  | 0.39  |
| Insect residue         |             | 8.01    | 0.39  | 0.85  |
| Insect fece            |             | 2.63    | 0.11  | 0.49  |
| Unidentified materials |             | 2.85    | 0.15  | 0.22  |

#### 4 虫糞落下量と被食量

虫糞の落下量は1977年には78.2 kg/ha, 1978年は170.6kg/ha と大きな差があったが、これらの値は表5に示したように、今まで調べられた虫糞量の測定値の中では最も大きな値ということになる。しかし、落下した昆虫の遺体は1977年には10.5 kg, 1978年には5.3kg/ha であった。落下した昆虫の遺体は主として鞘翅目、半翅目などの翅や外骨格で、食葉性昆虫である鱗翅目幼虫の頭部カプセルはわずかしかなかった。虫体落下量は虫糞落下量を直接反映していないようである。

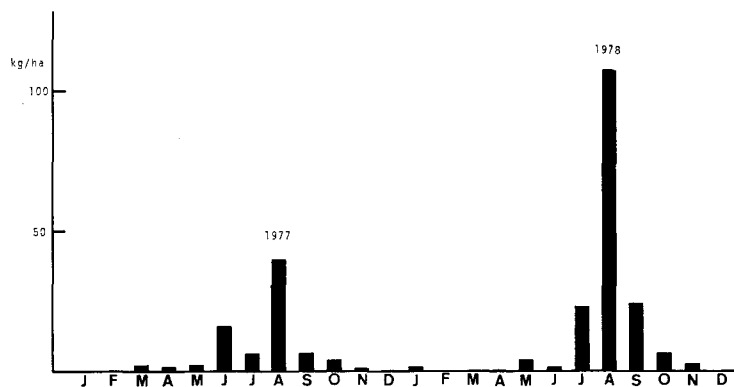


Figure 3. Seasonal fluctuation of insect feces in litter fall

虫糞の落下量の季節的変動を図3に示した。7～9月、夏期に最も多い虫糞の落下があること、1977年にくらべ、1978年に大きな虫糞の落下量のあったことを示している。

表5に示したように、リターフオール量を測定した際、虫糞をより分け、食葉性昆虫による被食量を推定したものが、いくつかあるが、その推定の手順にちがいがり、森林ごとの被食量の比較を困難にしている。すなわち、被食量を

$\Delta G$  : 虫糞量に食葉性昆虫の同化効率 (20%) を補正したもの<sup>8)9)7)</sup>

$$F(\text{虫糞量}) \cdot \frac{100}{80}$$

$\Delta G'$  :  $\Delta G$  にさらに、リタートラップ内での減少 (25%) を補正したもの<sup>8)9)12)</sup>

$$\Delta G \cdot \frac{100}{75}$$

$\Delta G''$  : この2つの補正に、さらに、切り落し量 広葉樹で20%、針葉樹で10%を補正したもの<sup>10)11)12)13)</sup>

$$\Delta G' \cdot \frac{120}{100} (\text{広葉樹}), \Delta G' \cdot \frac{110}{100} (\text{針葉樹})$$

として求めたものがある。

このモリシマアカシア林での食葉性昆虫による被食量 ( $\Delta G$ ) は、同化効率を20%とすれば1977年で97.8kg, 1978年で213.3kg/haになる。また、リタートラップ内での減少を25%<sup>11)12)13)</sup>とすれば、被食量 ( $\Delta G'$ ) は1977年は130.3kgと1978年で284.3kg/haとなる。さらに、切り落とし量を20%増<sup>10)11)12)13)</sup>とすると、被食量 ( $\Delta G''$ ) は1977年で156.4kg/ha, 1978年で341.2kg/haという推定になる。

この被食量 ( $\Delta G''$ ) は落葉量の1977年で3.5%, 1978年で8.0% ( $\Delta G/\Delta LF$ ) に相当する。落葉量と新生葉・当年生葉量はほぼ同じとみてよいであろうが、そうすると、新生葉の3.5%, 8.0%の被食率になる。また、すでに述べたように、アカシアの葉量は落葉量の2倍、2年分ついているとすれば、この森林での被食率 ( $\Delta G''/LB$ ) は全葉量に対して1977年で1.8%, 1978年で4.0%ということになる。このくらいの被食があっても、食葉性昆虫が発生しているとは思えなかった。

Table 5. Grazing loss by leaf eating insects

|                                                                 | Insect<br>residue | Insect<br>feces<br>(F) | Total<br>litter | Leaf<br>litter<br>( $\Delta$ LF) | Leaf<br>biomass<br>(LB) | Grazing loss |             |              | $\Delta G''/\Delta LF$<br>% | $\Delta G''/LB$<br>% | Reference |
|-----------------------------------------------------------------|-------------------|------------------------|-----------------|----------------------------------|-------------------------|--------------|-------------|--------------|-----------------------------|----------------------|-----------|
|                                                                 |                   |                        |                 |                                  |                         | $\Delta G$   | $\Delta G'$ | $\Delta G''$ |                             |                      |           |
| Loblolly pine<br>( <i>Pinus taeda</i> )                         |                   | 26~64                  | 4,961           |                                  |                         |              |             | 42~106       |                             |                      | 10) 11)   |
| Fir ( <i>Abies firma</i> )<br>Hemlock ( <i>Tsuga sieboldi</i> ) | 0.62              | 79.2                   | 4,961           | 3,184                            |                         |              |             | 139.4        | (4.4)                       |                      | 12)       |
| Birch ( <i>Betula grossa</i> )                                  | 2.91              | 32.57                  | 4,100           | 2,480                            |                         |              |             | 60           | (2.4)                       |                      | 13)       |
| Fir ( <i>Abies firma</i> )                                      | 8                 | 67                     | 6,089           | 2,719                            | 17,443                  | 77.1         |             | (122.8)      | (4.5)                       | (0.7)                | 5)        |
| Hemlock<br>( <i>Tsuga sieboldi</i> )                            | 2                 | 63                     | 3,585           | 2,319                            | 9,715                   | 72.4         |             | (115.5)      | (4.9)                       | (1.2)                | 5)        |
| Nagi • Podocarpus<br>( <i>Decussocarpus nagi</i> )              | 12.70             | 106.42                 | 5,015.8         | 3,463.7                          |                         | (133.0)      | (177.4)     | (212.8)      | (6.1)                       |                      | 14)       |
|                                                                 | 7.78              | 68.72                  | 4,800.5         | 2,305.9                          |                         | (85.9)       | (114.5)     | (137.4)      | (6.0)                       |                      |           |
| Japanese cypress<br>( <i>Chamaecyparis obtusa</i> )             | 2.6               | 47.2                   | 1,766.6         | 1,584.4                          |                         |              | 75.5        | (86.5)       | (5.5)                       |                      | 8)        |
| Machilus<br>( <i>Machilus thunbergii</i> )                      | 22.1              | 206.2                  | 6,962           | 4,810                            |                         |              |             | (412.4)      | (8.6)                       |                      | 15)       |
|                                                                 | 39.3              | 176.8                  | 7,136           | 4,728                            |                         |              |             | (353.6)      | (7.5)                       |                      |           |
| Japanese cypress<br>( <i>Chamaecyparis obtusa</i> )             | 0.49              | 11.18                  | 4,640           | 3,049                            |                         |              |             | (20.5)       | (0.7)                       |                      | 15)       |
|                                                                 | 1.72              | 9.4                    | 4,549           | 3,307                            |                         |              |             | (17.2)       | (0.5)                       |                      |           |
| Norway spruce<br>( <i>Picea abies</i> )                         |                   | 73.6                   | 6,854           | 3,793                            | 22,100                  |              | 129.2       | (142.1)      | (3.9)                       | (0.7)                | 16)       |

|                                                     |              |                |                    |                    |        |                   |                    |                    |                |                |                  |
|-----------------------------------------------------|--------------|----------------|--------------------|--------------------|--------|-------------------|--------------------|--------------------|----------------|----------------|------------------|
| Japanese cypress<br>( <i>Chamaecyparis obtusa</i> ) | 1.4~2.3      | 16             | 4,314              | 3,259              | 19,000 |                   | 27                 | (32.0)             | (1.0)          | (0.2)          | 9)               |
| Subalpine coniferous<br>( <i>Abies mariesii</i> )   | 1.93<br>0.06 | 113.4*<br>2.95 | 3,933<br>4,251.7   | 2,106.5<br>2,434.6 |        |                   |                    |                    |                |                | 17)              |
| Black wattle<br>( <i>Acacia mearnsii</i> )          | 10.5<br>5.3  | 78.2<br>170.6  | 9,041.4<br>9,701.3 | 4,482.0<br>4,250.8 |        | (97.8)<br>(213.3) | (130.3)<br>(284.3) | (156.4)<br>(341.2) | (3.5)<br>(8.0) | (1.8)<br>(4.0) | Present<br>paper |
| Warm-temperate evergreen-<br>broad leaf forest      | 9            | 41             | 7,180              | 4,673              | 7,866  |                   |                    | (82.0)             | (1.8)          | (1.0)          | 18)              |
| Lowland tropical rain forest<br>(Malaysia)          | 12           | 245            | 13,990             | 6,300              | 8,300  | 280               |                    | (490,0)            | (7.7)          | (7.8)          | 6)               |
| Tropical hill evergreen<br>forest (Indonesia)       | 1            | 11             | 5,958              | 5,098              |        | 13                |                    | (22.0)             | (0.4)          |                | 7)               |

F : Insect fece

$\Delta G$  :  $F \cdot \frac{100}{80}$  (Assimilation efficiency)

$\Delta G'$  :  $\Delta G \cdot \frac{100}{75}$  (loss on trap)

$\Delta G''$  :  $\Delta G' \cdot \frac{120}{100}$  (broad leaved tree) or  $\frac{110}{100}$  (coniferous tree) (Cutting by feeding behavior)

Gothics show original data

( ) Show writer's calculation

## 引用文献

- 1) 只木良也：森林の生産構造に関する研究(VIII) 立木密度の高いモリシマアカシア林の生産力 日林誌 **47**, 11, 384-391 (1965)
- 2) ———：モリシマアカシア林保育の基礎的研究—主として物質生産と本数管理— 林試研報 **216**, 99-125 (19 )
- 3) 河原輝彦：Litter Fall による養分還元量について(II) 有機物量および養分還元量 日林誌 **53**, 8, 231-238 (1971)
- 4) Tsutsumi, T. : Storage and cycling of mineral nutrients. JIBP Synthesis **16**, 140-162 Univ. Tokyo Press (1977)
- 5) Ando, T. et al. : Temperate fir and hemlock forests in Shikoku. JIBP Synthesis **16**, 213-245 Univ. Tokyo Press. (1977)
- 6) 吉良竜夫：陸上生態系 生態学講座 **2** 共立出版 pp.166 (1975)
- 7) Yamada, I. : Forest ecological studies of the montane forest of Mt. Pangrango, West Java III. Litter fall of the tropical montane forest near Cibodas. Southeast Asian Studies **14**, 2, 194-229 (1976)
- 8) Hagiwara, A. et al. : Seasonal fluctuation of litter fall in a *Chamaecyparis obtusa* plantation. Jap. Jour. For. Soc. **60**, 11, 397-404 (1978)
- 9) Saito, H. : *Chamaecyparis* plantations. JIBP Synthesis **16**, 252-268. Univ. Tokyo Press (1977)
- 10) 赤井竜男, 古野東洲：テーダマツ幼令林の落葉量と被食量について 京大演報 **42**, 83-95 (1971)
- 11) 古野東洲：テーダマツ林の食葉性昆虫による被食量について 京大演報 **44**, 20-37 (1972)
- 12) ———・山田幸三：和歌山演習林におけるモミ・ツガ林の生産力調査 第3報 リター量の季節変化および食葉性昆虫による被食量について 京大演報 **46**, 7-23 (1974)
- 13) ———・上西幸雄：———第4報 伐採跡地に更新したミズメ若令林について 京大演報 **49**, 41-52 (1977)
- 14) 渡辺弘之：ナギ林のリターフォール量 京大演報 **50**, 24-31 (1978)
- 15) 上田晋之助・堤 利夫：ヒノキ人工林とタブ天然生林のリターフォールについて 京大演報 **49**, 30-40 (1977)
- 16) 斉藤秀樹・山本俊明：冷温帯下部にあるヨーロッパトウヒ見本林の生産量 京府大演報 **24**, 34-48 (1980)
- 17) Oshima, Y. : Litter fall. JIBP Synthesis **15**, 127-129 Univ. Tokyo Press (1977)
- 18) Nishioka, M. • H. Kirita : Litter fall. JIBP Synthesis **18**, 231-238 Univ. Tokyo Press (1978)

## Résumé

Annual litter fall and primary consumption were studied in a black wattle (*Acacia mearnsii*=*A. mollissima*) plantation in the Shirahama Experimental Forest of Kyoto University in Wakayama Prefecture for two years, 1977 and 1978.

Annual litter fall in the two years are estimated at 9,041 kg in 1977 and 9,701 kg/ha in 1978, respectively. Those high values are attributed to the amounts of leaves, pods and flower of *Acacia* in 1977, and to the amounts of leaves, pods and seeds in 1978.

Annual return of nutrient elements are estimated at 192.9 kg in N, 5.4 kg in P and 32.6 kg/ha in K in 1977, and 197.4 kg in N, 5.3 kg in P and 34.3 kg in K in 1978.

The amounts of insect feces are estimated at 78 kg in 1977 and 171 kg/ha in 1978, respectively. Grazing losses ( $\Delta G$ ), on the assumption that assimilation efficiency is 20%, are estimated at 97.8 kg in 1977 and 213.3 kg in 1978, and, furthermore, grazing losses ( $\Delta G''$ ), on the assumption that weight loss on the litter trap is 25% and amount of cutting by feeding behavior is 20%, are estimated at 156.4 kg/ha in 1977 and 341.2 kg in 1978. Those values are equivalent to 3.5% and 8.0% of amount of leaf litter fall, or 1.7% and 4.0% of leaf biomass, respectively.