

CONTROL DE LA PRECIPITACIÓN EN LA VARIABILIDAD DEL CICLO DEL CARBONO EN EL NOROESTE DE LA PATAGONIA ARGENTINA

Falco, Magdalena¹; Araujo, Patricia²; Flombaum, Pedro¹; Carril, Andrea F.¹
[magdalena.falco@cima.fcen.uba.ar](mailto:magdalenafalco@cima.fcen.uba.ar)

¹Centro de Investigaciones del Mar y la Atmósfera (CIMA/CONICET-UBA), Buenos Aires, Argentina

²Estación Experimental Agropecuaria Pergamino, INTA (Instituto Nacional de Tecnología Agropecuaria), Ruta 32 km 4.5, 2700 Pergamino, Buenos Aires, Argentina

¹UMI IFAECI/CNRS, Buenos Aires, Argentina

RESUMEN

Una de las necesidades en ecología de ecosistemas es mejorar la comprensión de los factores que controlan los cambios temporales en el ciclo del carbono. Un factor limitante para estudios de variabilidad temporal es la escasez de series observacionales largas de producción primaria neta aérea (PPNA) y de la tasa de descomposición que se representa frecuentemente con la constante de decaimiento de biomasa (k). Por lo tanto, en este trabajo generamos series temporales de 29 años para la PPNA y el k de bosques de *Pinus ponderosa* utilizando información climática de cuatro estaciones hidrometeorológicas ubicadas en el noroeste de la Patagonia Argentina y dos relaciones empíricas, una entre precipitación-PPNA y otra entre precipitación- k para los mismos ecosistemas. Los resultados muestran que el impacto de la variabilidad de la precipitación en la variabilidad de la PPNA y la del k de dichos bosques resulta atenuado en un 44% y 15%, respectivamente. Por otro lado, cuando consideramos a la biodiversidad como factor independiente, encontramos que la variabilidad de k asociada a la diversidad de especies es significativamente mayor que la variabilidad de k asociada a la precipitación. Por lo tanto, los resultados sugieren que la incertidumbre alrededor de los procesos de los ecosistemas es mayor cuando se la asocia a escenarios de cambio de especies que cuando se la asocia a variabilidad climática.

ABSTRACT

One relevant topic in ecosystem ecology is to improve our understanding of factors that affect and control the temporal variability of the carbon cycle. A main limiting factor is the low availability of long observational time series for aboveground net primary production (ANPP) and litter decomposition rate (k). Consequently, here we generated time series of 29 years for ANPP and k using climatological data from four meteorological stations located in the northwest region of Patagonia Argentina, and two empirical relationship that estimates ANPP and k based on precipitation developed for the same region. Results showed that the impact of precipitation variability on ANPP and k variability was buffered 44% and 15%, respectively for *Pinus ponderosa*. On the other hand, when we included biodiversity as an independent factor, we found that k variability associated with the

diversity of species was significantly higher than that associated with precipitation. Therefore, the results suggested that the uncertainty around the processes of ecosystem associated to changes in species scenarios can be greater than climate variability.

Palabras clave: Variabilidad climática, producción primaria neta, descomposición de la materia orgánica.

1) INTRODUCCIÓN

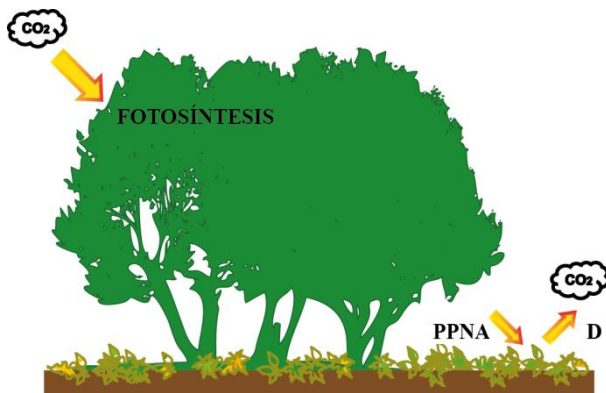


Figura 1: Esquema del ciclo del carbono en un ecosistema terrestre. En el ciclo se representa los flujos de carbono (flechas).

La ecología de ecosistemas busca entender los factores que regulan a procesos tales como la transferencia de energía y de materiales. La comprensión del balance de carbono en ecosistemas terrestres es fundamental ya que por un lado el carbono está íntimamente relacionado al ingreso de energía al ecosistema y por otro, el carbono está relacionado con la concentración de dióxido de carbono (CO_2) en la atmósfera. El ingreso de carbono al sistema está asociado al proceso de fotosíntesis por el cual las plantas fijan CO_2 en moléculas orgánicas que forman

parte de la biomasa vegetal (figura 1). Del total de carbono fijado, un porcentaje es utilizado por la vegetación en el proceso de respiración y el resto es lo que se conoce como productividad primaria neta (PPN). La PPN es el carbono (o la biomasa) neto ganado por la vegetación a lo largo de un año y se define como la diferencia entre la fotosíntesis y la respiración. La PPN que no es consumida por los herbívoros forma parte del stock de hojarasca. Cuando se consideran únicamente los flujos asociados a la producción de biomasa que se encuentra por encima del suelo se define como variable la producción primaria neta aérea (PPNA). El carbono acumulado en el stock de biomasa muerta es reemitido a la atmósfera a partir del proceso de descomposición (D) que es un flujo de carbono similar a la PPN. Hay una relación funcional entre la PPN y la descomposición, ya que la PPN provee la energía que es utilizada por los organismos descomponedores y éstos proveen los minerales necesarios para la producción vegetal. Una forma de medir la descomposición es a través de la constante de descomposición anual (k), calculada a partir de la regresión exponencial del decaimiento de la biomasa

$$L_t = L_0 \cdot e^{-kt} \quad (1)$$

Donde L_0 es la masa seca inicial y L_t es la masa remanente en el tiempo t (Olson1963).

Año tras año, y estacionalmente, la PPNA y el k cambian debido a diversos factores que los regulan. Estos factores pueden ser representados de forma conceptual como

$$PPNA \text{ ó } k=f(\text{clima, factores fisicoquímicos, biodiversidad}). \quad (2)$$

La PPNA depende del clima (e.g. temperatura, precipitación) y de factores fisicoquímicos (FFQ; e.g. nutrientes, radiación solar) que regulan el crecimiento de la vegetación (Nemani et al. 2003; Schlesinger; Bernhardt 2013). Asimismo, la PPNA depende de la biodiversidad (BD) que abarca la variación de genes, especies y paisajes, y que aporta distintas estrategias por las cuales se usan esos recursos (Flombaum; Sala 2008; Flombaum 2012). Los factores que mejor explican los procesos de descomposición a escala global son el clima y la calidad y cantidad de hojarasca (Aerts 1997; Cornwell et al. 2008; Gholz et al. 2000; Meentemeyer 1978; Murphy et al. 1998). Sin embargo, la gran variabilidad que presenta la descomposición en cada sitio puede enmascarar algunos efectos locales importantes sobre dicho proceso (Aerts 1997). Por ejemplo Giardina; Ryan (2000) estudiaron las la descomposición en 82 sitios pertenecientes a cinco continentes y encontraron que la relación entre la descomposición y la temperatura media anual no era significativa. Otros trabajos, mostraron por un lado la importancia de la fotodegradación de la materia en los procesos de descomposición de la hojarasca expuesta a la radiación solar (Austin 2011; Austin; Vivanco 2006). Y por el otro, que este efecto desaparece en bosques donde la radiación recibida por la hojarasca es baja, y pueden primar otros factores como las interacciones entre las especies de árboles y las comunidades de organismos descomponedores que aceleran la tasa de descomposición (Vivanco; Austin 2008).

Una de las necesidades en ecología de los ecosistemas es mejorar la comprensión de los factores que gobiernan la estabilidad y los cambios temporales en los sistemas ecológicos (Chapin III; Matson 2011). No se puede negar que el agua es un recurso imprescindible para la supervivencia de la biota. Sin embargo, los factores bióticos y abióticos que regulan el funcionamiento de los ecosistemas son diversos. Más aún, todavía está en discusión cuáles son los factores principales que dominan la variabilidad de los flujos de carbono asociados a los ecosistemas. Esta discusión surge en gran parte como consecuencia de la escasez de las series observacionales multianuales de PPNA y de k . Comprender cómo afecta la variabilidad de la precipitación a la variabilidad de los flujos de ingreso y salida de carbono en un ecosistema sirve para disminuir la incertidumbre asociada al funcionamiento de los mismos. Como consecuencia, el objetivo de este trabajo es estudiar la variabilidad interanual de la PPNA y del k debida a la variabilidad de la precipitación. Esta relación se basa en resultados previos de Araujo (2012) (de aquí en más Araujo) quien desarrolló dos modelos empíricos, uno entre las precipitaciones y la PPNA, y otro entre las precipitaciones y el k bajo un bosque de *Pinus ponderosa* en una transecta E-O en el Noroeste de la Patagonia. En base a estos modelos empíricos, calculamos series de 29 años de PPNA y de k , utilizando datos de precipitación de las cuatro estaciones hidrometeorológicas más cercanas a la región de estudio de Araujo. Nuestras hipótesis son: (i) la variabilidad de la precipitación tiene un efecto de menor amplitud sobre la variabilidad de la PPNA y del k . Esto se debe a que existen limitantes al crecimiento de las plantas que impiden que utilice los aportes por precipitación. (ii) La variabilidad del k asociada a la biodiversidad de especies y de micrositios es significativamente mayor que la variabilidad del k asociada a la precipitación. Esto se debe a que las especies de plantas difieren en las características físico-químicas que regulan el k , así como también difieren los micrositios debido a la presencia de distintos organismos descomponedores.

2) METODOLOGÍA

2.1. Selección de estaciones meteorológicas

Araujo obtuvo una relación lineal entre la precipitación y la PPNA y el k a partir de mediciones en cinco sitios ubicados a lo largo de una transecta E-O en la Patagonia Argentina. En este trabajo, se utilizaron cuatro series de precipitación anual acumulada, provenientes de estaciones meteorológicas pertenecientes a la Base de Datos Hidrológica Integrada (BDHI) provista por la Subsecretaría de Recursos Hídricos (<http://bdhi.hidricosargentina.gov.ar>). Las series de precipitación utilizadas tienen una longitud de 29 años y corresponden al período 1980-2008. El criterio para su selección fue el de minimizar la distancia (con especial atención a minimizarla longitudinalmente) a los sitios de medición de Araujo. Las estaciones difieren con un máximo de $0,2^\circ$ y un mínimo de $0,03^\circ$ de longitud con los sitios de muestreo por lo que se considera que hay una buena correspondencia entre nuestras estaciones con los sitios de Araujo (figura 2). Las estaciones utilizadas en este trabajo se encuentran a 1° latitudinal de distancia de los sitios de Araujo, y todas se encuentran en alturas similares con menos de 500 m de diferencia (no se muestra), por lo que el gradiente espacial de temperatura es despreciable en comparación al gradiente de precipitación. El patrón de precipitación anual acumulada, calculado con 32 estaciones meteorológicas pertenecientes a la BDHI, presenta un gradiente zonal marcado. El gradiente de precipitación de los sitios de Araujo es del mismo orden que el de la figura 2. El tratamiento realizado a cada estación meteorológica se detalla en Falco (2014), además en la misma se puede encontrar un estudio detallado de la climatología y los forzantes que afectan la variabilidad de la precipitación en la región.

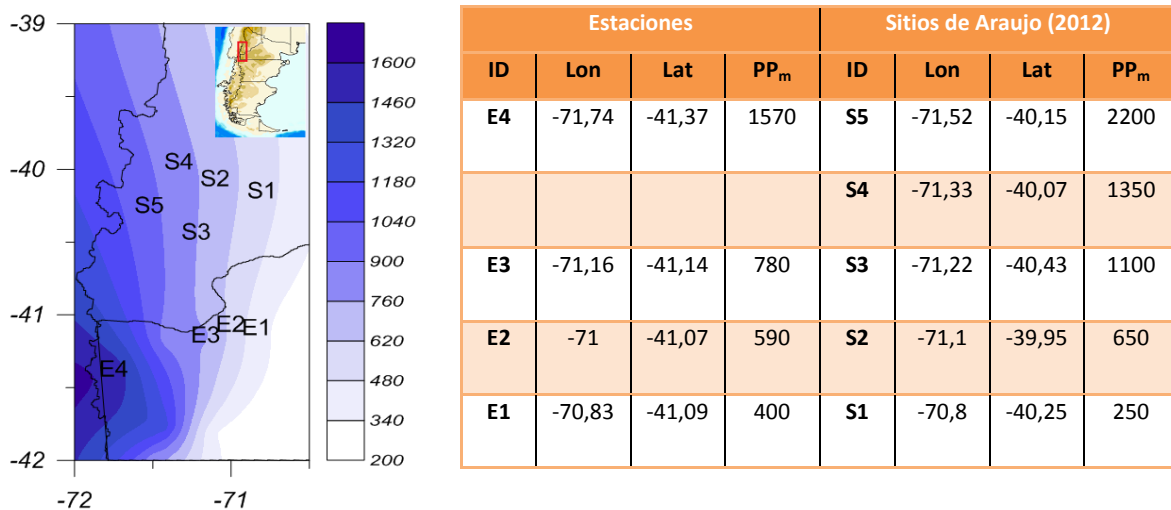


Figura 2: Ubicación y precipitación media de los sitios de Araujo (2012, S1-S5) y de las estaciones meteorológicas utilizadas (E1-E4). Lon corresponde a la longitud, Lat a la latitud y PPM a la precipitación media anual de cada estación/sitio. En sombreado se muestra el campo medio de precipitación anual acumulada (Falco 2014).

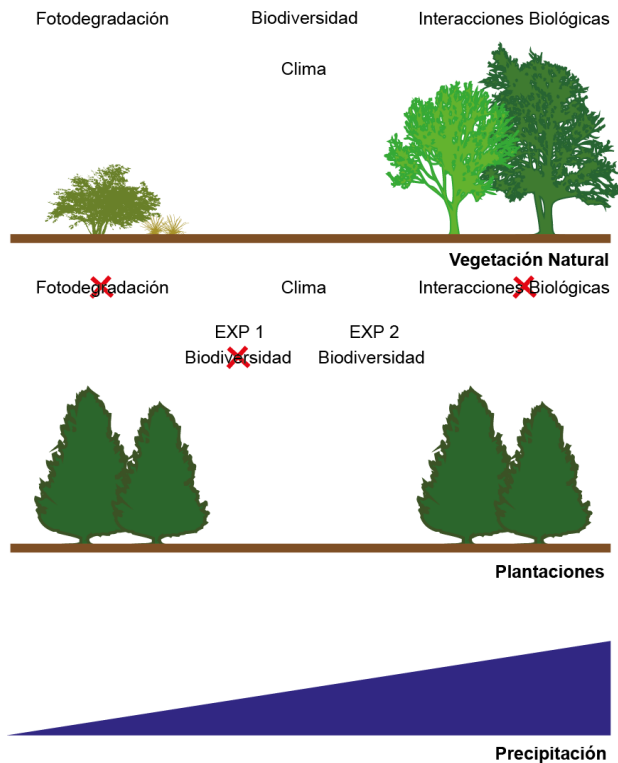


Figura 3: Diseño experimental de Araujo con el que se puede aislar el efecto de la variabilidad de la precipitación sobre la variabilidad de los procesos del ecosistema.

2.2. Diseño experimental

En este trabajo consideramos dos diseños experimentales. El primer experimento (figura 3; EXP 1), estudia el efecto de las precipitaciones sobre la variabilidad del k y de la PPNA de la especie *P. ponderosa*. La biodiversidad y los factores que controlan los procesos del ecosistema cambian a lo largo del gradiente de precipitación para la vegetación natural en Patagonia; en cambio, al considerar plantaciones con una única especie (*P. ponderosa*), las condiciones se mantienen constantes y se puede evaluar el efecto de la precipitación, despreciando la influencia de otros factores. Filtramos así el efecto de la biodiversidad sobre la PPNA (Flombaum; Sala 2008) al trabajar con un modelo desarrollado para una única especie. De manera similar, filtramos el efecto de la calidad y diversidad de la hojarasca (Aerts

1997), y efectos de micrositio (Vivanco; Austin 2008) al considerar el modelo del k para la hojarasca de *P. ponderosa* descomponiéndose debajo de plantaciones de esa misma especie. Además, al utilizar el modelo del k desarrollado para la hojarasca de *P. ponderosa* debajo de las plantaciones de similar cobertura aérea filtramos el efecto de la fotodegradación de la materia (Austin; Vivanco 2006) que prima en el extremo árido del gradiente, pero desaparece en el extremo húmedo de los ambientes naturales (Araujo 2012). No se hicieron consideraciones acerca de la influencia de la temperatura porque las estaciones son cercanas entre sí y de altitud similar (es de esperar que el campo de temperatura sea relativamente uniforme; no hay datos de temperatura disponibles para verificarlo) y porque la PPNA es relativamente poco sensible a cambios en la temperatura (Chapin 2002). Utilizamos los modelos empíricos obtenidos por Araujo mediante mediciones de PPNA y de k durante 2 años consecutivos, i.e. 2008-2009, a lo largo del gradiente. La precipitación también fue medida durante el período de mediciones y se correspondió con la precipitación histórica de cada sitio, por lo que se utilizaron los datos históricos de precipitación para relacionar PPNA y k con la precipitación. En este trabajo, consideramos las relaciones empíricas asociadas a esta especie, entre PPNA con la precipitación histórica ($PPNA(t) = 0.1 * PPT(t) + 58$; $R^2 = 0.9$) y entre el k con la precipitación histórica ($k(t) = 0.8 \cdot 10^{-5} \cdot PPT(t) + 0.7958$; $R^2 = 0.9$), como así también las series de 29 años de precipitación observada. De esta manera, se calcularon series de 29 años de PPNA y de k en cada una de las cuatro estaciones consideradas.

En un segundo experimento (figura 3; EXP 2), Araujo estudió la descomposición de la hojarasca de múltiples especies en el sotobosque de las plantaciones de pino a lo largo de un gradiente de precipitación (no se muestra). Con ese experimento, evaluó la descomposición de la hojarasca de *P. ponderosa* (especie no nativa) y de la vegetación natural (pastos, arbustos y árboles del género *Nothofagus*) en forma conjunta debajo de las plantaciones de pinos. Es decir, bajo la cubierta de pinos Araujo puso la hojarasca que crecía en esa plantación y la hojarasca que crecía en el ambiente natural vecino a la plantación. A diferencia de la primera experiencia en donde el k está asociado a una sola especie, en esta experiencia se consideró el modelo que relaciona el k y la precipitación de un conjunto de especies (Araujo 2012). Por lo tanto para cada sitio del gradiente, la variabilidad del k se puede descomponer en dos factores considerados independientes: la biodiversidad y la precipitación. Como en la experiencia anterior, con el fin de estudiar la variabilidad del k asociada a la precipitación considerando todas las especies, se utilizó el modelo que relaciona el k medio de todas las especies con la precipitación ($k_{BD}=9 \cdot 10^{-5} \cdot PPT+0.1094$; $R^2=0.8642$). A partir de este modelo, y considerando las estaciones meteorológicas previamente mencionadas, se calcularon las series de 29 años del k medio en cada una de las estaciones y se estimó el coeficiente de variación (CV) del k asociado a la precipitación. Para obtener la variabilidad del k debida a la biodiversidad, se utilizaron los valores de k obtenidos a campo para todas las especies (nativas tales como *Pappostipa* spp., *Mulinum spinosum*, *Nothofagus antarctica*, más *P. ponderosa*) y reportados por Araujo para cada sitio, y se estimó el CV debido a la diversidad de especies.

3) RESULTADOS

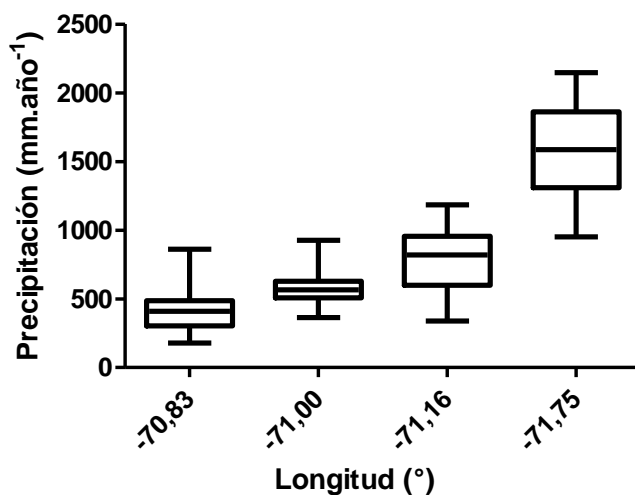


Figura 4: Precipitación acumulada anual de cada estación meteorológica. El *box plot* muestra la media, los cuartiles 2 y 3, y el intervalo de confianza de 95%.

Observamos que cuanto mayor es la precipitación media, mayor es la variabilidad de la misma (Figura 4), pero su variabilidad relativa disminuye. Además el gradiente de precipitación es muy marcado, observándose que en distancias de aproximadamente 18 km los valores más probables de precipitación de cada sitio se triplican y sus intervalos de confianza no se solapan entre extremos.

Para poner a prueba la hipótesis 1, comparamos el CV de la PPNA y el CV del k en función del CV de la precipitación. Los resultados sugieren que el CV de la PPNA y del k es menor que el CV de la

precipitación. Se observa que el CV de la PPNA es entre 2,2 y 0,2 veces menor que el CV de la precipitación, y el CV de la descomposición es entre 0,25 y 0,05 veces menor que el CV de la precipitación (figura 5), siendo todas estas diferencias significativas salvo para la

descomposición en la estación de 1570 mm.año⁻¹ (marcada con un rombo, figura 6). Las diferencias entre el CV-*k* y el CV-PPNA con el CV-precipitación, disminuyen a medida que disminuye el CV-precipitación; es decir, que la variabilidad relativa de la descomposición y la PPNA se asemejan a la variabilidad de la precipitación en climas más estables. La variabilidad de los procesos del ecosistema fue un 44% y 15% menor para la PPNA y el *k* comparada con la variabilidad de la precipitación. En su conjunto, estos resultados cuantifican la variabilidad de la PPNA y la del *k* explicada por la precipitación.

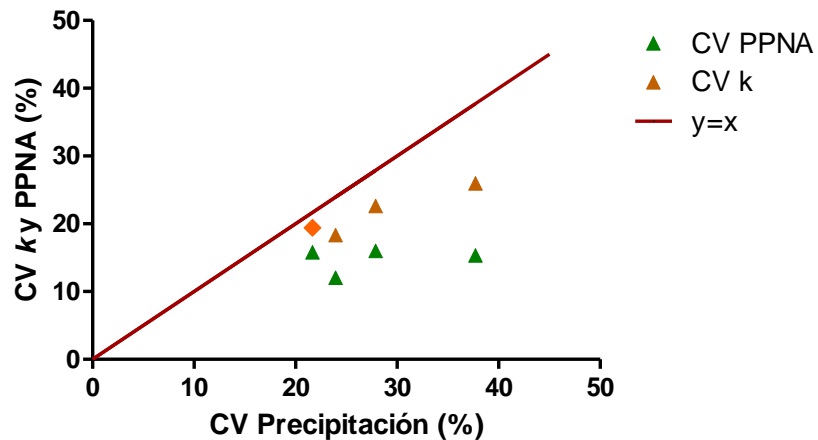


Figura 5: Diagrama de dispersión entre CV-PPNA y CV-*k* versus el CV-precipitación. La línea $y=x$ indica que la variabilidad interanual de la precipitación es igual a la de los procesos del ecosistema y el rombo la única diferencia no significativa con el CV de la precipitación.

En la segunda experiencia se compara el efecto de la precipitación con el de la biodiversidad en la variabilidad del *k*. Encontramos que el CV de *k* debido a la diversidad

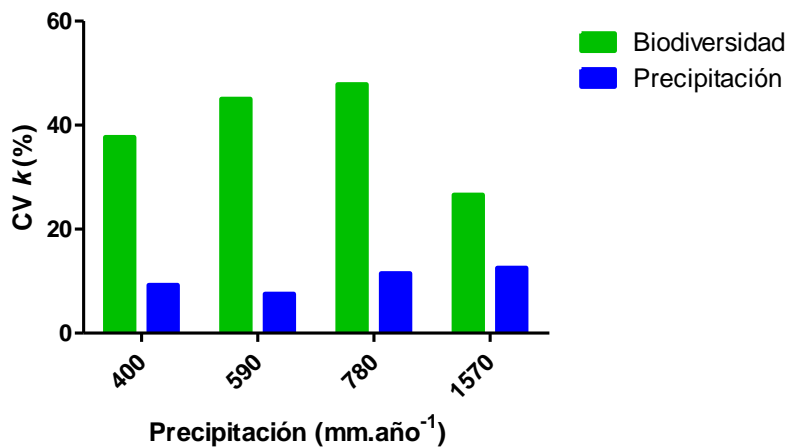


Figura 6: Coeficiente de variación (CV) de *k* debido a las precipitaciones y a la biodiversidad a lo largo de una transecta E-O en Patagonia.

de especies vegetales fue entre 2,2 y 5,7 veces más grande que el CV *k* debido a la variabilidad de la precipitación ($p<0.01$; figura 6). Además, en el caso extremo de precipitación (estación de 1570 mm.año⁻¹) el resultado sugiere que en regiones húmedas la diferencia del CV del *k* entre la biodiversidad y la precipitación disminuye.

Por otro lado, cuando comparamos los desvíos estándar del k de la especie *P. ponderosa* asociados a las series temporales de precipitación con los desvíos del k de esta misma especie estimados empíricamente para cada sitio, resulta que ambos desvíos aumentan con la precipitación y se encuentran dentro del mismo orden de magnitud (figura 7). Sin embargo, los resultados muestran que el desvío del k obtenido empíricamente es mayor que el de la precipitación, llegando a duplicarlo (figura 7). Los desvíos estimados a partir de réplicas de campo están asociados a la variabilidad entre micrositios, por lo tanto, se puede inferir a partir de los resultados que la variabilidad del k asociada a la diversidad de micrositios es mayor que la variabilidad del k asociada a la precipitación.

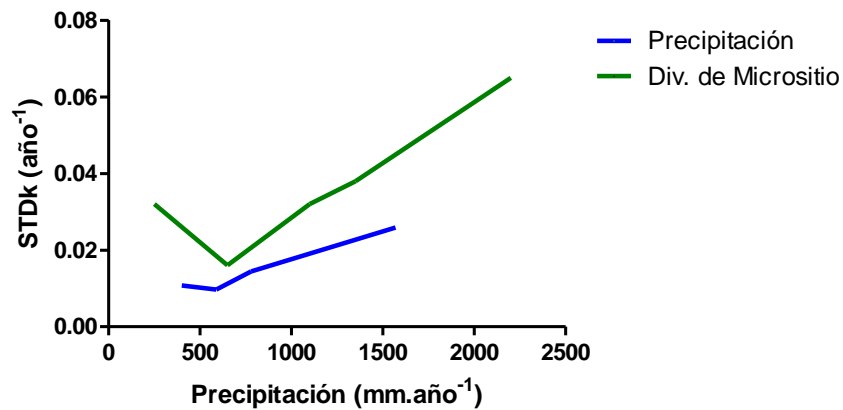


Figura 7: Desvío estándar de las series de k (STDk) asociado a las precipitaciones y a la diversidad de micrositio a lo largo de una transecta E-O en Patagonia.

4) DISCUSIÓN

Nuestros resultados apoyan la hipótesis 1 ya que la variabilidad interanual de la precipitación fue mayor que la variabilidad interanual de la PPNA y del k de *P. ponderosa* (figura 5). Este resultado sugiere que los ecosistemas son capaces de amortiguar los efectos de la variabilidad climática sobre el ciclo del carbono, pero esa capacidad de amortiguación difiere entre los procesos de fijación (PPNA) y liberación (k) del CO_2 por parte de la biota. Para *P. ponderosa*, la variabilidad de la PPNA fue menor que la variabilidad de la descomposición, o sea que la PPNA tiene mayor capacidad de amortiguar la variabilidad de la precipitación. Esta diferencia se puede deber a la diferencia entre el ciclo de vida de los pinos y el ciclo de vida de los organismos descomponedores. Los pinos tienen ciclos de vida largo, a diferencia de los microorganismos descomponedores quienes tienen ciclos de vida cortos, presentando un efecto de "memoria".

También los resultados apoyan la hipótesis 2, ya que encontramos que la variabilidad del k asociada a la precipitación fue menor que la variabilidad del k asociada a la diversidad de especies vegetales (figura 6), y que la variabilidad entre micrositios (figura 7). Sin embargo, estas diferencias varían a lo largo del gradiente de precipitación, hecho probablemente relacionado a diferencias en la composición química (i.e. relación C:N, contenido de lignina, etc) de las especies vegetales dominantes en cada sitio. En sitios áridos, las especies dominantes son pastos y arbustos mientras que en sitios húmedos dominan distintas especies arbóreas similares entre sí, lo que podría explicar el menor

efecto de la diversidad de especies vegetales sobre el CV k . Por otro lado, la variabilidad del micrositio (i.e. réplicas a campo) sugiere que el efecto que aportan los microorganismos en la variabilidad del k es mayor que el efecto de la precipitación (figura 7). En su conjunto, estos resultados sugieren que la biodiversidad, tanto de la hojarasca como de los descomponedores, aporta mayor variabilidad a la emisión de CO₂ de la superficie terrestre a la atmósfera que el clima. Sin embargo, podemos destacar que el aporte de la biodiversidad y el clima a la variabilidad del k son del mismo orden de magnitud.

5) CONCLUSIONES

El noroeste de la Patagonia Argentina es una región apropiada para el estudio del control de la precipitación en ecosistemas terrestres por presentar cambios abruptos de la precipitación en cortas distancias espaciales y muy poca variación de otros factores tales como la temperatura y la altitud del suelo. Los cambios en la precipitación se ven acompañados por cambios en la vegetación, pero gracias a la presencia de plantaciones de *P. ponderosa* pudimos aislar el efecto de la precipitación en el ecosistema. Además, la región posee registros climáticos confiables y, en particular para el área de estudio, en alta densidad.

En su conjunto, estos resultados son fundamentales a la hora de comprender cuáles son los principales factores que afectan la variabilidad en el funcionamiento de los ecosistemas. Los resultados de este trabajo sugieren que ante escenarios de cambios en la biodiversidad la incertidumbre alrededor de los procesos de los ecosistemas puede ser mayor que la incertidumbre en torno a la variabilidad climática. Estos resultados complementan la visión de que la pérdida de especies es el componente del cambio global que más afectaría el funcionamiento de los ecosistemas (Hooper et al. 2012; Tilman et al. 2012). Sin embargo, en casos de años con clima extremo no es evidente que la biodiversidad y la precipitación actúen de manera independiente sobre la variabilidad de la descomposición. De aquí en más nos deberíamos preguntar si esta independencia se mantiene durante años con exceso o déficit de precipitación, o si los años en los cuales se registran precipitaciones extremas disparan cambios en la diversidad de especies e indirectamente en la tasa de descomposición.

AGRADECIMIENTOS: Le agradecemos a Lucía Vivanco por asistirnos, a través de su conocimiento, en el diseño del trabajo.

REFERENCIAS

- Aerts, R., 1997:** Climate, leaf litter chemistry and leaf litter decomposition in terrestrial ecosystems: a triangular relationship. *Oikos*, 439-449.
- Araujo, P. I., 2012:** *Impactos de plantaciones de pino sobre el ciclo de carbono a lo largo de un gradiente de precipitaciones en la Patagonia Argentina.* Tesis doctoral no publicada. Facultad de Agronomía. Universidad de Buenos Aires.
- Austin, A. T., 2011:** Has water limited our imagination for aridland biogeochemistry? *Trends in ecology & evolution*, **26**, 229-235.
- Austin, A. T., and L. Vivanco, 2006:** Plant litter decomposition in a semi-arid ecosystem controlled by photodegradation. *Nature*, **442**, 555-558.

- Cornwell, W. K., and Coauthors, 2008:** Plant species traits are the predominant control on litter decomposition rates within biomes worldwide. *Ecology letters*, **11**, 1065-1071.
- Chapin, F. S., Matson, Pamela A. & Mooney, Harold A., 2002: *Principles of Terrestrial Ecosystem Ecology*.
- Chapin III, F. S., and P. P. A. Matson, 2011:** *Principles of terrestrial ecosystem ecology*. Springer.
- Falco, M., 2014:** *La Variabilidad de la Precipitación en el Noroeste de la Patagonia Argentina: Clima Observado e Implicancias en el Ciclo del Carbono*. Tesis de licenciatura no publicada. DCAO, UBA.
- Flombaum, P., and O. E. Sala, 2008:** Higher effect of plant species diversity on productivity in natural than artificial ecosystems. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, **105**, 6087-6090.
- Flombaum, P., and O. E. Sala, 2012:** Effects of plant species traits on ecosystem processes: experiments in the Patagonian steppe. *Ecology*, **93**, 227-234.
- Gholz, H. L., D. A. Wedin, S. M. Smitherman, M. E. Harmon, and W. J. Parton, 2000:** Long-term dynamics of pine and hardwood litter in contrasting environments: toward a global model of decomposition. *Global Change Biology*, **6**, 751-765.
- Giardina, C. P., and M. G. Ryan, 2000:** Evidence that decomposition rates of organic carbon in mineral soil do not vary with temperature. *Nature*, **404**, 858-861.
- Hooper, D. U., and Coauthors, 2012:** A global synthesis reveals biodiversity loss as a major driver of ecosystem change. *Nature*, **486**, 105-108.
- Meentemeyer, V., 1978:** Macroclimate and lignin control of litter decomposition rates. *Ecology*, **59**, 465-472.
- Murphy, K. L., J. M. Klopatek, and C. C. Klopatek, 1998:** The effects of litter quality and climate on decomposition along an elevational gradient. *Ecological Applications*, **8**, 1061-1071.
- Nemani, R. R., and Coauthors, 2003:** Climate-driven increases in global terrestrial net primary production from 1982 to 1999. *Science*, **300**, 1560-1563.
- Olson, J. S., 1963:** Energy storage and the balance of producers and decomposers in ecological systems. *Ecology*, *44*(2), 322-331.
- Schlesinger, W. H., and E. S. Bernhardt, 2013:** *Biogeochemistry: an analysis of global change*. Academic press.
- Tilman, D., P. B. Reich, and F. Isbell, 2012:** Biodiversity impacts ecosystem productivity as much as resources, disturbance, or herbivory. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, **109**, 10394-10397.
- Vivanco, L., and A. T. Austin, 2008:** Tree species identity alters forest litter decomposition through long-term plant and soil interactions in Patagonia, Argentina. *Journal of Ecology*, **96**, 727-736.