



Plantes anyívoles: entre l'abstinència i la disbauxa reproductiva

Josep Maria Espelta¹ , Marcos Fernández-Martínez² , Michal Bogdziewicz³ ,
Josep Peñuelas² 

¹ CREAM, Cerdanyola del Vallès

² CSIC, Global Ecology Unit, CREAM-CSIC-UAB, Cerdanyola del Vallès

³ Department of Systematic Zoology, Faculty of Biology, Adam Mickiewicz University, Poznan, Polònia

Resum: La majoria de plantes perennes produeixen llavors cada any, però n'hi ha algunes que mostren un comportament reproductiu estrany: les seves poblacions produeixen extraordinàries collites de manera erràtica i sincrònica, però passen alguns anys pràcticament sense reproduir-se. Són les espècies anyívoles i el motiu d'aquest comportament sexual, com es produeix, i les conseqüències que té per a les xarxes tròfiques ha intrigat els ecòlegs. En aquest treball presentem un resum del coneixement actual sobre les causes evolutives i ecològiques que promourien aquest comportament. Les dues hipòtesis més versemblants de la seva evolució serien els avantatges de controlar les poblacions de depredadors de llavors i afavorir que algunes escapin (saciat dels depredadors) i/o una millor eficàcia en la pol·linització de plantes pol·linitzades pel vent (eficiència en la pol·linització). La variabilitat entre anys en la mida de les collites seria el resultat de la possibilitat que les plantes puguin dedicar més o menys recursos a la reproducció a partir de les condicions ambientals (p. ex. meteorològiques, de mobilització de nutrients) mentre que la sincronia entre individus, fins i tot a grans escales espacials, seria el resultat de l'anomenat Efecte Moran, és a dir, la resposta a una condició ambiental amb àmplia sincronia espacial com és la meteorologia i els seus efectes en la floració o la maduració dels fruits. Finalment, es presenta el coneixement més recent sobre les causes que determinen que una espècie com l'alzina (*Quercus ilex*), tan important i abundant al nostre país, sigui anyívola i les seves conseqüències.

Summary: MASTING PLANTS: WHY COMBINE ABSTINENCE AND LUST IN REPRODUCTION? – Most perennial plants produce seeds every year, but some species show a bizarre reproductive behaviour: they produce bumper crops randomly and synchronously in some years, while in other years they produce virtually no seeds. These are known as masting species and the benefits of this behaviour, how it occurs, and the consequences for trophic networks have long intrigued ecologists. Here we present a summary of current knowledge about the evolutionary and ecological causes that promote masting. The two most likely hypotheses for its evolution are the advantages of controlling seed predator populations and encouraging some seeds to escape (predator satiation) and/or better efficiency in the pollination of wind-pollinated plants (pollination efficiency). The variability between years in the size of crops results from the fact that plants devote more or fewer resources to reproduction depending on the environmental conditions (e.g. meteorological conditions and nutrient mobilization). In addition, the synchrony between individuals, even at large spatial scales, is the result of the so-called Moran Effect: i.e. the response to an environmental condition with a broad spatial synchronization such as meteorology and its effects on the flowering or maturation of the fruits. Finally, we present the most recent knowledge on the reasons why the holm oak (*Quercus ilex*), so important and abundant in Catalonia, exhibits masting behaviour, and its consequences.

La producció de llavors és un esdeveniment cabdal per al manteniment de les poblacions de plantes. La majoria d'espècies perennes acostumen a produir un cert nombre de llavors cada any, però hi ha un grup d'espècies que presenten un comportament reproductiu estrambòtic, sorprenent i misteriós: és a dir, produeixen de manera erràtica massives collites alguns anys mentre que altres pràcticament no es reproduïen

(Silvertwon, 1980; fig. 1). A més, aquest fenomen s'esdevé de manera sincronitzada entre tots els individus d'una població o comunitat d'espècies fins i tot en àmplies regions geogràfiques (Kelly and Sork, 2002). Aquest comportament reproductiu és el que en anglès es coneix com a *masting*, en castellà com a *vecería* i en català com "espècies anyívoles" o amb "alternança de producció". L'anyivolia és un comportament reproductiu que

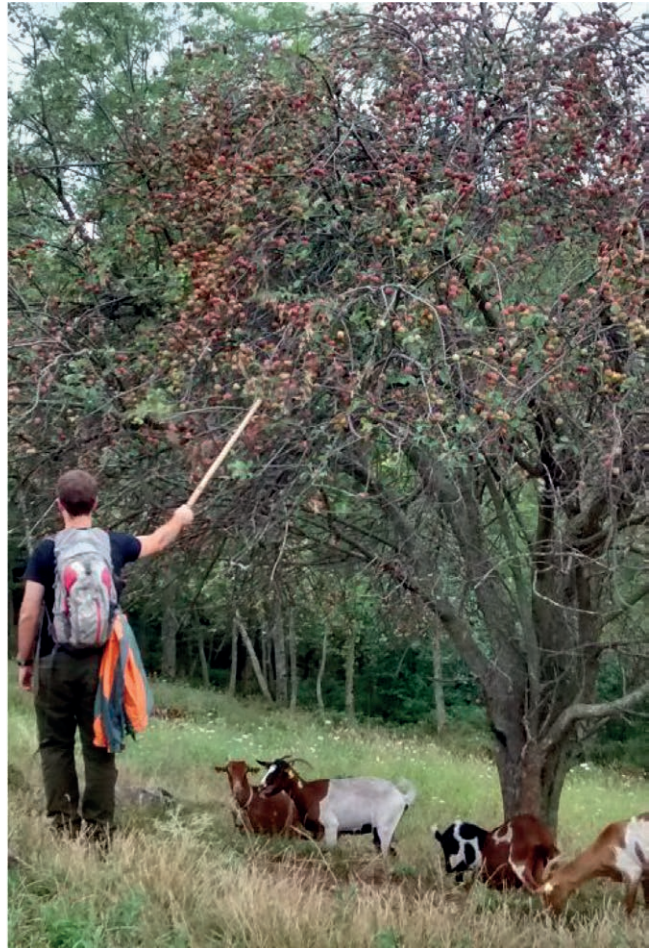


Figura 1. Aprofitar els anys d'extraordinàries collites de fruits per a peixar el bestiar ha estat una pràctica habitual a la pagesia. A l'esquerra grup de pastors aglantant porcs corresponent al mes de novembre del llibre *Les Molt Riques Hores del Duc de Berry*, minucióis llibre d'hores il·luminat del segle XV. A la dreta una imatge actual d'aquesta pràctica a Rocabruna (Fotografia: Catherine Preece).

s'observa en nombrosos tàxons molt distants filogenèticament i en diferents biomes (p. ex. boscos temperats, tropicals o mediterranis), generalment en espècies llenyoses i anemòfiles, és dir que són pol·linitzades pel vent (Herrera, 1998). En aquestes plantes el reclutament de nous individus mitjançant l'establiment de plançons està en gran part vinculat al moment de producció d'aquests esdeveniments reproductius extraordinaris (fig. 2), condicionant aspectes clau de la dinàmica demogràfica de la població, com la distribució d'edats (Oddou-Muratorio *et al.*, 2011). A més, aquesta enorme variabilitat reproductiva esdevé una extraordinària entrada de recursos (ex. carboni, nutrients) per a l'ecosistema els anys d'elevades collites i una nul·la aportació els anys absents de reproducció, amb un grandíssim impacte en el funcionament de tot el sistema i nombrosos efectes cascada en les xarxes tròfiques (Kelly, 1994). Així l'anyivolia afecta, òbviament, la mida i dinàmica de poblacions dels consumidors de llavors (p. ex. corcs, ratolins, senglars), dels depredadors d'aquests consumidors de llavors,

dels paràsits que infesten els dos grups i fins i tot pot tenir repercussions per a la salut humana (Ostfeld i Keesing, 2000). Per exemple, als anys d'elevada producció de llavors acostumen a seguir-los grans explosions demogràfiques de rosegadors, en alguns casos portadors de paràsits i malalties que també poden afectar l'home. Aquest és el cas de la malaltia de Lyme o borreliosi, una malaltia greu causada pel bacteri *Borrelia burgdorferi*, que és transmesa per les paparres, i que acostuma a augmentar en les poblacions humanes un parell d'anys després d'un episodi de grans collites en espècies anyívoles (Bogdziewicz i Szymkowiak, 2016). Però quins avantatges pot tenir per a la planta un comportament reproductiu tan estrofolari?

Com es mesura i produeix la variabilitat reproductiva en les poblacions i comunitats de plantes?

Tradicionalment, la magnitud en la variabilitat reproductiva d'una població s'ha mesurat mitjan-



Figura 2. Fageda (*Fagus sylvatica*) al Parc Natural del Montseny. L'any en què s'esdevé una extraordinària producció de fages el terra de les fagedes apareix després entapissat d'un catifa de plançons. Molts d'ells moriran per causes ambientals com l'estrès hídric a l'estiu, manca de llum o competència, però uns quants sobreviuran i contribuiran al manteniment d'aquests boscos. (Fotografia Josep Maria Espelta).

çant el coeficient de variació poblacional (CV_p)^[1], malgrat que alguns autors han indicat els avantatges d'altres índexs menys sensibles a la mitjana de les produccions. Tot i que en parlar d'espècies anyívoles estem caracteritzant aquest fenomen a partir de la població, el seu origen està en la combinació de la variabilitat en la reproducció a nivell individual i en la sincronització en el temps d'aquest patró entre tots els individus d'una mateixa àrea, fins i tot en extenses regions. De manera semblant a les poblacions, la variabilitat reproductiva individual es mesura mitjançant el coeficient de variació en la producció de fruits o llavors al llarg dels anys (CV_i)^[2] mentre que la sincronia s'acostuma a expressar com la correlació mitjana en el patró de reproducció de tots aquests individus (r de Pearson) al llarg del temps. En aquest sentit, tal i com va descriure Herrera (1998) és important destacar que per a existir un patró d'anyivolia en una població cal que els

1 El coeficient de variació poblacional en la producció de llavors al llarg d'una sèrie d'anys (CV_p) es mesura dividint la desviació típica per la mitjana de les produccions anuals de la població.

2 El coeficient de variació individual en la producció de llavors al llarg d'una sèrie d'anys (CV_i) es mesura dividint la desviació típica per la mitjana de les produccions anuals de l'individu.

seus individus mostrin una elevada variabilitat en la producció de llavors (elevat CV_i), però també que aquesta estigui sincronitzada entre tots ells (elevada r). Aquesta condició es pot observar de manera simplificada i gràfica en la figura 3: i) en la població A els individus presenten una producció més o menys constant de llavors i per tant malgrat l'elevada sincronia, la variabilitat poblacional és reduïda, ii) en la població B hi ha una gran variabilitat individual, però en estar escassament sincronitzada la variabilitat poblacional també és reduïda i iii) tan sols en la població C en què tant la variabilitat individual com la sincronia són elevades podem observar el fenomen d'anyivolia de la població (CV_p elevat).

Causas últimes i causes pròximes del comportament anyívol

En principi, la manca de reproducció durant alguns anys en espècies anyívoles podria interpretar-se com un aspecte negatiu en perdre's oportunitats per a l'establiment de nous individus i el manteniment de la població. Per exemple, ¿I si l'any en què no s'han produït llavors resulta ser posteriorment molt favorable meteorològicament per a la seva germinació i establiment? Aquest raonament ha portat a assumir que l'origen i la

persistència d'aquest comportament reproductiu estrany i extrem ha d'haver estat sotmès a pressions de selecció (*causes últimes*) que li conferirien un avantatge funcional i un valor adaptatiu. En cas contrari quin sentit tindria que s'hagués mantingut? Totes aquestes possibles forces de selecció es basarien en un principi anomenat d'"economia d'escala" (Kelly, 1994): és a dir al llarg dels anys és més avantatjós tenir uns pocs i extraordinaris esdeveniments reproductius distribuïts a l'atzar que una producció més o menys constant i sostinguda de llavors (Kelly i Sork, 2002). Tot i que s'han suggerit un ampli ventall d'hipòtesis per a l'explicació de l'anyivolia basades en aquesta economia d'escala, dues han estat les que han rebut un suport empíric més gran, i per això són les que desenvolupem a continuació (fig. 4). La primera en ser proposada, freqüentment invocada i que ha estat més contrastada amb dades experimentals és la del *saciat dels depredadors* (Silvertown, 1980). Aquesta hipòtesi sosté que l'anyivolia és una estratègia de control de les poblacions de depredadors de llavors mitjançant la combinació de dos mecanismes, d'una banda saciant els depredadors els anys d'extraordinàries collites tot afavorint que algunes llavors escapin a la depredació (efecte funcional) i d'altra banda provocant la inanició d'aquests depredadors i el col·lapse de les

seves poblacions (efecte numèric) els anys en què no es produeixen llavors (fig. 4A, vegeu també Satake *et al.*, 2004; Espelta *et al.*, 2017). Aquesta mena de joc del "gat i la rata" entre la planta i el depredador seria especialment indicat per a disminuir l'impacte negatiu de depredadors molt específics (que no poden canviar de recurs), de vida curta (que no poden esmoreir en el temps la manca de recursos els anys de males collites) i de mobilitat reduïda (que tenen dificultats per a desplaçar-se a la recerca de llavors en altres indrets). Aquestes són característiques que es donen en alguns grups d'insectes que són grans consumidors de llavors, com els coleòpters, per als que la hipòtesi del saciat dels depredadors sembla ser força versemblant (Bonal *et al.*, 2007; Espelta *et al.*, 2008). Una variant d'aquesta hipòtesi és la que fa referència a l'*eficiència en la dispersió* i que pot ser apropiada per a aquells casos en què les llavors són depredades directament, però també emmagatzemades per al seu consum posterior, per exemple per rosegadors (p. ex. esquiroi, ratolí de camp o de bosc). En aquest cas, els anys de gran producció de llavors que es produeixen de manera inesperada, els rosegadors no les poden consumir totes i n'emmagatzemen una gran quantitat, facilitant que moltes no puguin ser recuperades en el futur, bé per oblit o per mort de l'animal

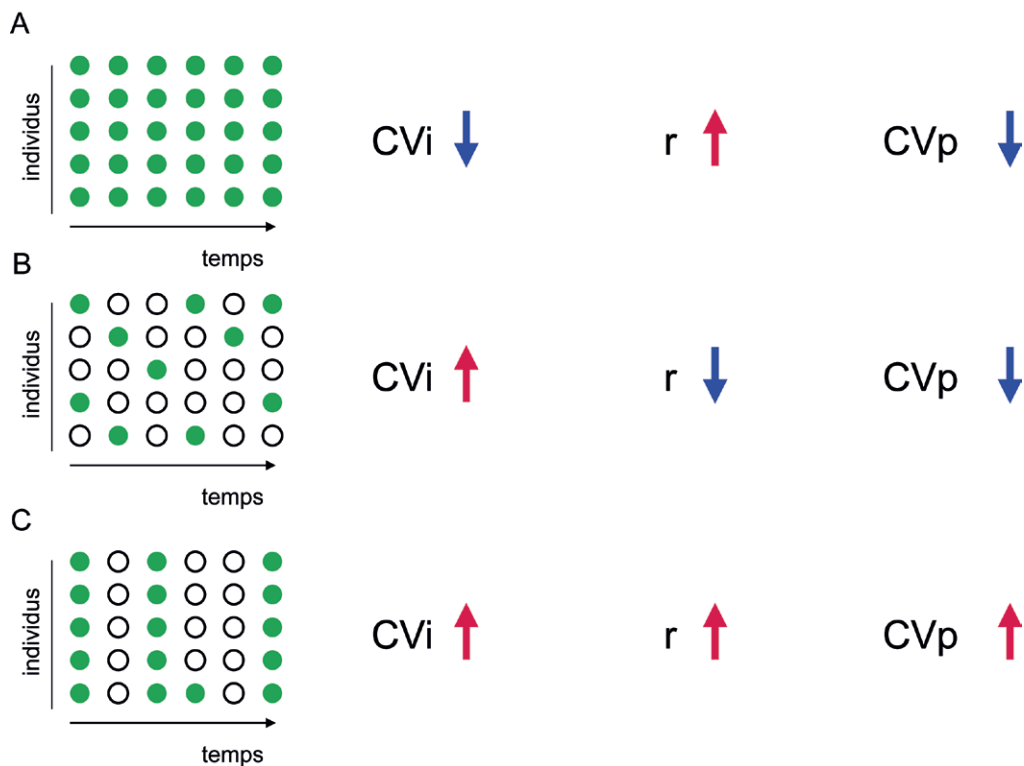


Figura 3. Principals descriptors utilitzats per a caracteritzar el comportament reproductiu d'una espècie anyívola: CVi (coeficient de variació individual en la producció de fruits), r (sincronia reproductiva entre individus), CVp (coeficient de variació poblacional en la producció de fruits). En la figura es representen tres poblacions (A, B i C) cada una amb cinc individus en què s'ha fet un seguiment de la producció de fruits durant sis anys. En les tres poblacions la combinació d'elevat (fletxa amunt) o reduït (fletxa avall) CVi i r de diferents individus resulten en diferents valors de CVp. Noteu que tan sols la combinació d'una elevada variabilitat individual i sincronia resulta en una elevada variació poblacional en la producció de fruits (població C).

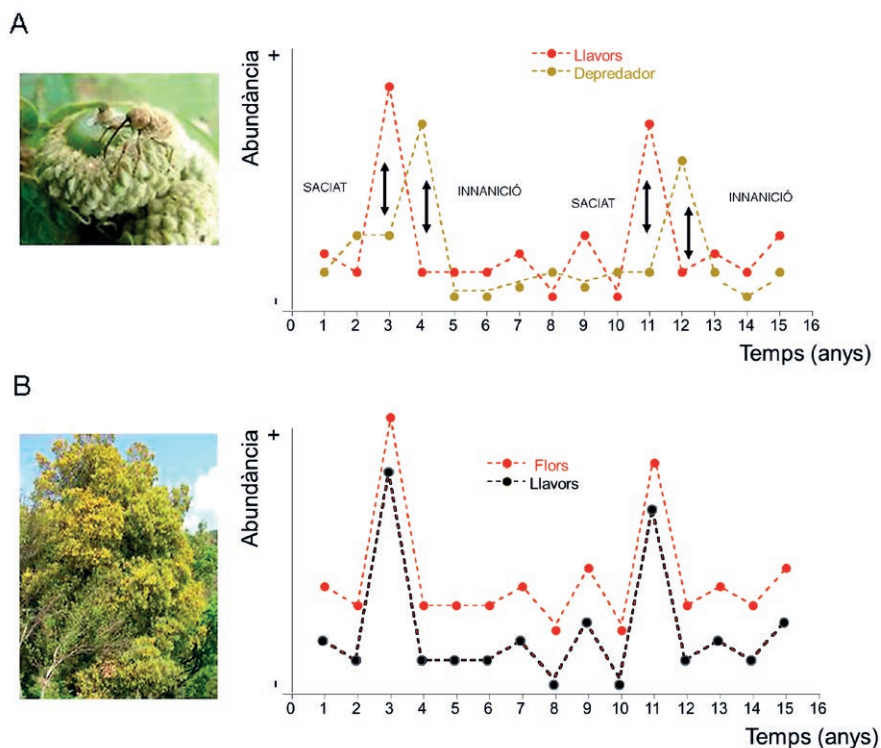


Figura 4. Representació de les dues hipòtesis basades en una economia d'escala per a explicar els avantatges últims d'una reproducció de tipus anyívol. A, *Hipòtesi del saciat dels depredadors*: la producció erràtica en el temps de grans i nul·les collites manté a ratlla el creixement de les poblacions de depredadors de llavors i afavoreix que algunes llavors puguin sobreviure, combinant anys de saciat i anys d'inanició. B, *Hipòtesi de l'eficiència de la pol·linització*: en espècies pol·linitzades pel vent la producció alguns anys d'intenses floracions augmenta l'eficiència en la transferència de pol·len i resulta en grans collites. Noteu que la primera hipòtesi requereix que el patró d'esdeveniments reproductius sigui totalment a l'atzar, per a evitar que els depredadors s'hi puguin adaptar, mentre que en el segon cas pot existir un patró regular al llarg del temps d'esforços reproductius.

que les va guardar (Vander Wall, 2010; Zwolack et al., 2016). La segona hipòtesi per a explicar l'anyivolia a partir dels beneficis d'una economia d'escala és la de l'eficiència de la pol·linització, que ha rebut també alguns suports empírics (Smith et al., 1990). Aquesta hipòtesi es fonamenta en que la major part d'espècies que mostren anyivolia són espècies amb pol·linització anemòfila (pel vent) en què el procés de transferència de pol·len entre individus és menys precís que quan intervenen vectors (p. ex. insectes) que assegurin la transferència del pol·len amb més certesa entre individus de la mateixa espècie. Així, aquesta hipòtesi suggereix que els avantatges de l'anyivolia estarien en realitzar alguns anys un gran esforç de floració que saturés l'atmosfera de pol·len i augmentés l'eficiència de la seva transferència a tots els individus. Aquests anys es combinarien amb anys d'escassa floració per a recuperar-se de la inversió de recursos feta en aquests grans esforços (fig. 4B). Totes dues hipòtesis tenen premisses força semblants, però difereixen en alguns punts especialment en la possibilitat que hi hagi, o no, un patró regular de grans collites al llarg dels anys (fig. 4). D'una banda la hipòtesi del saciat de depredadors requereix que la producció de grans collites sigui erràtica en el temps per a què

no pugui ser prevista pels depredadors, els quals podrien ajustar el seu cicle biològic a aquesta periodicitat, mentre que la possibilitat d'un patró regular en el temps no és incompatible amb la hipòtesi de l'eficiència de la pol·linització. D'altra banda, mentre que la eficiència de la pol·linització requereix que la variabilitat ja es produeixi durant l'etapa de floració, i es transfereix després a la producció de fruits o llavors, en el cas del saciat dels depredadors pot existir un esforç de floració més o menys constant i generar-se la variació en el moment del desenvolupament de les llavors (Espelta et al. 2008). En aquest context, estudis recents (Bogdziewicz et al. 2017b) mostren que en algunes espècies l'anyivolia està més vinculada a l'alternança en els esforços de floració i a la seva eficiència (p. ex. faig, *Fagus sylvatica*) mentre que en altres espècies es generaria durant el desenvolupament de les llavors, més en línia amb el saciat de depredadors (p. ex. *Quercus* spp. a Espelta et al., 2008; Fernández-Martínez et al., 2012). Cal destacar que tant el saciat de depredadors com l'eficiència de la pol·linització serien el que s'anomenen *estratègies evolutivament estables* (Maynard Smith, 1972). És a dir, una mena d'atzucacs evolutius en què un cop consolidada aquesta estratègia seria impossible de canviar: és

a dir, un individu que produís una gran collita de llavors o un alt esforç de floració en anys en què els seus veïns no ho fan, es veuria severament perjudicat, per una depredació més gran o una menor pol·linització segons la hipòtesi que hagi originat aquest comportament.

Tant el saciat dels depredadors com l'eficiència en la pol·linització impliquen una elevada variabilitat individual i sincronia en la producció de llavors, però cap d'ells per si sol pot considerar-se un mecanisme que pugui generar aquests efectes. Així doncs, aquestes *causes ultimes* cal que hagin actuat afavorint la fixació de determinades *causes pròximes*, que generarien l'anyivolia.

La disponibilitat de recursos ha estat sempre considerada un dels possibles mecanismes susceptibles de generar aquest patró de grans i nul·les collites, a partir de diferents processos que poden incidir en la quantitat d'assimilats que la planta destini a la producció de llavors (vegeu una revisió a Pearse *et al.*, 2016). En primer lloc s'ha suggerit que variacions interanuals en algunes condicions ambientals (p. ex. estrès hídric) o disponibilitat de nutrients (p. ex. mobilització del N₂) serien les responsables de generar patrons amb diferent assignació de recursos a la reproducció entre anys ("resource tracking" vegeu Fernández-Martínez *et al.*, 2015, 2016). Així mateix, alguns treballs també han apuntat al procés d'emmagatzematge de nutrients com el responsable d'aquestes oscil·lacions reproductives argumentant que previ a una gran collita seria necessari assolir un determinat llindar de recursos acumulats ("resource budget"). Finalment, la hipòtesi dels "vetos" sintetitza algunes de les propostes anteriors suggerint que l'ocurrència de vetos fruit de condicions ambientals desfavorables (p. ex. problemes de pol·linització per una primavera massa plujosa, aborció en massa de llavors per una sequera estival) fan que s'acumulin els fotosintats que no s'han invertit en la reproducció aquell determinat any per a una altra temporada, generant aquests cicles erràtics de recursos disponibles i finalment de producció de llavors (Pearse *et al.*, 2016). Però com es poden "posar d'acord" tots els arbres per a reproduir-se? En aquest punt sembla que té un efecte cabdal el que es coneix com l'*efecte Moran*. Aquesta hipòtesi ens diu que si cada individu experimenta un efecte similar de les condicions meteorològiques sobre la producció de pol·len o bé en l'èxit de la fructificació de manera independent, això es pot traduir en una gran sincronia entre tots els individus d'una població o fins i tot entre diferents poblacions d'una amplíssima regió, a causa de la gran sincronia espacial que mostren les condicions meteorològiques (Fernández-Martínez *et al.*, 2016). Quan aquesta gran sincronia en la pol·linització o supervivència de les llavors durant el seu desenvolupament coincideix amb un punt àlgid de disponibilitat o acumulació de recursos, es produiria un any d'extraordinàries collites (Pearse *et al.*, 2016; Pesendorfer *et al.*, 2016; Bogdziewicz *et al.*, 2017a).

"Tot esperant l'any de glans s'ha mort la truja": l'alzina com a model d'estudi dels *Quercus mediterranis* anyívols

El comportament anyívol de l'alzina pel que fa a la producció de glans és habitual en totes les espècies del gènere *Quercus* i també en altres de la mateixa família com el faig (*Fagus sylvatica* a Bogdziewicz *et al.*, 2017b) o el "ñire" a l'hemisferi sud (*Nothofagus antártica* a Soler *et al.*, 2017). En el cas de l'alzina, a banda del reconeixement popular d'aquest atzarós comportament reproductiu com assenyala la dita que encapçala aquest apartat, la seva gènesi i el seus efectes han estat àmpliament estudiats a casa nostra per diferents equips d'investigació especialment en alzinars de la Serra de Collserola (Barcelona). Aquests estudis, iniciats l'any 1998 han mostrat l'extrem comportament anyívol que presenta aquesta espècie amb episodis remarcables de reproducció en tan sols tres dels 12 anys estudiats (2002, 2004 i 2008) i amb nombrosos anys en què la producció de glans és pràcticament nul·la (Espelta *et al.*, 2008). En relació a les hipòtesis abans plantejades de manera general, s'ha pogut comprovar que aquestes extraordinàries collites de glans en l'alzina requerien cert llindar mínim de disponibilitat de recursos els mesos previs a la reproducció, en el nostre cas expressat per un valor mínim d'EVI³ (Fernández-Martínez *et al.*, 2015) així com condicions meteorològiques favorables a la primavera i estiu per assegurar el creixement de les glans (Fernández-Martínez *et al.*, 2012, 2015; Espelta *et al.*, 2017). Així aquesta variabilitat interanual en la reproducció seria el resultat d'un model mixt entre els diferents dels mecanismes proposats intervenint tant un cert emmagatzematge de recursos (*resource budget*) com el seguiment de les condicions ambientals (*resource tracking*). Per la seva part la sincronia en la reproducció entre totes les alzines de Collserola, i molt probablement d'altres àrees properes no estudiades, s'aconseguiria per un Efecte Moran que afectaria tant la pol·linització com la maduració de les glans. En el cas de la pol·linització, primaveres càlides promourien que totes les alzines de Collserola experimentessin temporades de producció de pol·len curtes i simultànies el que afavoriria l'eficiència de pol·linització. D'altra banda, un cop produïda la fertilització de les flors i iniciat el creixement de les glans, estius més secs o més humits de l'habitual serien un altre promotor de la sincronia reproductiva entre arbres afavorint la massiva aborció de glans o la seva supervivència, i originant aquests anys de collites nul·les o extraordinàries (Espelta *et al.*, 2008). Val a dir que tant el fracàs de la pol·linització en el cas de primaveres desfavorables com la massiva aborció de glans en aquests estius extrema-

3 L'EVI (Enhanced Vegetation Index) és un índex radiomètric que podem utilitzar com a estimador de l'àrea foliar i de la capacitat fotosintètica de la vegetació en un punt determinat.

dament secs actuarien com els abans esmentats “vetos” reproductius, acumulant recursos per a què en anys posteriors es pugui produir una collita excepcional (Bogdziewicz *et al.*, 2017a). Però s’ha pogut comprovar que tingui algun benefici aquest comportament reproductiu extrem en les alzines? Doncs certament, sí. Ja a l’arbre les glans poden ser parasitades per corcs (*Curculio* spp.) que les aprofiten per a posar-hi els ous i nodrir les seves larves (com els “cucs” que trobem a les castanyes) i que poden arribar a malmetre més del 70% de de la collita en un any (Fernández-Alés *et al.*, 2005). Malgrat això, s’ha comprovat que la variabilitat extrema en la reproducció de l’alzina, combinant l’abstinència més extrema amb la més gran disbauxa reproductiva, contribueix a mantenir fins a cert punt controlades les poblacions d’aquests insectes (Espelta *et al.* 2008, 2017) afavorint que algunes glans puguin escapar i contribuir a la regeneració d’aquests boscos (Espelta *et al.*, 2009).

Referències

- Bogdziewicz, M. i Szymkowiak, J. 2016. Oak acorn crop and Google search volume predict Lyme disease risk in temperate Europe. *Basic and Applied Ecology*, 17: 300-307
doi: [10.1016/j.baae.2016.01.002](https://doi.org/10.1016/j.baae.2016.01.002)
- Bogdziewicz, M., Fernández-Martínez, M., Bonal, R., Belmonte, J. i Espelta, J.M. 2017a The Moran effect and environmental vetoes: phenological synchrony and drought drive seed production in a Mediterranean oak. *Proceedings of the Royal Society of London B*, 284: 20171784.
doi: [10.1098/rspb.2017.1784](https://doi.org/10.1098/rspb.2017.1784)
- Bogdziewicz, M., Szymkowiak, J., Kasprzyk, I., Grewling, L., Borowski, Z., Borycka, K., Kantorowicz, W., Myszkowska, D., Piotrowicz, K., Ziemianin, M. i Pesendorfer, M.B. 2017b. Masting in wind pollinated trees: system-specific roles of weather and pollination dynamics in driving seed production. *Ecology*, 98: 2615-2625.
doi: [10.1002/ecy.1951](https://doi.org/10.1002/ecy.1951)
- Bonal, R., Muñoz, A. i Díaz, M. 2007. Satiation of predispersal seed predators: the importance of considering both plant and seed levels. *Evolutionary Ecology*, 21: 367-380.
doi: [10.1007/s10682-006-9107-y](https://doi.org/10.1007/s10682-006-9107-y)
- Espelta, J.M., Cortés, P., Molowny-Horas, R., Sánchez-Humanes, B. i Retana, J. 2008. Masting mediated by summer drought reduces acorn predation in Mediterranean oak forests. *Ecology*, 89: 805-817.
doi: [10.1890/07-0217.1](https://doi.org/10.1890/07-0217.1)
- Espelta, J.M., Cortés, P., Molowny-Horas, R. i Retana, J. 2009. Acorn crop size and pre-dispersal predation determine inter-specific differences in the recruitment of co-occurring oaks. *Oecologia*, 161: 559-568.
<https://doi.org/10.1007/s00442-009-1394-x>
- Espelta, J.M., Arias-LeClaire, H., Fernández-Martínez, M., Doblas-Miranda, E., Muñoz, A. i Bonal, R. 2017. Beyond predator satiation: Masting but also the effects of rainfall stochasticity on weevils drive acorn predation. *Ecosphere*, 8: e01836.
doi: [10.1002/ecs2.1836](https://doi.org/10.1002/ecs2.1836)
- Fernández-Martínez, M., Belmonte, J. i Espelta, J.M. 2012. Masting in oaks: disentangling the effect of flowering phenology, airborne pollen load and drought. *Acta Oecologica*, 43: 51-59.
doi: [10.1016/j.actao.2012.05.006](https://doi.org/10.1016/j.actao.2012.05.006)
- Fernández-Martínez, M., Garbulsky, M., Peñuelas, J., Peguero, G. i Espelta, J.M. 2015. Temporal trends in the enhanced vegetation index and spring weather predict seed production in Mediterranean oaks. *Plant Ecology*, 216: 1061-1072.
doi: [10.1007/s11258-015-0489-1](https://doi.org/10.1007/s11258-015-0489-1)
- Fernández-Martínez, M., Vicca, S., Janssens, I.A., Espelta, J.M. i Peñuelas, J. 2016. The North Atlantic Oscillation synchronises fruit production in western European forests. *Ecography*, 40: 864-874.
doi: [10.1111/ecog.02296](https://doi.org/10.1111/ecog.02296)
- Herrera, C.M. 1998. Population-level estimates of interannual variability in seed production: What do they actually tell us? *Oikos*, 82: 612-616.
doi: [10.2307/3546384](https://doi.org/10.2307/3546384)
- Kelly, D. 1994. The evolutionary ecology of mast seeding. *Trends in Ecology and Evolution*, 9: 465-470.
doi: [10.1016/0169-5347\(94\)90310-7](https://doi.org/10.1016/0169-5347(94)90310-7)
- Kelly, D. i Sork, V.L. 2002. Mast seeding in perennial plants: Why, how, where? *Annual Review of Ecology, Evolution and Systematics*, 33: 427-447.
doi: [10.1146/annurev.ecolsys.33.020602.095433](https://doi.org/10.1146/annurev.ecolsys.33.020602.095433)
- Maynard Smith, J. 1972. *On Evolution*. Edinburgh University Press, Edingurgh. ISBN 0-85224-223-9
- Oddou-Muratorio, S., Klein, E.K., Vendramin, G.G., Fady, B. 2011. Spatial vs. temporal effects on demographic and genetic structures: the roles of dispersal, masting and differential mortality on patterns of recruitment in *Fagus sylvatica*. *Molecular Ecology*, 20: 1997-2010.
doi: [10.1111/j.1365-294X.2011.05039.x](https://doi.org/10.1111/j.1365-294X.2011.05039.x)
- Ostfeld, R. i Keesing, F. 2000. Pulsed resources and community dynamics of consumers in terrestrial ecosystems. *Trends in Ecology and Evolution*, 15: 232-237.
doi: [10.1016/S0169-5347\(00\)01862-0](https://doi.org/10.1016/S0169-5347(00)01862-0)
- Pearse, I.S., Koenig, W.D. i Kelly, D. 2016. Mechanisms of mast seeding: resources, weather, cues, and selection. *The New Phytologist*, 212: 546-562.
doi: [10.1111/nph.14114](https://doi.org/10.1111/nph.14114)
- Pesendorfer, M.B., Koenig, W.D., Pearse, I.S., Knops, J.M. i Funk, K.A. 2016 Individual resource-limitation combined with population-wide pollen availability drives masting in the valley oak (*Quercus lobata*). *Journal of Ecology*, 104: 637-645.
doi: [10.1111/1365-2745.12554](https://doi.org/10.1111/1365-2745.12554)
- Satake, A., Bjørnstad, O.N. i Kobro, S. 2004. Masting and trophic cascades: interplay between rowan trees, apple fruit moth, and their parasitoid in southern Norway. *Oikos*, 104: 540-550.
doi: [10.1111/j.0030-1299.2004.12694.x](https://doi.org/10.1111/j.0030-1299.2004.12694.x)
- Silvertown, J.W. 1980. The evolutionary ecology of mast seeding in trees. *Biological Journal of the Linnean Society*, 14: 235-250.
doi: [10.1111/j.1095-8312.1980.tb00107.x](https://doi.org/10.1111/j.1095-8312.1980.tb00107.x)
- Smith, C., Chammrick, J.L. i Kramer, C.L. 1990. The advantage of mast years for wind pollination. *The American Society of Naturalists*, 136: 154-166.
- Soler, R., Espelta, J.M., Lencinas, M.V., Peri, P.V. i Martínez Pastur, G. 2017. Masting has different effects on seed predation by insects and birds in antarctic beech forests with no influence of forest management. *Forest Ecology and Management*, 400: 173-180.
doi: [10.1016/j.foreco.2017.06.014](https://doi.org/10.1016/j.foreco.2017.06.014)
- vander Wall, S.B. 2010. How plants manipulate the scatterhoarding behavior of seed-dispersing animals. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London B: Biological Sciences*, 365: 989-997.
- Zwolak, R., Bogdziewicz, M., Wróbel, A. i Crone, E.E. 2016. Advantages of masting in European beech: timing of granivore satiation and benefits of seed caching support the predator dispersal hypothesis. *Oecologia*, 180: 749-758.
doi: [10.1007/s00442-015-3511-3](https://doi.org/10.1007/s00442-015-3511-3)