

Plant-animal interactions in dynamic environments: how tree mastings and nitrogen deposition affect consumer populations, seed dispersal and seed predation

I. Streszczenie

Pulsy zasobów to silne, krótkie epizody zwiększonej dostępności zasobów w środowisku o niskiej częstotliwości występowania (Yang *et al.* 2008). Zjawisko to wpływa na liczne procesy ekologiczne takie jak dynamika liczebności populacji zwierząt i roślin, oddziaływania pomiędzy konsumentami i zasobami, czy prewalencję chorób w populacjach zwierząt (Ostfeld & Keesing 2000, Yang *et al.* 2008). Lata nasienne, definiowane jako nieregularna (w ujęciu wieloletnim) produkcja ogromnego opadu nasion przez populacje roślin (Kelly 1994, Crone & Rapp 2014), są przykładem takiego pulsu zasobów. Spektakularna wariancja w produkcji nasion ma miejsce u setek gatunków roślin występujących na niemal wszystkich kontynentach, a synchronizacja przestrzenna w produkcji nasion sięga tysięcy kilometrów (Koenig & Knops 1998, 2000, Kelly & Sork 2002, Crone, Miller & Sala 2009, Crone & Rapp 2014, Koenig *et al.* 2015).

Większość badań ekologicznych ignoruje wpływ pulsów zasobów wywołanych przez lata nasienne używając kilku lat danych by wyciągać wnioski o diecie zwierząt, ich demografii czy zależnościach troficznych. Niemniej, biorąc pod uwagę wszechobecność lat nasiennych w przyrodzie, musimy zmienić naszą perspektywę postrzegania zjawisk z relatywnie niezmiennych pomiędzy latami, na silnie zmieniające się pod wpływem fluktującego środowiska (Holt 2008, Yang *et al.* 2008). Rozpoznanie fluktuującej dynamiki środowiska spowodowanej latami nasiennymi może pomóc rozwiązać wiele zagadkowych, niejednoznacznych wyników badań, w przypadku gdy różne badania były po prostu przeprowadzone gdy ekosystem znajdował się w innej fazie cyklu (Holt 2008, Yang *et al.*

2008). Co więcej zrozumienie w jaki sposób lata nasienne wpływają na funkcjonowanie ekosystemów poprawi nasze zdolności predycyjne dotyczące różnych zjawisk ekologicznych, w tym ważnych z punktu widzenia socjo-ekonomicznego czy ochrony środowiska (Ostfeld & Keesing 2000, Ostfeld 2010, Yang *et al.* 2010).

Moja rozprawa doktorska składa się z czterech prac badawczych opisujących zestaw zmian w zachodzących w ekosystemach, w których silne fluktuacje wprowadzane są przez lata nasienne (Bogdziewicz *et al.* 2016*a,b,c,d*). W pierwszym rozdziale przedstawiam wyniki meta-analizy badań wpływu lat nasiennych na populacje kręgowców. Lata nasienne to zjawisko matematycznie chaotyczne, a więc niemal niemożliwe do przewidzenia (Crone *et al.* 2005, Crone & Rapp 2014, Pearse *et al.* 2016). Utrudnia to prowadzenie badań wpływu tego pulsu zasobów na populacje zwierząt. W związku z tym, by opisać badane zjawisko jak najszerszej, opracowałem alternatywną metodę wyszukiwania prac badawczych opisujących efekty lat nasiennych na zwierzęta. Poza tradycyjnym przeszukiwaniem baz danych przeprowadziłem też skanowanie pełnych tekstów wszystkich artykułów badawczych opublikowanych w wybranych czasopismach (by zidentyfikować badania, które opisują efekty lat nasiennych mimo, że nie zostały w tym celu zaprojektowane). Metoda ta pozwoliła mi niemal potroić liczbę artykułów w bazie danych (z 67 do 186). Wyniki wskazały, że efekty lat nasiennych są mocno zróżnicowane taksonomicznie (praca podsumowuje wpływ lat nasiennych na 55 gatunków ssaków i 67 ptaków). Dane wskazują, między innymi, na równie duży wpływ lat nasiennych na ptaki jak na małe ssaki. Niemniej, do tej pory to gryzonie były głównym przedmiotem badań, a nasza wiedza o bezpośrednim wpływie lat nasiennych na populacje ptaków jest znikoma. Zrozumienie roli lat nasiennych dla dynamiki populacji ptaków może być więc owocnym kierunkiem przyszłych badań.

Zebrana baza danych posłużyła do przetestowania zestawu hipotez opisujących relacje pomiędzy cechami historii naturalnej zwierząt a sposobem w jaki lata nasienne wpływają na

ich populacje (hipotezy sformułowane we wcześniejszych pracach przeglądowych: Ostfeld & Keesing, Yang *et al.* 2010). Analiza pokazała silną zależność pomiędzy wielkością miotu (jako wskaźnik tempa życia) oraz wielkością ciała (jako wskaźnik mobilności) ssaków a sposobem, w jaki lata nasienne wpływają na ich populacje. W szczególności, większe ssaki agregowały się w siedliskach bogatych w nasiona, natomiast gatunki ssaków o dużej średniej liczbie potomstwa intensyfikowały reprodukcję. Jednak żadna z tych zależności nie została znaleziona w przypadku gatunków ptaków, podkreślając potrzebę intensywniejszego ich badania w kontekście lat nasiennych.

W drugim rozdziale opisałem w jaki sposób lata nasienne wpływają na użytkowanie przestrzeni przez małe ssaki, na przykładzie myszy leśnej (*Apodemus flavicollis*) (Bogdziewicz *et al.* 2016b). Dramatyczne fluktuacje w liczebności gryzoni spowodowane latami nasiennymi są jednymi z najlepiej rozpoznanych efektów troficznych lat nasiennych (Ostfeld & Keesing 2000, Bogdziewicz *et al.* 2016a). Jednak większość prac badawczych skupia się na wpływie lat nasiennych na zagęszczenia gryzoni. Inne równie ważne efekty są słabiej poznane (Bogdziewicz *et al.* 2016a). Dlatego zbadałem w jaki sposób fluktuacje w liczebności myszy leśnej spowodowane przez lata nasienne buka (*Fagus sylvatica*) wpływają na użytkowanie przestrzeni przez gryzonia. Oryginalność tych badań leży głównie w użyciu nowej metody obliczeniowej: modeli typu CMR (capture – mark – recapture) z komponentem przestrzennym. Modele te pozwalają na rozdzielenie wpływu zagęszczenia populacji na użytkowanie przestrzeni przez zwierzęta od wpływu innych zmiennych (np. dostępności pokarmu). Problem kowariancji pomiędzy zagęszczeniem populacji i innymi zmiennymi, a więc i problem rozdzielenia tych efektów, jest nierozłącznym problemem w tego typu badaniach (Efford *et al.* 2016).

Do tej pory zakładano, że wzrost liczebności populacji spowodowany przez lata nasienne zmniejsza wielkość terytoriów ssaków (Lacher & Mares 1996, Mazurkiewicz &

Rajska-Jurgiel 1998, Stradiotto *et al.* 2009, Auger *et al.* 2016). Jednakże, w poszczególnych fazach cyklu populacji generowanego przez lata nasienne, inne zmienne (np. struktura genetyczna populacji) mogą się także zmieniać, powodując zmiany w zależności pomiędzy zagęszczeniem populacji a użytkowaniem przestrzeni. Takie zmiany mogą mieć ważne konsekwencje dla dynamiki populacji: zmiany w współdzieleniu przestrzeni zapewne przekładają się na zmiany w intensywności oddziaływań konkurencyjnych czy transmisje chorób pomiędzy osobnikami. Wyniki pracy wskazują, że zmiany w zagęszczeniu gryzoni wywołane przez lata nasienne nie wystarczą, by wytłumaczyć wariację w użytkowaniu przestrzeni przez gryzonia pomiędzy latami nasiennymi i nie-nasiennymi. W rozdziale 2 dyskutuje możliwe czynniki, które mogą być odpowiedzialne za zmiany w tej zależności na różnych etapach cyklu populacji zwierząt.

W trzecim rozdziale opisuje wpływ lat nasiennych dębu na ryzyko zarażenia boreliozą w populacji ludzi (Bogdziewicz *et al.* 2016c). Połączenie pomiędzy latami nasiennymi a ryzykiem boreliozy zostało odnalezione i jest od tamtej pory intensywnie badane we wschodnich Stanach Zjednoczonych przez grupę badawczą Richarda Ostfelda (wyniki podsumowane w Ostfeld 2010). Badacze odkryli, że dramatyczny wzrost liczebności gryzoni spowodowany przez lata nasienne zwiększa liczebność larw kleszczy przenoszących bakterię *Borrelia burgdorferi* w dwa lata po roku nasiennym. Co zaskakujące, badania te nigdy nie zostały powtórzone w innych ekosystemach. Zebrałem dane o opadzie nasion żołądzi w Polsce, liczbie przypadków boreliozy u ludzi, oraz dane z Google Trends o liczbie wyszukiwani słów kluczowych związanych z latami nasiennymi i boreliozą w przeglądarce Google (np. kleszcz, borelioza). Wyniki sugerują, że łańcuch wydarzeń łączących lata nasienne z boreliozą odkryty w USA ma miejsce również w Europie. Wskazuje to na tanie i efektywne narzędzie, które może posłużyć do przewidywania zwiększonego ryzyka choroby.

W czwartym rozdziale przedstawiam wyniki badań opisujących wpływ globalnych zmian na ekologię reprodukcji drzew, u których występują lata nasienne. Liczne badania wskazują, że globalne zmiany (takie jak ocieplenie klimatu czy zwiększające się stężenie azotu organicznego w środowisku) powodują wzrost liczby nasion produkowanych przez rośliny (np. McKone *et al.* 1998, Richardson *et al.* 2005, Overgaard *et al.* 2007, Buechling *et al.* 2016). Jednak do tej pory nie było jasne czy przekłada się to na intensywniejsze odnowienie populacji roślin (McKone *et al.* 1998). Zebrałem więc dane obserwacyjne i eksperymentalne by oszacować wpływ chronicznej depozycji azotu organicznego na reprodukcję dębu czerwonego (*Quercus rubra*). Poza zbadaniem wpływu azotu na produkcję żołędzi zbadalem również pośrednie zmiany na oddziaływaniach dębu z jego najważniejszymi konsumentami nasion (chrząszczami *Curculio* sp.) oraz roznosicielami nasion (gryzonie), a także zbadalem wpływ depozycji azotu na kiełkowanie żołędzi. Okazało się, że chroniczna depozycja azotu powoduje nawet 9-krotnie zwiększenie się liczby nasion produkowanych przez dęby. Jednocześnie jednak, nawożenie azotem spowodowało zwiększenie konsumpcji nasion przez owady, zmniejszyło wynoszenie i chowanie nasion dębu przez gryzonie, a także zmniejszyło prawdopodobieństwo kiełkowania żołędzi. Zwiększenie proporcji nasion zjadanych przez owady jest szczególnie warte podkreślenia, gdyż może to oznaczać, że globalne zmiany, które prowadzą do zwiększenia liczby nasion produkowanych przez rośliny zakłócają mechanizm nasycenia konsumentów (jeden z głównych mechanizmów selekcyjnych lat nasiennych, patrz np. Pearse *et al.* 2016). Wielu badaczy zajmujących się produkcją nasion w zmieniającym się środowisku ostrzegało, że bezpośrednio, pozytywne efekty globalnych mogą zaniknąć jeżeli oddziaływania roślin z konsumentami są również zmieniane (McKone *et al.* 1998, Richardson *et al.* 2005, Overgaard *et al.* 2007, Pearse *et al.* 2014, Koenig *et al.* 2015). W szczególności naukowcy obawiali się,

że wzrost produkcji nasion w latach nie-nasiennych może zakłócić regulację liczebności populacji konsumentów. Moje wyniki wskazują, że tak rzeczywiście jest.

Połączenie różnych efektów wpływu depozycji azotu na dęby zniwelowało bezpośredni, pozytywny efekt zwiększonej produkcji nasion. Wyniki te podkreślają jak ważne jest zrozumienie zmian w oddziaływaniach biotycznych w badaniach nad wpływem globalnych zmian na zespoły roślin. Depozycja organicznego azotu w środowisku ma miejsce w wielu ekosystemach i cały czas się powiększa (Galloway *et al.* 2004, 2008). Podobne efekty mogą więc mieć miejsce w innych systemach prowadząc do zmian w zespołach drzew.

II. Summary

Resource pulses are large-magnitude, low frequency, and short duration events of increased resource availability (Yang *et al.* 2008). Pulsed productivity affects multiple ecosystem processes, including dynamics of populations, interactions between consumers and resources, top-down and bottom-up effects in food webs, and disease prevalence (Ostfeld & Keesing 2000, Yang *et al.* 2008). Mast seeding, defined as the intermittent production of a large seed crop by a population of plants (Kelly 1994, Crone & Rapp 2014), is a resource pulse of high magnitude and worldwide occurrence (Ostfeld & Keesing 2000, Yang *et al.* 2010). Examples of spectacular variation in seed production come from all continents except Antarctica and synchronization in pulse release may extend up to thousands of kilometers (Koenig & Knops 1998, 2000, Kelly & Sork 2002, Crone, Miller & Sala 2009, Crone & Rapp 2014, Koenig *et al.* 2015).

The majority of wildlife population studies implicitly ignore effects of mast resource pulses on ecosystem processes, by using one or two years of data to make inferences on animal diets, demography, and trophic relationships. However, to the extent that wildlife population dynamics are driven by responses to pulsed resources, we need to change our perspective from one of relatively uniform conditions among years, to one of dynamic

responses to a strongly fluctuating environment (Holt 2008, Yang *et al.* 2008). Recognizing the masting-driven transient dynamics of ecosystems might help resolve numerous issues of apparently conflicting and inconclusive study results, when different studies might simply happen to be conducted at different state of the ecosystem cycle (Holt 2008, Yang *et al.* 2008). Furthermore, since masting is an inherent trait of numerous ecosystems, recognizing how it affects ecosystem functioning will increase our predictive abilities of different ecological phenomena, including those of conservation and socio-economical concern (Ostfeld & Keesing 2000, Ostfeld 2010, Yang *et al.* 2010).

In my PhD thesis I have conducted four case studies examining range of masting-driven changes in species interactions (Bogdziewicz *et al.* 2016*a,b,c,d*). In the first chapter I have conducted the meta-analysis of masting effects on vertebrates populations. Masting dynamics is largely chaotic and thus, it is difficult to trace and study (Crone *et al.* 2005, Crone & Rapp 2014, Bogdziewicz *et al.* 2016*a*, Pearse *et al.* 2016). Therefore, in order to capture as large picture of masting effects as possible, I have developed an alternative method of identifying studies of interest. In addition to traditional search of online databases, I have conducted the full-text search of all articles published in selected journals (in order to capture studies that found effects of mast seeding despite not being designed to study it). This method allowed me to almost triple the number of articles in the database (from 67 to 186). The results demonstrated that the effects of masting are more taxonomically diverse than past reviews widely recognized, and included responses of 55 species of mammals and 67 species of birds (belonging to 14 orders and 42 families). Based on this dataset, it is clear that birds are as responsive to masting as rodents. Yet, rodents received much more research attention, and our knowledge of direct effects of masting on birds is scarce. This suggests that studies explicitly examining the effects of masting on bird populations might provide a fruitful avenue for future research.

Furthermore, I used this large sample of species responses to test a hypothesis that species life history traits influence the type of response to masting (hypothesis derived from past reviews: Ostfeld & Keesing, and Yang *et al.* 2010). I have found that the type of response to mast seeding of mammals is strongly related to the species litter size (as a proxy of the pace of life) and body mass (as a proxy of mobility). In particular, larger mammals are more likely to aggregate in mast-rich habitats, while mammals of higher litter size are more likely to respond to masting through increased reproduction. In contrast, none of these relationships was found for birds. This further emphasizes that mast effects of birds need more research.

In the second chapter, I described how mast seeding affects space use of the yellow-necked mice (*Apodemus flavicollis*) (Bogdziewicz *et al.* 2016b). Large fluctuations in rodent abundance caused by mast seeding are one of the best-recognized wildlife responses to masting (Ostfeld & Keesing 2000, Bogdziewicz *et al.* 2016a). However, the vast majority of work concerns masting effects on rodent reproduction or density. Other effects, despite their potential importance, received much smaller attention (Bogdziewicz *et al.* 2016a). Thus, I have used fluctuations in the yellow-necked mouse abundance to examine how mast seeding affects space use of rodents. The fluctuations were induced by European beech (*Fagus sylvatica*) masting. The novel feature of the study is the use of spatially-explicit capture recapture models that allow separation of the effect of density on animal space use from other factors (e.g. food availability). The problem of covariation between density and other factors, and thus the issue of separating those, was the inherent obstacle of numerous past studies (Efford *et al.* 2016).

The general assumption is that the masting-mediated increase in population density decreases mammals' home range size (Lacher & Mares 1996, Mazurkiewicz & Rajska-Jurgiel 1998, Stradiotto *et al.* 2009, Auger *et al.* 2016). However, at the distinct phases of the population cycle generated by masting, other factors (e.g. kin structure) might change as well,

leading to variation in the relationship between rodent density and spatial behavior. Such effects could alter the density-home range area relationship with potential consequences for population dynamics, as differences in space sharing are likely to translate into changes in competition for resources or disease transmission. I have found that the mast-induced effects of density on mice space use are not sufficient to explain the variance in space use of rodents among mast and non-mast years. In the Chapter 2 I discuss the possible factors that might be responsible for the relationships between density and space use in different phases of mast-induced population cycle.

In the third chapter I outline the impact of oaks mast seeding on the Lyme disease risk in humans (Bogdziewicz *et al.* 2016c). The connection between acorn masting and Lyme borreliosis risk was found and intensively studied in Eastern USA by the lab of Richard Ostfeld in 1990s (summarized in Ostfeld 2010). They have found that the dramatic increase in rodent abundance caused by oak masting boost the abundance of *Borrelia burgdorferi* spirochete infested ticks two years after masting. Surprisingly, however, this connection has never been studied in other systems. I have collected the Poland-wide data on acorns crop, Lyme disease cases, and Google Trends data on human cyber-behavior, i.e. the number of search terms for “kleszcz” (tick), and “borelioza” (Lyme disease) each year. My results suggest that the ecological chain reactions found in temperate USA operates also in temperate Europe. This promises a cheap and efficient way of predicting the risk of Lyme disease.

In the fourth chapter I describe how anthropogenic environmental changes affects reproductive ecology of masting trees. Numerous studies inform that anthropogenic global changes (e.g. global warming, nitrogen deposition) drive increases in plant seed production (e.g. McKone *et al.* 1998, Richardson *et al.* 2005, Overgaard *et al.* 2007, Buechling *et al.* 2016). However, it is not clear whether this increase translates into higher plant recruitment (McKone *et al.* 1998). To test this, I have combined observational data and field experiments

to estimate the net effect of nitrogen addition on red oak (*Quercus rubra*) reproduction. In addition to evaluating the impact of N-addition on acorn production, I have also examined the indirect effects of fertilization on biotic interactions between oaks and their most important seed predators (weevils, *Curculio* sp.) and seed dispersers (rodents), and assessed germination potential of acorns produced by N-fertilized oaks. I found that nitrogen fertilization increases the production of acorns by oaks up to 9-fold. Simultaneously, however, it increased seed predation by weevils, decreased seed caching by rodents, and lowered the probability of acorn germination. The increase in weevil predation is particularly worth highlighting because it might mean that global changes that drive increase in seed production in masting plants also disrupt predator satiation. Many researchers that studied patterns of seed production in masting plants in changing environment warned that the direct positive effects of global changes might disappear if biotic interactions of plants are also altered (McKone *et al.* 1998, Richardson *et al.* 2005, Overgaard *et al.* 2007, Pearse *et al.* 2014, Koenig *et al.* 2015). In particular, increased seed production in non-mast years might disrupt the regulation of seed predators. My results provide evidence that this might be the case.

Combined effects of chronic nitrogen fertilization trumped the positive, nitrogen-mediated effect of increased seed production on oak reproduction. These results stress the importance of considering biotic interactions when evaluating the effects of global changes on plant communities. Nitrogen deposition in the environment is ubiquitous and accelerating (Galloway *et al.* 2004, 2008). Thus, similar effects as found in our model system might operate in others, resulting in alternations of tree communities.

Literatura / Literature

Auger J, Meyer SE, Jenkins SH (2016) A mast-seeding desert shrub regulates population dynamics and behavior of its heteromyid dispersers. *Ecology and Evolution* 6:2275-2296.

Bogdziewicz, M., Zwolak, R., & Crone, E. E. (2016a) How do vertebrates respond to mast seeding? *Oikos* 125:300-307.

Bogdziewicz, M., Zwolak, R., Redosh, L., Rychlik, L., & Crone, E.E. (2016b) Negative effects of density on space use of small mammals differ with the phase of the masting-induced population cycle. *Ecology and Evolution*, DOI: 10.1002/ece3.2513

Bogdziewicz, M., & Szymkowiak, J. (2016c) Oak acorn crop and Google search volume predict Lyme disease risk in temperate Europe. *Basic and Applied Ecology*, 17:300-307.

Bogdziewicz, M., Crone, E. E., Steele, M. A., & Zwolak, R. (2016d) Effects of nitrogen deposition on reproduction in a masting tree: benefits of higher seed production are trumped by negative biotic interactions. *Journal of Ecology*, DOI: 10.1111/1365-2745.12673

Buechling, A., Martin, P.H., Canham, C.D., Shepperd, W.D., & Battaglia, M.A. (2016) Climate drivers of seed production in *Picea engelmannii* and response to warming temperatures in the southern Rocky Mountains. *Journal of Ecology*, 104, 1051–1062.

Crone, E. E., Polansky, L., & Lesica, P. (2005) Empirical Models of Pollen Limitation, Resource Acquisition, and Mast Seeding by a Bee- Pollinated Wildflower. *The American Naturalist*, 166:396-408.

Crone, E. E., Miller, E., & Sala, A. (2009) How do plants know when other plants are flowering? Resource depletion, pollen limitation and mast- seeding in a perennial wildflower. *Ecology Letters*, 12:1119-1126.

Crone, E. E., & Rapp, J. M. (2014) Resource depletion, pollen coupling, and the ecology of mast seeding. *Annals of the New York Academy of Sciences*, 1322:21-34.

Efford, M. G., Dawson, D. K., Jhala, Y. V., & Qureshi, Q. (2016) Density- dependent home-range size revealed by spatially explicit capture–recapture. *Ecography*, 39:676-688.

Galloway, J.N., Dentener, F.J., Capone, D.G., Boyer, E.W., Howarth, R.W., Seitzinger, S.P. et al. (2004) Nitrogen cycles: past, present, and future. *Biogeochemistry*, 70:153–226.

Galloway, J.N., Townsend, A.R., Erisman, J.W., Bekunda, M., Cai, Z., Freney, J.R., Martinelli, L.A., Seitzinger, S.P. & Sutton, M.A. (2008) Transformation of the nitrogen cycle: recent trends, questions, and potential solutions. *Science*, 320:889–892.

Holt, R. D. (2008) Theoretical perspectives on resource pulses. *Ecology* 89:671–681.

Lacher, T.E. & Mares, M.A. (1996) Availability of resources and use of space in eastern chipmunks, *Tamias striatus*. *Journal of Mammalogy* 77:833-849.

Kelly, D. (1994) The evolutionary ecology of mast seeding. *Trends in Ecology & Evolution*, 9:465-470.

Kelly, D. & Sork, V. (2002) Mast seeding in perennial plants: why, how, where? *Annual Review of Ecology and Systematics*, 33:427–447.

Koenig, W. D. & Knops, J. M. (1998) Scale of mast-seeding and tree-ring growth. *Nature* 396: 225–226

Koenig, W. D. & Knops, J. M. (2000) Patterns of annual seed production by northern hemisphere trees: a global perspective. *American Naturalist* 155:59–69.

Koenig, W.D., Knops, J.M., Carmen, W.J. & Pearse, I.S. (2015) What drives masting? The phenological synchrony hypothesis. *Ecology*, 96:184–192.

McKone, M.J., Kelly, D. & Lee, W.G. (1998) Effect of climate change on mast-seeding species: frequency of mass flowering and escape from specialist insect seed predators. *Global Change Biology*, 4:591–596.

Mazurkiewicz, M., Rajska-Jurgiel, E. (1998) Spatial behaviour and population dynamics of woodland rodents. *Acta Theriologica* 43:137-162.

Ostfeld, R. S., & Keesing, F. (2000) Pulsed resources and community dynamics of consumers in terrestrial ecosystems. *Trends in Ecology & Evolution*, 15:232-237.

Ostfeld, R.S. (2010) *Lyme disease: the ecology of a complex system*. OUP USA.

Pearse, I. S., Koenig, W. D., & Knops, J. M. (2014) Cues versus proximate drivers: testing the mechanism behind masting behavior. *Oikos*, 123:179-184.

Overgaard, R., Gemmel, P. & Karlsson, M. (2007) Effects of weather conditions on mast year frequency in beech (*Fagus sylvatica* L.) in Sweden. *Forestry*, 80:555–565.

Pearse, I. S., Koenig, W. D., & Kelly, D. (2016) Mechanisms of mast seeding: resources, weather, cues, and selection. *New Phytologist*, in press, DOI: 10.1111/nph.14114

Richardson, S.J., Allen, R.B., Whitehead, D., Carswell, F.E., Ruscoe, W.A. & Platt, K.H. (2005) Climate and net carbon availability determine temporal patterns of seed production by *Nothofagus*. *Ecology*, 86:972–981.

Stradiotto, A., Cagnacci, F., Delahay, R., Tioli, S., Nieder, L., Rizzoli, A. (2009) Spatial organization of the yellow-necked mouse: effects of density and resource availability. *Journal of Mammalogy* 90:704-714.

Yang, L. H., Bastow, J. L., Spence, K. O., & Wright, A. N. (2008) What can we learn from resource pulses. *Ecology*, 89:621-634.

Yang, L. H., Edwards, K. F., Byrnes, J. E., Bastow, J. L., Wright, A. N., & Spence, K. O.
(2010) A meta- analysis of resource pulse–consumer interactions. *Ecological Monographs*,
80: 125-151.