

Depredación de semillas de *Sorbus aucuparia* L. (Rosaceae) por *Argyresthia conjugella* Zell. (Lepidoptera, Yponomeutidae) en el noroeste de España

Seed predation of *Sorbus aucuparia* L. (Rosaceae) by *Argyresthia conjugella* Zell. (Lepidoptera, Yponomeutidae) in the northwest of Spain

BRAIS MAÑÁ VARELA

A Devesa nº6, Cacheiras-Teo, Galicia, España
brais.mana@gmail.com

(Recibido: 03/11/2015; Aceptado 08/03/2016; Publicado on-line: 31/03/2016)

Resumen

En octubre de 2013 se estudiaron 30 individuos de serbal (*Sorbus aucuparia* L.) localizados en tres lugares distintos de Pedrafito do Cebreiro (Lugo, Galicia, España) durante su fructificación. En cada una de las poblaciones, se realizaron una serie de medidas de los rasgos de cada uno de los árboles estudiados y de las características del ambiente de cada población, para tratar de encontrar los factores responsables de las variaciones en la tasa de depredación de semillas por *Argyresthia conjugella* Zell. (Lepidoptera, Yponomeutidae).

Se encontró que la tasa de depredación afectó de media al 18,78% de los frutos producidos. Esta tasa estuvo principalmente relacionada con dos variables: la distancia a los 5 serbales más próximos y el tamaño de cada individuo. Se concluye, entonces, que la agrupación de individuos puede resultar en un perjuicio (atraer a mayor número de depredadores) para la especie. Dado que la dispersión de semillas de esta especie por las aves frugívoras se ha relacionado con la abundancia de frutos a escala local, se sugiere que el resultado final de estas dos interacciones (antagonista y mutualista) dependerá de la magnitud relativa de ambos efectos.

Palabras clave: *Sorbus aucuparia*, *Argyresthia conjugella*, depredación, noroeste de España

Abstract

Thirty individuals of rowan (*Sorbus aucuparia* L.), located in three different environments of Pedrafito do Cebreiro (Lugo), were studied in October during their fructification. In each population, a series of measures of the trees were performed. In addition, we measured some environmental traits of the populations, to try to find the responsible factors of the variations in seed predation rate by *Argyresthia conjugella* Zell. (Lepidoptera, Yponomeutidae) in this area.

It was found that the predation rate affected, in mean, to the 18.78 % of the total crop. This rate was mainly related to two variables: the distance to the five closest rowans and the size of each tree. It is concluded, that the grouping of individuals can result in a damage (attract more predators) for the specie.

Keywords: *Sorbus aucuparia*, *Argyresthia conjugella*, predation, NW Spain

INTRODUCCIÓN

El potencial reproductivo de una planta puede verse afectado por factores muy diversos desde la

floración hasta la dispersión de las semillas. Estos factores pueden estar relacionados tanto con los rasgos de cada individuo (edad, tamaño, cosecha, etc.) como con factores ambientales (disponibilidad

de nutrientes, agua, luz, competencia por polinizadores o dispersantes, etc.). Además, el potencial reproductivo depende de otros organismos que interactúan con la planta, como son los parásitos y los depredadores de semillas. La depredación de semillas reduce el número de semillas viables y, por tanto, tiene un gran impacto en la ecología de la especie y en su evolución (CRAWLEY 2000; LECK, 2012). Esta interacción puede ser pre-dispersiva, cuando ocurre en la planta antes de la dispersión, y post-dispersiva, cuando se produce una vez que la semilla se separa de la planta madre.

Entre los factores que afectan a la depredación de semillas, las características del hábitat (altitud, pendiente, humedad del suelo, presencia de otros individuos, etc.) y de la vegetación circundante a escala local, pueden jugar un papel muy importante, ya que determinan la calidad del ambiente y la facilidad con la que puede desarrollarse una determinada comunidad de depredadores (CRAWLEY, 2000; GARCÍA *et al.*, 2000; SANGUINETTI & KITZBERGER, 2009; MEISS *et al.*, 2010). En general, aquellos sistemas manejados por el hombre y, por tanto, carentes de vegetación natural y con hábitats más simples, favorecen altas tasas de infección (MELLANED *et al.*, 2007; NAVNTOFT *et al.*, 2009; ALBRECHT *et al.*, 2012).

Entre las características que influyen en la variación de las tasas de depredación figuran los rasgos propios de la especie (por ejemplo, número y tamaño medio de las semillas y origen) y rasgos propios del individuo dentro de la población (por ejemplo, edad y cosecha). En primer lugar, se ha observado que la depredación es más intensa en las especies que producen semillas de pequeño tamaño frente a aquellas que producen semillas más grandes (ERIKSSON & ERIKSSON, 1997; MOLES *et al.*, 2003; GÓMEZ, 2004; MARON *et al.*, 2012). Además, el origen de la planta también es un factor importante a tener en cuenta, pues las plantas exóticas están sometidas a una menor tasa de depredación que las plantas nativas, lo que favorece la colonización de nuevos ambientes (SHAHID *et al.*, 2009; MARON *et al.*, 2012). Aun así, numerosos estudios apuntan a que el factor más importante en la depredación es el tamaño de la cosecha y su variabilidad en el tiempo (SPERENS, 1997; CRAWLEY *et al.*, 2000; GUITIÁN *et al.*, 2000; LI & ZHANG, 2007; ALBRECHT *et al.*, 2012, entre otros). Aunque

los individuos con cosechas copiosas presentan mayores pérdidas que aquellos con cosechas más bajas, la mayor abundancia de frutos puede saciar a los depredadores, lo que permite salvar parte de las semillas. En especial, si al hecho de producir una gran cosecha se le suma una variación temporal y sincrónica de la misma entre los individuos de una población (fenómeno conocido como “*masting*”), el número de semillas que escapa a la depredación será mucho mayor (KELLY & SORK, 2002; KOBRO *et al.*, 2004; TACHIKI & IWASA, 2010).

Sorbus aucuparia Linnaeus, 1753 (*Rosaceae*) es un árbol que se distribuye por toda Europa. En el sur del continente, vive por encima de los 900 m, principalmente en hábitats húmedos y poco calurosos con suelos bien drenados. En la dispersión de sus semillas presentan gran relevancia las aves de la familia *Turdidae*. Sus principales depredadores en Europa son las larvas de *Argyresthia conjugella* Zeller, 1839 (Lepidoptera, *Yponomeutidae*) y las aves granívoras (especialmente de la familia *Fringillidae*).

Los estudios realizados sobre *S. aucuparia*, muestran que los dos factores de mayor importancia en la depredación de semillas son la cosecha de la planta, en la que influye tanto la abundancia de frutos producidos como su variación numérica a lo largo de los años y, en el caso de *A. conjugella*, la cantidad de compuestos volátiles atrayentes emitidos por la planta (KOBRO, 2003; SATAKE *et al.*, 2004; BENGTTSSON *et al.*, 2006; PÍAS & GUITIÁN 2006; KNUDSEN *et al.*, 2008; ZYWIEK *et al.*, 2013). Por otro lado, los estudios de mutualismos de dispersión de semillas muestran que los frugívoros son capaces de rastrear la abundancia de frutos en el paisaje, de tal modo que mayores concentraciones de frutos significarían más opciones de ser localizados y, consecuentemente, una mayor cantidad de semillas movilizadas (HERRERA *et al.*, 1994; GUITIÁN *et al.*, 2000; ALBRECHT *et al.*, 2012; MUNILLA & GUITIÁN, 2012). Así, el resultado conjunto de las interacciones mutualistas y antagonistas, dependerá de la intensidad de cada uno de los efectos. O lo que es lo mismo, la ventaja de producir muchos frutos o de formar agrupaciones entre individuos podría no ser siempre beneficiosa para mejorar la dispersión de la planta.

Los objetivos que se persiguen en este estudio son: (1) Determinar la cuantía de semillas depreda-

das por *A. conjugella* en tres poblaciones de árboles del noroeste de la península ibérica y (2) Descubrir qué características, bien de los individuos o bien del ambiente, son responsables de una mayor o menor tasa de depredación. De entre los factores ambientales, prestaremos especial atención al grado de agregación de los individuos en la población.

MATERIAL Y MÉTODOS

Las especies

S. aucuparia es un árbol caducifolio, monoico, que generalmente no supera los 15 m de altura. Su rango de distribución está limitado por las temperaturas veraniegas cálidas acompañadas de estrés hídrico, lo que determina su presencia en Europa (PIAS, 2005). Presenta un rango de hábitats amplio, ocupando desde tierras llanas y bajas hasta laderas de montañas rocosas y acantilados. En cuanto a su fenología, la floración es sincrónica, con una elevada producción de flores en un corto período de tiempo, asociada con un espectro variado de polinizadores (RASPE *et al.*, 2000; PIAS, 2005). La fructificación y consecuente producción de semillas es sincrónica y la cosecha es muy variable a lo largo de los años (“*mast seeding*”: HERRERA *et al.*, 1998; KELLY & SORK, 2002; PIAS, 2005). Este comportamiento podría estar favorecido selectivamente cuando la sincronía aumenta el éxito de la planta, por ejemplo, saciando a los predadores de semillas de serbal (KOBRO *et al.*, 2003; TACKICHI & IWASA, 2010; ZYWIEK *et al.*, 2013). La señal de sincronía es la temperatura, y las especies con “*mast seeding*” pueden variar el número de frutos de acuerdo con la diferencia de temperatura entre los dos años de crecimiento anteriores a un determinado evento de fructificación (KELLY *et al.*, 2013). No obstante, otros factores como la edad de la planta o la disponibilidad de recursos, también influyen en la cantidad de frutos producidos (SATAKE & IWASA, 2000; KELLY & SORK, 2002). Los frutos son de tipo pomo, olorosos y de color rojo-anaranjado cuando maduran. Contienen de 1 a 8 semillas y una pulpa rica en fibra e hidratos de carbono (GUITIÁN *et al.*, 2000; RASPE *et al.*, 2000).

A. conjugella es la especie que, con diferencia, produce las mayores pérdidas del potencial repro-

ductivo de la planta (GUITIÁN *et al.*, 2000; PIAS, 2005). Aunque *S. aucuparia* es su hospedador principal, los adultos de *A. conjugella* también infectan los frutos del manzano (*Malus domestica* L.). En julio, tras la búsqueda de hospedadores adecuados para el desarrollo de sus larvas, tiene lugar la puesta de los huevos en los frutos de serbal. Cada hembra deposita entre 10 y 30 huevos, cada uno de ellos en el interior de un fruto inmaduro. Después de 2 semanas, nace una larva que se abre paso a través del fruto hasta llegar a los carpelos, donde se alimenta de las semillas. A finales de agosto/principios de septiembre, la larva abandona el fruto para pupar en el suelo, bajo el árbol (KOBRO *et al.*, 2003; PIAS *et al.*, 2007; ZYWIEK *et al.*, 2013). Estas larvas pueden ser atacadas por una avispa parasitoide, *Microgaster politus* Marshall, 1885 (Hymenoptera, *Braconidae*), que introduce sus huevos en el interior de las larvas mientras permanecen dentro de los frutos, actuando así como regulador de las poblaciones del depredador (SATAKE *et al.*, 2004).

Área de estudio

El presente estudio fue realizado en el municipio de Pedrafita do Cebreiro (Lugo). Esta localidad se encuentra situada en una zona de media montaña, en el extremo occidental de la Cordillera Cantábrica. Presenta un clima oceánico de montaña, con una temperatura media anual de 8°C y una precipitación de 2040 mm. La comarca está ocupada por matorrales, bosque autóctono y repoblaciones de *Pinus sylvestris* L. entre parcelas dedicadas a pastos y cultivos de montaña. La localidad de O Cebreiro (población P1 en adelante, 1255 m), está rodeada por un abundante bosque caracterizado por la presencia de *Pinus sylvestris* L., *Fagus sylvatica* L., *Quercus robur* L., *Betula alba* L., *Ilex aquifolium* L., y *Taxus baccata* L. Distintos tipos de matorral, como retamas (*Genista florida* subsp. *polygaliphylla* L.), escobas (*Cytisus multiflorus* L'Her., *Cytisus scoparius* L.) y brezos (*Erica spp.*) cubren también grandes extensiones. En la localidad de Barxamaior (poblaciones P2 y P3 en adelante, 1160 m), dominan los prados y campos de cultivo y los serbales marcan los límites de las parcelas, junto con otras especies arbustivas como tojos (*Ulex europaeus* L.), brezos (*Erica arborea* L.) y algunas especies de escobas (*Cytisus spp.*).

Métodos

El trabajo de campo se desarrolló el 10 de octubre del 2013. En esta fecha, ya se ha producido la infección por *A. conjugella* de los frutos del serbal, los cuales están lo suficientemente desarrollados como para poder observar las marcas que dejan las larvas al abandonarlos, una vez se han alimentado de sus semillas.

Se seleccionaron aleatoriamente 30 ejemplares de *S. aucuparia* (10 en la P1, 10 en la P2 y 10 en la P3), se tomaron las coordenadas y la altitud de cada uno de los árboles mediante GPS, y se midió el perímetro del tronco principal a la altura del pecho (en adelante PAP) y la distancia a los 5 serbales con fruto más próximos. Además, se midió la estructura de la vegetación circundante al árbol usando una pértiga con tres intervalos de altura (20, 100 y 300 cm) en 5 puntos seleccionados aleatoriamente, por la posible importancia de la cobertura de vegetación en la supervivencia de las larvas de *A. conjugella*, en el momento que descienden al suelo.

Asimismo, se seleccionó una rama de cada árbol (170-650 frutos/rama) y se realizó un recuento del número de frutos sanos, podridos y afectados por *A. conjugella*. Por último, se extrajeron 5 corimbos de otras ramas localizadas a diferentes alturas, para estudiar el tamaño de los frutos y la tasa de depredación en el laboratorio.

Para estimar la magnitud de las cosechas se fotografiaron los árboles desde uno de los lados con una cámara digital y posteriormente se contaron los frutos en la pantalla de un ordenador, estimándose la cosecha total como el doble de los frutos contados en la fotografía.

En el laboratorio, se realizó un recuento del número de frutos sanos, podridos y afectados por *A. conjugella* en cada uno de los corimbos. Posteriormente, se escogieron diez frutos al azar de cada corimbo y se midieron con un calibre de precisión 0,01 mm. Además, se realizó un recuento del número de semillas por fruto y una evaluación de la presencia de la larva utilizando una lupa (20/40 X).

Los valores medios del tamaño de fruto y del número de semillas por fruto se compararon mediante ANOVA de un factor. La relación entre las distintas variables tomadas para los individuos y el tamaño del fruto y el número de semillas se

evaluó mediante coeficientes de correlación de Pearson. La relación entre las variables medidas se estimó mediante Modelos Lineales Generalizados (GZLM, Paquete Estadístico IBM- SPSS 20). En el primer modelo se introdujeron como predictores todas las variables medidas en el campo y en el laboratorio (cosecha, distancia a los 5 serbales más cercanos, perímetro del árbol, número de frutos por corimbo, tamaño medio de los frutos y número de semillas) y el factor población. Posteriormente, en los sucesivos modelos, se fueron eliminando las variables o factores que no eran estadísticamente significativos ($P > 0,05$). El modelo se construyó con una función de enlace lineal.

RESULTADOS

Características de las cosechas y de los frutos, fenología de maduración y consumo

El tamaño de cosecha resultó ser muy variable entre los distintos ejemplares seleccionados. La mayor parte de ellos presentaron cosechas comprendidas entre los 5.000 y los 25.000 frutos. En general, los serbales de las poblaciones P2 y P3 de la zona ocupada con prados y cultivos presentaron cosechas más elevadas que la población de bosque (P1). En cuanto al tamaño de los frutos, el valor medio fue de 7,98 mm (dt: 0,94; rango: 5-11 mm), existiendo diferencias significativas entre los distintos ejemplares ($F = 33,20$; $P < 0,01$). El número medio de semillas por fruto fue de 3,23 (dt: 1,54; rango: 1-8 semillas), observándose también diferencias significativas entre los distintos individuos ($F = 9,61$; $P < 0,01$). No se encontró ninguna relación entre los rasgos de los individuos y el tamaño medio del fruto o el número medio de semillas/fruto de cada individuo.

Depredación de semillas

El porcentaje de depredación por las larvas de *A. conjugella* fue sobrestimado, en la mayor parte de los casos, en los muestreos realizados en el campo frente a los valores que han sido hallados en el laboratorio, sin que exista correlación entre ambas estimas para los 30 árboles de estudio (r

= 0,16; $P > 0,05$). Al contrario que los resultados obtenidos en el campo, los valores de depredación hallados en el laboratorio muestran que en ningún caso se supera el 30% de infección, y que su valor medio oscila en torno al 19% (Fig. 1).

El mejor GZLM mostró únicamente dos variables como predictores del porcentaje de infección causada por *A. conjugella*, la distancia a los 5 serbales con fruto más próximos y el perímetro de los árboles (tabla 1). La relación entre dicho porcentaje y las dos variables fue negativa en ambos casos y más importante en el caso de la proximidad a otros serbales (Fig. 2). Por tanto, la tasa de infección resultó menor en los árboles más aislados y en los árboles de mayor tamaño.

DISCUSIÓN

S. aucuparia produce cosechas muy dispares a lo largo de los años, lo que constituye un rasgo

común en los árboles que presentan fructificación de tipo “masting” (RASPÉ *et al.*, 2000; KOBRO *et al.*, 2003; TACHIKI & IWASA, 2010; ZYWIEC *et al.*, 2013, entre otros). En este estudio se investigan algunos de los factores que influyen en el éxito

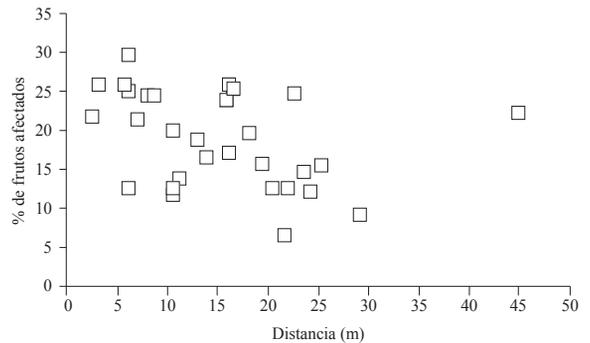


Figure 2. Relationship between the percentage of infected fruits by *Argyresthia conjugella* and the average distance to the 5 closest fruited trees (n = 30).

Figura 2. Relación entre el porcentaje de semillas depredadas por *Argyresthia conjugella* y la distancia media a los 5 serbales con fruto más próximos (n=30).

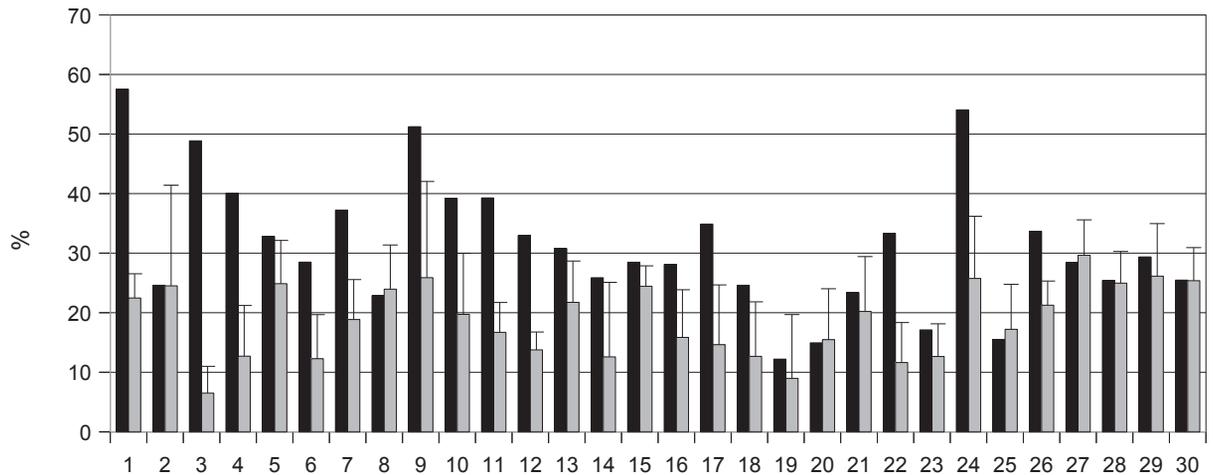


Figure 1. Percentage of infected fruits by *Argyresthia conjugella* obtained from field (black) and laboratory (grey) database in each tree. For laboratory samples mean values and standard deviations are given.

Figura 1. Porcentaje de frutos infectados por *Argyresthia conjugella* obtenido a partir de los datos de campo (negro) y de laboratorio (gris) en cada uno de los árboles. Para las muestras analizadas en el laboratorio se dan los valores de las medias y desviaciones típicas.

Origen	B	Chi-cuadrado de Wald	Grados de libertad	Significación
Perímetro	-0,012	5,212	1	P = 0,022
Distancia a los 5 serbales más próximos	-0,278	6,795	1	P= 0,009

Table 1. Results obtained from the Lineal Generalized Model.
Tabla 1. Resultados obtenidos del Modelo Lineal Generalizado.

reproductivo de *S. aucuparia* a una escala temporal muy corta y en un año en el que la fructificación de esta especie ha sido muy abundante en toda la parte occidental de la Cordillera Cantábrica (J. Guitián, *com. pers.*). Por lo tanto, nuestras conclusiones pueden ser diferentes de las obtenidas en años de fructificación muy baja.

En primer lugar, se determinó que las cosechas de serbal también son extremadamente variables entre poblaciones e individuos en un mismo período reproductivo. Esta variación va a tener importantes implicaciones en las interacciones de la planta, y se ha relacionado con diferencias en las condiciones climáticas y disponibilidad de recursos que pudo sufrir cada población o con la diferente gestión de los mismos, hecho que varía en función de la edad del individuo (SATAKE & IWASA; 2000; KELLY & SORK, 2002; PÍAS, 2005; APARICIO *et al.*, 2013). Los resultados muestran que las diferencias en las cosechas han sido muy marcadas entre la población de bosque (P1) y las situadas entre campos de cultivo y pastizales (P2 y P3). Los individuos de P2 y P3 pueden beneficiarse de labores de abonado dirigidos a los suelos colindantes, así como de siegas y desbroces para el cuidado de los cultivos, lo que proporciona a los árboles de los lindes más nutrientes y elimina competidores potenciales. Por otro lado, y al margen de los distintos tratamientos dados al medio, las condiciones geomorfológicas y micro-climáticas son también muy diferentes en ambos lugares. Mientras que P1 ocupa una zona más elevada, húmeda, y está situada sobre una ladera abrupta orientada al norte, las condiciones de P2 y P3 son las opuestas (zona menos elevada, más seca y de menor pendiente). Estas diferencias pudieron afectar a la disponibilidad y capacidad de retención de agua y nutrientes, reflejándose en variaciones en el tamaño de las cosechas.

En cuanto al tamaño del fruto y al número medio de semillas por fruto, se encontraron diferencias significativas entre los distintos ejemplares. PÍAS (2005) establece que las diferencias encontradas en el tamaño del fruto están influenciadas tanto por factores abióticos como por la edad del árbol, pero este estudio revela que el tamaño de los frutos no muestra ninguna relación con el perímetro (PAP), lo que sugiere que las condiciones ambientales serían más relevantes en este caso. Respecto al número medio de semillas por fruto, los valores obtenidos

son similares a los recogidos por PÍAS (2005) para poblaciones de serbal cercanas a nuestra área de estudio, con una mayoría de frutos que tienen entre 3 y 5 semillas. En la variación de este rasgo, varios autores han destacado la responsabilidad de factores genéticos frente a otros factores (recursos, edad de los árboles, etc: SPERENS, 1997; HERRERA *et al.*, 1998). En nuestro caso, tanto el tamaño del fruto como el número de semillas por fruto no estuvieron relacionados con la tasa de depredación mediada por *A. conjugella*, descartando la hipótesis de que, en el momento de la puesta, las mariposas adultas seleccionasen los árboles en función del número de semillas por fruto, lo que podrían hacer indirectamente a través de su tamaño. En relación con esta cuestión, hemos encontrado que, en la mayoría de los casos, las larvas abandonan los frutos después de consumir únicamente una o dos semillas, lo que sugiere que podrían saciarse sin necesidad de consumir todos los recursos de cada uno de los frutos.

Si bien es cierto que *S. aucuparia* pierde la mayoría del potencial reproductivo antes de que el fruto inicie su desarrollo (PÍAS & GUITIÁN, 2006), las pérdidas debidas a interacciones antagonistas, principalmente las causadas por *A. conjugella*, también son importantes una vez han cuajado los frutos. En este estudio, las larvas de *A. conjugella* tuvieron una tasa media de depredación del 18,78% respecto al total de la cosecha, sin que se superara en ningún caso el 30%. Estos valores son muy similares a los obtenidos en localidades del norte de Europa en años con cosechas elevadas (KOBRO *et al.* 2003; SATAKE *et al.*, 2004; ZYWIEC *et al.*, 2013). Los porcentajes de depredación pueden ser medidos tanto en el campo como en el laboratorio; no obstante, debido a la mayor precisión en su escrutinio, los valores de depredación hallados en el laboratorio deben considerarse más fiables. Así, en este estudio también se probó que el error que se puede cometer en la estima del daño producido por las larvas, mediante la inspección de las ramas en el campo, puede ser muy elevado, con valores muy dispares y débilmente correlacionados respecto a los obtenidos en el laboratorio.

La cuestión central planteada en este estudio ha sido tratar de analizar el papel relativo de los rasgos de los árboles y del ambiente en la variación del nivel de depredación. El porcentaje de infección

de *A. conjugella*, mostró únicamente una relación clara con la distancia a los 5 serbales con fruto más cercanos y con el perímetro de los árboles de estudio. Se sugiere que los adultos de *A. conjugella* se ven más atraídos por serbales próximos entre sí, es decir, por grandes concentraciones de frutos (semillas), lo que favorecería la supervivencia de las larvas incluso (y especialmente) en aquellos años en los que la cosecha es muy baja. Además, los árboles más grandes, productores de cosechas más copiosas, libran a un mayor porcentaje de sus frutos de los ataques de las larvas. Estos resultados estarían en la línea de las interpretaciones que diversos autores han hecho del fenómeno “masting” como estrategia para saciar a los depredadores (KOBRO *et al.* 2003; SATAKE *et al.* 2004; PÍAS *et al.* 2007; ZYWIEK *et al.*; 2013).

En conclusión, el grado de depredación de semillas causado por *A. conjugella* es bastante elevado en años de fructificación abundante. Se observó además que la distribución espacial de los árboles en el entorno y el perímetro del árbol presentan una mayor influencia en la tasa de infección que otros caracteres estudiados, como pueden ser la vegetación circundante al árbol, el número de frutos por corimbo, el número de semillas por fruto, etc. En definitiva, en este estudio se pone de manifiesto la atracción del microlepidóptero por las grandes concentraciones de frutos, probablemente por tratarse de los lugares más seguros para la alimentación y crecimiento de las larvas.

AGRADECIMIENTOS

En primer lugar, agradezco a Jose Guitián el gran trabajo y esfuerzo que desempeñó en la dirección de este estudio. Por otra parte, agradezco también la colaboración de Miguel Álvarez en el trabajo de campo y la ayuda prestada por Luis Salaverri tanto en la identificación de las aves como en la toma de datos.

REFERENCIAS

APARICIO, A., BERENS, D., MÜLLER, J. & FARWIG, N. (2013) Resources determine frugivore assemblages and fruit removal along an elevational gradient. *Acta Oecologica*, 52: 45-49

- ALBRECHT, J., NEUSCHULZ, E. L. & FARWIG, N. (2012). Impact of habitat structure and fruit abundance on avian seed dispersal and fruit predation. *Basic and Applied Ecology*, 13: 347-354.
- BENGTSSON, M., JAASTAD, G., KNUDSEN, G., KOBRO, S., BÄCKMAN, A. C., PETTERSON, E. & WITZGALL, P. (2006). Plant volatiles mediate attraction to host and non-host plant in apple fruit moth, *Argyresthia conjugella*. *Entomologia Experimentalis et Applicata*, 118: 77-85.
- CRAWLEY, M. J. (2000). Seed predators and plant population dynamics. *Seeds: the ecology of regeneration in plant communities*. Wallingford, UK: CABI Publishing.
- ERIKSSON, A. & ERIKSSON, O. (1997) Seedling recruitment in semi-natural pastures: the effects of disturbance, seed size, phenology and seed bank. *Nordic Journal of Botany*, 17: 469-482.
- GARCÍA, D., ZAMORA, R., GÓMEZ, J. M., JORDANO, P. & HODAR, J. A. (2000). Geographical variation in seed production, predation and abortion in *Juniperus communis* throughout its range in Europe. *Journal of Ecology*, 88: 435-446.
- GÓMEZ, J. M. (2004). Bigger is not always better: conflicting selective pressures on seed size in *Quercus ilex*. *Evolution*, 58: 71-80.
- GUITIÁN, J., GUITIÁN, P., MUNILLA, I., GUITIÁN, J., BERMEJO, T., LARRINAGA, A. R., NAVARRO, L. & LÓPEZ, B. (2000). *Zorzales, espinos y serbales. Un estudio sobre el consumo de frutos silvestres de las aves migradoras en la costa occidental europea*. Servicio de publicaciones, Universidade de Santiago de Compostela. España.
- HERRERA, C. M., JORDANO, P., LÓPEZ-SORIA, L. & AMAT, J. A. (1994). Recruitment of a mast-fruiting, bird-dispersed tree: bridging frugivore activity and seedling establishment. *Ecological Monographs*, 64: 315-344.
- HERRERA, C. M., JORDANO, P., GUITIÁN, J. & TRAVESET, A. (1998). Annual variability in seed production by woody plants and the masting concept: reassessment of principles and relationship to pollination and seed dispersal. *The American Naturalist*, 152: 576-594.
- KELLY, D., & SORK, V. L. (2002). Mast seeding in perennial plants: why, how, where? *Annual Review of Ecology and Systematics*, 33: 427-447.
- KELLY, D., GELDENHUIS, A., JAMES, A., PENELOPE, E., PLANK, M. J., BROCKIE, R. E. & BYROM, A.

- E. (2013). Of mast and mean: differential temperature cue makes mast seeding insensitive to climate change. *Ecology Letters*, 16: 90-98.
- KNUDSEN, G. K., BENGTSSON, M., KOBRO, S., JAASTAD, G., HOFVANG, T. & WITZGALL, P. (2008). Discrepancy in laboratory and field attraction of apple fruit moth *Argyresthia conjugella* to host plant volatiles. *Physiological Entomology*, 33 (1): 1-6.
- KOBRO, S., SOREIDE, L., DJONNE, T., JAASTAD, G. & WITZGALL, P. (2003). Masting of rowan *Sorbus aucuparia* L. and consequences for the apple fruit moth *Argyresthia conjugella* Zeller. *Population Ecology*, 45: 25-30.
- LECK, M. A. (2012). Ecology of soil seed banks. *Elsevier*.
- LI, H. & ZHANG, Z. (2007). Effects of mast seeding and rodent abundance on seed predation and dispersal by rodents in *Prunus armeniaca* (Rosaceae). *Forest Ecology and Management*, 242: 511-517.
- MARON, J. L., PEARSON, D. E., POTTER, T. & ORTEGA, Y. K. (2012). Seed size and provenance mediate the joint effects of disturbance and seed predation on community assembly. *Journal of Ecology*, 100: 1492-1500.
- MEISS, H., LE LAGADEC, L., MUNIER-JOLAIN, N., WALDHARDT, R. & PETIT, S. (2010). Weed seed predation increases with vegetation cover in perennial forage crops. *Agriculture, Ecosystems & Environment*, 138: 10-16.
- MELLANED, F. D., SMITH, R. G., DAUER, J. T. & FOX, T. B. (2007). Impact of agricultural management on carabid communities and weed seed predation. *Agriculture, Ecosystems & Environment*, 118: 49-54.
- MOLES, A. T., WARTON, D. I. & WESTOBY, M. (2003). Do small-seeded species have higher survival through seed predation than large-seeded species? *Ecology*, 84: 3148-3161.
- MUNILLA, I. & GUITIÁN, J. (2012). Numerical response of Bullfinches *Pyrrhula pyrrhula* to winter seed abundance. *Ornis Fennica*, 89: 197-205.
- NAVNTOFT, S., WRATTEN, S. D., KRISTENSEN, K. & ESBJERG, P. (2009). Weed seed predation in organic and conventional fields. *Biological Control*, 49: 11-16.
- PÍAS, B. (2005). Biología predispersiva de *Sorbus aucuparia* L. (Rosaceae). Tesis doctoral, Universidad de Santiago, Santiago de Compostela.
- PÍAS, B. & GUITIÁN, P. (2006). Breeding system and pollen limitation in the masting tree *Sorbus aucuparia* L. (Rosaceae) in the NW Iberian Peninsula. *Acta Oecologica*, 29: 97-103.
- PÍAS, B., SALVANDE, M., & GUITIÁN, P. (2007). Variation in predispersal losses in reproductive potential in rowan (*Sorbus aucuparia* L., Rosaceae) in the NW Iberian Peninsula. *Plant Ecology*, 118: 191-203.
- RASPÉ, O., FINDLAY, C. & JACQUEMART, A. L. (2000). *Sorbus aucuparia* L. *Journal of Ecology*, 88: 910-930.
- SANGUINETTI, J. & KITZBERGER, T. (2009). Efectos de la producción de semillas y la heterogeneidad vegetal sobre la supervivencia de semillas y el patrón espacio-temporal de establecimiento de plántulas en *Araucaria araucana*. *Revista Chilena de Historia Natural*, 82 (3): 319-335.
- SATAKE, A., BJORNSTAD, N.O. & KOBRO, S. (2004). Masting and trophic cascades: interplay between rowan trees, apple fruit moth, and their parasitoid in southern Norway. *Oikos*, 104: 540-55
- SATAKE, A. & IWASA, Y. (2000). Pollen-coupling of forest trees: forming synchronized and periodic reproduction out of chaos. *Journal of Theoretical Biology*, 203: 63-84.
- SPERENS, U. (1997). Fruit production in *Sorbus aucuparia* L. (Rosaceae) and pre-dispersal seed predation by the apple fruit moth (*Argyresthia conjugella* Zell.). *Oecologia*, 110: 368-373.
- SHAHID, A., GARNEAU, D. E. & MCCAY, T.S. (2009). Selection of seeds of common native and non-native plants by granivorous rodents in the northeastern United States. *American Midland Naturalist*, 162: 207-212.
- TACHIKI, Y. & IWASA, Y. (2010). Both seedling banks and specialist seed predators promote the evolution of synchronized and intermittent reproduction (masting) in trees. *Journal of Ecology*, 98: 1398-1408.
- ZYWIEC, M., HOLEKSA, J., LEDWÓN, M. & SEGET, P. (2013). Reproductive success of individuals with different fruit production patterns. What does it mean for the predator satiation hypothesis? *Oecologia*, 172: 461-467.