

# PRODUCCIÓN DE PIÑAS Y CICLOS DE COSECHAS EN *ABIES PINSAPO* BOISS.

por

MONTSERRAT ARISTA & SALVADOR TALAVERA\*

## Resumen

ARISTA, M. & S. TALAVERA (1995). Producción de piñas y ciclos de cosechas en *Abies pinsapo* Boiss. *Anales Jard. Bot. Madrid* 53(1): 5-12.

En este trabajo se presentan datos de producción de piñas y porcentajes de fructificación, desde 1990 a 1993, de tres bosques de *Abies pinsapo* del sur de España (Sierra de Grazalema, Sierra de las Nieves y Sierra Bermeja). Además se muestran datos de depredación de las piñas y se expone el patrón de producción de cosechas durante los últimos 12 años. Durante este período, los bosques de pinsapos florecieron en años alternos y ocasionalmente lo hicieron durante dos años consecutivos. Durante el período 1990-1993, los árboles solo produjeron piñas en 1991 y 1992. Los porcentajes de fructificación se mostraron irregulares entre años y entre poblaciones, siendo siempre superiores los de 1992 a los de 1991 y los de la Sierra de las Nieves y Sierra Bermeja a los de la Sierra de Grazalema. El predador más importante encontrado en las piñas de pinsapo fue *Dyorictria aulloi*, el cual atacó una media por árbol del 16% de la cosecha de piñas en 1991.

Palabras clave: *Pinaceae*, *Abies pinsapo*, ciclos-cosechas, depredación de piñas, fructificación, abeto mediterráneo.

## Abstract

ARISTA, M. & S. TALAVERA (1995). Cone production and cone crop pattern in *Abies pinsapo* Boiss. *Anales Jard. Bot. Madrid* 53(1): 5-12 (in Spanish).

Cone production and fruit set from 1990 to 1993 in three *Abies pinsapo* forests of southern Spain were studied. Cone predation data and cone crop production during the last 12 years are also shown. During this period, the pinsapo trees flowered in alternate years and occasionally in two consecutive years. In the period 1990-1993 the trees produced cones only in 1991 and 1992. Fruit set was very irregular between years and between populations. The fruit set was consistently higher in 1992 than in 1991, and greater among pinsapo trees of the Sierra de las Nieves and Sierra Bermeja relative to Sierra de Grazalema trees. *Dyorictria aulloi* was the most important predator of pinsapo cones. This *Lepidoptera* destroyed an average of 16% of cones per tree in 1991.

Key words: *Pinaceae*, *Abies pinsapo*, crop-pattern, cone-predation, fruit set, mediterranean fir.

## INTRODUCCIÓN

*Abies pinsapo* Boiss. (*Pinaceae*) es una especie mediterránea con un ciclo reproductivo de un año. Las yemas de los conos femeninos y masculinos se diferencian cuando finaliza la elongación de los nuevos tallos, a finales de

verano o principios de otoño. Tras un período de dormancia invernal, las yemas comienzan a elongarse. A comienzos de la primavera tienen lugar la floración y la polinización, y dos meses después la fecundación. Las semillas completan su desarrollo en verano y se dispersan en otoño (ARISTA & TALAVERA, 1994b).

\* Departamento de Biología Vegetal y Ecología, Universidad de Sevilla. Apartado 1095. E-41080 Sevilla.

Este ciclo reproductor es muy similar al de otros abetos, en alguno de los cuales se han descrito ritmos supraanuales en la producción de piñas (EIS, 1970; SINGH & OWENS, 1981, 1982; POWELL, 1970; OWENS & MOLDER, 1977). Debido a que la diferenciación de las yemas florales tiene lugar en otoño, es posible conocer un año antes de la maduración de las piñas si el árbol va a florecer o no.

*Abies pinsapo* vive en las laderas orientadas al norte de la Sierra del Pinar de Grazalema (Cádiz), Sierra de las Nieves, Tolox y Yunquera (Málaga) y Sierra Bermeja (Málaga). Para una descripción más detallada de las poblaciones véase ARISTA (1993). Esta especie tiene la categoría de especie vulnerable (V), según la UICN, lo que unido a su restringida área de distribución hace que sea una de las especies de recomendada prioridad de protección de la flora andaluza (HERNÁNDEZ-BERMEJO & CLEMENTE, 1994). Aunque existen bastantes datos sobre su biología (ARISTA & *al.*, 1992; ARISTA, 1994a, 1994b; ARISTA & TALAVERA, 1994a, 1994b), aún no se conoce nada sobre la producción de piñas y los ciclos de cosechas en esta especie. El objetivo del presente trabajo es describir el patrón de producción de piñas, ofrecer datos preliminares sobre depredación de piñas y piñones, así como caracterizar las cosechas de piñas producidas durante los años 1990 a 1993 en tres de las poblaciones más importantes de esta especie (Sierra de Grazalema, Sierra de las Nieves y Sierra Bermeja).

#### MATERIAL Y MÉTODOS

Para caracterizar las cosechas de *Abies pinsapo* se marcaron 163 árboles en la Sierra de Grazalema (SG), 34 en Sierra de las Nieves (SN) y 35 en Sierra Bermeja (SB). En ellos se cuantificó la producción de piñas maduras desde 1989 a 1993, en la Sierra de Grazalema, y desde 1990 a 1993, en las sierras de las Nieves y Bermeja. En todos los casos se han empleado árboles a los que se les había cuantificado previamente la producción de conos masculinos y femeninos durante la primavera, de forma que hemos podido determinar los

porcentajes de transformación en piñas maduras (que por conveniencia llamaremos porcentajes de "fructificación" a partir de ahora). El censo de la cosecha de piñas maduras se realizó mediante el conteo de las mismas por una sola cara de los árboles, con la ayuda de unos prismáticos. Los datos así obtenidos no son extrapolables a la producción global del árbol, aunque pensamos que son válidos para realizar comparaciones entre sierras y años. Puesto que todos los datos que aportamos sobre producción de piñas maduras están basados en este método, los tamaños reales de las cosechas son probablemente superiores a los cuantificados por nosotros.

En septiembre de 1991 se recolectaron piñas maduras de los árboles de la Sierra de Grazalema en las cuales se estudiaron las siguientes características: tamaño (longitud y anchura) de las piñas, peso, número de piñones por piña (eliminando la zona distal y proximal que no producen semillas con embrión) y frecuencia de depredación por invertebrados. Para estimar el porcentaje de depredación de los piñones se utilizó una muestra de 30 piñas procedentes de ocho árboles. Debido a que éstas habían sido recolectadas varias semanas antes de que se iniciara la dispersión de los piñones en el campo, el porcentaje de depredación en ese momento podría ser menor del real. Para evitarlo, las piñas dañadas fueron guardadas individualmente en sobres de papel y se colocaron en oscuridad a temperatura ambiente durante 20 días (tiempo que tardaron los piñones en ser dispersados en el campo). Transcurrido este tiempo se tomaron en ellas los siguientes datos: número total de piñones desarrollados, número de larvas en el interior de las piñas y número de piñones depredados. El piñón se consideró depredado sólo cuando la semilla había sido dañada, no el ala. El resto de las piñas dañadas se repartieron en sacos de plástico, que se humedecían periódicamente hasta la emergencia de imagos.

Los datos de producción de cosechas fueron obtenidos principalmente de observaciones directas realizadas en los pinsapares de la Sierra de Grazalema, Sierra de las Nieves y Sierra Bermeja desde el año 1989 hasta 1994. Hemos obtenido datos adicionales a partir de ramas femeninas de un número variable de

pinsapos procedentes de la Sierra de Grazalema. Estas ramas recolectadas fueron llevadas al laboratorio, donde se dataron (contando los anillos anuales) y se diseccionaron. Al igual que en otros abetos (POWELL, 1977), los ejes de las piñas maduras de anteriores floraciones, así como los restos de conos florales femeninos, permanecen durante largos períodos de tiempo (más de 20 años) en las ramas de pinsapo; conociendo la edad de la rama es posible determinar cuándo un árbol produjo conos florales y piñas maduras y cuándo no lo hizo. A partir de estas ramas y del muestreo directo se pudo reconstruir la producción de conos de los últimos 12 años.

#### *Análisis de los datos*

Para el tratamiento estadístico de los datos se han empleado generalmente los test paramétricos de la F-Snédecor para análisis de varianza y de la t-Student de comparación de medias, así como para la comparación de muestras repetidas. En aquellos casos en que la distribución de los datos no se ajustaba a una normal, éstos se han transformado antes de aplicarles los test.

### RESULTADOS

#### *Descripción de las piñas y cuantificación de la depredación*

Las piñas maduras de *A. pinsapo* son verdosas y erectas y suelen estar recubiertas de resina. Miden entre 9 y 15 cm de longitud ( $\bar{x} = 12,9 \pm 2$ ,  $n = 85$ ), de 3 a 4 cm de diámetro ( $\bar{x} = 3,8 \pm 0$ ,  $n = 60$ ), y el peso fresco varía entre 30 y 198 g ( $\bar{x} = 117,8 \pm 2$ ,  $n = 395$ ). El tamaño y la forma de las piñas son caracteres muy variables entre árboles, así como el tamaño de las brácteas ovulíferas. Del peso total de la piña únicamente el 22% corresponde a las semillas, el 3% al eje y el 75% restante a las brácteas seminíferas y tectrices. El número mínimo de piñones desarrollados por piña fue de 198 y el máximo de 309 ( $\bar{x} = 247 \pm 6$ ,  $n = 34$ ). Se encontró una fuerte correlación positiva entre el número de piñones desarrollados y el peso fresco de la piña ( $r = 0,595$ ,  $p < 0,01$ ,  $n = 34$ ).

En las piñas de pinsapo se encontraron dos tipos fundamentales de depredadores. El más destructivo fue una larva de polilla perteneciente a la fam. *Pyrallidae*, *Dioryctria aulloi*. Las larvas de esta polilla tienen unos 2 cm de longitud y pueden fácilmente pasar de una piña a otra cercana. Se alimentan de embriones, alas, escamas y, en general, de cualquier parte de la piña. En las piñas depredadas encontramos entre una y 10 larvas. El porcentaje de piñas depredadas en 1991 en la Sierra de Grazalema por este tipo de larva llegó a ser en algunos árboles hasta del 60%  $-16,2 \pm 3,2$  ( $\bar{x} \pm es$ );  $n = 71$ . En las piñas atacadas el porcentaje de piñones destruidos osciló entre el 9,2% y el 96,9% ( $46 \pm 4,54$ ,  $n = 30$ ). El segundo tipo de larva pertenece a un díptero de la fam. *Cecidomyiidae* que no ha podido ser identificado. Esta familia es fundamentalmente galígena y la mayoría de las especies se identifican en función del tipo de agalla que producen. Sin embargo, algunas especies que se alimentan de semillas de gimnospermas no producen agallas, por lo que son difíciles de identificar. Las larvas de este díptero son pequeñas (unos 2 mm de longitud) y blancas. Se encontraron de dos a cuatro larvas dentro de los piñones dañados, sin que se pudiera advertir ningún signo exterior de la depredación. Debido a su pequeño tamaño y escasa movilidad no causan grandes daños en la piña, limitándose a alimentarse del piñón en el que se encuentran. El porcentaje de depredación de piñas y piñones causado por este tipo de larva no pudo ser cuantificado.

#### *Características de las cosechas*

La producción media de piñas maduras en la Sierra de Grazalema desde 1989 hasta 1993 se muestra en la figura 1. En los cuatro años estudiados en esta sierra, la producción fue muy irregular, siendo la de 1991 la mejor cosecha, con una media de 30 piñas por árbol. En la primavera de 1990 y 1993 los árboles no florecieron, y por consiguiente no hubo cosechas. Los porcentajes de fructificación en la Sierra de Grazalema, Sierra de las Nieves y Sierra Bermeja en 1991 y 1992 se exponen en la tabla 1.

En la Sierra de Grazalema el porcentaje medio de fructificación en 1991 fue del 31%,

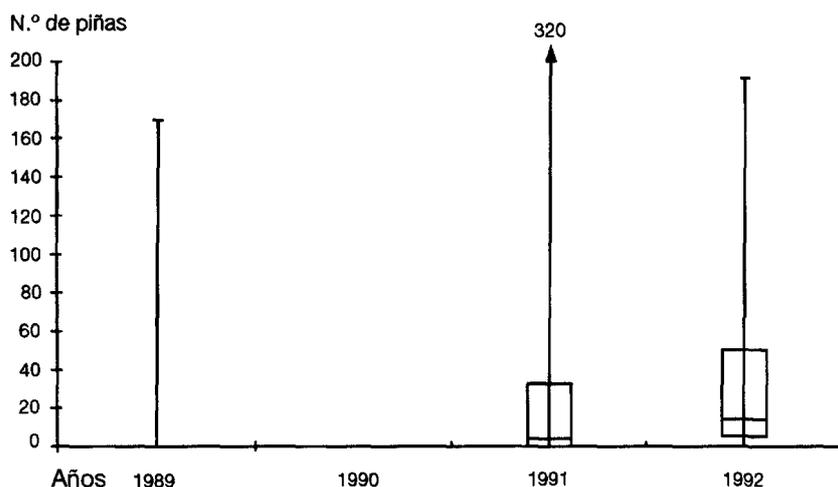


Fig. 1.—Producción mediana de piñas por árbol en *Abies pinsapo* en la Sierra de Grazalema desde 1989 hasta 1993. Para el período 1990-1993,  $n = 146$ , y para 1989,  $n = 89$ . Se representan los cuartiles 25 y 75 % y los valores extremos de la distribución.

y los árboles produjeron entre 0 y 325 piñas. En 1992 el porcentaje de fructificación fue significativamente superior ( $t = 2,97$ ,  $p < 0,01$ ), aunque la producción media de piñas maduras fue significativamente menor, y varió entre 0 y 191. En 1991 los pinsapos que tuvieron grandes cantidades de conos femeninos durante la floración fueron los que tuvieron mayor cosecha de piñas maduras ( $r = 0,826$ ,  $p < 0,01$ ,  $n = 145$ ) y mayor porcentaje de fructificación ( $r = 0,597$ ,  $p < 0,01$ ,  $n = 145$ ). Además, la cantidad de yemas flora-

les diferenciadas para 1992, tanto masculinas como femeninas, estuvo positivamente correlacionada con la producción de piñas maduras en 1991 (para los conos femeninos  $r = 0,262$  y para los masculinos  $r = 0,383$ ,  $p < 0,01$  y  $n = 145$  para ambos). También en 1992 observamos una correlación positiva entre el número de conos florales femeninos y el de piñas maduras desarrolladas ( $r = 0,61$ ,  $p < 0,01$ ,  $n = 146$ ), así como con el porcentaje de fructificación durante ese año ( $r = 0,226$ ,  $p < 0,01$ ,  $n = 146$ ).

TABLA I

PRODUCCIÓN DE PIÑAS MADURAS POR ÁRBOL Y PORCENTAJES DE FRUCTIFICACIÓN DE LOS EJEMPLARES DE *ABIES PINSAPO* CENSADOS EN LA SIERRA DE GRAZALEMA (SG), SIERRA DE LAS NIEVES (SN) Y SIERRA BERMEJA (SB) DURANTE 1991 Y 1992

Año	Población	Piñas/árbol			Fructificación (%)		
		$\bar{x} \pm es$	M	n	$\bar{x} \pm es$	M	n
1991	SG	29,7 $\pm$ 5a	4	146	31,0 $\pm$ 4a	21	146
	SN	31,3 $\pm$ 6a	26	34	63,7 $\pm$ 10b	62	34
	SB	28,1 $\pm$ 7a	14	35	57,7 $\pm$ 8b	67	35
1992	SG	26,9 $\pm$ 3a	14	145	37,0 $\pm$ 3a	31	145
	SN	65,0 $\pm$ 10b	43	34	71,3 $\pm$ 9b	75	34
	SB	42,0 $\pm$ 9b	22	35	71,6 $\pm$ 9b	62	35

M = mediana de la distribución. Dentro de cada variable y de cada año, medias con letras desiguales difieren significativamente (prueba de Duncan  $p = 0,05$ ).

En la Sierra de las Nieves el número medio de piñas maduras por árbol osciló entre 0 y 112, mientras que en Sierra Bermeja varió entre 0 y 159 (tabla 1). En 1992 la producción media de piñas por árbol en la Sierra de las Nieves fue de 65, mientras que en Sierra Bermeja la producción media fue de 42; ambas cosechas fueron significativamente superiores a las de 1991 ( $t = 2,43$ ,  $p < 0,05$  y  $t = 5,8$ ,  $p < 0,01$  para SN y SB, respectivamente), pero los porcentajes de fructificación no variaron significativamente entre años ( $t = 0,78$ ,  $p > 0,4$  y  $t = 1,05$ ,  $p = 0,29$  para SN y SB, respectivamente). Al igual que en la Sierra de Grazalema, en estas dos sierras la producción de piñas maduras estuvo positivamente correlacionada con la de conos florales femeninos durante los dos años estudiados (para SN en 1991,  $r = 0,965$ , y en 1992,  $r = 0,790$ ,  $n = 34$  y  $p < 0,001$ ; para SB, en 1991,  $r = 0,968$ , y en 1992,  $r = 0,971$ ,  $n = 35$  y  $p < 0,001$ ). También en 1991, los árboles que tuvieron mayor porcentaje de fructificación habían presentado mayor producción de conos florales femeninos (en SN,  $r = 0,66$ ,  $n = 34$ , y en SB,  $r = 0,562$ ,  $n = 35$ ,  $p < 0,001$  para ambas). Sin embargo, en 1992 el porcentaje de fructificación no estuvo correlacionado con el número de conos florales femeninos por planta, ni en la Sierra de las Nieves ( $r = 0,027$ ,  $n = 34$ ,  $p > 0,05$ ) ni en la Sierra Bermeja ( $r = 0,001$ ,  $n = 35$ ,  $p > 0,05$ ).

Entre poblaciones, el porcentaje de fructificación en 1991 fue significativamente distinto ( $F = 10,5$ ,  $p < 0,0001$ ), siendo mucho mayores los de la Sierra de las Nieves y Sierra Bermeja que el de la Sierra de Grazalema (tabla 1). En 1992, los porcentajes de fructificación volvieron a variar entre sierras ( $F = 13,4$ ,  $p < 0,001$ ), siendo de nuevo superiores los de la Sierra de las Nieves y Sierra Bermeja que el de la Sierra de Grazalema.

#### *Ciclo interanual de producción de cosecha*

La figura 2 esquematiza una de las ramas estudiadas. Como puede observarse, en la Sierra de Grazalema los pinsapos produjeron piñas maduras en los años 1982, 1983, 1985, 1987, 1989, 1991 y 1992. La rama que produjo conos florales femeninos un año concreto

prácticamente no creció vegetativamente durante la siguiente fenofase vegetativa, observándose también el efecto contrario. Una rama que produce por primera vez conos femeninos tarda de seis a siete años en producir conos masculinos, y a partir de ese momento se comporta exclusivamente como masculina. El ciclo resultante del análisis de las ramas junto al seguimiento visual de los pinsapos desde 1989 a 1994 nos da información completa acerca de los 13 últimos años. Los árboles produjeron piñas maduras en años alternos, y ocasionalmente (años 1982/1983 y 1991/1992) presentaron cosechas durante dos años consecutivos. La ausencia de cosechas es debida a que los árboles no entraron en floración durante esos años. Todos los pinsapos que forman una masa boscosa florecieron de manera sincronizada y también respecto a los restantes pinsapares andaluces.

#### DISCUSIÓN

Como es característico de los abetos mediterráneos (GAUSSEN, 1964), las piñas maduras de *Abies pinsapo* tienen un tamaño muy grande, aunque en realidad su peso y longitud son muy variables, dependiendo del número de piñones desarrollados que contengan. El porcentaje medio de piñas depredadas en la Sierra de Grazalema en 1992 fue del 16%. Este porcentaje no es demasiado alto comparado con los de otras coníferas, donde las pérdidas originadas por insectos que se desarrollan en los conos llegan a ser uno de los factores más limitantes de la producción de semillas por árbol (FORCELLA, 1979; SINGH & OWENS, 1982; SHEA, 1989a, 1989b; EL-KASSABY & DAVIDSON, 1990; OWENS & *al.*, 1991).

La producción de piñas y los porcentajes de fructificación en el pinsapo se mostraron muy irregulares de un año a otro. El hecho de que la fructificación de los árboles de las poblaciones de la Sierra de las Nieves y Sierra Bermeja durante los dos años estudiados fueran significativamente superiores a los de la Sierra de Grazalema, puede ser debido al clima que soportan las poblaciones orientales (Sierra de las Nieves y Sierra Bermeja). En estas sierras, la

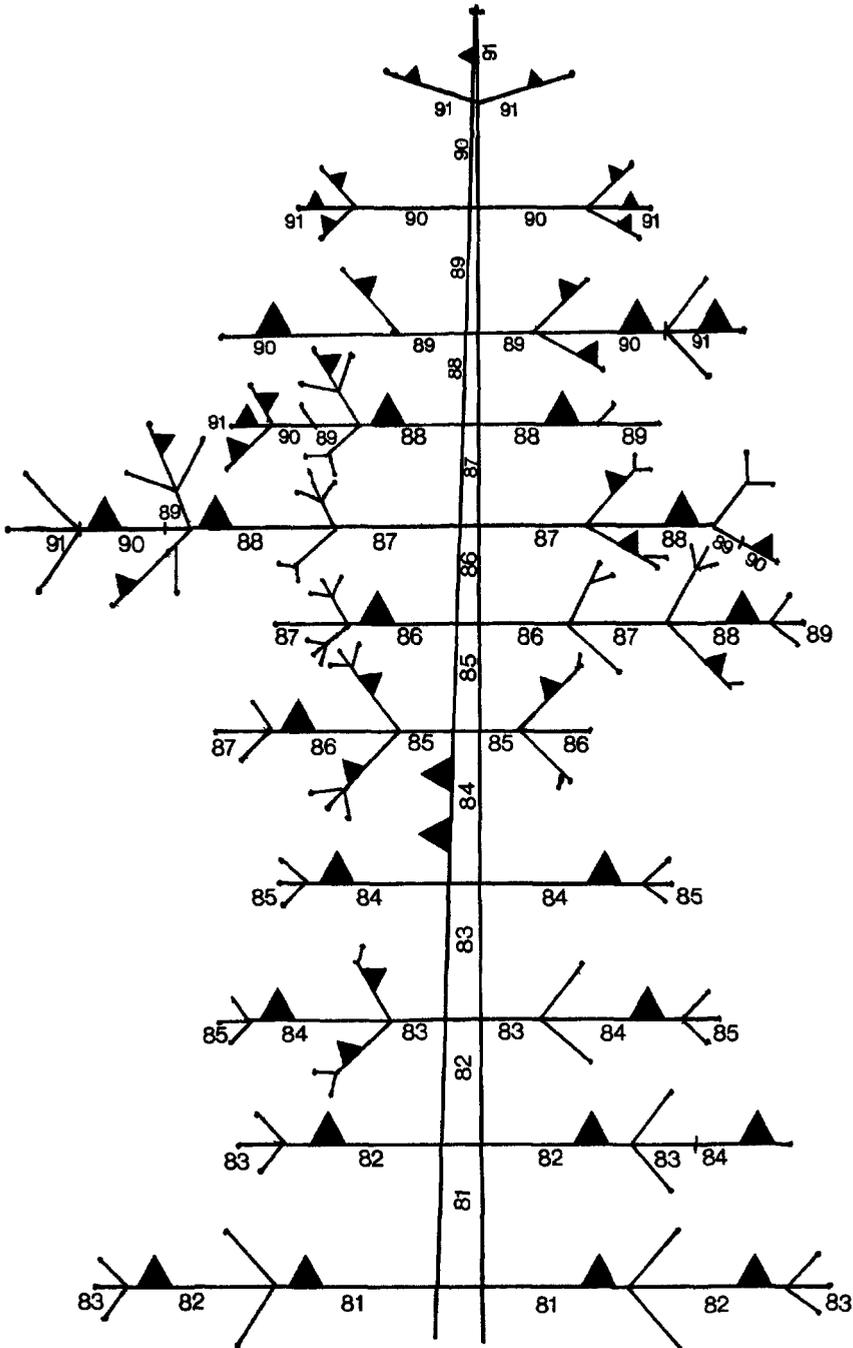


Fig. 2.—Esquema de la estructura de una rama superior de *Abies pinsapo* en el que se muestran los crecimientos anuales y los años en que se produjeron cosechas. La edad de la rama se muestra con las dos últimas cifras del año. Nótese que las piñas (triángulos negros) se producen un año después del crecimiento vegetativo de la rama que las porta. Debido a la complejidad de las ramas se han reducido algunas de ellas.

cantidad de lluvia caída durante el mes de abril, cuando el pinsapo está en flor, es más de dos veces menor que la de la Sierra de Grazalema. Ello podría conllevar a un mejor índice de transformación de conos femeninos en piñas maduras en las poblaciones orientales, como el que se desprende de nuestros datos.

Seis años de observaciones directas es un período de tiempo demasiado corto para poder descifrar un patrón interanual de producción de piñas; sin embargo, las observaciones que hemos realizado en las ramas sugieren un ritmo bianual en la producción de conos florales y piñas maduras. Esta observación indica que existe un año de ausencia de floración cada uno o dos años de cosecha. Una explicación para este hecho puede ser que, al igual que ocurre en muchos árboles frutales, tras una abundante producción vendría una fase de escaso crecimiento vegetativo y escasa o nula iniciación de yemas florales, con la consiguiente disminución de la cosecha del año siguiente. El efecto negativo que una cosecha abundante tiene sobre el crecimiento vegetativo siguiente de una planta es un hecho documentado (BARCELÓ & *al.*, 1988; HARPER, 1977), que ha sido anteriormente descrito para otras gimnospermas (OWENS, 1969; POWELL, 1977). Los ciclos de cosechas cada dos o tres años son comunes en *Abies lasiocarpa* (SINGH & OWENS, 1981), *A. concolor* (SHEA, 1989a, 1989b), *A. balsamea* (HOULE & PAYETTE, 1991), *Picea mariana* (CARON & POWELL, 1989b) y *Pseudotsuga menziesii* (OWENS, 1969).

La sincronización que los árboles presentan con respecto a la floración (reflejada en la producción de cosechas) es posiblemente debida a un ritmo endógeno de la especie que puede ser controlado por factores intrínsecos pero que puede ser modificado por factores extrínsecos (POWELL, 1977). Condiciones ambientales extremas pueden sacar de su fase a los árboles por un corto período de tiempo, ya sea a la población entera o a algunos individuos (MORRIS, 1951). El efecto que el ambiente ejerce sobre las cosechas de piñas en la subfam. *Abietoidea* ha sido señalado con anterioridad por EIS (1973). La existencia de un ritmo interno en *Abies pinsapo* se ve apoyada

por el hecho de que son todas las poblaciones las que florecen de manera sincrónica en los mismos años, lo cual es lógico si consideramos que posiblemente estas poblaciones aisladas de pinsapo que encontramos en la actualidad estuvieron unidas en el pasado, formando un bosque continuo (BLANCA, 1993).

Este ritmo bianual de floración se puede observar también en los abetos del norte de Marruecos: *Abies marocana* y *A. tazaotana* (obs. pers.). *A. marocana*, *A. tazaotana*, *A. pinsapo* y *A. numidica* pudieron constituir una única especie antes de la separación definitiva del norte de África y la Península Ibérica, a finales del terciario (BOCQUET & *al.*, 1978; JEANMONOD & BOCQUET, 1981; BLANCA, 1993). La fragmentación del área en poblaciones aisladas debió de originar un aislamiento reproductivo entre ellas, debido a la escasa capacidad de dispersión que tiene el polen de pinsapo (ARISTA & TALAVERA, 1994a). Este hecho pudo ser el inicio de la especiación de estas poblaciones y su posterior diferenciación morfológica.

#### AGRADECIMIENTOS

Agradecemos al Dr. J. Herrera su ayuda en el manejo de los datos, y a los Drs. P. L. Ortiz, P. Jordano y J. Guitián, sus lecturas y aportaciones al manuscrito. Este trabajo fue financiado por una beca de F.P.I. Junta de Andalucía-Monte de Piedad y por la Ayuda a los Grupos de Investigación de dicha Junta (n.º 4081). La Agencia del Medio Ambiente facilitó el trabajo en la zona de Reserva (Parque Natural Sierra de Grazalema).

#### REFERENCIAS BIBLIOGRÁFICAS

- ARISTA, M. (1993). *Biología del pinsapo (Abies pinsapo Boiss.)*. Tesis Doctoral, Universidad de Sevilla.
- ARISTA, M. (1994a). Germinación de las semillas y supervivencia de las plántulas de *Abies pinsapo* Boiss. *Acta Bot. Malacitana* 18: 173-177.
- ARISTA, M. (1994b). Supervivencia de las plántulas de *Abies pinsapo* Boiss. en su hábitat natural. *Anales Jard. Bot. Madrid* 51: 195-198.
- ARISTA, M. & S. TALAVERA (1994a). Pollen dispersal capacity and pollen viability of *Abies pinsapo* Boiss. *Silvae Genetica* 43: 155-158.
- ARISTA, M. & S. TALAVERA (1994b). Ontogeny and anatomy of the reproductive phase of *Abies pinsapo* Boiss. (Pinaceae). *Bot. J. Linn. Soc.* 116: 223-234.

- ARISTA, M., S. TALAVERA & J. HERRERA (1992). Viabilidad y germinación de las semillas de *Abies pinsapo* Boiss. *Acta Bot. Malacitana* 17: 223-228.
- BARCELÓ, C., G. NICOLÁS, B. SABATER & R. SÁNCHEZ (1988). *Fisiología vegetal*. Ed. Pirámide. Madrid.
- BLANCA, G. (1993). *Origen de la Flora Andaluza*. In: B. VALDÉS (ed.), *Introducción a la Flora Andaluza*. Junta de Andalucía. Agencia de Medio Ambiente: 19-36.
- BOCQUET, G. B., B. WILDER & H. KIEFER (1978). The Messinian model. A new outlook for the floristics and systematics of the Mediterranean area. *Candollea* 33: 269-287.
- CARON, G. E. & G. R. POWELL (1989). Patterns of seed-cone and pollen-cone production in young *Picea mariana* trees. *Can. J. For. Res.* 19: 359-364.
- EIS, S. (1970). Reproduction and reproductive irregularities of *Abies lasiocarpa* and *Abies grandis*. *Can. J. Bot.* 48: 141-143.
- EIS, S. (1973). Cone production of Douglas fir and Grand fir and its climatic requirements. *Can. J. For. Res.* 3: 61-70.
- EL-KASSABY, Y. A. & R. DAVISON (1990). Impact of crop management on the seed crop genetic quality in a Douglas fir seed orchard. *Silva e Genetica* 39: 230-236.
- FORCELLA, F. (1979). Cone predation by pinyon cone beetle (*Conothorus edulis*; Scolytidae): dependence on frequency and magnitude of cone production. *Amer. Nat.* 116: 594-598.
- GAUSSEN, H. (1964). *Les gymnospermes actuelles et fossiles*. Toulouse. Fac. des Sciences.
- HARPER, J. L. (1977). *Population Biology of Plants*. Academic Press, London.
- HERNÁNDEZ-BERMEJO, E., A. PUJADAS SALVÁ & M. CLEMENTE (1994). *Catálogo general de las especies de recomendada protección en Andalucía (endémicas, raras y amenazadas de extinción)*. In: E. Hernández-Bermejo & M. Clemente, *Protección de la Flora Andaluza*. Junta de Andalucía. Agencia de Medio Ambiente: 43-66.
- HOULE, G. & S. PAYETTE (1991). Seed dynamics of *Abies balsamea* and *Acer saccharum* in a deciduous forest of Northeastern North America. *Am. J. Bot.* 78: 895-905.
- JEANMONOD, D. & G. B. BOCQUET (1981). Remarques sur la distribution de *Silene mollissima* (L.) Pers. et des espèces affines en Méditerranée occidentale. *Candollea* 36: 279-287.
- MORRIS, R. F. (1951). The effects of flowering on the foliage production and growth of Balsam fir. *Forest Chronicle* 27: 40-57.
- OWENS, J. N. (1969). The relative importance of initiation and early development in cone production in Douglas fir. *Can. J. Bot.* 47: 1039-1049.
- OWENS, J. N. & M. MOLDER (1977). Sexual reproduction in *Abies amabilis*. *Can. J. Bot.* 55: 2653-2667.
- OWENS, J. N., A. M. COLANGELI & S. J. MORRIS (1991). Factors affecting seed set in Douglas fir (*Pseudotsuga menziesii*). *Can. J. Bot.* 69: 229-238.
- POWELL, G. R. (1970). Postdormancy development growth of microsporangiate and megasporangiate strobili of *Abies balsamea*. *Can. J. Bot.* 48: 419-428.
- POWELL, G. R. (1977). Biennial strobilus production in Balsam fir: a review of its morphogenesis and a discussion of its apparent physiological basis. *Can. J. For. Res.* 7: 547-555.
- SHEA, P. J. (1989a). Phytophagous insect complex associated with cones of white fir, *Abies concolor* (Gord. and Glend.) Lindl., and its impact on seed production. *The Canadian Entomologist* 121: 699-708.
- SHEA, P. J. (1989b). Interactions among phytophagous insect species colonizing cones of white fir (*Abies concolor*). *Oecologia* 81: 104-110.
- SINGH, H. & J. N. OWENS (1981). Sexual reproduction in subalpine fir (*Abies lasiocarpa*). *Can. J. Bot.* 59: 2650-2666.
- SINGH, H. & J. N. OWENS (1982). Sexual reproduction in Grand fir (*Abies grandis*). *Can. J. Bot.* 60: 2197-2214.

Accepted for publication: 19-IV-1995