



2022
Lleida

27 · 1
junio · juny
julio · juliol

Cataluña
Catalunya

8º CONGRESO FORESTAL ESPAÑOL

La **Ciencia forestal** y su contribución a
los **Objetivos de Desarrollo Sostenible**

8CFE

Edita: Sociedad Española de Ciencias Forestales

Cataluña | Catalunya · 27 junio | juny - 1 julio | juliol 2022

ISBN 978-84-941695-6-4

© Sociedad Española de Ciencias Forestales



Organiza

Producción de resina en los pinares Atlánticos de *Pinus pinaster*: factores genéticos, ambientales y ontogenéticos

ZAS, R.¹, VÁZQUEZ-GONZALEZ, C.¹, LÓPEZ-GOLDAR, X.^{1,2}, ALÍA, R.³, BUSTINGORRI, G.¹, LARIO, F.J.⁴, LEMA, M.⁵, DE LA MATA, R.¹, QUIROGA, R.¹, SAMPEDRO, L.¹, Y TOUZA, R.^{1,6}

¹ Misión Biológica de Galicia. Consejo Superior de Investigaciones Científicas. Pontevedra, Apdo 28, Pontevedra 36080, Spain.

² Department of Ecology and Evolutionary Biology, Cornell University, Ithaca, New York, United States of America.

³ National Institute for Agriculture and Food Research and Technology (INIA), Forest Research Centre (CIFOR), Ctra de La Coruña km. 7.5, 28040 Madrid, Spain.

⁴ Grupo Tragsa. Vivero de Maceda (Ourense), TRAGSA. Ctra. Maceda-Baldrei, Km. 2, 32700 Maceda, Ourense, Spain.

⁵ Departamento de Biología Funcional, Área de Fisiología Vexetal, Universidade de Santiago de Compostela, Santiago de Compostela, Spain.

⁶ Extracción de Resina Touza. Lugar de Maúngo, 25 Xeve, 36150 Pontevedra, Spain.

Resumen

La resina producida por los pinos es un recurso renovable con múltiples aplicaciones industriales, lo que ha generado un creciente interés en este producto forestal. La extracción de resina emerge como una actividad económica complementaria a la producción maderera que puede contribuir significativamente a la fijación de población rural y a evitar el abandono de los ecosistemas forestales, ayudando a preservar los servicios ecosistémicos que éstos aportan. El pino marítimo (*Pinus pinaster*) es la principal especie destinada a la extracción de resina en la Península Ibérica. Sin embargo, poco se conoce sobre los principales factores que determinan la producción de resina en las vastas extensiones que esta especie ocupa en la región Atlántica. Aquí presentamos una síntesis de varios trabajos de investigación recientes realizados en ensayos genéticos forestales y plantaciones de *P. pinaster* que proporcionan información relevante sobre la variación genética, ambiental y ontogenética que determina la producción de resina en esta especie, con especial énfasis en la región Atlántica de la Península. Nuestros resultados ponen de manifiesto la necesidad de implementar una planificación forestal ajustada a las particularidades ambientales y la oportunidad de desarrollar programas de mejora orientados a maximizar la producción de resina y promover esta actividad forestal en toda la Península Ibérica.

Palabras clave

Recursos genéticos, productos forestales no madereros, bioeconomía, *Pinus pinaster* Aiton, desarrollo rural.

1. Introducción

Tras rozar la extinción a finales del siglo pasado, el sector del aprovechamiento resinero está recuperando relevancia en la Península Ibérica como fuente de un bioproducto sostenible y renovable sustituto de los derivados del petróleo con múltiples usos en múltiples sectores industriales (Justes and Solino, 2018; Neis et al., 2019). Este resurgir se apoya en la recuperación internacional de los precios de mercado, la crisis económica global y los múltiples beneficios ecosistémicos que implica el aprovechamiento resinero (Solino et al., 2018).

En la Península Ibérica, las actividades de resinación se han concentrado y se concentran en los montes de *Pinus pinaster* Ait. de la Meseta Castellana. En esta comarca, los pinares resinados son pinares adultos de crecimiento lento, establecidos sobre suelos arenosos y pobres bajo un clima de marcado carácter mediterráneo y continental. Los pinares suelen mantener densidades bajas y se resinan durante un buen número de años (normalmente 25 años), antes de entrar en el período de

regeneración (Pinillos *et al.*, 2009). Más recientemente, también se han empezado a resinar los pinares de *P. pinaster* de la región Atlántica (Zas *et al.*, 2020a). Esta especie ocupa vastas extensiones en la fachada atlántica formando pinares marcadamente diferentes a los de la Meseta Castellana. Los pinares atlánticos están, por lo general, orientados a la producción de madera. Asentados sobre un clima mucho más benigno, muestran una mayor tasa de crecimiento, turnos de explotación más cortos, mantienen densidades en general más altas y suelen presentar una densa vegetación de sotobosque. La genética de las poblaciones Atlánticas es también marcadamente diferente a la de las zonas Mediterráneas (Grivet *et al.*, 2013) y estas diferencias se trasladan a una fuerte diferenciación en caracteres relacionados con el metabolismo secundario (López-Goldar *et al.*, 2019) que podrían, a su vez, relacionarse con importantes diferencias en la capacidad de producir resina.

La experiencia en el aprovechamiento resinero en la región atlántica es todavía muy limitada y las marcadas diferencias ambientales, silvícolas y climáticas con la Meseta Castellana hacen difícil trasladar los avances del conocimiento desde la zona tradicionalmente resinera, la Meseta Castellana, a estas nuevas zonas atlánticas. Por ejemplo, estudios previos realizados en la Meseta demuestran una relación positiva entre la temperatura estival o el déficit hídrico primaveral y la producción de resina (Rodríguez-García *et al.*, 2015). Estos resultados hacen pensar que la productividad de resina en las zonas atlánticas, más frescas y húmedas, podría ser menor. Sin embargo, la experiencia incipiente en los pinares atlánticos apunta hacia producciones próximas y comparables a las de la Meseta Castellana (Zas *et al.*, 2020a). En cualquier caso, todavía tenemos poca información robusta sobre la capacidad productiva de los pinares atlánticos y, sobretudo, sobre los principales factores que gobiernan la producción de resina bajo estas condiciones ambientales. Mejorar nuestro conocimiento al respecto es vital para un adecuado desarrollo del sector resinero y de los múltiples beneficios que éste genera en las zonas atlánticas, donde los pinares se encuentran en una situación crítica, bajo un riesgo extremo de incendio, con escasa rentabilidad económica y en general, desatendidos y semiabandonados por la propiedad. Las actividades de resinación podrían ayudar a revertir esta situación de decadencia no sólo por suponer rentas complementarias sino también por generar servicios ecosistémicos de valor incalculable, como son, entre otros, la protección contra incendios forestales, la vigilancia sanitaria, la creación de puestos de trabajo y la contribución a la fijación de la población rural (Solino *et al.*, 2018). Pero el adecuado desarrollo del sector en la región depende de un factor crítico: el rendimiento productivo de resina debe superar un umbral mínimo para que el aprovechamiento sea económicamente viable. Por ello, es fundamental conocer a fondo los factores que regulan la producción de resina en los pinos y afinar el margen de rendimiento productivo de los pinares Atlánticos

Un importante obstáculo para la investigación relacionada con la producción de resina es la dificultad operativa asociada a la evaluación del rendimiento productivo. Las campañas de resinación se prolongan durante muchos meses y suponen intervenciones periódicas (normalmente quincenales) que requieren un monitoreo constante. Además, el sistema tradicional de resinación (pica de corteza ascendente) recoge la resina en potes abiertos que frecuentemente se llenan de impurezas (acículas, invertebrados, restos de corteza, etc) y, en zonas lluviosas como las Atlánticas, se llenan de agua con mucha facilidad. La evaluación de la masa o volumen de la producción de resina de las picas sucesivas es, por tanto, poco precisa y está sujeta a un notable error experimental. La sensibilidad del método tradicional a la habilidad del operario y otras incidencias como el derribo de los potes por la fauna salvaje añaden aún más ruido experimental que es especialmente difícil de controlar. Urge, por tanto, la puesta a punto de metodologías experimentales más ágiles, eficaces y precisas que permitan experimentar sobre los factores (ambientales, climáticos, silvícolas, dendrométricos,...) que determinan la productividad de resina. En este sentido, podrían ser de utilidad las técnicas empleadas en investigación sobre ecología de

defensas en coníferas para evaluar de forma rápida el flujo de resina que emana por una pequeña herida de dimensiones prefijadas (Ruel *et al.*, 1998; Lombardero *et al.*, 2000; Zas *et al.*, 2020a).

2. Objetivos

El objetivo de este trabajo es recopilar y sintetizar los resultados principales de varios proyectos de investigación sobre la producción de resina de los pinares atlánticos de *Pinus pinaster* realizados durante los últimos años. En particular se persigue:

1. Evaluar el potencial de las técnicas de micro-resinación como herramienta ágil y versátil para estimar el rendimiento productivo de resina y como metodología experimental para explorar el efecto de distintos factores sobre la producción de resina.
2. Valorar la plasticidad fenotípica espacial y temporal de la producción de resina de distintas poblaciones de *P. pinaster* establecidas en una red de ensayos de procedencia.
3. Cuantificar la variabilidad genética intraespecífica de la producción de resina tanto entre poblaciones como dentro de poblaciones y valorar las posibilidades de mejora genética mediante selección.
4. Analizar la variabilidad intra-árbol de la producción de resina mediante el análisis del efecto de la orientación de la cara resinada.

3. Metodología

Este trabajo utiliza datos y resultados de distintos artículos ya publicados (Zas *et al.*, 2020a; Zas *et al.*, 2020b; Touza *et al.*, 2021; Vázquez-Gonzalez *et al.*, 2021). A continuación se describe de forma sucinta la aproximación experimental utilizada para cada uno de los cuatro objetivos planteados. Para una información más detallada puede consultarse las fuentes originales.

La puesta a punto de la técnica de micro-resinación (obj. 1) se realizó en dos montes de *P. pinaster* situados en el Concello de Campo Lameiro (Pontevedra): Chacente y Paredes (Zas *et al.*, 2020a). En cada uno de estos dos montes se seleccionaron pequeños rodales de árboles coetáneos de tres clases de edad diferentes: 10-20, 20-30 y 30-40 años siguiendo un diseño de bloques completos al azar con tres bloques por monte y un rodal de cada clase de edad en cada bloque. La edad de los árboles se confirmó mediante técnicas de dendrocronología, seleccionando en cada rodal los 8 árboles más próximos a la edad de referencia del mismo. Todos los árboles seleccionados (N = 144) nunca habían sido resinados previamente. A este conjunto base de árboles experimentales se añadieron otros dos rodales de árboles previamente resinados de las clases de edad 20-30 y 30-40. El total de árboles experimentales fue, por tanto, de 160.

En Mayo de 2019 se estimó el potencial productivo de resina en cada uno de los árboles experimentales mediante técnicas de micro-resinación (Figura 1). La aplicación de esta técnica comienza con la preparación de la superficie de la corteza mediante el micro-desroñado de una ventana de aproximadamente 10 x 10 cm, dejando una superficie lisa y pulida (Figura 1a). A continuación se retira un disco de floema, cambium y remanente de corteza con la ayuda de un sacabocados y un martillo, teniendo especial cuidado de no dañar el xilema (Figura 1b). Esta herida deja expuestos los canales radiales del xilema y los canales axiales del floema. Alrededor de la herida realizada se instala un dispositivo de plástico especialmente diseñado para recoger el flujo de resina que emana por la herida. Estos dispositivos, denominados “resinóforos”, se atornillan al árbol con ayuda de atornilladores de batería. Finalmente se enrosca en el resinóforo un vial prepesado y adecuadamente etiquetado que recoge el flujo de resina que emana por la herida. Los viales se dejan durante un tiempo prefijado, normalmente de 24 o 48 horas. Tras este período se retiran y se pesan en el laboratorio en balanza de precisión (0.01 g).

En el caso concreto de los experimentos realizados en Chacente y Paredes, se instalaron un total de 6 viales por árbol, cada uno a 60° de radio del anterior siguiendo las orientaciones cardinales (0° (N), 60°, 120°, 180° (S), 240°, 300°). Los viales se recogieron a las 24 horas de su instalación.

Una vez concluida la evaluación mediante micro-resinación se procedió al resinado convencional de todos los árboles experimentales mediante el método de pica de corteza ascendente utilizando pasta ácida como estimulante y picas de 12 cm de ancho. Se realizaron un total de 19 picas por árbol desde junio 2019 hasta abril de 2020 y la resina producida en cada pica se recogió en pots de 2 litros adecuadamente tarados, estimándose la producción de cada período mediante pesada.

La relación entre los resultados obtenidos mediante micro-resinación y la resina total producida al final de la campaña de resinación convencional se analizó mediante regresión lineal utilizando los promedios de cada rodal para cada una de las dos estimas (N = 20) (Objetivo 1a). A su vez, se analizó el efecto de la edad del arbolado y de la resinación anterior sobre la producción de resina utilizando cada una de las dos metodologías (micro-resinación y resinación convencional) (Objetivo 1b). El análisis se realizó ajustando modelos mixtos de medidas repetidas.

El análisis de la plasticidad espacial y temporal (obj. 2) se realizó en una red de ensayos de procedencia de *P. pinaster* establecida en 2006 en el interior de Galicia (Zas *et al.*, 2020b). La red cuenta con 7 ensayos y en cada uno de ellos se evalúa el comportamiento de un total de 25 materiales genéticos registrados en el Catálogo Nacional de Materiales de Base. Cada ensayo sigue un diseño de bloques completos al azar con 3 bloques y unidades experimentales de 16 plantas establecidas en cuadrados de 4 x 4 plantas. El espaciamiento fue de 3 x 3 m. En 3 de los 25 materiales genéticos (Francia, Sierra de Gredos y Montaña de Soria Burgos) se estimó la producción de resina en 8 de los 16 árboles de cada unidad experimental en tres momentos del período vegetativo (principios de Junio, mediados de Julio y principios de Septiembre de 2019). Para ello se utilizó la técnica de micro-resinación descrita anteriormente usando dos viales por árbol (Norte y Sur) y un período de 24 horas. Focalizando el estudio sobre el mismo material genético, la variación observada entre sitios y tiempos es una estima directa de la plasticidad espacial y temporal respectivamente (Objetivo 2).

En junio de 2020 se completó la evaluación genética de uno de los ensayos de procedencia de la red anterior (Ensayo de Saviñao, Lugo) evaluando la totalidad de los 25 materiales incluidos en el ensayo (Vázquez-Gonzalez *et al.*, 2021). Estos 25 materiales provienen de 7 regiones de procedencia (Landas, Noroeste Litoral, Noroeste Interior, Sierra de Gredos, Sierra de Guadarrama, Montaña de Soria-Burgos y Serranía de Cuenca). De nuevo se utilizó la técnica de micro-resinación con 2 viales por árbol (Norte y Sur) y un período de 24 horas (Objetivo 3a).

Para el análisis de la variación dentro de poblaciones se utilizó un ensayo de progenies de *P. pinaster* establecido en Carbonero (Segovia) que incluye familias de polinización abierta de un total de 99 árboles superiores grandes productores de resina seleccionados dentro de la procedencia Meseta Castellana (Tadesse *et al.*, 2001). El ensayo, instalado en 1996, también incluye un testigo comercial no mejorado de la misma procedencia y sigue un diseño de bloques completos al azar con 7 bloques y unidades experimentales de cuatro plantas contiguas. En junio de 2014 se evaluó la producción de resina en el total de árboles del ensayo con diámetro superior a 10 cm (N = 1472) utilizando técnicas de micro-resinación con un vial por árbol (S) y un período de 24 horas. El análisis de la varianza de los datos de este ensayo permitieron estimar la heredabilidad en sentido estricto (ratio entre 4 veces la varianza familiar y la fenotípica) para la producción de resina. La comparación del comportamiento del material mejorado en relación al testigo comercial permitió, a su vez, estimar la ganancia genética del ciclo de selección original (Objetivo 3b).

El efecto de la orientación de las caras resinadas sobre la producción de resina se analizó en el experimento de Chacente-Paredes aprovechando las 6 estimas de producción de resina a distintas orientaciones en cada árbol (Objetivo 4).

4. Resultados

El flujo de resina en 24 horas obtenido mediante técnicas de micro-resinación predijo de forma robusta buena parte de la variación obtenida en la producción de resina tras un año de resinación convencional (Figura 2). Cuando el análisis se realiza a partir de los promedios de los distintos rodales experimentales ($N = 20$) el coeficiente de determinación es notablemente alto ($> 75\%$) y altamente significativo ($p < 0.001$).

Asociada a esta capacidad predictiva, los resultados experimentales analizando el efecto de la edad del arbolado y de la resinación previa sobre la producción de resina son prácticamente idénticos utilizando la técnica de micro-resinación que mediante resinación convencional (Figura 3). Para ambos factores se llegaría a la misma conclusión final utilizando cualquiera de las dos técnicas. En el caso de la edad, se observa una mayor capacidad de producir resina de los árboles más viejos, con una progresión más o menos lineal con la edad. Los árboles más maduros (30-40 años) producen entre 2.7 y 3.5 veces más que los árboles más jóvenes (10-20 años) (Figura 3c, 3d). Por su parte, la resinación previa durante la campaña anterior incrementa la resinación en la campaña siguiente entre un 40 y un 50% (Figura 3a, 3b).

Los resultados del análisis del flujo de resina en la red de ensayos genéticos de *P. pinaster* establecida en el interior de Galicia indican que este carácter es altamente plástico tanto a nivel espacial, entre sitios de ensayo, como a nivel temporal, a lo largo de la estación de crecimiento (Figura 4). A nivel espacial, la producción de resina llegó a ser hasta 4 veces superior entre el ensayo de máxima producción (Parderrubias, "P") y el de mínima (Castro, "C") (Figura 4a). No se observó ningún patrón espacial definido y, en ocasiones, parcelas próximas mostraron más disparidad que parcelas lejanas. A nivel temporal, se observa una tendencia a mayor producción de resina a medida que avanza la estación de crecimiento, siendo la producción en septiembre alrededor de un 50% mayor que la producción en junio (Figura 4b).

A nivel genético, también se observó una fuerte variabilidad tanto entre poblaciones (Figura 5a) como dentro de poblaciones (Figura 5b). El rango de variación entre poblaciones fue de aproximadamente un factor 2 (Figura 5a), si bien esta variabilidad aumenta notablemente cuando la estimación se realiza utilizando pasta ácida, llegando a producir cerca de cuatro veces más resina un origen que otro (resultados no mostrados). Las regiones de procedencia más productivas fueron las mediterráneas de Montaña Soria-Burgos y Serranía de Cuenca y la que menos produjo fue la procedencia atlántica de Las Landas (Francia) (Figura 5a). A nivel intrapoblacional también se observó una fuerte variabilidad genética, siendo casi cinco veces mayor la producción de resina en la familia que más produce respecto a la que menos produce (Figura 5b). La heredabilidad del carácter fue relativamente alta (aproximadamente 0.5). Esta alta heredabilidad explica la importante ganancia genética que se obtiene al comparar el comportamiento de las familias de árboles grandes productores de miera y el testigo comercial no mejorado. La ganancia genética se aproxima al 50% en tan solo un ciclo de selección (Figura 5b).

El análisis de la variación intra-árbol indica escasas diferencias en función de la orientación de la cara resinada (Figura 6). El análisis de varianza indica que el efecto no fue significativo siendo la producción de resina similar en las 6 orientaciones ensayadas.

5. Discusión

Micro-resinación como herramienta experimental

Los resultados indican una alta correspondencia entre el flujo de resina estimado mediante micro-resinación en tan sólo 24 horas y la producción total de resina después de una campaña completa de resinación convencional mediante picas de corteza ascendente. Aunque a nivel de árbol individual la relación es sensiblemente menor (Zas *et al.*, 2020a), a nivel de pequeño rodal el poder predictivo es notablemente alto, explicando más del 75% de la variación total. La percepción de este resultado mejora al considerar que el propio dato de la producción total de resina obtenido de forma convencional está sujeto a mucho error experimental. Durante la campaña de resinación convencional la resina capturada en los potes se mezcla con impurezas que desvirtúan las pesadas. En períodos de lluvia, los potes se llenan de agua que no siempre es fácil de separar de la resina, incrementando el error de las pesadas. Además, si la lluvia es intensa, es habitual que el pote se llene y parte de la resina producida por el árbol se derrame por el exterior y no pueda valorarse. Finalmente no es raro que entre pica y pica aparezcan potes caídos, derribados por el viento, por el peso del agua o por animales. Todas estas incidencias son importantes fuentes de error que dificultan la estima precisa de la producción real de resina. Con la técnica de micro-resinación, al utilizar envases cerrados sobre una herida de superficie predefinida, buena parte de estos problemas, sino todos, se solucionan. Esta mejora en la precisión junto con la agilidad y rapidez del proceso, que acorta el período de evaluación de 1 año a sólo 1 día, convierten a esta técnica en una prometedora herramienta para experimentación. Las posibilidades de caracterizar fenotípicamente un gran número de árboles (alrededor de 100-150 individuos por operario y día) es otra de las importantes ventajas de este método.

Una buena demostración de la versatilidad del método de micro-resinación son los resultados obtenidos en relación al efecto de la edad y de la resinación previa sobre la producción de resina. Para ambos factores llegaríamos exactamente a la misma conclusión utilizando el método rápido de micro-resinación o el método lento y tedioso de resinación convencional. El efecto de la edad del arbolado fue muy notable con mayor producción de resina a medida que los árboles son más viejos. Este resultado probablemente se relaciona con la acumulación con la edad de canales resiníferos que permanecen funcionales. No está claro todavía cuánto tiempo permanecen activos los canales axiales y radiales pero se sabe que al menos los canales de los últimos 10 años contribuyen al flujo de resina (Hood and Sala, 2015). En base a los resultados mostrados aquí, éste umbral podría ser incluso mayor. Una derivada aplicada de este efecto es que la resinación de masas jóvenes es cuestionable ya que la rentabilidad del aprovechamiento puede resultar excesivamente baja. Esto limita la posibilidad de resinar las masas con anterioridad a las claras, algo que se había sugerido como herramienta para mejorar las rentas intermedias.

Por otro lado, la resinación previa mostró un efecto positivo sobre la producción de resina en la campaña siguiente. Este resultado se explica por la probable proliferación de canales resiníferos traumáticos en respuesta a las agresiones del aprovechamiento resinero (Rodríguez-García *et al.*, 2016). Esta es una de las principales respuestas defensivas inducidas de los pinos, que reaccionan ante la percepción de una agresión incrementando la inversión en mecanismos defensivos, en este caso en las defensas anatómicas (Vázquez-González *et al.*, 2020). Este tipo de respuestas implica modificaciones en la actividad del cambium y en los procesos de diferenciación celular. La respuesta no es rápida y puede necesitar varios meses para completarse. Este retraso explica que la producción de resina no se vea influenciada por las agresiones más recientes y que, por ejemplo, la producción de resina en un momento determinado no dependa de cuántas picas previas se hayan hecho durante la propia campaña (Touza *et al.*, 2021). Sin embargo, tal como se muestra aquí, estas respuestas defensivas sí tienen un efecto a más largo plazo, incrementando la producción de resina en campañas sucesivas.

Plasticidad ambiental

Muchos trabajos previos han encontrado diferencias importantes en el rendimiento productivo de distintos pinares dentro de una misma comarca (Rodríguez-García *et al.*, 2014; Neis *et al.*, 2018). Sin embargo, para determinar hasta qué punto las diferencias se deben a factores genéticos o ambientales es preciso disponer de redes de ensayo donde el mismo material genético se replica en diferentes ambientes. Sólo así se puede discernir entre el componente ambiental y el genético. Además, es importante diferenciar hasta qué punto la variación ambiental se debe a variaciones temporales en las condiciones ambientales (p. ej. durante el muestreo) o a variaciones ambientales intrínsecas asociadas a la estación en su conjunto. Para responder a esta pregunta es necesario un muestreo repetido en el tiempo sobre una red de ensayos genéticos.

La evaluación de la red de ensayos de procedencia de *P. pinaster* establecida en el interior de Galicia con materiales de hasta siete regiones de procedencia diferentes ha permitido responder con claridad a estas incógnitas. Por un lado, se observa que la producción de resina es un carácter marcadamente plástico. El mismo material genético puede producir hasta 4 veces más resina dependiendo del ambiente en el que se desarrolle. El rango de variación es llamativamente alto e invita a profundizar en los mecanismos subyacentes que gobiernan esta plasticidad fenotípica. Con la información disponible hasta el momento no es posible reconocer ningún patrón geográfico, climático o ambiental que explique la variabilidad observada entre parcelas. Es importante señalar que el número de parcelas de la red de ensayos (7) es demasiado pequeño; para una modelización robusta sería necesario incrementar notablemente los esfuerzos de muestreo a lo largo de gradientes ambientales mucho más amplios.

Los resultados obtenidos en la red de ensayos también sugieren una importante plasticidad temporal, con una tendencia a mayor producción de resina a medida que avanza la estación de crecimiento. Este resultado coincide con el conocido efecto de la temperatura y del déficit hídrico sobre la producción de resina (Rodríguez-García *et al.*, 2015), efecto que también se observó en la zona atlántica, donde la producción de resina instantánea aumenta con la temperatura y el déficit hídrico inmediatamente anterior al momento del muestro (Zas *et al.*, 2020b). Estos resultados se alinean con las teorías de defensa en plantas que predicen un compromiso entre el crecimiento y la producción de defensas, de tal manera que las condiciones más favorables para el crecimiento reducen la inversión defensiva y viceversa (Herms and Mattson, 1992).

Variación genética

Las evaluaciones en los ensayos genéticos también indican una importante variabilidad intraespecífica en la capacidad de producir resina de *P. pinaster*. Como ocurre para muchos otros caracteres en esta especie, esta variabilidad se muestra tanto entre poblaciones, como dentro de poblaciones. La variación entre poblaciones es fruto de procesos de diferenciación genética que pueden tener un origen adaptativo o neutral (López-Goldar *et al.*, 2019). A nivel adaptativo cabría esperar clinas genéticas en la producción de resina asociados a gradientes ambientales en la presión biótica, es decir, asociados a la variación en la incidencia de plagas y/o enfermedades a las que han estado sometidas históricamente las distintas poblaciones, pero esta información es especialmente difícil de recopilar. Variaciones en el ambiente abiótico (p. ej. clinas climáticas) también podrían ser responsables de la variación observada en la producción de resina entre poblaciones, tal como se ha observado para otros caracteres defensivos en la especie (López-Goldar *et al.*, 2019; Vazquez-Gonzalez *et al.*, 2019). Finalmente, procesos estocásticos asociados a la historia demográfica de la especie y a las contracciones y expansiones sucesivas durante las épocas glaciares e interglaciares también pueden haber contribuido a los procesos de diferenciación, como

ocurre por ejemplo para buena parte de los terpenos, principal constituyente de la resina (López-Goldar *et al.*, 2019).

Aunque los procesos de diferenciación entre poblaciones deberían ir asociados a procesos de reducción de la variabilidad genética intrapoblacional, es frecuente que en especies forestales anemócoras, de polinización cruzada forzosa y que ocupan hábitats muy heterogéneos dentro de sus poblaciones, también se mantenga una fuerte variabilidad genética intrapoblacional (Petit and Hampe, 2006). Esto es precisamente lo que ocurre en el caso de la producción de resina, que muestra una importante variabilidad genética aditiva intrapoblacional a pesar de las importantes diferencias entre poblaciones. De hecho, la variabilidad intrapoblacional fue incluso superior en rango de variación que la variación entre poblaciones. El control genético del carácter viene determinado por la heredabilidad que resultó ser de aproximadamente 0.5, un valor mucho más alto que el que habitualmente se encuentra para el crecimiento u otros caracteres relacionados con la producción forestal. Este resultado sugiere que la productividad de resina es un carácter susceptible de ser mejorado genéticamente simplemente mediante ciclos recurrentes de selección y cruzamiento. De hecho, los propios resultados del ensayo de progenies de Carbonero sugieren una importante ganancia genética del proceso de selección inicial de árboles superiores grandes productores de resina (Tadesse *et al.*, 2001). La comparación de la progenie de los árboles superiores con el control no seleccionado arroja una ganancia genética de cerca del 50% con tan sólo un episodio de selección. La alta heredabilidad sugiere que sería posible alcanzar ganancias mucho mayores avanzando en los ciclos de selección. Otros trabajos anteriores también han encontrado que este carácter está sujeto a un fuerte control genético tanto en *P. pinaster* (Tadesse *et al.*, 2001) como en otras especies de pino (Roberds *et al.*, 2003; Liu *et al.*, 2013; Westbrook *et al.*, 2013; Lai *et al.*, 2017).

Variación intraindividual

A pesar del saber popular de que las caras expuestas al naciente o al Sur tienden a producir más resina y son las caras por las que normalmente se empiezan a resinar los árboles, los resultados presentados aquí bajo condiciones atlánticas sugieren que la variación de la producción de resina alrededor de la circunferencia del tronco es bastante reducida. Una explicación a este posible resultado son las condiciones climáticas más suaves de la región Atlántica que impone menores contrastes entre las caras de solana y umbría.

6. Conclusiones

Los resultados indican que la producción de resina es un carácter extremadamente variable en la especie *Pinus pinaster*, tanto desde un punto de vista ambiental como genético. Por un lado, se observa una enorme plasticidad fenotípica que se expresa tanto a nivel espacial entre ambientes, como a nivel temporal, entre momentos del período vegetativo. Por otro lado se observa una fuerte variación genética intraespecífica que ocurre tanto entre poblaciones como dentro de poblaciones. La alta heredabilidad y ganancias genéticas sugieren grandes posibilidades de las técnicas de mejora genética para aumentar la productividad de los pinares. Por último, ciertos factores intrínsecos del arbolado como la edad o la historia resinera se presentan como factores determinantes de la productividad de resina, mientras que otros como la orientación de la cara resinada no muestran efectos significativos. Todas estas conclusiones han sido posibles gracias a la versatilidad, agilidad y eficacia de las técnicas de micro-resinación que permiten el fenotipado masivo de un gran número de árboles con relativamente poco esfuerzo. La buena correspondencia entre esta técnica y la resina producida mediante resinación convencional soportan el uso de esta técnica como herramienta experimental.

7. Agradecimientos

Este trabajo fue financiado por los proyectos RESDRON (Feader2018/066B, Xunta de Galicia/FEADER), ACREMA (000000226e2000043659, MAPA/AEI-Agri/FEADER, UE) y RESILPINE (RTI2018-094691-BC33, MCIU/AEI/FEDER-UE). Los autores agradecen a la CMVMC de Chacente y Paredes las facilidades prestadas para el establecimiento de los distintos experimentos, a Jorge Hermida y Jacobo Roselló por su inestimable ayuda en los trabajos de campo, a la Consellería de Medio Rural de la Xunta de Galicia y el grupo TRAGSA, responsables de la instalación y mantenimiento de la Red de Ensayos de procedencias y al CIFOR-INIA y UPM-UDA, responsables del ensayo de progenies de Carbonero. La ayuda de Fernando Peña, Santiago Gil, María Bragados y la Asociación Nacional de Resineros fue fundamental para el fenotipado masivo del ensayo de Carbonero.

8. Bibliografía

Grivet, D., Climent, J., Zabal-Aguirre, M., Neale, D.B., Vendramin, G.G., Gonzalez-Martinez, S.C., 2013. Adaptive evolution of Mediterranean pines. *Molecular Phylogenetics and Evolution* 68, 555-566.

Herms, D.A., Mattson, W.J., 1992. The dilemma of plants: to grow or defend. *Quat. Rev. Biol.* 67, 283-335.

Hood, S., Sala, A., 2015. Ponderosa pine resin defenses and growth: metrics matter. *Tree Physiol* 35, 1223-1235.

Justes, A., Solino, M., 2018. The resin in Castilla y Leon (Spain): resin workers' preferences in times of economic crisis. *Madera Bosques* 24.

Lai, M., Dong, L., Yi, M., Sun, S., Zhang, Y., Fu, L., Xu, Z., Lei, L., Leng, C., Zhang, L., 2017. Genetic variation, heritability and genotype x environment interactions of resin yield, growth traits and morphologic traits for *Pinus elliottii* at three progeny trials. *Forests* 8, 409.

Liu, Q., Zhou, Z., Fan, H., Liu, Y., 2013. Genetic variation and correlation among resin yield, growth, and morphologic traits of *Pinus massoniana*. *Silvae Genet.* 62, 38-43.

Lombardero, M.J., Ayres, M.P., Lorio, P.L., Ruel, J.J., 2000. Environmental effects on constitutive and inducible resin defences of *Pinus taeda*. *Ecol. Lett.* 3, 329-339.

López-Goldar, X., Villari, C., Bonello, P., Borg-Karlson, A.K., Grivet, D., Sampedro, L., Zas, R., 2019. Genetic variation in the constitutive defensive metabolome and its inducibility are geographically structured and largely determined by demographic processes in maritime pine. *J. Ecol.* 107, 2464-2477.

Neis, F.A., de Costa, F., de Araújo, A.T., Fett, J.P., Fett-Neto, A.G., 2019. Multiple industrial uses of non-wood pine products. *Ind. Crop. Prod.* 130, 248-258.

Neis, F.A., de Costa, F., Fuller, T.N., de Lima, J.C., da Silva Rodrigues-Correa, K.C., Fett, J.P., Fett-Neto, A.G., 2018. Biomass yield of resin in adult *Pinus elliottii* Engelm. trees is differentially regulated by environmental factors and biochemical effectors. *Ind. Crop. Prod.* 118, 20-25.

Petit, R., Hampe, A., 2006. Some evolutionary consequences of being a tree. *Annual Review of Ecology, Evolution and Systematics* 37, 187-214.

Pinillos, F., Picardo, A., Allué-Andrade, M., 2009. La resina: Herramienta de conservación de nuestros pinares. Junta de Castilla y León, Valladolid, España.

Roberds, J.H., Strom, B.L., Hain, F.P., Gwaze, D.P., McKeand, S.E., Lott, L.H., 2003. Estimates of genetic parameters for oleoresin and growth traits in juvenile loblolly pine. *Can. J. For. Res.* 33, 2469-2476.

Rodriguez-Garcia, A., Antonio Martin, J., Lopez, R., Mutke, S., Pinillos, F., Gil, L., 2015. Influence of climate variables on resin yield and secretory structures in tapped *Pinus pinaster* Ait. in central Spain. *Agr. For. Meteorol.* 202, 83-93.

Rodriguez-Garcia, A., Antonio Martin, J., Lopez, R., Sanz, A., Gil, L., 2016. Effect of four tapping methods on anatomical traits and resin yield in Maritime pine (*Pinus pinaster* Ait.). *Ind. Crop. Prod.* 86, 143-154.

Rodriguez-Garcia, A., Lopez, R., Antonio Martin, J., Pinillos, F., Gil, L., 2014. Resin yield in *Pinus pinaster* is related to tree dendrometry, stand density and tapping-induced systemic changes in xylem anatomy. *For. Ecol. Manage.* 313, 47-54.

Ruel, J.J., Ayresç, M.P., Lorio, P.L., 1998. Loblolly pine responds to mechanical wounding with increased resin flow. *Can. J. For. Res.* 28, 596-602.

Solino, M., Yu, T., Alia, R., Aunon, F., Bravo-Oviedo, A., Regina Chambel, M., de Miguel, J., del Rio, M., Justes, A., Martinez-Jauregui, M., Montero, G., Mutke, S., Ruiz-Peinado, R., Garcia del Barrio, J.M., 2018. Resin-tapped pine forests in Spain: Ecological diversity and economic valuation. *Sci. Total Environ.* 625, 1146-1155.

Tadesse, W., Nanos, N., Auñón, F.J., Alia, R., Gil, L., 2001. Evaluation of high resin yielders of *Pinus pinaster*. *For. Genet.* 8, 271-278.

Touza, R., Lema, M., Zas, R., 2021. Timing of resin-tapping operations in maritime pine forests in Northern Spain. *For. Syst.* 30, eSC05-eSC05.

Vázquez-Gonzalez, C., López-Goldar, X., Alía, R., Bustingorri, G., Lario, F.J., Lema, M., Mata, R.d.l., Sampedro, L., Touza, R., Zas, R., 2021. Genetic variation in resin yield and covariation with tree growth at different genetic levels in *Pinus pinaster*. *For. Ecol. Manage.* 482, 118843.

Vazquez-Gonzalez, C., Lopez-Goldar, X., Zas, R., Sampedro, L., 2019. Neutral and climate-driven adaptive processes contribute to explain population variation in resin duct traits in a Mediterranean pine species. *Front. Plant. Sci.* 10, 1613.

Vázquez-González, C., Zas, R., Erbilgin, N., Ferrenberg, S., Rozas, V., Sampedro, L., 2020. Resin ducts as resistance traits in conifers: Linking dendrochronology and resin based defences. *Tree Physiol.* 40, 1313–1326.

Westbrook, J.W., Resende, M.F.R., Jr., Munoz, P., Walker, A.R., Wegrzyn, J.L., Nelson, C.D., Neale, D.B., Kirst, M., Huber, D.A., Gezan, S.A., Peter, G.F., Davis, J.M., 2013. Association genetics of oleoresin flow in loblolly pine: discovering genes and predicting phenotype for improved resistance to bark beetles and bioenergy potential. *New Phytol.* 199, 89-100.

Zas, R., Quiroga, R., Touza, R., Vázquez-González, C., Sampedro, L., Lema, M., 2020a. Resin tapping potential of Atlantic maritime pine forests depends on tree age and timing of tapping. *Ind. Crop. Prod.* 157, 112940.

Zas, R., Touza, R., Sampedro, L., Lario, F.J., Bustingorri, G., Lema, M., 2020b. Variation in resin flow among maritime pine populations: Relationship with growth potential and climatic responses. *For. Ecol. Manage.* 474, 118351.



Figura1. Imágenes del proceso de micro-resinación. 1) Microdesroñado de la corteza en ventanas de aproximadamente 10 x 10 cm, dejando una superficie lisa. 2) Herida practicada mediante sacabocados de 10-15 mm de diámetro. 3) Retirada del resto de corteza, floema y cambium en la herida practicada. 4) Instalación de "resinóforos" alrededor de la herida. Los resinóforos son dispositivos de plástico especialmente diseñados que se atornillan al árbol y sobre los que se enroscan viales de laboratorio prepesados. 5) Enroscado de vial tipo Falcon ® de 15 ml en el resinóforo. La resina producida en las siguientes 24 o 48 horas se recoge en este vial que es posteriormente pesado en el laboratorio.

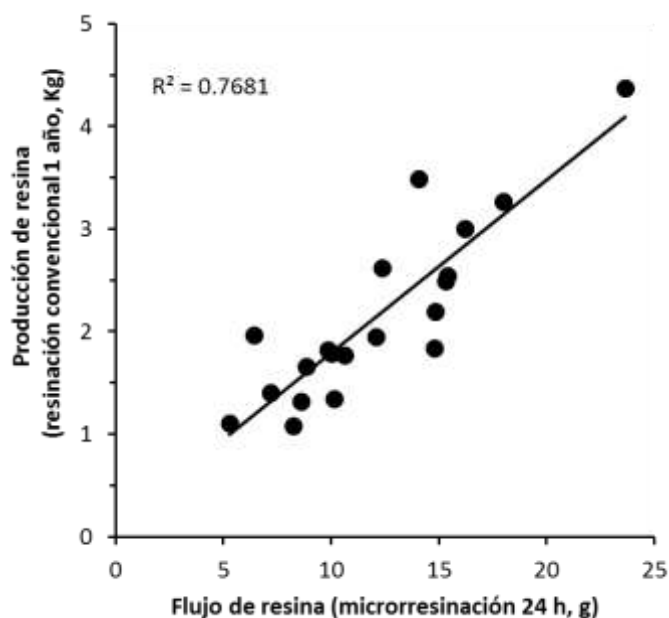


Figura 2. Relación entre el flujo de resina en 24 horas estimado mediante técnicas de micro-resinación y la resina total producida mediante resinación convencional (picas quincenales ascendentes de 12 cm de ancho utilizando pasta ácida) durante una campaña anual (19 picas) en dos montes de *Pinus pinaster* de la provincia de Pontevedra. Cada punto es el promedio de 8 árboles vecinos y de morfología similar. La relación entre ambas mediciones es altamente significativa ($R^2 = 0.77$, $p < 0.001$). Datos adaptados de Zas et al. 2020a.

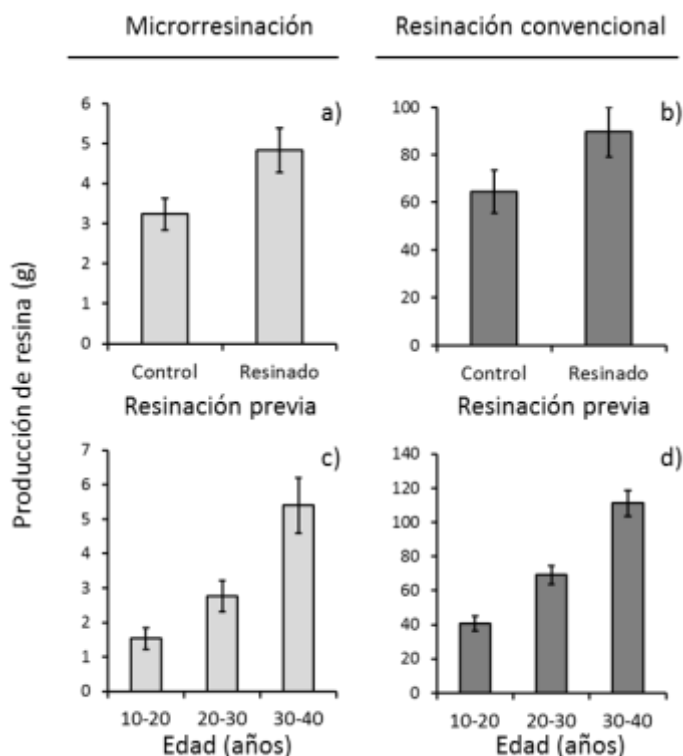


Figura 3. Efecto de la resinación previa (a, b) y de la edad del arbolado (c, d) sobre la producción de resina estimada utilizando técnicas de micro-resinación (figuras de la izquierda, barras color gris claro) y técnicas de resinación convencional durante una campaña completa con 19 picas ascendentes (figuras de la derecha, barras color gris oscuro). Nótese que las conclusiones serían las mismas utilizando una u otra técnica de evaluación, lo que confirma el potencial de las técnicas de micro-resinación para experimentación. Datos tomados de Touza et al. 2021 (paneles a y b) y de Zas et al. 2020a (paneles c y d).

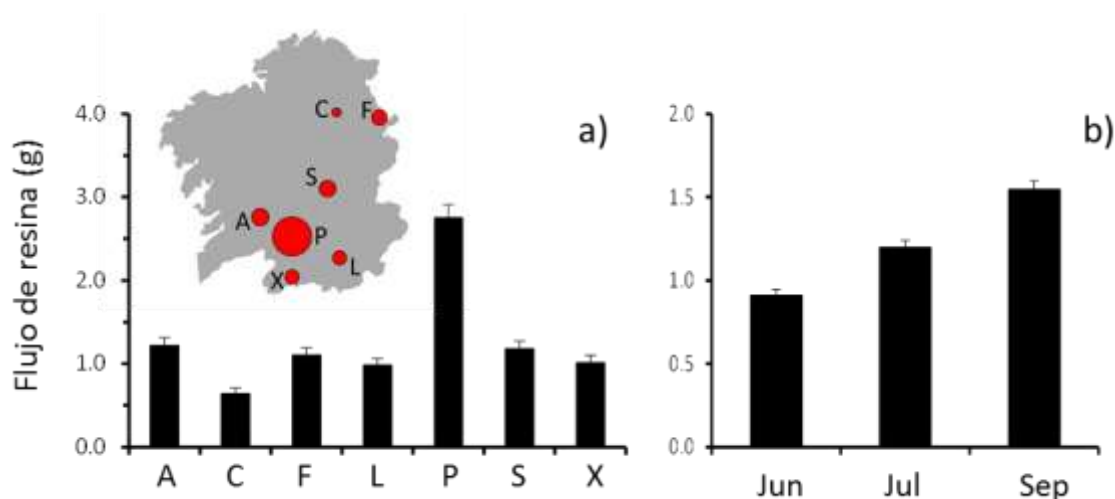


Figura 4. Plasticidad fenotípica espacial (a) y temporal (b) de la producción de resina. Las figuras muestran los promedios (y error estándar) del flujo de resina en 24 horas estimado por micro-resinación en tres materiales genéticos de *Pinus pinaster* replicados en 7 ensayos de procedencia establecidos en la zona interior de Galicia (Avión (A), Castro (C), Fonsagrada (F), Laza (L), Parderrubias (P), Saviñao (S), Xermeade (X)). El panel a muestra la variación entre sitios de ensayo, cuya localización se muestra en el mapa adyacente, siendo el tamaño del punto proporcional al flujo de resina en cada ensayo. El panel b muestra el promedio en los 7 ensayos en cada una de las tres evaluaciones realizadas a lo largo de la estación de crecimiento (principios de Junio, mediados de Julio y principios de Septiembre). Datos tomados de Zas et al. 2020b.

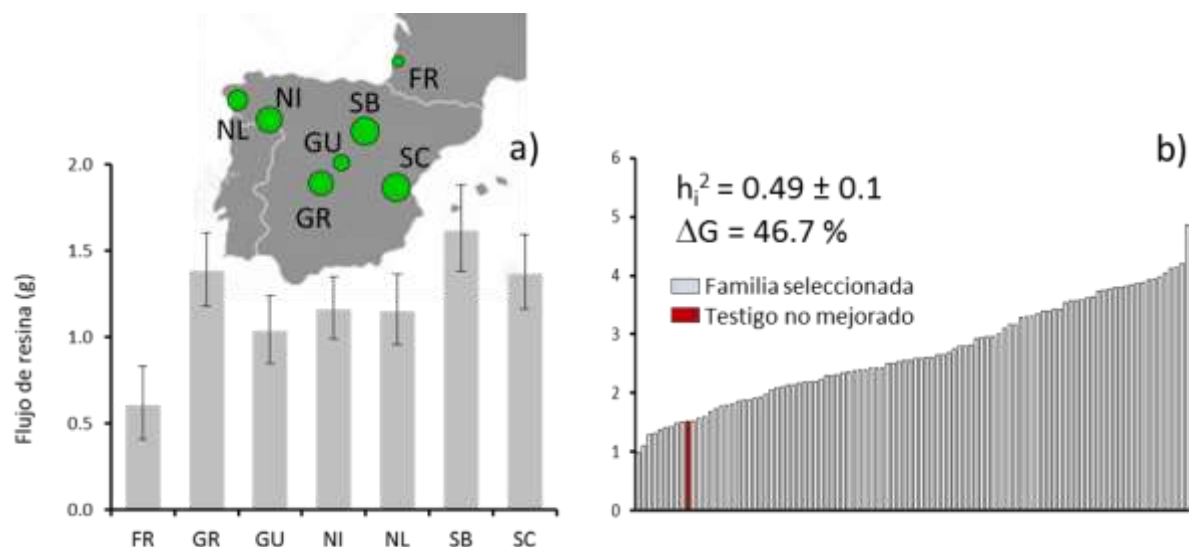


Figura 5. Variación genética intraespecífica en la producción de resina en *Pinus pinaster*. a) Variación entre regiones de procedencia a partir de la evaluación del ensayo de procedencias de Saviñao (Lugo) (France-Landes (FR), Gredos (GR), Guadarrama (GU), Noroeste Interior (NI), Noroeste Litoral (NL), Soria-Burgos (SB), Serranía de Cuenca (SC)). La figura muestra la media (y error estándar) de 7 regiones de procedencia, cuya localización geográfica se indica en el mapa adyacente con el tamaño de símbolo proporcional a la producción de resina. b) Variación aditiva dentro de procedencias, mostrando el promedio de la producción de resina de 99 familias de medios hermanos de madres seleccionadas en la Meseta Castellana por su alta producción de resina y establecidas en el ensayo de progenies de Carbonero. La barra roja indica el comportamiento de un testigo no mejorado. Se muestra a su vez, la heredabilidad en sentido estricto y la ganancia genética promedio del evento de selección.

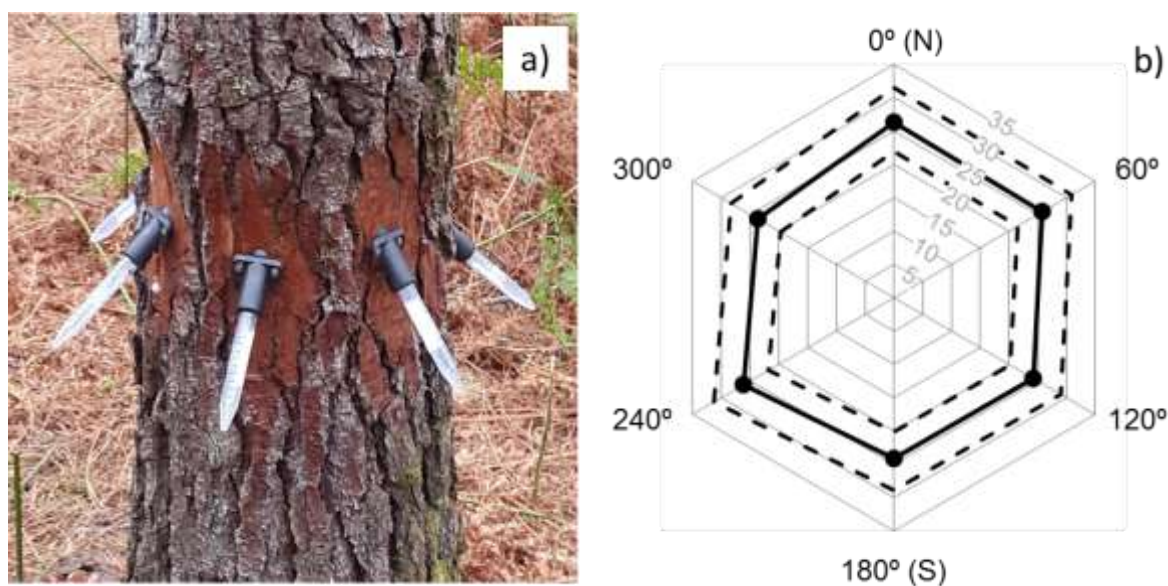


Figura 6. Flujo de resina acumulado tras 16 días evaluado mediante técnicas de micro-resinación en árboles maduros de *Pinus pinaster* a distintas orientaciones del tronco (0° (N), 60°, 120°, 180° (S), 240° and 300°). En el panel a se muestra el aspecto de uno de los árboles experimentales y en el panel b se muestra el gráfico radial de la producción de resina para cada una de las 6 orientaciones evaluadas. Los hexágonos grises representan isolíneas de producción de resina en gramos; la línea negra continua indica la media en cada orientación y las líneas negras discontinuas el error estándar de la media. Las diferencias entre orientaciones no resultaron significativas ($F_{5,420} = 0.52$; $p = 0.765$). Los datos para elaborar esta figura proceden de Zas et al. 2020a.