

Algunos aspectos teóricos de la epidemia causada por la grafiosis*

R. IPINZA CARMONA y L. GIL SÁNCHEZ

En el presente trabajo se aborda el diseño de modelos teóricos para reflejar la dinámica de la enfermedad de la grafiosis. En primer lugar se caracterizan los sistemas cepa no agresiva y cepa agresiva mediante los principios de la teoría de control y posteriormente se utiliza la teoría de catástrofes para la cepa agresiva. Finalmente, mediante el análisis de sistemas se configura un modelo en el que se relacionan las distintas fases y subsistemas implicados en la enfermedad.

R. IPINZA CARMONA y L. GIL SÁNCHEZ. Departamento de Silvopascicultura. E.T.S.I de Montes. Ciudad Universitaria. 28040 Madrid.

INTRODUCCION

La enfermedad de la grafiosis es un sistema formado por cuatro componentes o subsistemas: olmo (*Ulmus sp.*), hongo [*Ceratocystis ulmi* (Buism.) Moreau], vector (*Scolytus sp.*) y ambiente. Estos interactúan y operan en conjunto, en el tiempo y espacio para un propósito común, la erradicación del componente arbóreo, el olmo, sustento y base del sistema enfermedad. En la figura 1 se señala un modelo geométrico para la grafiosis, éste facilita el análisis e ilustra muchos conceptos epidemiológicos y de la teoría de resistencia. El eje del cono representa el tiempo y el plano XY es un corte arbitrario ($t_i, i = 1...n$), aunque el último corte es la destrucción de la olmeda ($t_n, i = 1... n$). Las líneas sobre el plano Y, que conectan el vértice del cono y el eje Y representan el desarrollo logístico de la enfermedad. En cambio, las líneas sobre el plano X, que conectan el vértice del cono y el eje X, muestran la pérdida en la producción potencial del hospedante. Los conos son

modelos tridimensionales del volumen de la enfermedad sobre una población de olmos. Este modelo tiene un especial uso pedagógico, ya que permite visualizar las consecuencias de diferentes interacciones Hospedante-Vector-Patógeno y Ambiente, en el Tiempo. La cadena de infección se inicia con el arribo del primer grupo de escolítidos, portador de la cepa agresiva, en una olmeda y finaliza en el plano XY, cuando ($t_i = t_n$,

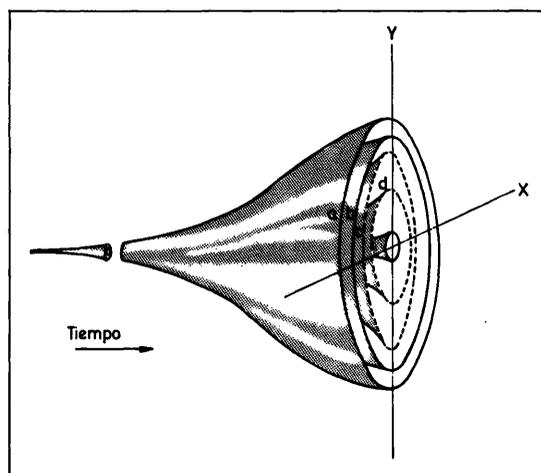


Fig. 1.—Modelo geométrico. El cono de la enfermedad de la grafiosis.

* Este trabajo es parte del proyecto control de la enfermedad de la grafiosis mediante mejora genética, financiado por ICONA.

$i = 1 \dots n$). Los ejes X e Y (ignorando el signo + y —) representan la incidencia y la severidad de la enfermedad respectivamente. Las especies de olmos a, b, c, d, etc., están ordenadas de acuerdo a su nivel de resistencia. (BROWNING *et al.*, 1977).

En el tiempo, este sistema exhibe un comportamiento dinámico y cambia de estado a causa de la interacción trófica de algunos de sus componentes. El estado final es la destrucción del sistema, aspecto poco común, ya que los depredadores hacen desaparecer a todas sus presas, el olmo.

La dinámica espacial de esta enfermedad se caracteriza por explosiones poblacionales de los escoltídos, a partir de varios epicentros, para eventualmente afectar grandes extensiones. Este tipo de fenómeno denominado *eruptivo* es rápido y violento, siendo su difusión a áreas adyacentes, a través de un movimiento semejantes a ondas en el espacio. Las relaciones que operan dentro del sistema definen una estructura y, por ende, un comportamiento que podemos denominarlo catastrófico, por cumplir, como se analizará posteriormente, las condiciones topológicas de este tipo de fenómeno.

Las figuras que en adelante se presentan se construyen a base de diagramas de relaciones (FORRESTER, 1961, 1968).

ASPECTOS GENERALES

Sistema cepa no-agresiva

Los escoltídos, por lo general, son parásitos secundarios, es decir son incapaces de matar o debilitar a un olmo sano y vigoroso, a menos que éste se encuentre estresado. Existen algunas excepciones a esta norma, tal como lo indican autores soviéticos ANDRIANOVA y MAKHMADZIEEV (1972), KRYUKOVA (1972) y LINDEMANN (1978); es el caso de *Scolytus kirschii*, el cual es de por sí agresivo y un parásito primario, aunque en la Península Ibérica no manifiesta tal comportamiento.

La unión de la cepa no-agresiva a los escoltídos produce un efecto *sinérgico* apreciable, es decir aumenta su capacidad destructora bajo condiciones estables.

La enfermedad de la grafiosis debida a la cepa no-agresiva tiende a presentar una condición meta-estable, caracterizada normalmente por el equilibrio de los sistemas implicados, si bien eventualmente presentan puntos de ruptura para alcanzar una nueva estabilidad (BERRYMAN, 1986). Es necesario aclarar que, en términos estrictos, la estabilidad no existe, sino un equilibrio o desequilibrio dinámico a causa de un balance de fuerzas (GOLD, 1977). Por tanto, en adelante se utilizará el término estabilidad manteniendo las consideraciones antes señaladas.

La condición meta-estable implica una estabilidad local, ya que sólo retorna a su posición de equilibrio si el desplazamiento es pequeño y cercano a dicho punto. La Figura 2 ilustra una situación con estabilidad local, separada por una cima inestable. La cima se define como un umbral que separa el dominio de dos equilibrios.

Fase estable

En un sistema estable, la enfermedad cumple un papel en la selección natural de los olmos, ya que elimina los genotipos que no

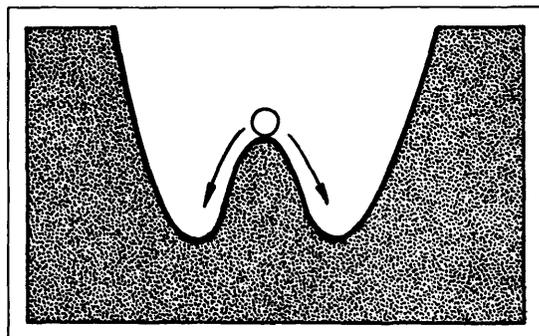


Fig. 2.—Sistema de dos posiciones de equilibrio estable, con su umbral respectivo. (BERRYMAN, 1981).

se ajustan a la relación hospedante-patógeno. La cantidad a eliminar es determinada por la presión de selección.

Si por un momento aceptamos que las condiciones ambientales de clima y sitio permanecen, dentro de ciertos márgenes, favorables para los olmos, pero variables. La pregunta que debemos hacernos es: ¿Cómo se logra la estabilidad?

De acuerdo a la teoría de control, la estabilidad de cualquier sistema está determinada por su estructura de retroalimentación. Uno de sus teoremas fundamentales nos dice: «Las estructuras estables son sólo posibles cuando el sistema es dominado por una retroalimentación negativa»; para explicar esto, en la Figura 3 se ilustra el sistema de retroalimentación negativo que define la utilización de los olmos por escolítidos portadores de la cepa no-agresiva.

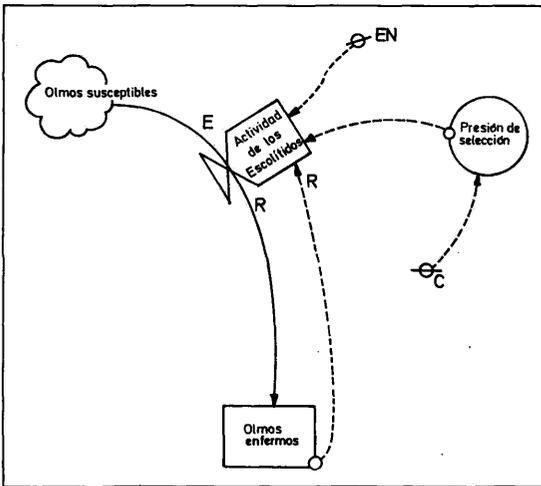


Fig. 3.—Modelo de utilización de los olmos por los escolítidos, portadores de la cepa no agresiva y ambiente benigno para el olmo, EN (enemigos naturales) y C (Clima).

El flujo de entrada al sistema serán los olmos susceptibles, cantidad por unidad de tiempo que denominaremos E; ésta a su vez es de esperar sea la atacada por los escolíti-

dos, de manera que la salida del sistema tendrá igual cantidad de árboles, si bien éstos afectados. Los olmos a ser destruidos son aquellos determinados por la presión de selección.

Los olmos alimentan continuamente al subsistema escolítidos. La salida real puede no ser E, sino R; en tal caso esta diferencia E-R, entre lo esperado y lo real, contribuye a retroalimentar al sistema y se le denomina detector de ERROR:

$$\text{ERROR} = E - R$$

Si la señal de retroalimentación R difiere de la entrada de referencia E, la diferencia produce una nueva señal, ERROR, que actúa sobre el subsistema escolítido, aumentando o disminuyendo su actividad, produciendo una nueva salida R. Esta es la señal que controla el sistema y controla su salida.

En condiciones de equilibrio, el bucle de retroalimentación presentará un ERROR = 0, es decir la señal de retroalimentación es igual a la entrada de referencia, que se produce sólo cuando la salida haya alcanzado el nivel esperado E.

Lo interesante en una retroalimentación negativa es, que si el ambiente aumenta el flujo de olmos susceptibles, el sistema tiende nuevamente al equilibrio. Para ello incrementa la población de escolítidos, debido a que la señal, R, informará al detector de este desequilibrio (ERROR ≥ 0). Este bucle continuará hasta que la señal de retroalimentación sea nuevamente igual a la entrada de referencia.

Este tipo de bucle tiende a estabilizar la dinámica del sistema. El grado de estabilidad inducido por éste depende de la velocidad de transmisión hacia atrás (demoras), de la negatividad y procesos compensatorios en el bucle. Los mecanismos que actúan más rápido inducen a una mayor estabilidad. Estos aspectos son extremadamente complejos; por ejemplo, las demoras entre dos flujos conse-

cutivos de olmos susceptibles puede ser vital para la población de hospedantes. Las demoras son la fuente más potente de inestabilidad de los sistemas dinámicos. También entre los procesos compensatorios es de destacar el papel que cumplen los enemigos naturales de los escolítidos.

Fase inestable

Lamentablemente, el ambiente benigno para el olmo no es una condición permanente; existen ocasiones en que la sequía y la disminución de la capa freática debilitan a los olmos, los predisponen a la enfermedad de la grafiosis; por ende, la población de escolítidos se dispara.

Este cambio de conducta, violenta, repentina y radical de la población de escolítidos, le permite vencer las defensas de los olmos más resistentes y que se encuentren en su radio de influencia. La explicación biológica del fenómeno es simple; en el lenguaje de VOLTERRA: demasiados depredadores para una presa.

Desde el punto de vista de la teoría de control, este repentino aumento de los vectores ocasiona un bucle con una retroalimentación positiva e inestable (Fig. 4).

La dominancia de este bucle positivo es sólo temporal, pero el intervalo de tiempo que dura el estrés puede ser suficiente para destruir completamente al bosque o bosquete de olmos. Los olmos estresados son fácilmente eliminados por la acción de las toxinas fungosas e incluso los olmos sanos y vigorosos cuando son atacados por miles y miles de vectores. Luego, las larvas de escolítidos completarán su ciclo biológico sobre los olmos muertos o moribundos.

Una vez finalizada la acción de la fuerza, que desplazó al sistema de su posición de equilibrio original, la tendencia es que el bucle de retroalimentación negativa vuelva a dominar en el sistema.

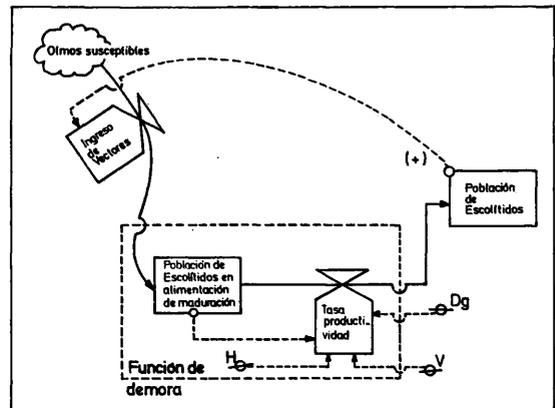


Fig. 4.—Fase inestable, con una retroalimentación positiva de la enfermedad de la grafiosis (escolítidos+cepa no-agresiva), en un ambiente no favorable para el olmo.

H (humedad); V (vigor); Dg (Días grados).

La meta-estabilidad de la enfermedad de la grafiosis, cepa no-agresiva, podría explicar la conducta de la enfermedad en el siglo XIX (IPINZA y GIL, 1987). También sugiere que dicha enfermedad se encuentra en un proceso de co-adaptación a los olmos europeos, ya que no mata al olmo a menos que éstos se encuentren estresados. Al aceptar dicha co-adaptación la entrada a Europa tiene que haber transcurrido mucho antes de 1900; por otro lado, la evidente resistencia de los olmos asiáticos sugiere que el origen de la cepa no-agresiva es asiático.

Sistema cepa agresiva

Para caracterizar a este sistema es necesario enunciar un principio fundamental de las estructuras de retroalimentación: «La dominancia de la retroalimentación positiva siempre dará origen a una estructura inestable» (BERRYMAN, 1981).

La cepa agresiva, una vez en contacto con los olmos europeos a través de los escolítidos, produce una interacción desequilibrada, ya que no existe una adaptación trófica entre estas especies. Creemos que no ha existido

tiempo suficiente para que se hayan coadaptado a través de la evolución.

La cepa no agresiva, al interactuar con el tejido vivo del hospedante, desencadena en éste la producción de mansononas, las cuales tienen un papel vital en la resistencia, especialmente la mansonona E y F. La cepa agresiva produce un represor que interfiere, por lo menos en forma parcial con la producción de estas dos fitoalexinas.

Los escolítidos con la cepa agresiva propagan al mortal patógeno sobre los olmos sanos y debilitados creando una gran presión de selección, en que las condiciones ambientales locales y adversas al olmo, producen tan sólo una aceleración de la epidemia. La enfermedad mata al árbol, aportando un sustrato para la alimentación y reproducción de los escolítidos. Por ello, los vectores continúan aumentando su población, que infectarán más olmos, y así sucesivamente.

En la Figura 5 se ilustra el continuo ciclo de retroalimentación positiva, ocasionando una erradicación de los olmos, a menos que el hospedante presente una mejor defensa o el patógeno se torne menos virulento.

Los bucles con retroalimentación positiva amplifican el estímulo inicial. Las variables

de estado se dirigen en la misma dirección de dicho estímulo; de esta manera ellos crecen o decaen continuamente. Este fenómeno es responsable del crecimiento continuo de los escolítidos y, en forma inversa, es causa de la disminución continua del hospedante (Fig. 6).

Los procesos de cooperación entre los escolítidos presentan una retroalimentación positiva, ya que en la medida que la población crece el individuo promedio tiene una mayor probabilidad de sobrevivir y reproducirse.

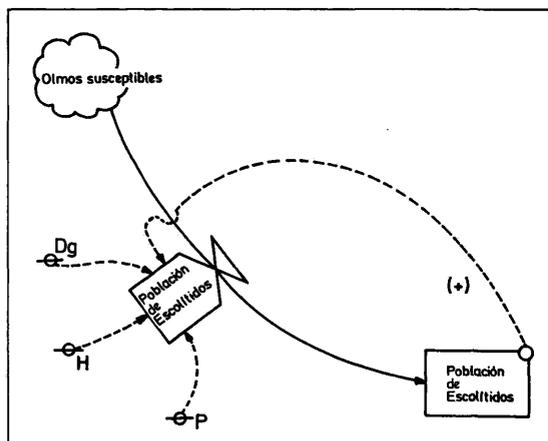


Fig. 5.—Inestabilidad adaptativa ocasionada por la cepa agresiva. Dg (Días grados); h (humedad) y P (productividad).

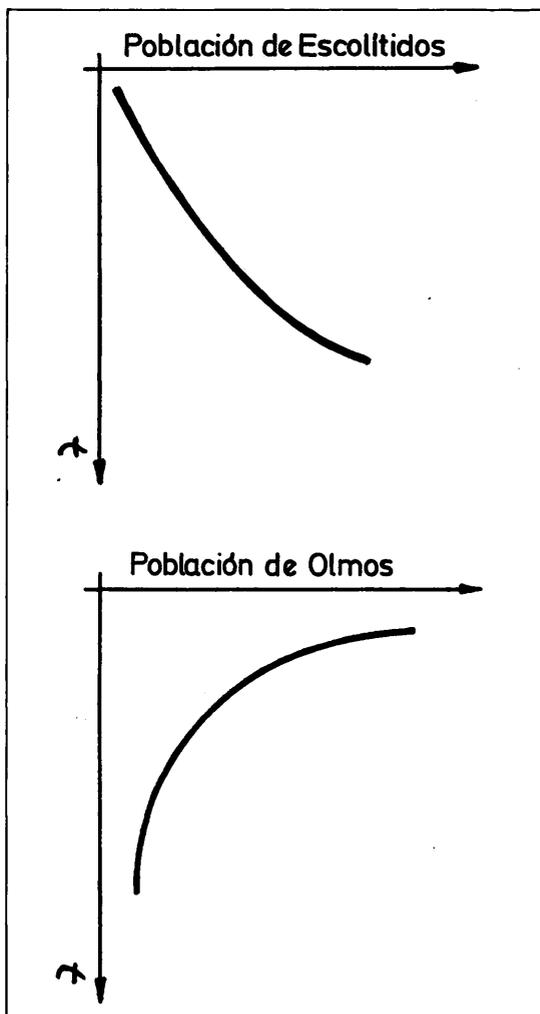


Fig. 6.—Crecimiento y decrecimiento continuo de los escoltidos y olmos, respectivamente.

Además, la supervivencia mejora cuando la densidad se incrementa. La causa de esto se encuentra en el aumento de las feromonas de agregación, que provoca que machos y hembras se encuentren más fácilmente, logrando, por consiguiente, un mayor crecimiento poblacional. Es de destacar que muchas de las variables de estado, tal como la densidad de escolítidos por unidad de superficie, densidad de galerías, etc., poseen bucles de retroalimentación negativo. En este caso, las demoras pueden ser muy significativas, por cuanto el sistema reacciona, si es que lo hace, cuando la población de vectores es demasiado grande. Este crecimiento inestable presenta normalmente la siguiente forma.

$$N_t = N_{t-1} + R \times N_{t-1}$$

donde R = tasa de crecimiento.

El cambio de conducta de una cepa no-agresiva a una agresiva es bastante radical; debido a que en el primer caso es un proceso de autocontrol, el detector de errores puede modificar el sentido del signo del estímulo que actúa en el sistema (Fig. 3), y de este modo corrige su funcionamiento. En el segundo caso, es proceso de automejoramiento, donde la única relación entre estados sucesivos es que $t + 1$ es determinado por t . El único límite es tan sólo la disponibilidad de olmos.

Teoría de catástrofes

La primera teoría para explicar la epidemia de la cepa agresiva de la grafiosis postula que ésta había sido introducida separadamente en diferentes lugares. Estos focos actúan como epicentros que se expanden rápidamente en tiempo y espacio. Esta teoría ha sido analizada en los puntos anteriores mediante la teoría de control.

Una segunda hipótesis alternativa establece que la súbita muerte de una gran proporción

de olmos y la presencia de la cepa agresiva son ambas reflejo del estado epidémico de la enfermedad y que está relacionada a la población de escolítidos, población de olmos (densidad de olmos por unidad de área) y vigor de éstos.

Los sistemas que tienen variables que no pueden promediarse en el tiempo ni en el espacio pueden ser visualizados a través de modelos de catástrofes (THOM, 1970). Sin embargo, ésta es una condición necesaria pero no suficiente de este tipo de modelos. Esta técnica es útil para resolver problemas asociados a sistemas no lineales, fenómenos que involucran cambios repentinos, como la actual epidemia de la grafiosis. Esta clase de problema se sitúa en la interfase de la genética y la ecología.

Las condiciones topológicas suficientes que ha de cumplir este tipo de modelo, y que analizamos para el caso de la epidemia, son las siguientes:

Bimodalidad del comportamiento: el sistema está caracterizado por sólo dos posibles posiciones, poblaciones de olmos, afectadas en una proporción muy alta o muy baja.

Discontinuidad: esta propiedad implica que existen muy pocos individuos en una situación intermedia. La epidemia de la grafiosis presenta una moda en cada extremo. El rápido aumento de la tasa de destrucción en la situación epidémica se traduce en muchos árboles muertos. La disminución de la tasa de destrucción a causa de una situación endémica implica muy pocos árboles muertos.

Histéresis: se presenta cuando un sistema tiene una aparente demora en la respuesta a un estímulo, y la respuesta sigue una ruta cuando éste aumenta y otra cuando disminuye. La población de olmos es distinta antes y después de la epidemia.

Inaccesibilidad: indica que no es posible el equilibrio estable. La enfermedad de la cepa agresiva de la grafiosis raramente se encuentra en niveles moderados.

Divergencia: un pequeño cambio en las condiciones iniciales causa un cambio abrupto en el comportamiento. Esta propiedad es difícil de describir, ya que involucra dos planos distintos a la vez. Dos trayectorias pueden estar muy cercanas al punto de partida, pero divergen significativamente en el estado final.

En términos matemáticos, la epidemia de la grafiosis se ajusta a la catástrofe de cúspide, que se expresa como:

$$f(a,b,x) = x^4/4 + ax^2/2 + bx$$

a, b son coordenadas de la superficie de control R^2 . x es la coordenada de la superficie de comportamiento R^1 .

En la Figura 7 se ilustra el comportamiento de la epidemia de la enfermedad de la grafiosis, cepa agresiva. Dicha figura tridimensional está formada por una superficie de control (plano inferior) y una superficie de comportamiento (plano superior). Las dos variables de control son: población de escolítidos y población de olmos (número de olmos por unidad de área). La variable de comportamiento es la magnitud de la epidemia expresada como la proporción de árboles muertos.

Una ruta típica para el desarrollo de una epidemia es comenzar en A con un gran número de olmos por unidad de área y niveles bajos de escolítidos. Si la población de los vectores aumenta por causas climáticas, la ruta intercepta el pliegue de singularidad en T, y entra al estado epidémico en B, sin disminuir el nivel población de los olmos.

La ruta desde B muestra una fuerte disminución de los olmos hacia C, aunque la magnitud del diferencial epidémico puede no ser significativo. Una vez que la epidemia logre estos máximos teóricos, la enfermedad retornará suavemente a niveles endémicos. En este recorrido, de disminución de la población de escolítidos a causa de la disminución de su presa y posterior recuperación

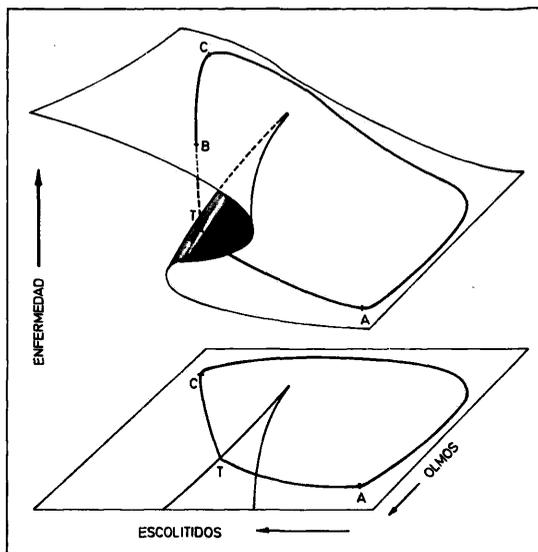


Fig. 7.—Modelo de catástrofe en cúspide de la enfermedad de la grafiosis.

de ésta, se pretende ilustrar la situación más general de la epidemia. Este método también permite simular actividades de control (químico o silvicultural) y variaciones climáticas que afecten la conducta de los escolítidos.

Por último, es de destacar lo más importante de la aplicación de la teoría catástrofe, el salto del pliegue de singularidad (T-B), a igual nivel de escolítidos y de olmos en T y B la magnitud de la epidemia es significativamente superior en B.

MODELADO

Ciclo de la enfermedad

Difusión

En la primavera o inicio de verano un grupo de escolítidos portadores de la enfermedad llegan a la olmeda; algunos de ellos, al no encontrar un árbol apropiado para la reproducción se posan en las partes más altas de las copas, a donde son atraídos por las

emisiones de los olmos sanos. Este aterrizaje provoca una alimentación realizada en las horcaduras que les permite recuperar energía para continuar la búsqueda del material idóneo.

Infección

Arbol sano. En la alimentación en horcadura tiene lugar la inoculación de las esporas efectivas, transportadas por miles en el cuerpo del insecto. La cadena de infección (infección, incubación, latencia, difusión) se inicia cuando las esporas germinan.

Después que se produce la alimentación en horcadura, es decir, infección, el vector puede caminar hacia abajo, realizando intentos de perforación en la corteza que, indudablemente, son nuevos inicios de cadenas de infección. Pero, al tratarse de un árbol sano, no es posible que el escolítido realice la oviposición; finalmente abandonarán el árbol sano en busca de un árbol débil para su reproducción.

Arbol débil. Las excavaciones que realizan los escolítidos en el proceso de reproducción también es, estrictamente, una inoculación por tanto es probable que se inicie una cadena de infección.

Reproducción

Los árboles débiles son capaces de emitir aromas a considerable distancia, que orienta a los escolítidos sin necesidad de pasar obligadamente por la alimentación en horcaduras.

Con la localización de estos árboles se inicia la estructura dinámica de reproducción de los escolítidos, dentro del árbol, que se indica en la Figura 8. La hembra (o el macho en el caso de *Scolytus scolytus*) comienza a cavar en la corteza y liberan un aroma que en combinación con los olmos atraen a los

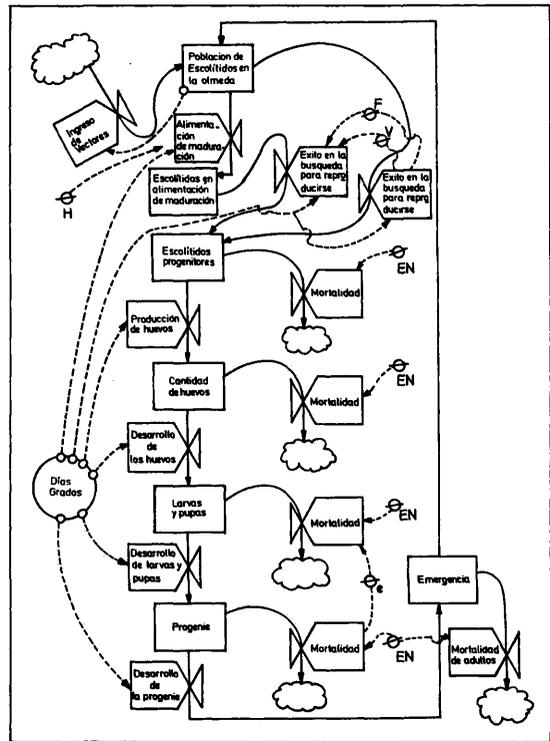


Fig. 8.—Diagrama de flujo elemental de la reproducción del escolítido dentro del árbol. H (Humedad); EN (enemigos naturales); V (vigor) y F (feromonas).

insectos de ambos sexos. Esta sustancia es conocida como feromona de agregación. Tras la fecundación, las hembras detienen la liberación de sus feromonas, penetran en la corteza y excavan unas galerías, donde depositan los huevos a lo largo de sus galerías de alimentación y oviposición.

Cuando las nuevas generaciones de larvas se han desarrollado, la corteza también ha sido colonizada por el hongo, que esporula en forma abundante durante gran parte del período de desarrollo larval del insecto.

El hongo forma sus cuatro tipos de esporas alrededor de las galerías de alimentación. La cantidad de esporas que porten los nuevos escolítidos dependerá de la cantidad de ellas que se formen en las cámaras pupales. De esta manera la progenie, en su estado adulto,

cavara el trayecto que va desde la cámara pupal hacia el exterior, donde emergerá, emprendiendo el vuelo, repitiendo nuevamente el ciclo de la enfermedad.

Modelo general

Supuestos

La olmeda consiste en un número finito de árboles. Todos inicialmente sanos, pero susceptibles de ser infectados. Cada uno de ellos puede ser atacado por los escolítidos o infectado a través de injertos radiculares. El intervalo de solución considerado es la unidad de tiempo, mes o año. Cada árbol puede encontrarse en los siguientes estados mutuamente excluyente (tabla 1).

Tabla 1.—Relación entre variables, niveles y tasas, como base para un programa de simulación

Estado	Nivel	Cambio	Tasas	Duración
Sano	x_{sano}	ocupación	t_{ocup}	Ninte
e n f e r	Infectado x_{inta}	aparición	t_{apar}	Ninfe
	Infecioso x_{infe}	desapari.	t_{desa}	
	Remoción x_{remo}			

A causa de que la simplificación es imperativa en el modelado, el proceso biológico de la infección tiene que simbolizarse con conceptos operacionales.

El proceso de infección se produce en algunas unidades de tiempo, es designado por el concepto operacional de ocupación, es decir, en el tiempo t_i , $i = 1... n$, el árbol j , $j = 1... m$, ha sido infectado, por tanto operacionalmente está ocupado.

La emergencia de los escolítidos portando las esporas origina el concepto de aparición. La disminución de estos vectores es un pro-

ceso gradual, la desaparición de su poder infeccioso es denominado desaparición.

La ocupación, aparición y desaparición son tasas de cambio del sistema; se expresan en términos de número de árboles por meses o años.

El modelo simboliza el proceso epidémico como un flujo de árboles a través de niveles sucesivos. Los niveles almacenan el número de árboles en las siguientes condiciones epidemiológicas: X_{sano} , X_{inta} , X_{infe} y X_{remo} . El nivel X_{sano} son todos los árboles sanos en el tiempo t_i , $i = 1... n$. X_{inta} es un nivel que incluye todos los árboles que en el tiempo t_i están siendo colonizados por los escolítidos, para su reproducción. El nivel X_{infe} son todos los árboles que en el tiempo t_i , $i = 1... n$ no pueden cumplir ninguna de las funciones previamente señaladas, es decir no están sanos, no constituyen un sustrato de reproducción, ni de infección. El nivel X_{raiz} se sitúa en los dos estados: infección e infeccioso. La tasa T_{raiz} es parte del concepto ocupación. El nivel X_{tot} indica el total acumulado de árboles afectados en un instante t_i , $i = 1... n$.

Los niveles, tasas, constantes, ecuaciones auxiliares y demoras están interconectadas por una red de canales de información y flujo.

Estructura dinámica de la epidemia

En el comienzo de la epidemia, todos los árboles están sanos, vacantes para la enfermedad; ellos se almacenan en el nivel X_{sano} . Los árboles fluyen desde este nivel, a través X_{inta} y X_{infe} a X_{remo} . La epidemia se detiene cuando todos los árboles han pasado desde X_{sano} a X_{remo} (Fig. 9).

El nivel X_{sano} , en el tiempo t_i , $i = 1... n$, disminuirán a una tasa de ocupación T_{ocup} , dicha tasa es determinada por el nivel de infección y la formación de injertos de raíces.

Cada árbol, literalmente, ocupado por la

(T_{desa}). La duración de X_{infe} es NX_{infe} unidades de tiempo.

Los escolítidos, después de un período de N_{infe} unidades de tiempo emergen durante X_{infe} unidades de tiempo. Cada uno de ellos es capaz de acarrear FM (factor de multiplicación) esporas efectivas.

El acumulador X_{tot} nos muestra en un t_i , $i = 1... n$ cualquiera, la cantidad total de árboles afectados.

COMENTARIOS A LA SITUACION EN ESPAÑA

En nuestro país, las olmedas se encuentran unidas a la presencia del hombre, formando parte de parques, jardines y alineaciones de caminos, o bien relacionadas con cursos de agua o suelos donde el nivel freático se mantiene próximo a la superficie durante gran parte del año. En conjunto, su distribución se caracteriza por estar fragmentada con manifestaciones muy distantes unas de otras.

La caracterización taxonómica de las especies y variedades presentes en la península es compleja y necesitada de una revisión exhaustiva, como señalan RICHENS y JEFFERS (1986). Dichos autores consideran al *Ulmus glabra* (HUDSON) (Fig. 10) como el único taxón indígena; además están presentes *Ulmus minor* Miller var. *minor*, *U. minor* var. *vulgaris*, *U. minor* var. *minor* × var. *vulgaris* y *U. × hollandica* (MILLER) (*U. glabra* × *U. minor*), como más corrientes y cuya presencia para los autores mencionados se debería a introducciones históricas.

Autóctonas o no, nuestras olmedas se encuentran asociadas con una numerosa flora micológica (MUÑOZ y RUPÉREZ, 1980; IPINZA, 1987) y entomofauna (PAJARES, 1987), formada por parásitos secundarios, en general, bastante específicos del género *Ulmus*. Olmos y parásitos han convivido en equilibrio dentro de un sistema de retroalimentación negativa (Fig. 3), sin reducir el acervo genético



Fig. 10.—*Ulmus glabra* en Aldehuelas (Soria), 2-8-87, con daños incipientes debido a la cepa agresiva.

de las poblaciones, salvo cuando se presentan fenómenos de estrés; en este caso se desencadena un bucle con retroalimentación positiva e inestable (Fig. 4) hasta que cesan sus causas.

La aparición en la década de los 30 de la cepa no agresiva de la grafiosis dio lugar a una gran mortandad de olmos y, con ello, a la desaparición o reducción de numerosas olmedas (Chamartín, Aranda de Duero, etc.); para, posteriormente, alcanzar una nueva situación de equilibrio, donde la mencionada cepa, extendida a gran parte de la península, no causaba la muerte de los árboles.

Después de la introducción de la cepa agresiva de *C. ulmi* entre 1978-81 (CADAHIA, 1983), el panorama ha cambiado drásticamente. Las poblaciones ibéricas de olmos no parecen disponer de un patrimonio genético capaz de soportar la agresión conjunta de esta cepa y de los escolítidos. Nos encontramos con un sistema inestable *Ulmus-Ceratocystis-Scolytus* dominado por una retroalimentación positiva (Fig. 5). Los escolítidos, potenciados por el hongo en los primeros estadios de la enfermedad, alcanzan unos niveles de población tan elevados que conducen a la erradicación de su fuente nutritiva: los olmos.

La salida de esta situación sólo parece

posible por la acción conjunta de:

- 1) Control de las poblaciones de escolítidos y,
- 2) Utilización de olmos resistentes.

Fuera de las relaciones hospedante-patógeno planteadas en los modelos descritos, existen elementos importantes a considerar para evitar la difusión generalizada de la cepa agresiva. Nos referimos a la distribución espacial en islas de nuestras olmedas (IPINZA y GIL, 1986), con grandes superficies, entre ellas carentes de olmos; esto constituye una eficaz barrera, pues la distancia existente supera ampliamente el radio de vuelo de los vectores de la cepa agresiva. Sin embargo, esta ventaja desaparece por el transporte a cortas y largas distancias de leñas y trozas afectadas por la grafiosis agresiva y con escolítidos en sus cortezas. Este fenómeno ha sido la causa del modesto a escaso éxito logrado en los planes de control de la enfermedad en Inglaterra (SARRE, 1978), donde, hoy día, el olmo vegeta sólo en forma arbustiva (BRASIER, 1986).

Las olmedas alcanzadas por esta compleja y efectiva máquina de matar pueden desaparecer en algunos meses, especialmente si las infecciones iniciales se producen en la primavera. Existen muchos ejemplos que pueden ilustrar el carácter catastrófico de esta enfermedad (Fig. 7); en Revenga (Segovia), una olmeda con unos 5.000 ejemplares comenzó a mostrar síntomas de la grafiosis agresiva en 1983, en el período 1985-86 no quedaba ningún olmo vivo (Fig. 11); su recuperación a través de brotes radiculares está impedida por el ramoneo a que se ven sometidos los jóvenes vástagos por parte del ganado. Además ha constituido el principal foco para la muerte de los árboles de la vecina ciudad de Segovia. Otros ejemplares de la rápida muerte de los olmos lo encontramos en Budia (Guadalajara) o en Ambel (Zaragoza) (Fig. 12).

A largo plazo, el medio más efectivo de romper el desequilibrio planteado con la



Fig. 11.—*Ulmus minor* en Revenga (Segovia), 13-10-86, magnífico ejemplar representante del estado actual de la olmeda.



Fig. 12.—Olmeda de la casa de Dusmen (Zaragoza), 6-8-87, tras la aparición de la cepa agresiva de *Ceratocystis ulmi*.

aparición de la grafiosis es la búsqueda y utilización de ejemplares resistentes. La existencia de variación intraespecífica incide en la probabilidad de hallar tales olmos. En España, al parecer es muy restringida, debida al empleo de la propagación vegetativa en la difusión de la especie y al supuesto carácter no autóctono de algunas de las variedades existentes. Esta dificultad se agrava por el sinergismo alcanzado por la conjunción *escolítidos-cepa agresiva*, pues impide que olmos con un cierto grado de resistencia frente al hongo puedan ser localizados al sucumbir por la población epidémica del insecto.

Este desastre ecológico compromete al futuro de los olmos españoles y de los numerosos organismos que dependen directamente de él: insectos, hongos, aves, etc., por tanto al patrimonio cultural del hombre; recientemente ha muerto el longevo *árbol de la música* de Soria, en años anteriores el célebre *olmo de Santa Cecilia* (CASTELLARNAU, 1920), mañana serán los hermosos ejemplares que aún quedan en el Palacio de Riofrío (Figs. 13 y 14), los de la alameda de Almazán y de tantos otros ejemplares que adornan nuestros campos, pueblos y ciudades por toda la geografía nacional.

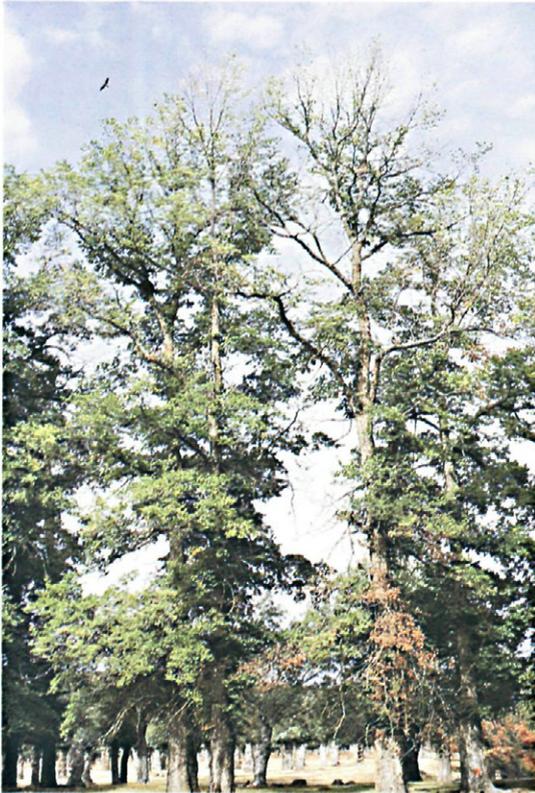


Fig. 13.—Olmos de Riofrío (Segovia), 13-10-86, individuos de la variedad *vulgaris* en un estadio inicial de la enfermedad.

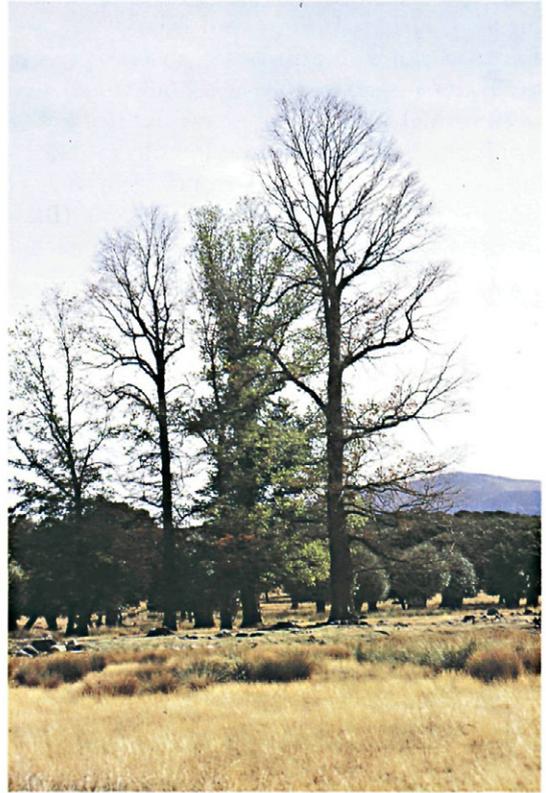


Fig. 14.—Olmos de Riofrío (Segovia), 13-10-86, donde alternan árboles ya muertos con enfermos.

ABSTRACT

IPINZA CARMONA, R., y GIL SANCHEZ, L., 1987: Algunos aspectos teóricos de la epidemia causada por la grafiosis. *Bol. San. Veg. Plagas*, 13 (4): 395-408.

The design of theoretical models to monitor the dutch elm disease dynamics is deal with in this paper. In the first place, the aggressive and non-aggressive systems are characterized through the principles of the control theory and subsequently, the catastrophe theory is used for the non-aggressive strain.

Finally, through the systems analysis, a model is presented in which the different phases and sub-systems connected with the disease are reported.

REFERENCIAS

- BERRYMAN, A. (1974): Dynamics of bark beetle populations: Towards a general productivity model. *Environmental Entomology*, vol. 3, núm. 4, pp. 579-585.
- BERRYMAN, A. (1981): Systems: A general introduction. *Plenum Press*, New York y London, 222 pp.
- BERRYMAN, A. (1986): Patterns and Strategies of ecosystem stabilization. 18th IUFRO World Congress. Division 1, vol. 1. *Forest environment and Silviculture*, pp. 143-151.
- BERRYMAN, A. (1986): The classification of pest outbreaks, 18th IUFRO World Congress, Division 2, vol. II. *Forest plants and Forest protection*, pp. 714-717.
- BRASIER, C. (1986): The population biology of Dutch elm disease: its principal features and some implications for other host-pathogen systems. En: *Advances in Plant Pathology*. Edited D. S. Ingram y P. H. Williams. Academic Press., Vol. 5, pp. 53-118.
- BROWNING, J.; SIMONS, M., y TORRES, E. (1977): Managing host genes: Epidemiologic and Genetic Concepts. En: *How disease is managed. 1. Plant diseases*. Edited Horsfall, J. and Cowling, E. Academic Press, pp. 191-212.
- CADAHIA, D. (1983): Nuevos problemas fitosanitarios. *Bol. Serv. Plagas*, 9, pp. 275-285.
- CASTELLARNAU, J. (1920): El olmo de Santa Cecilia. *España Forestal*, VI, octubre 1920, pp. 149-151.
- FORRESTER, J. (1961): Industrial dynamics. Massachusetts. Institute of Technology Press, Cambridge, Mass. USA.
- FORRESTER, J. (1968): Principles of systems. Wright-Allen Press, Cambridge, Mass. USA.
- GOLD, H. (1977): Mathematical Modeling of Biological System. An introductory guidebook. A Wiley-Interscience publication, 357 pp.
- IPINZA, R., y GIL, L. (1986): Análisis de componentes principales para el estudio de algunos parámetros ecológicos relacionados con la enfermedad de la grafiosis en España. I Congreso Forestal Nacional, Lisboa, 2 a 6 de dezembro de 1986, 10 pp.
- IPINZA, R., y GIL, L. (1987): Consideraciones históricas sobre la grafiosis del olmo. *Ecología* (en prensa).
- IPINZA, R. (1987): Principales problemas patológicos en los ecosistemas forestales españoles. (En prensa), 50 pp.
- ISAEV, A., y KHLEBOPROS, R. (1979): Inertial and noninertial factors regulating forest insect population density. En: *Pest Management, Proceeding of an International Conference*, October 25-29, 1976. Edited by Norton, G. and Holling, C. IIASA, pp. 317-339.
- JEFFERS, J. (1972): *Dutch elm disease and botanical variation in English elm*. *Nature*, vol. 236, 21, pp. 407-408.
- MUNOZ, C., y RUPÉREZ, A. (1980): La desaparición de los olmos. *Bol. Serv. Plagas*, 6, pp. 105-106.
- PAJARES, J. (1987): Contribución al conocimiento de los escolitidos vectores de la grafiosis en la península ibérica. Tesis doctoral. Escuela Técnica Superior de Ingenieros de Montes. Universidad Politécnica de Madrid, 229 pp.
- RICHENS, R., y JEFFERS, J. (1986): Numerical taxonomy and ethnobotany of the elms of Northern Spain. *Anal. Jard. Bot. Madrid*, 42 (2), pp. 325-341.
- SARRE, P. (1978): The diffusion of Dutch elm disease. *Area*, 10, 2, pp. 81-85.
- THOM, R. (1969): Topological models in biology. *Topology*, 8, pp. 313-335.
- ZADOK, J., Y SCHEIN, R. (1979): Epidemiology and plant disease management. Oxford University Press, 427 pp.
- ZEEMAN, E. (1975): Applications of Catastrophe Theory. En: *International Conference on Manifolds and Related Topics in Topology*. Tokyo 1973, edited by Hattori, A. Tokyo. University of Tokyo Press, pp. 11-23.