Cuad. Soc. Esp. Cienc. For. 51(1): 61-76 (2025)
Doi: https://doi.org/10.31167/csef.v0i51.20169
Cuadernos de la Sociedad Española de Ciencias Forestales
Acceso abierto disponible en http://secforestales.org/publicaciones/index.php/cuadernossecf/index

Herramientas epidemiológicas para los alcornocales: modelo dinámico de los procesos de decaimiento (*Phytophthora cinnamomi*)

Epidemiological tools for cork-oak forests: dynamic modelling of decline processes (*Phytophthora cinnamomi*)

Cardillo Amo, E.[1,*]; Abad Jarillo, E.[2]

[1] *Centro de Investigaciones Científicas y Tecnológicas de Extremadura (ICMC-IPROCOR)*

[2] *Universidad de Extremadura, Centro Universitario de Mérida e Instituto de Computación Científica Avanzada (ICCAEx)*

[*] Autor de correspondencia: enrique.cardillo@juntaex.es

Resumen

Los alcornocales constituyen ecosistemas de alto valor ecológico, productivo y ambiental. Tras superar la crisis del tapón de plástico, el alcornocal y el sector económico vinculado se enfrentan aún a graves amenazas. En el ámbito selvícola, a la limitada regeneración se ha unido la intensificación de procesos de decaimiento, lo que pone en riesgo la propia persistencia de estas masas y sus producciones futuras.

Las plagas y las enfermedades son una parte importante del problema, por lo que es necesario dotarse de herramientas para la lucha integrada contra los organismos causantes. En este orden de cosas, los modelos epidemiológicos proporcionan, sobre bases matemáticas y computacionales, una representación simplificada de la dinámica real de la propagación de patógenos transmisibles y ayudan a conocer cuáles son sus procesos y factores fundamentales.

En el presente trabajo, exploramos hasta qué punto un modelo epidemiológico sencillo (SIR) puede describir satisfactoriamente la evolución del decaimiento provocado por *Phytophthora cinnamomi* en dos alcornocales extremeños.

Para ello, se ha hecho un esfuerzo por integrar el conocimiento epidemiológico disponible y conectarlo con la información selvícola y ecológica relevante. Empleando datos de mortalidad acumulada obtenidos mediante la fotointerpretación de series históricas de imágenes aéreas, pudimos ajustar los parámetros básicos del modelo y simular la dinámica ambos brotes. Los resultados, bastante satisfactorios, nos han permitido obtener indicadores de interés epidemiológico, proponer y discutir sugerencias prácticas para el control de la enfermedad y avanzar futuras líneas de investigación.

Palabras claves: epidemia, lucha integrada, subericultura, modelo SIR.

Abstract

Cork oak forests are valuable ecosystems with significant ecological, economic and environmental importance. Despite overcoming the plastic stopper crisis, these forests and their associated economic industries still face serious threats. Low regeneration rates and the intensification of Iberian oak decline processes jeopardize the survival and productivity of these stands.

Pests and diseases, such as those caused by *Phytophthora cinnamomi,* are major contributors to these challenges. Therefore, it is necessary to equip ourselves with tools for the integrated management of these pathogens. Epidemiological models, based on mathematical and computational principles, provide a simplified representation of the real dynamics of the spread of transmissible pathogens and help to elucidate their fundamental processes and factors.

In this study, we explore the extent to which a simple epidemiological model (SIR) can satisfactorily describe the evolution of *Phytophthora cinnamomi*-induced decline in two cork oak forests in Extremadura. To this end, we have integrated available epidemiological knowledge with silvicultural and ecological information. Using accumulated mortality data obtained through the photo-interpretation of historical aerial images series, we adjusted the model's basic parameters and simulated the dynamics of both outbreaks. The results, which are quite satisfactory, have allowed us to obtain indicators of epidemiological interest, propose practical suggestions for disease control and outline future research directions.

Keywords: epidemic, integrated control, subericulture, SIR model.

1. Introducción

Las dehesas, ecosistemas característicos de la Península Ibérica dominados por encinas (*Quercus ilex* L.) y alcornoques (*Q. suber* L.), ocupan cerca del 40 % de la superficie de Extremadura (1,7 millones de hectáreas), constituyendo un patrimonio natural, económico y cultural de inestimable valor. Los alcornocales albergan una gran variedad de especies vegetales y animales, muchas de ellas endémicas o amenazadas. Producen servicios ecosistémicos de gran importancia como la regulación del ciclo del agua, previenen la erosión del suelo, fijan carbono y, contribuyen a mitigar el cambio climático.

El interés económico del corcho, basado en su carácter como material natural, sostenible y versátil (tapones, aislante térmico y acústico, etc.), persiste a pesar de haber atravesado una grave crisis motivada por la amenaza de sustitutivos fabricados con plástico o aluminio. Sin embargo, el alcornocal y el sector económico vinculado se enfrentan aún a graves amenazas que podrían afectar a la generación de empleo y riqueza en las zonas rurales.

En el ámbito selvícola, a la limitada capacidad de regeneración se ha unido el aumento de la mortalidad debida a enfermedades emergentes, lo que pone en riesgo la propia persistencia de estas masas y sus producciones futuras. En este contexto, en las últimas décadas, estos bosques emblemáticos han sufrido un proceso de decaimiento significativo debido a la propagación de la enfermedad causada por el patógeno de suelo *Phytophthora cinnamomi* (Brasier, 1992; Brasier *et al.*, 1993).

En una década, *P. cinnamomi* ha provocado la muerte de más del 5 % de las poblaciones iniciales, lo que representa una grave amenaza para la conservación de estos ecosistemas y los servicios ecosistémicos que proporcionan. La rápida expansión de esta enfermedad y su impacto en la biodiversidad y en la economía regional la han situado como uno de los principales problemas fitosanitarios de los bosques ibéricos (Sánchez *et al.*, 2000). Y este no es un fenómeno aislado, otros oomicetes están causando síndromes similares en otras zonas del mundo; por ejemplo *P. ramorum* está diezmando las poblaciones forestales que pueblan la costa oeste de EE. UU. (Cobb *et al.*, 2020).

La epidemiología estudia la distribución y los factores determinantes de la propagación de enfermedades en poblaciones (Silman y Macfarlane, 2002). Aunque ha sido desarrollada en el campo de la salud humana, sus principios y herramientas han encontrado una valiosa aplicación en el ámbito de la patología vegetal y forestal. Esta disciplina, intenta responder preguntas fundamentales acerca de la prevalencia de una enfermedad, qué especies son más susceptibles, o qué factores ambientales o selvícolas influyen en su desarrollo (Vanderplank, 1963). Además, la epidemiología permite realizar proyecciones acerca de aspectos tales como el impacto potencial del cambio climático en la incidencia y severidad de estas enfermedades (Brasier y Scott, 1994; Bergot *et al.*, 2004).

En este sentido, los modelos epidemiológicos proporcionan, sobre bases matemáticas y computacionales, una representación simplificada de la dinámica real de la propagación de patógenos transmisibles, y ayudan a elucidar cuales son los factores esenciales y los procesos subyacentes (Vanderplank, 1963; Madden, 2006).

Constituyen herramientas esenciales para la investigación de enfermedades, ya que permiten comprender mejor su comportamiento y ayudan a simular diferentes escenarios, así como a evaluar el impacto de distintas intervenciones. Esta capacidad de predicción es fundamental para tomar decisiones informadas sobre la asignación de recursos y la priorización de las posibles medidas (Madden, 2006).

Uno de los modelos epidemiológicos más simples y utilizados para estudiar la propagación de enfermedades infecciosas es el modelo SIR propuesto por Kermack y McKendrick (1927). En este modelo, toda la población de individuos se divide en tres grupos distintos (compartimentos), y se establecen reglas para el paso de uno a otro. El modelo no considera circunstancias más complejas como la heterogeneidad de la población, ni una posible variabilidad en la susceptibilidad o en la infectividad.

El primer compartimento está formado por individuos susceptibles (S) a la enfermedad, pero que aún no están infectados. El segundo compartimento está compuesto por los individuos infectados (I), que a su vez son infecciosos. Por último, en el tercer compartimento se encuentran los individuos que han sido infectados pero que ya no son ni infecciosos ni susceptibles, bien porque se han recuperado de la enfermedad, bien porque han muerto.

En el modelo SIR se definen dos parámetros que describen las velocidades de transición entre los grupos S, I y R definidos: la tasa de transmisión (β) controla el paso entre S e I y depende del número de contactos entre individuos susceptibles e infecciosos y de la probabilidad de transmisión por contacto; y la tasa de mortalidad o "recuperación" (γ), que regula el paso entre I y R, y que depende del tiempo promedio que los individuos permanecen infecciosos. El modelo queda definido matemáticamente por un conjunto de ecuaciones diferenciales acopladas *(Tab. 2)* que describen la dinámica de la epidemia en función del tiempo (t). Cabe destacar que la cantidad de nuevos infectados sigue la ley de acción de masas, de la forma $\beta \cdot S \cdot I$, de modo que el ritmo al que se propaga la enfermedad es proporcional al número de individuos susceptibles (S) de contraerla, multiplicado por el número de infecciosos (I).

Tomando como punto de partida este sistema de ecuaciones diferenciales, en el marco del proyecto ACICORK desarrollamos un modelo en tiempo discreto para la evolución del decaimiento provocado por *Phytophthora cinnamomi* en los alcornocales. En este modelo tratamos de integrar el conocimiento epidemiológico disponible y conectarlo con la información selvícola y ecológica relevante. Nuestro objetivo aquí consiste en estudiar la validez del modelo SIR en el contexto de la propagación de *P. cinnamomi* en las dehesas. Para ello, ajustamos y parametrizamos el modelo SIR en dos casos descritos a escala de rodal. En cada uno de los dos focos, caracterizamos la evolución de la enfermedad a partir de datos observacionales retrospectivos de mortalidad que obtuvimos mediante la fotointerpretación de imágenes del archivo histórico del Plan Nacional de Ortofotografía Aérea (Arozarena y Villa, 2004).

2. Material y métodos

Para testar el modelo SIR, llevamos a cabo un estudio retrospectivo de la dinámica de la enfermedad causada por *Phytophthora cinnamomi* en dos poblaciones de alcornocal y encinar situadas en la Extremadura central. En primer lugar, usando las imágenes disponibles del Plan Nacional de Ortofotografía Aérea (Arozarena y Villa, 2004) de cada zona, se detectaron focos que presentasen la sintomatología característica de la enfermedad siguiendo la metodología de fotointerpretación descrita por Esteban y Cardillo (2024).

En segundo lugar, mediante una visita a cada foco se confirmaron los síntomas in situ y se constató la presencia del patógeno mediante muestreo y aislamiento en el laboratorio. Seguidamente, utilizando las imágenes aéreas disponibles desde 1980, se definieron zonas de interés que contaran con árboles cuyos daños se remontasen, al menos, a 20 años atrás. Seguidamente, se inventariaron todos los árboles presentes consignando la fecha aproximada de su muerte o desaparición, si era el caso.

Por último, usando los datos disponibles de la serie temporal de conteos de pies incluidos en el compartimento R (árboles secos o desaparecidos), ajustamos una versión discreta del modelo epidemiológico SIR de Kermack–McKendrick (1927). De esta forma, reconstruimos la dinámica de la enfermedad y obtuvimos una estimación de las tasas de transmisión y mortalidad de la enfermedad en cada foco.

Áreas de estudio

El primer área de estudio está situado en el término municipal de Mérida (Long.: 6°12'30.85" O; Lat.: 38°59'12.06" N), y cabe reseñar que parte de su superficie pertenece al Parque Natural de Cornalvo. Se trata de una finca de dehesa poblada con encinas y alcornoques en una densidad alta, de unos 70 pies por hectárea. La finca, se dedica fundamentalmente a la ganadería de ovejas y de cerdos en montanera, y al aprovechamiento del corcho. Cuenta también con una parte de la superficie en la que se cultiva el olivo en extensivo y otra con una plantación de pino piñonero en estado de fustal joven.

La segunda zona se encuentra en el término municipal de Casas de Don Antonio (Cáceres; Long.: 6°21'16.94" O; Lat.: 39°13'13.22" N). También es una dehesa de encinas y alcornoques, aquí con una densidad más baja, de unos 30 pies por hectárea. Además de ganadería de vacas, ovejas y cerdos, cuenta con aprovechamiento de corcho y de caza mayor.

Detección de focos y aislamiento del patógeno

Para encontrar las zonas infectadas más adecuadas para este estudio, se exploró la superficie arbolada de cada finca en busca de áreas que presentaran la sintomatología típica de la enfermedad tanto en su estado actual como en las imágenes aéreas de, al menos, hace 20 años. El perímetro de la zona afectada fue cartografia-

do mediante el polígono mínimo envolvente, y se consideró como zona de interés un área cuadrada que contuviera a dicho polígono.

Para validar el diagnóstico del foto-intérprete y confirmar la presencia de *P. cinnamomi* y su papel como agente causal, se llevaron a cabo observaciones y toma de muestras de campo. En cada foco, se verificó la presencia de síntomas de decaimiento y se recogieron muestras de suelo y de raíces siguiendo la metodología descrita por Jung *et al.* (1996).

Los aislamientos del patógeno se llevaron a cabo mediante la siembra de raicillas en medio selectivo (NARPH, Hüberli *et al.*, 2000), y mediante inundación y trampeo de los suelos con cebos consistentes en hojas de alcornoque de 2-7 días de edad. Después de 3-7 días de incubación a 20ºC, las hojas que presentaban manchas necróticas se cortaron en trozos y se sembraron en el mismo medio selectivo (Jung *et al.*, 1996).

Finalmente, los aislados obtenidos se identificaron en el microscopio como *P. cinnamomi* mediante observación de sus rasgos morfológicos distintivos (patrón de micelio, esporangios no papilados y proliferantes, clamidosporas globosas en racimos, y numerosas hinchazones esféricas de las hifas, entre otros).

Obtención de datos epidemiológicos

Para obtener los datos epidémicos, en cada zona de interés, un foto-intérprete humano entrenado evaluó la condición sanitaria de todos los árboles en base al estado de las copas observadas en las imágenes PNOA *(Fig. 1)*. Se consideraron dos estados: vivo, si el árbol aún conservaba más de un 10 % de hojas en su copa; o muerto si era menor o el pie se encontraba ya ausente debido a cortas de policía. Esta evaluación se llevó a cabo en cada una de las imágenes aéreas que componen el registro histórico del PNOA en cada área de interés *(Tab.1*, *Fig. 1)*. De este modo, se pudo obtener una ventana de observación temporal de 40 años, desde 1983 hasta 2022.

Para cada árbol, se tomó como momento de su muerte la fecha de la imagen en la que se observó dicha condición, suponiendo que la baja efectiva pudo haberse producido en algún momento entre esa fecha y la del anterior vuelo del PNOA. Así mismo, se identificó el primer árbol, o grupo de árboles, sintomáticos consignando la fecha de esta primera observación, y considerando a estos como los primeros individuos infectados.

Tabla 1. Serie histórica de imágenes aéreas del Plan Nacional de Ortofotografía Aérea empleadas en este trabajo y proporcionadas por CICTEX. Ortoimágenes CC-BY 4.0 CICTEX. Junta de Extremadura. Las zonas en las que se han empleado se codifican como M para Campomanes y R para La Cardosa

Vuelo	Fecha	Resolución (m)	Bandas	Zona
Americano-Serie B	Junio 1956	1,00	Pancromático	M R
Interministerial	Enero 1983	0,50	Pancromático	M R
Nacional	Septiembre 1984	1,00	Pancromático	M R
OLISTAT	Diciembre 1998	1,00	Pancromático	M R
SIGPAC	Agosto 2001	0,50	RGB	R
PNOA 2005	Septiembre 2005	0.50	RGB	M
PNOA 2006	Abril 2006	0,50	RGB	R
PNOA 2007	Junio 2007	0,25	RGB	M
PNOA 2008	Agosto 2008	0,25	RGB	R
PNOA 2009	Junio 2009	0,50	RGB	M
PNOA 2010	Junio 2010	0,50	RGB	R
PNOA 2011	Junio 2011	0,25	RGB	M
PNOA 2012	Septiembre 2012	0,25	RGB	R
PNOA 2013	Julio 2013	0,50	RGB	M
PNOA 2016	Julio 2016	0,25	RGB	M R
PNOA 2019	Julio 2019	0,25	RGB	M R
PNOA 2022	Julio 2022	0,22	RGB	M R

Reconstrucción de la dinámica epidémica mediante el modelo SIR

En este estudio, empleamos una versión discretizada (paso de tiempo dt = 0,25 años) del modelo SIR clásico de McKendrick y Kermack en donde la tasa de transmisión es constante, no se considera periodo de latencia, y los tiempos de supervivencia de los infectados se distribuyen exponencialmente. Consideramos que toda la población de árboles es inicialmente susceptible y que la epidemia arranca en el momento en que se observan los primeros pies sintomáticos.

También suponemos que la transmisión de la enfermedad se produce gracias a algún tipo de vector que pone en contacto a los individuos infectados (I) con los susceptibles (S) con cierta tasa de transmisión (β). Típicamente, los primeros dejan de ser infecciosos después de un período de tiempo ($1/\gamma$), generalmente porque mueren y son retirados (R) mediante cortas sanitarias o de policía. Esta relación entre λ y el tiempo de transición es debida a que estos tiempos siguen una distribución estadística de Poisson.

De acuerdo con Madden (2006), β es el triple producto de:

1. La producción de inoculo (principalmente zoosporas) por unidad de tiempo por individuo infeccioso.

2. La probabilidad de que el inóculo entre en contacto con un individuo sano.

3. La probabilidad de que el inóculo, en contacto con un hospedante sano, cause una infección.

Finalmente, suponemos asimismo que, durante el periodo de observación, el número de árboles presente en cada foco no cambia, por lo que el sistema es demográficamente estable. Esta hipótesis es razonable dada la ausencia de regeneración y las bajas tasas de mortalidad natural propia de estos ecosistemas de dehesa. Por otro lado, suponemos que la zona de interés a la que se circunscribe cada uno de los dos sistemas a estudiar es lo suficientemente grande como para considerar que las influencias externas tienen un impacto limitado, incluso en escalas de tiempo del orden de décadas.

Tabla 2. Variables y conjunto de ecuaciones diferenciales que describen la dinámica del modelo SIR en la que se inspira la versión discretizada empleada en este trabajo

Variable	Definición	Unidades
N	Número total de pies en la zona de interés	pies
$S(t)$	Cantidad de susceptibles en un tiempo t	pies
$I(t)$	Cantidad de infectados en un tiempo t	pies
$R(t)$	Cantidad de retirados (no infecciosos o muertos) en el tiempo t	pies
t	Variable independiente que representa el tiempo	años
dt	Incremento o paso de tiempo (1/4 t en este caso)	años
β	Tasa de transmisión, tasa de individuos susceptibles que se infectan	años^{-1}
γ	Tasa de mortalidad, tasa de mortalidad de infectados	años^{-1}
$\frac{dS(t)}{dt} = \beta SI/N$	Flujo de susceptibles por unidad de tiempo	pies años^{-1}
$\frac{dI(t)}{dt} = \beta SI/N - \gamma I$	Flujo de infectados por unidad de tiempo	pies años^{-1}
$\frac{dR(t)}{dt} = \gamma I$	Flujo de retirados (secos) por unidad de tiempo	pies años^{-1}
$N = S(t) + I(t) + R(t)$	N constante, no hay variaciones demográficas	pies

Ajuste y calibración

Para ajustar el modelo, se llevó a cabo un proceso de calibración con el objetivo de maximizar la concordancia entre las simulaciones de la cantidad acumulada de individuos en el compartimento R, y los datos empíricos de mortalidad. Para ello, se realizó un número de simulaciones, suficiente hasta conseguir la convergencia, con pequeños cambios de los parámetros β y γ. Después de cada simulación se

calculó la bondad del ajuste mediante el método de mínimos cuadráticos ordinarios y la solución óptima se obtuvo mediante el algoritmo BOBYQA (Powell, 2009), implementado en la plataforma de simulación Stella (Richmond, 1985). Los parámetros β y γ fueron estimados considerando intervalos de confianza del 95 % a fin de garantizar la robustez de los resultados.

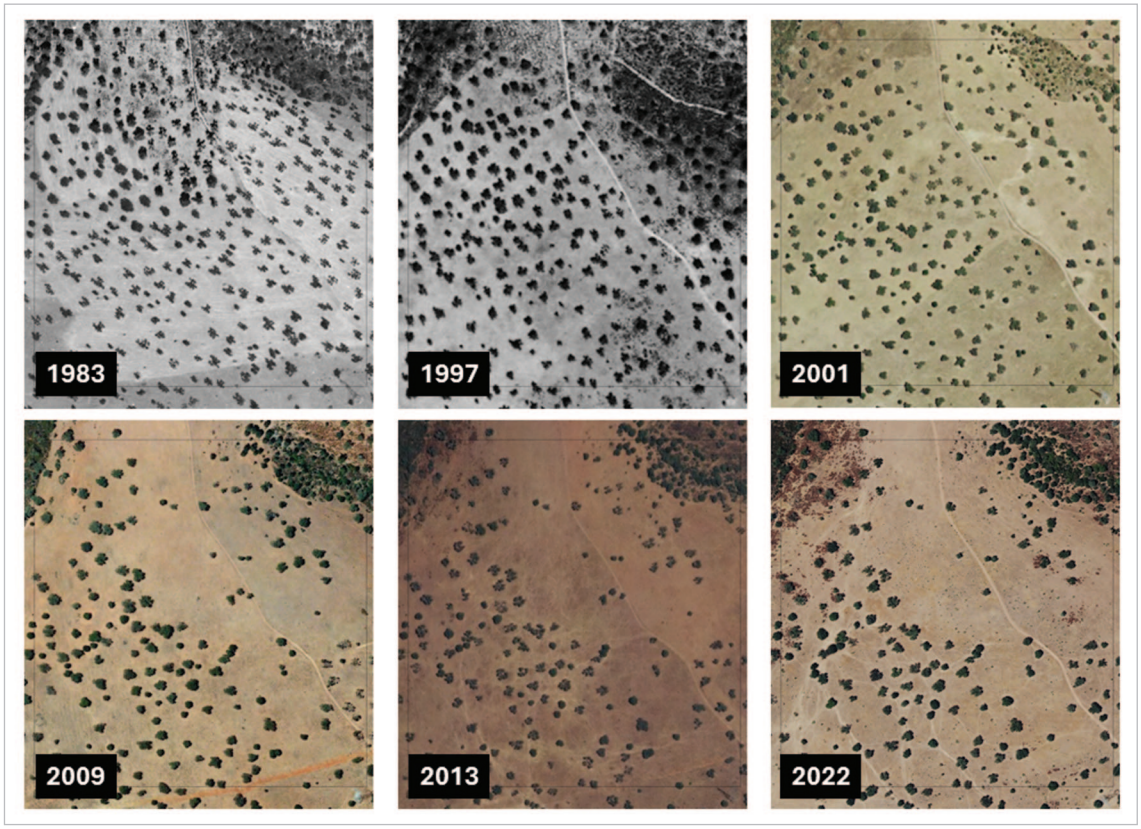

Figura 1. Seis de las imágenes aéreas del PNOA histórico que componen la serie temporal con la que se reconstruyó la evolución epidémica del foco estudiado en la finca Campomanes. Orto-imágenes CC-BY 4.0 CICTEX. Junta de Extremadura.

Indicadores epidémicos

Finalmente, el modelo SIR nos proporcionó una estimación de diversos indicadores epidemiológicos que describen la dinámica de cada brote y arrojan luz sobre aspectos potencialmente relevantes para una mejor comprensión y control de esta. Por ejemplo, el número reproductivo básico (R_0), calculado a partir del modelo, representa el potencial de transmisión de la enfermedad en una población susceptible.

Otros indicadores relevantes incluyen la duración promedio de la fase infecciosa (aquí expresada en meses), el tiempo transcurrido desde el inicio del brote hasta el momento en que se registra el mayor número de casos nuevos (pico epidémico), y la proporción final de individuos en cada compartimento. Es importante destacar que estos indicadores son sensibles a las variaciones en los parámetros del modelo y a las condiciones iniciales de la epidemia.

2. Resultados

Descripción de los focos

En ambas fincas, Campomanes y La Cardosa, se identificaron focos con patrones espaciotemporales de defoliación y mortalidad característicos de las infecciones por *Phytophthora cinnamomi*. En 2023, se aisló el patógeno de la rizosfera en al menos el 80% de los árboles muestreados en estos focos. Para un análisis más detallado, se seleccionaron y cartografiaron dos zonas de interés en las que pudieron observarse largos registros históricos de sintomatología y mortalidad.

En Campomanes, se eligió una parcela de 4 ha que contaba con 356 árboles en 1983, mientras que en La Cardosa se seleccionó un área de 16 ha con 527 árboles en el mismo año. La *figura 1* muestra la distribución espacial de los árboles en Campomanes desde 1983, donde se observó un único árbol con síntomas de defoliación, que fue considerado el primer infectado.

Ajuste del modelo SIR

Los resultados de la simulación, utilizando el modelo SIR ajustado mediante mínimos cuadrados, indican una excelente correspondencia entre la curva de evolución del compartimento R y la distribución de la mortalidad acumulada observada en ambos focos epidemiológicos *(Fig. 2)*. El coeficiente de determinación R^2 superó el 98 % en ambos casos *(Tab. 3)*, siendo el error estándar de 8,6 pies en el caso de Campomanes y de 14,4 en el de La Cardosa.

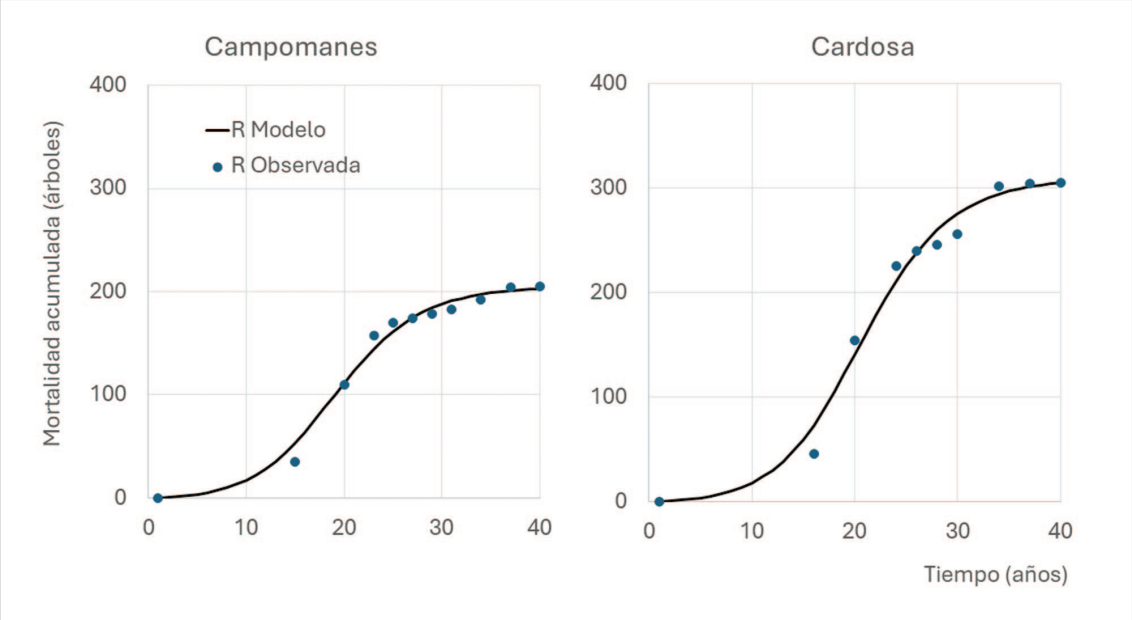

Figura 2. Serie temporal de la mortalidad observada acumulada (puntos) y la simulación (línea continua) mediante el modelo ajustado para el compartimento R. Se muestran los datos de los dos focos estudiados en las dehesas de Campomanes y La Cardosa (Extremadura).

Estimación de parámetros

Los valores estimados para la tasa de transmisión (β) fueron similares en ambos focos, con un valor de 0.817 (IC 95 %: 0.806-0.828) para Campomanes y 0.810 (IC 95 %: 0.804-0.816) para La Cardosa. Respecto a la tasa de mortalidad (γ), se obtuvieron valores de 0.553 (IC 95 %: 0.543-0.562) y 0.541 (IC 95 %: 0.535-0.547) para Campomanes y La Cardosa, respectivamente, indicando una tasa de mortalidad ligeramente inferior en el segundo foco *(Tab. 3)*.

Tabla 3. Parámetros epidemiológicos y bondad de ajuste de los modelos de los focos producidos por Phytophthora cinnamomi en las dehesas de Campomanes y la Cardosa (Extremadura).

Variable / parámetro	Campomanes	Cardosa	Unidades
Número de pies en 1983 (N)	356	527	pies
Número de supervivientes en 2022 (S)	152	220	pies
Número de infectados total en 2022 (I)	204	307	pies
Número total de bajas en 2022 (R)	203	305	pies
Tasa de transmisión (β)	0,817	0,810	años^{-1}
Tasa de mortalidad (γ)	0,553	0,541	años^{-1}
Duración de la fase infecciosa	22	22	meses
Número reproductivo básico (R_0)	1,48	1,50	adimensional
Tiempo hasta el pico infeccioso (t_{Imax})	19	20	años
Intensidad del pico infeccioso (I_{max})	22	34	pies años^{-1}
Tasa supervivencia	42,7	41,7	%
Tasa infección	57,3	57,9	%
Umbral para alcanzar inmunidad de grupo	32,4	33,3	%
Bondad de ajuste	**Campomanes**	**Cardosa**	**Unidades**
R^2	98,6	98,4	%
Error Estándar	8,6	14,4	pies

Indicadores epidemiológicos derivados

Suponiendo que toda la población es completamente susceptible, el número promedio estimado de infecciones secundarias causadas por un solo individuo infeccioso (R_0) resultó una cantidad moderada (1,48 y 1,50) y muy similar en ambos focos *(Tab. 3)*. Estas infecciones se producen durante el periodo infeccioso, cuya duración se estimó en 22 meses para los dos sitios. Con esta dinámica, el máximo de infecciones se debió producir, según estima el modelo, en torno a los 19 años en Campomanes, y a los 20 años en La Cardosa.

La disminución significativa en el número de árboles infectados *(Fig. 3)* obser-

vada al finalizar el periodo de estudio indica que la extinción de los dos brotes está muy próxima a los 40 años. En el momento final, las proporciones de árboles en los compartimentos infectados (I) y retirados (R) fueron también similares *(Tab. 3)*, sugiriendo una dinámica epidémica comparable en ambos sistemas forestales.

El modelo también permitió deducir que hubiera bastado con tratar aproximadamente 1/3 de los árboles para alcanzar la inmunidad de grupo y controlar los brotes. Este supuesto se basa en la premisa de una actuación temprana y en la disponibilidad de un tratamiento lo suficientemente efectivo como para inducir resistencia en los pies tratados.

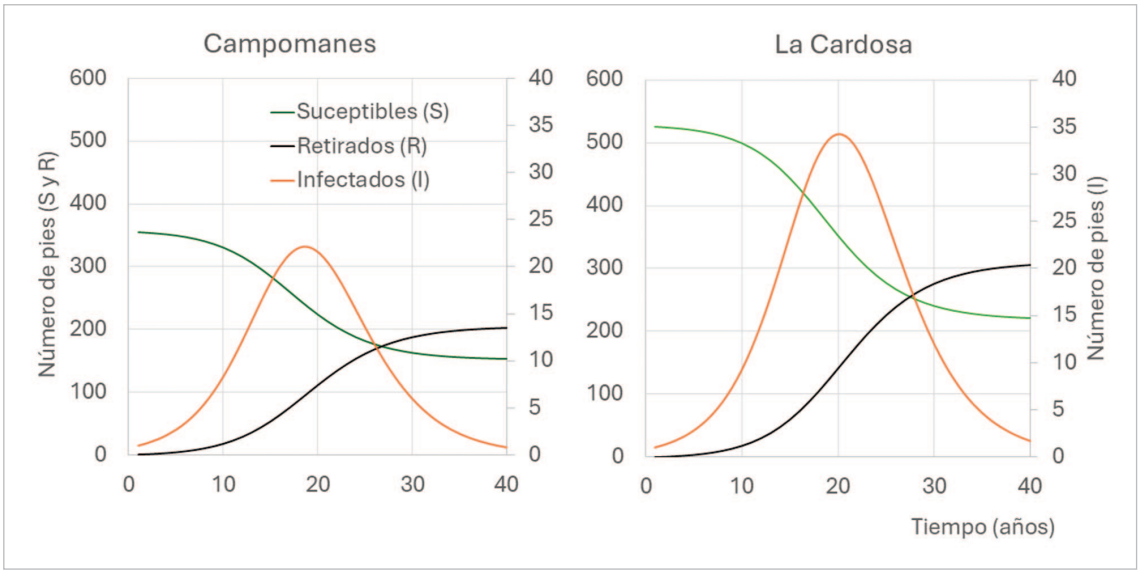

Figura 3. Curvas epidemiológicas estimadas mediante el modelo SIR. Las curvas describen la evolución temporal (40 años) del número de pies en cada compartimento del modelo. El número de pies infectados (I) debe leerse en el eje de la derecha.

3. Discusión

El modelo SIR que utilizamos en este trabajo describe satisfactoriamente la dinámica de la enfermedad de decaimiento y muerte que la infección de *Phytophthora cinnamomi* desencadenó en dos zonas de dehesa en Extremadura. En los dos sitios estudiados, el modelo se ajusta bastante bien a los datos de mortalidad observada con coeficientes de determinación cercanos a la unidad y errores estándar aceptables.

Las estimaciones de los parámetros del modelo SIR mostraron un alto grado de precisión, con intervalos de confianza estrechos. Cuando los datos son normalizados en función del número de árboles de cada foco, los parámetros de ajuste difieren muy poco entre ambos sitios. Esto sugiere que el modelo es sólido y podría usarse de una manera más general, aunque es necesario un estudio de validación más amplio.

En este sentido, es importante considerar que estas estimaciones se basan en un modelo simplificado y pueden verse afectadas por factores como la variabilidad ambiental, la heterogeneidad en la densidad de masa forestal y en la susceptibilidad de los árboles, tiempos de latencia no despreciables, la complejidad de la topografía y edafología, o la intensidad de la actividad de los vectores de propagación de cada escenario y su estacionalidad.

El hecho de que el valor de β sea muy similar en ambos focos indica que la velocidad a la que la enfermedad se propaga entre los árboles es prácticamente la misma en ambas zonas de interés. Esto sugiere que las condiciones ambientales y las características selvícolas que favorecen la transmisión del patógeno son similares en ambos sitios.

El número reproductivo básico (R_0) estimado por el modelo, muy similar en ambos focos, indica un potencial de transmisión moderado. Este valor, que representa el promedio de nuevas infecciones generadas por un individuo infeccioso en una población susceptible, sugiere aquí una dinámica epidémica relativamente lenta y estable.

La duración estimada del periodo infeccioso fue de aproximadamente 22 meses en ambos focos, lo que implica que la enfermedad cursa muy rápido a escala individual, y los árboles mueren y dejan de ser infecciosos en menos de dos años. Esta rapidez contrasta con la lenta propagación entre árboles (como sugiere el bajo valor de R_0) y la extensa duración del brote, que abarca unos 40 años. Muy probablemente, ello se debe a las heterogeneidades en la densidad de masa en ambas zonas de interés, que ralentizan la propagación a escalas espaciotemporales suficientemente grandes.

A causa de estas heterogeneidades, uno espera que los parámetros de ajuste que se obtienen en el marco del modelo SIR convencional sean significativamente diferentes de los que se observarían aplicándolo a subpoblaciones de árboles relativamente aisladas ("clusters"). La razón es que la hipótesis de un sistema bien mezclado en el que cada individuo I tiene una probabilidad no nula de interactuar con todos los individuos S en cada instante (como supone el modelo SIR clásico) está lejos de cumplirse. Por ello, es hasta cierto punto sorprendente que un modelo relativamente sencillo como este sea capaz de describir razonablemente bien la evolución de la mortalidad causada por la enfermedad. Ahora bien, para obtener una estimación de β y γ más cercana a los valores reales, es necesario refinar el modelo para hacerlo más realista.

Es destacable el hecho de que, al finalizar el brote, la mortalidad en ambos focos alcanza valores superiores al 50 % de los individuos presentes inicialmente. Chaparro- Arias (2024) cuantificó la mortalidad acumulada entre 1956 y 2022 en rodales de alcornoque y encina del norte la provincia de Cáceres infectados naturalmente por *P. cinnamomi*. Esta autora obtuvo mortalidades medias del 60,9 % (rango 44,9 – 70.4 %). Si se descuenta el periodo 1956-1984 (mortalidad del 11,8 %), para compararla con este estudio, las tasas resultan sorprendentemente similares.

La comparación con otras especies de *Phytophthora*, también resulta interesante. En este sentido, Cobb *et al.*, (2020) estimaron unas tasas de mortalidad superiores al 40 % en las poblaciones americanas de 'tanoak', *Notholithocarpus densiflorus*, infectadas por *Phytophthora ramorum*.

Si bien se requieren validaciones adicionales con datos procedentes de diversas condiciones ecológicas y forestales, los resultados de este estudio sugieren implicaciones prácticas relevantes para el manejo y control de la enfermedad. Una consideración fundamental radica en la definición de la unidad epidemiológica. Dada la brevedad de la vida individual de los pies infectados (promedio de 22 meses) en contraste con la persistencia a largo plazo de los focos infecciosos (cerca de 40 años), resulta más apropiado adoptar el foco como unidad de análisis en lugar del árbol individualmente.

Dada la limitada esperanza de vida de los individuos infectados, proponemos un nuevo enfoque en el manejo de la enfermedad. En lugar de centrarnos en individuos sintomáticos, sugerimos dirigir los tratamientos hacia los árboles sanos adyacentes. Estudios recientes han demostrado que los fosfonatos (Romero *et al.*, 2019), ya sea solos o en combinación con enmiendas cálcicas (Serrano *et al.*, 2023), pueden inducir una resistencia al menos parcial en estos árboles. Además, es esperable el desarrollo de nuevos medios de control bioquímico (Ebadzad *et al.*, 2015) o biológico (Andrade *et al.*, 2022) que podrían potenciar esta respuesta. Nuestros resultados sugieren que bastaría con tratar solo un tercio de los árboles para obtener un efecto similar a la inmunidad de grupo, de modo que se reduciría la prevalencia de la enfermedad, a un menor costo económico.

Finalmente, para una mejor comprensión de la dinámica de estas enfermedades forestales, futuros estudios deberían incorporar modelos espacialmente explícitos que consideren la heterogeneidad ecológica y selvícola, factores de dispersión (como la distancia entre árboles y la actividad de vectores), y la influencia de factores climáticos en la producción de inóculo. Este esquema conceptual más completo permitiría evaluar el impacto de diferentes tratamientos y prácticas culturales, así como diseñar estrategias de control más eficientes.

4. Conclusiones

En resumen, el modelo SIR ha demostrado ser una herramienta eficaz para describir la dinámica de la infección por *Phytophthora cinnamomi* en las dehesas estudiadas. Los resultados obtenidos sugieren que la enfermedad progresa rápidamente a nivel individual, pero se propaga lentamente a nivel de la población. A pesar de la alta mortalidad a largo plazo, el modelo indica un potencial de transmisión moderado y la posibilidad de alcanzar la inmunidad de grupo con una proporción relativamente baja de árboles resistentes. Nuestros resultados subrayan la importancia de considerar el foco infeccioso como la unidad epidemiológica principal, y sugieren que estrategias de gestión forestal enfocadas en fortalecer la resistencia de la masa de árboles sanos podrían ser más efectivas a largo plazo. Sin embargo, para una comprensión más completa de la dinámica de esta enfermedad, futuros estudios deben incorporar factores espaciales y ambientales en modelos más complejos.

Agradecimientos/Financiación

Agradecemos a Pedro Antolín, a Eusebio Dorado, a Ana Esteban y a Manuela Rodríguez su ayuda en el campo y en el laboratorio para la toma de muestras y aislamiento del patógeno, y a Mariola Sánchez-González por su contribución en la gestión y coordinación del proyecto. Agradecemos sus comentarios a los revisores, ya que han servido para mejorar este trabajo.

Este estudio, en la parte de modelización, ha sido realizado en el marco del proyecto ACICORK, *Herramientas para la gestión forestal, la caracterización del corcho y la monitorización del estado selvícola y sanitario* (https://acicork.com). Su objetivo es diseñar una estrategia de gestión forestal climáticamente inteligente (CSF) adaptada a la cadena de valor del corcho mediante el desarrollo y la mejora de herramientas innovadoras para la gestión forestal de los alcornocales utilizando técnicas geoespaciales. Este proyecto está financiado por el Ministerio de Ciencia e Innovación y la Agencia Española de Investigación (MICIN/AEI/10.13039/501100011033) y por la Unión Europea a través del Fondo Europeo de Desarrollo Regional (FEDER) "Una manera de hacer Europa".

La parte del trabajo vinculada al muestreo del patógeno y la caracterización de las áreas de estudio se llevó a cabo al amparo del proyecto FUTURECORK, que cuenta con el apoyo de la Fundación Biodiversidad del Ministerio para la Transición Ecológica y el Reto Demográfico (MITECO) en el marco del Plan de Recuperación, Transformación y Resiliencia (PRTR), financiado por la Unión Europea - NextGenerationEU.

5. Bibliografía

Arozarena, A.; Villa, G.; 2004. Presentación del Plan Nacional de Ortofotografía Aérea de España (PNOA). VIII Congreso Nacional de Topografía y Cartografía. Madrid.

Bergot, M.; Cloppet, E.; Pérarnaud, V.; Déqué, M.; Marçais, B.; Desprez-Loustau, M.L.; 2004. Simulation of potential range expansion of oak disease caused by *Phytophthora cinnamomi* under climate change. Global Change Biology, 10(9), 1539-1552. https://doi.org/10.1111/j.1365-2486.2004.00824.x

Brasier, C.M.; 1992. Oak tree mortality in Iberia. Nature; 360: 539. https://doi.org/10.1038/360539a0

Brasier, C.M.; Robredo, F.; Ferraz, J.F.P.; 1993. Evidence for *Phytophthora cinnamomi* involvement in Iberia oak decline. Plant Pathology, 42: 140-145. https://doi.org/10.1111/j.1365-3059.1993.tb01482.x

Brasier, C.M.; Scott, J.K.; 1994. European oak declines and global warming: a theoretical assessment with special reference to the activity of *Phytophthora cinnamomi*. EPPO Bulletin, 24(1): 221-232. https://doi.org/10.1111/j.1365-2338.1994.tb01063.x

Chaparro-Arias, M.C. 2024. Epidemiología de *Phytophthora cinnamomi* en dehesas del norte de la provincia de Cáceres (Extremadura) [Trabajo Fin de Grado, Universidad de Extremadura]. Dehesa, repositorio UEX. https://dehesa.unex.es/handle/10662/22769

De Andrade Lourenço, D.; Branco, I.; Choupina, A.; 2022. A systematic review about biologi-

cal control of phytopathogenic *Phytophthora cinnamomi*. Molecular Biology Reports, 49(10), 9947-9962. https://doi.org/10.1007/s11033-022-07547-2

Ebadzad, G.; Medeira, C.; Maia, I.; Martins, J.; Cravador, A.; 2015. Induction of defence responses by cinnamomins against *Phytophthora cinnamomi* in *Quercus suber* and *Quercus ilex* subs. rotundifolia. *European journal of plant pathology*, 143, 705-723. https://doi.org/10.1007/s10658-015-0721-9

Esteban-Ramajo, A.M.; Cardillo, E.; 2024. Fotointerpretación de imágenes aéreas en enfermedades forestales: aplicación al decaimiento de alcornocales y encinares. *Foresta* 88: 56 - 65.

Hüberli, D.; Tommerup, I.C.; Hardy, GEStJ.; 2000. False-negative isolations or absence of lesions may cause mis-diagnosis of diseased plants infected with *Phytophthora cinnamomi*. Australasian *Plant Pathology* 29: 164-169. https://doi.org/10.1071/AP00029

Jung, T.; Blaschke, H.; Neumann, P.; 1996. Isolation, identification and pathogenicity of Phytophthora species from declining oak stands. *European Journal of Forest Pathology*; 26(5): 253–272. https://doi.org/10.1111/j.1439-0329.1996.tb00846.x

Kermack, W.O.; McKendrick, A.G.; 1927. A Contribution to the Mathematical Theory of Epidemics. Proceedings of the Royal Society of London. Series A, Containing Papers of a Mathematical and Physical Character; 115 (772): 700–721. https://doi.org/10.1098/rspa.1927.0118

Madden, L.V. 2006. Botanical epidemiology: some key advances and its continuing role in disease management. European Journal of Plant Pathology, 115: 3-23. https://doi.org/10.1007/s10658-005-1229-5

Powell, M.J. 2009. The BOBYQA algorithm for bound constrained optimization without derivatives. Cambridge NA Report NA2009/06, University of Cambridge, Cambridge, 26: 26-46.

Richmond, B. 1985. STELLA: Software for Bringing System Dynamics to the Other 98 %. The 3rd International Conference of the System Dynamics Society. Keystone, CO. pp. 706–718.

Romero, M.A.; González, M.; Serrano, M.S.; Sánchez, M.E.; 2019. Trunk injection of fosetyl-aluminium controls the root disease caused by *Phytophthora cinnamomi* on *Quercus ilex* woodlands. Annals of Applied Biology, 174(3): 313-318. https://doi.org/10.1111/aab.12503

Sanchez, M.E.; Caetano, P.; Ferraz, J.; Trapero, A.; 2002. Phytophthora disease of *Quercus ilex* in south-western Spain. *Forest Pathology*, 32: 5–18. https://doi.org/10.1046/j.1439-0329.2002.00261.x

Serrano, M.S.; González, M.; Romero, M.Á.; Alconero, M.R.; Sánchez, M.E.; 2023. Mineral nutrients improve phosphonate effectiveness against cork oak root disease. *Forest Ecology and Management*, 543, 121152. https://doi.org/10.1016/j.foreco.2023.121152

Silman, A.J.; MacFarlane, G.J.; 2002. Studying associations between risk factors and disease. Epidemiological Studies: A Practical Guide. Cambridge University Press. Cambridge, 31-41.

Vanderplank, J.E. 1963. Plant Disease: Epidemics and Control, Academic Press, New York.