



## UGAL BIOLOGIA ETA POPULAZIOEN DINAMIKA

### Arantza Aldezabal (EHUko irakaslea)

Richards, A.J. 1997. *Plant breeding systems*. 2<sup>nd</sup> edition. Chapman & Hall. UK.  
 “Manual de metodologia: proyecto AFA” (zenbait autore)

Kontzeptuak:

GENET= genotipo jakin bateko indibidua, hots indibiduo genetikoa

RAMET= genotipo (genet) beretik garaturiko ale diskretuak, hots genotipo bereko baina fisiologikoki independenteak diren indibiduoak. Hauek *ugalketa asexualez* sortzen dira.

### Landare loreduetan gurutzamentu-sistemak duen funtzioa euren eboluzioan

Gurutzamentu-sistema genetikoki kontrolatuta dagoen prozesua da eta berez ebolutiboki “hautatua”. Ondorioz: *feedback* erlazioa

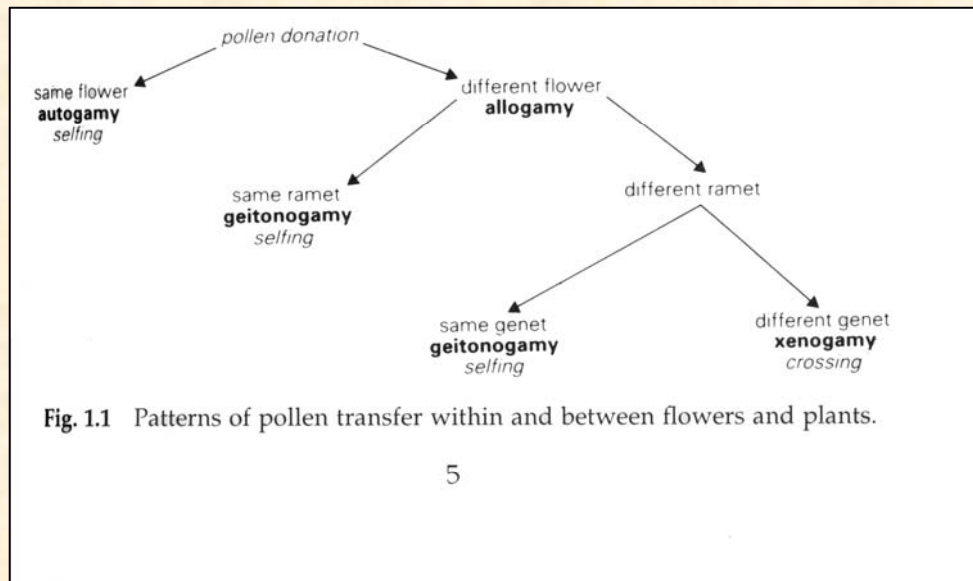
Gurutzamentu-sistema  $\leftrightarrow$  aldakortasun genetikoa



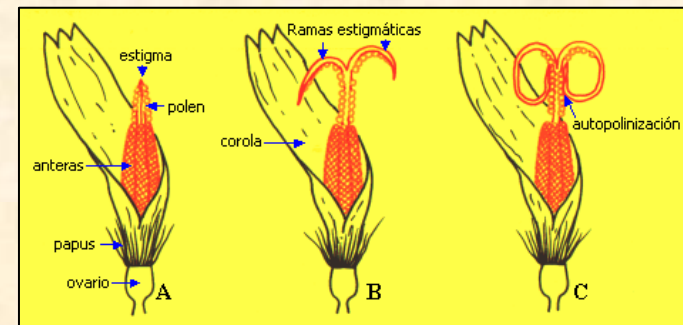
Landare hazidunen *ugal aukerak* hautespenerako eskuragarri:

1. **Hermafroditismoa vs. unisexualitatea**: lehenak “autoernalgarriak”, bigarrenak derigorrezko ernalketa gurutzatua.
2. **Autopolinizazioa vs. polinizazio gurutzatua autokonpatibleak diren hermafroditetan**: (eskema, Fig 1.1.)
3. **Autopolinizazioa vs. polinizazio gurutzatua**: polinizazio arrakastatsua ez dakar beti ugalkortasun arrakastatsua → autoinkompatibilitate mekanismoak.

**Sexualitatea vs. asexualitatea**: 2 mekanismo landareak asexualki ugaltzeko: *ugalketa begetatiboa* (hazkunde klonala) eta *agamospermia* (sexurik gabe haziak ekoiztea). Asexualitateak nekez emenda dezake ladakortasun genetikoa baina jada populazioan dagoen aldakortasun-maila hori mantentzeko joera du.



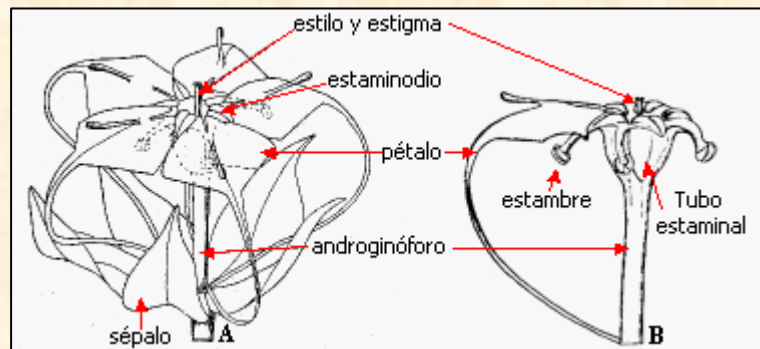
5



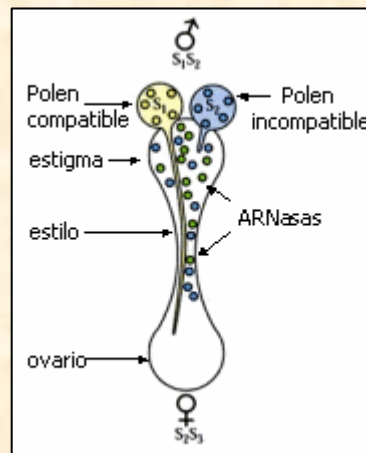


# Autogamia ekiditeko zenbait mekanismo:

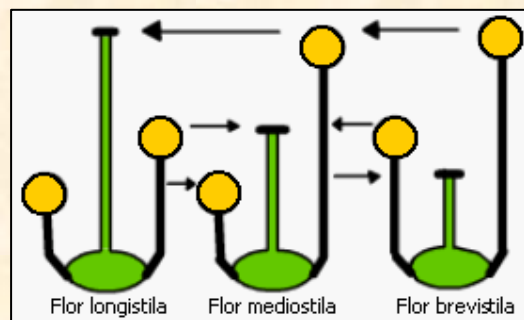
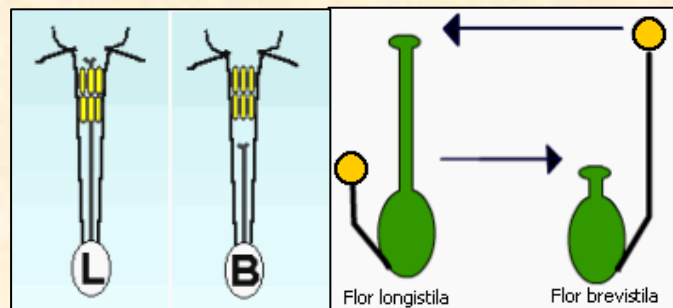
## Herkogamia: oztopo espazialak



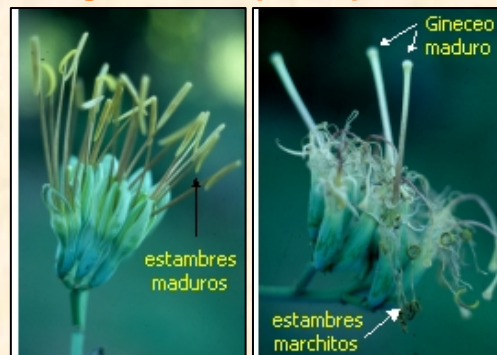
## Autoinkompatibilitatea



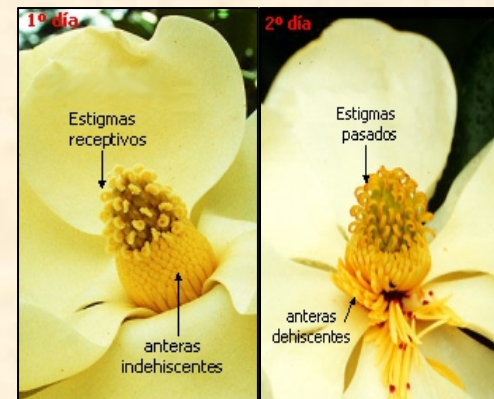
## Heterostilia



## Dikogamia: oztopo tenporalak



lore protandrikoa



lore protoginoa



Praktikan, landare hazidun gehienek **ugal estrategia mixtoak** garatzen dituzte

## Generoaren (sexuaren) banaketa landare loreduetan

Table 1.1. (Richards, 10 or.)

**Table 1.1** Some common types of sex distribution within and between flowers, and within and between genets of seed plants. Anthers are designated ♂, and gynoecia are designated ♀. Hermaphrodites are designated ♂

Name	Distribution of sex organs		Breeding system	Angiosperm species (%)
	Within a flower	Within a plant		
Dioecy	♂ or ♀	♂ or ♀	Xenogamous (out-crossing)	4
Gynodioecy	♂, ♂ or ♀	♀ or ♀	Xenogamous, geitonogamous, autogamous	7
Monoecy	♂ or ♀	♂	Allogamous, some selfing, some crossing	5
Gynomonoecy	♀ or ♀	♀	Allogamous and autogamous	3
Hermaphroditism	♂	♂	Allogamous and autogamous	72
(other)				9
				<u>100</u>





## Ugalketa sexualaren funtsak:

### 1. Aldakortasuna

Hazidun landareen (espermatofitoek) ugalketa sexualak 3 ezaugarri dauzka aldakortasuna eragiten dutenak: errekonbinazio genetikoa (meiosiaren I. fasean), segregazioa (gametoen eraketa), fusio sexuala edo singamia (ernalketa).

### 2. Geneen migrazioa

Bi osagai dauzka:

(1) geneen garraioa → mutazio arrakastatsuen hedapen espaziala polen eta hazien barreiapenaren bidez.

(2) geneen txertaketa belaunaldi berrian → ernalketa gurutzatuak ahalbidetzen du mutazio arrakastatsuak ama-kume lerro desberdinetatik hedatzea.



Ugalketa sexualaren emaitza azpimarragarriena: efektiboki infinitoa den dibertsitate genetikoaren sormena. Dena den, gurutzamentu-sistemak kontrolatzen dituzten geneen gaineko presio edo indar selektiboak desberdinak izan daitezke eboluzioan zehar eta gerta daiteke une jakin batetan asexualitatea faboratzea, eta sexualitatea galtzea ondorengo belaunaldietan.

### *Ugalketa sexualaren desabantailak:*

1. Ale eme sexualak (amak) ama-baliagaiak gastatzen ditu ondorengoak (haziak) ekoizten, zeintzuen artean “kaskarragoak” edo “ahalmen gutxiagokoak” diren batzuk gara daitezkeen “sexuaren kostuagatik” edo “meiosiaren kostuagatik”. Ale asexual baten kumeek amaren genotipo bera dutenez, guztiak dira ama bezain “ahalmensu”.
2. Berriki jaio den ama asexuala, potentzialki aita sexuala izan daiteke. Hots, ale asexualek gene asexualak eman diezaiekete ale sexualei, baina ez dute gene sexualik jasotzen berez. Gertaera hau desabantaila da koexistitzen dute ale sexualentzat.
3. Ale ar antzu asexualek arraren ugal esfortzuan “aurrezten” dute, hermafrodita sexualekin konparatuta.
4. Ondorengo sexualak, ugalkortasunari dagokionez, efizientzi baxuagokoak izan daitezke asexualak baino polinizazio gurutzatua mugatuta dagoen baldintzapean.



# NOLA UGALTZEN DA? UGAL BIOLOGIAREN AZTERKETA

## Ugalkortasuna (*fertility*)

Aleen ugalkortasunak desberdintasunak aurkezten ditu populazio barnean eta populazio artean. Zergatik? Hainbat faktorerengatik:

- ✓ Aleen tamaina
- ✓ Polen edo baliagai eskuragarritasuna
- ✓ Polena ekoizten duten aleen dentsitatea
- ✓ ...

Aleen ugalkortasunak desberdintasun tenporalak (urte artekoak) aurkezten ditu.

Zergatik? Hainbat faktorerengatik:

- ✓ Aldakortasun klimatologikoak
- ✓ Polinizatzaileen maiztasuna
- ✓ Predatzaileen maiztasuna
- ✓ ...

Ugalkortasunaren aldakortasunak landare-populazioaren eta euren kontsumitzaileen (herbiboroen) parametro demografikoetan eragiten du.



Ugalkortasuna neurtzeko indizeak:

*Aldagai absolutuak*

Hazi-kopurua loreko

Hazi-kopurua *ramet*-eko

*Aldagai erlatiboak*

Hazia garatzen duten obuluen proportzioa loreko (*seed set*)

Fruitua garatzen duten loreen proportzioa (*fruit set*)

Ugal arrakasta:  $\text{seed set} * \text{fruit set} = \text{hazia garatu duten obuluen proportzioa}$

Ugalkortasun absolutua eta ale-tamaina → guztiz dependenteak

Tamaina ↑ → Lore-kopuru ↑ → Hazi-kopuru ↑ →→→ Demografian eragin!!

Horregatik, aurreraxeago aipatuko dugun bezela, oso garrantziatsua da eredu demografikoetan (populazio-dinamikaren azterketan aleen tamaina-klase eta garapen-egoera (egoera ugalkorra) kontutan hartzea.





Landare-espezie baten aleen ugalkortasunean zein faktorek eragiten duten aztertzeke, zenbait urrats eman behar :

1. Ugal-sistema edo gurutzamentu-sistema ezagutzea: autogamia/alogamia? → diseinu experimentalen bidez
2. Espeziea *autogamo*a (autobateragarria) bada → endogamiagatiko odolkidetasun-arazorik? Eragiten al du horrek landarearen *fitness*-ean?
3. Espeziea alogamo (autobateraezina) bada → polinizazio-bektorea aztertu: biotikoa (intsektu, hegazti, ugaztun) ala abiotikoa (haizea, ura)? (anemofilia/zoofilia).
4. Polen-kopuru eta eskuragarritasuna aztertu. Nahikoa polenik iristen al da estigmatara? Espezie anemofiloetan ugalkortasunaren eta ale-dentsitatearen arteko erlazio positiboa ematen da, bai eta aleen arteko distantziaren artean ere.  
Zenbat eta dentsitatea ↑ eta distantzia ↓ = ugalkortasuna ↑
5. Polenaren bideragarritasuna aztertu: estigmara iritsi den polen-ale guztietatik zenbatek garatzen du hodi ernaltzailea?

## Prozedura metodologikoak

*Thalictrum macrocarpum* Gren. (Ranunculaceae), Pirinioetako espezie endemikoaren adibidea (Larra eta Aspeko populazioetan).

Nolakoa da bere lorea? eta fruitua?

Espezie ginodioikoa da: lore hermafroditak eta lore emeak topa daitezke ale berean.

Ugalkortasuna aztertzeko 4 indizeak:

- ✓ Hazi bideragarrien batazbesteko kopurua fruktifikatu duen loreko
- ✓ Batazbesteko *seed set* = hazia garatu duten hasierako karpeloen proportzioa loreko
- ✓ *Fruit set* (fruktifikazio-tasa) = fruitua garatu duten hasierako loreen proportzioa *ramet*-eko
- ✓ Hazi-kopuru totala *ramet*-eko.

*Ramet* bakoitzak infloreszentzia handia garatu, lore ugariz osotua → *ramet*-eko lore-kopurua estimazioz burutu, bai eta fruktifikatu zuten loreen kopurua ere.

Ugalkortasuna eta alearen tamainaren arteko erlazioa:

Tamaina neurtzeko aldagaia: pisu lehorra (biomasa) eta zurtoin loratuaren altuera cm-tan (erregresioa). Beste adibide batzuk: azalera elipsoidala (diametro maximoa eta minimoak neurtuz), errosetako hosto-kopurua, hosto handienaren luzeera, ...





## *Thalictrum macrocarpum* Gren. (Ranunculaceae)



Nola aztertu bere ugalkortasuna? Ale ugari markatuz populazio bakoitzean (350 ale kasu zehatz honetan)





### **A. Ugal-sistema edo gurutzamentu-sistemaren azterketa:**

Diseinu experimentalak: Autoinkompatibilitate-frogak

20 ramet hautatu: 10 poltsaz estali, 10 estali gabe utzi (kontrolak)

### **B. Polenaren jatorria eta odolkidetasunagatiko depresioaren azterketa :**

2 tratamendu aplikatu ziren 43 *ramet*-en infloreszentzia bereko lore hermafroditetan:

1. **Polinizazio gurutzatua**, genet diferenteetatik jaiotako loreen polena erabiliz, emaskulazioz (autoernalketa ekiditeko) eta poltsen bidez estaliz.
2. **Autopolinizazioa**, lore bereko polena erabiliz eta poltsen bidez estaliz.
3. Kontrola: manipulatu gabeko lorea (lekuko gisa markatu zena)

Polinizazioa eskuz burutu zen pintzel fina erabiliz.

Estigmak errezeptibo egoteari utzi ziotenean poltsak kendu egin ziren eta fruituak aire librean garatu ziren (baldintza normaletan, manipulatu gabe).

### **C. Polinizazio-bektorearen azterketa:**

2 tratamendu:

1. **Intsektuen eksklusioa** (eltxoez babesteko sareaz baliatuz): 5 ramet
2. **Intsektuen eksklusioa** eta **emaskulazioa**: 5 ramet
3. Kontrola: 8 ramet manipulatu gabe, lekuko gisa





## D. Eskuragarri dagoen polen-kopuruaren azterketa:

2 hipotesi planteatu:

a. Polen-kopurua mugatzailea bada, manipulatu gabeko lore hermafroditetan ugal arrakasta altuagoa espero da emaskulatuetan baino baldin eta autokonpatiblea bada. Alogamoa bada, bere polenaz estigma estaltzeak (kanpoko polenaren kaptazioa oztopatuz, adb.) efektu negatiboak ekar ditzake.

b. Polen-kopurua mugatzailea bada, ugal arrakasta altuagoa espero da eskuz polinizaturiko lore emeetan “kontrol” loreekin konparatuta.

2 manipulazio burutu: 40 *ramet*, 4 lore bakoitzean

1. Lore hermafroditaren emaskulazioa.
2. Lore emearen polinizazio eskuz, beste genet-eko gutxienez 2 loreren polenaz baliatuz.
3. “kontrol” loreak, manipulatu gabeak.

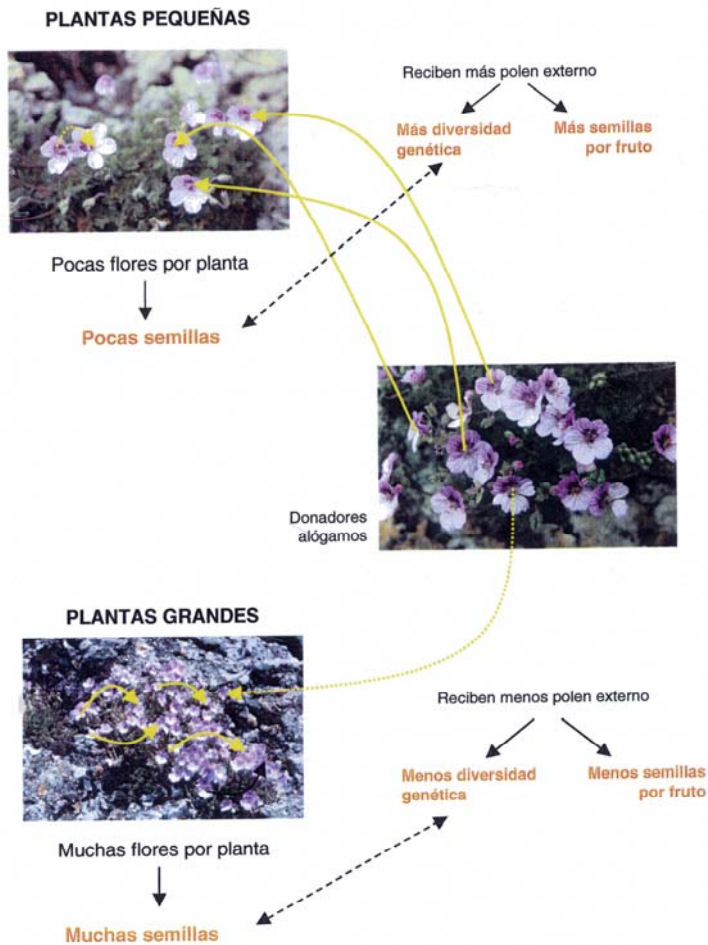


Figura 5. Efecto del número de flores por planta sobre la proporción de polinizaciones geitonogámicas y autogámicas, y sus consecuencias sobre la diversidad genética de la descendencia y el número de semillas por fruto.



Beste adibide bat:  
*Erodium paularense* espeziea



## ZEINTZUK DIRA UGAL ARRAKASTA BALDINTZATZEN DUTEN FAKTOREAK?

Adibidea: ugal arrakasta femeninoa mikrohabitat desberdinetan (*Erodium paularense*, PI-ko Sistema Zentraleko geraniazeo endemiko eta mehatxatuaren adibidea)



### Planteaturiko galderak:

1. Ba al da diferentziarik loraketaren fenologian eta ugal arrakastan bi mikrohabitaten artean?
2. Zeintzuk dira ugal arrakasta baldintzatzen duten faktore nagusiak?
3. Mikrohabitaten arteko desberdintasunek eragiten al dute ugal arrakasta kontrolatzen duten faktoreetan?
4. Nolakoa da urteen arteko aldakortasun tenporala erlazio kausal horietan?
5. Zeintzuk dira mikrohabitat horien aldakortasunaren inplikazioak espeziearen kudeaketa eta kontserbaziorako?



## Hautaturiko **metodologia**:

Lokalitate bakarra: Valle de Lozoya, 1.100m. 3 populazio.

2 mikrohabitat: **arroka** gainean eta garapen gutxiko **lurzoru harritsu** gainean

Morfologia: errosetadun zurezko kamefito txikia, 3-8 lore infloreszentzia pedunkulatu bakoitzean elkartuta. Loreak protandrikoak, nektar ekoizleak. Partzialki autoinkompatiblea. Fruituak, eskizokarpoak dira eta 5 merikarpo dituzte, bakoitzean hazi bakarra gara daitekeelarik. Fruituak bai autogamiaz eta bai alogamiaz (polinizazio gurutzatuez) sort daitezke, baina haziak batez ere polinizazio gurutzatuen ondorioz garatzen dira.

*Erodium paularense*-a dominatzailea da bi mikrohabitaten konposizio floristikoan, baina bakoitzean lehiakide interespezifikoak oso desberdinak dira: arrokan kasmofitoak (harkaitz arrailduretakoak) ugariak dira, eta gutxi garaturiko lurzoru harritsuan larre harritsuetao belarkarak dira gehienak.

Hautaturiko populazioaren ezaugarriak:

- ✓ Tamaina (ale-kopurua): 1609
- ✓ Okupazio-azalera: 443 m<sup>2</sup>
- ✓ Ale helduak modu erregularrean sakabanatuta bi mikrohabitaten artean: %55 arrokan, %45 lurzoru harritsuan.





## Zentso-eskema eta ugal arrakastaren neurketa (1996. urtean):

**137** ale zoriz markatu **arrokan**, **115 lurzoru harritsuan**.

Alearen **tamaina** estimatzeko aldagaia: erroseta-multzoen diametro maximoa.

**Lehiakidetzaren intentsitatea**: landare iraunkorren estaldura % (arrokan, haitz-zirrikitan zeudenak, lurzoru harritsuan 15cm-tako erradio baten barruan).

Lore-kopurua ale bakoitzea 3-4 egunero kontatu (loreen batzbesteko iraupena), guztira 23 zentso loraldi eta fruktifikazioan zehar. Merikarpoen dispersioaren aurretik, hazi bideragarrien kopurua kontatu.

**Loraketaren fenologia** 4 aldagaien bidez aztertu: *momentua*, *iraupena*, *intentsitatea* eta *sinkronia*.

**Ugal arrakasta femeninoa** estimatzeko aldagaiak:

- ✓ Absolutuak: lore-kopurua, fruitu-kopurua (irekitako obarioak haziekin edo hazirik gabe) eta hazi-kopurua aleko.
- ✓ Erlatiboak: fruitu/lore tasa (*fruit set*) eta hazi/fruitu tasa (*seed set*)

**Hazien garapena** aztertzeko, aparteko laginketa burutu zuten.

**Polen-kopuruaren eskuragarritasuna** mugatzailea ote zen ezagutzeko, hurbilketa experimentalak burutu zuten, eskuzko polinizazio gurutzatuaren bidez.

**Analisi numerikoa**: oinarrian SEM teknikak, ekuazio estrukturalak (Path analysis) (Iriondo *et al.* 2003). Hipotesiak planteatu “*a priori*”:

# Lorturiko emaitzak: Path diagramak

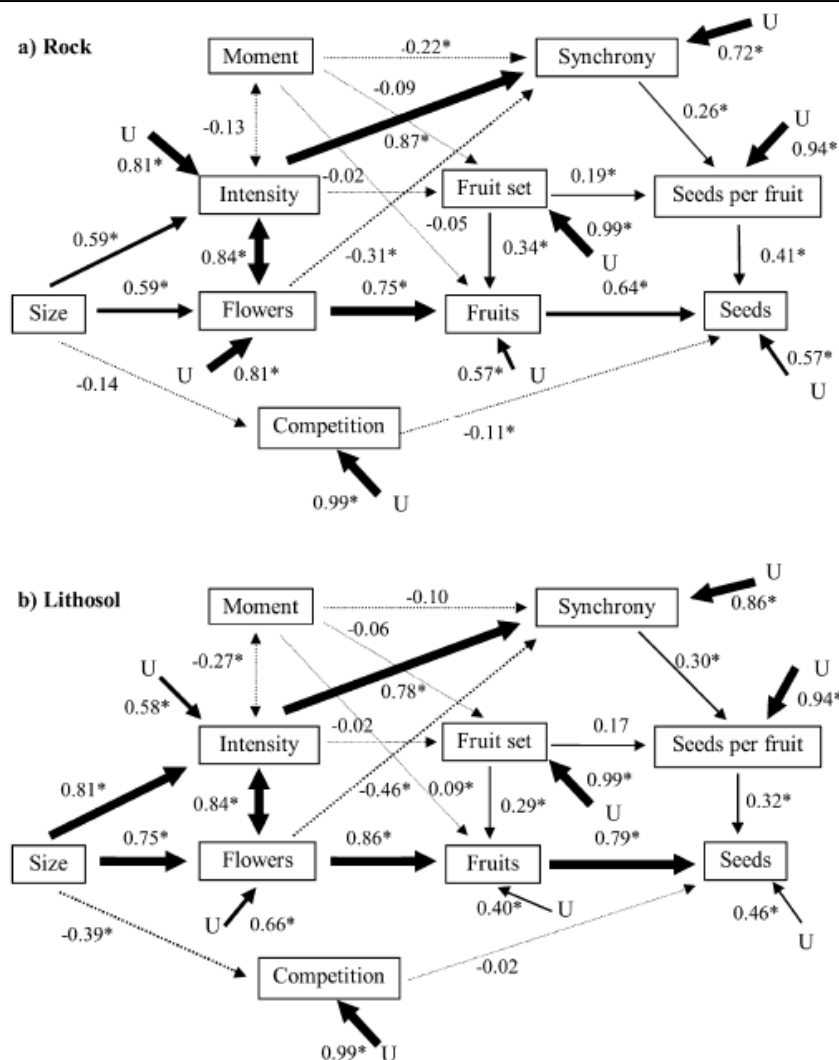


Fig. 2. Path models for determinants of seed production in plants of *Erodium paularense* in (a) rock, and (b) lithosol (1996 data). Plant size and intensity have been log-transformed. One-headed arrows depict causal relationships whereas two-headed arrows depict correlations. Positive effects are indicated by solid lines and negative effects by dashed lines. Arrow widths are proportional to path coefficients. Asterisks (\*) denote path coefficients that are significantly different from 0 assessed by multivariate Wald test. Numbers near the paths indicate standardized path coefficients. Goodness of fit statistics for each model are (a) rock: NFI=0.93, GFI=0.93;  $\chi^2 = 36.0$ ,  $df = 26$ ,  $P = 0.09$ ; (b) lithosol: NFI=0.95, GFI=0.94;  $\chi^2 = 35.7$ ,  $df = 26$ ,  $P = 0.10$  (originally published in Albert et al., 2001 a,b).

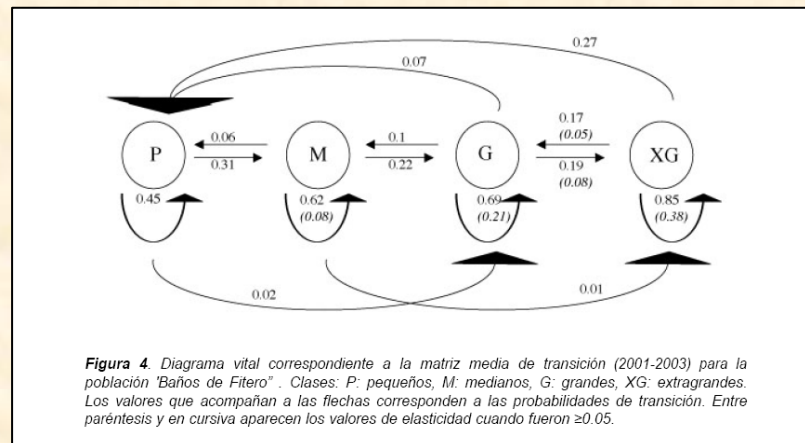


## NOLAKOAK DIRA POPULAZIOAREN JOERAK (POPULAZIOEN DINAMIKA, AZTEKETA DEMOGRAFIKOEN BIDEZ)

*Populazioen biologia*: espazio eta denbora-tarte jakina konpartitzen duten espezie bereko indibiduen arteko erlazioak aztertzen dituen disziplina.

*Life history* kontzeptua: bizi-zikloa + aspektu ebolutiboak

Azterketa demografikoak **trantsizio-probabiliteen matrizeetan oinarrituriko eredu matrizialen** bidez burutzen dira. Ezagunena eta erabiliena: *Lefkovitch*-en eredu matriziala (*Leslie* matrizeen modifikazioa). Informazio gehiago: CASWELL (1989) “*Matrix Population Models*” liburuan.





Aukera analitiko ugari populazioen dinamika esploratzeko:

### Eredu deterministek:

- ✓ Populazioaren hazkunde-tasa finitoak kalkulatu ( $\lambda$ ) (Caswell, 1989): populazio-tamainaren joeraren berri ematen digu, hazten, murrizten edo mantentzen ari den adieraziz.
- ✓ Garapen-egoera desberdinen egitura egonkorra projektatu: populazioaren konposizioa, berori egituratzen duten aleen garapen-klaseen proportzioan oinarritzen da. Garapen-klaseak definitzeko erizpideak: adina, tamaina, ugalketarako ahalmena, edo aurreko guztien konbinazioa.
- ✓ Sensibilitate- eta elastizitate-parametroak kalkulatu: populazioaren hazkunde-tasa finitoan ( $\lambda$ ) gehien eragiten duten prozesu demografikoen (trantsizio-tasak) detekzioa eta azterketa ahalbideak, eta ondorioz populazioaren dinamika erregulatzen duten faktoreen inguruko ezagumentua areagotuz.

*Eredu deterministen arazoa:* emaitza bakarra eta finkoa ematen dute (bi aukeren artean soilik: populazioaren hazkundera edo iraungipena, biak exponentzialak), beti ere hasierako baldintza ambiental eta demografikoen arabera (denboran zehar konstante mantentzen direla suposatuz).





Eredu hauek eraikitzeko orduan, kontutan hartu behar da ingurune-aldagaien eta aldagai demografikoen aldakortasun tenporala → behar-beharrezkoa zenbait urteetako jarraipena (serie tenporal ahalik eta luzeena, zer esanik ez biziraupen luzeko espezieen kasuan!)

### Eredu estokastikoek: PVA analisiak (Populazioaren bideragarritasun analisiak) (Menges, 1990, 1992, 2000)

- ✓ Extintzio edo iraungipen-probabilitateak estimatzea ahalbidetu, eszenario ekologiko desberdinak simulatuz. Gertaera estokastikoak bi motatakoak izan daitezke:
  - Estokastizitate *ambientalak*: ingurune-baldintzen aldaketekin jokatzuz, adibidez: lehorte-urte bat, predatzaileen dentsitate-igoera, baliagaien murrizpena, etab.
  - Estokastizitate *demografikoak*: parametro demografikoen aldaketekin jokatzuz. Kasu honetan suposatzen da indibiduo zehatz bat jaio, hazi eta hil egiten dela baina ez duela hozitzeko, hazteko edo superbizitzeko probabilitaterik) izan daitezke.

Estokastizitate-mota bakoitzak modu desberdinean eragiten du populazioaren dinamikan. Tamaina handi eta ertaineko populazioetan (100 aletik gorakoak) estokastizitate demografikoak eragin ia arbuiagarria izan dezake ingurune-estokastizitatearekin alderatuz, eta horregatik ez da kontutan hartzen ereduetan populazioaren iraungipen-probabilitatea estimatzeko orduan.



## Prozedura metodologikoa

Markaketa indibiduala: gutxienez 200 *ramet* populazio bakoitzeko.

Gutxienez 3 urtetan zeharreko jarraipena. Laginketa bakarra urteko, bizi-zikloaren amaieran (jada haziak garatu dituenean)

Urtero miaketa indibiduala eta ondoko aldagaien neurketa:

- ✓ Garapen-egoera: plantula, begetatiboa, ugalkorra.
- ✓ Tamaina: txikia, ertaina, handia.
- ✓ Ugalkortasun-aldagaia: adibidez, ale ugalkorrek ekoizturiko hazi-kopurua.

Ugalketa sexuala eta asexuala aldi berean burutzen duten landare-espezieetan, egokiena, garapen-egoera eta tamainaren arteko konbinazioz sorturiko *klaseak* (diagrama demografikoaren nodoak) definitzea da. Askotan gainera, landare belarkara iraunkorretan adibidez, adina ezin izaten da kalkulatu.

*Portaera* edo *gertaera* demografikoak:

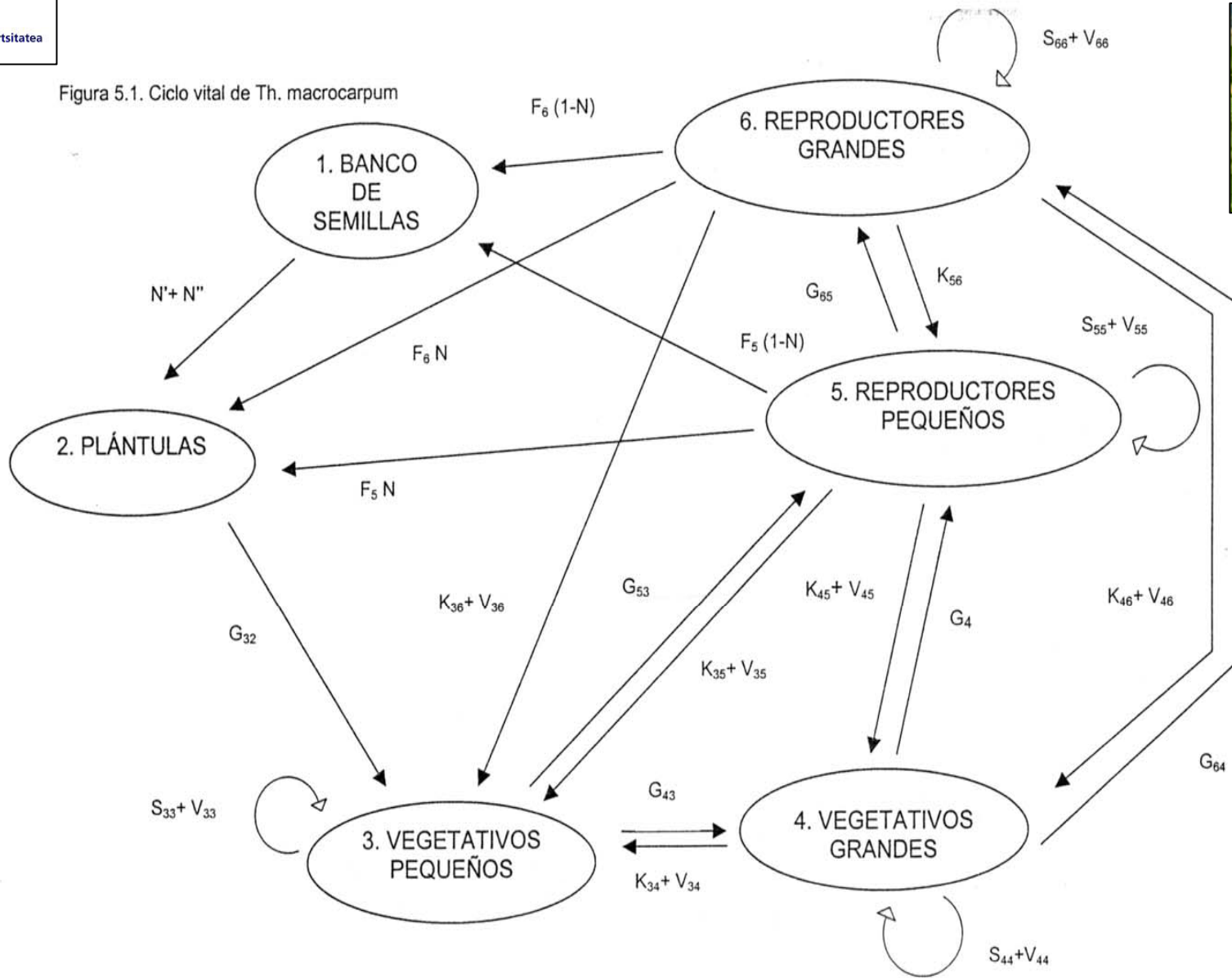
**S:** Superbizipena (eta hilkortasuna)

**G:** Hazkundera

**K:** Atzerakada

**F:** Ugalkortasuna

**V:** Ugalketa (klonazio) begetatiboa

Figura 5.1. Ciclo vital de *Th. macrocarpum*


Bizi-zikloaren (diagrama demografikoaren) eredua: *Thalictrum macrocarpum*-en adibidea. Kasu honetan *hazi-bankua* inkluditzen da ereduan.

Matriz generikoan (trantsizio-matrizea) dauden *aldagai* demografikoak: Nola kalkulatu dira? “t” urtetik “t+1” urtera klase batetik bestera pasatzen diren aleen proportzio gisa, funtsezko oinarria *ramet* bakoitzaren jarraipen individuala delarik. Ondorioz :

$S_{ij}$ : “i” klasetik “j” klaserako superbizipen-proportzioa

$G_{ij}$ : “i” klasetik “j” klaserako hazkunde-proportzioa

$K_{ij}$ : “i” klasetik “j” klaserako atzerapen-proportzioa

$F_{ij}$ : “i” klasetik “j” klaserako ugalkortasun-proportzioa

$V_{ij}$ : “i” klasetik “j” klaserako ugalketa begetatiboaren proportzioa

N: hazien hozidura-tasa 1. urtean (experimentalki eta “in situ” ereinketaz lortua)

N’: hazien hozidura-tasa 2. urtean (experimentalki eta “in situ” ereinketaz lortua)

N’’: hazien hozidura-tasa 3. urtean (experimentalki eta “in situ” ereinketaz lortua)



CLASE(t+1)	CLASE(t)					
	1	2	3	4	5	6
1	0	0	0	0	$F5x(1-N)$	$F6x(1-N)$
2	$N'+N''$	0	0	0	$F5xN$	$F6xN$
3	0	$G32+V32$	$S33+V33$	$K34+V34$	$K35+V35$	$K36+V36$
4	0	0	$G43+V43$	$S44$	$K45+V45$	$K46+V46$
5	0	0	0	$G54$	$S55+V55$	$K56$
6	0	0	0	$G64+V64$	$G65$	$S66+V66$

Tabla 5.3. Matriz genérica para *Th. macrocarpum*. No todas las transiciones tienen que ser >0 en todos los casos. S: supervivencia, mantenimiento dentro de la misma clase. G: crecimiento a una clase superior. K: retroceso a una clase anterior. F: fertilidad, producción de semillas por *ramet*. N: tasa de germinación durante el mismo año de la producción de semillas. N': tasa de germinación en el segundo año. N'': tasa de germinación en el tercer año. V: crecimiento vegetativo.



Lám. 131.—*Thalictrum macrocarpum*, Paso de Aspe, Huesca (JACA 79477 y V-11676): a) hábito; b) detalle de la inflorescencia; c) flor; d) sépalo; e) estambre; f) carpelo; g) polispermo.



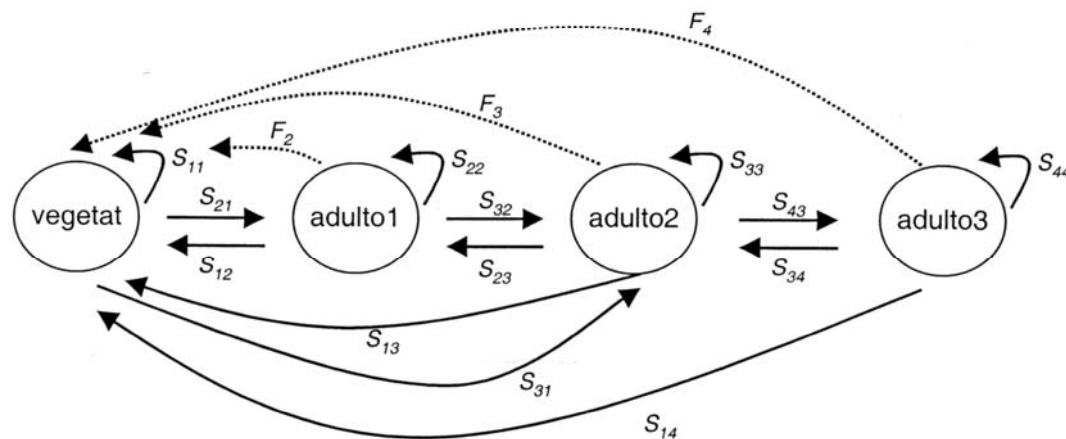


**Eredu determinista:** *Lefkovitch*-en eredu matrizialaren oinarria (formula):

$\mathbf{A} * \mathbf{x}(t) = \mathbf{x}(t+1)$ , non  $\mathbf{A}$   $i$  errenkada eta  $j$  zutabe dituen probabilitate-matriza den eta  $t$ -tik  $t+1$ -erako denbora-tartean  $i$  klasetik  $j$  klaserako transizioak definitzen dituzten aldagaiak ( $a_{ij}$ ) dituen, kasu honetan  **$t$ =urte 1** delarik.  $\mathbf{x}(t)$  zutabe-bektorea da  $t$  momentuan klase bakoitzean dauden aleen kopuruak definitzen dituena.

$\mathbf{A} * \mathbf{x}(t)$  biderkaketa jarraien ondorioz,  $\mathbf{x}(t+1)$  autobektorea (urte bete pasa eta gero populazioaren egitura egonkorra) eta  $\lambda$  (hazkunde tasa finitua) lortzen da.

$$\begin{array}{c}
 \mathbf{x}(t) \\
 \mathbf{X} \\
 \begin{array}{c}
 \mathbf{A} \text{ matriza} \\
 \begin{array}{cccccc}
 a_{ij} & a_{ij} & a_{ij} & a_{ij} & a_{ij} & a_{ij} \\
 a_{ij} & a_{ij} & a_{ij} & a_{ij} & a_{ij} & a_{ij} \\
 a_{ij} & a_{ij} & a_{ij} & a_{ij} & a_{ij} & a_{ij} \\
 a_{ij} & a_{ij} & a_{ij} & a_{ij} & a_{ij} & a_{ij} \\
 a_{ij} & a_{ij} & a_{ij} & a_{ij} & a_{ij} & a_{ij} \\
 a_{ij} & a_{ij} & a_{ij} & a_{ij} & a_{ij} & a_{ij}
 \end{array}
 \end{array} \\
 = \\
 \mathbf{x}(t+1) \\
 \begin{array}{c}
 n_1 \\
 n_2 \\
 n_3 \\
 n_4 \\
 n_5 \\
 n_6
 \end{array}
 \end{array}$$


 Beste adibide bat: *Erodium paularense* espeziea


		Estado en el tiempo t			
		veget	adulto1	adulto2	adulto3
Estado en tiempo t+1	veget	$S_{11}$	$S_{12}+F_2$	$S_{13}+F_3$	$S_{14}+F_4$
	adulto1	$S_{21}$	$S_{22}$	$S_{23}$	0
	adulto2	$S_{31}$	$S_{32}$	$S_{33}$	$S_{34}$
	adulto3	0	0	$S_{43}$	$S_{44}$

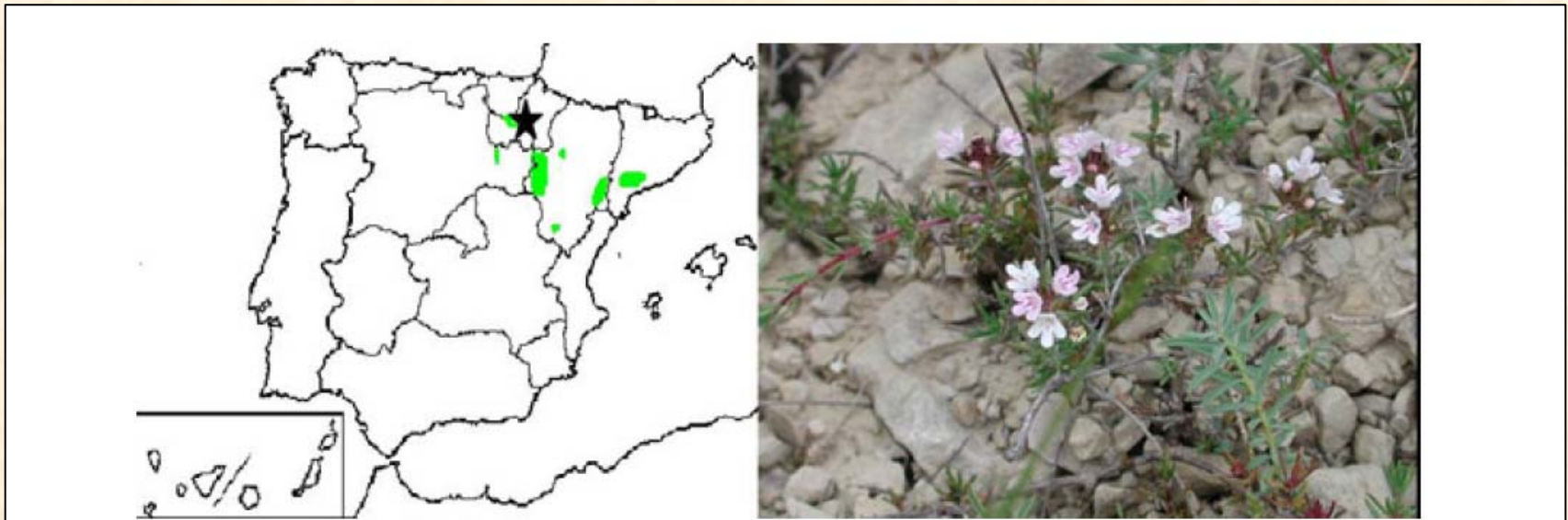
**Figura 1.** Gráfico del ciclo vital de *E. paularense* y su correspondiente matriz de transición. Los círculos corresponden a estados de las plantas individuales (veget=vegetativo, adulto 1, 2 y 3) y las flechas a transiciones entre estados. Las flechas punteadas indican fecundidades (F) y las flechas continuas representan crecimientos, decrecimientos y supervivencias (S).



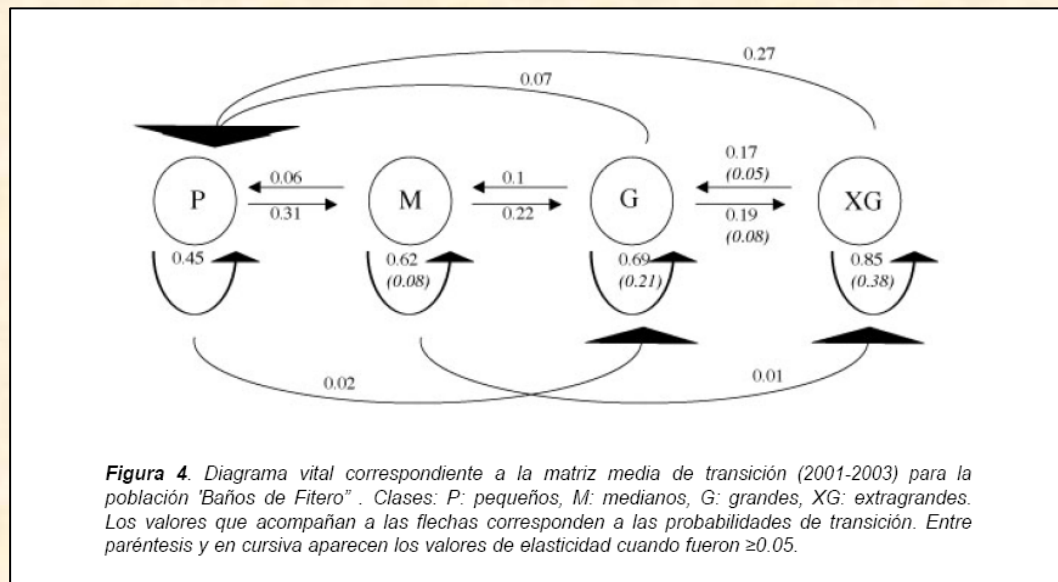
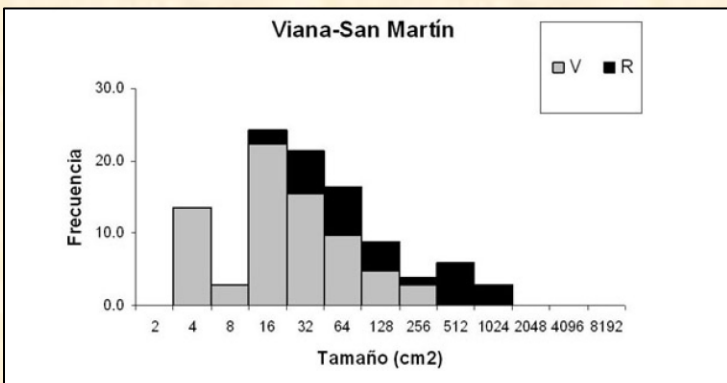
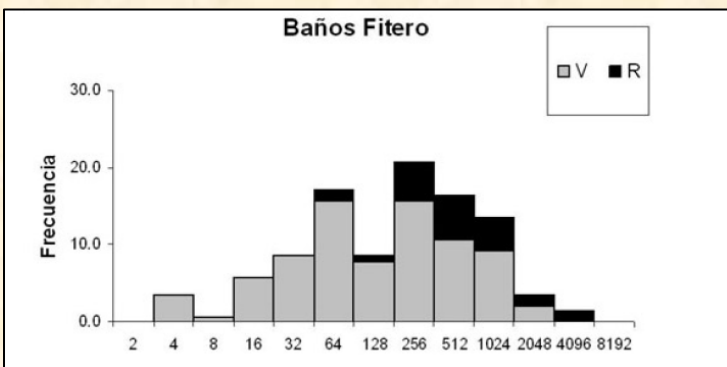
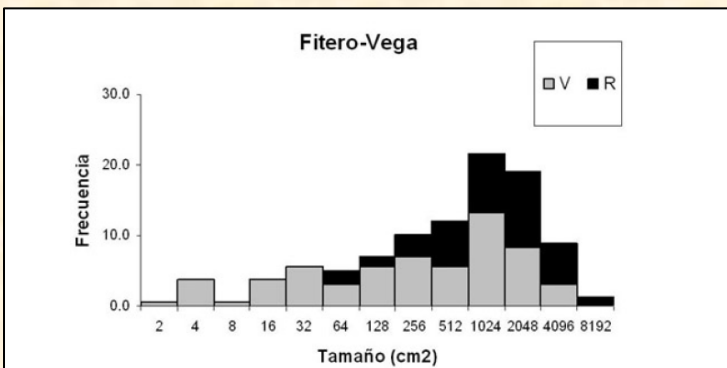
## Eredu estokastikoa: trantsizio-probabilitateen matrizeak (eszenario desberdinen simulazioa) eta elastizitatearen azterketa

Beste adibide bat:

- *Thymus loscosii*:



**Figura 1.** Área de distribución de *Thymus loscosii* en la Península Ibérica, obtenido a partir de [http://www.mma.es/secciones/biodiversidad/especies\\_amenazadas/catalogo\\_especies/flora/pdf/FL40.pdf](http://www.mma.es/secciones/biodiversidad/especies_amenazadas/catalogo_especies/flora/pdf/FL40.pdf) (localización del área de estudio mediante una estrella), y aspecto de una planta (foto: F. Valladares).



**Figura 4.** Diagrama vital correspondiente a la matriz media de transición (2001-2003) para la población "Baños de Fitero". Clases: P: pequeños, M: medianos, G: grandes, XG: extragrandes. Los valores que acompañan a las flechas corresponden a las probabilidades de transición. Entre paréntesis y en cursiva aparecen los valores de elasticidad cuando fueron  $\geq 0.05$ .

