

УДК 57.01

Білонога В.М.

ВПЛИВ ФРАГМЕНТАЦІЇ НА СТРУКТУРНО-ФУНКЦІОНАЛЬНУ ОРГАНІЗАЦІЮ ПОПУЛЯЦІЙ РОСЛИН

Розглянуто питання просторової фрагментації популяцій рослин під впливом зовнішніх чинників. Проведено аналіз результатів досліджень щодо проблеми руйнування цілісності популяцій рослин, причини та негативні наслідки фрагментації. Оцінку процесів, які ініціюють фрагментацію і функціонування окремих фрагментів популяцій, пропонується здійснювати з використанням підходів, що використовуються при вивченні наслідків фрагментації оселищ. Фрагментація популяції є наслідком виникнення ізоляційних бар'єрів між окремими групами особин і, часто, супроводжується зменшенням загальної її площі та чисельності. Визначальним у функціонуванні фрагментованої популяції є її "геометрія", щільність і конфігурація бар'єрів, а також, біологічні особливості виду.

Ключові слова: популяція рослин, субпопуляційні утворення, фрагментація.

Зміни структурно-функціональної організації популяцій рослин внаслідок трансформацій середовища, зумовлених як природними, так і антропогенними чинниками, є питанням актуальним. Зокрема, у контексті можливих кліматичних змін, посилення антропогенного (техногенного) тиску на природні екосистеми та необхідності збереження, відновлення і раціонального використання природних біологічних ресурсів. Особливої уваги заслуговують фрагментація, зменшення розмірів та зміни конфігурації оселищ, які призводять до демографічних втрат у популяціях, загрожують їхній життєздатності, знижують потенції до самовідновлення включно з можливістю цілковитого зникнення ізольованих і локальних [19] популяцій у найбільш екстремальних випадках [17, 27]. Фрагментація оселищ належить до основних наслідків антропогенної трансформації середовища та глобальних змін клімату і, відповідно, є потенційною загрозою для біорізноманіття наземних екосистем, загрожуючи довготерміновому існуванню виду в малих ізольованих оселищах [10, 13].

Вивчення причин та наслідків фрагментації здебільшого пов'язане з процесами руйнування природних оселищ внаслідок трансформацій, які відбуваються на рівні ландшафту [23, 24]. К. МакГарігал і В. МакКомб розглядають фрагментацію як процес, ініційований природними і/або антропогенними чинниками, що відбувається на рівні ландшафту, під час якого конкретне оселище поступово ділиться на дрібніші, відмінні за формою та з більшим ступенем ізольованості, фрагменти. Трансформації стосуються складу ландшафту, його структури і функцій на багатьох організаційних рівнях [25]. При цьому, фрагментація змінює не тільки параметри окремого фрагменту, але й просторове розташування фрагментів в межах ширшої мозаїки оселищ або ландшафту [24]. У підсумку, фрагментація призводить до зменшення

розмірів оселища і посилення ізоляції окремих фрагментів [11, 13, 18, 28]. Окрім цього, інтенсифікується вплив крайових ефектів. Особливо негативними є наслідки фрагментації для видів малочисельних, малорухливих і видів нездатних поширювати діаспори на великі відстані [29, 31]. Водночас, фрагментація є надзвичайно важливим аспектом у питанні збереження конкретних видів, які вимагають цілісних (не фрагментованих) територій [33].

У контексті збереження біотичного різноманіття розмежування комплексу природних і антропогенних чинників фрагментації є цілком виправданим, хоча й часто проблемним. Трансформації, зумовлені природними факторами, здебільшого є довготривалими і спрямовані на досягнення рівноваги у системі, а зміни під впливом антропогенних факторів – відображають, насамперед, ступінь її деградації. При цьому, антропогенна фрагментація часто має критичний вплив на популяцію у короткій перспективі, оскільки нерідко призводить до швидких змін структури угруповання загалом. Відтак, без огляду на природу чинника фрагментацію оселища доцільно розглядати як спровоковану зовнішніми факторами перервність просторового континууму ресурсних і екологічних умов у масштабах, які перевищують певний рівень організації системи, що впливає на виживання, репродукцію і мобільність сукупності взаємодіючих видів [16].

Як і у випадку з фрагментацією оселища, зумовлена зовнішніми чинниками фрагментація самої популяції пов'язана з руйнуванням певної її структурної цілісності та виникненням ізоляційних бар'єрів між окремими групами особин популяції й, часто, супроводжується втратами загальної її площі та чисельності. При цьому визначальною у функціонуванні фрагментованої популяції є конфігурація та проникність таких бар'єрів між окремими фрагментами і контури останніх. У певних випадках (наприклад, дрейфу популяції монтанних видів рослин вздовж вертикального профілю внаслідок кліматичних змін, пасторального чи лісогосподарського навантаження) фрагментація і спровоковані нею втрати можуть компенсуватись за рахунок колонізації нових територій [1, 4]. Водночас, фрагментація популяції не обов'язково супроводжується фрагментацією системи вищого рівня організації – угруповання, біогеоценозу [24].

Існування популяції у довготривалій часовій перспективі не виключає як зростання чисельності, щільності, освоєння нових оселищ і виникнення дочірніх автономних (цілковито або частково) просторово і у часі утворень, так і руйнування тіла первинної материнської популяції. З іншого боку, окремі ізольовані фрагменти чи популяції можуть поглинати один одного, формуючи на певний час просторово цілісну популяцію. Вилучений фрагмент оселища може бути успішно реколонізований у перспективі або бути захоплений іншими видами і, відтак, втрачений для популяції на невизначено тривалий час.

Фрагментація це не обов'язково повна і остаточна ізоляція в просторі і часі. Характер, спрямованість, інтенсивність зв'язків між окремими фрагментами можуть змінюватись або втрачатись цілком на різні часові проміжки. Певною формою

фрагментації є також виникнення в популяції бар'єрів з аномально низькою інтенсивністю характерних для популяції зв'язків [24].

Наприклад, материнські популяції *Pulmonaria filarszkyana* Jáv, які здебільшого приурочені до карових котлів, співіснують з низкою похідних, значно менших за розмірами, субпопуляційних фрагментів розташованих на нижчих гіпсометричних рівнях. Зв'язок між ними є сталим лише у своїй спрямованості – вниз вздовж гірських потоків від материнської донорської популяції до демографічно підтримуваних утворень. Інтенсивність і сталість демографічних субсидій визначається проникністю ізоляційних бар'єрів між ними, що в свою чергу залежить від кількості опадів, гідрологічних параметрів гірських потоків у конкретний рік, захарашеності русла, стану рослинного покриву тощо. В різні роки чи десятиліття активність зв'язків може посилюватись, зменшуватись або бути нульовою. Тобто, протягом великого життєвого циклу популяція може бути як цілісною просторово, так і складатись з сукупності фрагментів різного статусу.

Фрагменти, які виникають внаслідок руйнування первинної цілісної материнської популяції, є осередками існування популяції в нових демографічних і, часто, ценотичних умовах. Вони можуть бути ізольованими цілковито, або пов'язаними між собою обміном або одностороннім потоком діаспор. Взаємозв'язки між фрагментами можуть бути паритетними, або асиметричними. У гетерогенному середовищі існування реципієнтного фрагменту кардинально залежить від зв'язків із материнською популяцією чи фрагментом донором. При цьому, чим вищий ступінь фрагментованості, тим проблемнішим є існування ізольованих фрагментів, а ймовірність зникнення як окремого фрагменту, так і цілої популяції, – більшою [12].

Наслідками дії різних чинників можуть бути різні типи фрагментації вихідної популяції. За аналогією класифікації фрагментації габітатів, запропонованої К. МакГарігалом, С. Кашманом і К. Реган [24], це може бути: перфорація цілісного масиву популяції при збереженні її зовнішніх контурів; розпад на окремі фрагменти з низькою інтенсивністю внутрішньопопуляційних зв'язків; повна ізоляція фрагментів і формування локальних популяцій з подальшим зменшенням їх розмірів і демографічними втратами; трансформація окремих локальних популяцій до статусу субпопуляційних утворень та їхнє цілковите зникнення. У залежності від еколого-біологічних особливостей виду, а також від природи та інтенсивності чинника, який викликає фрагментацію, такі зміни можуть відбуватись у певній послідовності чи паралельно, ініціюватись одна одною або бути незалежними.

Прикладом перфорації доволі цілісної у минулому популяції *Carex curvula* All. може слугувати, зумовлене кліматичними змінами, проникнення і поступове розростання в контурах оселища осоки локусів *Loiseleuria procumbens* (L.) Desv. [20]. В перспективі при збереженні сучасних тенденцій існує висока ймовірність розчленування популяції *C. curvula* на фрагменти з істотними демографічними втратами. Низка прикладів розпаду популяцій *Rhododendron kotschyi* Simonk., *Leontopodium alpinum* Cass., *Ranunculus tatrae* Borbas та ін. на фрагменти з послабленою інтенсивністю внутрішньопопуляційних зв'язків, повної ізоляції

фрагментів та їх повного зникнення внаслідок дії антропогенних чинників наведена у монографії В.Г. Кияка [3].

Чим меншими є фрагменти, тим вищою стає ймовірність втрати взаємозв'язків між ними. Автономність функціонування може бути причиною формування індивідуальних для кожного фрагменту популяції чи субпопуляції алгоритмів розвитку і, у підсумку, розбалансованості демографічних зв'язків. Окремі ізольовані фрагменти популяції втрачають самодостатність і стають залежними від демографічних субсидій з боку більш "успішних" фрагментів. Повна ізоляція неминуче завершується згасанням такого фрагменту [24]. Окрім цього, фрагментація веде до збільшення протяжності екотонів і, відтак, зростання крайових ефектів у взаємостосунках між конкретною популяцією з іншими видами – як даного, так і сусідніх угруповань [22]. Так, відновлення у субальпійському поясі внаслідок демутації ярусу стелюхів вільхи зеленої (*Alnus viridis* (Chaix) DC) та сосни гірської (*Pinus mugo* Turra) призводить до руйнування просторової цілісності оселищ низки щільнокущових злаків. У окремих фрагментах їхнє самопідтримання здійснюється за рахунок вегетативного розмноження. Насіннєве поновлення можливе виключно за рахунок демографічних "субсидій" ззовні, оскільки в межах фрагменту еколого-ценотичні умови унеможливають генерування особин.

Фрагментація провокує зміни не тільки у функціонуванні групи – часткової популяції чи субпопуляції, але й індивідууму. Фрагментація може негативно впливати на життєздатність популяцій ізольованих цілковито чи частково, зменшуючи інтенсивність та кількість зв'язків між особинами, лімітуючи насіннєве та вегетативне розмноження. Наприклад, руйнування монолітності локусів певних видів рослин може нівелювати їхню здатність до реалізації оптимальної індивідуальної стратегії. Тобто, індивідуум у малочисельній малій ізольованій популяції є ізольований функціонально [8, 26, 30]. Так, *P. filarszkyana* в субальпійському поясі Карпат доволі успішно утримує свої ценотичні позиції за рахунок стабільного вегетативного розмноження та епізодичного насіннєвого поновлення в межах власних локусів. Елімінація ярусу вільхи зеленої провокує збільшення проективного вкриття щільнокущових злаків. Внаслідок формування зон непридатних для насіннєвого і вегетативного розмноження популяція *P. filarszkyana* розпадається на окремі фрагменти де така можливість зберігається. Послаблення інтенсивності пасторального навантаження, яке тривало протягом сотень років на високогірних пасовищах і сприяло формуванню відповідної структури рослинного покриву, за даними Ю.Й. Кобіва, провокує зміни ценотичної структури трав'яних угруповань і, як наслідок, – фрагментацію популяцій *Minuartia verna* (L.) Hieron. subsp. *oxypetala* (Wol.) Halliday. Збільшення в покриві щільнокущових злаків та високотрав'я ставить популяцію на межу зникнення [5].

Збереження зв'язків між особинами популяції залежить не тільки від наявності коридорів чи містків, але й від еколого-ценотичних параметрів матриці – простору між окремими фрагментами [13, 15]. Поєднання низько резистентної матриці і коридорів сприяє обміну між фрагментами чи популяціями [7]. Надмірні відстані та

незадовільні ценотичні чи екологічні умови матриці можуть знижувати активність зв'язків або повністю їх блокувати. При цьому, для кожного окремого виду критичними можуть бути різні параметри таких бар'єрів. Види з різним ступенем ефективного поширення діаспор (генеративного чи вегетативного походження) різною мірою залежні від фрагментації популяції. Висока сукупна рухливість виду дозволяє, до певної міри, компенсувати виникнення ізоляційних бар'єрів, зумовлених фрагментацією. Популяції видів здатних використовувати різні способи поширення насіння, і насамперед анемохорію, матимуть істотні переваги над популяціями рослин позбавлених такої можливості; вегетативно рухливі види є у кращому становищі, ніж моноцентричні.

Серед безпосередніх чинників, які можуть спричинити зникнення окремих фрагментів популяції є перевищення смертності над народжуваністю чи порушення балансу між статями у різностатевих видів, а також можливі негативні зміни еколого-ценотичних умов. У випадку, якщо не відбуватиметься симетричного посилення колонізаційних процесів, популяція поступово втрачатиме у розмірах і чисельності. При цьому, багато з моделей свідчать про існування певного порогу фрагментації після якого можуть відбутись незворотні зміни та зникнення популяції [14].

Функціонування фрагментованої популяції загалом визначається характером зв'язків між окремими фрагментами, що у своїй суті є дуже близьким до функціонування метапопуляції з її частковими популяціями [13]. Проте, просторова структурованість метапопуляції часто є наслідком природної гетерогенності середовища, а фрагментованість материнської цілісної популяції зумовлюється змінами параметрів самої системи і/або системи вищого ієрархічного рівня. Динаміка просторової структури популяції, фрагментованої під впливом антропогенних чинників, визначається їх тривалістю, спрямованістю та інтенсивністю.

Для виду фрагментація оселища на дискретні осередки може збільшувати ймовірність загибелі кожного окремого фрагменту і, у підсумку, усїєї метапопуляції. З іншого боку, в деяких випадках поділ оселища внаслідок асинхронних локальних порушень може сприяти стабілізації демографічної динаміки певного фрагменту популяції, зменшуючи ризик одночасної загибелі усїєї популяції [9]. Про різні перспективи окремих фрагментів популяцій, цілісність яких була зруйнована різним рекреаційним навантаженням, вказують дослідження низки авторів [2, 6].

Ключовим моментом є реакція конкретного виду з певними еколого-біологічними властивостями на характер і масштаб фрагментації. Тобто, особливості динаміки просторової структури визначаються як параметрами зовнішніх чинників, так і популяційно-онтогенетичними та поведінковими характеристиками виду [13]. У цьому контексті критичними можуть бути різкі нелінійні зміни, що відбуваються із здатністю організму реагувати на фрагментацію чи зменшення розмірів популяції, посилення крайових ефектів. Поріг після якого популяційний фрагмент стає демографічно ізольованим залежить і від онтогенетичних особливостей виду, а не тільки від фізичної відстані від найближчих фрагментів [13, 32]. За стабільних умов фрагментація популяції для клональних видів може не бути катастрофічною [27].

Використавши підхід Д.Р. Ласкі та Т.Г. Кейта [21] до оцінки фрагментації габітатів, можна допустити, що фрагментація популяції збільшує відстань і зменшує обмін між фрагментами, гомогенізує їх та посилює їхню залежність від зовнішніх чинників. Збільшення відстані між фрагментами зменшує надходження діаспор у потенційно реципієнтний фрагмент, що може становити загрозу для стенотопних видів рослин. З іншого боку, фрагментованість не обов'язково веде до загибелі популяції видів, які спроможні розмножуватись вегетативно, якщо якість ґрунтових умов є задовільною. Фрагментація може завершитись загибеллю популяції, якщо вона супроводжується змінами параметрів едафотопу – його вологістю, хімічним складом, доступністю поживних речовин, або зміною ценотичної структури угруповання внаслідок сукцесії.

Загалом, вивчення причин і наслідків фрагментації популяцій рослин є одним із пріоритетних напрямів популяційної екології рослин. Розуміння механізмів самопідтримання популяцій в умовах фрагментації, зумовленої антропогенними чинниками, відкриває нові можливості у збереженні та раціональному використанні біологічних ресурсів. Важливими є питання специфічної видової реакції на ступінь і характер ізоляції окремих фрагментів, особливостей саморегуляції в межах локальних популяцій, субпопуляційних утворень та взаємодії між ними, визначення критичних параметрів ізоляції для загрожених видів.

1. Білонога В.М. Просторова структура популяцій *Pulmonaria filarszkiana* Jáv в Українських Карпатах // Наук. зап. Держ. природозн. музею. – 2011, вип. 27. – С. 63-70.
2. Данилик І.М., Кіш Р.Я. Еколого-ценотичні особливості фрагментованих популяцій *Carex strigosa* Huds. (Сурегасеае) в Закарпатті // Укр. ботан. журн. – 2008, т. 65, № 2. – С. 189-197.
3. Кияк В.Г. Малі популяції рідкісних видів рослин високогір'я Українських Карпат. – Львів: Ліґа-Прес, 2013. – 248 с.
4. Кобів Ю.Й. Глобальні кліматичні зміни як загроза видовій біорізноманітності високогір'я Українських Карпат // Укр. ботан. журн. – 2009, т. 66, № 4. – С. 451-465.
5. Кобів Ю.Й. Збереження оселищ рідкісних видів рослин // Збереження біотичного різноманіття у високогір'ї Українських Карпат / за ред. Й.В. Царика. – Львів. – 2009. – С. 19-22.
6. Механізми самовідновлення популяцій / за ред. Й.В. Царика. – Львів: СПОЛОМ, 2014. – 216 с.
7. Baum K. A., Haynes K. J., Dilleuth F. P., Cronin J. The matrix enhances the effectiveness of corridors and stepping stones // Ecology. – 2004, vol. 85 (10). – P. 2671-2676.
8. Bender DJ, Tischendorf L, Fahrig L. Evaluation of patch isolation metrics for predicting animal movement in binary landscapes. *Landsc. Ecol.* – 2003, vol. 18. – P. 17-39.
9. den Boer PJ. On the survival of populations in a heterogeneous and variable environment // *Oecologia*. – 1981, vol. 50. – P. 39-53.
10. Chatterjee S. Extinction risk, ecological stress and climate change: how species respond to changes in global biodiversity // hal-00868902, version 1-2. – 2013. – 11 p.
11. Collingham YC, Huntley B. Impacts of habitat fragmentation and patch size upon migration rates // *Ecol. appl.* – 2000, vol. 10. – P. 131-44.
12. Eriksson A., Elias-Wolff F., Mehlig B. Metapopulation dynamics on the brink of extinction // *Theoretical Population Biology*. – 2013, vol. 83. – P. 01-122.

13. Fahrig L. Effect of habitat fragmentation on biodiversity // *Annu. Rev. Ecol. Evol. Syst.* – 2003, vol. 34. – P. 487-515.
14. Flather C.H., Bevers M. Patchy reaction- diffusion and population abundance: the relative importance of habitat amount and arrangement // *Am. Nat.* – 2002, vol. 159. – P.40-56.
15. Gardner R.H., Engelhardt K.A. M. Spatial processes that maintain biodiversity in plant communities // *Perspectives in Plant Ecology, Evolution and Systematics.* – 2008, vol. 9. – P. 211-228.
16. Gonzalez A., Rayfield B., Lindo Z. The disentangled bank: How loss of habitat fragments and disassembles ecological networks // *American Journal of Botany.* – 2011, vol. 98 (3). – P. 503-516.
17. Gonzalez-Varo J., Arroyo J., Aparicio A. Effects of fragmentation on pollinator assemblage, pollen limitation and seed production of Mediterranean myrtle (*Myrtus communis*) // *Biological Conservation.* – 2009, vol. 142. – P. 1058-1065.
18. Haila Y.A conceptual genealogy of fragmentation research: from island biogeography to landscape ecology // *Ecol. Appl.* – 2002, vol. 12. – P. 321-34.
19. Hanski I. Single-species metapopulation dynamics: concepts, models and observations // *Metapopulation dynamics: Empirical and theoretical investigations* / Eds. M. Gilpin, I. Hanski. – London: Acad. Press, 1991. – P. 17-38.
20. Kyyak V., Bilonoha V., Dmytrakh R., Gynda L., Shtupun V. Changes in plant population pattern under the natural and man-induced ecosystem transformations of high mountain zone of Ukrainian Carpathians // *Forum Carpathicum 2014. Local Responses to Global Challenges. September 16–18, 2014, Lviv, Ukraine. Conference abstracts. Comp. by I. Kruhlov & B. Prots.* – Lviv, 2014. – P. 58-60.
21. Lasky J.R., Keitt T.H. Reserve Size and Fragmentation Alter Community Assembly, Diversity, and Dynamics // *The American Naturalist.* – 2013, vol. 182, № 5. – P. 142-160.
22. Laurance W.F. Theory meets reality: How habitat fragmentation research has transcended island biogeographic theory // *Biological conservation.* – 2008, vol. 141. – P. 1731-1744.
23. McGarigal, K., Cushman S. A. Comparative evaluation of experimental approaches to the study of habitat fragmentation effects/ *Ecological Applications*, – 2002, vol. 12(2). – P. 335-345.
24. McGarigal K., Cushman S., Regan C. Quantifying Terrestrial Habitat Loss and Fragmentation: A Protocol. Department of Natural Resources Conservation University of Massachusetts. – 2005. – 113 p.
25. McGarigal, K., McComb W. C. Forest fragmentation effects on breeding birds in the Oregon Coast Range // *Forest fragmentation: wildlife and management implications.* Koninklijke Brill NV, Leiden, The Netherlands. – 1999. – P. 223-246.
26. Tischendorf L., Bender D. L., Fahrig L. Evaluation of patch isolation metrics in mosaic landscapes for specialist vs. generalist dispersers // *Land. Ecol.* – 2003, vol. 18. – P. 41-50.
27. Tsaliki M., Diekmann M. Fitness and survival in fragmented populations of *Narthecium ossifragum* at the species' range margin // *Acta Oecologica.* – 2009, vol. 35. – P. 415-421.
28. Urban D, Keitt T. Landscape connectivity: a graph-theoretic perspective // *Ecology.* – 2001, vol. 82. – P. 1205-1218.
29. Verheyen, K., Hermy, M. Recruitment and growth of herb-layer species with different colonizing capacities in ancient and recent forests // *Journal of Vegetation Science.* – 2004, vol. 15. – P. 125-134.
30. Virgos E. Role of isolation and habitat quality in shaping species abundance: a test with bagers (*Meles meles* L.) in a gradient of forest fragmentation // *J. Biogeogr.* – 2001, vol. 28. – P. 381-389.
31. Whigham, D.F. Ecology of woodland herbs in temperate deciduous forests // *Annual Review of Ecology and Systematics.* – 2004, vol. 35. – P. 583-621.

32. With K.A., Gardner R.H., Turner M.G. Landscape connectivity and population distributions in heterogeneous environments // *Oikos*. – 1997, vol. 78. – P. 151-69.
33. Yaacobi G., Ziv Y., Rosenzweig M.L. Habitat fragmentation may not matter to species diversity // *Proceeding of the Royal Society*. – В. – 2007, № 274. – P. 2409-2412.

Інститут екології Карпат НАН України, м. Львів
e-mail: v_bilonoha@ukr.net

Білонога В.М.

Влияние фрагментации на структурно-функциональную организацию популяций растений

Рассмотрен вопрос пространственной фрагментации популяций растений под влиянием внешних факторов. Проанализированы результаты исследований, касающихся проблемы разрушения целостности популяций растений, причины и негативные последствия фрагментации. Оценку процессов, инициирующих фрагментацию и функционирование отдельных фрагментов популяций, предлагается проводить с использованием подходов, которые используются при изучении последствий фрагментации местообитаний. Фрагментация популяций является следствием возникновения изоляционных барьеров между отдельными группами особей и, часто, сопровождается уменьшением общей её площади и численности. Определяющим в функционировании фрагментированной популяции является её "геометрия", плотность и конфигурация барьеров между фрагментами, а также биологические особенности вида.

Ключевые слова: популяции растений, субпопуляционные образования, фрагментация популяций.

Bilonoha V.M.

Effect of fragmentation on structural and functional organization of populations of plants

The problem of spatial fragmentation of populations of plants caused by external factors is considered. Results of studies of the problem for destroying of the integrity of plant populations that causes fragmentation and its negative consequences, published by different researches, are analyzed. Assessment of processes that initiate fragmentation, as well as functioning of individual fragments populations is proposed to carry out using the approaches used in studying the effects of fragmentation of habitats. Fragmentation of populations associated with the emergence of insulating barriers between groups of individuals and, usually, accompanied with loss of its total area and depopulation. The most important in functioning of fragmented populations is its "geometry", permeability and configuration of barriers between different fragments as well as biological features of species.

Keywords: population of plant, subpopulation, fragmentation of population.