

## УЧАСТЬ ІНВАЗІЙНИХ ВИДІВ РОСЛИН У ФОРМУВАННІ РОСЛИННИХ УГРУПОВАНЬ У ПРОЦЕСІ ВІДНОВЛЮВАЛЬНИХ СУКЦЕСІЙ

Клименко Т.К., Ісмагілова А.Є.

Дніпровський державний технічний університет  
вул. Дніпробудівська, 2, 51918, м. Кам'янське, Дніпропетровська область  
[kugeltat@gmail.com](mailto:kugeltat@gmail.com)

Сукцесія – це процес, під час якого рослинні види-домінанти поступово змінюються. Під час сукцесії відбувається зміна типу стратегії із збільшенням частки конкурентоспроможних видів. Інвазивні види рослин краще розповсюджуються і впроваджуються у ті ландшафти, де наявні антропогенні порушення, при цьому ризик вторгнення тим більший, чим більшою є фрагментація ландшафту. Небезпека нашествия оселенців для ландшафтів пов'язана також із скороченням видового розмаїття. Моніторингові ділянки для спостереження за процесом сукцесії, а також для вивчення впливу рослинних інвазій на процеси відновлення екосистем знаходяться у лівобережній частині м. Кам'янського, на намивних пісках (ділянка № 1, відновлення відбувається на вкрай бідних субстратах) і на місці створення дренажного каналу (ділянка № 2, знаходиться під потужним рекреаційним впливом). Процеси відновлення відбуваються вже понад 40 років. На обох ділянках спостережень частка інвазивних видів рослин у загальній надземній фітомасі є доволі істотною – 42 та 38% на першій та другій ділянках відповідно. Їх вага частка у надземній фітомасі на обох ділянках спостереження свідчить про те, що рослинні угруповання, які там сформувалися, незважаючи на тривалий час сукцесійних змін, перебувають у неврівноваженому стані. Серед рослинних інвазій домінують *Ambrosia artemisiifolia* L. та *Conyza canadensis* (L.) Cronq. – це види-малорічники, надзвичайно життєздатні, які мають високі адаптивні властивості завдяки своїй невибагливості, а також високому репродуктивному потенціалу. Це типові представники піонерної рослинності на порушених землях, які через свою низьку ценотичну та конкурентну потужність у процесі розвитку сукцесії мають поступатися іншим видам. Проте вони продовжують домінувати в угрупованнях, не поступаються аборигенним видам рослин і таким чином уповільнюють швидкість сукцесійних процесів. *Ключові слова:* чужорідні види, рослинні інвазії, відновлювальна сукцесія, урбофітоценози, урбоекосистеми.

### Participation of invasive plant species in the formation of plant communities during regenerative successions. Klymenko T., Ismagilova A.

Succession is the process through which dominant plant species gradually change. Throughout the course of succession there is a change in the type of strategy that is followed by an increase in the quantity of competitive species. Invasive plant species are better reinforced and introduced into landscapes where there is anthropogenic damage. Therefore, higher level of fragmentation of a landscape causes greater risk of invasion. Alien species invasion also correlates with the declining biodiversity. Monitoring sites for the observation of the succession, as well as for studying the impact of plant invasions on ecosystem restoration processes are located on the left bank of Kamianske, on alluvial sands (section №1 where restoration occurs on extremely poor substrates) and at the site of drainage channel (section № 2 which is under the strong recreational influence). Recovery processes have been taking place for over 40 years. In both areas of observation, the share of invasive plant species in the total aboveground phytomass is quite significant - 42 and 38% in the first and second areas, respectively. Their significant share in the aboveground phytomass in both areas of observation indicates that the plant communities that have formed there, despite a long period of successional changes, are in an unstable state. *Ambrosia artemisiifolia* L. and *Conyza canadensis* (L.) Cronq. are dominant among plant invasions. Those two species are annual plants with high adaptive characteristics since they require low maintenance and have great reproductive potential. They are typical examples of pioneer plant species of damaged soils and would yield to other species throughout the development of succession due to low cenotic activity and competitiveness. Invasive plant species continue to dominate in groups, they are resistant to fall under the pressure of native plant species, and thus slow down the succession processes. *Key words:* alien species, plant invasions, regenerative succession, urban phytocenosis, urban ecosystems.

**Постановка проблеми.** Антропогенно перетворені екосистеми, як і природні, не втрачають своєї здатності надавати екосистемні послуги, тобто вони впливають на регуляцію екологічних процесів, забезпечують організми ресурсами, а також задовольняють культурні та духовні потреби людини. На можливість надавати ці послуги значною мірою впливає генетичне, видове та екосистемне біологічне різноманіття [1]. Урбоекосистеми характеризуються значними змінами у видовому складі біоценозів, зокрема присутністю чужорідних видів рослин [2, 3].

Для оцінки екологічного стану сучасних урбоекосистем і прогнозування траєкторії їх розвитку особ-

ливо важливими є дослідження сукцесій у техногенних ландшафтах, оскільки такі сукцесії відбуваються у незамкнених умовах, не залежать від історичного розвитку рослинності і є моделями сучасних глобальних процесів трансформації середовища [4].

**Актуальність дослідження.** Важливість вивчення відновлювальних сукцесій полягає у тому, що це допомагає краще оцінювати сталість природних систем до техногенного впливу, а також дає змогу оцінити здатність порушених ландшафтів до самовідновлення [5].

**Зв'язок авторського доробку із важливими науковими та практичними завданнями.** Дослідження

виконані на базі кафедри екології та охорони навколишнього середовища Дніпровського державного технічного університету («Екологічна оцінка антропогенного впливу на ландшафти Дніпровської агломерації», номер держреєстрації 0118U006760).

**Аналіз останніх досліджень і публікацій.** Будь-яка сукцесія індивідуальна, склад рослинних популяцій динамічний, тобто сукцесія – це процес, під час якого рослинні види, які присутні в угрупованнях, можуть ставати домінантами у різний час. Положення видів залежить від їх біологічних особливостей. Важливим є вивчення видових стратегій, а також міжвидових взаємодій [6]. Рання сукцесія характеризується високою часткою нових оселенців, але з часом загальне видове багатство знижується. Під час сукцесії відбувається зміна типу стратегії із збільшенням частки конкурентоспроможних видів [7, 8].

Негативний вплив інвазивних рослин на довкілля є очевидним і доведеним численними дослідженнями багатьох авторів. Вони впливають на компоненти середовища існування організмів (змінюють водний, поживний та інші режими ґрунтів та їх структуру, сприяють процесам деградації місцезростань), на самі організми в угрупованнях, а також наносять суттєву шкоду суспільству (знижують врожаї, впливають на стан здоров'я людини, змінюють привабливість природних та культурних ландшафтів тощо) [9]. Інвазивні види рослин краще розповсюджуються і впроваджуються у ті ландшафти, де наявні антропогенні порушення. Такі ландшафти потім стають «стартовим майданчиком» для вторгнення видів-чужинців у сусідні природні непорушені ландшафти. Часто впровадження одного-двох видів чужорідних рослин призводить до подальшого вторгнення інших видів-оселенців [17], тобто антропогенні порушення є одним із факторів, який сприяє інвазіям видів-чужинців, при цьому ризик вторгнення тим більший, чим більшою є фрагментація ландшафту [10, 11]. Небезпека нашестя оселенців для ландшафтів пов'язана також із скороченням видового різноманіття [12].

Існує багато досліджень, які вивчали вплив неоднорідності ресурсів та навколишнього середовища на успіх чужорідних видів рослин. Нові умови у порушених середовищах будуть істотно відрізнятися від початкових, і, за винятком ранніх сукцесійних видів та/або універсальних видів, більшість місцевих видів не будуть адаптовані до них. Це викликає конкурентний дисбаланс, який може сприяти розселенню чужорідних видів у цих рудеральних місцезростаннях [13, 14]. Інвазії чужорідних видів можуть значно впливати на перебіг сукцесійних процесів і навіть їх блокувати [15]. Вважається, що чужорідні види можуть істотно домінувати на початкових стадіях сукцесій, але з часом їх участь у формуванні угруповання стає менш вагомою. Але деякі види-чужинці на різних стадіях сукцесій несприятливо впливають на перебіг відновлювальних процесів: підтримують високий рівень синантропізації

і гальмують спрямовану зміну рослинних угруповань [16, 17, 18]. Домінування видів-трансформерів в угрупованні супроводжується відносно низьким видовим багатством [17].

**Виділення не вирішених раніше частин загальної проблеми, котрим присвячується означена стаття.** Спостереження за процесом сукцесії відтворюють реальну картину процесів відновлення, саме тому такий моніторинг на постійних моніторингових ділянках є дуже важливим джерелом інформації щодо закономірностей динаміки екосистем на початкових і подальших стадіях сукцесії.

**Наукова новизна.** Для оцінки процесів відновлення, а також участі у цих процесах інвазивних видів рослин було вибрано показники надземної фітомаси, оскільки вони доволі точно відображають процеси відновлення біологічної продуктивності порушених екосистем.

**Метою роботи** є аналіз участі інвазивних видів рослин у формуванні рослинних угруповань у процесі відновлювальної сукцесії.

**Матеріали і методи роботи.** Для вивчення надземної фітомаси використовувався метод укосів у період максимального розвитку травостою [19]. У серпні 2019 року на моніторингових ділянках № 1 та № 2 за допомогою рамки (площею 0,25 м<sup>2</sup>) у 10-кратній повторності надземна частина рослин зрізалася на рівні ґрунту. Укоси розбиралися за окремими ботанічними групами: однодольні та дводольні неінвазивні, інвазивні рослини. Проводився підрахунок кількості особин у кожній із зазначених груп. Рослинні зразки висушували до повітряно-сухого стану, а потім у сушильній шафі – до абсолютно сухого стану за температури менше 105 °С, після чого зважували на електронних вагах.

**Викладення основного матеріалу.** Моніторингові ділянки для спостереження за процесом сукцесії, а також для вивчення впливу рослинних інвазій на процеси відновлення екосистем знаходяться у лівобережній частині м. Кам'янського: ділянка № 1 – на пустирі, який утворений на місці намівання пісків для будівництва лівобережних житлових масивів (будівництво не відбулося), ділянка № 2 – поряд із лівобережним дренажним каналом, який розташований вздовж житлових мікрорайонів і створений під час намівання пісків у процесі будівництва для дренажу ґрунтових вод. Забудова лівобережної частини міста відбувалася впродовж 1974–1985 років, тобто процеси відновлення відбуваються вже понад 40 років.

Проте масштаб порушень території істотно впливає на процес сукцесії – ділянка № 1 розташована на місцях суцільного наміву піску на великих площах під майбутню забудову. Територія її засмічена будівельним і побутовим сміттям, процеси відновлення відбуваються вкрай повільно, проєктивне покриття не перевищує 30–35%, видовий склад збіднений, переважають рудеральні терофіти, яскраво виражена інвазія злинок канадської.

Моніторингова ділянка № 2, навпаки, розташована поряд із дренажним каналом, де масштаб порушень є набагато меншим і де процеси відновлення відбувалися набагато швидше – проєктивне покриття 80–100%, спостерігається істотне різноманіття переважно видів-псамофітів. Серед інвазивних видів рослин виявлені амброзія полиннолиста та злинка канадська.

Статистичні показники надземної фітомаси на ділянках спостереження за процесом сукцесії № 1 та № 2 наведено у табл. 1. Провідна роль у формуванні рослинного угруповання на ділянці № 1 належить *Coryza canadensis* L. Загальний запас надземної фітомаси в межах цієї ділянки – 40,8 г/м<sup>2</sup>, неістотно переважають дводольні рослини (рис. 1), їхня надземна фітомаса становить у середньому 58% від загальної і коливається від 5,4 до 36 г абсолютно сухої маси на квадратний метр.

На відміну від ділянки № 1, на другій ділянці спостереження за процесом сукцесії розвинений густий

травостій, який сформований різнотрав'ям із загальною середньою фітомасою 51,5 г/м<sup>2</sup>. Спостерігається відносно переважання дводольних рослин, їх частка за біомасою коливається в межах від 25 до 75% і в середньому становить 59,5%.

Надземна фітомаса неінвазивних рослин на ділянці № 1 коливалась у межах від 10 до 40 г/м<sup>2</sup> і в середньому становила 23,7 г/м<sup>2</sup>, а на ділянці № 2 межі коливання надземної фітомаси неінвазивних рослин – 19,3–48,8 г/м<sup>2</sup> за середнього значення цього показника 32 г/м<sup>2</sup> (рис. 2). На обох ділянках спостережень частка інвазивних видів рослин у загальній надземній фітомасі є доволі істотною – 42 та 38% на першій та другій ділянках відповідно.

У всіх квадратах укосів на ділянці № 1 (відносно рання стадія сукцесії) злинка канадська є абсолютним домінантом, на неї припадає 42% надземної фітомаси (у середньому 17,2 г/м<sup>2</sup>), тобто цей вид є особливо активним і формує угруповання. Проте

Таблиця 1

## Статистичні показники надземної фітомаси на ділянках спостереження за процесом сукцесії № 1 та № 2

Вид, місце відбору	Mean ± SD, г/м <sup>2</sup>	Min, г/м <sup>2</sup>	Max, г/м <sup>2</sup>	CV, %
Ділянка спостереження за процесом сукцесії № 1 (відносно рання стадія сукцесії) n = 10				
Загальна фітомаса	40,8 ± 11,0	15,42	52,91	27,0
Однодольні	17,3 ± 6,4	10,02	30,08	37,0
Дводольні	23,6 ± 9,7	5,40	35,86	41,2
Дводольні неінвазивні	8,0 ± 3,9	4,05	16,05	49,1
<i>Coryza canadensis</i> L. Cronq.	17,2 ± 8,6	5,40	26,84	50,1
Ділянка спостереження за процесом сукцесії № 2 (відносно пізня стадія сукцесії) n = 13				
Загальна фітомаса	51,5 ± 19,1	25,55	94,16	37,0
Однодольні	20,9 ± 4,8	14,50	30,40	23,1
Дводольні	30,7 ± 17,3	6,25	70,15	56,4
Дводольні неінвазивні	12,1 ± 5,9	4,05	23,43	48,8
<i>Ambrosia artemisiifolia</i> L.	19,8 ± 13,7	5,35	45,03	69,2
<i>Coryza canadensis</i> (L.) Cronq.	8,0 ± 2,2	4,83	11,07	27,6

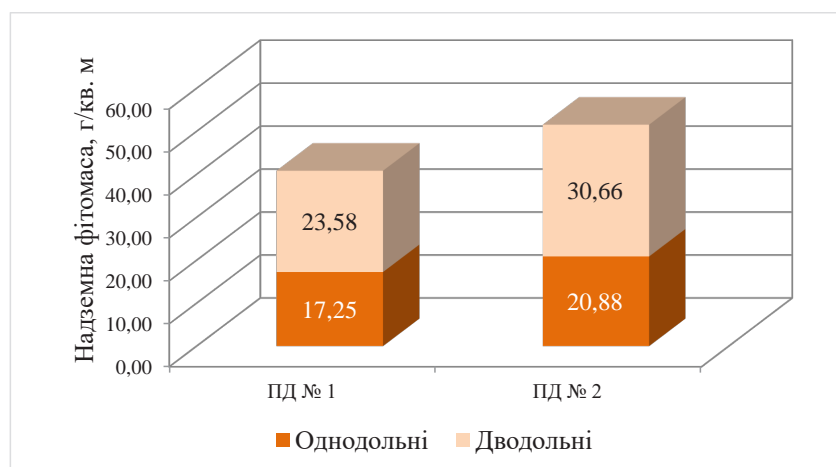


Рис. 1. Наземна фітомаса однодольних і дводольних рослин на ділянках спостереження за процесом сукцесії

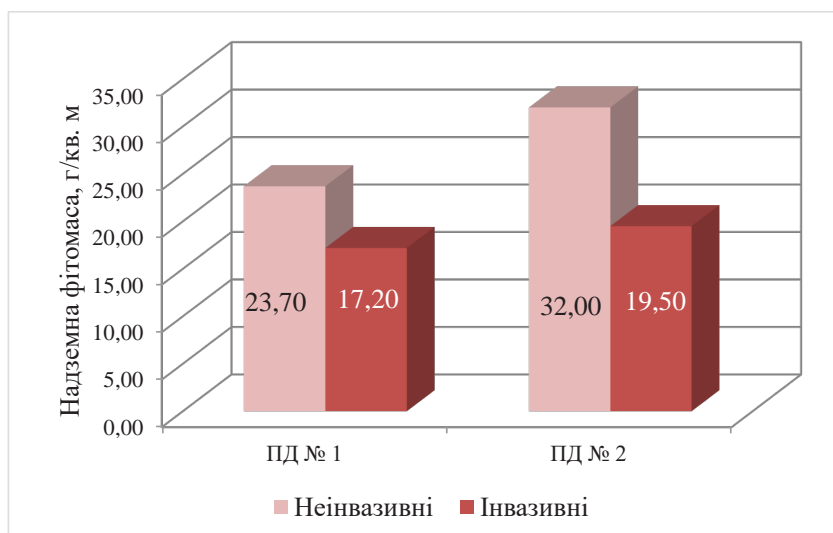


Рис. 2. Наземна фітомаса неінвазивних та інвазивних рослин на ділянках спостереження за процесом сукцесії

Таблиця 2

**Біоекологічна характеристика інвазивних видів  
*Ambrosia artemisiifolia* L. та *Conyza canadensis* (L.) Cronq.**

Вид	Трофо-морфа	Гігро-морфа	Геліо-морфа	Тип запилення	Тип дисемінації	Цено-морфа
<i>Ambrosia artemisiifolia</i> L.	Og-MgTr	MsKs	ScHe	Anph	Bal	Ru
<i>Conyza canadensis</i> (L.) Cronq.	Og-MgTr	MsKs	ScHe	Ent(Ah)	Anch	Ru

слід звернути увагу на доволі високу варіативність показника фітомаси рослин цього виду – загалом частка маси злинок у загальній фітомасі коливається від 15 до 62%. Амброзія полиннолиста на цій ділянці виявлена не була, що пояснюється її відносно більшою вибагливістю до субстрату – на первинних ареалах вона віддає перевагу відносно багатим, добре зволуженим ґрунтам [20]. Очевидно, що умови зростання на ділянці спостереження № 2 більше відповідають її вимогам, оскільки вона була виявлена у 10 квадратах із 13, а частка надземної фітомаси рослин цього виду коливається від 13,5 до 47,8% від загальної. Злинка канадська була виявлена на цій ділянці у 7 квадратах із 13, а її відносне вагове багатство не перевищує 22%.

Амброзія полиннолиста завдяки своєму високому адаптаційному потенціалу швидко розширює свій ареал на 6–20 км у рік, за що вважається надзвичайно інвазивним видом [21]. Цей вид є мезофітом, нітрофілом, віддає перевагу багатим на органіку ґрунтам, помірно та добре освітленим ділянкам, вважається теплолюбним. Але завдяки своїй екологічній пластичності може рости на бідних, вологих та затінених ділянках. Амброзія вважається антропохором, але її насіння також може добре розповсюджуватися по воді, саме тому вона так поширена на піщаних насипах. Завдяки високій швидкості розповсюдження, здатності швидко адаптуватися

та своїй алопатичній дії амброзія є дуже потужним конкурентом. Розповсюдження амброзії пов'язують також із урбанізацією, переважно вона поширена на деградованих місцезростаннях [22–26]. Злинка канадська – північноамериканська однорічна рослина, яка зустрічається у всіх провінціях Канади, окрім Ньюфаундленда. Це бур'ян садів, виноградників, ріллі, зустрічається на узбіччі доріг. Утворює сходи до жовтня, кількість насіння на одну особину може перевищувати 200 тис. [27]. Біоекологічна характеристика обох видів інвазивних рослин наведена у табл. 2. Їх вагома частка у надземній фітомасі на обох ділянках спостереження свідчить про те, що рослинні угруповання, які там сформувалися, незважаючи на тривалий час сукцесійних змін, перебувають у невірноваженому стані. Але якщо на ділянці № 1 невисока швидкість сукцесії зумовлена особливостями субстрату (намивний пісок), то вагома участь інвазивних видів рослин у формуванні рослинного угруповання на ділянці № 2 може бути пояснена високим антропогенним навантаженням, оскільки вздовж дренажного каналу здійснюється постійний інтенсивний пішохідний потік і наявні високі рекреаційні навантаження.

**Висновки.** *Ambrosia artemisiifolia* L. та *Conyza canadensis* (L.) Cronq. – це види-малорічники, надзвичайно життєздатні, які мають високі адаптивні властивості завдяки своїй невибагливості, а також



високому репродуктивному потенціалу. Це типові представники піонерної рослинності на порушених землях, які через свою низьку ценотичну та конкурентну потужність у процесі розвитку сукцесії мають поступатися іншим видам. Проте, якщо відновлення відбувається на вкрай бідних субстратах

або ділянка знаходиться під потужним антропогенним впливом, інвазійні види рослин продовжують домінувати в угрупованнях, не поступаються аборигенним видам рослин і таким чином уповільнюють швидкість сукцесійних процесів.

#### Література

- Cadotte, M.W., Yasui, S.L.E., Livingstone, S. *et al.* Are urban systems beneficial, detrimental, or indifferent for biological invasion?. *Biol Invasions*, 2017. 19, 3489–3503. <https://doi.org/10.1007/s10530-017-1586-y>.
- Čeplová, N., Lososová, Z., & Kalusová, V. (2017). Urban ornamental trees: a source of current invaders; a case study from a European City. *Urban Ecosystems*, 20(5), 1135–1140. <https://doi.org/10.1007/s11252-017-0665-2>.
- Salomon C. J. Invasion ecology goes to town: from disdain to sympathy. *Biol Invasions* 2017. 19, 3471–3487. <https://doi.org/10.1007/s10530-017-1588-9>.
- Гусев А.П., Шпилевская, Н.С., & Веселкин, В.Д. Особенности сукцессии растительности на склонах карьера строительных песков (месторождение песков «Осовцы», Гомель) . *Вестник ВДУ*. 2014. № 6(84). С. 21–26.
- Гусев А.П. Потенциал самовосстановления геосистем и его оценка на основе фитоиндикации . *Вестн. Белорус. госу- дарств. ун-та*. Сер. 2. 2010. № 1. С. 77–81.
- Pickett S.T.A. Population patterns through twenty years of oldfield succession. *Vegetatio*, 1982. 49, 45–59. <https://doi.org/10.1007/BF00051566>.
- Dölle M., Bernhardt-Römermann M., Parth A., & Schmidt, W. Changes in life history trait composition during undisturbed old-field succession. *Flora-Morphology, Distribution, Functional Ecology of Plants*, 2008. 203(6), 508–522. <https://doi.org/10.1016/j.flora.2007.07.005>.
- Robinson G.R., Handel S.N. Directing spatial patterns of recruitment during an experimental urban woodland reclamation. *Ecological applications*, 2000, 10 (1), 174–188. [https://doi.org/10.1890/1051-0761\(2000\)010\[0174:DSPORD\]2.0.CO;2](https://doi.org/10.1890/1051-0761(2000)010[0174:DSPORD]2.0.CO;2).
- Dickie I.A., Bennett B.M., Burrows L.E. *et al.* Conflicting values: ecosystem services and invasive tree management. *Biol Invasions*, 2014. 16, 705–719 <https://doi.org/10.1007/s10530-013-0609-6>.
- Гусев А.П. Особенности сукцессий растительности в ландшафтах, нарушенных деятельностью человека (на примере юго-востока Белоруссии). *Сибирский экологический журнал*. 2012. No 2. С. 231–236.
- Гусев А.П. Пространственно-временные изменения структуры ландшафтов юго-востока Белоруссии и их экологические последствия (на примере инвазий растений). *Вестник Воронежского государственного университета*. Серия: география, геоэкология. 2014. No1. С. 18–23.
- Hejda M., Pyšek P., Jarošík V. Impact of invasive plants on the species richness, diversity and composition of invaded communities. *Journal of ecology*, 2009. 97(3), 393–403 <https://doi.org/10.1111/j.1365-2745.2009.01480.x>.
- Vilà M., Ibáñez I. Plant invasions in the landscape. *Landscape Ecol*, 2011. 26, 461–472 <https://doi.org/10.1007/s10980-011-9585-3>
- Davis M. A. *et al.* *Invasion biology*. Oxford University Press on Demand, 2009. <https://books.google.com.ua/>.
- Шварц Е.А. Сохранение биоразнообразия: сообщества и экосистемы / Е.А. Шварц, М.: Т-во научных изданий КМК, 2004. 112 с.
- Гусев А.П. Особенности начальных стадий восстановительной сукцессии в антропогенном ландшафте (на примере юго-востока Белоруссии). *Экология*. 2009. No3. С. 174–179.
- Гусев А.П. Чужеродные виды-трансформеры как причина блокировки восстановительных процессов (на примере юго-востока Беларуси). *Российский журнал прикладной экологии*, 2016, 3 (7). С. 10–14.
- Gusev A.P. The Impact of Invasive Canadian Goldenrod (*Solidago Canadensis* L.) on Regenerative Succession in Old Fields (the Southeast of Belarus). *Russian Journal of Biological Invasions*. 2015. Vol. 6. No2. P. 74–77.
- Родин Л. Е., Базилиевич Н. И. Динамика органического вещества и биологический круговорот зольных элементов и азота в основных типах растительности земного шара. М.; Л.: Наука, 1965. 253 с.
- Bassett I. J., Crompton C. W. The Biology of Canadian Weeds: 55.: *Ambrosia trifida* L.. *Canadian Journal of Plant Science*. 62(4): 1003–1010. <https://doi.org/10.4141/cjps82-148>.
- Vrbničaniin S., Janjić V. Ambrosija (*Ambrosia artemisiifolia* L.): poreklo, biologija, ekologija i genetička varijabilnost. *Biljni lekar*, XXXIX (1), 36–44, 2011.
- Fumanel B., Chauvel B., Sabatier A., Bretagnolle F. Variability and cryptic heteromorphism of *Ambrosia artemisiifolia* seeds: What consequences for its invasion in France? *Annals of Botany*, 100, 305–313, 2007 <https://doi.org/10.1093/aob/mcm108>.
- Choi B. S., Song D. Y., Kim C. G., Song B. H., Woo S. H., Lee C. W. Allelopathic effects of common ragweed (*Ambrosia artemisiifolia* var. *elatior*) on the germination and seedling growth of crops and weeds. *Korean Journal of Weed Science*, 30, 34–42, 2010 <https://doi.org/10.5660/KJWS.2010.30.1.034>.
- Lehoczy E, Szabó R, Nelima MO, Nagy P, Béres I. Examination of common ragweed's (*Ambrosia artemisiifolia* L.) allelopathic effect on some weed species. *Communications in Agricultural and Applied Biological Sciences*. 2010 ;75(2):107–111. PMID: 21542474 .
- Brandes, D., Nitzsche J. Biology, introduction, dispersal, and distribution of common ragweed (*Ambrosia artemisiifolia* L.) with special regard to Germany. *Nachrichtenblatt des Deutschen Pflanzenschutzdienstes*, 58, 286–291, 2006 <http://www.digibib.tu-bs.de/?docid=00016647>.
- Chollet D., Drieu Y., Molines J., Pauget J. Comment lutter contre l'ambrosie a feuilles d'armoise. *Perspectives Agricoles*, 1999. 250, 78–82.
- Susan E. Weaver. The biology of Canadian weeds. 115. *Conyza canadensis*. *Canadian Journal of Plant Science*. 81(4): 867–875. <https://doi.org/10.4141/P00-196>.