

Zeitschrift:	Schweizerische Zeitschrift für Forstwesen = Swiss forestry journal = Journal forestier suisse
Herausgeber:	Schweizerischer Forstverein
Band:	141 (1990)
Heft:	2
Artikel:	Die Blütenbildung bei Bäumen und ihre Auswirkung auf die Struktur der Krone : IV. Die Buche (<i>Fagus sylvatica L.</i>)
Autor:	Lüscher, Dieter
DOI:	https://doi.org/10.5169/seals-764970

Nutzungsbedingungen

Die ETH-Bibliothek ist die Anbieterin der digitalisierten Zeitschriften auf E-Periodica. Sie besitzt keine Urheberrechte an den Zeitschriften und ist nicht verantwortlich für deren Inhalte. Die Rechte liegen in der Regel bei den Herausgebern beziehungsweise den externen Rechteinhabern. Das Veröffentlichen von Bildern in Print- und Online-Publikationen sowie auf Social Media-Kanälen oder Webseiten ist nur mit vorheriger Genehmigung der Rechteinhaber erlaubt. [Mehr erfahren](#)

Conditions d'utilisation

L'ETH Library est le fournisseur des revues numérisées. Elle ne détient aucun droit d'auteur sur les revues et n'est pas responsable de leur contenu. En règle générale, les droits sont détenus par les éditeurs ou les détenteurs de droits externes. La reproduction d'images dans des publications imprimées ou en ligne ainsi que sur des canaux de médias sociaux ou des sites web n'est autorisée qu'avec l'accord préalable des détenteurs des droits. [En savoir plus](#)

Terms of use

The ETH Library is the provider of the digitised journals. It does not own any copyrights to the journals and is not responsible for their content. The rights usually lie with the publishers or the external rights holders. Publishing images in print and online publications, as well as on social media channels or websites, is only permitted with the prior consent of the rights holders. [Find out more](#)

Download PDF: 01.07.2025

ETH-Bibliothek Zürich, E-Periodica, <https://www.e-periodica.ch>

Die Blütenbildung bei Bäumen und ihre Auswirkung auf die Struktur der Krone: IV. Die Buche (*Fagus sylvatica* L.)¹

Von Dieter Lüscher
(Institut für Wald- und Holzforschung der ETH Zürich,
Fachbereich Dendrologie, CH-8092 Zürich)
Oxf.: 164.6:181.521:176.1 Fagus

Nach verschiedenen Untersuchungen und Beobachtungen sind wechselgrüne Laubbaumarten weniger empfindlich auf Immissionseinwirkungen als immergrüne Nadelbäume (Schütt 1984). Nachdem man neuartige Schäden anfänglich nur an Nadelbäumen festgestellt hatte, konnte jedoch sehr bald auch an Laubbaumarten eine Vitalitätsverminderung beobachtet werden.

Im Rahmen von Waldschadeninventuren wird auch der Gesundheitszustand der Buche bewertet. In der Schweiz erfolgt dies durch die Erfassung des Blattverlustes. In gewissen Bundesländern Deutschlands werden bei der Buche neben dem Blattverlust die Schadstufen nach Roloff (1985) angesprochen, bei denen die Verzweigung der Wipfeltriebe bewertet wird. Keine der beiden Methoden berücksichtigt Standortseinflüsse und physiologisches Alter (und damit die Blütenbildung) des Baumes. Diese Faktoren können aber das Erscheinungsbild eines Baumes – und damit die Bewertung seines Gesundheitszustandes – stark beeinflussen.

In dieser Arbeit, die auf Untersuchungen von Buchen der kollinen Stufe der nordalpinen Schweiz beruht, wird der Einfluss der Blütenbildung auf die Struktur der Krone beschrieben.

1. Allgemeines zur Blüte

Die Buche erreicht die Geschlechtsreife im Freistand mit etwa 40 Jahren, im Bestand erst mit etwa 60 Jahren. Umwelteinflüsse können die Geschlechtsreife beschleunigen oder verzögern (Lyr et al. 1967). Die Buche ist einhäusig und hat getrennt geschlechtliche Blüten. Die Blüten werden an den Trieben der Lichtkronenperipherie angelegt. Weibliche und männliche Blüten können am gleichen Trieb gebildet werden. Die Buche gehört zu den windbestäubten Baumarten. Dies bedingt eine grosse Pollenproduktion. Die Buche bildet dementsprechend viel mehr männliche als weibliche Blüten. Die Blütenbildung und auch die Fruchtbildung können durch verschiedene Umweltfaktoren wie Spätfrost,

¹ Teil 1: Allgemeines über die Blütenbildung. Schweiz. Z. Forstwes., 139 (1988) 12: 1055–1061. Teil 2: Die Weisstanne (*Abies alba* Mill.). Schweiz. Z. Forstwes., 140 (1989) 3: 239–245. Teil 3: Die Fichte (*Picea abies* Mill.). Schweiz. Z. Forstwes., 140 (1989) 9: 813–822.

Hagel, kühle und feuchte Witterung, Sommerdürre und Insektenfrass beeinträchtigt werden (Wachter 1964). So kann unter derartigen Umständen trotz starker Blüte nur ein geringes Samenjahr resultieren. Starke Samenjahre (Vollmastjahre) treten im geschlossenen Bestand nur alle fünf bis sechs Jahre auf (siehe 3.3).

Die Buche blüht in der nordalpinen Schweiz im Mai, kurz nach dem Laubausbruch. Die Befruchtung erfolgt zwei bis drei Wochen nach der Bestäubung (Büsgen 1916). Die Nussfrüchte sind im September/Oktober desselben Jahres reif und fallen aus den Fruchtbechern. Im Spätherbst sind die meisten Früchte abgefallen. Die Fruchtbecher fallen im Verlauf des Herbstes und Winters ebenfalls ab (Burschel 1966).

2. Blütenbildung

Die Blütenbildung entspricht, nach der Blühtypologie von Lüscher und Sieber (1988), dem Blühtyp B 2: «Die Blüten/Blütenstände sitzen lateral an diesjährigen Trieben. Diese Struktur (Trieb und Blüte/Blütenstand) ist aus lateralen oder terminalen gemischten Knospen entstanden. Der Austrieb dieser gemischten Knospen ist einjährig retardiert, das heisst, sie haben eine Winterruhe hinter sich.»

Gemischte Knospen lassen sich aufgrund ihrer bauchigen Form von vegetativen Knospen unterscheiden. Unsere Laubbäume haben, im Gegensatz zu Fichte oder Weißtanne, in den meisten Blattachseln Knospen. Zur Lokalisierung der Knospen und der daraus entstehenden Triebe genügt es, einen Jahrestrieb in einen apikalen (terminalen) und einen lateralen Bereich zu unterteilen (Abbildung 1). Bei der Buche wird im apikalen Bereich eines Triebes eine Knospe gebildet, die Terminalknospe (Endknospe). Die Anzahl der Lateralknospen (Seitenknospen) variiert. Gegen die Triebbasis hin lässt sich eine Abnahme der Knospengröße feststellen.

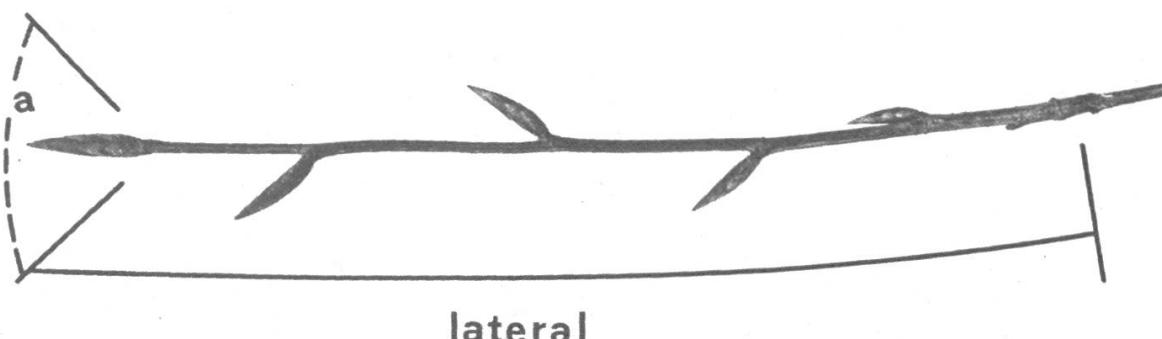


Abbildung 1. Buchenlangtrieb. Bezeichnung der verschiedenen Bereiche. Die Grösse der Knospen des lateralen Bereiches nimmt gegen die Triebspitze hin zu (Akrotonie). a = apikal.

Bei der Buche kann man zwei Triebtypen unterscheiden: Kurztriebe und Langtriebe. Kurztriebe sind nur wenige Millimeter bis Zentimeter lang und haben zwei bis fünf Blätter. Deren Achselknospen sind sehr klein und bleiben meist schlafend. Kurztriebe verzweigen sich daher nicht. Langtriebe sind wenige Zentimeter bis mehrere Dezimeter lang und tragen bis zehn oder mehr Blätter. Die Langtriebe verzweigen sich, da die Knospen

des mittleren und oberen lateralen Bereiches normalerweise austreiben. Die Knospen an der Basis des lateralen Triebbereiches bleiben meist schlafend. Ob aus einer Knospe ein Langtrieb oder ein Kurztrieb entsteht, ist von exogenen und endogenen Faktoren zum Zeitpunkt der Knospenanlage abhängig.

Zum besseren Verständnis der Anordnung der Blüten bei der Buche (allgemein Laubbäume) müssen noch einige Fakten erwähnt werden:

- Die Knospen sind bei unseren Laubbäumen regelmässig am Trieb angeordnet, im Gegensatz zu unseren Nadelbäumen.
- In der Jugendphase eines Laubbaumes wird vor allem das Wachstum der Hauptachse gefördert (apikale Kontrolle; *Zimmermann, Brown* 1971). Ab einem gewissen Alter werden die lateralen Triebe stärker gefördert.
- In der Jugendphase der Buche kann man die Verzweigungsordnung einer Achse ohne Probleme bestimmen. Später ist diese Bestimmung schwierig. Darum wird in dieser Publikation bei der Beschreibung der Bildungsorte der Blüten die Achsenordnung nicht angegeben.

2.1 Weibliche Blüten/ Blütenstände

Die Buche bildet weibliche Blütenstände, die aus zwei Einzelblüten zusammengesetzt sind. Die Blütenstände haben eine kugelige Form, sind gestielt und stehen aufrecht. Sie sind von einem Fruchthecher umgeben, der sogenannten *Cupula*. Diese verholzt während der Reifung der Samen und öffnet sich mit vier Klappen. Die weiblichen Blütenstände werden meist an Langtrieben gebildet. Sie stehen im oberen Teil des lateralen Bereiches eines Jahrestriebes in den Achseln von Laubblättern. Sie werden in der Vegetationsperiode vor dem Blühjahr in der gemischten Knospe angelegt.

Die weibliche Einzelblüte hat eine einfache Blütenhülle, die teilweise mit dem Fruchtknoten verwachsen ist. Der Fruchtknoten ist unterständig und wird aus drei Fruchtblättern gebildet, die je zwei Samenanlagen tragen (*Fey* 1981; *Hegi* 1935; *Ehrendorfer* 1978). Normalerweise entwickelt sich pro Blüte jedoch nur ein Samen.

Weibliche Blütenstände entstehen anstelle von vegetativen Knospen.

2.2 Männliche Blüten/ Blütenstände

Die Buche bildet männliche Blütenstände, die aus vielen Einzelblüten (6 bis 23; *Fey* 1981) zusammengesetzt sind. Die Blütenstände sind kugelig, haben lange, zarte Stiele und sind hängend. Sie werden sowohl an Langtrieben als auch an Kurztrieben gebildet. Sie stehen im unteren Teil des lateralen Bereiches eines Jahrestriebes in Achseln von voll ausgebildeten Laubblättern, rudimentären Laubblättern² oder manchmal von Knospenschuppen (*Fey* 1981). An Langtrieben befinden sich am gleichen Trieb meist weibliche und männliche Blütenstände. An Kurztrieben sind oft nur männliche vorhanden. Die

² Sehr oft entwickeln sich bei blütentragenden Lang- und Kurztrieben die untersten Blattanlagen nicht. Diese Blattanlagen sind kurz nach Beginn des Austreibens sehr gut zu erkennen. Danach vertrocknen sie und fallen ab. Ob dies mit der Blütenbildung zusammenhängt, ist nicht bekannt.

männlichen Blütenstände werden in der Vegetationsperiode vor dem Blühjahr in der gemischten Knospe angelegt.

Die männliche Einzelblüte hat eine einfache, glockenförmige Blütenhülle und 4 bis 15 Staubblätter, am häufigsten 8 (Fey 1981, Hegi 1935).

Männliche Blütenstände werden anstelle von vegetativen Knospen gebildet.

3. Auswirkungen der Blütenbildung

3.1 Auswirkung auf die Verzweigung und die Kronenstruktur

Die Blütenbildung hat einen sehr grossen Einfluss auf die Verzweigung der Buche, da die weiblichen und die männlichen Blütenstände anstelle von vegetativen Knospen gebildet werden. Weil bei Kurztrieben die vegetativen Seitenknospen normalerweise schlafend bleiben, hat nur die Blütenbildung an den Langtrieben einen Einfluss auf die Verzweigung.

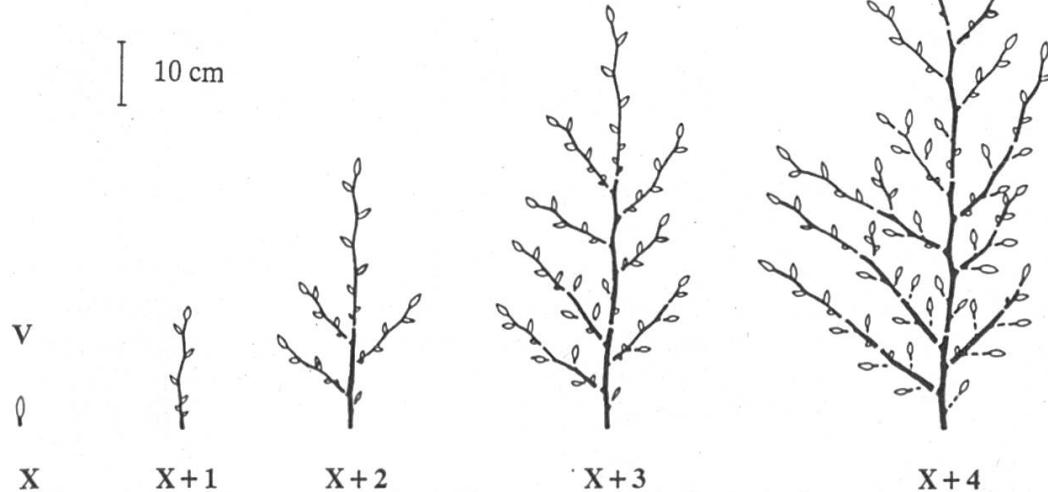
Abbildung 2 zeigt an einem Buchenzweig die Verminderung der Anzahl der vegetativen Triebe wegen der Blütenbildung in den Vegetationsperioden nach dem Blühjahr. Dargestellt ist die Entwicklung einer vegetativen Endknospe (V) und einer gemischten Endknospe (G). Im Blühjahr ($X + 1$) hat die Blütenbildung noch keine Auswirkung auf die Verzweigung. In den Jahren nach der Blüte beginnt sich der Verlust der vegetativen Knospen auf die Anzahl der Triebe und damit auf die Blattmenge auszuwirken. Im ersten Jahr nach der Blüte ($X + 2$) ist die relative Auswirkung auf die Blattmenge mit 70% weniger Blätter als am Zweig ohne Blüten am grössten und nimmt in den folgenden Vegetationsperioden allmählich ab. Absolut gesehen nimmt die Auswirkung in den folgenden Vegetationsperioden zunächst zu. In der Vegetationsperiode $X + 2$ ist die Differenz in der Blattmenge 19 Blätter, in der Vegetationsperiode $X + 3$ 52 Blätter, in der Vegetationsperiode $X + 4$ 70 Blätter. Durch natürliche Astreinigung und akrotone Förderung im Wachstum wird sich die Differenz der Blattmenge allmählich verringern. Es handelt sich um ein Blattmanko, nicht um einen Blattverlust!

Die Auswirkung der Blütenbildung nimmt mit zunehmender Anzahl der Blütenstände, die an Langtrieben gebildet werden, zu. Durch kurz aufeinanderfolgende Blühjahre verstärkt sich die Auswirkung drastisch (siehe Kapitel 3.3 Periodizität der Blütenbildung).

Meist kann an einer Buche nur die Menge der Früchte bestimmt werden, nicht die Menge der Blüten. Daraus lässt sich jedoch nicht unbedingt auf die Anzahl der weiblichen Blütenstände schliessen. Zudem hat die Bildung der männlichen Blütenstände dieselbe Auswirkung auf die Verzweigung wie die Bildung der weiblichen. Daher ist die Auswirkung der Blütenbildung auf die Buchenkrone viel grösser, als es die Menge der Bucheckern erwarten lässt.

Mit zunehmendem Alter einer Buche lässt die Auswirkung der Blütenbildung auf die Kronenstruktur nach, da sich das Verhältnis Anzahl Kurztriebe / Anzahl Langtriebe bei alten Buchen zugunsten der Kurztriebe verschiebt.

Entwicklung einer vegetativen Knospe (V)



Entwicklung einer gemischten Knospe (G)

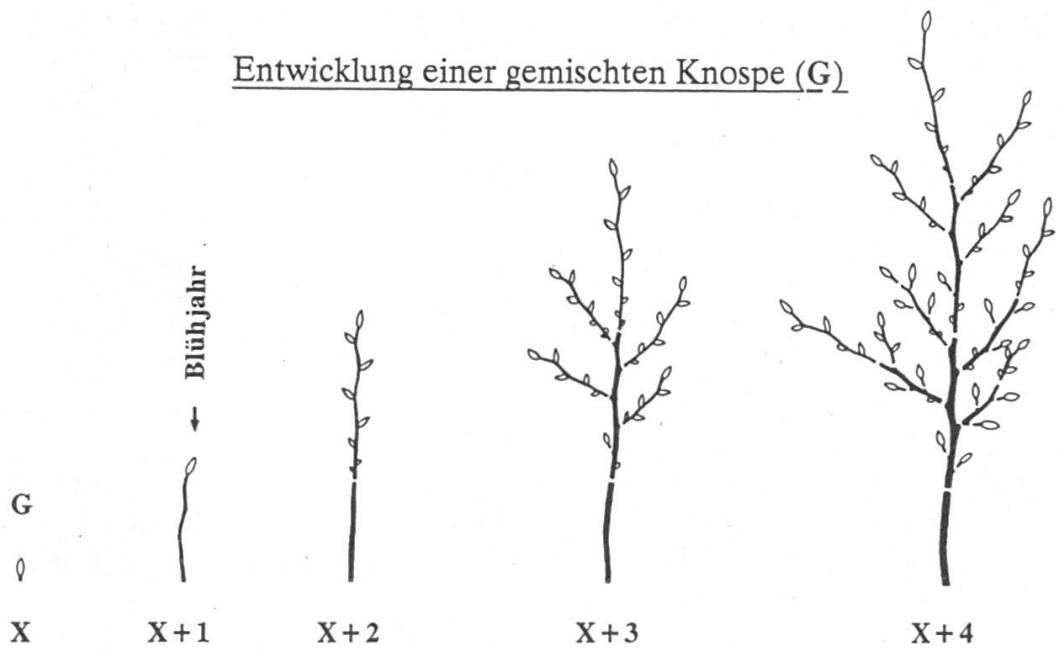


Abbildung 2. Gegenüberstellung der Entwicklung einer vegetativen Knospe (V) und einer gemischten Knospe (G) während vier Vegetationsperioden [(X + 1) bis (X + 4)]. Einmaliges Blühen in der Vegetationsperiode (X + 1). Als Vorlage diente ein Haupttrieb einer etwa 100jährigen Buche (Standort: Zürichberg, 600 m ü. Meer; Zürich). Die Abbildung zeigt die Zweige am Ende der Vegetationsperiode; die Unterbrüche der Achsen markieren die Jahresgrenzen.

3.2 Auswirkung auf den Zuwachs

Für die Blütenbildung und vor allem für die Samenbildung werden sehr grosse Mengen von Reservestoffen verbraucht. *Gäumann* (1935) untersuchte den Nährstoffhaushalt von fruchtenden und nichtfruchtenden Buchen. Er fand, dass die Buche gegen 40% der Kohlenhydrate, die in den Speichergeweben eingelagert sind, für die Blüten- und Samenbildung benötigt. Zudem wird für das vegetative Wachstum (Ausbildung der Laubmasse, Triebwachstum, Dickenwachstum des Stammes) ein Teil der nötigen Stoffe ebenfalls aus den Speichergeweben mobilisiert. Die verbrauchten Reservestoffe müssen in den folgenden Vegetationsperioden ersetzt werden. Dabei muss zudem der Einfluss der Blütenbildung auf die Blattmasse berücksichtigt werden. In den Jahren nach der Blüte werden in der Lichtkrone viel weniger Triebe gebildet. Der Baum muss daher mit einer relativ geringen Blattmasse grosse Mengen von Reservestoffen bilden. Dieser «Stress» im Nährstoffhaushalt von fruktifizierenden Buchen lässt sich beim Volumenzuwachs erkennen. Sowohl im Blühjahr wie auch in den Folgejahren lässt sich eine Verminderung der Jahrringbreite feststellen (*Tabelle 1*). Die Grösse der Verminderung ist altersabhängig, da Buchen vom Zeitpunkt der Geschlechtsreife bis zum Alter von 120 bis 140 Jahren zunehmend stärker fruktifizieren (*Tabelle 1*).

Tabelle 1. Jahrringbreite von Buchen (in Dänemark) in Mastjahren und den ihnen folgenden Jahren, in Prozent der durchschnittlichen Jahrringbreite (*Mitscherlich* 1970).

Alter (Jahre)	60	80	100	120	140	160	180
Vollmastjahr	90	84	75	63	63	73	66
1. Folgejahr	90	93	92	80	78	75	86
2. Folgejahr	100	99	105	95	89	90	99

Rohmeder (1967) untersuchte die Auswirkung der Blüten- und Samenbildung eines Buchenbestandes II. Bonität auf die Holzproduktion während einer Umtriebszeit. Er berechnete eine Zuwachsverminderung (nach deutschen Ertragstafeln) von 60 fm/ha bis 190 fm/ha, auf eine Umtriebszeit von 140 Jahren, mit Geschlechtsreife der Bäume bei 70 Jahren. Dies entspricht etwa 10% bis 35% des Abtriebsholzvorrates. Die grosse Differenz ergibt sich durch zwei verschiedene Berechnungsarten. Man kann das Trockengewicht der Samen und Fruchtbecher gleich dem Trockengewicht des Holzes setzen, was 10% des Abtriebsholzvorrates entspricht, oder man berücksichtigt den höheren Energiegehalt der Samen und Fruchtbecher, was 35% des Abtriebsholzvorrates entspricht.

Die Blüten- und Samenbildung wirkt sich vermutlich auch auf die Triebänge und die Blattgrösse (im Blühjahr und in den Folgejahren) aus. Darüber wurden jedoch bisher nur wenige Untersuchungen durchgeführt.

3.3 Periodizität der Blüten-/ Fruchtbildung

Bei der Buche kann man aufgrund von Beobachtungen alle 5 bis 6 Jahre eine Vollmast erwarten. Begründet wird diese Periodizität mit dem grossen Verbrauch von Reser-

vestoffen. Danach benötigen Baumarten mit schweren Samen mehrere Vegetationsperioden, um die Reservestoffe wieder aufzufüllen. Gegen diese Hypothese sprechen jedoch Untersuchungen aus Deutschland (in Wachter 1964), wonach relativ häufig gute Samenjahre kurz aufeinander folgen (1858/60/62, 1875/77, 1888/90, 1916/18, 1922/24/26, 1946/48, 1956/58/60). Wachter (1964) vermutet, dass eine fruktifizierende Buche lediglich eine Vegetationsperiode benötigt, um die verbrauchten Reservestoffe wieder zu ersetzen.

Verschiedenen Untersuchungen zufolge wird die Induktion der Blütenbildung durch bestimmte Witterungs-Konstellationen sehr stark gefördert (Matthews 1955, Holmsgaard 1962, Holmsgaard und Olson 1960). Nach diesen Untersuchungen liegen die Durchschnittstemperaturen der Monate Juni und/oder Juli des Vorjahres einer Buchenmast über den langjährigen Mittelwerten (mehr als 0,5 °C höher), die Niederschläge unter den langjährigen Mittelwerten (unter 85%). Wachter (1964) konnte in seinen Zusammenstellungen zudem den Einfluss der Witterung im Blühjahr auf die Fruchtbildung der Buche zeigen. Nur bei etwa einem Viertel aller Blühjahre konnte eine gute Ernte registriert werden. Spätfrost, Sommerdürre, kühle und feuchte Witterung usw. verursachten bei den restlichen drei Vierteln mittlere bis geringe Ernten oder sogar Fehlernten. Auf Standorten mit optimalen Wuchsbedingungen für die Buche beobachtet man häufigere und ergiebigere Masten als auf suboptimalen Standorten.

4. Konsequenzen

Die Auswirkung der Blütenbildung auf die Kronenstruktur der Buche hat man bisher bei der Waldschadenansprache nicht berücksichtigt, da sie nicht erkannt oder unterschätzt wurde. Die Blütenbildung verursacht keinen Blattverlust. Sie verursacht jedoch in den Jahren nach der Blüte ein Blattmanko. Dieses erhöht die Transparenz einer Buchenkrone. Da bei der Waldschadenansprache meist die Transparenz einer Baumkrone beurteilt wird, wirkt sich die Blütenbildung negativ auf die Bewertung des Gesundheitszustandes aus. Die daraus entstehenden Fehler können über mehrere Jahre hinweg grosse Schwankungen verursachen.

Die Blüten-/Samenbildung bewirkt eine Verminderung der Jahrringbreite im Blüh-/Samenjahr und in den zwei Folgejahren. Zudem folgen gute Samenjahre relativ häufig kurz aufeinander. Dies sollte bei Messungen der Jahrringbreiten, im Zusammenhang mit neuartigen Waldschäden, berücksichtigt werden.

5. Zusammenfassung

Bei der Buche werden die weiblichen und männlichen Blütenstände anstelle von vegetativen Seitenknospen gebildet. Die weiblichen Blütenstände entstehen meist nur an Langtrieben, die männlichen an Lang- und Kurztrieben. Die Struktur der Krone wird nur durch die Blütenbildung an den Langtrieben beeinflusst, da die vegetativen Seitenknospen der Kurztriebe normalerweise schlafend bleiben.

Die quantitative Erfassung des Einflusses der Blütenbildung auf eine Buchenkrone ist sehr schwierig, da

- eine Buche häufiger und stärker blüht, als dies die Samenernten vermuten lassen,
- man die Menge der männlichen Blüten nicht bestimmen kann.

Für die Blütenbildung und vor allem für die Samenbildung werden sehr grosse Mengen von Reservestoffen verbraucht. Dies verursacht im Blühjahr/Samenjahr und in den Jahren danach eine Verminderung des Zuwachses.

Literatur

- Büsgen, M. (1916): Blütenentwicklung und Zweigwachstum der Rotbuche (*Fagus silvatica*). Zeitschrift für Forst- und Jagdwesen 48, 6: 289–306.
- Burschel, P. (1966): Untersuchungen in Buchenmastjahren. Forstw. Cbl. 85: 204–219.
- Ehrendorfer, F. (1978): in Strasburger, E., Noll, F., Schenk, H., Schimper, A.F.W. (1978): Lehrbuch der Botanik. G. Fischer Verlag, Stuttgart. 31. Auflage.
- Fey, B.S. (1981): Untersuchungen über Bau und Ontogenese der *Cupula*, Infloreszenzen und Blüten sowie zur Embryologie bei Vertretern der *Fagaceae* und ihre Bedeutung für die Systematik. Dissertation, Universität Zürich.
- Gäumann, E. (1935): Der Stoffhaushalt der Buche (*Fagus silvatica* L.) im Laufe eines Jahres. Berichte der Schweiz. Bot. Ges. 44: 157–334.
- Hegi, G. (1935): Illustrierte Flora von Mittel-Europa. J.F. Lehmanns Verlag, München.
- Holmsgaard, E. (1962): Influence of weather on growth and reproduction of beech. Comm. Inst. Forestalis Fenniae 55, 5: 1–5.
- Holmsgaard, E., Olsen, H.C. (1960): The influence of weather on beech mast. Forstlige Forsogsvæsen i Danmark 26: 345–370.
- Lüscher, D., Sieber, M. (1988): Die Blütenbildung bei Bäumen und ihre Auswirkung auf die Struktur der Krone: I. Allgemeines über die Blütenbildung. Schweiz. Z. Forstwes. 139, 12: 1055–1061.
- Lyr, H., Polster, H., Fiedler, H.-J. (1967): Gehölzphysiologie. VEB Gustav Fischer Verlag, Jena.
- Matthews, J.D. (1955): The influence of weather on the frequency of beech mast years in England. Forestry 28: 107–116.
- Mitscherlich, G. (1970): Wald, Wachstum und Umwelt. J.D. Sauerländer's Verlag.
- Rohmeder, E. (1967): Beziehungen zwischen Frucht- bzw. Samenerzeugung und Holzerzeugung der Waldbäume. Allg. Forstz. 22, 3: 33–39.
- Roloff, A. (1985): Schadstufen bei der Buche. Forst- und Holzwirt 40, 5: 131–134.
- Schütt, P. (1984): Der Wald stirbt an Stress. Verlag C. Bertelsmann, München.
- Wachter, H. (1964): Über die Beziehungen zwischen Witterung und Buchenmastjahren. Forstarchiv 35, 4: 69–78.
- Zimmermann, M. H., Brown, C.L. (1971): Trees, structure and function. Springer Verlag.