

**Zeitschrift:** Schweizerische Zeitschrift für Forstwesen = Swiss forestry journal = Journal forestier suisse  
**Herausgeber:** Schweizerischer Forstverein  
**Band:** 131 (1980)  
**Heft:** 5

**Artikel:** Zur waldbaulichen Behandlung subalpiner Waldungen im Westen der Vereinigten Staaten  
**Autor:** Hermann, R.K.  
**DOI:** <https://doi.org/10.5169/seals-766543>

### **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:** 19.01.2026

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

# **Zur waldbaulichen Behandlung subalpiner Waldungen im Westen der Vereinigten Staaten**

Von *R. K. Hermann*

Oxf.: 22 : 23 : 24

(School of Forestry, Oregon State University, Corvallis, Oregon, USA)

Ausgedehnte Wälder bedecken erhebliche Teile der Gebirgsketten im westlichen Nordamerika. Sie unterscheiden sich in dreifacher Hinsicht von den Wäldern im mitteleuropäischen Alpengebiet. Die Baumgrenzen liegen erheblich höher, der Baumartenreichtum ist bedeutend grösser und die Biomassenanreicherung ist allgemein höher, besonders im pazifischen Nordwesten (*Waring und Franklin 1979*). Die Nutzung dieser Wälder begann in der zweiten Hälfte des 19. Jahrhunderts mit der Erschliessung des amerikanischen Westens. Der Einschlag konzentrierte sich jedoch in den leichter zugänglichen und vorratsreicheren Wäldern der unteren Höhenlagen. Die waldbaulichen Verfahren, welche sich im Laufe der letzten 50 Jahre entwickelten, waren hauptsächlich den Wirtschaftswäldern tieferer Höhenlagen angepasst, welche dort rasch den Urwald verdrängten. Die ausgedehnten Urwälder in den subalpinen Gebieten blieben wirtschaftlich lange von geringem Interesse und wurden deshalb in waldbaulicher Hinsicht verhältnismässig wenig beachtet. Die zunehmenden Anforderungen an unsere Rohstoffbasen haben jedoch in den letzten Jahren das Bewusstsein für die wirtschaftliche und ökologische Bedeutung unserer subalpinen Wälder geweckt und damit das Interesse für die zweckentsprechenden besonderen Waldbautechniken gefördert.

Ausführliche Abhandlungen über Ökologie, Waldbau und Bewirtschaftung dieser Wälder finden sich bei *Alexander (1974)*, *Franklin (1965)*, *Franklin und Dyrness (1974)*, *Jones (1974)*, *Pfister et al. (1977)* und *Hoffman und Alexander (1976)*. Hauptsächlich aufgrund dieser Arbeiten soll im folgenden kurz zusammenfassend über die charakteristischen Merkmale der subalpinen Waldungen im westlichen Nordamerika orientiert werden sowie über die Erforschung zweckentsprechender waldbaulicher Behandlungsmöglichkeiten.

## **Verbreitung und Baumartenmischung der subalpinen Waldungen**

Als subalpine Waldungen werden hier diejenigen betrachtet, welche die höchstgelegenen Gürtel noch geschlossenen Waldes bilden. Sie erstrecken

sich über die gesamte Länge der Rocky Mountains von Neu Mexiko nordwärts durch Colorado, Wyoming, Montana bis in die kanadischen Provinzen Alberta und Britisch Kolumbien auf einer Fläche von rund 7 Millionen ha. Subalpine Wälder in den pazifischen Küstenstaaten reichen von der kalifornischen Sierra Nevada entlang der Kaskadenkette Oregons und Washingtons bis nach Britisch Kolumbien auf einem Gebiet von ungefähr 2 Millionen ha. Diese Wälder bestocken gewöhnlich steile bis mässig steile Hänge. Eine Ausnahme bilden die subalpinen Wälder von Colorado, die sich zu einem erheblichen Teil auf hochgelegenen Tafelbergen befinden.

Die Hauptbaumarten in den subalpinen Wäldern der Rocky Mountains sind *Picea engelmannii*, *Abies lasiocarpa*, *Pinus contorta*, *Pseudotsuga menziesii* var. *glauca* und *Populus tremuloides*. Fichte und Tanne gedeihen in den südlichen Rocky Mountains bis über 2700 m auf Nordhängen und über 3000 m auf allen übrigen Expositionen. *Pinus contorta* findet sich über weite Gebiete auf Höhen zwischen 2300 und 3200 m in Colorado und Wyoming, bildet aber die grössten zusammenhängenden Waldungen auf Süd- und Westhängen zwischen 2700 und 3000 m Meereshöhe. Die Standorte für die Fichten-Tannenwälder sinken von ungefähr 2700 m im südlichen Montana bis auf nahezu 2000 m im nördlichen Montana.

Begleitbaumarten in den subalpinen Wäldern der Rocky Mountains sind *Abies lasiocarpa* var. *arizonica*, *Abies concolor*, *Picea pungens* und *Pinus strobiformis* im südlichen Felsengebirge (Pearson 1931); *Pinus flexilis*, *Pinus longaeva* und *Pinus albicaulis* im zentralen Felsengebirge; *Larix lyallii*, *Tsuga mertensiana* und *Pinus albicaulis* im nördlichen Felsengebirge (Larson 1930). Im nördlichen Teil wurde jedoch der Anteil von *Pinus albicaulis* sehr stark reduziert durch *Dendroctonus ponderosae*-Epidemien in der ersten Hälfte unseres Jahrhunderts (Arno 1970).

Die subalpinen Wälder der Sierra Nevada bilden einen relativ schmalen Gürtel zwischen 2000 und 2400 m Meereshöhe. Die Hauptbaumart ist *Abies magnifica*, gelegentlich begleitet von *Pinus contorta* und *Tsuga mertensiana*. *Abies lasiocarpa* und *Tsuga mertensiana* treten an Stelle von *Abies magnifica* in den Hochlagen der Kaskadenkette Oregons und Washingtons. Begleitarten, besonders gegen die untere Grenze der subalpinen Zone, sind *Abies procera*, *Abies amabilis*, *Abies magnifica* var. *shastensis*, *Picea engelmannii*, *Pinus monticola* und *Pinus contorta*. Diese Waldungen finden sich in Höhenlagen zwischen rund 1300 und 2000 m.

### Die Bestandesverhältnisse

Die subalpinen Wälder des westlichen Nordamerika sind sehr heterogen in bezug auf Baumartenzusammensetzung und Bestandesstruktur, was haupt-

sächlich durch zwei Faktoren bedingt wird: Im gesamten Verbreitungsgebiet der subalpinen Wäldungen sind die Umweltbedingungen ausserordentlich unterschiedlich. Zweitens repräsentieren diese Wälder unterschiedliche Sukzessionsstadien infolge Naturkatastrophen oder menschlicher Eingriffe.

Die *Picea engelmannii*-*Abies lasiocarpa*-Gesellschaft wird für den grössten Teil der subalpinen Region der Rocky Mountains als Klimaxvegetation betrachtet. Wird ein Fichten-Tannen-Bestand durch Waldbrand oder Einschlag kahlgelegt, so wird er normalerweise durch *Pinus contorta*, *Populus tremuloides* oder Sträucher und Gräser ersetzt. Wird der Bestand von Gras abgelöst, können mehrere hundert Jahre vergehen, ehe sich semipermanente und feuerresistente Pflanzengesellschaften entwickeln mit Arten wie beispielsweise *Vaccinium* und *Sorbus*.

Ein gemeinsames Merkmal der subalpinen Wälder der Rocky Mountains und der pazifischen Küstenstaaten ist eine sehr unausgeglichene Altersklassenverteilung. Urwald mit Starkholz überwiegt, während Bestände im Dickungsalter und Stangenhölzer weitgehend fehlen. Ein weiteres Merkmal dieser Urwälder ist ihre unterschiedliche Struktur. Die Bestände können ein-, zwei-, drei- und mehrschichtig sein. Nach Ansicht von Alexander (1974) resultieren mehrschichtige Bestände aus Waldbrand, Insektenkalamitäten und Einschlag sowie aus der langsamen Auflösung von Urwaldbeständen als Folge der natürlichen Sterblichkeit, verursacht durch Wind, Insekten und Pflanzenkrankheiten. Andererseits jedoch scheint es, dass manche mehrschichtige Bestände eine ursprüngliche und dauernde Ungleichaltrigkeit und Ungleichförmigkeit aufweisen.

Vorräte in hiebsreifen sowie in überalterten Beständen schwanken innerhalb erheblicher Grenzen. Nach Angaben von Alexander (1974) bewegt sich der durchschnittliche Vorrat für Fichten-Tannen-Urwälder in den Rocky Mountains zwischen 40 und 120 fm/ha auf armen Standorten und zwischen 200 bis 320 fm/ha auf besseren Standorten. Er fügt aber hinzu, dass manchmal Vorräte bis zu 800 fm/ha erhoben worden sind. Der durchschnittliche jährliche Zuwachs für alle Standorte im Fichten-Tannen-Urwald ist jedoch wahrscheinlich kaum höher als 1,6 bis zu 2,1 fm/ha. Im Gegensatz dazu reicht der maximal erreichbare jährliche Ertrag in Fichten-Tannen-Wirtschaftswäldern von 2,1 bis zu 8,4 fm/ha je nach der standörtlichen Ertragsfähigkeit, dem Bestockungsgrad und der Länge der Umtriebszeit (Alexander et al. 1975).

Die durchschnittlichen Vorräte in Urwaldbeständen von *Pinus contorta* in den Rocky Mountains werden durch die Bestandesdichte und den Standort bestimmt. Vorräte von 95 bis 120 fm/ha werden allgemein als gut betrachtet; Vorräte zwischen 160 und 200 fm/ha gelten als Ausnahmen.

Die Vorräte in den subalpinen Wäldern der pazifischen Küstenstaaten sind oft erheblich. Hiebsreife Bestände von *Abies magnifica* können an der

unteren Grenze ihres Vorkommens Vorräte von 900 bis 1100 fm/ha erreichen (Fowells 1965). Gleich hohe Vorräte können sich in den subalpinen Wäldern von Oregon und Washington finden. Demgegenüber fehlen vorläufig noch Angaben über den Variationsbereich der Vorräte von den armen zu den guten Standorten.

### **Zur waldbaulichen Behandlung**

Für die waldbauliche Behandlung subalpiner Wälder ist die Berücksichtigung mehrerer Betriebsziele erforderlich, wie die Holzproduktion, die Verbesserung der Wassererträge, die Erhaltung eines angemessenen Lebensraumes für das Wild und der Landschaftsschutz. Dies ist in Anbetracht der grossen Mannigfaltigkeit der Standorte und der Bestandesbeschaffenheit eine schwierige Aufgabe. Für die waldbauliche Behandlung der subalpinen Wälder in den Rocky Mountains sind ausgezeichnete Richtlinien veröffentlicht worden (Alexander 1974, Jones 1974) mit dem Ziel, die vielfältigen Waldfunktionen zu gewährleisten. Demgegenüber befindet sich die Entwicklung geeigneter waldbaulicher Massnahmen für die subalpinen Wälder der pazifischen Küstenstaaten immer noch im Anfangsstadium.

### **Die Holzerzeugung**

Der Einschlag in den Fichten-Tannen-Wäldern der Rocky Mountains begann in der zweiten Hälfte des 19. Jahrhunderts. Die Holznutzungen blieben bis zur Mitte unseres Jahrhunderts relativ klein, seither haben die Nutzungen stark zugenommen. Bis zu jenem Zeitpunkt erfolgte die Holzernte in Form von plenterartigen Eingriffen, indem die wertvolleren Bäume teilweise oder auch vollständig aus den Beständen herausgehauen wurden. In den Fünfzigerjahren ging man zu Block- und Streifenkahlschlägen über. Das Resultat war die Schaffung eines äusserst ungünstigen Kleinklimas, das normalerweise zu Fehlschlägen sowohl hinsichtlich Kunst- als auch Naturverjüngung führte.

Plenterartige Eingriffe führten nicht zu ernsthaften Problemen, solange sie schwach blieben. Sobald sie aber stärker wurden, folgte häufig Windwurf im verbleibenden Bestand. Windwürfe ereignen sich oft nach jedem ersten, selbst schwachen Eingriff in Fichten-Tannen-Urwäldern. Stärkere Eingriffe erhöhen jedoch das Windwurfrisiko, da die Bestände aufgerissen werden, was ihre Stabilität schwächt. Starker Windwurf führt häufig zu raschen Populationsanstiegen des Fichtenkäfers (*Dendroctonus rufipennis*), dem gefährlichsten Insekt für hiebsreife und überalterte Fichten. Verluste ausgedehnter Wälder durch Fichtenkäferkalamitäten sind bisher leider nur zu oft vorgekommen.



Das vordringlichste Problem ist die Umwandlung von Urwäldern in produktive Wirtschaftswälder. Die Fichte als wirtschaftlich wertvollste Baumart soll möglichst begünstigt werden. Die Endnutzung von Fichten-Tannenwäldern erfolgt heute im Kahl-, Schirm- und Femelschlag oder einer ihrer Modifikationen. Die Wahl der Einschlagsmethode wird bestimmt durch die Wirtschaftsziele, die Bestandesverhältnisse, die Baumartenmischung, die Topographie, die Bodenstabilität, das Windwurfrisiko und durch die Anfälligkeit gegen Insektenbefall.

Die Holznutzungen in den *Pinus contorta*-Waldungen, dem zweitwichtigsten subalpinen Waldtyp in den Rocky Mountains, begannen vor etwa 100 Jahren. Plenterartige Hiebsarten waren ursprünglich die vorherrschende Art der Nutzung. Nach dem Zweiten Weltkrieg wurde Kahlschlag die vorherrschende Nutzungsform, welche auch heute noch bevorzugt wird, wo die Holzproduktion das Hauptwirtschaftsziel ist. Die Nutzung in Form von Plenter- und Femelschlägen wurde aufgegeben, weil dadurch die Windwurfhäufigkeit erhöht wurde, was in *Pinus contorta*-Beständen häufig Verluste verursacht, analog dem Fichten-Tannenwaldtyp. Ein weiteres Problem war die Verbreitung der Zwergmistel (*Arceuthobium americanum*). Wo die Mistel vorhanden ist, führt ein teilweises Öffnen der Bestände zu einer vermehrten Infektion der verbleibenden Bäume, wodurch in der Folge die Verjüngung infiziert wird, so dass dieser Parasit auf die Dauer gefördert wird. Besonders stark gefährdet sind *Pinus contorta*-Urwälder durch *Dendroctonus ponderosae*-Kalamitäten, die in jüngster Zeit katastrophale Ausmasse angenommen haben. Waldbauliche Massnahmen, welche die Verminderung dieser Insekten Schäden in Urwäldern ermöglichen, wurden kürzlich von Amman et al. (1977) umrissen.

In den subalpinen Waldungen der pazifischen Küstenstaaten haben die Holznutzungen im Vergleich zu den Rocky Mountains eine geringere Rolle gespielt, weil in den Waldungen tieferer Lagen wirtschaftlich wertvollere Baumarten bis zum Überfluss verfügbar waren. Bisher wurde fast ausschliesslich mit Kahlschlägen gearbeitet, welche häufig katastrophale Fehlschläge hinsichtlich der Verjüngung zur Folge hatten. Erfahrungen mit anderen Nutzungsmethoden fehlen; es sind jedoch Forschungsprogramme in Angriff genommen worden, um geeignete Alternativen zu entwickeln.

### Die Wassererträge

Die subalpinen Waldungen in den Rocky Mountains erstrecken sich über die Einzugsgebiete von sechs grossen Flüssen: Columbia, Colorado, Bear, Missouri, Mississippi und Rio Grande. Die Bedeutung dieser Einzugsgebiete für die Wasserversorgung weiter Gebiete des westlichen Nordamerika veranlasste die Durchführung eingehender Untersuchungen über die Auswir-

kung waldbaulicher Massnahmen auf den Wasserertrag. Eine umfassende Darstellung der bisher vorliegenden Ergebnisse wurde von Leaf (1975) veröffentlicht.

Die Wassererträge können mittels einer planmässigen Regulierung der Grösse und Anordnung von Öffnungen der Bestandesüberschirmung gesteigert werden. Die grösste Zunahme des Wasserertrages, hauptsächlich auf Schneeschmelzwasser beruhend, wird durch Einschläge auf 30 bis 40 Prozent des Einzugsgebietes mittels ein bis zwei ha grosser Kahlschläge erreicht, verteilt auf das gesamte Einzugsgebiet. Diese Schlagform beeinflusst die Windbewegung über dem Kronendach und bewirkt grössere Schneeanhäufungen in den Bestandesöffnungen als unter den benachbarten Beständen. Dieser Schneeverteilungseffekt kann auch durch gruppenweise Plenterung und Schirmschlag erzielt werden, solange die Freiflächen 2 ha nicht überschreiten. Die Öffnung grösserer Flächen kann zur Verminderung des Wasserertrages führen.

### **Die Anforderungen an andere Waldfunktionen**

Neben der Holzproduktion sind die waldbaulichen Massnahmen auch aufgrund ihrer Auswirkungen auf weitere Waldfunktionen zu beurteilen. Alexander (1977) versucht dieser Forderung Rechnung zu tragen mittels einer relativen Einstufung der Auswirkungen von Waldbausystemen auf die Funktionsfähigkeit von Fichten-Tannen-Wäldern hinsichtlich Holzerzeugung, Wasserertrag, Lebensraum für das Wild, Viehweide, Erholung und Landschaftsschutz. Obwohl diese Einstufungen revisionsbedürftig werden, sobald zusätzliche Erkenntnisse über die Funktionswechselwirkungen gewonnen werden, ist doch bereits ersichtlich, dass keines dieser Waldbausysteme sämtliche Funktionsanforderungen für einen bestimmten Standort erfüllen kann.

Als aussichtsreiches Vorgehen für ein besseres Verständnis von Funktionswechselwirkungen bietet sich die Entwicklung von Simulationsmodellen an. Diese können vor allem zwei Zwecken dienen: einer besseren Beurteilung des Einflusses verschiedener Wirtschaftsmassnahmen auf die Produktivität und Umweltqualität, und zweitens geht es um die Frage, wie der beste Ausgleich hinsichtlich verschiedener Verfahren zur Benutzung und Gütergewinnung im Bereich subalpiner Nadelwälder erzielt werden kann.

Modelle wurden entwickelt, um sowohl kurz- als auch langfristig die Einwirkungen forst- und wasserwirtschaftlicher Massnahmen auf den Wasserhaushalt zu simulieren (Leaf und Brink 1975). Diese Modelle ermöglichen einen erheblichen Spielraum, um die Auswirkungen verschiedener Waldbausysteme zu simulieren. Wie Leaf und Alexander (1975) hervorgehoben haben, sind die waldbaulichen Massnahmen, welche die grössten zusätzlichen

Wassererträge liefern, in fast allen Teilen der Rocky Mountains auch ökologisch zweckentsprechend. Gemäss ihrer Auffassung sind die für eine optimale Wasserproduktion gewählten Verfahren durchaus mit der Umwandlung von Urwäldern in produktive Wirtschaftswälder vereinbar. Sobald mehr Daten die Gültigkeit solcher Modelle bestätigen, besonders hinsichtlich der langfristigen Auswirkung forstlicher Massnahmen auf die Holz- und Wassergewinnung, können diese zu wirksamen Hilfsmitteln für die waldbauliche Behandlung ökologisch komplexer Waldungen ausgebaut werden.

## Résumé

### Le traitement sylvicole des forêts subalpines de l'Ouest des Etats-Unis

La répartition, la structure et le traitement sylvicole des forêts subalpines de l'Ouest de l'Amérique du Nord font l'objet d'une brève description. Ces forêts revêtent une importance considérable pour l'approvisionnement en eau de régions étendues de la partie occidentale des Etats-Unis, puisqu'elles constituent les bassins d'alimentation de plusieurs grands fleuves. Elles contiennent en outre les réserves de bois économiquement les plus importantes de la région centrale et septentrionale des montagnes Rocheuses et contribuent aussi, dans une moindre mesure, au ravitaillement en bois des régions côtières. Il existe des directives pour le traitement sylvicole des forêts subalpines des Rocheuses; par contre, celles-ci manquent encore pour les forêts de montagne de la côte pacifique.

Traduction: J.-G. Riedlinger

## Literatur

- Alexander, R. R. (1977): Cutting methods in relation to resource use in central Rocky Mountains spruce-fir forests. *Journal of Forestry*, vol. 75, no. 7, p. 395—400
- Alexander, R. R. (1974): Silviculture of subalpine forests in the central and southern Rocky Mountains: The status of our knowledge. USDA For. Ser. Res. Pap..RM-121, 88 p.
- Alexander, R. R., Shepperd, W. D. and Edminster, C. B. (1975): Yield tables for managed stands for spruce-fir in the central Rocky Mountains. USDA For. Serv. Res. Pap. RM-134, 20 p.
- Amman, G. D., McGregor, M. D., Cahill, D. B. and Klein, W. H. (1977): Guidelines for reducing losses of lodgepole pine to the mountain pine beetle in unmanaged stands in the Rocky Mountains. USDA For. Serv. Gen. Tech. Rep. INT-36, 19 p.



- Arno, S. F.* (1970): Ecology of alpine larch (*Larix lyallii* Parl.) in the Pacific Northwest. PhD Dissertation Univ. Montana, Missoula, 264 p.
- Fowells, H. A.* (1965): Silvics of forest trees of the United States. USDA For. Serv. Agric. Handbook no. 271, 761 p.
- Franklin, J. F.* (1965): Ecology and silviculture of the true fir-hemlock forests of the Pacific Northwest. Proc. Soc. Amer. For. Meeting 1964, p. 28—32
- Franklin, J. F.* and *Dyrness, C. T.* (1973): Natural vegetation of Oregon and Washington. USDA For. Serv. Gen. Tech. Rep. PNW-8, 417 p.
- Hofmann, G. R.* and *Alexander, R. R.* (1976): Forest vegetation of the Bighorn Mountains, Wyoming: A habitat classification. USDA For. Serv. Res. Pap. RM-170, 38 p.
- Jones, J. R.* (1974): Silviculture of southwestern mixed conifers and aspen: The status of our knowledge. USDA For. Serv. Res. Pap. RM-122, 44 p.
- Larsen, J. A.* (1930): Forest types of the northern Rocky Mountains and their climatic controls. Ecology, vol. 11, p. 631—672
- Leaf, C. F.* (1975): Watershed management in the Rocky Mountains subalpine zone: The status of our knowledge. USDA For. Serv. Res. Pap. RM-137, 31 p.
- Leaf, C. F.* and *Alexander, R. R.* (1975): Simulating timber yields and hydrologic impacts resulting from timber harvest on subalpine watersheds. USDA For. Serv. Res. Pap. RM-133, 20 p.
- Leaf, C. F.* and *Brink, G. E.* (1975): Land use simulation model of the subalpine coniferous zone. USDA For. Serv. Res. Pap. RM-137, 42 p.
- Pearson, G. A.* (1931): Forest types in the southwest as determined by climate and soil. US Dept. Agric. Tech. Bull. 247, 144 p.
- Pfister, R. D., Kovalchik, B. L., Arno, S. F.* and *Presby, R. C.* (1977): Forest habitat types of Montana. USDA For. Serv. Gen. Techn. Rep. INT-34, 174 p.
- Waring, R. H.* and *Franklin, J. F.* (1979): Evergreen coniferous forests of the Pacific Northwest. Science, vol. 204, no. 4400, p. 1380—1386