

Ansätze zur Modellierung der Überwallung und inneren Ästigkeit bei Buche [*Fagus sylvatica* L.]

Sebastian Hein

Forstliche Versuchs- und Forschungsanstalt Baden-Württemberg, Freiburg, Deutschland.

Zusammenfassung:

Ziel dieser Untersuchung war die Entwicklung von Modellen zur Beschreibung der inneren Ästigkeit von Buche (*Fagus sylvatica*). Insgesamt standen 717 Äste (natürliche Astreinigung) von 41 Buchen aus unterschiedlich behandelten Buchen-Versuchsflächen in Südwestdeutschland zur Verfügung. Mit den Daten konnte (1) die Überwallungsdauer, (2) die Ausdehnung des asthaltigen Kerns im Schaftinneren, (3) der Astansatzwinkel zum Absterbezeitpunkt des Astes und (4) der Schwarzastanteil des asthaltigen Kerns modellhaft abgebildet werden. Es kamen dabei generalisierte, hierarchische, lineare, gemischte Modelle basierend auf vollen ML-Schätztechniken zum Einsatz. Der Durchmesser des überwallten Astes sowie das Dickenwachstum des Schaftes zeigten sich als wichtige Modellprädiktoren. Dickere Äste führen zu längeren Überwallungszeiten, einer größeren Ausdehnung des asthaltigen Kerns, steileren Astansatzwinkeln zum Absterbezeitpunkt und während des Astwachstums sowie zu einem größeren Schwarzastanteil. In Simulationen zeigten die Modelle ein biologisch plausibles Verhalten. Die zufälligen Effekte und Residualstreuungen sind tolerierbar für die Integration der Modelle in einen Wachstumsimulator.

Schlüsselwörter: natürliche Astreinigung, innere Ästigkeit, Überwallung, generalisierte Modelle, gemischte Modelle, Modellselektion, Buche.

Abstract:

The aim of this study was to develop models on occluded branch characteristics for *Fagus sylvatica* (beech) based on 41 sample trees. A total of 717 beech branches were sampled; this information was then used to predict (1) the time for a complete occlusion, (2) the total radius of the occluded branch inside the trunk, (3) the branch insertion angle at the year of its death and during branch development and (4) the dead branch portion of the occluded branch (loose knot). Generalised hierarchical linear mixed models were used in this analysis. The diameter of the occluded branch and the stem radial increment played a dominant role as predictors. Larger branches showed a significantly longer occlusion time, a larger occluded branch radius, a steeper insertion angle, and a higher loose knot portion. Simulations showed reasonable overall behaviour of the models. The residual variation was tolerable for integrating the models into a growth simulation system.

Keywords: natural pruning, knottiness, branch occlusion, generalized models, mixed effect models, model selection, *Fagus sylvatica*.

Einleitung und Zielsetzung

Das Wachstum von Baumkronen wird von zahlreichen Faktoren beeinflusst: genetische Struktur (z. B. HAAPANEN et al. 1997; VESTØL et al. 1999), Baumartenmischung in Mischbeständen (GARBER und MAGUIRE 2005), oder allgemein durch die Verfügbarkeit von Ressourcen wie Licht und Nährstoffe (z. B. GROTE und PRETZSCH 2002, SEIFERT 2003). Die Kronenarchitektur wird zudem auch durch Wind und Eis modifiziert (WATT et al. 2005, PROULX und GREENE 2001), ganz besonders jedoch durch waldbauliche Eingriffe. Eine gezielte Wachstumssteuerung versucht die Kronenentwicklung und damit auch die Ästigkeit durch Pflanzverbände, Jungbestandspflege und Durchforstungen zu regulieren (z. B. MÄKELÄ 1997, KANTOLA und MÄKELÄ 2004). Eingriffe in die Bestandesdichte sind deshalb traditionell die Strategie zur Produktion von Rundholzsortimenten mit tolerierbarer Ästigkeit. Die Verknüpfung von spezifischen waldbaulichen Programmen und äußerer und innerer Ästigkeit war deshalb wiederholt ein wichtiges Thema in der waldwachstumkundlichen Forschung (z. B. MAGUIRE et al. 1994, HOULLIER et al. 1995, WEISKITTEL und MAGUIRE 2006).

Äste spielen eine bedeutende Rolle bei der Bestimmung der Holzqualität sowohl von Nadel- als auch Laubbäumen. Beispielsweise kann das Vorhandensein eines einzigen lebenden oder toten Astes zur Abstufung in der Rundholzqualität führen (DIN-EN 1997). Eine gezielte Wachstumssteuerung wird deshalb versuchen, die innere Ästigkeit möglichst gering zu halten. Allerdings bedarf es dazu Entscheidungshilfen, die waldbauliches Handeln und Holzqualität quantitativ verknüpfen. Einige allgemeine Zusammenhänge zur natürlichen Astreinigung sind bekannt: (1) weitständig erwachsene Bäume haben große Kronen und langlebige Äste (z. B. HASENAUER 1997, HEIN und SPIECKER 2007); (2) die Kronenlänge nimmt mit zunehmender Konkurrenz ab (z. B. MÄKINEN et al. 2003) und (3) das Höhenwachstum und damit auch die Bonität wirken sich deutlich auf die astfreie Schaftlänge aus (z. B. MÄKINEN ET AL. 2003, HEIN et al. 2007).

Zur Astreinigung und Astmortalität von Nadelbäumen liegen zahlreiche Arbeiten vor (z. B. MÄKINEN und SONG, 2002; SEIFERT, 2003, KANTOLA et al. 2007, HEIN et al. 2007), im Falle der Laubbäume wurden bislang jedoch nur weniger Untersuchungen durchgeführt (z. B. MÄKINEN 2002; MÄKINEN et al. 2003, HEIN 2007,

HEIN und SPIECKER 2007). Die Gründe dafür liegen in der komplexeren Kronenarchitektur der Laubbäume. Gleiches gilt auch für den Einbau der Ästigkeit in Wachstumssimulatoren (z. B. NAGEL et al. 2003, SEIFERT 2003, WEISKITTEL et al. 2007). Die innere Ästigkeit von Laubbäumen wird zumeist vereinfacht geschätzt, indem Annahmen zur Schaftform mit statischen Modellen zum Kronenansatz oder der astfreien Schaftlänge kombiniert werden. Dies geschieht dabei zu Lasten der Genauigkeit der Schätzungen, da das Astwachstum und das Abfallen der Äste zwischen den einzelnen Ästen beträchtlich variiert und auch die Schaftform baumindividuell unterschiedlich ist.

Während die Astreinigung aus dem Blickwinkel der Ästigkeit (äußeren Ästigkeit, branchiness) betrachtet werden kann, soll in der vorliegenden Untersuchung der Prozess der Überwallung sowie Eigenschaften überwallter Äste (innere Ästigkeit, knottiness) untersucht werden. Die vorliegende Arbeit beschränkt sich dabei auf die Buche (*Fagus sylvatica* L.). Aus der Sicht der Holzqualität ist Buchenholz sehr geschätzt, jedoch ausschließlich wenn keine Äste vorhanden sind (s. dazu ERTELD und ACHTERBERG 1954). Des Weiteren wird die Astmortalität der Buche in kausalem Zusammenhang mit dem Auftreten des Buchenrotkerns gebracht (WERNSDÖRFER et al. 2005a, b). Dennoch gibt es kaum quantitative Studien zur Astreinigung an Buche und ihren Auswirkungen auf die innere Ästigkeit. Zusätzlich tendiert die aktuelle Buchenbewirtschaftung vermehrt zu weitständiger Erziehung (z. B. LEDER und HANKE 2005a, b). Größere Äste und breitere asthaltige Kerne können damit erwartet werden.

Die vorliegende Arbeit zielt auf die Entwicklung von Modellen zur inneren Ästigkeit, die potenziell einbaubar in einen Waldwachstumssimulator sind. Ein Simulator für Buche, SimCAP (OTTORINI und LE GOFF 2002) bietet als Prognoseergebnis den jährlichen Radialzuwachs des Schaftes, zur Position des Astes am Schaft und zum Astdurchmesser zum Zeitpunkt des Astabsterbens. Die eigentliche Überwallung jedoch erfolgt einige Jahre nach dem Absterben des Astes, zudem sind die sie beeinflussenden Faktoren im Falle der Buche immer noch nicht untersucht. Der Grünastanteil des überwallten Astes wird vom Schaftdurchmesser zum Zeitpunkt des Astabsterbens abweichen, auch die Dimension des Durchfallastes ist für die Buche völlig unbekannt. Ein einfaches Ableiten dieser Größe aus der Astansatzhöhe und durchschnittlichen Schaftkurven ist mit Unsicherheiten behaftet. Modelle zur allometrischen Beschreibung der einzelnen Attribute der überwallten Äste sind deshalb notwendig.

Als Arbeitshypothesen wurden getestet: (1) die Überwallungsdauer und das Ausmaß der inneren Ästigkeit hängen von Astattributen wie Astdurchmesser, der Dimension des Durchfallastes und dem Durchmesserwachstum des Schaftes ab. (2) Der Astansatzwinkel und die Dimension des Durchfallastes (totasthaltiger Anteil des asthaltigen Kerns) sind ebenfalls verknüpft mit verschiedenen Astattributen. (3) Die Ergebnisse erlauben die Rekonstruktion der Geometrie der inneren Ästigkeit als Bestandteil von Waldwachstumssimulatoren.

Material und Methoden

Die Daten für diese Arbeit entstammen von 21 permanenten waldwachstumskundlichen Versuchsflächen aus Südwestdeutschland, die in den Jahren 1969/70 (ALTHERR 1971) als Buchen-Durchforstungsversuch eingerichtet wurden (Varianten: optimale Grundflächenhaltung nach Assmann/Niederdurchforstung, Lichtwuchsdurchforstung nach Altherr/Freist mit Z-Baum Auswahl). Alle Bestände stammen aus Naturverjüngung. Diese Versuchsflächen waren wiederholt Gegenstand wissenschaftlicher Untersuchungen. Eine detaillierte Dokumentation nach 35 Jahren Versuchsdauer zu Aspekten der Astreinigung, der Holzqualität und Wertleistung findet sich in HEIN et al. (2007).

Auf allen Versuchsfeldern wurden zwei (auf zwei Feldern nur ein Baum) vor-, herrschende oder mitherrschende Buchen entnommen (keine beherrschten Bäume). Es wurden Baumalter, -höhe, Ansatzhöhe des untersten lebenden und toten Astes sowie der Brusthöhendurchmesser gemessen (bzgl. Abk. s. Tab. 1, bzgl. Datenbeschreibung s. Tab. 2). Der Brusthöhendurchmesser der Probenbäume variierte zwischen 27,6 und 69,0 cm (\bar{x} = 39,0 cm), die Baumhöhe lag zwischen 26,7 und 37,6 m (\bar{x} = 31,6 m) und das Baumalter belief sich auf 80 bis 114 Jahre. Der Kronenansatz (Def.: Ansatzhöhe des ersten lebenden Primärastes) befand sich zwischen 8,2 und 22,3 m (\bar{x} = 16,3 m), und damit fast 2,5 m höher als bei den Z-Bäumen aller Versuchsfelder (dazu: HEIN et al. 2007). Die Bäume der beiden Behandlungsarten unterschieden sich etwas: Die auf den Lichtwuchsvarianten entnommenen Bäume zeigten etwas größere Brusthöhendurchmesser, geringere hd-Werte und leicht niedrigere Kronenansätze (Tab. 2). Die Unterschiede in Baumhöhe und -alter sind vernachlässigbar gering.

Tab. 1: Erläuterung der Abkürzungen

Baumattribute		
Alter	Baumalter gemessen an Stockscheibe in 0,3 m Höhe	[1 y]
Kronenansatz	Kronenansatz, definiert als Ansatzhöhe des untersten grünen Primärastes	[0,1 m]
BHD	Brusthöhendurchmesser	[0,1 cm]
hd	h/d-Wert: Baumhöhe [m]/ BHD [cm] *100	[-]
Höhe	Baumhöhe	[0,1 m]
Astattribute		
AD	Durchmesser des überwallten Astes (zum Absterbezeitpunkt)	[1 mm]
AW	Astansatzwinkel	[1 °]
IRLU	mittlerer Radialzuwachs des Schaftes (1,3 m) zwischen YB und YO	[0,01 mm]
IRUEW	mittlerer Radialzuwachs des Schaftes (1,3 m) während UEWD	[0,01 mm]
UEWD	Überwallungsdauer (YO – YD)	[1 y]
TRK	Radius des totasthaltigen Teils des asthaltigen Kerns (“Durchfallast”)	[1 mm]
RRK	relative Position der Messung innerhalb RK	[%]
RK	Gesamtradius des asthaltigen Kerns	[1 mm]
Modellattribute		
p, t, b, r	Tiefstellung für Fläche, Baum, Ast und der relativen Position der Messung innerhalb des Gesamtradius des asthaltigen Kerns	-
a, b, c, d	Koeffizienten der festen Effekte	-
$\alpha, \beta, \gamma, \delta$	Varianzkomponente (zufälliger Effekte)	-
k, Φ	Dispersionsparameter (zur Berechnung der Varianz auf der Astebene)	-
E, E , E^2	mittlerer Fehler, mittlerer absoluter Fehler, mittlerer quadratischer Fehler	-

Unterhalb des Kronenansatzes wurden stammabwärts soweit Stammabschnitte entnommen, wie anhand der Rindennarben überwallte Äste erkannt werden konnten. Für jede Astnarbe wurde die absolute Höhe am Schaft notiert. Pro Baum wurden durchschnittlich 7 bis 39 ($\bar{x}=17,5$) Äste entnommen, die zwischen 3,0 bis 11,5 m ($\bar{x}=6,4$ m) unterhalb des Kronenansatzes reichten. Insgesamt standen 717 Äste an 41 Bäumen zur Verfügung.

Die Stammabschnitte wurden mit einem mobilen Sägewerk in radialer Richtung beginnend an der Ringnarbe jeden überwallten Astes so aufgetrennt, dass jeder Ast im Längsschnitt freigelegt wurde (siehe dazu auch FUJIMORI 1993, HEIN und SPIECKER 2007). Nach der Präparation der Schnittflächen (Schleifen mit Körnung 240) wurde das Entstehungs-, Absterbe- und das Überwallungsjahr mit einer Lupe (20facher Vergrößerung) astindividuell bestimmt. Da die Bestimmung des Absterbejahres bei natürlicher Astreinigung durch oft lange Absterbezeiträume schwierig ist, wurde zunächst das letzte Jahr bestimmt, in dem der Ast sicher noch gelebt hat. Danach wurde das erste Jahr bestimmt in dem der Ast sicher schon abgestorben war. Das für die weiteren Berechnungen verwendete Absterbejahr wurde aus dem Mittel beider Jahresangaben (Rundung auf volles Jahr) ermittelt. Zusätzlich wurde der Astdurchmesser und Ansatzwinkel zum Absterbezeitpunkt gemessen. Als Astansatzwinkel wurde der Vertikalwinkel gemessen, definiert durch die Achse des Schaftmarks, dem Schnittpunkt dieser mit dem Astmark und der Strecke zwischen dem Markschnittpunkt und dem Mittelpunkt des Astdurchmessers zum Absterbezeitpunkt. Der Astansatzwinkel ist damit der Winkel zum Absterbezeitpunkt. Der Gesamtradius des asthaltigen Kerns wurde in zwei Teile aufgeteilt: der Radius des festverwachsenen asthaltigen Kerns (weiß, tight knot) und der Radius des totasthaltigen Anteils des asthaltigen Kerns (braun, eingewachsener Totaststummel, loose knot) (Tab. 1, Tab. 3).

Tab. 2: Beschreibung der Baumstichprobe ($N_{\text{total}}=41$, $N_{\text{Niederdf.}}=18$, $N_{\text{ZB-Df.}}=23$), Abk.: Tabelle 1.

	Niederdf.		ZB-Df.			Niederdf.		ZB-Df.	
	min.–max.	\bar{x}	min.–max.	\bar{x}		min.–max.	\bar{x}	min.–max.	\bar{x}
Alter	80 – 112	102,4	85 – 114	103,4	B.höhe	26,7 – 37,6	31,2	29,1 – 35,6	31,9
BHD	27,7 – 60,0	35,1	32,0 – 69,0	42,7	K.ansatz	8,2 – 20,1	16,6	9,7 – 22,3	16,1
hd	62,7 – 106,6	91,1	51,6 – 96,3	76,9					

Tab. 3: Beschreibung der Aststichprobe ($N_{\text{total}} = 717$, $N_{\text{NiederDf.}} = 342$, $N_{\text{ZB-Df.}} = 375$); ($*N_{\text{Unterstichprobe}} = 296$, $N_{\text{Niederdf.}} = 139$, $N_{\text{ZB-Df.}} = 157$), Abk.: Tabelle 1.

	Niederdf.		ZB-Df.			Niederdf.		ZB-Df.	
	min.– max.	\bar{x}	min.– max.	\bar{x}		min.– max.	\bar{x}	min.– max.	\bar{x}
AD	5 – 92	27,2	7 – 74	24,3	UEWD	1 – 37	12,7	2 – 36	13,7
AW	15 – 65	38,1	19 – 73	40,4	TRK	4 – 88	24,7	3 – 151	27,7
AW _{ptb/} AW _{ptbr} *	0,37 – 1,85	1,04	,74 – 1,95	1,04	TRK/ RK	,06 – ,77	,27	,06 – ,97	,30
IRLU	1,2 – 4,1	1,9	1,2 – 4,1	2,1	RRK*	25 – 100	55,4	25 – 93,2	54,9
IRUEW	,9 – 4,7	1,9	1,1 – 4,4	2,3	RK	26 – 253	90,0	18 – 279	88,3

Zusätzlich wurde an einer zufällig ausgewählten Unterstichprobe ($N = 296$) der überwallten Äste auch der Astansatzwinkel in seinem longitudinalen Verlauf gemessen: an maximal drei Punkten, bei 25, 50 und 75 % des Gesamtradius des asthaltigen Kerns. Somit waren je Ast 3 (maximal 4, im Falle dass der Messpunkt bei 75 % näher zum Schaftmark lag als der Messpunkt des Astdurchmessers zum Absterbezeitpunkt) Astwinkelmessungen während des Astlebens vorhanden (im Durchschnitt 3,7 Astwinkel pro Ast an dieser Unterstichprobe). Der Astansatzwinkel zum Absterbezeitpunkt lag im Mittel bei 78,1 % des Gesamtradius des asthaltigen Kerns.

Stammscheiben wurden in 1,3 m Höhe am Schaft entnommen. Die jährlichen Radialzuwächse wurden als quadratisches Mittel der acht Zuwachsmessungen je Stammscheibe berechnet. Daraus wurde der mittlere Radialzuwachs während der Zeit zwischen Astentstehung, -absterben und -überwallung abgeleitet.

Statistische Analyse

Die vorliegenden Daten enthalten kategorielle Variablen (z. B.: Zählraten für die Jahre bis zur vollständigen Überwallung) wie auch metrisch skalierte Variablen (Gesamtradius des asthaltigen Kerns). Zudem weist das Datenset eine hierarchische Struktur auf: Äste geschachtelt in Bäumen, die wiederum in Feldern geschachtelt sind (nesting/clustering). In der statistischen Auswertung muss deshalb die Abhängigkeit der Beobachtungen Beachtung finden. Beide Aspekte können mittels generalisierter linearer oder nicht-linearer Modelle (AGRESTI 2002, SNIJDERS und BOSKER 2003, LITTELL et al. 2006) berücksichtigt werden.

Solche Daten können mit den Prozeduren GLIMMIX (SAS 2006) oder NLMIXED in SAS (SAS 2005) bearbeitet werden. Bei generalisierten linearen gemischten Modellen benutzt GLIMMIX jedoch nur die restricted-maximum-likelihood oder pseudo-likelihood Methode zur Parameterschätzung, wohingegen NLMIXED die full-maximum-likelihood (ML) Methode verwendet. In gemischten Modellen ist die ML-Schätzung besonders hilfreich, da hier die Modellselektion bei verschiedenen fixen Effekten auf likelihood-ratio Tests gestützt werden kann und zwar unabhängig von der Schachtelung der einzelnen Modelle ineinander (SNIJDERS und BOSKER 2003, VERBEKE und MOLENBERGHS 2000). Auch eine Modellauswahl zwischen verschiedenen Mittelwertstrukturen ist gestützt auf AIC Werte (AKAIKE 1973, BURNHAM und ANDERSON 2002, JOHNSON und OMLAND 2003) nur mit der ML-Schätzung erlaubt (VERBEKE und MOLENBERGHS 2000). Aus diesen Gründen wurden unsere linearen Modelle mit der (für nicht-lineare Prozesse entwickelten) Prozedur NLMIXED geschätzt. Dabei wurde auch die Schachtelung in drei Ebenen mit jeweils normalverteilten zufälligen Effekten berücksichtigt: Feld (p), Baum (pt) und Ast Effekts (ptb). Im Falle der Nicht-Signifikanz einer höheren Datenebene (z. B. Feld) wurde mit einem Zweiebenenmodell weitergerechnet. Im longitudinalen Modell zum Astansatzwinkel fand zur Berücksichtigung der Wiederholungseffekte das SAS-Makro %NLINMIX Verwendung (LITTELL et al. 2006).

Für Zählraten wird häufig ein Poisson log-lineares Model vorgeschlagen (AGRESTI 2002). Dieser Modelltyp weist jedoch den Nachteil auf, dass die Residualvarianz der untersten Datenebene als Funktion des Mittelwertes und damit unflexibler dargestellt wird (AGRESTI 2002, BOOTH et al. 2003). Die Modellierung von Daten mit Überdispersion (overdispersion) mit einem Standard-Poisson Model kann deshalb zu verzerrten Schätzern und Interpretationsschwierigkeiten führen. Ein Poisson Model mit integrierter Overdispersion als Alternative ist jedoch nur bei mäßiger Overdispersion angemessen (COX 1983). Die negativ-binomiale Alternative dagegen ermöglicht deutlich flexiblere Modellierung der Residualvarianzen und reduzierte überdies noch effizient die Gefahr von verzerrten Schätzern, da sie definitionsbedingt eine mögliche Overdispersion integriert. Overdispersion muss zudem auch in binomialen Modellen berücksichtigt werden.

Die Modelle zur Überwallungsdauer (negativ binomiales Model) und zum relativen Anteil des totasthaltigen Kerns (binomiales Model) enthalten aus den zuvor genannten Gründen einen Overdispersion-Parameter k bzw. Φ in der Varianzfunktion. Die Fehlervarianz ist deshalb $\mu + \mu^2/k$ für das Zählratenmodell bzw. $\Phi[\mu(1-\mu)]/n$ für das binomiale Modell, wobei μ den Mittelwert und n die Anzahl der Beobachtungen darstellt (McCullagh und Nelder 1999). Für das negativ binomiale Model wurde der Overdispersion-Parameter k direkt in der Prozedur NLMIXED

geschätzt. Für das binomiale Modell, wurde der Overdispersion-Parameter Φ in einem generalisierten linearen Model mit fixen Effekten über die Prozedur GENMOD geschätzt, der Wert $\Phi = 2.5284$ danach als Konstante nach NLMIXED übertragen.

Die Gesamtresiduen wurden durch die baum- und astweise Berechnung der besten linearen unverzerrten Schätzer (best linear unbiased predictors, BLUP's, SNIJDERS und BOSKER 1999) je Datenebene berechnet. Die BLUPs wurden als die Lösung der zufälligen Effekte je Ebene berechnet. Die Residualgraphiken stellen die ebenenspezifischen BLUPs auf Datenebene über dem entsprechenden Prädiktor oder dem vorhergesagten Wert dar.

Beim Modellaufbau wurden potenzielle fixe Effekte der Ast- und Baumebene zum .05 (α) Signifikanzniveau in das Endmodell aufgenommen. Zur Modellüberprüfung wurden folgende Fehlerstatistiken ausgehend von dem fixen (marginalen) Modellteil berechnet:

$$E = \sum (y_{ij} - \hat{y}_{ij}) / n \quad (F.1) \text{ mittlerer Fehler}$$

$$|E| = \sum |y_{ij} - \hat{y}_{ij}| / n \quad (F.2) \text{ mittlerer absoluter Fehler}$$

$$E^2 = \sum (y_{ij} - \hat{y}_{ij})^2 / n \quad (F.3) \text{ mittlerer quadr. Fehler}$$

wobei y_i die gemessene Beobachtung darstellt, \hat{y}_i den vorhergesagten Wert, und n die Anzahl der Beobachtungen (jeweils auf der Datenebene).

Die erklärte Varianz (predictive power) r^2 der Modelle wurde als quadriertes Korrelationsmaß zwischen der Zielgröße und dem marginalen Prädiktor auf der Datenebene (nicht auf Link-Ebene) berechnet (ZHENG und AGRESTI 2000):

$$r^2 = \left(\text{cor}(Y, \hat{Y}) \right)^2 \quad (F.4)$$

wobei Y die Beobachtung auf der Datenebene beschreibt und \hat{Y} den marginalen Prädiktor für Y unter Verwendung der festen Effekte X_i .

Zur Notation: Die Symbole $a/ b/ c/ d$ bezeichnen Parameterschätzer, $\alpha/ \beta/ \gamma/ \delta$ die Varianzen der zufälligen Effekte auf Baum- pt und Astebene ptb . γ_{ptb-CS} steht für die compound-symmetry Kovarianzstruktur der Wiederholungsmessungen beim longitudinalen Modell zum Astansatzwinkel.

Alle statistischen Analysen wurden mit SAS ausgeführt (SAS 9.1 2004; SAS 2005).

Ergebnisse

Überwallungsdauer

Die Überwallungsdauer ($UEWD$) wurde geschätzt mittels eines log-linearen negativ binomialen Modellansatzes (gamma Mischung von Poisson Prozessen). Die Überwallungsdauer zeigte sich abhängig vom Astdurchmesser (AD , *positiv*), dem mittleren Radialzuwachs während der Überwallungsdauer ($IRUEWD$, *negativ*) und dem Radius des totasthaltigen Kerns ("Durchfallast", TRK , *positiv*) (Tab 4):

$$\ln(UEWD_{ptb}) = a_0 + a_1 \ln(AD_{ptb}) + a_2 IRUEW_{ptb} + a_3 TRK_{ptb} + \alpha_{pt} + \alpha_{ptb} \quad (F.5)$$

Tab. 4: Parameterschätzer des Modells zur Überwallungsdauer (F. 5).

Parameter	Schätzer	se (s_x^-)	unteres KI	oberes KI	t-Wert	p > t
Feste Effekte						
a_0	1,5680	,1217	1,3220	1,8140	12,88	<,0001
a_1	,3242	,0347	,2540	,3943	9,34	<,0001
a_2	-,0695	,0342	-,1386	-,0003	-2,03	,0490
a_3	,0039	,0009	,0021	,0058	4,30	,0001
Zufällige Effekte						
α_{pt}	,0161	,0059	,0042	,0279	2,73	,0093
k	26,5160	4,2393	17,9511	35,0869	6,26	<,0001
Fehlerstatistik:	E: ,2640		E : 3,6904		E ² : 24,4172	

Weitere Baum- oder Astattribute waren nicht signifikant. Die Fehlerstatistiken (F. 1 – 3) und Residualplots wiesen auf eine unerklärte Reststreuung hin, jedoch ohne deutlich erkennbare Verzerrung. Der Anteil erklärter Varianz beträgt 17,6 %. Der Faktor k weist auf eine beträchtliche Overdispersion hin.

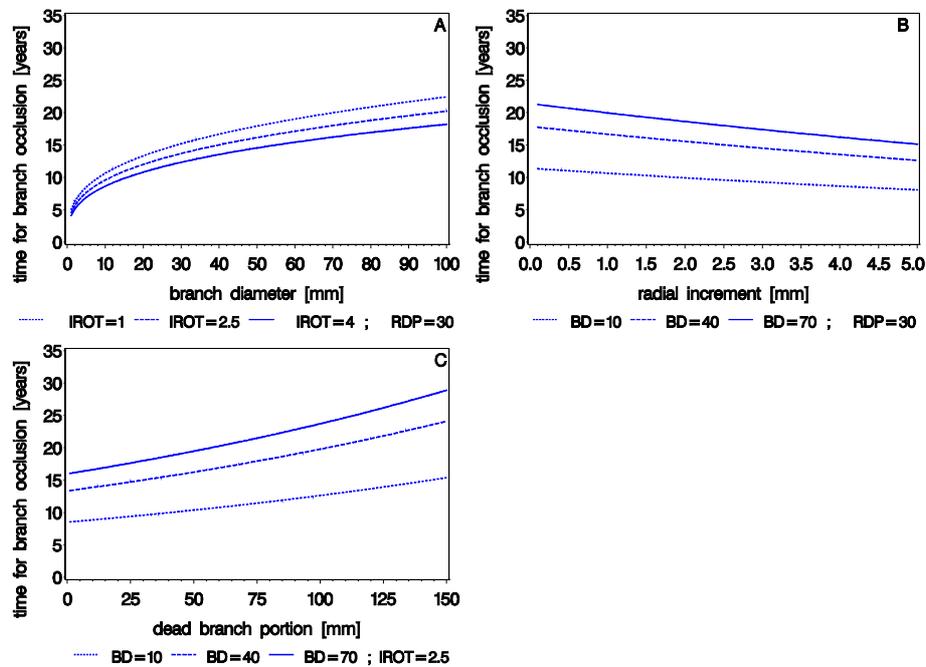


Abb. 1 (F. 5): (A): Simulierte Überwallungsdauer für drei Szenarien zum Radialzuwachs während der Überwallungsdauer (IRUEWD - IROT) und dem Radius des totasthaltigen Kerns des überwallten Astes (TRK, 30 mm) dargestellt über dem Astdurchmesser. (B) Sim. Überwallungsdauer für drei Szenarien des Astdurchmessers und einem Totastradius von 30 mm (TRK) dargestellt über dem Radialzuwachs während der Überwallungsdauer. (C) Sim. Überwallungsdauer für drei Szenarien zum Astdurchmesser und einem Radialzuwachs während der Überwallungsdauer von 2,5 mm dargestellt über dem Radius des totasthaltigen Kerns.

Gesamtradius des asthaltigen Kerns

Der Gesamtradius des überwallten Astes (RK) wurde mit Hilfe eines log-linearen Modells geschätzt. Die Zielgröße ist abhängig vom Astdurchmesser zum Absterbezeitpunkt (AD , positiv) und dem mittleren Radialzuwachs zwischen Astentstehung und Überwallung ($IRLU$, positiv):

$$\ln(RK_{ptb}) = b_0 + b_1 \ln(AD_{ptb}) + b_2 (IRLU_{ptb}) + \beta_{pt} + \beta_{ptb} \quad (F. 6)$$

Tab. 5: Parameterschätzer des Modells zum Gesamtradius des asthaltigen Kerns (F. 6).

Parameter	Schätzer	se (s_x)	unteres KI	oberes KI	t-Wert	p > t
Feste Effekte						
b_0	2,1342	,0805	1,9715	2,2970	26,50	<,0001
b_1	,5305	,0191	,4941	,5691	27,76	<,0001
b_2	,2956	,0302	,2346	,3566	9,79	<,0001
Zufällige Effekte						
β_{pt}	,0162	,0046	,0070	,0254	3,55	,0010
β_{ptb} (Residualfehler)	331,84	18,1315	295,2	368,49	18,30	<,0001
Fehlerstatistik:	E: 2,4231		E : 15,7595		E ² : 499,892	

Keine weiteren Attribute hatten einen signifikanten Einfluss (Tab. 5). Die Fehlerstatistiken zeigen zwar eine unerklärte Reststreuung, eine gerichtete Verzerrung konnte jedoch nicht beobachtet werden. Das Modell erklärt 52,2 % der Gesamtvarianz.

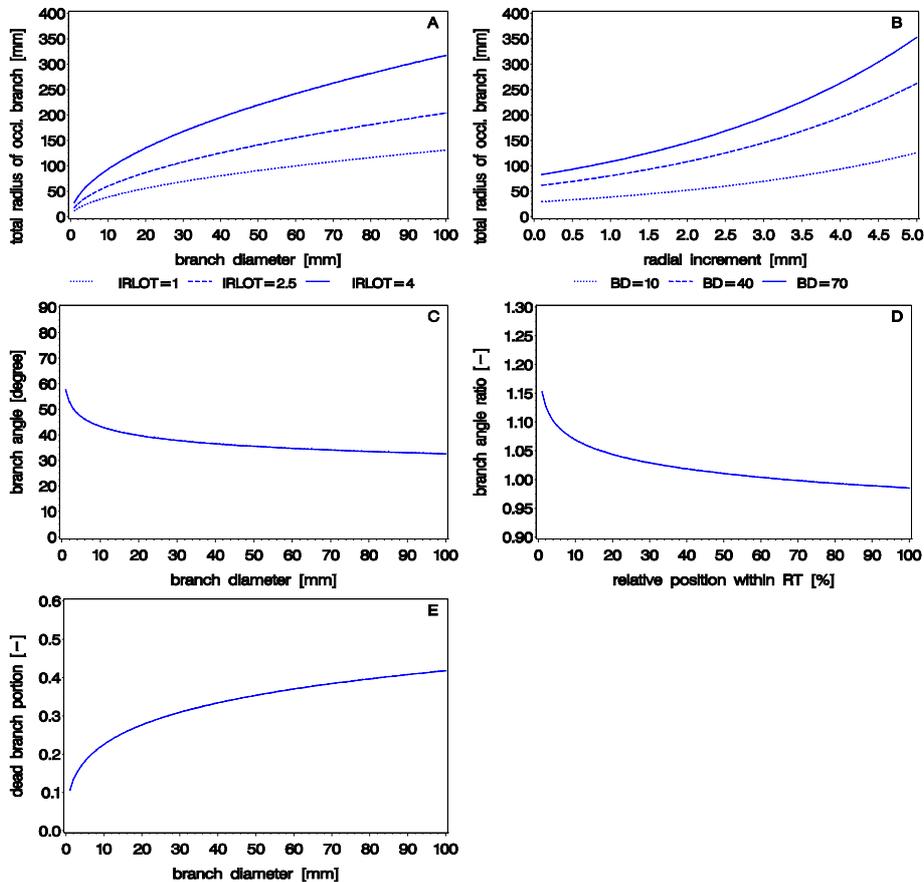


Abb. 2 (A): Simulierter Gesamtradius des asthaltigen Kerns für drei Szenarien des Radialzuwachses zwischen Astentstehung und -überwallung (IRLU) dargestellt über dem Astdurchmesser (F. 6). (B): Sim. Gesamtradius des überwallten Astes für drei Szenarien des Astdurchmessers (AD) dargestellt über dem Radialzuwachs zwischen Astentstehung und -überwallung (F. 6). (C): Sim. Astansatzwinkel zum Zeitpunkt des Astabsterbens dargestellt über dem Astdurchmesser (F. 7a). (D): Sim. Verhältnis von Astansatzwinkel zum Zeitpunkt des Astabsterbens und während der Astentwicklung dargestellt über der relativen Position innerhalb RK. (F. 7b). (E): Sim. relativer Totastanteil dargestellt über dem Astdurchmesser (F. 8).

Astansatzwinkel zum Absterbezeitpunkt

Der Astansatzwinkel zum Absterbezeitpunkt wurde mit einem log-linearen Modell bei normal verteilter Zielvariablen geschätzt. Der Astansatzwinkel zeigte sich abhängig vom Astdurchmesser. Mit zunehmendem Astdurchmesser (AD) nimmt der Astansatzwinkel ab:

$$\ln(AW_{ptb}) = c_0 + c_1 \ln(AD_{ptb}) + \gamma_{pt} + \gamma_{ptb} \quad (F. 7a)$$

Keine weiteren Baum- oder Astattribute zeigten einen signifikanten Einfluss. Residuenplots und Fehlerstatistiken (F. 1–3) zeigten eine deutliche unerklärte Reststreuung, jedoch ohne gerichtete Verzerrung. Das Modell erklärt nur 6,7 % der Gesamtstreuung.

Tab. 6a: Parameterschätzer des Modells zum Astansatzwinkel im Absterbejahr (Eq. 7a).

Parameter	Schätzer	se (s_x^-)	unteres KI	oberes KI	t-Wert	p > t
Feste Effekte						
c_0	4,0533	,0528	3,9466	4,1599	76,81	<,0001
c_1	-0,1237	,0163	-,1565	-,0908	-7,59	<,0001
Zufällige Effekte						
γ_{pt}	,0078	,0024	,0030	,0126	3,31	,0020
γ_{ptb} (Residualfehler)	61,6446	3,3574	54,8590	68,4301	18,36	<,0001
Fehlerstatistik:	E: ,1307		E : 6,6548		E ² : 73,1232	

Zeitliche Veränderung des Astansatzwinkels

Die zeitliche Veränderung des Astansatzwinkels wurde als Verhältnis zwischen dem Astansatzwinkel zum Absterbezeitpunkt und dem Astansatzwinkel an Messpunkten innerhalb des Gesamtradius des asthaltigen Kerns in einem linearen Modell abgebildet. Zur Berücksichtigung der Varianzheterogenität wurden die Beobachtungen invers varianzproportional gewichtet ($1/(AW_{ptb}/AIW_{ptbr})^2$): Mit zunehmender Distanz vom Stammmark nimmt der Astansatzwinkel ab, die Äste sitzen somit auch während ihrer Eigenentwicklung zunehmend steiler an.

$$\frac{AW_{ptb}}{AW_{ptbr}} = c_0 + c_1 \ln(RRK_{ptbr}) + \gamma_{ptb} + \gamma_{ptbr-CS} + \gamma_{ptbr} \quad (F. 7b)$$

Tab. 6b: Parameterschätzer des longitudinalen Modells zum Astansatzwinkel (F. 7b).

Parameter	Schätzer	se (s_x^-)	unteres KI	oberes KI	t-Wert	p > t
Feste Effekte						
c_0	1,1528	,0251	1,1035	1,2021	45,90	<,0001
c_1	-,0364	,0062	-,0486	-,0242	-5,87	<,0001
Zufällige Effekte					Z-value	p > Z
γ_{pt}	,0007	,0003	,0004	,0019	2,55	<,0053
$\gamma_{ptbr-CS}$,0018	,0004	,0010	,0026	4,49	<,0001
γ_{ptbr} (Residualfehler)	,0082	,0004	,0074	,0092	18,91	<,0001
Fehlerstatistik:	E: ,0272		E : ,0556		E ² : ,0128	

Keine Baumattribute hatten einen signifikanten Einfluss auf den Verlauf des Astansatzwinkels. Zwar zeigte sich ein zusätzlicher signifikanter Effekt des Gesamtradius des totasthaltigen Kerns (RK) auf den Verlauf des Astansatzwinkels, da sein Beitrag zu den simulierten Werten jedoch sehr gering war, wurde er nicht als Prädiktor verwendet. Als Endmodell wurde das einfachste Modell gewählt. Die Fehlerstatistiken (F. 1–3) weisen auf eine beträchtliche Reststreuung hin. Die erklärte Varianz beträgt 13,0 %.

Anteil des totasthaltigen Kerns

Der relative Totastanteil des Gesamtradius des asthaltigen Kerns (TRK/RK) wurde mit einem log-linearen Modell und binomial verteilter Zielvariablen geschätzt. Die Zielgröße („Durchfallast“) war positiv vom Astdurchmesser abhängig:

$$\ln \left[\frac{TRK_{ptb}}{RK_{ptb}} / \left(1 - \frac{TRK_{ptb}}{RK_{ptb}} \right) \right] = d_0 + d_1 \ln(AD_{ptb}) + \delta_{pt} + \delta_{ptb} \quad (F. 8)$$

Tab. 7. Parameterschätzer des Modells zum Totastanteil des asthaltigen Kerns (F. 8).

Parameter	Schätzer	se (s_x)	unteres KI	oberes KI	t-Wert	p > t
Feste Effekte						
d_0	-2,1355	,1801	-2,4996	-1,7715	-11,86	<,0001
d_1	,3917	,0531	,2844	,4991	7,38	<,0001
Zufällige Effekte						
δ_{pt}	,0612	,0184	,0240	,0983	3,33	,0019
Φ	2,5284					
Fehlerstatistik:	E: -,0027		E : ,0915		E ² : ,0145	

Die Fehlerstatistik weist auf eine beträchtliche Restvarianz hin. Die Residuenplots zeigten jedoch keine gerichtete Verzerrung. Das Modell erscheint deshalb akzeptabel. Die erklärte Gesamtstreuung ist gering (6,3 %). Der Overdispersion-Parameter Φ weist auf eine, verglichen mit der Binomialverteilung beträchtliche Overdispersion hin.

Diskussion

Überwallungsdauer und Optimierung der Schaftform

Die Überwallung ist ein wichtiges Maß zur Abschätzung der Dauer, während das Ast- und Stammholz äußeren Einflüssen wie Sauerstoff, Feuchtigkeit oder Pilzsporen ausgesetzt ist (SHIGO 1989). Eine lange Überwallungsdauer kann zum Auftreten von Verfärbungen oder Fäule im Schaft und damit zu Qualitätsverlusten führen. Der Überwallungsvorgang ist zudem ein wichtiger Prozess aus struktureller und funktioneller Sicht bezüglich des Ast-Schaftübergangs (MÜLLER et al. 2006). Da sich mit dem Absterben des Astes auch die Spannungen am Ast-Schaftübergang ändern, wurde der Vorgang des Überwallens abgefallener Äste mit Kerbspannungen an mechanisch beanspruchten Materialverbindungen verglichen (MATTHECK et al. 1990). Mittels kambialer Aktivität am Astloch werden die Kerbspannungen soweit verringert bis der vollständige Verschluss erreicht ist (MATTHECK 1998). Der Prozess der Überwallung ist dabei eine Folge der Optimierung von Form und Holzanatomie an der Ast-Schaftverbindungsstelle mit dem Ziel lokale Spannungsmaxima zu vermeiden (MATTHECK und KUBLER 1997, REUSCHEL 1999, MÜLLER et al. 2006). Spannungen an der Schaftoberfläche sind deshalb die eigentliche physiologische Ursache, die dem Überwallungsprozess nach natürlicher Astreinigung und Ästung zugrunde liegt.

Die Astüberwallung und innere Ästigkeit ist von großer Bedeutung für die Holzqualität und Holzsortierung (DIN-EN 1997). Dies gilt besonders bei großen Erlösunterschieden zwischen den einzelnen Sortimenten wie im Falle der Buche (SOULÈRES 1997a, b). Astfreies Holz mit schnell überwallenden Ästen ist deshalb ein attraktives Ziel der Wachstumssteuerung: mit zunehmendem Astdurchmesser und zunehmendem Ausmaß des Totaststummels steigt die Überwallungsdauer. Mit zunehmendem Radialzuwachs des Schaftes sinkt sie (Abb. 1). Die Simulationen über den gesamten Wertebereich des Datenmaterials zeigen jedoch einen größeren Einfluss des Astdurchmessers auf die Überwallungsdauer als der Einfluss des Radialzuwachses (Abb. 1). Der positive Zusammenhang zwischen der Überwallungsdauer und dem Radialzuwachs des Baumes bzw. der Konkurrenz ist bei Laubbäumen auch aus Arbeiten von MÄKINEN (2002) zu Birke sowie HEIN und SPIECKER (2007) zu Esche und Bergahorn bekannt. Astdurchmesser und Radialzuwachs des Schaftes beeinflussen somit die Überwallungsdauer in gegensätzlicher Richtung. Veränderungen der Überwallungsdauer sind somit ein Ergebnis der simultanen Veränderung beider Einflussgrößen. Eine Wachstumsteuerung nach dem Konzept zweiphasiger Pflegekonzepte versucht diese gegenläufigen Prozesse durch zeitliche Entkopplung zu erreichen.

Gesamtradius des asthaltigen Kerns

Der Gesamtradius des asthaltigen Kerns steigt mit zunehmendem Astdurchmesser und mittlerem Radialzuwachs des Schaftes zwischen Astentstehung und Überwallung (Abb. 2). Dicke Äste führen somit zu einem breiteren asthaltigen Kern als dünne Äste. Dies erlaubt nun die quantitative Abschätzung wachstumssteuernder Maßnahmen auf die innere Ästigkeit ausgehend von Parametern der äußeren Ästigkeit (z. B. zweiphasige Pflegekonzepte, SPIECKER et al. 2007).

Zeitliche Veränderung des Astansatzwinkels

Der Astansatzwinkel zum Absterbezeitpunkt des Astes nimmt mit zunehmendem Astdurchmesser (zum Zeitpunkt des Absterbens) ab (Abb. 2). Die longitudinale (d. h. über die astindividuelle Entwicklung hinweg gehende) Betrachtung des Astansatzwinkels zeigt, dass jeder Ast im mittleren Verlauf einen zunehmend steileren Winkel aufweist. Dabei sind die Winkelveränderungen besonders in frühen Entwicklungsstadien des Astes bemerkbar. Dies bedeutet, dass der Astansatzwinkel bei longitudinaler Betrachtung zunächst weniger steil ansitzend beginnt. Ein Absenken der Äste wie von Nadelbäumen (e.g. MÄKINEN et al. 2003) bekannt, ist bei Buche (wie auch bei Esche und Bergahorn, s. HEIN und SPIECKER 2007) nicht erkennbar. Beide Modelle zum Astansatzwinkel weisen somit auf einen wichtigen Prozess hin: Äste, die zum Zeitpunkt ihres Absterbens dicker als Vergleichsäste sind, sterben mit einem steileren Ansatzwinkel ab als diese. Unabhängig vom Astdurchmesser zum Zeitpunkt des Absterbens krümmen sich alle Äste im Laufe ihrer Entwicklung – jedoch besonders in jungem Stadium – leicht nach oben. Beide Modelle erklären jedoch nur einen geringen Anteil der Gesamtvarianz. Mögliche Ursachen sind die genetische Kontrolle des Astwachstums (e.g. ILSTEDT AND ERIKSON 1986), frühere Steiläste, Zwiesel sowie die Lage des Astes innerhalb der grünen Krone als auch die Bestandesstruktur (MÄKINEN et al. 2003; ROEH und MAGUIRE 1997).

Anteil des totasthaltigen Kerns

Der relative Anteil des totasthaltigen Kerns „Durchfallast“ steigt mit zunehmendem Astdurchmesser (Abb. 2). Der geringe Anteil erklärter Varianz kann als Hinweis auf Prozesse der natürlichen Astreinigung wie extreme Einzelereignisse wie Schnee, Wind oder der Kollision mit Durchforstungsbäumen gedeutet werden. Zudem sind auch Unterschiede im Holzabbau denkbar, die durch Präferenzen der holzzeretzenden Pilze vorgegeben werden und zu astindividuellen Variationen beitragen (z. B. verschiedenen Holzfeuchten je nach Astbeschattung) (s. dazu BUTIN und KOWALSKI 1990, 1986). Die allometrische Modellierung von Astattributen stößt hier offensichtlich an Grenzen.

Vergleich von Überwallung und innerer Ästigkeit von Buche und anderen Laubbaumarten

Zur inneren Ästigkeit bei Laubbäumen liegen nur wenige quantitative Untersuchungen vor (e.g. MÄKINEN et al. 2003, HEIN und SPIECKER 2007, NINGRE und COLIN 2007). Unsere Arbeiten deuten auf ein grundsätzlich ähnliches Verhalten der Buche im Vergleich mit anderen Laubbäumen hin. HEIN und SPIECKER (2007) konnten für Esche und Bergahorn nachweisen, dass auch hier der totasthaltige Radius des überwallten Astes zusammen mit dem Astdurchmesser positiv und der Radialzuwachs des Stammes während der Überwallungsdauer negativ mit der Überwallungsdauer korreliert ist. Dies stimmt auch mit den Ergebnissen von MÄKINEN (2002) zur Birke überein: mit zunehmender Bestandesdichte steigt die Überwallungsdauer. Baumartenunterschiede zeigen sich zwischen Buche einerseits und Esche und Bergahorn andererseits: bei diesen beiden Baumarten nimmt der relative Totastanteil des überwallten Astes mit zunehmendem Astdurchmesser ab. Als Erklärung sind Unterschiede im chemischen und anatomischen Holzaufbau denkbar. Dies könnte die Ursache für verschieden verlaufende Abbauvorgänge im Holz während des Verrottungs- und Abbruchprozesses des abgestorbenen Astes sein. (BUTIN und KOWALSKI 1990, 1986).

Geometrie des überwallten Astes und Modellanwendung

Die hier gezeigten Modelle lassen sich in Modellsysteme einbauen, die zur Prognose der Geometrie der inneren Ästigkeit und Überwallung bei Buche in Abhängigkeit von verschiedenen Strategien der Wachstumssteuerung verwendet werden. Für eine dreidimensionale Simulation wird die Position der einzelnen Äste entlang des Schaftes benötigt, ferner, der Astdurchmesser zum Absterbezeitpunkt sowie der zeitliche Verlauf des Radialzuwachses des Schaftes während des Baumlebens. Ein möglicher Wachstumssimulator ist SimCAP (OTTORINI und LE GOFF 2002, ein einzelbaumweiser, distanzabhängiger Waldwachstumssimulator) bislang parametrisiert für Rein- und Mischbestände aus Esche, Bergahorn und Buche. Die vorhergesagte Geometrie der inneren Ästigkeit erlaubt (auch zusammen mit der Residualstreuung als mögliche stochastische Modellkomponente) eine verbesserte Abschätzung der Stammholzqualitäten und nachfolgend der Produktausbeute in der Holzbe- und -verarbeitung.

Literatur

- AGRESTI, A.: An introduction to categorical data analysis. Wiley-Interscience, New York, 2002.
- AKAIKE, H.: Information theory and an extension of the maximum likelihood principle. Petrov B N: Proceeding of the Second International Symposium on Information Theory Budapest, Akademiai Kiado: 267-281, 1973.
- ALTHERR, E.: Wege der Buchenstarkholzproduktion. Festschrift zur 15. Hauptversammlung des Baden-Württembergischen Forstvereins und 100-Jahr Feier der Baden-Württembergischen Forstlichen Versuchs- und Forschungsanstalt Freiburg am 8.6.1971: 123-127, 1971.
- BOOTH, JG.; CASELLA, G.; FRIEDL, H.; HOBERT, JP.: Negative binomial loglinear mixed models. Statistical Modelling 3: 179-191, 2003.
- BURNHAM, KP.; ANDERSON, DR.: Model selection and multimodel inference: a practical information-theoretic approach. Springer, Berlin Heidelberg New York, 2002.

- BUTIN, H.; KOWALSKI, T.: Die natürliche Astreinigung und ihre biologischen Voraussetzungen - I. Die Pilzflora der Buche (*Fagus sylvatica* L.). *European Journal of Forest Pathology* 13: 322-334, 1983.
- BUTIN, H.; KOWALSKI, T.: Die natürliche Astreinigung und ihre biologischen Voraussetzungen - VI: Versuche zum Holzabbau durch Astreiniger-Pilze. *European Journal of Forest Pathology* 22: 174-182, 1990.
- COX, DR.: Some remarks on over-dispersion. *Biometrika* 70: 269-274, 1983.
- DIN-EN: Deutsche Norm: Laub-Rundholz, Qualitäts-Sortierung, Teil 1: Eiche und Buche, Deutsche Fassung EN 1316-1: 1997. Normenausschuss Holzwirtschaft und Möbel (NHM) im Deutsches Institut für Normung (DIN). 1997.
- ERTELD, W.; ACHTERBERG, W.: Narbenbildung, Qualitätsdiagnose und Ausformung bei der Rotbuche. *Archiv für das Forstwesen* 3: 577-619, 1954.
- FUJIMORI, T.: Dynamics of crown structure and stem growth based on knot analysis of a hinoki cypress. *Forest Ecology and Management* 56: 57-68, 1993.
- GARBER, SM.; MAGUIRE, DA.: Vertical trends in maximum branch diameter in two mixed-species spacing trials in the central Oregon Cascades. *Canadian Journal of Forest Research* 35: 295-307, 2005.
- GROTE, R.; PRETZSCH, H.: A Model for Individual Tree Development Based on Physiological Processes. *Plant Biology* 4: 167-180, 2002.
- HAAPANEN, M.; VELLING P.; ANNALA, ML.: Progeny trial estimates of genetic parameters for growth and quality trials in Scots pine. *Silva Fennica*. 31: 3-12, 1997.
- HASENAUER, H.: Dimensional relationships of open-grown trees in Austria. *Forest Ecology and Management* 96: 197-206, 1997.
- HAYWOOD, A.: Growth of advanced European beech trees in the transformation phase in the southern Black forest. Dissertation, Universität Freiburg i. Br., 2002.
- HEIN, S.: Natural and artificial pruning dynamics. In Spiecker H, Hein S, Thies M, Makkonen-Spiecker K, (Eds) Valuable broadleaved forests in Europe, European Forest Research Institute – Research Report. Brill Academic Publishers, Joensuu/ Finland, in print, 2007.
- HEIN, S.; LENK, E.; KLÄDTKE, J.; KOHNLE, U.: Z-Baum orientierte Auslesedurchforstung in Buche [*Fagus sylvatica* L.]: Auswirkungen auf Qualität, Sortenstruktur und Wertleistung. *Allgemeine Forst- und Jagdzeitung* 178:1-20, 2007.
- HEIN, S.; SPIECKER, H.: Comparative analysis of occluded branch characteristics for *Fraxinus excelsior* and *Acer pseudoplatanus* With Natural- and Artificial Pruning. *Canadian Journal of Forest Science*: in print, 2007.
- HOULLIER, F.; LEBANC, JM.; COLIN, F.: Linking growth modelling to timber quality assessment for Norway spruce. *Forest Ecology and Management* 74: 91-102, 1995.
- ILSTEDT, B.; ERIKSON, B.: Quality of intra- and interprovenance families of *Picea abies* (L.) Karst. *Scandinavian Journal of Forest Research* 1: 153-166, 1986.
- JOHNSON, JB.; OMLAND, KS.: Model selection in ecology and evolution. *Trends in Ecology and Evolution* 19: 101-108, 2004.
- RANTOLA, A.; MÄKELÄ, A.: Crown development in Norway Spruce (*Picea abies* (L.) Karst.). *Trees* 18: 408-421, 2004.
- KANTOLA, A.; MÄKINEN, H.; MÄKELÄ, A.: Stem form and branchiness of Norway spruce as a sawn timber - Predicted by a process based model. *Forest Ecology and Management* 241: 209-222, 2007.
- LEDER, B.; HANKE, U.: Qualitative Beschreibung eines 118-jährigen Rotbuchen-Reinbestandes aus Weitverband. *Forstarchiv* 76: 102-110, 2005a.
- LEDER, B.; HANKE, U.: Rotbuchen-Reinbestand aus Weitverband. *Allgemeine Forstzeitschrift/ Der Wald*: 708-711, 2005b.
- LITTELL, RC.; MILLIKEN, GA.; STROUP, WW.; WOLFINGER, RD.; SCHABENBERGER, O.: SAS System for mixed models. Cary, North Carolina, USA, 2006.
- MAGUIRE, DA.; MOER, M.; BENNET, WS.: Models for describing branch basal diameter and vertical distribution of primary branches in young Douglas-fir. *Forest Ecology and Management* 63: 23-55, 1994.
- MÄKELÄ, A.: A Carbon Balance Model of growth and self-pruning in trees based on structural relationships. *Forest Science* 43: 7-24, 1997.
- MÄKINEN, H.: Effect of stand density on the branch development of silver birch (*Betula pendula* Roth.) in central Finland. *Trees* 16: 346-353, 2002.
- MÄKINEN, H.; OJANSUU, R.; NIEMISTÖ, P.: Predicting external branch characteristics of planted silver birch (*Betula pendula* Roth.) on the basis of routine stand and tree measurement. *Forest Science* 49: 301-317, 2003a.
- MÄKINEN, H.; OJANSUU, R.; SAIRANEN, P.; YLI-KOJOLA, H.: Predicting branch characteristics of Norway spruce (*Picea abies* (L.) Karst.) from simple stand and tree measurements. *Forestry* 76: 525-546, 2003b.
- MÄKINEN, H.; SONG, T.: Evaluation of models for branch characteristics of Scots pine in Finland. *Forest Ecology and Management* 158: 25-39, 2002.
- MATTHECK, C.: Design in mature - searning from trees. Springer, Berlin Heidelberg New York, 1998.

- MATTHECK, C.; KÜBLER, H.: Wood - the internal optimization of trees. Springer, Berlin Heidelberg New York, 1997.
- MATTHECK, C.; HUBER-BETZER, H.; KEILEN, K.: Die Kerbspannungen am Astloch als Stimulanz der Wundheilung bei Bäumen. AFJZ 161: 47-53, 1990.
- MCCULLAGH, P.; NELDER, J.A.: Generalized linear models. Chapman & Hall/ CRC, Boca Raton, 1999.
- MÜLLER, U.; GINDL, W.; JERONIMIDIS, G.: Biomechanics of a branch - stem junction in softwood. Trees 20: 643-648, 2006.
- NAGEL, J.; ALBERT, M.; SCHMIDT, M.: BwinPro - Programm zur Bestandesanalyse und Prognose - Handbuch zur Version 6.2. Abteilung Waldwachstum, Niedersächsische Forstliche Versuchsanstalt, Göttingen, 2003
- NINGRE, F.; COLIN, F.: Frost damage on the terminal shoot as a risk factor of fork incidence on common beech (*Fagus sylvatica* L.). Annals of Forest Science 64: 79-86, 2007.
- OTTORINI, JM.; LE GOFF, N.: Etude de la dynamique des peuplements mélangés de Hêtre et de Frêne par modélisation et simulation. Fonctionnement et mise en œuvre du simulateur SimCAP pour le Frêne avec l'essai de Brouennes. Communication au Séminaire "Forêts hétérogènes" du GIP-ECOFOR / INRA-FMN, Avignon/ France: 25-27, 2002.
- PROULX, OJ.; GREENE, DF.: The relationship between ice thickness and northern hardwood tree damage during ice storms. Canadian Journal of Forest Research 31: 1758-1767, 2001.
- REUSCHEL, JD.: Untersuchungen zur Faseranordnung natürlicher Faserverbunde und Übertragung der Ergebnisse auf technische Bauteile mit Hilfe der Finite-Elemente-Methode. Dissertation, Forschungszentrum Karlsruhe GmbH, Karlsruhe, 1999.
- ROEH, RL.; MAGUIRE, DA.: Crown profile models based on branch attributes in coastal Douglas-fir. Forest Ecology and Management 96: 77-100, 1997.
- SAS: The GLIMMIX Procedure. SAS Publishing, Cary, 2006.
- SAS9.1: SAS/STAT 9.1 User's Guide. SAS Publishing, Cary, 2004.
- SCHMIDT, M.: Prognosemodelle für ausgewählte Holzqualitätsmerkmale wichtiger Baumarten. Dissertation, Universität Göttingen, Göttingen, 2001.
- SEIFERT, T.: Integration von Holzqualität und Holzsortierung in behandlungssensitive Waldwachstumsmodelle. Technische Universität München, Studienfakultät für Forstwissenschaft und Ressourcenmanagement: 314, 2003.
- SHIGO, AL.: A new tree biology. Shigo and Trees Associates, Durham, 1989.
- SNIJEDERS ,TAB.; BOSKER, R.J.: Multilevel analysis. SAGE Publications Ltd, London, 2003.
- SOULERES, G.: L'Évolution des prix de bois sur pied (1955 - 1995) Première partie: les principaux produits. Revue Forestière Française XLIX: 451-468, 1997a.
- SOULERES, G.: Les feuillus précieux - les prix des bois sur pied et leur évolution 1955 - 1995. Forêts de France 404: 2-8, 1997b.
- SPIECKER, H.; HEIN, S.; THIES, M.; MAKKONEN-SPIECKER, K. (Eds): Valuable broadleaved forests in Europe, European Forest Research Institute – Research Report. Brill Academic Publishers, Joensuu/ Finland: in print, 2007.
- VERBEKE, G.; MOLENBERGHS, G.: Linear mixed models for longitudinal data. Springer, New York Berlin Heidelberg, 2000.
- VESTØL, GI.; COLIN, F.; LOUBÈRE, M.: Influence of progeny and initial stand density on the relationship between diameter at breast height and knot diameter of *Picea abies*. Scandinavian Journal of Forest Research 14: 470-480, 1999.
- WATT, MS.; MOORE, JR.; MCKINLAY, B.: The influence of wind on branch characteristics of *Pinus radiata*. Trees 19: 58-65, 2005.
- WEISKITTEL, AR.; MAGUIRE, DA.; MONSERUD, RA., ROSE, R., TURNBLOM, EC.: Intensive management influence on Douglas fir stem form, branch characteristics, and simulated product recovery. New Zealand Journal of Forestry Science 36: 293-312, 2006.
- WEISKITTEL, AR.; MAGUIRE, DA.; MONSERUD, RA.: Response of branch growth and mortality to silvicultural treatments in coastal Douglas-fir plantations: Implications for predicting tree growth. Forest Ecology and Management: in print, 2007.
- WERNSDÖRFER, H.; CONSTANT, T.; MOTHE, F.; BADIA, MA.; NEPVEU, G.; SEELING, U.: Detailed analysis of the geometric relationship between external traits and the shape of red heartwood in beech trees (*Fagus sylvatica* L.). Trees 19: 482-491, 2005a.
- WERNSDÖRFER, H.; LE MOGUÉDEC, G.; CONSTANT, T.; MOTHE, F.; SEELING, U.; NEPVEU, G.: Approach to the estimation of red heart occurrence in *Fagus sylvatica* based on geometric relationships between branch scar development and knot dimensions. Scandinavian Journal of Forest Research 20: 448-455, 2005b.
- ZHENG, B.; AGRETI, A.: Summarizing the predictive power of a generalized linear model. Statistics in Medicine 19: 1771-1781, 2000.