

Simulation der Ausbreitung von Rotfäule im Fichtenstamm in Wechselwirkung mit dem Baumwachstum

Dr. Thomas Seifert, Lehrstuhl für Waldwachstumskunde, TU München

Abstract

A simulation model named RAM is introduced that is able to simulate the extent of decay caused by *Heterobasidion annosum s.l.* in stems of Norway spruce (*Picea abies* [L.] Karst). Since the model is connected with a position dependent single tree growth simulator it provides the possibility to simulate dynamically the spatial development of the decay in the stem. This includes rot diameter at stem base, rot height as well as the degree of decay and the form of the decay column in the stem. These variables are calculated depending on the single tree's growth behaviour. The models take into account two different phases of pathogen-tree interaction: Phase A, where the fungus grows unchallenged by the tree in the heart wood and phase B, with clear interactions, where the tree tries to hinder the fungus from colonizing the sapwood. This interaction implies also a feedback on height and diameter growth of the tree. The model is based on published data of other authors that cover several thousand trees, mainly in Germany. The ability of the model to simulated both feedback directions of an tree-pathogen interaction enables the user to work out management concepts based on scenario simulation. These concepts for pest management including an economic evaluation of planned measurements can pave the way for a concise decision support in forests that are affected by *H. annosum*.

1. Einleitung

Relevanz

Die Rotfäule der Fichte stellt nach der Astigkeit das wichtigste Qualitätskriterium von Fichtenrundholz dar (SCHUMACHER et al. 1997) und sorgt jährlich für enorme wirtschaftliche Verluste. Aufgrund der Holzzerstörung durch Basidiomyceten kommt es nicht nur zu einer gravierenden Wertminderung des Holzes (SEIFERT 2003), auch das Risiko von Windbruch und Schneedruck ist bei rotfaulen Fichten erheblich größer (BAZZIGHER und SCHMID 1969, STEYRER und TOMICZEK 1998). Weitere Schäden betreffen vor allem die höheren Aufarbeitungskosten, die beim Fällen, Sortieren und Verarbeiten entstehen (KATÓ 1969, JOHANN 1988) sowie die Verursachung ökonomischer Fehlinvestitionen, beispielsweise durch die Astung von Z-Bäumen, die später rotfaul werden. Insgesamt scheinen die von WOODWARD et al. (1998) angegebenen Verluste von 790 Millionen Euro pro Jahr für die Europäische Union in den damaligen Grenzen eher zu tief gegriffen, da in der Berechnung wie in den meisten Schadkalkulationen die Auswirkungen auf das Baumwachstum nicht einbezogen wurden. Insgesamt weiß man bemerkenswert wenig über die Einflüsse der Rotfäule auf das Wachstum der Bäume. Vor allem Untersuchungen aus dem fennoskandischen Bereich befassen sich mit diesen Fragestellungen (HENRIKSEN und JØRGENSEN 1952, ARVIDSON 1954, KALLIO und TAMMINEN 1974, BENDZ-HELLGREN und STENLID 1995, 1997). Dagegen ergaben die intensiven Bemühungen zur Quantifizierung der Rotfäule in Mitteleuropa, in deren Rahmen vor allem Ende der 1960er und Anfang der 1970er Jahre viele Grundlagen und Zusammenhänge der Pathogenese erarbeitet wurden, kaum verwertbare Hinweise auf ein Minderwachstum der Fichte in Folge von Rotfäulebefall. Lediglich einige Studien zur Änderung der Stammform bei Rotfäulebefall ergaben relevante Befunde wie SEIFERT (2003) in einer ausführlichen Literaturanalyse aufzeigte.

Anteil von *H. annosum* an den Stammfäulen

Da man von relativ spezifischen Wirt-Pathogen-Beziehungen ausgehen kann, muss man zwischen den Stammfäuleerregern unterscheiden. Der wichtigste Erreger an der Fichte ist der Wurzelschwamm *Heterobasidion annosum* [Fr.] Bref., der als Kosmopolit auf der gesamten Nordhalbkugel vorkommt und auch in Indien, Australien und Neuseeland nachgewiesen wurde. Der Basidiomycet befällt vor allem Koniferen, sein gesamtes bekanntes Wirtsspektrum erstreckt sich jedoch auf mehr als 200 Pflanzenarten. Nach Untersuchungen durch VON PECHMANN und VON AUFSESS (1971) gehen etwa 50 % aller Stammfäulen in Bayern auf das Konto dieses Erregers. Vor allem bei Kernfäulen, bei denen der Pilz in der Regel von Wurzel zu Wurzel übertragen wird ist der Anteil von *H. annosum* mit 70 % besonders hoch, während bei den Wundfäulen andere Pathogene wie *Armillaria spec.*, *Resinicium bicolor* oder *Stereum sanguinolentum* eine dominantere Rolle zu spielen scheinen.

Systematische Einordnung des Pathogens

In älteren Untersuchungen wurde der Wurzelschwamm als *Fomes annosus* bezeichnet, wobei man sich seit etlichen Jahren auf *Heterobasidion annosum* [Fr.] Bref. festgelegt hat. Während man früher von einer Art ausging, wurden in jüngerer Zeit so genannte Intersterilitätsgruppen (S-, P-, F-Typen) unterschieden, die sich in ihrer unterschiedlichen Befallsaggressivität für Fichten, Kiefern und Tannen unterscheiden. In aktuellen Arbeiten werden mittlerweile sogar unterschiedliche Arten ausgeschieden, wobei zwischen *H. annosum sensu lato* (wie er früher definiert war) und *H. annosum sensu stricto* differenziert wird. Letzterer steht allerdings für den früher als P-Typ bekannten Pilz, der vor allem Kiefern befällt. Der für die Fichte relevante S-Typ wird neuerdings als

Heterobasidion parviporum (Fr.) Niemela und Korhonen bezeichnet (SWEDJEMARK und KARLSSON 2006). Nachdem in alten Untersuchungen der Wurzelschwamm noch nicht in verschiedene Arten unterschieden wurde und die vorliegende Untersuchung vor allem auf solchen Daten aufbaut, soll im Folgenden vom Wurzelschwamm als *H. annosum* in *sensu lato* gesprochen werden, sofern nicht anders angezeigt.

Infektion und Ausbreitung

Der Wurzelschwamm kann über unterschiedliche Wege in den Baum eindringen. Die Primärinfektion erfolgt über Sporen, die durch Wunden am Wurzelhals oder am Stamm eindringen können. Besonders leicht gelingt es dem Pilz, sich in frischen Wurzelstöcken zu etablieren, da diese im Vergleich zu lebenden Bäumen ein geringes Abwehrpotenzial besitzen. Hat sich der Pilz erst in einem Stamm oder Wurzelstock festgesetzt, zersetzt er das Holz und kann über Wurzeln auch benachbarte Bäume befallen. Diese Sekundärinfektion findet an Wurzelverwachsungen (Symphysen) oder an eng aneinander liegenden Wurzeln statt. In der Regel ist dem Wurzelmyzel von *H. annosum* kein Wachstum im Boden möglich, da es dort gegenüber Antagonisten zu wenig konkurrenzkräftig ist.

Insbesondere die Verbreitungsmöglichkeit durch die Sporeinfektion von Stöcken erfuhr in den letzten Jahren erhöhte Beachtung, da sich durch das Aufbringen von Fungiziden bzw. von Sporen ökonomisch weniger schädlicher Antagonisten (z. B. *Phlebiopsis gigantea*) die Befallsraten deutlich absenken lassen. Es lag nahe, auch entsprechende Simulationsmodelle zu entwickeln, mit denen diese Ausbreitung im Bestand nachgebildet werden konnte und sich die Wirksamkeit von Bekämpfungsszenarien überprüfen ließ (MÖYKINNEN et al. 1998, 2000, MÜLLER 2002, PUKKALA et al. 2005). In der Regel wurden diese epidemiologisch ausgerichteten Modelle auch aus gutem Grund an Waldwachstumssimulatoren angebunden. Die plausible räumliche Bestandesnachbildung und deren zeitliche Entwicklung inklusive der Nachbildung von realitätsnahen Eingriffsszenarien stellen die Voraussetzung für die plausible Modellierung der Verbreitung des Pathogens im Bestand dar. Auch Rückkopplungseffekte der Fäule auf das Baumwachstum wurden dabei berücksichtigt (PUKKALA et al. 2005).

Die Simulation der Rotfäuleausbreitung im Stamm trat jedoch aufgrund des epidemiologischen Fokus dieser Modelle eher in den Hintergrund. Lediglich einfache Kegel wurden unterstellt, um die Ausbreitung der Fäule im Stamm zu beschreiben (MÖYKINNEN 1998, PUKKALA et al. 2005). Auf eine differenzierte Darstellung der Zersetzungsgrade wurde dabei verzichtet. Jedoch gerade die Form und Zersetzungsgrad drücken die Wirt-Pathogen-Interaktion aus und bilden die Voraussetzung für eine plausible Sortierung als Grundlage einer ökonomischen Bewertung. Hier setzt die vorliegende Untersuchung an.

Ziel der Untersuchung

Ziel der Untersuchung war die Erstellung eines Simulationsmodells zur Nachbildung der Rotfäuleausbreitung im Einzelstamm, wobei Interaktionsmöglichkeiten zwischen Baumwachstum und Pilzausbreitung explizit einbezogen werden sollten. Die Fäule sollte dabei in ihrer Form sowie in ihrem Zersetzungsgrad beschrieben werden. Als Grundlage sollten dabei publizierte Daten anderer Autoren dienen. Die Integration dieses Rotfäuleausbreitungsmodells in den einzelbaumorientierten Waldwachstumssimulator SILVA sollte Szenariorechnungen in Verbindung mit einem epidemiologischen Modell möglich machen. Damit sollte unter anderem untersucht werden, inwiefern es in Waldbeständen zu Konkurrenzverschiebungen zwischen gesunden und rotfäulebefallenen Bäumen kommt.

2. Modellgrundlagen

Einbindung in die Modellumgebung

Das entwickelte Rotfäuleausbreitungsmodell ‚RAM‘ wurde als Modul des einzelbaumorientierten abstandsabhängigen Waldwachstumssimulators SILVA (PRETZSCH 2002, PRETZSCH et al. 2002) konzipiert und in Borland DELPHI Pascal implementiert. Die Kommunikation mit SILVA ist in zwei Richtungen möglich: RAM kann einerseits auf relevante Wachstums- und Dimensionsgrößen der Bäume zurückgreifen, die in SILVA 2.3 berechnet werden. Andererseits kann RAM auch den Höhen- und Durchmesserzuwachs im Wachstumsmodell von SILVA modifizieren. Besonders wichtig ist die Kooperation mit einem weiteren Teilmodul von SILVA, nämlich dem epidemiologischen Rotfäuleausbreitungsmodell ‚RIM‘ (MÜLLER 2002). Dieses statistische Modell bestimmt, welcher Baum in einem Bestand zu einem bestimmten Zeitpunkt infiziert wird. Damit liefern RIM und der waldwachstumskundliche Teil von SILVA wichtige Eingangsinformationen für das im Folgenden vorgestellte Modell RAM, das die Rotfäuleausbreitung im Stamm und die Auswirkungen auf das Baumwachstum prognostiziert.

Datenbasis

Für die Modellentwicklung wurden keine neuen Daten erhoben. Stattdessen wurde auf umfangreiche Untersuchungen zurückgegriffen, die in einem Schwerpunkt der Deutschen Forschungsgemeinschaft in der damaligen BRD durchgeführt wurden (s. SEIFERT 2003). Diese Daten wurden durch weitere Daten aus der

Schweiz und einen schwedischen Datensatz ergänzt. Eine Übersicht der zur Modellierung verwendeten Daten ist in Tabelle 1 dargestellt. Die Datenbasis der einzelnen Modelle beruht auf Bestandesmittelwerten, die zum Teil kombiniert und neu ausgewertet wurden. Trotz intensiver Recherche konnten keine Originaldaten auf Einzelbaumbasis aufgetan werden.

Tabelle 1: Datengrundlage der einzelnen Modelle

Modell	Autor	Region	Bäume	Bestände
FD (Formel 1, 2)	VON PECHMANN et al. 1973	Bayern	863	9
	REHFUEHSS 1969, 1973	Baden-Württemberg	860	20
	ZYCHA 1967	Nordrhein-Westfalen, Niedersachsen, Hessen	1877	39
FH _{max} (FORMEL 4)	ZYCHA et al. 1970	Nordrhein-Westfalen, Niedersachsen, Hessen	956	17
	VON PECHMANN et al. 1973	Bayern	863	9
iFH (Formel 3)	Diverse Publikationen (Zusammenstellung siehe SEIFERT 2003)			
FG (Formel 6)	KATÓ 1967	Niedersachsen	930	-
ΔiH $\Delta iBHD$ (Formeln 11, 12)	BENDZ-HELLGREN, STENLID 1997	Schweden	68	Inventur

Grundannahmen der Modellierung

Der Modellierung liegt der Gedanke zugrunde, dass die Fäule den Baum nur in den seltensten Fällen direkt abzutöten vermag und dass auch der Pilz lange im Stamm überdauert, ohne abzusterben. Das bedeutet nach einem erfolgreichen Befall eine langjährige Koexistenz von Pilz und Baum, die zwangsläufig zu Interaktionseffekten führt.

H. annosum bildet typische Kernfäulen. Das bedeutet, die Holzersetzung schreitet, meist ausgehend von der Wurzel, im Stammzentrum voran und breitet sich nach oben und radial nach außen aus. Im Reifholz der Fichte findet keine Interaktion zwischen dem Pilz und dem Baum statt, da das Reifholz bereits abgestorben ist und der Baum dort keine Abwehrreaktionen einleiten kann. Sobald der Pilz bei der radialen Expansion nach außen jedoch auf lebende Zellen des Splintholzes trifft, versucht der Baum durch Abwehrmaßnahmen das Pilzwachstum zu hemmen und seine eigenen vitalen Gewebe im Splint und vor allem die des Kambiums zu schützen. Es ist bekannt, dass *H. annosum* Splintholz nur sehr langsam erschließen kann. Dies liegt unter anderem auch am Sauerstoffbedarf des Pilzes beim Holzabbau. Da die Holzersetzung durch Oxidationsreaktionen bewerkstelligt wird und auch baumeigene Abwehrsubstanzen in der Regel oxidativ abgebaut werden, bildet das Splintholz des Baumes mit seinem hohen Wasseranteil eine relativ starke Barriere (COURTOIS 1970, CWIELONG et al. 1993).

Daraus ergeben sich zwei Phasen bei der Fäuleausbreitung im Stamm, die unterschiedliche modelliert werden müssen: (A) eine Initialphase, in welcher die Fäule sich ohne Interaktion mit dem Baum ungehindert im Reifholz ausbreiten kann und (B) eine Phase fortgeschrittener Fäule, bei welcher der Pilz das Splintholz erreicht hat und die durch eine intensive Wirt-Pathogen-Interaktion geprägt ist. Eine weitere vereinfachende Grundannahme der Modellierung ist, dass die Fäule sich im Querschnitt kreisförmig und zentrisch ausbreitet. Dies trifft für einen Großteil der Fäulen zu, wie GRABER (1996) zeigen konnte.

3. Teilmodelle

Modellierung des Fäuledurchmessers am Stammfuß

Die Modellierung des Fäuledurchmessers fußt auf den Ergebnissen etlicher Autoren, die feststellen konnten, dass der prozentuale Flächenanteil der Fäule an der Querschnittsfläche am Abtrieb zwischen den Bäumen eines Bestandes mehr oder weniger konstant ist (ZYCHA und DIMITRI 1968, ZYCHA et al. 1970, von PECHMANN et al. 1973). Die genannten Autoren untersuchten ältere Fichtenbestände, in denen die Fäule bereits seit längerem etabliert war, so dass dort von einer fortgeschrittenen Fäule in Phase B ausgegangen werden kann. Das ‚Faulflächenprozent‘ FFP zeigte sich zwar sehr wohl abhängig von Standort (ZYCHA und ULRICH 1969, ZYCHA 1967a, REHFUESS 1969, 1973, von PECHMANN et al. 1973), allerdings nicht vom Bestandesalter (ZYCHA 1967b) oder der sozialen Stellung eines Baumes im Bestand (von PECHMANN et al. 1973). Dies belegten auch Querschnittsauswertungen mit den Werten unterschiedlicher Autoren (s. SEIFERT 2003).

Da die aus der Literatur verfügbaren Daten das mögliche Standortsspektrum bei weitem nicht abdeckten, aber trotzdem eine Standortssensitivität für das Modell gefordert war, wurde eine Eingabemöglichkeit für den Benutzer entwickelt, mit der er spezifisch für seinen Bestand ein typisches FFP vorgeben kann. Er erfasst eine repräsentative Baumzahl und ermittelt den Mittelwert und die Standardabweichung des FFPs bei fortgeschrittener Fäule. Diese Werte lassen sich in der Praxis zwanglos durch Aufnahmen an Durchforstungsbäumen oder im Rahmen der Holzernte ableiten. In der Simulation wird dann über einen stochastischen Prozess basierend auf einer Normalverteilung jedem befallenen Baum ein FFP zugewiesen. Werte um den Mittelwert sind entsprechend wahrscheinlicher und werden häufiger realisiert als Werte, die weiter davon entfernt liegen. Dieses baumindividuelle FFP behält jeder Baum in der Simulation bis zu seinem Tod bei.

Es bedarf nur einer simplen Umrechnung, um den Fäuledurchmesser in der Phase B bei fortgeschrittener Fäule aus dem FFP und dem Stammdurchmesser mit Rinde D [cm] am Abtrieb zu ermitteln. (Formel 1). Letzterer wird den Stammformkurven des Modells BDAT entnommen (KUBLIN und SCHARNAGL 1988), das in SILVA integriert ist.

$$FD_{\max} = (FFP / 100 \cdot D^2)^{0.5} \quad \text{Formel 1}$$

Dabei kann FD_{\max} [cm] als ein Äquivalent des Reifholzdurchmessers betrachtet werden.

Der Fäuledurchmesser in der Initialphase der Fäule FD_t [cm] wird proportional zur aktuellen Fäulehöhe FH_t [cm] nach Formel 2 geschätzt.

$$FD_t = FD_{\max} / FH_{\max} \cdot FH_t \quad \text{Formel 2}$$

Dabei gehen die maximale Fäulehöhe FH_{\max} und der maximale Fäuledurchmesser FD_{\max} einer Fäule in fortgeschrittenem Stadium als Formfaktoren ein.

Modellierung der Fäulehöhe

Die Modellierung folgt ebenso dem vorgestellten zweiphasigen Konzept. In der Initialphase A wird die Höhenausdehnung der Fäule FH_t [cm] als Funktion über die Zeit mit konstanter, empirisch ermittelter Wachstumsrate iFH [cm] modelliert (Formel 3). Die Zeit wird dabei als Intervall seit dem Eindringen der Fäule in den Stamm TI in Jahren beschrieben. Der Infektionszeitpunkt wird aus dem epidemiologischen Modell RIM übernommen.

$$FH_t = TI \cdot iFH \quad \text{Formel 3}$$

Für die Schätzung der Fäulehöhe im fortgeschrittenen Fäulestadium (Phase B) kommt ein lineares Regressionsmodell zum Einsatz, bei welchem das FFP und der Durchmesser am Abtrieb D [cm] als Variablen eingehen. Da nach aktuellem Wissensstand für die Phase B ein degressiv steigendes Kurvenverhalten angenommen werden muss, aber die Daten deutlich besser mit einem linearen Modell ausgeglichen werden konnten, wurde ein abschnittsweise definiertes, zusammengesetztes lineares Modell gewählt. Bei Faulflächenprozenten von 15 und mehr wird die FH_{\max} nach Formel 4 geschätzt. Dieser FFP-Bereich wird von empirischen Daten abgedeckt. Die Regressionsparameter b_1 und b_2 sind in Tabelle 2 aufgeführt. Abbildung 1 zeigt das Modellverhalten bei unterschiedlichen Stammdurchmessern am Abtrieb. Als Vergleich ist zusätzlich eine lineare Funktion von VON PECHMANN et al. (1973) basierend auf bayerischen Daten eingezeichnet. In Abbildung 2 sind die nach Formel 4 geschätzten Werte den Messwerten aus dem Parametrisierungsdatensatz gegenübergestellt.

$$FH_{\max} = b_1 \cdot D + b_2 \cdot FFP, \quad \text{für } FFP \geq 15 \quad \text{Formel 4}$$

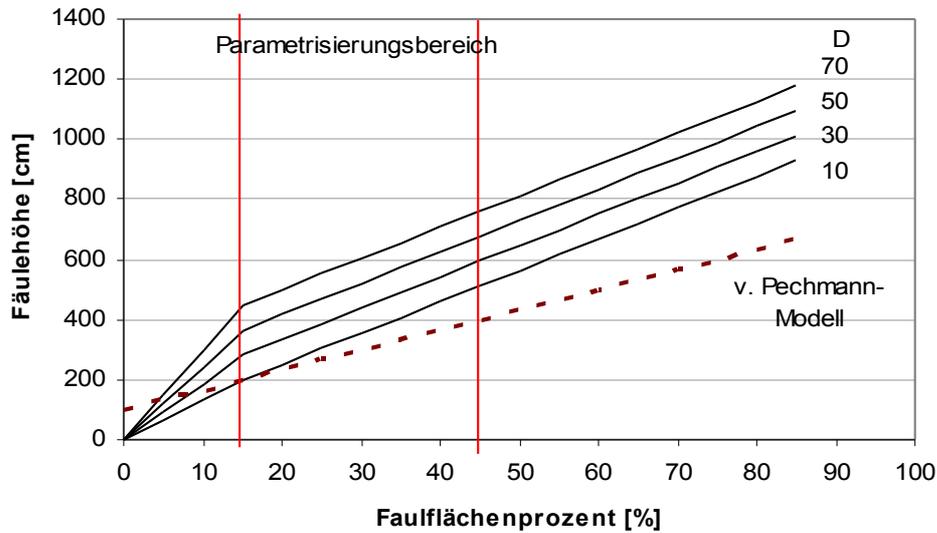


Abb. 1: Modell zur Schätzung der Fäulehöhe bei fortgeschrittener Fäule FH_{\max} in Abhängigkeit vom Faulflächenprozent FFP. Dargestellt ist die Sensitivität auf verschiedene Stammdurchmesser am Abtrieb. Zum Vergleich ist ein Modell von VON PECHMANN et al. 1973 gegenübergestellt.

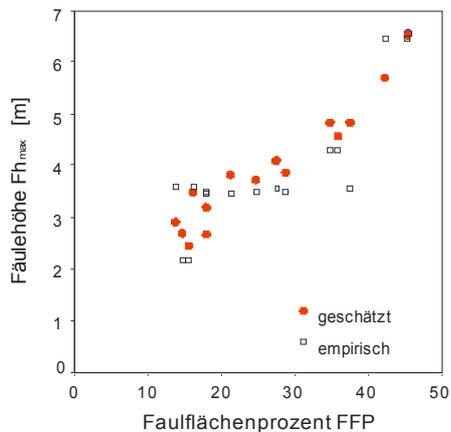


Abb. 2: Modellanpassung des Modells zur Schätzung der Fäulehöhe bei fortgeschrittener Fäule FH_{\max} in Abhängigkeit vom Faulflächenprozent FFP.

Der Parametrisierungsbereich der Funktion deckt Faulflächenprozent von 15 bis 45 ab. Für größere Faulflächenprozent wird die Gültigkeit von Formel 5 angenommen. Bei Faulflächenprozent, die kleiner als 15 sind, wird eine lineare Funktion nach Formel 6 so formuliert, dass sie genau links an die Funktion aus Formel 5 anschließt und dann im Nullpunkt mündet.

$$FH_{\max} = (b1 \cdot D) / (15 + b2) \cdot FFP \quad , \text{ für } 0 < FFP < 15 \quad \text{Formel 5}$$

Tabelle 2: Regressionsparameter der Teilmodelle in der Übersicht.

Parameter	Zugehörige Formel	Wert
b1	4 und 5	4,1640
b2	4 und 5	10,4290
d1	9	0,4520
d2	9	-0,2231
e1	10	0,1810
e2	10	-0,0487
f1	11	-0,4462
g1	12	-0,0974

Modellierung des Zersetzungsgrades

Die Modellierung des Zersetzungsgrades beruht auf Ergebnissen von KATÓ (1967), der einen Zusammenhang zwischen sukzessiven Fäulegraden und dem Fäuledurchmesser feststellen konnte. Der in der Originalarbeit von KATÓ kontinuierlich beschriebene Verlauf wurde diskretisiert, so dass den diskreten Fäulestufen jeweils ein Grenzdurchmesser der Fäule zugeordnet werden kann.

Folgende Fäuledurchmesser FD [cm] wurden für die Fäulegrade FG I bis FG IV definiert (Formel 6), die erstmals von ZYCHA (1962) definiert wurden.

Formel 6

FG I: verfärbt, keine strukturelle Holzveränderung	, bei FD < 11,02
FG II: Holzstruktur leicht angegriffen, noch nagelfest	, bei FD [11,02 – 27,04]
FG III: Holzstruktur deutlich angegriffen, nicht mehr nagelfest	, bei FD]27,04 – 51,11]
FG IV: Holzstruktur total kollabiert, oft nur noch ein Loch	, bei FD > 51,11

Modellierung der Fäuleform

Die Fäuleform wird nun unter Einbeziehung der bisher vorgestellten Modelle nachgebildet. Abbildung 3 zeigt schematisch die Beschreibung der Fäuleform im Stamm. Wichtige Modellgrundlage ist das Ergebnis von ZYCHA und DIMITRI (1968), nach dem die Fäule dann der Stammform folgt, sobald sie bereits einen fortgeschrittenen Zersetzungsgrad (FG III oder IV) erreicht hat. Dabei wird eine zentrische Fäule radialer Form unterstellt, wie sie für einen Großteil der von *H. annosum* befallenen Bäume typisch ist (WERNER 1971, GRABER 1996).

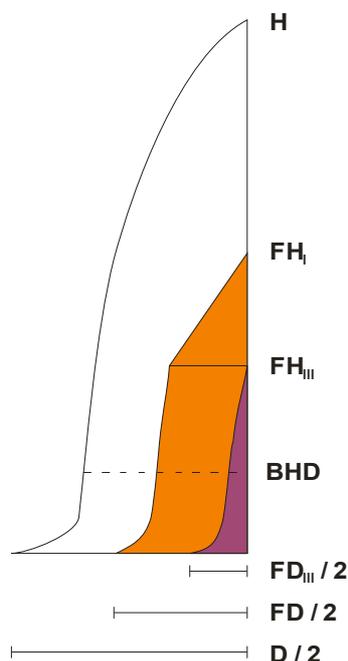


Abb. 3: Schematische Darstellung der Fäuleform im Stamm. Der Übersicht halber ist in der Darstellung nur zwischen Zonen mit Fäulegrad I (nur verfärbt) und Zonen mit Fäulegrad III (nicht mehr nagelfest) unterschieden. FH_I bzw. FH_{III} stehen für die Fäulehöhe, die der jeweilige Zersetzungsgrad erreicht hat.

Während der Simulation wird geprüft, ob der entsprechende Grenzdurchmesser für den Fäulegrad III FD_{III} am Stammfuß bereits überschritten ist (Formel 7).

$$FD_{III} = FD - 27,04 \quad \text{Formel 7}$$

Im folgenden Schritt wird die Höhe des von der Fäule mit dem Fäulegrad III oder mehr (FG_{III}) betroffenen Stammstücks in cm proportional zum Fäuledurchmesser der Stufe III (FD_{III}) ermittelt (Formel 8)

$$FH_{III} = FD_{III} / FD \cdot FH \quad \text{Formel 8}$$

Dabei ist FH die aktuelle Höhe der gesamten Fäule [cm]. Oberhalb von FH_{III} wird die Fäule als initial angenommen und durch einen Kegel definiert. Unterhalb von FH_{III} folgt die größte Fäuleausdehnung (Fäulegrad FG_{I}) der Stammform, die der Baum zu früheren Wachstumsperioden innehatte. Dabei wird angenommen, dass der Pilz das Holz sukzessive Jahrring für Jahrring erschließt. Die Jahrringkurven zur Ableitung der Fäuleform werden wiederum aus SILVA bezogen. Die Form der Bereiche, die von stärkerer Zersetzung betroffen sind, werden durch Subtraktion der in Formel 6 ermittelten Grenzdurchmesser für die jeweiligen Fäulegrade FG_{II} bis IV vom Fäuledurchmesser des FG_{I} ermittelt. Dieser Ansatz ermöglicht eine Interaktion von Stammform und Fäuleform während des Stammwachstums, wie sie für die Phase B (fortgeschrittene Fäule) typisch ist.

Modellierung der Auswirkungen auf das Baumwachstum

Die Auswirkungen von Stammfäulen auf das Baumwachstum wurden anhand von schwedischen Daten (BENDZ-HELLGREN und STENLID 1997) modelliert, da keine Informationen aus mitteleuropäischen Untersuchungen verfügbar waren. Auf der Basis publizierter Datenpunkte wurden nichtlineare Funktionen abgeleitet, mit denen die prozentuale Minderung des Höhen- und Durchmesserwachstums (ΔH und ΔBHD) seit dem Eindringen der Fäule in den Stamm beschrieben werden. Dabei entspricht ein Wachstum von 100 % dem Wachstum von ungeschädigten Fichten. Formel 9 und Formel 10 zeigen die resultierenden quadratischen Polynome des Regressionsausgleichs. Die Parameter sind in Tabelle 2 zusammengefasst.

$$\Delta H = d2 \cdot TH_{dep}^2 + d1 \cdot TH_{dep} \quad \text{Formel 9}$$

$$\Delta BHD = e2 \cdot TD_{dep}^2 + e1 \cdot TD_{dep} \quad \text{Formel 10}$$

TH_{dep} bzw. TD_{dep} repräsentieren dabei die Zeit, seit dem die Zuwachsdepression der Höhe bzw. des Brusthöhdurchmessers wirksam wird. Anhand der Abbildungen 4 und 5 wird deutlich, dass das Höhenwachstum stärker zurückgeht als das Durchmesserwachstum.

Durch Ableitung von Formeln 9 und 10 ergeben sich die verminderten jährlichen Zuwächse ausgedrückt in Prozent eines gesunden Baums (Formel 11 und Formel 12).

$$\Delta iH = f1 \cdot TH_{dep} + d1 \quad \text{Formel 11}$$

$$\Delta iBHD = g1 \cdot TD_{dep} + e1 \quad \text{Formel 12}$$

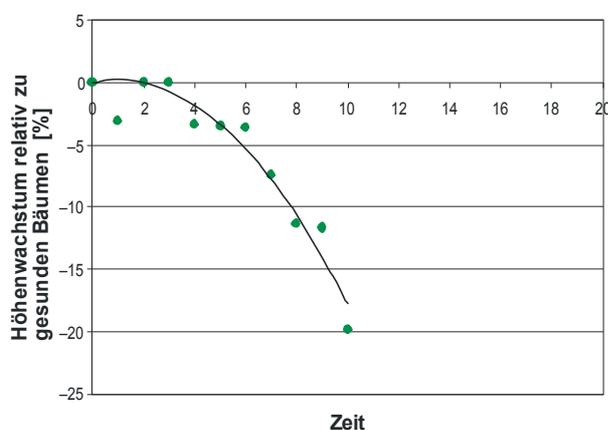


Abb. 4: Auswirkungen der Fäule auf das Höhenwachstum

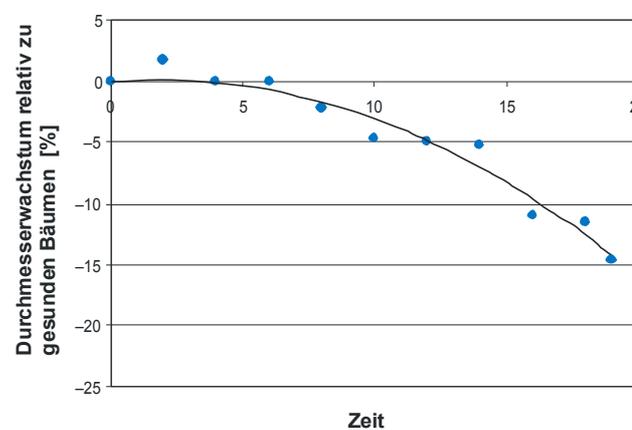


Abb. 5: Auswirkungen der Fäule auf das Durchmesserwachstum

Die Modelle ergeben nach 225 bzw. 1028 Jahren unplausible negative Minderzuwächse. Nach der entsprechenden Zeit wird der Zuwachsverlust im Programm auf 100 % gesetzt, um unplausible Schätzungen zu vermeiden. Diese Prognosezeiten werden allerdings in der Simulation nie erreicht.

4. Simulationsergebnisse

Szenariodefinition

Es wurden zwei Szenarios entworfen. Bei der Simulation des Szenarios A wurden wurde ein 18-jähriger Fichtenreinbestand mit 1950 Bäumen pro Hektar bis zu einem Alter von 128 Jahren fortgeschrieben. Als Standort wurde ein guter Fichtenstandort in Bayern vorgegeben, auf dem ein starker Befall mit Rotfäule unterstellt wurde, ausgedrückt durch mittlere Faulflächenprozentage von 60 bei einer Standardabweichung von 15. In der Simulation wurde eine moderate Niederdurchforstung in 5-jährigem Turnus durchgeführt. Die Simulation wurde dabei zehnfach wiederholt, die Werte wurden gemittelt, um zufällige Abweichungen aufgrund von stochastischen Effekte in den Modellen SILVA, RIM und RAM zu vermeiden. Das Szenario A soll vor allem die Möglichkeiten des Rotfäuleausbreitungsmodells RAM aufzeigen, um die Fäuleanteile auf Einzelbaum- und Bestandesebene zu beschreiben. Ein dritter Aspekt zielt auf die Nachbildung der Auswirkungen der Fäule auf das Baumwachstum. Die vom epidemiologischen Modell RIM simulierte Anzahl an rotfäulebefallenen Bäumen im Bestand ist in Abb. 6. dargestellt.

Im Szenario B wurde ein Schwerpunkt auf die ökonomischen Konsequenzen der Rotfäule gelegt: Ein 63-jähriger Fichtenreinbestand wurde um 40 Jahre fortgeschrieben. Die Stammzahl wurde in diesem Zeitraum von 669 auf 466 verringert. Durch die moderaten Niederdurchforstungseingriffe, wie sie z.B. in weiten Bereichen des Kleinprivatwaldes typisch sind, stieg die Grundfläche von 53 auf 73 m² an. Ein moderater Rotfäulebefall mit einem Faulflächenprozent von 35 bei einer Standardabweichung von 10 wurde vorgegeben.

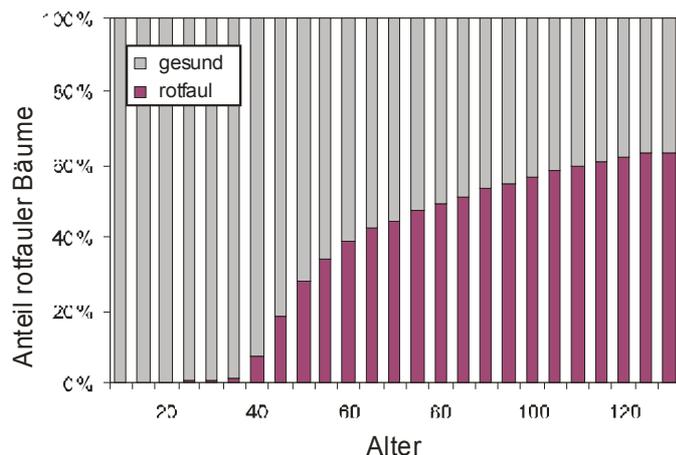


Abb. 6: Simulationsergebnis des epidemiologischen Modells RIM (MÜLLER 2002). Dargestellt ist die Zunahme des Anteils rotfäuler Bäume im Bestand mit steigendem Baumalter.

Die Ergebnisse der Wachstums und Rotfäulesimulation wurden mit dem Programm SILVSORT weiterverarbeitet, das eine optimale Sortimentsausformung von Rundholz ermöglicht, indem es Qualitätsgrößen und die Dimension des Stammes nach Rundholzsortierregeln mit Preisvorgaben verschneidet und die Stammeinteilung über einen genetischen Algorithmus optimiert (SEIFERT 2003).

Szenario A: Ergebnisse auf Einzelbaumniveau

Wie in Abb. 7 exemplarisch für einen stark befallenen Baum dargestellt, ist es mit dem Modell RAM möglich die Fäuleform unterschiedlich stark zersetzter Bereiche im Stamm zu quantifizieren und darzustellen. Es ist deutlich zu sehen wie sich die Fäule mit zunehmendem Baumalter ausbreitet. Im Alter 98 hat der vom Fäulegrad FG I betroffene Bereich bereits 7 m erreicht, während der stärker betroffene Bereich, der nicht mehr nagelfestes Holz enthält etwa 2,1 m hoch reicht (FH_{III}). Gut sichtbar sind zudem die Auswirkungen der Fäulephase A und B auf die Fäuleform. Während die Fäule (FG I) unterhalb der FH_{III} der Stammform folgt (fortgeschrittene Fäule der Phase B), wird sie oberhalb der FH_{III} durch einen Kegel nachgebildet.

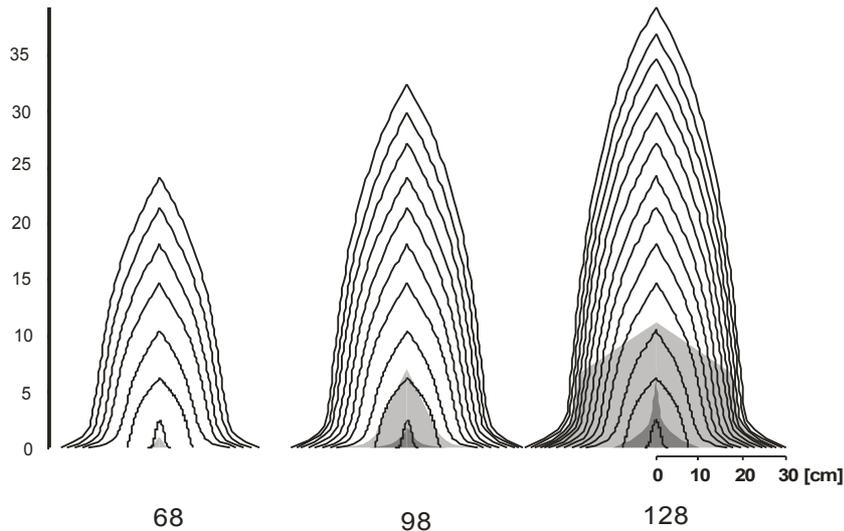


Abb. 7: Verlauf der Fäuleentwicklung als Simulationsergebnis von RAM, beispielhaft dargestellt an einer Fichte mit starkem Fäulebefall im Alter von 68, 89 und 128 Jahren. Auf der Y-Achse ist die Höhe in Metern angegeben.

Aufgrund des durchgehend räumlichen Modellansatzes bei der Nachbildung von Stammkörper und Fäule ist die Voraussetzung für eine virtuelle Sägesimulation gegeben. Für jeden Einzelbaum liegen zudem ausführliche Informationen über die Entwicklung der Fäule vor (Abb. 8 und Abb. 9)

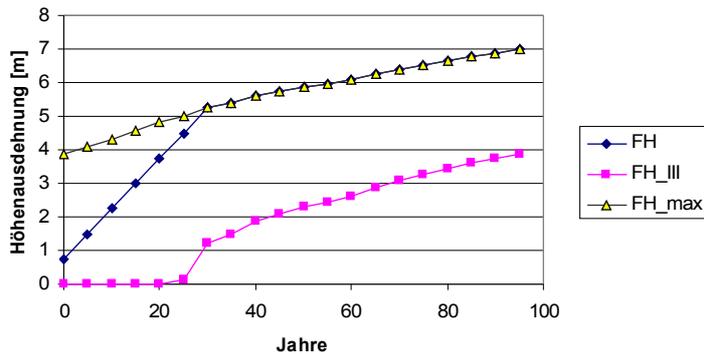


Abb. 8: Am Beispiel eines Baumes dargestellte Entwicklung der Fäulehöhe. Deutlich ist der initiale ungebremste Anstieg der Höhenentwicklung (FH) zu beobachten, bevor die fortgeschrittene Fäulephase erreicht ist und die Höhenentwicklung der Kurve von FH_{max} folgt.

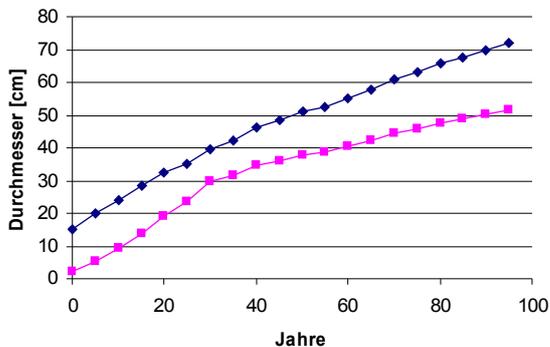


Abb. 9: Am Beispiel eines Baumes dargestellte Entwicklung des Fäuledurchmessers (Fäulegrad I) und des Brusthöhendurchmessers (BHD).

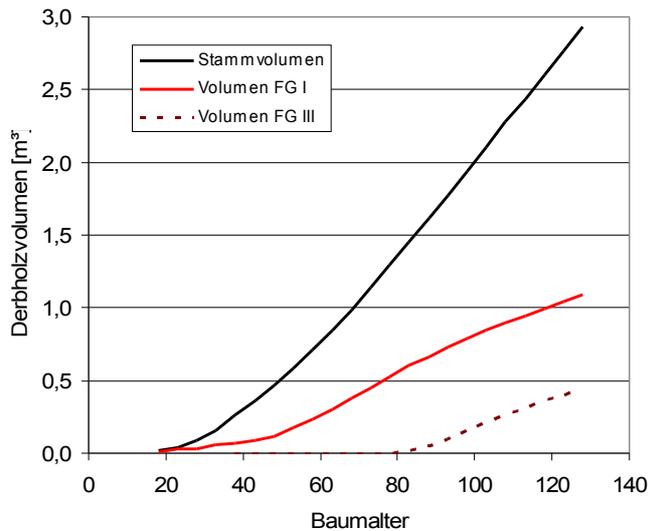


Abb. 10: Entwicklung des Derbholzvolumens des Stammes, des verfärbten Fäulebereichs (FG I) sowie des nicht mehr nagelfesten Bereichs (FG III).

Die erzielten Ergebnisse der Höhengausdehnung der Fäule sind vergleichbar mit Werten wie sie KATÓ (1967) und WERNER(1971) bei stark befallenen Beständen beschreiben.

Szenario A: Ergebnisse auf Bestandesniveau

Die Bestandeswerte zeigen beispielsweise den Verlauf des mittleren Stammvolumens, das von Fäule betroffen ist, als Ergebnis der Aggregation der Einzelbaumergebnisse (Abb. 10). Berücksichtigt sind hier nur faule Stämme. Durch die dynamische Simulation lässt sich erkennen, wie sich auf dem vorliegenden Standort das Stammvolumen im Vergleich zum Fäulevolumen entwickelt. Im vorgegebenen Szenario wird eine schnellere Volumenzunahme des Stammes im Vergleich zur Fäule vorhergesagt.

Ein weiterer wichtiger Aspekt der Bestandesbetrachtung betrifft die Folgen von Fäule auf das Baumwachstum. Bei dem vorgestellten Simulationsansatz wird darauf gesetzt, dass SILVA die Wachstumsverhältnisse in Abhängigkeit von der Konkurrenz plausibel wiedergibt, so dass sich fäulebedingte Abweichungen identifizieren lassen. In der Simulation wurde allen Bäumen mit einem Fäulegrad von mindestens FG III (Splintholz ist erreicht) ein Minderwachstum entsprechend der Formeln 11 und 12 unterstellt. Die Infektionszeitpunkte wurden aus dem Modell RIM übernommen.

Die Simulationsrechnungen zeigten, dass dominante Bestandesmitglieder aufgrund größerer Wurzelradien höhere Wahrscheinlichkeiten einer Infektion ausgesetzt waren. Es ist zudem bekannt, dass dominante Bäume höhere Zuwachsraten leisten als Bäume niedrigerer sozialer Klassen (z.B. WIPFLER et al. 2005). Deshalb musste der Stammdurchmesser in eine vergleichende Analyse mit einbezogen werden, wenn gesunde und kranke Bäume miteinander verglichen werden sollten. Um Verzerrungen der Ergebnisse zu vermeiden wurde ein Pärchenvergleich durchgeführt, bei dem Bäume eines ähnlichen Durchmessers (Toleranz $\pm 0,5$ mm) und einer ähnlichen Höhe (Toleranz $\pm 1,0$ m) verglichen wurden. Zusätzlich sollte sich das Wachstum während der letzten 15 Jahre vor der Infektion nicht wesentlich zwischen rotfäulebefallenen und gesunden Bäumen unterscheiden. Es konnten schließlich 148 Pärchen ausgewählt werden.

Die rotfaulen Bäume wiesen erwartungsgemäß ein Zurückbleiben im Durchmesser und der Höhe auf. Die durchschnittliche Höhe der befallenen Bäume ging sogar zurück, was auf ein erhöhtes Mortalitätsrisiko hindeutet. Ihre Kronenlänge war im Vergleich zu den gesunden Bäumen kürzer, während interessanter Weise in der Simulation keine Auswirkung auf die Kronenbreite festzustellen war. Die Berechnung des Durchmesserzuwachses zeigte ein klares Abfallen der befallenen Individuen (Abb. 11). Ein Vergleich der Konkurrenzierung mittels des in SILVA verwendeten Konkurrenzindex KKL (PRETZSCH 2002) lässt erkennen, dass rotfaule Fichten im Simulationsverlauf zunehmend stärkeren Konkurrenzsituationen ausgesetzt waren als gesunde (Abb. 12). Diese Ergebnisse illustrieren die Folgekosten, die sich für den Baum durch den Befall mit Rotfäule ergeben.

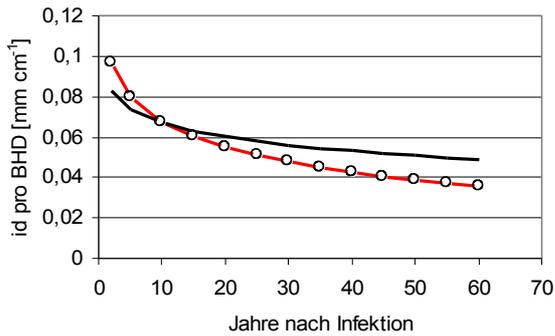


Abb. 11: Vergleich des relativen Zuwachses zwischen rotfaulen (gepunktet) und gesunden Fichten

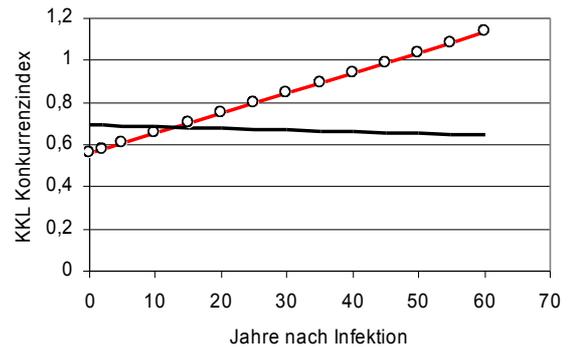


Abb. 12: Vergleich der Konkurrenzierung zwischen rotfaulen (gepunktet) und gesunden Fichten

Szenario B: Konsequenzen für die Sortenstruktur und den Ertrag

Das Ergebnis der Sortierung zum Abtriebszeitpunkt nach der europäischen Rundholznorm EN1927-1 zeigte auffällige Unterschiede, je nachdem ob die Rotfäule in der Simulation berücksichtigt wurde oder nicht (Abb. 13). Ein großer Anteil der ursprünglich als Qualitätsklasse B eingestuften Sortimente verschob sich nach Qualitätsklasse C, wenn die Rotfäule bei der Sortierung berücksichtigt wurde. Auch der Anteil des Industrieholzes normaler Qualität wurde geringer.

Dies schlug sich entsprechend im Ertrag nach Abzug der Erntekosten nieder. Während ohne die Berücksichtigung von Fäule der Erlös 64 760 € gewesen wäre führte die Berücksichtigung der Fäule bei der Simulation zu einer Reduktion des Erlöses um fast 48 % auf 43 820 €.

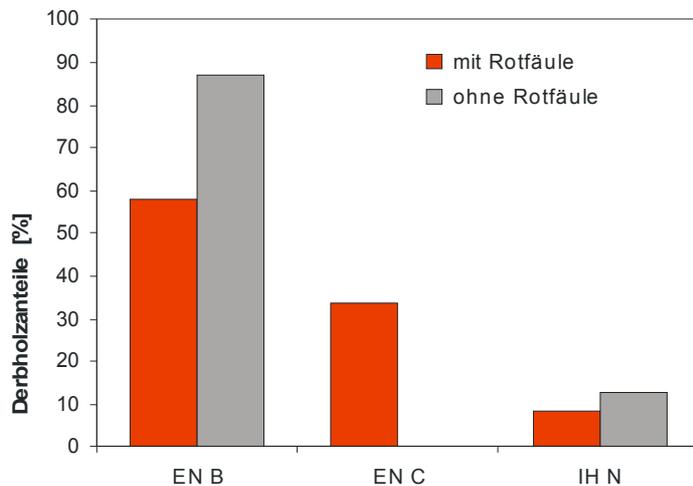


Abb. 13: Sortenstruktur des simulierten Bestandes mit und ohne Berücksichtigung der Rotfäule. Verglichen sind simulierte Sortiererergebnisse nach EN1927-1. Dargestellt sind die Qualitätsklassen EN B und EN C für Stammholz sowie Industrieholz normaler Qualität (IH N)

5. Diskussion und Ausblick

Die Simulation der Rotfäuleausbreitung im Stamm zeigte plausible Ergebnisse, die im Rahmen publizierter Ergebnisse liegen (KATÓ 1967, WERNER 1971, REHFUESS 1969, von PECHMANN et al. 1973).

Das Konzept der zweiphasigen Fäuleentwicklung wurde plausibel nachgebildet und die Ergebnisse belegen die Machbarkeit einer dreidimensionalen Nachbildung der Fäuleausdehnung im Stamm auf statistischer Grundlage. Die dynamische Interaktion des Fäulewachstums mit der Stammentwicklung des Baumes und Modellierung unterschiedlicher Zersetzungsgrade sind wichtige Neuerungen und erhöhen das Informationspotenzial von Rotfäulemodellen beträchtlich. Auch die Quantifizierung der Auswirkungen des Rotfäulebefalls auf das Baumwachstum sind wichtige Schritte zum Verständnis der komplexen Wirt-Pathogen-Interaktion, die in beide Richtungen abläuft. Es wurden neben den direkten Kosten vor allem auch die Folgekosten einer fäulebedingten

Wuchsdepression miteinbezogen. Diese ökologischen Opportunitätskosten entstehen, weil der Baum Assimilate in Verteidigung investiert, die für das Wachstum nicht mehr zur Verfügung stehen. Dadurch wächst er weniger als Konkurrenten, die keine Verteidigungsinvestitionen tätigen müssen und setzt einen Rückkopplungseffekt in Gang, da er durch den Verlust an Konkurrenzkraft in der folgenden Wachstumsperiode wieder geringere Ressourcen einwirbt als seine Konkurrenten.

Diese Summe aus Opportunitätskosten und direkten Kosten wurde plausibel abgebildet. Durch Mortalitätseffekte und weitere Interaktionseffekte zwischen den Teilmodelle fielen die Wuchsreduktionen allerdings niedriger aus als von BENDZ-HELLGREN und STENLID (1995, 1997) beschrieben. Da dieselbe Datengrundlage in der vorliegenden Untersuchung auch für die Modellierung der Zuwachsreaktion benutzt wurde, belegt dies weiteren Forschungsbedarf, insbesondere bei den Auswirkungen von Fäulen auf die Bestandesdynamik.

Der Ansatz von PUKKALA et al. (2005) stellt wohl neben dem hier vorgestellten Ansatz das aktuellste Modell zur Nachbildung von Rotfäule dar. Deshalb bietet sich eine Gegenüberstellung an.

Im Vergleich zum Modellansatz von PUKKALA et al. (2005) beschränkt sich das vorliegende Modell auf Fichte und verzichtet aus Datengründen auf eine Differenzierung zwischen verschiedenen Spezies von *Heterobasidion*. Der Fokus beim Modell von PUKKALA et al. (2005) liegt eher auf der epidemiologischen Ausbreitung von Baum zu Baum. Die Fäulebeschreibung im Stamm erfolgt stark vereinfacht als Kegel. Der Fäuledurchmesser wird in Abhängigkeit von der Fäulehöhe für die spezifische Raten aus Skandinavien bzw. Finnland empirisch ermittelt. Das hier vorgestellte Modell RAM kann als deutlicher Fortschritt bei der Beschreibung der Fäule im Stamm bezeichnet werden. Es gibt wesentlich differenzierte Informationen zum Ausbreitung des Pilzes im Stamm aus und setzt auf ein Phasenkonzept der Pathogen-Baum-Interaktion statt einheitliche Wachstumsraten über die gesamte Prognosezeit für beide Organismen. Damit wird bei RAM eine plausible Interaktion nachgebildet.

Hier sollten auch zukünftige Weiterentwicklungen des Modells ansetzen. Eine explizite Modellierung des Splintanteils als natürliche Barriere für den Pilz könnte die bisherige manuelle Eingabe des Faulflächenprozents ersetzen wie SEIFERT et al. (2005) zeigen konnten. Dies würde die Simulation der Fäuleausbreitung mit weiteren physiologischen Erklärungsgrößen stützen. Auch die quantitative Untermuerung der normativ gesetzten Fäulegraden durch detaillierte Holzdichteanalysen wäre wünschenswert. Diese könnten zum Beispiel am Computertomographen durchgeführt werden (SEIFERT 2004, ZU CASTELL et al. 2005).

Ein weiterer wichtiger Schritt wäre zudem die Modellvalidierung an unabhängigem Datenmaterial. Die Variation der Zusammenhänge auf Einzelbaumniveau wäre eine wichtige Variable für alle Teilmodelle, für die bislang Bestandesmittelwerte benutzt wurden. Eine Datenergänzung der Wuchsreaktion von Fichten bei Fäule, die auch die Situation in Mitteleuropa erfasst, ist anzustreben.

Insgesamt zeigt die vorgestellte Simulationsumgebung, bestehend aus Waldwachstumssimulator SILVA, dem epidemiologischen Rotfäuleinfektionsmodell RIM und dem Rotfäuleausbreitungsmodell RAM ein großes Potenzial im Management von rotfäulebefallenen Fichtenbeständen. Die Simulationsmodelle machen Datenmaterial und Wissen, das in jahrelanger Arbeit und unzähligen Arbeitsstunden zusammengetragen wurde nutzbar für die praktische Planung. Ein aktives „pest management“ setzt den wissenschaftlich fundierten Vergleich von Bewirtschaftungsvarianten und deren ökonomischer Konsequenzen voraus. Das entwickelte Modell RAM leistet hier einen wichtigen Beitrag, da es biologische Sachverhalte und ihre Auswirkungen nachbildet und für Szenariorechnungen verfügbar macht.

6. Danksagung

Der Dank des Autors gilt der Deutschen Forschungsgemeinschaft für die Finanzielle Unterstützung im Rahmen des SFB 607 „Wachstum und Parasitenabwehr“ sowie der Bayerischen Staatsforstverwaltung für Ihre großzügige Unterstützung der Forschung im Rahmen der Projekte X33 und V40. Mein zusätzlicher Dank gilt den vielen Autoren, welche es mir durch ihre mühsamen empirische Untersuchungen ermöglichten, ein Modell auf der Basis von Literaturdaten zu erstellen.

7. Literatur

- Arvidson, B., 1954. En studie av granrotrotans (*Polyporus annosus* FR.) ekonomiska kensekvendser – A Study of the Economic Effects of Root Rot (*Polyporus annosus* FR.) in the Norway Spruce. Svenska Skogsvårdsföreningens Tidskrift 52, 381–412.
- Bazzigher, G., Schmid, P., 1969. Sturmschaden und Fäule. Schweizerische Zeitschrift für Forstwesen 120, 521–535.
- Bendz-Hellgren, M., Stenlid, J., 1995. Long-term reduction in the diameter growth of butt rot affected Norway spruce, *Picea abies*. Forest Ecology and Management 74, 239–243.
- Bendz-Hellgren, M., Stenlid, J., 1997. Decreased volume growth of *Picea abies* in response to *Heterobasidion annosum* infection. Canadian Journal of Forest Research, 27, 1519–1524.
- zu Castell, W. Schrödl, S., Seifert, T. 2005. Volume Interpolation of CT Images from Tree Trunks. Plant Biology, 7, 737–744.
- Courtois, H., 1970. Einfluß von Rohdichte, Holzfeuchtigkeit und Jahrringbreite auf den Abbau des Nadelholzes durch *Fomes annosus* (FR.) CKE. Holz als Roh- und Werkstoff, 28(2), 67–75.

- Cwielong, P., Lettojärvi, T. und Hüttermann, A., 1993. Die Bedeutung des Sauerstoffs für die Physiologie von *Heterobasidion annosum*, dem Erreger der Rotfäule. Allgemeine Forst- und Jagdzeitung, 164(11), 199–203.
- Graber, D., 1996. Die Kernfäule an Fichte (*Picea abies* KARST.) in der Schweiz nördlich der Alpen: Untersuchungen über das Schadausmass, die ökologischen und mykologischen Einflussfaktoren sowie die ökonomischen Auswirkungen. Beiheft zur Schweizerischen Zeitschrift für Forstwesen 79, 283 S.
- Henriksen, H. A., Jørgensen, E., 1952. Rodfordaerverangreb i relation til udhugningsgrad. [*Fomes annosus* attack in relation to grade of thinning.], (Danish with English abstract). Det Forstlige Forsøgsvæsen i Danmark 21, 215–252.
- Johann, K., 1988: Ergebnisse einer Rotfäuleuntersuchung in sehr wüchsigen Fichtenbeständen. FBVA-Berichte – Schriftenreihe der Forstlichen Bundesversuchsanstalt Wien, 25, 80 S.
- Kallio, T., Tamminen, P., 1974. Decay of spruce (*Picea abies* (L.) KARST.) in the Åland islands. Acta Forestalia Fennica 138, 1–42.
- Kató, F., 1967. Beitrag zur Beurteilung einzelner schwerwiegender Probleme der Fichtenrotfäule. Forstwissenschaftliches Centralblatt, 6, 348–369.
- Kató, F., 1969: Stammfäuleschäden der Fichte – Ein Beitrag zur Schadensberechnung in den staatlichen Fichtenwäldern Niedersachsens mit besonderer Berücksichtigung der Schältschäden des Rotwildes. Forstarchiv, 40, 81–92.
- Kublin, E., Scharnagl, G. 1988. Verfahrens und Programmbeschreibung zum BWI-Unterprogramm BDAT. Forstliche Versuchs- und Forschungsanstalt Baden-Württemberg, Freiburg, 87 S.
- Möykkynen, T., Miina J., Pukkala, T., von Weissenberg, K., 1998. Modelling the spread of butt rot in a *Picea abies* stand in Finland to evaluate the profitability of stump protection against *Heterobasidion annosum*. Forest Ecology and Management, 106, 247–257.
- Möykkynen, T., Miina J., Pukkala, T., 2000. Optimizing the management of a *Picea abies* stand under risk of butt rot. European Journal of Forest Pathology, 30, 65–76.
- Müller, F., 2002. Modellierung von Sturm-, Schnee- und Rotfäulerisiko auf Einzelbaumebene. Dissertation, Wissenschaftszentrum Weihenstephan der Technischen Universität München, 175 S.
- von Pechmann, H., von Aufsess, H., 1971. Untersuchungen über die Erreger von Stammfäulen in Fichtenbeständen. Forstwissenschaftliches Centralblatt 90, 259–284.
- von Pechmann, H., von Aufsess, H., Rehfuess, K.-E., 1973. Ursachen und Ausmaß von Stammfäulen in Fichtenbeständen auf verschiedenen Standorten. Forstwissenschaftliches Centralblatt 92, 68–89.
- Pretzsch, H., 2002. Application and evaluation of the growth simulator SILVA 2.2 for forest stands, forest estates and large regions. Forstwissenschaftliches Centralblatt, 121 (Suppl.1), 28–51.
- Pretzsch, H., Biber, P., Dursky, J., 2002. The single tree-based stand simulator SILVA: construction, application and evaluation. Forest Ecology and Management, 162, 3–21.
- Pukkala, T., Möykkynen, T., Thor, M., Rönnerberg, J., Stenlid, J., 2005. Modeling infection and spread of *Heterobasidion annosum* in even-aged Fennoscandian conifer stands. Canadian Journal of Forest Research, 35, 74–84.
- Rehfuess, K. E., 1969. Ernährungszustand und Kernfäulebefall älterer Fichtenbestände auf der Schwäbischen Alb. Mitteilungen des Vereins für Forstliche Standortskunde und Forstpflanzenzüchtung 19, 6–18.
- Rehfuess, K. E., 1973. Kernfäulebefall und Ernährungszustand älterer Fichtenbestände (*Picea abies* KARST.) im Wuchsgebiet „Baar-Wutach“. Mitteilungen des Vereins für Forstliche Standortskunde und Forstpflanzenzüchtung 22, 9–26.
- Schumacher, P., Ritter, U., Schulz, H., Wegener, G., 1997. Qualitätssortierung von Fichtenstammholz nach dem Europäischen Normentwurf prEN 1927-1 (1). Holz-Zentralblatt, 74, 1137–1138.
- Seifert, T., 2003. Integration von Holzqualität und Holzsortierung in behandlungssensitive Waldwachstumsmodelle. Dissertation, Wissenschaftszentrum Weihenstephan der Technischen Universität München, 314 S.
- Seifert T 2004. Computertomographie zur Analyse der Stammstruktur von Bäumen. Tagungsband der Sektion Ertragskunde im Verband Forstlicher Forschungsanstalten, 97–103.
- Seifert, T., Fürst, C., Seifert S., Knoke, T., 2005. Improving red rot and red heart prediction by modeling sapwood in Norway spruce and European beech. Proceedings of the 5th workshop of the IUFRO working party 5.01.04 on “Wood Quality Modelling”. Waiheke, New Zealand (in press).
- Steyrer, G., Tomiczek, C., 1998. Höhere Sturmschadensgefahr durch Wurzelfäule. Österreichische Forstzeitung 109 (4), 19.
- Swedjemark G., Karlsson, B. 2006. Mycelial growth and exclusion of *Heterobasidion parviporum* inoculated in branches of 15-year-old *Picea abies* clones. Forest Pathology 36: 209 - 214
- Werner, H., 1971: Untersuchungen über die Einflüsse des Standorts und der Bestandesverhältnisse auf die Rotfäule(Kernfäule) in Fichtenbeständen der Mittleren Alb. Mitteilungen des Vereins für Forstliche Standortskunde und Forstpflanzenzüchtung, 20, 9–49.
- Wipfler, P., Seifert, T., Heerd, C., Werner, H., Pretzsch H., 2005. Growth of adult Norway spruce (*Picea abies* [L.] Karst.) and European beech (*Fagus sylvatica* L.) under free-air ozone fumigation. Plant Biology 7, 611-618.

- Woodward, S., Stenlid, J., Karjalainen, R., Hüttermann, A. (Eds.) 1998. *Heterobasidion annosum* – Biology, Ecology, Impact and Control. CAB International, Wallingford, UK, 589 S.
- Zycha, H., 1962. Hymenomyces. In: Sorauer, P., Appel, O., Blunck, H., Rademacher, B. Richter, H. (Eds.) Handbuch der Pflanzenkrankheiten. Parey-Verlag, Berlin, 550–575.
- Zycha, H., 1967a. Die Beurteilung des Rotfäulebefalls in Fichtenbeständen. In: Zycha, H. and Kató, F. (Eds.) Untersuchungen über die Rotfäule der Fichte. Schriftenreihe der Forstlichen Fakultät der Universität Göttingen, 39, 1–31.
- Zycha, H., 1967b. Die Rotfäule der Fichte. In: Zycha, H., Ahrberg, H., Courtois, H., Dimitri, L., Liese, W., Peek, R.-D., Rehfuess, K. E., Schlenker, G., von Schnurbein, U. and Schwantes, H. O., 1976. Der Wurzelschwamm (*Fomes annosus*) und die Rotfäule der Fichte (*Picea abies*). Supplement of the Forstwissenschaftliches Centralblatt, 36, 6–13.
- Zycha, H., Dimitri, L., 1968. Ausmaß und Ursache der Kernfäule in einer Fichtenprobefläche in Reinhausen (Niedersachsen). Forstwissenschaftliches Centralblatt 87, 331–341.
- Zycha, H., Ulrich, B., 1969. Die Rotfäule der Fichte. Forstarchiv 40 (11), 209–212.
- Zycha, H., Dimitri, L. und Klieföth, R., 1970. Ergebnis objektiver Messungen der durch *Fomes annosus* verursachten Rotfäule in Fichtenbeständen. Allgemeine Forst- und Jagdzeitung, 141(4), 66–73.