

Nyugat-magyarországi Egyetem
Kitaibel Pál Környezettudományi Doktori Iskola
Biokörnyezettudomány Program

Eredics Attila

Környezeti tényezők hatása erdei fák fiziológiai állapotára

Doktori (PhD) értekezés

Témavezetők:

Dr. Németh Zsolt István
Dr. Gálos Borbála

Sopron
2015

AMDG

Környezeti tényezők hatása erdei fák fiziológiai állapotára

Értekezés doktori (PhD) fokozat elnyerése érdekében

Írta:
Eredics AttilaKészült a Nyugat-magyarországi Egyetem
Kitaibel Pál Környezettudományi Doktori Iskola
Biokörnyezettudomány Programja keretébenTémavezetők:
Dr. Németh Zsolt István és Dr. Gálos Borbála

Elfogadásra javaslom (igen / nem)

Elfogadásra javaslom (igen / nem)

.....
(aláírás).....
(aláírás)

A jelölt a doktori szigorlaton %-ot ért el,

Sopron,

.....
a Szigorlati Bizottság elnöke

Az értekezést bírálóként elfogadásra javaslom (igen / nem)

Első bíráló (Dr.) igen / nem

.....
(aláírás)

Második bíráló (Dr.) igen / nem

.....
(aláírás)

Esetleg harmadik bíráló (Dr.) igen / nem

.....
(aláírás)

A jelölt az értekezés nyilvános vitáján %-ot ért el.

Sopron,

.....
a Bírálóbizottság elnöke

A doktori (PhD) oklevél minősítése.....

.....
Az EDT elnöke

A tigris előbb gondolatban kell elejteni
– a többi csak puszta formalitás.
Konfuciusz

Tartalomjegyzék

1	Kivonat	11
2	Abstract.....	12
3	Bevezetés	13
4	Szakirodalmi áttekintés.....	16
4.1	Növényi stressz fogalma	16
4.2	A növényzet optikai tulajdonságai	17
4.2.1	A napsugárzás fizikai sajátosságai.....	17
4.2.2	A növényzet reflexióját befolyásoló tényezők.....	17
4.2.3	A levél és a lombzat víztartalmának hatása	19
4.2.4	Növényi pigmentek	19
4.2.5	A növényi pigmentek oszcillációi.....	20
4.2.6	A nitrogén és egyéb anyagok hatása.....	20
4.2.7	A levél szerkezetének hatása	21
4.3	Spektrometriai módszerek.....	23
4.3.1	Vegetációs Indexek	23
4.3.2	Egyéb spektrális jellemzők	26
4.4	A spektrometriai módszerek gyengeségei.....	27
4.4.1	Zavaró tényezők.....	27
4.4.2	Függvénykapcsolat	28
4.4.3	Egyértelmű megfeleltethetőség hiánya	29
4.5	A szárazságstressz vizsgálatának egyéb (nem spektrometriás) lehetőségei.....	30
4.6	Az állapotfüggő korreláció koncepció eddigi eredményei.....	31
5	Következtetések és célkitűzések.....	33
5.1	A szakirodalom alapján levonható következtetések.....	33
5.1.1	Az új megközelítés szükségessége.....	33
5.1.2	Fiziológiai magyarázat.....	33
5.1.3	Egyes levelek közötti különbségek vizsgálata.....	34
5.1.4	A felhasznált hullámhosszak.....	34
5.1.5	Mintavétel és adatkorrekció	35
5.2	Célkitűzések	36
6	Anyag és módszer.....	37
6.1	Állapotfüggő korreláció koncepció	37
6.1.1	Szabályozáselméleti megközelítés.....	37
6.1.2	Rendszerelméleti megközelítés.....	39
6.1.3	Súlyponti korrelációk.....	42
6.1.4	Az állapotfüggő korrelációk és a stressz kapcsolata.....	42
6.2	Aszály szimulációs (MAD) kísérlet	43
6.2.1	A kísérleti terület kialakítása	43
6.2.2	Környezeti tényezők mérése és feldolgozása	44
6.2.3	Szárazság szimuláció a MAD kísérleti területen	47
6.2.4	Levélmintavétel.....	48
6.2.5	Reflexiós spektrumok mérése és feldolgozása	49
6.2.6	Vegetációs Indexek számítása	50
6.3	Adatfeldolgozás és elemzés szoftverei.....	51
7	Eredmények	52
7.1	Az állapotfüggő korreláció koncepció kiterjesztése.....	52
7.1.1	Reflexiós spektrumok állapot-függő korrelációi	52
7.1.2	Érzékenység (S)	53
7.1.3	Az érzékenység változása, mint stressz indikátor.....	53

7.1.4	Befolyásolási időállandó (t_{bef}).....	54
7.2	A kidolgozott eljárás lépései	55
7.2.1	Hullámhosszpárok kiválasztása	55
7.2.2	Eloszlásvizsgálat	57
7.2.3	Állapotfüggő regressziók	59
7.2.4	Környezeti körülmények jellemzése.....	62
7.2.5	Érzékenység (S) számítása.....	62
7.2.6	Befolyásolási időállandó (t_{bef}) meghatározása.....	63
7.2.7	Az érzékenység környezetfüggése	66
7.3	Kísérleti eredmények.....	66
7.3.1	Befolyásolási időállandók.....	66
7.3.2	Az érzékenység változása a környezeti paraméterek függvényében	67
7.3.3	Az érzékenységek összehasonlítása.....	72
7.4	Vegetációs Indexek	73
8	Az eredmények értékelése	75
8.1	Kísérleti eredmények értékelése.....	75
8.1.1	Befolyásolási időállandók.....	75
8.1.2	Érzékenységek	75
8.1.3	A kiválasztott hullámhosszak	76
8.2	A Vegetációs Indexek értékelése	77
8.3	Az alkalmazott eljárás értékelése	78
8.3.1	A munka jelentősége.....	78
8.3.2	Az eljárás gyengeségei, továbbfejlesztési lehetőségek.....	79
8.3.3	Alkalmazási lehetőségek.....	79
9	Összefoglalás	81
10	Köszönetnyilvánítás	84
11	Hivatkozások.....	85
12	Melléklet	95
12.1	Eloszlásvizsgálatok	98
12.1.1	Száritott tölgy (Tsz)	98
12.1.2	Kontroll tölgy (Tko).....	107
12.1.3	Száritott bükk (Bsz)	116
12.1.4	Kontroll bükk (Bko).....	135
12.2	Állapotfüggő regressziók	154
12.2.1	Száritott tölgy (Tsz)	154
12.2.2	Kontroll tölgy (Tko).....	158
12.2.3	Száritott bükk (Bsz)	163
12.2.4	Kontroll bükk (Bko).....	166
12.3	Kovariancia analízis	170
12.4	Az érzékenységek számításának összesítő grafikonjai	173
12.5	A számított befolyásolási időállandók egyedenkénti megoszlása.....	178
12.6	Talajnedvesség hatása a hőmérsékletváltozási érzékenységre.....	178
12.6.1	Tölgy	178
12.6.2	Bükk.....	180
12.7	Talajnedvesség hatása az átlaghőmérséklet érzékenységre	182
12.7.1	Bükk.....	182
12.8	Talajnedvesség hatása a légköri telítési hiány változási érzékenységre	183
12.8.1	Tölgy	183
12.8.2	Bükk.....	185
12.9	Talajnedvesség hatása az átlagos légköri telítési hiány érzékenységre.....	187

12.9.1	Tölgy	187
12.9.2	Bükk	189
12.10	Vegetációs Indexek.....	191

Ábrajegyzék

1. ábra.	Növényi stressz szindróma.....	16
2. ábra.	(a) A Nap sugárzási spektruma a légkör felső határán és a földfelszínen és (b) tipikus reflexiós spektrumok.	18
3. ábra.	A (a) lombhullató és (b) tűlevelű levelek szerkezetének vázlatos felépítése.....	22
4. ábra.	A „Red Edge” (vörös perem) módszer.....	26
5. ábra.	Trendmentesített spektrum alaki jellemzői	27
6. ábra.	Az SR, NDVI és egyszerűsített NDVI függvény értéktartománya.....	28
7. ábra.	Az MSR, RDVI és MSAVI függvények értéktartománya.....	29
8. ábra.	A lombzat N tartalmának (Canopy %N) kapcsolata a vegetációs indexekkel.....	30
9. ábra.	Az 1. táblázatban felsorolt Vegetációs Indexek által alkalmazott hullámhosszak gyakorisági eloszlása.	35
10. ábra.	Egy rendszer időállandójának (T_S) és átviteli tényezőjének (K_R) meghatározása dinamikai válaszreakcióból.	38
11. ábra.	Meteorológiai tényezők különböző időtartamú integrál-középtértékeinek hozzárendelése a növényi lombzat állapotfüggő regressziós paramétereikhez.....	38
12. ábra.	Heterogén bemenetű lineárisan korreláló kimenetű (HB-LKK) rendszer modellje..	39
13. ábra.	A HB-LKK rendszer kimeneti eloszlásaiból származtatható lineáris regresszió.....	40
14. ábra.	A szárított terület körülárkolása és a drénlemez elhelyezése.....	43
15. ábra.	Moduláris takarórendszer a szárazság szimulálásához.	44
16. ábra.	A talajnedvesség időbeli változása a szárított és a kontroll területen	47
17. ábra.	A Bükkös mérőkert talajnedvesség adatai 2008 – 2014 között.....	47
18. ábra.	Spektrumok előfeldolgozási módszereinek összehasonlítása	50
19. ábra.	Ugyanazon ágról származó 7 tölgy levél reflexiós spektruma.....	56
20. ábra.	Ugyanazon ágról származó 7 bükk levél reflexiós spektruma.....	56
21. ábra.	Két „autokorrelációs térkép” a 200-1400 nm-es hullámhossztartományban	57
22. ábra.	Kontroll tölgy 400-600 nm standardizált abszorbancia értékei és azok relatív gyakorisági eloszlása	58
23. ábra.	A kontroll bükk 400-600 nm abszorbancia adataira illesztett regressziós egyenesek	60
24. ábra.	Kontroll bükk 400-600 nm állapotfüggő regressziói és $T_{vált}$ kapcsolata.....	65
25. ábra.	Szárított bükk 400-600 nm állapotfüggő regressziói és $T_{vált}$ kapcsolata.....	65
26. ábra.	Kontroll bükk 400-600 nm hőmérsékletváltozási érzékenysége.....	66
27. ábra.	A számított egyedi és közös befolyásolási időállandók gyakorisági eloszlásai.....	67
28. ábra.	Tölgy hőmérsékletváltozási érzékenység	69
29. ábra.	Bükk hőmérsékletváltozási érzékenység.....	69
30. ábra.	Bükk átlaghőmérséklet érzékenység	69
31. ábra.	Tölgy légköri telítési hiány változási érzékenység.....	70
32. ábra.	Tölgy légköri telítési hiány változási érzékenység.....	70
33. ábra.	Bükk légköri telítési hiány változási érzékenység	71
34. ábra.	Tölgy átlagos légköri telítési hiány érzékenység	71
35. ábra.	Tölgy átlagos légköri telítési hiány érzékenység	72
36. ábra.	Bükk átlagos légköri telítési hiány érzékenység	72
37. ábra.	Az NDVI változása	74
38. ábra.	A fotoszintetikus pigmentek jellemző abszorpciója.....	77
39. ábra.	Az IR spektrumot meghatározó tényezők.	77

40. ábra. A MAD kísérleti terület törzstérképe	95
41. ábra. A moduláris mérőhálózat felépítése.	96
42. ábra. A szárított és kontroll terület 3-3 talajnedvesség mérési pontjának adatsora.....	97
43. ábra. A szárított és kontroll terület 3-3 talajnedvesség mérési pontjának átlaga.	97
44. ábra. A számított egyedi és közös befolyásolási időállandók gyakorisági eloszlásai faegyedek szerint.	178

Megjegyzés:

A mellékletben szereplő ábrákat általában nem számoztam, azok nagy száma miatt. Ezek az ábrák a melléklet alcímei alapján azonosíthatóak melyet közöl a tartalomjegyzék és a szövegben is így hivatkozok rájuk.

Táblázatjegyzék

1. táblázat. A leggyakrabban alkalmazott Vegetációs Indexek.....	24
2. táblázat. A MAD mintaterület mintavételi időpontjai.....	49
3. táblázat. Az automatikus korreláció kereső algoritmus által azonosított és eloszlás vizsgálat alapján szűrt hullámhosszpárok a tölgyek és bükkök esetében.	59
4. táblázat. A kontroll bükk 2014. évi 9 mintavételének 400-600 nm abszorbancia adataira illesztett regressziós egyenesek páronkénti meredekség és tengelymetszet összehasonlítása.	61
5. táblázat. Az alkalmazott periódus mintázatok.....	63
6. táblázat. A 2012. évi mérések adataiból származtatott tipikus befolyásolási időállandók a környezeti tényezők átlagértékeinek függvényében	64
7. táblázat. A tölgyek érzékenységeinek hullámhosszpárjai.	73
8. táblázat. A bükkök érzékenységeinek hullámhosszpárjai.	73
9. táblázat. Szárazságstresszre érzékeny hullámhosszpárok (nm)	83

Rövidítések és jelölések

A_λ	abszorbancia érték λ hullámhosszon
b	regressziós egyenes tengelymetszete
Bko	kontroll bükk
Bsz	szárított bükk
c	regressziós egyenes tengelymetszete
E	környezeti (meteorológiai) tényező általában
F	rendszerfüggvény
f	transzformációs függvény
HB-LKK	Heterogén Bemenetű, Lineárisan Korreláló Kimenetű (rendszer)
KAI	Kompenzációs Abszorpciós Index
K_R	rendszer átviteli tényezője
KRI	Kompenzációs Reflexiós Index
$K_{stressz}$	stressztényező
M	minták száma a periódusokban
m	regressziós egyenes meredeksége
MAD	Magas-bérci Mesterséges Aszály (Magas-bérc Artificial Drought) kísérleti terület
NDVI	Normalized Difference Vegetation Index
NIR	közeli infravörös (Near Infrared)

P	periódusok száma
R	Pearson R korrelációs együttható
R^2	határozottsági fok
Red	vörös
Rh	relatív páratartalom (%)
s	tapasztalati szórás
S	érzékenység
S_v	v környezeti tényező érzékenysége
$S_{T\text{átl}}$	átlaghőmérséklet érzékenység
$S_{T\text{vált}}$	hőmérsékletváltozási érzékenység
$S_{VPD\text{átl}}$	átlagos légköri telítési hiány érzékenység
$S_{VPD\text{vált}}$	légköri telítési hiány változási érzékenység
SM	átlagos talajnedvesség (V/V%)
t	idő (nap)
t_{bef}	befolyásolási időállandó (nap)
$t_{\text{közös-bef}}$	közös befolyásolási időállandó (nap)
T	léghőmérséklet (°C)
$T_{\text{átl}}$	átlaghőmérséklet (°C)
$T_{\text{vált}}$	hőmérsékletváltozás (°C/nap)
T_{ko}	kontroll tölgy
T_{sz}	száritott tölgy
T_s	rendszer időállandója (stacionerizálódási idő)
U	regressziós paraméter általában (lehet pl. m , b , R^2)
UV	ultraibolya
VI	Vegetációs Index
VPD	légköri telítési hiány (kPa)
$VPD_{\text{átl}}$	átlagos légköri telítési hiány (kPa)
$VPD_{\text{vált}}$	légköri telítési hiány változás (kPa/nap)
z	térbeli pozíció
λ	hullámhossz (nm)
μ	várható érték
σ	elméleti szórás

Megjegyzések:

A különböző Vegetációs Indexek rövidítéseinek feloldását az 1. táblázat (24. oldal) tartalmazza.

A dolgozatban vastagon szedett rövidítések vektort jelölnek (pl. m), a vékonyan szedett rövidítések pedig skalárt (pl. m).

Egyes olyan speciális jelentéstartalmú kifejezéseket, melyeket a hétköznapiól eltérő értelemben használok, a dolgozatban dőlt betűvel különítem el, pl. *érzékenység*.

1 KIVONAT

Eredics Attila
Környezeti tényezők hatása erdei fák fiziológiai állapotára
Doktori (PhD) értekezés

Disszertációmban kidolgoztam és teszteltem egy olyan új eljárást, amely a fák lombzatának reflexiós spektrumai alapján képes a különböző fiziológiai állapotok (elsősorban a szárazságstressz) jellemzésére. Ennek érdekében kidolgoztam az állapotfüggő korreláció koncepció spektrometriai mérésekre történő kiterjesztését. Az állapotfüggő regressziók megváltozása ugyanis a növény fiziológiai szabályozásának módosulását jelzi, ami ezért alkalmazható a stressz korai kimutatására.

A növények adaptációs- és stressztűrő képességének vizsgálata kiemelt fontosságú mind a mezőgazdasági termelés, mind pedig az erdőgazdálkodás szempontjából. Ehhez azonban érzékeny, de egyszerűen alkalmazható módszerek szükségesek. A roncsolásmentes spektrometriai vizsgálatok magukban rejtik ezeket a lehetőségeket, de a széleskörűen alkalmazott Vegetációs Indexeknek vannak bizonyos korlátaik, ezért szükség volt egy új megközelítés kidolgozására.

Az eljárás teszteléséhez kifejlett kocsánytalan tölgy és bükk fák egy részénél mesterséges szárazságot (tartós talajnedvesség csökkenést) idéztem elő, és rendszeres levélmintavétel segítségével elemeztem a lombzat reflexiós spektrumait, a környezeti tényezők folyamatos monitorozása mellett.

Bizonyos hullámhosszúak erős állapotfüggő korrelációs kapcsolatot mutattak, melyet a környezeti körülmények természetes változása befolyásolt. A talajnedvesség tartalom változása pedig az állapotfüggő regressziók *érzékenységének* megváltozását eredményezte, ezért ez a változás a szárazságstressz indikátorának tekinthető.

A kidolgozott eljárás új távlatokat nyithat a növényi stressz és az adaptációs képesség vizsgálatában.

2 ABSTRACT

Attila Eredics

The Effect of Environmental Factors on the Physiological State of Trees
(Ph.D. thesis)

I have worked out and tested a new method, that is capable of distinguishing between various physiological states of trees (primarily drought stress), based on the reflectance spectra measurements of foliage. Therefore, I extended the theory of state-dependent correlation to spectrophotometric applications. The change of state-dependent correlations indicates the modification of the physiological control system of the plant; therefore, it can be used to detect stress in the early stages.

The investigation of the adaptation capacity and stress resistance of plants is crucial not only for agriculture but also for the forestry sector, which requires sensitive yet simple methods. The non-invasive spectrometric methods hold this potential but the prevailing use of Vegetation Indices has some inherent limitations, thus a new approach was needed.

To test the method, artificial drought (continuous soil moisture decrease) has been induced at adult sessile oak and beech trees. The reflection spectra of leaves in the foliage have been measured regularly and the environmental variables have been monitored continuously.

Certain wavelength pairs showed strong state-dependent correlation to each other, which was influenced by the natural change in environmental factors. The variation of soil moisture modified the *sensitivity* of these state-dependent regressions; therefore, this modification can be regarded as an indicator of drought stress.

The presented method may open a new horizon for the investigation of plant stress and adaptation capability.

3 BEVEZETÉS

Disszertációmban a környezeti tényezők növényekre kifejtett fiziológiai hatását vizsgálom, elsősorban abból a szempontból, hogy milyen élettani változásokat, és hogyan lehet felhasználni a növény állapotának leírására.

Ha egy növényre valamilyen külső környezeti tényező, például vízhiány negatív hatást gyakorol, akkor ez befolyásolja a növény szinte minden élettani funkcióját, így hatással lesz többek között a biológiai produkcióra, a vitalitásra vagy a tűrőképességre. Az ilyen korlátozó tényezőket elterjedten nevezik stressztényezőknek. Azonban nem mindegy a stressz mértéke: kisebb zavaró hatások ellensúlyozására a növények számtalan adaptációs mechanizmussal rendelkeznek, amelyek rövidtávon akár pozitív módosulásokat is eredményezhetnek. Ilyen lehet például a megnövekedett rezisztencia, vagy a fokozottabb termésképzés, ezért az ilyen stresszt nevezik eustressznek (pozitív stressznek) is. Ezzel szemben a distressz (negatív stressz) olyan mértékű zavaró hatás, amit a növény már nem tud teljes mértékben kiegyenlíteni, így az korlátozó jellegű (Lictenthaler 1996, lásd részletesen a 4.1 fejezetben).

A továbbiakban stressztényező alatt olyan környezeti körülményeket értek, melyek nagyságuktól és időtartamuktól függően eu- vagy distressz állapotot okoznak. A dolgozatban alkalmazott stressz fogalom tehát nem feltétlenül és nem minden esetben jelent káros, gátló hatású, vagy szélsőséges mértékű környezeti hatást, hanem lehet enyhébb, de mindenképpen fiziológiai változást előidéző körülmény.

Az egyre intenzívebbé váló precíziós mezőgazdasági termelési módszerek akkor hatékonyak, ha a megfelelő fajtaválasztás mellett a beavatkozásokat és kezeléseket (pl. öntözés, műtrágyázás, növényvédelem, stb.) a növények tényleges szükségleteihez tudják hangolni. Az erdőgazdálkodás, lévén hogy extenzív termelési ágazat, és hosszú időtávokban (gyakran több mint 100 év) gondolkozik, elsősorban a felújításkor vagy telepítéskor alkalmazott szaporító anyag megfelelő kiválasztásával tud a várható kihívásokra felkészülni. E két véglet között helyezkednek el az intenzív energiaültetvények, és a szőlő-gyümölcs kultúrák, amik közepes időtávú tervezést igényelnek, de a mezőgazdasági gyakorlatban alkalmazott beavatkozások is elvégezhetőek. Mind a szelekciót, mind pedig a célzott és arányos beavatkozást megkönnyítik az olyan módszerek, melyekkel a növények egy bizonyos környezeti hatásra adott reakcióját mérni lehet, és nyomon lehet követni. A kiválasztásnál az adaptációs képesség nagysága, a beavatkozásnál pedig a pillanatnyi stressz állapot meghatározása döntő fontosságú.

A növényi stressz tanulmányozása valamikor a mezőgazdasági termelés hajnalán kezdődhetett, és a mai napig kiemelt jelentőségű kutatási terület. Ezt bizonyítja a témában évről évre megjelenő tanulmányok hatalmas száma. Ennek köszönhetően a kiváló hatásokat és a válaszként zajló biokémiai folyamatokat egyre jobban értelmezni tudjuk. Ez nagyban köszönhető a kémia rohamos fejlődésének, és az egyre pontosabb és szelektívebb elválasztási és analitikai eljárások kidolgozásának. Azonban a legtöbb ilyen módszernek (pl. folyadék-kromatográfia (HPLC), tömegspektrometria (MS), vékonyréteg-kromatográfia (TLC), gélelektroforézis (GE), stb.) van egy jelentős hátránya, ami a terepi és rutinszerű alkalmazást nagyban megnehezíti. Ez a hátrány pedig az elválasztási eljárások nagy idő- és műszerigénye, valamint hogy speciálisan képzett szakembereket igényel mind a feldolgozás (minta-előkészítés), mind pedig az eredmények értékelése.

A reflexiós spektrometria ezzel szemben egy olyan analitikai módszer, amivel egy-egy mérés legfeljebb néhány perc, vagy akár másodpercek alatt is elvégezhető (ha nem szükséges a teljes spektrum). Emellett ez potenciálisan egy non-destruktív, azaz roncsolásmentes eljárás. A reflexiós spektrometria tulajdonképpen a növényi minták „színét”, vagyis fényvisszaverő képességét (reflektanciáját) képes megmérni különböző hullámhosszakon, és nem csak a

látható tartományban, hanem a rövidebb (UV) és hosszabb (infravörös) hullámhosszakon is. A mérés technika fejlődésével pedig éppen napjainkban jelennek meg egyre nagyobb számban a kisméretű, hordozható spektrométerek, melyekkel az élő növényen, mintavétel nélkül, terepen is lehet méréseket végezni. A fiziológiai vizsgálataimat a felsorolt előnyök és a spektrométerek perspektivikus fejlődése miatt a levelek reflexiós spektrumainak mérésére alapoztam, hordozható műszer híján egyelőre levélmintákon végzett laboratóriumi mérésekkel. Ezek a mérések azonban ugyanolyan pontosan, sőt gyorsabban elvégezhetőek lettek volna egy hordozható spektrométer alkalmazásával.

A reflexiós spektrometria azonban amellet, hogy mérés technikailag viszonylag egyszerű kivitelezni, tartogat kihívásokat is. Egyetlen levél spektruma is több ezer mérési adatot eredményez (a különböző hullámhosszakon mért reflexiós intenzitás értékeket), amihez hozzá jön még számos környezeti tényező időszora. Ekkora adatmennyiség feldolgozása és belső összefüggéseinek értelmezése az általános célú statisztikai programok alkalmazásával is valószínűleg évekig tartott volna. Ezért az adatok hatékony kezelése, és a sokváltozós adatelemzési módszerek alkalmazása csak az adott feladatra írt Scilab programnyelvű számítógépes algoritmusokkal volt lehetséges.

A növények „színének”, mint információnak az elemzése nem új keletű dolog, de elsősorban a műholdas távérzékelés elterjedésekor indult rohamos fejlődésnek. És mivel ez a megközelítés viszonylag gyorsan, és egyszerre nagy területekről is tudott mérési adatokat szolgáltatni, ezért számos gyakorlati alkalmazást fejlesztettek ki, elsősorban különböző vegetációs indexek alkalmazásával (lásd 4.3 fejezet). Ezeknek a módszereknek az alapját mind az adja, hogy a levelek optikai tulajdonságait a növény által szintetizált anyagok és a levél szerkezete határozza meg (lásd 4.1 fejezet). Ezért ha külső körülmények hatására megváltozik az anyagkészlet vagy a sejtfalak struktúrája, akkor az sok esetben megjelenik a reflexiós spektrumban is. Ennek a megközelítésnek azonban számos nehézsége is ismert, (lásd 4.4 fejezet), de a mi szempontunkból a legfőbb probléma az, hogy habár a lombzatban bizonyos összetevők mennyisége (pl. víz, klorofill, stb.) a reflexiós spektrum alapján jól meghatározható, ezek mennyisége nem feltétlenül tükrözi a stressz állapotot, hanem csak a vizsgált tulajdonság egy pillanatnyi értékét határozza meg. Hogy ez az érték vajon valóban stressz hatására alakult-e ki (vagyis használható-e a stressz indikátoraként), azt csak statisztikai alapon lehet megbecsülni.

A növények fiziológiai állapotának leírására és jellemzésére új lehetőséget teremtett a Németh Zsolt István által felállított állapotfüggő korreláció koncepció (Németh *et al.* 2009a, részletesen lásd 6.1 fejezet). Ezzel a módszerrel ugyanis a mért mennyiségeken keresztül a biológiai rendszer szabályozásának állapotáról kapunk információt. A stressz állapotot pedig a szabályozási folyamatok *jellege és stabilitása* határozza meg. Az állapotfüggő korreláció koncepciót sikeresen alkalmazták többek között légszennyezés, szennyvíz, kórokozók hatásának (gombafertőzés) vagy levágott faágak kiszáradási folyamatainak vizsgálatára. Ezek a tanulmányok elsősorban cukrok vagy különböző enzimek mennyiségének vizsgálatán alapultak, de spektrometriai mérések eredményeinek feldolgozására is történtek kísérletek (lásd 4.6 fejezet).

Kutatásom célja egy olyan eljárás kidolgozása és tesztelése volt, amely a fák lombzatának reflexiós spektrumai alapján képes a különböző fiziológiai állapotok, elsősorban a szárazságstressz jellemzésére. Ennek érdekében kidolgoztam az állapotfüggő korreláció koncepció spektrometriai alkalmazásokra történő kiterjesztését, valamint az állapotfüggő regressziók stressz kimutatására történő alkalmazásának feltételeit (lásd 7.1 fejezet).

Az eljárás elméletileg bármilyen környezeti stressz kimutatására alkalmazható, de kutatásomban elsősorban a talajnedvesség hiány (szárazságstressz) hatását vizsgáltam. A módszer alkalmazhatóságát kifejtett kocsánytalan tölgy (*Quercus petraea*) és bükk (*Fagus*

sylvatica) faegyedeken teszteltem, részben kontrollált körülmények között. A mintafák a Soproni-hegységben kiépített aszály szimulációs kísérleti területen találhatóak, ahol egy tetőrendszer segítségével a faegyedek egy részénél lehetséges volt a csapadék mesterséges kizárása, így fokozatosan súlyosbodó vízhiányt lehetett előidézni. És bár a szimuláció idejének relatíve rövid időtartama miatt (kb. 2,5 hónap) az előidézett mesterséges „aszály” egyáltalán nem volt súlyosnak mondható, de a szárított és kontroll egyedek között így is jelentős szisztematikus eltéréseket lehetett kimutatni a talajnedvesség változásával összhangban, az elméleti várakozásoknak megfelelően.

A kutatómunkát összefoglalva, az alábbi lépéseket végeztem el:

- Megterveztem a Magas-bérci Mesterséges Aszály (MAD) kísérleti terület infrastruktúráját (6.1 fejezet).
- Megterveztem, megépítettem, kalibráltam és kihelyeztem a kísérleti területre a környezeti tényezőket regisztráló mérőhálózatot és szenzorokat (6.2.2 fejezet).
- A fák egy részénél kontrollált talajnedvesség csökkenést idéztünk elő (a takarórendszer megépítésében Dr. Rasztovits Ervin és Dr. Móricz Norbert nyújtott segítséget, 6.2.3 fejezet)
- A fák lombkoronájából rendszeresen levélmintákat gyűjtöttem (melynél Dr. Rasztovits Ervin és Dr. Móricz Norbert segédkezett, lásd 6.2.4 fejezet) melyek reflexiós spektrumának felvételében Dr. Rákosa Rita és Badáczy Dorottya segített (lásd 6.2.5 fejezet).
- Kidolgoztam az állapotfüggő korreláció koncepció kiterjesztését a reflexiós spektrumok vizsgálatára és a stressz meghatározására (7.1 fejezet)
- Kifejlesztettem és megírtam az adatfeldolgozó és elemző algoritmusokat (7.2 fejezet)
- Teszteltem és értékeltem az eljárást az aszály szimulációs kísérlet adatain (7.3 fejezet).

Az eredmények alapján kijelenthető, hogy a növényi lombozat meghatározott hullámhosszakon mért reflexiós intenzitás értékeinek állapotfüggő korreláció koncepció alapú elemzése a szárazságstressz indikátoraként alkalmazható. A dolgozatban közölt mérési eredmények összhangban vannak az elmélet várakozásaival, ezáltal igazolva annak helyességét.

A dolgozatnak nem célja, hogy kész „receptet” adjon a szárazságstressz mérésére, mindössze arra vállalkozhat, hogy egy új megközelítés alapjait fekteti le, és igazolja kísérleti úton. Ahhoz azonban, hogy a vázolt elemzési módszer a gyakorlatban is rutinszerűen alkalmazható legyen, az eljárás további tesztelése szükséges más stressztényezők bevonásával, és több növényfajra történő validálás elvégzésével.

Ezt az irányvonalat követve, elképzelhető olyan célzott eljárások és specializált mérőeszközök kifejlesztése, amelyek gyorsan, és a terepen is könnyen alkalmazhatóan képesek a növény stressz állapotának mérésére. Ezáltal pedig értékelhetővé válik az adott növényegyed adaptációs és stressztűrő képessége, vagy intenzív kultúrák esetén időben elvégezhető az arányos beavatkozás.

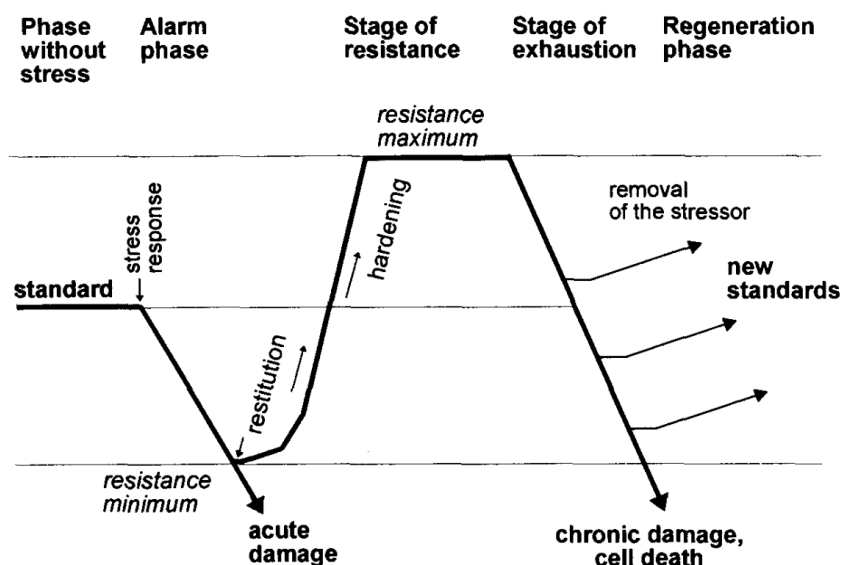
4 SZAKIRODALMI ÁTTEKINTÉS

4.1 Növényi stressz fogalma

Amióta Selye János (1936) megalkotta a stresszelméletet és leírta az általános adaptációs szindrómát, számos kutató igyekezett jobban megérteni és pontosítani a növények stressz folyamatait. Larcher (1987 *in* Lichtenthaler 1996) szerint a stressz nem csak negatív hatású lehet, hanem serkentő módon is hathat a növényre, aminek az eredménye megnövekedett rezisztencia és adaptációs alkalmazkodás. De ha a stressz mértéke meghaladja a növény toleranciahatárát és az adaptációs képessége kimerül, akkor maradandó károsodás, vagy akár pusztulás is bekövetkezhet.

Lichtenthaler (1988) a stressz két fajtáját különböztette meg. Az eustressz aktiváló, stimuláló jellegű, amely pozitívan hat a növény fejlődésére, ezzel szemben a distressz (használgják disz-stressz alakban is) súlyos stresszhatás, ami károsodást okoz és negatívan érinti a növény fejlődését. A mérsékelt stressz ugyanis növeli a növény fiziológiai aktivitását, és nincsen káros hatása hosszútávon sem.

A stressz hatása tehát annak mértékétől függ: ugyanaz a hatás kis „dózisban” serkent, míg nagy „dózisban” már károsít. A kétféle hatás között az átmenet folyamatos, és distressz akkor lép fel, ha a stresszhatás mértéke meghalad egy bizonyos küszöbszintet. Ez a toleranciahatár stressztényezőnként más és más lehet, és nem csak az adott faj tulajdonságaitól függ, hanem az adott egyed vitalitásától és a termőhelyi adottságoktól is (Lichtenthaler 1996).



1. ábra. Növényi stressz szindróma.

Phase without stress – stresszmentes állapot; **Alarm phase** – alarm fázis (vészreakció); **Stage of resistance** – ellenállási szakasz; **Stage of exhaustion** – kimerülési fázis; **Regeneration phase** – regeneráció fázisa; **standard** – standard szint; **stress response** – stresszválasz; **resistance minimum** – rezisztencia minimum; **acute damage** – akut károsodás; **restitution** – helyreállítás; **hardening** – edződés; **resistance maximum** – rezisztencia maximum; **removal of stressor** – stresszor eltávolítása; **new standards** – új standard szint; **chronic damage, cell death** – krónikus károsodás, sejtpusztulás. Az ábra forrása: Lichtenthaler (1996).

A stressz folyamatát kezdetben 3 fázisra osztották (Larcher 1987), amit Lichtenthaler (1988) kiegészített egy negyedik, regenerációs fázissal (lásd 1. ábra). A stresszhatást

megelőzően a növény a fiziológiai folyamatait az adott körülményekhez (fény, tápanyagok, stb.) optimalizálja, ez a standard szint. A stresszor megjelenésekor kialakul az alarm fázis, ami a normális működéstől való eltérésben és a vitalitás csökkenésében mutatkozik meg. A helyreállítási (ellenállási) szakaszban adaptációs és helyreállítási folyamatok zajlanak, melynek eredménye az edződés, és nagyobb rezisztencia kialakulása. Ha a stresszhatás tartósan fennáll, vagy túl nagy mértékű, akkor ez előbb-utóbb a kimerülési fázishoz vezet, ami krónikus károsodást és sejtpusztulást eredményez. Ha a stresszhatás még a végleges kimerülés előtt megszűnik (vagy jelentősen csökken), akkor a regenerációs fázisban egy új standard szint alakulhat ki.

A dolgozatban a stressz fogalmát Lichtenthaler (1996) értelmezése szerint használom, ami magában foglalja mind az eu- mind pedig a distressz állapotokat. A környezeti tényezők természetes fluktuációja, (pl. hőmérséklet, páratartalom, napsütés v. felhős égbolt, stb.) és a napi ciklusú változások (nappal és éjszaka különbségei) nem tekinthetők stresszhatásnak, mivel ezekhez a változásokhoz a növények minden nehézség nélkül és hatékonyan tudnak alkalmazkodni.

4.2 A növényzet optikai tulajdonságai

A fejezethez elsősorban Ollinger (2011) kiváló irodalmi áttekintése szolgált alapul, kiegészítve további kutatások eredményeivel.

4.2.1 A napsugárzás fizikai sajátosságai

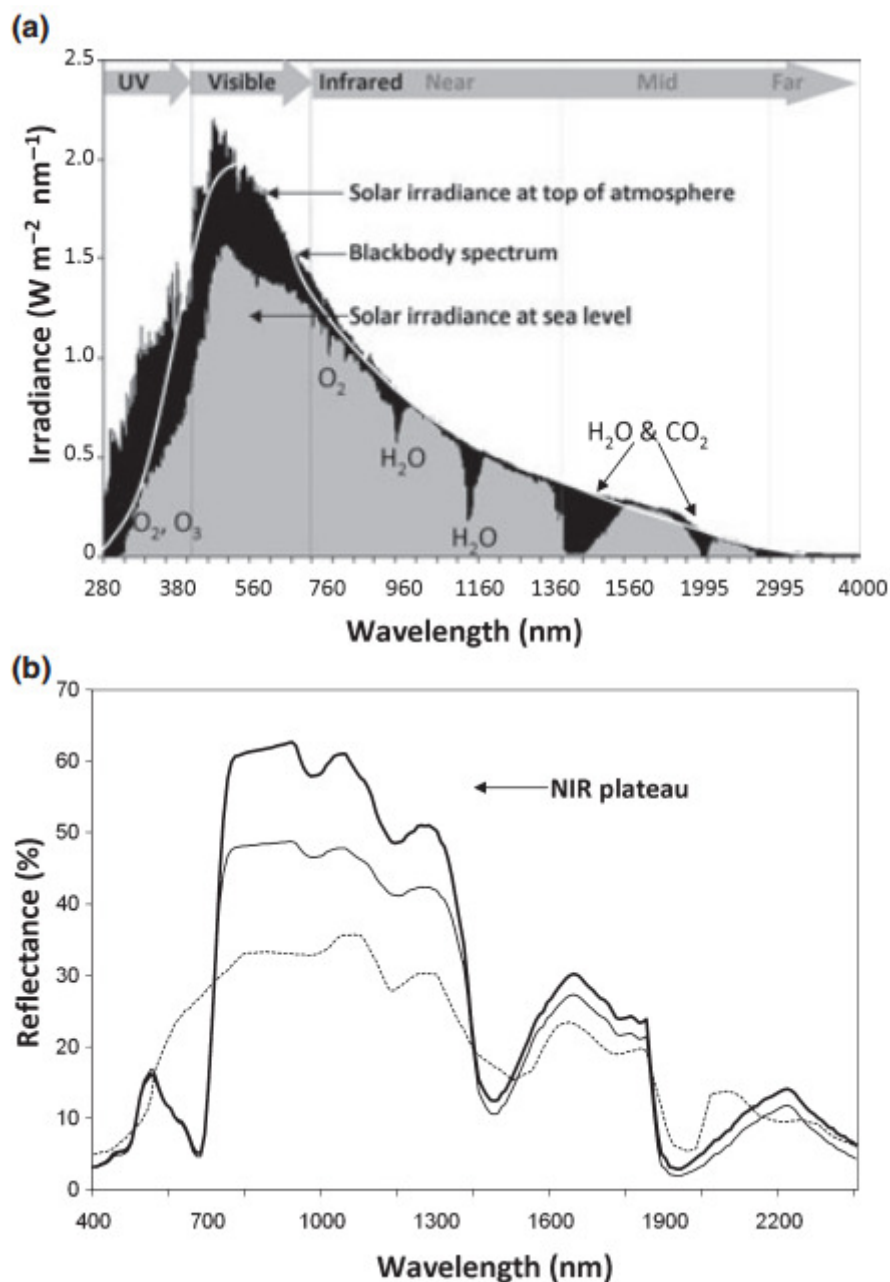
A Nap a fúziós reakciókban megtermelt energia nagy részét a 200-2500 nm hullámhossztartományban sugározza ki (2. ábra). A sugárzás maximuma 500 nm körül található, és az eloszlása az 5800 °K hőmérsékletű abszolút fekete test sugárzását közelíti (a Planck törvény szerint). Ennek az energiának azonban csak egy része éri el a Föld felszínét, mivel a légkörben a por, a gázmolekulák és különböző aeroszolok nem csak szórják a fényt, hanem egy részét el is nyelik. A látható tartományban (400-700 nm) kevés elnyelő anyag van, emiatt „átlátszó” a légkör. De a bejövő UV (ultraibolya) sugárzás nagy részét elnyeli az O₂ és O₃, a NIR (Near InfraRed: közeli infravörös) tartományban pedig a légköri víz hatása érzékelhető. A víz (H₂O) fő elnyelési sávjai 1450, 1950 és 2500 nm körül, valamivel gyengébb elnyelési sávjai pedig 980 és 1150 nm körül vannak. A közeli infra tartományban, bár kisebb hatással, de szerepet játszik még a CO₂, O₂, N₂O és CH₄ elnyelése is (Ollinger 2011).

Szintén fizikai törvényszerűség, hogy a fénykvantumként beérkező energia nem egyenletesen oszlik meg a teljes spektrumban, hanem a rövidebb hullámhosszaktól a hosszabbak felé csökken. Ennek következtében a Földet elérő sugárzás energiájának kb. 50%-a a látható tartományban érkezik be, míg a maradék az UV és a teljes infra tartományban oszlik el (Ollinger 2011). Elsősorban ezzel az energia megoszlással, valamint a légkör karakterisztikus szűrő hatásával magyarázható, hogy az evolúció során a növényekben miért olyan pigmentek (festékanyagok) alakultak ki, melyek a látható hullámhosszú, energiában gazdagabb fényt hasznosítják a fotokémiai reakciók során.

4.2.2 A növényzet reflexióját befolyásoló tényezők

A lombzat és az egyes levelek reflexióját nem csak az anyagi összetétel, hanem számos egyéb tulajdonság befolyásolja. Ilyen a növényi sejtek változatos mérete, alakja és elrendezése, de a tág határok között változó víztartalom is jelentős hatást fejt ki (Ceccato *et al.* 2001). Ha pedig növény vagy állomány szinten vizsgáljuk a reflexiót, akkor ezekhez a tényezőkhöz hozzájárul még a levelek alakjának, elhelyezkedésének és a lombzat (korona) felépítésének változatossága (Blackburn 1998, Kokaly *et al.* 2009). A beérkező fényt két hatás módosítja, meghatározva ezzel a reflektált fény tulajdonságait. Egyik ilyen hatás az

abszorpció (elnyelés), ami azt a fényt foglalja magában melyet a pigmentek, a víz és egyéb más növényi szövetek elnyelnek. A másik hatás pedig a szóródás, ami tovább bontható reflexióra (visszaverődés) és transzmisszióra (áteresztés) (Ollinger 2011).



2. ábra. (a) A Nap sugárzási spektruma a légkör felső határán és a földfelszínen és (b) tipikus reflexiós spektrumok.

(a) Irradiance – Irradiancia; Wavelength – Hullámhossz; Visible – Látható; Infrared – Infravörös; Solar irradiance at top of atmosphere – Napsugárzás az atmoszféra tetején; Blackbody spectrum – fekete test spektruma; Solar irradiance at sea level – Napsugárzás a tengerszinten. (b) vastag vonal – gabona; vékony vonal – lombhullató fa; pontvonal – talajfelszín; NIR plateau – NIR fennsík. Az ábra forrása: Gueymard (2004) in Ollinger (2011).

A specifikus elnyelési jellemzőket vagy a molekulák energiaszintjének, vagy a rezgési állapotának megváltozása okozza, ezért a különböző anyagok abszorpciója általában a

spektrum jól behatárolható hullámhossztartományában jelentkeznek. Az abszorpcióval szemben a szóródás széles hullámhossztartományt érint, mivel ez akkor következik be, ha a fénysugár útja során különböző törésmutatójú anyagokon halad keresztül (pl. levegő: 1,0; víz: 1,33). A növényi levelekben a legjelentősebb szóródás a sejt közötti levegő és a sejttal közötti helyeken történik. A sejttal átlagos törésmutatója a levél hidratáltságától függően 1,4-1,5 közötti, ahol az alacsonyabb értékek a jobb vízellátottságú levelekre jellemzőek (Knipling 1970). A törésmutatót Gausman *et al.* (1974) 4 növényfaj átlaga alapján 1,425-nek mérte, Woolley (1975) szója levelek alapján 1,415-ös törésmutatót határozott meg, a levélfelszíni szórók törésmutatóját pedig 1,48-nak mérte.

Habár nehéz pontosan számszerűsíteni, de a fényszóródás mértéke a levelekben azon sejtek és sejt közötti felületek számának és elrendezésének a függvénye, melyek megtörik a fényt. Kellően nagyszámú fénytörő felület esetén a fénysugarak iránya a levélen belül gyakorlatilag homogenizálódik. A fotoszintetikusan aktív hullámhosszak esetén (melyek nagyrészt lefedik a látható tartományt) ez maximalizálja a pigmentek fényelnyelését és növeli a megköthető CO₂ mennyiségét (Evans 1999, Gutschick 1999). Azon NIR hullámhosszakon, ahol a levelek szöveteinek abszorpciója kicsi vagy szinte teljesen hiányzik, a szóródás következtében a fotonok iránya a haladásuk során sokszorosan megváltozik (Jacquemoud – Baret 1990, Merzlyak *et al.* 2002). Ez a jelenség az elsődleges magyarázata a levelek magas fényvisszaverésének a közeli infravörös (NIR) tartományban, melyet tipikusan magas reflexiója miatt gyakran „NIR fennsíknak” (NIR plateau) is neveznek, lásd 2. ábra (b).

4.2.3 A levél és a lombzat víztartalmának hatása

Az egészséges levelek tömegének nagy része víz, ezért annak hatása a levél optikai tulajdonságaira alapvető fontosságú. A víz hatása egyrészt közvetlen, melyet a víz abszorpciós tulajdonságai okoznak, másrészt közvetett, melyet a hidratáltság foka (szárazságstressz) a levél egyéb tulajdonságaira fejt ki. A víz jelentős közvetlen hatást fejt ki az 1450 és 1950 nm hullámhosszakon, valamint kisebb mértékben a 980 és 1150 nm hullámhosszakon. A vízmolekulák rezgéseinek pedig 1400 nm-től kezdődően a hosszabb hullámhosszak felé éreztetik a hatásukat (Ollinger 2011). A víz abszorpciója alakítja ki a reflektancia jellemző csökkenését a „NIR fennsík” utáni tartományban (lásd 2. ábra (a)). A víz közvetlen abszorpciós tulajdonságainak jól körülhatárolható jellegét használják ki a különböző víz-specifikus indexek, pl. NDWI és WI (NDWI – Normalized Difference Water Index, Gao 1996, WI – Water Index, Peñuelas *et al.* 1997, lásd 4.3.1 fejezet).

A víztartalom abszorpciójának közvetlen hatása jól körülhatárolható, de a helyzetet bonyolítják azok a közvetett hatások, melyek a víztartalom függvényében módosítják a levél szerkezetét. Ezen felül a legtöbb biokémiai folyamatra is hatással van a víztartalom.

Kukoricán végzett kísérletekben kimutatták, hogy a jó vízellátottságú kontroll növényekhez képest a vízhiánnyal küzdő növények leveleinek reflektanciája megnövekedett a közepes infra (1400 nm feletti) tartományban. Ezzel egy időben azonban hasonló növekedés volt tapasztalható a NIR és a látható tartományban is. Ez a jelenség feltételezhetően a növényi pigmentek stressz okozta csökkenésének köszönhető. A NIR tartomány reakcióját pedig, amelyben nincsenek karakterisztikus elnyelő anyagok, feltételezhetően a levél szerkezetének megváltozása okozta, a szóródás növekedésén keresztül (Zygielbaum *et al.* 2009).

4.2.4 Növényi pigmentek

A levelek optikai tulajdonságait meghatározó anyagok közül a legtöbbet tanulmányozott csoport a növényi pigmentek (elsősorban a klorofill *a* és *b*, a karotinoidek, az antociánok). Ez nem véletlen, hiszen elsősorban ezek határozzák meg a fotoszintézis fényreakcióit és a növények stressztűrésének jelentős folyamatait (Govindjee 2002).

A pigmentek erős fényelnyelést mutatnak a látható tartományban, ezért itt a reflektancia sokkal alacsonyabb, mint a NIR tartományban (lásd 2. *ábra (b)*). A legfőbb fényhasznosító pigment a klorofill, melynek fő elnyelési sávjai a vörös (650-700 nm) és kék (400-500 nm) tartományban vannak.

A kék régióban a klorofill mellett a karotinoidok is jelentős abszorpciót mutatnak. Ezek magukban foglalják a karotint és a xantofilokat. De a karotinoidok nem csak a fényhasznosításban vesznek részt a fotoszintézis során, hanem pl. a xantofilok disszipálják a fölös energiát, megakadályozva ezzel túl nagy fényintenzitás esetén a károsodásokat (Demmig-Adams – Adams 1996).

Az antociánokat gyakran nevezik „stressz pigmenteknek” is („stress pigments” Ollinger 2011). Ezek nem a kloroplastban találhatóak, mint a klorofill, hanem a citoplazmában, és többek között védő szerepet töltenek be a különböző stressztényezőkkel szemben, mint pl. hőmérséklet, túlzott fény, vagy UV sugárzás (Chalker-Scott 1999, Gould – Quinn 1999). Az antociánok a klorofillhez hasonló hullámhosszakon nyelnek el, de gyengébben a sárga és vörös tartományokban, így ősszel a klorofilltartalom csökkenésekor, ezek idézik elő a levelek sárga és vörös színeit (Feild *et al.* 2001).

Fontos fiziológiai szerepük és előnyös abszorpciós tulajdonságaik miatt számos kutatást végeztek a pigmentek mennyiségének becslésére egyedi levelek, vagy a lombzat spektruma alapján. A pigmenttartalom ugyanis nem csak laboratóriumi vagy terepi spektrométerrel, hanem akár repülőgépeken vagy műholdakon elhelyezett hiperspektrális szenzorok segítségével is mérhető (Sims – Gamon 2002, Gitelson *et al.* 2006, 2009, Ustin *et al.* 2009). A tanulmányok többsége a klorofill becslésre helyezte a fő hangsúlyt, annak fotoszintézisben betöltött domináns szerepe miatt, és mert a spektrális átfedések miatt a többi pigment mennyiségének becslése meglehetősen nehéz. De léteznek kifejezetten a karotinoidok és antociánok becslésére kifejlesztett módszerek is (Gamon *et al.* 1990, Gitelson *et al.* 2006, 2009). A xantofilok mennyiségének monitorozása pedig a stresszelt állapotban betöltött védő szerepe miatt nagy jelentőségű (pl. Gamon *et al.* 1992, 1997, lásd *PRI* az 1. táblázatban).

4.2.5 A növényi pigmentek oszcillációi

A növényi pigmentek elsősorban a fotoszintézis eszközei, de az összes többi szintetizált anyaghoz hasonlóan, szükségleteinek és az elérhető energiának a függvényében állítja elő, és bontja le őket a sejt. Mennyiségüket tehát a fotoszintézis és a különböző szabályozási mechanizmusok eredője határozza meg.

A napszakok váltakozásából adódóan, az elérhető és hasznosítható energia függvényében a pigmentek mennyisége ezért napi ciklikussággal ingadozik. A klorofilok mennyiségének napi változása például a növényi oszcillációk jól ismert esete (pl. Shimada 1958, Busheva *et al.* 1991), de hasonló napi ciklikusságot más pigmentek, pl. a xantofilok esetében is kimutattak. (Adams - Demmig-Adams 1992).

4.2.6 A nitrogén és egyéb anyagok hatása

A levélben a pigmentek mellett számos egyéb anyag is alakítja a spektrális tulajdonságokat. Ilyenek pl. a nitrogén, fehérjék, lignin és cellulóz, melyek hatásukat egyrészt közvetlenül, saját abszorpciós tulajdonságaikon keresztül, másrészt közvetetten, a levél szerkezeti és biokémiai módosítása által fejtik ki. Ez utóbbi pedig nem csak az abszorpciót, hanem a levél fényszórási tulajdonságait is módosítja. Míg a pigmentek az abszorpciós hatásukat főleg a 400-700 nm tartományban fejtik ki, addig az egyéb anyagok elsősorban a hosszabb hullámhosszakon éreztetik a hatásukat. Ez a hatás általában sokkal gyengébb, mivel a különböző C, N, H és O kötések rezgéseiből származik. Ennek ellenére ezek a jellemzők felhasználhatók akár távérzékelés alapú becslésekhez is (Smith *et al.* 2003, Kokaly *et al.* 2009). Ezeket a jellemzőket azonban legkönnyebben száraz lombzat alapján lehet

elkülöníteni, mivel így a víz abszorpciója nem fedi el az 1400 nm feletti tartományokat (Kokaly – Clark 1999, Kumar *et al.* 2001).

A nitrogén mennyiségének becslése kiemelt jelentőségű, nemcsak tápanyag szerepe miatt, hanem azért is, mert áttételesen sok egyéb információt hordoz magában az ökoszisztéma különböző folyamatairól. Segítségével tanulmányozták már pl. a talajban a N ciklus intenzitását, különböző invazív fajok terjedését, a biológiai produkció mintázatát és a szénmegkötést is (Ollinger *et al.* 2002, Asner – Vitousek 2005, Smith *et al.* 2002, Ollinger *et al.* 2008).

Habár a N a levél tömegének csak relatíve kis részét teszi ki, nélkülözhetetlen a fotoszintézisben szerepet játszó pigmentek és fehérjék felépítésében. A legjelentősebb N tartalmú levélalkotó anyag a RuBisCO (Ribulose-1,5-Bisphosphate Carboxylase/Oxygenase), ami egy szén-megkötésben fontos szerepet játszó enzim. Ez a levelek teljes N készletének akár 50%-át is tartalmazhatja (Elvidge 1990). Ennek ellenére meglehetősen bizonytalanosság övezi a N spektrumra kifejtett hatását, és hogy a spektroszkópiai N mérési módszerek ténylegesen a N tartalmú anyagokat mutatják ki, vagy inkább egyéb közvetett hatásokat érzékelnek.

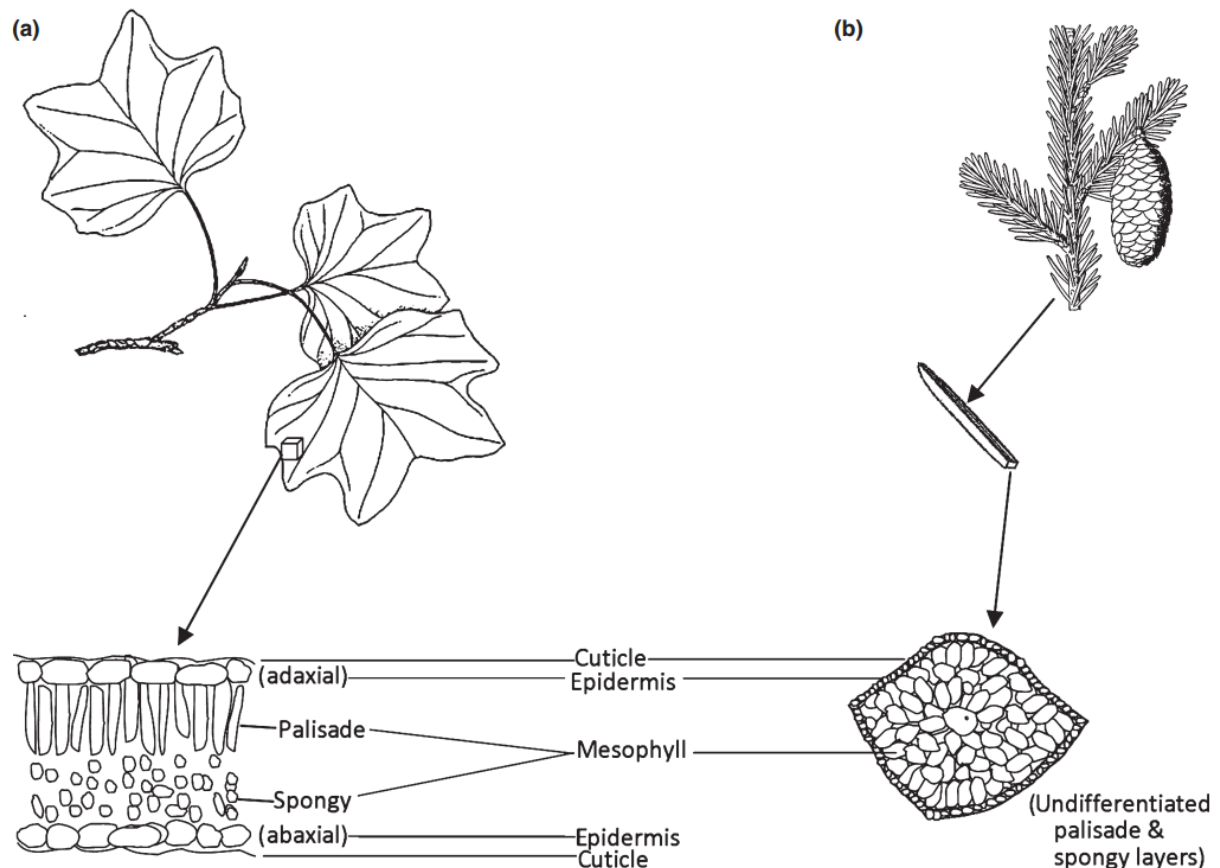
A mért N koncentráció és bizonyos spektrális jellemzők jó korrelációját gyakran magyarázzák a N-H és C-H kötések spektrális jellemzőivel, de a vizsgált hullámhosszak gyakran olyan tartományban találhatóak, melyek érzékenyek a vízre, és a levél szerkezetére is (Ollinger, 2011). Például a Smith *et al.* (2003) által N tartalom mérésére kidolgozott módszer legfontosabb hullámhosszai a közepes infra tartományban található víz abszorpciós sávok közelében, a „NIR fennsík” (2. ábra (b)), vagy a vörös perem inflexiós pontjánál helyezkednek el (lásd 4.3.2 fejezet és 4. ábra). Ez a két tartomány pedig különösen érzékeny olyan szerkezeti tulajdonságokra, melyek a fényszóródást jelentősen befolyásolják. Ehhez hasonlóan Ollinger *et al.* (2008) észak-amerikai boreális és lombhullató erdők vizsgálata során erős korrelációt találtak a N koncentráció és a „NIR fennsík” széles tartománya (800-1400 nm) között (lásd 8. ábra (d)). Ennek oka feltételezhetően a N tartalom és bizonyos szerkezeti tulajdonságok kapcsolt változása, ami a reflexió és szóródás mintázatát széles tartományban befolyásolja.

Mivel a N, a víz és a levélszerkezet mind hatással van a szénmegkötésre és a növény energia háztartására, ezért a reflexiós spektrum értelmezése meglehetősen összetett. A N becselő módszerek ennek ellenére hatékonyak lehetnek azok között a körülmények között, ahol kidolgozták őket. A modellezéshez és az érvényességi tartományuk kiterjesztéséhez azonban az egyes hatások mélyebb megértésére lenne szükség (Ollinger, 2011).

4.2.7 A levél szerkezetének hatása

A fényszóródást befolyásoló fizikai folyamatok sokkal kevésbé hullámhossz függőek, mint az abszorpciós folyamatok. Ennek ellenére a szóródás spektrális mintázata mégsem teljesen egyenletes, mivel a szintén jelen lévő elnyelő anyagok határozzák meg, hogy a szórt sugárzás mely hullámhosszai hagyhatják el a levelet. A két fő elnyelő anyagcsoport a pigmentek és a víz. Mivel ezek elsősorban a látható és a közepes infra tartományban (> 1400 nm) abszorbeálnak, ezért közöttük a NIR tartomány (kb. 740-1400 nm) az a régió, ahol a levelek optikailag a legátlátszóbbak. Az itt tapasztalható viszonylag nagy reflexiót a levél szerkezeti sajátosságai határozzák meg (Ollinger, 2011).

A levél felszínén található esetleges viaszréteg szinte teljesen átlátszó a látható és infra tartományban is, így közvetlenül a kutikuláról csak egészen kevés fény verődik vissza (Knippling 1970). De a sejtek (és sejtfaalak) nagy számának köszönhetően (3. ábra) a levélben nagyon jelentős a fényszóródás. A levél reflexiója ezért elsősorban a mezofillumban (alapszövetben) bekövetkező többszörös szóródás függvénye, melyet a sejtek elhelyezkedése befolyásol (Baranoski – Rokne 1997, Slaton *et al.* 2001).



3. ábra. A (a) lombhullató és (b) tűlevelű levelek szerkezetének vázlatos felépítése.

Cuticule – kutikula; *Adaxial Epidermis* – felső epidermisz (bőrszövet); *Mesophyll* – mezofillum; *Palisade* – paliszád (oszlopos) parenchima; *Spongy* – szivacsos parenchima; *Abaxial Epidermis* – alsó epidermisz (bőrszövet); *Undifferentiated palisade & spongy layers* – Nem differenciált paliszád és szivacsos parenchima. Az ábra forrása: Ollinger (2011).

A levelekben a paliszád parenchima (oszlopos táplálékkészítő alapszövet) sejtek egyfajta fényvezetőként (light pipe) működnek, melyek segítenek a fényt a sejtek belsejébe irányítani, hogy a fotoszintetikus pigmentek minél jobban absorbeálhassák azt (Gausman *et al.* 1969, Vogelmann – Martin 1993, Knapp – Carter 1998). Mivel a levél szöveteinek NIR abszorpciója elenyésző, ezért ez a fényvezető tulajdonság inkább csak a látható tartományra korlátozódik. A NIR reflexiót pedig elsősorban a mezofillum sejtek felületének, és az intercelluláris üregeknek az aránya határozza meg (Nobel *et al.* 1975, Slaton *et al.* 2001, Castro – Sanchez-Azofeifa 2008).

A levél vastagsága, geometriája és állása (orientációja) szintén befolyásolja a reflektanciát (Ourcival *et al.* 1999, Moorthy *et al.* 2008). Lapos és vékony epidermiszű, valamint hosszú paliszád parenchima sejtekkel rendelkező levél például több NIR fényt reflektál, mint a rövid hengeres tűlevelű vastag sejtfalakkal és nem differenciált mezofillummal (Johnson *et al.* 2005). Egyéb tényezők, mint pl. a levelek színe és fonáka közötti eltérések, ezeket a különbségeket tovább módosíthatják. A levél színének általában nagyobb a NIR reflektanciája mint a fonáknak. A transzmittancia ezzel szemben a teljes infra régióban (kb. 750-2400 nm) nagyobb, ha a fény a levél fonáka felől érkezik, nem pedig a színe felől (Woolley 1971, Hoque – Remus 1996, Baranoski 2006).

4.3 Spektrometriai módszerek

A növényi lombzat reflexiós spektrumának mérése egy ígéretes módszer a növényi stressz vizsgálatára. Számos különböző módszert fejlesztettek ki a növények bizonyos fiziológiai jellemzői és a levelek spektrumának jellegzetességei közötti kapcsolat leírására. Ezek részben többszörös regressziós analízisen és a legkisebb négyzetek elvén alapuló statisztikai módszereken alapulnak (pl. Wessman *et al.* 1988, Martin *et al.* 2008), de még gyakrabban spektrális Vegetációs Indexeket alkalmaznak.

4.3.1 Vegetációs Indexek

A biomassza, fenológiai és fiziológiai folyamatok vizsgálatára számos „nagy spektrális felbontású reflexiós vegetációs indexet” („high spectral resolution reflectance vegetation indices”) fejlesztettek ki világszerte (Peñuelas - Filella 1998). A módszerek nagy része a reflexiót néhány kiválasztott hullámhosszon (ill. hullámhossztartományban) méri, és ezekből számít valamilyen Vegetációs Indexet (VI-t).

Az egyik legegyszerűbb és legkorábban alkalmazott VI a *Simple Ratio (SR)*, mely jól alkalmazható a zöld biomassza becslésére: $SR = R_{NIR} / R_{Red}$, ahol R a reflektancia, az alsó index pedig a hullámhossztartományt jelzi: *NIR* – közeli infravörös (Near Infrared), *Red* – vörös (Jordan 1969). Hasonló, de jóval robusztusabb és elterjedtebb módszer a *Normalized Difference Vegetation Index (NDVI)* számítása: $NDVI = (R_{NIR} - R_{Red}) / (R_{NIR} + R_{Red})$, melyet nem csak földi mérések adataiból számítanak, hanem még gyakrabban légi vagy műholdas távérzékelés segítségével (Rouse *et al.* 1973). A *SR* és *NDVI* mérésénél alkalmazott hullámhosszak (illetve hullámhossztartományok) sok esetben kissé eltérőek, mert általában a használt szenzor spektrális érzékenységétől, vagy a vizsgálat céljától függenek. Az *NDVI* is főleg a zöld biomassza mennyiségére érzékeny (Gamon *et al.* 1995), de erős összefüggést találtak több más környezeti és fiziológiai változóval is. Az *NDVI* gyakorlati hasznosítására a mezőgazdaságban már számos eljárást dolgoztak ki, pl. öntözés időzítése (pl. Hunsaker *et al.* 2007, Aldakheel 2011), talaj sótartalmának kezelése (pl. Li *et al.* 2014), termésbecslés (pl. Teal *et al.* 2006, Moriondo *et al.* 2007) vagy műtrágya kijuttatás differenciálása (pl. Stone *et al.* 1996, Crain *et al.* 2012).

Természetesen nem csak a vörös és közeli infravörös hullámhosszakat lehet vizsgálni, így számtalan különböző VI-t javasoltak különböző célokra. Az *1. táblázat* foglalja össze a leggyakrabban alkalmazott VI-eket és a felhasznált hullámhosszakat. Számos kutatást végeztek annak érdekében, hogy összehasonlítsák a különböző VI-eket bizonyos célokra, többek között a növényi stressz vizsgálatára (pl. Carter – Knapp 2001, Zarco-Tejada *et al.* 2004, Eitel *et al.* 2007, Pu 2008).

Az *1. táblázatban* megjelölt hullámhosszak egy tartomány középértékét jelzik. A sávszélesség, vagyis hogy a megjelölt hullámhossz körül mekkora tartomány intenzitásértékeit integrálja a használt szenzor, tág határok között változik. Egyes korai műholdakon elhelyezett érzékelők esetében a sávszélesség akár 200 nm (vagy még nagyobb) is lehetett, míg hiperspektrális szenzorok és spektrofotométerek esetén nem ritka a 10 nm-es vagy még nagyobb felbontás sem. A VI-k kidolgozásánál, főleg a régebbi tanulmányok esetében, a sávszélességet nem tudták optimalizálni, mivel az adott volt: az elérhető eszközök és adatbázisok határozták meg, hogy mekkora sávszélességgel dolgoztak. Az egyre nagyobb felbontású hiperspektrális szenzorok azonban már lehetővé tették, hogy mind a csúcs érzékenységet, mind pedig a sávszélességet (pl. szomszédos sávok összevonásával) az adott cél érdekében finomhangolni lehessen. Ez a tendencia egyértelműen látszik abból is, hogy az újabb indexek egyre pontosabban meghatározott, és egyre közelebbi hullámhosszakat is alkalmaznak, melyek között akár csak 5 nm is lehet a távolság.

1. táblázat. A leggyakrabban alkalmazott Vegetációs Indexek és az általuk alkalmazott hullámhosszak.

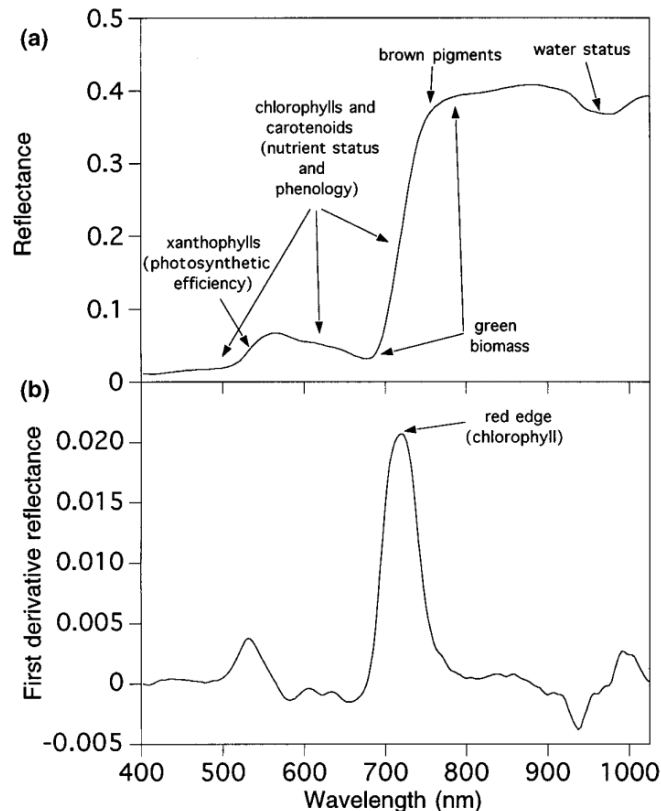
Vegetációs Index (VI)	Felhasznált hullámhosszak	Hivatkozás
Simple Ratio, Ratio Vegetation Index	NIR, Red v. 800, 680	Jordan (1969) v. Pearson - Miller (1972)
$SR = \frac{R_{NIR}}{R_{red}}$ $RVI = \frac{R_{800}}{R_{680}}$		
Normalized Difference Vegetation Index	NIR, Red	Rouse <i>et al.</i> (1973)
$NDVI = \frac{R_{NIR} - R_{red}}{R_{NIR} + R_{red}}$		
Modified Simple Ratio	670, 800	Chen (1996)
$MSR = \frac{\frac{R_{800}}{R_{670}} - 1}{\sqrt{\frac{R_{800}}{R_{670}} + 1}}$		
Normalized Difference Pigment Index	430, 680	Baret <i>et al.</i> (1988)
$NDPI = \frac{R_{680} - R_{430}}{R_{680} + R_{430}}$		
Modified Chlorophyll Absorption in Reflectance Index	550, 670, 700 v. 550, 670, 800	Daughtry <i>et al.</i> (2000) v. Haboudane <i>et al.</i> (2004)
$MCARI = [(R_{700} - R_{670}) - 0,2(R_{700} - R_{550})] \frac{R_{700}}{R_{670}}$ $MCARI_1 = 1,2[2,5(R_{800} - R_{670}) - 1,3(R_{800} - R_{550})]$ $MCARI_2 = \frac{1,5[2,5(R_{800} - R_{670}) - 1,3(R_{800} - R_{550})]}{\sqrt{(2R_{800} + 1)^2 - (6R_{800} - 5\sqrt{R_{670}}) - 0,5}}$		
Transformed CARI	550, 670, 700	Haboudane <i>et al.</i> (2002)
$TCARI = 3 \left[(R_{700} - R_{670}) - 0,2(R_{700} - R_{550}) \frac{R_{700}}{R_{670}} \right]$		
Triangular Vegetation Index	550, 670, 750	Broge - Leblanc (2001)
$TVI = 0,5[120(R_{750} - R_{550}) - 200(R_{670} - R_{550})]$		
Modified Triangular Vegetation Index	550, 670, 800	Haboudane <i>et al.</i> (2004)
$MTVI_1 = 1,2[1,2(R_{800} - R_{550}) - 2,5(R_{670} - R_{550})]$ $MTVI_2 = \frac{1,5[1,2(R_{800} - R_{550}) - 2,5(R_{670} - R_{550})]}{\sqrt{(2R_{800} + 1)^2 - (6R_{800} - 5\sqrt{R_{670}}) - 0,5}}$		
Renormalized Difference Vegetation I.	670, 800	Roujean - Breon, (1995)
$RDVI = \frac{R_{800} - R_{670}}{\sqrt{R_{800} + R_{670}}}$		
Soil Adjusted Vegetation Index	670, 800	Huete (1988)
$SAVI = (1 + L) \frac{R_{800} - R_{670}}{R_{800} - R_{670} + L} \quad \text{tipikusan } L = 0,5$		
Improved SAVI with self-adjustment factor	670, 800	Qi <i>et al.</i> (1994)
$MSAVI = 0,5 \left[2R_{800} + 1 - \sqrt{(2R_{800} + 1)^2 - 8(R_{800} - R_{670})} \right]$		
Optimized Soil-Adjusted Vegetation I.	670, 800	Rondeaux <i>et al.</i> (1996)
$OSAVI = (1 + 0,16) \frac{R_{800} - R_{670}}{R_{800} - R_{670} + 0,16}$		

1. táblázat (folytatás)

Vegetációs Index (VI)	Felhasznált hullámhosszak	Hivatkozás
Greenness Index $G = \frac{R_{554}}{R_{677}}$	554, 677	-
Zarco-Tejada & Miller Index $ZMI = \frac{R_{750}}{R_{710}}$	710, 750	Zarco-Tejada <i>et al.</i> (2001)
Simple Ratio Pigment Index $SRPI = \frac{R_{430}}{R_{680}}$	430, 680	Peñuelas <i>et al.</i> (1995)
Normalized Phaeophytinization Index $NPQI = \frac{R_{415} - R_{435}}{R_{415} + R_{435}}$	415, 435	Barnes <i>et al.</i> (1992)
3-band ratio $RATIO_{975} = \frac{2R_{960-990}}{R_{920-940} + R_{1090-1110}}$ $RATIO_{1200} = \frac{2R_{1180-1220}}{R_{1090-1110} + R_{1265-1285}}$	975, 930, 1100 v. 1100, 1200, 1275	Pu <i>et al.</i> (2003)
Photochemical Reflectance Index $PRI = \frac{R_{570} - R_{531}}{R_{570} + R_{531}}$	531, 570 v. 528, 567	Gamon <i>et al.</i> (1992, 1997)
Normalized Pigment Chlorophyll Index $NPCI = \frac{R_{680} - R_{430}}{R_{680} + R_{430}}$	430, 680	Peñuelas <i>et al.</i> (1994)
Carter ratios $Ctr_1 = \frac{R_{695}}{R_{420}}$ $Ctr_2 = \frac{R_{695}}{R_{760}}$	420, 695 v. 605, 760 695, 760 v. 710, 760	Carter (1994)
Lichtenthaler indices $Lic_1 = \frac{R_{800} - R_{680}}{R_{800} + R_{680}}$ $Lic_2 = \frac{R_{440}}{R_{690}}$	680, 800 v. 440, 690	Lichtenthaler (1996)
Structure-Independent Pigment Index $SIPi = \frac{R_{800} - R_{450}}{R_{800} + R_{650}}$	450, 650, 800	Peñuelas <i>et al.</i> (1995)
Vogelmann indices $Vog_1 = \frac{R_{740}}{R_{720}}$ $Vog_2 = \frac{R_{737} - R_{747}}{R_{715} + R_{726}}$ $Vog_3 = \frac{R_{737} - R_{747}}{R_{715} + R_{720}}$	740, 720 v. 715, 726, 734, 747 v. 715, 720, 734, 747	Vogelmann <i>et al.</i> (1993)
Gitelson and Merzlyak $GM_1 = \frac{R_{750}}{R_{550}}$ $GM_2 = \frac{R_{750}}{R_{700}}$	550, 750 v. 700, 750	Gitelson - Merzlyak (1997)
Water Index $WI = \frac{R_{900}}{R_{970}}$	900, 970	Peñuelas <i>et al.</i> (1997)
Normalized Difference Water Index $NDWI = \frac{R_{680} - R_{1240}}{R_{680} + R_{1240}}$	860, 1240	Gao (1996)
Disease Water Stress Index $DSWI = \frac{R_{802} - R_{547}}{R_{1657} + R_{682}}$	547, 802, 682, 1657	Galvão <i>et al.</i> (2005)
Difference Vegetation Index $DVI = R_{810} - \frac{R_{610} + R_{661}}{2}$	810, 610, 661	Broge - Leblanc (2001)

4.3.2 Egyéb spektrális jellemzők

A reflexiós spektrum intenzitásértékeiből nem csak vegetációs indexeket lehet számítani, hanem a spektrum egyéb tulajdonságait is ki lehet használni. A „Red Edge” (vörös perem) módszer például a spektrum első deriváltját számítja a vörös-infravörös tartományban, és a legnagyobb meredekséghez tartozó hullámhosszat keresi. Ennek az átmenetnek az alakja és hullámhossza jellemző lehet többek között a levél klorofill tartalmára és a növény vízellátottságára (pl. Filella - Peñuelas 1994, Peñuelas – Filella 1998, Daughtry *et al.* 2000).



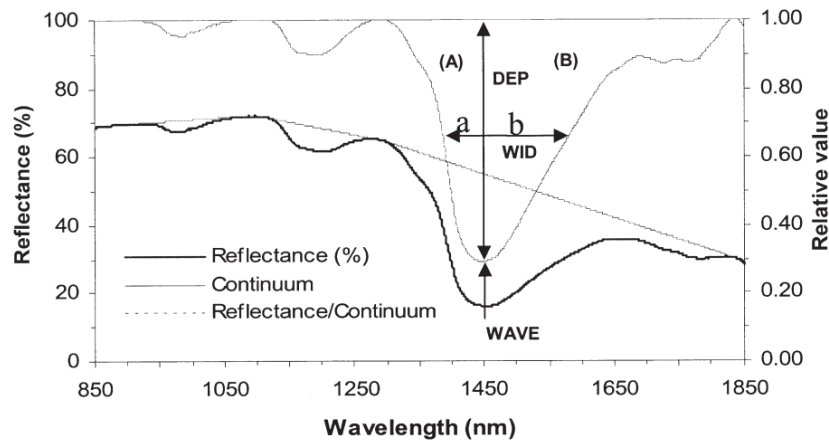
4. ábra. A „Red Edge” (vörös perem) módszer

A reflexiós spektrum (a) és a spektrum első deriváltja (b). A Red Edge a legnagyobb meredekséghez tartozó hullámhossz. Reflectance – reflektancia; First derivative of reflectance – a reflektancia első deriváltja. Az ábra forrása: Peñuelas – Filella (1998).

Quercus agrifolia levelek víztartalmának vizsgálatára Pu *et al.* (2003) az abszorpciós spektrum különböző „alaki” jellemzőit használták fel, trendmentesítés után (lásd 5. ábra). Ilyen például a jellemző hullámhossz pozíció (WAVE - wavelength position), elnyelési mélység és szélesség (DEP & WID - absorption depth and width), valamint kidolgoztak egy 3 különböző hullámhosszt (795, 1200, 1750 nm) alkalmazó arányszámot is.

Tan *et al.* (2013) 54 különféle VI-t hasonlítottak össze a FPAR (Fraction of Photosynthetically Active Radiation) becslésére, és azt találták, hogy nem egy VI szolgáltatja a legjobb eredményt, hanem a különböző tartományokban más-más VI: ha $FPAR \leq 0,75$ akkor a *Green NDVI*, ha $FPAR > 0,75$ akkor pedig a *Scaled NDVI* bizonyult jobbnak.

A különböző VI-k arányát is számos célra megpróbálták felhasználni, pl. a búza nitrogén ellátottságának becslésére Eitel *et al.* (2007) számos más VI mellett vizsgálták a *TCARI/OSAVI* és a *MCARI/MTVI₂* arány felhasználásának lehetőségét.



5. ábra. Trendmentesített spektrum alakú jellemzői

WAVE – jellemző hullámhossz pozíció (wavelength position); DEP – elnyelési mélység (absorption depth); WID – elnyelési szélesség (absorption width). Az ábra forrása: Pu et al (2003).

4.4 A spektrometriai módszerek gyengeségei

Az Index DataBase (IDB - Index Adatbázis, Henrich *et al.* 2012) jelenleg (2015-ben) 517 különböző VI-t tart nyilván, melyeket elsősorban távérzékelési adatok interpretálására fejlesztettek ki. Ezek közül 33 célzottan a növényzet víztartalmát próbálja jellemezni, és 10 index kifejezett célja a növényi stressz mérése. Ezek alapján egyértelmű, hogy rengeteg információ van a levelek reflexiós spektrumaiban elrejtve, de ennek értelmezése nem egyszerű.

4.4.1 Zavaró tényezők

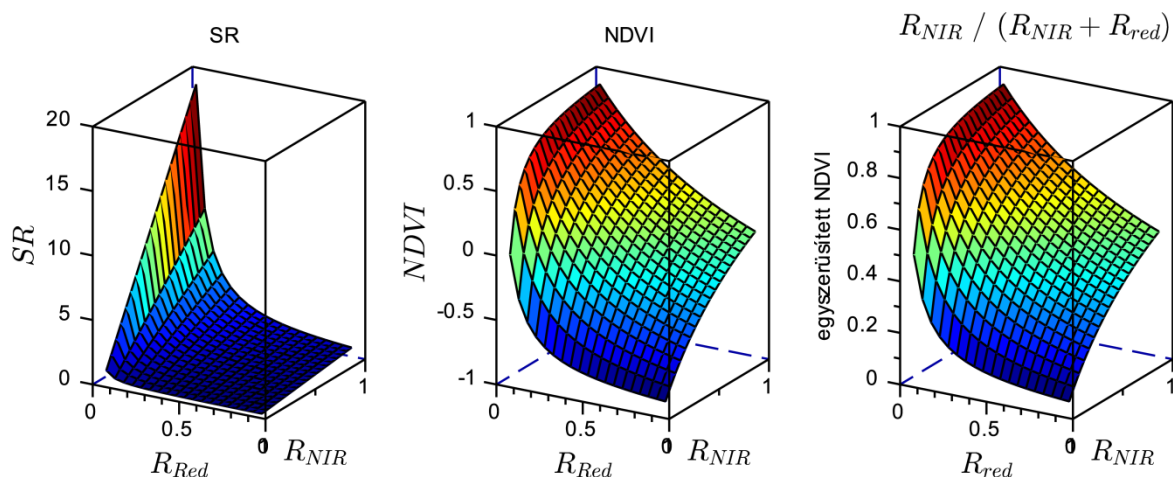
A reflexiós mérések alapvető nehézsége, hogy habár elméletben akár egyetlen hullámhosszon mért reflexiós intenzitás is magában hordozza a keresett információt, (pl. valamilyen anyag mennyiségét), az adott hullámhosszon mért intenzitás abszolút értéke nem csak ettől függ. Ezt befolyásolja a (1) beesési és visszaverődési szög, (2) a levél felületének fajra jellemző optikai tulajdonságai, és (3) a levél felszínének állapota (nedves vagy száraz), esetleg poros (Wu – Wang 2014). Ezek mellett távérzékelés esetén ezt tovább módosítja (4) a levelet érő természetes (vagy mesterséges) fény mennyisége, (5) spektruma, és a jelentős úthossz miatt a (6) légkör szűrő hatása is, mely többek között függ a páratartalomtól, a szálló por és egyéb (szennyező) anyagok koncentrációjától, és így tovább. A beesési és visszaverődési szög pedig a levélállás és lombkorona szerkezet függvényében jóval nagyobb szórást mutat, mint a levelenkénti vizsgálatoknál, ahol ez a hatás jobban kontrollálható. További zavaró tényezőként jelentkezik távérzékelés esetén a (7) háttérről visszaverődő fény (pl. talaj, avar, elhalt növényi részek, ágrendszer, stb.), ami hozzáadódik a lombzat spektrumához.

Ezen hátrányok kiküszöbölésére szinte minden módszer, de elsősorban a VI-k az arányosítást alkalmazzák, vagyis az információt hordozó hullámhossz mellé választanak egy másik, közeli hullámhosszt. Ez vagy a referencia szerepét tölti be, vagyis nem érzékeny a mérni kívánt hatásra, és ehhez arányosítják az elsődleges hullámhosszt, vagy pedig feltételezik, hogy az információt éppen a két hullámhossz intenzitásának az aránya hordozza (pl. SR, G, ZMI, WI, stb.). A módszer alapfeltételezése az, hogy az előbb felsorolt 7 fő befolyásoló tényező ugyanúgy (vagy a hullámhosszak közelsége miatt nagyon hasonlóan) hat mindkét intenzitás értékre, így osztáskor a hatásuk kiesik. Sajnos ez a feltétel pl. távérzékelés esetén gyakran nem teljesül, főleg a légköri hatások miatt, mert pl. a vízgőznek jelenősen különbözik az elnyelése a látható és a közeli infravörös tartományban, így pl. távérzékel

képekből megbízhatóan $NDVI$ -t számítani csak gondosan kiválogatott és korrigált képek alapján lehet.

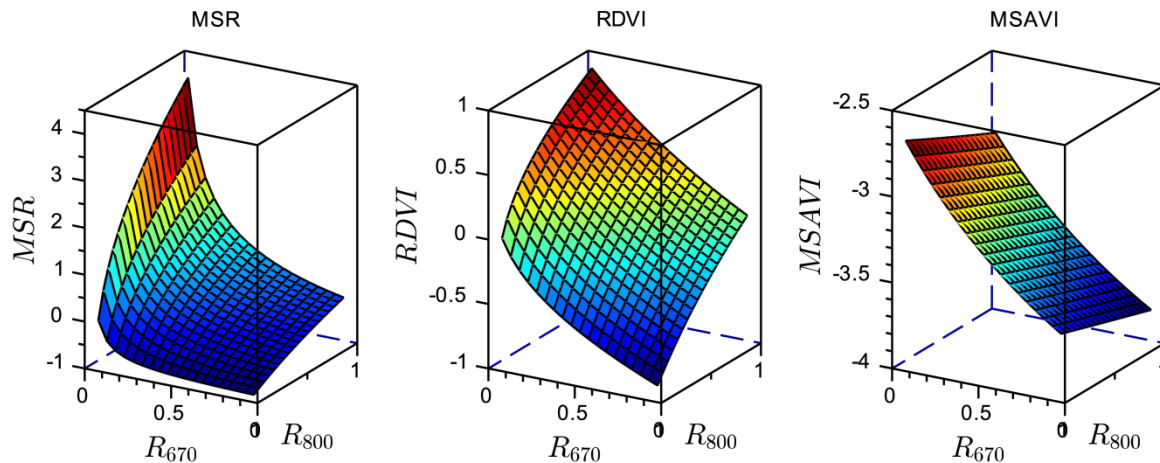
4.4.2 Függvénykapcsolat

Az egyszerű arányszámok értéktartománya 0 és $+\infty$ közötti, ami bizonyos alkalmazásokban hátrányos lehet. Többek között ennek kiküszöbölésére született meg az $NDVI$, ami a „normalizálásnak” köszönhetően -1 és +1 közötti értékeket vehet fel. Habár az $NDVI$ funkcionálisan egyenértékű az SR -rel, de az összefüggés közöttük nem lineáris (lásd 6. ábra SR és $NDVI$ grafikon), így az $NDVI$ gyakorlati hasznosíthatósága nagyban függ a vegetáció adott tulajdonsága és az $NDVI$ függvény közötti összefüggés linearitásától (vagy tágabban értelmezve a köztük lévő függvénykapcsolattól). Emellett belátható, hogy az $NDVI$ esetében a számlálóban lévő R_{Red} intenzitás érték csak skálázza a végeredményt, így hozva létre a negatív értékeket. Vagyis az $NDVI$ funkcionálisan és lineárisan is egyenértékű a $R_{NIR} / (R_{NIR} + R_{Red})$ aránnyal, ami a 6. ábra egyszerűsített $NDVI$ grafikonján modelleztem. Végeredményben tehát az $NDVI$ az SR egy (nem lineáris) transzformációja, amely a nevével ellentétben (Difference = különbség) nincs is kapcsolatban a spektrumok különbségével!



6. ábra. Az SR , $NDVI$ és egyszerűsített $NDVI$ függvény értéktartománya
A mért reflektancia értékek függvényében, ha $0,05 < R < 0,95$. Saját modellezés.

Az 1. táblázatban felsorolt VI-k nagy része az SR vagy az $NDVI$ módosításából született, részben a vizsgált hullámhosszak megváltoztatásával, részben újabb, vagyis kettő helyett 3, vagy akár 4 hullámhossz bevonásával. Ezek célja elsősorban valamilyen „zavaró” körülmény (pl. a talaj hatásának) kiszűrése volt, a különböző konstansok pedig a függvény alakját és nonlinearitását hangolják egy adott cél érdekében, hogy a VI és a vizsgált körülmény korrelációja minél jobb (és lehetőleg lineáris) legyen. Ezen a téren valószínűleg Haboudane *et al.* (2004) alkotta a legösszetettebb képleteket ($MCARI_2$ és $MTVI_2$), melyek a 3 hullámhosszon mért reflexiók intenzitás értékeit 1 négyzetre emelés, 2 gyökvonás és 8 konstans segítségével egyesítik. Az eltérő függvényalak és konstansok módosító hatását a 7. ábra szemlélteti három azonos hullámhosszak (670 és 800 nm) felhasználó VI példáján: MSR , $RDVI$ és $MSAVI$. A függvények pontos alakját az 1. táblázat tartalmazza.



7. ábra. Az MSR, RDVI és MSAVI függvények értéktartománya
A mért reflektancia értékek függvényében, ha $0,05 < R < 0,95$. Saját modellezés.

4.4.3 Egyértelmű megfeleltethetőség hiánya

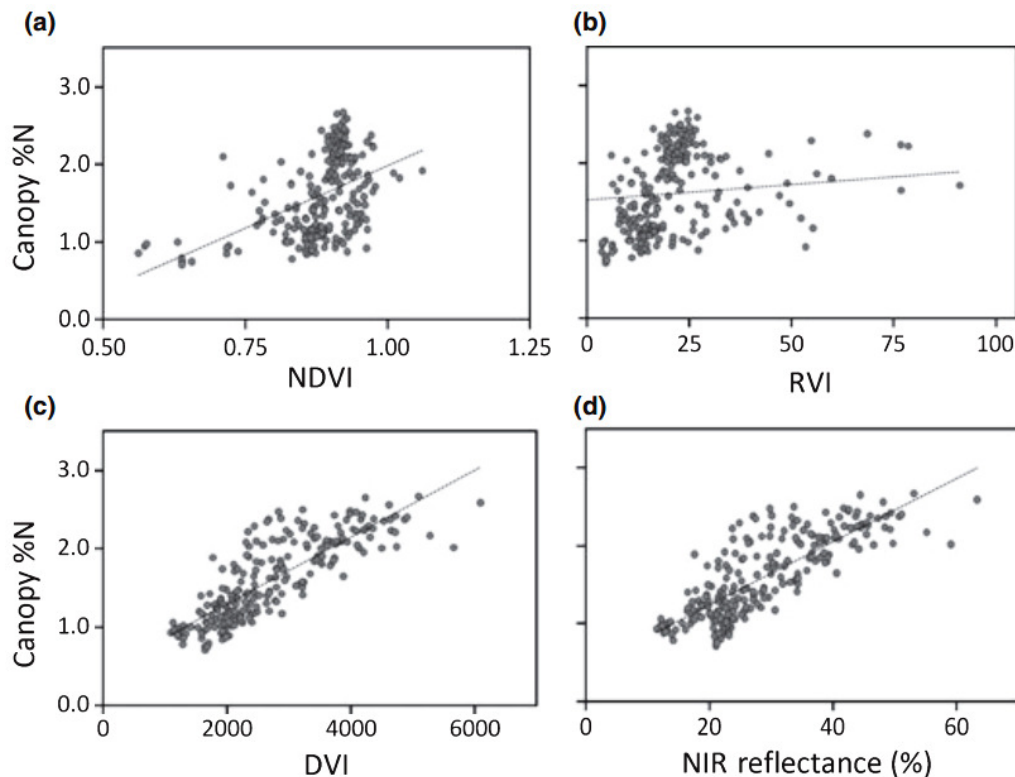
Azon növényi jellemzők nagy számához képest, melyeket a VI-k segítségével próbáltak megbecsülni, a felhasznált spektrális jellemzők száma jóval alacsonyabb. A leggyakrabban alkalmazott VI-k ugyanis a teljes spektrumnak mindössze néhány hullámhossz tartományát használják fel. A leggyakrabban alkalmazott VI, az NDVI, mindössze két hullámhossz reflektanciáját használja fel, mégis számos vegetációs jellemző becslésére használták már fel, pl. LAI, klorofill, N stressz, levél biomassza, növényborítás, levél vízpotenciál, és biológiai produkció becslésére (Thenkabail *et al.* 2000, Houborg – Boegh 2008, Reddy *et al.* 2001, Peñuelas *et al.* 1994, Freitas *et al.* 2005, Mirik *et al.* 2005, Gonzalez-Alonso *et al.* 2006, Rundquist 2002, Nagler *et al.* 2004, Stimson *et al.* 2005, Tucker – Sellers 1986, Burke *et al.* 1991, Paruelo *et al.* 1997).

Hogy hogyan lehetséges ilyen sok vegetációs jellemzőt mindössze két spektrális jellemzőből meghatározni, az nem egyértelmű. Lehetséges, hogy a különböző tanulmányokban vizsgált ökoszisztémák reflexiós mintázatát meghatározó tényezők nagymértékben különböznek. De ennél sokkal valószínűbb, hogy egy sor egymástól kölcsönösen függő tényező együttesen alakítja ki az eredő reflexiót, így ezek a tényezők különböző mértékben, de mind-mind befolyásolják a mért spektrumokat (Ollinger 2011).

Érdeemes megfigyelni azt is, hogy az olyan VI-k esetében, melyek látható és NIR hullámhosszak felhasználásán alapulnak, a VI változását a NIR reflektancia változása általában sokkal nagyobb mértékben befolyásolja, mint a látható tartományé. Például Ollinger *et al.* (2008) tanulmányukban 3 gyakran alkalmazott VI-t (NDVI, RVI és DVI, lásd 1. táblázat) hasonlítottak össze mérsékelt övi és boreális erdők (USA és Kanada) lombzatának N tartalom becslésére, távérzékelési adatok alapján. A vizsgált vörös tartomány hullámhossza 620-670 nm, a NIR tartomány hullámhossza 840-880 nm volt. A mintaterületeken a NIR reflexió jóval nagyobb változatosságot, és sokkal erősebb összefüggést mutatott a lombzat N tartalmával, mint a látható tartományú reflektancia. Sőt, a NIR reflektancia önmagában tulajdonképpen jobban korrelált a N tatalommal, mint a vizsgált VI-k, mert a látható tartomány hozzájárulása meglehetősen csekély volt, sőt, a legtöbbször csak zajt vitt az amúgy erős korrelációba (8. ábra). Ezek alapján úgy tűnik, hogy a növényzet fiziológiai aktivitása gyakran erősebben jelentkezik azokon a hullámhosszokon, melyek nem állnak közvetlen kapcsolatban a fotoszintézissel (Ollinger, 2011).

Ez a hatás főleg a többszintű lombzat (lombkorona) látható tartományban tapasztalható kiváló fényelnyelő képességének köszönhető, ezért itt a legalacsonyabb, és a legkevésbé változatos a reflektancia a spektrum többi tartományához képest. Ezzel szemben a szóródás és

a reflektancia a NIR régióban jelentős változatosságot mutat, mivel ezt áttételesen olyan tényezők befolyásolják, mint pl. a fotoszintetikus kapacitás (photosynthetic capacity), a fényhasznosítási hatékonyság (light use efficiency) és a lombzat N tartalma (Green *et al.* 2002, Kergoat *et al.* 2008, Ollinger *et al.* 2008).



8. ábra. A lombzat N tartalmának (Canopy %N) kapcsolata a vegetációs indexekkel (a) NDVI, (b) RVI, (c) DVI, és (d) egyszerű NIR reflektancia, 232 mérsékelt övi és boreális (USA és Kanada) állományban (adatok: Ollinger *et al.* 2008, Martin *et al.* 2008). Jó korrelációt csak a DVI (ami a NIR és a vörös reflektancia különbsége) és az egyszerű NIR reflektancia (NIR reflectance %) mutat. $R^2_{NDVI} = 0,21$, $R^2_{RVI} = 0,03$, $R^2_{DVI} = 0,69$, $R^2_{NIR} = 0,64$. Az ábra forrása: Ollinger (2011).

4.5 A szárazságstressz vizsgálatának egyéb (nem spektrometriás) lehetőségei

A növények vízpotenciáljának pillanatnyi értékét számos egyéb módszerrel meg lehet határozni. Az egyik legelterjedtebb, és szinte etalonnak számító módszert Scholander *et al.* (1965) dolgozták ki. Ennek során a levelet egy nyomáskamrába (pressure bomb) helyezik úgy, hogy csak az elvágott levélnyel lóg ki. A kamrában a légnyomást addig növelik, amíg a nedv el nem kezd kipréselődni a levélből a vágott felületen keresztül, és ezt a nyomásértéket tekintik a levél vízpotenciáljának.

A közelmúltban kifejlesztett „leaf patch clamp” már folyamatos monitorozásra is alkalmas, mivel egy kis átmérőjű, a levélre egy mágnes segítségével felcsíptethető nyomásszenzort alkalmaz a turgor mérésére (Zimmermann *et al.* 2008). Fák esetén pedig szintén alkalmazható monitorozásra a „stem psychrometer” (törzs pszichrométer) is, melyet a kéregtől és hancstól megtisztított farész felszínére kell helyezni, és a kis kamrájában kialakuló egyensúlyi páratartalom alapján számítható a törzs, ág vagy gyökér vízpotenciálja (Dixon – Tyree 1984).

Ezek a módszerek mind képesek a növény pillanatnyi vízpotenciáljának mérésére vagy nyomon követésére, de viszonylag keveset árulnak el a szárazságstressz hosszú távú hatásairól, és hogy a növény mennyire képes adaptálódni a körülményekhez. Emellett nagyon

érzékenyek lehetnek (főleg a pressure bomb) a mintavétel idejére és egyéb zavaró körülményekre.

A stressz (nem csak a szárazság, hanem bármely más stressz) hosszú távú, kumulatív hatása becsülhető a növényi produkció mérése által, mint pl. termésmennyiség, növedék, felhalmozott szárazanyag tartalom, stb., de ezek a módszerek általában legalább egy vegetációs periódust (termesztési ciklust), vagy még hosszabb időt igényelnek, hogy szignifikáns különbségeket lehessen kimutatni velük.

4.6 Az állapotfüggő korreláció koncepció eddigi eredményei

Az állapotfüggő korreláció koncepciót részletesen a 6.1 fejezetben mutatom be, ebben a fejezetben csak a korábbi kísérletek és mérések eredményeit foglalom össze.

Az állapotfüggő korrelációt, és annak szabályszerűségeit több különböző mérési módszer, és jó néhány összehangolt biológiai szabályozású anyagpár alapján vizsgálták már korábban:

- Kocsányos tölgy: peroxidáz (POD) – polifenol oxidáz (PPO) tartalom változása hidegsokk, fényhiány és tápanyaghiány hatására (Németh *et al.* 2009a).
- Szőlőfajták: glükóz – fruktóz koncentráció változása *Botrytis cinerea* fertőzés hatására (Németh *et al.* 2009a).
- Görögdinnye változatok: kolin – trimetil-lizin (TML) tartalom változása *Fusarium* fertőzés hatására (Németh *et al.* 2009c).
- Körte: összes cukortartalom – glükóz tartalom változása szárazságstressz (Carboxax kezelés) hatására (Németh *et al.* 2009c).
- Kocsánytalan tölgy és veteménybab: peroxidáz (POD) – polifenol oxidáz (PPO) tartalom változása hidegsokk és fényhiány hatására (Németh *et al.* 2009d).
- Kukorica: glükóz – fruktóz tartalom változása hőmérséklet, páratartalom és napsugárzás hatására (Németh *et al.* 2010, Németh 2010).
- Cukorrépa: glükóz – fruktóz tartalom változása *Cercospora beticola* fertőzés hatására (Németh *et al.* 2010).
- Korai juhar: glükóz – fruktóz tartalom változása a légszennyezés hatására (Kocsis 2011).
- Korai juhar: totálfenol tartalom – antioxidáns kapacitás változása a légszennyezés hatására. (Hofmann *et al.* (2011).
- Bükk: glükóz – fruktóz tartalom változása tápanyag-utánpótlás megszakítása, metanol, konyhasó és szennyvíz okozta stressz hatására (Kocsis 2013, Németh *et al.* 2013).
- Bükk, kocsányos tölgy, kislevelű hárs és ezüsthárs: glükóz – fruktóz koncentrációk változása meteorológiai tényezők és a légszennyezés hatására (Badáczy 2015).

A vizsgálni kívánt anyagok extrakcióján alapuló eljárások helyett a lombzat reflexiós spektrumai alapján is történtek vizsgálatok, bár kisebb számban, pl.:

- Korai juhar: kompenzációs reflexiós indexeinek (KRI_{850}) változása légszennyezés hatására (Kocsis 2010). Hullámhosszak: 268, 388, 438, 480, 588, 622, 676, 1452, 1798, 1932, 2550 nm.
- Korai juhar kompenzációs reflexiós indexeinek (KRI_{850}) változása légszennyezés hatására (Németh *et al.* 2011). Hullámhosszak: fenolok (265-275 nm) – pigmentek (388, 438, 480, 676 nm).
- Bükk: $CH_3 - CH_2$ változása a hőmérséklet és páratartalom hatására (Németh – Rákosa 2013). Hullámhosszak: CH_3 és CH_2 infravörös csúcsok 3300 cm^{-1} körül.

- Kocsányos tölgy, bükk, ezüst hárs: kompenzációs abszorpciós indexeinek (KAI_{850}) változása. (Rákosa – Németh 2014). Hullámhosszak: 486-680 nm.

A súlyponti regressziókat, mint az anyagcsere szabályozási célját (lásd 6.1.3 fejezet), igazolták glükóz-fruktóz koncentrációk vizsgálatával. Különböző fajok (útifű, bársony mályva, kukorica, cukorrépa, kocsányos tölgy, korai juhar, bükk, kislevelű hárs, ezüst hárs) különböző vegetációs időszakokban és különböző környezeti hatásoknál (természetes vegetációs körülmények, szárazság, fényhiány, talajvízszennyezés, konyhasó és metanol stressz, stb.) mért eredményeit egyesítve, magas határozottsági fokú súlyponti regresszió mutatható ki. Ez a súlyponti regresszió a fajtól és környezeti körülményektől független, lineárisan összehangolt anyagcsere szabályozás bizonyítéka (Németh 2014).

A reflexiós spektrumok eddigi vizsgálatainál két közös jellemvonás fedezhető fel, melyet később részletesen is tárgyalok. Egyrészt viszonylag kevés hullámhosszpárt vizsgáltak, és a hullámhosszak kiválasztása a reflexiós spektrum valamely jellegzetessége (pl. csúcsok, inflexiós pontok) alapján történt. Ez alól csak Rákosa – Németh (2014) munkája a kivétel valamelyest, mert itt kb. 50 nm-enként mintázták a spektrumot, és korrelációs mátrix alapján választották ki a legjobban korreláló párt. A másik jellegzetesség, hogy a spektrumok feldolgozásakor ún. kompenzációs reflexiós indexeket (KRI), vagy ezzel analóg, kompenzációs abszorpciós indexeket (KAI) használtak, amivel lényegében 850 nm-re normalizálták a spektrumot:

$$KAI_{\lambda} = \frac{A_{\lambda} - A_{850}}{A_{850}} \quad (1)$$

ahol A_{λ} a λ hullámhosszon mért abszorbanancia.

5 KÖVETKEZTETÉSEK ÉS CÉLKITŰZÉSEK

5.1 A szakirodalom alapján levonható következtetések

A téma szakirodalmát áttekintve és a kísérleti módszereket értékelve az alábbi következtetésekre jutottam.

5.1.1 Az új megközelítés szükségessége

A reflexiós spektrumokban rejlő információ kinyerésére leggyakrabban alkalmazott módszer a különböző Vegetációs Indexek számítása (lásd 4.3.1 fejezet), melyek függvényalakja az empirikus megközelítés eredménye: az adott vizsgálati cél érdekében úgy változtatták a számítási képletek alakját és konstansait, hogy a VI a becsléni kívánt változóval minél jobb (és általában lineáris) kapcsolatot mutasson (lásd 4.4.2 fejezet). A VI-k függvényalakjának módosítása és különböző konstansokkal történő hangolása a végtelenségig folytatható lenne, de feltételezhető, hogy az eredmények drasztikus javulását ez nem eredményezné.

Ezért a dolgozatban szakítok a VI alapú megközelítéssel, és helyette a 6.1 fejezetben részletesen ismertetett állapotfüggő korreláció koncepciót alkalmazom, illetve fejleszttem tovább részben elméleti, részben gyakorlati (adatfeldolgozási) oldalról.

A reflexiós spektrumok korábban végzett állapotfüggő korreláció koncepció alapú vizsgálatánál (lásd 4.6 fejezet) két közös jellemvonás fedezhető fel. Egyrészt viszonylag kevés hullámhosszpárt vizsgáltak, és a hullámhosszak kiválasztása a reflexiós spektrum valamely jellegzetessége (pl. csúcsok, inflexiós pontok) alapján történt. Másrészt a spektrumok feldolgozásakor ún. kompenzációs reflexiós indexeket (KRI), vagy ezzel analóg, kompenzációs abszorpciós indexeket (KAI) használtak.

A KAI hátrányainak kiküszöbölésére a 6.2.5 fejezetben javasolok egy jobb eljárást, valamint a jól korreláló hullámhosszpárok kiválasztásánál jelen lévő szubjektív tényezők kiküszöbölésére a 7.2.1 fejezetben ajánlok egy hatékony módszert.

További korlátja a korábban végzett kutatásoknak, hogy a vizsgálatokhoz általában csak a környezeti tényezők pillanatnyi értékei álltak rendelkezésre. Ezzel szemben vizsgálatomban a meteorológiai és talajtényezők folyamatos idősorát hasonlítottam az állapotfüggő regressziók változásához. Ezzel lehetővé vált, hogy a környezeti tényezők által kiváltott változások időbeli lefolyását (dinamikus tulajdonságait) is értékeljem.

Szemben az egyre bonyolultabbá váló VI képletekkel, az általam alkalmazott megközelítés eleganciája éppen abban rejlik, hogy szükségszerűen (lásd 6.1 fejezet) lineáris korrelációt keres két hullámhossz abszorbancia értékei között, és az információt éppen ezt a lineáris korrelációt közelítő regressziós egyenes paraméterei (meredekség, tengelymetszet, szórás) hordozzák. Így a módszer matematikailag egyáltalán nem komplikált (lineáris regresszió), és nem igényli „konstansok” előzetes becslését, mivel az eljárás éppen ezeket a „konstansokat” számítja, illetve a változásukat elemzi.

5.1.2 Fiziológiai magyarázat

Általában még a legösszetettebb VI képletekhez és egyéb spektrális jellemzőkhöz is igyekeznek valamiféle fiziológiai magyarázatot fűzni, hogy az mit is fejez ki valójában, milyen anyagok (pl. növényi pigmentek, víz, vagy sejtfal-, esetleg szövetszerkezet) arányát igyekszik leírni az adott összefüggés. Az azonban kevésbé valószínű, hogy ezek a képletek minden esetben valós fiziológiai összefüggéseket tükröznek, elsősorban a 4.4.3 fejezetben kifejtett kételyek miatt. Inkább arról lehet szó, hogy mivel a spektrum sok párhuzamosan zajló fiziológiai folyamat és különböző szintetizált anyag hatását összesítve tükrözi, arra

statisztikai módszerekkel közelítő függvényeket lehet illeszteni, ami valószínűségi kapcsolatban áll a vizsgált környezeti vagy élettani folyamattal. Ezek a magyarázatok azonban többnyire (főleg az összetettebb VI-k esetén) nem mechanisztikus modellek, hanem csak statisztikai közelítések (pl. Pu *et al.* 2003, Teal *et al.* 2006).

Ezzel szemben az általam alkalmazott állapotfüggő korreláció koncepció elsősorban nem a mért anyagok *menyiségi* jellemzését adja, hanem az azokat létrehozó biológiai rendszer *szabályozási folyamatait* írja le. A szabályozás *stabilitása és jellege* pedig egyértelműen kapcsolatba hozható a növényt érő stressz hatásával (lásd 6.1 és 7.1 fejezet).

Ezen felül az általam alkalmazott megközelítés univerzális abban a tekintetben, hogy különböző célokra (pl. szárazságstressz vizsgálata) nem csak néhány pontosan meghatározott anyag (pl. víz vagy valamilyen pigment) mennyiségének mérését lehet felhasználni. Emellett a vizsgált hullámhosszokról nem feltétlenül kell (vagy lehet) kideríteni, hogy mit is takarnak, így az egyértelmű megfeleltethetőség hiánya (lásd 4.4.3 fejezet) nem súlyos hátrány. A statisztikai elemzés során bebizonyosodó korreláció, és annak állapotfüggő jellege, alkalmassá tehet jó néhány, jelentősen különböző anyagot (vagy szerkezeti jellemzőt) is egy adott célra.

5.1.3 Egyes levelek közötti különbségek vizsgálata

Azon vizsgálatoknál, ahol a cél valamilyen anyagmennyiség (pl. klorofill) meghatározása a reflexiós spektrumok alapján, magától értetődően vizsgálják ugyanazon növény egyes levelei közötti különbségeket. Ezzel szemben, ha a növény valamilyen fiziológiai állapotának vizsgálata a cél (pl. N ellátottság, vízellátottság), akkor az egyes levelek közötti különbségek első pillantásra inkább zavaró tényezőnek tűnnek.

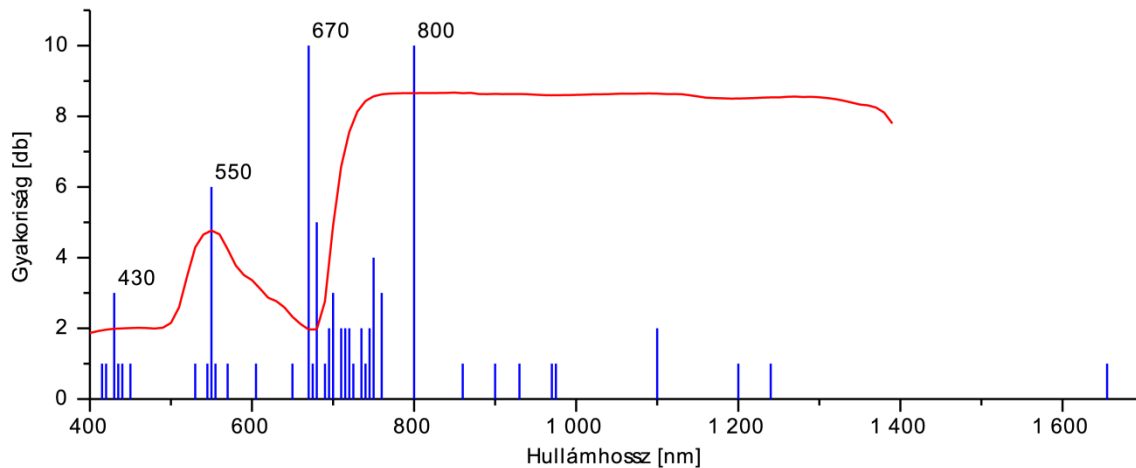
A távérzékeléssel felvett adatoknál (a képek felbontása miatt) általában nem is nyílik lehetőség az egyes levelek spektrumainak elkülönítésére. Az olyan vizsgálatoknál pedig, ahol egyéni levelek spektrumait is felvették, az egyes levelek közötti különbségeket többnyire „zajnak”, vagy jobb esetben olyan zavaró hatásoknak tulajdonították, amik csak nehezítik az adott növény egységes jellemzését, és növelik a felállított összefüggés maradék bizonytalanságát (pl. Blackmer *et al.* 1994, Daughtry *et al.* 2000, Pu *et al.* 2003). Ezt kiküszöbölendő, a mért spektrumokat, vagy az abból számított VI-eket (vagy egyéb jellemzőket) általában átlagolták, így tüntetve el a levelek közti különbségeket (pl. Carter – Knapp 2001, Cheng *et al.* 2014).

Mindezek alapján úgy tűnik, hogy a teljes növény fiziológiai állapotának vizsgálata szempontjából az egyes levelek közötti különbségekben rejlő információ, amely megjelenik a reflexiós spektrumban is, nagyrészt *kiaknázatlan*. Eljárásom pedig éppen ezen alapul, vagyis az ugyanazon növény különböző levelei között mérhető kis *különbségeket* ill. a változók értékeinek egymással korreláló eloszlásait használja fel.

5.1.4 A felhasznált hullámhosszak

A különböző VI-k által vizsgált hullámhosszak gyakorisági eloszlását a 9. ábra szemlélteti, egy tölgy levél reflexiós spektrumával együtt. A leggyakrabban alkalmazott hullámhosszak 430 nm, 550 nm és 800 nm körül, valamint a 670-760 nm-es tartományban sűrűsödnek. Egy VI-n belül alkalmazott hullámhosszak között az átlagos távolság kb. 150 nm (az 1. táblázatban felsorolt VI-k alapján), a legkisebb különbségeket pedig a Vogelmann indexek (Vog) alkalmazzák, ami mindössze 5, ill. 10 nm (Vogelmann *et al.* 1993).

Az általam kidolgozott eljárás során először egy automatizált algoritmussal (lásd 7.2.1 fejezet) azonosítottam azokat az ígéretes hullámhosszpárokat, melyek jó korrelációt mutatnak, majd ezeket szűrtem további kritériumok alapján (lásd 7.2.2 - 7.2.7 fejezetek).



9. ábra. Az 1. táblázatban felsorolt Vegetációs Indexek által alkalmazott hullámhosszak gyakorisági eloszlása.

A számok a leggyakoribb tipikus hullámhosszak értékeit mutatják, a piros görbe egy tölgy levél reflexiós spektruma.

A spektrumok elemzése során két korreláló hullámhossz automatikus keresésekor a hullámhosszak legkisebb megengedett távolságát 50 nm-ben határoztam meg, hogy csökkentsem annak lehetőségét, hogy a két hullámhossz ugyanazon anyag (vagy anyagok) hatását mutassa, ami törvénytörően jó korrelációval jár, viszont nem állapotfüggő. További vizsgálatoknál azonban célszerű lehet megvizsgálni közelebbi hullámhosszpárokat is, mivel néhány VI sikerrel alkalmazott egészen közeli hullámhosszpárokat is.

5.1.5 Mintavétel és adatkorrekció

A spektrometriai méréseket számos környezeti hatás torzíthatja (lásd 4.4.1), ezért a mérések elvégzésénél és kiértékelésénél fokozott gondossággal kell eljárni. Az általam végzett vizsgálatok során levélmintavételt és laboratóriumi spektroszkópiai méréseket végeztem, így a távérzékelés hátrányai nem jelentkeztek, a többi zavaró hatást pedig igyekeztem minimalizálni: A beesési és visszaverődési szög okozta véletlenszerű eltéréseket, melyek a levél spektroszkópba helyezésekor jelentkeznek, egy olyan adatelőkészítési módszerrel csökkentettem, melyet több hasonló eljárás közül választottam ki (lásd 6.2.5 fejezet). A levelek felszínét pedig minden esetben száraz állapotban vizsgáltam, még akkor is, ha a mintavétel esőben történt.

5.2 Célkitűzések

Munkám fő célja egy olyan eljárás kidolgozása és tesztelése volt, amely a fák lombozatának reflexiós spektrumai alapján képes a különböző fiziológiai állapotok, elsősorban a szárazságstressz jellemzésére.

Ennek érdekében az alábbi részcélokat tűztem ki:

1. Elméleti háttér kidolgozása (7.1 fejezet)
 - a. Az állapotfüggő korreláció koncepció spektrometriai alkalmazásokra történő kiterjesztése (7.1.1 fejezet)
 - b. Az állapotfüggő regressziók alkalmazásának feltételei a stressz kimutatására (7.1.2 - 7.1.4 fejezetek)
2. Módszertani fejlesztés (7.2 fejezet)
 - a. Jól korreláló hullámhosszpárok automatikus kiválasztása (7.2.1 fejezet)
 - b. Hullámhosszpárok szűrése (7.2.2 és 7.2.3 fejezetek)
 - c. Érzékenységek és befolyásolási időállandók meghatározása (7.2.5 és 7.2.6 fejezetek)
 - d. Stressztényezőkre érzékeny regressziók azonosítása (7.2.7 fejezet)
3. A kidolgozott eljárás kísérleti alátámasztása
 - a. Mesterséges aszály kísérleti terület kiépítése és felműszerezése (6.2.1 és 6.2.2 fejezetek)
 - b. Szárazság szimuláció és rendszeres levélmintavétel (6.2.3 és 6.2.4 fejezetek)
 - c. Olyan hullámhosszpárok keresése és vizsgálata, melyek állapotfüggő regresszióinak érzékenységváltozása a szárazság indikátora lehet (7.3 fejezet)

6 ANYAG ÉS MÓDSZER

6.1 Állapotfüggő korreláció koncepció

A növényi lombzat és a környezet kölcsönhatásának egyik új keletű megközelítése az állapotfüggő korreláció koncepció (Németh *et al.* 2009a, Németh 2009b). A lombzat, mint szabályozott biológiai rendszer, a működésének hatékonysága és stabilitása érdekében, a fiziológiai állapotát igyekszik mindenkor az aktuális környezeti körülményekhez igazítani (Badáczy *et al.* 2011, Németh 2013). Ez a növényi adaptáció pedig megnyilvánul a fiziológiai anyagsere-változók regressziói, és a meteorológiai tényezők korrelációs kapcsolataiban is (Németh 2013), ami így számszerűsíthető. Az állapotfüggő korreláció koncepció elméleti hátterét a két következő fejezet foglalja össze.

6.1.1 Szabályozásméleti megközelítés

A növényi lombzatnak a környezeti körülmények módosulásaira adott válaszreakciói a biológiai rendszer tehetetlenségéből fakadó időkésleltetéssel jelentkeznek. A reakció nagysága pedig egyfajta *érzékenységgel* vagy *erősítéssel* jellemezhető: adott környezeti tényező egységnyi megváltozása (pl. 1 °C hőmérséklet csökkenés) mekkora fiziológiai módosulást okoz. A növényi lombzat adaptációja tehát jellemezhető az *időállandókkal*, valamint a környezeti körülmények és a válaszreakciók közötti *átviteli tényezőkkel* (vagy *erősítési tényezőkkel*). Ezek a koncepció másik megközelítésében (lásd 7.1.2 és 7.1.4 fejezet) definiált *érzékenységgel* és *befolyásolási időállandóval* analóg jellemzők.

A biológiai rendszerek komplex anyagsere-szabályozása magában foglalja a gének vezérelt átírását, az enzimek szintézisét és lebontását, az enzimaktivitások kaszkádszabályozáson és/vagy szabályozó ágenseken keresztül utólagos módosításait és a hormonháztartás működtetését. Németh 2009-ben a biológiai és a technológiai rendszerek analógiái alapján bizonyította, hogy a génműködés és az enzimmennyiségek szintézisen és lebontáson keresztül módosítása arányos (proporcionális, P) rendszerviselkedésnek felel meg, amíg a szabályozó enzimek aktivitásváltoztatása integrális (I) típusú. A hormonhatásnak pedig a differenciális technológiai vezérlés (D) az analógia (Németh 2009b, Németh 2013), vagyis az anyagsere szabályozása összességében PID szabályozó típusú.

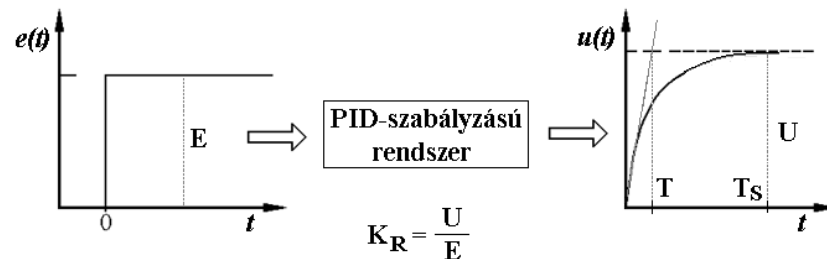
A biológiai és a technológiai rendszerek analógiái (Németh 2009b) teremtik meg annak a lehetőségét, hogy a biológiai rendszer válaszreakcióit a technológiai szabályozásmélet és rendszerdinamika módszereivel értékeljük. A környezeti körülmények és a biológiai rendszer kapcsolata tehát úgy is értelmezhető, hogy a környezeti tényezők megváltozása módosítja a PID-szerű biológiai szabályzás paramétereit, pl. a gének ki-bekapcsolási gyakoriságát, vagy bizonyos enzimkoncentrációkat.

Egy szabályozott technológiai rendszer *időállandóinak* (T_i) és *átviteli tényezőinek* (K_{Ri}) legegyszerűbb kísérleti meghatározásához a szabályozó tényezőt ($e(t)$) egységugrásszerűen (lépcsőfüggvény) módosítják, és a szabályozott jellemző válaszreakciójának ($u(t)$) időbeli változását rögzítik (10. ábra).

Az átviteli tényezők és az időállandók a 10. ábra alapján megbecsülhetők az alapjel ugrásszerű változásának értékéből (E), az idővel állandósuló szabályozott jellemző értékéből (U), és a dinamikai válasz, mint időfüggvény kezdeti pontjához tartozó érintő egyenes egyenletéből.

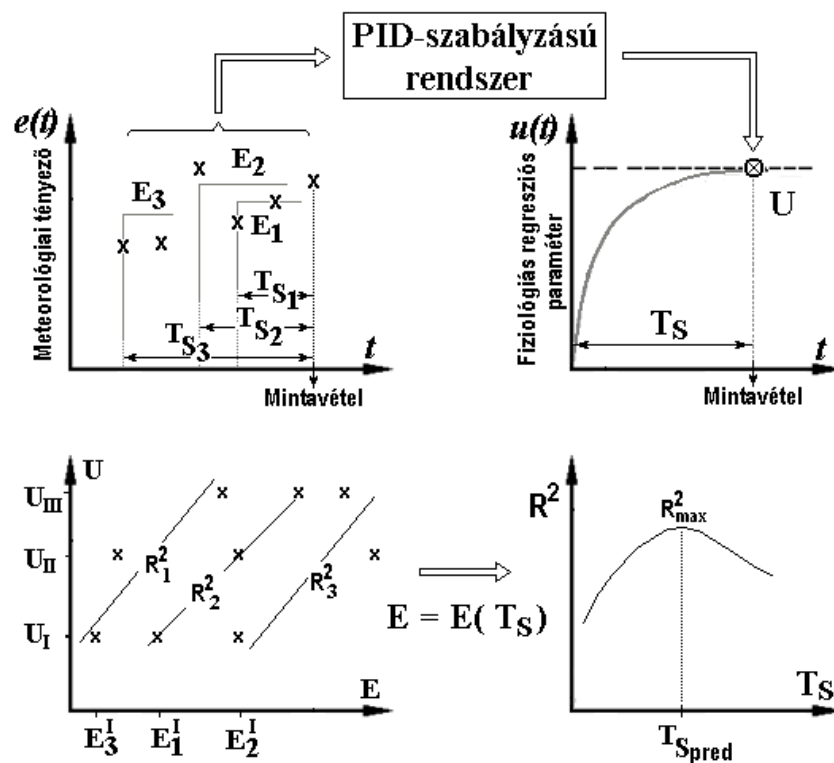
Kifejlett erdei fák esetében azonban nincs mód a környezeti körülmények, pl. meteorológiai tényezők lépcsőugrásszerű időbeli megváltoztatására. De lehetőség van a vizsgálandó faegyedek közvetlen környezetében a meteorológiai tényezők monitorozására, vagyis időbeli rögzítésére. A mintavételi időpontot megelőző meteorológiai adatsorokból

integrál-középtértékek származtatásával olyan jelképes meteorológiai lépcsőugrás függvények származtathatóak (lásd 11. ábra: E_1, E_2, E_3 lépcsőfüggvények), amelyek a mintázott levél fiziológiai regressziójának valamelyik paraméterét (U), ami lehet meredekség, tengelymetszet vagy határozottsági fok, meghatározhatják (Eredics *et al.* 2014).



10. ábra. Egy rendszer időállandójának (T_S) és átviteli tényezőjének (K_R) meghatározása dinamikai válaszreakcióból.

Az ábra forrása: Eredics *et al.* (2014).



11. ábra. Meteorológiai tényezők különböző időtartamú integrál-középtértékeinek hozzárendelése a növényi lombzat állapotfüggő regressziós paramétereikhez.

T_{Spred} - becsült T_S . Az ábra forrása: Eredics *et al.* (2014).

Az E_1, E_2, E_3 , stb. lépcsőugrás hatások közül valamelyik egy K_R átviteli tényező mellett az U regressziós paraméterhez rendelhető. Különböző környezeti körülményeknél a növényi lombzatot jellemző, U_I, U_{II}, U_{III} , stb. regressziós paraméterekhez a hozzájuk tartozó $E_1^I, E_2^I, E_3^I, \dots, E_1^{II}, E_2^{II}, E_3^{II}, \dots, E_1^{III}, E_2^{III}, E_3^{III}, \dots$ stb. meteorológiai lépcsőugrás értékeket társítva származtathatók az adott T_S stacionerizálódási időtartamokhoz tartozó U versus E lineáris regressziók. Ezek közül a legmagasabb határozottsági fokú (R^2_{max}) valószínűsíti a PID-szerű biológiai szabályzás valószínű U versus E kapcsolatát, és amelynek meredeksége a növényi lombzat K_R értékét szolgáltatja. A határozottsági fokok ($R^2_1, R^2_2, R^2_3, \dots$) tehát T_S függvényében lokális maximummal (R^2_{max}) rendelkeznek, és az ehhez tartozó időtartam-

értékét nevezzük a lépcsőgrásszerű meteorológiai hatás által indukált dinamikai változás T_S stacionerizálódási időtartamának (11. ábra).

A vázolt gondolatmenettel tehát arról kapunk információt, hogy a lombzat mintázásának időpontjában fennálló kvázi stacionárius fiziológiás állapot milyen átviteli tényezőjű és stacionerizálódási időtartamú dinamikai változásnak lehet a következménye, ill. ezt a kvázi stacioner állapotot milyen lépcsőgrásszerű meteorológiai változás idézhette elő, ami hatásában ekvivalens a ténylegesen tapasztalt idősorral.

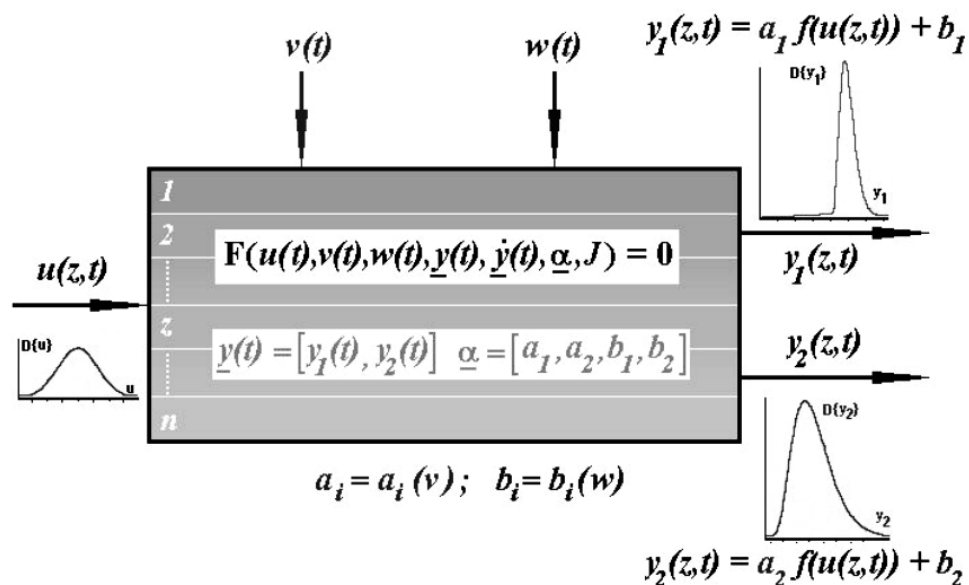
A szabályozáselméleti analógiák alapján a biológiai rendszerek stabilitása a K_R és a T_S értékek által jellemezhető: minél kisebb a K_R és minél nagyobb a T_S értéke, a szabályozás stabilitása annál nagyobb mértékű. A növényi lombzat K_R és a T_S értékei alapján a faegyedek meteorológiai tényezők által indukált stressz-, ill. adaptációs állapotai megkülönböztethetők (Eredics *et al.* 2014).

6.1.2 Rendszerelméleti megközelítés

A növényi lombzat rendszerelméleti megközelítésben egy *Heterogén Bemenetű Lineárisan Korreláló Kimenetű* (HB-LKK) rendszernek tekinthető (12. ábra). A rendszer külön-külön is vizsgálható alrendszerei (z_j , $j = 1 \dots n$) a növény egyes levelei, melyek az azonos genetikai háttérnek köszönhetően azonos biológiai szabályozási funkcióval (F – rendszerfunkció, pl. fotoszintézis szabályozása) rendelkeznek.

A rendszer fő bemenete a lombzatot érő fény ($u(t,z)$), mivel ez szolgáltatja a fotoszintézis alapját, ami változik időben (t – idő) és térben (z – térbeli pozíció). A levelek különböző elhelyezkedése és egymást árnyékoló hatása miatt ugyanis az egyes levelek (alrendszerek) eltérő mennyiségű fényt kapnak, ettől lesz „heterogén a bemenet”.

A HB-LKK rendszer értelmezésében tehát a lombzat leveleit érő napfény intenzitása egy olyan bemeneti változó, ami a térbeli pozíció szerint bizonyos eloszlást mutat (pl. normál eloszlást, de lehet bármilyen eloszlás). A rendszer kimeneti változói az anyagcsere bizonyos biokémiai változói (y_i , pl. szintetizált anyagmennyiségek), az anyagcsere szabályozása pedig maga a rendszerfüggvény (F) (Németh 2013b).



12. ábra. Heterogén bemenetű lineárisan korreláló kimenetű (HB-LKK) rendszer modellje. u – rendszer bemenet, amely időben (t) és térben (z) változik; y_1, y_2 – rendszer kimenetek; F – általános rendszer funkció; f – transzformációs függvény; a_i, b_i – környezeti körülmény függő rendszerparaméterek; v, w – környezeti tényezők; z – alrendszer helykoordinátája; t – idő. Az ábra forrása: (Németh 2013b).

A HB-LKK rendszert összességében egy olyan F rendszerfüggvény írja le, amely a rendszer bemenetéből (u) két (vagy akár több), egymástól nem független y_1 és y_2 kimenetet állít elő. Az f transzformációs egyenletek az F rendszerfüggvény lineáris módosításai, ezért a bemenet egy t időpontjához tartozó z szerinti eloszlást ($u(z,t)$) az f transzformációs egyenletek az $y_1(z,t)$ és $y_2(z,t)$ eloszlásfüggvényekké alakítják:

$$\begin{aligned} y_1(z,t) &= a_1 \cdot f(u(z,t)) + b_1 \\ y_2(z,t) &= a_2 \cdot f(u(z,t)) + b_2 \end{aligned} \quad (2)$$

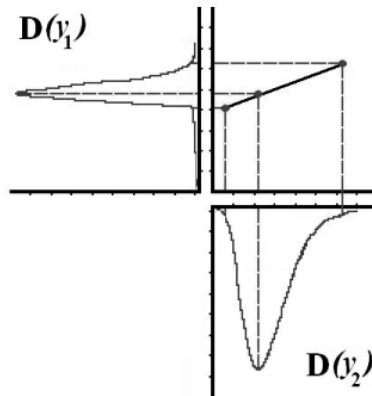
ahol a_i és b_i környezeti körülmény (v és w) függő rendszerparaméterek (lásd 12. ábra). Mivel a rendszerfunkció mindegyik alrendszerben azonos, ezért az $y_1(z,t)$ és $y_2(z,t)$ eloszlásfüggvények típusa is szükségszerűen azonos.

Az $y_1(z,t)$ kimenet lineáris transzformációval az $y_2(z,t)$ függvényé alakítható, és alrendszerenként (z_j) a kimenetek azonos módon korrelálnak egymással:

$$\frac{y_1(z_j,t) - b_1}{a_1} = \frac{y_2(z_j,t) - b_2}{a_2} \quad (3)$$

ahol z_j az alrendszer sorszám (helykoordinátája), $j = 1 \dots n$.

Ha az alrendszerek bemeneti változóját (fény) egy bizonyos eloszlás jellemzi, és a rendszer ennek (a fény energiájának) segítségével két azonos típusú, de eltérő paraméterű rendszerműködéssel (f) két különböző kimeneti változót (pl. y_1 és y_2 anyagot) állít elő, akkor a kimeneti változók eloszlásai szükségszerűen azonos típusúak lesznek, ezért a kimeneti változók értékei szükségszerűen lineárisan korrelálnak egymással (13. ábra).



13. ábra. A HB-LKK rendszer kimeneti eloszlásaiból származtatható lineáris regresszió.

Az ábra forrása: (Németh 2009b).

A (3) egyenletből származtatható a rendszer állapotfüggő korrelációs egyenlete, amely az alrendszerek térbeli pozíciójától és az időtől függetlenül egy adott y_1 kimenethez egy meghatározott y_2 kimenetet társít. Ez tehát az állapotfüggő korreláció koncepció rendszerparaméterekkel kifejezett elméleti egyenlete (Németh 2013a,b):

$$y_1 = \frac{a_1}{a_2} y_2 + \frac{a_2 b_1 - a_1 b_2}{a_2} \quad (4)$$

A korrelációs egyenlet meredekségét a rendszer kimeneti erősítéseinek hányadosa (a_1/a_2) határozza meg, a tengelymetszetet pedig az erősítések és a független hatások (b_1, b_2) lineáris kombinációja adja.

Az állapotfüggő korreláció koncepció alapegyenletéhez más megközelítéssel is eljuthatunk (Németh *et al.* 2009a). Ha a biokémiai változók eloszlásának típusa azonos, akkor a változóknak az eloszlások statisztikai momentumaival standardizált értékei azonosak:

$$\frac{y_1 - \mu_1}{\sigma_1} = \frac{y_2 - \mu_2}{\sigma_2} \quad (5)$$

ahol μ a várható érték, \bar{y} az átlag:

$$\mu_i = \lim_{n \rightarrow \infty} \bar{y}_i = \lim_{n \rightarrow \infty} \left(\frac{1}{n} \sum_{j=1}^n y_{ij} \right) \quad (6)$$

σ az elméleti szórás, s a tapasztalati szórás:

$$\sigma_i = \lim_{n \rightarrow \infty} s_i = \lim_{n \rightarrow \infty} \sqrt{\frac{1}{n-1} \sum_{j=1}^n (y_{ij} - \bar{y}_i)^2} \quad (7)$$

Az (5) összefüggés a (4) egyenlethez hasonló alakra rendezhető, vagyis az állapotfüggő korreláció egyenlete y_1 és y_2 standardizálásával is előállítható:

$$y_1 = \frac{\sigma_1}{\sigma_2} y_2 + \frac{\sigma_2 \cdot \mu_1 - \sigma_1 \cdot \mu_2}{\sigma_2} \quad (8)$$

Ezt az egyenletet pedig a mért y_1 és y_2 értékekre illesztett állapotfüggő regressziós egyenessel lehet közelíteni:

$$y_1 = m \cdot y_2 + b \quad (9)$$

ahol m a regressziós egyenes meredeksége, b pedig a (függőleges tengely) tengelymetszete.

A regressziós egyenes illeszkedésének jóságát a határozottsági fokkal lehet kifejezni:

$$R^2 = 1 - \frac{\sum_{j=1}^n (y_{1j} - m \cdot y_{2j} - b)^2}{\sum_{j=1}^n (y_{1j} - \bar{y}_1)^2} = \frac{\sum_{j=1}^n (m \cdot y_{2j} + b - \bar{y}_1)^2}{\sum_{j=1}^n (y_{1j} - \bar{y}_1)^2} \quad (10)$$

A határozottsági fok 0 és 1 között változhat, ha tökéletes az illeszkedés, vagyis minden pont a regressziós egyenesen helyezkedik el, akkor $R^2 = 1$.

Az állapotfüggő korrelációs kapcsolat rendszerparaméterei a (8) egyenlet alapján a tapasztalati szórások (s_i) és átlagok (\bar{y}_i) segítségével is becsülhető:

$$y_1 = \frac{s_1}{s_2} y_2 + \frac{s_2 \cdot \bar{y}_1 - s_1 \cdot \bar{y}_2}{s_2} \quad (11)$$

A (4) és a (8) egyenlet ekvivalens egymással, ezért a két egyenlet meredekségei is, és tengelymetszetei is azonosak egymással. Mivel a (9) és (11) egyenletek ugyanazon összefüggés két különböző megközelítésű becslései, ezért ideális esetben:

$$m = \frac{s_1}{s_2} \quad \text{és} \quad b = \frac{s_2 \cdot \bar{y}_1 - s_1 \cdot \bar{y}_2}{s_2} \quad (12)$$

A (12) egyenlőségek akkor állnak fenn, ha a tapasztalati szórás (s) és átlag (\bar{y}) jól közelíti az elméleti szórást (σ) és várható értéket (μ), vagyis a minta kellően reprezentatív. Alacsony mintaszámmal, vagy nem tökéletesen random mintavétel esetén a tapasztalati szórások és átlagok alapján történő becslés jelentős hibával terhelt lehet.

Mivel a reflexiós spektrumok mérésénél a lombkoronából történő mintavétel nem volt kellően reprezentatív (minden levél azonos ágról származott) és a mintaszám sem túl nagy ($n = 7$), ezért az állapotfüggő korreláció paramétereinek becslésére a (9) egyenlet szerinti regressziós közelítést alkalmaztam (lásd 7.1.1 fejezet).

6.1.3 Súlyponti korrelációk

A (9) vagy (11) egyenlettel becsült állapotfüggő regressziók a két mért változó függvényében egy egyenest határoznak meg. Több, időben egymást követő mintavétel segítségével pedig több ilyen regressziós egyenest lehet meghatározni, melyek általában kissé eltérnek egymástól a változó környezet befolyásoló hatásának következtében. Viszont ezeknek az egyeneseknek a súlypontjai jó közelítéssel mind egy közös egyenesen helyezkednek el.

Ez a közös egyenes tulajdonképpen a mintaátlagok regressziója, amit a rendszer súlyponti regressziójának nevezünk. Ebből levezethető a növény-környezet kölcsönhatási egyenlet, ami egyértelmű kapcsolatot teremt az állapotfüggő és a súlyponti regressziók között (Németh 2014). Eszerint az állapotfüggő regressziók mind a súlyponti regresszióhoz az aktuális környezeti körülményhez igazított, paramétereikben módosított változatai. A módosítás célja pedig az anyagcsere szabályozása. Az állapotfüggő és súlyponti regressziók paraméter változásaiból és a regressziók határozottsági fokai alapján a növény fiziológiai állapotaira lehet következtetni, így a növény adaptációs, eu- és distressz állapotai megkülönböztethetők (Németh 2014).

A súlyponti regresszióban a növény anyagcsere szabályozásának általános célja fejeződik ki, amit számos növényfaj egyesített súlyponti regressziója is visszaigazolt. A súlyponti korreláció ugyanis fajtól és környezeti körülményektől független. A környezeti stressz hatása pedig a súlyponti korreláció határozottsági fokának csökkenésében jelenik meg (Németh 2014).

6.1.4 Az állapotfüggő korrelációk és a stressz kapcsolata

Az állapotfüggő korrelációk a rendszer szabályozásának pillanatnyi állapotát jellemzik, a súlyponti korreláció pedig a különböző időpontokhoz tartozó állapotok (lineáris) kapcsolatát tükrözi vissza (Németh 2014).

Az állapotfüggő korrelációkat elemezve a stressz tehát megnyilvánul a súlyponti korreláció határozottsági fokának romlásában, ami a szabályozás fokozatos gyengülését és végül teljes „szétesését” jelzi. Folyamatos stressz hatására bekövetkező „kimerülés”, vagy egyre súlyosbodó körülmények között a növény ugyanis egyre kevésbé tudja kiegyenlíteni a környezet zavaró hatását.

Kevésbé súlyos stressz esetén a szabályozási rendszer egy darabig még képes alkalmazkodni (adaptálódni) a körülményekhez, ami az állapotfüggő regressziók paramétereinek (m és b) megváltozásában ölt testet. A szabályozáselméleti analógia alapján pedig a növekvő stresszhez a regressziós paraméterek egyre nagyobb mértékű megváltozása társul.

6.2 Aszály szimulációs (MAD) kísérlet

6.2.1 A kísérleti terület kialakítása

A Magas-bérci Mesterséges Aszály kísérleti terület (a továbbiakban MAD kísérlet: Magas-bérc Artificial Drought Experiment) a Soproni-hegységben található (É47°39'14", K16°27'34"). A 0,213 hektáros intenzív kutatási terület kiépítését 2011-ben kezdtük meg a Sopron 171F erdőrészlet keleti részében kollégáimmal Dr. Rasztovits Ervinnel, Dr. Móricz Norberttel és Dr. Drüsler Áronnal. A kísérlet célja a klímaváltozási modellek által előre jelzett szárazodás hatásainak kutatása a fák mesterségesen előidézett szárazságstresszre adott válaszreakcióinak ökológiai és fiziológiai vizsgálatával.

Az erdőrészlet kiválasztott része egy (2015-ben) 65 éves állomány, melynek fő fajai csoportos elegyben a bükk (*Fagus sylvatica*), kocsánytalan tölgy (*Quercus petraea*), lucfenyő (*Picea abies*), erdeifenyő (*Pinus sylvestris*) és vörösfenyő (*Larix decidua*), de szórtan megtalálható benne a gyertyán (*Carpinus betulus*), madárcseresznye (*Cerasus avium*) és a hegyi juhar (*Acer pseudoplatanus*). Az állomány törzstérképe az 12. mellékletben a 40. ábrán látható. A területet két részre osztottuk: 1.) szárított terület, melyen szárazságot szimulálunk, 2.) kontroll terület. A szárított területről 4 fát kivágtunk, hogy azonos fafajú csoportokat alakítsunk ki.

A terület kiválasztásánál fontos szempont volt, hogy dombháton helyezkedjen el, így jelentősebb mértékű odafolyó csapadéokra sem a felszínen, sem a talajban nem kell számítani. Emellett a szárított területet 2012-ben 90-100 cm mélységben körülárkoltuk és az árokba visszatemetés előtt műanyag drénlemez helyeztünk (14. ábra). Ezzel egyrészt megszüntettük az oldalirányú vízmozgás lehetőségét, másrészt elvágtuk a szárított területre benyúló, illetve onnan kinyúló gyökereket és megakadályoztuk a gyökerek későbbi oldalirányú növekedését is. Mivel az alapkőzet 90-100 cm-en található, ezért a szárított fák gyökerének növe tere mind oldalról, mind pedig alulról behatárolt.



14. ábra. A szárított terület körülárkolása és a drénlemez elhelyezése.

A szárazság szimulálásához a talajba jutó csapadékot csökkentettük, melyhez egy fából készült tetőszerkezetet terveztem. A szárított fák geodéziai pontosságú helymeghatározásában, amely a tartószerkezet tervezéséhez kellett, Dr. Brolly Gábor nyújtott segítséget.

A tető a terület enyhe lejtését kihasználva a talaj felett kb. 1 méteres magasságban helyezkedik el, és szellőző résekkel van ellátva, hogy a talaj légcseréjét minél kevésbé gátolja, és az esetleges melegítő hatást csökkentse. A telőelemeket favázra szerelt műanyag fóliából készítettük oly módon, hogy az elemek egy személy által is könnyen mozgathatóak és eltávolíthatóak legyenek (15. ábra). A takarás időtartamát így tetszőlegesen lehet változtatni az időjárásnak és a kísérlet céljának megfelelően. A fóliát a fák törzséhez szigetelt módon rögzítettük, így a törzsön lefolyó vizet is felfogtuk. Az összegyűjtött vizet a kísérleti területről elvezettük.



15. ábra. Moduláris takarórendszer a szárazság szimulálásához.

6.2.2 Környezeti tényezők mérése és feldolgozása

A légköri és talajviszonyokat részben kereskedelmi forgalomban kapható, részben saját fejlesztésű eszközökkel rögzítettem a MAD mintaterületen, illetve a 400-m-re található Bükkös mérőkert mikrometeorológiai mérőtornyán elhelyezett műszerekkel.

A MAD mintaterület műszerei:

- Cambell Scientific CR1000 adatgyűjtőhöz csatlakoztatva a legmagasabb vörösfenyő csúcsához rögzített 3 méteres árbocon:
 - Vaisala HMP155 hőmérséklet és relatív páratartalom szenzor árnyalóval
 - Kipp&Zonen SP-LITE Pyranometer
 - Kipp&Zonen NR-LITE2 Net Radiometer

- Proteus saját fejlesztésű adatgyűjtőhöz csatlakoztatva:
 - Decagon EC-5 talajnedvesség szenzorok 15 mérési ponton 10-20-30-50-90 cm mélységben
 - Saját fejlesztésű talajhőmérő szenzorok 6 mérési ponton 10-20-30-50-90 cm mélységben
 - Saját fejlesztésű léghőmérséklet és relatív páratartalom szenzorok 2 és 27 m magasságban

A Bükkös mérőkert mikrometeorológiai tornyának műszerei:

- Cambell Scientific CR1000 adatgyűjtőhöz csatlakoztatva az állomány felett 30 méteren:
 - Vaisala HMP155 hőmérséklet és relatív páratartalom szenzor árnyalóval
 - Kipp&Zonen SP-LITE Pyranometer
 - Kipp&Zonen CNR4 Net Radiometer
 - R M Young 52202 billenőedényes csapadékmérő
 - Cambell Scientific A100R szélesség mérő
 - Cambell Scientific W200P szélirány szenzor
- Vaisala QML201 adatgyűjtőhöz csatlakoztatva
 - Kipp&Zonen CNR1 Net Radiometer 30 méteren
 - Kipp&Zonen CMP11 Pyranometer 24 méteren
 - Kipp&Zonen PARLite Radiometer 2-22-24 méteren
 - szélesség szenzor 2-14-22-24-30 méteren
 - szélirány szenzor 2-14-22-24-30 méteren
 - billenőedényes csapadékmérő 24 méteren
 - talajhőmérséklet szenzor (érzékelői +5-0-5-10-20-50-100 cm mélységben)
 - Delta-T PR2 talajnedvesség szenzor (érzékelői 10-20-30-40-60-100 cm mélységben)

A Vaisala QML201 adatgyűjtőhöz csatlakozó rendszer kivételével a többi mérőrendszert én terveztem és építettem ki, a talajszenzorok elásásában Dr. Rasztovits Ervin és Dr. Móricz Norbert nyújtott segítséget.

Saját fejlesztésű mérőrendszer

A MAD mintaterületen egy saját fejlesztésű moduláris mérőrendszert építettem ki, mely 5 perces mintavételezéssel rögzíti a meteorológiai és talajviszonyokat. A különböző egységek áramköreinek tervezését, építését és tesztelését, valamint a mikrovezérlők programozását is én végeztem.

A mérőhálózat vázlatos felépítését a 12. mellékletben a *41. ábra* szemlélteti. Az univerzális mérési csomópontok (Polyxo) az autópárhuzamban és az ipari automatizálásban elterjedt CAN (Controller Area Network) hálózaton kommunikálnak egymással és az adatgyűjtő egységgel (Proteus), egy saját fejlesztésű, a mérőhálózatra optimalizált kommunikációs protokoll segítségével. Az intelligens szenzorok analóg, digitális, PWM (Pulse Width Modulation) vagy I²C (Inter-Integrated Circuit) jelekkel csatlakozhatnak az univerzális mérési csomópontokhoz. Az intelligens szenzorok beépített EEPROM-ban (Electrically Erasable Programmable Read-Only Memory) tárolják az azonosító és kalibrációs adataikat, így egy szenzor cseréje vagy áthelyezése nem igényli a csatlakozási csomópont átprogramozását. A hálózat része lehet még több szakaszoló védelmi egység (Cerberus) amely az esetlegesen meghibásodott hálózatrészt leválasztja és riasztást küld. A terepi ellenőrzésre és kommunikációra hordozható számítógép (laptop) vagy egy kézi billentyűzet és kijelző egység (Nereus) szolgálhat (Eredics 2013).

Saját fejlesztésű érzékelők

A talajhőmérséklet szenzorok érzékelője Microchip MCP9808, melynek gyári specifikáció szerint a mérési pontossága tipikusan $\pm 0,25\%$, maximum $\pm 0,5\%$ a $-20-100\text{ }^\circ\text{C}$ tartományban, felbontása $0,0625\text{ }^\circ\text{C}$. Többpontos kalibráció után a kész talajhőmérők maradék mérési bizonytalansága maximum $\pm 0,2\text{ }^\circ\text{C}$ a kalibrációs pontokban.

A léghőmérséklet és relatív páratartalom szenzorok érzékelője Sensirion SHT21, melynek gyári specifikáció szerint (Sensirion 2011) a relatív páratartalom mérési pontossága tipikusan $\pm 2\%$, maximum $\pm 3\%$ a $20-80\%$ tartományban, ezen kívül tipikusan $\pm 3\%$, maximum $\pm 5\%$, felbontása $0,04\%$. Az érzékelő hőmérséklet mérési pontossága gyári specifikáció szerint tipikusan $\pm 0,3\text{ }^\circ\text{C}$, maximum $\pm 0,4\text{ }^\circ\text{C}$ az $5-60\text{ }^\circ\text{C}$ tartományban, és tipikusan $\pm 0,7\text{ }^\circ\text{C}$, maximum $\pm 1,2\text{ }^\circ\text{C}$ a $-40-100\text{ }^\circ\text{C}$ tartományban, felbontása $0,01\text{ }^\circ\text{C}$. Többpontos kalibráció után a kész szenzorok maradék bizonytalansága maximum $\pm 0,7\%$ ill. $\pm 0,1\text{ }^\circ\text{C}$ a kalibrációs pontokban.

A Decagon EC-5 talajnedvesség szenzorok illesztő áramkörének analóg-digitális átalakítója (ADC) Linear Technology LTC2495, melynek felbontása 16 bit, teljes maradék hibája tipikusan 15 ppm (Linear Technology 2013). A teljes illesztő áramkör effektív felbontása $\sim 14,3$ bit, ami meghaladja a Decagon által minimálisan ajánlott 12 bites felbontást, mivel annál kb. 5-ször nagyobb érzékenységgű (Decagon Devices 2012). Az ADC feszültség referenciája Microchip MCP1525, melynek kezdeti pontossága maximum $\pm 1\%$, hőmérsékleti driftje tipikusan $\pm 27\text{ ppm}/^\circ\text{C}$, maximum $\pm 50\text{ ppm}/^\circ\text{C}$ (Microchip Technology 2011). Mivel az EC-5 szenzor mérési pontossága a gyártói adatlap alapján maximum $\pm 3\%$, így az illesztő áramkör nem növeli jelentősen a mérés eredő bizonytalanságát.

A környezeti tényezők adatainak feldolgozása

A 2012-es év során a MAD mintaterületen még nem volt helyszíni meteorológiai és talajnedvesség mérés, ezért a meteorológiai adatok abban az évben a légvonalban 400 méterre található Bükkös mikrometeorológiai mérőtorony 30 méteres szintjéről származtak.

2014-re fejeződött be a mintaterület felműszerezése, ezért abban az évben a meteorológiai adatok már a MAD mintaterületen található vörösfenyőre szerelt árbocról származtak. A két mérési hely párhuzamos adatsorát összehasonlítva megállapítható, hogy közöttük nem tapasztalható jelentős eltérés.

De mivel a 2012-es évben nem történt helyszíni talajnedvesség mérés és szárazság szimuláció sem, ezért annak az évnek az adatait nem lehetett a szárazságstressz kimutatására felhasználni, csak az állapotfüggő korrelációkat és azok időfüggését tudtam vizsgálni (Eredics *et al.* 2014).

A léghőmérséklet (T , $^\circ\text{C}$) és relatív páratartalom (Rh , %) mérések mindkét évben lombkoronaszint feletti történtek.

A légköri telítési hiány (VPD – Vapour Pressure Deficit, kPa) a tényleges párányomás (e) és a telítési párányomás (e_s) különbsége egy adott hőmérsékleten ($e_s - e$). A telítési párányomást a mért léghőmérséklet és relatív páratartalom adatokból Hardy (1998) alapján számítottam. A relatív páratartalommal ellentétben a VPD közel lineáris összefüggést mutat az evapotranspiráció mértékével. Ahogy a VPD nő, a növények egyre több vizet párologtatnak, ezért a légköri telítési hiány a párologtatási kényszer jó indikátora (Foken – Nappo 2008).

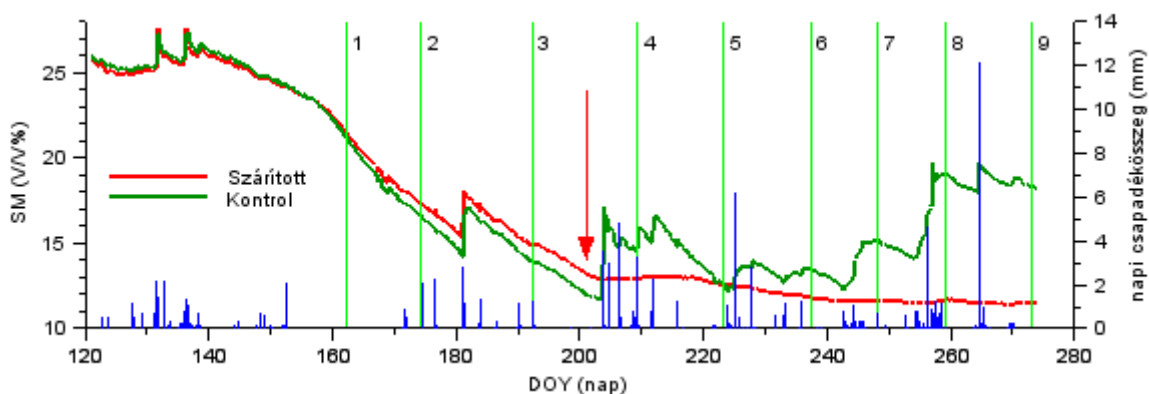
Az egyes fákhoz rendelt összesített talajnedvességet (SM – Soil Moisture, V/V%) a fákhoz legközelebbi talajnedvesség mérési pont adataiból számítottam, az 5 különböző mélységben mért adat rétegvastagsággal súlyozott átlagát képezve:

$$SM = \frac{10 \cdot SM_{10} + 10 \cdot SM_{20} + 15 \cdot SM_{30} + 25 \cdot SM_{50} + 25 \cdot SM_{90}}{85} \quad (13)$$

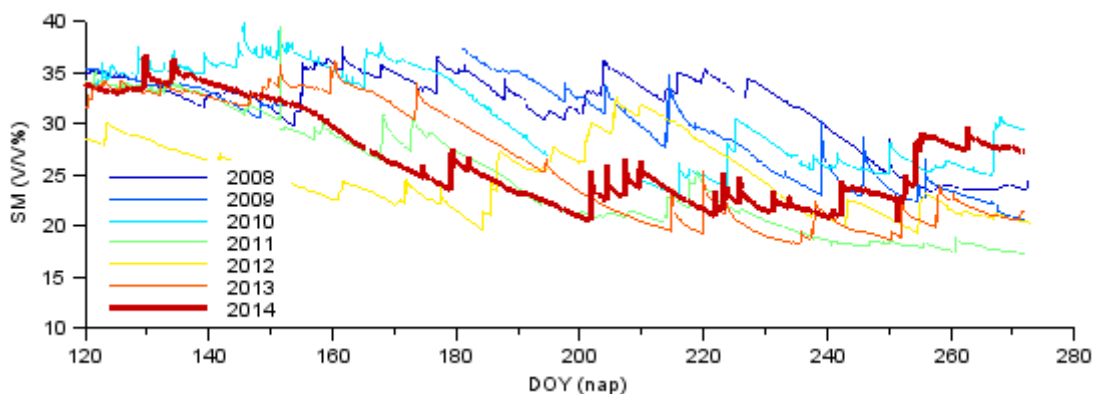
ahol SM a teljes talajnedvesség (V/V%), SM_d a d mélységben (cm) mért talajnedvesség (V/V%).

6.2.3 Szárazság szimuláció a MAD kísérleti területen

A 2012. év során és a 2014. év első 3 mintavételének idejében nem volt takarás a „szárított” fák alatt sem, így minden környezeti tényező hasonlóan hatott az összes faegyedre. A tetőt a 2014. évi 3. mintavétel után helyeztük fel (16. ábra piros nyíl), így azt követően a szárított faegyedek (Bsz és Tsz) nem kaptak csapadék utánpótlást: ezeket a mintavételeket * jelöli a 2. táblázatban. A takarás hatására a szárított területen folyamatosan csökkent a talajnedvesség, de a kontroll terület megkapta a későbbi csapadékokat, így itt a talajnedvesség a jelentős júliusi csökkenés után ismét növekedésnek indult a meglehetősen csapadékos augusztusi időjárásnak köszönhetően (16. ábra). A talajnedvességen kívül a többi környezeti tényező egyformán hatott a szárított és a kontroll terület faegyedeire.



16. ábra. A talajnedvesség időbeli változása a szárított és a kontroll területen MAD kísérleti terület, 2014. május 1. – szeptember 30. (DOY 121-273). SM (V/V%) a teljes talajnedvesség: az 5 különböző mélységben mért talajnedvesség érték rétegvastagsággal súlyozott átlaga (lásd (13) egyenlet). A mintavételi időpontokat számozott zöld függőleges vonalak jelzik, a napi csapadékösszegeket kék oszlopok. A takarórendszer kiépítésének időpontját piros nyíl jelzi.



17. ábra. A Bükkös mérőkert talajnedvesség adatai 2008 – 2014 között. Ábrázolt időszak: május 1. – szeptember 30. (DOY 121-273). SM (V/V%) a teljes talajnedvesség: a 6 különböző mélységben mért talajnedvesség érték rétegvastagsággal súlyozott átlaga.

A további elemzésekhez a 16. ábra grafikonján bemutatott két talajnedvesség adatsort használtam, mivel azok kellően reprezentatívak a szárított és a kontroll területre. A szárított és kontroll fák közelében található 3-3 talajnedvesség mérési pont adatai között mindössze kb. 5%-os különbségek fedezhetőek fel, de nem csak a szárított, hanem a kontroll terület pontjai között is (lásd 12. melléklet 42. ábra). Ha nem 1-1 kiválasztott mérési pont adatait használnánk, hanem a 3-3 közeli pont átlagait, akkor 43. ábra (12. melléklet) grafikonján bemutatott adatsorokat kapnánk. Ezek trendjükben nem, csak abszolút értékükben térnek el kissé a 16. ábra grafikonjának adataitól, vagyis az eltérés a korrelációkon nem változtatna érdemben.

Az alkalmazott talajnedvesség szenzorok abszolút pontossága a gyártói adatlap szerint $\pm 3\%$ (Decagon Devices 2012), és néhány %-nyi természetes inhomogenitás még rendszeresen szántott mezőgazdasági talajoknál is előfordul, nem csak erdei talajokban. De a szenzorok felbontása ennél sokkal jobb (legalább 0,1% nagyságrendű), ezért a trendek (relatív változások) követésére kiválóan alkalmasak.

Mivel a MAD kísérleti területen nem állt rendelkezésre korábbi évekből származó talajnedvesség adatsor, ezért csak a közeli (légvonalban 400 m) Bükkös mérőkert adatai alapján lehet következtetni az előidézett szárazság mértékére (lásd 17. ábra). A Bükkösben mért 2014. évi talajnedvességek jól követik a MAD kísérlet kontroll területének adatsorát. A két adatsor időbeli változása teljesen azonos, mindössze az értéktartományuk különbözik: MAD: 12-27% ($\Delta SM = 15\%$), Bükkös: 21-37% ($\Delta SM = 16\%$). Ezt a különbséget elsősorban az eltérő topográfiai helyzetből adódó (MAD: dombhát, Bükkös: domboldal) nedvesebb termőhely okozza.

A Bükkös mérőkert korábbi éveinek adatsorát elemezve megállapítható, hogy a 2014. évi időjárás nem volt különösebben szélsőséges a talajnedvesség szempontjából, mivel a 2011-13. éveket is valamivel alacsonyabb talajnedvesség jellemezte július-augusztusban.

A MAD szárított területén előidézett talajnedvesség csökkenés csak néhány %-kal volt alacsonyabb, mint a kontroll terület természetes módon kialakult legalacsonyabb talajnedvessége. Ez alapján feltételezhető, hogy az előidézett szárazság mértéke nem haladta meg a korábbi évek legalacsonyabb talajnedvesség értékeit, vagyis semmiképpen sem mondható extrém mértékűnek. Az előidézett csapadék nélküli időszak 2,5 hónapos hossza azonban példa nélküli a korábbi évek időjárásában.

A Bükkös mérőkert átlagos talajnedvesség adataihoz képest a MAD területen mért értékek szisztematikusan kb. 10%-kal alacsonyabbak. Azonban feltételezhető, hogy a MAD terület állományszerkezete és faegyedei alkalmazkodtak a termőhelyi sajátosságokhoz, így ez a különbség önmagában még nem jelent súlyos szárazságstresszt. Azt viszont jelzi, hogy MAD területen jóval kisebb talajnedvesség tartalék áll a fák rendelkezésére.

Összességében tehát a MAD területen előidézett mesterséges talajnedvesség csökkentés (főleg a takarási időszak rövidege miatt) nem okozott súlyos szárazságstresszt (distresszt), és nem kísérte a szárított fák látványos száradása sem (pl. lombozat hervadása vagy lombvesztés). Ezért az előidézett talajnedvesség csökkenés leginkább eustressznek tekinthető, amihez a fák adaptációs mechanizmusaik segítségével még képesek megfelelően alkalmazkodni. A talajnedvességek időbeli mintázatának különbsége a szárított és a kontroll területek között azonban jól elkülöníthető módon megjelenhet a fák fiziológiai folyamataiban.

6.2.4 Levélmintavétel

A MAD kísérletből származó levélmintákat a lombkorona felső részéből, kötéltechnikával felmászva gyűjtöttem: minden mintafáról egy legalább 7 egészséges és ép levelet tartalmazó ágat vágtam le, melyet földre hullás után azonnal vízbe állítottunk. A mintavétel reggel 6:30 és 8:30 között, de minden esetben 30 percen belül történt. A levelek feldolgozását a mintavételt követő 1 órán belül megkezdtük, mert korábbi tapasztalatok

szerint a gyors feldolgozással minimálisra csökkenthetők a levágás fiziológiai hatásai (Németh Zsolt István nem publikált mérési eredményei alapján).

A MAD területen két bükkfáról (Bsz – szárított bükk, Bko – kontroll bükk) és két kocsánytalan tölgyfáról (Tsz – szárított tölgy, Tko – kontroll tölgy) gyűjtöttem a levélmintákat a 2. táblázatban összefoglalt időpontokban, általában 2-3 hetes időközönként.

2. táblázat. A MAD mintaterület mintavételi időpontjai.

A *-gal jelölt időpontokban a szárított egyedektől megvontuk a csapadékot.

Mintavétel	Bsz	Bko	Tsz	Tko
	szárított bükk	kontroll bükk	szárított tölgy	kontroll tölgy
2012/1	06.14.			
2012/2	07.17.			
2012/3	07.31.		07.30.	
2012/4	08.21.			
2012/5	09.05.		09.04.	
2012/6	09.18.		09.19.	
2014/1	06.11.			
2014/2	06.23.			
2014/3	07.11.			
2014/4*	07.28.			
2014/5*	08.11.			
2014/6*	08.25.			
2014/7*	09.05.			
2014/8*	09.16.			
2014/9*	09.30.			

6.2.5 Reflexiós spektrumok mérése és feldolgoása

Az egyes mintavételek alkalmával fánként 7 levél, vagyis a 4 fáról összesen 28 levél reflexiós spektrumát vizsgáltam.

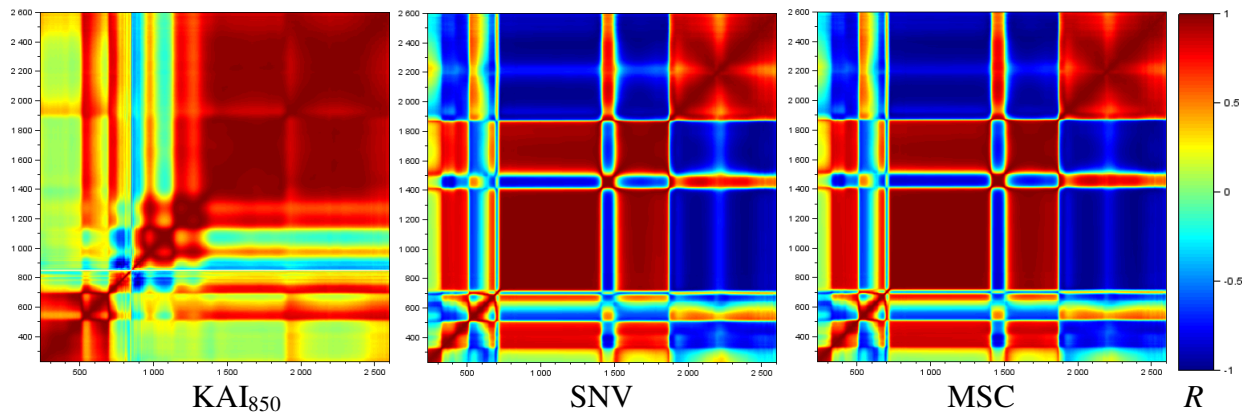
A levelek reflexiós spektrumait 2012-ben Shimadzu UV3101PC spektrofotométerrel (Shimadzu Corp.) mértük a 200-2600 nm-es hullámhossztartományban (UV-VIS-NIR), 2 nm-es felbontással. 2014-ben két újabb műszert használtunk: a 200-1400 nm tartományban (UV-VIS-NIR) 2 nm-es felbontással Shimadzu UV-2600 spektrofotométerrel, a 700 - 4000 cm^{-1} tartományban (IR) 1 cm^{-1} felbontással egy HATR-10 reflexiós feltétellel ellátott Shimadzu IRAffinity-1 spektrofotométerrel. A levelek spektrumainak felvételét Dr. Rákosa Rita és Badáczy Dorottya végezte.

Mivel három alkalmazott spektrofotométerből kettő nm-es skálán dolgozott, a félreértések elkerülése és az egyszerűbb adatfeldolgozás végett a 2014-ben IR tartományban mért spektrumok hullámszám skáláját ($700\text{-}4000\text{ cm}^{-1}$) átszámítottam nm skálába (2500-14285 nm).

Az egyedi reflexiós spektrumokat 5 minta szélességű mozgóátlaggal simítottam (ami az UV-VIS tartományban 10 nm-nek, az IR tartományban 5 cm^{-1} -nek felel meg). Mivel az IR spektrofotométer abszorbancia értékei a cm^{-1} - nm konverzió után nem egyenlő távolságra helyezkedtek el a nm skálán, ezért a spektrumokat 1 nm-es lépésközzel lineárisan interpoláltam és 10 nm-enként újramintáztam. Így az abszorbancia értékek távolsága a teljes UV-IR tartományban 10 nm lett, és a sáv szélesség is kb. 10 nm-nek felel meg. A

továbbiakban az egyes sávokra a középértékkel (λ nm) hivatkozok, de ez minden esetben a $\lambda \pm 5$ nm-es tartományt jelenti.

A spektrumok felvételekor jelentkező szisztematikus eltérések kiküszöbölésére három adatfeldolgozási módszert teszteltem: KAI_{850} (Kompenzációs Abszorpciós Index, lásd (1) egyenlet), SNV (Standard Normal Variate) és MSC (Multiplicative Scatter Correction). A 3 módszer hatását az autokorrelációs mátrixra (számítását lásd 7.2.1 fejezet) a 18. ábra szemlélteti. Összességében elmondható, hogy a KAI_{850} alkalmazása összemosza a mintázatot: olyan hullámhosszakon is „előidéz” korrelációkat, ahol a másik két eljárás nem, ill. más hullámhosszpárok korrelációját eltünteti, ezért ezt a módszert elvettem.



18. ábra. Spektrumok előfeldolgozási módszereinek összehasonlítása

Tsz. 2012. évi 230-2600 nm autokorrelációs mátrixok átlagán. KAI_{850} - Kompenzációs Abszorpciós Index; SNV - Standard Normal Variate; MSC - Multiplicative Scatter Correction. A színskála a Pearson R korrelációs koefficiens értékét szemlélteti: +1 (piros) egyenes arányosság, 0 (zöld) nincsen korreláció, -1 (kék) fordított arányosság. Ha $R = \pm 1$, tökéletes a lineáris korreláció.

A további elemzésekben a másik két módszer (MSC és SNV) nagyon hasonló eredményeket szolgáltatott, ezért az egyszerűbben számítható SNV mellett döntöttem. Az SNV-hez ugyanis csak az adott spektrum adatai szükségesek, szemben az MSC-vel, ahol az „átlag spektrum” számításához minden kapcsolódó spektrum adata kell. Így MSC esetén, ha egy-egy kiugró (hibás) spektrumot a későbbiekben ki kellett hagyni az elemzésből, akkor az összes kapcsolódó spektrumot mindig újra kellett volna korrigálni. SNV esetén a korrekciók függetlenek egymástól, így ilyen nehézség nem jelentkezik. Az UV-VIS-NIR és az IR spektrumokat egymástól függetlenül korrigáltam, és csak ezután egyesítettem.

6.2.6 Vegetációs Indexek számítása

Az 1. táblázatban felsorolt VI-k számításához az egyes levelek nyers spektrumainak abszorbanca értékeit (A) átszámítottam reflektancia értékekké (R):

$$R = \frac{1}{10^A} \quad (14)$$

A nyers UV-VIS-NIR spektrumban 2 nm-es felbontással történt a mérés, ezért a VI-k hullámhosszait 2 nm-re kerekítettem. Az indexeket teszteltem több különböző (4-40 nm) sáv szélesség alkalmazásával is, de ezek nem okoztak jelentős különbséget az eredményekben. Ezért a sáv szélességet 12 nm-nek választottam, kivéve azoknál a VI-k-nél, ahol az egyes

hullámhosszak közelsége miatt ez a sávok átfedését eredményezte volna. Ezeknél a VI-knél kisebb (általában 4-8 nm-es) sáv szélességet alkalmaztam.

A VI-ket levelenként külön-külön számítottam, ezután kiszámoltam mintavételenként a 7 levél indexeinek átlagát.

6.3 Adatfeldolgozás és elemzés szoftverei

Az adatfeldolgozáshoz és elemzéshez szükséges programokat Scilab 5.4.1 (Scilab Enterprises) környezetben írtam. A Scilab kiegészítéseként a NaN Toolbox 1.3.3.1, az Image Processing Design Toolbox 8.3.1-1 és a CASCI Toolbox 1.0.1-1 verzióját alkalmaztam. A kovariancia analízis és a csoportos lineáris regressziók homogenitás vizsgálata StatsDirect program segítségével történt.

7 EREDMÉNYEK

7.1 Az állapotfüggő korreláció koncepció kiterjesztése

Habár az állapotfüggő korreláció koncepció összefüggéseit már többször alkalmazták reflexiós spektrumok vizsgálatára (Kocsis 2010, Németh *et al.* 2011, Németh – Rákosa 2013, Rákosa – Németh 2014, lásd 4.6 fejezet), az összefüggések formális levezetése reflexiós spektrumok abszorbancia értékeire még nem történt meg, így ezt a 7.1.1 fejezetben pótolom. A környezeti hatások, vagyis a környezeti stressz állapotfüggő regressziók alapján történő számszerűsítésére a 7.1.2-7.1.4 fejezetekben teszek javaslatot.

7.1.1 Reflexiós spektrumok állapot-függő korrelációi

A 4.1 fejezetben kifejtett okok miatt a növényi levelek spektrális tulajdonságait számos anyag és szerkezeti tulajdonság befolyásolja. Ezek nagy része nem független a környezet hatásaitól, mint amilyen pl. az elérhető tápanyagok, a fény vagy a víz mennyisége, valamint a légköri és meteorológiai tényezők, stb. Mivel ezen anyagok (és tulajdonságok) lombzaton belüli eloszlását a környezeti tényezők határozzák meg, ezért az ezekből fakadó karakterisztikus reflexiós (vagy abszorpciós) intenzitások eloszlása szintén érzékeny lehet a környezeti tényezőkre. Ha ezeknek a karakterisztikus reflexiós intenzitásoknak az eloszlása ugyanolyan típusú, mivel a fiziológiai szabályozásuk ugyanazon rendszerfunkció szerint történik (lásd 6.1.2 fejezet), akkor az ezekhez a karakterisztikus hullámhosszokhoz tartozó reflektancia értékek lineárisan kell, hogy korreláljanak. Ezekre a lineárisan korreláló reflexiós intenzitás értékekre pedig (állapotfüggő) regressziós egyeneseket lehet illeszteni.

A növény a fiziológiai folyamatait folyamatosan a környezet változásaihoz igazítja, hogy kompenzálja azokat. Így a reflexiós spektrum mérése, és az ebből származtatott állapotfüggő regressziók által a növény fiziológiai állapotát nyomon lehet követni (Eredics *et al.* 2015).

Ha tehát a sejtben két tetszőleges anyag (pl. pigmentek) szintézise és lebontása egyidejűleg és összehangoltan szabályozott, akkor ennek a két anyagnak a koncentrációi nem függetlenek egymástól, és lineárisan korrelálnak egymással. Ha található két olyan karakterisztikus hullámhossz (λ_1 és λ_2), melyek abszorpciáit (vagy reflektanciáit) ennek a két anyagnak a koncentrációi (is) nagymértékben befolyásolják, akkor az ezen hullámhosszokon mért abszorbancia értékek (A_{λ_1} és A_{λ_2}) szintén lineáris kapcsolatban kell, hogy álljanak egymással.

Ha ezeknek az abszorbancia értékeknek az eloszlásai azonos típusúak, akkor az abszorpciák standardizált értékeinek a (5) egyenlethez hasonlóan azonosoknak kell lenniük:

$$\frac{A_{\lambda_1} - \mu_1}{\sigma_1} = \frac{A_{\lambda_2} - \mu_2}{\sigma_2} \quad (15)$$

ahol μ a várható értéke és σ a szórása a λ hullámhosszon mért A_λ abszorbancia értéknek. A (15) egyenletből kifejezve az abszorpciákat, megkapjuk a reflexiós spektrum állapotfüggő korrelációinak elméleti egyenletét:

$$A_{\lambda_1} = \frac{\sigma_1}{\sigma_2} A_{\lambda_2} + \frac{\sigma_2 \cdot \mu_1 - \sigma_1 \cdot \mu_2}{\sigma_2} \quad (16)$$

A spektrumok elemzése során azokat a hullámhosszpárokat vizsgáltam, melyek eleget tesznek a (15) egyenlőségnek, ezért a (16) egyenlet a mért abszorbancia értékekre illesztett lineáris regresszióval közelíthető (a (9) egyenlettel ekvivalens módon):

$$A_{\lambda_1} = m \cdot A_{\lambda_2} + b \quad (17)$$

ahol m a regressziós egyenes meredeksége, b pedig a (függőleges tengely) tengelymetszete. Az egyenes illeszkedésének jóságát a határozottsági fokkal (R^2) lehet jellemezni. Ha a regresszió paraméterei (m vagy b , esetleg mindkettő) és/vagy a határozottsági fok valamilyen külső környezeti tényező hatásának következtében változást mutat, akkor ez a regresszió állapotfüggő.

7.1.2 Érzékenység (S)

A technológiai és biológiai szabályozási rendszerek analógiája alapján az *erősítés* (gain) fogalma a fiziológiai folyamatokra is alkalmazható (Németh 2009b). A környezethez való alkalmazkodás megjelenik az állapotfüggő regressziók paramétereinek megváltozásában, amelyek az egymástól mintavételként némileg különböző A_{λ_1} és A_{λ_2} értékek közötti lineáris regressziókból származnak. Az állapotfüggő regresszió tehát *érzékeny* a környezet változásaira. Ezt az *érzékenységet* úgy vizsgálhatjuk, ha az állapotfüggő regressziós paraméter (elsősorban m de akár b) változását a környezeti tényezők (pl. hőmérséklet) változásához hasonlítjuk. Ha közöttük a kapcsolat többé-kevésbé lineáris, akkor ennek az egyenesnek a meredekségét az állapotfüggő regresszió *érzékenységének* (S – sensitivity) nevezzük (Eredics *et al.* 2015).

Az állapotfüggő regresszió m paraméterének adott K_v környezeti körülményre vonatkozó S_v érzékenysége lineáris összefüggést feltételezve tehát:

$$S_v = \frac{\Delta K_v}{\Delta m} \quad (18)$$

S_v becsléséhez a több mintavételből származtatott m állapotfüggő regressziós paraméterek és a mintavételekhez tartozó K környezeti tényező értékeire az alábbi regressziós egyenest illeszthetjük:

$$K_v = S_v \cdot m + c \quad (19)$$

ahol K_v a vizsgált v környezeti tényező értékei, S_v a vizsgált környezeti tényezőre vonatkozó *érzékenység* (a (19) regressziós egyenes meredeksége), m az állapotfüggő regressziók meredekségei (a (17) regressziós egyenes meredeksége), c regressziós paraméter (a (19) regressziós egyenes tengelymetszete), amely a többi környezeti tényező hatását egyesíti magában.

A környezeti hatások (v) szerint több különböző érzékenységet is definiálhatunk: $S_{Tvált}$ például azt fejezi ki, hogy egységnyi (pl. 1 °C) hőmérsékletváltozás hatására mekkorát változik az állapotfüggő regresszió meredeksége, vagyis m , $S_{VPDvált}$ pedig ugyanezen m paraméter változását fejezi ki a légköri telítési hiány megváltozásának hatására, stb. (lásd 7.2.5 fejezet).

7.1.3 Az érzékenység változása, mint stressz indikátor

A szabályozáseméleti analógia alapján, ha valamilyen zavaró környezeti tényező (vagyis stressz) hat a növényre, akkor a növény szabályozási állapotát tükröző (vagy meghatározó) *érzékenység* növekszik, vagyis S abszolút értéke megnő (Németh 2009b).

Ha tehát az tapasztaljuk, hogy az *érzékenység* (S) idővel változik, akkor ezt a változást társíthatjuk külső, potenciális stressztényezőkhöz ($K_{stressz}$). Ilyen stressztényező lehet pl. a

talajnedvesség jelentősebb csökkenése (aszály), a hőmérséklet szélsőségei (hideg vagy hőség) és a légköri telítési hiány megnövekedése, ami fokozottabb evapotranspirációra kényszeríti a növényt. Ahhoz tehát, hogy egy adott v környezeti tényező S_v érzékenységét a $K_{stressz}$ stressztényező indikátorának lehessen tekinteni, az alábbi feltételnek kell teljesülnie:

$$\text{ha } K_{stressz} \text{ erősödik} \rightarrow |S_v| \text{ nő} \quad (20)$$

Hogy a $K_{stressz}$ tényező értékének növekedése vagy csökkenése okozza a stressz kialakulását, az a stressztényező típusától, és az értéktartománytól is függ. A növények a legtöbb környezeti tényezőnek egy számukra „optimális” tartományában fejlődnek a legjobban, így mind az extrém csökkenés, mind az extrém növekedés zavaró lehet (pl. fagy és hőség). Ezért a káros $\Delta K_{stressz}$ előjele az aktuális helyzettől függ. Mivel az *érzékenység* növekedésének van indikátor szerepe, ezért annak előjele nem számít. S_v előjele ugyanis csak azt fejezi ki, hogy m változása egyenesen, vagy fordítottan arányos a K_v környezeti tényező értékével.

Ha valamely potenciális stressztényező és egy *érzékenység* kapcsolatára a (20) feltétel kielégítő módon teljesül, sőt más stressztényezőkkel nem áll fenn hasonló összefüggés, akkor feltételezhetjük, hogy az adott hullámhosszpár állapotfüggő regresszióiból származtatott *érzékenység* a vizsgált stressztényező indikátora.

Előfordulhat az is, hogy a (20) feltétel egyszerre több potenciális stressztényezőre teljesül. Ennek lehetséges oka, hogy mindegyik stressztényező hatással van a vizsgált tulajdonságra, vagy azt a környezeti tényezők kovarianciája idézi elő (pl. a hőmérséklet növekedésével a relatív páratartalom csökken, ha minden más körülmény állandó, stb.).

7.1.4 Befolyásolási időállandó (t_{bef})

A környezetben bekövetkező hirtelen változásokra a növények szabályozási rendszere viszonylag lassan reagál, ezért a fiziológiai állapot nem követi szoroson pl. a hőmérséklet napi menetét, hanem a hosszabb távú trendhez alkalmazkodik. Ez a viselkedés csillapítja a hirtelen változásokat és így stabilabb rendszerdinamikát biztosít a biológiai rendszernek, melyben kisebbek a fluktuációk. Ez pedig azt eredményezi, hogy a növény aktuális fiziológiai állapotát nem a környezet pillanatnyi befolyása határozza meg, hanem a megelőző időszak kumulatív hatása. Ennek a befolyásoló időszaknak a hossza akár több nap nagyságrendű is lehet, és ezt a továbbiakban *befolyásolási időállandónak* (t_{bef}) nevezzük.

Ezzel nem azt állítjuk, hogy pl. a fotoszintézis sebessége nem a besugárzás pillanatnyi erősségétől függ, vagy a reakciók sebessége nem az aktuális hőmérséklet függvénye. Fiziológiai állapot alatt a növény szabályozási rendszerének állapotát értjük, ami azt határozza meg, hogy az adott pillanatnyi körülmények mekkora és milyen hatást tudnak kifejteni, amit pedig pl. az enzimek mennyisége, aktivitása, és a hormonok befolyásolnak (lásd 6.1.1 fejezet).

Ha kontrollált körülmények között (pl. egy üvegházban) hirtelen és nagymértékben (lépcsőfüggvény szerűen) megváltoztatjuk egy környezeti tényező, pl. a hőmérséklet értékét, akkor nyomon követhetjük a növények válaszreakciójának tulajdonságait: mennyire intenzív a változás, és milyen gyorsan áll be az újabb kvázi-stacionárius állapot. Ilyen mérésekkel tehát meghatározhatjuk a szabályozási rendszer *érzékenységeit* és *befolyásolási időállandóit* az adott környezeti tényezőre vonatkozóan (lásd 10. ábra sémája).

Természetes klimatikus körülmények között azonban számos tényező változik egyszerre és fokozatosan. Az állapotfüggő regressziók által mérni tudjuk ugyan a szabályozási rendszer válaszreakcióját, de hogy azt pontosan mely paraméterek milyen mértékű és időtartamú hatása váltotta ki, az nem egyértelmű. Hogy ezt a kérdést meg lehessen válaszolni, ahhoz a

környezeti tényezők idősorára és több egymást követő mintavételre van szükség, melyek az anyagcsere pillanatnyi állapotát mutatják (lásd 6.1.1 fejezet).

Nem csak az *érzékenység*, hanem akár a *befolyásolási időállandó* nagysága is megváltozhat bizonyos környezeti tényezők (stressztényezők) hatására, mivel t_{bef} megváltoztatása is eszköze lehet az adaptációnak. A *befolyásolási időállandó* nagyságát ezért a környezeti tényező (K_v) idősora alapján úgy határoztam meg, hogy kiszámítottam K_v különböző *befolyásolási időállandókkal* számított karakterisztikus értékeit, mint pl. átlag ($\mathbf{K}_{v-át}(t_{bef})$). A $\mathbf{K}_{v-át}(t_{bef})$ értékek és \mathbf{m} értékek korrelációját vizsgáltam (ami egyszerű lineáris regresszió esetén ekvivalens a határozottsági fok négyzetgyökével), és azt a *befolyásolási időállandót*, amellyel számított $\mathbf{K}_{v-át}$ karakterisztikus értékek a legjobb illeszkedést biztosították, tekintettem a rendszer aktuális *befolyásolási időállandójának* (lásd 7.2.6 fejezet). Bár \mathbf{K}_v és \mathbf{m} között a kapcsolat nem feltétlenül lineáris, de további vizsgálatok nélkül ez nem határozható meg egyértelműen, ezért alkalmaztam a lineáris közelítést.

A *befolyásolási időállandó* nagysága tehát az állapotfüggő regressziók paraméterei és a környezeti tényezők idősorából számolt karakterisztikus (jellemző) értékek korrelációjának szélsőértéke alapján becsülhető:

$$t_{bef} = \arg \max_{t \in [t_{min}, t_{max}]} |R_{K(t), m}| \quad (21)$$

ahol R a Pearson féle korrelációs koefficiens:

$$\begin{aligned} R_{K_v(t), m} &= \frac{cov(\mathbf{K}_v(t), \mathbf{m})}{S_{K_v(t)} \cdot S_m} = \\ &= \frac{\sum_{j=1}^n (K_v(t)_j - \overline{K_v(t)})(m_j - \bar{m})}{\sqrt{\sum_{j=1}^n (K_v(t)_j - \overline{K_v(t)})^2} \sqrt{\sum_{j=1}^n (m_j - \bar{m})^2}} \end{aligned} \quad (22)$$

t_{bef} a becsült *befolyásolási időállandó*, $\mathbf{K}_v(t)$ a v környezeti tényezőnek a mintavételeket megelőző t időszakok alatti karakterisztikus értéke (pl. átlag vagy átlagos változás), melyet a $t = [t_{min}, t_{max}]$ időtartományban vizsgálunk ($0 \leq t_{min} < t_{max}$), \mathbf{m} az állapotfüggő regressziók paramétere, s pedig a tapasztalati szórás.

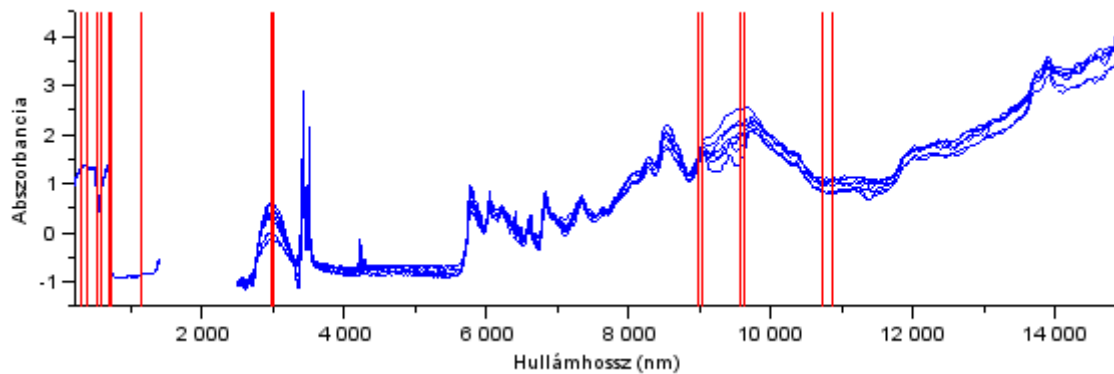
7.2 A kidolgozott eljárás lépései

Az alább részletezett lépések fő célja az, hogy a teljes adathalmaz (spektrumok és meteorológiai adatok) elemzésével azonosítson olyan hullámhosszpárokat, melyek a (20) feltétel alapján a szárazságstressz hatását jól jelzik.

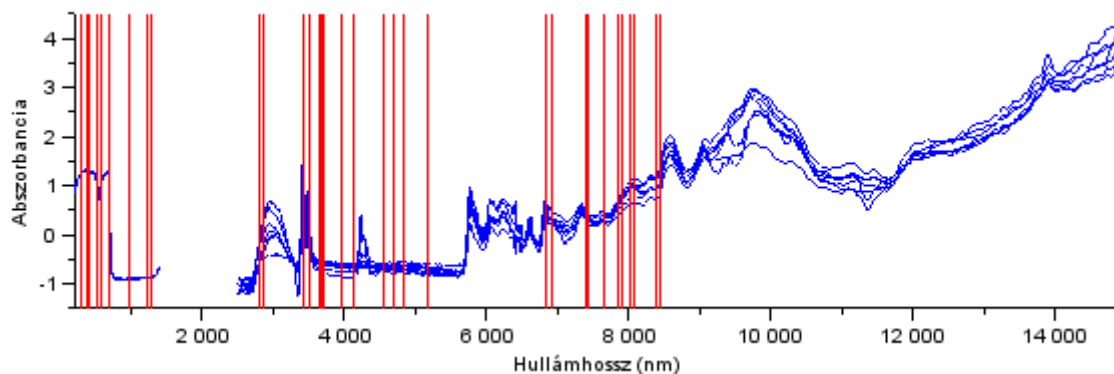
7.2.1 Hullámhosszpárok kiválasztása

Egy-egy példát a 2014-ben felvett reflexiós spektrumokra tölgy esetében a 19. ábra, bükk esetében a 20. ábra szemléltet. A 7 görbe az egy mintavételi időpontban egy fáról származó 7 levél reflexiós spektruma. A függőleges vonalak a később bemutatott hullámhosszpárokat jelölik.

10 nm-es felbontást (és 10 nm-es sáv szélességet) használva az UV-VIS-NIR-IR kombinált spektrum összesen 928 884 lehetséges pár kombinációt tesz lehetővé. Természetesen sok egymáshoz közeli hullámhossz ugyanazon anyagnak (vagy anyagoknak) a hatását tükrözi vissza, és nem is minden anyag mutat lineáris korrelációt valamelyik másikkal.



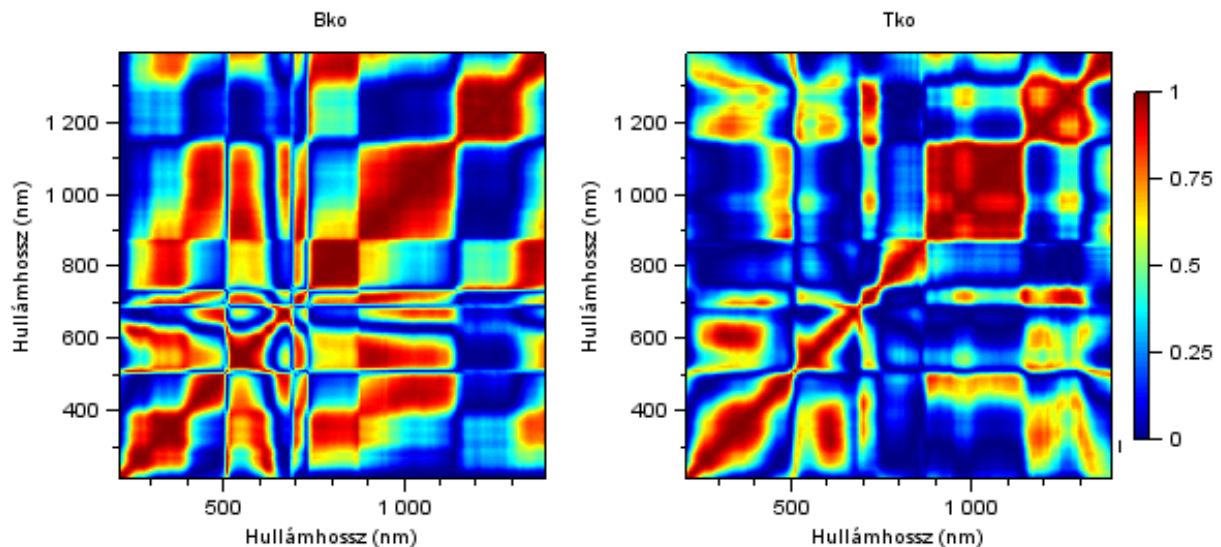
19. ábra. Ugyanazon ágról származó 7 tölgy levél reflexiós spektruma Tsz 2014/1, SNV korrekció után. A függőleges piros vonalak a 7. táblázatban szereplő hullámhosszpárokat jelölik.



20. ábra. Ugyanazon ágról származó 7 bükk levél reflexiós spektruma Bsz 2014/1, SNV korrekció után. A függőleges piros vonalak a 8. táblázatban szereplő hullámhosszpárokat jelölik.

A spektrumokra alapozott korábbi vizsgálatok (lásd 4.6 fejezet) csak néhány előzetesen kiválasztott hullámhosszpár intenzitás értékeit vizsgálták. Az előzetes kiválasztás pedig a spektrumok karakterisztikus pontjainak azonosításával történt: csúcsok, völgyek és inflexiós pontok hullámhosszait határozták meg. Ez a módszer azonban egyrészt szubjektív, másrészt nincsen garancia arra, hogy pont ezek a karakterisztikus hullámhosszak állapotfüggő korrelációt mutatnak, mint ahogyan arra sincsen, hogy más (nem karakterisztikus) hullámhosszak nem hordoznak információt. Ezen hátrányok kiküszöbölésére egy automatikus, és szubjektív előfeltételezésektől mentes eljárást dolgoztam ki a legjobban korreláló hullámhosszpárok meghatározására.

Hogy az egymással lineárisan korreláló hullámhosszpárokat megtaláljam, kiszámítottam az egy időben egy fáról származó 7 levél abszorbanciáinak korrelációs mátrixát. A *Pearson R* korrelációs együttható képes megmutatni a lineáris korreláció erősségét és előjelét. A korrelációs együttható négyzetét használva (R^2) 1 jelenti a tökéletes lineáris kapcsolatot, 0 pedig annak teljes hiányát. Az így kapott eredmény mátrix értékeit „felületként” kezelve olyan „autokorrelációs térképeket” kapunk, melyeken a „csúcsok” (piros) jelölik a magas korrelációjú hullámhosszpárokat, a „völgyek” (kék) pedig a nem korreláló hullámhosszakat (21. ábra).



21. ábra. Két „autokorrelációs térkép” a 200-1400 nm-es hullámhossztartományban A 2014/1 mintavétel 7 leveléből számítva. Bko - kontroll bükk; Tko - kontroll tölgy. A szín a korrelációs koefficiens négyzetét (R^2) mutatja: minél pirosabb, annál erősebb a lineáris korreláció.

Az autokorrelációs térképeken több jól elhatárolódó régió jelenik meg, melyek automatikus elkülönítéséhez egy szegmentálási módszert (watershed segmentation) alkalmaztam az $1 - R^2$ mátrixon (így a maximumokból minimumok lettek, és fordítva). Ez egy olyan szegmentálási eljárás, amely meghatározott pontokból (seed) kiindulva topográfiai alapon elkülöníti az egyes „vízgyűjtőket”, mindegyikhez egyedi azonosítót rendelve. A kiindulási pontok (seed) kijelöléséhez egy lokális minimum-kereső algoritmust használtam.

Ha az autokorrelációs mátrixok mintázatát faegyedenként vizsgáljuk, akkor megfigyelhető, hogy kis mértékben mind a csúcsok helye, mind pedig a korrelációk erőssége változik mintavételről mintavételre, és az azonos fajú két egyed között is vannak apróbb különbségek. A cél azonban olyan hullámhosszpárok azonosítása volt, melyek az azonos fajú két faegyed (szárított és kontroll) esetében a mintavételi alkalmak többségében jól korrelálnak. Ezért a vázolt eljárást a tölgyek és a bükkök esetében is az egyes minták korrelációs mátrixainak átlagán ($R^2_{\text{átl}}$) végeztem el, így különítve el azokat a régiókat, melyek fajok szerint a minták többségében erős lineáris korrelációt mutattak. Az elkülönített régiókban megkerestem a legmagasabb $R^2_{\text{átl}}$ értékeket (a csúcsokat) és a továbbiakban az ezekhez tartozó hullámhosszpárokat vizsgáltam.

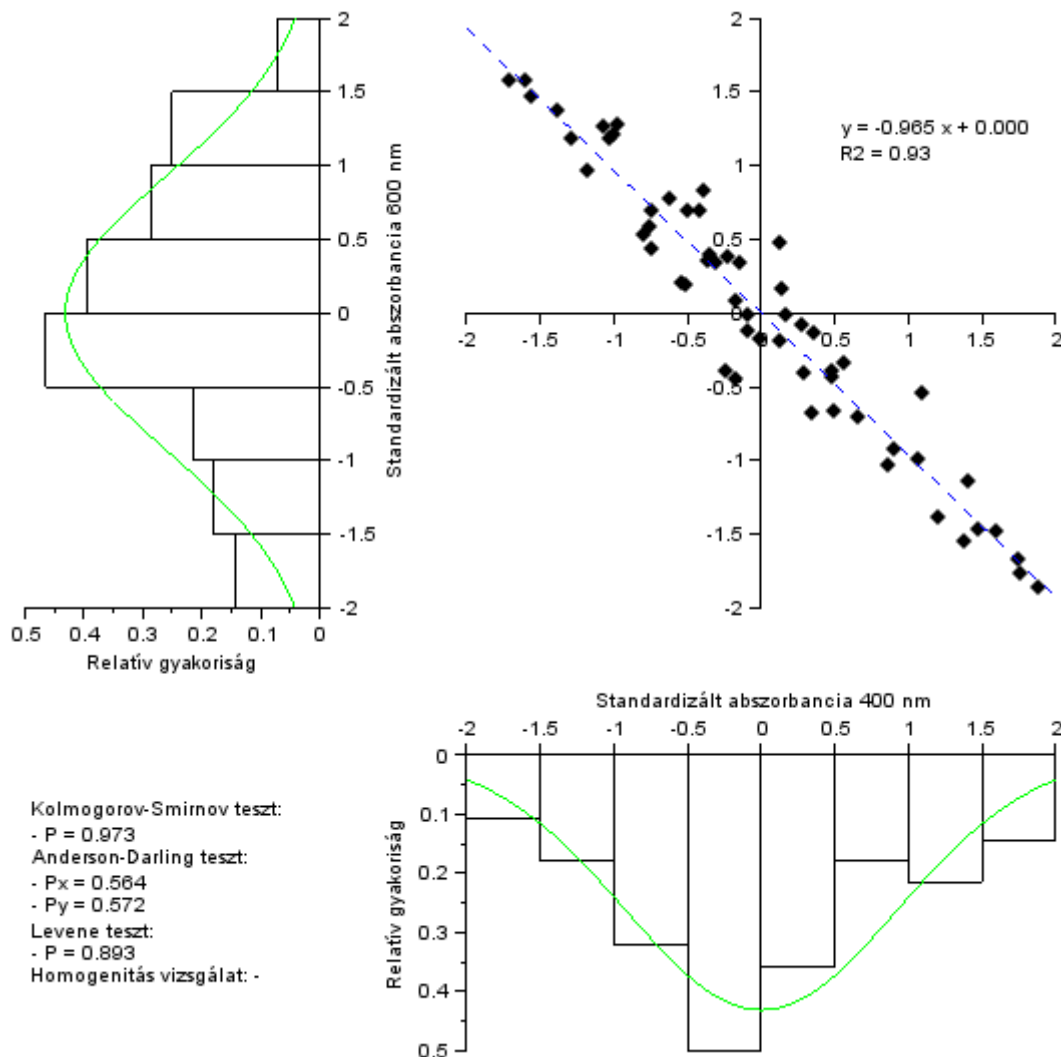
Ezzel a módszerrel a bükkök esetében 136, a tölgyek esetében 175 ígéretes, vagyis jó lineáris (de nem feltétlenül állapotfüggő) korrelációt mutató hullámhosszpárt azonosítottam. Ez a szám természetesen az algoritmus különböző határértékeinek (pl. minimális $R^2_{\text{átl}} > 0,6$; minimális régió nagyság $\geq 100 \text{ nm}^2$; minimális hullámhossz távolság $\geq 50 \text{ nm}$ stb.) függvényében más és más lenne. Az alkalmazott beállítások egyfajta kompromisszumot képviselnek abban a tekintetben, hogy a lehetséges párok számát kellően korlátozzák, de a jelentős csúcsokat mind azonosítják.

A következő fejezetekben az adatfeldolgozás és elemzés menetét a 2014. évi 9 mintavétel 400-600 nm hullámhosszpár példáján keresztül mutatom be.

7.2.2 Eloszlásvizsgálat

Ha a mért abszorbancia értékeket mintavételenként standardizáljuk (a csoport átlag és szórás felhasználásával), akkor ezzel az állapotoktól és a szabályozási funkciótól független adatokat kapunk, melyek egyesíthetők. Ha ezeket a standardizált abszorbancia értékeket

egymás függvényében ábrázoljuk, akkor ideális esetben a pontoknak egy egységnyi meredekségű és zéró tengelymetszetű egyenesre ($m = \pm 1$, $b = 0$) kell illeszkedniük, valamint a hisztogramoknak hasonló (de nem feltétlenül normál) eloszlást kell mutatniuk ahhoz, hogy kielégítsék a (15) egyenlet követelményeit. A 22. ábra a kontroll tölgy példáján szemlélteti, hogy ezek a feltételek teljesülnek, így az állapotfüggő korreláció elmélete alkalmazható.



22. ábra. Kontroll tölgy 400-600 nm standardizált abszorbanca értékei és azok relatív gyakorisági eloszlása

A 2014. évi mintavételek adataiból, a Kolmogorov-Szmirnov teszt alapján az adatok eloszlása nem különbözik szignifikánsan ($P > 0,05$), az Anderson-Darling teszt alapján pedig nem zárható ki az adatok normál eloszlása ($P > 0,05$).

A 22. ábra szerinti eloszlás és normalitás vizsgálatot minden hullámhosszpárra elvégeztük, és ezek alapján az alacsony határozottsági fokot (R^2), jelentős eloszláskülönbséget ($P > 0,05$), vagy ± 1 -től jelentősen eltérő meredekséget produkáló hullámhosszpárokat elvettem, ezek ugyanis nem felelnek meg a (15) egyenlet feltételének, és az alacsony határozottsági fok is a közös szabályozás hiányára utal. Ezzel a módszerrel a bükkök esetében 58, a tölgyek esetében 51 ígéretes hullámhosszpár maradt (3. táblázat). A későbbi érzékenység elemzésben is használt hullámhosszak eloszlásvizsgálatait a 12.1 melléklet tartalmazza faegyedek szerinti bontásban.

3. táblázat. Az automatikus korreláció kereső algoritmus által azonosított és eloszlás vizsgálat alapján szűrt hullámhosszpárok a tölgyek és bükkök esetében.

A *-gal jelzett párok között max. 30 nm hullámhossz különbség van.

Bükk (nm)			Tölgy (nm)		
310-610*	4130-4480	6820-6880	300-600*	4660-4720	8170-8220
310-690	4130-5170	6880-7320	400-600*	4700-5500	8470-8520
380-590*	4140-4570	6930-7420	530-710*	4740-4900	8720-8800
400-600*	4140-4790	6930-7650	530-1150	4910-5180	8880-8930
420-700	4250-4300	7180-7230	580-1160	4920-4980*	8980-9040
530-700*	4420-4470	7300-7630	720-1140*	5110-5170*	9530-9580
530-980	4480-4780	7320-7370	1040-1090	5180-5260	9570-9620
720-1010*	4490-5000	7430-7660	1170-1220	5310-5440	10260-10310
1230-1290	4610-4800	7870-7920*	2950-8920	5310-5530*	10570-10620
2800-3710	4690-4840	7990-8040	2970-3020	5310-5590	10740-10860
2860-3960	4730-4780	8030-8090*	3020-3070	5380-5440	11070-11120
2890-2940	4780-4860	8250-8300	3040-3090	5390-5520	
2890-4050	4840-4890	8390-8440	3440-3500*	6090-6140	
2910-2960	4920-5000*	9870-9920	3600-3650	6450-6530	
3050-5240	5000-5100	9950-10020	3730-3810	7010-7060	
3420-6830	5080-5170*	9980-10030	3800-3870	7070-7120	
3430-3510*	5090-5250	10090-10150	3870-3960	7320-7990	
3650-3700	5220-5280	10670-10720	3950-4000	7630-7720	
4020-4070*	5310-5500*		4040-4090*	7870-7930*	
4020-4490	5320-5380		4470-4520	8020-8090*	

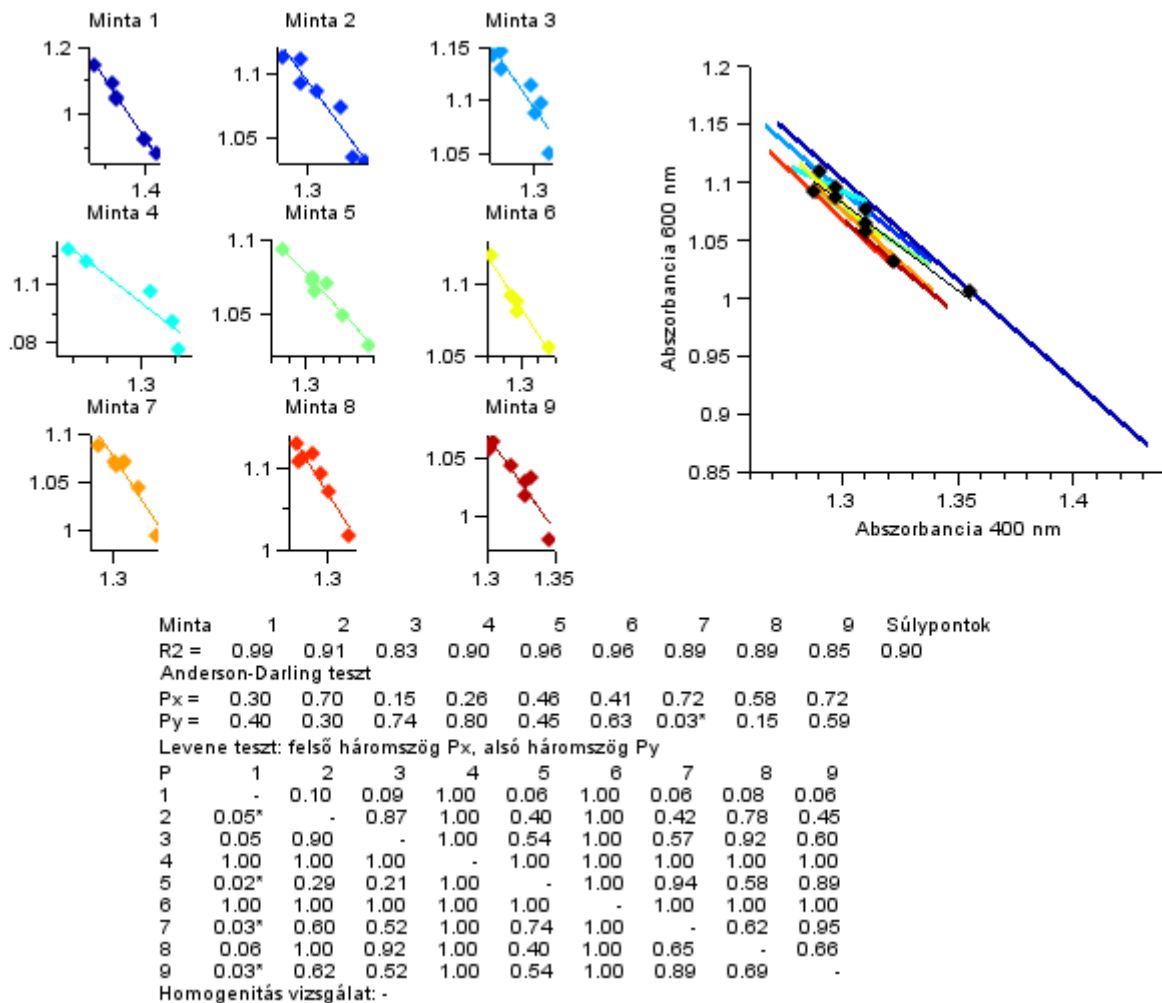
A két faj listáját összevetve, a megmaradt hullámhosszpárok között eredetileg nem maradt egyetlen pontosan egyező hullámhosszpár sem, ami elsősorban a fajok közötti különbségeknek tulajdonítható. Ellenben 11 olyan hullámhosszpárt is azonosítottam, melynek tagjai legfeljebb 30 nm távolságra vannak (lásd 3. táblázat *-gal jelzett elemei), jelezve ezzel bizonyos fajok közötti hasonlóságot is. Hogy szerepeljen teljesen azonos hullámhosszpár mindkét faj esetében, ezért a tölgyek esetében mégis megtartottam az amúgy kevésbé jól korreláló 400-600 nm hullámhosszpárt (lásd 3. táblázat félkövér eleme).

Az eloszlások azonosságát Kolmogorov-Szmirnov teszttel vizsgáltam, ami a megmaradt esetek döntő többségében igazolta az eloszlások hasonlóságát. A standardizált adatok eloszlásának normalitás vizsgálatára Anderson-Darling tesztek végeztem, amelyek eredménye többnyire nem zárta ki, hogy a minták normál eloszlásúak. Természetesen ez, és a hasonló tesztek egyike sem bizonyíték az adatok normál eloszlására, de a normalizált hisztogramokat (22. ábra és 12.1 melléklet ábrái) és a mintánkénti tesztek eredményeit (23. ábra) is elemezve megállapítható, hogy a mért adatok zöme kellően közelíti a normál eloszlást, így azokon a normál eloszlást feltételező paraméteres tesztek elvégezhetők.

7.2.3 Állapotfüggő regressziók

Az előzetesen kiválasztott hullámhosszpároknál minden mintavétel abszorbancia adataira kiszámítottam a (17) egyenlet szerinti lineáris regressziót (23. ábra), így minden mintához kaptam három regressziós paramétert: egy meredekséget (m) egy tengelymetszetet (b) és egy határozottsági fokot (R^2). Az illesztett regressziós egyeneseket a 23. ábra szemlélteti. Azon

többi hullámhosszpárnak az állapotfüggő regressziói, melyek érzékenységváltozását a 7.3.2 fejezetben ábra szemlélteti, a 12.2 mellékletben szerepelnek, faegyedek szerinti csoportosításban.



23. ábra. A kontroll bükk 400-600 nm abszorbanca adataira illesztett regressziós egyenesek A 2014. évi 9 mintavétel során, az egyes regressziók súlypontjait fekete jelölők mutatják, az ezekből számított súlyponti regressziót vékony fekete vonal jelzi. A táblázat tartalmazza az egyes minták regresszióinak (és a súlyponti regresszióinak) a határozottsági fokát, a normál eloszlás vizsgálatára végzett Anderson-Darling teszt szignifikancia szintjeit ($P^* < 0,05$), valamint a mintáronként elvégzett szórásanalízist a Levene teszt alapján ($P^* < 0,05$).

Az egyes lineáris regressziók határozottsági fokai, és az eloszlások normalitását vizsgáló Anderson-Darling teszt szignifikancia szintjei a grafikonok alatti táblázatban találhatóak a 23. ábra alján. Az eredmények alapján megállapítható, hogy az adatok nagyjából nem zárható ki a normál eloszlás.

Az állapotfüggő regressziók kovariancia analízise

Az egyes regressziós egyenesek megkülönböztetőségét kovariancia analízissel (StatsDirect: grouped linear regression with covariance analysis, ANCOVA) vizsgáltam. A 4. táblázat a kontroll bükk 2014. évi 9 mintájának 400-600 nm-es regressziós egyensein elvégzett páronkénti meredekség és tengelymetszet összehasonlítást mutatja (a további eredményeket lásd a 12.3 mellékletben). A párok többségének valószínűsége (P)

meglehetősen alacsony, vagyis a regressziós egyenesek szignifikánsan megkülönböztethetőek egymástól a meredekségük vagy a tengelymetszetük, vagy akár mindkettő által.

4. táblázat. A kontroll bükk 2014. évi 9 mintavételének 400-600 nm abszorbancia adataira illesztett regressziós egyenesek páronkénti meredekség és tengelymetszet összehasonlítása. A felső háromszög tartalmazza a meredekség összehasonlítások, az alsó háromszög a tengelymetszet összehasonlítások számított valószínűségét (P). Sötétebb szín szignifikánsabb különbséget jelöl, $P^* < 0,05$, $P^{**} < 0,01$.

		Meredekség								
P		minta 1	minta 2	minta 3	minta 4	minta 5	minta 6	minta 7	minta 8	minta 9
Tengelymetszet	minta 1	-	0.5284	0.8538	0.0332*	0.1125	0.8961	0.8779	0.6364	0.7618
	minta 2	0.3650	-	0.7548	0.1246	0.3792	0.6735	0.5839	0.4124	0.8676
	minta 3	0.3156	0.8349	-	0.0841	0.2599	0.8340	0.8041	0.6272	0.9091
	minta 4	0.2279	0.6401	0.7820	-	0.4450	0.1312	0.0642	0.0361*	0.1214
	minta 5	0.0069**	0.0405*	0.0701	0.1574	-	0.3175	0.1954	0.1149	0.3475
	minta 6	0.0269*	0.1017	0.1449	0.2697	0.8116	-	0.9770	0.9064	0.7779
	minta 7	0.0005**	0.0029**	0.0063**	0.0221*	0.3104	0.2481	-	0.8377	0.7357
	minta 8	0.0002**	0.0003**	0.0005**	0.0029**	0.0765	0.0595	0.4210	-	0.5762
	minta 9	<0.0001**	<0.0001**	0.0005**	0.0022**	0.0473*	0.0451*	0.3138	0.8569	-

Azokat a hullámhosszpárokat, melyek regressziós egyenesei alig, vagy egyáltalán nem mutattak különbségeket az m és b paraméterekben (vagyis a regressziós egyenesek szinte minden mintában közel azonosak voltak), a további vizsgálatokból kihagytam. Ezek a hullámhosszpárok ugyanis hiába mutattak erős lineáris korrelációt, ez a korreláció nem változott, vagyis nem volt érzékeny a környezeti hatásokra.

Szórásелеmzés

A mintavételek szórásainak összehasonlításához a Levene tesztet alkalmaztam, melynek eredményeit a 23. ábra táblázata foglalja össze. A táblázat felső háromszöge az x értékek (a példában A_{400}) szórásának mintapáronkénti összehasonlítását, az alsó háromszöge pedig az y értékek (a példában A_{600}) szórásának mintapáronkénti összehasonlítását tartalmazza. A szignifikánsan eltérő szórásokat * jelöli, ilyen azonban viszonylag kevés van.

A környezeti körülmények képesek szignifikánsan megváltoztatni a szórásokat, de ez csak akkor jelenik meg, ha az adatok kellően reprezentatívak. Mivel a mintavételek során mindig a korona azonos részéből származó kisebb ágakat gyűjtöttem, ezért valószínű, hogy az egy ágról származó 7 levél nem képviseli a teljes lombzat fényeloszlásának minden tartományát, így a bemeneti változó (fény) szórásának szempontjából nem reprezentatív. Ennek ellenére természetesen a szabályozási folyamatok azonosak ezekben a levelekben is, így az állapotfüggő regresszió számítható.

Súlyponti regressziók

Az állapotfüggő regresszió alkalmazhatóságát támasztja alá a súlyponti regressziók magas határozottsági foka is (lásd 23. ábra táblázatának első sorában az utolsó R^2 értéket), ami a biológiai szabályozási funkció meglétére, és hatékony működésére utal. A magas R^2 érték egyben azt is jelzi, hogy a fákra ható stressz nem volt túl súlyos, így a környezet hatását a növényi adaptáció nagyrészt ki tudta egyenlíteni. A többi hullámhosszpár súlyponti regresszióinak határozottsági fokát a 12.2 melléklet tartalmazza.

7.2.4 Környezeti körülmények jellemzése

Az állapotfüggő korrelációk értelmezéséhez a vizsgálni kívánt környezeti paraméter esetében szükség van egy olyan mérőszámra minden egyes mintavételi időpontban, amely összegzi az adott környezeti paraméter mintavételeket megelőző *befolyásolási idő* (t_{bef}) alatti hatását. Ehhez két karakterisztikus értéket számítottam: egy *átlagot* ($T_{\hat{a}tl}(t_{bef})$, $VPD_{\hat{a}tl}(t_{bef})$) és egy *átlagos változást* ($T_{\hat{v}alt}(t_{bef})$, $VPD_{\hat{v}alt}(t_{bef})$). Az *átlagos változást* a környezeti paraméter idősorára illesztett egyenes meredekségével (első deriváltjával) jellemeztem. Példával illusztrálva $T_{\hat{v}alt}(3) = -1.5$ °C/nap azt jelenti, hogy a mintavételt megelőző 3 napnyi *befolyásolási idő* alatt a lehülés átlagosan 1,5 °C volt naponta.

Mivel a *befolyásolási időállandó* pontos nagysága nem ismert előzetesen, ezért a jellemző értékeket (*átlag* és *változás*) kiszámítottam a lehetséges időtartamok egy meghatározott sorozatára, vagyis pl. olyan $T_{\hat{v}alt}(t)$ értékeket számítottam, ahol a t *lehetséges befolyásolási idő* 2 nap és 12 nap között változik 1 óras felbontással. A későbbiekben ezekből a sorozatokból a legjobb korreláció alapján választottam ki a feltételezett *befolyásolási időállandót* (t_{bef}) (lásd 7.2.5 fejezet).

Természetesen két napnál rövidebb időtartamú *befolyásolási időállandók* is lehetségesek, de az egyre rövidebb időszakok során egyre nő a napi periodicitás befolyásoló hatása, vagyis ha pl. hőmérséklet esetén csak a reggeli mintavétel előtti 12 órát vennénk figyelembe, akkor minden alkalommal extrém értékű lehülést kapnánk az előző éjszaka miatt, ami nyilván hatással van a növényre, de ennek kimutatásához sokkal sűrűbb (akár napi többszöri) mintavételre lenne szükség. Két-három hetes mintavételi gyakoriság mellett így meg kell elégednünk a hosszabb periodicitású hatások vizsgálatával.

7.2.5 Érzékenység (S) számítása

Ahogy korábban már definiáltam, S a regressziós paraméterek (m és b) *érzékenysége* a környezeti hatásokra (lásd 7.1.2 fejezet). Konstans *érzékenységet* feltételezve, ha az állapotfüggő regresszió valamely paraméterét (pl. m) egy környezeti tényező (pl. $T_{\hat{v}alt}$) függvényében ábrázoljuk, akkor a pontok ideális esetben (ha a növény nem stresszelt) mind egy egyenesre illeszkednek. Ennek az egyenesnek a meredeksége maga a *hőmérsékletváltozási érzékenység* ($S_{T_{\hat{v}alt}}$), ugyanis ez mutatja, hogy adott hullámhosszpárok állapotfüggő regressziója hogyan változik, ha az időjárás melegszik vagy hűl.

Ha az összes állapotfüggő regresszió meredeksége (m) ugyanarra az egyenesre illeszkedik, akkor az adott hullámhosszak abszorbancai nem érzékenyek egy további külső környezeti (stressz) tényezőre, mivel az *érzékenység* állandó ($S = konstans$). Ezzel szemben én pont az *érzékenység* olyan jelentős megváltozását kerestem, amit fel tudok használni a környezeti stressz indikátoraként.

Hogy vizsgálhassam az *érzékenység* esetleges időbeli változását, a mintavételeket rövidebb *periódusokba* (P) soroltam, és minden *periódusban* külön számítottam az *érzékenységet*. Mivel a 2014. év során csak 9 mintavételi alkalom állt rendelkezésre, ezekből különböző mintázatokban egymást átfedő *periódusokat* hoztam létre. Az alkalmazott mintázatok és az adott *periódusba* tartozó mintavételeket az 5. táblázat foglalja össze.

Az összefüggéseket legjobban a periódusonként 4 és 5 mintát tartalmazó (P6-M4 ill. P5-M5) kombinációk tudták megvilágítani, de több esetben a periódusonként csak 3 mintát tartalmazó (P4-M3) kombináció is megerősítette az összefüggést. Az egymást nem átfedő mintákból létrehozott *periódusok* (pl. ilyen lenne egy P3-M3 mintázat) kevésbé értékelhető eredményeket hoztak, így ezeket nem közlöm.

A különböző mintázatok alkalmazásával csökkenthető annak az esélye, hogy a tapasztalt trend csak véletlen egybeesés eredménye legyen: ha a különböző periódus mintázatok hasonló eredményre vezetnek, akkor nagy biztonsággal kizárható annak az esélye, hogy a tapasztalt összefüggést csak az időjárás egy speciális mintázata okozta. De éppen az időjárási tényezők

nagyfokú variabilitása miatt, lehet, hogy egy amúgy valós összefüggés az adott mintázatban vizsgálva, torzulva jelenik meg. Ezért ha az összefüggés több mintázatban is megjelent, akkor azt további megerősítő bizonyítékként értelmeztem, de akkor sem vettem el az eredményt, ha az összefüggés csak egy mintázatban jelentkezett.

A 2012. év során mért 6 mintavételi alkalmat nem bontottam periódusokra, hanem a befolyásolási időállandók vizsgálatához egyben (1 periódusként) kezeltem őket.

5. táblázat. Az alkalmazott periódus mintázatok.

Jelölés: P_i - M_j , ahol i – periódusok száma, j – minták száma egy perióduson belül.

Periódus mintázat	Minta:	1	2	3	4	5	6	7	8	9
	Periódus:									
P6-M4	P_1	+	+	+	+					
	P_2		+	+	+	+				
	P_3			+	+	+	+			
	P_4				+	+	+	+		
	P_5					+	+	+	+	
	P_6							+	+	+
P5-M5	P_1	+	+	+	+	+				
	P_2		+	+	+	+	+			
	P_3			+	+	+	+	+		
	P_4				+	+	+	+	+	
	P_5					+	+	+	+	+
P4-M3	P_1	+	+	+						
	P_2			+	+	+				
	P_3					+	+	+		
	P_4							+	+	+

7.2.6 Befolyásolási időállandó (t_{bef}) meghatározása

A befolyásolási idő (t_{bef}) az az időszak a mintavétel előtt, amely a legnagyobb valószínűséggel meghatározza az észlelt állapotot (lásd 7.1.4 fejezet). A 2012. év mérései alapján a különböző környezeti tényezőkre jellemző befolyásolási időállandókat a 6. táblázat foglalja össze. Ezen az adatsoron viszonylag hosszú, 1-21 napos időszak hatását elemeztem. A kapott befolyásolási időállandók tartománya 1-től 19 napig terjedt, de főleg négy tartományban sűrűsödött. Ezek a tartományok: 1 nap, 7 nap, 11 nap és 18 nap (Eredics *et al.* 2014). De mivel a 18 napos periódusú görbék rövidebb befolyásolási időknél is mutattak lokális szélsőértékeket (a számítás módszerét lásd lejjebb), ezért a 2014. év vizsgálataiban a lehetséges befolyásolási időállandót 12 napban maximáltam. A lehetséges legrövidebb befolyásolási időállandót pedig 2 napban határoztam meg, mivel ennél rövidebb periódusban már nagyon erős a napi ingadozás hatása, ami ellentétes előjelű lokális szélsőértékeket eredményezne. Ezzel természetesen kizártam a vizsgálatból azokat az eseteket, melyeknek ténylegesen 2 napnál rövidebb a befolyásolási ideje. Ez nem azt jelenti, hogy ilyenek nem léteznek, csak azt, hogy a vázolt regressziós módszerrel ezek azonosítása nagyon bizonytalan. A rövidebb befolyásolási időállandók tanulmányozásához jóval sűrűbb, napi többszöri mintavételre lenne szükség.

6. táblázat. A 2012. évi mérések adataiból származtatott tipikus befolyásolási időállandók a környezeti tényezők átlagértékeinek függvényében

t_{bef} – befolyásolási időállandó; T – léghőmérséklet; Rh – relatív páratartalom; VPD – légköri telítési hiány (Eredics et al. 2014).

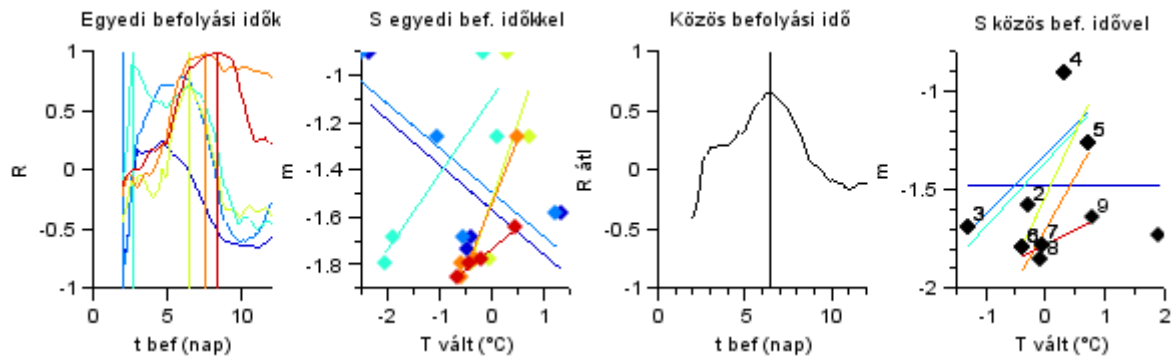
t_{bef} (nap)	T	Rh	VPD
Tsz	7, 8, 11	1, 7, 17	2, 7
Tko	1, 9, 12	1, 2, 5, 11	5, 7, 11, 13, 19
Bsz	4, 18		4, 18
Bko	1, 18	1, 6	1, 6, 11

A 2014. évi adatsor befolyásolási időállandóinak megállapításához minden periódusban kiszámítottam a környezeti tényező (pl. $T_{vált}(t)$) minden lehetséges befolyásolási időállandóval ($t=2\dots 12$ nap) számolt értékei, és az állapotfüggő regressziós egyenesek meredekségei (m) közötti Pearson R korrelációs együtthatót. Ez grafikus megközelítésben egyenértékű azzal, hogy megpróbálunk egy egyenest illeszteni a mért $T_{vált}(t)$ és m adatokra, minden lehetséges t értékkel, ahol R jelzi az egyenes illesztésének jóságát (közönséges lineáris regresszió esetén R egyenlő a határozottsági fok négyzetgyökével). Az R korrelációs koefficiens változását a lehetséges befolyásolási időállandó (t) függvényében a 24. ábra és 25. ábra 1. grafikonja szemlélteti a 6 periódusban. A görbék maximum vagy minimum pontja jelöli ki a legjobb illeszkedéshez tartozó befolyásolási időállandót, vagyis az egyes periódusokban ezek a keresett t_{bef} értékek. Ez a módszer alkalmazható a többi környezeti tényező (pl. VPD) esetén is, és mind az átlag mind pedig a változás értékekre.

Bizonyos esetekben az egyes periódusokban számított befolyásolási időállandók jól egybeesnek, de a 6 periódusból általában néhány nagyon rövid, vagy éppen nagyon hosszú t_{bef} értéket produkál a fent vázolt regressziós eljárás alapján. A befolyásolási időállandó elméletileg nem egy fixen rögzített paraméter, hanem változhat az idő múlásával csakúgy, mint S , mivel mindkettő a biológiai rendszer szabályozási paramétere. De ezek a szélsőséges értékek valószínűleg inkább az időjárás speciális alakulásának köszönhetőek, melyek félrevezetik az algoritmust. Ahhoz, hogy nagyobb biztonsággal (és pontossággal) számíthassuk a valódi befolyásolási időállandót, több mintavételre lenne szükség.

Hogy az ilyen kilógó t_{bef} értékek zavaró hatását kiküszöböljem, állandó befolyásolási időállandót feltételeztem mind a 6 periódus során, melyet a 6 periódus R értékeinek átlaga ($R_{\text{át}}$) alapján határoztam meg (24. ábra és 25. ábra 3. grafikonja). Ahol ennek az $R_{\text{át}}$ görbének maximum (vagy minimum) pontja van, azt tekintettem a feltételezett közös befolyásolási időállandónak ($t_{\text{közös-bef}}$). Grafikus megközelítésen ez a közös befolyásolási időállandó biztosítja a $T_{vált}(t_{\text{közös-bef}})$ és m adatokra illesztett 6 regressziós egyenes legjobb együttes illeszkedését (24. ábra és 25. ábra 4. grafikonja).

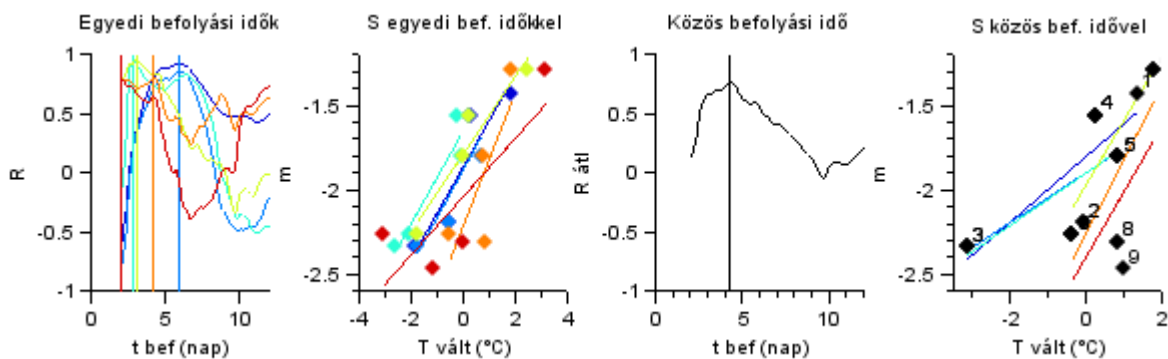
Mivel ez a 6 egyenes mutatja, hogy hogyan függ az állapotfüggő regressziók meredeksége ($m_{400-600}$) az egyes periódusokban a környezeti tényező ($T_{vált}(t_{\text{közös-bef}})$) változásától, ezért ezen egyenesek meredeksége a keresett érzékenység (S). A meredekebb egyenes azonos mértékű környezeti tényező változásra (pl. 1 °C hőmérsékletváltozás) ugyanis m nagyobb mértékű változását jelzi, vagyis a biológiai rendszer szabályozása érzékenyebbé vált az adott környezeti tényezőre.



24. ábra. Kontroll bükk 400-600 nm állapotfüggő regressziói és $T_{vált}$ kapcsolata.

Egyedi befolyásolási idők: az R korrelációs koefficiens változása a lehetséges befolyásolási időállandó (t) függvényében a 6 periódusban. Az egyes görbék maxima (vagy minimuma) jelzi a feltételezett befolyásolási időállandót (t_{bef}), melyet függőleges vonal jelez. **S egyedi befolyásolási időikkel:** $m_{400-600}$ a $T_{vált}(t_{bef})$ függvényében, a 6 periódus pontjaira illesztett regressziós egyenesekkel. **Közös befolyásolási idő:** a 6 korrelációs koefficiens átlaga ($R_{\text{átl}}$), melynek maximuma jelöli ki a közös befolyásolási időállandót ($t_{\text{közös-bef}}$). **S közös befolyásolási idővel:** $m_{400-600}$ a $T_{vált}(t_{\text{közös-bef}}$ függvényében, a 6 periódus pontjaira illesztett regressziós egyenesekkel. Ennek a 6 egyenesnek a meredeksége az érzékenység (S) az egyes periódusokban.

Természetesen az érzékenységet ki lehet számítani a $t_{\text{közös-bef}}$ helyett az egyes periódusok saját t_{bef} befolyásolási időállandójával is, de ez sok esetben értelmezhetetlen eredményre vezet, mint pl. a 24. ábra 2. grafikonján a kontroll bükk esetében. Ezzel szemben ugyanazon hullámhosszpar vizsgálatok a szárított bükk esetében az egyedi befolyásolási időállandókkal számított érzékenységek hasonló trendet mutatnak, mint a közös befolyásolási időállandóval számolt érzékenységek (25. ábra 2. grafikonja)



25. ábra. Szárított bükk 400-600 nm állapotfüggő regressziói és $T_{vált}$ kapcsolata.

Egyedi befolyásolási idők: az R korrelációs koefficiens változása a lehetséges befolyásolási időállandó (t) függvényében a 6 periódusban. Az egyes görbék maxima (vagy minimuma) jelzi a feltételezett befolyásolási időállandót (t_{bef}), melyet függőleges vonal jelez. **S egyedi befolyásolási időikkel:** $m_{400-600}$ a $T_{vált}(t_{bef})$ függvényében, a 6 periódus pontjaira illesztett regressziós egyenesekkel. **Közös befolyásolási idő:** a 6 korrelációs koefficiens átlaga ($R_{\text{átl}}$), melynek maximuma jelöli ki a közös befolyásolási időállandót ($t_{\text{közös-bef}}$). **S közös befolyásolási idővel:** $m_{400-600}$ a $T_{vált}(t_{\text{közös-bef}}$ függvényében, a 6 periódus pontjaira illesztett regressziós egyenesekkel. Ennek a 6 egyenesnek a meredeksége az érzékenység (S) az egyes periódusokban.

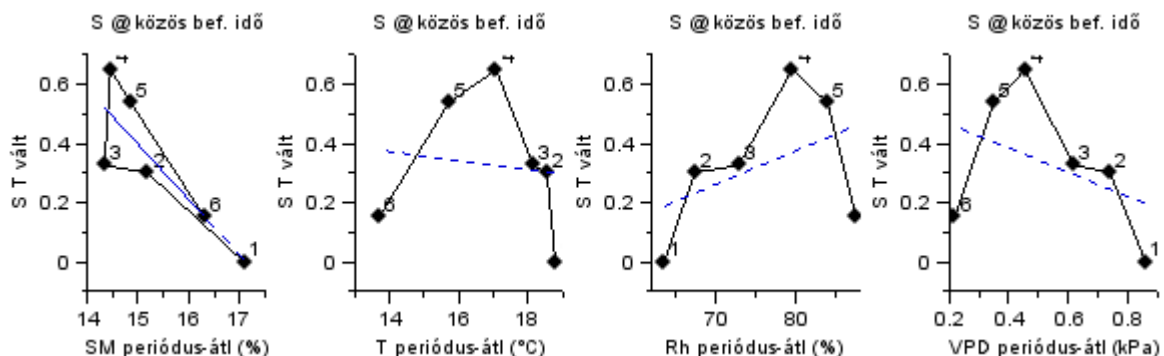
Az egyedi és közös befolyásolási időállandók alkalmazásának összehasonlítása alapján úgy tűnik, hogy egy-egy periódus esetén az időjárás nagyfokú variabilitása és periodikus

mintázatai könnyen félre tudják vezetni a *befolyásolási időállandó* megállapítására a 7.1.4 fejezetben kidolgozott módszert. Azonban sok olyan eset is van, amikor a periódusonként megállapított *befolyásolási időállandók* mindössze néhány napon belül szóródnak, alátámasztva az elmélet alkalmazhatóságát. Hogy a t_{bef} meghatározásakor előálló véletlen hibák és kiugró értékek zavaró hatását kiküszöböljem, a továbbiakban elsősorban a *közös befolyásolási időállandót* ($t_{közös-bef}$) alkalmaztam az *érzékenységek* számításához, és részletesen ezeket az eredményeket elemeztem. A számított egyedi és *közös befolyásolási időállandók* összefoglalását a 7.3.1 fejezet tartalmazza.

7.2.7 Az érzékenység környezetfüggése

Ha a (19) regressziós egyenlettel S értékei többnyire negatívnak adódtak, akkor minden értéket megszoroztam -1 -el. Az abszolút érték számítás helyett azért ezt a módszert alkalmaztam, mert időnként előfordul, hogy S valamely periódusban előjelet vált, és ha abszolút értéket számítok, akkor ez a váltás eltűnik. A továbbiakban az így számított S értékeket használtam. Így ugyanis az *érzékenység* növekedése minden esetben S pozitív irányú változásaként jelenik meg, megkönnyítve a grafikonok értelmezését.

A lehetséges stressztényezők jellemzésére kiszámítottam a mért fő környezeti tényezők (SM , T , VPD) átlagértékeit a mintavételeket megelőző $t_{közös-bef}$ időszakok alatt, és ezekből minden *periódusra* számítottam egy átlagértéket. Ily módon mind a 6 *periódushoz* hozzárendeltem 4 környezeti tényezőt ($SM_{periódus-átb}$, $T_{periódus-átb}$, $Rh_{periódus-átb}$, $VPD_{periódus-átb}$) és egy *érzékenységet* (S). Az *érzékenység* változását az egyes környezeti tényezők függvényében ábrázolva a 26. ábra szemlélteti. Az első grafikonon megfigyelhető, hogy a talajnedvesség csökkenésével az *érzékenység* nő, ami a 24. ábra 4. grafikonján egyre meredekebb egyenesekként jelenik meg. Az 5. és 6. *periódusban* a talajnedvesség növekedésével pedig egyre csökken az *érzékenység*, a várakozásoknak ((20) feltétel) megfelelően. Ezzel szemben $S_{Tvált}$ nem mutat szignifikáns korrelációt a többi környezeti paraméterrel: az átlaghőmérséklettel, relatív páratartalommal vagy légköri telítési hiánnyal (26. ábra 2-4. grafikonok).



26. ábra. Kontroll bükk 400-600 nm hőmérsékletváltozási érzékenysége

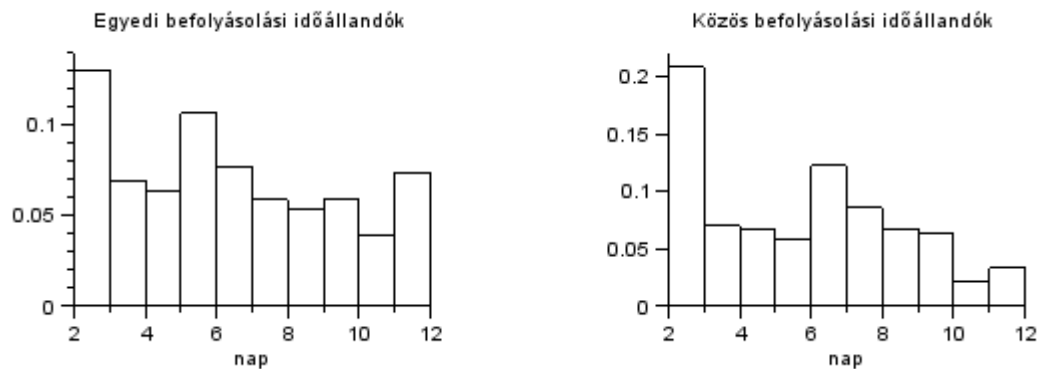
$S_{Tvált}$ a 6 (sorszámmal jelzett) periódusban a környezeti tényezők függvényében: SM – talajnedvesség, T – hőmérséklet, Rh – relatív páratartalom, VPD – légköri telítési hiány.

7.3 Kísérleti eredmények

7.3.1 Befolyásolási időállandók

Az állapotfüggő regressziók m paraméterének változása és az egyes környezeti tényezők karakterisztikus értékeinek idősora alapján becsült *egyedi* és *közös befolyásolási időállandók* gyakorisági eloszlását a 27. ábra szemlélteti. A hisztogramokhoz a 7. táblázatban és 8. táblázatban feltüntetett hullámhosszpárok és környezeti tényezők *befolyásolási időállandóit* összesítettem, mivel ezek mutatták az elvárt *érzékenység* változást a talajnedvesség

függvényében, melyet a 7.3.2 fejezet mutat be. Az *egyedi és közös befolyásolási időállandók* faegyedenkénti megoszlását a 12.5 mellékletben a 44. ábra foglalja össze.



27. ábra. A számított egyedi és közös befolyásolási időállandók gyakorisági eloszlásai.

A hisztogramok alapján megállapítható hogy a 7.2.6 fejezetben vázolt regressziós eljárás az egyes periódusok *befolyásolási időállandóját* leggyakrabban 2-3, és 5-6 nap közötti időtartamra becsülte. Az *egyedi befolyásolási időállandók* alapján számított *közös befolyásolási időállandók* leggyakoribb értéke pedig egy az előzőhöz hasonló 2-3 napos, és egy kicsit hosszabb 6-7 napos időtartamot eredményezett.

Az a tény, hogy ezek az időtartamok nem kiugróan gyakoriak, rávilágít az eljárás gyengeségére, vagyis hogy ha nem kellően változatos az időjárás a mintavétel előtti időszakban, akkor a környezeti tényezők különböző hosszúságú *befolyásolási időállandókkal* számított karakterisztikus értékei alig térnek el egymástól. Ha ebből kifolyólag az R korrelációs koefficiensnek nincsen olyan jól meghatározott szélsőértéke, mint pl. a 24. ábra vagy 25. ábra 1. és 3. grafikonjain, akkor a *befolyásolási időállandó* becslése bizonytalanabb lesz.

Másik hátránya az eljárásnak, hogy a kb. 2 napnál rövidebb idejű *befolyásolási időállandók* nem vizsgálhatók vele megbízhatóan, mivel rövidebb idősorban már egyre nagyobb a napi ingadozás hatása: ha tegyük fel a valós hatás az elmúlt 5 nap folyamatos és fokozatos átlaghőmérséklet csökkenése, akkor ez kimutatható a módszerrel. De ha az elmúlt éjszakát is vizsgálánk (a mintavételek reggel történetek), akkor lehet, hogy találnánk egy olyan néhány órás időtartamot is, ami hasonló hőmérséklet csökkenést mutat. Hogy melyik időtávú hőmérséklet csökkenés okozta az észlelt hatást, azt ebből az adatsorból nem lehet egyértelműen megállapítani. Ezzel tehát nem tagadom a 2 napnál rövidebb *befolyásolási időállandók* létezésének lehetőségét, mert nagy valószínűséggel ilyenek is előfordulnak. Ezeknek a vizsgálatához azonban sokkal sűrűbb, napi több alkalommal történő mintavételre lenne szükség.

A vázolt bizonytalanságok és korlátok mellett az adatok egy rövidebb, kb. 2-3 napos, és egy valamivel hosszabb, 5-7 napos *befolyásolási időállandó* létezését valószínűsítik.

7.3.2 Az érzékenység változása a környezeti paraméterek függvényében

A rendelkezésre álló adatsorokból elsősorban a talajnedvesség csökkenés, mint potenciális stressztényező vizsgálatára nyílt lehetőség. A többi mért környezeti tényező ugyanis a vizsgált időszak alatt nem vett fel tartósan szélsőségesnek tekinthető értékeket, hogy ezzel jelentős stresszt okozzon (pl. léghőmérséklet), illetve több hatás hasonló irányú és időbeli mintázatú volt (pl. VPD változása és öregedési folyamatok), így ezek egyértelmű elkülönítésére nem nyílt lehetőség.

A talajnedvesség időbeli mintázata és a szárított és kontroll fák között előidézett különbség viszont kiváló lehetőséget nyújtott a többi környezeti tényezőtől való elhatárolásra,

így a talajnedvesség potenciális stresszhatásának vizsgálatára. A 2014. évi 9 mintavétel során ugyanis a szárított terület talajnedvessége folyamatosan és monoton módon csökkent, ezzel szemben a kontroll terület talajnedvessége a vizsgált időszak első felében csökkent, majd némi ingadozás után ismét növekedésnek indult (az augusztus eleji és szeptemberi esőknek köszönhetően, lásd 16. ábra).

Hogy egy vizsgált S érzékenység a szárazságstressz indikátora legyen a (20) feltételnek megfelelően, ahhoz az érzékenység időbeli lefutására igaz kell, hogy legyen:

- **szárított fák** esetén az érzékenység folyamatosan nő
- **kontroll fák** esetén az érzékenység először nő, majd csökken

A talajnedvesség függvényében vizsgálva az érzékenységet, azt kell tapasztalnunk, hogy mind a szárított, mind a kontroll fák esetében az érzékenység fordítottan arányos a talajnedvességgel, vagyis ha SM csökken, S nő.

Az alábbiakban az ezen feltételeknek megfelelő eredményeket mutatom be az érzékenység típusa és fafajok szerinti csoportosításban. A **szárított fákat** minden esetben piros szín, a **kontroll fákat** pedig zöld szín jelöli. A szaggatott vonalak csak a változás trendjét hivatottak illusztrálni, az összefüggés ugyanis nem szükségszerűen lineáris. Az egyes grafikonok felett található a faj megjelölése (T - tölgy vagy B - bükk), a vizsgált hullámhosszpár, melynek érzékenysége a függőleges tengelyen szerepel, valamint az alkalmazott periódus mintázat (lásd 5. táblázat).

A következő alfejezetekben ábrával szemléltetett hullámhosszpárok eloszlásvizsgálatai a 12.1 mellékletben, állapotfüggő regressziói a 12.2 mellékletben találhatóak, faegyedek szerinti bontásban.

Talajnedvesség hatása a hőmérsékletváltozási és átlaghőmérsékleti érzékenységre

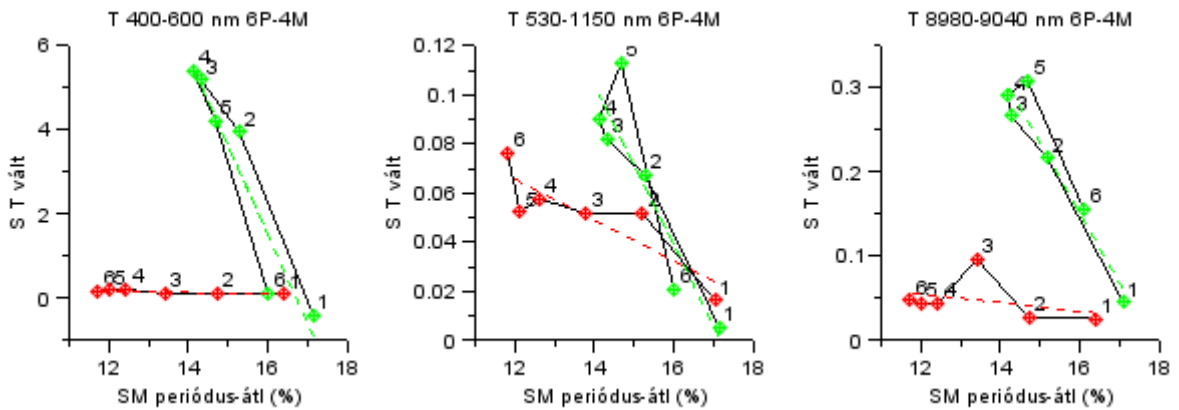
A hőmérsékletváltozási érzékenység ($S_{T_{vált}}$) azt fejezi ki, hogy az m állapotfüggő regressziós paraméter hogyan módosul a befolyásolási idő alatti hőmérsékletváltozás ($T_{vált}$) hatására, vagyis pl. 1 °C/nap melegedésre vagy hűlésre.

A hőmérsékletváltozási érzékenység módosulását a talajnedvesség függvényében tölgyek esetében a 28. ábra, bükkök esetében a 29. ábra szemlélteti 3-3 példa alapján. Az összes ilyen hatást mutató hullámhosszpár megtalálható a 12.6 mellékletben.

Az ábrákon megfigyelhető, hogy a várakozásoknak megfelelően a talajnedvesség csökkenésével (növekvő stresszhatás) az érzékenységek növekednek mind a szárított, mind a kontroll fák esetében. A kontroll egyedek érzékenység növekedése azonban többnyire erőteljesebb azonos mértékű talajnedvesség változás hatására, vagyis a zöld görbék általában meredekebbek, de akad olyan is hullámhosszpár is, ahol együtt futnak.

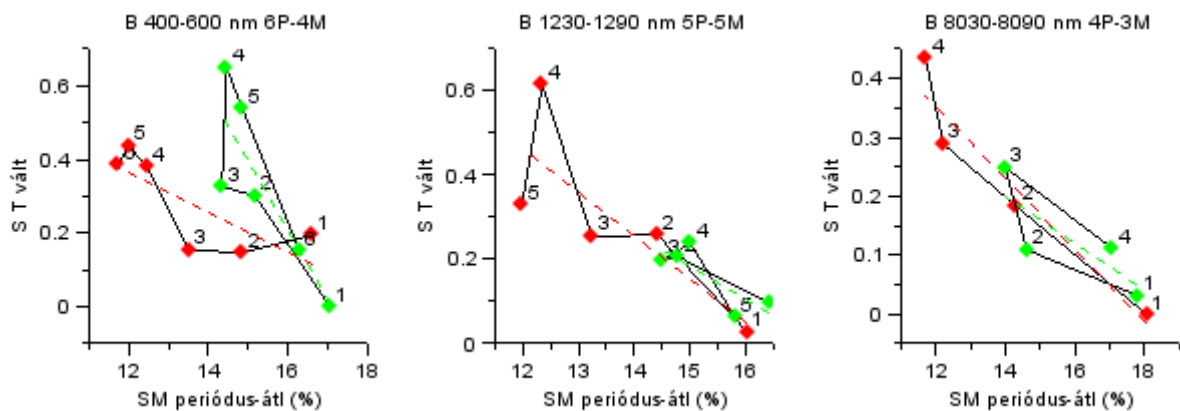
A kontroll egyedek érzékenységének „visszakanyarodása” (S először nő, majd pedig csökken) igazolja azt, hogy a stresszhatás csökkenésével a szabályozás elkezdett visszatérni a korábbi állapotába. A szárított egyedeknél ilyen nem tapasztalható, és éppen ez a kettősség igazolja, hogy ezek az érzékenységek a talajnedvességtől függenek. Ez az érvelés az összes továbbiakban részletezett érzékenységre is alkalmazható.

A 400-600 nm-es hullámhosszpár, melyet tölgyek esetében elsősorban azért alkalmaztam, hogy legyen mindkét fajnál közös pár, az általános várakozásnak megfelelően viselkedik a szárított tölgy (Tsz, 28. ábra 1. grafikon) kivételével, mivel ez alig mutat érzékenység változást. Ha azonban külön grafikonon szemléljük Tsz érzékenység változását (12.4 melléklet 1. összesítő ábra alsó sor 1. grafikon), akkor látható, hogy az elvárásnak megfelelően a talajnedvesség csökkenésével az érzékenység nő, csak éppen az a növekedés a kontroll tölgyhöz képest sokkal kisebb mértékű.



28. ábra. Tölgy hőmérsékletváltozási érzékenység

Talajnedvesség ($SM_{\text{periódus-átlag}}$) hatása a szárított (T_{sz} - piros) és kontroll (T_{ko} - zöld) tölgy hőmérsékletváltozási érzékenységre ($S_{T\text{vált}}$) különböző hullámhosszpárok esetében.

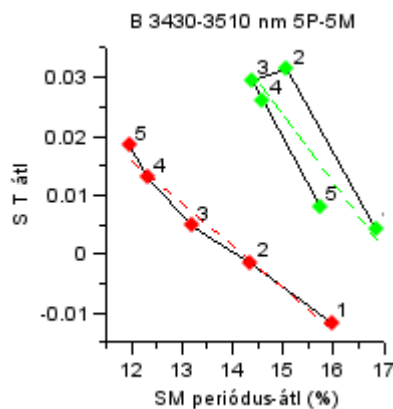


29. ábra. Bükk hőmérsékletváltozási érzékenység

Talajnedvesség ($SM_{\text{periódus-átlag}}$) hatása a szárított (B_{sz} - piros) és kontroll (B_{ko} - zöld) bükk hőmérsékletváltozási érzékenységre ($S_{T\text{vált}}$) különböző hullámhosszpárok esetében.

Az átlaghőmérsékleti érzékenység ($S_{T\text{átl}}$) azt fejezi ki, hogy az m állapotfüggő regressziós paraméter hogyan módosul a befolyásolási idő alatti átlaghőmérséklet ($T_{\text{átl}}$) változás hatására.

Az átlaghőmérsékleti érzékenységek módosulását a talajnedvesség függvényében a 30. ábra szemlélteti. Az összes ilyen hatást mutató hullámhosszpár megtalálható a 12.7 mellékletben.



30. ábra. Bükk átlaghőmérséklet érzékenység

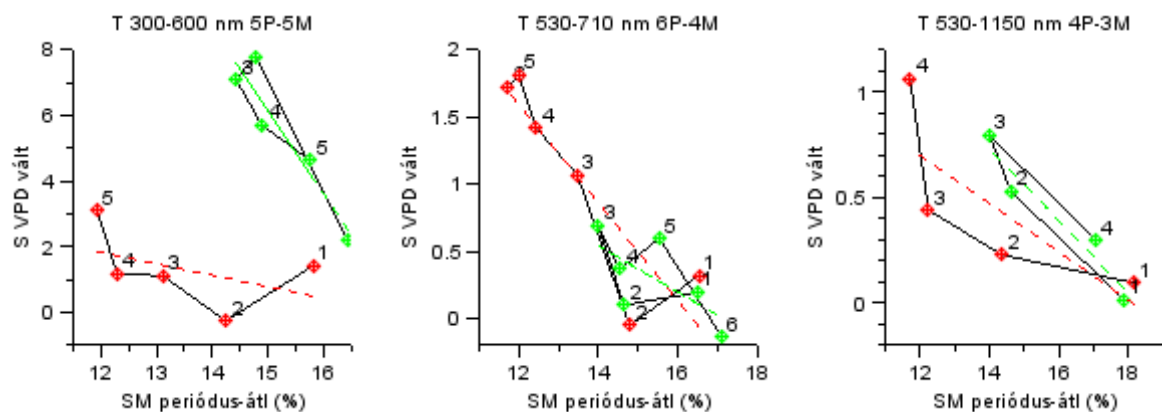
Talajnedvesség ($SM_{\text{periódus-átlag}}$) hatása a szárított (B_{sz} - piros) és kontroll (B_{ko} - zöld) bükk átlaghőmérséklet érzékenységre ($S_{T\text{vált}}$) különböző hullámhosszpárok esetében.

Az átlaghőmérsékleti érzékenység megváltozására tölgyek esetében nem, bükkök esetében pedig csak kevés példát találtam. Ennek fő oka az lehet, hogy a több napos átlaghőmérséklet, a hőmérsékletváltozással ellentétben, a vizsgált időszakban nem mutatott jelentős ingadozást, ami nem tette lehetővé az érzékenységek pontos számítását.

Talajnedvesség hatása a légköri telítési hiány változási érzékenységre

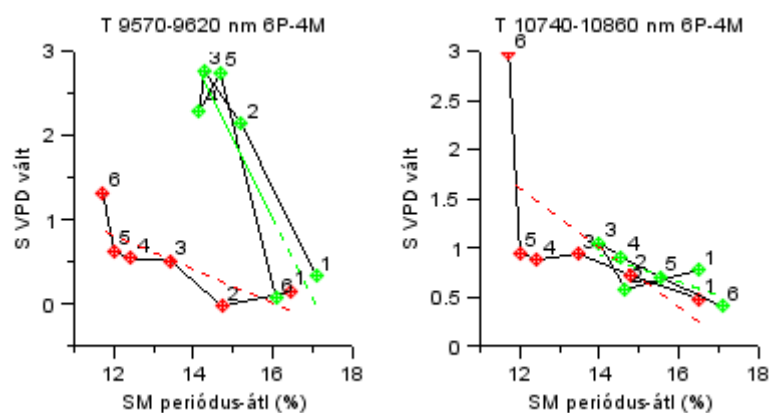
A légköri telítési hiány változási érzékenység ($S_{VPD_{vált}}$) azt fejezi ki, hogy az m állapotfüggő regressziós paraméter hogyan módosul a befolyásolási idő alatti telítési hiány megváltozásának ($VPD_{vált}$) hatására, vagyis pl. a levegő 0,1 kPa/nap ütemű „szárazodására” vagy „nedvesedésére”. A relatív páratartalommal ellentétben a VPD közel lineáris összefüggést mutat az evapotranspiráció mértékével. Ezért ahogy a VPD nő, a növényeknek egyre több vizet kell párologtatniuk, így a légköri telítési hiány a párologtatási kényszer jó indikátora.

A légköri telítési hiány változási érzékenység módosulását a talajnedvesség függvényében tölgyek esetében a 31. ábra és 32. ábra, bükkök esetében a 33. ábra szemlélteti néhány példa alapján. Az összes ilyen hatást mutató hullámhosszpár megtalálható a 12.8 mellékletben.



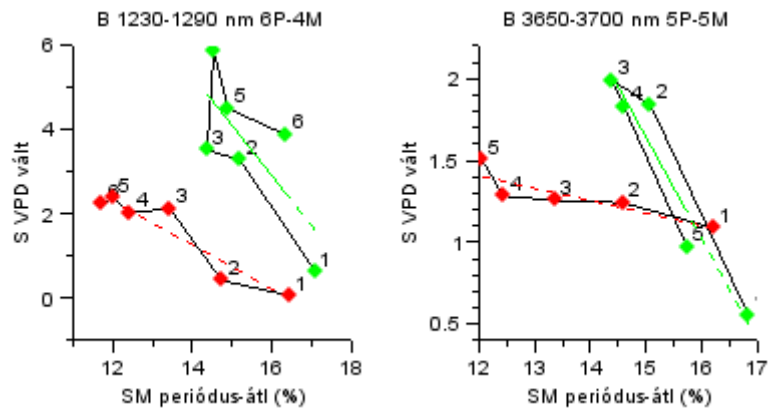
31. ábra. Tölgy légköri telítési hiány változási érzékenység

Talajnedvesség ($SM_{\text{periódus-átlag}}$) hatása a szárított (Tsz - piros) és kontroll (Tko - zöld) tölgy légköri telítési hiány változási érzékenységre ($S_{VPD_{vált}}$) különböző hullámhosszpárok esetében.



32. ábra. Tölgy légköri telítési hiány változási érzékenység

Talajnedvesség ($SM_{\text{periódus-átlag}}$) hatása a szárított (Tsz - piros) és kontroll (Tko - zöld) tölgy légköri telítési hiány változási érzékenységre ($S_{VPD_{vált}}$) különböző hullámhosszpárok esetében.



33. ábra. Bükk légköri telítési hiány változási érzékenység

Talajnedvesség ($SM_{\text{periódus-átlag}}$) hatása a szárított (Bsz - piros) és kontroll (Bko - zöld) bükk légköri telítési hiány változási érzékenységre ($S_{VPD_{\text{vált}}}$) különböző hullámhosszpárok esetében.

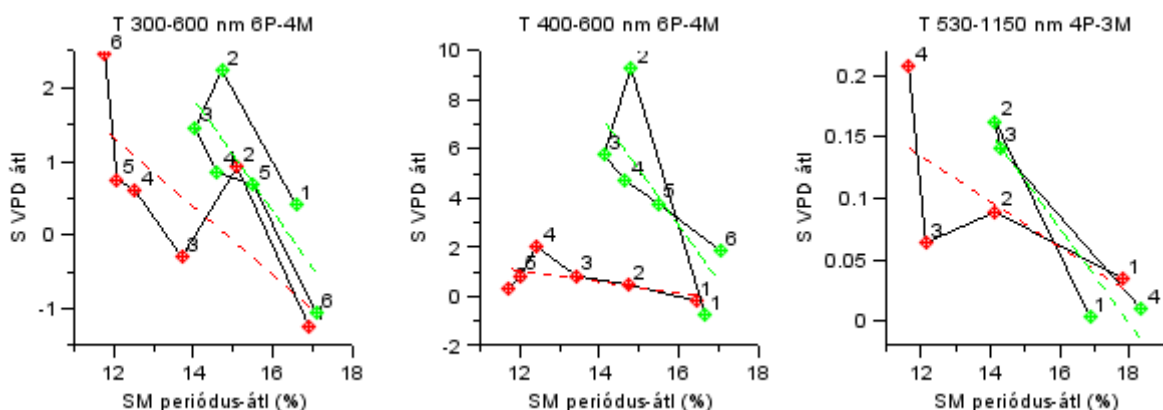
A telítési hiány változási érzékenységek jobban együtt mozognak a szárított és kontroll egyedek esetében, mint a hőmérsékletváltozási érzékenységek (a két görbe jobban fedi egymást), de ha eltérnek, akkor itt is általában a kontroll egyedek érzékenysége változása a nagyobb mértékű.

Talajnedvesség hatása az átlagos légköri telítési hiány érzékenységre

Az átlagos légköri telítési hiány érzékenység ($S_{VPD_{\text{átl}}}$) azt fejezi ki, hogy az m állapotfüggő regressziós paraméter hogyan módosul a befolyásolási idő alatti átlagos telítési hiány megváltozásának ($VPD_{\text{átl}}$) hatására.

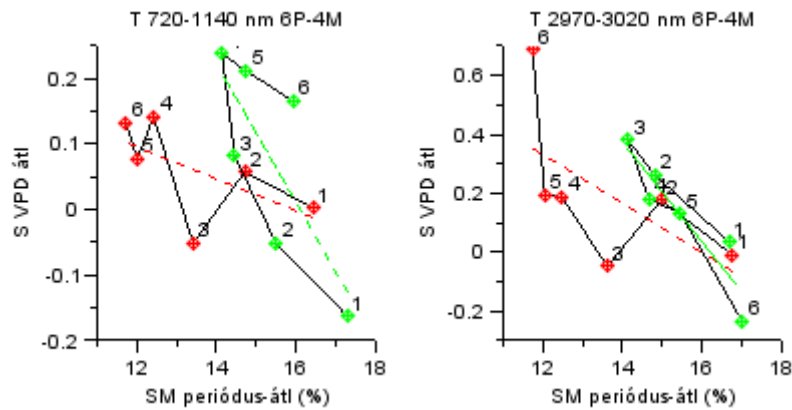
Az átlagos légköri telítési hiány érzékenység módosulását a talajnedvesség függvényében tölgyek esetében a 34. ábra és 35. ábra, bükkök esetében a 36. ábra szemlélteti néhány példa alapján. Az összes ilyen hatást mutató hullámhosszpár megtalálható a 12.9 mellékletben.

Az átlagos légköri telítési hiány érzékenység viselkedése hasonló jellegű, mint a légköri telítési hiány változási érzékenységre, ami nem meglepő, hiszen ugyanannak a tényezőnek két különböző módon számított karakterisztikus értékéről van szó.

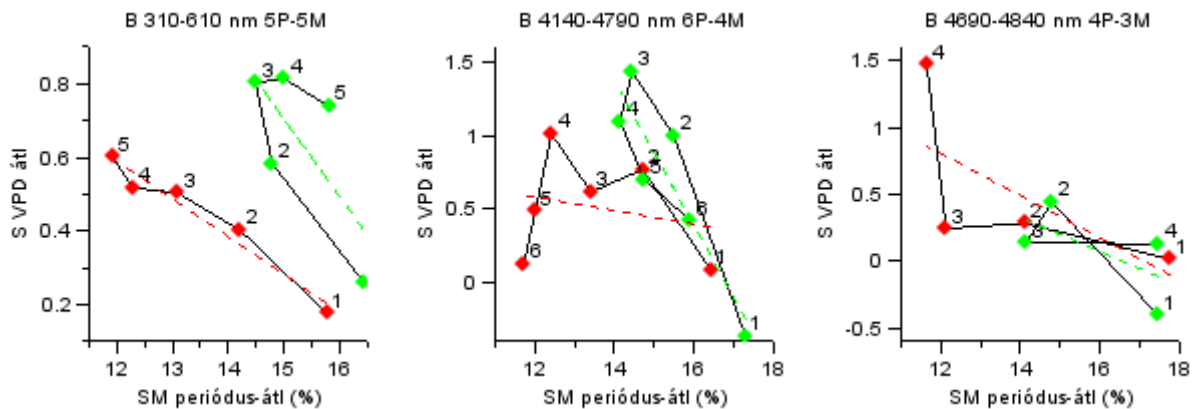


34. ábra. Tölgy átlagos légköri telítési hiány érzékenység

Talajnedvesség ($SM_{\text{periódus-átlag}}$) hatása a szárított (Tsz - piros) és kontroll (Tko - zöld) tölgy átlagos légköri telítési hiány érzékenységre ($S_{VPD_{\text{átl}}}$) különböző hullámhosszpárok esetében.



35. ábra. Tölgy átlagos légköri telítési hiány érzékenység Talajnedvesség ($SM_{\text{periódus-átlag}}$) hatása a szárított (T_{sz} - piros) és kontroll (T_{ko} - zöld) tölgy átlagos légköri telítési hiány érzékenységre ($S_{\text{VPD}_{\text{átl}}}$) különböző hullámhosszpárok esetében.



36. ábra. Bükk átlagos légköri telítési hiány érzékenység Talajnedvesség ($SM_{\text{periódus-átlag}}$) hatása a szárított (B_{sz} - piros) és kontroll (B_{ko} - zöld) bükk légköri telítési hiány érzékenységre ($S_{\text{VPD}_{\text{átl}}}$) különböző hullámhosszpárok esetében.

7.3.3 Az érzékenységek összehasonlítása

A vizsgálatok során 4 különböző érzékenységet elemeztem, amelyek két környezeti tényező (T – léghőmérséklet és VPD – légköri telítési hiány) két karakterisztikus értékét (átl – átlag és vált – változás) hasonlították az átlagos talajnedvesség ($SM_{\text{periódus-átl}}$), mint potenciális stressztényező változásához. Ezek az érzékenységek mind mutattak a várakozásoknak megfelelő jellegű változást, a (20) feltételnek megfelelően. Egyedül $T_{\text{átl}}$ használata hozott viszonylag kevés eredményt, melynek oka elsősorban a vizsgált időszak hőmérsékleti viszonyaiban (viszonylag kis átlaghőmérséklet változások) keresendő.

A különböző érzékenységtípusok hullámhosszpárjait tölgyek esetében a 7. táblázat, bükkök esetében a 8. táblázat foglalja össze periódus mintázatok (lásd 5. táblázat) szerinti bontásban. Minél több periódus mintázatban mutat az adott hullámhosszpár erős korrelációt, annál megbízhatóbbnak tekinthető az eredmény.

7. táblázat. A tölgyek érzékenységeinek hullámhosszpárjai.

A hullámhosszpárok spektrumokra vetített grafikus megjelenítését a 19. ábra tartalmazza.

Hullámhossz (nm)	S _{Tvált}			S _{Tátl}			S _{VPDvált}			S _{VPDátl}		
	4P	5P	6P	4P	5P	6P	4P	5P	6P	4P	5P	6P
300-600			+				+	+	+		+	+
400-600		+	+								+	+
530-710									+			
530-1150	+		+				+	+		+		+
720-1140											+	+
2970-3020	+							+	+			+
8980-9040	+	+	+						+			+
9570-9620	+	+	+						+	+		
10740-10860								+	+			
Darab	4	3	5	0	0	0	2	4	6	2	3	6
		12		0			12			11		

8. táblázat. A bükkök érzékenységeinek hullámhosszpárjai.

A hullámhosszpárok spektrumokra vetített grafikus megjelenítését a 20. ábra tartalmazza.

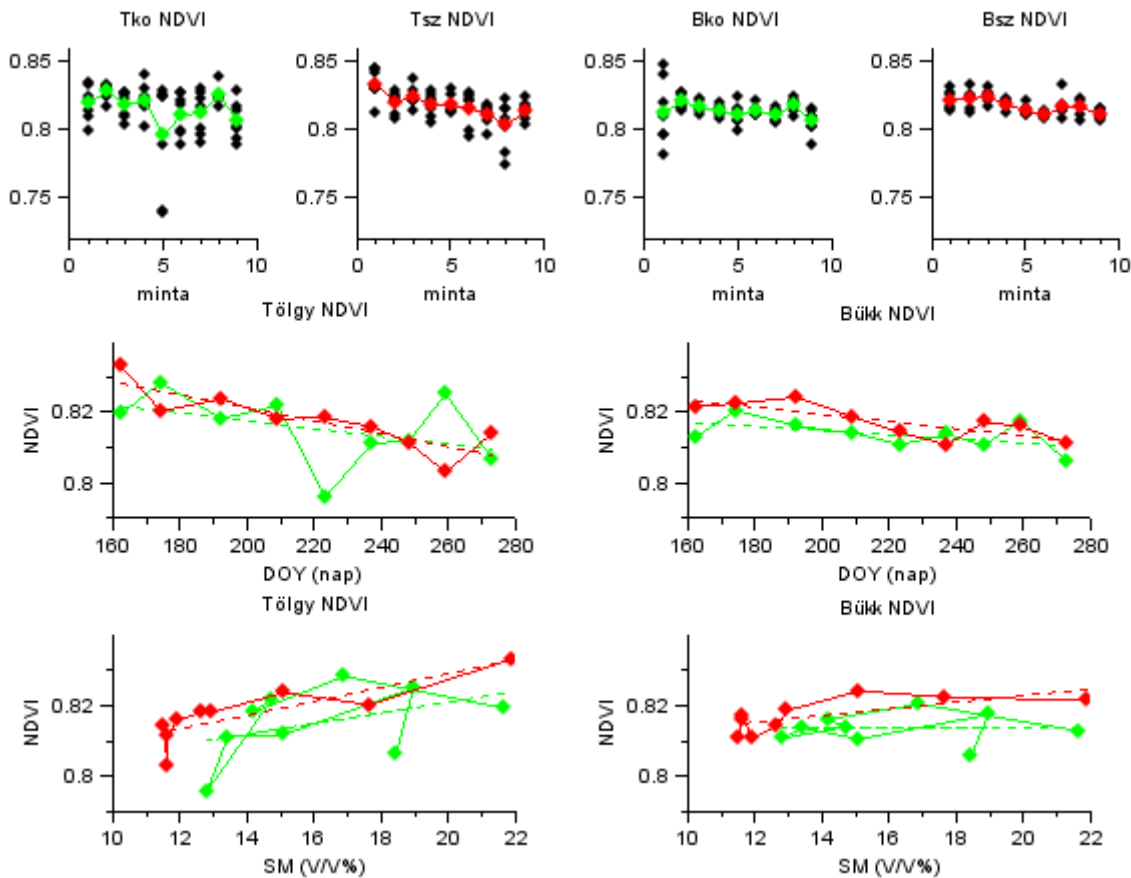
Hullámhossz (nm)	S _{Tvált}			S _{Tátl}			S _{VPDvált}			S _{VPDátl}		
	4P	5P	6P	4P	5P	6P	4P	5P	6P	4P	5P	6P
310-690		+	+					+			+	
400-600		+	+									
420-700											+	
530-980	+	+	+	+		+	+	+	+			
1230-1290		+	+		+		+	+	+			
2800-3710								+		+	+	+
2860-3960					+	+						
3420-6830	+											
3430-3510					+					+	+	
3650-3700								+				
4130-5170									+			
4140-4570								+				
4690-4840										+	+	+
6930-7420	+	+	+					+	+	+		
7430-7660								+		+	+	+
7870-7920					+							
8030-8090	+									+	+	
8390-8440								+				
Darab	3	6	5	1	4	2	4	7	3	5	7	3
		14		7			14			15		

7.4 Vegetációs Indexek

Az 1. táblázatban összefoglalt VI-eket az egyes levelek spektrumai alapján mind kiszámítottam a DSWI kivételével, mivel 1656 nm-en nem mértünk reflektanciát. Ez összesen 36 különböző VI-t eredményezett. Az NDVI értékek változását a 37. ábra foglalja össze. Az összes számított VI megtalálható a 12.10 mellékletben (az indexek szerint abc sorrendben).

A 37. ábra felső sorának grafikonjain megfigyelhető, hogy a tölgyek esetén valamivel nagyobb az egyes levelek VI-ének szórása, mint a bükkök esetében, és néhány minta különösen nagy szórást mutat. Az átlagos VI-eket (színes jelölők) időben vizsgálva (középső grafikonok), mind a négy faegyednél csökkenés figyelhető meg, ami valószínűleg részben az öregedési folyamatoknak köszönhető. A talajnedvesség függvényében (alsó grafikonok) vizsgálva a VI-eket, a növekvő szárazsággal az NDVI is csökken valamelyest, de a kontroll

egyedek (zöld) esetében csak a tölgnél jelentkezik a VI növekedése az augusztusi csapadékok (talajnedvesség növekedés) után.



37. ábra. Az NDVI változása

Felső sor: NDVI értékek faegyedenként. A fekete jelölők az egyes levelek VI-ét, a színes jelölők a 7 levél átlagos VI-ét jelölik: piros – szárított; zöld – kontroll. **Középső sor:** NDVI értékek időbeli változása a 9 mintavétel során fajonként. **Alsó sor:** NDVI értékek változása a talajnedvesség (SM%) függvényében.

A többi VI-t vizsgálva megállapítható, hogy ha látszik is valamilyen szisztematikus összefüggés az indexek változásában, akkor az általában a mintavétel idejével korrelál jobban (pl. Ctr₂, G, GM₁, GM₂, Lic₁ MCARI, MSR, NDWI, SIPI, TCARI, Vog₁, Vog₂, Vog₃, WI, ZMI). De a bükkök esetében a DVI, RDVI, SAVI és OSAVI, tölgyek esetében pedig az NDVI és PRI mutat némi szisztematikus változást a talajnedvesség függvényében is.

8 AZ EREDMÉNYEK ÉRTÉKELÉSE

8.1 Kísérleti eredmények értékelése

8.1.1 Befolyásolási időállandók

Az állapotfüggő regressziók m paraméterének változása és az egyes környezeti tényezők karakterisztikus értékeinek idősora alapján becsült *egyedi* és *közös befolyásolási időállandók* is egy kb. 2-3 napos, és egy valamivel hosszabb, 5-7 napos *befolyásolási időállandó* létezését valószínűsítik. Ez nem zárja ki természetesen a rövidebb, vagy éppen köztes hosszúságú *időállandók* létezését, de a vizsgált körülmények között, gyakorisági alapon az említett két *befolyásolási időállandó* dominál.

Habár az adatsor a 2 napnál rövidebb időállandók becslését nem tette lehetővé, ezek az eredmények egybevágóak a korábbi kutatások tapasztalataival: számos különböző biotikus és abiotikus tényezőt vizsgálva az adaptációs időállandókat általában 1-2 nap, maximum 1 hét időtartamban határozták meg (pl. Lichtenthaler – Meier 1984, Lichtenthaler 1996).

8.1.2 Érzékenységek

A 7. táblázatban és 8. táblázatban közölt adatokat elemezve megállapítható, hogy az $S_{T\text{át}}$ viszonylag kevés hullámhosszpárt talált alkalmasnak, és az $S_{VPD\text{vált}}$ és $S_{VPD\text{át}}$ hullámhosszai között számos átfedés tapasztalható. Sőt, S_T és S_{VPD} hullámhosszai között is jó néhány egyezés található. Ez azt jelenti, hogy sok hullámhosszpár érzékenysége mind a hőmérséklet, mind pedig a légköri telítési hiány hatást gyakorol.

Az ilyen közös hullámhosszak előfordulását több tényező is magyarázhatja. Egyrészt oka lehet a két változó (T és VPD) belső korrelációja, ami egyértelmű abból is, hogy VPD számításához T -t és Rh -t használtam, vagyis VPD függvénye T -nek. És bár a kapcsolat közöttük nem lineáris, de statisztikai alapon a magasabb hőmérséklethez magasabb telítési hiány tartozik, legalábbis egy évszakon belül. Az egyezések másik oka az lehet, hogy mindkét tényező hatással van a vizsgált fiziológiai szabályozási folyamatra, vagyis az mindkettőtől függ, de valószínűleg nem azonos mértékben. Ennek egyértelmű kiderítéséhez azonban jobban kontrollált körülmények között végzett vizsgálatok lennének szükségesek, ahol egyszerre csak egy (vagy néhány) környezeti paraméter változik.

Az érzékenységváltozás mértékét (a 28. ábra - 36. ábra görbéinek meredekségét) vizsgálva úgy tűnik, hogy a kontroll fák mind tölgy, mind pedig bükk esetében nagyobb mértékű érzékenység változást mutatnak, mint a szárított fák. A szabályozásméleti magyarázat szerint ez súlyosabb stresszhatást jelez (Németh 2014), még akkor is, ha hasonló abszolút értékű talajnedvesség társul hozzá.

Ennek a jelenségnek több oka is lehet. A talajnedvesség mérés, bár minden esetben az adott fák gyökérszónájában (lombkoronája alatt) történt, nem feltétlenül egyenesen arányos az adott faegyed számára elérhető vízmennyiséggel. Azt ugyanis befolyásolja a szomszédos fák gyökérkonkurenciája, valamint a talaj szerkezete, víztartó képessége és a termőréteg vastagsága is.

Egyrészt bár az összes fa egymáshoz képest 30 méteren belül helyezkedett el (lásd 12. melléklet 40. ábra), a talajokra általában jellemző inhomogenitás miatt nem zárhatjuk ki bizonyos különbségek meglétét.

Másrészt, ha megvizsgáljuk a talajnedvességek alakulásának ábráját (16. ábra), akkor megfigyelhető, hogy a kontroll területen sokszor jelentősebb mértékű a talajnedvesség csökkenés (meredekebb a zöld görbe), mint a szárított területen. Ez alapján úgy tűnik, hogy a kontroll területen növekvő fáknak nagyobb a vízfogyasztása, többet párologtatnak. Ez tekinthető

nagyobb gyökérkonkurenciának is: hiába van több víz időnként a talajban, az gyorsabban fogy. Ennek pl. oka lehet az is, hogy a szárított fáknek kedveztünk azzal, hogy a körülárkolással megszüntettük a kívülálló fák gyökérkonkurenciáját. Így amíg gyökereikkel be nem hálózzák teljesen a rendelkezésükre álló földtömeget (újra felosztva a kihasználatlan részeket), addig relatíve nagyobb hasznosítható térfogattal, vagyis nagyobb tartalékkal rendelkeznek.

A harmadik magyarázat szerint a tapasztalt eltérések oka statisztikai hibákból, elsősorban az *érzékenységek és befolyásolási időállandók* számításánál alkalmazott regressziós eljárás bizonytalanságából adódik. Ezt a magyarázatot erősíti, hogy számos esetben az *érzékenység* változásának trendjei hasonló meredekségűek, sőt néhány esetben a szárított egyed nagyobb *érzékenység* változást mutat. A legvalószínűbb azonban, hogy mindhárom hatás közrejátszott a trendek tapasztalt eltéréseiben, de az egyes fákat érő stresszhatás tényleges nagyságát további vizsgálatok nélkül nem lehet egyértelműen eldönteni.

A vázolt eltérések és bizonytalanságok ellenére azonban az *érzékenységek* változásának szabályszerűségei egyértelműen alátámasztják az elméleti várakozást, miszerint a növekvő stresszhatáshoz az *érzékenységek* növekedése társul.

Ha a kiválasztott hullámhosszak nem *érzékenyek* közvetlenül a lombozat víztartalmára, hanem a növény által szintetizált anyagok mennyiségével arányosak, akkor az állapotfüggő regressziós egyenesek meredekségei az anyagcsere szabályozás állapotát jelzik. Ily módon az *érzékenység* megváltozása az anyagcsere szabályozásának módosulását és a szabályozás stabilitását jelzi. A szárazságstressz (vagy egyéb környezeti stressz) szintjét pedig a szabályozás állapota és stabilitása határozza meg, a környezet kumulatív hatásainak eredményeként. A kapott eredmények tehát összhangban vannak az állapotfüggő korreláció koncepció elveivel (Németh *et al.* 2009a, Németh 2009b, 2013), így az elmélet további megerősítésének tekinthetők.

8.1.3 A kiválasztott hullámhosszak

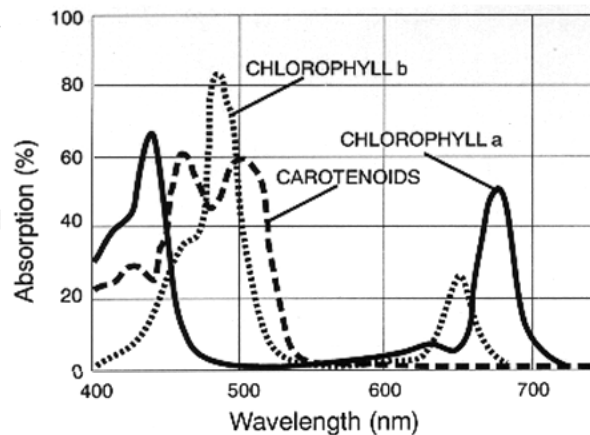
Az állapotfüggő korreláció koncepció alkalmazásához nem nélkülözhetetlen annak ismerete, hogy a vizsgált hullámhosszak abszorbanciáját milyen anyagok határozzák meg, hanem elégséges a jó határozottsági fokú és szignifikánsan megkülönböztethető állapotfüggő regressziós egyenesek megléte.

A különböző anyagok és funkciós csoportok egyértelmű azonosítása természetesen elméletileg lehetséges, de aránytalanul sok munkával járna, ezért itt csak vázlatosan foglalom össze a különböző spektrális tartományokban jellemző anyagokat és tulajdonságokat. Azt is szem előtt kell azonban tartani, hogy egy adott hullámhosszon (vagy tartományban) általában nem csak egy anyag (vagy tulajdonság) határozza meg az eredő abszorbanciát, hanem számos hatás összegződik.

A látható tartományban, főleg 400 és 700 nm között, az abszorbanciát elsősorban a fotoszintetikus pigmentek (klorofilok, xantofilok, karotinoidok, stb.) határozzák meg (lásd 38. ábra). 400 nm körül elsősorban a klorofill *a* és a karotinoidok járulnak hozzá az eredő abszorbanciához, de 600 nm környékén mindegyik pigment jelentős reflexióval rendelkezik (Singhal 1999). Ezért a demonstrációs példának választott $m_{400-600}$ állapotfüggő meredekség változás valószínűleg a klorofill *a* és karotinoid tartalom teljes pigmenttartalomhoz viszonyított változását fejezi ki. Ez a változás pedig *érzékeny* a hőmérsékletre és bükkök esetében a légköri telítési hiányra is, az *érzékenység* nagysága pedig a talajnedvesség függvényében változik.

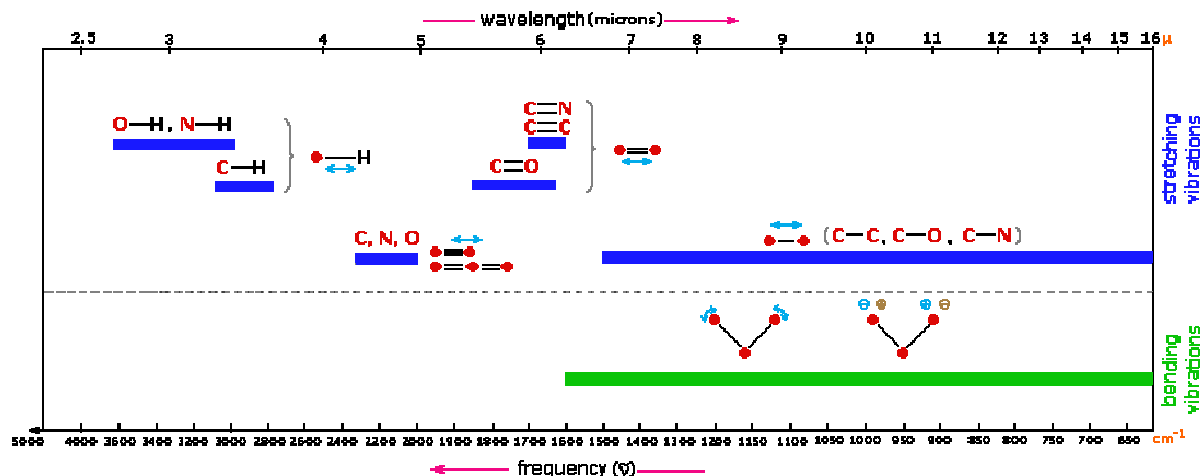
Kb. 800 és 2500 nm között a ligno-cellulóz rendszer és a víz a meghatározó abszorpciós tényező (Ollinger 2011). Még nagyobb hullámhosszakon (kb. 2500-5000 nm) az egyszeres kötések vegyérték rezgése alakítják az abszorpciós spektrumot (lásd 39. ábra). Efelett pedig

(kb. 5000-25000 nm között) döntően a deformációs rezgések, ill. a kétszeres és háromszoros kötések vegyérték rezgései a meghatározóak (Reusch 1999).



38. ábra. A fotoszintetikus pigmentek jellemző abszorpciója.

Absorption – Abszorpció; Wavelength – hullámhossz; chlorophyll a, b – klorofill a, b; carotenoids – karotinoidok. Az ábra forrása: Singhal (1999).



39. ábra. Az IR spektrumot meghatározó tényezők.

wavelength – hullámhossz; frequency – frekvencia; stretching vibrations – kötések rezgései; bending vibrations – deformációs rezgések. Az ábra forrása: Reusch (1999).

8.2 A Vegetációs Indexek értékelése

Habár szinte az összes dolgozatban felsorolt VI (lásd 1. táblázat) értékét kiszámítottam, nyilvánvaló, hogy nem várható el mindegyiktől, hogy jól korreláljon a talajnedvességgel, hiszen számos index kidolgozásának célja eleve nem is a szárazságstressz jellemzése volt, hanem pl. klorofill tartalomnak, pigmentek arányának vagy fotoszintetikus aktivitásnak a becslése. Ennek ellenére a bükkök esetében a DVI, RDVI, SAVI és OSAVI, tölgyek esetében pedig az NDVI és PRI mutat némi szisztematikus változást a talajnedvesség függvényében (lásd 12.10 melléklet), de nem találtam olyan indexet, amely mindkét fafajnál egyértelműen és jól korrelált volna.

A PRI a talajnedvesség csökkenésével a tölgyek esetében enyhe emelkedést mutat, a bükköknél viszont alig változik, pedig ennek az indexnek ez egyik célja a vízhiány stressz kimutatása (Gamon *et al.* 1992, 1997). Az NDWI-t szintén a vízellátottság monitorozására

fejlesztették ki a WI-hez és a RATIO indexekhez hasonlóan (Galvão *et al.* 2005, Peñuelas *et al.* 1997, Pu *et al.* 2003), ezek mégsem mutatják egyértelműen a talajnedvesség csökkenés hatását a vizsgált mintákban.

Ennek oka valószínűleg abban keresendő, hogy az előidézett talajnedvesség csökkenés nem volt drasztikus. A fent említett indexek pedig nem elég érzékenyek az olyan kisebb változások kimutatására, amit az állapotfüggő korrelációk megváltozása már egyértelműen jelezni tud. Ez az alacsony érzékenység főleg annak köszönhető, hogy az indexek szórása hasonló nagyságú, mint az indexátlagok változása. Ez a jelenség, hogy a biokémiai változók szórása azonos nagyságrendű a várható értékkel, széleskörűen tapasztalható nem csak spektrometriai, hanem bármilyen analitikai eljárás alkalmazásánál. Az állapotfüggő korreláció koncepció erőssége éppen abból ered, hogy nem az átlagok, hanem az eloszlások különbségeit vizsgálja.

8.3 Az alkalmazott eljárás értékelése

8.3.1 A munka jelentősége

Az kidolgozott eljárás szakít a növényi lombzaton végzett reflexiós mérések azon széleskörűen elterjedt módszerével, amely átlag-, vagy átlagolt mintákkal dolgozik (pl. Blackmer *et al.* 1994, Daughtry *et al.* 2000, Carter – Knapp 2001, Pu *et al.* 2003, Cheng *et al.* 2014). Az állapotfüggő korrelációk ugyanis éppen a növény egyes levelei közötti kis eltérések alapján számíthatók, amit a legtöbb kutatásban eddig „zajnak”, vagy zavaró variabilitásnak tekintettek.

A dolgozat újszerű abban a tekintetben is, hogy a reflexiós spektrumból az információ kinyerésére nem az elterjedten használt Vegetációs Indexeket alkalmazza, hanem az állapotfüggő korreláció koncepción alapul. Ez pedig az anyagcsere szabályozási rendszer állapotát becsüli (Németh *et al.* 2009a), nem pusztán a levelek víz-, vagy egyéb *anyagtartalmát*, mint számos Vegetációs Index (akár kimondva akár kimondatlanul). A módszer tehát annak ellenére, hogy nem azonosítja egyértelműen a kiválasztott hullámhosszakon a mért abszorbanciát kialakító anyagokat (vagy tulajdonságokat), mégis egyértelmű fiziológiai törvényszerűségeken alapul.

Számos különböző Vegetációs Indexel összevetve, az állapotfüggő korrelációk vizsgálata érzékenyebb módszernek bizonyult, amivel már a kisebb mértékű stresszhatást (eustressz) is ki lehet mutatni.

Az állapotfüggő korreláció koncepció alapján történt már néhány korábbi vizsgálat reflexiós spektrumok felhasználásával (Kocsis 2010, Németh *et al.* 2011, Németh – Rákosa 2013, Rákosa – Németh 2014). A dolgozatban több korábban alkalmazott módszert is sikerült továbbfejleszteni, és ezek hátrányait kiküszöbölni. Ilyen előrelépés a hullámhosszpárok korrelációs mátrix alapján történő automatikus kiválasztása, ami a korábbi vizsgálatoknál jelenlévő szubjektív hatást nagymértékben csökkentti. A másik fejlesztés pedig a reflexiós spektrumok előfeldolgozásában korábban alkalmazott Kompenzációs Abszorpciós Indexek (KAI) helyett az SNV (Standard Normal Variate) korrekció alkalmazása, ami sokkal kevésbé torzítja a spektrumok korrelációit.

A dolgozat egyedi az alkalmazott kísérleti elrendezésben is: konténeres csemetéken, üvegházakban, kertészetekben és szántóföldön már számos kísérlet eredménye ismert, de *kifejlett fák*on világviszonylatban is kevés *manipulációs kísérletet* hajtottak végre a szárazság hatásainak tanulmányozására (pl. Nepstad *et al.* 2002, 2007, Lamersdorf *et al.* 1998, da Costa *et al.* 2010).

A dolgozat legfőbb eredménye a módszertani fejlesztés: az állapotfüggő korreláció koncepció kiterjesztése és definiálása a növényi stressz vizsgálatára. A felállított elméleti összefüggéseket a kísérleti eredmények alátámasztják.

8.3.2 Az eljárás gyengeségei, továbbfejlesztési lehetőségek

A kidolgozott eljárás leggyengébb pontja jelenleg a *befolyásolási időállandók* és *érzékenységek* együttes, és egymástól függő becslése, ami megmutatkozik a számított adatok jelentős szórásán is. Az alkalmazott regressziós eljárás peremfelételeinek pontosabb meghatározásával azonban ez a bizonytalanság jelentősen csökkenthető lenne. Ehhez azonban olyan célzott vizsgálatok szükségesek, melyek lehetővé teszik a kísérleti körülmények szélesebb körű kontrollálását, és több ismétlésben, nagyobb mintaszám alapján egyértelműsítik az összefüggéseket. A bizonytalanságnak ez a forrása csökkenthető lenne több, és esetleg sűrűbb mintavétel alkalmazásával is.

További megfontolásra ad okot a dolgozatban különböző módon számított *érzékenységek* további kezelése is. Mivel valószínű, hogy az egyes környezeti tényezők nem izoláltan hatnak a szabályozási folyamatokra, hanem az eredő hatásuk vezérli a rendszert, ezért a különféle *érzékenységek* egyesítési lehetőségeinek vizsgálata is fontos kihívás. A további elemzéseknél érdemes lesz megvizsgálni a többszörös lineáris regresszió alkalmazásának lehetőségét, vagy az adatok parciális korrelációit.

A további vizsgálatok során a *befolyásolási időállandók* meghatározását is pontosítani szükséges, és ki kell terjeszteni a vizsgálatokat a 2 napnál rövidebb időtartamokra is. Ehhez azonban sokkal sűrűbb, akár néhány órás mintavételi időközök kell alkalmazni, hogy a válaszreakció pontos dinamikai tulajdonságait meg lehessen határozni.

8.3.3 Alkalmazási lehetőségek

A bemutatott eljárás univerzális abban a tekintetben, hogy alkalmazható különböző növényfajok esetén is a növények szabályozási rendszereinek (pl. fotoszintézis) hasonló jellege miatt, és nem csak a szárazságstressz, hanem más biotikus vagy abiotikus stresszorok hatásának mérésére is.

Az alkalmazott hullámhosszak azonban fajonként és stressztípusonként már eltérőek lehetnek, így a dolgozatban közölt hullámhosszpárok alkalmassága egyértelműen egyelőre csak a vizsgált fajok esetében állapítható meg. Valószínűsíthető azonban, hogy léteznek olyan „univerzális” hullámhosszpárok, melyek több fajnál egyaránt felhasználhatóak lehetnek. Ezt két ok alapján feltételezhetjük.

Az ez első ok elméleti: a magasabb rendű növényekben a fotoszintézis és egyéb fő biokémiai folyamatok nagyon hasonló elven működnek, sokszor teljesen azonos molekulákkal (pl. számos pigment, enzimek, stb.) és reakciókkal. Így ha az ilyen anyagok mennyisége becsülhető a reflexiós spektrumból, és ezek érzékenyek a környezetre (vagyis alkalmazható az állapotfüggő korreláció koncepció), akkor ezek hasonló indikátor szerepet tölthetnek be a különböző fajoknál. Közeli rokon fajok esetén ennek az esélye értelemszerűen nagyobb. Ugyanakkor a fajok között megfigyelhető morfológiai különbségek miatt ez nem feltétlenül igaz minden rokon fajra, mivel pl. egy szőrösebb levél reflexiós spektruma akár jelentősen eltérő is lehet.

A másik ok tapasztalati alapokon nyugszik: a tölgyeknél és bükköknél jó néhány olyan hullámhosszpárt találtam, ami relatíve közel van egymáshoz: 20-30 nm-en belül. Ha pedig a köztes hullámhosszakat vizsgálnánk, akkor valószínűleg mindkét korreláció erőssége csökkenne valamelyest, de lehet, hogy nem olyan mértékben, ami már lehetetlenné tenné az alkalmazásukat. Jelen dolgozat azonban elsődlegesen a „legjobban” korreláló hullámhosszak megkeresését tűzte ki célul, ezek „közös nevezőre hozása” – amennyiben lehetséges – a további kutatások egy fontos feladata lesz.

A legpontosabb eredményeket valószínűleg a dolgozatban is alkalmazott megközelítés hozza, vagyis ha a hullámhosszakat az adott fajokra külön-külön optimalizáljuk. Ez a pontosság kutatásoknál előnyös lehet, de a gyakorlatba kevésbé átültethető egy olyan módszer, ami minden újabb vizsgálni kívánt fajhoz külön kalibrációt igényel. Kutatómunkám

távlati célja pedig egy lehetőleg a gyakorlatban is hasznosítható eljárás kidolgozása, ami számos növényfajnál egyaránt könnyen alkalmazható.

Ha tehát valóban léteznek ilyen általánosan használható hullámhosszak, melyek azonosítása a jövőbeli kutatások feladata lesz, akkor elképzelhető egy olyan növénydiagnosztikai eljárás kidolgozása, amely specializált műszerekkel, a lombzat reflexiós spektrumainak mérése által akár a terepen is képes lesz a növények stressz és adaptációs állapotainak mérésére és elkülönítésére.

Ennek alkalmazása nem csak az egyre intenzívebbé váló precíziós mezőgazdasági termelésben lenne előnyös, hanem az erdőgazdálkodásban a megfelelő, magas rezisztenciájú szaporítóanyag kiválasztásában is segítséget nyújthat.

A mérési eljárás, mivel optikai alapú és roncsolásmentes, ezért akár kis, hordozható kézi műszerekkel is kivitelezhető. Ezek az előnyös tulajdonságok pedig nagyban megkönnyíthetik az alkalmazás széleskörű elterjedését.

9 ÖSSZEFOGLALÁS

Kutatómunkám fő célja egy olyan eljárás kidolgozása és tesztelése volt, amely a fák lombozatának reflexiós spektrumai alapján képes a különböző fiziológiai állapotok, elsősorban a szárazságstressz jellemzésére. Ennek érdekében kidolgoztam az állapotfüggő korreláció koncepció spektrometriai mérésekre történő kiterjesztését, valamint annak feltételeit, hogy miként lehet az állapotfüggő regressziók megváltozását a stressz kimutatására alkalmazni.

Az eljárás teszteléséhez a Soproni-hegységben található Magas-bérci Mesterséges Aszály (MAD) kísérleti területen kocsánytalan tölgy és bükk fák egy részénél mesterséges szárazságot (tartós talajnedvesség csökkenést) idéztem elő. Rendszeres levélmintavétel segítségével elemeztem a lombzat reflexiós spektrumait, a környezeti tényezőket pedig egy részben saját fejlesztésű és építésű mérőhálózattal monitoroztam.

Kidolgoztam egy eljárást a jól használható állapotfüggő korrelációt mutató hullámhosszpárok automatikus kiválasztásra és szűrésére, mellyel végeredményben becsülni lehet a talajnedvesség csökkenés növényre kifejtett hatását. Az eljárást számítógépes algoritmusok segítségével realizáltam, és a mérési adatsorokon teszteltem.

A kutatómunka új eredményeit összefoglalva az alábbi következtetésekre jutottam:

1. tézis

Az állapotfüggő korreláció koncepció alkalmazható a növényi lombzat reflexiós spektrumainak meghatározott hullámhosszpárokon mért intenzitás értékeire.

Ha a mért abszorbanciák eloszlása azonos típusú, akkor az állapotfüggő korreláció általános egyenlete a mért abszorbanciákkal kifejezve:

$$A_{\lambda_1} = \frac{\sigma_1}{\sigma_2} A_{\lambda_2} + \frac{\sigma_2 \cdot \mu_1 - \sigma_1 \cdot \mu_2}{\sigma_2}$$

ahol μ a várható értéke és σ a szórása a λ hullámhosszon mért A_{λ} abszorbancia értékeknek. Ez az egyenlet a mért abszorbancia értékekre illesztett lineáris regresszióval közelíthető:

$$A_{\lambda_1} = m \cdot A_{\lambda_2} + b$$

ahol m a regressziós egyenes meredeksége, b pedig a tengelymetszete.

2. tézis

Azokban a szabályozási folyamatokban, melyekben a növény fiziológiai állapota elsősorban nem a pillanatnyi körülményekhez, hanem a megelőző időszak kumulált hatásához igazodik, a befolyásolási időállandónak a nagysága az állapotfüggő regressziók paraméterei és a környezeti tényezők idősorából számolt karakterisztikus (jellemző) értékek korrelációjának szélsőértéke alapján becsülhető:

$$t_{bef} = \arg \max_{t \in [t_{min}, t_{max}]} |R_{K(t), m}|$$

ahol R a Pearson féle korrelációs koefficiens:

$$R_{K_v(t),m} = \frac{\text{cov}(K_v(t), \mathbf{m})}{S_{K_v(t)} \cdot S_m}$$

t_{bef} a becsült befolyásolási időállandó, $K_v(t)$ a v környezeti tényezőnek a mintavételeket megelőző t időszakok alatti karakterisztikus értéke (pl. átlag vagy átlagos változás), melyet a $t = [t_{min}, t_{max}]$ időtartományban vizsgálunk ($0 \leq t_{min} < t_{max}$), \mathbf{m} az állapotfüggő regressziók paraméterei, s pedig a tapasztalati szórás.

3. tézis

Az állapotfüggő regressziók meredekségét az azt befolyásoló környezeti tényező függvényében vizsgálva meghatározhatjuk a növény szabályozási rendszerének adott tényező iránti érzékenységet, ami azt fejezi ki, hogy az állapotfüggő regressziós paraméter milyen mértékben változik a környezet módosulásának hatására. Lineáris összefüggést feltételezve:

$$S_v = \frac{\Delta K_v}{\Delta m}$$

ahol S_v az állapotfüggő regresszió m paraméterének adott v környezeti körülményre vonatkozó érzékenysége, K_v a környezeti tényező értéke. S_v értékét a több mintavételből származtatott \mathbf{m} állapotfüggő regressziós paraméterek és a mintavételekhez tartozó K_v környezeti tényező karakterisztikus értékeire illesztett regressziós egyenessel közelíthetjük:

$$K_v = S_v \cdot \mathbf{m} + c$$

ahol K_v a vizsgált v környezeti tényező karakterisztikus értékei, S_v a környezeti tényezőre vonatkozó érzékenység, \mathbf{m} az állapotfüggő regressziók paraméterei, c regressziós paraméter, amely a többi környezeti tényező hatását egyesíti magában.

4. tézis

Az érzékenység időbeli megváltozása a rendszer fiziológiai szabályozási funkciójának módosulását jelzi. Mivel ez az adaptáció egy környezeti stressztényező zavaró hatásának kiegyenlítésére jön létre, ezért az érzékenység változása felhasználható a stressztényező hatásának nyomon követésére.

Ahhoz, hogy egy adott környezeti tényező iránti érzékenységet valamely stressztényező indikátorának lehessen tekinteni, az alábbi feltételnek kell teljesülnie:

$$\text{ha } K_{stressz} \text{ erősödik} \rightarrow |S_v| \text{ nő}$$

ahol S_v az adott v környezeti tényező érzékenysége, $K_{stressz}$ pedig a stressztényező.

5. tézis

Kocsánytalan tölgy és bükk lombos reflexiós spektrumainak bizonyos hullámhosszpárjai erős állapotfüggő korrelációs kapcsolatot mutatnak, melyet a környezeti körülmények változása befolyásol. Ilyen befolyásoló körülmény a léghőmérséklet és a légköri telítési hiány, amit jellemezni lehet a megelőző időszak (befolyásolási idő) karakterisztikus értékeivel, az átlaggal vagy a változás nagyságával.

Ez az eredmény egyben az 1-3. tézis kísérleti bizonyítéka is.

6. tézis

Kocsánytalan tölgy és bükk esetében a talajnedvesség tartalom változása a spektrumból számított állapotfüggő regressziók érzékenységének megváltozását eredményezi, ami ezért a szárazságstressz indikátorának tekinthető.

Ez az eredmény egyben az 4. tézis kísérleti bizonyítéka is. A Magas-bérci Mesterséges Aszály kísérleti területen végzett manipulációs kísérlet eredményei alapján kocsánytalan tölgy és bükk esetében a 9. táblázatban összefoglalt hullámhosszpárok érzékenyek a szárazságstresszre.

9. táblázat. Szárazságstresszre érzékeny hullámhosszpárok (nm)
Sávszélesség 10 nm.

Kocsánytalan tölgy	Bükk	
300-600	310-690	3650-3700
400-600	400-600	4130-5170
530-710	420-700	4140-4570
530-1150	530-980	4690-4840
720-1140	1230-1290	6930-7420
2970-3020	2800-3710	7430-7660
8980-9040	2860-3960	7870-7920
9570-9620	3420-6830	8030-8090
10740-10860	3430-3510	8390-8440

Kitekintés

A Vegetációs Indexekkel összevetve az állapotfüggő korreláció koncepció alapú megközelítés érzékenyebb módszernek bizonyult, mivel azzal már olyan kisebb (vagy csak kezdődő) stresszhatásokat is ki lehetett mutatni, amit a Vegetációs Indexek még nem tudtak egyértelműen megkülönböztetni.

A kidolgozott eljárás új távlatokat nyithat a növényi stressz és az adaptációs képesség vizsgálatában. Mivel az állapotfüggő korrelációk nem egyszerűen néhány anyag mennyiségi arányait mérik, hanem a növény fiziológiai szabályozási rendszerének paramétereit jellemzik, ezért azok megváltozása közvetlen kapcsolatba hozható a növény stresszállapotával. A koncepció univerzális abban a tekintetben, hogy alkalmazható különböző növényfajok esetén is, a növények szabályozási rendszereinek (pl. fotoszintézis) hasonló jellege miatt.

Az állapotfüggő regressziók mérésének konkrét módszere azonban, vagyis pl. reflexiós spektrometria esetén az alkalmazott hullámhosszak, fajonként már eltérőek lehetnek. Emiatt a dolgozatban közölt hullámhosszpárok alkalmassága egyértelműen egyelőre csak a vizsgált fajok esetében állapítható meg. A két vizsgált fafaj között tapasztalt hasonlóságok, és a különböző növényfajok fiziológiai folyamatának általános hasonlóságai azonban arra engednek következtetni, hogy létezhetnek univerzális, vagyis több különböző fajnál egyformán alkalmazható hullámhosszak is.

Ha pedig valóban léteznek ilyen általánosan használható hullámhosszak, melyek azonosítása a jövőbeli kutatások feladata lesz, akkor elképzelhető egy olyan növénydiagnosztikai eljárás kidolgozása, amely specializált műszerekkel, a lombzat reflexiós spektrumainak mérése által akár a terepen is képes lesz a növények stressz és adaptációs állapotainak mérésére és elkülönítésére.

10 KÖSZÖNETNYILVÁNÍTÁS

Mindenekelőtt szeretnék köszönetet mondani témavezetőmnek Dr. Németh Zsolt Istvánnak az irányításáért és támogatásáért.

Köszönöm másik témavezetőmnek, Dr. Gálos Borbálának a hasznos kritikákat és ötleteket.

Köszönöm kollégáimnak, Dr. Rasztoivits Ervinnek és Dr. Móricz Norbertnek a MAD kísérlet felállításában és a mintavételeknél nyújtott nélkülözhetetlen közreműködését. Külön köszönöm Ervinnek a számos javaslatot és kritikai észrevételt, melyek segítségével jobbá tehettem a dolgozatot.

Köszönöm továbbá Dr. Rákosa Ritának és Badáczy Dorottyának a levélminták spektrumainak felvételét.

Köszönöm korábbi témavezetőmnek, Dr. Vig Péternek a Bükkös mérőkert meteorológiai adatait, és hogy elindított a tudományos munka útján, de engedett kísérletezni és új kérdéseket feszegetni is. A nála szerzett tapasztalatok nélkül ez a kutatómunka sem valósulhatott volna meg.

A MAD kísérletet a 4.2.2.B-10/1-2010-0018 "Talentum" projekt, a 4.2.2.A-11/1/KONV-2012-0013 "Agrárklíma" projekt, valamint a VKSZ_12-1-2013-0034 „Agrárklíma 2” projekt támogatta. Köszönöm Prof. Dr. Mátyás Csaba akadémikus úrnak, hogy dolgozhattam az Agrárklíma projekteken, melyek lehetővé tették ezt a kutatást.

Végül pedig köszönöm feleségemnek, Eredicsné Tényi Tildának, hogy a fáramászásnál még hidegben és esőben is kitartó földi segítőm volt, de ha kellett, segített a műszerek sorozatgyártásában is, és munkámban mindvégig támogatott.

11 HIVATKOZÁSOK

- ADAMS III, W.W. – DEMMIG-ADAMS, B. (1992): Operation of the xanthophyll cycle in higher plants in response to diurnal changes in incident sunlight. *Planta*, 186(3), 390-398.
- ALDAKHEEL, Y.Y. (2011): Assessing NDVI spatial pattern as related to irrigation and soil salinity management in Al-Hassa Oasis, Saudi Arabia. *Journal of the Indian Society of Remote Sensing*, 39(2), 171-180.
- ASNER, G. – VITOUSEK, P. (2005). Remote analysis of biological invasion and biogeochemical change. *Proceedings of the National Academy of Sciences, USA* 102: 4383–4386.
- BADÁ CZY, D.Z. – NÉMETH, K.E. – KOCSIS, R. – NÉMETH, Zs.I. (2011): Interaction between plant and environment revealed by the concept of state-dependent correlation, 4th European Conference on Chemistry for Life Sciences (31 Aug – 3 Sept, 2011, Budapest, Hungary), *Medimond International Proceedings, Bologna, Italy*, ISBN 978-88-7587-631-9, 7-10.
- BADÁ CZY, D.Z. (2015): Korrelációs monitoring környezeti tényezők növényekre gyakorolt hatásának jellemzésére. PhD dolgozat, benyújtva. Nyugat-magyarországi egyetem, Erdőmérnöki Kar, Kémia Intézet, Sopron.
- BARANOSKI, G.V.G – ROKNE, J.G. (1997): An algorithmic reflectance and transmittance model for plant tissue. *Computer Graphics Forum* 16: C141–C150.
- BARANOSKI, G.V.G. (2006): Modeling the interaction of infrared radiation (750 to 2500 nm) with bifacial and unifacial plant leaves. *Remote Sensing of Environment* 100: 335–347.
- BARET, F. – ANDRIEU, B. – GUYOT, G. (1988): A simple model for leaf optical properties in visible and near-infrared: application to the analysis of spectral shifts determinism. In *Applications of Chlorophyll Fluorescence in Photosynthesis Research, Stress Physiology, Hydrobiology and Remote Sensing*. Springer, Netherlands. 345-351.
- BARNES, J.D. – BALAGUER, L. – MANRIQUE, E. – ELVIRA, S. – DAVISON, A.W. (1992): A reappraisal of the use of DMSO for the extraction and determination of chlorophylls a and b in lichens and higher plants. *Environmental and Experimental Botany*, 32(2), 85-100.
- BLACKBURN, G.A. (1998): Quantifying chlorophylls and carotenoids at leaf and canopy scales: an evaluation of some hyperspectral approaches. *Remote Sensing of Environment* 66: 273–285.
- BLACKMER, T.M. – SCHEPERS, J.S. – VARVEL, G.E. (1994): Light reflectance compared with other nitrogen stress measurements in corn leaves. *Agronomy Journal*, 86(6), 934-938.
- BROGE, N.H. – LEBLANC, E. (2001): Comparing prediction power and stability of broadband and hyperspectral vegetation indices for estimation of green leaf area index and canopy chlorophyll density. *Remote sensing of environment*, 76(2), 156-172.
- BROGE, N.H. – LEBLANC, E. (2001): Comparing prediction power and stability of broadband and hyperspectral vegetation indices for estimation of green leaf area index and canopy chlorophyll density. *Remote Sensing of Environment* 76: 156–172.
- BURKE, I.C. – KITTEL, T.G.F. – LAUENROTH, W.K. – SNOOK, P. – YONKER, C.M. – PARTON, W.J. (1991): Regional analysis of the central Great Plains. *BioScience* 41: 685–692.
- BUSHEVA, M. – GARAB, G. – LIKER, E. – TÓTH, Z. – SZÉLL, M. – NAGY, F. (1991): Diurnal Fluctuations in the Content and Functional Properties of the Light Harvesting Chlorophyll a/b Complex in Thylakoid Membranes Correlation with the Diurnal Rhythm of the mRNA Level. *Plant physiology*, 95(4), 997-1003.
- CARROLL, R.J. – RUPPERT, D. (1996): The use and misuse of orthogonal regression in linear errors-in-variables models. *The American Statistician*, 50(1), 1-6.

- CARTER, G.A. – KNAPP, A.K. (2001): Leaf optical properties in higher plants: linking spectral characteristics to stress and chlorophyll concentration. *American Journal of Botany*, 88(4), 677-684.
- CARTER, G.A. (1994): Ratios of leaf reflectances in narrow wavebands as indicators of plant stress. *Remote sensing*, 15(3), 697-703.
- CECCATO, P. – FLASSE, S. – TARANTOLA, S. – JACQUEMOUD, S. – GREGOIRE, J-M. (2001): Detecting vegetation leaf water content using reflectance in the optical domain. *Remote Sensing of Environment* 77: 22–33.
- CHALKER-SCOTT, L. (1999): Environmental significance of anthocyanins in plant stress responses. *Photochemistry and Photobiology* 70: 1–9.
- CHEN, J. (1996): Evaluation of vegetation indices and modified simple ratio for boreal applications. *Can. J. Remote Sens.*, 22, 229–242.
- CHENG, M. – JIANG, H. – GUO, Z. – ZHANG, X. (2014): Assessing nitrogen treatment efficiency in *Schima superba* seedlings detected using hyperspectral reflectance. *Terr. Atmos. Ocean. Sci.*, Vol. 25, No. 3, 369-380, June 2014.
- CRAIN, J. – ORTIZ-MONASTERIO, I. – RAUN, B. (2012): Evaluation of a Reduced Cost Active NDVI Sensor for Crop Nutrient Management. *Journal of Sensors*, 2012.
- DA COSTA A.C.L. – GALBRAITH D. – ALMEIDA S. – PORTELA B.T.T. – DA COSTA M. – ATAHYDES J. – FISHER R.A. – PHILLIPS O. – MEIR P. (2010): Effects of 7 years of experimental drought on the aboveground biomass storage of an eastern Amazonian rainforest. *New Phytologist* 30(3): 579-591.
- DAUGHTRY, C.S.T. – WALTHALL, C.L. – KIM, M.S. – DE COLSTOUN, E.B. – MCMURTREY, J.E. (2000): Estimating corn leaf chlorophyll concentration from leaf and canopy reflectance. *Remote sensing of Environment*, 74(2), 229-239.
- Decagon Devices Inc. (2012): EC-5 Soil Moisture Sensor. User Manual, version 1. <http://www.decagon.com/products/soils/volumetric-water-content-sensors/ec-5-soil-moisture-small-area-of-influence/> (2012.05.03)
- DEMMIG-ADAMS, B. – ADAMS, W.W. III. (1996): The role of xanthophyll cycle carotenoids in the protection of photosynthesis. *Trends in Plant Science* 1: 21–26.
- DIXON, M.A. – TYREE, M.T. (1984): A new stem hygrometer, corrected for temperature gradients and calibrated against the pressure bomb. *Plant, Cell & Environment*, 7(9), 693-697.
- EITEL, J.U.H. – LONG, D.S. – GESSLER, P.E. – SMITH, A.M.S. (2007): Using in-situ measurements to evaluate the new RapidEye™ satellite series for prediction of wheat nitrogen status. *International Journal of Remote Sensing*, 28(18), 4183-4190.
- ELVIDGE, C.D. (1990): Visible and near infrared reflectance characteristics of dry plant materials. *International Journal of Remote Sensing* 11: 1775–1795.
- EREDICS, A. – NÉMETH, Zs.I. – RÁKOSA, R. – BADÁ CZY, D. – RASZTOVITS, E. – MÓRICZ, N. – VIG, P. (2014): Erdei fák fiziológiai reflexiói és a meteorológiai paraméterek közötti korrelációk időfüggése. Nyugat-magyarországi Egyetem Erdőmérnök Kar, IV. Kari Tudományos Konferencia kiadvány. Sopron. ISBN 978-963-359-033-1. 89-94.
- EREDICS, A. – NÉMETH, Zs.I. – RÁKOSA, R. – RASZTOVITS, E. – MÓRICZ, N. – VIG, P. (2015): The Effect of Soil Moisture on the Reflectance Spectra Correlations in Beech and Sessile Oak Foliage. *Acta Silv. Lign. Hung.* Vol. 11/2. A kézirat közlésre elfogadva.
- EREDICS, A. (2013): Moduláris mérőhálózat erdei mikroklíma méréséhez. Nyugat-magyarországi Egyetem Erdőmérnök Kar, IV. Kari Tudományos Konferencia. Poszter.
- EVANS, J.R. (1999): Leaf anatomy enables more equal access to light and CO₂ between chloroplasts. *New Phytologist* 143: 93–104.

- FEILD, T.S. – LEE, D.W. – HOLBROOK, N.M. (2001): Why leaves turn red in autumn. The role of anthocyanins in senescing leaves of Red-Osier Dogwood. *Plant Physiology* 127: 566–574.
- FILELLA, I. – PEÑUELAS, J. (1994): The red edge position and shape as indicators of plant chlorophyll content, biomass and hydric status. *International Journal of Remote Sensing*, 15(7), 1459-1470.
- FOKEN, T. – NAPPO, C.J. (2008): *Micrometeorology*. Springer Science & Business Media.
- FREITAS, S.R. – MELLO, M.C.S. – CRUZ, C.B.M. (2005): Relationships between forest structure and vegetation indices in Atlantic Rainforest. *Forest Ecology and Management* 218: 353–362.
- GALVÃO, L.S. – FORMAGGIO, A.R. – TISOT, D.A. (2005): Discrimination of sugarcane varieties in Southeastern Brazil with EO-1 Hyperion data. *Remote Sensing of Environment*, 94(4), 523-534.
- GAMON, J.A. – FIELD, C.B. – BILGER, W. – BJORKMAN, O. – FREDEEN, A.L. – PEÑUELAS, J. (1990): Remote sensing of the xanthophyll cycle and chlorophyll fluorescence in sunflower leaves and canopies. *Oecologia* 85: 1–7.
- GAMON, J.A. – FIELD, C.B. – GOULDEN, M.L. – GRIFFIN, K.L. – HARTLEY, A.E. – JOEL, G. – PEÑUELAS, J. – VALENTINI, R. (1995): Relationships between NDVI, canopy structure, and photosynthesis in three Californian vegetation types. *Ecological Applications*, 28-41.
- GAMON, J.A. – PENUELAS, J. – FIELD, C.B. (1992): A narrow-waveband spectral index that tracks diurnal changes in photosynthetic efficiency. *Remote Sensing of environment*, 41(1), 35-44.
- GAMON, J.A. – SERRANO, L. – SURFUS, J.S. (1997): The photochemical reflectance index: an optical indicator of photosynthetic radiation use efficiency across species, functional types, and nutrient levels. *Oecologia* 112: 492–501.
- GAO, B.C. (1996): NDWI – a normalized difference water index for remote sensing of vegetation liquid water from space. *Remote sensing of environment*, 58(3), 257-266.
- GAUSMAN, H.W. – ALLEN, W.A. – ESCOBAR, D.E. (1974): Refractive index of plant cell walls. *Applied Optics* 13: 109–111.
- GAUSMAN, H.W. – ALLEN, W.A. – MYERS, V.I. – CARDENAS, R. (1969): Reflectance and internal structure of cotton leaves, *Gossypium hirsutum* L. *Agronomy Journal* 61: 374–376.
- GITELSON, A.A. – CHIVKUNOVA, O.B. – MERZLYAK, M.N. (2009): Nondestructive estimation of anthocyanins and chlorophylls in anthocyanic leaves. *American Journal of Botany* 96: 1861–1868.
- GITELSON, A.A. – KEYDAN, G.P. – MERZLYAK, M.N. (2006): Three-band model for noninvasive estimation of chlorophyll, carotenoids, and anthocyanin contents in higher plant leaves. *Geophysical Research Letters* 33: L11402.
- GITELSON, A.A. – MERZLYAK, M.N. (1997): Remote estimation of chlorophyll content in higher plant leaves. *International Journal of Remote Sensing*, 18(12), 2691-2697.
- GONZALEZ-ALONSO, F. – MERINO-DE-MIGUEL, S. – ROLDAN-ZAMARRON, A. – GARCIA GIGORRO, S. – CUEVAS, J.M. (2006): Forest biomass estimation through NDVI composites. The role of remotely sensed data to assess Spanish forests as carbon sinks. *International Journal of Remote Sensing* 27: 5409–5415.
- GOULD, K.S. – QUINN, B.D. (1999): Do anthocyanins protect leaves of New Zealand native species from UV-B? *New Zealand Journal of Botany* 37: 175–178.
- GOVINDJEE (2002): A role for a light-harvesting antenna complex of photosystem II in photoprotection. *The Plant Cell* 14: 1663–1668.

- GREEN, D.S. – ERICKSON, J.E. – KRUGER, E.L. (2002): Foliar morphology and canopy nitrogen as predictors of light-use efficiency in terrestrial vegetation. *Agricultural and Forest Meteorology* 3097: 1–9.
- GUEYMARD, C. (2004): The sun's total and spectral irradiance for solar energy applications and solar radiation models. *Solar Energy* 76: 423–453.
- GUTSCHICK, V.P. (1999): Biotic and abiotic consequences of differences in leaf structure. *New Phytologist* 143: 3–18.
- HABOUDANE, D. – MILLER, J.R. – PATTEY, E. – ZARCO-TEJADA, P.J. – STRACHAN, I.B. (2004): Hyperspectral vegetation indices and novel algorithms for predicting green LAI of crop canopies: Modeling and validation in the context of precision agriculture. *Remote sensing of environment*, 90(3), 337-352.
- HABOUDANE, D. – MILLER, J.R. – TREMBLAY, N. – ZARCO-TEJADA, P.J. – DEXTRAZE, L. (2002): Integrated narrow-band vegetation indices for prediction of crop chlorophyll content for application to precision agriculture. *Remote sensing of environment*, 81(2), 416-426.
- HARDY, B. (1998): ITS-90 Formulations for Vapor Pressure, Frostpoint Temperature, Dewpoint Temperature, and Enhancement Factors in the Range -100 to +100 C. The Proceedings of the Third International Symposium on Humidity & Moisture, Teddington, London, England, April 1998.
- HENRICH, V. – KRAUSS, G. – GÖTZE, C. – SANDOW, C. (2012): IDB - www.indexdatabase.de, Entwicklung einer Datenbank für Fernerkundungsindizes. AK Fernerkundung, Bochum, 4.-5. 10. 2012. (PDF)
- HOFMANN, T. – NÉMETH, ZS.I. – BADÁ CZY, D.ZS. – KOC SIS R. (2011): Városi fák fíz iológ iás állapotának felmérésének lehetősége a levé lből mérhető antioxidá ns kapacitás és totál fenol tartalom alapján. Poszter, Nyugat-magyarorszá gi Egyetem, Erdő mérnö ki Kar, Kari Tudományos Konferencia, 2011. Októ ber 5, Sopron
- HOQUE, E. – REMUS, G. (1996): Reflective light properties of tissue layers in beech (*Fagus sylvatica* L.) leaves. *Photochemistry and Biology* 63: 498–506.
- HOUBORG, R. – BOEGH, E. (2008): Mapping leaf chlorophyll and leaf area index using inverse and forward canopy reflectance modeling and SPOT reflectance data. *Remote Sensing of Environment* 112: 186–202.
- HUANG, L. – RATTNER, A. – LIU, H. – NATHANS, J. (2013): How to draw the line in biomedical research. *Elife*, 2, e00638.
- HUETE, A.R. (1988): A soil-adjusted vegetation index (SAVI). *Remote sensing of environment*, 25(3), 295-309.
- HUNSAKER, D.J. – FITZGERALD, G.J. – FRENCH, A.N. – CLARKE, T.R. – OTTMAN, M.J. – PINTER JR, P.J. (2007): Wheat irrigation management using multispectral crop coefficients. I. Crop evapotranspiration prediction. *Trans. ASABE*, 50(6), 2017-2033.
- JACQUEMOUD, S. – BARET, F. (1990): PROSPECT: a model of leaf optical properties spectra. *Remote Sensing of Environment* 34: 75–91.
- JOHNSON, D.M. – SMITH, W.K. – VOGELMANN, T.C. – BRODERSEN, C.R. (2005): Leaf architecture and direction of incident light influence mesophyll fluorescence profiles. *American Journal of Botany* 92: 1425–1431.
- JORDAN, C.F. (1969), Derivation of leaf area index from quality of light on the forest floor. *Ecology* 50:663–666.
- KERGOAT, L. – LAFONT, S. – ARNETH, A. - LE DANTEC, V. – SAUGIER, B. (2008): Nitrogen controls plant canopy light-use efficiency in temperate and boreal ecosystems. *Journal of Geophysical Research-Biogeosciences* 113: G04017.
- KNAPP, A.K. – CARTER, G.A. (1998): Variability in leaf optical properties among 26 species from a broad range of habitats. *American Journal of Botany* 85: 940–946.

- KNIPLING, E.B. (1970): Physical and physiological basis for the reflectance of visible and near-infrared radiation from vegetation. *Remote Sensing of Environment* 1: 155–159.
- KOCSIS, R. (2010): Reflexiós indexek korrelációi a növénylombozat állapotának indikálására. Tudományos Diákköri Dolgozat. Nyugat-magyarországi egyetem, Erdőmérnöki Kar, Kémia Intézet, Sopron.
- KOCSIS, R. (2011): Juharfa lombzatának glükóz-fruktóz regressziója városi környezetben. Tudományos Diákköri Dolgozat. Nyugat-magyarországi egyetem, Erdőmérnöki Kar, Kémia Intézet, Sopron.
- KOCSIS, R. (2013): Környezeti hatások bioindikálása az anyagcsere-változók korrelációival. Diplomamunka, Nyugat-magyarországi egyetem, Erdőmérnöki Kar, Kémia Intézet, Sopron.
- KOKALY, R.F. – ASNER, G.P. – OLLINGER, S.V. – MARTIN, M.E. – WESSMAN, C.A. (2009): Characterizing canopy biochemistry from imaging spectroscopy and its application to ecosystem studies. *Remote Sensing of Environment* 113: S78–S91.
- KOKALY, R.F. – CLARK, R.N. (1999): Spectroscopic determination of leaf biochemistry using band-depth analysis of absorption features and stepwise multiple linear regression. *Remote Sensing of Environment* 67: 267–287.
- KUMAR, L. – SCHMIDT, K. – DURY, S. – SKIDMORE, A. (2001): Imaging spectrometry and vegetation science. In: van der Meer FD, de Jong SM, eds. *Imaging spectrometry*. Dordrecht, the Netherlands: Kluwer Academic Publishers, 111–155.
- LAMERSDORF, N.P. – BEIER, C. – BLANCK, K. – BREDEMEIER, M. – CUMMINS, T. – FARRELL, E.P. – RASMUSSEN, L. – RYAN, M. – XU, Y. (1998): Drought experiments by roof installations in European forest ecosystems. *For. Ecol. Manage.* 101 1–3, 95–109.
- LARCHER, W. (1987): Streß bei Pflanzen. *Naturwissenschaften* 74, 158–167.
- LI, J. – PU, L. – HAN, M. – ZHU, M. – ZHANG, R. – XIANG, Y. (2014): Soil salinization research in China: Advances and prospects. *Journal of Geographical Sciences*, 24(5), 943–960.
- LICHTENTHALER, H. K. (1988): In vivo chlorophyll fluorescence as a tool for stress detection in plants. In *Applications of chlorophyll fluorescence in photosynthesis research, stress physiology, hydrobiology and remote sensing* (pp. 129–142). Springer Netherlands.
- LICHTENTHALER, H.K. – MEIER, D. (1984): Regulation of chloroplast photomorphogenesis by light intensity and light quality. In: ELLIS, H. (ed.): *Chloroplast Biogenesis*, pp. 261–281. Cambridge University Press, Cambridge.
- LICHTENTHALER, H.K. (1996): Vegetation stress: an introduction to the stress concept in plants. *Journal of plant physiology*, 148(1), 4–14.
- Linear Technology Corporation (2013): LTC2495 16-Bit 8-/16-Channel $\Delta\Sigma$ ADC with PGA, Easy Drive and I2C Interface. Datasheet, LT0710 REV D, 2495fd. Letöltve: <http://www.linear.com/product/LTC2495> (2013.11.27)
- LINNET, K. (1993): Evaluation of regression procedures for methods comparison studies. *Clinical Chemistry-Washington*, 39, 424–424.
- MARTIN, M.E. – PLOURDE, L.C. – OLLINGER, S.V. – SMITH, M-L. – MCNEIL, B.E. (2008). A generalizable method for remote sensing of canopy nitrogen across a wide range of forest ecosystems. *Remote Sensing of Environment* 112: 3511–3519.
- MARTIN, M.E. – PLOURDE, L.C. – OLLINGER, S.V. SMITH, M-L. – MCNEIL, B.E. (2008): A generalizable method for remote sensing of canopy nitrogen across a wide range of forest ecosystems. *Remote Sensing of Environment* 112: 3511–3519.
- MERZLYAK, M.N – CHIVKUNOVA, O.B. – MELO, T.B. – NAQVI, K.R. (2002): Does a leaf absorb radiation in the near infrared (780–900 nm) region? A new approach to quantifying optical reflection, absorption and transmission of leaves. *Photosynthesis Research* 72: 263–270.

- Microchip Technology Inc. (2011): MCP1525/1441 2.5V and 4.096V Voltage references. Datasheet, DS21653A. <http://www.microchip.com/wwwproducts/Devices.aspx?dDoc>
- MIRIK, M. – NORLAND, J.E. – CRABTREE, R.L. – BIONDINI, M.E. (2005): Hyperspectral one-meter-resolution remote sensing in Yellowstone National Park, Wyoming: II. Biomass. *Rangeland Ecology and Management* 58: 459–465.
- MOORTHY, I. – MILLER, J.R. – NOLAND, T.L. (2008): Estimating chlorophyll concentration in conifer needles with hyperspectral data: an assessment at the needle and canopy level. *Remote Sensing of Environment* 112: 2824–2838.
- MORIONDO, M. – MASELLI, F. – BINDI, M. (2007): A simple model of regional wheat yield based on NDVI data. *European Journal of Agronomy*, 26(3), 266-274.
- NAGLER, P.L. – GLENN, E.P. – THOMPSON, T.L. – HUETE, A. (2004): Leaf area index and normalized difference vegetation index as predictors of canopy characteristics and light interception by riparian species on the Lower Colorado River. *Agricultural and Forest Meteorology* 125: 1–17.
- [Name=en019717](#) (2011.12.30)
- NÉMETH, K.E. (2010): Glükóz-fruktóz korreláció a kukorica növény és környezete kölcsönhatásában. Tudományos Diákköri Dolgozat. Pannon Egyetem, Mérnöki Kar, Környezetmérnöki Intézet / Analitikai Kémia Intézeti Tanszék.
- NÉMETH, Zs.I. – BADÁCSY, D.Z. – KOCSIS, R. – NÉMETH, K.E. (2011): State-dependent regression of the foliage for indication of the plant adaptation. Poster. Abstract in: *Conferentia Chemometrica 2011*, Sümeg September 18-21, 2011. ISBN 978-963-9970-15-1.
- NÉMETH, Zs.I. – NÉMETH, K.E. – BADÁCSY, D.Zs. – POTYONDI, L. (2010): Correlation between glucose and fructose for characterization of relationship between plants and environmental conditions, *Növénytermelés – Crop Production*, 59, pp 551-554; DOI: 10.1556/Novenyterm.59.2010.Suppl.1
- NÉMETH, Zs.I. – POZSGAI-HARSÁNYI, M. – GÁLOS, B. – ALBERT, L. (2009d): Stress Sensitivity of Correlation between POD and PPO Activities in Plants. *Acta Silv. Lign. Hung.*, Vol. 5 (2009) 27-45.
- NÉMETH, Zs.I. – POZSGAI-HARSÁNYI, M. – STEFANOVITS-BÁNYAI, É. – SÁRDI, É. (2009c): Characterization of plant stress syndrome by some correlations of biochemical variables, *Cereal Research Communications Suppl S*, 37, pp 141-144.; DOI: 10.1556/CRC.37.2009.Suppl.141 2
- NÉMETH, Zs.I. - RÁKOSA, R. - KOCSIS, R. - BADÁCSY, D.Zs. (2013): Detection of pollution in groundwater with correlations of plant physiological variables. Poster, *Conferentia Chemometrica (CC2013) 2013*. September 8-11. – Sopron.
- NÉMETH, Zs.I. - RÁKOSA, R. (2013): Infrared spectrum of foliage as an indicator of interaction between plant and environment. *Conferentia Chemometrica (CC2013) September 8-11, 2013 – Sopron*.
- NÉMETH, Zs.I. – SÁRDI, É. – STEFANOVITS-BÁNYAI É. (2009a): State dependent correlations of biochemical variables in plants, *Journal of Chemometrics*, 23, 197-210.
- NÉMETH, Zs.I. (2009b): Növényi stressz vizsgálata és értelmezése szabályozásméleti analógiák alapján. MTA Bolyai János Ösztöndíj kutatás (2006-2009), Zárójelentés, p. 35.
- NÉMETH, Zs.I. (2013a): Növényi anyagcsere alkalmazkodása a környezet tényezőinek módosulásaihoz, in: Albert L., Bidló A., Jancsó T., Gribovszki Z. (szerk.) (2013): *Városok öko-környezetének komplex vizsgálata a nyugat dunántúli régióban*, Nyugat-magyarországi Egyetem Kiadó, Sopron, ISBN 978-963-334-084-4, 237-260.
- NÉMETH, Zs.I. (2013b): Állapotfüggő korreláció koncepció a növények és a környezet kölcsönhatásának jellemzésére. *Kémia, környezettudomány, fenntarthatóság*. Nyugat-

- magyarországi Egyetem Kémiai Intézet Tudományos Ülése, Sopron, 2013, 08. 29. ISBN 978-963-334-147-6.
- NÉMETH, ZS.I. (2014): Az állapotfüggő és a súlyponti korrelációk kapcsolata biológiai rendszerekben. in: Bidló A., Horváth A., Szűcs P. (szerk.) (2014): Nyugat-magyarországi Egyetem, Erdőmérnöki Kar, IV. Kari Tudományos Konferencia. NymE Erdőmérnöki Kar, Sopron, 116-120.
- NEPSTAD, D.C. – MOUTINHO, P. – DIAS-FILHO, M.B. – DAVIDSON, E. – CARDINOT, G. – MARKEWITZ, D. – FIGUEIREDO, R. – VIANNA, N. – CHAMBERS, J. – RAY, D. – GUERREIROS, J.B. – LEFEBVRE, P. – STERNBERG, L. – MOREIRA, M. – BARROS, L. – ISHIDA, F.Y. – TOHLVER, I. – BELK, E. – KALIF, K. – SCHWALBE, K. (2002): The effects of partial throughfall exclusion on canopy processes, aboveground production, and biogeochemistry of an Amazon forest. *Journal of Geophysical Research*, VOL. 107, NO. D20, 8085.
- NEPSTAD, D.C. – TOHVER, I.M. – RAY, D. – MOUTINHO, P. – CARDINOT, G. (2007): Mortality of large trees and lianas following experimental drought in an Amazon forest. *Ecology* 88: 2259–2269.
- NOBEL, P.S. – ZARAGOZA, L.J. – SMITH, W.K. (1975): Relation between mesophyll surface area, photosynthetic rate, and illumination level during development for leaves of *Plectranthus parviflorus* Henckel. *Plant Physiology* 55: 1067–1070.
- OLLINGER, S.V. – ABER, J.D. – REICH, P.B. – FREUDER, R.J. (2002): Interactive effects of nitrogen deposition, tropospheric ozone, elevated CO₂ and land use history on the carbon dynamics of northern hardwood forests. *Global Change Biology* 8: 545–562.
- OLLINGER, S.V. – RICHARDSON, A.D. – MARTIN, M.E. – HOLLINGER, D.Y. – FROLKING, S.E. – REICH, P.B. – PLOURDE, L.C. – KATUL, G.G. – MUNGER, J.W. – OREN, R. (2008): Canopy nitrogen, carbon assimilation, and albedo in temperate and boreal forests: functional relations and potential climate feedbacks. *Proceedings of the National Academy of Sciences, USA* 105: 19335–19340.
- OLLINGER, S.V. (2011): Sources of variability in canopy reflectance and the convergent properties of plants. *New Phytologist*, 189(2), 375-394.
- OURCIVAL, J.M. – JOFFRE, R. – RAMBAL, S. (1999): Exploring the relationships between reflectance and anatomical and biochemical properties in *Quercus ilex* leaves. *New Phytologist* 143: 351–364.
- PARUELO, J.M. – EPSTEIN, H.E. – LAUENROTH, W.K. – BURKE, I.C. (1997): ANPP estimates from NDVI for the central grassland region of the United States. *Ecology* 78: 953–958.
- PEARSON, R.L. – MILLER, L.D. (1972): Remote spectral measurements as a method for determining plant cover. *International Biological Program Technical Report No. 167*. Fort Collins, CO, USA: Colorado State University.
- PEÑUELAS, J. – BARET, F. – FILELLA, I. (1995): Semi-empirical indices to assess carotenoids/chlorophyll a ratio from leaf spectral reflectance. *Photosynthetica*, 31, 221-230.
- PEÑUELAS, J. – FILELLA, I. (1998): Visible and near-infrared reflectance techniques for diagnosing plant physiological status. *Trends in plant science*, 3(4), 151-156.
- PEÑUELAS, J. – GAMON, J.A. – FREDEEN, A.L. – MERINO, J. – FIELD, C.B. (1994): Reflectance indices associated with physiological changes in nitrogen-and water-limited sunflower leaves. *Remote Sensing of Environment*, 48(2), 135-146.
- PEÑUELAS, J. – GAMON, J.A. – FREDEEN, A.L. – MERINO, J. – FIELD, C.B. (1994): Reflectance indexes associated with physiological changes in nitrogenlimited and water-limited sunflower leaves. *Remote Sensing of Environment* 48: 135–146.

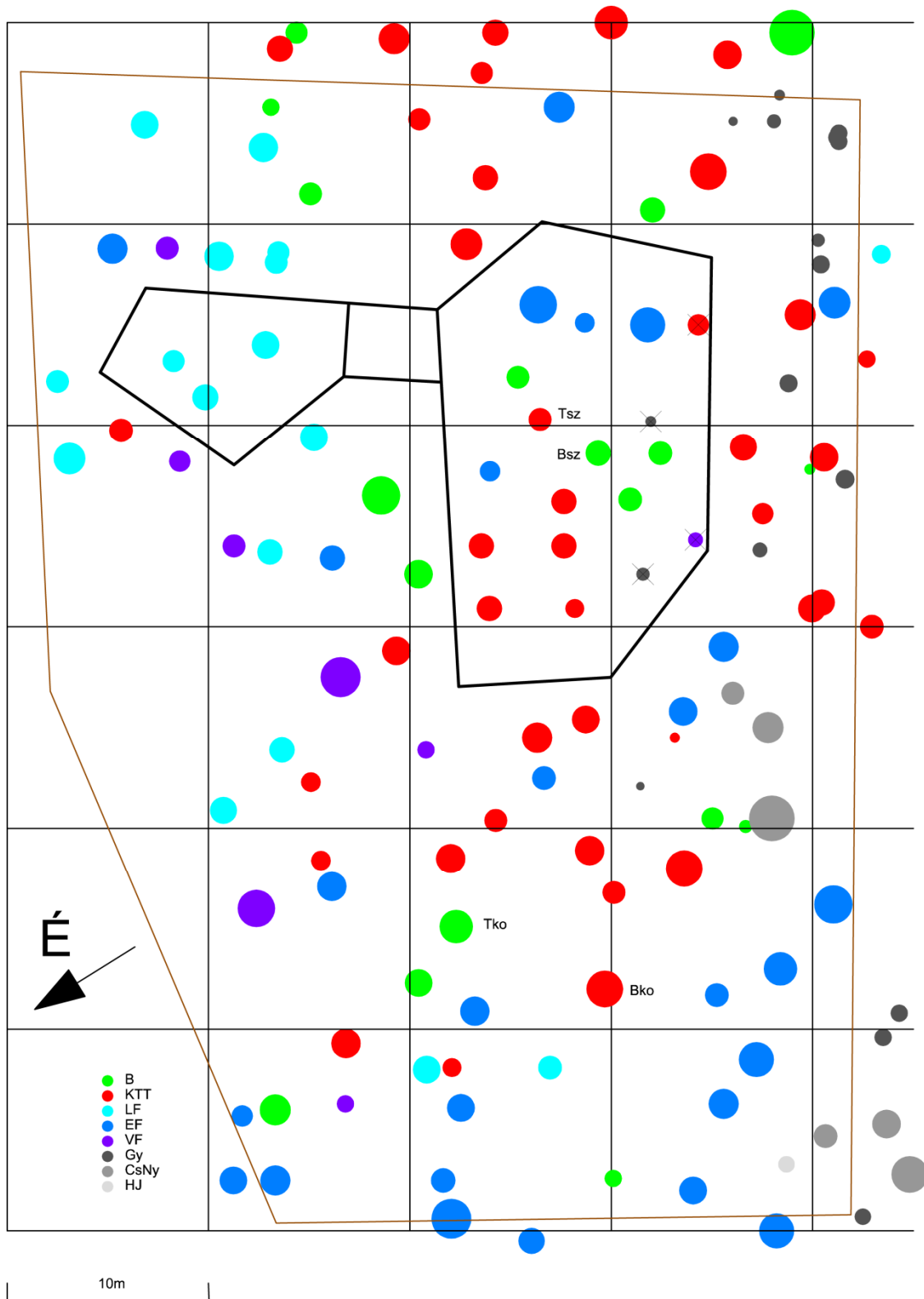
- PEÑUELAS, J. – PINOL, J. – OGAYA, R. – FILELLA, I. (1997): Estimation of plant water concentration by the reflectance water index WI (R900/R970). *International Journal of Remote Sensing*, 18(13), 2869-2875.
- PU, R. – GE, S. – KELLY, N.M. – GONG, P. (2003): Spectral absorption features as indicators of water status in coast live oak (*Quercus agrifolia*) leaves. *International Journal of Remote Sensing*, 24(9), 1799-1810.
- PU, R. (2008): An exploratory analysis of in situ hyperspectral data for broadleaf species recognition. *The International Archives of the Photogrammetry, Remote Sensing and Spatial Information Sciences*, Beijing.
- QI, J. – CHEHBOUNI, A. – HUETE, A.R. – KERR, Y.H. – SOROOSHIAN, S. (1994): A modified soil adjusted vegetation index. *Remote sensing of environment*, 48(2), 119-126.
- RÁKOSA, R. – NÉMETH, Zs.I. (2014): Korrelációk a lombzat UV-VIS fényelnyelési spektrumában. in: Bidló A., Horváth A., Szűcs P. (szerk.) (2014): Nyugat-magyarországi Egyetem, Erdőmérnöki Kar, IV. Kari Tudományos Konferencia. NymE Erdőmérnöki Kar, Sopron, 126-129.
- REDDY, G.S. – RAO, C.L.N. – VENKATARATNAM, L. – RAO, P.V.K. (2001): Influence of plant pigments on spectral reflectance of maize, groundnut and soybean grown in semi-arid environments. *International Journal of Remote Sensing* 22: 3373–3380.
- REUSCH, W. (1999): Virtual Text of Organic Chemistry. Letöltve: <http://www2.chemistry.msu.edu/faculty/reusch/VirtTxtJml/intro1.htm> (2015.03.23.)
- RONDEAUX, G. – STEVEN, M. – BARET, F. (1996): Optimization of soil-adjusted vegetation indices. *Remote sensing of environment*, 55(2), 95-107.
- ROUJEAN, J.L. – BREON, F.M. (1995): Estimating PAR absorbed by vegetation from bidirectional reflectance measurements. *Remote Sensing of Environment*, 51(3), 375-384.
- ROUSE JR, J.W. – HAAS, R.H. – SCHELL, J.A. – DEERING, D.W. (1973): Monitoring the vernal advancement and retrogradation (green wave effect) of natural vegetation. *Prog. Rep. RSC 1978-1*, Remote Sensing Center, Texas A&M Univ., College Station, 93p.
- RUNDQUIST, B.C. (2002): The influence of canopy green vegetation fraction on spectral measurements over native tallgrass prairie. *Remote Sensing of Environment* 81: 129–135.
- SCHOLANDER, P.F. – BRADSTREET, E.D. – HEMMINGSEN, E.A. – HAMMEL, H.T. (1965): Sap Pressure in Vascular Plants: Negative hydrostatic pressure can be measured in plants. *Science*, (148), 339-46.
- SELYE, H. (1936): A syndrome produced by various nocuous agents. *Nature* 138,32-34.
- SEN, P.K. (1968): Estimates of the regression coefficient based on Kendall's tau. *Journal of the American Statistical Association* 63(324), 1379-1389.
- Sensirion Inc. (2011): SHT21 Humidity and Temperature Sensor IC. Datasheet, Version 3 – December 2011. Letöltve: <http://www.sensirion.com/en/products/humidity-temperature/humidity-temperature-sensor-sht2x/> (2012.05.10)
- SHIMADA, B.M. (1958): Diurnal fluctuation in photosynthetic rate and chlorophyll “a” content of phytoplankton from eastern Pacific waters. *Limnology and Oceanography*, 3(3), 336-339.
- SIMS, D.A. – GAMON, J.A. (2002): Relationships between leaf pigment content and spectral reflectance across a wide range of species, leaf structures and developmental stages. *Remote Sensing of Environment* 81: 337–354.
- SINGHAL, G.S. (Ed.) (1999): *Concepts in photobiology: photosynthesis and photomorphogenesis*. Springer Science & Business Media.
- SLATON, M.R. – HUNT JR, E.R. – SMITH, W.K. (2001): Estimating near-infrared leaf reflectance from leaf structural characteristics. *American Journal of Botany* 88: 278–284.
- SMITH, M-L – MARTIN, M.E. – PLOURDE, L. – OLLINGER, S.V. (2003): Analysis of hyperspectral data for estimation of temperate forest canopy nitrogen concentration:

- comparison between an airborne (AVIRIS) and a spaceborne (Hyperion) sensor. *IEEE Transactions on Geoscience and Remote Sensing* 41: 1332–1337.
- SMITH, M.-L. – OLLINGER, S.V. – MARTIN, M.E. – ABER, J.D. – HALLETT, R.A. – GOODALE, C.L. (2002): Direct estimation of aboveground forest productivity through hyperspectral remote sensing of canopy nitrogen. *Ecological Applications* 12: 1286–1302.
- STIMSON, H.C. – BRESHEARS, D.D. – USTIN, S.L. – KEFAUVER, S.C. (2005): Spectral sensing of foliar water conditions in two co-occurring conifer species: *Pinus edulis* and *Juniperus monosperma*. *Remote Sensing of Environment* 96: 108–118.
- STONE, M.L. – SOLIE, J.B. – RAUN, W.R. – WHITNEY, R.W. – TAYLOR, S.L. – RINGER, J.D. (1996): Use of spectral radiance for correcting in-season fertilizer nitrogen deficiencies in winter wheat. *Transactions of the ASAE*, 39(5), 1623-1631.
- TAN, C. – SAMANTA, A. – JIN, X. – TONG, L. – MA, C. – GUO, W. – KNYAZIKHIN, Y. – MYNENI, R.B. (2013): Using hyperspectral vegetation indices to estimate the fraction of photosynthetically active radiation absorbed by corn canopies. *International Journal of Remote Sensing*, 34(24), 8789-8802.
- TEAL, R.K. – TUBANA, B. – GIRMA, K. – FREEMAN, K.W. – ARNALL, D.B. – WALSH, O. – RAUN, W.R. (2006): In-season prediction of corn grain yield potential using normalized difference vegetation index. *Agronomy Journal*, 98(6), 1488-1494.
- THENKABAIL, P.S. – SMITH, R.B. – DEPAUW, E. (2000): Hyperspectral vegetation indices and their relationships with agricultural crop characteristics. *Remote Sensing of Environment* 71: 158–182.
- TUCKER, C.J. – SELLERS, P.J. (1986): Satellite remote sensing of primary production. *International Journal of Remote Sensing* 7: 1395–1416.
- USTIN, S.L. – GITELSON, A.A. – JACQUEMOUD, S. – SCHAEPMAN, M. – ASNER, G.P. – GAMON, J.A. – ZARCO-TEJADA, P. (2009): Retrieval of foliar information about plant pigment systems from high resolution spectroscopy. *Remote Sensing of Environment* 113: S67–S77.
- VOGELMANN, J.E. – ROCK, B.N. – MOSS, D.M. (1993): Red edge spectral measurements from sugar maple leaves. *International Journal of Remote Sensing*, 14:1563-1575.
- VOGELMANN, T.C. – MARTIN, G. (1993): The functional significance of palisade tissue: penetration of directional versus diffuse light. *Plant, Cell & Environment* 16: 65–72.
- WESSMAN, C.A. – ABER, J.D. – PETERSON, D.L. – MELILLO, J.M. (1988): Remote sensing of canopy chemistry and nitrogen cycling in temperate forest ecosystems. *Nature* 335: 154–156.
- WOOLLEY, J.T. (1971): Reflectance and transmittance of light by leaves. *Plant Physiology* 47: 656–662.
- WOOLLEY, J.T. (1975): Refractive index of soybean leaf cell walls. *Plant Physiology* 55: 172–174.
- WU, C. – WANG, X. (2014): Effects of foliar dust on plant reflectance spectra and physiological ecology: A review. *Chinese Journal of Applied & Environmental Biology*. Issue: 2014 06 pp. 1132-1138
- ZARCO-TEJADA, P.J. – BERJÓN, A. – MILLER, J.R. (2004): Stress detection in crops with hyperspectral remote sensing and physical simulation models. *Proceedings of the Airborne Imaging Spectroscopy Workshop - Bruges, 8 October 2004*
- ZARCO-TEJADA, P.J. – MILLER, J.R. – NOLAND, T.L. – MOHAMMED, G.H. – SAMPSON, P.H. (2001): Scaling-up and model inversion methods with narrowband optical indices for chlorophyll content estimation in closed forest canopies with hyperspectral data. *Geoscience and Remote Sensing, IEEE Transactions on*, 39(7), 1491-1507.
- ZIMMERMANN, D. – REUSS, R. – WESTHOFF, M. – GEBNER, P. – BAUER, W. – BAMBERG, E. – BENTRUP, F.-W. – ZIMMERMANN, U. (2008): A novel, non-invasive, online-monitoring,

versatile and easy plant-based probe for measuring leaf water status. *Journal of experimental botany*, 59(11), 3157-3167.

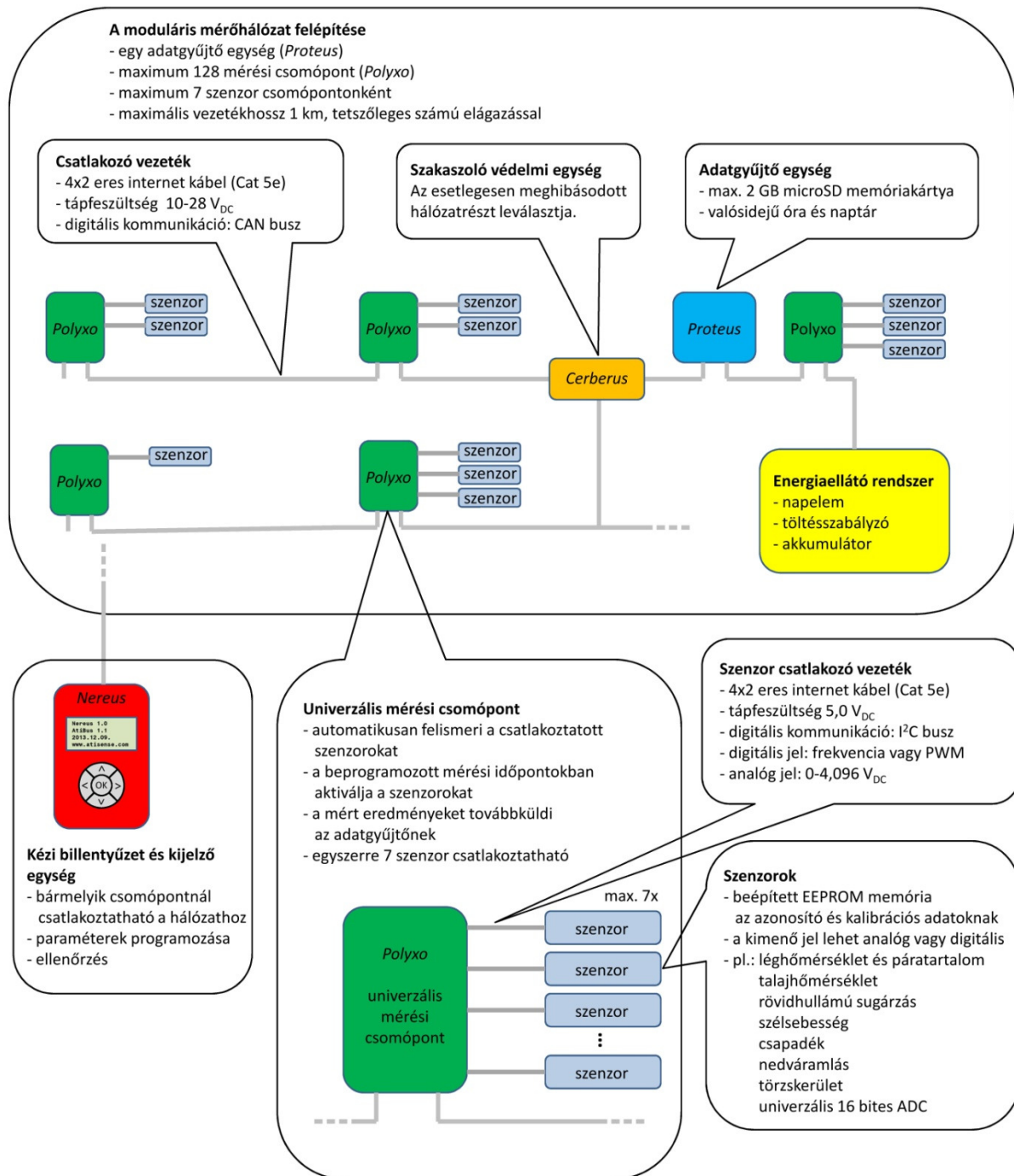
ZYGIELBAUM, A.I. – GITELSON, A.A. – ARKEBAUER, T.J. – RUNDQUIST, D.C. (2009):
Nondestructive detection of water stress and estimation of relative water content in maize.
Geophysical Research Letters 36: L12403.

12 MELLÉKLET

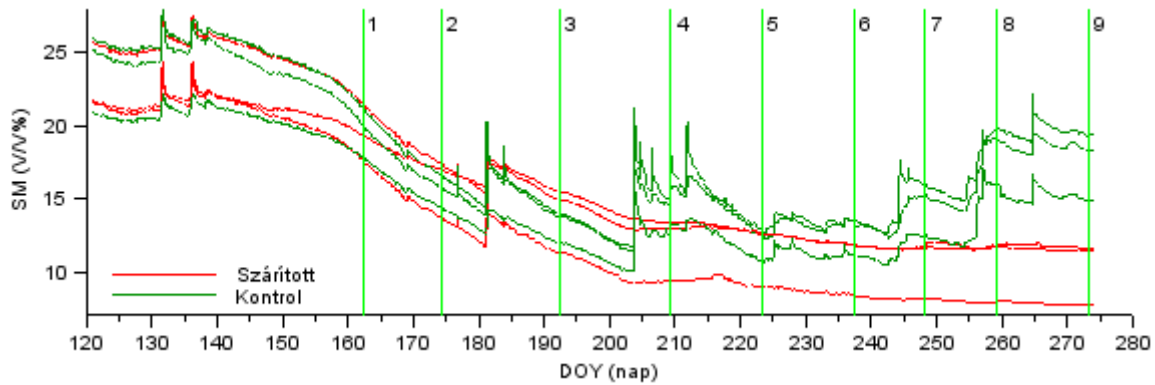


40. ábra. A MAD kísérleti terület törzstérképe

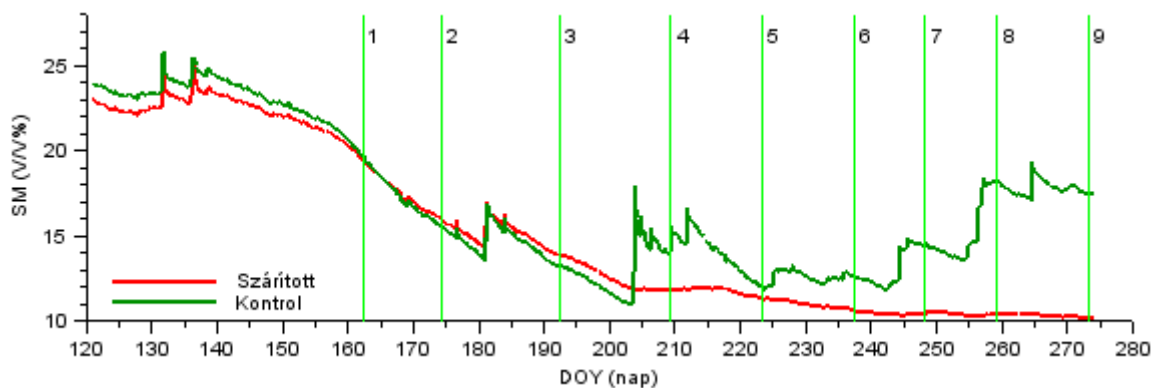
Vastag fekete vonal jelzi a szárított (lefedhető) területeket, barna a kerítést. A jelölő nagysága 4-szeres mérettorzítás mellett arányos a mellmagassági átmérővel, az x-el jelölt fákat kivágtuk. Tsz – szárított tölgy; Tko – kontroll tölgy; Bsz – szárított bükk, Bko – kontroll bükk.



41. ábra. A moduláris mérőhálózat felépítése.
Az ábra forrása: Eredics (2013).



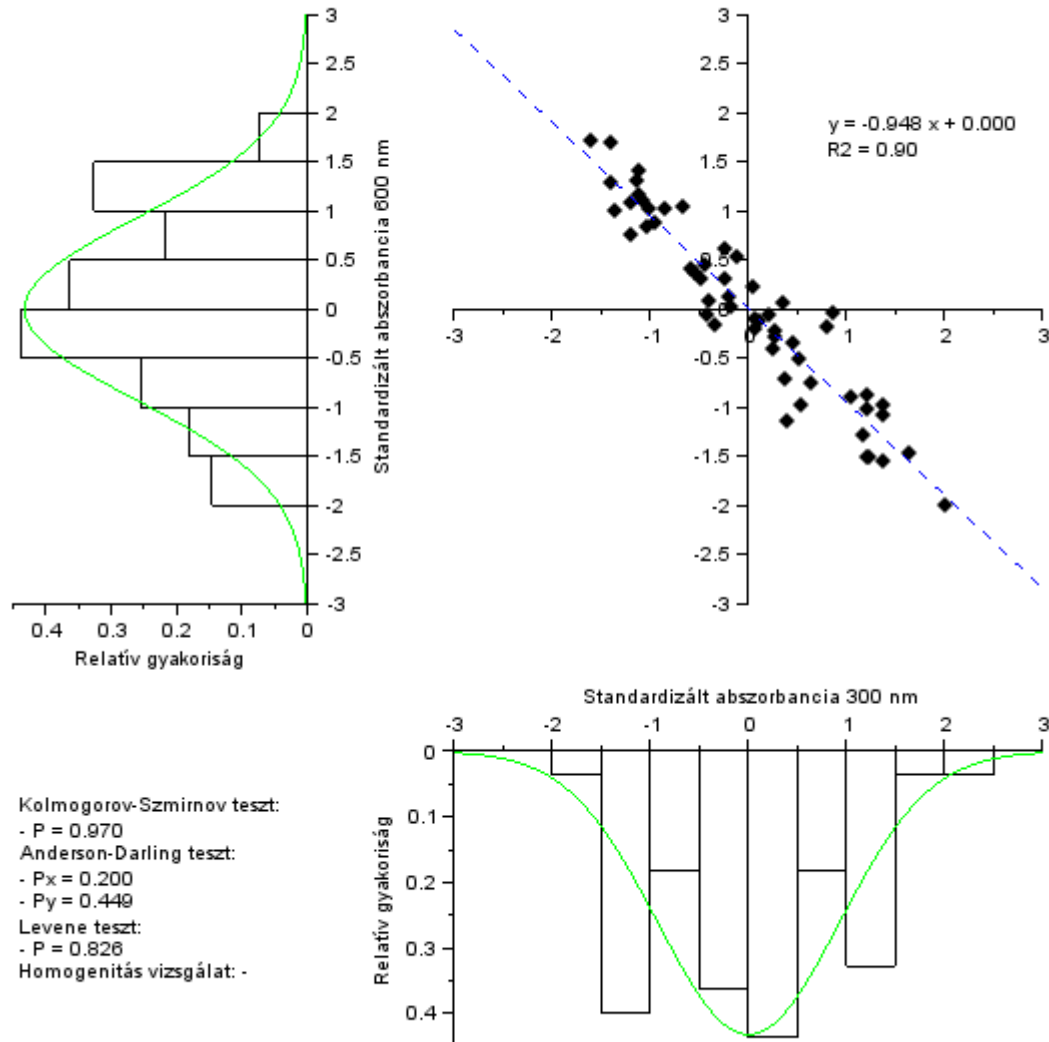
42. ábra. A szárított és kontroll terület 3-3 talajnedvesség mérési pontjának adatsora. MAD kísérleti terület, 2014. május 1. – szeptember 30. (DOY 121-273). SM (V/V%) a teljes talajnedvesség: az 5 különböző mélységben mért talajnedvesség érték rétegvastagsággal súlyozott átlaga. A mintavételi időpontokat számozott zöld függőleges vonalak jelzik.

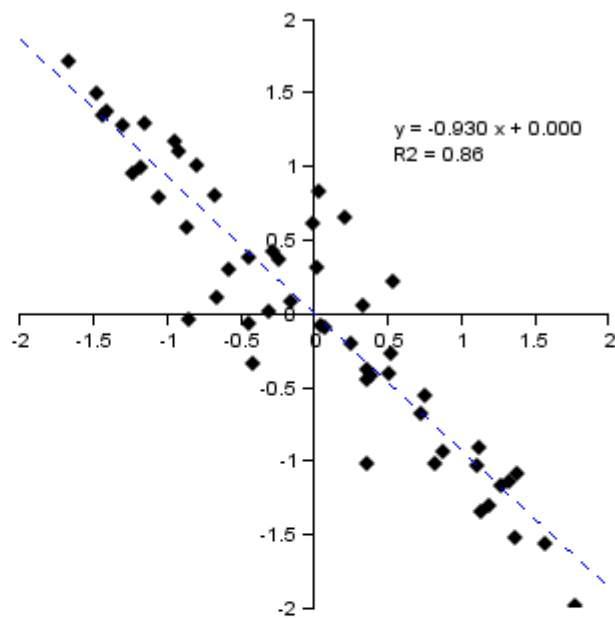
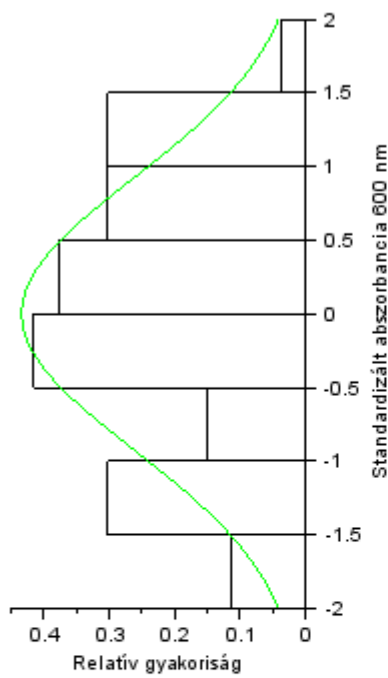


43. ábra. A szárított és kontroll terület 3-3 talajnedvesség mérési pontjának átlaga. MAD kísérleti terület, 2014. május 1. – szeptember 30. (DOY 121-273). SM (V/V%) a teljes talajnedvesség: az 5 különböző mélységben mért talajnedvesség érték rétegvastagsággal súlyozott átlaga. A mintavételi időpontokat számozott zöld függőleges vonalak jelzik.

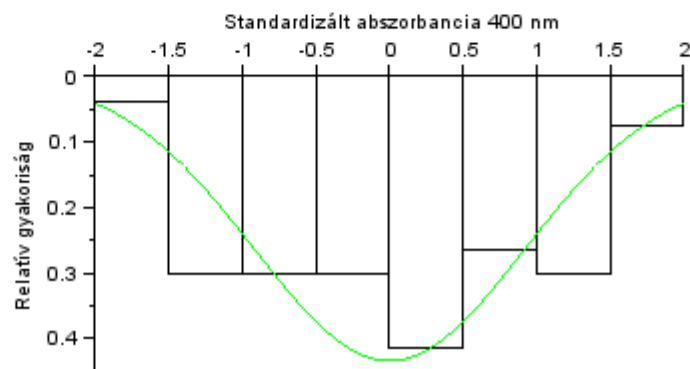
12.1 Eloszlásvizsgálatok

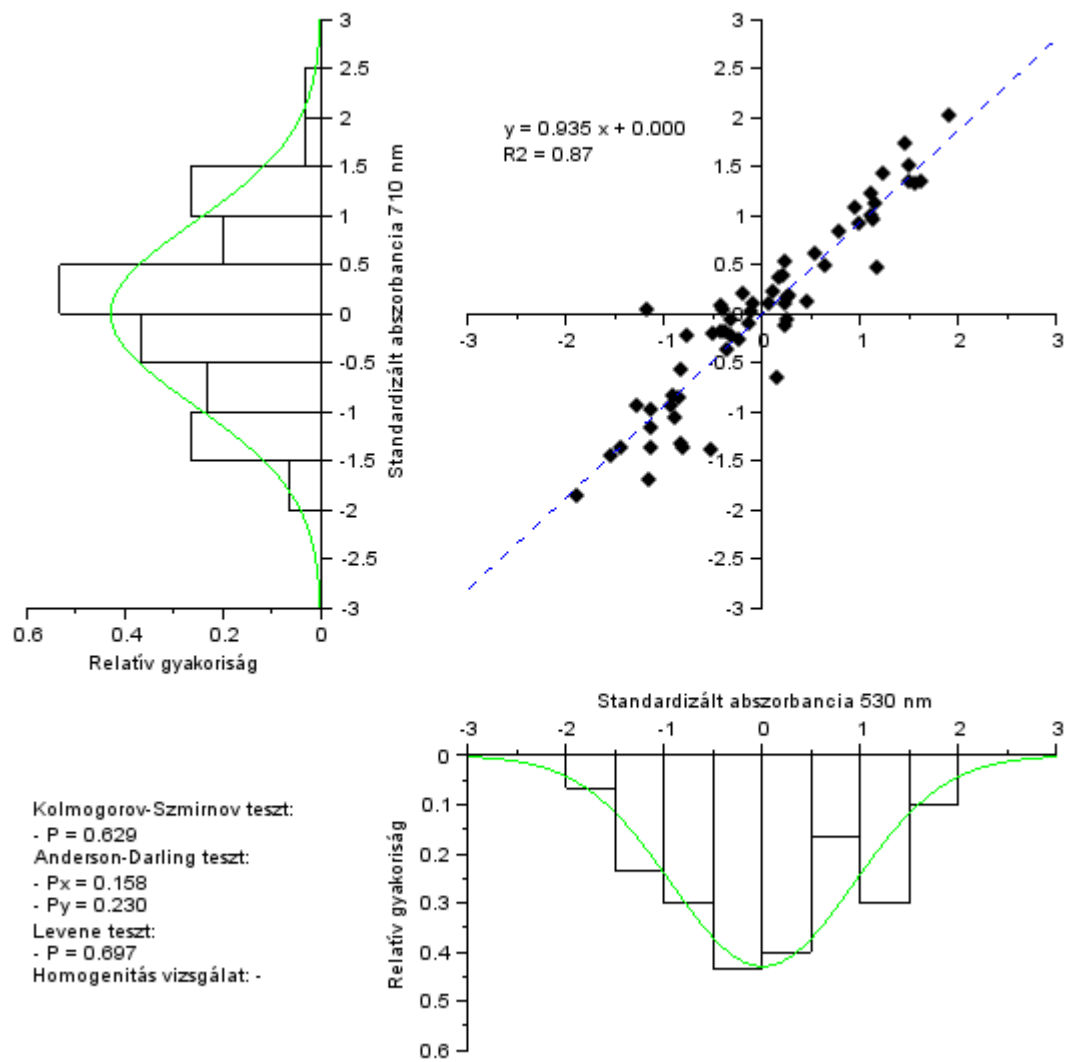
12.1.1 Szárított tölgy (Tsz)

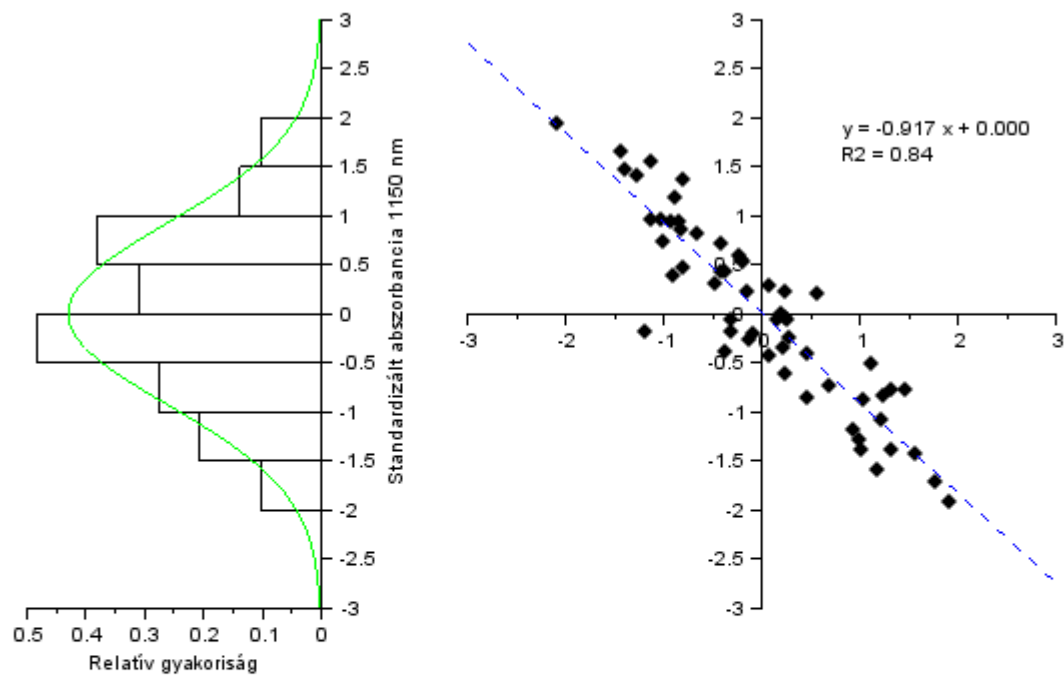




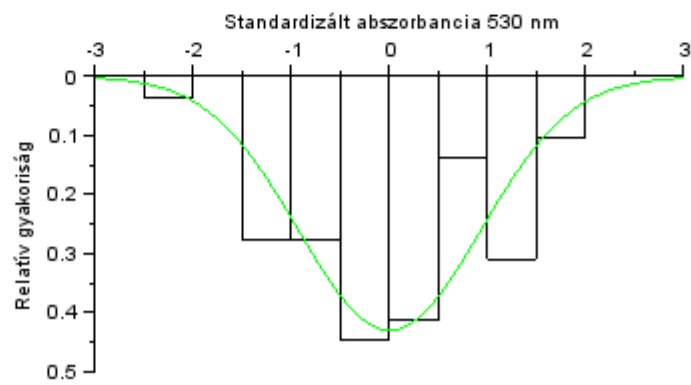
Kolmogorov-Szmirnov teszt:
 - P = 1.000
 Anderson-Darling teszt:
 - $P_x = 0.362$
 - $P_y = 0.508$
 Levene teszt:
 - P = 0.908
 Homogenitás vizsgálat: -

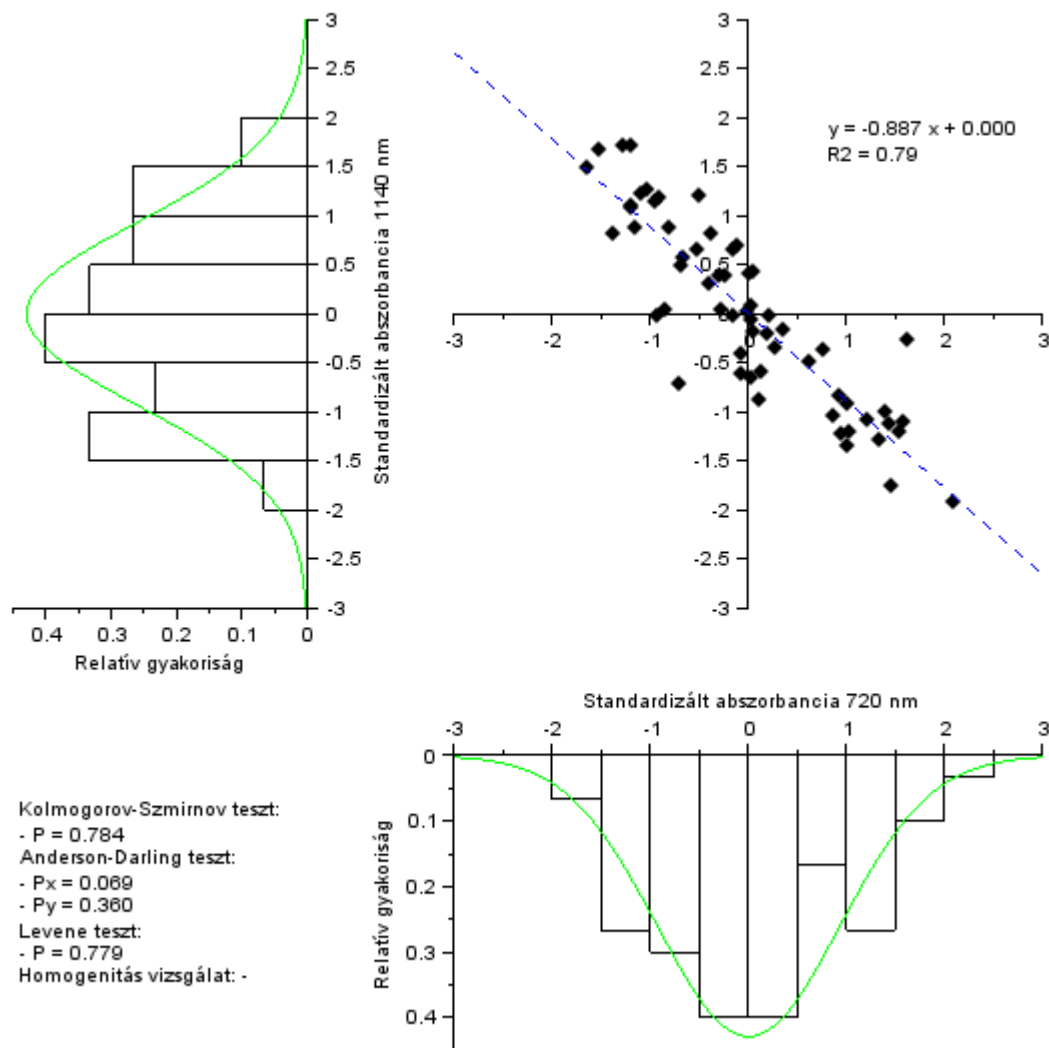


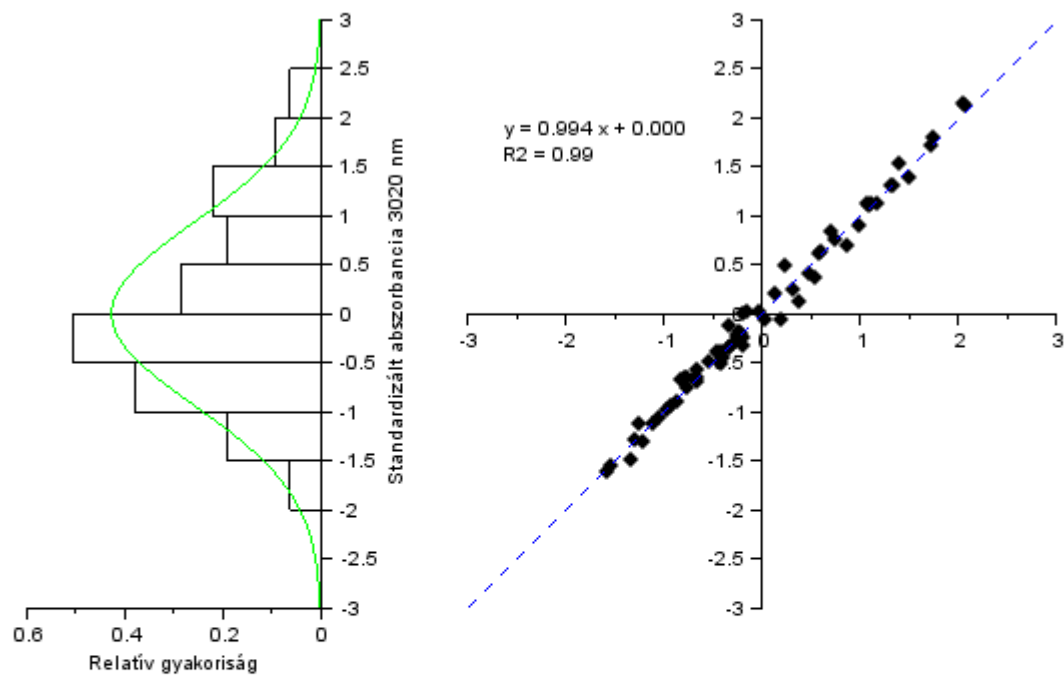




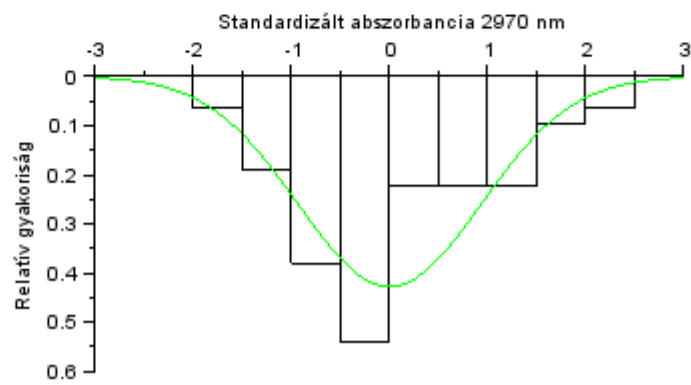
Kolmogorov-Szmirnov teszt:
 - $P = 0.899$
 Anderson-Darling teszt:
 - $P_x = 0.252$
 - $P_y = 0.981$
 Levene teszt:
 - $P = 0.973$
 Homogenitás vizsgálat: -

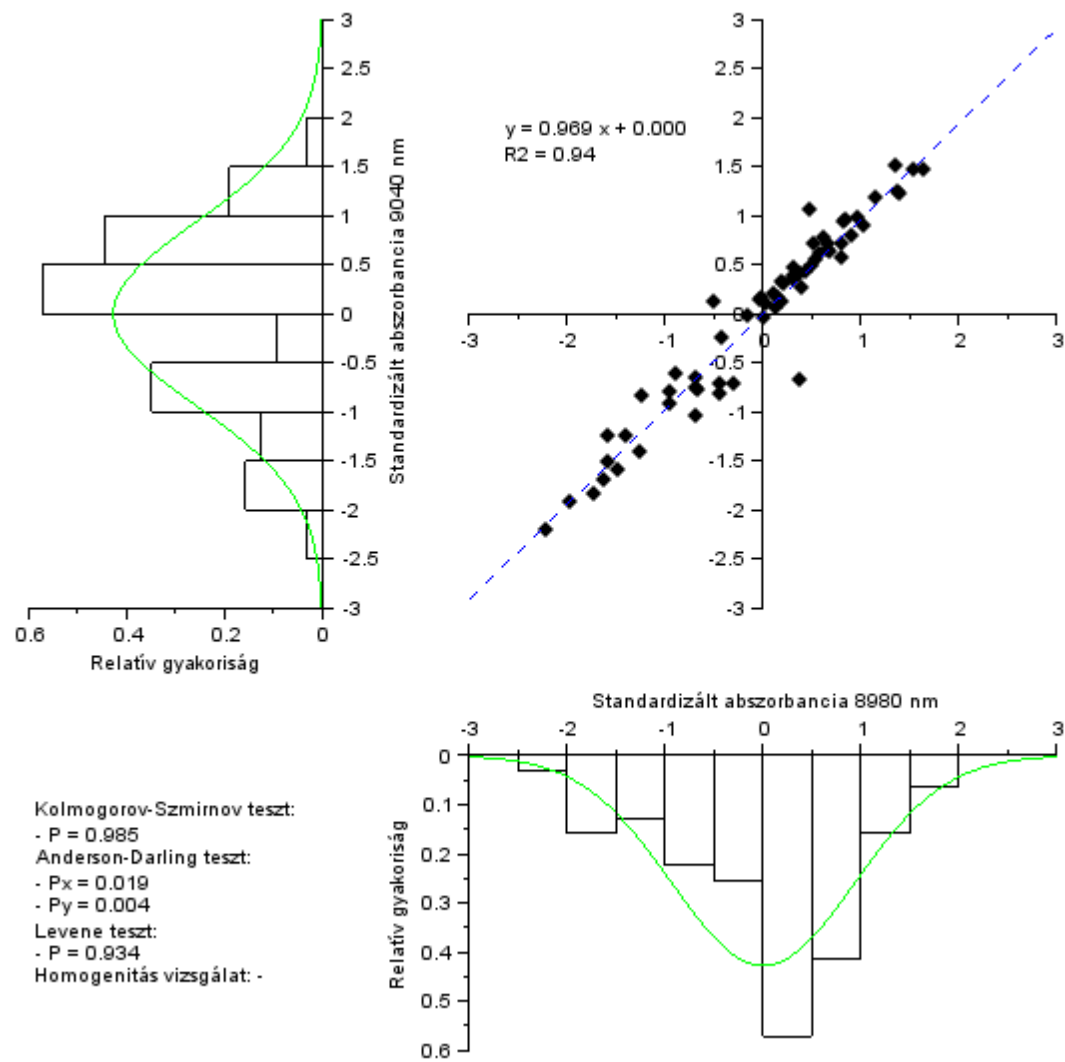


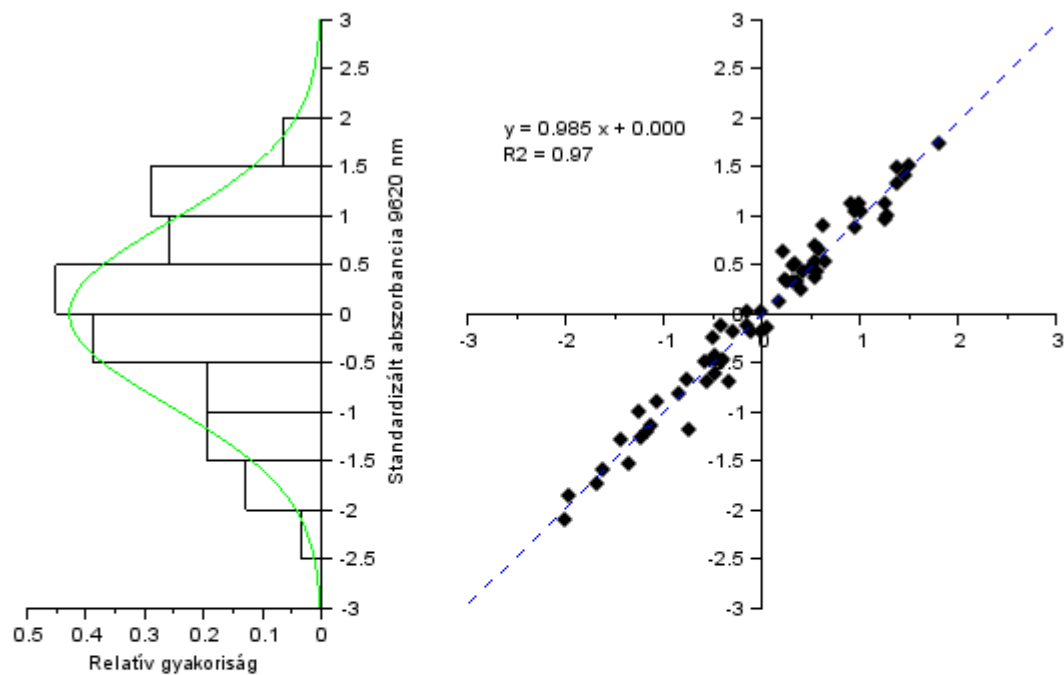




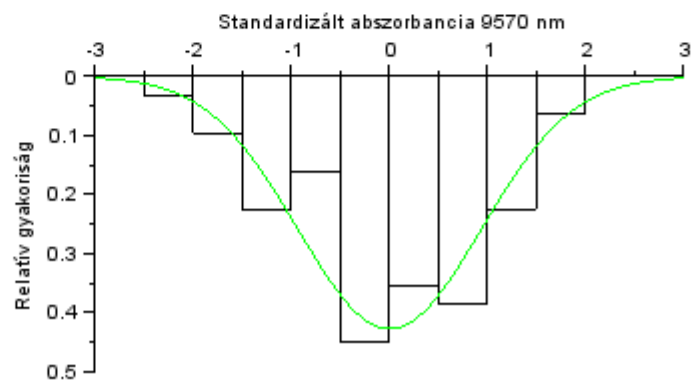
Kolmogorov-Szmirnov teszt:
- $P = 0.999$
Anderson-Darling teszt:
- $P_x = 0.029$
- $P_y = 0.046$
Levene teszt:
- $P = 0.962$
Homogenitás vizsgálat: -

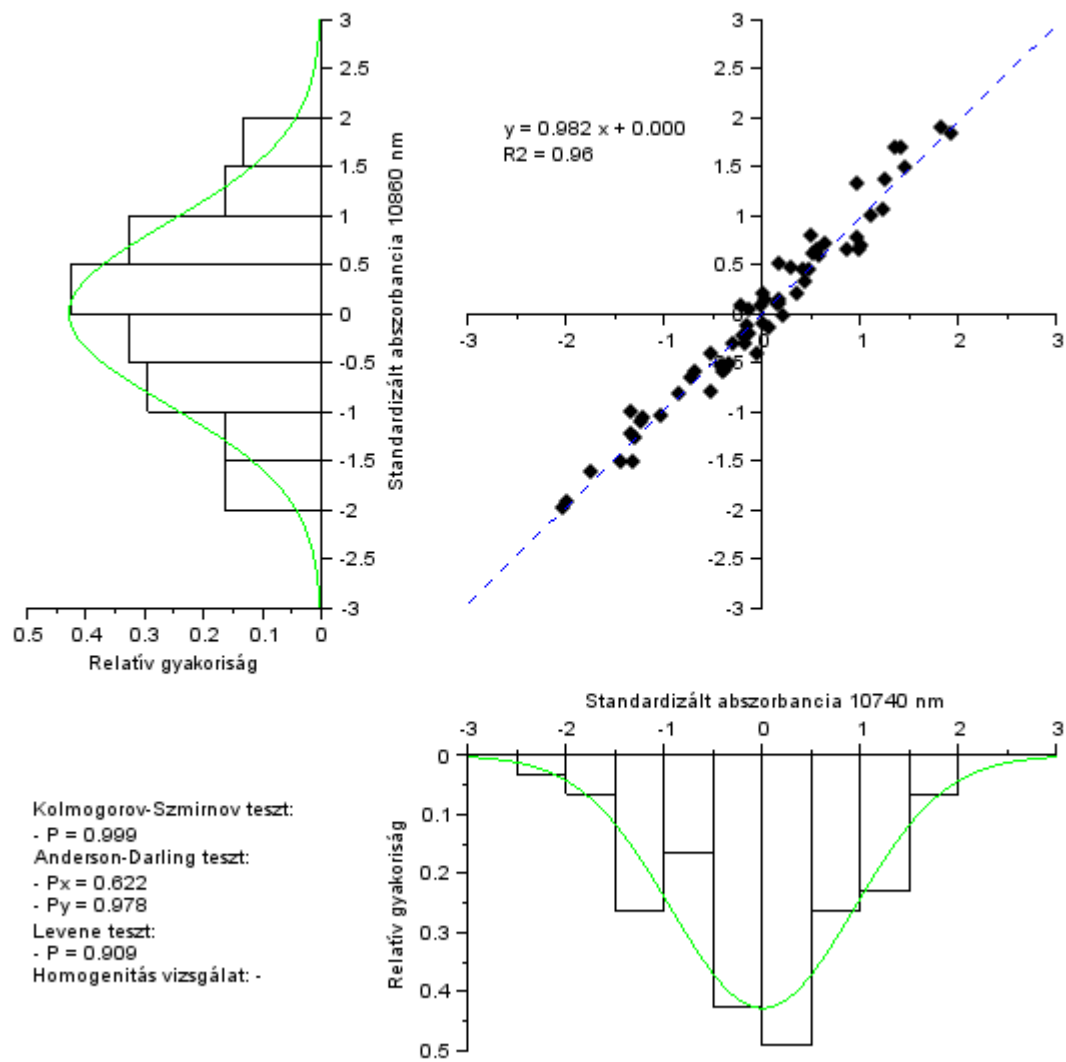




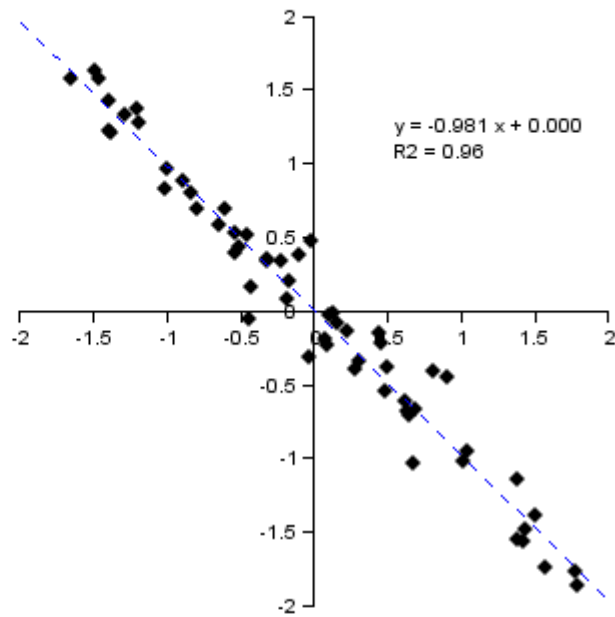
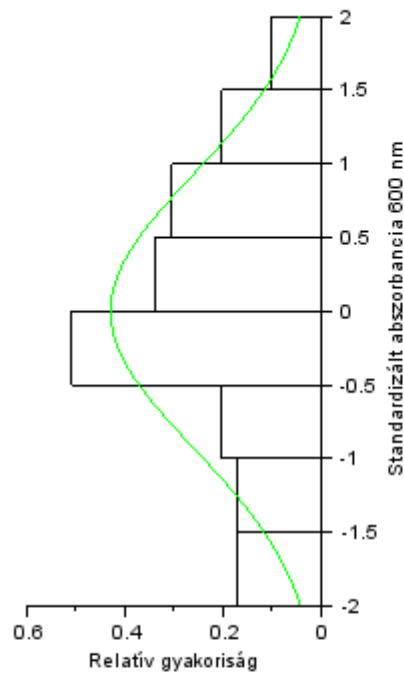


Kolmogorov-Szmirnov teszt:
- P = 1.000
Anderson-Darling teszt:
- $P_x = 0.543$
- $P_y = 0.428$
Levene teszt:
- P = 0.943
Homogenitás vizsgálat: -

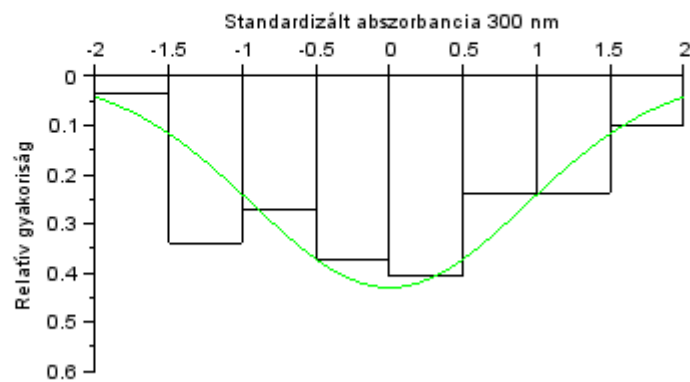


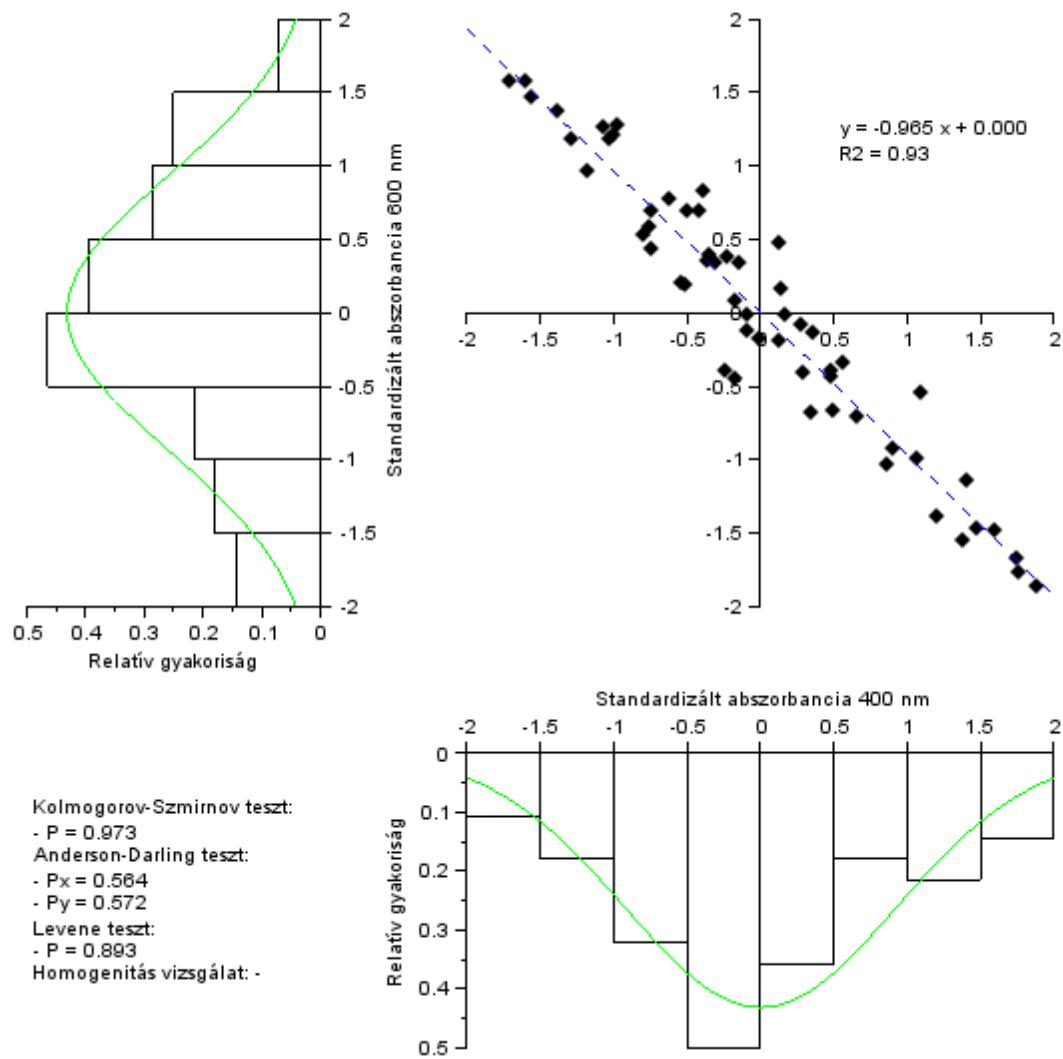


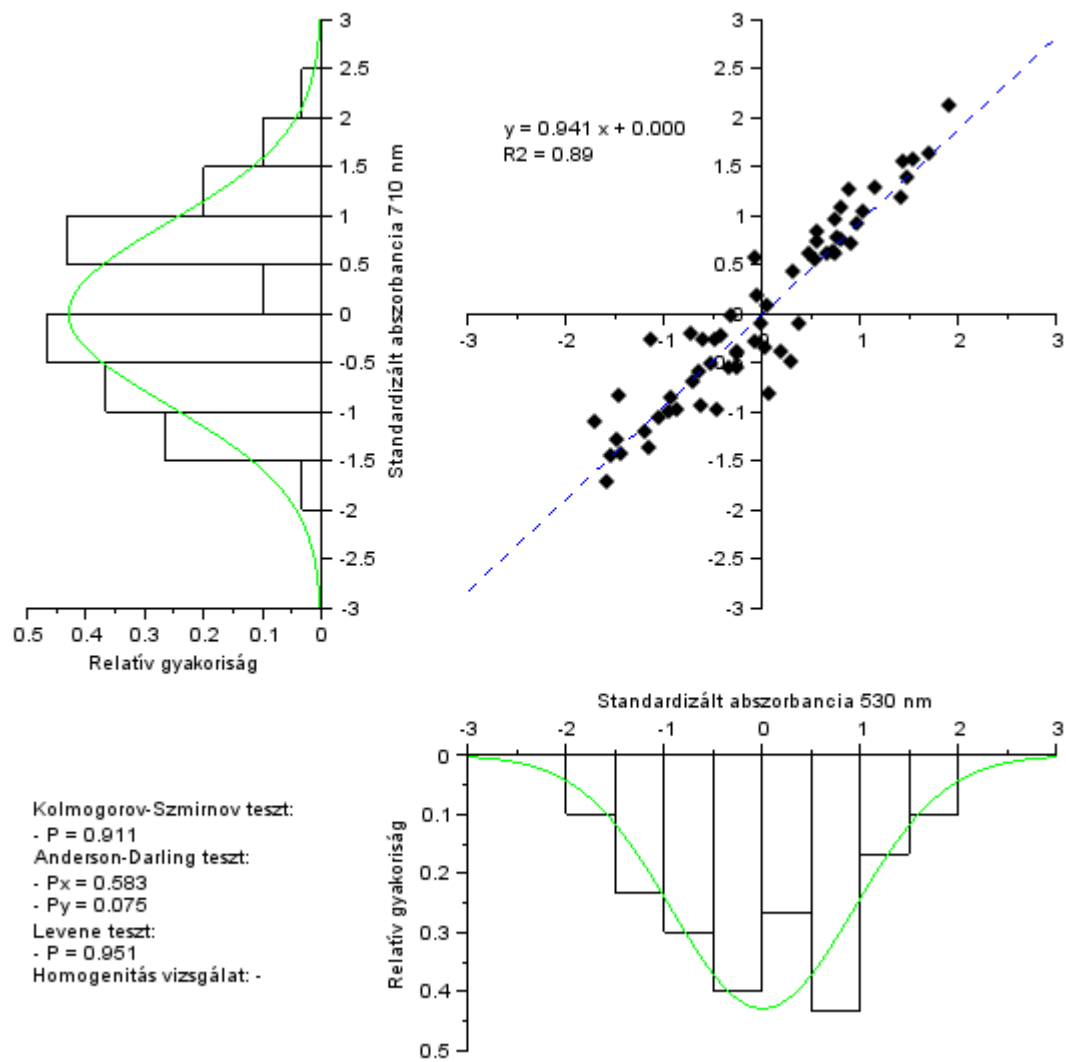
12.1.2 Kontroll tölgy (Tko)

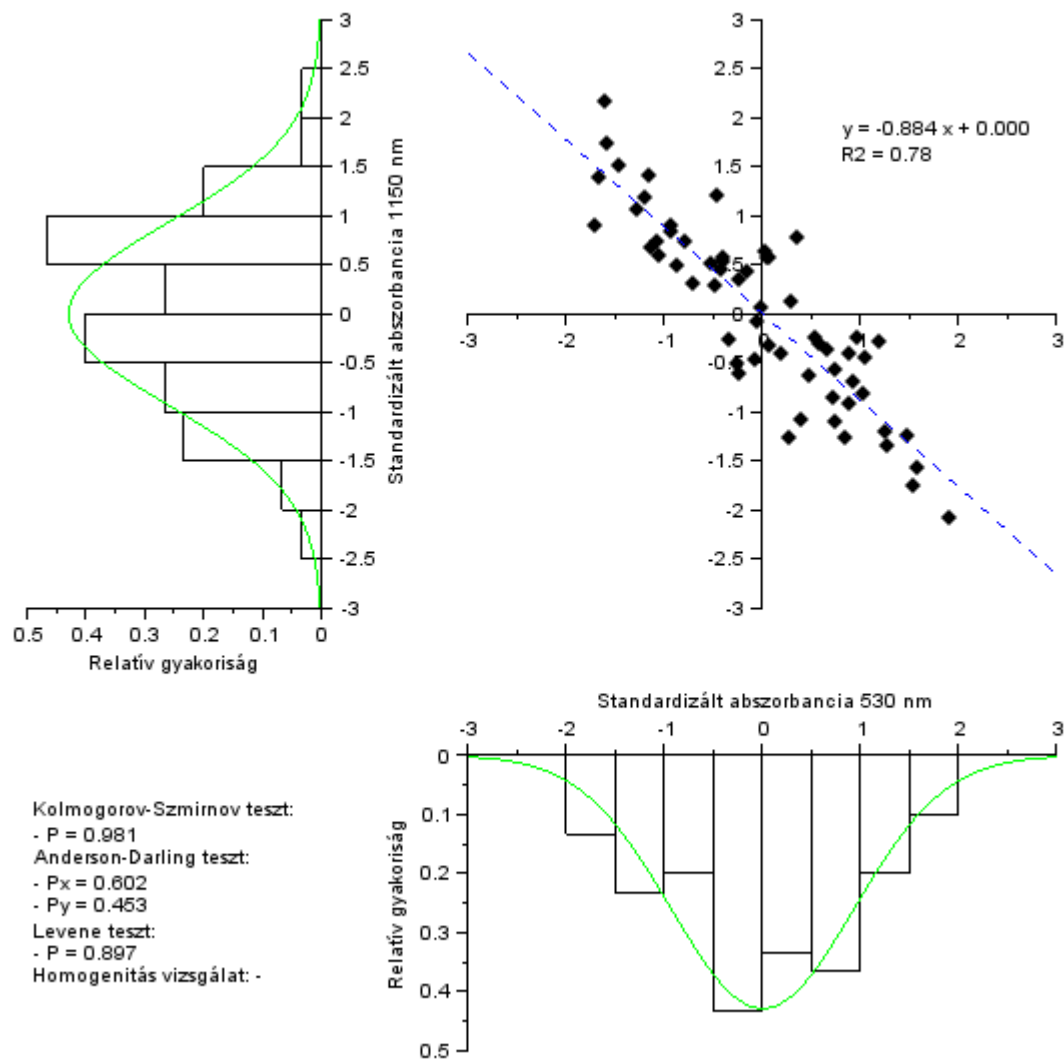


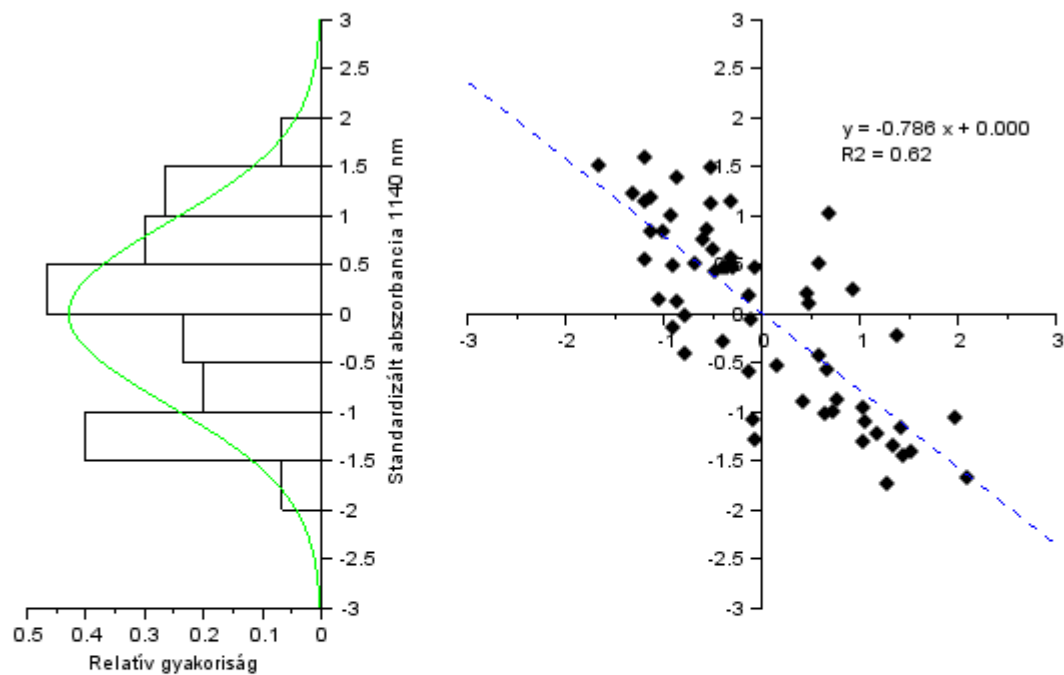
Kolmogorov-Szmirnov teszt:
 - $P = 0.979$
 Anderson-Darling teszt:
 - $P_x = 0.589$
 - $P_y = 0.695$
 Levene teszt:
 - $P = 0.896$
 Homogenitás vizsgálat: -



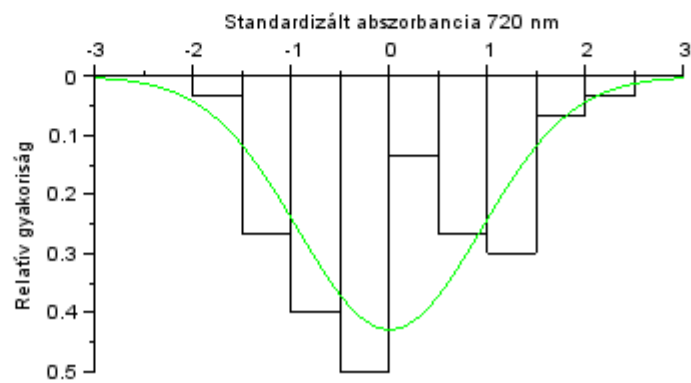


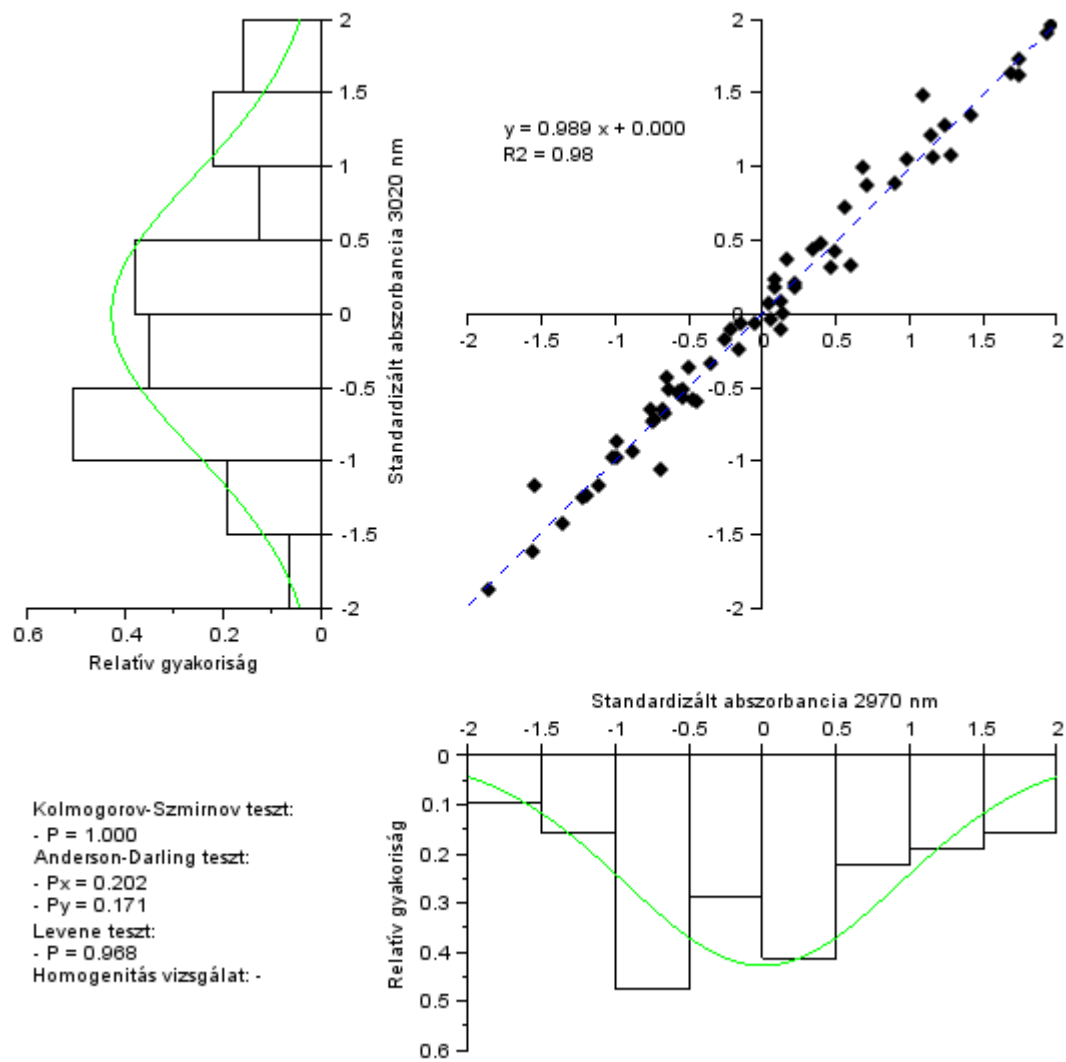


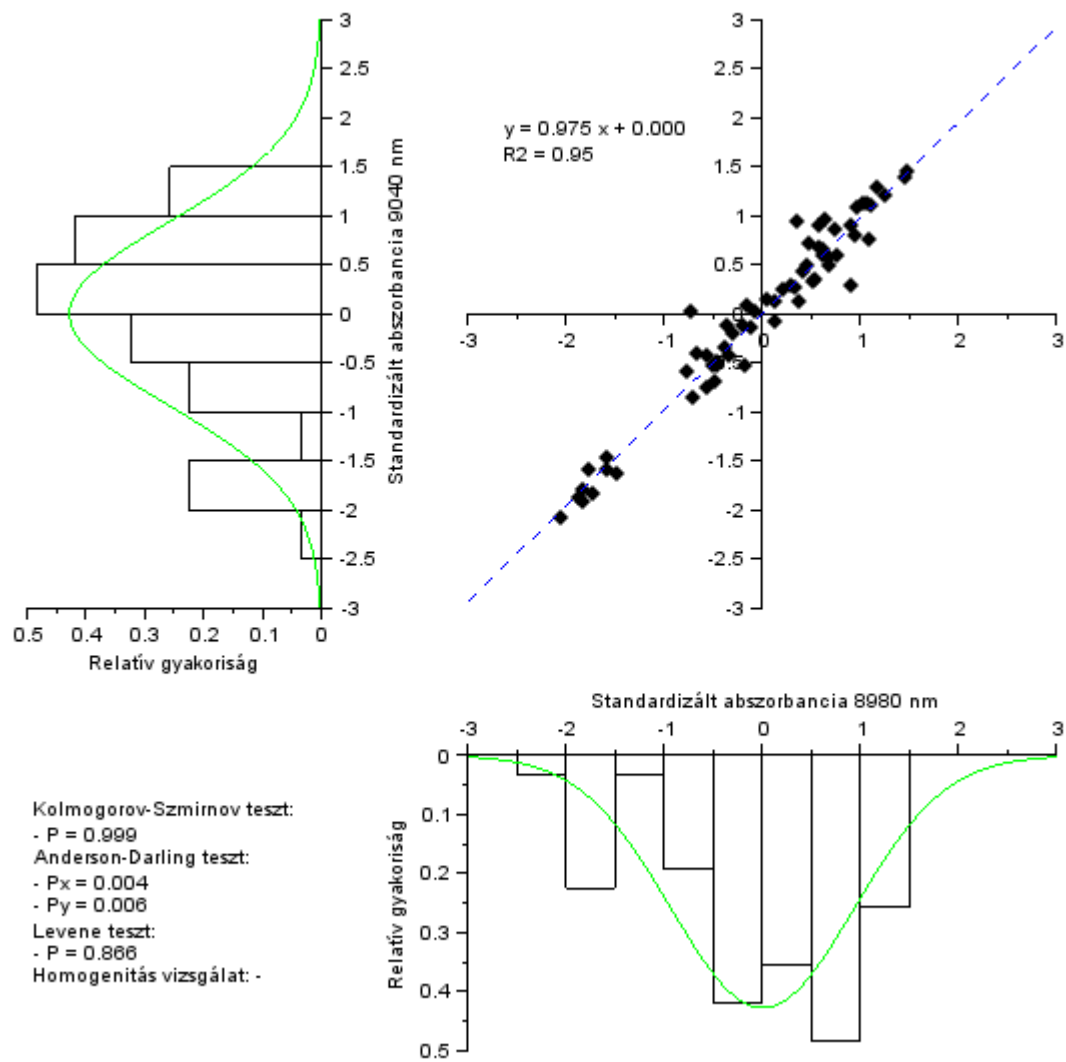


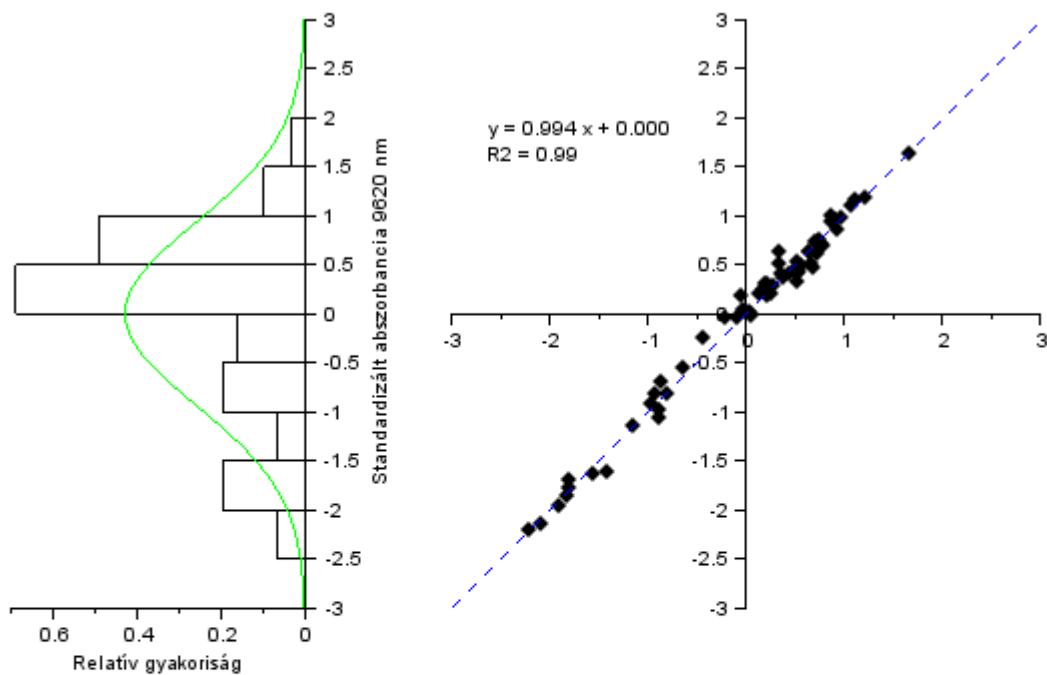


Kolmogorov-Szmirnov teszt:
 - P = 0.239
 Anderson-Darling teszt:
 - $P_x = 0.012$
 - $P_y = 0.015$
 Levene teszt:
 - P = 0.896
 Homogenitás vizsgálat: -









Kolmogorov-Szmirnov teszt:

- $P = 0.916$

Anderson-Darling teszt:

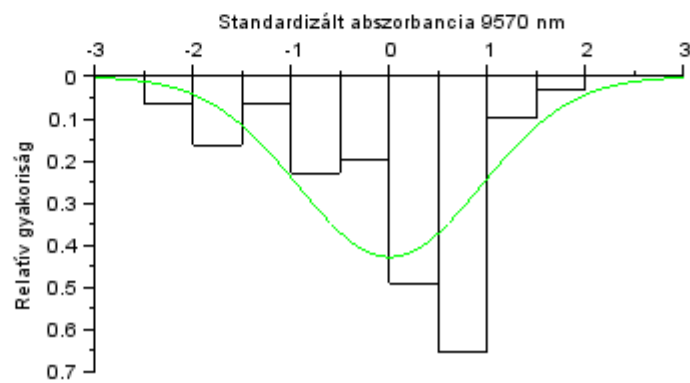
- $P_x = 0.000$

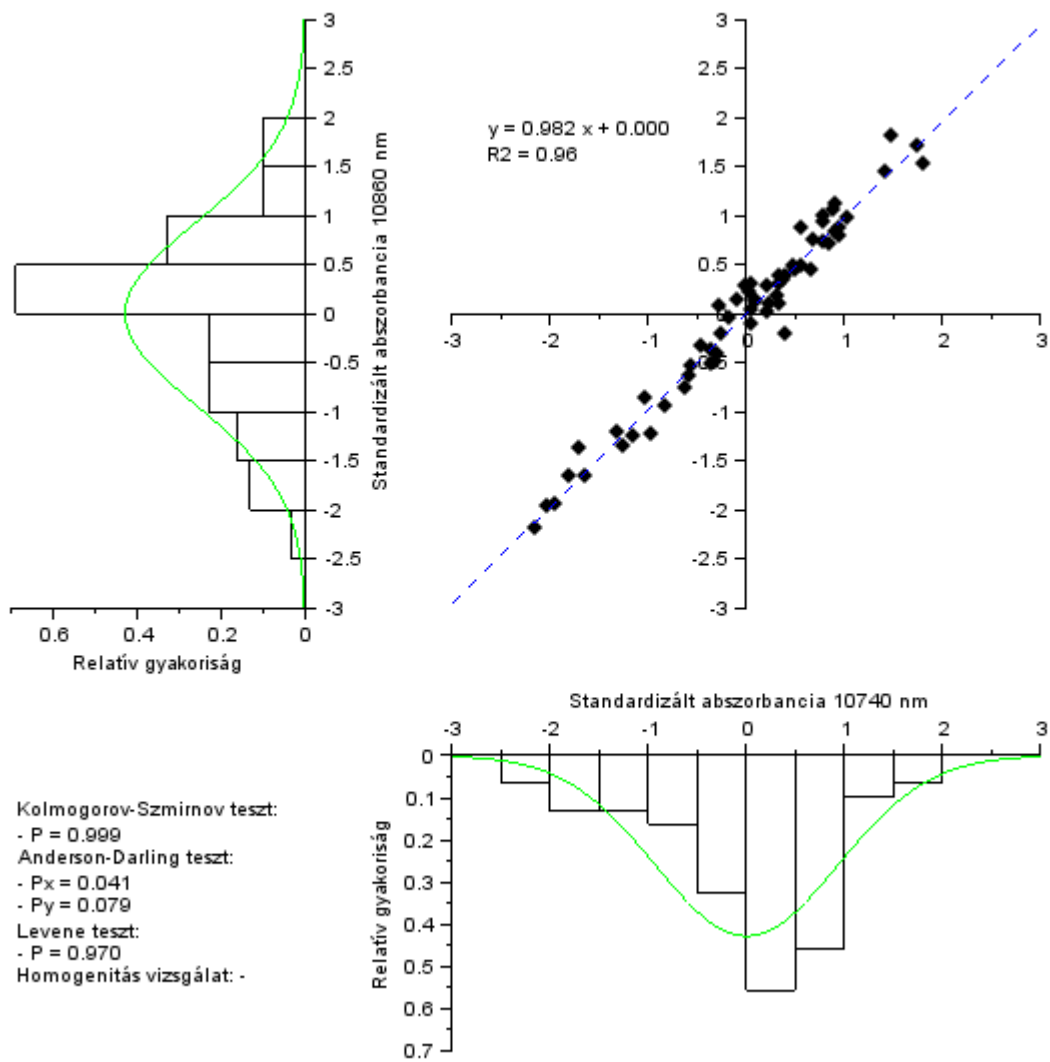
- $P_y = 0.000$

Levene teszt:

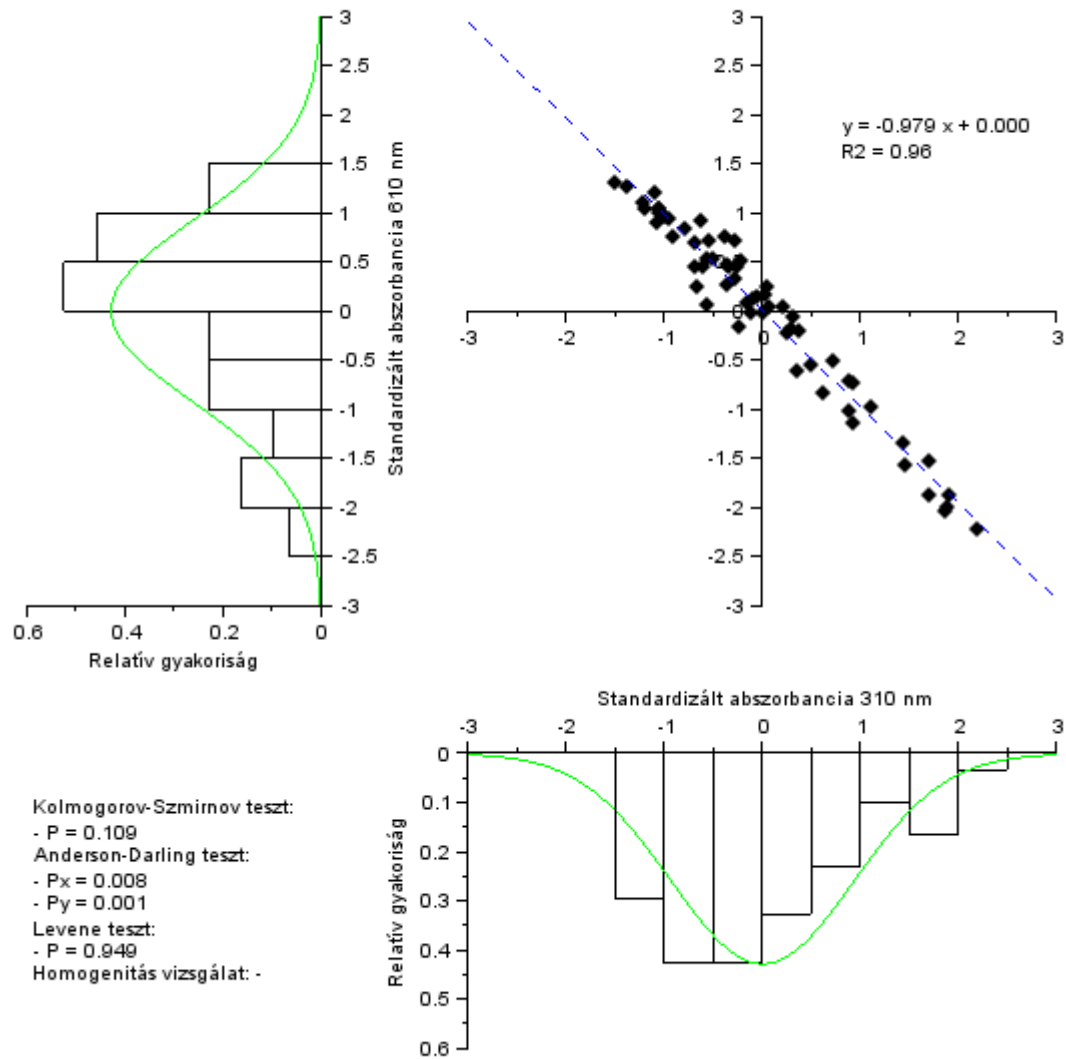
- $P = 0.868$

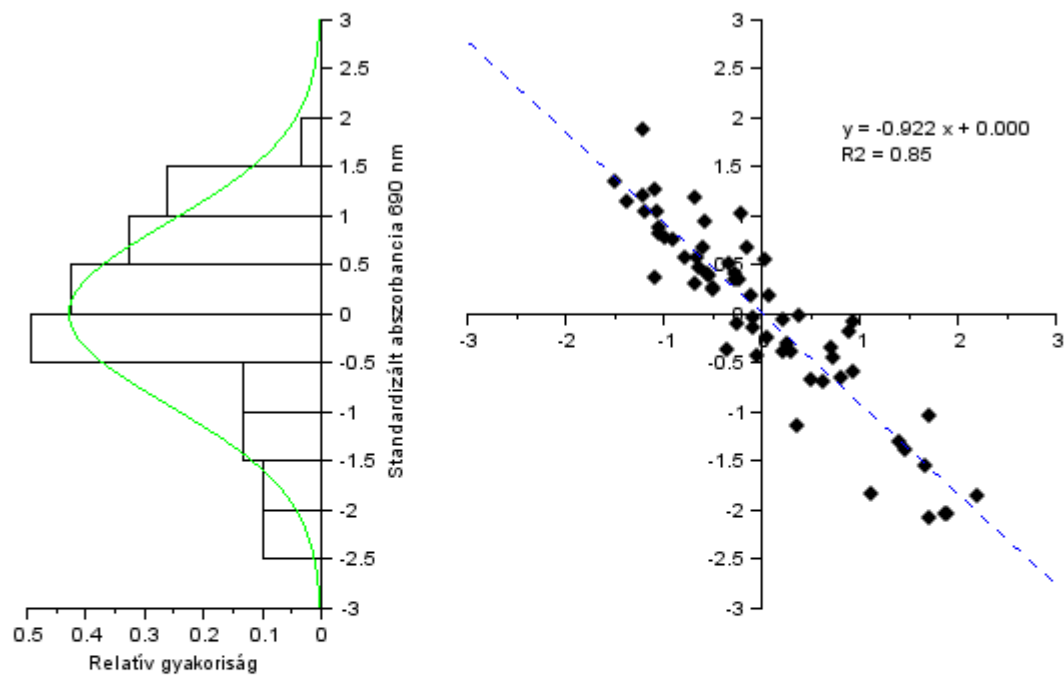
Homogenitás vizsgálat: -



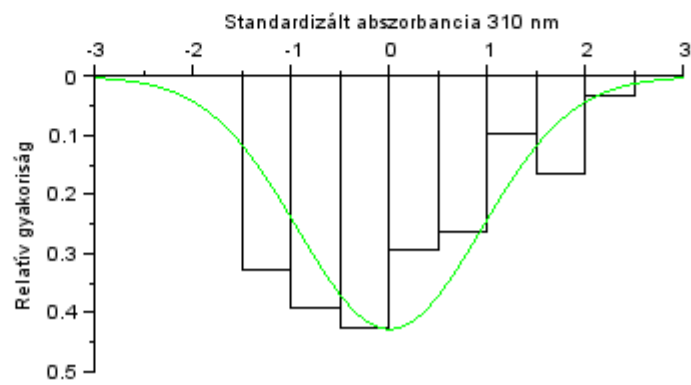


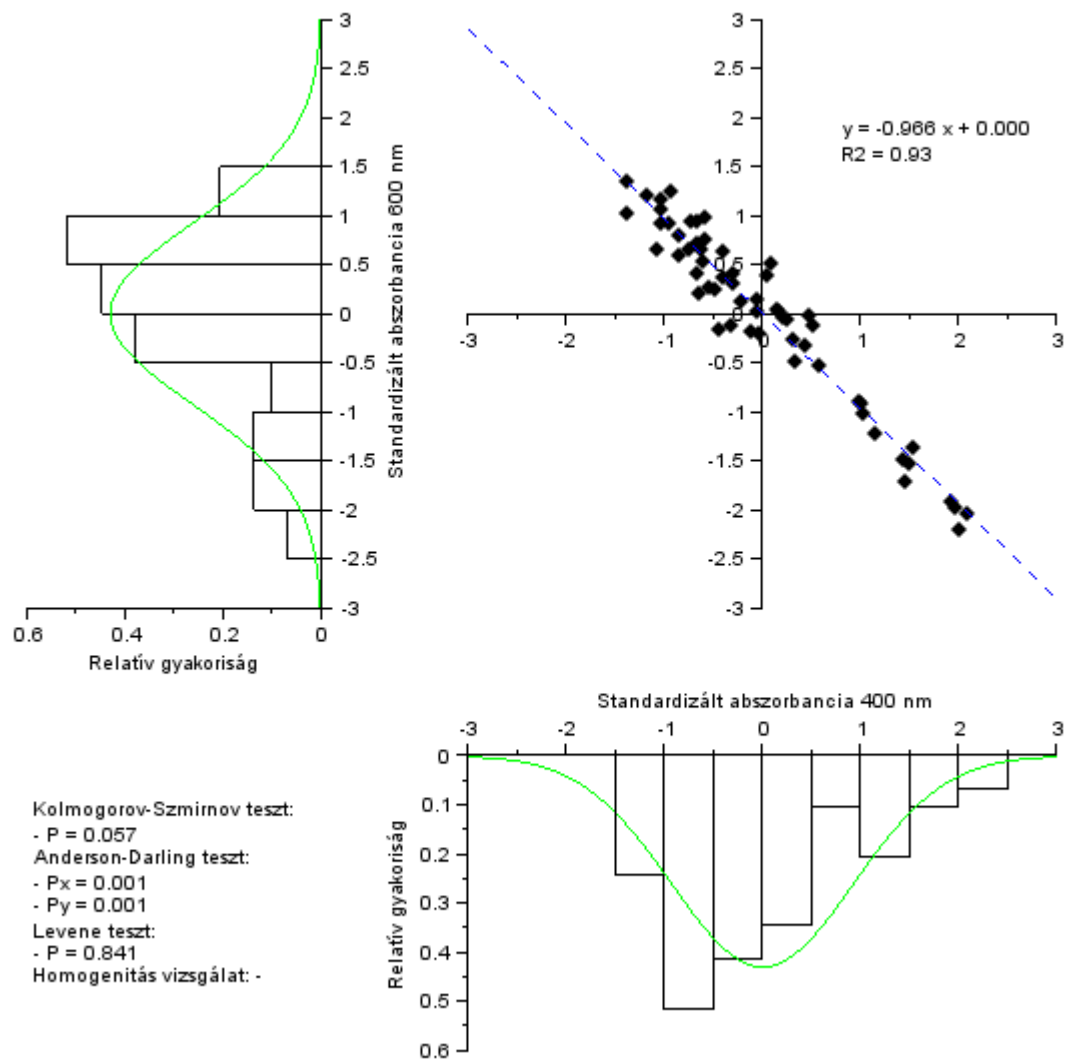
12.1.3 Szárított bükk (Bsz)

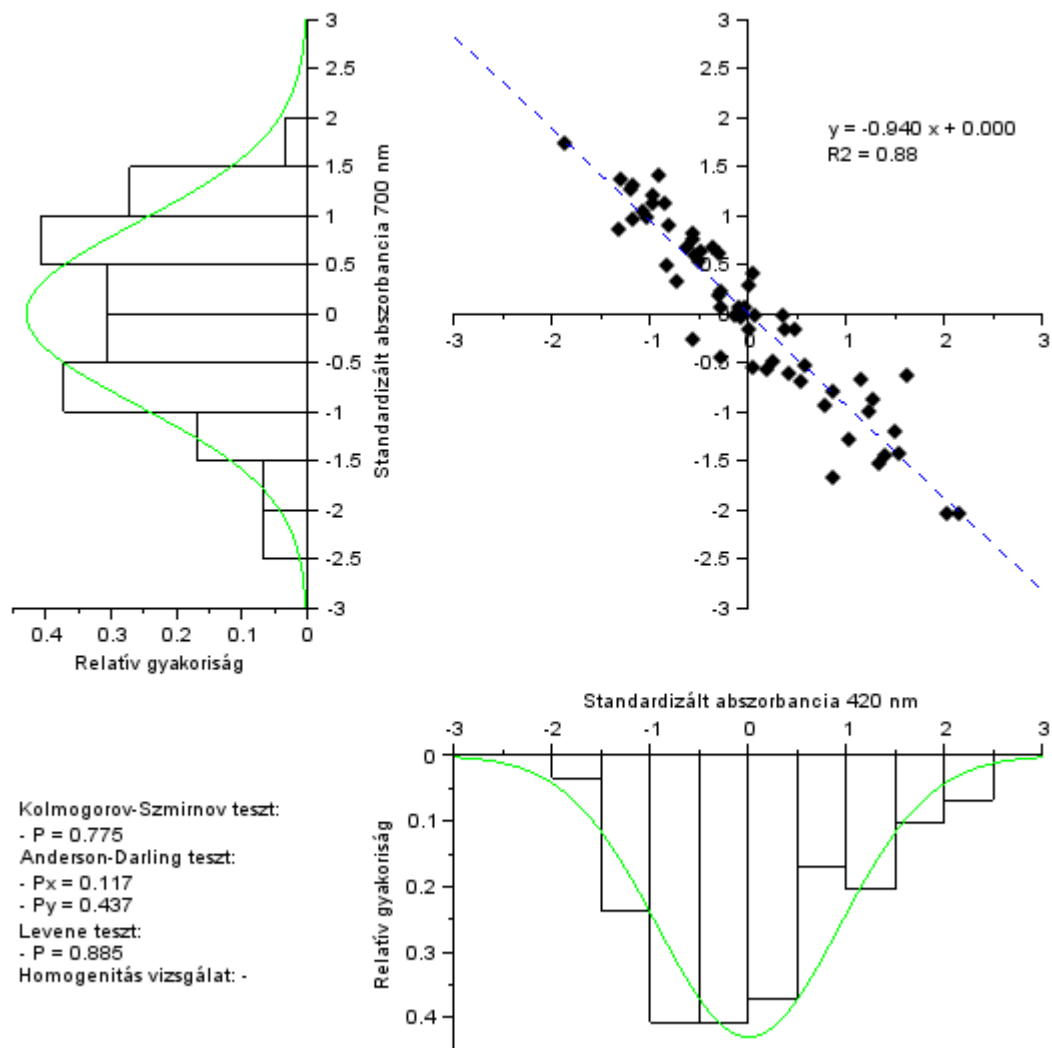


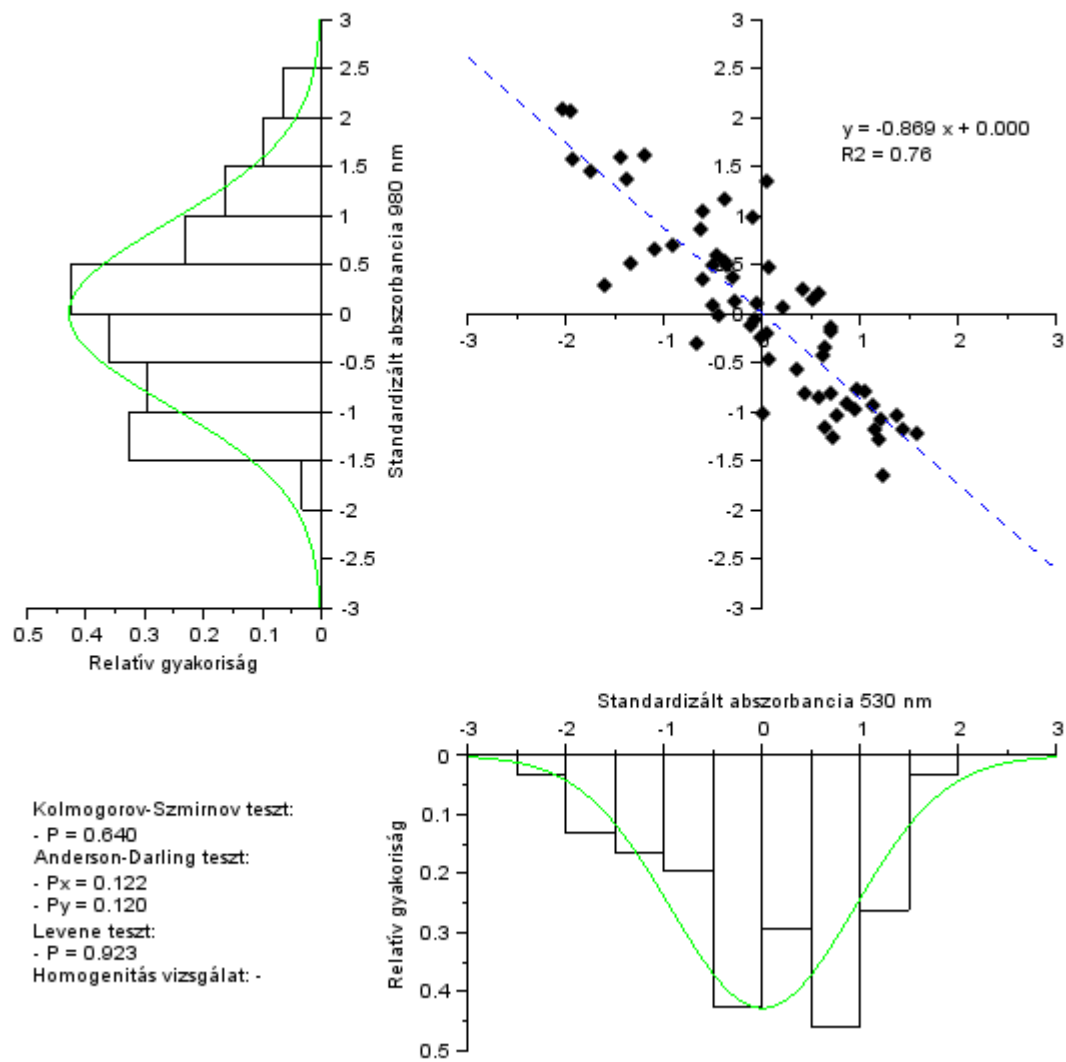


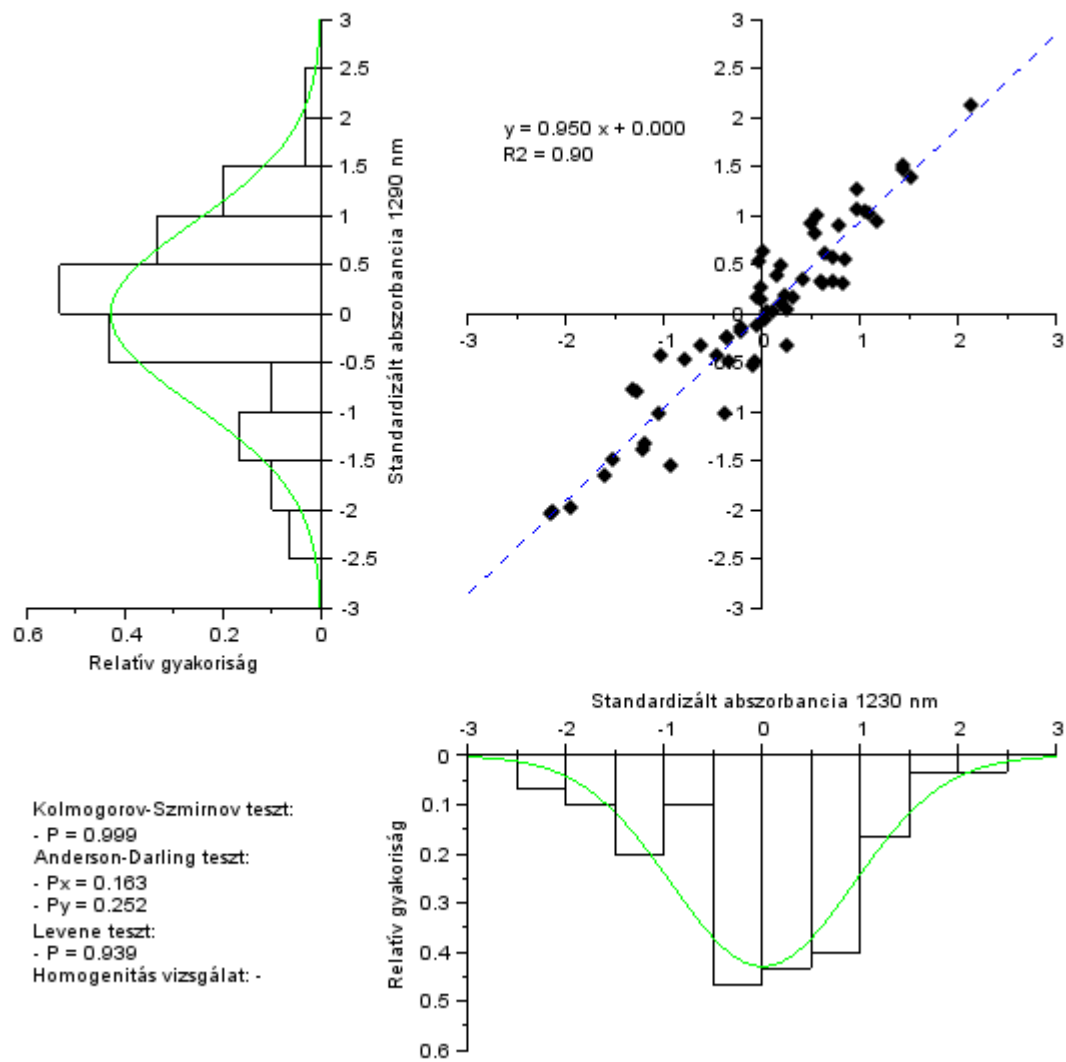
Kolmogorov-Szmirnov teszt:
 - P = 0.488
 Anderson-Darling teszt:
 - $P_x = 0.028$
 - $P_y = 0.031$
 Levene teszt:
 - P = 0.953
 Homogenitás vizsgálat: -

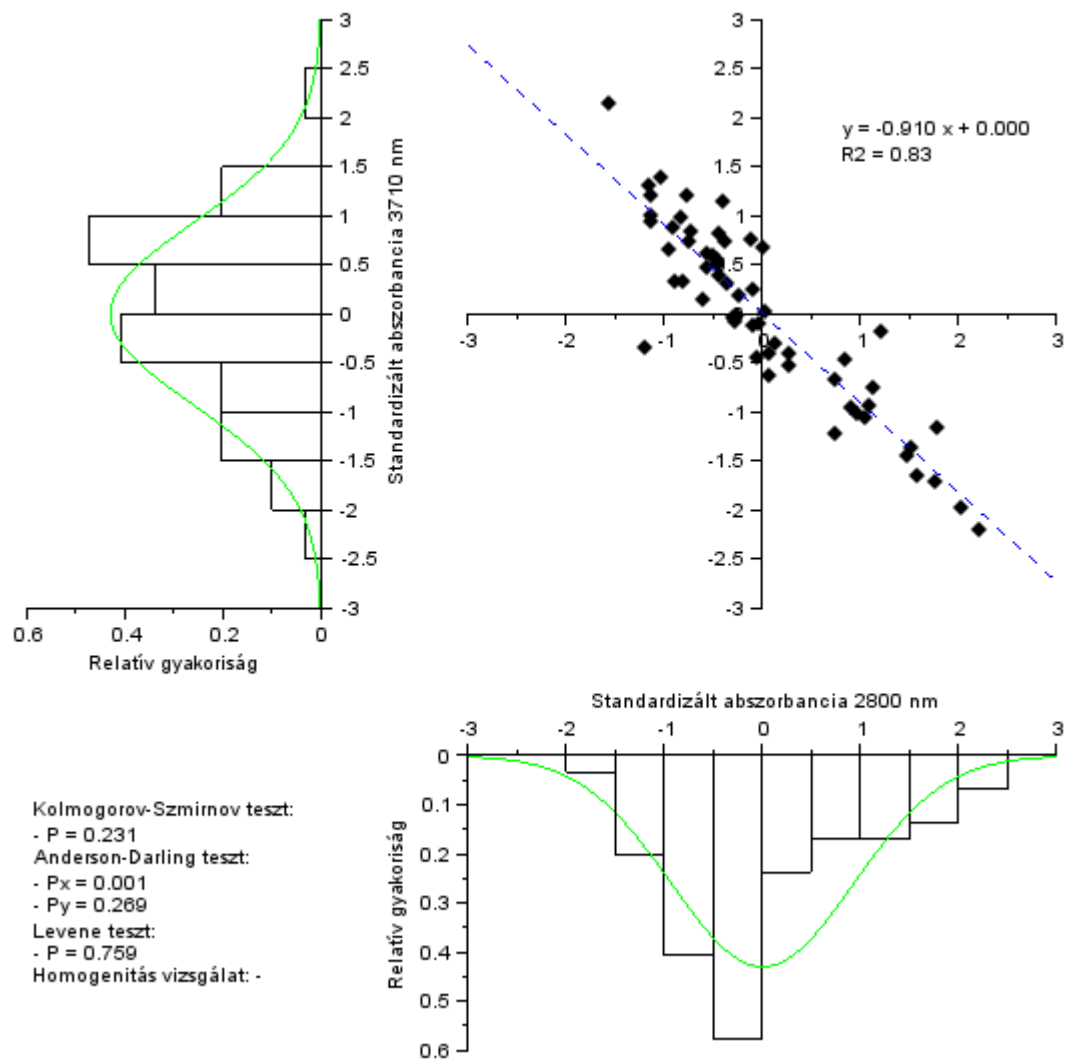


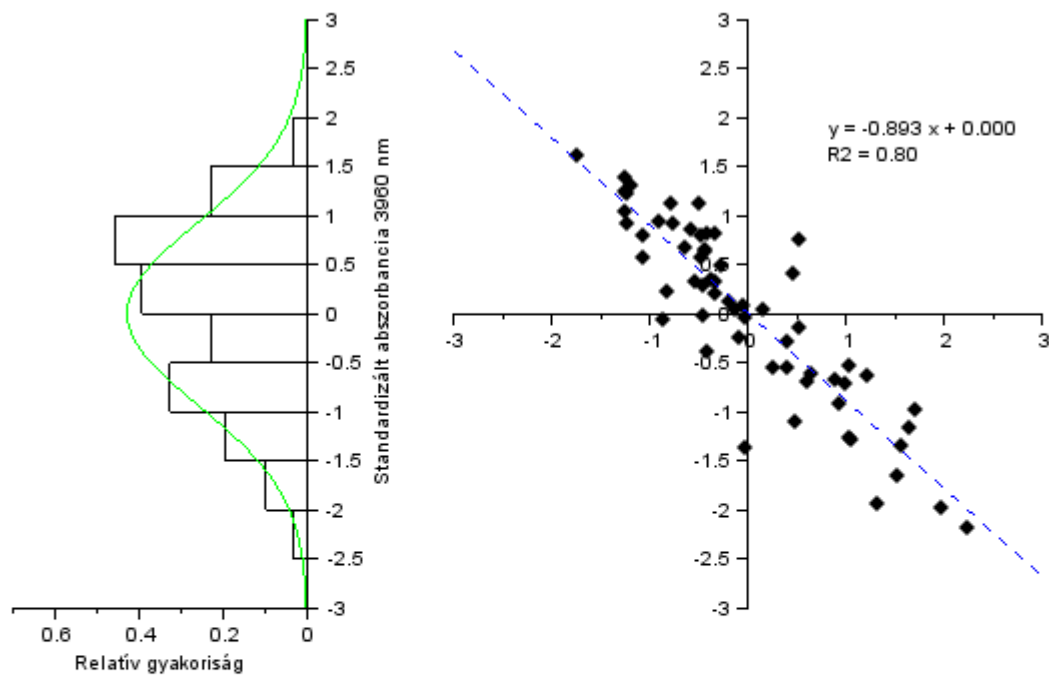




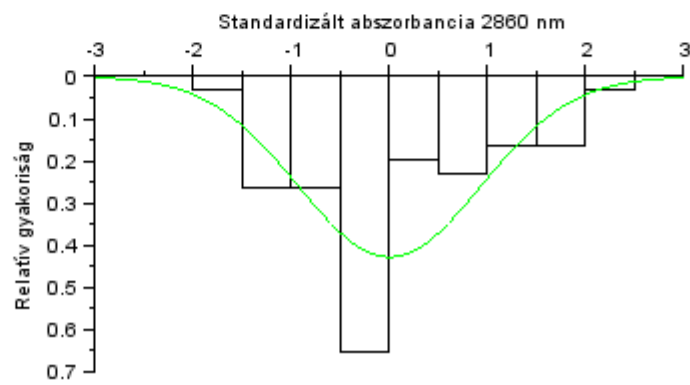


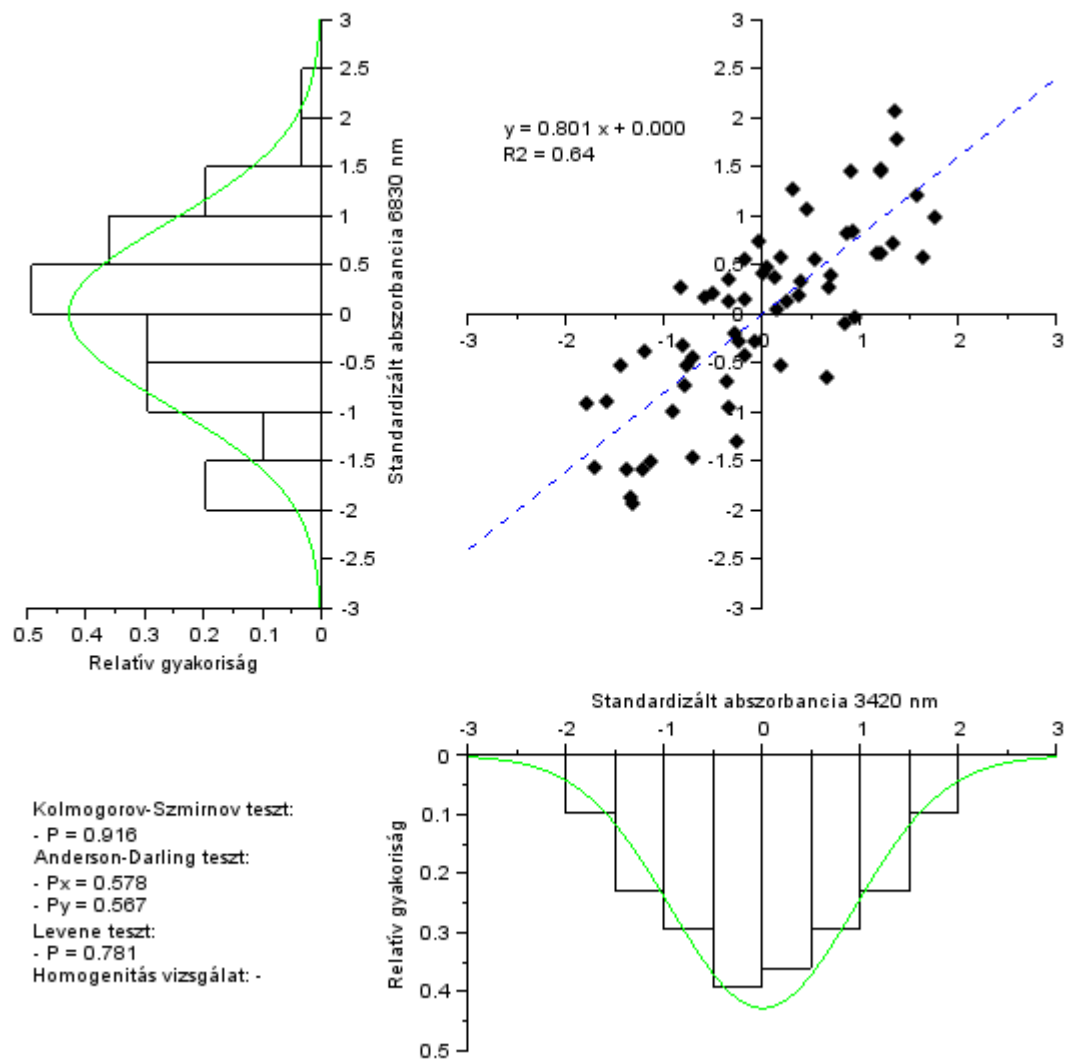


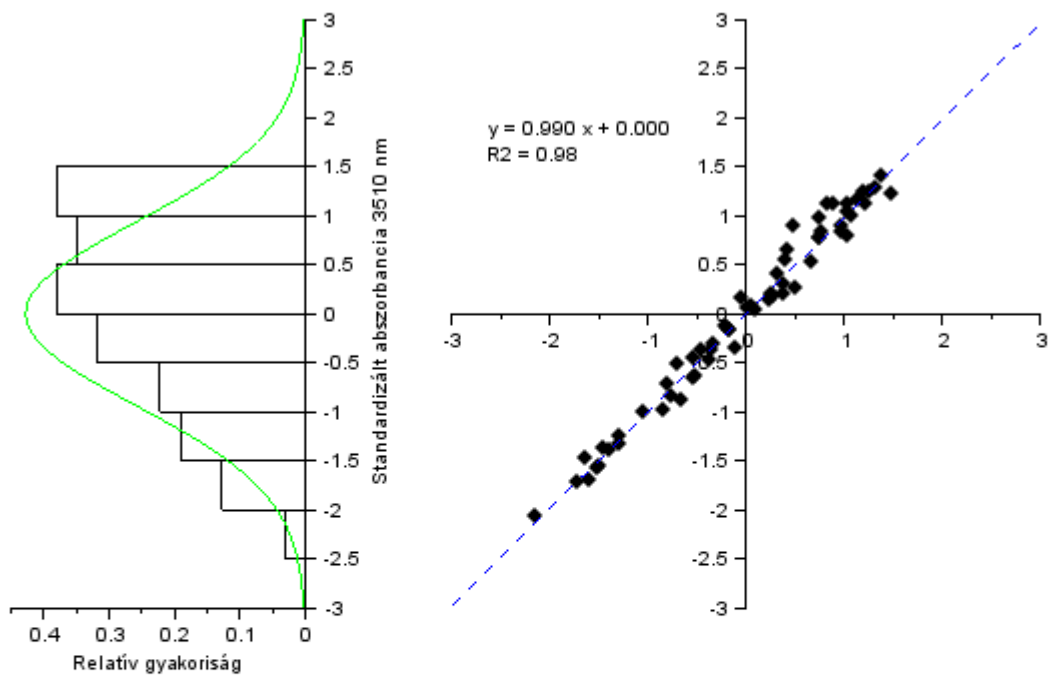




Kolmogorov-Szmirnov teszt:
 - P = 0.355
 Anderson-Darling teszt:
 - $P_x = 0.023$
 - $P_y = 0.074$
 Levene teszt:
 - P = 0.900
 Homogenitás vizsgálat: -







Kolmogorov-Szmirnov teszt:

- $P = 0.985$

Anderson-Darling teszt:

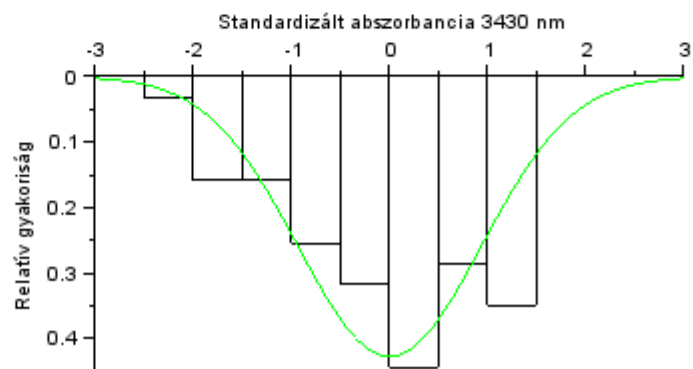
- $P_x = 0.061$

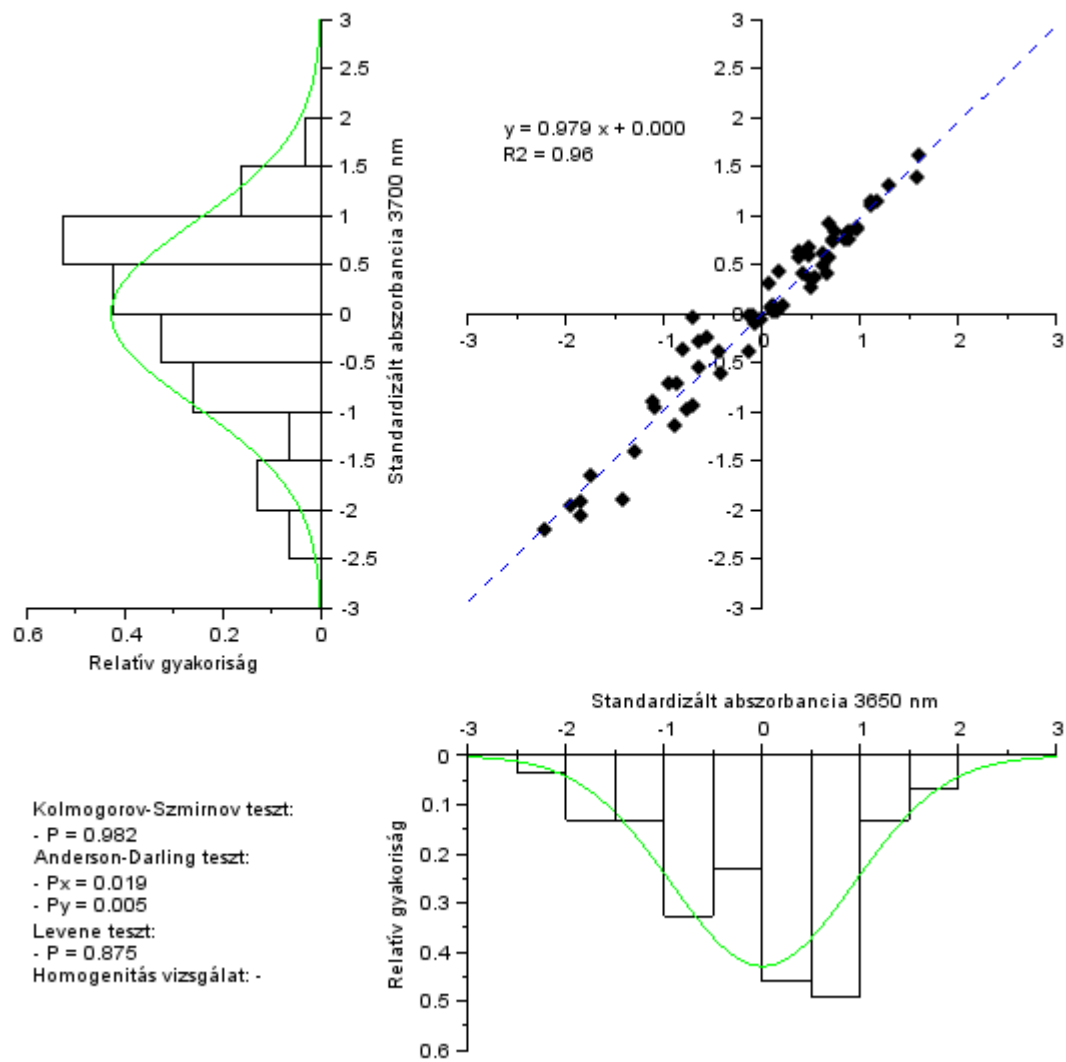
- $P_y = 0.023$

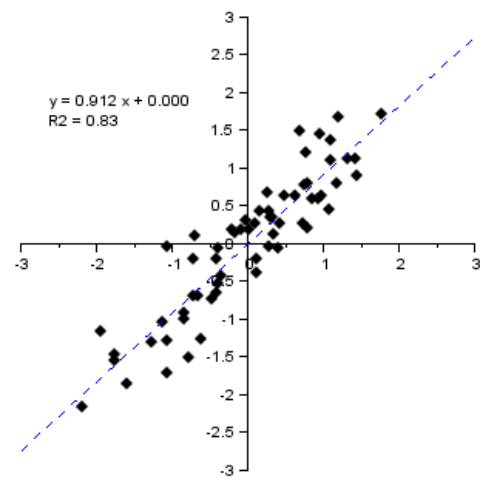
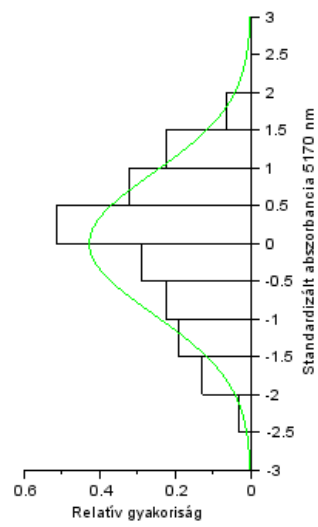
Levene teszt:

- $P = 0.999$

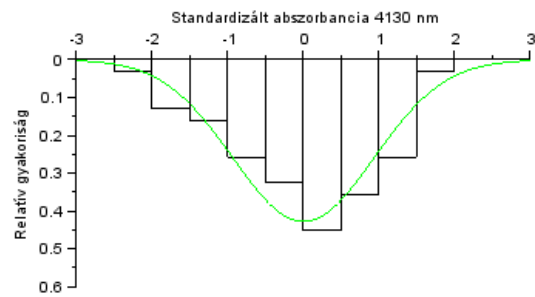
Homogenitás vizsgálat: -

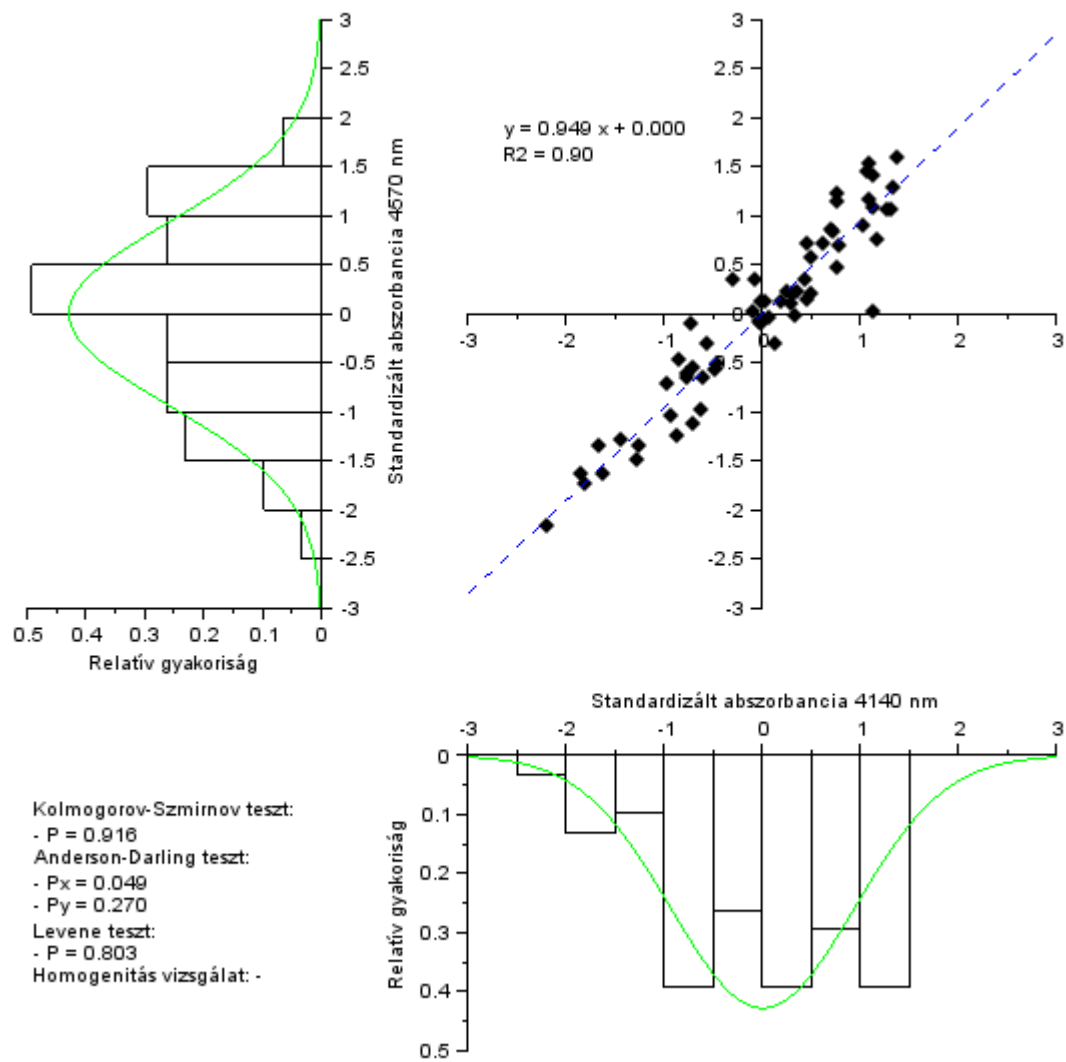


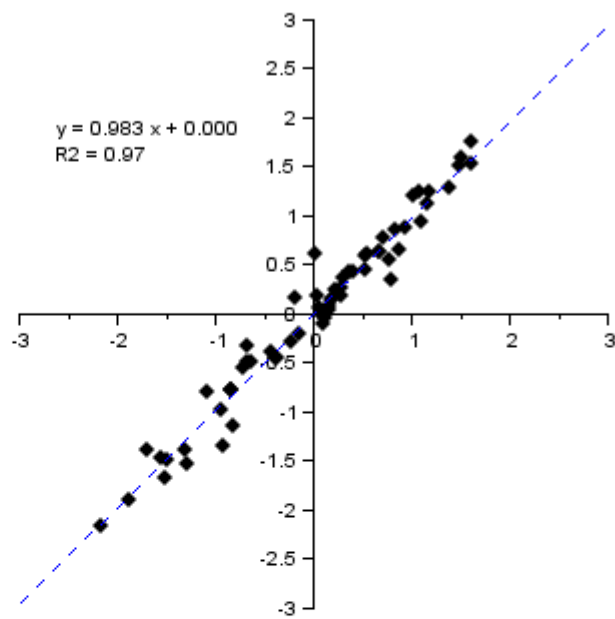
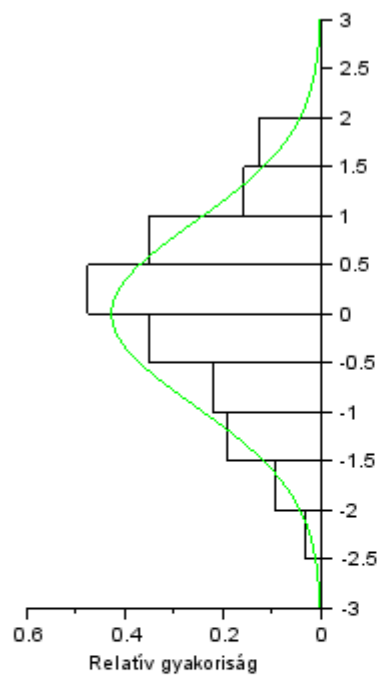




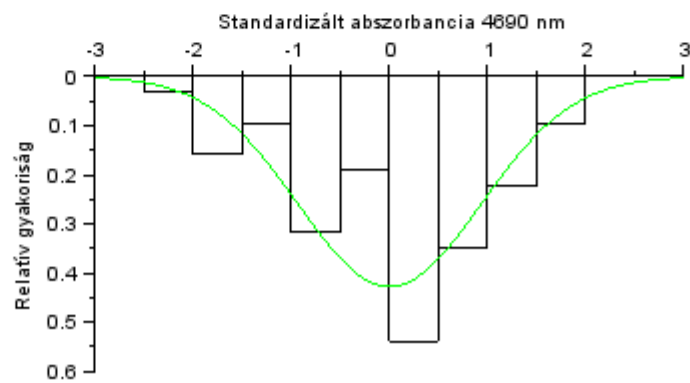
Kolmogorov-Szminov teszt:
 - P = 0.920
 Anderson-Darling teszt:
 - $P_x = 0.337$
 - $P_y = 0.147$
 Levene teszt:
 - P = 0.768
 Homogenitás vizsgálat: -

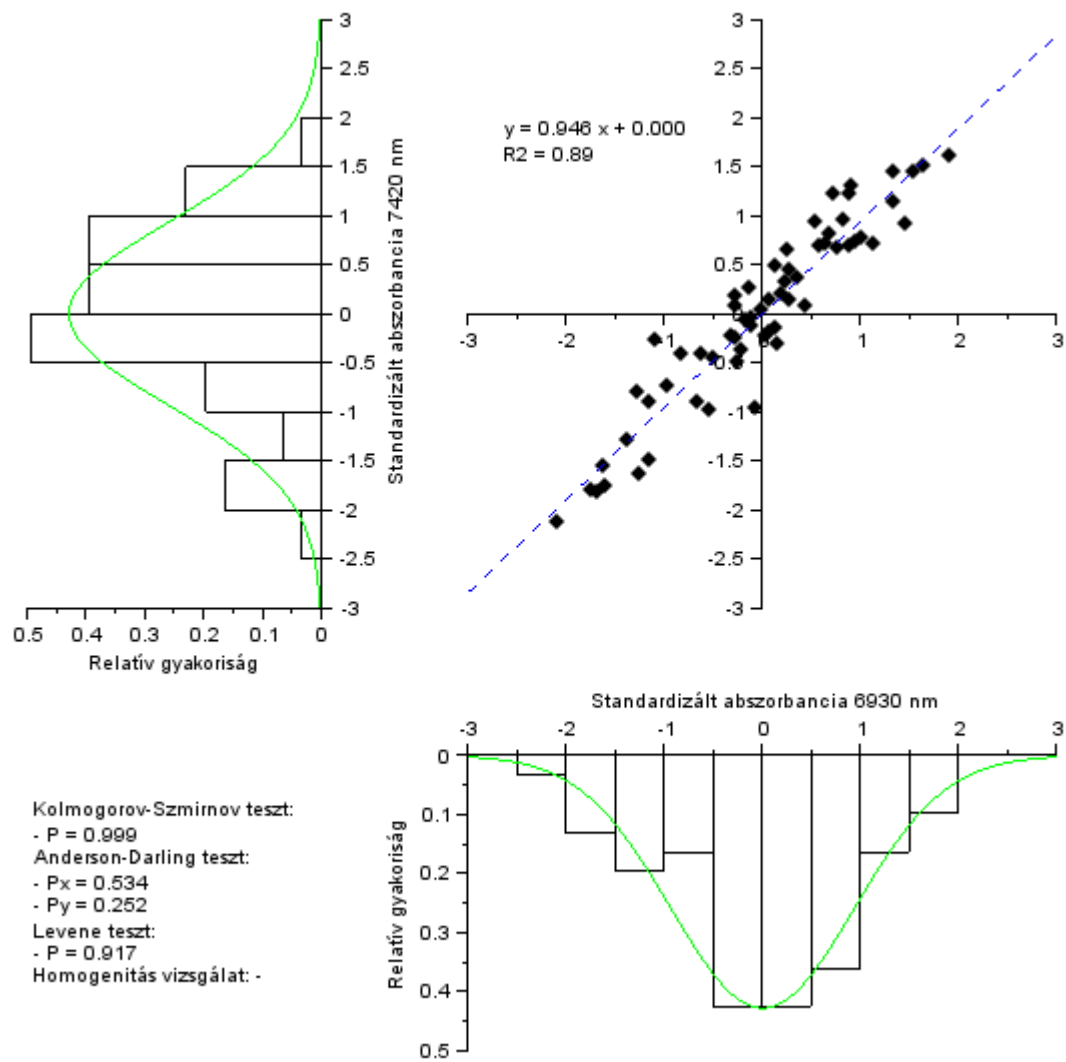


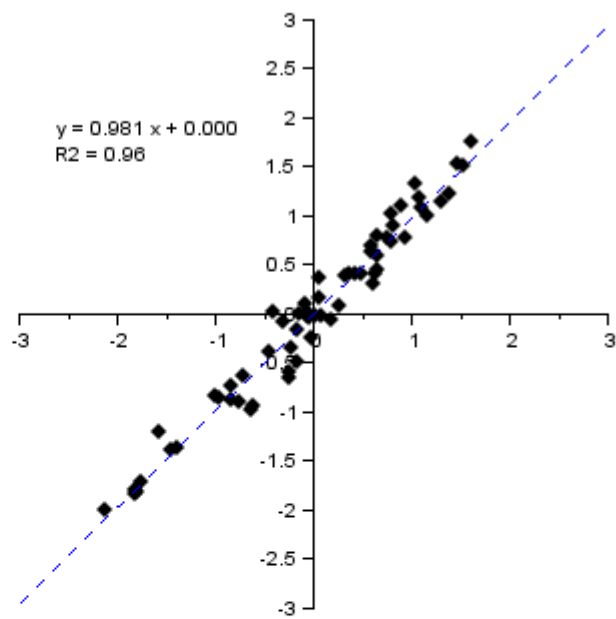
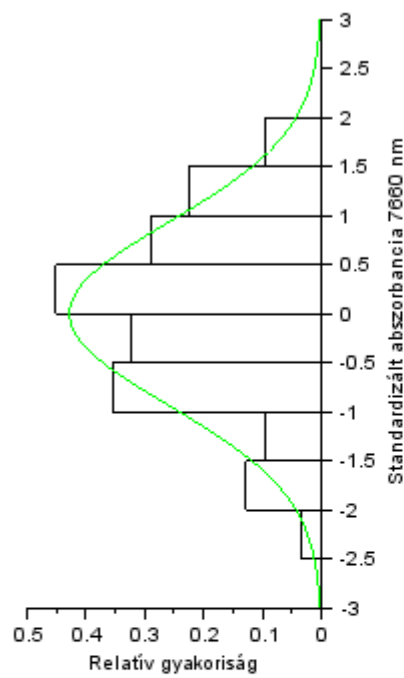




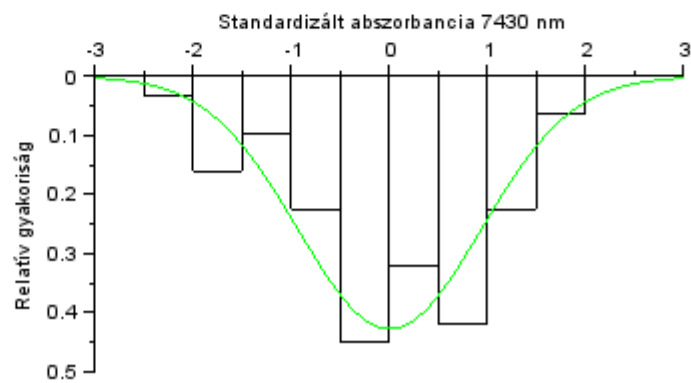
Kolmogorov-Szmirnov teszt:
- $P = 0.985$
Anderson-Darling teszt:
- $P_x = 0.291$
- $P_y = 0.338$
Levene teszt:
- $P = 0.972$
Homogenitás vizsgálat: -

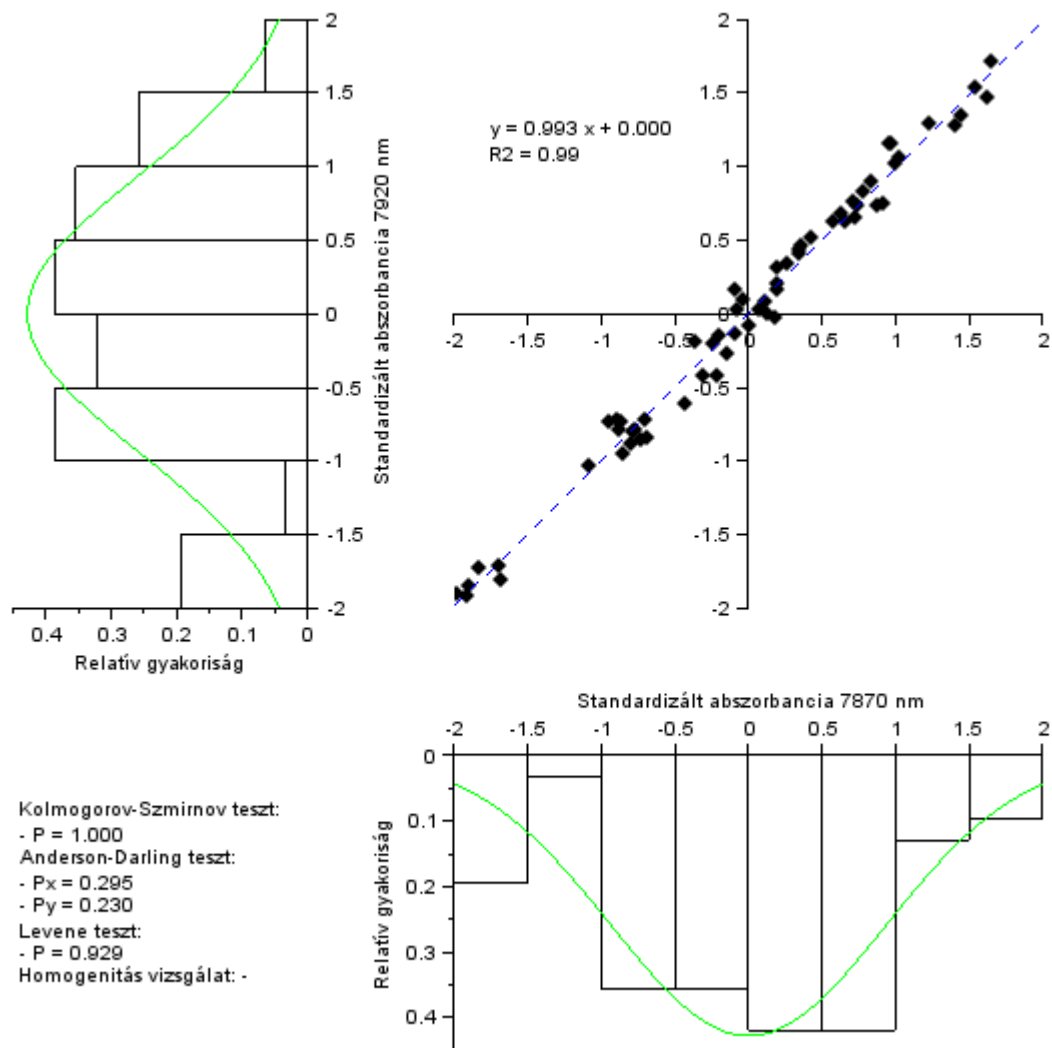


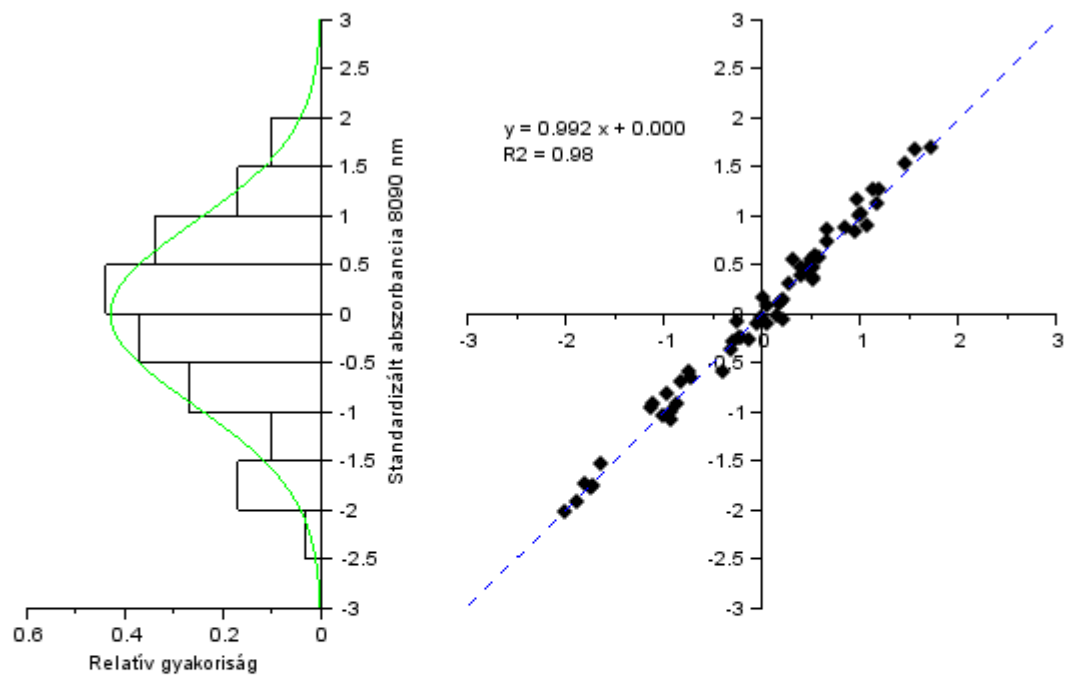




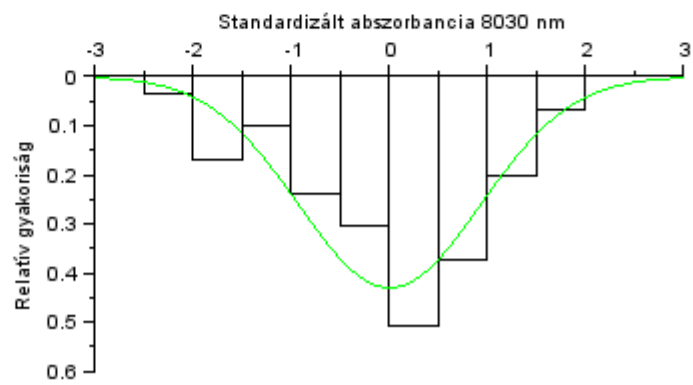
Kolmogorov-Szmirnov teszt:
- $P = 0.984$
Anderson-Darling teszt:
- $P_x = 0.138$
- $P_y = 0.300$
Levene teszt:
- $P = 0.966$
Homogenitás vizsgálat: -

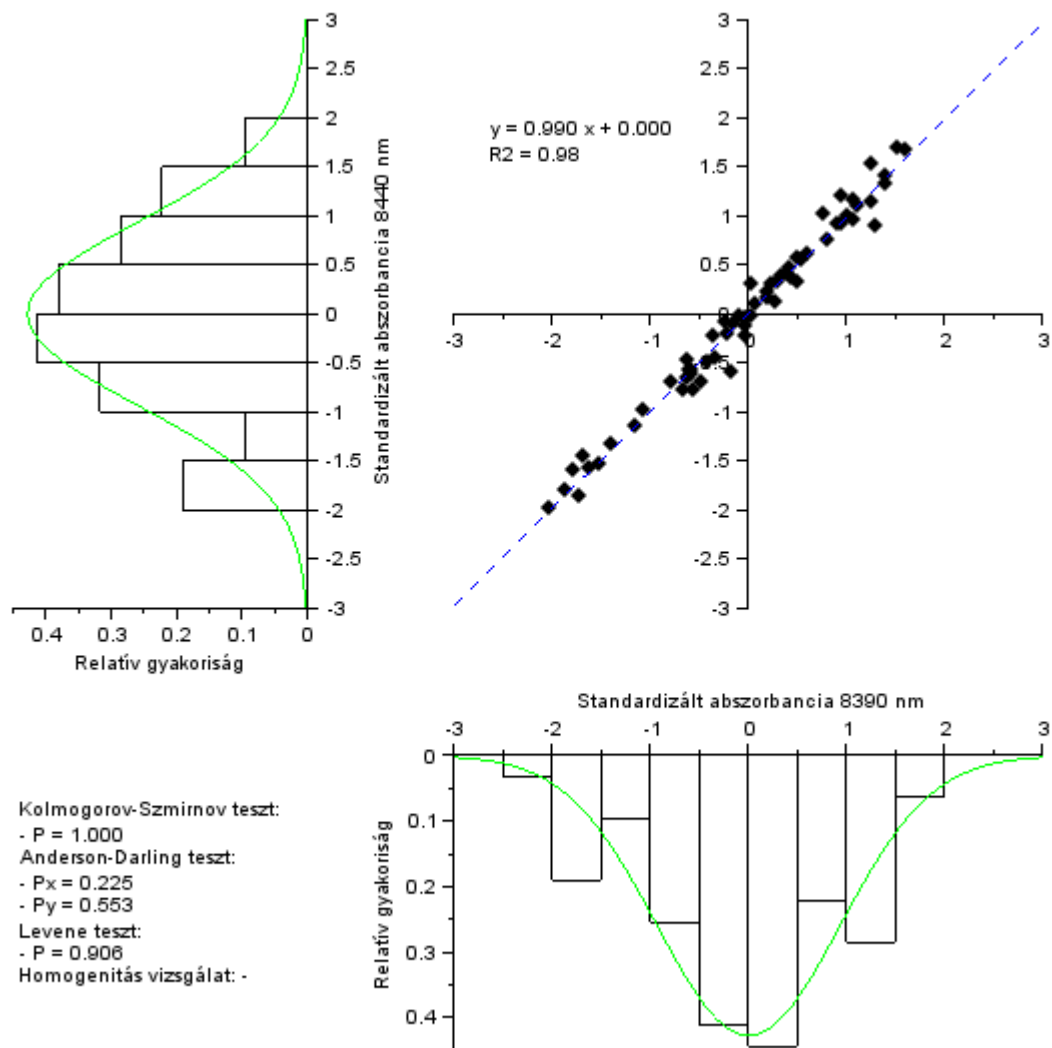




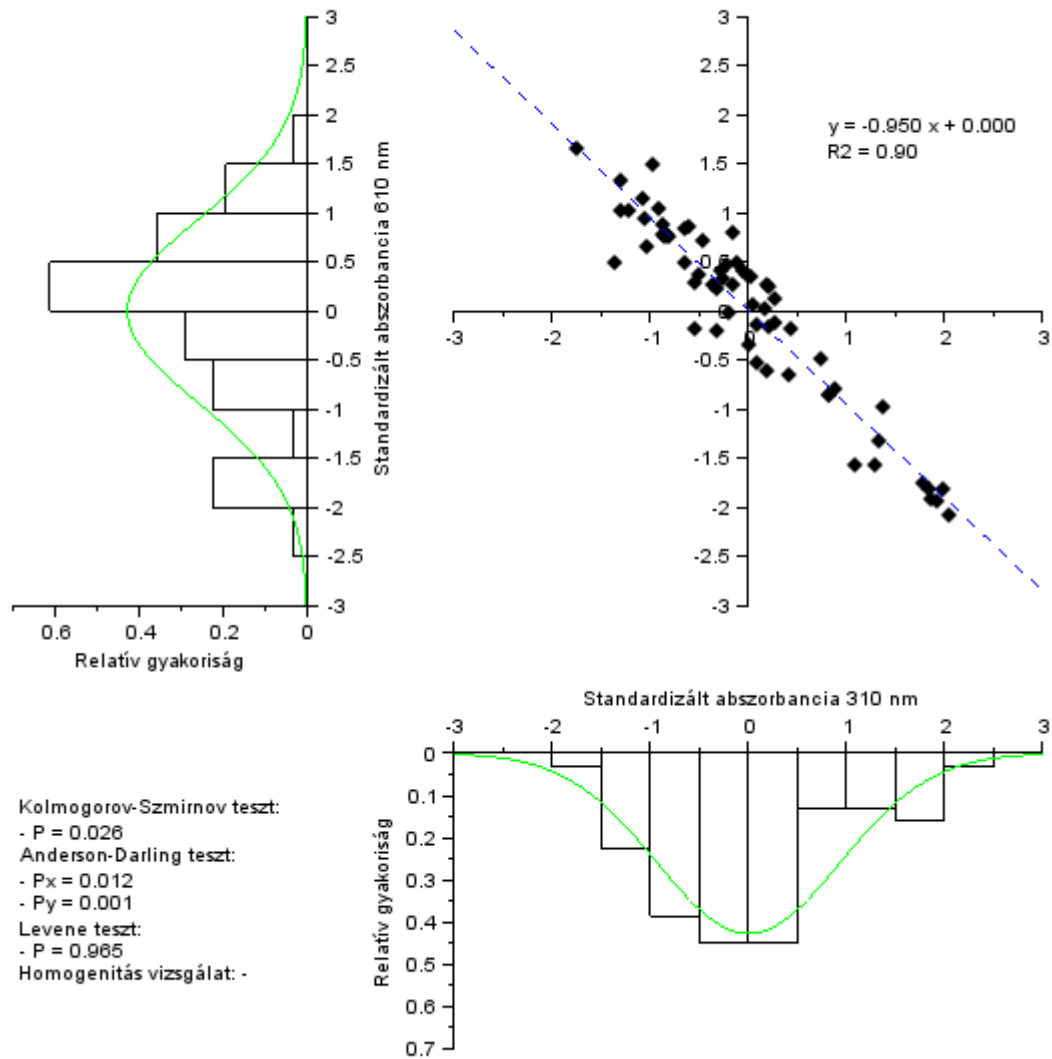


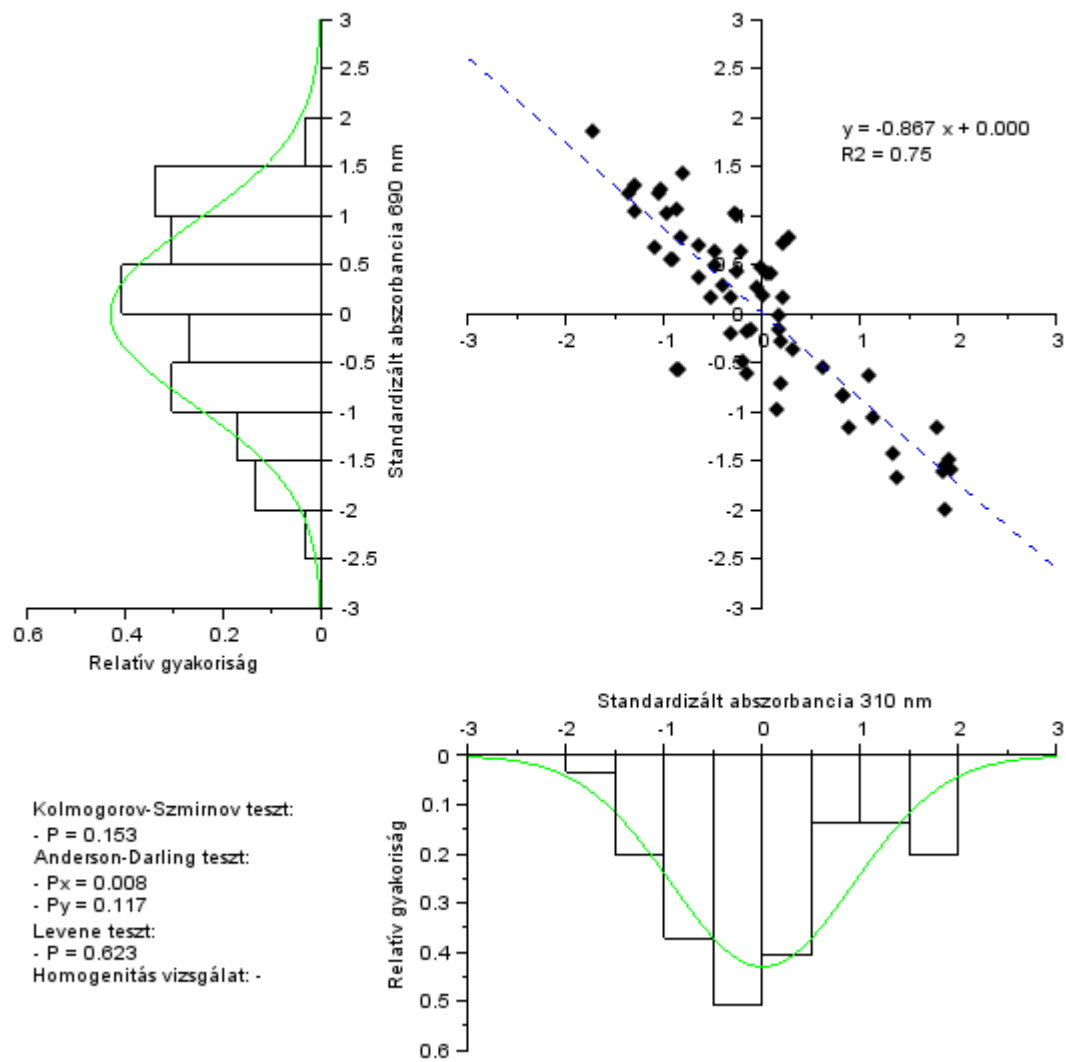
Kolmogorov-Szmirnov teszt:
- $P = 0.979$
Anderson-Darling teszt:
- $P_x = 0.077$
- $P_y = 0.321$
Levene teszt:
- $P = 0.968$
Homogenitás vizsgálat: -

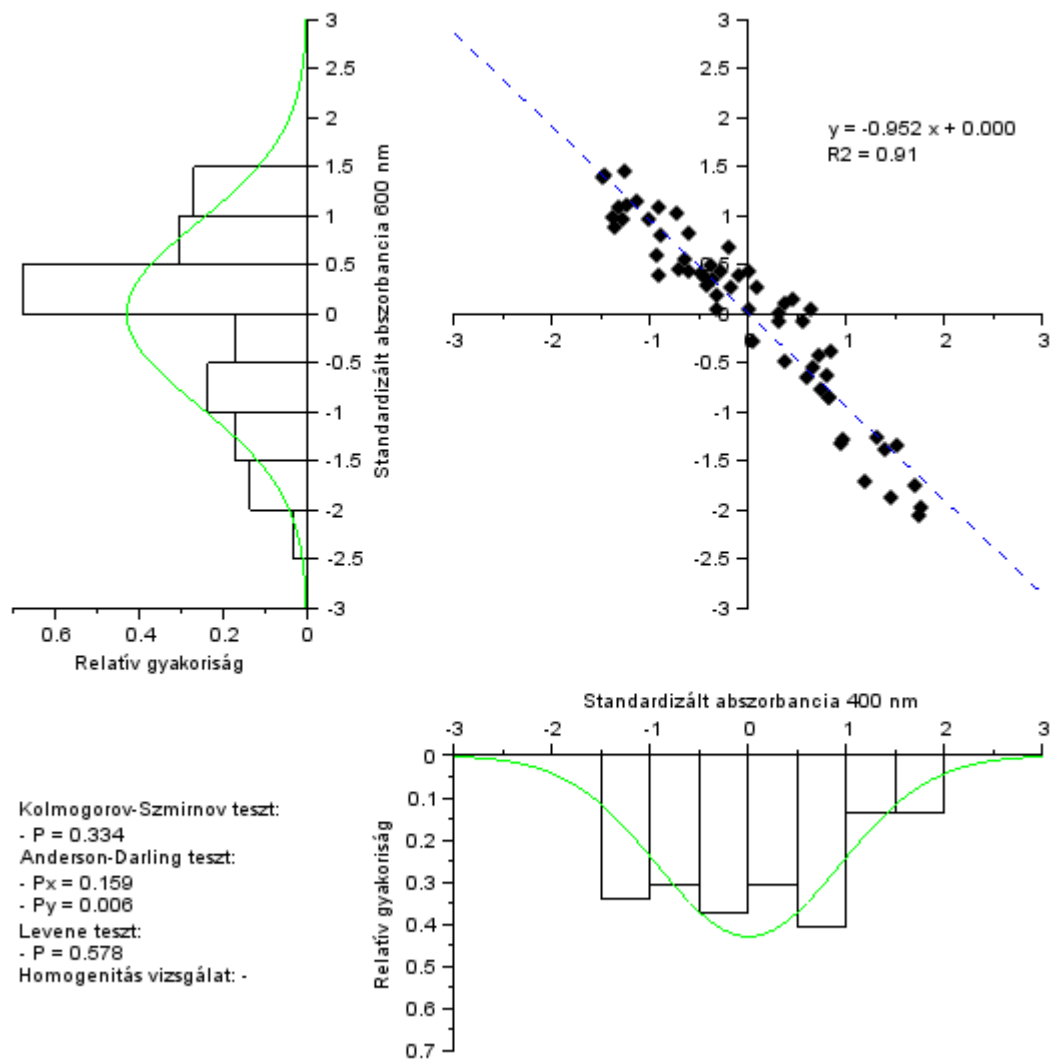


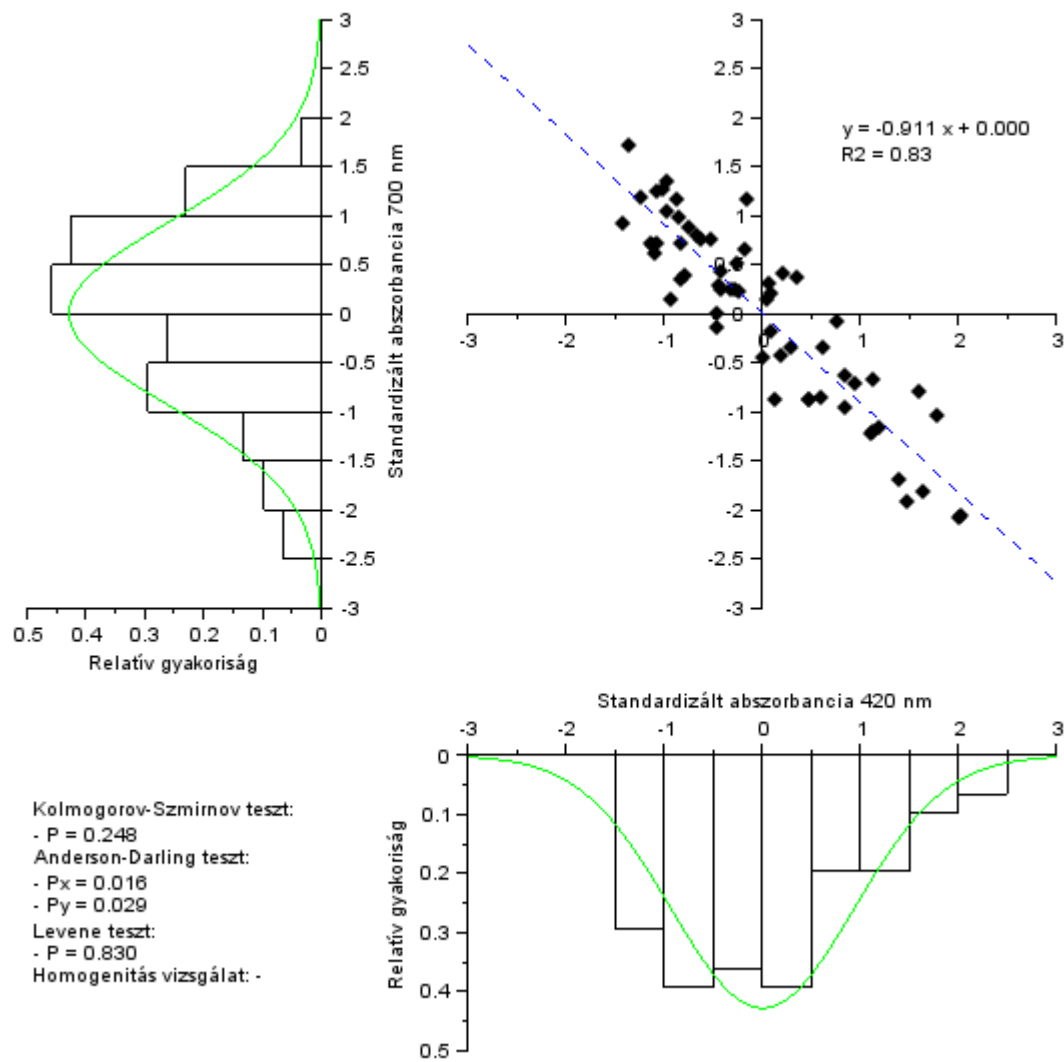


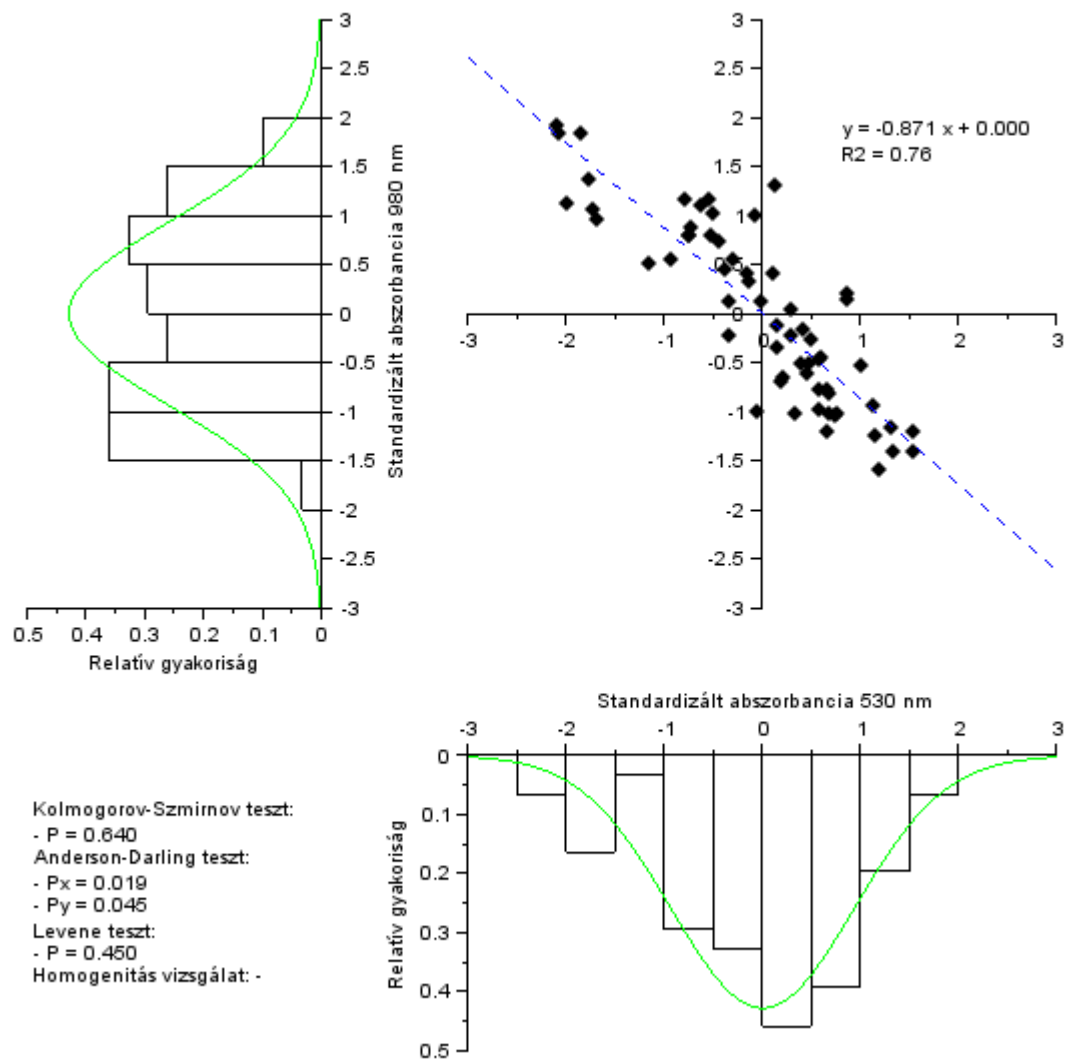
12.1.4 Kontroll bükk (Bko)

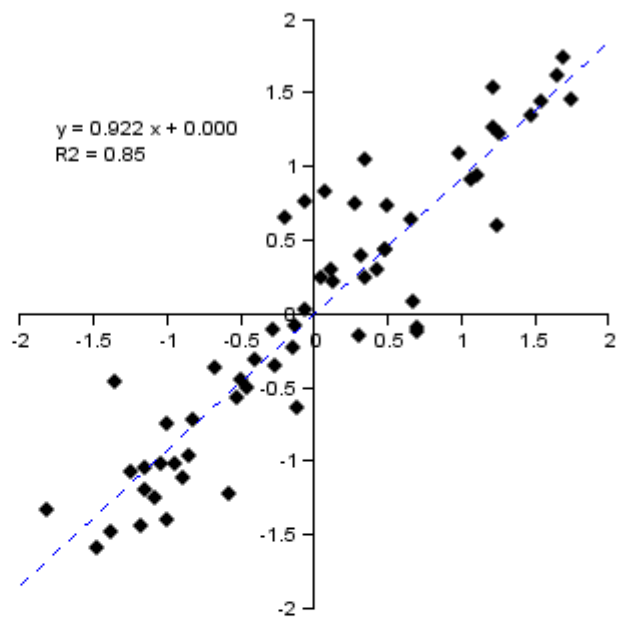
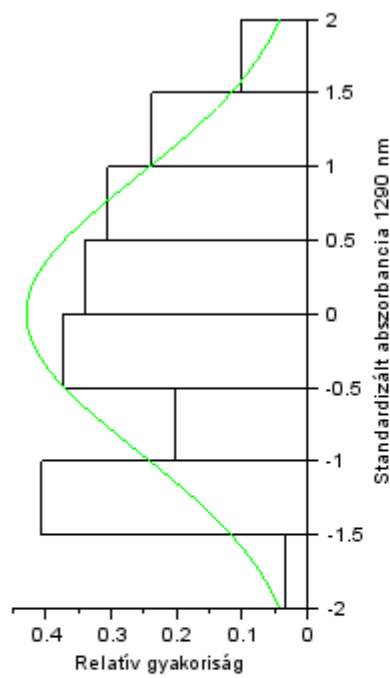




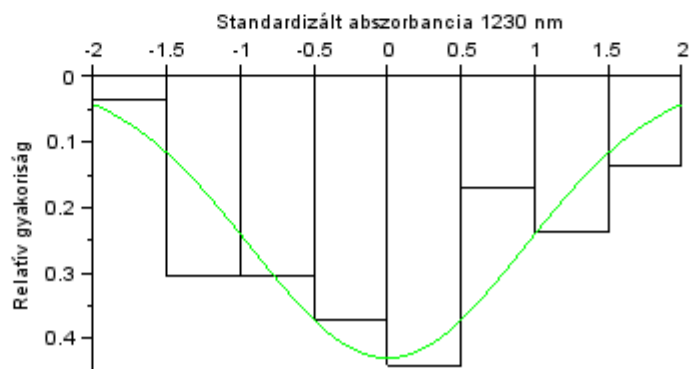


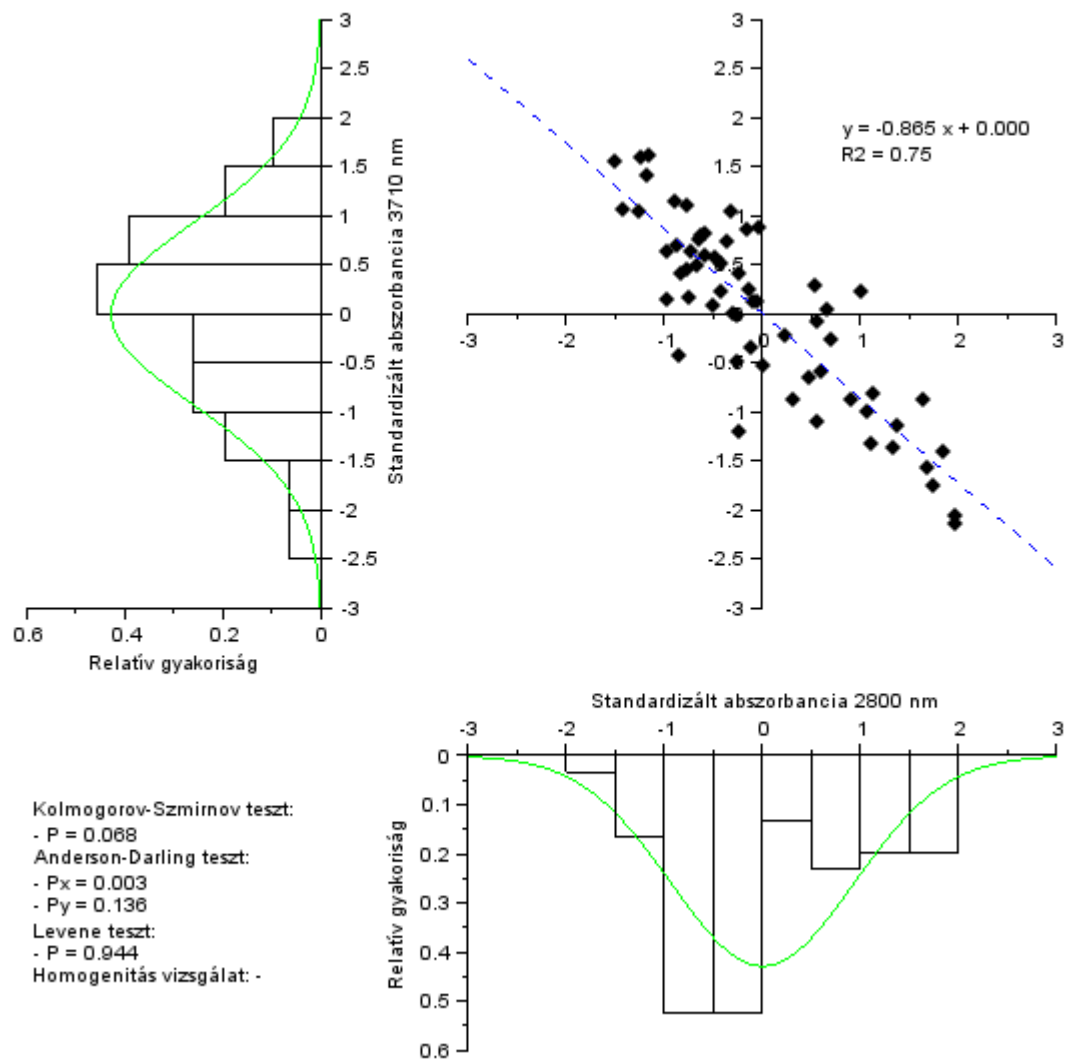


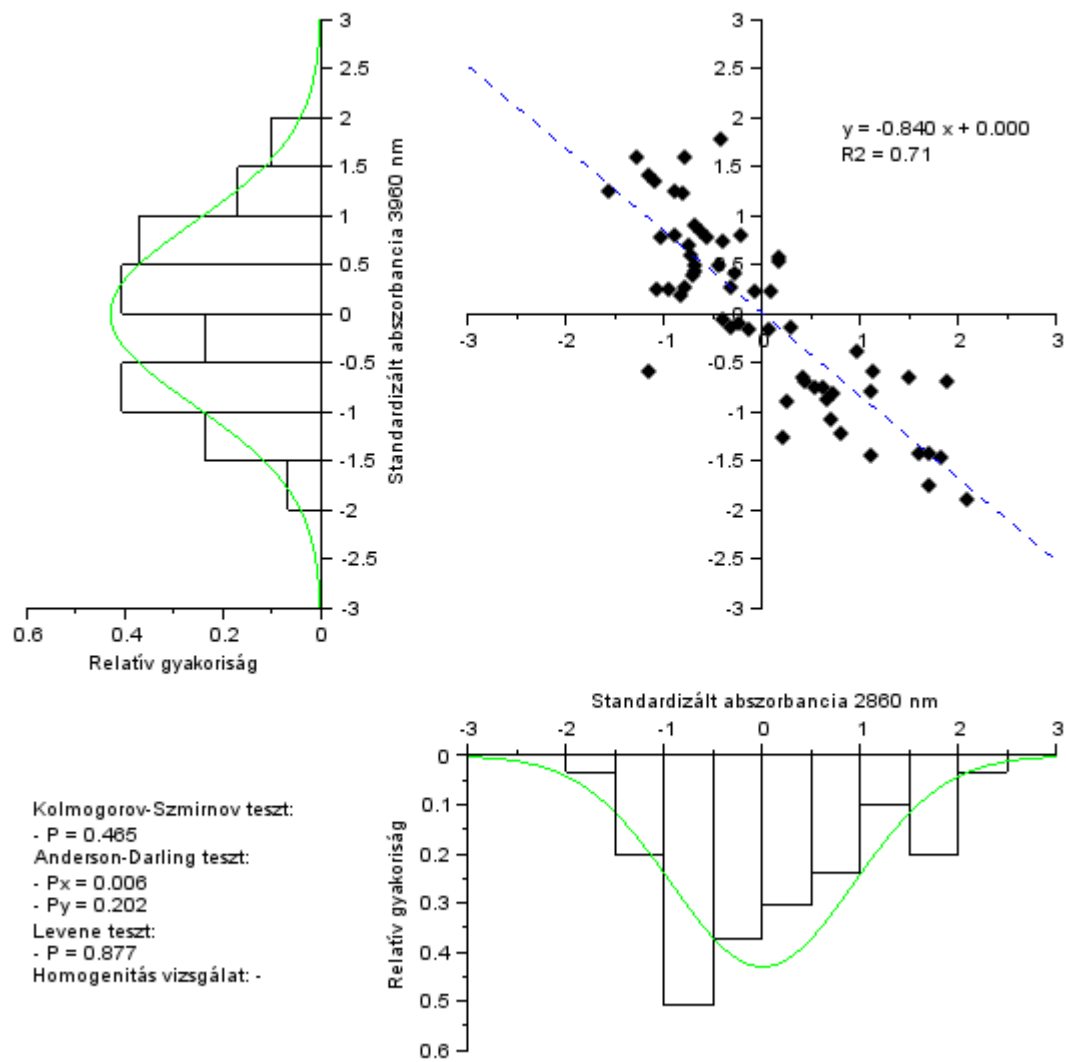


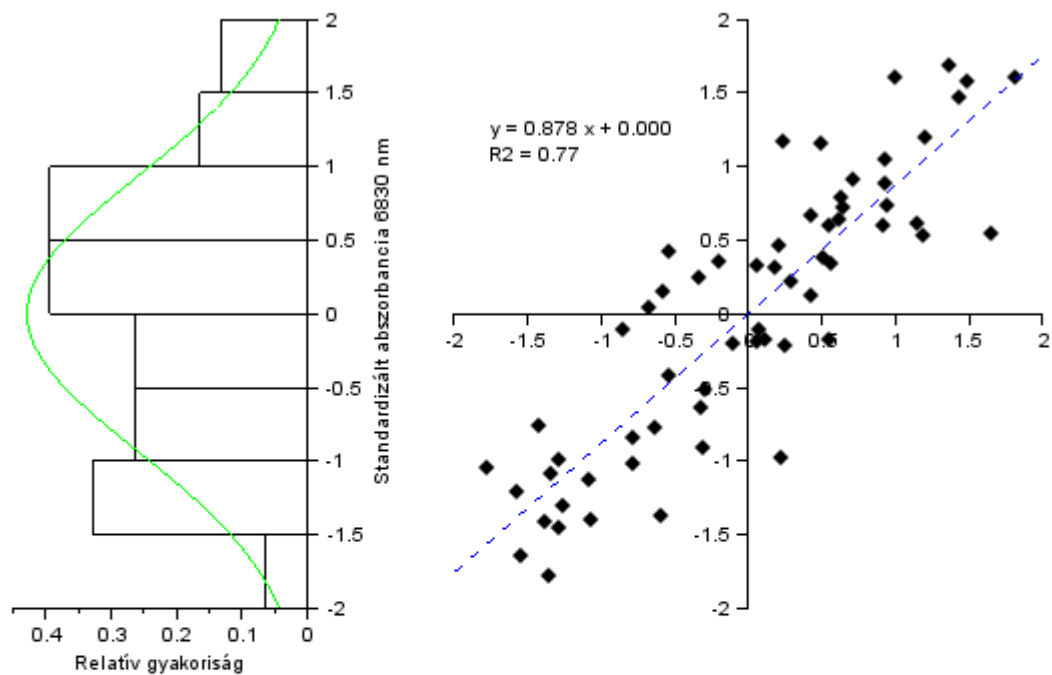


Kolmogorov-Szmirnov teszt:
 - $P = 0.999$
 Anderson-Darling teszt:
 - $P_x = 0.314$
 - $P_y = 0.242$
 Levene teszt:
 - $P = 0.900$
 Homogenitás vizsgálat: -









Kolmogorov-Szmirnov teszt:

- $P = 0.999$

Anderson-Darling teszt:

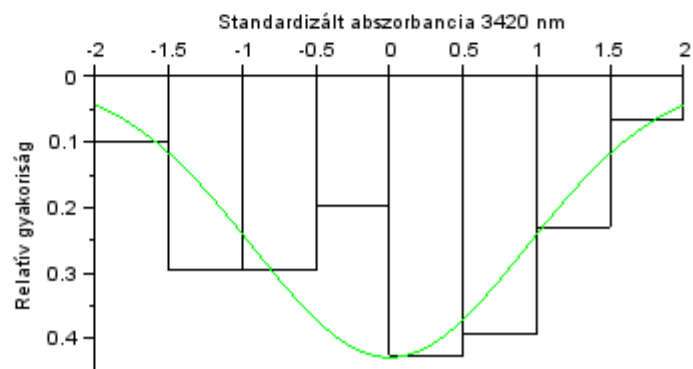
- $P_x = 0.212$

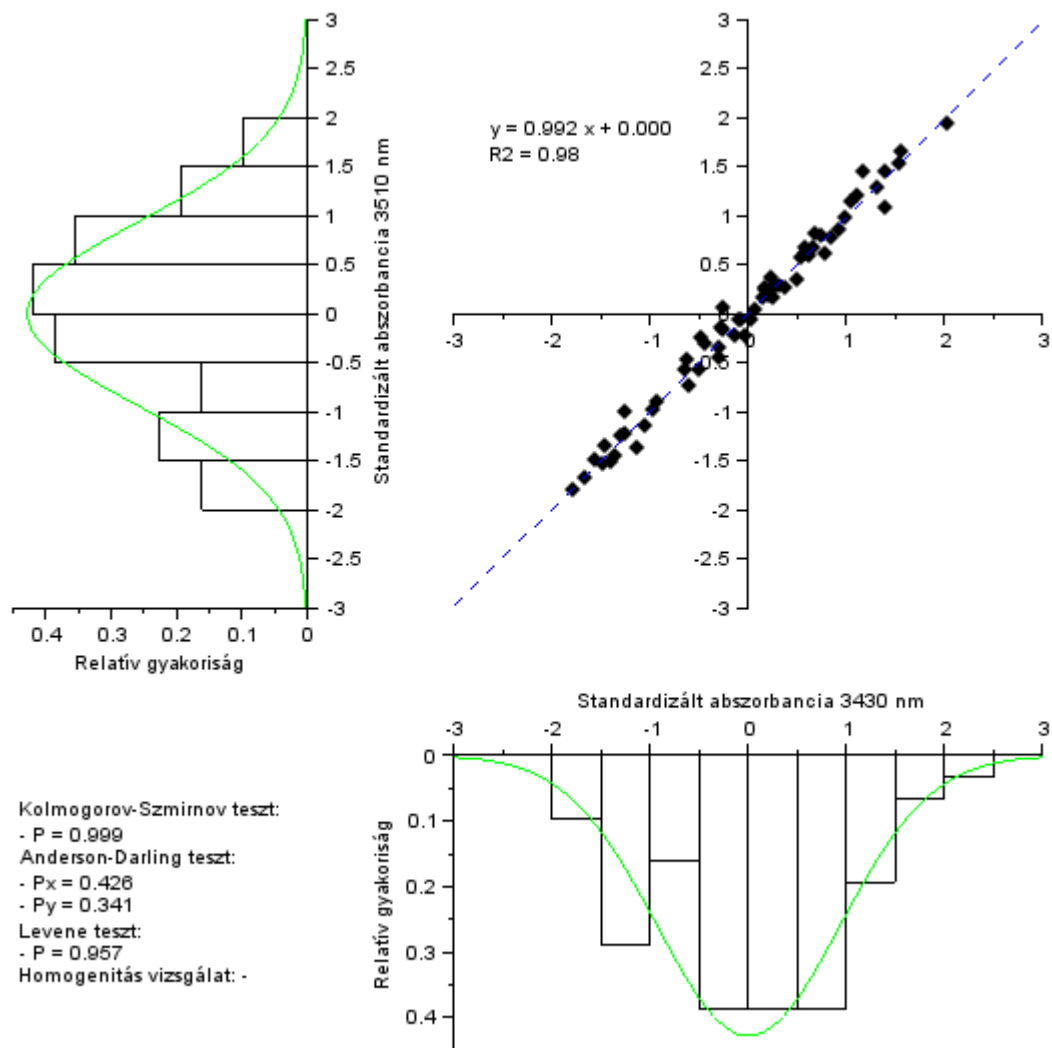
- $P_y = 0.089$

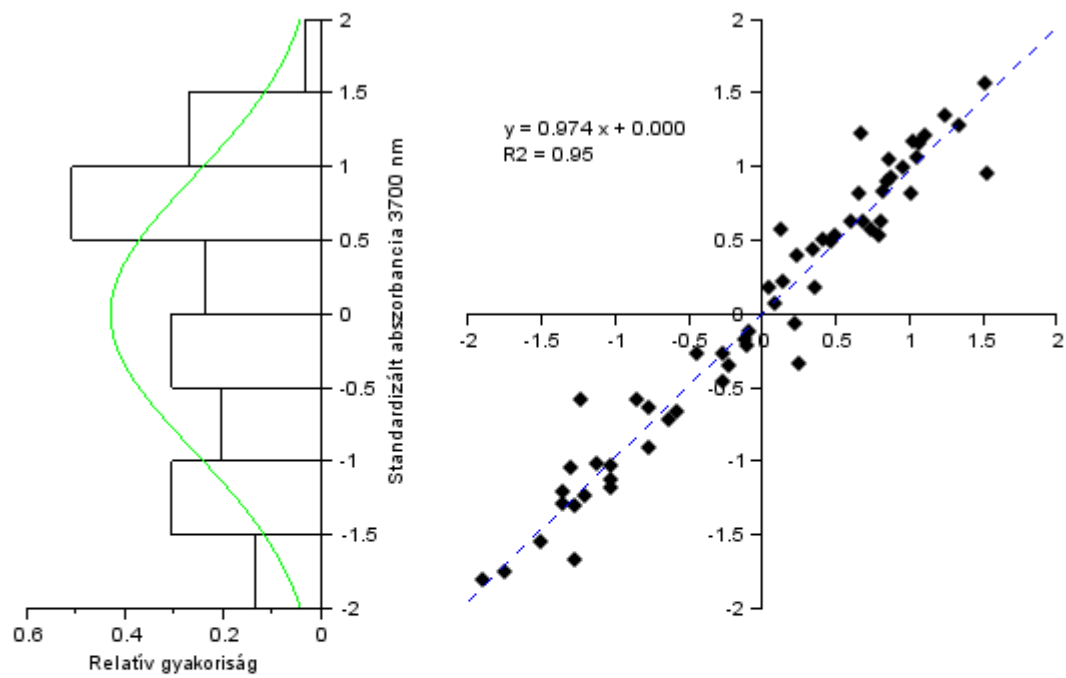
Levene teszt:

- $P = 0.979$

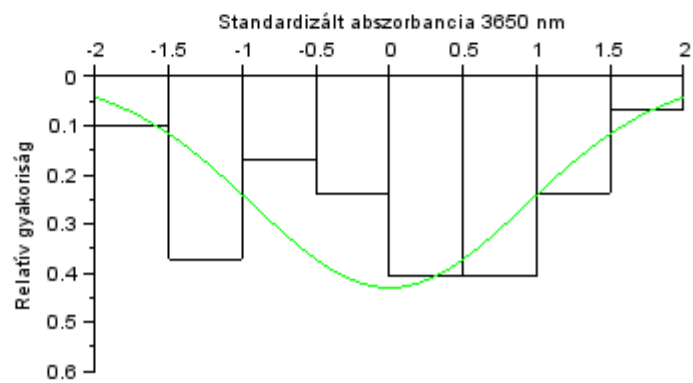
Homogenitás vizsgálat: -

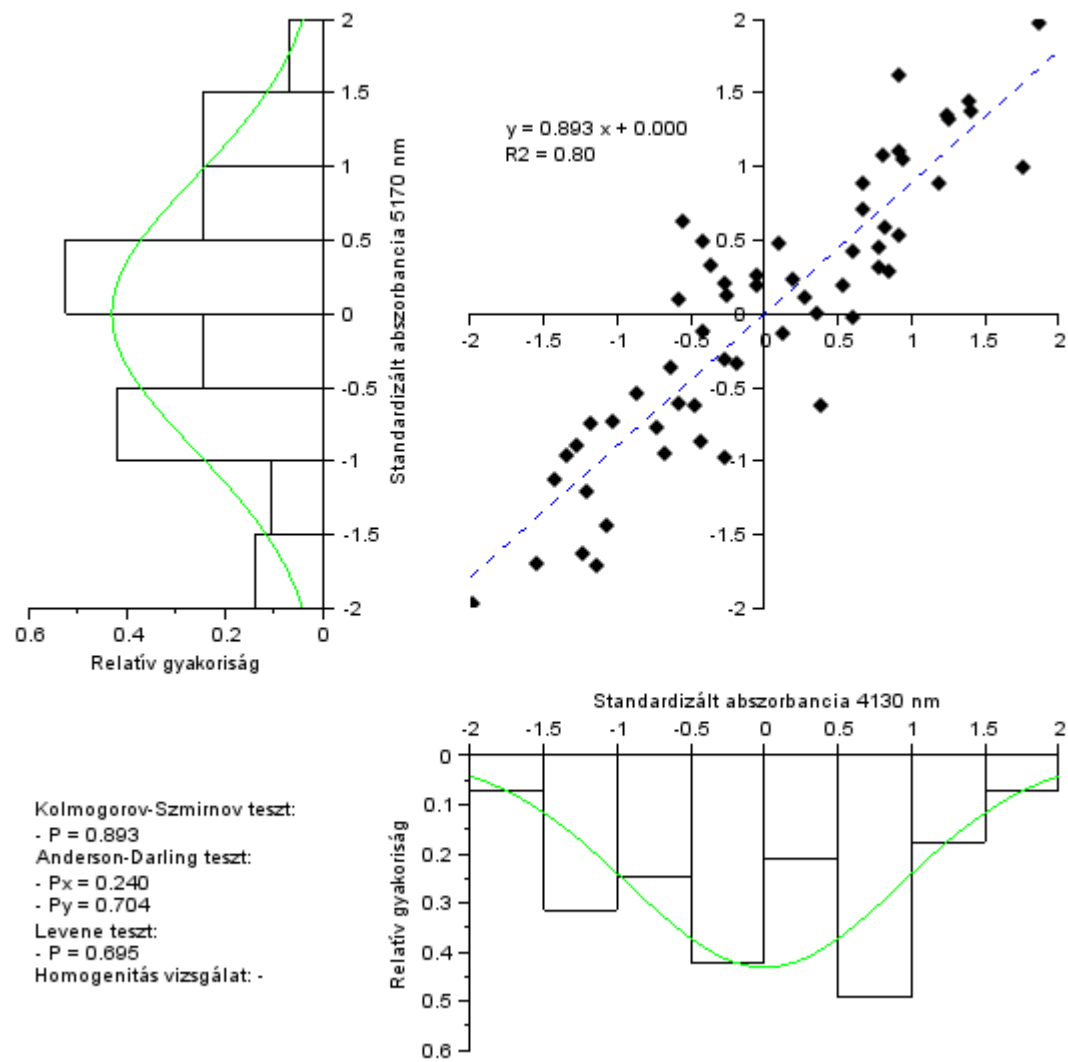


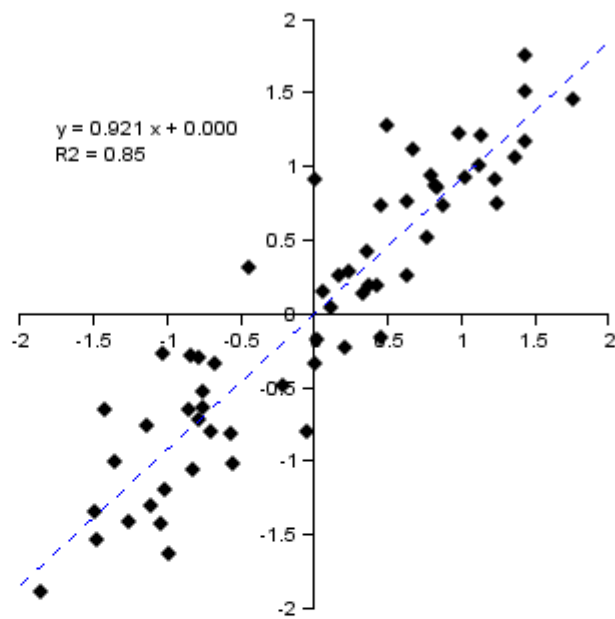
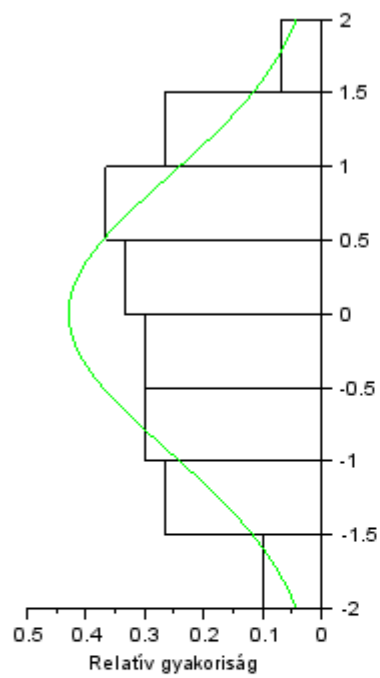




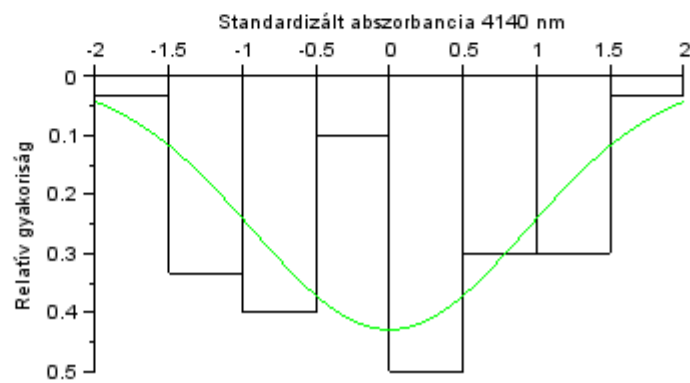
Kolmogorov-Szmirnov teszt:
- $P = 0.999$
Anderson-Darling teszt:
- $P_x = 0.008$
- $P_y = 0.018$
Levene teszt:
- $P = 0.867$
Homogenitás vizsgálat: -

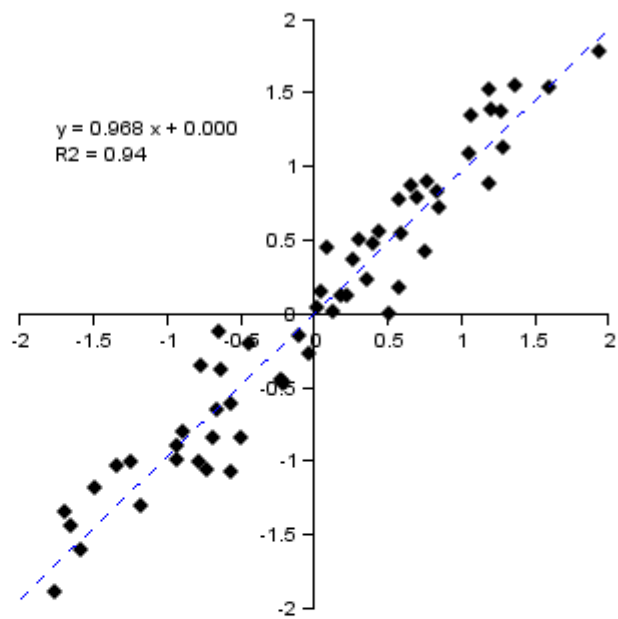
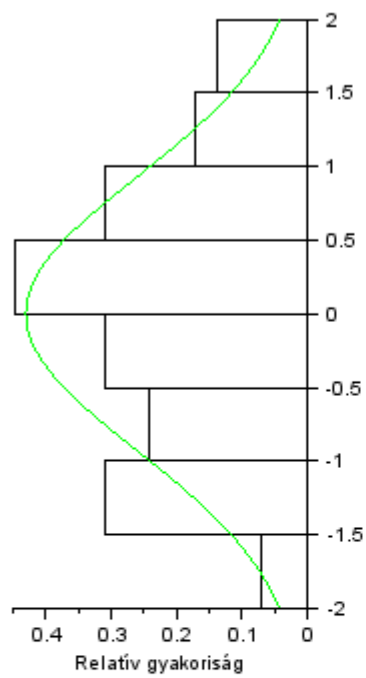




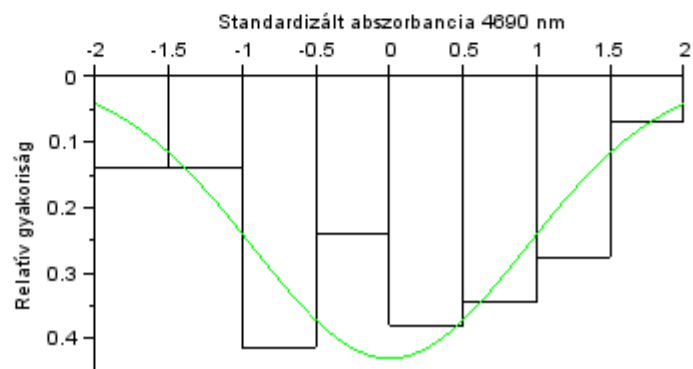


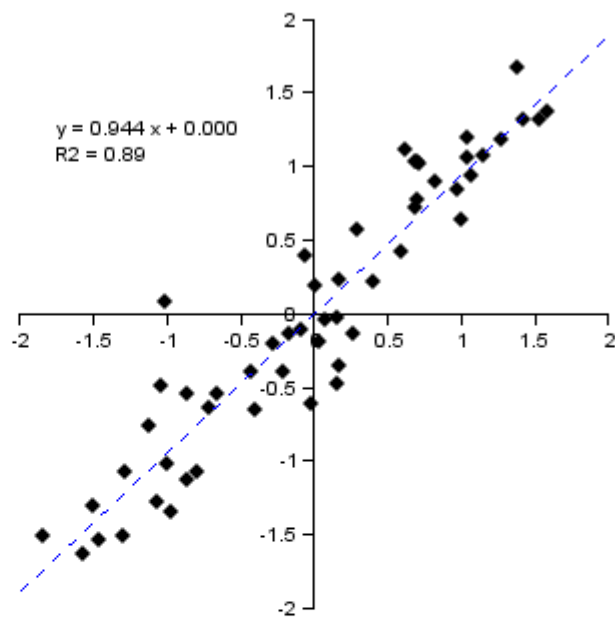
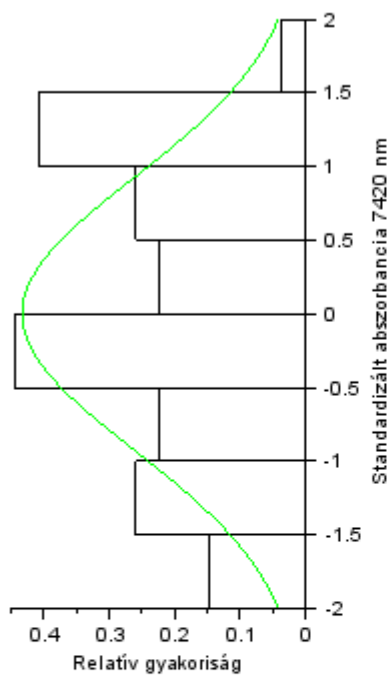
Kolmogorov-Szmirnov teszt:
 - $P = 0.981$
 Anderson-Darling teszt:
 - $P_x = 0.038$
 - $P_y = 0.118$
 Levene teszt:
 - $P = 0.996$
 Homogenitás vizsgálat: -



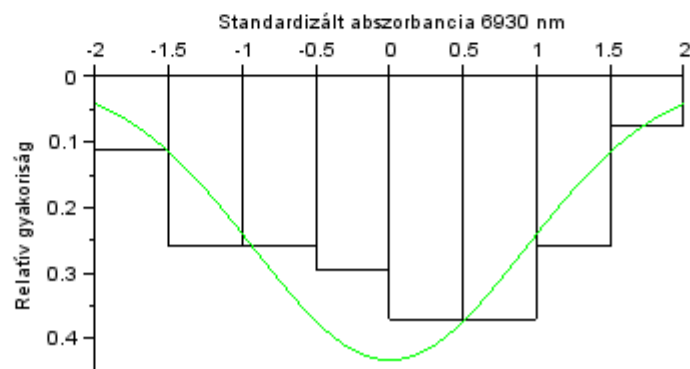


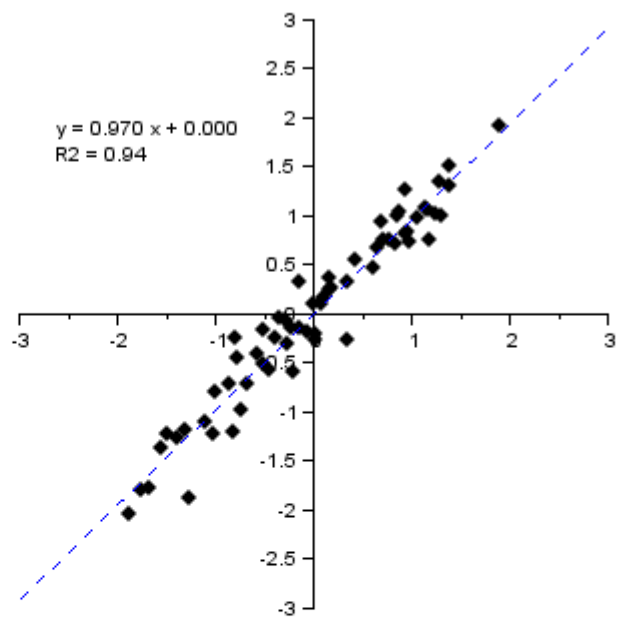
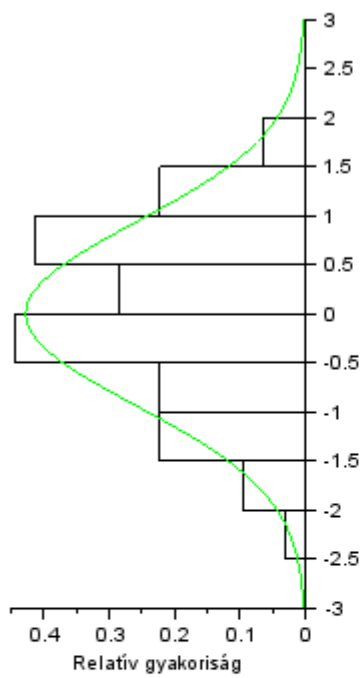
Kolmogorov-Szmirnov teszt:
 - $P = 0.977$
 Anderson-Darling teszt:
 - $P_x = 0.498$
 - $P_y = 0.409$
 Levene teszt:
 - $P = 0.968$
 Homogenitás vizsgálat: -



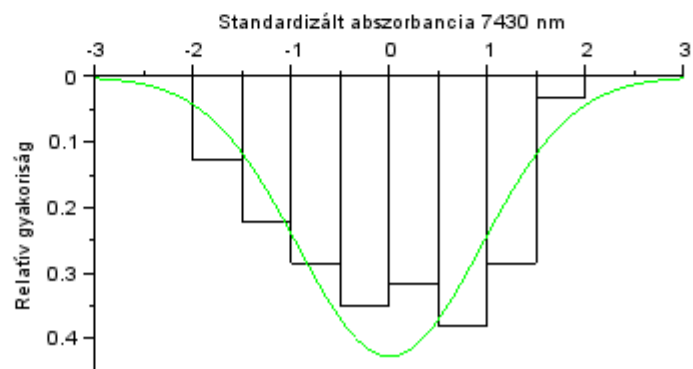


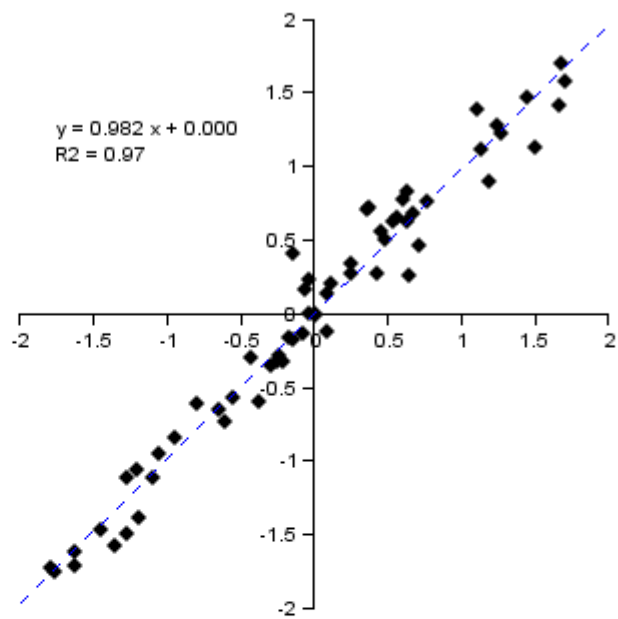
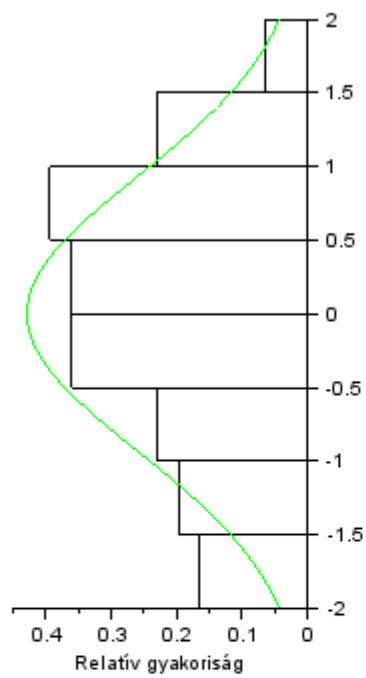
Kolmogorov-Szmirnov teszt:
 - P = 0.968
 Anderson-Darling teszt:
 - P_x = 0.170
 - P_y = 0.065
 Levene teszt:
 - P = 0.877
 Homogenitás vizsgálat: -



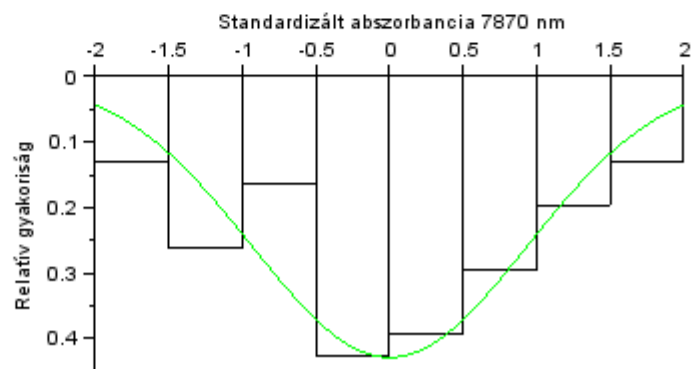


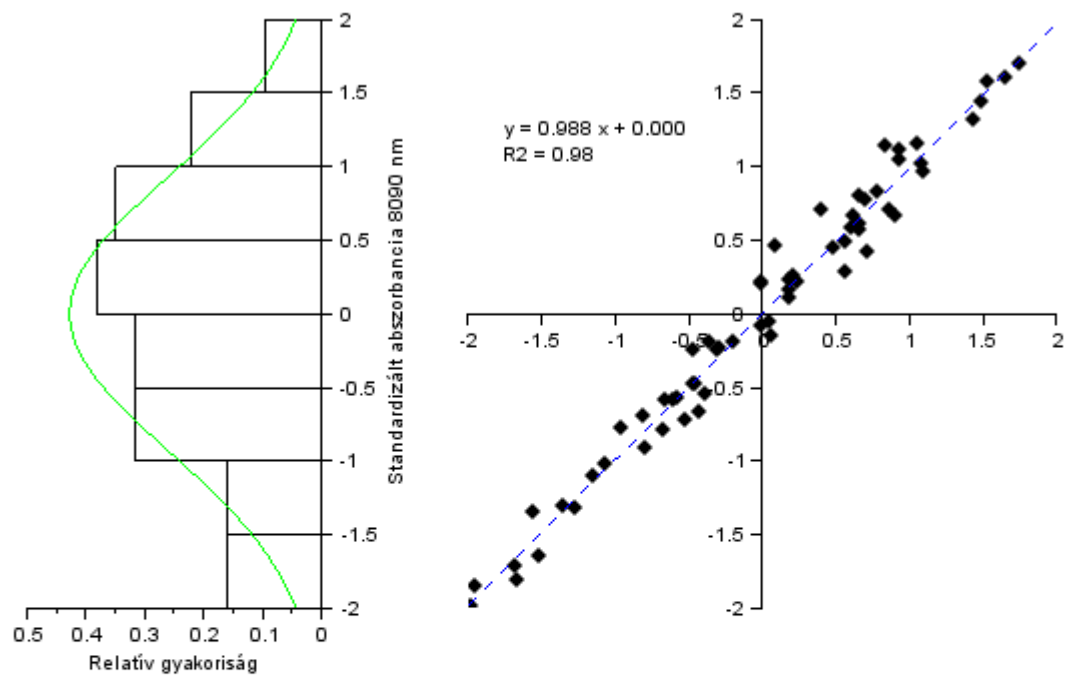
Kolmogorov-Szmirnov teszt:
- $P = 0.999$
Anderson-Darling teszt:
- $P_x = 0.238$
- $P_y = 0.207$
Levene teszt:
- $P = 0.939$
Homogenitás vizsgálat: -



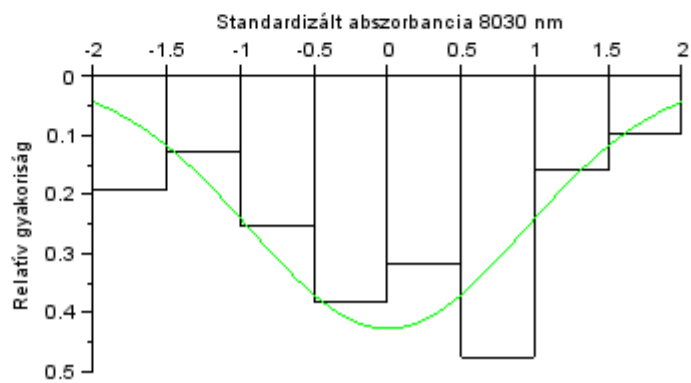


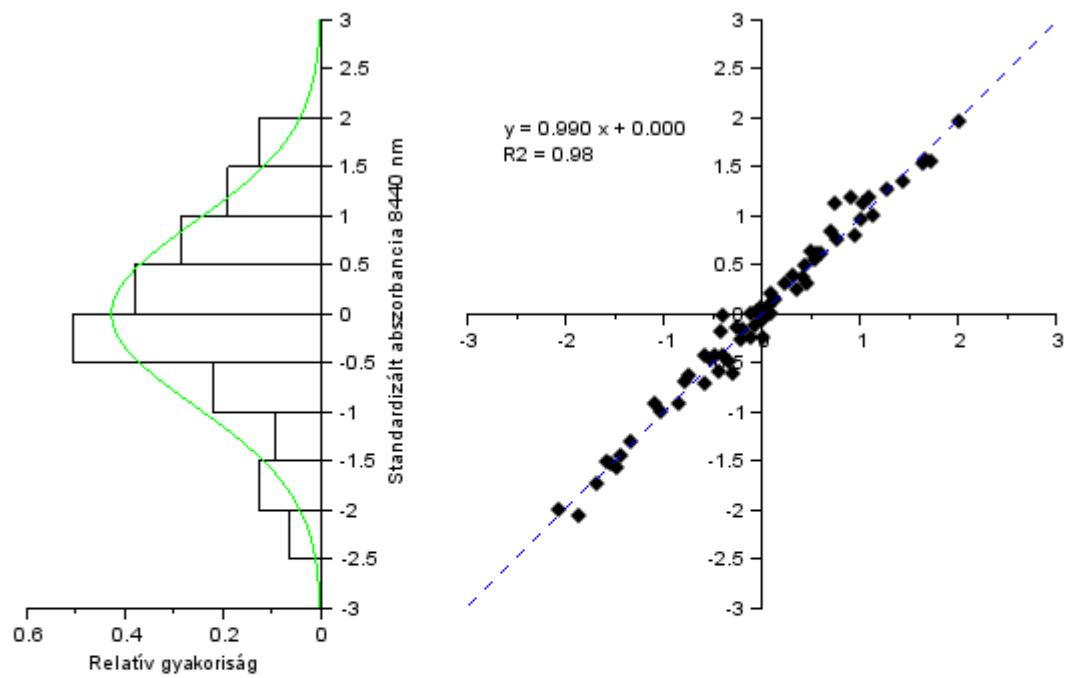
Kolmogorov-Szmirnov teszt:
 - $P = 0.982$
 Anderson-Darling teszt:
 - $P_x = 0.385$
 - $P_y = 0.286$
 Levene teszt:
 - $P = 0.867$
 Homogenitás vizsgálat: -



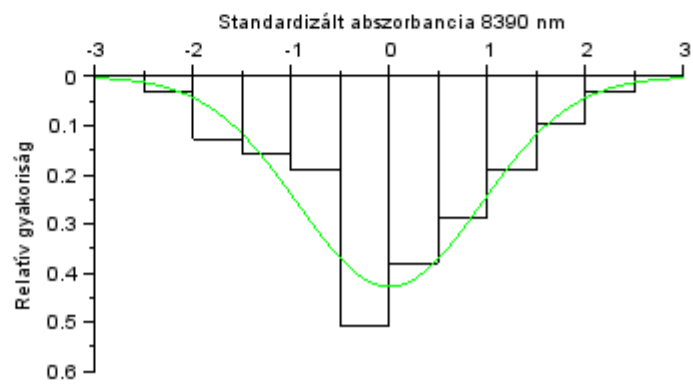


Kolmogorov-Szmirnov teszt:
 - $P = 0.999$
 Anderson-Darling teszt:
 - $P_x = 0.400$
 - $P_y = 0.468$
 Levene teszt:
 - $P = 0.967$
 Homogenitás vizsgálat: -



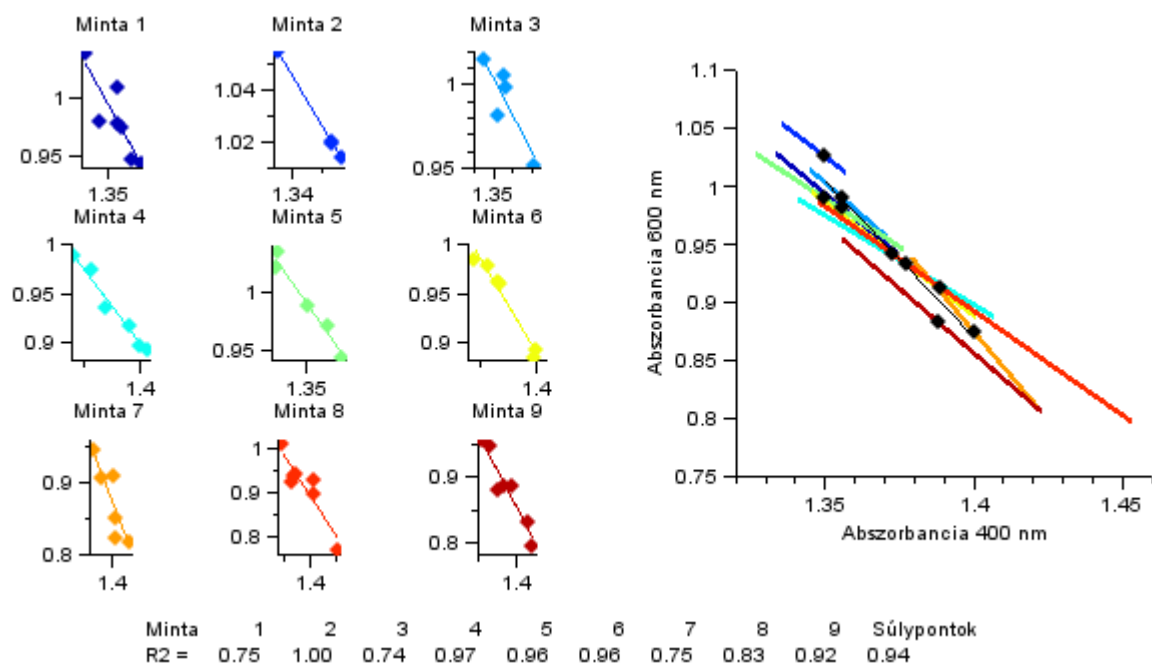
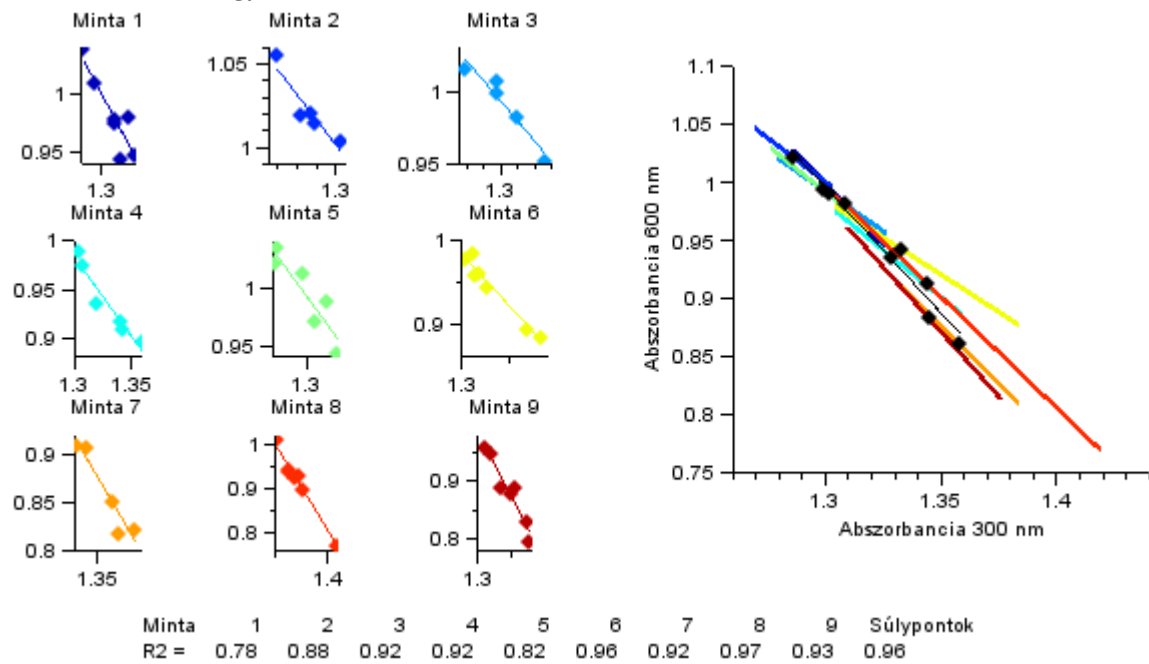


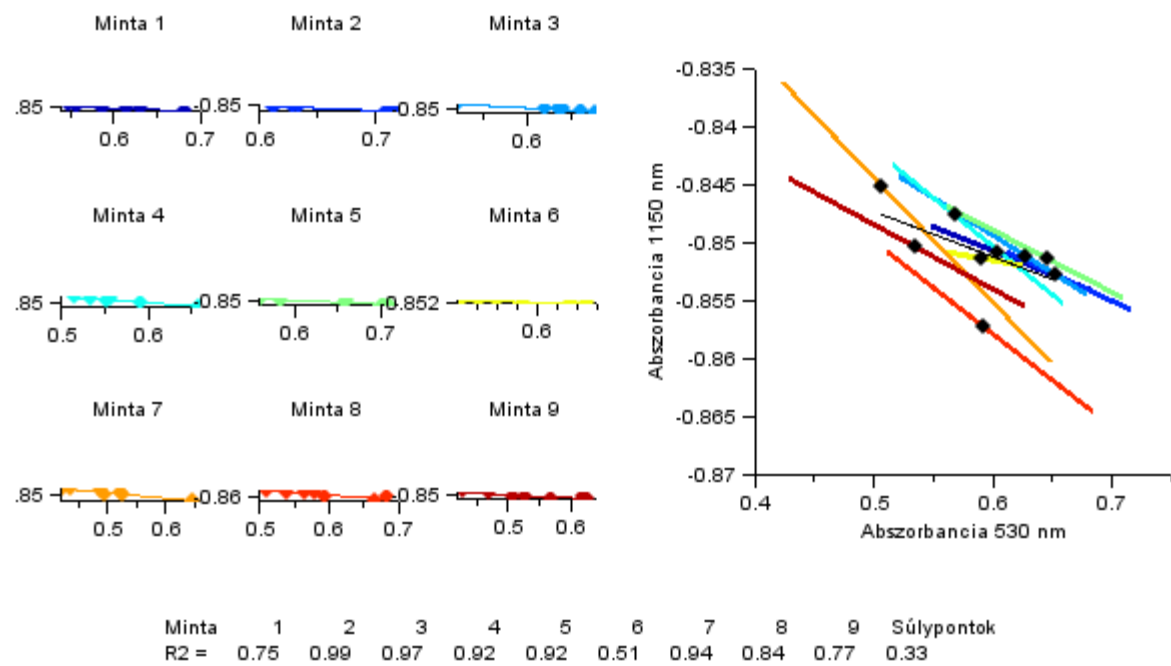
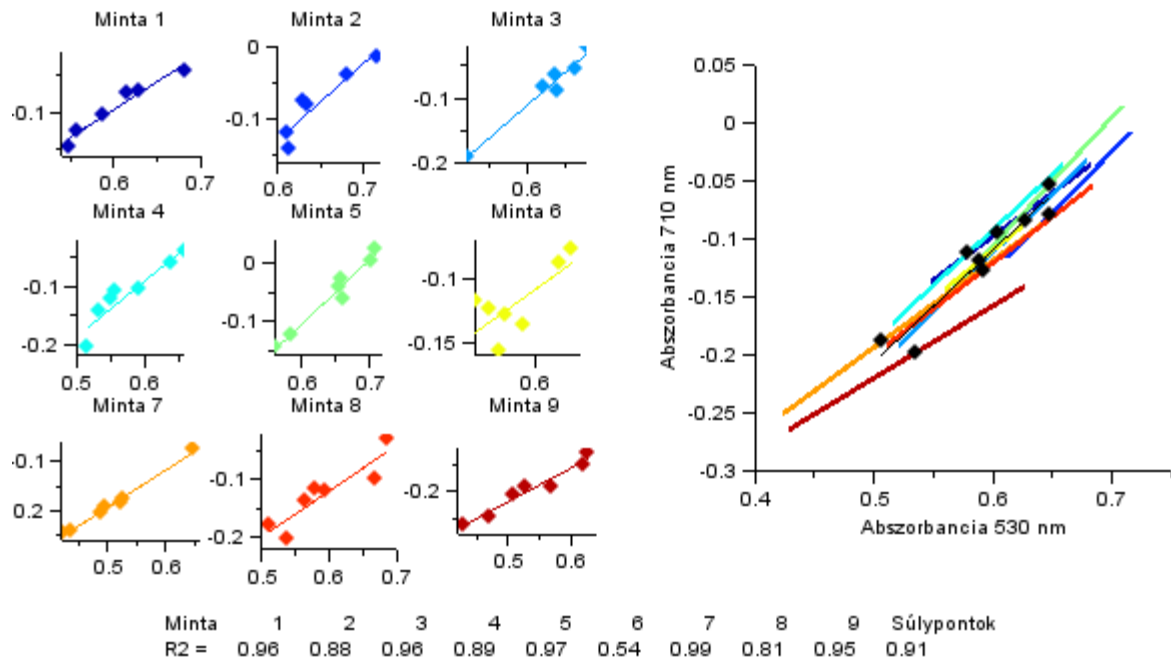
Kolmogorov-Szmirnov teszt:
- P = 1.000
Anderson-Darling teszt:
- $P_x = 0.877$
- $P_y = 0.801$
Levene teszt:
- P = 0.973
Homogenitás vizsgálat: -

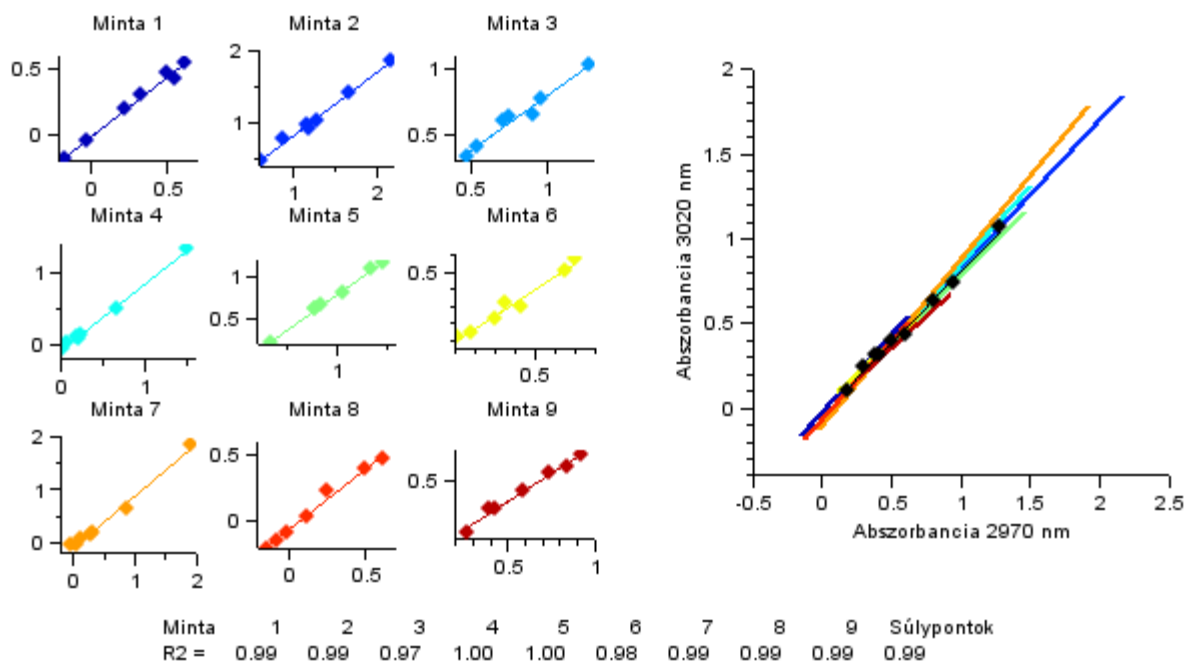
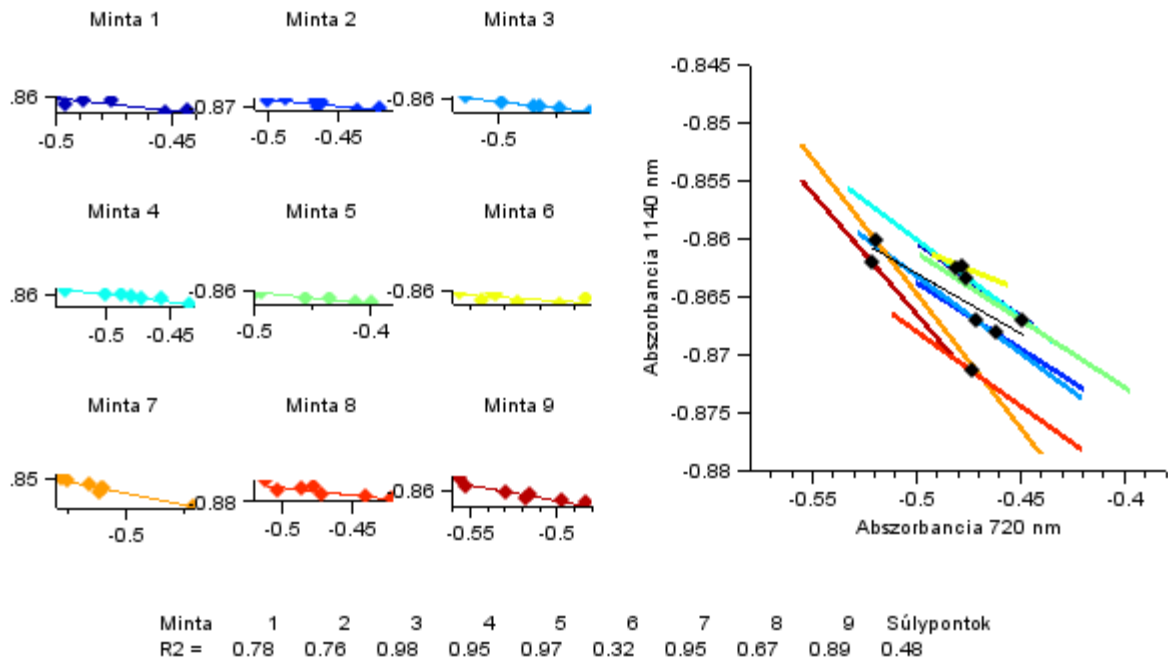


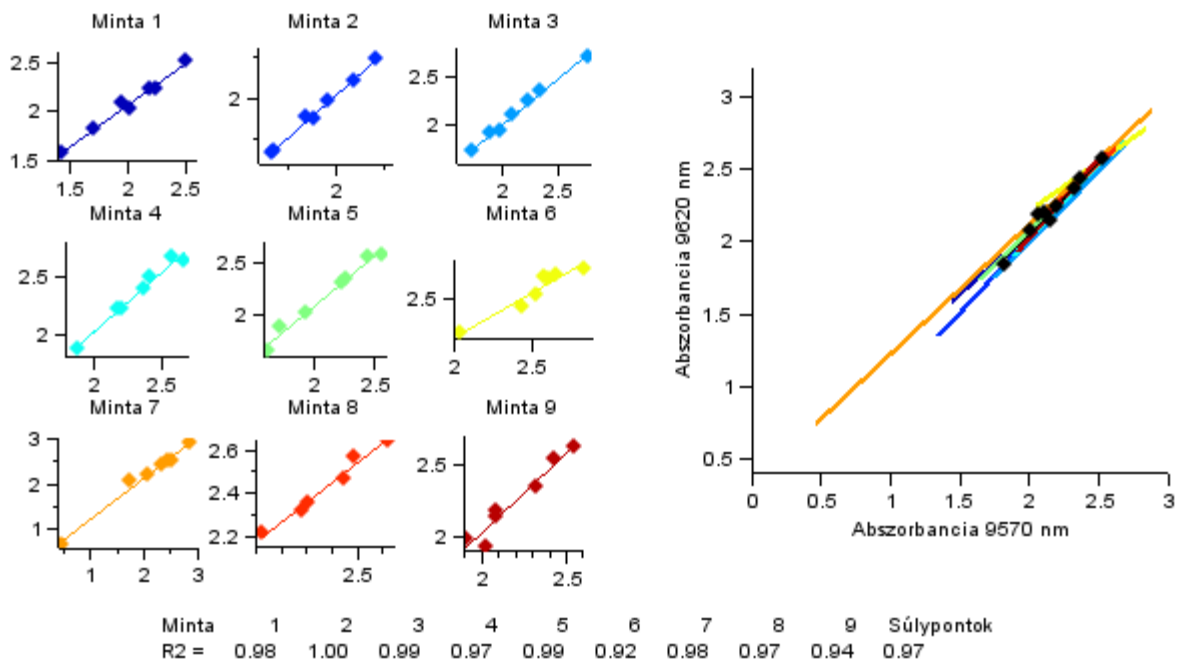
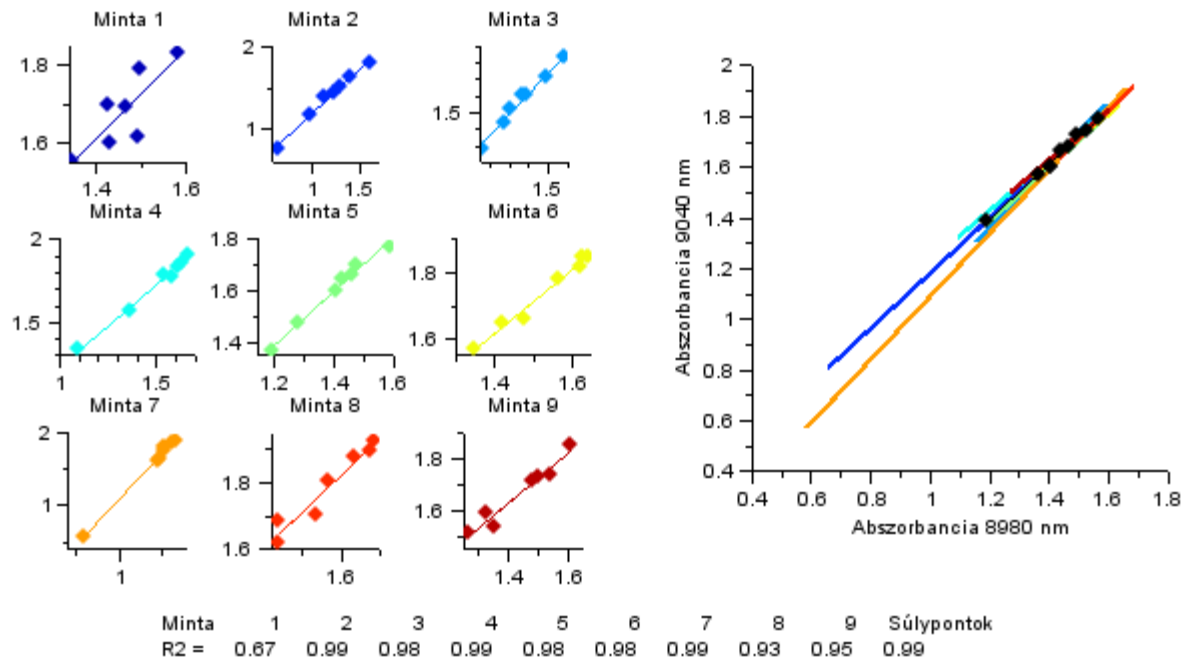
12.2 Állapotfüggő regressziók

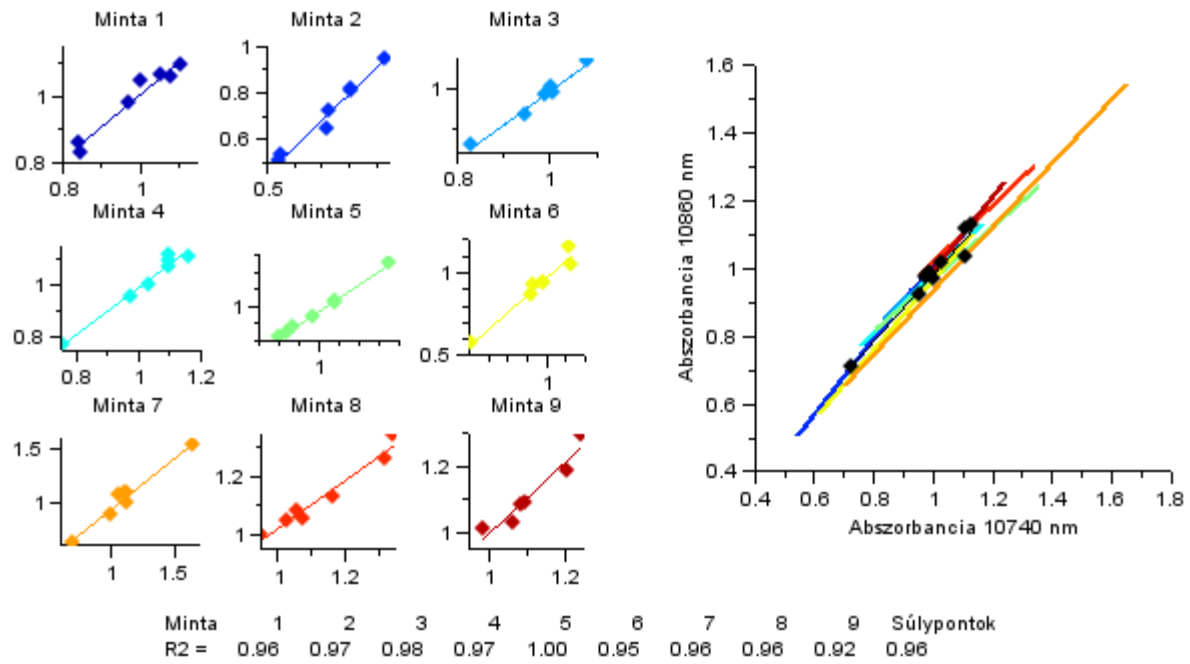
12.2.1 Szárított tölgy (Tsz)



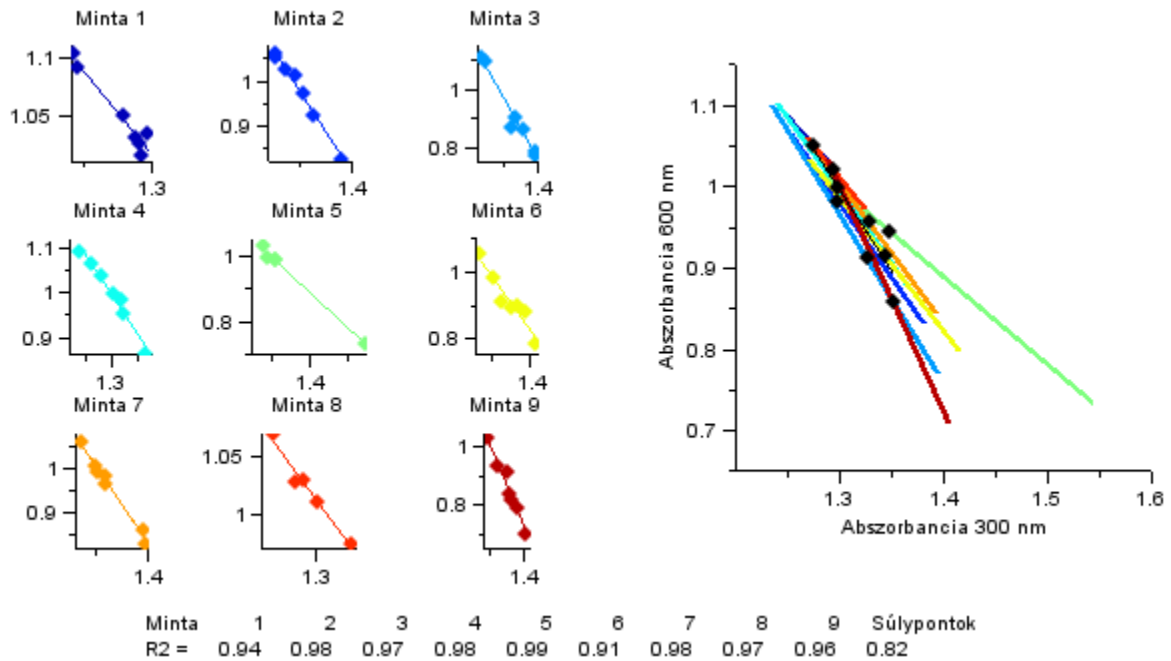


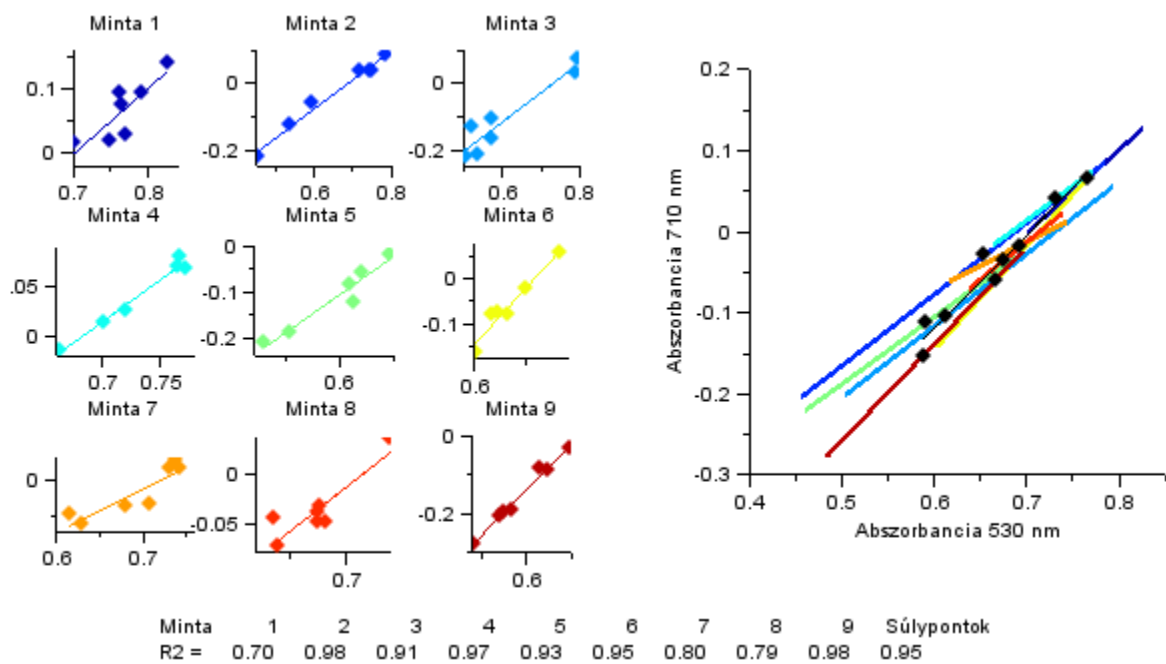
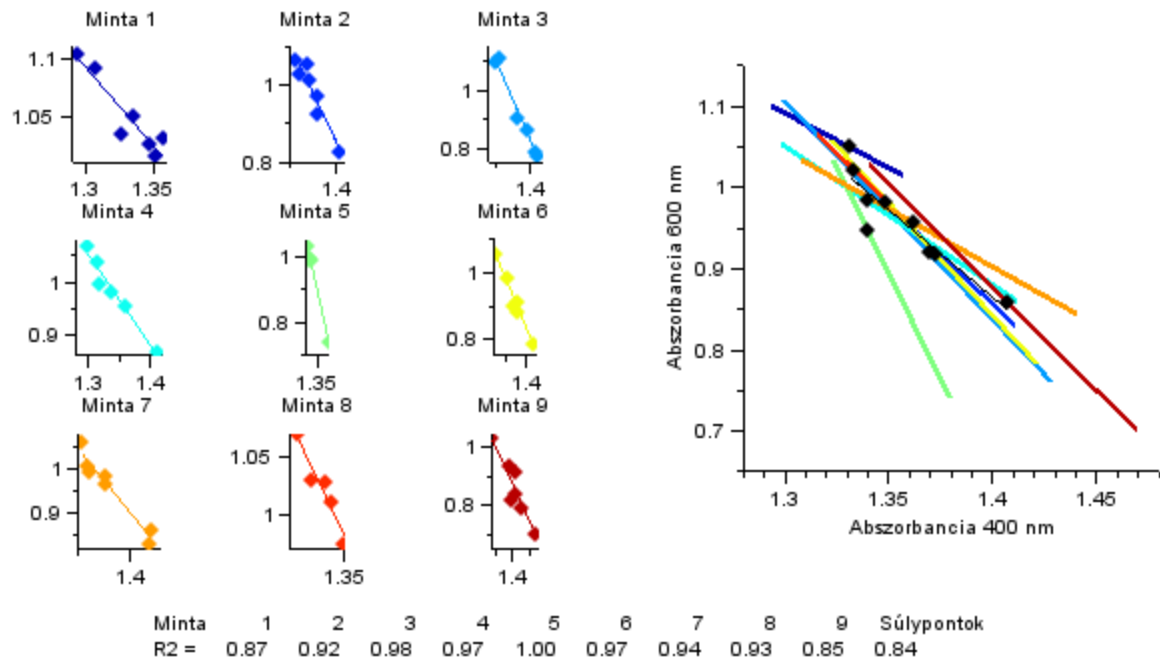


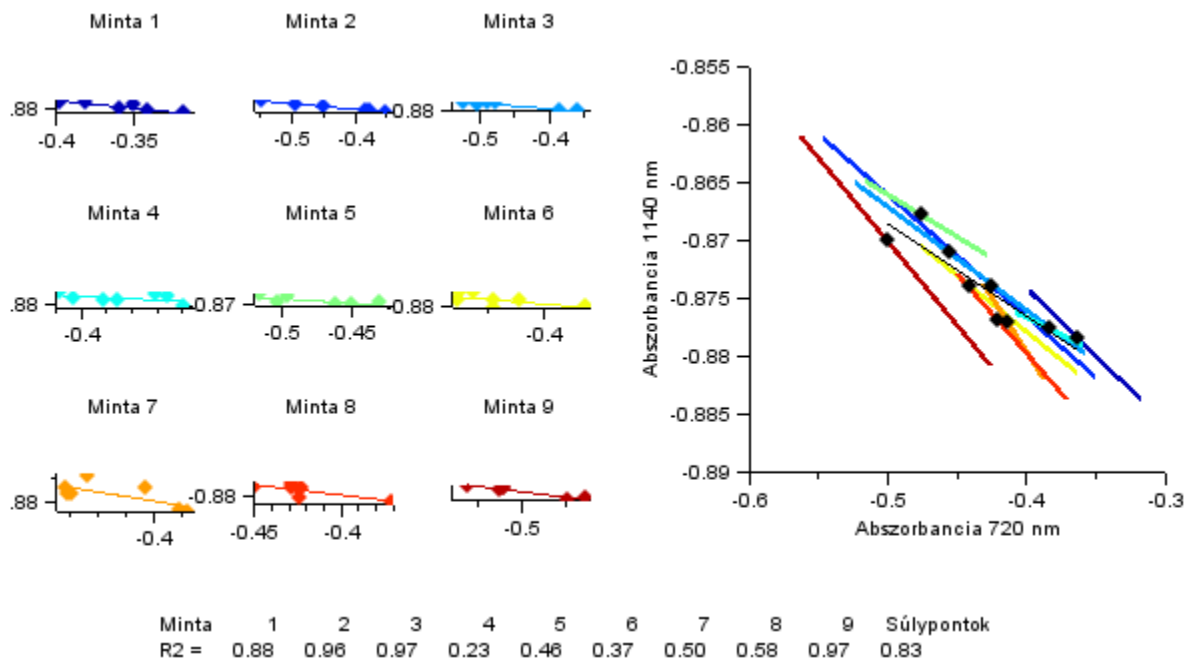
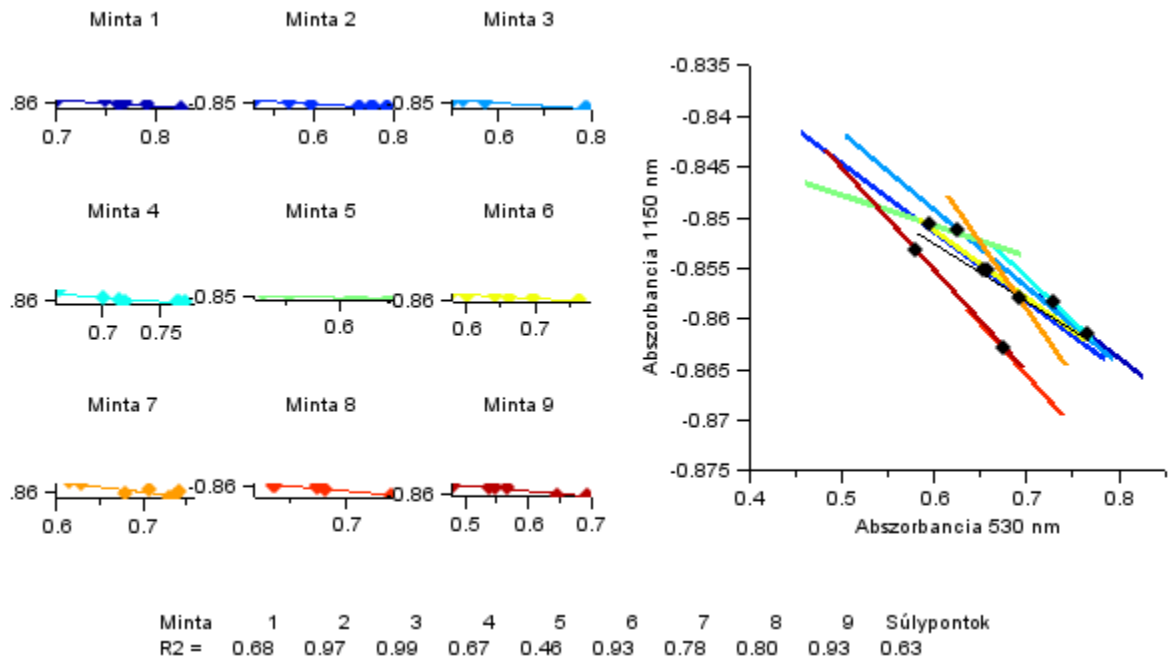


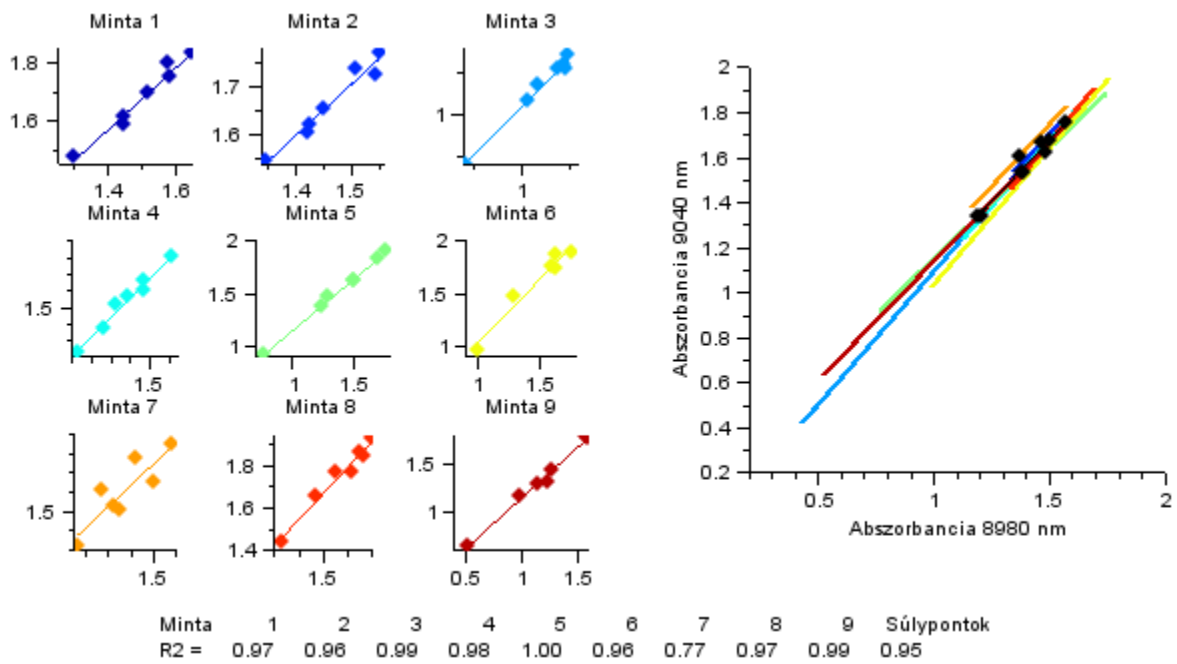
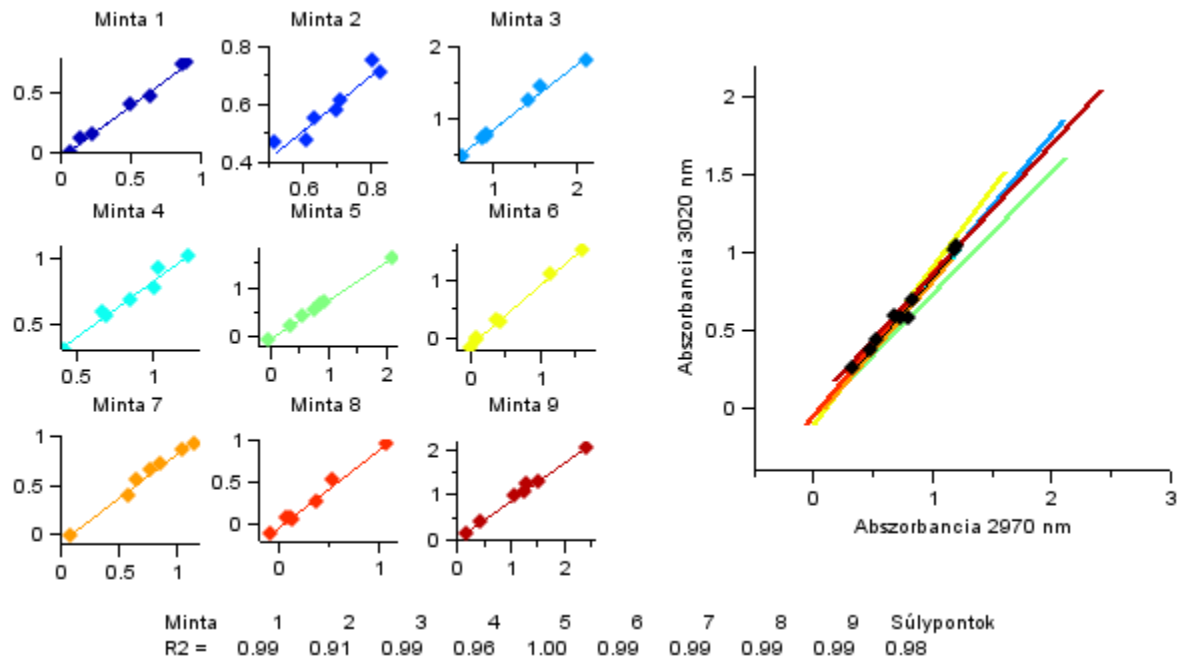


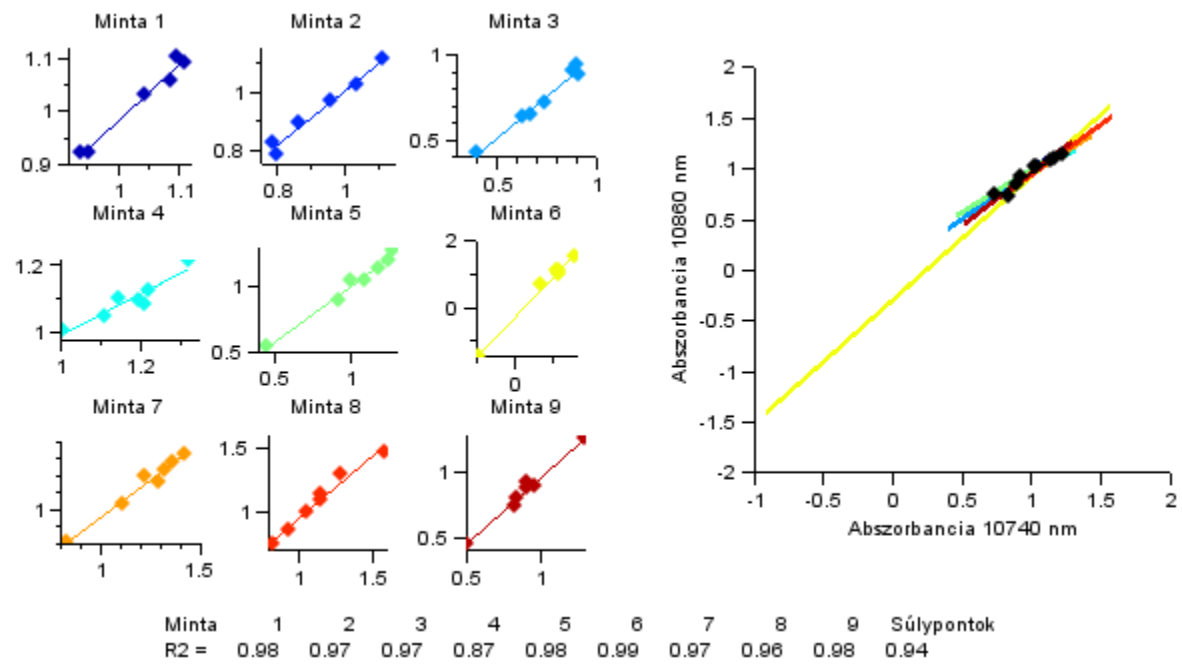
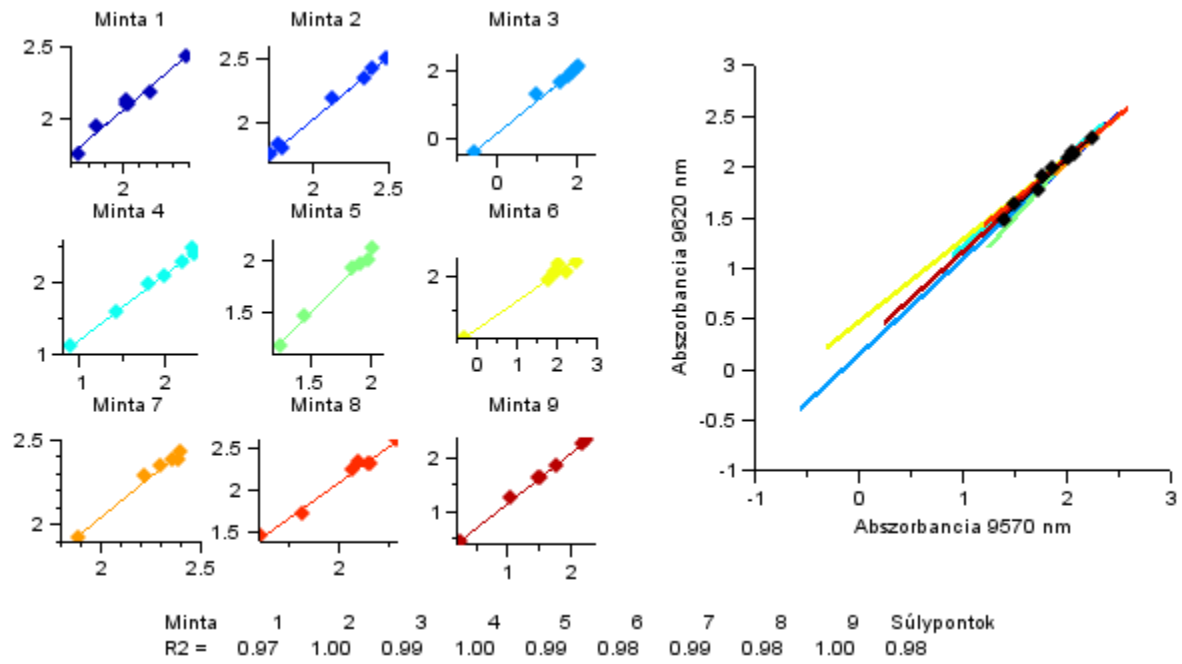
12.2.2 Kontroll tölgy (Tko)



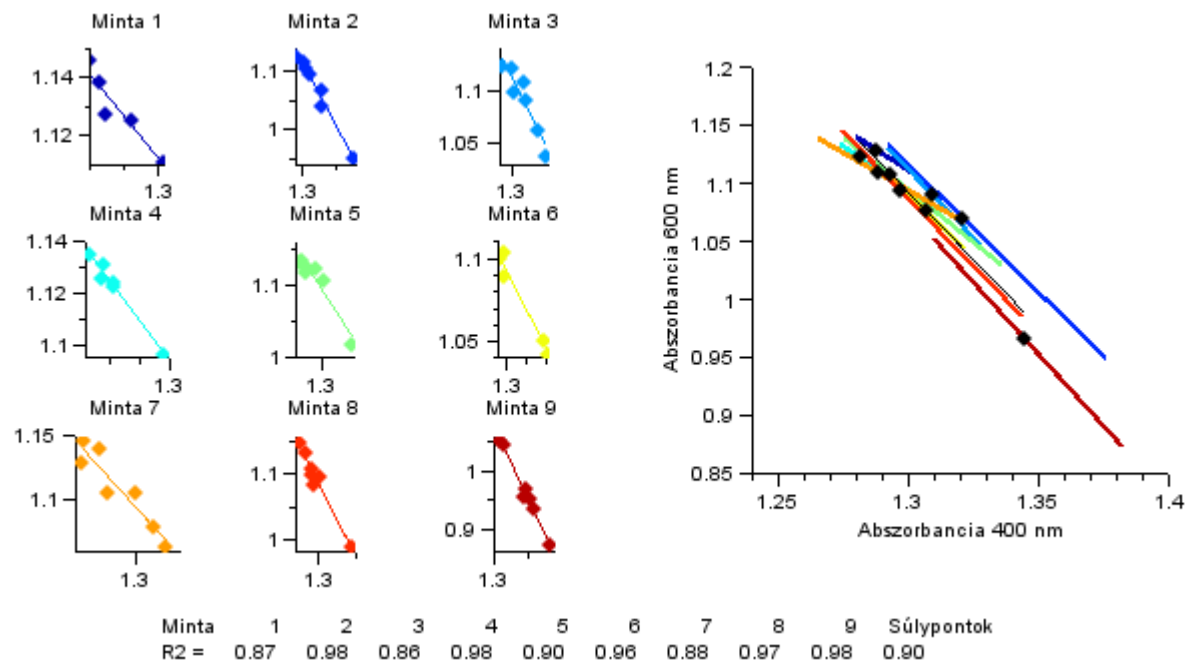
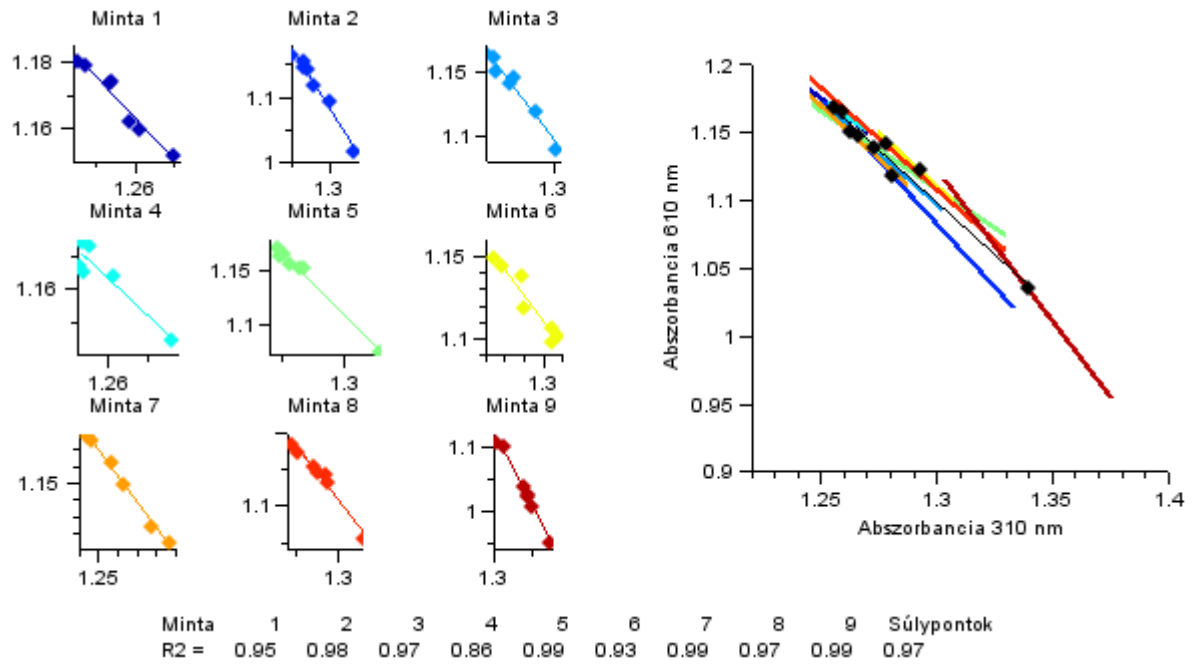


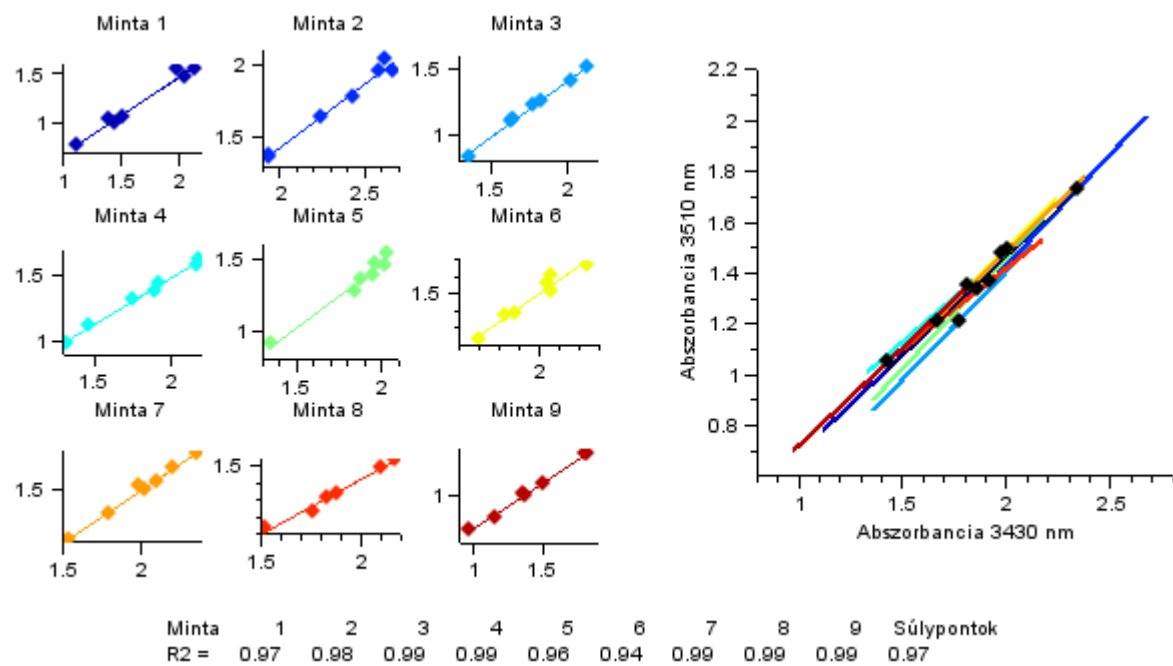
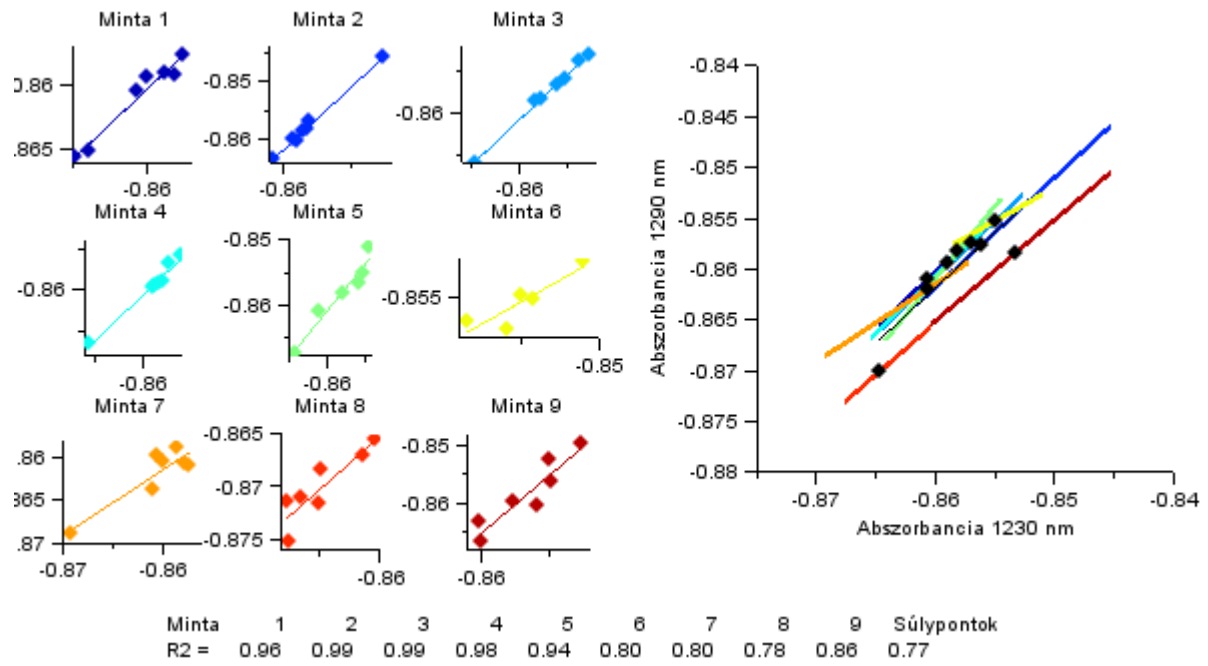


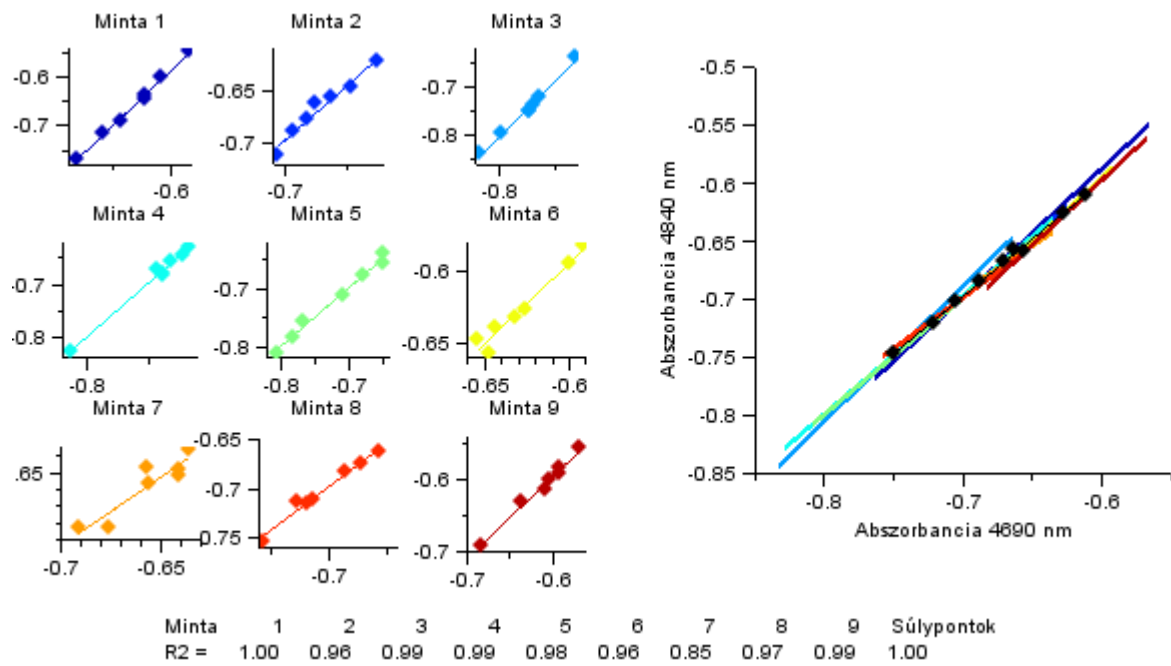
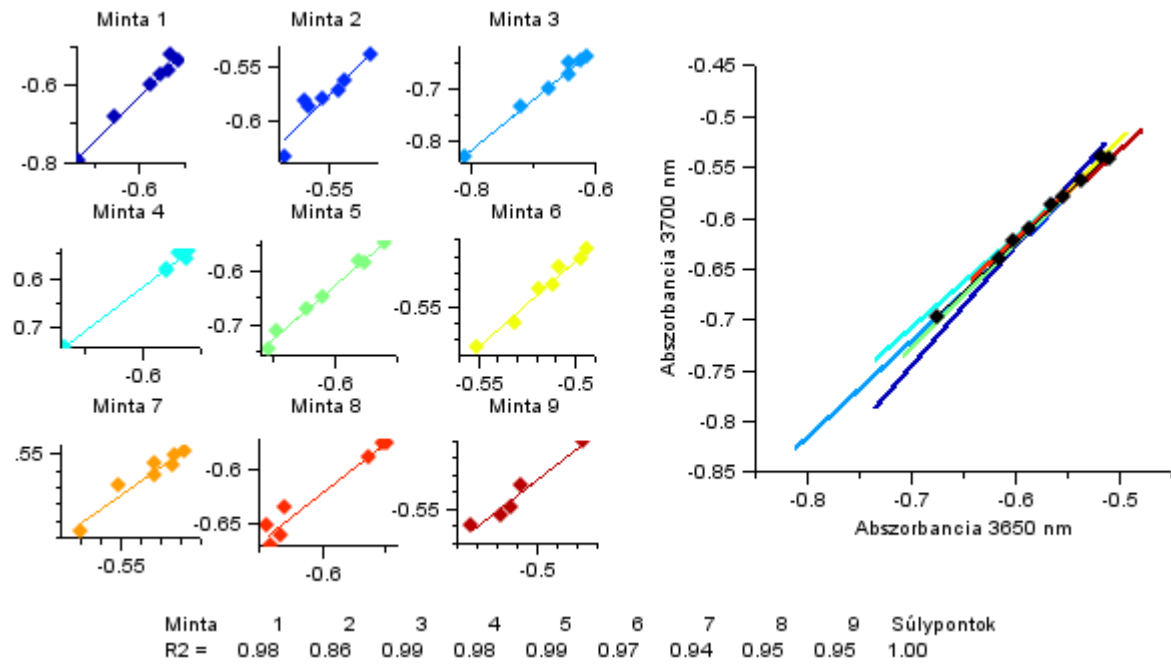


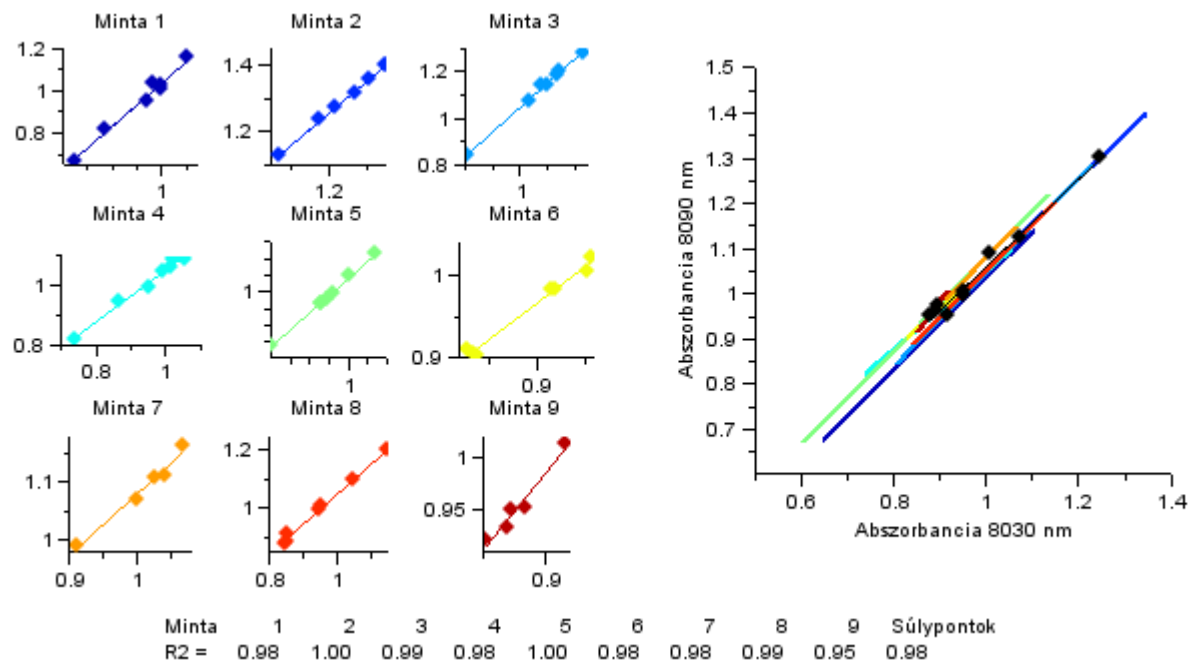


12.2.3 Szárított bükk (Bsz)

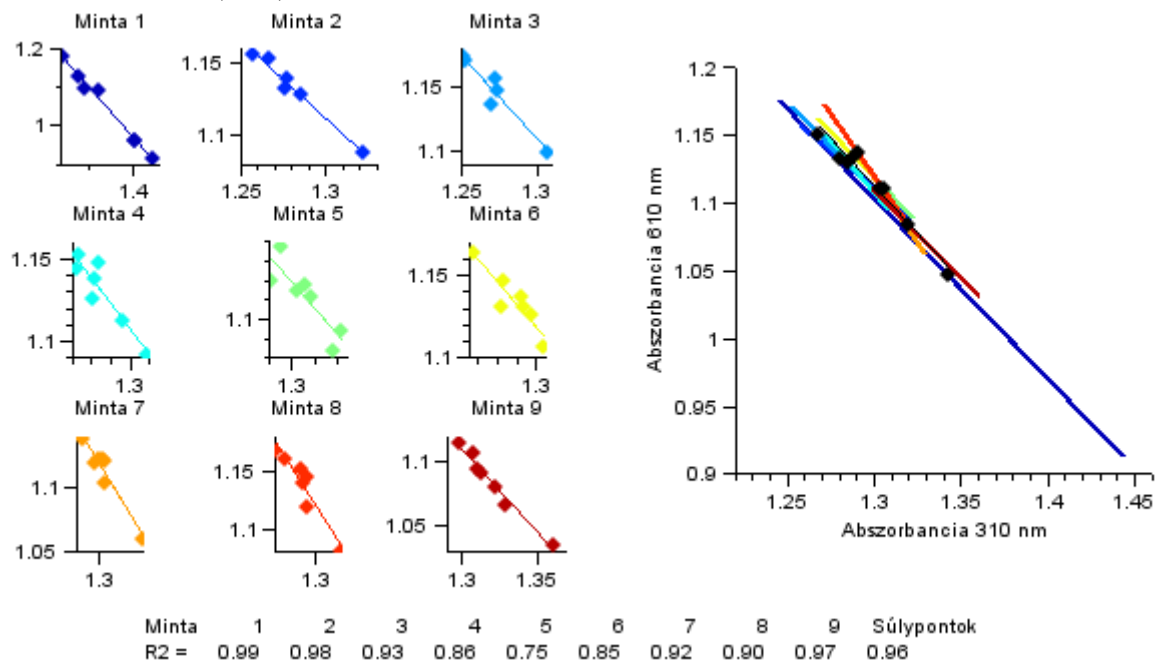


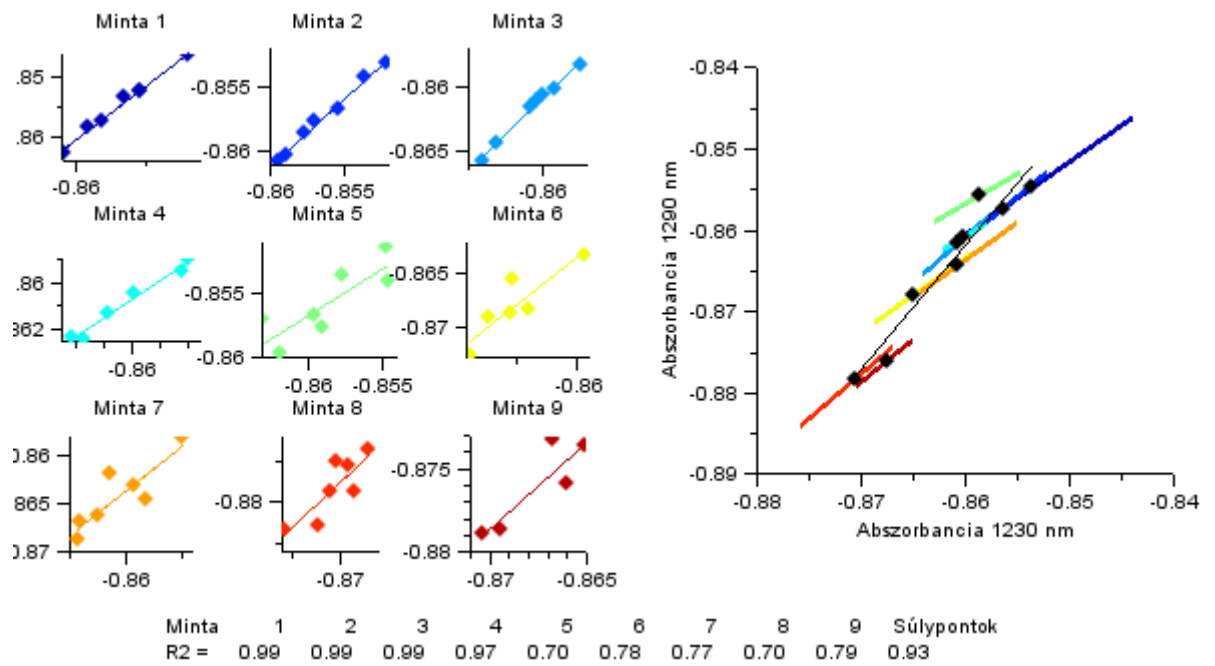
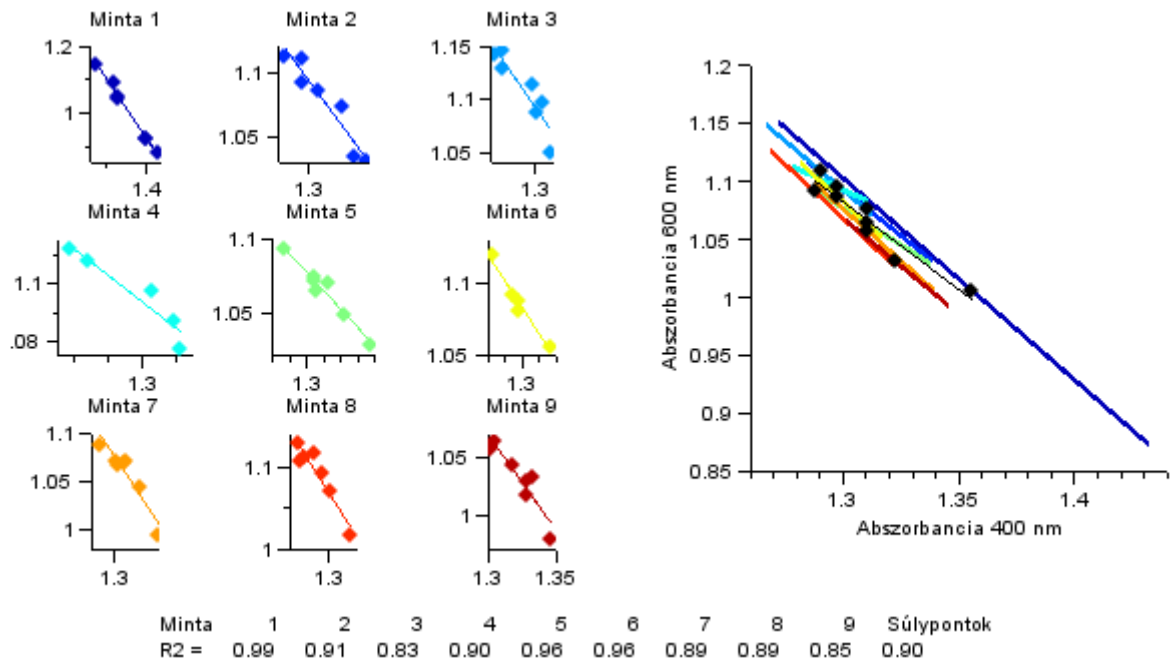


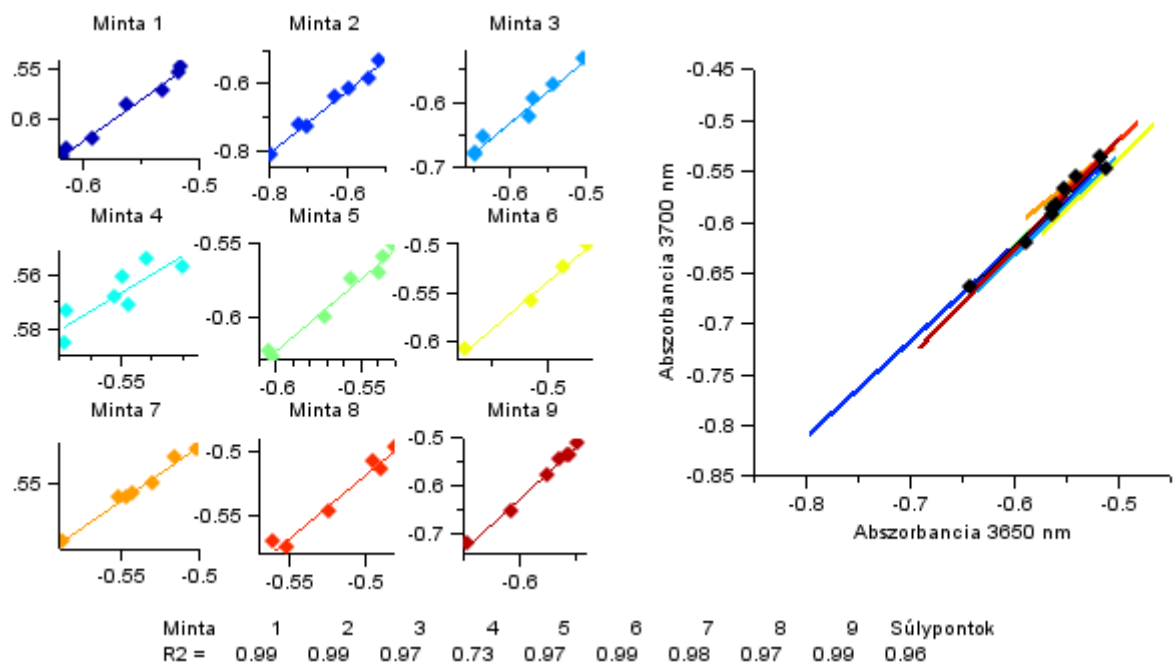
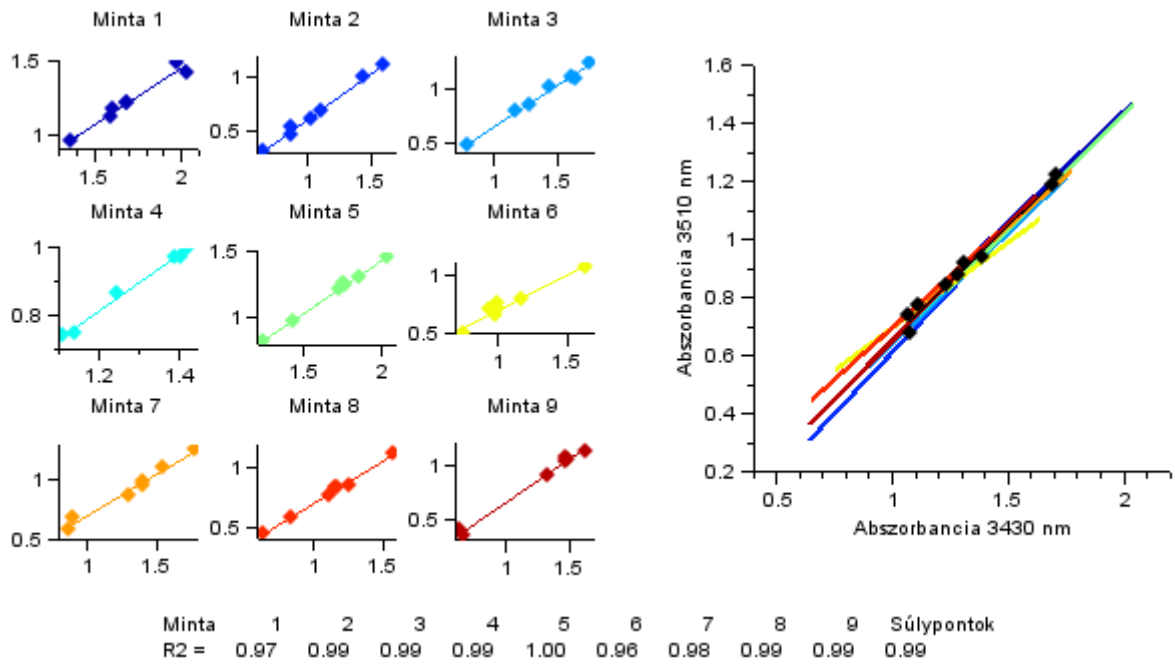


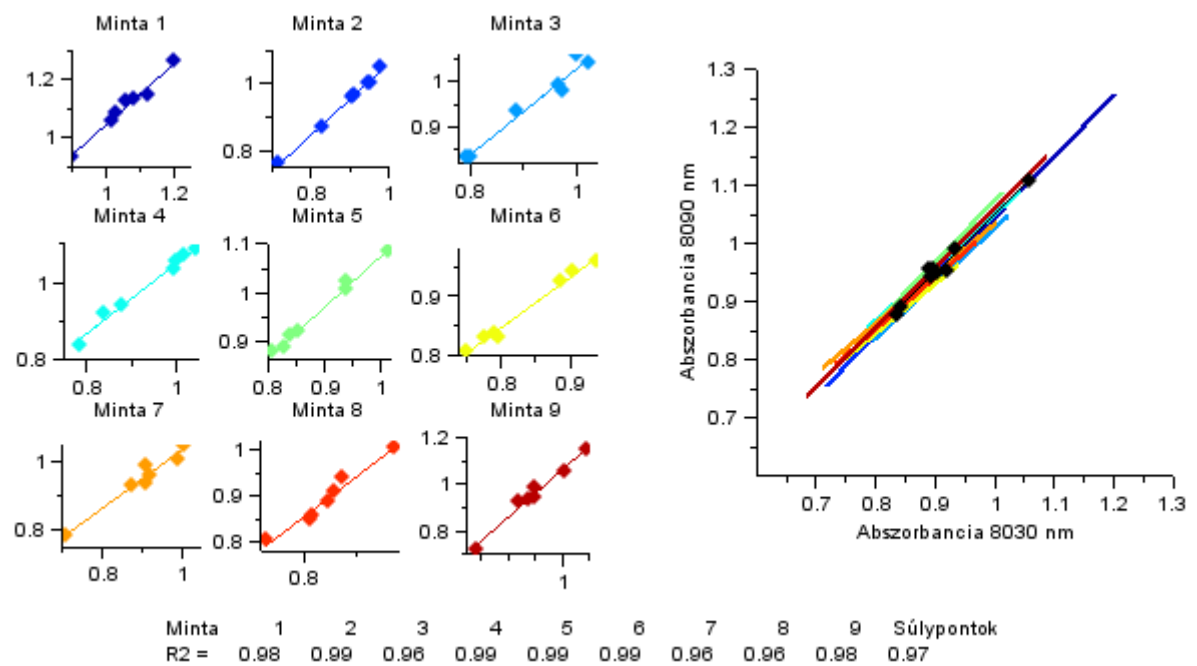
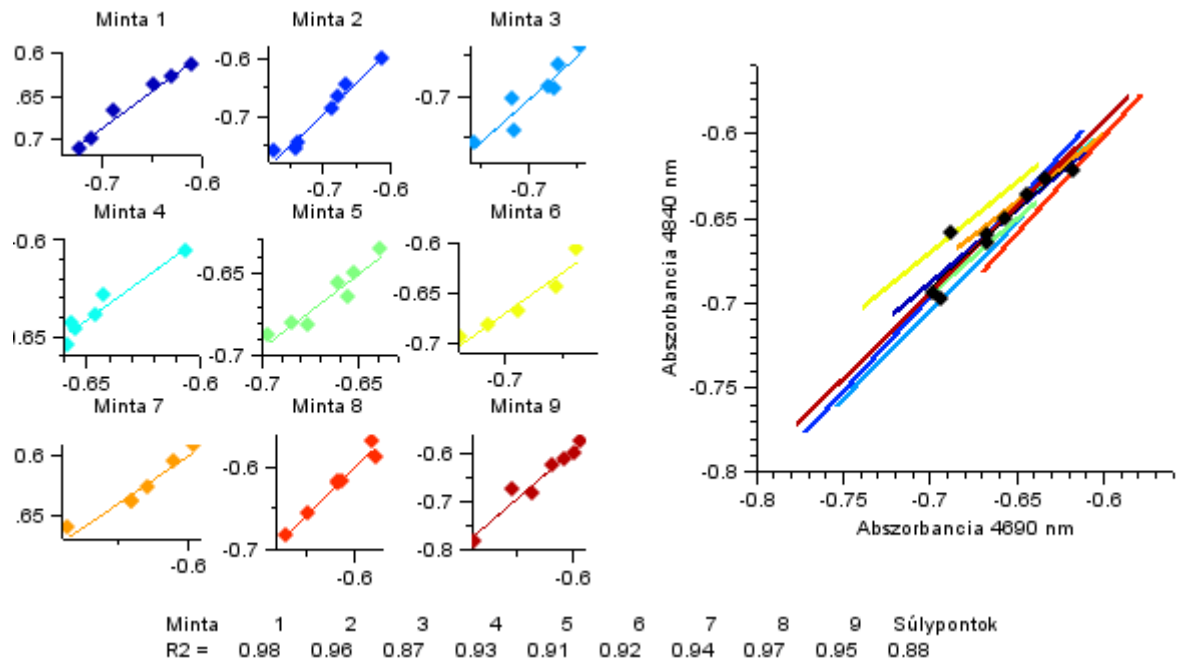


12.2.4 Kontroll bükk (Bko)









12.3 Kovariancia analízis

Bko 400-600 nm

		Meredekség								
. P		minta 1	minta 2	minta 3	minta 4	minta 5	minta 6	minta 7	minta 8	minta 9
Tengelymetszet	minta 1	-	0.5284	0.8538	0.0332*	0.1125	0.8961	0.8779	0.6364	0.7618
	minta 2	0.3650	-	0.7548	0.1246	0.3792	0.6735	0.5839	0.4124	0.8676
	minta 3	0.3156	0.8349	-	0.0841	0.2599	0.8340	0.8041	0.6272	0.9091
	minta 4	0.2279	0.6401	0.7820	-	0.4450	0.1312	0.0642	0.0361*	0.1214
	minta 5	0.0069**	0.0405*	0.0701	0.1574	-	0.3175	0.1954	0.1149	0.3475
	minta 6	0.0269*	0.1017	0.1449	0.2697	0.8116	-	0.9770	0.9064	0.7779
	minta 7	0.0005**	0.0029**	0.0063**	0.0221*	0.3104	0.2481	-	0.8377	0.7357
	minta 8	0.0002**	0.0003**	0.0005**	0.0029**	0.0765	0.0595	0.4210	-	0.5762
	minta 9	<0.0001**	<0.0001**	0.0005**	0.0022**	0.0473*	0.0451*	0.3138	0.8569	-

Bsz 400-600 nm

		Meredekség								
. P		minta 1	minta 2	minta 3	minta 4	minta 5	minta 6	minta 7	minta 8	minta 9
Tengelymetszet	minta 1	-	0.1916	0.1676	0.8620	0.5259	0.2304	0.8140	0.1438	0.0820
	minta 2	0.2326	-	0.6957	0.2379	0.1061	0.8752	0.0003**	0.6390	0.2142
	minta 3	0.4652	0.5591	-	0.2064	0.1615	0.8884	0.0068**	0.9384	0.7132
	minta 4	0.0091**	0.0003**	0.0009**	-	0.6544	0.2833	0.6180	0.1768	0.0979
	minta 5	0.1240	0.0049**	0.0161*	0.1992	-	0.3021	0.0524	0.0623	0.0102*
	minta 6	0.0809	0.0023**	0.0089**	0.4349	0.6945	-	0.0302*	0.9214	0.6344
	minta 7	0.0126*	0.0003**	0.0009**	0.8129	0.2685	0.5458	-	0.0003**	<0.0001**
	minta 8	0.0226*	0.0004**	0.0014**	0.6460	0.3844	0.6914	0.8109	-	0.5087
	minta 9	<0.0001**	<0.0001**	<0.0001**	0.0044**	<0.0001**	0.0002**	0.0013**	0.0004**	-

Tko 400-600 nm

		Meredekség								
. P		minta 1	minta 2	minta 3	minta 4	minta 5	minta 6	minta 7	minta 8	minta 9
Tengelymetszet	minta 1	-	0.0381*	0.0057**	0.4710	<0.0001**	0.0097**	0.8576	0.2720	0.0181*
	minta 2	0.1437	-	0.4853	0.0696	<0.0001**	0.4452	0.0054**	0.9981	0.7968
	minta 3	0.0335*	0.4178	-	0.0045**	<0.0001**	0.8166	<0.0001**	0.7877	0.6389
	minta 4	0.0236*	0.3711	0.9409	-	<0.0001**	0.0137*	0.3863	0.4312	0.0258*
	minta 5	0.0003**	0.0150*	0.1037	0.1128	-	0.0003**	<0.0001**	0.0107*	<0.0001**
	minta 6	0.0645	0.6039	0.7764	0.7254	0.0610	-	0.0007**	0.7252	0.5633
	minta 7	0.2206	0.8222	0.3024	0.2728	0.0094**	0.4596	-	0.2711	0.0008**
	minta 8	0.2822	0.7818	0.3207	0.2765	0.0125*	0.4662	0.9433	-	0.9163
	minta 9	0.2988	0.7801	0.2842	0.2825	0.0133*	0.4276	0.9417	0.9984	-

Tsz 400-600 nm

Merekség

Tengelymetszet	P	minta 1	minta 2	minta 3	minta 4	minta 5	minta 6	minta 7	minta 8	minta 9
	minta 1	-	0.9085	0.9159	0.3971	0.5376	0.8185	0.2784	0.6158	0.8801
minta 2	0.0094**	-	0.8597	0.7300	0.8093	0.9928	0.4236	0.8916	0.8367	
minta 3	0.4447	0.0681	-	0.5148	0.6021	0.7929	0.5052	0.6733	0.9825	
minta 4	0.5467	0.0038**	0.2051	-	0.8318	0.4306	0.0344*	0.5191	0.1496	
minta 5	0.7966	0.0081**	0.3459	0.7573	-	0.6251	0.0720	0.7777	0.3141	
minta 6	0.5439	0.0034**	0.2014	0.9970	0.7566	-	0.1383	0.7382	0.6055	
minta 7	0.0820	0.0003**	0.0243*	0.2024	0.1688	0.2081	-	0.0584	0.2321	
minta 8	0.6668	0.0061**	0.2679	0.8616	0.8787	0.8660	0.1280	-	0.2860	
minta 9	0.0022**	<0.0001**	0.0006**	0.0094**	0.0100*	0.0099**	0.1874	0.0040**	-	

Bko 1230-1290 nm

Merekség

Tengelymetszet	P	minta 1	minta 2	minta 3	minta 4	minta 5	minta 6	minta 7	minta 8	minta 9
	minta 1	-	0.4918	0.4039	0.7437	0.4398	0.9391	0.9004	0.3829	0.2185
minta 2	0.9055	-	0.8412	0.4959	0.2551	0.6165	0.6148	0.9141	0.5534	
minta 3	0.8882	0.7890	-	0.4252	0.2188	0.5103	0.5058	0.9131	0.7051	
minta 4	0.8837	0.9640	0.7497	-	0.9243	0.7354	0.7129	0.4406	0.2799	
minta 5	<0.0001**	<0.0001**	<0.0001**	<0.0001**	-	0.5117	0.4613	0.1926	0.1193	
minta 6	0.0220*	0.0090**	0.0064**	0.0042**	<0.0001**	-	0.9761	0.5263	0.3045	
minta 7	0.0016**	0.0005**	0.0006**	0.0003**	<0.0001**	0.6176	-	0.5179	0.2952	
minta 8	<0.0001**	<0.0001**	<0.0001**	<0.0001**	<0.0001**	<0.0001**	<0.0001**	-	0.6044	
minta 9	<0.0001**	<0.0001**	<0.0001**	<0.0001**	<0.0001**	<0.0001**	<0.0001**	0.7962	-	

Bsz 1230-1290 nm

Merekség

Tengelymetszet	P	minta 1	minta 2	minta 3	minta 4	minta 5	minta 6	minta 7	minta 8	minta 9
	minta 1	-	0.9326	0.9739	0.9610	0.1968	0.1726	0.1762	0.7860	0.6333
minta 2	0.1030	-	0.8791	0.8787	0.0722	0.1256	0.0787	0.7999	0.5518	
minta 3	0.6915	0.1929	-	0.9820	0.1334	0.1231	0.0914	0.7293	0.5103	
minta 4	0.6941	0.1954	0.9898	-	0.1922	0.1472	0.1371	0.7396	0.5658	
minta 5	0.9103	0.0836	0.6137	0.6217	-	0.0115*	0.0027**	0.1115	0.0226*	
minta 6	0.8354	0.1809	0.8790	0.8905	0.7552	-	0.7023	0.2556	0.2161	
minta 7	0.2031	0.6726	0.3974	0.3798	0.1872	0.3702	-	0.2915	0.1861	
minta 8	<0.0001**	0.0002**	<0.0001**	<0.0001**	<0.0001**	<0.0001**	<0.0001**	-	0.8912	
minta 9	<0.0001**	<0.0001**	<0.0001**	<0.0001**	<0.0001**	<0.0001**	<0.0001**	0.8435	-	

Tko 5310-5440 nm

Meredekség

Tengelymetszet	P	minta 1	minta 2	minta 3	minta 4	minta 5	minta 6	minta 7	minta 8	minta 9
	minta 1	-	0.7459	0.1173	0.2121	0.9049	0.5627	0.1297	0.0643	0.2133
	minta 2	0.3248	-	0.5716	0.6073	0.7703	0.9149	0.7001	0.5863	0.6987
	minta 3	0.3416	0.9504	-	0.9901	0.0646	0.1170	0.6682	0.9079	0.7624
	minta 4	0.9418	0.3587	0.3767	-	0.1787	0.2705	0.7581	0.9423	0.8148
	minta 5	0.9495	0.3569	0.3771	0.9923	-	0.3393	0.0327*	0.0080**	0.1494
	minta 6	0.7198	0.1836	0.1868	0.6654	0.6752	-	0.0670	0.0141*	0.2571
	minta 7	0.3715	0.8975	0.9450	0.4103	0.4076	0.2107	-	0.6511	0.9573
	minta 8	0.2708	0.9407	0.8898	0.3047	0.2973	0.1555	0.8342	-	0.7966
	minta 9	0.4267	0.8275	0.8711	0.4676	0.4665	0.2452	0.9261	0.7673	-

Tsz 5310-5440 nm

Meredekség

Tengelymetszet	P	minta 1	minta 2	minta 3	minta 4	minta 5	minta 6	minta 7	minta 8	minta 9
	minta 1	-	0.3179	0.6029	0.1164	0.4750	0.2797	0.0206*	0.5089	0.6372
	minta 2	0.1005	-	0.9791	0.0575	0.1757	0.9019	0.0281*	0.1935	0.4101
	minta 3	0.4081	0.4923	-	0.2872	0.4250	0.9144	0.2448	0.4316	0.4854
	minta 4	0.1594	0.7183	0.7066	-	0.6078	0.0548	0.8255	0.6358	0.9513
	minta 5	0.3367	0.4243	0.9859	0.6815	-	0.1574	0.4501	0.9977	0.8151
	minta 6	0.1494	0.8908	0.5918	0.8340	0.5480	-	0.0289*	0.1728	0.3810
	minta 7	0.6099	0.2590	0.6987	0.3713	0.6519	0.3334	-	0.4942	0.9912
	minta 8	0.1811	0.6859	0.7526	0.9469	0.7383	0.7943	0.4022	-	0.8176
	minta 9	0.7889	0.2215	0.6160	0.3483	0.5633	0.2928	0.8675	0.3837	-

Bko 8030-8090 nm

Meredekség

Tengelymetszet	P	minta 1	minta 2	minta 3	minta 4	minta 5	minta 6	minta 7	minta 8	minta 9
	minta 1	-	0.7780	0.2754	0.1464	0.9499	0.0783	0.0431*	0.1499	0.7627
	minta 2	0.7978	-	0.1779	0.0881	0.8508	0.0488*	0.0242*	0.0974	0.5395
	minta 3	0.0220*	0.0298*	-	0.7375	0.3046	0.4023	0.3408	0.6134	0.3457
	minta 4	0.6022	0.4101	0.0033**	-	0.1804	0.5671	0.5169	0.8179	0.1737
	minta 5	0.1122	0.0440*	<0.0001**	0.2289	-	0.0973	0.0642	0.1721	0.7431
	minta 6	0.1532	0.1677	0.4262	0.0344*	0.0011**	-	0.9814	0.7647	0.0914
	minta 7	0.5945	0.7660	0.0580	0.2632	0.0220*	0.2773	-	0.7528	0.0441*
	minta 8	0.5060	0.6262	0.0936	0.2026	0.0142*	0.3611	0.8481	-	0.1820
	minta 9	0.4602	0.2782	0.0016**	0.7973	0.3379	0.0165*	0.1689	0.1218	-

Bsz 8030-8090 nm

Meredekség

P	minta 1	minta 2	minta 3	minta 4	minta 5	minta 6	minta 7	minta 8	minta 9
minta 1	-	0.5754	0.7258	0.0146*	0.8742	0.2044	0.8090	0.9006	0.1576
minta 2	0.0576	-	0.4197	0.1188	0.4929	0.3933	0.6052	0.5463	0.1282
minta 3	0.0631	0.7002	-	0.0099**	0.8321	0.1562	0.9354	0.8542	0.1787
minta 4	0.0041**	0.6319	0.3408	-	0.0096**	0.8439	0.1464	0.0232*	0.0555
minta 5	<0.0001**	0.0165*	0.0016**	0.0128*	-	0.1777	0.8590	0.9958	0.1652
minta 6	<0.0001**	0.1538	0.0401*	0.2088	0.1939	-	0.2848	0.2010	0.0762
minta 7	<0.0001**	0.0054**	0.0007**	0.0094**	0.7364	0.1384	-	0.8624	0.2186
minta 8	0.0745	0.6166	0.8531	0.2382	0.0004**	0.0176*	0.0004**	-	0.1678
minta 9	<0.0001**	0.0423*	0.0075**	0.0429*	0.7858	0.3576	0.5796	0.0027**	-

12.4 Az érzékenységek számításának összesítő grafikonjai

A 400-600 nm hullámhosszpáron végzett elemzések, 6P-4M periódus mintázat és a hőmérsékletváltozási érzékenység ($S_{T\text{vált}}$) esetén a 4 faegyedre.

1. sor 1. grafikon: az állapotfüggő regressziók egyenesei (9 minta).

1. sor 2. grafikon: az állapotfüggő regressziók határozottsági fokai (9 minta).

1. sor 3. grafikon: a periódusok becsült befolyásolási időállandói (t_{bef}) (6 minta), és a közös befolyásolási időállandó ($t_{közös-bef}$) (vízszintes vonal).

2. sor 1. grafikon: az egyedi befolyásolási időállandók számítása (az R görbék szélsőértékei a becsült t_{bef} befolyásolási időállandók).

2. sor 2. grafikon: érzékenységek (S) számítása egyedi befolyásolási időállandókkal.

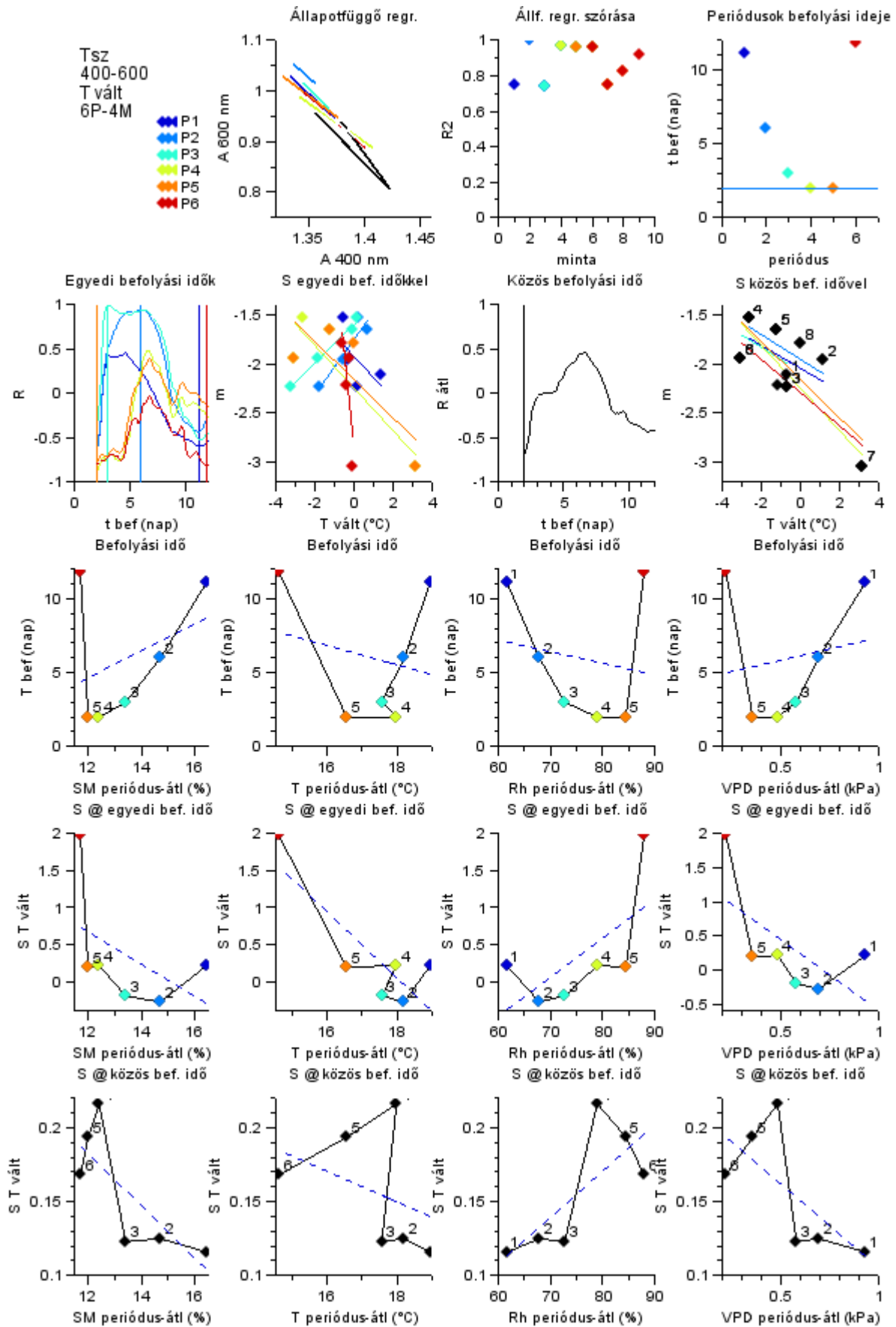
2. sor 3. grafikon: közös befolyásolási időállandó ($t_{közös-bef}$) számítása $R_{\text{át}}$ alapján.

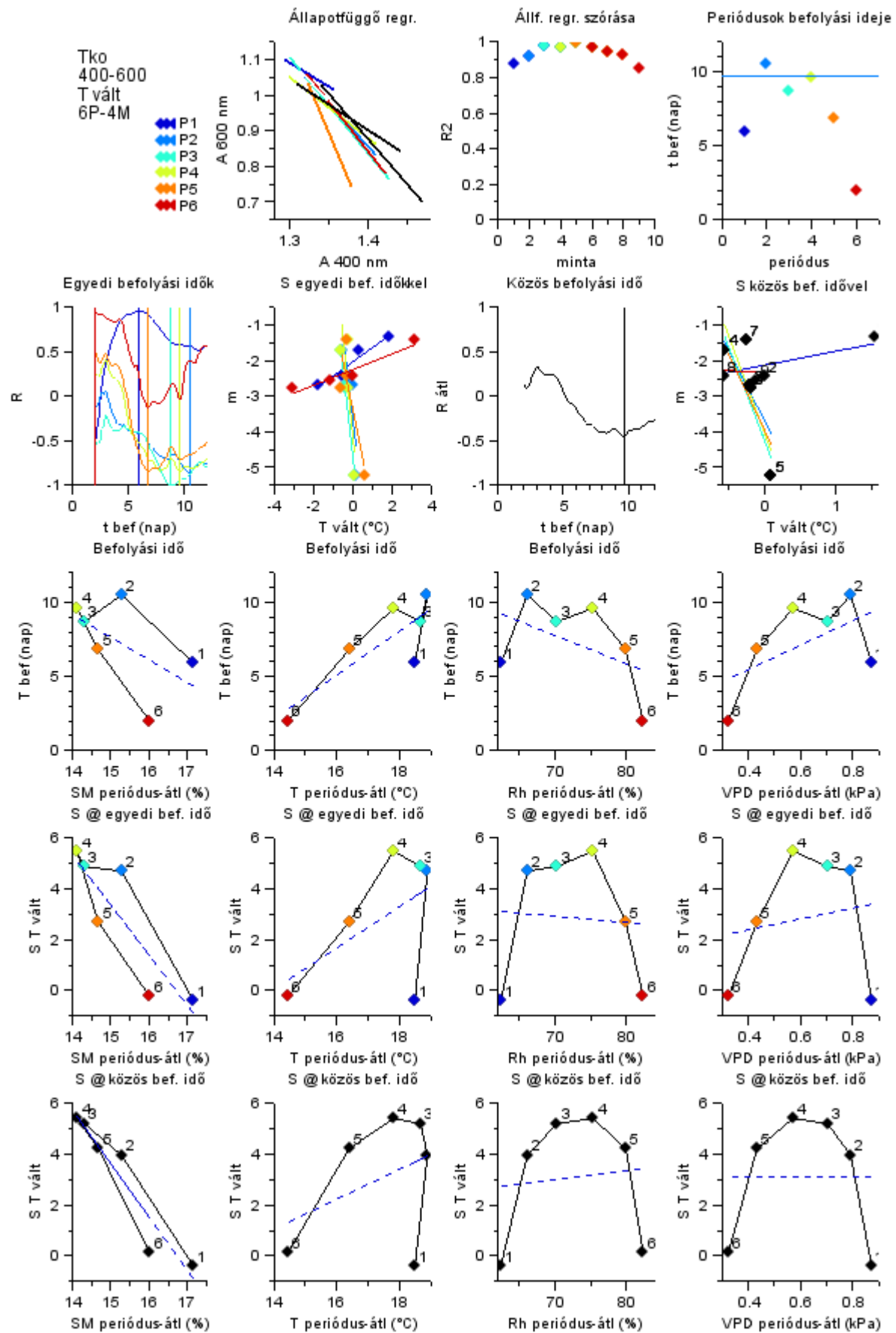
2. sor 2. grafikon: érzékenységek (S) számítása a közös befolyásolási időállandóval.

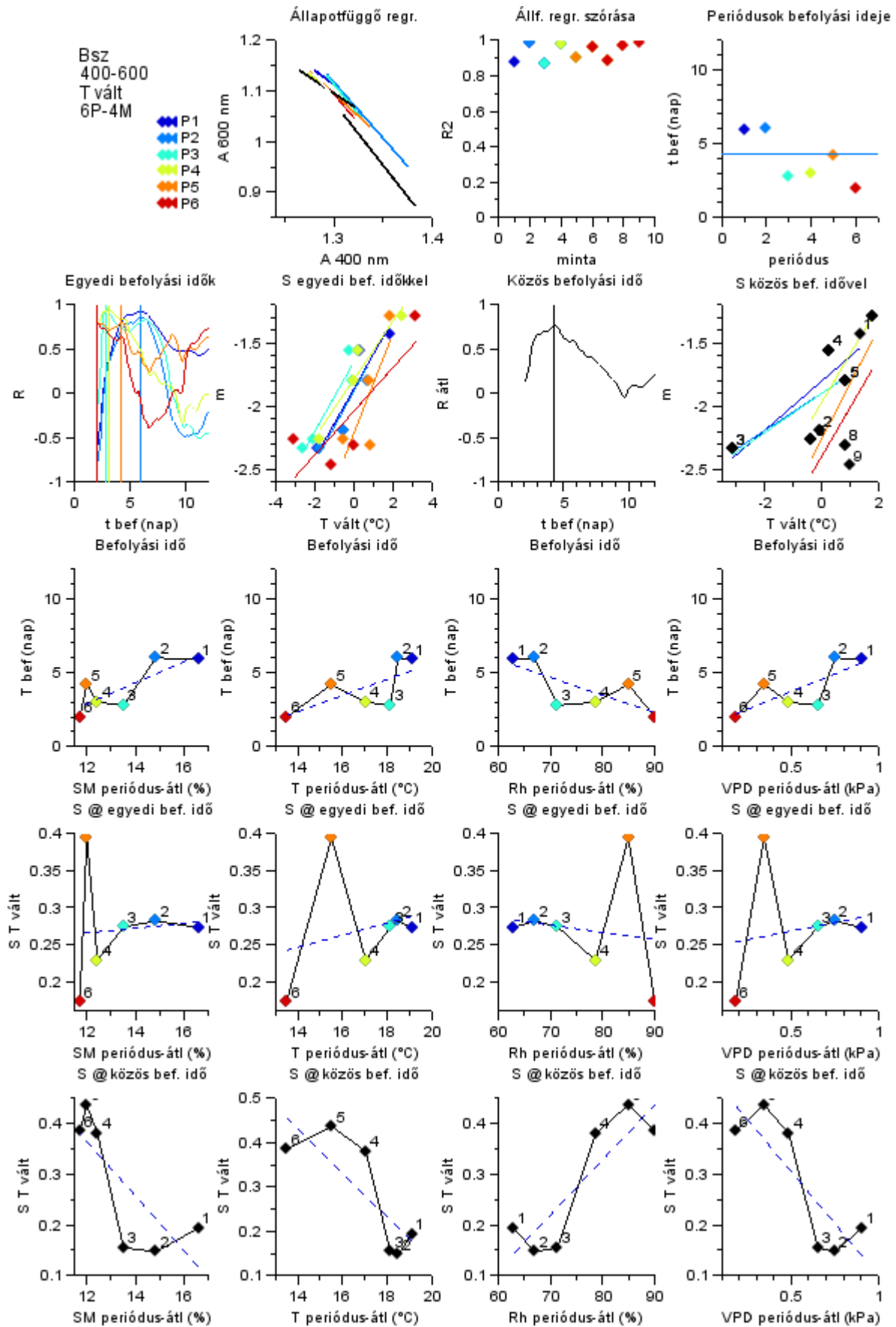
3. sor: a befolyásolási időállandók a környezet (SM, T, Rh, VPD) átlagértékeinek függvényében.

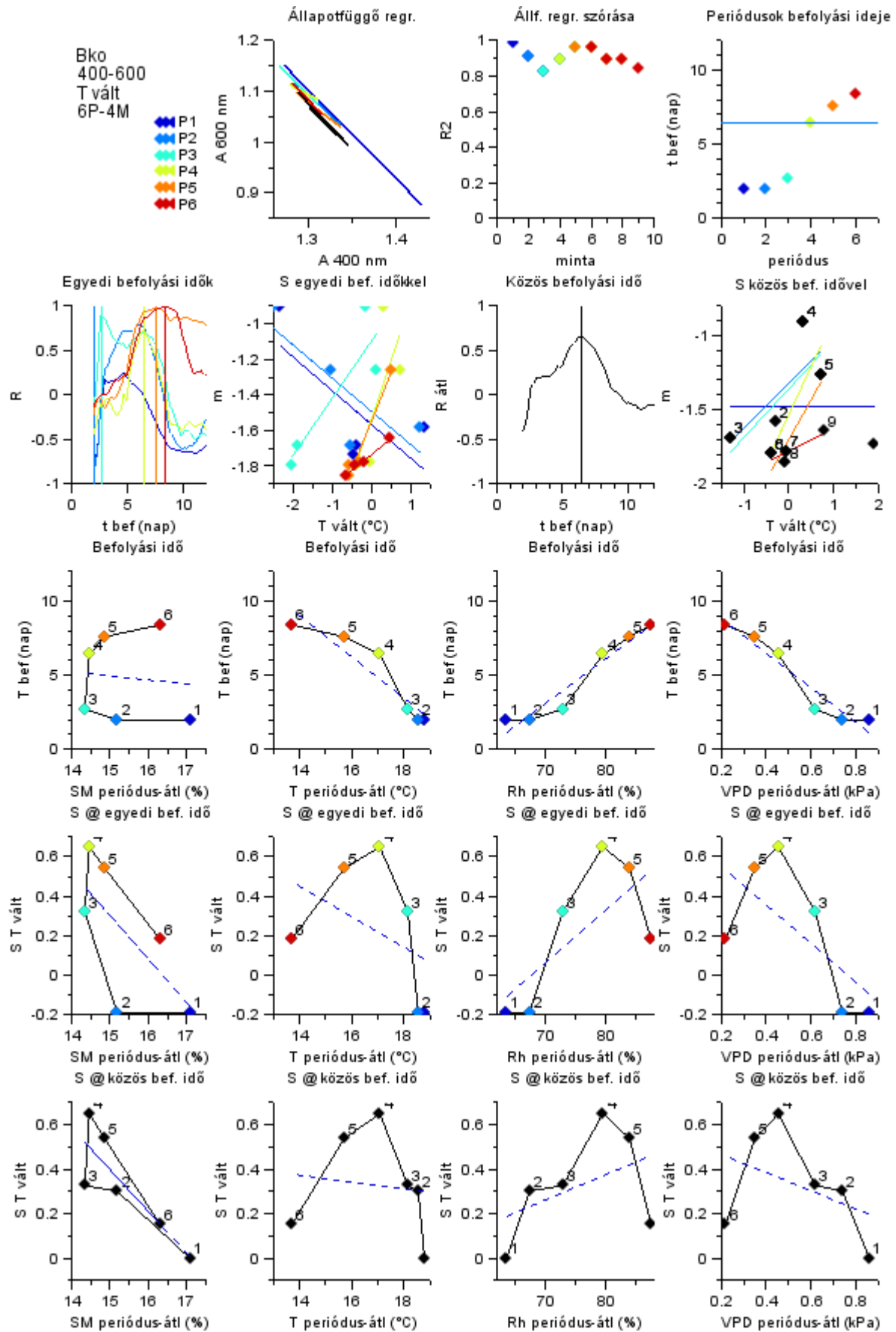
4. sor: egyedi befolyásolási időállandókkal számított érzékenységek a környezeti paraméterek (SM, T, Rh, VPD) átlagértékeinek függvényében.

5. sor: közös befolyásolási időállandóval számított érzékenységek a környezeti paraméterek (SM, T, Rh, VPD) átlagértékeinek függvényében.

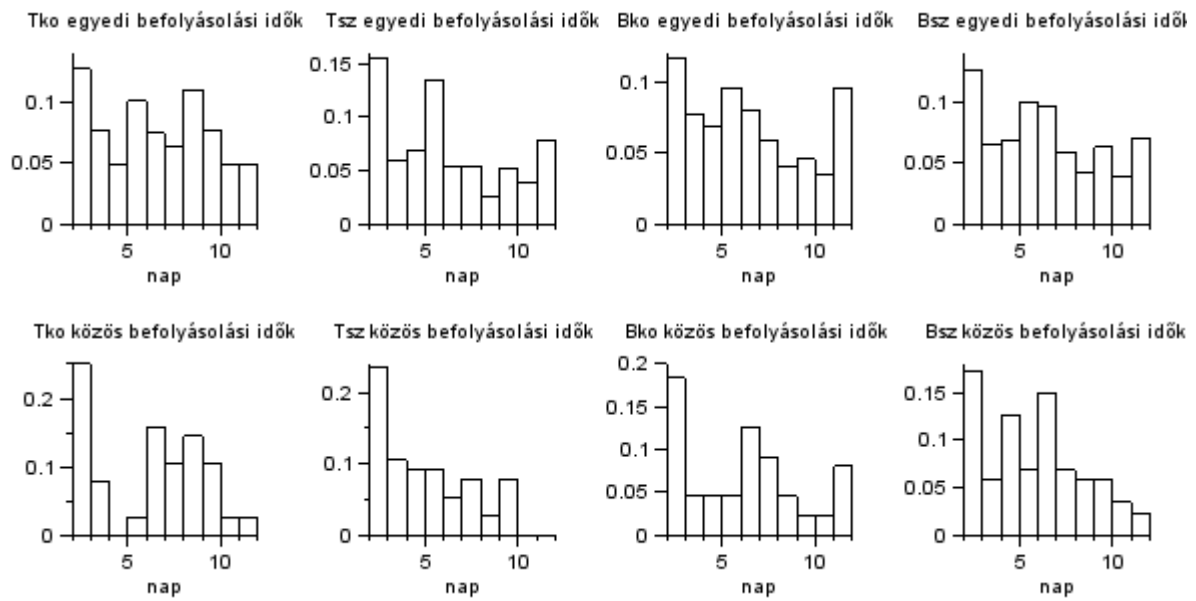








12.5 A számított befolyásolási időállandók egyedenkénti megoszlása

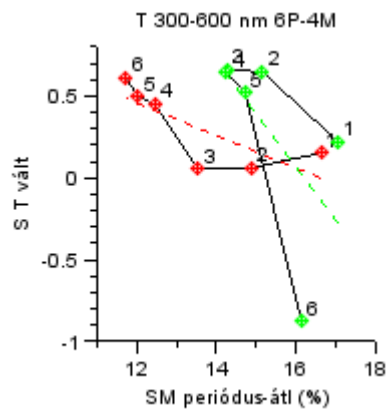


44. ábra. A számított egyedi és közös befolyásolási időállandók gyakorisági eloszlásai faegyedek szerint.

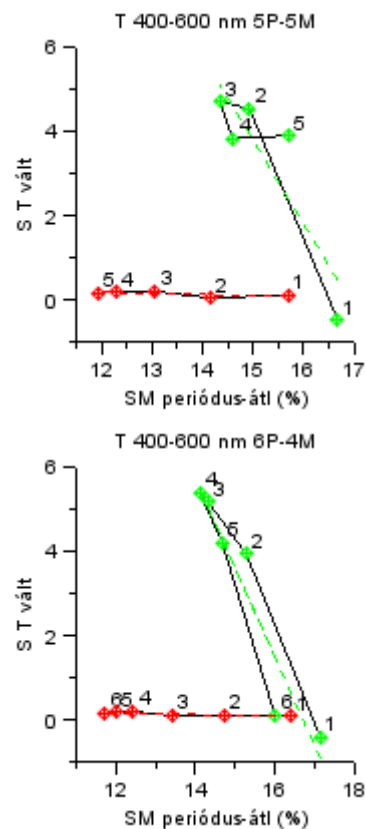
12.6 Talajnedvesség hatása a hőmérsékletváltozási érzékenységre

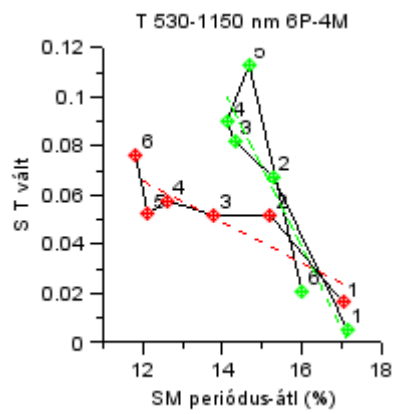
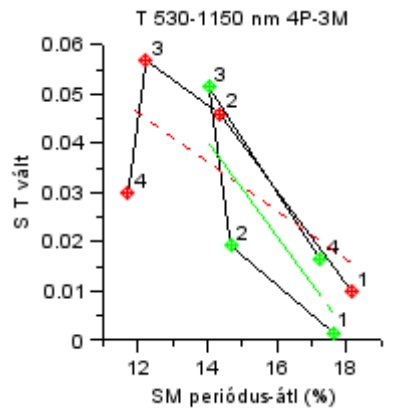
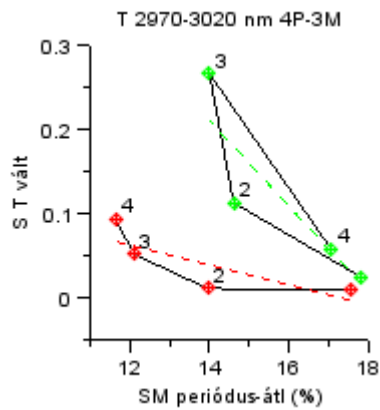
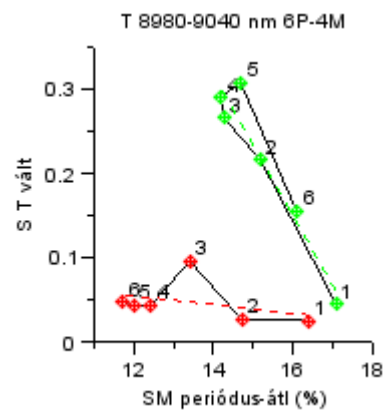
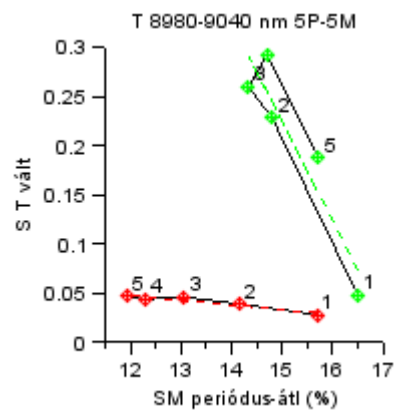
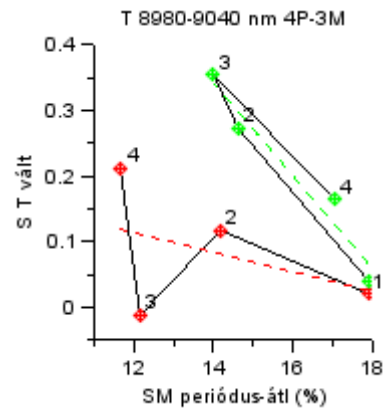
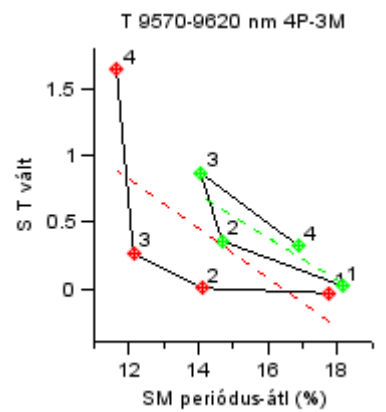
12.6.1 Tölgy

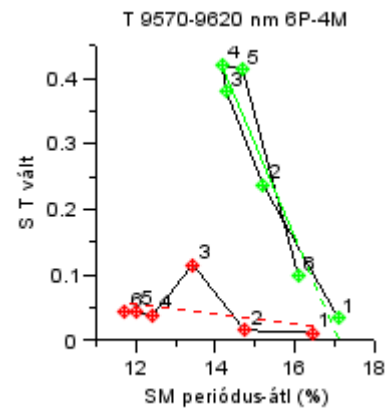
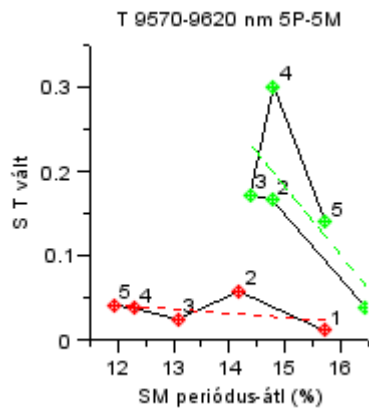
300-600



400-600

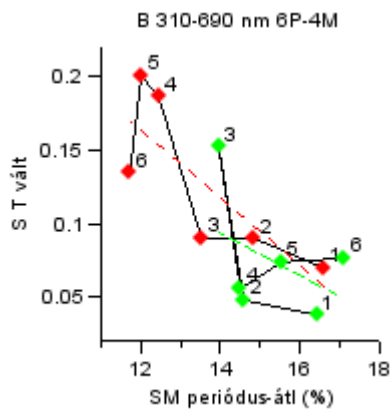
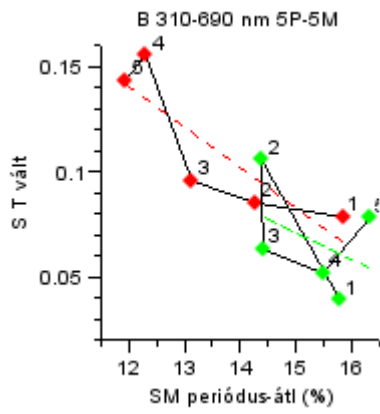


530-1150**2970-3020****8980-9040****9570-9620**

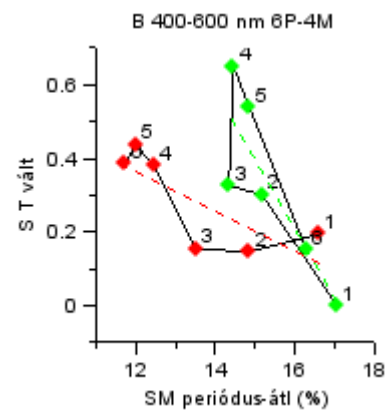
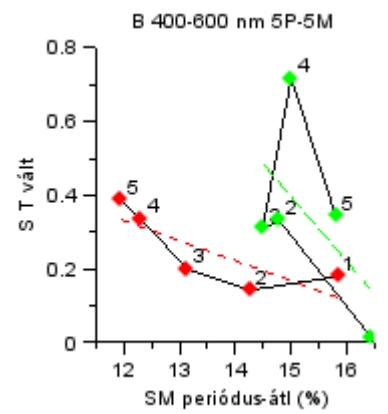


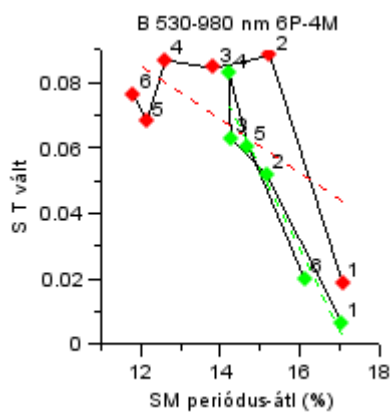
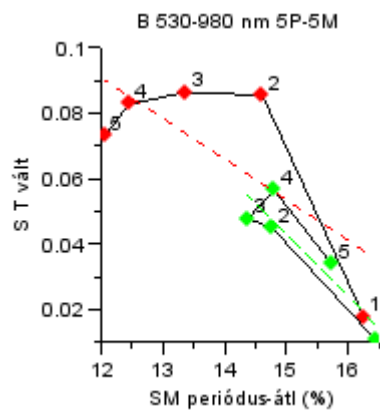
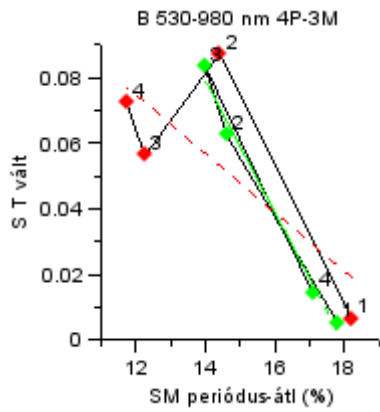
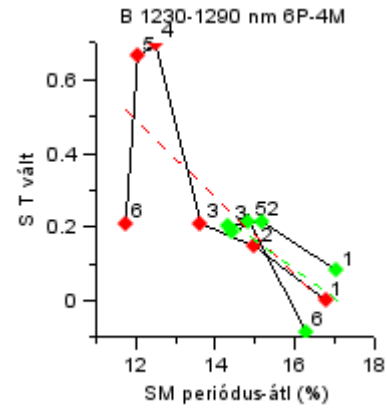
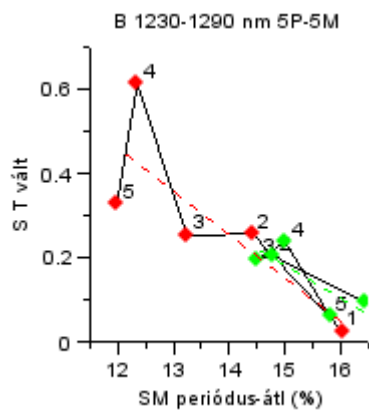
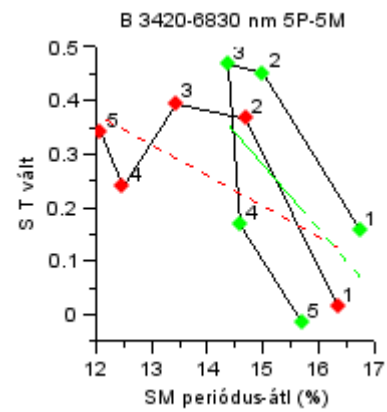
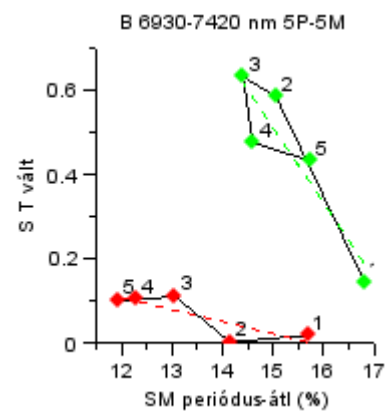
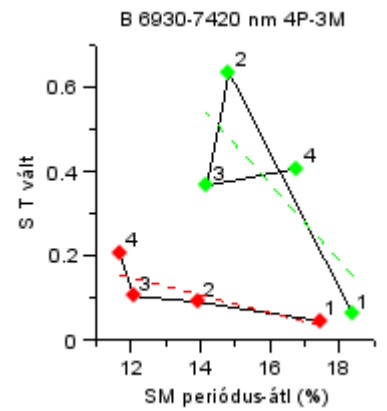
12.6.2 Bükk

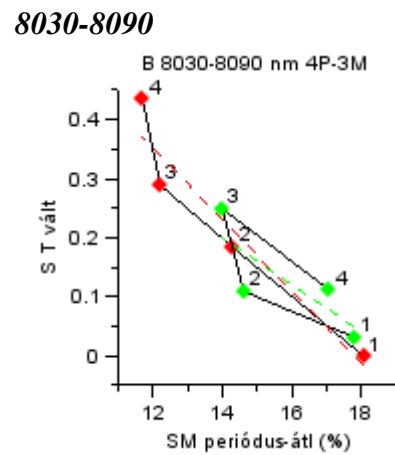
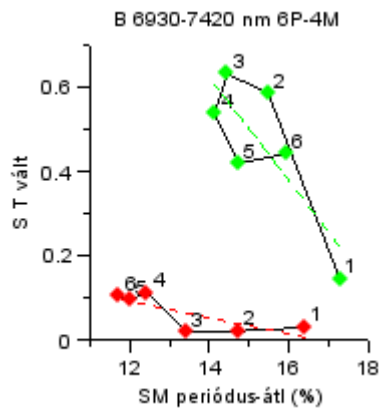
310-690



400-600



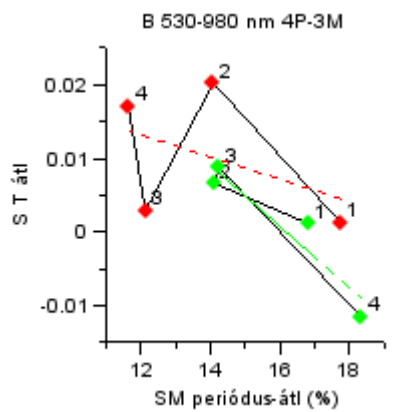
530-980**1230-1290****3420-6830****6930-7420**



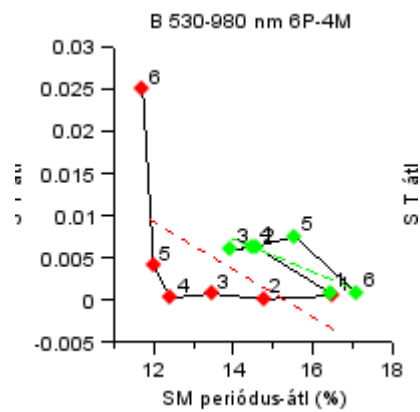
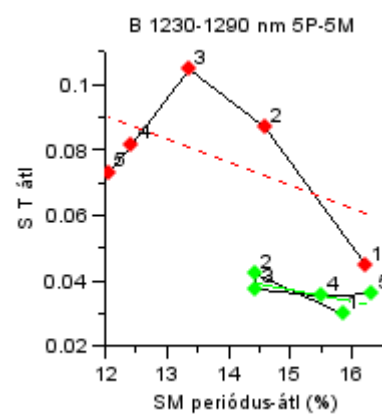
12.7 Talajnedvesség hatása az átlaghőmérséklet érzékenységre

12.7.1 Bükk

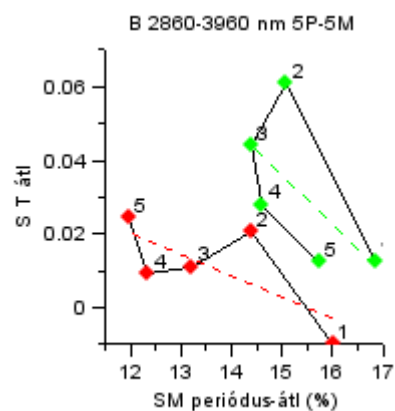
530-980

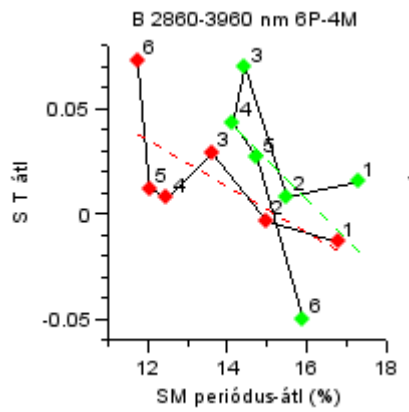
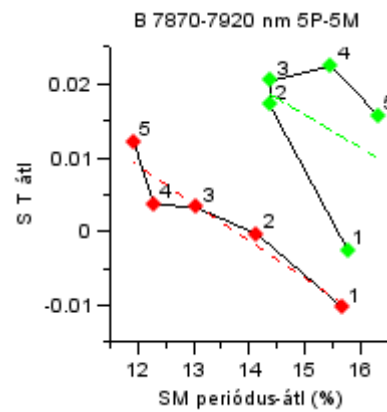
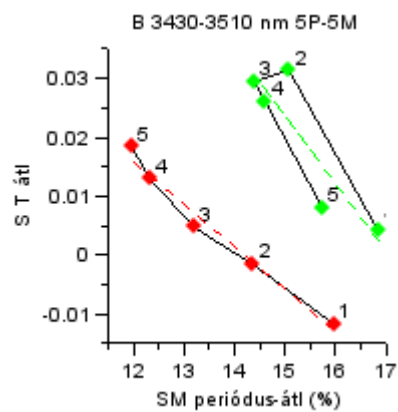
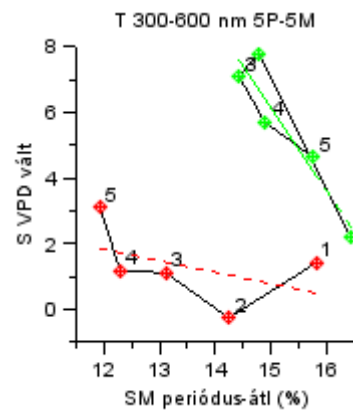
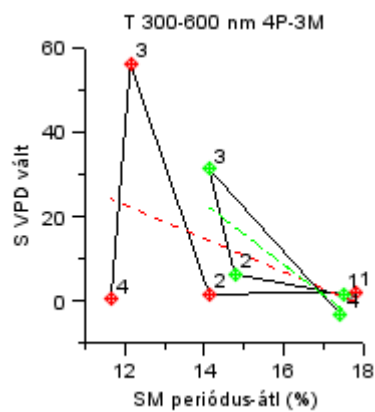


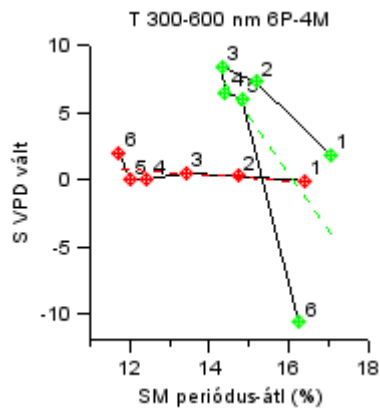
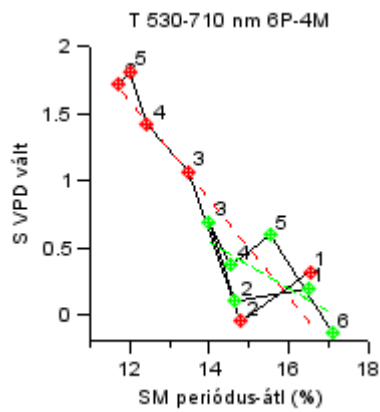
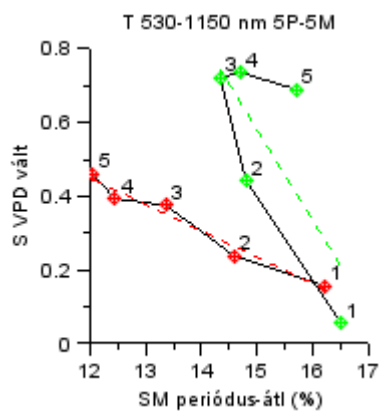
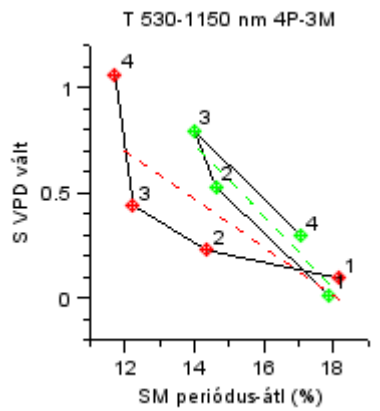
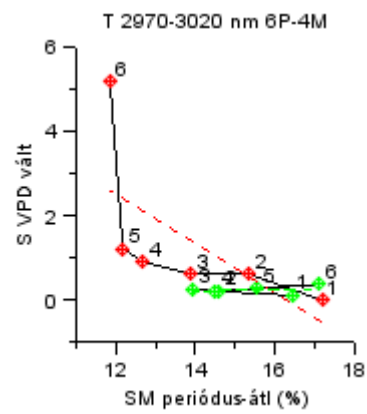
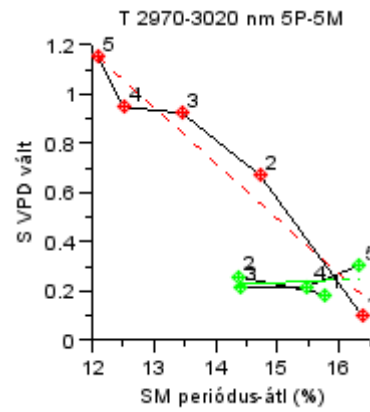
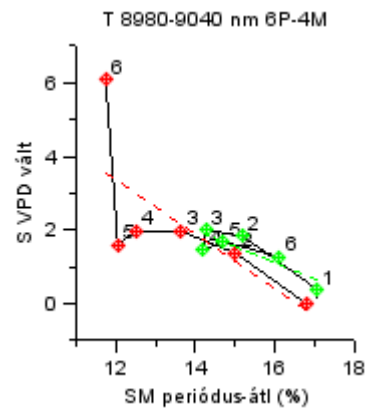
1230-1290



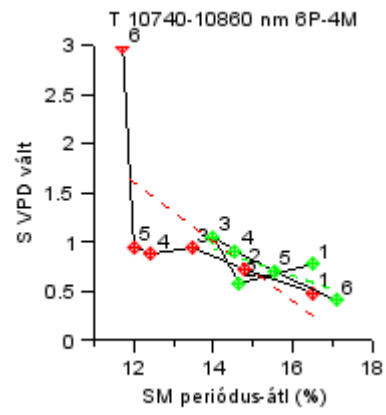
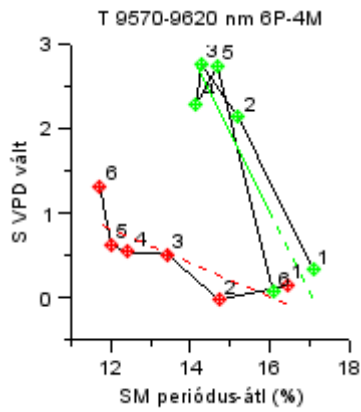
2860-3960



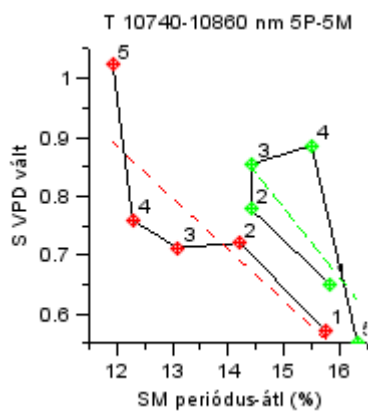
**7870-7920****3430-3510****12.8 Talajnedvesség hatása a légköri telítési hiány változási érzékenységre****12.8.1 Tölgy****300-600**

**530-710****530-1150****2970-3020****8980-9040**

9570-9620

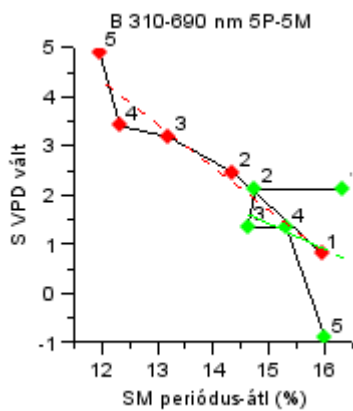


10740-10860

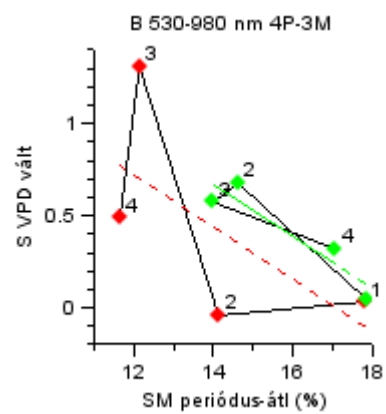


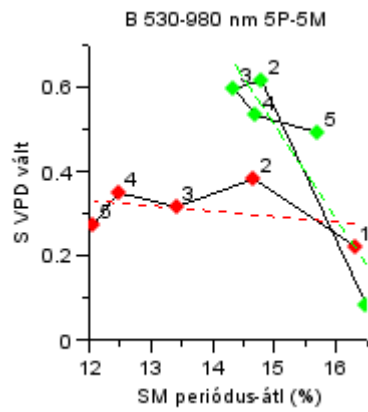
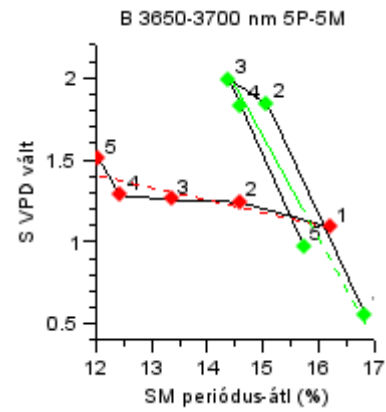
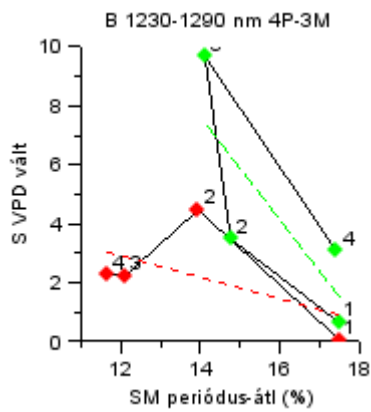
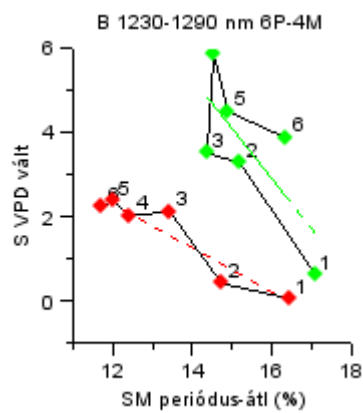
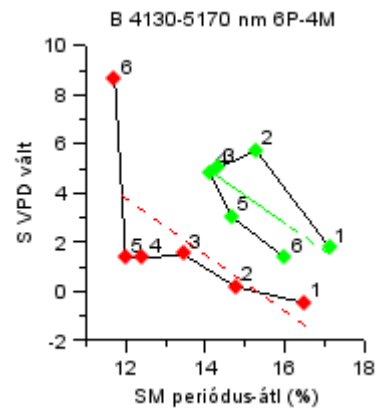
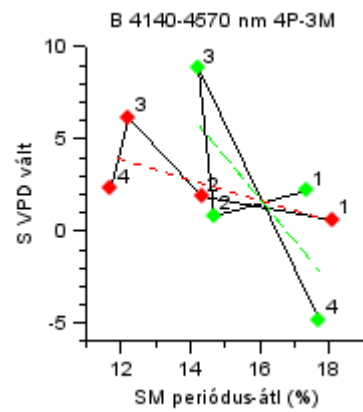
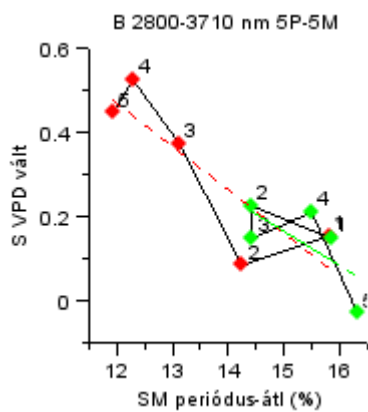
12.8.2 Bükk

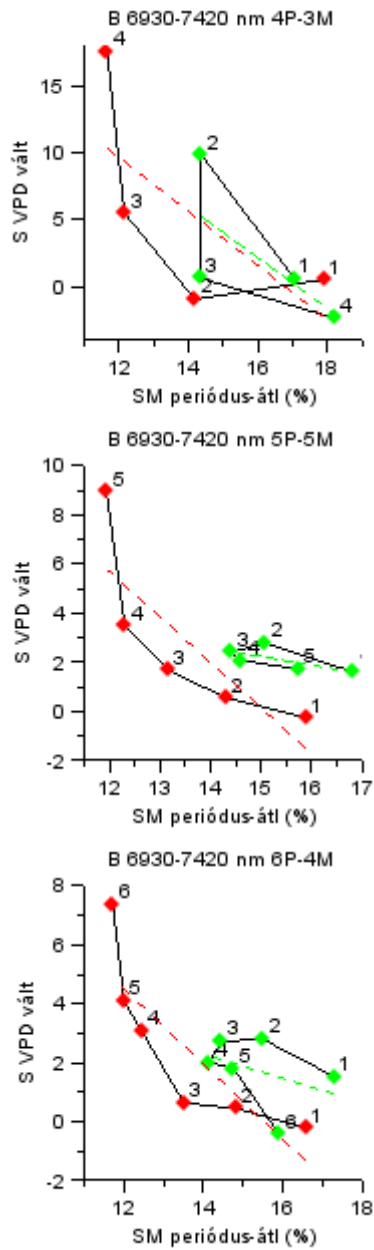
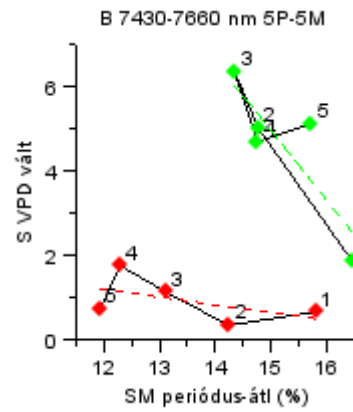
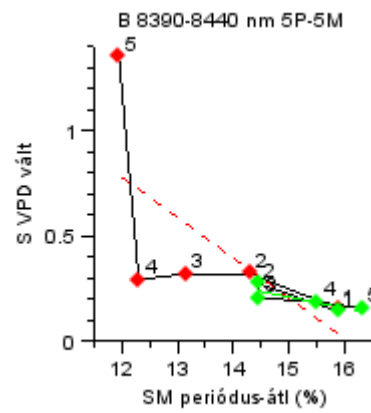
310-690



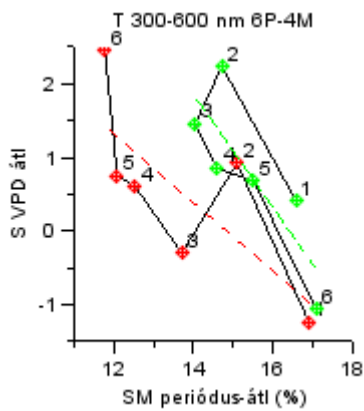
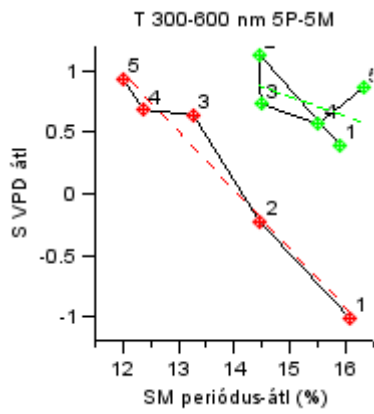
530-980



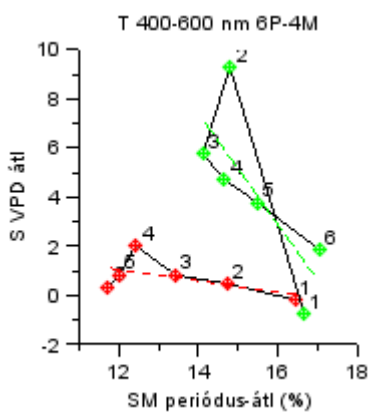
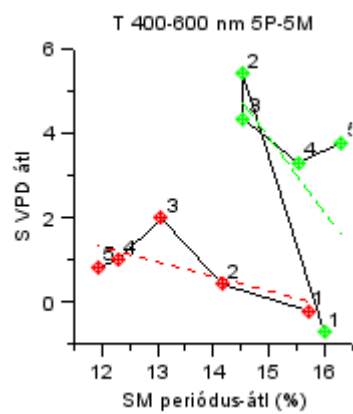
**3650-3700****1230-1290****4130-5170****4140-4570****2800-3710**

6930-7420**7430-7660****8390-8440****12.9 Talajnedvesség hatása az átlagos légköri telítési hiány érzékenységre****12.9.1 Tölgy**

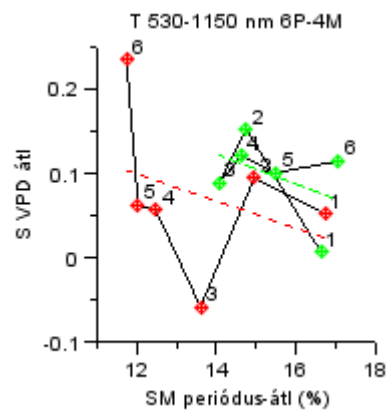
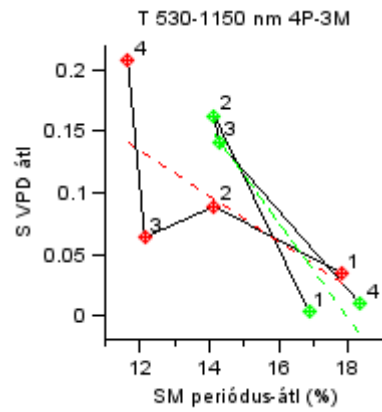
300-600



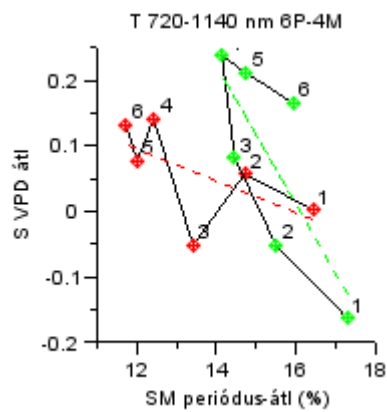
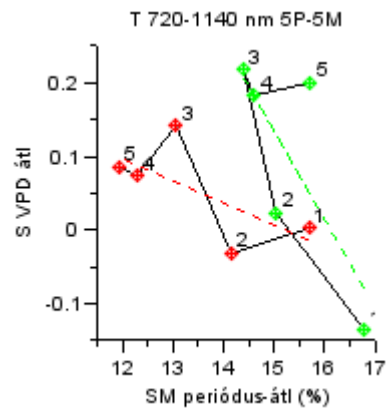
400-600

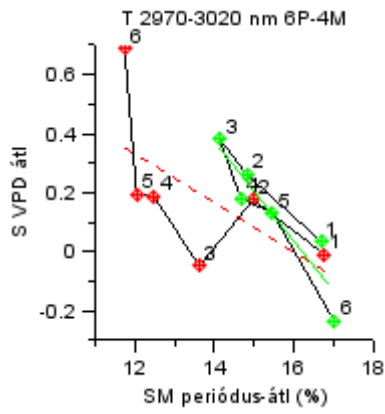
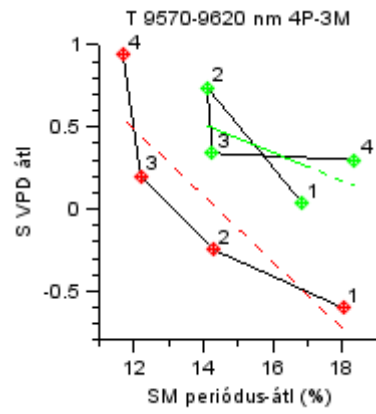
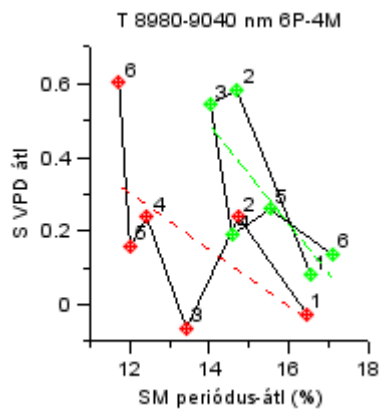
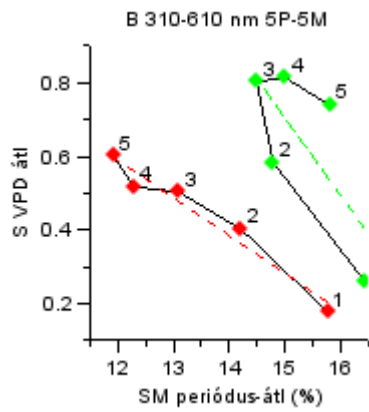
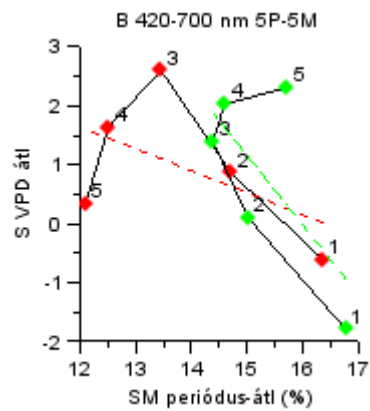


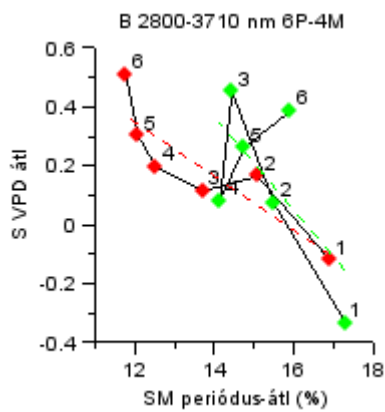
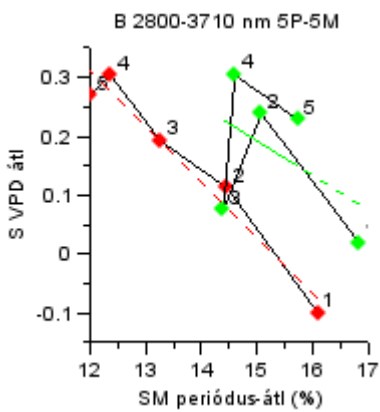
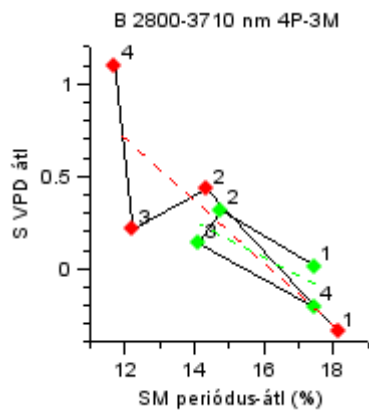
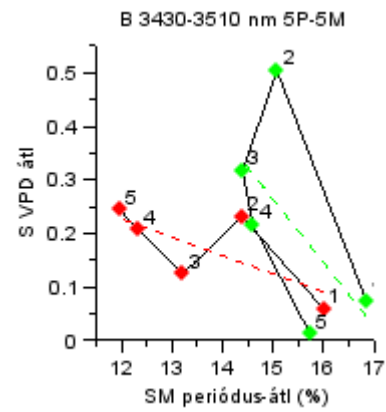
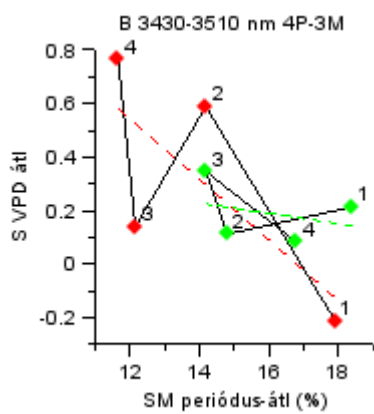
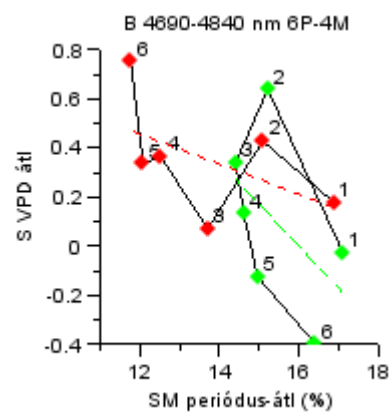
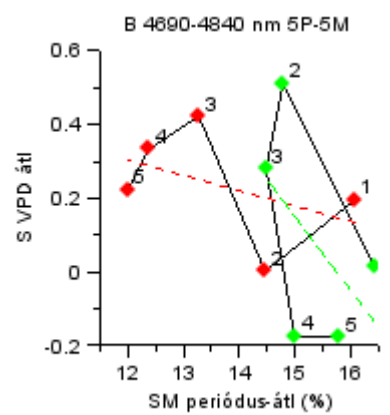
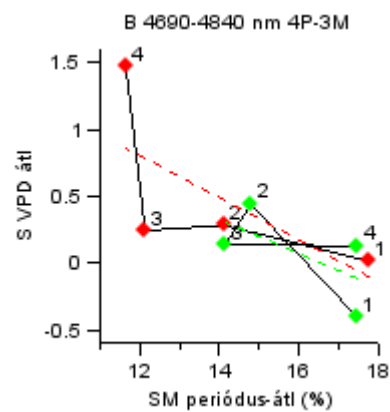
530-1150

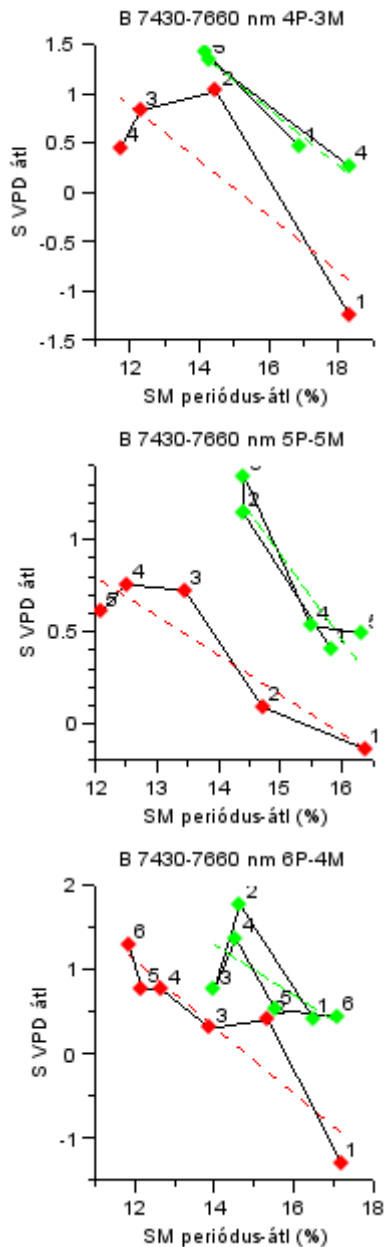
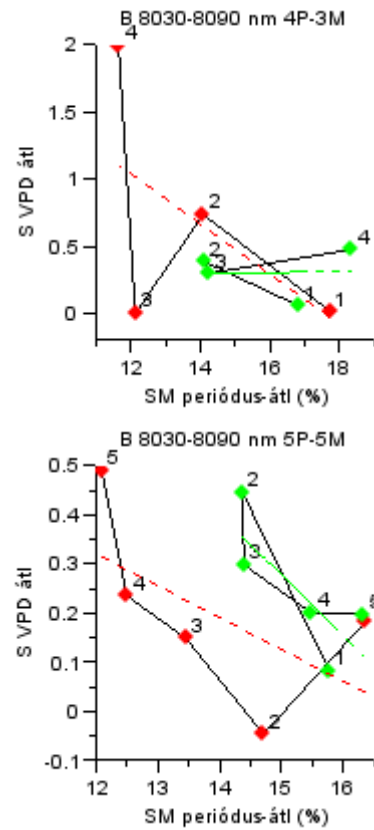


720-1140



2970-3020**9570-9620****8980-9040****12.9.2 Bükk****310-610****420-700**

2800-3710**3430-3510****4690-4840**

7430-7660**8030-8090****12.10 Vegetációs Indexek**

A grafikonok magyarázata:

Felső sor: NDVI értékek faegyedenként. A fekete jelölők az egyes levelek VI-jét, a színes jelölők a 7 levél átlagos VI-jét jelölik.

Középső sor: NDVI értékek változása a 9 mintavétel során fajonként.

Alsó sor: NDVI értékek változása a talajnedvesség (SM%) függvényében.

