

Nyugat-magyarországi Egyetem
Erdőmérnöki Kar
Kémiai Intézet

KORRELÁCIÓS MONITORING KÖRNYEZETI TÉNYEZŐK
NÖVÉNYEKRE GYAKOROLT HATÁSÁNAK JELLEMZÉSÉRE

Badáczy Dorottya Zsófia
doktorjelölt

Témavezető
Dr. Németh Zsolt István

Sopron
2015

Korrelációs monitoring környezeti tényezők növényekre gyakorolt hatásának jellemzésére

Értekezés doktori (PhD) fokozat elnyerése érdekében
a Nyugat-magyarországi Egyetem Kitaibel Pál Környezettudományi Doktori Iskolája
Biokörnyezettudomány (K1) programja keretében.

Írta:
Badáczy Dorottya Zsófia

Témavezető: Dr. Németh Zsolt István

Elfogadásra javaslom (igen / nem)

(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,

.....
Bírálbizottság elnöke

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

.....
Az EDHT elnöke

Tartalomjegyzék

Kivonat.....	11
<i>BEVEZETÉS</i>	13
<i>SZAKIRODALMI ÁTTEKINTÉS</i>	16
1. A fotoszintézis környezeti körülmény függése	17
1.1. Fényintenzitás hatása	18
1.2. Hőmérsékletváltozás hatása.....	19
1.3. Páratartalom hatása.....	21
1.4. Víz és tápanyag ellátottság hatása	22
1.6. A levegő széndioxid tartalmának hatása	23
1.7. Légszennyezettség hatása	23
2. Növényi szénhidrát metabolizmus	25
3. Állapotfüggő korreláció koncepció	28
3.1. Heterogén bemenetű lineárisan korreláló kimenetű (HB-LKK) rendszer.....	29
3.2. Környezet érzékeny lineáris korrelációk	31
3.2.1. Glükóz-fruktóz korreláció a szénhidrát anyagcserében	32
3.3. Állapotfüggő és súlyponti korrelációk kapcsolata.....	34
<i>KÍSÉRLETI RÉSZ</i>	35
4. Anyag és módszertan	37
4.1. Kísérleti terv	37
4.2. Környezeti és légszennyezettségi adatok	38
4.3. Szénhidrátok elválasztása. Glükóz és fruktóz koncentrációk meghatározása.....	39
4.4. Minta előkészítés	43
5. Eredmények	50
5.1. Eloszlásvizsgáló.....	50
5.2. Szóráselemzés.....	52
5.3. Glükóz-Fruktóz korrelációk	53
5.3.1. Nägele modell regressziói	53
5.3.2. Glükóz-fruktóz állapotfüggő és súlyponti regressziók	56

5.3.2.1. Szóráshányadosok és meredekségek összevetése.....	59
5.3.2.2. Glükóz-Fruktóz állapotfüggő és súlyponti regressziók kovariancia analízisei	60
5.4. HB-LKK rendszerparaméterek becslése	61
5.4.1. Az állapotfüggő korreláció elméleti egyenleteinek ekvivalenciája	66
5.4.1.1. Meredekség ekvivalencia.....	66
5.4.1.2. Tengelymetszet ekvivalencia	68
5.5. Korrelációs analízis	71
5.5.1. HB-LKK rendszerparaméterek és környezeti tényezők korrelációs analízise	71
5.5.2. Szénhidrát koncentrációk, statisztikai paraméterek és környezeti tényezők korrelációs analízise	74
5.5.3. Korrelációs analízis a négy növényi faj adatainak összesített mátrixára	76
5.6. Főkomponens analízis	78
5.6.1. Főkomponens analízis a négy fafaj összesített adatbázisára.....	84
<i>ÚJ TUDOMÁNYOS EREDMÉNYEK (TÉZISSZERŰ ÖSSZEFOGLALÁS)</i>	<i>87</i>
Köszönetnyilvánítás	92
Irodalomjegyzék.....	93
Ábrajegyzék	105
Táblázatjegyzék.....	108
MELLÉKLETEK	109
I. MELLÉKLET Primer adatok	110
I.I. MELLÉKLET A bükk fához (<i>Fagus sylvatica</i> L.) tartozó 2010-es primer mérési adatok	110
I.II. MELLÉKLET A tölgyfához (<i>Quercus robur</i>) tartozó 2010-es primer mérési adatok	112
I.III. MELLÉKLET Az ezüsthárs fához (<i>Tilia tomentosa</i>) tartozó 2011-es primer mérési adatok	115
I.IV. MELLÉKLET Az ezüsthárs fához (<i>Tilia tomentosa</i>) tartozó 2012-es primer mérési adatok	117
I.V. MELLÉKLET A kislevelű hársfához (<i>Tilia cordata</i>) tartozó 2011-es primer mérési adatok	119
I.VI. MELLÉKLET A kislevelű hársfához (<i>Tilia cordata</i>) tartozó	

2012-es primer mérési adatok	121
II.MELLÉKLET Eloszlás vizsgálatok	123
II.I.MELLÉKLET A 2010-es bükk standardizált glükóz és fruktóz értékeinek regressziója és tapasztalati gyakoriságai.....	123
II.II.MELLÉKLET A 2010-es tölgy standardizált glükóz és fruktóz értékeinek regressziója és tapasztalati gyakoriságai.....	124
II.III.MELLÉKLET A 2011-es ezüsthárs standardizált glükóz és fruktóz értékeinek regressziója és tapasztalati gyakoriságai	125
II.IV.MELLÉKLET A 2012-es ezüsthárs standardizált glükóz és fruktóz értékeinek regressziója és tapasztalati gyakoriságai	126
II.V.MELLÉKLET A 2011-es kislevelű hárs standardizált glükóz és fruktóz értékeinek regressziója és tapasztalati gyakoriságai	127
III.MELLÉKLET Szórásvizsgálatok	128
III.I.MELLÉKLET A 2010-es bükk glükóz–fruktóz értékeinek szórás vizsgálata.....	128
III.II.MELLÉKLET A 2010-es tölgy glükóz–fruktóz értékeinek szórás vizsgálata.....	128
III.III.MELLÉKLET A 2011-es ezüsthárs glükóz–fruktóz értékeinek szórás vizsgálata.....	129
III.IV.MELLÉKLET A 2012-es ezüsthárs glükóz–fruktóz értékeinek szórás vizsgálata.....	129
III.V.MELLÉKLET A 2011-es kislevelű hárs glükóz–fruktóz értékeinek szórás vizsgálata.....	130
IV.MELLÉKLET Glükóz-Fruktóz állapotfüggő és súlyponti korrelációk	131
IV.I.MELLÉKLET 2010-ben mért bükkfa levelek glükóz és fruktóz koncentrációinak állapotfüggő és súlyponti korrelációi	131
IV.I.I.MELLÉKLET Bükkfa minták glükóz-fruktóz tartalmainak primer adatai és a regresszióikhoz tartozó R^2 értékei.....	131
IV.I.II.MELLÉKLET 2010-ben mért bükkfa levelek glükóz és fruktóz koncentrációinak állapotfüggő és súlyponti korrelációinak regressziós egyenesei	132
IV.I.III.MELLÉKLET A glükóz-fruktóz regressziós egyenesek kovariancia analiziséből származó valószínűségi változók 2010-es bükk minták esetében	133

<i>IV.II.MELLÉKLET</i> 2010-ben mért tölgyfa levelek glükóz és fruktóz koncentrációinak állapotfüggő és súlyponti korrelációi	134
<i>IV.II.I.MELLÉKLET</i> 2010-es tölgyfa minták glükóz-fruktóz tartalmainak primer adatai és a regresszióikhoz tartozó R^2 értékei	134
<i>IV.II.II.MELLÉKLET</i> 2010-ben mért tölgyfa levelek glükóz és fruktóz koncentrációinak állapotfüggő és súlyponti korrelációinak regressziós egyenesei	135
<i>IV.II.III.MELLÉKLET</i> A glükóz-fruktóz regressziós egyenesek kovariancia analíziséből származó valószínűségi változók 2010-es tölgy minták esetében	136
<i>IV.III.MELLÉKLET</i> 2011-ben mért ezüsthársfa levelek glükóz és fruktóz koncentrációinak állapotfüggő és súlyponti korrelációi	137
<i>IV.III.I.MELLÉKLET</i> 2011-es ezüsthárs fa minták glükóz-fruktóz tartalmainak primer adatai és a regresszióikhoz tartozó R^2 értékei	137
<i>IV.III.II.MELLÉKLET</i> 2010-ben mért ezüsthársfa levelek glükóz és fruktóz koncentrációinak állapotfüggő és súlyponti korrelációinak regressziós egyenesei	138
<i>IV.III.III.MELLÉKLET</i> A glükóz-fruktóz regressziós egyenesek kovariancia analíziséből származó valószínűségi változók 2011-es ezüsthárs fa minták esetében	139
<i>IV.IV.MELLÉKLET</i> 2012-ben mért ezüsthársfa levelek glükóz és fruktóz koncentrációinak állapotfüggő és súlyponti korrelációi	140
<i>IV.IV.I.MELLÉKLET</i> 2012-es ezüsthárs fa minták glükóz-fruktóz tartalmainak primer adatai és a regresszióikhoz tartozó R^2 értékei	140
<i>IV.IV.II.MELLÉKLET</i> 2012-ben mért ezüsthárs falevelek glükóz és fruktóz koncentrációinak állapotfüggő és súlyponti korrelációinak regressziós egyenesei	141
<i>IV.IV.III.MELLÉKLET</i> A glükóz-fruktóz regressziós egyenesek kovariancia analíziséből származó valószínűségi változók 2012-es kislevelű hárs minták esetében	142
<i>IV.V.MELLÉKLET</i> 2011-ben mért kislevelű hársfa levelek glükóz és fruktóz koncentrációinak állapotfüggő és súlyponti korrelációi	143

<i>IV.V.I.MELLÉKLET</i> 2011-es kislevelű hársfa minták glükóz-fruktóz tartalmainak primer adatai és a regresszióikhoz tartozó R^2 értékei	143
<i>IV.V.II.MELLÉKLET</i> 2011-ben mért kislevelű hársfa levelek glükóz és fruktóz koncentrációinak állapotfüggő és súlyponti korrelációinak regressziós egyenesei	144
<i>IV.V.III.MELLÉKLET</i> A glükóz-fruktóz regressziós egyenesek kovariancia analíziséből származó valószínűségi változók 2011-es kislevelű hárs minták esetében	145
V.MELLÉKLET A tapasztalati szóráshányadosok és az állapotfüggő regresszió meredekségének korrelációi	146
<i>V.I.MELLÉKLET</i> A 2010-es bükk minták tapasztalati szóráshányadosainak és az állapotfüggő regressziók meredekségének korrelációja	146
<i>V.II.MELLÉKLET</i> A 2010-es tölgy minták tapasztalati szóráshányadosainak és az állapotfüggő regressziók meredekségének korrelációja	147
<i>V.III.MELLÉKLET</i> A 2011-es ezüsthárs minták tapasztalati szóráshányadosainak és az állapotfüggő regressziók meredekségének korrelációja	148
<i>V.IV.MELLÉKLET</i> A 2012-es ezüsthárs minták tapasztalati szóráshányadosainak és az állapotfüggő regressziók meredekségének korrelációja	149
<i>V.V.MELLÉKLET</i> A 2011-es kislevelű hárs minták tapasztalati szóráshányadosainak és az állapotfüggő regressziók meredekségének korrelációja	150
VI.MELLÉKLET StatsDirect program kovariancia analízis (ANCOVA) jegyzőkönyvei	151
<i>VI.I.MELLÉKLET</i> StatsDirect jegyzőkönyv a 2010-es bükkfa minták glükóz-fruktóz regressziós egyeneseinek kovariancia analíziséről	151
<i>VI.II.MELLÉKLET</i> StatsDirect jegyzőkönyv a 2010-es tölgyfa minták glükóz-fruktóz regressziós egyeneseinek kovariancia analíziséről.....	155
<i>VI.III.MELLÉKLET</i> StatsDirect jegyzőkönyv a 2011-es ezüsthárs minták glükóz-fruktóz regressziós egyeneseinek kovariancia analíziséről.....	164
<i>VI.IV.MELLÉKLET</i> StatsDirect jegyzőkönyv a 2012-es ezüsthárs	

minták glükóz-fruktóz regressziós egyeneseinek kovariancia analíziséről.....	170
<i>VI.V.MELLÉKLET</i> StatsDirect jegyzőkönyv a 2011-es kislevelű hárs minták glükóz-fruktóz regressziós egyeneseinek kovariancia analíziséről.....	176
<i>VI.VI.MELLÉKLET</i> StatsDirect jegyzőkönyv a 2012-es kislevelű hárs minták glükóz-fruktóz regressziós egyeneseinek kovariancia analíziséről.....	181
<i>VI.VII.MELLÉKLET</i> StatsDirect jegyzőkönyv a 30-as ábrán lévő 1/SR2 és a glükóz/SR2 regressziós egyenesek kovariancia analíziséről	186
<i>VI.VIII.MELLÉKLET</i> StatsDirect jegyzőkönyv a 31-es ábrán lévő 1/SR2 és a fruktóz/SR2 regressziós egyenesek kovariancia analíziséről	191
VII.MELLÉKLET Korrelációs analízis	196
<i>VII.I.MELLÉKLET</i> A rendszerparaméterek és a hozzájuk tartozó környezeti paraméterek korrelációs analízise	196
<i>VII.I.I.MELLÉKLET</i> 2010-es bükk rendszerparaméterek és a hozzájuk tartozó környezeti paraméterek korrelációs analízise	196
<i>VII.I.II. MELLÉKLET</i> 2010-es tölgy rendszerparaméterek és a hozzájuk tartozó környezeti paraméterek korrelációs analízise	198
<i>VII.I.III. MELLÉKLET</i> 2011-es ezüsthárs rendszerparaméterek és a hozzájuk tartozó környezeti paraméterek korrelációs analízise.....	200
<i>VII.I.IV. MELLÉKLET</i> 2012-es ezüsthárs rendszerparaméterek és a hozzájuk tartozó környezeti paraméterek korrelációs analízise	203
<i>VII.I.V. MELLÉKLET</i> 2011-es kislevelű hárs rendszerparaméterek és a hozzájuk tartozó környezeti paraméterek korrelációs analízise	206
<i>VII.II.MELLÉKLET</i> A szénhidrát koncentrációk, statisztikai paraméterek és a hozzájuk tartozó környezeti tényezők korrelációs analízise.....	209
<i>VII.II.I.MELLÉKLET</i> A 2010-es bükk adatok szénhidrát koncentrációinak, statisztikai paramétereinek és a hozzá tartozó környezeti tényezők korrelációs analízise	209
<i>VII.II.II.MELLÉKLET</i> A 2010-es tölgy adatok szénhidrát	

koncentrációinak, statisztikai paramétereinek és a hozzá tartozó környezeti tényezők korrelációs analízise	210
<i>VII.II.III.MELLÉKLET</i> A 2011-es ezüsthárs adatok szénhidrát koncentrációinak, statisztikai paramétereinek és a hozzá tartozó környezeti tényezők korrelációs analízise	211
<i>VII.II.IV.MELLÉKLET</i> A 2012-es ezüsthárs adatok szénhidrát koncentrációinak, statisztikai paramétereinek és a hozzá tartozó környezeti tényezők korrelációs analízise	212
<i>VII.II.V.MELLÉKLET</i> A 2011-es kislevelű hárs adatok szénhidrát koncentrációinak, statisztikai paramétereinek és a hozzá tartozó környezeti tényezők korrelációs analízise	213
VIII.MELLÉKLET Főkomponens analízis	214
<i>VIII.I.MELLÉKLET</i> Főkomponens analízis 2010-ben mért bükk adatokra	214
<i>VIII.II.MELLÉKLET</i> Főkomponens analízis 2010-ben mért tölgy adatokra	216
<i>VIII.III.MELLÉKLET</i> Főkomponens analízis 2011-ben mért ezüsthárs adatokra	218
<i>VIII.IV.MELLÉKLET</i> Főkomponens analízis 2012-ben mért ezüsthárs adatokra	220
<i>VIII.V.MELLÉKLET</i> Főkomponens analízis 2011-ben mért kislevelű hárs adatokra	222

KIVONAT

Korrelációs monitoring környezeti tényezők növényekre gyakorolt hatásának jellemzésére

A növények biokémiai folyamatai érzékenyek és nagymértékben függnek az őket körülvevő környezet hatásaitól. A környezetváltozásra adott biokémiai válaszreakcióik már a mikro- vagy makróméretekben érzékelhető morfológiai elváltozásokat megelőzően tapasztalhatóak. A növény metabolit koncentrációi visszatükrözik az adott mintavételi időpontban a környezet aktuális állapotát. Következésképpen a növényi biokémiai változók lineáris korrelációi is érzékenyek lehetnek a környezeti hatásokra. A korrelációs kapcsolatokat kifejező regressziókat a környezet állapotváltozásai a határozottsági fokban, meredekségben, tengelymetszetben és a súlypontban előidézett változásokon keresztül alakítják. A korrelációs kapcsolatok regresszióinak monitoringszerű vizsgálatával a növény fiziológiás állapotában bekövetkező változás nyomon követhető.

Dolgozatomban célul tűztem ki a környezeti paraméterek növényekre gyakorolt módosító hatásainak érzékelhetővé, számszerűsíthetővé tételét.

A lineárisan korreláló metabolitok közül, mint pl. a polifenol-oxidáz – peroxidáz enzim aktivitások, a totál fenol tartalom – antioxidáns kapacitás, a glükóz – fruktóz és a klorofill-a – klorofill-b tartalom stb. (Roessner és munkatársai, 2001; Li és munkatársai, 2008; Souza és munkatársai, 2008; Németh és munkatársai, 2009a; Atmani és munkatársai, 2009; Németh és munkatársai, 2010; Badáczy, 2011a; Badáczy és munkatársai, 2011b; Németh és Badáczy, 2012) a glükóz – fruktóz lineárisan korreláló biokémiai változó párt választottam ki. A glükóz és fruktóz együttlévő koncentrációján keresztül követtem nyomon a fotoszintézis központi szénhidrát-anyagcseréjének környezeti érzékenységre alapozva, néhány faegyed környezeti körülményfüggő fiziológiás állapotváltozásait.

A fő környezeti tényezők által előidézett változások a lombzat szénhidrát tartalmában a Németh Zsolt István által kidolgozott „Biokémiai változók állapotfüggő és súlyponti korrelációi”-nak monitoringszerű vizsgálatával feltérképezhetőek. A látens, lineáris és nem lineáris kapcsolatok feltárása érdekében dolgozatomban négy fafaj lombzatában a szénhidrát koncentráció és a környezeti körülmény kapcsolatának monitoringozását tartalmazza. Az „Állapotfüggő korreláció koncepció” szerint megfogalmazott elméleti „törvények” alapján, továbbá kemometria értékelési módszerek segítségével igyekeztem feltárni a látens, egy változós szemlélettel megtapasztalhatatlan, a növény-környezet kölcsönhatást jellemző információt. Ezen módszerek segítségével konkrét számszerűsített adatokat kapunk arról, hogy a vizsgálat időszakában a monitoringozott fafajokra mely környezeti tényezők voltak leginkább befolyással.

ABSTRACT

Correlation monitoring to characterize the influence of environmental factors on plants

The plant metabolite concentrations can reflect the actual environmental conditions. The correlations of the biochemical variables in plants also can be sensitive to the environmental effects. The interactions between the plants and their environment can be detected and mapped on the base of “State-dependent correlation conception”. The alterations in the environmental conditions can modify the parameters of regression straight lines of these correlations. The concentrations of the plant metabolites can reflect the actual environmental conditions of the sampling. The linear correlations of biochemical variables in the plant tissues can also show environmental sensitivity. The regression straight line of the correlation relation is being modified in the values of slope, intercept, and coefficient of determination and location of the centre point by the alterations in environmental condition. The alterations in the physiological states of plants are traceable with the monitoring of the linear regressions. This research organically fits to the subject of the HB-LKK system model, which approach the alterations of the states in the environmental condition dependent foliage. The objective of my thesis is to detect and to quantify the effects of the environmental factors on plants.

Of such pairs of linearly correlating biochemical variables as, for example, polyphenol-oxidase – peroxidase enzyme activities, amount of total phenols – antioxidant capacity, concentrations of glucose – fructose and chlorophyll-a – chlorophyll-b and so on, the linearly correlating concentrations of glucose and fructose have been chosen. Based on environmental sensitivity of the central carbohydrate metabolism, the alterations of the environmental factors dependent physiological states have been monitored by measuring these two sugar amounts in tree leaves. The monitoring of the state dependent regressions of glucose and fructose concentration pairs has been enable a development of quantification for the interaction between plants and the environment.

To reveal linearly correlating relations between the plant and its environment, some methods of multivariate data analysis have been used (for example correlation analysis, principal component analysis (PCA)) for the assessment of a comprehensive set of carbohydrate contents and environmental conditions.

BEVEZETÉS

A vegetációs időszakok évtizedeken keresztül érvényesülő kvázi állandósult jellege – a csapadék mennyiség ill. napfénytartam eloszlásainak, hőmérsékletváltozásnak, biológiai kártevők jelenlétének vagy hiányának, stb. ismétlődése – tette a mezőgazdasági termelést tervezhetővé. Az utóbbi évek bizonyítottan determinisztikus klímaváltozása a növénytermelési stratégiák és az alkalmazott technológiák felülvizsgálatát teszi szükségessé. A jelen és a közeljövő agrárgazdálkodása átalakul. A termelés súlypontjai megváltoznak. A klimatikus változás által is indukált szemléletváltozásnak vagyunk tanúi. Az új stratégiai irányok felvázolása a döntés előkészítési folyamatokban mérlegelt információk számának bővítését követeli meg. A vegetációs sajátságok szélesebb tartományokra kiterjedő, hektikus változásainak kezelése a növény és környezete közötti kapcsolat alaposabb megismerését és feltérképezését feltételezi és igényli. A növénykémia témakörében a rezisztencia aspektusainak vizsgálata mellett az adaptáció folyamatának ill. a növényi stressz alarmfázisának tanulmányozása hangsúlyosabbá válik. Az adaptációs mechanizmusok és az alarmfázis dinamikai lefolyásának vizsgálati eredményei alapján a növény ellenálló képessége vagy a hatással szembeni érzékenysége jellemezhető.

Az utóbbi tíz évben az élőszervezeteket érő környezeti ingerek hatásmechanizmusának kutatási eredményei egyértelműen bizonyítják, hogy a környezethez való alkalmazkodást (adaptációt) a sejtműködés DNS reguláción keresztüli komplex szabályozása biztosítja. Az e tématerülettel foglalkozó szerzők elsősorban baktérium és gomba törzsekkel végzett modell vizsgálatait, ill. laboratóriumi kísérleteit különböző környezeti tényezők által indukált determinisztikus anyagcsere változásokra hívják fel a figyelmet. Almaas és munkatársai 2004-ben egy *E. coli* baktérium törzs anyagcseréjét modellezve megállapították, hogy a tápanyagellátásnak a megváltozása szignifikánsan átrendezi az anyagcsere útvonal-hálózatában a fluxusokat. Stolovicki és munkatársai 2006-ban *Saccharomyces cerevisiae* (élesztőgomba) anyagcseréjét tanulmányozva megerősítették azt a feltételezést, hogy az adaptáció folyamata döntően a génműködés következménye. Orrell és munkatársai 2006-ban az élesztőgomba GAL génrendszerét vizsgálva megállapították, hogy a gének ki-bekapcsolási gyakoriságából eredő biológiai zaj amplitúdójának mértékét a sejt minimalizálja, ami a gének összehangolt működési jóságát fokozza. Ferreira és munkatársai 2006-ban az *S. cerevisiae* gombában a GAL1 és a mitokondriális T-urf13 gének között tapasztaltak összehangolt szabályozást.

A növények biokémiai folyamatai érzékenyek és nagymértékben függenek az őket körülvevő környezet hatásaitól. A növény metabolit koncentrációi visszatükrözik az adott mintavételi időpontban a környezet aktuális állapotát.

Növények, mint magasabb rendű élő szervezetek esetében Németh és munkatársai bizonyították 2009-ben, hogy a különböző biokémiai változók között tapasztalt empirikus korrelációk az anyagcsere szabályozásának a következményei. A korrelációkat kifejező regressziós egyenlet paramétereire fizikai jelentést rendeltek. Megállapították, hogy a biokémiai változók korrelációi a szabályozott anyagcsere rendszer indikátorai (Németh és mtársai, 2009a; Németh és mtársai, 2009b; Németh, 2009c; Németh és mtársai, 2009d). Néhány növényi stressz időbeni nyomonkövetése során szignifikánsan eltérő korrelációs mintázatot tapasztaltak. A növényi biokémiai változók lineáris korrelációi is érzékenyek lehetnek a környezeti hatásokra. A korrelációs kapcsolatokat kifejező regressziókat a

környezet állapotváltozásai a határozottsági fokban, meredekségben, tengelymetszetben és a súlypontban előidézett változásokon keresztül alakítják.

A biokémiai változók (pl. szénhidrát tartalmak) mennyiségeinek és a környezeti körülmény – fiziológiás állapot kapcsolata jellemezhető. A fő környezeti tényezők által előidézett változások a lombzat szénhidrát-tartalmaiban a Németh Zsolt István által kidolgozott „Biokémiai változók állapotfüggő és súlyponti korrelációi”-nak monitoringszerű vizsgálatával feltérképezhetők. A korrelációs kapcsolatok regresszióinak monitoringszerű vizsgálatával a növény fiziológiás állapotában bekövetkező változás nyomon követhető.

Dolgozatomban a szénhidrát koncentrációinak és környezeti körülményeinek kapcsolatainak monitoringozását az „Állapotfüggő korreláció koncepció” szerint megfogalmazott elméleti „törvények” alapján négy fafaj lombzatában tárgyalja, továbbá a látens kapcsolatokat kemometria értékéleési módszerek (pl.: korreláció analízis, főkomponens elemzést (PCA)) segítségével tárja fel. A vizsgálatok teszt növényei bükk (*Fagus sylvatica* L.), kocsányos tölgy (*Quercus robur*), ezüst hárs (*Tilia tomentosa*) és kislevelű hárs (*Tilia cordata*) faegyedek voltak. A mérési eredmények értékelésének menetét dolgozatomban a kislevelű hárs lombzat 2012. évi adatain keresztül mutatom be. A vizsgált többi fafaj mérési eredményeit és ezen eredmények értékeléseit a mellékletben közlöm, valamint a szövegben hivatkozom rájuk.



1.ábra. Kislevelű hárs lombzata

SZAKIRODALMI ÁTTEKINTÉS

1. Fotoszintézis környezeti körülmény függése

A fotoszintézis az a bruttó anyagcsere-folyamat, amelynek lejátszódása során csekély energiatartalmú szervetlen vegyületekből (CO_2 és H_2O) a napenergia felhasználásával nagy energiatartalmú szerves vegyületek keletkeznek a növényi levelekben. A fotoszintézis lényegét a széndioxidból és vízből történő szénhidrát- és oxigénképző folyamatként szokás jelképezni:

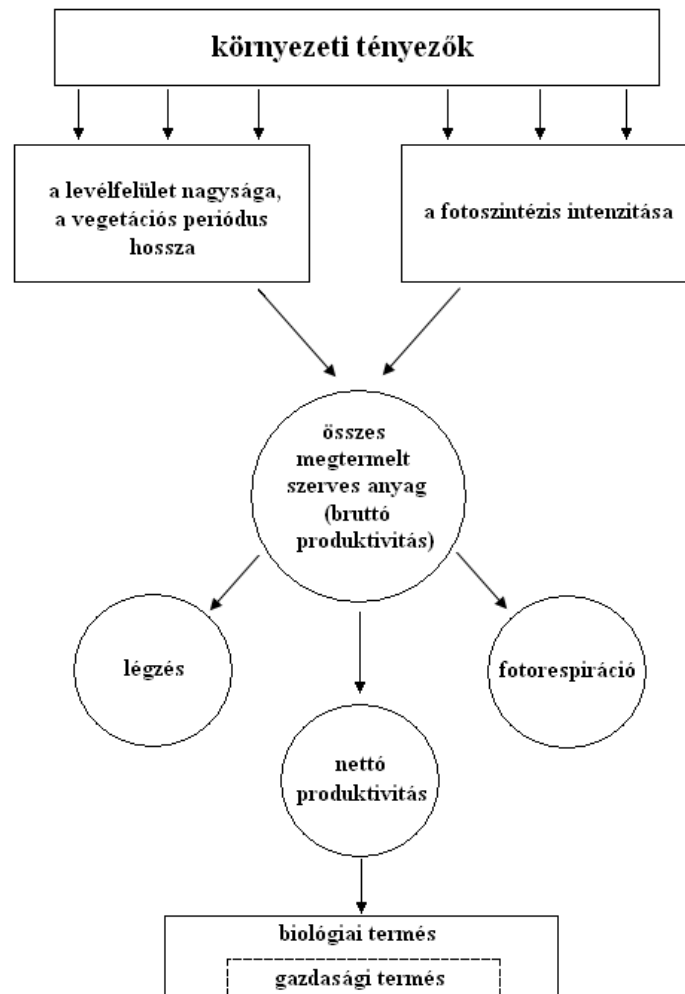


A fotoszintézis alatt akkumulálódó szénhidrátok egyrészt a másodlagos anyagcsere metabolitoknak (aminosavak, lipidek, stb.) a prekursorai, másrészt energiaforrásként szolgálnak az energiaigényes anyagcsere-útvonalak működtetéséhez, összehangolt irányításához.

A növényi élet megértéséhez, a növények termékenységének megtartásához és fejlesztéséhez elengedhetetlen a környezeti változásokkal való lépéstartás, valamint a fotoszintézis ezen változásokra adott válaszreakcióinak a megismerése (Peñuelas, 2013).

A növények, rendszerelméleti szempontból, nyílt anyagi rendszerek, melyek környezetük biotikus és abiotikus tényezőivel permanens dinamikus kölcsönhatásban vannak. A környezeti körülmény állandó befolyást gyakorol az egyed növekedésére és fejlődésére, az állomány levélfelületének nagyságára, struktúrájára, a fotoszintetikus apparátus aktív tevékenységének időtartamára, a vegetációs periódus hosszára (2. ábra) (Pethő, 1993). A növényi fotoszintézis igen összetett, több szinten, hierarchikusan, enzimatikusan gének által szabályozott rendszer (Smeekeens, 1998). A fényintenzitás, a CO_2 -koncentráció, a víz- és tápanyagellátás, légszennyezettség és egyéb tényezők alapvetően módosítják többek között a fotoszintézis intenzitását is. A klorofillok nagyon érzékeny vegyületek. A környezeti paraméterek változásának hatására (fényintenzitás, levegőminősége, hőmérséklet, pH stb.) mennyiségeik dinamikusan, napi ciklust követve változnak.

Az oxidatív stressz esetén a fotoszintézis intenzitáscsökkenése, valamint a szintetizált cukrok jelentős mennyiségi csökkenése tapasztalható (Patro és munkatársai, 2014). A cukorra „éhező” sejtek a keményítő, a lipidek és a proteinek különböző katabolitikus úton való lebontásával jutnak tápanyaghoz (Biswal és munkatársai, 2012). A fotoszintetikus hanyatlás következtében a növényi sejtfal poliszacharidjai – mint az egyik fő organikus szénforrás – hidrolizálnak (Mohapatra és munkatársai, 2010; Biswal és munkatársai, 2011; Patro és munkatársai, 2014). A sejtfal poliszacharidjai szolgálhatnak utolsó utánpótlási bázisként, amikor már más források elapadtak (Patro és munkatársai, 2014). A szénhidrát források kimerülését az apoptózis követi.



2.ábra. A növények produktivitását meghatározó tényezők kapcsolatrendszere
(Nasyrov, 1978)

1.1. Fényintenzitás hatása

A fény az egyik legalapvetőbb környezeti faktor a növényi szervezetek számára. Elengedhetetlen a növény létezéséhez, növekedéséhez. Szabályzó és jeladó szerepet is játszik a fejlődési és a metabolikus folyamatokban (Junga és munkatársai, 2013). A fény induktor szerepét a mag csírázásában, a levelek kialakulásában, a virágzásában, a sztóma fejlesztésében a védekező sejtek membrán transzportjában stb. állapították meg (Assmann és munkatársai, 1985; Kubínová, 1991; Talbott és Zeiger, 1993; Walters és munkatársai, 2003; Fan és munkatársai, 2004; Talbott és munkatársai, 2006; Lee és munkatársai, 2007; Shimazaki és munkatársai, 2007; O’Carrigan és munkatársai, 2014).

A növények a levélfelületre jutó napfény spektrum látható tartományú részét hasznosítják a fotoszintézis során. Az elnyelt, látható tartományú fényenergiának kb. 40-50 %-a hasznosul, a fennmaradó rész hőenergiaként a transzspiráció során elvész, ill. ugyancsak hőenergia formájában a légkörbe sugárzódik. A fényenergia nagy részét az állomány azon szintje nyeli el, ahol a levélzet sűrűbb. A növényi lombzat alsóbb szintjeinek fényelnyelése kisebb

mértékű. A különböző lombozati szintek fényviszonyait természetesen az állománysűrűség, az állomány elrendeződése, a levelek helyzete (inklinációja) döntő mértékben befolyásolja.

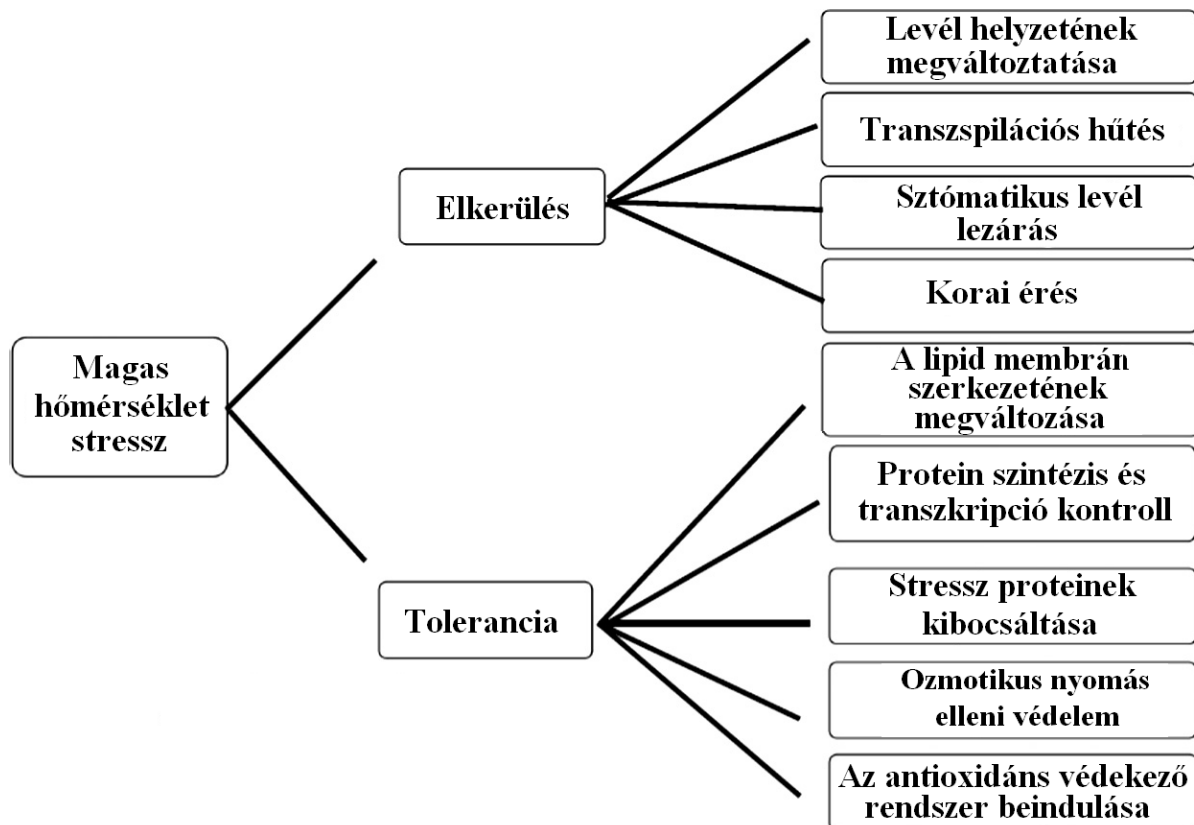
A fényintenzitás fokozódásával a növényi szervezetekben fokozódik a széndioxid asszimilációja. A megkötött CO₂ mennyisége egy konkrét fényintenzitás értéknél meghaladja a respiráció során képződött CO₂ mennyiséget. Azt a fény mennyiséget, amelynél a respirációból származó szén-dioxidot a fotoszintézisből származó szén-dioxid ellensúlyozza, a növény fénykompenzációs pontjának nevezzük. Optimális fényintenzitás hatására a növények cukor-, keményítő- és más szervesanyag előállítási sebessége növekszik. A fényviszonyokhoz való alkalmazkodás tekintetében fénytűrő és árnyékkedvelő kategóriákba sorolhatóak a növények (Pethő, 1993).

A túlzottan magas fényintenzitás oxidatív károkat idézhet elő a fotoszintetikus apparátusban (Karpinski és munkatársai, 1999; Mullineaux és Karpinski, 2002; O’Carrigan és munkatársai, 2014). A nagy fényintenzitással szemben a fénytűrő növények védekező stratégiával rendelkeznek. Ilyen pl. a kloroplasztisz nagy fénytől való távoltartása (Kagawa és munkatársai, 2001), a fotoszintetikus reakció centerek számának csökkentése (Walters és munkatársai, 1999), a sztómatis viselkedés megváltoztatása (Willmer és Fricker, 1996), a levél fodrosodása (Neuner és munkatársai, 1999), a kutikuláris viasz mennyiségének növelése, és a levél valamint az egész növény morfológiájának megváltoztatása (Horton és munkatársai, 1996; O’Carrigan és munkatársai, 2014).

Jelenlegi ismereteink szerint a fény intenzitásnak kiemelkedő szerepe van a sztómák mozgásának irányításában (Gay és Hurd, 1975; Schoch és munkatársai, 1984; Kubínová, 1991; Lu és munkatársai, 1993; Beerling és Chaloner, 1993; Echert és Kaldenhoff, 2000; Walters és munkatársai, 2003; Lee és munkatársai, 2007). A sztómák állása irányítja a CO₂ asszimilációt és a vízleadást, ezért a fényintenzitásra adott válaszként nyitott vagy zárt sztóma állás szabályozásának döntő szerepe van a növények életében. A sztómák válaszreakciói a fényenergia átalakítás, a membrán ion-transzport és a metabolit aktivitáson keresztül koordináltak (Shimazaki és munkatársai, 2007; Araújo és munkatársai, 2011; O’Carrigan és munkatársai, 2014).

1.2. Hőmérséklet hatása

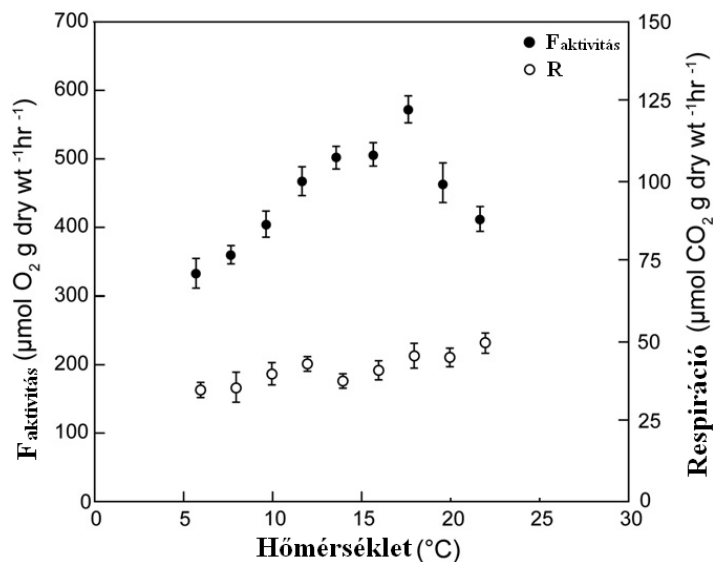
A hőmérséklet emelkedése vagy csökkenése egyike a fő abiotikus környezeti hatásoknak. A fotoszintézis azok közé a sejtfunkciók közé tartozik, melyek a hőmérsékleti stresszre nagyon érzékenyek. Folyamatai gyakran azelőtt inhibálódnak mielőtt más sejtfunkciók károsodnának (3. ábra) (Sonal és munkatársai, 2014).



3.ábra. Magas hőmérséklet által indukált biokémiai és molekuláris válaszreakciók a fotoszintézis mechanizmusában (Sonal és munkatársai, 2014)

A fotoszintézisnek elemei – a fotoszintetikus pigmentek, a két fotoszisztéma, az elektron transzportlánc, és a Calvin ciklus stb. – közül bármelyiknek a sérülése elegendő ahhoz, hogy inhibiálja a fotoszintetikus mechanizmus egészét a növényben. Elsősorban a második fotoszisztéma esik áldozatául a magas hőmérséklet-stressznek. A hőmérsékletnek a makromolekuláris térszerkezetet módosító hatása a ribulóz-1,5-bifoszfát karboxiláz/oxigenáz (Rubisco) mellett a citokróm b559-nél és a plasztokininoknál is jelentkezik. A másodikhoz képest az első fotoszisztéma magas hőmérsékleten stabilabbnak tekinthető (Bowes és munkatársai, 1996; Morison és Lawlor, 1999; Vu és munkatársai, 2001; Sonal és munkatársai, 2014.).

Rosangela Catoni és munkatársai a 2014-ben megjelent cikkükben regresszió analízissel kimutatták, hogy a fotoszintézis aktivitása és a hőmérséklet között szignifikáns a nem lineáris korreláció az általuk vizsgált kilenc fás szárú növényi faj mindegyikében. A legmagasabb fotoszintetikus aktivitást 21,4 és 25,1 °C között mutatkozott (100%). A maximális értékek felére csökkent le az aktivitás 33,3 °C felett és 13,0 °C alatt (Catoni és munkatársai, 2014). Természetesen ezek az értékek más optimummal rendelkező fajok esetén eltolódhatnak, de minden esetben léteznek. Hasonló korrelációt találtak Colvard és munkatársai is egy alfafaj (*Fucus gardneri*) fotoszintetikus aktivitása és a tengervíz hőmérséklete között mely során az optimumot 16 és 18 °C között határozták meg (4. ábra).



4.ábra. Fotoszintetikus ($F_{\text{aktivitás}}$) és sötét légzés (Respiráció) aktivitás változásai *Fucus gardneri* alga tenyészetben (Colvard és munkatársai, 2014)

A növények a hőmérséklet csökkenésére az oldható cukrok koncentrációjának megnövelésével reagálnak, melyek közül a szacharóz nagyságrendekkel kiemelkedik. Ennek a védekezési mechanizmusnak egyik fő oka a fagyás elkerülése (Steponkus és munkatársai, 1968; Kaurin és munkatársai, 1981; Guy és munkatársai, 1992).

1.3. Páratartalom hatása

A növények vízháztartása szoros kapcsolatban áll a páratartalommal, ami befolyásolja a tápanyag felvételt. A növényben a páratartalom által befolyásolt vízfelvételtől függően kialakulhat tápanyag-hiány, vagy ásványi anyag felhalmozódás (Gislerod és munkatársai, 1987; Gislerod és Mortensen, 1990).

A sztóma két, specifikus levélsejt által kialakított mikroszkópikus struktúra, amely egy központi pórust határol. A sztómák optimalizálják a CO₂ felvételt és a víz leadást, ezzel alkalmazkodva az aktuális környezeti kondíciókhoz (Araújo és munkatársai, 2011; Casson és Hetherington, 2010; O’Carrigan és munkatársai, 2014). A sztómák vezetőképessége nagyon érzékeny a környezeti körülmény változásaira (Jarvis és Morison, 1981; Assmann és Shimazaki, 1999; Hetherington és Woodward, 2003; Aasamaa és Söber, 2011). A sztómák sokkal érzékenyebbek a vízpotenciál változására a növényben és a levegőben, mint más fotoszintézist befolyásoló környezeti faktorok változására, mint pl. a CO₂ koncentráció vagy a fény intenzitás módosulásaira (Aasamaa és Söber, 2011). A sztómák vezetőképessége alapvetően meghatározza a növény karakterisztikáját, beleértve a fotoszintézis intenzitását, a növekedés mértékét és a biomassza produktivitást (Assmann és Wang, 2001; Hetherington és Woodward, 2003; Lebaudy és munkatársai, 2008; Aasamaa és Söber, 2011).

A sztóma-vezetőképesség a vízellátottságon keresztül való irányítása egy kulcsfontosságú növényi hormon, az abszcizinsav (ABS) által kontrollált. A vízpotenciál csökkenésére adott válaszként az abszcizinsav koncentráció növekszik. A növekvő abszcizinsav szint csökkenti a

vezetőképességet (Larcher, 2003; Acharya és Assmann, 2009; Assmann, 2010; Aasamaa és Söber, 2011). Az abszcizinsav a csökkenő víz ellátottsághoz való adaptálódás során több változást is előidézik, pl. az ozmotikus és elasztikus szabályozásban (Rensburg és Krüger, 1994; Farooq és munkatársai, 2009; Harb és munkatársai, 2010), valamint inhibálja a növekedést (Hartung és Davies, 1991; Sirichandra és munkatársai, 2009; Lovisolo és munkatársai, 2010, Aasamaa és Söber, 2011).

1.4. Víz és tápanyag ellátottság hatása

A fotoszintézis intenzitása erőteljes összefüggést mutat a növényi szervezetek vízellátottságával. A szárazság az egyik leggyakoribb környezeti stressz, ami limitálhatja a fotoszintézist, ezáltal a növény növekedését és produktivitását (Tezara és munkatársai, 1999; Reddy és munkatársai, 2004; Cornic és munkatársai, 2004; Xu és munkatársai, 2010; Pinheiro és munkatársai, 2011; Zivcak és munkatársai, 2013; Patro és munkatársai, 2014). A növények optimális fotoszintetikus aktivitásához szükséges a protoplazma megfelelő víztelítettsége, ami elengedhetetlen a növekedéshez és a fejlődéshez. A vízutánpótlás csökkenésével egyre kisebb fotoszintetikus aktivitást tapasztalunk. Ahhoz, hogy a növény megfelelő intenzitással tudjon fotoszintetizálni, elengedhetetlen a folyamatos sztómákon keresztüli szén-dioxid felvétel és az oxigén kibocsátás, valamint a víz párologtatása. A vízutánpótlás megszűnése esetén a gyors kiszáradás megelőzése érdekében a sztóma nyílásait lezárja, ami a fotoszintetikus aktivitást nagymértékben csökkenti. Szárazság esetén, ha nagy fényintenzitás éri a növényi lombzatot, a kloroplasztisz tilakoid membrán rendszere károsodik, mivel az intenzívebbé váló elektron transzportláncból az elektronoknak jelentékeny hányadát (15-20%) a ferredoxinoktól a kloroplasztiszokban feldúsuló oxigénmolekulák veszik át, ami szuperoxid, majd hidrogén-peroxid, valamint nagy reaktivitással rendelkező hidroxil szabad gyökök keletkezéséhez vezet. Azonban nem csak a sztómanyílások záródásából származó szén-dioxid hiánya miatt mérséklődik a fotoszintézis intenzitása. A vízhiány alatt a fotoszintézis fotokémiai folyamatai is alábbhagynak (Pethő, 1993).

A fotoszintézis során képződik a növények szárazanyag tartalmának 90-95%-a. A fennmaradó 5-10%-ot a nitrogén-tartalom és más hamualkotók teszik ki. Kis mennyiségi részarányuk ellenére az ásványi anyagok mégis meghatározó szerepet játszanak a fotoszintetikus apparátus szerkezetének kialakulásában és működésében (Paul, 1987). Korlátozott tápanyag utánpótlás során a növények nem hasznosítják elegendő mértékben a rendelkezésre álló fényenergiát. Csökken a kloroplasztiszok mérete, hártyarendszerük differenciálódása gátoltá válik makroelemek hiányában. A legjelentősebb szervesanyag-termelés csökkenést a nitrogén utánpótlás elakadása produkálja, amihez kisebb asszimilációs felület is társul (Pethő, 1993).

Az ásványi sók túlzott mértékű jelenléte sem igazán kedvez a növényi szervezetek többségének. A sóstressz felborítja a Na^+ és a Cl^- ionok egyensúlyát, valamint zavart okoz az alapvető tápanyagok felvételében, ezáltal negatívan befolyásolja a fotoszintetikus folyamatokat és a különböző sejtfunkciókat (Munns, 2002; Ashraf és Harris, 2004; Munns és Tester, 2008; Khan és munkatársai, 2009a; Fatma és munkatársai, 2014).

1.5. A levegő széndioxid tartalmának hatása

A legújabb kutatások szerint az atmoszférikus széndioxid tartalom 393 ppm körüli átlagot képvisel, ami napjainkban, legjobb esetben is 2 ppm-mel növekszik évente (Tans, 2012; OECD, 2012; Biernath és munkatársai, 2013). A növényt közvetlenül körülvevő levegő CO₂ tartalma leginkább a szélsébség, a turbulencia, a napi talaj és növény légzés és a fotoszintetikus szén fixáció által befolyásolt (Monteith és Unsworth, 1990; Biernath és munkatársai, 2013).

Optimális körülmény mellett, légmozgás nélküli levegőben a fotoszintézis intenzitása a széndioxid koncentráció csökkenése miatt hamar csökken. Már 15-20%-os csökkenés a fotoszintézis intenzitásának jelentős mérséklődését vonja maga után. Ez természetes körülmények között csak ritkán fordul elő, mert a légmozgás az állományban állandóan pótolja a szén-dioxid mennyiséget. A talajlégzés jelentősen megnövelheti a talajfelszíni rétegek szén-dioxid tartalmát, ami részlegesen kompenzálja az alsó levélszinteken a viszonylagos „szélvédetségéből” fakadó széndioxid csökkenést (Pethő, 1993).

Növekvő CO₂ koncentráció mellett az atmoszféra és a levelek sejtjei közötti koncentráció gradiens is növekszik. A nagyobb mennyiségben rendelkezésre álló széndioxiddal ellátott területeken biomassza növekedés figyelhető meg (Chen és munkatársai, 1995; Körner és Bazzaz, 1996; Poorter és munkatársai, 1997; Biernath és munkatársai, 2013). A megemelt biomassza-termelés a termőhely nitrogéntartalmának csökkenését vonja maga után, ami megváltoztatja a termés minőségét és a vízfelhasználás határfokát (Yamasaki és munkatársai, 2002; Borjigidai és munkatársai, 2006; Hikosaka és munkatársai, 2006; Högy és Fangmeier, 2008; Biernath és munkatársai, 2013).

1.6. Légszennyezettség hatása

A levegő szennyezettsége napjainkban világszerte az egyik legégetőbb problémává nőtte ki magát. A növénylombozat relatíve nagy fajlagos felülettel rendelkezik, melynek következtében a kismértékű légszennyezettség jelenléte is negatívan hathat az anyagcserére. A légszennyezettség minőségétől, összetettségétől és időtartamától függ a károsodás mértéke ill. visszafordíthatósága.

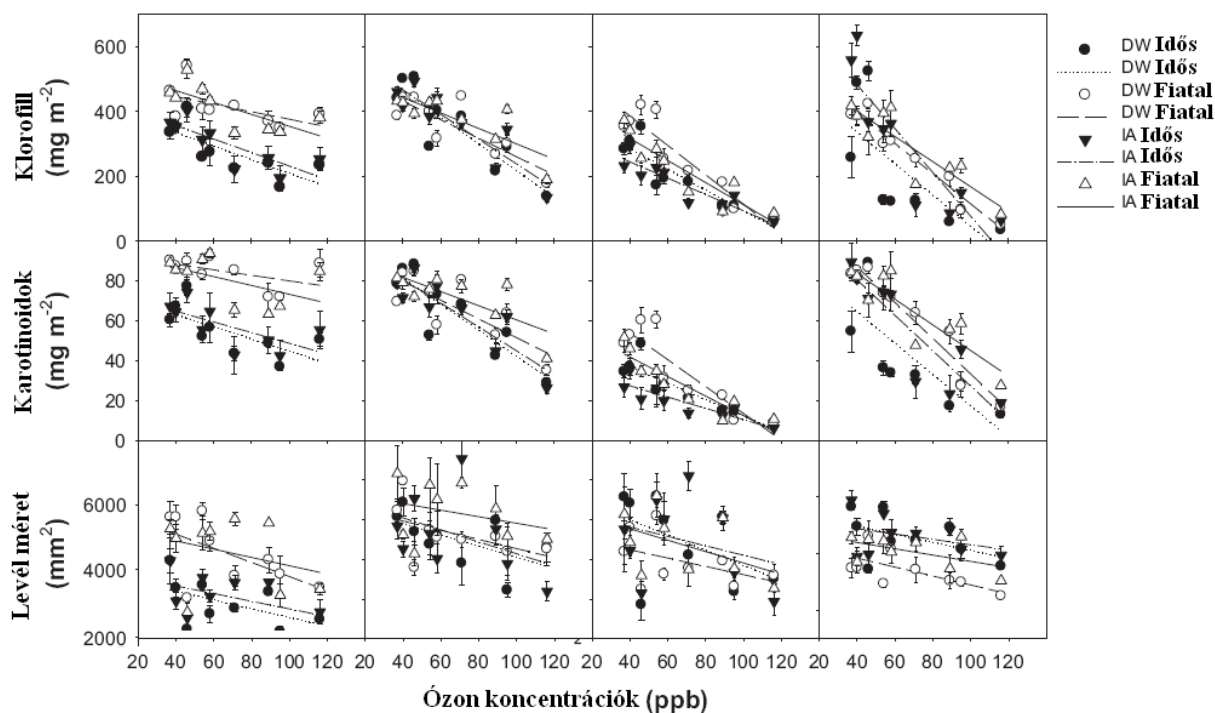
A legveszélyesebb gázok leginkább az ipari tevékenységekből és a közlekedésből származnak. A CO, mint a növények egyik fontos fiziológiás szignálmolekulája, a cianidokhoz hasonlóan mérgező hatású. Magas koncentrációban sejt szinten károsítja a növényeket. Inhibítorként hat a citokróm c oxidázra a mitokondriális elektrontranszportláncban, valamint károsítja a detoxifikáló enzimeket a kloroplasztiszokban. A CO a növények számára is toxikus karakterű, minthogy a hemtartalmú fehérjék (pl.: kataláz, citokrómok stb.) központi vas atomjával erős koordinációs kötést képes ligandumként kialakítani (Muneer és munkatársai, 2014).

A nitrogén oxidok (NO_x) általában égési folyamatok során jönnek létre, melynek nagy része (> 90%) nitrogén monoxid (NO) egyensúlyt képezve a nitrogén dioxiddal (NO₂). Az atmoszférában kémiai reakciók során a NO NO₂-dá alakul, aminek kialakulásához az ózon (O₃) is hozzájárulhat. A NO_x elektronokat szállít a biológiai membránokon keresztül (Xu és

munkatársai, 2010; Muneer és munkatársai, 2014). Általában az elektronakceptor az oxigén és az elektrontranszfer eredménye a szuperoxid (Muneer és munkatársai, 2014).

A kéndioxid (SO_2) az egyik leggyakoribb és legkárosabb légszennyező anyag. Az atmoszféra SO_2 koncentrációja az utóbbi évtizedben a legtöbb országban növekedő tendenciát mutatott (Muneer és munkatársai, 2014). Az SO_2 fitotoxicitása nagymértékben függ a koncentrációtól és a kitettség időtartamától (Li és Yi, 2012), és a növények szulfúr státusza is nagyban befolyásolja (De-Kok, 1990; Muneer és munkatársai, 2014). A kis mennyiségű kén még hasznosnak is tekinthető, mivel a kén fontos a növények számára. A kén az aminosavak, proteinek, vitaminok és a klorofill strukturális összetevője (Maugh II., 1979; De-Kok, 1990; Yang és munkatársai, 2006; Muneer és munkatársai, 2014). Valamint fokozza a nitrogénfixálást és hatással van a szénhidrát anyagcserére. Mindezek ellenére, ha magas dózisnak tesszük ki a növényt, az a levelek elsárgulásához és leszáradásához, továbbá a növekedés inhibíciójához, súlyosabb esetben a növény halálához vezethet.

Az ózon (O_3) a napsugárzás hatására nagy koncentrációban jöhet létre fotokémiai oxidációval a vegetációs időszak során (Jacobson, 1982). Az ózon köztudottan hátráltatja a növények növekedését és csökkenti reprodukciós képességeiket (Jacobson, 1982; Heagle, 1989). *Jindong Sun és munkatársainak* 2014-ben megjelent cikkében megállapították, hogy a fotoszintézishez szükséges klorofillek, karotinoidok és a levél méret lineárisan korrelálva csökken az egyenletesen növekvő ózon tartalomnak kitett szójababok esetében (lásd. 5. ábra). Kisebb mérgezőanyag dózisok ellen a növény képes védekezni. A növény ellenálló képességét nagyban befolyásolja a kora és más környezeti paraméterek optimális megléte vagy ennek hiánya. A légszennyezettség által károsított növények immunrendszerük sérüléséből adódóan nagyobb valószínűséggel fertőződnek meg, ami apoptózishoz is vezethet.

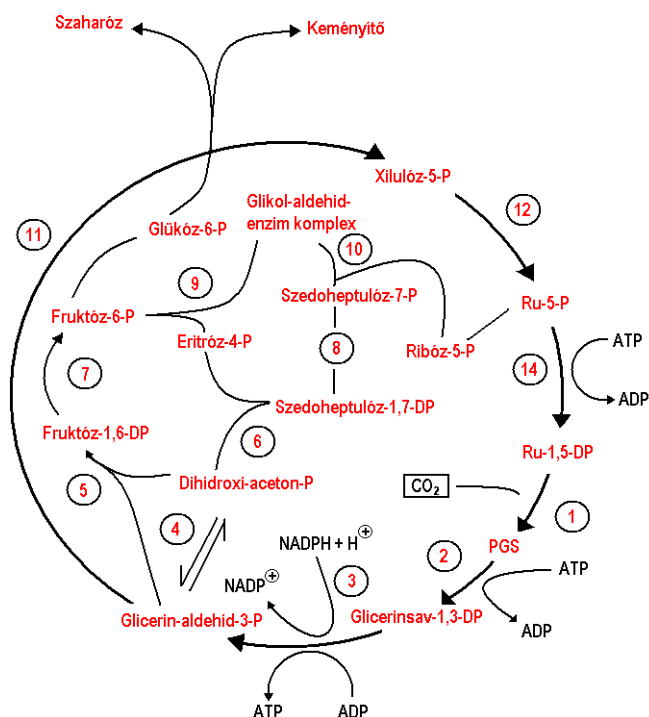


5.ábra. A klorofill és karotenoid tartalmak, valamint a levélméret változása az ózonszint függvényében (Sun és munkatársai, 2014).
(szójabab változatok: (Dwight(DW); IA3010 (IA))

Az előzőekben leírt légszennyező vegyületek detoxifikációs reakciói elősegítik a reakcióképes oxigén szabadgyökök keletkezését, mint pl. a hidroxil gyök ($\text{OH}\cdot$) és a hidrogén peroxid. A fokozott szabadgyök-képződés következtében károsodhatnak a makromolekulák, valamint a nukleinsavak oxidatív sérüléseinek következtében a proteinek és a lipidek (Mittler és munkatársai, 2004; Foyer és Noctor, 2005; Muneer és munkatársai, 2014). Azonban a növények sem teljesen védtelenek, az antioxidáns védekező rendszer segítségével enyhíthetik az oxidatív eredetű károkat (Muneer és munkatársai, 2014), így az apoptózis megelőzhető vagy késleltethető.

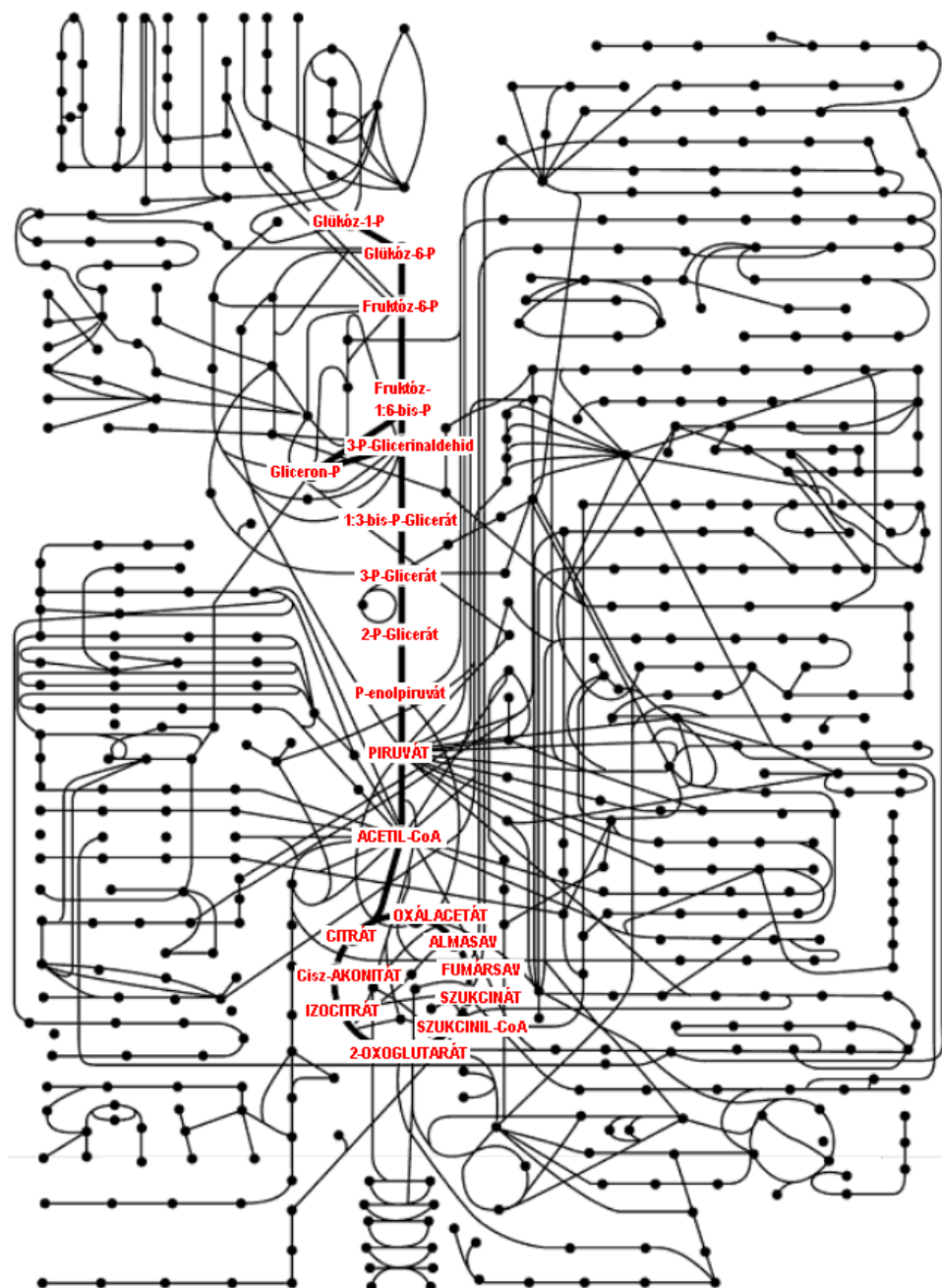
2. Növényi szénhidrát metabolizmus

A szénhidrátok keletkezése és lebomlása egyaránt magában foglalja az α -D-glükózt és a β -D-fruktózt és/vagy ezek foszforilezett származékait. A szén-dioxid redukciója során, a Calvin-ciklusban (6. ábra) trióz-foszfátok (3-P-glicerinaldehid, dihidroxi-aceton-P), majd fruktóz-1,6-foszfát szintetizálódik. E vegyületből keletkező fruktóz-6-foszfát jelent kiindulópontot a keményítő bioszintézisének, mely a fotoszintézis jelképes végterméke. Fruktóz-6-foszfátból glükóz-6-foszfát keletkezik, majd pedig glükóz-1-foszfát. E vegyület kulcsfontosságú szerepet játszik az oligo- és poliszacharidok képződésében (Pethő, 1993).



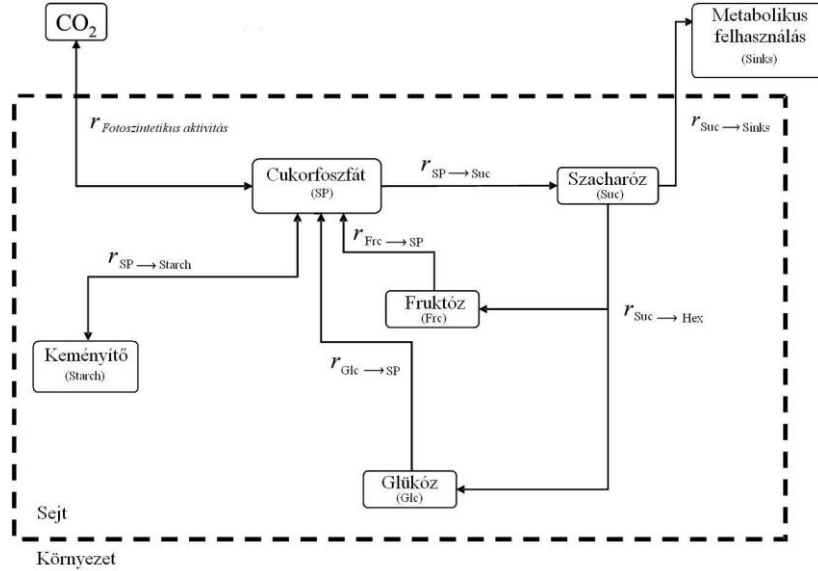
6.ábra. A szén-dioxid felvételének és redukciójának körfolyamata, Calvin ciklus (Enzimek: **1** – ribulóz-1,5-difoszfát-karboxiláz; **2** – glicerinsav-3-foszfát-kináz; **3** – NADP-glicerinaldehyd-3-foszfát-dehidrogenáz; **4** – trióz-foszfát-izomeráz; **5** és **6** – cukor-difoszfát-aldoláz; **7** és **8** – cukor-difoszfátázok; **9**, **10**, **11** – transzketolázok; **12** és **13** – pentóz-foszfát-izomerázok; **14** – ribulóz-5-foszfát-kináz (Gombkötő és Sajgó, 1985)

Az összetettebb szénhidrátok (di- és poliszaharidok) lebontása során valamely monoszaharid vagy annak foszforizált formája keletkezik. Amennyiben nem foszforizált monoszaharid a bontás végterméke, a cukrok ATP és valamilyen kináz segítségével foszforizálódnak, mielőtt ténylegesen eloxidálható vegyületté alakulnának. Végző fokon a glükóz valamelyik foszforizált formája (pl.: glükóz-1-P) az a vegyület, amelyből a monoszaharidok lebontását le szokták vezetni (Farkas, 1978). A glükóz-1-foszfát által táplált primer szénhidrát anyagcsere rendszer (7. ábra) biztosítja fényhiányos és éjszakai időszakokban a növényi anyagcsere működésének energiaszükségletét.



7.ábra. A glikolízis és a citromsav ciklus a sematikus pont-vonal anyagcsere-térképen. (a fekete pont az egyes intermediereket, vonal az egyes enzimeket szimbolizálja; Alberts és munkatársai, 1989)

A keményítő-szacharóz anyagcsere a teljes növényi metabolizmus energiaellátási puffer-rendszerének is tekinthető, melyet az *Arabidopsis thaliana* növény esetében Nägele és társai 2010-ben matematikailag modelleztek. Modellükben nyomon követték a főbb szénhidrátok egymásba alakulását és mennyiségi változásait. A központi szénhidrát-anyagcsere folyamatot a 8. ábrán látható egyszerűsített folyamatábrával jelképezték.



8.ábra. A növényi levél szénhidrát-anyagcseréjének egyszerűsített sémája (r – reakció sebességek) (Nägele és munkatársai, 2010).

A központi anyagcsere működését az alábbi 1-6. időfüggő reakciókinetikai differenciálegyenletet magában foglaló egyenletrendszerrel írták le (Nägele és munkatársai, 2010).

$$(1) \quad \frac{d[SP]}{dt} = \frac{1}{6} r_{NetPhotosynthesis} - r_{SP \rightarrow Starch} + r_{Fru \rightarrow SP} + r_{Glu \rightarrow SP}$$

$$(2) \quad \frac{d[Starch]}{dt} = r_{SP \rightarrow Starch}$$

$$(3) \quad \frac{d[Suc]}{dt} = \frac{1}{2} r_{SP \rightarrow Suc} - \frac{1}{2} r_{Suc \rightarrow Sinks} - r_{Suc \rightarrow Hex}$$

$$(4) \quad \frac{d[Glu]}{dt} = r_{Suc \rightarrow Hex} - r_{Glu \rightarrow SP}$$

$$(5) \quad \frac{d[Fru]}{dt} = r_{Suc \rightarrow Hex} - r_{Fru \rightarrow SP}$$

$$(6) \quad \frac{d[Sinks]}{dt} = r_{Suc \rightarrow Sinks}$$

A keményítő szintézis és lebontás arányait mérések interpolációjának és a függvény első deriváltjának segítségével határozták meg. A modell függvénykapcsolatba hozza a szénhidrát koncentrációkat a fényintenzitással és - áttételesen a sebességi állandók környezeti körülmény érzékenységén keresztül - a környezeti paraméterekkel. A modell a különböző fényintenzitás értékekhez egymással lineárisan jól korreláló glükóz és fruktóz értékeket szolgáltat, ami elméletileg visszaigazolja a vizsgálati glükóz és fruktóz eredményeknek az „Állapotfüggő korreláció koncepció” állításain alapuló értékelésének (2009a-b; 2012) a létjogosultságát.

A modell paraméterei (sebességi állandók és teljes enzimkoncentrációk szorzataként adódó maximális reakciósebességek, Michaelis konstansok és inhibíciós állandók) integrálják magukban a környezeti körülményeknek az anyagcsere-útvonalra gyakorolt hatását. A fényintenzitás, hőmérséklet, páratartalom, a víz- és tápanyag ellátottság, környezetszennyezők stb. eredő hatása megjelenik az útvonal enzimeinek mennyiségében és aktivitásában, valamint az ezeket kódoló gének ki-be kapcsolási gyakoriságaiban, a sebességi állandók és a Michaelis konstansok értékeiben. A paraméterek értékeinek környezeti körülményre bekövetkező módosulásai megváltoztatják az anyagcsere-útvonal dinamikai sajátosságait és az aktuális metabolit koncentrációkat is. Ily módon a növényi szénhidrát-anyagcsere is visszatükrözi a növényt érő környezeti körülmények változásait.

Nägele és társainak mechanisztikus modellje potenciális lehetőségként leképezi a környezeti körülmény változásának a központi szénhidrát anyagcserére gyakorolt hatását. Elméleti lehetőséget szolgáltat a különböző környezeti körülményhez és fényintenzitáshoz tartozó szénhidrát koncentrációk becslésére. A modell sajnos abból fakadóan, hogy analitikus megoldást nem képes szolgáltatni – a differenciál egyenletrendszerüknek csak numerikus megoldása származtatható – a környezeti körülménynek a metabolizmusra gyakorolt hatását egy egzakt összefüggéssel nem képes kifejezni, azt kézzel foghatóvá tenni. *Németh Zsolt István* az „Állapotfüggő korreláció koncepció” (2009a-b; 2012) kidolgozásával hidalta át ezt a problémát. Teóriája egy olyan félempirikus modellben ölt testet, amely a növényi anyagcsere-útvonalaknak, ill. mechanisztikus modelljeinek környezeti körülmény függését egyszerűen megfoghatóvá, leírhatóvá és mérési eredményeken keresztül nyomon követhetővé teszi.

3. Állapotfüggő korreláció koncepció

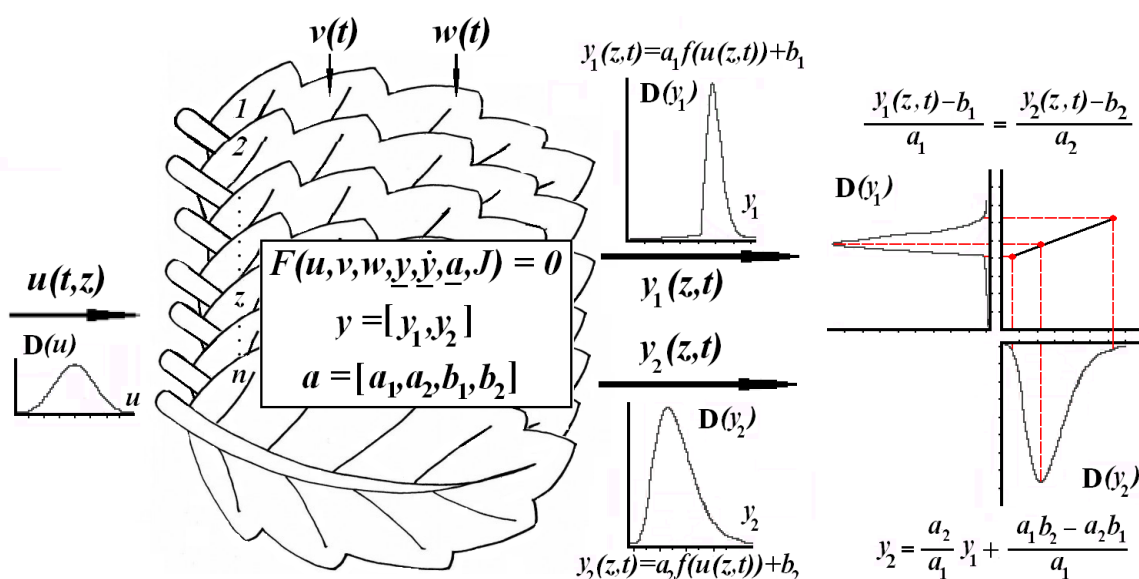
Az állapotfüggő korreláció koncepció kidolgozását az a felismerés kezdeményezte, hogy az anyagcserében, mint szabályozott biológiai rendszerben a folyamatok változói (metabolit koncentrációk, enzimaktivitások) nem lehetnek függetlenek egymástól. *Németh Zsolt István* bizonyította, hogy azon változók, amelyeknek értékeit a biológiai rendszer a bemeneti változó(k)ból (fényintenzitás, primér tápanyag) azonos típusú rendszerfunkcióval állítja elő, szükségszerűen lineárisan korrelálnak egymással (2009c, 2012). A bemeneti változó eloszlása esetén az azonos típusú rendszerfunkciók a bemeneti változó eloszlásfüggvényét egymással lineárisan korreláló anyagcsere-változók eloszlásfüggvényeivé fogják transzformálni. Az aktuális környezeti körülmény leképződik az anyagcsere-változók eloszlásaiban. Ez a leképződés az eloszlások momentumainak (várhatóértékek, elméleti szórások) módosulásaiban jelentkezik. A növényi lombzat anyagcsere-változóinak eloszlásai az aktuális növény-környezet kölcsönhatás információ hordozói. Az állapotfüggő korreláció

koncepció alapmodellje a heterogén bemenetű lineárisan korreláló kimenetű rendszer (HB-LKK).

3.1. Heterogén bemenetű lineárisan korreláló kimenetű (HB-LKK) rendszer

Az élővilág organizmusai a rendszerdefiníció kritériumait teljesítik. Mint biológiai rendszerek önálló funkcióval, bemenetekkel és kimenetekkel rendelkeznek. Szabályozási és anyagcsere-folyamatok képezik a sejt komplex működését. A sejt szabályozásméleti nézőpontból szabályozott rendszernek tekinthető. A 2009-ben közölt, technológiai és biológiai rendszerek szabályozásának analógiáin alapuló állapotfüggő korreláció koncepció (Németh, 2009c) a biokémiai változók korrelációját, így a glükóz-fruktóz lineáris korrelációt is összehangolt génszabályozás kinetikai sajátosságaira és a növényt érő fényintenzitás eloszlására vezeti vissza (Németh, 2009b).

A Németh Zsolt István által felvázolt, a biológiai és a technológiai rendszerek szabályozás elméleti hasonlóságai alapján a biológiai rendszerekre is elképzelhető egy olyan F rendszerfüggvény, amely a biológiai rendszer bemenetei és kimenetei közötti szabályozott kapcsolatokat tükrözi vissza. A biológiai rendszer bemenetei és kimenetei közötti kapcsolatok szabályozott jellege egy egyszerű, heterogén bemenetű lineárisan korreláló kimenetű (HB-LKK) rendszerrel (lásd 9. ábra) modellezhető (Németh, 2009c).



9.ábra. Heterogén bemenetű –lineárisan korreláló kimenetű (HB-LKK) rendszer és a belőle származtatható lineáris regresszió (Németh, 2009c)

A HB-LKK rendszert egy F rendszerfüggvény jellemzi, amely a rendszer bemenetéből (u) egymástól nem független y_1 és y_2 kimeneteket állít elő (7. egyenlet). A kimeneti transzformációk az F függvény lineáris módosításai.

$$(7.) \quad y_1(t) = a_1 f(u(t)) + b_1 \quad \text{és} \quad y_2(t) = a_2 f(u(t)) + b_2$$

A 9. ábrán bemutatott heterogén bemenetű és lineárisan korreláló kimenetű rendszer magában foglal „z” térbeli pozíció által megkülönböztethető „n” darab alrendszert, amelyekben a rendszerfunkció változatlan. A HB-LKK rendszer (pl. növényi lombzat) alrendszerei (egyedei levelek) eltérő bemeneti változó értékekkel rendelkeznek. A rendszeren belül a bemenet az alrendszerek térbeli pozíciója szerint valamilyen eloszlást (pl. normáeloszlást) követ. (A lombzat leveleit adott pillanatban eltérő fényintenzitások érik.) A bemenet azonos „t” időponthoz tartozó, „z” szerinti eloszlását ($u(z,t)$) a rendszerfunkció $y_1(z,t)$ és $y_2(z,t)$ eloszlásfüggvényekké transzformálja. (A lombzat leveleit érő fényintenzitás eloszlást a fotoszintézis pl. glükóz és fruktóz lombzati eloszlásokká transzformálja.) Mivel a rendszerfunkció mindegyik alrendszerben azonos, ezért az $y_1(z,t)$ és $y_2(z,t)$ eloszlásfüggvények típusa is szükségszerűen azonos. $y_1(z,t)$ kimenet lineáris transzformációval $y_2(z,t)$ függvényre alakítható, s alrendszerként a kimenetek azonos módon korrelálnak egymással:

$$(7.1) \quad \frac{{}^i y_1(z_i, t) - b_1}{a_1} = \frac{{}^i y_2(z_i, t) - b_2}{a_2}, \text{ ahol „}i\text{” az } i\text{-edik alrendszer index } (i=1, 2, \dots, n).$$

Az (7.1) egyenlet jelölését az alrendszerektől és a rögzített időponttól függetlenül származtatjuk a rendszer állapotfüggő korrelációs egyenletét, amely az alrendszerek térbeli pozíciójától függetlenül egy adott y_1 kimenethez egy meghatározott y_2 kimenetet társít:

$$(7.2) \quad y_2 = \frac{a_2}{a_1} y_1 + \frac{a_1 b_2 - a_2 b_1}{a_1}$$

A korrelációs egyenlet meredekségét a rendszer kimeneti erősítéseinek hányadosa (a_2/a_1), amíg a tengelymetszetet az erősítések és a független hatások (b_1, b_2) lineáris kombinációja határozza meg. Az (7.2) egyenlet y_1 és y_2 eloszlásaiból is származtatható, ha lineárisan korreláló kimenetű rendszer feltételei teljesülnek. Az (7.3) korrelációs egyenlet y_1 és y_2 eloszlásainak normalizálásával is előállítható:

$$(7.3) \quad y_2 = \frac{\sigma_2}{\sigma_1} y_1 + \frac{\sigma_1 \mu_2 - \sigma_2 \mu_1}{\sigma_1},$$

ahol σ és μ az y_i eloszlás elméleti szórása, valamint várható értéke. Az (7.2) és (7.3) egyenletek ekvivalensek, így y_1 és y_2 kimeneti változók mérésrel becsült eloszlásaiból, s azok momentumaiból a rendszerfunkció paramétereinek viszonyára lehet következtetni. Az anyagcsere szabályozott volta és a környezeti tényezőknek a hatása leképeződik a korreláló változók eloszlásainak momentumaiban (várhatóérték, szórás). A változó környezet és ahhoz társuló anyagcsere kinetikai paramétereknek a módosulása megváltoztatja a változók eloszlásainak momentumait, s azon keresztül 7.2, ill. 7.3 egymással ekvivalens egyenletek meredekségét és tengelymetszetét.

Az alrendszerek szerint összetartozó kimenetek (${}^i y_1(z_i, t)$, ${}^i y_2(z_i, t)$) értékpárjaira az (7.2) vagy az (7.3) egyenletű egyenes, $R^2=1$ határozottsági fokkal illeszthető. Az y_1 és y_2 értékek korrelációja a rendszer pillanatnyi állapotát jellemzi, ezért az állapotfüggő korrelációnak, a

kimeneti pontpárookra illesztett egyenest pedig állapotfüggő regressziós egyenesnek nevezzük. A környezeti körülmény jelentős változása, vagy manifesztálódó növényi stressz jelentősen csökkentheti a biokémiai változók állapotfüggő regresszióinak határozottsági fokát. Ennek a tapasztalatnak birtokában az R értékét a rendszerszabályozás robusztusosságáról információt szolgáltató indikátornak is tekinthetjük.

$$(7.4) \quad R = \frac{\sum_{i=1}^n (x_i - \bar{x})(y_i - \bar{y})}{\sqrt{\sum_{i=1}^n (x_i - \bar{x})^2 \sum_{i=1}^n (y_i - \bar{y})^2}}$$

A Pearson-féle korrelációs tényező a kapcsolat linearitásáról tájékoztat. A tényező értéke -1 és 1 között változhat. Ha a tényező ± 1 , a két tulajdonság között 100 %-os a kapcsolat. Ha az értéke 0, akkor a két tulajdonság között nincs lineáris kapcsolat. A korrelációs tényező a változók közötti lineáris kapcsolat erősségét „méri”.

A biológiai rendszerekben az állapotfüggő korrelációk létezésének elégséges feltétele a biokémiai változók összehangolt szabályozása és eloszlásaik típusazonossága. A környezeti körülmények megváltozása és a stressz képes fízológias állapotváltozást indukálni a növényekben. Fényhiány, kiszáradás, légszennyező anyagok, stb. vagy a patogének szignifikáns hatása a biokémiai változók állapotfüggő korrelációinak vizsgálatával is érzékelhető (Németh, 2009a; Németh, 2009c).

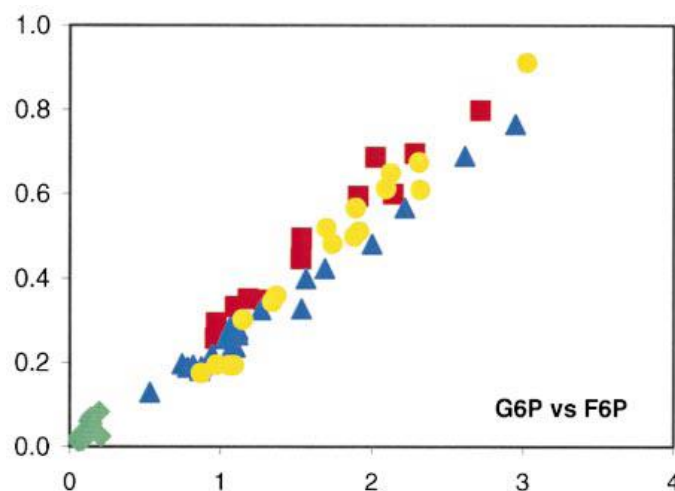
3.2. Környezet érzékeny lineáris korrelációk

A növények a környezetükben végbemenő változások típusától függően különböző módokon és mértékben adnak válaszreakciókat. A tanulmányozott területek ökoszisztémáinak vizsgálatai magában foglalják a környezeti paraméterek és a földrajzi adottságok hatásait (Fränze, 2006). A környezeti körülmény specifikus változásaihoz történő adaptáció az útvonal fluxusok és a metabolit koncentrációk modellezésével, vagy kísérletes vizsgálatával nyomon követhető. A válaszreakciók tanulmányozását a biológiai rendszer változóinak szórásértékei jelentősen korlátozhatják, mivel a válaszreakció monotonitását vagy periodikus jellegét jelentős érzékelési bizonytalanságaik elfedhetik. Kísérletes feltárásuk ezért mindig reprodukálható környezeti körülmény beállításokat és fízológiasan ekvivalens állapotú biológiai rendszereket igényel. Azonos genetikai állományú szöveti struktúrában (pl. növénylombozat) a környezeti körülmény tényezői a struktúra vizsgálati egységeit (pl. levél) eltérő intenzitással érhetik el. A napfény a lombozat leveleit eltérő sugárzással éri. A párologtatásból fakadóan az árnyéklevelek közvetlen környezetében magasabb a páratartalom. A patogénhatás eloszlása a lombozatban nem egyenletes stb. A megfigyelhetőség a szórásértékek csökkentésével, vagy a szórások okozta összehasonlítási bizonytalanság kompenzálásával lehetséges. Az anyagcsere számos, egymással korreláló biokémiai változóval rendelkezik, s közöttük léteznek olyanok, melyek eloszlásainak típusa is megegyező. Ez esetben a változók korrelációja szükségszerűen lineárisává válik (Németh és munkatársai, 2009a). A növényi metabolitok kutatása során nagy számban tapasztaltak lineáris korrelációt többek között enzim koncentrációk (Makino és munkatársai, 1992; Majeau

és Coleman, 1994; Moharrery és Das, 2001; Yang és munkatársai, 2004; Zhang és munkatársai, 2006; Gong és munkatársai, 2006; Németh, 2009a; Németh és munkatársai, 2009b; Badáczy, 2011a; Németh és Badáczy, 2012), szénhidrát tartalmak (Roessner és munkatársai, 2001; Németh és munkatársai, 2009b; Kovács-Nagy és munkatársai, 2009; Németh és munkatársai, 2010; Badáczy és munkatársai, 2011b; Kocsis és munkatársai, 2012; Németh és munkatársai, 2012; Eredics és munkatársai, 2014, Németh, 2014) antioxidáns összetevők és totálfenol tartalom (Souza és munkatársai, 2008; Atmani és munkatársai, 2009; Font i Forcada és munkatársai, 2013) a klorofill-a – klorofill-b (Rákosa és Németh, 2014) tartalom stb. között. A biokémiai változók lineáris regressziói környezeti hatás érzékenyek lehetnek, amelyek egyúttal kifejezik a biológiai rendszer és a környezete közötti kölcsönhatást jellemző fiziológiás állapotot is (Kovács-Nagy és munkatársai, 2009; Németh, 2009a; Németh és munkatársai, 2009b; Németh és munkatársai, 2010; Badáczy, 2011a; Badáczy és munkatársai, 2011b; Németh és Badáczy, 2012; Kocsis és munkatársai, 2012; Németh és munkatársai, 2012). A környezeti körülmény a biológiai rendszer paramétereinek módosításán keresztül módosíthatja az anyagcsere-változók lineáris regresszióinak paramétereit, a meredekséget, a tengelymetszetet, az érvényességi tartományt és a határozottsági fokot. Az anyagcsere környezet érzékeny korrelációi fiziológiás állapotot tükröznek vissza. A biokémiai változók állapotfüggő korrelációjának koncepciójával a növény és környezete közötti kölcsönhatás érzékelhetővé tehető abban az esetben is, ha a korreláló változók külön-külön képzett időbeli változásai a nagy szórásértékek miatt, szignifikáns válaszreakciókat nem tükröznek vissza. A környezeti hatás érzékeny lineáris korrelációk vizsgálatával az egyedi válaszreakciók érzékelését akadályozó megfigyelési korlát kiiktathatóvá válik. A korreláció koncepció segítségével a növény és környezet rejtett kapcsolatai válnak érzékelhetővé (Németh, 2009a; Németh és munkatársai, 2009b; Németh, 2012).

3.2.1. Glükóz-fruktóz korreláció a szénhidrát anyagcserében

A növényi anyagcsere számos komponense, valamint a glükóz és a fruktóz mennyiségek között lineáris regresszió tapasztalható számos olyan szakcikkből közölt mérési eredmény esetén, melyekben a korreláció létezését a szerzők ugyan nem állapítják meg (pl.: Bartolome és munkatársai, 1996; Janhendrik és munkatársai, 2001; Aljane és munkatársai, 2007; Kim és Padk, 2007; Matsumoto és munkatársai, 2007; Bhaskar és munkatársai, 2010; Roessner és munkatársai, 2011;), de a mérési eredményeikből a korreláció megléte szembetűnő. Nagy számban fellelhetőek olyan szakcikkben is melyekben a korrelációt tudatosan kezelik. Font-i-Forcada és munkatársai pl. 2013-ban megjelent cikkében különböző barack hibrideket hasonlítottak össze a gyümölcshúsban található összecukor, totálfenol, flavonoid, antocianin, C vitamin tartalom és antioxidáns kapacitás alapján. A korreláció analízis során a glükóz-fruktóz koncentrációk kapcsolatára 0,8 feletti Pearson féle korrelációs tényező értéket kaptak. Ute Roessner és munkatársai 2001-ben négy független burgonya genotípust jellemeztek a szénhidrát anyagcseréjük feltérképezésével. Erős korrelációs kapcsolatokat fedtek fel az egyes metabolitok között (lásd 10. ábra).



10.ábra. A Roessner és munkatársai (2001) által elemzett burgonyafélék glükóz fruktóz koncentrációinak korrelációi (A különböző szimbólumok különböző genotípustól származnak. Glükóz-6-P (G6P) versus fruktóz-6-P (F6P)).

Németh Zsolt a „Növényi stressz vizsgálata és értelmezése szabályozáselméleti analógiák alapján” című 2009-es Bolyai János Ösztöndíj Kutatás zárójelentésében a biokémiai változók korrelációját, így a glükóz-fruktóz lineáris korrelációt is az összehangolt génszabályozás kinetikai sajátosságaira és a növényt érő fényintenzitás eloszlásra vezeti vissza. Nägele és munkatársai 2010-ben közölt modelljében az előző elmélethez hasonlóan különböző fotoszintézis intenzitásokhoz lineárisan korreláló glükóz és fruktóz koncentrációkat rendel. A központi anyagcsere működését 1-6. hat időfüggő reakciókinetikai differenciálegyenletet magában foglaló egyenletrendszerrel írták le (lásd 2.2. fejezet).

A biotikus ill. abiotikus hatások egyaránt érzékelhető változásokat generálnak a glükóz-fruktóz korreláció elméleti egyenletének paramétereiben, ezáltal a glükóz-fruktóz regressziót stressz érzékeny kapcsolatnak tekinthetjük (Németh és munkatársai, 2009b; Kovács-Nagy és munkatársai, 2009; Németh és munkatársai, 2010; Badáczy és munkatársai, 2011b; Kocsis és munkatársai, 2012; Németh és munkatársai, 2012). A *Botrytis cinera* infekció szőlőváltozatok esetében a regressziók meredekségeiben okozott szignifikáns eltérést (Németh és munkatársai, 2009b; Kovács-Nagy és munkatársai, 2009). Kukoricalevél esetében a napfénytartam változásai (Badáczy és munkatársai, 2011b), valamint körtefa-levelek esetében a vízmegvonás tünetei a glükóz-fruktóz korrelációk paramétereiben lekövethetőek voltak (Németh, 2009d).

3.3. Állapotfüggő és súlyponti korrelációk kapcsolata

Az állapot függő regressziók egymást időben követő sorozatában gyakran tapasztalható a regressziók súlypontjainak korrelációja is. Ezen empírikus tapasztalat fontosságával a kovariancia analízis is foglalkozik. A minták közötti regresszió létezésének vagy hiányának megállapítása a statisztikai szoftverek fontos funkciója. Az állapotfüggő és a súlyponti regressziók közötti kapcsolat elméleti elemzésével teóriájának kidolgozása részeként Németh Zsolt István mélyrehatóan foglalkozott. 2009-ben megjelent „Növényi stressz vizsgálata és értelmezése szabályozásméleti analógiák alapján”-című Bolyai János Ösztöndíj Kutatás zárójelentésében függvényrelációt közölt az állapotfüggő- és a súlyponti regressziók kapcsolatára. A súlyponti regressziót a biológiai rendszer „rejtett” szabályozási céljának tekinti. Értelmezése szerint az állapotfüggő regresszió nem más, mint a súlyponti regresszióhoz az aktuális környezeti körülményekhez igazított, annak paramétereiben (meredekség, tengelymetszet, határozottsági fok) módosított változatai.

Németh Zsolt István 2014-ben megjelent „Az állapotfüggő és a súlyponti korrelációk kapcsolata biológiai rendszerekben” című cikkében vezeti le az általa „**növény-környezet kölcsönhatási egyenlet**”-nek elnevezett egyenletet (lásd 8. egyenlet), mely egyértelmű kapcsolatot teremt az állapotfüggő és a súlyponti regressziók között.

$$(8.) \quad \frac{D}{C} \cong \frac{h_1}{h_1 - 1} \left(\frac{b + c_1}{m^*} - \frac{b^*}{h_1 m^*} - c_1 \right) = konst.,$$

ahol D a súlyponti regresszió tengelymetszete, C a súlyponti regresszió meredeksége, h_1 állapotváltoztatási tényező, c_1 a környezeti körülmény változásához tartozó állapotváltoztatási kényszerhatás és m^* az állapotfüggő regressziók meredekségei, valamint b és b^* az állapotfüggő regressziók tengelymetszetei. A 8. egyenlet alapján kijelenthető, hogy az állapotfüggő regressziók az anyagcsere-szabályozási célú, elméleti súlyponti regresszióhoz az aktuális környezeti körülményekhez igazított, paramétereikben annak módosított változatai. A növény és környezet kölcsönhatási egyenlet alapján az *adaptációs*, *eu*-, valamint *disz*-stressz állapotok megkülönböztethetők (Németh, 2014).

KÍSÉRLETI RÉSZ

A biológiai minták eredményeinek értékelésekor is egyre nagyobb az igény a sokváltozós adatelemzés módszereire. Az egyváltozós statisztikai módszerekkel korlátozott az kinyerhető információ mennyisége. A fák lombozata esetén, a biokémiai változók eloszlásaiból származó szórásértékek nem teszik lehetővé a környezeti körülmény lombozatra gyakorolt, kis felbontású hatásának egyváltozós statisztikai módszerekkel való kimutatását. Állapotfüggő regressziók sorozatának többváltozós szemléletű értékelése alkalmas lehet a növény és környezet közötti kölcsönhatások finomszerkezetének feltárására. A környezeti körülmények változására érzékeny fotoszintézisben, annak központi szénhidrát anyagcsere-rendszerében, szerepel két olyan köztes termék, a glükóz, ill. fruktóz, melyek mennyiségei együttlétezőnek. E két metabolit együttlétezősége, azaz korrelációja szintén érzékeny a környezeti tényezők változására.

Az anyagcsere glükóz és fruktóz mennyiségeinek korrelációjára alapozva, célul tűztem ki a növénylombozat környezeti körülményfüggő állapotváltozásának HB-LKK (Heterogén Bemenetű - Lineárisan Korreláló Kimenetű) rendszerszemléletű modellezését. A modellezés determinisztikus eltérésektől mentes kísérleteket, ill. mérési eredményeket követel, ezért a glükóz és fruktóz tartalmak analízisének minta-előkészítését optimaltam, ill. validáltam.

Ha lombozat leveleit egy biológiai rendszeregységnek tekintjük és a glükóz-fruktóz koncentrációk együttlétezőségeiből származtatható regresszióit és regresszióinak paramétereit vizsgáljuk, nem pedig külön - külön a két metabolit koncentrációt, akkor kiküszöbölhető az eloszlásokból származó szórásértékek információ szerzést gátló hatása. Ha az egy mintavételek (7-7 db egyedi levél) glükóz-fruktóz koncentrációinak regresszióit paramétereiben vizsgáljuk meg, valamint hozzárendeljük az aktuális meteorológiai és légszennyezettségi adatok értékeit, akkor ez a származtatott adathalmaz képezheti a növény-környezet kölcsönhatás értékelésének a kiindulási adatbázisát. A HB-LKK rendszerszemléletű modellezéssel egy korszerű, a növény-környezet kölcsönhatást jellemző értékelési rendszer kidolgozására nyílik lehetőség. A HB-LKK rendszermodell elképzelésnek az érvényessége a központi szénhidrát anyagcsere modell (Nägele és munkatársai, 2010) eredményeinek és kísérleti glükóz és fruktóz tartalmainak értékeléseivel is ellenőrizhető.

A mérési eredmények és a környezeti tényezők látens kapcsolatainak feltárásához az adatbázison eloszlásvizsgálatot, szórásanalízist, kovariancia analízist, HB-LKK paraméterbecslést, korreláció analízist, és főkomponens elemzést alkalmaztam.

4. Anyag és módszertan

4.1. Kísérleti terv

A növény és környezet kölcsönhatásának nyomon követése a mintavételezések 2010, 2011 és 2012 évek vegetációs időszakában, kb. 7-10 nap mintavételi időközönként, monitoringszerűen történt. A szénhidrát koncentrációk meghatározásához alkalmanként és mintanövényenként 7 – 7 db egyedi levelet gyűjtöttünk a lombozatból, véletlenszerűen. A mintavételi időpontban a leveleket érő, pillanatnyi fényintenzitásokat fénymérővel határoztuk meg. A mintavételt követő 30-40 percen belül a szénhidráttartalmak elválasztásához, az egyedi levelekből növénykivonatokat készítettünk. A szénhidrát összetevőknek az OPLC (Over Pressured thin Layer Chromatography) elválasztását az extraktumok tárolása nélkül, a centrifugálás után közvetlenül hajtottam végre, így a glükóz és a fruktóz tartalmakat szolgáltató vékonyréteg-kromatográfiás denzitogramokat a levélmintavételt követő 2,5-3 óra analízis idő elteltével kaptam meg.

A 2010. évi vegetációs időszakban a növény-környezet kölcsönhatás vizsgálatához egy, a Nyugat-magyarországi Egyetem Botanikus Kertjében (Sopron, Bajcsy-Zs. u. 4.) található kocsányos tölgy (*Quercus robur*) és egy bükk (*Fagus sylvatica*) egyedét választottunk (11. és 12. ábrák). A bükkfa árnyékolt és páradús élőhelyen, míg a tölgyfa egyed egy nyitottabb tisztás szélén található.



11.ábra. Kocsányos tölgy (*Quercus robur*)
sylvatica)



12.ábra. Bükk (*Fagus*

A 2011. és a 2012. vegetációs időszakokban a monitoring vizsgálatokhoz mintanövényként egy a soproni Botanikus Kertben található ezüsthárs (*Tilia tomentosa*) és egy a soproni Kodály téren elhelyezett, OLM légszennyezettségi állomástól nyugati irányban kb. 60 méterre található kislevelű hárs (*Tilia cordata*) egyedre esett a választás (13. és 14. ábra).



13.ábra. Ezüsthárs (*Tilia tomentosa*)



14.ábra. Kislevelű hárs (*Tilia cordata*)

A tesztfák leveleinek glükóz és fruktóz tartalmaihoz hozzárendeltem a mintavételi időpontokban mért meteorológiai és légszennyezettségi adatok értékeit. Az ilyen módon származtatott adathalmaz képezte a növény-környezet kölcsönhatás értékelésének a kiindulási adatbázisát (input mátrix). Az „Állapotfüggő korreláció koncepció” alapján a glükóz-fruktóz tartalmakra regressziós és kovariancia analíziseket, az input mátrixokon korrelációs analízist és főkomponens elemzést (PCA) alkalmaztam.

4.2. Környezeti és légszennyezettségi adatok

A hőmérséklet [$^{\circ}\text{C}$], páratartalom [%] méréseire, egy kétérzékelős, kombinált digitális hőmérő és relatív páratartalom mérő szolgált. A fény intenzitás [LUX] adatokat egy négy nagyságrendi tartományban mérőképes luxmérővel (LUX-méter JU 116; CCCP) határoztuk meg. A luxmérő kb. 8 cm átmérőjű szenzorját a mintaként választott levél felületéhez helyeztük, így a szenzor érzékelési normálisa a levélfelület normálisával közel megegyezett. Az ezüsthárs közvetlen közelében (10 m) lévő, a Nyugat-magyarországi Egyetem Környezettudományi Intézete által működtetett meteorológiai mérőállomás további környezeti paramétereket (szélsebesség [m/s]; szél lökés [m/s]; szél irány [$^{\circ}$]; levegő hőmérséklete 10 m-en [$^{\circ}\text{C}$]; páratartalom 10 m-en [%]; napsugárzás 10 m-en [W/m^2]; csapadék mennyisége [mm]; levegő hőmérséklete 2 m-en [$^{\circ}\text{C}$]; páratartalom 2 m-en [%]; napsugárzás 2 m-en [W/m^2]; gyepterület hőmérséklet 5cm-en [$^{\circ}\text{C}$]; talajhőmérséklet -2 cm-en [$^{\circ}\text{C}$]; talajhőmérséklet -5 cm-en [$^{\circ}\text{C}$]; talajhőmérséklet -10 cm-en [$^{\circ}\text{C}$]; talajhőmérséklet -20 cm-en [$^{\circ}\text{C}$]) is biztosított.

A kislevelű hárs monitorozási eredményeihez az Országos Légszennyezettségi Mérőhálózat (OLM) mérőállomásának (15. ábra) szabad hozzáférésű légszennyezettségi adatait is társítottuk (kéndioxid [$\mu\text{g/m}^3$]; nitrogén dioxid [$\mu\text{g/m}^3$]; nitrogén oxidok [$\mu\text{g/m}^3$]; szénmonoxid [$\mu\text{g/m}^3$]; ózon [$\mu\text{g/m}^3$]; szállópor koncentráció [$\mu\text{g/m}^3$]; nitrogén monoxid [$\mu\text{g/m}^3$]).



15.ábra. Országos Légszennyezettségi Mérőhálózat (OLM) soproni (Kodály tér) mérőállomása

4.3. Szénhidrátok elválasztása. Glükóz és fruktóz koncentrációk meghatározása

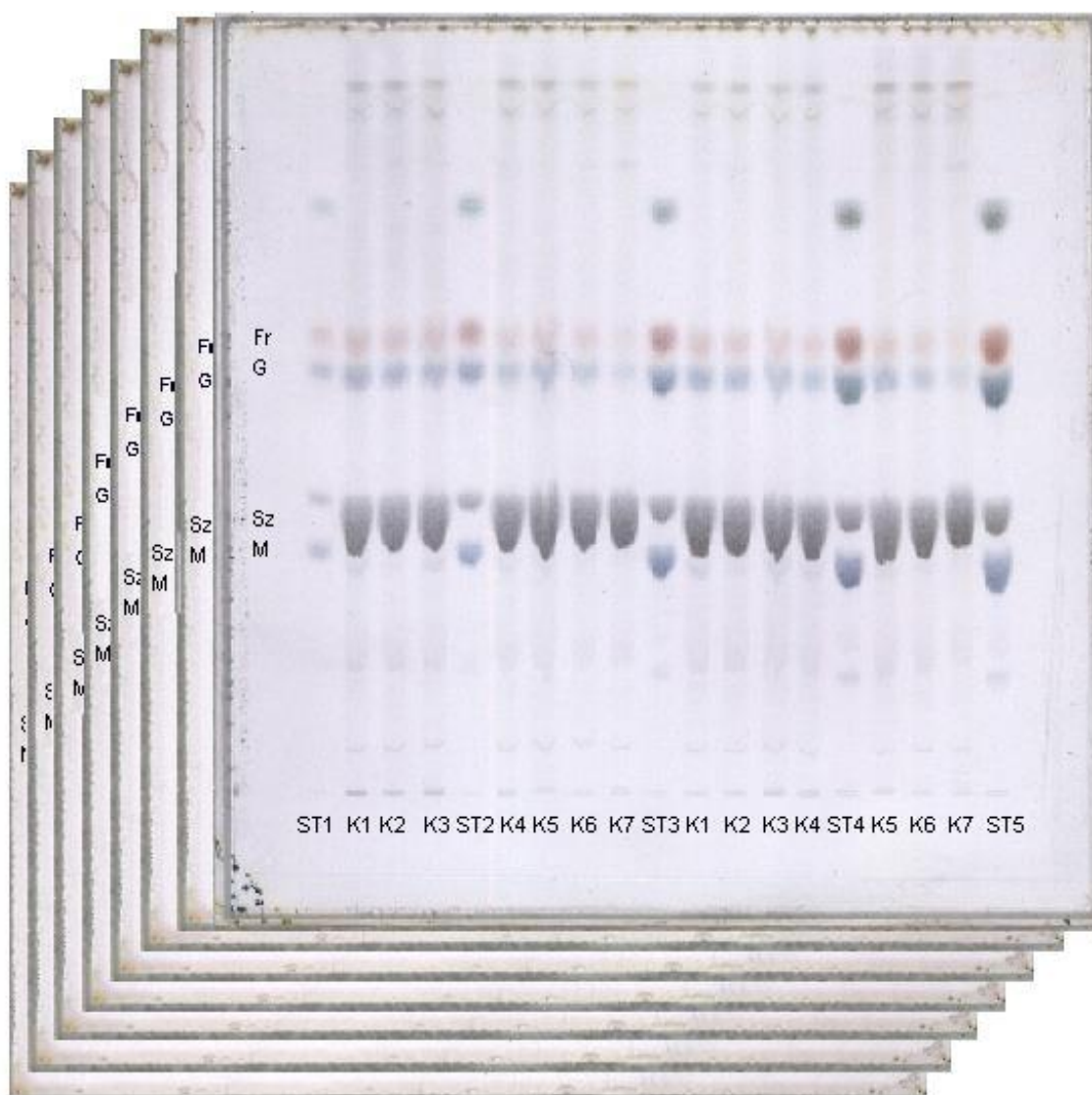
A szénhidrátok elválasztását és a koncentrációik meghatározását vékonyréteg kromatográfiás módszerrel hajtottam végre. A mintafelvitelt 20x20 cm-es 0.2 mm vastag 5 μ m-es szemcseméretű, szélezett szilika gél rétegre (HPTLC Silica gel 60 F₂₅₄.) vittem fel, számítógépről irányított CAMAG LIMNOMAT 5 mintaadagoló és a WinCats program segítségével (16. ábra).



16.ábra. CAMAG LIMNOMAT 5 mintaadagoló és CAMAG TLC SCANNER 3

A vékonyréteg lapokon 19 db, 4 mm szélességű, középpontjaik egymástól 8,4 mm távolságra lévő startvonalakat állítottam be. Az elválasztást 19 szektorban kiviteleztem. Az 1., 5., 10.,

14. és 19. szektorok startvonalaira maltóz, szacharóz, glükóz, fruktóz és xilóz tartalmú standard oldatból programozottan vittem fel különböző referencia mennyiségeket. Ezek a szektorok kalibrációs szektorokként szolgáltak. A 2., 3., 4., 6., 7., 8., 9., 11., 12., 13., 14., 16., 17., 18. szektorokra kerültek az egyedi levél-extraktumoknak a mintamennyiségei. Mindegyik levél-extraktumot két elválasztási szektor képviselte. Ezzel a minta felviteli vékonyréteg preparálással a mintavételi időpontonkénti és faegyedekkénti 7-7 egyedi levélmintának az elválasztása 1-1 db HPTLC vékonyréteget igényelt (17. ábra).



17.ábra. Levélkivonat szénhidrát-tartalmának elválasztása HPTLC szilikagél rétegen
(**K1-K7:** kislevelű hárs levél extraktumok, **ST1-ST5:** standard minták,
Fr: D-fruktóz, **G:** D-glukóz, **Sz:** szacharóz)

A levél-extraktumokkal preparált réteglapokat a Sárdi által kidolgozott elválasztási módszerrel fejlesztettem ki egymás után kétszer (Sárdi és munkatársai, 1996; Sárdi és munkatársai, 1999). Eluens összetétel: 85% acetonitril-15 % víz, kifejlesztésenkénti eluens

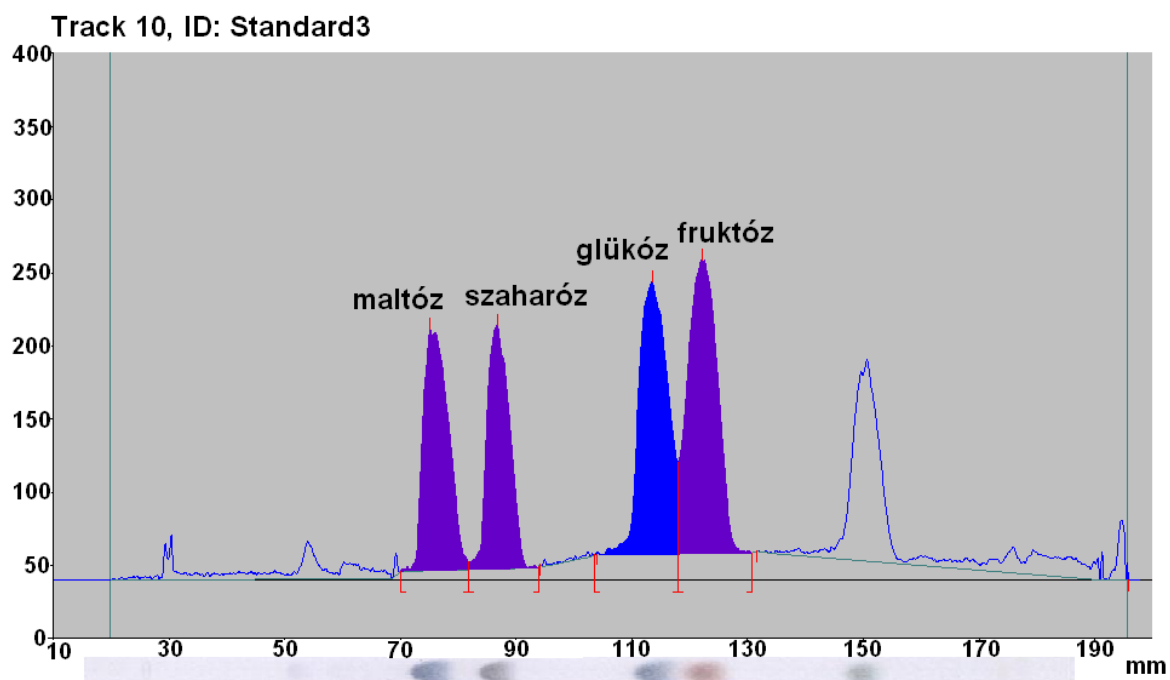
térfogat: 4500 μl , áramlási sebesség: 350 $\mu\text{l}/\text{min}$, OPLC: BIONISIS OPLC 50 (18. ábra). A két kifejlesztés között a réteget 10 percig szárítottam hideg levegővel.



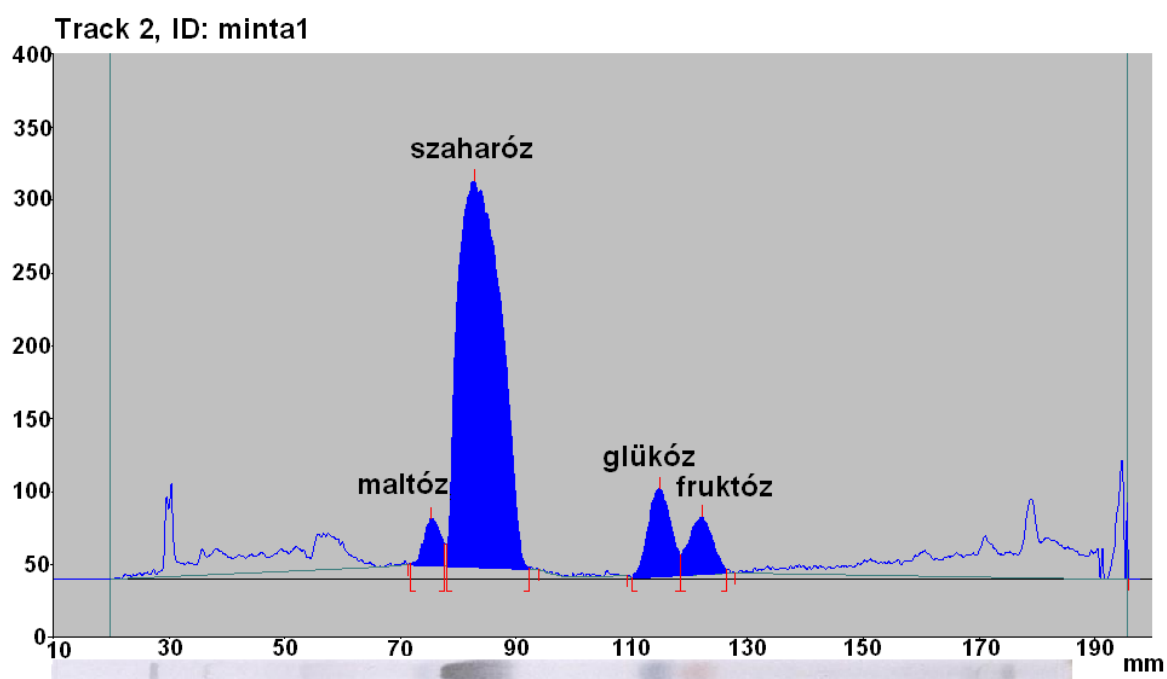
18.ábra. BIONISIS OPLC 50 vékonyréteg-kromatográf

Az elválasztott szénhidrát-foltokat anilines előhívószer permetezésével (35 ml/vékonyréteg) hívtam elő (1g difenil-amin, 1 ml anilin, 5 ml 85%-os H_3PO_4 , 50 ml aceton), majd 10 percen keresztül 120 $^{\circ}\text{C}$ -on hőkezelttem (DESAGA Thermoplate S). Az előhívott rétegekről denzitogramokat a számítógép vezérelésű CAMAG TLC SCANNER 3 denzitométer (16. ábra) rögzítette. A denzitogramok csúcsterületeinek meghatározása a WinCats programmal interaktív módon történt.

Egy kislevelű hárs levél-extraktum elválasztásainak standard és minta denzitogramjait szemléltetik a 19. és 20. ábrák.



19.ábra. Referencia elválasztás denzitogramja (ST3, 17. ábra)



20.ábra. Kislevelű hárs levél kivonat denzitogramja (K1, 17. ábra)

4.4. Minta előkészítés

A növény-környezet kölcsönhatásnak anyagcsere metabolitok koncentrációin keresztül jellemzése megköveteli a metabolitok mennyiségeinek mintavételt követő, determinisztikus eltérésektől mentes analitikai vizsgálati módszereit, ezért a minta-előkészítés optimalizálásához előzetes tesztek végrehajtása szükséges.

A növényi szénhidrát anyagcsere közismert napi ciklusú oszcillációs, kb. fél nap periódus idejű változások forrása (Mohr és Schopfer, 1995). A növényi levelekben a szénhidrátok mennyiségei napi ciklusban egy nagyságrendi tartományon belül fluktuálnak (Nägele, 2010; Nie és munkatársai, 1995; Beck és Ziegler, 1989). Ez ad magyarázatot arra, hogy a növénykémiailag vizsgálatokban miért szokás valamilyen módon az anyagcsere pillanatnyi állapotát „befagyasztani”. Erre a célra leggyakrabban alkalmazott minta előkészítési művelet a feldolgozandó növényi mintának cseppfolyós N_2 -be mártása, amivel az anyagcsere-folyamatokat vezérlő enzimek aktivitását szokás megszüntetni.

A növény kémiai minta-előkészítési receptúrák rögzítik a cseppfolyós N_2 -kezelésnek az alkalmazását, azonban nem adnak tájékoztatást arról, hogy a levélmintavétel és a kezelés között mekkora az eltelt időtartam. A publikációkból nem derül ki, hogy a begyűjtött leveleket azon nyomban porcelán mozsárban cseppfolyós N_2 -vel fagyasztották, vagy a kezelésig eltelt néhány, esetleg tíz-húsz perc vagy netán akár egy-két óra pl. a laboratóriumtól távol lévő mintavételi területnek köszönhetően.

A növényi levél sejtjeiben a leszedést követően a fotoszintézis közel változatlan intenzitással tovább folytatódik, ha a levél-extraktumok előállításáig a mintavételezett levél környezetében a hőmérséklet, a páratartalom, a levegő széndioxid tartalma és a megvilágítás változatlan. Ennek a hipotézisnek a felvetése alapján feltételezte Németh Zsolt István a 2010-2011 időszakban teljesített BAROSS kutatás-fejlesztési projektre (BAROSS-ND07-ND-INRG5-07-2008-0061) való felkészülés során, hogy ha a mintavételezett levelek tárolása az extraktum készítéséig a mintavételi állapot környezeti körülményével szinte megegyező, akkor a cseppfolyós N_2 kezelésnek a metabolit tartalmakra gyakorolt hatása lehet, hogy nem szignifikáns. Továbbá, megvizsgálta az extraktum tárolásának metabolit tartalmakra gyakorolt hatását is. Ugyanannak az extraktumnak meghatározták a glükóz és fruktóz tartalmát, extraktum elkészülte után azonnal, és 4 °C-on egy és két nap tárolást követően is. A tesztvizsgálatokat kukorica, cukorrépa és kocsányos tölgy levelekre hajtották végre. A cseppfolyós N_2 -kezelés esetében a glükóz és fruktóz tartalmakban egyáltalán nem tapasztaltak az extraktum tárolás hatásából adódó szignifikáns eltérést (publikálatlan kísérleti tapasztalat, Németh Zsolt István jóváhagyásával közölve). A kutatás minta-előkészítésének tervezéséhez borostyán levelekre (*Hedera hélix*) reprodukáltam Németh Zsolt István fent említett kísérleteit, amelyeket még kiterjesztettem az extrahálószer mennyiség és a mikrohullámú kezelés hatásainak vizsgálatára is.

A minta-előkészítési tesztelésnél a levélmintavételtől számított tárolási időnek (30 min, ill. 2 h), a cseppfolyós N₂ és mikrohullámú kezeléseknek, ill. az extrahálószer mennyiségének (0.75 ml, ill. 1 ml) a hatásait a következő módon vizsgáltam:

1. A mintavételezett leveleket (7 db) a főér mentén kettévágtam.
2. A bal-, ill. a jobb oldali fél levelek közül az egyik kontrollként szolgált, a másikat tettem ki az adott tesztelési körülménynek (megnövelt tárolási idő, cseppfolyós N₂, megnövelt extrahálószer mennyiség, mikrohullámú besugárzás).
3. A kontroll, ill. a kezelt fél leveleket véletlenszerűen lett kiválasztva. A véletlen kiválasztásnak köszönhetően a bal-, ill. jobb oldali féllevelek megoszlása a kontroll és kezelt mintákat illetően 3:4, ill. 4:3 megoszlásúak voltak.

Az extraktum készítéshez dörzsmozsárban roncsoltuk el a félleveleket a növényi anyag tömegével megegyező tömegű kvarchomok hozzáadását követően. A növényi levél massa-kvarc homok pépekből 0,25 g mennyiségeket mértünk be Eppendorf-csövekbe (1,5 ml), és hozzá tömegbemeréssel kontrollálva 0,75 ml, 4:1 összemérési térfogatarányú MeOH-H₂O extrahálószerrel pipettáztunk. A kapott szuszpenziót 15 perces ultrahangos elegyítést követően 30 percen keresztül, 18000 1/min fordulatszámon centrifugáltam. A centrifugált kivonatok felülósó rétegei képezték az OPLC elválasztás mintáit.

A tesztelési eredményeket, az OPLC elválasztás denzitometriás csúcsterületeit az elválasztott raffinóz, szacharóz, glükóz és fruktóz komponensekre az I-IV. táblázatok tartalmazzák. A táblázatokban a „+” jel azt jelenti, hogy a StatsDirect programmal elvégzett eloszlásvizsgálat eredménye szerint nincs ok feltételezni, hogy az *a* ill. *b* levélfelek cukortartalmai normál eloszlástól eltérő eloszlásból származhatnak („There is no reason to assume non normality”).

I. Táblázat. Extrahálószer mennyiség tesztelése – F-próba, t-próba

	Raffinóz		Szacharóz		Glükóz		Fruktóz	
	(a)	(b)	(a)	(b)	(a)	(b)	(a)	(b)
1	226964,6	264279,9	383641,7	433151,2	74857,9	92802,3	122384,6	145470,6
2	183364,5	163969,5	422995,1	413102,4	78284,2	66530,2	121632,2	113057,8
3	170124,5	180378,9	365996,1	439056,0	93385,7	80532,7	150691,2	134620,5
4	145021,3	162640,7	357080,2	361465,0	57066,9	54156,6	102714,6	107585,9
5	140113,5	159308,3	404773,7	381244,8	49126,4	55431,0	94004,3	90766,1
6	242112,6	216295,2	401213,5	389868,7	64241,5	68217,0	102094,1	109885,4
7	257914,1	248375,9	443815,0	382730,5	62734,8	76079,9	113020,8	104453,4
Átlag:	195087,9	199321,2	397073,6	400088,4	68528,2	70535,7	115220,3	115119,9
Szórás:	47370,9	43721,0	30764,7	28964,3	14792,3	13810,2	18860,3	18693,7
Eloszlás-	+	+	+	+	+	+	+	+
F _{ab} :	1,174		1,128		1,147		1,018	
F-próba: (99%):	∇F _{ab} < F _{krit} (F _{krit} = 6,993)							
t _{ab} :	0,174		0,189		0,262		0,010	
t-próba: (99%):	∇t _{ab} < t _{krit} (t _{krit} = 3,055)							

(a - extrahálószer mennyiség: 0,75 ml; b - extrahálószer mennyiség: 1,00 ml (bemérésre korrigált))

II. Táblázat. Cseppfolyós N₂ szükségességének tesztelése – F-próba, t-próba

	Raffinóz		Szacharóz		Glükóz		Fruktóz	
	(a)	(b)	(a)	(b)	(a)	(b)	(a)	(b)
1	102947,2	99653,0	344083,8	320157,9	123433,3	158610,2	121275,1	142590,9
2	95186,2	94246,4	319715,6	303699,1	113258,9	113538,4	93418,7	88566,4
3	99443,9	98709,4	296585,2	315318,9	119970,7	133701,4	99571,3	114666,8
4	96834,0	87557,2	333499,4	306603,3	127081,2	110002,7	122946,4	106393,1
5	108340,6	115703,6	373415,3	380033,4	153016,4	140787,7	136774,7	144319,0
6	99813,3	103660,5	360126,9	388250,4	124303,3	135435,5	115736,9	125754,0
7	116635,2	115801,9	346971,0	361223,0	125442,0	135454,1	121479,2	127810,5
Átlag:	102742,9	102190,3	339199,6	339326,6	126643,7	132504,3	115886,0	121443,0
Szórás:	7481,7	10534,4	25563,7	36087,8	12494,1	16507,0	14818,3	19928,9
Eloszlás- vizsgálat:	+	+	+	+	+	+	+	+
F _{ab} :	0,504		0,501		0,572		0,552	
F-próba: (99%):	∇F _{ab} < F _{krit} (F _{krit} = 6,993)							
t _{ab} :	0,113		0,001		0,771		0,606	
t-próba: (99%):	∇t _{ab} < t _{krit} (t _{krit} = 3,055)							

(a – kontroll levélminták; b - Cseppfolyós N₂ kezelésnek kitett levélminták)

III. Táblázat. Mintatárolási idő tesztelése – F próba, t próba

	Raffinóz		Szacharóz		Glükóz		Fruktóz	
	(a)	(b)	(a)	(b)	(a)	(b)	(a)	(b)
1	93485,5	79621,0	296658,9	266886,9	71412,1	73862,0	79822,3	82508,4
2	172320,0	184236,0	298280,9	306467,0	83380,2	82502,1	106226,3	98305,9
3	172564,3	159155,7	328463,2	331480,7	128262,3	145947,7	151703,3	141766,3
4	121026,9	105608,2	315959,7	298293,7	115162,8	99705,5	123489,7	128576,4
5	92741,8	105265,9	351626,3	312429,6	151061,6	144272,5	140683,7	141605,3
6	89231,0	103208,4	326783,6	340631,7	103170,0	107899,4	142862,6	134203,8
7	119933,7		314059,6		113983,1		148264,1	
Átlag:	123043,3	122849,2	318833,2	309364,9	109490,3	109031,5	127578,8	121161,0
Szórás:	36123,4	39868,2	19045,9	26120,8	26784,8	30442,4	26358,2	24835,6
Eloszlás-vizsgálat:	+	+	+	+	+	+	+	+
F _{ab} :	1,218		1,881		1,292		1,126	
F-próba: (99%):	∀F _{ab} < F _{krit} (F _{krit} =6,993)							
t _{ab} :	0,005		0,775		0,029		0,449	
t-próba: (99%):	∀t _{ab} < t _{krit} (t _{krit} =3,106)							

(a - az extraktum levélmintavételtől számított elkészítési ideje: 0.5 óra; b - az extraktum levélmintavételtől számított elkészítési ideje: 2.5 óra)

IV. Táblázat. Mikrohullámos kezelés (1 min, 1000 W) tesztelése – F próba, t próba

	Raffinóz		Szacharóz		Glükóz		Fruktóz	
	(a)	(b)	(a)	(b)	(a)	(b)	(a)	(b)
1	52351,9	2802,7	220297,5	165627,1	79331,2	46050,9	107521,1	72352,2
2	63384,8	4168,4	242778,9	175562,3	117599,9	48625,0	132525,8	83589,8
3	92056,4	3936,7	274643,9	190915,7	145686,3	51943,9	144540,3	92587,1
4	79937,1	5509,0	224291,7	146090,1	55624,2	34288,7	89844,7	63903,7
5	80059,9	4289,3	254067,0	195675,7	123617,5	50153,2	122746,7	72951,9
6	85250,9	379,2	272464,5	187357,0	100141,7	19606,8	130499,8	32414,8
7	82268,3	4960,6	245885,7	192920,3	68412,8	42986,8	111693,3	62970,4
Átlag:	76472,8	3720,8	247775,6	179164,0	98630,5	41950,8	119910,2	68681,4
Szórás:	13732,4	1698,7	21237,2	18061,0	32495,7	11456,7	18307,2	19131,8
Eloszlás- vizsgálat:	+	+	+	+	+	+	+	+
F _{ab} :	0,015		0,723		0,124		0,916	
F-próba: (99%):	∀F _{ab} < F _{krit} (F _{krit} =6,993)							
t _{ab} :	12,812		6,211		4,041		4,928	
t-próba: (99%):	∀t _{ab} < t _{krit} (t _{krit} =3,055)							

(a – kontroll levélminták; b – mikrohullámos kezelésnek kitett levélminták)

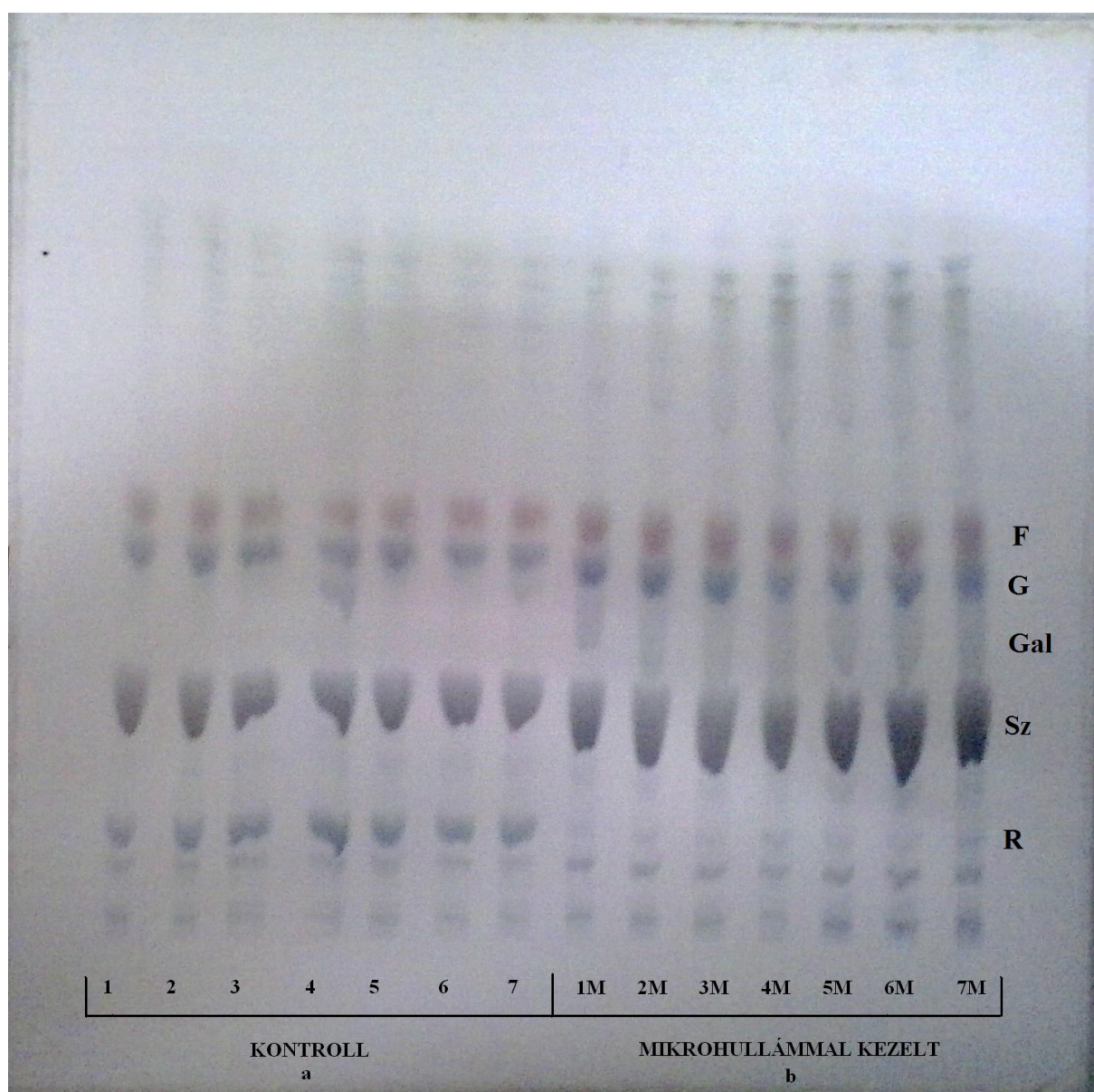
A kontroll és kezelt minták statisztikai összevetéseit két, egymással ekvivalens eredményre vezető statisztikai értékelésekkel hajtottam végre. Először szénhidrát komponensekként összehasonlítottam t-próba alkalmazásával a kontroll és a kezelt minták átlagértékeit (lásd I - IV. táblázatok). Másrészt a kezelt és a kontroll adatokból, összetartozó fél levelekként kezelt/kontrollt és relatív, dimenziómentes adatokat származtattam. Ez utóbbi esetben azt vizsgáltam Nalimov-próba alkalmazásával, hogy a relatív adatok megbízhatósági tartománya az 1-es értéket magában foglalja-e, vagy az kiugró értéknek (outlier) minősül. A statisztikai értékelés alap hipotézise az, hogy a levelek főér melletti bal-, ill. jobboldali félrészeiben a szénhidrát komponensek mennyiségei azonos értékűek. A fél levelek összetételében nem tételeztem fel összetételi eltérést.

A különböző tesztek *a* és *b* összetartozó adatként hányszorosa egy relatív adatot származtat. A tesztek relatív adatainak leíró statisztikai jellegzetességeit a StatsDirect „Box-Whisker” diagrammjával lett szemléltetve (22-25. ábrák). Ha a relatív szénhidrát-tartalom 1-es értékű, az azt jelenti, hogy a két fél levélminta szénhidrát tartalma teljesen megegyezik. A Box-Whisker diagramokból szembetűnő, hogy az extrahálószer térfogatának, a cseppfolyós N₂ alkalmazásának, valamint a mintatárolási idő eltérésnek a tesztjeinél a relatív adatok konfidencia intervallumai szignifikánsan magukban foglalják az 1-es értéket (22-24. ábrák), ebből fakadóan a kontroll és a vizsgált fél levelekben a fruktóz, glükóz, szacharóz és raffinóz mennyiségei szignifikánsan nem tekinthetők eltérőnek.

A mikrohullámú sugárzás különböző mértékű és minőségű biológiai elváltozásokat okoz az élő szervezetekben, attól függően, hogy mekkora a háttérsugárzás, milyen a frekvenciája és mennyi ideig van kitéve a hatásának. Ezeket az elváltozásokat nagyrészt a mikrohullámú melegítésnek lehet betudni, de a legújabb kutatások szerint létezik egy nem termikus eredetű hatása a mikrohullámú sugárzásnak, ami a molekulák transzformációját és alterálódását

okozza (Banik és munkatársai, 2003), ezáltal megváltoztatja többek között a szénhidrát-összetevők profilját (Kloseiko, 2006; Szabolcs és munkatársai, 2013). Lewandowicz és munkatársai (2000) megfigyelték, hogy a mikrohullámos kezelés módosulást generál a keményítő struktúrájában. A mikrohullámú kezelés által kiváltott változások mértéke nem csak a keményítő struktúrájától függ, hanem a növényben található amiláz enzim koncentrációjától, így a keményítő átalakulása különböző növényeknél eltérő mértékű volt (Lewandowicz és munkatársai, 2000).

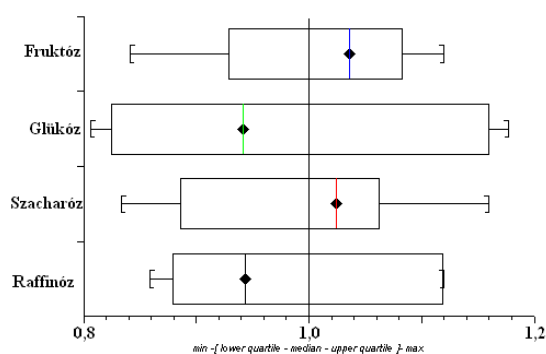
Az általam végzett vizsgálat során az előzőekhez hasonlóan az egy perc időtartalmú mikrohullámú sugárzás hatására egy teljesen eltérő cukorprofilt eredményezett (21. ábra.).



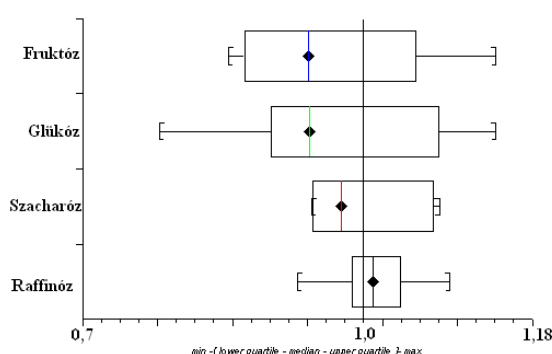
21.ábra. Mikrohullámú kezelés hatása a szénhidrátok vékonyréteg elválasztási mintázatára (F – fruktóz, G- glükóz, Gal – galaktóz, Sz – szacharóz, R - raffinóz)

A kontroll levelekhez képest a minőségi változás szembetűnő. Mikrohullám hatására a raffinóz mennyisége jelentősen lecsökken, és az OPLC rétegen (21. ábra) megjelenik a glükóz

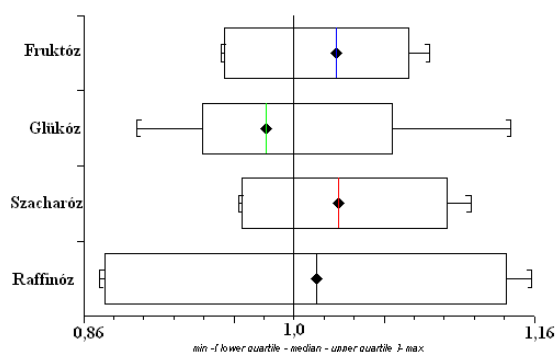
és a szacharóz foltjai között a galaktóz is. A raffinóz a glükóz, a fruktóz és a galaktóz monomerek triszacharidja. Mikrohullámú kezelés hatására való bomlása ad magyarázatot a galaktóz mintabeli megjelenésére. Az OPLC elválasztásnak a *kontroll* (a) ill. a *kezelt* (b) mintákra kapott denzitometriás csúcsterületeit az ekvivalens összehasonlíthatóság végett korrigáltam a levélminta szárazanyag tartalmával és az extrahálószer tömegével, így módon vált kiküszöbölhetővé a mikrohullámú kezelés hatása eredményeként fellépő vízvesztés, ill. az extrahálószer mennyiségének tesztjének a térfogat eltérésből származó hígítási eltérés. A mikrohullámú kezelés hatására a raffinóz tartalom jelentősen, 95%-kal lecsökkent a kontrollhoz képest. A szacharóz, glükóz, fruktóz tartalmak is határozottan kisebbek (szacharóz-28%, glükóz-57%, fruktóz-43% -al kevesebb) voltak a mikrohullámú sugárzásnak kitett mintákban. Ha a kezelés a levél szénhidrát-tartalmait nem módosítja (ha a kezelés hatástalan!), akkor a két, összetartozó féllevek tartalmainak hányadosa elméletileg 1-gyel megegyező. A mikrohullámú kezeléshez tartozó Box-Whisker diagramon egyik szénhidrát-nak a konfidencia intervalluma sem tartalmazza magában a féllevek szénhidrát-tartalmainak azonosságát kifejező elméleti hányados értéket (24. ábra). A mikrohullámú kezelésnek kitett fél levelekben a fruktóz, glükóz, szacharóz és raffinóz mennyiségei szignifikánsan eltérőnek tekintendő. Az előbbiekből megállapítható, hogy a mikrohullámú kezelés nem alkalmas a levélminták cukortartalmainak konzerválására.



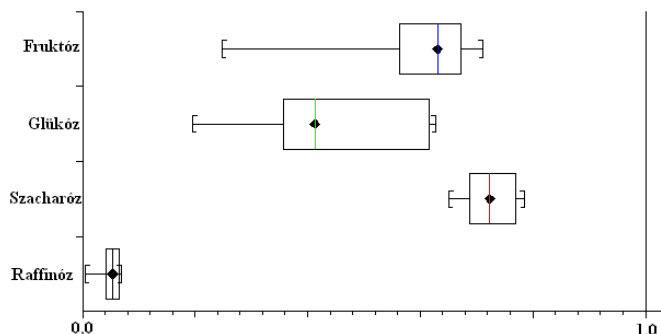
22.ábra. Extrahálószer mennyiség tesztelése



23.ábra. Cseppfolyós N₂ szükségességének tesztelése



24.ábra. Mintatárolási idő tesztelése



25.ábra. Mikrohullámos kezelés szükségességének tesztelése

A statisztikai értékelések alapján megállapítható az a következtetés, hogy a vizsgált feltételezési szinten a cseppfolyós N₂, az extrahálószer térfogat növelése, a két és fél órán belüli mintatárolás az extraktum szénhidrát tartalmaira szignifikáns hatást nem fejtenek ki.

A tesztvizsgálat eredményei alapján a levélminták feldolgozásánál olyan eljárás lett rögzítve, amelyben a levélminták mintavételtől számított feldolgozását, az extraktum előállítását 60 percen belül szükséges végrehajtani. A minta tárolása során 2-3000 lux megvilágítás környezeti (laboratóriumi) hőmérséklet és páratartalom biztosítandó! A cseppfolyós N₂, ill. a mikrohullámú kezelések a minta-előkészítés részét nem képezték, azok a tesztvizsgálattal igazoltan kihagyhatók. 0.125 g levélmintához a 0.75 ml extrahálószer alkalmazása megfelelő. Az általam vizsgált fajok szénhidrát tartalmainak, statisztikai paramétereinek és a mintavétel időpontjához tartozó környezeti tényezők primer adatbázisát a I.I. – I.VI. mellékletek tartalmazzák.

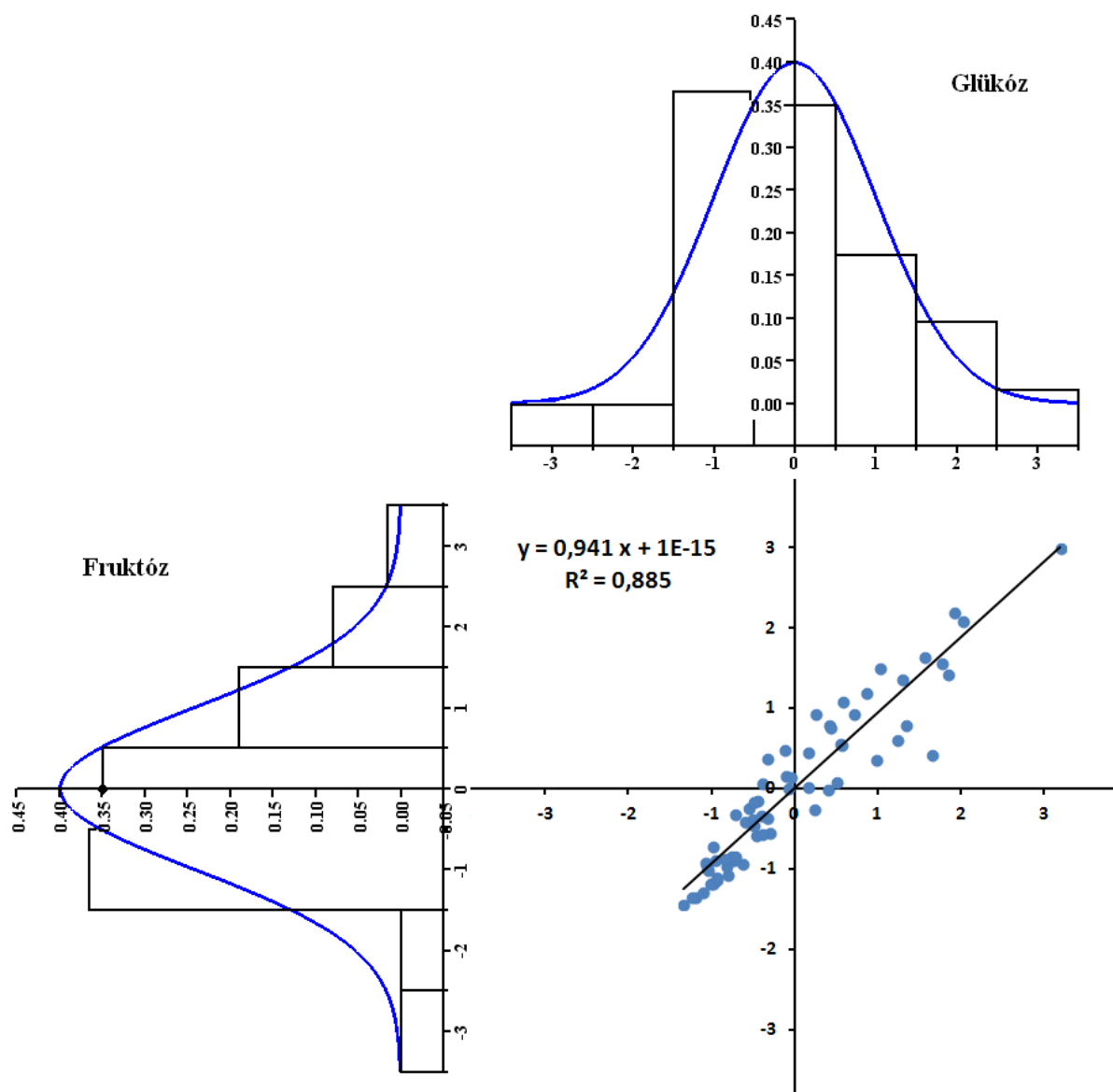
5. Eredmények

A leveleket érő eltérő fényintenzitás miatt a lombozat leveleiben a fotoszintézis eltérő sebességgel zajlik, amelynek eredményeként növényi anyagcsere biokémiai változói (metabolit koncentrációk, enzimaktivitások) a lombozaton belül kb. egy nagyságrendi tartományt felölelő eloszlásokat mutatnak. A biokémiai változók eloszlásaiból származó szórásértékek sok esetben nem teszik lehetővé a környezeti körülmény lombozatra gyakorolt hatásának egyváltozós statisztikai módszerekkel való kimutatását. A környezeti adatok rejtett információinak kinyeréséhez egyre inkább előtérbe kerülnek a sokváltozós adatelemzés módszerei. Az adatelemzésekből nyert információ megfelelő értelmezéséhez természetesen szükség van a vizsgálat fizikai, biológiai, kémiai háttér ismereteire. Állapotfüggő regressziók sorozatának többváltozós szemléletű értékelése alkalmasnak bizonyult a növény és környezet közötti kölcsönhatások finomszerkezetének feltárására. A biokémiai változók állapotfüggő regressziói a növény és környezete közötti kapcsolatok indikátorainak tekinthetők, ill. tekintendők. Monitoringszerű meghatározásaikkal a fiziológiás állapotnak az aktuális környezeti körülményhez való igazítása nyomonkövethető. Az „Állapotfüggő korreláció koncepció” korrelációs monitoringja alkalmazható az erdei fafajok vegetációs periódusainak jellemzésére, ill. abiotikus stressz szindrómáiknak a nyomonkövetésére.

5.1. Eloszlásvizsgálat

A glükóz, ill. a fruktóz adatok mintavételi időpontokhoz rendelt standardizálásaival úgynevezett állapottól független, az anyagcsere szabályozás, valamint a környezeti hatásoktól mentes adatokat kapunk. Így a különböző mintavételekből származó standardizált adatok egyesíthetőek. A standardizált adathalmazokon a lineárisan korreláló változók eloszlásainak típusazonosság kritériumi feltétele ellenőrizhető, ill. szemléltethető.

Ideális, HB-LKK rendszerműködésű lombozat esetén a standardizált glükóz és fruktóz tartalmaknak egységnyi meredekségű és zérus tengelymetszetű, tökéletes illeszkedésű ($R^2=1$) regressziót kell, hogy szolgáltatassanak. A 2012-es kislevelű hárs standardizált glükóz és fruktóz koncentráció adatai magas határozottsági fok mellett ($R=0,885$) szinte egységnyi meredekségű ($m=0,941$) és zérus tengelymetszetű ($b=1E-15$) egyeneseket adnak (26. ábra) hasonló képpen a bükk ($m=0,979$, $b=3E-15$, $R^2=0,958$), a tölgy ($m=0,971$, $b=4E-16$, $R^2=0,943$), a 2011-es ezüsthárs ($m=0,810$, $b=-7E-16$, $R^2=0,655$), a 2012-es ezüsthárs ($m=0,864$, $b=8E-16$, $R^2=0,747$), és a 2011-es kislevelű hárs ($m=0,911$, $b=1E-15$, $R^2=0,829$) glükóz és fruktóz adataihoz (II.I. - II.V. mellékletek). A standardizált és egyesített glükóz és fruktóz eloszlások közötti regressziók a HB-LKK koncepció növénylombozatra való alkalmazhatóságát erősíti. A tapasztalati relatív gyakoriságok típus azonos eloszlási jellegét Kolmogorov-Szmirnov próba is valószínűsíti. (A 26. ábrán megjelenő adatok az I.VI. melléklet táblázatának adataiból származtatottak.)



26.ábra. A 2012-es kislevelű hárs standardizált glükóz és fruktóz értékeinek regressziója és tapasztalati gyakoriságai (x, y – standardizált glükóz és fruktóz tartalmak)

Mind a mintavételek szerinti, mind a standardizált egyesített adatok (26. ábra) halmazain végrehajtott Shapiro-Wilks teszt (StatsDirect) megállapítja, hogy az adatok tapasztalati eloszlása nem zárja ki a glükóz és a fruktóz lombozati eloszlásainak normál eloszlású jellegét.

5.2. SzórásElemzés

Az állapotfüggő regressziók glükóz és fruktóz adatainak szórásElemzéséből képet kapunk arról, hogy a változó környezeti körülmény vajon befolyásolja-e az eloszlások terjedelmét?

A kiindulási adatok normáloszlású jellegét az előző fejezet megállapítása valószínűsíti, így a soron következő szórásElemzésnek teljesül a kiindulási kritériuma.

A glükóz, ill. fruktóz tartalmak mintavételi időpontok szerinti szórásainak Fischer-próbával való összehasonlításait mutatja be a 2012-es kislevelű hárs esetén az V. táblázat (a további méréseinkhez tartozó szórásvizsgálatok táblázatos eredményeit lásd a III.I. – III.V. mellékletekben). A V. táblázat felső háromszög mátrixa a glükóz-, az alsó háromszöge a fruktóz szórások F-valószínűségi változóit tartalmazza (Fischer próba kritériumát lásd. 9. egyenletnél). A táblázat félkövérrel szedett értékei a 95%-os valószínűségi feltételezéshez tartozó, szignifikánsan eltérő szórásokat emelik ki. A szürke háttérű cellák azokat a mintavételi párosításokat jelképezik, amelyeknél a glükóz - fruktóz értékek szórásainak F értékei a kritikus értékeknél egyidejűleg nagyobbak.

A környezeti körülmény szignifikánsan képes megváltoztatni a lombozati eloszlások terjedelmét. A 2012-es kislevelű hárs esetében a kilenc mintavételi alkalom 36 különböző szóráspárt határoz meg, amelyeknél a glükóz esetében 12, a fruktóz esetében 8 szóráspár nem tekinthető szignifikánsan különbözőnek (V. Táblázat). A vegetációs időszak során a 2012-es kislevelű hárs lombozatában egyaránt tapasztaltunk szignifikánsan azonos és eltérő szórásokat. Hasonló glükóz és fruktóz szórásElemzési eredményeket szolgáltatottak a bükk, a tölgy, a 2011-es és 2012-es ezüsthárs és a 2011-es kislevelű hárs monitoring vizsgálatai is. (III.I. – III.V. mellékletek).

$$(9.) \quad F_{krit}(0.05;6;6) = 4.28 \quad {}_{ij}F_F(\downarrow \Delta) = \frac{{}_iSD_G^2}{{}_jSD_F^2} \quad \text{és} \quad {}_{ij}F_G(\uparrow \Delta) = \frac{{}_iSD_F^2}{{}_jSD_G^2}$$

V. Táblázat. A 2012-es kislevelű hárs glükóz –fruktóz értékeinek szórás vizsgálata

	Glükóz	I.	II.	III.	IV.	V.	VI.	VII.	VIII.	IX.
Fruktóz	Szórás:	1099,5	1495,9	1049,2	479,0	523,4	689,1	1045,2	706,1	433,4
I.	864,4		1,85	1,09	5,26	4,41	2,54	1,1	2,42	6,43
II.	1261,3	2,12		2,03	9,75	8,16	4,71	2,04	4,48	11,91
III.	1371,2	2,51	1,18		4,79	4,01	2,31	1	2,2	5,86
IV.	576,6	2,24	4,78	5,65		1,19	2,06	4,76	2,17	1,22
V.	525,2	2,7	5,76	6,81	1,2		1,73	3,98	1,82	1,45
VI.	855,9	1,01	2,17	2,56	2,2	2,65		2,3	1,04	2,52
VII.	1139,7	1,73	1,22	1,44	3,9	4,7	1,77		2,19	5,81
VIII.	820,3	1,11	2,36	2,79	2,02	2,43	1,08	1,93		2,65
IX.	532,5	2,63	5,6	6,63	1,17	1,02	2,58	4,57	2,37	

(I. 2012.05.24, II. 2012.06.20, III. 2012.07.05, IV. 2012.07.19, V. 2012.08.01, VI. 2012.08.22, VII. 2012.08.27, VIII. 2012.09.06, IX. 2012.09.20)

5.3. Glükóz-Fruktóz korrelációk

5.3.1. Nägele modell regressziói

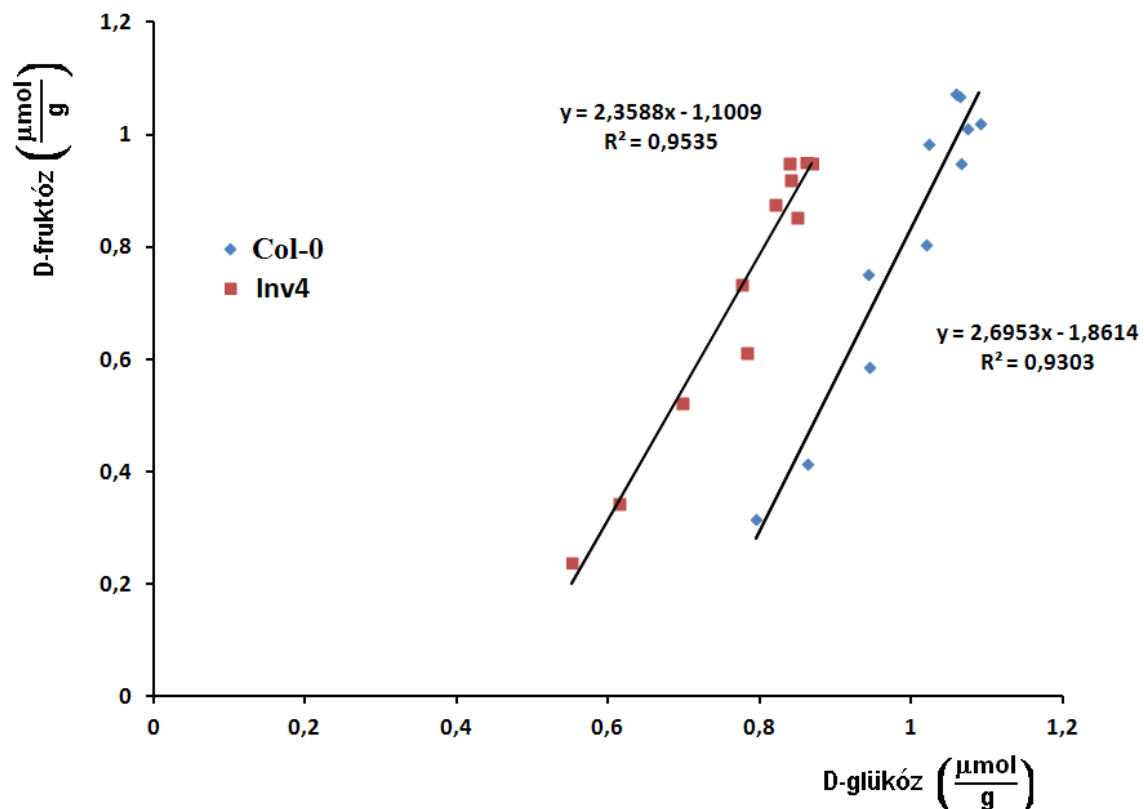
A 2.2.-es fejezetben leírt központi anyagcsere modellt (Nägele és munkatársai, 2010) a Scilab programozás alkalmazásával reprodukáltuk, s újra modelleztük a központi anyagcsere működését. A modell célirányos alkalmazása alátámasztja azt a feltételezést, hogy a glükóz, ill. fruktóz közötti erős lineáris korreláció a központi szénhidrát anyagcsere rendszerének szabályozottságából következik.

A lombzatban a levelek eltérő szögben és mértékben jutnak fényhez. A különböző fényintenzitáshoz eltérő koncentrációjú glükóz és fruktóz mennyiségek társulnak. A differenciál egyenletrendszernek különböző fotoszintetikus intenzitásokhoz tartozó megoldásai képviselik a lombzat egyedi leveleit.

Nägele és társai két, *Arabidopsis thaliana* genetika változatára (Col-0; inv4) standard körülmények között elvégzett mérések alapján határozták meg az adott fényintenzitáshoz tartozó enzim aktivitások sebességi állandóit és Michelis konstansait. Az általuk felállított modell alapján, a különböző fotoszintetikus intenzitásokhoz tartozó glükóz és fruktóz adatok (VI. Táblázat) mindkét genetikai változat esetében magas, 0,9-es érték feletti határozottsági fokkal korrelálnak egymással (27. ábra).

VI. Táblázat. A központi szénhidrát anyagcsere modell intenzitásfüggő glükóz és fruktóz koncentrációi (*Arabidopsis thaliana*: Col-0, Inv4)

Fotoszintézis intenzitás	Col-0		inv4	
	Glükóz $\mu\text{mol/g}$	Fruktóz $\mu\text{mol/g}$	Glükóz $\mu\text{mol/g}$	Fruktóz $\mu\text{mol/g}$
$\frac{\mu\text{mol CO}_2}{\text{h} \cdot \text{g FW}}$				
68	0,9429	0,7534	0,7830	0,6117
100	1,0223	0,9854	0,8491	0,8528
115	1,0582	1,0735	0,8690	0,9483
107	1,0626	1,0701	0,8608	0,9501
92	1,0729	1,0116	0,8406	0,9199
90	1,0896	1,0223	0,8386	0,9483
93	1,0645	0,9516	0,8205	0,8747
83	1,0191	0,8051	0,7761	0,7332
66	0,9441	0,5892	0,6967	0,5214
55	0,8629	0,4165	0,6144	0,3436
50	0,7950	0,3176	0,5519	0,2379



27.ábra. A központi szénhidrát anyagcsere modell (Nägele és munkatársai, 2010) glükóz és fruktóz koncentrációinak regressziói Col-0 és Inv4 *Arabidopsis thaliana* genetikai változatok esetén

A Col-0 és Inv4 *Arabidopsis thaliana* genetikai változatokra az általunk készített Scilab programból származtatott glükóz és fruktóz adatok regressziós egyenesein kovariancia analízist végeztünk el, mely alapján a két egyenes egyértelműen megkülönböztethető (VII. táblázat). A tengelymetszeteik között szignifikáns az eltérés. A két genetikai változat központi szénhidrát anyagcsere rendszerének különbségei azonos fényintenzitás esetén eltérő momentumú egymással magas határozottsági fokok mellett lineárisan korreláló, típusukban azonos glükóz és fruktóz eloszlásokat produkálnak.

VII.Táblázat. Nägele modell glükóz-fruktóz állapotfüggő regresszióinak kovariancia analízise. (A kovariancia elemzés StatsDirect jegyzőkönyve)

Grouped linear regression					
Source of variation	SSq	DF	MSq	VR	
Common slope	1,29935	1	1,29935	288,018966	P < 0,0001
Between slopes	0,005778	1	0,005778	1,28071	P = 0,2726
Separate residuals	0,081204	18	0,004511		
Within groups	1,386332	20			
Common slope is significant					
Difference between slopes is NOT significant					
Slope comparisons:					
slope 1 (Glükóz) vs. slope 2 (Glükóz) = 2,695315 vs. 2,358808					
Difference (95% CI) = 0,336507 (-0,288204 to 0,961219)					
t = 1,131685 P = 0,2726					
Covariance analysis					
Uncorrected:					
Source of variation	YY	XY	XX	DF	
Between groups	0,050535	0,116626	0,269156	1	
Within	1,386332	0,517739	0,206298	20	
Total	1,436866	0,634365	0,475454	21	
Corrected:					
Source of variation	SSq	DF	MSq	VR	
Between groups	0,503496	1	0,503496	109,981992	
Within	0,086982	19	0,004578		
Total	0,590478	20			
P < 0,0001					
Corrected Y means ± SE for baseline mean predictor of 0,8834:					
Y' = 0,540254	± 0,026224				
Y' = 0,999582	± 0,026224				
Line separations (common slope = 2,509663):					
line 1 (Glükóz) vs. line 2 (Glükóz) vertical separation = -0,459328					
95% CI = -0,551001 to -0,367656					
t = -10,48723	(19 df)	P < 0,0001			

5.3.2. Glükóz-Fruktóz állapotfüggő és súlyponti regressziók

A növényi stressz szignifikáns változásokat képes előidézni az anyagcserében, ami magában foglalja a szénhidrát koncentrációkat, ill. azok eloszlásainak paraméterváltozásait. A cukor koncentrációk mérésével a stresszt érzékelni és lefolyását nyomon követni lehet. A regressziós egyenesek meredeksége, tengelymetszete, határozottsági foka, súlypontja a növény általi fiziológiás optimumra való állandó törekvés mellett képezi le a környezeti változások hatását. A növény és a környezet kölcsönhatás szabályozott voltát támasztja alá az is, hogy a regressziós egyenesek súlypontjai is egy magas határozottsági fokú korrelációs egyenest alkotnak (IV.I. – IV.V. melléklet), annak ellenére, hogy az állapotfüggő korrelációs regressziós egyenesei szignifikánsan eltérnek egymástól. Az állapotfüggő korrelációs egyeneseket jellemző paraméterek változásainak mértéke kapcsolatba hozható a környezeti tényezők értékváltozásaival és a vizsgált faj egyedi tulajdonságaival.

Kísérleteink során, nyomon követtük különböző fafajok: bükk (*Fagus silvatica*), tölgy (*Quercus robur*), kislevelű hárs (*Tilia cordata*) és ezüsthárs (*Tilia tomentosa*) glükóz, ill. fruktóz koncentrációinak változását a vegetációs időszak során. Az egy-egy mintavételhez tartozó 7 levél glükóz és fruktóz regressziói visszatükrözik a mintavételi időponthoz tartozó aktuális környezeti behatásokat. Az „Állapotfüggő korreláció koncepció” alapján (Németh és munkatársai, 2009b) e regressziók paramétereivel jellemezhetjük az adott vegetációs időszak lefolyását a vizsgált növény szempontjából. Az értékelés egyes lépéseit a 2012-es kislevelű hárshoz társuló adatok vizualizálásán keresztül szemléltetem. A különböző mintavételekhez tartozó glükóz – fruktóz tartalmakat korreláltatva (primer adatokat lásd a VIII. táblázatban) és egy ábrán ábrázolva jól érzékelhető a szignifikáns eltérés a magas határozottsági fokú regressziós egyenesek között (28. ábra) és mind emellett szembetűnő a magas határozottsági fokú ($R^2 = 0,892$) súlyponti korreláció (29. ábra).

A kislevelű hárs 2012 vegetációs időszakában kilenc alkalommal vett mintáinak glükóz-fruktóz regressziói az első (2012.05.24; $R^2 = 0,748$) a harmadik (2012.07.05; $R^2 = 0,874$) és a kilencedik (2012.09.20; $R^2 = 0,690$) mintavételi alkalmakat kivéve a 0,9-es érték feletti határozottsági fokot produkált (28-29. ábrák és VIII. táblázat). A regressziók mindegyike a regressziók linearitását valószínűsítő Bevington kritériumi értéknél ($R_{krit} = 0,754$) nagyobb korrelációs tényezőket produkált ($R > 0,754$) (28. ábra).

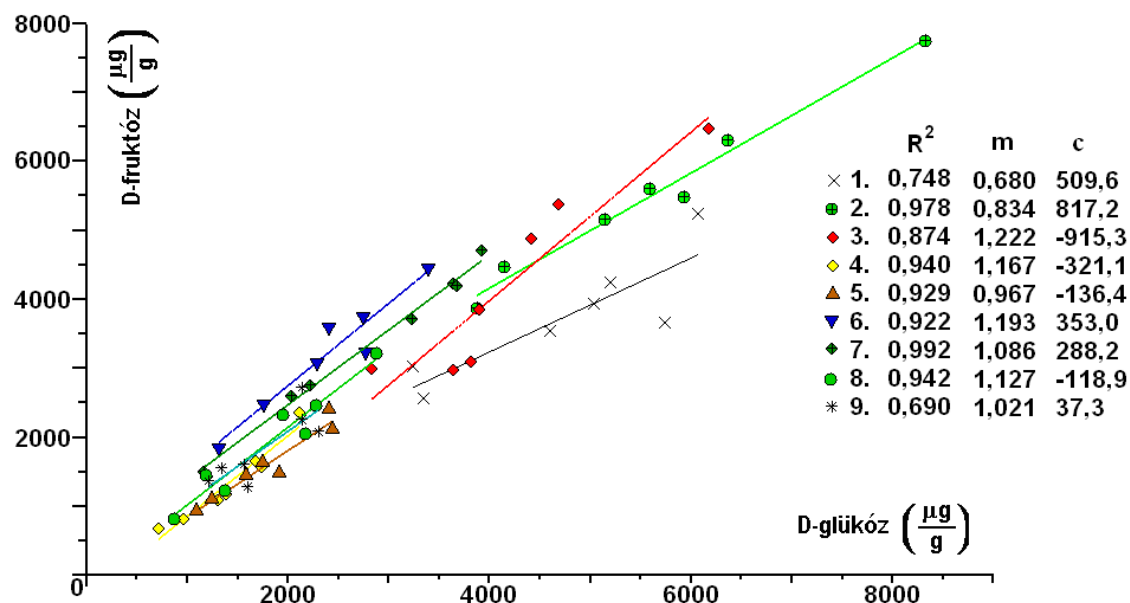
A súlypontokat korreláltatva is a kritériumnak megfelelő, magas határozottsági fokú ($R^2 = 0,892$) lineáris korrelációs egyenest alkotnak (29. ábra).

A bükk, a tölgy, a 2011-es és 2012-es ezüsthárs és a 2011-es kislevelű hárs glükóz-fruktóz regressziói is túlnyomó többségben magas határozottsági fokkal rendelkeznek és a Bevington kritérium szerint is lineárisnak tekinthetők. Súlyponti korrelációjuk is a 2012-es kislevelű hárshoz hasonlóan jó R^2 -et produkál (IV.I. - IV.V. melléklet), ami a növényi szénhidrát anyagcsere „erőteljes” biológiai szabályozását támasztja alá.

VIII.Táblázat. Kislevelű hárs 2012-es glükóz-fruktóz tartalmainak primer adatai és a regresszióik R^2 értékei

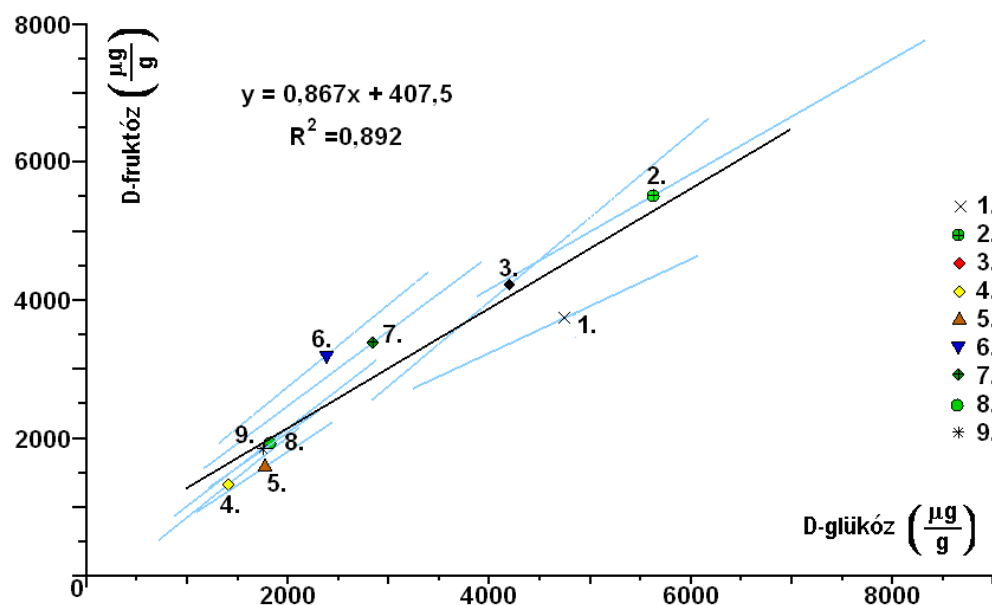
2012.05.24			2012.06.20		2012.07.05		2012.07.19	
	G	F	G	F	G	F	G	F
1	6070,9	5235,1	5144,1	5140,6	3638,1	2965,0	2118,3	2360,9
2	4610,6	3542,2	6365,4	6297,8	3818,2	3099,1	1685,9	1645,7
3	3351,8	2559,1	5934,9	5466,7	3903,9	3840,0	1309,9	1092,3
4	5045,7	3936,9	8331,7	7741,1	6176,4	6464,9	1739,5	1570,9
5	5739,2	3650,8	3878,3	3863,9	4420,3	4875,4	1386,7	1167,9
6	3244,6	3020,1	4151,1	4466,0	2835,7	2990,9	961,8	813,3
7	5200,2	4239,3	5590,5	5600,2	4691,0	5371,9	717,8	678,6
Normalitás vizsgálat	+	+	+	+	+	+	+	+
Átlag:	4751,9	3740,5	5628,0	5510,9	4211,9	4229,6	1417,1	1332,8
Szórás:	1099,5	864,4	1495,9	1261,2	1049,2	1371,2	479,0	576,6
R ² :	0,748		0,978		0,874		0,940	
2012.08.01			2012.08.22		2012.08.27		2012.09.06	
	G	F	G	F	G	F	G	F
1	2413,3	2406,7	3393,5	4450,8	3928,1	4707,8	2285,0	2452,6
2	2445,4	2112,8	2748,0	3739,1	3236,4	3700,3	1947,1	2319,4
3	1911,1	1479,6	2408,7	3581,2	3647,8	4228,8	2882,6	3203,0
4	1758,0	1625,9	2296,8	3080,4	2218,2	2740,8	2174,9	2048,3
5	1588,0	1449,0	2777,3	3223,7	3683,4	4180,2	1373,8	1227,9
6	1249,4	1100,0	1761,7	2473,4	2033,0	2586,9	868,7	814,7
7	1099,2	925,4	1312,8	1838,9	1163,3	1501,4	1187,5	1438,9
Normalitás vizsgálat	+	+	+	+	+	+	+	+
Átlag:	1780,6	1585,6	2385,5	3198,2	2844,3	3378,0	1817,1	1929,3
Szórás:	523,4	525,3	689,1	855,9	1045,2	1139,7	706,1	820,3
R ² :	0,929		0,922		0,992		0,942	
2012.09.20								
	G	F						
1	2307,2	2084,3						
2	2139,7	2250,2						
3	1604,1	1274,6						
4	1559,9	1594,2						
5	2140,5	2717,8						
6	1346,1	1548,2						
7	1209,6	1351,8						
Normalitás vizsgálat	+	+						
Átlag:	1758,2	1831,6						
Szórás:	433,4	532,5						
R ² :	0.690							

(G = glükóz koncentrációk [$\mu\text{g}/1$ g sz.levél]; F = fruktóz koncentrációk [$\mu\text{g}/1$ g sz.levél]; + = StatsDirect: No evidence of non-normality)



28.ábra. Kislevelű hárs glükóz-fruktóz állapotfüggő korrelációi

(1. 2012.05.24.; 2. 2012.06.20.; 3. 2012.07.05.; 4. 2012.07.19.; 5. 2012.08.01.; 6. 2012.08.22.;
7. 2012.08.27.; 8. 2012.09.06.; 9. 2012.09.20.)



29.ábra. Kislevelű hárs glükóz-fruktóz súlyponti korrelációi

(1. 2012.05.24.; 2. 2012.06.20.; 3. 2012.07.05.; 4. 2012.07.19.; 5. 2012.08.01.; 6. 2012.08.22.;
7. 2012.08.27.; 8. 2012.09.06.; 9. 2012.09.20.)

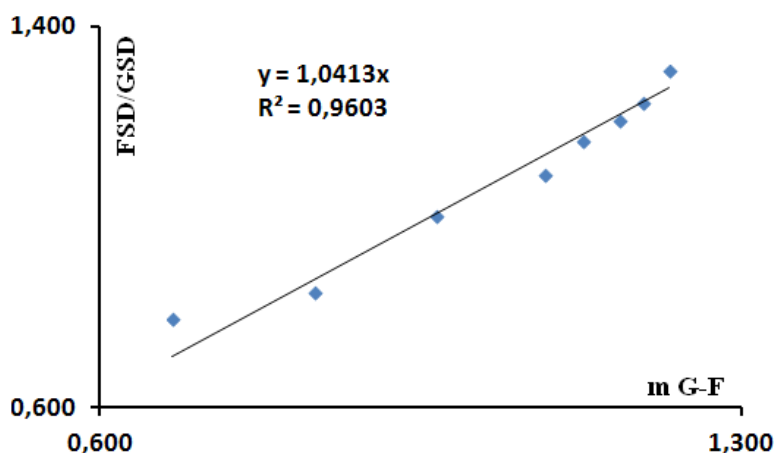
5.3.2.1. Szóráshányadosok és regressziós meredekségek összevetése

Az „Állapotfüggő korreláció koncepció” szerint az elméleti összefüggés (7.3. egyenlet) meredekségét származtatni lehet az elméleti szórások hányadosaként, amelynek értékét a tapasztalati szóráshányados, ill. az állapotfüggő regresszió meredeksége valószínűségi alapon becsüli. Ezt a hipotézist ellenőrizni lehetséges a tapasztalati szóráshányadosok és az állapotfüggő regresszió meredekségeinek összevetésével.

IX. Táblázat. Tapasztalati szórások, hányadosaik és az állapotfüggő regressziók meredekségei

	FSD	GSD	FSD /GSD	G-F m
2012.05.24	864,4	1099,5	0,786	0,680
2012.06.20	1261,3	1495,9	0,843	0,834
2012.07.05	1371,2	1049,2	1,307	1,222
2012.07.19	576,6	479,0	1,204	1,167
2012.08.01	525,2	523,4	1,003	0,967
2012.08.22	855,9	689,1	1,242	1,193
2012.08.27	1139,7	1045,2	1,090	1,086
2012.09.06	820,3	706,1	1,162	1,127
2012.09.20	532,5	433,4	1,229	1,021

(félkövérrel jelölt adatok kiugró értékek; **FSD** = Fruktóz szórás, **GSD** = Glükóz szórás, **G-F m** = állapotfüggő regresszió meredeksége)



30.ábra. A tapasztalati szóráshányados és az állapotfüggő regresszió meredekségének korrelációja (kislevelű hárs 2012)

A szórás hányadosok és a regresszió meredekségek korrelációja 96%-os valószínűséggel határoznak meg egy $y = x$ típusú egyenest, amely a két változó azonosságának relációja. Ahogy az a 30. ábrán látható a meredekség értéke majdnem eggyel azonos. Ugyanez volt tapasztalható az általunk vizsgált többi növény esetében is (V.I. - V.V. melléklet). A tapasztalati ekvivalencia visszaigazolja az „Állapotfüggő korreláció koncepció” elméleti feltételezését. A szórás és az átlagértékekből képzett tengelymetszetek és a regresszió tengelymetszetei hasonló módon, bár a hibaterjedés súlyának megnövekedett volt miatt kisebb, de még lineáris összefüggést valószínűsítő határozottsági fok mellett korrelálnak egymással.

5.3.2.2. Glükóz-Fruktóz állapotfüggő és súlyponti regressziók kovariancia analízise

A környezeti tényezők glükóz-fruktóz regressziós egyenesre gyakorolt hatásának bizonyításához az említett egyenesek megkülönböztethetősége szükséges.

A glükóz, ill. fruktóz koncentrációk regressziós egyenseinek kovariancia analízisével (ANCOVA) hatékonyabban hajthatunk végre statisztikai összehasonlításokat. A StatsDirect program segítségével elvégzett kovariancia analízissel egyértelmű információt kapunk a regressziók meredekségei és tengelymetszetei közötti hasonlóságokról, ill. szignifikáns különbségeikről.

A X. táblázatban tüntettük fel a 2012-es kislevelű hársfa kovariancia analízis szignifikancia szintjeinek valószínűségeit. A felső háromszögben a meredekségek, az alsó háromszögben a tengelymetszetek összevetéseire tartozó szignifikancia valószínűség értékek találhatók. Szürkével emeltük ki azokat az összehasonlítási párokat, melyek nem haladták meg a két egyenes azonosságának 5%-os valószínűségét. A X. táblázat kovariancia analízis jegyzőkönyvét (StatsDirect) a VI.VI. melléklet tartalmazza.

A 2012-es kislevelű hárs glükóz-fruktóz regressziós egyenseinek szürke háttérrel kiemelt adatait a kovariancia analízis szignifikánsan eltérőnek valószínűsíti (28. ábra) mind meredekségben, mind tengelymetszetben (X. táblázat).

A kovariancia analízis alapján a bükk, a tölgy, a 2011-es és 2012-es ezüsthárs és a 2011-es kislevelű hársához tartozó glükóz-fruktóz regressziós egyenesek többsége egymástól megkülönböztethető (VI.I. - VI.V. melléklet). A mérési időponthoz társuló befolyásoló tényezők mértékétől és minőségétől függően változik a regressziós egyenesek meredeksége, tengelymetszete, határozottsági foka. Ez adott esetben a regressziós egyenesek szignifikáns különbözőségeit is okozhatja, mindamellett, hogy igyekszik a növény a magas határozottsági fokú korrelációt fenntartani (28. ábra; IV.I. - IV.V. melléklet).

X.Táblázat. A glükóz-fruktóz regressziós egyenesek kovariancia analízisének szignifikancia szintjei 2012-es kislevelű hárs esetében

		Meredekség								
		I.	II.	III.	IV.	V.	VI.	VII.	VIII.	IX.
Tengelymetszet	I.		0,2776	0,0018	0,0919	0,2803	0,0201	0,0170	0,0378	0,2747
	II.	< 0,0001		0,0102	0,2276	0,5990	0,0773	0,0886	0,1387	0,5349
	III.	< 0,0001	0,6395		0,8493	0,3426	0,8943	0,4244	0,6585	0,5202
	IV.	0,0014	0,7146	0,4009		0,5724	0,9356	0,7784	0,8994	0,7065
	V.	0,0029	0,4469	0,1824	0,5795		0,4530	0,6556	0,5906	0,8864
	VI.	< 0,0001	0,0011	0,0005	< 0,0001	< 0,0001		0,6245	0,7960	0,6136
	VII.	< 0,0001	0,0156	0,0158	0,0010	0,0001	0,1441		0,8481	0,8332
	VIII.	< 0,0001	0,6791	0,9317	0,2451	0,0871	0,0002	0,0169		0,7526
	IX.	< 0,0001	0,7977	0,9181	0,3470	0,1360	< 0,0001	0,0099	0,8193	

(I. 2012.05.24.; II. 2012.06.20; III. 2012.07.05.; IV. 2012.07.19.; V. 2012.08.01.; VI. 2012.08.22.; VII. 2012.08.27.; VIII. 2012.09.06.; IX. 2012.09.20.)

5.4. HB-LKK rendszerparaméterek becslése

A HB-LKK (Heterogén Bemenetű Lineárisan Korreláló Kimenetű) rendszerparaméterek becslésével, képet kaphatunk arról, hogy a vizsgált faegyedekre a vizsgált időszakban melyik környezeti tényező milyen súllyal volt hatással a növény központi szénhidrát anyagcsere-rendszerére.

A HB-LKK rendszer (9. ábra) modellje alapján, a lombozat leveleit érő fényintenzitás-eloszlást a fotoszintézis pl. glükóz és fruktóz lombozati eloszlásokká transzformálja.

A 7. egyenletekkel rögzített rendszer funkciókban ($y_1(t) = a_1 f(u(t)) + b_1$ és $y_2(t) = a_2 f(u(t)) + b_2$), az $u(t)$ a fénynek a rendszerbemeneti eloszlása. Németh Zsolt István a HB-LKK rendszerfunkcióját általános esetre fogalmazta meg, amit a növényi lombozat működésére vonatkozóan konkretizálni lehetséges és szükséges. A fotoszintézis folyamata is eleget tesz az anyagmegmaradás törvényének, így annak a lombozat HB-LKK modelljében is teljesülni szükséges. A növényi leveleket érő fény hatására a fotoszintetikus pigmentekben elektronok gerjesztődnek és a fotoszintetikus elektrontranszport-láncba, majd onnan a NADPH koenzim kémiai kötéseibe kerülnek. A NADPH szolgál CO_2 asszimiláló kofaktorként. Végül a gerjesztett elektronok a szénhidrátok, pl. glükóz és fruktóz kémiai kötéseiben jelennek meg. Ebben a folyamatban a fény fotonjai és a kémiai kötésekre juttatott elektronok közötti transzformáció nem lehet lineáristól eltérő, mert az az anyag-megmaradási törvénynek ellentmondana. Ezért biológiai rendszerek leírására alkalmazva, a HB-LKK modellen az $f(\cdot)$ transzformációs függvénynek lineáris függvényoperátornak kell lennie! Így a HB-LKK transzformációs funkciói az alábbi formára egyszerűsödik:

$$(10.1) \quad y_1(t) = a_1 \cdot u(t) + b_1 \quad \text{és} \quad y_2(t) = a_2 \cdot u(t) + b_2$$

A 10.1 összefüggésekből az egységnyi fényintenzitáshoz tartozó változó értékeket kifejezve:

$$(10.2) \quad \frac{y_1(t)}{u(t)} = a_1 + b_1 \cdot \frac{1}{u(t)} \quad \text{és} \quad \frac{y_2(t)}{u(t)} = a_2 + b_2 \cdot \frac{1}{u(t)}$$

A HB-LKK rendszerfunkcióban a b_i paraméterek a környezeti körülménynek az y_i változókra gyakorolt hatását fejezik ki. Az a_i paraméterek az y_i változó értékek kialakításában szerepet játszó rendszerparaméter, ami azt juttatja kifejezésre, hogy a rendszer a bemeneti u változó értékének mekkora, arányos részét használja fel y_i értékének kialakításához.

A korrelációs monitoring vizsgálatok során mindegyik levélminta vételénél, a mintavételt megelőzően fénymérővel mértük a levelek normálisának irányában a pillanatnyi fényintenzitásokat.

XI. Táblázat. Kislevelű hárs (2012) fényintenzitási, glükóz és fruktóz adatok

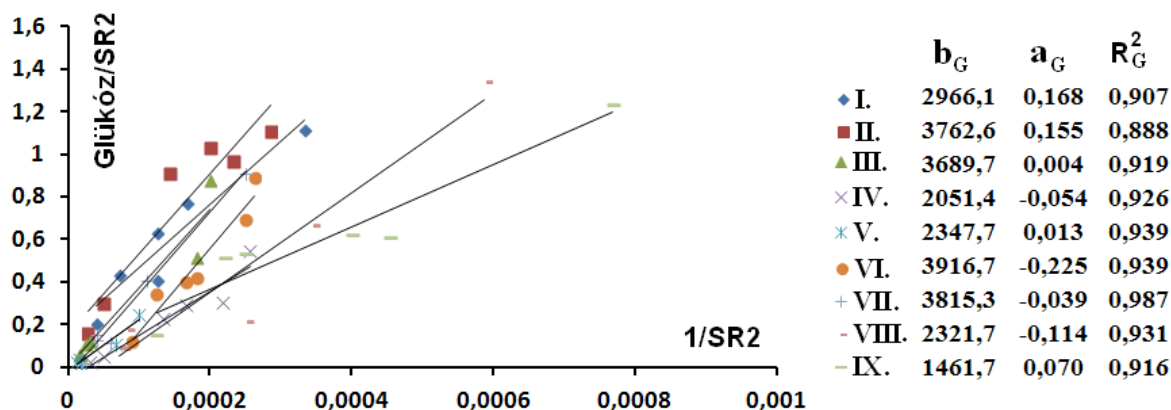
	2012.05.24			2012.06.20			2012.07.05		
	SR2	G	F	SR2	G	F	SR2	G	F
1	14000	6070,9	5235,1	5000	5144,1	5140,6	60000	3638,1	2965
2	6000	4610,6	3542,2	7000	6365,4	6297,8	62000	3818,2	3099,1
3	3000	3351,8	2559,1	20000	5934,9	5466,7	32000	3903,9	3840
4	8000	5045,7	3936,9	2200	8331,7	7741,1	2000	6176,4	6464,9
5	4000	5739,2	3650,8	3500	3878,3	3863,9	5000	4420,3	4875,4
6	8000	3244,6	3020,1	4300	4151,1	4466	5500	2835,7	2990,9
7	25000	5200,2	4239,3	36000	5590,5	5600,2	41000	4691	5371,9
	2012.07.19			2012.08.01			2012.08.22		
	SR2	G	F	SR2	G	F	SR2	G	F
1	3900	2118,3	2360,9	61000	2413,3	2406,7	3800	3393,5	4450,8
2	7500	1685,9	1645,7	10000	2445,4	2112,8	8000	2748	3739,1
3	3000	1309,9	1092,3	4000	1911,1	1479,6	6000	2408,7	3581,2
4	6000	1739,5	1570,9	80000	1758	1625,9	5500	2296,8	3080,4
5	4600	1386,7	1167,9	15000	1588	1449	4000	2777,3	3223,7
6	20000	961,8	813,3	60000	1249,4	1100	3500	1761,7	2473,4
7	32000	717,8	678,6	4500	1099,2	925,4	11000	1312,8	1838,9
	2012.08.27			2012.09.06			2012.09.20		
	SR2	G	F	SR2	G	F	SR2	G	F
1	25000	3928,1	4707,8	1700	2285	2452,6	4500	2307,2	2084,3
2	25000	3236,4	3700,3	2900	1947,1	2319,4	4000	2139,7	2250,2
3	4000	3647,8	4228,8	1900	2882,6	3203	1300	1604,1	1274,6
4	9000	2218,2	2740,8	12000	2174,9	2048,3	2500	1559,9	1594,2
5	9000	3683,4	4180,2	14000	1373,8	1227,9	400	2140,5	2717,8
6	17000	2033	2586,9	4000	868,7	814,7	2200	1346,1	1548,2
7	52000	1163,3	1501,4	13000	1187,5	1438,9	8000	1209,6	1351,8

(SR2 = levelenkénti fényintenzitás [LUX]; G = glükóz koncentráció [$\mu\text{g}/1 \text{ g sz.levél}$];

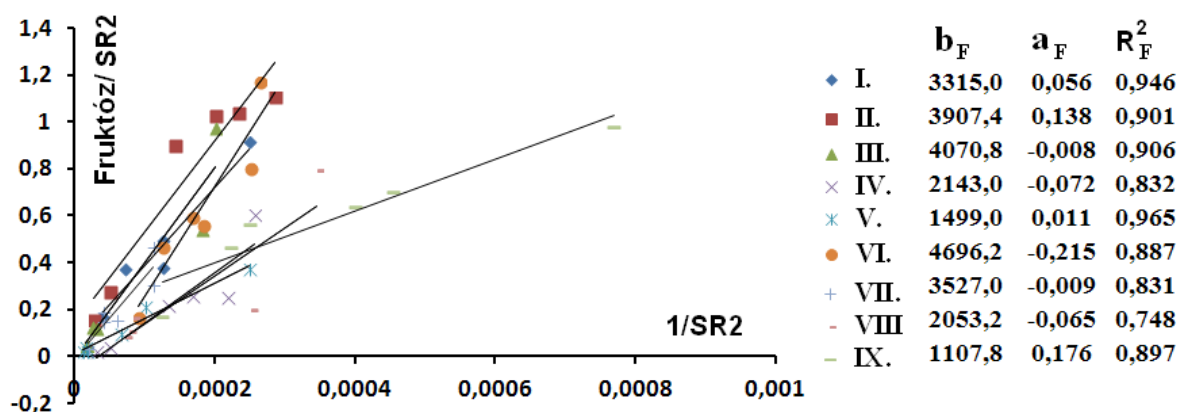
F = fruktóz koncentráció [$\mu\text{g}/1 \text{ g sz.levél}$]; A glükóz és fruktóz adatok a VIII. táblázatával megegyezők. A félkövér szám adatok a szénhidrát/fényintenzitás versus 1/fényintenzitás regresszió analízisnél kiugró értékek!)

Az 10.2. egyenletek érvényességéről regressziós analízissel győződhetünk meg. A glükóz és fruktóz tartalmakat a fényintenzitás értékekkel súlyozva és ezeket a fajlagos értékeket a fényintenzitás reciprok értékeihez rendelve, a kifejtett gondolatmenet alapján az egységnyi fényintenzitásra jutó szénhidrát tartalmaknak a reciprok fényintenzitás értékek függvényében egyenest kell szolgáltatniuk.

A kislevelű hárs korrelációs monitoring adataira származtatva a HB-LKK rendszerfunkciót, s egyeneseket illesztve a glükóz/fényintenzitás, ill. fruktóz/fényintenzitás versus $1/\text{fényintenzitás}$ adatpárookra, mintavételek szerint a 31. és 32. ábrán ábrázolt regressziós egyeneseket kapjuk.



31.ábra. Fényintenzitás (SR_2) reciprokának és a glükóz/fényintenzitás hányadosnak a regressziói (1. 2012.05.24.; 2. 2012.06.20; 3. 2012.07.05.; 4. 2012.07.19.; 5. 2012.08.01.; 6. 2012.08.22.; 7. 2012.08.27.; 8. 2012.09.06.; 9. 2012.09.20.; Regressziók kiugróérték nélküli adatokra; Bevington krit.(6, 95 %)=0,811)

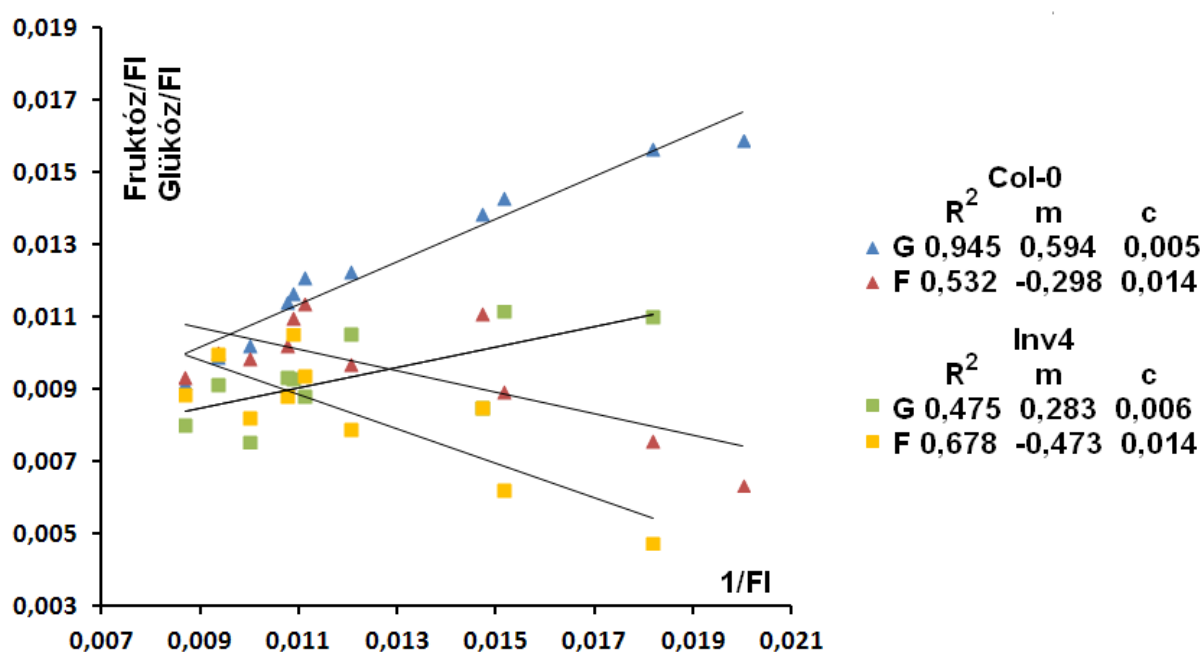


32.ábra. Fényintenzitás (SR_2) reciprokának és a fruktóz/fényintenzitás hányadosnak a regressziói (1. 2012.05.24.; 2. 2012.06.20; 3. 2012.07.05.; 4. 2012.07.19.; 5. 2012.08.01.; 6. 2012.08.22.; 7. 2012.08.27.; 8. 2012.09.06.; 9. 2012.09.20.; Regressziók kiugróérték nélküli adatokra; Bevington krit.(6, 95 %)=0,811)

A 31. és 32. ábrák regressziós egyenesei magas határozottsági fokúak és a Bevington linearitási kritériumot teljesítik.

A 10. egyenlet szerint a fényintenzitások reciprokanak és a glükózzal, ill. fruktózzal képzett hányadosainak lineárisan korrelálniuk kell egymással a Nägele féle modellből általunk származtatott glükóz, ill. fruktóz adatok esetében is (33. ábra). Az *Arabidopsis thaliana* Col-0 genetikai változatánál a *glükóz/fotoszintézis intenzitás* és az *1/fotoszintézis intenzitás* $R^2=0,945$ ($R=0,972$) határozottsági fokkal korrelál, ugyanez a fruktóz esetében $R^2=0,532$ ($R=0,729$). Az Inv4 genetikai változat esetén glükózra $R^2=0,475$ ($R=0,689$), fruktózza $R^2=0,678$ ($R=0,823$). A Bevington kritérium alapján (Bevington (11, 95 %) $R=0,602$) mind a négy regresszió lineárisnak tekinthető.

A Col-0 és Inv4 *Arabidopsis thaliana* változatok közötti különbségek a genetikailag megváltoztatott enzimrendszer módosult kinetikai paramétereiből adódhatnak.



33.ábra. A központi szénhidrát anyagcsere modell (Nägele és munkatársai, 2010) transzformációs együtthatóinak regressziói Col-0 és Inv4 *Arabidopsis thaliana* genetikai változatok esetén (FI fotoszintézis intenzitás, m meredekség, c tengelymetszet)

Mind a Nägele modellből származtatott, mind a korrelációs monitoring kísérletek szénhidrát és fotoszintézis intenzitás, ill. fényintenzitás eredmények a HB-LKK rendszerfunkciót szignifikánsan lineárisnak tekintendő y_i/u versus $1/u$ regressziót támasztják alá.

A 31. és 32. ábrák regresszióinak kovariancia analízisének szignifikancia valószínűségeit a XII. és XIII. táblázatok tartalmazzák.

XII.Táblázat. A glükóz/SR2 versus I/SR2 regressziós egyenesek kovariancia analízisének szignifikancia szintjei 2012-es kislevelű hárs esetében

		Merekség								
		I.	II.	III.	IV.	V.	VI.	VII.	VIII.	IX.
Tengelymetszet	I.		0,216	0,301	0,187	0,658	0,249	0,231	0,205	0,004
	II.	0,162		0,917	0,017	0,314	0,851	0,940	0,007	<0,0001
	III.	0,088	0,003		0,032	0,349	0,793	0,868	0,022	0,0003
	IV.	0,0001	<0,0001	0,020		0,835	0,035	0,023	0,632	0,291
	V.	0,004	<0,0001	0,174	0,361		0,295	0,307	0,985	0,509
	VI.	0,022	0,0004	0,546	0,077	0,446		0,907	0,032	0,001
	VII.	0,053	0,002	0,808	0,035	0,257	0,713		0,014	0,0002
	VIII.	<0,0001	<0,0001	0,013	0,788	0,266	0,043	0,023		0,007
	IX.	0,003	<0,0001	0,001	0,090	1,124	0,001	0,001	0,122	

XIII.Táblázat. A fruktóz/SR2 versus I/SR2 regressziós egyenesek kovariancia analízisének szignifikancia szintjei 2012-es kislevelű hárs esetében

		Merekség								
		I.	II.	III.	IV.	V.	VI.	VII.	VIII.	IX.
Tengelymetszet	I.		0,474	0,391	0,182	0,040	0,169	0,882	0,1217	0,003
	II.	0,039		0,826	0,021	0,002	0,370	0,779	0,007	<0,0001
	III.	0,492	0,008		0,019	0,002	0,499	0,695	0,008	<0,0001
	IV.	0,0065	<0,0001	0,038		0,406	0,008	0,320	0,898	0,087
	V.	0,014	<0,0001	0,068	0,777		0,001	0,147	0,429	0,502
	VI.	0,697	0,0895	0,294	0,002	0,006		0,426	0,004	<0,0001
	VII.	0,181	0,001	0,502	0,151	0,218	0,095		0,276	0,0662
	VIII.	0,008	<0,0001	0,043	0,950	0,742	0,003	0,156		0,061
	IX.	0,001	<0,0001	0,007	0,283	0,216	0,002	0,032	0,318	

A XII. és XIII. táblázatok a kislevelű hárs lombzatának 2012. évi monitoring adataira illesztett a *glükóz/fényintenzitás* versus *I/fényintenzitás* regressziók összehasonlításának eredményeiről adnak tájékoztatást. Ezekre a regressziókra alkalmazott kovariancia analízis (StatsDirect) azt hozza felszínre (VI.VII.-VII.VIII. melléklet), hogy a HB-LKK rendszerfunkciót modellező regressziók szinte mintavételi időpontról időpontra szignifikánsan különböznek egymástól. A lombzat vegetációs időszakon belüli állapotát (állapotváltozását) szignifikánsan eltérő HB-LKK rendszerparaméterek jellemzik. Tehát, a HB-LKK rendszerparaméterek környezeti körülmény függőek.

5.4.1. Az állapotfüggő korreláció elméleti egyenleteinek ekvivalenciája

A HB-LKK rendszerparaméterek becslését követően, az állapotfüggő korreláció koncepció egy újabb elméleti feltevése ellenőrizhető. A (7.2) és (7.3.) összefüggések a HB-LKK rendszer állapotfüggő korrelációjának elméleti egyenletei. A (7.3.) a HB-LKK rendszerfunkcióból származtatott, rendszer paraméterekkel (a_i , b_i) kifejezett elméleti összefüggés. A (7.2.) az összehangolt szabályozás alatt álló y_1 és y_2 változók típus azonos eloszlásaiból, statisztikai paraméterekkel (várhatóértékek, szórások) kifejezett elméleti egyenlet. A két egyenlet szükségszerűen ekvivalens egymással (Németh, 2012). Ekvivalenciájuk a meredekségek,

$$(11.1) \quad \frac{s_1}{s_2} \equiv \frac{a_1}{a_2} \quad \text{és a tengelymetszetek}$$

$$(11.2) \quad \frac{s_1\mu_2 - s_2\mu_1}{s_2} \equiv \frac{a_1b_2 - a_2b_1}{a_2}$$

azonosságaihoz jut érvényre. (11.2)-ből szükségszerűen következik, hogy

$$(11.3) \quad \mu_1 \equiv b_1 \quad \text{és} \quad \mu_2 \equiv b_2,$$

azaz az y_1 és y_2 változók eloszlásainak várhatóértékei - amelyeket az átlagértékekkel becsülünk – a HB-LKK rendszerben a környezeti körülménynek az adott y_1 és y_2 változóértékekhez való hozzájárulását kifejező, b_1 és b_2 paraméterértékekkel kell, hogy megegyezzenek.

5.4.1.1. Meredekség ekvivalencia

A fruktóz és glükóz szórások hányadosa ($s_1/s_2 = FSD/GSD$), valamint a fruktóznak, ill. glükóznak az a_F/a_G rendszerparaméter hányadosa ($a_1/a_2 = a_F/a_G$) által szolgáltatott tapasztalati meredekségek az elméleti meredekségnek egymástól független becslései (11.1 egyenlet).

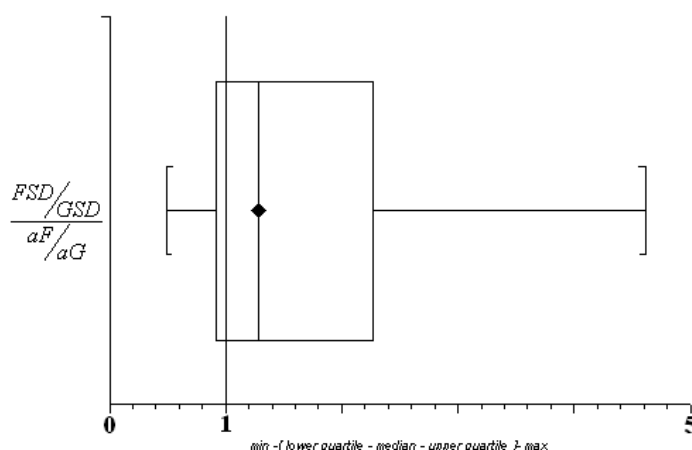
Az FSD/GSD hányadosnak az a_F/a_G hányadossal való összehasonlítása Box-Wishker diagrammal szemléltethető. Ehhez képezzük ennek a két hányadosból képzett újabb hányadosot (XIV. táblázat). A meredekség becslések azonossága elméletileg a két különböző tapasztalati meredekség hányadosnak az 1-es értékkel való egyenlőségében ölt testet. A kapott meredekség hányadosok szóródási tartománya ugyan jelentős, de az 1-es értéket ez a tartomány szignifikánsan magában foglalja (34. ábra). Ily módon a két különböző módon becsült meredekségek azonossági kritériumát csak a kizárás valószínűségének szintjén tudjuk visszaigazolni, azaz csak az jelenthető ki a XIV. táblázat adatai alapján, hogy a rendelkezésre álló kísérleti adatok nem zárják ki annak valószínűségét, hogy a két különböző tapasztalati meredekség, mint valószínűségi változók ugyanazt az elméleti meredekséget becsülik.

Valószínűsíthetően az a_F/a_G hányadosnak az FSD/GSD hányadoshoz viszonyított jelentősebb szórása az a_F és a_G értékeknek regresszió analízisből eredő, jelentősebb becslési hibáknak köszönhető. A 4.3.2.1. fejezetben az FSD/GSD meredekséget a regresszió meredekségével vetettük össze, ami magas határozottsági fok és 1-eshez közeli meredekségű korrelációs kapcsolatot tükröz vissza. Így megállapítható, hogy az állapotfüggő korreláció elméleti egyenesének meredekségét a FSD/GSD tapasztalati meredekséggel hatásosabban lehet megbecsülni, mint ahogy azt az a_F/a_G tapasztalati meredekséggel lehetséges.

XIV.Táblázat. A 2012-es kislevelű hárs fruktóz és glükóz szórás hányadosa valamint a fruktózhoz és glükózhoz tartozó „a” paraméter hányadosa által becsült meredekségek és hányadosuk

$\frac{FSD}{GSD}$	$\frac{a_F}{a_G}$	$\frac{FSD/GSD}{a_F/a_G}$
0,786	0,334	2,356
0,843	0,892	0,946
1,307	-1,923	-0,680
1,204	1,330	0,905
1,003	0,802	1,252
1,242	0,956	1,299
1,090	0,236	4,613
1,162	0,572	2,032
1,229	2,504	0,491

(a félkövérrel kiemelt adat kiugró érték)



34.ábra. A glükóz és fruktóz szórásának hányada és a glükóz és fruktóz „a” paramétereinek hányada által becsült meredekségek összevetése

5.4.1.2. Tengelymetszet ekvivalencia

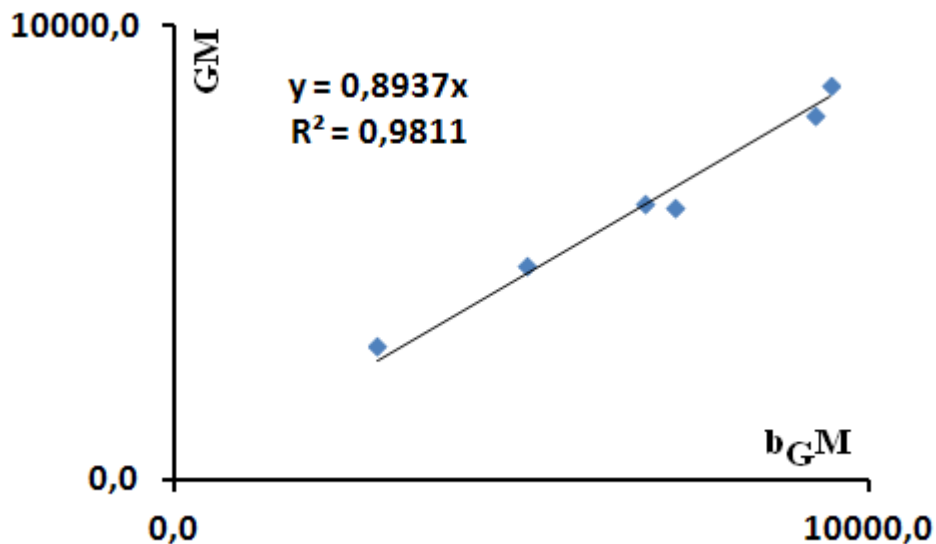
A HB-LKK rendszer ezen sajátosságának létezését a glükóz, ill. fruktóz átlagértékeknek a b_G ill. b_F paraméterekkel való statisztikai értelmű szignifikáns azonosságának ellenőrzésével is kivitelezhető.

Az összehasonlításhoz mind a szénhidrát és mind a rendszerparaméter értékekre fajfaj és vegetációs időszak szerinti átlagolás szükséges. Ezt a kislevelű hárs 2012 glükóz, ill. fruktóz átlagértékei mellett a mellékletekben közölt többi faegyedre vonatkozó adatokra is elvégeztük (VIII. táblázat és a 31. és 32. ábrák b_G ill. b_F adatai; I.I. - I.V. melléklet a glükóz és fruktóz átlagok; VII.I.I. - VII.I.V. melléklet a korrelációs analízis adatbázisában szereplő rendszerparaméterek (b_G ill. b_F)). Ezzel az átlagolással csökkenthető a mintavételi alkalmak külön-külön szénhidrát átlagértékeiben pl. az OPLC mennyiségi meghatározásából fakadó hiba, valamint a b_G , ill. b_F értékekben a regressziós analízisből eredő hiba. Ezzel a megoldással olyan glükóz, ill. fruktóz adatokhoz és hozzájuk társított átlagolt b_G , ill. b_F értékekhez jutunk, amelyek a (11.3) összefüggések feltételezését nem módosítják, így rajtuk regresszió analízissel az elméleti következtetés helytállósága ellenőrizhető. Abban az esetben, ha 11.3 azonosságok valóságosak, akkor a szénhidrát átlagértékek és a b_i rendszerparaméterek közötti kapcsolatot 1-es meredekségű az origón átmenő és magas határozottsági fokú illesztett egyenesnek kell visszatükröznie. A vegetációs időszakonkénti és faegyedek szerinti átlagolások hat-hat glükóz átlag versus átlag b_G , valamint fruktóz átlag versus átlag b_F összerendeléseket eredményeztek, amelyekre illesztett egyeneseket a 35. és 36. ábrák szemléltetnek.

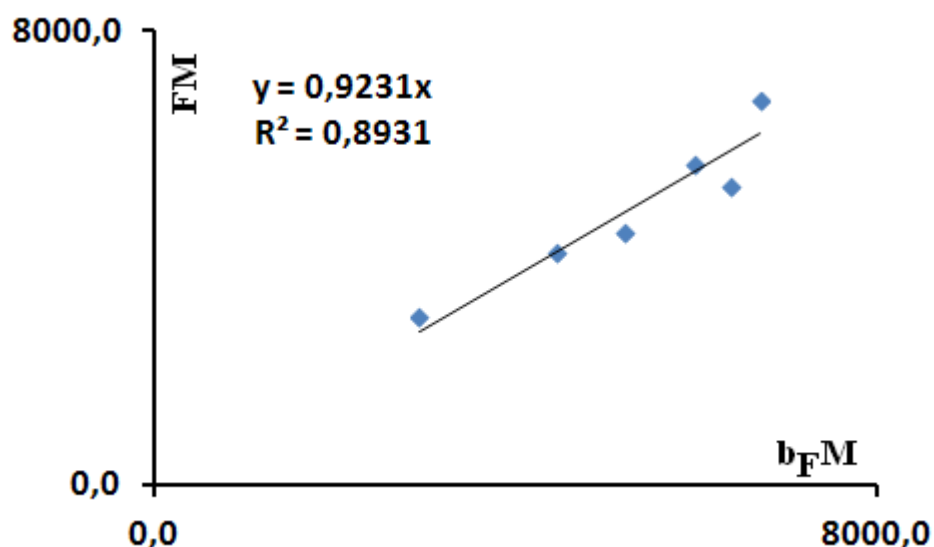
XV. Táblázat. Vegetációs időszakonként és faegyedek szerinti glükóz és fruktóz átlagok ill. b_G és b_F rendszerparaméterek átlagai

	$b_G M$	$b_F M$	GM	FM
Kislevelű hárs 2012	2925,9	2924,4	2955,0	2970,7
Kislevelű hárs 2011	5069,7	4450,4	4727,6	4101,8
Ezüsthárs 2012	9441,6	6693,2	8688,2	6778,5
Ezüsthárs 2011	9214,1	5978,5	8062,4	5665,1
Tölgy 2010	6777,6	5191,1	6095,2	4449,4
Bükk 2010	7201,2	6374,8	6017,5	5276,1

($b_G M$ = glükózhoz tartozó b rendszerparaméterek átlagai; $b_F M$ = fruktózhoz tartozó b rendszerparaméterek átlagai; GM = glükóz átlagok; FM = fruktóz átlagok)



35.ábra. Vegetációs időszakonkénti és faegyedek szerinti glükóz és b_G rendszerparaméterek átlagainak regressziója (GM = glükóz átlagok; b_{GM} = glükózhoz tartozó b rendszerparaméterek átlagai)



36.ábra. Vegetációs időszakonkénti és faegyedek szerinti fruktóz és b_F rendszerparaméterek átlagainak regressziója (FM = fruktóz átlagok; b_{FM} = fruktózhoz tartozó b rendszerparaméterek átlagai)

A szénhidrát és a rendszerparaméter átlagok között tapasztalt magas – a glükóz esetében nagyon magas - határozottsági fokú regressziós egyenesek, valamint a fotoszintézis lényege az 11.3 egyenletek arányos jellegének érvényességét egyértelműen alátámasztják. A meredekség is 1-es értékhez közeli. A meredekségnek az eltérése a növényi levélnek, mint biológiai rendszernek a dinamikai sajátosságából ered, ugyanis a mintavételi alkalmakkor mért

fényintenzitások a levelek begyűjtésekor mért aktuális értékek, amelyekhez a növényi sejtek a szénhidráttartalmakat csak fáziskéséssel képesek igazítani.

Az 31-32. ábrák, a 11.3 összefüggés, ill. az 35. és 36. ábrák eredményei alapján megállapítható, hogy a glükóz és fruktóz tartalmak lombozati eloszlásának kialakulását a napfénynek a leveleket érő intenzitás eloszlása indukálja, amit a környezeti körülmény az eloszlás terjedelmének és várhatóértékének befolyásolásán keresztül módosítani képes. A növény környezet kölcsönhatás kifejeződik a glükóz és fruktóz eloszlások egy nagyságrendi tartományon belüli eltolódásaiban és szórásértékeik determinisztikus megváltozásaiban. A glükóz és fruktóz lombozati eloszlások és az abból származtatott állapotfüggő korreláció növény-környezet kölcsönhatás indikátorainak tekinthetők, ill. tekintendők.

5.5. Korrelációs analízis

A glükóz és a fruktóz mérési eredmények eloszlásvizsgálata, szórásElemzése, az glükóz-fruktóz regressziók kovariancia analízise alátámasztja az „Állapotfüggő korreláció koncepció” alapvetéseit. Az egyedi mintavételezett levelek fényintenzitás értékeinek vizsgálatba vonásával a koncepció HB-LKK rendszerfunkciójának feltételezését lehetett ellenőrizni. Az értékelés következő fázisában a glükóz-fruktóz állapotfüggő regressziók paramétereinek (meredekség, tengelymetszet, határozottsági fok), a glükóz és fruktóz statisztikai adatoknak (átlag, szórás) és a mintavételi alkalmakat jellemző környezeti tényezőknek (hőmérséklet, páratartalom, levegőminőség, stb.) az együttváltozási sajátosságai korrelációs analízissel felfedhetők. Elsőként, a kislevelű hárs HB-LKK rendszerfunkcióját modellező regresszióknak a b_G és b_F paraméterei és a környezeti tényezők közötti korrelációt a többitől elkülönítve célszerű vizsgálni, mivel a HB-LKK modell szerint ezek azok a paraméterek, amelyeken keresztül a környezet a lombzatra hatást gyakorol. Külön-külön fejezetekben található a glükóz és fruktóz statisztikai paramétereinek és állapotfüggő regresszióinak környezeti tényezőkhez való társítása, valamint a monitoring doktori kutatásban vizsgált összes, fafaj típustól és vegetációs évjáráttól függetlenül egyesített eredmények korreláció analízisei. A korreláció számítások kivitelezése Microsoft Excel, ill. a Scilab programozási felületeken történt.

A korrelációs táblázatok felső háromszögei a statisztikai, regressziós és környezeti tényezők közötti, Pearson-féle együtthatókat tartalmazzák. A nem lineáris kapcsolatok feltárása érdekében adatainkra a Spearman ρ féle rang korrelációt is alkalmaztuk, melyek együtthatói az előzőekben már említett táblázatok alsó háromszögeiben találhatók meg. Félkövérrel és sötétszürke háttérrel vannak kiemelve azok az együtthatók, amelyeknél a lineáris kapcsolat erősségét mutató R érték és a Spearman ρ együtthatók abszolútértékei egyidejűleg haladják meg az aktuális Bevington kritériumot. Félkövérrel kiemelték azok az adatok, amelyeknél a Pearson féle korreláció lineáris kapcsolatot sugall, de a Spearman ρ féle rang korreláció ezt nem igazolja vissza. A Spearman Rho tényezők közül szintén félkövérrel kiemelték azok az adatok, amelyek párja a Pearson féle korrelációs tényezőknél nem felelt meg a Bevington kritérium értékének.

5.5.1. HB-LKK rendszerparaméterek és környezeti tényezők korrelációs analízise

Az y_i/u versus $1/u$ adatok regressziós analízisével a HB-LKK rendszermodell transzformációs paraméterei (a_i és b_i) megbecsülhetők. A koncepció megfogalmazza b_i paraméterek környezeti körülmény hatását visszatükröző szerepét. Ennek ellenőrzése a b_i paraméter értékeknek a különböző környezeti tényezőkkel való korreláltatásával, ill. regresszió vizsgálatával kivitelezhető. A XVI. táblázat a 31. és 32. ábrák regresszióinak paramétereit (a_i , b_i , R^2) és a monitorozott környezeti tényezők értékeit tartalmazzák. A rajtuk végrehajtott korreláció analízis eredményét a XVII. táblázat jeleníti meg. (A többi fafaj a korrelációs analíziseit és a hozzájuk tartozó kiindulási adat mátrixokat a VII.I.I. - VII.I.V. mellékletek tartalmazzák.)

XVI. Táblázat. 2012-es kislevelű hárs glükóz tartalmainak transzformációs paraméterei és a hozzájuk tartozó környezeti paraméterek

	Glükóz			Fructóz			Környezeti paraméterek										
	b_G	a_G	R^2_G	b_F	a_F	R^2_F	T	AH	O ₃	SO ₂	NO ₂	NO _x	CO	PM ₁₀	NO	SR	SR2
1	2966,1	0,168	0,907	3315,0	0,056	0,946	28,50	16,50	76,47	4,09	11,14	11,79	602,71	25,26	1,00	24000	9714
2	3762,6	0,155	0,888	3907,4	0,138	0,901	28,35	14,59	88,98	5,08	17,86	19,75	378,16	37,04	1,36	30000	11143
3	3689,7	0,004	0,919	4070,8	-0,008	0,906	29,60	14,80	74,34	6,25	13,76	16,04	448,43	30,80	1,80	60000	29643
4	2051,4	-0,054	0,926	2143,0	-0,072	0,832	25,20	13,51	33,12	3,78	44,03	68,36	670,92	33,10	15,87	15000	11000
5	2347,7	0,013	0,939	1499,0	0,011	0,965	28,85	13,42	57,36	3,75	9,04	11,39	465,90	17,85	1,85	41000	33500
6	3916,7	-0,225	0,939	4696,2	-0,215	0,887	30,05	14,87	113,82	4,72	19,17	21,20	571,77	33,46	1,60	25000	5971
7	3815,3	-0,039	0,987	3527,0	-0,009	0,831	25,55	10,39	71,05	3,71	5,77	7,16	506,38	5,02	1,08	99000	20143
8	2321,7	-0,114	0,931	2053,2	-0,065	0,748	22,70	11,79	47,36	1,42	9,72	11,43	341,96	15,64	1,19	6500	7071
9	1461,7	0,070	0,916	1107,8	0,176	0,897	15,90	7,25	42,21	1,74	10,58	12,98	535,07	9,09	1,56	7000	3271

(b_G , a_G = glükóz transzformációs paraméterei; R^2_G = 31. ábra regresszióinak határozottsági fokai; b_F , a_F = fruktóz transzformációs paraméterei; R^2_F = 32. ábra regresszióinak határozottsági fokai; T = hőmérséklet [°C]; AH = abszolút páratartalom [g/m³]; O₃ = ózon [µg/m³]; SO₂ = kéndioxid [µg/m³]; NO₂ = nitrogén dioxid [µg/m³]; NO_x = nitrogén oxidok [µg/m³]; CO = szénmonoxid [µg/m³]; PM₁₀ szállópor koncentráció [µg/m³]; NO = nitrogén monoxid [µg/m³]; SR = napfény intenzitás [LUX]; SR2 = levelenkénti napfény intenzitás [LUX])

XVII. Táblázat. Korrelációs mátrix a 2012-es kislevelű hárs glükóz és fruktóz tartalmainak transzformációs paraméterei és a hozzájuk tartozó környezeti paraméterekre (Bevington 95% 9: 0,666; Input mátrix: XVI. táblázat)

		Pearson féle korrelációs koeficiens																
		b_G	a_G	R^2_G	b_F	a_F	R^2_F	T	AH	O ₃	SO ₂	NO ₂	NO _x	CO	PM ₁₀	NO	SR	SR2
Spearman Rho koeficiens	b_G		-0,123	0,167	0,948	-0,318	0,106	0,736	0,528	0,858	0,747	-0,180	-0,262	-0,189	0,368	-0,365	0,619	0,231
	a_G	-0,167		-0,564	-0,162	0,883	0,523	-0,076	0,084	-0,137	0,119	-0,185	-0,184	-0,070	0,016	-0,167	-0,011	0,087
	R^2_G	0,317	-0,750		0,008	-0,452	-0,333	-0,017	-0,353	-0,034	-0,173	-0,242	-0,161	0,118	-0,614	-0,035	0,653	0,283
	b_F	0,867	-0,233	0,083		-0,392	0,089	0,707	0,609	0,874	0,763	0,001	-0,101	-0,018	0,537	-0,240	0,414	0,028
	a_F	-0,283	0,917	-0,700	-0,383		0,344	-0,452	-0,359	-0,313	-0,163	-0,301	-0,279	-0,226	-0,263	-0,241	-0,054	-0,010
	R^2_F	0,017	0,700	-0,433	-0,017	0,567		0,377	0,352	0,328	0,492	-0,168	-0,208	0,239	0,230	-0,240	0,087	0,394
	T	0,700	-0,067	0,183	0,700	-0,250	0,533		0,892	0,664	0,817	0,085	0,017	0,001	0,620	-0,064	0,367	0,496
	AH	0,467	0,117	-0,283	0,667	-0,183	0,450	0,750		0,535	0,705	0,251	0,170	0,106	0,778	0,066	0,001	0,224
	O ₃	0,867	0,133	-0,083	0,800	0,000	0,317	0,750	0,700		0,622	-0,234	-0,351	-0,090	0,429	-0,506	0,275	-0,012
	SO ₂	0,550	0,200	-0,350	0,783	0,000	0,500	0,750	0,800	0,683		0,182	0,107	0,089	0,676	0,005	0,452	0,482
	NO ₂	0,067	-0,150	-0,367	0,467	-0,283	0,017	0,250	0,600	0,217	0,633		0,989	0,555	0,618	0,934	-0,359	-0,228
	NO _x	0,000	-0,183	-0,350	0,400	-0,250	-0,033	0,167	0,467	0,133	0,567	0,983		0,573	0,512	0,976	-0,322	-0,183
	CO	-0,117	0,000	0,050	-0,017	-0,200	0,067	0,050	0,267	-0,117	0,067	0,400	0,367		0,136	0,591	-0,088	-0,210
	PM ₁₀	0,333	-0,017	-0,367	0,600	-0,183	0,250	0,517	0,733	0,517	0,800	0,867	0,817	0,100		0,340	-0,288	-0,053
	NO	-0,267	-0,317	0,150	-0,067	-0,283	0,183	0,217	0,000	-0,333	0,233	0,433	0,500	0,167	0,367		-0,246	-0,095
	SR	0,683	0,117	0,300	0,517	0,017	0,333	0,600	0,150	0,450	0,483	-0,233	-0,267	-0,150	0,033	0,050		0,632
	SR2	0,250	0,183	0,150	0,150	0,050	0,417	0,400	0,067	0,067	0,333	-0,267	-0,317	-0,300	0,033	0,267	0,783	

(b_G , a_G = glükóz transzformációs paraméterei; R^2_G = 31. ábra regresszióinak határozottsági fokai; b_F , a_F = fruktóz transzformációs paraméterei; R^2_F = 32. ábra regresszióinak határozottsági fokai; T = hőmérséklet [°C]; AH = abszolút páratartalom [g/m³]; O₃ = ózon [µg/m³]; SO₂ = kén-dioxid [µg/m³]; NO₂ = nitrogén-dioxid [µg/m³]; NO_x = nitrogén-oxidok [µg/m³]; CO = szén-monoxid [µg/m³]; PM₁₀ szállópor koncentráció [µg/m³]; NO = nitrogén-monoxid [µg/m³]; SR = napfény intenzitás [LUX]; SR2 = levelenkénti napfény intenzitás [LUX])

A XVII. táblázatban mind glükóz, mind fruktóz tartalmakhoz tartozó b_i értékek a környezeti tényezőkkel (hőmérséklet, páratartalom, ózon, kén-dioxid) szignifikánsan korrelálnak. Erős korrelációs kapcsolat mutatkozott a glükóz b_G paramétere és a hőmérséklet ($R=0,736$), az ózon ($R=0,858$) valamint a kéndioxid ($R=0,747$) között. A fruktóznál is jelentős a kapcsolat a b_F paramétere és a hőmérséklet ($R=0,707$), az ózon ($R=0,874$), valamint a kéndioxid ($R=0,763$) között. A b_G és b_F paraméterek környezeti tényezőkkel tapasztalt korrelációi visszaigazolják a HB-LKK rendszerfunkciójának adott formátumú feltételezését. Környezeti tényezőkkel való szignifikáns korrelációik magyarázatot adnak az állapotfüggő regresszió tengelymetszetének jelentős változásaira, mivel a (7.2) rendszerparaméterekkel kifejezett elméleti egyenes egyenletének tengelymetszete e két paramétert magában foglalja.

5.5.2. Szénhidrát koncentrációk, statisztikai paraméterek és környezeti tényezők korrelációs analízise

A glükóz és a fruktóz koncentrációk statisztikai és regressziós paraméterei, valamint a környezeti tényezők értékei közötti kapcsolatok felszínre hozásához korrelációs elemzést hajtottunk végre.

A 2012-es kislevelű hárs adatok korrelációs analízise során jó korrelációt fedezhetünk fel a glükóz (**G**) és fruktóz (**F**) koncentrációk között ($R=0,941$), az átlagok (**GM**, **FM**) között ($R=0,944$) és a szórások (**GSD**, **FSD**) között ($R=0,862$) (XVIII. táblázat).

A korrelációs analízis szerint a 2012-es év vegetációs időszakában a kislevelű hársra leginkább az **SO₂** és az **O₃** koncentráció volt nagy befolyással. Az **SO₂** szint a fruktóz átlagokkal (**FM**→ $R=0,682$) és a szacharóz (**SZSD**→ $R=0,690$) szórásokkal alkotott lineáris korrelációs kapcsolatot, az **O₃** pedig a fruktóz átlagokkal (**FM**→ $R=0,713$) (XVIII. Táblázat).

(A többi fafaj korrelációs analíziseit a VII.II.I. - VII.II.V. mellékletek tartalmazzák.)

XVIII. Táblázat. Pearson és Spearman rho féle korrelációs tényezők összehasonlítás a 2012-ben mért kislevelű hárs adatokra (Bevington kritérium (95 %, 9) = 0,666)

		Pearson féle korrelációs koefficiens																										
		T	AH	SR	SR2	SO ₂	NO ₂	NO _x	CO	O ₃	PM ₁₀	NO	G	F	Sz	M	GM	FM	SZM	MM	GSD	FSD	SZSD	MSD	G-F m	G-F R ²	G-F c	
Spearman Rho koefficiensek	T		0,892	0,367	0,278	0,817	0,085	0,017	0,001	0,664	0,620	-0,064	0,419	0,420	0,229	0,282	0,484	0,501	0,397	0,439	0,479	0,469	0,359	0,429	-0,081	0,479	0,057	
	AH	0,750		0,001	0,126	0,704	0,251	0,169	0,106	0,536	0,778	0,065	0,478	0,391	0,231	0,258	0,552	0,466	0,402	0,401	0,460	0,349	0,466	0,408	-0,260	0,230	0,091	
	SR	0,600	0,150		0,354	0,452	-0,359	-0,322	-0,088	0,274	-0,288	-0,246	0,207	0,303	0,026	0,290	0,239	0,361	0,046	0,451	0,405	0,573	0,130	0,327	0,140	0,419	-0,077	
	SR2	0,271	0,086	0,438		0,270	-0,128	-0,102	-0,117	-0,006	-0,030	-0,053	-0,028	-0,070	0,015	0,257	0,045	0,033	0,145	0,357	0,054	0,136	0,157	0,339	0,068	0,180	-0,275	
	SO ₂	0,750	0,800	0,483	0,157		0,181	0,106	0,088	0,622	0,676	0,004	0,548	0,572	0,359	0,434	0,632	0,682	0,624	0,674	0,565	0,657	0,690	0,651	0,023	0,268	-0,088	
	NO ₂	0,250	0,600	-0,233	-0,160	0,633		0,989	0,555	-0,234	0,618	0,934	-0,176	-0,188	-0,147	-0,002	-0,204	-0,224	-0,255	-0,003	-0,244	-0,236	0,275	0,101	0,277	0,193	-0,173	
	NO _x	0,167	0,467	-0,267	-0,201	0,567	0,983		0,573	-0,351	0,512	0,976	-0,249	-0,268	-0,200	-0,001	-0,288	-0,320	-0,347	-0,001	-0,313	-0,296	0,231	0,097	0,299	0,192	-0,232	
	CO	0,050	0,267	-0,150	-0,054	0,067	0,400	0,367		-0,090	0,136	0,591	-0,222	-0,270	-0,135	-0,018	-0,256	-0,323	-0,234	-0,028	-0,388	-0,434	-0,112	-0,034	0,000	-0,336	-0,010	
	O ₃	0,750	0,700	0,450	0,086	0,683	0,217	0,133	-0,117		0,429	-0,505	0,486	0,598	0,305	0,040	0,562	0,713	0,531	0,063	0,558	0,554	0,094	0,033	-0,112	0,203	0,460	
	PM ₁₀	0,517	0,733	0,033	-0,028	0,800	0,867	0,817	0,100	0,517		0,340	0,385	0,363	0,254	0,168	0,444	0,433	0,442	0,261	0,326	0,283	0,605	0,344	-0,014	0,207	0,038	
	NO	0,217	0,000	0,050	0,077	0,233	0,433	0,500	0,167	-0,333	0,367		-0,339	-0,375	-0,266	0,011	-0,392	-0,448	-0,463	0,017	-0,398	-0,373	0,161	0,099	0,306	0,177	-0,312	
	G	0,384	0,509	0,387	0,002	0,599	0,116	0,038	-0,193	0,650	0,327	-0,400		0,941	0,423	0,287	0,866	0,818	0,638	0,344	0,814	0,663	0,628	0,246	-0,489	-0,008	0,341	
	F	0,408	0,460	0,441	-0,007	0,597	0,141	0,081	-0,208	0,721	0,342	-0,400	0,948		0,417	0,253	0,792	0,838	0,581	0,295	0,795	0,737	0,536	0,214	-0,287	0,130	0,337	
	Sz	0,316	0,284	0,190	0,119	0,384	0,111	0,099	-0,064	0,336	0,255	0,031	0,378	0,348		0,014	0,424	0,399	0,575	0,203	0,312	0,247	0,341	0,177	-0,253	-0,144	0,105	
	M	0,277	0,268	0,435	0,273	0,343	-0,040	-0,111	0,000	0,118	0,040	-0,014	0,459	0,397	0,058		0,256	0,226	0,226	0,643	0,203	0,368	0,447	0,628	0,127	-0,012	-0,416	
	GM	0,450	0,550	0,467	0,135	0,600	0,017	-0,083	-0,333	0,817	0,317	-0,583	0,822	0,816	0,307	0,319		0,944	0,737	0,398	0,940	0,766	0,725	0,284	-0,565	-0,009	0,394	
	FM	0,383	0,467	0,450	0,087	0,617	0,067	0,000	-0,383	0,767	0,300	-0,533	0,813	0,832	0,303	0,294	0,967		0,692	0,352	0,948	0,879	0,640	0,256	-0,342	0,155	0,402	
	SZM	0,483	0,467	0,450	0,104	0,717	0,150	0,117	-0,183	0,567	0,417	-0,033	0,668	0,579	0,538	0,290	0,667	0,667		0,352	0,542	0,430	0,593	0,308	-0,440	-0,251	0,183	
	MM	0,333	0,450	0,467	0,367	0,467	0,083	-0,033	0,167	0,050	0,117	0,050	0,352	0,229	0,058	0,647	0,333	0,283	0,283		0,316	0,572	0,695	0,977	0,197	-0,019	-0,646	
	GSD	0,367	0,533	0,417	0,170	0,550	0,017	-0,100	-0,383	0,700	0,317	-0,567	0,784	0,754	0,228	0,373	0,967	0,917	0,567	0,450		0,862	0,627	0,194	-0,449	0,262	0,443	
	FSD	0,367	0,450	0,517	0,155	0,650	0,183	0,117	-0,283	0,633	0,317	-0,383	0,720	0,770	0,164	0,386	0,850	0,917	0,467	0,467	0,850		0,621	0,498	0,030	0,347	0,046	
	SZSD	-0,017	0,233	0,233	0,090	0,567	0,367	0,350	0,000	-0,017	0,333	0,133	0,452	0,345	0,229	0,418	0,350	0,433	0,600	0,617	0,400	0,517		0,662	-0,176	0,031	-0,179	
	MSD	0,350	0,400	0,317	0,350	0,333	0,117	0,017	0,233	-0,133	0,083	0,300	0,075	-0,042	-0,040	0,555	0,017	-0,033	0,033	0,917	0,150	0,200	0,400		0,335	0,010	-0,746	
	G-F m	0,217	0,033	0,067	0,035	0,167	0,333	0,383	0,000	-0,100	0,133	0,500	-0,252	-0,122	-0,193	0,014	-0,300	-0,150	-0,383	0,067	-0,283	0,150	-0,067	0,300		0,344	-0,666	
	G-F R ²	-0,150	-0,267	0,300	0,191	-0,133	-0,183	-0,200	-0,400	0,017	0,017	-0,133	-0,006	0,097	-0,256	0,035	0,150	0,100	-0,300	0,017	0,283	0,233	-0,100	-0,067	0,000		0,046	
	G-F c	0,050	0,250	-0,017	-0,156	0,117	0,033	-0,017	0,050	0,633	0,200	-0,683	0,434	0,486	0,164	-0,180	0,583	0,500	0,283	-0,333	0,483	0,267	-0,150	-0,600	-0,617	0,133		

(**T** = hőmérséklet [°C]; **AH** = abszolút páratartalom [g/m³]; **SR** = napfény intenzitás [LUX]; **SO₂** = kéndioxid [µg/m³]; **NO₂** = nitrogén dioxid [µg/m³]; **NO_x** = nitrogén oxidok [µg/m³]; **CO** = szénmonoxid [µg/m³]; **O₃** = ózon [µg/m³]; **PM10** szállópor koncentráció [µg/m³]; **NO** = nitrogén monoxid [µg/m³]; **SR2** = levelenkénti napfény intenzitás [LUX] **G** = levelenkénti glükóz koncentráció [µg/1 g sz.levél]; **F** = levelenkénti fruktóz koncentráció [µg/1 g sz.levél]; **Sz** = levelenkénti szacharóz koncentráció [µg/1 g sz.levél]; **M** = levelenkénti maltóz koncentráció [µg/1 g sz.levél]; **GM** = glükóz átlag [µg/1 g sz.levél]; **FM** = fruktóz átlag [µg/1 g sz.levél]; **SZM** = szacharóz átlag [µg/1 g sz.levél]; **MM** = maltóz átlag [µg/1 g sz.levél]; **GSD** = glükóz szórás; **FSD** = fruktóz szórás; **SZSD** = szacharóz szórás; **MSD** = maltóz szórás; **G-F m** = glükóz-fruktóz regresszió meredeksége; **G-F c** = glükóz-fruktóz regresszió tengelymetszete; **R²** = glükóz-fruktóz regresszió határozottsági foka)

5.5.3. Korrelációs analízis a négy növényi faj adatainak összesített mátrixára

A növényi szervezetek a fajok közti genetikai különbségekből adódó eltérések mellett, mechanizmusaikban azonos fotoszintézissel és központi szénhidrát anyagcsere-rendszerrel rendelkeznek. Az egy mintaegységként kezelt levelek glükóz és fruktóz koncentrációi erős lineáris kapcsolatban vannak. Ezt a tényt támasztja alá az általunk vizsgált négy növényi faj összesített korrelációs analízise is mely összesen 383 levél glükóz-fruktóz koncentrációját, statisztikai paramétereket és az 55 mérési alkalomhoz tartozó hőmérsékletet, abszolút páratartalmat, és fényintenzitásokat tartalmaz. A *Bevington kritérium* szerint a linearitás bizonyosságához az R értéknek meg kell haladnia a 0,267-es értéket. Ehhez képest a lineáris kapcsolat erősségét bizonyítva a glükóz, ill. fruktóz koncentrációk közötti korrelációs kapcsolat 0,910-es értéket mutatott, de még az egyes mintavételi alkalmak átlag glükóz és -fruktóz koncentrációk közötti korreláció is erősnek tekinthető (0,745). Korrelációs kapcsolat mutatkozott a meredekségek (**m**) és a hőmérséklet (**T**) valamint a meredekség és az abszolút páratartalom (**AH**) között (**G-Fm, T** → R= 0,292; **G-Fm, AH** → R=0,306).

A négy növényi faj glükóz, ill. fruktóz átlagai lineárisan korrelálnak a glükóz, ill. fruktóz szórásokkal (**GM, GSD** → R= 0,619; **FM, FSD** → R=0,579) (XIX. táblázat).

XIX. Táblázat. A 2010-es bükk és tölgy, a 2011 és 2012-es ezüsthárs és kislevelű hárs összesített adatainak korrelációs mátrixa (Bevington kritérium= 0,267 (95%; 55))

		Pearson féle korrelációs koefficiens												
		T	AH	SR	SR2	G	F	GM	FM	GSD	FSD	G-F m	G-F R ²	G-F c
Spearman Rho koefficiensek	T		0,888	0,292	0,238	-0,131	-0,090	-0,164	-0,125	-0,059	-0,100	0,292	0,235	-0,164
	AH	0,860		0,032	0,158	-0,100	-0,060	-0,125	-0,084	-0,059	-0,120	0,306	0,239	-0,214
	SR	0,369	0,123		0,417	0,085	0,040	0,102	0,052	0,068	0,060	-0,247	-0,147	0,208
	SR2	0,307	0,170	0,627		-0,028	-0,063	0,095	0,039	0,029	0,068	-0,083	0,014	-0,044
	G	-0,115	0,000	0,092	-0,067		0,910	0,850	0,789	0,510	0,403	-0,317	-0,415	0,236
	F	-0,059	0,029	0,052	-0,134	0,921		0,745	0,807	0,500	0,436	-0,144	-0,243	0,171
	GM	-0,141	-0,031	0,112	0,028	0,869	0,768		0,927	0,619	0,502	-0,368	-0,478	0,265
	FM	-0,091	0,022	0,028	-0,066	0,813	0,819	0,928		0,646	0,579	-0,172	-0,289	0,196
	GSD	-0,065	-0,038	0,159	-0,002	0,579	0,537	0,698	0,704		0,832	-0,060	-0,170	0,253
	FSD	-0,009	-0,009	0,122	-0,004	0,536	0,529	0,644	0,706	0,911		0,068	0,179	-0,160
	G-F m	0,258	0,213	-0,257	-0,175	-0,328	-0,197	-0,362	-0,224	-0,299	-0,063		0,701	-0,595
	G-F R ²	0,223	0,169	-0,176	-0,042	-0,294	-0,182	-0,341	-0,168	-0,101	0,122	0,524		-0,790
	G-F c	-0,121	-0,166	0,238	0,028	0,067	0,095	0,105	0,069	0,140	-0,146	-0,553	-0,613	

(T = hőmérséklet [°C]; AH = relatív páratartalom [g/m³]; SR = napfény intenzitás [LUX]; SR2 = levelenkénti napfény intenzitás [LUX] G = levelenkénti glükóz koncentráció [µg/1 g sz.levél]; F = levelenkénti fruktóz koncentráció [µg/1 g sz.levél]; GM = glükóz átlag [µg/1 g sz.levél]; FM = fruktóz átlag [µg/1 g sz.levél]; GSD = glükóz szórás; FSD = fruktóz szórás; G-F m = glükóz-fruktóz regresszió meredeksége; G-F c = glükóz-fruktóz regresszió tengelymetszete; R² = glükóz-fruktóz regresszió határozottsági foka)

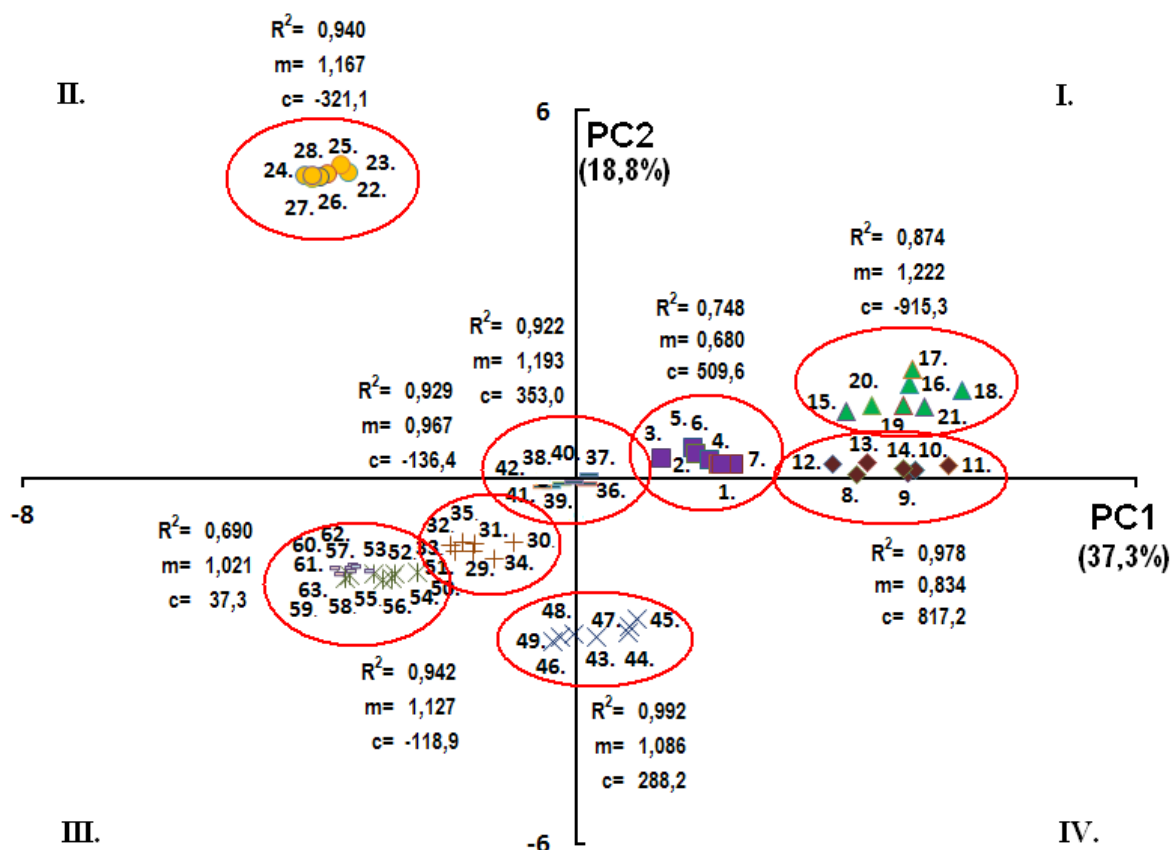
5.6. Főkomponens analízis

A dolgozat tárgyát képező korrelációs monitoring vizsgálat eredményeit, a szénhidrát koncentrációinak, a statisztikai, ill. regressziós paramétereinek, a környezeti, a légszennyezettségi tényezőknek látens kapcsolatait főkomponens elemzéssel is igyekeztünk feltárni, valamint a kinyert információtartalmat vizualizálni. A főkomponens analízis primer adatokra való alkalmazhatóságát a Bartlett próba erősítette meg. A főkomponens analízist a Scilab szinguláris értékelbontásán alapuló algoritmussal hajtottuk végre. A főkomponens elemzés input mátrixát a teljes XVIII. táblázatot származtató, kiindulási adatok (I.VI. melléklet) képezte. Az input mátrixokat a növény-környezet kölcsönhatás változói (oszlopok) szerint centráltuk. A centrált mátrixok (X) a 12. egyenlet szerinti felbontásával állítottuk elő a főkomponens elemzés „score” (T) és „loading” mátrixait (P).

$$(12.) \quad X = T \cdot P^T$$

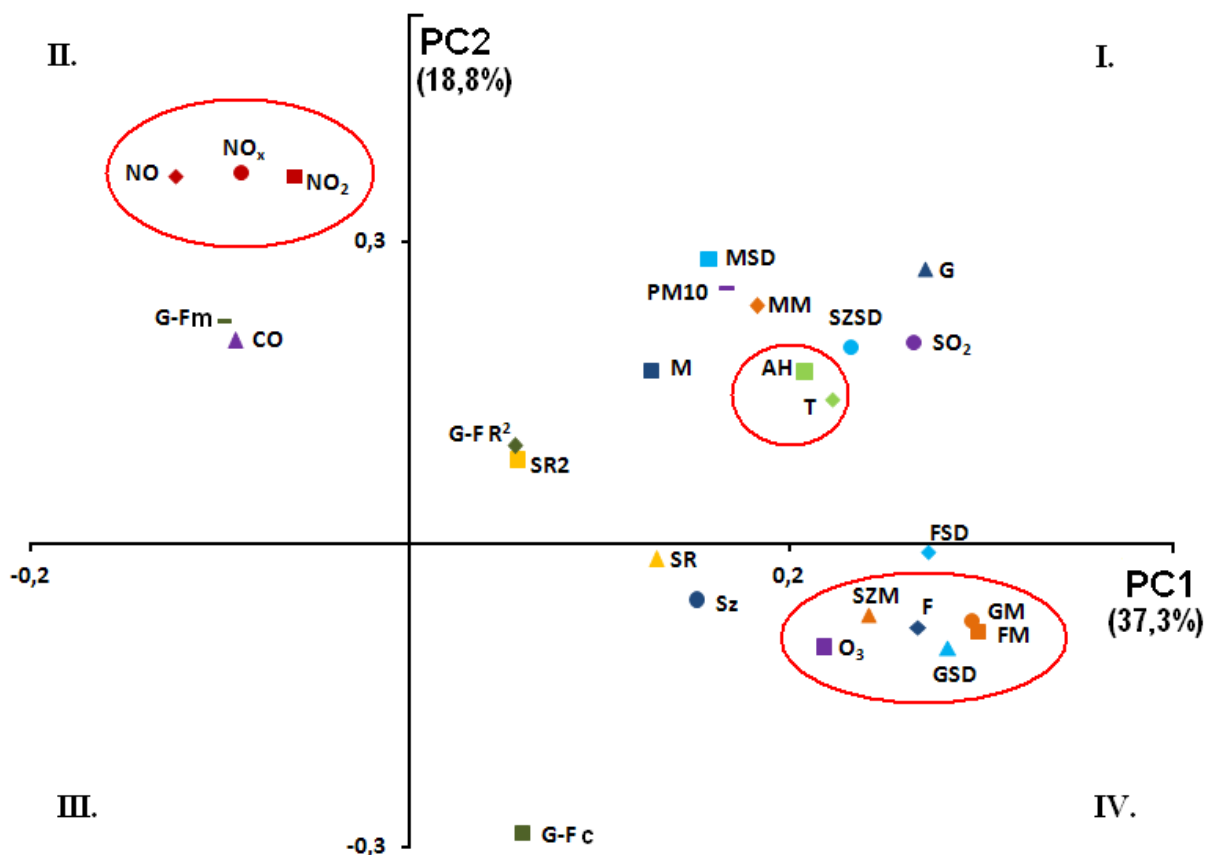
A T score mátrix objektum mátrix. A P loading mátrix projekciós transzformációs mátrix. A T mátrix a X mátrix objektumainak (vizsgált levelek) új koordináta értékeit tartalmazza a P mátrix vektorai által meghatározott új koordináta rendszerben.

Abból fakadóan, hogy a főkomponenseket (PCi), az új koordinátarendszer tengelyeit a növénykémiái (szénhidrát tartalmak és statisztikai paramétereik) változók és környezeti tényezők együttesen, a PCA felbontás lineáris kombinációjával alakítják ki, a főkomponensek alkotta több dimenziós tér növény-környezet kölcsönhatási térnek is tekinthető. A főkomponensek, a növény-környezet kölcsönhatások terében leképezve a vizsgált levelek pontjait, képet adnak a levelek téren belüli csoportosulásairól. Az első és a második főkomponens „Score Plot”-ján, a mintavételi alkalmak szerint tapasztalható a leveleknek az elkülönülése (37. ábra).



37.ábra. A 2012-ben mért kislevelű hárs adatok főkomponens analízisének „score plot”-ja az első és a második főkomponens tükrében
 (1-7. → 2012.05.24.; 8-14. → 2012.06.20.; 15-21. → 2012.07.05.; 22-28. → 2012.07.19.; 29-35. 2012.08.01.; 36-42. → 2012.08.22.; 43-49. → 2012.08.27.; 50-56. → 2012.09.06.; 57-63. → 2012.09.20.)

A főkomponensek P mátrixának oszlopai közötti korreláltatás „loading plot”-okat szolgáltat. A „loading plot”-ok leképezik a növénykémiiai változók és a környezeti tényezők közötti korrelációs kapcsolataikat, valamint ezeknek a változóknak az egyes főkomponensekhez (főkomponens tengelyekhez) való hozzájárulásaik mértékét. A 38. ábrán a I.VI. melléklet 2012-es kislevelű hárs adatainak PCA felbontásából származó „loading plot” látható. (A többi faj főkomponens elemzéseit a VIII.I. - VIII.IV. mellékletek tartalmazzák.)



38.ábra. A 2012-ben mért kislevelű hárs adatok főkomponens analízisének „loading plot”-ja az első és a második főkomponens tükrében

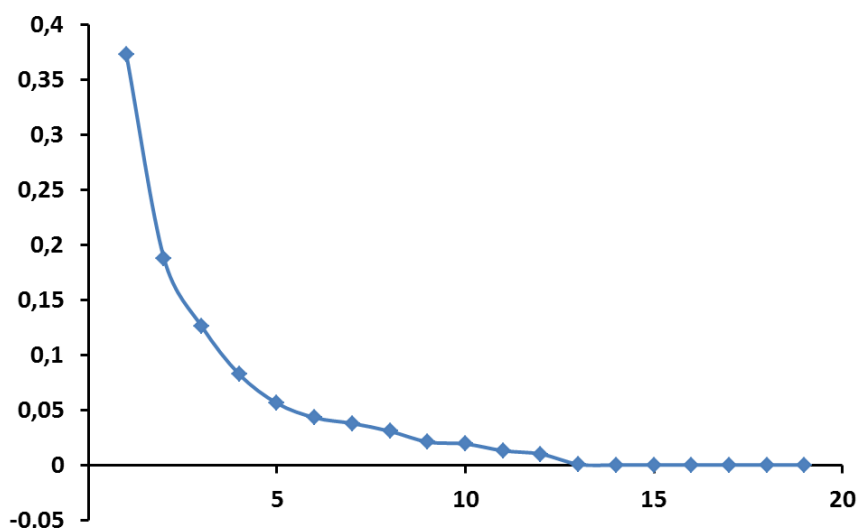
(**T** = hőmérséklet [$^{\circ}\text{C}$]; **AH** = relatív páratartalom [g/m^3]; **SR** = napfény intenzitás [LUX]; **SR2** = levelenkénti napfény intenzitás [LUX]; **SO₂** = kéndioxid [$\mu\text{g}/\text{m}^3$]; **NO₂** = nitrogén dioxid [$\mu\text{g}/\text{m}^3$]; **NO_x** = nitrogén oxidok [$\mu\text{g}/\text{m}^3$]; **CO** = szénmonoxid [$\mu\text{g}/\text{m}^3$]; **O₃** = ózon [$\mu\text{g}/\text{m}^3$]; **PM10** szállópor koncentráció [$\mu\text{g}/\text{m}^3$]; **NO** = nitrogén monoxid [$\mu\text{g}/\text{m}^3$]; **G** = levelenkénti glükóz koncentráció [$\mu\text{g}/1 \text{ g sz.levél}$]; **F** = levelenkénti fruktóz koncentráció [$\mu\text{g}/1 \text{ g sz.levél}$]; **Sz** = levelenkénti szacharóz koncentráció [$\mu\text{g}/1 \text{ g sz.levél}$]; **M** = levelenkénti maltóz koncentráció [$\mu\text{g}/1 \text{ g sz.levél}$]; **GM** = glükóz átlag [$\mu\text{g}/1 \text{ g sz.levél}$]; **FM** = fruktóz átlag [$\mu\text{g}/1 \text{ g sz.levél}$]; **SZM** = szacharóz átlag [$\mu\text{g}/1 \text{ g sz.levél}$]; **MM** = maltóz átlag [$\mu\text{g}/1 \text{ g sz.levél}$]; **GSD** = glükóz szórás; **FSD** = fruktóz szórás; **SZSD** = szacharóz szórás; **MSD** = maltóz szórás; **G-F m** = glükóz-fruktóz regresszió meredeksége; **G-F c** = glükóz-fruktóz regresszió tengelymetszete; **R²** = glükóz-fruktóz regresszió határozottsági foka)

A főkomponens elemzés főkomponenseit (PC1; PC2) a növényi biokémiai változók (szénhidrátok, átlagértékeik, szórásaik, regressziós paraméterek stb.) és a környezeti tényezők (hőmérséklet, ózon, kéndioxid stb.) együttesen, a „loading” súlytényezők által súlyozva alakítják ki (lásd. loading plot). A 37. ábrán a PC1 és a PC2 főkomponensek „Score Plot”-ján, a vegetációs időszak folyamán mintavételezett és vizsgált egyedi levelek jelennek meg. Az első két főkomponens síkjában az adathalmaz teljes varianciájának majdnem 60 %-a

magyarázott. Az egyedi levelek mintavételek szerint csoportosulnak, ami azt tükrözi vissza, hogy a 2012-es évi vegetációban a kislevelű hárs mintavételi időpontokhoz tartozó lombzatát szignifikánsan eltérő növény környezet kölcsönhatások jellemezték. PC térben megkülönböztethető növény környezet kapcsolatokhoz az 4.3.2 fejezetben bemutatott (28. ábra), szignifikánsan megkülönböztethető állapotfüggő regressziók tartoznak. Az állapotfüggő regressziók leképezik a növények specifikus növény környezet kölcsönhatásait. Az állapotfüggő regressziók kovariancia analízise és a főkomponens elemzés „score plot”-ja alapján megállapítható, hogy a kislevelű hárs 2012 évi. vegetációs időszakát szignifikánsan eltérő növény-környezet kölcsönhatások jellemezték, amelyekhez szignifikánsan megkülönböztethető glükóz-fruktóz állapotfüggő regressziók tartoztak.

A „Loading Plot” –ra úgyis tekinthetünk, mint ami a korrelációs analízis (4.6. fejezet; XVIII. és XIX. táblázatok) eredményeinek információ tartalmát vizualizálja. A „loading plot”-ból megállapítható, hogy az első főkomponens kialakításához dominánsan a növénykémiai változók, a másodikhoz inkább a környezeti tényezők járulnak hozzá. Ilyen módon a 37. ábrán a levélminták térbeli helyzetének vízszintes módosulásait a lombzat a környezeti körülményekhez való igazodása magyarázza. A függőleges, a második főkomponens mentén lévő pozíció módosulás a környezeti körülmény komplex változásának a következménye. A kislevelű hárs adatainak elemzéséből feltételezhető egy, a „score plot”-on megjelenő trend, ami azt sugallja, hogy a levegő hőmérsékletének, páratartalmának, ózon- és kéndioxid szintjeinek növekedése a lombzat szénhidrát tartalmainak növekedését eredményezi.

A T mátrixnak az oszlopok szerint képzett fajlagos négyzetösszegei határozzák meg a T mátrix szinguláris értékeit. A szinguláris értékek főkomponensek számának függvényében való ábrázolása adja a PCA felbontás „hegyomlás” ábráját (39. ábra). A hegyomlás ábra tájékoztatást ad a felbontás domináns főkomponenseiről, ami ez esetben az ötödik főkomponensnél jelentkező szignifikáns és maximális monotonitás megváltozásnak köszönhetően az ötödik főkomponenst is magában foglalóan jelentkezik.

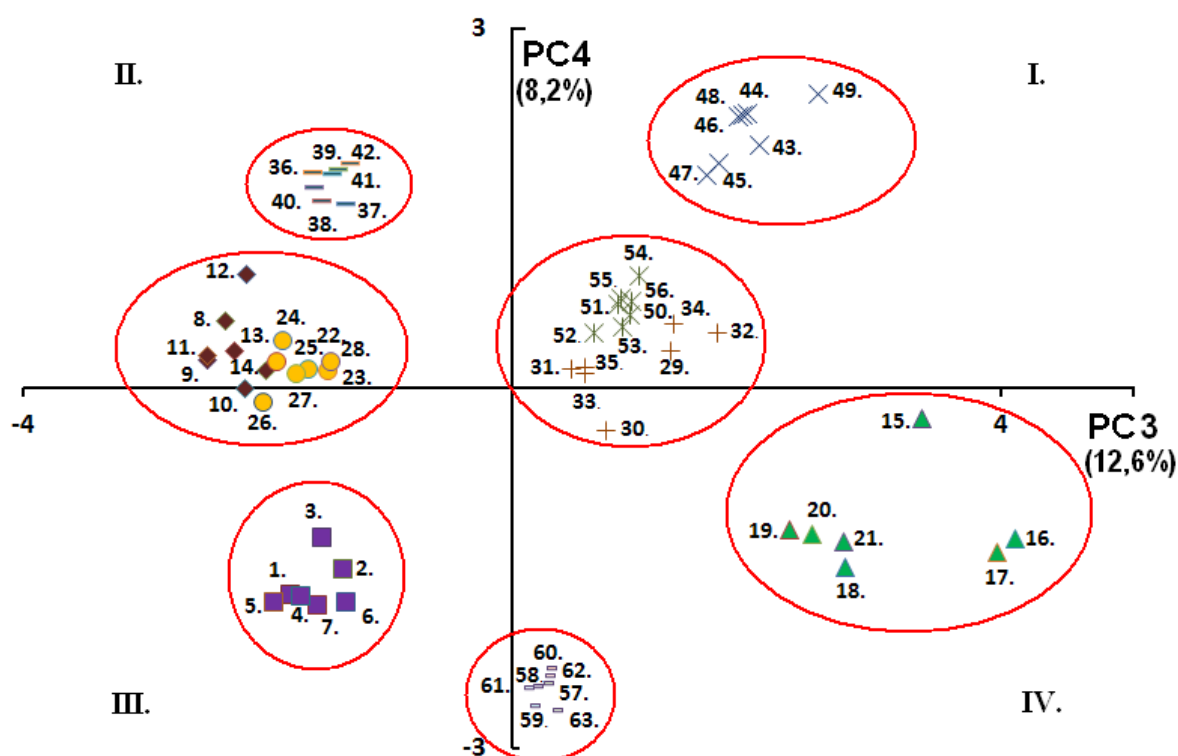


39.ábra. A 2012 –es kislevelű hárs adatainak főkomponens analízisének „hegyomlás” ábrája

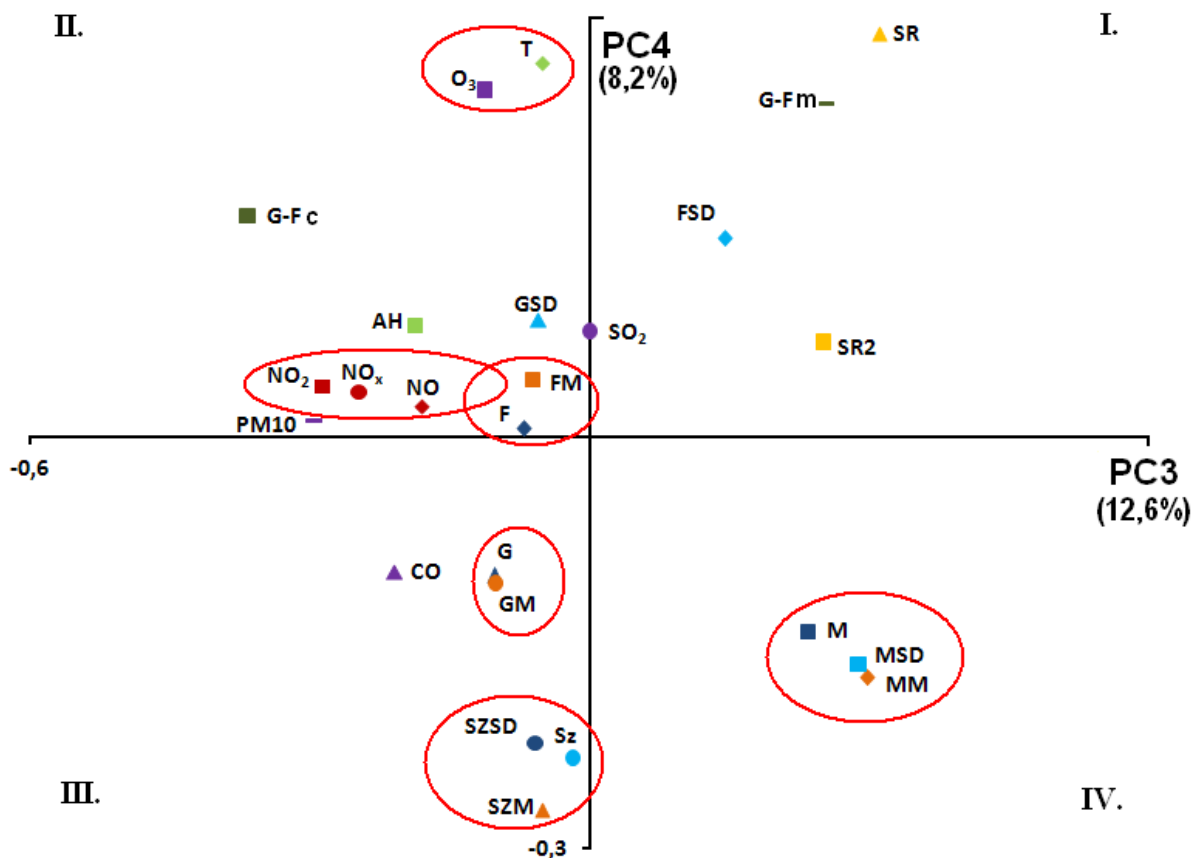
Az egyes mintavételi alkalmak jól elkülönülnek a harmadik és az negyedik főkomponens „score plot”-ján is (40. ábra). A harmadik és negyedik főkomponens „loading plot”-jából (41. ábra) kiderül, hogy a fényintenzitás egyaránt szerepet játszik a harmadik és negyedik főkomponens kialakításában, hatását az általunk elsőnek jelzett térségben található **43-49.** (2012.08.27) levélmintákra fejtette ki leginkább. Jól látható, hogy a NO, a NO₂ és a NO_x kis mértékben járul hozzá a negyedik főkomponens kialakításához és a második térségben elhelyezkedő (**8-14.** → 2012.06.20; **22-28.** → 2012.07.19; **36-42.** → 2012.08.22) levélmintákra volt befolyással. A harmadik térségben a harmadik és negyedik főkomponenstől egyaránt függő magas CO koncentráció volt a domináns környezeti paraméter, és az itt található (**1-7.** → 2012.05.24; **57-63.** → 2012.09.20) levélmintákra volt befolyással.

A harmadik és negyedik főkomponensek függvényében, egymáshoz közel helyezkednek el a cukortartalmak és a hozzájuk tartozó átlagértékek.

A glükóz – fruktóz regressziók meredekségei és a páratartalom, valamint a tengelymetszet és a fényintenzitás között korreláció mutatkozik.



40.ábra. A 2012-ben mért kislevelű hárs adatok főkomponens analízisének „score plot”-ja az harmadik és a negyedik főkomponens tükrében
(1-7. → 2012.05.24; **8-14.** → 2012.06.20; **15-21.** → 2012.07.05; **22-28.** → 2012.07.19; **29-35.** 2012.08.01; **36-42.** → 2012.08.22; **43-49.** → 2012.08.27; **50-56.** → 2012.09.06; **57-63.** → 2012.09.20)



41.ábra. A 2012-ben mért kislevelű hárs adatok főkomponens analízisének „loading plot”-ja a harmadik és a negyedik főkomponens tükrében
(**T** = hőmérséklet [$^{\circ}\text{C}$]; **AH** = relatív páratartalom [g/m^3]; **SR** = napfény intenzitás [LUX]; **SR2** = levelenkénti napfény intenzitás [LUX]; **SO₂** = kéndioxid [$\mu\text{g}/\text{m}^3$]; **NO₂** = nitrogén dioxid [$\mu\text{g}/\text{m}^3$]; **NO_x** = nitrogén oxidok [$\mu\text{g}/\text{m}^3$]; **CO** = szénmonoxid [$\mu\text{g}/\text{m}^3$]; **O₃** = ózon [$\mu\text{g}/\text{m}^3$]; **PM10** szállópor koncentráció [$\mu\text{g}/\text{m}^3$]; **NO** = nitrogén monoxid [$\mu\text{g}/\text{m}^3$]; **G** = levelenkénti glükóz koncentráció [$\mu\text{g}/1 \text{ g sz.levél}$]; **F** = levelenkénti fruktóz koncentráció [$\mu\text{g}/1 \text{ g sz.levél}$]; **Sz** = levelenkénti szacharóz koncentráció [$\mu\text{g}/1 \text{ g sz.levél}$]; **M** = levelenkénti maltóz koncentráció [$\mu\text{g}/1 \text{ g sz.levél}$]; **GM** = glükóz átlag [$\mu\text{g}/1 \text{ g sz.levél}$]; **FM** = fruktóz átlag [$\mu\text{g}/1 \text{ g sz.levél}$]; **SZM** = szacharóz átlag [$\mu\text{g}/1 \text{ g sz.levél}$]; **MM** = maltóz átlag [$\mu\text{g}/1 \text{ g sz.levél}$]; **GSD** = glükóz szórás; **FSD** = fruktóz szórás; **SZSD** = szacharóz szórás; **MSD** = maltóz szórás; **G-F m** = glükóz-fruktóz regresszió meredeksége; **G-F c** = glükóz-fruktóz regresszió tengelymetszete; **R²** = glükóz-fruktóz regresszió határozottsági foka).

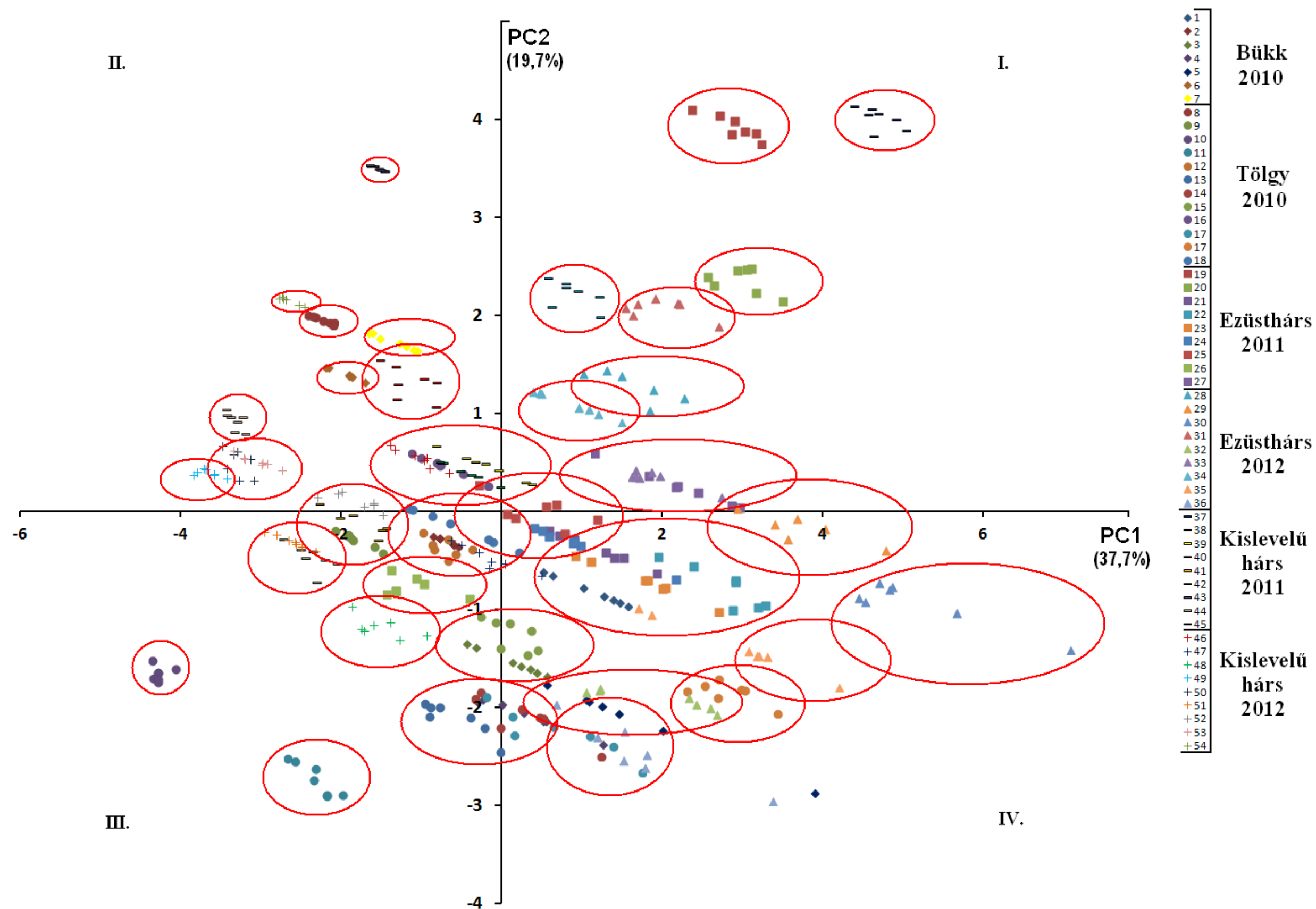
5.6.1. Főkomponens analízis a négy fafaj összesített adatbázisára

Szignifikánsan eltérő növény-környezet kölcsönhatásokat tükröz vissza a vegetációs időszak és fafajtól függetlenül az egyesített adatok „score plot”-ja. Az összesített főkomponens analízishez adatbázist képeztem a négy fafaj hőmérséklet, abszolút páratartalom, napfény intenzitás, levelenkénti napfény intenzitás, glükóz, ill. fruktóz koncentráció, átlag, szórás, glükóz-fruktóz regresszió meredekség, tengelymetszet és határozottsági fok adataiból. Az első és a második főkomponens „score plot”-jából (42.ábra) látszik, hogy a különböző fafajok levélmintái nem mutatnak egymástól való elkülönülést. Az egyes mintavételi alkalmak hét-hét levélmintája egymáshoz közel helyezkedik el. Azok a mintavételi alkalmak alkotnak fajtól független csoportosulásokat, melyek mintavételi időpontjában hasonló környezeti hatás volt a domináns.

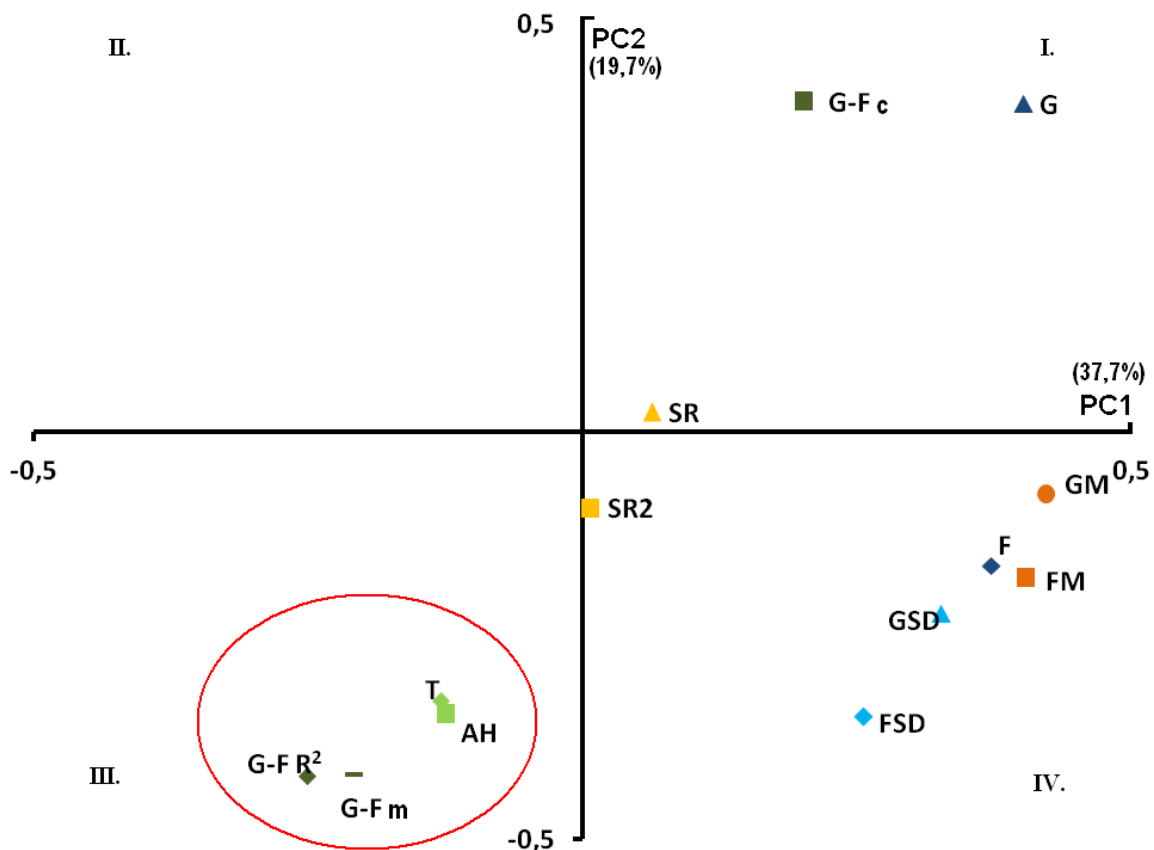
Az első és a második főkomponens „loading plot”-ja az összesített korrelációs analízishez hasonlóan ismételten rámutat a glükóz és fruktóz regressziók meredekségeinek hőmérséklet, ill. páratartalom érzékenysége (43.ábra). Visszatükrözi az összesített korrelációs analízis eredményeit.

Az összesített adathalmazban az ózon és a kéndioxid adatok nem szerepelnek, ennek ellenére ez esetben is megállapítható a lombzat első és a környezeti körülmény a második főkomponensek kialakításában meghatározó, domináns szerepei. Figyelemre érdemes az a tapasztalat is, hogy a két PCA értékelésnek a magyarázott variancia értékei majdnem megegyezők. Ez erősíti azt a feltételezést, miszerint az első két főkomponens által kifestített tér a potenciális növény-környezet kölcsönhatási állapotokat magában foglalja.

Az összesített adatokra elvégzett főkomponens elemzés esetén hatdimenziós főkomponens térről beszélhetünk (44.ábra). Tehát, a növény-környezet kölcsönhatások állapotváltozásai egy kismértékű variancia elhanyagolást megengedő, hatdimenziós főkomponens térrel, ill. térben modellezhetőek.



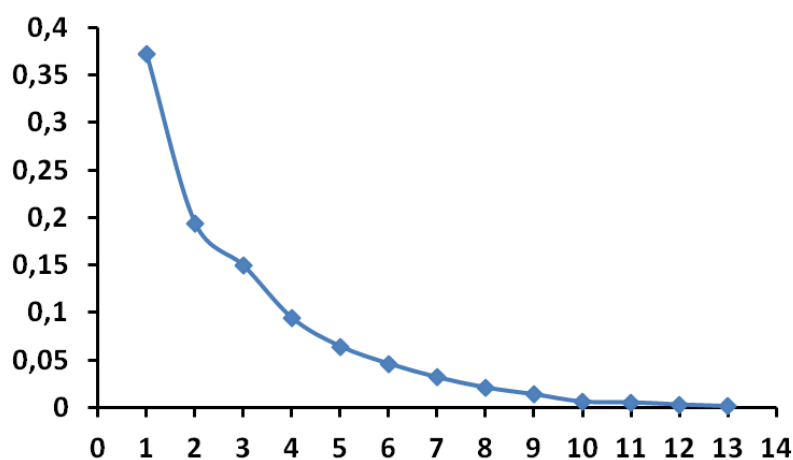
42.ábra. Az általunk mért négy növényfaj összesített adatainak főkomponens analíziséhez tartozó „score plot” az első és a második főkomponens tükrében



43.ábra. Az általunk mért négy növényfaj összesített adatainak főkomponens analízisének „loading plot”-ja az első és második főkomponens tükrében

(**T** = hőmérséklet [$^{\circ}\text{C}$]; **AH** = relatív páratartalom [g/m^3]; **SR** = napfény intenzitás [LUX]; **SR2** = levelenkénti napfény intenzitás [LUX]; **G** = levelenkénti glükóz koncentráció [$\mu\text{g}/1 \text{ g sz.levél}$]; **F** = levelenkénti fruktóz koncentráció [$\mu\text{g}/1 \text{ g sz.levél}$]; **GM** = glükóz átlag [$\mu\text{g}/1 \text{ g sz.levél}$]; **FM** = fruktóz átlag [$\mu\text{g}/1 \text{ g sz.levél}$]; **GSD** = glükóz szórás; **FSD** = fruktóz szórás;

G-F m = glükóz-fruktóz regresszió meredeksége; **G-F c** = glükóz-fruktóz regresszió tengelymetszete; **G-F R²** = glükóz-fruktóz regresszió határozottsági foka).



44.ábra. Az összesített adatokra elvégzett főkomponens elemzés „hegyomlás” ábrája

ÚJ TUDOMÁNYOS EREDMÉNYEK
(TÉZISSZERŰ ÖSSZEFOGLALÁS)

A biokémiai változók eloszlásaiból származó szórásértékek sok esetben nem teszik lehetővé a környezeti körülmény lombozatra gyakorolt hatásának egyváltozós statisztikai módszerekkel való kimutatását. A környezeti adatok rejtett információinak kinyeréséhez egyre inkább előtérbe kerülnek a sokváltozós adatelemzés módszerei. Az adatelemzésekből nyert információ megfelelő értelmezéséhez természetesen szükség van a vizsgálat fizikai, biológiai, kémiai háttér ismereteire. Állapotfüggő regressziók sorozatának többváltozós szemléletű értékelése alkalmasnak bizonyult a növény és környezet közötti kölcsönhatások finomszerkezetének feltárására.

A bükk, a tölgy, a 2011-es és 2012-es ezüsthárs és a 2011-es és 2012-es kislevelű hárs glükóz-fruktóz regressziói is túlnyomó többségben magas határozottsági fokkal rendelkeznek és a Bevington kritérium szerint is lineárisnak tekinthetők. A kovariancia analízis alapján a vizsgált faegyedekhez tartozó glükóz-fruktóz regressziós egyenesek többsége egymástól megkülönböztethető. Súlyponti korrelációjuk is magas R^2 -et produkál, ami a növényi szénhidrát anyagcsere „erőteljes” biológiai szabályozását tükrözi vissza. Az általunk reprodukált központi szénhidrát anyagcsere modellben (Nägele és munkatársai, 2010) a glükóz és a fruktóz adatok mindkét genetikai változat (Col-0; inv4) esetében magas, 0,9-es érték feletti határozottsági fokkal korrelálnak egymással és regressziós egyenesének kovariancia analízise szerint a két egyenes egyértelműen megkülönböztethető.

A vegetációs időszak során az általunk vizsgált faegyedek lombzatában a glükóz, ill. a fruktóz tartalmak mintavételi időpontok szerinti szórásainak Fischer-próbával való összehasonlításai alapján egyaránt tapasztaltunk szignifikánsan azonos és eltérő szórásokat. Ez az eredmény alátámasztja, hogy a környezeti körülmény szignifikánsan képes megváltoztatni a lombozati eloszlások terjedelmét.

I.TÉZIS. Az átlag-, valamint a szórásértékek nagyon magas Pearson R értékek mellett korrelálnak, külön-külön egymással. A lombozati eloszlás várható glükóz és fruktóz értékének növekedéséhez a szórásértékek növekedése társul. A glükóz-fruktóz regressziós egyenes meredekség növekedését mindig tengelymetszet csökkenés kíséri.

A négy faegyedre, három vegetációs periódusban kapott glükóz és fruktóz mérési eredmények korreláció analízise az átlagértékeknek egymással és szórásértékeikkel való együttlátását hozta napvilágra. Ha a környezeti körülmény a glükóz-fruktóz eloszlásokat nagyobb várható értékek irányában módosítja, akkor az eloszlások szórásértékei növekedni fognak. Nagyobb várhatóértékekhez nagyobb szórásértékek valószínűsíthetők. Nagyobb glükóz tartalmakhoz nagyobb fruktóz tartalmak tartoznak. Az állapotfüggő regresszió meredekségének tengelymetszettel való negatív előjelű korrelációs kapcsolata összhangban van a „Növény-környezet kölcsönhatási egyenlet” jelentéstartalmával. Glükóz-fruktóz regressziók meredeksége és tengelymetszete közötti korreláció az elméleti összefüggés kísérleti megerősítését szolgáltatja.

II.TÉZIS. A glükóz és fruktóz lombozati eloszlások, valamint azokat magukba integráló glükóz-fruktóz állapotfüggő regressziók a növény-környezet kölcsönhatás indikátorai.

A vizsgált lombozatokban a glükóz és a fruktóz tartalmak megközelítőleg normáeloszlást követtek. Az egyedi levelekben a glükóz és fruktóz tartalmakat a központi szénhidrát anyagcsere összehangoltan szabályozza. Az eloszlások típusazonossága és a koncentrációk összehangolt szabályozása ad magyarázatot a magas határozottsági fokú glükóz-fruktóz tapasztalati regressziós egyenesekre. A glükóz-fruktóz korrelációk állapotfüggő jellegét kovariancia analízis eredménye támasztja alá.

Az állapotfüggő glükóz-fruktóz regresszió paramétereinek környezeti tényezőkkel való együttváltozását korreláció analízis és főkomponens elemzés egyaránt megerősíti. Ez alapján tekinthető a lombozat glükóz-fruktóz regressziós egyenese, valamint az azt szolgáltató eloszlások a növény-környezet kölcsönhatás indikátorainak. Az állapotfüggő glükóz-fruktóz regresszió meredeksége és tengelymetszete a környezeti körülmény változása folyamán szignifikánsan megváltozhat, ill. megváltozik.

III.TÉZIS. A HB-LKK rendszerfunkció $f(.)$ transzformációs függvénye növényi lombozat esetében lineáris transzformációs operátor.

A fotoszintézis folyamata eleget tesz az anyagmegmaradás törvényének, így annak a lombozat HB-LKK modelljében is teljesülni-e szükséges. A fotoszintézis folyamatában a fény fotonjai és a kémiai kötésekbe juttatott elektronok közötti transzformáció nem lehet lineáristól eltérő, mert az az anyag-megmaradási törvénynek ellentmondana. Ezért biológiai rendszerek leírására alkalmazva, a HB-LKK modellen az 7. egyenletekben az $f(.)$ transzformációs függvénynek lineáris függvényoperátornak kell lennie.

A HB-LKK rendszerfunkcióban a b_i paraméterek a környezeti körülménynek az y_i változókra gyakorolt hatását fejezik ki. Az a_i paraméterek az y_i változó értékek kialakításában szerepet játszó rendszerparaméter, ami azt juttatja kifejezésre, hogy a rendszer a bemeneti u változó értékének mekkora, arányos részét használja fel y_i értékének kialakításához.

Mind a központi szénhidrát anyagcsere modellből (Nägele és munkatársai, 2010) származtatott, mind a korrelációs monitoring kísérletek szénhidrát és fotoszintézis intenzitás, ill. fényintenzitás eredmények a HB-LKK rendszerfunkciót szignifikánsan lineárisnak tekintendő y_i/u versus $1/u$ regressziót támasztják alá. Ezekre a regressziókra alkalmazott kovariancia analízis azt hozza felszínre, hogy a HB-LKK rendszerfunkciót modellező regressziók szinte mintavételi időpontról időpontra szignifikánsan különböznek egymástól. A lombozat vegetációs időszakon belüli állapotát (állapotváltozását) szignifikánsan eltérő HB-LKK rendszerparaméterek jellemzik.

IV.TÉZIS. A HB-LKK rendszer modell b_G és b_F paraméterek környezeti körülményfüggők.

A glükóz-fruktóz adatokra meghatározott rendszerparaméterek (a_i ; b_i) szignifikánsan, lineárisan korrelálnak egymással. A b_G és b_F paraméterek hőmérséklet, ózon- és kéndioxid-mennyiségekkel mutattak magas Pearson R érték mellett együtt változást. Az „Állapotfüggő korreláció koncepció” elméletben, a HB-LKK rendszerben a b_i paraméter modellezi a környezeti körülménynek a kimeneti változóra (glükóz, fruktóz koncentráció) gyakorolt hatását. A b_i értékeknek fent említett környezeti tényezőkkel való együttváltozása az elméleti rendszerfunkció létezésének egy kísérletes alátámasztása.

A HB-LKK rendszerfunkciója és a teória elméleti összefüggései, a b_i paraméterek és az eloszlások várható értékei között egyértelmű kapcsolatot teremtenek. Ezt a kapcsolatot a b_i paraméterek és a szénhidrát átlagértékek közötti magas határozottsági fokú regressziós egyenesek támasztják alá.

V.TÉZIS. A vizsgált eredmények főkomponens elemzésnek az első két főkomponens által meghatározott tere növény-környezet kölcsönhatási térnek tekinthető.

A főkomponensek terében, leképezve a vizsgált levelek pontjait, képet kapunk a levelek csoportosulásairól. Szignifikánsan eltérő növény-környezet kölcsönhatásokat tükröz vissza a vegetációs időszak és fajtától függetlenül az egyesített adatok „score plot”-ja (42. ábra), melyből szembetűnő, hogy a levélminták mintavételek szerint csoportosulnak. Az egyes mintavételi alkalmak hét-hét levélmintája egymáshoz nagyon közel helyezkednek el. Azok a mintavételi alkalmak alkotnak fajtól független csoportosulásokat, melyek mintavételi időpontjában hasonló környezeti hatás volt a domináns.

Bár mindegyik főkomponens kialakításához, mindegyik növény-környezet kölcsönhatási változó hozzájárul. A PCA felbontás főkomponens együtthatók (loadings) mátrixából megállapítható, hogy az első főkomponenst inkább a növényi (szénhidrát) változók alakítják ki, addig a második főkomponenst inkább a környezeti körülmény határozza meg.

Az első két főkomponens terében a mintavételi alkalmak szerinti egyedi levélcsoportosulásokhoz szignifikánsan eltérő állapotfüggő glükóz-fruktóz regressziós egyenesek tartoznak.

A faegyedek szerinti, ill. az összesített adatok PCA értékeléseinek magyarázott varianciaértékei közel megegyezők. Ez erősíti azt a feltételezést, miszerint az első két főkomponens által kifesztett tér a potenciális növény-környezet kölcsönhatási állapotokat magában foglalja. 95 %-os magyarázott varianciát szignifikancia határnak tekintve, a növény-környezet kölcsönhatások egy hatdimenziós térbe leképezhetők (44. ábra). Tehát, kismértékű variancia elhanyagolás mellett, a növény-környezet kölcsönhatások állapotváltozásai egy jelentősen redukált dimenziószámú főkomponens térrel, ill. térben modellezhetők.

Az „Állapotfüggő korreláció koncepció” megközelítéssel a környezeti hatásokra érzékeny glükóz és fruktóz egymáshoz való viszonyát vizsgáltam, amivel - az egyváltozós statisztikai értékelésekhez viszonyítva - jóval finomabb felbontásban kaphatunk képet a növény-

környezet kölcsönhatásról és ahhoz tartozó fiziológiás állapotváltozásokról. A teória alkalmazása kiaknázza az glükóz-fruktóz eloszlások rejtett információ tartalmát. Nevezetesen azt, hogy azok várhatóértékei és szórásai környezeti körülményfüggőek. A növényi levél szénhidrát tartalmának elválasztása nem igényel költséges és bonyolult analitikai technikák alkalmazását. Az értékelt adatok egyértelmű információt adnak arról, hogy a vizsgált környezeti tényezők közül, melyik milyen súllyal befolyásolhatja a vizsgált növényi lombzat központi szénhidrát anyagcseréjét a mintázási időszakban. Az értékelési stratégia alkalmazása képet ad a faegyed aktuális fiziológiás állapotáról, valamint stressz érzékenységről.

A téma jövőbeli folytatása magában foglalja a vizsgálat tárgyát képező környezeti tényezők számának növelését. A környezeti tényezők köre bővíülhet többek között a talajnedvességgel, valamint a tápanyag-tartalommal, hiszen jelentőségük a növények életében közismertek.

Köszönetnyilvánítás

Szeretném megköszönni témavezetőmnek, Dr. Németh Zsolt Istvánnak a Nyugat-magyarországi Egyetem egyetemi docensének útmutatását, tanácsait és kritikái észrevételeit, amelyek elősegítették dolgozatom elkészülését.

Köszönet illeti továbbá családomat a támogatásért.

Irodalomjegyzék

- Aasamaa K., Söber A. (2011): Stomatal sensitivities to changes in leaf water potential, air humidity, CO₂ concentration and light intensity, and the effect of abscisic acid on the sensitivities in six temperate deciduous tree species. *Environmental and Experimental Botany* 71: 72–78.
- Acharya B. R., Assmann S. M., 2009. Hormone interactions in stomatal function. *Plant Molecular Biology* 69: 451–462.
- Alberts B., Johnson A., Lewis J., Raff M., Roberts K., Walter P. (1989): *Molecular Biology of Cell*; 2nd ed., New York, Garland publishing Co.
- Aljane F., Toumi I., Ferchichi A. (2007): HPLC determination of sugars and atomic absorption analysis of mineral salts in fresh figs of Tunisian cultivars. *African Journal of Biotechnology* 6(5): 599-602
- Almaas E., Kovács B., Vicsek T., Oltvai Z. N., Barabási A. L. (2004): Global organization of metabolic fluxes in the bacterium *Escherichia coli*. *Nature* 427: 839-843.
- Araújo W. L., Fernie A. R., Nunes-Nesi A. (2011): Control of stomatal aperture. A renaissance of the old guard. *Plant Signaling & Behavior* 6: 1305–1311.
- Ashraf M., Harris P.J.C. (2004): Potential biochemical indicators of salinity tolerance in plants. *Plant Science* 166: 3–16.
- Assmann S.M. (2010): Absciscic acid signal transduction in stomatal responses. In: Davies, P.J. (Ed.), *Plant Hormones. Biosynthesis, Signal Transduction*, Springer, Dordrecht, Heidelberg, London, New York 399–426.
- Assmann S.M., Shimazaki K.-I. (1999): The multisensory guard cell. Stomatal responses to blue light and abscisic acid. *Plant Physiology* 119: 809–815.
- Assmann S.M., Simoncini L., Schroeder J.I., (1985): Blue light activates electrogenic ion pumping in guard cell protoplasts of *Vicia faba*. *Nature* 318: 285–287.
- Assmann S.M., Wang X.-Q., (2001) From milliseconds to millions of years: guard cells and environmental responses. *Curr. Opin. Plant Biology* 4: 421–428.
- Atmani D., Chaher N., Berboucha M., Ayouni K., Lounis H., Boudaoud H., Debbache N., Atmani D. (2009): Antioxidant capacity and phenol content of selected Algerian medicinal plants. *Food Chemistry* 112: 303–309.

- Badáczy D Zs (2011a): Enzim aktivitások és szénhidrát tartalmak kölcsönhatása környezeti paraméterekkel kocsányos tölgy 2010 évi vegetációs periódusában. Tudományos Doktorandusz Konferencia, Nyugat-magyarországi Egyetem Erdőmérnöki Kar, NymE Kiadó, Sopron, 256 p., ISBN 978-963-334-013-4.
- Badáczy D. Z., Németh K. E., Kocsis R., Németh Zs. I. (2011b): 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.
- Banik S., Bandyopadhyay S., Ganguly S. (2003): Bioeffects of microwave—a brief review. *Bioresource Technology* 87: 155–159.
- Bartolome A. P., Ruperez P., Fuster C. (1996): Changes in soluble sugars of two pineapple fruit cultivars during frozen storage. *Food chemistry* 56(2): 163-166.
- Beck E., Ziegler P. (1989): Biosynthesis and Degradation of Starch in Higher Plants. *Annual Review of Plant Physiology and Plant Molecular Biology* 40: 95-117.
- Bhaskar P. B., Wu L., Busse J. S., Whitty B. R. , Hamernik A. J., Jansky S. H., Buell C. R., Bethke P. C., Jiang J. (2010): Suppression of the vacuolar invertase gene prevents cold-induced sweetening in potato. *Plant Physiology* 154: 939–948.
- Biswal B., Joshi P. N., Raval M. K., Biswal U. C. (2011): Photosynthesis, a global sensor of environmental stress in green plants: stress signalling and adaptation. *Current Science* 101: 47–56.
- Biswal B., Mohapatra P.K., Raval M.K., Biswal U.C. (2012): Photosynthetic regulation of senescence in green leaves: involvement of sugar signalling. in: S. Ito, P.K. Mohanty, K.N. Guruprasad (Eds.), *Photosynthesis – Overviews on Recent Progress and Future Perspective*, IK International Publishing House Pvt. Ltd., New Delhi, India 245–260.
- Beerling D. J., Chaloner W. G. (1993): The impact of atmospheric CO₂ and temperature change on stomatal density: observations from *Quercus robur* Lammad leaves. *Annals of Botany* 71: 231–235.
- Borjigidai A., Hikosaka K., Hirose T., Hasegawa T., Okada M., Kobayashi K. (2006): Seasonal changes in temperature dependence of photosynthetic rate in rice under a free-air CO₂ enrichment. *Annals of Botany* 97: 549–557.
- Bowes G., Vu J. C. V., Hussain M. W., Pennanen A. H., Allen L. H. Jr. (1996): An overview of how rubisco and carbohydrate metabolism may be regulated at elevated atmospheric CO₂ and temperature. *Agricultural and food science in Finland* 5(3): 261–270.

- Casson S. A., Hetherington A. M. (2010): Environmental regulation of stomatal development. *Current Opinion in Plant Biology* 13: 90–95.
- Catoni R., Gratani L. (2014): Variations in leaf respiration and photosynthesis ratio in response to air temperature and water availability among Mediterranean evergreen species. *Journal of Arid Environments* 102: 82-88.
- Chen X., Alm D., Hesketh J. (1995): Effects of atmospheric CO₂ concentration on photosynthetic performance of C3 and CO4 plants. *Biotronics* 24: 65–72.
- Colvard N. B., Carrington E., Helmuth B. (2014): Temperature-dependent photosynthesis in the intertidal alga *Fucus gardneri* and sensitivity to ongoing climate change. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology* 458: 6–12.
- Cornic G., Massacci A., in: Baker N.R. (Ed.) (2004): Leaf Photosynthesis Under Drought Stress, Photosynthesis and the Environment, *Advances in Photosynthesis and Respiration*. Springer, The Netherlands 347–366.
- De-Kok L.J. (1990): Sulfur metabolism in plants exposed to atmospheric sulfur, in: M. Rennenberg, C. Brunold, L.J. De-Kok, I. Stulen (Eds.), *Sulfur Nutrition and Sulfur Assimilation in Higher Plants*. SPB Academic Publishing, The Hague 111-130.
- Echert M., Kaldenhoff R. (2000): Light-induced stomatal movement of selected *Arabidopsis thaliana* mutants. *Journal of Experimental Botany* 51: 1435–1442.
- Eredics A., Németh Zs. I., Rákosa R., Badáczy D., Rasztoivits E., Móricz N., Vig P. (2014): Erdei fák fiziológiai regressziói és a meteorológiai paraméterek közötti korrelációk időfüggése. Bidló A., Horváth A., Szűcs P. (szerk.) (2014): Nyugat-magyarországi Egyetem, Erdőmérnöki Kar, IV. Kari Tudományos Konferencia. NymE Erdőmérnöki Kar, Sopron, 89-94.
- Fan L. M., Zhao Z., Assmann S. M., (2004): Guard cells: a dynamic signaling model. *Current Opinion in Plant Biology* 7: 537–546.
- Farkas F. (1978): Növényi biokémia. Akadémiai Kiadó, Budapest, 101.
- Farooq M., Wahid A., Kobayashi N., Fujita D., Basra S. M. A., (2009): Plant drought stress: effects, mechanisms and management. *Agronomy for Sustainable Development* 29: 185–212.
- Fatma M., Asgher M., Masood A., Khan N. A. (2014): Excess sulfur supplementation improves photosynthesis and growth in mustard under salt stress through increased production of glutathione. *Environmental and Experimental Botany* 107: 55–63.

- Ferreira J. R., Ramos A. S. P., Chambergo F. S., Stambuk B. U., Muschellak L. K., Schumacher R., El-Dorry H. (2006): Functional expression of the maize mitochondrial URF13 down regulates galactose-induced GAL1 gene expression in *Saccharomyces cerevisiae*, *Biochemical and Biophysical Research Communications* 339: 30-36
- Font i Forcada C., Gogorcena Y., Moreno M. A. (2013): Fruit sugar profile and antioxidants of peach and nectarine cultivarson almond × peach hybrid rootstocks. *Scientia Horticulturae* 164: 563–572.
- Foyer C.H., Noctor G. (2005): Oxidant and antioxidant signaling in plants: a reevaluation of the concept of oxidative stress in a physiological context. *Plant Cell Environ* 28: 1056–1071.
- Fränzle O. (2006): Complex bioindication and environmental stress assessment. *Ecological Indicators* 6: 114-136.
- Gay A.P., Hurd R.G. (1975). The influence of light on stomatal density in the tomato. *New Phytologist* 75: 37–46.
- Gislerod H. R., Mortensen L. M., (1990): Relative-humidity and nutrient concentration affect nutrient-uptake and growth of *Begonia x hiemalis*. *HortScience* 25(5): 524-526.
- Gislerod H. R., Selmer-Olsen A. R., Mortensen L. M. (1987): The effect of air humidity on nutrient uptake of some greenhouse plants. *Plant Soil* 102: 193-196.
- Gombkötő G., Sajgó M. (1985): *Biokémia*. Mezőgazdasági kiadó, Budapest, 300.
- Gong C., Wang A., Wang S. (2006): Changes of polyphenols in Tobacco leaves during the flue-curing process and correlation analysis on some chemical components. *Agricultural Sciences in China* 5(12): 928-932.
- Guy C. L., Huber J. L., Huber S. C. (1992): Sucrose phosphate synthase and sucrose accumulation at low temperature. *Plant Physiology* 100: 502-508.
- Harb A., Krishnan A., Ambavaram M.M.R., Pereira A. (2010): Molecular and physiological analysis of drought stress in *Arabidopsis* reveals early responses leading to acclimation in plant growth. *Plant Physiology* 154: 1254–1271.
- Hartung W., Davies W. J. (1991): Drought-induced changes in physiology and ABA. In: Davies W. J., Jones H. G. (Eds.), *Abscisic Acid. Physiology and Biochemistry*. BIOS Scientific Publishers Ltd, Oxford 63–79.
- Heagle A. (1989): Ozone and crop yield. *Annual Review of Phytopathology* 27: 397-423.
- Hetherington A. M., Woodward F. I. (2003): The role of stomata in sensing and driving environmental change. *Nature* 424: 901–908.

- Högy P., Fangmeier A. (2008): Effects of elevated atmospheric CO₂ on grain quality of wheat. *Journal of Cereal Science* 48: 580–591.
- Horton P., Ruban A. V., Walters R. G. (1996): Regulation of light harvesting in green plants. *Annual Review of Plant Physiology & Plant Molecular Biology* 47: 655–684.
- Hikosaka K., Ishikawa K., Borjigidai A., Muller O., Onida Y. (2006): Temperature acclimation of photosynthesis: mechanisms involved in the changes in temperature dependence of photosynthetic rate. *Journal of Experimental Botany* 57: 520–526.
- Jacobson J. S. (1982): Ozone and the growth and productivity of agricultural crops. In: M.H. Unsworth and D.P. Ormrod (Editors), *Effects of Gaseous Air Pollution in Agriculture and Horticulture*. Butterworth Scientific, London, 293-304.
- Jarvis P. G., Morison J. I. L. (1981): Stomatal control of transpiration and photosynthesis. In: Jarvis, P.G., Mansfield, T.A. (Eds.), *Stomatal Physiology*. Cambridge University Press, Cambridge 247–280.
- Sun J., Feng Z., Ort D. R. (2014): Impacts of rising tropospheric ozone on photosynthesis and metabolite levels on field grown soybean. *Plant Science* 226: 147–161.
- Junga E. S., Leea S., Limb S., Hac S., Liud K., Leea C. H. (2013): Metabolite profiling of the short-term responses of rice leaves (*Oryza sativa* cv. Ilmi) cultivated under different LED lights and its correlations with antioxidant activities. *Plant Science* 210: 61– 69.
- Kagawa T., Sakai T., Suetsugo N., Oikawa K., Ishiguro S., Kato T., Tabata S., Okada K., Wada M. (2001): *Arabidopsis* NPL1: a phototropin homolog controlling the chloroplast high-light avoidance response. *Science* 291: 2138–2141.
- Karpinski S., Reynolds H., Karpinska B., Wingsle G., Creissen G., Mullineaux P. M. (1999): Systemic signalling and acclimation in response to excess excitation energy in *Arabidopsis*. *Science* 284: 654–657.
- Kaurin A., Junttila O., Hansen J. (1981): Seasonal changes in frost hardiness in cloudberry (*Rubus chamaemorus*) in relation to carbohydrate content with special reference to sucrose. *Plant Physiology* 52: 310-314.
- Khan N.A., Nazar R., Anjum N. A. (2009): Growth, photosynthesis and antioxidant metabolism in mustard (*Brassica juncea* L.) cultivars differing in ATP sulfurylase activity under salinity stress. *Scientia Horticulturae* 122: 455–460.
- Kim S. J., Padk H. Y. (2007): Changes in sugar composition and related enzyme activities during fruit development in peach cultivars. *Korean journal of horticultural science & technology* 25(3): 204-211.

- Kloseiko J. (2006): Evaluation of microwave radiation method for sample preparation of pine needles and wood for carbohydrate analysis. *Acta Physiologiae Plantarum* 28(6):547-555.
- Kocsis R, Badáczy D Zs, Németh K E, Németh Zs I (2012): Reflection intensities of the leaf spectrum and glucose – fructose regression of norway maple foliage in urban surrounding. In: Neményi M., Heil B., Kovács A. J., Facskó F. (editors): *International Scientific Conference on Sustainable Development & Ecological Footprint*, Sopron, University of West Hungary Press, ISBN 978-963-334-047-9.
- Körner C., Bazzaz F. (1996): *Carbon Dioxide, Populations, and Communities*. Academic Press, San Diego, CA.
- Kovács-Nagy E., Bilek A., Lacz E., Bodor P., Sárdi É. (2008): The comparison of grape varieties of different stress tolerance based on the quantitative measurement of carbohydrates. *International Journal of Horticultural Science* 14(4): 7–10.
- Kubínová L., (1991): Stomata and mesophyll characteristics of barley leaf as affected by light: stereological analysis. *Journal of Experimental Botany* 42: 995–1001.
- Larcher W., (2003): *Physiological Plant Ecology*. fourth ed. Springer-Verlag, Berlin.
- Lebaudy A., Vavasseur A., Hosy E., Dreyer I., Leonhardt N., Thibaud J. B., Very A. A., Simonneau T., Sentenac H. (2008): Plant adaptation to fluctuating environment and biomass production are strongly dependent on guard cell potassium channels. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America* 105: 5271–5276.
- Lee S. H., Tewari R. K., Hahn E. J., Park K. Y. (2007): Photon flux density and light quality induce changes in growth, stomatal development, photosynthesis and transpiration of *Withania somnifera* L. Dunal. plantlets. *Plant Cell Tissue & Organ Culture* 90: 141–151.
- Lewandowicza G., Jankowskib T., Fornal J. (2003): Effect of microwave radiation on physico-chemical properties and structure of cereal starches. *Carbohydrate Polymers* 42: 193–199.
- Li H. B., Wong C. C., Cheng K. W., Chen F. (2008): Antioxidant properties in vitro and total phenolic contents in methanol extracts from medicinal plants. *LWT - Food Science and Technology* 41: 385–390.
- Li L., Yi H. (2012): Effect of sulfur dioxide on ROS production, gene expression and antioxidant enzyme activity in *Arabidopsis* plants. *Jurnal of Plant Physiol* 58: 46–53.
- Lovisol C., Perrone I., Carra A., Ferrandino A., Flexas J., Medrano H., Schubert A. (2010): Drought-induced changes in development and function of grapevine (*Vitis* spp.) organs and in their hydraulic and non-hydraulic interactions at the whole-plant level: a physiological and molecular update. *Functional Plant Biology* 37: 98–116.

- Lu Z., Quinones M. A., Zeiger E. (1993): Abaxial and adaxial stomata from pima cotton (*Gossypium barbadense* L.) differ in their pigment content and sensitivity to light quality. *Plant, Cell & Environment* 16: 851–858.
- Majeau N., Coleman J. R. (1994): Correlation of carbonic anhydrase and ribulose-1,5-bisphosphate carboxylase/oxygenase expression in Pea. *Plant Physiology* 104: 1393-1399.
- Moharrery A., Das T. K. (2001): Correlation between microbial enzyme activities in the rumen fluid of sheep under different treatments. *Reproduction, nutrition, development* 41(6): 513-529.
- Makino A., Sakashita H., Hidema J., Mae T., Ojima K., Osmond B. (1992): Distinct responses of ribulose1,5-bisphosphate carboxylase and carbonic anhydrase in wheat leaves to nitrogen nutrition and their possible relationships to CO₂-transfer resistance. *Plant Physiology* 100: 1737-1743.
- Matsumoto K., Mm B. K., Oahn V. T. V., Seo J. H., Yoon H. V., Pafl M. K., Hwang Y. S., Chun J. P. (2007): Comparison of sugar compositions and quality parameters during berry ripening between grape cultivars. *Korean Journal of Horticular Science and Technology* 25(3): 230-234.
- Maugh II T.H., (1979): SO₂ pollution maybe good for plants. *Science* 205-383.
- Mittler R., Vanderauwera S., Gollery M., Van-Breusegem F. (2004): Reactive oxygen gene network of plants. *Trends in Plant Science* 9: 490–498.
- Mohapatra P.K., Patro L., Raval M.K., Ramaswamy N.K., Biswal U.C., Biswal B. (2010): Senescence induced loss in photosynthesis enhances activity of cell wall β -glucosidase. *Physiologia Plantarum* 138: 346–355.
- Mohr H., Schopfer P. (1995): *Plant Physiology*. Springer Science and Business Media 222-223.
- Monteith J., Unsworth M. (1990): *Principles of Environmental Physics*. 2nd ed. Edward Arnold, London.
- Morison J.I.L., Lawlor D.W. (1999): Interactions between increasing CO₂ concentration and temperature on plant growth. *Plant, Cell & Environment* 22: 659–682.
- Mullineaux P., Karpinski S. (2002): Signal transduction in response to excess light Getting out of the chloroplast. *Current Opinion in Plant Biology* 5: 43–48.
- Munns R. (2002): Comparative physiology of salt and water stress. *Plant, Cell & Environment* 25: 239–250.

- Munns R., Tester M. (2008): Mechanisms of salinity tolerance. *Annual Review of Plant Biology* 59: 651–681.
- Muneer S., Kim T. H., Choi B. C., Lee B. S., Lee J. H. (2014): Effect of CO, NO_x and SO₂ on ROS production, photosynthesis and ascorbate–glutathione pathway to induce *Fragaria×annasa* as a hyperaccumulator. *Redox Biology* 2: 91–98.
- Nägele T., Henkel S., Hörmiller I., Sauter T., Sawodny O., Ederer M., Heyer A. G. (2010): Mathematical Modeling of the Central Carbohydrate Metabolism in *Arabidopsis* Reveals a Substantial Regulatory Influence of Vacuolar Invertase on Whole Plant Carbon Metabolism. *Plant Physiology* 153: 262.
- Nasyrov Y. (1978): Genetic control of photosynthesis and improving of crop productivity. *Annual Review of Plant Physiology* 29: 215-237.
- Németh Zs. I., Badáczy D. Zs., Kocsis R., Németh K., Potyondi L. (2012):. Distributions and correlations of glucose and fructose levels in the foliages of various plants. in: Héberger K., Pap T. L. (editors): XIII Chemometrics in Analytical Chemistry Programme & Book of Abstracts, Hungarian Chemical Society, ISBN 978-963-9970-24-3, Budapest.
- Németh Zs. I., Badáczy D. Zs. (2012):. POD-PPO State-dependent correlation as an adaptation indicator in the vegetation of forest trees. in: Neményi M., Heil B., J. Kovács A., Facskó F. (editors): International Scientific Conference on Sustainable Development & Ecological Footprint, Sopron, University of West Hungary Press, ISBN 978-963-334-047-9.
- Németh Zs. I., Pozsgai-Harsányi M., Gálos B., Albert L. (2009a): Stress sensitivity of correlation between POD and PPO activities in plants. *Acta Silvatica & Lignaria Hungarica* 5: 27-45.
- Németh Zs. I., Sárdi É., Stefanovits-Bányai É. (2009b): State dependent correlations of biochemical variables in plants. *Journal of Chemometrics* 23: 197-210.
- Németh Zs. I. (2009c): Növényi stressz vizsgálata és értelmezése szabályozásméleti analógiák alapján. Zárójelentés, MTA Bolyai János Ösztöndíj Kutatás (2006-2009), 35.
- Németh Zs. I. (2014): Az állapotfüggő és a súlyponti korrelációk kapcsolata biológiai rendszerekben. Bidló A., Horváth A., Szűcs P. (szerk.) (2014): Nyugat-magyarországi Egyetem, Erdőmérnöki Kar, IV. Kari Tudományos Konferencia. NymE Erdőmérnöki Kar, Sopron, 116-120.
- Németh Zs. I., Pozsgai-Harsányi M., Stefanovits-Bányai É., Sárdi É. (2009d): Characterization of plant stress syndrome by some correlations of biochemical variables. *Cereal Research Communications Suppl S* 37: 141-144.

- Németh Zs. I., Németh K. E., Badáczy D. Z., Potyondi L. (2010): Correlation between glucose and fructose for characterization of relationship between plants and environmental conditions. *Növénytermelés (Crop production)* 59: 551-554.
- Németh Zs. I. (2012): Növényi anyagcsere alkalmazkodása a környezet tényezőinek módosulásaihoz, Városok öko-környezetének komplex vizsgálata a nyugat-dunántúli régióban. Szerk: Albert L., Bidló A., Jancsó T., Gribovszki Z., Nyugat-magyarországi Egyetem, Sopron, 237-260.
- Neuner G., Braun V., Buchner O., Taschler D. (1999): Leaf rosette closure in the alpine rock species *Saxifraga paniculata* Mill.: significance for survival of drought and heat under high irradiation. *Plant, Cell & Environment* 22: 1539–1548.
- Nie G., Hendrix D. L., Webber A. N., Kimball B. A., Long S. P. (1995): Increased Accumulation of Carbohydrates and Decreased Photosynthetic Gene Transcript Levels in Wheat Grown at an Elevated CO₂ Concentration in the Field. *Plant Physiology* 108: 975-983.
- O’Carrigan A., Hinde E., Lu N., Xu X., Duan H., Huang G., Mak M., Bellotti B., Chen Z. (2014): Effects of light irradiance on stomatal regulation and growth of tomato. *Environmental and Experimental Botany* 98: 65– 73.
- OECD (2012) The OECD environmental outlook to 2050 – key findings on climate change. Online URL <http://www.oecd.org/dataoecd/21/30/49089652.pdf> (13.09.12).
- Orrell D., Ramsey S., Marelli M., Smith J. J., Petersen T. W., Atauri P., Aitchison D., Bolouri H. (2006) Feedback control of stochastic noise in the yeast galactose utilization pathway, *Physica D: Nonlinear Phenomena* 217: 64-76.
- Patro L., Mohapatra P. K., Biswal U. C., Biswal B. (2014): Dehydration induced loss of photosynthesis in *Arabidopsis* leaves during senescence is accompanied by the reversible enhancement in the activity of cell wall β -glucosidase. *Journal of Photochemistry and Photobiology B: Biology* 137: 49–54.
- Peñuelas J. (2013): Photosynthesis, a key life process in a changing environment. *Trends in Ecology & Evolution* 28: 6-328.
- Pethő M. (1993): Mezőgazdasági növények élettana. Akadémiai Kiadó, Budapest.
- Pinheiro C., Chaves M. M. (2011): Photosynthesis and drought: can we make metabolic connections from available data?. *Journal of Experimental Botany* 62: 869–882.

- Rákosa R., Németh Zs. I. (2014): Korrelációk a lombozat UV-VIS fényelnyelési spektrumában. Bidló A., Horváth A., Szűcs P. (szerk.) (2014): Nyugat-magyarországi Egyetem, Erdőmérnöki Kar, IV. Kari Tudományos Konferencia. NymE Erdőmérnöki Kar, Sopron, 126-129.
- Reddy A. R., Chaitanya K. V., Vivekanandan M. (2004): Drought-induced responses of photosynthesis and antioxidant metabolism in higher plants. *Journal of Plant Physiology* 161: 1189–1202.
- Rensburg L., van Krüger G. H. J. (1994): Applicability of abscisic acid and (or) proline accumulation as selection criteria for drought tolerance in *Nicotiana tabacum*. *Canadian Journal of Botany* 72: 1535–1540.
- Roessner U., Luedemann A., Brust D., Fiehn O., Linke T., Willmitzer L., Fernie A. R. (2001): Metabolic profiling allows comprehensive phenotyping of genetically or environmentally modified plant systems. *The Plant Cell* 13: 11–29.
- Poorter H., Van Berieo Y., Baxter R., Den Hertog J., Dijkstra P., Gifford R., Griffin K., Roumet C., Roy J., Wong S. (1997): The effect of elevated CO₂ on the chemical composition and construction costs of leaves of 27 C3 species. *Plant Cell and Environment* 20: 472–482.
- Sárdi É., Velich I., Hevesi M., Klement Z. (1996): The role of endogenous carbohydrates in the *Phaseolus-Pseudomonas* host-pathogene interaction. 1. Bean ontogenesis and endogenous carbohydrate components. *Int. Hort. Sci. Hung.* 28: 65-69.
- Sárdi É., Velich I., Hevesi M., Klement Z. (1999): Ontogenesis- and biotic stress dependent variability of carbohydrate content in snap bean (*Phaseolus vulgaris* L.). *Z. Naturforsch* 54: 782-787.
- Schoch P.G., Jacques R., Lecharny A., Sibi M. (1984): Dependence of the stomatal index on environmental factors during stomatal differentiation in leaves of *Vigna sinensis* L. II. Effect of different light quality. *Journal of Experimental Botany* 35: 1405–1409.
- Shimazaki K., Doi M., Assmann S.M., Kinoshita T. (2007): Light regulation of stomatal movement. *Annual Review of Plant Biology* 58: 219–247.
- Sirichandra C., Wasilewska A., Vlad F., Valon C., Leung J. (2009): The guard cell as a single-cell model towards understanding drought tolerance and abscisic acid action. *Journal of Experimental Botany* 60: 1439–1463.
- Smeeckens S. (1998): Sugar regulation of gene expression in plants. *Current Opinion in Plant Biology* 1: 230–234.

- Souza J. N. S., Silva E. M., Loir A., Rees J.-F., Rogez H., Larondelle Y. (2008): Antioxidant capacity of four polyphenol-rich Amazonian plant extracts: A correlation study using chemical and biological in vitro assays. *Food Chemistry* 106: 331–339.
- Steponkus P. L., Lanphear F. O. (1968): The relationship of carbohydrates to cold acclimation of *Hedera helix* L. cv. Thorndale. *Physiology Plantarum* 22: 777-791.
- Stolovicki E., Dror T., Brenner N., Braum E. (2006): Syntetic gene recruitment reveals adaptive reprogramming of gene regulation in yeast, *Geneticsm* 173: 75-85.
- Szabolcs A., Molnar, M., Dibo, G., Mika, L. T. (2013): Microwave-assisted conversion of carbohydrates to levulinic acid: an essential step in biomass conversion. *Green Chemistry* 15(2): 439-445.
- Tans P. (2012): Recent Mauna Loa CO₂. Online URL <http://www.esrl.noaa.gov/gmd/ccgg/trends/mlo.html> (16.09.12).
- Talbott L. D., Hammad J. W., Harn L.C., Nguyen V.H., Patel J., Zeiger E. (2006): Reversal by green light of blue light-stimulated stomatal opening in intact, attached leaves of *Arabidopsis* operates only in the potassiumdependent, morning phase of movement. *Plant & Cell Physiology* 47: 332–339.
- Talbott L.D., Zeiger E. (1993): Sugar and organic acid accumulation in guard cells of *Vicia faba* in response to red and blue light. *Plant Physiology* 102: 1163–1169
- Tezara W., Mitchell V. J., Driscoll S. D., Lawlor D. W. (1999): Water stress inhibits plant photosynthesis by decreasing coupling factor and ATP. *Nature* 401: 914–917.
- Vu J. C. V., Gesch R. W., Pennanen A. H., Allen L. H. Jr., Boote K. J., Bowes G. (2001): Soybean photosynthesis, rubisco, and carbohydrate enzyme function at supraoptimal temperatures in CO₂. *Plant Physiology* 158: 295–307.
- Walters R. G., Rogers J. J. M., Shephard F., Horton P. (1999): Acclimation of *Arabidopsis thaliana* to the light environment: the role of photoreceptors. *Planta* 209: 517–527.
- Walters R. G., Shephard F., Rogers J. J. M., Rolfe S. A., Horton P. (2003): Identification of mutants of *Arabidopsis* defective in acclimation of photosynthesis to the light environment. *Plant Physiology* 131: 472–481.
- Willmer C., Fricker M. (1996): *Stomata*. Chapman & Hall Publisher, London.
- Xu J., Yin H., Liu X. (2010): Nitric oxide is associated with long term zinc tolerance in *Solnum nigrum*. *Plant Physiology* 154: 1319–1334.
- Xu Z., Zhou G., Shimizu H. (2010): Plant responses to drought and rewatering. *Plant Signaling and Behavior* 5: 649–654.

- Yamasaki T., Yamakawa T., Yamane Y., Koike H., Satoh K., Katoh S. (2002): Temperature acclimation of photosynthesis and related changes in photosystem II electron transport in winter wheat. *Plant Physiology* 128: 1087–1097.
- Yang G., Xu Q. Y., You M. S. (2004): The change of activities of protective enzymes in Chinese cabbage infected by diamondback moth, *Plutella oxylostella*. *Entomological Journal of East China* 13: 48-54.
- Yang L. P., Stulen I., De-Kok L. J. (2006): Sulfur dioxide: relevance of toxic and nutritional effects for Chinese cabbage. *Environmental and Experimental Botany* 57: 236–245.
- Zhang L., Han S., Li Z., Liu N., Li L., Luo L., Peng T., Liu W. (2006): Effects of the infestation by *Actinote thalia* pyrrha (Fabricius) on the physiological indexes of *Mikania micrantha* leaves. *Acta Ecologica Sinica* 26: 1330-1336.
- Zivcak M., Brestic M., Balatova Z., Drevenakova P., Olsovska K., Kalaji H. M., Yang X., Allakhverdiev S. I. (2013): Photosynthetic electron transport and specific photoprotective responses in wheat leaves under drought stress. *Photosynthesis Research* 117: 529–546.

Ábrajegyzék

1.ábra. Kislevelű hárs lombozata	15
2.ábra. A növények produktivitását meghatározó tényezők kapcsolatrendszere (Nasyrov, 1978)	18
3.ábra. Magas hőmérséklet által indukált biokémiai és molekuláris válaszreakciók a fotoszintézis mechanizmusában (Sonal és munkatársai, 2014)	20
4.ábra. Fotoszintetikus ($F_{\text{aktivitás}}$) és sötét légzés (Respiráció) aktivitás változásai <i>Fucus gardneri</i> alga tenyészetben (Colvard és munkatársai, 2014)	21
5.ábra. A klorofill és karotinoid tartalmak, valamint a levélméret változása az ózonszint függvényében (Sun és munkatársai, 2014)	24
6.ábra. A szén-dioxid felvételének és redukciójának körfolyamata, Calvin ciklus	25
7.ábra. A glikolízis és a citromsav ciklus a sematikus pont-vonal anyagcsere-térképen. (Alberts és munkatársai, 1989).....	26
8.ábra. A növényi levél szénhidrát-anyagcseréjének egyszerűsített sémája (Nägele és munkatársai, 2010).....	27
9.ábra. Heterogén bemenetű –lineárisan korreláló kimenetű (HB-LKK) rendszer és a belőle származtatható lineáris regresszió (Németh, 2009c).....	29
10.ábra. A Roessner és munkatársai (2001) által elemzett burgonyafélék glükóz fruktóz koncentrációinak korrelációi	33
11.ábra. Kocsányos tölgy (<i>Quercus robur</i>).....	37
12.ábra. Bükk (<i>Fagus sylvatica</i>)	37
13.ábra. Ezüsthárs (<i>Tilia tomentosa</i>).....	38
14.ábra. Kislevelű hárs (<i>Tilia cordata</i>)	38
15.ábra. Országos Légszennyezettségi Mérőhálózat (OLM) soproni (Kodály tér) mérőállomása.....	39
16.ábra. CAMAG LIMNOMAT 5 mintaadagoló és CAMAG TLC SCANNER 3.....	39
17.ábra. Levélkivonat szénhidrát-tartalmának elválasztása HPTLC szilikagél rétegen	40
18.ábra. BIONISIS OPLC 50 vékonyréteg-kromatográf.....	41
19.ábra. Referencia elválasztás denzitogramja (ST3, 17. ábra)	42
20.ábra. Kislevelű hárs levél kivonat denzitogramja (K1, 17. ábra).....	42
21.ábra. Mikrohullámú kezelés hatása a szénhidrátok vékonyréteg elválasztási mintázatára	47

22.ábra. Extrahálószer mennyiség tesztelése	48
23.ábra. Cseppfolyós N ₂ szükségességének tesztelése	48
24.ábra. Mintatárolási idő tesztelése	48
25.ábra. Mikrohullámos kezelés szükségességének tesztelése	48
26.ábra. A 2012-es kislevelű hárs standardizált glükóz és fruktóz értékeinek regressziója és tapasztalati gyakoriságai.....	51
27.ábra. A központi szénhidrát anyagcsere modell (Nägele és munkatársai, 2010) glükóz és fruktóz koncentrációinak regressziói Col-0 és Inv4 <i>Arabidopsis thaliana</i> genetikai változatok esetén	54
28.ábra. Kislevelű hárs glükóz-fruktóz állapotfüggő korrelációi.....	58
29.ábra. Kislevelű hárs glükóz-fruktóz súlyponti korrelációi	58
30.ábra. A tapasztalati szóráshányados és az állapotfüggő regresszió meredekségének korrelációja (kislevelű hárs 2012)	59
31.ábra. Fényintenzitás (SR2) reciprokának és a glükóz/fényintenzitás hányadosnak a regressziói.....	63
32.ábra. Fényintenzitás (SR2) reciprokának és a fruktóz/fényintenzitás hányadosnak a regressziói.....	63
33.ábra. A központi szénhidrát anyagcsere modell (Nägele és munkatársai, 2010) transzformációs együtthatóinak regressziói Col-0 és Inv4 <i>Arabidopsis thaliana</i> genetikai változatok esetén.....	64
34. ábra. A glükóz és fruktóz szórásának hányada és a glükóz és fruktóz „a” paramétereinek hányada által becsült meredekségek összevetése	67
35.ábra. Vegetációs időszakokként és faegyedek szerinti glükóz és b_G rendszerparaméterek átlagainak regressziója.....	69
36.ábra. Vegetációs időszakokként és faegyedek szerinti fruktóz és b_F rendszerparaméterek átlagainak regressziója	69
37.ábra. A 2012-ben mért kislevelű hárs adatok főkomponens analízisének „Score Plot”-ja az első és a második főkomponens tükrében	79
38.ábra. A 2012-ben mért kislevelű hárs adatok főkomponens analízisének „loading plot”-ja az első és a második főkomponens tükrében	80
39.ábra. A 2012 –es kislevelű hárs adatainak főkomponens analízisének „hegyomlás” ábrája	81
40.ábra. A 2012-ben mért kislevelű hárs adatok főkomponens analízisének „score plot”-ja az harmadik és a negyedik főkomponens tükrében	82

41.ábra. A 2012-ben mért kislevelű hárs adatok főkomponens analízisének „loading plot”-ja a harmadik és a negyedik főkomponens tükrében	83
42.ábra. Az általunk mért négy növényfaj összesített adatainak főkomponens analíziséhez tartozó „score plot” az első és a második főkomponens tükrében	85
43.ábra. Az általunk mért négy növényfaj összesített adatainak főkomponens analízisének „loading plot”-ja a harmadik és a negyedik főkomponens tükrében	86
44.ábra. Az összesített adatokra elvégzett főkomponens elemzés „hegyomlás” ábrája	86

Táblázatjegyzék

<i>I. Táblázat.</i> Extrahálószer mennyiség tesztelése – F-próba, t-próba.....	44
<i>II. Táblázat.</i> Cseppfolyós N ₂ szükségességének tesztelése – F-próba, t-próba.....	45
<i>III. Táblázat.</i> Mintatárolási idő tesztelése – F próba, t próba.....	45
<i>IV. Táblázat.</i> Mikrohullámos kezelés (1 min, 1000 W) tesztelése – F próba, t próba.....	46
<i>V. Táblázat.</i> A 2012-es kislevelű hárs glükóz –fruktóz értékeinek szórás vizsgálata.....	52
<i>VI. Táblázat.</i> A központi szénhidrát anyagcsere modell intenzitásfüggő glükóz és fruktóz koncentrációi (<i>Arabidopsis thaliana</i> : Col-0, Inv4)	53
<i>VII. Táblázat.</i> Nägele modell glükóz-fruktóz állapotfüggő regresszióinak kovariancia analízise. (A kovariancia elemzés StatsDirect jegyzőkönyve)	55
<i>VIII. Táblázat.</i> Kislevelű hárs 2012-es glükóz-fruktóz tartalmainak primer adatai és a regressziók R ² értékei	57
<i>IX. Táblázat.</i> Tapasztalati szórások, hányadosaik és az állapotfüggő regressziók meredekségei	59
<i>X. Táblázat.</i> A glükóz-fruktóz regressziós egyenesek kovariancia analízisének szignifikancia szintjei 2012-es kislevelű hárs esetében	60
<i>XI. Táblázat.</i> Kislevelű hárs (2012) fényintenzitási, glükóz és fruktóz adatok	62
<i>XII. Táblázat.</i> Az <i>glükóz/SR2 versus 1/SR2</i> regressziós egyenesek kovariancia analízisének szignifikancia szintjei 2012-es kislevelű hárs esetében	65
<i>XIII. Táblázat.</i> Az <i>fruktóz/SR2 versus 1/SR2</i> regressziós egyenesek kovariancia analízisének szignifikancia szintjei 2012-es kislevelű hárs esetében	65
<i>XIV. Táblázat.</i> A 2012-es kislevelű hárs fruktóz és glükóz szórás hányadosa valamint a fruktózhoz és glükózhoz tartozó „a” paraméter hányadosa által becsült meredekségek és hányadosuk	67
<i>XV. Táblázat.</i> Vegetációs időszakokként és faegyedek szerinti glükóz és fruktóz átlagok ill. bG és bF rendszerparaméterek átlagai.....	68
<i>XVI. Táblázat.</i> 2012-es kislevelű hárs glükóz tartalmainak transzformációs paraméterei és a hozzájuk tartozó környezeti paraméterek	72
<i>XVII. Táblázat.</i> Korrelációs mátrix a 2012-es kislevelű hárs glükóz és fruktóz tartalmainak transzformációs paraméterei és a hozzájuk tartozó környezeti paraméterekre	73
<i>XVIII. Táblázat.</i> Pearson és Spearman <i>rho</i> féle korrelációs tényezők összehasonlítás a 2012-ben mért kislevelű hárs adatokra.....	75
<i>XIX. Táblázat.</i> A 2010-es bükk és tölgy, a 2011 és 2012-es ezüsthárs és kislevelű hárs összesített adatainak korrelációs mátrixa	77