

Možnosti ovplyvnenia zloženia škrobu in vivo

DANIELA MIKULÍKOVÁ - JÁN KRAIC

SÚHRN. Fyzikálno-chemické vlastnosti škrobu závisia od jeho zloženia. Väčšina škrobov obsahuje 20–30 % amyulózy a 70–80 % amylopektínu. Existujú však genotypy rastlín, ktoré obsahujú výrazne zvýšený podiel amylopektínu alebo amyulózy. Zloženie škrobu ovplyvňuje aktivita syntetázy škrobu viazanej na granuly (GBSS I) a vetviaceho enzýmu SBE IIb. Mutáciou génov, ktoré kódujú ich syntézu, možno ovplyvniť v škrobe vzájomný pomer amyulózy a amylopektínu, tým aj jeho vlastnosti a použiteľnosť.

KLÚČOVÉ SLOVÁ: škrob; amylóza; amylopektín; rezistentný škrob

Škrob je najvýznamnejším rastlinným polysacharidom a zároveň dôležitým sacharidom v humánnej výžive. Nachádza sa v semenách a hlúčoch rastlín (obilniny, pseudoobilniny, strukoviny, zemiaky a ďalšie plodiny) ako zásobná látka pre získavanie chemickej energie. Syntetizuje sa v endosperme semien (vo forme zásobného škrobu) alebo v chloroplastoch počas fotosyntézy (vo forme prechodného škrobu). Je zložený z dvoch D-glukózových homopolymérov - amyulózy a amylopektínu. V jednotlivých rastlinných druhoch, a v ich genotypoch, sú tieto zložky škrobu zastúpené v rôznom pomere. Väčšina škrobov obsahuje 20-30% amyulózy a 70-80% amylopektínu [1]. Molekuly amyulózy a amylopektínu vytvárajú väčšie celky so zložitou štruktúrou a nadobúdajú formu škrobových zŕn. Tieto sa v jednotlivých rastlinných druhoch líšia veľkosťou a tvarom.

Amylóza je zložená z dlhých nerozvetvených reťazcov, v ktorých sú α -D-glukopyranózové jednotky pospájané α -1,4-glukozidovými väzbami. Takéto spojenie medzi axiálne uloženým poloacetálovým hydroxylom jednej glukózovej jednotky a ekvatoriálnym hydroxylom na C4 druhej jednotky spôsobuje to, že reťazce amyulózy nie sú rovné, ale sú zvinuté do závitnice, v ktorej na jeden závit pripadá 6 glukózových jednotiek [2]. Reťazce nie sú rovnako dlhé. Priemerne obsahujú 200–300 jednotiek, rozmedzie je však 25–1000 jednotiek.

RNDr. Daniela MIKULÍKOVÁ, CSc., RNDr. Ján KRAIC, PhD., Divízia aplikovanej genetiky a šľachtenia, Výskumný ústav rastlinnej výroby, Bratislavská cesta 122, 921 68 Piešťany.
Korešpondujúci autor: RNDr. Daniela MIKULÍKOVÁ, CSc., e-mail: mikulikova@vurv.sk

Amylopektín je tiež zložený z reťazcov glukopyranózových jednotiek spojených α -1,4-glukozidovými väzbami, ktorých je asi 95 %. Sú však kratšie ako reťazce amylózy. Priemerne obsahujú 25–30 glukózových jednotiek. Sú vetvené tak, že nad každou asi 10. až 12. jednotkou je α -1,6-väzbou (tých je asi 5 %) pripojený ďalší reťazec. V jednej molekule je približne 100 takýchto väzieb. Rozvetvená molekula amylopektínu je väčšia než molekula amylózy. Obsahuje okolo 3000 glukózových jednotiek.

V biosyntéze škrobu sa identifikovalo 13 rôznych enzýmov. Tri z nich možno považovať za kľúčové: ADP-glukózo-pyrofosforylázu (AGP), syntetázu škrobu (SS) a vetviaci enzým (SBE).

AGP (E.C.2.7.7.27) je zodpovedná za vznik ADP-glukózy, ktorá je monomérom pre syntézu polymérneho škrobu. SS (E.C.2.4.1.21) zabezpečuje predlžovanie reťazca a SBE (E.C.2.4.1.18) sa podieľa na vetvení reťazcov do klastrovej štruktúry [3]. Všetky tri enzýmy sa nachádzajú vo viacerých izoformách a majú rôznu enzýmovú aktivitu a fyzikálno-chemické a imunologické vlastnosti. Sú kódované rozdielnymi génmi a líšia sa primárnou štruktúrou, molekulovou hmotnosťou, hodnotou Michaelisovej konštanty K_m , citlivosťou k aktivátorom a inhibítorom, teplotným optimom a podobne. Objasnila sa aj špecifická úloha jednotlivých izoenzýmov a faktory, ktoré regulujú ich aktivitu [4, 5]. Gény, ktoré kódujú ich syntézu, možno dnes už klonovať a introducovať do iných genotypov. Syntézu škrobu možno ovplyvniť aj mutáciou na rôznych lokusoch.

In vivo prebieha syntéza amylózy i amylopektínu simultánne. V zastúpení ich podielu v škrobe majú rozhodujúcu úlohu špecifické izoenzýmy: syntetáza škrobu viazaná na granuly I (GBSS I) a vetviaci enzým SBE IIb. Na granuly viazaná syntetáza škrobu je v obilninách kódovaná *WAXY* lokusom, v zemiaku *AMF* a v hrachu *LAM* lokusmi. Vhodnou mutáciou, ktorá spôsobí stratu tejto izoformy, možno v škrobe znížiť prípadne celkom eliminovať amylózu [6]. Škroby týchto waxy mutantov obsahujú iba amylopektín. Mutácie na lokuse *AMYLOSE-EXTENDER (AE)* v obilninách alebo na *RUGOSUS (R)* lokuse hrachu spôsobujú stratu izoenzýmu SBE IIb, ktorý prednostne vetví amylopektín [7, 8]. Dôsledkom oboch mutácií je zvýšený podiel amylózy v škrobe.

Podiel amylózy a amylopektínu

Škrob má uplatnenie vo výrobe potravín i v technickej praxi (výroba papiera, lepidiel a kozmetiky, impregnácia textilu a podobne). Jeho fyzikálno-chemické vlastnosti sú dané pomerom amylózy k amylopektínu. Vzťahy

medzi zložením škrobu a jeho funkčnými vlastnosťami sú najviac preskúmané a využívané v pekárstve, sladovníctve, pri výrobe cestovín a v humánnej výžive ako zdraviu prospešná zložka potravy. Napriek tomu, že vo väčšine škrobov je pomer amylózy k amylopektínu približne 1 : 3, existujú aj voskové škroby, ktoré amylózu vôbec neobsahujú alebo sa v nich nachádza iba v minimálnom množstve. Tieto škroby obsahujú iba amylopektín. Opačným extrémom sú odrody obilnín alebo strukovín s oveľa vyšším obsahom amylózy, než majú bežné odrody.

Pšenica

Zloženie škrobu v múke má veľký význam pre kvalitu potravinárskych výrobkov, najmä pre ich textúru. Pre správnu textúru cestovín je potrebná vysoká viskozita a číslo poklesu [9, 10], vysoká napúčavosť škrobu [11] a nízka teplota želatinizácie [12]. Podiel amylózy v múke negatívne koreluje s viskozitou cestu stanovenou amylografom i s chuťovou kvalitou cestovín [13]. Senzorickým testovaním sa potvrdilo, že pridanie múky s vysokým obsahom amylopektínu (voskové pšenice) zlepšilo textúru cestovín [14]. V zhode s týmito pozorovaniami RODRÍGUEZ-QUIJNO a kol. [15] odporúčali na výrobu kvalitných cestovín používať múku z hexaploidných odrôd pšenice s nízkym obsahom amylózy.

BAIK a LEE [16] sledovali vplyv obsahu amylózy na textúru cestovín. Porovnávali škrob z voskovej pšenice a štandardnej pšenice. Prídavok škrobu z voskovej pšenice zvýšil viskozitu škrobu z 210 na 640 Brabenderových jednotiek a amylografický teplotný pík sa znížil z 95,5 °C na 70 °C. Retenčná kapacita vody bola v škrobe z voskovej pšenice približne 80 % (škrob normálnej pšenice mal 55–62 %). Ak sa v zmesnej múke zvýšil podiel škrobu z voskovej pšenice, zvýšila sa súdržnosť, znížila sa pevnosť, ale pružnosť sa nezmenila. Obsah amylózy 11–20 % pozitívne koreloval s pevnosťou a negatívne s viskozitou, súdržnosťou a s číslom poklesu. Farinografické údaje z voskovej múky a z múky s vysokým obsahom amylózy preukázali oproti normálnej vyššiu väznosť vody a horšiu kvalitu múky. Chleby z nich boli menej kvalitné. Múka s vyšším podielom amylózy mala viac proteínov a lipidov. Cesto z nej bolo ťažké a viac viskózne, upečené bochníky mali podstatne menší objem. Škrob v tomto ceste želatinizuje pri nižšej teplote. Amylografické údaje ukázali, že voskový škrob želatinizuje rýchlejšie a má vyššiu viskozitu ako normálny škrob. Cesto bolo menej pevné i stabilné v porovnaní s cestom z bežnej múky. Upečené bochníky ostali však dlhšie mäkké. Zmenou pomeru amylózy a amylopektínu v škrobe možno meniť aj textúru cesta. Amylopektín zväčšuje objem produktu a jeho krehkosť. Amylóza podporuje zachovanie tvaru a pevnosti cesta a chrumkavosť produktu.

Jačmeň

Pomer amylózy a amylopektínu je aj významným ukazovateľom sladovníckej kvality jačmeňa [17]. Línie jačmeňa s vysokým podielom amylózy majú podstatne zníženú aktivitu β -amylázy, ktorá je jedným z ukazovateľov sladovníckej kvality [18]. Škroby s vysokým obsahom amylózy môžu znižovať obsah extraktu v slade tým, že pri vyššej želatinizačnej teplote a vyššom obsahu amylózy vzniká stabilný, nerozpustný komplex s lipidmi, ktorý sa nemení počas procesu sladovania a znižuje množstvo škrobu prispievajúce k množstvu extraktu [17]. Prítomnosť *amol* génu, ktorý spôsobuje zvýšený podiel amylózy v škrobe, má nepriaznivý vplyv na sladovnícku kvalitu jačmeňa. Nachádza sa na chromozóme 5 (1H) a takýto jačmeň má zvýšený obsah dusíka v zrne, zníženú aktivitu β -amylázy a zvýšený príjem vody v namáčacej fáze sladovania [19, 20].

Odrody obilnín so zvýšeným obsahom amylózy majú význam najmä v humánnej výžive. Sú totiž schopné tvoriť tzv. rezistentný škrob, ktorý sa zaraďuje medzi zdraviu prospešné zložky potravy človeka. Škroby s vysokým podielom amylopektínu sú vhodné na výrobu cestovín, chleba, piva a mrazených potravínových výrobkov a na výrobu papiera a adhezív.

Rezistentný škrob

Rezistentný škrob (RS) je jedným z faktorov, ktoré zvyšujú funkčnú hodnotu potravín. Kvôli jeho priaznivým účinkom na fyziológiu trávenia sa zaraďuje medzi potravinovú vlákninu [21]. V súčasnosti sú známe 4 typy rezistentného škrobu:

- RS₁ je fyzicky nedostupný pre degradáciu amylolytickými enzýmami tráviaceho traktu (nachádza sa napr. v hrubo pomletých semenách obilnín, strukovín).
- RS₂ má takú primárnu štruktúru a konformáciu, ktorá spôsobuje jeho prirodzenú odolnosť voči degradácii. Má vysokú teplotu želatinizácie (napr. škrob v banánoch alebo surových zemiakoch).
- RS₃ má najväčší význam, je termostabilný, retrogradovaný alebo kryštalický škrob. Vzniká pri varení, pečení alebo mrazení.
- RS₄ je chemicky modifikovaný škrob (esterifikáciou alebo priečnymi väzbami).

Rezistentný škrob sa prvýkrát komerčne vyrobil v roku 1993 v Austrálii z hybridu kukurice, ktorý obsahoval viac než 80 % amylózy. Neskôr sa

v USA patentoval technologický postup na jeho výrobu. V ostatnom čase celý rad popredných firiem ponúka funkčné potraviny na báze rezistentného škrobu (Cerestar, Avebe, American Maize, OJI starch). Rezistentný škrob možno pridávať do múky pri pečení chlebov a iných pekárenských výrobkov, cestovín, nutričných tyčiniek, raňajkových cereálií, nápojov, jogurtov, instantných polievok, omáčok a ďalších potravín.

Pojem rezistentný škrob zaviedli ENGLYST a kol. [22]. Definujú ho ako škrob a jeho degradačné produkty, ktoré nie je zdravý človek schopný absorbovať v tenkom čreve. Rezistentnú časť škrobu tvoria lineárne molekuly amylozy, pretože majú schopnosť po tepelnom spracovaní retrogradovať do ťažko rozpustných útvarov [23, 24]. RS zvyšuje nutričnú hodnotu potravín a má veľký význam pre zdravie človeka. Je vysoko odolný voči účinkom tráviacich enzýmov a v čreve tvorí bariéru, ktorá má ochrannú funkciu. Črevná sliznica sa u človeka obnovuje každých 5–7 dní a je významnou súčasťou imunitného systému. Tieto procesy sú metabolicky i energeticky náročné. Pri fermentácii škrobu vznikajú metabolity, ktoré sú potrebné na normálnu fyziologickú funkciu čreva. Vzniká pri nej veľa butyrátu, ktorý je pre kolonocyty významným zdrojom energie [25] a zároveň podporuje proliferáciu buniek v čreve. Butyrát je vhodným substrátom pre fermentáciu črevnou mikroflórou, najmä pre *Fusobacterium* spp. a *Clostridium* spp. [26]. Rezistentný škrob pomáha predchádzať zápalu čreva, dokonca sa opisuje jeho protektívny účinok pre vznik kolorektálneho karcinómu [26, 27]. Potraviny bohaté na RS majú nízky glykemický index (GI), t. j. štiepia sa pomaly a sú dlhodobou zásobou energie. Preto sú vhodnými potravinami aj pre diabetikov. Majú schopnosť v krvi udržiavať v medziach normy hladinu glukózy [28], inzulínu [29], cholesterolu a triglyceridov [30]. Dlhodobé podávanie diéty s nízkym GI zdravým osobám má protektívny účinok pre vznik diabetes mellitus II. typu (nezávislý od inzulínu) a pre vznik kardiovaskulárnych chorôb [31].

Ovplyvnenie podielu amylozy a amylopektínu v škrobe

Fyzikálno-chemické vlastnosti a štruktúra škrobových zŕn závisia od jeho zloženia. Prejavujú sa najmä v rozdielnej stráviteľnosti, rozpustnosti, napučíavaní, želatinizácii a v retrogradácii. Snahou výskumu je hľadať možnosti ako ovplyvniť zastúpenie amylozy a amylopektínu v škrobe.

In vivo sa amyloza i amylopektín syntetizujú simultánne. Na ich syntéze sa však podieľajú rozdielne izoenzymy. Aktivitu izoenzýmov, ktoré syntetizujú amylozu, možno celkom potlačiť bez zmeny celkového množstva škrobu.

Avšak aj nepatrné potlačenie syntézy amylopektínu má za následok zníženie množstva celkového škrobu [32]. Vzťahy medzi zložením škrobu, enzýmov a génov, ktoré ich syntézu kódujú, sa podrobne preštudovali najmä v divom type hrachu a v jeho mutantoch [33, 34]. Gény, ktoré ovplyvňujú zloženie škrobu, sa v hrachu nachádzajú na dvoch lokusoch: *R* a *Rb*. Gén *R* kóduje vetviaci enzým SBE IIb a gén *Rb* kóduje AGP [32, 35]. Mutácia génu na *R* lokuse znížila obsah celkového škrobu z 55 % na 35 %. Podiel amylózy v tomto škrobe sa však zvýšil z 35 % na 65 %. Mutácia ovplyvnila aj tvar škrobových granúl: z jednoduchého oválneho tvaru sa zmenili na zvráskavené. Mutácia génu na *Rb* lokuse tiež spôsobila pokles obsahu celkového škrobu, znížil sa však aj podiel amylózy na 20 %. Tvar škrobových granúl ostal nezmenený. Po mutácii génov na oboch lokusoch kleslo množstvo celkového škrobu na 25 %, podiel amylózy sa zvýšil na 50 % a škrobové granuly boli zvráskavené [32]. BOGRACHEVA a kol. [33] sledovali vplyv týchto mutácií na parametre kryštalickej štruktúry škrobových granúl. Mutácia génu na *R* lokuse hrachu (eliminovaná aktivita SBE IIb) spôsobila významný nárast podielu amorfnej fázy a B polymorfného škrobu i zmenu kryštalickej štruktúry. Mutácia génu na *Rb* lokuse (eliminovaná aktivita AGP) však neovplyvnila štruktúru amylopektínu ani podiel B polymorfného škrobu. Po mutácii na oboch lokusoch mal škrob prechodové vlastnosti.

ŠKRABANJA a kol. [34] študovali vznik rezistentného škrobu a rýchlosť jeho hydrolýzy v divom type hrachu *RRRbRb* (33 % amylózy) a v jeho dvoch mutantoch: *RRrbrb* (23 % amylózy) a *rrRbRb* (65 % amylózy) po hydrotermálnom opracovaní v parnom sterilizátore. Najnižší index hydrolýzy a zároveň najviac rezistentného škrobu mal mutant *rrRbRb* s najvyšším obsahom amylózy.

V kukurici je zaujímavý *AE* mutant so špecifickou stratou aktivity vetviaceho izoenzýmu SBE IIb. Mutant má zvýšený obsah amylózy na 70 % [36]. KIM a kol. [37] klonovali a charakterizovali gén *AE*. Popísali jeho štruktúru a lokalizáciu na dlhom ramene chromozómu 5. Zatiaľ sú v kukurici známe tri gény zodpovedné za obsah amylózy [38]. V jačmeni sú zmapované dva gény zodpovedné za zloženie škrobu [39]. Na chromozóme 5 (1H) sa nachádza *amol* gén zodpovedný za vysoký podiel amylózy a na chromozóme 1 (7H) *waxy* gén zodpovedný za vysoký podiel amylopektínu. Známy je mutant Glacier AC38 s recesívnym *amol* génom. Tento mutant má obsah amylózy vyšší ako 45 %, má nízku hmotnosť zrna a vysoký obsah lyzínu.

Rozsiahle poznatky o úlohe kľúčových enzýmov a o génoch, ktoré kódujú ich syntézu, umožňujú šľachtením alebo pomocou biotechnológií cielene získať škrob s požadovaným zastúpením amylózy a amylopektínu podľa účelu, na ktorý je určený.

Podakovanie

Vypracovanie tejto štúdie bolo umožnené v rámci štátnej úlohy výskumu a vývoja SP 27/028OE02/028OE02 „Kvalita, bezpečnosť a funkčnosť primárnych potravinových zdrojov“.

Literatúra

1. PREIS, J.: Biology and molecular biology of starch synthesis and its regulation. In: MORTON, I. D.: Oxford Survey of Plant Molecular and Cellular Biology. Vol. 7. Oxford : Oxford University Press, 1991, s. 59-114.
2. JAMES, M. G. - DENYER, K. - MYERS, A. M.: Starch synthesis in the cereal endosperm. *Current Opinion in Plant Biology*, 6, 2003, s. 215-222.
3. VISSER, R. G. F. - JACOBSEN, E.: Towards modifying plant for altered starch content and composition. *Trends in Biotechnology*, 11, 1993, s. 63-68.
4. SMITH, A. M.: The biosynthesis of starch granules. *Biomacromolecules*, 2, 2001, s. 335-341.
5. ASANO, T. - KUNIEDA, N. - OMURA, Z. - IBE, H. - KAWASAKI, T. - TAKANAO, M. - SATO, M. - FURUHASHI, H. - MUJIN, T. - TAKAIWA, F.: Rice SPK, a calmodulin-like domain protein kinase, is required for storage product accumulation during seed development: phosphorylation of sucrose synthase is a possible factor. *Plant Cell*, 14, 2002, s. 619-628.
6. SHURE, M. - WESSLER, S. - FEDEROFF, N.: Molecular identification and isolation of the *waxy* locus in maize. *Cell*, 35, 1983, s. 225-233.
7. STINARD, P. S. - ROBERTSON, D. S. - SCHNABLE, P. S.: Genetic isolation, cloning and analysis of mutator-induced dominant antimorph of the maize *amylose-extender 1* locus. *Plant Cell*, 5, 1993, s. 1556-1566.
8. BURTON, R. A. - BEWLEY, J. D. - SMITH, A. M. - BHATTACHARYYA, M. K. - TATGE, H. - RING, S. - BULL, V. - HAMILTON, W. D. O. - MARTIN, C.: Starch branching enzymes belonging to distinct enzyme families are differentially expressed during pea embryo development. *Plant Journal*, 7, 1995, s. 3-15.
9. KONIK, C. M. - MISKELLY, D. M. - GRAS, P. W.: Contribution of starch and non-starch parameters to the eating quality of Japanese white salted noodles. *Journal of Science in Food Agriculture*, 58, 1992, s. 403-406.
10. BAIK, B. K. - CZUCHAJOWSKA, Z. - POMERANZ, Y.: Role and contribution of starch and protein contents and quality to texture profile analysis of oriental noodles. *Cereal Chemistry*, 71, 1994, s. 315-320.
11. CROSBIE, G. B.: The relationship between swelling properties, paste viscosity and boiled noodle quality in wheat flours. *Journal of Cereal Science*, 13, 1991, s. 145-150.
12. OH, N. H. - SEIB, P. A. - WARD, A. B. - DEYOE, C. W.: Noodles: influence of flour protein, extraction rate, particle size and starch damage on the quality characteristics of dry noodles. *Cereal Chemistry*, 62, 1985, s. 441-446.
13. ODA, M. - YASUDA, Y. - OKAZAKI, S. - YAMAGUCHI, Y. - YOKOYAMA, Y.: A method of flour quality assessment for Japanese noodles. *Cereal Chemistry*, 57, 1980, s. 253-254.
14. TOYOKAWA, H. - RUBENTHALER, G. L. - POWERS, J. R. - SCHANUS, E. G.: Japanese noodle qualities: starch components. *Cereal Chemistry*, 66, 1989, s. 387-391.
15. RODRÍGUEZ-QUIJNO, M. - LUKAS, R. - CARRILLO, J. M.: Waxy proteins and amylose content in tetraploid wheats *Triticum dicoccum* Schulb, *Triticum durum* L. and *Triticum polonicum* L. *Euphytica*, 134, 2003, s. 97-101.

16. BAIK, B. K. - LEE, M. R.: Effect of starch amylose content of wheat on textural properties of white salted noodles. *Cereal Chemistry*, 80, 2003, s. 304-309.
17. SWANSTON, J. S. - ELLIS, R. P. - STARK, J. R.: Effect on grain and malting quality of genes altering barley starch composition. *Journal of Cereal Science*, 22, 1995, s. 265-273.
18. SWANSTON, J. S.: Deleterious associations with quality, in high amylose inbred lines, are not readily broken. *Barley Genetics Newsletter*, 22, 1993, s. 66-68.
19. SWANSTON, J. S.: Associations of barley grain quality characters with the *Wsp3* and *amol* loci. *Barley Genetics Newsletter*, 24, 1992, s. 84-85.
20. SWANSTON, J. S. - TAYLOR, K.: The effect of different steeping regimes on water uptake, germination rate, milling energy and hot water extract. *Journal of the Institute of Brewing*, 96, 1990, s. 3-6.
21. ANISON, G. - TOPPING, D. L.: Nutritional role of resistant starch: chemical structure vs physiological function. *Annual Review of Nutrition*, 14, 1994, s. 297-320.
22. ENGLYST, H. N. - KINGMAN, J. H. - CUMMINGS, J. H.: Classification and measurement of nutritionally important starch fractions. *European Journal of Clinical Nutrition*, 46, 1992, s. 33-50.
23. BJÖRCK, I. - ELIASSON, A. C. - DREWS, A. - GUDMUNSSON, M. - KARLSSON, R.: Some nutritional properties of starch and dietary fiber in barley genotypes containing different level of amylose. *Cereal Chemistry*, 67, 1990, s. 327-333.
24. GRANFELDT, Y. E. - DREWS, A. W. - BJÖRCK, I. M. E.: Starch bioavailability in arepas made from ordinary or high amylose corn: concentration and gastrointestinal fate of resistant starch in rats. *Journal of Nutrition*, 123, 1993, s. 1676-1684.
25. MORTENSEN, P. B. - CLAUSEN, M. R.: Short-chain fatty acids in the human colon: relation to gastrointestinal health and disease. *Scandinavian Journal of Gastroenterology*, 31, 1996, s. 132-148.
26. HILL, M. J.: Bacterial fermentation of complex carbohydrate in the human colon. *European Journal of Cancer Preview*, 4, 1995, s. 353-358.
27. HYLLA, S. - GOSTNER, A. - DUSEL, G. - ANGER, H. - BARTRAM, H. P. - CHRISTL, S. U. - KASPER, H. - SCHEPPACH, W.: Effects of resistant starch on the colon in healthy volunteers: possible implications for cancer prevention. *American Journal of Clinical Nutrition*, 67, 1998, s. 136-142.
28. WILLET, W. - MANSON, J. - LIU, S.: Glycemic index, glycemic load and risk of type 2 diabetes. *American Journal of Clinical Nutrition*, 76, 2002, s. 274-280.
29. PEREIRA, M. A. - JACOBS, D. R. - PINS, J. J. - RAATZ, S. K. - GROSS, M. D. - SLAVIN, J. L. - SEAQUIST, E. R.: Effect of whole grains on insulin sensitivity in overweight hyperinsulinemic adults. *American Journal of Clinical Nutrition*, 75, 2002, s. 848-855.
30. LIU, S. - MANSON, J. E. - STAMPFER, M. J. - HOLMES, M. D. - HU, F. B. - HANKINSON, S. E. - WILLETT, W. C.: Dietary glycemic load assessed by foodfrequency questionnaire in relation to plasma high-density lipoprotein cholesterol and fasting plasma triacylglycerols. *American Journal of Clinical Nutrition*, 73, 2001, s. 560-566.
31. BEHAL, K. M. - HOWE, J. C.: Effect of long-term consumption of amylose vs amylopectin starch on metabolic variables in human subjects. *American Journal of Clinical Nutrition*, 61, 1995, s. 334-340.
32. WANG, T. L. - HEDLEY, C. L.: Genetic and developmental analysis of the seed. In: CASEY, R. - DAVIES, D. R.: *Peas: genetics, molecular biology and biotechnology*. Wallingford : CAB International Press, 1993, s. 217-236.
33. BOGRACHEVA, T. Y. - DAVYDOVA, N. I. - GENIN, Y. - HEDLEY, C. L.: Mutant genes at the *r* and *rb* loci affect the structure and physico-chemical properties of pea seed starches. *Journal of Experimental Botany*, 46, 1995, s. 1905-1913.

34. ŠKRABANJA, V. - LILJEBERG, H. G. M. - HEDLEY, C. L. - KREFT, I. - BJÖRCK, I. M. E.: Influence of genotype and processing on the in vitro rate of starch hydrolysis and resistant starch formation in peas. *Journal of Agricultural and Food Chemistry*, 47, 1999, s. 2033-2039.
35. SMITH, A. M. - BETTEY, M. - BEDFORD, I. D.: Evidence that the *rb* locus alters the starch content to developing pea embryos through an effect on ADP-glucose pyrophosphorylase. *Plant Physiology*, 89, 1989, s. 1279-1284.
36. SCANLON, M. J. - STINARD, P. S. - JAMES, M. G. - MYERS, A. M. - ROBERTSON, D. S.: Genetic analysis of 63 mutations affecting maize kernel development isolated from Mutator stocks. *Genetics*, 136, 1994, s. 281-294.
37. KIM, K. N. - FISHER, D. K. - GAO, M. - GUILTINAN, M. J.: Molecular cloning and characterization of the *Amylose-extender* gene encoding starch branching enzyme IIb in maize. *Plant Molecular Biology*, 38, 1998, s. 945-956.
38. NAKAMURA, T. - YAMAMORI, M. - HIRANO, H. - HIDAKA, S.: The waxy protein of maize, rice and barley. *Phytochemistry*, 33, 1993, s. 749-753.
39. SCHONDELMAIER, J. A. - JACOBI, G. - FISCHBECK, G. - JAHOR, A.: Genetic studies on the mode of inheritance and localization of the *amol* (high amylose) gene in barley. *Plant Breeding*, 109, 1992, s. 274-290.

Do redakcie došlo 18.10.2004.

Variation and changes of starch composition in vivo

MIKULÍKOVÁ, D. - KRAIC, J.: *Bull. potrav. Výsk.*, 43, 2004, p. 157-165.

SUMMARY. Physico-chemical properties of starch depend upon its composition. Most of the starches are composed of 20–30 % of amylose and 70–80 % of amylopectin. However, some plant genotypes contain significantly increased amounts of amylopectin or amylose. Some plant genotypes possess waxy starch, i. e. they have only amylopectin. On the contrary other ones possess increased content of amylose. Starch composition is basically affected by two enzymes of its biosynthesis: granule-bound starch synthase (GBSS I) and starch branching enzyme SBE IIb. Modifications and mutations at the loci responsible for starch components synthesis relate to altered ratio amylase : amylopectin, properties of total starch and assign its different utilization.

KEYWORDS: starch; amylose; amylopectin; resistant starch