

Česká zemědělská univerzita v Praze

Fakulta agrobiologie, potravinových a přírodních zdrojů

Katedra genetiky a šlechtění (FAPPZ)



**Dědičné a nedědičné faktory ovlivňující obsah škrobu
v hlízách bramboru**

Bakalářská práce

Autor práce: Lucie Malá

Vedoucí práce: Ing. Vladimíra Sedláková, Ph.D.

© 2016 ČZU v Praze

Čestné prohlášení

Prohlašuji, že svou bakalářskou práci "Dědičné a nedědičné faktory ovlivňující obsah škrobu v hlízách bramboru" jsem vypracovala samostatně pod vedením vedoucího bakalářské práce a s použitím odborné literatury a dalších informačních zdrojů, které jsou citovány v práci a uvedeny v seznamu literatury na konci práce. Jako autorka uvedené bakalářské práce dále prohlašuji, že jsem v souvislosti s jejím vytvořením neporušila autorská práva třetích osob.

V Praze dne 15. 04. 2016

Poděkování

Ráda bych touto cestou poděkovala paní Ing. Vladimíře Sedlákové především za trpělivost, ale také za poskytnutí výborných materiálů, které mi velmi pomohly k psaní této bakalářské práce. Děkuji také za pečlivou kontrolu v průběhu psaní bakalářské práce, která mě vždy navedla tím správným směrem.

Dědičně a nedědičné faktory ovlivňující obsah škrobu v hlízách bramboru

Souhrn

Tato literární rešerše se týká škrobu přítomného v hlízách bramboru a genetických i negenetických faktorů, které mají vliv na jeho obsah. Z počátku práce je pozornost věnována bramborám jako takovým, a to především jejich obecné charakteristice. Nutno zmínit také obsah látek v hlízách a jejich vliv na lidské zdraví. Dále je práce soustředěna na hlavní téma, a to škrob přítomný v hlízách bramboru. Škrob má značný význam pro celé národní hospodářství, v současné době se používá nejen ve škrobárenském průmyslu, ale má stále větší uplatnění i v ostatních průmyslových odvětvích, jako je například papírenský a textilní průmysl. Škrob je složen ze dvou důležitých polysacharidů, amylosy a amylopektinu, které jsou v práci podrobně popsány. Existují faktory, které mohou obsah škrobu v hlízách bramboru ovlivňovat, jedná se o faktory genetické i environmentální. Důležitá je biosyntéza škrobu, která je závislá hned na několika enzýmech, které spouštějí jeho metabolickou dráhu. Jedná se o pyrofosforylasu, syntázu škrobu (SS), enzymy větveného škrobu (SBEs) a enzymy nevětveného škrobu (DBEs). Důležitou roli zde hraje syntáza škrobu, zejména její izoforma GBSS („granule bound starch synthase“), pomocí které je syntetizována amylosa. Amylopektin je syntetizován komplexem enzymů – SSI, SSII, SSIII, SSIV. Manipulací s jednotlivými geny cukerného metabolismu lze ovlivnit tvorbu a složení škrobu v jakékoliv odrůdě bramboru. Tato manipulace se nazývá transgenóze a jejím cílem je vznik nových genotypů bramboru. Lze produkovat škrob brambor s vysokým obsahem amylosy pomocí inhibice enzymů SBE A a SBE B. O škrob s vysokým obsahem amylosy je velký zájem ze strany průmyslu, jelikož takový škrob má jedinečné funkční vlastnosti. Nutno zmínit DNA markery, které v souvislosti se šlechtěním brambor nabízí nové příležitosti pro selekci genotypů brambor. S DNA markery souvisí MAS analýza a s ní spojená metoda PCR – metoda polymerázové řetězové reakce. Důležitá je také metoda QTL. Environmentálními faktory, které ovlivňují obsah škrobu v bramborách, a které jsou v práci zmíněny, jsou – sucho, světlo, mraz. Nutno také podotknout, že i posklizňový stres má negativní vliv na obsah škrobu v hlízách bramboru. Environmentální stres velmi mění a ovlivňuje výnos škrobu.

Klíčová slova: brambor, škrob, amylosa, amylopektin, syntáza škrobu, DNA marker

Hereditary and non-hereditary factors affecting starch content in potato tubers

Summary

This literature review relates to the starch which is presented in potato tubers, and hereditary and non-hereditary factors that influence content of the starch. At the beginning of the work, the attention is paid to the potatoes itself, especially their general characteristics. It should also mention the content of substances in tubers and their impact on human health. Further, the work is focused on the main thema, especially starch present in potato tubers. Starch has considerable importance for the entire national economy, currently used not only in the starch industry, but it is more frequently used in other industries, for example paper or textile industry. Starch is composed from two important polysaccharides, amylose and amylopectin which are described in details. There are factors, that may influence starch content in potato tubers, like genetic and environmental factors. The simplest genetic factor that can influence the content of starch in potato tubers is crossing. The biosynthesis of starch is very important, which depends on several enzymes that initiate the metabolic pathway. It is pyrophosphorylase, starch synthase (SS), enzymes branched starch (SBEs) and enzymes unbranched starch (DBES). Starch synthase plays an important role here, in particular her isoform GBSS („granule bound starch synthase"), which synthesizes amylose. Amylopectin is synthesized by a complex of enzymes - SSI, SSII, SSIII, SSIV. The manipulation of single sugar genes metabolism can affect the formation and composition of starch in any variety of potatoes. This manipulation is called transgenesis and her goal is the creation of new potato genotypes. We can produce potato starch with high amylose by inhibiting enzymes SBE A and SBE B. A starch with a high amount of amylose is highly asked from the industry, because starch has unique functional properties. It should be mentioned DNA markers that has connection with the cultivation of potatoes and offers new opportunities for selecting potatoes genotypes. With DNA markers is linked MAS analysis and the associated method PCR - polymerase chain reaction method. Another important method is QTL method. The environmental factors which influence the starch content of potatoes, which are mentioned in this work, are - drought, light, cold. It should also be noted that even postharvest stress has a negative effect on starch content in potato tubers. Environmental stress affects and changes the yield of the starch.

Keywords: potato, starch, amylose, amylopectin, starch synthase, DNA marker

Obsah

1	Úvod	8
2	Cíl práce.....	9
3	Řešená problematika	10
3.1	Brambory	10
3.1.1	Obsah látek v hlízách bramboru	11
3.1.2	Brambory a lidské zdraví	13
3.1.3	Brambory a genetika	14
3.1.3.1	Genom bramboru	15
3.1.3.2	Křížení a kompatibilita bramboru	16
3.2	Škrob	17
3.2.1	Amylosa	19
3.2.1.1	Stanovení amylosy	20
3.2.2	Amylopektin	20
3.2.3	Trávení amylosy a amylopektinu.....	21
3.2.4	Škrobová zrna	21
3.2.5	Škrobnatost	22
3.2.5.1	Stanovení škrobnatosti (škrobové hodnoty) hlíz podle specifické váhy	26
3.2.6	Degradace škrobu	26
3.2.7	Rezistentní škrob (RS).....	26
3.2.8	Škrob obilovin vs. škrob bramboru.....	26
3.2.9	Bramborový škrob a jeho modifikace.....	27
3.2.10	Fosforylace bramborového škrobu	30
3.2.11	Analýza škrobu	30
3.2.12	Ekonomika výroby brambor pro výrobu škrobu.....	31
3.3	Genetická podstata obsahu škrobu v bramborách	32
3.3.1	Genové zdroje bramboru	32
3.3.2	Křížení a hybridizace	33
3.3.2.1	Somatická hybridizace	34
3.3.3	Biosyntéza škrobu a s ní spojené enzymy	34
3.3.3.1	Ovlivňování genů závěrečné fáze syntézy škrobu	36
3.3.3.2	Produkce škrobu brambor s vysokým obsahem amylosy pomocí inhibice enzymů SBE A a B	37
3.3.4	Genetické markery	38
3.3.4.1	Metoda QTL – Lokus kvantitativního znaku	40
3.3.5	GMO brambory pro výrobu škrobu	40

3.3.5.1	GM odrůda Amflora.....	41
3.4	Vliv negenetických faktorů na obsah škrobu v bramborách	42
3.4.1	Vliv sucha na obsah škrobu v bramborách	42
3.4.2	Vliv mrazivého počasí na obsah škrobu v bramborách	43
3.4.3	Vliv světla na obsah škrobu v bramborách.....	43
4	Diskuze.....	44
5	Závěr	46
6	Seznam literatury.....	47
7	Seznam příloh.....	57

1 Úvod

Dědičné a nedědičné faktory ovlivňující obsah škrobu v hlízách bramboru - jak už sám název vypovídá, v této bakalářské práci bude věnována pozornost bramborám a především v nich přítomnému škrobu. Podstatné zde však budou především faktory, které obsah škrobu v bramborách ovlivňují, zejména pak faktory dědičné.

Cílem této práce je představit obecné skutečnosti, co se týče brambor a škrobu. Jak již z osnovy práce vyplývá, bude se jednat především o charakteristiku brambor jako takových, dále pak o obsah látek v hlízách bramboru a o vliv brambor na lidské zdraví. Může se zdát, že se jedná o informace, které jsou pro většinu lidí zcela známé, nicméně pro běžného laika by tyto skutečnosti mohly obohatit jejich rozsah znalostí o bramborách a rozšířit jejich celkový pohled na bramboru jako takovou – zejména z hlediska obsahu látek a minerálů, které v sobě brambora ukrývá.

Neodmyslitelnou součástí brambor je škrob, který má v současné době obrovské využití v různých průmyslových odvětvích. Škrob se sám o sobě skládá ze dvou důležitých látek – amylosy a amylopektinu, u kterých v této práci budou představeny především jejich chemické i fyzikální vlastnosti, struktura a samozřejmě také jejich podíl ve škrobu bramborových hlíz.

Po obeznámení čtenářů s předchozími informacemi, bude pozornost věnována tomu nejdůležitějšímu, dědičným faktorům ovlivňujícím obsah škrobu v bramborách. Genetika je mocná věda a bude se v budoucnu jistě stále více rozvíjet. Důležitým dědičným faktorem je šlechtění, které, jak již bude později rozebráno v průběhu práce, poskytuje řadu nových zemědělských odrůd, zlepšení stávajících odrůd a spoustu jiných skutečností. V této práci bude největší pozornost věnována především šlechtění s využitím MAS analýzy. Dále bude u dědičných faktorů zmíněna selekce alel související s PCR metodou – metodou přímého průkazu nebo také polymerázovou řetězovou reakcí chcete-li.

Podnebí, obsah humusu v půdě a také typ orné půdy patří k faktorům nedědičným, které mají také vliv na obsah škrobu v bramborách. Humus a půda spolu značně souvisí, jelikož humus je nejúrodnější částí půdy.

Brambory mají rozmanité využití a velkou budoucnost nejen v ohledu genetickém.

2 Cíl práce

Cílem mé práce je shromáždit co možná nejvíce současných vědeckých poznatků, týkajících se dědičných a nedědičných faktorů ovlivňujících kvantitu a kvalitu škrobu v hlízách bramboru. V závislosti na zjištěných poznatcích bude sestavena souvislá literární rešerše, která čtenáře seznámí se současnou problematikou škrobu. Významná část práce se bude věnovat především faktorům dědičným, kde budou dopodrobna rozebrány aktuální trendy výzkumu této problematiky s využitím moderních molekulárních metod.

3 Řešená problematika

3.1 Brambory

Brambory, zlepšující plodina v osevních sledech, základní potravina, důležitá surovina pro potravinářský a škrobárenský průmysl, ale i nevšední květina našich polí (Vokál a kol., 2013). Brambor (*Solanum tuberosum* L.) je čtvrtou světově nejvýznamnější plodinou po pšenici (*Triticum*), kukuřici (*Zea*) a rýži (*Oryza*) (Singh a Kaur, 2009).

Pěstování a využití brambor se v České republice vyvíjí jako v zemi středoevropské, podobně jako v ostatních sousedních zemích a spotřeba brambor také následuje evropské trendy (Čepl a kol., 2013). V roce 2014 dosáhly plochy brambor v ČR podle „Definitivních údajů o sklizni zemědělských plodin za rok 2014“ zpracovaných ČSÚ, celkem 30 089 ha, z toho v zemědělském sektoru 23 993 ha a v sektoru domácností 6 096 ha (Žižka, 2015). Obecně platí, že brambory jsou pěstovány v horších půdních i klimatických podmínkách v prostředí Českomoravské vrchoviny v nadmořské výšce 400 - 600 m, kde převládají středně těžké půdy obsahující větší množství kamenů, průměrná roční teplota se pohybuje kolem 8 °C a množství srážek činí 721 mm. Přibližně desetina bramborářských oblastí se nachází v teplejších a plodnějších regionech – v rámci zavlažování na Polabí a na jižní Moravě s nadmořskou výškou nad 300 m (Čepl a kol., 2013).

Jak je obecně dobře známo, druhy bramboru patří do velmi rozšířeného rodu *Solanum*. Nicméně představují jen velmi malou část z tohoto celosvětového rodu, planě rostoucí brambory se vyskytují pouze v Severní a Jižní Americe (Bradshaw a Mackay, 1994).

Lilek brambor (*Solanum tuberosum* L.) je vytrvalá bylina patřící dále do třídy vyšších dvouděložných rostlin (*Rosopsida*), do čeledi lilkovité (*Solanaceae*) (Singh a Kaur, 2009; Slavík a kol., 2000). Vedle bramboru jsou do této čeledi zařazeny další hospodářsky významné plodiny jako rajče (*Solanum*), paprika (*Capsicum*), petúnie (*Petunia*) a tabák (*Nicotiana*). Mezi těmito plodinami je brambor jedinečný tvorbou hlíz, které vznikají za vhodných podmínek tloušťnutím podzemních stonků (stolonů) (Vokál a kol., 2013). Rostlina nese bílé až fialové květy se žlutými tyčinkami a některé odrůdy s malými zelenými plody mohou obsahovat až 300 semen (Singh a Kaur, 2009). Hlízy bramboru jsou globálně významným nutričním zdrojem, neboť obsahují škrob, bílkoviny, antioxidanty, vitamíny a minerální látky (Vokál a kol., 2013).

Anatomicky se hlíza bramboru skládá především ze tří částí. Slupky neboli peridermu, korové vrstvy a dřene. Korová vrstva a dřev se dále dělí na vnitřní a vnější část. Dále můžeme u hlízy rozlišovat korunku, pupek a očko. Korunka je vrchní část, pupek spodní část a očko je důležité z hlediska klíčení hlízy. Z hlediska výživy člověka zaujímají brambory funkci objemovou, což znamená, že zajišťují dostatečné množství stravy pro trávicí trakt. Dále také plní funkci sytící a ochrannou. Sytící proto, že hlíza bramboru obsahuje vhodný obsah řady energeticky hodnotných složek a ochrannou z důvodu přítomnosti vitaminů a dalších pozitivně působících látek na organismus (Vokál a kol., 2013).

Z hlediska klimatických podmínek, technologie pěstování a použití produkce se brambory v ČR pěstují:

- v ranobramborářské oblasti – teplejší oblast s časným nástupem jara (tradiční a vybrané části zemědělských výrobních oblastí kukuřičné – s označením K a řepařské – s označením Ř) – produkce je určena především pro zásobování trhu k okamžité spotřebě v letním období (červen až srpen).

- v ostatních oblastech – chladnější (zemědělské výrobní oblasti bramborářská – s označením B) i teplejší (část zemědělské výrobní oblasti řepařské) – produkce je určena pro přímý konzum v průběhu roku a pro zpracování na potravinářské výrobky a škrob (Čermák, 2012).

3.1.1 Obsah látek v hlízách bramboru

Morfologicky má hlíza bramboru oválný až kulatý tvar, bílou dužninu a světle hnědou slupku. Rozdíly ve velikosti, tvaru a barvě jsou časté v závislosti na genetice daného kultivaru (Singh a Kaur, 2009). Bramborové hlízy jsou významným zdrojem sacharidů, vitaminů, minerálů a dalších látek, které jsou významné pro lidské zdraví. Chemické složení hlíz je ovlivněno různými faktory, jakými jsou odrůda, pěstební podmínky, hnojení nebo obsah živin v půdě, podmínkách počasí a dalších (Dimante a kol., 2013).

Ve zdravých a vyzrálých hlízách je obsah sacharidů malý, ale z technologického hlediska je jejich obsah významný. Pohybuje se v rozpětí: sacharóza 0,1 – 0,4 %, glukóza 0,05 - 0,20 % a fruktóza 0,1 – 0,4 % v čerstvé hmotě. Vyšší obsah redukcujících cukrů (glukóza, fruktóza) v hlízách je vnímán negativně jak u brambor určených pro přímý konzum z hlediska jejich nasládlé chuti, tak u brambor určených pro výrobu smažených produktů (lupínky, hranolky). Redukující cukry se při smažení za přítomnosti vody podílejí spolu

s volnými aminokyselinami na vzniku hnědých, hořce chutnajících sloučenin (Vokál a kol., 2013).

Nejdůležitější zásobní látkou hlíz bramboru je škrob, což je z chemického hlediska rostlinný polysacharid. Jak již bylo řečeno, skládá se ze dvou různých polysacharidů: amylozy a amylopektinu. Hlíza bramboru může obsahovat od 10 až do 25 % škrobu z čerstvé hmotnosti hlízy. Většinou je obsah škrobu určen podle genotypu (odrůdy), nicméně vliv přírodních podmínek – vlhkost půdy, intenzita slunečního záření, dostupnost výživy v půdě – je také nezbytný (Dimante a kol., 2013).

Při konzumaci střední porce brambor – 180 g, kryje škrob energetickou potřebu lidského organismu z 6,3 %. Přes svou vysokou energetickou hodnotu ale bramborový škrob patří k méně stravitelným. V syrových hlízách je málo přístupný pankreatické amyláze. Malý, ale významný podíl bramborového škrobu je rezistentní k trávení enzymy v žaludku a v tenkém střevě a dostává se tedy do tlustého střeva v zásadě v intaktní podobě. Tento rezistentní škrob má pravděpodobně fyziologické a zdraví prospěšné účinky jako vláknina. Přispívá k ochraně proti rakovině tlustého střeva, snižuje hladinu glukózy v krvi a zvyšuje inzulínovou senzitivitu (Vokál a kol., 2013).

Další důležitou složkou bramborové hlízy vyjma škrobu je vláknina, která se dělí na rozpustnou a nerozpustnou formu (Vokál a kol., 2013). V čerstvých bramborách se rozpustná vláknina vyskytuje z 2,8 – 3,5 % a nerozpustná vláknina z 2,4 - 3,2 % (Velíšek a kol., 2009). Nerozpustná vláknina se skládá z takzvaných neškrobových polysacharidů, především z celulózy, pektinů, chitinu apod. Tato vláknina je pro člověka nestravitelná, jelikož člověk nemá enzymy, které by ji rozštěpily. Naopak rozpustná vláknina obsahuje především část hemicelulóz a ligninu. Má schopnost na sebe vázat vodu a bobtnat a v trávicím traktu fermentuje (Vokál a kol., 2013).

Brambory také obsahují určité toxické látky, které nazýváme glykoalkaloidy (Vokál a kol., 2013). Glykoalkaloidy brambor jsou přirozené toxiny vyskytující se ve všech částech rostliny (*Solanum tuberosum*). Bramborové hlízy obsahují průměrně 200 – 600 mg glykoalkaloidů v kg sušiny, což odpovídá 40 – 120 mg v čerstvé bramborové hlíze. Ze zdravotního (i sensorického) hlediska je obecně přijímaná maximální hladina glykoalkaloidů 200 mg/kg čerstvých hlíz (Kvasnička a kol., 2000). Otravy bramborami jsou vzácné, přesto však při konzumaci nadměrného množství glykoalkaloidů hrozí poškození zdraví až smrt (Vokál a kol., 2013). Za toxickou dávku je považováno 2 – 5 mg/kg tělesné hmotnosti a za letální dávku 3 – 6 mg/kg (Kvasnička a kol., 2000). K nejznámějším glykoalkaloidům v bramborách patří solanin a chakonin, které tvoří přibližně 95 % všech přítomných toxických

glykoalkaloidů (Vokál a kol., 2013). Šlechtitelé se snaží nepřekročit koncentraci solaninu 200 mg/kg čerstvé hmoty hlízy. Nicméně i u moderních odrůd s koncentrací solaninu pod 200 mg/kg může po osvětlení dojít ke zvýšení až nad 1 000 mg/kg solaninu (Ministerstvo zemědělství, 2013).

3.1.2 Brambory a lidské zdraví

Jak již bylo řečeno, bramborové hlízy jsou významným zdrojem sacharidů, minerálů, vitaminů a dalších látek, které jsou důležité pro zdraví člověka (Mohanty a kol., 2004). Chemické složení brambor závisí na různých faktorech, včetně odrůdy, podmínkách pěstování, rychlosti hnojení nebo dostupnosti výživy v půdě, povětrnostních podmínkách a dalších (Skrabule a kol., 2013).

Hlavním vitamínem vyskytujícím se v bramborách je vitamin C (kyselina askorbová). Množství vitaminu C se pohybuje v rozmezí 840 – 1 450 mg/kg hmotnosti sušiny hlízy v závislosti na kultivaru, místě výsadby a podmínkách skladování (Camire a kol., 2009). Přibližně 300 g bramborových hlíz může poskytnout 40 % z denního doporučení vitaminu C pro člověka (Skrabule a kol., 2013). V bramborách jsou obsaženy také vitaminy skupiny B (kyselina listová, niacin, pyridoxin, riboflavin a thiamin) a jsou výborným zdrojem vitaminu B6 – pyridoxinu (Camire a kol., 2009). Množství vitaminu B₁ (thiaminu) v hlízách brambor se může pohybovat od 0,3 do 2 mg/kg a je určeno genotypem. Genotyp brambor nebo odrůda s vysokou hladinou vitaminu B₁ (> 0,8 mg/kg) mohou pro člověka v jedné porci brambor (150 – 170 g) poskytnout více než 10 % z doporučené denní dávky tohoto vitaminu. Vyšší koncentrace vitaminu B₁ v hlízách jsou indikovány, pokud jsou aplikovány vyšší dávky dusíkatých hnojiv (Skrabule a kol., 2013).

Největší koncentrace minerálních látek je obsažena v syrových bramborách, jedná se především o draslík (564 g/kg čerstvé hmotnosti), fosfor (30 - 60 g/kg čerstvé hmotnosti) a vápník (6 -18 g/kg čerstvé hmotnosti) (Camire a kol., 2009).

Brambory jsou také bohaté na flavonoidy a karotenoidy, tyto látky jsou významné zejména díky svému antioxidačnímu působení. Převládajícími flavonoidy v bramborách jsou katechin a epikatechin a převládajícími karotenoidy jsou lutein, zeaxanthin a violaxanthin (Brown, 2005).

3.1.3 Brambory a genetika

Spotřebitelé vyžadují produkci nových vyšlechtěných odrůd, které by se uplatnily na konkrétních segmentech trhu, jako je spotřeba, zpracování nebo kompatibilní odrůdy odpovídající „organickému“ standardu (Visser a kol., 2009). Moderní šlechtění bramboru začalo v Anglii roku 1807, kdy Knight provedl první hybridizaci odrůd umělým opylením. Většina odrůd bramboru se množí vegetativně (pomocí klonů) sadbovými (dceřinými) hlízkami a je geneticky uniformní. Pro nížinné oblasti tropů a subtropů je významné i pěstování odrůd množených pravými semeny (TPS – true potato seeds), i když jsou geneticky variabilní (Vokál a kol., 2013). Kulturní brambor má mnohem více příbuzných planě rostoucích druhů než jakákoliv jiná plodina. Téměř všechny z nich jsou ve stejném genofondu, a tudíž se využívají k hybridizaci. Existuje sedm pěstovaných druhů brambor, vyskytujících se v polyploidních sériích se základním číslem 12 a sahají od diploidů až po pentaploidy (Bradshaw a Mackay, 1994).

Diploidní druh *S. stenotomum* se pěstuje od centrálního Peru až po Bolívii a je považován za nejprimitivnější, pravděpodobně je získán z diploidních planých druhů - *S. leptophyes*, nebo možná *S. canasense*. Oba tyto druhy se stále nacházejí v centrální části jejich distribučního území. Nicméně evoluce pěstování brambor neskončila u druhu *S. stenotomum*, ale ve skutečnosti tímto druhem právě začala (Bradshaw a Mackay, 1994).

Triploidní druhy brambor jsou obvykle odvozeny ze spontánních křížení mezi diploidními a tetraploidními druhy. Pentaploidní druhy vznikají křížením buď tetraploidů s hexaploidními druhy (např. *S. curtilobum* a *S. edinense*) nebo hexaploidů s diploidními druhy, které vytváří diploidní gamety. Tyto triploidy a pentaploidy jsou vysoce sterilní a jsou zcela udržovány vegetativním množením (Hawkes, 1990).

Výnosy hlíz jsou ovlivněny určitými genovými toky, které jsou limitovány vnitřními hybridizačními bariérami. Tyto bariéry nekřížitelnosti mohou být klasifikovány do dvou skupin: první skupina tzv. prezygotní, což je neslučitelnost pylu s pestíkem a druhá skupina tzv. postzygotní, kde je nejdůležitější dysfunkce hybridního endospermu. Aby bylo možné obejít bariéry úrovně endospermu, byly vyvinuty strategie, zahrnující manipulace s úrovní ploidie (haploidizace a polyploidizace) (Masuelli a Camadro, 1997).

V současnosti je rozpoznáváno kolem 100 planě rostoucích druhů brambor a čtyři kulturní druhy (Spooner a kol., 2007; Spooner, 2009). Vlastní stejný základní počet ($x = 12$) chromozómů jako pěstované brambory a sahají od diploidních ($2n = 2x = 24$) až po hexaploidní ($2n = 6x = 72$) druhy (Bradshaw a Mackay, 1994).

3.1.3.1 Genom bramboru

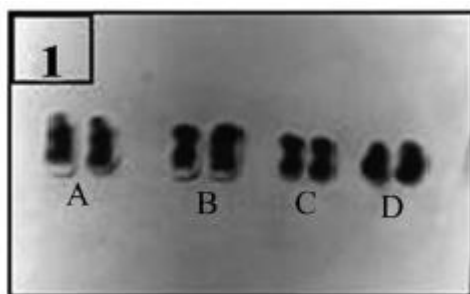
Kulurní brambor (*Solanum tuberosum* L.) je považován za cytologicky obtížný druh, jelikož obsahuje malé a poměrně četné chromozómy. Většina kultivarů brambor je autotetraploidního ($2n = 4x = 48$), vysoce heterozygotního charakteru, trpí akutní inbrední depresí a jsou náchylné k mnohým zhoubným škůdcům a patogenům (Bradshaw a Mackay, 1994).

PGSC z anglického jazyka „The Potato Genome Sequencing Consortium” si klade za cíl objasnit kompletní sekvenci genomu bramboru. PGSC spolupracuje s 13ti významnými skupinami z Číny, Indie, Polska, Ruska, Nizozemska, Irska, Argentiny, Brazílie, Chile, Peru, USA, Nového Zélandu a UK. Tento projekt má svůj základ v dlouholetém výzkumu molekulární genetiky bramboru v rámci partnerských organizací. Kromě primárních cílů je důležitým aspektem projektu podporovat rozvoj kapacity výzkumných skupin, zabývajících se sekvenací genomu bramboru po celém světě (Visser a kol., 2009).

Genom bramboru se v haploidním stavu skládá z 12ti chromozómů a má délku přibližně 840 milionů párů bází (bp) (Visser a kol., 2009).

Nové kultivary brambor vytvořené z omezeného genofondu si jsou geneticky velmi podobné, a tudíž je obtížné je charakterizovat. Proto jsou genetické identity odrůd a vztahy mezi odrůdami užitečné k zachování genofondu bramboru a ke šlechtění nových odrůd. Analýza karyotypu poskytuje cenné informace o mechanismech evoluce genomu (Mohanty a kol., 2004). Mohanty a kol. (2004) uvádějí, že se v karyotypu bramboru vyskytují čtyři morfologické typy chromosomů označované A – D (Obr. 1). Chromosomy typu A jsou velké až střední se dvěma konstrikcemi přibližně v blízkosti mediánu. Chromosomy typu B jsou také velké až střední velikosti s dvěma konstrikcemi přibližně v blízkosti submediánu. Typy C a D jsou chromosomy střední až malé. Chromosomy typu C mají primární konstrikci přibližně v blízkosti mediánu, jsou tedy metacentrické, a chromosomy typu D mají primární konstrikci přibližně v blízkosti submediánu, jsou tedy submetacentrické (Mohanty a kol., 2004).

Obr. 1 Standardní typy chromosomů (A - D) v genotypech bramboru



Zdroj: (Mohanty a kol., 2004)

Mapování genomu bramboru umožňuje vývoj geneticky modifikovaných odrůd se speciálními vlastnostmi, které například poskytnou vyšší výnosy nebo lepší ochranu proti chorobám a škůdcům. Vědci detekovali různé genové sekvence. Tyto genové sekvence jsou rozhodující pro ukládání škrobu v hlízách bramboru a celkově pro vývoj charakteristické hlízy bramboru a pro ochranu proti škůdcům a chorobám (Hezký, 2011).

3.1.3.2 Křížení a kompatibilita bramboru

Většina planě rostoucích a kulturních druhů brambor může být spolu hybridizována, ale i přesto se mohou objevit výjimky. Vytvořené hybridy jsou obecně úrodné a na stejné úrovni ploidie (Bradshaw a Mackay, 1994). Většina dosud analyzovaných druhů brambor vykazovala pravidelné meiotické párování, u triploidních a pentaploidních druhů se však toto párování neobjevilo (Hawkes, 1990). Tetraploidy s disomickou dědičností mohou být kříženy spolu, ale ne tak snadno se *S. tuberosum*, který má tetrasomickou dědičností. Diploidní a tetraploidní křížení je lehké, jestliže jsou oba druhy disomické (např. *S. chacoense* x *S. stoloniferum*), přestože u jejich hybridů je snižená plodnost. Diploidní (disomická) a tetraploidní (tetrasomická) křížení jsou náročnější, protože někdy produkují tetraploidní potomstvo skrze funkční $2n$ gamety (Bradshaw a Mackay, 1994). Určité druhy jsou si podobné chromozómovými segmenty tak, že jeden může nahradit ten ostatní. Tyto druhy jsou potom považovány jako součást stejného druhu nebo jako dva druhy, které spolu velmi úzce souvisí (Hawkes, 1990).

Většina diploidních druhů jsou samy se sebou nekřížitelné, zejména v důsledku S alel, které způsobují zadržení růstu pyly. Tetraploidní a hexaploidní druhy jsou, zdá se, samy se

sebou křížitelné. I přesto existují v tetraploidních a hexaploidních druzích náznaky inbrední deprese (Bradshaw a Mackay, 1994).

3.2 Škrob

První bramborový škrobový závod vznikl v USA v roce 1831 v Antrim, New Hampshire. Od té doby se průmysl vyvíjí v Severní Americe a Evropě, zejména v Nizozemsku, Polsku, Francii a Německu a jsou pěstovány odrůdy s vysokým obsahem škrobu v sušině (Singh a Kaur, 2009). Prudký vzestup škrobárenského odvětví nastal ve třicátých letech minulého století, kdy na našem území bylo kolem 140 škrobáren, které produkovaly téměř 35 000 tun škrobu (Jun a Novák, 2008). Ruku v ruce se vzestupem škrobárenského průmyslu byly šlechtěny a používány odrůdy s vyšším obsahem škrobu a zdokonalována celá samostatná technologie pěstování (Vokál a kol., 2013). V potravinářském průmyslu je využíváno 53 % z celkové produkce škrobu (cukroviny 18 %, nealkoholické nápoje 11 %, ostatní potraviny 24 %), zatímco v ostatních průmyslových odvětvích s celkovým podílem 46 %, se 28 % používá k výrobě papíru, lepenky a vlnité lepenky a 13 % v procesu kvašení (Stasiak a kol., 2011).

Z nutričního hlediska je škrob hlavním energetickým zdrojem potravin, kde výrazně ovlivňuje jejich texturu a funkční vlastnosti (Vokál a kol., 2013). Škrob je hlavní zásobní živinou rostlin sloužící jako pohotová zásoba glukózy. Na rozdíl od strukturních polysacharidů, které jsou součástí buněčných stěn, se škrob nachází v organelách cytoplazmy nazývaných plastidy. V pletivech, kde probíhá fotosyntéza je v malém množství v chloroplastech, ve velkém množství v amyloplastech, speciálních buňkách kořenů, hlíz a semen (Velíšek a kol., 2009). Škrob je tvořen v membráně, která je tvořena úzce spojenými amyloplasty. Každý z těchto amyloplastů je obvykle tvořen jednou granulí škrobu, skládající se ze soustředně krystalické a amorfní vrstvy (Fajardo a kol., 2013). Škrob je hlavní složkou bramborových hlíz, zaujímá přibližně 15 – 20 % z jejich hmotnosti. Sušina hlízy bramboru obsahuje 65 – 85 % škrobu, který je kaloricky nejdůležitější výživnou složkou bramboru (Singh a Kaur, 2009). Procenta škrobu jsou určena na základě měrné hmotnosti vzorku hlíz a to buď přímo, za použití hustoměru nebo nepřímo na základě rozdílu mezi hmotností vzorku na vzduchu a hmotností vzorku ve vodě (Bradshaw a Mackay, 1994). V bramboru se škrob hromadí ve škrobových zrnech a skládá se ze dvou různých polysacharidů, amylosy a amylopektinu v poměru 1:4 v daném pořadí (Werij a kol., 2012). Amylosa a amylopektin mají odlišné vlastnosti, a tudíž nejsou vhodné ke stejným účelům (Svegmark a kol., 2002).

Škrob hlízy je složen z cca 21 % amylosy, 75 % amylopektinu, 0,1 % proteinu a 0,08 % fosforu (Singh a Kaur, 2009). Škrob obsahuje malé množství kovalentně vázaného fosfátu v molekulách amylopektinu. Bramborový škrob je významný, protože obsahuje nejvyšší koncentraci fosfátu oproti škrobům z jiných rostlinných zdrojů (Noda a kol., 2004). Obsah redukujících cukrů významně souvisí s konečnou barvou a tvorbou akrylamidu ve smažených bramborách (Singh a Kaur, 2009). Relativní poměr amylosy a amylopektinu se značně liší v rámci druhů a orgánů rostlin a závisí na rozvoji orgánů a růstových podmínkách (Stawski, 2008). Bylo zjištěno, že poměr amylosy a amylopektinu významně souvisí s řadou různých vlastností škrobu, jakými jsou například retrogradace škrobových pojiv, nízká průhlednost škrobových gelů a nízká přilnavost a rozpustnost granulí při vysokých teplotách (Werij a kol., 2012). Obsah škrobu v hlízách se mění v průběhu růstu bramboru. Nejvyšší obsah škrobu byl zjištěn kolem 2 - 3 měsíců růstu bramboru. Kratší doba růstu brambor se projevuje nižší bobtnací schopností, vyšším obsahem amylosy, vyšší želatizační teplotou a vyšší konečnou viskozitou škrobu (Liu a kol., 2003). Při bobtnání škrobových zrn škrob zvětšuje svůj objem a vytváří mazy o různé viskozitě. Toto bobtnání je závislé na teplotě a pH prostředí a v neposlední řadě na velikosti zrna a jeho složení. Je také úzce spjato s chováním brambor při vaření (Rybáček a kol., 1988).

Suchý škrob je látka hygroskopická, jeho rovnovážná vlhkost za normálních podmínek dosahuje 21 % (Vokál a kol., 2013). Ve srovnání s ostatními typy škrobu, škrob bramboru se vyznačuje nejvyšší bobtnací silou a poskytuje viskozitu, vyniká tvořením filmu a vazebnou charakteristikou (Liu a kol., 2003). Ve vodném prostředí při nižší teplotě škrob nabobtnává – dochází k omezené adsorpci vody a malému zvětšení objemu zrn, přičemž tento děj je reverzibilní. Po zahřátí suspenze škrobu na tzv. teplotu mazovatění (asi 60 °C) zrna začínají prudce zvětšovat svůj objem. Výsledkem procesu mazovatění je tzv. škrobový maz (Vokál a kol., 2013). Vlastnosti nativního škrobu nemusí být žádoucí pro všechny aplikace (Liu a kol., 2003).

Škrob brambor má mnoho užitečných funkčních vlastností, jako je zahušťování, potahování, želírující vlastnosti, adhezi a obalování. Tyto vlastnosti jsou jedinečné vzhledem k polymeru škrobu, a to v důsledku jeho lineární struktury amylosy (17 – 25 % škrobu) a vysoce rozvětveného amylopektinu a jejich organizace (Singh a Kaur, 2009). Škrob je velmi důležitým produktem pro celé národní hospodářství. V řadě odvětví je nenahraditelným polymerem, z něhož jsou vyráběny další cenné produkty (Rybáček a kol., 1988). V současné době se bramborový škrob používá v celé řadě průmyslových výrobců. Je součástí potravin, biodegradovatelných plastů na bázi škrobu, klížídel na papír a textil. Používají se především

účinné chemické a fyzikální modifikace škrobu (Singh a Kaur, 2009). Škrobu je dávana přednost i při výrobě dextrinů, které nacházejí využití při výrobě papírových trubíc či lepení kartonáže, při výrobě papírových lepicích pásek nebo pro lepení etiket (Vokál a kol., 2013). V bramborovém průmyslu je kvalita škrobu důležitá především ve třech směrech. V první řadě - glykemický index, ten je snižován klony, které produkují škrob s vysokým podílem amylosy (Fajardo a kol., 2013). Brambory patří mezi potraviny se středním až vysokým glykemickým indexem (Vokál a kol., 2013). Dále jsou to požadavky na strukturu a vaření, které jsou ovlivněny vlastnostmi škrobu. A konečně, produkce škrobu pro průmyslové využití, která vyžaduje specifické parametry s ohledem na biochemické složky (Fajardo a kol., 2013).

3.2.1 Amylosa

Amylosa (Obr. 2) je lineární α -D-(1 \rightarrow 4)-glukan (4-130), a proto je vlastně polymerem disacharidu maltosy. V omezené míře dochází k větvení asi na deseti místech molekuly. Amylosa je částečně esterifikována kyselinou fosforečnou (pšeničný škrob obsahuje 0,055 % fosforu, bramborový 0,07 – 0,09 %), u obilných škrobů tvoří komplexy s lipidy. Molekula amylosy má jeden redukující zbytek monosacharidu (Velíšek a kol., 2009). Lineární amylosa má spirálovou formu řetězce, ve které se jeden závit šroubovice skládá přibližně ze šesti D – glukózových jednotek (Vokál a kol., 2013). Oproti amylopektinu je amylosa především amorfního typu a v horké vodě krystalizuje do forem gelů nebo jiných agregátních struktur (Svegmark a kol., 2002). Amylosa představuje méně významné a menší, většinou lineární složky škrobu (Singh a Kaur, 2009). Průměrný polymerizační stupeň amylosy je 1 000 – 5 000 a je závislý na původu hlíz a metodě přípravy (Rybáček a kol., 1988). Mírně rozvětvená frakce amylosy byla známa již v roce 1950, ale až relativně pozdě byly objeveny metody pro stanovení skutečných amylosových frakcí (Singh a Kaur, 2009). Frakce amylosy ve škrobu je podobná ve všech tkáních hlíz (Fajardo a kol., 2013).

Jelikož amylosa nemá semikrystalickou strukturu, nemůže být předmětem analýzy rentgenové difrakce. Z tohoto důvodu není objasněno, jak amylosa interaguje s amylopektinem ve škrobových granulích. Někteří biologové zabývající se strukturou škrobu, tvrdí, že dlouhé řetězce amylosy jsou přítomny ve více či méně rozložených amorfních dutinách v granulích škrobu (Ball a kol., 1998).

3.2.1.1 Stanovení amylosy

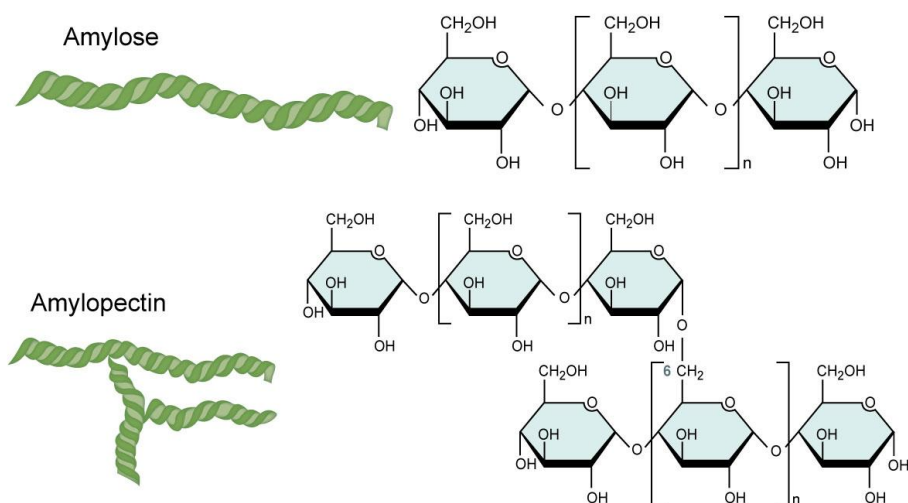
V současné době se amylosa využívá v mnoha průmyslových odvětvích. Pro stanovení amylosy ve škrobu bylo vypracováno několik postupů. V současné době se využívají zhruba čtyři: sorpce kongočerveně, modrá hodnota, potenciometrická titrace a ampérometrická titrace. Z těchto metod jsou nejpřesnější výsledky ampérometrické titrace, která je založena na sorpci jodu amylosou, přičemž přebytečný jod je indikován ampérometricky (Zadina a Jermoljev, 1976).

3.2.2 Amylopektin

Molekula amylopektinu (4-132) (Obr. 2) se skládá z řetězců D – glukosových jednotek vázaných α -(1→4) vazbami (polymer maltosy), z nichž se po 10-100 (průměrně po 25) jednotkách odvětvují vazbou α (1→6) postranní řetězce (stavební jednotkou je isomaltosa). Výjimečně se mohou vyskytnout také vazby α (1→3). Stavební jednotkou takto vázané biosy je laminaribiosa. Asi na 400 glukosových zbytků připadá jeden zbytek esterifikovaný kyselinou fosforečnou (Velíšek a kol., 2009). Řetězce amylopektinu mají uspořádání podobné stromu – dvojité šroubovice tvořené krystaly v granulích (Svegmark a kol., 2002). Molekulová hmotnost amylopektinu je mnohem větší než molekulová hmotnost amylosy (Singh a Kaur, 2009). Průměrný stupeň polymerizace amylopektinu je 100 000 (Rybáček a kol., 1988). Mnohonásobná velikost sloučenin amylopektinu není specifická pouze pro brambor, tyto sloučeniny byly nalezeny také u kukuřice (*Zea*), rýže (*Oryza*) a sladkých brambor (batáty) (Singh a Kaur, 2009).

Amylopektin bramborového škrobu je unikátní tím, že nevytváří fosfátové estery (Vokál a kol., 2013). Amylopektin je také rozpustný ve vodě a poměrně stabilní při skladování, v závislosti na jeho zdroji (Svegmark a kol., 2002).

Obr.2 Chemická struktura amylosy a amylopektinu



Zdroj: (<https://cnx.org/contents/10-oUgTJ@3/Bis2A-032-Carbohydrates-v12>)

3.2.3 Trávení amylosy a amylopektinu

U lidí a monogastrických zvířat je amylosa pomaleji stravitelná než amylopektin, proto je hladina glukosy v krvi a hladina insulinu nižší po jídle s vysokým obsahem amylosy. Díky tomu je sytost udržována po delší dobu a je pravděpodobné, že další porce jídla bude podstatně menší (Stawski, 2008).

3.2.4 Škrobová zrna

Výtěžnost a jakost škrobu je do značné míry závislá na velikosti škrobových zrn. Velikost škrobových zrn je odrůdovou vlastností, ale závisí též na vegetačních podmínkách a na zdravotním stavu rostliny (Zadina a Jermoljev, 1976). Škrobová zrna v hlízách bramboru jsou oválného tvaru a vysoce variabilní ve velikostech s průměrem v rozsahu od 5 do 100 μm . Ve zralých hlízách jsou škrobová zrna největší ve vnitřním parenchymu a nejhustší v buňkách slupky (Fajardo a kol., 2013). Granule škrobu se liší v závislosti na rostlinném zdroji svojí ultrastrukturou, ale mají společný obecný model, jehož základem jsou radiálně uspořádané (směřující od středu na obvod) molekuly amylopektinu ve tvaru disku, v nichž jsou neredukující konce situovány ven z granulí a tvoří jejich povrch (Velíšek a kol., 2009). Navzdory širokému spektru velikostí a tvarů škrobových zrn je jejich vnitřní uspořádání

v různých rostlinách pozoruhodně podobné. Makromolekuly škrobu jsou uspořádány v amorfní a semikrystalické zrnité kroužky nebo mušle, obvykle označovány jako letokruhy. Letokruhy jsou silné 100 – 400 nm (Singh a Kaur, 2009). Granulovaná struktura škrobu je určena především genetickými faktory, které upravují biosyntézu škrobu (Liu a kol., 2003). Podle stupně krystalinity granulí (související s uspořádáním a chiralitou dvojitých šroubovic postranních řetězců amylopektinu v krystalických oblastech granulí) se rozeznávají 4 polymorfni formy škrobu označované A, B, C a V (Singh a Kaur, 2009; Velíšek a kol., 2009). Krystalickou strukturu škrobu a stupeň asociace škrobových řetězců v granulárním škrobu lze upravit žíháním nebo úpravou tepelné vlhkosti (Svegmark a kol., 2002).

Forma A se vyskytuje u cereálních škrobů s výjimkou vysoce amylosových. Dvojitá spirála vytváří centrální kanál, který vyplňuje další dvojitý helix, v prostoru mezi oběma dvojitými helixy je vázaná voda (pevněji než u formy B). Forma B je nejméně stabilní forma, v centrálním kanálu dvojitého helixu se nacházejí pouze molekuly vody. Vyskytuje se u škrobů kořenové zeleniny, brambor a vysoce amylosových škrobů obilovin (s obsahem amylosy > 40%). Forma C je přítomna u luštěnin (zřejmě kombinace forem A a B). Forma V se vyskytuje v želatinových škrobech obsahujících lipidy, kde dochází k interakci amylosy s mastnými kyselinami (Velíšek a kol., 2009).

Mezi různými odrůdami brambor existují rozdíly v obsahu amylosy a v morfologii škrobových granulí (Fajardo a kol., 2013).

3.2.5 Škrobnatost

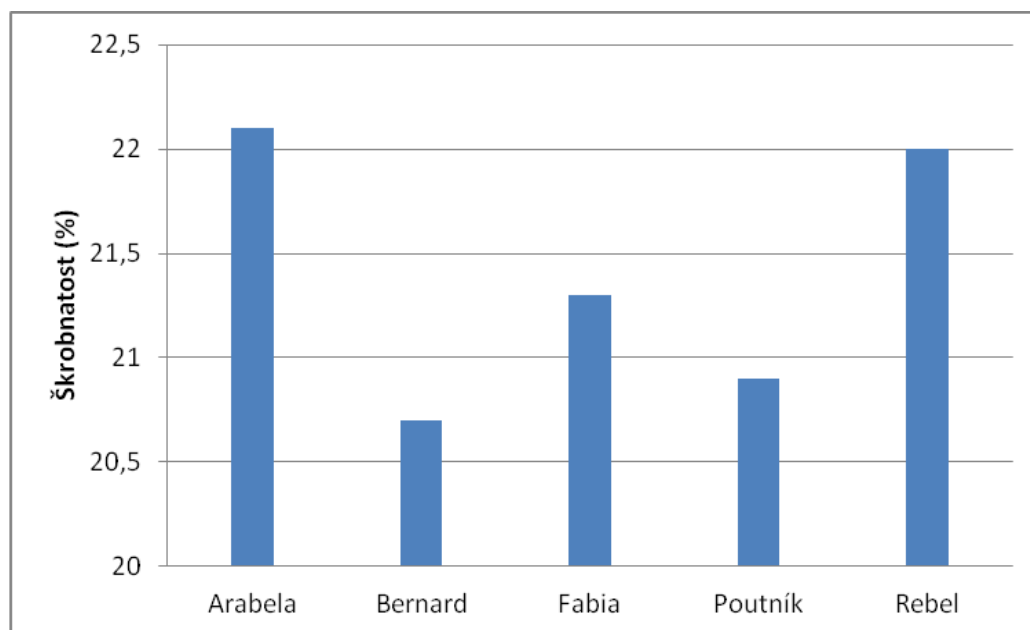
Při hodnocení brambor z hlediska škrobárenského je třeba brát v úvahu hlavně škrobnatost, velikost škrobových zrn, ev. i vlastnosti škrobu – viskozitu škrobu, obsah amylozy aj. (Zadina a Jermoljev, 1976). Škrobnatost je uváděna v procentech z čerstvé hmotnosti hlíz. Rozhoduje o využitelnosti odrůd pro zpracování na hranolky, lupínky, suché výrobky a škrob (Čermák, 2012). Optimální obsah škrobu v bramborách, tedy škrobnatost by měla být kolem 18 – 20 % (Vokál a kol., 2013). Obecně je známo, že v průběhu vegetace se obsah škrobu v hlízách podle podmínek růstu zvyšuje a dosahuje za optimálních podmínek maxima ve fázi fyziologické zralosti hlíz (Rybáček a kol., 1988).

Tab. 1 Škrobnatost (%) pěti raných odrůd bramboru pro výrobu škrobu v oblasti Lípy u Havlíčkova Brodu

	Průměrná škrobnatost v %				
	2011 – 2014	2010 - 2013	2009 – 2012	2008 – 2011	2008 – 2010
Arabela	22,1	22,2	22,0	22,1	22,8
Bernard	20,7	20,9	21,0	21,1	21,7
Fabia	21,3	21,7	21,2	21,7	21,9
Poutník	20,9	21,2	20,7	21,3	21,2
Rebel	22,0	22,1	22,2	22,8	22,2
Průměr	21,4	21,6	21,4	21,8	21,96

Zdroj: (Čermák, 2011; 2012; 2013; 2014; 2015)

Obr. 3: Graf průměrné škrobnatosti (%) pěti raných odrůd bramboru pro výrobu škrobu v období od roku 2011 do roku 2014



Zdroj: (Čermák, 2015)

Z Obr. 3 vyplývá, že nejobsažnější ranou odrůdou brambor pěstovanou pro výrobu škrobu je v současné době odrůda Arabela a odrůda Rebel, následuje je odrůda Fabia a poté Poutník a Bernard.

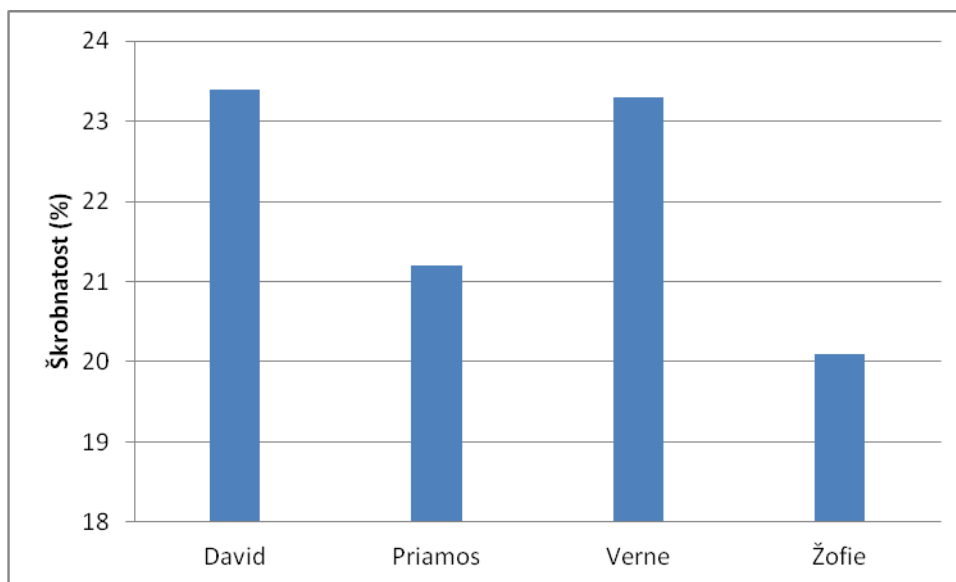
Arabela je odrůda raná s krátkými oválnými hlízkami určená pro zpracování na škrob, zatímco např. odrůda Bernard je odrůda raná až poloraná a má kulovité hlízkové a je určena nejen pro zpracování na škrob, ale také pro lupínky z brambor (Čermák, 2015).

Tab. 2 Škrobnatost (%) šesti poloraných odrůd bramboru pro výrobu škrobu v oblasti Lípy u Havlíčkova Brodu

	Průměrná škrobnatost v %				
	2011 -2014	2010 – 2013	2009 – 2012	2008 - 2011	2008 – 2010
David	23,4	23,8	24,0	23,7	23,9
Priamos	21,2	21,6	22,2	23,0	22,9
Ramses	X	X	X	23,4	24,1
Verne	23,3	24,7	24,8	24,8	25,3
Vladan	X	X	X	21,0	20,4
Žofie	20,1	22,0	21,5	21,6	22,2

Zdroj: (Čermák, 2011; 2012; 2013; 2014; 2015)

Obr. 4: Graf průměrné škrobnatosti (%) čtyř poloraných odrůd bramboru pro výrobu škrobu v období od roku 2011 do roku 2014



Zdroj: (Čermák, 2015)

Z Obr. 4 vyplývá, že nejobsažnější poloranou odrůdou brambor pro výrobu škrobu je v současné době odrůda David, tuto odrůdu těsně následuje odrůda Verne.

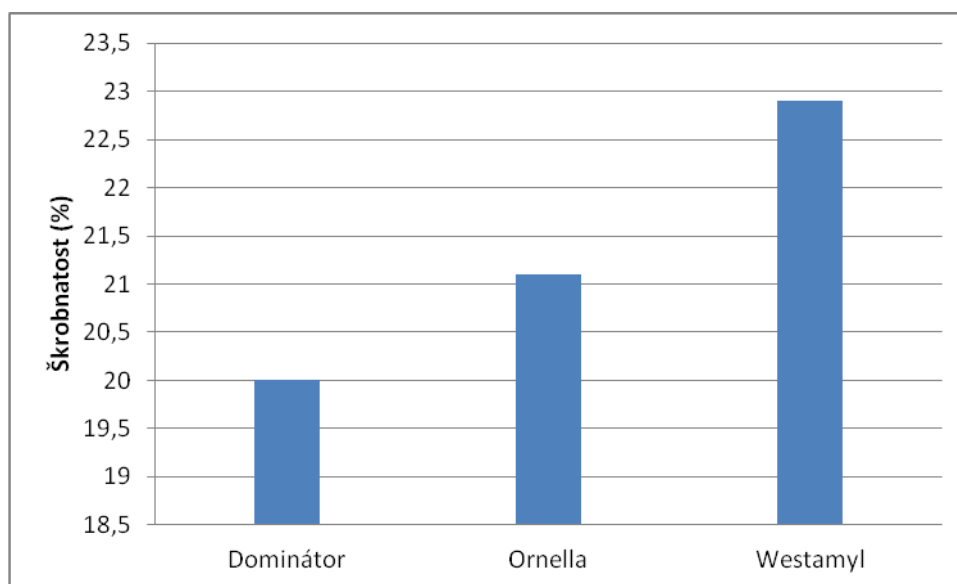
Odrůda David je odrůdou ranou až poloranou s oválnými hlízkami. Její předností je vysoký obsah a výnos škrobu. Odrůda Verne také spadá mezi rané až polorané odrůdy s oválnými hlízkami. Její předností je kromě vysokého obsahu a výnosu škrobu také odolnost proti napadení virovými chorobami (Čermák, 2012).

Tab. 3 Škrobnatost (%) pěti polopozdních až pozdních odrůd bramboru pro výrobu škrobu v oblasti Lípy u Havlíčkova Brodu

	Průměrná škrobnatost v %				
	2011 – 2014	2010 - 2013	2009 – 2012	2008 - 2011	2008 – 2010
Krumlov	X	20,7	20,0	21,3	20,8
Dominátor	20,0	20,5	20,8	21,5	X
Ornella	21,1	21,4	22,0	22,7	23,2
Sibu	X	21,3	21,4	22,0	21,4
Westamyl	22,9	23,5	23,3	23,9	23,6

Zdroj: (Čermák, 2011; 2012; 2013; 2014; 2015)

Obr. 5: Graf průměrné škrobnatosti (%) tří polopozdních až pozdních odrůd bramboru pro výrobu škrobu v období od roku 2011 do roku 2014



Zdroj: (Čermák, 2015)

Z Obr. 5 vyplývá, že nejobsažnější polopozdní odrůdou brambor pro výrobu škrobu je odrůda Westamyl. Jejím pěstitelským rizikem je však menší odolnost proti napadení virovými chorobami (Čermák, 2012).

3.2.5.1 Stanovení škrobnatosti (škrobové hodnoty) hlíz podle specifické váhy

Určité specifické váze odpovídá určité procento sušiny, tohoto vztahu využíváme ke stanovení škrobové hodnoty brambor. Škrobová hodnota představuje součet obsahu škrobu, rozpustných cukrů a pektinových látek, jejichž množství kolísá. Je třeba pamatovat, že škrobnatost hlíz, stanovená podle specifické váhy, se neshoduje přesně se škrobnatostí stanovenou chemicky, přesto se tyto technické metody používají ve šlechtění, ve škrobárnách, lihovarech pro svou jednoduchost a rychlost (Zadina a Jermoljev, 1976).

3.2.6 Degradace škrobu

Při skladování hlíz je část z celkového obsahu škrobu degradována, při čemž se uvolní cukr pro dýchání. Při skladování hlíz se také mohou na povrchu brambor tvořit mělké zářezy, což znamená, že granule erodují (Fajardo a kol., 2013). Degradace škrobu je důležitým procesem v rostlinách, zejména v orgánech rostlin s přebytkem škrobu, např. v hlízách bramboru. Degradace škrobu nastává hydrolyticky nebo fosforolyticky. Hydrolytická cesta zahrnuje enzymy, jako jsou alfa-amylázy a beta-amylázy, zatímco fosforolytická cesta zahrnuje fosforylázy škrobu (Singh a Kaur, 2009).

3.2.7 Rezistentní škrob (RS)

Škrob, který se rozkládá hydrolyzou v tenkém střevě v důsledku inhibičních faktorů a vstupuje do tlustého střeva pro fermentaci, se nazývá rezistentní škrob (Kingman a kol., 1994). Syrový škrob brambor je enzymově rezistentní škrob a je charakterizován velkou velikostí granulí, vyšším obsahem fosforečnanu, krystalickým typem B a různou délkou řetězce (Velíšek a kol., 2009). Rezistentní škrob je odolný amylolytickým enzymům v procesu trávení. RS může být degradován na volnou glukosu pomocí kyselých hydroláz (Berry, 1986).

3.2.8 Škrob obilovin vs. škrob bramboru

Bramborový škrob vykazuje rozdílnou zrnitou strukturu a složení na rozdíl od obilných škrobů. Obilné škroby jsou odpovědné za kolísání funkčního chování. Obilné škroby vykazují

formu škrobu A, zatímco škrob bramboru vykazuje typickou formu škrobu B (Singh a Kaur, 2009). Zdroje cereálních škrobů s vysokým obsahem amylopektinu obsahují lipidy a proteiny, zatímco škrob bramboru je v podstatě bez těchto sloučenin. Nicméně amylopektin z brambor obsahuje malé množství kovalentně vázaných fosfátových skupin (Svegmark a kol., 2002). Cereální škroby tvoří obecně kalné, opaleskující gely. Gely z amylosových škrobů vznikají rychleji a při vyšších teplotách než gely ze škrobů voskových odrůd obilovin, jsou pevnější a jejich pevnost roste s koncentrací škrobu (Velíšek a kol., 2009).

3.2.9 Bramborový škrob a jeho modifikace

Pojmem modifikované škroby jsou označovány termické, chemické či biochemické produkty na bázi škrobu, v nichž byly buď provedeny strukturální úpravy (změny) škrobového zrna či škrobového mazu, nebo byly využívány chemické reakce, kterými jsou v molekule škrobu substituovány nebo jinak měněny přítomné funkční skupiny (Vokál a kol., 2013). Škroby se pozměňují, aby se zlepšily jejich funkční vlastnosti (viskozita, povrchová aktivita, odolnost vůči enzymům atd.) pro specifické použití v průmyslu. Škrob bramboru, stejně jako ostatní škroby je omezen určitými limity, jako je například nízká smyková síla, kyselost a tepelná odolnost a jeho vysoké tendence k retrogradacím (Singh a Kaur, 2009).

Škrobová zrna jsou nerozpustná ve studené vodě, k získání disperze je nutné škrob vařit, viskozita škrobových mazů je často vysoká a propůjčuje zahušťovaným výrobkům gumovitou, kohezní texturu. Škroby obsahující amylosu tvoří rigidní, kalné a retrogradující gely. V kyselém prostředí se škroby hydrolyzují. Nativní škroby se proto různým způsobem upravují (modifikují) tak, aby se některé z těchto nežádoucích vlastností omezily nebo se získaly produkty s vlastnostmi jinými. (Velíšek a kol., 2009). Správa potravin a léčiv (FDA) reguluje a podporuje typ a množství každé chemikálie používané k modifikaci škrobu. Jestliže jsou molekuly škrobu zahřívány v přebytku vody, jejich krystalická struktura je narušena a vodíkové vazby způsobí zvýšenou rozpustnost granulí a bobtnavost (Singh a Kaur, 2009).

Modifikace škrobu je dosaženo buď samotným výrobcem, který upravuje škrob bez poškození granulí nebo jeho koncovým uživatelem, který škrob vaří a tím škrob modifikuje v jediném organizačním kroku. Modifikované škroby jsou používány v široké škále potravinářských i nepotravinářských aplikací (Liu a kol., 2003).

Pokrok v porozumění principu tvorby chemicky modifikovaného škrobu pobídlo škrobový průmysl k výrobě modifikovaných škrobů s použitím odlišných modifikačních činidel a zdrojů škrobu. Některé faktory jako je složení škrobu, koncentrace a druh činidla a

reakční podmínky mohou mít vliv na reaktivitu škrobu během chemické modifikace (Singh a Kaur, 2009).

Mnozí autoři jsou toho názoru, že chemické modifikace, nemají nebo mají pouze v malém rozsahu, vliv na změnu tvaru a velikosti granulí škrobu (Stasiak a kol., 2011).

Tab. 4: Některé běžné typy modifikací škrobu bramboru a technika jejich přípravy

Modifikace	Typ	Příprava	
Fyzikální	Teplota, vlhkost, tlak	Tepelné ošetření vlhkosti – stupeň zahřátí škrobu Žihání Ošetření vysokým tlakem	
	Preželatinizace	Pregely/bezprostředně/ledová voda – nabobtnání škrobu	
Konverze	Částečná kyselá hydrolyza	Ošetření kyselinou chlorovodíkovou, kyselinou ortho-fosforečnou nebo kyselinou sírovou	
	Částečná enzymatická hydrolyza	Ošetření vodným roztokem při teplotě pod bodem želatinizace s jedním nebo více potravinářskými amylolytickými enzymy	
	Úprava zásadami	Ošetření hydroxidem sodným nebo hydroxidem draselným	
	Oxidace / bělení	Ošetření kyselinou peroctovou a/nebo peroxidem vodíku, nebo chlornanu sodného nebo chloritanu sodného, nebo oxidu siřičitého, nebo manganistanu draselného nebo peroxodisíranu amonného	
	Dextrinizace	Pyrodextriny – připravované suchým pražením acidofilního škrobu	
Derivatizace	Etherifikace	Hydroxypropyl škrob – etherifikace s oxidem propylenu	
	Esterifikace	Acetát škrob – esterifikace s octovým anhydridem nebo vinylm acetátu	
	Zesíťování	Jednoduchý fosfát škrobu – esterifikace kyselinou ortho-fosforečnou, uhličitanem sodným nebo draselným nebo tripolyfosfátem sodným Zesíťovaný fosfát – esterifikace s trimetafosforečnanem sodným nebo oxychloridem fosforečným Fosfát zesíťovaného fosfátu – kombinace ošetření u fosfátu a zesíťovaného fosfátu	
	Dvojitá modifikace	Dvojitá modifikace	Zesíťovaný acetyl fosfát – esterifikace od trimetafosfátu sodného nebo oxychloridu fosforečného v kombinaci s esterifikací acetanhydridem nebo vinyl-acetátem Zesíťovaný hydroxypropyl fosfát – esterifikace od trymetafosfátu sodného nebo oxychloridu fosforečného v kombinaci s etherifikací propylenoxidem

(Zdroj: Singh a Kaur, 2009)

3.2.10 Fosforylace bramborového škrobu

Fosforylace škrobu je důležitým aspektem v metabolismu rostlin a to zejména z důvodu degradace škrobu. Kromě toho, stupeň fosforylace škrobu určuje jeho fyzikálně-chemické vlastnosti, a proto je relevantní pro průmyslové využití škrobu (Carpenter a kol., 2015). Většina původních forem škrobu jsou mírně fosforylované formy s fosfátovými skupinami monoesterifikovaných glukózových zbytků. Přítomnost fosfátových esterů ve škrobu zvyšuje hydrataci a je známa již více než sto let (Singh a Kaur, 2016; Sung a kol., 2005). Chemická modifikace jako je fosforylace škrobu brání krystalizaci a má vliv na viskozitu konečných produktů. Pouze přirozeně se vyskytující kovalentní modifikace škrobu je fosforylace. Substituované fosfátové skupiny z esterifikace se přidávají do amylosové skupiny (Sung a kol., 2005). Obsah fosfátových esterů ve škrobu je velmi nízký. Nejvíce fosforylované jsou škroby, které jsou extrahované z hlíz bramboru s modifikovaným škrobem. Takové škroby obsahují pouze 1 z 200 substituovaných glukosových zbytků. Estery kyseliny fosforečné se vyskytují jako monoestery vázané na C-6 a C-3 pozice glukózových jednotek (Singh a Kaur, 2016). Přibližně 60 – 70 % esterů kyseliny fosforečné se vyskytuje jako monoestery vázané na C-6 pozici glukózových jednotek, zbytek těchto esterů bývá vázán na pozici C-3 (Kamasaka a kol., 1994). Pozice C-3 je pozoruhodná z toho důvodu, že tato fosforylace je zřídka viděna v přírodě (Singh a Kaur, 2009; Sing a Kaur, 2016).

Fosfátové monoestery jsou přítomny, ve většině případů, ve frakci amylopektinu v dlouhých řetězcích (Singh a Kaur, 2016). Enzymatické metody ukázaly, že hlavní podíl fosfátových skupin se nachází v A - řetězcích a částech B – řetězců z molekul amylopektinu (Muhrbeck a kol., 1991). Izolované fosforylované klastry v bramborovém škrobu jsou větší a podstatně delší než jejich nefosforylované protějšky. Je to zajímavé, jelikož dlouhé řetězce amylopektinu přednostně tvořené krystalickým typem B, můžeme naleznout v hlízách a v zelených fotosyntetických tkáních rostlin, což naznačuje, že existují specifické požadavky na strukturování těchto typů škrobu. Tvrdí se, že to souvisí se schopností škrobů, být degradovány pomocí specifických enzymů do vysoce hydratovaných orgánů rostlin. Naopak škrob s podstatně menším množstvím fosfátů se ukládá do suchých semen (Singh a Kaur, 2016).

3.2.11 Analýza škrobu

K porozumění struktuře a vlastnostem škrobu brambor musí být nejprve škrob z brambor vyextrahován. Škrob může být jednoduše izolován z čerstvých hlíz nebo ze sušiny

brambor (Singh a Kaur, 2009). Izolace škrobu brambor je v podstatě založena na rozstrouhání brambor, vypírání a odloučení škrobu, zahuštění a sušení (Rybáček a kol., 1988). Vypírání se provádí za použití vodného roztoku hydrogensířičitanu sodného při kontrole pH, aby se zabránilo nežádoucím biochemickým reakcím. K separaci škrobu z ostatních komponent se používá centrifugace. Obecně mohou být škrobová zrna uvolňována z hlízy narušením buněčných stěn (Singh a Kaur, 2009).

Ke zjištění složek škrobu – amylosy a amylopektinu se používá řada různých metod. Enzymatická metoda je vysoce specifická, ale může znehodnotit škrob v materiálech obsahujících škrob odolný vůči enzymatické hydrolyze a želatinizaci. Tento postup je drahý a časově náročný, a proto není vhodný pro rutinní analýzu. Pro rutinní analýzu se používá například způsob založený na rozdílu v poměru izotopů uhlíku v amylose a amylopektinu. Dále blízká infračervená spektroskopie, která může vést k odhadu poměru složek amylosy a amylopektinu. A v neposlední řadě technika vysoce výkonné vylučovací chromatografie, v současné době je to široce používaná metoda sloužící k odhadu relativního množství a zdánlivé molekulové hmotnosti amylosy a amylopektinu v nativních škrobech (Stawski, 2008).

3.2.12 Ekonomika výroby brambor pro výrobu škrobu

V roce 2014 skončil Zvláštní systém pěstování brambor pro výrobu škrobu podle nařízení vlády č. 60/2013 Sb. Od roku 2015 jsou v souvislosti s dobrovolnou podporou vázanou na produkci poskytovanou podle článku 52 nařízení Evropského parlamentu a Rady (EU) č. 1307/2013 podporovány brambory určené pro výrobu škrobu a nově také pro konzumní účely. Tyto podpory jsou ustanoveny v Nařízení vlády č. 50/2015 Sb., o stanovení některých podmínek poskytování přímých plateb zemědělcům a o změně některých souvisejících nařízení vlády. Pro brambory určené pro výrobu škrobu je vyčleněno 85 mil. Kč a pro konzumní brambory 50 mil. Kč (Žižka, 2015).

Zpracovatelé byli letos schopni vyprodukovat pouze zhruba 70 % obvyklého množství škrobu uváděného na trh. Bez dotační podpory pro producenty škrobu byl problém se zajištěním dodávek a splněním uzavřených smluv ještě větší (Agrární komora, 2016).

Náklady na pěstování brambor pro výrobu škrobu jsou zhruba o 20 % nižší než u brambor konzumních (Vokál a kol., 2013).

V České republice zůstávají k roku 2015 pouze 2 výrobci bramborového škrobu – LYCKEBY AMYLEX, a.s. Horažďovice a Škrobárny Pelhřimov, a.s. Svůj podíl na českém

trhu s bramborami pro výrobu škrobu neustále zvyšuje rakouská firma Agrana Gmünd (Žižka, 2015).

3.3 Genetická podstata obsahu škrobu v bramborách

Variabilita obsahu škrobu v hlízách bramboru je způsobena přirozenou změnou DNA na více genových lokusech a na faktorech životního prostředí. Nejdůležitějšími vlastnostmi pro průmyslovou výrobu škrobu jsou výnos škrobu a množství škrobu, které se získá na jednotku orné půdy. Z tohoto důvodu je jedním z cílů maximalizace výnosu škrobu z hlíz bramboru, a to především ve šlechtitelských kultivarech pro průmyslovou produkci škrobu. Ve šlechtitelských programech vyžaduje posouzení výnosu škrobu víceleté a lokalizační zkoušky. V prvních letech selekce není toto posouzení spolehlivé z důvodu nedostatku počtu hlíz (Schönhals a kol., 2016).

3.3.1 Genové zdroje bramboru

Brambory jsou stejně jako ostatní kulturní plodiny náchylné k chorobám a škůdcům. Je to částečně způsobeno tím, že moderní zemědělství je závislé na pěstování standardních klonů na velkých plochách půdy. Na základě tradičního zemědělství se pěstují směsi různých klonů a genotypů, díky tomu se škůdci či nemoci hůře šíří, a to především v závislosti na genetické rozmanitosti brambor (Hawkes, 1990).

Genetické zdroje bramboru jsou unikátním a nenahraditelným zdrojem genů a genových komplexů pro další genetické zlepšování biologického a hospodářského potenciálu nových odrůd bramboru. Sběrka kulturních druhů bramboru a primitivních odrůd je soustředěna v Mezinárodním centru pro brambory (CIP – Centro internacional de la papa) v Limě v Peru. Vzorke představují širokou morfologickou diverzitu a maximální geografické zastoupení a jsou cenné pro budoucí šlechtění v Jižní Americe i ve světě. Tato kolekce je uchovávána klonovým množením na poli a v kultuře *in vitro* (Vokál a kol., 2013).

Brambory je potřeba uchovávat a konzervovat v genových nebo semenných bankách (Hawkes, 1990). Pracoviště zabezpečuje shromažďování, základní hodnocení, dokumentaci, poskytování, regeneraci a dlouhodobé udržování kolekce bramboru (Vokál a kol., 2013). Semena brambor je snadné konzervovat, naopak konzervovat hlízy brambor obsahující škrob je již obtížnější (Hawkes, 1990). Při uchovávání kolekce bramboru v polní genové bance docházelo v důsledku přirozeného infekčního tlaku virových chorob k výraznému zhoršování

zdravotního stavu a vysokému riziku úplné ztráty vzorků (Vokál a kol., 2013). Hodnocení nebo screening materiálů genové banky jsou nezbytnou součástí práce s genovými zdroji (Hawkes, 1990).

3.3.2 Křížení a hybridizace

První moderní šlechtění brambor se objevilo v Severní Americe a v Evropě koncem 18. a počátkem 19. století. Šlechtitelé se snažili zaměřovat na zlepšení růstu, výnosnosti a odolnosti vůči chorobám. Vzhledem k tomu byl počet šlechtitelských programů rozšířen a šlechtitelé začali postupně chápat význam genetické rozmanitosti (Fajardo a kol., 2013). Komplexní znaky rostlin, jako jsou škrob a obsah cukru v semenech, plodech, hlízách a kořenech, jsou řízeny genetickými a environmentálními faktory. Pochopení jejich molekulární podstaty umožňuje stanovit diagnózu a spojit početné alely v programech šlechtění rostlin. Jedná se o takzvané přesné křížení (Li a kol., 2008). V širším slova smyslu může být křížení či hybridizace definováno jako jakékoliv přírodní nebo umělé spojení dvou geneticky odlišných buněk, což vede k hybridnímu potomstvu. Rozlišujeme sexuální a somatickou křížitelnost, kde sexuální křížitelností je pravděpodobnost získání hybridního potomstva ze spojení párů z různých specializovaných haploidních zárodečných buněk a somatická křížitelnost je pravděpodobnost získání hybridního potomstva ze spojení párů z různých nesespecializovaných somatických buněk nebo protoplastů. Jestliže je pravděpodobnost nulová, dotyční rodiče jsou nekřížitelní nebo nevhodní ke křížení (Bradshaw a Mackay, 1994). Základem křížení je vždy výběr vhodných rodičovských partnerů. Zpravidla se vybírají rodičovské komponenty s vynikajícími hospodářskými vlastnostmi pro daný šlechtitelský záměr. Volí se vyšší počet kombinací daného zaměření, od kterých se využívá nižší počet semen. Tím se výrazně zvýší variabilita získaného potomstva (Vokál a kol., 2013). Šlechtitelé brambor se snaží vyvinout zlepšené odrůdy bramboru, které kombinují vysoký výnos hlíz s vlastnostmi optimalizovanými pro různé koncové použití a odolností vůči nemocem a škůdcům a to zejména proto, aby se splnily požadavky zemědělců, průmyslu a spotřebitelů. Genetické variace jsou získány křížením heterozygotních tetraploidních rodičů a selekce se aplikuje v segreganční generaci F1. F1 genotypy jsou vegetativně množeny a vyhodnocovány po několik let. Proces výběru z počátečního křížení k získání nové odrůdy vyžaduje 10 – 15 let (Li a kol., 2013).

V konvenčním šlechtění jsou rozdíly u genotypů ve sterilitě, charakteristice hlíz, semenářství a klíčení podmíněny pravděpodobně pomocí samostatných cytoplasmatických

faktorů. Z tohoto důvodu je konvenční šlechtění vhodné pro analýzu symetrických hybridů, které vykazují isogenní jaderné genomy a různé cytoplasmatické prostředí (Lössl a kol., 2000).

3.3.2.1 Somatická hybridizace

Somatická hybridizace může být důležitým prvním krokem k introgresnímu šlechtění. Před- a postzygotní překážky křížitelnosti se nevztahují k somatické hybridizaci, nýbrž k sexuální hybridizaci (Bradshaw a Mackay, 1994). Somatická hybridizace využívá vlastností rezistence. Je to potenciální metoda pro získání hybridních rostlin mezi příbuznými i nepříbuznými rostlinami. Umožňuje obejít bariéru sexuální inkompatibility, nevhodný poměr EBN (číslo vyváženosti endospermu – má rozhodující význam na průběh hybridizace mezi rodičovskými partnery s různou úrovní ploidie) a dává i zde možnost kombinovat rostlinné genomy (ovšem asexuálně, bez meiotické segregace) a zvýšit tak i variabilitu vyšších rostlin. Touto cestou lze přenést hospodářsky cenné vlastnosti, jako například zvýšenou odolnost vůči nízkým teplotám, odolnost proti chorobám a škůdcům. Použitelnost somatických hybridů v klasických šlechtitelských postupech závisí na fertilitě, a tedy schopnosti zpětného křížení s bramborem. Somatická hybridizace využívá fúze protoplastů. Protoplasty jsou rostlinné buňky zbavené tuhé buněčné stěny, ohraničené plasmatickou membránou (Greplová a Horáčková, 2000; Domkářová a kol., 2007). Využitím techniky fúze protoplastů může být navýšen genofond brambor, a to za předpokladu vhodné rozmanitosti pro produkci nových kultivarů (Waara a kol., 1989). Ve šlechtění na obsah škrobu v bramborách se tato metoda nepoužívá (Barsby a kol., 1984).

3.3.3 Biosyntéza škrobu a s ní spojené enzymy

Škrob může být považován za polysacharid syntetizovaný způsobem, který umožní jeho účinnou degradaci. Biosyntéza škrobových zrn má křehkou rovnováhu mezi účinně zabalenými řetězci glukanu a možností porušení těchto struktur degradací. K dokončení těchto enzymaticky katalyzovaných procesů v hlízách bramboru je zapotřebí velké množství různých enzymových aktivit. Mezi tyto aktivity patří aktivace glukosového zbytku, prodloužení řetězce glukanu a přenos lineárních páteřních řetězců, které tvoří větvené struktury. Tento proces je obecně složitější ve srovnání s biosyntézou glykogenu. Biosyntéza glykogenu zahrnuje celou řadu homologických enzymů, které jsou pravděpodobně

zodpovědné za syntézu specifické struktury škrobu v různých tkáních a v různých vývojových stadiích (Singh a Kaur, 2009). Škrob je biosyntetizován komplexem enzymů zahrnujících variace škrobových syntáz a krom jiného také enzymů větveného a nevětveného škrobu. Role všech těchto enzymů byla zkoumána pomocí umlčení genů nebo knockoutu genu. I přesto, vzhledem k problematice, existuje několik příčin nadměrné exprese. Příčinou takové nadměrné exprese může být klonování velkých genomových fragmentů, nebo toxicita cDNAs k bakteriím během klonování (Brummell a kol., 2015). Knockout genů kódujících enzymy primárního metabolismu způsobí produkci mutantů s jasnými a někdy i neočekávanými fenotypy (Thorneycroft a kol., 2001). Umlčování genu se projevuje jako snížení rovnovážného stavu úrovní specifických RNA po zavedení homologických sekvencí do rostlinného genomu (Voinnet a kol., 1999).

Rostliny syntetizují škrob pomocí metabolické dráhy, která začíná aktivací cukru adenosindifosfoglukosy (ADP–glukosa) z glukosy-1-fosfátu a ATP v reakci katalyzované pomocí enzymu ADP-glukosofosforylázy (Singh a Kaur, 2009). Látky potřebné pro biosyntézu škrobu v amyloplastech během vývoje hlíz jsou ADP-glukosa, pyrofosforylasa, syntáza škrobu (SS), enzymy větveného škrobu (SBEs) a enzymy nevětveného škrobu (DBEs). Amylosa a amylopektin jsou syntetizovány v plastidech, kde se shromažďují do semikrystalických granulí. Syntáza škrobu se v plastidech vyskytuje v několika isoformách: jedna izoforma – syntáza GBSS z anglického jazyka „granule-bound starch synthase”, je zodpovědná za biosyntézu frakce amylosy a také přispívá k prodloužení řetězců amylopektinu (Bansal a kol., 2012). Amylosa je syntetizována v GBSS, zatímco syntéza amylopektinu vyžaduje velký komplex enzymů. Tento komplex obsahuje čtyři rozpustné syntázy škrobu (SSI, SSII, SSIII, SSIV) a dva typy větvených enzymů škrobu (SBEI, SBEII), s nevětvenými enzymy, kinázami a ostatními souvisejícími enzymy (Brummell a kol., 2015). Amylopektin je produkován na povrchu granulí rozpustnou syntázou škrobu (SS) a enzymy větveného škrobu (SBE). SS katalyzuje prodloužení řetězce na neredukující konec v reakci, kde ADP molekuly ADP-glukosy vytěsní termální hydroxylové skupiny rostoucího řetězce glukanu, vytvářejícího podlouhlý lineární α -(1,4)-glukanový řetězec (Singh a Kaur, 2009). Škrobové syntázy I, II a III (SSI, SSII, SSIII) jsou přítomny především v rozpustné fázi škrobu, zatímco granule vázané v syntáze I škrobu (GBSSI) jsou vázané do granulí a katalyzují syntézu amylosy (Werij a kol., 2012). Syntázy odpovědné za syntézu amylopektinu v hlízách se označují jako SSII a SSIII. Tyto syntázy škrobu mají dosud popsané izoformy, které mohou být rozděleny do různých tříd na základě podobnosti v jejich primární aminokyselinové sekvenci (Edwards a kol., 1999). GBSS inhibuje výnosy škrobu bez amylosy (Muth a kol., 2008). Granule vázané

v syntáze škrobu (GBSS) jsou isoformy syntázy škrobu a jsou zodpovědné za syntézu amylosy ve všech škrob obsahujících tkáních bramboru a také v ostatních rostlinných druzích (Bansal a kol., 2012). Rozdíly ve větvení amylopektinu ovlivňují krystalinitu granulí, která spolu s rozdíly mezi druhy ve velikosti a tvaru granulí má za následek tepelnou změnu, změnu lepení a biofyzikální vlastnosti škrobu. Větvení amylopektinu se provádí pomocí SBEI a SBEII enzymů, které vytvářejí rozvětvená místa štěpením vazeb α -(1→4). V bramborách se vyskytují pouze dvě isoformy SBE: SBEI (také nazývána jako SBE B) a SBEII (také nazývána jako SBE A). SBEI je hlavní isoforma, její snížení exprese má malý účinek na změnu struktury škrobu (Brummell a kol., 2015).

3.3.3.1 Ovlivňování genů závěrečné fáze syntézy škrobu

Škrob je vytvářen v oddělených částech rostlinných buněk, v plastidech. V posledním kroku tvorby škrobu působí syntázy škrobu. Syntáza škrobu I, vázaná na škrobová zrna, spoluvytváří především amorfní část škrobových zrn, jejíž hlavní složkou je amyulóza. Příslušný gen bramboru, kódující tento enzym, označovaný jako GBSSI (z anglického granule-bound synthase), byl již izolován a charakterizován. Rovněž geny bramboru kódující další syntázy škrobu, podílející se na tvorbě další složky bramborového škrobu, amylopektinu, byly již izolovány a charakterizovány (SSII A SSIII z anglického starch synthase). Při větvení řetězců oligosacharidů se uplatňují větvicí enzymy kódované geny BEI a BEII (z anglického branching enzymes) (Navrátil, 2000).

Pro zvýšení množství škrobu v bramborových hlízách byly rostliny transformovány genem *gIga* z bakterie *Escherichia coli*, kódujícím enzym glykogen syntázu (Navrátil, 2000). Enzym glykogen syntáza je zajímavý v tom, že je to enzym podobný syntáze škrobu, a to zejména ve vztahu k chemickým modifikacím (Shewmaker a Stalker, 1994). Nebyla však získána žádná transgenní rostlina, která by vykazovala zvýšený obsah škrobu. Vliv přidaného genu se projevil pouze částečnou změnou ve větvení škrobu (Navrátil, 2000). Zvyšování rostlinných metabolitů, jako jsou například cukry, může vést tedy ke změnám ve struktuře škrobu nebo k inhibici způsobenou expresí glykogen syntázy (Shewmaker a Stalker, 1994).

V současnosti existuje dostatečný počet příkladů, že manipulací s jednotlivými geny cukerného metabolismu, a nejenom cukerného metabolismu, lze pomocí transgenóze ovlivnit tvorbu a složení škrobu v jakékoliv odrůdě bramboru. K tomuto účelu je k dispozici poměrně vysoký počet genů pocházejících jak z bakterií, tak z kvasinek, a postupně narůstající počet genů izolovaných přímo z genomu bramboru (Navrátil, 2000).

Transgenóze rostlinného genomu z hlediska tvorby nových odrůd kulturních rostlin představuje přirozené rozšíření metod využívaných ve šlechtění rostlin. Vytvářejí se nové genotypy, a proto je nutná předběžná opatrnost, aby se zabránilo případným nepříznivým vlivům transgenních rostlin na přírodní prostředí, biodiverzitu a zdraví lidí a zvířat (Ondřej, 1999).

Byly zkoumány různé transgenní přístupy vedoucí k ovlivnění obsahu amylosy v modifikovaném škrobu brambor. Granule s velmi vysokým obsahem amylosy (až 70%) byly zjevně získány simultánní inhibicí větvených isoform enzymů škrobu brambor. Škrob bez amylosy může být získán sníženou expresí genu kódujícího enzym GBSSI, což je enzym amylosy, který prokazuje, že je pouze syntázou účastnící se syntézy amylosy. Zajímavostí je, že množství amylosy v granulích škrobu brambor může být také redukováno (až na 13%), a to snížením velikosti ADP-glukosy. SBDs z anglického jazyka „starch-binding domains” mohou být nahromaděny ve škrobových granulích během procesu biosyntézy škrobu bez vlivu na množství amylosy. To poukazuje na to, že SBD může být začleněn do granulí škrobu bez obsahu amylosy v modifikovaných bramborách (Firouzabadi a kol., 2007).

3.3.3.2 Produkce škrobu brambor s vysokým obsahem amylosy pomocí inhibice enzymů SBE A a B

O škrob s vysokým obsahem amylosy je velký zájem ze strany průmyslu, a to zejména ve vývoji filmů na bázi škrobu, jelikož škrob s vysokým obsahem amylosy má jedinečné funkční vlastnosti (Schwall a kol., 2000; Bengtsson a kol., 2003). Škrob s vysokým obsahem amylosy obsahuje až 86 % amylosy a má extrémně změněnou strukturu a úplný nedostatek běžného amylopektinu (Thuwall a kol., 2006; Schwall a kol., 2000).

V minulosti se škrob s různým poměrem amylosy a amylopektinu získával pomocí různých rozsáhlých šlechtitelských programů. V posledních deseti letech se provádí pokusy vedoucí ke změně vlastností škrobu, a to změnou hladiny syntázy škrobu (SS) a enzymů větveného škrobu (SBE) skrze genetickou modifikaci (Schwall a kol., 2000).

Antisensní inhibice SBE A + B vede k vysokým obsahům amylosy ve škrobu se zvýšeným obsahem fosfátu. Celkově byl obsah amylosy stanoven v 71 primárních transgenních liniích. Úroveň amylosy v 19 liniích byla 40 % nebo vyšší, což bylo stanoveno pomocí kolorimetrické jodové analýzy vazby. Všechny 19 linií vykazovalo velmi nízké hladiny SBE. Některé linie měly obsah amylozy vyšší než 60 % a v nejlepším případě i 70 %. Alternativní potenciometrické stanovení amylosy vykazovalo ještě vyšší hodnoty amylosy, až

do 89 %. Jedná se tudíž o první popis škrobu brambor s vysokým obsahem amylosy, který je srovnatelný se škrobem kukuřice s vysokým obsahem amylosy (Schwall a kol., 2000).

Většina granulí škrobu s vysokým obsahem amylosy má sníženou krystalickou strukturu škrobu a nepravidelný povrch s hlubokými trhlinami v centru granulí (Schwall a kol., 2000).

3.3.4 Genetické markery

Genetické markery jsou cenným nástrojem využitelným ve šlechtění nebo při charakterizaci genových zdrojů a jsou definovány jako morfologické nebo molekulární. Různá variabilita je častěji a spolehlivěji detekována na molekulární úrovni pomocí biochemických (isozymy) nebo DNA markerů. Většina DNA markerů je založena na polymerázové řetězové reakci, která vyžaduje zcela nepatrné množství DNA pro analýzu. DNA markery lze použít k prokázání hybridnosti, ale i přítomnosti žádoucího genu (Vokál a kol., 2013). Použití molekulárních markerů ve šlechtění brambor nabízí nové příležitosti pro selekci genotypů brambor. Bylo zjištěno, že mnoho markerů je spojeno s užitečnými znaky (Barone, 2004).

K prokázání variability a hybridnosti je hojně využívána metoda RAPD (náhodně amplifikované polymorfní DNA), jež nevyžaduje znalosti sekvence nukleotidů a poskytuje velký počet markerů zahrnujících celý genom. Sofistikovanější metodou, která již vyžaduje jisté znalosti genomu je analýza SSR neboli analýza mikrosatelitních sekvencí (Vokál a kol., 2013). Ty mohou být analyzovány pomocí PCR metody s užitím specifických markerů. Mikrosatelitní sekvence mají kodominantní dědičnost a vyznačují se hojností a polymorfismem (Ramel, 1997). Části mikrosatelitů jsou obecně využívány k mapování genomu eukaryot (Morgante a Olivieri, 1993). Jiné využití DNA markerů je tzv. MAS selekce (selekce zprostředkovaná markery). Jde o proces založený na těsné genetické vazbě DNA markerů ke sledovanému genu/genům. Prokázání přítomnosti markeru umožňuje snadnou a rychlou selekci potomstva na sledovaný znak (Vokál a kol., 2013).

Výnos hlíz, obsah škrobu a výtěžek škrobu jsou důležité komplexní znaky zejména pro výrobu průmyslového škrobu, ale také pro brambor jako takový. DNA markery spojené s početnými alelami genů by mohly zvýšit přesnost a rychlost šlechtění nových odrůd optimalizovaných pro výrobu škrobu (Schönhals a kol., 2016). Systém markerů, který je rychlý, spolehlivý, informativní a relativně jednoduchý je neustále požadován pro praktickou aplikaci k zachování, řízení a zlepšování germplasmu (Yi a kol., 2010). Asociační mapování

funkčních genů v metabolismu sacharidů jako markerů, objevuje alely invertázy a fosforylázy škrobu, které jsou spojeny s kvalitou hlíz (Li a kol. 2013).

Selekce asistovaná markery (tzv. MAS analýza) a markerová validace byly prováděny v tetraploidní křížené populaci s použitím různých kombinací 11ti alelově specifických markerů spojených s kvalitou hlíz. MAS analýza je validace asistovaných markerů, používaná k selekci genotypů se specifickou kombinací markerů. K usnadnění MAS analýzy se používá metoda PCR – polymerázová řetězová reakce, která byla vyvinuta pro specifické alely kandidátních genů (Li a kol., 2013). Diagnostické DNA markery jsou buď odvozeny od DNA změn v lokusech a to tak, že přímo přispívají k dědičným změnám komplexních znaků nebo jsou tyto markery v silné vazebné nerovnováze (LD) s daným lokusem (Schönhals a kol., 2016).

Identifikace DNA markerů pro komplexní agronomické znaky - jako jsou obsah a výtěžnost škrobu a výnosy hlíz, vyžaduje asociované mapování v populacích kříženého materiálu. Pojem asociované mapování byl převzat z lidské populační genetiky a využívá historických rekombinačních událostí v populaci jedinců (Li a kol., 2013). V plodinách je asociované mapování populací sestaveno z genetických zdrojů, které představují ideální genotypovou a fenotypovou rozmanitost druhů. Takové populace jsou fenotypově stejné, co se týká agronomických znaků a genotypově stejné, co se týká DNA markerů. Markery jsou poté testovány spolu se znaky. Spojení markeru a znaku je pozorováno, jestliže je specifická alela markeru zděděna společně s alelou specifického znaku v průběhu několika meiotických generací. To funguje tehdy, pokud je marker buď identický se znakem na lokusu nebo pokud je s ním v úzké fyzické vazbě (Schönhals a kol., 2016).

Funkční geny v metabolismu a přenosu sacharidů zahrnují enzymy, jako jsou invertasy, ADP – glukoso pyrofosforylase, fosforylase škrobu, sacharosa fosfát syntáza a sacharosa syntáza. Tyto enzymy jsou sledovány pomocí QTL (lokusu kvantitativního znaku) pro výnos škrobu a obsah cukru. Funkce a pozice zkoušených genů byly testovány ve vztahu k výnosu hlíz, obsahu a výtěžnosti škrobu a kvalitě hranolek v populacích odrůd a pokročilých vyšlechtěných klonů, které byly vytvořeny v komerčních šlechtitelských programech. Tento materiál pochází z různých rodičovských genotypů, na rozdíl od experimentálních populací používaných pro mapování vazby, a reprezentuje společné alelické variace vyskytující se v genofondu bramboru v Evropě. Ve spojitosti s kvalitou hlíz, byly nalezeny DNA polymorfismy v lokusu kódujícím invertázy, fosforylázy škrobu, rozpustnou syntázu škrobu I, glukose-6-fosfát dehydrogenázu a aktivázu ribulose bisfosfát karboxylasy. Jednotlivé markery

vysvětlují až 12 % z celkové variance v závislosti na znacích, šest až deset markerů vysvětluje mezi 26 % (výnos hlíz) a 55 % (obsah škrobu) z celkové variance (Li a kol., 2013).

3.3.4.1 Metoda QTL – Lokus kvantitativního znaku

Genetické analýzy komplexních znaků rostlin metodou QTL byly možné až po objevení DNA markerů (Li a kol., 2008). Různé sady genů řídí syntézu a degradaci granulí škrobu a mají také vliv na jakostní znaky brambor. K analýze těchto genů majících vliv na fenotypovou variabilitu, vlastnosti škrobu, barvu hranolek a nasládllost brambor v důsledku skladování hlíz v chladu je vhodná metoda QTL – lokus kvantitativního znaku (Werij a kol., 2012). Fenotyp většiny znaků rostlin se mění kvantitativně, a to vlivem vnějšího prostředí a vlivem genetických faktorů (Schafer–Pregl a kol., 1998). Téměř všechny geny byly zmapovány a klonovány. To přináší nové možnosti k posílení QTL analýzy (Werij a kol., 2012).

QTL analýza vyžaduje fenotypové zhodnocení, molekulární a statistickou analýzu segregující populace (Śliwka a kol., 2015). Dostupnost širokého množství fenotypově neutrálních DNA markerů umožňuje genetický rozbor a přiřazení specifických znaků k chromozómu (Schafer-Pregl a kol., 1998). První důležité QTL analýzy prováděné za účelem odhadu obsahu škrobu v bramborách, byly prováděny za použití diploidních populací a markerů izoenzymu. Výsledná vazebná mapa byla doplněna o polymorfismus délky restričních fragmentů (RFLP z anglického restriction fragment length polymorphism) a o náhodné amplifikované polymorfni DNA (RAPD z anglického random amplified polymorphic DNA) (Śliwka a kol., 2015).

3.3.5 GMO brambory pro výrobu škrobu

Kulturní brambor je plodinou tetraploidní a vysoce heterozygotní. Genetická stabilita jeho novošlechtěnců je naštěstí udržována klonovým množením hlízami. Sama příprava i selekce nových hybridů, však představují časově velmi náročný proces, nadto ztížený častou nekřížitelností potencionálních partnerů (Vokál a kol., 2013). Jako zdroj modifikovaných škrobů může být brambor používán pro kulinářské a průmyslové procesy (Bansal a kol., 2012). V genofondu bramboru existuje široká přírodní variabilita s ohledem na různé vlastnosti škrobu, i přesto je možné dosáhnout některých vlastností pouze prostřednictvím chemické modifikace (Werij a kol., 2012). Chemická mutagenese s činidly jako jsou např. ethylmethansulfonát (EMS) je rychlý způsob generování nových alel, což může být obtížnější

z hlediska určování přesných mutací ve velkých rostlinných populacích. Cílené vyvolávání místních poškození v genomech (z anglického jazyka „TILLING“) je metoda, která řeší tento problém pomocí jedno-vláknitých specifických endonukleáz CEL1, odhaluje a omezuje nesourodost v heteroduplexech původní (nemutované)/mutované DNA. Výskyt nových restričních fragmentů na gelu s vysokým rozlišením poukazuje na přítomnost mutace v rámci daného cílového genu. Metoda TILLING byla úspěšně použita k identifikaci u chemicky indukovaných a přírodních mutací, například v *Arabidopsis thaliana*, ječmeni, pšenici a rýži. Nicméně použití metody TILLING k identifikaci mutací v bramborách je užitečnější, protože genom bramboru je autotetraploidní a poukazuje na značnou alelickou diverzitu (Muth a kol., 2008).

Modifikace škrobu brambor zahrnuje fyzikální, chemické a biochemické jevy na povrchu kontaktních fází. Mikroskopie (světelná a SEM – skenovací elektronový mikroskop) hraje důležitou roli v porozumění struktury granulí modifikovaného škrobu. Díky ní můžeme detekovat strukturální změny, které jsou označovány jako chemické modifikace a substituované části v granulích škrobu (Singh a Kaur, 2009).

Němečtí vědci nyní bez použití genových technologií vyvinuli škrobovou odrůdu bramboru se zvýšeným podílem amylopektinu. Tato odrůda konkurující GM odrůdě 'Amflora' společnosti BASF byla vyvinuta pomocí šlechtitelské metody TILLING (Ministerstvo zemědělství, 2010). Bylo zjištěno, že škrob z geneticky modifikovaných brambor je vysoce rozvětvený ve srovnání s normálními odrůdami brambor. Geneticky modifikovaný škrob, buď obsahuje amylózu, nebo je bez amylózy. Nové odrůdy brambor vytvořené pomocí genového inženýrství určené k produkci škrobu obsahujícího pouze amylopektin byly vyvinuty ve Švédsku (Nilsson a kol., 1996).

3.3.5.1 GM odrůda Amflora

Amflora je geneticky modifikovaná odrůda, která obsahuje škrob s velmi vysokým obsahem amylopektinu a velmi nízkým obsahem amylosy (Abdallah, 2010). Odrůda Amflora je první registrovaná GM odrůda s modifikovaným škrobem v EU (Wandelt, 2007). Amflora poskytuje stejně dobré výnosy hlíz a obsah škrobu jako konvenční odrůdy brambor pro výrobu škrobu. Odrůda Amflora byla vyvinuta umlčením exprese syntázy škrobu (konkrétně GBSS) pomocí antisensní strategie eliminující expresi amylosy (Abdallah, 2010). Genetická modifikace GBSS vede k inhibici obsahu amylosy a tím ke zvýšení obsahu rozvětveného amylopektinu ve škrobu (> 98 %) v hlízách bramboru (Wandelt, 2007).

3.4 Vliv negenetických faktorů na obsah škrobu v bramborách

Prostředí a rostliny se vzájemně ovlivňují. Faktory prostředí mohou ovlivnit porosty (agrophytocenózy) příznivě nebo nepříznivě. Rostliny se snaží nepříznivým podmínkám přizpůsobit, adaptovat se, a tak čelit změněnému jednomu i více faktorům (Šebánek a kol., 1983).

Index sklizně brambor nezávisí na genetických faktorech, nejvyšší výnos nastává za vhodných růstových podmínek, jako je dostatek světla a vody a chladné počasí (Bradshaw a Mackay, 1994). Struktura škrobu bývá stabilní. Závislost obsahu škrobu na povětrnostních podmínkách bývá charakterizována od slabé až po průměrnou. Je velmi důležité regulovat úroveň výnosu, a to především pomocí ostatních faktorů, jako je například kombinace zavlažování s regulátory růstu, mikrobiální hnojiva, pěstování vysoce šlechtěných odrůd atd. (Kravchenko a Fedotova, 2013). Environmentální stres dramaticky mění a negativně ovlivňuje výnos škrobu. Výnos škrobu je obzvláště citlivý na teplo a sucho. Dokonce i krátké období akutního stresu může způsobit výrazný pokles výnosu škrobu. Posklizňový stres hlíz může dále snížit tržní výnos škrobu (Bradshaw a Mackay, 1994).

3.4.1 Vliv sucha na obsah škrobu v bramborách

Nedostatek vody představuje stresový faktor výrazně zasahující světovou zemědělskou produkci. Podíl obdělávaných ploch postižených nedostatkem srážek nebo zasolením celosvětově narůstá. Paralelně roste potřeba hledat odolnější plodiny (Tylová, 2011). Brambory jsou velmi citlivá plodina na nedostatek vody, mnohem citlivější než většina jiných druhů (Bradshaw a Mackay, 1994).

V tříletém skleníkovém pokusu byl u čtyř odrůd v devíti variantách, ovlivněných v určitých obdobích vegetace stresem sucha, u hlíz sklizených po fyziologickém dozrání porostu analyzován obsah škrobu i sušiny a měřena textura. U jedné poloviny variant se obsah škrobu snížil, u druhé poloviny zejména ve variantách, ve kterých sucho působilo od plného květu do konce vegetace, se zvýšil. U všech tří parametrů kvality hlíz (obsah škrobu, obsah sušiny, textura hlíz) byly nalezeny významné odrůdové reakce na stres suchem působící v odlišných fázích vegetace. Do pokusu byly záměrně vybrány čtyři odrůdy bramboru s rozdílnou délkou vegetační doby i užitkového směru pěstování, dvě z našeho a dvě ze zahraničního šlechtění: Resy – velmi raná, konzumní, Nizozemsko; Karin – raná, konzumní,

salátová, snášejší přísušky, ČR; Désirée – polopozdní, konzumní, vhodná pro pěstování v aridních oblastech, Nizozemsko; Kamýk – polopozdní, průmyslová, ČR (Zrůst a Holá, 1994).

Stres suchem je nejdůležitější environmentální faktor, který působí na produkci brambor. Jestliže působí v rozdílných fázích vegetace má dosti velký vliv na obsah škrobu (udávaný v procentech z čerstvé hmoty hlízy) (Bradshaw a Mackay, 1994; Zrůst a Holá, 1994). Sucho se projevuje na bramborách dvěma způsoby - přímo i nepřímo (metabolicky) (Šebánek a kol., 1983).

Stres obecně způsobuje snížení obsahu škrobu v hlízách, resp. větší akumulaci cukrů, což je nepříznivé pro výrobky z brambor. Určitou roli při vyjádření obsahu škrobu v původní hmotě hraje úbytek vody v hlízách v podmínkách půdního sucha. Reakce odrůd na sucho je v tomto ukazateli velmi rozdílná (Zrůst a Holá, 1994).

Stres suchem stimuluje syntézu sacharózy a inhibuje syntézu škrobu (Geigenberger a kol., 1999).

3.4.2 Vliv mrazivého počasí na obsah škrobu v bramborách

Rostliny mohou zahynout při rychlém střídání tepla a chladu nebo při delším působení chladu. Vlivem dlouhotrvajícího chladu rostliny žloutnou a vadnou, což je způsobeno nedostatečným příjmem vody kořeny (Šebánek a kol., 1983). Stres způsobený mrazivým počasím má dva hlavní účinky, které se projeví na bramborách. Způsobuje namrzání povrchových částí rostlin a v závislosti na tom také nasládlost hlíz, což má za následek nižší obsah škrobu v bramborách (Bradshaw a Mackay, 1994).

3.4.3 Vliv světla na obsah škrobu v bramborách

Světelné podmínky dlouhého dne, tudíž 16 hodin, podporují růst natě všech skupin odrůd brambor. Prodlužují vegetační dobu a především díky lepším výsledkům fotosyntézy se vytvářejí větší a vyrovnanější hlízy. Škrobnatost a výnos těchto hlíz je potom větší. Naopak světelné podmínky krátkého dne, tudíž 8 hodin, zpomalují růst natě, v důsledku toho jsou hlízy menší a škrobnatost se tudíž také snižuje (Rybáček a kol., 1988).

4 Diskuze

Tato práce je přínosná z toho důvodu, že shromažďuje a uceluje doposud publikované informace, co se týče škrobu obsaženého v hlízách bramboru. Tyto informace jsou propojeny do širších souvislostí v ohledu genetickém i negenetickém.

Škrob má rozmanité využití, využívá se nejen v oblasti škrobárenského průmyslu, ale i v ostatních průmyslových odvětvích, například v papírenském a potravinářském průmyslu. Z praktického hlediska je tudíž velmi užitečný. Škrob se skládá ze dvou důležitých polysacharidů, které mají rozdílné funkční vlastnosti. Jedná se o amylosu a amylopektin.

Mnohé studie přišly na to, že můžeme ovlivnit obsah škrobu, zejména obsah amylosy ale i amylopektinu určitými genetickými metodami. Jak již bylo zmíněno, amylosa a amylopektin mají rozdílné funkční vlastnosti a každý z těchto polysacharidů vyniká něčím, co je pro ně specifické (Svegmark a kol., 2002). Například amylosa je pomaleji stravitelná oproti amylopektinu (Stawski, 2008). Obsah amylosy lze ve škrobu dle určitých studií redukovat až pouze na 2 %. Příkladem je GM odrůda zvaná Amflora. V tomto případě jde o inhibici enzymu GBSS. Další nové odrůdy obsahující pouze amylopektin byly vyvinuty pomocí genového inženýrství ve Švédsku (Nilsson a kol., 1996). Existují také metody, kterými lze naopak snížit obsah amylopektinu, jedná se například o antisensní inhibici enzymů SBE a SS (Schwall a kol., 2000). Geneticky modifikované odrůdy jsou v současnosti velmi rozebíraným tématem. Existuje řada názorů na toto téma, častěji právě těch negativních – lidé se domnívají, že by se nemělo zasahovat do přírody jako takové. Dle mého názoru přibude v dalších letech spousta geneticky modifikovaných odrůd, a to zejména díky značné rychlosti pokroku ve vědě.

Zůstaneme-li u amylosy, její zajímavosti je semikrystalická struktura a z toho důvodu nemůže být předmětem analýzy rentgenové difrakce. Tudíž není jasné, jak amylosa interaguje s amylopektinem ve škrobových granulích. Někteří biologové tvrdí, že dlouhé řetězce amylosy jsou přítomny ve více či méně rozložených amorfních dutinách v granulích škrobu (Ball a kol., 1998).

Zajímavé jsou také genetické DNA markery, které mohou zvýšit přesnost a rychlost šlechtění nových odrůd určených pro výrobu škrobu a jsou tudíž využitelné pro MAS (Marker assisted selection). MAS analýza je používána k selekci genotypů se specifickou kombinací markerů a k jejímu usnadnění se používá metoda PCR – metoda polymerázové řetězové reakce (Li a kol., 2013).

Nejedná se však pouze o genetické faktory, které ovlivňují obsah škrobu v bramborách. Dalšími faktory jsou faktory negenetické, tudíž environmentální. Existuje široké množství odrůd pěstovaných pro produkci škrobu. Obsah škrobu ovlivňuje z environmentálních faktorů především sucho, dále také světlo i přílišný chlad. Jsou environmentální faktory takové faktory, se kterými sami nic nezmůžeme? Dle mého názoru se mohou pěstitelé alespoň částečně snažit ovlivnit tyto faktory, např. pokud převládá suché období lze zaopatřit závlahy.

Důležitá je také volba odrůdy bramboru. Obsah škrobu v bramborové hlíze je geneticky fixován, tj. je závislý především na odrůdě (Domkářová a Vokál, 2007). Jak jsem již zmiňovala, existuje celá řada odrůd, které jsou rozděleny do určitých užitkových směrů a každý směr má stanovená svá kritéria (Čermák, 2012). Je zdánlivé, že si pěstitel, který hodlá pěstovat brambory pro výnos škrobu, nezvolí odrůdu brambor určených především ke konzumu. Zajímavé jsou výhledové zprávy týkající se brambor, ve kterých jsou znázorněny výnosy škrobu v daných obdobích a mnoho dalších informací, jako například škrobnatost (%), seznam doporučených odrůd aj. Tyto zprávy jsou vydávány každý rok Ústředním kontrolním a zkušebním ústavem zemědělským v Brně.

5 Závěr

Shromážděním dostatečných a plnohodnotných článků byla sestavena tato literární rešerše, ve které byly představeny obecné skutečnosti týkající se brambor a škrobu v nich obsaženého. Obsah škrobu může být ovlivňován hned několika faktory. Klíčovými faktory, které výrazně ovlivňují obsah škrobu v hlízách bramboru, jsou především faktory genetické. Je však třeba znát podrobnou charakteristiku a složení škrobu. V současné době je obsah škrobu velmi diskutovaným tématem, existuje obrovské množství studií zabývajících se genetickými faktory, majících vliv na obsah škrobu v bramborách. Aktuálními trendy této problematiky jsou především genetické markery, od nichž se odvíjejí další metody. Nutno zmínit také genetické modifikace brambor a s nimi spojenou odrůdu Amflora, které jsou diskutovány v poslední době čím dál tím více. Dalšími faktory, které výrazně ovlivňují obsah škrobu v bramborách, jsou faktory environmentální. V závislosti na zjištěných skutečnostech existují faktory, které my sami ovlivnit nemůžeme, ale také existují i ty, které ovlivnit můžeme a to zejména díky neustálým pokrokům ve vědě.

6 Seznam literatury

- Abdallah, N.A. 2010. Amflora: Great expectation for GM crops in Europe. *GM crops*. 1 (3). 109 – 112.
- Ball, S.G., van de Wall, H.B.J., Visser, R.G.F. 1998. Progress in understanding the biosynthesis of amylose. *Elsevier science*. 98. 1360-1385.
- Bansal, A., Kumari, V., Taneja, D., Sayal, R., Das, N. 2012. Molecular cloning and characterization of granule-bound starch synthase I (GBSSI) alleles from potato and sequence analysis for detection of cis-regulatory motifs. *Plant Cell Tiss Organ Cult*. 109. 247-261.
- Barone, A. 2004. Molecular Marker-assisted Selection for potato breeding. *Amer J of Potato Res*. 81. 111-117.
- Barsby, T.L., Shepard, J.F., Kemble, R.J., Wong, R. 1984. Somatic hybridization in the genus of *Solanum*: *S. tuberosum* and *S. brevidens*. *Plant cell reports*. 3. 165-167
- Bengtsson, M., Koch, K., Gatenholm, P. 2003. Surface octanoylation of high-amylose potato starch films. *Carbohydrate polymers*. 54. 1-11.
- Berry, C.S. 1986. Resistant Starch: Formation and Measurement of starch that Survives Exhaustive Digestion with Amylolytic Enzymes during the Determination of dietary fibre. *Journal of Cereal Science*. 4. 301-314.
- Bradshaw, J.E., Mackay, B.R. (eds). 1994. *Potato genetics*. Oxon: CAB International. p. 552. ISBN 0851988695.
- Brown, C.R. 2005. Antioxidants in potato. *Amer J of Potato Res*. 82. 163-172.

Brummell, D.A., Watson, L.M., Zhou, J., McKenzie, M.J., Hallett, I.C., Simmons, L., Carpenter, M., Timmerman-Vaughan, G.M. 2015. Overexpression of starch branching enzyme II increases short-chain branching of amylopektin and alters the physicochemical properties of starch from potato tuber. *BMC Biotechnology*. 15-28.

Camire, M.E., Kubow, S., Donnelly, D.J. 2009. Potatoes and Human Health. *Critical reviews in Food Science and Nutrition*. 49. 823-840.

Carpenter, M.A., Joyce, N.I., Genet, R.A., Cooper, R.D., Murray, S.R., Noble, A.D., Butler, R.C., Timmerman-Vaughan, G.M. 2015. Starch phosphorylation in potato tubers is influenced by allelic variation in the genes encoding glucan water dikinase, starch branching enzymes I and II, and starch synthase III. *Frontiers in Plant Science*. 6. 143. 1-13.

Čepl, J., Čížek, M., Domkářová, J. 2013. Potato growing and utilization in the Czech republic. In.: Součková, H. (eds). *Potato Agrophysiology 2013: Proceedings 2nd international symposium on agronomy and physiology of potato*. Havlíčkův Brod: Potato research institute. p. 240. ISBN: 978-80-86940-52-6.

Čermák, V. 2011. *Seznam doporučených odrůd brambor 2011*. Brno: Ústřední kontrolní a zkušební ústav zemědělský. p. 112. ISBN: 978-80-7401-042-2.

Čermák, V. 2012. *Seznam doporučených odrůd brambor 2012*. Brno: Ústřední kontrolní a zkušební ústav zemědělský. p. 102. ISBN: 978-80-7401-058-3.

Čermák, V. 2013. *Seznam doporučených odrůd brambor 2013*. Brno: Ústřední kontrolní a zkušební ústav zemědělský. p. 104. ISBN: 978-80-7401-072-9.

Čermák, V. 2014. *Seznam doporučených odrůd brambor 2014*. Brno: Ústřední kontrolní a zkušební ústav zemědělský. p. 106. ISBN: 978-80-7401-087-3.

Čermák, V. 2015. *Seznam doporučených odrůd brambor 2015*. Brno: Ústřední kontrolní a zkušební ústav zemědělský. p.101. ISBN: 978-80-7401-107-8.

Dimante, I., Serafinovica, S., Skrabule, I., Tsahkna, A., Hansons, A. 2013. Baltic organic potato for the World markets (baltorgpotato) – increasing of economic competitiveness of stakeholders involved in organic potato food production chain. In.: Součková, H. (eds). Potato Agrophysiology 2013: Proceedings 2nd international symposium on agronomy and physiology of potato. Havlíčkův Brod: Potato research institute. p. 240. ISBN: 978-80-86940-52-6.

Domkářová, J., Kreuz, L., Švecová, R., Greplová, M., Horáčková, V., Polzerová, H. 2007. Využití mezidruhové hybridizace k rozšíření genetické diverzity genofondu bramboru. *Bramborářství*. 15 (5). 8-10.

Domkářová, J., Vokál, B. 2007. Úroveň a vývojové trendy obsahu škrobu odrůd bramboru. *Bramborářství*. 15 (4). 14-19.

Edwards, A., Fulton, D.,C., Hylton, Ch.M., Jobling, S.A., Gidley, M., Rössner, U., Martin, C., Smith, A.M. 1999. A combined reduction in activity of starch synthases II and III of potato has novel effects on the starch of tubers. *The Plant Journal*. 17 (3). 251-261.

Fajardo, D., Haynes, K.G., Jansky, S. 2013. Starch characteristics of modern and heirloom potato cultivars. *Am. J. Potato Res.* 90. 460-469.

Firouzabadi, F.N., Vincken, J.-P., Ji, Q., Suurs, L.C.J.M., Buléon, A., Visser, R.G.F. 2007. Accumulation of multiple-repeat starch – binding domains (SBD2-SBD5) does not reduce amylose content of potato starch granules. *Planta*. 225. 919-933.

Gebhardt, Ch. 2013. Validation of candidate gene markers for marker-assisted selection of potato cultivars with improved tuber quality. *Theor Appl Genet*. 126. 1039-1052.

Geigenberger, P., Müller-Röber, B., Stitt, M. 1999. Contribution of adenosine 5' diphosphoglucose pyrophosphorylase to the control of starch synthesis decreased by water stress in growing potato tubers. *Planta*. 209 (3). 338-345.

Greplová, M., Horáčková, V. 2000. Využití somatické hybridizace ve šlechtění bramboru. *Bramborářství*. 8 (2). 14-15.

Hawkes, J.G. 1990. The Potato: Evolution, biodiversity and genetic resources. United States: Smithsonian Institution Press. p. 259. ISBN: 0-87474-465-2.

Hezký, P. 2011. Vědci rozluštili genom bramboru. Farmář. 17 (8). 14.

Jun, J., Novák, F. 2008. Sto let organizovaného českého bramborářství: 1908 – 2008. Havlíčkův Brod: Ústřední bramborářský svaz České republiky. p. 109. ISBN: 978-80-904212-0-2.

Kamasaka, H., Uchida, M., Kusaka, K., Yoshikawa, K., Yamamoto, K., Okada, S., Ichikawa, T. 1994. Inhibitory Effect of Phosphorylated Oligosaccharides Prepared from Potato Starch on the Formation of Calcium Phosphate. Biosci. Biotech. Biochem. 59 (8). 1412-1416.

Kingman, S.M., Englyst, H.N. 1994. The influence of food preparation methods on the *in-vitro* digestibility of starch in potatoes. Food chemistry. 49. 181-186.

Kravchenko, A.V., Fedotova, L.S. 2013. Influence of changing climate conditions to potato cultivation in central non-chernozem region of Ossian federation. In.: Součková, H. (eds). Potato Agrophysiology 2013: Proceedings 2nd international symposium on agronomy and physiology of potato. Havlíčkův Brod: Potato research institute. p. 240. ISBN: 978-80-86940-52-6.

Kvasnička, F., Voldřich, M., Votavová, L. 2000. Steroidní glykoalkaloidy v planých druzích brambor. Bramborářství. 8 (1). 11-12.

Li, L., Paulo, M. J., Strahwald, J., Lübeck, J., Hofferbert, H.-R., Tackem E., Junghans, H., Wunder, J., Draffehn, A., Eeuwijk, F., Gebhardt, Ch. 2008. Natural DNA variation at candidate loci is associated with potato chip color, tuber starch content, yield and starch yield. Theor Appl Genet. 116. 1167-1181.

- Li, L., Tacke, E., Hofferbert, H.-R., Lübeck, J., Strahwald, J., Draffehn, A. M., Walkemeier, B., Liu, Q., Weber, E., Currie, V., Yada, R. 2013. Validation of candidate gene markers for marker-assisted selection of potato cultivars with improved tuber quality. *Theor Appl Genet.* 126. 1039-1052.
- Liu, Q., Weber, E., Currie, V., Yada, R. 2003. Physicochemical properties of starches during potato growth. *Carbohydrate Polymers.* 51. 213-221.
- Lössl, A., Götz, M., Braun, A., Wenzel, G. 2000. Molecular markers for cytoplasm in potato: male sterility and contribution of different plastid-mitochondrial configurations to starch production. *Euphytica.* 116. 221-230.
- Masuelli, R.W., Camadro, E.L. 1997. Crossability relationships among wild potato species with different ploidies and Endosperm Balance Number (EBN). *Euphytica.* 94- 227-235.
- Mohanty, I.C., Mahapatra, D., Mohanty, S., Das, A.B. 2004. Karyotype analyses and studies on the nuclear DNA content in 30 genotypes of potato (*Solanum tuberosum*) L. *Cell Biology International.* 28. 625-633.
- Morgante, M., Olivieri, A.M. 1993. PCR – amplified microsatellites as markers in plant genetics. *The Plant Journal.* 3 (1). 175-182.
- Muhrbeck, P., Svensson, E., Eliasson, A.-Ch. 1991. Effect of the degree of phosphorylation on the crystallinity of native potato starch. *Starch.* 43 (12). 466-468.
- Muth, J., Hartje, S., Twyman, R.M., Hofferbert, H.-R., Tacke, E., Prüfer, D. 2008. Precision breeding for novel starch variants in potato. *Plant Biotechnology Journal.* 6. 576-584.
- Navrátil, O. 2000. Změny v obsahu a složení škrobu brambor v důsledku genových manipulací. *Bramborářství.* 8 (1). 2-3.
- Nilsson, G.S., Bergquist, K.E., Nilsson, U., Gorton, L. 1996. Determination of the degree of branching in Normal and Amylopectin Type Potato Starch with H-NMR Spectroscopy. *Starch.* 48. (10). 352-357.

Noda, T., Tsuda, S., Mori, M., Takigawa, S., Matsuura-Endo, Ch., Saito, K., Mangalika, W.H.A., Hanaoka, A., Suzuki, Y., Yamauchi, H. 2004. The effect of harvest dates on the starch properties of variol potato cultivars. *Food chemistry*. 86. 119-125.

Ondřej, M. 1999. Úvod do problematiky transgenozy rostlin. *Czech Journal of Genetics Plant Breeding*. 35 (4). 95-108.

Ramel, C. 1997. Mini- and microsatellites. *Environmental Health Perspectives*. 105 (4). 781-789.

Rybáček, V., Čača, Z., Fric, V., Fricová, E., Šroller, J., Votoupal, B., Daniel, J., Findejs, R., Míča, B., Radil, B., Rasochová, M., Rasocho, V., Tuček, V., Vokál, B., Zrůst, J. 1988. *Brambory*. Praha: Státní zemědělské nakladatelství. p. 360.

Shewmaker, C.K., Stalker, D.M. 1994. Glycogen biosynthetic enzymes in plants. U.S. Patent No. 5. 349.

Schafer-Pregl, R., Ritter, E., Concilio, L., Hesselbach, J., Lovatti, L., Walkemeier, B., Thelen, H., Salamini, F., Gebhardt, C. 1998. Analysis of quantitative trait loci (QTLs) and quantitative trait alleles (QTAs) for potato tuber yield and starch content. *Theor Appl Genet*. 97. 834-846.

Schönhals, E.M., Ortega, F., Barandalla, L., Aragonés, A., Ruiz de Galaretta, J.I., Liao, J.-C., Sanetomo, R., Walkemeier, B., Tacke, E., Ritter, E., Gebhardt, C. 2016. Identification and reproducibility of diagnostic DNA markers for tuber starch and yield optimization in a novel association mapping population of potato. *Theor Appl Genet*. 1-19.

Schwall, G.P., Safford, R., Westcott, R.J., Jeffcoat, R., Tayal, A., Shi, Y.-Ch., Gidley, M.J., Jobling, S.A. 2000. Production of very-high-amylose potato starch by inhibition of SBE A and B. *Nature America Inc*. 18. 551-554.

Singh, J., Kaur, L. (eds). 2016. *Advances in potato chemistry and technology*. Amsterdam: Academic Press. p. 752. ISBN: 9780128000021.

Singh, J., Kaur, L. (eds). 2009. *Advances in potato chemistry and technology*. Amsterdam: Academic Press. p. 528. ISBN: 9780080921914.

Skrabule, I., Vaivode, A., Piliksere, D., Būmane, S., Dimante, I., Mūrniece, I., Krūma, Z. 2013. Nutritional quality of potatoes depending on farming system. In.: Součková, H. (eds). *Potato Agrophysiology 2013: Proceedings 2nd international symposium on agronomy and physiology of potato*. Havlíčkův Brod: Potato research institute. p. 240. ISBN: 978-80-86940-52-6.

Slavík, B. a kolektiv. 2000. *Květena České republiky 6*. Academia, Praha, p. 770. ISBN 80-200-0306-1.

Śliwka, J., Soltys-Kalina, D., Szajko, K., Wasilewicz-Flis, I., Strzelczyk-Zyta, D., Zimnoch-Guzowska, E., Jakuczun, H., Marczewski, W. 2016. Mapping of quantitative trait loci for tuber starch and Lea sucrose contents in diploid potato. *Theo Appl Genet*. 129. 131-140.

Spooner, D.M. 2009. DNA barcoding will frequently fail in complicated groups: an example in wild potatoes. *American Journal of Botany*. 96. 1177–1189.

Spooner, D.M., Núñez, J., Trujillo, G., del Rosario Herrera, M., Guzmán, F., Ghislain, M. 2007. Extensive simple sequence repeat genotyping of potato landraces supports a major reevaluation of their gene pool structure and classification. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*. 104. 19 398–19 403.

Stasiak, M., Rusinek, R., Molenda, M., Fornal, J., Blaszcak, W. 2011. Effect of potato starch modification on mechanical parameters and granules morphology. *Journal of Food Engineering*. 102. 154-162.

Stawski, D. 2008. New determination method of amylose content in potato chemistry. *Food Chemistry*. 110. 777-781.

Sungh, J.H., Park, D.P., Park, B.J., Choi, H.J., Jhon, M.S. 2005. Phosphorylation of Potato Starch and Its Electrorheological Suspension. *Biomacromolecules*. 6. 2182-2188.

Svegmark, K., Helmersson, K., Nilsson, P.-O., Andersson, R., Svensson, E. 2002. Comparison of potato amylopektin barches and potato barches – influence of year and variety. *Carbohydrate Polymers*. 47. 331-340.

Šebánek, J., Gréc, L., Javor, A., Švihra, J. 1983. *Fyziologie rostlin*. Praha: Státní zemědělské nakladatelství. p. 560.

Thornycroft, D., Sherson, S.M., Smith, S.M. 2001. Using gene knockouts to investigate plant metabolism. *Journal of Experimental Botany*. 52 (361). 1593-1601.

Thuwall, M., Boldizar, A., Rigdahl, M. 2006. Extrusion processing of high amylose potato starch materials. *Carbohydrate polymers*. 65. 441-446.

Tylová, E. 2011. Mechanizmy rezistence rostlin vůči nedostatku vody. *Farmář*. 17 (9). 20-21.

Velíšek, J., Hajšlová, J. 2009. *Chemie potravin*. Tábor: OSSIS. p. 331. ISBN 978-80-86659-17-6.

Visser, R.G.F., Bachem, Ch., W., B. Boer, J.M., Bryan, G.J., Chakrabati, S.K., Feingold, S., Gromadka, R., Ham, R.C.H.J., Huang, S., Jacobs, J.M.E., Kuznetsov, B., Melo, P.E., Milbourne, D., Orjeda, G., Sagredo, B., Tang, X. 2009. Sequencing the Potato Genome: Outline and first Results to Come from the Elucidation of the Sequence of the World 's Third Most Important Food Crop. *Am. J. Pot Res*. 86. 417-429.

Voinnet, O., Pinto, Y.M., Baulcombe, D.C. 1999. Supression of gene silencing: A general strategy used by diverse DNA and RNA viruses of plants. *PNAS*. 96 (24). 14147-14152.

Vokál, B., Bárta, J., Bártová, V., Čepl, J., Čížek, M., Doležal, P., Domkářová, J., Dohanyos, M., Faltus, M., Greplová, M., Hamouz, K., Hausvater, E., Homolka, P., Horáčková, V., Hůla, J., Kasal, P., Kopačka, V., Koukalová, V., Mayer, V., Melzoch, K., Opatrný, Z., Patáková, P., Paulová, L., Polzerová, H., Rajchl, A., Rychtera, M., Šantrůček, L., Šárka, E., Ševčík, R., Tajovský, M., Vejchar, D., Zámečník, J. 2013. *Brambory: šlechtění, pěstování, užití, ekonomika*. Praha: Profi Press. p. 168. ISBN: 978-80-86726-54-0.

Waara, S., Tegelström, H., Wallin, A., Eriksson, T. 1989. Somatic hybridization between anther-derived dihaploid clones of potato (*Solanum tuberosum* L.) and the identification of hybrid plants by isozyme analysis. *Theor Appl Genet.* 77. 49-56.

Wandelt, C. 2007. Implementation of General Surveillance for Amflora Potato Cultivation – Data management. *Journal of consumer protection and food safety.* 1. 70-71.

Werij, J.S., Furrer, H., J.van Eck, H., Visser, R.G.F., Bachem, Ch.W.B. 2012. A limited set of starch related genes explain several interrelated traits in potato. *Euphytica.* 186. 501-516.

Yi, J. Y., Seo, H. W., Huh, O. S., Park, Y. E., Cho, J.H., Cho, H.M. 2010. Phylogenetic analysis and association of markers and traits related to starch contents in Korean potato cultivars using SSRs. *Korean J. Breed.* 42 (1). 28-34.

Zadina, J., Jermoljev, E. 1976. Šlechtění bramboru. Praha: Academia. p. 359. ISBN: 509-21-857.

Zrůst, J., Holá, Z. 1994. Vliv sucha na některé ukazatele kvality hlíz brambor. *Rostlinná výroba.* 40 (3). 261-270.

Žižka, J. 2015. Situační výhledová zpráva brambory. Praha: Ministerstvo zemědělství. p. 44. ISBN 978-80-7434-267-7.

Internetové zdroje

Agrární komora. 2016. Praha. Aktuální informace v českém bramborářství. [online] Praha. Agrární komora [cit. 2016-03-29] <http://www.apic-ak.cz/novinky/aktualni-informace-v-ceskem-bramborarstvi.php>

Ministerstvo zemědělství, 2010. Brambory k produkci škrobu bez genových modifikací. [online] Praha. Ministerstvo zemědělství [cit. 2016-03-21]. Dostupné z <http://www.bezpecnostpotravin.cz/brambory-k-produkci-skrobu-bez-genovych-modifikaci.aspx>

Ministerstvo zemědělství. 2013. Brambory – označování, toxicita. [online] Praha.
Ministerstvo zemědělství [cit. 2016-03-27]. Dostupné z
<http://bezpecnostpotravin.cz/az/termin/92046.aspx>

7 Seznam příloh

Obrázky

Obr. 1: Standardní typy chromosomů (A - D) v genotypech bramboru (Mohanty a kol. 2004), str. 16

Obr. 2: Chemická struktura amylosy a amylopektinu, str. 21

Obr. 3: Graf průměrné škrobnatosti (%) pěti raných odrůd bramboru pro výrobu škrobu v období od roku 2011 do roku 2014 (Čermák, 2015), str. 23

Obr. 4: Graf průměrné škrobnatosti (%) čtyř poloraných odrůd bramboru pro výrobu škrobu v období od roku 2011 do roku 2014 (Čermák, 2015), str. 24

Obr. 5: Graf průměrné škrobnatosti (%) tří polopozdních až pozdních odrůd bramboru pro výrobu škrobu v období od roku 2011 do roku 2014 (Čermák, 2015), str. 25

Tabulky

Tab. 1 Škrobnatost (%) pěti raných odrůd bramboru pro výrobu škrobu v oblasti Lípy u Havlíčkova Brodu (Čermák, 2011; 2012; 2013; 2014; 2015), str. 23

Tab. 2 Škrobnatost (%) šesti poloraných odrůd bramboru pro výrobu škrobu v oblasti Lípy u Havlíčkova Brod (Čermák, 2011; 2012; 2013; 2014; 2015), str. 24

Tab. 3 Škrobnatost (%) pěti polopozdních až pozdních odrůd bramboru pro výrobu škrobu v oblasti Lípy u Havlíčkova Brodu (Čermák, 2011; 2012; 2013; 2014; 2015), str. 25

Tab. 4: Některé běžné typy modifikací škrobu bramboru a technika jejich přípravy (Singh a Kaur, 2009), str. 29