

BÍLKOVINY HLÍZ BRAMBORU (*SOLANUM TUBEROSUM* L.) – KLASIFIKACE, CHARAKTERISTIKA, VÝZNAM

JAN BÁRTA^a a VLADISLAV ČURN^b

^aKatedra rostlinné výroby, ^bBiotechnologické centrum, Zemědělská fakulta, Jihočeská univerzita v Českých Budějovicích, Studentská 13, 370 05 České Budějovice
barta@zf.jcu.cz

Došlo 17.9.03, přepracováno 12.2.04, přijato 24.2.04.

Klíčová slova: brambor hlíznatý, bílkoviny, patatin, inhibitory proteas

Obsah

1. Úvod
2. Klasifikace hlízových bílkovin
3. Patatinový komplex
 - 3.1. Základní charakteristika
 - 3.2. Genová exprese
 - 3.3. Fyziologické vlastnosti
 - 3.4. Izolace patatinu a potenciální uplatnění
4. Inhibitory proteas
5. Nutriční hodnota bramborových bílkovin
6. Závěr

1. Úvod

Hlízy bramboru hlíznatého (*Solanum tuberosum* L.) jsou obecně považovány za rostlinný produkt mající význam hlavně v lidské výživě a pro zpracovatelský průmysl. V obou uvedených případech je význam bramborové hlízy spojen s obsahem škrobu jako hlavní zásobní látkou v hlíze a v případě přímé lidské výživy též jako významný zdroj vitamínu C. Význam dusíkatých látek včetně bílkovin je pro jejich poměrně nízký obsah v čerstvé hmotě konzumentem – laikem často opomíjen. Obvykle je uváděna střední hodnota obsahu dusíkatých látek (nebo-li hrubých bílkovin) v čerstvé hmotě hlíz cca 2 %, tzn. kolem 10 % v sušině hlíz^{1,2}. Podíl bílkovin v obsahu dusíkatých látek však může kolísat vlivem genotypu a podmínek prostředí v poměrně značném rozpětí od 34 do 70 % (cit.^{3,4}). Při 50% zastoupení v obsahu celkových dusíkatých látek jsou nebílkovinné dusíkaté látky členěny⁵ na volné aminokyseliny (15 %), amidy asparagin a glutamin (23 %) a ostatní dusíkaté látky (12 %).

2. Klasifikace hlízových bílkovin

V minulosti byla více preferována klasifikace hlízových bílkovin podle rozpustnosti – rozdělení na albuminovou, globulinovou, prolaminovou a glutelinovou frakci. Autoři se shodovali na výrazném zastoupení obou snadno rozpustných frakcí (albuminů a globulinů). Prvotně byla za hlavní frakci hlízových bílkovin považována globulinová frakce, která byla pojmenována tuberin⁶. Později byl pohled na tuberin přehodnocen, byla provedena jeho přesnější kvantifikace a uvažovalo se, že tuberin tvoří 70 % a tzv. tuberinin (albuminová frakce) 30 % obsahu hlízových bílkovin⁷. Na přelomu 50. a 60. let byla „hlízová bílkovina“ znovu klasifikována⁸ na albuminy (50 %), globuliny (26 %) a zbytek (22 %). Data z počátku 80. let pak udávají poměr 60 % pro albuminovou a 20 % pro globulinovou frakci⁹.

S rozvojem elektroforetických a chromatografických technik koncem šedesátých let začala být preferována, a v současné době převažuje, klasifikace bílkovin podle molekulové hmotnosti. Na jejím základě lze spektrum hlízových bílkovin členit na tři hlavní skupiny^{10–12}:

- patatin neboli patatinový komplex či rodina patatinových bílkovin,
- bramborové inhibitory proteas,
- ostatní bílkoviny, hlavně bílkoviny s enzymovou účastí na syntéze škrobu.

První dvě skupiny představují přes dvě třetiny obsahu bílkovin v bramborových hlízách a díky svým vlastnostem jsou předmětem poměrně rozsáhlého výzkumu, který je shrnut v následujícím přehledu.

3. Patatinový komplex

Skupinu (rodinu) patatinových bílkovin poprvé izolovali Racusen a Foote¹³ pomocí iontovýmenné a afinitní chromatografie a zřejmě se jedná o tutéž skupinu proteinů, kterou izolovali Kosier a Desborough¹⁴ frakcionací na HPLC s původním názvem tuberin. Později uvádí Desborough¹⁵ název tuberin jako nesprávný a potvrzuje identitu těchto bílkovin s patatinovými. Patatinový komplex představuje skupinu imunologicky identických glykoproteinů s původně zjištěnou molekulovou hmotností 40 000 Da (cit.^{16,17}). Dalším studiem bylo zjištěno, že patatin je pravděpodobně *in vivo* syntetizován jako „větší“ prekurzor s molekulovou hmotností 43 kDa a následně je „upravován“ odštěpením signálního peptidu, který je tvořen 23 aminokyselinami^{18,19}. V novějších publikacích je uváděna molekulová hmotnost těchto bílkovin v rozmezí 40–43 kDa (cit.^{20–23}). Patatin je zřejmě přítomný ve všech odrůdách brambor včetně příbuzných divokých diploidů ze skupiny „Andigena“ a „Phureja“^{15,16}.

3.1. Základní charakteristika

Glykoprotein patatin tvoří 20–40 % rozpustných bílkovin bramborových hlíz^{24–28}, ale byl uveden ještě vyšší podíl – až 60 % (cit.¹⁰). V nativní formě je považován za dimer s přibližnou molekulovou hmotností 80 kDa (cit.²⁹), resp. 88 kDa (cit.³⁰). Aminokyselinová sekvence monomeru čítá 366 aminokyselin³¹. Pozitivně a negativně nabitě postranní zbytky jsou náhodně rozloženy po celé sekvenci, stejně tak jsou v makromolekule přítomné jak oblasti α -helikální, tak oblasti s β -řetězcovou strukturou³². Pots a spol.³² odhaduje, že 33 % představují α -helikální oblasti a 46 % oblasti s β -řetězcovou strukturou. Navázání sacharidové části na bílkovinnou část makromolekuly je uskutečněno prostřednictvím dvou zbytků asparaginu (v pozicích 60. a 90. aminokyseliny od *N*-konce řetězce). Podíl sacharidové části představuje asi 4 % z relativní hmotnosti makromolekuly²¹.

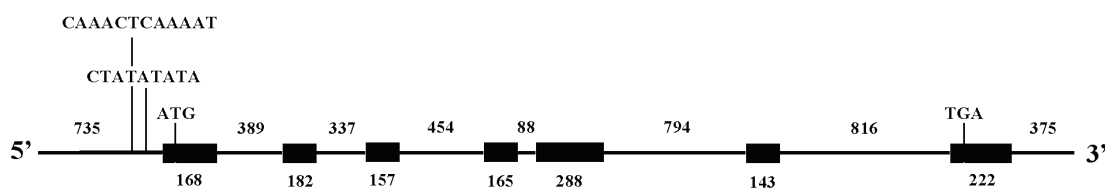
Přestože jsou jednotlivé isoformy patatinu imunologicky identické, byla mezi nimi na úrovni odrůd zjištěna rozdílná nábojová heterogenita. Při elektroforetické separaci bílkovin hlízy (SDS-PAGE) může být v „patatinové oblasti“ zjišťován rozdílný počet pruhů¹⁶. Existuje až 15 imunologicky identických glykoproteinových isoform

s podobnou hodnotou *pI* a přibližnou molekulovou hmotností monomeru 40 kDa (cit.^{30,33}). Isoformy patatinu, detailně studované u odrůdy Bintje (tabulka I), byly rozděleny do čtyř skupin A, B, C, D, přičemž isoforma A zaujímala 62 %, isoforma B 26 % a isoformy C a D zaujímaly 5 % a 7 % (cit.²²).

3.2. Genová exprese

Studiu a charakterizaci genů patatinových bílkovin bylo věnováno poměrně mnoho úsilí. Rosahl a spol.³⁴ izolovali a charakterizovali patatinový gen sekvenováním klonu cDNA a genomového fragmentu o velikosti 5,3 kb. U obou byl nalezen otevřený čtecí rámec (ORF) čítající 1158 nukleotidů. V genomové sekvenci je tento ORF přerušen šesti introny. ORF kóduje bílkovinu o velikosti 43 kDa, nicméně ta je ve finální podobě o 2,5 kDa kratší (posttranslačně upravený patatin).

Za normálních podmínek, kdy rostlina aktivně vytváří hlízy, se patatin vyskytuje ve významných množstvích jen v hlízách. V listech, stoncích a kořenech se vyskytuje pouze ve stopových množstvích (obr. 2), což je charakteristické pro zásobní bílkoviny hlíz⁴. Z hlediska genové exprese tak existují dvě třídy genů kódující patatinové bílkoviny.



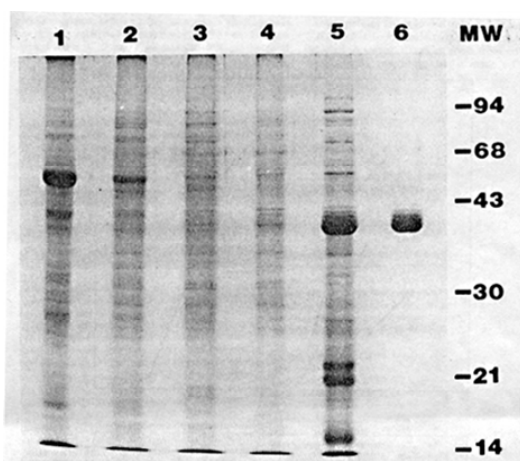
Obr. 1. Schématický diagram patatinového genu. Gen je tvořen sedmi exony (černé obdélníčky), šesti introny (spojnice mezi obdélníčky) a regulačními oblastmi, délka jednotlivých částí je uvedena v bp (převzato a upraveno z lit.³⁴)

Tabulka I

Biochemické vlastnosti rodiny patatinových bílkovin a isoform A, B a D u odrůdy Bintje²²

Analytická technika	Rodina patatinových bílkovin	Isoforma		
		A	B	D
SDS-PAGE	43 kDa	43 kDa	43 kDa	43 kDa
IEF	6 pruhů pH 4,6–5,2	2 pruhy pH 5,0; 5,2	2 pruhy pH 4,6; 4,7	1 pruh pH 4,7
PAGE (nativní elektroforéza)	2 pruhy	1 pruh (horní)	1 pruh (dolní)	1 pruh (dolní)
MALDI-TOF MS ^a	40 354 Da 41 590 Da	40 405 Da 41 631 Da	40 330 Da 41 599 Da	40 473 Da 41 703 Da
LAH-aktivita ^b	3,72 ± 0,14	3,66 ± 0,08	3,55 ± 0,12	3,80 ± 0,14

^aMALDI-TOF MS měření bylo provedeno ve třech opakováních; ^bspecifická aktivita v $\mu\text{mol}\cdot\text{min}^{-1}\cdot\text{mg}^{-1}$ proteinu ± standardní odchylka



Obr. 2. SDS-PAGE celkové extrahovatelné bílkoviny z různých pletiv odrůdy Superior¹⁷. Vzorky listů (1), stonků (2) a kořenů (3) pocházely z rostlin pěstovaných na poli, které vytvářely hlízy. Vzorky stolonových špiček (4) pocházely z netuberizujících rostlin. Vzorek 5 představuje spektrum zralé hlízy a vzorek 6 purifikovaný patatin (MW je marker molekulové hmotnosti)

Multigenová rodina třídy I je exprimována výhradně v hlízách (v 50–100krát vyšších hladinách), zatímco multigenová rodina třídy II je exprimována v nízkých hladinách v celé rostlině^{35,36}. Obě uvedené třídy genů se strukturálně liší přítomností (třída I) či nepřítomností (třída II) sekvenční o délce 22 bází v 5' netranskribované oblasti³⁷. Počet kopií „patatinového“ genu na haploidní genom je 10 až 18 v závislosti na odrůdě³⁸.

3.3. Fyziologické vlastnosti

Patatin je v hlízách brambor považován za hlavní zásobní bílkovinu^{13,34} a je uložen ve vakuolách parenchymu²⁵. V průběhu skladování hlíz a při jejich klíčení dochází k postupnému snižování obsahu patatinových bílkovin^{10,39}, což logicky potvrzuje funkci zásobní bílkoviny. Úloha zásobní bílkoviny není patrně jediná fyziologická role patatinu. Hned od počátečních výzkumů byla u této bílkoviny objevena aktivita nespécifické lipid acyl hydrolasy (esterázová aktivita) jak pro tvorbu voskových esterů, tak i pro deacylaci lipidů^{30,40}. Nedávno byla patatinu připsána aktivita enzymu acyl transferasa⁴¹ a také aktivita kyselého β -1,3-glukanasy⁴². Ta obecně přispívá k obraně rostlin proti houbovým patogenům hydrolyzou β -1,3-glukanů buněčných stěn hyf⁴³. Někteří autoři^{44,45} došli k závěru, že cytosolová fosfolipasa A₂ (PLA₂; EC 3.1.1.4), která katalyzuje hydrolyzu esterové vazby mastných kyselin v pozici *sn*-2 u diacylfosfolipidů, má stejné vlastnosti (molekulová hmotnost 40 kDa, pI 4,75 a vysoká homologie *N*-koncevé sekvenční polypeptidového řetězce) jako patatin a považují tak hlízový enzym s PLA aktivitou za patatin. Zajímavé je to, že fosfolipasa A₂ se účastní na signální transdukcii, vyvolávající rezistentní reakci v bramborových buňkách při inokulaci inkompatibilní rasou houbového patogena *Phytophthora infestans* nebo při kontaktu

s elicitorem komponent stěn hyf tohoto patogena⁴⁶. Předpoklad účasti patatinu na obranných reakcích ve spojitosti s produkcí fytoalexinů uvedli Andrews a spol.⁴⁷. Účast patatinu na obranných reakcích rovněž naznačuje jeho inhibiční efekt na růst larev brouků rodu *Diabrotica*, které byly jím krmené. Tento efekt byl vysvětlen cytotoxickou oxidací mastných kyselin hydrolyzovaných patatinem⁴⁸. U patatinu byla také zjištěna významná antioxidační aktivita – mezi antioxidačními látkami brambor je významem řazen na druhé místo za kyselinu askorbovou⁴⁹. Seppälä a spol.⁵⁰ prokázali alergenní schopnost patatinu (reakce s imunoglobuliny třídy IgE) prostřednictvím pozitivních „skin-prick“ testů u alergických dětí. Alergenicitu patatinu je snižována tepelnou úpravou brambor, nikoliv však jako následek jeho denaturace, ale spíše jako následek agregace s ostatními hlízovými proteiny.

Uvedený přehled fyziologických vlastností patatinu dokumentuje, že původní role zásobní bílkoviny hlíz není jediná a že hydrolytické enzymové aktivity se s největší pravděpodobností podílejí na obranném systému hlízy (rostliny) proti houbovým patogenům a hmyzím škůdcům.

3.4. Izolace patatinu a potenciální uplatnění

V současné době je výzkum patatinových bílkovin zaměřen zejména na studium vlastností souvisejících s jejich „šetrnou“ izolací (nepoškozující jejich biologickou hodnotu) z hlízové vody (potato fruit juice), která vzniká jako odpad při zpracování brambor na škrob. Doposud velkovýrobně užívané způsoby (na bázi tepelné a kyselý precipitace) jsou z hlediska zachování biologických vlastností bílkovin nevyhovující. Prostřednictvím nových studií bylo zjištěno, že strukturální integrita molekuly je zachována až do pH 6 a teploty do 28 °C (cit.^{21,32,51}). V prostředí pH 5 je terciární struktura patatinu nevratně poškozena precipitací, podobně teplotní rozmezí 55–75 °C způsobuje „rozbalování“ patatinu i ostatních bílkovin hlíz¹². Podle práce Pots a spol.⁵² má nativní patatin cylindrický tvar s průměrem 5 nm a délkou 9,8 nm. Perspektivní, s ohledem na zachování opětovné rozpustnosti precipitovaných hlízových bílkovin, je precipitace prostřednictvím nízkomolekulárních aditiv (různé kyseliny, soli kovů, organická rozpouštědla) a prostřednictvím efektu iontové síly. S ohledem na výtěžnost precipitace a stupeň opětovné rozpustnosti se jeví jako nejvhodnější precipitace ethanolem⁵³. Další možnost izolace patatinu z hlízové vody vznikající při zpracování brambor na škrob představuje využití separačních systémů na principu adsorpční chromatografie²⁵.

Pomineme-li poměrně neekonomické použití izolovaných patatinových bílkovin pro krmivářství, nabízí se možnost uplatnění těchto bílkovin v potravinářství, zejména při produkci instantních polévek, omáček, sušených výrobků z brambor (vylepšování výživné hodnoty, zvýraznění chuti atd.) nebo jako surovina pro tvorbu potravinářsky stabilních pěn¹⁵. Počítá se rovněž s využitím enzymových vlastností nativního patatinu v biotechnologických

výrobních procesech, např. pro syntézu speciálních monoacylglycerolů^{26,54}.

4. Inhibitory proteas

Kvantitativně neméně významnou skupinou bílkoviny bramborových hlíz jsou inhibitory proteas. Inhibitory proteas hrají obecně u rostlin významnou roli v obranných mechanismech proti atakujícímu hmyzu a mikroorganismům inhibicí jejich specifických proteas, přičemž aktivitu vlastních proteas inhibují zřídka⁵⁵. U rostlinných druhů z čeledi *Solanaceae* bylo charakterizováno několik proteasových inhibitorů. Jde o inhibitory Bowmanova-Birkova typu s molekulovou hmotností v rozmezí 6–10 kDa vykazující specifitu vůči trypsinu a chymotrypsinu⁵⁶, inhibitory cathepsinu D (cit.⁵⁷), inhibitory Kunitzova typu s molekulovou hmotností 18–24 kDa, které primárně vykazují specifitu vůči trypsinu^{56,58,59} a cystatinové inhibitory⁶⁰. Syntéza všech těchto proteasových inhibitorů v listech rostlin je indukovatelná poraněním^{58,61}, zatímco v zásobních orgánech (hlízy brambor) se akumulují jako zásobní bílkoviny^{31,60,62}.

Inhibitory proteas představují 20–30 % extrahovatelných bílkovin hlíz brambor¹⁰. Pouvreau a spol.²⁸ našli u odrůdy Elkana asi 50 % podíl inhibitorů proteas z celkových rozpustných bílkovin hlízové šťávy. Hlízové inhibitory proteas jsou děleny do tří podtříd. Podtřída I

obsahuje bílkovinu s molekulovou hmotností 8,1 kDa, podtřída II obsahuje mimo jiné bílkovinu s Mr = 12,3 kDa (cit.⁶³) a třetí podtřída obsahuje inhibitory proteas o různé molekulové hmotnosti^{64,65}. Nověji byly proteasové inhibitory hlíz klasifikovány do sedmi odlišných skupin²⁸: bramborový inhibitor I (PI-1), bramborový inhibitor II (PI-2), cystein proteasový inhibitor (PCPI), aspartát proteasový inhibitor (PAPI), proteasový inhibitor brambor typu Kunitz (PKPI), karboxypeptidasový inhibitor (PCI) a ostatní serinové inhibitory.

Jedním z nejznámějších inhibitorů proteas brambor je inhibitor typu Kunitz o Mr = 22 kDa, který se syntetizuje jako preproteín o Mr = 27 kDa. Přítomnost preproteínové formy byla nejpočetnější v poraněných listech (lokální odpověď) a dále také v neporaněných listech (systemická odpověď). S využitím protilátky proti „zralé“ formě byly v hlízové bílkovině detegovány bílkoviny v rozmezí 22–24 kDa, zatímco v listech poraněných listů byly detegovány bílkoviny s vyšší molekulovou hmotností (27–28 kDa). Z uvedeného vyplývá, že genová exprese rodiny inhibitorů brambor o Mr = 22 kDa (typ Kunitz) je pod diferencovanou posttranslační kontrolou v závislosti na místě výskytu (listy, hlízy). Toto zjištění patrně potvrzuje rozdílné funkce uvedených bílkovin v listech (indukce po poranění, součást obranného mechanismu) a hlízách (zásobní bílkovina)⁶⁶. Navíc bylo zjištěno, že kyseliny jasmonová a arachidonová aktivují akumulaci chymotrypsinových inhibitorů v hlízách jako odezvu na stres při poranění hlízy, zatímco kyselina salicylová tento aktivační proces inhibuje⁶⁷.

Tabulka II

Obsah esenciálních aminokyselin v bílkovinách bramborových hlíz (v %)

Aminokyselina	Schuphan, Weinmann (1959)*	Joseph a spol. (1963)*	Heisler a spol. (1972)*	Kapoor a spol. (1975)*	Knorr (1980)*	Van Gelder, Vonk (1980)*	Van Gelder (1981)*	průměr*	Standard - vaječná bílkovina**	AAS ^a (%)
Isoleucin	6,9	4,5	4,6	4,2	5,2	5,3	4,8	5,1	6,3	81,0
Leucin	6,7	5,8	7,9	8,0	8,5	10,3	9,8	8,1	8,8	92,0
Lysin	6,2	6,2	5,4	7,1	6,8	7,6	7,1	6,6	7,0	94,3
Methionin + cystein	2,0	3,2	– ^b	– ^b	– ^b	3,7	2,4	2,8	5,8	48,3
Fenylalanin + tyrosin	– ^b	– ^b	9,4	– ^b	10,0	12,1	11,7	10,8	10,1	106,7
Threonin	4,1	4,8	4,9	3,3	4,9	5,4	5,5	4,7	5,1	92,2
Tryptofan	1,6	1,1	n.d. ^c	1,3	n.d. ^c	n.d. ^c	1,8	1,5	1,6	93,8
Valin	5,3	5,2	4,7	4,7	6,2	6,4	6,1	5,5	6,8	80,9
Histidin	2,0	1,5	1,9	1,5	2,1	2,1	1,8	1,9	2,4	79,2

^aTabulka byla doplněna o hodnoty aminokyselinového skóre AAS (poměr obsahu esenciální aminokyseliny v hodnocené bílkovině ku obsahu esenciální bílkoviny ve referenční bílkovině, pro výpočty byly použity průměrné hodnoty a jako standard aminokyselinové spektrum celovaječné bílkoviny). Z těchto dat byl zjištěn index esenciálních aminokyselin EAAI, který dosáhl 83,7 % standardu; ^b obsah neuveden; ^c nedetegovatelné; * převzato a upraveno podle Ralet a Gueguen¹¹, ** převzato z Velišek a spol.⁵⁶

5. Nutriční hodnota bramborových bílkovin

Bílkoviny hlíz brambor patří mezi nutričně nejhodnotnější bílkoviny rostlinného původu^{5,15,68}. Nutriční hodnota bílkovin je určována zejména aminokyselinovou skladbou. Pozornost je věnována hlavně obsahu esenciálních aminokyselin v hodnocené bílkovině, jejichž případný nedostatek limituje průběh proteosyntézy u konzumenta – člověka. V tabulce II je uveden obsah esenciálních aminokyselin hlízových bílkovin z několika publikací.

Jako limitující jsou v bílkovinách hlíz uváděny sirné aminokyseliny (zejména methionin). Potenciálně je také limitující isoleucin^{11,69}. Značný význam má u bramborových bílkovin, na rostlinné bílkoviny poměrně vysoký, obsah lysinu. Pro udržování dusíkaté bilance dospělých lidí má bramborová bílkovina dokonce vyšší nutriční hodnotu než hovězí maso či maso tuňáka. Pouze vaječná bílkovina převyšuje nutriční kvalitu bramborových bílkovin⁵. Nicméně studie bílkovinné výživy malých dětí ukázala, že ve srovnání s kaseiny (hlavní bílkoviny mléka) mají bramborové bílkoviny nižší retenci dusíku⁷⁰.

6. Závěr

Bílkoviny jsou významnou složkou bramborové hlízy i přes jejich nízkou koncentraci v čerstvé hmotě. Největší podíl bílkovin hlíz představují patatin a inhibitory proteas. Obě tyto složky jsou považovány za zásobní bílkoviny hlíz, ale na rozdíl od typických zásobních bílkovin rostlin disponují významnými biologickými aktivitami, které jsou spojené s obranným systémem rostliny. Zejména patatin nabízí díky svým enzymovým (nespecifická acyl hydrolasa, fosfolipasa A₂, β-1,3-glukanasa) a fyzikálně-chemickým vlastnostem uplatnění v biotechnologiích (produkce speciálních acylglycerolů, potenciální biopesticid) a v potravinářství (produkce stabilních pěn). Hlízové bílkoviny patří z nutričního hlediska mezi nejvyšší bílkoviny rostlinného původu a mají významný podíl na výživě obyvatel států s vysokou konzumací brambor – např. průměrný roční příjem bramborových bílkovin na hlavu je v ČR přibližně dvakrát vyšší, než bílkovin pocházejících z luštěnin. V současné době je také využíván genotypový polymorfismus hlízových bílkovin pro identifikaci odrůd brambor či při ověřování jejich pravosti v rámci obchodování s bramborami.

Autoři děkují Grantové agentuře České republiky a Ministerstvu zemědělství České republiky za finanční podporu na řešení dané problematiky (grant GA ČR č. 521/03/P036, grant NAZV QF4030).

LITERATURA

1. Debre F., Brindza J.: Rostl. Vyroba 42, 509 (1996).
2. Kolbe H., Stephan-Beckmann S.: Potato Res. 40, 135

- (1997).
3. Li S. H., Sayre K. D.: Am. Potato J. 52, 341 (1975).
4. Shewry P. R.: Ann. Bot. 91, 755 (2003).
5. Markakis P., v knize: *Protein Nutritional Quality of Foods and Feeds* (M. Friedman, ed.), díl 2, str. 471. Dekker, New York 1975.
6. Osborne T. B.: *The Vegetable Proteins*. Longmans Green, London 1924.
7. Groot E. H., Janssen L. W., Kentie A., Oosterhuis H. K., Trop H. J. L.: Biochem. Biophys. Acta 1, 410 (1947).
8. Lindner K., Jaschik S., Korpaczky I.: Qual. Plant Mater. Veg. 7, 289 (1960).
9. Desborough S. L., v knize: *Isozymes in Plant Genetics and Breeding* (S. D. Tanksley and T. J. Orton, eds.), díl B, str. 167. Elsevier, Amsterdam 1983.
10. Pots A. M., Gruppen H., Diepenbeek van R., Lee van der J. J., Boekel van M. A. J. S., Wijngaards G., Voragen A. G. J.: J. Sci. Food Agric. 79, 1557 (1999).
11. Ralet M.-Ch., Gueguen J.: Sci. Aliments 19, 147 (1999).
12. Koningsveld van G. A., Gruppen H., Jongh de H. H. J., Wijngaards G., Boekel van M. A. J. S., Walstra P., Voragen A. G. J.: J. Agric. Food Chem. 49, 4889 (2001).
13. Racusen D., Foote M.: J. Food Biochem. 4, 43 (1980).
14. Kosier T., Desborough S. L.: Plant Physiol. 67, 9 (1981).
15. Desborough S. L., v knize: *Potato Physiology*, kap. 10. Academic Press, New York 1985.
16. Lee L., Hannapel D., Mignery G., Shumway J., Park W., v knize: *Plant Molecular Biology* (Goldberg R. B., ed.), str. 355. UCLA Symp., Alan R. Liss, New York 1983.
17. Paiva E., Lister R. M., Park W. D.: Plant Physiol. 71, 161 (1983).
18. Mignery G. A., Pikaard C. S., Hannapel D. J., Park W. D.: Nucleic Acids Res. 12, 7987 (1984).
19. Kirschner B., Hahn H.: Planta 168, 386 (1986).
20. Rajapakse D. P., Imai T., Ishige T.: Potato Res. 34, 285 (1991).
21. Pots A. M., Jongh de H. H. J., Gruppen H., Hessing M., Voragen A. G. J.: J. Agric. Food Chem. 46, 2546 (1998).
22. Pots A. M., Gruppen H., Hessing M., Boekel van M. A. J. S., Voragen A. G. J.: J. Agric. Food Chem. 47, 4587 (1999).
23. Pinsiroadom P., Parkin K. L.: J. Agric. Food Chem. 48, 155 (2000).
24. Park W. D.: Plant Mol. Biol. Report 1, 61 (1983).
25. Straetkvern K. O., Schwarz J. G., Wiesenborn D. P., Zafirakos E., Lihme A.: Biosepar. 7, 333 (1999).
26. Macrae A. R., Visicchion J. E., Lanot A.: J. Am. Oil Chem. Soc. 75, 1489 (1998).
27. Ralet M. C., Gueguen J.: Lebensm.-Wiss. U.-Technol. 34, 266 (2001).
28. Pouvreau L., Gruppen H., Piersma S. R., Broek van den L. A. M., Koningsveld van G. A., Voragen A. G.

- J.: J. Agric. Food Chem. 49, 2864 (2001).
29. Racusen D., Weller D. L.: J. Food Biochem. 8, 103 (1984).
 30. Racusen D.: Can. J. Bot. 62, 1640 (1984).
 31. Stiekema W. J., Heidekamp F., Dirkse W. G., Beckum van J., Haan de P., Bosch ten C., Louwerse J. D.: Plant Mol. Biol. 11, 255 (1988).
 32. Pots A. M., Jongh de H. H. J., Gruppen H., Hamer R. J., Voragen A. G. J.: Eur. J. Biochem. 252, 66 (1998).
 33. Höfgen R., Willmitzer L.: Plant Sci. 66, 221 (1990).
 34. Rosahl S., Schmidt R., Schell J., Willmitzer L.: Mol. Gen. Genet. 203, 214 (1986).
 35. Pikaard C. S., Brusca J. S., Hannapel D. J., Park W. D.: Nucleic Acids Res. 15, 1979 (1987).
 36. Liu X.-Y., Rocha-Sosa M., Hummel S., Willmitzer L., Frommer W. B.: Plant Mol. Biol. 17, 1139 (1991).
 37. Mignery G. A., Pikaard C. S., Park W. D.: Gene 62, 27 (1988).
 38. Twell D., Ooms G.: Mol. Gen. Genet. 212, 325 (1988).
 39. Kumar G. N. M., Houtz R. L., Knowles N. R.: Plant Physiol. 119, 89 (1999).
 40. Racusen D.: Can. J. Bot. 64, 2104 (1986).
 41. Jimenez M., Escribano J., Perez-Gilabert M., Chazarra S., Cabanes J., Garcia Carmona F.: Lipids 36, 1169 (2001).
 42. Tonón C., Daleo G., Oliva C.: Plant Physiol. Biochem. 39, 849 (2001).
 43. Shewry P. R., Lucas J. A., v knize: *Advances in Botanical Research* (J. Callow, ed.), sv. 26, str. 135. Academic Press, London 1997.
 44. Senda K., Yoshioka H., Doke N., Kawakita K.: Plant Cell Physiol. 37, 347 (1996).
 45. Hirschberg H. J. H. B., Simons J.-W. F. A., Dekker N., Egmond M. R.: Eur. J. Biochem. 268, 5037 (2001).
 46. Senda K., Doke N., Kawakita K.: Plant Cell Physiol. 39, 1080 (1998).
 47. Andrews D. L., Beames B., Summers M. D., Park W. D.: Biochem. J. 252, 199 (1988).
 48. Strickland J. A., Orr G. L., Walsh T. A.: Plant Physiol. 109, 667 (1995).
 49. Al-Saikhan M. S., Howard L. R., Miller Jr. J. C.: J. Food Sci. 60, 341 (1985).
 50. Seppälä U., Alenius H., Turjanmaa K., Reunala T., Palosuo T., Kalkkinen N.: J. Allergy Clin. Immunol. 103, 165 (1999).
 51. Pots A. M., Gruppen H., Jongh de H. H. J., Boekel van M. A. J. S., Walstra P., Voragen A. G. J.: J. Agric. Food Chem. 47, 4593 (1999).
 52. Pots A. M., Grotenhuis ten E., Gruppen H., Voragen A. G. J., Kruif de K. G.: J. Agric. Food Chem. 47, 4600 (1999).
 53. Koningsveld van G. A., Gruppen H., Jongh de H. H. J., Boekel van M. A. J. S., Walstra P., Voragen A. G. J.: J. Sci. Food Agric. 82, 134 (2001).
 54. Anderson C., Pinsirodom P., Parkin K. L.: J. Food Biochem. 26, 63 (2001).
 55. Keil M., Sanchez-Serrano J., Schell J., Willmitzer L.: Nucleic Acids Res. 14, 5641 (1986).
 56. Velišek J. (ed.): *Chemie potravin*, 1. díl. OSSIS, Tábor 1999.
 57. Herbers K., Prat S., Willmitzer L.: Plant Mol. Biol. 26, 73 (1994).
 58. Suh S.-G., Stiekema W. J., Hannapel D. J.: Planta 184, 423 (1991).
 59. Ishikawa A., Ohta S., Matsuoka K., Hattori T., Nakamura K.: Plant Cell Physiol. 35, 303 (1994).
 60. Walsh T. A., Strickland J. A.: Plant Physiol. 103, 1227 (1993).
 61. Hansen J. D., Hannapel J. D.: Plant Physiol. 100, 164 (1992).
 62. Hannapel D. J.: Am. Potato J. 68, 179 (1991).
 63. Sanchez-Serrano J., Schmidt R., Schell J., Willmitzer L.: Mol. Gen. Genet. 203, 15 (1986).
 64. Brzin J., Popovic T., Drobnic-Kosorok M., Kotnik M., Turk V.: Biol. Chem. Hoppe-Seyler 369, 233 (1988).
 65. Ritonja A., Krizaj I., Mesko P., Kopitar M., Lucovnik P., Strukelj B., Pungercar J., Buttle D. J., Barret A. J., Turk V.: FEBS Lett. 267, 13 (1990).
 66. Suh S.-G., Moon Y.-S., Hannapel D. J.: J. Plant Physiol. 154, 498 (1999).
 67. Valueva T. A., Revina T. A., Gvozdeva E. L., Gerasimova N. G., Ilinskaya L. I., Ozeretskovskaya O. L.: Appl. Biochem. Microbiol. 37, 512 (2001).
 68. Nestares T., Lopez-Jurado M., Sanz A., Lopez-Frias M.: J. Agric. Food Chem. 41, 1282 (1993).
 69. Rexen B.: Potato Res. 19, 189 (1976).
 70. Lopez de Romana G., MacLean Jr. W. C., Placko R. P., Graham G. G.: J. Nutr. 111, 1766 (1981).

J. Bárta^a and V. Čurn^b (^a*Department of Plant Production, ^bBiotechnological Centre, Faculty of Agriculture, University of South Bohemia, České Budějovice*): **Potato (*Solanum tuberosum* L.) Tuber Proteins – Classification, Characterization, Importance**

This short review is focused on potato tuber proteins - their classification, importance, and potential application in practice. A new approach to classification of tuber proteins by molecular weight is mentioned. The main and most important component of tuber proteins is patatin proteins. These are a heterogeneous group of protease inhibitors and other proteins. Patatin proteins are a family of immunologically identical glycoproteins with monomer molecular weights of ca. 40–43 kDa. Multiple enzymatic activities were found in patatin proteins, but their lipid acyl hydrolase activity is predominant. Enzymatic and other biochemical properties of patatin proteins determine their future practical application in food industry. In general, potato tuber proteins are high-quality plant proteins with an excellent nutritional and biological value.