

Deaminační aktivita mikroorganismů

Radka Stloukalová

Bakalářská práce
2013

 Univerzita Tomáše Bati ve Zlíně
Fakulta technologická

Univerzita Tomáše Bati ve Zlíně

Fakulta technologická

Ústav technologie potravin

akademický rok: 2012/2013

ZADÁNÍ BAKALÁŘSKÉ PRÁCE

(PROJEKTU, UMĚLECKÉHO DÍLA, UMĚLECKÉHO VÝKONU)

Jméno a příjmení: **Radka STLOUKALOVÁ**
Osobní číslo: **T09135**
Studijní program: **B2901 Chemie a technologie potravin**
Studijní obor: **Chemie a technologie potravin**
Forma studia: **prezenční**

Téma práce: **Deaminační aktivita mikroorganismů**

Zásady pro vypracování:

1. **Struktura, vznik a výskyt aminů se zaměřením na biogenní aminy.**
2. **Možnosti odbourávání aminů.**
3. **Deaminační mikroorganismy.**

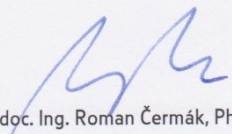
Rozsah bakalářské práce:
Rozsah příloh:
Forma zpracování bakalářské práce: **tištěná/elektronická**

Seznam odborné literatury:

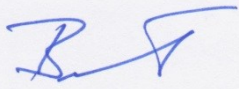
- [1] VELÍŠEK, J. Chemie potravin 3, OSSIS, Tábor 1999.
- [2] VODRÁŽKA, Z. Biochemie 2, Nakladatelství československé akademie věd, Praha 1992.
- [3] KAROVIČOVÁ, J., KOHAJDOVÁ, Z. Biogenic amines in food, Chemical papers, 59(2005)70-79.
- [4] SANTOS, S., M., H. Biogenic amines: their importance in foods, International Journal of Food Microbiology, 29(1996)213-231.

Vedoucí bakalářské práce: **doc. RNDr. Leona Buňková, Ph.D.**
Ústav inženýrství ochrany životního prostředí
Datum zadání bakalářské práce: **16. ledna 2013**
Termín odevzdání bakalářské práce: **2. května 2013**

Ve Zlíně dne 4. února 2013


doc. Ing. Roman Čermák, Ph.D.
děkan




doc. Ing. František Buňka, Ph.D.
ředitel ústavu

Příjmení a jméno:

Obor:

PROHLÁŠENÍ

Prohlašuji, že

- beru na vědomí, že odevzdáním diplomové/bakalářské práce souhlasím se zveřejněním své práce podle zákona č. 111/1998 Sb. o vysokých školách a o změně a doplnění dalších zákonů (zákon o vysokých školách), ve znění pozdějších právních předpisů, bez ohledu na výsledek obhajoby ¹⁾;
- beru na vědomí, že diplomová/bakalářská práce bude uložena v elektronické podobě v univerzitním informačním systému dostupná k nahlédnutí, že jeden výtisk diplomové/bakalářské práce bude uložen na příslušném ústavu Fakulty technologické UTB ve Zlíně a jeden výtisk bude uložen u vedoucího práce;
- byl/a jsem seznámen/a s tím, že na moji diplomovou/bakalářskou práci se plně vztahuje zákon č. 121/2000 Sb. o právu autorském, o právech souvisejících s právem autorským a o změně některých zákonů (autorský zákon) ve znění pozdějších právních předpisů, zejm. § 35 odst. 3 ²⁾;
- beru na vědomí, že podle § 60 ³⁾ odst. 1 autorského zákona má UTB ve Zlíně právo na uzavření licenční smlouvy o užití školního díla v rozsahu § 12 odst. 4 autorského zákona;
- beru na vědomí, že podle § 60 ³⁾ odst. 2 a 3 mohu užít své dílo – diplomovou/bakalářskou práci nebo poskytnout licenci k jejímu využití jen s předchozím písemným souhlasem Univerzity Tomáše Bati ve Zlíně, která je oprávněna v takovém případě ode mne požadovat přiměřený příspěvek na úhradu nákladů, které byly Univerzitou Tomáše Bati ve Zlíně na vytvoření díla vynaloženy (až do jejich skutečné výše);
- beru na vědomí, že pokud bylo k vypracování diplomové/bakalářské práce využito softwaru poskytnutého Univerzitou Tomáše Bati ve Zlíně nebo jinými subjekty pouze ke studijním a výzkumným účelům (tedy pouze k nekomerčnímu využití), nelze výsledky diplomové/bakalářské práce využít ke komerčním účelům;
- beru na vědomí, že pokud je výstupem diplomové/bakalářské práce jakýkoliv softwarový produkt, považují se za součást práce rovněž i zdrojové kódy, popř. soubory, ze kterých se projekt skládá. Neodevzdání této součásti může být důvodem k neobhájení práce.

Ve Zlíně

.....

¹⁾ zákon č. 111/1998 Sb. o vysokých školách a o změně a doplnění dalších zákonů (zákon o vysokých školách), ve znění pozdějších právních předpisů, § 47 Zveřejňování závěrečných prací:

(1) Vysoká škola nevydělečně zveřejňuje disertační, diplomové, bakalářské a rigorózní práce, u kterých proběhla obhajoba, včetně posudků oponentů a výsledku obhajoby prostřednictvím databáze kvalifikačních prací, kterou spravuje. Způsob zveřejnění stanoví vnitřní předpis vysoké školy.

(2) Disertační, diplomové, bakalářské a rigorózní práce odevzdané uchazečem k obhajobě musí být též nejméně pět pracovních dnů před konáním obhajoby zveřejněny k nahlížení veřejnosti v místě určeném vnitřním předpisem vysoké školy nebo není-li tak určeno, v místě pracoviště vysoké školy, kde se má konat obhajoba práce. Každý si může ze zveřejněné práce pořizovat na své náklady výpisy, opisy nebo rozmnoženiny.

(3) Platí, že odevzdáním práce autor souhlasí se zveřejněním své práce podle tohoto zákona, bez ohledu na výsledek obhajoby.

²⁾ zákon č. 121/2000 Sb. o právu autorském, o právech souvisejících s právem autorským a o změně některých zákonů (autorský zákon) ve znění pozdějších právních předpisů, § 35 odst. 3:

(3) Do práva autorského také nezasahuje škola nebo školské či vzdělávací zařízení, užije-li nikoli za účelem přímého nebo nepřímého hospodářského nebo obchodního prospěchu k výuce nebo k vlastní potřebě dílo vytvořené žákem nebo studentem ke splnění školních nebo studijních povinností vyplývajících z jeho právního vztahu ke škole nebo školskému či vzdělávacího zařízení (školní dílo).

³⁾ zákon č. 121/2000 Sb. o právu autorském, o právech souvisejících s právem autorským a o změně některých zákonů (autorský zákon) ve znění pozdějších právních předpisů, § 60 Školní dílo:

(1) Škola nebo školské či vzdělávací zařízení mají za obvyklých podmínek právo na uzavření licenční smlouvy o užití školního díla (§ 35 odst. 3). Odpirá-li autor takového díla udělit svolení bez vážného důvodu, mohou se tyto osoby domáhat nahrazení chybějícího projevu jeho vůle u soudu. Ustanovení § 35 odst. 3 zůstává nedotčeno.

(2) Není-li sjednáno jinak, může autor školního díla své dílo užít či poskytnout jinému licenci, není-li to v rozporu s oprávněnými zájmy školy nebo školského či vzdělávacího zařízení.

(3) Škola nebo školské či vzdělávací zařízení jsou oprávněny požadovat, aby jim autor školního díla z výdělku jím dosaženého v souvislosti s užitím díla či poskytnutím licence podle odstavce 2 přiměřeně přispěl na úhradu nákladů, které na vytvoření díla vynaložily, a to podle okolností až do jejich skutečné výše; přitom se přihlédne k výši výdělku dosaženého školou nebo školským či vzdělávacím zařízením z užití školního díla podle odstavce 1.

ABSTRAKT

Bakalářská práce se zabývá aminy se zaměřením na biogenní aminy. V práci je popsán vznik biogenních aminů, jejich výskyt v potravinách, faktory ovlivňující jejich vznik a toxické účinky na lidský organizmus. Dále popisuje jejich produkci některými mikroorganismy, možnosti odbourávání a některé mikroorganismy, které je odbourávají.

Klíčová slova: biogenní aminy, aminoxidázy, odbourávání

ABSTRACT

Bachelor thesis deals with amines focusing on biogenic amines. There is described formation of biogenic amines, their occurrence in foods, factors influencing the formation and toxic effects on the human body. It also describes the production by certain microorganisms, possibility of degradation and some microorganisms that degrade.

Keywords: biogenic amines, amine oxidase, degradation

Chtěla bych poděkovat doc. RNDr. Leoně Buňkové, Ph.D. za trpělivost a odborné vedení mé bakalářské práce.

Prohlašuji, že odevzdaná verze bakalářské/diplomové práce a verze elektronická nahraná do IS/STAG jsou totožné.

OBSAH

ÚVOD	10
1 AMINY	11
1.1 VÝSKYT V PŘÍRODĚ	11
2 BIOGENNÍ AMINY	13
2.1 STRUKTURA A VZNIK VYBRANÝCH BIOGENNÍCH AMINŮ	13
2.1.1 Tyramin	14
2.1.2 2-fenyletylamin	15
2.1.3 Histamin	15
2.1.4 Tryptamin	16
2.1.5 Kadaverin	17
2.1.6 Putrescin	18
2.1.7 Spermidin a spermin	18
2.2 REAKCE A ZMĚNY BIOGENNÍCH AMINŮ	18
2.3 FAKTORY OVLIVŇUJÍCÍ PRODUKCI BIOGENNÍCH AMINŮ	19
2.3.1 Teplota.....	20
2.3.2 pH.....	20
2.3.3 Chlorid sodný (NaCl).....	20
2.4 INDEX BIOGENNÍCH AMINŮ	21
3 ÚČINKY NA LIDSKÝ ORGANIZMUS	22
3.1 TOXICITA	22
4 BIOGENNÍ AMINY V POTRAVINÁCH	24
4.1 NEFERMENTOVANÉ POTRAVINY	25
4.1.1 Ryby	25
4.1.2 Maso	26
4.1.3 Ovoce a zelenina	26
4.1.4 Mléko	27
4.2 FERMENTOVANÉ POTRAVINY	27
4.2.1 Fermentované rybí výrobky	27
4.2.2 Sýry	27
4.2.3 Pivo	28
4.2.4 Víno.....	28
4.2.5 Fermentované masné výrobky	28
4.2.6 Fermentovaná zelenina.....	29
5 MIKROORGANIZMY PRODUKUJÍCÍ BIOGENNÍ AMINY	30
5.1 BAKTERIE MLÉČNÉHO KVAŠENÍ.....	30
5.2 ČELEĎ <i>ENTEROBACTERIACEAE</i>	31
5.3 ČELEĎ <i>MICROCOCCACEAE</i>	31
5.4 ČELEĎ <i>STAPHYLOCOCCACEAE</i>	31
5.5 DALŠÍ MIKROORGANIZMY	32
6 MOŽNOSTI ODBOURÁVÁNÍ BIOGENNÍCH AMINŮ	33

6.1	ODBOURÁVÁNÍ AMINŮ	34
6.2	MONOAMINOXIDÁZA.....	35
6.2.1	MAO-A, MAO-B	36
6.2.2	Inhibitory MAO	36
6.3	DIAMINOXIDÁZA	37
6.4	KATECHOL-O-METYLTRANSFERÁZA	37
6.5	HISTAMIN-N-METYLTRANSFERÁZA.....	38
7	DEAMINAČNÍ AKTIVITA MIKROORGANISMŮ.....	40
7.1	BAKTERIE.....	40
7.1.1	<i>Brevibacterium</i>	40
7.1.2	Čeď <i>Micrococcaceae</i>	41
7.1.3	<i>Staphylococcus</i>	41
7.1.4	<i>Arthrobacter</i>	41
7.1.5	<i>Lactobacillus</i>	41
7.1.6	<i>Pediococcus</i>	42
7.1.7	<i>Nocardioides</i>	42
7.1.8	<i>Bacillus</i>	42
7.1.9	<i>Rhodococcus</i>	43
7.1.10	<i>Virgibacillus</i>	43
7.1.11	<i>Pseudomonas</i>	43
7.1.12	<i>Citrobacter</i>	43
7.1.13	<i>Serratia</i>	43
7.1.14	<i>Natrinema</i>	44
7.1.15	<i>Alcaligenes</i>	44
7.1.16	Další bakterie	44
7.2	PLÍSNĚ.....	44
7.2.1	<i>Penicillium</i>	44
7.2.2	<i>Alternaria</i>	44
7.2.3	<i>Phoma</i>	45
7.2.4	<i>Geotrichum</i>	45
7.2.5	Další plísně.....	45
	ZÁVĚR	46
	SEZNAM POUŽITÉ LITERATURY.....	47
	SEZNAM POUŽITÝCH SYMBOLŮ A ZKRATEK.....	57
	SEZNAM OBRÁZKŮ	58
	SEZNAM TABULEK.....	59

ÚVOD

Biogenní aminy vznikají dekarboxylací přirozených aminokyselin působením živých mikroorganismů. Pro člověka jsou tyto látky v nízkých koncentracích nezbytné. Jsou přirozenou složkou potravin, přičemž největší množství biogenních aminů lze nalézt v těch, které prošly mikrobiální fermentací (sýry, ryby a masné výrobky). Mikroorganismy schopné dekarboxylace mohou být přítomny ve startovacích kulturách nebo v kontaminující mikroflóře [2, 3, 4, 5, 7, 14].

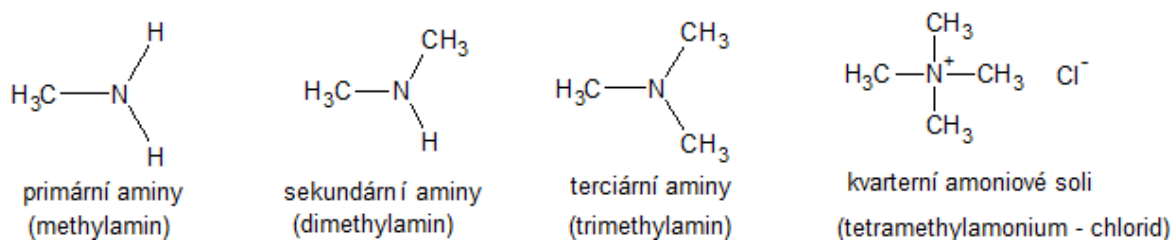
Mezi mikroorganismy produkující biogenní aminy se řadí především rody *Bacillus*, *Clostridium*, *Pseudomonas*, zástupci čeledi *Enterobacteriaceae* (*Enterobacter*, *Morganella*, *Klebsiella*, *Escherichia* aj.) a některé druhy bakterií mléčného kvašení (*Lactococcus*, *Enterococcus*, *Lactobacillus*, *Leuconostoc*). Přítomnost dekarboxyláz byla prokázána také u kvasinek rodu *Candida* a *Debaryomyces*. Aktivitu těchto dekarboxyláza-pozitivních mikroorganismů lze snížit a to především snížením teploty a pH a dodržováním hygienických předpisů [5, 6, 7].

Na odbourávání biogenních aminů se podílí enzymy (monoaminoxidáza, diaminoxidáza, katechol-O-metyltransferáza a histamin-N-metyltransferáza) přítomné v lidském organismu. Tyto enzymy přeměňují aminy na sloučeniny, které se následně vyloučí močí. V přítomnosti inhibitorů může docházet k nedostatečnému odbourávání aminů, což vede k toxickým účinkům biogenních aminů [7, 14, 16, 20, 63].

Mikroorganismy schopné odbourávat biogenní aminy vlastní aminoxidázy nebo dehydrogenázy. Inaktivaci aminů umožňují především některé druhy rodů *Brevibacterium*, *Kocuria*, *Staphylococcus*, *Lactobacillus*, *Pediococcus* aj. Aminoxidázovou aktivitu vykazují také některé plísňe rodu *Penicillium*, *Alternaria*, *Phoma*, *Geotrichum* a další [76, 78, 79, 80, 82].

1 AMINY

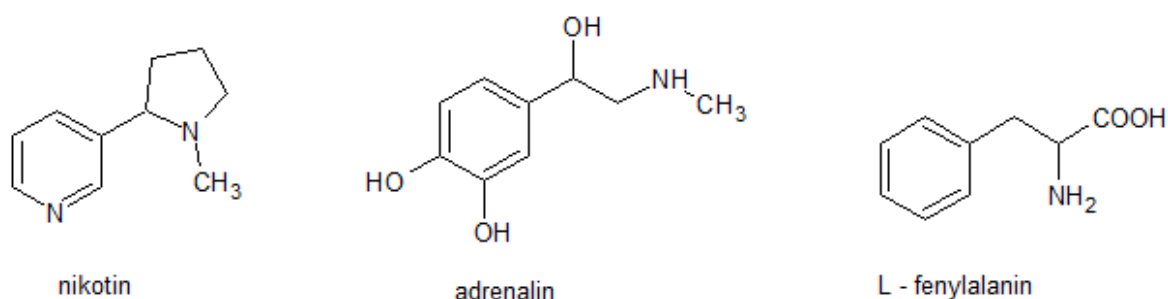
Aminy je možno považovat za deriváty amoniaku, ve kterých je atom vodíku nahrazen alkylovou nebo arylovou skupinou. Nahrazením jednoho vodíkového atomu vzniká primární amin, dvou atomů sekundární amin a tří atomů terciární amin. Nahrazením všech vodíkových atomů v amoniakovém iontu se odvozuje kvarterní amonioková sůl (Obr. 1).



Obrázek 1: Struktura aminů [1]

1.1 Výskyt v přírodě

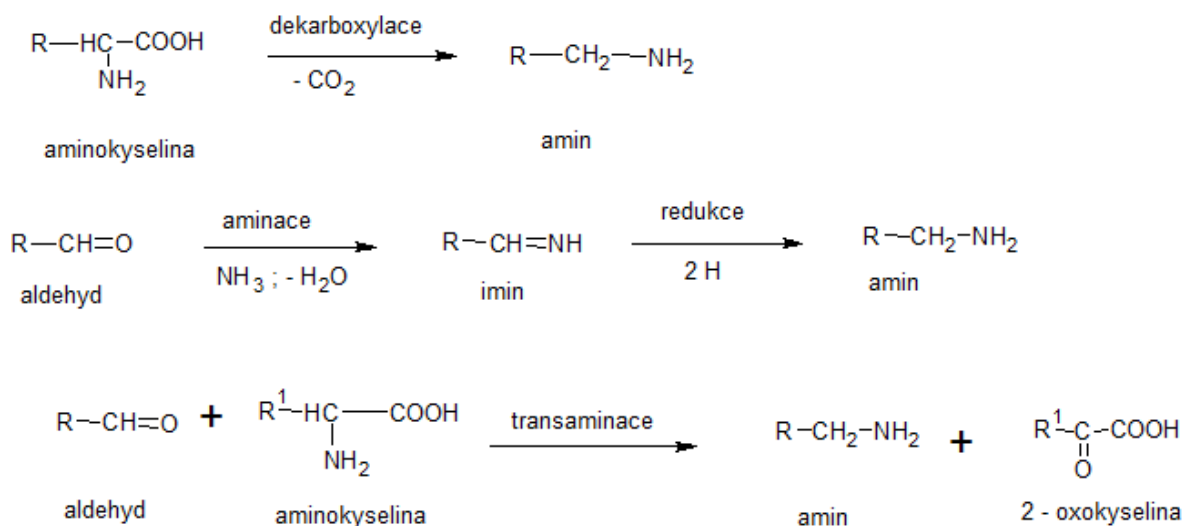
Mnoho aminů a jejich derivátů se vyskytuje v živé přírodě a také jsou přítomny prakticky ve všech potravinách. V tabáku je obsažen vysoce toxický nikotin, z jiných rostlin byly izolovány chinin nebo kokain. U živočichů jsou aminy významné jako neurotransmitery, které zajišťují přenos nervových vzruchů. Mezi neurotransmitery se řadí serotonin, který je syntetizován v mozku, podporuje kontrakce hladkého svalstva a krevní srážlivost. Dále se sem může řadit adrenalin, hormon vylučovaný ve stresových situacích nadledvinkami. Mezi deriváty aminů je možno zařadit i aminokyseliny, jako L-fenylalanin, které jsou stavebními jednotkami bílkovin (Obr. 2). U některých nekyselých potravin živočišného původu, jako jsou sýry, ryby, vodní živočichové a maso, jsou významnými vonnými látkami [1, 2].



Obrázek 2: Struktura vybraných aminů [2]

Aminy vznikají v potravinách nejčastěji jako produkty dekarboxylace aminokyselin katalyzované nespecifickými dekarboxylázami nebo jako produkty enzymově katalyzované aminace nebo transaminace aldehydů (Obr. 3). Dekarboxylace aminokyselin je běžná hlavně v živočišných materiálech, vznik aminů z aldehydů se uplatňuje především v rostlinných materiálech. Reakce probíhají také bez enzymové katalýzy. Aminy vznikají jako vedlejší produkty také Streckerovou degradací aminokyselin a termickou dekarboxylací aminokyselin [2]

Některé aminy, diaminy a polyaminy vznikají dekarboxylací bazických, aromatických a heterocyklických aminokyselin a následnou enzymovou transformací produktů. Jsou biologicky aktivními látkami, proto se řadí mezi přírodní toxické složky potravin a nazývají se biogenními aminy. Jsou také prekurzory cyklických aminů. Z putrescinu vzniká 1- pyrrolin a dekarboxylací prolinu vzniká pyrrolidin [1, 2].



Obrázek 3: Hlavní způsoby vzniku aminů [1]

2 BIOGENNÍ AMINY

Biogenní aminy jsou nízkomolekulární organické báze, které vykazují různé biologické účinky. V nízkých koncentracích jsou nezbytné pro normální metabolické a fyziologické funkce u lidí, zvířat, rostlin a mikroorganismů. Nicméně, tyto biologicky vyráběné aminy mohou mít ve vysokých koncentracích nepříznivé účinky a mohou představovat zdravotní riziko pro citlivé jedince [3, 4].

Některé biogenní aminy mají samy významné fyziologické vlastnosti, neboť jsou např. tkáňovými hormony (histamin) a stavebními látkami, které se účastní biosyntézy dalších hormonů živočichů (2-fenyletylamin), fytohormonů, alkaloidů a dalších sekundárních metabolitů rostlin. V organismu jsou především zdrojem dusíku [3, 5].

V potravinách většina z nich vzniká dekarboxylací volných aminokyselin působením bakteriálních enzymů (dekarboxyláz). Nejčastěji se dekarboxylázy aminokyselin vyskytují u bakterií rodů *Bacillus*, *Citrobacter*, *Clostridium*, *Escherichia*, *Proteus*, *Pseudomonas*, *Lactobacillus*, *Pediococcus* a *Streptococcus*. Biogenní aminy mohou být považovány za potenciální karcinogeny, protože jsou schopny reagovat s dusitany za vzniku potenciálně karcinogenních nitrosaminů [5, 6, 7].

2.1 Struktura a vznik vybraných biogenních aminů

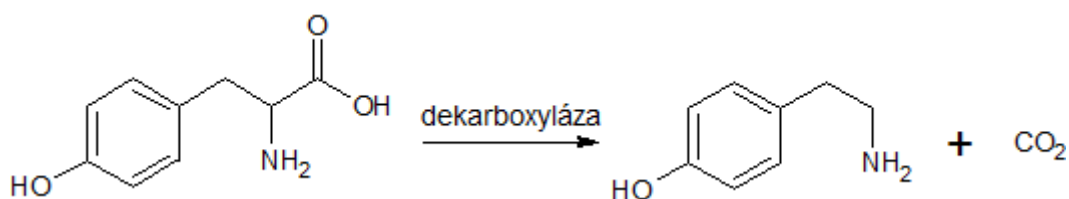
Biogenní aminy odvozené od bazických a aromatických aminokyselin vznikají při běžné metabolické činnosti lidí, zvířat, rostlin i mikroorganismů. Vznikají z aminokyselin působením karboxyláz nebo z aminokyselin a karbonylových sloučenin působením transamináz. Při jejich transformaci na další biologicky aktivní produkty se uplatňují některé oxygenázy a metyltransferázy [3, 4, 8].

Podle chemické struktury se biogenní aminy člení na aromatické, heterocyklické a alifatické. Mezi aromatické biogenní aminy se řadí tyramin a 2 fenyletylamin, heterocyklické histamin a tryptamin a mezi alifatické kadaverin, putrescin, spermin a spermidin. Všechny zmíněné alifatické biogenní aminy se zároveň řadí mezi polyaminy. Polyaminy jsou sloučeniny, které v molekule obsahují dvě a více aminoskupin. Jsou rovněž nepostradatelnou součástí živých buněk a důležité při syntéze proteinů [8, 9].

2.1.1 Tyramin

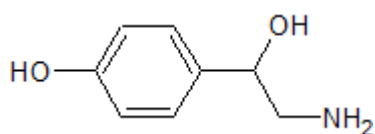
Tyrozín je tvořen z fenylalaninu hydroxylací enzymem fenylalanindekarboxylázou. Tyrozindekarboxyláza je mikrobiální enzym ze třídy lyáz, který katalyzuje přeměnu volné aminokyseliny tyrozinu v potravinovém substrátu na toxický biogenní amin tyramin (Obr. 4). Tyramin zvyšuje hladinu cukru v krvi, má vliv na krevní tlak a kontrakce hladkého svalstva. Ačkoli je tyramin nepostradatelný pro zajištění řady velmi důležitých životních funkcí, může konzumace potravin s vysokou koncentrací tohoto aminu vyvolat toxický účinek. U citlivých jedinců může způsobovat migrény. Toxické dávky tyraminu je obtížné stanovit a záleží na jednotlivých jedincích a také na přítomnosti dalších biogenních aminů v potravine. Tento aromatický biogenní amin je obvykle detoxikován monoaminoxidázou, která je u lidí přítomna ve střevech a v játrech [3, 6, 10, 11, 12, 13].

Tyramin je přítomen v některých potravinách především ve fermentovaných sýrech, dále může být přítomen také např. v uzených a marinovaných rybách a drůbeži [11, 12].



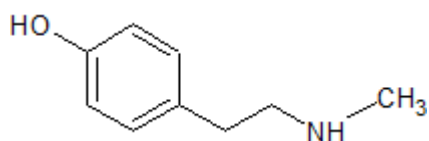
Obrázek 4: Dekarboxylace tyrozinu za vzniku tyraminu [14]

Oxidací tyraminu vzniká oktopamin, který byl poprvé prokázán u chobotnic a vyskytuje se u některých rostlin a také v nervovém systému bezobratlých živočichů (Obr. 5) [3].



Obrázek 5: Oktopamin [3]

Metylací tyraminu vzniká N-metyltyramin, což je přírodní alkaloid nalezený v různých rostlinách (Obr. 6). [3, 10]

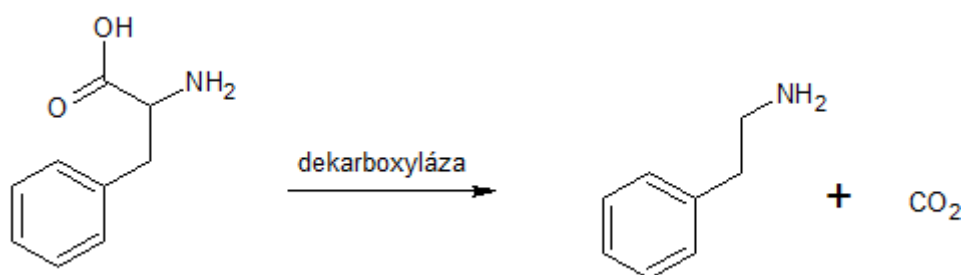


Obrázek 6: N-metyltyramin [3]

2.1.2 2-fenyletylamin

2-fenyletylamin vzniká enzymatickou dekarboxylací aminokyseliny fenylalaninu (Obr. 7). Enzym, který se podílí na této dekarboxylaci, je fenylalanindekarboxyláza. V lidském mozku slouží fenyletylamin jako neurotransmitter k přenášení nervových vzruchů. Zvyšuje krevní tlak, způsobuje migrénu a ve větším množství je pro člověka toxický. Je prekurzorem tyraminu a vyskytuje se především v potravinách, které prošly mikrobiální fermentací [3, 6, 14, 15].

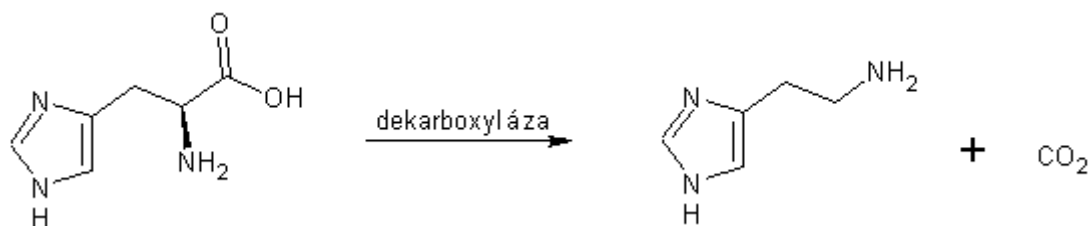
Významné množství fenyletylaminu je obsaženo v čokoládě, uzených rybách a špenátu [3, 6, 16].



Obrázek 7: Dekarboxylace fenylalaninu za vzniku 2-fenyletylaminu [14]

2.1.3 Histamin

Histamin vzniká produkt dekarboxylace aminokyseliny histidinu pomocí enzymu histidindekarboxylázy (Obr. 8). Histamin je v přírodě velmi rozšířen. Vyskytuje se v houbách, rostlinách i v živočišné říši. U člověka je tento biogenní amin uložen v biologicky neaktivní formě ve tkáních a v krvi. Ve zdravém lidském organismu zastává histamin několik funkcí jako řízení sekrece žaludeční kyseliny, přenos nervového vzruchu, sekrece hlenu, hojení ran, rozšíření cév a snížení krevního tlaku. Zvýšené množství histaminu může vyvolat u citlivých jedinců anafylaktický šok, který se projevuje poruchou hlavních funkcí organismu. Toxicita tohoto aminu závisí na množství příjmu, přítomnosti jiných aminů a činnosti aminoxidázy jedince [3, 16].



Obrázek 8: Dekarboxylace histidinu za vzniku histaminu [14]

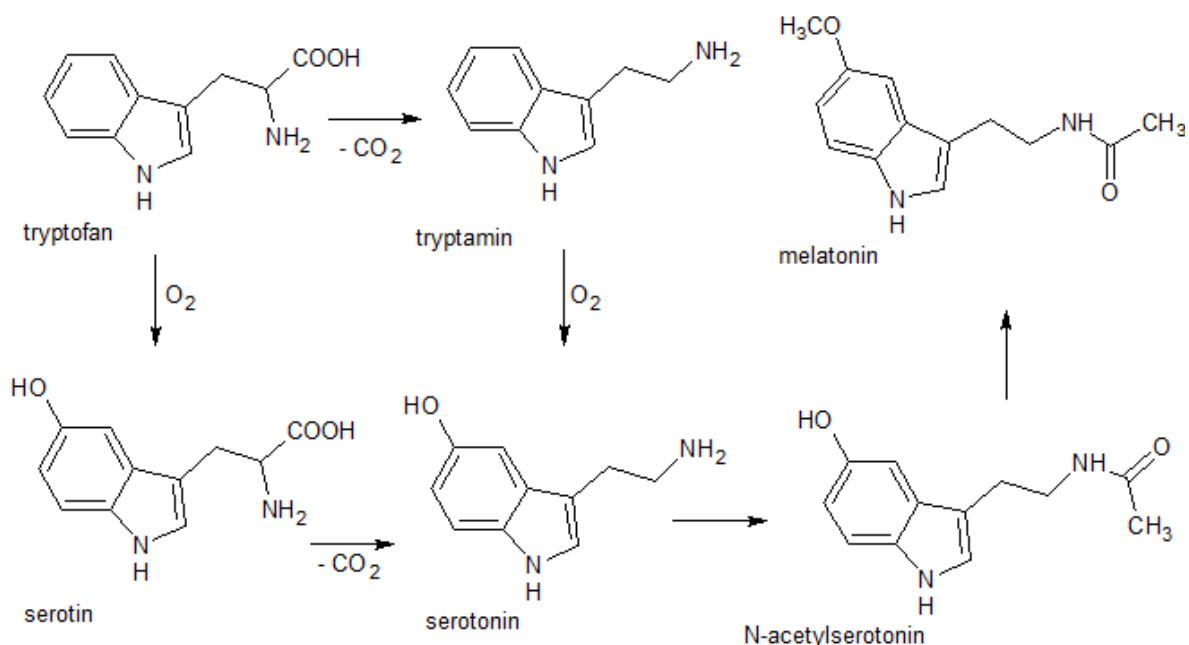
Histamin je nejvíce toxický amin v potravinách. Vyskytuje se především v trvanlivých salámech, sýrech, v mase tuňáka, ve víně a fermentovaných potravinách rostlinného původu [3, 8, 16].

Otravy histaminem se objevily po požití skombroidních ryb (makrela, tuňák) a několik případů bylo sledováno i po konzumaci některých sýrů. Otravy bývají často špatně diagnostikovány, vzhledem k příznakům, které jsou typické pro alergii (vyrážka, průjem, křeče v břiše, bolesti hlavy, bušení srdce aj.). Inkubační doba bývá většinou krátká. Toxicitu histaminu posiluje přítomnost sekundárních aminů (kadaverinu a putrescinu) [17, 18, 19, 20].

Histamin je inaktivován N-metylací vyvolanou histidinmetyltransferázou a/nebo je oxidován monoaminoxidázou, diaminoxidázou a aldehydoxidázou na aldehyd a kyselinu [17].

2.1.4 Tryptamin

Tryptamin vzniká dekarboxylací tryptofanu. Enzym, který se podílí na vzniku je tryptofandekarboxyláza. Z tryptaminu se vytváří hormon serotonin, který je důležitý pro přenos nervových vzruchů. Ze serotoninu N-acetyltransferázou vzniká N-acetylserotonin a působením hydroxyindol-O-methyltransferázy se tvoří melatonin (Obr. 9). Melatonin je hormon, který se tvoří v epifýze a reguluje denní rytmus spánku a bdění a může být klíčem k procesu stárnutí [3, 21].



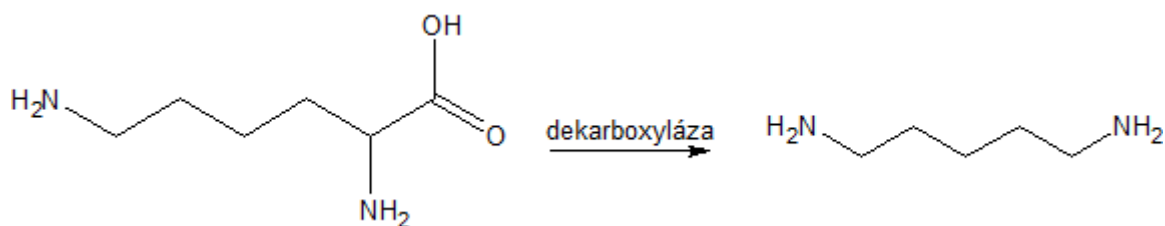
Obrázek 9: Dekarboxylace a další reakce tryptofanu [3]

2.1.5 Kadaverin

Kadaverin je alifatický diamin, který vzniká dekarboxylací aminokyseliny lyzinu za přítomnosti enzymu lyzindekarboxylázy (Obr. 10). Je prekurzorem některých alkaloidů a jednou z látek zodpovědných za zápach při rozkladu živočišných bílkovin, avšak v malém množství vzniká i v živých organizmech [3, 22, 23, 24]

Kadaverin je obvykle spojován s dekarboxylázovou aktivitou kontaminujících enterobakterií. Proto vysoký obsah kadaverinu, a/ nebo putrescinu může být použit jako ukazatel stupně kažení, zejména ryb a masa [23, 24, 25, 26].

Tento biogenní amin sám o sobě není toxický (pouze v případě konzumace velmi vysokých dávek), ale zvyšuje toxicitu histaminu a tyraminu inhibicí monoaminoxidázy, diaminoxidázy a hydroxymetyltransferázy [14, 24, 25, 26].

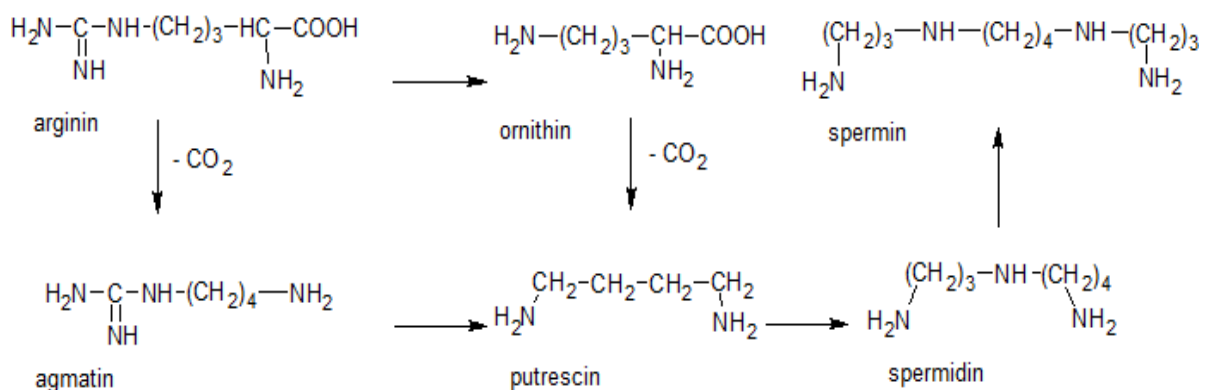


Obrázek 10: Dekarboxylace lyzinu za vzniku kadaverinu [14]

2.1.6 Putrescin

Putrescin je alifatický diamin, který vzniká z agmatinu nebo z aminokyseliny ornitinu. Enzym, který zajišťuje vznik tohoto diaminu je ornitindekarboxyláza. Ornitin vzniká z aminokyseliny argininu působením arginázy (Obr. 11) [3].

Putrescin je toxický ve vysokých dávkách, které se ovšem při denní stravě nepředpokládají. Avšak spolu s kadaverinem mohou zvyšovat toxické účinky histaminu a tyraminu [25].



Obrázek 11: Dekarboxylace a další reakce argininu [3]

2.1.7 Spermidin a spermin

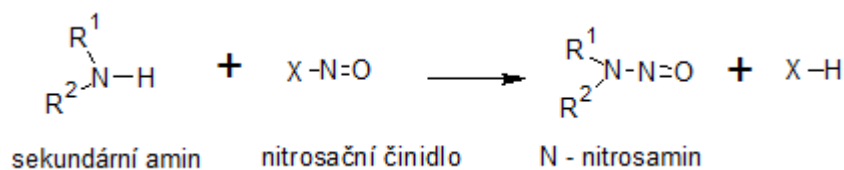
Spermidin a spermin jsou polyaminy, které vznikají z putrescinu metylací S-adenosylmethioninem (Obr. 11). Tyto polyaminy jsou nepostradatelné součástí živých buněk a jsou důležité pro jejich růst, diferenciaci a transformaci. I když neprojevují přímý toxický účinek, mohou zesilovat toxicitu tyraminu a histaminu [3, 6, 8].

U rostlin se tyto polyaminy podílejí na řadě fyziologických procesů, jako je kvetení, vývoj plodu a stárnutí. Tyto sekundární aminy mohou tvořit reakcí s dusitany nitrosaminy. Spermidin a spermin mají významné zastoupení v čerstvém mase, mase ryb a rostlinných produktech [8, 9, 14, 27].

2.2 Reakce a změny biogenních aminů

Biogenní aminy jsou reaktivní látky. Enzymovými reakcemi vznikají příslušné deriváty biogenních aminů a další sloučeniny, oxidační deaminací vznikají aldehydy.

Při dlouhodobém skladování a působením vyšších teplot reagují biogenní aminy s triacylglyceroly za vzniku amidů mastných kyselin. Spolu s dalšími aminosloučeninami vstupují do reakcí neenzymového hnědnutí, při němž vznikají jako primární produkty příslušné iminy. Iminy se dále mohou vytvářet oxidací aminů např. peroxidem vodíku. Sekundární aminy mohou reakcí s oxidy dusíku tvořit karcinogenní nitrosaminy (Obr. 12). Nitrosaminy se v potravinách vytvářejí během skladování a při technologických operacích jako je sušení a uzení, ale také při kontaminaci dusičnany [3, 28].



Obrázek 12: Obecný mechanismus nitrosace sekundárních aminů [7]

2.3 Faktory ovlivňující produkci biogenních aminů

Základní podmínky pro vznik biogenních aminů jsou [9]:

- přítomnost volných aminokyselin,
- přítomnost mikroorganismů s dekarboxylázovou aktivitou,
- vhodné podmínky pro růst a množení mikroorganismů.

Tvorba biogenních aminů bakteriemi může být ovlivněna mnohými vnějšími faktory, které mohou mít vliv zejména na kinetiku dekarboxylázových reakcí. Mezi vnější faktory, které ovlivňují jejich tvorbu u bakterií, patří teplota a pH prostředí, aero- / anaerobióza, dostupnost zdrojů uhlíku (např. glukózy), přítomnost růstových faktorů, aktivita vody, koncentrace NaCl aj. Kromě zmíněných faktorů mohou produkci biogenních aminů ovlivňovat i další chemické látky, např. etanol, oxid siřičitý, fenolické sloučeniny a některé sacharidy [9, 28].

Přítomnost zkvasitelných cukrů např. glukózy zvyšuje růst a dekarboxylázovou aktivitu bakterií, čímž tedy dochází k zvýšení produkce biogenních aminů. Koncentrace glukózy je optimální v rozmezí 0,5- 2 %, zatímco koncentrace vyšší než 3 % inhibuje tvorbu biogenních aminů [9, 29].

2.3.1 Teplota

Je známo, že teplota má značný vliv na produkci biogenních aminů. Ovlivňuje růstovou kinetiku a aktivitu proteolytických a dekarboxylázových enzymů. Vyšší teplota může podporovat proteolytické a dekarboxylázové reakce, což vede ke zvýšení koncentrace aminů [31].

Optimální teplota většiny bakterií s dekarboxylázovou aktivitou je v rozmezí 20 °C až 37 °C. Snížením teploty se pozastaví růst těchto bakterií. Při teplotě 15 °C mohou mikrobiální dekarboxylázy zůstat aktivní, avšak většina dosahuje stacionárního růstu nebo zániku. Některé psychrofilní druhy mohou produkovat biogenní aminy i při teplotě kolem 4 °C. Některé dekarboxylázy si uchovávají aktivitu i po tepelném zákroku (např. pasteraci), tudíž obsah biogenních aminů může dále stoupat i během skladování [8, 9, 29, 31].

2.3.2 pH

pH je klíčovým faktorem, který ovlivňuje dekarboxylázovou aktivitu. Bakteriální dekarboxylázy mají obvykle optimum v kyselějším prostředí s hodnotami pH kolem 4,0- 5,5. Kromě toho v takovém prostředí jsou bakterie vedeny k produkci enzymů jako součást jejich obranného mechanismu proti překyselení. Rychlé a výrazné snížení pH vede ke snížení růstu amino-pozitivních mikroorganismů, především čeledi *Enterobacteriaceae* [8, 9, 31].

2.3.3 Chlorid sodný (NaCl)

Relativně méně pozornosti se věnuje vlivu chemických látek přidávaných během výroby. Při mikrobiálním rozmnožování má důležitou roli obsah vody a poměr sůl/ voda. Koncentrace NaCl v médiu ovlivňuje produkci biogenních aminů, nižší koncentrace jejich tvorbu spíše podporuje. Zvýšením koncentrace chloridu sodného se výrazně sníží hromadění biogenních aminů. Přítomnost soli aktivuje tyrozin-dekarboxylázovou činnost a potlačuje aktivitu histidindekarboxylázy [9, 31, 32].

Vyšší koncentrace NaCl může přispívat ke snížení schopnosti mikroorganismů produkovat histamin. Některé zdroje uvádí, že při koncentraci NaCl 3,5 % je částečně inhibována

schopnost *Lactobacillus buchneri* (kontaminující mikroflóra sýrů) tvořit histamin a při koncentraci 5 % se tvorba histaminu zastavuje úplně [14].

2.4 Index biogenních aminů

Obsah biogenních aminů v potravinách může sloužit jako index kvality potravin, protože se mění v průběhu zpracování a skladování masa. Čerstvé maso obsahuje velmi malé množství biogenních aminů, ale postupně se vytváří v souvislosti s bakteriálním kažením masa. Koncentrace některých biogenních aminů především histaminu, putrescinu a kadaverinu se obvykle zvyšuje během skladování a zpracování masa, zatímco množství sperminu a spermidinu se během tohoto procesu snižuje nebo zůstává konstantní. Spermin a spermidin primárně nevznikají činností mikrobiálních dekarboxyláz v potravině, ale vstupují do ní z příslušných surovin (maso) [9, 25, 32, 33, 34].

Tento index se využívá především pro maso čerstvé a tepelně opracované, u fermentovaných výrobků má jen omezené použití [32].

Index biogenních aminů (BAI) je definován jako:

$$BAI = \frac{cHIS + cPUT + cKAD}{1 + cSPE + cSPN}$$

kde: c... koncentrace biogenního aminu v mg/kg.

Maso s výslednou hodnotou nižší než 1 je považováno za velmi kvalitní, zatímco výsledek vyšší než 10 značí velmi špatnou kvalitu [32, 34].

3 ÚČINKY NA LIDSKÝ ORGANIZMUS

Biogenně aktivní aminy jsou sloučeniny tvořené obvyklými metabolickými procesy v buňkách živých organismů. Endogenně syntetizované biogenní aminy v lidském těle plní řadu funkcí v buněčném metabolismu. Mohou také ovlivňovat procesy v organismu jako je regulace tělesné teploty, příjem výživy nebo kontrola krevního tlaku. Ve vysokých koncentracích se mohou projevovat jako látky psychoaktivní a vazoaktivní. Psychoaktivní aminy, jako je dopamin a serotonin, působí jako přenašeči v centrálním nervovém systému. Vazoaktivní aminy působí přímo nebo nepřímo na vaskulární systém [3, 32].

Polyaminy (putrescin, spermin a spermidin) jsou nepostradatelné složky všech živých buněk. Je již dlouho známo, že jsou důležité pro růst, avšak jejich přesný význam v buněčném metabolismu je stále nejasný. Přestože každá buňka má schopnost syntetizovat polyaminy, je potřeba jejich dodávání ve stravě [3, 8, 28].

Tabulka 1: Biogenní aminy, jejich prekurzory a biologický význam [3]

biogenní amin	původní aminokyselina	biologický význam
histamin	histidin	lokální tkáňový hormon, vliv na krevní tlak a sekreci žaludečních šťav, účast při anafylaktickém šoku a alergických reakcích
kadaverin	lyzin	stabilizace makromolekul (nukleové kyseliny), rostlinný hormon
putrescin	arginin (ornitin)	stabilizace makromolekul (nukleové kyseliny), rostlinný hormon
2-fenyletylamin	fenylalanin	prekurzor tyraminu
tyramin	tyrozin	lokální tkáňový hormon, vliv na krevní tlak a kontrakce hladkého svalstva
tryptamin	tryptofan	vliv na krevní tlak a peristaltiku střev, lokální tkáňové a rostlinné hormony

3.1 Toxicita

Běžně neznamenají biogenní aminy pro zdravého člověka žádný problém. Jejich konzumace ve vysokém množství může způsobit zvracení, dýchací potíže, pocení, bušení srdce atd. Konzumace vyššího množství histaminu může způsobit hypotenzi nebo hypertenzi (nízký nebo vysoký krevní tlak) [3, 8, 28].

Toxický účinek biogenních aminů je silně ovlivněn aktivitou enzymů, které je odbourávají. Hlavními enzymy, které je ve střevech štěpí, jsou monoaminoxidáza a diaminoxidáza. Spermidin a spermin jsou odbourávány polyaminoxidázou. Aktivita těchto enzymů může být u jednotlivých jedinců různá a je závislá na přítomnosti potenciátorů a inhibitorů. U citlivých jedinců nebo při příjmu vysokého množství biogenních aminů v potravinách, není tento enzymový systém schopen dostatečné eliminace. Pokud je detoxikace neefektivní, jsou biogenní aminy rychle vstřebávány a dostávají se do krevního oběhu, což vede k toxickým účinkům [3, 32].

Je velmi obtížné stanovit hranici toxicity biogenních aminů, protože při hodnocení je nutno sledovat nejen přítomnost konkrétního aminu a množství spotřebované potraviny, ale také přítomnost jiných toxických látek [32].

Otravy jídlem se mohou vyskytnout zvláště ve spojení s faktory, jako například alkoholem, inhibiční monoaminoxidázou léčiv a onemocněním zažívacího systému [3, 32].

4 BIOGENNÍ AMINY V POTRAVINÁCH

Bezpečnost potravin může být ohrožována mnohými riziky biologického, fyzikálního nebo chemického původu. Nejnovější trendy v oblasti bezpečnosti potravin proto podmiňují zkoumání látek vyskytujících se v potravinách, které mohou mít vliv na zdraví člověka. Mezi tyto látky se řadí i biogenní aminy, které se v malém množství vyskytují také v organismu člověka [35, 36].

Sledování hladiny biogenních aminů v potravinách a nápojích je důležité nejen z toxikologického hlediska, ale také mohou být použity jako ukazatele stupně čerstvosti nebo znehodnocení potravin [6, 14, 32].

Biogenní aminy odvozené od bazických nebo aromatických (heterocyklických) aminokyselin jsou v nízkých koncentracích přirozenou složkou prakticky všech potravin. Vysoké koncentrace aminů a polyaminů byly nalezeny v potravinách s vysokým obsahem bílkovin, jako jsou mléčné a masné výrobky. Ve vyšších koncentracích jsou přítomny také ve fermentovaných výrobcích, kde vznikají mikrobiální činností. Při skladování masa dochází vlivem enzymové aktivity přítomné mikroflóry k růstu obsahu biogenních aminů a obsah některých z nich lze proto využít jako indikátor čerstvosti masa. Vaření má relativně malý vliv na koncentraci biogenních aminů, protože dochází pouze k jejich částečnému rozkladu [3, 8, 9, 32].

Odstranění již jednou vzniklých biogenních aminů z potravin je velmi obtížné. Snížení jejich koncentrace lze dosáhnout např. použitím monoaminoxidázy nebo diaminoxidázy, ale v praxi se tenhle způsob dekontaminace nepoužívá. K částečnému snížení obsahu aminů dochází také v tepelně zpracovaných výrobcích jejich reakcí s redukcujícími cukry, respektive s rozkladnými produkty cukrů v Maillardových reakcích [3].

V současné době se však biogenní aminy dostávají do popředí zájmu, co se týče hygieny potravin, jelikož relativně vysoké hodnoty obsahu některých biogenních aminů mohou sloužit i jako indikátor zhoršení procesu či nedodržení předepsaného technologického postupu výroby. Nejvhodnějším způsobem výroby potravin, které obsahují malé množství biogenních aminů je proto dodržování takových technologických postupů a hygienických podmínek výroby, které brání jejich vzniku [3, 37].

Přehled mikroorganismů, které se podílí na tvorbě biogenních aminů v jednotlivých potravinách je uveden v tabulce (Tab. 2) [3].

Tabulka 2: Významné mikroorganismy produkující biogenní aminy [3]

Potravina	Mikroorganismy	Produkované aminy
Ryby	<i>Morganella morganii</i> , <i>Klebsiella pneumoniae</i> , <i>Hafnia alvei</i> , <i>Proteus mirabilis</i> , <i>Proteus vulgaris</i> , <i>Clostridium perfringens</i> , <i>Enterobacter aerogenes</i> , <i>Bacillus</i> sp., <i>Staphylococcus xylosum</i>	histamin, tyramin, kadaverin, putrescin, agmatin, spermin, spermidin
Sýry	<i>Lactobacillus buchneri</i> , <i>L. bulgaricus</i> , <i>L. plantarum</i> , <i>L. casei</i> , <i>L. acidophilus</i> , <i>Enterococcus faecium</i> , <i>Streptococcus mitis</i> , <i>Bacillus macerans</i> , <i>Propionibacterium</i> sp.	histamin, kadaverin, putrescin, tyramin, tryptamin
Maso a masné výrobky	<i>Pediococcus</i> sp., <i>Lactobacillus</i> sp., <i>Pseudomonas</i> sp., <i>Streptococcus</i> sp., <i>Micrococcus</i> sp., čeled' <i>Enterobacteriaceae</i>	histamin, kadaverin, putrescin, tyramin, fenyletylamin, tryptamin
Fermentované zelenina	<i>Lactobacillus plantarum</i> , <i>Leuconostoc mesenteroides</i> , <i>Pediococcus</i> sp.	histamin, kadaverin, putrescin, tyramin, fenyletylamin, tryptamin

4.1 Nefermentované potraviny

V nefermentovaných potravinách se biogenní aminy vyskytují v nízkých koncentracích a vyšší množství je považováno za indikátor nežádoucí mikrobiální aktivity. Proto jejich množství může poukazovat na mikrobiální kažení. Nicméně, přítomnost biogenních aminů v potravinách nemusí nutně souviset s růstem hnilobných bakterií, protože nejsou všechny tyto bakterie dekarboxyláza-pozitivní [8, 9].

4.1.1 Ryby

V čerstvém rybím masu je obsah biogenních aminů malý. Při vyšších skladovacích teplotách je přítomnou mikroflórou dekarboxylován hlavně histidin, čímž se zvyšuje obsah histaminu. V relativně vysokém množství vznikají také další biogenní aminy, jako je tyramin, kadaverin a putrescin [3, 8].

4.1.2 Maso

Maso a nefermentované masné výrobky obsahují jen výjimečně množství biogenních aminů, které by mohlo představovat zdravotní riziko. V čerstvém masu se vyskytuje především spermin a spermidin. Obsah biogenních aminů lze považovat za indikátor čerstvosti masa [3, 6].

Čerstvé vepřové maso obsahuje spermin a spermidin a stopy jiných aminů především putrescinu, histaminu, kadaverinu a tyraminu. Zvýšení jejich koncentrace je závislé na teplotě. Během skladování se koncentrace biogenních aminů zvyšuje, zatímco množství spermidinu a sperminu se snižuje nebo nemění. Skladováním při teplotě -18 °C se obsah aminů nemění. Výrazné zvýšení koncentrace biogenních aminů je spojena s kažením masa [3, 6, 8, 9].

Mikroorganismy z čeledi *Enterobacteriaceae* jsou běžnými kontaminanty masa a masných výrobků. Významnými druhy, které produkují biogenní aminy, jsou *Morganella morganii*, *Proteus vulgaris*, *Klebsiella pneumoniae*, dále rody *Shigella*, *Salmonella* a *Escherichia* [9, 38].

4.1.3 Ovoce a zelenina

Volné biogenní aminy mohou v ovoci a zelenině utvářet typické a charakteristické chutě zralých potravin a jsou prekurzory některých aromatických sloučenin [3, 27].

Převládajícím aminem většiny vzorků ovocných šťáv byl putrescin. Některé zdroje uvádějí vysoké množství aminů v pomerančových džusech (noradrenalin, tryptamin), rajčatech (tyramin, tryptamin, histamin), banánech (tyramin, noradrenalin, tryptamin, serotonin), švestkách (tyramin, noradrenalin) a špenátu (histamin) [8].

Fenyletylamin je přírodní složkou kakaových bobů, takže se vyskytuje v čokoládě, čokoládových výrobcích a v cukrovinkách, které ji obsahují. Také některé druhy hub obsahují značné množství fenyletylaminu [3, 8, 27].

4.1.4 Mléko

V mléce je obsah biogenních aminů nízký. Závisí na obsahu aminokyselin a peptidů v mléce, na přítomnosti bakterií schopných dekarboxylace, na pH, koncentraci soli, aktivitě vody, době zrání a skladování. Mezi bakterie, které se mohou vyskytovat v mléce a mléčných výrobcích, mohou produkovat dekarboxylázy a podílet se na jejich vzniku jsou např. druhy rodu *Bacillus*, *Citrobacter*, *Clostridium*, *Escherichia*, *Klebsiella*, *Pseudomonas*, *Shigella*, *Salmonella*, *Lactobacillus*, *Streptococcus* a *Enterococcus* [37, 39, 40].

4.2 Fermentované potraviny

Ve fermentovaných potravinách lze očekávat velké množství mikroorganismů, z nichž některé jsou schopné produkovat biogenní aminy. Tyto mikroorganismy s dekarboxylázovou aktivitou mohou být nalezeny jak ve startovacích kulturách, tak v kontaminující mikroflóře [8, 30].

V současnosti je trendem používat při výrobě fermentovaných potravin probiotické kultury. Ty mohou mít funkci startovacích kultur nebo jsou přidávány pro dosažení pozitivního účinku na lidské zdraví. Nicméně, také zástupci probiotických kultur patří mezi potencionální producenty biogenních aminů a je proto nutné je prověřovat na schopnost jejich tvorby [8, 30].

4.2.1 Fermentované rybí výrobky

Fermentované rybí výrobky obsahují poměrně velké množství aminokyselin z degradace rybích proteinů během fermentace, které by mohly být potencionálními prekurzory. Mezi bakterie, které produkují histamin ve fermentovaných rybách, se řadí *Staphylococcus*, *Vibrio* a *Pseudomonas* [3, 8, 41].

4.2.2 Sýry

Sýr obsahuje bílkoviny, enzymy, vodu, sůl a bakterie, a proto představuje ideální prostředí pro produkci biogenních aminů. V různých druzích sýrů se nejčastěji vyskytuje histamin, tyramin, kadaverin, putrescin, tryptamin a 2-fenyletylamin. Během zrání sýra, kasein pomalu degraduje díky proteolytickým enzymům, což vede ke zvýšení obsahu volných

aminokyselin. Tyto volné aminokyseliny mohou být dále podrobeny rozkladným reakcím a díky specifickým bakteriálním dekarboxylázám vzniká amin a oxid uhličitý. Proteolýza je při zrání sýrů považována za jeden z nejdůležitějších faktorů ovlivňujících kvalitu sýra. Na proteolýze mléčných bílkovin se podílejí nativní proteázy z mléka, proteázy zákysových kultur, syřidlové enzymy a proteázy kontaminující mikroflóry [6, 9, 11, 37].

4.2.3 Pivo

Pivo představuje další kategorii fermentovaných produktů, ve kterých se vyskytují biogenní aminy. Konzumace piva je v České republice vysoká. Proto může pro některé spotřebitele z hlediska kontaminace biogenními aminy představovat zdravotní riziko. Stanovené aminy obsažené v pivu se mohou rozdělit do dvou skupin. První skupina zahrnuje putrescin, spermidin, spermin a agmatin a lze je považovat za přírodní složky piva pocházející především ze sladu, zatímco druhá skupina hlavně histamin, tyramin a kadaverin vznikají během hlavního kvašení piva. Podobné množství biogenních aminů bylo nalezeno jak v alkoholickém tak v nealkoholickém pivu, což značí, že výrobou nealkoholického piva se aminy výrazně neodstraňují [8, 44, 45].

V pivu tvoří biogenní aminy především *Lactobacillus* a *Pediococcus*, kvasinky *Saccharomyces cerevisiae* neprokázaly tvorbu aminů [44, 46].

4.2.4 Víno

Víno je alkoholický nápoj, který vzniká kvašením moštu z plodů vinné révy. Během procesu fermentace potravin a nápojů jsou produkovány biogenní aminy bakteriemi mléčného kvašení. Obsah biogenních aminů ve víně může být ovlivňován kvalitou surovin, rozdílnými vinařskými procesy, časem a skladovacími podmínkami a také možnou mikrobiální kontaminací. Ve víně se nachází především histamin, tyramin, putrescin a 2-fenyletylamin. Jsou zde přítomny hlavně bakterie mléčného kvašení, především jde o rody *Lactobacillus*, *Leuconostoc* a *Pediococcus*. Také se sem řadí rod *Oenococcus*, který přispívá k tvorbě chuti a vůně vína [8, 44, 45, 47, 26].

4.2.5 Fermentované masné výrobky

Ve fermentovaných masných výrobcích vzrůstá obsah biogenních aminů. Tento nárůst je patrný především v počátečních fázích fermentace výrobků a je závislý na druhu

přítomných mikroorganismů. Na vzniku biogenních aminů se mohou podílet jak mikroorganismy použité ve startovacích kulturách, tak i mikroorganismy zpracovávané suroviny. Vhodné startovací kultury s aminoxidázovou činností zabraňuje tvorbě vysokého množství biogenních aminů. U fermentovaných masných výrobků může být zvýšený obsah biogenních aminů v důsledku použití nekvalitních surovin, kontaminace nebo nevhodných podmínek při skladování a zpracování [3, 32, 48].

4.2.6 Fermentovaná zelenina

Fermentovaná zelenina je další třídou potravin, kde lze předpokládat výskyt biogenních aminů. Je to především kadaverin, histamin, putrescin, tyramin a spermidin [6, 8].

V kysaném zelí se nachází putrescin, kadaverin, histamin a tyramin, zatímco 2-fenyletylamin se zde vyskytuje pouze v malém množství. Tyto aminy se vyskytují hlavně v solném nálevu. V počáteční fázi kvašení vzniká putrescin, zatímco histamin a tyramin se objevuje v konečné fázi fermentace [6, 8, 9].

5 MIKROORGANIZMY PRODUKUJÍCÍ BIOGENNÍ AMINY

Tvorba aminů je známa jako obranný mechanismus mikroorganismů proti kyselému prostředí. Enzymy s dekarboxylázovou aktivitou jsou přítomny v mnoha mikroorganismech. Tyto enzymy byly nalezeny u některých druhů rodů *Bacillus*, *Clostridium*, *Pseudomonas*, *Photobacterium* a u rodů čeledi *Enterobacteriaceae* jako *Citrobacter*, *Klebsiella*, *Escherichia coli*, *Proteus*, *Salmonella* a *Shigella* a také u rodů čeledi *Micrococcaceae* a *Staphylococcaceae*. Za producenty některých biogenních aminů byly označeny také některé bakterie mléčného kvašení. Tyto bakterie jsou schopny dekarboxylovat jednu nebo více aminokyselin. Patří sem *Lactobacillus*, *Pediococcus*, *Lactococcus*, *Leuconostoc* a *Streptococcus*. [8, 32].

Ve většině výrobků, které obsahují bakterie mléčného kvašení, se nachází určité množství putrescinu, kadaverinu, histaminu a tyraminu [38].

5.1 Bakterie mléčného kvašení

Bakterie mléčného kvašení se používají po celém světě v průmyslové výrobě fermentovaných potravin. Bezpochyby největší význam mají v mlékárenském průmyslu, kde slouží k výrobě fermentovaných mléčných výrobků (jogurty, kysané acidofilní mléko, kysaná smetana). Nicméně, tyto bakterie jsou využívány i k fermentaci masa a zeleniny [49, 50].

Bakterie mléčného kvašení jsou charakteristické jako grampozitivní, obvykle nepohyblivé, nesporulující bakterie, které vytváří kyselinu mléčnou. Patří sem rody *Lactococcus*, *Lactobacillus*, *Oenococcus*, *Pediococcus*, *Streptococcus*, *Leuconostoc* a další [49].

Jako producenty biogenních aminů lze označit mnohé bakterie mléčného kvašení. Tyramin mohou produkovat některé kmeny *Lactococcus*, *Enterococcus* a *Leuconostoc*. Schopnost tvořit histamin byla zjištěna u některých laktobacilů a leukonostoků [31].

Laktobacily patří do skupiny bakterií mléčného kvašení a tvoří její velkou část. Jsou to nepohyblivé, nesporulující, grampozitivní, fakultativně anaerobní nebo mikroaerofilní tyčinky. *Lactobacillus* se využívají jako startovací kultury pro mléčné výrobky nebo jako doplňkové kultury pro některé druhy sýrů, výrobu fermentovaných masných produktů,

vína a piva. Tvorba kyseliny mléčné způsobuje snížení pH a tím dochází ke konzervaci těchto potravin. Výskyt *Lactobacillus buchneri* poukazuje na znehodnocení a jeho přítomnost ve fermentovaných potravinách proto není žádoucí. Tento druh je schopen dekarboxylace fenylalaninu a ještě efektivněji histidinu za vzniku fenyletylaminu a histaminu. *Lactobacillus delbrueckii* produkuje histamin, putrescin a tyramin. *Lactobacillus brevis* tvoří fenyletylamin a tyramin [51, 52, 53].

5.2 Čeleď *Enterobacteriaceae*

Čeleď *Enterobacteriaceae* zahrnuje gramnegativní, nesporulující, fakultativně anaerobní tyčinky. Obecně jsou enterobakterie považovány za mikroorganismy s vysokou dekarboxylázovou aktivitou. Mezi bakterie, které vytváří kadaverin a putrescin se řadí *Enterobacter cloacae* a *Serratia* sp. Mnoho enterobakterií může produkovat také histamin, zejména *Enterobacter cloacae*, *Enterobacter aerogenes*, *Klebsiella oxytoca*, *Escherichia coli* a *Morganella morganii* [31, 54, 55].

5.3 Čeleď *Micrococcaceae*

Micrococcaceae jsou grampozitivní, nesporulující, obligátně aerobní koky. Mohou se vyskytovat jednotlivě nebo ve shlucích. Některé kmeny mohou také produkovat antimikrobní látky. U těchto bakterií byla také prokázána dekarboxylační aktivita [31, 56, 57].

5.4 Čeleď *Staphylococcaceae*

Staphylococcaceae jsou grampozitivní, nesporulující, nepohyblivé, fakultativně anaerobní koky odolné vůči okolnímu prostředí. Tvoří běžnou součást mikroflóry kůže i sliznic. Vysoká dekarboxylázová činnost se může vyskytovat u *Staphylococcus carnosus* a *S. piscifermentans* a mohou tvořit 2-fenyletylamin, histamin, putrescin a kadaverin. Koaguláza-negativní stafylokoky mohou být použity jako startovací kultury, některé z nich tvoří malé množství tyraminu [31, 57].

5.5 Další mikroorganizmy

Ve fermentovaných potravinách mohou přispívat k tvorbě biogenních aminů také některé kvasinky. U kvasinek *Candida* a *Debaryomyces* byla aktivita histidindekarboxylázy větší než u bakterií mléčného kvašení a stafylokoků. Dále mohou některé neidentifikované kvasinky produkovat velké množství 2-fenyletylaminu a tyraminu [31].

6 MOŽNOSTI ODBOURÁVÁNÍ BIOGENNÍCH AMINŮ

Vysoké hladiny biogenních aminů se často nacházejí v potravinách, které jsou ovlivněny mikrobiální aktivitou během zrání a uskladnění. Týká se to především ryb, masa, fermentovaných masných výrobků, sýrů a piva, ve kterých vznikají biogenní aminy mikrobiální dekarboxylací z příslušných volných aminokyselin. Nejčastěji se vysoký obsah biogenních aminů projevuje jako potravinové onemocnění. Organismus se před takovými stavy chrání detoxikačními mechanismy, které jsou schopny nižší koncentrace biogenních aminů odbourávat. Na této detoxikaci se podílí především enzymy monoaminoxidáza (MAO), diaminoxidáza (DAO) a katechol-O-metyltransferáza (COMT). Tyto enzymy spotřebovávají kyslík a vodu za vzniku aldehydu. MAO, DAO a COMT jsou přítomny v zažívacím traktu a mohou znemožnit vstřebávání biogenních aminů do krevního oběhu a tím zamezit jejich toxickým účinkům. Selhání činnosti těchto enzymů může být způsobeno genetickými predispozicemi, gastrointestinálními chorobami, inhibitory (léky, kouření, čaj, alkohol, káva) nebo po konzumaci potravy s vysokým obsahem biogenních aminů. Některé inhibitory těchto enzymů jsou využívány při léčbě mentálních depresí a Parkinsonovi choroby [14, 19, 32, 58, 59, 60, 61].

U některých jedinců, kteří trpí nemocemi trávicího traktu (např. gastritida a žaludeční vředy) je nižší aktivita aminooxidáz než u zdravých jedinců. U lidí nemocných, kteří užívají léky s inhibičními účinky na monoaminoxidázu a diaminoxidázu jako jsou antihistaminika, psychofarmaka s antidepresivním účinkem a léky na tuberkulózu, je pozměněn metabolismus biogenních aminů. Tímto může docházet k jejich hromadění v organismu a následně k vážným zdravotním poruchám [14].

V centrální nervové soustavě hraje MAO důležitou roli nejen v metabolické inaktivaci uvolněných katecholaminů, ale také při detoxikaci cizorodých aminů. Katecholaminy jsou odvozeny od aminokyselin tyrozinu (fenylalaninu), histaminu a tryptofanu. V těle jsou nejhojněji zastoupeny adrenalin, noradrenalin a dopamin. Katecholaminy jsou hormony dřeně nadledvinek nebo mohou vznikat v centrální nervové soustavě. Jejich účinky lze považovat za reakci na stres (zvýšení krevního tlaku, zrychlení srdeční frekvence, nárůst hladiny cukru v krvi) [20, 62, 63].

Polyaminy, jako putrescin, kadaverin, spermidin a spermin, i když nevykazují přímý toxický účinek, inhibují detoxikační enzymy rozkládající histamin a tyramin. Tyto aminy

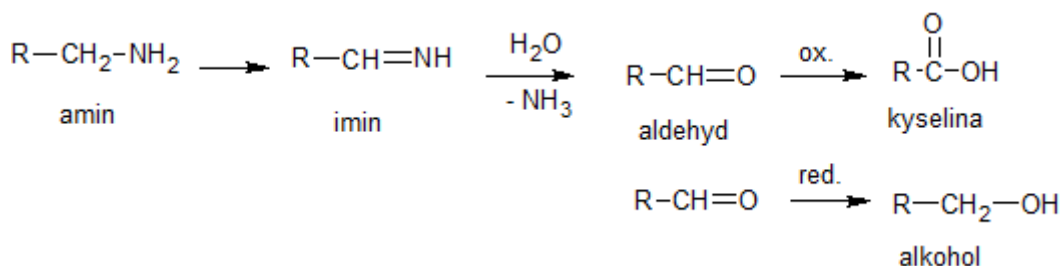
v zažívacím traktu soutěží o příslušné detoxikační enzymy, čímž mohou zvyšovat obsah histaminu a tyraminu v krvi. Polyaminy jsou nejprve acetylovány a následně odbourávány diaminoxidázou [9, 32].

Některé startovací kultury používané při fermentaci naopak mohou brzdit vznik biogenních aminů. Kultury jsou amin-negativní, tudíž nejsou schopny dekarboxylace na aminy nebo amin-oxidující, které oxidují biogenní aminy na aldehydy. Tyto bakterie potřebují optimální podmínky pro růst, aby dominovaly nad bakteriemi, vytvářejícími biogenní aminy. *Lactobacillus plantarum* a *Lactobacillus paracasei* jsou amin-negativní a mohou být využity jako startovací kultury při výrobě některých sýrů. *Staphylococcus xylosus* a *Lactobacillus curvatus* lze využít při zrání a skladování fermentovaných salámů. Smíšené amin-negativní startovací kultury jako např. *Lactobacillus sake*, *Pediococcus acidilactici*, *Staphylococcus carnosus* a *Staphylococcus xylosus* lze využít při uzení ryb za studena. Použitím smíšené startovací kultury dochází k velkému snížení pH, což může mít za následek snížení množství biogenních aminů [23].

6.1 Odbourávání aminů

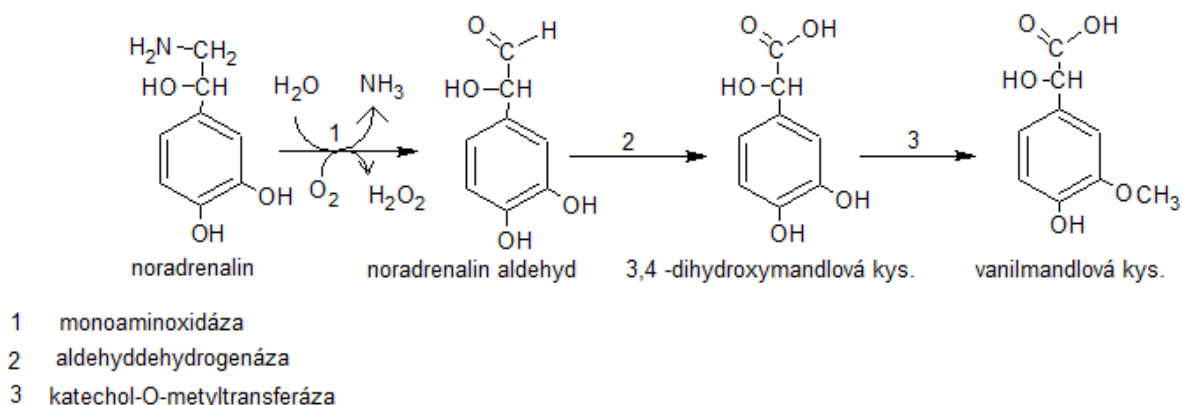
Vzhledem k vysoké biologické účinnosti biogenních aminů má význam jejich inaktivace. K inaktivaci katecholaminů a ostatních biogenních aminů dochází enzymatickými reakcemi především v nervových tkáních a zažívacím traktu. Jejich štěpení realizují monoaminoxidázy, diaminoxidázy a katechol-O-metyltransferázy [7, 16, 20, 63].

Vlivem MAO a DAO dochází k dehydrogenaci aminu (mechanismus jako při oxidační deaminaci) přes imin, přičemž dva odebrané atomy vodíku jsou za spoluúčasti kyslíku přeměněny na peroxid vodíku. Z iminu se pak hydrolýzou uvolňuje amoniak a vzniká příslušný aldehyd. Oxidací tohoto aldehydu pak vzniká karboxylová kyselina, která je o jeden atom uhlíku kratší než původní aminokyselina. Redukcí tohoto aldehydu pak vzniká alkohol (Obr. 13) [7, 16].



Obrázek 13: Oxidační deaminace [7]

Působení katechol-O-metyltransferázy vyvolá metylaci hydroxylové skupiny. Konečnými produkty metabolismu katecholaminů a biogenních aminů jsou deriváty kyseliny mandlové (Obr. 14). Ty jsou biologicky neaktivní a vylučují se močí [7, 16, 20, 63].



Obrázek 14: Inaktivace aminů [16]

6.2 Monoaminoxidáza

Enzym monoaminoxidáza byl poprvé objeven jako tyraminoxidáza v roce 1928, protože umožňuje oxidační deaminaci tyraminu. Následně bylo zjištěno, že tento enzym katalyzuje oxidaci různých monoaminů. MAO je membránově vázaný mitochondriální enzym, který se u lidí vyskytuje ve dvou formách a to monoaminoxidáza-A a monoaminoxidáza-B. Pro každé z obou forem existují specifické inhibitory. Enzym MAO je závislý na pH (optimum kolem 7) a teplotě (optimální teplota kolem 37°C). Vyšší aktivita byla pozorována v aerobních podmínkách [7, 16, 31, 64, 65].

6.2.1 MAO-A, MAO-B

Monoaminoxidáza-A a monoaminoxidáza-B regulují koncentraci důležitých neurotransmiterů (dopaminu, adrenalinu) v mozku. Pokud nefunguje MAO-A, může MAO-B oxidovat substráty, které obvykle oxiduje MAO-A [16, 20].

MAO-A deaminuje především endogenní aminy (dopamin), zatímco MAO-B přednostně odbourává exogenní aminy, které byly do organismu dodány potravou (2-fenyletylamin). Avšak dopamin, tryptamin a tyramin mohou být štěpeny oběma formami MAO [16, 20, 62, 66].

6.2.2 Inhibitory MAO

Inhibitory monoaminoxidázy blokují enzym a tím biodegradaci monoaminů. Některé z inhibitorů MAO jsou přítomny ve stravě a především v léčích. Mezi inhibitory MAO-A se řadí alkaloid piperin, který se nachází v černém pepři. Kompetitivním inhibitorem MAO-A a MAO-B je eugenol, přítomný v hřebíčku, oreganu, skořici a muškátovém oříšku. Avšak tyto inhibitory se nepředpokládají ve stravě v takové koncentraci, aby významně ovlivňovaly činnost MAO [67].

Významnými inhibitory MAO jsou léky, především antidepresiva. Tyto inhibitory mohou být selektivní a neselektivní. Mezi neselektivní ireverzibilní inhibitory MAO se řadí tranlycypromin a fenelzin. Fenelzin již v České republice není používaným antidepresivem [16].

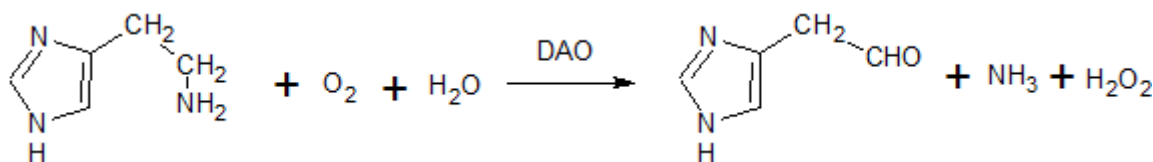
U pacientů léčených neselektivními inhibitory MAO může docházet k extrémnímu zvýšení krevního tlaku, především po požití potravin s vyšším množstvím biogenních aminů jako jsou některé druhy sýrů a vína. Blokace enzymů těmito inhibitory je dlouhodobá. Přestože bylo léčivo už prakticky eliminováno, blokáda MAO může přetrvávat např. týden (tranlycypromin) až tři týdny (fenelzin) [16, 68].

Selektivní inhibitory jsou přínosem a výrazně snižují riziko hypertenze. Mezi tyto inhibitory MAO se řadí moklobemid, selegilin a rasagilin. Moklobemid je krátkodobý, reverzibilní inhibitor MAO-A, který se používá k léčbě depresí. Selegilin je ireverzibilní inhibitor MAO-B používaný na začátku rozvíjejícího se parkinsonizmu. Pokud je selegilin podáván ve vyšších dávkách dochází k inhibici MAO-A i MAO-B [16, 68, 69].

6.3 Diaminoxidáza

Diaminoxidáza (DAO) je enzym, který katalyzuje oxidační deaminaci primárních aminů, diaminů a substituovaných aminů za vzniku aldehydu, amoniaku a peroxidu vodíku. DAO je jedním z dvou enzymů, které odbourávají histamin (spolu s histamin-N-metyltransferázou). Lze ho nalézt všude v přírodě, u rostlin, mikroorganismů i zvířat. U člověka se DAO hojně vyskytuje v trávicím traktu a ledvinách [70, 71, 72].

Mechanismus inaktivace histaminu diaminoxidázou je znázorněn na obrázku 15 [70, 71, 72]:



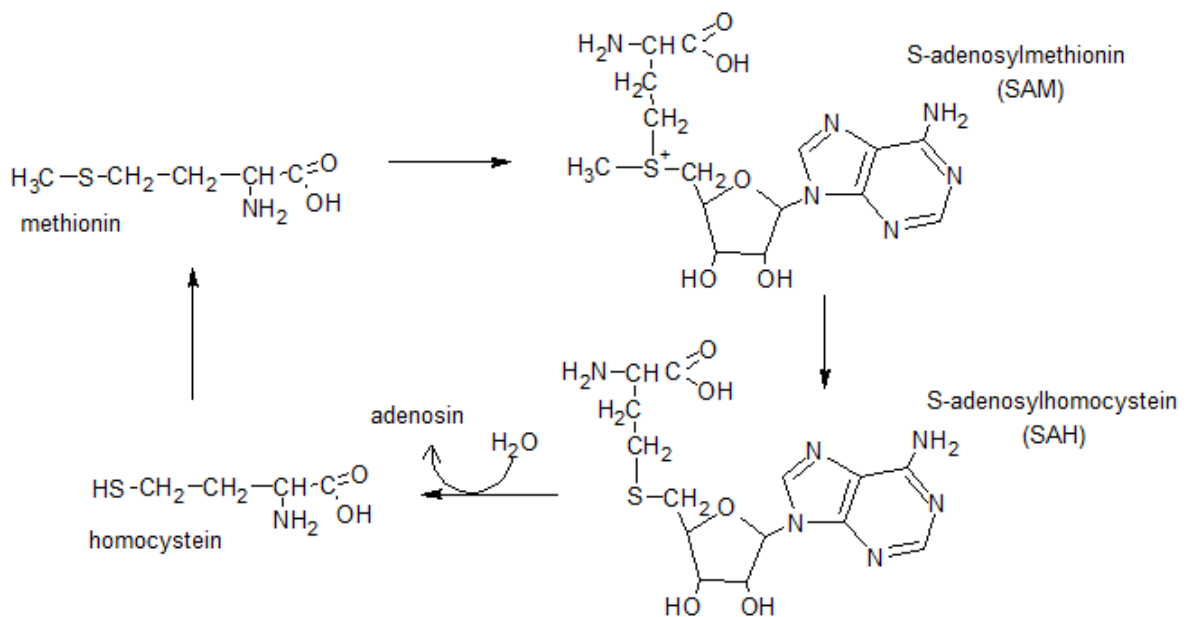
Obrázek 15: Inaktivace histaminu [72]

Inhibici DAO způsobuje aminoguanidin, anserin, karnosin, agmatin a tryptamin [8, 9].

6.4 Katechol-O-metyltransferáza

Katechol-O-metyltransferáza má fyziologickou roli v inaktivaci katecholaminů a neurotransmiterů, jako jsou dopamin, noradrenalin a adrenalin. Dále se podílí na detoxikaci cizorodých aminů a drog. Nachází se prakticky ve všech buňkách, avšak vysoká aktivita COMT je v ledvinách, játrech a střevech [20, 59].

COMT je enzym, který katalyzuje přenos metylové skupiny z S-adenosylmethioninu (SAM) na hydroxylovou skupinu katecholaminu. SAM pochází z degradace aminokyseliny methioninu a je potřebný pro řadu metylačních reakcí. Po odevzdání aktivované metylové skupiny zůstane S-adenosylhomocystein (SAH), který se může zpětně přeměnit na methionin (Obr.16) [20, 59, 74].

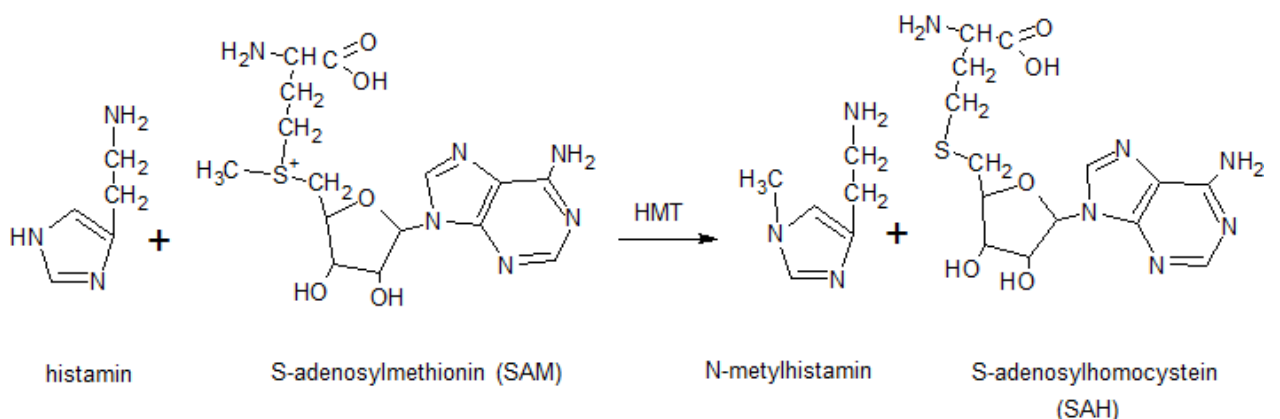


Obrázek 16: Reakce methioninu [20]

Mezi inhibitory katechol-O-metyltransferázy se řadí tolkapon a entakapon. Tyto inhibitory se používají k léčbě Parkinsonovy nemoci [16].

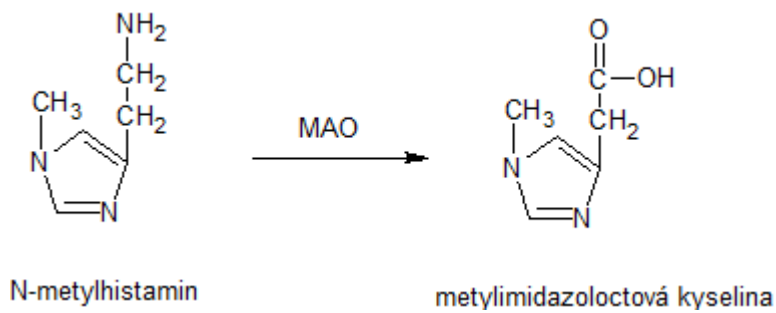
6.5 Histamin-N-metyltransferáza

Histamin-N-metyltransferáza katalyzuje přenos metylové skupiny z S-adenosylmethioninu na aminoskupinu histaminu za vzniku N-methylhistaminu a S-adenosylhomocysteinu (Obr. 17) [72,75].



Obrázek 17: Metylace histaminu [72]

Vznikající N-metylhistamin může být dále metabolizován MAO na metylimidazoloctovou kyselinu, která je vyloučena močí (Obr. 18) [72, 75].



Obrázek 18: Oxidace N-metylhistaminu [75]

7 DEAMINAČNÍ AKTIVITA MIKROORGANIZMŮ

Biogenní aminy jsou fyziologicky inaktivovány aminoxidázou, což je enzym obsažený v některých bakteriích, houbách, rostlinných i živočišných buňkách. Tento enzym je schopen katalyzovat oxidační deaminaci biogenních aminů s tvorbou aldehydů, peroxidu vodíku a amoniaku. V posledních letech jsou mikroorganismy s aminoxidázovou činností v popředí zájmu. Jsou využívány k prevenci nebo snížení obsahu biogenních aminů v potravinách jejich oxidací, zejména u fermentovaných výrobků. Činnost MAO a DAO byla popsána jak u vyšších organismů, tak u některých bakterií. Aktivita těchto enzymů je maximální v neutrálním až alkalickém prostředí a nezbytná je přítomnost kyslíku [23, 76, 77, 78].

Dalšími enzymy, které katalyzují oxidační deaminaci aminů za vzniku příslušných aldehydů, jsou dehydrogenázy. Dehydrogenázy byly zaznamenány především u gramnegativních bakterií [77].

Na odbourávání aminů mají pozitivní vliv aerobní růstové podmínky, zatímco působení glukózy, chloridu sodného, nízkých teplot a pH má negativní vliv [79].

7.1 Bakterie

Na odbourávání biogenních aminů se podílí rody bakterií s aminoxidázovou a dehydrogenázovou aktivitou, především *Brevibacterium*, *Rhodococcus*, *Staphylococcus*, *Micrococcus*, *Arthrobacter*, některé kmeny bakterií mléčného kvašení (*Lactobacillus*, *Pediococcus*), nokardií, dále např. *Pseudomonas*, *Citrobacter*, *Alcaligenes*, aj. [77, 79, 80, 81, 82].

7.1.1 *Brevibacterium*

Brevibacterium jsou grampozitivní, halotolerantní bakterie, které se používají především pro fermentaci sýrů zrajících pod mazem (Romadur, Olomoucké tvarůžky). Tyto bakterie vykazují silné inhibiční účinky proti plísním, které mohou růst na povrchu sýra a produkovat nebezpečné mykotoxiny [23, 83].

Mezi bakterie produkující oxidační činidla biogenních aminů patří druh *Brevibacterium linens*. Má vysoký potenciál pro rozklad histaminu a tyraminu, v některých případech bylo dokonce pozorováno kompletní vymizení těchto aminů [23, 79, 83].

7.1.2 Čeleď *Micrococcaceae*

Zástupci této čeledi jsou grampozitivní, nepohyblivé, nesporulující, halotolerantní, striktně aerobní koky. *Kocuria varians* se běžně využívá jako startovací kultura pro výrobu fermentovaných salámů. U tohoto kmene byla sledována vysoká aktivita rozkladu tyraminu a histaminu [79, 84, 85, 86].

Kocuria rhizophila (dříve *Micrococcus luteus*) má vysoký potenciál degradace tyraminu a histaminu. Vykazuje vysokou odolnost vůči organickým rozpouštědlům [81, 97].

7.1.3 *Staphylococcus*

Bakterie rodu *Staphylococcus* jsou grampozitivní, nepohyblivé, nesporulující, fakultativně anaerobní koky. Tvoří součást přirozené mikroflóry kůže a sliznic člověka a zvířat, vyskytují se i v potravinách a mnohdy jsou příčinou otrav při špatném uskladnění potravin.

Staphylococcus xylosus je využíván spolu s dalšími mikroorganismy k fermentaci masných výrobků. *S. xylosus* je schopen degradovat histamin a tyramin. Některé literární zdroje uvádí, že tento kmen může omezit tvorbu biogenních aminů v masných výrobcích. Produkuje antimikrobiální látky (bakteriociny), které působí proti mikroorganismům, které jsou schopny produkovat biogenní aminy [81, 86, 87, 88].

7.1.4 *Arthrobacter*

Arthrobacter jsou grampozitivní, nepohyblivé, aerobní tyčinky (během exponenciální fáze růstu) a koky (během stacionární fáze růstu). Optimální teplota růstu těchto bakterií je 25-30 °C. Využívají se při fermentaci sýrů a jsou schopny degradovat biogenní aminy histamin a tyramin [79, 85, 86, 89].

7.1.5 *Lactobacillus*

Laktobacily jsou grampozitivní, nepohyblivé, nesporulující, fakultativně anaerobní tyčinky. Většina druhů roste při teplotě 30-40°C. *Lactobacillus plantarum* je

homofermentativní druh, který se využívá především k výrobě kefirů, pekařského kvásku a kysaného zelí. Tento druh má schopnost degradovat putrescin, histamin a také bylo prokázáno nepatrné odbourávání tyraminu [79, 81, 84, 86, 90].

Lactobacillus casei je dalším homofermentativním druhem, který je využíván hlavně v mlékárenském průmyslu, především k výrobě sýrů. U *Lactobacillus casei* byla prokázána vysoká aktivita při odbourávání histaminu, putrescinu a tyraminu [82, 84, 90].

Lactobacillus sakei se využívá jako startovací kultura pro výrobu klobás. Jedná se o heterofermentativní druh laktobacilů. Kmeny tohoto druhu jsou schopny produkovat bakteriociny (sakanin) a tím inhibovat jiné mikroorganismy. *Lactobacillus sakei* má potenciál degradovat histamin [79, 91].

7.1.6 *Pediococcus*

Pediokoky jsou grampozitivní, nesporeující, fakultativně anaerobní koky. Optimální teplota růstu těchto bakterií je 25-40°C. *Pediococcus acidilactici* se využívá k fermentaci mléčných výrobků, zeleniny, ryb a masa. Další význam může být použití jako probiotické kultury. U tohoto kmene byla prokázána schopnost rozkládat histamin [79,85].

Pediococcus pentosaceus se využívá především k fermentaci masa a zeleniny. Má vysoký potenciál degradovat putrescin, méně pak odbourává histamin a tyramin [82, 86, 88].

7.1.7 *Nocardioides*

Nocardioides jsou grampozitivní, aerobní, nepravidelné bakterie, které vlastní histamindehydrogenázu. Histamindehydrogenáza je bakteriální enzym rozkládající biogenní amin histamin. Tento enzym katalyzuje oxidační deaminaci histaminu za vzniku imidazolacetaldehydu a amoniaku. *Nocardioides* byly nalezeny v průmyslové půdě, která byla znečištěna vinylchloridem [77, 86, 92].

7.1.8 *Bacillus*

Bacily jsou grampozitivní, sporující, obligátně aerobní nebo fakultativně anaerobní, pohyblivé i nepohyblivé tyčinky. *Bacillus coagulans* tvoří nepohyblivé tyčinky, které

produkují kyselinu mléčnou. Tyto bacily vykazují vysoký potenciál rozkládat tyramin a histamin [81, 84, 93].

7.1.9 *Rhodococcus*

Rhodococcus jsou grampozitivní, nesporulující, nepohyblivé, aerobní, nepravidelné tyčinky a koky. Bylo prokázáno, že jsou mezofilní i psychrofilní. Některé druhy jsou patogenní, avšak většina druhů je prospěšných. Obsahují enzymy, které rozkládají řadu sloučenin (např. PCB). Polychlorované bifenyly (PCB) jsou látky, které byly používány pro průmyslové účely (přísady do barev, chladicí oleje do kondenzátorů, úprava textilu). U některých druhů byl prokázán rozklad biogenních aminů, zejména histaminu a tyraminu [79, 86, 94].

7.1.10 *Virgibacillus*

Virgibacillus jsou grampozitivní, sporulující, pohyblivé, fakultativně anaerobní bakterie. V přítomnosti těchto bakterií bylo prokázáno snížení množství histaminu [95, 96].

7.1.11 *Pseudomonas*

Pseudomonas jsou gramnegativní, nesporulující, pohyblivé, aerobní tyčinky. Některé druhy jsou schopny metabolizovat chemické látky, mohou být patogenní nebo znehodnocovat potraviny. Přítomné dehydrogenázy umožňují oxidaci aminů. Druh *Pseudomonas aeruginosa* je schopen využívat polyaminy (putrescin, spermidin a spermin) jako zdroj dusíku. Spermidindehydrogenáza oxiduje spermidin a spermin [77, 86, 98, 99].

7.1.12 *Citrobacter*

Citrobacter jsou gramnegativní, fakultativně anaerobní tyčinky s optimální teplotou růstu kolem 37°C. Tyto bakterie mohou redukovat množství dusičnanů. Nachází se ve střevním traktu zdravých jedinců, v půdě a vodě. *Citrobacter freundii* je schopen oxidace biogenních aminů, zejména spermidinu a sperminu [84, 85, 86, 98, 100].

7.1.13 *Serratia*

Serratia jsou gramnegativní, pohyblivé, fakultativně anaerobní tyčinky. Vyskytují se ve vodě a v půdě, u člověka mohou způsobovat různé infekce. *Serratia marcescens* vlastní

enzym spermidindehydrogenázu, který umožňuje oxidaci spermidinu a sperminu. Redukuje dusičnany na dusitany [69, 95, 98, 101].

7.1.14 *Natrinema*

Natrinema gari je gramnegativní, extrémně halofilní kmen bakterií degradující histamin i v médiích s vysokým obsahem soli [23].

7.1.15 *Alcaligenes*

Alcaligenes jsou gramnegativní, nesporulující, pohyblivé, aerobní tyčinky nebo koky. Řadí se mezi podmíněné patogeny způsobující různé infekce. U některých druhů se objevují aminoxidázy (*Alcaligenes faecalis* a *A. xylosoxidans*) [69, 77].

7.1.16 Další bakterie

Některé další bakterie, u kterých byla zjištěna schopnost odbourávat biogenní aminy, jsou *Klebsiella aerogenes*, *Oenococcus oeni*, *Corynebacterium ammoniagenes*, *Enterobacter*, *Salmonella*, *Proteus*, *Escherichia* a *Paracoccus versutus* [76, 79].

7.2 Plísně

Aminoxidázová aktivita byla prokázána také u některých plísní. Největší schopnost degradace aminů vykazují plísně rodu *Penicillium*, *Alternaria*, *Phoma* [78, 79, 80, 82].

7.2.1 *Penicillium*

Penicillium tvoří rychle rostoucí mikroskopické vláknité houby, které vytvářejí zelené kolonie. Některé druhy tohoto rodu se využívají při výrobě sýrů (Niva, Camembert) a různých masných výrobků pro zlepšení chuti. Významné druhy jsou *Penicillium chrysogenum* a *P. notatum*, které produkují antibiotikum penicilin. Druh *P. citrinum* je schopen degradace histaminu, putrescinu a tyraminu [78, 85, 102].

7.2.2 *Alternaria*

Alternaria vytváří rychle rostoucí naředlé až černé kolonie. Druhy této plísně jsou většinou parazité rostlin. *Alternaria* má vysoký potenciál rozkládat putrescin, histamin a tyramin [78, 103].

7.2.3 *Phoma*

Plísně rodu *Phoma* jsou velmi rozšířené, některé druhy jsou patogenní. Vytváří šedohnědé, práškovité kolonie. V přítomnosti této plísně bylo pozorováno snížení množství histaminu, tyraminu a putrescinu [78, 104, 105].

7.2.4 *Geotrichum*

Geotrichum candidum se řadí mezi plísně vyskytující se přirozeně na některých potravinách, v půdě a vodě. Tato plíseň je využívána při výrobě mnoha mléčných výrobků, především sýrů. *Geotrichum candidum* vykazuje nízký potenciál degradovat tyramin [69, 79, 106].

7.2.5 Další plísně

Mezi další plísně, které jsou schopny degradovat biogenní aminy lze zařadit zástupce rodů *Aspergillus*, *Monascus*, *Fusarium*, *Cladosporium* [78,80].

ZÁVĚR

Cílem této bakalářské práce bylo získat informace z dostupné odborné literatury a databází a charakterizovat biogenní aminy. Je zde popsána jejich struktura, vznik a výskyt ve fermentovaných a nefermentovaných potravinách. Dále je práce zaměřena na možnosti odbourávání biogenních aminů a deaminační aktivitu mikroorganismů.

Významná je především inaktivace těchto nízkomolekulárních organických bází, ke které dochází v přítomnosti enzymů. Z aminů působením monoaminoxidázy a diaminoxidázy vznikají iminy a následně příslušné aldehydy. Jejich oxidací nebo redukcí vzniká kyselina nebo alkohol. Vzniklé produkty se poté vyloučí.

Inhibitory eliminačních enzymů je blokuje a zamezují jejich odbourávání. Mohou se nacházet v lécích na tuberkulózu a Parkinsonovu chorobu a antidepresivech. Dalším významným inhibitorem je alkohol.

Aerobní podmínky mají pozitivní vliv na odbourávání biogenních aminů. Z hlediska toxicity jsou nejnebezpečnějšími aminy histamin a tyramin, které jsou inaktivovány bakteriemi rodu *Brevibacterium linens*, *Kocuria varians*, *Kocuria rhizophila*, *Staphylococcus xylosum*, *Arthrobacter*, *Pediococcus pentosaceus*, *Lactobacillus casei*. Mezi plísně degradující histamin patří *Penicillium citrinum*, *Alternaria*, *Geotrichum candidum* a *Phoma*.

SEZNAM POUŽITÉ LITERATURY

- [1] Velíšek, J. Chemie potravin 2. OSSIS, Tábor 1999. ISBN 80-902391-4-5.
- [2] Svoboda, J. Organická chemie I. Vydavatelství VŠCHT, Praha 2005.
ISBN 80-7080-561-7.
- [3] Velíšek, J. Chemie potravin 3. OSSIS, Tábor 1999. ISBN 80-902391-5-3.
- [4] Smělá, D., Pechová, P., Komprda, T., Klejbus, B., Kubáň, V. Chromatografické stanovení biogenních aminů v trvanlivých salámech během fermentace a skladování, Chemické listy, 98(2004)432-437.
- [5] Cwиковá, O., Komprda, T., Dohnal, V. Some microorganisms forming biogenic amines in dutch-type semi-hard cheese. Dostupné z <http://mnet.mendelu.cz/mendelnet08agro/files/articles/techpot_cwikova.pdf>.
- [6] Shalaby, A., R. Significance of biogenic amines to food safety and human health, Food Research International, 29(1996)675-690.
- [7] Vodrážka, Z. Biochemie 2. Nakladatelství československé akademie věd, Praha 1992. ISBN 80-200-0441-6.
- [8] Santos, S., M., H. Biogenic amines: their importance in foods, International Journal of Food Microbiology, 29(1996)213-231.
- [9] Karovičová, J., Kohajdová, Z. Biogenic amines in food, Chemical Papers, 59(5005)70-79.
- [10] Tyramin. Dostupné z <<http://lekarske.slovníky.cz/pojem/tyramin>>.
- [11] Novella-Rodríguez, S., Veciana-Nogués, M., T., Izquierdo-Pulido, M., Vidal-Carou, M., C. Distribution of biogenic amines and polyamines in cheese, Journal of Food Science, 68(2003)750-755.

- [12] Buňková, L., Buňka, F., Hlobilová, M., Vaňátková, Z., Nováková, D., Dráb, V. Tyramine production of technological important strains of *Lactobacillus*, *Lactococcus* and *Streptococcus*, *European Food Research and Technology*, 229(2009)533-538.
- [13] Burdychová, R., Dohnal, V. Využití HPLC ke stanovení produktu exprese genu pro mikrobiální tyramindekarboxylasu, *Chemické Listy*, 101(2007)907-910.
- [14] Kohajdová, Z., Karovičová, J., Greif, G. Biogénne amíny v potravinách, *Potravinářstvo*, 1(2008)30-49.
- [15] Stárka, L. Hormony a láska, *Chemické Listy*, 101(2007)13-17.
- [16] Lüllmann, H., Mohr, K., Wehling, M. *Farmakologie a toxikologie*, 2. vydání, Grada Publishing a. s., Praha 2004. ISBN 80-247-0836-1.
- [17] Chong, C., Y., Abu Bakar, F., Russly, A., R., Jamilah, B., Mahyundin, N., A. Mini Review The effects of food processing on biogenic amines formation, *International Food Research Journal*, 18(2011)867-876.
- [18] Sanceda, G., N., Suzuki, E., Ohashi, M., Kurata, T. Histamine behaviour during the fermentation process in the manufacture of fish sauce, *Journal of Agriculture and Food Chemistry*, 47(1999)3596-3600.
- [19] O'Brien, N., M., O'Connor, T., P., O'Callaghan, J., Dobson, A., D., W. Toxins in cheese, *Cheese: Chemistry, Physics and Microbiology*, 1(2004)561-571.
- [20] Koolman, J., Klaus-Heinrich, R. *Barevný atlas biochemie*, 4. vydání, Grada Publishing a.s., Praha 2012. ISBN 978-80-247-2977-0.
- [21] Jacoby, D., B., Youngson, R., M. *Encyclopedia of family health: Mastitis-Muscles*, 3. vydání, Marshall Cavendish, Tarrytown 2005. ISBN 0-7614-7486-2.
- [22] Scott, A., Ian Mercer, E. *Concise encyclopedia of biochemistry and molecular biology*, 3. vydání, Walter de Gruyter, Berlín 1997. ISBN 3-11-014535-9.

- [23] Naila, A., Flint, S., Fletcher, G., Bremer, P., Meedrink, G. Control of biogenic amines in food- Existing and emerging approaches, *Journal of Food Science*, 75(2010)139-150.
- [24] Cadaverine. Dostupné z <<http://pubchem.ncbi.nlm.nih.gov/summary/summary.cgi?cid=273>>.
- [25] Rai, M., Chikindas, M. *Natural antimicrobials in food safety and quality*, CABI, Wallingford 2011. ISBN 978-1-84593-769-0.
- [26] Bover-Cid, S., Izquierdo-Pulido, M., Mariné-Font, A., Vidal-Carou, M., C. Biogenic mono-, di- and polyamine contents in Spanish wines and influence of a limited irrigation, *Food Chemistry*, 96(2006)43-47.
- [27] Moret, S., Smella, D., Populin, T., Conte, L., S. A survey on free biogenic amine content of fresh and preserved vegetables, *Food Chemistry*, 89(2005)355-361.
- [28] Enterokoky a jejich hodnocení v mlékárenské technologii. Dostupné z <<http://www.agronavigator.cz/default.asp?ids=418&ch=13&typ=1&val=17399>>.
- [29] Pleva, P., Buňková, L., Lauková, A., Lorencová, E., Kubáň, V., Buňka, F. Factors affected decarboxylation activity of *Enterococcus faecium* isolated from rabbit, *Potravinářstvo*, 6(2012)46-49.
- [30] Sládková, P., Komprda, T., Burdychová, R. Screening of starter and probiotic cultures intended for processing of fermented meat products for their ability to produce biogenic amines. *Sborník Mendelovy Univerzity 2007*.
- [31] Suzzi, G., Gardini, F. Biogenic amines in dry fermented sausages : a review, *International Journal of Food Microbiology*, 88(2003)41-54.
- [32] Stadnik, J., Dolatowski, Z., J. Biogenic amines in meat and fermented meat products, *Acta Scientiarum Polonorum, Technologia Alimentaria*, 9(2010)251-263.
- [33] Komprda, T. Novická, K., Kalhotka, L., Smělá, D. Biogenic amine content in sterilised and pasteurised long-term stored processed cheese, *Czech Journal of Food Science*, 23(2005)209-216.

- [34] Analyzing amines. Dostupné z <<http://www.petfoodindustry.com/4021.html>>.
- [35] Pircher, A., Bauer, F., Paulsen, P. Formation of cadaverine, histamine, putrescine and tyramine by bacteria isolated from meat, fermented sausages and cheese, *European Food Research and Technology*, 226(2007)225-231.
- [36] Biogenní aminy v potravinách. Dostupné z <<http://www.chempoint.cz/biogenni-aminy-v-potravinach>>.
- [37] Černý, V., Kvasničková, E., Havlíková, Š., Kalhotka, L. Výskyt mikroorganismů s dekarboxylázovou aktivitou v sýrech, *Mlékařské Listy*, 116(2009)16-18.
- [38] Durlu-Özkaya, F., Ayhan, K., Vural, N. Biogenic amines produced by *Enterobacteriaceae* isolated from meat products, *Meat Science*, 58(2001)163-166.
- [39] Zástupci startovacích kultur mohou tvořit biogenní aminy. Dostupné z <<http://www.gate2biotech.cz/zastupci-startovacich-kultur-mohou-tvorit-biogenni-aminy/>>.
- [40] Kalhotka, L. Dekarboxylasová aktivita bakterií kontaminujících mléko a mléčné výrobky. Minisborník Mendelovy Univerzity 2012.
- [41] Zhai, H., Yang, X., Li, L., Xia, G., Cen, J., Huang, H., Hao, S. Biogenic amines in commercial fish and fish products sold in southern China, *Food Control*, 25(2012)303-308.
- [42] Burdychová, R., Komprda, T. Biogenic amine-forming microbial communities in cheese, *Federation of European Microbiological Societies*, 276(2007)149-155.
- [43] Vale, S., Glória, B., A. Biogenic amines in Brazilian cheeses, *Food Chemistry*, 63(1998)343-348.
- [44] Kalač, P., Křížek, M. A review of biogenic amines and polyamines in beer, *Journal of The Institute of Brewing*, 109(2003)123-128.
- [45] Výroba piva. Dostupné z <http://www.fortika.cz/pdf/sekce_ucitel/studijni_materialy/kalaskova/vyroba_piva.pdf>.

- [46] Kalač, P., Šavel, J., Křížek, M., Pelikánová, T., Prokopová, M. Biogenic amine formation in bottled beer, *Food Chemistry*, 79(2002)431-434.
- [47] Tonon, T., Lonvaud-Funel, A. Arginine metabolism by wine Lactobacilli isolated from wine, *Food Microbiology*, 19(2002)451-461.
- [48] Vrobel, I., Kubínová, M., Konrád, M. Biogenní aminy v potravinách. Sborník Univerzity Palackého 2007.
- [49] Ringo, E., Gatesoupe, F., J. Lactid acid bacteria in fish: a review, *Aquaculture*, 160(1998)177-203.
- [50] Kleerebezem, M., Hols, P., Hugenholtz, J. Lactic acid bacteria as a cell factory: re-routing of carbon metabolism in *Lactococcus lactis* by metabolic engineering, *Enzyme and Microbial Technology*, 26(2000)840-848.
- [51] Lactobacilli. Dostupné z <<http://www.sigmaaldrich.com/technical-documents/articles/microbiology-focus/lactobacilli.html>>.
- [52] Giraffa, G., Chanishvili, N., Widyastuti, Y. Importance of lactobacilli in food and feed biotechnology, *Research in Microbiology*, 161(2010)480-487.
- [53] Leuschner, R., G., K., Kurihana, R., Hammes, W., P. Effect of entranced proteolysis on formation of biogenic amines by lactobacilli during Gouda cheese ripening, *International Journal of Food Microbiology*, 44(1998)15-20.
- [54] *Enterobacteriaceae*. Dostupné z <<http://lekarske.slovniky.cz/pojem/enterobacteriaceae>>.
- [55] Blood, R., M., Curtis, G., D., W. Media for 'total' *Enterobacteriaceae*, coliforms and *Escherichia coli*, *International Journal of Food Microbiology*, 26(1995)93-115.
- [56] Bover-Cid, S., Izquierdo-Pulido, M., Vidal-Carou, M., C. Effect of proteolytic starter cultures of *Staphylococcus* spp. On biogenic amine formation during the ripening of dry fermented sausages, *International Journal of Food Microbiology*, 46(1999)95-104.

- [57] Taxonomie stafylokoků a příbuzných rodů čeledě *Staphylococcaceae*. Dostupné z <http://is.muni.cz/th/13197/prif_d/Uvod.pdf>.
- [58] Massányi, P., Toman, R., Luháč, N., Capcarová, M. Rizikové faktory potravinového reťazca, Vydavateľské a edičné stredisko SPU, Nitra 2006. ISBN 80-8069-760-4.
- [59] Offermanns, S., Rosenthal, W. Encyclopedia of molecular pharmacology, 2. vydání, Springer, New York 2008. ISBN 978-3-540-38916-3.
- [60] Price Evans, D., A. Genetic factors in drug therapy: clinical and molecular pharmacogenetics, University Press, Cambridge 1993. ISBN 0-521-41296-X.
- [61] Bonifati, V., Meco, G. New, selective catechol-O-methyltransferase inhibitors as therapeutic agents in Parkinson's disease, *Pharmacology & Therapeutics*, 81(1991)1 36.
- [62] Rendu, F., Peoc'h, K., Berlin, I., Thomas, D., Launary, J., M. Smoking related diseases: the central role of monoamine oxidase, *International Journal of Environmental Research and Public Health*, 8(2011)136-147.
- [63] Katecholaminy, dostupné z <<http://lekarske.slovniky.cz/pojem/katecholaminy>>.
- [64] Monoaminoxidáza. Dostupné z <<http://lekarske.slovniky.cz/pojem/monoaminoxidaza>>.
- [65] Šerý, O., Štaif, R., Didden, W. Česká a slovenská psychiatrie, 103(2007)28-46.
- [66] Nagatsu, T. Progress in monoamine oxidase (MAO) Research in relation to genetic engineering, *Neurotoxicology*, 25(2004)11-20.
- [67] Clarke, S., E., D., Ramsay, R., R. Dietary inhibitors of monoamine oxidase A, *Journal of Neural Transmission*, 118(2011)1031-1041.
- [68] Martínková, J. a kol. Farmakologie pro studenty zdravotnických oborů, Grada Publishing a.s., Praha 2007. ISBN 978-80-247-1356-4.

- [69] Vokurka, M., Hugo, J. a kol. Velký lékařský slovník, 9. vydání, Maxdorf, Praha 2009. ISBN 978-80-7345-202-5.
- [70] Takagi, K., Nakao, M., Ogura, Y., Nabeshima, T., Kunii, A. Sensitive colorimetric assay of serum diamine oxidase, *Clinica Chimica Acta*, 226(1994)67-75.
- [71] Bouvrette, P., Male, K., B., Luong, J., H., T., Gibbs, B., F. Amperometric biosensor for diamine using diamine oxidase purified from porcine kidney, *Enzyme and Microbial Technology*, 20(1997)32-38.
- [72] Schwelberger, H., G. Metabolism of histamine. Dostupné z <<http://www.ehrs.org.uk/schwelberger.pdf>>.
- [73] Tabor, H. Diamine oxidase, *The Journal of Biological Chemistry*, 188(1951)125-136.
- [74] Moo-On Huh, M., Friedhoff, A., J. Multiple molecular forms of catechol-O-methyltransferase, *The Journal of Biological Chemistry*, 254(1979)299-308.
- [75] Methylimidazoleacetic acid. Dostupné z <<http://www.hmdb.ca/metabolites/HMDB02820>>.
- [76] Zaman, M., Z., Abu Bakar, F., Jinap, S., Bakar, J. Novel starter cultures to inhibit biogenic amines accumulation during fish sauce fermentation, *International Journal of Food Microbiology*, 145(2011)84-91.
- [77] Siddiqui, J., A., Shoeb, S., M., Takayama, S., Shimizu, E., Yorifuji, T. Purification and characterization of histamine dehydrogenase from *Nocardioides simplex* IFO 12069, *The Federation of European Microbiological Societies Microbiology Letters*, 189(2000)183-187.
- [78] Cueva, C., García-Ruiz, A., González-Rompinelli, E., Bartolome, B., Martín-Álvarez, P., J., Salazar, O., Vincente, M., F., Bills, G., F., Moreno-Arribas, M., V. Degradation of biogenic amines by vineyard ecosystem fungi. Potential use in winemaking, *Journal of Applied Microbiology*, 112(2012)672-682.

- [79] Leuschner, R., G., Heidel, M., Hammes, W., P. Histamine and tyramine degradation by food fermenting microorganisms, *International Journal of Food Microbiology*, 39(1998)1-10.
- [80] Schilling, B., Lerch, K. Amine oxidases from *Aspergillus niger*: identification of novel flavin-dependent enzyme, *Biochemica et Biophysica Acta*, 1243(1995)529-537.
- [81] Mah, J., H., Hwang, H., J. Inhibition of biogenic amine formation in a salted and fermented anchovy by *Staphylococcus xylosus* as a protective culture, *Food Control*, 20(2009)796-801.
- [82] García-Ruiz, A., González-Rompinelli, E., M., Bartolomé, B., Moreno-Arribas, M., V. Potential of wine-associated lactic acid bacteria to degrade biogenic amines, *International Journal of Food Microbiology*, 148(2011)115-120.
- [83] Osman, M., M. Factors affecting the antifungal properties of *Brevibacterium linens*, *International Dairy Journal*, 14(2004)713-722.
- [84] Šilhánková, L. *Mikrobiologie pro potravináře*, Nakladatelství technické literatury, Praha 1983.
- [85] *Miniatlas mikroorganismů*. Dostupné z < <http://www.vscht.cz/obsah/fakulty/fpbt/ostatni/miniatlas/mikr.htm> >.
- [86] Bergey, D., H., Holt, J., G. *Shorter Bergey's manual of determinative bacteriology*, 9. vydání, Lippincott Williams & Wilkins, Philadelphia 1994. ISBN 978-0-68300603-2.
- [87] *Staphylococcus*, dostupné z < <http://lekarske.slovniky.cz/pojem/stafylokoky> >.
- [88] Hui, Y., H., Meunier-Goddik, L., Hansen, A., S., Josephen, J., Nip, W., K., Stanfield, P., S., Toldrá, F. *Handbook of food and beverage fermentation technology*, CRC Press, 2004. ISBN 0-8247-4780-1.

- [89] Vytřasová, J., Zachová, I., Červenka, L., Štěpánková, J., pejchalová, M., Non-specific reactions during immunomagnetic separation of *Listeria*, *Food Technology and Biotechnology*, 43(2005)397-401.
- [90] *Lactobacillus*. Dostupné z <<http://lekarske.slovníky.cz/pojem/lactobacillus>>.
- [91] Enes Dapkevicius, M., L., N., Nout, M., J., R., Rombouts, F., M., Houben, J., H., Wymenga, W. Biogenic amine formation and degradation by potential fish silage starter microorganisms, *International Journal of Food Microbiology*, 57(2000)107-114.
- [92] Schaechter, M. *Encyclopedia of microbiology*, Academic Press, 2009. ISBN 978-0-12-373944-5.
- [93] *Bacillus*. Dostupné z <<http://lekarske.slovníky.cz/pojem/bacillus>>.
- [94] Masai, E., Yamada, A., Healy, J., M., Hatta, T., Kimbara, K., Fukuda, M., Yano, K. Characterization of biophenyl catabolic genes of Gram-positive polychlorinated biphenyl degrader *Rhodococcus* sp. strain RHA1, *Applied and Environmental Microbiology*, 61(1995)2079-2085.
- [95] Yongsawatdigul, J., Rodtong, S., Raksakulthai, N. Acceleration of Thai fish sauce fermentation using proteinases and bacterial starter cultures, *Journal of Food Science*, 72(2007)382-390.
- [96] *Virgibacillus*. Dostupné z <<http://www.edulifedesks.org/class/2716/taxonomy/page/2922>>.
- [97] *Kocuria rhizophila*. Dostupné z <<http://www.bio.nite.go.jp/ngac/e/DC2201-e.html>>.
- [98] Dasu, V., V., Nakada, Y., Ohnishi-Kameyama, M., Kimura, K., Itoh, Y. Characterization and role of *Pseudomonas aeruginosa* spermidin dehydrogenase in polyamine catabolism, *Microbiology*, 152(2006)2265-2272.
- [99] *Pseudomonas*. Dostupné z <<http://lekarske.slovníky.cz/pojem/pseudomonas>>.
- [100] *Citrobacter*. Dostupné z <<http://lekarske.slovníky.cz/pojem/citrobacter>>.

- [101] *Serratia*. Dostupné z <<http://lekarske.slovníky.cz/pojem/serratia>>.
- [102] *Penicillium*. Dostupné z <[http://www.mycology.adelaide.edu.au/Fungal_Descriptions/Hyphomycetes_\(hyaline\)/Penicillium/](http://www.mycology.adelaide.edu.au/Fungal_Descriptions/Hyphomycetes_(hyaline)/Penicillium/)>.
- [103] *Alternaria*. Dostupné z <[http://www.mycology.adelaide.edu.au/Fungal_Descriptions/Hyphomycetes_\(dematiaceous\)/Alternaria/](http://www.mycology.adelaide.edu.au/Fungal_Descriptions/Hyphomycetes_(dematiaceous)/Alternaria/)>
- [104] *Phoma*. Dostupné z <http://www.mycology.adelaide.edu.au/Fungal_Descriptions/Coelomycetes/Phoma/>
- [105] *Phoma*. Dostupné z <<http://en.wikipedia.org/wiki/Phoma>>.
- [106] *Geotrichum candidum*. Dostupné z <http://www.mycology.adelaide.edu.au/Fungal_Descriptions/Hyphomycetes_%28hyaline%29/Geotrichum/>.

SEZNAM POUŽITÝCH SYMBOLŮ A ZKRATEK

AO	Aminoxidáza.
BA	Biogenní aminy.
BAI	Index biogenních aminů.
COMT	Katechol-O-metyltransferáza.
DAO	Diaminoxidáza.
MAO	Monoaminoxidáza.
PCB	Polychlorované bifenyly.
SAH	S-adenosylhomocystein.
SAM	S-adenosylmethionin.

SEZNAM OBRÁZKŮ

Obrázek 1: Struktura aminů [1]	11
Obrázek 2: Struktura vybraných aminů [2]	11
Obrázek 3: Hlavní způsoby vzniku aminů [1]	12
Obrázek 4: Dekarboxylace tyrozinu za vzniku tyraminu [14].....	14
Obrázek 5: Oktopamin [3]	14
Obrázek 6: N-metyltyramin [3]	14
Obrázek 7: Dekarboxylace fenylalaninu za vzniku 2-fenyletylaminu [14].....	15
Obrázek 8: Dekarboxylace histidinu za vzniku histaminu [14].....	16
Obrázek 9: Dekarboxylace a další reakce tryptofanu [3]	17
Obrázek 10: Dekarboxylace lyzinu za vzniku kadaverinu [14].....	17
Obrázek 11: Dekarboxylace a další reakce argininu [3].....	18
Obrázek 12: Obecný mechanismus nitrosace sekundárních aminů [7].....	19
Obrázek 13: Oxidační deaminace [7]	35
Obrázek 14: Inaktivace aminů [16]	35
Obrázek 15: Inaktivace histaminu [72].....	37
Obrázek 16: Reakce methioninu [20]	38
Obrázek 17: Metylace histaminu [72]	38
Obrázek 18: Oxidace N-methylhistaminu [75].....	39

SEZNAM TABULEK

Tabulka 1: Biogenní aminy, jejich prekurzory a biologický význam [3]	22
Tabulka 2: Významné mikroorganismy produkující biogenní aminy [3]	25