Produktie van etherische karwijolie
Een literatuuronderzoek

H.J. Bouwmeester

Augustus 1991

Verslag 150, CABO-DLO, Wageningen

ISN 272 356

Inhoud

Samenvatting 1
Summary 2
1. Inleiding 3
   1.1 Waarom interesse voor karwij? 3
   1.2 Plantontwikkeling 4
   1.3 Etherische olie 4
   1.4 Het biologische nut van secundaire plantestoffen 9
   1.5 Biologische effecten van monoterpenen 10
   1.6 Gehalte van secundaire plantestoffen 11
   1.7 Regulatie van de zaadproduktie 15

2. Effecten van teeltmaatregelen en omgevingsfactoren op zaadopbrengst en etherische-oliegehalte van karwij 17
   2.1 Klimaat 20
   2.2 Bloembiologie en bestuiving 20
   2.3 Bemesting 21
   2.4 Bodemvocht 24
   2.5 Plantdichtheid en worteldikte 26
   2.6 Dekvrucht 29
   2.7 Oogst en bewaring 30
   2.8 Rassenkeuze 33

3. Conclusies 35

4. Literatuur 39

Samenvatting

Om de mogelijkheden van het gewas karwij voor agrificatie te onderzoeken is er een nationaal onderzoeksprogramma gestart, dat beoogt enerzijds nieuwe toepassingen voor karwijzaad te vinden en anderzijds de produktie van het gewas te verbeteren. Bij de mogelijke nieuwe toepassingen gaat het vooral om de etherische olie uit het karwijzaad. Omdat de olieopbrengst zowel door de zaadopbrengst als door het oliegehalte van het zaad wordt bepaald wordt in dit literatuurverslag aan beide factoren aandacht besteed.

Het eerste jaar van de tweejarige karwijteelt heeft een grote invloed op de opbrengst. De produktie van het gewas blijkt sterk af te hangen van hoe de karwij onder de dekvrucht vandaan komt en hoe de planten zich verder ontwikkelen tot de winter. Ook sterk bepalend voor zaadopbrengst en etherische-oliegehalte lijkt - in het tweede jaar - de periode van bloei tot de oogst. Een lage zaadzetting door slechte bestuiving, abortie of een slechte vulling door donker weer en zaaduitval door wind en regen kunnen de zaadopbrengst sterk reduceren. Het etherische-oliegehalte lijkt ook sterk door het weer te worden gestuurd. Veel licht veroorzaakt een hoog assimilatenaanbod, waardoor er veel etherische olie gesynthetiseerd kan worden. Vervluchtiging van de olie lijkt het gehalte weer nadelig te kunnen beïnvloeden. De oogst(methode) lijkt ook belangrijk voor beide opbrengstbepalende factoren. Wordt te lang gewacht met oogsten dan kan zaadval optreden en door te krachtig dorsen kan etherische olie verloren gaan door beschadiging van het zaad.

Het onderzoek bij het DLO-Centrum voor Agrobiologisch Onderzoek richt zich met name op de periode van bloei tot oogst. Daarbij ligt de nadruk op het bestuderen van de effecten van het weer en van fotosynthese en remobilisatie van reserves op de zaadzetting en zaadgroei en het gehalte en de samenstelling van de etherische olie.

Summary

Caraway (*Carum carvi* L.) is being considered as a potentially suitable industrial crop in The Netherlands. So far caraway seed has mainly been used as a spice but several authors report useful biological activities of the essential oil contained in the seeds, such as inhibition of fungal growth, repellency of insects and inhibition of sprouting of potato. The use of natural compounds for such applications may be attractive from an environmental point of view and is currently being investigated.

For the industry, a stable production of caraway essential-oil would be a prerequisite. Since essential-oil yield is determined by both seed yield and seed essential-oil content, both parameters are reviewed in this report. Among other obvious but minor factors such as fertilization and soil moisture, seed yield of the biennial caraway strongly depends on the cover crop, because of its strong effect on the number of plants per m^2 and the size of the plants, *i.e.* the storage root, at the end of the first year. In addition, the period from flowering to harvest (in the second year) may be crucial for both seed yield and essential-oil content. Decreased seed set due to insufficient pollination, abortion or diminished seed growth due to dark weather and seed shedding due to wind and rain can strongly reduce seed yield. Also essential-oil content seems to be affected by weather conditions. A large assimilate supply (high level of photosynthesis) may stimulate essential-oil synthesis. Adversely, volatilization of essential oil may occur which will depress the content. When harvest is delayed, losses due to seed shedding may occur and threshing may damage the seeds and cause a loss of essential oil.

Research at the DLO-Centre for Agrobiological Research concentrates on the period between flowering and harvest. Particularly, efects of weather conditions and photosynthesis and remobilization of stored reserves on seed set and seed growth and content and composition of the essential oil are studied.

1. Inleiding

1.1 Waarom interesse voor karwij?

Onder invloed van de dalende prijzen voor gewassen als suikerbieten, granen en aardappels is er de laatste jaren een duidelijke interesse voor agrificatie, dat wil zeggen, het produceren van agrarische grondstoffen voor de 'non-food' industrie. Karwij is in de lijst van mogelijke vezels, suikers en vetzuren leverende gewassen als bijvoorbeeld hennep, aardpeer en *Limnanthes* wel enigszins een buitenbeentje. Karwij is namelijk al een vrij oud gewas. Het wordt zeker al vanaf het begin van de vorige eeuw in Nederland geteeld (Gildemeister & Hoffmann, 1931) en karwij wordt niet geteeld voor een hoofdprodukt van de plant zoals vezels etc., maar voor een secundaire inhoudsstof. De belangrijkste toepassing van het produkt van karwij, het karwijzaad, was tot nu toe als specerij. Het etherische-oliegehalte was voor die toepassing minder belangrijk dan het uiterlijk van het zaad.

Er zijn in de literatuur nogal wat aanwijzingen dat de etherische olie uit karwij, en dan met name één van de twee hoofdcomponenten, carvon, enkele aantrekkelijke eigenschappen heeft (zie 1.6). Naar aanleiding van deze literatuurgegevens is er een onderzoeksprogramma gestart om de mogelijkheden van karwij voor agrificatie te onderzoeken. Het programma heeft twee doelen:

1 het zoeken en verklaren van nieuwe toepassingen
   -mechanisme kiemremming aardappel (ATO-DLO)
   -schotpreventie en fungicide werking bij granen (Agrarische Hogeschool Groningen)
   -carvon als uitgangsstof voor de synthese van geur- en smaakstoff (LUW-Organische chemie)
   -effect van carvon op membranen (RUG-Microbiologie)
   -gebruik van karwijolie voor bioconversie naar hoogwaardige chemicaliën (RUG-Biotechnology Centre)

2 het verbeteren van de produktie
   -onderzoek naar de beheersing van ziektes (IPO-DLO, PAGV)
   -veredeling op hogere gehaltes etherische olie en opbrengsten (CPRO-DLO)
   -vegetatieve vermeerdering (Agrarische Hogeschool Groningen)
   -(gewas)fysiologisch onderzoek (CABO-DLO)

Mogelijke nieuwe toepassingen stellen hogere eisen aan het etherische-oliegehalte. Het CABO-DLO onderzoekt welke factoren van invloed zijn op de olieopbrengst en dit literatuuronderzoek draagt daaraan bij. Aangezien de opbrengst aan etherische olie door zowel zaadproduktie als etherische-oliegehalte van het zaad wordt bepaald en beide factoren elkaar mogelijk beïnvloeden, worden ze beide in dit raport behandeld. In de inleiding wordt aandacht besteed aan factoren die van belang zijn voor de zaadproduktie als ook aan wat algemene aspecten van etherische oliën zowel in karwij als in andere soorten. De effecten van ziektes en plagen op zaadproduktie en etherische olie vallen buiten het bestek van dit literatuuronderzoek.

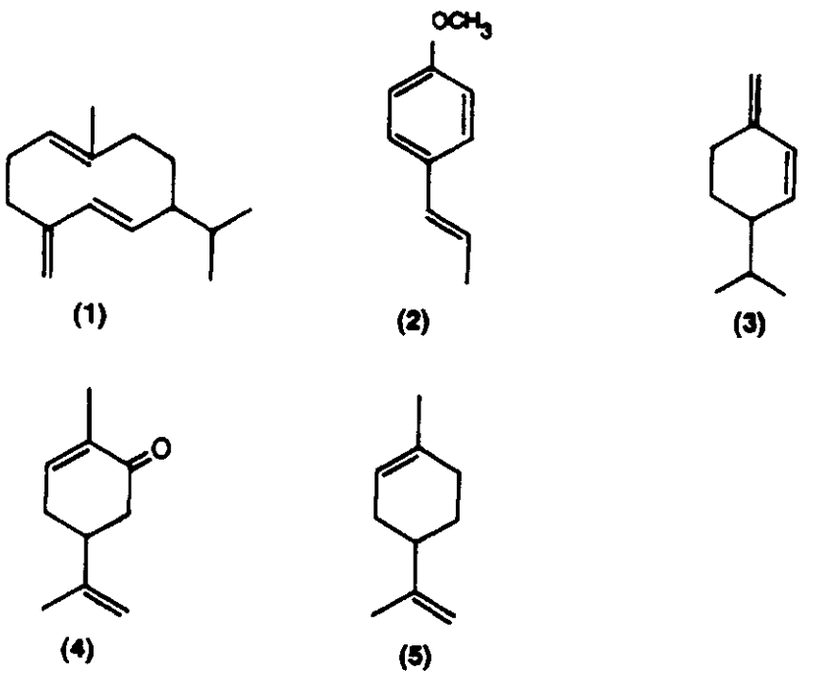
1.2 Plantontwikkeling

De teelt van karwij is van oorsprong tweejarig. Er zijn tegenwoordig ook eenjarige rassen, maar die worden in Nederland nog niet geteeld. De tweejarige karwij wordt in het eerste jaar onder een dekvrucht gezaaid, bijvoorbeeld erwten of spinaziezaad. Na de oogst van de dekvrucht is het van belang dat de karwij nog door groeit, zodat voor de winter de penwortel een voldoende formaat bereikt heeft. Dit is noodzakelijk omdat de plant anders niet gevoelig is voor vernalisatie (bloeiinductie) gedurende herfst en winter (Bernelot-Moens *et al.*, 1973). In het voorjaar bloeit de plant en het karwijzaad kan begin juli geoogst worden.

1.3 Etherische olie

Karwij is een lid van de schermbloemigen (*Umbelliferae* of *Apiaceae*). Tot die familie behoren vele bekende soorten zoals dille, kervel, anijs, komijn, peen, peterselie, selderij, venkel, pastinaak, maar bijvoorbeeld ook planten als fluitekruid, bereklauw en engelwortel. Deze soorten hebben gemeen dat ze aromatische stoffen ofwel etherische olie bevatten. Die etherische olie varieert van samenstelling afhankelijk van de soort, maar ook afhankelijk van het orgaan.

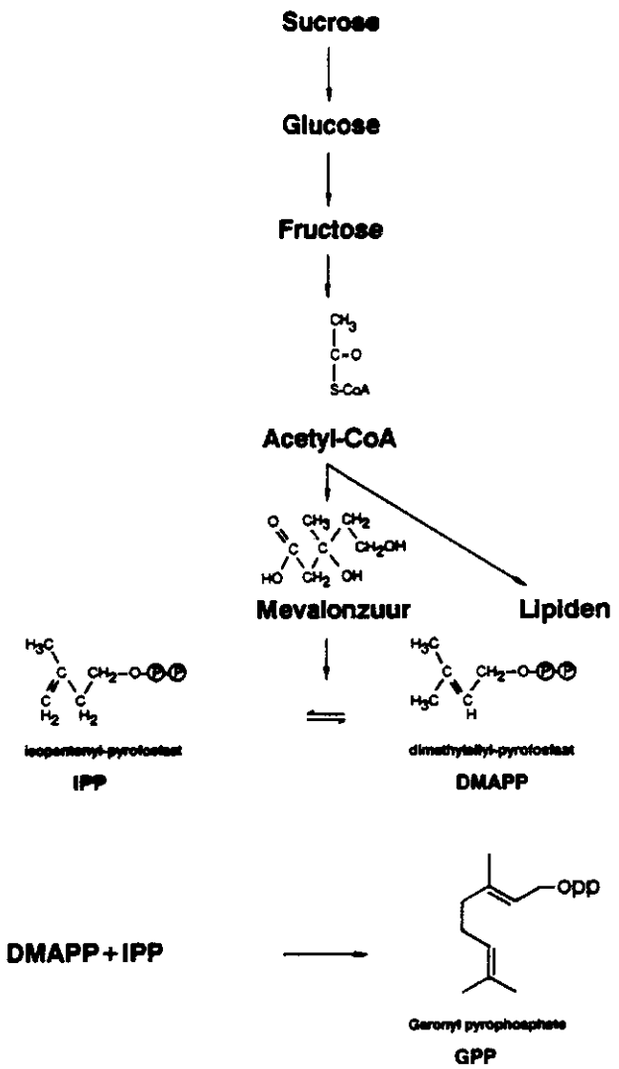
De etherische olie in de spruit van karwij bevat circa 75% germacreen D, de spruit van venkel circa 70% trans-anethol (Wichtmann, 1988) en blad en stengel van dille circa 40-50% phellandreen en 20 tot 30% anethofuraan (Porter *et al.*, 1983) (Figuur 1).



Figuur 1. Enkele voorbeelden van terpenoiden uit schermbloemigen. (1) germacreen D uit spruit karwij; (2) trans-anethol uit venkel (spruit en zaad); (3) ß-phellandreen uit spruit dille; (4) carvon uit zaad karwij en dille; (5) limoneen uit zaad karwij en dille.

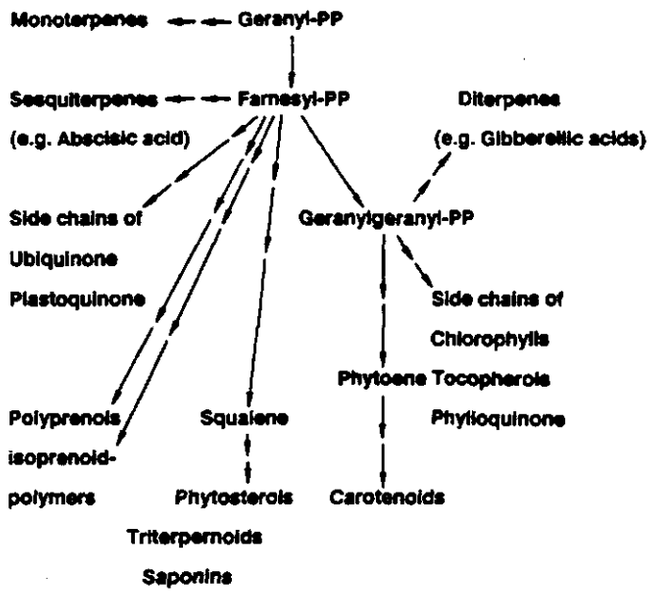
De samenstelling van de etherische olie in de zaden is vaak geheel anders. Van karwij is bekend dat de zaadolie voor circa 95-99% uit carvon en limoneen bestaat (o.a. Wichtmann, 1988; Figuur 1). Bij venkel is de hoofdcomponent van de etherische zaadolie gelijk aan die van de spruit: trans-anethol. Daarnaast bevat de etherische venkelzaadolie circa 8% limoneen (Wichtmann, 1988). In Nederland bevat de etherische zaadolie van dille circa 35% carvon (Van de Mheen, pers. meded.), maar in de literatuur worden ook gehaltes van 60% (Betts, 1965) en 45 tot 60% carvon (Hornok, 1983; Nyárádi & Lakatos, 1988) vermeld. Daarnaast bevat de etherische olie van dille voornamelijk limoneen (Nyárádi & Lakatos, 1988).

De basis voor de biosynthese van terpenen, maar ook van een hele reeks andere belangrijke stoffen zoals gibberellinen, carotenoïden, sterolen en saponinen is het mevalonzuur dat wordt opgebouwd uit drie eenheden acetyl-CoA (Figuur 2; Bach & Lichtenthaler, 1987).



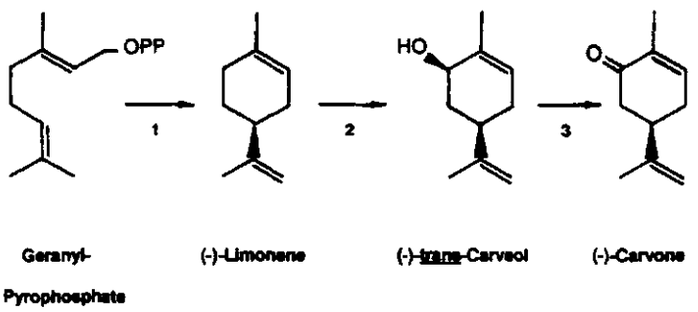
Figuur 2. Schematische weergave van de syntheseroute van suikers via acetyl-CoA en mevalonzuur naar geranylpyrofosfaat, het uitgangspunt voor de synthese van o.a. monoterpenen als carvon en limoneen.

De precursors voor dit acetyl-CoA zijn o.a. de suikers. De vorming van mevalonzuur moet met andere syntheseroutes concurreren, waarvan de lipidesynthese een belangrijke is. Illustratief hierbij is dat karwijzaad circa 15-20% vette olie bevat en slechts circa 4% etherische olie. Uit mevalonzuur wordt via een aantal stappen isopentenylpyrofosfaat (IPP) en dimethylallylpyrofosfaat (DMAPP) gevormd (Figuur 2). IPP en DMAPP vormen samen het geranylpyrofosfaat (GPP), de basis voor de synthese van monoterpenen.Toevoeging van extra IPP-eenheden leidt tot de vorming van farnesylpyrofosfaat en geranyl-geranylpyrofosfaat, de uitgangspunten voor respectievelijk o.a. sesqui- en triterpenen en diterpenen (Figuur 3).



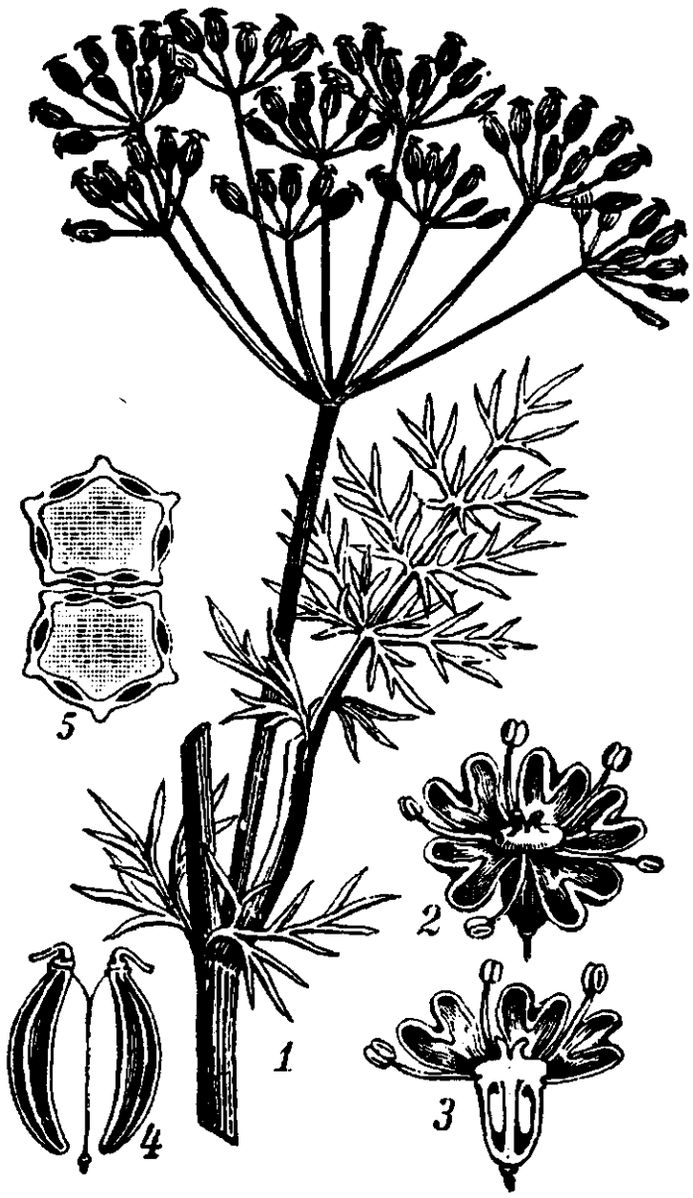
Figuur 3. Overzicht van mogelijke produkten van de mevalonzuurroute (Uit: Bach & Lichtenthaler, 1987).

Geranylpyrofosfaat kan door cyclisatie, gevolgd door reacties als hydroxylering en oxydatie worden omgezet in een grote variëteit aan monoterpenen, waaronder carvon en limoneen (Figuur 4).



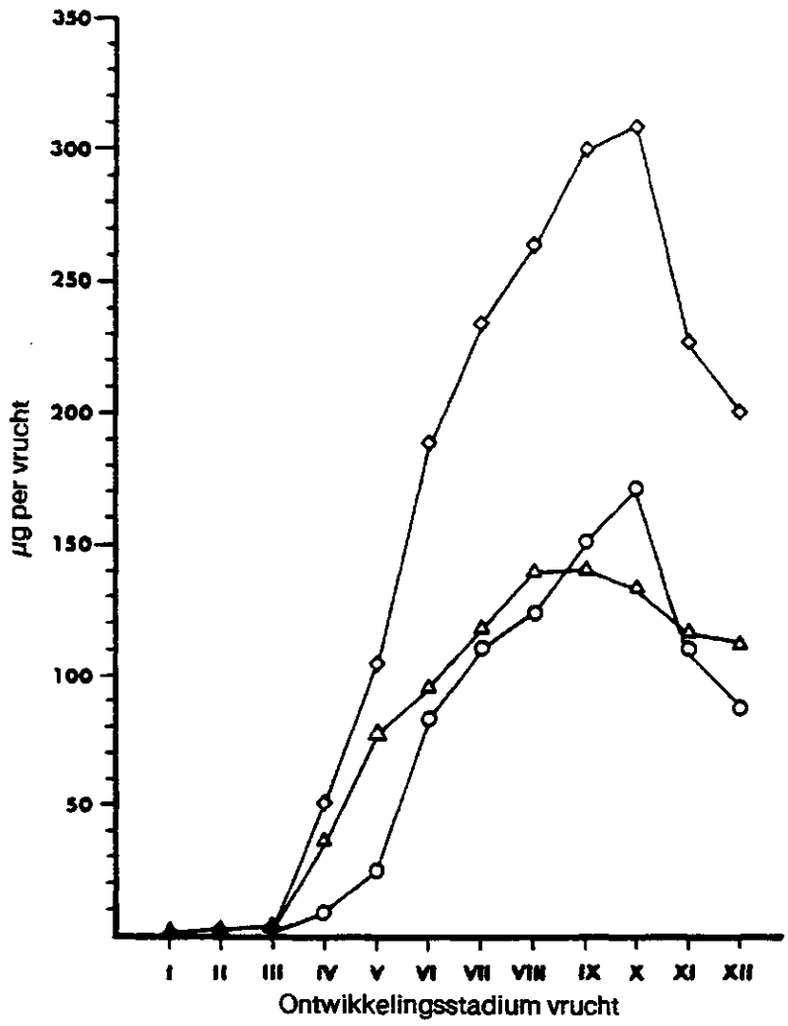
Figuur 4. (1) Cyclisatie van geranylpyrofosfaat, (2) hydroxylering van (-)-limoneen en (3) reductie van (-)-trans-carveol tot (-)-carvon (Uit: Gershenzon et al., 1989).

De etherische zaadolie van karwij bevindt zich in de oliestriemen (*vittae*), een soort kanaaltjes in de wand van de vruchtjes (Figuur 5, nr. 5). De etherische olie wordt waarschijnlijk in de cellen rond die oliestriemen gesynthetiseerd en van daaruit in de striemen afgescheiden en dus niet van elders uit de plant aangevoerd (Schantz & Huhtikangas, 1971). Ook in *Mentha spicata* is aangetoond dat de terpeenbiosynthese is beperkt tot specifieke structuren, in dit geval klierharen op het blad (Gershenzon *et al.*, 1989).



Figuur 5. Karwij. 1 tak met vruchten; 2 bloem; 3 idem, overlangs doorgesneden; 4 karwijvrucht; 5 idem, dwars doorgesneden (Uit: Ten Rodengate Marissen, 1920).

In jonge vruchtjes van karwij bestaat de etherische olie vooral uit limoneen, maar naarmate het zaad afrijpt neemt het carvongehalte toe. Door enkele auteurs is gesuggereerd dat carvon door oxydatie uit limoneen wordt gevormd (Bruns, 1964 geciteerd in Schantz & Huhtikangas, 1971). In *Mentha spicata* bleek (-)-carvon inderdaad uit (-)-limoneen gevormd te worden (Croteau, 1987; Gershenzon *et al.*, 1989; Figuur 4). Dit zou dan verklaren waarom bij karwij het gehalte van limoneen bij de zaadrijping afneemt ten gunste van het carvongehalte. Schantz & Huhtikangas (1971) toonden met behulp van labellingsexperimenten aan dat limoneen in karwijzaad niet de precursor van carvon is. Beide componenten worden in de cellen rond de oliestriemen gesynthetiseerd en er vervolgens in uitgescheiden. Schantz & Huhtikangas toonden tevens aan dat in jonge vruchtjes vooral limoneensynthese plaatsvindt. Als de vruchten bruin beginnen te kleuren krijgt de carvonsynthese de overhand. Schantz & Ek (1971) laten zien dat aan het eind van de afrijping het gehalte van beide componenten weer wat afneemt, mogelijk als gevolg van verdamping (Figuur 6).



Figuur 6. Verloop van carvon (○), limoneen (△) en totale hoeveelheid etherische olie (◇) in ontwikkelende vruchten van karwij. IV = jonge vruchtjes van 1,5-3,0 mm lang, XII = rijpe vruchtjes (deel al afgevallen) (Uit: Schantz & Ek, 1971).

Volgens Huhtikangas (1972) is acetaat, dat via het floeem naar de vruchten wordt getransporteerd de precursor voor de synthese van limoneen en carvon. Volgens Jaarsma (pers. meded.) is het echter aannemelijker dat sucrose in plaats van acetaat wordt getransporteerd. Ook Gershenzon & Croteau (1990) noemen suikers als het meest aannemelijke substraat voor de synthese van monoterpenen. Sucrose kan uiteraard langs de transportroute ook worden opgenomen en vervolgens in acetaat worden omgezet. Zo lijkt het alsof er gelabeld acetaat wordt getransporteerd. Volgens Huhtikangas wordt de precursor voor de biosynthese van carvon en limoneen uitsluitend van elders aangevoerd en niet in de vruchtjes zelf gemaakt. Hij concludeerde dat uit een experiment, waarbij $^{14}CO_2$ werd toegediend aan van de plant gescheiden schermen met vruchtjes in verschillende ontwikkelingsstadia. Er werd geen radioactiviteit in de terpenen gevonden. Schantz & Huhtikangas (1971) vonden verder dat ^{14}C uit $^{14}CO_2$, dat aan de plant werd toegediend nadat het verkleuren van de vruchtjes was begonnen, niet meer in de terpenen in het zaad terecht kwam. Ze concludeerden daaruit dat de fotosynthese vrijwel gestopt was en dat de verdere synthese van etherische olie (die wel plaatsvond) vanuit al eerder gevormde en nu geredistribueerde suikers verliep.

1.4 Het biologische nut van secundaire plantestoffen

In een overzicht van de factoren die van invloed zijn op het etherische-oliegehalte van karwij komt ook een eventuele biologische functie van die etherische olie aan de orde. Als die functie er is kan inzicht daarin het begrip van de regulering van de etherische-oliesynthese vergroten.

De componenten van de etherische karwijolie behoren tot de zogenaamde secundaire plantestoffen. Tot deze groep wordt een zeer gevarieerde reeks van stoffen gerekend, zoals de ook in etherische olie voorkomende terpenoïden, maar ook fenolen, alkaloïden, glycosiden en steroïden. Ze hebben gemeen dat ze niet worden gebruikt voor de groei. De synthese van die stoffen is energetisch vaak kostbaar. Zo kost de synthese van 1 gram limoneen 3,53 gram glucose, ongeveer evenveel als vetsynthese (Lambers & Rychter, 1989). Mede daarom veronderstelt een aantal auteurs dat de secundaire plantestoffen voor planten van nut zijn, bijvoorbeeld als afweer- of aantrekkingsmiddel of in de interactie met andere planten (Harborne, 1988; Baas, 1989). Bell (1980) merkt op dat er geen enkele reden is om aan te nemen dat een secundaire plantestof geen biologisch nut heeft. De biochemie van een plant is net zo goed aan selectiedruk onderhevig als fysiologie en morfologie. Wel is het mogelijk dat een stof geen duidelijk nut meer heeft doordat de eens aanwezige selectiedruk is verdwenen of doordat de stof niet zelf van waarde is, maar sterk is geassocieerd met een andere wel gunstige eigenschap. Zeker in het geval van etherische oliën, waarbij naast synthese ook aanleg van speciale anatomische structuren voor opslag heeft plaatsgevonden lijkt het vermoeden gerechtvaardigd dat er een functie (geweest) is.

Diverse auteurs veronderstellen dat de secundaire plantestoffen in de evolutie zijn ontstaan als 'repellent' (afweermiddel) (Harborne, 1988; Baas, 1989). Deze functie kan verloren zijn gegaan door evolutie van pathogeen of predator, waardoor deze ondanks of juist dankzij de aanwezigheid van die stof de plant wel aan kan vallen. In dat geval kan voor pathogeen of predator de stof van 'repellent' in 'attractant' (aantrekkingsmiddel) zijn veranderd. Volgens Levin (1976) verklaart dit de grote hoeveelheid verschillende secundaire plantestoffen: Planten moeten hun afweer blijven aanpassen aan zich ook weer aanpassende predatoren en/of pathogenen. Naast een functie in de afweer, zouden secundaire plantestoffen een rol kunnen spelen bij de interactie tussen plant en milieu

(Baas, 1989) of bij de concurrentie tussen planten (Bell, 1980).

1.5 Biologische effecten van monoterpenen

Vooral de laatste tien jaar zijn er vele publicaties verschenen over de rol van secundaire plantestoffen bij interacties tussen planten onderling en tussen planten en pathogenen en/of predatoren. Gezien de samenstelling van de etherische karwijolie (95-99% carvon en limoneen) worden de voorbeelden beperkt tot de terpenoïden en dan met name de monoterpenen.

Afweer. Farentinos *et al.* (1981) bestudeerden het eetgedrag van een bepaalde soort eekhoorns op een den (*Pinus ponderosa*). Er was een groot verschil in vraat van vlak bij elkaar staande bomen. Uit analyses bleken de niet aangevreten bomen een significant hoger α-pineen gehalte te bevatten. Laboratoriumvoedsel werd door gevangen eekhoorns meer gemeden naarmate het α-pineen gehalte hoger was.

Van de Pistachenoot bestaan meerdere soorten. Bekend was dat de ene soort wel door een galvormende luis wordt aangetast en de andere niet. Monaco *et al.* (1982) veronderstelden dat de aanwezigheid van bepaalde monoterpenen in de niet door luizen bezochte soort de aantasting door de luis voorkomt.

Afweer kan ook geïnduceerd worden (in de vorige voorbeelden was de afweer al aanwezig). Bepaalde *Pinaceae* vormen onder invloed van het prikken van een schorskever een secundaire hars (Johnson & Croteau, 1987). Die hars bevat onder andere limoneen en α-pineen en is onaangenaam voor de kever, maar remt bovendien de groei van een schimmel, die in symbiose leeft met de kever en ook schadelijk is voor de bomen. Infectie van een boom met bepaalde schimmels induceerde een nog veel grotere harsproduktie.

Zuelsdorff en Burkholder (1978) vonden een insecten-dodende en/of afwerende werking bij de graanklander (*Sitophilus granarius*) door de voornamelijk monoterpenen bevattende etherische oliën van dille, karwij en koriander. Su (1985, 1987) liet zien dat dillezaad, zowel gemalen als geextraheerd met aceton, een afwerende werking had tegen pakhuisinsekten als de 'rice weevil' (een soort klander) (*Sitophilus oryzae*) en de 'confused flour beetle' (een kever) (*Tribolium confusum*). Bij enkele andere insekten had carvon een dodende werking ofwel versterkte het de werking van bepaalde chemische insecticiden (Hartzell, 1944; Lichtenstein *et al.*, 1974).

Aantrekking. Terpenen kunnen soms ook als 'attractant' werken. In zijn overzicht noemt Visser (1986) een aantal voorbeelden van de rol van geur bij waardplantselectie door insekten. Terpenen als campheen, α-pineen, limoneen, ß-caryophylleen en myrceen, die overigens ook allemaal in karwij (wortel, kruid of zaad) voorkomen (Wichtmann, 1988), bleken op een hele reeks van insekten een aantrekkende werking te hebben. In een aantal gevallen werden de conclusies ondersteund door middel van electrofysiologische studies, waarbij rechtstreeks aan de antennes van het insekt gemeten werd wat het effect is van een bepaalde (geur)stof.

In een studie met vangbakken bleek de bladluis *Cavariella aegopodii*, die op *Umbelliferae* voorkomt, door carvon tot landen geïnduceerd te worden (Chapman *et al.*, 1981). De auteurs merken wel op dat het niet zeker is dat de bladluis van ver op de carvongeur afkomt of dat ze alleen als ze toch al dichtbij zijn door carvon tot landen worden genodigd.

De aantrekking van insekten door terpenen kan ook nuttig zijn. Bergström (1991) toonde aan dat mono- en sesquiterpenen een rol spelen bij het aantrekken door

orchideeën van insekten voor de bestuiving.

Plant-plant interacties. De monoterpenen limoneen, ß-pineen en p-cymeen remmen de kieming van radijs (Asplund, 1968). De laatste twee terpenen bevinden zich in *Lippia nodiflora* en zouden volgens Elakovich (1987) wel eens bij kunnen dragen aan het woekerende karakter van deze soort doordat andere planten in kieming en ontwikkeling geremd worden. Voorwaarde lijkt dan dat er een continue verdamping van de terpenen optreedt, zodat de concentratie in de omgeving van de plant hoog genoeg blijft (HB). Terpenen met een ketongroep, zoals camphor en pulegon waren veel effectiever als kiemremmer bij radijs dan terpenen zonder die groep (Asplund, 1968).

Effecten etherische karwijolie. Het is niet bekend of de etherische olie van karwij voor de plant zelf een biologische rol speelt. Echter uit laboratoriumstudies met de uit het zaad geëxtraheerde etherische olie blijkt dat deze wel een reeks van biologische effecten vertoont, bijvoorbeeld:

Etherische karwijolie en dan met name carvon remt het uitlopen van aardappels (Anonymus, 1990*a*) en de kieming van mosterdzaad en haver (Anonymus, 1990*b*). Dit wordt ondersteund door het werk van Asplund (1968) (zie hierboven). De kieming van karwijzaad zelf wordt door karwijolie ook geremd (eigen resultaten).

In Zweden wordt karwijolie gebruikt voor de ontsmetting van schepen en voedselopslagplaatsen (Anonymus, 1990*a*). Dit hangt ongetwijfeld samen met de door Zuelsdorff & Burkholder (1978) en Su (1985, 1987) genoemde insecticide en afwerende activiteit van etherische karwijolie, danwel carvon tegen pakhuisinsekten.

Ook zijn er in de literatuur nogal wat aanwijzingen dat karwijolie en carvon een remmend effect hebben op bepaalde schimmels en bacteriën (zie o.a. Koedam, 1982*b*; Guérin & Réveillère, 1985; Janssen *et al.*, 1988).

Mogelijke functies van de etherische olie en/of het carvon in het karwijzaad zijn:
- regulering van eigen kieming.
- remming kieming en/of groei van concurrerende soorten.
- bescherming van zaad en/of kiemplant tegen schimmels.
- bescherming van het zaad tegen predatoren, dat wil zeggen zaadeters.
- bescherming tegen insekten, waarbij de bladluis *Cavariella aegopodii* die bescherming wellicht doorbroken heeft.

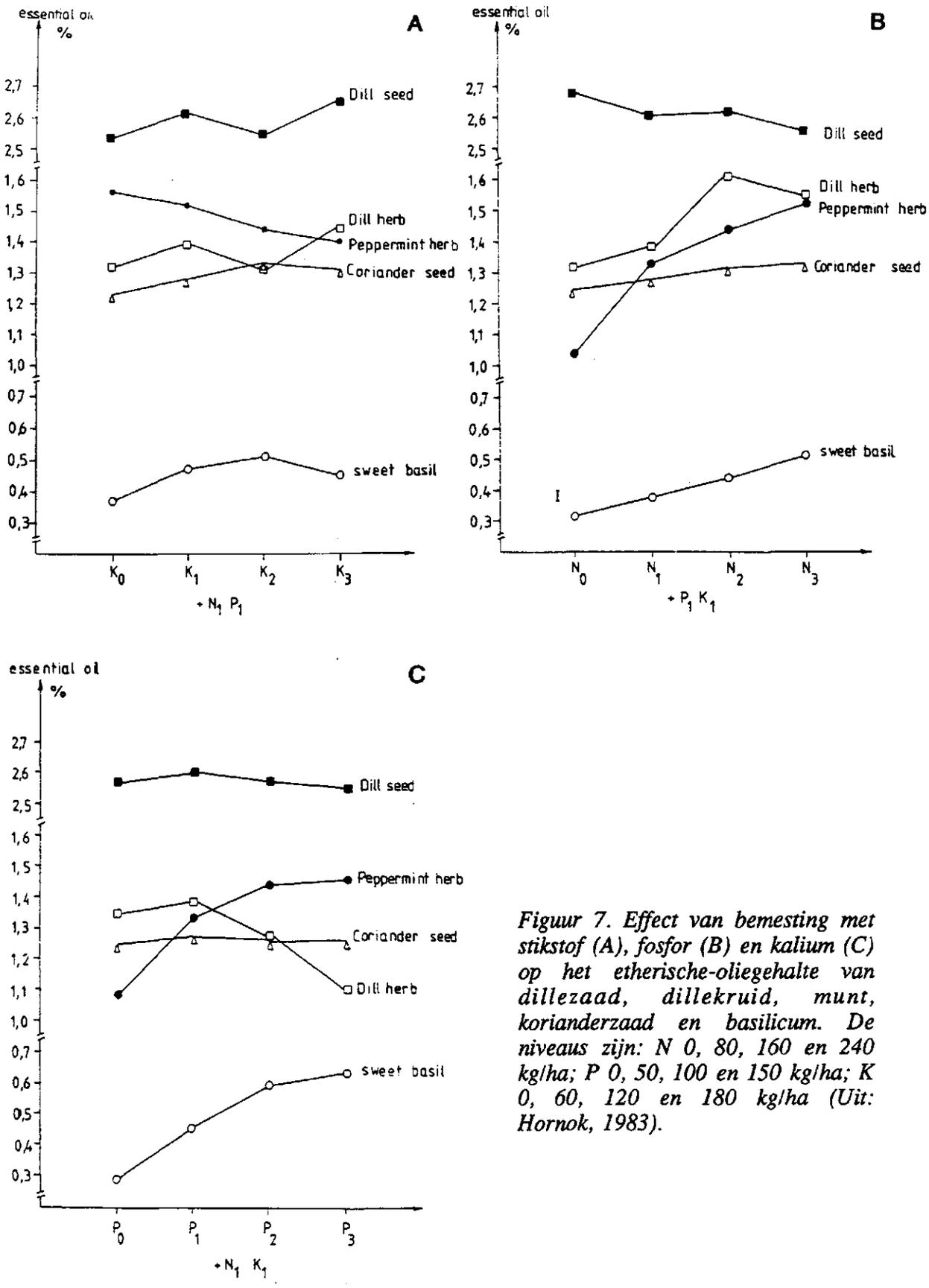
1.6 Gehalte van secundaire plantestoffen

Aangezien sucrose het uitgangspunt vormt voor de synthese van secundaire plantestoffen moet de vorming van die stoffen concurreren met groei. Diverse auteurs gaan er vanuit dat de produktie van bepaalde secundaire plantestoffen is ontstaan door selectiedruk ten gevolge van planteneters (zie Baas, 1989). Bij omgevingsstress (en dan met name een combinatie van laag nutrientenaanbod en veel licht) is het gehalte van die stoffen vaak hoger, de totale produktie/opbrengst overigens niet (zie onder andere Mihaliak & Lincoln, 1985; Waring *et al.*, 1985; Bryant *et al.*, 1987; Ross & Sombrero, 1991 en voor overzicht Baas, 1989). De plant moet zich bij langzame groei beter beschermen tegen vraat, omdat bijvoorbeeld een blad onder die omstandigheden moeilijker is te vervangen. Deze 'carbon/nutrient balance' theorie gaat er vanuit dat bij een hoge assimilaten/nutrienten (met name N en P) balans, meer assimilaten gebruikt worden voor de synthese van secundaire plantestoffen. Onder die omstandigheden is groei beperkt door een tekort aan N en P en verlies van N en P (door vraat) moet worden voorkomen.

De produktie van secundaire plantestoffen werkt verder als een soort 'carbon-overflow', zodat foto-inhibitie wordt tegengegaan. Bovendien zijn in een N-beperkt milieu, ondanks de hoge energetische kosten, de op koolstof gebaseerde secundaire plantestoffen, zoals terpenen, vaak het beste verdedigingsmiddel tegen vraat (Ross & Sombrero, 1991). Het is echter niet uit te sluiten dat de omgevingsfactoren in plaats van via een 'carbon/nutrient balance' direct effect hebben op bepaalde enzymen en daarmee op de produktie van secundaire plantestoffen (Bryant *et al.*, 1987).

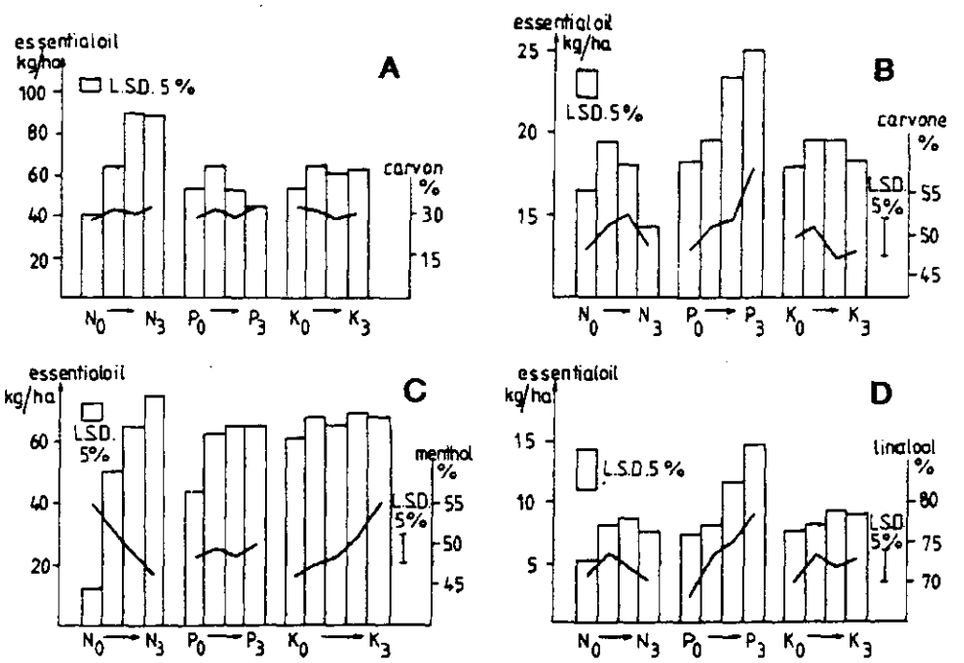
Ook is het mogelijk dat bij een laag aanbod van N en P de groei minder goed verloopt, zonder dat de synthese van de secundaire plantestof wordt beïnvloed. Doordat er minder "verdunning" optreedt, stijgt het gehalte van de stof.

Het effect van de nutrientenbeschikbaarheid op het etherische-oliegehalte is, zonder op het effect van licht te letten en dus niet vanuit de 'carbon/nutrient balance' theorie, bij enkele soorten onderzocht. Hornok (1983) onderzocht het effect van stikstof- (N), fosfor- (P) en kalium- (K) bemesting bij dille, munt, koriander en basilicum. Het gehalte etherische olie in koriander- en dillezaad werd nauwelijks door de drie elementen beïnvloed (Figuur 7). N- en P-bemesting verhoogde i.h.a. het etherische-oliegehalte in de spruit, behalve in het geval van P-bemesting van dille (Figuur 7B). K-bemesting verlaagde alleen het etherische-oliegehalte van munt en had verder geen effect. Het positieve effect van N- en P-bemesting op het etherische-oliegehalte van basilicum en munt is niet in overeenstemming met de 'carbon/nutrient balance' theorie. Volgens die theorie wordt de produktie van secundaire metabolieten juist geremd door een hoge beschikbaarheid van N en P.



Figuur 7. Effect van bemesting met stikstof (A), fosfor (B) en kalium (C) op het etherische-oliegehalte van dillezaad, dillekruid, munt, korianderzaad en basilicum. De niveaus zijn: N 0, 80, 160 en 240 kg/ha; P 0, 50, 100 en 150 kg/ha; K 0, 60, 120 en 180 kg/ha (Uit: Hornok, 1983).

In Figuur 8 is te zien dat de olieopbrengst vooral sterk werd verhoogd door N- (dillekruid en pepermunt) en P-bemesting (dillezaad, koriander en in mindere mate munt). De gehaltes van de belangrijkste componenten uit de olie werden soms ook beïnvloed. Het carvon- en linalolgehalte (in respectievelijk dillezaad- en korianderolie) nam toe onder invloed van P-bemesting. Het mentholgehalte (bij munt) nam toe bij K-bemesting en af bij N-bemesting.



Figuur 8. Effect van bemesting met stikstof, fosfor en kalium op de opbrengst van etherische olie en het gehalte van de belangrijkste componenten in die olie van dillekruid (A), dillezaad (B), munt (C) en koriander (D). Niveaus van bemesting en bron als Figuur 7.

Nyárádi & Lakatos (1988) vonden voor dille geen effect van N-bemesting, een sterk positief effect van P-bemesting en ook geen effect van K-bemesting op het etherische-oliegehalte in het zaad. Het carvongehalte in de olie nam toe onder invloed van P- en K-bemesting.

Bij salie had alleen K een significant (negatief) effect op het etherische-oliegehalte (Piccaglia *et al.*, 1989). Van enkele terpenen in de etherische olie nam het gehalte toe onder invloed van N- en K-bemesting.

In bovengenoemde experimenten stemt overeen dat kalium geen effect heeft op het etherische-oliegehalte van dillezaad en dat het carvongehalte in de olie toeneemt bij P-bemesting. De overige resultaten zijn niet eenduidig. Er zijn geen duidelijke algemene trends en zelfs voor één gewas (dillezaad; Hornok, 1983; Nyárádi & Lakatos, 1989) kunnen de resultaten sterk verschillen. Mogelijk dat de omstandigheden (grondsoort, weer) waarbij de proeven zijn uitgevoerd een sterke invloed hebben.

1.7 Regulatie van de zaadproduktie

In het algemeen produceren zaadgewassen een overmaat aan bloemen, waarvan slechts een deel uitgroeit tot een volwassen vrucht. Onderzoek met bijen lijkt aan te tonen dat een deel van het verlies van de potentiële opbrengst te wijten is aan onvoldoende bestuiving (McGregor, 1976). Ook in onderzoek met wilde planten bleek de zaadopbrengst vaak verhoogd te kunnen worden door, in aanvulling op de natuurlijke bestuiving, met de hand te bestuiven (Bierzychudek, 1981; Ågren, 1989; Whelan & Goldingay, 1989).

Het grootste deel van het verlies aan potentiële opbrengst blijkt echter door abortie van bloemen en/of vruchten te worden veroorzaakt (Peat, 1983; Peterson *et al.*, 1986). Abortie treedt het sterkst op vroeg in de ontwikkeling van bloemen en vruchtjes. Abortiepercentages kunnen variëren van 32 tot wel 82% (Heindl & Brun, 1983).

Peterson *et al.* (1986) veronderstelden naar aanleiding van een microscopische studie dat abortie bij soja niet door assimilatengebrek wordt veroorzaakt, omdat er in het vruchtbeginsel voldoende zetmeel aanwezig leek te zijn. Ze suggereerden dat een andere factor (bijvoorbeeld een groeiregulator) verantwoordelijk is. In veel andere studies lijkt assimilatengebrek toch de belangrijkste oorzaak van abortie te zijn. Experimenten met beschaduwing en/of verwijdering van bepaalde plantedelen en labelingsstudies lijken aan te tonen dat vooral vroeg in de ontwikkeling de assimilatenvoorziening een cruciale rol speelt bij het wel of niet aborteren van bloemen en jonge vruchtjes (Heindl & Brun, 1983; Heitholt *et al.*, 1986). In dat jonge stadium lijken die assimilaten voornamelijk afkomstig te zijn uit de actuele fotosynthese en niet uit remobilisatie. Dit is goed voorstelbaar aangezien de jonge vruchtjes slechts zeer zwakke sinks vormen en daardoor wellicht weinig invloed kunnen uitoefenen op de remobilisatie van opslagsuikers.

Bij onderzoek met beschaduwing en ingrepen in de plant kunnen toch wel de nodige kanttekeningen worden geplaatst. Verwijderen van het blad zal inderdaad vaak leiden tot een verminderde fotosynthese per m^2, maar ook de transpiratie vermindert en wellicht ook de produktie van hormonen. Ook beschaduwing kan aanwijzingen geven omtrent de invloed van de assimilatenvoorziening op de zaadzetting en vulling, maar er zijn aanwijzingen dat beschaduwing ook de sinksterkte van bloemen en vruchten verkleint (Heindl & Brun, 1983).

De voor de zaadvulling benodigde koolhydraten zijn behalve uit de actuele fotosynthese voor een (groot) deel afkomstig van remobilisatie uit opslagorganen zoals wortel en stengel. In het algemeen zal in deze fase niet gauw abortie optreden aangezien er voldoende assimilaten liggen opgeslagen. Wanneer de fotosynthese tijdens de zaadvulling wordt beperkt door beschaduwing of bladverwijdering bleek extra remobilisatie uit opslagorganen op te kunnen treden (Allison & Watson, 1966; Judel & Mengel, 1982). Het aandeel dat remobilisatie levert in de reproduktie blijkt ook soortsafhankelijk te zijn. Bij wilde planten blijken tweejarige soorten een groter aandeel van de opgeslagen reserves in de reproduktie te investeren dan eenjarige soorten (Chapin *et al.*, 1990).

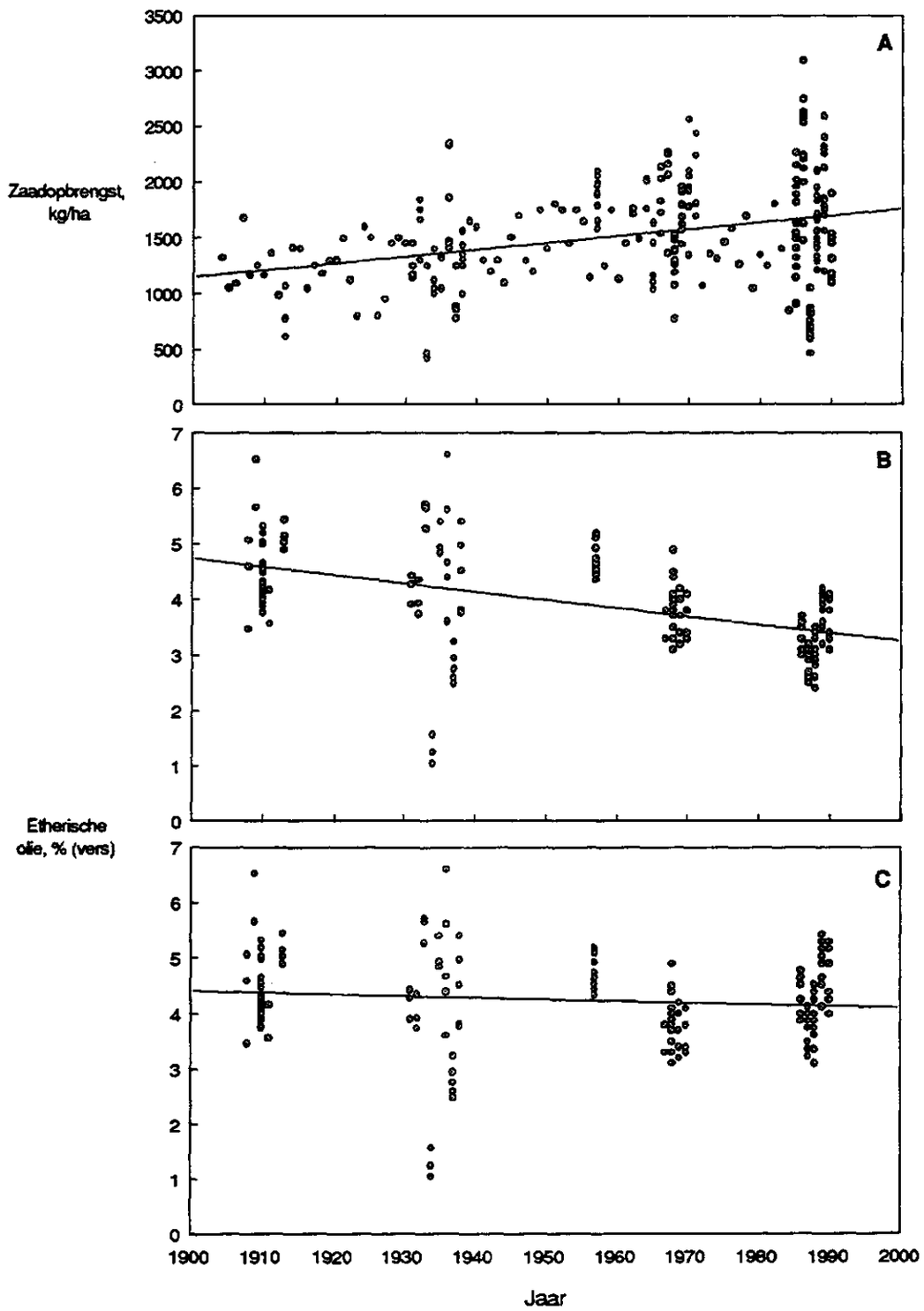
2. Effecten van teeltmaatregelen en omgevingsfactoren op zaadopbrengst en etherische oliegehalte van karwij

Hoewel de correlatie door de jaarlijks sterk fluctuerende opbrengsten erg laag is (R=0,31) lijkt de opbrengst van karwij vanaf vrijwel het begin van deze eeuw licht gestegen te zijn, waarschijnlijk door verbetering van de teeltmaatregelen (Figuur 9A). Het etherische-oliegehalte lijkt een trend te vertonen, die de beweringen uit de praktijk ondersteunt (hoewel ook hier de correlatie erg laag is: R=-0,50): Vroeger was het gehalte hoger dan tegenwoordig (Figuur 9B). Bij nameten van het etherische-oliegehalte met de gaschromatograaf op het CABO-DLO in vijf zaadmonsters van 1990 bleek het gehalte gemiddeld circa 30% hoger te zijn dan wat aan de karwijstudieclub was gemeld. Een deel van dit verschil kan veroorzaakt zijn door de verwijdering van enkele onkruidzaden uit de monsters voor de bepaling met de gaschromatograaf, maar vermoedelijk heeft ook Zijlstra (1915, 1939) schone zaadmonsters gebruikt, zodat de vergelijking met de gehaltes in de eerste helft van de eeuw eerlijker wordt.

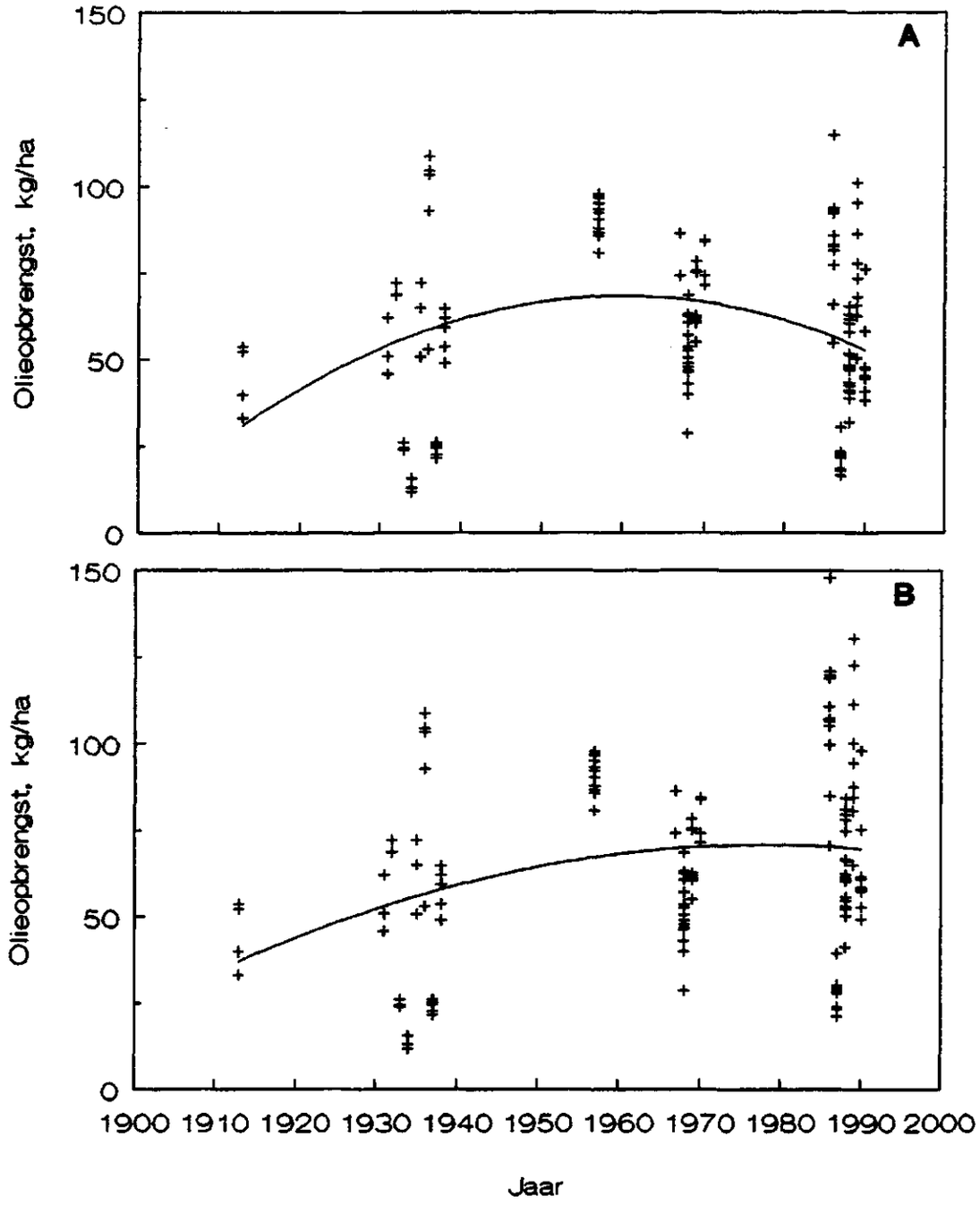
Het vermoeden bestaat dat bij de bepalingen die voor de karwijstudieclub zijn gedaan niet alle etherische olie is uitgedestilleerd. Dit vermoeden wordt versterkt door het hoge gehalte carvon dat voor de monsters wordt gemeld: 60 tot 75% van de totale hoeveelheid etherische olie. In de literatuur worden gehaltes van circa 45 tot 60% gemeld. Met behulp van de gaschromatograaf werd op het CABO-DLO gemiddeld 51% carvon gevonden. Koedam (1982*a*) onderzocht het effect van de (stoom)destillatieduur op de samenstelling van de etherische olie van dille. Hij toonde aan dat bij (te) korte destillatieduur het gehalte carvon ten opzichte van limoneen werd overschat. Dit wordt veroorzaakt doordat carvon polairder is dan limoneen en daarom sneller met de stoom wordt vrij gemaakt. Als er vanuit wordt gegaan dat bij de monsters van de karwijstudieclub de carvon wel volledig is afgedestilleerd, maar de limoneen niet en dat het gehalte carvon in de afgedestilleerde olie 65% is, terwijl het in werkelijkheid (bij volledige extractie en met de gaschromatograaf gemeten) 50% is, dan is te berekenen dat door middel van stoomdestillatie maar 77% van de totale hoeveelheid olie wordt gewonnen. Dat betekent dat met de gaschromatograaf een 30% hoger gehalte verwacht kan worden, wat inderdaad klopt (zie hierboven).

Als er vanuit wordt gegaan dat de gehaltes in de monsters van de karwijstudieclub gedurende de afgelopen zes jaar (elke keer door dezelfde firma bepaald) in werkelijkheid 30% hoger waren, dan kunnen die gehaltes gecorrigeerd worden. Dat is te zien in Figuur 9C. Na correctie blijkt er nauwelijks meer sprake te zijn van een dalende trend in het etherische-oliegehalte.

Combinatie van Figuren 9A en B en 9A en C geeft Figuur 10A en B. Uit deze figuren blijkt dat de opbrengst aan etherische olie gedurende de eerste helft van de eeuw behoorlijk is toegenomen. De laatste dertig jaar is de trend negatief (Figuur 10A), maar vermoedelijk is er sprake van stabilisatie (Figuur 10B). Bij de Figuren 9 en 10 past de kanttekening dat de bepalingen in de eerste helft van de eeuw door één persoon zijn gedaan met een methode die anders is dan de in de tweede helft van de eeuw gebruikte methodes. Er zou geverifieerd moeten worden of er werkelijk sprake is van de afgebeelde trends, door de methodes te vergelijken. Opvallend in Figuur 9 en 10 is de grote variatie in zaadopbrengst en etherische-oliegehalte en opbrengst zowel tussen jaren als binnen jaren. Klaarblijkelijk zijn er zowel jaars- als teeltgebonden factoren, die opbrengst en oliegehalte beïnvloeden.



Figuur 9. Verloop in zaadopbrengst (A; R=0,31) en gehalte etherische olie (B; R=-0,50 en C; R=-0,11) - op basis van luchtdroog zaad - bij karwij. In B zijn de gegevens van de laatste zes jaar ongecorrigeerd en in C gecorrigeerd weergegeven (zie tekst voor verklaring). Bronnen: o.a. Zijlstra, 1915, 1939; Gildemeister & Hoffmann, 1931; Bernelot-Moens et al., 1973; Zwart, 1980; CBS; karwijstudieclub Karvo.



Figuur 10. Verloop in etherische-olieopbrengst bij karwij. A (R=0,31): gegevens laatste zes jaar niet gecorrigeerd en B (R=0,28) gegevens laatste zes jaar wel gecorrigeerd (zie tekst voor verklaring). Bronnen als Figuur 9.

2.1 Klimaat

Hegnauer & Flück (1949) veronderstelden dat de Nederlandse en Skandinavische karwij hun superieure kwaliteit te danken hadden aan het vochtige, maritieme klimaat en de bodem. Karwij uit landen als Marokko, Iran (Perzië), India en Rusland zou minderwaardig zijn door het hete, droge klimaat. Volgens de auteurs zou de mindere kwaliteit ook een gevolg kunnen zijn van een grotere verdamping van de etherische olie door onzorgvuldig behandelen en drogen van het zaad. Dit zou ondersteund kunnen worden door het gegeven dat verdamping van etherische olie uit het zaad inderdaad voor lijkt te komen (Figuur 6). De al door Zijlstra (1915) en Boshart (1926) geopperde positieve invloed van een goede fotosynthese op het etherische-oliegehalte is met het hierboven beschrevene eigenlijk in strijd. Juist in landen als Marokko, Iran, India en Rusland zou de fotosynthese maximaal moeten kunnen zijn (veel straling). Wellicht wordt daar de verdamping van etherische olie beperkend of veroorzaakt watertekort abortie van vruchtjes of een geremde fotosynthese doordat de huidmondjes sluiten.

Nat en donker weer lijkt een sterk negatief effect te hebben op de zaadopbrengst. In onderzoek naar de bestrijding van de schimmelziekte verbruining (*Mycocentrospora acerina*) in 1987 was de opbrengst zeer laag (alle objecten minder dan 1000 kg/ha; Floot, 1988). Waarschijnlijk werd dit veroorzaakt door de overvloedige regenval in juni en juli. Hoewel bespuitingen met iprodion (Rovral) en prochloraz (Sportak) de opbrengst wel iets verhoogden, was de opbrengst ook op de behandelde percelen laag. Dit suggereert dat het negatieve effect van het slechte weer op de opbrengst niet of slechts deels door schimmelaantasting werd veroorzaakt. Floot meldt dan ook dat de zaadzetting slecht was. Ook Bouwmeester (1991) vermeldt een duidelijke negatieve relatie tussen neerslag tijdens de bloei en de opbrengst.

2.2 Bloembiologie en bestuiving

Karwij heeft net als vele andere schermbloemigen een nogal afwijkende bloembiologie. Kenmerkend is de zogenaamde protandrie, het binnen een bloemetje afrijpen en verspreiden van stuifmeel voordat de eigen stempel ontvankelijk is. Bovendien komen binnen een scherm zowel volledige als alleen mannelijke bloemetjes voor, waarbij de onvolledige bloemetjes vooral in de binnenste schermpjes van de schermen zitten. Hoe hoger de schermorde, hoe groter het aandeel onvolledige, dat wil zeggen alleen mannelijke bloemetjes (zie onder andere Zijlstra, 1915; Bell, 1971; Lovett Doust, 1980). De bloemetjes van de hoogste orde schermen zullen vaak dan ook alleen maar stuifmeel leveren en geen zaad. Door de protandrie bestaat er **gelegenheid** voor kruisbestuiving en **zekerheid** op bestuiving door hogere orde schermen, doordat die rijp stuifmeel leveren om en nabij het moment dat de orde ervoor in het vrouwelijke stadium verkeert.

Hoewel er mogelijk ook bestuiving optreedt onder invloed van wind en zwaartekracht (bij karwij steken de hogere ordes uit boven de lagere) zijn er voldoende aanwijzingen dat insekten een belangrijke rol spelen bij de bestuiving. Volgens D'Albore (1986) moet karwij het voor 99% van "wilde" insekten, zoals vliegen, zweefvliegen, zandbijen etc., hebben. De honingbij bleek in hun onderzoek nauwelijks een rol te spelen bij de bestuiving van karwij. De auteur meldt wel dat dat mogelijk door de aanwezigheid van voor bijen meer aantrekkelijke gewassen/planten is veroorzaakt.

Diverse onderzoekers vonden bij schermbloemigen als bijvoorbeeld wortel een verbeterde zaadproduktie in de aanwezigheid van bijen (Hawthorn *et al.*, 1960; Sihag, 1986; Voor overzicht zie McGregor, 1976). Het bepalen van het belang van bijen voor

de bestuiving van een gewas is echter erg moeilijk. Meestal gebeurt dit onderzoek in kooien, maar het is onzeker of de bijen ook op het gewas zouden vliegen als de kooi er niet was. Toch lijkt het mogelijk dat bij grote oppervlaktes en de afwezigheid van concurrerende soorten enkele bijenvolken de zaadproduktie bij schermbloemigen en mogelijk dus ook bij karwij zullen verbeteren.

2.3 Bemesting

Onderzoek in de eerste helft van deze eeuw toonde al aan dat bemesting de zaadopbrengst van karwij verhoogt (Dafert & Scholz, 1927/28; Potlog, 1938; Boshart, 1942). Het oliegehalte was soms lager bij de bemeste objecten, maar Boshart toonde aan dat dat sterk van het jaar afhing: In het ene jaar was het oliegehalte bij vrijwel alle bemeste objecten hoger, in het andere jaar juist lager.

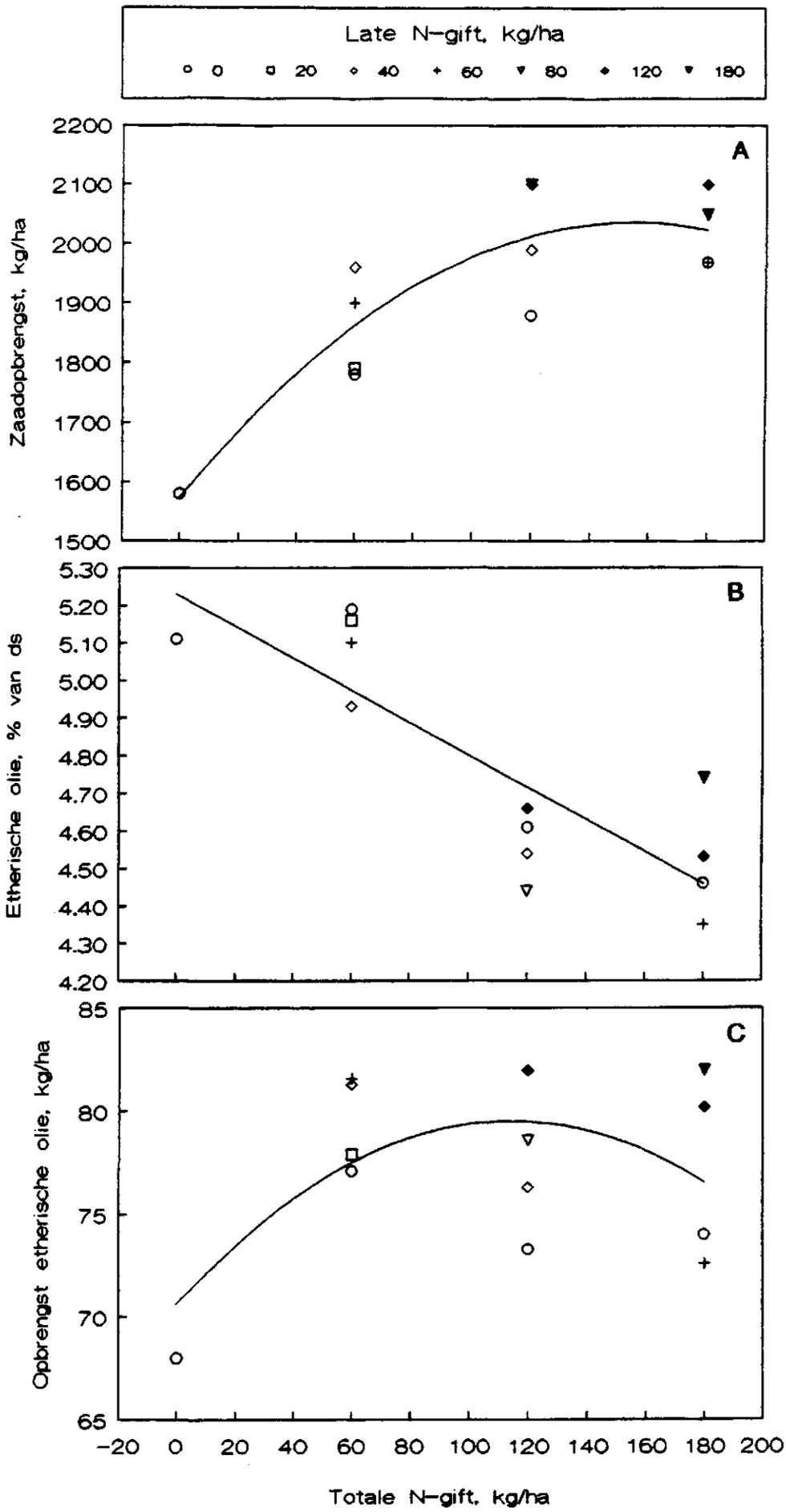
Weglarz (1983*a*) liet in een potproef zien dat bij drie niveaus van NPK bemesting het aantal schietende planten (in het tweede jaar) toenam met de bemesting. Dit bleek gecorreleerd te zijn met een toename van het plantversgewicht in de herfst van het eerste jaar.

Ook Kordana *et al.* (1983) lieten zien dat in een potproef zowel spruit- als wortelgewicht (luchtdroog) toenamen onder invloed van een toenemende NPK-bemesting. De zaadopbrengst was bij de hoogste bemesting bijna drie keer zo hoog als bij de laagste. Een effect op het oliegehalte was er niet en de olieopbrengst per pot was dus ook bijna drie keer zo hoog bij de hoogste bemesting. De stikstofopname (bepaald door de opname uit de potten te meten) was vooral hoog tijdens de ontwikkeling van het rozet (juli-augustus) en in het tweede jaar tijdens het schieten. Daarna nam de behoefte af. Fosfor en calcium werden vooral opgenomen in de herfst van het eerste jaar en tijdens de zaadrijping. De kaliumopname was het grootst tijdens het schieten en bij het begin van de bloei. Dafert & Scholz (1927/28), Potlog (1938) en Boshart (1942) vonden dat een hoge kaliumbemesting niet zo gunstig was voor de zaadopbrengst. Verder onderzoek naar kalium en fosfor is niet bekend. In de praktijk wordt de behoefte van karwij aan deze twee elementen gelijk gesteld aan die van suikerbieten.

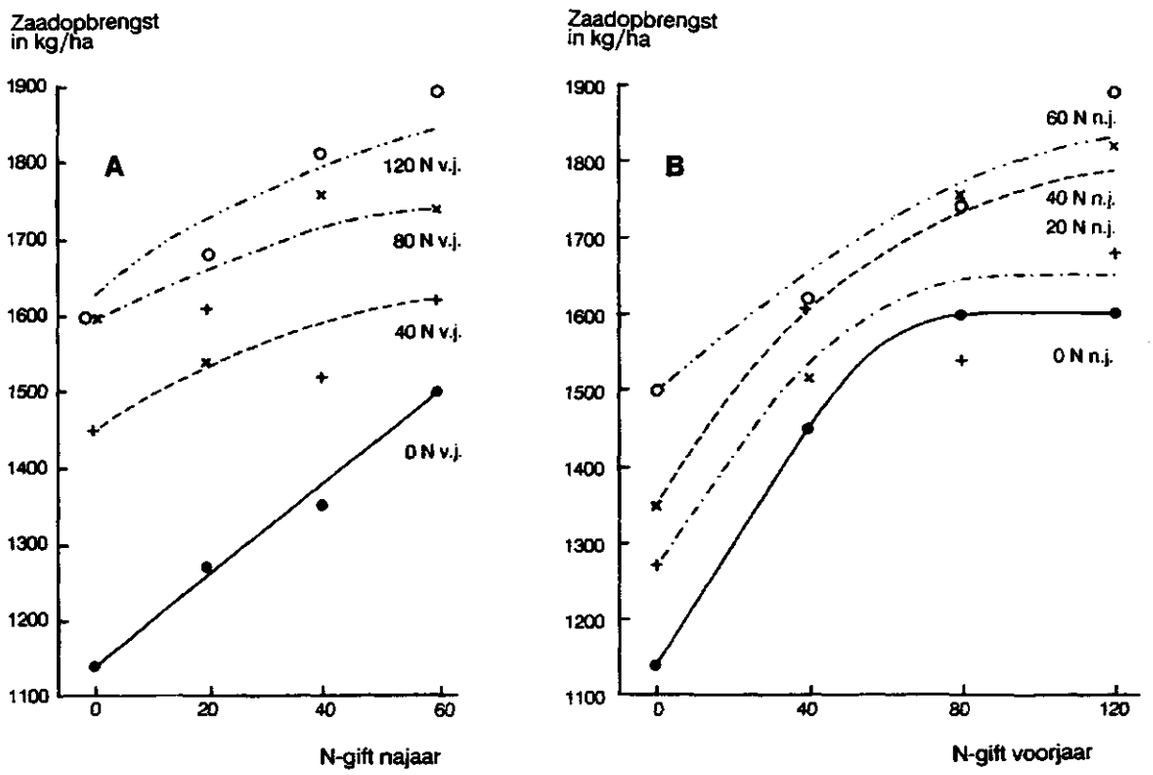
Stikstof. Van Roon (1959) noemde het boerenwijsheid dat naast zeer rijp oogsten hoge stikstofgiften leiden tot lagere etherische-oliegehaltes. In zijn onderzoek naar de effecten van gedeelde stikstofgiften liet hij zien dat een hogere stikstofgift een (circa 25%) hogere zaadopbrengst gaf (Figuur 11A) en inderdaad een circa 12% lager gehalte etherische olie (Figuur 11B). Ondanks het lagere gehalte was de olieopbrengst het hoogst bij de hogere stikstofgiften met name circa 100-120 kg N/ha (Figuur 11C). Bij hoge giften lijkt het gunstig dat laat (bij begin bloei) te doen. Dit bevordert enerzijds de zaadproduktie (Figuur 11A) en heeft anderzijds minder negatieve gevolgen voor het oliegehalte dan een vroege hoge gift (Figuur 11B). Van Roon merkte wel op dat bij de hoge late gift het gewas op het moment van oogsten nog groen was, wat de interpretatie van het effect niet makkelijk maakt, doordat het etherische-oliegehalte afhangt van het oogsttijdstip (zie 2.7.1).

Ook Floot (1990*b*) vond meestal een positief effect van het delen van de voorjaarsgift in een vroege (februari) en late gift (bij schieten, bij begin bloei of na bloei) op de zaadopbrengst. De effecten op het oliegehalte waren zeer gering, nogal wisselend en wellicht minder betrouwbaar omdat ze door middel van nog niet goed geijkte Nabij Infrarood Spectroscopie (NIRS) zijn bepaald.

Figuur 11. Effect van (gedeelde) voorjaarsstikstofgift op zaadopbrengst (A; R=0,87), etherische-oliegehalte (B; R=0,84) en etherische-olieopbrengst (C; R=0,54) van karwij. Op de x-as is de totale stikstofgift uitgezet en met verschillende symbolen (zie legenda) wordt aangegeven welk deel van de totale gift laat, dat wil zeggen bij het begin van de bloei, is gegeven (figuren getekend met behulp van gegevens van Van Roon, 1959).


Late N-gift, kg/ha
0
20
40
60
80
120
180
A
Zaadopbrengst, kg/ha
2200
2100
2000
1900
1800
1700
1600
1500
B
Etherische olie, % van ds
5.30
5.20
5.10
5.00
4.90
4.80
4.70
4.60
4.50
4.40
4.30
4.20
C
Opbrengst etherische olie, kg/ha
85
80
75
70
65
-20
0
20
40
60
80
100
120
140
160
180
200
Totale N-gift, kg/ha

Bernelot-Moens *et al.* (1973) beschrijven een onderzoek naar het effect van variaties in na- en voorjaars N-giften (Figuur 12). Hoe hoger de najaars N-gift was, hoe hoger de zaadopbrengst het jaar daarna (Figuur 12A). Bovendien verhoogde een najaarsgift het effect van de voorjaarsbemesting (Figuur 12B).

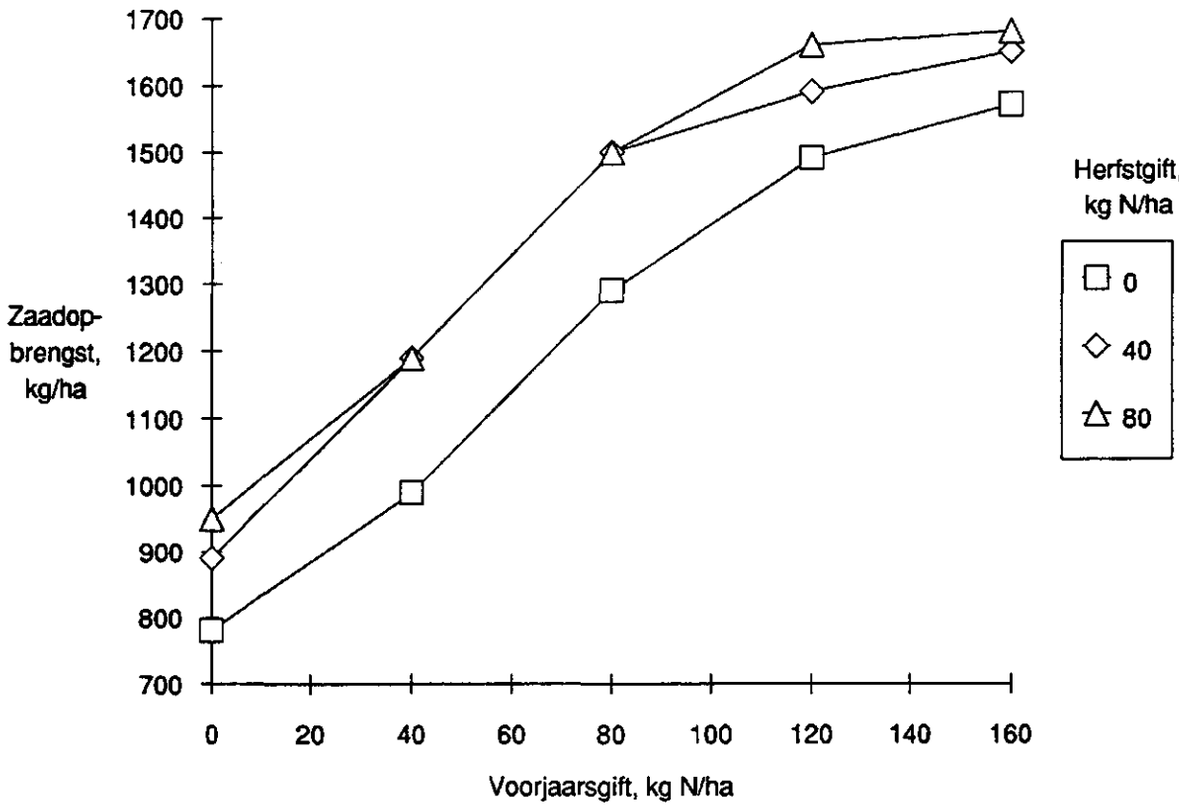


Figuur 12. Effect van na- en voorjaarsstikstofgift op karwijzaadopbrengst. De gegevens zijn op twee manieren uitgezet: (A) met de najaarsgift op de x-as en (B) met de voorjaarsgift op de x-as (uit Bernelot-Moens et al., 1973).

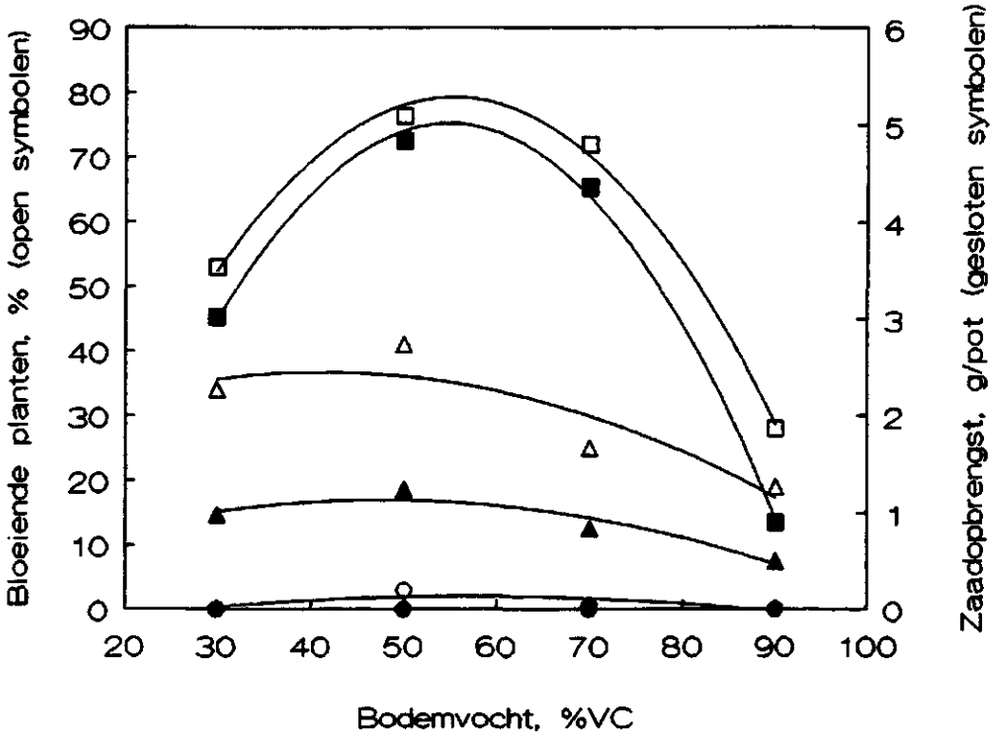
Dit wordt min of meer bevestigd door Nordestgaard (1986) (Figuur 13). Een najaars stikstofgift gaf een hogere opbrengst hoewel er weinig verschil was tussen 40 en 80 kg N/ha. De voorjaarsgift had een sterker effect. Bij 160 kg N/ha werd de opbrengst bijna verdubbeld ten opzichte van de controle. Het oliegehalte werd niet significant beïnvloed door na- of voorjaarsgift, hoewel er onder invloed van een toenemende bemesting een licht negatieve trend aanwezig was. De olieopbrengst was bij 120 kg N net zo hoog als bij 160 kg N (circa 72 liter/ha).

2.4 Bodemvocht

Over het effect van de bodemvochtigheid is slechts weinig bekend. Weglarz (1983*a*) teelde karwij in potten bij 30, 50, 70 en 90% van de 'soil water capacity' (=veldcapaciteit?) en drie niveaus van bemesting (zie 2.3.1). De groei was optimaal bij 50 tot 60% (Figuur 14). Dit kwam tot uitdrukking in het hoogste percentage bloeiende planten en de hoogste zaadopbrengst.



Figuur 13. Effect van na- en voorjaarsstikstofgift op karwijzaadopbrengst (getekend met behulp van gegevens Nordestgaard, 1986).



Figuur 14. Effect van vochtvoorziening van karwij op percentage bloeiende planten (open symbolen) en zaadopbrengst (gesloten symbolen) bij drie niveaus van NPK-bemesting: NPK0 (○ R=0,76 en ● R=-); NPK1 (△ R=0,90 en ▲ R=0,95); NPK2 (□ R=1,00 en ■ R=1,00) (getekend met behulp van gegevens Weglarz, 1983a).

2.5 Plantdichtheid en worteldikte

Zijlstra (1915) vermoedde dat het lagere etherische-oliegehalte van karwijzaad uit de provincie Groningen in vergelijking met Noord-Holland werd veroorzaakt door de volgens zijn observatie dichtere stand van de karwij in Groningen. In een experiment met vier zaaidichtheden toonde hij aan dat bij een holle stand (60 cm tussen en 30 cm in de rij) het carvon- en totale etherische-oliegehalte inderdaad hoger was dan bij een dichte stand (30 cm tussen de rijen, binnen de rij niet gedund) (Tabel 1). De opbrengst, zowel in kilogram zaad als kilogram olie en carvon waren echter veel hoger bij de twee dichte standen. Hegnauer & Flück (1949) verwezen naar dit werk van Zijlstra en noemden het de verklaring voor de hoge gehaltes van wilde karwij (zie bijvoorbeeld Zijlstra, 1915), die vaak helemaal vrij staat.

Tabel 1. Effect van afstanden tussen en binnen de rijen op het gehalte etherische olie en carvon en de zaad-, olie- en carvonopbrengst (naar Zijlstra, 1915).

standruimte	gehalte, %		opbrengst, kg/ha		
	olie	carvon	zaad	olie	carvon
rijafst. 30 cm, dichte stand in rij	4,89	2,52	1070	52,3	27,0
rijafst. 30 cm, holle stand in rij	5,14	2,67	775	39,8	20,7
rijafst. 60 cm, dichte stand in rij	5,03	2,67	1070	53,8	28,6
rijafst. 60 cm, holle stand in rij	5,44	2,88	610	33,2	17,6

Gaakeer (1964) en Bernelot-Moens (1968) onderzochten het effect van de hoeveelheid zaaizaad. Bij toenemende hoeveelheid zaaizaad (5, 10 en 15 kg/ha) nam de opbrengst af. Om het risico van te weinig planten door een slechte opkomst te verkleinen adviseerde Bernelot-Moens i.p.v. de feitelijk optimale 5 kg/ha, 8 tot 10 kg zaaizaad/ha te gebruiken. Bij de dekvruchten erwten en wintertarwe vergeleken Bernelot-Moens *et al.* (1973) rijenzaai (50 cm) en breedwerpige zaai (Tabel 2). Doordat in het laatste geval meer planten een voldoende dikke wortel vormden en zodoende gevernaliseerd konden worden was de zaadopbrengst circa 30 tot 40% hoger. Het oliegehalte werd niet bepaald.

Tabel 2. Effect van dekvrucht en zaaimethode op de zaadopbrengst van karwij (uit Bernelot-Moens et al., 1973).

Dekvrucht	Zaaimethode	Zaadopbrengst, kg/ha
erwten	in rijen 50 cm	1345
wintertarwe	in rijen 50 cm	1300
erwten	breedwerpig	1920
wintertarwe	breedwerpig	1670

Weglarz (1982) vond ook een relatie tussen worteldiameter en/of versgewicht en het vermogen om te schieten. In de klasse 16-25 mm (51-100 gram versgewicht) bloeiden vrijwel alle planten, in de klasse 8-15 mm (26-50 gram) 80-90% en in de klasse 2-7 mm (4-25 gram) 55-75%. De dikke wortels bevatten een hoger gehalte monosacchariden, N-totaal en fosfor en kalium dan de andere twee klassen. Het polysaccharidegehalte verschilde niet veel. Het gehalte aan mono- en polysacchariden was ongeveer gelijk (tussen circa 1 en 1,5%). Weglarz vermeldde de zaadopbrengst per plant niet, maar de worteldikte had geen effect op het oliegehalte van het geproduceerde zaad.

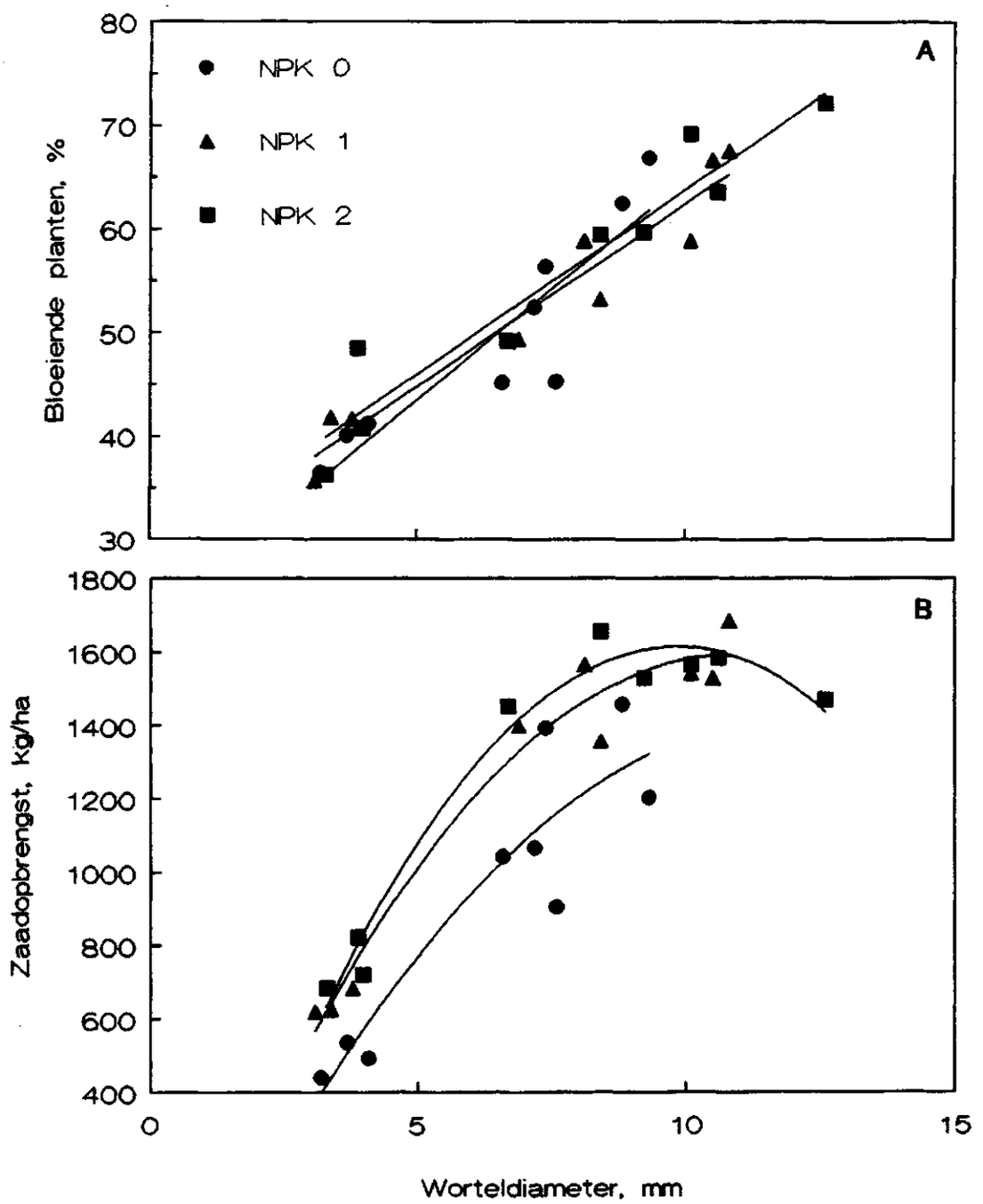
In een vervolgonderzoek (Weglarz, 1983*b*) werd een hele reeks worteldiktes gecreëerd door drie verschillende zaaitijden (maart, mei en juli), drie zaaizaadhoeveelheden (5, 10 en 15 kg/ha) en drie bemestingsniveaus (NPK0, 1 en 2). Er werd een lineair verband gevonden tussen de worteldikte en het percentage bloeiende planten, onafhankelijk van het bemestingsniveau (Figuur 15A). De zaadopbrengst bleek ook met de worteldikte gecorreleerd te zijn. Hoe dikker de wortel, hoe hoger de zaadopbrengst (Figuur 15B). Bij 10 mm lijkt een optimum op te treden. Bemesten gaf bij een zelfde worteldikte een duidelijk hogere opbrengst. In de engelstalige samenvatting van dit artikel wordt gezegd dat de kwaliteit van het zaad niet door de teeltmaatregelen werd beïnvloed. Het is niet duidelijk of daarmee het oliegehalte wordt bedoeld.

In een experiment in Hongarije met tweejarige karwij, vermoedelijk zonder dekvrucht, bleek ook dat de worteldikte afhankelijk is van de plantdichtheid (Laszlo & Gyongyi, 1982). Bij 50 planten/m^2 was de worteldikte gemiddeld 16 mm en bij 120 planten/m^2 10 mm. De zaadproduktie was het hoogst bij circa 110 planten/m^2 dat wil zeggen bij een worteldikte van 10 tot 11 mm (6 tot 8 kg zaaizaad/ha, rijafstand 30 cm). Lage (60-80 planten/m^2 en hoge (140-170 planten/m^2) plantdichtheden hadden niet alleen een lagere zaadopbrengst, maar ook een iets lager etherische-oliegehalte dan de optimale dichtheid (3,5-4% ten opzichte van 4.1-5.2%).

Malcorps (1985) noemde 100-150 planten/m^2 met een worteldikte van 5 mm of meer optimaal, maar in de praktijk (met een dekvrucht!) onhaalbaar. Bernelot-Moens & Vreeke (1975) plantten gevernaliseerde wortels van voldoende dikte in vier dichtheden uit in veldjes van 9x3 m. Na afrijpen werd een aantal planten individueel geoogst en in verschillende ordes opgedeeld. Uit de zaadgewichten per plant werd een opbrengst per vierkante meter berekend. De zaadopbrengst bleek toe te nemen met de plantdichtheid (Tabel 3). Bij de hoogste plantdichtheid was de berekende opbrengst 6300 kg zaad/ha. Uiteraard is dit geen in de praktijk haalbare opbrengst (al was het alleen maar wegens de "oogstmethode"). Wel geeft dit aan dat de optimale plantdichtheid voornamelijk wordt bepaald door het aantal planten, dat een voldoende dikke, vernaliseerbare wortel kan vormen.

Tabel 3. Relatie tussen plantdichtheid van karwijwortels met een wortelhalsdiameter > 6mm en de (berekende) zaadopbrengst (naar Bernelot-Moens & Vreeke, 1975). Voor details over methode zie tekst.

Aantal planten/m^2	Zaadopbrengst (kg/ha)
64	2700
100	3800
144	4400
196	6300



Figuur 15. Effect van worteldiameter en NPK-bemesting op het percentage bloeiende planten (A; NPK0 R=0,91; NPK1 R=0,97; NPK2 R= 0,96) en de zaadopbrengst (B; NPK0 R=0,92; NPK1 R=0,98; NPK2 R=0,99) (getekend met behulp van gegevens Weglarz, 1983b).

Als de wortel voldoende dik is lijkt de opbrengst toe te nemen bij een toenemend aantal planten/m^2. De grootste hoeveelheid dikke wortels kan in theorie gehaald worden bij breedwerpige zaai, omdat de planten dan optimaal over een vierkante meter verdeeld zijn. In de praktijk wordt breedwerpige zaai om praktische redenen niet toegepast. Venhuizen (1987) adviseerde wel om de rijafstand terug te brengen naar 12,5 cm. Dit leidt ook tot een betere plantverdeling en verhoogt wellicht de kans op een goede opbrengst.

2.6 Dekvrucht

Een dekvrucht wordt vooral toegepast om ook in het eerste jaar van de karwijteelt een oogst van het perceel te halen. De vraag is of dat voordeel opweegt tegen de nadelen. In Oost-Europa wordt karwij (vaak) zonder dekvrucht geteeld. Daar zijn de opbrengsten echter ook niet veel hoger dan circa 1700 kg/ha (Laszlo en Gyongyi, 1982; Figuur 15B). Maar dat die opbrengsten, ondanks de afwezigheid van een dekvrucht, niet veel hoger zijn dan bij ons kan andere oorzaken hebben.

Het effect van de dekvrucht op de opbrengst van karwij lijkt vooral te maken te hebben met de beschikbaarheid van licht en vocht. Het karwijzaad moet gemakkelijk kunnen kiemen, onder de dekvrucht in ieder geval in leven kunnen blijven en na de oogst van de dekvrucht een voldoende dikke wortel kunnen vormen. Vroeg oogstbare, maar ook zo veel mogelijk licht doorlatende dekvruchten als blauwmaanzaad, erwten (droog en vers), spinaziezaad en in mindere mate gele mosterd gaven dan ook veel hogere karwijzaadopbrengsten dan haver, zomertarwe en zomergerst (Bernelot-Moens, 1968; Bernelot-Moens et al., 1973). Opmerkelijk is dat ook in een tweede zaadjaar de karwij van de laatste drie dekvruchten minder produceerde dan karwij van de andere dekvruchten.

Vreeke (1989) toonde aan dat wintertarwe als dekvrucht iets beter was dan zomergerst. Bij beide dekvruchten werd circa 20% minder karwijzaad geoogst dan bij erwten. Opmerkelijk is dat na zowel erwten als wintertarwe in de herfst bij de karwij het aantal penwortels dikker dan 5 mm gelijk was. Bij erwten zaten echter meer wortels in de categorie 7-10 mm dan bij wintertarwe. Dit geeft wederom aan dat de dikte van de wortel naast het al dan niet schieten ook bepalend is voor de opbrengst. Uit de gegevens van karwijstudieclub Karvo, bleek dat ook capucijners en wintergerst goed voldoen. Zomergerst, maar ook blauwmaanzaad deden het minder goed.

2.7 Oogst en bewaring

Oogsttijdstip. Het oogsttijdstip kan een sterke invloed hebben op zowel zaadopbrengst als etherische-oliegehalte. Zijlstra (1939) vermeldde gegevens van proeven op een proefboerderij in de provincie Groningen gedurende de jaren 1931-1939. Bij de op dat moment gangbare loszadige karwij nam de zaadopbrengst toe bij later zichten (maaien) (Tabel 4). Werd echter te lang gewacht dan nam de opbrengst vaak weer af door zaaduitval.

*Tabel 4. Invloed van de zichtdatum op de zaadopbrengst, het etherische-oliegehalte (op basis van luchtdroog zaad), de etherische-olieopbrengst en het duizend-korrelgewicht (dkg) van loszadige karwij (Gegevens Zijlstra, 1939). Uit deze gegevens van Zijlstra is het etherische-oliegehalte per zaadje berekend. De verandering hierin op de laatste zichttijd t.o.v. de normale zichttijd is aangegeven (δeo). Een * geeft de 'normale' zichttijd aan.*

Jaar	Datum	Opbr	Eth olie		dkg	Eth olie	
		kg/ha	%	kg/ha	mg	µg/zaad	δeo, %
1931	1/7	1150	4,43	51			
	* 6/7	1450	4,28	62			
	13/7	1175	3,91	46			
1932	1/7	1660	4,33	72			
	* 5/7	1750	3,93	69			
	9/7	1840	3,74	69			
1933	30/6	455	5,72	26	3405	195	
	* 3/7	425	5,65	24	3495	197	
	5/7	465	5,28	25	3495	185	-6
1934	30/6	1000	1,57	16	4132	65	
	* 3/7	1050	1,25	13	4100	51	
	6/7	1125	1,05	12	4354	46	-10
1935	4/7	1338	5,40	72	3010	163	
	* 8/7	1050	4,85	51	3155	153	
	11/7	1317	4,94	65	3040	150	-2
1936	22/6	1407	6,61	93	2133	141	
	26/6	1860	5,62	104	2523	142	
	30/6	2330	4,67	108	2920	136	
	* 4/7	2350	4,40	103	3165	139	
	8/7	1473	3,61	53	3323	120	-14
1937	22/6	782	3,24	25	2390	77	
	26/6	885	2,95	26	2710	80	
	30/6	893	2,76	25	2895	80	
	* 5/7	870	2,49	22	2985	74	
	8/7	865	2,60	23	3015	78	+5
1938	22/6	995	5,40	54	2225	120	
	26/6	1251	4,97	62	2470	123	
	30/6	1434	4,52	65	2950	133	
	* 4/7	1560	3,81	59	3190	122	
	8/7	1302	3,77	49	3417	129	+6

Uiteraard bepaalde het weer voor een belangrijk deel hoe groot die reductie was. Het duizend-korrelgewicht bleef toenemen bij later zichten (voortschrijdende korrelvulling). Het oliegehalte was het hoogst vóór rijpheid en nam af bij later oogsten. Roon (1959) noemde het boerenwijsheid dat zeer rijp oogsten nadelig was voor het etherische-oliegehalte. Het carvongehalte in de etherische olie was constant. De olie- en carvonopbrengst waren maximaal op de normale zichttijd (rond 30 juni).

Bij de door Zijlstra gewonnen zaadhoudende karwij vond geen zaadval plaats. De kilogramopbrengst nam dan ook toe bij later zichten (Tabel 5). Hoewel het oliegehalte bij later zichten ook voor dit ras afnam, bleef de olie- en carvonopbrengst door de stijgende zaadopbrengst gedurende circa twee weken vrijwel constant. Het oogsttijdstip lijkt dus vooral bij loszadige karwij erg bepalend te zijn voor de opbrengst (van zowel zaad als etherische olie). Ook in ander onderzoek (Gaakeer, 1964) vond bij loszadige karwij een opbrengstreductie van circa 40% plaats wanneer een week later dan 'normaal' werd geoogst.

De afname van het etherische-oliegehalte tijdens de afrijping van het zaad (Zijlstra, 1939) zou, in ieder geval deels, veroorzaakt kunnen worden door verdunning: De zaadvulling gaat door, terwijl de synthese van etherische olie achterblijft. Schantz & Ek (1971) lieten echter zien dat ook de absolute hoeveelheid olie (in mg per vrucht) afneemt in de laatste fase van de afrijping, vermoedelijk door verdamping van de olie (Figuur 6). Berekening van de hoeveelheid olie per zaadje uit de door Zijlstra (1939) gepresenteerde oliegehaltes en duizend-korrel-gewichten laat zien dat hierin flinke variatie voorkomt. In 1934 bevatte een zaadje bij de late zichttijd 46 µg olie, terwijl in 1933 op de normale zichttijd een zaadje 197 µg olie bevatte (Tabel 4). In de jaren 1933-1936 was het absolute gehalte olie per zaadje op de laatste zichttijd respectievelijk 5, 29, 8 en 15% lager dan op de vroegste zichttijd. In 1937 en 1938 was het gehalte iets toegenomen met respectievelijk 1 en 8%. Ook deze gegevens vormen een aanwijzing voor het optreden van verdamping van etherische olie uit het zaad. Waarschijnlijk wordt dit beïnvloed door de weersomstandigheden en is een af- of toename de resultante van synthese en verlies door verdamping.

*Tabel 5. Invloed van de zichtdatum op de zaadopbrengst, het etherische-oliegehalte (op basis van luchtdroog zaad), de etherische-olieopbrengst en het duizend-korrelgewicht (dkg) van vastzadige karwij (Gegevens Zijlstra, 1939). Uit deze gegevens van Zijlstra is het etherische-oliegehalte per zaadje berekend. De verandering hierin op de laatste zichttijd t.o.v. de normale zichttijd is aangegeven (δeo). Een * geeft de 'normale' zichttijd aan.*

Jaar	Datum	Opbr	Eth olie		dkg	Eth olie	
		kg/ha	%	kg/ha	mg	µg/zaad	δeo, %
1939	24/6	1660	3,99	66	2530	101	
	26/6	1850	3,76	70	2630	99	
	30/6	2300	3,49	80	2640	92	
	* 4/7	2280	3,38	77	2800	95	
	8/7	2350	3,40	80	2570	87	-7

Oogstmethode. Hegnauer & Flück (1949) onderzochten het effect van de oogstmethode. Op 4 juli 1948 oogstten ze op drie manieren een oogstrijp gewas ("de vruchten begonnen net bruin te worden"):
1. In bossen op het land drie weken narijpen
2. Hele planten drie weken op droogzolder
3. Afgesneden schermen drie weken op droogzolder

Afrijping op het land gaf mooier, gelijkmatig bruin en makkelijk oogstbaar zaad. Zaden van de zolder waren niet nagerijpt, maar groen gebleven en verschrompeld. Er was geen verschil (groene zaden werden niet meegenomen) in carvongehalte tussen 1 en 2. Het carvongehalte van zaden van behandeling 3 was lager [2,38 t.o.v. 2,65 (1) en 2,66% (2)]. Bij vergelijking van rijpe en niet geheel rijpe zaden uit behandeling 2 bleek dat er geen verschil was in het carvongehalte. Grote zaden (uit de lagere ordes) bevatten een hoger carvongehalte dan kleine zaden uit de hogere ordes (Zaden van behandeling 3).

Bij een praktijkproef in 1962 bleek er geen verschil in opbrengst te zijn tussen (1) in het zwad maaien en opraapdorsen, (2) oogsten met zelfbinder en schoven in hagen plaatsen en (3) oogsten met zelfbinder en schoven in tollen plaatsen (Bernelot-Moens, 1968). Wel was het zaad uit de tollen muf en enigszins beschimmeld. Het oliegehalte werd niet bepaald.

Bij verder onderzoek nu met los- én vastzadige karwij bleek hokken-dorsen soms een hogere zaadopbrengst te geven dan zwadmaaien-dorsen (Bernelot-Moens *et al.*, 1973). Van stam dorsen (alleen bij vastzadige) gaf een nog wat lagere opbrengst dan zwadmaaien-dorsen. Een inleidend experiment met Bleija gaf aanwijzingen dat een hoog toerental en een nauwe afstelling van de dorsmantel nadelig waren voor het etherische-oliegehalte (S. Vreeke, pers. meded.).

Bewaring. Diverse auteurs lieten zien dat het etherische-oliegehalte van karwij na de oogst nog toe kan nemen. Volgens Boshart (1942) was Kofler (1936) de eerste, die dit vond. Hegnauer & Flück (1949) vermelden dat Kofler bij een half jaar bewaring 100 tot 600% (!) hogere gehaltes vond. Boshart bepaalde van acht partijtjes zaad (verkregen door verschillende bemestingsbehandelingen) het oliegehalte voor de oogst, bij de oogst (15 juli) en midden oktober en midden december (Tabel 6). Voor de oogst nam het gehalte duidelijk toe (van gemiddeld 2,2 naar 2,7 en 3,4% bij de oogst). Na de oogst werden de zaden in papieren zakjes bij kamertemperatuur opgeslagen. Half oktober was het gehalte gestegen van 3,4 tot 3,9% [Een door HB uitgevoerde paarsgewijze toets (Lindgren, 1975) toont aan dat het verschil significant is, P>99%]. Dat sluit echter niet uit dat de toename met de meting samenhangt. Van oktober tot december veranderde het gehalte niet en een jaar later was het gehalte nog niet veranderd.

De interpretatie van dit soort gegevens is moeilijk. Een afname van het versgewicht door waterverlies tijdens de bewaring leidt namelijk ook tot een hoger gehalte (het gehalte wordt uitgedrukt als percentage van het versgewicht). Boshart liet echter ook een tabel zien uit het proefschrift van Breuer (1940). In die tabel werden de getallen uit Tabel 6 gecorrigeerd voor het waterverlies in de periode juli tot december. Ook na deze correctie bleef er een aanzienlijke stijging van het etherische-oliegehalte over. Hegnauer & Flück (1949) vonden tijdens opslag van zaden geen veranderingen in het carvongehalte. Bocheńska & Kozlowski (1969) vonden tijdens bewaring gedurende enkele jaren sterke schommelingen in het etherische-oliegehalte (van 4 tot 8%). Hoge gehaltes zouden vooral in winter en voorjaar voorkomen. Het feit dat ook bij bewaring in luchtdichte blikken dozen schommelingen in het vochtgehalte werden gevonden, maakt deze resultaten niet betrouwbaarder.

Tabel 6. Invloed van zaadrijping en opslag op het etherische oliegehalte van karwijzaad. Het etherische-oliegehalte werd bepaald op twee data voor de oogst (30/6 en 8/7), bij de oogst (15/7) en na opslag in papieren zakjes (15/12/39, 15/12/42 en 1/2/43) (naar Boshart, 1942).

	1939						1942	1943
	30/6	8/7	Oogst 15/7	15/10	Veran-dering[1] %	15/12	15/12	1/2
nr								
1	2,1	2,1	3,3	3,7	+12	3,7	3,93	3,70
2	2,0	2,1	3,7	4,3	+16	4,2	3,73	3,70
3	2,3	2,45	3,3	4,0	+21	3,9	3,73	3,73
4	2,15	2,1	3,2	3,7	+16	3,7	3,66	3,63
5	2,7	2,85	3,5	3,4	-3	3,3	3,93	3,90
6	2,1	2,8	3,3	4,1	+24	4,1	3,60	3,60
7	1,45	3,2	3,0	4,0	+33	3,9	3,96	3,97
8	2,7	3,65	3,6	4,1	+14	4,0	3,60	3,60
gem	2,2	2,7	3,4	3,9	+17	3,9	3,7	3,7

[1] Verandering oliegehalte tussen 15/7 en 15/10

Schantz & Ek (1971) vermoedden naar aanleiding van de literatuurgegevens over de toename van het oliegehalte tijdens de bewaring, dat als zaden vóór volledige afrijping worden geoogst de oliesynthese inderdaad nog door kan gaan. Voorwaarde lijkt dan wel dat die zaden niet geforceerd gedroogd worden en het liefst nog enige tijd aan de plant blijven (Hegnauer & Flück, 1949).

2.8 Rassenkeuze

In een experiment op praktijkpercelen in de provincie Groningen, De Betuwe en West-Brabant in 1968, 1969 en 1970 werden opbrengsten en oliegehaltes van loszadige karwij (geoogst door middel van zwadmaaien-dorsen) en vastzadige karwij (diverse rassen, geoogst door middel van maaidorsen) vergeleken (Anonymus, 1969; Bernelot-Moens *et al.*, 1973; Tabel 7). De vastzadige karwij had een hogere zaadopbrengst [een door HB uitgevoerde paarsgewijze toets (Lindgren, 1975) van deze opbrengsten laat zien dat de betrouwbaarheid van het verschil 95% is], maar een lager gehalte etherische olie (betrouwbaarheid >99%).

Het is belangrijk op te merken dat behalve een raseffect hier ook een oogstmethode effect doorheen kan spelen (H. Toxopeus, pers. meded.). De vastzadige karwij werd namelijk circa twee weken later geoogst dan de loszadige. Doordat de zaadvulling twee weken langer door kon gaan was het duizend-korrelgewicht van de vastzadige dan ook consequent hoger dan van de loszadige (Tabel 7). Zijlstra (1939) vond ook een toename van het duizend-korrelgewicht bij later oogsten en wellicht mede daardoor een lager etherische-oliegehalte (zie 2.7). Dit kan verklaren waarom de vastzadige een lager etherische-oliegehalte had dan de loszadige.

Tabel 7. Vergelijking van de zaadopbrengst, het duizendkorrelgewicht, het etherische-oliegehalte (op basis van luchtdroog zaad en als hoeveelheid olie per vruchtje) en de olieopbrengst bij los- en vastzadige karwij (naar Anonymus, 1969 en Bernelot-Moens et al., 1973). Uit deze gegevens van Anonymus en Bernelot-Moens et al. is de hoeveelheid olie per vruchtje berekend.

		opbrengst, kg/ha		duizendkorrel gewicht, g		etherische olie: gehalte, %		gehalte, µg olie/zaadje		opbrengst, kg olie/ha	
jaar	gebied	los	vast	los	vast	los	vast	los	vast	los	vast
1968	Oldambt	775	1190	3,02	3,67	3,7	3,9	112	143	28,7	46,4
	Oldambt	1400	1545	3,41	3,53	4,5	3,7	153	131	63,0	57,2
	Oldambt	1400	1300	2,90	3,32	4,9	3,3	142	110	68,6	42,9
	Nrd. Gron.	1295	1265	2,96	3,33	4,4	4,0	130	133	57,0	50,6
	Betuwe	1480	1510	2,48	2,62	4,1	3,1	102	81	60,7	46,8
	W. Brabant	1290	1400	2,96	2,99	3,7	3,5	110	105	47,7	49,0
	W. Brabant	1390	1530	2,53	2,74	4,5	3,5	106	96	62,6	53,6
1969	Oldambt	1795	1690			4,2	3,7			75,4	62,5
	Oldambt	1790	1960			4,2	4,0			75,2	78,4
	Nrd. Gron.	1440	1620			4,2	3,4			60,5	55,1
1970	Oldambt	1950	2560			3,8	3,3			74,1	84,5
	Oldambt	2050	2100			4,1	3,4			84,1	71,4
	gemiddeld	1505	1639	2,89	3,17	4,2	3,6	122	114	63,1	58,2

Bij berekening van de hoeveelheid olie per zaadje blijkt dat de vastzadige gemiddeld slechts circa 7% minder olie bevat. De olieopbrengst van de vastzadige (in kg/ha) was echter niet lager (Tabel 7).Het is onbekend of het wat lagere gehalte olie (per zaadje) van het loszadige type een raseigenschap is of dat er gedurende de twee weken die de vastzadige langer overeind staat, meer verdamping optrad. Zijlstra (1939) liet van één jaar gegevens zien over het effect van de zichtdatum bij vastzadige karwij (zie ook 2.7, Tabel 5). Berekening van het etherische-oliegehalte per zaadje laat zien dat in circa twee weken dat gehalte afnam van 101 tot 87 µg olie/zaadje. Het lagere gehalte van vastzadige karwij zou dus een raseigenschap kunnen zijn, maar aannemelijk is dat de late oogst (mede) een grote rol speelt doordat enerzijds verdere korrelvulling en dus "verdunning" van de etherische olie optreedt en anderzijds de verdamping van de etherische olie de synthese gaat overtreffen.

3. Conclusies

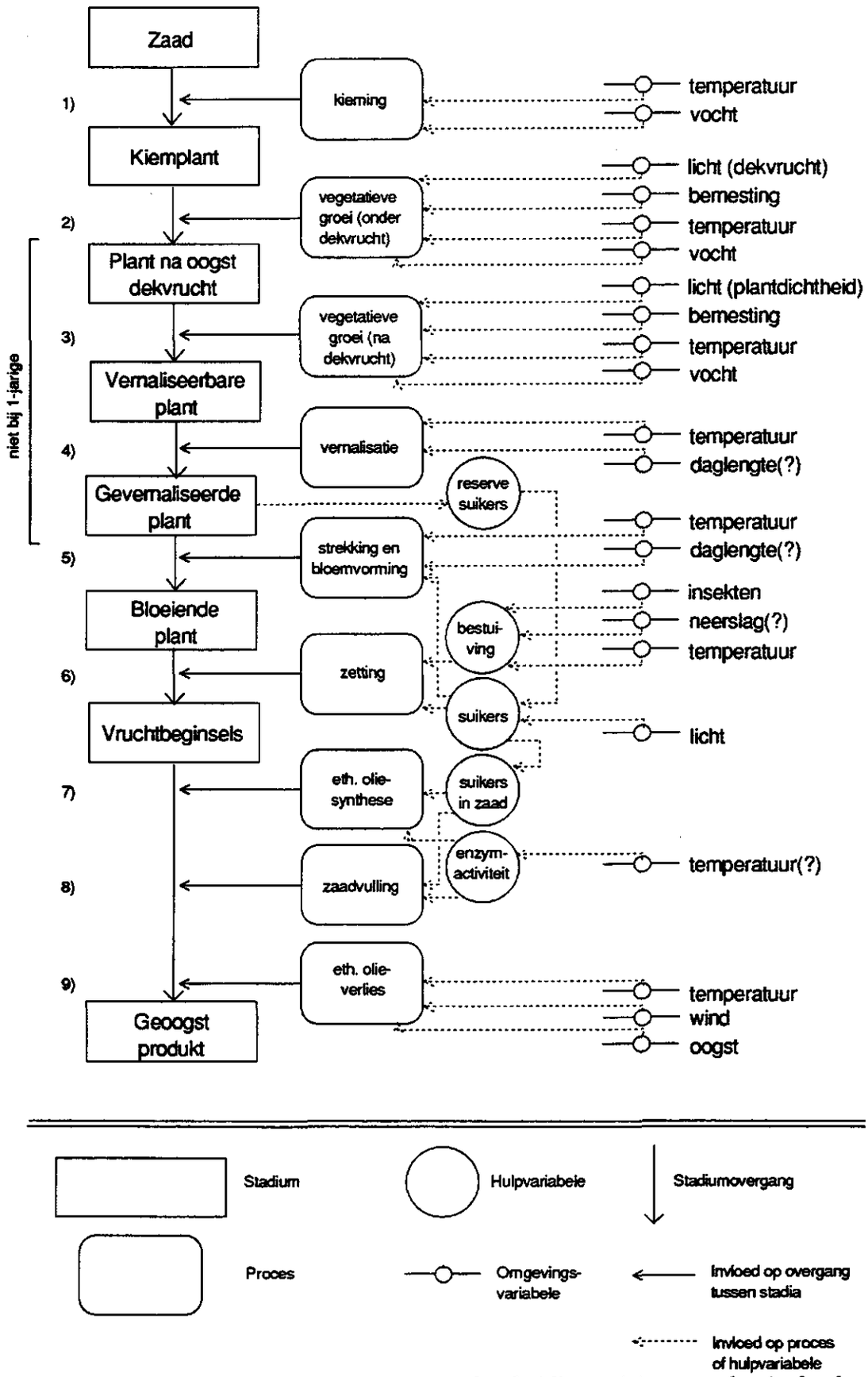
Zaad is voor planten een manier om te overleven en hun genenmateriaal over te leveren naar een volgende generatie. Om de overlevingskansen van dit nageslacht te vergroten zijn verschillende strategieën mogelijk. Kiemrust leidt bijvoorbeeld tot risicospreiding. Datzelfde geldt voor een grote produktie van kleine zaden. Een wat kleinere produktie van grotere zaden - met meer reserves - verhoogt de overlevingskans van individuele zaden. De etherische olie in het karwijzaad doet geen dienst als reservevoedsel, maar heeft mogelijk wel een functie bij het vergroten van de overlevingskansen doordat het het zaad wellicht tegen predatoren of schimmels beschermt of een rol speelt bij de kieming (van het zaad zelf of van concurenten) (zie 1.6). Analoog aan planten die onder nutrientarme omstandigheden een hoger gehalte etherische olie in hun blad hebben, is bij karwij bij een lage zaadproduktie een betere bescherming nodig, om de overlevingskans op hetzelfde niveau te houden. Dit zou ondersteund worden door het door Van Roon (1953) gevonden negatieve verband tussen zaadopbrengst en etherische-oliegehalte (Figuur 11) en door de hoge gehaltes van in het wild verzameld karwijzaad (Zijlstra, 1915). Dat dit hoge gehalte niet genetisch was bepaald bleek toen planten van in het wild verzameld zaad bij een teelt op een stuk landbouwgrond zaad produceerden met een etherische-oliegehalte dat niet of nauwelijks verschilde van cultuurkarwij. In de zaadopbrengsten bestonden wel grote verschillen. De gecultiveerde karwij had door de jarenlange selectie uiteraard een veel hogere produktie.

Mogelijk is met behulp van cultuurmaatregelen het oliegehalte wel wat te verhogen, bijvoorbeeld door bemesting en plantdichtheid, maar een probleem is dat de optimale bemesting voor het oliegehalte waarschijnlijk niet optimaal is voor de zaadproduktie en dat de voor het oliegehalte optimale bemesting wellicht van het weer afhangt (en dat is niet te voorspellen). Mogelijk dat door middel van de oogstmethode wel een behoorlijke winst zou zijn te behalen, maar dan moet er een goed alternatief komen voor het gebruik van maaibinder en hokken. Waarschijnlijk is de grootste winst dan ook met veredeling te bereiken. Deze veronderstelling wordt ondersteund door het feit dat er nog nauwelijks op het etherische-oliegehalte is veredeld en dat er wel genetische variatie aanwezig is (H. Toxopeus, pers. meded.). Aanwijzingen omtrent de planteigenschappen die van belang zijn voor zaad- en etherische-olieproduktie zouden die veredeling wellicht kunnen vergemakkelijken. Verder is de samenstelling van de etherische olie van belang. Het vergroten van het aandeel carvon in de etherische olie zou de waarde van het produkt ook kunnen vergroten. Inzicht in de verdeling van assimilaten over limoneen- en carvonsynthese zou dat wellicht mogelijk maken.

Figuur 16 geeft schematisch de ontwikkeling van karwij van zaad tot zaad weer met de processen die plaats moeten vinden en de factoren die die processen beïnvloeden. Toelichting bij de figuur volgens de aangegeven nummering:

2) Een factor die een sterk effect heeft op de opbrengst is de dekvrucht. In combinatie met het weer (licht, temperatuur en vocht) en de bemesting zal de dekvrucht grotendeels de groei van de kiemplant bepalen. In teeltonderzoek is bepaald wat goede en wat slechte dekvruchten zijn (paragraaf 2.6). De keus voor een dekvrucht lijkt echter meer door economische dan door teeltkundige motieven gestuurd te worden: een hoger opbrengende dekvrucht is in eerste instantie belangrijker dan een goed karwijgewas.
3) Na de oogst van de dekvrucht bepalen temperatuur, vocht, bemesting en plantdichtheid (licht) hoeveel van de plantjes, die de dekvrucht hebben overleefd voor de winter uit zullen groeien tot een vernaliseerbare plant.
4,5) Vernalisatie door lage temperatuur en strekking en bloei als de temperatuur weer omhoog gaat lijkt weinig invloed te hebben op de opbrengst, dat wil zeggen als de penwortel dik genoeg is voor de winter gebeurt dit automatisch. De uiteindelijke grootte van de plant hangt waarschijnlijk af van de hoeveelheid in de wortel aanwezige assimilaten (grootte van de wortel), de plantdichtheid en de actuele fotosynthese.
6) De zetting is vervolgens weer een heel gevoelige stap, die direct en/of indirect door het weer wordt beïnvloed. Bij veel neerslag, weinig straling en/of lage temperatuur zijn er minder insekten aktief en stuift het pollen minder goed, wat leidt tot een slechte bestuiving. Tevens vindt er minder fotosynthese plaats, wat vervolgens de kans op abortie vergroot.
7,8) Als er bevruchting is opgetreden kunnen de zaadvulling en de synthese van etherische olie beginnen. De zaadvulling is afhankelijk van de hoeveelheid beschikbare fotosyntheseprodukten (uit actuele fotosynthese of geredistribueerde opslagsuikers) en de activiteit waarmee deze worden ingebouwd (enzymen). De hoeveelheid etherische olie die wordt gesynthetiseerd zou ook af kunnen hangen van de hoeveelheid beschikbare fotosyntheseprodukten (uit actuele fotosynthese of geredistribueerde opslagsuikers), maar ook van de verdeling van die assimilaten over de verschillende syntheseroutes (reserves *versus* secundair metabolisme/verdediging) en wellicht van de activiteit van bij carvon- en limoneensynthese betrokken enzymen (die ook de sinksterkte van de syntheseroute van de etherische olie zou kunnen bepalen). De samenstelling van de etherische olie (carvon/limoneen) wordt in ieder geval door de activiteit van de betrokken enzymen bepaald.
9) Het uiteindelijke oliegehalte is mogelijk naast de synthesecapaciteit ook afhankelijk van het verlies door verdamping. Verdamping lijkt op te treden (Figuur 6 en paragraaf 2.7), maar het verlies zou misschien ook andere oorzaken kunnen hebben.

Voor de eenjarige karwij ziet het schema er eenvoudiger uit. In Figuur 16 is aangegeven welk deel van het schema voor eenjarige karwij niet meedoet.



Figuur 16. Schematische weergave van de huidige visie op de invloed van omgevingsfactoren op de plantontwikkeling en enkele voor de etherische-olieproduktie belangrijke processen.

Het CABO-DLO-onderzoek. Het eerste jaar lijkt bij tweejarige karwij belangrijk te zijn voor de opbrengst. De keus voor een dekvrucht (welke dan ook) wordt echter vooral door economische motieven bepaald. Teeltonderzoek kan aantonen hoeveel opbrengstderving dat bij karwij veroorzaakt en de prijzen van de produkten zullen dan de beslissing sturen. Het PAGV werkt op dit terrein.

Vanaf het moment dat de karwij gaat bloeien kan de opbrengst ook nog op vele manieren beïnvloed worden. Het is de bedoeling een aantal van de invloeden op de produktie van etherische olie te kwantificeren. De nadruk zal liggen op:

- source-sink relaties: het effect van actuele fotosynthese en remobilisatie van opslagsuikers op de zaadzetting en zaadgroei en het gehalte en de samenstelling van de etherische olie.
- weersinvloeden: het effect van bijvoorbeeld wind, neerslag en straling op de zaadzetting en zaadgroei en het gehalte en de samenstelling van de etherische olie.

Van eenjarige karwij kan een eenvoudig gewasgroeimodel gemaakt worden, waarin de gekwantificeerde relaties worden opgenomen. Met enige aanpassingen kan dit model waarschijnlijk ook voor het tweede jaar van de tweejarige karwij gebruikt worden.

Een belangrijke opbrengstbepalende factor als de oogstmethode zal in overleg met het PAGV worden onderzocht.

Literatuur

Ågren, J., 1989. Seed size and number in *Rubus chamaemorus*: between-habitat variation and effects of defoliation and supplemental pollination. Journal of Ecology 77, 1080-1092.

Allison, J.C.S. & D.J. Watson, 1966. The production and distribution of dry matter in maize after flowering. Annals of Botany 30, 365-381.

Anonymus, 1969. Praktijkvergelijking normale - vastzadige karwij. Oogst 1968. Verslag Proefstation voor de Akker- en Weidebouw, 1-4.

Anonymus, 1990*a*. Onderzoeksprogramma ter verbetering van karwij als akkerbouwgewas en ter introductie van nieuwe afzetmogelijkheden, 24 pp.

Anonymus, 1990*b*. Onderzoeksprogramma ter verbetering van karwij als akkerbouwgewas en ter introductie van nieuwe afzetmogelijkheden. Verslag 1990.

Asplund, R.O., 1968. Monoterpenes: Relationship between structure and inhibition of germination. Phytochemistry 7, 1995-1997.

Baas, W.J., 1989. Secondary plant compounds, their ecological significance and consequences for the carbon budget. In: H. Lambers, M.L. Cambridge, H. Konings & T.L. Pons (Eds), Causes and consequences of variation in growth rate and productivity of higher plants, SPB Academic Publishing bv, The Hague, The Netherlands, 313-340.

Bach, T.J. & H.K. Lichtenthaler, 1987. Plant growth regulation. In: G. Fuller & W.D. Nes (Eds), Ecology and metabolism of plant lipids, Developed from the 189th Meeting of the American Chemical Society 1985, American Chemical Society, Washington DC, 109-139.

Bell, C.R., 1971. Breeding systems and floral biology of the *Umbelliferae* or Evidence for specialization in unspecialized flowers. In: V.H. Heywood (Ed.), The biology and biochemistry of the *Umbelliferae*, Academic Press, London, 93-108.

Bell, E.A., 1980. The possible significance of secondary compounds in plants. In: E.A. Bell (Ed.), Secondary plant products. A. Pirson & M.H. Zimmermann (Eds), Encyclopedia of Plant Physiology, New Series Vol. 8, Springer Verlag, Berlin, 1-21.

Bergström, G., 1991. Chemical ecology of terpenoid and other fragrances of angiosperm flowers. In: J.B. Harborne & F.A. Thomas-Barberan (Eds), Ecological chemistry and biochemistry of plant terpenoids, Proceedings of the Phytochemical Society of Europe 31, Oxford Science Publications, 287-296.

Bernelot-Moens, H.L., 1968. Landbouwkundig onderzoek aan karwij in de jaren 1960-1968 (samenvattend verslag met conclusies). Verslag werkzaamheden, Mededeling No 8, Stichting voor Oliehoudende Zaden, Wageningen, 34-39.

Bernelot Moens, H.L., J. Kuizenga & G. Liefstingh, 1973. Teelt van karwij. Raport nr. 8, Proefstation voor de Akkerbouw, Lelystad, 36 pp.

Bernelot-Moens, H.L. & S. Vreeke, 1975. Plantaantallen vastzadige karwij. Teeltonderzoek aan oliehoudende gewassen, Projectverslag 1974, Proefstation voor de Akkerbouw.

Betts, Y.J., 1965. Carvone in the developing fruits of *Anethum graveolens* L. and *Carum carvi* L.. Journal of Pharmaceutical Pharmacology 17, 41S-43S.

Bierzychudek, P., 1981. Pollinator limitation of plant reproductive effort. The American Naturalist 117, 838-840.

Bocheńska, I. & J. Kozlowski, 1969. Untersuchungen und schwankungen der Inhaltsstoffe de Kümmelöls, Feuchtigkeit und Keimung Kümmel (*Carum carvi* L.) in Reife und Lagerung. Herba Polonica 15, 251-263.

Boshart, K., 1926. Der Öl- und Carvongehalt der Früchte. In: Der Anbau des Kümmels in den Niederlanden. Heil- und Gewürzpflanzen 9, 6-9.

Boshart, K., 1942. Über Anbau und Düngung aromatischer Pflanzen. Heil- und Gewürzpflanzen 21, 73-90.

Bouwmeester, H.J., 1991. Karwijzaad. De produktie en het gehalte aan etherische olie. In: N. Vertregt & W.J.M. Meijer (Eds), Gewasdiversificatie en agrificatie. Agrobiologische Thema's 4, in druk.

Breuer, R., 1940. Pharmakognostische Untersuchungen über ätherischen Öl führende Umbelliferenfrüchte, insbesondere den Kümmel. Proefschrift Universiteit München.

Bruns, K., 1964. Über die Biosynthese einiger Terpene. Proefschrift Universiteit Hamburg.

Bryant, J.P., F.S. Chapin, III, P.B. Reichardt & T.P. Clausen, 1987. Response of winter chemical defense in Alaska paper birch and green alder to manipulation of plant carbon/nutrient balance. Oecologia (Berlin) 72, 510-514.

Chapin, F.S., E-D Schulze & H.A. Mooney, 1990. The ecology and economics of storage in plants. Annual Review of Ecology and Systematics 21, 423-447.
Chapman, R.F., E.A. Bernays & S.J. Simpson, 1981. Attraction and repulsion of the aphid, *Cavariella aegopodii*, by plant odors. Journal of Chemical Ecology 7(5), 881-888.
Croteau, R., 1987. Biosynthesis and catabolism of monoterpenoids. Chemical Review 87, 929-954.
Dafert, O. & R. Scholz, 1927/28. Düngungsversuche mit Fenchel und Kümmel. Heil- und Gewürzpflanzen 10, 146-149.
D'Albore, G.C.R., 1986. Les insects pollinisateurs de quelques ombellifères d'intérêt agricole et condimentaire (*Angelica archangelica* L., *Carum carvi* L., *Petroselinum crispum* A.W. Hill., *Apium graveolens* L., *Pimpinella anisum* L., *Daucus carota* L., *Foeniculum vulgare* Miller v. Azoricum Thell.). Apidologie 17(2), 107-124.
Elakovich, S.D., 1987. Sesquiterpenes as phytoalexins and allelopathic agents. In: G. Fuller & W.D. Nes (Eds), Ecology and metabolism of plant lipids. Developed from the 189th Meeting of the American Chemical Society 1985, American Chemical Society, Washington DC, 93-108.
Farentinos, R.C., P.J. Capretta, R.E. Kepner & V.M. Littlefie, 1981. Selective herbivory in tassel-eared squirrels: Role of monoterpenes in Ponderosa pines chosen as feeding trees. Science 213, 1273-1275.
Floot, H.W.G., 1988. Bestrijding van verbruining in karwij. Proefveldverslag 1987 voor de klei-akkerbouw in Groningen en Friesland, 60-61.
Floot, H.W.G., 1990*b*. Stikstofbemesting in karwij. Proefveldverslag 1989 voor de klei-akkerbouw in Groningen en Friesland, 66-67.
Gaakeer, J., 1964. Landbouwkundig onderzoek van karwij. Verslag over de jaren 1959 t/m 1962. Verslag werkzaamheden, Mededeling No 7, Stichting voor Oliehoudende Zaden, Wageningen, 38-39.
Gershenzon, J. & R. Croteau, 1990. Regulation of monoterpene biosynthesis in higher plants. In: G.H.N. Towers & H.A. Stafford (Eds), Biochemistry of the mevalonic acid pathway to terpenoids, Recent Advances in Phytochemistry 24, Plenum Press, New York, 99-160.
Gershenzon, J., M. Maffei & R. Croteau, 1989. Biochemical and histochemical localization of monoterpene biosynthesis in the glandular trichomes of spearmint (*Mentha spicata*). Plant Physiology 89, 1351-1357.
Gildemeister, E. & Fr. Hoffmann, 1931. Kümmelöl. In, Die ätherischen Öle. III. Auflage von E. Gildemeister. Band III, 481-494.
Guérin, J.C. & H.P. Reveillère, 1985. Activité antifongique d'extraits vegetaux á usage therapeutique. II. Étude de 40 extraits sur 9 souches fongiques. Annales Pharmaceutiques Françaises 43, 77-81.
Harborne, J.B., 1982. Introduction to ecological biochemistry. Academic Press, London, 278 pp.
Hartzell, A., 1944. Further tests on plant products for insecticidal properties. Contributions from Boyce Thompson Institute 13, 243-252.
Hawthorn, L.R., G.E. Bohart, E.H. Toole, W.P. Nye & M.D. Levin, 1960. Carrot seed production as affected by insect pollination. Bulletin 422, Agricultural Experiment Station Utah State University, United States Department of Agriculture, 18 pp.
Hegnauer, R. & H. Flück, 1949. Versuche zur Gewinnung hochwertiger Arzneipflanzen. 2. Umwelt und erntebedingte Schwankungen im Karvongehalt beim Kümmel und ihre Berücksichtigung bei Selektionsversuchen auf hohen Wirkstoffgehalt. Pharmaceutica Acta Helvetica 24, 189-196.
Heindl, J.C. & W.A. Brun, 1983. Light and shade effects on abscission and ^{14}C-photoassimilate partitioning among reproductive structures in soybean. Plant Physiology 73, 434-439.
Heitholt, J.J., D.B. Egli, J.E. Leggett & C.T. MacKown, 1986. Role of assimilate and carbon-14 photosynthate partitioning in soybean reproductive abortion. Crop Science 26, 999-1004.
Hornok, L., 1983. Influence of nutrition on the yield and content of active compounds in some essential oil plants. Acta Horticulturae 132, 239-247.
Huhtinkangas, A., 1972. Transport of some metabolites in the phloem sap of *Carum carvi* (caraway) during biosynthesis of terpenes in the developing fruits. Acta Farmaceutica Fennica 81, 74-79.
Janssen, A.M., T.J.C. Luijendijk, J.J.C. Scheffer & A.B. Sven, 1988. Antibacterial and antifungal activities of caraway oil. 19th International Symposium on Essential Oils and other Natural Substances, Landenberghaus Greifensee, Suisse.
Johnson, M.A. & R. Croteau, 1987. Biochemistry of conifer resistance to bark beetles and their fungal symbionts. In: G. Fuller & W.D. Nes (Eds), Ecology and metabolism of plant lipids, Developed from the 189th Meeting of the American Chemical Society 1985, American Chemical Society, Washington DC, 76-92.
Judel, G.K. & K. Mengel, 1982. Effect of shading on nonstructural carbohydrates and their turnover in culms and leaves during the grain filling period of spring wheat. Crop Science 22, 958-962.
Koedam, A., 1982*a*. The influence of some distillation conditions on essential oil composition. In: N. Margaris, A. Koedam & D. Vokou (Eds), Aromatic plants: Basic and applied aspects, Martinus Nijhoff Publishers, The Hague, 229-236.

Koedam, A., 1982*b*. Antimicrobial activity of essential oils. In: K.-H. Kubeczka (Ed.), Ätherische Öle. Analytik, Physiologie, Zusammensetzung, Ergebnisse internationaler Arbeitstagungen in Würzburg und Groningen, Georg Thieme Verlag, Stuttgart, 232-243.

Kofler, L., 1936. Über die Zunahme des ätherischen Öls bei Kümmel und Fenchel während des Lagerns. Pharmazeutische Zeitung 81, 931.

Kordana, S., S. Lesniewska & L. Golcz, 1983. Nutritional requirements of *Carum carvi* L.. Herba Polonica 19, 27-38.

Lambers, H. & A.M. Rychter, 1989. The biochemical background of variation in respiration rate: Respiratory pathways and chemical composition. In: H. Lambers, M.L. Cambridge, H. Konings & T.L. Pons (Eds), Causes and consequences of variation in growth rate and productivity of higher plants, SPB Academic Publishing bv, The Hague, The Netherlands, 199-226.

Laszlo, H. & C. Gyongyi, 1982. Effect of stand density of caraway (*Carum carvi* L.). Herba Hungaria 21, 59-65.

Levin, D.A., 1976. The chemical defenses of plants to pathogens and herbivores. Annual Review of Ecology and Systematics 7, 121-159.

Lichtenstein, E.P., T.T. Liang, K.R. Schulz, H.K. Schnoes & G.T. Carter, 1974. Insecticidal and synergistic components isolated from dill plants. Journal of Agricultural Food Chemistry 22, 658-664.

Lindgren, B.W., 1975. Basic ideas of statistics. Macmillan Publishing Co., Inc., New York, 352 pp.

Lovett Doust, J., 1980. Floral sex ratios in adromonoecious *Umbelliferae*. New Phytologist 85, 265-273.

Malcorps, K.F., 1985. De teelt van karwij. In: Actualiteiten 33. De teelt van vlas, blauwmaanzaad, karwij en teunisbloem. Consulentschap voor de Akkerbouw en de Tuinbouw te Goes etc., 32-40.

McGregor, S.E., 1976. Insect pollination of cultivated crop plants. Agriculture Handbook No. 496, Agricultural Research Service, United States Department of Agriculture, Washington, 411 pp.

Mihaliak, C.A. & D.E. Lincoln, 1985. Growth pattern and carbon allocation to volatile leaf terpenes under nitrogen-limiting conditions in *Heterotheca subaxillaris* (*Asteraceae*). Oecologia (Berlin) 66, 423-426.

Monaco, P., L. Previtera & L. Mangoni, 1982. Terpenes in *Pistacia* plants: A possible defence role for monoterpenes against gall-forming aphids. Phytochemistry 21, 2408-2410.

Nordestgaard, A., 1986. Seed production of caraway (*Carum carvi* L.). Seed and nitrogen rates. Tidskrift for Planteavlsforsøg 90, 37-44.

Nyárádi, J. & M. Lakatos, 1988. Effect of PK-fertilization on the content and composition of volatile oil in dill seeds (*Anethum graveolens* L.). 19th International Symposium on Essential Oils and other Natural Substances, Landenberghaus Greifensee, Suisse.

Peat, W.E., 1983. Developmental physiology. In: P.D. Hebblethwaite (Ed.), The faba bean (*Vicia faba* L.), Butterworths, London, 103-132.

Peterson, C.M., M.W. Folsom, R.R. Dute & L.M. Dalrymple, 1986. Flower and pod abscission of soybean. Alabama Agricultural Experiment Station, Auburn University, Alabama, Research Report 1986, Soybeans, No. 4.

Piccaglia, R., M. Marotti & G.C. Galletti, 1989. Effects of mineral fertilizers on composition of *Salvia officinalis* L. oil. Journal of Essential Oil Research 2, 73-83.

Porter, N.G., M.L. Shaw, G.J. Shaw & P.J. Ellingham, 1983. Content and composition of dill herb oil in the whole plant and the different plant parts during crop development. New Zealand Journal of Agricultural Research 26, 119-127.

Potlog, A.S., 1938. Der Einfluss von Kunstdünger auf den Ertrag und die Qualität des Kümmels. Heil- und Gewürzpflanzen 18, 19-21.

Prins, L.A.J., 1986. Karwij. In: Knelpunten bij de produktie, afzet en verwerking van oliehoudende zaden, Stichting Nederlands Graan Centrum, 12-16.

Roon, E. van, 1959. The application of divided nitrogen dressings to some seed crops. Report nr. 6, Proefstation voor de Akker- en Weidebouw, Wageningen, The Netherlands, 131 pp.

Ross, J.D. & C. Sombrero, 1991. Environmental control of essential oil production in Mediterranean plants. In: J.B. Harborne & F.A. Thomas-Barberan (Eds), Ecological chemistry and biochemistry of plant terpenoids, Proceedings of the Phytochemical Society of Europe 31, Oxford Science Publications, 83-94.

Schantz, M. von & B.S. Ek, 1971. Über die Bildung von Ätherischem Öl in Kümmel, *Carum carvi* L.. Scientia Farmaceutica 39, 81-101.

Schantz, M. von & A. Huhtikangas, 1971. Über die Bildung von limonen und carvon in Kümmel, *Carum carvi*. Phytochemistry 10, 1787-1793.

Sihag, R.C., 1986. Insect pollination increases seed production in cruciferous and umbelliferous crops. Journal of Apicultural Research 25, 121-126.

Su, H.C.F., 1985. Laboratory study on effects of *Anethum graveolens* seeds on four species of stored-product insects. Journal of Economic Entomology 78, 451-453.

Su, H.C.F., 1987. Laboratory study on the long-term repellency of dill seed extract to confused flour beetles. Journal of Entomological Science 22, 70-72.
Ten Rodengate Marissen, J.Z., 1920. In: J. Elema (Ed.), Bijzondere plantenteelt IV, Wolters, Groningen, 114-121.
Venhuizen, A., 1987. De teelt van karwij. Teelthandleiding Voorlichting 87/239.
Visser, J.H., 1986. Host odor perception in phytophagous insects. Annual Review of Entomology 31, 121-144.
Vreeke, S., 1989. Dekvruchtenonderzoek bij karwij. Proefveldverslag 1988 voor de klei-akkerbouw in Groningen en Friesland, 70-71.
Waring, R.H., A.J.S. McDonald, S. Larsson, T. Ericsson, A. Wiren & E. Arwidsson, 1985. Differences in chemical composition of plants grown at constant relative growth rates with stable mineral nutrition. Oecologia (Berlin) 66, 157-160.
Weglarz, Z., 1982. Effect of agricultural agents on the transition of *Carum carvi* L. from vegetative to generative phase. I. Effect of seedling rootstocks size on the value of caraway seedlings. Herba Polonica 28, 171-177.
Weglarz, Z., 1983*a*. Effect of agricultural agents on the transition of *Carum carvi* L. from vegetative to generative phase. II. Effect of fertilization and soil moisture on the development and cropping of *Carum carvi* L.. Herba Polonica 29, 21-26.
Weglarz, Z., 1983*b*. Effect of agricultural agents on the transition of *Carum carvi* L. from vegetative to generative phase. III. Effect of time of sowing, amount of seeds per ha and fertilization level on the development and cropping of *Carum carvi* L.. Herba Polonica 29, 103-111.
Whelan, R.J. & R.L. Goldingay, 1989. Factors effecting fruit-set in *Telopea speciosissima* (*Proteaceae*): the importance of pollen limitation. Journal of Ecology 77, 1123-1134.
Wichtmann, E-M, 1988. Die ätherischen Öle von Kümmel (*Carum carvi* L.), Gemüsefenchel (*Foeniculum vulgare* Miller subsp. *capillaceum* (Gilib.) Holmboe var. *azóricum* (Miller) Thellung), Pastinak (*Pastinaca sativa* L.) und Liebstöckl (*Levisticum officinale* Koch) im Keimpflanzenstadium und ihre Veränderung im Verlauf der Ontogenese in Korrelation zur Anatomie der Exkretgäng. Ph.D. thesis University of Hamburg, 187 pp.
Zijlstra, K., 1915. Over karwij en de aetheriese karwijolie. Mededeelingen van de Rijks Hoogere Land-, Tuin- en Boschbouwschool 8, 1-128.
Zijlstra, K., 1939. Het verband tussen zichttijd en opbrengst van karwij. Vereniging tot exploitatie van proefboerderijen in de klei- en zavelstreken van de provincie Groningen. Verslag 1935/'39, 137-141.
Zuelsdorff, N.T. & W.E. Burkholder, 1978. Toxicity and repellency of *Umbelliferae* plant compounds to the granary weevil, *Sitophilus granarius*. Proceedings of the North Central Branch of the Entomological Society of America. Fifty-seventh annual conference of the North Central States Entomologists 33, 28.
Zwart, J.W. de, 1980. Verzamelde statistische gegevens over karwij.