

Deskstudy inhoudstoffen peen en zwarte vlekken ziekte

Welke inhoudsstoffen en welke mechanismen spelen een mogelijke rol bij resistentie van peen tegen de verschillende veroorzakers van zwarte vlekken ziekte.

Michiel van Hoof

Rapport nr. 380

Colofon

Deze deskstudy is uitgevoerd binnen het project 'Resistentie tegen zwarte vlekken ziektes in peen' voor het LNV DWK programma 388-II 'Resistentieveredeling en productie van uitgangsmateriaal voor biologische akkerbouw en vollegronds groenteteelt'.

Titel	Deskstudy inhoudstoffen peen en zwarte vlekken ziekte. - Welke inhoudsstoffen en welke mechanismen spelen een mogelijke rol bij resistentie van peen tegen de verschillende veroorzakers van zwarte vlekken ziekte.
Auteur(s)	Ir. M.P. van Hoof
A&F nummer	380
ISBN-nummer	-
Publicatiedatum	December 2004/Maart 2005
Vertrouwelijk	-
OPD-code	03/273
Goedgekeurd door	Dr. H.W. Peppelenbos

Agrotechnology & Food Innovations B.V.
P.O. Box 17
NL-6700 AA Wageningen
Tel: +31 (0)317 475 024
E-mail: info.agrotechnologyandfood@wur.nl
Internet: www.agrotechnologyandfood.wur.nl

© Agrotechnology & Food Innovations B.V.

Alle rechten voorbehouden. Niets uit deze uitgave mag worden verveelvoudigd, opgeslagen in een geautomatiseerd gegevensbestand of openbaar gemaakt in enige vorm of op enige wijze, hetzij elektronisch, hetzij mechanisch, door fotokopieën, opnamen of enige andere manier, zonder voorafgaande schriftelijke toestemming van de uitgever. De uitgever aanvaardt geen aansprakelijkheid voor eventuele fouten of onvolkomenheden.

All rights reserved. No part of this publication may be reproduced, stored in a retrieval system of any nature, or transmitted, in any form or by any means, electronic, mechanical, photocopying, recording or otherwise, without the prior permission of the publisher. The publisher does not accept any liability for inaccuracies in this report.



Het kwaliteitsmanagementsysteem van Agrotechnology & Food Innovations B.V. is gecertificeerd door SGS International Certification Services EESV op basis van ISO 9001:2000.

Inhoudsopgave

1	Onderzoeksmethoden	5
2	Zwarte vlekken ziekte	6
2.1	Zwarte vlekken ziekte	6
2.2	Veroorzakers	6
2.2.1	<i>Alternaria radicina</i>	6
2.2.2	<i>Chalara elegans</i> en <i>Chalaropsis thielavioides</i>	7
2.2.3	<i>Mycocentrospora acerina</i>	7
2.2.4	Kraterrot (<i>Rhizoctonia carotae</i>)	8
2.2.5	Acrothecium rot (<i>Acrothecium carotae</i> , synoniemen: <i>Rhexocercosporidium carotae</i> , <i>Pseudocercosporidium carotae</i>)	8
3	Resistentie en vatbaarheid	9
3.1	Antimicrobiële componenten	9
3.2	Algemene afweermechanismen	9
3.3	Resistentie-genen	10
4	Algemene inhoudstoffen peen	11
4.1	Samenstelling van de peen	11
4.2	Suikers	11
4.3	Caroteen	12
4.4	Vitamines	12
4.5	Fenolen en polyfenolen	12
5	Acetylenen	13
5.1	Algemeen	13
5.2	Aanwezigheid in de wortel	13
5.3	Cultivarverschillen	14
5.4	Schimmelremming	14
5.5	Andere plantenfamilies	15
5.6	Effecten bij mensen	15
6	Phytoalexin 6-methoxymellein	16
6.1	Algemeen	16
6.2	Inductie van 6-MM	16
6.3	Cultivars	16
6.4	Schimmelremming	17
7	Inhoudstoffen in de na-oogstfase	18
7.1	Bitterheid	18
7.2	Ethyleen	18
7.3	Behandeling met stoom	19
7.4	Mechanische stress	19

8 Discussie en conclusies	20
Literatuur	21
Bijlage 1	26

1 Onderzoeksmethoden

Voor het uitvoeren van deze deskstudy zijn diverse bronnen geraadpleegt. De belangrijkste gebruikte bron is de wetenschappelijke catalogus van de bibliotheek van Wageningen UR. Met name is gezocht, via WinSpirs, in de bestanden van Biological Abstracts en Current Contents. Daarnaast is gezocht in AGRALIN, ook toegankelijk via de bibliotheek van Wageningen UR. De laatste belangrijke gebruikte informatiebron is internet. Door middel van zoekmachines is naar diverse termen gezocht, zowel met Nederlandse, Engelse als wetenschappelijke zoekwoorden. Diverse nationale en internationale informatiebronnen zijn op deze wijze geraadpleegd.

Alle relevante literatuur en andere bronnen die gebruikt zijn in deze deskstudy zijn opgenomen in de literatuurlijst.

In de wetenschappelijke literatuur is opvallend weinig gevonden over *Chalara*, *Chalaropsis* en *Acrothecium* bij *Daucus carota*, zeker ten opzichte van de andere veroorzakers van zwarte vlekken bij peen.

2 Zwarte vlekken ziekte

2.1 Zwarte vlekken ziekte

In peen komen steeds meer bewaarproblemen voor. Een belangrijke veroorzaker van die problemen vormen de regelmatig voorkomende natte najaren en winters: doordat strenge vorst uitblijft, bevriezen ruststructuren van de schimmel niet. Bovendien leidt natte grond bij het rooien tot structuurbederf. Daar komt bij dat door schaalvergroting steeds zwaardere machines worden ingezet, die in korte tijd veel peen moeten kunnen rooien.

Eén van de bewaarproblemen is zwarte vlekken ziekte. Zwarte vlekken in peen worden veroorzaakt door diverse pathogene schimmels. Vooral de schimmels *Alternaria radicina* en in wat mindere mate *Mycocentrospora acerina* en *Chalara*-soorten worden hiervoor als veroorzakers gezien [22]. De pathogenen zijn al aanwezig, zichtbaar of latent, tijdens de oogst en zorgen tijdens de bewaring voor toenemende schadebeelden. Het probleem speelt vooral in de biologische teelt door het ontbreken van een goede zaadbehandeling, maar ook in de gangbare teelt is zwarte vlekken ziekte een probleem.

2.2 Veroorzakers

Zwarte vlekken ziekte kan worden veroorzaakt door diverse schimmels. Een overzicht van de pathogenen staat in tabel 1. Een korte beschrijving van de schimmels is verderop te vinden.

Tabel 1 Overzicht veroorzakers zwarte vlekken ziekte [2].

Wetenschappelijke naam	Engelse naam	Nederlandse naam
<i>Alternaria radicina</i>	Black rot	Alternaria
<i>Chalara elegans</i>	Chalaropsis rot	Chalaropsis
<i>Chalaropsis thielavioides</i>	Chalaropsis rot	Chalaropsis
<i>Mycocentrospora acerina</i>	Carrot rot	-
<i>Rhizoctonia carotae</i>	Crater rot	Krater rot
<i>Acrothecium carotae</i> , <i>Rhexocerosporidium carotae</i> , <i>Pseudocerosporidium carotae</i>	Acrothecium rot	Acrothecium rot

2.2.1 *Alternaria radicina*

Infectie van wortels met *Alternaria radicina* resulteert in zwarte vlekken, die op iedere plek op het worteloppervlak kunnen voorkomen. De vorm en grootte van de vlekken kan variëren van kleine streepjes tot grote ronde plekken. In het veld kan aantasting van de ondergrondse delen plaatsvinden door infectie via de bladeren. Daarnaast kunnen infecties vanuit de bodem plaatsvinden.

In de bewaring kan een infectie verder groeien en zich verspreiden. Groei vindt plaats tot -0,5° Celsius en verspreiding van een infectie kan plaatsvinden bij lage temperaturen indien de relatieve luchtvochtigheid hoog genoeg is (92% of hoger). Geïnfecteerde wortels vormen naast resten bladmateriaal belangrijke infectiebronnen in bewaring.

Maatregelen ter voorkoming

Verwijder geïnfecteerde wortels en plantmateriaal voor de bewaring. Maak bewaarplaatsen en inschuurapparatuur voor de opslag goed schoon, ook tussen verschillende partijen. [oa 2]

2.2.2 *Chalara elegans en Chalaropsis thielavioides*

Chalaropsis kan worden herkend door onregelmatige zwarte plekken aan het oppervlak van de wortel. Het kan in enkele dagen de hele wortel bezetten. Het probleem ontstaat nadat wortelen zijn gewassen, verpakt in plastic en enkele dagen ongekoeld liggen. De zwarte plekken zijn het resultaat van een overvloedige sporulatie. de sporulatie ontstaat nauwelijks op niet verpakte wortelen. Chalaropsis is een typisch naoogstprobleem. Tijdens teelt zijn er geen symptomen van Chalaropsis waargenomen.

De schimmel overleeft in de bodem en op plantresten in de vorm van dormante sporen. De ziekte komt wereldwijd voor en heeft een brede range van waardplanten. Van het infectieproces zelf is weinig bekend.

Maatregelen ter voorkoming

Voorkom beschadigingen van de wortelen tijdens en na de oogst. Verwijder zo veel mogelijk aanhangende grond voordat er gesorteerd wordt. Na de oogst dient zo spoedig mogelijk gekoeld worden en de wortelen dienen bij 5° Celsius of kouder bewaard te worden. [oa 2]

2.2.3 *Mycocentrospora acerina*

Mycocentrospora acerina komt vooral voor in gematigde klimaten. De infectie veroorzaakt vlekken op het gehele oppervlak van de wortel. Verzonken zwarte koppen zijn de meest belangrijke aanwijzing voor deze ziekte. In een vroeg stadium van infectie zijn de vlekken nat en bruin, later worden de vlekken zwart met bruine waterige randen. De symptomen lijken erg op die van *Alternaria*; een vaststelling kan alleen plaatsvinden door microscopisch onderzoek.

De optimale temperatuur voor deze schimmel is tussen 17 en 20° Celsius, maar mycelium groeit al vanaf 0° Celsius. In het algemeen worden infecties pas zichtbaar laat in de bewaring. De schimmel overleeft in de bodem in de vorm van dikwandige dormante sporen. Onder invloed van licht kunnen conidia gevormd worden die gemakkelijk verspreid worden door wind en water. Na infectie van blad kan de schimmel ook de wortel aantasten. Beschadigingen vormen een goede invalspoort voor deze schimmel.

Maatregelen ter voorkoming

Perk al te uitbundige loofgroei in door gelimiteerde stikstofgift. Zorg dat geen andere waardplanten (oa selderij en peterselie) in het rotatieschema voorkomen. Voorkom beschadigingen tijdens teelt, oogst en bewaring. Een korte wondheelperiode kan de schade door infectie aanzienlijk beperken. [oa 2]

2.2.4 *Kraterrot (Rhizoctonia carotae)*

Een aantasting van kraterrot is op de peen pas te zien nadat het product enige tijd is bewaard. Op de peen ontstaan kraters, met daarop wit schimmelpluis dat zich verspreidt naar de omliggende peen. Zelfs bij -1° Celsius kan uitbreiding van de schimmel plaatsvinden. Soms zijn in het schimmelpluis ook sclerotiën te zien. Nadat peen is gewassen, is het pluis amper nog terug te vinden. Wel blijven de zwarte vlekken zichtbaar.

Via de oogst komt grond met sclerotiën in de bewaring terecht. In dat geval is sprake van een primaire infectie. Grond en schimmel blijven na de bewaring in de lege kist achter in naden en kieren en zorgen bij een volgende bewaring voor een nieuwe aantasting, de secundaire infectie. De schimmel vormt in dat geval in de eerste twee maanden een fijn netwerk van nauwelijks zichtbare schimmeldraden en kan dan ogenschijnlijk ineens de hele partij aantasten.

Maatregelen ter voorkoming

Kraterrot voorkomen kan door de peen snel in te koelen en er voor te zorgen dat op de peen geen vrij water ontstaat. Dat laatste gebeurt vooral bij temperatuurschommelingen. Beschadigde peen wordt makkelijk aangetast en dus is het raadzaam netjes te rooien. Na de bewaring is het zinvol de kisten te reinigen. Worden ze niet goed schoon gemaakt, dan kan elk jaar opnieuw een aantasting ontstaan. Een ruime vruchtwisseling is zeker zinvol, omdat deze schimmel alleen op peen voorkomt. [oa 2]

2.2.5 *Acrothecium rot (Acrothecium carotae, synoniemen: Rhexocercosporidium carotae, Pseudocercosporidium carotae)*

Acrothecium is een langzaam groeiende schimmel die zowel wortels als loof kan infecteren. De infectie start met kleine zwarte vlekjes over het gehele oppervlak van de peen. Deze vlekjes veranderen geleidelijk in grotere donkerbruine tot zwarte lesies in verschillende vormen. De lesies kunnen aan elkaar groeien en uiteindelijk het gehele oppervlak van de peen bezetten. De aangetaste oppervlakten zijn stevig, ondiep en duidelijk zichtbaar. Onder bepaalde omstandigheden kan een olijfgroen mycelium zich ontwikkelen op het oppervlak. Een infectie kan ontstaan via de bodem en door de lucht. De schimmel ontwikkelt zich bij temperaturen vanaf -3°C tot 25°C , met een optimum rond de 18°C . Voor zover bekend is *Daucus carota* de enige waardplant van de schimmel.

Maatregelen ter voorkoming

Het is onduidelijk wat de beste maatregelen zijn om deze ziekte te voorkomen. Een natte herfst zou de ontwikkeling van de schimmel kunnen stimuleren. [oa 2, 52]

3 Resistentie en vatbaarheid

Planten produceren een grote variatie aan secundaire metabolieten, die gebruikt worden in interacties met de omgeving. Een deel van deze metabolieten is speciaal gericht op de afweerr van aanvallen van pathogenen. De bescherming tegen schimmelinfecties kan via verschillende mechanismen lopen. Deze mechanismen zijn onder andere:

- eiwitten, peptiden of antimicrobiële componenten die direct giftig zijn tegen de schimmel of de groei van de schimmel *in situ* afremmen
- componenten die direct de pathogene virulentie producten van de schimmels remmen of de algemene afweermechanismen van de plant versterken
- resistentie-genen of genproducten betrokken bij de hypersensitive response en bij de interactie met avirulentie factoren

3.1 Antimicrobiële componenten

Verschiede experimenten, onder andere met transgene planten, hebben laten zien dat manipulatie van niveaus van metabolieten, zoals salicylzuur, ethyleen en cytokinine kunnen leiden tot een versterkte tolerantie tegen pathogenen. Specifiek voor *Daucus carota* zijn een aantal voorbeelden bekend (tabel 2), waarbij door middel van genetische verandering van het organisme een verhoogde resistentie tegen schimmels is verkregen [30, 38]. Het betreft hier eiwitten met een remmende werking op de groei van schimmels.

Tabel 2 Verhoogde resistentie tegen schimmelziekten door transgene planten [30, 38].

genproduct	gen uit	effect op ontwikkeling ziekte
chitinase	tabak	reductie van <i>Botrytis cinerea</i> , <i>Rhizoctonia solani</i> , <i>Sclerotium rolfsii</i> . Geen effect op <i>Thielaviopsis basicola</i> en <i>Alternaria radicina</i> .
TLP	rijst	reductie van <i>Botrytis cinerea</i> en <i>Sclerotinia sclerotiorum</i> .
lysozym	mens	verhoogde resistentie tegen <i>Erysiphe heraclei</i> en <i>Alternaria dauci</i>
chitinase en beta-1,3-gluconase, osmotin	tabak	verhoogde resistentie tegen <i>Alternaria dauci</i> , <i>Alternaria radicina</i> , <i>Cercospora carotae</i> en <i>Erysiphe heraclei</i>
AP24	tabak	verhoogde resistentie tegen <i>Alternaria radicina</i> , <i>Cercospora carotae</i> en <i>Erysiphe heraclei</i>

3.2 Algemene afweermechanismen

Een belangrijke wijze voor planten om schimmels te weren is het bezitten van voor schimmels toxische verbindingen. Eventueel kunnen deze verbindingen als gevolg van stress (schimmel,

beschadiging, licht, etc) nog extra worden geïnduceerd. Op deze groep verbindingen concentreert deze deskstudy zich met name.

Door teeltmethoden of naoogst behandelingen kan er gestuurd worden op bepaalde inhoudstoffen en daarmee opverhoogde resistentie tegen pathogenen. Verderop in de deskstudy komt dit ter sprake, bijvoorbeeld hoofdstuk 7. Dit biedt aanknopingspunten voor veredeling op inhoudstoffen.

3.3 Resistentie-genen

Een algemene afweerreactie door planten op een infectie door een schimmel wordt vaak ingezet als gevolg van een specifieke trigger. Deze trigger komt van de schimmel die cellen penetreert of specifieke stoffen afscheidt die herkend wordt door de plant. Een eerste specifieke reactie van de plant tegen de schimmel veroorzaakt dan een meer algemene afweerreactie, waarbij specifieke stoffen bij betrokken zijn voor signaal transductie, zoals polyamines, calcium, jasmonaten, salicylaten, stikstofoxide en ethyleen [53].

4 Algemene inhoudstoffen peen

4.1 Samenstelling van de peen

De US Department of Agriculture heeft databases met samenstellingen van allerlei voedselproducten, waaronder verse agroproducten [58]. Het gaat hier alleen om de eetbare delen van de wortel. Een aantal opvallende inhoudstoffen staan in tabel 3, de complete tabel is als bijlage toegevoegd (bijlage 1). Deze tabellen zijn algemeen en verschillend in peentype en cultivar, alsmede andere omstandigheden zoals teelt, seizoen, groeilocatie, etc. zullen de samenstelling van wortels aanzienlijk beïnvloeden.

Tabel 3 Aantal algemene opvallende inhoudstoffen voor wortel [58].

Samenstelling wortel (per 100 gram)	
water	88.3 gram
suikers	sucrose 3.6 gram
	glucose 1.6 gram
	fructose 0.6 gram
zetmeel	1.4 gram
eiwit	0.9 gram
vet	0.2 gram
vitamine c	5.9 milligram
beta-caroteen	5800 microgram
alfa-caroteen	2800 microgram

4.2 Suikers

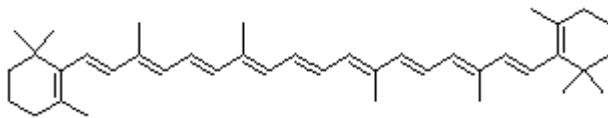
Het suikergehalte (sucrose, glucose en fructose) kan aanzienlijk variëren tussen verschillende cultivars. Door mechanische stress kan het gehalte sucrose en glucose dalen. Het fructosegehalte blijft gelijk [46]. Verhoogde ethyleengehaltes door toediening van ethyleen veroorzaken een verandering in het suikerpatroon in de wortels. Sucrose zal worden omgezet in glucose en fructose. Dit verandert de sensorische eigenschappen van de wortel [47]. Ook door mechanische stress of beschadigingen zal het ethyleengehalte stijgen met eenzelfde effect tot gevolg [46]. Het gehalte suikers is belangrijk voor de smaak van de wortel. Naast een zoete smaak kan het de smaak (off-flavor) van bittere inhoudstoffen maskeren.

Voor zover bekend zijn suikergehaltes niet betrokken bij een verhoogde of verminderde resistentie tegen schimmels.

4.3 Caroteen

Caroteen (pro-vitamine A) geeft de wortel de oranje kleur en is daarnaast een belangrijke inhoudstof. In wortel zit vooral β -caroteen. Bij mensen is voldoende caroteen belangrijk voor het voorkomen van staar en nachtblindheid. Daarnaast wordt caroteen gezien als een stof die preventief werkt tegen bepaalde typen kanker en cardiovasculaire aandoeningen. Caroteen is een sterke antioxidant [12, 56].

Omdat β -caroteen de precursor is van vitamine A, is het één van de belangrijkste carotenoïden voor mensen. Vandaar ook de naam pro-vitamine A.



Figuur 1 Structuur van β -caroteen

Het gehalte caroteen neemt snel af gedurende de bewaring van wortelen bij verschillende temperaturen tussen 7,5 en 30°C. Een halvering gedurende een week is mogelijk [33]. Dit kan een effect hebben op de gevoeligheid voor pathogenen.

4.4 Vitamines

Het gehalte vitamine C neemt snel af gedurende de bewaring van wortelen bij verschillende temperaturen tussen 7,5 en 30°C. Afnames van 50 tot 80% in een week zijn niet ongebruikelijk [33]. Het gehalte vitamine C is in het algemeen een indicator van de staat van het product. Een laag gehalte vitamine C kan producten meer gevoelig maken voor pathogenen en fysiologische afwijkingen.

4.5 Fenolen en polyfenolen

Fenolische zuren zoals chlorogeenzuur, 4-hydroxybenzoeenzuur, 4-coumaric acid en ferulic acid (ferulazuur) worden aangemerkt als betrokken bij de bescherming tegen ziekten. In wortel is de concentratie van deze fenolen in de schil aanzienlijk hoger dan in de kern. Dit zou een aanwijzing kunnen zijn dat fenolen betrokken zijn bij ziekteresistentie [26, 34].

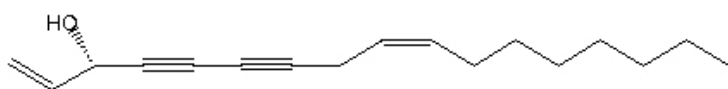
5 Acetylenen

5.1 Algemeen

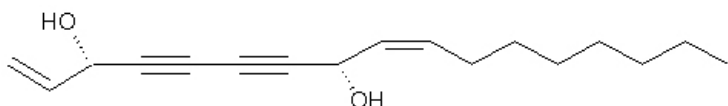
Een groep van bioactieve componenten voorkomend in wortel zijn de alifatische C₁₇ acetylenen van het type falcarinol. Deze acetylenen zijn toxisch voor schimmels, bacteriën, virussen en dierlijke cellen. Ook voor mensen zijn deze verbindingen niet geheel onschuldig. Ze kunnen allergische reacties en huidirritaties opwekken. Het voorkomen van dergelijke verbindingen in plantaardige weefsels kan inzicht geven in specifieke resistentie of verschillen in vatbaarheid voor bepaalde typen pathogenen. Ook bepaalde gezondheidsbevorderende eigenschappen door consumptie worden toegeschreven aan acetylenen.

5.2 Aanwezigheid in de wortel

De in de wortel van *Daucus carota* voorkomende acetylenen zijn: falcarinol, falcarindiol, falcarinol-3-monoacetaat en falcarinolone [5]. De toxiciteit van de van nature in wortel voorkomende acetylenen doen vermoeden dat deze een belangrijke beschermende rol spelen in de plant, speciaal tegen insecten en micro-organismen. De belangrijkste twee acetylenen betrokken bij de beschermende rol tegen schimmels zijn falcarinol (figuur 2) en falcarindiol (figuur 3).



Figuur 2 Structuur van falcarinol



Figuur 3 Structuur van falcarindiol

In verschillende delen van de wortel zijn verschillende concentraties falcarindiol aanwezig. Zo zit in het periderm ongeveer 8 x zoveel falcarindiol dan in het phloem [14]. Een andere studie heeft het over een ratio van 5:1 voor periderm ten opzichte van phloem voor het gemiddelde van diverse cultivars [34]. In het xyleem zit weer minder van de stof, ongeveer een factor 50 à 100 minder dan in het periderm [14]. Er is een duidelijke inverse correlatie met het voorkomen van falcarindiol in de verschillende weefsels en de mogelijkheid van *M. acerina* om ze te penetreren [14, 34].

Falcarinol is met name gelokaliseerd in het phloem [24]

Het is in verschillende studies aangetoond dat het falcarindiol gehalte afneemt van de huid van de wortel naar de kern. Gezien het antifungale karakter van falcarindiol is dit van fysiologische importantie; de huid is het eerste dat wordt aangevallen door schimmels van buiten.

De gevonden waarden voor falcarinol zijn lager dan die voor falcarindiol en falcarinol speelt waarschijnlijk een minder belangrijke rol bij de afweer van schimmels dan falcarinol. Differentiële resistentie tegen *M. acerina* in verschillende delen van de wortel is nauw gerelateerd aan de verdeling van falcarindiol.

De gehalten falcarindiol en falcarindiol-3-acetaat verminderen aanzienlijk met een toenemende wortelgrootte. Het gehalte falcarinol blijft nagenoeg gelijk, onafhankelijk van de grootte van de wortel [24]. Omdat falcarinol met name in het phloem zit heeft wortelgrootte weinig invloed op het gehalte. Dit in tegenstelling tot falcarindiol, dat met name in het periderm wordt aangetroffen en dus 'verdund' wordt door toenemende wortelgrootte [24].

Lange bewaring van wortelen bij 1°C en hoge RV (98%) reduceert het gehalte falcarinol met ongeveer 35% in 120 dagen [17].

5.3 Cultivarverschillen

Een studie naar de aroma componenten in verschillende wortelcultivars toont aan dat er grote verschillen bestaan tussen cultivars in het voorkomen van componenten [25]. Nu zijn acetylenen geen vluchtige aromacomponenten, maar beide zijn secundaire plantencel-metabolieten. Het is niet onredelijk te veronderstellen dat er ook aanzijnlijke verschillen bestaan in het voorkomen van acetylenen bij verschillende cultivars van *Daucus carota*.

Dat de lokale verschillen tussen de diverse cultivars behoorlijk kunnen zijn is aangetoond. Een verhouding van 2:1 tot 14:1 tussen periderm en phloem is waargenomen voor falcarindiol [34]. Een recente studie [24] heeft de verschillen tussen 6 cultivars van twee teeltlocaties in kaart gebracht. Het gehalte falcarinol varieert van 0.4 tot 1.6 mg/100 g versgewicht, het gehalte falcarindiol van 1.89 tot 5.4 mg/100 g versgewicht.

5.4 Schimmelremming

Falcarinol en falcarindiol lijken een defensieve rol te hebben in wortels tegen schimmels. Falcarinol remt de kieming van *Botrytis cinerea* sporen. De concentratie van de beide verbindingen is aanzienlijk verhoogd door infectie van de wortels met de *Botrytis* schimmel [19]. *Botrytis cinerea* kan wortels tijdens de bewaring aantasten, maar in het veld en verse wortels hebben geen problemen met een infectie door *Botrytis* [18]. Eén van de veroorzakers van zwarte vlekken ziekte, *Mycocentrospora acerina*, is erg gevoelig voor de toxiciteit van falcarindiol [13, 14]. Polyacetylenen van het type falcarinol-type lijken een soort rol te spelen als pre-infectie component in de soorten die deze verbindingen produceren. Mogelijk spelen ze een belangrijke rol in de bescherming van deze planten tegen schimmels [5].

5.5 Andere plantenfamilies

Een aantal plantenfamilies, zoals Solanaceae en Lauraceae produceren onder normale omstandigheden geen acetylenen. Maar de productie van acetylenen in deze planten kan wel geïnduceerd worden door een aanval van schimmels. Een voorbeeld hiervan is de tomaat (*Lycopersicon esculentum*), zowel vrucht als blad. Diverse acetylenen kunnen worden geïdentificeerd in tomaat na een infectie van de gezonde plant met de schimmel *Cladosporium fulvum* [5]. Zo zijn er meer voorbeelden te noemen, waarbij productie van acetylenen in plantaardige weefsels pas op gang komt nadat er een schimmelinfectie, of een elicitor, de productie heeft geïnduceerd. Dit geeft de rol van de acetylenen in de bescherming van planten tegen schimmelinfecties nogmaals weer.

In *Aegopodium podagraria* (een onkruid bekend als zevenblad) zijn farcarindiol en falcarinol betrokken bij de afweer tegen schimmels. Met name de werking van falcarindiol tegen schimmels in jonge kiemen, waar een concentratie falcarindiol wordt gevonden die genoeg is om belagers geen kans te geven, is duidelijk aangetoond [23]. Falcarinol en falcarindiol zijn ook geïdentificeerd als antischimmel componenten in veel andere Apiaceae plant soorten, waarbij ze een remmende functie hebben bij de germinatie van sporen van verschillende schimmels.

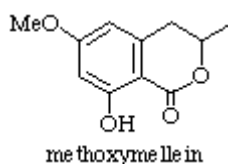
5.6 Effecten bij mensen

Falcarinol heeft een cytotoxisch effect tegen verschillende humane tumorcellen en wordt in de literatuur beschreven als een stof met een potentiële antitumor activiteit [17, 24]. Falcarinol heeft ook een aantal negatieve eigenschappen. Zo kan het huidirritaties veroorzaken en is het neurotoxisch in hoge concentraties bij muizen. Toch staat de anticarcinogene werking in de belangstelling en kan inname van deze stof in kleine hoeveelheden de gezondheidsbevorderende eigenschappen van wortel (deels) verklaren [17, 24].

6 Phytoalexin 6-methoxymellein

6.1 Algemeen

Phytoalexin 6-methoxymellein (6-MM) is een antimicrobiële stof die is aangetroffen in wortels van *Daucus carota*. De stof is betrokken bij de remming van de ontwikkeling van lesies veroorzaakt door bewaarpathogenen [32]. De structuurformule is weergegeven in figuur 4.



Figuur 4 Structuur van phytoalexin 6-methoxymellein

6.2 Aanwezigheid in de wortel

De hoogste 6-MM gehalten zijn gevonden in kleine wortels. Het gehalte daalt met een toenemende wortelgrootte [24]. 6-MM zit met name gelokaliseerd in het periderm, dus met een toenemende wortelgrootte zal het relatieve gewicht van het periderm ten opzichte van het totaalgewicht afnemen en dus ook het gehalte 6-MM [24].

6.3 Inductie van 6-MM

De hoeveelheid 6-MM in wortel kan worden geïnduceerd door bestraling van de wortel met UV licht (220 - 280 nm). Door deze bestraling neemt het gehalte 6-MM toe en daarmee ook de resistentie tegen bewaarpathogenen [32]. Een geïnduceerde hoeveelheid 6-MM kan een verhoogde resistentie opleveren tegen *Botrytis cinerea* [31]. UV-inductie heeft een lokaal effect, dus alleen delen van de wortel die direct door UV licht zijn bestraald zullen een verhoogd gehalte 6-MM hebben [31].

6.4 Cultivars

In een recente studie zijn de hoeveelheden 6-MM van 6 verschillende cultivars op twee teeltlocaties gemeten. De hoeveelheid 6-MM varieert van 26 tot 210 µg/100 g versgewicht op de ene lokatie, terwijl de andere teeltlocatie geen significante verschillen toonde (26 tot 29 µg/100 g versgewicht 6-MM) [24]. Kennelijk spelen teeltaspecten een grote rol bij de vorming van 6-MM in het veld. Een hoog gehalte 6-MM zou het gevolg kunnen zijn van stress tijdens de teelt en/of hoge infectiedruk door pathogene schimmels [24].

Er bestaan verschillen in cultivars betreffende de potentie tot vorming van 6-MM onder invloed van UV licht. De relatie tussen de accumulatie van 6-MM en de dosis UV licht is hetzelfde voor alle geteste cultivars. Ook de optimale UV dosis voor de 6-MM productie voor alle cultivars

gelijk. Er is geen relatie gevonden tussen de gevormde hoeveelheden 6-MM en de aanwezige hoeveelheden van polyacetyleen. Er zijn in deze studies geen inoculatie-experimenten uitgevoerd, zodat de relatie tussen de hoeveelheid en verhouding 6-MM en polyacetyleen en de resistentie tegen pathogenen in deze studie niet duidelijk is geworden [32].

6.5 Schimmelremming

Het is aannemelijk dat 6-MM een rol speelt bij de afweer van *Daucus carota* wortel bij schimmelinfecties. De hoeveelheid 6-MM is induceerbaar door stress en er is een verhoogde resistentie waargenomen tegen *Botrytis* van wortels met verhoogde gehalten 6-MM. Een remmende werking van 6-MM tegen de groei van één of meerdere veroorzakers van zwarte vlekken ziekte is niet gevonden in de literatuur.

7 Inhoudstoffen in de na-oogstfase

Veel studies naar inhoudstoffen richten zich met name op het naooogst gedeelte van de levenscyclus van de peen. Daarom is hier een apart hoofdstuk aan gewijd. De resultaten van deze studies geven meer inzicht in de relatie inhoudstof - resistentie en zijn daarom bruikbaar bij verder onderzoek naar resistentie voor zwarte vlekken ziekte bij peen.

7.1 Bitterheid

Wortels kunnen een bitter smaak of off-flavor hebben na een periode van koude bewaring. Recent onderzoek toont aan dat de bittere smaak wordt veroorzaakt door een aantal componenten in de wortel, die deels overeenkomen met de gevonden antifungale stoffen [6]. Hoewel 6-MM een stof is die een bittere smaak kan veroorzaken is door de lage concentraties in wortel de bijdrage van 6-MM aan de bitterheid van wortel te verwaarlozen. Dit geldt niet voor de stof faltarindiol. De gevonden concentraties zijn 9 maal hoger dan de bitterheid detectie grens en faltarindiol zal dus bijdragen aan de bitterheid van wortel [6]. Bij het verhogen van schimmelremmende componenten in de wortel door veredeling moet dus terdege rekening worden gehouden met de smaak van de wortel.

7.2 Bewaring

De gehalten faltarinol en faltarindiol zijn aanzienlijk hoger na koude bewaring (4 maanden bij 1°C) dan na bewaring bij diepvriestemperaturen (4 maanden bij -24°C). Dit is een indicatie dat de gehalten faltarinol en faltarindiol stijgen tijdens koude bewaring of dat de afbraak minder is tijdens koude bewaring dan bij vriestemperaturen [24].

In bewaring bij 1°C en hoge RV (98%) zonder aanwezige ethyleen blijft het gehalte 6-MM ongeveer gelijk [24].

7.3 Ethyleen

Studies naar de effecten van ethyleen op de bittere smaak van wortels laat zien dat een aantal componenten in wortel onder invloed van ethyleen worden geproduceerd, waaronder 6-MM en eugenin. Deze componenten worden niet gevonden in wortels bewaard bij gewone atmosferische gascondities [6]. Ook andere componenten zijn gevonden als gevolg van bewaring met ethyleen. Zo werd sucrose versneld omgezet in glucose en fructose en werden een aantal specifieke terpenen gevonden in de met ethyleen bewaarde wortelen [47]. Hoewel het duidelijk is dat een aantal bittere componenten in concentratie toenemen als gevolg van ethyleen kan dit niet de toename in bitterheid van de wortelen verklaren. De verklaring moet eerder gezocht worden in het feit dat door ethyleen de wortelen minder zoet worden door een lager sucrosegehalte. De zoete smaak maskeert de bittere off-flavors in de wortel [47]. Recentelijk is de invloed van temperatuur en plant dichtheid in relatie tot sensorische eigenschappen onderzocht. Een hoog gehalte van terpenen correleerde met hoge sensorische waarnemingen voor bitterheid [41].

Een verband van hogere gehalten terpenen, 6-MM en lagere sucrosegehalten met een verhoogde resistentie tegen pathogenen is niet gevonden in de literatuur. Toch is het wel aannemelijk dat er verbanden zijn. Ethyleen is een plantenhormoon dat heel goed betrokken kan zijn bij afweermechanismen. Ook verhoogde ethyleengehalten direct na beschadigen van de wortel duidt op een generieke afweerreactie.

7.4 Behandeling met stoom

Door een naooogst behandeling met stoom kan een aanzienlijke reductie worden bewerkstelligd in de uitval door aantasting met *Alternaria alternata*, *Alternaria radicina* en *Sclerotinia sclerotiorum*. Andere pathogenen zijn niet in deze studie meegenomen. Naast het directe effect van het doden van pathogenen en het wegblazen van sporen met stoom wordt een deel van het effect van de stoombehandeling toegeschreven aan de stimulatie van de productie van antifungale componenten in de behandelde wortels [1]. Dit is eerder aangetoond bij andere verse producten. Een stoombehandeling bij wortel heeft invloed op de hoeveelheid fenolen, coumarins, lignine en verschillende enzymatische activiteiten [20].

7.5 Mechanische stress

Wortels die aan mechanische stress (oogsten en schudden in transport simulator) zijn blootgesteld, hebben een hoger ethyleen productie en ademhaling, een hoger gehalte ethanol, 6-MM en lagere gehalten totaal terpenen, enkele individuele terpenen en suikers. Dit resulteerde in een hogere sensorische score voor ethanol smaak en geur, bitter, aarde, terpenen, nasmaak en ziekmakende zoete smaak en een lagere sensorische score voor zuur en zoet. De manier van oogsten, handmatig of mechanisch, was niet van invloed op de samenstelling van de wortels [46]. De gehalten 6-MM verschilden van 0,17 tot 4,12 mg kg⁻¹ voor de verschillende cultivars. Door toedienen van mechanische stress namen de gehalten 6-MM verder toe tot 8,08 mg kg⁻¹ [46]. Een relatie met resistentie tegen schimmels is niet gemaakt in deze studie.

8 Conclusies en aanbevelingen

Uit deze deskstudy blijkt dat er goede aanknopingspunten zijn om te kijken naar specifieke inhoudstoffen in peen die verband houden met resistentie tegen de diverse veroorzakers van zwarte vlekken ziekte. Met name de stoffen faltarinol, faltarindiol en phytoalexin 6-methoxymellein zijn al gekenmerkt als betrokken bij resistentie en verdienen verdere aandacht. Genotypische verschillen in faltarindiol concentraties kunnen worden geanalyseerd in veredelingsprogramma's gericht op het verbeteren van ziekteresistentie in wortel. Het lijkt aannemelijk dat een initiële concentratie van faltarindiol geassocieerd is met resistentie tegen *M. acerina*.

De variatie in hoeveelheid polyacetylenen en die voor de accumulatie van 6-MM is verschillend voor verschillende cultivars en onafhankelijk van elkaar. Dit suggereert dat er cultivars kunnen worden veredeld met hogere gehalten polyacetylenen en 6-MM om de resistentie tegen pathogenen te verhogen [32].

Een aanbeveling is om in toekomstig onderzoek naar resistentie de gehalten van de inhoudstoffen faltarinol, faltarindiol en phytoalexin 6-methoxymellein mee te nemen in de analyses en te koppelen aan (partiële) resistentie. Zo kan er een goed beeld ontstaan naar de rol van de genoemde inhoudstoffen en de resistentie tegen de veroorzakers van zwarte vlekken bij peen. Een onderzoek naar de betrokken inhoudstoffen van een aantal cultivars met verschillen in vatbaarheid voor zwarte vlekken ziekte kan een eerste begin zijn.

Daarnaast komt uit de deskstudy naar voren dat er in de naoogstfase nog te sturen is in het gehalte van een aantal inhoudstoffen die betrokken zijn bij resistentie. Hoewel het wellicht niet direct in dit programma past, zou het goed zijn om ook hier een nader onderzoek naar de mogelijkheden te doen.

Literatuur

Deze lijst bevat een groot aantal relevante literatuurreferenties, waaronder alle geciteerde referenties.

1. Afek, U., J. Orenstein, and E. Nuriel, Steam treatment to prevent carrot decay during storage. *Crop Protection*. Dec., 1999. 18(10): p. 639-642.
2. Anonymous, Major carot pests and diseases. Uitgave van Bejo Zaden B.V., PO box 50 1749 ZH Warmenhuizen - The Netherlands
3. Cheah, L.H., B.B.C. Page, and R. Shepherd, Chitosan coating for inhibition of sclerotinia rot of carrots. *New Zealand Journal of Crop and Horticultural Science*, 1997. 25(1): p. 89-92.
4. Chittaranjan, S. and Z.K. Punja, Factors influencing survival of phialospores of *Chalara elegans* in organic soil. *Plant Disease*, 1994. 78(4): p. 411-415.
5. Christensen, L.P., S.L. Hansen, S. Purup, K. Brandt (...) Naturally occurring acetylenes in common food plants: chemistry, occurrence and bioactivity. Text of oral presentation.
6. Czepa, A. and T. Hofmann, Structural and sensory characterization of compounds contributing to the bitter off-taste of carrots (*Daucus carota* L.) and carrot puree. *Journal of Agricultural and Food Chemistry*. [print] June, 2003. 51(13): p. 3865-3873.
7. Dugdale, L.J., et al., Disease response of carrot and carrot somaclones to *Alternaria dauci*. *Plant Pathology Oxford*. Jan., 2000. 49(1): p. 57-67.
8. Dwivedi Suresh, K. and N.K. Dubey, Potential use of essential oil of *Trachyspermum ammi* against seed-borne fungi of Guar (*Cyamopsis tetragonoloba* L. (Taub.)). *Mycopathologia*, 1993. 121(2): p. 101-104.
9. El Tarabily Khaled, A., et al., Microbiological differences between limed and unlimed soils and their relationship with cavity spot disease of carrots (*Daucus carota* L.) caused by *Pythium coloratum* in Western Australia. *Plant and Soil*, 1996. 183(2): p. 279-290.
10. El Tarabily Khaled, A., et al., The potential for the biological control of cavity-spot disease of carrots, caused by *Pythium coloratum*, by streptomycete and non-streptomycete actinomycetes. *New Phytologist*. Nov., 1997. 137(3): p. 495-507.
11. El Tarabily, K.A., et al., Amendment of soil with lime or gypsum and its effect on cavity spot disease of carrots (*Daucus carota* L.) caused by *Pythium coloratum*. *Australian Journal of Experimental Agriculture*, 1997. 37(2): p. 265-270.
12. Food Info - Wageningen University (www.food-info.net)
13. Garrod, B., B.G. Lewis (1982) Effect of falcarindiol on hyphal growth of *Mycocentrospora acerina*. *Trans. Br. Mycol. Soc.* 78:533-536
14. Garrod, B., B.G. Lewis, and D.T. Coxon, Cis Hepta Deca-1 9 Diene-4 6-Diyne-3 8-Diol an Anti Fungal Poly Acetylene from Carrot Root Tissue. *Physiological Plant Pathology*, 1978. 13(2): p. 241-246.
15. Garrod, B., E.J.A. Lea, and B.G. Lewis, The Mechanism of Action of the Anti Fungal Compound Falcarindiol. *New Phytologist*, 1979. 83: p. 2.

16. Hadacek, F. and H. Greger, Testing of antifungal natural products: Methodologies, comparability of results and assay choice. *Phytochemical Analysis*. May June, 2000. 11(3): p. 137-147.
17. Hansen Susanne, L., S. Purup, and P. Christensen Lars, Bioactivity of falcarinol and the influence of processing and storage on its content in carrots (*Daucus carota* L.). *Journal of the Science of Food and Agriculture*. [print] August, 2003. 83(10): p. 1010-1017.
18. Harding , V.K., J.B. Heale (1980) Isolation and identification of the antifungal compounds accumulation in the induced resistance response of carrot slices to *Botrytis cinerea*. *Physiol. Plant Pathol.* 17:277-289
19. Harding , V.K., J.B. Heale (1981) The accumulation of inhibitory compounds in the induced resistance response of carrot root slices to *Botrytis cinerea*. *Physiol. Plant Pathol.* 18:7-15
20. Howard, L.R., L.E. Griffin, Y. Lee (1994) Steam treatment of minimally processed carrot sticks to control surface discoloration. *J. Food Sci.* 59:356-358
21. Jensen, B., et al., Biopriming of infected carrot seed with an antagonist, *Clonostachys rosea*, selected for control of seedborne *Alternaria* spp. *Phytopathology*, 2004. 94(6): p. 551-560.
22. Kastelein, P., J. Elderson, J. Köhl (2003) Identificatie van preventieve maatregelen ter voorkoming van zwarte vlekken in de biologische teelt van peen. Nota 247, Plant Research International B.V., Wageningen UR.
23. Kemp, M.S. (1978) Falcarindiol: an antifungal polyacetylene from *Aegopodium podagraria*. *Phytochemistry* 17:1002
24. Kidmose, U., S.L. Hansen, L.P. Christensen, M. Edelenbos, E. Larsen, R. Nørbæk (2004) Effects of Genotype, Root Size, Storage, and Processing on Bioactive Compounds in Organically Grown Carrots (*Daucus carota* L.) *Journal of Food Science* 69(9):S388-S394
25. Kjeldsen, F., L.P. Christensen, M. Edelenbos (2001) Quantitative analysis of aroma compounds in carrot (*Daucus carota* L.) cultivars by capillary gas chromatography using large-volume injection technique. *J. Agric. Food Chem.* 49:4342-4348
26. Koch, U., T. Kühnl, W. Conradt, E. Wellmann (1990) Differential effects of light and fungal elicitor on chlorogenic acid and caffeoylshikimic acid metabolism. *Plant Science* 70:167-174
27. Koch, W., C. Wagner, and H.U. Seitz, Elicitor-induced cell death and phytoalexin synthesis in *Daucus carota* L. *Planta* . Nov, 1998. 206(4): p. 523-532.
28. Kurosaki, F. and A. Nishi, Stimulation of calcium influx and calcium cascade by cyclic AMP in cultured carrot cells. *Archives of Biochemistry and Biophysics*, 1993. 302(1): p. 144-151.
29. Le Cam, B., et al., Production of cell-wall polysaccharide degrading enzymes in carrot root tissues infected by *Mycocentrospora acerina*. *Plant Pathology Oxford*, 1997. 46(2): p. 276-281.
30. Melchers, L.S., M.H. Stuiver (2000) Novel genes for disease-resistance breeding. *Current Opinion in Plant Biology* 3:147-152
31. Mercier, J., D. Roussel, M.T. Charles, J. Arul (2000) Systemic and local responses associated with UV- and pathogen-induced resistance to *Botrytis cinerea* in stored carrot. *Phytopathology* 90:981-986

32. Mercier, J., et al., Polyacetylene content and UV-induced 6-methoxymellein accumulation in carrot cultivars. *Journal of the Science of Food and Agriculture*, 1993. 63(3): p. 313-317.
33. Negi Pradeep, S. and K. Roy Susanta, Effect of low-cost storage and packaging on quality and nutritive value of fresh and dehydrated carrots. *Journal of the Science of Food and Agriculture*. [print] December, 2000. 80(15): p. 2169-2175.
34. Olsson, K. and R. Svensson, The influence of polyacetylenes on the susceptibility of carrots to storage diseases. *Journal of Phytopathology Berlin*, 1996. 144(9-10): p. 441-447.
35. Pryor, B.M., et al., Survival and persistence of *Alternaria dauci* in carrot cropping systems. *Plant Disease*. [print] October, 2002. 86(10): p. 1115-1122.
36. Pryor, B.M., R.M. Davis, and R.L. Gilbertson, Detection of soilborne *Alternaria radicina* and its occurrence in California carrot fields. *Plant Disease*. Aug., 1998. 82(8): p. 891-895.
37. Punja Zamir, K. and M. Gaye Mary, Influence of postharvest handling practices and dip treatments on development of black root rot on fresh market carrots. *Plant Disease*, 1993. 77(10): p. 989-995.
38. Punja, Z.K. (2001) Genetic engineering of plants to enhance resistance to fungal pathogens - a review of progress and future prospects. *Can. J. Plant Pathol.* 23:216-235
39. Punja, Z.K., S. Chittaranjan, and M.M. Gaye, Development of black root rot caused by *Chalara elegans* on fresh market carrots. *Canadian Journal of Plant Pathology*, 1992. 14(4): p. 299-309.
40. Ricker, M.D. and Z.K. Punja, Influence of Fungicide and Chemical Salt Dip Treatments on Crater Rot Caused by *Rhizoctonia-Carotae* in Long-Term Storage. *Plant Disease*, 1991. 75(5): p. 470-474.
41. Rosenfeld, H.J., K. Aaby, P. Lea (2002) Influence of temperature and plant density on sensory quality and volatile terpenoids of carrot (*Daucus carota* L.) root. *J Sci Food Agric* 82:1384-1390
42. Schrandt, J.K., R.M. Davis, and J.J. Nunez, Host range and influence of nutrition, temperature, and pH on growth of *Pythium violae* from carrot. *Plant Disease*, 1994. 78(4): p. 335-338.
43. Schreiner, R.P. and T. Koide Roger, Antifungal compounds from the roots of mycotrophic and non-mycotrophic plant species. *New Phytologist*, 1993. 123(1): p. 99-105.
44. Seljasen, R., et al., Effects of washing and packing on sensory and chemical parameters in carrots (*Daucus carota* L.). *Journal of the Science of Food and Agriculture*, 2004. 84(9): p. 955-965.
45. Seljasen, R., et al., Rapid analysis of 6-methoxymellein in carrots by boiling water extraction, solid phase extraction and HPLC. *Food Chemistry*. [print], 2000. 70(3): p. 397-401.
46. Seljasen, R., et al., Sensory and chemical changes in five varieties of carrot (*Daucus carota* L.) in response to mechanical stress at harvest and post-harvest. *Journal of the Science of Food and Agriculture*. [print] March, 2001. 81(4): p. 436-447.

47. Seljasen, R., H. Hoftun, and B. Bengtsson Gunnar, Sensory quality of ethylene-exposed carrots (*Daucus carota* L, cv 'Yukon') related to the contents of 6-methoxymellein, terpenes and sugars. *Journal of the Science of Food and Agriculture*. [print], 2001. 81(1): p. 54-61.
48. Shibairo Solomon, I., K. Upadhyaya Mahesh, and M.A. Toivonen Peter, Replacement of postharvest moisture loss by recharging and its effect on subsequent moisture loss during short-term storage of carrots. *Journal of the American Society for Horticultural Science*. Jan., 1998. 123(1): p. 141-145.
49. Shibairo Solomon, I., K. Upadhyaya Mahesh, and M.A. Toivonen Peter, Potassium nutrition and postharvest moisture loss in carrots (*Daucus carota* L.). *Journal of Horticultural Science and Biotechnology*. Nov., 1998. 73(6): p. 862-866.
50. Shibairo, S.I., M.K. Upadhyaya, and P.M.A. Toivonen, Influence of preharvest water stress on postharvest moisture loss of carrots (*Daucus carota* L.). *Journal of Horticultural Science and Biotechnology*. May, 1998. 73(3): p. 347-352.
51. Shibairo, S.I., M.K. Upadhyaya, and P.M.A. Toivonen, Postharvest moisture loss characteristics of carrot (*Daucus carota* L.) cultivars during short-term storage. *Scientia Horticulturae Amsterdam*. Nov., 1997. 71(1-2): p. 1-12.
52. Shoemaker, R.A., S. Hambleton, M. Lacroix, M. Tesolin, J. Coulombe (2002) Fungi Canadenses No. 344: *Rhexocercosporidium carotae*. *Canadian Journal Of Plant Pathology Revue Canadienne De Phytopathologie* 24 (3): 359-362
53. Sudha, G., G.A. Ravishankar (2002) Involvement and interaction of various signaling compounds on the plant metabolic events during defence response, resistance to stress factors, formation of secondary metabolites and their molecular aspects. *Plant Cell, Tissue and Organ Culture* 71:181-212
54. Suojala, T. and T. Tupasela, Sensory quality of carrots: Effect of harvest and storage time. *Acta Agriculturae Scandinavica Section B Soil and Plant Science*. Sept., 1999. 49(3): p. 143-151.
55. Suojala, T., Variation in sugar content and composition of carrot storage roots at harvest and during storage. *Scientia Horticulturae Amsterdam*. [print], 2000. 85(1-2): p. 1-19.
56. The Carotenoids Page (<http://dcb-carot.unibe.ch/carotint.htm>)
57. Tojo, M., et al., Occurrence of *Pythium ultimum* var. *ultimum* in a greenhouse on Spitsbergen Island, Svalbard. *European Journal of Plant Pathology*. [print] September, 2001. 107(7): p. 761-765.
58. USDA Food and Nutrition Information Center. National Nutrient Database for Standard Reference, Release 17 (2004). <http://www.nal.usda.gov/fnic/etext/000020.html>
59. vanHengel, A.J., et al., Expression pattern of the carrot EP3 endochitinase genes in suspension cultures and in developing seeds. *Plant Physiology*. May, 1998. 117(1): p. 43-53.
60. Zamski, E. and I. Peretz, Cavity spot of carrots: II. Cell-wall-degrading enzymes secreted by *Pythium* and pathogen-related proteins produced by the root cells. *Annals of Applied Biology*, 1996. 128(2): p. 195-207.

61. Zhang, Y., H. Haunerland Norbert, and K. Punja Zamir, Chitinase profiles in mature carrot (*Daucus carota*) roots and purification and characterization of a novel isoform. *Physiologia Plantarum*, 1996. 96(1): p. 130-138.
62. Zhang, Y., H. Haunerland Norbert, and K. Punja Zamir, Chitinase profiles in mature carrot (*Daucus carota*) roots and purification and characterization of a novel isoform. *Physiologia Plantarum*, 1996. 96(1): p. 130-138.

Bijlage 1

Tabel samenvatting wortel (rauw), USDA National Nutrient Database for Standard Reference, Release 17 (2004) NDB No: 11124 Scientific Name: *Daucus carota* [58]

Nutrient	Units	Value per 100 grams of edible portion	Number of Data Points	Std. Error
Proximates				
Water	g	88.29	33	0.429
Energy	kcal	41	0	0
Energy	kJ	173	0	0
Protein	g	0.93	19	0.008
Total lipid (fat)	g	0.24	26	0.018
Ash	g	0.97	19	0.014
Carbohydrate, by difference	g	9.58	0	0
Fiber, total dietary	g	2.8	4	0
Sugars, total	g	4.54	4	0.325
Sucrose	g	3.59	11	0.28
Glucose (dextrose)	g	0.59	11	0.141
Fructose	g	0.55	11	0.097
Lactose	g	0.00	5	0
Maltose	g	0.00	5	0
Galactose	g	0.00	0	0
Starch	g	1.43	2	0
Minerals				
Calcium, Ca	mg	33	75	1.12
Iron, Fe	mg	0.30	75	0.014
Magnesium, Mg	mg	12	75	0.367
Phosphorus, P	mg	35	75	0.755
Potassium, K	mg	320	76	8.418
Sodium, Na	mg	69	81	3.358
Zinc, Zn	mg	0.24	76	0.011
Copper, Cu	mg	0.045	70	0.007
Manganese, Mn	mg	0.143	66	0.006
Selenium, Se	mcg	0.1	39	0.038
Vitamins				
Vitamin C, total ascorbic acid	mg	5.9	21	1.13
Thiamin	mg	0.066	21	0.011
Riboflavin	mg	0.058	19	0.013
Niacin	mg	0.983	19	0.215

Pantothenic acid	mg	0.273	9	0.145
Vitamin B-6	mg	0.138	19	0.03
Folate, total	mcg	19	19	5.175
Folic acid	mcg	0	0	0
Folate, food	mcg	19	19	5.175
Folate, DFE	mcg_DFE	19	0	0
Vitamin B-12	mcg	0.00	0	0
Vitamin A, IU	IU	12036	0	0
Vitamin A, RAE	mcg_RAE	602	0	0
Retinol	mcg	0	0	0
Vitamin E (alpha-tocopherol)	mg	0.66	11	0.269
Tocopherol, beta	mg	0.01	11	0.005
Tocopherol, gamma	mg	0.00	11	0
Tocopherol, delta	mg	0.00	11	0
Vitamin K (phylloquinone)	mcg	13.2	4	0
Lipids				
Fatty acids, total saturated	g	0.037	0	0
4:0	g	0.000	0	0
6:0	g	0.000	0	0
8:0	g	0.000	2	0
10:0	g	0.000	2	0
12:0	g	0.000	2	0
14:0	g	0.000	2	0
15:0	g	0.000	2	0
16:0	g	0.035	2	0
17:0	g	0.000	2	0
18:0	g	0.002	2	0
20:0	g	0.000	2	0
22:0	g	0.000	2	0
24:0	g	0.000	2	0
Fatty acids, total monounsaturated	g	0.014	0	0
14:1	g	0.000	2	0
15:1	g	0.000	2	0
16:1 undifferentiated	g	0.002	2	0
17:1	g	0.000	2	0
18:1 undifferentiated	g	0.012	2	0
20:1	g	0.000	2	0
22:1 undifferentiated	g	0.000	2	0
Fatty acids, total polyunsaturated	g	0.117	0	0
18:2 undifferentiated	g	0.115	2	0

18:3 undifferentiated	g	0.002	2	0
18:4	g	0.000	2	0
20:2 n-6 c,c	g	0.000	2	0
20:3 undifferentiated	g	0.000	2	0
20:4 undifferentiated	g	0.000	2	0
20:5 n-3	g	0.000	2	0
22:5 n-3	g	0.000	2	0
22:6 n-3	g	0.000	2	0
Cholesterol	mg	0	0	0
Amino acids				
Tryptophan	g	0.012	0	0
Threonine	g	0.042	0	0
Isoleucine	g	0.045	0	0
Leucine	g	0.048	0	0
Lysine	g	0.044	0	0
Methionine	g	0.008	0	0
Cystine	g	0.009	0	0
Phenylalanine	g	0.035	0	0
Tyrosine	g	0.022	0	0
Valine	g	0.049	0	0
Arginine	g	0.048	0	0
Histidine	g	0.018	0	0
Alanine	g	0.065	0	0
Aspartic acid	g	0.152	0	0
Glutamic acid	g	0.224	0	0
Glycine	g	0.033	0	0
Proline	g	0.032	0	0
Serine	g	0.039	0	0
Other				
Alcohol, ethyl	g	0.0	0	0
Caffeine	mg	0	0	0
Theobromine	mg	0	0	0
Carotene, beta	mcg	5774	191	2389.093
Carotene, alpha	mcg	2817	190	1189.167
Cryptoxanthin, beta	mcg	78	49	78.275
Lycopene	mcg	2	8	2
Lutein + zeaxanthin	mcg	207	4	0

USDA National Nutrient Database for Standard Reference, Release 17 (2004)