

PROEFSTATION VOOR DE AKKERBOUW EN DE GROENTETEELT IN DE VOLLEGROND

OOGVLEKKENZIEKTE IN WINTERTARWE: de invloed van de zaaibed-  
bereiding en de hoeveelheid besmette stoppels bovenin de  
grond op de mate van aantasting

*EYESPOT IN WINTER WHEAT: relation between amount of inoculum  
and incidence and practical consequences*

ir C.A.A.A. Maenhout

ir W.G.M. van den Brand

---

november 1977

rapport nr. 6

Edelhertweg 1, Lelystad

tel. 03200-22714

Olympiaweg 16, Alkmaar

tel. 072-111944



serie JS17 64713

## INHOUD

	blz.
1. Inleiding . . . . .	1
2. De relatie tussen de aangebrachte hoeveelheid inoculum en de aantasting . . . . .	2
2.1. Opzet en werkwijze . . . . .	2
2.2. Resultaten . . . . .	3
3. De relatie tussen de hoeveelheid natuurlijk inoculum en de aantasting . . . . .	7
3.1. Opzet en werkwijze . . . . .	7
3.2. Resultaten . . . . .	8
4. Het bestrijden van oogvlekkenziekte door een aangepaste grondbewerking . . . . .	13
4.1. Opzet en werkwijze . . . . .	13
4.2. Resultaten . . . . .	13
5. Discussie . . . . .	20
6. Conclusies . . . . .	21
7. Samenvatting . . . . .	22
8. Summary and conclusions . . . . .	23
9. Literatuur . . . . .	25

## 1. INLEIDING

De oogvlekkenziekte bij granen wordt veroorzaakt door de schimmel *Cercospora herpotrichoides* (Fron.). Deze schimmel vormt een ovale vlek met een bruine rand en een "pupil" op de onderste stengelleden of op de halmheffer van vatbare granen. In de loop van het seizoen kunnen de vlekken uitgroeien en de hele stengelomtrek aantasten, waardoor legering en noodrijpheid kunnen ontstaan. In de winter en in het voorjaar, bij lage temperaturen en een hoge luchtvochtigheid vormt de schimmel sporen op aangetaste stoppelresten van een vorig graangewas of van onkruidwaardplanten. Een jong wintertarwegewas kan daardoor geïnfecteerd worden. Afhankelijk van de infectiedruk en de weersomstandigheden kan dan een zware of minder zware aantasting ontstaan.

Na de oogst van een graangewas blijft de schimmel op de stoppels achter. Zolang deze stoppels niet verteerd zijn, blijft er gevaar voor besmetting. Uit onderzoek van Schrödter en Fehrmann (1971) komt naar voren dat de sporen vooral ontstaan op stoppelresten bovenin de bouwvoor (0-2 cm). Zorgvuldig onderploegen van de stoppels zou de hoeveelheid besmette stoppels (inoculum) kunnen verlagen, en daardoor de kans op een zware aantasting, als deze grondbewerking tenminste geen oudere stoppels naar het oppervlak brengt. Deze teeltmaatregel had bij continueelt van wintertarwe overigens weinig invloed op de aantastingshoogte (Hustrop 1970, Stetter 1971). De hoeveelheid inoculum werd blijkbaar niet of onvoldoende verlaagd. Dit gold ook voor andere cultuurmaatregelen zoals het afbranden van de stoppels (Slope 1969). Vastgrondsteelt bij continue wintertarweteelt, waarbij alle stoppels bovenop de grond blijven, had echter evenmin invloed op het aantastingsniveau in het volggewas wintertarwe (Yarham 1976).

Om deze verschijnselen te kunnen verklaren, moet het verband tussen de hoeveelheid inoculum en de mate van aantasting bekend zijn.

In dit rapport zijn de resultaten van vier proeven met verschillende hoeveelheden aangebrachte aangetaste stoppels gegeven. Ook zijn de resultaten vermeld van veldproeven waarbij bovenin de bouwvoor verschillende hoeveelheden aangetaste stoppels zijn gerealiseerd, door verschillende grondbewerkingen en door chemische bestrijding van oogvlekkenziekte (in continueelt van wintertarwe). Tevens zijn de resultaten gegeven van proeven waarin de invloed van een aan de rotatie aangepaste grondbewerking op de hoeveelheid inoculum en het aantastingsniveau werd nagegaan. Dit laatste kan van groot belang zijn voor de bestrijding van de oogvlekkenziekte door cultuurmaatregelen.

## 2. DE RELATIE TUSSEN DE AANGEBRACHTE HOEVEELHEID INOCULUM EN DE AANTASTING DOOR OOGVLEKKENZIEKTE

### 2.1. Opzet en werkwijze

In 1974/1975 en 1975/1976 zijn in wintertarwe op veldjes van 4 m<sup>2</sup> olopende series wintertarwestoppels aangebracht (in drievoud) die door oogvlekkenziekte waren aangetast. Dit is gebeurd op een perceel waar de voorgaande vijf jaar geen tarwe of gerst was verbouwd. De stoppels waren steeds afkomstig van wintertarwe van de afgelopen oogst en zwaar (meer dan de helft van de stengelomtrek) door oogvlekkenziekte aangetast. Om onderlinge besmetting te voorkomen, was de ruimte tussen de veldjes zeven meter en zijn de veldjes in verband met de heersende westenwinden in noord/zuid-richting aangelegd. In het kiemplantstadium (F1-2) zijn de besmette stoppels regelmatig verdeeld in de grond gedrukt.

#### *Proef I.*

Herfst 1974 is een reeks van 0-1-4-8-16-32 stoppels per m<sup>2</sup> aangebracht.

#### *Proef II.*

Herfst 1975 is een reeks van 1-2-4-8-16-32-64 stoppels per m<sup>2</sup> aangebracht. Gedurende het groeiseizoen is regelmatig de mate van oogvlekkenziekte-aantasting vastgesteld, aan 100-200 aselekt per veld verzamelde stengels.

Een tweede onderzoek is in deze jaren uitgevoerd in ziektekiemvrije tuingrond. Hierin is de wintertarwe op regelmatige wijze op twee cm diepte en twee cm afstand in de rij gezaaid, op een rijenafstand van 25 cm. De proeven zijn aangelegd in enkelvoud met veldjes van 1 m<sup>2</sup>. De veldjes zijn met een onderlinge tussenruimte van 10 m in één rij dwars op de heersende windrichting aangelegd. In het kiemplantstadium (F1-2) is een reeks zwaar aangetaste stoppels op regelmatige wijze op de veldjes aangebracht.

#### *Proef III.*

Herfst 1974 is een reeks van 0-4-8-16-32-64-128-256 zwaar aangetaste stoppels per m<sup>2</sup> aangebracht. Daarnaast zijn licht aangetaste (ziektebeeld op minder dan de helft van de stengelomtrek), doorgerotte en gezonde stoppels op enkele veldjes aangebracht. Vier maal tijdens het groeiseizoen is een kwart van de veldjes geoogst om de mate van aantasting door oogvlekkenziekte te bepalen.

#### *Proef IV.*

Herfst 1975 is een reeks van 0-4-8-12-16-24-32-48-64-96 zwaar aangetaste stoppels afkomstig van oogst 1975 aangebracht en een serie van 8-12-16-24-48-96 zwaar aangetaste stoppels van oogst 1974. Deze stoppels waren gedurende het seizoen 1974/1975 op proef I en III aanwezig.

Regelmatig is op alle veldjes de mate van aantasting door oogvlekkenziekte vastgesteld.

## 2.2. Resultaten

In de figuren 1 en 2 is het verband weergegeven tussen de aangebrachte hoeveelheden aangetaste stoppels per m<sup>2</sup> en de mate van oogvlekkenziekte in 1974/1975 in proef I en in 1975/1976 in proef II. Deze proeven waren beide aangelegd in een wintertarweperceel waar geen natuurlijk inoculum voorkwam.

Op een vroeg waarnemingstijdstip (april/mei) waren bij toenemende aantallen aangetaste stoppels in beide proeven steeds meer aangetaste stengels te zien.

Later in het groeiseizoen heeft, boven een bepaald besmettingsniveau, verhoging van het aantal stoppels niet meer geleid tot een zwaardere aantasting.

Het aantastingsniveau was in 1975/1976 duidelijk lager dan in 1974/1975. Ook op dit lagere aantastingsniveau kon een duidelijke relatie worden vastgesteld.

In figuur 3 is het verband in 1974/1975 in proef III op ziektekiemvrije tuingrond weergegeven. De gevonden relatie was soortgelijk aan die in de proeven I en II. De grotere spreiding is waarschijnlijk het gevolg van de enkelvoudige opzet van de proef en de bemonsteringswijze, waarbij steeds een kwart van het veldje werd geoogst om het aantastingspercentage vast te stellen.

In proef IV, in 1975/1976 uitgevoerd op ziektekiemvrije tuingrond, werd door nachtvorst in april de wintertarwe zodanig beschadigd, dat vele spruiten afvroren. De nieuw gevormde spruiten ontsnapten aan de aantasting door het droge weer na de nachtvorst. Daardoor bleef het aantastingsniveau zó laag dat de waarnemingen niet geschikt waren voor verdere verwerking.

Behalve stoppels afkomstig van oogst 1975 waren in deze proef ook stoppels aangebracht afkomstig van oogst 1974. Deze stoppels waren dus al een jaar aan vertering blootgesteld. Ondanks het algemeen lage aantastingsniveau leken deze stoppels heftiger sporen te vormen dan de stoppels afkomstig van oogst 1975. In alle vergelijkbare objecten leidden deze oude stoppels tot een hogere aantasting (figuur 4).

Na wiskundige verwerking van de resultaten uit de proeven I, II en III kan het verband worden beschreven met de functie:  $y = a e^{-b/x}$ .

Hierin is y percentage stengels met oogvlekken

x aantal aangetaste stoppels

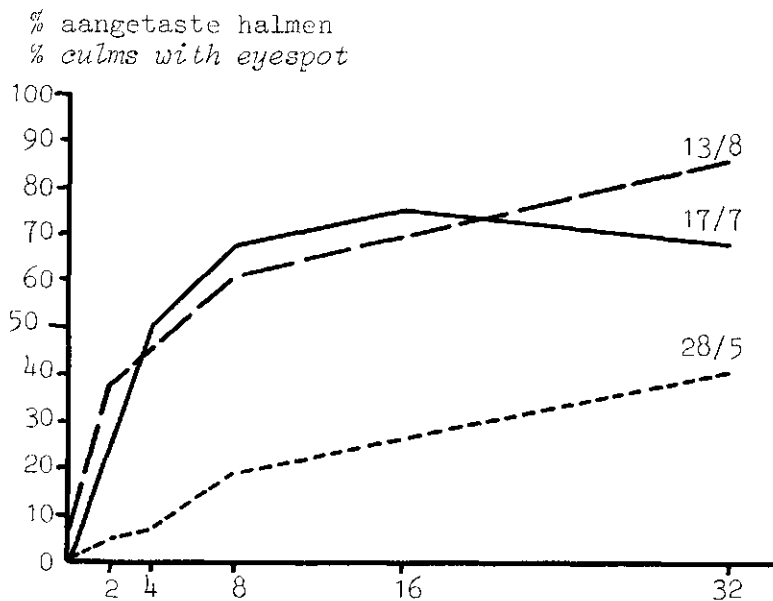
a maximale aantastingshoogte

a/b is rechtevenredig met de stijging van de aantasting bij lage besmettingsniveaus.

Voor  $y = \frac{1}{2}a$  geldt dat  $x = \frac{b}{\ln 2}$ .

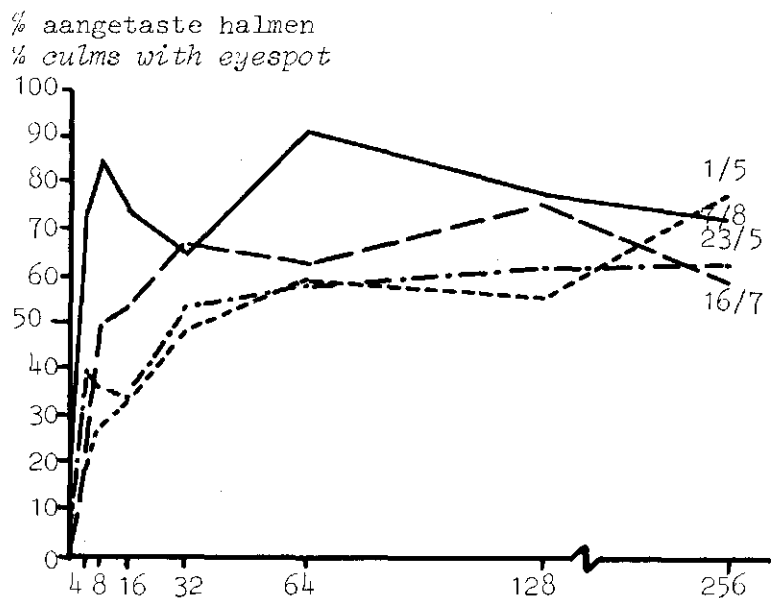
Hieruit volgt, dat hoe groter de factor b, hoe meer stoppels nodig zijn om de maximale aantasting te bereiken.

Bij de proeven waarin de infectiedruk was aangebracht, leverde de functie correlatiecoëfficiënten op variërend van 0,70 tot 0,98. De hoogste correla-



Figuur 1. Verband tussen het aantal aangetaste stoppels/m<sup>2</sup> en de resulterende oogvlekkenziekte-aantasting in een inoculumvrij perceel (proef I 1974/75).

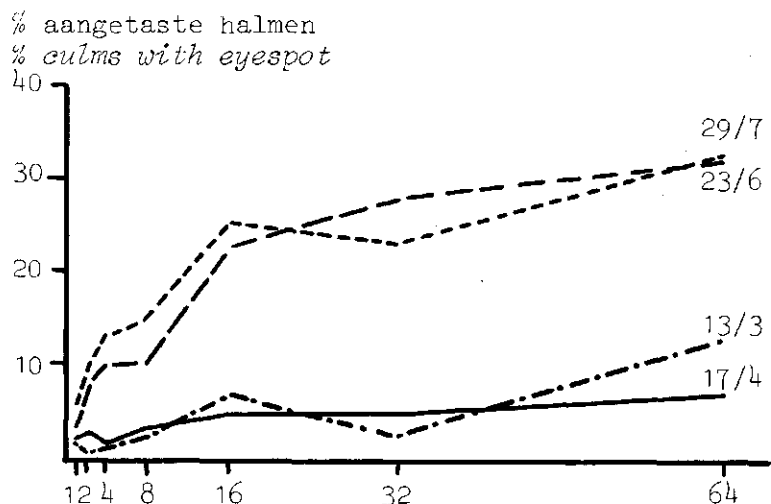
Figure 1. Relation between the number of pieces infected straw placed in the plots and incidence of eyespot in winter wheat 1974/75. Trial I.



aantal aangetaste stoppels/m<sup>2</sup>  
number of infected straw per m<sup>2</sup>

Figuur 2. Verband tussen het aantal aangetaste stoppels/m<sup>2</sup> en de resulterende oogvlekkenziekte-aantasting in wintertarwe op ziektekiemvrije tuingrond (proef II 1974/75).

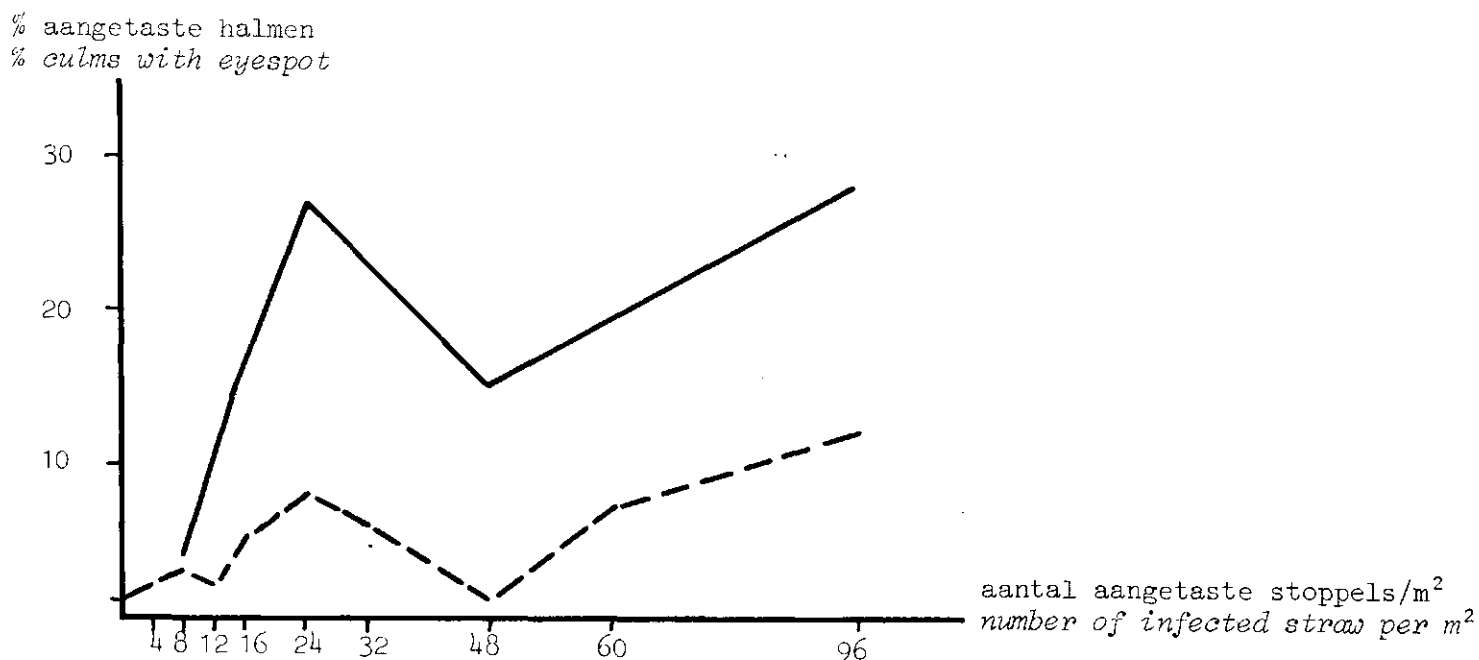
Figure 2. Relation between the number of pieces infected straw placed in the plots and incidence of eyespot in winter wheat 1974/75 Trial II.



aantal aangetaste stoppels/m<sup>2</sup>  
number of infected straw per m<sup>2</sup>

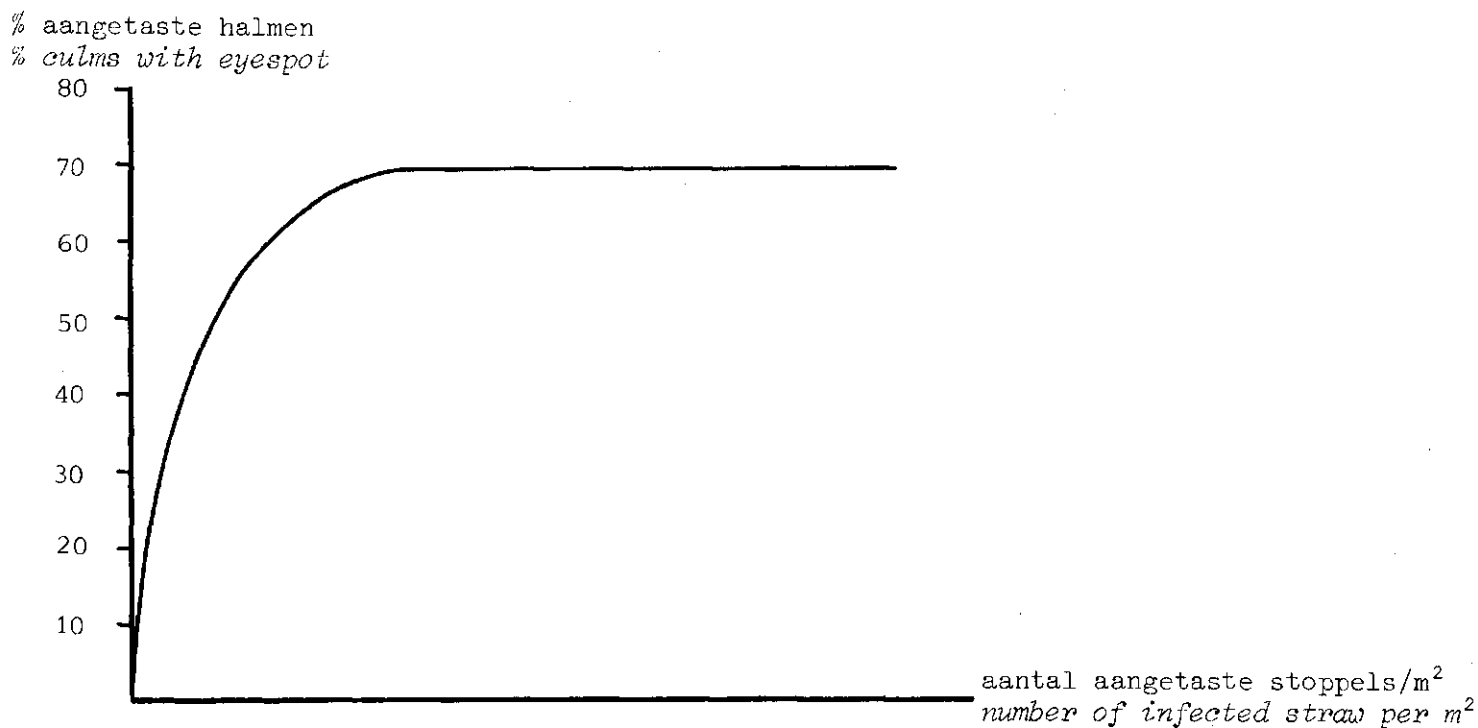
Figuur 3. Verband tussen het aantal aangetaste stoppels/m<sup>2</sup> en de resulterende oogvlekkenziekte-aantasting in een inoculumvrij wintertarweperceel (proef III 1975/76).

Figure 3. Relation between the number of pieces infected straw placed in the plots and incidence of eyespot in winter wheat 1975/76 Trial III.



Figuur 4. Verband tussen het aantal aangetaste stoppels/m<sup>2</sup> en de resultaten oogvlekken-ziekte-aantasting op 5/7/76 bij besmetting met stoppel '74 resp. stoppel '75 in wintertarwe op ziektekiemvrije tuingrond (proef IV).

Figure 4. Relation between the number of pieces infected straw placed in the plots and incidence of eyespot in winter wheat 1975/1976. Trial IV.



Figuur 5. Verband tussen het aantal aangetaste stoppels/m<sup>2</sup> en de resulterende oogvlekken-ziekte-aantasting in wintertarwe volgens de formule  $Y = 70e^{-2.5/x}$

Figure 5. Relation between the number of pieces of infected straw and incidence of eyespot in winter wheat according to the regression  $Y = a.e^{-b/x}$  with  $a = 70$  and  $b = 2.5$

tiecoëfficiënten traden op bij waarnemingen aan het eind van het groeiseizoen. Het empirisch gevonden model is goed bruikbaar als de aantasting bij iedere infectiedruk maximaal is.

De waarden van  $b$  schommelden aan het eind van het groeiseizoen rond 1,5. In figuur 5 is voor  $a = 70$  en  $b = 1,5$  de functie  $y = a \cdot e^{-b/x}$  weergegeven.

In enkele veldjes in proef III op ziektekiemvrije tuingrond in 1974/1975 is het inoculum aangebracht door gebruik te maken van licht aangetaste respectievelijk doorgerotte stoppels. Het effect hiervan op de hoogte van de aantasting en het aantastingsverloop kwam overeen met dat van zwaar aangetaste stoppels.



### 3. DE RELATIE TUSSEN DE HOEVEELHEID NATUURLIJK INOCULUM EN DE AANTASTING

#### 3.1. Opzet en werkwijze

Op een perceel waar sinds 1971/1972 steeds wintertarwe is verbouwd, is in de herfst van 1973 op vier manieren in vier herhalingen de grondbewerking/ zaaibedbereiding uitgevoerd. De varianten waren:

1. 20 cm cultivateren met vastetandcultivator;
2. 14 cm ploegen;
3. 20 cm ploegen;
4. 28 cm ploegen.

Herfst 1974 en herfst 1975 is het gehele perceel 20 cm diep geploegd. Bij elke zaaibedbereiding is de oogvlekkenziekte wel en niet chemisch bestreden. Waar in 1974 een bestrijding is uitgevoerd, is dat ook in 1975 gebeurd. In deze proef is in 1973/1974, 1974/1975 en 1975/1976 de relatie tussen de hoeveelheid besmette stoppels en de daardoor veroorzaakte aantasting onderzocht.

In 1972, 1973, 1974 en 1975 zijn de eindaantastingspercentages in de wintertarwe bepaald. Het percentage aantasting van de stoppels bovenin de grond is daardoor bekend. De totale hoeveelheid bovenin de grond aanwezige stoppels bepalen is niet goed mogelijk, omdat vele stoppels in stukken zijn gebroken wanneer ze een jaar in de grond aan vertering zijn blootgesteld en daarna weer worden bovengeploegd. Om een indruk te krijgen van de hoeveelheid bovenin de grond aanwezige stoppels, zijn na het zaaien de stoppeldelen met wortelresten geteld die in de bovenste twee cm van de grond zaten. Per veld zijn in de herfst van 1973, 1974 en 1975 op resp. 20, 20 en 30 plekken van  $\frac{1}{4}$  m<sup>2</sup> het aantal stoppeldelen met wortelresten geteld. Tevens is vastgesteld van welk oogstjaar deze stoppelresten afkomstig waren. Dit was mogelijk doordat de stoppels van de laatste oogst minder sterk verteerd waren dan overjarige stoppels. Door het gemiddeld aantal per m<sup>2</sup> gevonden stoppeldelen met wortelresten te vermenigvuldigen met het bijbehorend aantastingspercentage, is per veld een maat gevonden voor de aanwezige hoeveelheid inoculum.

In het gewas is regelmatig de mate van aantasting door oogvlekkenziekte vastgesteld. Daartoe zijn aselekt 100 planten of stengels (afhankelijk van het ontwikkelingsstadium) per veld verzameld en op aantasting beoordeeld.

Om invloed van chemische bestrijding te vermijden, zijn in '74 en '75 alleen de 16 niet bestreden veldjes voor de bepaling van de relatie tussen de hoeveelheid inoculum en de mate van aantasting gebruikt. Omdat in 1976 de oogvlekkenziekte niet chemisch is bestreden, konden alle 32 veldjes dat jaar voor de bepaling worden gebruikt.

### 3.2. Resultaten

#### 3.2.1. 1973/1974

In tabel 1 zijn de resultaten van 1973/1974 weergegeven.

Tabel 1. Aantal stoppelresten per m<sup>2</sup>, hoeveelheid inoculum per m<sup>2</sup> en resulterende aantasting door oogvlekkenziekte in 1973/1974.

object	aantal stoppelresten/m <sup>2</sup> van oogstjaar		eindaantasting % oogvlekkenziekte		hoeveelheid inoculum/m <sup>2</sup> herfst '73	oogvlekkenziekte-aantasting in % in 1974	
	1972	1973	1972	1973		22/6	3/8
20 cm cult. <i>cultivating</i>	0	43,6			28,3	31	77
14 cm ploegen <i>ploughing</i>	5,7	8,8	18	65	6,7	41	82
20 cm ploegen <i>ploughing</i>	14,4	0			2,6	67	89
28 cm ploegen <i>ploughing</i>	5,7	0			1,0	66	88
<i>treatment</i>	<i>stubble pieces per m<sup>2</sup> remained from</i>		<i>final eyespot incidence (%)</i>		<i>amount of inoculum/ m<sup>2</sup> autumn 1973</i>	<i>eyespot incidence (%) 1974</i>	
	1972	1973	1972	1973		22/6	3/8

Table 1. Superficial stubble, amount of inoculum per m<sup>2</sup> and resulting incidence of eyespot 1973/1974.

Tabel 1 geeft aan dat op de gecultivaterde objecten de meeste aangetaste stoppels aanwezig zijn, waarbij toch de laagste aantasting is opgetreden. Bij de andere objecten geeft een vermindering van de hoeveelheid inoculum een toename van de aantasting te zien.

Door de verschillende grondbewerkingen is een groot verschil in zaaidiepte ontstaan tussen de objecten. Dit kan althans gedeeltelijk de aantastingsverschillen hebben veroorzaakt. Daarnaast kan ook hier de vraag worden opgeworpen in hoeverre sporulatie op stoppels die een jaar aan vertering hebben blootgestaan, heviger is dan op "verse" stoppels (verg. figuur 4 pag. 5).

#### 3.2.2. 1974/1975

Na de uniforme zaaibedbereiding (20 cm ploegen) in de herfst van 1974 is opnieuw het aantal aangetaste stoppeldelen met wortelresten per m<sup>2</sup> geteld. In tabel 2 zijn de gemiddelde resultaten per object, met de bijbehorende mate van oogvlekkenziekte-aantasting op verschillende tijdstippen weergegeven.

Tabel 2. Aantal stoppelresten per m<sup>2</sup>, hoeveelheid inoculum per m<sup>2</sup> en resulterende aantasting door oogvlekkenziekte in 1974/1975.

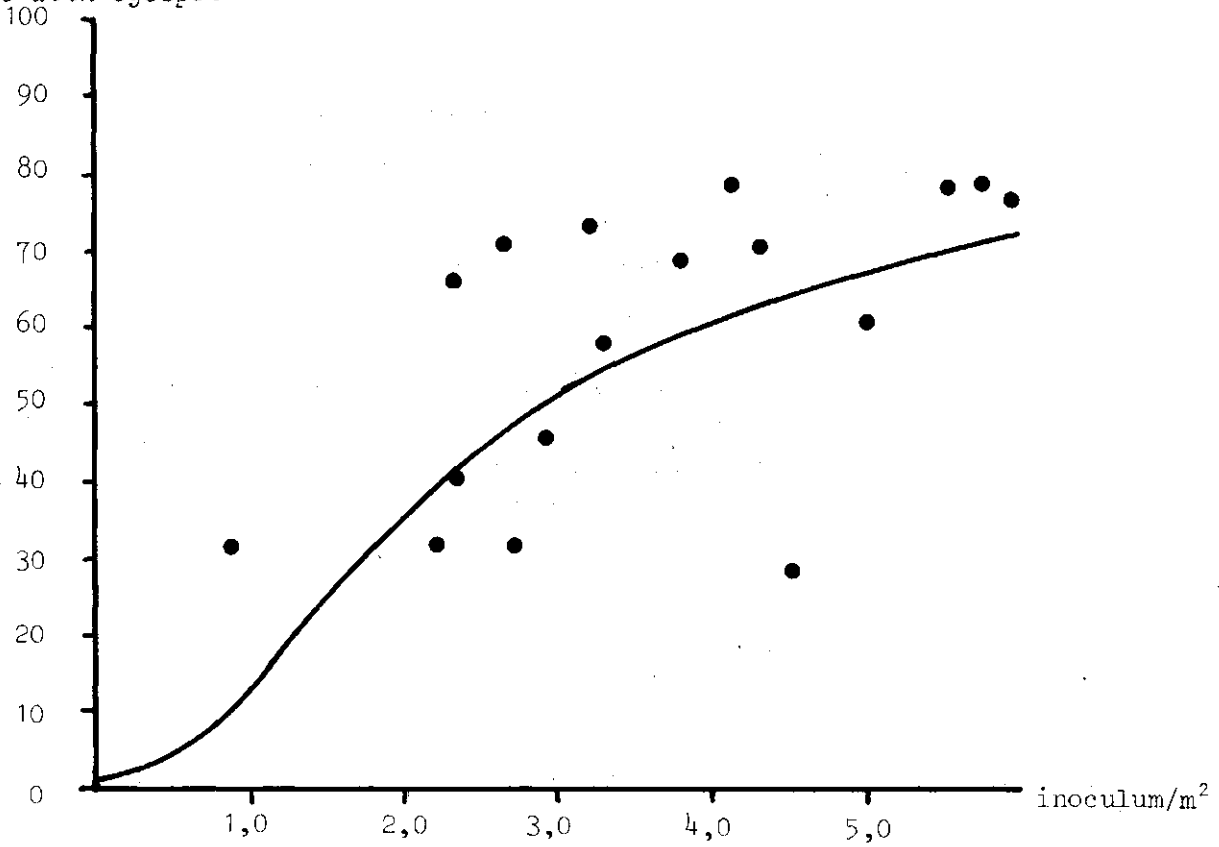
Table 2. Superficial stubble, amount of inoculum per m<sup>2</sup> and resulting incidence of eyespot 1974/1975.

object (herfst 1973)	aantal stoppel- resten/m <sup>2</sup> van oogstjaar		eindaantas- ting % oog- vlekkenziekte		hoeveel- heid ino- culum/m <sup>2</sup> herfst '74	oogvlekkenziekte- aantasting % in 1975		
	1973	1974	1973	1974		14/5	10/7	6/8
20 cm cultivateren <i>20 cm cultivating</i>	2,6	0,4	65	77	1,9	9	33	53
14 cm ploegen <i>14 cm ploughing</i>	3,9	0,8	65	82	3,1	19	49	65
28 cm ploegen <i>28 cm ploughing</i>	7,0	0,1	65	88	4,6	30	73	88
20 cm ploegen <i>20 cm ploughing</i>	7,0	0,4	65	89	4,8	26	72	88
<i>treatment</i> (autumn 1973)	<i>stubble pieces</i>		<i>final eyespot</i>		<i>amount of eyespot</i>	<i>incidence</i>		
	<i>per m<sup>2</sup> remained</i>		<i>incidence (%)</i>		<i>inoculum/</i>	<i>(%) 1975</i>		
	<i>from</i>				<i>m<sup>2</sup> autumn</i>			
	1973	1974	1973	1974	1974	14/5	10/7	6/8

Door de uniforme zaaibedbereiding zijn geen verschillen in zaaidiepte tussen de objecten ontstaan. De besmetting was vrijwel geheel afkomstig van stoppelresten van oogst 1973. De relatie tussen de hoeveelheid natuurlijk inoculum en de hoogte van oogvlekkenziekte-aantasting komt overeen met de resultaten van de proeven met verschillende hoeveelheden aangebrachte besmette stoppels (figuur 1, 2 en 3). Het verband tussen het aantal aangetaste stoppeldelen met wortelresten en de resulterende aantasting per veldje is weergegeven in figuur 6 en 7. Uit de puntenzwerm kon wederom een soortgelijk verband als in figuur 5 is aangegeven, worden afgeleid.

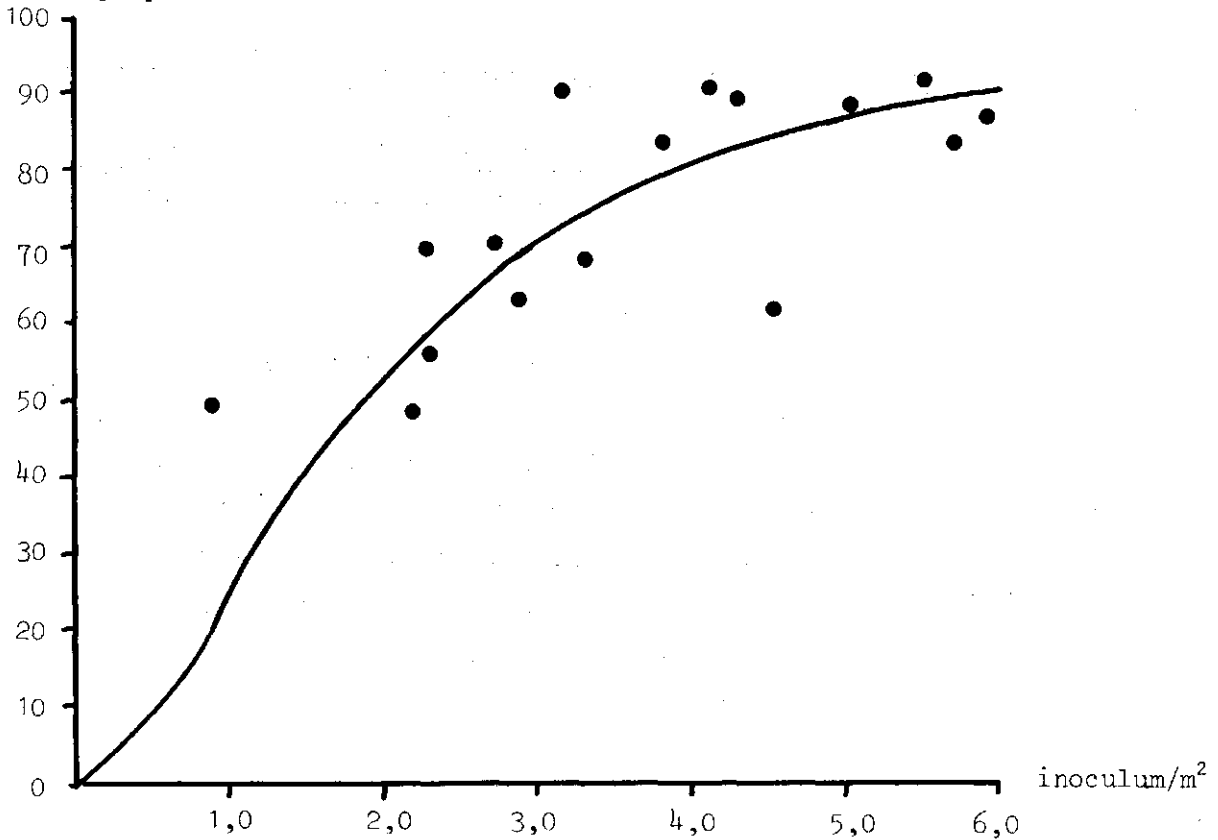
### 3.2.3. 1975/1976

In tabel 3 zijn de resultaten van de stoppeltellingen, het bijbehorend aantastingspercentage en de resulterende aantallen aangetaste stoppeldelen met wortelresten per object weergegeven. Omdat in 1976 geen chemische oogvlekkenziektebestrijding is uitgevoerd, zijn acht objecten verwerkt. In tabel 3 is dezelfde tendens waarneembaar als in tabel 2.



Figuur 6. Verband tussen het aantal aangetaste stoppelresten/m<sup>2</sup> en de oogvlekkenziekte.  
Figure 6. Relation between amount of inoculum per m<sup>2</sup> and incidence of eyespot. July 1975.

% aangetaste halmen  
% culms with eyespot



Figuur 7. Verband tussen het aantal aangetaste stoppelresten/m<sup>2</sup> en de oogvlekkenziekte-aantasting in augustus 1975.  
Figure 7. Relation between amount of inoculum/m<sup>2</sup> and incidence of eyespot. August 1975.

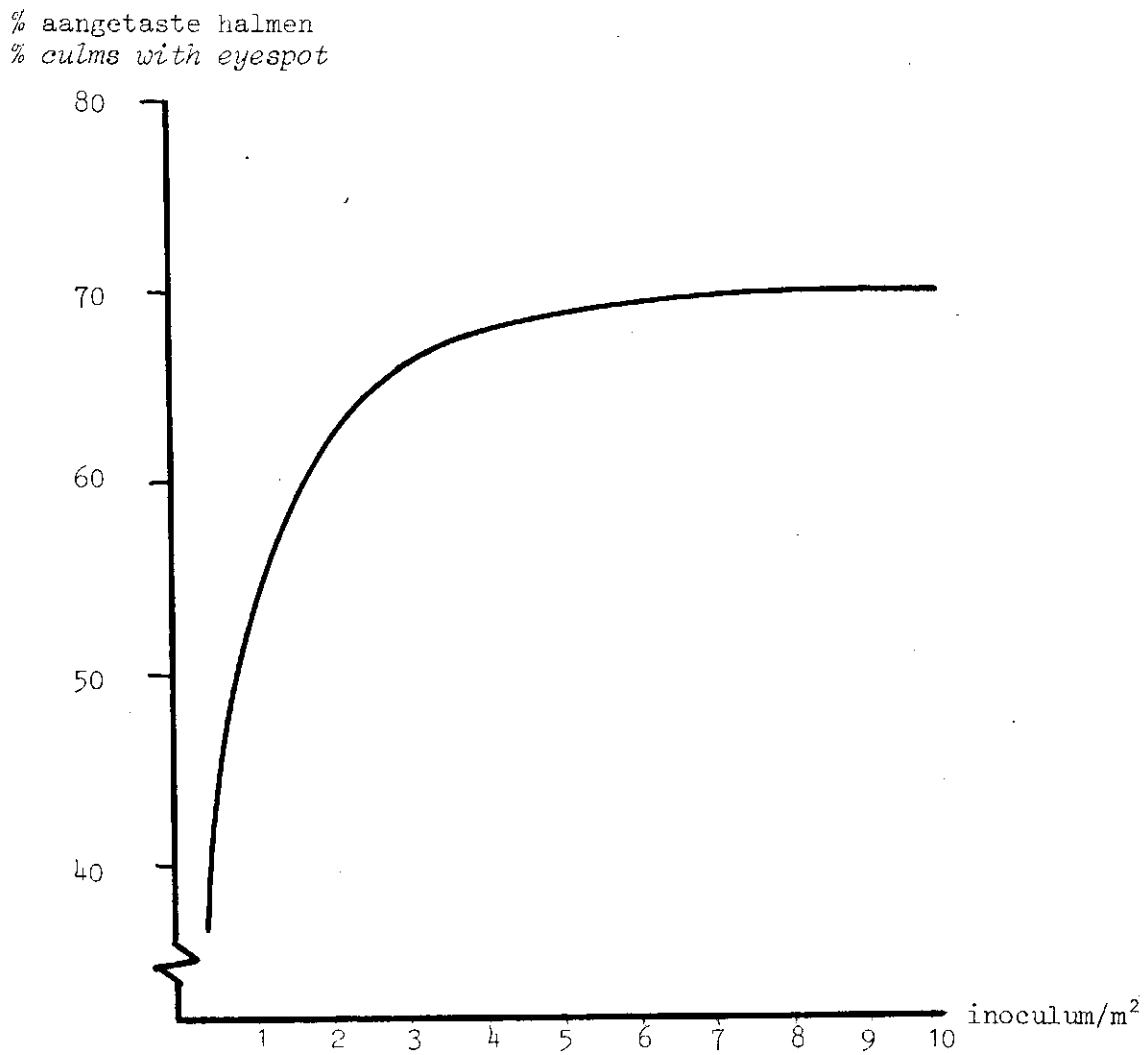
Tabel 3. Aantal stoppelresten per m<sup>2</sup> en resulterende aantasting door oogvlekkenziekte in 1975/1976, gerangschikt naar toenemende hoeveelheid inoculum per m<sup>2</sup>.

Table 3. Superficial stubble, amount of inoculum per m<sup>2</sup> and resulting incidence of eyespot 1975/1976.

object herfst 1973	oogvl.- ziekte- bestr. '74+'75	aant.stoppels per m <sup>2</sup> van oogstjaar		eindaant.% oogvlekken- ziekte		hoeveel- heid ino- culum/m <sup>2</sup> herfst '75	oogvlekken- ziekte-aant. % in 1976		
		1974	1975	1974	1975		20/5	7/7	28/7
20 cm cultivateren 20 cm cultivating	+	9,9	1,6	14	21,5	2,4	15	53	44
14 cm ploegen 14 cm ploughing	+	12,3	0,4	11,5	38	4,7	11	61	49
28 cm ploegen 28 cm ploughing	+	8,1	0,4	24	57,5	4,8	16	63	60
20 cm ploegen 20 cm ploughing	+	12,1	0,5	26	60	7,4	11	64	59
28 cm ploegen 28 cm ploughing	-	8,1	0,4	88	88	7,5	20	72	60
20 cm cultivateren 20 cm cultivating	-	9,9	1,6	53	77	8,5	18	69	62
14 cm ploegen 14 cm ploughing	-	12,3	0,4	65	82	10,3	17	66	58
20 cm ploegen 20 cm ploughing	-	12,1	0,5	88	89	11,2	20	68	60
treatment autumn 1973		eyespot stubble pie- control ces per m <sup>2</sup> '74+'75 remained from		final eye- spot inci- dence (%)		amount of eyespot inci- inoculum/ m <sup>2</sup> autumn 1976	dence (%)		
		1974	1975	1974	1975	1975	20/5	7/7	28/7

De per veld gevonden hoeveelheid stoppeldelen met wortelresten is in figuur 8 uiteengezet tegen de resulterende aantasting door oogvlekkenziekte op 7 juli. Uit de puntenzwerm kon een verband worden afgeleid zoals weergegeven in figuur 5.

Hoewel in de proeven in continueelt wintertarwe de gevonden relatie tussen de hoeveelheid inoculum en de daardoor veroorzaakte aantasting sterk varieert, is toch een redelijk verband gevonden. Bovendien is de gevonden relatie in overeenstemming met de resultaten van de proeven waarin het aantal aangetaste stoppels exact bekend was en de verdeling over het veld regelmatig (zie figuur 1 t/m 3).



Figuur 8. Verband tussen het aantal aangetaste stoppelresten per m<sup>2</sup> en de oogvlekkenziekte-aantasting, juli 1976.

Figure 8. Relation between amount of inoculum/m<sup>2</sup> and incidence of eyespot, July 1976.

4. HET BESTRIJDEN VAN OOGVLEKKENZIEKTE DOOR EEN AANGEPASTE GRONDBEWERKING

4.1. Opzet en werkwijze

In de periode 1972-1976 zijn zes proeven uitgevoerd, waarbij in een vrucht-opvolging suikerbieten-graan-aardappelen-wintertarwe steeds na de aardappelen een kerende resp. niet-kerende grondbewerking werd uitgevoerd. Steeds is in deze proeven na het graangewas een normale herfstgrondbewerking van ca. 20 cm diep ploegen uitgevoerd, waardoor de graanstoppel grotendeels onderin de bouwvoor terecht komt. Door na het aardappelgewas het ploegen te vervangen door cultivateren worden de graanstoppels niet naar voren gebracht, maar blijven grotendeels op hun plaats onderin de bouwvoor.

Er is bij dit onderzoek van uitgegaan, dat van een graangewas dat vóór de suikerbieten was verbouwd, weinig inoculum meer aanwezig is in de wintertarwe die vier jaar later werd verbouwd. Het bovenin de bouwvoor aanwezige aantal stoppeldelen met wortelresten is in 1973/1974 en 1975/1976 voor de verschillende grondbewerkingen op dezelfde wijze bepaald als in de proef met continue wintertarweteelt (pag. 7).

Door al dan niet een chemische oogvlekkenziektebestrijding uit te voeren, is de invloed van de uit de grondbewerkingen resulterende verschillen in mate van oogvlekkenziekte-aantasting op de opbrengst van de wintertarwe nagegaan.

4.2. Resultaten

4.2.1. 1971/1972

In 1972 is in een proef waarin ter voorkoming van aardappelopslag het effect van cultivateren in de herfst van 1971 in viervoud werd vergeleken met ploegen, in het volggewas wintertarwe, de aantasting door oogvlekkenziekte in de verschillende objecten vastgesteld (tabel 4).

Tabel 4. Aantasting door oogvlekkenziekte in wintertarwe na ploegen resp. cultivateren na aardappelen (rotatie suikerbieten-graan-aardappelen-wintertarwe).

*Table 4. Effect of tillage method on incidence of eyespot in winter wheat 1971/1972 after winter wheat 1969/1970 and potatoes 1971.*

object	% oogvlekkenziekte-aantasting juli 1972		
	totaal	licht	zwaar
ploegen <i>ploughing</i>	45	16,3	28,7
cultivateren <i>cultivating</i>	33	15,4	17,9
<i>treatment</i>	<i>proportion of culms with eyespot (%) July 1972</i>		
	<i>total</i>	<i>light</i>	<i>severe</i>

In een tweede proef, met dezelfde vruchtopvolging en dezelfde objecten in viervoud was de aantasting na ploegen 6% en na cultivateren 3%.

#### 4.2.2. 1972/1973

In 1973 is in een proef met vier grondbewerkingsvarianten in drievoud na aardappelen, nl. cultivateren, diepploegen, stoppelploegen en spitten in de volggewassen wintertarwe of zomergerst het verloop van de aantasting door oogvlekkenziekte vastgesteld. De vruchtopvolging was weer suikerbieten-graan-aardappelen-wintertarwe resp. zomergerst.

In figuur 9 is het aantastingsverloop van de oogvlekkenziekte in wintertarwe na verschillende grondbewerkingen weergegeven. Na ploegen was de aantasting het hoogst en na cultivateren het laagst, terwijl de aantasting op de objecten spitten en stoppelploegen zich daar tussenin bevond.

In tabel 5 zijn de waarnemingen in zomergerst na ploegen en cultivateren weergegeven.

Tabel 5. Aantasting door oogvlekkenziekte in zomergerst na ploegen resp. cultivateren in 1973.

*Table 5. Effect of tillage method on incidence of eyespot in spring barley 1973.*

object	oogvlekkenziekte-aantasting in %	
	13/6	8/8
ploegen <i>ploughing</i>	3	22
cultivateren <i>cultivating</i>	0,5	9
treatment	proportion of culms with eyespot (%)	
	13/6	8/8

#### 4.2.3. 1973/1974

In 1973/1974 zijn twee proeven aangelegd met wintertarwe na aardappelen. De voorvoorvruchten waren wintertarwe en zomergerst. Na de aardappelen is op twee manieren de grondbewerking/zaaibedbereiding uitgevoerd, nl. ploegen en cultivateren. Daarnaast werd al dan niet een chemische oogvlekkenziektebestrijding uitgevoerd.

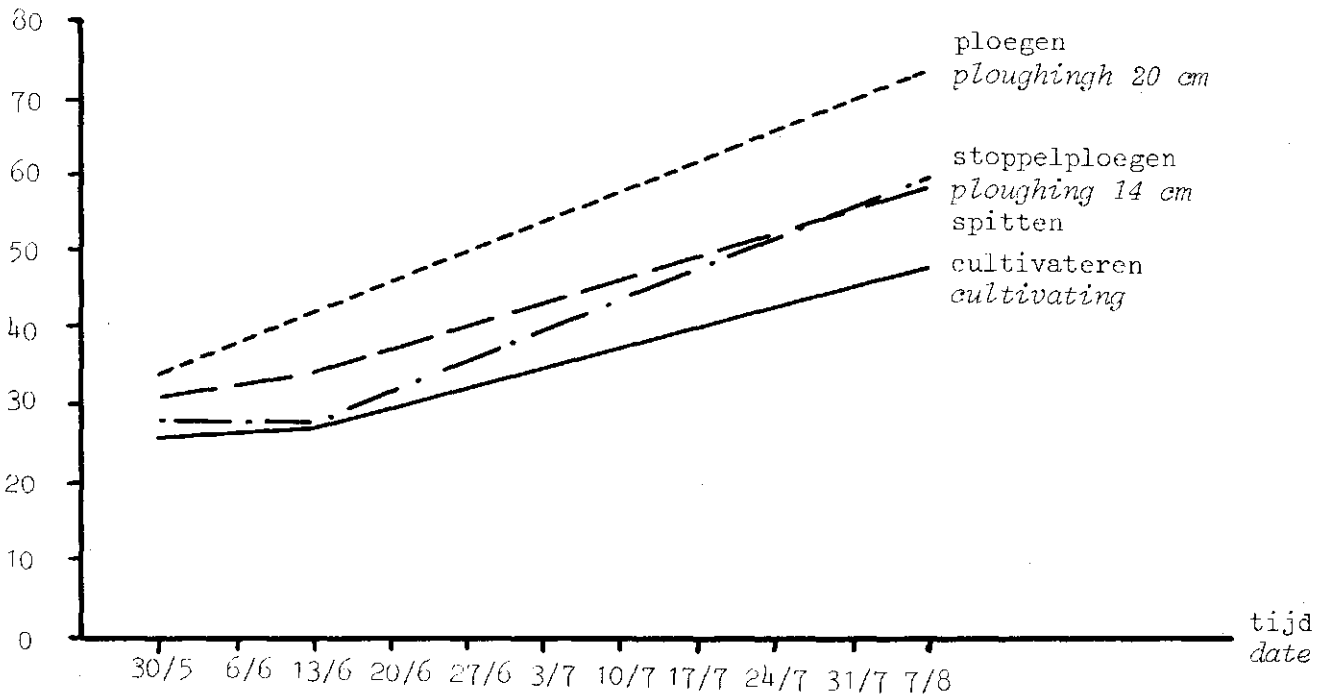
De eerste proef is aangelegd in drie herhalingen.

Na het zaaien van de wintertarwe is het aantal stoppeldelen met wortelresten geteld. Het gevonden stoppelmateriaal was afkomstig van het gewas 1971/1972. Op de geploegde veldjes werd 10x zoveel stoppelmateriaal gevonden als op gecultiverde veldjes.

In figuur 10 is het verloop van de aantasting door oogvlekkenziekte in wintertarwe bij de verschillende grondbewerkingen bij wel en geen chemische



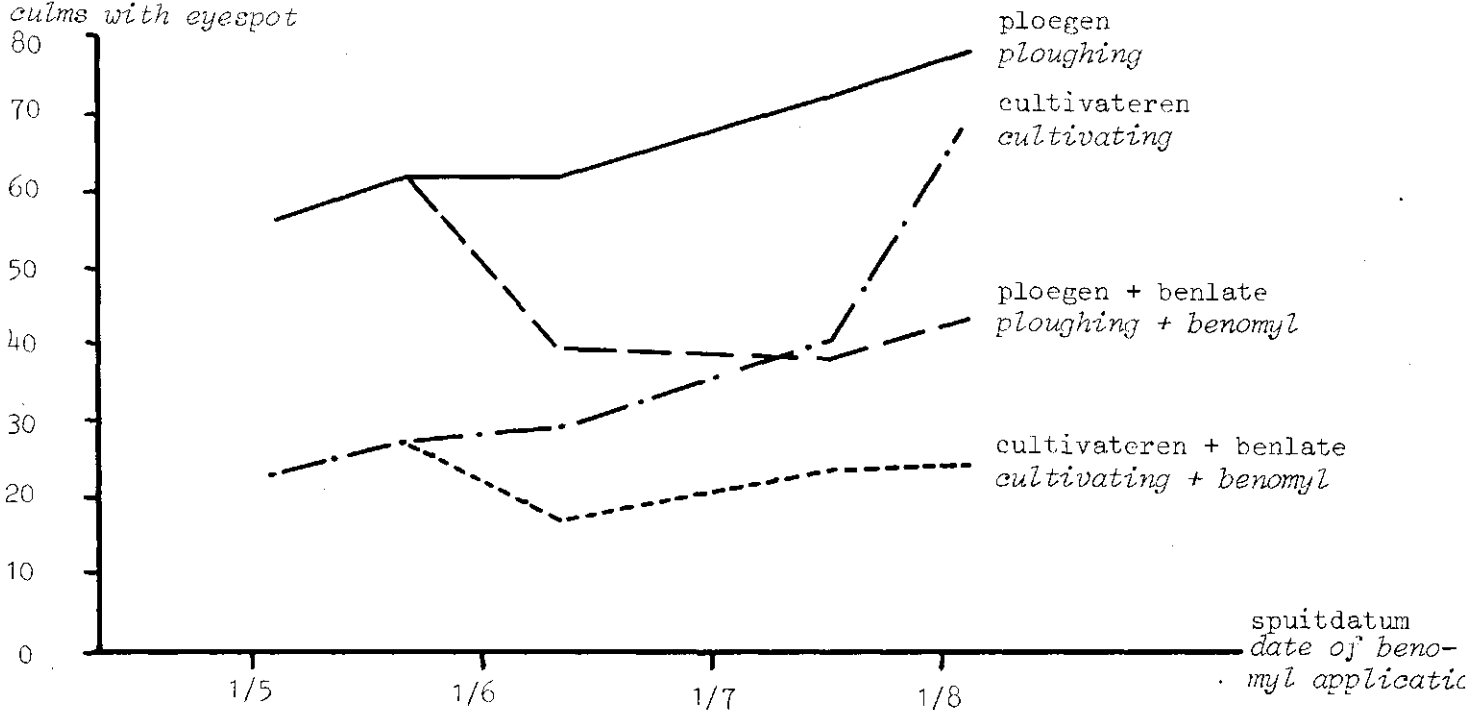
% aangetaste halmen  
% culms with eyespot



Figuur 9. Verloop van de aantasting door oogvlekkenziekte in wintertarwe na aardappelen met voorvrucht graan bij 4 manieren van grondbewerking in 1972/73.

Figure 9. Effect of tillage method on development of eyespot in winter wheat 1972/73 after wheat 1970/72 and potatoes 1972.

% aangetaste halmen  
% culms with eyespot



Figuur 10. Verloop van de aantasting door oogvlekkenziekte na aardappelen met voorvrucht graan bij 2 grondbewerkingen met en zonder chemische oogvlekkenziektebestrijding.

Figure 10. Effect of tillage method and chemical control on development of eyespot in winter wheat 1973/74 after wheat 1971/72 and potatoes 1973.

bestrijding weergegeven. De aantasting was op de geploegde objecten op alle waarnemingstijdstippen hoger dan op de gecultiverde objecten. In tabel 6 is het halmgetal, de mate van legering en de korrelopbrengst per behandeling vermeld.

Tabel 6. Halmgetal, legering en opbrengst van wintertarwe na aardappelen en voorvoorvrucht wintertarwe bij twee grondbewerkingen met en zonder chemische oogvlekkenziektebestrijding in 1973/1974.

*Table 6. Effect of tillage method and chemical control on number of ears, lodging and yield of winter wheat 1973/1974 after wheat 1971/1972 and potatoes 1973.*

behandeling	aantal halmen per m <sup>2</sup>	% legering	opbrengst kg/ha bij 16% vocht
ploegen <i>ploughing</i>	410	43	6.550
ploegen + Benlate <sup>‡</sup> <i>ploughing + Benlate</i>	390	37	7.180
cultivateren <i>cultivating</i>	380	43	6.830
cultivateren + Benlate <sup>‡</sup> <i>cultivating + Benlate</i>	390	36	7.130

*Date of Benlate application 4/5/1974*

<i>treatment</i>	<i>ears/m<sup>2</sup></i>	<i>lodged area %</i>	<i>yield kg/ha</i>
------------------	---------------------------	----------------------	--------------------

Uit de wiskundige verwerking van de cijfers bleek de chemische oogvlekkenziektebestrijding de opbrengst significant te verhogen: bij ploegen 630 kg/ha en bij cultivateren 300 kg/ha. Met chemische ziektebestrijding lagen de opbrengsten na ploegen en cultivateren op hetzelfde niveau. De verschillen in mate van oogvlekkenziekteaantasting hebben dit bestrijdingseffect ongetwijfeld veroorzaakt. Gezien de kosten van een chemische oogvlekkenziektebestrijding was deze na ploegen wel rendabel, na cultivateren niet.

De tweede proef is op praktijkschaal uitgevoerd op een perceel waarvan de helft was geploegd en de andere helft gecultiverd. Bij beide grondbewerkingen is op een gedeelte chemische ziektebestrijding met Benlate uitgevoerd. De aantasting door oogvlekkenziekte bij de verschillende behandelingen is voor enkele tijdstippen in tabel 7 weergegeven, alsook de behaalde korrelopbrengst van de wintertarwe.

<sup>‡</sup>Chemische ziektebestrijding uitgevoerd met 0,5 kg Benlate/ha op 4 mei 1974

Tabel 7. Invloed van grondbewerking en ziektebestrijding op oogvlekkenziekte-aantasting en korrelopbrengst bij wintertarwe (voorvrucht aardappelen en voorvoorvrucht zomergerst) in 1973/1974.

Table 7. Effect of tillage method and chemical control on eyespot and yield of winter wheat 1973/1974 after barley 1972 and potatoes 1973.

behandeling	oogvlekkenziekte-aantasting in %			opbrengst (kg/ha) bij 16% vocht
	16/5	18/6	10/7	
ploegen <i>ploughing</i>	49	90	93	6.130
ploegen + Benlate* <i>ploughing + Benlate</i>	49	37	46	7.090
cultivateren <i>cultivating</i>	6	14	15	7.050
cultivateren + Benlate <i>cultivating + Benlate</i>	6	5	3	7.140

treatment	proportion of culms with eyespot (%)			yield kg/ha
	16/5	18/6	10/7	

\*Chemische ziektebestrijding uitgevoerd met 0,5 kg Benlate/ha op 4 mei 1974.

Hoewel deze proef geen statistische verwerking toelaat, zijn de effecten van grondbewerking en chemische ziektebestrijding op de oogvlekkenziekte-aantasting en de opbrengst duidelijk. Half juni kwam op het onbehandelde gedeelte van het geploegde object reeds legering voor, terwijl op de overige objecten gedurende het groeiseizoen geen legering van betekenis is waargenomen.

#### 4.2.4. 1974/1975

In 1974/1975 kon door de natte weersomstandigheden in de herfst 1974 slechts één proef worden aangelegd.

In een stikstoftrappenproef, die zowel op het gecultivaterde als het geploegde gedeelte van een perceel wintertarwe met voorvrucht aardappelen en voorvoorvrucht zomergerst is aangelegd, is het verloop van de oogvlekkenziekte-aantasting gevolgd. Begin mei is besloten op het geploegde gedeelte een deel van de veldjes chemisch tegen oogvlekkenziekte te behandelen. Het verloop van de oogvlekkenziekte-aantasting is weergegeven in figuur 11. Door de ongunstige weersomstandigheden voor de schimmel in winter en voorjaar is de aantasting gering gebleven. Toch zijn duidelijke verschillen in mate van aantasting en aantastingsverloop waargenomen, maar deze hebben niet geresulteerd in een opbrengsteffect (figuur 12). De verschillen in opbrengst moeten dan ook uitsluitend aan de grondbewerking worden toegeschreven.

#### 4.2.5. 1975/1976

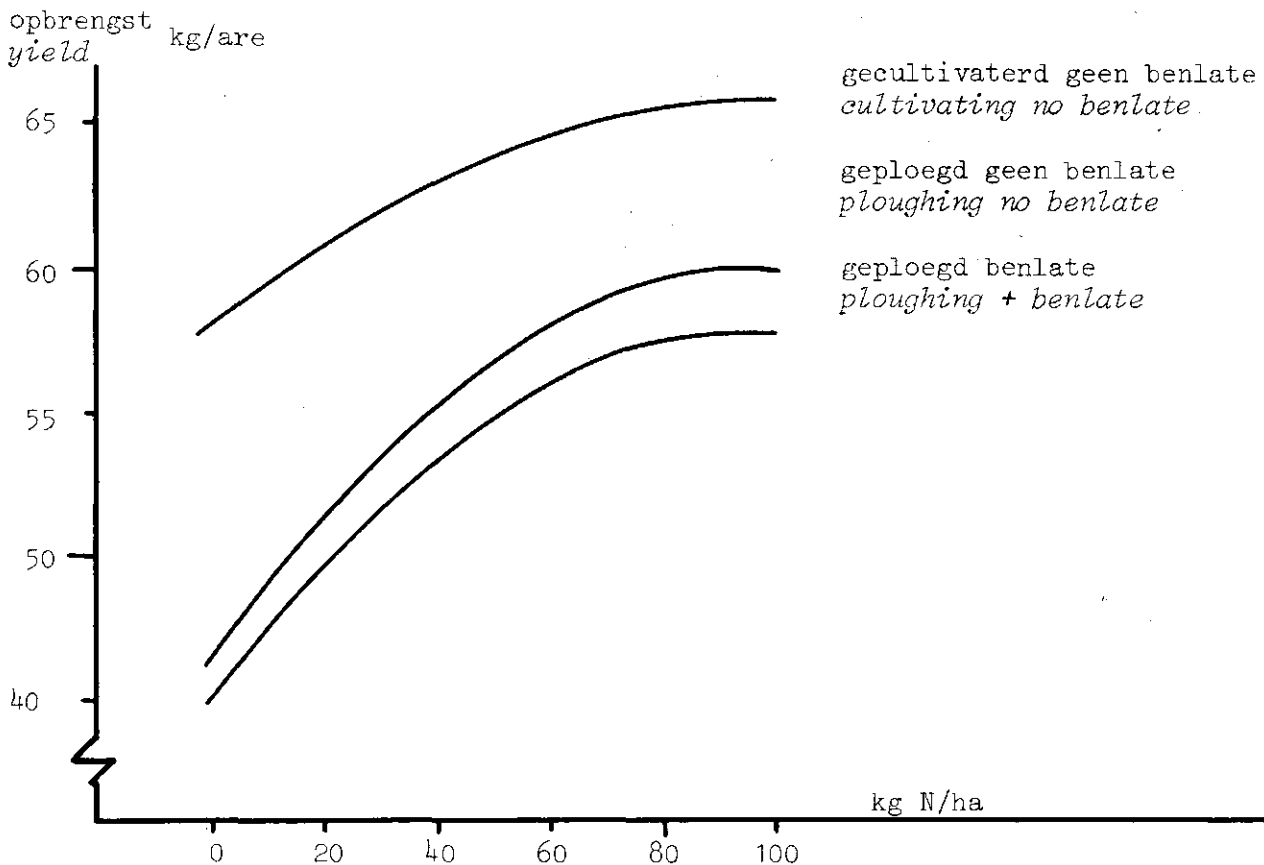
In 1975/1976 is in wintertarwe een proef in drievoud met en zonder chemische oogvlekkenziektebestrijding bij ploegen en cultivateren aangelegd. De voor-

% aangetaste stengels  
% culms with eyespot



Figuur 11. Aantastingsverloop van oogvlekkenziekte in wintertarwe na cultivateren en na ploegen bij wel en geen chemische oogvlekkenziektebestrijding in 1975.

Figure 11. Effect of tillage method and chemical control on development of eyespot in winterwheat 1974/75 after barley 1973 and potatoes 1974.



Figuur 12. Opbrengst wintertarwe bij verschillende stikstofgiften - na cultivateren en na ploegen bij wel en geen chemische oogvlekkenziektebestrijding in 1975.

Figure 12. Effect of tillage method and chemical control on yield of winter wheat at different nitrogen levels 1974/75, after barley 1973 and potatoes 1974.

vrucht was aardappelen en de voorvrucht wintertarwe. Uit stoppeltellingen bleek, dat op de geploegde veldjes ook hier weer 10x zoveel stoppelresten bovenop de grond aanwezig waren als bij gecultiverde veldjes. In tabel 8 zijn de waarnemingsresultaten van de aantasting door oogvlekkenziekte bij de verschillende behandelingen weergegeven voor enkele tijdstippen.

Tabel 8. Invloed van de grondbewerking en ziektebestrijding op oogvlekkenziekte-aantasting, halmgetal en opbrengst in wintertarwe (voorvrucht aardappelen, voorvrucht wintertarwe), 1975/1976.

Table 8. Effect of tillage method and chemical control on eyespot, number of ears/m<sup>2</sup> and yield of winter wheat 1975/1976 after wheat 1973/1974 and potatoes 1975.

behandeling	oogvlekkenziekte-aantasting in %			halmen opbr.kg/ha per m <sup>2</sup> bij 16% vocht	
	1/4	20/5	13/7		
	plantaant.		stengelaantasting		
ploegen <i>ploughing</i>	15	7	36	429	6.040
ploegen + Benlate* <i>ploughing + Benlate</i>	16	10	32	403	5.870
cultivateren <i>cultivating</i>	4	6	25	409	6.450
cultivateren + Benlate* <i>cultivating + Benlate</i>	3	4	17	413	6.760
treatment	proportion eyespot %			ears/m <sup>2</sup> yield kg/ha	
	1/4	20/5	13/7		
	plants		culms		

\*Oogvlekkenziektebestrijding uitgevoerd op 4 mei met 0,5 kg Benlate/ha.

De geploegde objecten hadden op alle tijdstippen een significant hogere aantasting door oogvlekkenziekte dan de gecultiverde. Het aantastingsniveau is evenals in 1975 door ongunstige weersomstandigheden laag gebleven, legering kwam niet voor en de invloed van de bestrijding op de opbrengst was niet betrouwbaar. De opbrengst van de gecultiverde objecten was significant hoger dan van geploegde. Hiertoe moeten evenals in 1975 andere effecten van de grondbewerking hebben bijgedragen.

## 5. DISCUSSIE

De resultaten van de proeven bieden de mogelijkheid om de relatie tussen de hoeveelheid inoculum en de aantasting van oogvlekkenziekte te beschrijven. Bij toename van de hoeveelheid inoculum treedt aanvankelijk een toename van de aantasting op. Boven een bepaald niveau blijft de aantastingshoogte gelijk, ondanks verhoging van de hoeveelheid inoculum. Hoewel betrekkelijk weinig informatie is verkregen over de aantastingstoename bij lage hoeveelheden inoculum, blijkt de formule  $y = a \cdot e^{-b/x}$  ( $a > 0$ ;  $b > 0$ ) in de proeven de relatie tussen aantastingshoogte en inoculum goed te beschrijven.

In veldproeven is in een perceel met continueelt van wintertarwe de hoeveelheid incculum per veld benaderd door het aantal stoppeldelen met wortelresten bovenin de grond (0-2 cm) te tellen. Hoewel deze methodiek bezwaren heeft, kan op deze manier de in de modelproeven gevonden relatie worden bevestigd. Deze resultaten zijn van belang bij het bestrijden van oogvlekkenziekte in de praktijk. In continueelt van wintertarwe, waar door de gehele bouwvoor veel aangetaste stoppelresten aanwezig zullen zijn, kan van maatregelen ter verlaging van de ziektedruk zoals zorgvuldig ploegen weinig verwacht worden, omdat de hoeveelheid inoculum bovenin de grond veelal niet voldoende verlaagd zal worden om in het stijgende deel van de curve te belanden.

Daarentegen zal vastegrondsteeft, waarbij alle stoppels bovenop de bouwvoor blijven, evenmin veel invloed op het aantastingsniveau hebben, omdat verhoging boven een bepaald niveau niet optreedt. Chemische oogvlekkenziektebestrijding heeft waarschijnlijk geen na-effecten in volgende jaren. De aantasting wordt er weliswaar door verminderd, het aantal zwaar aangetaste planten daalt zelfs sterk, maar meestal zal de restaandoening voldoende zijn om tot een vergelijkbare aantasting in een volgende graangewas te leiden als wanneer geen bestrijding zou zijn uitgevoerd.

Een sterke verlaging van de hoeveelheid aangetaste stoppelresten bovenin de bouwvoor kan worden verkregen in een rotatie met afwisselend granen en hakvruchten. Na een graangewas moet dan geploegd worden, zodat het merendeel van de stoppels onderin de bouwvoor gebracht wordt. Na de vervolgens geteelde aardappelen kan door niet-kerend te bewerken het rooiverlies bovenin de bouwvoor blijven, zodat de bevroeringskansen groter zijn.

Tevens houdt dit in dat de stoppelresten van het voorgaande graangewas onderin de bouwvoor blijven. Hierdoor wordt de hoeveelheid inoculum bovenin de bouwvoor sterk beperkt. Uit de proeven is gebleken dat chemische oogvlekkenziektebestrijding dan in hoge mate beperkt of zelfs overbodig wordt.

Deze methode sluit aan bij het zoeken naar geïntegreerde bestrijdingswijzen, mede ook gezien het gevaar van resistentievorming van de oogvlekkenziekte tegen systemische fungiciden.

## 6. CONCLUSIES

- De relatie tussen de hoeveelheid inoculum en de mate van aantasting van *Cercospora herpotrichoides* kan worden beschreven door de functie  $y = a \cdot e^{-b/x}$  ( $a > 0$ ,  $b > 0$ ), waarin
  - $y$  = aantastingshoogte (%),
  - $x$  = hoeveelheid inoculum,
  - $a$  = maximale aantasting,
  - $a/b$  = stijgingscoëfficiënt.
- Telling van het aantal stoppeldelen met wortelresten bovenin de grond geeft een redelijke benadering van de hoeveelheid inoculum die op een perceel aanwezig is.
- Uit het gevonden verband tussen de hoeveelheid inoculum en de aantasting kunnen in de literatuur beschreven verschijnselen zoals het ontbreken van effect op oogvlekkenziekte-aantasting door diepploegen, stoppelbranden en vastgrondsteelt in continue tarweteelt worden verklaard. Waarschijnlijk is het inoculumniveau steeds zodanig hoog geweest, dat afname noch toename van het inoculum de aantasting beïnvloedde. Slechts een zeer sterke verlaging van de hoeveelheid inoculum leidt tot duidelijke vermindering van de aantasting.

In vruchtopvolgingssituaties met afwisselend granen en hakvruchten kan door vóór een graangewas niet-kerend het zaaibed te bereiden, de hoeveelheid inoculum en daardoor de mate van oogvlekkenziekteaantasting worden beperkt, zodanig dat de kans op de noodzaak van een chemische bestrijding wordt verkleind.

## 7. SAMENVATTING

Gedurende de periode 1972-1976 is in verschillende proeven getracht een verband te vinden tussen de aanwezige hoeveelheid inoculum van de oogvlekkenziekteschimmel en de mate van aantasting door de oogvlekkenziekte in wintertarwe.

Het gevonden verband kon steeds worden weergegeven door kromme

$y = a \cdot e^{-b/x}$ , waarin  $y$  = aantastingshoogte (%),

$x$  = hoeveelheid inoculum,

$a$  = maximale aantasting,

$a/b$  = stijgingscoëfficiënt.

Proeven met kerende resp. niet-kerende grondbewerking na aardappelen met voorvrucht wintertarwe of zomergerst lieten in het volggewas wintertarwe steeds een significant lagere aantasting zien na de niet-kerende grondbewerking.

In de proeven was na cultivateren chemische oogvlekkenziekte-bestrijding nooit rendabel; na ploegen in de proeven met hoge aantasting soms. Dit resultaat kan verklaard worden uit het verband tussen inoculum en mate van stengelaantasting en biedt mogelijkheden tot bestrijding van oogvlekkenziekte door cultuurmaatregelen in een vruchtopvolging met afwisselend granen en hakvruchten.



## 8. SUMMARY AND CONCLUSIONS

Eyespot (*Cercospora herpotrichoides* Fron.) is common in the Netherlands. In a survey during 1972-1974, eyespot was found in almost all fields of winter wheat. Attack was often severe and yields were depressed.

Wheat plants are infected from stubble present on the soil surface. Fehrmann & Schrödter (1971) found that 93% of the spores were formed on stubble on the surface. Hence decrease in the amount of stubble on the surface should decrease eyespot in succeeding winter wheat. However with mono crop cereals, ploughing depth had little effect on eyespot (Stetter 1971, Hustrop 1972). Stubble burning (Slope 1970) or zero tillage (Yarham 1970) also failed to influence the incidence of eyespot.

During 1974-1976, the influence was studied of different amounts of infested stubble on incidence of eyespot. In rotations with a cereal crop grown every other year, attempts were made to influence incidence by substituting cultivation for ploughing in seedbed preparation.

In a field of winter wheat with no cereals during the previous 5 years, the influence of different amounts of infested stubble on incidence of eyespot was investigated.

Stubble from infested culms from a previous crop of winter wheat with uniform symptoms were spread evenly on the plots immediately after the winter wheat emerged. The pieces of straw (bottom 15 cm's of the culms) were poked vertically into the soil. For different plots the number of pieces of straw ranged from 0 up to 25<sup>4</sup> per square meter. During the growing the incidence of eyespot was assessed 3 to 4 times by randomly examining 100 culms per plot. Figures 1, 2 and 3 show the results of the trials in 1975 and 1976. With few pieces of straw increasing numbers per area increased incidence of eyespot up to a certain level. Further increase in inoculum did not influence incidence.

Results from the 11 dates of examination gave correlation coefficients between 0.67 and 0.98 with an average of 0.89 with an empirical regression to describe the relation (figure 5).

Best correlation with this regression was found from assessments at the end of the growing season, when the maximum number of culms with symptoms was achieved at every level of inoculum.

The relation was also found in a field with monoculture winter wheat in which different levels of inoculum were obtained by differences in ploughing depth (14, 22 and 28 cm), cultivation and chemical control of eyespot. From 1974 at the start until 1976 the number of pieces of infected stubble on the surface varied widely between the plots. To ascertain the inoculum level,

exposed pieces of stubble with rests of crown roots were counted. By multiplying number per area by the incidence of eyespot on them, the number of infected pieces could be calculated. Correlation coefficients with the regression were lower than in the trials with introduced inoculum. However again it could be noticed that at high levels of inoculum only a drastic decrease can reduce incidence of eyespot (figures 6, 7 and 8).

These results explain the small effect of ploughing depths and stubble burning on eyespot in monoculture winter wheat, where the level of inoculum would be high at any depth in the soil. It also explains that zero tillage (leaving all stubble on the surface) does not increase eyespot incidence.

Thirdly chemical control of eyespot in winter wheat would not normally influence the incidence of eyespot in a subsequent wheat crop unless incidence could be drastically decreased.

A drastic decrease in inoculum at the surface could be obtained in rotations with winter wheat alternating with non-cereals. Ploughing after a cereal crop to a depth of 20-25 cm, as is common in the Netherlands, takes most of the stubble to a depth of 10-25 cm. Potatoes as subsequent crop need seedbed preparation to a depth of only about 8 cm. When winter wheat is grown in the next season the seedbed is usually prepared by ploughing to a depth of 20-25 cm and this brings the stubble of the previous cereal crop back to the surface. However, if the seedbed after the potato crop is prepared by cultivating instead of ploughing, there is no vertical displacement of soil and the stubble remains buried. There were much less stubble pieces on the surface after cultivation than after ploughing.

In all trials in 1972-1976, incidence of eyespot after cultivation was significantly lower than after ploughing (tables 1, 2 and 3). With high levels of inoculum and weather favourable for growth of the fungus, chemical control after ploughing was cost-effective but not after cultivation.

In the 1973/1974 trial (figure 10, table 6) differences in eyespot between the ploughed and cultivated plots were great, especially early in the growing season. Also there was no lodging, chemical control increased yield by 630 kg/ha after ploughing and by 300 kg/ha after cultivation.

In a field of about 1 ha (no replications) the difference in incidence and severity of eyespot was great (table 7). On the ploughed part of the field with no fungicide the wheat lodged during flowering. In other treatments there was no lodging. Fungicide increased yield on the ploughed part by 960 kg/ha and on the cultivated part by 100 kg/ha. In 1976 the weather was too dry for development of eyespot, so the incidence remained low (table 8). Still after cultivation the incidence was lower than after ploughing in all examinations. Fungicide had no significant effect on yield. The higher yield after cultivation must have been due to other effects of tillage.

9. LITERATUUR

1. Fehrmann, H. en H. Schrödter (1971).  
Ökologische Untersuchungen zur Epidemiologie von *Cercospora herpotrichoides*. I. Die jahreszeitliche Abhängigkeit von Weizeninfektionen im Freiland.  
Phytopathol.Z. 71, 66-82.
2. Hostrup, S.B. (1972).  
Continuous cereal growing in relation to different treatment of the stubble.  
Tidsk. Planteavl. 76: 490-502.
3. Slope, D.B., J. Etheridge, en J.E. Calwood 1970.  
The effect of flame cultivation on eyespot disease of winter wheat.  
Plant Pathol. 19, 167-168.
4. Stetter, G. (1971).  
The effect of stubble treatment and ploughing quality on attacks of *Cercospora herpotrichoides* and *Ophiobolus graminis* in barley.  
Tidsk. Planteavl. 75: 626-630.
5. Yarham, D.J. en J.H. Hirst (1975).  
Diseases in reduced cultivation and direct drilling systems.  
EPPO Bulletin Vol. 5, 4: 287-296.