

Respuesta a la selección masal por prolificidad en maíz en diferentes ambientes

Biasutti, C. A., D. A. Peiretti, M. C. Nazar y G. A. Alemanno

RESUMEN

En maíz no existe suficiente evidencia experimental que pueda indicar la conveniencia de realizar selección indirecta en un ambiente óptimo, cuando los cultivos a obtener se dispersarán en ambientes subóptimos. El objetivo de este estudio fue comparar la respuesta directa e indirecta a la selección masal por prolificidad en maíz en tres ambientes de selección. Una población de maíz fue seleccionada por prolificidad en tres ambientes diferentes de la Provincia de Córdoba, Argentina: Campo Escuela de la F.C.A. (CE), Villa de Soto (ST) y Deán Funes (DF). Luego de cuatro ciclos de selección en cada ambiente, se evaluó la respuesta directa a la selección y la indirecta a través de los cambios en el intervalo entre antesis y extrusión de estigmas y el rendimiento en grano. La respuesta promedio para prolificidad en CE fue de 4,21 % por ciclo. La respuesta para rendimiento fue de 7,92 % y de 3,7 % por ciclo para CE y ST, respectivamente. El intervalo de floración en CE presentó una reducción significativa de 1,63 días entre el C0 y el C4 obtenidos, lo que representó una respuesta de -21,4 % por ciclo. La selección masal por prolificidad fue efectiva para incrementar el rendimiento cuando se realizó en un ambiente favorable para la expresión del carácter.

Palabras clave: respuesta a la selección, prolificidad, ambiente de selección, maíz.

Biasutti, C. A., D. A. Peiretti, M. C. Nazar and G. A. Alemanno. Response to mass selection for prolificacy in maize in different environments. Agriscientia XXI (2): 45 -50

SUMMARY

There is not enough experimental evidence in maize to support the convenience

of selecting, in the best selection environments, cultivars that will be grown under stress conditions. The objective of this study was to compare direct and indirect selection response for prolificacy in three selection environments. Mass selection for prolificacy was conducted in a maize population in three environments: Campo Escuela of the F.C.A. (CE), Villa de Soto (ST) and Deán Funes (DF). After completing four cycles of selection, direct response for prolificacy and indirect response to selection for anthesis-silking interval and grain yield was evaluated. Average response for prolificacy in the CE environment was 4.21% cycle⁻¹. Response for yield was of 7.92% and 3.7% cycle⁻¹ for CE and ST, respectively. Anthesis-silking interval showed a significant reduction of 1.63 days (-21.4 cycle⁻¹) between C0 and C4 obtained in CE. Mass selection for prolificacy was effective to increase yield when was done in the best selection environment.

Key words: selection response, prolificacy, selection environment, maize.

C. A. Biasutti, D. A. Peiretti, M. C. Nazar y G. A. Alemanno. *Mejoramiento Genético Vegetal, Facultad de Ciencias Agropecuarias, U. N. C., C.C. 509, 5000 Córdoba, Argentina. (biasutti@agro.uncor.edu)*

INTRODUCCIÓN

La selección masal, el método más antiguo de selección, ha sido empleada en maíz para la modificación del rendimiento y componentes de éste. También para lograr la adaptación de materiales introducidos de regiones tropicales a regiones templadas (Hallauer & Miranda, 1981).

Este método de selección se utiliza preferentemente para caracteres de alta heredabilidad, o de baja interacción con el ambiente, correlacionados con el rendimiento. En maíz, uno de los caracteres que reúne tal requerimiento es, según Hallauer y Miranda (1981), la prolificidad. Este carácter, además, ha sido indicado para conferir tolerancia al estrés hídrico (Prior & Russell, 1975; Singh *et al.*, 1986; Biasutti y Peiretti, 1992), incrementar la tolerancia al quebrado del tallo a altas densidades (Duvick, 1974) y aumentar la sincronía entre el derrame de polen y la extrusión de estilos (Biasutti *et al.*, 1993).

En la selección directa para rendimiento, los resultados han sido contradictorios (Gardner, 1961, 1977; Johnson, 1963; Zorrilla & Crane, 1982; Bletsoy & Goulas, 1999), como así también la respuesta correlacionada observada en otros caracteres, que no alcanzó los niveles esperados. Por esto se emplea la selección indirecta, definida como la selección aplicada sobre un carácter secundario con el objeto de obtener una respuesta correlacionada en otra característica de interés (Falconer, 1981).

Estimaciones previas para mejorar el rendimiento han mostrado que, para diferentes métodos de selección en poblaciones diferentes, para el mismo

método en poblaciones diferentes, y para diferentes métodos en la misma población, el mejorador puede esperar entre 2 y 7% de incremento por ciclo de selección en el rendimiento en grano, dependiendo de la población y del método de selección (CIMMYT, 1981; Hallauer & Miranda, 1981).

Específicamente con respecto a la selección masal, la ganancia promedio por ciclo de selección para rendimiento ha sido del orden del 3,4% (Sprague & Eberhart, 1977), aunque se han informado ganancias promedio por ciclo muy superiores como 6,28% (Lonnquist, 1967), 13,1% (Josephson & Kincer, 1976), y 19,1% (Genter, 1976). Estas variaciones en la respuesta se atribuyen, de acuerdo a San Vicente y Hallauer (1993), al tipo de germoplasma utilizado.

Utilizando la prolificidad como carácter principal de selección se han obtenido respuestas correlacionadas en el rendimiento de entre 2% y 2,8% por ciclo (Coors & Mardones, 1989) y de 2,8% a 3,1% por ciclo (Biasutti, *et al.*, 2000).

En la gran mayoría de los trabajos analizados se evaluó la respuesta en un solo ambiente de selección. El interrogante que surge es, si la selección en condiciones ambientales que maximizan la expresión de una característica deseada resultará en una mayor ganancia genética de la que se podría esperar de seleccionar en ambientes desfavorables. En maíz no existe suficiente evidencia experimental que pueda indicar la conveniencia de realizar la selección indirecta, basada en componentes del rendimiento, en un ambiente óptimo, cuando el o los cul-

tivares a obtener se dispersarán en ambientes su-
bóptimos.

El objetivo de este estudio fue comparar la res-
puesta a la selección masal por prolificidad en maíz
en tres ambientes de selección, y evaluar la res-
puesta indirecta en el rendimiento en grano y con el
intervalo entre antesis y emisión de estigmas.

MATERIALES Y MÉTODOS

Germoplasma

Los ciclos de selección se obtuvieron a partir de
la población templada original (CEC0); de grano
anaranjado-rojizo, desarrollada por selección adap-
tativa a la zona semiárida de la provincia de Córdo-
ba, Argentina (Biasutti *et al.*, 1997).

Protocolo de Selección

La población CEC0 fue sembrada en tres locali-
dades de la provincia de Córdoba: Campo Escuela
de la Facultad de Ciencias Agropecuarias de la
U.N.C. (CE), 31° 29' S; 64° 00' W, altitud 425 msm,
con un promedio anual de lluvias de 700 mm, Deán
Funes (DF), 30° 25' S, 84° 22' W altitud 889 msm,
promedio anual de lluvias de 480 mm; Villa de So-
to (ST), 30° 45' S; 84° 45' W, altitud 515 msm, pro-
medio anual de lluvias de 450 mm. En cada locali-
dad y para cada ciclo de selección efectuado se
sembró una parcela de 0,25 ha a una densidad de
71.500 plantas ha⁻¹. Los lotes de selección se man-
tuvieron aislados de otros campos de maíz por una
distancia mayor a 300 m. En la localidad CE la se-
lección se realizó tratando de minimizar posibles
condiciones de estrés hídrico durante la obtención
de los sucesivos ciclos de selección, mediante la
implementación de riegos suplementarios cuando
se observaron las primeras plantas con principio de
enrollamiento foliar. En las otras dos localidades, DF
y ST, sólo se aseguró la existencia de humedad ade-
cuada para el establecimiento del cultivo, no apli-
cándose riegos en las etapas subsiguientes.

Durante el período vegetativo, y en cada ambien-
te de selección, se removieron plantas con signos
visibles de enfermedades o marcadamente débiles.
En cada parcela de selección se dejaron 2 surcos
como bordura. A cosecha se estratificó el lote en
parcelas de 10 m² para disminuir la posible influen-
cia de la heterogeneidad del suelo (Gardner, 1961),
y se seleccionaron dos plantas prolíficas por estrato.
Se recolectaron espigas de aproximadamente
350 plantas selectas, luego de eliminar estratos en
los que se observó daños considerables de natura-
leza biótica o abiótica. La selección se basó en

aquellas plantas, en competencia completa, que po-
seían dos o más espigas perfectamente desarrolla-
das, además se tuvo en cuenta la sanidad y la tole-
rancia al quebrado del tallo. Se formaron mezclas
con igual cantidad de semillas de cada espiga se-
leccionada, las que fueron sembradas en la siguien-
te estación para continuar con el proceso de selec-
ción. Para el año 2000 se completaron cuatro ciclos
de selección por prolificidad en cada una de las lo-
calidades. Con el objetivo de contar con semilla fres-
ca para los ensayos de evaluación, durante el últi-
mo año de selección (2000), se sembraron 2 surcos
de 100 plantas cada uno con semilla remanente de
la población original y de cada uno de los ciclos de
selección obtenidos en cada localidad. Se efectuó
polinización manual entre las plantas pertenecien-
tes a cada ciclo para evitar posibles autofecunda-
ciones o contaminación con polen extraño.

Evaluación

Durante dos años (2001 - 2002), los ciclos de se-
lección obtenidos en cada ambiente, la población
original (C0) y un híbrido testigo, totalizando 14 tra-
tamientos, fueron evaluados en dos localidades (CE
y ST), con dos repeticiones por localidad, en blo-
ques completos al azar. La densidad de siembra fue
la misma que se utilizó durante la obtención de los
ciclos en cada ambiente. Se aseguró una densidad
óptima de plantas mediante la implementación de
riegos de presiembra, cuando fue necesario, no apli-
cándose riegos complementarios después que las
plantas alcanzaron el estadio de 4-5 hojas. Se eva-
luaron tres variables: prolificidad, como el número
de espigas por planta, intervalo antesis-emisión de
estilos, obtenido como la diferencia en días entre el
50 % de plantas con polen y el 50 % de plantas con
estilos entre 2 y 3 cm de longitud; rendimiento en
grano, ajustado al 14 % de contenido de humedad.
En la toma de datos no se consideraron las plantas
al inicio y al fin de cada parcela. No se fertilizó en
ningún caso y las malezas fueron controladas quí-
micamente en presiembra y en forma mecánica y
manual durante el ciclo del cultivo. Se realizó un aná-
lisis de varianza para cada variable en cada año de
evaluación y combinado a través de localidades y
años. Los genotipos fueron considerados efectos fi-
jos y los demás factores fueron considerados de
efectos aleatorios. La respuesta a la selección pro-
medio para las variables fue calculada mediante los
coeficientes de regresión lineal y cuadrático estima-
dos en cada año y entre años. Solamente cuando la
regresión lineal fue significativa, la respuesta por ci-
clo fue representada por el coeficiente de regresión
lineal *b_i*, en relación al valor del intercepto *b₀*. Si el

coeficiente cuadrático bq fue significativo, la respuesta por ciclo fue calculada como $(C4 - C0)/4$.

Resultados y Discusión

Se encontraron diferencias significativas y altamente significativas para las tres variables evaluadas entre los ciclos de selección, años y localidades. Solamente fue significativa la interacción ciclo x año para las variables rendimiento y prolificidad (Tabla 1).

La respuesta para prolificidad en cada año de evaluación sólo fue significativa en 2002 para los ciclos obtenidos en CE del 7,2 % por ciclo, no siendo significativa en 2001. En los ciclos obtenidos en los ambientes ST y DF el incremento de 0,08 y 0,01 espigas por planta, respectivamente, no fue significativo. La respuesta promedio en base a los dos años para prolificidad en CE (Tabla 2) fue de 4,21% por ciclo (0,18 espigas por planta), resultados superiores a los 2,4 y 3,3 % obtenidos por Coors & Mardones (1989) y similares con los 4,7% por ciclo obtenido luego de 24 ciclos de selección masal por prolificidad por Leon & Coors (2002). Además, es-

Tabla 1: Análisis de varianza combinado en dos años y dos localidades para prolificidad, intervalo de floración y rendimiento de cuatro ciclos de selección masal en una población de maíz efectuados en tres ambientes, la población original y un híbrido testigo.

Fuente de Variación	G.L.	Caracteres		
		Prolificidad	Intervalo de floración	Rendimiento
Genotipos (G)	13	0,05 **	5,23 **	833,78 **
Años (A)	1	0,13 **	0,32	2015,53 **
Localidades (L)	1	0,06 **	7,0 *	311,09 **
Repeticiones	1	2,9E-03	0,32	3,96
G*A	13	0,01*	1,23	101,07 **
G*Loc	13	0,01	0,52	61,48
A*Loc	1	1,1E-04	0,89	35,69
G*A*Loc	13	0,01	0,91	52,81
Error	55	0,01	1,23	33,24

*, **: significativo a 0,05 y 0,01 niveles de probabilidad, respectivamente.

tos resultados son comparables con la respuesta obtenida con la aplicación de esquemas de selección basados en familias, 3,5 y 5,5 % por ciclo

Tabla 2: Valores medios y respuesta a la selección masal por prolificidad en maíz en tres ambientes observados en dos años de evaluación.

a) Prolificidad

Ambiente de Selección	Ciclos					bi	bq	Respuesta % por ciclo
	C0	C1	C2	C3	C4			
CE	0,95	1,01	1,05	1,11	1,13	0,04**	-	4,21
ST		0,93	0,98	1,01	1,03	-	-	-
DF		0,86	0,91	0,96	0,96	-	-	-

b) Rendimiento (q/ha)

Ambiente de Selección	Ciclos					bi	bq	Respuesta % por ciclo
	C0	C1	C2	C3	C4			
CE	47,32	47,77	56,01	62,47	66,54	3,75*	-	7,92
ST		44,86	47,02	54,85	62,12	3,22*	*	3,70
DF		44,62	48,39	49,66	51,90	-	-	-

c) Intervalo de Floración (días)

Ambiente de Selección	Ciclos					bi	bq	Respuesta % por ciclo
	C0	C1	C2	C3	C4			
CE	3,13	2,88	2,00	1,63	1,50	-0,67*	-	-21,4
ST		3,00	3,13	3,00	2,00	-	-	-
DF		4,13	3,25	2,88	2,75	-	-	-

*, ** = Significante a 0,05 y 0,01 niveles de probabilidad, respectivamente.

- = No significativo al 0,05 nivel de probabilidad.

bi = coeficiente de regresión lineal, bq = coeficiente de regresión cuadrático

(Singh *et al.*, 1986). La prolificidad se manifiesta en ambientes no restrictivos, en especial, en suelos bien provistos de N. Esto permite explicar la obtención de una respuesta significativa solamente en los ciclos obtenidos en el mejor ambiente de selección (CE) y que se manifestara en el mejor año de evaluación (Tabla 3).

El rendimiento se incrementó del C0 al C4 en 19,22 q ha⁻¹ en CE, 14,8 q ha⁻¹ en ST y de 4,58 q ha⁻¹ en DF. Lo anterior se tradujo en una respuesta significativa a la selección de 7,92 % y de 3,7 % por ciclo para CE y ST (Tabla 2). Evaluando los resultados obtenidos del 2,8 % y 3,1 % por ciclo (Biasutti *et al.*, 2000), y del 2 % y 2,8 % por ciclo (Coors & Mardones, 1989), la selección indirecta fue altamente efectiva en aumentar el rendimiento, sobretodo en el ambiente de selección CE. El coeficiente de regresión cuadrático fue significativo en los ciclos obtenidos en ST, probablemente debido al bajo rendimiento exhibido por el segundo ciclo de selección (Tabla 2). La respuesta evaluada en cada año fue significativa solamente en 2002, en el ambiente CE, con 0,94 % por ciclo.

El intervalo de floración presentó una reducción significativa de 1,63 días entre el C0 y el C4 obtenidos en CE, lo que representa una respuesta de -21,4 % por ciclo. La respuesta indirecta no fue significativa en los ciclos de selección obtenidos en ST y DF. En 2001 el intervalo de floración presentó una respuesta significativa solamente para los ciclos obtenidos en CE del -16,9 % por ciclo, en tanto en 2002 los ciclos obtenidos en ST presentaron una respuesta cuadrática significativa de -0,12 % por ciclo (Tabla 3). Biasutti *et al.* (2000), utilizando la prolificidad como componente de dos criterios de selección, no encontraron respuestas correlacionadas significativas en el intervalo de floración. En dicho trabajo, la utilización de índices de selección fue menos repetible que la selección basada en un solo criterio. Los resultados de este estudio, muestran que el incremento en la prolificidad, cuando es empleada como criterio único de selección en un ambiente favorable, está asociada con una mayor sincronía entre el derrame de polen y la aparición de estilos.

La selección masal en base a la prolificidad fue efectiva para obtener una respuesta directa e indirecta significativa cuando se practicó en el mejor ambiente de selección (CE). La selección en ambientes altamente variables como ST y DF no alcanzó respuestas significativas a la selección en las variables analizadas. Maita & Coors (1996) y Leon & Coors (2002) sugirieron que la selección por prolificidad confiere ventaja a los genotipos obtenidos en condiciones de alta densidad de plantas. Tollenaar

Tabla 3: Valores promedios de dos localidades en dos años para prolificidad, intervalo antesis estigmas y rendimiento de los ciclos C0 y C4 realizados tres ambientes de selección en una población de maíz y un híbrido testigo.

Años de evaluación y ciclos de selección	Caracteres		
	Prolificidad	Intervalo de floración	Rendimiento
2001	n° espigas/plantas	días	q ha ⁻¹
C0	0,96	3,50	43,06
C4 CE	1,05	1,50	64,32
C4 ST	1,05	1,75	60,21
C4 DF	0,90	3,25	44,18
Testigo	1,10	1,75	74,45
Media	1,01	2,35	57,24
DMS	0,12	1,09	8,65
C.V.	8,65	28,33	11,85
2002			
C0	0,95	2,75	51,59
C4 CE	1,20	1,50	68,76
C4 ST	1,00	2,25	64,04
C4 DF	1,03	2,25	59,63
Testigo	1,08	0,75	86,51
Media	1,05	1,90	66,10
DMS	0,12	1,88	8,22
C.V.	8,27	50,75	9,64

DMS: diferencia mínima significativa
C.V.: coeficiente de variación

et al. (1992) han sugerido que la ventaja de seleccionar genotipos prolíficos no es la producción de más espigas *per se*, sino que estos individuos producirán, al menos, una espiga en condiciones de estrés. A pesar de ser indicado como un carácter de moderada heredabilidad (Hallauer & Miranda, 1981), no existe todavía consenso sobre el número de genes involucrados y en la naturaleza de su expresión (Duvick, 1974; Doebley & Stec, 1993), por lo que su identificación como criterio de selección puede ser dificultosa en ambientes altamente variables. Esto podría explicar la falta de respuesta significativa en los ambientes de selección ST y DF. De acuerdo con Ceccarelli (1994), la elección de un ambiente de selección está condicionada por la mag-

nitud de la diferencia entre el ambiente de altos rendimientos y el ambiente con bajos rendimientos, usualmente restringido por la manifestación de estrés ambiental. Si el objetivo final de la selección directa e indirecta en maíz es mejorar el rendimiento, de acuerdo a lo observado en este trabajo, la selección en el mejor ambiente (CE) fue más eficiente que seleccionar en ambientes más variables y de menor rendimiento potencial (ST y DF).

El análisis de la respuesta a la selección, indica que la selección masal por prolificidad fue efectiva como criterio indirecto para incrementar el rendimiento en grano, cuando se realizó en un ambiente favorable que maximizó la expresión de la prolificidad.

AGRADECIMIENTOS

La realización de este trabajo fue posible gracias a los subsidios obtenidos mediante la Secretaría de Ciencia y Técnica (Res. Nros: 163/99, 194/00, 82/01, 79/02 y 062/03) de la Universidad Nacional de Córdoba.

BIBLIOGRAFÍA

- Biasutti, C. A.; F. Maldonado; D. A. Peiretti; G. B. Quiroga; A. B. Ryan y M. C. Nazar, 1993. Estabilidad de los componentes del rendimiento en maíz (*Zea mays* L.) a través de distintos ambientes. XXVI Congreso Argentino de Genética y II Jornadas Argentino Uruguayas de Genética, Posadas, Misiones. Resúmenes, pp. 60.
- Biasutti, C.A.; V. Galiñanes, D. Alvarez y M. Bianchi, 1997. Efecto de la selección en diferentes ambientes en maíz. VI Jornadas de Investigación en Ciencias Agropecuarias. Secretaría de Ciencia y Técnica. Fac. de Cs. Agropecuarias. pp. 31.
- Biasutti, C.A. y D. A. Peiretti, 1992. Asociaciones de caracteres morfológicos en condiciones de estrés y no estrés hídrico en poblaciones de maíz (*Zea mays* L.). Agriscientia, Vol.IX n°2:59-64.
- Biasutti, C. A.; F. Casanoves and D. A. Peiretti, 2000. Response to different adaptative mass selection criteria in a maize exotic population. Maydica 45: 89-94.
- Bletsos, E. A. and C. K. Goulas, 1999. Mass selection for improvement of grain yield and protein in a maize population. Crop Sci. 39: 1302-1305.
- Ceccarelli, S., 1994. Specific adaptation and breeding for marginal conditions. Euphytica 77: 205-219.
- CIMMYT, 1981. CIMMYT Review. Centro Internacional de Mejoramiento de Maíz y Trigo. El Batán, México.
- Coors, J. G. and M. C. Mardones, 1989. Twelve cycles of mass selection for prolificacy in maize. I. Direct and correlated responses. Crop Sci. 29: 262-266.
- Doebley, J. and A. Stec, 1993. Inheritance of the morphological differences between maize and teosinte: comparison of results for two F2 populations. Genetics 134: 559-570.
- Duvick, D. N., 1974. Continuous backcrossing to transfer prolificacy to single eared inbred line of maize. Crop Sci. 14: 79-61.
- Falconer, D. S., 1981. Introducción a la Genética Cuantitativa. 2nd Ed. Longman Inc. New York. 365 pp.
- Gardner, C. O., 1961. An evaluation of effects of mass selection and seed irradiation with thermal neutrons on yield of corn. Crop Sci. 1:241-245.
- Gardner, C. O., 1977. Quantitative genetic studies and population improvement in maize and sorghum. In: E. Pollak, O. Kempthorne, and T. B. Bailey, Jr. (eds.) Proc. Int. Conf. Quant. Genet. Iowa State Univ. Press, Ames, IA., . pp. 475-489.
- Genter, C. F., 1976. Mass selection in a composite of Mexican races of maize. Crop Sci. 16: 556-558.
- Hallauer, A. R. and J. B. de Miranda Filho, 1981. Quantitative genetics in maize breeding. Iowa State Univ. Press, Ames., 468 pp.
- Johnson, E. C., 1963. Mass selection for yield in a tropical corn variety. Am. Soc. Agron. Abstr., p. 82.
- Josephson, L. M. and H. C. Kincer, 1973. Selection for low ear placement in corn. Agron. Abstr., p. 8.
- Leon, N de and J. G. Coors, 2002. Twenty-four cycles of mass selection for prolificacy in the Golden Glow maize population. Crop Sci. 42: 325-333.
- Lonnquist, J.H., 1967. Mass selection for prolificacy in corn. Der Zuchter 37: 185-188.
- Maita, R. and J. G. Coors, 1996. Twenty cycles of biparental mass selection for prolificacy in the open pollinated maize population Golden Glow. Crop Sci. 36: 1527-1532.
- Prior, C. L. and W. A. Russell, 1975. Yield performance of nonprolific and prolific maize hybrids at six plant densities. Crop Sci. 16: 482-486.
- San Vicente F. M. and A. R. Hallauer, 1993. Mass selection for adaptation in Antigua Maize (*Zea mays* L.) Composite. Jour. Iowa Acad. Sci. 100 (1): 9-12.
- Singh, M. A. S; A. S. Khera; B. S. Dillon, 1986. Direct and correlated response to recurrent full-sib selection for prolificacy in maize. Crop Sci. 26: 275-278.
- Sprague, G. F., and S. A. Eberhart, 1977. Corn breeding.. In G. F. Sprague and J. W. Dudley (de.) Corn and corn improvement, Agron. Monogr. 18. ASA, CSSA, and SSSA, Madison, WI., pp. 305-362
- Tollenaar; M. L. M. Dywer and D. W. Steward, 1992. Ear and kernel formation in maize hybrids representing three decades of grain improvement in Ontario. Crop Sci. 32: 432-438.
- Zorrilla, H. L. and P. L. Crane, 1982. Evaluation of three cycles of full-sib family selection for yield in the Colus 02 variety of maize. Crop Sci. 22: 10-12.