Morfologia i zmienność wewnątrzgatunkowa dzikiego gatunku żyta — *Secale silvestre* Host

EWA SKOLIMOWSKA

Ogród Botaniczny Polskiej Akademii Nauk
w Warszawie

(Otrzymano dn. 16.11.1984)

E. Skolimowska (*Botanical Garden of the Polish Academy of Sciences, Prawdziwka 2, 02-973 Warsaw, Poland*) Acta Agrobotanica 39 (1): 69–83, 1986.

Morphology and intraspecies variation of the wild rye species — Secale silvestre Host

Abstract

The intraspecies variation of *Secale silvestre* Host has been only fragmentily described up till now. To investigate the problem in detail, a set of 41 quantitative and qualitative characters were studied within a population of 150 individuals. After statistical analysis the characters showing considerable intraspecies variation were singled out separated. Some interspecies various marker characters are also proposed. The results are discussed and compared with the previously published ones.

WSTĘP

W roku 1753 Linneusz opisał rośliny żyta i od tego czasu datuje się rozpoczęcie badań botanicznych rodzaju *Secale* L. (Kobylanski, 1969). Były to okazy żyta uprawnego, pochodzące najprawdopodobniej z Europy (Cvelev, 1976). Do roku 1939 odkryto i opisano wszystkie znane dotychczas taksony żyta na poziomie gatunku (Grossheim, 1924; Vavilov, 1926; Żukovski, 1928).

Roševic (1947) opracował klasyfikację rodzaju *Secale* L., w której uwzględnił najwięcej, bo 14 gatunków. Podzielił ten rodzaj na trzy sekcje:

1. Silvestria,
2. Kuprijanovia,
3. Cerealia.

Sekcja Silvestria obejmuje 1 gatunek — *Secale silvestre* Host, który jest gatunkiem jednorocznym, uznanym za najbardziej dziki w całym rodzaju *Secale* L. Jest to gatunek klejstogamiczny, o najmniejszej zmienności wewnątrzgatunkowej. *S. silvestre* rośnie na piaskach, nad brzegami rzek i morza, rzadziej w pobliżu sosnowych lasów. Jego naturalne siedliska obejmują stepowe i półpustynne rejony południowo-wschodniej Europy, Kaukaz, Środną Azję, Afganistan (Roševic, 1947) (rys. 1).

Morfologią *S. silvestre* zajmowali się, oprócz Roševica, również Antropov i Antropov (1936), Kobylanski (1969, 1975), Gandiljan (1976). Prace te nie wyczerpują całego zagadnienia, gdyż pomimo bardziej lub mniej szczegółowych opisów morfologicznych nie zawierają dokładniejszych analiz zmienności wewnątrzgatunkowej *S. silvestre*.

Rys. 1. Rozmieszczenie naturalnych stanowisk *S. silvestre* (za Roševicem, 1947)

Fig. 1. Distribution of natural sites of *S. silvestre* (after Roševic, 1947)

Wprawdzie w monografii Roševica z 1947 roku podano próbę przedstawienia tej zmienności, lecz dane są niekompletne, zaś autor nie wspomina na jak licznym materiale robił obserwacje i jakimi metodami.

MATERIAŁ I METODY

Ziarniaki *Secale silvestre* sprowadzono z Wszechzwiązkowego Instytutu Roślin Uprawnych (VIR) w Leningradzie i reprodukowano na poletkach doświadczalnych Ogrodu Botanicznego PAN w Powsinie. Z zestawu reprodukowanych taksonów *S. silvestre* wybrano jeden, o numerze introdukcyjnym OB PAN — 2707 i użyto go do badań. Należy zaznaczyć, że niemożliwe było prowadzenie badań na próbkach z wybranych punktów obszernego zasięgu, co jest niewykonalne, a jedynie na próbce nasion przesłanej przez VIR i określonych mianem jednego z taksonów

dzikiego gatunku *S. silvestre*. Z tego względu, w dalszej części pracy używane jest określenie „gatunek”.

Obserwacjami objęto 41 cech morfologicznych, w tym 25 jakościowych i 16 ilościowych. Były to cechy liścia, kłosa i całych roślin (tab. 2).

W celu przebadania zmienności założono doświadczenie blokowe, w którym 150 roślin oznaczono i obserwowano indywidualnie pod względem każdej z wybranych cech, przez cały okres wegetacji. Każda z cech posiadała od dwóch do pięciu wartości.

WYNIKI

U *Secale silvestre* tylko trzy cechy jakościowe wykazują zmienność. Są to: pokrój rośliny w stadium krzewienia, ustawienie liścia flagowego w pełni kłoszenia oraz zabarwienie plew.

Rys. 2. Typy pokroju roślin: a — prosty, b — półpłożący, c — płóący
Fig. 2. Types of plants habit: a — erect, b — prostrate to erect, c — prostrate

Pokrój rośliny w stadium krzewienia scharakteryzowany jest trzema wartościami: a — prosty, b — półpłożący, c — płożący (rys. 2).

34% osobników miało pokrój półpłożący, zaś 66% — pokrój płożący.

Ustawienie liścia flagowego w pełni kłoszenia charakteryzują cztery wartości: a — wyprostowany, b — prawie wyprostowany, c — poziomy, d — przewisający (rys. 3, tab. 2). U *Secale silvestre* zaobserwowano 38% osobników z wartością (a) oraz 62% osobników z wartością (b). Pozostałe wartości cechy (c, d) nie ujawniły się u badanych roślin.

Rys. 3. Ustawienie liścia flagowego: a — wyprostowany, b — prawie wyprostowany, c — poziomy, d — przewisający

Fig. 3. Position of flag leaf: a — erect, b — almost erect, c — horizontal, d — hanging

Tabela 1 — Table 1

Zmienność czterech badanych cech ilościowych u *S. silvestre* w procentach
 Variability (percentage) of four observed quantitative characters of *S. silvestre*

Cecha Character	Średnia Mean mm	Wariancja Variance	Odchylenie standardowe Standard deviation	Współczynnik zmienności Coefficient of variation	Wartość Value mm	Udział Frequency %
Długość liścia flagowego Length of flag leaf	21,25	32,08	5,66	26,65	10–20	50
					21–30	42
					31–40	8
Szerokość liścia flagowego Width of flag leaf	2,91	0,52	0,72	24,79	2	39
					3	45
					4	15
					5	1
Długość kłosa Length of spike	56,41	53,64	7,32	12,98	40–50	19
					51–60	58
					61–70	19
					71–80	3
					81–90	1
Wysokość rośliny Height of plant	458,22	2195,43	46,86	10,23	301–400	11
					401–500	76
					501–600	13

Tabela 2 — Table 2

Porównanie wyników obserwacji morfologicznych *S. silvestre* (dane literaturowe oraz wyniki własne)
Comparison of morphological observation of *S. silvestre* (literature and author's results)

Cecha — Character	Autor — Author				Wyniki własne Author's results
	Roševic (1947)	Antropov Antropov (1936)	Kobylanski (1969) (1975)	Gandiljan (1976)	
Pokrój rośliny w stadium krzewienia Habit of plant in the tillering phase					przeważnie płożące usually prostrate
Zabarwienie roślin Colouring of plants	jasnozielone pale-green				zielone green
Woskowy nalot na źdźble Glaucescence on the stem					słaby weak
Omszenie dokłosa Pubescence of peduncle	gęsto omszone rzadko nagie fine pubescence naked (appear seldom)	gęsto omszone rzadko nagie fine pubescence naked (appear seldom)			występuje appears
Pokrój rośliny w stadium dojrzałym Habit of plant in mature phase					półpłożący prostrate to erect
Wysokość roślin (mm) Height of plants (mm)	100 (200–400) 600	200–500	rośliny niskie low plants		200–600
Długość II-go międzywęźla (mm) Length of second internode (mm)					91–170
Grubość II-go międzywęźla (mm) Thickness of second internode (mm)					2–3

Liczba międzywęźli na źdźble Number of internodes on stem	3-4	4-6
Ustawienie liścia flagowego na początku kłoszenia Position of flag leaf before earing		wyprostowany erect
Ustawienie liścia flagowego w pełni kłoszenia Position of flag leaf in full ear		prawie wyprostowany almost erect
Nalot na liściu flagowym Glaucescence on flag leaf		występuje appears
Charakter liścia flagowego Flag leaf character		sztywny stiff
Omszenie liścia flagowego Pubescence of flag leaf		brak none
Zakończenie liścia flagowego Flag leaf ending		ostre sharp
Długość liścia flagowego (mm) Length of flag leaf (mm)		10-40
Szerokość liścia flagowego (mm) Width of flag leaf (mm)		2-5
Liczba liści na źdźble Number of leaves on stem		4-6
Zabarwienie uszek Coloring of lugs		brak none
Zabarwienie jęczyczka Coloring of lingule		brak none

Nalot woskowy na kłosie Glaucescence on spike					brak none
Długość kłosa (mm) Length of spike (mm)	20/40– 80/100	do 100			40–90
Szerokość kłosa (mm) Width of spike (mm)					5–7
Liczba kłosek w kłosie Number of spikelets in spike					14–25
Omszenie osi kłosa Spike axis pubescence	występuje appears	występuje appears			silne intensive
Długość plewy z ością (mm) Length of spikelet-glume with awn					20–50
Zabarwienie plew Coloring of spikelet glumes					przeważnie brak none
Zakończenie plew Ending of spikelet glumes	ość 20–60 mm awn 20–60 mm	długa ość long awn	długa ość long awn	ość 20–60 mm awn 20–60 mm	długa ość long awn
Pokrycie plewek Covering of glumellas					nagie naked
Orzęsienie brzegów plewek Ciliation of glumella rim	występuje appears				występuje appears
Orzęsienie grzbietu plewek Ciliation of glumella back	występuje appears				występuje appears
Zabarwienie plewek Coloring of glumellas					brak none

Zabarwienie prążków na plewkach Coloring of glumella stripes			brak none
Długość plewek (mm) Length of glumellas (mm)	10–15	10	11–14
Szerokość plewek (mm) Width of glumellas (mm)			2
Zabarwienie ości plewek Coloring of glumella spine			antocyjanowe anthocyanic
Długość ości dolnej (mm) Awn length of lower glumella (mm)	30–135	70(80)	41–90
Długość ości górnej (mm) Awn length of upper glumella (mm)			50–100
Zabarwienie pylników Anthers coloring	żółte yellow		żółto-zielone yellow-green
Długość pylników (mm) Length of anthers (mm)	2,5–3,5	2–3	3–4

Zabarwienie plew ma dwie wartości: a — brak zabarwienia, b — zabarwienie antocyjanowe.

82% roślin nie miało zabarwionych plew, zaś 18% miało plewy o antocyjanowym zabarwieniu.

Badane rośliny dzikiego żyta nie wykazywały zmienności pod względem pozostałych cech jakościowych i 100% osobników w obrębie gatunku charakteryzowało się którąś z wartości określonej cechy. Na przykład, wszystkie badane rośliny miały owłosione dokłosie (rys. 4).

Rys. 4. Typy dokłosia: a — owłosione, b — brak owłosienia
Fig. 4. Types of peduncle: a — pubescent, d — nonpubescent

Secale silvestre charakteryzuje się dużą zmiennością cech ilościowych (poza szerokością plewek).

Długość liścia flagowego wynosiła od 10–40 mm. Najwięcej roślin, bo 50%, miało długość od 10–20 mm. Najmniej, bo 8%, długość 31–40 mm (tab. 1, rys. 5).

Najwęższy liść flagowy miał 2 mm, zaś najszerszy 5 mm (tab. 1). Najwięcej liści (44,7%) miało szerokość 3–3,5 mm. Najczęściej występuje 5 liści (78,7%).

Długość kłosa zawiera się w granicach od 40–90 mm. Najwięcej roślin (58%) miało kłos o długości 51–60 mm (rys. 6, tab. 1).

Szerokość kłosa charakteryzowała się wartościami 5, 6, 7 mm. Najwięcej roślin (62%) miało kłos o szerokości 6 mm.

W kłosie tego gatunku znajduje się 14–25 dwukwiatkowych kłosek. Przedziałem modalnym dla tej cechy, czyli charakteryzowanym udziałem największej liczby osobników, był przedział 17–19 kłosek (64,7%) (rys. 7).

S. silvestre ma plewy zakończone długą ością. Mierzone łącznie (plewa + ość) miały długość od 20–50 mm. Najczęściej jednak otrzymywano pomiar zawierający się w przedziale 20–30 mm (90% osobników).

Rys. 5. Liść flagowy *Secale silvestre* (z boku)Fig. 5. Flag leaf of *Secale silvestre* (side view)Rys. 6. Kłos *Secale silvestre*Fig. 6. Spike of *Secale silvestre*

Mierzono również: długość plewek, długość ości górnej, długość ości dolnej.

Pomiary kolejnych cech zawierały się w przedziałach:

11–14 mm (najczęściej 12 mm — 64%),

50–100 mm (najczęściej 61–70 mm — 68%),

41–90 mm (najczęściej 51–60 mm — 50,7% roślin).

U *Secale silvestre* pylniki są krótkie (3 lub 4 mm). Przeważają jednak kwiatki z pylnikami o długości 3 mm (95,3%).

Gatunek ten charakteryzuje się niskim wzrostem, 301–600 mm. Najwięcej roślin ma wysokość od 400–500 mm (76%) (tab. 1).

Przy pomiarach międzywęzła stwierdzono, że:

— długość II-go międzywęzła (od dołu) zawiera się w przedziale od 91–170 mm.

Najwięcej roślin (40,7%) miało międzywęźle o pośredniej długości, od 111–130 mm,

— II-gie międzywęźle ma grubość od 2–3 mm, lecz najczęściej (72,7%) występuje międzywęźle o grubości 3 mm,

— liczba międzywęźli zawiera się w granicach od 4–6 na źdźble. Najwięcej badanych osobników (82%) miało 5 międzywęźli.

Rys. 7. Kłosek *Secale silvestre*
Fig. 7. Spikelet of *Secale silvestre*

Po obliczeniu współczynnika zmienności badanych cech wyodrębniono cechy o dużej zmienności oraz mało zmienne. Cechy mało zmienne można uznać za nieistotne przy badaniu zmienności, pomimo tego, że pewna zmienność występuje.

Do cech o dużej zmienności (współczynnik zmienności był wyższy niż 25%) zaliczono:

- ustawienie liścia flagowego w pełni kłoszenia,
- długość liścia flagowego,
- zabarwienie plew.

Do cech nieistotnych, czyli mało zmiennych (współczynnik zmienności wynosił mniej niż 10%), zaliczono:

- liczba liści na źdźble,
- liczba kłosek w kłosie,
- długość plewek,
- długość pylników,
- liczba międzywęźli na źdźble.

Badanie zmienności wewnątrzgatunkowej pozwala wyodrębnić cechy wyznacznikowe (markerowe), które są niezienne w obrębie gatunku, natomiast wykazują dużą zmienność międzygatunkową. Za „markery” w obrębie *S. silvestre* można uznać:

- ustawienie liścia flagowego na początku kłoszenia — wyprostowany,
- charakter liścia flagowego — sztywny,
- zabarwienie jęczyczka — bezbarwne,

- zabarwienie uszek — bezbarwne,
- owłosienie osi kłosa — silne,
- zakończenie plewy — ość,
- zabarwienie prążków na plewkach — brak,
- owłosienie dokłosa — występuje.

Pomimo dużej zmienności wewnątrzgatunkowej cech ilościowych, można je również uznać za cechy wyznacznikowe, ponieważ w porównaniu z innymi gatunkami rodzaju *Secale* L., *S. silvestre* charakteryzuje się tak małymi wymiarami poszczególnych części roślin, że odróżnia się wyraźnie od innych gatunków.

Na podstawie zebranych wyników obserwacji można przedstawić charakterystykę morfologiczną omawianego gatunku.

Secale silvestre — roślina jednoroczna. W stadium krzewienia przeważają rośliny o pokroju płóścym. W fazie strzelania w źdźbło występuje zabarwienie zielone. Na początku kłoszenia liść flagowy jest wyprostowany, zaś w pełni tej fazy prawie wyprostowany. Liść ten posiada nalot woskowy, jest sztywny, bez omszenia, zawsze o ostrym zakończeniu. Długość liścia 10–40 mm ($\bar{x}$ 21,25 mm), szerokość 2–5 mm ($\bar{x}$ 2,91 mm). Liczba liści na głównym źdźbłe — 4–6. Uszka i jęczyczek są bezbarwne.

Kłos bez nalotu woskowego, 40–90 mm długości ($\bar{x}$ 56,41 mm), 5–7 mm szerokości ($\bar{x}$ 5,85 mm). Oś kłosa jest silnie omszona. W kłosie występuje 14–25 kłosków. Długość plewy — 20–50 mm ($\bar{x}$ 27,31 mm). Plewy przeważnie bezbarwne, zakończone długą ością. Plewki nagie, o orzęsionym grzbiecie i brzegach, bezbarwne, o bezbarwnych prążkach, 11–14 mm długości ($\bar{x}$ 12,04 mm), 2 mm szerokości. Ości plewek o zabarwieniu antocyjanowym. Długość ości plewki dolnej 41–90 mm ($\bar{x}$ 61,14 mm), długość ości plewki górnej 50–100 mm ($\bar{x}$ 67,25 mm). W fazie kwitnienia słaby nalot woskowy na źdźbłe, dokłose omszone.

W stadium dojrzałym, rośliny mają pokrój półpłóścący. Wysokość roślin 200–600 mm ($\bar{x}$ 458,2 mm), długość II-go międzywęzła 91–170 mm ($\bar{x}$ 132,11 mm), a jego grubość 2–3 mm. Liczba międzywęzli na głównym źdźbłe — 4–6.

Pręciki po trzy w każdym kwiatku o pylnikach żółto-zielonych, długości 3–4 mm.

Ziarniaki: podługne-jajowate, gładkie, matowe, przeważnie jasne, o bródce gęstej, długości — $\bar{x}$ 7,76 mm, szerokości — $\bar{x}$ 1,91 mm.

DYSKUSJA

Wprawdzie w dotychczasowych badaniach zajmowano się morfologią dzikich gatunków rodzaju *Secale* L. (w tym *Secale silvestre*), lecz były to badania prowadzone na niesprecyzowanej liczbie obiektów; opisywano cechy przypadkowo wybrane, nie uwzględniając tak ważkiego problemu jakim jest zmienność wewnątrzgatunkowa.

Przeprowadzone doświadczenia miały na celu całościowe opracowanie gatunku *S. silvestre*. Podejmując zagadnienie morfologii gatunku, konieczne było skoncentrowanie się na metodzie, która pozwoliłaby zbadać zmienność wewnątrzgatunkową u *S. silvestre*.

W badaniach uwzględniono 41 cech morfologicznych. Wśród tych cech tylko 13 zostało opisanych przez innych autorów (Kobylanski 1969, 1975; Antropov i Antropov 1936; Roševic 1947; Gandiljan 1976).

Roševic (1947) opisuje dwie cechy jakościowe liścia, nie precyzując, który z liści był obserwowany i nie uwzględniając jego cech ilościowych. W swojej monografii zamieszcza informację, że liść u *S. silvestre* jest zwisły i miękki. W przedstawionych tu badaniach liść flagowy jest właśnie najbardziej charakterystyczny i ze względu na swe położenie tuż pod kłosem mógłby być najlepiej porównywany. Trudno jest wobec tego porównywać wyniki z wcześniej przedstawionymi w literaturze.

Kłosa, według badań Roševica (1947), mają długość 2/4–8/10 cm, zaś ości 2–6 mm długości i są 2–3 razy dłuższe. Gandiljan (1976), powołując się na Roševica, podaje te same dane. Antropov i Antropov (1936) i Kobylanski (1969, 1975) zaznaczają tylko, że występują plewy z długą ością (tab. 2).

Roševic (1947) pisze, że długość plewki dolnej wynosi 10–15 mm, zaś jej ość — 3–13,5 cm. Plewki te są orzęsione na grzbiecie i brzegu. Według Antropov i Antropov (1936) plewki dolne mają około 1 cm, zaś ich ość 7 (8) cm.

Długość żółtych pylników, według Roševica (1947), wynosi 2,5–3,5 mm. Kobylanski w 1969 roku wspomina o drobnych pylnikach, zaś w 1975 roku pisze, że ich długość zamyka się w przedziale 2–3 mm.

Oś kłosa, według Roševica (1947) i Antropov i Antropov (1936), jest owłosiona, zaś dokłosie gęsto owłosione, rzadziej nagie.

Roševic (1947) podaje wysokość roślin w przedziale 10/20–40/60 cm, Antropov i Antropov (1936) — 20–50 cm, zaś Kobylanski (1969) pisze tylko, że rośliny są niskie (tab. 2).

Porównując wyniki cech ilościowych wymienionych przez Roševica (1947), Antropov i Antropov (1936), Kobylanski (1969, 1975), Gandiljan (1976) z wymienionymi przez autorkę, stwierdzono różnice w przedziałach. Dane spotykane w literaturze mają większe przedziały. Jedynie w przypadku liczby międzywęźli otrzymano przesunięty, a nie zawierający się zakres pomiarów. Roševic (1947) pisze o 3–4 międzywęźlach na źdźbłę, autorka obserwowała 4–6. Jest to istotna różnica.

Uzyskane wyniki były zgodne z literaturą dotyczącą orzęsienia grzbietu i brzegów plewek, zabarwienia pylników, owłosienia dokłosia i osi kłosa.

Pozostałe istotne cechy, jak: pokrój roślin, zabarwienie uszek i jęczyczka, jakościowe i ilościowe cechy liścia flagowego oraz kłosa, nie zostały uwzględnione w poprzednich badaniach.

Niniejsza praca powinna uzupełniać informacje na temat morfologii i zmienności tego tak interesującego, dzikiego reprezentanta rodzaju *Secale* L.

WNIOSKI

1. *Secale silvestre* jest gatunkiem klejstogamicznym, wykazującym małą zmienność wewnątrzgatunkową.

2. Oprócz trzech cech jakościowych: pokrój rośliny w stadium krzewienia, usta-

wienie liścia w pełni kłoszenia, zabarwienie plew, pozostałe cechy nie wykazują statystycznie uchwytnej zmienności.

3. Gatunek *S. silvestre* wykazuje zmienność pod względem cech ilościowych, ale cechy te są tak charakterystyczne, że można je uznać za typowe tylko dla tego gatunku.

4. Cechy jakościowe niezmiennie i charakterystyczne dla gatunku: zakończenie plewy, zabarwienie uszek i języczka, owłosienie dokłosa, ustawienie liścia flagowego na początku kłoszenia, zabarwienie prążków na plewkach, owłosienie osi kłosa, charakter liścia flagowego.

STRESZCZENIE

Wielu autorów zajmowało się morfologią *Secale silvestre*, ale były to badania prowadzone fragmentarycznie. Przeprowadzone przez autorkę doświadczenia miały na celu całościowe opracowanie gatunku. Obserwacje przeprowadzono indywidualnie na 150 osobnikach w populacji. Opracowano ten gatunek pod względem 41 cech ilościowych i jakościowych. Po przeprowadzeniu analiz statystycznych wyodrębniono cechy o dużej i małej zmienności wewnątrzgatunkowej oraz wykorzystano cechy wyznacznikowe (markerowe), które miałyby duże znaczenie w badaniach międzygatunkowych rodzaju *Secale* L. Wyniki obserwacji morfologicznych porównano z wcześniej opublikowanymi w literaturze.

LITERATURA

- Antropov V. I., Antropov V. F., 1936. Roż. Kul'turnaja Flora. 2: 5-95.
- Cvelev N. N., 1976. Zlaki SSSR. Leningrad, 171-174.
- Gandiljan P. A. 1976. K sistematike roda *Secale* i ego raznoobrazie w Armianskoj SSR I. Biol. Ż. Armenii. 29, 11: 27-35.
- Grossheim A. A., 1924. Novaja rasa dikoj rži, *Secale vavilovii* m. iz Zakaukazia. Trudy po prikl. bot. i selekc. 13, 2: 461-482.
- Kobylanski V. D., 1969. Issledovanija po rži. Trudy po prikl. bot., genet. i selekc. 41, 1: 66-77.
- Kobylanski V. D., 1975. K sistematike i filogeni roda *Secale* L. Biul. WNII rastenovodstva 48: 64-71.
- Roševic R. J., 1947. Monografia dikorastuščich i sorno-polevych vidov rži *Secale* L. Acta Instituti Botanici Nomine V. L. Komarovii Academiae Scientiarum URSS, ser. 1, 6: 105-163.
- Vavilov N. I., 1926. Centry proischoždenija kul'turnych rastenij. Izbrannyje trudy 3: 446-467.
- Žukovski P. M., 1928. Dikorastujuščaja novaja forma rži iz Anatolii i predvaritel'nye kritičeskie zametki o vide *Secale cereale* L. Trudy po prikl. bot., genet. i selekc. 19, 2: 49-58.