ЭКОЛОГИЯ, 2003, № 5, с. 370–376

УДК 599.323.4 (211)

КОПЫТНЫЕ ЛЕММИНГИ ГОЛАРКТИКИ: СЛЕДЫ РАССЕЛЕНИЯ В СВЯЗИ С ИСТОРИЕЙ АРКТИЧЕСКОЙ БИОТЫ

© 2003 г. Н. Г. Смирнов*, В. Б. Федоров**

* Институт экологии растений и животных УрО РАН, 620144 Екатеринбург, ул 8 Марта, 202
** University of Alaska Museum, 907 Yukon Drive, Fairbanks, AK 99775, USA

Поступила в редакцию 04.04. 2003 г.

Среди современных леммингов (*D. torquatus* с п-ва Ямал и *D. groenlandicus* с островов Сомерсет, Батурст, Мелвилл, Девон) встречены популяции с архаичным набором морфотипов, характерным для конца позднего плейстоцена. На некоторых участках ареала обитают лемминги с таким распределением морфотипов, которое характерно для голоценового этапа развития. Лемминги с наиболее развитой зубной системой обитают в Берингийском секторе Арктики (о. Врангеля, Чукотка, Аляска). Обсуждается соответствие границ группировок, выделенных по одонтологическим признакам, с данными филогеографии по митохондриальной ДНК и хромосомными группами.

Ключевые слова: копытные лемминги, арктическая биота, зубная система, мтДНК.

К настоящему времени в палеонтологической истории рода известно несколько сменяющих друг друга видовых форм рода копытных леммингов *Dicrostonyx*. Из них типичным для среднего плейстоцена считается *D. simplicior*, для позднего плейстоцена – *D. guilielmi* (синоним *D. henseli*). Современные виды *D. torquatus, D. groenlandicus*, вероятнее всего, являются непосредственными потомками *D. guilielmi-henseli*. Этот вид в последнюю холодную эпоху плейстоцена населял обширные пространства Голарктики, но особенно широко был распространен в Северной Евразии ("Late Pleistocene...", 1995). Северная граница ареала проходила вдоль краевых образований ледников и побережий арктических морей; южные и западные границы существенно отличались от современных.

Подробный анализ сопутствующей фауны, палеоботанических данных и другой информации позволяет сделать вывод о полизональном распространении копытных леммингов в плейстоцене. К югу от арктической зоны в последнюю холодную эпоху плейстоцена простиралась широкая "гиперборейная зона" (тундро-степь). Она, безусловно, не была однородной; можно различать северную, типичную и южную подзоны. В каждой из них *D. guilielmi* присутствовал, но его относительная численность убывала с севера на юг – от полного доминирования в арктической зоне и северной части гиперборейной зоны до единиц процентов в ее южной подзоне. Реакция леммингов на плейстоцен-голоценовый рубеж подробно изучена для Уральского сектора Евразии (Смирнов, 2001). В интервале от 15 до 13 тыс. лет назад с очень высокими скоростями шла смена преобладающих типов строения коренных зубов, которая маркирует переход от *D. guilielmi* к *D. torquatus* (рис. 1). Второй важный эпизод истории копытных леммингов – термический максимум голоцена. Для арктических элементов в западном секторе Евразии он был настоящей катастрофой, так как за очень короткое время привел к господству лесной растительности, а тундровые элементы были оттеснены к ледовитому побережью и в ряде территорий вообще исчезли.

Для изучения истории расселения копытных леммингов до современных границ и факторов, связанных с этим процессом, используют различные источники информации. Среди морфологических признаков наиболее показательны характеристики зубной системы, доступные для изучения как на современных, так и на ископаемых остеологических материалах. Их преимущество состоит в том, что они не зависят от онтогенетического возраста, имеют высокую долю наследственной компоненты в изменчивости. Ряд особенностей генов митохондриальной ДНК (мтДНК) делает их информативными маркерами для изучения исторических процессов на внутри- и межвидовом уровнях. Клональное наследование по материнской линии в сочетании с отсутствием рекомбинации дает возможность отслеживать филогенетические связи между аллелями (гаплотипами), которые формировались в течение длительных промежутков эволюционного времени. С другой стороны, сочетание сравнительно низкой эффективной численности с высокой скоростью нуклеотидных замещений в мтДНК мелких млекопитающих позволяет изучать исторические процессы в течение коротких промежутков эволюционного

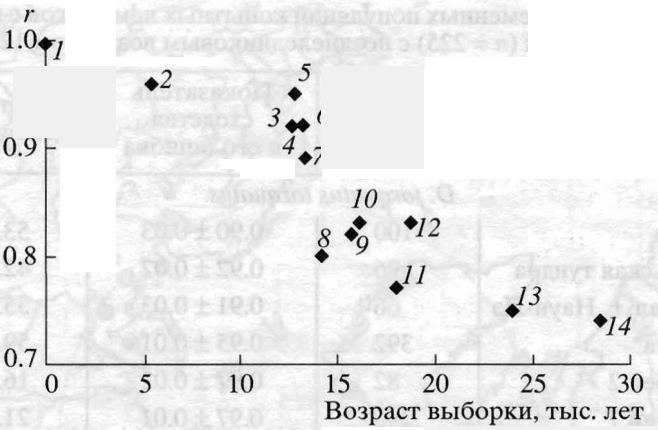

Рис 1. Зависимость между возрастом ископаемых выборок копытных леммингов Среднего и Северного Урала и показателем сходства r ископаемых форм *Dicrostonyx* с современными с ЮжногоЯмала (выборка в районе устья р.Паюта). Расчеты выполнены по частотам морф верхних коренных зубов M^1 и M^2; для каждой выборки указаны: *n* – количество измеренных зубов, радиоуглеродный возраст в годах, лабораторный индекс, номер образца.

1–7 – местонахождения остатков вида *D. torquatus*: *1* – современные *D. torquatus* из погадок хищников, Южный Ямал (район устья р. Паюта, *n* = 392); *2* – пещера Аракаево 8, раскоп 1, *n* = 39, 5568 ± 300 лет (ИЭМЭЖ-202); *3* – грот Расик, гор. 21, *n* = 340, 12680 ± 180 лет (ГИН-10569); *4* – пещера Каква 4, *n* = 41, 12800 + 300 лет (ГИН-9444); *5* – пещера Дыроватый Камень на р. Чусовой, *n* = 225, 12820 ± 60 (CAMS-35894); *6* – грот Расик, гор.24, *n* = 418, 13250 ± 120 (ГИН-10568); *7* – грот Расик, гор.27, *n* = 378, 13330 ± 120 (ГИН-10567); *8–14* – местонахождения *D. guilielmi*: *8* – грот Бобылек, сл. 2, *n* = 54, 14200 ± 400 (ИЭРиЖ-164); *9* – пещера Аракаево–8, раскоп 2, гор. 12, *n* = 65, 15739 ± 590 (ИЭМЭЖ-230); *10* – Медвежья пещера, слой бурого суглинка, *n* = 156, 16130 ± 150 (ЛЕ–3060); *11* – Медвежья пещера, слой бурого суглинка, *n* = 59, 17980 ± 200 (ЛЕ–2876); *12* – пещера Черемухово–1, раскоп 4, *n* = 185, 18784 ± 379 (ИЭМЭЖ-1259); *13* – обнажение 430 км от устья Оби, *n* = 81, 24000 ± 150 (ИЭРиЖ-63); *14* – пещера Черемухово-1, раскоп 1, гор. 54, *n* = 53, 28520 ± 850 (AA-36469).

времени, например позднеплейстоценовых оледенений и голоцена. Нет оснований предполагать существование прямой связи между непрерывной изменчивостью формы жевательной поверхности зубов, которая, вероятно, определяется множественными ядерными генами, и качественной изменчивостью генов мтДНА.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА

Точки сборов современных копытных леммингов показаны на рис. 2. Все серии ископаемых коренных зубов хранятся в коллекциях Института экологии растений и животных УрО РАН (г.Екатеринбург). Сборы черепов современных копытных леммингов с Аляски принадлежат музею Университета Аляски (г.Фэрбенкс). Погадочные материалы с полуострова Канин хранятся в Институте проблем экологии и эволюции РАН (г. Москва), остальные черепа, собранные в Евразии, – в коллекциях ИЭРиЖ (г. Екатеринбург). Материал с островов Канадской Арктики и Гренландии собран В.Б.Федоровым. Образцы сухих шкур копытных леммингов с побережья Чаунской Губы были получены из коллекции Сибирского зоологического музея (г. Новосибирск) и использовались для мтДНК анализа.

У современных и ископаемых копытных леммингов рода *Dicrostonyx* строение жевательной поверхности всех коренных зубов варьирует, причем характер этого варьирования непрерывный (Смирнов и др., 1986). Темпы исторического преобразования первого и второго верхних коренных зубов несопоставимо выше, чем других зубов, поэтому все оценки и сравнения выполнены по степени развития новых треугольников на этих зубах. Принадлежность зуба к определенной морфе определяли с помощью одинаковых критериев для первого и второго зубов на основе измерения соответствующего угла в градусах по ранее опубликованной методике (Смирнов и др., 1997).

Количественное сравнение выборок велось с помощью показателя сходства популяций по полиморфным признакам "r", предложенного Л.А. Животовским (1979). Были рассчитаны показатели сходства выборок ископаемых зубов копытных леммингов из отложений уральских пещер с одной современной выборкой ("эталон"). В качестве эталона были выбраны сборы черепов из погадок хищных птиц близ устья р. Паюта, в южной части полуострова Ямал, вблизи Полярного Урала. Результаты такого сравнения, соотнесенные с возрастом, представлены на рис. 1. Процесс преобразования формы зубов в позднем плейстоцене и голоцене проходил неравномерно. Его детали и связанный с ними комплекс вопросов рассмотрены в специальной работе (Смирнов, 2002). Здесь важно отметить, что переход к современному типу зубной системы произошел резко, примерно 14 тыс. лет назад. Серия выборок позднеледникового возраста

Показатели сходства *r* выборок из современных популяций копытных леммингов с ископаемой выборкой из пещеры Дыроватый Камень на р.Чусовой (n = 225) с позднеледниковым возрастом 12820 ± 60 лет (CAMS-35894)

№	Пункт сбора	Колич. измерений	Показатель сходства и его ошибка	Критерий идентичности	Принадлежность к типу
		D. torquatus torquatus			
1	П-ов Канин	100	0.90 ± 0.03	53.17	Голоценовый
2	Большеземельская тундра	96	0.92 ± 0.02	42.68	Современный
3	Полярный Урал, г. Наун-Пэ	66	0.91 ± 0.03	35.82	»
4	Ямал, р. Паюта	392	0.95 ± 0.01	59.86	Голоценовый
5	Ямал, р. Юрибей 2	82	0.97 ± 0.02	16.73	»
6	Ямал, р. Юрибей 7	248	0.97 ± 0.01	21.79	»
7	Ямал, р. Юрибей 7–1	86	0.97 ± 0.02	15.25	Позднеледниковый
8	Ямал, р. Морды-Яха	128	0.99 = 1	7.88	»
9	Ямал, оз.Сюмбан-То	218	0.99 = 1	9.45	»
		D. torquatus chionopaes			
10	Устье реки Лены	86	**0.96 ± 0.02**	17.58	Голоценовый
11	Чаунская губа	142	0.86 ± 0.03	99.12	Современный
		D. groenlandicus			
12	О-в Врангеля	**176**	**0.89 ± 0.02**	86.55	»
13	Аляска	140	0.86 ± 0.03	99.56	»
		Остров			
14	Короля Вильяма	33	0.84 ± 0.05	36.78	Голоценовый
15	Еллеф Рингнес	28	0.87 ± 0.05	26.49	»
16	Мелвилл	40	0.95 = 1	12.45	Позднеледниковый
17	Девон	18	0.89 ± 0.05	14.04	»
18	Батурст	146	0.97 = 1	13.34	»
19	Сомерсет	240	0.98 ± 0.01	19.96	»
20	Гренландия (земля Нансена)	46	0.77 ± 0.05	69.46	Голоценовый
21	Гренландия	114	0.85 ± 0.03	93.53	»

(см. рис. 1, № 3–7) имеет уже облик, характерный для современного вида *D. torquatus*, но отличается от современного "эталона" большей долей зубов с морфотипом "henseli". Одна из этих позднеледниковых выборок, из пещеры Дыроватый Камень на р.Чусовой, была использована для сравнения (см. таблицу) с серией современных.

Данные по изменчивости мтДНК, так же как описание методов выделения ДНК, условий полимеразной цепной реакции, последовательностей праймеров и условий ручного или автоматического сиквенирования, были опубликованы ранее (Fedorov, Goropashnaya, 1999; Fedorov, Stenseth, 2002). Сравнимые генетические данные отсутствуют для популяций с полуострова Канин и Полярного Урала, поэтому эти выборки исключены из сравнения генетических и морфологических различий. В данной работе использовано 11 гаплотипов, состоящих из 871 пары нуклеотидов митохондриального цитохрома Б гена. Генетические расстояния рассчитывали по методу Тамуры-Нея и филогенетические деревья строили по методу ближайшего соседа сравнением с 1000 повторных бутстрэп выборок для оценки значимости кластеров (Nei, Kumar, 2000). Корреляцию между матрицами генетических и морфологических дистанций оценивали с использованием непараметрической статистики Мантеля (Sokal, Rohlf, 1995). Для этого значения показателя сходства Животовского были преобразованы в показатели различий путем вычитания из единицы.

РЕЗУЛЬТАТЫ И ИХ ОБСУЖДЕНИЕ

Часть современных выборок статистически значимо не отличаются от позднеледникового "эталона", значения r для других близки к единице (0.98–0.97), что свидетельствует об их очень большом сходстве. Такие выборки расположены в двух регионах – на полуострове Ямал и некото-

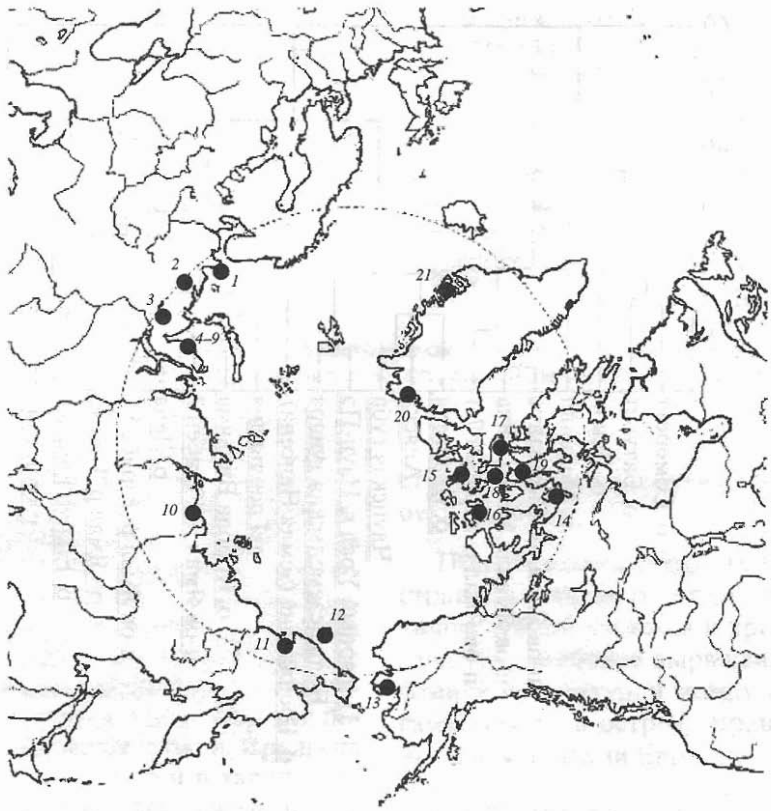

Рис. 2. Географическое расположение выборок копытных леммингов. Номера соответствуют популяциям в таблице.

рых островах Канадского архипелага. Между собой эти современные выборки похожи; они образуют большой кластер, расположенный в левой части диаграммы (рис. 3), что можно трактовать в пользу наличия по крайней мере двух рефугиумов, где до наших дней сохранились лемминги, зубные системы которых можно отнести к "позднеледниковому" типу.

В палеогеографической литературе нет единой точки зрения на природную обстановку на полуострове Ямал в позднем плейстоцене и голоцене, но часть исследователей считает, что в эпоху последнего оледенения он не перекрывался покровным ледником, а представлял собой изолят, отделенный от остальной обитаемой суши ледниковым языком, покрывавшим Новую Землю и Полярный Урал. Можно допустить, что в среднем голоцене изоляция Ямальской популяции копытных леммингов поддерживалась возникавшей в основании полуострова полосой лесотундры и леса, которая отделяла его от других тундровых районов. На самом Ямале максимум облесения наступил между 7200 и 6000 гг. до н.э. (Hantemirov, Shiyatov, 2002). Установлено, что в предгорьях Полярного Урала в поздней фазе голоценового оптимума доля остатков копытных леммингов сокращалась до 1.7% от всех грызунов при доминировании красно-серых полевок и экономок (Smirnov, Golovachov, 1999).

Результаты анализа изменчивости мтДНК в популяциях копытного лемминга на Среднем и Северном Ямале дают независимое подтверждение значительному сокращению ареала этого вида в период голоценового оптимума (Fedorov et al., 1999). Низкая нуклеотидная изменчивость и звездообразная филогения мтДНК гаплотипов с наиболее частым на Ямале гаплотипом в центре филогении свидетельствуют о существенном сокращении эффективного размера популяции, так называемого эффекта бутылочного горлышка. Есть веские основания считать, что размер популяций на Ямале значительно сокращался вследствие распространения лесов на север в период голоценового оптимума. Помимо Ямала, позднеледниковый тип зубной системы характерен для большинства популяций копытного лемминга в северной части Канадского арктического архипелага. Предположение о существовании ледниковых рефугиумов на северо-западе Канадского архипелага высказывалось на основании биогеографических данных достаточно давно (Macpherson, 1965). Недавно эта гипотеза была подтверждена анализом изменчивости мтДНК у копытных леммингов (Fedorov, Stenseth, 2002). Генетические данные указывают на то, что после окончания по-

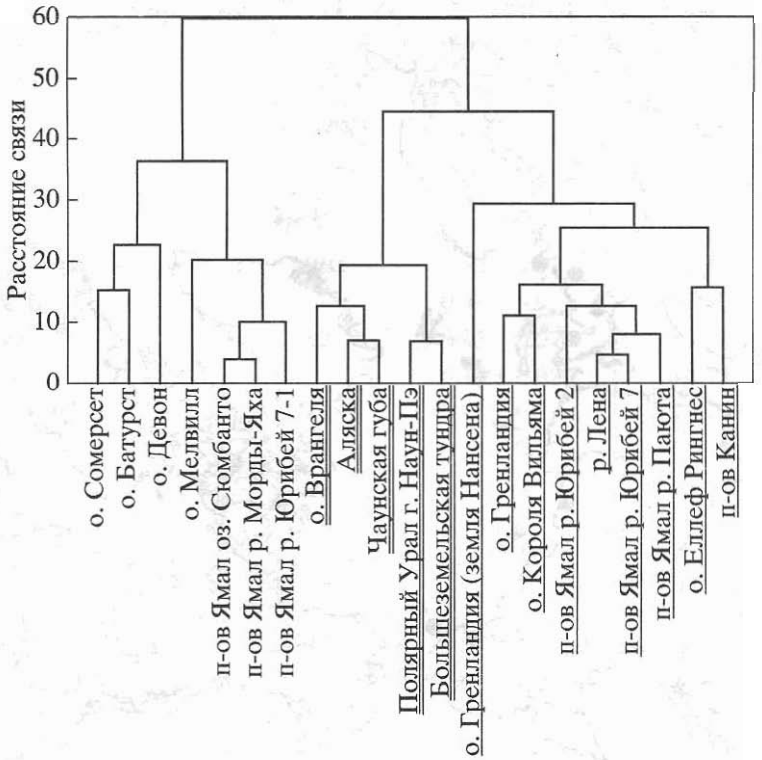

Рис. 3. Кластерная диаграмма сходства современных копытных леммингов Голарктики по морфам первого и второго верхних коренных зубов (метод полной связи, Эвклидовы расстояния). Двойной линией подчеркнуты пункты сбора выборок, для которых зубные системы отнесены к современному типу, одинарной – к голоценовому; остальное – пункты обитания леммингов, сохранивших позднеледниковый тип зубной системы. Видовая принадлежность выборок показана в таблице.

следнего оледенения лемминги расселились по северным островам из ледникового рефугиума, расположенного на севере Канадского архипелага. Низкая нуклеотидная изменчивость свидетельствует об ограниченном эффективном размере популяции этого рефугиума.

Особый облик имеют зубные системы копытных леммингов, населяющих территорию Берингии. Они отличаются от позднеледникового "эталона" высокой долей зубов с максимально развитыми дополнительными треугольниками и представлены тремя выборками – с о-ва Врангеля, побережья Чаунской губы (материковая Чукотка) и с Аляски. Такие зубные системы можно назвать "современными". Эти выборки, хотя и объединены общностью территории и единством типа зубной системы, но принадлежат двум разным видам. В кластерной диаграмме к ним примыкают еще две выборки: из Большеземельской тундры и с восточного склона Полярного Урала. Таким образом, высокие скорости морфологических преобразований наблюдались как в районах с динамичной природной средой (Большеземельская тундра и Полярный Урал), так и в условиях ее относительной консервативности (Берингия).

На основании изменчивости мтДНК копытные лемминги подразделяются на две крупные филогеографические группы: североамериканскую (включая популяцию с острова Врангеля) и евразийскую (Fedorov, Goropashnaya, 1999; Fedorov et al., 1999). В таксономическом плане эти группы соответствуют североамериканскому виду *D. groenlandicus* и евразийскому *D. torquatus*. На рис. 4 показано филогенетическое дерево, отражающее связи между мтДНК гаплотипами цитохрома Б, которые представляют большинство популяций, изученных морфологически. Важно отметить, что из 88 нуклеотидных замещений, обнаруженных в этом наборе гаплотипов, только 7 (менее 10%) сопровождались заменами аминокислот. Поскольку большинство нуклеотидных замещений не вызывало изменений в структуре белка, кодируемого цитохромом Б, изменчивость этого маркера может рассматриваться как селективно нейтральная. Это позволяет считать, что данная филогения в первую очередь отражает историю изоляции и расселения, а не конвергентное сходство, возникающее под селективным действием сходных факторов окружающей среды.

Значительная генетическая дистанция (в среднем 6% нуклеотидных замещений на один нукле-

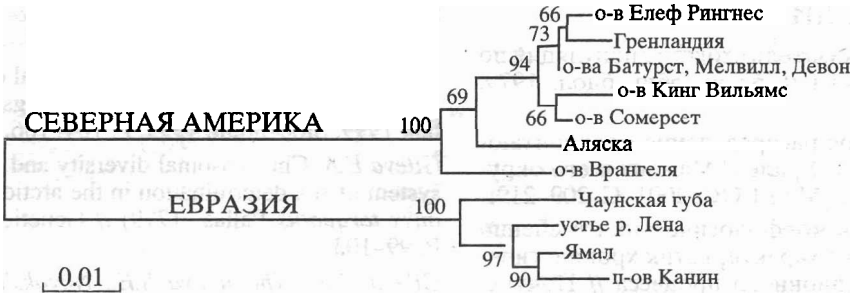

Рис. 4. Филогенетическое дерево, отражающее эволюционные связи между гаплотипами цитохрома Б копытных леммингов. Цифры над ветвями показывают статистическую поддержку основных кластеров, полученную с использованием бутстрэп теста.

отидный сайт) через Берингов пролив указывает на длительную изоляцию (более 1 млн. лет) между копытными леммингами двух континентов (Fedorov, Goropashnaya, 1999). Даже простое визуальное сравнение диаграммы морфологического сходства (рис. 3) и филогенетического дерева (рис. 4) показывает существенное несоответствие групп, выделяемых на основании морфологического и генетического сходства. Например, все берингийские выборки (Чаунская губа, о. Врангеля и Аляска) сходны морфологически и характеризуются современным типом зубной системы, однако сильно различаются по структуре мтДНК и принадлежат к двум разным видам. Кластер выборок, характеризующихся позднеледниковым типом зубной системы, включает две генетически различные региональные группы с Ямала и северных островов Канадского арктического архипелага.

Отсутствие прямого соответствия между морфологическим и генетическим сходством подтверждают результаты сравнения матриц морфологических и генетических дистанций с использованием статистики Мантеля. Значение коэффициента корреляции ($r = 0.004$) между элементами двух матриц близко к нулю, и нулевая гипотеза об отсутствии связи между генетическими и морфологическими дистанциями не может быть отвергнута ($P > 0.05$). Поскольку селективно нейтральная изменчивость мтДНА в большой степени отражает исторические связи популяций и региональных групп, возможно предположить, что морфологическое сходство в строении зубной системы во многих случаях является результатом независимых конвергентных эволюционных преобразований.

На основании сходства между географической изменчивостью мтДНК и распространением хромосомных рас копытных леммингов в Евразии и Берингийском секторе Голарктики было показано, что такие исторические факторы, как изоляция и эффекты бутылочного горлышка, могли быть важными для фиксации хромосомных перестроек и возникновения хромосомных рас (Fedorov et al. 1999).

Попытка сопоставить географическое распространение групп со сходным морфологическим типом зубной системы и хромосомных рас показала, что наиболее выражены различия в хромосомной конституции между копытными леммингами Аляски и острова Врангеля, с одной стороны, и леммингами Евразии – с другой (Gileva et al., 1994). Как и при сравнении по изменчивости мтДНК, выборки с морфологически сходным современным типом зубной системы с Аляски, о. Врангеля и Чаунской губы объединяют леммингов с очень различными кариотипами. В Евразии две другие морфологически современные выборки из Большеземельской тундры и с Полярного Урала отличаются по кариотипу от животных Чаунской губы двумя робертсоновскими транслокациями (Gileva 1980; Fedorov et al., 1999). Хромосомная изменчивость копытных леммингов на островах Канадского архипелага изучена довольно фрагментарно. Обращает на себя внимание тот факт, что кариотипически очень своеобразная выборка с о-ва Еллеф Рингнес (Fredga, Fedorov, 1999) по морфологии наиболее близка к выборке с п-ва Канин, которая, вероятно, относится к евразийской расе I (Fedorov et al., 1999).

Результаты визуального сравнения на ограниченном наборе данных не выявляют строгого соответствия между морфологическими типами зубной системы и определенными хромосомными расами. Это заключение соответствует выводу, сделанному на основании сравнения изменчивости мтДНК и географической изменчивости зубной системы.

Работа выполнена при поддержке РФФИ (грант № 02-04-49181) и Голландско-Российского проекта по исследованию плейстоцен-голоценового рубежа.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Животовский Л.А. Показатель сходства популяций по полиморфным признакам // Журн. общ. биол. 1979. Т. 40. № 4. С. 587–601.

Смирнов Н.Г. Зональное распределение млекопитающих в позднем валдае на Урале // Мамонт и его окружение: 200 лет изучения. М.: ГЕОС, 2001. С. 209–219.

Смирнов Н.Г. Скорость морфологических изменений в популяциях как одна из характеристик хронологической структуры эволюционного процесса // Популяции, сообщества, эволюция. Ч. 2. Казань: ЗАО "Новое знание", 2002. С. 190–210.

Смирнов Н.Г., Большаков В.Н., Бородин А.В. Плейстоценовые грызуны Севера Западной Сибири. М.: Наука, 1986. 145 с.

Смирнов Н.Г., Головачев И.Б., Бачура О.П., Кузнецова И.А., Чепраков М.И. Сложные случаи определения зубов грызунов из отложений позднего плейстоцена и голоцена тундровых районов Северной Евразии // Материалы по истории и современному состоянию фауны севера Западной Сибири. Челябинск: Изд-во "Рифей", 1997. С. 60–90.

Fedorov V., Fredga K., Jarrell G.H. Mitochondrial DNA variation and the evolutionary history of chromosome races of collared lemmings (*Dicrostonyx*) in the Eurasian Arctic // J. Evol. Biol. 1999. V. 12. P. 134–145.

Fedorov V.B., Goropashnaya A.V. The importance of ice ages in diversifications of Arctic collared lemmings (*Dicrostonyx*): evidence from the mitochondrial cytochrome b region // Hereditas. 1999. V. 130. P. 301–307.

Fedorov V.B., Stenseth N.C. Multiple glacial refugia in the North American Arctic: inference from phylogeography of the collared lemming (*Dicrostonyx groenlandicus*) // Proc. R. Soc. Lond. B. 2002. V. 269. P. 2071–2077.

Fredga K., Fedorov V. B. Chromosomal evolution in Nearctic collared lemmings // Polarforskningssekretariatet . Arsbok 1999. Stockholm, 1999. P. 104–106.

Gileva E.A. Chromosomal diversity and an aberrant genetic system of sex determination in the arctic lemming, *Dicrostonyx torquatus* Pallas (1779) // Genetica, 1980. V. 52/53. P. 99–103.

Gileva E.A., Khopunova S.E., Novokshanova T.G., Zybina E.V. Chromosomal speciation and folliculogenesis in the semisterile interspecific hybrids of the varying lemmings, Genus *Dicrostonyx* // Журн. общ. биол. 1994. Т. 55. № 6. С. 700–707.

Hall E.R. The mammals of North America. New York: Wiley, 1981. 1181 pp.

Hantemirov R.M., Shiyatov S.G. A continuous multimillennial ring-width chronology in Yamal, northwestern Siberia // The Holocene. 2002. V. 12. № 6. P. 717–726.

Late Pleistocene distribution and diversity of mammals in Northern Eurasia (PALEOPHAUNA Database) // Paleontologia i Evolucio. 1995. V. 28–29. P. 5–143.

Macpherson A.H. The origin of diversity in mammals of the Canadian Arctic tundra // Syst. Zool. 1965. V. 14. P. 153–173.

Nei M., Kumar S. Molecular evolution and phylogenetics. Oxford University Press, 2000. 333 pp.

Smirnov N.G., Golovachov I.B. Holocene history of small mammals in the Urals // Archaeology in Eurasien. 1999. Bd 6. P. 209–221.

Sokal R.R., Rohlf F.J. Biometry. New York: W.H.Freeman and Company, 1995. 888 p.