

**COMPARAISON DES STRATEGIES DE RECOLTE  
CHEZ DEUX ESPECES  
DE TERMITES CHAMPIGNONNISTES,  
ANCISTROTREMES CAVITHORAX ET ODONTOTERMES sp.**

**Florence CESSELIN, Souleymane KONATE,  
Kamel MERDACL, & Michel LEPAGE.**

*Laboratoire d'Ecologie, E.N.S., 46 rue d'Ulm, 75230 Paris Cedex 05*

**Résumé.** Nous comparons au laboratoire les stratégies de récolte de deux espèces de Macrotermitinae, *Ancistrotermes cavithorax* et *Odontotermes sp.* en utilisant des appâts constitués de deux espèces de ligneux de savane: *Crossopterix febrifuga* et *Piliostigma thonningii*. En conditions naturelles, il a été suggéré l'existence d'une exclusion compétitive entre les deux espèces sympatriques de termites.

Les résultats obtenus montrent chez les deux espèces une même préférence alimentaire pour *Crossopterix*, alors que dans la savane, *Odontotermes* consomme préférentiellement *Piliostigma*. On confirme donc l'hypothèse d'une exclusion compétitive sur le terrain.

On montre également que *Ancistrotermes cavithorax* construit des galeries plus argileuses et investit dans une récolte plus directement orientée vers sa nourriture préférentielle, tandis que *Odontotermes sp.* effectue des constructions plus limoneuses et une prospection du milieu plus importante parallèlement à sa récolte proprement dite. L'observation des castes a permis de préciser une participation différente des petits et des grands ouvriers aux différentes phases de la récolte.

**Mots-clés.** *Termites, préférence alimentaire, stratégies de récolte, compétition.*

**Abstract.** Comparison of the foraging strategies in two fungus-growing termite species, *Ancistrotermes cavithorax* and *Odontotermes sp.*

We compared the food preferences and foraging strategies of two sympatric fungus-growing termite species from a preforest savannah in Côte d'Ivoire: *Ancistrotermes cavithorax* and *Odontotermes sp.* Controlled food experiments in the laboratory on incipient colonies with two dominant tree species: *Crossopterix febrifuga* and *Piliostigma thonningii* allowed to better understand the observations previously made in the field, which seemed to demonstrate competitive exclusion between the two termite species. We compared the food preferences and foraging strategies.

According to the results obtained, the two species exhibited the same food preference towards *Crossopterix*, whereas in the field, *Odontotermes* fed preferably on *Piliostigma*. We hypothesized that *Ancistrotermes* could exclude *Odontotermes* from its preferred food in the natural savannah.

We also showed that *Ancistrotermes cavithorax* utilized more clay particles in its galleries and invested more in foraging towards the food, whereas *Odontotermes* built more silty galleries and invested relatively more in prospection than in foraging. The observation of the outgoing workers showed differences in the proportions of major versus minor workers in the foraging phases.

**Key words.** *Termites, food preferences, foraging strategies, competition.*

## INTRODUCTION

La sous famille des Macrotermitinae (ou termites champignonnistes) est représentée par 4 espèces dans la savane de Lamto (Côte d'Ivoire): *Ancistrotermes cavithorax* (Sjöstedt, 1899), *Odontotermes sp.*, *Microtermes toumodiensis* (Grassé, 1937) et *Pseudacanthotermes militaris* (Hagen, 1858). Sur un total de litière végétale disponible sur le sol de 2 à 8 t/ha/an (César, 1971), les termites incorporeraient dans leurs termitières environ 1,3 t/ha/an (Josens, 1972).

Le régime alimentaire des espèces champignonnistes de Lamto est à base de litière (Josens, 1972). Mais on sait peu de choses des préférences alimentaires différentes des espèces (Lepage *et al.*, 1993). Des expériences sur le terrain, avec des appâts, avaient suggéré qu'*Ancistrotermes* pouvait exclure *Odontotermes* de certaines sources de nourriture (Garcia, 1996). Mais il reste difficile de déterminer précisément en conditions naturelles la part relative de la compétition et de la préférence alimentaire.

C'est pourquoi nous avons entrepris des expériences en conditions contrôlées, avec des colonies élevées au laboratoire, afin de préciser les stratégies mises en oeuvre dans la récolte de nourriture et les conditions de la coexistence entre les deux espèces.

## MATERIEL ET METHODES

### Le Milieu.

La réserve de Lamto est située en zone préforestière guinéenne d'Afrique de l'Ouest, dans la zone bioclimatique guinéenne (5°02'W.6°13'N) (Menaut et César, 1979).

Le climat est de type équatorial de transition (Bonvalot, 1968), avec une température moyenne annuelle de 29°C et un total de 1200 mm de précipitations réparties en quatre saisons au cours de l'année.

Les grands faciès principaux de la savane sont la forêt galerie, la savane à *Loudetia* et la savane à Andropogonées. Plus de 90% des ligneux appartiennent aux espèces *Bridelia ferrugina*, *Crossotrix febrifuga*, *Cussonia barteri* et *Ptilostigma thonningii* (Menaut, 1971).

### Les espèces de termites.

Les espèces étudiées, *Ancistrotermes cavithorax* et *Odontotermes sp.*, appartiennent à la sous-famille des Macrotermitinae. Tous les membres de cette sous-famille récoltent des matériaux celluloseux pour construire leurs meules, qui sont le support du développement du champignon symbiotique *Termitomyces*.

Leurs nids sont hypogés et formés de petites unités, les chambres à meules, reliées entre-elles par un réseau de galeries. Les ouvriers établissent des zones de récolte temporaires à la surface du sol, protégées par des galeries ou des placages de terre.

*Ancistrotermes cavithorax* édifie son nid dans la savane, indépendamment des nids des autres espèces (selon Josens, 1972). L'espèce semble préférer de la litière d'origine arbustive. Lepage *et al.* (1993) ont montré qu'elle conservait une part relativement importante de matériel d'origine ligneuse dans son régime, même en savane herbeuse.

*Odontotermes sp.* est l'espèce d'*Odontotermes* la plus commune de Lamto et on la trouve à la fois en savane et en forêt galerie (Josens, 1972), mais la révision systématique du genre reste à faire. Elle se nourrit de litière essentiellement d'origine graminéenne qu'elle récolte à l'abri de placages de terre. Ses nids sont très condensés et répartis préférentiellement dans les buttes termitiques qui parsèment la savane.

### Les colonies étudiées et le dispositif expérimental.

Les observations sont effectuées sur quatre colonies d'*Ancistrotermes cavithorax* et d'*Odontotermes sp.*, âgées de deux ans, fondées à partir d'imagos capturés sur le terrain. Ces colonies sont gardées dans des conditions d'élevage optimales : température constante de 28°C et humidité saturante. Pour perturber le moins possible les colonies nous n'avons pas compté tous les individus, et seuls les rois, les reines et les meules ont été prélevés et pesés au début de l'expérience. Il est possible d'avoir une estimation de la population des colonies observées, car nous connaissons le nombre d'individus et leur répartition pour une moyenne de dix colonies du même âge et de la même origine:

Pour *Odontotermes*, (n=10), population total =  $328 \pm 65$  individus (dont 18.3% p.o., 25% G.O.)

Pour *Ancistrotermes*, (n=10), population total =  $2173 \pm 70$  individus (dont 41.4% p.o. et 28.5 % G.O.)

(Avec p.o.: petits ouvriers; G.O.: grands ouvriers)

Le dispositif expérimental comprend le nid et la zone trophique, constitués de deux boîtes reliées entre-elles par un tube plastique. Les observations ont concerné le choix alimentaire et l'analyse des constructions associées des huit colonies. Dans cette expérience, 4 séries d'observations d'une durée de 10 jours chacune sont effectuées. Pour les observations des castes en récolte, une seule colonie de chaque espèce a été observée durant 5 jours.

#### La nourriture.

La nourriture est constituée de galettes de 4 cm de diamètre et de 3 mm de hauteur, avec des feuilles de *Ptilostigma thonningii* (Césalpiniacées) et de *Crossopterix febrifuga* (Rubiaciées), broyées en fines particules de 0,2 mm et mélangées à un liant composé d'une solution d'amidon à 1 g/l (30 g de feuilles pour 72,5 ml de solution d'amidon). Les galettes sont séchées à l'étuve à 65°C pendant 48h et pesées. L'utilisation de l'amidon comme liant a été indispensable à la réalisation des galettes standardisées.

Des expériences effectuées par ailleurs sur des aliments entiers (feuilles naturelles séchées), confirment les préférences alimentaires obtenues (Konate & Lepage, com. pers.). Il semblerait donc que l'amidon ne modifie pas le comportement alimentaire des Termites.

Une galette de chaque végétal est disposée dans la zone trophique à équidistance de l'ouverture du tube, avec une alternance de la position des galettes d'une série à l'autre.

#### Paramètres mesurés.

La consommation des galettes est fonction de leur variation de poids: à la fin de chacune des séries, les galettes sont prélevées, mises à l'étuve à 65°C pendant 24h et pesées.

On calcule la perte de poids.

Les placages présents sur chaque galette sont prélevés à la pince et séchés dans une étuve à 65°C puis pesés.

L'analyse du réseau de galeries construites a été fait au cours du temps par la prise de photographies à intervalles et en reportant le réseau sur un calque à l'échelle.

Nous avons également déterminé la texture du sol témoin ainsi que celle des placages sur chaque galette. La méthode utilisée suit le protocole décrit par Feller *et al.* (1991).

Une colonie de chaque espèce a été observée de manière continue pendant les 12 premières heures de la récolte, et pendant les 12 dernières heures (septième jour) à l'aide d'une caméra vidéo, ce qui permet ensuite de dénombrer les ouvriers intervenant dans les différentes phases de la récolte: prospection, construction, récolte de nourriture.

## RESULTATS

#### Choix alimentaire.

Pour *Odontotermes*, on note (Fig. 1) une corrélation positive très significative ( $P < 0,005$ ) entre le poids de la meule et la perte de poids des galettes de *Crossopterix* ( $r = 0,98$   $y = 0,0134x + 0,0326$ ). Par contre, la corrélation est négative mais non significative ( $P > 0,15$ ) pour les galettes de *Ptilostigma*. Il semble donc qu'*Odontotermes sp.* manifeste une préférence alimentaire pour *Crossopterix*, et que cette préférence est d'autant plus nette que la population de la colonie est nombreuse, ce que traduit le poids de sa meule à champignons.

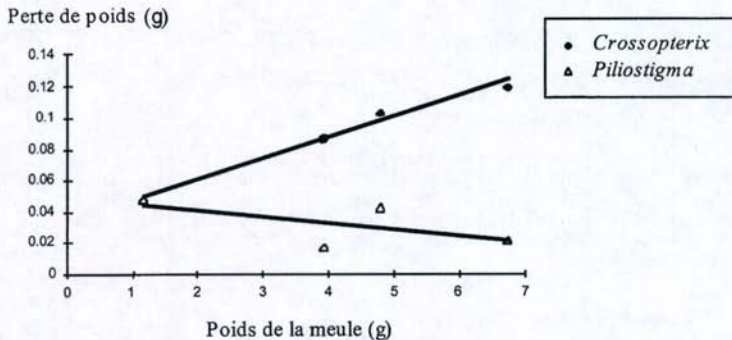


Figure 1: Colonies d'*Odontotermes*: perte de poids des galettes de *Crossopterix* et de *Piliostigma* en fonction du poids de la meule (résultats en g).  
 Figure 1: *Odontotermes* colonies: loss in the weight of *Crossopterix* and *Piliostigma* baits as related to the fungus-comb weight (results in g).

Pour *Ancistrotermes* (Fig. 2), on note également une corrélation positive et significative entre le poids de la meule dans les colonies et les pertes de poids des galettes de *Crossopterix* ( $P = 0,01$ ) ( $r^2 = 0,97$ ,  $y = 0,0563x - 0,192$ ). La corrélation entre le poids de la meule et la perte de poids des galettes de *Piliostigma*, bien que positive, n'est pas significative ( $P > 0,05$ ). Nous pouvons donc conclure également à une préférence nette d'*Ancistrotermes* pour *Crossopterix* et à une augmentation de cette préférence en fonction de la taille de la colonie (poids de la meule à champignons).

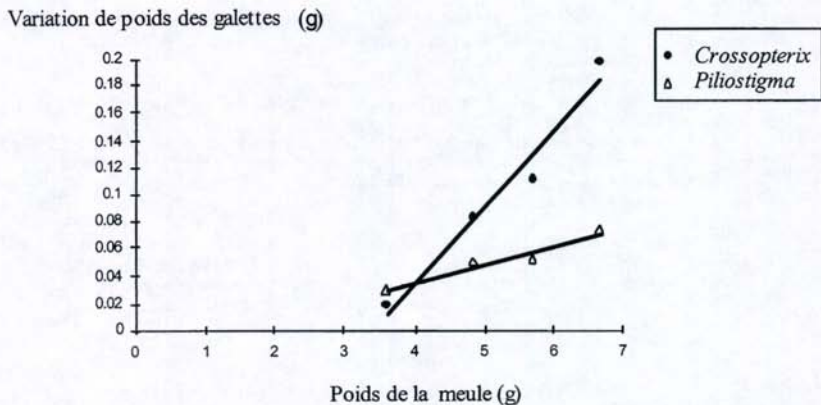


Figure 2: Colonies d'*Ancistrotermes*: perte de poids des galettes de *Crossopterix* et de *Piliostigma* en fonction du poids de la meule (résultats en g).  
 Figure 2: *Ancistrotermes* colonies: loss in the weight of *Crossopterix* and *Piliostigma* baits as related to the fungus-comb weight (results in g).

#### Analyse des placages et des galeries.

Nous avons observé et pris en compte plusieurs types de placages: placage sur la galette, autour de la galette et sous la galette.

*Poids des placages.*

En ce qui concerne *Odontotermes sp.*, nous observons une concordance entre la consommation des galettes et la construction de placages car aucune consommation n'a eu lieu sans construction au préalable de placages. Par contre nous n'avons pas mis en évidence de variation significative des poids de placages selon le type de nourriture ( $P > 0,1$ ). Les *Odontotermes sp.* remanient donc une quantité de sol qui est indépendante du type de nourriture. En effet, le coefficient de corrélation entre le poids de placages et la variation de poids des galettes de *Crossopterix*  $r^2$  a une valeur de 0,23 et une valeur de 0,16 pour les galettes de *Piliostigma*. La préférence alimentaire pour *Crossopterix* n'induit donc pas un effort de construction plus important. De plus nous ne mettons pas en évidence de corrélation significative ( $P > 0,05$ ) entre la variation de poids de placages et le poids de la meule. En ce qui concerne *Ancistrotermes*, le coefficient de corrélation entre la masse de placages et la variation de poids des galettes de *Crossopterix*  $r^2$  a une valeur de 0,5 qui est hautement significative ( $P = 0,005$ ). En revanche, cette corrélation n'est pas significative ( $P = 0,2$ ) pour *Piliostigma*. *Ancistrotermes cavithorax* module donc son activité de construction selon sa préférence alimentaire.

#### Granulométrie des placages.

La comparaison des textures des placages d'*Odontotermes* par rapport à celle du sol témoin (Tableau 1) permet de constater que leur pourcentage en argiles est plus faible que celui du sol témoin. Cette diminution est compensée par une augmentation du pourcentage de limons fins (sol témoin: 24,5%, placage sur *Crossopterix* : 36,7 % et placage sur *Piliostigma* : 35,2%).

	S.G	S.F	S. Très F	L.G	L.F	A
Sol témoin	34,15	17,07	8,10	7,00	24,47	9,21
<i>Odontotermes</i> Placage sur <i>Piliostigma</i>	32,70	19,60	4,80	4,90	35,20	2,90
Placage sur <i>Crossopterix</i>	31,90	17,30	7,40	4,50	36,70	2,30

S.G : sable grossier; S.F : sable fin; S. Très F : sable très fin; L. G : limon grossier; L.F : limon fin; A : argile.

Tableau 1. *Odontotermes*: texture du sol témoin et des placages sur galettes de *Piliostigma* et de *Crossopterix* (%)

Table 1. *Odontotermes*: texture of the control soil and sheetings on *Crossopterix* and *Piliostigma* baits (%)

Pour l'espèce *Ancistrotermes cavithorax*, la proportion d'argiles des placages sur *Piliostigma* (5,8%) est inférieure à celle du sol témoin (9,2%), alors que la proportion d'argiles des placages sur *Crossopterix* y est environ deux fois supérieure (17,2%) (Tableau 2). Il semble donc que *Ancistrotermes* opère une très nette sélection des particules argileuses pour construire ses placages sur *Crossopterix*. La préférence alimentaire influencerait donc sur la granulométrie des placages construits.

	S.G	S.F	S. Très F	L.G	L.F	A
Sol témoin	34,15	17,07	8,10	7,00	24,47	9,21
<i>Ancistrotermes</i> Placage sur <i>Piliostigma</i>	33,80	16,30	2,60	9,00	32,40	5,80
Placage sur <i>Crossopterix</i>	31,80	18,20	1,30	9,40	22,10	17,20

S.G : sable grossier; S.F : sable fin; S. Très F : sable très fin; L. G : limon grossier; L.F : limon fin; A : argile.

Tableau 2. *Ancistrotermes cavithorax*: texture du sol témoin et des placages des galettes sur *Piliostigma* et *Crossopterix* (%)

Table 2. *Ancistrotermes cavithorax*: texture of the control soil and sheetings on *Crossopterix* and *Piliostigma* baits (%)

### Construction des galeries.

L'analyse du réseau de galeries a permis d'identifier des galeries de prospection, situées en bordure de la zone trophique, non orientées vers les galettes-appâts et des galeries de récolte, orientées vers la nourriture.

Dans le cas des colonies d'*Odontotermes*, l'activité de construction des deux premiers jours est consacrée à l'édification de galeries de prospection. Les galeries de récolte, en direction des deux galettes d'abord, puis préférentiellement en direction de la galette de *Crossopterix*, apparaissent seulement vers le 4<sup>e</sup> jour d'expérience. Ensuite, au cours du temps, l'activité sur galeries de prospection reste toujours supérieure à celle constatée sur galeries de récolte.

En revanche, pour les colonies d'*Ancistrotermes*, il n'y a pas de phase préliminaire de prospection: l'activité d'édification de galeries de récolte commence dès le premier jour de la mise en expérience. En fonction du temps, cette activité de récolte reste toujours supérieure à l'activité de prospection. De plus, l'activité de construction de galeries vers *Crossopterix* reste nettement supérieure à celle constatée vers *Ptiliostigma*.

### Comportement des castes lors de la récolte

#### Phase de prospection et de construction des galeries.

La figure 3 présente, pour la colonie d'*Ancistrotermes*, environ deux heures après le début de l'expérimentation, les fréquences de passage des grands et des petits ouvriers pendant une période de 10 mn. Seuls les petits ouvriers sont majoritairement concernés par cette activité. Par contre les grands ouvriers n'interviennent pas dans cette phase car la courbe de leur fréquence de passage est quasiment nulle.

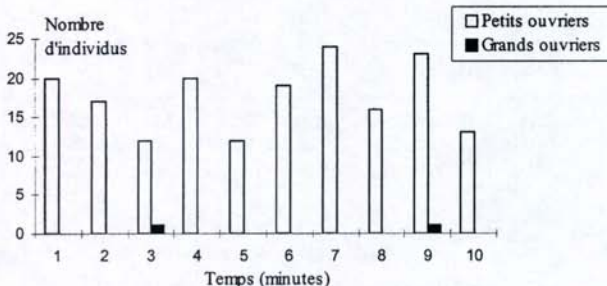


Figure 3. *Ancistrotermes*: fréquences de passage des petits et grands ouvriers durant la phase de prospection et de construction.

Figure 3. *Ancistrotermes*: comparative numbers of major and minor workers during the prospection and building phase.

#### Phase de récolte.

La figure 4 montre les fréquences de passage dans la colonie d'*Ancistrotermes*, environ 15h après la mise en place du dispositif. Ces courbes montrent une participation nette des grands ouvriers à la récolte vers *Crossopterix*. Toutefois, le nombre de petits ouvriers, bien que plus faible que lors de la phase de construction, reste supérieur à celui des grands ouvriers.

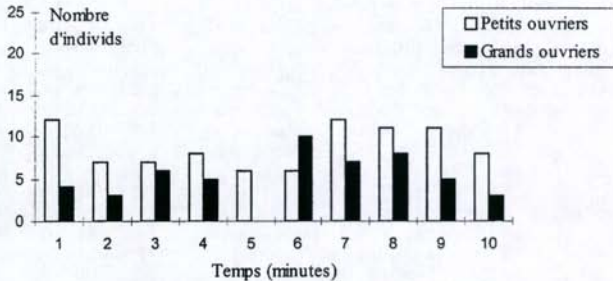


Figure 4. *Ancistrotermes*: fréquences cumulées de passage des petits et des grands ouvriers durant la phase de récolte.

Figure 4. *Ancistrotermes*: comparative numbers of major and minor workers during the foraging phase.

En ce qui concerne *Odontotermes*, les résultats sont sensiblement différents: les grands ouvriers participent très peu aussi bien à la phase de construction (comme dans le cas d'*Ancistrotermes*), mais aussi à la phase de récolte. Toutefois, la colonie étudiée en fin d'expérience était en mauvais état (population très faible). C'est pourquoi d'autres expériences seraient nécessaires pour confirmer ou infirmer ces différences de comportement.

## DISCUSSION

Les mesures effectuées montrent une préférence nette des deux espèces de termites pour *Crossopterix*. Cette préférence est d'autant plus marquée que les colonies ont une population assez abondante (révélée par le poids de leurs meules à champignons).

Garcia (1996), à partir d'observations réalisées en conditions naturelles sur différents appâts, avait montré également une préférence d'*Ancistrotermes* pour *Crossopterix* (22,1% des observations), par rapport à *Piliostigma* (19,3 %). En revanche, sur le terrain, *Odontotermes* est vu en récolte plus volontiers sur *Piliostigma* (23,1 %) que sur *Crossopterix* (15,4 %). (significatif pour  $\alpha < 5\%$ ). Cette différence dans les préférences alimentaires, au laboratoire et sur le terrain, pourrait s'expliquer selon le principe d'exclusion compétitive (Begon *et al.*, 1990). L'espèce *Ancistrotermes*, plus agressive, pourrait déplacer *Odontotermes* des aliments préférés.

En ce qui concerne l'estimation de l'effort de récolte, nos résultats montrent que *Ancistrotermes cavithorax* investit plus en matériaux argileux qu'*Odontotermes*, pour laquelle l'enrichissement se fait plutôt en faveur des limons. Pour cette dernière espèce, nous constatons une relation entre l'activité de récolte et le poids de placages, mais cette relation n'est pas fonction de la préférence alimentaire, alors qu'*Ancistrotermes* investit nettement en fonction de sa préférence alimentaire.

Grassé (1986) avait montré que la récolte se fait généralement à l'abri des placages chez les termites et que cette activité de construction qui occasionne une dépense énergétique supplémentaire assure cependant une relative protection des individus récoltants. Il reste à mesurer quantitativement ces dépenses énergétiques chez les deux espèces étudiées.

L'observation directe des individus récoltants a permis de distinguer les différents types de galeries et leur évolution au cours du temps, et de déterminer les fréquences de passage des castes récoltantes. Nos résultats permettent de distinguer des galeries de prospection et des galeries de récolte construites différemment dans le temps en fonction des espèces de termites.

Dans le cas d'*Odontotermes*, une part importante de l'investissement reste consacrée à la prospection souterraine (galeries) du milieu. Pour *Ancistrotermes*, l'investissement en constructions est très rapidement dirigé vers la nourriture consommée. Dans le cas d'*Ancistrotermes*, pour laquelle les résultats obtenus sont

fiables, la prospection est réalisée uniquement par les petits ouvriers alors que la récolte de la nourriture semble être menée par les deux castes d'ouvriers. Des observations similaires ont été faites chez *Macrotermes bellicosus* (Badertscher & Leuthold, 1988), et de manière générale chez la plupart des Macrotermitinae où l'activité de construction est attribuée aux petits ouvriers et la récolte aux deux castes d'ouvriers (Grassé, 1986).

L'ensemble de nos résultats semble donc suggérer des différences de stratégies de récolte chez les deux espèces étudiées : *Ancistrotermes* fournirait moins d'énergie avec une récolte bien ciblée, mais investirait plus dans la construction de placages. *Odontotermes*, en revanche, investirait dans des placages limoneux mais fournirait un effort accru de prospection.

Cette différence pourrait constituer un élément d'explication du succès (présence dans tous les faciès végétaux) de ces deux espèces dans l'écosystème de la savane de Lamto et de leurs modèles de distributions spatiales différents : *Ancistrotermes* étant plus ubiquiste et *Odontotermes* étant plus cantonné à des biotopes particuliers. Des expérimentations ultérieures de quantification des énergies mises en jeu pourraient nous permettre de mieux définir le bilan énergétique résultant de ces différentes stratégies de récolte.

## REFERENCES

- Badertscher, S. & Leuthold R.H., 1988. Polyethism in *Macrotermes bellicosus* (Isoptera). *Ins. Soc.* 35: 226-240.
- Begon, M., Harper, J.L., & Townsend, C.R., 1990. *Ecology. Individuals, populations and communities*. Blackwell Scientific Publications, Boston, 945 pp.
- Bonvallot, J., 1968. Etude du régime hydrique de quelques sols de Lamto. *Mémoire Orstom*, Adiopodoumé, 51 pp.
- César, J., 1971. *Etude quantitative de la strate herbacée de la savane de Lamto (moyenne Côte d'Ivoire)*. Thèse de Doctorat 3<sup>e</sup> cycle. 95 pp.
- Feller, C., Burtin, G., Gérard, B., & Balesdent, J., 1991. Utilisation des résines sodiques et des ultrasons dans le fractionnement granulométrique de la matière organique des sols. Intérêts et limites. *Science du Sol* 29: 77-93.
- Garcia, C., 1996. *Les termites champignonnières de Lamto : structure du peuplement et compétition interspécifique*. DEA d'Ecologie, Université Paris 6.
- Grassé, P.-P. & Noirot, C., 1949. Sur le nid et la biologie de *Sphaerotermes sphaerotherax* (Sjöstedt), termite constructeur des meules sans champignons. *Ann. Sci. Nat., Zool.* 10: 149-166.
- Grassé, P.-P., 1937. Recherches sur la systématique et la biologie des termites de l'Afrique Occidentale Française. Première partie, Protermitidae, Mesotermitidae, Metatermitidae (Termitinae). *Ann. Soc. Entom. France*, 106: 1-100.
- Grassé, P.-P., 1978. Sur la véritable nature et le rôle des meules à champignons construites par les termites Macrotermitinae (Isoptera, Termitidae). *C.R. Acad. Sci.*, 287 (D): 1223-1226.
- Grassé, P.-P., 1986. *Termitologie. III. Comportement, socialité, écologie, évolution, systématique*. Masson, Paris, 715 pp.
- Josens, G., 1972. *Etudes biologique et écologique des termites (Isoptera) de la savane de Lamto-Pakobo (Côte d'Ivoire)*. Thèse d'Etat, Université de Bruxelles, 262 pp.
- Lepage, M., Abbadie, L. & Mariotti, A., 1993. Food habits of sympatric termite species (Isoptera: Macrotermitinae) as determined by stable carbon isotope analysis in a Guinean savanna (Lamto, Côte d'Ivoire). *J. Trop. Ecol.*, 9: 303-311.
- Menaut, J.-C., 1971. *Etude de quelques peuplements ligneux d'une savane guinéenne de Côte d'Ivoire*. Thèse 3<sup>e</sup> cycle, Fac. Sci. Paris, 153 pp.
- Menaut, J. C. & César, J., 1979. Structure and primary productivity of Lamto savannas, Ivory Coast. *Ecology* 60, 1197-1210.