Forma pura de la cabeza de los cocodrilos silvestres en la Península de Yucatán, México

Saez Euan, Raziel A.

Universidad Autónoma de Campeche, Facultad de Ciencias Químico-Biológicas(al060929@uacam.mx)

Resumen

En la Península de Yucatán coexisten en simpatría *Crocodylus moreletii* y *Crocodylus acutus*, dos especies cuya identificación taxonómica se complica por la presencia de hibridación y flujo genético documentados en la región. Uno de los caracteres diagnósticos tradicionalmente utilizados para distinguirlas es la forma de la cabeza; sin embargo, la morfología tradicional presenta limitaciones ante la ambigüedad morfológica que generan los individuos híbridos. En este estudio empleamos morfometría geométrica (MG) para analizar la forma pura de la cabeza de 168 ejemplares capturados en 17 localidades de la vertiente atlántica de México, comparándolos con individuos de poblaciones silvestres de referencia sin evidencia de hibridación de ambas especies. Digitalizamos 17 landmarks y 11 semi-landmarks sobre fotografías dorsales del cráneo obtenidas con dispositivos móviles. Los resultados muestran diferencias significativas entre la forma de la cabeza de *C. acutus* y *C. moreletii* ($p < 0.001$), así como diferencias significativas en *C. acutus* y ejemplares ambiguos ($p < 0.001$), pero no entre estos últimos y *C. moreletii* ($p = 0.13$). Los individuos ambiguos presentan una tendencia morfológica hacia la forma típica de *C. moreletii*. Estos hallazgos sugieren una introgresión morfológica asimétrica con implicaciones relevantes para la conservación y el manejo de ambas especies en México.

Abstract

In the Yucatán Peninsula, *Crocodylus moreletii* and *Crocodylus acutus* coexist in sympatry, two species whose taxonomic identification is complicated by the presence of hybridization and documented genetic flow in the region. One of the diagnostic characters traditionally used to distinguish them is head shape; however, traditional morphology presents limitations given the morphological ambiguity generated by hybrid individuals. In this study, we used geometric morphometrics (GM) to analyze the pure head shape of 168 specimens captured at 17 localities along the Atlantic slope of Mexico, comparing them with individuals from wild reference populations without evidence of hybridization from both species. We digitized 17 landmarks and 11 semi-landmarks on dorsal photographs of the head obtained with mobile devices. Results show significant differences between the head shape of *C. acutus* and *C. moreletii* ($p < 0.001$), as well as significant differences between *C. acutus* and individuals from the contact zone ($p < 0.001$), but not between the latter and *C. moreletii* ($p = 0.13$). Ambiguous individuals show a morphological tendency toward the typical shape of *C. moreletii*. No significant differences were found when grouping individuals by sites with and without salinity influence ($p = 0.09$). These findings suggest asymmetric morphological introgression with relevant implications for the conservation and management of both species in Mexico.

Introducción

La Península de Yucatán representa una de las pocas regiones del mundo donde dos especies de cocodrilos coexisten en simpatría: *Crocodylus moreletii* (Bibron & Duméril, 1851), conocido como cocodrilo de pantano, y *Crocodylus acutus* (Cuvier, 1807) o cocodrilo americano. *C. moreletii* se distribuye desde la planicie costera del Golfo de México en el estado de Tamaulipas por todo el Caribe mexicano hasta la costa de Belize y la Selva Maya en Guatemala, habitando principalmente cuerpos de agua dulce como lagunas, pantanos, ríos y cenotes del interior de la Península de Yucatán. *C. acutus*, por su parte, presenta una distribución más amplia que abarca desde el sur de Florida hasta América del Sur con presencia en ambas vertientes, pacífica y atlántica incluyendo el mar las islas y costas del Mar

Caribe. *C. acutus* tiene una marcada preferencia por ambientes costeros, estuarinos, salobres e incluso marinos (Thorbjarnarson, 1989).

Uno de los caracteres diagnósticos más utilizados para distinguir ambas especies es la forma de la cabeza. *C. moreletii* presenta una morfología brevirostrina, caracterizada por un hocico corto, ancho y robusto, mientras que *C. acutus* posee una morfología longirostrina, con un hocico largo, estrecho y más delicado (CITES, 1995; Platt and Rainwater, 2006). Estas diferencias no son estéticas, sino que representan adaptaciones morfológicas íntimamente relacionadas con el nicho ecológico y los hábitos alimenticios de cada especie. La forma brevirostrina de *C. moreletii* está asociada a una mayor fuerza de mordida, útil para consumir presas duras como moluscos, crustáceos y vertebrados de mayor tamaño, mientras que la forma longirostrina de *C. acutus* favorece la captura de presas ágiles como peces en ambientes acuáticos más abiertos (Gignac and Erickson, 2016).

Sin embargo, la utilidad diagnóstica de la forma de la cabeza se ve comprometida en la Península de Yucatán por la presencia documentada de hibridación y flujo genético entre ambas especies. Diversos estudios recientes han evidenciado introgresión genética entre *C. moreletii* y *C. acutus* en la zona costera de la Península, donde las dos especies comparten hábitats de transición entre agua dulce y salobre (Avila-Cervantes et al., 2025; Cedeño-Vázquez et al., 2008; Pacheco-Sierra et al., 2016; 2018; Rodriguez et al., 2008). Esta hibridación produce individuos con fenotipos intermedios o ambiguos, haciendo que la clasificación taxonómica tradicional basada en caracteres morfológicos cualitativos resulte insuficiente para identificar correctamente a los individuos en la zona de contacto (Cedeño-Vázquez et al., 2008; Rodriguez et al., 2008).

Ante esta problemática, la morfometría geométrica (MG) emerge como una alternativa metodológica robusta y objetiva para el análisis de la forma pura de estructuras biológicas. A diferencia de la morfometría tradicional, que se basa en medidas lineales de distancia entre puntos de referencia anatómicos, la MG captura la geometría completa de la forma mediante la digitalización de landmarks y semi-landmarks, separando la información de forma de los efectos de tamaño, posición y orientación a través del Análisis Procrustes Generalizado (Adams and Otárola-Castillo, 2013; Fred L. Bookstein, 1991). Esta aproximación ha demostrado ser especialmente sensible para detectar diferencias morfológicas sutiles entre taxones, poblaciones y grupos de individuos, incluyendo aquellos con historias evolutivas complejas como las zonas de contacto secundario.

El presente trabajo tuvo como objetivo principal evaluar la variación morfológica de la cabeza en ejemplares de *C. acutus* y *C. moreletii* de la vertiente atlántica mexicana, considerando su relación con el tamaño corporal y las posibles diferencias entre sexos. Para alcanzar este objetivo se plantearon los siguientes objetivos específicos: (1) determinar la forma geométrica de la cabeza de cocodrilos silvestres de la Península de Yucatán a través de fotografías estandarizadas; (2) evaluar si la forma pura de la cabeza de los individuos de la Península de Yucatán corresponde a la forma *de C. acutus*, a la de *C. moreletii*, o a formas intermedias entre ambas especies; (3) evaluar si existe una relación alométrica entre la forma pura de la cabeza y el tamaño del individuo; y (4) evaluar si la forma de la cabeza y el tamaño difieren entre sexos.

Métodos

Área de estudio y captura de individuos.

El trabajo de campo se llevó a cabo en 17 localidades distribuidas a lo largo de la vertiente atlántica de México, abarcando poblaciones de *C. moreletii*, *C. acutus* y zonas de simpatría en la Península de Yucatán. Las poblaciones de referencia sin evidencia de hibridación incluyeron individuos de *C. acutus* procedentes de Cozumel (Quintana Roo, México) y Ventanilla (costa del Pacífico, Oaxaca, México), e individuos de *C. moreletii* procedentes de Tikal (Guatemala) y Calakmul (Campeche, México). Los individuos de la zona de contacto y simpatría correspondieron a 154 ejemplares capturados en 13 localidades de la Península de Yucatán.

La captura de los individuos se realizó mediante recorridos nocturnos en una embarcación menor impulsada a remo o motor fuera de borda cuando fue posible. Se realizó la captura manual para

ejemplares menores de 1 m de largo total (LT) y con un lazo metálico sujeto a una pértiga para ejemplares de mayor talla. Se registró el largo total (LT) y el sexo de cada individuo.

Obtención de fotografías y digitalización de landmarks.

Para cada individuo capturado se obtuvieron fotografías del dorso de la cabeza utilizando dispositivos móviles (smartphones: iPhone SE 2ª generación, iPhone 13 Pro y Ulefone 11T). Las fotografías se tomaron con el individuo en posición ventral y la cabeza en posición horizontal. Se empleó una regleta de escala y una lámpara de luz de fondo para garantizar la uniformidad de la iluminación (Fig. 1). Se obtuvieron de una a tres fotografías por individuo, colectando un total de 492 fotografías para el conjunto de 168 ejemplares analizados.



Figura 1 Aspecto general de la colecta de fotografías en condiciones de campo para morfometría geométrica.

La digitalización de landmarks se realizó sobre las fotografías utilizando el software tpsDig2. Se asumió simetría bilateral y se colocaron 17 landmarks tipo I y II en puntos anatómicos homólogos claramente identificables (e.g., punta del hocico, bordes de las narinas, márgenes orbitales, ángulos mandibulares) y 11 semi-landmarks a lo largo de los contornos curvos del hocico donde no era posible identificar homólogos anatómicos discretos (Fig. 2).



Figura 2 Landmarks (hitos) en de digitalización de la cabeza de cocodrilos: Rojos hitos y Amarillos Semi-hitos.

Análisis estadístico

La configuración de landmarks de cada individuo fue sometida a un Análisis Procrustes Generalizado (GPA) para eliminar los efectos de tamaño, posición y orientación, obteniendo las coordenadas Procrustes como descriptores de la forma pura. Se calculó el tamaño del centroide (CS) como estimador del tamaño geométrico de la cabeza.

Se evaluó la relación alométrica entre la forma pura de la cabeza y el tamaño del ejemplar mediante regresión multivariada de las coordenadas Procrustes como respuesta y el tamaño del ejemplar (LT) como predictor. Para visualizar las diferencias de forma entre grupos se utilizó el Análisis de Thin-Plate Spline (TPS), que permite representar las deformaciones relativas entre configuraciones de referencia y objetivo. Las diferencias entre grupos (*C. acutus*, *C. moreletii* y ambiguos) se evaluaron mediante Análisis de Variantes Canónica (CVA) y MANOVA permutacional (PerMANOVA; 10,000 permutaciones). Todos los análisis se realizaron en R (R Core Team, 2025) y Rstudio (Posit Team, 2025) utilizando el paquete geomorph (Adams and Otárola-Castillo, 2013).

Resultados

Se analizaron 168 ejemplares capturados en 17 localidades de la vertiente atlántica de México, a partir de 492 fotografías dorsales de la cabeza. El largo total promedio de los individuos fue de 108 cm (rango: 29–310 cm), con todas las clases de talla bien representadas. En cuanto a la composición taxonómica, 11 individuos correspondieron a *C. moreletii* y cinco a *C. acutus* de localidades de referencia sin evidencia de hibridación y 151 fueron clasificados como individuos ambiguos o provenientes de la zona de simpatría o contacto.

Se estimaron las formas consenso para todos los individuos, así como para *C. moreletii* y *C. acutus* y se presentan en la Fig 3.

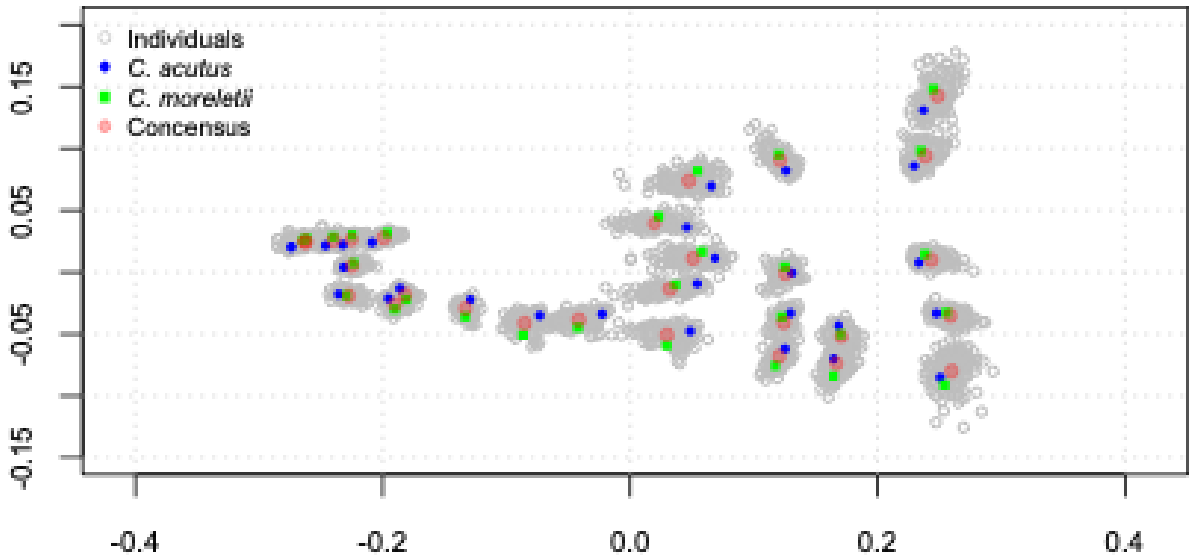


Figura 3 Forma pura de la cabeza de cocodrilos silvestres de la Península de Yucatán. Los puntos grises representan la posición de los landmarks (hitos) de cada cocodrilo, los puntos rojos representan la forma pura consenso para todos los cocodrilos ambiguos de la Península de Yucatán y los puntos verdes, así como los azules representan la forma pura consenso para *C. moreletii* y *C. acutus* respectivamente.

El análisis de Thin-Plate Spline (TPS) evidenció diferencias claras en la forma de la cabeza entre ambas especies: *C. acutus* presenta un hocico proporcionalmente más largo y estrecho (longirostrina), mientras que *C. moreletii* muestra un hocico más corto, ancho y robusto (brevirostrina). Las grillas de deformación obtenidas mediante TPS muestran que la transición morfológica desde *C. acutus* hacia *C. moreletii* se expresa principalmente como un ensanchamiento y acortamiento relativo de la región rostral, con desplazamiento lateral de los landmarks del margen del hocico y una compresión anteroposterior de la región frontal del cráneo (Figura 4). En los individuos ambiguos de la zona de simpatria, la grilla de deformación muestra una configuración intermedia entre ambas formas parentales, aunque con una tendencia direccional hacia la morfología de *C. moreletii*: el hocico es más corto y ancho que en *C. acutus*, pero conserva una elongación rostral ligeramente mayor que la observada en *C. moreletii* de referencia, lo que se refleja en una deformación de la grilla menos pronunciada que la de *C. acutus* pero asimétrica desde la configuración de los ejemplares ambiguos (Figura 5).

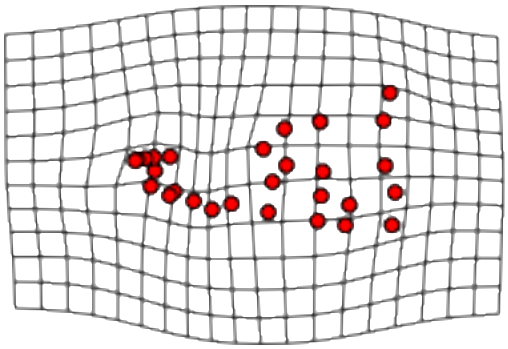


Figura 4 Thin-Plate Spline (grilla de deformación) desde *C. acutus* hacia *C. moreletii*

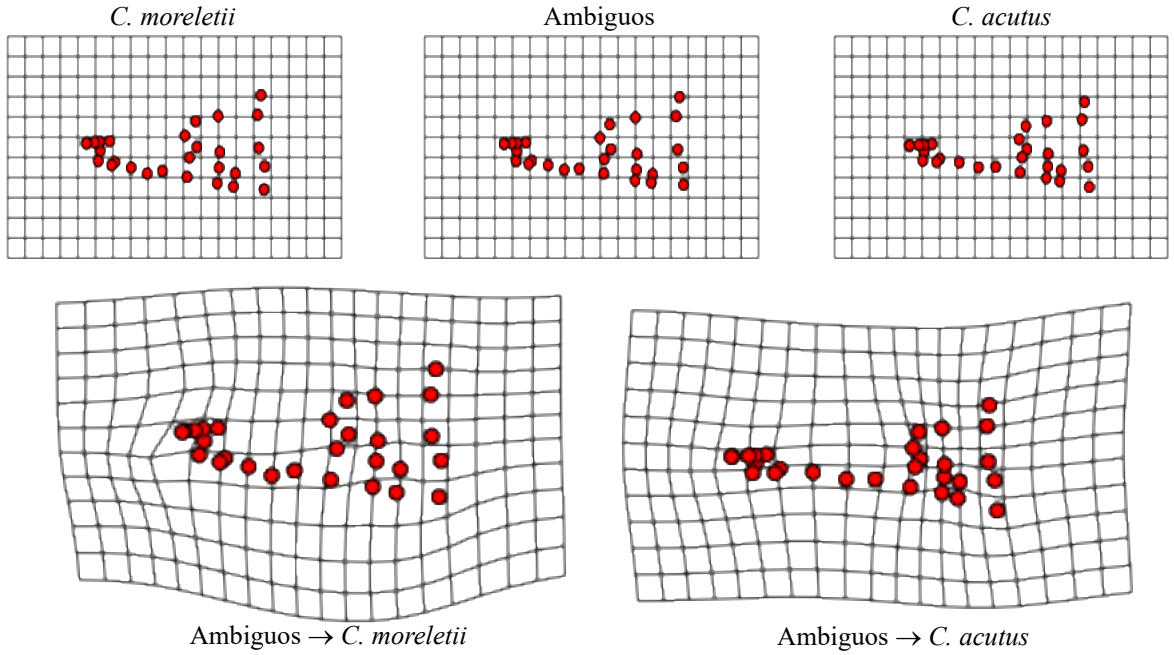


Figura 5 Thin-Plate Spline para *C. moreletii*, *C. acutus* e individuos ambiguos, así como las grillas de deformación desde ambiguos hasta *C. moreletii* y hasta *C. acutus*.

El Análisis de Varianza Canónica (CVA) mostró una separación clara entre los tres grupos en el espacio canónico (Figura 6). Los individuos de *C. acutus* de referencia se distribuyen en valores negativos de CV1 (elipse roja, lado izquierdo), claramente separados del resto. Los individuos de *C. moreletii* de referencia se agrupan en valores positivos de CV1 y CV2 (elipse verde, cuadrante superior derecho), mientras que los individuos ambiguos se concentran en valores cercanos a cero en CV1, solapándose parcialmente con el morfoespacio de *C. moreletii* pero no con el de *C. acutus* (elipse azul).

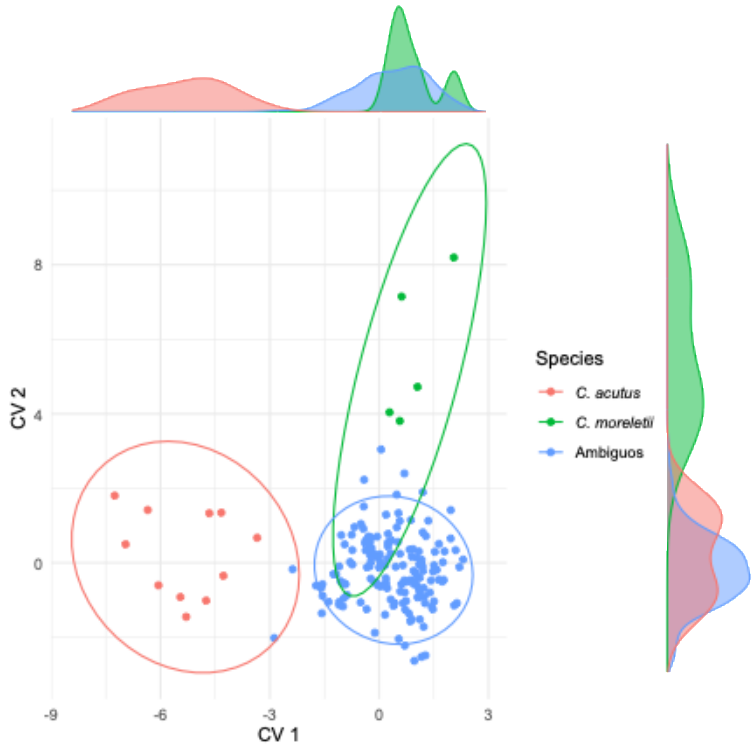


Figura 6 Análisis de Variantes Canónicas (CVA) de la forma pura de la cabeza de *Crocodylus moreletii*, *C. acutus* e individuos ambiguos de la Península de Yucatán. Las elipses representan el intervalo de confianza al 95% para cada grupo.

El CVA por sexo (Figura 7) muestra un considerable solapamiento entre los morfoespacios de hembras, machos e individuos con sexo indeterminado, cuyas elipses de confianza al 95% se superponen ampliamente tanto en CV1 como en CV2. Las distribuciones de densidad marginales muestran que hembras y machos presentan distribuciones prácticamente idénticas a lo largo de ambos ejes canónicos, mientras que los individuos de sexo indeterminado presentan una distribución más dispersa con una cola hacia valores negativos extremos de CV1, alejándose del núcleo de distribución de los individuos sexualmente identificables. Este patrón sugiere que las diferencias en la forma de la cabeza entre sexos no reflejan dimorfismo sexual propiamente dicho, sino diferencias ontogenéticas asociadas al tamaño corporal, dado que los individuos de sexo indeterminado corresponden predominantemente a juveniles de talla pequeña cuya forma de la cabeza aún no ha alcanzado la configuración adulta.

El PerMANOVA (Tabla 1) mostró que el largo total (LT) tuvo un efecto significativo sobre la forma de la cabeza ($F = 48.4$, $p < 0.001$), confirmando una relación alométrica significativa entre la forma pura de la cabeza y el tamaño corporal en el conjunto de individuos analizados. Del mismo modo y en congruencia con el CVA, tanto la especie taxonómica ($F = 7.7$, $p < 0.001$) como el sexo ($F = 8.2$, $p < 0.001$) resultaron efectos principales significativos sobre la forma de la cabeza. Sin embargo, ninguna de las interacciones entre estas variables resultó significativa (Tabla 1), lo que indica que los efectos de tamaño, especie y sexo operan de forma independiente sobre la forma de la cabeza. Ninguna de las interacciones entre estas variables resultó significativa.

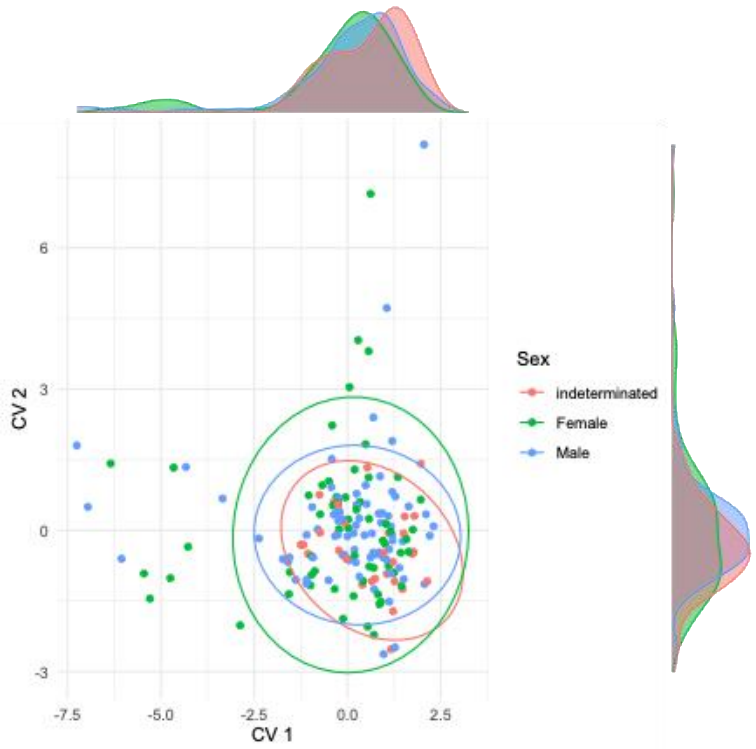


Figura 7 Análisis de Variantes Canónicas (CVA) de la forma pura de la cabeza de *Crocodylus spp* hembras, machos y organismo con sexo indeterminado de la Península de Yucatán. Las elipses representan el intervalo de confianza al 95% para cada sexo.

Tabla 1. Resultados del PerMANOVA sobre las coordenadas Procrustes (n = 168).

	SS	DF	SM	F	p	
TL	0.0912	1	0.0912	48.4	< 0.001	***
Species	0.0291	2	0.0146	7.7	< 0.001	***
Sex	0.0309	2	0.0154	8.2	< 0.001	***
TL:Sp	0.0020	2	0.0010	0.5	0.89	
TL:Sex	0.0021	2	0.0010	0.6	0.76	
Sp:Sex	0.0027	2	0.0008	0.4	0.90	
TL:Sp:Sex	0.0037	2	0.0019	1.0	0.41	
Residuals	0.2903	154	0.0019	—	—	
Total	0.5376	167	—	—	—	

Las comparaciones pareadas revelaron que las diferencias significativas se concentran entre *C. acutus* contra *C. moreletii* (d= 0.0742, p = 0.001), así como entre *C. acutus* y los individuos de la zona de contacto (d= 0.0738, p = 0.001). Pero no se encontraron diferencias entre *C. moreletii* y los ejemplares de la zona de contacto (d= 0.0357, p = 0.13).

Y si bien el sexo resultó un efecto principal significativo en el PerMANOVA global, las comparaciones pareadas revelaron que las diferencias significativas se concentran exclusivamente entre los individuos de sexo indeterminado frente a hembras (d = 0.067, p = 0.001) y frente a machos (d = 0.062, p = 0.001), mientras que la comparación entre hembras y machos no resultó significativa (d = 0.009, p = 0.426). Este patrón es esperable dado que los individuos de sexo indeterminado corresponden regularmente a

ejemplares de talla pequeña en etapas tempranas de vida, cuya forma de la cabeza aún no ha alcanzado la configuración adulta y cuyas estructuras genitales no permiten identificación confiable en campo.

Discusión

La morfometría geométrica demostró ser una herramienta eficaz para caracterizar y discriminar la forma pura de la cabeza entre *Crocodylus moreletii* y *Crocodylus acutus*, superando las limitaciones de la morfología tradicional ante la presencia de individuos con fenotipos ambiguos. Las diferencias altamente significativas encontradas entre ambas especies ($d = 0.074$, $p = 0.001$) confirman que la forma dorsal de la cabeza constituye un carácter diagnóstico robusto cuando se analiza con técnicas cuantitativas de forma pura, reflejando las adaptaciones morfológicas asociadas al nicho ecológico de cada especie: morfología brevirostrina en *C. moreletii* y longirostrina en *C. acutus*.

El hallazgo más relevante del estudio es la asimetría de la introgresión morfológica en la zona de contacto. Mientras que *C. acutus* muestra diferencias significativas en la forma de la cabeza entre localidades sin hibridación y la zona de simpatría ($d = 0.074$, $p = 0.001$), *C. moreletii* mantiene su morfología estable ($d = 0.036$, $p = 0.13$). Este patrón es consistente con un flujo genético direccional predominante desde *C. moreletii* hacia *C. acutus*, posiblemente favorecido por el mayor tamaño poblacional de *C. moreletii* en los hábitats compartidos de la Península de Yucatán. Los individuos de la zona de simpatria presentan una configuración de la cabeza intermedia con tendencia clara hacia la morfología de *C. moreletii*, lo que refuerza esta interpretación.

La forma de la cabeza mostró una relación alométrica significativa con el tamaño corporal ($F = 48.4$, $p < 0.001$), y tanto la especie como el sexo resultaron efectos principales significativos sobre la forma de la cabeza. Sin embargo, las diferencias entre sexos se concentran exclusivamente en la comparación de los individuos de sexo indeterminado frente a machos y hembras, lo que refleja diferencias ontogenéticas más que dimorfismo sexual propiamente dicho, dado que los individuos indeterminados corresponden a juveniles de talla pequeña cuya forma de la cabeza aún no ha alcanzado la configuración adulta.

Finalmente, la metodología propuesta basada en fotografías obtenidas con dispositivos móviles y análisis de morfometría geométrica demostró ser una alternativa accesible, no invasiva y reproducible para estudios morfológicos en condiciones de campo, con potencial para ser replicada en otros estudios de cocodrilos y fauna silvestre en general.

Agradecimientos.

Expreso mi más sincera gratitud a las instituciones y personas que hicieron posible la realización de este proyecto de investigación. Al Crocodile Specialist Group (**CSG**) por el apoyo financiero que otorgó a través de la beca **SRAS** (Student Research Assistance Scheme). Al Laboratorio de Ecología de Fauna Silvestre y Ciencias de la Conservación del Centro de Estudios de Desarrollo Sustentable y Aprovechamiento de la Vida Silvestre de la Universidad Autónoma de Campeche (**CEDESU-UAC**) y al Crocodile Research and Management for Conservation Group: por facilitar el registro fotográfico y base de datos biométricos de proyectos previos. Esta información fue de suma importancia para llevar a cabo el análisis y procesamientos morfométricos en el proceso del proyecto. Al Dr. Mauricio González Jáuregui: Mi asesor, por su guía, su paciencia y por compartir su visión científica. Por impulsarme a utilizar herramientas innovadoras como la morfometría geométrica y brindarme su apoyo durante el desarrollo del proyecto. A mis compañeros de laboratorio y de campo: por su amistad y apoyo. Por el intercambio de ideas el cual fue de mucha ayuda y por hacer el proceso más ameno.

Literatura Citada

Adams, D. C., and Otárola-Castillo, E. 2013. Geomorph: An r package for the collection and analysis of geometric morphometric shape data. Methods in Ecology and Evolution 4:393–399.

Avila-Cervantes, J., Charruau, P., Cedeño-Vázquez, J. R., Bui, H. N., Venegas-Anaya, M., Vargas, M., López-Luna, M. A., González-Cortés, H., Macías-Díaz, D. A., Pérez-Flores, J. S., Barrios-Quiroz, G., Salazar, J. M., McMillan, W. O., and Larsson, H. C. E. 2025. Novel island species elucidate a species complex of Neotropical crocodiles. Molecular Phylogenetics and Evolution 207:108341.

Cedeño-Vázquez, J. R., Rodriguez, D., Calmé, S., Ross, J. P., Densmore, L. D. I., Thorbjarnarson, A. J. B., Calme, S., Perran Ross, J., Densmore, L. D. I., Thorbjarnarson, J. B., Calmé, S., Ross, J. P., Densmore, L. D. I., Thorbjarnarson, J. B., Thorbjarnarson, A. J. B., Cedeño-Vázquez, J. R., Rodriguez, D., Calmé, S., Ross, J. P., Densmore, L. D. I., Thorbjarnarson, J. B., Cedeño-Vázquez, J. R., Forstner, M. R. J., and Densmore, L. D. I. 2008. Hybridization between Crocodylus acutus and Crocodylus moreletii in the Yucatan Peninsula: I. evidence from mitochondrial DNA and morphology. Journal of Experimental Zoology Part A: Ecological Genetics and Physiology 309A:674–686.

CITES. 1995. Guía de identificación de CITES – Cocodrilos. primera ed. Ministerio del Medio Ambiente de Canadá.

Fred L. Bookstein. 1991. Morphometrics Tools fro Landmark Data. Cambridge University Press.

Gignac, P. M., and Erickson, G. M. 2016. Ontogenetic bite-force modeling of Alligator mississippiensis: implications for dietary transitions in a large-bodied vertebrate and the evolution of crocodylian feeding. Journal of Zoology 299:229–238.

Pacheco-Sierra, G., Gompert, Z., Domínguez-Lazo, J., and Vázquez-Domínguez, E. 2016. Genetic and morphological evidence of a geographically widespread hybrid zone between two crocodile species, Crocodylus acutus and Crocodylus moreletii. Molecular Ecology 25:3484–3498.

Pacheco-Sierra, G., Vázquez-Domínguez, E., Pérez-Alquicira, J., Suárez-Atilano, M., and Domínguez-Laso, J. 2018. Ancestral Hybridization Yields Evolutionary Distinct Hybrids Lineages and Species Boundaries in Crocodiles, Posing Unique Conservation Conundrums. Frontiers in Ecology and Evolution 6:409513.

Platt, S. G., and Rainwater, T. R. 2006. A review of morphological characters useful for distinguishing Morelet's crocodile (Crocodylus moreletii) and American crocodile (Crocodylus acutus) with an emphasis on populations in the coastal zone of Belize. Bulletin of the Chicago Herpteological Society 41:25–29.

Posit Team. 2025. RStudio: Integrated Development Environment for R. Posit Software, PBC, Boston, MA http://www.posit.co/.

R Core Team. 2025. R: A Language and Environment for Statistical Computing. Vienna, Austria https://www.r-project.org/.

Rodriguez, D., Cedeño-Vázquez, J. R., Forstner, M. R. J., and Densmore, L. D. I. 2008. Hybridization between Crocodylus acutus and Crocodylus moreletii in the Yucatan Peninsula: II. Evidence from Microsatellites. Journal of Experimental Zoology Part A: Ecological Genetics and Physiology 309:674–686.

Thorbjarnarson, J. B. 1989. Ecology of the American crocodile (Crocodylus acutus). Crocodiles: their ecology, management, and conservation :228–258.