



OVIHUEC.DAT

Caracterización de la gestión forestal e impulso socioeconómico en zonas de montaña mediante un rebaño comunal en un entorno digital

2.3.1.2

Factores de estrés predatorio

Convocatoria de ayudas de la Fundación Biodiversidad, en régimen de concurrencia competitiva, para apoyo a proyectos transformadores para la promoción de la bioeconomía ligada al ámbito forestal y la contribución a la transición ecológica (regulada por la Orden TED/1014/2021, de 20 de septiembre, y por la Orden TED/408/2023, de 24 de abril, que modifica la anterior) en el marco del Plan de Recuperación, Transformación y Resiliencia - Financiado por la Unión Europea - NextGenerationEU para el ejercicio del 2023



Información del documento

Número de informe	2.3.1.2
Nombre del informe	Factores de estrés predatorio
Descripción del informe	Este es un informe de divulgación sobre los factores de estrés de origen predatorio que afectan al ganado en extensivo
Objetivo	Objetivo 2 - Tecnológico
Actividad	Actividad 2.3 - Sistemas de protección del ganado, incluyendo vallados físicos, sistemas de geolocalización y perros guarda.
Entidad coordinadora de la actividad	IRTA
Entidades participantes de la actividad	Conselh Generau d'Aran
Palabras clave	Ganadería, tecnología, geolocalización, protección, depredadores
Autores	Antoni Dalmau Bueno
Colaboradores	
Aprobado por	Antoni Dalmau Bueno

Advertencia:

Este documento es propiedad de los miembros que conforman el proyecto OVIHUEC.DAT. No está permitida su copia o distribución en ningún caso sin el consentimiento previo de los propietarios de este, quienes tienen los derechos de autor del presente escrito.

Parte de la convocatoria de la Fundación Biodiversidad y financiado por la Unión Europea - NextGenerationEU. Sin embargo, las opiniones y visiones expresadas son de los autores del documento y no representan necesariamente las de los entes convocantes y financieros. Por lo tanto, ni la Unión Europea ni la entidad convocante pueden ser responsabilizadas por estas.



Índice

1.	Introducción	3
1.1.	Antecedentes	3
1.2.	Objetivos	3
2.	Resultados.....	3
3.	Conclusiones	7
4.	Referencias bibliográficas	8



1. Introducción

1.1. Antecedentes

Especies como el oso pardo (*Ursus arctos*) y el lobo (*Canis lupus*) han vuelto a ocupar ciertos sectores del Pirineo después de años de retrocesos poblacionales e incluso de extinciones locales. La presencia de depredadores en el territorio plantea nuevos desafíos. En zonas de montaña donde la ganadería extensiva es predominante, los ataques a ganado pueden suponer pérdidas significativas y aumentar la tensión entre los objetivos de conservación y de continuidad del sector ganadero (Palazón, 2017). La depredación de animales domésticos conlleva pérdidas importantes por mortalidad (Steele et al., 2013), pero existen otras consecuencias, menos evidentes, que también generan importantes problemas a los ganaderos y a los animales, por culpa de los factores de estrés predatorio.

1.2. Objetivos

El objetivo de este informe es resumir brevemente cuales son los factores de estrés predatorio que pueden afectar al ganado en extensivo y se presenta en forma de breve revisión bibliográfica. Para su elaboración se han utilizado extractos íntegros de los autores Dwyer, C. (2004); Katsarou et al. (2024); Strauss et al., (2021) y Valerio et al., (2021), por ser artículos de referencia en este campo.

2. Resultados

En presencia de depredadores, las presas minimizan el riesgo de morir adoptando estrategias antidepredadoras mediante cambios en el comportamiento, la selección del hábitat (Fortin et al., 2005), la dieta (Lima y Valone, 1986), la morfología (Grant y Bayly, 1981) y la fisiología (Clinchy, et al., 2013; Hawlena y Schmitz, 2010). Estas adaptaciones deberían aumentar la aptitud física de los individuos y promover su supervivencia (Lima, 1998), pero a menudo conllevan costos fisiológicos que pueden alterar la condición corporal (Hik, 1995), la reproducción (Sheriff et al., 2009; Zanette et al., 2011) o la supervivencia a largo plazo (McCauley et al., 2011). Los efectos indirectos de la depredación pueden afectar la demografía de las especies que son presa tanto como lo hace su matanza directa (Preisser et al., 2005), pero el



mecanismo subyacente que impulsa estos efectos aún no se comprende del todo (Creel, 2018). Se han propuesto dos hipótesis generales para vincular el riesgo de depredación con los costos demográficos que induce. La hipótesis de la búsqueda de alimento sensible a la depredación establece que los comportamientos antidepredadores inducen un equilibrio entre la adquisición de alimento y la seguridad que lo que produce en la práctica es una reducción en los recursos disponibles para la reproducción y la supervivencia (Hik, 1995; Sinclair y Arcese, 1995). Esta hipótesis se ha estudiado ampliamente y cuenta con un amplio respaldo tanto en entornos naturales como experimentales (Brown y Kotler, 2004; Christianson y Creel, 2010; Fortin et al., 2005; Sih, 1980; Zanette et al., 2003). Lógicamente, esta hipótesis favorecería a las poblaciones domésticas, ya que zonas menos seguras ante depredadores serían menos utilizadas y disminuiría la competencia en estos lugares. Por el contrario, corre el riesgo de desplazar a los rebaños domésticos a aquellas zonas en las que son más susceptibles a ser depredados, donde las especies silvestres han decidido no ir. En segundo lugar, se ha propuesto la hipótesis del estrés por depredación, que predice que los encuentros con depredadores afectan la reproducción y la supervivencia a través de la activación crónica de la respuesta al estrés (Clinchy et al., 2013). Lógicamente, esta última circunstancia afectaría tanto a animales salvajes como a domésticos.

El estrés es un componente clave de la respuesta de las presas a la depredación que implica la liberación de hormonas glucocorticoides (es decir, principalmente cortisol o corticosterona según la especie) a través de la estimulación del eje hipotálamo-hipofisario-adrenal (HPA) (Sapolsky et al., 2000). Los glucocorticoides son hormonas metabólicas responsables del mantenimiento diario y estacional del equilibrio energético (Landys et al., 2006), que también son esenciales para la gestión de la energía cuando se enfrentan a situaciones que amenazan la vida (Sapolsky et al., 2000). Como parte de la respuesta al estrés agudo, los glucocorticoides promueven la movilización de energía al estimular las acciones catabólicas, modulan las respuestas inmunitarias e inflamatorias y detienen las funciones a largo plazo, como el mantenimiento y la reproducción, para redirigir la energía hacia funciones de emergencia (Sapolsky et al., 2000; Wingfield et al., 1998). Si bien es esencial promover la supervivencia inmediata, la activación sostenida o crónica de la respuesta al estrés a través de la exposición a altos niveles de depredación puede afectar severamente la supervivencia y reproducción a largo plazo (MacLeod et al., 2018; Sheriff et al., 2009), lo que, a su vez, puede afectar la dinámica poblacional de las especies presas (Boonstra et al., 1998). Sin embargo, la amplitud de la respuesta al estrés no solo se relaciona con el tipo e intensidad de los factores estresantes, sino que también se ve afectada por la percepción del animal de dicho



evento (Ursin y Eriksen, 2004; Lovallo, 2016; Patchev y Patchev, 2006; Mills, 2012). La experiencia temprana, la edad, la predisposición genética y las relaciones sociales son factores que pueden influir en la forma en que un animal percibe y reacciona a un factor estresante y, por lo tanto, resultan en variaciones interanimales en la respuesta al estrés (Henry, 1992; Wu et al., 2014; Novais et al., 2017; Romero y Gormally, 2019). Si bien en entornos controlados puede ser posible explicar la influencia de estos efectos de confusión, evaluar la amplitud de la respuesta al estrés de los animales en su entorno natural sigue siendo un desafío (Millspaugh y Washburn, 2004; Romero, 2004; Johnstone et al., 2012). La forma en como se ha evaluado tradicionalmente la respuesta de las presas al riesgo de ser depredados, se ha limitado con frecuencia a la estimación de las respuestas conductuales antidepredadores, como la alteración del uso del hábitat, los patrones de movimiento, la vigilancia o el comportamiento de agrupamiento (Creel y Winnie, 2005; Fischhoff et al., 2007; Latombe et al., 2014).

Para utilizar los comportamientos como indicadores de estrés, es importante comprender su causa subyacente. En animales de presa en estado salvaje, como las ovejas, las respuestas conductuales han evolucionado para evadir la detección y captura por parte de los depredadores. Las respuestas conductuales de los ancestros salvajes de las ovejas domésticas ante la amenaza de depredación se caracterizan predominantemente por la vigilancia, la aglomeración, la huida a cubierto y la inhibición conductual una vez alcanzado el refugio. Se observan algunos comportamientos defensivos limitados, principalmente en hembras con crías, frente a pequeños depredadores. La vigilancia y la distancia de huida se ven afectadas por la evaluación del riesgo por parte del animal y están influenciadas por el entorno, el tamaño del grupo social, la edad, el sexo y la condición reproductiva, así como por la experiencia previa con posibles depredadores. En condiciones de estrés, las ovejas domésticas muestran reacciones conductuales similares a las de las ovejas salvajes, aunque el umbral a partir del cual se desencadenan puede ser elevado. Esto es particularmente evidente al comparar razas de montaña menos seleccionadas con razas de tierras bajas más seleccionadas, y sugiere que existe un continuo de respuesta entre las ovejas salvajes y asilvestradas, desde las razas de montaña hasta las razas de tierras bajas. Sin embargo, esto puede verse afectado por la experiencia previa de las razas, en particular su familiaridad con los humanos. La evidencia conductual y neurobiológica sugiere que, si bien la respuesta conductual a los depredadores (vigilancia, huida) es innata, los estímulos que desencadenan este patrón de comportamiento pueden tener un componente aprendido. Dado que la vigilancia y las distancias de huida se ven afectadas por la percepción de amenaza del animal, pueden ser indicadores útiles del estrés en las



ovejas y, como respuestas graduadas, ofrecen cierta indicación del nivel de amenaza que experimentan. Por lo tanto, pueden indicar el grado de miedo o angustia que experimentan las ovejas y, por lo tanto, tienen el potencial de utilizarse en la evaluación de los estados de bienestar (Dwyer, 2004).

En ecología, los llamados "paisajes del miedo" se refieren a un marco conceptual que define el riesgo potencial de depredación según lo percibe la presa. Esto puede definirse como una característica conductual de animales individuales o poblaciones animales y puede depender de las modalidades sensoriales de la presa (Bleicher, 2017). El factor más importante que influye en los animales en el desarrollo de un "paisaje del miedo" es el riesgo de depredación (directo y percibido; Laundré et al., 2001; Laundré et al., 2017). Laundré et al. (2001, 2017) consideran esto como un mapa espacial del costo de forrajeo de los animales¹. A este respecto, tres factores pueden desempeñar un papel relevante: (1) la diversidad de la comunidad de depredadores, (2) la actividad de los depredadores y la intensidad de la depredación y (3) la posibilidad de los animales de predecir el riesgo de un ataque (Brown, 1999). Por otro lado, aún sabemos poco sobre las respuestas fisiológicas al riesgo de depredación y sus efectos sobre la aptitud física de las presas (Hadjigeorgiou et al., 2002), particularmente en los grandes sistemas de carnívoros y ungulados (Bergonier y Berthelot, 2003; Lianou et al., 2021). Al alterar las funciones biológicas (p. ej., frecuencia cardíaca, metabolismo y funciones del sistema inmunitario), la respuesta al estrés puede influir en el crecimiento, la reproducción y la susceptibilidad a enfermedades en un animal sometido a exposición repetida a perturbaciones ambientales (Hinks, 1941; Ling, 1956). Por lo tanto, debido a los efectos potencialmente nocivos sobre las funciones corporales, también se deben considerar medidas de respuesta al estrés al evaluar las consecuencias de los depredadores más allá del efecto directo de la depredación.

En definitiva, cuando hablamos de los efectos de los depredadores sobre los animales domésticos, no debemos centrarnos solo en aquellos que mueren por los ataques o incluso en aquellos que quedan heridos, sino en el efecto global que produce la mera presencia del depredador sobre el comportamiento, estado fisiológico, estado mental y bienestar de los animales. Y todo ello, además, tendrá lógicamente consecuencias productivas. En Katsarou et al. (2024) se encontraron un aumento en el recuento de células somáticas en la leche de cabras lecheras cuando estas estaban en una zona con depredadores, respecto a una en la que no los había. No encontraron una causa infecciosa en esa diferencia, ni tan solo diferencias en las poblaciones microbianas presentes, pero los recuentos de células somáticas (un indicador clave de la calidad de la leche) se encontraban aumentadas en los animales presentes en



zonas de depredación. En Strauss et al., (2021), definen los efectos de la depredación en rebaños de ovejas de esta forma: el número de rebaños de ovejas merinas y dorper disminuyó significativamente durante los nueve años del estudio. Hubo menos ovejas reproductivas disponibles para el apareamiento, lo que resultó en un menor número de corderos nacidos. Los corderos pre-destetados y post-destetados también se vieron gravemente afectados por la depredación. Debido a la depredación, algunas ovejas no pudieron criar ni un solo cordero en un ciclo reproductivo de seis años. Por lo tanto, se volvió difícil reemplazar a las ovejas mayores y mantener el tamaño del rebaño. Una excepción fue el rebaño Merino que utilizó raigrás (*Lolium multiflorum* y *L. perenne*) debido a la protección contra la depredación durante las fases críticas del ciclo reproductivo. La depredación contribuyó con el 72% de las pérdidas financieras anuales, los trastornos metabólicos y los accidentes con el 20%, el robo de ganado con el 6% y las enfermedades con el 2%. Un componente marcado de la base genética de las dos razas de ovejas en el Instituto Agrícola de Glen (Glen AI) también se ha perdido permanentemente debido a la depredación. Finalmente, en Valerio et al., (2021) se describen diferencias metabólicas relevantes entre los rebaños de ganado en áreas con mayor probabilidad de interacción con manadas de lobos en relación a áreas con menor presencia. Es decir, la distancia a los lobos con collar GPS fue el principal factor asociado con esta diferencia en el metabolismo del ganado. Es decir, el lobo era quien mejor explicaba las diferencias en el funcionamiento de la flora microbiana de estos animales y los metabolitos que allí se producían. Estos son solo tres ejemplos que indican como la depredación estresa a un rebaño de formas múltiples y mucho más allá de la simple pérdida de un animal. Lamentablemente los factores de estrés predatorio están todavía poco estudiados y sus efectos en el estado mental y bienestar de los animales todavía menos, pero cada vez hay más evidencia que puede llegar a trastocarlo todo en un animal y que es importante que, al menos para aquellos seres vivos que viven bajo nuestra vigilancia y protección, seamos conscientes que debemos protegerlos.

3. Conclusiones

La depredación es un potente factor de estrés tanto para especies presa salvajes como para las domésticas. Como cualquier otro factor de estrés, especialmente cuando es de alta intensidad como puede suceder en estos casos, puede tener consecuencias sobre todo el individuo, su comportamiento, su ánimo, la forma de alimentarse y de comunicarse con su entorno, su sistema inmunitario, el funcionamiento de su sistema reproductivo, la capacidad de crecer e incluso la forma en como trabaja su microbiota intestinal y los metabolitos que produce.



4. Referencias bibliográficas

- Bergonier, D. & Berthelot, X. (2003). New advances in epizootiology and control of ewe mastitis. *Liv. Prod. Sci.* 79, 1-16.
- Bleicher, S. S. (2017). The landscape of fear conceptual framework: Definition and review of current applications and misuses. *Peer J.* 5, e3772.
- Brown, J. S. (1999). Vigilance, patch use and habitat selection: Foraging under predation risk. *Evol. Ecol. Res.* 1, 49-71.
- Brown, J. S., & Kotler, B. P. (2004). Hazardous duty pay and the foraging cost of predation. *Ecology Letters*, 7, 999-1014.
- Christianson, D., & Creel, S. (2010). A nutritionally mediated risk effect of wolves on elk. *Ecology*, 91, 1184-1191.
- Clinchy, M., Sheriff, M. J., & Zanette, L. Y. (2013). Predator-induced stress and the ecology of fear. *Functional Ecology*, 27, 56-65.
- Creel, S. & Winnie, J. A. (2005). Responses of elk herd size to fine scale spatial and temporal variation in the risk of predation by wolves. *Anim. Behav.* 69, 1181-1189.
- Creel, S. (2018). The control of risk hypothesis: Reactive vs. proactive antipredator responses and stress-mediated vs. food-mediated costs of response. *Ecology Letters*, 21, 947-956.
- Dwyer, C. (2004). How has the risk of predation shaped the behavioural responses of sheep to fear and distress? *Animal Welfare*, 13(3), 269-281. doi:10.1017/S0962728600028384
- Fischhoff, I. R., Sundaresan, S. R., Cordingley, J. & Rubenstein, D. I. (2007). Habitat use and movements of plains zebra (*Equus burchelli*) in response to predation danger from lions. *Behav. Ecol.* 18, 725-729 (2007).
- Fortin, D., Beyer, H. L., Boyce, M. S., Smith, D. W., Duchesne, T., & Mao, J. S. (2005). Wolves influence Elk movement: Behaviour shapes a trophic cascade in Yellowstone National Park. *Ecology*, 86, 1320-1330.
- Grant, J. W. G., & Bayly, I. A. E. (1981). Predator induction of crests in morphs of the Daphnia carinata King complex. *Limnology and Oceanography*, 26, 201-218.
- Hadjigeorgiou, I., Vallerand, F., Tsimpoukas, K. & Zervas, G. (200). The socio-economics of sheep and goat farming in Greece and the implications for future rural development. *Options Méditerr. B Etudes. Rech.* 39, 83-93.
- Heithaus, M. R., & Dill, L. M. (2006). Does tiger shark predation risk influence foraging habitat use by bottlenose dolphins at multiple spatial scales? *Oikos*, 114, 257-264.



- Henry, J. P. (1992). Biological basis of the stress response. *Integr. Physiol. Behav. Sci.* 27, 66-83.
- Hik, D. S. (1995). Does risk of predation influence population dynamics? Evidence from the cyclic decline of snowshoe hares. *Wildlife Research*, 22, 115-129.
- Hinks, E. (1941). The effect of air raids on the composition of milk. *Anal. Lond.* 66, 327-328.
- Johnstone, C. P., Reina, R. D. & Lill, A. (2012). Interpreting indices of physiological stress in free-living vertebrates. *J. Comp. Physiol. B* 182, 861-879.
- Katsarou, E.I., Reid, N., Lianou, D.T. et al. (2024). Stress related to wild canid predators near dairy sheep farms associated with increased somatic cell counts in bulk-tank milk. *Sci Rep* 14, 3252.
- Landys, M. M., Ramenofsky, M., & Wingfield, J. C. (2006). Actions of glucocorticoids at a seasonal baseline as compared to stress-related levels in the regulation of periodic life processes. *General and Comparative Endocrinology*, 148, 132-149.
- Latombe, G., Fortin, D. & Parrott, L. (2014). Spatio-temporal dynamics in the response of woodland caribou and moose to the passage of grey wolves. *J. Anim. Ecol.* 83, 185-198.
- Laundré, J. W., Hernández, L. & Altendorf, K. B. (2001). Wolves, elk, and bison: Reestablishing the “landscape of fear” in Yellowstone National Park, USA. *Can. J. Zool.* 79, 1401-1409.
- Laundré, J. W., Hernandez, L. & Ripple, W. J. (2010). The landscape of fear: Ecological implications of being afraid. *Open Ecol. J.* 3, 1-7.
- Lianou, D. T. et al. (2021). Extensive countrywide field investigation of somatic cell counts and total bacterial counts in bulk-tank raw milk in sheep flocks in Greece. *Foods* 10, 268.
- Lima, S. L. (1998). Nonlethal effects in the ecology of predator-prey interactions. *BioScience*, 48, 25-34.
- Lima, S. L., & Valone, T. J. (1986). Influence of predation risk on diet selection: A simple example in the gray squirrel. *Animal Behavior*, 34, 536-544.
- Ling, E. R. (1956). A Textbook of Dairy Chemistry Vol. 1 (Chapman & Hall Ltd, 1956).
- Lovallo, W. R. (2016). Individual differences in reactivity to stress. In *Stress and Health. Biological and Psychological Interactions* (ed. Lovallo,



- MacLeod, K. J., Krebs, C. J., Boonstra, R., & Sheriff, M. J. (2018). Fear and lethality in snowshoe hares: The deadly effects of non-consumptive predation risk. *Oikos*, 127, 375-380.
- McCauley, S. J., Rowe, L., & Fortin, M. J. (2011). The deadly effects of “nonlethal” predators. *Ecology*, 92, 2043-2048.
- Mills, J. L. (2012). *Scientific Principles of Stress* (University of the West Indies Press, 2012).
- Millspaugh, J. J. & Washburn, B. E. (2004). Use of fecal glucocorticoid metabolite measures in conservation biology research: considerations for application and interpretation. *Gen. Comp. Endocrinol.* 138, 189-199 (2004).
- Novais, A., Monteiro, S., Roque, S., Correia-Neves, M. & Sousa, N. (2017). How age, sex and genotype shape the stress response. *Neurobiol. Stress* 6, 44-56.
- Palazón, S. (2017). The importance of reintroducing large carnivores: The brown bear in the Pyrenees. In *High mountain conservation in a changing world* (pp. 231-249). Springer International Publishing Cham.
- Patchev, V. K. & Patchev, A. V. (2006). Experimental models of stress. *Dialogues Clin. Neurosci.* 8(4), 417-432.
- Preisser, E. L., Bolnick, D. I., & Bernard, M. F. (2005). Scared to death? The effects of intimidation and consumption in predator - Prey interactions. *Ecology*, 86, 501-509.
- Romero, L. M. & Gormally, B. M. G. (2019). How truly conserved is the “well-conserved” vertebrate stress response?. *Integr. Comp. Biol.* 59(2), 273-281.
- Romero, L. M. (2004). Physiological stress in ecology: lessons from biomedical research. *Trends Ecol. Evol.* 19(5), 249-255.
- Sapolsky, R. M., Romero, L. M., & Munck, A. U. (2000). How do glucocorticoids influence stress responses? Integrating permissive, suppressive, stimulatory, and preparative actions. *Endocrine Reviews*, 21, 55-89.
- Sheriff, M. J., Krebs, C. J., & Boonstra, R. (2009). The sensitive hare: Sublethal effects of predator stress on reproduction in snowshoe hares. *Journal of Animal Ecology*, 78, 1249-1258.
- Sih, A. (1980). Optimal behavior: Can foragers balance two conflicting demands? *Science*, 210, 1041-1043.
- Sinclair, A. R. E., & Arcese, P. (1995). Population consequences of predation-sensitive foraging: The Serengeti wildebeest. *Ecology*, 76, 882-891.
- Steele, J. R., Rashford, B. S., Foulke, T. K., Tanaka, J. A., & Taylor, D. T. (2013). Wolf (*Canis lupus*) predation impacts on livestock production: Direct



effects, indirect effects, and implications for compensation ratios. *Rangeland Ecology & Management*, 66(5), 539-544.

- Strauss, A. J., Avenant, N. L., & De Waal, H. O. (2021). The impact of predation on Merino and Dorper sheep flocks in the central Free State Province, South Africa. *Indago: Natural Sciences*, 37, 43-53.
- Ursin, H. & Eriksen, H. R. (2004) The cognitive activation theory of stress. *Psychoneuroendocrinology* 29(5), 567-592.
- Valerio, A., Borrego, C. S., Boitani, L., Casadei, L., Giuliani, A., Wielgus, R. B., Simek, S. L., & Valerio, M. (2021). Detecting the effects of predator-induced stress on the global metabolism of an ungulate prey using fecal metabolomic fingerprinting. *Scientific Reports*, 11(1), 6129, 203-225.
- Wingfield, J. C., Maney, D. L., Breuner, C. W., Jacobs, J. D., Lynn, S., Ramenofsky, M., & Richardson, R. D. (1998). Ecological bases of hormone-behavior interactions: The “Emergency life history stage”. *Integrative and Comparative Biology*, 38, 191-206.
- Wu, Y., Patchev, A. V., Daniel, G., Almeida, O. F. X. & Spengler, D. (2014). Early-life stress reduces DNA methylation of the *Pomc* gene in male mice. *Endocrinology* 155(5), 1751-1762.
- Zanette, L. Y., White, A. F., Allen, M. C., & Clinchy, M. (2011). Perceived predation risk reduces the number of offspring songbirds produce per year. *Science*, 334(6061), 1398-1401.
- Zanette, L., Smith, J. N. M., Oort, H. V., & Clinchy, M. (2003). Synergistic effects of food and predators on annual reproductive success in song sparrows. *Proceedings of the Royal Society B-Biological Sciences*, 270, 799-803.