Zeitschrift: Mitteilungen der Naturforschenden Gesellschaft in Bern

Herausgeber: Naturforschende Gesellschaft in Bern

Band: 2 (1945)

Artikel: Ueber Zwitterbilung bei Zea Mays und ihre Verursachung

Autor: Grünthal, E.

DOI: https://doi.org/10.5169/seals-319421

Nutzungsbedingungen

Die ETH-Bibliothek ist die Anbieterin der digitalisierten Zeitschriften auf E-Periodica. Sie besitzt keine Urheberrechte an den Zeitschriften und ist nicht verantwortlich für deren Inhalte. Die Rechte liegen in der Regel bei den Herausgebern beziehungsweise den externen Rechteinhabern. Das Veröffentlichen von Bildern in Print- und Online-Publikationen sowie auf Social Media-Kanälen oder Webseiten ist nur mit vorheriger Genehmigung der Rechteinhaber erlaubt. Mehr erfahren

Conditions d'utilisation

L'ETH Library est le fournisseur des revues numérisées. Elle ne détient aucun droit d'auteur sur les revues et n'est pas responsable de leur contenu. En règle générale, les droits sont détenus par les éditeurs ou les détenteurs de droits externes. La reproduction d'images dans des publications imprimées ou en ligne ainsi que sur des canaux de médias sociaux ou des sites web n'est autorisée qu'avec l'accord préalable des détenteurs des droits. En savoir plus

Terms of use

The ETH Library is the provider of the digitised journals. It does not own any copyrights to the journals and is not responsible for their content. The rights usually lie with the publishers or the external rights holders. Publishing images in print and online publications, as well as on social media channels or websites, is only permitted with the prior consent of the rights holders. Find out more

Download PDF: 26.11.2025

ETH-Bibliothek Zürich, E-Periodica, https://www.e-periodica.ch

E. Grünthal

Ueber Zwitterbildung bei Zea Mays und ihre Verursachung

Aus dem hirnanatomischen Laboratorium der psychiatrischen Universitätsklinik Waldau, Bern. (Dir. Prof. Dr. J. Klaesi.)

> "Wer die Wege der Natur erkannt hat, wird auch die Abwege leicht bemerken, und wer die Abwege erkannt hat, der wird die Wege besser bezeichnen können."

> > Francis Bacon: Neues Organon, II, 29.

In einer Abhandlung aus dem Jahre 1858 hat Karl Müller erstmals ausführlicher auf die bis dahin kaum beachteten Umwandlungen männlicher Blüten in weibliche beim Mais hingewiesen. 1) Er beobachtete 14 Pflanzen mit derartigen Umbildungen in verschiedenem Grade und konnte damit eine "vollständige Entwicklungsreihe der Verwandlung einer männlichen Blume bis zum ausgebildeten Fruchtknoten" zusammenstellen. Seitdem ist über zwitterige Blütenstände beim Mais mehrfach eingehend berichtet worden (Krafft, Blaringhem, Iltis, Riede), und wenn man darauf achtet, kann man derartiges in jedem grösseren Maisfeld in einem Jahr häufiger, im andern seltener finden. Ueber die Bedingungen des Auftretens solcher Fehlbildungen beim Mais hat man manches beobachtet, vielerlei Gedanken geäussert, jedoch sind die Verursachung und das Wesen der Erscheinung bisher dunkel geblieben.

Müller erkannte bereits, dass nur Nebensprossen davon betroffen sind. Die Hauptachsen seiner Pflanzen waren abgeschnit-

¹⁾ Den frühesten uns bekannt gewordenen Hinweis finden wir bei Turpin: Ann. Soc. Hortic., Paris, 1833.

ten worden und die Nebenachsen erst später aus dem Wurzelstock hervorgebrochen. Krafft und Blaringhem war diese Tatsache ebenfalls bekannt. Der letztgenannte Forscher konnte auch zeigen, dass der Blütenstand an der Spitze umso weiblicher sich bildet, je später die Hauptachse abgeschnitten war. Ilt is fand die gleiche Blütenfehlbildung in allen Abstufungen verursacht durch das Auftreten des Maisbrandes (Ustilago Maydis). Diese Missbildungen zeigen grosse Maisbrandgallen, sie finden sich an brandigen Pflanzen etwa 20 mal häufiger als an den gesunden und betreffen teils terminale, teils laterale Blütenstände. Es handelt sich hier nach Ilt is, ähnlich wie bei Melandrium, um einen parasitären Traumatismus, der auf Grund von Ernährungsstörungen das Erscheinen von Zwitterblüten bedinge.

Schliesslich hat Riede auf dem Wege des Versuches die Klärung der Frage in Angriff genommen. Er zog Mais in Wasserkulturen jeweils bei diffusem und bei abgeschwächtem Licht, ohne Kalium, ohne Eisen, in Leitungswasser, in destilliertem Wasser auf. Dadurch erreichte er vielfach zwitterige oder weibliche Spitzenblütenstände neben erheblichen allgemeinen Wachstums- und Entwicklungsstörungen der gesamten Pflanze. Versuche sind aber wenig planmässig angestellt und nicht zu Ende geführt, ihre Ergebnisse nicht eindeutig, weil die Eingriffe zu erhebliche und unübersehbare Abänderungen setzen. Sie entsprechen keineswegs der Forderung der Experimentalwissenschaft nach Situationen mit einer einzigen abgeänderten Bedingung. Wenn Riede folgern zu dürfen glaubt, weibliche Blütenbildung werde gefördert durch Uebergewicht der Assimilate über die Aschenbestandteile im Stoffwechsel der Pflanze, so erscheint dieser Schluss aus seinen Versuchen kaum gerechtfertigt. Man könnte danach lediglich soviel behaupten, dass ganz allgemein stärkere oder schwächere Schädigung des Stoffwechsels der Maispflanze mitunter zur Bildung von zwittrigen Blütenständen führe. Dasselbe tritt aber auch bei Bildung von Seitensprossen oder. wie Blaringhem gezeigt hat, nach Schädigung der Hauptachse der Pflanze durch Torsion und bei Schädigungen durch Ustilago auf, woraus zu schliessen wäre, beim Mais sei die Blütenentwicklung besonders empfindlich, leicht zu schädigen und reagiere auf Störungen verschiedenster Art mit Zwitterbildungen.

Im Sommer 1941 hatten wir Gelegenheit, auf den Maisfeldern

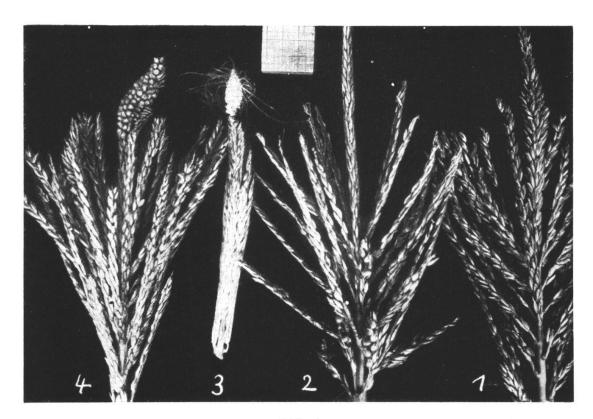


Abb. 1

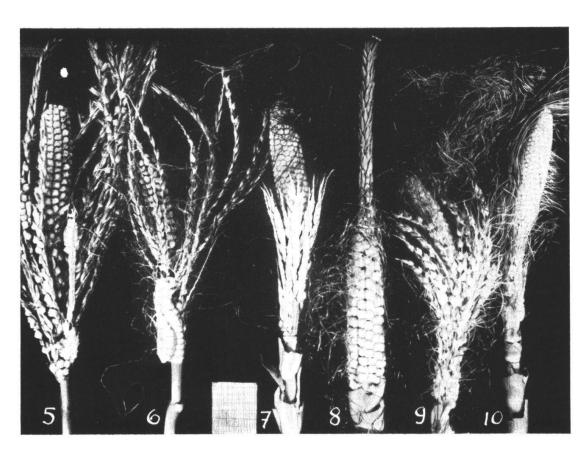


Abb. 2

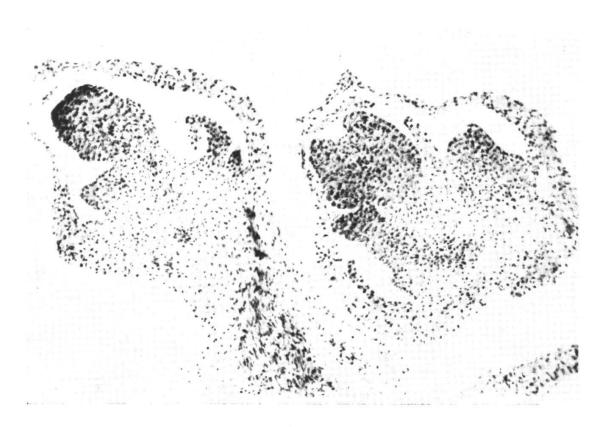
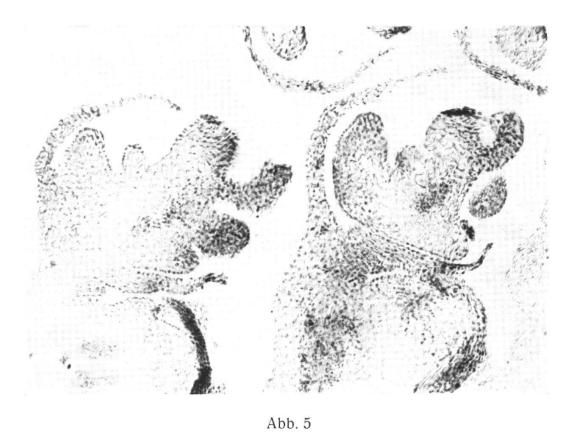


Abb. 4



des Gutsbetriebes der Waldau²) das spontane Auftreten von Zwitterbildungen der männlichen Blütenstände an gewissen Orten gehäuft zu sehen. Es handelt sich um die Tessiner Maissorte Nostrano, welche stark ins Kraut schiesst und auf unsern Feldern durchschnittlich etwa 2,50 m hoch wird. Die in Frage kommenden Pflanzen waren gesund und nicht von Ustilago befallen. Besonders zahlreich traten die Zwitterbildungen am Ostrand eines Feldes in der äussersten Pflanzenreihe auf, deren Einzelexemplare auffallend stark entwickelt waren und häufige Bestockung, d. h. aus der Wurzel entstandene Seitensprossen aufwiesen.³)

Diese spontane Zwitterbildung trat ganz entsprechend gewissen früheren Beobachtungen ausschliesslich an der Spitze von Seitensprossen auf. Es gelang uns mit Leichtigkeit, eine vollständige morphologische Reihe vom völlig männlichen bis zum gänzlich weiblichen Blütenstand zusammenzustellen, wovon auf Abbildung 1 und 2 zehn bezeichnende Zwischenstufen wiedergegeben sind. Wir haben ausserdem noch eine Anzahl anderer Zwischenformen beobachtet, welche jedoch grundsätzlich nichts Neues bieten.

Es folgt eine kurze Beschreibung jeder dieser zehn Stufen, deren Kenntnis für die weiteren Ausführungen notwendig ist:

- 1. Normaler männlicher Blütenstand mit zirka 25 cm langem Mittelstrahl und 16 dünneren Zweigen; die untersten sind in sich grundständig verzweigt.
- 2. Ueberwiegend männliche Zwitterbildung, an mehreren Nebenzweigen, vereinzelt oder mit männlichen Blüten abwechselnd weibliche Blüten eingestreut.

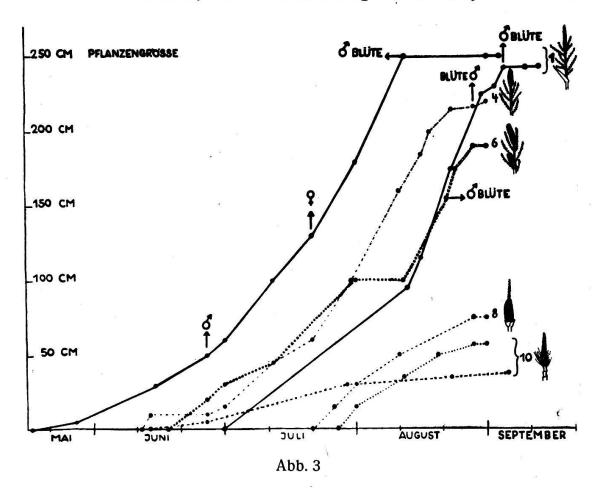
²) Herrn Bucher, Mäder und Hartmann vom Gutsbetrieb, sowie Herrn Hofmann, Bangerter und Bähler von der Gärtnerei der Waldau sind wir zu Dank verpflichtet für die entgegenkommende, mannigfache Unterstützung unserer Untersuchungen.

³⁾ Wir haben später festgestellt, dass Seitensprossen beim Nostrano-Mais ausserordentlich häufig dann auftreten, wenn der Boden sehr stark gedüngt ist. Pflanzt man auf reine Komposterde, so entwickeln sich an mehr als 50 % der Pflanzen Seitensprossen. Wir haben dieses Verfahren bei unseren Beobachtungen aber nicht benützt, da es eine zu starke Abänderung der Versuchsbedingungen darstellt. Zu bemerken ist hier noch, dass die Maissorte stets im Hinblick auf schöne, vollkommen entwickelte Kolben fortgezüchtet wird.

- 3. und 4. Zwitterbildungen, deren Mittelstrahl an der Spitze zu unvollständigen Kolben umgebildet ist, bei 4 mehr entwickelt als 3.
- 5. Zwitterbildung mit gut entwickeltem Kolben am Mittelstrahl, der hier kürzer als die Seitenzweige geblieben ist. An einem rudimentären Seitenzweig Ansatz zur Kolbenbildung, andere Seitenzweige mit einzelnen weiblichen Blüten.
 - 6. Aehnlich wie 5, Seitenzweige aber weniger entwickelt.
- 7. An Stelle des Mittelstrahls findet sich ein voll entwickelter Kolben mit nur einigen männlichen Blüten im oberen Teile. Die Seitenzweige mit eingestreuten weiblichen Blüten stark verkürzt.
- 8. Nur Mittelstrahl vorhanden, dessen untere Hälfte als Kolben weiblich, dessen oberes Ende männlich gebildet ist.
- 9. Enthält nur weibliche Blüten, unter Beibehaltung der männlichen Form mit Mittelstrahl und Seitenzweigen.
- 10. Völlig weiblicher Blütenkolben, Seitenzweige mit weiblichen Blüten sind nur noch angedeutet am Kolbenansatz vorhanden.

Diesen Beschreibungen ist noch die Beobachtung zuzufügen, dass die Seitensprossen mit völlig verweiblichtem Spitzenblütenstand in der gesamten Entwicklung und im Wachstum gegenüber denen mit männlichen oder zwitterigen Blütenständen zurückgeblieben waren. Dem entsprach auch, dass sich hier noch keine seitlich ansetzenden normalen Kolben gebildet hatten, wie sie bei den im Wachstum weiter fortentwickelten zwitterblütigen Sprossen sich stets fanden.

Diese letzten sehr auffallenden Tatsachen veranlassten uns, im Sommer 1942 das Wachstum der Maispflanzen mit und ohne Zwitterblütenständen planmässig und vergleichend zu untersuchen. Dazu standen uns die wiederum mit der Sorte Nostrano bepflanzten Maisfelder der Waldau zur Verfügung, daneben wurde ein Versuchsbeet mit 42 Pflanzen angelegt, deren Wachstum im einzelnen genau messend verfolgt werden konnte. Das Beet wurde reichlich mit Komposterde versetzt, die Pflanzen standen in Einzelreihen im Abstand von 50 cm. An diesen Pflanzen entwickelten sich insgesamt fünf Seitensprossen, die alle zwitterige Blütenstände an der Spitze trugen. Das Ergebnis unserer mes-



senden Beobachtungen gibt nun Abbildung 3 in Form von Wachstumskurven wieder.

Die Aussaat der Pflanzen erfolgte am 16. Mai. Das Wachstum normal gebildeter Durchschnittspflanzen ist in der am weitesten links verlaufenden ausgezogenen Kurve wiedergegeben. Sie verläuft in einem nach rechts hin konvexen Bogen, d. h. in allmählich sich beschleunigendem Wachsen bis zu einer Höhe von 2,50 m. Mit dem Eintritt der männlichen Blüte anfangs August steht das Wachstum still. An dieser Kurve finden sich noch zwei weitere mit Pfeilen bezeichnete Punkte. Der mit dem männlichen Zeichen versehene Punkt Ende Iuni bedeutet die Zeit des Erscheinens der ersten Anlage des männlichen Blütenstandes bei der Durchschnittspflanze, wie wir sie durch fortlaufende Zerlegung vieler Pflanzenexemplare festgestellt haben. Der zweite mit weiblichem Zeichen drei Wochen später sich findende Pfeil markiert die Zeit, zu der normalerweise die ersten Anzeichen von Blütenansätzen an einer seitlichen Kolbenanlage bemerkt werden konnten. Dieses zeitliche Verhalten machen die Abbildungen 4 und 5 anschaulich: Es sind jeweils männliche und weibliche Blüten im Längsschnitt etwa eine Woche nach dem ersten Auftreten ihrer Anlage dargestellt. Beide Geschlechter befinden sich, wie man ohne weiteres sieht, etwa auf gleicher Entwicklungsstufe, obwohl zwischen ihrer Entnahme von der Pflanze ein Zeitraum von 25 Tagen liegt.

Die zweite durchgezogene Kurve stellt das Wachstum einer zwei Monate später am 1. Juli mit einer Hauptachse aus dem Boden kommenden Pflanze dar, deren Entwicklung infolge der fortgeschrittenen Jahreszeit rascher, aber in normaler Weise verläuft. Die männliche Blüte tritt hier schon anfangs September, also nach zwei Monaten ein, im Gegensatz zu den im Mai gesäten Durchschnittspflanzen, die bis zur Blüte etwa drei Monate brauchen. Auch hier hört im Augenblick der Blüte das Wachstum auf.

Die übrigen fünf gestrichelt und punktiert gegebenen Kurven entsprechen den Seitensprossen. Sie sind alle verspätet aus der Wurzel ihrer Mutterpflanzen, erst im Juni und Juli aus dem Boden gekommen und im Wachstum gegenüber den normalen Pflanzen verzögert und zurückgeblieben. Die beiden am besten sich entwickelnden, mit den Ziffern 4 und 6 bezeichneten Seitensprossen zeigen Wachstumskurven mit allmählicher Beschleunigung und Rechtskonvexität, wie wir das auch bei unseren Durchschnittspflanzen fanden. Sie wachsen nach Eintritt der Blüte noch ein wenig weiter. Die drei andern am weitesten zurückgebliebenen Seitensprossen verlangsamen ihr Wachstum im Lauf der Entwicklung, so dass ihre Kurven linkskonvex werden. Aus den am Ende der Kurven befindlichen Zeichnungen ist nun jeweils unmittelbar der Stand der Blütenbildung an der Spitze der einzelnen Pflanzen abzulesen. Die beistehenden Ziffern entsprechen der Nummerierung der Zwitterbildungen auf den Abbildungen 1 und 2 und weisen auf die gleichzusetzenden Stufen hin. Um sicher zu gehen. haben wir im Sommer 1943 die Beobachtungen wiederholt. Das Ergebnis war eine Bestätigung der oben gebrachten Tatsachen. Die Maispflanzen wurden am 13. 5. 43 gesät und standen in den ersten Augusttagen in Blüte. Der früheste, sehr schnell sich entwickelnde Seitenspross zeigte sich Mitte Juni und stand am 15. 8. 43 in Blüte. Er wies einen zwitterigen Spitzenblütenstand

von ausgeprägt männlicher Form auf, wobei das äusserste Ende des Mittelstrahles allein kolbenförmig umgebildet war. Die Wachstumskurve wie die Umbildung entsprechen völlig der Pflanze 4 unserer Kurve von 1942. Der späteste Seitenspross erschien am 12. 7. 43. Dessen Spitzenblütenstand trat Ende August hervor als völlig weiblicher Kolben. Wachstum und Umbildung sind gleichzusetzen der schneller wachsenden Pflanze unter Nr. 10 unserer Kurve von 1942. Aus der Kenntnis der Wachstumskurve eines Nebensprosses lässt sich also mit hoher Annäherung der Grad der Zwitterigkeit seines Spitzenblütenstandes voraussagen.

Es ergibt sich, dass die Zwitterbildungen auf Seitensprossen quantitativ abgestuft um so weiblicher ausfallen, je mehr der Spross im Wachstum hinter der sich normal entwickelnden Hauptachse zurückgeblieben ist. Unserer Meinung nach handelt es sich hier um ein Naturexperiment, aus dem gewisse Schlüsse gezogen werden dürfen. Die Nahrungs- und Lichtbedingungen waren bei allen Pflanzen völlig gleich. Veränderlich ist nur der Zeitpunkt des Auftretens und die Geschwindigkeit des Wachstums der Seitensprossen. Diese beiden messbaren und an den Kurven abzulesenden Faktoren stehen in proportionalem Verhältnis zu dem ebenfalls quantitativ feststellbaren Grad der Verweiblichung des männlichen Blütenstandes, so dass eine ursächliche Beziehung zwischen dem Grad der Entwicklungsverzögerung und der Verweiblichung überaus wahrscheinlich gemacht ist.4) Die hieraus abzuleitende Regel würde kurzgefasst so lauten:

Je später und langsamer ein Seitenspross sich entwickelt, desto mehr wandelt sich dessen zwitteriger terminaler Blütenstand vom überwiegend männlichen zum weiblichen Typ um.

Man könnte nun annehmen, in dem Zurückbleiben der Entwicklung der Pflanze allein liege die Ursache für die Blütenfehlbildung. Wir haben deshalb Verzögerungen des Wachstums künstlich dadurch hervorgerufen, dass wir eine Anzahl Pflanzen unter sonst gleichen Umständen im Schatten wachsend beobachteten.

⁴⁾ Damit steht im Einklang die oben erwähnte Beobachtung Blaringhems, der ebenfalls die stärkste Verweiblichung an den spätest künstlich durch Abschneiden der Hauptachse erzeugten Nebensprossen fand.

Hierbei erreichten sie eine Höhe von nur etwa 1 m bis 1,40 m. Schattenpflanzen, die kleiner als 1 m waren, blühten überhaupt nicht, von 1 m Grösse aufwärts zeigten sie stets verspätet normale männliche Blüten. Kleine wenig entwickelte seitenständige Kolben gelangten ebenfalls verspätet nicht in allen Fällen zur Ausbildung. Fehlbildungen wurden hier nie beobachtet, ebensowenig Seitensprossen. Weiterhin zogen wir, wiederum unter sonst gleichen Umständen, Pflanzen in flacher Tonschüssel mit wenig Erde ohne besondere Düngung auf. Es entwickelten sich Hungerpflanzen von 20 bis 77 cm Länge, die alle normale männliche Blütenstände ansetzten, zur Bildung von verspäteten und verkümmerten Seitenkolben kam es nur selten. Es fehlte wiederum jegliche Zwitterbildung. Dass auch verspätetes Keimen einer sonst sich normal entwickelnden Pflanze nicht zu Zwitterblütenständen führt, haben wir oben bei Beschreibung von Abbildung 3 bereits gesehen. Verspätung des Wachstums oder Wachstumsbehinderung durch die von uns gesetzten ungünstigen Lebensbedingungen allein kann demnach nicht als Ursache der Blütenfehlbildung angesehen werden.

Es bietet sich jedoch, wenn wir alle unsere Beobachtungen zusammennehmen, eine einfache und befriedigende Erklärungsmöglichkeit dafür, die folgendermassen lautet:

Beim Mais als einhäusiger Pflanze verläuft die Bildung der männlichen und weiblichen Blüte nicht nur örtlich getrennt, sondern auch zeitlich hintereinander, wie wir oben gesehen haben, im Abstand von etwa drei Wochen. Jedes Pflanzenindividuum durchläuft deshalb zwei Sexualphasen, deren Rhythmus und Aufeinanderfolge: männlich-weiblich offenbar unabänderlich erblich festgelegtist. Nicht erblich von vornherein bestimmt ist das Geschlecht der Blütenanlagen. Diese besitzen die Potenzen zur Ausbildung männlicher wie weiblicher Geschlechtszellen in gleicher Entfaltungsmöglichkeit. Es hängt einzig und allein von inneren oder äusseren Bedingungen des Organismus, die im Laufe der Entwicklung sich einstellen, ab, ob die Zelle männliche oder weibliche Tendenz erhält (Correns). Beim Mais liegt diplophänotypische Geschlechtsbestimmung (M. Hartmann) vor, d.h. die Geschlechtstrennung erfolgt in der Diplophase, ohne irgend eine Aenderung an den Chromosomen.

Tritt nun aus der Wurzel einer Pflanze ein Nebenspross verspätet oder mit nachhinkender Entwicklung zu Tage, so bildet sich an diesem, wenn er eine gewisse Grösse erreicht hat, zuerst der in der Anlage hermaphrodite Blütenstand an der Spitze. Dieser Zeitpunkt tritt aber ein, wenn die in der Entwicklung vorauseilende Mutterpflanze bereits am Umschlag von der männlichen zur weiblichen oder gar schon gänzlich in der weiblichen Sexualphase angelangt ist. Damit geht zusammen, dass die Spitzenblütenstände des Nebensprosses quantitativ umso weiblicher werden, je später sie sich anlegen, d. h. je mehr ihre Entwicklung in die weibliche Phase der Mutterpflanze hineinrückt.

Diese Tatsachen legen die Vermutung nahe, dass eine kausale Beziehung zwischen der Sexualentwicklung der Spitzenblütenstände am Seitenspross und dem Sexualrhythmus der Mutterpflanze besteht. Die Beeinflussung der Seitensprossblüten kann aber kaum durch etwas anderes als in der Mutterpflanze entstandene, in den Seitenspross übergetretene vorerst hypothetische Wirkstoffe, geschlechtsbestimmende Hormone, hervorgerufen sein, welche die endgültige Ausbildung der hermaphroditen Blütenanlage nach der einen oder anderen Seite lenken. Derartige Hormone müssen in der Maispflanze in zwei Formen, zuerst als männlich, darauf als weiblich bestimmender Stoff vorhanden sein.

Damit wäre, freilich nur für unsern Fall, das Auftreten von Zwitterbildungen und die im zeitlichen Verlauf stufenweise sich zeigende Zurückdrängung des männlichen Blütenanteiles zugunsten des weiblichen hinreichend erklärt. Es bleibt noch der chemische Nachweis der angenommenen Hormone zu erbringen. Das zeitliche Auseinanderfallen des Auftretens der geschlechtsbestimmenden Stoffe beim Mais bietet, wie uns scheint, dem Biochemiker bei einer höheren Pflanze eine erwünschte Gelegenheit und die Möglichkeit, beide Stoffe getrennt aufzudecken, eine Aufgabe, die hier mit geringeren Schwierigkeiten als sonst zu lösen wäre. Ein Weg zu derartigen Untersuchungen am Mais ist vielleicht durch die Forschungen von R. Kuhn, Löw und Moewus gezeigt, die als Termone bezeichnete geschlechtsbestimmende Stoffe für die Grünalge Chlamydomonas aus Pollen und Narben von Crocus dargestellt und auf die wichtige

Rolle der Borsäure für die Geschlechtsbestimmung hingewiesen haben.

Literaturverzeichnis

- J. Becker: Handbuch des Getreidebaues, 1927.
- L. Blaringhem: C. r. de l'Académie des Sciences, 1906, Seite 245.
- Mutation et Traumatismes, Paris, 1908.
 - Les transformations brusques des êtres vivants, 1918.
- C. Correns: Bestimmung, Vererbung und Verteilung des Geschlechts bei den höheren Pflanzen. Handbuch der Vererbungswissenschaften, Band 2, 1928.
- M. Hartmann: Allgemeine Biologie. 2. Auflage 1933.
- H. Iltis: Zeitschr. f. ind. Abst. und Vererbungslehre, 1911, Band 5, Seite 38.
- Krafft: Verh. d. Zool. Bot. Ges. Wien, 1869, Band 19.
- R. Kuhn, Löw und Moewus: Naturwissenschaften, 1942, Seite 373 und 407.
- K. Müller: Bot. Zeitung, Jahrg. 16, 1858, Seite 297.
- W. Riede: Flora, neue Folge, Band 15, 1922, Seite 259.

Abbildungstexte

- Abbildung 1: Stufenreihe der Zwitterbildungen an Seitensprossen vom Mais. I.
- Abbildung 2: Stufenreihe der Zwitterbildungen an Seitensprossen vom Mais. II.
- Abbildung 3: Wachstumskurven von Maispflanzen.
- Abbildung 4: Männliche Maisblüten vom 4. 7. 42. Längsschnitte. Hämalaunfärbung. Vergrösserung 110 fach.
- Abbildung 5: Weibliche Maisblüten vom 29. 7. 42. Längsschnitte. Hämalaunfärbung. Vergrösserung 110 fach.