|  |
| --- |
| государственное автономное учреждение Калининградской области дополнительного образования «Калининградский областной детско-юношеский центр экологии, краеведения и туризма» |
| **Эколого-фаунистическая характеристика одонатофауны ледниковых озёр Калининградской области.** |

Автор:

 Белая Наталия Андреевна,

 учащаяся ГАУКОДО КОДЮЦЭКТ;

11 «А» класс МАОУ гимназия № 40

г. Калининграда

Руководитель:

Тумилович Ольга Александровна, учитель биологии

МБОУ СОШ «Школа будущего»

|  |
| --- |
| Калининград, 2019 г. |

Оглавление

[Введение 3](#_Toc26752077)

[Литературный обзор 4](#_Toc26752080)

[Характеристика объекта изучения. 6](#_Toc26752081)

[Материалы и методы 9](#_Toc26752084)

Результаты и обсуждения ………………………………………………………10

Выводы………………………………………………………………………… 14

[Список используемой литературы 15](#_Toc26752085)

# Введение

Стрекозы самая древняя группа амфибиотических насекомых, обладающих уникальными чертами строения и наличием биологических приспособлений позволяющих им населять различные типы водных экосистем. Благодаря чередованию стадий развития: водной и воздушной, где они являются активными хищниками, они играют большую роль в регуляцию численности насекомых [2].

Видовой состав личинок стрекоз в водоемах может служить биоиндикатором качества воды, показывая степень антропогенного влияния на водные экосистемы. Многие виды отряда занесены в Красные книги МСОП, России и Европы. Одонатофауна Калининградской области очень важна на фоне представлений о фауне стрекоз Европы, особенно это касается средиземноморских видов, распространение которых на север и северо-запад отмечается в последнее время [12].

Существование стрекоз тесно связано с водоёмами пригодными для их размножения, однако многие водные объекты калининградской области подвергаются неизбежной антропогенной трансформации, также особое значение имеет фактор смещение изотерм к Северу (общее потепление климата северных областей), которое влечёт за собой отмечаемую многими учёными экспансию средиземноморских видов стрекоз [12].

В соответствии с правилом максимума размера колебаний численности популяции, существуют определенные верхние и нижние пределы для размеров численности популяции, которые соблюдаются в природе или которые теоретически могли бы существовать в течение сколь угодно длительного отрезка времени в условиях стабильности среды обитания. Однако, ввиду возрастающей плотности популяций, возрастает конкуренция, которая особенно сильно прослеживается у представителей отряда Odonata [6], численность снижается, или происходит расселение вида в другие подходящие биотопы.

Учитывая все вышесказанное, исследование стрекоз ледниковых озёр имеет особое значение, особенно на фоне усиливающейся в последние десятилетия антропогенной трансформации территорий. Ледниковые озера можно рассматривать, как рефугиум для стенобионтных представителей отряда Odonata. Исходя из всего вышесказанного, мы считаем нашу работу особенно актуальной

 Цель: Исследовать видовой состав и определённые экологические особенности одонатофауны некоторых ледниковых Нестеровского района, Калининградской области.

Задачи:

1. Выявить видовой состав стрекоз некоторых озёр Нестеровского района, Калининградской области.

2. Определить принадлежность пойманных видов к разным экологическим группам.

3. Провести фаунистическое сравнение исследуемых территорий со схожими озёрными экосистемами сопредельных государств.

# Литературный обзор

Стрекозам посвящены около 1000 работ учёных из 60 стран мира. На территории Европы на данный момент ведётся активный мониторинг видового разнообразия и экологии стрекоз. Большое количество работ в направлении исследования одонатофауны Европы посвящено возможности их использования в роли биоиндикаторов чистоты водоёмов. Работы по личинкам и имаго стрекоз Европы собраны в Сборнике Международного симпозиума посвящённого систематике, филогении, экологии стрекоз, подёнок, веснянок, ручейников. Во многих работах по исследованию стрекоз Польши отражена проблема сохранения их видового состава.

Работы по личинкам и имаго стрекоз Европы собраны в Сборнике Международного симпозиума посвящённого систематике, филогении, экологии стрекоз, подёнок, веснянок, ручейников. Учёными Латвийского университа в 1996 году опубликован список видов Латвии. Проблема сохранения видов стрекоз в Польше отражена в работах многих учёных [15]. Фауна и экология стрекоз Латвии освещена в работах З.Д. Спуриса [8].

С территории Украины известны работы, посвящённые разным вопросам фауны, экологии и систематики стрекоз. Горб с соавторами, Хрокало ― работы по фауне стрекоз Украины. Павлюк описал 65 видов стрекоз для западных частей Украины. Первой самой крупной работой по стрекозам России явилась статья Иванова, содержащая полные сведения по морфологии и биологии 36 видов. В 1905 вышла статья Якобсона и Бианки, содержащая полные для своего времени определительные таблицы стрекоз. Материалы по некоторым группам стрекоз в объёме палеарктической и даже мировой фауны обработаны одним из первых крупнейших одонатологов России Бартеневым [3].

Фауне, экологии и систематики стрекоз Сибири посвящено ряд работ крупного российского учёного Белышева. Личинкам и имаго стрекоз посвящено ряд работ Поповой. Экологии и питанию личинок стрекоз посвящены работы многих российских учёных [5,6,7].

Первой самой крупной работой по стрекозам России явилась статья Иванова, содержащая полные сведения по морфологии и биологии 36 видов. В 1905 вышла статья Якобсона и Бианки, содержащая полные для своего времени определительные таблицы стрекоз. Материалы по некоторым группам стрекоз в объёме палеарктической и даже мировой фауны обработаны одним из первых крупнейших одонатологов России Бартеневым [5].

Видовой состав стрекоз Восточной Пруссии, и как её части территории Калининградской области, была написана Лёруа. Им были описаны ареал и встречаемость 50 видов отряда Odonata. Следующая работа в области исследования стрекоз калининградской области была сделана спустя 84 года: дипломная работа студентки РГУ им. Канта Тырышкиной, посвящённая миграции Libellula quadrimaculata на Куршской косе, а также две дипломных работы Голиковой описывающих 44 вида стрекоз, как личинок, так и имаго. В 1996 году К. Левандовски опубликовал статью, посвященную видовому составу стрекоз верхового болота Целау. Написанная в 2009 году статья авторства О.А. Тумилович даёт общую характеристику одонатофауны Калиниградской области, в работе описан 31 вид стрекоз [11, 12,14].

В книге "Фауна и экология стрекоз" Белышева Б.Ф., Харитонова А.Ю. подробно освещены разные аспекты исследования одонатофауны: их значение, экологические особенности, роли в биоценозе, важность как объекта исследования.

В статье З.С. Кауфмана 2011 года подробно описано возможные пути формирования фауны некоторых ледниковых озер Восточно-Европейской платформы [4].

## Характеристика объекта изучения.

### 1.1.Систематическое положение.

Стрекозы (Odonata) ― отряд насекомых, принадлежащий к подотряду ложносетчатокрылых (Pseudoneuroptera). Ложносетчатокрылые разделяются на две группы: Amphibiotica, заключающих в себе насекомых с личинками, живущими в воде (отряды Odonata, Ephemeroptera и Trichoptera) и Corrodentia с личинками, живущими на суше (сем. Termitidae, Psocidae и Emblidae). Личинки насекомых, принадлежащих к первой группе, замечательны тем, что они значительно отличаются от взрослых насекомых, различие это объясняется водным образом жизни личинок [1].

Отряд стрекоз делят на два подотряда Zygoptera (равнокрылые) и Anizoptera (разнокрылые). Zygoptera (равнокрылые) задние крылья имеют ту же форму, как и передние, благодаря этому стрекозы этого подотряда могут в покое складывать их за спиной. Anizoptera (разнокрылые) имеют мощные крылья разной длины и формы, позволяющие им совершать миграции на большие расстояния, но при этом совершенно не способны складывать крылья.

Стрекозы ― большие, стройные насекомые, летающие очень хорошо и распространённые во всех частях света. Некоторые летают очень быстро (например, Libellula, Aeschna), полет других более медленный и неправильный (Agrion, Calopteryx). Довольно часто в различных местностях наблюдались случаи, когда стрекозы совершали большими массами далекие перелеты, при чем они перелетали иногда даже моря (Anax imperator, по устному сообщению В. А. Кривохатского). В пределах России большую часть таких перелетов совершает Libellula quadrimaculata (Спурис, 1956; Попова, 1953), иногда в сопровождении других видов. Причины перелетов стрекоз до сих пор не выяснены окончательно; между ними одна из главных, по всей вероятности, отыскание соответственных мест для потомства; недостаток в пище [2].

Предположительно старейшие ископаемые стрекозы Elasipteron larischi, E. bolosoveri известны из верхнего карбона. Представитель конца Перми вымершая гигантская форма Meganeura monyi с размахом крыла до 60 см. Из современных стрекоз самая маленькая стрекоза Европы Nehalennia speciosa, - только 23 mm длиной из Anizoptera Sympetrum danae, который - только 32 mm., самая большая стрекоза Европы ― Calopteryx splendens, достигающая в длину до 49 mm, Anizoptera Cordulegaster, из которых самка может быть длиной до 97 mm [1].

### 1.2 Морфо-анатомическое описание стрекоз.

Движение имаго осуществляется посредством двух пар характерных сетчатых с прожилками, удлинённых мембранных крыльев, соединённых с птеротораксом. У разнокрылых стрекоз (Anizoptera), одновременное ударение крыловых пар спереди назад придавая синусоидальный полёт. В покое крыло расположено горизонтально и под углом к телу 90 градусов, позволяя представителям подотряда способных отлетать далеко от водоёма для поиска добычи или спаривания. Каждый самец данного подотряда имеет свою собственную «охотничью» территорию (Попова, 1953; Рязанова, 2000) расположенную зачастую вдали от водоёма. У представителей подотряда Zygoptera крылья изогнуты назад так, что прикрывают заднюю часть тела. Крыловые мышцы приводят в движение передние и задние крылья сменяясь, поэтому работа крыльев не кажется совместной, придавая порхающий полёт. Малый размер крыльев и подобный тип полёта не позволяют данному подотряду стрекоз улетать больше, чем на 0,5 м от водоёма. Стрекозы этого подотряда не имеют собственной ловчей территории, поэтому охота и откладка яиц происходят в пределах водоёма [3].

В отличие от имаго личинки ведут малоподвижный образ жизни. Zygoptera сидят среди растений выжидая свою добычу, Anizoptera часто лежат на дне, иногда зарываясь в ил. Зачастую способы откладки яиц коррелируют с экологическими предпочтениями личинок.

**Трофические характеристики.**

Имаго и личинки стрекоз хищники, объекты питания стрекоз из разных подотрядов различаются. Хорошо летающие представители подотряда Anizoptera питаются активно летающими насекомыми (мухи, слепни, ручейниками, подёнками), а Zygoptera предпочитают насекомых, которые держатся в прибрежной растительности[3].

**Генеративные характеристики.**

Спаривание стрекоз происходит в воздухе. Самец, завидев самку, гонится за ней, подлетев, изгибает дугообразно брюшко, касаясь половым отверстием совокупительного аппарата, и захватывает щипцевидными анальными придатками шею и затылок самки. Zygoptera спариваются в воздухе, а Anizoptera, особенно крупные виды зачастую спариваются в кронах деревьев [3].

Откладка яиц происходит отдельно или небольшими кучками прямо в воду (Gomphus flavipes, G. vulgatissimus); прикрепляют к водным растениям (Cordula aenea, Epitheca bimaculata). Стрекозы рода Aeschna откладывают яйца в мягкие ткани водных растений. Стрекозы рода Libellulidae откладывают яйца, ударяя брюшком о поверхность воды, т.к. некоторые из них лишены яйцеклада. Zygoptera зачастую откладывают яйца в водные растения в большинстве случае при участии самца[3].

# Материалы и методы

Сбор материала проводился на пяти ледниковых озёрах Нестеровского района: Мариново, Виштынецкое, Роговое, Боровиково.

Наблюдение велось со времени вылета первых стрекоз (имаго), сбор материала проводился с марта до середины ноября 2019 года.

Отлов личинок стрекоз осуществлялся стандартным гидробиологическим сачком, длиной ручки 500 и диаметр обода 200 мм.

Умерщвление, хранение и этикетирование проводилось по стандартным методикам [5].

Частота встречаемости стрекоз имаго и личинок вычислялся по формуле:

V=M/n·100%,

где M – число случаев нахождения вида группы,

 n-общее число сборов всей группы.

Для установления фаунистического сходства территорий подсчитывался коэффициент Жаккара:

 и

Индекс Сёренсена:

$$K=\frac{2\*C}{A+B},$$

где А и В — число видов в 2 сравниваемых экосистемах, а С — число общих видов.

В сборе материала нам помогали члены туристической организации «Пилигрим» в рамках многодневных походов.

**Результаты и обсуждения**

За время исследований нами было собрано 21 вид стрекоз относящихся к 8 семействам. (Приложение 1, таблица 1).

Из таблицы 1 приложение 1 видно, что наиболее часто встречаемые личинки в исследованных нами ледниковых озерах — *Aeshna grandis, A. сyanea,* *Libellula quadrimaculata*, *Cordulia aenea.* Это типично озерные виды, на частоту встречаемости которых влияет сочетание таких факторов как: большая площадь водной поверхности и лесистые берега. Особенно высока частота встречаемости личинок этих видов в таких озерах как: Мариново, Боровиково и Виштынецкое, берега, которых густо покрыты древесно-кустарниковой растительности. В пробах переданных нам А. Гусевым, производившим лов на открытой воде, личинок вышеуказанных видов не оказалось.

*Libellula quadrimaculata —*один из самых многочисленных и распространённых видов в умеренном поясе Голарктики [3]. В Калининградской области вид встречается практически повсеместно, заселяя водоемы самых разных типов, избегая речные экосистемы.

На втором месте по частоте встречаемости — *Gomphus vulgatissimus, Coenagrion pulchelum, Coenagrion lunulatum*, их можно считать фоновыми видами, распространение которых в области достаточно широкое [11], прежде всего благодаря эвритопности этих видов. Однако, *Gomphus vulgatissimus* был обнаружен только в озере Мариново, что можно объяснить совокупностью складывающихся условий: песчаное дно, лесистые берега, а также лесные просеки где фуражирует имаго.

Особенно интересен факт поимки нами личинок и имаго *Anax parthenope* — южный, средиземноморский вид, предпочитающий крупные, глубокие озера. Это первая, но очень многочисленная находка в Калининградской области, в озере Роговом найдены личинки данного вида, а также обнаружены спаривающиеся имаго стрекоз. Массовый вылет зарегистрирован 12 июня 2019 года. На территории Польши и Литвы вид многочисленный и широкораспространенный. Однако, в работах польских ученых (Бернард) отмечается снижение численности данного вида в южных районах Польши в связи с хозяйственным освоением территорий. Можно предположить, что при увеличении конкуренции и уменьшении подходящих биотопов, популяция вида расселяется и, учитывая потепление климата в ближайшее десятилетие происходит экспансия в более северные области.

В пробах с озера Виштынец, переданных нам А. Гусевым найден вид, включенный в Красную книгу Калининградской области — *Anax imperator* [5]. Учитывая, что данный вид не обнаружен в других водоёмах области [12] можно предположить, что озеро Виштынец — рефугиум для данного вида, составляющий часть бентосного сообщества. Лё Руа также отмечал находку данного вида Роминтенской пуще, что подтверждает наше предположение.

Распределение личинок стрекоз по экологическим группам представлено на диаграмме.

Рис. 1. Распределение видов личинок стрекоз по экологическим группам.

Из диаграммы видно, что наибольшее количество видов личинок стрекоз относятся к экологической группе зарывающиеся личинки. Это можно объяснить тем, что большинство видов принадлежащих данной экологической группе являются многочисленные и широкораспространенные виды. На втором месте длиннобрюхие активно плавающие личинки стоячих и текучих вод. В эту группу также входят в основном эврибионтные виды, обитающие в самых разных экосистемах. Высокая частота встречаемости личинок принадлежащим к вышеуказанным экологическим группам в данных озерах объясняется тем, что в озерах складываются подходящие условия. По этой же причине в обследованных нами озерах доля видов относящихся к группе длинноногие узкожаберные личинки рек и ручьев. Эта группа представлена видами, способными обитать не только в реках и ручьях, но также и в стоячих водоемах. В обследованных нами озёрах были пойманы в зарослях тростника, а также элодеи канадской.

Сравнение видового списка исследованных нами озер с списком Лё Руа показало, что половина видов (12 из 21, т.е. 56%) из нашего списка совпадает с списком стрекоз Восточной Пруссии. Это объясняется тем, что процесс формирования одонатофауны в изученных нами озерах шёл независимо от формирования фауны стрекоз остальной части Калининградской области. Ввиду расположения рассматриваемых озер далеко друг от друга, обитающую в них одонатофауну можно рассматривать как фауну островов. Сочетание условий сложившихся в данных водоёмах позволило сформироваться комплексу видов, в условиях относительно изолированного пространства. По отношению к половине резистентных видов можно говорить не о эврибионтности, а о видоспецифичности (Ссылка).

Видовое сходство одонатофауны исследуемой территории с сопредельными территориями представлено в таблице.

Таблица 2.

**Оценка видовой общности Калининградской области и сопредельных территорий**

|  |  |  |  |
| --- | --- | --- | --- |
| Территории | К.О | Литва | Польша |
| К.О |  | 0,34 | 0.97 |
| Литва | 35 |  | 0,28 |
| Польша | 92 | 34 |  |

Из таблицы видно, что территория Калининградской области наиболее схожа по видовому составу стрекоз с территорией Польши. Из таблицы видно, что территория Калининградской области наиболее схожа по видовому составу стрекоз с территорией Польши. Это можно объяснить общностью формирования флоры и фауны в процессе оледенения. В крупных озерах Польши видовое разнообразие стрекоз схоже с исследованными нами озерами [16]. Подобное сходство может свидетельствовать о сохранности ледниковой одонатофауны в данных озерах. Сходство с Литовской республикой также достаточно велико по тем же причинам.

**Выводы:**

1. За время исследований нами поймано 21 вид стрекоз относящихся к 8 семействам. Наиболее часто встречаемые личинки в исследованных нами ледниковых озерах — *Aeshna grandis, A. сyanea,* *Libellula quadrimaculata*, *Cordulia aenea.*
2. Наибольшая доля видов личинок стрекоз – 54% относятся к экологической группе зарывающиеся личинки. На втором месте экологическая группа длиннобрюхие активно плавающие личинки стоячих и текучих вод.
3. Сравнение видового списка исследованных нами озер с списком Лё Руа показало, что половина видов (12 из 21, т.е. 56%) из нашего списка совпадает с списком стрекоз Восточной Пруссии. Фаунистически территория Калининградской области наиболее схожа с территорией Польши.

**Список литературы:**

1. Белышев Б.Ф. Определитель стрекоз Сибири по имагинальным и личиночным фазам. М.-Л.: Изд-во АН СССР, 1963. 116 c.
2. Белышев Б.Ф. Стрекозы Сибири (Odonata). Т. 1. Ч. 1, 2. Новосибирск: Наука, 1973. 620 c.
3. Белышев Б.Ф., Харитонов A.Ю., Харитонова И.Н., Борисов С.Н. Состав фауны стрекоз СССР // Фауна и экология стрекоз. Новосибирск: Наука, 1989. С. 31–42.
4. Кауфман З. С. Некоторые вопросы формирования фауны онежского и ладожского озер (краткий обзор) // Труды научного карельского центра РАН., 2011 - № 4. С.64-76.
5. Красная книга Калининградской области / коллектив авторов; под ред. В.П. Дедкова, Г.В. Гришанова. — Калининград: Изд-во РГУ им. И. Канта, 2010. — С.95
6. Попова А. Н. Личинки стрекоз фауны СССР (Odonata). М.-Л.: Изд-во АН СССР, 1953. - 252с.
7. Рязанова Г.И. Территориальная конкуренция у личинок стрекоз// Зоол,ж. 1996. Т.75, N 10. С.1463-1473
8. Скворцов В. Э. Стрекозы Восточной Европы и Кавказа: атлас-определитель. М: Товарищество научных изданий КМК, 2010. - 623 с.
9. Спурис З. Д. Отряд Odonata ― стрекозы // Определитель насекомых Европейской части СССР. Низшие, древнекрылые, с неполным превращением. Т. 1. М-Л.: Наука, 1965. - С. 137-161.
10. Станионите А.П. Фауна личинок стрекоз в водных бассейнах окрестностей города Вильнюс // Труды Академии наук Литовской ССР. – 1962. - № 1(27). Серия В. - С. 153-160.
11. Таранова В. М. Сезонное развитие фауны стрекоз (Odonata) прибрежья Рыбинского водохранилища и прилегающих к нему водоёмов. // Биология, морфология и систематика водных беспозвоночных. Труды ИБВВ АН СССР. 1980. - вып. 41 (44). - С. 145-153.
12. Тумилович О. А.Личинки стрекоз Калининградской области: видовой состав и некоторые особенности распространения// Биология внутренних вод, 2016, № 4, с. 18–22
13. Флора и фауна болота Целау: Тезисы докл. междунар. науч. конф. / Калинингр. ун-т. - Калининград, 1996. - 54 с.
14. Bernard R., Buczyńsky P., Tończyk G. Present state, threats and conservation of dragonflies (Odonata) in Poland. Nature Conservation. 2002. - V.59. - P. 53-71.
15. Bernard R., Ivinskis P. Orthetrum brunneum (Fonscolombe, 1837), a new dragonfly species in Lithuania (Odonata: Libellulidae). Acta Zoologica Lituanica. 2004. - V. 114. - № 3. - P. 31-36.
16. Bernard R., Buczyńsky P., Tończyk G. Atlas rozmieszczenia ważek (Odonata) w Polsce. Poznań: Bogucki Wydawnictwo Naukowe. 2009. - 256 s.
17. Buczyńsky P., Moroz M.D. Notes on the occurrence of some Mediterranean dragonflies (Odonata) in Belarus // Polish J. Entomol. 2008. - V. 77. - P. 67-74.
18. Dijkstra, K.-D.B. & R. Lewington. Field guide to the Dragonflies of Britain and Europe. British Wildlife Publishing. Dorset. - 2006. - P. 1-320.

### Bernard R., Buczyńsky P., Tończyk G.Present state, threats and conservation of dragonflies (Odonata) in Poland Nature Conservation. 2002. V.59. P. 53-71.

Приложение 1

Таблица 1

**Частота встречаемости видов в ледниковых озерах Нестеровского района Калининградской области**

|  |  |  |  |
| --- | --- | --- | --- |
| **№** | **Вид** | **Частота встречаемости,** **личинки %** | **Суммарная частота встречаемости %** |
| **п/п** | **Виштынецкое** | **Мариново** | **Боровиково** | **Роговое** |  |
| 1 | Aeshna grandis (Linnaeus, 1758) | 24,3 | 26,4 | 22,7 | 9,4 | 82,4 |
| 2 | Aeshna cyanea (Mϋller, 1764) | 20,5 | 19,8 | 24,3 | 11,7 | 78,6 |
| 3 | Libellula quadrimaculata (Linnaeus, 1758) | 17,7 | 16,1 | 11,4 | 18,2 | 71,2 |
| 4 | Cordulia aenea (Linnaeus, 1758) | 15,7 | 11,3 | 10,6 | 17,6 | 62,6 |
| 6 | Gomphus vulgatissimus (Linnaeus, 1758) | - | 17,1 | - | 37,2 | 54,1 |
| 7 | Coenagrion pulchelum (Vander Linden) | 27,1 | 18,4 | - | 11,3 | 42,1 |
| 8 | Coenagrion lunulatum (Charpentier, 1840) | 22,6 | 10,9 | - | 18,3 | 37,2 |
| 9 | Anax parthenope (Selys, 1839) | - | - | - | 26,4 | 26,4 |
| 10 | Orthetrum cancelatum (Linnaeus, 1758) |  |  |  | 35,6 | 35,6 |
| 11 | Enallagma cyathigerum (Charpentier, 1840) | 22,1 | 15,6 | 11,8 | - | 34,2 |
| 15 | Somatochlora flavomaculata (Zetterstedt, 1840) | 20,6 | 19,6 | 16,7 | - | 31,6 |
|  16 | Coenagrion hastulatum (Charpentier, 1825) | 15,4 | 11,3 | 20,2 | 10,3 | 31,4 |
|  17 | Libellula fuiva (Mϋller, 1764) | 11,8 | - | - | - | 26,4 |
|  18 | Epitheca bimaculata (Charpentier,1823). | - | - | 15,6 | - | 25,2 |
| 19 | Somatochlora metallica (Vander Linden, 1825) | 24,1 | - | - | - | 24,1 |
| 20 | Anax imperator (Leach, 1815) | /0,2 |  |  |  |  |
| 21 | Brachytron pratense (Walker, 1908) |  |  | 12,1 |  | 12,1 |