

# MALAKOLOGISCHE ABHANDLUNGEN

Staatliches Museum für Tierkunde Dresden

Band 19

Ausgegeben: 15. Dezember 1999

Nr. 33

## Die Elbe-Population von *Anodonta anatina* (L.) (Bivalvia: Unionidae)

Mit 2 Abbildungen und 2 Tabellen

OTTO BAE R

**Abstract.** The Elbe river population of *Anodonta anatina* (L.) (Bivalvia: Unionidae). – The study reflects the actual living conditions and shell morphology of *Anodonta anatina* and *Unio pictorum* in the river Elbe. The latter, mainly statistically evaluated results include earlier experiences gained on *Margaritifera margaritifera*. The collected shells indicate the actual increase in the mussel population as a result of better water quality in the last years.

**Kurzfassung.** Untersucht wurden die aktuellen Lebensbedingungen und die Schalenmorphologie von *Anodonta anatina* und *Unio pictorum* in der Elbe. Die letzteren, überwiegend statistisch bearbeiteten Ergebnisse beziehen früher an *Margaritifera margaritifera* gewonnene Erfahrungen ein. Das aufgefundene Schalenmaterial ist ein Hinweis auf das Wiedererstarken des Najaden-Besatzes der Elbe mit zunehmender Wasserqualität.

Aus der zusammenfassenden faunistischen Literatur sind für den sächsischen Abschnitt der Elbe 10 Muschelarten bekannt, was sicherlich unvollständig erfaßt wurde (SCHNIEBS, in HERTEL et al. 1994). Literaturbelege reichen bis in die Mitte des 16. Jahrhunderts zurück (HERTEL l. c., Annotationen in FICKEL 1902 und BÜTTNER 1938). Die ursprüngliche Artenzahl hat sich inzwischen wohl verringert. Bei eigenen Begehungen zwischen Dresden-Mitte und Dresden-Pillnitz während des Niedrigwassers im Mai 1998 konnten 67 Schalen von *Anodonta anatina* (L.) und 10 Exemplare von *Unio pictorum* (L.) aufgesammelt werden. Es handelt sich um postmortales Material, verendet durch Trockenfallen (Pegelstand in Dresden weniger als 1 m) oder getötet und abtransportiert durch Krähen, vorwiegend Nebelkrähe (*Corvus corone cornix* L.). Außer den sichergestellten Muscheln wurden noch etwa 100 lebend am Ufer liegende Individuen von *Anodonta anatina* hauptsächlich im Bereich der Saloppe aufgefunden. Sie wurden in tieferes Wasser umgesetzt. Auf sandigem Substrat gelang die Beobachtung von *Sphaerium corneum* (L.).

Die ökologische Situation im Bereich der Muschelvorkommen reflektiert im Rahmen einer Gesamtdarstellung über den sächsischen Stromabschnitt der „Gewässergütebericht Elbe 1994“ des Landesamtes für Umwelt und Geologie. Für das Beobachtungsgebiet wird hier noch *Pisidium casertanum* (POLI) genannt; eine Angabe über *Unio pictorum* fehlt. Im darüber hinaus reichenden sächsischen Strombereich konnten fernerhin festgestellt werden: Geringe Vorkommen von *Dreissena polymorpha* (PALLAS), *Musculium lacustre* (O. F. MÜLLER), *Pisidium personatum* MALM, *Pisidium supinum* A. SCHMIDT und *Sphaerium solidum* (NORMAND).

Der mittlere Jahresabfluß von 1994 am Pegel Dresden entsprach mit  $324 \text{ m}^3 \text{s}^{-1}$  den langfristigen Werten; es wurden im Beobachtungsjahr Schwankungen zwischen HQ =  $1085 \text{ m}^3 \text{s}^{-1}$ , W = 447 cm und NQ =  $91,9 \text{ m}^3 \text{s}^{-1}$ , W = 74 cm registriert. Der Bericht dokumentiert mit

Anschrift des Verfassers:

Dr. Otto Baer, Würzburger Straße 93, D - 01187 Dresden

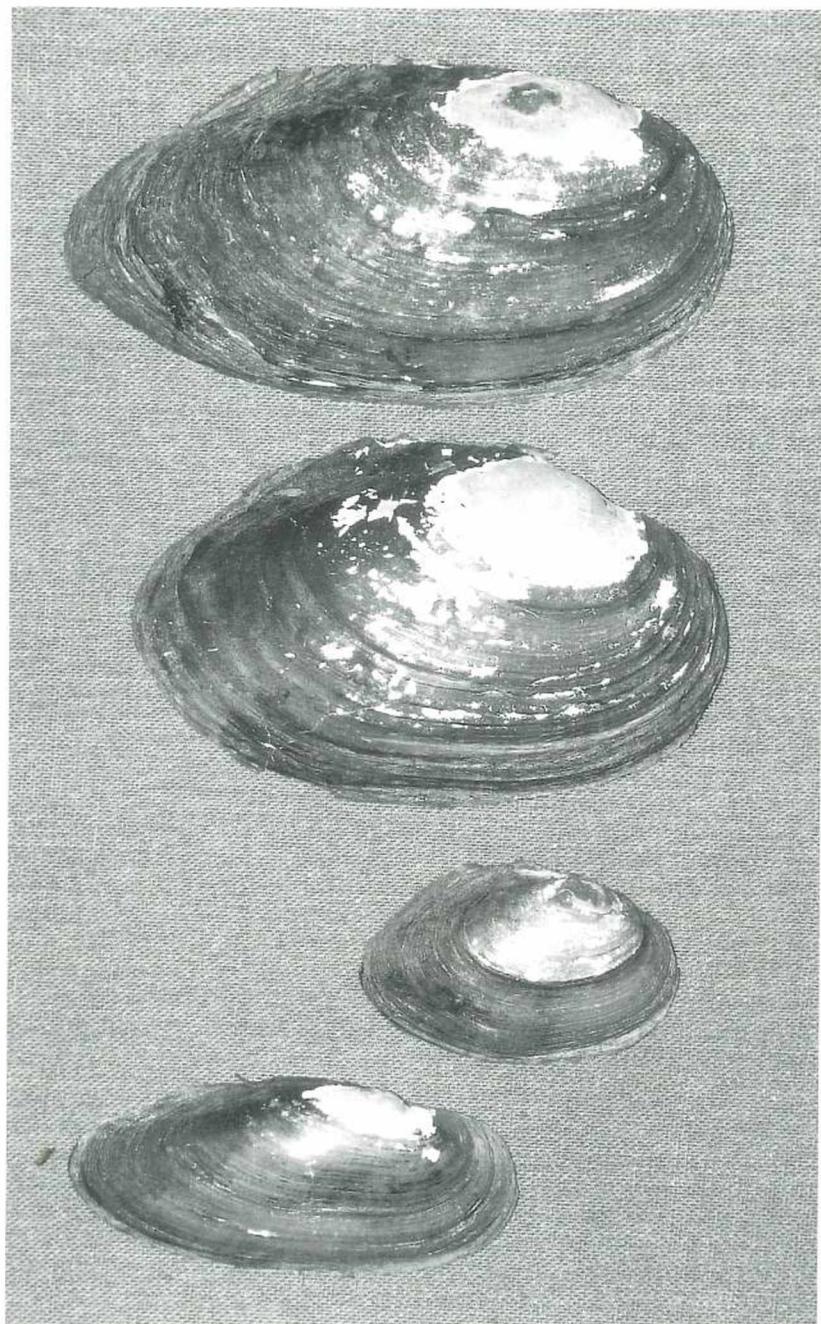


Abb. 1: Najaden der Elbe 1998. Links im Bild jeweils die durch sedimentierten Braunstein dunklere, in den Wasserkörper hinausragende Hinterseite der Muscheln.  
*Anodonta anatina*: Oben die längliche „Strömungsform“, 7 Jahre alt, Anstellwinkel Längsachse gegen Substrat-Obergrenze  $35^\circ$ ; in der Mitte die relativ höhere Form wohl bei geringer Wasserbewegung, 5 Jahre, über  $50^\circ$ ; unten die kurze und hohe Jugendform, 3 Jahre,  $70^\circ$ . Darunter: *Unio pictorum*, 4 Jahre,  $30^\circ$ .

Tab. 1: Größte Individuen von *Anodonta anatina*, Schalendimensionen.

Muschel Nr.	L cm	H cm	B cm	L×H×B cm <sup>3</sup>	G g	Alter a
25	10,0	5,8	3,3	191,4	29,78	9
47	10,4	5,8	3,3	199,1	38,19	9
16	9,5	5,5	3,5	182,9	33,65	10
74	10,2	6,0	3,3	202,0	20,92	11
76	10,4	5,9	3,2	196,4	40,64	11
41	11,7	6,4	4,2	314,5	52,68	15

einem Datenteil und anhand von Grafiken, daß die Elbe und ihre Zuflüsse auch heute noch zu den am stärksten belasteten Gewässern ihrer Größenordnung in Europa gehören. Der Fluß wird der Gewässergüteklaasse 2-3 zugeordnet, d. h. kritische Verhältnisse, alpha- bis beta-mesosaprobis Gewässer. Seit 1989 hat sich der Abwassereintrag aufgrund von Betriebsstilllegungen und rasch realisierten Maßnahmen zum Gewässerschutz schrittweise verringert. Dadurch verlagerten sich die Belastungsschwerpunkte: Sauerstoffhaushalt und organische Belastung treten in ihrer Bedeutung gegenüber Nährstoffgehalt, toxischen Spurenstoffen und Metallionen nunmehr zurück. Biologisch bedeutsam erscheint die Inkorporation von Schadstoffen in den Tierkörper. Gegenüber den im gleichen Stromabschnitt lebenden Fischen zeigen Avertebraten der Elbe höhere Intoxikationsgrade (AUGST 1990, MÄDLER 1992). In die gleiche Richtung weisen Befunde der mehrjährigen Schadstoffüberwachung der Elbe mit aus Niedersachsen eingeführten Gruppen von *Dreissena polymorpha* (Gewässergütebericht Elbe). Nach Durchflußhälterung wurden Schadstoffkonzentrationen in den Muscheln angereichert und gespeichert, die teilweise einige Zehnerpotenzen höher liegen als in den Kompartimenten Freiwasser und Schwebstoff.

Die lokale Häufigkeit von *Anodonta anatina* in der Elbe und ihre Verbreitungsgrenzen lassen sich mit der ursprünglich differenzierten Abwasserfracht im Stromlängs- und Stromquerprofil begründen. Einige Analysenwerte dazu liefert der zitierte Gewässergütebericht. Die Population erstreckt sich derzeit auf den Flußabschnitt zwischen Pirna und Dresden-Gohlis. Bei Mühlberg befindet sich außerdem ein geringes Vorkommen, was als ein Hinweis auf eine früher stromabwärts ausgedehnte und zusammenhängende Verbreitung gelten mag. Eigene Feststellungen deuten an, daß die Besiedlungsdichte rechtselbisch höher ist; im Bereich der Saloppe befinden sich auch am linken Ufer relativ starke Bestände. Ursachen für diese ungleiche Verteilung im Gewässerquerprofil sind die ehemals an der rechten Stromseite für das Überleben günstigeren hydrochemischen Verhältnisse: Bis 1989 wurden an der Obergrenze des Vorkommens organische Abwässer vor allem von links her eingeleitet, was in dem Gewässergütebericht beispielsweise durch die links höheren Werte des chemischen Sauerstoffverbrauchs zum Ausdruck kommt. Rechtselbisch münden mehrere Reinwasser-Zuflüsse ein, verstärkt vermutlich durch begleitende Grundwasserströme. – Die Untergrenze des Vorkommens markierte sich unterhalb von Dresden-Gohlis durch den Eintrag von organischen Abwässern von der rechten Stromseite her und die dort daher zugleich erhöhte Anzahl von coliformen Keimen, wodurch für die Muscheln besiedlungsfeindliche Bedingungen entstanden. – Seit 1993 zeigt die organische Belastung der Elbe sowohl im Querprofil als auch im Längsschnitt nach den Daten des Gewässergüteberichtes recht ausgeglichene Verhältnisse. Die Abnahme des Abwassereintrages lässt erwarten, daß sich die Muschelpopulation erneut stärker ausbreiten wird. – Der durch die Tiere bevorzugte Untergrund sind breite naturnahe Schotterbänke und flache sandig-kiesige Substrate. Diese sind unterhalb von Pirna und im Zentrum von Dresden rechtselbisch ausgeprägt.

Tab. 2: *Anodonta anatina*, auf das fortschreitende Alter bezogene Tendenzen in der Entwicklung der Muschelschale.

Alter	Schalenmasse G (g)			Schalenvolumen L×H×B (cm <sup>3</sup> )			Schalenlänge L (cm)		Relative Höhe H/L × 100	
	a	n	$\bar{x}$	s	n	$\bar{x}$	s	$\bar{x}$	s	
3	7	5,58	1,96		7	41,1	16,6	5,8	0,76	64,6
4	9	8,63	2,26		9	60,2	14,8	6,7	0,56	63,3
5	8	12,62	1,52		9	91,4	17,9	7,7	0,40	61,4
6	8	15,69	1,84		11	113,0	15,1	8,1	0,39	62,5
7	10	20,68	2,30		10	130,1	16,0	8,8	0,47	59,5
8	9	24,05	2,76		9	134,7	22,5	9,1	0,49	56,8
9	8	29,58	4,30		8	182,2	17,6	9,8	0,36	57,3
10	1	33,65			1	182,9		9,5		57,9
11	2	30,78			2	199,2		10,3		57,7
15	1	52,68			1	314,5		11,7		54,7
Bilanz:	63	18,27			67	117,1		8,2		60,5
Regressionsgerade:										
b		3,82				21,77				
p		0,01 < p				0,01 < p				
		p < 0,05				p < 0,05				

An den aufgesammelten Muschelschalen wurden die Raumkoordinaten, die Schalenmasse und das Alter festgestellt. Die Altersbestimmung folgte den auf der Schalenaußenfläche markierten Zuwachsstreifen. Diese verdanken ihre Entstehung der Jahresrhythmisik bei der Sekretion der Schalenstoffe Conchiolin und Calciumcarbonat durch das Mantelepithel. Im Winter kommt es zu einer Wachstumsverzögerung und zur verstärkten Abscheidung von organischer Substanz, so daß sich auf dem Periostracum ein dunkler „Jahresring“ abzeichnet. Ursachen dafür sind wohl vor allem die niedrige Wassertemperatur und die herabgesetzte Stoffwechselaktivität zu dieser Jahreszeit, vielleicht auch eine endogene Rhythmisik. Bei kühleren Witterungsabschnitten im Sommer scheiden sich schwächer ausgebildete Sekundärstreifen ab, was die Altersschätzung erschwert. Der Ansatz, daß die stärkeren dunklen Wachstumsstreifen jedoch tatsächlich Jahresringe darstellen, basiert auf im Frühjahr gestorbenen und seither im Wasser liegenden Schalen mit inzwischen in Folge dessen schwach korrodiertem Perlmutt-Innenfläche. Am Schalenrand dieser Exemplare ist hier im Anschluß an den winterlichen Jahresring die Abscheidung der helleren, rascher entstehenden Schalenstoffe bereits begonnen worden. Gleichermassen belegen diese Funde, daß Mortalitätsursachen außer dem Trockenfallen bei dauerndem Aufenthalt unter Wasser auch das Erreichen des biologisch determinierten Lebensendes und wohl außerdem die Vergiftung durch in den Weichkörper inkorporierte Schadstoffe sind.

Bei dem Schalenmaterial von *Anodonta anatina* treten am häufigsten Lebensalter zwischen 4 und 9 Jahren auf. Vereinzelt gefundene 10-, 11- und 15-jährige Muscheln weisen auf die erreichbare Lebensdauer hin. Es wird davon ausgegangen, daß sich die Population fortlaufend reproduziert; die kurzlebige Art hätte sonst Zeiten mit stärkerer Abwasserbelastung der Elbe nicht überstanden. Vermutlich leben wie bei der Flußperlmuschel die Jugendformen eingegraben im Interstitial von sandig-kiesigen Sedimenten. Sie entziehen sich dadurch der Beobachtung.

Schalenmasse und Schalenvolumen, hier nur indirekt angegeben als das Produkt Länge × Höhe × Breite, nehmen mit fortschreitendem Lebensalter linear zu (Tab. 2), was durch Regressionsberechnung statistisch signifikant bestätigt wurde. Die annuelle Längenzu-

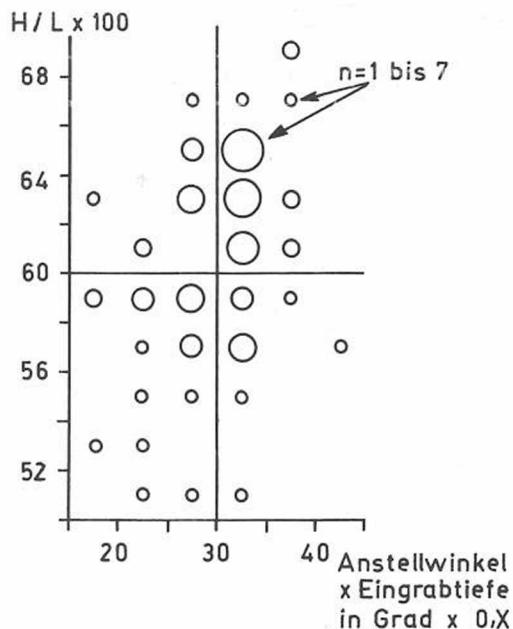


Abb. 2: *Anodonta anatina*, Elbe-Population, Beziehungen zwischen relativer Schalenhöhe und dem Produkt Anstellwinkel der Schalenlängsachse gegen Substrat-Obergrenze  $\times$  Eingrabtiefe im Bodengrund, in Bruchteilen von 1. Erläuterungen im Text.

nahme der Schale verringert sich im höheren Alter. Die in der Bestimmungsliteratur angegebenen Maße von *Anodonta anatina* (L: 7,6–9,5 cm, H: 4,9–6,0 cm, B: 2,8–2,9 cm; S. H. JAECKEL 1983) werden bei den ältesten Exemplaren aus der Elbe überschritten (Tab. 1). Relativ am besten folgen generell die Produkte Länge  $\times$  Höhe  $\times$  Breite den an den Jahrestreifen geschätzten Lebensaltern der Muscheln. Die hohe Schalenmasse bei den hier untersuchten Flussformen mag einen Schutz gegen die Abdrift bei Hochwässern und die Zertrümmerung durch wanderndes Geröll bieten. Sie erscheint jedoch in unterschiedlichem Maße durch die Korrosion der Muschelschale verringert. Als eine erste Ursache dafür wirkt schleifender, mit der Wasserströmung vorbeigespülter Kies. Er verletzt mechanisch das Periostracum, die aus organischer Substanz bestehende Außenschicht. Daraufhin wird dann die kalkige Schalenmasse durch aggressive Kohlensäure als Hydrogencarbonat abgelöst. Besonders am Umbo, dem ältesten Schalenteil, entsteht so allmählich eine mehr oder weniger große Korrosionsfläche. Es kann durch die fortschreitende Korrosion zu einem Loch in der Schale kommen, das dann, wie das Belegmaterial von *Anodonta anatina* zeigt, oft prämortal von der Muschel selbst repariert wird. Dies geschieht in der nachstehenden zeitlichen Abfolge: Zuerst, bei Kontakt des Mantelepithels mit eindringendem Wasser, werden breite Lamellen aus organischer Sustanz abgeschieden, die bis auf die benachbarte Perlmutt übergreifen. Auf diese sezerniert der Muschelkörper nun erneut Calciumcarbonat. Es entstehen sogenannte Konkretionen, einseitig von Perlmutt überwallte Ausbuchtungen der Schaleninnenseite. Auch zwischen Mantelepithel und Schale gelangte Fremdkörper können so überdeckt werden. Die beschriebenen organischen Schichten lagern sich mitunter spontan auf der Schaleninnenfläche ab. Diese gelegentlich als Messing- oder Ölklecksen bezeichneten Gebilde werden später oft wieder von Perlmutt überlagert und sie bilden dann im Inneren der Schalensubstanz sogenannte TULLBERGSche Lamellen. Diese wirken als ein zusätzlicher Korrosionsschutz. Die erfolgreiche Abriegelung eines lokalen Schalendurchbruchs scheint im übrigen die Vitalität der Muschel insgesamt negativ zu beeinflussen. Wie beispielsweise der Vergleich der in Tab. 1 angeführten Exemplare 74 und 76 zeigt, ergeben sich dann trotz etwa gleicher Lebensalter

und Schalenvolumina große Masseunterschiede. Der niedrigere Wert ist bei dem Tier 74 mit einer Konkretion zum Verschluß eines Loches in der Schale durch Korrosion, aber auch von vornherein durch verringerte Kalkeinlagerung in die Schale entstanden. Diese wohl krankhafte Dünnschaligkeit wird hier von einer Torsion in der Medianebene der Muschel begleitet.

Bei *Anodonta anatina* beobachtete Steindrücke, seitliche Eindellungen der Schale, entstehen, wenn die Muschel bereits als Jungtier zwischen Schotter eingeklemmt war. Die Deformation des Periostracums wird dann durch die sezernierten Kalkschichten fixiert. – Alle diese Defekte und entsprechende Reaktionen der Muscheln sind bereits von *Margaritifera margaritifera* (L.) her bekannt (Zusammenfassung beispielsweise in BAER 1995). Sie können bei dieser dickschaligen Art manchmal mit Verletzungen des Mantelepithels und der Ausbildung von Perlen einhergehen.

Ergänzend sei erwähnt, daß die in Dresden-Mitte gesammelten Schalen von *Unio pictorum* gehäuft Lebensalter von 2 bis 4 Jahren aufweisen; die Höchstalter liegen hier bei 5 und 7 Jahren. Analoge Trends der Längen-, Volumen- und Massezunahme mit fortschreitendem Alter wie bei *Anodonta anatina* sind angedeutet.

Die relativen Höhen der Muschelschalen wurden als „Höhen-Längen-Indices“  $H/L \times 100$  berechnet (SCHNITTER 1922). Mit zunehmendem Alter scheint eine Tendenz zu mehr länglichen Schalenformen bei großer Variationsbreite vorhanden zu sein. Die Varianzanalyse einer angenommenen linearen Regression des vorliegenden Materials brachte allerdings kein signifikantes Ergebnis. Deutlichere Resultate wären wahrscheinlich bei Einbeziehung einer größeren Anzahl vor allem der Jugendschalen entstanden. In der Literatur über die Najaden der Fließgewässer begegnet man der Ansicht, daß die relative Schalenhöhe eine Reaktion auf die lokale, während längerer Lebensabschnitte ertragene Wasserströmung darstellt (C. R. BOETTGER 1932, EAGAR 1977, BAER 1964, 1976, 1995). Zur Prüfung dieses Ansatzes für die in der Elbe aufgefundenen Individuen von *Anodonta anatina* wurden die durchschnittliche und langfristige Schräglagestellung der Längsachse der Muscheln gegenüber der Substratobergrenze und die Grade des Vergrabenseins im Bodengrund erfaßt. Diese markieren sich auf der Schalenaußenseite vor allem im freien Wasserkörper durch sedimentiertes schwärzliches Mangan(IV)-oxidhydrat. Der im Boden steckende, durch Bewegungen gegenüber dem umgebenden Kies glattpolierte Teil zeigt die ursprüngliche gelbbraune Farbe des Periostracums (vergleichbare chemische Analysen über die Sedimente je Schalenfläche von *Margaritifera margaritifera* bei BAER 1984). In einzelnen Fällen sind an der Substratobergrenze Serien von parallelen Streifen aus Braunstein in abnehmenden Grau-Abstufungen zu erkennen. Sie weisen nach, daß sich die Muschel im Laufe der Zeit schrittweise gegenüber dem Bodengrund verlagert hat.

Nach dem eingangs zitierten Ansatz sollten flache Anstellungen der Individuen gegen die Substratoberkante, d. h. kleinere Winkel bei stärkerer Wasserströmung, zu mehr länglichen Muscheln mit kleineren Höhen-Längen-Indices führen, steilere mit größeren Winkeln bei geringerer Wasserbewegung zu relativ höheren und mehr ovalen Formen. Allgemeine Trends im Sinne dieser Hypothese wurden mit Hilfe des Chi-Quadrat-Tests geprüft. Verglichen wurden die Häufigkeiten um die Werte  $H/L \times 100$  größer und gleich 60 gegenüber geringeren Angaben mit den Anstellungs-Winkeln kleiner oder größer als  $52^\circ$ . Um auch den Zusammenhang mit der individuellen Eingrabtiefe einzubeziehen, wurden noch Tests  $H/L \times 100$  gegenüber dem Produkt aus Anstellwinkel und Eingrabtiefe in Bruchteilen von 1 gleich oder größer als 30 gegenüber kleineren Daten ergänzt (Abb. 2). Erst im letzteren Fall ließen sich die eingangs angeführten Annahmen statistisch signifikant bestätigen ( $p < 0,02$ ). Die umgekehrte Proportionalität zwischen dem Anstellwinkel und den relativen Graden der Strömungsgeschwindigkeit wird hier vorausgesetzt. Der angedeutete Trend zu verlängerten Schalen mit zunehmendem Lebensalter läßt sich interpretieren als

ein zunehmender Zwang der größer werdenden Muschel zur Anpassung an die stärkere Strömung: Die kleinen und relativ hohen Jugendformen, geschützt durch den Aufenthalt im Bodengrund oder nur wenig und nahe der Substratoberfläche herausragende Teile, erscheinen von der Abdrift bei Hochwassern kaum bedroht. Ältere Exemplare mit größerer Schale sind hingegen stärker der Wasserbewegung ausgesetzt, weil sie mehr aus dem Substrat herausragen. Sie müssen sich durch eine relative Verlängerung der Schale gegen die Abschwemmung schützen und sie entsprechen daher oft auch mehr dem Typus der „Strömungsform“.

**Danksagung:** Frau A. LÖFFLER war mir beim Aufsammeln der Muscheln behilflich. Die Herren Dr. R. HERTEL und R. HUTSCHENREUTHER unterstützten mich bei der Literaturinformation. Nicht zuletzt diskutierte Frau K. SCHNIEBS vom Staatlichen Museum für Tierkunde Dresden mit mir die vorliegende Textfassung. Es ist mir ein Bedürfnis, allen an der Arbeit Beteiligten für die geleistete Hilfe Dank zu sagen.

### Literatur

- AUGST, T. (1990): Schwermetalle in der Nahrungskette der Elbe unter besonderer Berücksichtigung der Fische. – Diplomarbeit TU Dresden.
- BAER, O. (1964): Zur Ökologie und Schalengestaltung mitteleuropäischer Typen der Flussperlmuschel *Margaritifera margaritifera* (L.). – Dissertation Univ. Leipzig.
- BAER, O. (1976): Zur Bionomie vogtländischer Flussperlmuscheln. – Malak. Abh. Mus. Tierkd. Dresden 5: 101–118.
- BAER, O. (1984): Schalenauflagerungen bei vogtländischen Flussperlmuscheln. – Malak. Abh. Mus. Tierkd. Dresden 9: 97–104.
- BAER, O. (1995): Die Flussperlmuschel. – Die Neue Brehm-Bücherei, Bd. 619. Magdeburg.
- BOETTGER, C. R. (1932): Beeinflussung der Schalenform bei der Muschelgattung *Pseud-anodonta* BOURG. in der Oder. – Sitzungsber. Ges. Naturforsch. Freunde Berlin, Jg. 1931: 268–279.
- BÜTTNER, K. (1938): Das Schrifttum über Sachsens Schnecken und Muscheln. – Sitzungsber. ISÍS Dresden 1936/37: 133–144.
- EAGAR, R. M. C. (1977): Shape of shell in relation to weight of *Margaritifera margaritifera* (L.). – J. Conchol. 29: 207–218.
- FICKEL, J. (1902): Die Litteratur über die Tierwelt des Königreichs Sachsen. Zwickau.
- HERTEL, R. (1994): Die Tierwelt des sächsischen Elblaufs. – Mitt. Landesver. Sächs. Heimatschutz 3: 32–42.
- JAECKEL, S. H. (1983): Mollusca – Weichtiere. In: STRESEMANN, R. (Hrsg.), Exkursionsfauna von Deutschland, Bd. Wirbellose I. Berlin.
- MÄDLER, K. (1992): Untersuchungen zum Makrozoobenthos und Fischbestand im sächsischen Bereich der Elbe (Epipotamal). – Ber. Zentr. Meeres- u. Klimaforsch., Hamburg, 24: 5–10.
- SÄCHSISCHES LANDESAMT FÜR UMWELT UND GEOLOGIE (1995): Gewässergütebericht Elbe 1994.
- SCHNITTER, H. (1922): Najaden der Schweiz. – Z. Hydrobiol, Aarau, 2, Suppl.: 201 S.

(Bei der Redaktion eingegangen am 15. März 1999)

# ZOBODAT - www.zobodat.at

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

Zeitschrift/Journal: [Malakologische Abhandlungen](#)

Jahr/Year: 1998-1999

Band/Volume: [19](#)

Autor(en)/Author(s): Baer Otto

Artikel/Article: [Die Elbe-Population von Anodonta anatina \(L.\) \(Bivalvia: Unionidae\) 335-341](#)