

# **Ecologie en Habitatpreferentie van beschermde vissoorten**

## **Soortbeschermingsplan voor de rivierdonderpad**

December 1998

Uitvoering: Pieter Seeuws  
m.m.v. Chris Van Liefferinge  
Promotor: R.F. Verheyen  
Universitaire Instelling Antwerpen  
Departement Biologie

Opdrachtgever: Ministerie van de Vlaamse Gemeenschap  
Departement Leefmilieu en Infrastructuur  
Administratie Milieu-, Natuur-, Land- en Waterbeheer  
Afdeling Natuur  
Onderzoeksopdracht  
NAL/NATUUR/1996/NR14

AMI-

## **Inhoudstafel**

### INLEIDING

### DEEL I : LITERATUURSTUDIE

4

1. Systematiek
2. Morfologie
3. Levenswijze
4. Levenscyclus
5. Voedsel
6. Ecologie
  - 6.1. Algemeen
  - 6.2. Stroomsnelheden
  - 6.3. Substraat
  - 6.4. Waterkwaliteit + fysische parameters
  - 6.5. Samenvatting
7. Verspreiding van de soort
  - 7.1. Huidig verspreidingsareaal
  - 7.2. Verspreiding in België
    - 7.2.1. Historiek en tendens
    - 7.2.2. Huidige verspreiding
    - 7.2.3. Samenvatting
8. Bedreigingen en bescherming
  - 8.1. Bedreigingen
  - 8.2. Bescherming

### DEEL II : HUIDIGE STATUS VAN DE SOORT IN VLAANDEREN

#### Onderzoek naar de populaties

1. Materiaal en methoden
  - 1.1. Keuze van het studiegebied
  - 1.2. Electriscbe visvangst
  - 1.3. Manipulatie van de gevangen vis
2. Resultaten en bespreking

### DEEL III : HABITATKARAKTERISATIE EN ECOLOGIE

#### Typering van het habitat

1. Materiaal en methoden
  - 1.1. Karakterisatie van het habitat
  - 1.2. Microhabitat-preferentiemodellen
2. Resultaten en bespreking

### DEEL IV : VOORGESTELDE BESCHERMINGSMAATREGELEN

## **Inleiding**

De rivierdonderpad (*Cottus gobio*) is een bodembewonende vissoort die vooral in de bovenlopen van onze Vlaamse beken en rivieren voorkomt. Het is een soort die vroeger algemeen voorkwam in het Schelde-, maar vooral in het bekken van de Maas. In Wallonië zou de soort tegenwoordig nog wel vrij algemeen voorkomen, maar in Vlaanderen daarentegen zouden er nog slechts enkele relictpopulaties bestaan. Hierdoor geniet de rivierdonderpad de status van beschermde vissoort in Vlaanderen. Met deze studie trachten we dan ook een soortbeschermingsplan op te stellen door een onderzoek in te stellen naar de huidige status van de soort en naar de randvoorwaarden voor haar voorkomen in Vlaanderen. Dergelijk onderzoek is gewenst om beschermingsmaatregelen en herstelplannen voor de rivierdonderpad en haar biotoop wetenschappelijk te kunnen onderbouwen.

Dit onderzoek gebeurde in opdracht van het Instituut voor Natuurbehoud en het Ministerie van de Vlaamse Gemeenschap, Departement Leefmilieu en Infrastructuur, Administratie Milieu-, Natuur-, Land- en Waterbeheer. Deze studie werd opgedeeld in 4 delen. Het eerste deel is een literatuurstudie met betrekking tot de biologie, de ecologie, de verspreiding van de soort, ... In het tweede deel bespreken we de huidige status van de soort in Vlaanderen. Het derde deel handelt over de habitatkarakterisatie en geeft de ecologie van de soort weer. Tenslotte worden er in het vierde en laatste deel van de studie een aantal beschermingsmaatregelen geformuleerd.

## **Deel I : Literatuurstudie**

### **1. Systematiek**

Volgende systematische indeling wordt gegeven door Maitland (1978):

Klasse Osteichthyes;

Orde Scleroparei;

Familie Cottidae;

Genus Cottus;

*Cottus gobio*

Volgens de gangbare taxonomie worden Europese donderpadden onderverdeeld in 3 aparte soorten : de gewone Europese rivierdonderpad (*Cottus gobio*), de Siberische donderpad (*Cottus poecilopus*) en de sterk endemische Lez-donderpad (*Cottus petiti*) (Riffel & Schreiber 1995).

Wat betreft de gewone Europese rivierdonderpad, wordt er een onderscheid gemaakt tussen 5 verschillende subspecies : *C. g. gobio* (welke voorkomt in Centraal en West-Europa), *C. g. koshewnikowi* (Oost-Europa en Scandinavië), *C. g. ferruginosus* (N.-Italië en de kust van Dalmatië) en *C. g. jaxartensis* (Ugan-bekken van de Syr-Daria). De 5<sup>de</sup> subspecies, nl. *Cottus gobio haemusi* komt voor in Bulgarije (Riffel & Schreiber 1995).

## 2. Morfologie

De donderpad is een kleine vissoort met een maximale lengte van 15 cm, met een grote dikke kop. Zijn ogen liggen dicht bijeen boven op de kop. Rivierdonderpadden hebben 2 aparte rugvinnen, waarvan de eerste 5 tot 9 harde of onvertakte vinstralen, en de tweede 13 tot 19 vertakte vinstralen heeft. De tweede rugvin is steeds langer dan de eerste. De anaalvin heeft 10 tot 15 vertakte vinstralen. Zijn ongepaarde vinnen worden dus gesteund door harde vinstralen (Bruylants *et al.* 1989).

Wat zeer karakteristiek is voor donderpadden is dat ze niet in het bezit zijn van een zwemblaas. Dit impliceert dat de dieren actief moeten zwemmen om zich in de waterkolom te begeven (Neverman & Wurtsbaugh 1994).

De rivierdonderpad heeft een naakte huid zonder schubben of beenplaten. Nochtans worden er over het gehele lichaam (rug, flanken, kop of enkel onder de pectorale vinnen) toch dikwijls kleine stekeltjes gevonden. Donderpadden zijn vuilbruin en hebben een donker vlekkenpatroon, waardoor de vissen niet echt opvallen op de rotsachtige bodem. De buikzijde daarentegen is lichter van kleur (Bruylants *et al.* 1989, Korolev 1991). Toch worden er regelmatig zwarte, witte of zelfs volledig gele individuen gevonden (Korolev 1991).

De mannetjes kunnen van de vrouwtjes onderscheiden worden door de driehoekige genitale papil die het gehele jaar door aanwezig is, welke bij vrouwtjes nooit werd waargenomen, en verder door de vorm van de kop die gewoonlijk breder en groter is dan bij de vrouwtjes. In het voortplantingsseizoen worden de kop van het mannetje en de rugzijde net achter de kop opvallend donkerder en krijgt de rugvin een lichter gekleurd randje (Smyly 1957). Territoriale mannetjes worden bovendien volledig zwart (Vandelannoote *et al.* 1998). Het vrouwtje heeft deze secundaire kenmerken niet, maar is in deze periode te herkennen aan de gezwollen buikstreek (Smyly 1957). Mann (1971) en Crisp *et al.* (1974) zijn echter van mening dat het onderscheid tussen mannetjes en vrouwtjes op het veld enkel mogelijk is in het voortplantingsseizoen, omdat in deze periode de gonaden doorheen de lichaamswand zichtbaar zijn.

De gemiddelde lichaamslengte en het gewicht van donderpadden varieert naargelang de omstandigheden zoals bvb. de productiviteit van de waterloop, de temperatuur, het geslacht, ... (Crisp *et al.* 1974). Zo zullen mannetjes sneller groeien, waardoor ze groter en zwaarder worden dan vrouwtjes van dezelfde leeftijd (Andreasson 1971, Crisp & Mann 1991, Korolev 1991). Zo vond Andreasson (1971) dat 2jaar oude mannetjes gemiddeld even groot waren dan 3jaar oude wijfjes. Om een overzichtje te geven van de literatuurgegevens zijn deze samengevat in volgende tabel.

Auteur	lengte (cm) na 1 jaar (0+)	lengte (cm) na 2 jaar (1+)	lengte (cm) na 3 jaar (2+)	lengte (cm) na 4 jaar (3+)
Andreasson (1971)	w: 3.2- 4.8 m: 3.2-5.8	w: 5.2-8.2 m: 6.2-9.7	w: 6.2-9.7 m: 7.7-10.2	w: 8.2-10.7 m: 9.7-11.3
Sakari (1969)	2.8 - 5.3	4.2 - 6.7	5.8 - 8.2	6.7 - 8.7
Mann (1971)	4.7 - 5.3	6.6 - 7.6		
Crisp <i>et al.</i> (1974)	3.3 - 5.4	5.3 - 7.5	6.2 - 7.5	6.6 - 8.6
Köhler <i>et al.</i> (1993)	4 - 6	6.5 - 8.0		

Punchard (pers.med.) vond zelfs verschillende grootte-klassen bij 0+-individuen die gerelateerd konden worden aan leeftijdklassen. Zo waren juveniele donderpadden in juli / augustus 35mm groot, in november 45mm en in april hadden ze een lengte van 50mm.

### **3. Levenswijze**

De rivierdonderpad is een uitgesproken bodemvis, die voorkomt in stromende wateren. Rivierdonderpadden hebben een voorkeur voor de forelzone (Bruylants *et al.* 1989), volgens de indeling van Huet (1962). Hiernaast komt de rivierdonderpad ook voor in plassen en meren (Crisp & Mann 1991, Smyly 1957).

Donderpadden houden zich op tussen en onder stenen, hetgeen deels een negatieve respons is op licht en deels een positieve respons om een deel van het lichaam in contact te brengen met een oppervlak (Smyly 1957). Net zoals de meeste bentho-pelagische vissen gebruiken ze uitsteeksels van het substraat om te vermijden dat ze worden meegesleurd. Door hun lichaam en hun sterk ontwikkelde pectorale vinnen in contact te brengen met deze uitsteeksels, vergroten ze de wrijvingskracht met het substraat, waardoor de kans op wegspoeling sterk vermindert (Web *et al.* 1996).

Veel bentho-pelagische soorten maken gebruik van een 'negatieve lift', welke ze kunnen genereren met hun pectorale vinnen. Hierbij zal de gegenereerde kracht naar het substraat gericht zijn. In combinatie met het lichaamsgewicht, vergroot de totale neerwaartse kracht en bijgevolg ook de wrijvingskracht met het substraat, waardoor ze grotere stroomsnelheden kunnen weerstaan (Web *et al.* 1996).

Overdag zijn de dieren inactief en bewegen slechts zeer weinig, 's nachts en op zwaar bewolkte dagen zouden ze actiever zijn (Smyly 1957). De meeste voedselpartikels worden vooral 's avonds opgenomen (Adamicka 1979). Donderpadden worden vooral actief in de schemering, met een activiteitspiek juist na zonsondergang (Welton *et al.* 1983, Fox 1978). Ladich (1989) daarentegen vond het onwaarschijnlijk dat rivierdonderpadden 's nachts actief zijn, vermits deze soort op zicht jaagt. Jonge individuen (< 15mm) waren eerder overdag actief (Fox 1978). Vermits donderpadden grote ogen en een grote bek hebben en ze vooral grotere, zeer mobiele prooidieren als voedsel gebruiken, zal hun voedselzoekgedrag (ondanks de slechte lichtcondities tijdens hun actieve periode) toch in grote mate op zicht gebeuren (Hyslop 1982, Welton *et al.* 1983, 1991). Na de localisatie van een prooi, zullen ze deze 'besluipen', waarna ze plotseling vooruitschieten om vervolgens de prooi te verzwelgen (Hyslop 1982). Rivierdonderpadden zouden zich het hele jaar door voeden (Andreasson 1971), maar Hyslop (1982) vond wel dat 0+ donderpadden vanaf november veel minder aten.

Donderpadden zullen zich over het algemeen zeer weinig bewegen, behalve bij korte achtervolgingen van een prooi (Morris 1954). Ze zullen zich bovendien ook slechts in zeer beperkte mate verplaatsen binnen een waterloop (Mann 1971). Gedurende het jaar worden de donderpadden op vrijwel steeds dezelfde plaatsen aangetroffen (Smyly 1957). Bij gebrek aan een geschikt habitat of bij een verhoogde densiteit, bv. in de voortplantingstijd, zullen de dieren zich verplaatsen over vrij korte afstanden (Waterstraat 1992).

Crisp & Mann (1991) constateerden echter wel een echte migratiebeweging bij rivierdonderpadden in Groot-Brittannië; Een deel van de adulte dieren uit de populatie paaiden in een stuwmeer en trokken na de paai terug naar de waterloop. De meesten van hen keerden in de herfst terug naar het reservoir.

Ook Bless (1990) merkte op dat juveniele en adulte donderpadden gebruik maakten van een verschillend microhabitat die ruimtelijk van elkaar gescheiden waren. Hier ging het echter om een trekactiviteit bij de juveniele donderpadden die vooral 's nachts plaatsvond of in de ochtend- en avondschemering en welke steeds stroomafwaarts gericht was. Deze 'drift' bleek sterk gecorreleerd te zijn met de watertemperatuur en daglengte. Volgens de definitie van Pelz (1985), zie deelrapport over migratieknelpunten, moet de rivierdonderpad dan ook beschouwd worden als een migrerende vissoort (Bless 1990).

De rivierdonderpad is, buiten het voortplantingsseizoen, een solitaire vissoort : een holte onder een steen wordt door slechts één dier bewoond (Bless 1981, Morris 1954, Smyly 1957). Wordt een dier verplaatst, dan zal het terugkeren naar 'zijn' plek, zelfs als die steen door een andere vervangen wordt. De vissen vertonen dus een zeer sterk homing-gedrag (Smyly 1957).

Jonge dieren in hun eerste levensjaar zijn overdag aktiever en minder schuw dan de oudere exemplaren. Agressief vertoon komt bij deze leeftijdsklasse bijna niet voor, met als gevolg dat de afstand tussen individuen klein kan zijn en de densiteit bijgevolg hoog. Oudere dieren zijn daarentegen territoriaal (Bless 1983).

De densiteit van rivierdonderpadden varieert tussen waterlopen, gaande van 0.1 ind/m<sup>2</sup> tot 75.1 ind/m<sup>2</sup> (Mann 1971).



#### **4. Levenscyclus**

De lichaamsgrootte van de dieren bepaalt of ze zich reeds na de eerste 11 maanden voortplanten of pas het daarop volgende jaar (Smyly 1957). 30-50% van de éénjarige mannetjes en 10% van de éénjarige vrouwtjes worden geslachtsrijp (Waterstraat 1992). De meeste rivierdonderpadden paaien voor de eerste keer wanneer ze 22-24 maanden oud zijn (Marconato & Bisazza 1988, Fox 1978). Korolev (1991) beschreef een populatie donderpadden in Rusland, en vond dat de dieren hier pas in hun vierde levensjaar sexueel actief werden.

Een uitgesproken voortplantingsmigratie werd enkel waargenomen door Crisp *et al.* (1984).

Oudere dieren rijpen iets vroeger in het seizoen, waardoor deze exemplaren dan ook vroeger beginnen te paren, ongeveer eind februari (Mann 1971, Marconato & Bisazza 1988, Fox 1978). Mannetjes rijpen een tweetal maanden eerder dan de vrouwtjes, in deze periode beginnen ze dan een nestruimte voor te bereiden (Smyly 1957). Bij de kleinere vrouwtjes ligt de voortplantingspiek rond half maart (Marconato & Bisazza 1988, Fox 1978).

Tussen december en maart rijpen de eieren, waarbij deze zullen zwellen tot 8 maal hun oorspronkelijke grootte en van doorzichtig over grijs naar oranje verkleuren. Het aantal eieren dat rijpt zou lager liggen bij donderpadden uit waterlopen dan bij dieren uit meren en plassen (Smyly 1957). Het gewicht van de eieren kan tot 30% van het lichaamsgewicht van een geslachtsrijp vrouwtje uitmaken (Mann 1971).

Grotere dieren zijn vruchtbaarder dan kleinere exemplaren (Mann 1971, Waterstraat 1992). Zij hebben niet alleen meerdere voortplantingscycli, ze leggen ook grotere eitjes, waaruit grotere larven komen die waarschijnlijk ook leefbaarder zijn (Marconato & Bisazza 1988, Fox 1978). De grootste vrouwtjes kunnen tot 4 legsels hebben tijdens hetzelfde voortplantingsseizoen, waarbij in totaal tot bijna 1000 eieren afgelegd worden (Fox 1978).

De voortplanting vindt plaats van half maart tot begin mei (Crisp *et al.* 1974, Mann 1971, Smyly 1957, Waterstraat 1992), maar geslachtsrijpe dieren worden soms reeds begin februari gevangen en soms tot in juni (Mann 1971). Korolev (1991) beschreef dat de eileg in een stroombekken in Rusland gebeurde van einde mei tot begin juni.

In de twee of drie weken die aan de paring voorafgaan, worden de mannetjes in tegenstelling tot de vrouwtjes ook overdag actief. Tijdens deze periode maken ze een soort van nestruimte door de holte onder hun steen door graafwerken te vergroten (Smyly 1957). Soms kan men het mannetje ondersteboven waarnemen terwijl hij schijnbaar het dak van de nestholte waar het wijfje later de eieren op zal leggen, inspekteert (Morris 1954).

Het mannetje brengt gedurende de voortplantingsperiode heel zijn tijd door in de nestholte, met de kop iets uit de opening. In deze positie is hij in staat om voedselorganismen te grijpen, een vrouwtje het hof te maken, een rivaal te intimideren, de jongen groot te brengen en zich te verbergen voor predatoren. Z'n reactie op voedselorganismen, een vrouwtje of een rivaal is steeds dezelfde: hij bijt (Morris 1954).

Tijdens het agressief gedrag ten opzichte van een rivaal kunnen rivierdonderpadden geluiden produceren, welke men in twee types kan onderverdelen : enkelvoudige klopjes en pulsen van klopjes, die aan een gegrol doen denken. Bij elke geluidsproductie is er een typische knikbeweging van de kop. Het geluid ontstaat door snelle bewegingen van de pectorale gordel en de schedel die dan tegen elkaar slaan (Ladich 1989). Meestal worden visuele en akoustische signalen simultaan uitgezonden. Zowel de kwantiteit als de kwaliteit van de vocalisatie geeft informatie over de vechtcapaciteiten van donderpadden. De vocalisatie wordt dus gebruikt als een zeer effectief afschrikkelement (Ladich 1990).

Agressief gedrag bestaat uit verschillende elementen van dreigen, achternazitten en vechten. Tijdens het dreigen zet de donderpad de kieuwdeksels open, en opent hij de mond waardoor de kop groter lijkt, spreidt de vinnen waardoor het lichaam zich opricht, verlaagt hij de donkerder geworden kop en maakt hij geluid. Dit laatste gebeurt tijdens dreigen en achtervolgen, maar niet tijdens het vechten. Pulsen van klopjes worden gehoord wanneer de rivalen elkaar dicht genoeg genaderd zijn en tijdens langdurig aangehouden dreiggedrag (Ladich 1989, 1990). Het dreiggedrag hoeft niet per se alle elementen tegelijkertijd te omvatten (Morris 1954). Deze afschriksignalen worden slechts zelden gevolgd door een aanval en het bijten van de rivaal (Ladich 1990).

Een rivaal die aangevallen wordt vlucht meestal snel en het territoriale mannetje keert dan terug naar zijn nestholte. In een vergevorderd stadium van de ouderzorg echter, wordt het mannetje bijzonder agressief en kunnen de achtervolgingen langer duren. Vlucht de rivaal niet op tijd, dan wordt hij ofwel gebeten ofwel gebeten en vastgehouden en eventueel zelfs weggedragen. Het slachtoffer verzet zich niet tijdens deze handeling (Morris 1954).

Naast achternazitten, bijten en wegdragen bestaat er nog een andere vorm van vechten, het mond-vechten. Deze vorm komt voor wanneer beide mannetjes aan elkaar gewaagd zijn. Elk van hen bijt het de andere, zodat één van hen de bovenkaak van de andere vastheeft en de andere de onderkaak. Beide dieren proberen dan voorwaarts te zwemmen met sterke slagen van hun pectorale vinnen en van de staartvin, om zo de rivaal weg te dragen van het nest. Ze duwen elkaar zo heen en weer tot één van hen lost en vlucht, meestal degene die de onderkaak van z'n tegenstander vasthad (Morris 1954).

Mannetjes die reeds eieren in hun nestholte hebben, worden niet verdreven door grotere vrouwtjes, wel door grotere mannetjes. Agressief gedrag stopt zodra het kleinere dier uit de nestholte verdreven is (Morris 1954, Smyly 1957).

Ook tijdens de hofmakerij zouden er geluiden worden geproduceerd. Dreighoudingen en de beginfase van de hofmakerij zijn zeer moeilijk van elkaar te onderscheiden. Dit komt omdat deze beginfase eigenlijk beschouwd moet worden als een dreighouding tegen een indringer. De reactie van het vrouwtje bepaalt dan het verdere verloop van de interactie. Als het vrouwtje, ondanks het dreigvertoon van het mannetje toch nog dichterbij komt, en het mannetje het signaal van haar gezwollen buik opmerkt, zal de hofmakerij worden ingezet. Zo niet zal het vrouwtje vluchten. Wat betreft de geluidsproductie bestaat er dus geen verschil tussen beide situaties. Hieruit kan worden geconcludeerd dat geluidsproductie bij *C. gobio* steeds kan worden beschouwd als een akoustisch dreigvertoon (Ladich 1990).

Als een vrouwtje langs het nest zwemt, maakt het mannetje knikbewegingen en wordt de kop donkerder van kleur (Morris 1954). Het mannetje zal haar vervolgens met zijn kaken bij de kop proberen vast te nemen (Smyly 1957). Wanneer het vrouwtje niet probeert te vluchten, kan het mannetje haar terug loslaten, waarna ze het nest zal binnenzwemmen (Morris 1954, Smyly 1957) of anders kan het mannetje haar het nest binnendragen. Zodra het vrouwtje in het nest is, neemt de kop van het mannetje terug zijn normale kleur aan (Morris 1954).

Het is mogelijk dat in de natuur het mannetje niet in de nestopening ligt te wachten, maar dat hij actief op zoek gaat naar een vrouwtje dat hij dan terug naar zijn nest begeleidt (Morris 1954).

Wijfjes prefereren vooral grotere mannetjes, want deze zijn beter in staat om hun nest te verdedigen tegen andere donderpadden. Mannetjes die 1.5 keer de grootte van het wijfje hebben of kleiner zijn worden slechts zelden gekozen. Er blijkt inderdaad een verband te zijn tussen de grootte van het vrouwtje en die van het mannetje dat wordt uitgekozen om te paaien. Vrouwtjes leggen hun eieren af bij mannetjes die gemiddeld 17.5 +/- 10mm groter zijn dan zichzelf. Dit verschil mag echter niet te groot zijn vermits mannetjes de vrouwtjes bij de kop vastgrijpen, wat een gevaar kan betekenen voor kleinere wijfjes (Marconato & Bisazza 1988).

Bovendien verkiezen de wijfjes mannetjes die reeds eieren in hun nest hebben (Bisazza & Marconato 1988, Marconato & Rasotto 1983). Dit verklaart dan ook meteen het gedrag van sommige grote mannetjes die kleinere soortgenoten uit hun nest verdrijven om de eiclusters over te nemen (Bisazza & Marconato 1988).

Tussen het tijdstip dat het wijfje zich in het nest begeeft en het moment waarop de eieren worden afgelegd kan er 20-30 uur verstrijken. Het vrouwtje beweegt gedurende deze tijd zeer weinig en hangt ondersteboven tegen de onderkant van de steen. Het mannetje daarentegen is rusteloos en drukt regelmatig zijn buik tegen het vrouwtje, draait, slaat met z'n staart, verheft zich op z'n buikvinnen of blokkeert de ingang door er dwars voor te gaan liggen. Eens de eieren gelegd zijn, verlaat het vrouwtje het nest en keert niet terug (Morris 1954, Smyly 1957). Soms reageert een vrouwtje dat al haar eieren al heeft afgelegd op de beet van een mannetje door opnieuw in het nest binnen te gaan. Het mannetje negeert haar dan, en na verloop van tijd verlaat het vrouwtje terug het nest, zonder van de eieren te hebben gegeten en schijnbaar zonder enige ouderzorg vertoond te hebben (Morris 1954).

Het mannetje kan nadat het wijfje de nestholte heeft verlaten een ander vrouwtje overhalen haar eieren eveneens in het nest af te zetten (Korolev 1991, Morris 1954, Smyly 1957). Een mannetje kan zo tot zelfs 10 wijfjes in zijn nest toelaten (Marconato *et al.* 1993). Wanneer er meer dan één rijp vrouwtje op hetzelfde ogenblik beschikbaar is, kan het mannetje ze allebei in z'n nest toelaten (Morris 1954).

Mannetjes kunnen hun reproductief succes dus verhogen door eiklompjes van meerdere vrouwtjes te bewaken (Waterstraat 1992). De grotere mannetjes bewaken bovendien gemiddeld grotere eipakketten. De relatie tussen de grootte van het mannetje en het reproductief succes is deels het gevolg van het feit dat grotere mannetjes met grote, dus vruchtbaardere, vrouwtjes paaien (Marconato & Bisazza 1988).

De grootte van de eieren varieert van 2.0-2.4mm en het legsel van één vrouwtje in een nest schommelt tussen 50-250 eieren. De eieren worden in een klompje aan de onderkant van de steen gekleefd (Korolev 1991, Morris 1954, Smyly 1957).

Eieren in een nestruijme met meerdere ei-pakketten ontwikkelen sneller dan in nesten met slechts 1 eicluster. De ei-ontwikkeling hangt ook af van de watertemperatuur (Korolev 1991).

De eieren komen bij een temperatuur van 10°C uit in een periode van 4 weken. Gedurende heel die periode bewaakt en verzorgt enkel het mannetje de eieren. Met behulp van alternerende slagen van z'n pectorale vinnen bewaaiert hij de eieren om ze van de nodige zuurstof te voorzien. Aan het begin en einde van de ouderzorgperiode, bewaaiert het mannetje het legsel niet konstant, maar in korte akties. Wordt het mannetje in het bewaaieringsstadium verwijderd, dan zullen de eieren snel beschimmelen (Morris 1954, Smyly 1957).

De eieren van de rivierdonderpad hebben een grote kans op beschadiging in het stenige milieu waarin ze gelegd worden, vandaar dat ze vrij stevig van structuur zijn. Dit houdt wel in dat ze een grotere zuurstofbehoefte hebben, wat de lange bewaaieringscyclus verklaart (Morris 1954).

Ook mannetjes zonder eieren in hun nest vertonen af en toe bewaaieringsgedrag, aan een zeer lage frekwentie en met lange tussenpozen (Morris 1954).

Bij mannetjes die een legsel bewaken, kan na verloop van tijd de konditie achteruit gaan doordat ze nog amper eten en het bewaaieren van de eieren veel van hun energie vraagt (Marconato & Bisazza 1988). Dergelijke intense ouderzorg heeft als gevolg dat een gemiddeld mannetje een gewichtsverlies kan hebben tot zelfs 18.8 %. Dit fenomeen is waarschijnlijk verantwoordelijk voor een grote sterfte op het einde van het voortplantingsseizoen (Marconato *et al.* 1993).

Wanneer het mannetje het nest zou verlaten om te foerageren of sterft aan ondervoeding vooraleer de eieren uitkomen, wordt het legsel onmiddellijk bedreigd door andere prederende mannetjes. Kannibalisme op de eigen eieren, in zekere mate, kan dit gevaar voorkomen (Marconato & Bisazza 1988, Marconato *et al.* 1993). Dit eikannibalisme is sterk negatief gecorreleerd met de mogelijkheid om ander voedsel te bemachtigen (Marconato *et al.* 1993)

Bij 1/3de van de mannetjes die ouderzorg vertoonden, werden er eieren in de maag gevonden, die waarschijnlijk uit het eigen nest afkomstig waren. Uit een analyse bleek dat het om normaal ontwikkelende eieren ging. Dit wijst er op dat kannibalisme om 'hygiënische' redenen uitgesloten kan worden. Naarmate het ontwikkelingsstadium van de eieren voortschrijdt, neemt ook de waarschijnlijkheid toe dat ze gegeten worden en tevens de hoeveelheid die gegeten wordt. In een aantal gevallen kan het ook zijn dat mannetjes zonder een nest, toch eieren in hun maag hebben. Hier ging het dan meestal om mannetjes die de eieren van kleinere soortgenoten hadden opgegeten. Deze vorm van kannibalisme komt echter veel minder frequent voor (Marconato & Bisazza 1988).

Om kannibalisme op het eigen broed te voorkomen, paren de wijfjes bij voorkeur met mannetjes die in goede conditie verkeren, of met mannetjes die reeds eieren bewaken (verdunnend effect bij eventueel kannibalisme) (Marconato & Bisazza 1988, Marconato *et al.* 1993).

Donderpadmannetjes vertonen slechts 1 ouderzorgcyclus per voortplantingsseizoen (Marconato *et al.* 1993). Dit verklaart dan ook meteen waarom vrouwtjes een voorkeur hebben voor mannetjes met een nest waarin versgelegde eieren werden afgezet. Dit indiceert immers dat de ouderzorg nog bezig is (Marconato & Bisazza 1986).

Een paar dagen voor de eieren uitkomen, kan men het mannetje op één zijde gekanteld de eieren zien 'inspekteren' (Morris 1954).

Eens de eieren uitgekomen zijn, trekken de jongen zich terug in een hoekje van het nest. Na 4 weken is de dooierzak verteerd. De jongen verspreiden zich nadat ze het nest verlaten hebben (Smyly 1957). De jaarlijkse variatie in het aantal eerstejaarsdieren is grotendeels te wijten aan de jaarlijkse variatie in produktiviteit (Crisp *et al.* 1974).

De jongen zullen verder groeien tot in de herfst, maar dan zullen de 0+ donderpadden een groeistop vertonen (Hyslop 1982). Na het tweede levensjaar zijn de vrouwtjes in grotere getale aanwezig dan de mannetjes. De groeisnelheid van beide geslachten daalt vanaf dan en stopt vrijwel na het derde levensjaar. Ook in de wintermaanden is er een daling van de groeisnelheid (Smyly 1957)

De sex-ratio (mannetjes/vrouwtjes) in een populatie is meestal in het voordeel van de vrouwtjes en bedroeg bv. bij Marconato & Bisazza (1988) 0.85. Andere onderzoekers vonden daarentegen eerder een 1:1 sex-ratio (Crisp *et al.* 1974, Korolev 1991).

Waterstraat (1992) vindt dat het merendeel van de individuen van een populatie jonger is dan 3 jaar. Korolev (1991) voerde een populatiestudie uit en hij kwam tot het resultaat dat deze voor 31% uit de leeftijdscategorieën van onvolwassen individuen, en voor 16% uit oude individuen (7+ tot 9+) bestond.

Donderpadden in verschillende wateren vertonen een opmerkelijk groot verschil in groeisnelheid (Sakari 1969). Donderpadden zullen sneller groeien in hard water dan in

zacht water (Morris 1963) Zo kan de lengte van 4-jaar oude exemplaren variëren tussen de 6.0 en 9.5 cm (Sakari 1969).

Afhankelijk van het habitat hebben donderpadden een lage groeisnelheid, lange levensverwachting (tot 10 jaar), maar een lage populatiedensiteit (0.2-0.7 adulten / m<sup>2</sup>), of een grote groeisnelheid, een korte levensverwachting (tot 4 jaar) en een hoge populatiedensiteit (0.9 - 2.6 adulten / m<sup>2</sup>) (Marconato *et al.* 1993).

In een produktieve waterloop worden alle dieren geslachtsrijp na hun eerste levensjaar en leggen dan ook hun eerste eieren. Daarna sterven de meeste van hen af, en slechts een klein percentage legt ook nog na het tweede levensjaar eieren af. In onproduktieve waterlopen worden de donderpadden pas geslachtsrijp in hun tweede of derde levensjaar, maar de levensduur kan in dergelijke wateren tot 9 jaar bedragen. Een langer reproductief leven lijkt dus te compenseren voor een lage jaarlijkse produktiviteit en een late geslachtsrijpheid (Fox 1978, Mann *et al.* 1984). Ook Morris (1963) vond dat dieren in zacht, minder produktief water een hogere levensverwachting hadden.

Er zijn twee verklaringen voor deze verschillende levensstrategieën: de eerste is dat de omgevingsfactoren die de vruchtbaarheid kunnen beïnvloeden, bv. voedselopname en temperatuur, ook de mortaliteit beïnvloeden en dus de levensduur. In dit geval is de compenserende aard van de verschillende processen niet noodzakelijk van adaptieve betekenis. Het alternatief is dat de twee populaties genetisch van elkaar verschillen, en dat ze door adaptatie tot optimale levensstrategieën gekomen zijn die geschikt zijn voor hun respectievelijke omgeving. De jaarlijkse vruchtbaarheid kan fysiologisch rekbaar zijn, maar bepaald door de omgeving, en de levensduur kan aangepast zijn door adaptatie. Tijdens jaren met een laag reproductief succes zullen de genotypes met een langere levensduur die hun reproductie over een aantal jaar spreiden, in het voordeel zijn aangezien de overleving van tenminste een deel van hun nakomelingen verzekerd is (Fox 1978).

We hebben hier dus duidelijk te maken met een trade-off : in de produktieve waterlopen hebben de dieren een aantal voortplantingscycli (meer jongen op dat moment), maar dit gaat ten koste van de totale levensduur van het individu (minder jongen in de toekomst). Het optimale compromis tussen beide is afhankelijk van de milieuomstandigheden. De geografische variatie in de verschillende tactieken zou te wijten zijn aan de verschillende milieu-omstandigheden (produktiviteit en temperatuur), en wordt dus niet bepaald door hun genetische constitutie. Deze stelling wordt gesteund door een transfer-experiment waarbij dieren uit de minder produktieve waterlopen werden overgebracht naar de meer produktievere. Hier namen ze de reproductieve karakteristieken van de lokale populatie over, alhoewel de verandering in sommige gevallen toch niet helemaal compleet was (Mann *et al.* 1984).

## 5. Voedsel

Het dieet van 0+ donderpadden bestaat bijna uitsluitend uit benthische invertebraten. Slechts uiterst zelden eten ze ook adulte insecten (*Simulium* sp. die net uit het popstadium kwamen) (Hyslop 1982).

Hun voedselzoekgedrag maakt een jaarcyclus door, bestaande uit een aantal welomschreven stadia. Initieel bestaat hun dieet uit *Chironomus*-larven en *Ephemeroptera*-nimfen (vnl. *Baetis*-, maar ook *Caenis*-soorten). In augustus bestaat hun dieet voor een groot deel uit *Simulium*-larven. Daarna zullen ze zich voornamelijk voeden met *Trichoptera*-larven (fam. : *Hydropsychidae*, *Molannidae* en *Polycentropidae*). In september is er ook een grote opname van molluscan (*Lymnaea*-, *Hydrobia*- en *Valvata*-soorten) (Hyslop 1982).

Meerjarige donderpadden voeden zich voornamelijk met kleine crustaceeën, Oligochaeten en de nimfen en larven van aquatische insecten (Andreasson 1971, Copp *et al.* 1994, Marconato *et al.* 1993, Morris 1963, Welton *et al.* 1983). *G. pulex* en *A. aquaticus* worden vooral gegeten door jonge dieren. Oudere exemplaren zijn meer omnivoor (opportunisten). Hun dieet bestaat ook voor een groot gedeelte uit plantaardig materiaal, naast een brede range van verschillende prooien, zoals bvb. kleine visjes, foreleieren, broed van baars, Lepidoptera-larven, ... (Andreasson 1971, Copp *et al.* 1994, Smyly 1957). In sommige gevallen worden er ook kleinere soortgenoten gepredeerd of zelfs wijfjes met eieren. Veelal wordt er ook ei-kannibalisme vastgesteld, meestal op de eigen eieren ('filial cannibalism') (Marconato *et al.* 1993).

## 6. Ecologie

### 6.1. Algemeen

Het optimale habitat voor rivierdonderpadden is een beek met een goede waterkwaliteit en een voldoende grote variatie in stroomsnelheden. Bovendien is het wenselijk dat de beek zelf een wisselende breedte en diepte heeft, met een aantal vervallen en stroomversnellingen (Bless 1981).

Een uitgesproken pool-riffle structuur is wenselijk, vermits Korolev (1991) aantoonde dat donderpadden, die weliswaar leefden in een stuwmeer, in de herfst wanneer het water begint af te koelen (tot 4 à 5°C), de diepere stukken gingen opzoeken.

### 6.2. Stroomsnelheden

Voor de onderverdeling van stroomsnelheden zullen we de indeling van Gorman & Karr (1978) volgen. Zij maken gebruik van volgende categorieën :

< 0.05 m/s	0.05 -0.2 m/s	0.2 - 0.4 m/s	0.4 - 1.0 m/s
zwak	traag	matig	snelstromend

Volgens een aantal auteurs (Bless 1981, Copp 1992) zouden 0+-donderpadden vooral in wateren leven met stroomsnelheden tussen de 0.2 en 0.5 m/s. Ze zouden lage tot matige stroomsnelheden prefereren. Rivierdonderpadden worden meestal aangetroffen in trajekten waar de stroming zwak tot matig is, en ontbreken over het algemeen daar waar de stroomsnelheid te sterk wordt (Brown 1991, Korolev 1991, Smyly 1957). De paaiplassen zouden vooral bestaan uit ondiepe plaatsen, met een stroomsnelheid die niet groter is dan 1m/s (Bless 1981).

Grotere dieren houden zich op in snelstromende ( $\pm 1$  m/s) stukken in de waterloop, in holten tussen stenen van ongeveer 15cm doormeter (Bless 1981). Sakari (1969) vond rivierdonderpadden, waaronder ook 0+ exemplaren terug in stroomversnellingen. Zijn verklaring hiervoor was dat de dieren hier toch nog voldoende schuilplaatsen vonden.

Voor een voltooiing van hun levenscyclus moet de waterloop een stroomsnelheid hebben die varieert van 0.2 tot 1.0 m/s met maximaal 1.2m/s, waarin zowel juvenielen als adulten hun optimale stroomsnelheid in terugvinden (Bless 1983, 1990).



### 6.3. Substraat

Donderpadden worden steeds onder of tussen stenen gevonden en meestal op een substraat van stevig grof zand of kiezel, en zelden op een harde rotsachtige bodem of slib (Brown 1991, Mann *et al.* 1984, Smyly 1957). Copp (1992) vond gelijkaardige resultaten voor 0+-juvenielen van *C. gobio*.

Rivierdonderpadden kunnen ook tussen de vegetatie voorkomen. In de zomermaanden (april-september) was een groot deel van het substraat (kiezel met een diameter van 3-5 cm, met enkele grotere stenen en enkele plekken met zand en slib) bedekt met *Ranunculus fluitans* en *R. aquatilis*. In deze plantengroei werden op dat ogenblik de meeste 0+-donderpadden teruggevonden (Hyslop 1982).

Over het algemeen echter verkiezen donderpadden een kaal kiezelig substraat boven vegetatie, behalve als er niet genoeg schuilplaatsen voor handen zijn. De dieren kiezen met andere woorden voor die plaatsen met een maximum aan schuilplaatsen, en meestal zijn dit spleten en holten onder grote stenen (Welton *et al.* 1983). Vooral platte, vrijliggende stenen met een oppervlakte van minimum 20 cm<sup>2</sup> zouden worden geprefereerd (Korolev 1991).

De jongste rivierdonderpadden (0+) verkiezen een substraat met een korrelgrootte van 2-3 à 5cm (Bless 1981, Köhler *et al.* 1993, Waterstraat 1992), voor éénzomerige exemplaren is dat 6-8cm, en meerzomerige dieren prefereren kiezel en stenen met een diameter tot 15cm (Waterstraat 1992). Naargelang hun lichaamslengte kiezen de dieren dus voor de substraatsgrootte die hen de optimale beschutting biedt. Tijdens de groei worden dus steeds grotere bodemfrakties verkozen. Voor een voltooiing van hun levenscyclus moet er dus een uitsortering van het sediment zijn op onderling korte afstand met korrelgroottes van 2 tot 20cm (Bless 1983, 1990).

Deze spreiding in ruimte en tijd van individuen verhindert een te sterke intraspecifieke competitie, laat een optimaal gebruik toe van het voedselaanbod en verkleint voor de jongste dieren de kans op wegspoeling, aangezien hun uitverkozen substraat in de trajecten met de laagste stroomsnelheden ligt (Bless 1983).

De jongste dieren houden zich regelmatig aan het oppervlak van het substraat op, grotere dieren kruipen meer weg tussen en onder het substraat (Bless 1983). De grootte van het sediment, eigenlijk de holten ertussen en eronder, is bepalend voor de aanwezigheid van een bepaald individu. Deze holten mogen dus niet zijn opgevuld met sediment (Bless 1981).

In een waterloop waar de grotere substraatsfractie ontbreekt, kunnen donderpadden ook teruggevonden worden op fijnkorrelige substraten (zand), zolang er een geschikt microhabitat wordt gevormd door takken, de aanwezigheid van holle oevers, dieptevariatie, oeverafkalvingen, e.d. (Köhler *et al.* 1993, Waterstraat 1992).

#### 6.4. Waterkwaliteit + fysische parameters

Donderpadden verkiezen een oligosaprobe tot  $\beta$ -mesosaprobe waterkwaliteit (saprobie-index van <1.0 tot 2.0). Voor de voltooiing van hun levenscyclus hebben rivierdonderpadden een xenosaprobe tot oligosaprobe waterkwaliteit nodig. Er werd geen reproductie vastgesteld van donderpadden in wateren met een saprobie-index van > 2.0 (Bless 1990, Späh & Beisenherz 1982, Waterstraat 1992).

Onder een  $\beta$ -mesosaprobe waterkwaliteit verstaan we een waterloop met een verregaande oxidatie en mineralisatie van de organische verontreiniging. Onder een oligosaprobe waterkwaliteit verstaan we dan een waterloop zonder organische verontreiniging, of waarin de oxidatie en mineralisatie reeds beëindigd is. De saprobie-index wordt bepaald door de B.O.D. en uitgedrukt in mg/L (Hellawell 1989).

Mann (1971) treft donderpadden enkel in hardwater-beken aan, maar verwijst naar Smyly (1957) die de soort ook in zacht water vindt. De hoogste produktie en densiteiten aan rivierdonderpadden worden in Zuid-Engeland gevonden in hoog-produktieve kalkrijke laaglandwaterlopen met een gemiddelde watertemperatuur van ongeveer 11-12°C (Fox 1978). Volgens Bless (1981) prefereren donderpadden vooral harder water.

De uiterste watertemperaturen waarbij adulte donderpadden zich nog voeden zijn 4.2 ( $\pm 0.20$ ) °C als onder- en 26.5 ( $\pm 0.16$ ) °C als boventemperatuur. Voor juvenielen zijn deze respectievelijk 5.0 ( $\pm 0.55$ ) °C en 26.6 ( $\pm 0.59$ ) °C. De tolerantiegrenzen waarbij de vissen nog meer dan 7 dagen (welke werd gelijkgesteld met overleving voor onbepaalde duur) kunnen overleven werden bepaald op 2.5 ( $\pm 0.31$ ) °C en 2.7 ( $\pm 0.47$ ) °C voor de ondergrens en 27.6 ( $\pm 0.22$ ) °C en 27.5 ( $\pm 0.47$ ) °C voor de bovengrens, beiden voor respectievelijk adulten en juvenielen. De uiterste lethale temperatuur voor adulten is 32.5 ( $\pm 0.24$ ) °C en voor juvenielen 32.6 ( $\pm 0.46$ ) °C, de ondergrens is voor beiden gelegen op 0.9 ( $\pm 0.29$ ) °C (Elliott & Elliott 1995).

#### 6.5. Samenvatting

Samengevat kunnen we stellen dat rivierdonderpadden bodemvissen zijn die ondiepe, onvervuilde, heldere, zuurstofrijke en liefst matig snelstromende en koele wateren verkiezen. Toch komt hij ook voor in trager stromende wateren en zelfs in (weliswaar zuivere) meren. Zijn hoofdverspreiding is vooral gelegen in de forelzone volgens de indeling van Huet. Rivierdonderpadden hebben een goede waterkwaliteit nodig : xenosaproob tot oligosaproob, een variatie in stroompatroon met snelheden tussen de 0.2 en 1.0 m/s met een afwisselend substraatgrootte gaande van 2 tot 20 cm.

## 7. Verspreiding van de soort

### 7.1. Huidig verspreidingsareaal

*Cottus gobio* kent zijn verspreiding in de gematigde en koude Europese klimaatszones. Hij komt dus voor in West-, Centraal-, Noord- en Oost-Europa (Volckaert *et al.* 1998). De rivierdonderpad heeft met andere woorden een vrij grote verspreiding over ongeveer geheel Europa. Het verspreidingsgebied van de rivierdonderpad strekt zich uit van Groenland en Skandinavië in het noorden tot Italië in het zuiden, van Turkistan in het oosten tot Groot-Britannië in het westen. In de Alpen komt de soort voor van zeeniveau tot op een hoogte van 2000m (Smyly 1957). Hij komt echter niet voor in de Balkan, de Kaukasus, de Peleponesus, Noorwegen, Jutland, Schotland, Ierland, Zuid-Spanje en Sicilië en ook niet in het grootste gedeelte van Italië (Bruylants *et al.* 1989, Vandelannoote *et al.* 1998).

### 7.2. Verspreiding in België

#### 7.2.1. Historiek en tendens

In 1842 was de rivierdonderpad nog een algemene soort in de beken rond het Antwerpse en in de bovenloop van de Schelde, maar hij werd ook nog beschreven in de Moezel en de Maas (De Selys-Longchamps 1842). In 1885 was hij al niet meer zo algemeen in de bovenlopen van de Schelde (Gens 1885). In het begin van de 20e eeuw was deze soort nog wel algemeen in het Maasbekken (Maes 1910, Rentiers & Van Aelbroeck 1913) en zou hij nog zijn voorgekomen in enkele zijbeken van de Schelde (Maes 1910).

In 1971 werden er nog donderpadden in de provincie Antwerpen gevonden in de Zwanebeek, het Groot en Klein Schijn, de Laarse Beek en in het bekken van de Molenbeek. Hiernaast kwamen er ook nog donderpadden voor in het bekken van de Mark, in de Strijbeekse Loop, de Leilooop en het Merkske (De Backer 1971). In 1989 werden er in het bekken van de Mark echter geen donderpadden meer gevangen. Het Klein Schijn was in 1989 ook al te vervuild voor donderpadden en uit de bovenloop van de Molenbeek was hij toen ook al verdwenen (Bruylants *et al.* 1989, Vandelannoote *et al.* 1998).

In 1971 kwamen er in het bekken van de Kleine Nete nog enkel donderpadden voor in Voorste Nete en de Desselse Nete (De Backer 1971). Bruylants (1978) vond ook nog donderpadden in de Zwarte Nete, de Witte Nete, de Achterste Nete en de Daelemansloop. In 1983 werden er echter geen donderpadden meer gevangen in de Witte Nete stroomafwaarts het zuiveringsstation te Dessel en in 1989 verdwenen de donderpadpopulaties ook uit de Desselse Nete, de Daelemansloop en de Lieremansloop (Bruylants *et al.* 1989).

Indien we de vangstgegevens van de inventarisaties in Vlaanderen in 1989 (Bruylants *et al.* 1989) en 1998 (Vandelannoote *et al.* 1998) met elkaar vergelijken, dan zijn er relatief weinig recente evoluties te melden in verband met zijn voorkomen. In het Zwalmbekken waren er nu wel meer vindplaatsen (van 4 locaties in 1989 tot 6 in

1998) en in de Nethen werden er nu ook donderpadden gevonden. Bovendien kende de soort nog een uitbreiding in de Voerstreek (van 1 vindplaats in 1989 tot 3 in 1998), maar in het stroomgebied van de Zenne was er wel een achteruitgang merkbaar (van 5 locaties in 1989 tot 1 in 1998).

In de jaren '83-'84 werd de rivierdonderpad nog op 14 monsterpunten in het bekken van de Kleine Nete (bovenlopen van de Kleine Nete, het subbekken van de Aa en het subbekken van de Molenbeek-Bollaak) aangetroffen, momenteel is het aantal vindplaatsen gereduceerd tot 12. Donderpadden werden echter wel waargenomen op 3 nieuwe locaties : in de Daelemansloop, de Desselse Nete en de Witte Nete stroomafwaarts de RWZI van Dessel, maar in een aantal andere waterlopen zoals de Achterste Nete en de Voorste Nete en de benedenloop van de Tappelbeek zijn ze wel sterk achteruitgegaan (Yseboodt *et al.* 1997).

De achteruitgang van de rivierdonderpadden in het Netebekken zou voornamelijk te wijten zijn aan de bouw van nieuwe overstorten en de toename van verontreiniging. In een aantal beken waar de donderpadpopulaties vroeger waren uitgestorven is er nu wel herkolonisatie opgetreden, welke waarschijnlijk te danken is aan een verbetering van de waterkwaliteit. Dit komt door de plaatsing van een bergbezinkingsbekken, waardoor de negatieve effecten van een overstort drastisch worden verminderd. Dit biedt voor de verspreiding van gevoelige soorten zoals de donderpad blijkbaar wel goede vooruitzichten (Yseboodt *et al.* 1997).

Algemeen gesteld kunnen we dus spreken van een stagnatie in de achteruitgang van deze soort. Er werd wel voor de eerste maal opgemerkt dat er rivierdonderpadden voorkomen in de Beneden-Zeeschelde. Naar aanleiding van deze ontdekking is het best wel mogelijk is dat er 2 types rivierdonderpadden bestaan : een kwetsbare populatie die voorkomt in beken, en een minder kwetsbare en toenemende populatie in de grote rivieren en meren en andere stilstaande wateren (Vandelannoote *et al.* 1998).

### *7.2.2. Huidige verspreiding*

In Vlaanderen treffen we de rivierdonderpad volgens Vandelannoote *et al.* (1998) aan in volgende provincies :

- Antwerpen : in de Laarse Beek en de erin uitmondende afwateringsgracht van het fort van Schoten, de Zwanebeek, de Lieremansloop, in de meeste bovenlopen van het bekken van de Kleine Nete (Daelemansloop, Desselse Nete, Zwarte Nete, Witte Nete, Achterste Nete en Voorste Nete) en in het subbekken Bollaak-Molenbeek-Tappelbeek. Er zijn ook meldingen van donderpadden in de Beneden-Zeeschelde
- Vlaams Brabant : in het Hallerbos (Zennebekken) en in de Nethen (Dijlebekken)
- Limburg : in de Voer
- Oost-Vlaanderen : in de Vlaamse Ardennen, in het deelbekken van de Dender, in de bovenlopen en een zijloop van de Zwalm en in de Markebeek
- West-Vlaanderen : hier ontbreekt de soort volledig

Al de voornoemde vindplaatsen, behalve in de Voerstreek zijn gelegen in het stroomgebied van de Schelde. De Voer is een beek komende uit het bekken van de Maas. In dit stroomgebied is hij zeer algemeen in verschillende Waalse riviertjes en bovenlopen. In de Waalse regio vindt men hem ook nog in geïsoleerde bovenlopen binnen de deelbekkens van de Haine, de Dijle en de Dender (Phillipart & Vranken 1983).

Tabel 1 : Verspreiding van de rivierdonderpad volgens Vandelannoote *et al.* (1998) in onze Vlaamse beken en rivieren.

Locatiepunt	code	Locatiepunt	code
Achterste Nete (baan Mol)	2	Sassegembeek	1
Bollaak	9	Stenputbeek	3
Breilooop	1	Tappelbeek (Halle)	3
Daelemansloop	2	Tappelbeek (Massenhove)	2
Desselse Nete (baan Mol)	2	Tappelbeek (Ranst)	2
Desselse Nete (voor monding)	2	Verrebeek	4
Karnemelkbeek	9	Voer	4
Kleine beek	2	Voer ('s-Gravenvoeren)	3
Kleine Nete (Calimero)	3	Voorste Nete	2
Witte Nete (Oostelijke eindpaal)	3	Zevenborrenbeek (stroomaf)	9
Kleine Nete (Retiemolen)	9	Zoniënbosbeek	9
Krombeek	3	Zwanebeek (antitank)	3
Laarse beek (Kleine barreel)	3	Zwanebeek (Schilde)	9
Laarse beek (zijbeek)	4	Zwarte Nete (Avoortbrug)	9
Lieremansloop	9	Zwarte Nete (baan Mol)	2
Molenbeek (Maarkedal)	3	Voer2	5
Molenbeek (Nijlen)	9	Veurs6	5
Molenbeek (Opbrakel)	2	Kapittelbeek2	5
Molenbeek (Oudenhoven)	9	Kapittelbeek3	5
Molenbeek (Samsoen)	3	Kapittelbeek4	5
Nethen	2	Zonienbosbeek10	5
Rullerheidebeek	9	Sassegebek3	5
Rullerheidebeek (stroomaf)	9	Trapmijnsbeek17	5

## Legende Codes :

- 1: 1 exemplaar per 100m
- 2: 2-9 exemplaren per 100m
- 3: 10-99 exemplaren per 100m
- 4: meer dan 100 exemplaren per 100m
- 5: literatuurgegevens uit thesis KULeuven
- 8: geen aantalsschattingen (bootgegevens)
- 9: literatuurgegevens Bruylants *et al.* (1989)

## 7.2.3. Samenvatting

In Vlaanderen zijn er op dit moment nog slechts enkele vindplaatsen gekend, maar de soort zou nog wel vrij algemeen zijn in Wallonië. Historisch zou de rivierdonderpad vrij algemeen zijn geweest in de bovenlopen van onze Vlaamse beken en rivieren, maar op dit ogenblik kan ze zich in Vlaanderen nog enkel handhaven in de bovenlopen van het bekken van de Boven-Schelde, het Zennebekken, het Netebekken en het bekken van de Voer.

## **8. Bedreigingen en bescherming**

### **8.1. Bedreigingen**

De voornaamste redenen voor het uitsterven of achteruitgaan van populaties rivierdonderpadden in Noord-Duitsland zouden te wijten zijn aan pH-dalingen (verzuring), de toenemende ingrepen op waterlopen en de toenemende belasting van het water (Waterstraat 1992).

De meeste vissoorten krijgen bij verzuring problemen met hun ademhaling, groei, reproductie en de regulatie van hun lichaamszouten. Bovendien tast zuur water de beschermende slijm laag van de vissen aan, waardoor ze meer vatbaar worden voor allerhande infecties. Het is niet alleen de zuurtegraad, maar ook de veranderingen in het koolzuur-, metalen- en ionengehalte van het water die een belangrijke invloed zal uitoefenen op de overlevingskansen en het voortplantingssucces van de verschillende vissoorten (Lenders *et al.* 1997).

Een belangrijke oorzaak voor de achteruitgang van populaties rivierdonderpadden vormt de aanrijking met nutriënten, welke dikwijls reeds in de bovenloop van de waterloop kan voorkomen door af- en uitspoeling uit de aanpalende landbouwgronden (Waterstraat 1992). Een van de oorzaken dat donderpadden zeer gevoelig zijn voor zuurstofstress is dat de eieren vrij stevig van structuur zijn, waardoor ze dan ook een zeer grote zuurstofbehoefte hebben (Morris 1954). Door organische verontreiniging zal er zuurstofgebrek in de waterloop optreden, waardoor de adulte mannetjes niet genoeg energie zullen hebben om de eieren nog voldoende te bewaaiëren. Dit heeft dan tot gevolg dat deze snel beschimmelen en verloren gaan, waardoor er geen recruteringsmeer zal optreden. Indien dit fenomeen zich een aantal jaar achter elkaar voordoet, kan dit desastreus zijn voor de overleving van de populatie. Een lage recruterings kan ook te wijten zijn aan een bedekking van de eieren met fijn bodemmateriaal, waardoor de afspoeling van leemdeeltjes uit aanpalende landbouwgronden ook een grote bedreiging kan vormen.

Donderpadden hebben steeds een constante goede waterkwaliteit nodig, waardoor lozingen, noch het periodisch overstorten van rioleringen of waterzuiveringsinstallaties verdragen worden (Heutz & Seeuws 1993). Zulke occasionele vervuilingen op waterlopen kunnen een groot gevaar opleveren. Deze hebben, al is het maar zeer tijdelijk, een plotselinge verslechtering van de waterkwaliteit tot gevolg, waardoor het effect van de gemiddeld goede waterkwaliteit op relatief korte termijn teniet gedaan kan worden. Donderpadden zijn immers zeer gevoelig aan zuurstofstress, en vermits de afbraak van organisch materiaal zeer veel zuurstof vergt, kan dit nefaste gevolgen hebben op de donderpadpopulatie. Daarenboven kan een te hoge concentratie aan N en P in het effluent van een waterzuivering ook nog aanleiding geven tot eutrofiëring stroomafwaarts de R.W.Z.I. Bovendien zal er wanneer er  $\text{NH}_4^+$  in een beekstelsysteem wordt geloosd, voor de oxidering van  $\text{NH}_4^+$  tot  $\text{NO}_3^-$  ook nog eens zuurstof uit het water worden onttrokken. Hierboven kan het  $\text{NH}_4^+$  worden omgezet in het giftige  $\text{NH}_3$ . In het geval van een overstort, onder welke vorm dan ook, zal de waterkwaliteit dus sterk dalen, waardoor verontreinigingsgevoelige soorten zoals donderpadden snel kunnen verdwijnen (Wils *et al.* 1990).

Bucher *et al.* (1992) onderzochten de invloed van het effluent van een papierfabriek op een populatie rivierdonderpadden. De lever van de dieren vertoonde ofwel een tekort aan, ofwel een afsterven van bepaalde cellen, maar er werden bij de dieren ook een verhoogde parasitering en talrijke morfologische veranderingen vastgesteld.

De rivierdonderpad is niet alleen zeer gevoelig voor organische vervuiling, maar ook voor veranderingen in hun fysische omgeving, waardoor ook beekregulaties en ruiming een zeer negatieve invloed zullen hebben op deze soort (Bruylants *et al.* 1989).

Door vervuiling en het rechte trekken van de benedenlopen, wat heeft geleid tot een sterke habitatdegradatie, worden rivierdonderpadden teruggedrongen in een klein aantal waterlopen, waardoor het beperkt aantal populaties in Vlaanderen van elkaar wordt geïsoleerd (Volckaert *et al.* 1998). Een gelijkaardig fenomeen vormt de opdeling van de populaties door de bouw van stuwen en andere obstakels (Waterstraat 1992).

Genetisch onderzoek op mitochondriaal DNA van de verschillende geïsoleerde populaties wees op een onderscheid tussen de populaties uit het Scheldebekken (subbekken van Zenne, Zwalm, Kleine Nete en Markebeek) en het Maasbekken (Aisne en Voer). Deze genetische differentiatie bleek zelfs groot genoeg te zijn om te kunnen spreken van subpopulaties. Enkel het subbekken van de Zenne bleek tussen deze twee hoofdstroombekkens te vallen (Volckaert *et al.* 1998).

Zelfs binnen elk hoofdstroombekken bleek er nog een differentiatie te zijn tussen de verschillende subbekkens. Deze verschillen waren weliswaar kleiner, maar toch groot genoeg om de populaties onderling te herkennen. Men kan er dus vanuit gaan dat de genetische verwantschappen binnen een beek hoog zijn (Volckaert *et al.* 1998). Doordat de mogelijkheid tot genetische uitwisseling zeer beperkt was, zijn deze verschillende geïsoleerde populaties onafhankelijk van elkaar gaan evolueren.

De invloed van een stuw op een vispopulatie kan ook positief zijn. In een gereguleerde beek zal dit gebeuren door een herstel van verdwenen microhabitat. Vlak achter een stuw zal er immers een uitschuring van het substraat optreden door de hogere stroomsnelheden, waardoor deze dan vooral zal bestaan uit grofkorrelig materiaal. Bovendien zorgt een stuw voor een zuurstofaanrijking van het water, waardoor vervuilingsgevoelige vissoorten een gebeurlijke puntlozing zouden kunnen overleven. Tot enkele tientallen meters achter de stuw bleek de zuurstofverzadiging van het water een positieve invloed te hebben op soorten zoals kleine modderkruiper, beekprik en rivierdonderpad (Evens 1982).

Een andere bedreiging is het ondoordacht uitzetten van vissoorten als bvb. beek- en regenboogforel. In het geval de densiteit van de uitgezette dieren te hoog ligt, kan dit namelijk zorgen voor een verhoogde predatiedruk op de populatie donderpadden. Hetzelfde kan gebeuren indien jonge forellen uit de kweekvijvers ontsnappen en zo in de waterloop terecht komen. Een slecht beheer van forellenkweekvijvers kan een populatie rivierdonderpadden eveneens in gevaar brengen door de mogelijk inbreng van voedingsstoffen en de invloed van medische ingrepen wanneer de waterloop als doorvloeier van de vijver dient (Waterstraat 1992).

## 8.2. Bescherming

De rivierdonderpad staat op de rode lijst van de inheemse en ingeburgerde zoet- en brakwatervissen en van de rondbekken in Vlaanderen. Hij staat hier vermeld onder de categorie Z. Dit zijn soorten die momenteel zeldzaam zijn en die nog slechts voorkomen op een beperkt aantal plaatsen, maar die in vergelijking met 10 jaar geleden niet beduidend zijn achteruitgegaan (Vandelannoote *et al.* 1998). Dit impliceert dat de rivierdonderpad wettelijk beschermd dient te worden, wat dan ook gebeurde met een aantal Besluiten en Richtlijnen.

Zo is de rivierdonderpad bij wet volledig beschermd volgens het Besluit van 20.05.92 van de Vlaamse gemeenschap (B.S. 4/9/1992). Deze wetgeving op de riviervisserij is gebaseerd op de wet van 1 juli 1954. De rivierdonderpad is nu een van de 13 soorten in Vlaanderen die beschermd wordt met een volledig vangstverbod. Deze vissen moeten bij vangst onmiddellijk worden teruggezet.

Hiernaast werden een groot aantal waterlopen waar rivierdonderpadden voorkomen aangeduid als oppervlaktewater met bestemming viswater. Zo werden o.a. volgende waterlopen door het Besluit van de Vlaamse Executieven van 21/10/87 (BS 3/12/87) volledig aangeduid als oppervlaktewater met de kwaliteitsdoelstelling viswater : de Zwalm, de Hallerbosbeken (Steenputbeek, Kapittelbosbeek) / Meerbeek, Zwanebeek, Laarse Beek, Tappelbeek, Bollaak / Molenbeek, Daelemansloop, Voorste Nete, Achterste Nete, Desselse Nete, Witte Nete, Zwarte Nete en de Voer.

Daarnaast is de rivierdonderpad één van de soorten van Bijlage II van de E.G.-Habitat Richtlijn inzake de instandhouding van de natuurlijke habitats en de wilde flora en fauna (Richtlijn 92/43/EEG), waardoor er voor leefbare populaties van *C. gobio* een aantal waterlopen of trajecten ervan als speciale beschermingszone werden afgebakend. Zo werden onder andere voor de rivierdonderpad volgende gebieden geselecteerd door Anselin & Kuijcken (1995) :

- de bossen van de Vlaamse Ardennen en enkele andere Zuid-Vlaamse bossen
- het Hallerbos met brongebieden en heiden
- bos- en heidegebieden ten Oosten van Antwerpen
- de Kleine Nete en vallei met brongebieden, moerassen en heiden
- de Voerstreek

Voor de rivierdonderpad zijn de volgende zones van beken, dewelke niet zijn gelegen in de voorgestelde gebieden, ook nog belangrijk als lijnvormige gebieden waarin de bescherming van deze soort, voorkomend op Bijlage II, moet gegarandeerd worden :

- Bekken van de Kleine Nete :
  - Witte Nete stroomopwaarts van de Boeretang
  - Voorste en Achterste Nete, Looiendse Nete en Klein Neetje volledig
  - Kleine Nete tussen Terlobrug en Watermolen Kasterlee
  - Breilooop en Daelemansloop volledig
- Bekken van de Molenbeek-Bollaak :
  - Molenbeek-Bollaak : tussen Albertkanaal en de monding in de Kleine Nete
  - Kleine Beek (volledig)
  - Tappelbeek : tussen het Albertkanaal en monding in de Molenbeek
- Schijnbekken
  - Zwanebeek stroomop Fortstraat te 's Gravenwezel
  - Laarse Beek : Peerdsbos en Elshoutbos te Brasschaat-Schoten

Hierdoor wordt de soort ook nog eens onrechtstreeks beschermd door een bescherming van zijn leefgebied.



## **DEEL II : HUIDIGE STATUS VAN DE SOORT IN VLAANDEREN**

### **Onderzoek naar de populaties**

In dit deel worden de gebruikte methodes voor de inventarisatie beschreven. Vervolgens wordt er een overzicht gegeven van de status van de soort en wordt de structuur van de populatie verder besproken.

#### **1. Materiaal en methode**

##### **1.1. Keuze van het studiegebied**

Voor de keuze van de trajecten die geïnventariseerd zouden worden, werd er uitgegaan van verspreidingsgegevens van de rivierdonderpad. De meest volledige recente inventarisatie van waterlopen uit het Vlaamse gewest gebeurde in de periode 1994-1997 door Vandelannoote *et al.* (1998). Deze inventarisatie werd bovendien aangevuld met gegevens uit oudere publicaties (1983-1993). Bovendien werden de vangstdata van verschillende instanties zoals de Universiteit Antwerpen en het Instituut voor Natuurbehoud, de Katholieke Universiteit Leuven en het Instituut voor Bosbouw en Wildbeheer gecombineerd. De keuze van de punten voor onze inventarisatie en habitatkarakterisatie werden dan ook gebaseerd op deze publicatie met betrekking tot de gegevens over de verspreiding van de rivierdonderpad.

Situering :

De Steenputbeek werd bemonsterd over een afstand van 180m met een snelheid van 90m/dag. Dit gebeurde ongeveer 250m stroomafwaarts de Haakstraat ter hoogte van de samenvloeiing met de Kapittelbosbeek in de gemeente Dworp. Deze bronbosbeken behoren tot het bekken van de Zenne en doorkruisen het Hallerbos. Ter hoogte van het afgeviste traject had de waterloop een breedte die varieerde van 0.75 tot 1.25m met een gemiddelde diepte van 10-15cm. Deze beek had nog een uitgesproken meanderend karakter met een zeer duidelijk pool-riffle patroon met een aantal holle oevers. Afgaande op de indeling van Huet (1962), mag deze beek worden gerekend tot de fo-relzone, wat een zeer zeldzaam viswatertype is voor het Vlaamse gewest.

De Voer werd bemonsterd tussen Stokkem en Ketten over een afstand van 150m met een snelheid van 35m/dag in St.Martens Voeren. De beek heeft hier een gemiddelde breedte van ongeveer 2m en een diepte van 20-30cm.

## 1.2. Elektrische Visvangst

De meest effectieve methode voor het vangen van vis in kleine, ondiepe en doorwaadbare waterlopen is ongetwijfeld de vangst met behulp van elektrische visapparatuur. De vangstefficiëntie wordt echter beïnvloedt door verschillende biologische en omgevingsfactoren zoals de geleidbaarheid van het water, de breedte, diepte en stroomsnelheid van de waterloop, weersomstandigheden, plantengroei, lengte van de vis, ..., maar ook door technische factoren zoals type en staat van de installatie en de wijze waarop het materiaal in de praktijk wordt toegepast (Jansen & Raat 1995). Nochtans blijkt voor de vangst van rivierdonderpadden in kleine ondiepe waterlopen deze methode het meest geschikt, o.a. omwille van de volgende redenen :

- Elektrische visvangst is één van de minst selectieve methoden wat betreft de soort en de grootte van de vis. Met deze methoden kunnen ook juvenielen en 0+-individuen gevangen worden (Copp 1989), waardoor alle grootteklassen bemonsterd kunnen worden. Bij het gebruik van netten en fuiken daarentegen is men steeds gebonden aan de maaswijdte. Bovendien kan men bij deze methode enkel de gewenste vissoort opscheppen en de anderen ongemoeid laten.
- Practisch gezien biedt de elektrische visvangst de beste mogelijkheden bij het bemonsteren van een water. Naast een wisselende waterdiepte zijn er immers ook allerlei obstakels in het water aanwezig. Doordat de vis wordt aangetrokken door het elektrisch veld kan men ze nu vanuit waterplanten en holle oevers wegvangen.
- Bovendien is deze methode bijna steeds toepasbaar.

De stroom werd opgewekt met een generator (4-tact benzinemotor) die een gelijk- of wisselstroom dynamo aandrijft. Voor het elektrisch vissen werd steeds gebruik gemaakt van gelijkstroom, omdat men op deze wijze een lagere mortaliteit krijgt dan met wisselstroom. Er werd steeds gewerkt met een spanning tussen de 150 en 200 Volt.

De generator was aangesloten op een kathode en een anode. De kathode bestaat uit een gevlochten koperen draad welke in het water werd neergelaten, of die gefixeerd was aan de boot. De anode bestond uit een ring met een diameter van 30cm die gemonteerd was op een 2m lange handelbare electrode, welke voorzien was van een 'dead-man switch'. Over de ring was een net gespannen om controle te krijgen over de verdoofde vis. Al de onderzochte trajecten werden bemonsterd met slechts 1 anode.

Het principe van deze viswijze bestaat uit het opwekken van een elektrisch veld. De grootte van dit veld is afhankelijk van de stroombron en van het type elektroden dat men gebruikt. Bij het gebruik van gelijkstroom zal de vis op het potentiaalverschil tussen kop en staart op een aantal manieren reageren :

- Een vis die in contact komt met de randzone van het elektrisch veld zal zich hiervan wegkeren en vluchten, meestal naar een nabijgelegen schuilplaats.
- Wanneer de vis zich dieper in het elektrisch veld bevindt, dan zal hij door het potentiaalverschil tussen kop en staart beginnen trillen.
- Wanneer de anode de vis nadert, stijgt het potentiaalverschil en zal de vis op een bijna mechanische wijze naar de anode toezwemmen (galvanotaxis).

- Bij een verdere toename van het potentiaalverschil (dichter bij de anode) zal de vis worden verdoofd. Het intreden van deze galvanonarcose is afhankelijk van de stroomsterkte.

De waterloop werd dan ook op de volgende wijze bemonsterd : er werd steeds van de rechteroever, schuin stroomopwaarts naar de linkeroever en weer terug gewaad. Om vlucht van de oorspronkelijke positie te vermijden, werd er gebruik gemaakt van een procedure waarbij de anode gedurende 5s werd aangezet op de verschillende punten gelegen op ongeveer 1m van elkaar. Op deze wijze wordt er vermeden dat de anode in het water wordt voortgeduwd (Mäki-Petäys *et al.* 1997).

De reden waarom steeds stroomopwaarts werd gewerkt is tweërlei. In de eerste plaats omdat de verdoofde vissen met de stroming zullen meedrijven, waardoor ze nu makkelijker kunnen worden opgeschept. En in de tweede plaats omdat de waterloop dan minder wordt verstoord en men minder troebeling krijgt. Bij toenemende troebelheid van het water wordt de kans immers groter dat de verdoofde vissen onopgemerkt blijven, waardoor de vangst-efficiëntie drastisch zal dalen.

Het visteam bestond op beide beken uit 2 personen, waarvan er steeds 1 iemand de anode hanteerde en de andere de verdoofde vissen opschepte met een handschepnetje. De afvissing op de Steenputbeek gebeurde steeds met 4 personen, maar hier werd de gevangen vissen meteen gewogen en gemeten door 2 personen die langs de waterkant bleven, en die ook meteen 'fin-clips' namen voor een genetische studie, uitgevoerd door de K.U.Leuven.

Door de geringe diepte en breedte van de Voer en de Steenputbeek was het niet mogelijk de elektrische apparatuur in een bootje mee te slepen, waardoor deze op de oever van de beek moest worden geplaatst, waarbij de elektroden d.m.v. verlengkabels aan de generator werden bevestigd. Er werd wel steeds al wadend gevestigd.

De overleving van de vis mag als gevolg van de electrovisserij niet worden aangetast. Hierdoor werd er met een spanning van slechts 150 tot 200 Volt gewerkt, zodat de dieren nooit in een verkrampingstoestand terechtkwamen. Bovendien werd er voor gezorgd dat de dieren zo snel mogelijk uit het elektrisch veld werden verwijderd door ze meteen over te plaatsen in een kuip. Vervolgens werd er ook zorg besteed aan de behandeling van de gevangen vis. Deze is immers bepalend voor de kans op beschadigingen en dus ook op de mortaliteit.

Het gebruik van gelijkstroom levert omzeggens geen gevaar op voor de vissen. De mortaliteit schommelt tussen de 0 en 6 %. Hoewel langdurige blootstelling van de vissen aan gelijkstroom ook tot tetanus zal leiden, wordt de kans dat de dieren onnodig lang in het elektrisch veld blijven geminimaliseerd doordat ze snel worden opgemerkt omdat ze steeds worden aangetrokken naar de positieve pool.

Wisselstroom of gepulseerde gelijkstroom heeft een grotere invloed op beschadiging of sterfte van de vissen. De verhoogde mortaliteit wordt veroorzaakt door een beschadiging van het ruggemerg of het perifere zenuwstelsel, het breken van de ruggegraat of door interne bloedingen (Jansen & Raat 1995).

Bij deze studie werd een welbepaald traject slechts eenmalig bemonsterd, omdat het niet de bedoeling was om de grootte van de populatie te achterhalen, maar om een microhabitat-preferentiemodel op te stellen, waardoor er enkel moest gekeken worden naar de plaats waar de dieren werden gevangen.

### 1.3. Manipulatie van de gevangen vis

Alle gevangen vis werd gedurende de bemonstering van het traject gestockeerd in een emmer of kuip met water. Op de Steenputbeek werden enkel rivierdonderpad en beekforel gevangen en werden de priklarven ongemoeid gelaten.

De vissen werden meteen gewogen en gemeten, waarna ze in een grote kuip werden geplaatst. Het gewicht van de vissen werd bepaald door middel van een elektronische balans (METTLER BD6000) tot op 1g nauwkeurig. Hun lengte werd bepaald volgens de totale lengte-procedure (Amerikaans systeem : maximale lengte) op een speciaal meetbord, waardoor onmiddellijk de lengte van de vissen kon afgelezen worden op de onderliggende schaalverdeling (tot op 1mm nauwkeurig).

Bovendien werden er van de gevangen vissen in de Steenputbeek nog een stukje van de pectorale vinnen afgeknipt (niet bij juveniele donderpadden), en bij de gevangen beekforellen werd er ook nog een stukje van de vetvin afgeknipt. Deze 'fin-clips' worden gebruikt voor een genetische studie op de populatie (door de K.U.Leuven). De donderpadden werden na manipulatie in een kuip geplaatst, maar de beekforellen werden meteen terug vrijgelaten, vermits deze soort zeer gevoelig is voor zuurstofstress.

Wanneer alle donderpadden gewogen en gemeten waren, werden ze onmiddellijk terug in de waterloop gezet ter hoogte van het afgeviste traject. Er werden geen exemplaren verzameld.

## 2. Resultaten en bespreking

### 2.1. Begeleidende vissoorten

Bij het onderzoek naar rivierdonderpadden werden er ook ander soorten aangetroffen. Vermits het zowel in de Voer als in de Steenputbeek ging om een sterk bedreigde levensgemeenschap in Vlaanderen, werd er selectief gevist, waardoor onder andere de verdoofde beekpriklarven ongemoeid werden gelaten. Dit had tot gevolg dat het aantal en de totale biomassa niet bepaald kon worden, waardoor ook geen volledig beeld van de levensgemeenschap kan worden gegeven.

#### 2.1.1. Voer

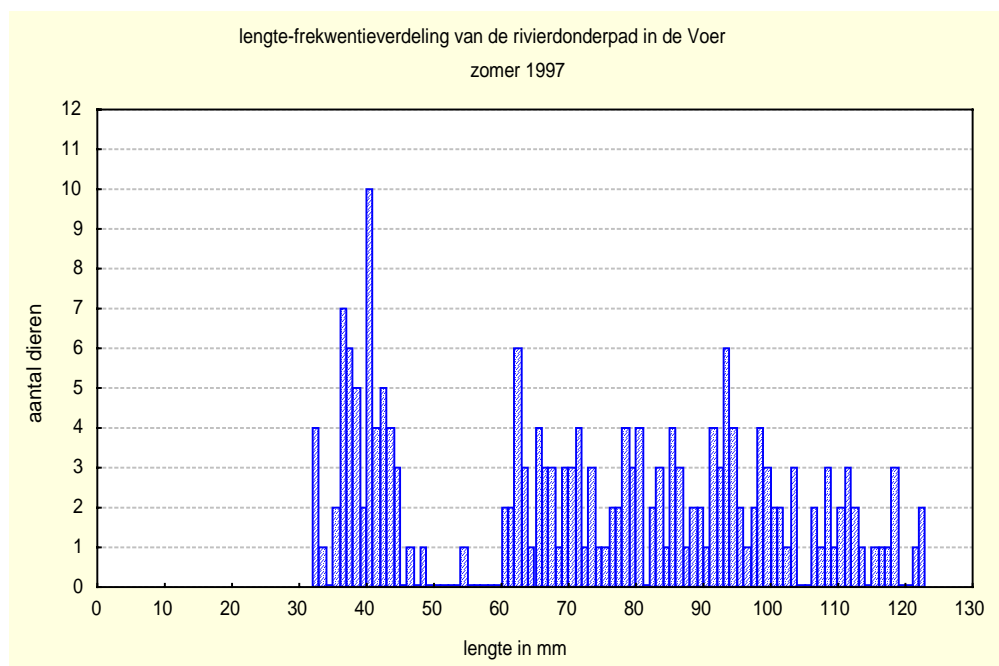
In de zomer van '97 werden er naast rivierdonderpadden nog enkele (beek)forellen, een paling (81g) en 3 beekpriklarven gevangen. In de winter van '98 werden er 16 beekforellen gevangen en 8 beekpriklarven.

#### 2.1.2. Steenputbeek

In de zomer van '98 werden er hier zeer veel prikclarven (>100 exemplaren per 100m) gevangen, enkele 3-doornige stekelbaarzen en **34** beekforellen.

## 2.2. Populatiestructuur

### 2.2.1. Zomer '97

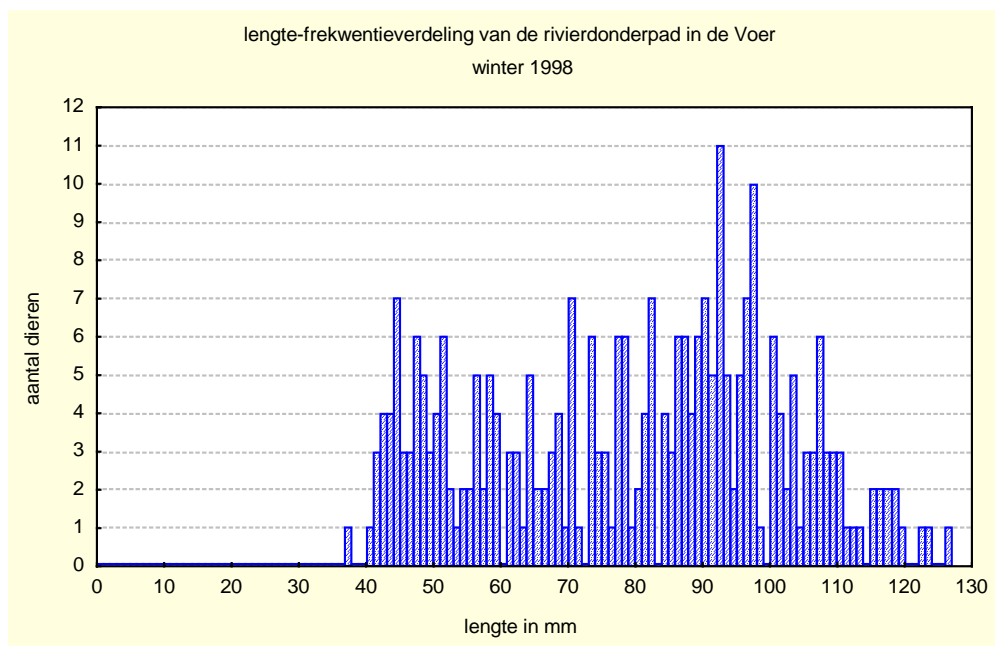


Wat betreft de populatiestructuur van de rivierdonderpadpopulatie in de Voer in de zomer van '97, merkt men in de eerste plaats een piek op van juveniele dieren met een

lengte tussen de 32 en 48mm. Deze piek stelt de 0+-individuen voor. Wanneer we de indeling van Andreasson (1971) zouden volgen, zouden we een piek van de 1+-individuen moeten zien bij een lengte van 70mm, een piek van de 2+-individuen bij 83mm, een piek van 3+-individuen bij 98mm en een van de 4+-individuen bij een lengte van 110mm. Vermits het onderscheid tussen mannetjes en wijfjes op het veld bijna niet mogelijk is zullen de pieken van de verschillende leeftijdsklassen van mannetjes en wijfjes dan ook in elkaar overvloeien, waardoor het onderscheid tussen de verschillende jaarklassen toch vaag blijft. Het grootste gevangen exemplaar had een lengte van 122mm.

Er werden hier 190 exemplaren gevangen, waarvan 55 juvenielen en 135 adulten, met een ratio van 1 : 2.5. Vermits er geen onderscheid tussen de geslachten gemaakt kon worden, kon de sex-ratio niet berekend worden. Wat wel gezegd kan worden is dat we hier een duidelijke piek hebben van 0+-individuen. Deze populatie zorgt nog voor een voldoende recrutering, wat dus wijst op een gezonde populatie.

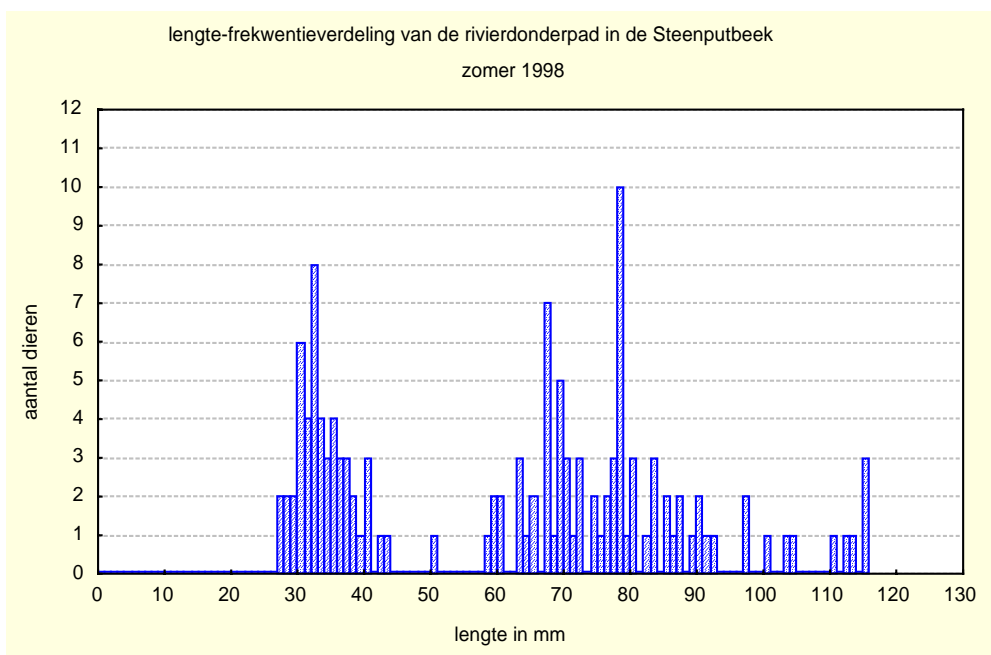
### 2.2.2. Winter '98



Hier is een duidelijke groei van de juveniele donderpadden merkbaar. De piek van de juvenielen is nu wel kleiner, maar meer uitgespreid. Er zijn nu ook veel meer adulte exemplaren gevangen, maar ook deze keer is het onderscheid tussen de verschillende jaarklassen zeer vaag. Het grootste gevangen exemplaar had een lengte van 126mm

Er werden 280 exemplaren gevangen, waarvan 57 juvenielen en 223 adulten, met een ratio van 1 : 3.9.

### 2.2.3. Zomer '98



In de Steenputbeek worden er gelijkaardige resultaten bekomen met de Voer in de zomer van '97. In de Steenputbeek merkt men ook een uitgesproken piek van 0+-individuen, met een lengte tussen de 28 en 43mm. Wat betreft de adulten merkt men een evenwichtige opbouw van de populatie. Indien men de indeling van Andreasson (1971) volgt, kunnen de bekomen pieken misschien wel geïnterpreteerd worden als zijnde leeftijdsklassen. Zo kan de piek van de donderpadden met een lengte van 68mm overeenkomen met de 1+-individuen. De piek van 78mm kan dan overeenkomen met de 2+-individuen. De gevangen exemplaren met een lengte van ongeveer 100 en 115mm zouden respectievelijk de 3+ en de 4+-leeftijdscategorie kunnen voorstellen. Het grootste gevangen exemplaar had een lengte van 114mm.

Er werden 126 exemplaren gevangen, waarvan 48 juvenielen en 78 adulten, met een ratio van 1 : 1.6. Ook hier zitten we met een gezonde populatie die zorgt voor een goede recruterings, wat zich uit in de duidelijke 0+-piek.



## **DEEL III : HABITATKARAKTERISATIE EN ECOLOGIE**

### **Typering van het habitat**

#### **1. Materiaal en methoden**

##### **1.1. Karakterisatie van het habitat**

Het beschikbare habitat wordt gekarakteriseerd aan de hand van transekten, die loodrecht op de oever van de waterloop staan. De afstand tussen twee opeenvolgende transekten bedraagt 10 meter en de volledige lengte van het bestudeerde traject wordt van dergelijke transekten voorzien.

Bij het onderzoek naar de rivierdonderpad in de Voer werden er 4 meetpunten langs elk transekt uitgezet; één tegen elke oever en twee daartussen. In de Steenputbeek werden er gezien de geringe breedte slechts 3 meetpunten per transekt uitgezet. Ook op elke plaats waar er minstens 1 rivierdonderpad werd gevangen, werd dit punt van een merkteken voorzien.

Op alle meetpunten werden de verschillende habitatvariabelen bepaald. Dit gebeurde steeds op dezelfde dag als de bevissing, zodat beide gegevensgroepen te vergelijken waren.

De diepte (of de hoogte van de waterkolom op het beschouwde punt) werd bepaald tot op 2cm nauwkeurig met behulp van een peilstok. De stroomsnelheden werden bepaald tot op 0.01m/s nauwkeurig met behulp van een stroomsnelheidsmeter Marsh-McBirney - model 201D. De stroomsnelheid werd gemeten net boven het substraat (hetgeen gezien de gebruikte meter neerkwam op een hoogte van 5cm), en net onder het wateroppervlak. De gemiddelde stroomsnelheid op een hoogte van 0.4 x de hoogte van de waterkolom gerekend vanaf het substraat, die in de literatuur vaak aangehaald wordt, werd hier niet berekend gezien de biologische irrelevantie van deze maat voor de beschouwde soort. De rivierdonderpad is immers een bodembewonende soort waarvan men bijgevolg mag verwachten dat als de stroomsnelheid bepalend is, het vooral die net boven het substraat zal zijn.

Bij de studie naar de rivierdonderpad werd het substraat op zicht naar dominerende korrelgrootte ingedeeld. De onderscheiden klassen waren; <0.063mm (klei en slib), 0.063-2mm (zand), 2-5mm (fijn grint), 5-50mm (grint), 50-100mm (kiesel), 100-250mm (keien), 250-500mm (grote keien) en >500mm (rotsen).

## 1.2. Microhabitat-preferentiemodellen

Het doel van deze studie was om een habitatpreferentiemodel op te stellen voor de rivierdonderpad en om een vergelijking te maken tussen beide beeksystemen.

Binnen de range van 'geschikt' habitat voor een bepaalde soort, zal er steeds een bepaalde voorkeur zijn voor een bepaald habitat binnen deze range. De vissen zullen soms ook wel marginale habitats gebruiken als de beschikbaarheid aan een beter habitat beperkt is. Voor elke parameter zou de frequentie van het aantal vissen voor een bepaalde klasse kunnen worden uitgezet. De piek van deze bekomen curve kan beschouwd worden als de optimale range voor een bepaalde habitatvariabele en krijgt een wegingsfactor 1. De staart van de curve vertegenwoordigt dan de minder geschikte habitats (tot ongeschikt habitat met parameter 0) (Heggenes 1990).

De preferentie voor een bepaald habitat kan dan worden bepaald als de ratio tussen microhabitat use en microhabitat beschikbaarheid (Bozek & Rahel 1992).

Microhabitatmodellen zijn gebaseerd op 3 assumpties :

- het microhabitat dat gebruikt wordt door de vissen wordt verondersteld het geprefereerde microhabitat te zijn
- de vissen selecteren het optimale microhabitat voor groei en overleving
- voorkeur voor een bepaald microhabitat is karakteristiek voor een bepaalde soort, wat wil zeggen dat deze voorkeuren kunnen doorgetrokken worden naar andere waterlopen (Bozek & Rahel 1992)

Heggenes (1990) merkte hier wel op dat bij het electrisch vissen, ten gevolge van de galvanotaxis, de vis zich niet altijd in zijn oorspronkelijke positie zal bevinden. Bovendien kan het zijn dat de vis in snelstromende wateren mee wegspoelt met de stroming. Bij het gebruik van gegevens die bekomen werden met electrische visvangst moet hier dus wel rekening mee worden gehouden.

## 1.3. Weergave van de resultaten

### 1.3.1. Gebruik van het habitat

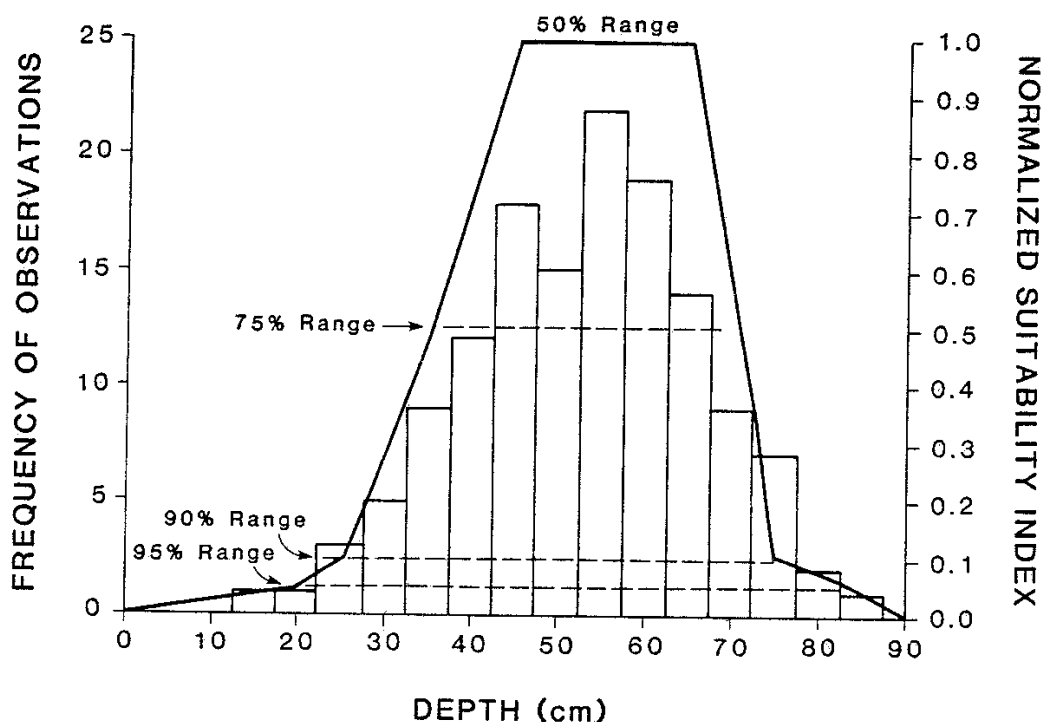
Voor elke habitatvariabele werden frekwentiehogrammen gemaakt. De continue variabele werd daartoe in intervallen ingedeeld (5cm voor de diepte, 0.05m/s voor de stroomsnelheden), voor het substraat werden de onderscheiden grootteklassen gebruikt. Voor elk variabele-interval werd de gebruiksindex (GI) berekend door de frequentie van het interval te delen door de maximumwaarde van het histogram. Hierdoor konden we frekwentieverdelingen verkrijgen die genormaliseerd werden door de maximale amplitude de waarde 1 te geven, en die bijgevolg eenvoudiger onderling te vergelijken zijn.

Voor elk frekwentiehogram werden uitgaande van de gegevens in de x-as de gebruiksintervallen berekend waarin 50%, 75% en 90% van de metingen van de variabele valt. De beneden- en bovengrenzen van deze gebruiksintervallen liggen resp. bij p 0.25-0.75, p 0.125-0.875 en p 0.05-0.95 (Bovee 1986, Barras 1992).

Aan de gebruiksintervallen die 75% en 50% van de verdeling van een variabele omvatten, kennen we resp. de habitatwaarden 0.5 en 1.0 toe, volgens het principe van de 'normalised suitability index', N.S.I.. Aan het gebruiksinterval dat 90% van de verdeling omvat, kennen we de waarde van 0.2 toe (Bovee 1986). Deze habitatwaarden (HW) zijn dus te berekenen volgens de formule:

$$HW = 2 \times (1 - P) \quad \text{waarbij } P = \text{gebruiksinterval}$$

Volgende figuur (uit Bovee 1986) geeft een duidelijk beeld over de frequentiehistogrammen met hun gebruiksintervallen.



Het berekenen van de gebruiksintervallen heeft als effect dat boven de data van het histogram een soort van overkoepeling wordt berekend. Eén van de voordelen ervan is de eenvoud. De data bv. hoeven niet normaal verdeeld te zijn.

De totale habitatwaarde op het niveau van een (micro-)habitat of een meetpunt bekomt men door te kijken naar de verschillende habitatwaarden toegekend aan de habitatvariabelen die in dat habitat of op dat meetpunt bekeken werden, en aan het habitat of het punt vervolgens daarvan de laagste habitatwaarde toe te kennen (bv. diepte:  $HW = <0.2$ , stroomsnelheid tegen het substraat:  $HW = \geq 1.0$  en stroomsnelheid aan het oppervlak  $HW = 0.5$  geeft een totale HW voor dat meetpunt van  $<0.2$ ).

Er wordt vanuit gegaan dat een meetpunt optimaal geschikt is voor de betrokken soort indien de habitatwaarde  $\geq 0.5$ , dat een meetpunt met een habitatwaarde tussen 0.2 en 0.5 nog wel mogelijkheden biedt en dat een punt met een  $HW < 0.2$  het minst geschikt is.

Wanneer van een variabele een klein aantal extreme waarden gemeten worden die buiten de 'gewone' range vallen, kan dit leiden tot een overschatting van het gebruiksin-terval. Om dit te vermijden berekenen we een gewogen gebruiksamplitude A die hier-mee rekening houdt door de gebruiksinintervallen te vermenigvuldigen met hun respec-tievelijke habitatwaarde (HW). De som van de produkten van de gebruiksinintervallen met hun habitatwaarde wordt vervolgens gedeeld door de som van de verschillende habitatwaarden. De algemene formule luidt:

$$A_i = \frac{\sum_{j=1}^p (P_{b_{j,i}} \times HW_j)}{\sum_{j=1}^p HW_j}$$

waarbij  $A_i$  = gewogen gebruiksamplitude van variabele  $i$

$P_{b_{j,i}}$  = breedte van het gebruiksininterval van variabele  $i$  gerelateerd met  $j$  (50, 75 of 90%)

$HW_j$  = habitatwaarde gerelateerd met  $j$  (1.0 voor gebruiksininterval van 50%, 0.5 voor interval van 75% en 0.2 voor interval van 90%)

Voorbeeld:

gebruiksinterval	habitatwaarde	produkt
P50 = 62-105 (43)	1.0	43cm
P75 = 52-122 (70)	0.5	35cm
P90 = 37-138 (101)	0.2	20.2cm

som van de produkten = 98.2cm

som van de habitatwaarden = 1.7

**gewogen gebruiksamplitude = 57.8cm**

### 1.3.2. Voorkeurscurves voor een habitat

De term voorkeur voor een bepaalde klasse van een variabele, verwijst naar het begrip keuze en staat bijgevolg in verband met het gebruik ('habitat-use') dat een soort maakt en met het aanbod ('habitat-availability') van die variabele. De voorkeurscoëfficiënt wordt als volgt berekend (Bovee, 1986):

$$P_i = (F_i / F_t) / (D_i / D_t)$$

waarbij  $P_i$  = voorkeur van een soort voor de waarde  $i$  van variabele  $x$

$F_i$  = aantal vissen verbonden met waarde  $i$  van variabele  $x$

$F_t$  = totaal aantal vissen

$D_i$  = aantal metingen van variabele  $x$  die waarde  $i$  hebben

$D_t$  = totaal aantal metingen van variabele  $x$

De voorkeurscoëfficiënten worden vervolgens genormaliseerd door ze te delen door de maximumwaarde van de verdeling. Hierdoor worden curves bekomen die eenvoud-ig vergelijkbaar zijn tussen verschillende waterlopen of soorten.

**Voorbeeld:**

De beschreven aanpak kent evenwel een aantal beperkingen, eigen aan de methodiek of van biologische aard, waarvan we er kort twee aanhalen. Een eerste beperking houdt verband met het overschatten van de voorkeur voor habitats die slechts sporadisch in de waterloop aanwezig zijn. Stel dat er twee klassen i en j zijn van een variabele  $x$ , die in het bestudeerde traject resp. 1% en 30% van het aanbod uitmaken. Stel dat voor elk van beide klassen resp. 5% en 60% van het aantal van een soort wordt aangetroffen. De (nog niet gestandaardiseerde) voorkeurscoëfficiënt van de soort voor de klasse i en j bedraagt dan resp. 5.0 en 2.0. Na standaardisering zal aan klasse j een voorkeurscoëfficiënt toegekend worden van slechts 0.4, terwijl ze toch 60% van het aantal dieren omvat.

Een tweede beperking houdt verband met het bepalen van het aanbod aan habitat in een waterloop. Gewoonlijk wordt het aanbod logischerwijze bepaald in het traject dat bevist wordt, maar individuen kunnen actief zijn in een gebied dat uitgestrekter is dan hetgeen bestudeerd wordt. Een vergelijkbaar probleem komt voor bij individuen die een zeer beperkt activiteitsgebied hebben t.o.v. het bestudeerde traject.

Vooraf de eerste beperking lijkt van toepassing op de bestudeerde soorten. De voorkeurscurves dienen dan ook met het nodige voorbehoud bekeken te worden.

Met behulp van Principale Component Analyse (PCA) en ANOVA werd nagegaan of het habitatgebruik verschilt tussen de seizoenen en tussen de leeftijdsklassen.

PCA wordt toegepast enerzijds om het aantal variabelen te verminderen en anderzijds om een aanwezige structuur in de variabelen duidelijk te maken, m.a.w. om de variabelen een rangorde te geven. Uit de variabelen worden degenen gehaald die het meest essentieel zijn en deze worden vervolgens gekombineerd in één of meerdere factoren. Elke opeenvolgende factor die uit de PCA bekomen wordt, heeft een kleinere bijdrage tot de variabiliteit dan de voorgaande factor. Er ontstaat dus een rangorde van factoren en bijgevolg ook van de samenstellende variabelen. De algemene regel luidt die factoren te behouden met eigenwaarden groter dan 1. Een variabele wordt als essentieel beschouwd en in de factor opgenomen, wanneer de 'factor loading' groter is dan 0.70. Variabelen met een kleinere 'loading', worden niet in de factor meegerekend en worden als niet essentieel genoeg beschouwd om mee de variabiliteit te verklaren.

Op de 'factor scores' uit de PCA werd vervolgens een ANOVA gedaan om seizoensale en leeftijdsverschillen te onderzoeken net als eventuele interacties tussen beide.

Voor dit alles werden de data met betrekking tot gebruik en aanbod aan habitat eerst logaritmisch getransformeerd. De grootteklassen stelden daarbij het probleem dat de intervallen van ongelijke grootte zijn. Om dit mee in te calculeren, werd van elke klasse de gemiddelde korrelgrootte genomen en vervolgens gerekend met het logaritme van dit gemiddelde (bv. dominante klasse = 50-100mm, gemiddelde grootte = 75mm, log gemiddelde grootte = 1.88).

## 2. Resultaten en bespreking

### 2.1. Rivierdonderpad in de Voer

De habitatgebruiks-, aanbods- en voorkeurscurves:

**Figuur X1** geeft de aanbodscurves, de gebruikscurves en de voorkeurscurves weer voor de zomerperiode (Voer, augustus 1997) en de winterperiode (Voer, februari 1998) voor de diepte (A), de stroomsnelheid tegen het substraat (B), de stroomsnelheid aan het oppervlak (C) en de dominante korrelgrootte (D). De indexen variëren tussen 0.0 en 1.0 en werden bekomen door normalisatie van de frekwenties. De gebruikintervallen van resp. 50%, 75% en 90% zijn weergegeven, evenals de gewogen gebruiksamplitude A en het aantal metingen N.

Diepte: het gebruik van de habitatvariabele diepte verschilt nagenoeg niet tussen de zomer- en de winterperiode (**figuur X1 A**). In beide seizoenen strekt de optimale diepte-range zich uit van  $\pm 17$  tot 30cm (50%-gebruiksinterval, HW = 1.0). Ook de gewogen gebruiksamplitude A verschilt nauwelijks (17.7cm in de zomer t.o.v. 15.3cm in de winter). De gebruikscurves gelijken in beide seizoenen sterk op de aanbodscurves, zij het dat de gebruikte range wat enger is dan degene die voorhanden is. De voorkeurscurves lijken op zicht minder eenduidig (en hiervoor verwijzen we naar de hierboven aangehaalde beperkingen van deze methode), maar het algemeen beeld is dat de donderpadden in de zomer een voorkeur hebben voor dieptes in de range van 10 tot 40cm, in de winter wordt de curve afgebroken doordat de range van aanbod en gebruik verschilt.

Stroomsnelheid tegen het substraat: in de zomer lijken iets lagere stroomsnelheden tegen het substraat gebruikt te worden dan in de winter; de optimale range bevindt zich bij 0.08-0.39m/s in de zomer, in de winter bij 0.13-0.42m/s (**figuur X1 B**). De gewogen gebruiksamplitudes zijn echter identiek. Wat betreft het aanbod worden er in de zomerperiode een aantal hogere stroomsnelheden tegen het substraat gemeten dan in de winter. De voorkeurscurve van de zomer vertoont één piek bij snelheden rond 0.5m/s, de curve van de winter geeft twee pieken; een eerste bij snelheden van ongeveer 0.3m/s, de tweede bij de hogere snelheden van 0.6m/s.

Stroomsnelheid aan het oppervlak: In de zomer lijken lagere oppervlaktesnelheden gebruikt te worden dan in de winter (**figuur X1 C**). De optimale gebruiksrage strekt zich in de zomerperiode uit van 0.16 tot 0.57m/s, in de winterperiode liggen de meest gebruikte snelheden wat hoger bij 0.29-0.70m/s. De gewogen amplitudes zijn vrijwel identiek, resp. 0.53 en 0.55. In de voorkeurscurve van de zomer zijn er twee pieken zichtbaar, één bij de laagste stroomsnelheden tot 0.1m/s en een tweede rond 0.4m/s. In de voorkeurscurve van de winter ontbreekt de laagste piek en vertonen de dieren enkel een voorkeur voor snelheden van 0.29-0.50m/s.

Dominante korrelgrootte: De range van de korrelgrootteklassen die gebruikt worden omvat in de zomer meer klassen dan in de winter, doch dit is geheel te wijten aan het aanbod dat eveneens in dezelfde zin verschilt tussen beide seizoenen (**figuur X1 D**). De klasse van 100-250mm wordt in beide seizoenen het meest gebruikt, de relatieve voorkeur gaat echter uit naar kleinere korrelgroottes; 5-50mm in de zomerperiode, 50-100mm in de winterperiode.

**Figuur X2** geeft de aanbodscures, de gebruikscures en de voorkeurscures weer voor de zomerperiode (Voer, augustus 1997) en de winterperiode (Voer, februari 1998) van de habitatvariabele diepte, en dit voor juvenielen ( $\leq 55$ mm) en adulten ( $> 55$ mm) afzonderlijk. **Figuur X3** doet hetzelfde voor de stroomsnelheid tegen het substraat, **Figuur X4** voor de stroomsnelheid aan het oppervlak en **Figuur X5** voor de dominante korrelgrootte.

Diepte: vergelijking van de optimale diepteranges leert dat zowel in de zomer als in de winter de juvenielen ondiepere delen lijken te gebruiken dan de adulten (**Figuur X2**). Het verschil is het grootst in de zomerperiode. De gebruiksamplitudes zijn in beide gevallen ook nauwer; de adulten komen zowel in de ondiepe als de diepste delen voor daar waar de juvenielen de diepste delen vermijden. Dieptes van 80cm worden echter door geen van beide leeftijdscategorieën gebruikt. De juvenielen gebruiken in de zomer ondiepere delen dan in de winter, bij de adulten is er geen seizoenaal verschil in dieptegebruik. De voorkeurscures voor de zomerperiode tonen een duidelijke voorkeur van de juvenielen voor de ondiepere stukken in de waterloop met dieptes tussen 13 en 21cm. De adulten prefereren dieptes van 17 tot 36cm. In de winterperiode overlappen de ranges elkaar meer, die van de juvenielen ligt dan bij 16-29cm, die van de adulten bij 18-35cm.

Stroomsnelheid tegen het substraat: zowel in de zomerperiode als in de winterperiode gebruiken de juvenielen hogere stroomsnelheden tegen het substraat dan de adulte dieren (**Figuur X3**). De range is ook breder. In de zomer liggen de optimale substraatssnelheden voor juveniele dieren tussen 0.08 en 0.50m/s, voor de adulten liggen ze in het interval van 0.09 tot 0.37m/s. In de winterperiode ligt de optimale range voor de juvenielen tussen 0.13 en 0.50, voor de adulten tussen 0.12 en 0.38m/s. Er lijkt dus enkel een leeftijdsgebonden verschil te zijn, geen seizoenaal; de snelheden die de juvenielen in de zomer gebruiken zijn dezelfde als die van de winter, en hetzelfde geldt voor de adulten. In de voorkeurscures zijn er op zicht geen leeftijdsverschillen waar te nemen; de curves van juvenielen en adulten tijdens de zomerperiode zijn sterk op elkaar gelijkend, net zoals de curves van beide leeftijdscategorieën gedurende de winterperiode. Tussen de seizoenen zijn er wel duidelijker onderlinge verschillen; de zomercurves geven één piek bij stroomsnelheden tegen het substraat van ongeveer 0.50m/s, in de wintercurves zijn er twee pieken; één bij snelheden rond 0.30m/s en een tweede bij 0.6m/s.

Stroomsnelheid aan het oppervlak: in de zomerperiode is de optimale gebruiksrang van de juveniele dieren (0.07-0.56m/s) breder dan die van de adulten (0.22-0.57m/s) doordat ze ook de lagere stroomsnelheden gebruiken (**Figuur X4**). Ook in de winter is de juveniele gebruiksrang breder, maar in tegenovergestelde zin; de gebruiksrang van de juvenielen strekt zich dan uit van 0.33 tot 0.81m/s terwijl die van de adulten gaat van 0.29 tot 0.66m/s. Beide leeftijdscategorieën gebruiken in de winterperiode hogere stroomsnelheden aan het oppervlak dan in de zomer, hetgeen vooral bij de juvenielen duidelijk is. De voorkeurscurves voor de zomer laten een verschillend beeld zien voor juvenielen en adulten; bij de juveniele dieren bevindt de piek zich bij de laagste snelheden en komt een tweede kleiner piekje voor bij snelheden van ongeveer 0.55m/s. Bij de adulte dieren bevindt de grootste piek zich rond 0.4m/s en is er een tweede piek bij lagere stroomsnelheden van 0.1m/s. In de winterperiode is het leeftijdsgebonden verschil echter verdwenen en vertonen zowel juvenielen als adulten een piek bij waarden van ongeveer 0.4m/s.

Dominante korrelgrootte: de gebruikscurves van de zomerperiode tonen dat de juveniele dieren eerder de kleinere frakties gebruiken en de adulten de frakties met korrelgroottes gaande van 50-250mm (**Figuur X5**). In de winter is het beeld van beide leeftijdscategorieën sterk gelijkend en gebruiken zowel juvenielen als adulten de groottes tussen 5 (50-100) en 250mm. De voorkeurscurves van de zomer geven voor juvenielen en adulten een piek bij de korrelgrootteklasse van 5-50mm. Ook in de winter lijkt er geen leeftijdsgebonden verschil te zijn, maar is het maximum verschoven en vertonen beide een voorkeur voor de klasse 50-100mm.

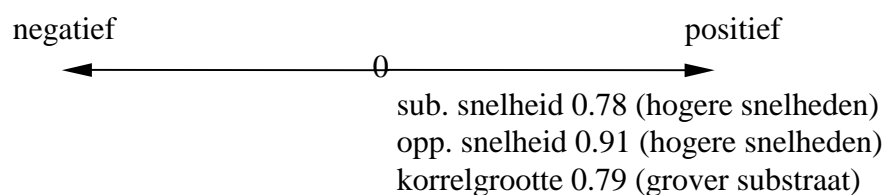
#### Principale Component Analyse en ANOVA:

Met behulp van Principale Component Analyse en ANOVA werd gekeken naar eventuele verschillen in habitatgebruik tussen de beide seizoenen en tussen de twee leeftijdscategorieën, de juvenielen ( $\leq 55$ mm) en de adulten ( $> 55$ mm).

Uit de Principale Component Analyse werd slechts één faktor bekomen (1 as, faktor 1: eigenwaarde 2.32), die drie van de vier variabelen omvat (factor loadings  $> 0.70$ ). De variabele 'log diepte' werd als niet van essentieel belang beschouwd om de variatie te verklaren (factor loading = 0.53) en bijgevolg niet opgenomen in de faktor. De bekomen faktor verklaart 58% van de totale variatie.

De factor loadings van de variabelen geven de correlatie weer tussen de variabelen en de bekomen factoren. Hoe hoger de loading, hoe nauwer het verband. Van de drie weerhouden variabelen draagt de stroomsnelheid aan het oppervlak het meeste bij tot de variatie met een factor loading van 0.91. De dominante korrelgrootte heeft een factor loading van 0.79, die voor de stroomsnelheid tegen het substraat bedraagt 0.78.

Het teken (+ of -) van de factor loading geeft weer in welke zin de variabele bekeken moet worden langs de faktor-as. Alledrie zijn ze positief dus de richting waarin ze te interpreteren zijn is dezelfde als die van de PCA-as.



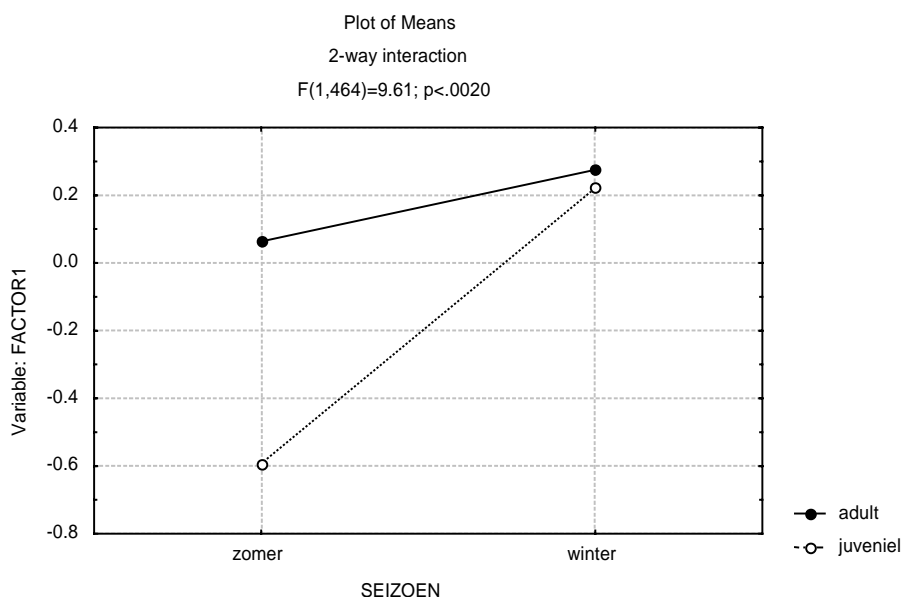


Op de factor scores die uit de PCA komen, werd vervolgens een two-way ANOVA toegepast om seizoens- en leeftijdsgebonden variatie in habitatgebruik en habitataanbod na te gaan in relatie tot de variabelen opgenomen in faktor 1.

Voor het habitatgebruik gaf dit het volgende resultaat (significante resultaten met  $p < 0.05$  zijn cursief weergegeven):

	F	df	p
Seizoen	27.95	1 & 464	<i>0.000000</i>
Leeftijd	13.41	1 & 464	<i>0.000279</i>
Seizoen x Leeftijd	9.61	1 & 464	<i>0.002048</i>

Er blijkt een significant verschillend habitatgebruik te zijn tussen zomer en winter (leeftijdscategorieën samengenomen). Tevens gebruiken de juvenielen een ander habitat dan de adulte dieren (seizoenen samengenomen) en tot slot is ook de interactieterm tussen seizoen en leeftijd significant. Visueel wordt dit weergegeven door:



Daarbij stelt de y-as de faktor voor die uit de PCA bekomen werd. Projectie op die y-as toont aan dat de juvenielen in de zomerperiode lagere stroomsnelheden gebruiken en kleinere korrelgroottes. De juvenielen in de winterperiode en de adulten in beide seizoenen gebruiken eerder de hogere stroomsnelheden en het grovere substraat.

Om na te gaan of het verschil in habitatgebruik te wijten is aan een eventueel verschil in habitataanbod wordt een ANOVA gedaan op de data met betrekking tot het aanbod. Dit gaf het volgende resultaat (significante resultaten met  $p < 0.05$  zijn cursief weergegeven):

	F	df	p
Seizoen	0.001639	1 & 118	0.967775

De p-waarde is niet significant hetgeen inhoudt dat de gevonden verschillen in habitatgebruik niet verklaard kunnen worden door een verschillend habitataanbod tussen de seizoenen.

Alle gevonden verschillen in gebruik tussen leeftijdscategorieën of tussen seizoenen, worden door de dieren actief opgezocht, en zijn niet te wijten aan een veranderend aanbod.

Uit deze statistiek kunnen we al besluiten dat het habitataanbod wat betreft de variabelen opgenomen in faktor 1 niet varieert tussen de seizoenen.

Het habitatgebruik verschilt tussen de seizoenen, het habitataanbod niet. Om te weten of nu beide van elkaar verschillen, voeren we een ANOVA uit:

Vergelijken we habitatgebruik en habitataanbod, dan geeft een ANOVA een significant verschil:  $F = 26.65$ ,  $df = 1 \text{ \& } 586$ ,  $p = 0.000000$

Om de zin van dit verschil te kennen, dienen we de respectievelijke gemiddelden van de PCA-factoren te vergelijken: use-factor1 = 0.11 en ava-factor1 = -0.41

Uitzetting op de factor-as leert dat de donderpadden significant hogere snelheden en een grover substraat gebruiken dan er gemiddeld aanwezig zijn.

We kunnen nu verder uitdiepen of dit zo is in beide seizoenen. Voor de winter vinden we:  $F = 31.39$ ,  $df = 1 \text{ \& } 336$ ,  $p = 0.000000$

Vergelijking van de PCA-gemiddelden (resp. 0.26 en -0.42) leert dat donderpadden in de winter hogere snelheden en een grover substraat gebruiken dan er gemiddeld aanwezig zijn.

Voor de zomer vinden we:  $F = 2.97$ ,  $df = 1 \text{ \& } 248$ ,  $p = 0.086$

In de zomer gebruiken de donderpadden de snelheden en het substraat die er gemiddeld aanwezig zijn.

Hetzelfde kan gedaan worden voor beide leeftijdscategorieën. Voor de juvenielen vinden we:  $F = 2.21$ ,  $df = 1 \text{ \& } 230$ ,  $p = 0.14$

Juvenielen gebruiken de snelheden en het substraat die er gemiddeld voorhanden zijn.

Voor de adulten vinden we:  $F = 40.78$ ,  $df = 1 \text{ \& } 474$ ,  $p = 0.000000$

Vergelijking van de PCA-gemiddelden (resp. 0.19 en -0.41) leert dat de adulten hogere snelheden en een grover substraat gebruiken dan er gemiddeld aanwezig zijn.

We kunnen het tenslotte helemaal uitspitten en vergelijken of het gebruik verschilt van het aanbod, en zo ja in welke zin, voor beide leeftijdscategorieën in beide seizoenen. Voor de juvenielen in de winter vinden we dan:  $F = 12.76$ ,  $df = 1 \text{ \& } 175$ ,  $p = 0.00457$

Vergelijking van de PCA-gemiddelden (resp. 0.22 en -0.42) leert dat de juvenielen in de winter hogere snelheden en een grover substraat gebruiken dan er gemiddeld aanwezig zijn.

Voor de adulten in de winter vinden we:  $F = 45.26$ ,  $df = 1 \text{ \& } 339$ ,  $p = 0.000000$

Vergelijking van de PCA-gemiddelden (resp. 0.28 en -0.42) leert dat de adulten in de winter hogere snelheden en een grover substraat gebruiken dan er gemiddeld aanwezig zijn.

Voor de juvenielen in de zomer vinden we:  $F = 0.84$ ,  $df = 1 \text{ \& } 173$ ,  $p = 0.36$

Juvenielen gebruiken in de zomer de snelheden en het substraat die er gemiddeld aanwezig zijn.

Voor de adulten in de zomer vinden we:  $F = 13.64$ ,  $df = 1 \text{ \& } 253$ ,  $p = 0.00271$

Vergelijking van de PCA-gemiddelden (resp. 0.06 en -0.42) leert dat de adulten in de zomer hogere snelheden en een grover substraat gebruiken dan er gemiddeld aanwezig zijn.

Vergelijken we tot slot nog even de PCA-gemiddelden van het habitatgebruik voor de adulten tussen winter en zomer (resp. 0.28 en 0.06) dan leer dit *dat adulten in beide seizoenen hogere snelheden en een grover substraat gebruiken dan gemiddeld voorhanden*, en dat het verschil tussen gebruik en aanbod het meest uitgesproken is in de winter ( $0.28 > 0.06$ ).

<i>Donderpad in de Voer</i>	aantal metingen	gemiddelde v/d PCA-factor
aanbod	120	-0.41
gebruik	468	0.11
aanbod - zomer	60	-0.41
aanbod - winter	60	-0.42
gebruik - zomer	190	-0.13
gebruik - winter	278	0.26
gebruik - juvenielen	112	-0.18
gebruik - adulten	356	0.19
gebruik - zomer - juvenielen	55	-0.59
gebruik - zomer - adulten	135	0.06
gebruik - winter - juvenielen	57	-0.59
gebruik - winter - adulten	221	0.28

## 2.2. Rivierdonderpad in de Steenputbeek en vergelijking met de Voer

Om na te gaan of rivierdonderpadden in de beken waar ze voorkomen steeds hetzelfde habitat gebruiken of verkiezen, werd een extra habitatonderzoek uitgevoerd op de Steenputbeek. Materiaal en methode waren exact hetzelfde als bij het onderzoek op de Voer. Indien dit onderzoek dezelfde conclusies zou opleveren naar habitatgebruik van donderpadden toe, kunnen de curves, opgesteld voor één waterloop, tevens gebruikt worden om een andere waterloop te evalueren naar geschiktheid voor donderpadden.

**Figuur ???** geeft de aanbodscurves, de gebruikcurves en de voorkeurscurves voor de Steenputbeek.

Vergelijken we op zicht de aanbodscurves van de Voer met die van de Steenputbeek, dan valt reeds op dat de aanbodsrange in de Steenputbeek veel beperkter is dan die in de Voer. De maximale diepte die voorhanden is bedraagt 45cm, daar waar die in de Voer tot 85cm kan bedragen. Bij de stroomsnelheden is dit beeld nog sterker uitgesproken; maximale snelheden in de Steenputbeek komen gemiddeld niet hoger dan 0.35m/s, met één uitzonderlijke meting van ongeveer 0.90m/s. In de Voer is de range veel breder. Tenslotte is ook bij de dominante korrelgrootte een verschil waar te nemen tussen beide beken; in de Voer is er een belangrijke fraktie aanwezig met korrelgroottes van 50-100mm en 100-250mm, die in de Steenputbeek bijna volledig ontbreekt. Het aandeel fijner materiaal is hier veel belangrijker.

Diepte: de optimale diepte-range in de Steenputbeek ligt tussen 10 en 22cm (50%-gebruiksinterval, HW = 1.0). De gewogen gebruiksamplitude A bedraagt 17.4 en verschilt dus nauwelijks van die van de Voer (17.7). Het verschil met de Voer is wel dat daar de range zich meer situeert bij de hogere waarden; zo strekt het 50%-gebruiksinterval in de Voer zich uit van 17-30cm. Donderpadden in de Steenputbeek gebruiken dus gemiddeld iets ondiepere delen dan hun soortgenoten in de Voer.

Stroomsnelheid tegen het substraat: de gebruiksamplitude A bedraagt 0.2 en de optimale snelheid tegen het substraat ligt tussen 0.04 en 0.16m/s. Deze waarden verschillen sterk van die gevonden in de Voer, waar de gebruiksamplitude 0.38 bedraagt en de optimale range hogere stroomsnelheden tot 0.39m/s omvat. Rivierdonderpadden in de Steenputbeek gebruiken, doordat het aanbod veel beperkter is, lagere stroomsnelheden dan donderpadden in de Voer. Door de sterke gelijkenis van aanbods- en gebruikscurves is ook het beeld van de voorkeurscurve bijna identiek, met een piek voor snelheden van 0.05-0.2m/s.

Stroomsnelheid aan het oppervlak: de curves geven een gelijkaardig beeld als bij de snelheid tegen het substraat; de gebruiksamplitude bedraagt 0.2 met de optimale gebruiksrage van 0.4-0.16m/s. Vergelijking met de waarden die voor de Voer gevonden worden, resp. 0.53 en 0.16-0.57m/s, leert dat de donderpadden tevens lagere stroomsnelheden aan het oppervlak gebruiken dan soortgenoten in de Voer. Ook hier kan het sterk beperkte aanbod de verklaring zijn.

Dominante korrelgrootte: de aanbodscurve toont dat korrelgroottes van 0.062-2mm (zand), 2-5mm en groter dan 100mm bijna niet aanwezig zijn; het substraat bestaat gemiddeld ofwel uit klei en slib (<0.062mm) ofwel uit grint en kiezel (5-100mm). Van deze twee substraten wordt grint het meest gebruikt.

**Figuur ???** geeft de aanbodscurves, de gebruikscurves en de voorkeurscurves weer voor de diepte, voor juvenielen ( $\leq 55$ mm) en adulten ( $> 55$ mm) afzonderlijk. **Figuur ??** doet hetzelfde voor de stroomsnelheid tegen het substraat, **Figuur ??** voor de stroomsnelheid aan het oppervlak en **Figuur ??** voor de dominante korrelgrootte.

Diepte: vergelijking van de optimale diepteranges toont aan dat juvenielen ondiepere delen gebruiken dan adulten. De gebruiksamplitude is ook smaller; de juvenielen lijken enkel dieptes tot een 30-tal cm te gebruiken, terwijl de adulte dieren ook in de diepere delen gevonden worden. De voorkeurscurves suggereren dat juveniele donderpadden dieptes van ongeveer 15cm prefereren, terwijl de adulten eerder een diepte van 25-30cm verkiezen.

In vergelijking met de Voer lijken zowel juvenielen als adulten gemiddeld iets ondiepere gedeelten te gebruiken.

Stroomsnelheid tegen het substraat: de gebruiksamplitude van de juveniele dieren is breder dan die van de adulten, resp. 0.2 en 0.1. De optimale stroomsnelheidsrange van de juvenielen strekt zich uit van 0.07-0.2m/s, terwijl adulte dieren hoofdzakelijk gevonden worden bij waarden die liggen tussen 0.03 en 0.1m/s.

In vergelijking met de gevonden resultaten van de Voer, is de range van waarden die gebruikt wordt beduidend smaller. Voor juvenielen bijvoorbeeld ligt de optimale range in de Voer tussen 0.08 en 0.50m/s. Het verschil in aanbod tussen beide beken speelt hierin mee.

Stroomsnelheid aan het oppervlak: de optimale gebruiksrage van de juvenielen (0.07-0.2m/s) is breder dan die van de adulte dieren (0.03-0.09m/s) doordat ze ook iets hogere snelheden gebruiken. De voorkeurscurves laten voor de juveniele dieren een preferentie zien voor stroomsnelheden aan het oppervlak van ongeveer 0.2m/s, de curve voor de adulte donderpadden vertoont een piek bij waarden rond 0.1m/s. Juveniele donderpadden gebruiken dus hogere stroomsnelheden dan hun adulte soortgenoten, zowel tegen het substraat als aan het oppervlak.

In vergelijking met de Voer, geldt ook hier weer dat de ranges veel smaller zijn. Voor juvenielen en adulten bedraagt de gebruiksamplitude in de Voer resp. 0.60 en 0.49, terwijl dat dat in de Steenputbeek 0.2 en 0.1 is.

Dominante korrelgrootte: zoals reeds eerder opgemerkt is het aanbod aan substraat eerder beperkt tot klei en slib enerzijds en grint anderzijds. Juvenielen en adulten vertonen een gelijkend gebruik van het substraat; beide worden hoofdzakelijk gevonden op het grint, waarbij de adulten dieren een iets grovere fraktie (50-100mm) gebruiken dan de juvenielen. De voorkeurscurves geven voor beide leeftijdsklassen een piek bij de korrelgrootteklasse van 50-100mm.

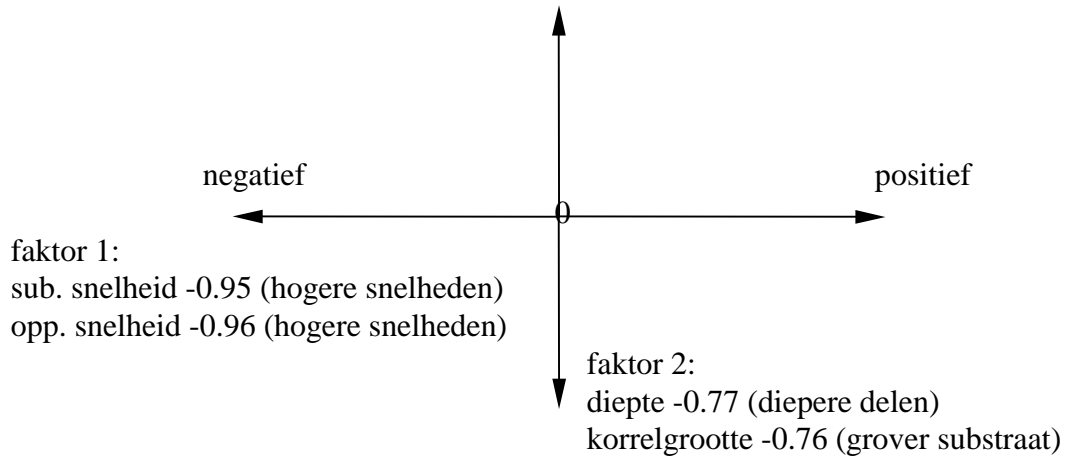
#### Principale Component Analyse en ANOVA voor de Steenputbeek:

Net zoals bij het onderzoek naar de Voer werden ook hier eventuele verschillen in het habitatgebruik statistisch onderzocht. De aanpak was dezelfde, maar enkel verschillen tussen juvenielen en adulten konden bekeken worden, vermits uitsluitend tijdens de zomerperiode bevestigd werd, aangezien dit onderzoek eerder de bedoeling heeft de vergelijking met de Voer te kunnen maken.

Uit de Principale Component Analyse werden twee factoren bekomen. Faktor 1 omvat de variabelen 'snelheid tegen het substraat' en 'snelheid aan het oppervlak' (factor loadings resp. -0.95 en -0.96) en verklaart 47% van de variatie. Faktor 2 omvat de variabelen 'diepte' en 'dominante korrelgrootte' (factor loadings resp. -0.77 en -0.76) en verklaart 29.5% van de totale variatie.

De beide variabelen met betrekking tot de stroomsnelheid dragen dus het meest bij tot de variatie in de data.

De twee factoren stellen twee assen voor in een PCA-venster. Het teken (+ of -) van de factor loading geeft weer in welke zin de variabele bekeken moet worden langs de as. Allevier de factor loadings zijn negatief.

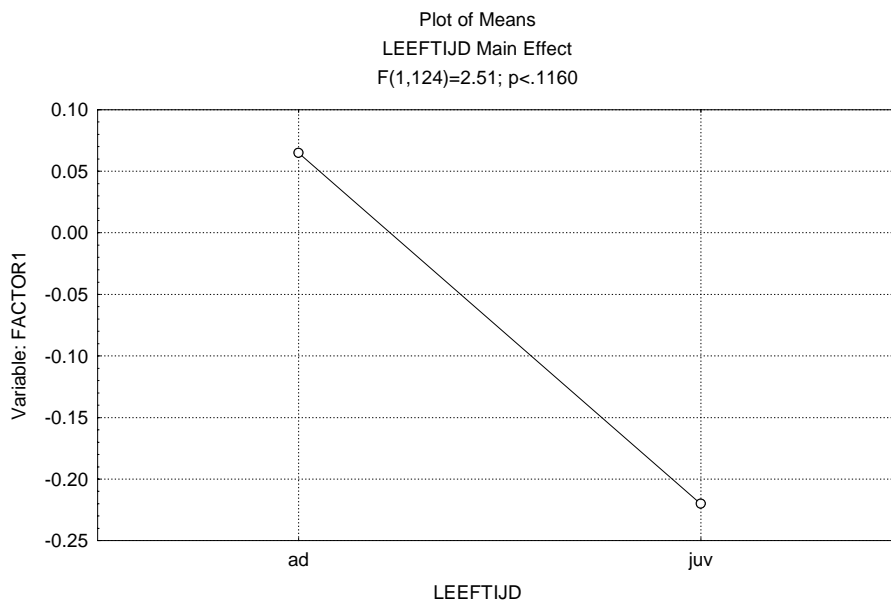


Op de factor scores die uit de PCA komen, werd vervolgens een two-way ANOVA toegepast om een eventuele leeftijdsgebonden variatie in het habitatgebruik na te gaan in relatie tot de variabelen opgenomen in zowel faktor 1 als faktor 2.

Voor het habitatgebruik gaf dit voor faktor 1 het volgende resultaat (significante resultaten met  $p < 0.05$  zijn cursief weergegeven):

Faktor 1	F	df	p
Leeftijd	2.51	1 & 124	0.12

Er blijkt geen significant verschillend habitatgebruik te zijn tussen juvenielen en adulten wat faktor 1 betreft. Visueel ziet dit er als volgt uit:

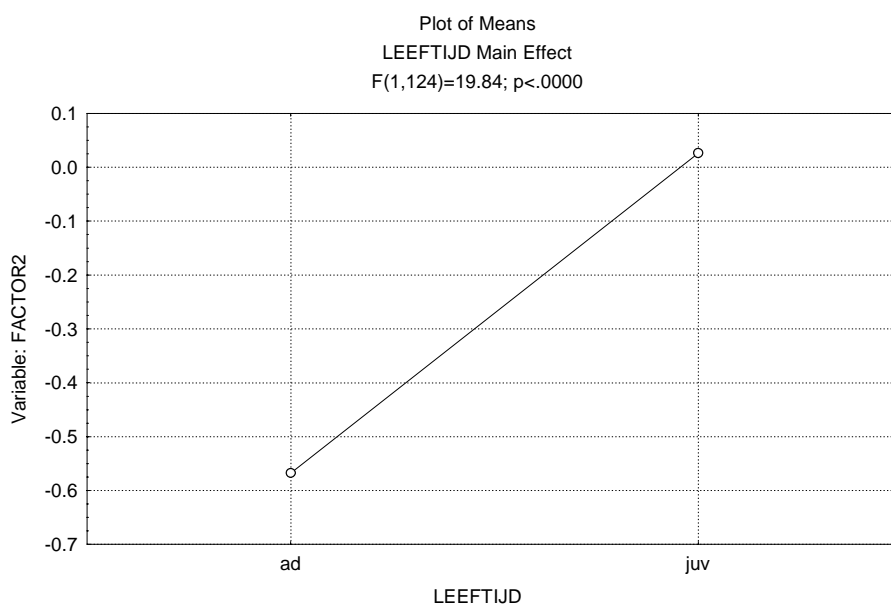


Daarbij stelt de y-as de uit de PCA bekomen faktor 1 voor. Projectie op die y-as toont aan dat de juvenielen iets hogere stroomsnelheden gebruiken, zowel tegen het substraat als aan de oppervlakte, dan de adulten, maar het verschil is zoals gezegd niet significant.

Hetzelfde voor faktor 2 geeft (significante resultaten met  $p < 0.05$  zijn cursief weergegeven):

Faktor 2	F	df	p
Leeftijd	19.84	1 & 124	<i>0.000019</i>

Voor wat faktor 2 betreft is er dus wel een significant verschil in habitatgebruik tussen juvenielen en adulten. Visueel ziet dat er als volgt uit:



De y-as weerspiegelt hier faktor 2 uit de PCA-analyse en toont aan dat de juvenielen significant ondiepere delen van de waterloop met een kleinere korrelgrootte gebruiken dan de adulte dieren.

Samengevat kunnen we tot hiertoe voor de Steenputbeek zeggen dat juvenielen en adulten dezelfde stroomsnelheden gebruiken, maar de juvenielen worden in vergelijking met de adulten aangetroffen in ondiepere delen van de waterloop met een fijnkorreliger substraat.

*Hoe het habitatgebruik zich ten opzichte van het habitataanbod verhoudt, in welke zin, voor de verschillende leeftijdscategorieën komen we te weten door vergelijking van gemiddelden van de PCA-factoren. De gemiddelden voor de verschillende combinaties van habitatgebruik, habitataanbod en leeftijdscategorie worden gegeven in **tabel X***

Het habitatgebruik naar stroomsnelheden toe verschilt dus niet tussen de leeftijdscategorieën, naar diepte en dominante korrelgrootte toe is er echter wel een verschil tussen beide leeftijdscategorieën.

Het habitataanbod is uiteraard hetzelfde voor beide leeftijdscategorieën.

Vergelijken we habitatgebruik en habitataanbod voor elk van beide factoren, dan geeft een ANOVA voor faktor 1 geen significant verschil:  $F = 0.78$ ,  $df = 1$  &  $180$ ,  $p = 0.38$   
Voor faktor 2 is het verschil echter wel significant:  $F = 64.47$ ,  $df = 1$  &  $180$ ,  $p = 0.000000$

Om de zin van dit verschil te kennen, dienen we de respectievelijke gemiddelden van de PCA-factoren te vergelijken: use-factor2 = -0.34 en ava-factor2 = 0.77

Uitzetting op de factor2-as leert dat de donderpadden in de Steenputbeek significant diepere delen en een grover substraat gebruiken dan er gemiddeld aanwezig zijn.

Voor wat de stroomsnelheden betreft, gebruiken ze de snelheden die er gemiddeld aanwezig zijn.

We kunnen nu verder uitdiepen of dit zo is voor beide leeftijdscategorieën.

Voor de juvenielen vinden we voor factor 1:  $F = 2.06$ ,  $df = 1$  &  $102$ ,  $p = 0.15$

Voor factor 2 vinden we:  $F = 17.92$ ,  $df = 1$  &  $102$ ,  $p = 0.000051$

Voor de adulten vinden we voor factor 1:  $F = 0.04$ ,  $df = 1$  &  $132$ ,  $p = 0.83$

Voor factor 2 vinden we:  $F = 77.54$ ,  $df = 1$  &  $132$ ,  $p = 0.000000$

Juvenielen en adulten gebruiken de snelheden die er gemiddeld voorhanden zijn.

Voor wat factor 2 betreft leert vergelijking van de PCA-gemiddelden (resp. 0.03 en 0.77) dat de juvenielen diepere delen en een grover substraat gebruiken dan er gemiddeld aanwezig zijn.

Voor de adulten leert vergelijking van de PCA-gemiddelden (resp. -0.57 en 0.77) dat ook de adulten diepere delen en een grover substraat gebruiken dan er gemiddeld aanwezig zijn.

Vergelijken we tot slot nog even de PCA-gemiddelden voor habitatgebruik van juvenielen en adulten, dan leert dit dat het verschil het meest uitgesproken is bij de adulten ( $-0.57 < 0.03$ ). Beide leeftijdscategorieën gebruiken diepere delen en een grover substraat dan er gemiddeld aanwezig is, maar bij de adulten is dit het meest uitgesproken; juvenielen gebruiken in vergelijking met de adulten ondiepere delen met een fijner substraat.

Het feit dat de rivierdonderpadden diepere delen lijken te gebruiken waar het substraat gemiddeld grover is, lijkt tegenstrijdig. Dit is evenwel inherent aan de gebruikte statistiek waarbij een aantal variabelen worden samengenomen in één faktor. Een significant resultaat voor die faktor hoeft niet noodzakelijk te betekenen dat dit verschil opgaat voor elk van de samentellende variabelen. Zo kan het hier best zo zijn dat enkel de diepte doorweegt bij de significantie, en dat de korrelgrootte 'meegenomen' wordt.

Donderpad in de Steenputbeek	aantal metingen	gemiddelde van PCA-faktor 1	gemiddelde van PCA-faktor 2
aanbod	56	0.10	0.77
gebruik	126	-0.04	-0.34
gebruik - juvenielen	48	-0.22	0.03
gebruik - adulten	78	0.06	-0.57



### Principale Component Analyse en ANOVA voor de vergelijking tussen Voer en Steenputbeek:

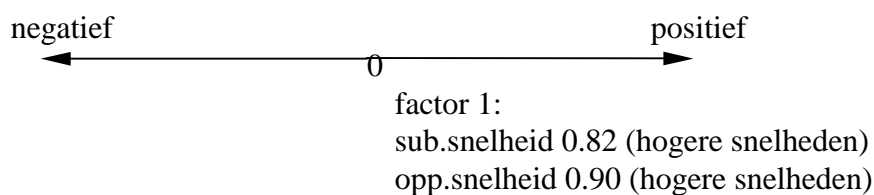
Beide beken werden tijdens de zomer van 1998 bevestigd en bemonsterd. Dit laat toe het habitatgebruik van rivierdonderpadden en het habitataanbod in beide beken te vergelijken. Indien het habitatgebruik geen significante verschillen vertoont tussen beide beken, kunnen we besluiten dat donderpadden, ongeacht het bekken waarin ze zich bevinden en dus ongeacht het aanbod, eenzelfde habitatgebruik kennen. Praktisch naar de modellen toe, betekent dit dat kan volstaan worden met één enkel model voor donderpadden in Vlaanderen. Worden toch verschillen in habitatgebruik gevonden, dan dient men telkens met het gebruikte habitat van donderpadden beschrijft of voorspellingen doet naar de geschiktheid van een waterloop, eerst voor die specifieke waterloop een habitatgebruikmodel op te maken. Inpassen van de meetwaarden in het model van een ander bekken kan dan niet.

Enkel het aanbod en het gebruik in de zomer kan nader bekeken worden.

Uit de Principale Component Analyse werd slechts 1 factor bekomen. Deze factor omvat de variabelen 'snelheid tegen het substraat' en 'snelheid aan het oppervlak'. De variabelen 'diepte' en 'dominante korrelgrootte' werden als niet van essentieel belang beschouwd om de variatie te verklaren (factor loadings resp. 0.54 en 0.67) en bijgevolg niet opgenomen in de factor. De bekomen factor verklaart 55.8% van de totale variatie.

De beide variabelen met betrekking tot de stroomsnelheid dragen dus het meest bij tot de variatie in de data.

De factor stelt een as voor in een PCA-venster. Het teken (+ of -) van de factor loading geeft weer in welke zin de variabele bekeken moet worden langs de as. Beide factor loadings zijn positief.

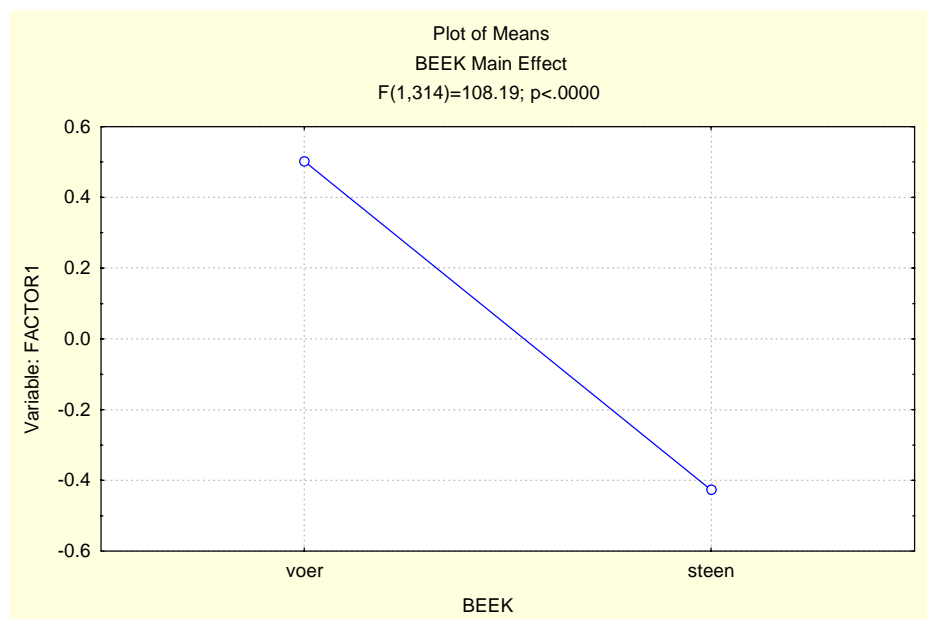


Op de factor scores die uit de PCA komen, werd vervolgens een two-way ANOVA toegepast om een eventuele waterlooplegebonden variatie in het habitatgebruik na te gaan in relatie tot de variabelen opgenomen in factor 1.

Voor het habitatgebruik gaf dit voor factor 1 het volgende resultaat (significante resultaten met  $p < 0.05$  zijn cursief weergegeven):

	F	df	p
Waterloop	108.19	1 & 314	<i>0.000000</i>

Er blijkt dus een significant verschillend habitatgebruik te zijn tussen de Voer en de Steenputbeek wat factor 1 betreft. Visueel ziet dit er als volgt uit:



Daarbij stelt de y-as de uit de PCA bekomen factor 1 voor. Projectie op die y-as toont aan dat donderpadden in de Voer significant hogere stroomsnelheden gebruiken dan hun soortgenoten in de Steenputbeek, zowel tegen het substraat als aan het oppervlak.

We kunnen nu even nagaan of dit significant verschil zowel opgaat voor de juvenielen als voor de adulten.

Voor de juvenielen vinden we:  $F = 12.24$ ,  $df = 1 \text{ \& } 101$ ,  $p = 0.000697$

Voor de adulten vinden we:  $F = 120.41$ ,  $df = 1 \text{ \& } 2111$ ,  $p = 0.000000$

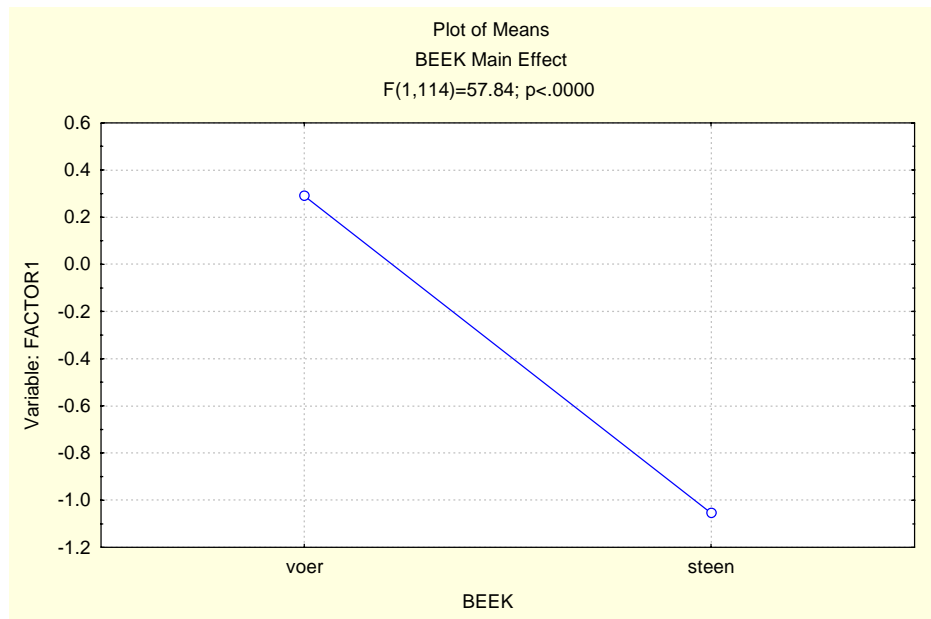
Zowel juvenielen als adulten in de Voer gebruiken dus hogere stroomsnelheden dan hun leeftijdsgenoten in de Steenputbeek, zowel tegen het substraat als aan het oppervlak.

Om na te gaan of het verschil in habitatgebruik te wijten is aan een eventueel verschil in habitataanbod wordt een ANOVA gedaan op de data met betrekking tot het aanbod. Dit gaf het volgende resultaat (significante resultaten met  $p < 0.05$  zijn cursief weergegeven):

	F	df	p
Waterloop	57.84	1 & 114	<i>0.000000</i>

De p-waarde is significant hetgeen inhoudt dat de gevonden verschillen in habitatgebruik eventueel ook verklaard kunnen worden door een verschillend habitataanbod tussen beide waterlopen.

Visueel ziet dat er als volgt uit:



In de Voer is er een groter aanbod aan hogere stroomsnelheden dan in de Steenput-beek. Habitatgebruik en -aanbod variëren bovendien in dezelfde richting.

## **Deel IV : Voorgestelde Beschermingsmaatregelen**

Vermits de rivierdonderpad zeer gevoelig is voor organische vervuiling (vooral voor het ermee gepaard gaande zuurstofgebrek), is het voor de overleving van de verschillende populaties dan ook nodig om de waterkwaliteit van de beken en trajecten waar deze soort nog voorkomt zo hoog mogelijk te houden. Bovendien zou het interessant zijn om ook de kwaliteit van aangrenzende beken zo optimaal mogelijk te houden. Hierdoor kan er immers een uitwisseling optreden tussen verschillende aangrenzende beeksystemen, waardoor een uitbreiding van het areaal van de soort verwacht mag worden en bijgevolg ook een uitbreiding van de soort. Hetzelfde geldt ook voor fysieke barrières. Bestaande populaties kunnen immers versterkt worden door het oplossen van migratieknelpunten. Bovendien zouden donderpadden volgens Bless (1990) een beperkte migratiebeweging uitvoeren, waardoor een goede passeerbaarheid tussen de verschillende microhabitats vereist is. Voor mogelijke oplossingen van verschillende barrières verwijzen we naar het deelrapport migratieknelpunten.

Mogelijkheden tot verbetering van de waterkwaliteit zijn velerlei. Een van de mogelijkheden zou de uitbouw van waterzuiveringsinfrastructuur en het aansluiten van rioeringen op deze installaties kunnen zijn. Vermits de dieren een constant goede waterkwaliteit nodig hebben, worden het periodisch overstorten van rioeringen of waterzuiveringsinstallaties zeer slecht verdragen. Voor het effluent van deze waterzuiveringsinstallaties in beken waar rivierdonderpadden aanwezig zijn, kan het dus nuttig zijn om bergbezinkingsbekkens of stabilisatievijvers aan te leggen, waardoor de beek gespaard blijft van o.a. organische verontreiniging. De aanleg van een dergelijk beken bleek zelfs zeer effectief te zijn voor de verspreiding van de rivierdonderpad in de Witte Nete stroomafwaarts van de RWZI in Dessel (Yseboodt *et al.* 1997).

Naast de grotere vervuilingbronnen moet er ook rekening gehouden worden met de kleinere lozingen. Het zijn meestal deze lozingen die het leven in de bovenlopen en kleine beekjes in ernstige mate beperken, en het zijn juist deze beken die erg belangrijk zijn als leefgebied voor de rivierdonderpad. Deze kleinere lozingen zouden misschien aangepakt kunnen worden door het in gebruik nemen van kleinschalige waterzuiveringsinstallaties. Het effluent van deze installaties moet wel steeds worden opgevolgd zodat ze blijft voldoen aan de vooropgestelde waterkwaliteitsnormen van de ontvangende waterloop. Deze waterkwaliteitsnormen moeten streng genoeg zijn opdat de overleving van onder andere donderpadpopulaties niet in het gedrang komt (Vandelannoote *et al.* 1998).

Onze gemengde rioelstelsels kunnen in sommige gevallen bij hevige regenval het aangevoerde water niet altijd verwerken. Hierdoor kunnen er via de overstorten lozingen optreden van ongezuiverd afvalwater in waterlopen. Een van de negatieve effecten is, naast de inbreng van toxische stoffen, een acuut zuurstoftekort met massale vissterftes in de ontvangende waterloop als gevolg. Het plaatsen van overstorten dient dus in ieder geval ten allen tijden worden vermeden.

Zoals reeds eerder aangehaald is de rivierdonderpad gevoelig voor organische verontreiniging. Deze wordt naast het effluent van een RWZI ook in belangrijke mate bepaald door het omringende landgebruik (landbouw). Om de rechtstreekse input van drijfmest in de waterloop te verminderen, kan de aanleg van bufferstroken langs de waterlopen een uitkomst bieden. Hierenboven is er in het MAP gesteld dat er een mestverbod geldt binnen een afstand van 5m landinwaarts gemeten vanaf de bovenste boord van de waterloop (Vandelannoote *et al.* 1998). Naargelang de aard en de breedte van de bufferstroken zal de aanrijking van de waterloop door uit- of afspoeling in meer of mindere mate verminderen en zal ook de effectiviteit ervan variëren. Deze bufferstroken kunnen immers op 2 vlakken de verontreiniging tegengaan : enerzijds als fysische barrière en anderzijds door zuiverend te werken. Bufferstroken zijn vooral efficiënt voor problemen die veroorzaakt worden door oppervlakte-afstroming en ondiepe grondwaterstroming. Voor de verschillende types van bufferstroken, hun ecologische functies en retentiecapaciteiten verwijzen we naar Seeuws (1995).

Dergelijke bufferstroken kunnen ook de uitspoeling van leemdeeltjes (of in het algemeen fijne bodempartikels) sterk verminderen, waardoor de eieren van donderpadden minder kans zullen hebben om bedekt te worden, zodat de kans op het verlies aan recruterende gereduceerd wordt.

In sommige gevallen wordt de waterloop ook gebruikt als drenk- en waadplaats voor vee. Deze kunnen ook een belangrijke impact hebben op het zuurstofgehalte in de beek door de bacteriologische afbraak van de faeciës. Het onbereikbaar maken van de waterloop door oevervegetatie of door een afrastering ontbreekt echter dikwijls. Nochtans voorziet het Algemeen Politierglement van de onbevaarbare waterlopen (art. 8, KB 5/8/1970) dat weiden, waarin zich vee bevindt, afgerasterd moeten worden indien ze palen aan een waterloop. Deze afsluiting moet zich bovendien op een afstand van 0.75 tot 1m van de kruin van de oever van de waterloop bevinden. Deze reglementering wordt echter al te dikwijls met de voeten getreden (Vandelannoote *et al.* 1998).

Beschermingsmaatregelen voor waterlopen met bedreigde soorten dienen naast het uitsluiten van overstorten en andere organische verontreinigingen ook een herstel van het natuurlijk karakter van de waterloop in te houden (Bruylants *et al.* 1989, Waterstraat 1992). Donderpadden hebben immers voor de voltooiing van hun levenscyclus wisselende stroomsnelheden (van 0.2-1.0 m/s) nodig, zodat zowel juvenielen als volwassen gebruik kunnen maken van hun optimale stroomsnelheid. Bovendien verkiezen deze dieren naargelang hun lichaamslengte een verschillende substraatsgrootte. Er dient voor een leefbare populatie van deze soort dus een uitsortering van het substraat te gebeuren op onderling relatief korte afstanden van elkaar (Bless 1983). De noodzakelijke voorwaarden voor een goede overleving van een populatie zijn bijgevolg enkel terug te vinden in een natuurlijk meanderende rivier, waar er nog een uitgesproken pool-riffle structuur terug te vinden is. Bovendien kunnen de dieren in een dergelijke rivier, wanneer de grotere substraatsfractie ontbreekt, toch nog overleven omdat er een geschikt microhabitat kan worden gevormd door takken en wortels, de aanwezigheid van holle oevers, variatie in diepten, ...

Bij het invullen van het beheer van onbevaarbare waterlopen kan dit negatieve effecten hebben op de populaties rivierdonderpadden. Indien er bvb. in een laaglandbeek de gotere substraatsklasse ontbreekt, dan zal het geschikte microhabitat voor deze soort, dat gevormd wordt door verschillende obstakels in de waterloop, worden verwijderd. Artikel 6 van het KB van 28/12/1967 voorziet immers dat de waterloop moet uitgebaggerd worden en dat alle 'vreemde' voorwerpen zoals wortels, takken, e.d.... verwijderd moeten worden. De uiterst belangrijke ecologische functie van deze objecten en structuren in de waterlopen wordt door deze wet dus genegeerd. Het is dan ook de hoogste tijd dat deze achterhaalde wet van de onbevaarbare waterlopen aangepast moet worden en dat er een nieuw decreet zou moeten komen dat rekening houdt met de ecologische functie van een waterloop (Vandelannoote *et al.* 1998).

Vermits beekregulaties en ruiming en nefaste gevolgen hebben op donderpadpopulaties, moeten deze dan ook volledig gebannen worden in de desbetreffende waterlopen (Bruylants *et al.* 1989).

Een mogelijke oplossing voor een vermindering van de plantengroei in een waterloop, en dus ook de noodzaak aan jaarlijkse kruidruiming is beplanting van de oevers, zoals bvb. bij bufferstroken. Deze verminderen de plantengroei in een waterloop op 2 manieren, enerzijds door een vermindering van nutriënten en anderzijds zal de plantengroei geïnhibeerd worden door een afname van het instralende zonlicht en een vermindere watertemperatuur, wat veroorzaakt werd door de beschaduwing (Seeuws 1995). Een ander gunstig neveneffect van de lagere temperaturen is dat het water meer opgeloste O<sub>2</sub> kan bevatten, wat een positief effect kan hebben op het voorkomen van rivierdonderpadden.

Indien er toch een bepaalde ingreep op de waterloop noodzakelijk blijkt te zijn, dan kan er bij de planning toch rekening worden gehouden met de verschillende waterorganismen. Zo dient de afwisseling van sneller en trager stromende trajecten met hun eigen specifieke bodemstructuur gevrijwaard te blijven. Deze kan eventueel achteraf wel hersteld worden (Bless 1983). Het voorzien van grofkorrelig materiaal in gereguleerde beken is niet enkel voor de donderpad heilzaam, maar kan voor een groot aantal andere organismen ook zeer nuttig zijn (Waterstraat 1992).

Zoals reeds meermaals werd vermeld, prefereert de rivierdonderpad beken met een stenig substraat, maar de laaglandbeken van o.a. het Netebekken hebben doorgaans eerder een zanderige bodem. Het voorkomen van de rivierdonderpad in het Netebekken, was oorspronkelijk te wijten aan de aanwezigheid van ijzerzandsteen-aggregaten, welke tegenwoordig door beekruiming sterk in aantal zijn verminderd. Dit heeft tot gevolg dat de aanwezige exemplaren zich vooral concentreren aan de voet van stuwen en bruggen, waar breuksteen werd gestort. Het verwijderen van dergelijk substraat is dikwijls al voldoende om een gehele populatie te doen verdwijnen (Yseboodt *et al.* 1997). Het is echter niet aangewezen om grofkorrelig materiaal te gaan storten, zoals voorgesteld door Waterstraat (1992), omdat het natuurlijk evenwicht in dit beekstelsel verstoord zou kunnen worden. Wat wel noodzakelijk is voor de instandhouding van deze populaties, is dat de aanwezige breuksteen niet mag worden verwijderd.

Een volgend belangrijk punt is het ondoordacht uitzetten van beek- en/of regenboogforel. In het geval de densiteit van de uitgezette dieren te hoog ligt, dan krijgt men een verhoogde predatiedruk op de populatie donderpadden. Visuitzettingen van dergelijke hengelvissen dienen uit te gaan van de natuurlijke draagkracht van het beekstelsel en niet zozeer van de verlangens van sportvissers. Hierbij aansluitend dienen forellenkweekvijvers die werden aangesloten op het beekstelsel, te voldoen aan een aantal beschermende maatregelen voor het tegengaan van ontsnappingen van broed of adulte forellen. Hierenboven moet men trachten om de inbreng van voedingsstoffen en medicatie in het beekstelsel zo veel mogelijk te vermijden.

Voor de bescherming van de soort lijken volgende stappen aangewezen :

- Versterking van de bestaande populaties door een verbetering van de waterkwaliteit en het herstellen van het habitat, waardoor bijkomende paai- en foerageermogelijkheden gecreëerd worden
- Natuurlijke herbevolking van een aantal subbekkens waar de rivierdonderpad nu volledig verdwenen is, vanuit het Waalse gewest. Dit kan weliswaar enkel gebeuren na het herstel van waterkwaliteit en biotoop en na het opheffen van alle fysieke barrières in het bekken.
- Indien dit niet verwezenlijkt kan worden, kan eventueel gedacht worden aan een herbevolkingsprogramma, waarbij een voldoende aantal lokale vissen gebruikt kunnen worden als teeltpopulatie (liefst 100 individuen van elk geslacht) (Volckaert *et al.* 1998). Deze teeltpopulatie moet voldoende groot zijn om de genetische variabiliteit te behouden.

Vermits de verschillende populaties in het Vlaamse gewest genetisch duidelijk van elkaar verschillen, is het niet aangewezen om de verschillende populaties te mengen (Volckaert *et al.* 1998). Voor een mogelijke herintroductie dienen dan ook in de mate van het mogelijke kweekdieren gebruikt te worden uit hetzelfde beekstelsel, of tenminste uit habitats met gelijkaardige omgevingskenmerken. Deze dieren zijn immers het best aangepast aan de 'nieuwe' omgeving, waardoor de kans op een succesvolle bepoting het grootst zal zijn.

De herintroductie voor het herstel van de verschillende populaties donderpadden dient enkel te worden uitgevoerd nadat de beperkende factoren die het natuurlijk voorkomen van de soort in de weg stonden, werden weggenomen. Het doel van dergelijke uitzettingen is immers het bekomen van een vrije, leefbare en zichzelf reproducerende populatie. Dit impliceert dan ook dat bepoting weinig zinvol zal zijn in een ecologisch systeem dat geen leefbare populatie in stand kan houden.

Aan te bevelen is dat het succes van de uitgevoerde introductie geëvalueerd dient te worden. De efficiëntie en de lange termijn-effecten van de verschillende bepotingsstrategieën moeten worden bestudeerd en opgevolgd. De bekomen informatie kan immers de nodige feed-back opleveren voor toekomstige bepotingsprogramma's, waardoor deze zowel bijgestuurd als verbeterd kunnen worden. Bovendien kan dan ook de haalbaarheid en de te verwachten risico's voor toekomstige projecten beter worden ingeschat (Colazzo *et al.* 1997).

## Geraadpleegde literatuur

21 OKTOBER 1987 - Besluit van de Vlaamse executieve tot vaststelling van de kwaliteitsdoelstellingen voor alle oppervlaktewateren van het openbaar hydrografisch net en tot aanduiding van de oppervlaktewateren bestemd voor drinkwater, zwemwater, viswater en schelpdierwater. Ministerie van de Vlaamse gemeenschap. BS 3/12/87.

20 MEI 1992 - Besluit van de Vlaamse executieve tot uitvoering van de wet van 1 juli 1954 op de riviervisserij. Ministerie van de Vlaamse Gemeenschap. BS 4/9/1992.

Adamicka, P. (1979): On feeding in *Cottus gobio*. Jber. Biol; Stat. Lunz, 2, 81-85.

Andreasson, S. (1971): Feeding habits of a sculpin (*Cottus gobio* L. Pisces) population. Report of the Institute of Freshwater Research Drottningholm, Sweden, 51, 5-30.

Anselin, A. & Kuijken, E. (1995): Speciale beschermingszones voor het Vlaams gewest, in uitvoering van de Habitat Richtlijn 92/43/EEG-Inventaris en Afbakening. Rapport Instituut voor Natuurbehoud 95.67/3.

Bisazza, A. & Marconato, A (1988): Female mate choice, male-male competition and parental care in the river bullhead, *Cottus gobio* L. (Pisces, Cottidae. Animal Behaviour, 36, 1352-1360.

Bless, R. (1981): Untersuchungen zum Einfluß von gewässerbaulichen Maßnahmen auf die Fischfauna in Mittelgebirgsbächen. Natur und Landschaft, 56, Heft 7/8, 243-252.

Bless, R. (1983): Untersuchungen zur Substratpräferenz der Groppe, *Cottus gobio* Linnaeus 1758 (Pisces Cottidae). Senckenbergiana Biol., 63(3/4), 161-165.

Bless, R. (1990): Die Bedeutung von gewässerbaulichen Hindernissen im Raum-Zeit-System der Groppe (*Cottus gobio* L.). Natur und Landschaft, 65, Heft 12, 581-585.

Bozek, M.A. & Rahel, F.J. (1992): Generality of Microhabitat Suitability Models for Young Colorado River Cutthroat Trout (*Oncorhynchus clarki pleuriticus*) across Sites and among Years in Wyoming Streams. Can.J.Fish.Aquat.Sci., 49, 552-564.

Brown, L. R. (1991): Differences in habitat choice and behavior among three species of sculpin (*Cottus*) in artificial stream channels. Copeia, 3, 810-819.

Bruylants, B. (1978): Kwantitatieve studie van de vispopulaties in het stroomgebied van de Kleine Nete en korrelatie met vervuiling. Licentiaatsverhandeling UIA.

Bruylants, B., Vandelannoote, A. & Verheyen, R.F. (1989): De vissen van onze Vlaamse beken en rivieren : Hun ecologie, verspreiding en bescherming. WEL v.z.w. vissen, 272 p. : 75-78, 237-238.



- Bucher, F., R. Hofer & W. Salvenmoser (1992): Effects of treated paper mill effluents on hepatic morphology in male bullhead (*Cottus gobio* L.). Arch. Environ. Contam. Toxicol., 23, 410-419.
- Colazzo, S., Coeck, J. & Verheyen, R.F. (1997): Pilotstudie naar de herintroductie van de kopvoorn (*Leuciscus cephalus*) ten behoeve van de hengelsport in de Provincie Antwerpen. Rapport IN 97, Universiteit Antwerpen departement Biologie, Instituut voor Natuurbehoud, 63p.
- Copp, G.H. (1989): Electrofishing for fish larvae and 0+ juveniles : equipment modifications for increased efficiency with short fishes. Aquaculture and Fisheries Management, 20, 453-462.
- Copp, G.H. (1992): An empirical model for predicting microhabitat of 0+ juvenile fishes in a lowland river catchment. Oecologia, 91, 338-345.
- Copp, G.H., Warrington, S. & de Bruine, Q. (1994): Comparison of diet in bullhead, *Cottus gobio* and stone loach, *Barbatula barbatula* in a small English lowland river. Folia zoologica, 43(2), 171-176.
- Crisp, D. T. & R. H. K. Mann (1991): Effects of impoundment on populations of bullhead, *Cottus gobio* L. and minnow, *Phoxinus phoxinus* L., in the basin of Cow Green Reservoir. Journal of Fish Biology, 38, 731-740.
- Crisp, D. T., R. H. K. Mann & P. R. Cubby (1984): Effects of impoundment upon fish populations in afferent streams at Cow Green Reservoir. Journal of Applied Ecology, 21, 739-756.
- Crisp, D. T., R. H. K. Mann & J. C. McCormack (1974): The populations of fish at Cow Green, Upper Teesdale, before impoundment. Journal of Applied Ecology, 11, 969-996.
- De Backer, R.L. (1971): Studie van de verspreiding der vissen in de waterlopen van de Antwerpse Kempen. Licentiaatsthesis, R.U.Gent.
- De Selys-Longchamps (1842): Faune Belge, 1<sup>re</sup> partie : Indication méthodique des Mammifères, oiseaux, reptiles et poissons observés jusqu'ici en Belgique,. Dessain Bruxelles, 183-245.
- Elliott, J.M. & Elliott, J.A. (1995): The critical thermal limits for the bullhead, *Cottus gobio*, from three populations in north-west England. Freshwater Biology, 33, 411-418.
- Evens, L. (1982): Onderzoek naar de invloed van stuwen op de vispopulaties van een laaglandbeek via hun relatie met fysische parameters en benthos in het stroomgebied van de Kleine Nete. Licentiaatsverhandeling UIA, 55p.

- Fox, P. J. (1978): Preliminary observations on different reproduction strategies in the bullhead (*Cottus gobio* L.) in northern and southern England. *Journal of Fish Biology*, 12, 5-11.
- Gens, E. (1885): Notions sur les poissons d'eau douce de Belgique. La pisciculture, l'exploitation, l'entretien, le repeuplement des eaux, suivies de la nouvelle loi sur la pêche. Ministerie van landbouw, industrie en openbare werken. Brussel. p.22
- Gorman, O.T. & Karr, J.R. (1978): Habitat structure and stream fish communities. *Ecology*, 59(3), 507-515.
- Heggenes, J. (1990): Habitat utilization and preferences in juvenile Atlantic salmon (*Salmo salar*) in streams. *Regulated rivers: Research & Management*, 5, 341-354.
- Hellawell, J.M. (1989): Pollution Monitoring Series. Biological Indicators of Freshwater Pollution and Environmental Management. Ed. Mellanby, K. Elsevier Applied Science, London and New York, p. 159-160.
- Heutz, G. & Seeuws, P. (1993): Invloed van het werken van een overstort op de biologische en chemische waterkwaliteit van een Kempische laaglandbeek. Proefschrift Milieuwetenschappen, Universitaire Instelling Antwerpen.
- Huet, M. (1962): Influence du courant sur la distribution des poisson dans les eaux courantes. *Revue suisse d'Hydrologie*, 24, 412-432.
- Hyslop, J. (1982): The feeding habits of 0+ stone loach, *Noemacheilus barbatulus* (L.), and bullhead, *Cottus gobio* L. *Journal of Fish Biology*, 21, 187-196.
- Jansen, S.A.W. & Raat, A.J.P. (1995): Elektrovisserij: Principe, toepassingen en effecten. Nieuwegein, Organisatie ter Verbetering van de Binnenvisserij. OVB-Onderzoeksrapprt 1995-04, 47p.
- Köhler, C., Lelek, A. & Cazemier, G. (1993): Die Groppe (*Cottus gobio*) im Niederrhein: Merkwürdigkeit oder etablierter Bestandteil der Fischartengemeinschaft? *Natur und Museum*, 123(12), 373-386.
- Korolev, V.V. (1991): The common sculpin, *Cottus gobio*, of the Upper Pechora River Basin. *Journal of Ichthyology*, 31(5), 36-41.
- Ladich, F. (1989): Sound production by the river bullhead, *Cottus gobio* L. (Cottidae, Teleostei). *Journal of Fish Biology*, 35, 531-538.
- Ladich, F. (1990): Vocalization during Agonistic Behaviour in *Cottus gobio* L. (Cottidae) : An Acoustic Threat Display. *Ethology*, 84, 193-201.
- Lenders, H.J.R., Leuven, R.S.E.W., Nienhuis, P.H. & Schoof, D.J.W. (1997): Natuurbeheer en -ontwikkeling (Handboeken Milieukunde 2), 40-41.

- Maes, L. (1910): Dispositions légales et réglementaires qui régissent la pêche fluviale en Belgique. Vade-mecum des pêcheurs, gardes-pêche, propriétaires, locataires, etc. Bulens, Brussel, p.83
- Maitland, P.S. (1978): Elseviers gids van de zoetwatervissen (The Hamlyn guide to freshwater fishes). Agon Elsevier, p. 170-179.
- Mäki-Petäys, A., Muotka, T., Huusko, A., Tikkanen, P. & Kreivi, P. (1997): Seasonal changes in habitat use and preference by juvenile brown trout, *Salmo trutta*, in a northern boreal river. Can. J. Fish. Aquat. Sci., 54, 520-530.
- Mann, R.H.K. (1971): The populations, growth and production of fish in four small streams in southern England. Journal of Animal Ecology, 40, 155-190.
- Mann, R.H.K., Mills, C.A. & Crisp, D.T. (1984): Fish Reproduction, Strategies and tactics. Ed. Potts, G.W. & Wootton, R.J. Academic Press, London. HFDST. 10 : Geographical Variation in the Life-History Tactics of Some Species of Freshwater Fish, 171-186.
- Marconato, A. & Bisazza, A. (1986): Males Whose Nests Contain Eggs are Preferred by Female *Cottus gobio* L. (Pisces, Cottidae). Animal Behaviour, 34 (5), 1580-1582.
- Marconato, A. & Bisazza, A. (1988): Mate choice, egg cannibalism and reproductive success in the river bullhead, *Cottus gobio* L.. Journal of Fish Biology, 33, 905-916.
- Marconato, A., Bisazza, A. & Fabris, M. (1993): The cost of parental care and egg cannibalism in the river bullhead, *Cottus gobio* L. (Pisces, Cottidae). Behav. Ecol. Sociobiol., 32, 229-237.
- Marconato, A. & Rasotto, M.B. (1983): Mating preferences of the female river bullhead, *Cottus gobio* (Cottidae, teleostei). Boll. Zool., 50, 51-54.
- Morris, D. (1954): The reproductive behaviour of the river bullhead (*Cottus gobio* L.), with special reference to the fanning activity. Behaviour, 7(1), 1-32.
- Morris, V. (1963): A comparison of the biology of minnow, loach, and bullhead from hard and soft water streams. Proceedings of the first British coarse fish conference, 8-16.
- Neverman, D & Wurtsbaugh, W.A. (1994): The thermoregulatory function of diel vertical migration for a juvenile fish, *Cottus extensus*. Oecologia, 98, 247-256.
- Pelz, G. (1985): Fischbewegungen über verschiedenartige Fishpässe am Beispiel der Mosel. Courier Forschungsinstitut, Senckenberg 76, Frankfurt a.M.
- Philippart, J.C. & Vranken, M. (1983): Atlas des poisson de Wallonie. Distribution, écologie, éthologie, pêche, conservation. Cahiers d'éthologie appliquée 3.

Rentiers, E & Van Aelbroeck, F. (1913): Poisson des eaux douces et saumâtres dans leurs habitat. Bulens, Brussel, 26-29.

Riffel, M. & Schreiber, A. (1995): Coarse-grained population structure in Central European sculpin (*Cottus gobio* L.): secondary contact or ongoing genetic drift. J. Zoo. Syst. Evol. Research, 33, 173-184.

Sakari, K. (1969): Growth and age distribution of some fish species in the river Paimionjoki, Southwestern Finland. Ann. Zool. Fenn., 6, 87-93.

Seeuws, P. (1995): Oevers, een literatuurstudie. Rapport Universitaire Instelling Antwerpen, i.o.v. AMINAL, Afdeling Bos en Groen, 121p.

Smyly, W. J. P. (1957): The life-history of the bullhead or Miller's thumb (*Cottus gobio* L.). Proceedings of the Zoological Society - London, 128, 431-453.

Späh, H. & Beisenherz, W. (1982): Beitrag zur verbreitung und ökologie der groppe (*Cottus gobio*, L., Pisces) in Ostwestfalen und im Kreis Osnabrück (Niedersachsen). Poster zu Verhandlungen der Gesellschaft für Ökologie. Bern, 617-626.

Vandelannoote, A., Yseboodt, R., Bruylants, B., Verheyen, R., Coeck, J., Maes, J., Belpaire, C., Van Thuyne, G., Denayer, B., Beyens, J., De Charleroy, D. & Vandenaabeele, P. (1998): Atlas van de Vlaamse Beek- en riviervissen. Water-Energik-vLario (WEL), Wijnegem, p.74-78, 259-290.

Volckaert, F., Hellemans, B., Daemen, E., Ollevier, F., Verreycken, H & Belpaire, C. (1998): Populatiegenetische karakterisatie van de rivierdonderpad (*Cottus gobio* L., Teleostei) in Vlaanderen in functie van een sootherstelprogramma. Instituut voor Bosbouw en Wildbeheer en KULeuven. IBW/Wb/V/96/1, IBW.Wb.V.R.98.058, 14p.

Waterstraat, A. (1992): Populationsökologische Untersuchungen an *Cottus gobio* L. und anderen Fischarten aus zwei Flachlandbächen Norddeutschlands. Limnologica, 22(2), 137-149.

Webb, P.W., Gerstner, C.L. & Minton, S.T. (1996): Station-Holding by the Mottled Sculpin, *Cottus bairdi* (Teleostei: Cottidae), and Other Fishes. Copeia, 2, 488-493.

Welton, J.S., Mills, C.A. & Rendle, E.L. (1983): Food and habitat partitioning in two small benthic fishes, *Noemacheilus barbatulus* (L.) and *Cottus gobio* L. Arch. Hydrobiol., 97 (4), 434-454.

Wils, C., Coeck, J., Bervoets, L. & Verheyen, R.F. (1990): De invloed van de R.W.Z.I. Dessel op de waterkwaliteit en de levensgemeenschappen van de Witte Nete. Water, 55, 249-254.

Yseboodt, R., Clement, L., Vandelannoote, A. & Verheyen, R.F. (1997): Vergelijking van de waterkwaliteit van de bekkens van de Kleine en de Grote Nete in de periodes 1993-94 en 1995-96 & Overzicht van de evolutie van de waterkwaliteit van 1987 tot 1997. Rapport Universitaire Instelling Antwerpen-departement Biologie.