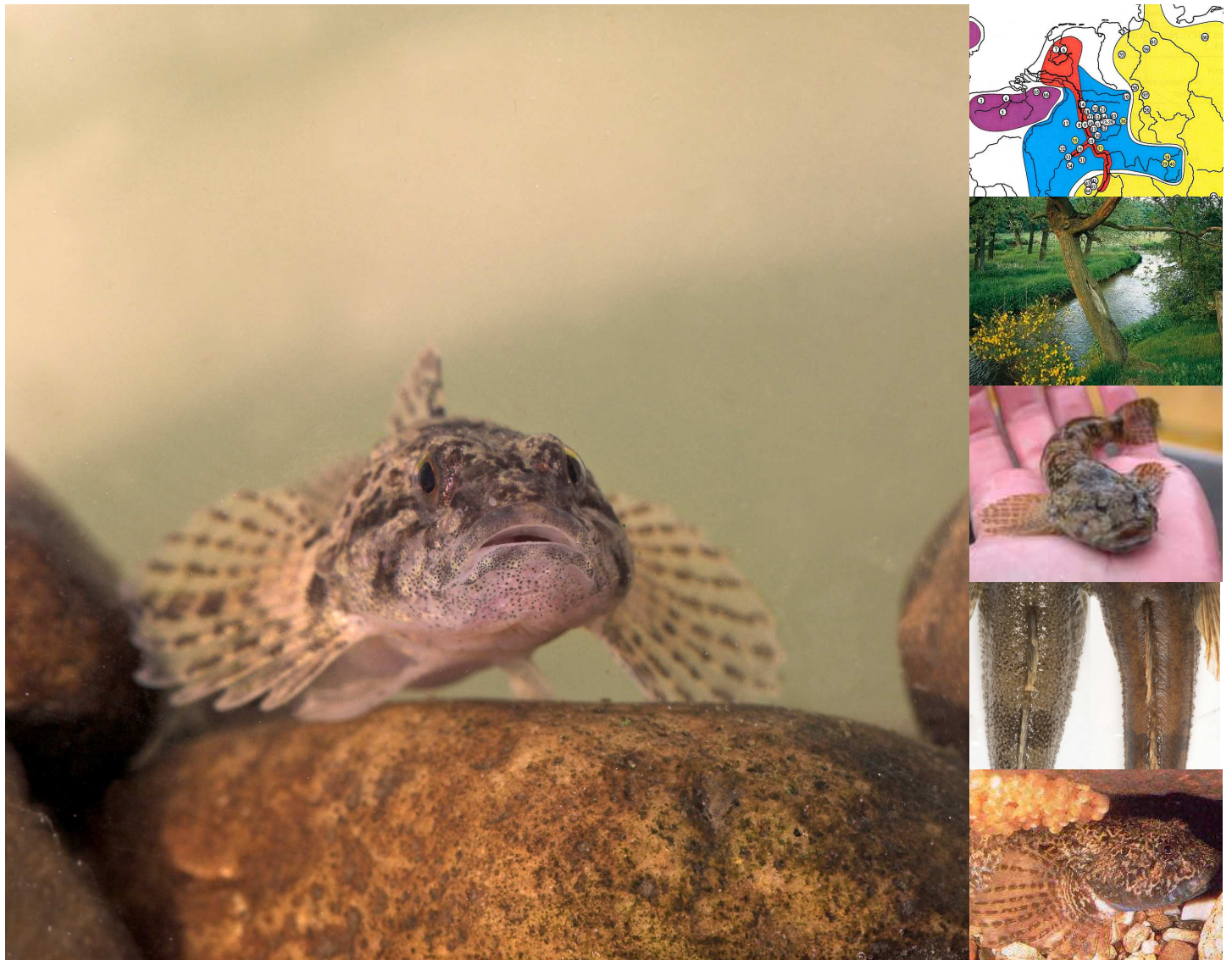


# Kennisdocument donderpad

het geslacht *Cottus*



Kennisdocument 9  
(herziene versie)

Voorblad:

Grote foto: Maaïke Pouwels

Beelden rechts, van boven naar beneden:

1<sup>e</sup> van boven: A.W. Nolte *et al.* (2005)

2<sup>e</sup> van boven: [www.bocu.ac.at](http://www.bocu.ac.at)

3<sup>e</sup> van boven Sportvisserij Nederland

4<sup>e</sup> van boven: Martijn Dorenbosch

5<sup>e</sup> van boven: Bohl & Fehrlin (1994)

# **Kennisdocument donderpad het geslacht *Cottus***

**Kennisdocument 09 (herziene versie)**

**Sportvisserij Nederland**

**door**

**J.S. Peters**

**januari 2009**



Leijenseweg 115  
Postbus 162  
3720 AD Bilthoven  
Telefoonnr.: 030-6058400  
Faxnr.: 030-6039874



# Statuspagina

<b>Titel</b>	Kennisdocument donderpad; het geslacht <i>Cottus</i>
<b>Samenstelling</b>	Sportvisserij Nederland Postbus 162 3720 AD BILTHOVEN
<b>Telefoon</b>	030-605 84 00
<b>Telefax</b>	030-603 98 74
<b>E-mail</b>	<a href="mailto:info@sportvisserij nederland.nl">info@sportvisserij nederland.nl</a>
<b>Homepage</b>	<a href="http://www.sportvisserij nederland.nl">www.sportvisserij nederland.nl</a>
<b>Opdrachtgever</b>	Sportvisserij Nederland
<b>Auteur(s)</b>	J.S. Peters
<b>E-mailadres</b>	<a href="mailto:peters@sportvisserij nederland.nl">peters@sportvisserij nederland.nl</a>
<b>Redactie</b>	W.A.M. van Emmerik
<b>Aantal pagina's</b>	72
<b>Trefwoorden</b>	donderpad, rivierdonderpad, beekdonderpad, biologie, habitat, ecologie, <i>Cottus</i> , perifretum, rhenanus, gobio
<b>Projectnummer</b>	Kennisdocument 9 (herziene versie)
<b>Datum</b>	januari 2009

## **Bibliografische referentie:**

Peters, J.S., 2009. Kennisdocument donderpad; het geslacht *Cottus*. Kennisdocument 9 (herziene versie). Sportvisserij Nederland, Bilthoven.

## **© Sportvisserij Nederland, Bilthoven**

Niets uit dit rapport mag worden vermenigvuldigd door middel van druk, fotokopie, microfilm of op welke andere wijze dan ook zonder voorafgaande schriftelijke toestemming van de copyrighthouder en de opdrachtgever.

Sportvisserij Nederland is niet aansprakelijk voor gevolgschade, alsmede schade welke voortvloeit uit toepassing van de resultaten van werkzaamheden of andere gegevens verkregen van Sportvisserij Nederland.



---

## Samenvatting

Dit herziene kennisdocument geeft een overzicht van de meest recente kennis over donderpadden in Nederland (geslacht *Cottus*). Het betreft informatie over onder andere systematiek, geografische verspreiding, de leefwijze, het voedsel, de voortplanting, migratie en habitat- en milieueisen van het geslacht *Cottus* en de twee soorten welke in Nederland onder dit geslacht vallen.

Dit kennisdocument is een herziene versie van het in 2005 uitgekomen kennisdocument over de rivierdonderpad *Cottus gobio*. Recent onderzoek heeft uitgewezen dat de donderpad in Nederland kan worden onderverdeeld in twee soorten, namelijk *Cottus rhenanus* ('beekdonderpad') en *Cottus perifretum* ('rivierdonderpad'). Voor een herkenning in de veldsituatie is een belangrijk verschil de mate van stekeligheid van de flanken. *C. perifretum* is sterk gestekeld en *C. rhenanus* is minder gestekeld. Eén populatie beekdonderpadden vormt de enige bekende uitzondering in Nederland, België en Duitsland op deze regel: de beekdonderpadpopulatie in de Aa-strang in Gelderland is vergelijkbaar gestekeld als de rivierdonderpad. *Cottus gobio*, zoals de Nederlandse donderpad tot voor kort werd genoemd, komt in ons land niet voor. Donderpadpopulaties, welke momenteel onder de naam *Cottus gobio* worden geschaard, hebben een oostelijker verspreidingsgebied in midden Europa en Scandinavië.

De donderpad komt voor in het grootste deel van Europa. De donderpad laat zich gemakkelijk van andere soorten onderscheiden door zijn brede afgeplatte kop en hoog in de kop staande ogen die afzonderlijk van elkaar kunnen bewegen. De lengte van een volwassen dier is doorgaans 5-10 cm, max. 10-15 cm. Donderpadden kunnen bij gebrek aan een zwemblaas niet zwemmen, maar bewegen zich schoksgewijs vooruit met behulp van de borstvinnen. Ze zijn in de regel weinig mobiel en vertonen zelden een echte paaimigratie. Wanneer zij zich bedreigd voelen kunnen donderpadden geluid maken in de vorm van een soort 'geknor'. De donderpad houdt zich overdag schuil, bij voorkeur onder grotere stenen, om pas bij het invallen van de duisternis te voorschijn te komen. Als gevolg van zijn bodemgebonden levenswijze is de donderpad een echte benthos-eter. Zijn menukeuze is in het algemeen opportunistisch maar, indien voorhanden, hebben waterpissebedden en vlokreeften de voorkeur. De schuilplaats onder de steen dient in de regel tevens als nestholte in de paaitijd. Eén of meerdere vrouwtjes zetten een eiklompje af tegen de bovenzijde van de steen. De zorg voor de eieren is geheel in handen van het mannetje. Met zijn borstvinnen voorziet hij de eieren van vers en zuurstofrijk water.

De belangrijkste habitateigenschap voor de donderpad is de aanwezigheid van stenig substraat op de bodem met stenen van gevarieerde grootte. Donderpadden zijn lichtschuw en zoeken bij voorkeur plaatsen op met een lage stroomsnelheid.

---

---

Beekdonderpadden komen, na een sterke achteruitgang in de vorige eeuw, plaatselijk weer algemeen voor in het stroomgebied van de Geul. Daarnaast zijn er exemplaren gevonden in enkele beeksystemen in Gelderland tegen de Duitse grens aan.

De rivierdonderpad is de laatste decennia sterk toegenomen in de benedenstrooms gelegen grote rivieren en meren, maar ook stroomopwaarts in Maas en Rijn. Rivierdonderpadden kunnen zich hier vestigen en handhaven, mits hier voldoende steenbestorting aanwezig is langs oevers en/of rond brugpeilers, welke voldoende schoongespoeld worden door golfwerking of waterstroming.

De verschillende verspreidingsgebieden van beek- en rivierdonderpad wijzen op verschillen in ecologische eigenschappen. Er is echter nog geen onderzoek naar gedaan naar verschillen in habitat- en milieu-eisen tussen beide soorten.

Als gevolg van hun lage mobiliteit en lange evolutionaire geschiedenis hebben donderpadpopulaties vaak een unieke genetische samenstelling. Uitwisseling tussen populaties van verschillende stroomgebieden is daarom sterk af te raden, óók wanneer dit verschillende populaties van één en dezelfde soort betreffen.

In Nederland aanwezige populaties beekdonderpadden zijn om meerdere redenen erg kwetsbaar: ze zijn strikt gebonden aan het snelstromende, zuurstofrijke beken met een gevarieerd stenig substraat. Bovendien treedt in (met name gestuwde) beeksystemen 'genendrift' op, met als gevolg een verlaagde genetische variatie binnen een toch al kwetsbare en kleine populatie.

Met de nodige voorzichtigheid moet worden omgesprongen met maatregelen ter verbetering van vismigratie, bij de aanwezigheid van beide soorten donderpadden binnen één beekstelsel.

Voor het behoud en de ontwikkeling van bestaande populaties beekdonderpadden is vooral van belang een herstel van het natuurlijke habitat van de soort, d.w.z. een permanente en gevarieerde stroming en de aanwezigheid van een gevarieerd stenig substraat.

---



# Inhoudsopgave

1	Inleiding.....	11
1.1	Aanleiding .....	11
1.2	Beleidsstatus .....	11
1.3	Afkadering .....	13
1.4	Werkwijze.....	13
2	Systematiek en uiterlijke kenmerken .....	15
2.1	Systematiek.....	15
2.1.1	Naamgeving.....	15
2.1.2	Recent taxonomisch en genetisch onderzoek.....	15
2.2	Uiterlijke kenmerken.....	17
2.2.1	Het geslacht <i>Cottus</i> .....	17
2.2.2	Onderscheid <i>Cottus rhenanus</i> en <i>Cottus perifretum</i> ..	19
3	Ecologische kennis.....	23
3.1	Leefwijze .....	23
3.2	Geografische verspreiding.....	23
3.2.1	Europa .....	23
3.2.2	Nederland.....	25
3.3	Migratie 27	
3.4	Voortplanting .....	28
3.4.1	Geslachtsrijpheid en voortplantingsperiode .....	28
3.4.2	Paaigedrag.....	29
3.4.3	Partnerkeuze.....	30
3.4.4	Eieren en broedzorg.....	30
3.5	Ontogenese .....	32
3.5.1	Ei-stadium .....	32
3.5.2	Embryonaal stadium .....	32
3.5.3	Larvaal en juveniel stadium .....	33
3.6	Groei, lengte en gewicht.....	33
3.6.1	Lengte en groei .....	33
3.6.2	Lengte/gewicht-verhouding.....	34
3.7	Voedsel 35	
3.7.1	Samenstelling van het voedsel .....	35
3.7.2	Foerageren .....	37
3.8	Populatiodynamica.....	38
3.8.1	Productiviteit.....	38
3.8.2	Populatie-dichtheden.....	39
3.8.3	Sekseratio .....	39
3.8.4	Populatiegrootte .....	40
3.9	Parasieten / ziekten .....	40
3.10	Bijzonderheden van de soort.....	41
3.10.1	Territoriumgedrag/dreiggedrag.....	41
3.11	Plaats in het ecosysteem .....	42
3.11.1	Predatoren.....	42
3.11.2	Competitie.....	42

4	Habitat- en milieueisen .....	45
4.1	Inleiding.....	45
4.2	Watertemperatuur .....	45
4.3	Zuurstofgehalte.....	46
4.4	Zuurgraad .....	46
4.5	Doorzicht en licht .....	46
4.6	Zoutgehalte .....	47
4.7	Stroomsnelheid .....	47
4.8	Waterdiepte.....	49
4.9	Bodemsubstraat .....	49
4.10	Waterkwaliteit.....	51
5	Visserij.....	55
5.1	Visserijbelang .....	55
5.2	Vangtechnieken.....	55
5.3	Merktechnieken t.b.v. onderzoek .....	56
6	Bedreiging en beheer.....	57
	Verklarende woordenlijst.....	61
	Literatuur .....	63

# 1 Inleiding

## 1.1 Aanleiding

Dit kennisdocument maakt deel uit van een reeks die door Sportvisserij Nederland wordt opgesteld voor een groot aantal Nederlandse vissoorten. Deze kennisdocumenten hebben tot doel de bestaande kennis van een vissoort beter toegankelijk te maken, waardoor de vissoorten beter kunnen worden gewaardeerd en beheerd.

Dit kennisdocument betreft een herziening van een eerder uitgekomen kennisdocument onder de titel: Kennisdocument rivierdonderpad; *Cottus gobio* (Linnaeus 1758). Aanleiding voor het opstellen van deze herziene versie zijn de uitkomsten van recent Europees genetisch en taxonomisch onderzoek naar de donderpad in Europa. Dit onderzoek heeft uitgewezen dat in Nederland sprake is van minstens twee populaties, welke momenteel in twee *Cottus* soorten zijn ingedeeld. Onderscheid wordt nu gemaakt tussen de rivierdonderpad *Cottus perifretum* (Freyhof, Kottelat & Nolte, 2005) en de beekdonderpad *Cottus rhenanus* (Freyhof, Kottelat & Nolte, 2005). *Cottus gobio*, de tot die periode veronderstelde *Cottus* soort in Nederland komt hier helemaal niet voor, maar heeft een meer oostelijke verspreiding in Europa. Gezien deze nieuwe inzichten is besloten om het oorspronkelijke kennisdocument te herzien. In deze herziene versie zijn de meest recente zienswijzen in de literatuur over de donderpad verwerkt. In paragraaf 2.1 wordt uitgebreider op de soortkwestie ingegaan. Zoals hieruit zal blijken is daarmee echter nog niet het laatste woord gesproken over het geslacht *Cottus*, zowel niet in Nederland, als in Europa.

## 1.2 Beleidsstatus

De soort *Cottus gobio* is momenteel beschermd krachtens de Nederlandse Flora- en Fauna wet en de Europese Habitatrichtlijn (Bijlage II). In Bijlage II zijn opgenomen de soorten van communautair belang, voor de instandhouding waarvan aanwijzing van speciale beschermingszones vereist is. De mate van bedreiging van *Cottus gobio* is per Europees land verschillend beoordeeld, variërend van geen bijzondere status (Slowakije, Povž 1996) tot o.a. 'endangered' (Elvira 1996) en 'potentiell' of 'stark gefährdet' (de Nie & van Ommering 1998).

Met het feit dat niet *Cottus gobio*, maar twee andere *Cottus*-soorten voorkomen in Nederland, rijst de vraag of de donderpad in Nederland nog beschermd is via de Habitatrichtlijn. In een eerder vergelijkbaar geval van de kamsalamander behielden de nieuwe soorten hun status binnen de Habitatrichtlijn. Verwacht wordt dan ook dat in een herziening van Bijlage II van de Habitatrichtlijn de recente taxonomische inzichten een rol zullen

spelen (Crombaghs *et al.* 2007). Hierbij zal volgens Crombaghs *et al.* (2007) ongetwijfeld meespelen dat het areaal van de nieuw onderscheiden soorten veel kleiner is dan dat van het oorspronkelijke veronderstelde areaal van *Cottus gobio*. Bij onderzoek aan de Natura 2000 gebieden, aangewezen (mede voor) voor de donderpad bleek dat het in bijna alle gevallen om de rivierdonderpad *Cottus perifretum* gaat. Alleen in het Geuldal en in het Roerdal net over de grens in België komt ook de beekdonderpad *Cottus rhenanus* voor (Tabel 1.1).

*Cottus gobio* komt niet voor op de Rode Lijst Vissen in Nederland. De reden hiervoor is gelegen dat de soort als "thans niet bedreigd" werd beschouwd, gezien het feit dat hij sinds de jaren '80 sterk vooruit was gegaan in de grote rivieren en het IJsselmeer (De Nie & van Ommering, 1998; Min. LNV, 2004). Nu er in Nederland twee andere soorten donderpadden blijken te zijn ligt de situatie anders. Bij een toekomstige herziening van de Rode Lijst zal de toestand van beide soorten opnieuw moeten worden bekeken.

**Tabel 1.1 Voorkomen van rivier- en beekdonderpad in de voor de rivierdonderpad aangewezen Natura-2000 gebieden (bron: Crombaghs *et al.* 2007)**

Natura 2000-gebied	Rivierdonderpad ( <i>Cottus perifretum</i> )	Beekdonderpad ( <i>Cottus rhenanus</i> )
Alde Faenen (Friesland)	●	
Biesbosch (N.-Brabant)	●	
Boezem van Bakel, Pompveld & Kornsche Boezem (N.-Brabant)	●	
Botshol (Utrecht)	●	
Dinkelland (Overijssel)	●	
Friese IJsselmeerkust (Friesland)	●	
Gelderse Poort (Gelderland)	●	
Geuldal (Limburg)	●	●
Gouzee en Kustzone Muiden (N.-Holland)	●	
Grensmaas (Limburg)	●	
Haringvliet (Z.-Holland)	●	
IJssel (Gelderland/Overijssel)	●	
Ilperveld/Oostzanerveld/Varkensland	●	
Kempensland (N.-Brabant)	●	
Oostelijke Vechtplassen (Utrecht/N.-Holland)	●	
Roerdal (Limburg)	●	●
Vecht en Beneden-Regge (Overijssel)	●	
Veluwe (Gelderland)	●	
Veluwemeer en Wolderwijd (Flevoland/Gelderland)	●	
Weerribben (Overijssel)	●	
Wieden (Overijssel)	●	
Wormer- en Jisperveld en klaverpolder (N.-Holland)	●	
Zwarte meer (Flevoland/Overijssel)	●	

## 1.3 Afkadering

In dit kennisdocument wordt vooral ingegaan op de ecologische kennis betreffende het geslacht *Cottus*. Meer gedetailleerde taxonomische en morfologische informatie komen alleen aan de orde indien relevant bij het onderscheiden van de twee in Nederland aangetroffen soorten. Hoofdstuk 2 behandelt eerst de systematiek en uiterlijke kenmerken en verspreiding van de donderpad. Vervolgens wordt in hoofdstuk 3 de ecologische kennis van de donderpad beschreven. Hierbij wordt ingegaan op onder andere leefwijze, voortplanting, groei, voedsel en de plaats in de voedselketen. Aansluitend komen in hoofdstuk 4 habitat- en milieueisen aan bod. Hoofdstuk 5 behandelt de bevisbaarheid van donderpadden en toegepaste merktechnieken bij onderzoek. In hoofdstuk 6 wordt ingegaan op een aantal aspecten van bedreiging en beheer van donderpadden.

## 1.4 Werkwijze

De informatie uit dit kennisdocument is gebaseerd op literatuuronderzoek. De ASFA (Aquatic Sciences and Fisheries Abstracts) files zijn doorzocht met trefwoorden evenals de bibliotheek van Sportvisserij Nederland. Daarnaast is algemene literatuur en grijze literatuur (rapporten en verslagen) betrokken bij het onderzoek. Tevens is gebruik gemaakt van informatie op Internet. Seeuws & Liefferinge (1998) hebben uitgebreid literatuuronderzoek uitgevoerd naar een aantal aspecten van de donderpad in het kader van een Soortbeschermingsplan voor de rivierdonderpad in België. Vooral voor wat betreft voortplanting, maar soms ook bij andere onderwerpen is gebruik gemaakt van informatie uit dit literatuuronderzoek. Het Kennisdocument Rivierdonderpad *Cottus gobio* (Peters, 2005) vormde het uitgangspunt voor deze herziene versie. De informatie is aangevuld en zo nodig gewijzigd aan de hand van recente en ontbrekende publicaties.

De recente taxonomische inzichten over het geslacht *Cottus* brengen met zich mee dat Europese literatuur over *Cottus gobio* van vóór 2005 in feite onderzoek betrof aan *Cottus*-populaties die nu tot verschillende soorten worden gerekend. De in de literatuur beschreven ecologische eigenschappen van *Cottus gobio* kunnen daarom niet één op één aan recent onderscheiden soorten toe geschreven worden. Anderzijds hebben de verschillende onderscheiden soorten van het geslacht *Cottus* veel gemeen. In deze herziene versie van het kennisdocument wordt daarom een praktische werkwijze gevolgd: Indien er redenen zijn om te vermoeden dat bepaalde eigenschappen in meer of mindere mate zijn toe te wijzen aan één van de twee nieuw benoemde Nederlandse soorten dan wordt dit vermeld. In dat geval wordt ook onderscheid gemaakt tussen de namen 'rivierdonderpad' (*Cottus perifretum*) en de 'beekdonderpad' (*Cottus rhenanus*). In alle andere gevallen wordt dit in het midden gelaten en wordt ervan uitgegaan dat het ecologische eigenschappen van het geslacht *Cottus*, vanaf nu donderpad genoemd, in Europa in het algemeen betreft.



## 2 Systematiek en uiterlijke kenmerken

### 2.1 Systematiek

#### 2.1.1 Naamgeving

##### **Wetenschappelijke naam**

Het geslacht *Cottus* behoort tot de familie Cottidae, orde Scorpaeniformes. Zowel de soorten van het geslacht *Cottus* alsook de gehele familie Cottidae worden in het Nederlands aangeduid als 'donderpadden'. Donderpadden komen op het noordelijk halfrond zowel in zoet als in zout water voor. Het geslacht *Cottus* bestaat in Europa alleen uit zoetwater-soorten. De twee zoutwaterdonderpadden die in de Noordzee voorkomen vallen beide onder een andere geslacht<sup>1</sup>. Gemeenschappelijke kenmerken van donderpadden vormen onder meer de brede platte kop, de afwezigheid van schubben, de brede borstvinnen en de, met hun bodemgebonden leefwijze samenhangende, gereduceerde buikvinnen.

##### **Volksnamen**

In de Nederlandse volkstaal wordt de donderpad van oudsher ook wel *kwakbol* of *rivierknorhaan* genoemd. De naam *rivierknorhaan* hangt samen met de geluiden die de donderpad voortbrengt wanneer hij zich bedreigd voelt.

Europese namen voor de donderpad zijn onder andere *Groppe*, *Koppe*, *Kaulkopf*, *Mühlkoppe* (Duitsland), *bullhead*, *sculpin*, *Millers thumb*, *Tommy logge* (Groot Brittannië) en *chabot* (Frankrijk).

#### 2.1.2 Recent taxonomisch en genetisch onderzoek

Doordat bij donderpadden de zwemblaas ontbreekt, hebben zij een geringe zwemcapaciteit en zijn nauwelijks in staat hindernissen te nemen. Hierdoor is er gedurende lange perioden weinig uitwisseling geweest tussen de verschillende *Cottus*-populaties in Europa. Om deze reden vormt het geslacht *Cottus* al geruime tijd het onderwerp van genetische en taxonomisch onderzoek.

Recent taxonomisch onderzoek op basis van morfologische kenmerken van Freyhof *et al.* (2005), heeft er toe geleid dat er in Europa meer soorten van het geslacht *Cottus* worden onderscheiden dan voorheen. Werden er tot 2005 nog vier *Cottus*-soorten onderscheiden in Europa (inclusief een aantal ondersoorten, Kottelat 1997), momenteel worden er 15 *Cottus*-soorten onderscheiden. Figuur 3.1 geeft de globale verspreiding van 14 van de 15 onderscheiden *Cottus* soorten in Europa.

---

<sup>1</sup> de zeedonderpad (*Myoxocephalus scorpius* Linnaeus, 1758) en de groene zeedonderpad (*Enophrys bubalis* Euphrasen, 1786).

In Nederland worden binnen deze familie momenteel twee zoetwater donderpadden onderscheiden. Tot enkele jaren geleden werd de donderpad in het zoete binnenwater aangeduid als de rivierdonderpad *Cottus gobio* (Linnaeus, 1758) (Nijssen & de Groot, 1987). Op basis van het onderzoek van Freyhof, Kottelat & Nolte (2005) worden er in Nederland nu twee soorten onderscheiden in, n.l.:

*Cottus perifretum* (Freyhof, Kottelat & Nolte 2005)<sup>1</sup>: de rivierdonderpad  
De rivierdonderpad komt vooral voor in de grote rivieren en meren.

*Cottus rhenanus* (Freyhof, Kottelat & Nolte 2005)<sup>2</sup>: de beekdonderpad  
De beekdonderpad komt voor in snelstromende bovenlopen van riviertjes en beken.

De soort *Cottus gobio* zoals de soort op basis van het taxonomische onderzoek van Freyhof et al. (2005) nu wordt omschreven, komt hier in Nederland niet voor. Het verspreidingsgebied van *Cottus gobio* ligt ten oosten van Hamburg.

Uit nader genetisch onderzoek is gebleken dat *Cottus perifretum*, in feite een hybride vorm is tussen de 'pure' *C. perifretum*, voorkomend aan beide zijden van het Kanaal, en de beekdonderpad *C. rhenanus*. (Nolte et al. 2005). Freyhof et al. (2005) scharen de rivierdonderpad-populatie in de beneden Rijn echter op basis van morfologische kenmerken formeel onder *C. perifretum*.

Nolte et al. 2005 hebben als hypothese geopperd dat deze oprukkende hybride vorm ('invasive sculpin') vrij recent is ontstaan, dat wil zeggen in de 2<sup>e</sup> helft van de 20<sup>e</sup> eeuw. Deze hybride *C. perifretum* heeft de laatste decennia namelijk een snelle opmars gemaakt stroomopwaarts in het Rijnstroomgebied. De indruk bestaat daarom dat deze rivierdonderpad een aantal unieke ecologische eigenschappen bezit, waaronder een grotere tolerantie voor milieufactoren, dan andere donderpadsoorten. Dit zou hem de mogelijkheid hebben gegeven zich snel uit te breiden in het Rijnsysteem. Het feit echter dat er al tussen 1900-1940 meldingen waren van donderpadden in o.a. meren en slootjes in Friesland wijst er eerder op dat deze rivierdonderpad al veel langer in Nederland aanwezig is, en zich door een verbetering van de waterkwaliteit van de laatste decennia zich zo snel uit heeft kunnen breiden (zie ook § 3.2.2).

In bovenlopen van riviertjes, waar de beide populaties met elkaar in contact komen, bevindt zich een zone waarin wederom hybridisatie plaatsvindt tussen de hybride *C. perifretum* en *C. rhenanus*. (Nolte et al., 2006). Onder andere het feit dat deze zone smal (ca. 2 km) is, duidt er volgens de auteurs op dat er sterke selectie plaatsvindt op basis van de verschillende ecologische eigenschappen van beide soorten, en dat deze selectie een tegenkracht vormt tegen de immigrerende genotypen. Het gebied waar de hybridisatie plaatsvindt, is smal ten opzichte van het verspreidingsgebied van *C. perifretum* en de snelheid waarmee deze soort

---

<sup>1</sup> *perifretum*: 'voorkomend aan beide zijden van het Kanaal' (Fretum Gallicum: het Kanaal),

<sup>2</sup> *rhenanus*: 'voorkomend in stroomgebied van de Rijn' (Rhenus; de Rijn)



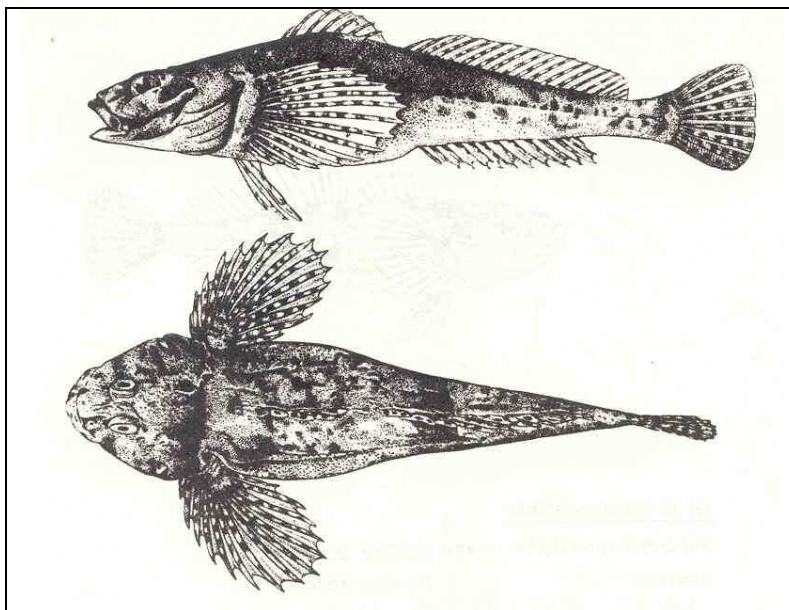
zich stroomopwaarts heeft uitgebreid (gemiddeld 4-8 km per jaar, Nolte *et al.* 2005).

Alle nieuwe inzichten ten spijt moge het duidelijk zijn dat het laatste woord over de donderpad op taxonomisch gebied nog niet is gesproken. Momenteel is er zowel in Duitsland als in Nederland zowel nader onderzoek gaande naar (de hybride) *C. perifretum* en *C. rhenanus*. (Freyhof, IGB Berlijn; Stemshorn, Max Planck Institute; Dorenbosch, Bureau Natuurbalans, RAVON).

## **2.2 Uiterlijke kenmerken**

### **2.2.1 Het geslacht Cottus**

De donderpad is een kleine vis. Volwassen dieren zijn gemiddeld ca 5-10 cm groot. De maximale gemeten lengtes zijn 10-15 cm. De donderpad laat zich gemakkelijk van andere soorten onderscheiden. De ogen staan hoog boven in de kop en kunnen onafhankelijk van elkaar in alle richtingen bewegen. Het gezichtsveld van de donderpad is daardoor groot. Het voorste gedeelte van het lichaam van de donderpad ziet er door de brede afgeplatte kop en de grote borstvinnen gedrongen uit. Hoewel hun huid doorgaans glad is door het ontbreken van schubben, komen in de huid beenplaatjes met stekeltjes voor. Het aantal en de plaats van deze stekeltjes is verschillend bij de twee in Nederland voorkomende soorten *C. rhenanus* en *C. perifretum* (zie § 2.2.2). De twee rugvinnen grenzen in meer of mindere mate aan elkaar. De voorste korte rugvin heeft 5 tot 9 harde of onvertakte vinstralen, de achterste en langste rugvin heeft 13 tot 19 vertakte vinstralen. Ook de anaalvin heeft 10 tot 15 vertakte vinstralen. Aan de achterrand van de voorkieuwdeksels bevindt zich één vrij korte stekel (Nijssen & de Groot, 1987).



**De donderpad (Nikolski, 1957, door de auteurs aangeduid als rivierdonderpad)**

De kleur van de donderpad is erg variabel en aangepast aan zijn omgeving: van grijsgroen, groenbruin tot vuil- of lichtbruin, soms sterk gevlekt, soms met duidelijke lichte banden over de flanken. De buikzijde is lichter dan de bovenkant. De vinnen, uitgezonderd de buikvinnen, zijn donker gekleurd en met onregelmatige lichtere lijnen overdekt (Lelek, 1992; Nijssen & de Groot, 1987; OVB, 1986). Door Korolev (1991) zijn in het Russische verspreidingsgebied soms ook zwarte, witte of zelfs volledig gele individuen gevonden.



**Figuur 2.1 Donderpad (Lelek, 1992, door de auteur aangeduid als rivierdonderpad)**

Mannetjes kunnen van vrouwtjes onderscheiden worden door de driehoekige genitale papil die het gehele jaar door aanwezig is, en welke bij vrouwtjes nooit is waargenomen. Daarnaast is de vorm van de kop van het mannetje gewoonlijk groter en breder dan die van de vrouwtjes (Seeuws & Liefferinge, 1998). In de paaiperiode worden de kop en rugzijde achter de kop van het mannetje opvallend donkerder en krijgt de

rugvin een opvallend lichter gekleurd randje. Het vrouwtje is in deze tijd te herkennen aan de gezwollen buikstreek (Smyly, 1957). Mann (1971) en Crisp *et al.* (1974) (in Seeuws & Liefferinge, 1998) zijn van mening dat onderscheid enkel mogelijk is in het voortplantingsseizoen, omdat alleen dan de gonaden door de lichaamswand heen zichtbaar zijn.

De donderpad kan verward worden met echte grondels (familie Gobiidae), namelijk de marmergrondel, Kessler's grondel en de zwartbekgrondel welke via het Main-Donaukanaal in het stroomgebied van de Rijn zijn gekomen. Deze grondels onderscheiden zich van de donderpad door een vergroeiing van de buikvinnen tot een soort trechtervormige schijf, waar de vis op rust. De marmergrondel heeft daarnaast bovendien opvallende buisvormige neusopeningen welke uitsteken over de bovenlip en mist het stekeltje op het kieuwdeksel. De zwartbekgrondel heeft een grote zwarte vlek in de voorste rugvin (Soes *et al.* 2007).

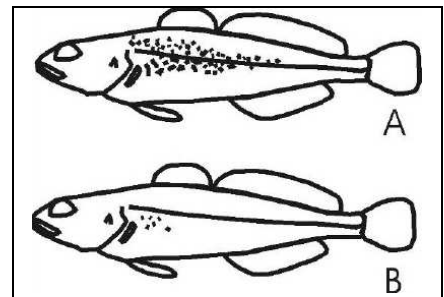
### 2.2.2 Onderscheid *Cottus rhenanus* en *Cottus perifretum*

Het belangrijkste en meest bruikbare onderscheid tussen beide soorten is het al dan niet voorkomen van stekeltjes op de flanken. Het RAVON ([www.ravon.nl](http://www.ravon.nl)) beschrijft dit als volgt:

*"Deze stekeltjes zijn ook wel zichtbaar, maar beter nog te voelen. Daarvoor beweeg je je vinger van achter naar voren over de flank van de vis. Een donderpad met stekels voelt dan ruw aan."*

*De rivierdonderpad (*C. perifretum*) heeft stekeltjes vanaf de borstvin tot minimaal aan de tweede rugvin (tekening A). Vaak is de hele flank gestekeld tot aan de staartwortel. Dit kenmerk is echter alleen betrouwbaar bij juveniele dieren. Bij volwassen mannetjes zijn deze stekels soms afwezig.*

*De beekdonderpad (*C. rhenanus*) heeft hooguit achter zijn borstvin wat stekels of deze ontbreken. De rest van zijn flank voelt glad aan (tekening B). Op plaatsen waar beide donderpadsoorten naast elkaar voorkomen kan hybridisatie optreden. Deze hybriden hebben, evenals *perifretum*, stekeltjes verspreid over de flank"*





**Figuur 2.2** Dorsaal aanzicht exemplaren (<6 cm) van *Cottus perifretum* (links), en *Cottus rhenanus* (rechts).  
Foto: Martijn Dorenbosch

Op een klasse-indeling van 0 tot 4 vallen alle rivierdonderpadden (*C. perifretum*) <64 mm in stekeligheidsklasse 3 en 4. Grotere exemplaren kunnen echter deels, of zelfs helemaal hun stekeligheid verliezen, wat het onderscheid met de beekdonderpad bemoeilijkt. De beekdonderpadden vallen in de klassen 0-2. Hier is echter één populatie op uitgezonderd. Zie hiervoor § 3.2.2.

Daarnaast zijn er meer morfologische verschillen, waarvan er enkele in Tabel 2.2 zijn aangegeven. Deze eigenschappen zijn echter moeilijk bruikbaar in een veldsituatie vanwege de grote spreiding of het geringe onderlinge verschil.

**Tabel 2.2** Enkele morfologische kenmerken van de rivierdonderpad en de beekdonderpad (Freyhof *et al.*, 2005).

kenmerken	Rivierdonderpad ( <i>Cottus perifretum</i> )	Beekdonderpad ( <i>Cottus rhenanus</i> )
stralen eerste rugvin	6-8 (meestal 6)	7-8 (meestal 7)
stralen tweede rugvin	16-17 (meestal 16)	15-19½ (meestal 17)
stralen anaal vin	11-13½ (meestal 13½)	11-14½ (meestal 12½)
koptekening bovenop	licht gevlekt/gemarmerd, bijna uniform donkerbruin, zwart	sterk gevlekt/gemarmerd, vaalbruin tot grijs
kleur mannetje in paaitijd	donker bruin/zwart	donker grijs
standaard lengte (mm)	min. 50,0 max. 71,4	min 55,1 max. 81,4
oog diameter (% hoofdlengte)	19,3 (18-21,2)	23,7 (21,5-26,9)

Indien de mate van stekeligheid niet voldoende duidelijkheid biedt bij het vaststellen van de soort is kan om die reden alleen genetisch onderzoek uitsluitstel bieden.

Opgemerkt moet worden dat de gegevens in deze tabel ontleend zijn aan één holotype en een aantal paratypes van de twee soorten. Voor de herkomst van de holotypes zie Figuur 3.1. De hybridevorm komt hier waarschijnlijk mee overeen, gezien het feit dat op basis van morfologische kenmerken is besloten om de hybride vorm niet als aparte soort te onderscheiden.

De tabel geeft aan dat beekdonderpad gemiddeld iets groter is dan de rivierdonderpad, wat bevestigd wordt door het onderzoek van Dorenbosch *et al.* (2008) naar de Nederlandse donderpadden. De in Nederland gevonden rivierdonderpadden waren gemiddeld ca. 61 mm, de beekdonderpadden hadden een gemiddelde lengte van ca. 76 mm.



## 3 Ecologische kennis

### 3.1 Leefwijze

De donderpad heeft een nachtelijke levenswijze en houdt zich overdag schuil, om pas bij het invallen van de duisternis of bij donker bewolkt weer tevoorschijn te komen. Schuilplaatsen in de vorm van holtes onder stenen, maar soms ook boomwortels, spelen gedurende het hele leven van de donderpad een belangrijke rol. Vanuit deze schuilplaatsen jaagt de donderpad op prooidiertjes. De donderpad voedt zich met ongewervelde bodemdieren zoals vlokreeftjes, waterpissebedden, muggenlarven, en allerlei andere insectenlarven. Alleen als het beslist nodig is, schiet hij even uit zijn schuilplaats om daarna onmiddellijk weer terug te keren. Ook bij de voortplanting speelt beschutting een belangrijke rol. In de paaitijd maakt het mannetje onder de steen die als schuilplaats dient, een holletje dat als nest wordt gebruikt. De vrouwtjes leggen hierin de eieren, waarna het mannetje de broedzorg op zich neemt. De donderpad heeft geen zwemblaas. Hij kan niet zwevend in het water stilstaan, en verplaatst zich zelden over grote afstanden.

### 3.2 Geografische verspreiding

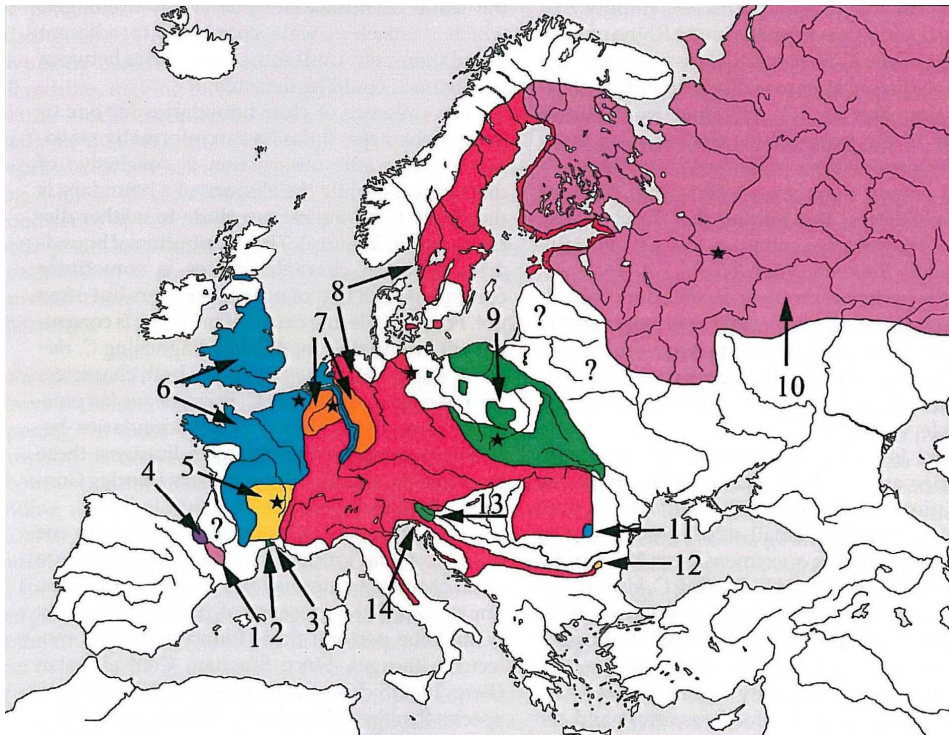
#### 3.2.1 Europa

##### ***Verspreiding***

Het geslacht *Cottus* komt in bijna heel Europa voor, tot ver in Rusland. Het verspreidingsgebied aan de zuidzijde wordt begrensd door Noord-Spanje, Noord-Italië en Noord-Griekenland. In het noorden wordt het verspreidingsgebied van de donderpad begrensd door Noord-Engeland en Wales, Nederland, Noord-Duitsland, Zweden en Zuid-Finland. In het oosten komt de donderpad voor tot in Rusland ter hoogte van de Kaspische zee en de Wolga. De donderpad komt niet voor in Ierland, Noorwegen, Lapland en Noord-Finland. De verspreidingsgebieden van 14 van de momenteel in Europa onderscheiden 15 *Cottus*-soorten is weergegeven in Figuur 3.1. De kaart geeft de belangrijkste contouren aan, maar is niet compleet. Volgens Tomlinson & Parrow (2003) komt de donderpad, hoewel schaars, ook in Schotland voor. Ook wordt er melding gemaakt van het voorkomen van de donderpad in Denemarken (*C. poecilopus*, Freyhof *et al.* 2005).

De donderpad wordt in de literatuur vaak beschreven als een typische soort van de forelzone van stromend water en koele meren. Dit beeld schetst echter maar de helft van de waarheid. Donderpadden worden veelvuldig gevonden in verschillende typen wateren, waaronder plassen, sloten, stuw- en laaglandmeren, beken en grote en kleine rivieren in geheel Europa (Smyly, 1957; de Nie, 1996; Crisp & Mann, 1991; Rossier,

1997; Deuffel *et al.*, 1986; Hofer & Bucher, 1991; Schleuter, 1991; Lelek, 1987; Wanzenböck, 2000).



**Figuur 3.1** Globale geografische verspreiding van de Europese *Cottus* soorten (*C. poecilopus* niet inbegrepen). 1; *C. hispaniolensis*, 2; *C. rondeleti*, 3; *C. petit*; 4, *C. aturi*; 5, *C. duranii*; 6, *C. perifretum*; 7, *C. rhenanus*; 8, *C. gobio*; 9, *C. microstomus*; 10, *C. koshewnikowi*; 11, *C. transilvaniae*; 12, *C. haemusi*; 13, *C. metae*; 14, *C. scaturigo*. ) ★ : (holo)type-locatie (bron: Freyhof *et al.* 2005).

### **Herkomst**

Volgens Engelbrecht *et al.* (2000) is de donderpad vanuit de 'Parathetys' Europa ingetrokken. Hieruit zijn zes genetisch te onderscheiden groepen van rivierdonderpadden voortgekomen (zgn. 'claden'). Volgens Nybelin (1958, in Koli, 1969) hebben donderpadden zich tijdens interglaciale perioden vanuit Siberië in westelijke richting verspreid richting centraal en westelijk Europa. Gedurende de laatste grote ijstijd vormden de Britse eilanden en stroomgebieden van Elbe en Main refugia voor de rivierdonderpad (Hänfling *et al.* 2002). In het postglaciale tijdperk heeft vervolgens verspreiding naar Noord Europa plaatsgevonden. Voor een uitgebreide analyse van de kolonisatie van Europa door de rivierdonderpad zie onder andere Volckaert *et al.* (2002).

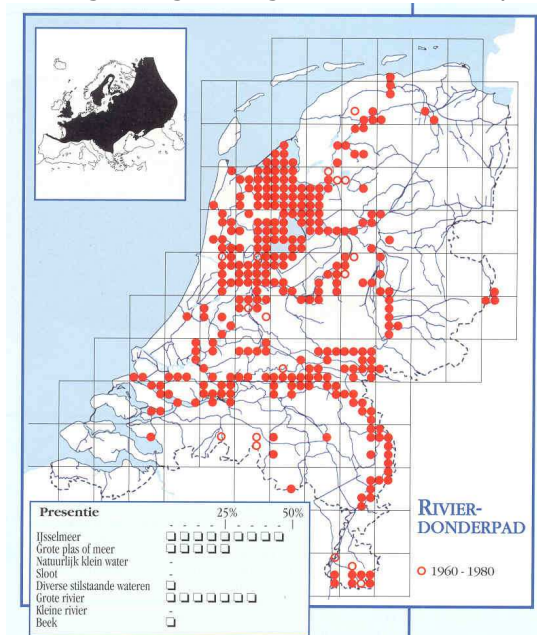
Het verspreidingsgebied is voornamelijk natuurlijk van oorsprong, zonder menselijke beïnvloeding. Plaatselijk heeft echter ook, meer of minder opzettelijk, introductie van de donderpad plaatsgevonden: vroeger werd de donderpad immers ook gegeten en als levend aas gebruikt bij het vissen (Schlegel, 1870; Maitland & Campbell, 1992). Mann *et al.* (1984) maken melding van de introductie van de donderpad in een rivier in centraal Spanje en Schotland. Pihlaja *et al.* (1998a) melden de



onopzettelijke introductie van de donderpad in een rivier in Noord-Finland, mogelijk door het gebruik als levend aas, of bij uitzettingen van jonge zalm. Knapen *et al.* (2003), vermoeden op basis van genetisch onderzoek dat de populatie in de Steenputbeek (in tegenstelling tot andere Belgische populaties) genetisch verwant is met zuidoost Europese populaties, en waarschijnlijk onopzettelijk is geïntroduceerd bij het uitzetten van beekforellen in dit gebied.

### 3.2.2 Nederland

Redeke (1941) schrijft dat de (rivier-)donderpad tussen 1900 en 1940 verspreid in Nederland voor kwam in beken, rivieren, meren en 'oude slootjes' in Friesland. Het is aannemelijk dit in de beken (in ieder geval in de bovenlopen) de beekdonderpad *C. rhenanus* en die in de overige wateren de rivierdonderpad *C. perifretum* betrof. Onderzoek aan oude collecties donderpadden bevestigt dit (Crombaghs *et al.* 2007). De rivierdonderpad *C. perifretum* kwam al in 1893 voor in Zuid-Holland, terwijl de beekdonderpad *C. rhenanus* al in 1919 in de Geul rondzwom. De Nie (1996) beschrijft meldingen waaruit blijkt dat de donderpad op verschillende plaatsen in de periode daarna achteruitging (Zuid-Hollandse boezemwateren) dan wel geheel uitstierf door beeknormalisaties (Gelderse vallei) en watervervuiling (drie Zuid-Limburgse beken). Crombaghs *et al.* (2007) achten het waarschijnlijk dat beide soorten leden onder de slechte waterkwaliteit in de jaren '60-'70, met name ook vanwege de gevoeligheid van donderpadden voor zware metalen.



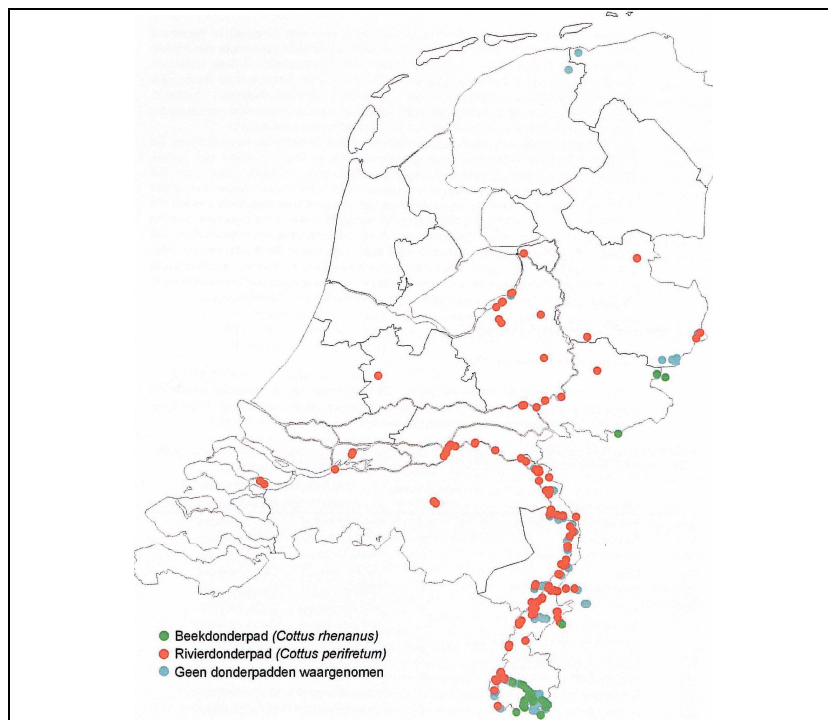
**Figuur 3.2** Donderpad in Nederland per vijf-kilometerblok 1960-1995 en de presentie per watertype (de Nie, 1996). Onderscheid tussen beek- en rivierdonderpad werd toen nog niet gemaakt. Inzet: verspreiding van het geslacht *Cottus* in Europa volgens Maitland (1995).

De ontwikkeling van de donderpad vertoonde in de laatste decennia een gevarieerd beeld. Zowel in het IJsselmeer als op de rivieren nam de vangstfrequentie van donderpadden in de jaren '80 toe. In de grote

rivieren wordt de donderpad bovengemiddeld frequent aangetroffen (de Nie, 1996). Ook in Friesland en Noord- en Zuid-Hollandse wateren wordt de donderpad op veel plaatsen aangetroffen. Het is nu inmiddels duidelijk dat dit *C. perifretum* betreft: een hybride vorm tussen de *C. rhenanus* en de 'pure' vorm van *C. perifretum*, welke voorkomt in Noordwest Frankrijk, het westelijk deel van België en Engeland (Freyhof *et al.*, 2005, Nolte & Sheets, 2005, Nolte *et al.*, 2005, zie ook Figuur 3.1).

Lokaal in Limburg, Noord-Brabant en Overijssel was er eind 20<sup>e</sup> eeuw daarentegen juist sprake van een afname van het voorkomen van de donderpad. Deze afname betrof in een aantal gevallen zeker de donderpad die nu te boek staat als 'beekdonderpad' *C. rhenanus*, maar het is niet uit te sluiten dat het plaatselijk ook de rivierdonderpad *C. perifretum* betrof.

In de jaren negentig zijn relictpopulaties van donderpadden aangetroffen in zijbeken van de Geul (Gubbels & Hendriks, 1993, Crombaghs *et al.*, 2000).



**Figuur 3.3 Waarnemingen van rivier- en beekdonderpad in de periode 2003-2008. Weergegeven zijn de bemonsterde locaties (Dorenbosch *et al.* 2008).**

Crombaghs *et al.* (2007) en Dorenbosch *et al.* (2008) hebben onderzoek gedaan naar het huidige voorkomen van de beekdonderpad en de rivierdonderpad op een groot aantal plaatsen in Nederland. De grootste kernpopulatie van de beekdonderpad in Nederland is aangetroffen in het stroomgebied van de Geul. In de bovenlopen van Voer, Berwijn en Roer worden ook beekdonderpadden aangetroffen, maar dan net over de grens in Duitsland. In de benedenloop van de Geul wordt *C. perifretum* aangetroffen. In alle gevallen bevindt zich een barrière in de vorm van een stuw tussen beide populaties.

De overige beekdonderpadden binnen Nederlandse grenzen zijn gevonden in Gelderland in een afwateringssloot van de Berkel (1 ex., met vlak over de grens in Duitsland een grote populatie) en in de Aa-strang. Deze laatste populatie bleek genetisch evident onder de beekdonderpadden geschaard te kunnen worden, maar vertoonde een mate van stekeligheid kenmerkend voor rivierdonderpadden. Deze populatie beekdonderpadden vormt daarmee de enige bekende uitzondering in zowel Nederland, België en Duitsland. Mogelijk betreft het hier een afwijkende vorm beekdonderpad die verspreid is of was in de Aa-strang, maar ook in de Slinge, beiden gevoed door eenzelfde brongebied in Duitsland.

De rivierdonderpad komt op veel meer plaatsen voor, zowel in de Zeeuwse delta, de randmeren. Daarnaast komen ook meer geïsoleerde populaties voor in verschillende beken. Een aantal van deze geïsoleerde populaties ( in de Ruenenbergerbeek in Overijssel en Kleine Aa in Noord-Brabant) staan genetisch weer op afstand van de populaties benedenstrooms, die onderling genetisch vrijwel identiek zijn.

Samenvattend kan gesteld worden dat zowel *C. perifretum* als *C. rhenanus* al lang in Nederland aanwezig zijn. Midden vorige eeuw zijn beide soorten sterk achteruitgegaan, hoogstwaarschijnlijk vanwege een verslechtering van de waterkwaliteit. Door de verbetering van de waterkwaliteit en het intensieve gebruik van stortsteen heeft vooral de rivierdonderpad *C. perifretum* een sterke opmars gemaakt stroomopwaarts.

Ook de beekdonderpad is weer toegenomen. In de periode 2000-2008 heeft de beekdonderpad zich vanuit de zijbeken van de Geul weer naar de Geul zelf uitgebreid, terwijl ook in de zijbeken zelf de verspreiding toenam.

### 3.3 Migratie

Donderpadden bewegen zich over het algemeen weinig, behalve bij korte achtervolgingen van een prooi. Ook binnen een waterloop verplaatsen ze zich meestal nauwelijks. Alleen bij gebrek aan geschikt habitat of bij een verhoogde populatiedichtheid zullen de dieren zich verplaatsen en dan meestal over vrij korte afstanden (Morris, 1954; Mann, 1971; Waterstraat, 1992). Downhower *et al.* (1990) toonde aan dat de actieradius van donderpadden afhankelijk was van de populatiedichtheid: deze varieerde van 4-10 meter bij 1 ind./m<sup>2</sup> tot 12-48 meter bij 0,5 ind./m<sup>2</sup>.

Smyly (1957) toonde aan dat donderpadden bovendien een sterk homing-gedrag vertoonden; zij waren gehecht aan hun 'huis'-steen, zelfs als deze werd verplaatst. Soms keerde een vis na enige tijd terug naar de plek waar de steen oorspronkelijk had gelegen.

Toch zijn er ook migratiebewegingen waargenomen bij de donderpad. Knaepkens *et al.* (2004a) vonden in een Belgische beek dat vooral in de paaiperiode het deel van de populatie dat zich verplaatste, evenals de

afstand waarover dit gebeurde, toenam in de paaiperiode. De verplaatsingsafstand bleef echter beperkt tot maximaal ca. 250 meter. Crisp & Mann (1991) maken melding van migratiebewegingen van donderpadden in Groot-Brittannië: volwassen dieren die in een reservoir paaiden trokken na de paai naar riviertjes. In de herfst gingen zij weer terug naar het reservoir. Bless (1990, in Seeuws & Liefferinge 1998) merkt een stroomafwaarts gerichte drift op van juveniele donderpadden 's nachts of in de ochtend- en avondschemering, gecorreleerd aan de watertemperatuur en daglengte.

Bij (her-)introducties van donderpadden was de verspreiding in bovenstroomse richting 0,6-1 km /jaar, en benedenstrooms richting ca. 0-1,5 km/jaar (Pihlaja *et al.*, 1998b; Späh & Beisenherz, 1986 in Waterstraat 1992).

De actieradius van de hybride *C. perifretum* in de Benedenrijn is mogelijk groter dan die van de *Cottus*-soorten uit bovengenoemde onderzoeken. Verspreidingsgegevens van de *C. perifretum* in de Sieg (1992- 2001) wezen op een kolonisationsnelheid van gemiddeld 4-8 km per jaar op deze rivier (Nolte *et al.*, 2005).

Donderpadden verplaatsen zich over de bodem. Vistrappen met overlagen van 18-20 cm hoogte (Utzingen *et al.*, 1998), vormen een obstakel voor de donderpad. Knaepkens *et al.* (2005) concludeerden dat in vistrappen met lagere overlagen (10-20 cm) hoge stroomsnelheden een probleem vormden. Om migratie van donderpadden te bevorderen kunnen de volgende maatregelen worden genomen:

- Aanbrengen van stenen rondom V-vormige overlagen van vistrappen
- Gebruik van 'vertical slot' passages, waardoor ook bodemgebonden vissoorten via de bodem kunnen migreren.
- Gebruik vistrappen met overlagen opgebouwd uit stenen

Zeker de laatste vistrap, waar veel stenen van diverse maten worden gebruikt, vormt bovendien een prima habitat, voor de donderpad.

De aanwezigheid van een sifon in een beek hoeft geen barrière te zijn volgens Knaepkens *et al.* (2004c). Uiteraard spelen de dimensies en het onderhoud hierbij een rol. Een sifon van 35 meter in de Zwanebeek (diameter onbekend) bleek geen migratiebarrière voor de donderpad.

## **3.4 Voortplanting**

### **3.4.1 Geslachtsrijpheid en voortplantingsperiode**

De leeftijd van geslachtsrijpheid en de voortplantingsperiode van donderpadden zijn variabel. Er zijn aanwijzingen dat er verschillen zijn tussen soorten onderling, maar dat ook binnen één soort omgevingsfactoren een belangrijke rol spelen.

Abdoli *et al.* (2007) nemen waar dat de geslachtsrijpheid van individuen binnen dezelfde populatie mede afhankelijk is van de temperatuur; Donderpadden in de warmere rivierdelen zijn jonger geslachtsrijp (1+ of 2+) dan soortgenoten in de koudere delen (2+ of 3+).

Waarnemingen van voortplantingsactiviteiten variëren vanaf begin februari tot in juli toe (Crisp *et al.*, 1974; Fox, 1978; Seeuws & van Liefveringhe, 1998). In productieve wateren in Zuid-Engeland vonden voortplantingsactiviteiten plaats van begin februari tot begin juli. In deze periode werd tot vier keer toe gepaaid. In voedselarme bovenlopen in Noord-Engeland liep het voortplantingseizoen van eind april tot de eerste week van mei waarin slechts eenmaal eieren werden afgezet (Fox, 1978). Oudere dieren rijpen iets vroeger in het seizoen, waardoor deze exemplaren dan ook vroeger beginnen te paren, namelijk ongeveer eind februari. Volgens Freyhof *et al.* (2005) behoren beide Engelse populaties tot *C. perifretum*. In dat geval bestaat er dus een grote variatie tussen populaties van dezelfde soort, als gevolg van verschillen in omgevingsfactoren.

Freyhof *et al.* (2005) melden verder dat *C. rhenanus* geslachtsrijp is op 2-3 jarige leeftijd en vervolgens 1-3 seizoenen paait. *C. perifretum* uit de Schelde is, althans onder laboratoriumomstandigheden, al na 1 jaar geslachtsrijp, terwijl *C. rhenanus* onder dezelfde omstandigheden wel net zo hard groeit, maar nog niet geslachtsrijp is. Hier speelt het verschil tussen soorten een rol.

Volgens Nolte *et al.* (2006) lijkt het erop dat de paaiperiode van *C. perifretum* in de Benedenrijn eerder begint dan die van *C. rhenanus*, maar er is wel een grote overlap in de paaiperiode.

In het algemeen rijpen mannetjes rijpen eerder dan de vrouwtjes, in deze periode beginnen zij een nestruimte voor te bereiden. In de twee of drie weken voorafgaande aan de paring worden de mannetjes, in tegenstelling tot de vrouwtjes, ook overdag actief. Tijdens deze periode maken ze een soort nestruimte door de holte onder hun steen door graafwerken met behulp van zijn bek en zijn stevige borstvinnen te vergroten (Smyly, 1957; Semmekrot, 1993). Soms kan men een mannetje ondersteboven waarnemen terwijl hij schijnbaar het dak van de nestholte, waar het wijfje later de eieren op zal leggen, inspecteert (Morris, 1954 in Seeuws & van Liefveringhe 1998).

### 3.4.2 Paaigedrag

Ten aanzien van de hofmakerij en het daaropvolgend paaien zijn er verschillende waarnemingen gedaan. Morris (1954), Smyly (1957) (in Seeuws & van Liefveringhe 1998) en Ladich (1990) maken melding van een hofmakerij met deels 'agressieve' elementen. Als een vrouwtje langs het nest zwemt, maakt het mannetje knikbewegingen en de kop wordt donkerder van kleur. Het mannetje zal haar vervolgens bij de kop vast proberen te grijpen. Als het wijfje niet probeert te vluchten en zich bereid toont tot paaien, laat het mannetje haar los en zal het vrouwtje zijn broedhol binnen zwemmen of het mannetje draagt haar naar binnen. Het begin van de hofmakerij kan overeenkomsten vertonen met het dreiggedrag zoals dit optreedt bij de verdediging van het territorium.

Tussen het tijdstip waarop het vrouwtje het nest betreedt en het moment dat de eieren zijn gelegd kan 20-30 uur verstrijken. Het vrouwtje hangt gedurende die tijd rustig ondersteboven tegen de onderkant van de steen. Het mannetje gedraagt zich rusteloos draait, slaat met zijn staart, verheft zich op zijn buikvinnen of blokkeert de ingang van het nest door er dwars

voor te gaan liggen. Als de eieren gelegd zijn, verlaat het vrouwtje het nest en keert niet terug.

Gaudin (1981) beschrijft een 'vriendelijker' wijze van hofmakerij: bij nadering van een vrouwtje vertoont het mannetje een herhaald optreden van karakteristieke kopbewegingen. Indien het vrouwtje paarij is beantwoordt zij deze hofmakerij door met kleine rukjes vooruit te zwemmen. Ten slotte gaat zij enkele minuten rustig naast het mannetje liggen om vervolgens hevig te keer te gaan waarbij het zand opwerfelt. Na enkele minuten gaat het vrouwtje op haar rug liggen tegen het plafond van het nest aan, waarna het mannetje spoedig naast haar gaat liggen. In die houding worden de eitjes tegen het plafond van het broedhol afgezet. Het vrouwtje legt daarna nog een tweede legsel en verlaat het nest binnen 5-10 uur. Het mannetje bewaakt en verzorgt de eitjes totdat ze zijn uitgekomen (zie Figuur 3.4).

### 3.4.3 Partnerkeuze

Bij de keuze wie de 'beste' kandidaat is, hanteert het vrouwtje verschillende tactieken. Er bestaat een relatie tussen de grootte van het vrouwtje, en het mannetje dat door haar wordt gekozen om te paaien: wijfjes prefereren vooral grotere mannetjes. Het verschil mag echter niet te groot zijn, omdat dit gevaar kan opleveren voor het vrouwtje tijdens de hofmakerij (Marconato & Rasotto, 1983; Marconato & Bisazza, 1988; in Seeuws & v.Liefferinge, 1998).

Bertorelle *et al.* (1997) hebben een groot aantal veldgegevens met betrekking tot partnerkeuze gesimuleerd met computermodellen. De resultaten waren goed te verklaren met een model waarbij:

- de vrouwtjes selectiever zijn in de partnerkeuze, wanneer de mannetjes in clusters bijeenzaten en;
- de vrouwtjes een voorkeur hebben voor mannetjes die al eieren in hun nest hebben, en;
- deze eieren 36 uur of korter geleden zijn gelegd.

Een mannetje kan tot tien wijfjes in zijn nest toelaten (Marconato *et al.* 1993; Morris, 1954 in Seeuws & Liefferinge, 1998). Wanneer er meer dan één rijp vrouwtje op hetzelfde ogenblik beschikbaar is, kan het mannetje ze allebei in zijn nest toelaten.

### 3.4.4 Eieren en broedzorg

De eieren worden in een klompje aan de onderkant van de steen gekleefd. Er bestaat een positieve relatie tussen de ouderdom van de vrouwtjes en het aantal eieren (Smyly, 1957 in Patzner *et al.*, 2001). De diameter van de eieren neemt bij 2-4 jarige vissen toe, en neemt op latere leeftijd weer af. Daarnaast heeft een hogere temperatuur een positief effect op de vruchtbaarheid (Abdoli *et al.* 2005). Het totale aantal eieren per vrouwtje kan variëren van ca. 50 tot 1000 eieren (Hofer & Bucher, 1991, Abdoli *et al.* 2005). Bij grote mannetjes kunnen tot vijf eiklompjes gevonden worden, gelegd door verschillende vrouwtjes (Marconato & Rasotto, 1983; Korolev, 1991).

Het mannetje van de donderpad zorgt voor de eieren. Met zijn borstvinnen zorgt hij voor een continue waterstroom over de eitjes. Hierdoor krijgen de

eitjes voldoende vers en zuurstofrijk water. Wordt het mannetje in het stadium van de bewaaiing verwijderd, dan gaan de eieren snel beschimmelen (Morris, 1954; Smyly, 1957 in Seeuws & van Liefferinge, 1998).



**Figuur 3.4 Broedzorg van de eieren door het mannetje (Bohl & Ferling, 1994)**

Donderpadmannetjes vertonen slechts één ouderzorgcyclus per seizoen. Mannetjes verhogen hun reproductief succes door eiklompjes van meerdere vrouwtjes te bewaken (Waterstraat, 1992). Grotere mannetjes bewaken bovendien gemiddeld grotere eipakketten. De relatie tussen de grootte van het mannetje en het voortplantingssucces is deels het gevolg van het feit dat grotere mannetjes met grotere, meer vruchtbare vrouwtjes paaien (Mann, 1971; Waterstraat, 1992). Grotere vrouwtjes hebben niet alleen meerdere voortplantingscycli, ze leggen ook grotere eieren, waaruit ook grotere larven komen (Marconato & Bisazza, 1988 in Seeuws & v. Liefferinge, 1998). De grootste vrouwtjes kunnen tot vier legfels hebben per voortplantingsseizoen, waarbij in totaal 1000 eieren worden gelegd (Fox, 1978).

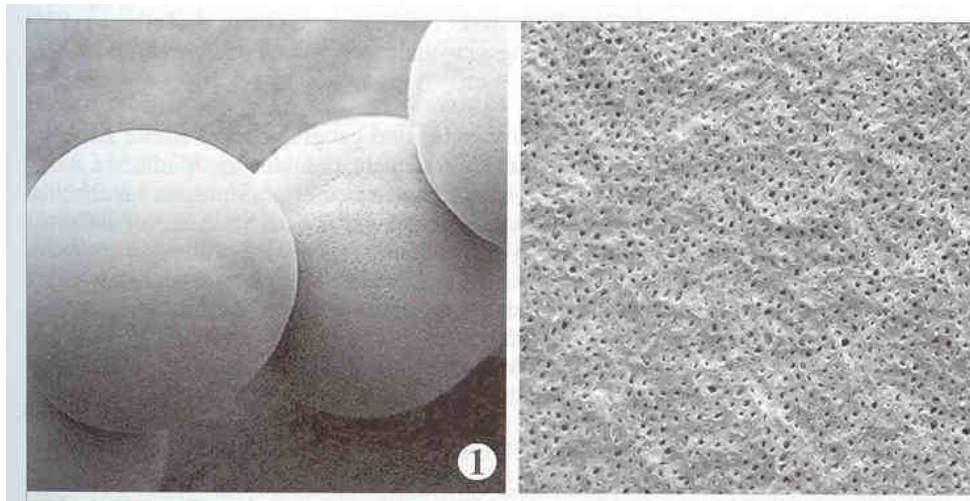
Tijdens de broedzorg eten de mannetjes minder dan anders, waardoor hun conditie achteruit gaat. Het gewichtsverlies varieert in die periode van gemiddeld 13,5 tot 18,8%, wat een verklaring is voor de grote sterfte die aan het eind van het voortplantingsseizoen wordt waargenomen. Marconato & Bisazza (1988) en Marconato *et al.* (1993) namen kannibalisme waar tijdens de broedzorg. De mannetjes met broedzorg hadden significant meer eieren in hun maag dan de mannetjes zonder broedzorg. Er bestonden sterke aanwijzingen dat deze eieren uit het eigen nest afkomstig waren ("filial cannibalism"). De kans dat eieren werden gegeten door de mannetjes met broedzorg, evenals het aantal gegeten eieren, steeg met het toenemende ontwikkelingsstadium van de eieren. Ook nam deze vorm van kannibalisme toe bij een gebrek aan alternatieve prooi. Aangenomen wordt dat deze vorm van kannibalisme bij de donderpad een strategie vormt om de kans op sterven, voordat de eieren uitkomen, te verminderen. Om kannibalisme op het eigen broed zoveel mogelijk te voorkomen paren de wijfjes bij voorkeur met mannetjes die in een goede conditie verkeren, of met mannetjes die al eieren bewaken.

## 3.5 Ontogenese

### 3.5.1 Ei-stadium

De grootte van de eieren varieert van 2,0-2,5 mm en is positief gecorreleerd met de grootte van het vrouwtje (Marconato & Bisazza, 1988). De kleur van de eieren is wit tot oranje. De eieren zijn glad en overdekt met kleine poriën (Patzner *et al.*, 2001).

De eieren komen uit na 20 tot 30 dagen, afhankelijk van de watertemperatuur. Bij een temperatuur van 10 °C komen de eieren na ongeveer 4 weken uit. Eieren in een nestruimte met meerdere eipakketten ontwikkelen zich sneller en komen eerder uit, dan in nesten met slechts één eipakket (Korolev, 1991).



**Figuur 3.5 Eieren van de donderpad: 1; 20x vergroot, 2; 1200x vergroot (Patzner *et al.*, 2001)**

### 3.5.2 Embryonaal stadium

Bij het uitkomen van de eieren hebben de embryo's een lengte van 6-7 mm en zijn in het bezit van een grote dooierzak (Maitland & Campbell, 1992 in Tomlinson & Perrow 2003). Volgens Smyly (1957) blijven de net uitgekomen visjes in dit stadium in een hoekje van het nest. Adamicka (1991) neemt echter waar dat zij zich verspreiden tussen de stenen in de buurt van het nest, volgens de auteur om het risico te ontlopen opgegeten te worden door de voorheen zorgzame vader.

Het embryonale stadium duurt totdat de dooierzak is verteerd. De tijd voor het verteren van de dooierzak is variabel en afhankelijk van de temperatuur en kan variëren van 10 tot 30 dagen (Semmekrot, 1993; Maitland & Campbell, 1992). De lengte van de larven varieert dan van 9-12 mm.



### 3.5.3 Larvaal en juveniel stadium

Zowel in stromend water als in meren vertonen de larven en juvenielen gedurende enige tijd een pelagische levenswijze. Deze pelagische levenswijze van de 0+ -vis stelt ze in staat nieuwe habitats te koloniseren (Wanzenböck *et al.* 2000). Bless (1990) nam in riviertjes een stroomafwaarts gerichte 'drift' waar van juveniele donderpadden in de nacht en ochtend- en avondschemering. Wanzenböck ving in de Hallstättersee zowel in de oever, als op plaatsen waar het meer een diepte had van 40-80 meter, aan de oppervlakte s' nachts larvale en juveniele donderpadden. Overdag werden geen donderpadden gevangen, wat zou kunnen wijzen op een verticale migratie van de juvenielen. Of en zo ja, hoe zij dit doen zonder zwemblaas is verder niet onderzocht.

## 3.6 Groei, lengte en gewicht

### 3.6.1 Lengte en groei

De gemiddelde lichaamslengte en het gewicht van donderpadden varieert naargelang de omstandigheden, waaronder de voedselrijkdom van het water, de temperatuur of het geslacht. In voedselrijke wateren met een hoge gemiddelde temperatuur groeien donderpadden sneller dan in voedselarm water en lagere temperaturen.

Abdoli *et al.* (2007) constateerden jonge donderpadden (0+ en 1+) sneller groeiden bij hogere temperaturen, maar vonden een negatieve relatie tussen de temperatuur en de groei van oudere donderpadden (2+ tot 5+). Over de gehele levenscyclus genomen was de relatie tussen de temperatuur en de groeisnelheid negatief.

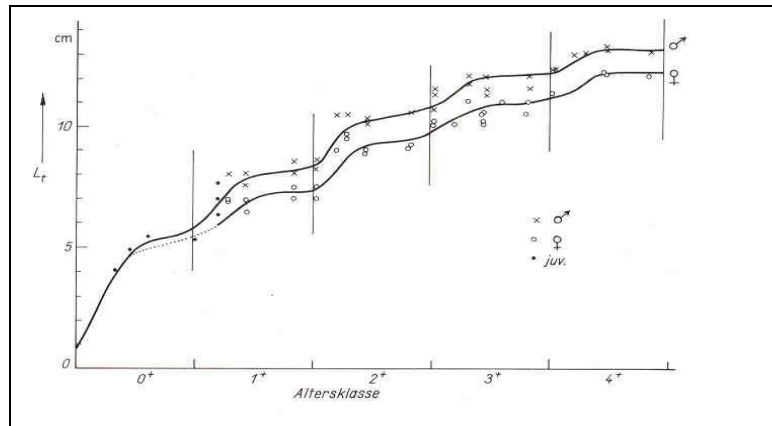
Mannetjes zijn groter en zwaarder dan vrouwtjes van dezelfde leeftijd (Waterstraat, 1992; Korolev, 1991). Seeuws & Van Loefferinge (1998) geven een overzicht van literatuur aangaande lengte/leeftijdsgegevens (tabel 3.1). Aangezien donderpadden geen schubben bezitten, kan de leeftijd alleen bepaald worden met behulp van otolieten. De otolietringen zijn echter moeilijk leesbaar, hetgeen onzekerheden bij de leeftijdsbepaling oplevert (Adamicka, 1991).

**Tabel 3.3 Overzicht van lengte/leeftijdsgegevens van de donderpad (bron: Seeuws & van Loefferinge, 1998). Lengte in cm.**

Auteur	lengte na 1 jaar (0+)	lengte na 2 jaar (1+)	lengte na 3 jaar (2+)	lengte 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		

Groei treedt het gehele jaar op, maar de groeisnelheid daalt in de winter (Mann, 1991; Waterstraat 1992). Waterstraat stelde een gedetailleerde grafiek op van lengte/leeftijdsgegevens van een populatie donderpadden in de Dömnitz in Duitsland (figuur 3.5).

Crisp & Mann (1991) deden onderzoek aan een populatie donderpadden voor en na verstuwing van een rivier in Noord-Engeland. De donderpadden in het stuwmeer paaiden later in het seizoen als gevolg van een minder snelle opwarming van het water. Alle jaarklassen bleken echter groter te zijn dan voor de aanleg van de dam, wat op een verbetering van groeicondities duidde.



**Figuur 3.6** Lengte-leeftijdsverhouding van de donderpad in de Dömnitz Noord-Duitsland (Waterstraat, 1992)

### 3.6.2 Lengte/gewicht-verhouding

Mann (1971) maakte uitgebreid studie van lengte/gewichtsrelaties en productie van de donderpad in een drietal beken in Zuid-Engeland.

In de formule:

$\log w = a + b T_l$  ( $w$  = gewicht in kilogram,  $T_l$  de totaallengte in cm)

hebben de parameters  $a$  en  $b$  de volgende ranges:

$a$ : -2,134 tot -1,758

$b$ : 2,812 tot 3,321

Klein-Breteler & De Laak (2003) vinden bij toepassing van lineaire regressieberekeningen op gegevens van Nederlandse donderpadden het volgende verband ( $n = 27$ ,  $p < 0,05$ );

$G = a/TL^b$   $a = 0,013984$   $b = 2,9591$

$TL = (G/a)^{(1/b)}$   $a = 0,008233$   $b = 3,2330$

Waarbij  $G$ =gewicht en  $TL$ =totale lengte

## 3.7 Voedsel

### 3.7.1 Samenstelling van het voedsel

De donderpad is, in overeenstemming met zijn bodemgebonden levenswijze, voornamelijk een benthos-eter. Het menu van de donderpad wordt onder andere sterk bepaald door het aanbod en (Hyslop, 1982; Welton, 1983), maar indien voorhanden hij heeft wel een voorkeur voor *Gammarus pulex* (vlokreeft) en *Asellus aquaticus* (waterpissebed).

Het dieet van 0+ donderpadden bestaat bijna uitsluitend uit benthische evertrebraten. Slechts uiterst zelden eten zij ook adulte insecten. Door hun opportunistisch eetgedrag verschuift hun dieet gedurende het seizoen. In het begin van de zomer worden veel Chironomidenlarven (dans/vedermuggen) en Ephemeroptera nimfen (eendagsvliegen) gegeten. In de loop van augustus worden, naast deze laatstgenoemde ook veel larven van Simuliidae (kriebelmuggen) gegeten. In de loop van zomer en najaar wordt het dieet verder aangevuld met Molluscan (weekdieren) en kleine Crustaceeën (kreeftachtigen).

Adamicka (1987) geeft aan dat het voedsel van donderpadden in de rivier de Ybbs in Oostenrijk hoofdzakelijk bestaat uit Chironomidae en Ephemeroptera.

Uit het onderzoek van Welton (1983) bleek dat het aandeel *Asellus aquaticus* en *Gammarus pulex* in de maaginhoud het hele jaar groter was dan het aandeel in het substraat. Het aandeel Trichoptera (schietmotten), Coleoptera (kevers), Ephemeroptera en Chironomidae in de maaginhoud was slechts af en toe groter dan het aandeel in het substraat. Davey *et al.* (2006) voerde enclosure-experimenten uit met verschillende (natuurlijke) dichtheden donderpadden en verschillende voedselconcentraties.

Bij lagere populatiedichtheden had de donderpad een voorkeur voor *Gammarus pulex* ten opzichte van overige soorten (Chironomidae, Simuliidae, Baetis nymphen -haften-), en vertoonden zij een hogere groeisnelheid. Groeisnelheden namen af bij hogere populatiedichtheden, terwijl de totale biomassa consumptie gelijk bleef.

**Tabel 3.4 Voedsel van de donderpad volgens diverse auteurs**

Voedsel	Copp <i>et al.</i> (1994)	Müller (1960)	Welton (1983)	Hyslop (1982) 0+	Marconato <i>et al.</i> (1992)	Crisp <i>et al.</i> (1978)
Hirudinae	X			X		
Plecoptera		X				X
Ephemeroptera		X	X	X		X
Trichoptera		X	X	X		X
Simulidae		X		X		
Coleoptera			X	X		X
Diptera						X
Chironomidae	X	X	X	X		X
Crustacea				X		
<i>Gammarus pulex</i>	X		X			X
<i>Asellus aquaticus</i>	X		X			
Mollusca				X		X
Zooplankton						X
Stekelbaarzen	X					
Vis niet geïdentif.	X					
steentjes	X					
twijgjes	X					
planten materiaal	X					
eieren <i>C. gobio</i>					X	
eieren, niet gedefinieerd				X		

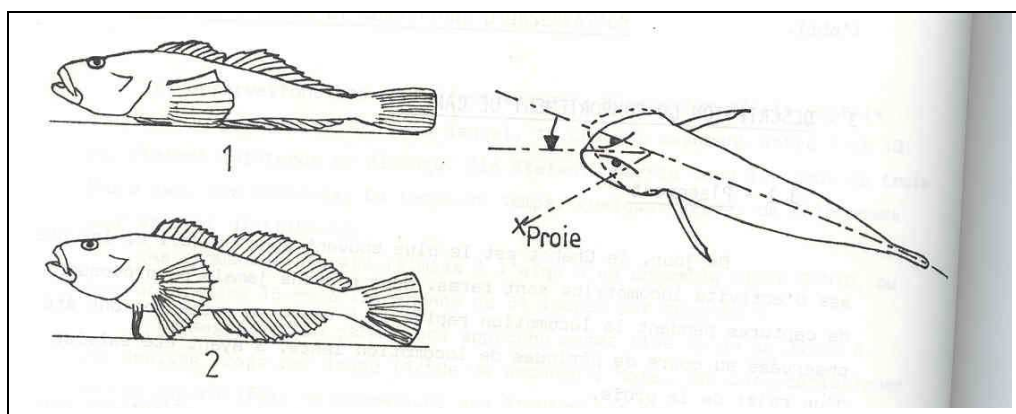
Copp *et al.* (1994) vonden een maaginhoud die voor ca. 35 tot 45 % uit *Gammarus pulex* en ca. 1-6 % uit *Asellus aquaticus* bestond. Voor ca. 10-20% bestond de maaginhoud uit plantenmateriaal. Ook werden steentjes (6-13%) en in 1+ vissen stekelbaarsjes en ander vis aangetroffen in de maag (<1%). Ook uit het onderzoek van Copp *et al.* (1994) blijkt een lichte voorkeur voor waterpissebedden als prooi, vooral voor de 0+-vissen. De keuze voor *Gammarus pulex* leek een vooral een opportunistische, door hun bestaande overmaat als prooidier bij het onderzoek.

Crisp *et al.* (1978) constateerden een verschuiving in het dieet van de donderpad voor en na verstuwning: voor de aanleg van het reservoir aten volwassen dieren vooral nimfen van Ephemeroptera en Plecoptera (steenvliegen), en de juvenielen vooral Diptera (vliegen en muggen) en Coleoptera. Na de aanleg van het reservoir verschoof het dieet van de volwassen dieren naar Chironomiden en *Gammarus*. De juvenielen aten vooral Chironomiden en zoöplankton.

Marquet (1959) meldt naar eigen waarneming dat (rivier)donderpadden vroeger in grote dichtheden voorkwamen bij lozingspunten van organisch afval in ondiepe snelstromende delen van bepaalde Limburgse beken. Marquet vermoedde dat dit werd veroorzaakt door het veel voorkomen van waterpissebedden (*Asellus aquaticus*) op deze plekken.

Lange tijd is gedacht dat de donderpad een sterke voorkeur had voor de eieren van salmoniden (zalmachtigen) en zo de salmonidenstand in beken en rivieren bedreigde. Bij onderzoek naar de maaginhoud van donderpadden in salmonidenwateren bleek echter dat salmonideneieren en broed nauwelijks werden gegeten door donderpadden. In feite werden er veelmeer salmonideneieren in de magen van de paaiende salmoniden zelf aangetroffen (Moyle, 1977).

Wel eten donderpadmannetjes onder bepaalde omstandigheden eieren uit het eigen nest. Dit doen zij om te voorkomen dat zij sterven voordat de eieren uitkomen. Voor een uitgebreidere beschrijving van dit verschijnsel zie § 3.4.4.



**Figuur 3.7** Verticale en horizontale bewegingen van de donderpad tijdens het jagen (Gaudin 1981)

### 3.7.2 Foerageren

Het bemachtigen van voedsel gebeurt meestal vanuit een schuilplaats. Met zijn beweegbare ogen en met behulp van het zijlijnorgaan lokaliseert de donderpad een prooidiertje. Als het enigszins kan verlaat de donderpad zijn schuilplaats niet. Hij wacht rustig af tot de prooi binnen zijn bereik is en hapt die dan met minimale bewegingen naar binnen. Hierbij kan hij zich van de bodem verheffen door op zijn borstsvinnen te steunen (figuur 3.6). Met zijn kop kan hij horizontale bewegingen maken, waardoor het volgen en pakken van zijn prooi eenvoudiger is (Gaudin, 1981; OVB, 1986).

In tegenstelling tot hun grote bek hebben donderpadden een relatief klein keelgat. Marquet (1959) zegt hierover:

*"Het zijn erg gulzige rovertjes. In tegenstelling tot hun geweldig grote bek, die geheel met tandjes is bezet, is hun keelgat zeer klein. Grijpen zij in hun gulzigheid een te grote prooi, dan moeten zij dit dikwijls met de verstikkingsdood bekopen"*

Een theorie over de ongerijmdheid van de grote bek in vergelijking tot het kleine keelgat van de donderpad is, dat de vis dankzij deze grote bek een veel groter bereik heeft, vooral naar de zijkanten toe. Hij hoeft dan nauwelijks te bewegen om zelfs organismen die hem van de zijkant naderen, te verschalken (OVB, 1986).

## 3.8 Populatiedynamica

### 3.8.1 Productiviteit

De productiviteit en levensduur van de donderpad, en daarmee de opbouw van de populatie, zijn afhankelijk van milieufactoren van de omgeving: in voedselrijke harde wateren met hoge gemiddelde watertemperaturen bereiken alle vissen na het eerste levensjaar seksuele rijpheid. De paaiperiode varieert van februari tot juni en de wijfjes leggen meerdere eiklompjes per jaar. Veel dieren sterven daarna, een klein deel gaat ook het daaropvolgende jaar nog over tot reproductie. De levensverwachting is in productieve wateren dus laag, maar de populatiedichtheid is hoog (0,9 -2,6 adulten /m<sup>2</sup>).

In hoger gelegen, voedselarmere en zachte wateren met lagere temperaturen worden donderpadden pas geslachtsrijp in hun tweede of derde levensjaar. De paaiperiode is van eind april tot begin mei. Per jaar leggen zij maar één eiklompje. De groeisnelheid is laag en er is een hoge levensverwachting (tot 10 jaar), maar een lage populatiedichtheid (0,2-0,7 adulten/m<sup>2</sup>) (Mills & Mann, 1983 in Tomlinson & Perrow, 2003, Marconato *et al*, 1993, Mann *et al.*, 1984 in Seeuws & van Liefvering, 1998; Fox, 1978).

Korolev (1991) beschreef een populatie donderpadden in Rusland die pas in hun vierde levensjaar seksueel actief werden en waarvan de paaiperiode zich uitstrekte van eind mei tot begin juni.

Mann *et al.* (1984) hebben op kleine schaal een experiment uitgevoerd om te onderzoeken of er sprake is van genetisch verschillende populaties, of van een aanpassing aan milieuomstandigheden: donderpadden werden verplaatst uit een koudere kalkarme waterloop naar een warmere, kalkrijke waterloop. De overgeplaatste dieren namen de voortplantingseigenschappen van de lokale populatie grotendeels over. Volgens recent onderzoek van Freyhof *et al.* (2005) is hier sprake van één en dezelfde soort, namelijk *C. periferum*). De donderpadden vertoonden in warmer en kalkrijker water een sterk verhoogde productiviteit ten opzichte van de productiviteit in hun oude milieu, namelijk de koude, kalkarme beek.

Mann *et al.* concluderen hieruit dat het grootste deel van de geografische variatie van de donderpad te verklaren is uit de flexibiliteit in tactiek om te overleven in verschillende milieus. Vergelijkbare verschijnselen zijn gevonden bij het bierpje en de riviergondel. Later onderzoek van Crisp & Mann (1991) ondersteunde de theorie. Na de aanleg van een stuwmeer bleken donderpadden in het stuwmeer sneller te groeien en eerder geslachtsrijp te worden dan voor de verstuwning.

Berekeningen van Waterstraat (1990, 1992) leveren een productie op van 30-100 g/100m<sup>2</sup> in voedselarm water en 200-1200 g/100m<sup>2</sup> in voedselrijker water (zandbeken).

In voedselrijke waterlopen hebben donderpadden dus een snelle voortplantingscyclus en een hoge productie, die ten koste gaat van de levensduur van het individu, in voedselarme wateren is er een langzame voortplantingscyclus met een langere levensduur en lage productie.

### 3.8.2 Populatiedichtheden

De populatiedichtheden kunnen sterk variëren (zie Tabel 3.5). Uit de gegevens in de tabel is het niet direct af te leiden, maar voor de hand ligt dat de aanwezigheid van veel geschikt substraat in de vorm van grind en stenen de populatiedichtheid positief beïnvloedt (zie bijv. Spiess *et al.* 1991). Het verschil in populatiedichtheid tussen de rivier- en de beekdonderpad (Dorenbosch *et al.*, 2008) was weliswaar niet significant, maar wel verklaarbaar uit het feit dat de rivierdonderpaden ook in niet of weinig stromende milieus voorkomen, waar minder geschikt substraat voorhanden is (zie § 4.9).

**Tabel 3.5 Populatiedichtheden van de donderpad in verschillende wateren (literatuur ontleend aan Waterstraat, 1992, m.u.v. Utzinger en Dorenbosch *et al.*, 2008).**

auteurs	eenheid	aantal individuen	type water
Williams & Harcup (1986); Crisp <i>et al.</i> (1974),; Welton <i>et al.</i> (1983)	/100m <sup>2</sup>	10-100 ind.	?
Waterstraat (1990, 1992)	"	tot 60 ind.	zandbeek: laaglandbeek in Duitsland, ionenrijk water
Waterstraat (1990, 1992)	"	10-30 ind.	voedselarm, ionenarm water
Andreasson (1971), Mann (1973)	"	tot 500 ind. (adult), 2500-7500 ind. (larven begin zomer)	zeer voedselrijk water Z.-Engeland, Z.- Zweden
Spiess <i>et al.</i> (1991)	"	gemiddeld 50-100 ind. lokaal 500 ind. (grindbanken)	?
Utzinger <i>et al.</i> (1998)		121-444 ind.	Zwitserse rivier, voedselarm, plaatselijk zeer voedselrijk
Dorenbosch <i>et al.</i> (2008)	/50m beeklengte	rivierdonderpad: gem. 17 ind.	rivieren, zand/grindbeken rel. voedselrijk
"	"	beekdonderpad: gem. 33 ind.	alleen in grindbeken rel. voedselarm

### 3.8.3 Sekseratio

Marconato & Bisazza (1988) vonden bij jonge vis een sekseratio van 1,02 (mannetjes/vrouwtjes), na de voortplanting verschoof dit in het voordeel van de vrouwtjes (0,64). Bij later onderzoek vonden Marconato *et al.* (1993) een sekseratio van 0,71. Aangetroffen dode vissen waren zonder uitzondering mannetjes, met een sterftepiek in de periode februari-april. Marconato *et al.* verklaarden deze verhoogde sterfte door een afgenomen voedselopname en een minder goede conditie van de mannetjes met broedzorg. Korolev (1991) vond een gemiddelde sekseratio van 1,0 met een verschuiving van de sekseratio van 0,41 (bij 3+ vissen) naar 1,7 (7+

tot 9+). Hier werd blijkbaar een verhoogde sterfte bij jonge mannetjes weer gecompenseerd door het bereiken van een hoge leeftijd van sterke overlevende mannetjes.

### 3.8.4 Populatiegrootte

Knaepkens *et al.* (2004b) deden onderzoek naar de relatie tussen populatieomvang en de genetische variabiliteit van de donderpad. Hiertoe werden populaties uit verschillende Belgische beken beschouwd. De leefgebieden van de beschouwde populaties varieerden van 150 meter tot circa 5,5 km beeklengte.

De aanleiding voor dit onderzoek was onder andere de lopende wetenschappelijke discussie betreffende de populatiegrootte in relatie tot duurzame levensvatbaarheid van een soort. Meestal wordt uitgegaan van 50 resp. 500 individuen ten behoeve van een kortere, resp. duurzame instandhouding van de soort. Meer recent onderzoek wijst echter uit dat grotere populaties van 1000-5000 individuen benodigd zijn om genetische degeneratieprocessen te voorkomen (zie diverse referenties in Knaepkens *et al.* 2004b).

Knaepkens *et al.* vonden een relatie tussen de genetische variabiliteit en de populatiegrootte van donderpadden. Op grond hiervan, en op grond van de berekende populatiegroottes in enkele Belgische beken concluderen de auteurs dat deze populaties van donderpadden zich in de gevarenzone bevinden. Prioriteiten bij de bescherming van de donderpad dient daarom ten eerste gelegen te zijn in bij de bescherming van de bestaande populaties, en vervolgens in een vergroting van de bestaande populaties door hun leefgebied uit te breiden.

## 3.9 Parasieten / ziekten

Scheinert (2004) maakt melding van de parasiet *Apatemon cobitides* als parasiet van de donderpad. De donderpad wordt geïnfecteerd door cercariën van de parasiet. De cercarie komt met donderpad in contact, zuigt zich vast en boort zich door de huid, verspreidt zich door lichaam en kapselt zich in. Als metacercariën kunnen ze zo op diverse plaatsen in het lichaam jaren infectueus blijven. De donderpad kan hierdoor deels blind worden maar gaat niet dood. Bij grote infectiegraad krijgt de vis gedragstoornissen o.a. lagere reactiesnelheid en wordt een makkelijke prooi van visetende watervogels. Daar ontwikkelt de parasiet zich tot geslachtsrijpe worm.

Feist *et al.* (2004) maken melding van infectie van de donderpad (soms tot 50% van de individuen) door *Dermocystidium* sp. Bij deze infectie worden cysten met daarin sporen gevormd op huid en vinnen.

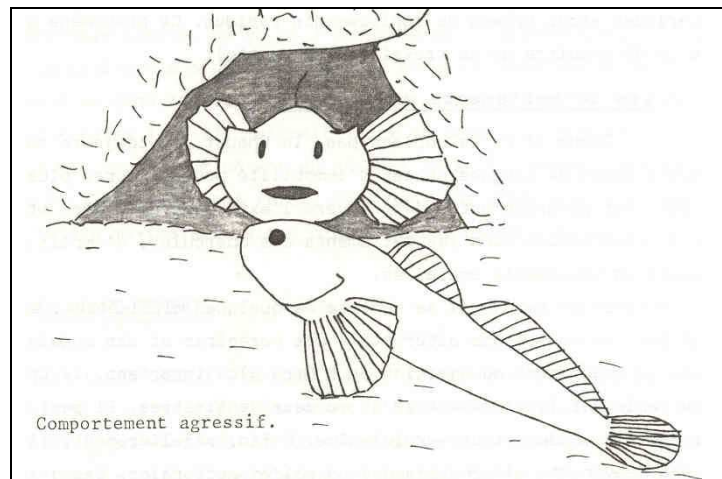


## 3.10 Bijzonderheden van de soort

### 3.10.1 Territoriumgedrag/dreiggedrag

Gedurende de voortplantingperiode brengt het mannetje de tijd door in de nestholte, met de kop iets uit de opening. Zijn reactie op voedselorganismen, een vrouwtje of een rivaal is steeds hetzelfde: hij bijt (Morris, 1954 in Seeuws & van Liefferinge, 1998).

Agressief gedrag bestaat uit het aannemen van een dreighouding, achtervolgen en vechten/bijten. Bij het dreigen worden kieuwen en vinnen gespreid, de kop gaat naar beneden en wordt donkerder, en de bek wordt geopend (Ladich 1990). Een typische eigenschap donderpadden is dat zij tijdens agressief gedrag tegenover rivalen geluiden produceren. Zowel mannetjes als vrouwtjes kunnen dit geluid produceren, maar vrouwtjes doen dit in veel minder mate. Het geluid bestaat uit enkel- of meervoudige 'pulsen' die op een soort grommen of knorren doen denken. Bij elke geluidsproductie is er een typische knikbeweging met de kop (Ladich, 1989). De afschriksignalen worden zelden gevolgd door een aanval en het bijten van een rivaal (Ladich, 1990).



**Figuur 3.8 Dreighouding van het mannetje (Gaudin, 1981)**

Een rivaal die toch wordt aangevallen vlucht meestal snel en het territoriale mannetje keert terug naar zijn nestholte. Naarmate de broedzorg vordert wordt het mannetje ook agressiever naar belagers: vlucht de rivaal niet op tijd dan wordt hij gebeten, soms ook vastgehouden en weggedragen of weggeslingerd (OVB, 1986). Als de dieren aan elkaar gewaagd zijn en ze zich in elkaars bek hebben vastgebeten (onder- en bovenkaak) vlucht meestal degene die de onderkaak van de ander vasthad. Mannetjes die al eieren in hun nestholte hadden, kunnen hierdoor verdreven worden door grotere mannetjes (Morris, 1954; Smyly, 1957 in Seeuws & van Liefferinge, 1998).

## 3.11 Plaats in het ecosysteem

### 3.11.1 Predatoren

De predatoren van de donderpad zijn velerlei en variëren van roofvissen (bijvoorbeeld aal, snoek, kopvoorn en baars), zoogdieren (otter), visetende vogels (ijsvogel, waterspreeuw en blauwe reiger) (Adamicka, 1991; Tomlinson & Perrow, 2003) en waarschijnlijk ook rivierkreeften (Light, 2005; Guan & Wiles 1997 in Tomlinson & Perrow, 2003). De aal heeft een voorkeur voor de donderpad, indien deze voorhanden is. Mann & Blackburn (1991 in Prenda *et al.*, 1997) vonden een positieve relatie tussen aalgrootte en de dichtheid van donderpadden. Aalscholvers laten de donderpad links liggen. Schwevers & Adam (1998) onderzochten de effecten van de aalscholver op de visstand van de Duitse Ahr. De visstand nam in zijn geheel met 25% af gedurende de massale overwintering van de aalscholver. Er veranderde echter weinig met de aanwezige populatie donderpadden.

### 3.11.2 Competitie

Aangezien de donderpad in Europa vaak voorkomt in combinatie met salmoniden, is in het verleden veel onderzoek gedaan naar mogelijke voedsel- en/of habitatcompetitie tussen de donderpad en salmoniden. Lelek (1987) constateert uit gedetailleerd onderzoek van Straškraba *et al.* (1966) dat voedselcompetitie praktisch verwaarloosbaar is. Zie hiertoe ook de resultaten van het onderzoek van Moyle (1977) in § 3.7 betreffende voedselkeuze. Meer recent onderzoek van wijst eveneens op een minimale onderlinge competitie: een toevallige introductie van de donderpad in de Finse rivier de Utsjoki in 1979 had na ca. 20 jaar niet geleid tot een aantasting van de dichtheden aan jonge zalm (Pihlaja *et al.*, 1998b). Nader onderzoek naar de ruimtelijke verdeling van donderpadden en zalmen wees uit dat er een sterke ruimtelijke scheiding is van deze twee soorten (Jørgensen *et al.*, 1999).

Ook is lang uitgegaan van onderlinge competitie tussen de donderpad en het biermpje, eveneens een bodembewoner (o.a. Smyly, 1957, Hyslop, 1982 Mann, 1989 in Prenda *et al.* 1997). In onderzoek van Prenda *et al.* (1997) echter werd voor een sterke interactie tussen deze twee soorten geen aanwijzingen gevonden.

Wel bleek het verdwijnen van de donderpad bij een incident van watervervuiling tijdelijk ten gunste kwam aan de dichtheid van biermpjes, totdat het populatie donderpadden weer op niveau was (Mann, 1989). Copp *et al.* (1994) constateren dat de donderpad en het biermpje weliswaar een vergelijkbaar dieet hebben, maar dat er geen aanwijzingen zijn voor voedselcompetitie. Ook Welton *et al.* (1991) komen tot deze conclusie, en concluderen op basis van voedselexperimenten dat het biermpje en de donderpad in aanwezigheid van elkaar op subtiele wijze hun eetgedrag aanpassen. Hierdoor maken zij gebruik van verschillende aandelen van hetzelfde voedselaanbod (in dit geval waterpissebedden en Chironomiden).

Degerman & Sers (1994) onderzochten in Zweden het effect van de aanwezigheid van met de rivier in verbinding staande natuurlijke meren op de vissen van stromend water. De kans op voorkomen van o.a. donderpadden was groter met toenemende afstand van een meer, volgens Degerman & Sers als gevolg van predatie door, of competitie met vissoorten van stagnant water. Opvallend was echter dat op 1-3 km afstand meer larven werden aangetroffen dan dichtbij of verder weg van een meer. Blijkbaar is de nabijheid van een meer positief voor de rekrutering (bijvoorbeeld door hogere voedselrijkdom). Te dichtbij zou negatief zijn door competitie met ander soorten als snoek en snoekbaars. Jørgensen *et al.* (1999) vinden juist grote dichtheden van donderpadden dicht in de nabijheid Finse meren (binnen 50 meter). Competitie met soorten van stagnant water zou hier afwezig zijn door de hoge stroomsnelheden in de rivier zelf.

Tomlinson & Perrow (2003) wijzen op het gevaar van het uitzetten van forellen of uitheemse kreeftensoorten in beken en rivieren. Guan & Wiles (1997 in Tomlinson & Perrow, 2003) melden negatieve effecten van uitgezette Californische rivierkreeft als gevolg van competitie om schuilgelegenheid en voedsel, maar ook door directe predatie. Light (2005) merken op dat donderpadden in de aanwezigheid van rivierkreeften zich meer in snelstromende habitats gaan ophouden en frequenter vluchten.



**Figuur 3.9** Jonge donderpadden in een aquarium vertonen geen agressief gedrag (Bohl & Ferling 1994).



## 4 Habitat- en milieueisen

### 4.1 Inleiding

In dit hoofdstuk wordt literatuurgegevens beschreven betreffende de habitateis- en milieueisen van de donderpad. Hierbij is gebruik gemaakt van onderzoeksliteratuur over *Cottus gobio*. Gezien de hernieuwde taxonomische inzichten over de donderpad kunnen we er van uitgaan dat de onderzoeksgegevens meerdere soorten van het genus *Cottus* betreffen dan alleen *C. gobio*. In die zin moeten de onderzoeksresultaten worden opgevat als de algemene habitat – en milieueisen van het geslacht *Cottus* in Europa. Praktisch al het geciteerde onderzoek is uitgevoerd met populaties donderpadden uit min of meer stromende en koele beeksystemen. De onderzoeksgegevens zijn om deze reden mogelijk meer representatief zijn voor *Cottus rhenanus* dan voor de hybride *Cottus perifretum*. Er is nog weinig ecologisch onderzoek uitgevoerd naar *C. perifretum*, welke de laatste decennia vanuit de beneden Rijn zijn opmars heeft gemaakt in bovenstroomse richting. Gezien het veelvuldig voorkomen van deze soort in niet stromende wateren, zijn er redenen om aan te nemen dat de ranges wat betreft verschillende milieufactoren voor de hybride *C. perifretum* breder zijn dan in onderstaande paragrafen aangegeven. De beekdonderpad komt slecht sin enkele snelstromende beken voor gekenmerkt door een sterk reofiel gedomineerde visgemeenschap, terwijl de rivierdonderpad zich ophoudt op locaties waar de visgemeenschap bestaat uit veel soorten met een brede habitatvoorkeur.

### 4.2 Watertemperatuur

In de literatuur komt bij de donderpad een sterke voorkeur voor lagere watertemperaturen naar voren. Volgens Kainz & Gollmann (1989) zijn wateren met een maximum temperatuur van 14 tot 16 °C zeer geschikt zijn en worden donderpadden niet aangetroffen in wateren met een maximum temperatuur van 18 °C. Gaudin (1981) geeft aan dat bij donderpadden in aquaria er zorg voor moet worden gedragen dat de watertemperatuur niet boven de 15 à 17 °C komt. Volgens Symons (1975) worden temperaturen lager dan 7 en hoger dan 19 °C gemeden door de donderpad. Temperaturen hoger dan 20 °C geven aanleiding tot onrustig gedrag en een zeer sterke ademhaling (Adamicka, 1984). Korolev (1991) meldt dat bij 20-24 °C donderpadden hun favoriete schuilplaatsen verlieten en zich concentreerden bij brongevoede rivierarmen en beekmondingen. Bij temperaturen vanaf 23 °C werden dode donderpadden aangetroffen.

Elliot & Elliot (1995 in Seeuws & van Liefferinge 1998) hebben onderzoek gedaan naar de extremen van de temperatuurtolerantie van de donderpad: bij ca. 4-5 °C en ca. 26-27 °C overleven de dieren nog wel (>

7 dagen) maar nemen geen voedsel meer op. De letale onder- en boventemperaturen liggen bij ca. 1°C resp. ca. 32-33°C.

Het onderzoek naar temperatuurtoleranties is veelal uitgevoerd met donderpadden uit stromende milieus. Er is tot op heden geen onderzoek gedaan naar de temperatuurtolerantie van de binnen Nederland sterk toegenomen soort *Cottus perifretum*. Deze soort doet het niet alleen goed in de rivieren, maar ook in niet stromende wateren zoals kanalen, meren en zelfs sloten. Waarschijnlijk heeft deze soort daarom een grotere temperatuurtolerantie dan andere *Cottus*-soorten, waaronder *Cottus rhenanus*.

### 4.3 Zuurstofgehalte

Gaumert (1986) geeft het voorkomen weer van donderpadden in een groot aantal beken in Duitsland in relatie tot de zuurstofverzadiging van het water. Hieruit bleek dat donderpadden vooral voorkwamen bij zuurstofverzadigingspercentages tussen de 90 en 120%. De meeste donderpadden (> 50%) kwamen voor bij een zuurstofpercentage van 100-110%. De ondergrens van het zuurstofgehalte voor de donderpad is niet bekend. Uit het feit dat donderpadden zijn aangetroffen bij afvallozingen van papierfabrieken en zelfs van slecht functionerende rioolzuiveringsinstallaties (Hofer & Bucher 1991, zie ook § 4.10) kan men concluderen dat donderpadden een zekere tolerantie hebben voor verlaagde zuurstofgehalten, maar de ondergrens is niet onderzocht. Omdat de rivierdonderpad, in tegenstelling tot de beekdonderpad, ook in stagnant water voorkomt, kan hij mogelijk lagere zuurstofgehalten beter verdragen dan de beekdonderpad. Hier is echter geen onderzoek naar gedaan.

### 4.4 Zuurgraad

In de literatuur worden verschillende uitspraken gedaan over de pH van water in relatie tot het voorkomen van donderpadden. Tomlinson & Perrow (2003) vermelden dat donderpadden voorkomen bij pH 7 in bovenlopen en bij een pH 9 in kalkrijke benedenlopen. De bovenste grens zou daarmee boven een pH 9 liggen. Philippart (1997, in Tomlinson & Perrow, 2003) meldt als onderste tolerantiegrens voor de donderpad een pH 4,7. Butz & Rydlo (1996) vonden donderpadden in beken met een pH-range van 5,8 -7,7. In beken met een minimale pH waarde < 5,8 werden geen donderpadden aangetroffen. Degermann & Appelberg (1992) constateerden een positief effect van bekalking van verzuurde riviertjes op de dichtheid van beekforellen en donderpadden. Uit de cijfers mag geconcludeerd worden dat water met een pH van ca. 5,8 -9 geschikt is voor donderpadden.

### 4.5 Doorzicht en licht

Er is geen onderzoek gedaan naar het voorkomen van de donderpad in relatie tot het doorzicht. Het is ook niet waarschijnlijk dat er een directe relatie bestaat, ondanks het feit dat de donderpad een lichtschuw diertje

is. Het feit dat de donderpad zich overdag schuil houdt onder stenen en voornamelijk in de duisternis actief wordt, betekent dat bij het foerageren het zicht op zich geen belangrijke rol speelt. De donderpad is gebonden aan de aanwezigheid van stevige structuren, bij voorkeur stenen, die als beschutting en paailocatie dienen. Dit komt zowel voor in beken met stromend, voedselarm water met van nature een hoog doorzicht, als in stagnante wateren en grote rivieren met harde oeververdedigingen, met een van nature lager doorzicht.

Gaudin (1981) heeft de geschiktheid van het habitat van donderpadden onderzocht in relatie met schaduw. Uit dit onderzoek bleek dat donderpadden een sterke voorkeur hebben voor beschaduwde beekdelen. De meeste monsterlocaties waren minder dan 20% beschaduwd. Het overgrote deel (ca. 90%) van de gevangen donderpadden werd echter aangetroffen plaatsen met meer dan 20% beschaduwing. Aangezien de donderpad voornamelijk 's nachts actief is, is het vermijden van plaatsen die door direct zonlicht wordt beschenen een logische gedragswijze.

**Tabel 4.6 Percentage waargenomen donderpadden in relatie tot beschaduwing (Gaudin & Caillere, 1990)**

% beschaduwing	waargenomen donderpadden %
0%	3%
1-20%	6%
20-40%	25%
40-60%	18%
60-80%	23%
80-100%	23%

## 4.6 Zoutgehalte

Er is geen literatuur bekend over de zouttolerantie van de donderpad van het zoete water. Er zijn echter veel waarnemingen van de rivierdonderpad in Noord-Holland, waaronder in de Wieringermeer. Ook is hij aangetroffen op Tholen, dicht in de buurt van de Oosterschelde. Waarschijnlijk betrof het in al deze gevallen *Cottus perifretum*. Het ligt daarom voor de hand om te veronderstellen dat zwak brakwater (oligohalien: 0,3-3 mg Cl/l) geen probleem hoeft te vormen voor de hybride rivierdonderpad *C. perifretum*, maar dit mogelijke te hoge chloride-gehaltes zijn voor *Cottus*-soorten van snel stromende beken zoals *C. rhenanus*. Om dit met zekerheid te stellen is echter nader onderzoek nodig.

## 4.7 Stroomsnelheid

In combinatie met zijn behoefte aan stenig substraat wordt de donderpad soms beschreven als een vis met een voorkeur voor hoge stroomsnelheden. Donderpadden komen echter bij een brede range van stroomsnelheden voor. In stromende beken met een gevarieerd aanbod aan substraat heeft de donderpad juist een voorkeur voor plaatsen met lagere stroomsnelheden. Gaudin & Caillere (1990) melden dat, in de forelzone, 80% van de donderpadden zich vooral bij stroomsnelheden van

minder dan 10 cm/s ophielden. Bij deze voorkeur werd geen verband met de lichaamslengte gevonden. Davey *et al.* (2005) vonden een sterke afname van populatiedichtheid bij stroomsnelheden van meer dan 0,23 m/s. Gubbels (1997) vond in de Zieversbeek in Zuid-Limburg eveneens een voorkeur voor lage stroomsnelheden: 50% van de donderpadden (n = 50) werd gevonden bij een stroomsnelheid van 11-15 cm/s (stroomsnelheid bij de bodem). De overige donderpadden waren gelijk verdeeld in de rest van de beek (stroomsnelheden bij de bodem varieerden 6 tot 30 cm/s).

**Tabel 4.7 Verdeling donderpadden in relatie tot stroomsnelheden (Gaudin & Caillere, 1990)**

stroomsnelheid	waargenomen donderpadden
	n = 187
0-3 cm/s	48 %
3-10 cm/s	33 %
10-20 cm/s	11 %
20-30 cm/s	3 %
30-40 cm/s	4 %
>40 cm/s	1 %

Ook volgens andere auteurs prefereren donderpadden lage tot matige stroomsnelheden en ontbreken zij op plaatsen met een hoge stroomsnelheid (Bless, 1981; Copp, 1992; Brown, 1991; Korolev, 1991; Smyly, 1957 in Seeuws & van Liefvering 1998; Bohl & Lehmann, 1988). Toch zijn er ook dieren, zowel volwassen exemplaren als 0+ dieren in snelstromende (dwz. tot  $\pm 1$  m/s) waterlopen en stroomversnellingen gevonden (Sakari, 1969; Bless, 1981 in Seeuws & van Liefvering 1998). Van Liefvering *et al.* (2005) vinden bij onderzoek in de Voer dat het optimum voor juveniele vis ligt bij stroomsnelheden van 0,08-0,50 m/s, terwijl de volwassen vis zijn optimum heeft bij lagere stroomsnelheden (0,09-0,37 m/sec). Knaepkens *et al.* (2002) vonden de grootste dichtheid aan donderpadden in het gereguleerde laaglandriviertje de Witte Nete op plaatsen waar het water juist het snelste stroomt (0,3-0,6 m/s). Hier is de stroomsnelheid is echter niet bepalend voor de aanwezigheid van de donderpad, maar de op die plaatsen aangebrachte steenbestorting rond brugpeilers. Blijkbaar is het voorkomen van geschikt substraat en geschikte schuilgelegenheid een belangrijker factor voor de donderpad dan de stroomsnelheid en neemt hij bij gebrek aan alternatieven de hogere stroomsnelheden voor lief.

De donderpad is morfologisch aangepast aan hogere stroomsnelheden en Davey *et al.* (2005) vonden geen verschil tussen juveniele en oudere vis wat betreft voorkeuren voor stroomsnelheden. Davey *et al.* suggereren daarom dat het niet zozeer de stroomsnelheid zelf als wel de mogelijkheid tot foerageren/beschikbaarheid van prooidieren die de voorkeuren voor lagere stroomsnelheden bepaald.

Uit het feit dat de rivierdonderpad *Cottus perifretum* niet alleen in rivieren en beken, maar ook veelvuldig wordt aangetroffen in niet stromende wateren zoals meren en slootjes kan met afleiden dat deze soort geen speciale voorkeur voor de stroomsnelheid heeft. Uit de smalle hybride zones die optreden in beekjes, wanneer beide soorten naast elkaar leven



(Nolte *et al.* 2006), zou men kunnen afleiden dat bij hoge stroomsnelheden *C. rhenanus* mogelijk competitief in het voordeel is ten opzichte van *C. perifretum*.

## 4.8 Waterdiepte

Donderpadden komen voor over een range van zeer ondiep water tot minimaal 20 meter. De diepte waarop zij voorkomen hangt vooral af van het type water waarin zij worden aangetroffen, de watertemperatuur, het type substraat en of er voldoende voedsel voorhanden is. In kleinere stromende wateren met geschikt substraat komen de donderpadden vooral voor op de ondiepe plaatsen vanaf ca. 10 cm tot ca. 40 centimeter (Smyly, 1957; Marquet, 1959; Gaudin, 1981; Gaudin, 1990; Waterstraat, 1992; van Liefferinghe *et al.* 2005). Volwassen dieren vertonen een bredere range dan de jonge donderpadden. In de winter zoekt een klein deel van de volwassen dieren ook wat diepere delen op (tot 80 cm), terwijl in het voorjaar en zomer donderpadden meer de oeverzone opzoeken, mits het water niet te veel opwarmt (Korolev, 1991). In de Zieversbeek kwamen de meeste donderpadden voor op een waterdiepte van 10-15 cm (Gubbels, 1997).

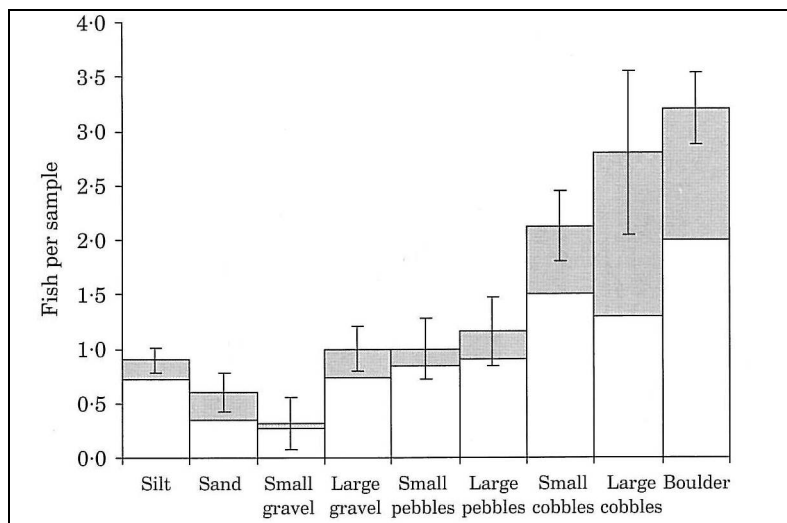
Over het gehele traject van Düsseldorf tot aan Emmerich zijn donderpadden gevonden in de Rijn (Schleuter, 1991; Köhler *et al.*, 1993). De donderpadden werden vooral op een diepte gevangen van 5-8 meter. Het substraat op dit traject is variabel en bestaat grotendeels uit kiezels (70-80%) en verder uit kleine en grotere stenen. Smyly (1957) meende dat donderpadden schaars zouden zijn dieper dan 6-9 meter. In meren en rivieren kunnen donderpadden echter voorkomen tot op grote diepte. Crisp & Mann (1991) troffen eieren, larven en volwassen donderpadden aan in macrofaunavallen op 15-21 meter in een stuwmeer. De oevers werden door donderpadden juist gemeden, wat geweten werd aan een gebrek aan voedsel door de golfwerking in de oevers.

## 4.9 Bodemsubstraat

Donderpadden zijn voor hun voortplanting, opgroeimogelijkheden en voedselvoorziening afhankelijk van beschutting. Deze beschutting moet tevens als nest of schuilmogelijkheid kunnen dienen. De geschiktheid van het habitat voor donderpadden neemt toe naarmate het percentage beschutting toeneemt (Waterstraat, 1992). Beschutting wordt altijd gecreëerd achter of onder een obstakel in het water. Donderpadden geven hierbij de voorkeur voor een kaal en kiezelig of stenig substraat, boven substraat met vegetatie, behalve als er niet genoeg schuilplaatsen bestaan. Ze worden zelden op een harde rotsachtige bodem of een bodem met slib aangetroffen (Brown, 1991; Mann *et al.*, 1984; Smyly, 1957; Copp, 1992 in Seeuws & van Liefferinghe 1998). De dieren kiezen voor een maximum aan schuilplaatsen, en dit zijn meestal spleten en holten onder grote stenen. Hierbij bestaat een voorkeur voor platte stenen met een oppervlak van min. 20 cm<sup>2</sup> (Korolev, 1991; Welton *et al.*, 1993).

In de literatuur wordt verschillend geoordeeld over verschillen in substraatvoorkeur tussen jonge en oudere donderpadden. Volgens Bohl & Lehmann (1988) kiezen de dieren kiezen, afhankelijk van hun lichaamslengte, een substraatgrootte die optimale beschutting biedt. Volwassen donderpadden hebben een voorkeur voor grover substraat. Volgens Van Liefferinge *et al.* (2005) hebben juvenielen echter veel minder uitgesproken voorkeur voor een bepaald type substraat hebben dan de adulten, hoewel zij in de zomer wel meer fijner substraat opzoeken (zie ook Davey *et al.*, 2005, Figuur 4.1). Legalle *et al.* (2005) vinden een voorkeur van juvenielen juist voor grover substraat (10-20 cm). Gubbels (1997) vond dat de lengte van de donderpad in ieder geval altijd kleiner was dan die steen die als schuilgelegenheid diende. De gemiddelde diameter van stenen die als schuilplaats dienden was minimaal 10 cm en gemiddeld 15 centimeter. Bless (1983, 1990) noemt een benodigde uitsortering van het substraat met korrelgroottes van 2-20 cm. op korte onderlinge afstand. De beekdonderpad komt voor in beken met veel stenen, puin en grindbanken. Rivierdonderpadden komen ook op dergelijke plaatsen voor, maar meer op locaties waar zand het dominante bodemsubstraat vormt. (Dorenbosch *et al.* 2008).

Uit al deze onderzoeken blijkt in ieder geval het belang van een gevarieerd beekhabitat met een variatie aan substraataanbod van zowel fijner als grover materiaal dat beschutting en paigelegenheid kan bieden voor de donderpad.



**Figuur 4.1** Gemiddeld aantal juvenielen (wit ) en adulte (grijs) donderpadden in een gradiënt van substraatgrootte (Davey *et al.* 2005). Substraat in mm: silt <0.06; sand 0.06-2; fine gravel 2-8; gravel 8-16 mm; small pebble 16-32; pebble 32-64; small cobble 64-128; cobble 128-256; boulder >256

Donderpadden blijken ook goed gebruik te kunnen maken van kunstmatig (steen)substraat. Knaepkens *et al.* (2003) vinden donderpadden in de sterk gereguleerde Witte Nete alleen op plaatsen met steenbestorting. De dichtheid aan donderpadden in de Witte Nete is het hoogst in de steenbestorting rond brugpeilers. Proeven in deels gekanaliseerde beken

wijzen uit dat dakpannen een goed alternatief kunnen bieden voor nestholtes (Knaepkens *et al.* 2004a,d).

#### *Overig substraat en waterplanten*

Donderpadden kunnen gevonden worden op zandig substraat en naast stenen kunnen ook takken, boomwortels, holle oevers en kommetjes als beschutting dienen (Waterstraat, 1992; Köhler *et al.*, 1993). Gubbels (1997) vond echter op zand- en slibafzettingen in het geheel geen donderpadden. Volgens Tomlinson & Perrow (2003) worden donderpadden alleen gevonden op dergelijke plaatsen wanneer in de rest van de rivier of beek genoeg stenig substraat aanwezig is.

**Tabel 4.8** Verdeling donderpadden in relatie tot de waterplantenbedekking (Gaudin & Caillere, 1990)

waterplantenbedekking %	waargenomen donderpadden %
0-20 %	54 %
20-40 %	26 %
40-60 %	9 %
60-80 %	8 %
80-100 %	3 %

Donderpadden kunnen ook tussen de waterplanten voorkomen. Hyslop (1982) vond 0+donderpadden tussen kiezels bedekt met vlottende waterranonkel (*Ranunculus fluitans*) en fijne waterranonkel (*R. aquatilis*). Gaudin & Caillere (1990) vonden een negatieve relatie tussen de waterplantenbedekking en de aanwezigheid van donderpadden (zie Tabel 4.8). Davey *et al.*, (2005) vonden juist een positieve relatie tussen het voorkomen van donderpadden en waterplanten. Dit was echter bij een hoge visdichtheid en een lage beschikbaarheid van stenig substraat. Verondersteld wordt daarom dat bij sterke competitie om het favoriete substraat waterplanten als alternatief worden genomen. Donderpadden bewegen weinig, maar wanneer zij bewegen doen zij dit schoksgewijs, snel, en enkele meters in een rechte lijn. De aanwezigheid van waterplanten verhindert mogelijk een dergelijke wijze van voortbewegen. Duidelijk is dat donderpadden een duidelijke voorkeur hebben voor stenig/kiezelig substraat, en dat zij alleen bij weinig keuze hun toevlucht zoeken tot andere schuilgelegenheden.

## **4.10 Waterkwaliteit**

In het verleden is watervervuiling is vaak als de hoofdoorzaak van de teruggang van de donderpad beschouwd. Watervervuiling is soms ook inderdaad aanwijsbaar de oorzaak geweest van het lokaal verdwijnen van de soort. Higler & Repko (1981) melden dat bij de voortschrijdende organische vervuiling van de Hierdense beek in de zestiger jaren de donderpad werd teruggedrongen tot enkele snel stromende delen van de beek. Na een storting van bietenpulp in het bovenstroomse deel is de donderpad in deze beek verdwenen. Ook in drie Zuid-Limburgse beken was watervervuiling een aanwijsbare oorzaak voor het uitsterven (de Nie 1996).

In saprobiesystemen was de donderpad in het verleden ingedeeld in xeno- tot oligosaproob water, dat wil zeggen voedselarm water en water zonder organische verontreiniging (Hofer & Bucher, 1991). Seeuws & van Liefvering (1998) melden op basis van literatuur dat donderpadden een voorkeur hebben voor wateren met een saprobie-index van  $<1 - 2$  (oligo- tot  $\beta$ -mesosaproob, d.w.z. wateren zonder organische verontreiniging resp. met een verregaande mineralisatie van organische verontreiniging). Er zijn donderpadden aangetroffen in de hoofdgeul van de Duitse Nederrijn, waar het water werd tijdens de monsternamen gekwalificeerd werd als  $\beta$ -mesosaproob tot  $\alpha$ - $\beta$  mesosaproob (kritisch belast), plaatselijk zelfs  $\alpha$ -mesosaproob (sterk vervuild). Als mogelijke verklaring van de aanwezigheid van de –als gevoelig te boek staande – donderpad werd gegeven het feit dat in de Duitse Nederrijn bodemkwel optreedt, waardoor de waterkwaliteit aan de bodem beter zou zijn dan aan het oppervlak (Köhler *et al.*, 1993).

Hofer & Bucher (1991) concluderen uit histopathologisch onderzoek dat de leefomstandigheden in  $\beta$ -mesosaproob beter zijn dan in oligosaproob water. Mogelijk zijn donderpadden in voedselrijk water resistenter voor vervuiling dan in voedselarm water. Uit experimenten is ook gebleken dat donderpadden resistenter zijn voor zink en fenol dan regenboogforellen. Besser *et al.* 2007 constateert echter dat donderpadden juist gevoeliger zijn dan bijvoorbeeld forellen voor met name zware metalen.

Er zijn verschillende aanwijzingen dat het niet altijd de watervervuiling zelf, als wel het verdwijnen van geschikt substraat door algengroei en de ophoping van slib als gevolg van de vervuiling een rol hebben gespeeld bij de achteruitgang of het verdwijnen van de donderpad. Niet alleen Marquet vond dat donderpadden vroeger massaal voorkwamen bij lozingspunten van organisch afval in ondiepe snelstromende delen van beken, volgens hem omdat juist hier veel waterpissebedden voorkwamen (Marquet, 1959). Ook Hofer & Bucher (1991) vonden grote dichtheden van donderpadden juist bij afvallozingen van een papierfabriek. Er werden zelf donderpadden aangetroffen in afvalstromen van slecht functionerende rioolzuiveringsinstallaties. Ook Utzinger *et al.* (1998) vinden donderpadden benedenstrooms van het lozingspunt van een rioolzuiveringsinstallatie. Donderpadden hebben blijkbaar een zekere tolerantie voor verlaagde zuurstofgehalten en een bepaalde hoeveelheid microverontreinigingen. Dat de donderpad goed kan gedijen in water dat voedselrijk is en daarnaast ook een zekere concentratie microverontreinigingen bevat blijkt ook uit zijn voorkomen in Nederland. Zowel in de grote rivieren als in diverse binnenwateren en het IJsselmeer kan hij zich goed handhaven. De huidige waterkwaliteit is blijkbaar niet beperkend voor zijn voorkomen.

Toch zal onder bepaalde omstandigheden, zeker in het verleden, ook de watervervuiling een rol gespeeld hebben bij het verdwijnen van de donderpad. Er is echter slechts weinig literatuur over de ecotoxicologie van de donderpad.

Volgens Hofer & Bucher zijn de mannetjes gevoeliger voor vervuiling dan de vrouwtjes. Vrouwtjes hebben een bijna twee keer zo grote lever dan de mannetjes. Het relatieve gewicht van de lever van de mannetjes daalt

tot circa de helft in voedselarm en vervuild water (Hofer & Bucher, 1990 in Hofer & Bucher, 1991). Bij onderzoek aan donderpadden die blootstonden aan het effluent van een papierfabriek (o.a. zware metalen, fenolen en een hoge BOD) werden de levers geïnfecteerd en aangetast door parasieten (Bucher *et al.* 1992 a en b).

Bij veel bovengenoemd onderzoek is uitgegaan van onderzoeksresultaten van *Cottus gobio*. In het licht van de benoeming van nieuwe soorten, welke in het verleden tot *C. gobio* werden gerekend, is niet ondenkbaar dat er een differentiatie in gevoeligheid voor watervervuiling optreedt per onderscheiden soort. Hoewel dit voor alle in dit hoofdstuk onderscheiden ecologische parameters geldt, lijkt dit vooral het geval voor de waterkwaliteit. Gezien de verspreidingsrange van de rivierdonderpad *Cottus perifretum*, lijkt het erop dat deze soort een grotere tolerantierange bezit dan de beekdonderpad *Cottus rhenanus*.



## 5 Visserij

### 5.1 Visserijbelang

Schlegel (1870) vermeldt dat de(rivier)donderpad goed smaakt, maar dat hij slechts als hij veel voorkwam, door "arme lieden" werd gegeten. Hofer & Bucher (1991) melden dat in de 16<sup>e</sup> en 17<sup>e</sup> eeuw de donderpad werd gewaardeerd om zijn smaak en zelfs aan het hof werd gegeten. Hieruit blijkt dat in vroeger tijden donderpadden onder bepaalde omstandigheden werden bevestigd en mogelijk zelfs werden gekweekt ten behoeve van consumptie.

Momenteel heeft de donderpad voor de sport- en de beroepsvisserij geen enkele waarde. Er zijn meldingen van het gebruik van de donderpad als levend aas in de sportvisserij in Finland en Groot-Brittannië (zie §3.2). Als gevolg van de opname van *Cottus gobio* in bijlage II van Europese Habitatrichtlijn is dit echter inmiddels verboden binnen de gehele Europese gemeenschap.

### 5.2 Vangtechnieken

De donderpad heeft een verborgen levenswijze: de meeste activiteit vertoont hij in de schemering en 's nachts. Overdag houdt hij zich schuil onder stenen. In grof substraat kan hij zelfs doordringen tot 60 cm diep (Adamicka, 1987 in Hofer & Bucher, 1991).

Hierdoor is het mogelijk dat bij bemonsteringen van de visstand overdag, met bijvoorbeeld een boomkor de donderpad, ondanks zijn aanwezigheid, niet wordt gevangen of dat zijn aanwezigheid wordt onderschat.

In beken of in de oeverzone van grotere wateren kan de donderpad gevangen worden met behulp van een elektrisch schepnet. Mann (1971) meldt dat de vangstefficiëntie bij elektrisch vissen voor de donderpad, vergeleken met forel, minder is. De populatieschattingen voor de donderpad hadden een veel grotere onbetrouwbaarheid van die van de forel. Een reden voor het feit dat de donderpad op deze wijze moeilijker te vangen is dan andere vissoorten is mogelijk de afwezigheid van een zwemblaas: op het moment dat de vis daadwerkelijk wordt verdoofd, zakt hij direct weer terug naar de bodem. Een beperkt doorzicht is om die reden eveneens een complicerende factor bij het vangen van de donderpad (Knaepkens *et al.*, 2004).

Op kleine schaal kunnen donderpadden met een eenvoudig schepnet worden gevangen worden door stenen op te lichten waaronder zijn aanwezigheid wordt vermoed.

Het feit dat de donderpad niet eenvoudig te vangen is, kan in de praktijk leiden tot het over het hoofd zien van de vis, of het onderschatten van de populatiedichtheid.

### 5.3 Merktechnieken t.b.v. onderzoek

Bruyndoncx *et al.* (2001) en Knaepkens *et al.* (2007) onderzochten merktechnieken bij de donderpad om in het kader van de soortbescherming kennis te vergaren over de soort;

- Met een transponder (grootte: 12 x 2.1 mm)
- Injectie van 3 mm groot, verschillend gekleurde en fluorescerende merktekens

Beide methoden bleken succesvol, dat wil zeggen dat in het laboratorium geen significante sterfte optrad en praktisch geen verlies van merktekens of transponders. In het veld werden hoge terugvang-percentages gevonden (tot 54%). Voor het transponderen dient de vis een minimale grootte van 50 mm (Knaepkens *et al.* ) tot 70 mm (Bruyndoncx *et al.*) te hebben.



## 6 Bedreiging en beheer

Sprekend over bedreigingen en beheer van de donderpad in Nederland is het nodig om onderscheid te maken tussen de twee momenteel in Nederland onderscheiden *Cottus*-soorten, welke verschillende in hun ruimtelijke verspreiding en verschillende ecologische eigenschappen:

### **De rivierdonderpad** *Cottus perifretum*:

Deze soort heeft zich, na een achteruitgang in het midden van de vorige eeuw, sinds de jaren '80 flink uitgebreid in Nederland. Het lijkt erop dat deze soort zich prima thuis voelt, niet alleen in het merengebied, maar ook in het huidige rivierenlandschap. Als gevolg van de rivierkanalisaties en dijkenaanleg, waarbij veel stortsteen werd gebruikt en vervolgens als gevolg een waterkwaliteitsverbetering in de 2<sup>e</sup> helft van de 20<sup>e</sup> heeft deze soort zich flink kunnen uitbreiden. De omvang en kenmerken van het verspreidingsgebied duiden erop dat deze soort een bredere ecologische range van milieufactoren tolereert dan *Cottus rhenanus*. Echter door de specifieke eisen die het de donderpad stelt aan o.a. het substraat blijven de dichtheden waarschijnlijk altijd lager dan die van de beekdonderpad in snelstromende beken.

Het verspreidingsgebied van *C. perifretum* raakt momenteel aan het verspreidingsgebied van *C. rhenanus* in Nederland. In de Geul worden beide populaties gevonden, gescheiden door een stuw (Crombaghs et al. 2005). Daarmee rijst de vraag of de soort een bedreiging vormt voor *C. rhenanus*. Daar wordt hieronder nader op in gegaan.

De belangrijkste factoren die verantwoordelijk lijken te zijn voor *C. perifretum* is de aanwezigheid van veel stortsteen in het rivieren en merengebied en de verbetering van de waterkwaliteit. Bij inrichtingsprojecten, waarbij oevers van stortsteen geheel worden opgeruimd en vervangen door natuurvriendelijke oevers, zal de dichtheid van eventueel aanwezige *C. perifretum* ter plekke afnemen. In veel natuurontwikkelingsprojecten worden er echter vooroevers vóór de bestaande oevers gelegd waarbij juist gebruikt gemaakt wordt van dammen van stortsteen, of waarbij de oorspronkelijke stortstenen oever intact blijft. Belangrijk voor de bescherming van de rivierdonderpad zijn daarom een behoud en verdere verbetering van de bestaande waterkwaliteit en instandhouding van stortstenen oevers op plekken waar de soort voorkomt of het bieden van alternatieven bij de herinrichting van gebieden.

### **De beekdonderpad** *Cottus rhenanus*

Anders liggen de zaken voor de zgn. 'beekdonderpad'. De soort is sterk achteruitgaan midden vorige eeuw als gevolg van habitatverlies en een slechte waterkwaliteit. Alleen in zijbeken van de Geul kon de soort zich handhaven. De laatste decennia heeft deze beekdonderpad zich vanuit de zijbeken weer uitgebreid naar de Geul zelf, waardoor de situatie is verbeterd.

Blijft natuurlijk het feit dat de soort maar in het stroomgebied van één riviertje voorkomt, hetgeen de populatie uiterst kwetsbaar maakt. Er zijn meerdere redenen om bezorgd te zijn over de toestand van deze en andere populaties vlak over de grens in de Voer en de Berwijn. De genenpool van de beekdonderpad is namelijk klein en kwetsbaar:

- *Kleine populaties donderpadden hebben een lage genetische variabiliteit;*

Knaepkens *et al.* (2004) vonden een relatie tussen de genetische variabiliteit en de grootte van populaties. Kleinere populaties in onder andere de Voer, vertoonden een lage genetische variabiliteit. Gebaseerd op de geschatte effectieve populatiegroottes (variërend van 6 tot ca. 2300, overeenkomend met beeklengtes van 150 m tot ca. 5 km), verkeren alle Belgische populaties op één na, wat overlevingskansen op langere termijn betreft in de gevarenzone. Gezien de uitbreiding van het verspreidingsgebied van de zijbeken van de Geul naar de Geul zelf, tot aan de stuw bij Meerssen, lijken de - relatief grote- populatie van de Geul in een betere positie dan de door Knaepkens onderzochte populaties in België. Daar staat tegenover dat deze uitbreiding in de Geul is ontstaan vanuit waarschijnlijk genetisch sterk verarmde populaties uit de zijbeken (zie ook hierna).

- *Genendrift, verkleinde populaties en de aanwezigheid van stuwen* Hänfling & Weetman (2006) ontdekten dat populaties donderpadden bovenstrooms zowel kleinere populatiegroottes hebben als een lagere genetische diversiteit, dan de meer benedenstroom gelegen populaties. Sommige bovenstrooms gelegen populaties waren zelfs 'monomorf' d.w.z. praktisch zonder enige genetische variatie. Genendrift is een bekend verschijnsel in stromende systemen en wordt veroorzaakt door de permanente eenzijdige waterafvoer. Passieve of actieve drift van genen, dat wil zeggen, migratie van donderpadden stroomopwaarts, is nodig om degeneratie en uitsterven te voorkomen. De aanwezigheid van stuwen gaat dit echter tegen, waardoor de genendrift wordt versterkt. Het bleek inderdaad dat de genendrift werd versterkt in de aanwezigheid van stuwen.

Bij maatregelen om een soort als deze te behouden dan wel de positie van de soort in Nederland te verbeteren moet in eerste instantie gedacht worden aan:

- Bescherming en vergroting van het bestaande leefgebied
- Verbeteren van de habitatkwaliteit, d.w.z. een gevarieerd stromend milieu met een diversiteit aan substraatgrootte
- Verdere bescherming en verbetering van de waterkwaliteit

In het geval van de donderpad moet met andere maatregelen, welke bij de bescherming van soorten regelmatig ter sprake komen, zeer kritisch en voorzichtig worden omgesprongen:

### ***Opheffen barrières voor vismigratie***

Door Hänfling & Weetman (2006) is het negatieve effect van stuwen aangetoond voor de donderpad (verarming genetische variëteit en populatieverkleining). Het heeft daarom de voorkeur om stuwen

passeerbaar te maken. Het moge echter duidelijk zijn, dat, wanneer er in Nederland eigenlijk maar één substantiële populatie *C. rhenanus* resteert, dat het een zeker risico met zich meebrengt deze stuw passeerbaar te maken, wanneer er aan de ander kant een populatie *C. perifretum* huist. *C. perifretum* heeft voor verschillende milieufactoren een bredere tolerantierange dan *C. rhenanus*. Gezien het feit dat beide populaties gescheiden worden door een stuw is het denkbaar dat *C. perifretum* *C. rhenanus* verdringt wanneer de stuw passeerbaar wordt gemaakt. Er zijn echter aanwijzingen, dat *C. rhenanus* concurrentiekracht bezit om dit tegen te gaan (zie § 2.1, Nolte *et al.*, 2006). Gezien het feit dat er in Nederland maar enkele populaties *C. rhenanus* bestaan, en dat deze populaties bovendien ook elk een eigen unieke genenpool bezitten is experimenteren met zijn concurrentiekracht door de stuwen te verwijderen een arbitraire maatregel. Anderzijds kunnen we stellen dat het voortbestaan van stuwen en andere kunstmatige barrières slechts een tijdelijk – en op de evolutionaire tijdschaal erg kort- oponthoud vormt binnen onvermijdelijke evolutionaire ontwikkelingen van de donderpad in Nederland.

#### ***Uitzetten/uitwisseling van individuen van populaties***

Uitwisseling van individuen tussen verschillende populaties is in het kader van de bescherming van de soort af te raden (Freyhof & Huckstorf, 2005). Knaepkens *et al.* (2004) vonden een aanzienlijk genetische variabiliteit tussen verschillende populaties donderpadden. Deze variabiliteit komt voort uit een unieke evolutionaire historie van de verschillende populaties van de diverse *Cottus*-soorten. Uitwisseling van individuen leidt tot verstoring van deze ontwikkelingslijnen. Het uitzetten van donderpadden is daarom een maatregel die alleen in een uiterst geval zou moeten worden toegepast, dat wil zeggen als een populatie bijna is uitgestorven als gevolg van catastrofale gebeurtenissen, en dan ook nog alleen met gefokte exemplaren uit dezelfde populatie. Het heeft te allen tijde de voorkeur om eerst het habitat van de populatie te vergroten en te verbeteren.



## Verklarende woordenlijst

<b>term</b>	<b>omschrijving</b>
adult	volwassen of geslachtsrijp
bentisch	op of in de bodem levend
biomassa	totale hoeveelheid of gewicht van een verzameling organismen in een bepaalde biotoop
cercariën	vrijlevende larven van parasitaire wormen
clade	een groep organismen, die alle individuen omvat die afstammen van een bepaalde gemeenschappelijke voorouder, plus die voorouder zelf
competitie	wedijver, concurrentie
ecotoxicologie	studie naar de effecten van microverontreinigingen op organismen
enclosure-experiment	experiment in een afgesloten deel van het watersysteem, (veelal met behulp van in het water geplaatste cilinders)
eutrofiëring	de verrijking van water, zowel zoet als zout, met voedingsstoffen, in het bijzonder fosfor- en stikstofverbindingen, waardoor de groei van algen en hogere vormen van plantenleven wordt versneld
evertebraten	ongewervelde dieren
fecunditeit	voortplantingscapaciteit; het aantal eieren of jongen per vrouwtje
foerageren	voedsel zoeken
gonaden	geslachtsorganen
habitat	leefgebied van een diersoort, dat voldoet aan de door de soort gesteld specifieke eisen ten aanzien van abiotische en biotische omgevingsfactoren
histopathologie	studie van ziekteprocessen in weefsels en cellen
hybridisatie	bastaardering
juveniel	vanaf het moment dat de uiterlijke kenmerken van de soort ontwikkeld zijn tot de vis geslachtsrijp wordt
kanalisatie	de aanpassing van rivieren om de scheepvaart en/of de waterhuishouding te vergemakkelijken
larve	de vorm waarmee een dier het ei verlaat tot dat het juveniele stadium wordt bereikt
macrofauna	Verzamelnaam voor ongewervelde waterdieren groter dan 0,5 mm., uitzonderingen zijn mogelijk, watervlooien > 0,5 mm. worden bijvoorbeeld niet en de watermijten < 0,5 mm. wel tot de macrofauna gerekend
mesosaproob	sterk tot matig verontreinigd ( $\alpha$ en $\beta$ ); zie saprobie
metacercarie	ingekapselde larven van parasitaire wormen
migratie	gerichte verplaatsing van vissen gericht op de voortplanting, het zoeken van voedsel of van en naar overwinteringsplaatsen
normalisatie	de aanpassing van rivieren of beken waarbij het water wordt rechtgetrokken en het profiel gelijk gemaakt, voornamelijk ten behoeve van de waterhuishouding
nimfen	nog niet volledig ontwikkelde insecten
oligosaproob	zwak verontreinigd; zie saprobie

<b>term</b>	<b>omschrijving</b>
oligohalien	zwak brak
ontogenese	ontwikkelingsgeschiedenis van een levend wezen vanaf de eicel tot volwassen toestand
otoliet	gehoorsteentje van een vis
paaïen	kuit schieten, mannelijke spermatozoïden uitstoten (voortplanting bij vissen)
paaïtijd	tijd van het jaar waarin de paai (voortplanting) plaatsvindt
parasiet	dier of plant, levend op of in en zich voedend ten koste van andere wezens
pelagisch	het open water, oftewel het gedeelte van een water dat van de oever en bodem verwijderd is;
predator	roofdier
populatie	groep organismen waarvan de individuen onderling verwant zijn
reofiel	gebonden aan/met een voorkeur voor stromend water
saliniteit	zoutgehalte van het water
saprobie	biologisch systeem om de mate van organische vervuiling van het oppervlaktewater te bepalen
sekseratio	verhouding mannetjes ten op zicht van het aantal vrouwtjes binnen een populatie organismen
substraat	alle structuren die onder water gevonden worden (bodem materiaal, begroeiing, afgestorven resten van planten en dieren) die door vissen gebruikt kunnen worden voor schuilen, eieren afzetten, etc
systematiek	classificatie van de organismen aan de hand van hun genetische verwantschap
stroomgebied	gebied dat op een rivier afwatert
transponder	(klein) zendertje
vegetatie	plantengroei, plantenleven
zoöplankton	in het water zwevende of drijvende dierlijke organismen

## Literatuur

- Abdoli, A., D. Pont & P. Sagnes (2007). Intrabasin variations in age and growth of bullhead : the effect of temperature. *Journal of Fish Biology* 70 (4); pp. 1224-1238.
- Abdoli, A. D. Pont & P. Sagnes (2005). Influence of female age, body size and environmental conditions on annual egg production of the bullhead. *Journal of Fish Biology* 67; pp. 1327-1341.
- Adamicka, P. (1991). Schicksal einer durchschnittlichen Koppe (*Cottus gobio* L.) im Lunzer Seebach. *Österreichs Fischerei* 44; pp. 162-164.
- Adamicka, P. (1987). Nahrungsuntersuchungen an der Koppe (*Cottus gobio* L.) im Gebiet von Lunz. *Österreichs Fischerei* 40; pp. 8-10.
- Andreasson, S. (1971). Feeding habits of the sculpin (*Cottus gobio* L. Pisces) population. Report of the Institute of Freshwater Research Drottningholm, Sweden, 51; pp. 5-30.
- Bertorelle G., A. Bizassa & A. Marconato (1997). Computer simulation suggests that the spational distribution of males influences female visiting behaviour in the river bullhead. *Ethology* 103; pp. 999-1014.
- Besser, J.M., C.A Mebane, D.R. Mount, Ch. Ivey, J.L. Kunz, IE Greer, T.W. May & C.G. Ingersoll (2007). Sensitivity of mottled sculpins (*Cottus bairdi*) and rainbow trout (*Onchorhynchus mykiss*) to acute and chronic toxicity of cadmium, copper, and zinc. *Environ. Toxicol. Chem.* 26 (8); pp 1657-1665.
- Bless, R. (1981). Untersuchungen zum Einfluß von Gewässerbaulichen Maßnahmen auf die Fischfauna in Mittelgebirgsbächen. *Natur und Landschaft*, 56, 7/8: pp. 243-252.
- Bless, R. (1983). Untersuchungen zur Substratpräferenz der Groppe. *Linnaeus 1758 (Pisces Cottidae)*. *Senckenbergiana Biol.*, 63 (3/4); pp. 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; pp. 581-585.
- Bohl, E. & R. Lehmann (1988). Zur Bedeutung der struktur von fließgewässern für das fischleben. *Arbeiten des Deutschen Fischerei-Verbandes*, heft 46; Erhaltung, renaturierung und schaffung van fischgewässern: pp. 27-41. Hamburg; Deutschen Fischerei-Verband.
- Bohl, M. & H. Ferling (1994). Vermehrung und Aufzucht der Mühlkoppe/ Koppe/ Groppe (*Cottus gobio* L.) im Aquarium sowie Aspecten des Artenschutzes. *Fischer und Teichwirt* 45 (8); pp.296-297.
- Brown, L.R. (1991). Differences in habitat choice and behavior among three species of sculpin (*Cottus*) in artificial stream channels. *Copeia* 3: pp. 810-819.
- Bruyndoncx L., G. Knaepkens, W. Meeus, L. Bervoets & M. Eens (2002). The evaluation of passive integrated transponder (PIT) tags and visible elastomer(VIE) marks as new marking techniques for the bullhead. *Journal of Fish Biology* 60; pp. 260-262.
- Bucher, F. R. Hofer & M. El-Matbouli (1992a). Prevalence and pathology of *Zschokkella nova* (Myxosporea) in the liver of bullhead *Cottus gobio* from a polluted river. *Diseases of Aquatic Organisms* 14: pp.137-142.

- Bucher F., R. Hofer & W. Salvenmoser (1992b). Effects of treated paper mill effluents on hepatic morphology in male bullhead (*Cottus gobio* L.). Arch. Environ. Contam. Toxicol. 23; pp. 410-419.
- Butz, I. & M. Rydlo (1996). Fischbiologische Untersuchungen in einigen versauerungsgefährdeten Bächen des nördlichen Mühlviertels (Oberösterreich). Österreichs Fischerei 49; pp. 11-26.
- Copp, G.H. (1992). An empirical model for predicting microhabitat of 0+ juvenile fishes in a lowland river catchment. Oecologia, 91: pp. 338-345.
- Copp, G. H., S. Warrington & Q. de Bruine (1994). Comparison of diet in bullhead, *Cottus gobio* and stone loach, *Barbatula barbatula* in a small English lowland river. Folia Zoologica 43 (2): pp. 171-176.
- Crisp, D.T., R.H.K. Mann & J.C. McCormack (1974). The population of fish at Cow green, Upper Teesdale, before impoundment. J. of Applied Ecol. 11: pp. 969-996.
- Crisp, D.T., R.H.K. Mann & J.C. McCormack (1978). The effects of impoundment and regulation upon the stomach content of fish at Cow Green, Upper Teesdale. J. Fish. Biol. 12; pp. 287-301.
- 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; pp. 731-740.
- Crombaghs, B.H.J.M., R.W. Akkermans, R.E.M.B. Gubbels & G. Hoogerwerf (2000). Vissen in Limburgse beken; de verspreiding en ecologie van vissen in stromende wateren in Limburg. Stichting Natuurpublicaties Limburg, Maastricht.
- Crombaghs, Ben, Martijn Dorenbosch, Rob Gubbels & Jan Kranenburg (2007). Nederlandse Rivierdonderpad uit de Habitatrichtlijn bestaat uit twee soorten. De Levende Natuur 108 (6):pp. 248-251.
- Davey, A.J.H., S.J. Hawkins, G.F. Turner & C.P. Doncaster (2005). Size dependant microhabitat use and intraspecific competition in *Cottus gobio*. Journal of Fish Biology 67; pp. 428-443.
- Degerman E. & M. Appelberg (1992). The response of stream-dwelling fish to liming. Environmental Pollution 78; pp.149-155.
- Degerman E., & B. Sers (1994). The effect of lakes on the stream fish fauna. Ecology of freshwater Fish 3: pp. 116-122.
- Downhower J.F., P. Lejeune, Ph. Gaudin & L. Brown (1990). Movements of the Chabot (*Cottus gobio*) in a small stream. Pol. Arch. Hydrobiol. 37 (102): pp. 119-126.
- Elliott J.M. & J.A. Elliott (1995). The critical thermal limits for the bullhead, *Cottus gobio*, from three populations in north-west England. Freshwater Biology 33; pp. 411-418.
- Elvira, B. (1996). Endangered freshwater fish of Spain. In: A. Kirchhofer & D. Hefti (eds.) Conservation of Endangered Freshwater Fish in Europe. Birkhauser Verlag Basel, pp. 55-62.
- Feist, S.W., M. Longshaw, R.H. Murrel & B. Mander (2004). Observations of Dermocystidium sp. Infections in bullheads, *Cottus gobio* L. from a river in southern England. Journal of fish Diseases 27 (4); pp. 225-231.
- Fox, P.J. (1978). Preliminary observations on different reproduction strategies in the bullhead (*Cottus gobio* L.) in northern and southern England. J. Fish Biol. 12; pp. 5-11.
- Freyhof, J. & V. Huckstorf (2005). Conservation and management of aquatic genetic resources: a critical checklist of German freshwater



- fishes. Jahres forschungsbericht 2005; pp. 113-126. Leibniz-Institut für Gewässerökologie und Binnenfischerei im Forschungsverband Berlin
- Freyhof, J., M. Kottelat & A. Nolte, 2005. Taxonomic diversity of european Cottus with description of eight new species (Teleostei: Cottidae). Ichthyological Exploration of Freshwaters 16(2): 107-172
- Gaudin, P. (1981). Éco-ethologie d'un poisson benthique, le Chabot, *Cottus gobio* L. (Cottidae); Distribution, alimentation et rapports avec la truite, *Salmo trutta* L. Thèse de l'Université Claude-Bernard, Lyon.
- Gaudin P. & L. Caillere (1990). Microdistribution of *Cottus gobio* L. and fry of *Salmo trutta* L. in a first order stream. Pol. Arch. Hydrobiol. 37 (1-2); pp. 81-93.
- Gaumert, P. (1986). Kleinfische in Niedersachsen. Niedersächsisches Landesamt für Wasserwirtschaft, Hildesheim. 71 pp.
- Guan, R-Z, & P.R. Wiles (1997). Ecological impact of introduced crayfish on benthic fishes in a British lowland river. Conservation Biology 11: pp. 641-647.
- Gubbels, R.E.M.B. & W.P.A.M. Hendrix (1993). Verspreiding van het biermpje, de rivierdonderpad en de elrits in de Gulp. Natuurhistorisch maandblad 82 (9); pp. 190-196.
- Gubbels R.E.M.B. (1997). Schuilplaatskeuze van de rivierdonderpad in de Zieversbeek. Natuurhistorisch Maandblad 86 (8); pp. 201-206.
- Hänfling, B., B. Hellemans, FA Volckaert, G.R. Carvalho (2002). Late glacial history of the cold-adapted freshwaterfish *Cottus gobio*, revealed by microsatellites. Molecular Ecology 11 (9); pp1717-1729.
- Hänfling, B. & D. Weetman (2006). Concordant genetic estimators of migration reveal anthropogenically enhanced source-sink population structure in the river sculpin *Cottus gobio*. Genetics 173; pp. 1487-1501
- Higler L.W.G. & F.F. Repko (1981). The effects of pollution in the drainage area of a Dutch lowland stream on fish and macro-invertebrates. Verh. Internat. Verein. Limnol. 21; pp. 1077-1083.
- Hofer R. & F. Bucher (1990). Ökotoxikologische Untersuchungen an Koppen. BM für Umwelt, Jugend und Familie..
- Hofer R. & F. Bucher (1991). Zur Biologie und Gefährdung der Koppe. Österreichs Fischerei 44; pp. 158-161.
- Holčík, J. (1996). Vanishing freshwaterfish species of Slovakia. In: A. Kirchhofer & D. Hefti (eds.). Conservation of Endangered Freshwater Fish in Europe. Basel; Birkhauser Verlag, pp. 79-88.
- Hyslop E.J. (1982). The feeding habits of 0+ stone loach, *Noemacheilus barbatulus* (L.) and bullhead, *Cottus gobio* L. J. Fish Biol. 21; pp. 187-196.
- Jørgensen, L., P.-A. Amundsen, H.-M. Gabler, M. Halvorsen, J. Erkinaro & E. Niemelä (1991). Spatial distribution of Atlantic salmon parr (*Salmo salar* L.) and bullhead (*Cottus gobio* L.) in lotic and lentic habitats of a diversified watercourse in northern Fennoscandia. Fisheries research 41: pp. 201-211.
- Kainz, E. & H.P. Gollmann (1989). Beiträge zur Verbreitung einiger Kleinfischarten in Österreichischen Fließgewässern. Teil 1: Koppe, Mühlkoppe oder Groppe (*Cottus gobio* L.). Österreichs Fischerei 42: pp. 204-207.
- Keith, P. & J. Allardi (1996). Endangered freshwater fish: The situation in France. In: A. Kirchhofer & D. Hefti (eds.). Conservation of Endangered

- Freshwater Fish in Europe. Birkhauser Verlag Basel, pp. 35-54.
- Klein Breteler J.P.G. & G.A.J. de Laak (2003). Lengte-gewicht relaties Nederlandse vissoorten. Deelrapport I, versie 2. Organisatie ter Verbetering van de Binnenvisserij, OVB-rapport nummer OND00074.
- Knaepkens, G., L. Bruyndoncx, L. Bervoets & M. Eens (2002). The presence of artificial stones predicts the occurrence of the European bullhead (*Cottus gobio*) in a regulated lowland river in Flanders (Belgium). *Ecology of Freshwater Fish* 11: pp. 203-206.
- Knaepkens, G., L. Bruyndoncx, & M. Eens (2004a). Assesment of residency and movement of the endangered bullhead (*Cottus gobio*) in two Flemish rivers. *Ecology of Freshwater Fish* 13; pp. 317-322.
- Knaepkens, G, L. Bervoets, E. Verheyen & M. Eens (2004b). Relationship between population size and genetic diversity in indangered populations of the European bullhead (*Cottus gobio*): implications for conservation. *Biological Conservation* 115: pp. 403-410.
- Knaepkens, G., E. Verheijen, P. Galbusera & M. Eens (2004c). The use of genetic tools for the evaluation of a potential migration barrier for the bullhead. *Journal of Fish Biology* 64: pp 1737-1744.
- Knaepkens, G., L. Bruyndoncx, J. Coeck & M. Eens (2004d) Spawning habitat enhancement in the European bullhead (*Cotts gobio*), an endangerd freshwater fish in degraded lowland rivers. *Biodiversity and Conservation* 13 (13); pp. 2443-2452.
- Knaepkens, G. K. Baekelandt & M. Eens (2005). Fish pass effectiveness for bullheud (*Cottus gobio*), perch (*Perca fluviatilis*) and roach (*Rutilus rutilus*) in a regulated lowland river. *Ecology of freshwater fish* 2006 (15); pp. 20-29.
- Knaepkens, G. E. Maerten, C. Tudorache, G. de Boeck & M. Eens (2007). Evaluation of passive integrated transponder tags for marking the bullhead (*Cottus gobio*), a small benthic freshwater fish; effects on survival, growth and swimming capacity. *Ecology of Freshwater Fish* 16; pp. 404-409.
- Köhler, C., A. Lelek & W. G. Cazemier (1993). Die Groppe (*Cottus gobio*) im Niederrhein; Merkwürdigkeit oder etablierter Bestandteil der Fischartengemeinschaft? *Natur und Museum*, 123 (12); pp. 373-386.
- Koli, L. (1969). Geographical variation of *Cottus gobio* L. (Pisces, Cottidae) in Northern Europe. *Ann. Zool. Fennici* 6 : pp. 353-390.
- Korolev, V.V. (1991). The common sculpin *Cottus gobio*, of the Upper Pechora River Basin. *Journal of Ichthyology* 31 (5); pp. 36-41.
- Kottelat, M. (1997). Heuristic checklist of the freshwaterfishes of Europe (exclusive of former USSR), an introduction of non-systematics and comments on nomenclature and conservation. *Biologia* 52 / suppl 5.:pp. 1-271.
- Ladich F. (1989). Sound production by the river bullhead, *Cottus gobio* L. (Cottidae Teleostei). *Journal of Fish Biology* 35: pp. 531-538.
- Ladich F. (1990). Vocalisation during agonistic behaviour in *Cottus gobio* L. (Cottidae); an acoustic threat display. *Ethology* 84; pp.193-201.
- Legalle, M., S. Matrorillo, F. Santoul & R. Cereghino (2005). Ontogenetic microhabitat shifts in the bullhead, *Cottus gobio* L. in a fast flowing stream. *Internat. Rev. Hydrobiol.* 90 (3); pp. 310-321.
- Lelek, A. (1987). The freshwater Fishes of Europe; threatened Fishes of Europe. European Committee for the Conservation of Nature and Natural Resources. Council of Europe. AULA-Verlag Wiesbaden.

- Lelek, A. & G. Buhse (1992). Fische des Rheins – früher und heute-. Centre Naturopa des Europarats, Straßburg. Berlin Heidelberg; Springer-Verlag.
- Light, T. (2005). Behavioral effects of invaders: alien crayfish and native sculpins in a California stream. *Biological Invasions* 7(3); pp. 353-367.
- Lusk, S. (1996). The status of the fish fauna in the Czech Republic. In: A. Kirchhofer & D. Hefti (eds.). *Conservation of Endangered Freshwater Fish in Europe*. Birkhauser Verlag Basel, pp. 89-98.
- Maitland, P.S. & R.N. Campbell (1992). *Freshwater Fishes of the British Isles*. Harper Collins, London.
- Maitland, P.S. (1995). *Freshwater fish of annexes II en IV of the EC Habitats directive (92/43/EEC)*. Final report. Stirling.
- Mann, R.H.K. (1971). The populations, growth and production of fish in four small streams in southern England. *Journal of Animal Ecology* 40; pp. 155-190.
- Mann, R.H.K., C.A. Mills & D.T. Crisp (1984). Geographical variation in the life-history tactics of some species of freshwater fish. In: Potts & Wootton (eds); *Fish Reproduction; Strategies and Tactics*. London, Harcourt Brace Jovanovich, Publishers. Hoofdstuk 10; pp. 171-185.
- Mann, R.H.K. (1989). Fish population dynamics in the river Frome, Dorset. *Regulated rivers, Research and Management* 4; pp. 165-177.
- Mann, R.H.K. & J. Blackburn (1991). The age, growth and reproduction of the eel (*Anguilla anguilla* L.) in a Dorset chalk stream. *Hydrobiologia* 213: pp. 146-155.
- Marconato A. & M.B. Rasotto (1983). Mating preferences of the female river bullhead, *Cottus gobio* (Cottidae, teleosti). *Boll. Zool.*, 50: pp. 51-54.
- Marconato A. & A. Bisazza (1988). Mate choice, egg cannibalism and reproductive success in the river bullhead, *Cottus gobio* L. 33; pp. 905-916.
- Marconato A., A. Bisazza & M. Fabris (1993). The cost of parental care and egg cannibalism in the river bullhead, *Cottus gobio* L. (Pisces, Cottidae). *Behav. Ecol. Sociobiol* 32: pp. 229-237.
- Marquet, P.L. (1959). Vissen van Zuid-Limburg; 2; de Rivierdonderpad (*Cottus gobio*). *Natuurhistorisch Maandblad* 49 (1-2); pp. 7-9.
- Mills, C.A. & R.H.K. Mann (1983). The bullhead *Cottus gobio*, a versatile and successful fish. *Annual Reports of the Freshwater Biological Association* 51: pp 76-88.
- Ministerie van LNV (2004). *Besluit Rode Lijsten flora en fauna*.
- Morris, D. (1964). The reproductive behaviour of the river bullhead (*Cottus gobio* L.), with special reference to the fanning activity. *Behaviour*, 7 (1); pp. 1-32.
- Moyle, P.B. (1977) In defense of sculpins. *Fisheries*. 2 (1): pp. 20-23.
- Müller, K. (1960). Beitrag zur Systematik und Verbreitung von *Cottus gobio* L. und *Cottus poecilopus* Heckel. *Kunl. Fysiografiska Sällskapet I Lund Förhandlingar*. 30 (8): pp. 57-66.
- Nie, H.W. de (1996). *Atlas van de Nederlandse Zoetwatervissen*. Doetinchem: Media Publishing. ISBN 90-801413-5-6.
- Nie, H.W. de (1997). *Bedreigde en kwetsbare zoetwatervissen in Nederland; voorstel voor een Rode Lijst* Stichting Atlas Verspreiding Nederlandse Zoetwatervissen, Nieuwegein.
- Nie, H.W. de & G. van Ommering (1998). *Bedreigde en kwetsbare*

- zoetwatervissen in Nederland. Toelichting op de Rode Lijst. IKC Natuurbeheer, Wageningen.
- Nikolski, G.W. (1957). Spezielle Fischkunde: 1-632. VEB Deutscher verlag der Wissenschaften, Berlijn.
- Nijssen H. & S.J. de Groot (1987). De vissen van Nederland. Hoogwoud: Koninklijke Nederlandse Natuurhistorische Vereniging III; Natuurhistorische bibliotheek van de KNNV, nr 43. ISBN 90-5011-006-1.
- Nolte, A.W., J. Freyhof, K.C. Stenseth & D. Tautz. An invasive lineage of sculpins, *Cottus* sp. in the Rhine with new habitat adaptations has originated from hybridisation between old phylogeographic groups. Proceedings of the Royal Society FirstCite Early Online Publishing ([www.journals.royalsoc.ac.uk](http://www.journals.royalsoc.ac.uk)).
- Nybelin O. (1958) Några resultat av Naturhistoriska Museets undersökningar över svenska sötvattensimpor.- Göteborgs Musei Årstryck 1958; 32-56 .
- OVB (1986). Cursus vissoorten deel 2. Hoofdstuk L; De beschermde vissoorten pp. 72-84. Nieuwegein.
- Patzner, R.A., S. Fischer & R. Riehl (2001). Die Eier heimischer Fische, 13 : Mühlkoppe - *Cottus gobio* (Linnaeus, 1758) (Cottidae). Österreichs Fischerei 54; pp. 50-54.
- Peters, B., H. van Buggenum, R. Gubbels, J. Hermans & A. Ovaas (1999). Flora en fauna van het Geuldal. Natuurhistorisch Maandblad 88 juli 1999.
- Peters, J.S. (2005). Kennisdocument rivierdonderpad *Cottus gobio* (Linnaeus, 1758). Kennisdocument 09. OVB/Sportvisserij Nederland, Bilthoven.
- Philippart, J.C. (1979). A study of the fish population in three oligotrophic trout streams in the upper Roer basin. (Belgium). Bulletin of the Royal Society of Liege 48: pp. 212-227.
- Pihlaja, O., E. Niemelä & J. Erkinaro (1998a). Introduction and dispersion of the bullhead *Cottus gobio* L., in a sub-Arctic salmon river in northern Finland. Fisheries Management and Ecology 5; pp. 139-146.
- Pihlaja, O., M. Julkunen, E. Niemelä & J. Erkinaro (1998b). Changes in the density of introduced bullhead, *Cottus gobio* L., and its impact on juvenile Atlantic salmon, *Salmo salar* L., densities in a sub-Arctic salmon river in northern Finland.
- Povž, M. (1996). The red data List of the freshwater lampreys (Cyclostomata) and fishes (Pisces) of Slovenia. In: A. Kirchhofer & D. Hefti (eds.). Conservation of Endangered Freshwater Fish in Europe. Birkhauser Verlag Basel, pp. 63-72.
- Prenda J. P.D. Armitage & A. Grayston (1997). Habitat use by the fish assemblages of two chalk streams. Journal of Fish Biology 51: pp. 64-79.
- Redeke, H.C. (1941). De fauna van Nederland X (Pisces). Sijthoff's, Leiden.
- Sakari, K. (1969). Growth and age distribution of some fish species in the river Paimionjoki, Southwestern Finland. Ann Zool. Fenn., 6: pp. 87-93
- Scheinert P. (2004). Parasiten von Kleinfischarten (2); *Apatemon cobitidis* – ein Parasit der Mühlkoppe (*Cottus gobio*). Fischer & Teichwirt 55 3/04; pp. 569-570
- Schlegel, H. (1870). De Visschen. In: Natuurlijke Historie van Nederland.

- G.L. Funke Amsterdam.
- Schleuter M. (1991). Nachweis der Groppe (*Cottus gobio*) im Niederrhein. *Fischökologie* 4; pp. 1-6.
- Schreiber, A., R. Engelhorn & M. Riffel (1998). Auswirkungen der Flußgeschichte von Rhein, Neckar, Doubs und Donau auf die populationsgenetik von Groppen (*Cottus gobio*) und Bachneunaugen (*Lampetra planeri*) in Südwestdeutschland. *Verhandl. der Gesell. für Ichthyologie* 1 : pp. 185-202.
- Schwevers U. & B. Adam (1998). Zum Einfluß des Kormorans (*Phalacrocorax carbo sinensis*) auf die Fischbestände der Ahr (Rheinland-Pfalz). *Österreichs Fischerei* 51: pp. 198-210.
- Seeuws P. & C. van Liefferinge (1998). Ecologie en habitatpreferentie van beschermde vissoorten; Soortbeschermingsplan voor de rivierdonderpad. Min. van de Vlaamse Gemeenschap, AMINAL, afdeling Natuur.
- Semmekrot S. (1993). Habitat Geschiktheid Index model; de rivierdonderpad (*Cottus gobio* L. ). OVB Nieuwegein.
- Soes, M., P. Veenvliet & D. van Mourik (2007). Kesslers grondel (*Neogobius kessleri*) nieuw voor Nederland. [www.waarneming.nl](http://www.waarneming.nl)
- Späh, H. & W. Beisenherz (1982/84). Beitrag zur verbreitung und ökologie der Groppe (*Cottus gobio*, L. Pisces) in Ostwestfalen und im Kreis Osnabrück (Niedersachsen). *Verhandl. Ges. Ökol. Bern, Göttingen* (1/2); pp. 617-626.
- Spieß R. & A. Waterstraat (1991). Zur Besiedlung der thüringischen Ulster und ihrer Nebengewässer mit Fischen und wirbellosen Benthosarten. *Artenschutzreport* 1: pp. 18-23.
- Smyly, W.J.P. (1957). The life history of the bull-head or Miller's thumb (*Cottus gobio* L.). *Proc. Zool. Soc.* 128: 431-453.
- Straškraba, M., J. Čihar, S. Franks & V. Hruška (1966). Contribution to the problem of food competition among the sculpin, minnow and brown trout. *J. Anim. Ecol.* 35: pp.303-312.
- Tomlinson, M.L. & M.R. Perrow (2003). Ecology of the Bullhead. *Conserving Natura 2000 Rivers. Ecology Series no. 4.* English Nature, Peterborough.
- Utzinger, J., C. Roth & A. Peter (1998). Effects of environmental parameters on the distribution of bullhead *Cottus gobio* with particular consideration of the effects of obstructions. *Journal of Applied Ecology* 35; pp. 882-892.
- Van Liefferinge, C. P. Seeuws, P. Meire & R.F. Verheijen (2005). Microhabitat use and preferences of the endangered *Cottus gobio* in the River Voer, Belgium. *Journal of Fish Biology* 67; pp. 897-909.
- Wanzenböck, J. B. Lahnsteiner & K. Maier (2000). Pelagic early life phase of the bullhead in a freshwater lake. *Journal of Fish Biology* 56: pp.1553-1557.
- Waterstraat, A. (1990). Anmerkung zur Sekundärproduktion von Fischen des Rithrals. *Acta hydrochim.hydrobiol.* 18 (3): pp. 299-306.
- Waterstraat, A. (1992). Populationsökologische Untersuchungen an *Cottus gobio* L. und anderen Fischarten aus zwei Flachlandbächen Norddeutschlands. *Limnologica* 22 (2); pp. 137-149.
- Welton, J.S., C.A. Mills & E.L. Rendle (1983). Food and habitat partitioning in two small benthic fishes, *Noemacheilus barbatulus* (L.) and *Cottus gobio* L. *Arch. Hydrobiol.* 97: pp. 434-454.

- Welton, J.S., C.A. Mills & J. R. Pygott (1991). The effect of interaction between the stone loach *Noemacheilus barbatulus* (L.) and the bullhead *Cottus gobio* (L.) on prey and habitat selection. *Hydrobiologia* 220; pp. 1-7.
- Williams, R. & M.F. Harcup (1986). Fish production in some River EBBW tributaries. *Pol Arch. Hydrobiol.* 33 (3/4): pp. 319-332
- Vandelannoote, A., R.Yseboodt, B. Bruylants, R. Verheyen, J. Coeck, J. Maes, C. Belpaire, G. van Thuyne, B. Denayer, J. Beyens, D. de Charleroy & P. Vandenabeele (1998). Atlas van de Vlaamse Beek- en riviervissen. Water-Energik-vLario (WEL), Wijnegem.
- Volckaert F.A.M., B. Hänfling, B. Hellemans & G.R. Carvalho (2002). Timing of the population dynamics of bullhead *Cottus gobio* (Teleostei: Cottidae) during the Pleistocene. *J. Evol. Biol.* 15; pp. 930-944.

### **In deze reeks verschenen:**

01. Kennisdocument grote modderkruiper, *Misgurnus fossilis* (Linnaeus, 1758)
02. Kennisdocument Atlantische steur, *Acipenser sturio* (Linnaeus, 1758)
03. Kennisdocument gestippelde alver, *Alburnoides bipunctatus* (Bloch, 1782)
04. Kennisdocument sneep, *Chondrostoma nasus* (Linnaeus, 1758)
05. Kennisdocument pos, *Gymnocephalus cernuus* (Linnaeus, 1758)
06. Kennisdocument Atlantische zalm, *Salmo salar* (Linnaeus, 1758)
07. Kennisdocument forel, *Salmo trutta* (Linnaeus, 1758)
08. Kennisdocument vlagzalm, *Thymallus thymallus* (Linnaeus, 1758)
09. Kennisdocument rivierdonderpad, *Cottus gobio* (Linnaeus, 1758)
10. Kennisdocument riviergrondel, *Gobio gobio* (Linnaeus, 1758)
11. Kennisdocument Europese aal of paling, *Anguilla anguilla* (Linnaeus, 1758)
12. Kennisdocument schol, *Pleuronectes platessa* (Linnaeus, 1758)
13. Kennisdocument snoek, *Esox lucius* (Linnaeus, 1758)
14. Kennisdocument barbeel, *Barbus barbus* ( )
15. Kennisdocument bittervoorn, *Rhodeus amarus* (Pallas, 1776)
16. Kennisdocument snoekbaars, *Sander lucioperca* (Linnaeus, 1758)
17. Kennisdocument diklipharder, *Chelon labrosus* (Risso, 1827)
18. Kennisdocument haring, *Clupea harengus harengus* (Linnaeus, 1758)
19. Kennisdocument kolblei, *Abramis (of Blicca) bjoerkna* (Linnaeus, 1758)
20. Kennisdocument winde *Leuciscus idus* (Linnaeus, 1758)
21. Kennisdocument zeebaars, *Dicentrarchus labrax* (Linnaeus, 1758)
22. Kennisdocument karper, *Cyprinus carpio* (Linnaeus, 1758)
23. Kennisdocument brasem, *Abramis brama* (Linnaeus, 1758)
24. Kennisdocument zeelt, *Tinca tinca* (Linnaeus, 1758)

Zie de website voor een digitale PDF versie en nieuwe kennisdocumenten ([http://www.sportvisserijnederland.nl/vis\\_en\\_water/](http://www.sportvisserijnederland.nl/vis_en_water/))



**Sportvisserij Nederland**

Postbus 162

3720 Ad Bilthoven

