



**OVERLEVING VAN JONGE  
VIS IN HET IJSSELMEER  
LITERATUURSTUDIE**



# OVERLEVING VAN JONGE VIS IN HET IJSSELMEER

## LITERATUURSTUDIE

Kenmerk: 20220253  
Status rapport: Definitief  
Versie: 01  
Datum: 27 oktober 2022

Auteurs: Jochem Hop, Raoul Kleppe, Matthijs Koole & Nadine Bleile  
Kwaliteitscontrole: Tim Vriese

Opdrachtgever: Rijkswaterstaat Water, Verkeer en Leefomgeving  
Griffioenlaan 2  
3526 LA Utrecht

Contactpersoon: Marieke de Lange (RWS)

*Dit rapport is digitaal gegenereerd en derhalve niet voorzien van een handtekening. De inhoud van de rapportage is aantoonbaar gecontroleerd en vrijgegeven.*

©ATKB voor natuur en leefomgeving. Gebruik en overname van gegevens alleen toegestaan met volledige bronvermelding.

Foto's: ATKB

ATKB ASSEN  
STATIONSSTRAAT 29C  
9401 KW ASSEN

ATKB MIDDELHARNIS  
PRINS BERNHARDLAAN 147  
3241 TA MIDDELHARNIS

ATKB WAARDENBURG  
KOEWEISTRAAT 7  
4181 CD WAARDENBURG

ATKB WAGENINGEN  
SPORTSTRAAT 42  
6707 GH WAGENINGEN

ATKB ZOETERMEER  
LOUIS BRAILLELAAN 100  
2719 EK ZOETERMEER

KVK 27 177140  
BTW NL 8076 36 757B01  
IBAN NL53 RABO 0160177529

# INHOUD

<b>1</b>	<b>Inleiding.....</b>	<b>1</b>
1.1	Aanleiding	1
1.2	Doelstelling	1
1.3	Leeswijzer	1
<b>2</b>	<b>Achtergrond .....</b>	<b>2</b>
2.1	Kenmerken IJsselmeer	2
2.2	Ecosysteem shifts	3
2.3	Ontwikkeling visstand	5
2.4	Hypothesen	7
<b>3</b>	<b>Levenscyclus vissen.....</b>	<b>11</b>
3.1	Algemeen	11
3.2	Voortplanting	11
3.3	Opgroei	12
3.4	Overwintering	15
<b>4</b>	<b>Wintersterfte.....</b>	<b>18</b>
4.1	Algemeen	18
4.2	Verhongering	19
4.3	Temperatuur	22
4.4	Predatie	23
4.5	Parasieten en ziekten	24
<b>5</b>	<b>Synthese.....</b>	<b>27</b>
<b>6</b>	<b>Literatuur.....</b>	<b>29</b>

# I INLEIDING

## I.1 AANLEIDING

De afgelopen jaren is geconstateerd dat er in de zomer en het najaar grote hoeveelheden jonge vis aanwezig zijn in het IJsselmeer, maar dat deze tijdens/na de wintermaanden massaal lijken te verdwijnen. Oudere vissen (>2 jaar) worden tijdens visbemonsteringen in het IJsselmeer nog slechts beperkt aangetroffen. Onbekend is welke factoren bijdragen aan de ogenschijnlijke geringe overleving van jonge vis in het IJsselmeer. Verondersteld wordt dat er gedurende de winter en/of het volgende voorjaar massale sterfte plaatsvindt onder de jonge (0+) vis. Door onderzoek te laten doen naar de (gedrags)kenmerken van jonge vis in de winterperiode wil Rijkswaterstaat meer kennis en inzicht vergaren over mogelijke mechanismen die bijdragen aan de slechte overleving van deze vissen.

## I.2 DOELSTELLING

Het primaire doel van voorliggende studie is meer inzicht te krijgen in de (gedrag)kenmerken van jonge vis tijdens de wintermaanden in en rondom het IJsselmeer. Dit door middel van een literatuurstudie en veldonderzoek. Het doel is op deze wijze aanknopingspunten te vinden voor oorzaken die bijdragen aan de slechte overleving van de jonge vis en daarmee de hypothesen aan te scherpen. Het onderzoek richt zich primair op de soorten baars, blankvoorn, brasem en snoekbaars, met daarbij als centrale vraag:

*“Waar blijft de vis?”*

Om deze centrale vraag te beantwoorden dienen tijdens het onderzoek de volgende deelvragen beantwoord te worden:

1. Waar en in welke dichtheden verblijft de jonge vis in de wintermaanden?
2. Wat zijn de omstandigheden?
3. Wanneer is er sterfte/verdwijnen vissen?

## I.3 LEESWIJZER

Na deze inleiding wordt in hoofdstuk twee ingegaan op het IJsselmeer als studiegebied, de visstand en veranderingen die daarin hebben plaatsgevonden en de hypothesen die deze veranderingen mogelijk verklaren. In hoofdstuk drie wordt een beeld gegeven van de levenscyclus van vissen. Hierbij wordt ingegaan op voortplanting, opgroei en overwintering van vissen. Vervolgens behandelt hoofdstuk vier het fenomeen “wintersterfte”, waarbij mogelijke oorzaken en mechanismen worden besproken. In de synthese worden de verschillende aspecten bij elkaar gebracht.

## 2 ACHTERGROND

### 2.1 KENMERKEN IJSSELMEER

Het IJsselmeer is het grootste meer van Nederland en maakt samen met het Markermeer en de verschillende Randmeren onderdeel uit van het IJsselmeergebied. Het IJsselmeer in zijn huidige vorm is nog relatief jong en bestaat sinds 1976. In dat jaar werd de Houtribdijk tussen Enkhuizen en Lelystad voltooid, resulterend in het huidige IJsselmeer aan de noordkant en het Markermeer aan de zuidkant.

Het IJsselmeer heeft een oppervlakte van circa 1.100 km<sup>2</sup>. De gemiddelde diepte bedraagt 4,6 meter met een maximale diepte van bijna 10 meter voor de kust van Lelystad. De toplaag van de bodem bestaat grotendeels uit klei-arm zand en in mindere mate uit klei. Het IJsselmeer wordt in belangrijke mate gevoed met Rijnwater dat via de IJssel ter hoogte van Kampen het IJsselmeer instroomt. Circa 70% van de wateraanvoer gaat via de IJssel, het overige water wordt aangevoerd via het Markermeer, de Randmeren en de polders in Friesland en Noord-Holland (Riel *et al.*, 2020). De aanvoer van water vanuit het Markermeer gaat via de sluiscomplexen in de Houtribdijk. Vanuit het IJsselmeer kan water worden ingelaten naar de verschillende omliggende polders. Het teveel aan water wordt via de spuiscuizen te Kornwerderzand en Den Oever op de Waddenzee geloosd.



**Figuur 1** Begrenzing van het IJsselmeer (blauwe lijn) met aan de noordzijde de Waddenzee, aan de zuidwestelijke zijde het Markermeer en aan de zuidoostelijke zijde de monding van de IJssel (Ketelmeer).

## 2.2 ECOSYSTEEM SHIFTS

Voor ecosystemen in meren geldt dat deze zich in verschillende stabiele toestanden kunnen bevinden (Scheffer, 1998). Als gevolg van een verscheidenheid aan factoren kan een stabiel evenwicht van een ecosysteem verstoord worden. Hierdoor kan een zogenaamde “ecosysteem shift” plaatsvinden, waarna zich een nieuw stabiel evenwicht zal ontwikkelen. Een “ecosysteem shift” houdt in dat verschillende componenten die onderling zijn verbonden binnen een ecosysteem min of meer gelijktijdig veranderen, met als resultaat dat het moeilijk is om de impact van de verschillende betrokken variabelen te achterhalen (Hansen *et al.*, 2022). In het IJsselmeer hebben sinds de jaren '70 de volgende shifts plaatsgevonden, zoals beschreven door Noordhuis (2010).

In de jaren '70 van de vorige eeuw was er sprake van grote veranderingen in de beschikbaarheid van voedingsstoffen en een stijgende productiviteit van het ecosysteem. Het IJsselmeer en Markermeer waren toen nog één geheel. Rond 1975 was het hoogtepunt van de nutriëntenbelasting, waarna (voornamelijk voor stikstof) een daling wordt ingezet. In het Markermeer daalde de nutriëntenbelasting snel doordat er na de realisatie van de Houtribdijk geen aanvoer meer was vanuit de IJssel. De afname van de fosfaatconcentraties kwam eind jaren '80 pas goed op gang door de opkomst van rioolwaterzuiveringen en de aansluiting van huishoudens op de riolering.

In de jaren '80 was er sprake van een verdere afname van fosfaat en van enkele extreme uitschieters in het klimaat. Vanaf de tweede helft van de jaren '80 nam naast stikstof ook het fosfaat in het Rijnwater af. Tussen het midden van de jaren '80 en '90 waren er afwisselend zachte en strenge winters met in sommige jaren warme zomers. Deze weersextremen lijken effect te hebben gehad op de visstand. Rond 1992 nam de dichtheid van driehoeksmosselen in het Markermeer sterk af, waarschijnlijk als gevolg van een lage voedselbeschikbaarheid in combinatie met een verhoogde watertemperatuur. Vooral de winters waren zacht. De hoge sliblast in het Markermeer maakte de mosselen waarschijnlijk gevoelig voor deze invloeden.

De jaren '90 worden gekenmerkt door een versnelde “ontbraseming” van het IJsselmeer. In deze periode was er sprake van uitzonderlijke extremen in het klimaat. Enkele warme zomers werden opgevolgd door enkele koude winters. Daarnaast was er begin februari 1995 sprake van een sterk verhoogde rivierafvoer. Tegen het einde van de jaren '90 nam de ontwikkeling van vegetatie in de ondiepe delen van het IJsselmeer toe, ondanks dat het doorzicht niet verbeterde. Eén van de oorzaken van de toenemende vegetatieontwikkeling was mogelijk de intensivering van de zegenvisserij op brasem vanaf half jaren '90. Vanaf midden jaren '90 nam de dichtheid van veel macrofaunasoorten lang de oevers af. De afnemende voedselrijkdom was hiervan mogelijk de oorzaak. Daarnaast was de reuzenvlokreeft (*Dikerogammarus villosus*) sinds 1997 in opmars langs de stenen oevers van het IJsselmeer. Deze soort concurreert en predeert met/op andere macrofaunasoorten.

De jaren vanaf 2000 staan in het teken van de introductie en de opmars van verschillende exoten in het IJsselmeergebied. Vanaf het jaar 2000 namen de aantallen van Chinese wolhandkrab in het IJsselmeer toe. Deze krabbensoort voedt zich met alles wat op het pad komt, waaronder (juvenile) vis, vislarven en

viseieren. Vanaf het jaar 2009 is de Quaggamossel aangetroffen in het IJsselmeer, die de driehoeksmossel grotendeels verdrongen heeft. Sinds 2012 is er sprake van uitheemse grondels die worden aangetroffen in het IJsselmeer. Het gaat daarbij om de Kesslers grondel, marmergroundel, Pontische stroomgrondel en vooral de zwartbekgrondel. Vooral in de jaren 2015 tot en met 2017 is er sprake van een sterke toename van de laatste twee soorten (Tien *et al.*, 2019). Na 2017 nemen de aantallen af. Een soort die zich recent in het IJsselmeer heeft gevestigd is de Kaukasische dwerggrondel.

De gehalten van stikstof en fosfor in het IJsselmeerwater zijn rond 2004 dusdanig laag dat de groei van fytoplankton, en daarmee de rest van het ecosysteem, wordt beperkt (Noordhuis *et al.*, 2014). Over de ontwikkeling van fyto- en zoöplankton in het IJsselmeer is echter weinig bekend. De meest recente gepubliceerde onderzoeken dateren uit 2019 en 1996. Het waterdoorzicht in het IJsselmeer is de afgelopen decennia wel in beeld gebracht. Voornamelijk in het zuidelijke deel van het IJsselmeer is deze toegenomen. De belangrijkste reden hiervoor is de hoge filtercapaciteit van de Quaggamossels die vooral in het zuidelijke deel van het IJsselmeer aanwezig zijn (Noordhuis *et al.*, 2014). Daarnaast wordt er vanuit de IJssel minder zwevend stof aangevoerd (Noordhuis, 2019).

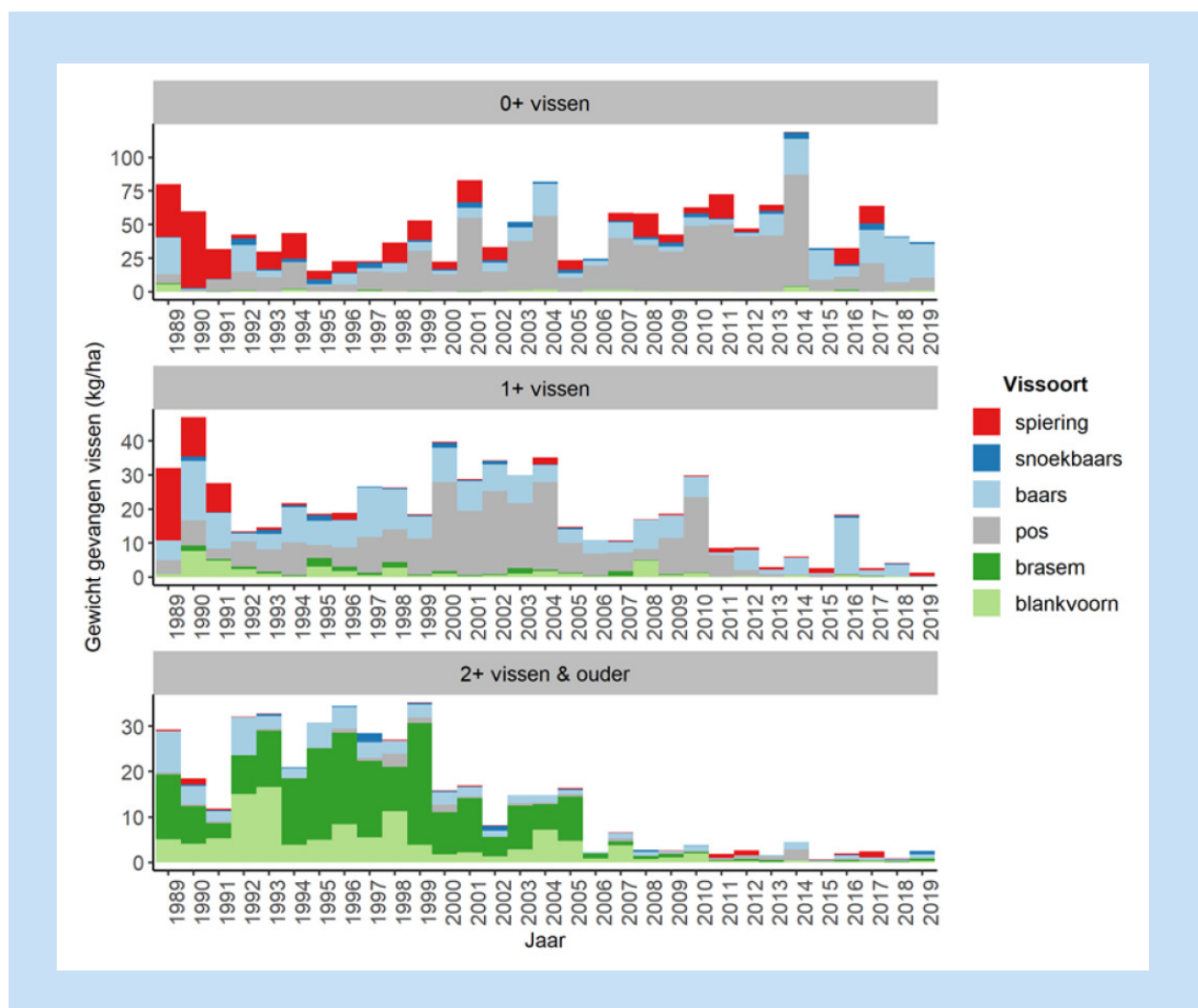
Recente ontwikkelingen die van invloed (kunnen) zijn op de visstand in het IJsselmeer zijn de droge en warme zomers. In het bijzonder geldt dit voor 2018, maar ook dit jaar is bijzonder droog en warm. Gevolgen hiervan zijn hoge watertemperaturen, zoutindringing in de onderste waterlagen (tot Andijk). Dergelijke omstandigheden kunnen grote invloed hebben op het ecosysteem en de verspreiding en het voorkomen van soorten. Een recente waarneming is bijvoorbeeld dat er relatief veel dode mossels worden aangetroffen in het IJsselmeer.



**Foto 1** Kaukasische dwerggrondels, een uitheemse soort die zich recentelijk in het IJsselmeer heeft gevestigd (foto J. Wissink).

## 2.3 ONTWIKKELING VISSTAND

De afgelopen decennia is de visstand in het IJsselmeer zowel in aantallen als in biomassa afgenomen. De afnames vinden niet voor alle soorten gelijktijdig plaats, maar in verschillende perioden (zie voorgaande paragraaf en onderstaande figuur). Sinds de eeuwwisseling is zichtbaar dat de bestanden aan oudere (grote) vissen sterk afnamen en er verschuivingen naar relatief jonge visbestanden optreden. De visstand in het IJsselmeer is hierbij verschoven naar een situatie met veel juveniele vis en maar weinig grote/oude exemplaren. Dit geldt zowel voor benthische vissoorten die van bodemfauna leven, alsook voor piscivore baars en snoekbaars. De huidige situatie is hiermee niet acuut ontstaan, maar eerder het resultaat van een geleidelijk proces (Leeuw & Donk, 2020).



**Figuur 2** Biomassa vis in kg per hectare bevist oppervlak tussen 1989 en 2019 van de meest voorkomende vissoorten van het IJsselmeer. Vissen zijn geselecteerd op leeftijdsklasse op basis van jaarlijkse lengteverdelingen (Leeuw & Donk, 2020).



In tabel 1 is een meer gedetailleerde weergave gegeven van het huidige visbestand in het IJsselmeer. Het betreft de bestandschatting die 2021 (27 september tot 19 oktober) is verkregen door een relatief omvangrijke bemonstering met de A-toomkuil (vanaf 2 m diep) en stortkuil (tot 2 m diep).

**Tabel 1** Bestandschatting visstand IJsselmeer (2021) in kg/ha en aantal/ha op basis van vangstgegevens A-toom- en stortkuilvisserij (ongepubliceerde data ATKb).

	Biomassa in kg/ha						Aantal/ha					
	Totaal	0+	>0+-15	16-25	26-40	>40	Totaal	0+	>0+-15	16-25	26-40	>40
Aal	2,2	-	0,0	0,0	0,3	1,9	12	-	0	2	5	4
Baars	12,7	11,5	0,1	1,0	0,1	0,1	2.246	2.231	2	13	0	0
Blankvoorn	3,8	0,3	0,8	1,6	1,1	-	131	84	26	18	3	-
Bot	0,6	0,2	0,1	0,2	0,1	-	24	19	2	2	0	-
Brasem	4,0	0,1	0,0	0,2	0,4	3,3	35	27	2	3	1	2
Noordzeehouting	7,1	-	0,0	0,1	2,3	4,7	11	-	0	1	5	5
Pos	13,9	13,1	0,7	0,0	-	-	3.159	3.102	57	0	-	-
Snoekbaars	2,7	0,9	-	0,0	0,2	1,6	58	57	-	0	1	1
Spiering	3,3	0,6	2,8	0,0	-	-	455	197	258	0	-	-
Overig	2,9	0,0	2,8	0,1	0,0	-	367	39	328	1	0	-
<b>Totaal</b>	<b>53,1</b>	<b>26,7</b>	<b>7,2</b>	<b>3,2</b>	<b>4,6</b>	<b>11,5</b>	<b>6499</b>	<b>5756</b>	<b>674</b>	<b>41</b>	<b>16</b>	<b>12</b>

0,0 = <0,05 kg/ha of <0,5 n/ha; - = niet aangetroffen

De omvang van de visstand is geschat op iets meer dan 50 kg/ha met bijna 6.500 vissen per hectare. Een groot deel van dit visbestand wordt gevormd door éénzomerige (0+) baars en pos. In de jaren voor 2014 was pos veruit de meest dominante vissoort in het IJsselmeer, maar een deel van deze plaats is nu ingenomen door baars. Er kunnen verschillende redenen zijn voor de toename van baars. De toename van juveniele baars kan het gevolg zijn van een verminderde top-down controle door een afname van visetende grote baars en snoekbaars. Een andere reden is het zichtvermogen van baars, dat aanzienlijk beter is dan dat van pos. Hierdoor is baars in het voordeel in het periodiek zeer heldere water van het IJsselmeer (doorzicht oplopend tot meer dan drie meter), hoewel de heldere perioden worden afgewisseld door perioden met een beperkt doorzicht (decimeters). Baars komt vrij homogeen over het IJsselmeer voor. Pos wordt vooral in het noordelijke deel in grotere dichtheden aangetroffen. Het noordelijke deel van het IJsselmeer heeft een lager doorzicht dan het zuidelijke deel, waar grote aantallen Quaggamossels aanwezig zijn.

In tegenstelling tot baars en pos is er bij blankvoorn en brasem sprake van een zeer beperkt bestand aan éénzomerige vis. Meerzomerige vissen zijn daarnaast ook zeer beperkt aanwezig, hoewel de aantallen bij blankvoorn nog relatief hoog zijn in verhouding tot het beperkte bestand aan éénzomerige vis. Brasem is een soort die profiteert van eutrofe omstandigheden en die goed weet te overleven in troebel water. Onder die omstandigheden weet een brasempopulatie in omvang sterk toe te nemen. Blankvoorn prefereert helderder en meer plantenrijk water. De kwaliteit van het beschikbare habitat in het IJsselmeer zou daarmee in theorie zijn verbeterd in de afgelopen decennia. Desondanks is er geen sprake van een toename. Mogelijk is juveniele baars op het moment in het voordeel van (juveniele) blankvoorn waar het gaat om voedsel. Baars en blankvoorn kunnen elkaars concurrenten zijn. Kleine verschillen in het tijdstip waarop de paai plaatsvindt en in de groeisnelheid van beide soorten kunnen ervoor zorgen dat blankvoorn in het nadeel van baars is (De Laak, 2010).

De kenmerkende roofvis van het IJsselmeer is de snoekbaars. De bestandschatting van deze soort is beperkt tot enkele kilogrammen per hectare en enkele tientallen exemplaren (voornamelijk éénzomerige exemplaren). De grootste dichtheden snoekbaars zijn aangetroffen in het centrale deel van het IJsselmeer, waarbij de vangstomvang in de diepere delen gemiddeld groter is dan in de ondiepe delen. Dit laatste hangt mogelijk samen met het periodiek grotere doorzicht. Gedurende de dag houden de vissen zich schuil in de diepere delen om tijdens de nacht te foerageren op ondiepere plekken. In 2021 was de omvang van het bestand aan éénzomerige snoekbaars zeer beperkt. Het jaar daarvoor waren de aantallen groter. Een belangrijk moment in de ontwikkeling van juveniele snoekbaars is de overgang naar een piscivoor dieet. Indien de jonge snoekbaars deze stap niet kan maken (door een gebrek aan vislarven die voldoende klein zijn voor consumptie) zal de groei achterblijven.

Bijzonder in de bestandopnames van het IJsselmeer is het relatief grote aandeel van Noordzeehouting in de vangst. Na pos en baars heeft deze vissoort het grootste aandeel in de visbiomassa, nog voor soorten als brasem en blankvoorn. Vooral langs de Houtribdijk komen veel Noordzeehoutingen voor, wat waarschijnlijk verband houdt met de ondiepe, luwe zones met zand die hier te vinden zijn. Het relatief grote aandeel van Noordzeehouting in de bestandschatting (biomassa) kan voortkomen uit verbeterde leefomstandigheden. Houtingachtigen zijn kenmerkend voor oligotrofe wateren met een relatief grote zichtdiepte.

Spiering is in het IJsselmeer een belangrijke schakel in de voedselketen. In de meest recente bestandschatting bedraagt het bestand in het najaar enkele kilogrammen per hectare bij circa 450 stuks/ha. De soort, zeker de kleine exemplaren, leeft in hoofdzaak van plankton en is op zijn beurt een belangrijke voedselbron voor baars, snoekbaars en diverse visetende vogels. De trend voor spiering in het IJsselmeer is sterk dalend in de periode van 1989 tot aan de jaren 2003-2007. Daarna treed enig herstel op, waarbij aangetekend wordt dat over de hele periode bezien er sprake is van grote variatie tussen jaren. Een afname van spiering betekent dat de predatoren baars en snoekbaars deels over moeten schakelen op ander voedsel. Spiering is vooral van belang als overschakelvoedsel van planktivoor naar piscivoor.

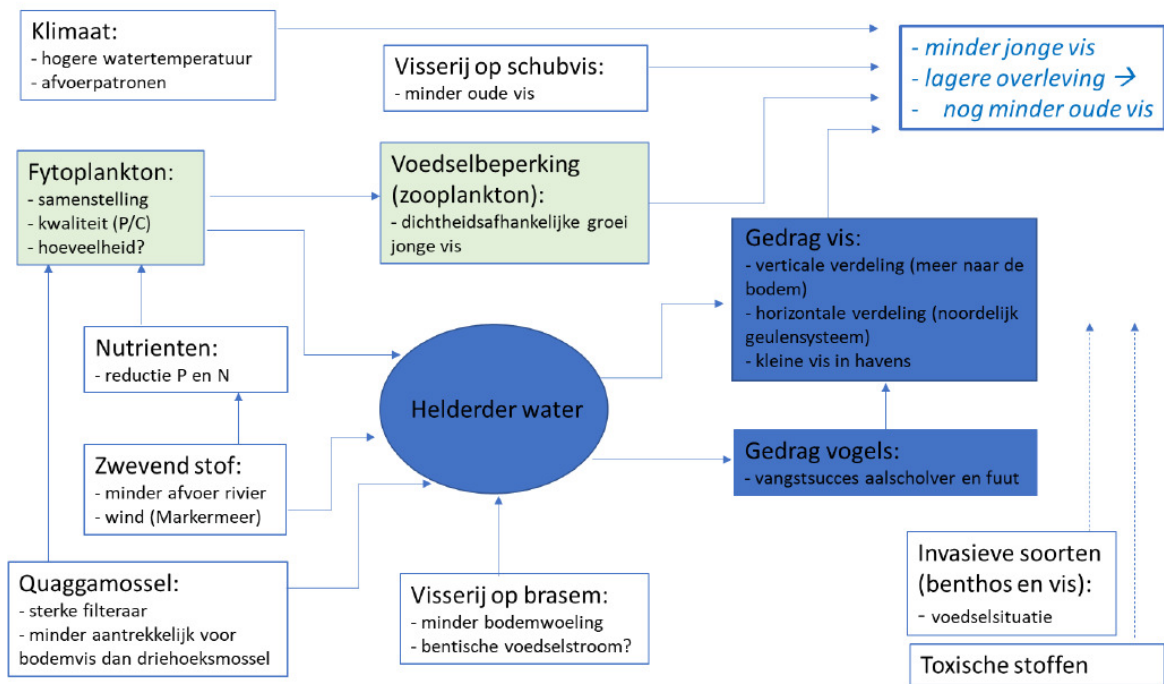
De overige vissoorten in het IJsselmeer hebben een relatief klein aandeel in de totale bestandschatting. Van belang hierbij zijn overigens wel de diverse uitheemse grondelsoorten die in specifiek habitat (hard substraat) in grote aantallen kunnen voorkomen. Op welke wijze en in welke mate de toegenomen populatie uitheemse grondels van invloed is op de visstand in het IJsselmeer als geheel is momenteel nog niet goed bekend. Een soort als zwartbekgrondel concurreert om habitat en voedsel met andere soorten. De rivierdonderpad is hier een goed voorbeeld van en ook pos wordt in dit kader genoemd. Daarnaast zijn de grondels een voedselbron voor predatoren, met name voor soorten die ze consumeren als ze nog klein zijn, of voor soorten die het hetzelfde habitat leven.

## 2.4 HYPOTHESES

Mogelijke oorzaken voor de waargenomen veranderingen in de visstand zijn beschreven door De Leeuw & Van Donk (2020). De belangrijkste oorzaak lijkt hierbij gelegen in de veranderingen in nutriëntenbelasting

(voedselbasis voor jonge vis), visserij en een toegenomen helderheid van het water, waardoor interacties tussen vogels en vis versterkt lijken te worden. Klimaatveranderingen (temperatuur en wind) spelen een rol voor de voedselsituatie. De rol van milieubelastende stoffen is onduidelijk. Er lijken geen ongunstige trends te worden gevonden in de stoffen die gemeten worden, maar gezien de veelheid van typen en soorten potentieel belastende stoffen zijn negatieve effecten hiervan niet uit te sluiten. Uitheemse soorten (invasieve grondels, Quaggamosselen en andere bodemfauna) grijpen in op het functioneren van het ecosysteem. Voor vis kan dit leiden tot nieuwe voedselbronnen, voedselconcurrentie of veranderingen in het habitat (helderheid). Deze mogelijke effecten zijn tot dusver nauwelijks onderzocht (De Leeuw & Van Donk, 2020).

Meerdere factoren lijken hiermee een rol te spelen in de voedselsituatie en de helderheid van het IJsselmeer en daarmee door te werken op de huidige visstand. De samenhang tussen mechanismen en veranderingen in de visstand is schematisch weergegeven in onderstaande figuur (De Leeuw & Van Donk, 2020).



**Figuur 3** Synthese van hypothesen die mogelijk een verklaring kunnen bieden voor de afname van de visbiomassa in het IJsselmeer en de asymmetrische leeftijdsopbouw (zeer weinig grote vis). Helder water, het gedrag van vissen en vogels en voedselbeperkingen in de planktonketen zijn aangegeven als de centrale mechanismen (bron: De Leeuw & Van Donk).

Op basis van bovenstaande figuur hebben De Leeuw & Van Donk (2020) hypothesen geformuleerd voor de observatie dat er de laatste jaren weinig grote vis wordt waargenomen in het IJsselmeer. In de vraagspecificatie van deze opdracht zijn die als volgt weergegeven:

1. Door gebrekkige nutriëntenstromen, die mogelijk samenhangen met onbegrepen bodemprocessen en het grotendeels ontbreken van natuurlijke oevers, ontstaat voedselgebrek voor verschillende vissoorten en levensfasen;
2. Door zachtere winters blijft het metabolisme van de jonge vissen in de winter actiever, waardoor de energiebehoefte in de winter te groot is ten opzichte van het voedselaanbod;
3. Het steeds vaker helder worden van het IJsselmeer en gebrek aan (natuurlijke) schuilmogelijkheden leiden er toe dat veel jonge vis ten prooi valt aan roofvissen en visetende watervogels.

De waarnemingen aan de veranderingen in de visstand kunnen niet allemaal door hetzij de ene, hetzij de andere hypothese worden verklaard. Om die reden geven De Leeuw & Van Donk (2020) een nadere uitwerking van de hypothesen, waarvan delen in de onderstaande tekst zijn weergegeven.

*“... Veel van de recente waarnemingen duiden erop dat voedselgebrek, voor zowel planktivore als benthivore vis, door een gebrek aan nutriënten sterk bijdraagt aan de vermindering van de visstand in het IJsselmeer. Het feit dat eerst oudere vis lijkt te verdwijnen, kan te maken hebben met overbevisning, voedselarme bodems en minder benthos, maar het kan ook direct het gevolg zijn dat de overleving van de jongere vis verminderd is door een afname van voedselbeschikbaarheid (zoöplankton)...”*

*“... Helder water heeft een sterk effect op het anti-predatorgedrag van vis: vis zoekt een veilig heenkomen in dieper water (geulen, zandwinputten), troebeler water (indien mogelijk), tussen waterplanten (in de zomer), of in havens. Let wel, het gaat hier om beperkte, vaak niet-natuurlijke mogelijkheden. In meren met veel natuurlijke structuren (stenen, rietmoerassen, waterplantvelden, dood hout, etc.) zijn de overlevingskansen voor jonge vis aanzienlijk groter. Versterkt door toegenomen mogelijkheden voor broeden (aalscholvers) en overwinteren (aalscholvers en futen) is het aantal aanwezige vogels per jaar toegenomen in het IJsselmeer. Door toegenomen helderheid is het vangstsucces van deze vogels zeer waarschijnlijk ook toegenomen. Dat betekent dat het predatierisico voor kleine vis toegenomen moet zijn, wat het antipredatorgedrag van vis aanzienlijk versterkt kan hebben. Het gaat daarbij niet alleen om hoe groot de kans is dat jonge vis een prooi wordt (hogere sterfte), maar ook het indirecte effect dat vis zich terugtrekt naar de relatief wat veiliger gebieden. Dat betekent dat een steeds groter areaal van het IJsselmeer ongeschikt wordt voor jonge vis en die jonge vis op een aanzienlijk kleiner areaal moet zien te overleven. De beperkte, relatief veilige arealen waar vis zich dan terugtrekt, kan bovendien extra vogels en roofvissen aantrekken, waardoor de sterfte verder toeneemt...”*

Het verdwijnen van jonge vis, het niet doorgroeien naar grotere lengteklassen, speelt in meerdere wateren en is in die zin niet uniek voor het IJsselmeer. Een bekend voorbeeld hiervan is het ontbreken van zogenaamde “tussenliggende” lengteklassen bij brasem. Bij visserijkundige onderzoeken worden verhoudingsgewijs veel grote (>40 cm) en kleine (tot 15 cm) exemplaren aangetroffen, terwijl brasems in de tussenliggende lengteklassen (16-40 cm) steeds minder vaak voor lijken te komen (Groen & Spierts, 2017). Een analyse van bestandschattingen in 364 wateren laat zien dat dit vooral zichtbaar is in wateren met een algehele lagere voedselrijkdom of in stromende wateren (Groen & Spierts, 2017).



Een ander goed voorbeeld van wateren waar de visstand wordt gedomineerd door jonge vis en waarbij de omvang van het bestand aan grotere vissen zeer beperkt is, zijn diepe zandwinplassen waar zich in de zomermaanden een spronglaag ontwikkelt. De visbestanden in deze wateren worden veelal gekenmerkt door omvangrijk bestand aan jonge vis (veelal baars), waarvan het overgrote deel de eerste winter niet overleeft. In paragraaf 4.2 worden de mechanismen hierachter nader toegelicht.



**Foto 2** *Noordzeehouting. Houtingen zijn kenmerkende vissen voor diepe, heldere en oligotrofe meren. De Noordzeehouting lijkt een belangrijke positie binnen het voedselweb van het IJsselmeer te hebben ingenomen. (foto ATKB).*

## 3 LEVENSCYCLUS VISSSEN

### 3.1 ALGEMEEN

In de levenscyclus van vissen zijn verschillende stadia te onderscheiden (ei, embryo, larve, juveniel en adult). Om de verschillende stadia binnen hun levenscyclus te voltooien, maken vissoorten gebruik van verschillende typen leefgebieden. Elk leefgebied sluit hierbij aan op de eisen die de vis op dat moment aan zijn omgeving stelt. De verschillende functies van leefgebieden zijn globaal onder te verdelen in relatie tot de functie als voortplantings-, opgroei- en overwinteringshabitat. De algemene aanname hierbij is dat migratie tussen de verschillende typen habitat vooral het gevolg is van een compromis tussen predatie en groei (Brönmark *et al.*, 2008; Skov *et al.*, 2012; Chapman *et al.*, 2013). Doordat vissen koudbloedig zijn worden predatie en groei vooral bepaald door de omgevingstemperatuur, oftewel de watertemperatuur. De temperatuur is daardoor een van de belangrijkste omgevingsignalen voor de migratie.

### 3.2 VOORTPLANTING

De voortplantingsstrategie van de meeste vissoorten is gericht op de productie van grote aantallen nakomelingen. Uiteindelijk bereiken slechts enkele exemplaren het stadium waarin ze geslachtsrijp zijn en zich op hun beurt voortplanten. In een evenwichtig en robuust ecosysteem is er sprake van een balans tussen de rekrutering van vis aan de ene kant en sterfte van vis aan de andere kant. In de samenstelling van de visstand is dit terug te zien in een evenwichtig opgebouwde lengtesamenstelling, waarbij verschillende jaarklassen elkaar opvolgen en in het algemeen in aantallen afnemen.

De reproductiestrategie van veel vissoorten heeft geleid tot mechanismen waardoor paarijpe exemplaren gelijktijdig op de paaiplaatsen aanwezig zijn en waarbij gepaaid wordt op het moment dat de ontwikkelingsmogelijkheden van eitjes en larven optimaal zijn (Osse & Boogaart, 1995). Roofvissen paaien in het algemeen bij lagere temperaturen dan prooivissen. Hierdoor hebben de larven/juvenielen van de roofvissen een voorsprong in hun ontwikkeling en kunnen ze in het eerste jaar al piscivoor worden. Als gevolg hiervan groeien ze sneller en hebben ze een grotere kans om te overleven. Baars paait bij een watertemperatuur van 8 tot 14°C, snoekbaars bij 10 tot 14°C, terwijl soorten als blankvoorn en brasem pas paaien bij watertemperaturen die richting 15°C gaan.

De incubatietijd tot het uitkomen van de afgezette eitjes is afhankelijk van de watertemperatuur. Een hogere watertemperatuur leidt hierbij tot een kortere incubatietijd. Voor de vislarven geldt dat er veel factoren zijn die de groei en ontwikkeling beïnvloeden, maar dat de watertemperatuur hierbij het belangrijkste is (Osse & Boogaart, 1995). De ontwikkeling van de vislarven (verschillende stadia) loopt hierbij samen met de ontwikkeling van de lengtegroei. De lengtegroei is daarmee een betere indicatie van de morfologische ontwikkeling dan de leeftijd van vislarven (Akster, pers. comm. In Osse & Boogaart, 1995).

### 3.3 OPGROEI

Belangrijke factoren die de verdere groei en overleving van jonge vissen reguleren, zijn gerelateerd aan voedselbeschikbaarheid en het vermogen om dit voedsel te vangen en te verteren (Quak, 2018). Daarnaast is beschutting van belang om predatie te voorkomen. De noodzaak hiertoe is afhankelijk van de predatiedruk.

De veranderingen die plaats vinden gedurende de ontwikkeling van larve naar volwassen vis gaan vaak gepaard met verschuivingen in het dieet van vissen (Quak, 2018). Belangrijke momenten zijn hierbij de ontwikkeling van vinnen, vergroting van het gezichtsvermogen, aanleg en functioneren van het zijlijnsysteem en de ontwikkeling van het spijsverteringskanaal en -enzymen.

Voor vrijwel alle vissen geldt dat ze zich tijdens hun eerste levensstadia voeden met zoöplankton om in een later stadium over te gaan op bodemfauna als muggenlarven, slakken, wormen, vlokreeften. Zoöplankton kan echter, al dan niet periodiek, een belangrijk deel van het dieet uit blijven maken. Roofvissen maken op een gegeven moment de overstap naar een piscivoor dieet, zoals eerder beschreven. De mate van succes is hierbij sterk afhankelijk van de aanwezigheid van prooivis/-larven en de groei die de roofvissen tot op dat moment hebben doorgemaakt.

Doordat vissen koudbloedig zijn wordt de fysiologie sterk beïnvloed door de watertemperatuur. De stofwisseling en vertering van vissen (en daarbij de behoefte aan voedsel) nemen tot een bepaalde hoogte toe naarmate de watertemperatuur hoger wordt (Volkoff & Rønnestad, 2020). Het juist kwantificeren en bepalen van de voedselcomponenten in het dieet van vissen is in de praktijk lastig (De Laak, 2010). De voedselkeuze varieert namelijk met de leeftijd en het seizoen en is afhankelijk van het aanbod, het tijdstip van opname en de verteringssnelheid van de opgenomen voedselitems. Ook de energetische waarde van het voedselitem is van belang.



**Foto 3** *Op het moment dat juveniele snoekbaars overschakelt naar een dieet van vis is er sprake van een sterke toename in groei en overlevingskansen (foto: J. Wissink).*



In het volgende tekstkader wordt een algemeen beeld gegeven van de voedsel­ecologie van larvale en juveniele vis. Vervolgens wordt kort ingezoomd op het gedrag en dieet van de soorten baars, blankvoorn, brasem en snoekbaars.

*Voedsel­ecologie van larvale en juveniele vis (naar Quak, 2018).*

Vislarven die net uit het ei zijn gekomen, leven enkele dagen op de inhoud van de dooierzak. Daarna schakelen ze over op voedsel dat ze zelf moeten bemachtigen. Bij de larven van vrijwel alle vis­soorten bestaat het eerste voedsel uit zoöplankton. Bij veel vis­soorten gaat het hierbij in eerste instantie om fijn zoöplankton zoals raderdiertjes (*Rotifera*). Naarmate vislarven zich verder ontwikkelen, neemt de capaciteit om andere voedsel­bronnen te benutten toe.

Veel vislarven hebben een sterke voorkeur voor watervlooien, hoewel roeipootkreeftjes in het algemeen in grotere hoeveelheden voorkomen en een hogere calorische waarde bezitten. Vanuit energetisch oogpunt leveren de makkelijk vangbare watervlooien echter meer energie op in relatie tot de energie die het vangen, opnemen en verteren van de prooi kost. Naast watervlooien zijn roeipootkreeftjes, insectenlarven en vaak ook algen eveneens van belang. Juveniele baarsachtigen eten daarnaast vlokreeften en waterpissebedden.

Gedurende het groeiseizoen is er variatie in de dichtheid van veel zoöplanktonsoorten. Meestal is er in het voorjaar een toename, waarna de populaties ineensorten tijdens het midden van de zomer. Voor jonge vis resulteert dit in verschuivingen in het dieet met gevolgen voor hun groei en overleving. Dit laatste is in het bijzonder het geval indien juveniele vis gedwongen wordt uit te wijken naar voedsel­bronnen met een lagere kwaliteit. De overleving van vislarven is het grootst in jaren waarin het uitkomen van de eitjes samenvalt met pieken in de planktonproductie.

Overlap in het dieet van soorten kan leiden tot competitie. Vaak is deze competitie het grootst in de vroeg-larvale periode doordat de verschillende vis­soorten op dat moment morfologisch en qua gedrag het minst verschillen. Ook in de juveniele fase kan overlap in dieet een belangrijke rol blijven spelen. Een voorbeeld hiervan is de competitie tussen jonge baars, blankvoorn, snoekbaars, pos en brasem. De competitie is hierbij afhankelijk van de mate waarin de verschillende larvale fases van de vroege en late paaiers elkaar overlappen. Overlap leidt tot directe competitie om voedsel­bronnen. De kans op competitie, waarbij de beschikbaarheid van voedsel beperkend wordt, is het grootst binnen de vis­soort dan wel jaarklasse zelf en voor ecologisch vergelijkbare soorten en/of soortgroepen.

### *Baars*

De larven van baars leven pelagisch en driften mee met windgestuurde stroming (Lucas & Baras, 2001). In de eerste dagen hebben ze nog een voorkeur voor dieper water, maar daarna komen ze vooral in de bovenste waterlagen voor. Vanaf een lengte van 1 centimeter verdwijnt deze voorkeur (Voorhamm & Van Emmerik, 2011). De larven van baars voeden zich hierbij met onvolwassen roeipootkreeftjes, watervlooien en soms raderdiertjes. Wang & Eckmann (1994) toonden aan dat de terugkeer naar de oeverzone (vanuit



de pelagische zone) overeen komt met de afname van de hoeveelheid pelagisch zoöplankton. In de oeverzone houdt de jonge baars zich op tussen de ondergedoken vegetatie. In de maanden met tot en met september is zoöplankton het hoofdvoedsel van juveniele baars. De bekgrootte bepaalt hierbij voor jonge baarzen wat ze wel of niet kunnen eten. Hoe groter de vis wordt, hoe groter het voedsel dat gegeten wordt.

De baars wordt gemiddeld bij een lengte van 15 centimeter piscivoor, maar ook daarvoor wordt de samenstelling van het menu bepaald door de verkrijgbaarheid van voedsel. Onderzoek van Craig (1975) laat zien dat in het dieet van juveniele baars vooral plankton, muggenlarven en -poppen veelvuldig voorkomen. Vanaf een lengte van zo'n 6 centimeter komen daar in (in mindere mate) nimfen, wantsen en andere insecten bij. Bij lengtes vanaf 11 centimeter verschuift het dieet van baars naar muggenlarven en -poppen en komt plankton minder frequent voor in het dieet. Ook schaaldiertjes en nimfen worden dan gegeten. Bij baars in de lengteklasse van 12 tot 16 centimeter blijken, bij verschillende trofiegraden, vooral aasgarnaaltjes, vlokreeftjes, muggenlarven, waterpissebedden en vis een belangrijk onderdeel van het dieet te vormen (Lappalainen *et al.*, 2001).

#### *Blankvoorn*

In het algemeen kan gesteld worden dat jonge blankvoorn (tot 2 jaar) zich overdag het liefst ophoudt in grote groepen in de ondiepe oeverzone met beschutting in de vorm van waterplanten, hout of ingegroeide oevervegetatie (De Laak, 2010). Blankvoorn met een lengte tot 3,5 centimeter voedt zich hierbij met ééncellige algen, diatomeeën, pollen en raderdiertjes. Daarna wordt overgeschakeld op groter zoöplankton. Tot een lengte van 5 centimeter worden raderdiertjes, watervlooien, eenoogkreeftjes en diatomeeën (ééncellig fytoplankton, kiezelwieren) tot het belangrijkste voedsel gerekend. Afhankelijk van het aanbod kan het dieet hierbij periodiek vrijwel uit één soort bestaan. Het dieet verschilt hierbij van seizoen tot seizoen en wordt gevormd door muggenlarven, watermijten, detritus, planten, vlokreeften en zoetwaterpissebedden. Vanaf een lengte van 14 tot 16 centimeter kunnen blankvoorns weekdieren met een harde schelp eten, zoals zoetwaterslakken en mosselen. Deze worden gekraakt met de keeltanden. Tussen verschillende locaties zijn grote verschillen waarneembaar in het dieet van blankvoorn (Dekker & Schaap, 1995). Het voedselaanbod is daarmee van groot belang voor de voedselopname.

#### *Brasem*

Brasemlarven verblijven in ondiep water in de omgeving waar de eitjes zijn uitgekomen. De larven voeden zich in eerste instantie met fyto- en zoöplankton. Na zo'n 10 dagen bestaat het dieet nog hoofdzakelijk uit zoöplankton, waarbij vanaf een lengte van zo'n 2 centimeter ook kleine muggenlarven worden gegeten (lit. in Van Emmerik, 2008). Bij deze lengte verplaatsen de brasems zich naar dieper water (Van Emmerik, 2008). Jonge brasems vertonen een dagelijks migratiepatroon, waarbij ze zich 's nachts aan het oppervlak van het open water bevinden, terwijl ze zich overdag in de ondiepe oeverzone ophouden (Van Emmerik, 2008).

In de zomermaanden voedt juveniele brasem zich vooral met watervlooien en muggenlarven die dan zo'n 70 tot bijna 95% van de maaginhoud kunnen vormen (Kakareko, 2001). Oudere brasems voeden zich voornamelijk met bodemfauna. Het dieet bestaat daarbij uit muggenlarven en larven van andere insecten,

tubifex, slakken en mosseltjes. Bij gebrek aan geschikte bodemorganismen kan brasem overschakelen op plankton en plantaardig materiaal.

#### *Snoekbaars*

De larven van snoekbaars leven pelagisch. Gedurende de larvale periode zwemmen ze afwisselend omhoog en zinken dan weer passief omlaag (Aarts, 2007). Juveniele snoekbaars houdt zich voornamelijk op in de onderste waterlagen van de ondiepere oeverzone. Hier vormen ze scholen. In tegenstelling tot oudere snoekbaarzen zijn de juveniele exemplaren echter minder gebonden aan de bodem. Tot een lengte van circa 2 centimeter eet snoekbaars voornamelijk zoöplankton. Vanaf een lengte van 10 centimeter wordt vrijwel uitsluitend vis gegeten. In de tussenliggende lengterange vindt een geleidelijke overgang plaats via aasgarnaaltjes en daarna een steeds groter toenemend aandeel aan jonge vis. Een en ander is afhankelijk van de aanwezigheid van (ander) visbroed. De voorkeur van juveniele snoekbaars gaat uit naar spiering en jonge baars, maar ook cypriniden worden gegeten indien deze in grote dichtheden aanwezig zijn. De maximale prooigrootte bedraagt hierbij ongeveer driekwart van de lengte van de snoekbaars zelf.

### **3.4 OVERWINTERING**

De winter is een belangrijke fase in de levenscyclus van vissen. De wintermaanden zijn namelijk een periode met een lage primaire productie als gevolg van een afname in temperatuur en lichtinval. De afname van de temperatuur leidt tot een afname van de stofwisseling van vissen, waardoor de energiebehoefte afneemt, maar ook de capaciteit om te foerageren en te verteren. Door naar dieper en kouder water te trekken minimaliseren vissen hun voedselbehoefte, waardoor ze met de aangelegde reserves beter de winter door kunnen komen.

Terwijl de voedselbeschikbaarheid in de winter beperkt is, geldt dit niet voor de predatiedruk door piscivore vissen of vogels. In de keuze voor het overwinteringshabitat dienen (prooi)vissen daarom de balans te vinden tussen het minimaliseren van de voedselbehoefte, maar eveneens het minimaliseren van de kans op predatie. In natuurlijke meer(systemen), waar rivieren uitmonden in een meer, is de dichtheid van predatoren als snoek en baars veelal lager in de rivieren. Voor blankvoorns die in rivieren overwinteren geldt dat deze minder door aalscholvers gepredeerd worden dan blankvoorns die de winter in het meer doorbrengen (Skov *et al.*, 2013). Ook van (kleine) brasem is bekend dat ze tijdens de winter vanuit meren met een hoge predatiedruk naar rivieren met een lagere predatiedruk kunnen migreren (Skov *et al.*, 2010b).

Bij bovenstaande migratie tussen meer en rivier dient de mate waarin een systeem natuurlijk is in ogenschouw gehouden te worden. In natuurlijke systemen worden rivieren, maar ook meren, gekenmerkt door (grote) overstromingsvlakten en een grote habitatdiversiteit met beschutting voor jonge vis. In de IJssel en het IJsselmeer is dit niet aan de orde. In de winter is te zien dat grote scholen blankvoorns van één- of meerdere jaarklassen vaak in de havens rondom het IJsselmeer te vinden zijn (Lucas & Baras, 2001; Vrooman *et al.*, 2021). Daarnaast overwinteren vissen in de diepe putten/geulen die zich in het open water van het IJsselmeer bevinden.

### *Winterclustering van vis in het IJsselmeer door de ogen van beroepsvissers*

Doordat onderzoek naar de visstand in het IJsselmeer veelal buiten de wintermaanden uitgevoerd wordt, is er weinig informatie beschikbaar omtrent de overwintering van vis in het IJsselmeer. Om hier meer inzicht in te krijgen, is gebruik gemaakt van de praktijkkennis van enkele beroepsvissers rondom het IJsselmeer. Kanttekening hierbij is dat deze beroepsvissers sinds 2014 niet meer met de zegen in de havens mogen vissen.

De indruk bestaat dat er in vrijwel alle havens rondom het IJsselmeer sprake is van clustering van vis, maar dat er vooral in de grotere en diepere havens meer vis aanwezig is. Enkele havens rondom het IJsselmeer waarvan bekend is dat er in de wintermaanden veel vis in trekt, zijn de havens van Medemblik, Makkum, Lemmer en Urk. Elke vissoort heeft hierbij zijn eigen plekje in de haven, maar dit kan van jaar tot jaar verschillen. In het algemeen worden er in de havens vooral witvis aangetroffen, in het bijzonder blankvoorn. Snoekbaars en baars worden in het algemeen minder in de havens gezien en worden vooral in het open water aangetroffen (diepe delen). Grote snoekbaars is hierbij jaarrond aanwezig rondom de diepe putten in het IJsselmeer. Ook langs de Afsluitdijk, waar het water in het algemeen wat troebeler is, wordt in de winter baars aangetroffen. Als het in het najaar kouder wordt, is er bij de Afsluitdijk eveneens veel pos aanwezig in de diepe geulen die zich daar bevinden.

Hoewel vissen in de wintermaanden massaal in de havens aanwezig kunnen zijn, is het niet zo dat alle vis in één keer naar de havens toe trekt. Vanaf oktober is zichtbaar dat vissen de diepe vaarwateren intrekken. Wanneer de vissen de havens intrekken, dan nemen de aantallen in de loop der tijd toe. Op een gegeven moment kan de vis echter ook weer de haven uittrekken. Door de winter heen komt er op deze wijze steeds weer nieuwe vis de haven in. Ook na een periode van aalscholverpredatie is dit het geval.

Naast de overwintering van (jonge) vis in de diepe geulen/putten van het IJsselmeer en in de havens die zich rondom het IJsselmeer bevinden, kunnen vissen ook naar omliggende watersystemen migreren (al dan niet vrijwillig). Een voorbeeld hiervan is de migratie (uitspoeling) van vis via de spuisluizen in de Afsluitdijk. Uit onderzoek in 2007/2008 blijkt dat er sprake is van een aanzienlijke uitspoeling van vis via de spuisluizen (Witteveen+Bos, 2009). De omvang van deze uitspoeling is geschat op 6% van het totale visbestand in het IJsselmeer (aantallen). Het gaat daarbij voornamelijk om vis kleiner dan 15 cm. Slechts een klein deel van de uitgespoelde vissen is in staat om terug te keren naar het IJsselmeer (Witteveen+Bos, 2009).

Een andere mogelijkheid voor vissen is om voor de wintermaanden de IJssel op te trekken. Zoals eerder aangegeven in deze paragraaf kunnen vissen in natuurlijke watersystemen op een dergelijke wijze locaties vinden waar ze minder onderhevig aan predatie zijn. In hoeverre er jonge vis in de IJssel overwinterd is voor zover bekend nooit uitvoerig onderzocht. Er zijn echter geen directe aanwijzingen dat er in het najaar sprake is van een aanzienlijke trek van jonge vis richting de IJssel. Bij visstandonderzoek dat in het vroege

voorjaar in de benedenloop van de IJssel wordt uitgevoerd, wordt in de praktijk slechts zeer beperkt jonge vis aangetroffen en is er geen sprake van grote winterconcentraties.

Ook voor een massale overwintering van jonge vis in de omliggende poldersystemen van het IJsselmeer zijn geen directe aanwijzingen. Daarbij geldt dat de poldersystemen in het algemeen slecht te bereiken zijn voor vissen als gevolg van de aanwezige kunstwerken (gemalen en sluizen). Andersom geldt wel dat er sprake is van een influx van jonge vis die in het najaar vanuit de polders het IJsselmeer bereikt. Deze migratie gaat veelal via de gemaalpompen en kan voor specifieke soorten een bijdrage leveren aan het visbestand. Voor brasem is bekend dat er zich in het voorjaar grote aantallen paarijpe exemplaren bij de verschillende poldergemalen verzamelen om op deze locatie de polder in te trekken. Aangenomen wordt dat een deel van deze vissen ooit als juveniel exemplaar door het gemaal is gegaan en hier terug naar toe migreert ten behoeve van de voortplanting (*homing*).

Het migratiegedrag van volwassen brasem in het IJsselmeergebied is overigens recentelijk in beeld gebracht middels zenderonderzoek. Uit de eerste resultaten blijkt dat brasems zich ten behoeve van de paai over grote afstanden kunnen verplaatsen tussen de verschillende delen van het IJsselmeergebied. Zo blijkt een aanzienlijk deel van de brasems, die in het Markermeer (bij Lelystad) zijn gemerkt, het IJsselmeer en de IJsseldelta in te trekken (De Leeuw *et al.*, 2020). Het vermoeden bestaat dat migratie van vis vanuit het Markermeer naar het IJsselmeer, net als bij de omliggende polderwateren, een bijdrage levert aan de visstand in het IJsselmeer. Waarnemingen met een akoestische camera lieten in 2011 en 2012 zien dat grote vissen bij het sluiscomplex bij de Houtribdijk gericht migratiegedrag lieten zien tussen het IJsselmeer en Markermeer (zowel met de stroom mee als tegen de stroom in) (Griffioen *et al.*, 2013). Kleine vis liet zich, al dan niet passief, meevoeren met de stroming (Griffioen *et al.*, 2013). Er zijn daarmee niet direct aanwijzingen dat jonge vis vanuit het IJsselmeer naar het Markermeer trekt om te overwinteren.

Buiten de diepe geulen en havens bieden (begroeide) oeverzones eveneens een mogelijk geschikt habitat voor overwintering. Zoals eerder aangegeven wordt langs de Afsluitdijk, waar het water troebel is, in de wintermaanden baars aangetroffen. Een andere mogelijkheid is de overwintering van vis tussen de oevervegetatie. Vooral kleine vissen kunnen hier beschutting vinden, zoals vaak in kleinere wateren zichtbaar is. Hierbij dient wel opgemerkt te worden dat de oevers van het IJsselmeer onder sterke invloed van wind en golfslag kunnen staan, waarmee er in mindere mate sprake is van een “rustig” overwinteringshabitat. In de praktijk worden rietoevers in het IJsselmeer voornamelijk plaatselijk aangetroffen langs de Friese kust tussen Makkum en Lemmer (Geoweb, RWS). Op basis rietkarteringen in het verleden (Coops, 2014) is het de verwachting dat de waterdiepte in de rietvelden tijdens de wintermaanden (winterpeil IJsselmeer) beperkt is tot een tiental centimeter.



## 4 WINTERSTERFTE

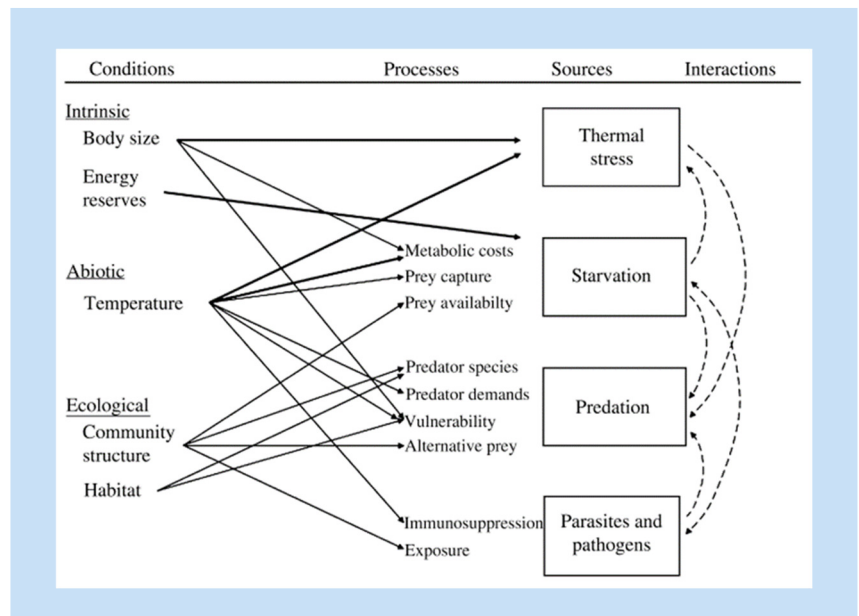
### 4.1 ALGEMEEN

Bij vissterfte is er onderscheid te maken tussen “natuurlijke” en “niet-natuurlijke” sterfte. Natuurlijke sterfte wordt veroorzaakt door predatie, verhongering, ziekte of natuurlijke oorzaken waardoor de waterkwaliteit onvoldoende wordt voor vissen. Voorbeelden van dit laatste zijn bijvoorbeeld zuurstofloosheid in perioden van langdurige ijsbedekking of toxische algenbloei. Sterfte met niet-natuurlijke oorzaken bestaat uit onttrekking door visserij en door calamiteiten die leiden tot een onvoldoende waterkwaliteit. Een voorbeeld hiervan zijn chemische lozings in het oppervlaktewater.

Het verloop van vissterfte in de tijd is afhankelijk van hetgeen de vissterfte veroorzaakt en is eveneens soort- en lengteklasse afhankelijk, zoals beschreven door Wedemeyer *et al.* (1976). Bij zuurstofgebrek of de aanwezigheid van dodelijk gif in het water kan de vissterfte binnen een etmaal 100% bedragen. Bij een actieve bacterie- of virusinfectie is het sterfteverloop minder snel en zal dit normaliter zo’n zes dagen duren. Uitwendige parasieten, minder actieve bacterie-infecties, slechte milieu omstandigheden en chronische blootstelling aan vervuiling leiden in het algemeen pas op langere termijn tot sterfte.

Het verschijnsel van (extreme) wintersterfte van vis is uitgebreid gedocumenteerd (Hurst, 2007). Veelal gaat het hierbij om de effecten van lagere wintertemperaturen dan normaal en het effect daarvan op de overleving van vis. Hurst (2007) geeft een overzicht van factoren die van invloed zijn op de (mate van) wintersterfte van vissen **Fout! Verwijzingsbron niet gevonden.**(figuur 4).

**Figuur 4** Factoren die volgens literatuurstudie van Hurst (2007) van invloed zijn op de wintersterfte bij vissen. De getrokken lijnen hebben betrekking op factoren die in de diverse onderzoeken de meeste aandacht hebben gehad. De gestippelde lijnen betreffen voor de hand liggende interacties tussen oorzaken voor wintersterfte.



De primaire oorzaken voor wintersterfte zoals beschreven door Hurst (2007) zijn temperatuurstress, verhongering, predatie en parasieten en pathogenen, welke beïnvloed worden door omgevingsfactoren (intrinsieke, abiotische en ecologische). Stress als gevolg van suboptimale temperaturen en verhongering

worden als de belangrijkste oorzaken gezien, hoewel er ook steeds meer bewijs is dat predatie en ziekten van significante invloed kunnen zijn (Hurst, 2007).

## 4.2 VERHONGERING

Het is van groot belang dat vissen in de warme maanden voldoende reserve opbouwen om de koude maanden door te komen. Deze reserve wordt opgebouwd in de vorm van vetten. Voor vissen is een voldoende hoog vetgehalte van cruciaal belang om de winter te overleven (Fernandes & McMeans, 2019).

Het vetgehalte van vissen kent een jaarlijkse variatie die het gevolg is van perioden waarin het vetgehalte toe- of afneemt. De mate van variatie is hierbij geassocieerd met het risico op sterfte als gevolg van een tekort aan energie (lit. Fernandes & McMeans, 2019). Grote vissen zijn hierbij minder kwetsbaar dan kleine vissen, doordat zij een lagere relatieve stofwisseling hebben ten opzichte van hun lichaamsgewicht (Shutter & Post, 1990). Daarbij hebben kleine vissen in verhouding tot hun lengte een kleiner lichaamsvolume om energie in op te slaan.

De hoeveelheid vet die voorafgaand aan de wintermaanden wordt opgeslagen, is afhankelijk van temporale en ruimtelijke condities, zoals temperatuur, voedselbeschikbaarheid en de kenmerken van het aanwezige voedselweb (lit. in Fernandes & McMeans, 2009). De hoogste vetgehalten worden in de praktijk waargenomen tijdens de warme zomermaanden (Fernandes & McMeans, 2019). Binnen soorten wordt de jaarlijkse variatie in het vetgehalte bepaald door de lichaamslengte en omgevingsfactoren. Laag productieve systemen leiden hierbij tot populaties met een grotere variatie in het vetgehalte (Cunjak, 1988). Op basis hiervan kan gesteld worden dat in het bijzonder kleine vissen in laag productieve systemen kwetsbaar zijn voor sterfte in de winter als gevolg van te lage vetreserves.

In wateren die beïnvloed worden door de seizoenen, met een variabele voedselbeschikbaarheid en metabolische behoeftes die temperatuur afhankelijk zijn, kunnen omstandigheden ontstaan die gunstig kunnen zijn voor grote ofwel kleine vis (Byström *et al.*, 2006). Dit wordt veroorzaakt doordat grotere vissen een grotere (kritische) hoeveelheid voedsel nodig hebben en daardoor sneller verhongeren. Wanneer de beschikbare hoeveelheid voedsel echter beneden de kritische grens voor zowel grote als kleine individuen ligt, dan verhongeren kleinere exemplaren sneller (Byström *et al.*, 2006). Verondersteld wordt dat dit laatste duidelijker naar voren komt bij soorten die niet foerageren bij lage temperaturen en soorten die foerageren op zoöplankton. De dichtheid aan zoöplankton is, in tegenstelling tot die van macroinvertebraten, in het algemeen laag in de wintermaanden.

Zoetwatervissoorten kunnen ingedeeld worden in twee groepen, gebaseerd op de mate van tolerantie voor wintersterfte (Sullivan, 1986). Koudwatersoorten, zoals bijvoorbeeld de Noord-Amerikaanse Yellow perch (*Perca flavescens*) die de voorkeur geeft aan lage temperaturen (circa 13°C of lager) gedurende het hele jaar, zijn gevoelig voor sterfte tijdens de wintermaanden. Deze soorten voeden zich actief tijdens de wintermaanden en slaan vetten voornamelijk op in de ingewanden en gonaden (voorafgaand aan de paai, in het vroege voorjaar). Warmwatervissoorten, zoals de Noord-Amerikaanse largemouth bass (*Micropterus*

*salmoides*) die tijdens de zomermaanden de voorkeur geeft aan hoge temperaturen (23-26°C) en in de wintermaanden vrijwel niet foerageert, hebben een gemiddelde tolerantie voor wintersterfte. Deze vissen slaan zowel in de ingewanden als in de spieren vetten op. De wintersterfte is bij deze vissoorten gerelateerd aan de hoeveelheid vetten die zijn opgeslagen (Sullivan, 1986). In het IJsselmeer is de spiering een soort met een voorkeur voor relatief koud water. Soorten als blankvoorn, baars, brasem, pos en in het bijzonder snoekbaars hebben een voorkeur voor warmer water (Kangur *et al.*, 2021).

Hoewel er een sterke theoretische basis is voor wintersterfte bij vissen in gematigde zones, zijn waarnemingen uit de praktijk minder overtuigend (Hurst, 2007). Een mogelijke verklaring hiervoor is dat de vissen die door verhongering sterven niet zichtbaar aan het wateroppervlak komen, maar naar de waterbodem zakken en daardoor buiten het menselijk zicht blijven. In Nederland is het fenomeen “wintersterfte” onder andere in beeld gekomen in de Kralingse Plas. Bij een inspectie van beschoeiingen met een camera werd in deze plas zichtbaar dat er in februari grote hoeveelheden jonge baars dood op de bodem lagen (pers. comm. M. Klinge). Een slechte overleving van jonge baars tijdens de eerste winter wordt ook in diepe wateren geconstateerd, waarbij voedselbeschikbaarheid tijdens de late zomermaanden een belangrijke rol speelt (zie onderstaand tekstkader).

*Juvenile baars in diepe wateren (Van Emmerik & Verspui, 2012; Zoetemeyer & Lucas, 2007).*

In het voorjaar komt de ontwikkeling van zoöplankton in diepe wateren relatief laat en langzaam op gang. Het aanbod beperkt zich vooral tot de ondiepe oeverzone, waar het water sneller opwarmt. Doordat baars eerder paait dan bijvoorbeeld blankvoorn of brasem, weet het baarsbroed de beperkte hoeveelheid zoöplankton als eerste te benutten. Hierdoor is er enkele weken later weinig voedsel meer beschikbaar voor witvisbroed, waardoor de overleving hiervan nihil is.

In de zomer komt de zoöplanktonproductie door opwarming van het water ook buiten de oeverzone op gang. Door de geringe aanwas van jonge witvis is de predatie op fijn zoöplankton tijdens de zomermaanden beperkt. Dit zoöplankton is voor de overige vis, voornamelijk juveniele baars, in voldoende mate aanwezig. Tijdens de zomermaanden groeien de jonge baarsen hierdoor goed, waardoor ze aan het einde van de zomer aanzienlijke lengtes weten te bereiken.

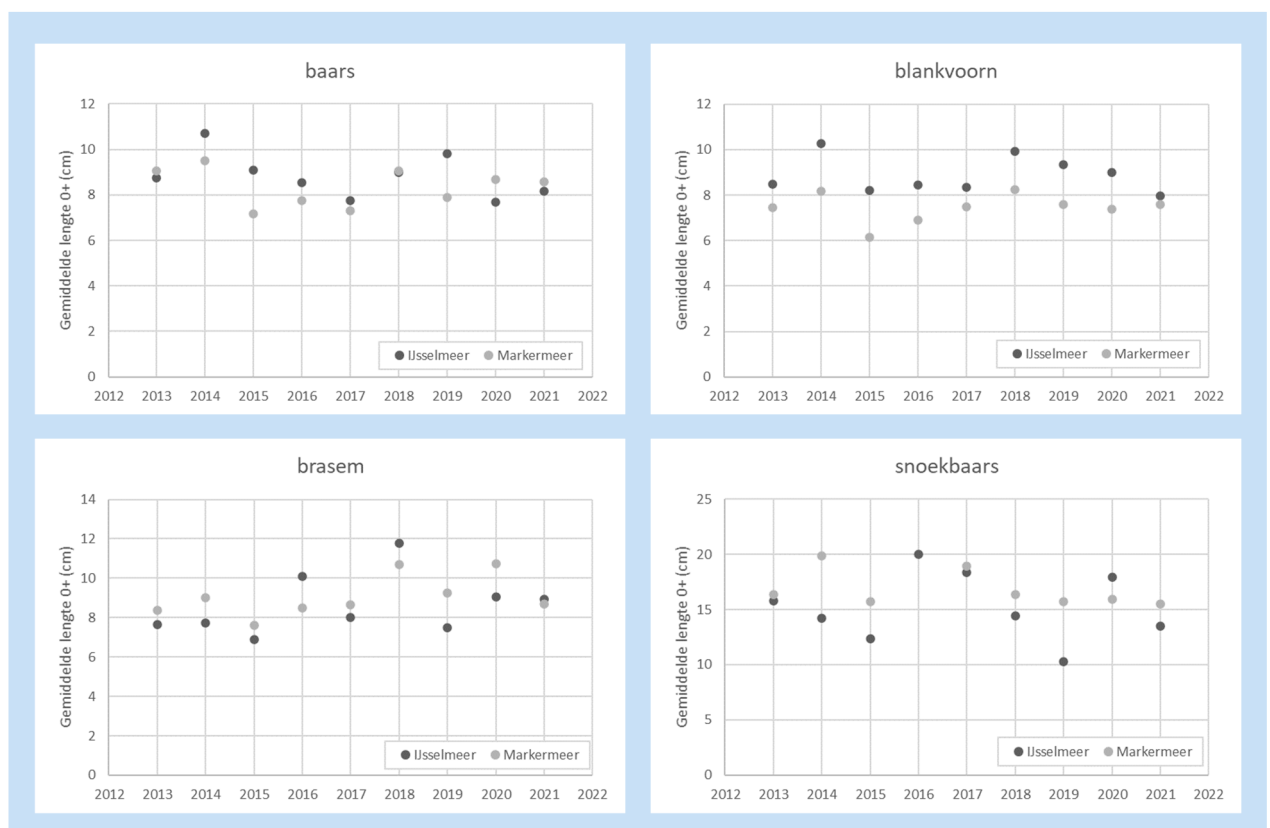
Aan het einde van de zomer schakelt de jonge baars over op een dieet dat bestaat uit macrofauna en kleine prooivis. In de diepe plassen zijn deze aan het einde van de zomer echter vrijwel niet aanwezig. Ook neemt het aanbod van grof zoöplankton af doordat er een spronglaag ontstaat met warm water aan het oppervlak en koud water onder de spronglaag. Organisch materiaal dat door de spronglaag heen zakt, wordt daar afgebroken en is niet meer beschikbaar voor productie. De spronglaag werkt hierdoor als een zogenaamde nutriëntental, leidend tot een beperkte primaire productie.

Dit alles leidt er toe dat jonge baars in diepe plassen tijdens het eerste groeiseizoen weliswaar grote lengtes weet te bereiken (snelle groei), maar desondanks in onvoldoende conditie verkeert. Het overgrote deel van de jonge baars overleeft de eerste winter hierdoor niet.

Recente data omtrent de conditie van de jonge vis in het IJsselmeer is niet beschikbaar. Op het moment doen Wageningen Marine Research analyses naar de groei en conditie van verschillende leeftijdsgroepen, maar deze zijn nog niet voltooid. Een algemeen beeld van de condities voor jonge vis tijdens de zomermaanden kan verkregen worden uit de (gemiddelde) lengtes die de juveniele vissen aan het einde van het eerste groeiseizoen hebben bereikt. Grote gemiddelde lengtes duiden hierbij op relatief goede temperatuur- en voedselomstandigheden.

In onderstaande figuren is de gemiddelde lengtegroei van baars, blankvoorn, brasem en snoekbaars in het IJsselmeer (en eveneens Markermeer) weergegeven aan het einde van het groeiseizoen. De standaard lengtegroei die voor baars, blankvoorn en brasem wordt aangehouden bedraagt 8 cm (Klinge *et al.*, 2003). Bij snoekbaars is de lengtegroei sterk afhankelijk van het dieet. Bij baars, blankvoorn en brasem is zichtbaar dat de lengtegroei in het IJsselmeer in het algemeen hoger ligt dan de standaard lengtegroei tijdens de eerste zomer. Van jaar tot jaar is er sprake van variatie in de gemiddelde lengtegroei.

Op basis van de lengtegroei kan gesteld worden dat de veel voorkomende juveniele baars tijdens de eerste zomer een goede lengtegroei heeft doorgemaakt. Wanneer van het laatste jaar de gemiddelde lengte van boomkor- en A-toomkuilsurvey met elkaar vergeleken worden, dan valt op dat de baars in het IJsselmeer de laatste maand van het groeiseizoen nog maar een lengtegroei van gemiddeld 2% laat zien (van 7,97 naar 8,16 cm). In het Markermeer bedraagt de gemiddelde toename in de lengte in dezelfde periode nog 11% (van 7,72 naar 8,58 cm).



**Figuur 5** Gemiddelde lengte (cm) van de 0+ jaarklasse van baars, blankvoorn, brasem, snoekbaars richting het einde van het groeiseizoen (boomkorsurveys IJssel- en Markermeer). Data: open data WMR.

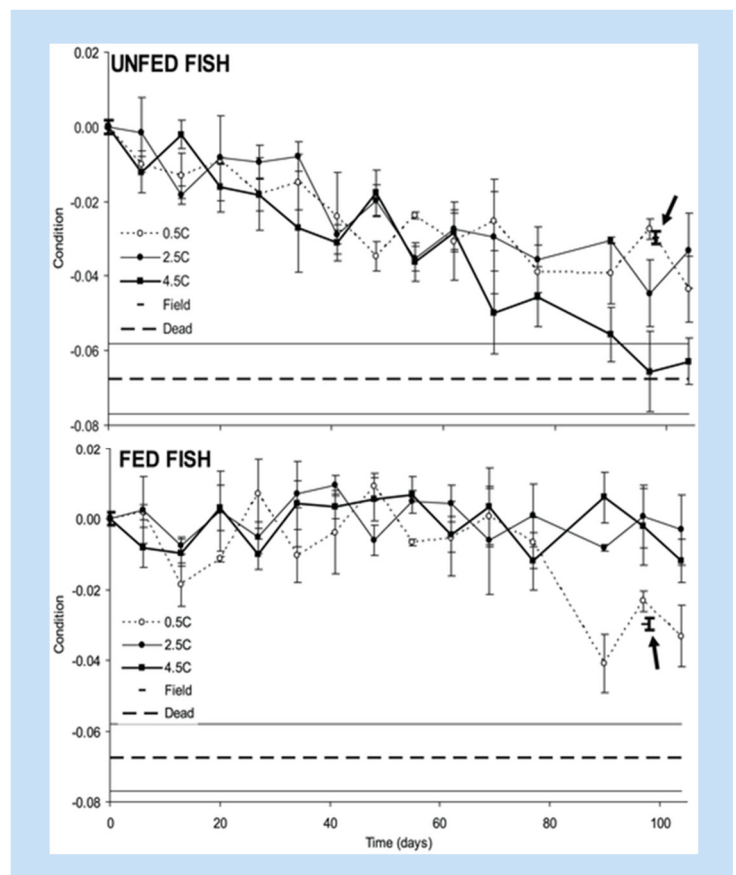
### 4.3 TEMPERATUUR

Wintersterfte van vis als gevolg van suboptimale temperatuur kan het directe gevolg zijn van te lage temperaturen. Bij te lage temperaturen zijn vissen niet langer in staat hun homeostase in stand te houden op het niveau van organisme en cellulair, waardoor sterfte optreedt. Transport van ionen door (cel) membranen is grotendeels temperatuur afhankelijk (Hochachka, 1988). Bij relatief hoge wintertemperaturen neemt de energiebehoefte van de koudbloedige vissen toe, wat eveneens kan leiden tot sterfte.

Naast de effecten van lage temperaturen op wintersterfte, is ook aangetoond dat hogere temperaturen in de winter kunnen leiden tot sterfte (Brodersen *et al.*, 2011). Dit is zichtbaar in onderstaande figuur waar de relatie tussen temperatuur en voedselbeschikbaarheid op de conditie van vissen is weergegeven. In de bovenste grafiek is zichtbaar dat wanneer vissen geen voedsel kunnen innemen, sprake is van een afnemende conditiefactor die het sterkst afneemt bij de hoogste temperatuur. Na circa drie maanden is deze conditie dusdanig laag dat dit tot sterfte leidt.

In de onderste grafiek is het verloop in conditiefactor zichtbaar voor vissen die wel toegang tot voedsel hebben. Veel vissoorten van gematigde en warme wateren blijven echter voedsel opnemen (indien beschikbaar), tot temperaturen die de lethale beneden limiet benaderen (lit. in Hurst, 2007). Bij de vissen in deze groep is te zien dat de achteruitgang in conditie het grootst is bij vissen die bij de laagste temperatuur worden gehouden.

De oorzaak voor bovenstaande waarnemingen is waarschijnlijk gelegen in het feit dat vissen die bij de laagste temperatuur worden gehouden niet goed in staat zijn de voedingsstoffen te verteren door een verlaagde stofwisseling. Onder de geschetste condities kan op deze wijze extreme sterfte van vissen optreden in de wintermaanden (Brodersen *et al.*, 2011).



**Figuur 6** Verloop van de conditie van vissen gehouden bij verschillende temperatuurregimes (0,5; 2,5 en 4,5°C), waarbij de vissen wel of niet gevoerd werden (bron: Brodersen *et al.*, 2011).



## 4.4 PREDATIE

Zoals in paragraaf 3.4 weergegeven is, dienen (prooi)vissen in de wintermaanden een balans te vinden tussen het minimaliseren van de voedselbehoefte, maar eveneens het minimaliseren van de kans op predatie. Hoewel de meeste vissoorten jaarrond onderhevig zijn aan predatie, zijn er omstandigheden dat het risico op predatie groter is in de wintermaanden (Hurst, 2007). Natuurlijke predatoren zijn hierbij roofvissen en visetende watervogels/-dieren, terwijl onttrekking als gevolg van visserij als een menselijke druk op het visbestand gezien kan worden. Sinds 2014 is het voor beroepsvissers echter niet meer toegestaan om met de zegen in de havens rondom het IJsselmeer te vissen.

In het IJsselmeer zijn snoekbaars, baars en aal (>40 cm) de roofvissen die het grootste aandeel in de bestandschatting hebben. De omvang van het bestand aan roofvissen in verhouding tot de omvang van het bestand aan (planktivore) prooivissen geeft inzicht in de mate waarin het prooivisbestand *top down* gereguleerd wordt. In stilstaande wateren met een evenwichtig opgebouwd visbestand dient deze verhouding 1:1 tot 1:2,5 te zijn (Klinge *et al.*, 2003). Op basis van de verhouding zoals weergegeven in tabel 1 was de verhouding tussen roofvis en (planktivore) prooivis in 2021 ongeveer 1:3,6. Een sterk regulerend effect van roofvissen op het prooivisbestand is, op basis van de bestandschatting, niet aannemelijk. Het is waarschijnlijker dat de omvang van het planktivore bestand gestuurd wordt door het voedselaanbod.

Hurst (2007) geeft aan dat er een groter risico op predatie in de wintermaanden is indien er sprake is van een verschil in activiteit tussen prooi en predator, waarbij die van de predator in de wintermaanden hoger is dan van de prooi. Dit kan bijvoorbeeld het geval zijn bij vissoorten met een verschillende voorkeur wat betreft temperatuur (vooral relevant in grote (mariene) systemen). Maar dit kan ook het geval zijn indien er sprake is van warmbloedige predatoren. De bekendste hiervan met betrekking tot het IJsselmeer is de aalscholver. Van alle visetende vogels die in het IJsselmeergebied voorkomen, heeft de aalscholver de hoogste totale consumptie van vis, waarmee de aalscholver een dominante soort is in het voedselweb (Klap *et al.*, 2022).

In het IJsselmeergebied is de aalscholver zowel een standvogel als broedvogel. Het aantal aalscholvers op het IJsselmeer nam vanaf eind jaren negentig van de vorige eeuw sterk toe. Deze toename was het gevolg van het ontstaan van een forse nazomer- en winterpopulatie (Van Rijn & Van Eerden, 2021). Vanaf 2010-2015 is er sprake van een afname van het aantal aalscholvers in het IJsselmeer. Dit komt zowel door een reductie van pleisterende en overwinterende aantallen, als door een afname van het aantal broedvogels. In 2015-2020 nemen de aantallen aalscholvers verder af (Van Rijn & Van Eerden, 2021), waarbij deze de laatste jaren naar slechts enkele duizenden exemplaren is gedaald (pers. comm. Van Eerden in Klap *et al.*, 2022).

De aalscholver is een opportunist en eet wat er in het systeem aanwezig is (pers. comm. Van Eerden in Klap *et al.*, 2022). De consumptie van verschillende vissoorten varieert over het jaar, al naargelang de beschikbaarheid van prooivissen en omstandigheden ter plaatse. In de periode 2014 tot 2018 is de visconsumptie door aalscholvers in het IJsselmeergebied berekend op ruim 5.000 kg per dag, voor fuut (circa 1.500 kg/dag) en grote zaagbek (< 1.000 kg/dag) (Klap *et al.*, 2022). Pos vormde jarenlang het

grootste bestanddeel van het aalscholverdieet. Dit werd later overgenomen door uitheemse grondels en is op het moment weer aan het veranderen (pers. Comm Van Eerden in Klap *et al.*, 2022). Wat hier in mee kan spelen is de balans tussen de energie die het foerageren kost en de opbrengst hiervan in de vorm van de gevangen vissen. In de wintermaanden foerageren aalscholvers in grote aantallen in de havens. In eerste instantie gaat het vaak om beperkte aantallen aalscholvers die de havens bezoeken, maar wanneer er zich grote hoeveelheden vis hebben verzameld, komt de aalscholver hier massaal foerageren (pers. comm. beroepsvissers IJsselmeer). De vis wordt hierbij opgejaagd door de haven. Ook bij de vissen die zich in de diepe geulen van het IJsselmeer verzamelen, is dit het geval (pers. comm. beroepsvissers IJsselmeer). De aanwezigheid van grote aantallen jagende aalscholvers in een haven is overigens een duidelijke indicatie dat er nog (veel) vis aanwezig is.

De consumptie van vis in de wintermaanden is een duidelijke vorm van wintersterfte die direct aan de aalscholver te relateren is. De aanwezigheid van de jagende aalscholvers en het opjagen van vis kan echter ook een indirect gevolg hebben op de wintersterfte van vissen. Overwinterende vissen zijn in de wintermaanden gebaat bij rust. Wanneer deze vissen opgejaagd worden door predatoren, dan leidt dit tot een stressreactie waarbij de vis genoodzaakt is tot activiteit. Langdurige stress en uitputting kan de weerstand van de vis doen verminderen. Bij een suboptimale conditie van de vissen is het niet onwaarschijnlijk dat dit uiteindelijk tot sterfte kan leiden. Daarnaast is het mogelijk dat opgejaagde vissen in (enkele gevallen) in dusdanig grote dichtheden bij elkaar gejaagd worden dat er zuurstofloosheid kan ontstaan. Dit laatste was eind januari (2022) het geval in een gracht in Enkhuzen, waar zich duizenden vissen in een doodlopende gracht hadden verzameld. Eerst waren dit voornamelijk kleine exemplaren, maar later kwamen hier ook grote exemplaren bij. De aanname was dat deze vissen vanuit de nabijgelegen haven opgejaagd zijn door aalscholvers en elkaar in hun vlucht massaal de gracht in zijn gevolgd (bron: Vos, 2022). Hierbij dient wel opgemerkt te worden dat er wegens onderhoud sprake was van een afsluiting van de Sasseluis. De vissen konden hierdoor de haven niet meer uit, wat normaal gesproken wel het geval is.

## 4.5 PARASieten EN ZIEKTEN

Diverse studies hebben aangetoond dat parasieten en ziekten een belangrijke rol kunnen spelen in de overleving van overwinterende vissen (Hurst, 2007). Een grondige studie naar het effect van worminfecties (*Uvulifer ambloplitis*) op jonge zonnebaars (*Lepomis macrochirus*) laat zien dat infecties met parasieten een aanzienlijke effect op de wintersterfte kan hebben (Lemly & Esch, 1984). De parasiet zorgt hierbij voor een toegenomen metabolisme van de vis, waardoor energiereserves uitgeput raken. Infecties voorafgaand aan de winterperiode leiden er toe dat vissen onvoldoende energiereserves kunnen aanleggen om de winter door te komen. De mate waarin vissen de winter overleefden was hierbij direct gerelateerd aan de infectiedruk, waarbij de sterkst geïnfecteerde het allemaal niet overleefden. Vergelijkbare patronen zijn waargenomen in verschillende andere vissoorten (Hurst, 2007).

In het algemeen wordt gesteld dat ziekten vooral een belangrijke bron van sterfte zijn indien dichtheden van vissen hoog zijn en er sprake is van suboptimale abiotische condities (Wootton, 1990). Naast dat parasieten ziekmakend zijn voor vissen, leiden ze ook tot een toegenomen risico op predatie (Backiel &

Zawisza, 1968). Binnen een vispopulatie kunnen verschillende en grote aantallen parasieten voorkomen. Het gaat dan voornamelijk om één- en meercellige parasieten, bacteriën, virussen en schimmels.

Bij baars komen een groot aantal ziekten en infecties voor die veroorzaakt worden door bacteriën, virussen en schimmels. De watertemperatuur is hierbij vaak de belangrijkste (abiotische) factor en bepaalt of parasieten zich goed kunnen ontwikkelen (Craig, 1987). In het IJsselmeer bestond in het verleden een bacteriële infectie onder baars. Symptomen van deze infectie zijn rode vinnen en rode vlekken op de kop, buik en bij de basis van de vinnen (Willemsen, 1986). Het is echter onbekend of deze infectie nog (frequent) aanwezig is en of deze leidt tot grote sterfte (Voorhamm & Van Emmerik, 2011). Grote baarzen worden veelal indirect met parasieten besmet door het eten van besmette prooivis. In de paaiperiode zijn deze vissen extra vatbaar voor infecties. Enerzijds doordat de populatiedichtheid (lokaal) groter is en anderzijds doordat de vissen verzwakt zijn (Voorhamm & Van Emmerik, 2011). Dit laatste kan ook bij andere jaarklassen het geval zijn bij suboptimale leefomstandigheden.

Een ziektebeeld dat (onder andere in de winter) wel bij baars wordt waargenomen is de aanwezigheid van zwarte stippen op de huid (zie onderstaande foto). Deze zwarte stippen worden veroorzaakt door de larven van een platworm (*Posthodiplostomum cuticola*). Een beschrijving van deze parasiet is gegeven door Berndsen (2021). De larve graaft zich in de huid, vinnen of het spierweefsel van de vis en vormt een cyste. In het weefsel rondom de cyste vormt zich zwart pigment dat geproduceerd wordt door de vis. De parasiet kan vooral schadelijk zijn voor jonge vissen, waarbij er sprake is van gewichtsverlies, misvorming, weefseldegeneratie en sterfte.



**Foto 4** Een tweetal juveniele baarzen die besmet zijn met een parasitaire platworm. Op de plekken waar zich larven van deze parasiet bevinden, ontstaat een duidelijk zichtbare zwarte stip op het lichaam van de vis. (foto: ATKB).

Uit onderzoek van Knopf *et al.*, (2007) blijkt dat in een groep 0+ blankvoorn onder andere parasieten als platwormen (*Monogenea* en *Digenea*), lintwormen (*Cestoda*), rondwormen (*Nematoda*) en trilhaardiertjes (*Ciliophora*) voorkomen. In de wintermaanden en het vroege voorjaar was de cumulatieve sterfte onder vis door deze parasieten 20%. Rückert *et al.* (2006) stelde vast dat in een populatie blankvoorn en brasem in totaal 30 verschillende soorten parasieten kunnen voorkomen. Naast bovengenoemde groepen zijn dit ook *Crustacea* als karperluis en verschillende één- en meercellige parasieten. Ook kunnen bij blankvoorn verschillende schimmelinfecties en bacteriële- en virusziekten voorkomen (De Laak, 2010). De bekendste en meest voorkomende parasiet bij blankvoorn is echter lintworm (*Ligula intestinalis*). Wanneer de groei van blankvoorns beperkt is (verzwakte vis) kunnen infecties leiden tot sterftecijfers van 80% binnen het blankvoornbestand. Piscivore vogels, zoals aalscholvers, fungeren als tussengastheer voor deze lintworm (Kennedy *et al.*, 2001).

Bij brasem komt een grote variëteit aan endo- en ectoparasieten voor. Veel van deze ziekten en parasitaire infecties zijn niet soortspecifiek (Van Emmerik, 2008). Het voorkomen van parasieten in brasem is in Europa zeer algemeen en overschrijdt in veel meren 50% van alle brasems. Een aantal ziekten worden veroorzaakt door zuigwormen (*Trematoda*) en platwormen (*Platyhelminthes*). Deze parasieten worden door het gehele lichaam aangetroffen, tot in de ogen aan toe. Bij ernstige infecties zijn tot 500 larven in één oog aangetroffen (Grabda & Grabda, 1957). Afhankelijk van de plaats in het lichaam kunnen verschillende symptomen optreden, variërend van open wonden tot blindheid (Kozicka, 1958).

Ook bij brasem is de lintworm een veel voorkomende parasiet. Het gaat hierbij vaak om *Caryophyllaeus laticeps* die in de ingewanden van de vis leeft. De infectie bouwt zich op en komt voornamelijk vanaf het vijfde levensjaar voor, wanneer de brasem begint te foerageren in de bodem (Schäperclaus, 1954). De ergste infecties van deze parasiet vinden in het voorjaar (april-mei) plaats. Deze parasiet zorgt voor ontstekingen en verstoppingen in de darmen en kan daarmee leiden tot grote sterfte in een brasembestand (Backiel & Zawisza, 1968). Ook de lintworm *Ligula intestinalis* die in blankvoorn wordt aangetroffen, komt voor bij brasem.

Bij snoekbaars komt de trilworm *Bucephalus polymorphus* voor, waarvoor snoekbaars een van de voornaamste gastheren vormt (Bielat *et al.*, 2015). De levenscyclus van deze parasiet verloopt via de Driehoeksmossel en cyprinide soorten (zoals brasem en blankvoorn) en komt uiteindelijk via predatie in de snoekbaars terecht (Backiel & Zawisza, 1968; Aarts, 2007). *Bucephalus polymorphus* lijkt echter geen negatief effect op de overleving van snoekbaars te hebben (Aarts, 2007).



## 5 SYNTHESE

Wanneer naar de nog vrij jonge geschiedenis van het IJsselmeer wordt gekeken, dan is te zien dat er in de loop der jaren sprake is van een dynamisch ecosysteem. Onder invloed van voedingstoffen, een intensieve visserij op brasem en de komst van diverse uitheemse soorten en de helderheid van het water is de visstand in de loop der jaren sterk veranderd. Een dergelijke dynamiek is niet uniek en wordt in een groot aantal meren op het noordelijk halfrond waargenomen (Vriese *et al.*, 2022). De huidige visstand in het IJsselmeer wordt gekenmerkt door grote aantallen jonge vis, terwijl grote vissen slechts in beperkte mate worden aangetroffen. De huidige visstand heeft veel weg van visbestanden zoals deze in diepe voedselarme meren wordt aangetroffen. De waargenomen dominantie van onder andere jonge baars is daarnaast kenmerkend voor het pioniersstadium in de successie van visbestanden (pers. comm. M. Klinge). Recente droge en warme zomers, in combinatie met zoutindringing, kunnen hierbij van invloed zijn geweest.

Wanneer het huidige visbestand onder de loep genomen wordt, dan kan geconcludeerd worden dat er bij baars en pos sprake is van succesvolle voortplanting en dat de omstandigheden tijdens de zomermaanden goed zijn voor de jonge visjes. Aan het einde van de zomer zijn er grote aantallen aanwezig, waarbij de visjes een goede lengtegroei hebben doorgemaakt. De aantallen jonge brasem en blankvoorn zijn beperkt. Waarschijnlijk is bij deze soorten, in het bijzonder voor brasem, de influx van jonge vis vanuit omliggende gebieden van belang (later in het jaar). Daarnaast is het waarschijnlijk dat de grote aantallen juveniele baars en pos een drukkend effect hebben op de overige soorten (voedselconcurrentie). Bij juveniele snoekbaars verschillen de aantallen van jaar tot jaar. Mogelijk speelt de timing van de paai, concurrentie met baars en de mogelijkheid tot het overschakelen naar een piscivoor dieet hierin een rol.

De hypothesen voor de observatie dat er de laatste jaren weinig grote vis wordt waargenomen in het IJsselmeer hebben betrekking op voedselgebrek, een te grote energiebehoefte en predatie in het steeds helder wordende water (De Leeuw & Van Donk, 2020). Op basis van gelijkaardige waarnemingen van een slechte overleving van jonge baars in diepe plassen, lijken verstoringen in de energiebalans een belangrijke factor voor de overleving van jonge vis tijdens de wintermaanden. Hoewel de jonge vis in het IJsselmeer goed is gegroeid tijdens de zomermaanden, lijkt er aan het einde van de zomer een tekort aan voedsel te ontstaan. Het dieet van de grote aantallen baars verschuift op dat moment naar muggenlarven en -poppen, die nog maar weinig voor lijken te komen in het IJsselmeer. Het resultaat is dat de jonge vis in relatief slechte conditie de wintermaanden ingaat, met mogelijk onvoldoende reserves. Al dan niet gecombineerd met een hoog metabolisme als gevolg van relatief warme winters, verstoring door jagende aalscholvers en eventueel aanwezige pathogenen, kan dit op een gegeven moment leiden tot massale wintersterfte.

Hoewel er een sterke theoretische basis is voor wintersterfte bij vissen in gematigde zones, zijn waarnemingen uit de praktijk minder overtuigend (Hurst, 2007). Waarschijnlijk wordt dit in belangrijke mate veroorzaakt doordat sterfte door uitputting/verhongering grotendeels buiten beeld blijft omdat dode vissen op de waterbodem blijven liggen. Daarnaast wordt er in de wintermaanden relatief weinig visstandonderzoek uitgevoerd. Dit laatste leidt er toe dat er relatief weinig informatie bekend is met

betrekking tot de overwintering van jonge vis in het IJsselmeer. De meeste informatie hieromtrent is beschikbaar vanuit de visserij. In grote lijnen lijkt de jonge vis vooral te overwinteren in de (diepe) havens rondom het IJsselmeer en in vaarwater en de diepe geulen die in het open water aanwezig zijn. Een belangrijke waarneming hierbij is de dynamiek in de winterclustering van vis, waarbij het een komen en gaan van vissen is. Daarnaast is er een substantieel deel van de jonge vis dat via de spuisluisen in de Afsluitdijk het IJsselmeer verlaat. Er zijn geen directe aanwijzingen dat er voorafgaand aan de wintermaanden sprake is van een aanzienlijke migratie van jonge vis naar de IJssel, het Markermeer of de omliggende poldersystemen.

### *Resumerend*

Met betrekking tot de onderzoeksvragen uit de inleiding kunnen op basis van voorgaande literatuurstudie de volgende (voorlopige) antwoorden gegeven worden:

1. Waar en in welke dichtheden verblijft de jonge vis in de wintermaanden?

De jonge vis verzamelt zich in de wintermaanden in het diepe vaarwater, de geulen, putten en havens. Ook wordt er jonge vis tegen de Afsluitdijk aangetroffen, waar het water troebel is. De winterclustering van vis is een dynamisch geheel, waarbij aantallen in de tijd kunnen toenemen of afnemen. Dichtheden wisselen hierbij in de loop van de tijd. Er zijn geen directe aanwijzingen/waarnemingen dat er in het najaar grote hoeveelheden jonge vis naar de IJssel, het Markermeer of de polderwateren rondom het IJsselmeer trekken. Wel is er sprake van migratie door de spuisluisen van de Afsluitdijk, waarbij de vissen in de Waddenzee terecht komen.

2. Wat zijn de omstandigheden?

De indruk bestaat dat jonge vis uit het IJsselmeer in relatief slechte conditie de wintermaanden ingaat. De aanname is dat dit veroorzaakt wordt door een voedseltekort aan het einde van de zomer. Dit kan veroorzaakt worden door een laag voedselaanbod (muggenlarven en -poppen) al dan niet in combinatie met een sterke concurrentie van soortgenoten uit dezelfde jaarklasse om het beschikbare voedsel. Als gevolg van predatie door aalscholvers is er veel verstoring van de vissen in winterrust. Dit geldt zowel voor de vissen in het open water als in de havens. Er is hierbij sprake van directe sterfte, maar mogelijk eveneens indirecte sterfte (uitputting). Onder suboptimale omstandigheden kunnen ziekten en parasieten opsteken die de vissen verder verzwakken.

3. Wanneer is er sterfte/verdwijnen vissen?

Sterfte als gevolg van predatie door aalscholvers vindt gedurende de gehele winter plaats, maar de intensiteit fluctueert hierbij (in tijd en ruimte). Zolang de aalscholvers in grote aantallen aanwezig zijn/jagen kan gesteld worden dat de vis nog niet is verdwenen. Het sterven van vissen door uitputting en verhongering is nog maar weinig in beeld gebracht. De verwachting is dat dit vooral richting het einde van de winter plaatsvindt, wanneer energievoorraden van de (resterende) vissen uitgeput raken (en de energiebehoefte weer gaat stijgen bij een toenemende watertemperatuur). De voor zover bekend enige gedocumenteerde waarneming van vissterfte (ogenschijnlijk als gevolg van verhongering) vond plaats in februari.

## 6 LITERATUUR

Aarts, T.W.P.M., 2007. Kennisdocument snoekbaars, Sander Lucioperca (Linnaeus, 1758). Kennisdocument 16. Sportvisserij Nederland, Bilthoven.

Backiel, T. & Zawisza, J., 1968. Synopsis of biological data on the bream *Abramis brama* (Linnaeus, 1758). FAO Fisheries Synopsis no. 36, 121 p.

Berends, J., 2021. Zwarte stippen bij vissen uitgelicht. Nieuwsbrief RAVON nr. 46. April 2021.

Bielat, I., Legierko, M. & Sobecka E., 2015. Species richness and diversity of the parasites of two predatory fish species – perch (*Perca fluviatilis* Linnaeus, 1758) and zander (*Sander lucioperca* Linnaeus, 1758) from the Pomeranian Bay. *Annals of Parasitology*, 2015/61/2.

Brodersen, J., Rodriguez-Gill, J.L., Jönsson, M., Hansson, L.A., Brömark, C., Nilsson, P.A., Nicolle, A. & Berglund, O., 2011. Temperature and resource availability may interactively affect over-wintering success of juvenile fish in a changing climate.  
<https://journals.plos.org/plosone/article?id=10.1371/journal.pone.0024022>

Brönmark C., Skov C., Brodersen J., Nilsson P.A., Hansson L..A. (2008). Seasonal Migration Determined by a Trade-Off between Predator Avoidance and Growth. *PLoS ONE* 3(4): e1957.

Byström, P., Andersson, J., Kiessling, A. & Eriksson, L.O., 2006. Size and temperature dependent foraging capacities and metabolism: consequences for winter starvation mortality in fish. *OIKOS* 00: 00-00, 2006. DOI: 10.1111;j.2006.0030-1299.15014.x.

Chapman, B. B., Eriksen, A., Baktoft, H., Brodersen, J., Nilsson, P. A., Hulthen, K., ... & Skov, C. (2013). A foraging cost of migration for a partially migratory cyprinid fish. *PLoS One*, 8(5), e61223.

Coops, H., 2014. Rietmetingen IJsselmeergebied. Scirpus Ecologisch Advies.

Craig, J.F., 1987. *The biology of Perch and Related Fish*. Croom Helm, London. ISBN 0-88192-045-2.

Dekker, W. & Schaap, L., 1995. Het voedsel van blankvoorn en bot in het IJsselmeer in augustus 1994. DLO-Rijksinstituut voor Visserijonderzoek, RIVO rapportnummer C035/1995. In: Laak, 2010.

Eerden, M.R. van, Rijn, S.H.M., van & Roos, M., 2005. *Ecologie en Ruimte: gebruik van vogels en mensen in de SBZ's IJmeer, Markermeer en IJsselmeer*. RIZA Rapport 2005.014, 129 p.

Emmerik, W.A.M., van, 2008. Kennisdocument brasem *Abramis brama* (Linnaeus, 1758). Kennisdocument 23. Sportvisserij Nederland, Bilthoven.

Fernandes, T. & McMeans, B.C., 2019. Coping with the cold. Energy storage strategies for surviving winter in freshwater fish. Review and synthesis. *Ecography* 42: 2037-2054, 2019.

Grabda, E. & Grabda, J., 1957. Tracheliastosis in the common bream (*Abramis brama* L.) in lake Jamno. *Zoologica Pol.*, 8(4), pp 325-334.

Griffioen, A.B. Keeken, O.A. van, Burggraaf, D. & Winter, H.V., 2013. Nulmeting visbeheer Houtribdijk spui: DIDSON metingen. Rapport C161/12. IMARES Wageningen UR, IJmuiden.

Groen & Spierts, 2017 Brasem uit balans. *Visionair* nr. 43 Maart 2017. Uitgave Sportvisserij Nederland.

Hansen, G.J.A., J. Ruzich, C.A. Krabbenhoft, H. Kundel, S. Mahlum, C.I. Rounds, A.O. Van Pelt, L.D. Eslinger, D.E. Logsdon & D.A. Isermann, 2022. It's complicated and it depends: A review of the effects of ecosystem changes on Walleye and Yellow Perch Populations in North America. First published: 04 January 2022 <https://doi.org/10.1002/nafm.10741>.

Hochachka, P.W., 1988. Channels and pump-determinants of metabolic cold adaptation. *Comparative Biochemistry and Physiology* 90B, 515-519. In: Hurst, 2017.

Hurst, T.P., 2007. Causes and consequences of winter mortality in fish. *Journal of Fish Biology* (2007) 71, 315–345.

Kakareko, T., 2001. The diet, growth and condition of common bream, *Abramis brama* (L.) in Wloclawek Reservoir. *Acta Ichthyologica et piscatorial.* 31 (2): 37-53, Ann. 2001.

Kangur, K., Tammiksaar, E. & Pauly, D., 2021, Using the “mean temperature of the catch” to assess fish community responses to warming in a temperate lake. *Environ Biol Fish.* <https://doi.org/10.1007/s10641-021-01114-7>.

Kennedy, C.R., Shears, C. & Shears, A., 2001. Long-term dynamics of *Ligula intestinalis* and roach *Rutilus rutilus*: a study of three epizootic cycles of thirty-one years. *Parasitology* (2001), 123:3, pp. 258-269.

Klap B. Kooy, K., Kouwenberg, S., Oosthoek, S., Vasseur, H., Velzen, J. van, Vermeulen, I., 2022. Aalscholverproblematiek belicht structurele problemen binnen het IJssel- en Markermeer. Rapport van Academic Consultancy Training project 2.867 vak-code: YMC-60809, periode 5, schooljaar: 2021-2022.

Klinge, M., Hensens, G., Brenninkmeijer, A. & Nagelkerke, L., 2003. Handboek visstandbemonstering. STOWA 2002-07. STOWA, Utrecht. ISBN. 90.5773.162.2.

Knopf, K., Krieger, A. & Hölker, F., 2007. Parasite community and mortality of overwintering young-of-the-year roach (*Rutilus rutilus*). *Journal of Parasitology*, 93(5) pp. 985-991.



Kozicka, J., 1958. Parasites and health conditions of bream from the Vistula river near Warsaw. Roczn. Nauk. rol., 58, pp. 341-372.

Laak, G. A. J., de (2010). Kennisdocument blankvoorn, *Rutilus rutilus* (Linnaeus, 1758). Kennisdocument 32. Sportvisserij Nederland, Bilthoven  
Lappalainen et al., 2001

Leeuw, J.J. de & Donk, S.C., van, 2020. Hypotheses voor afname van de visstand in het IJsselmeer. Wageningen University & Research rapport C051/20a.

Lemly, A.D. & Esch, G.W., 1984. Effect of the trematode *Uvulifer ambloplitis* on juvenile bluegill sunfish, *Lepomis macrochirus*: ecological implications. Journal of Parasitology 70, 475-492. In: Hurst, 2007.

Lucas, M., & Baras, E. (2001). Migration of freshwater fishes. John Wiley & Sons.

Noordhuis, R., 2010. Ecosysteem IJsselmeergebied: nog altijd in ontwikkeling. Trends en ontwikkelingen in water en natuur van het Natte Hart van Nederland. Rijkswaterstaat, CD0810VV059, 24 pp.

Osse, J.W.M. & Boogaart, J.G.M. van den, 1995. Fish larvae, development, allometric growth, and the aquatic environment. In ICES Marine Science Symposia. Vol. 201, No. 0, pp 21-34).

Quak, J., 2018. Wie het kleine niet eert. Voedsel生态学 van larvale en juveniele vis. Artikel Visionair Nr. 50. December 2018.

Rijn, S. van & Eerden, M.R. van, 2021. Actualisatie Doeluitwerking Vogelrichtlijnsoorten IJsselmeergebied 2020. Deltamilieu Projecten Rapportnr. 2021-08.

Rückert, S., Klimpel, S. & Palm, H.W., 2006. Parasite fauna of bream *Abramis brama* and roach *Rutilus rutilus* from a man-made waterway and a freshwater habitat in northern Germany. Diseases of Aquatic Organisms. Vol. 74, no. 3, pp. 225-233.

Volkoff, H. & Ronnestad, I., 2020. Effects of temperature on feeding and digestive processes in fish. TEMPERATURE 2020, vol. 7, No. 4, 307-320.

Scheffer, M., 1998. Ecology of shallow lakes. Chapman and Hall.. ISBN. 9780412749209.

Schäperclaus, W., 1954. Fischkrankheiten. 3th edition, Berlin, Akademie-Verlag, 708 p.

Sullivan, K.M., 1986. Physiology of feeding and starvation tolerance in overwintering freshwater fishes. In: Simenstad, C.A. & Calliet, G.M. (eds) Contemporary studies on fish feeding: the proceedings of GUTSHOP '84. Developments in environmental biology of fishes, vol 7. Springer, Dordrecht.  
[https://doi.org/10.1007/978-94-017-1158-6\\_22](https://doi.org/10.1007/978-94-017-1158-6_22).

Skov, C., Aarestrup, K., Baktoft, H., Brodersen, J., Brönmark, C., Hansson, L.A., Nielsen, E.E., Nielsen, T., & Nilsson, P.A., 2010. Influences of environmental cues, migration history and habitat familiarity on partial migration. *Behavioral Ecology* 21, 1140-1146.

Skov, C., Baktoft, H., Brodersen, J., Brönmark, C., Chapman, B. B., Hansson, L. A., & Nilsson, P. A. (2011). Sizing up your enemy: individual predation vulnerability predicts migratory probability. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, 278(1710), 1414-1418.

Skov, C., Chapman, B.B., Baktoft, H., Brodersen, J., Brönmark, C., Hansson, L.A., Hulthen, K. & Nilsson, P.A., 2013. Migration confers survival benefits against avian predators for partially migratory freshwater fish.

Tien, N.S.H., Griffioen, A.B., Keeken, O.A., van, Rijssel, J.C., van & Leeuw, J.J., van, 2019. Vismonitoring Zoete Rijkswateren en Overgangswateren t/m 2017. Deel 1: Toestand en trends. Wageningen Marine Research rapport C084/18A.

Voorhamm. T. & Emmerik, W.A.M., 2011. Kennisdocument baars, *Perca fluviatilis* (Linnaeus, 1758). Kennisdocument 31. Sportvisserij Nederland, Bilthoven.

Vos, T. de, 2022. Tienduizenden vissen snakken naar adem in doodlopende gracht. NH Nieuws, 26 januari 2022. <https://www.nhnieuws.nl/nieuws/298479/tienduizenden-vissen-snakken-naar-adem-in-doodlopende-gracht>

Vriese, T., Koole, M., Bleile, N., Kleppe, R. & Hop, J., 2022. Invloed van systeemveranderingen op visstand en visgedrag in het IJsselmeer. Rapport 20212113/01. ATKB, Waardenburg.

Wedemeyer et al., 1976. In: Zoetemeyer, R.B. & Lucas, B.J., 2007. Basisboek visstandbeheer. Sportvisserij Nederland, Bilthoven.

Willemsen, J., 1986. Baars. In: Dekker, W., Willemsen, J. & Raat, A.J.P. (1986). Rapport werkgroep evaluatie beheersmethoden; Aal, Baars, Karper en Blankvoorn. Biologie, Populatieontwikkeling en Beheer, LU, LenV, RIVO en OVB.

Witteveen+Bos, 2009. Metingen vismigratie via de spuicomplexen in de Afsluitdijk. RW1696-1/bote/029. In opdracht van Rijkswaterstaat Waterdienst en Rijkswaterstaat IJsselmeergebied.

Wootton, R.J., 1990. Ecology of Teleost Fishes. Chapman and Hall, London. In: McCasker, N.G., 2009. Of Life and Death in a Lowland River. Investigating Mortality during the Early Life Stages of Murray-Darling Fishes. Charles Sturt University, Australia. December 2009.

Zoetemeyer, R.B. & Lucas, B.J., 2007. Basisboek visstandbeheer. Sportvisserij Nederland, Bilthoven.



