

アマゴのパー・スマルト変態が卵サイズ・産卵数 および仔魚形質に及ぼす影響

藤岡 康弘*

Effects of parr-smolt transformation on egg size, fecundity and larval characteristics in amago salmon *Oncorhynchus masou rhodurus*

Yasuhiro Fujioka

Effects of parr-smolt transformation on egg size, fecundity and larval characteristics in amago salmon *Oncorhynchus masou rhodurus* reared in the pond were investigated. The migratory form (smolted parent) had large body size and higher fecundity after accounting for differences in body size. The resident form (non-smolted parent) had large eggs and large swim-up larvae than the migratory form. Median lethal times of larvae under starvation were not seen significantly different between both forms.

These results suggest that parr-smolt transformation affects egg size, fecundity and offspring size in amago salmon.

キーワード：アマゴ、スマルト変態、産卵数、卵サイズ

魚類の産出する卵のサイズや数などの再生産形質は、年齢や体サイズなどによっても変化するほか、個体群間でも変異が認められることが知られている。^{1,2)}また、受精率や孵化率などの卵質は、親魚の栄養状態などによって影響を受けることも報告されている。^{3,4)}さらに、仔魚のサイズや絶食生残日数などは卵のサイズとの間に相関関係が見出されており、²⁾産卵親魚と卵形質あるいは卵質との関係を明らかにすることは、水産増養殖を効率的に進めるうえで重要な課題であると考えられる。

アマゴ *Oncorhynchus masou rhodurus* は西日本の太平洋側に自然分布し、河川漁業の対象種として人気が高いほか、食用として池中養殖が盛んに行われている。⁵⁾本種は孵化後2年ないしは3年で成熟し、産卵後に死亡するものと産卵後も生存し翌年再び産卵

するものとがあるとされている。⁵⁾一般的にアマゴの多くは生まれた河川に留まって成長し成熟する（河川型；パー）が、一部の個体は孵化1年後の秋から冬にかけてスマルト化（銀毛化）し翌春にかけて約半年余りの降海回遊生活を送る（降海型；スマルト）ことが知られている。^{5,6)}このようなサケ科魚類の降海回遊に伴う河川型から降海型への変化はパー・スマルト変態と呼ばれ、生理・生態的に劇的な変化を伴う現象である。⁷⁾多くのサケ科魚類において降海型と河川型間で卵サイズや妊卵数などに差異が認められており、⁸⁻¹⁰⁾アマゴにおいても親魚の生育過程におけるスマルト化が再生産形質に何らかの影響を及ぼしている可能性が考えられるが、これらに関する研究はこれまでほとんど行われていない。そこで本研究では池産アマゴを用いて、生育過程においてパーのままで成熟した個体と

脚注

現所属

* : 滋賀県農政水産部水産課 (Fisheries Management Division, Department of Agricultural and Fisheries, Agency of Shiga Prefecture, Kyomachi 4-1-1, Otsu, Shiga 520-8577, Japan)

スモルト化した後に成熟した個体の再生産形質などを比較することにより、パー・スモルト変態の再生産形質に及ぼす影響について検討を行った。

材料および方法

本実験に用いたアマゴは、1984年10月23日に滋賀県醒井養鱒場で飼育中の親魚（岐阜県由来の満2年魚）の中から雌8尾および雄6尾を用いて人工受精により生産したものである。これらの稚魚230尾を1985年4月10日に湧水（ $12 \pm 1^{\circ}\text{C}$ ）を注入した容積1.1トンのFRP水槽に放養し、ニジマス用配合飼料（日本農産工業）を1日2回飽食量を与えて1986年4月まで飼育した。さらに、1986年5月から10月までは容積5トンのコンクリート水槽でそれまでと同様に飼育を継続した。

実験魚は、ほぼ毎月1回取り上げてスモルトの出現状況を調査するとともに、70～110尾について標準体長を測定した。スモルトの判定基準は、藤岡^[11,12]に従い体色が銀白化しパーマークが見え難く、かつ背鰭の先端部が黒化した個体とし、スモルトは脂鰭を切除して標識した。1986年10月6日には、実験魚全ての標準体長（体長）と性別およびスモルト化の有無を調査した。

採卵は1986年10月20日に排卵状態の個体を開腹して行った。実験中にスモルト化した雌（スモルト型親魚）41尾とスモルト化しなかった雌（パー型親魚）17尾について個体別に採卵し、成熟卵重を測定した。その後、人工受精して $11.5 \pm 0.5^{\circ}\text{C}$ の湧水を注入した孵化槽に収容し、22日後に発眼率を測定した。また、成熟卵サイズを求めるため吸水直後の卵を各親魚毎に20粒を10%ホルマリン液で固定し、各卵重を測定してその平均値を成熟卵サイズとした。さらに、スモルト型親魚20尾およびパー型親魚14尾の卵から孵化した仔魚各20尾を受精75日後（浮上直後）に10%ホルマリン液で固定し、体重および標準体長を測定し、その平均値を仔魚サイズとした。また、各70尾の仔魚を1Lのポリエチレンの容器に収容し（500ml/minの湧水を注入）、絶食状態での半数致死日数を求めた。

上記の測定結果の統計的な比較は、t-検定あるいはCOCHRAN-COX法を用いて行った。

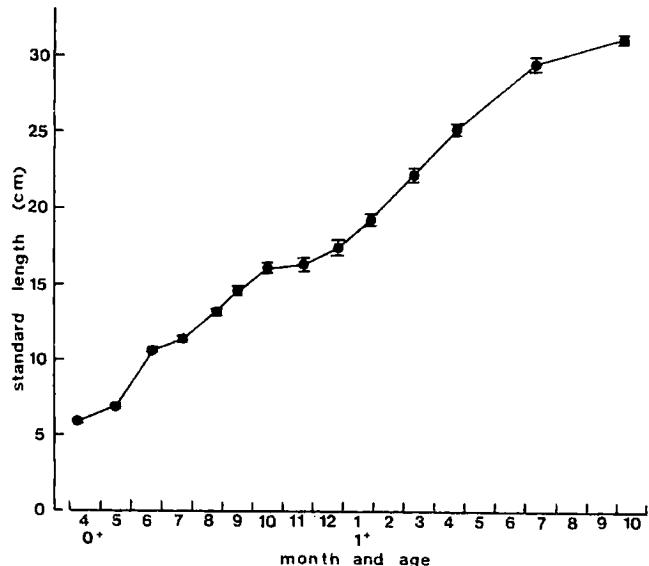


Fig.1 Growth of amago salmon reared in the pond.

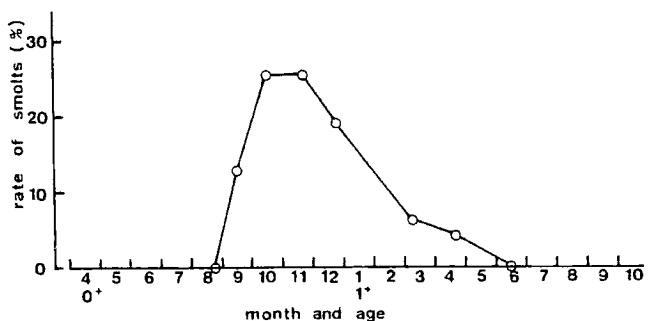


Fig.2 Seasonal changes in appearance of smolt in amago salmon reared in the pond.

結 果

成長・スモルト化および成熟 標準体長 5.8 ± 0.09 cm（平均値 \pm SEM）で飼育を開始した稚魚は、半年後の10月には 16.2 ± 0.28 cmに急激に成長した（Fig. 1）。11～12月に成長が一時停滞する傾向が見られたものの、翌春以降さらに成長して1+10月には 31.2 ± 0.33 cmに達した。実験魚のパーからスモルトへの変態は、0+9月から11月の3ヶ月間に認められ、スモルト化個体の割合は、27.8%（59尾）であった（Fig. 2）。スモルトからパーへの退行は、0+12月に始まり1+5月まで徐々に進行し、1+6月にはスモルトの様相を示す個体は見られなくなった。1+10月には175尾が生残し（生残76.1%）、この内173尾

Table 1. Number of matured fish and their forms at 1+October

Form	No. of fish	No. of matured males(%)	No. of matured females(%)	Immature(%)
Migratory form	60	2 (2.4)	56 (62.9)	2 (100)
Resident form	115	82 (97.6)	33 (37.1)	0 (0)
Total	175	84 (48.0)	89 (50.9)	2 (1.1)

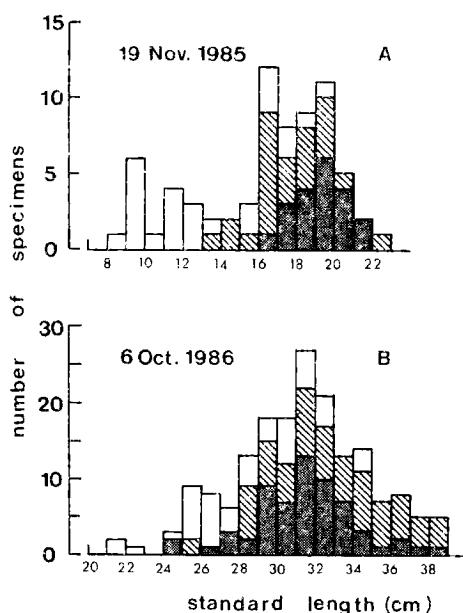


Fig. 3 Standard length distributions of smolt (▨), precocious matured male (■) and immature parr (□) at 0+November (A). Standard length distributions of smolted parents (migratory form) (▨) (the fish smolted in the previous autumn and winter), precocious matured male (■) and non-smolted parents (resident form) (□) (the fish remain as parr) at 1+October (B).

(雄84尾、雌89尾)が成熟した。成熟した雄の中でスマルト化した経歴のあるスマルト型親魚は2尾(2.4%)であったが、成熟した雌ではスマルト型親魚は56尾(62.9%)と高い割合を示した(Table 1)。バーからスマルトへの新たな変態が認められなくなった孵化1年後の11月における実験魚のスマルト、早熟な成熟個体(全て雄)およびバー(未熟個体)の体長分布は、バーに比較してスマルトと成熟個体が大きい傾向を示した(Fig. 3 A)。また、孵化2年後の10月における体長分布もバー型親魚に較べスマルト型親魚および早熟個体が大型個体に多く分布する傾向を示したが、孵化1年後の体長分布に認められたほど明瞭な違いは見られなかった(Fig. 3 B)。なお、雌のスマルト型親魚とバー型親魚の平均体長には有意差($P < 0.01$)が認められた(Table 2)。

Table 2. Body size (mean standard length in cm) of parental fish between migratory form and resident form

Form	Matured males	Matured females	Immature
Migratory form	36.7(2)	31.5±0.32(56)	31.7(2)
Resident form	32.3±0.39(82)	28.6±0.51(33) ^a	—

^aSignificantly different from the value of migratory form at $P < 0.01$.

() : Number of specimens.

Table 3. Number of eggs per 100g body weight between migratory form and resident form

Form	Number of eggs per body weight(100g)
Migratory form	256.8±4.94(41)
Resident form	214.4±7.11 ^a (17)

^aSignificantly different from the value of migratory form at $P < 0.01$.

() : Number of specimens.

<0.01)が認められた(Table 2)。

卵形質の比較 孵化2年後に成熟し採卵した雌親魚の体長と成熟卵数、体重(採卵前体重-成熟卵重)100g当たりの成熟卵数、成熟卵重の体重に対する割合(GSI=成熟卵重×100/採卵前体重)および成熟卵1個当たりの平均卵重との関係をそれぞれFig. 4とFig. 5に示した。スマルト型親魚およびバー型親魚とも体長と卵数の間には正の相関関係が認められ($P < 0.01$)(Fig. 4 A)、回帰式を求めるとき体長(X)と卵数(Y)の関係は、スマルト型親魚では

$$Y=58.26 e^{0.101X} \quad (r=0.89)$$

バー型親魚では

$$Y=49.62 e^{0.099X} \quad (r=0.95)$$

で示され、傾きには有意差($P < 0.01$)が認められた。両者の卵数は、同じ体長ではスマルト型親魚の方がバー型親魚より卵数が多い傾向を示した。体長と体重100g当たりの卵数との間には相関が認められなかった($P > 0.05$)(Fig. 4 B)。そこで各型の平均値を求めて比較

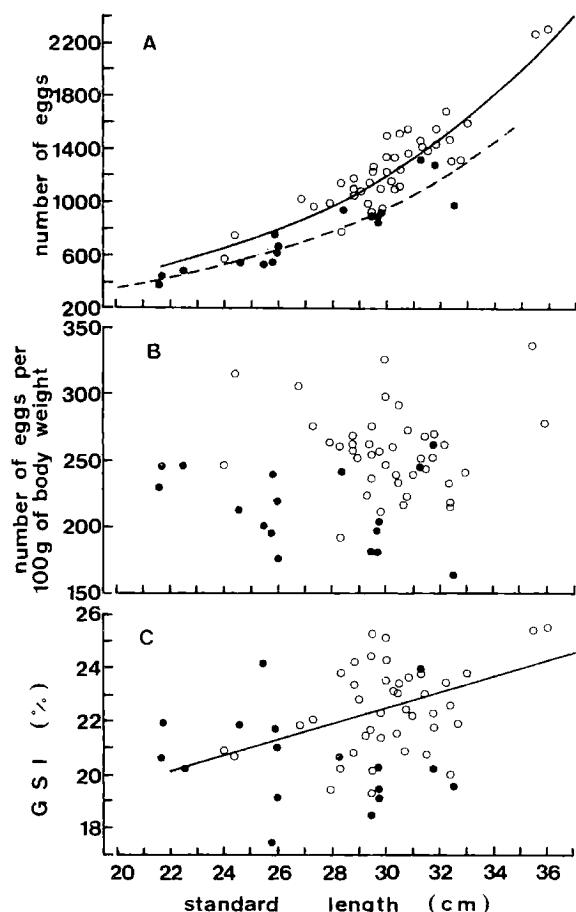


Fig.4 Relationships between number of ripe eggs and standard length (A), number of eggs per 100g of body weight and standard length (B) and GSI and standard length (C).

○:smolted parent, ●:non-smolted parent

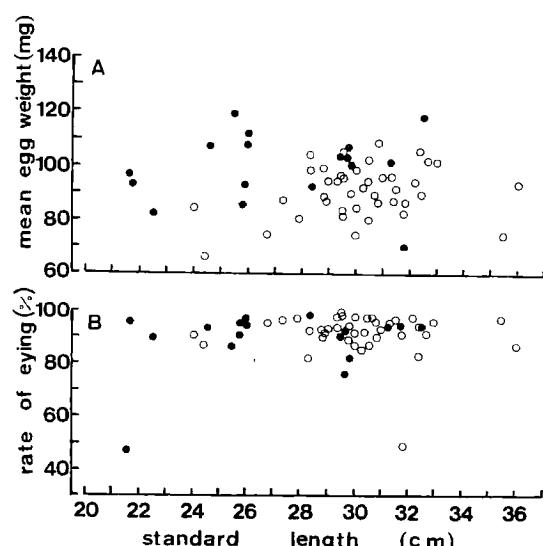


Fig.5 Relationships between mean egg weight and standard length (A), rate of eying and standard length (B).

○:smolted parent, ●:non-smolted parent

Table 4. Mean egg weight and rate of eying eggs between migratory form and resident form

Form	Mean egg weight(mg)	Rate of eying eggs(%)
Migratory form	90.8±4.94 (41)	91.0±1.30 (41)
Resident form	100.5±2.84 (17) ^a	88.6±2.94 (17) ^b

^{a,b}Significantly different from the value of migratory form at $P<0.01$ and $P<0.05$, respectively.

() : Number of specimens.

すると (Table 3)、スモルト型親魚は256.8、バー型親魚では214.4で両者間に有意差 ($P<0.01$) が認められ、スモルト型親魚がバー型親魚より約40粒 (19%) 多かった。体長とGSIの関係は (Fig. 4 C)、バー型親魚では相関関係が認められなかったが、スモルト型親魚では弱い正の相 ($r=0.41$) が認められた。スモルト型親魚について回帰式を求めるとき体長 (X) とGSI (G) の関係は $G=0.29X+13.70$ で示された。また、体長と平均卵重との間には相関が認められず ($P>0.05$) (Fig. 5 A)、両者の平均値を比較すると有意差が認められ ($P<0.05$)、バー型親魚の平均卵重がスモルト型のそれより重い傾向を示した (Table 4)。体長と発眼率との間に相関関係は認められず (Fig. 5 B)、また両者の発眼率に有意差は認められなかった ($P>0.05$) (Table 4)。なお、孵化率は事故のため求めることができなかった。

仔魚形質の比較 親魚の体長とその親魚から生まれた仔魚の体重・体長および絶食状態での半数致死日数との関係を Fig. 6 A~C にまとめて示した。これらの関係にはいずれも相関関係が認められなかった ($P>0.05$)。そこで、スモルト型親魚とバー型親魚の値について各々の平均値を求め比較すると、仔魚の体重には両者間に有意差が認められなかったが、仔魚の体長については有意差が認められ ($P<0.05$)、バー型親魚の仔魚の体長がスモルト型親魚からのそれより大きい傾向を示した (Table 5)。また、仔魚の半数致死日数はバー型親魚からの仔魚では100~111日 (平均105.4日)、スモルト型親魚では101~111日 (平均106.4日) で両者間に有意差は認められなかった (Table 5)。

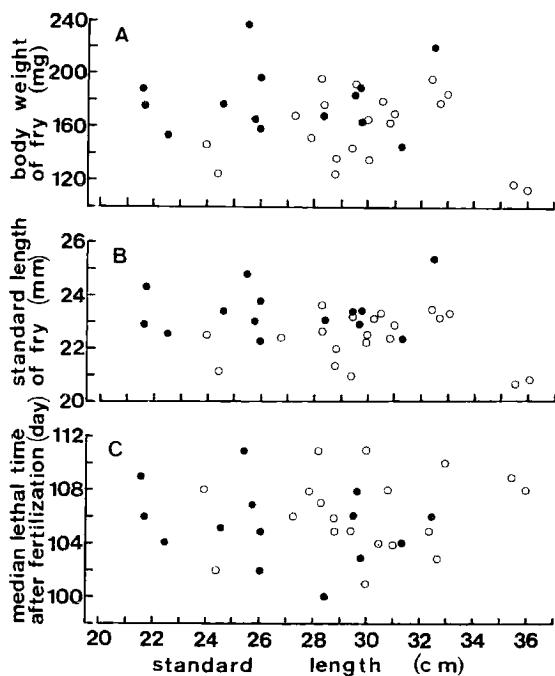


Fig.6 Relationships between body weight of swim-up larvae and their maternal standard length (A), standard length of swim-up larvae and their maternal standard length (B) and median lethal time after fertilization and their maternal standard length (C).

○:smolted parent, ●:non-smolted parent

Table 5. Body size and mean median lethal time of larvae between migratory form and resident form

Form	Mean body weight of larvae(mg)	Mean standard length of larvae(mm)	Mean median lethal time of larvae under starvation(day)
Migratory form	158.9±5.94(20)	22.4±0.21(20)	106.4±0.63(20)
Resident form	180.1±6.74(14)	23.4±0.25(14) ^b	105.4±0.76(14)

^bSignificantly different from the value of migratory form at $P<0.05$.

() : Number of specimens.

考 察

サケ科魚類のバー・スモルト変態についてはすでに多くの研究が行われ、河川等の淡水域での生活から海洋生活に移行するための形態的・生理的变化であることが明らかになっている。^{7,13)} アマゴにおけるこれら

に関する研究もすでにいくつか行われており、他のサケ科魚類と共に変化が認められている。^{11,12,14-17)} しかし、バー・スモルト変態と成熟・産卵などの再生産形質との関係については、わずかにヤマメ *Oncorhynchus masou masou* に関する研究があるにすぎない。¹⁸⁾ それによれば、スモルト型親魚の成熟時の体長はバー型親魚のそれより大きく、また妊娠数もスモルト型親魚の方がバー型親魚のそれより多いとされている。本研究の結果、アマゴの場合も同一条件で飼育したスモルト型親魚とバー型親魚を比較すると、成熟時の体長はスモルト型親魚の方がバー型親魚より大きく、また単位体重あたりの妊娠数は19%も前者が多いことが明らかになった。

妊娠数については、両者とも体長との間に強い相関が認められた。回帰曲線の傾きに有意差が認められたことから、体長増大に伴う妊娠数の増加はスモルト型親魚とバー型親魚では異なり、バー型親魚に比較してスモルト型親魚は体長の増大に伴う卵数の増加割合が大きいことが判明した。このことは、卵サイズが親魚の大きさに関係なくほぼ一定の値を示すにも関わらずスモルト型親魚のGSIが大型魚ほど大きくなる傾向を示していたことに密接に関連している。ところで、妊娠数に最も影響を及ぼす要因は、妊娠数の決定される時期における親魚の大きさであると言われている。¹⁹⁾ 妊娠数の決定時期は、ニジマス *Oncorhynchus mykiss* では8月頃、¹⁹⁾ ヤマメでは1月、²⁰⁾ またヒメマス *Oncorhynchus nerka* では4月以前であると言われている。²¹⁾ このように妊娠数は産卵期よりかなり早い時期に決まる可能性が指摘されており、その時期を過ぎて後に親魚を大きくしても妊娠数が増加しないとされている。従って、隆島²⁰⁾は養殖ヤマメにおいて採卵数を増加するためには卵母細胞の減数期以前においてできるかぎり成長促進を図ることが有効であると述べている。本研究結果より、産卵1年前の親魚の体長分布は2峰型を示し、大型魚はスモルト型親魚で占められていたが、産卵期の体長分布は2峰型が明確でなく、バー型親魚の成長がスモルト型親魚に追いつく傾向を示している。アマゴの妊娠数決定時期は明らかではないが、上述の他の研究例から考えてアマゴの妊娠数決定時期における体型は、スモルト型親魚の方がバー型親魚より大きかったと考えられ、このことがスモルト型親魚とバー型親魚の妊娠数の差に影響を及ぼしている要因の1つではないかと考えられる。

ニジマス¹⁹⁾ やヒメマス^{21,22)} では、成熟卵の大きさは親魚の年齢により大きく影響されることが知られているが、同一年齢で比較した場合、必ずしも親魚のサイズとは関係が認められないと言われている。^{19,22)} また、卵サイズが遺伝的影響を受けている可能性も大きいものと考えられる。^{19,22)} 本研究においてアマゴ満2歳魚の卵サイズは親魚サイズとの間に関係は認められなかつたが、親魚サイズの小さいバー型親魚が大型のスマルト型親魚よりサイズの大きい卵を産む傾向を示した。アマゴの卵巣卵の発達については、バーとスマルト間に差異が認められ、1+2月から4月における卵母細胞は、バーでは第2次成長期の油求期に達しているのに対しスマルトではまだ第1次成長期の周辺仁後期の段階に留まっていることが明らかにされている。^{12,23)} さらに、アマゴスマルトでは卵黄の前駆物質であるビテロゲニンの生成を誘起するエストラダイオール-17 β の血中濃度が1+3月から上昇し始めることが報告されている。²⁴⁾ このようなアマゴスマルトとバーの卵母細胞発達の差異が成熟卵のサイズや数に影響を及ぼしている可能性があるものと考えられる。

スマルト型親魚とバー型親魚間で、これらが産出した卵の発眼率や仔魚の絶食状態での半数致死日数、あるいは浮上期の仔魚の体重に有意差は認められなかつたが、浮上期の仔魚の体長には有意差が認められた。大きな卵からは大型の仔魚が生産されることがすでに数種の魚類で報告されており、²⁵⁾ バー型親魚から生まれた仔魚がスマルト型親魚からのものより大きい原因は、バー型親魚が大きい卵を産出することに起因しているものと考えられる。

スマルト型親魚とバー型親魚の再生産形質について再度整理すると、バー型親魚は大型卵を少数産む傾向があり、単位体重当たりの妊卵数も少なかつた。いっぽうスマルト型親魚は小型卵を多数産む傾向を示し、単位体重当たりの妊卵数も多く、さらに大型個体ほど体重に占める妊卵重量の割合が大きくなる傾向を示した。ところで、天然河川でアマゴのバーは河川に留まって成長・成熟し、2年以上にわたり多回産卵することが知られている。²⁶⁾ いっぽうスマルトは降海回遊のち河川に遡上して産卵後は死亡する。すなわち一生に1回の産卵で死亡するスマルト型親魚ではできる限り多くの卵を産む必要があるのに対し、バー型親魚では産卵後の体力回復を考慮して妊卵数をあまり多くできないものと考えられる。このため卵のサイズを大きく

することにより仔魚の生残率を高めている可能性が考えられる。²⁷⁾

最後に、スマルト型親魚とバー型親魚の再生産形質の差異を種苗生産の観点から見ると、スマルト型親魚を選抜することは成熟時の親魚の体型が大きく単位体重当たりの妊卵数も多いことから多くの卵を生産できる利点を持っている。しかし、卵サイズはバー型親魚に比較してスマルト型親魚の卵は小型で浮上期の仔魚も小さい特徴がある。Pitman²⁸⁾によれば、ニジマスでは高齢魚から採取した大型卵は若齢魚からの小型卵より孵化率が高く、かつ仔魚が大きく成長も速いとされている。また、いっぽうでは卵サイズは稚魚の成長や生残率に長期の影響を及ぼさないという報告もなされている。²⁹⁾ 本実験において、スマルト型親魚とバー型親魚の卵の間に発眼率や仔魚の絶食状態での致死日数に有意差が認められなかつたことから、アマゴを量産するという面からはスマルト型親魚を選抜飼育することが有利であると考えられるが、スマルト化は遺伝的な要因が強いことが予測されることから、このようなことも考慮しながら選抜を行うことが求められる。

謝 辞

本研究の実施に様々な便宜を図れた当時の滋賀県醒井養鱒場長である伏木省三博士、ならびに実験魚の飼育に協力していただいた中村信子氏に心よりお礼申し上げる。

文 献

- 1) 加藤禎一 (1974) : 再生産形質の特性、魚類の成熟と産卵、水産学シリーズ6 (日本水産学会編), 恒星社厚生閣、東京, pp.31-40.
- 2) M.R. グロス・前川光司 (1987) 魚類の繁殖戦略の進化、魚類の繁殖行動 (後藤晃・前川光司編), 東海大学出版会、東京, pp.161-201.
- 3) 酒井清・清野通康 (1974) : 産出卵の卵質評価、魚類の成熟と産卵、水産学シリーズ6 (日本水産学会編), 恒星社厚生閣、東京, pp.100-119.
- 4) 岩井寿夫・柏木正章 (1989) : 発生と孵化管理、水族繁殖学、水産養殖学講座4 (隆島史夫・羽生功編), 緑書房、東京, pp.195-238.
- 5) 本荘鉄夫・原武史 (1974) : ヤマメ・アマゴ、養

- 魚, 講座8, 緑書房, 東京, pp.1-184.
- 6) 本荘鉄夫 (1977) : アマゴの増養殖に関する研究, 岐阜水試研報, 22, 1-103.
- 7) Hoar, W.S.(1988): The physiology of smolting salmonids, Fish physiology, Vol. 11, ed by W.S. Hoar & D.J. Randall, Academic Press, New York, 275-343.
- 8) Gross, M.R. (1987) : Evolution of diadromy in fishes, Common strategies of anadromous and catadromous fishes, American Fisheries Symposium 1 (ed by M.J. Dadswell, R.J. Klauda, C.M. Moffitt, R.L. Saunders, R.A. Rulifson & J.E. Cooper), 14-25.
- 9) Morita, K & Y. Takashima (1998) : Effect of female size on fecundity and egg size in white-spotted charr: comparison between sea-run and resident forms, *J. Fish Biol.* 53, 1140-1142.
- 10) Olofsson, H. & H. Mosegaard (1999) : Large eggs in resident brown trout living in sympatry with anadromous brown trout, *Ecol. Fresh. Fish*, 8, 59-64..
- 11) 藤岡康弘 (1987) : ビワマスのバー・スマルト変態, 日水誌, 53(2), 253-260.
- 12) 藤岡康弘 (1991) : ビワマスの形態ならびに生理・生態に関する研究, 醒井養鱒場研報, 3, 1-112.
- 13) Clarke, W.C. & T. Hirano (1995) : Smolting, Osmoregulation, Physiological Ecology of Pacific Salmon (ed by C. Groot, L. Margolis & W.C. Clarke), UBC Press, Vancouver, pp.333-342.
- 14) 藤岡康弘 (1988) : ビワマスとアマゴの成長ならびにバー・スマルト変態に伴う外部形態の変化, 日水誌, 54(1), 77-86.
- 15) Fujioka, Y & S. Fushiki (1989) : Seasonal changes in hypoosmoregulatory ability of biwa salmon *Oncorhynchus rhodurus* and amago salmon *O. rhodurus*, *Nippon Suisan Gakkaishi*, 55(11), 1885-1892.
- 16) Fujioka, Y., S. Fushiki, M. Tagawa, T. Ogasawara & T. Hirano (1990) : Seasonal changes in plasma thyroxine levels in biwa and amago salmon reared in the pond,
- Nippon Suisan Gakkaishi*, 56(2), 249-254.
- 17) Fujioka, Y., T. Katoh, S. Fushiki & H. Nakagawa (1991) : Changes in fatty acid composition associated with body silverying in biwa salmon *Oncorhynchus rhodurus* and amago salmon *O. rhodurus*, *Nippon Suisan Gakkaishi*, 57(12), 2313-2320.
- 18) 関泰夫・小島将男 (1977) : 吾妻川起源のヤマメの銀毛変態と成熟に関する研究, 水産増殖, 24 (2), 50-55.
- 19) 加藤禎一 (1975) : ニジマスの成長と再生産形質の関係, 淡水研報, 25(2), 83-115.
- 20) 隆島史夫 (1986) : ヤマメ卵巣卵数の周年変化, 日水誌, 52 (2), 231-237.
- 21) 加藤禎一 (1978) : ヒメマスの成長と成熟年齢および卵形質の関係, 淡水研報, 28(1), 61-75.
- 22) Kaeriyama, M., S. Urawa & M. Fukuwaka (1995) : Variation in body size, fecundity, and egg size of sockeye and kokanee salmon, *Oncorhynchus nerka*, released from hatchery, *Sci. Rep. Hokkaido Salmon Hatchery*, 49, 1-9.
- 23) 藤岡康弘 (2003) : アマゴ雌のバー・スマルト変態と生殖腺発達の関係, 滋賀水試研報, 50, 35-42.
- 1) Nagahama, Y., S. Adachi, F. Tashiro & E.G. Grau (1982) : Some endocrine factors affecting the development of seawater tolerance during the parr-smolt transformation of the amago salmon, *Oncorhynchus rhodurus*, *Aquaculture*, 28, 81-90.
- 25) Beacham, T.D. & C.B. Murray (1990) : Temperature, egg size, and development of embryo and alevins of five species of Pacific salmon: a comparative analysis. *Transaction American Fish. Soc.*, 119, 927-945.
- 26) 鈴木規夫・白石芳一・吉原重三 (1957) : 三重県馬野川産アマゴに関する水産生物学的研究, 第三報生殖巣に関する研究, 淡水研報, 49, 1-17.
- 27) Hutchings, J.A. (1991) : Fitness consequences of variation in egg size and food abundance in brook trout *Salvelinus fontinalis*. *Evolution*, 45, 162-1168.
- 28) Pitman, R.W. (1979) : Effects of female age

and egg size on growth and mortality in rainbow trout, *Prog.Fish-Culturist*, 41, 202-204.

- 29) Springate, J.R.C. & N.R. Bromage (1985): Effects of egg size on early growth and survival in rainbow trout (*Salmo gairudneri* Richardson), *Aquaculture*, 47, 163-172.