

第二章 石斑魚苗的殘食行為及預防

許晉榮

水產試驗所海水繁養殖研究中心

一、前言

石斑魚 (grouper) 在台灣是一種高經濟的養殖魚類，牠肉質鮮美，不僅深受國人喜愛，也是外銷中國、香港等亞洲國家的重要魚種，因此其生產技術自然也深受海水養殖業者的關注。目前台灣養殖的石斑魚種苗多數已是人工育成苗，常見的有點帶石斑 (*Epinephelus coioides*)、瑪拉巴石斑 (*E. malabaricus*)、虎斑 (*E. fuscoguttatus*) 及鞍帶石斑 (*E. lanceolatus*)，此外亦有少量的豹鰨 (*Plectropomus leopardus*) 以及老鼠斑 (*Cromileptes altivelis*) 苗生產。和其他海水魚類相較，石斑魚種苗的活存率仍屬偏低，因此在種苗的供給上仍不穩定，此可能與石斑魚類的生物特性、疾病抗力及育苗技巧等有關 (Liao et al., 2001)。其中，在育苗過程中經常可以發現的殘食 (cannibalism) 問題亦是造成業者困擾的原因之一。本文即在探討石斑魚類的殘食行為及相關預防方式，期能提供漁民參考運用，冀以降低育苗損失。

二、何謂殘食

其實殘食這個字很容易被誤用，Bombeo-Tuburan et al. (2001) 就曾將石斑魚獵食吳郭魚這種異種間的肉食 (carnivore) 行為當成是殘食。在動物學上，殘食事實上有一個

比較嚴謹且簡單的定義，就是種內的掠食 (intraspecific predation) (Fox, 1975)。更具體地來說，它指一隻魚殺死並食用同種魚大部分或全部身體的行為 (Smith and Reay, 1991; Hecht and Pienaar, 1993)。如果兩隻魚僅是因為打鬥而造成死亡，沒有涉及食用的過程，則只能被視為彼此之間的攻擊行為 (agonistic behavior) (Hecht and Pienaar, 1993)。而腐食 (scavenging) 也不是殘食，因為被攝食的對象早已死亡，並非是被殺死。食卵 (oophagy) 則是較為特殊的情形，殘食者所吃的是卵而非活的動物，但它經常也被視為一種殘食行為 (Elgar and Crespi, 1992)。

對動物而言，殘食行為有好處也有壞處。在風險性方面，殘食者本身在面對體型相當的對手時，本身也冒著被捕食的危險；此外，殘食者也可能因為捕食患病的同種而得到各種疾病；過度的殘食亦可能造成整個年齡群損失過鉅或性比不均，因而使族群崩潰。由殘食所得到的好處，首先，殘食者可以直接獲得食物及營養 (特別是蛋白質)，因此長得快、活得好、生得多，間接地也替自己或子代減少競爭的對手，並得到更多的資源 (例如食物及配偶)；其次，對於一些吃自己卵或幼體的親體而言，殘食是一種能量再生 (energy recycling) 的過程，經由其所獲得的能量可以更成功地繁衍下一代 (Smith and Reay, 1991; Elgar and Crespi, 1992)。

很多魚類在生活史中都被發現具有殘食行為 (Dominey and Blumer, 1984)。由目前的研究看來，殘食行為雖然可能發生在成體之間，但在多數的情形下，犧牲者多半是處於較易受傷害的早期生活史階段，因此殘食的發生多半是卵或仔、稚體被較大的個體所吞噬，或是仔、稚體間彼此的互殘 (Elgar and Crespi, 1992)。更奇特的是在某些胎生的軟骨魚類，還在母親體內的小鯊魚甚至會殘食其未出世的手足。在魚類所發生的這些殘食事件中，殘食者與犧牲者的血緣關係，可以是親子、手足或其他的血親，也可以是完全不相關的陌生者 (Smith and Reay, 1991; Hecht and Pienaar, 1993)。

三、石斑魚的殘食

石斑魚苗的殘食究竟始於何時？盛行於何時？Fukuhara (1989) 認為，在魚苗 8 – 50 mm 都會發生。由石斑魚苗發生過程來看，這約是從變態 (metamorphosis) 前開始“發翅”(亦即背、腹鰭的第二硬棘開始快速增長，長度甚至會超過仔魚的尾部)，持續到變態後 1.7 吋苗。依我們的經驗，8 mm 似乎早了些，因為此時仔魚背、腹鰭延伸，在水中像張開的三腳架一樣，這個“翅膀”的作用，可能是維持仔魚的浮力與抵抗略食者的侵襲 (Fukuhara and Fushimi, 1988; Kusaka et al., 2001)；且此時魚苗的消化道也未發育完畢，應該也不適合攝食其它仔魚 (許等, 2006)。以我們在點帶石斑苗的經驗，仔魚殘食開始約是在平均體長 16 mm 時，此和 Narisawa et al. (1997) 所發現的 13 mm 相近；但它發生較

頻繁之時，應是在變態後，背、腹鰭棘已完全縮短 (即俗稱的“收翅”)，且已沉底，約 25 mm (亦即八分苗左右) 之後。基本上，持續整個育苗階段 (大概到兩吋苗左右)，都可以看到明顯的殘食行為 (Hseu et al., 2003a)。略似的殘食時間也見於鞍帶石斑 (Hseu et al., 2004) 及七帶石斑 (*E. septemfasciatus*) (Sabate et al., 2009)。

雖然也有研究者發現，點帶魚殘食者可能會攻擊犧牲者的腹部，再由尾部將魚苗逐步吞噬 (Takeshita and Soyano, 2009)，但根據觀察，點帶、鞍帶石斑與虎斑殘食者多數是由頭部將犧牲者咬住，再將犧牲者由頭部以水平方式完全吞噬入腹中；如果吞噬失敗，就是兩者皆死亡的慘劇 (Hseu et al., 2003a)。根據此一殘食模式，殘食者要能將犧牲者完全吞噬，理論上，前者的嘴寬 (mouth width, MW) 至少必須等於後者的體高 (body depth, BD)，藉由此觀念，只要分別建立嘴寬及體高與體長 (total length, TL) 的關係式，再將兩者合併，就可以得到殘食者與犧牲者體長之關係式，這是除了直接量測發生殘食時的殘食者與犧牲者體長外，另一種得到兩者體長關係式較方便的方法。經由此法，我們可分別得到點帶石斑及鞍帶石斑苗嘴寬及體高與體長的關係式如下：

$$BD = 0.25 TL + 0.03 \text{ 與 } MW = 0.20 TL - 0.35$$

(點帶) (Hseu et al., 2003a)

$$BD = 0.29 TL - 0.35 \text{ 與 } MW = 0.24 TL - 1.07$$

(龍膽) (Hseu et al., 2004)

經統計結果顯示，兩種魚體高及嘴寬與體長間確實有顯著的線性關係，將上述嘴寬及體高與體長方程式合併即可得殘食者體長

(TL_{cannibal})對犧牲者體長(TL_{prey})的方程式：

$$TL_{prey} = 0.80 TL_{cannibal} - 1.50 \text{ (點帶)}$$

$$TL_{prey} = 0.83 TL_{cannibal} - 2.48 \text{ (龍膽)}$$

由此兩方程式判斷，此兩種石斑魚苗殘食者如果要成功地吞噬犧牲者，且犧牲者體長在 20 – 50 mm 之間時，點帶石斑殘食者的體長需為犧牲者的 1.34 – 1.29 倍 (Hseu et al., 2003a)，鞍帶石斑則為 1.35 – 1.26 倍 (Hseu et al., 2004)。此結果顯示，點帶及鞍帶石斑苗理論上只要比牠的犧牲者大約 30% 左右，就可以將其吞噬。這和很多海水魚類比較起來，發生殘食所需的體長差異相對地是較低的 (Hseu et al., 2004)。我們為了驗證上述實驗所推得之體長關係方程式是否正確，乃將不同體型之大小石斑魚配對，再觀察其殘食發生的情形。發現真如所料，發生殘食的配對，除少數例外，殘食者對犧牲者的體長比例多座落於我們所推的關係方程式下方，也就是說，基本上殘食者對犧牲者的體長比例要相等於或大於我們由關係式所推得之值才易發生，有些例外，其比例值也在 1.26 – 1.28，相當接近推測值 (圖 2-1) (Hseu et al., 2007a)，此結果證明了我們上述殘食者與犧牲者體長關係式的合理性。不過我們由上述實際觀察也發現，石斑魚苗的殘食發生率會隨著魚體增長而逐漸降低，到了育苗後期，殘食往往多發生在體型差異較大的情形下 (Hseu et al., 2007a)。

和點帶及鞍帶石斑苗不同，虎斑因為殘食所造成的損失，除了小魚被大魚吞噬外，還有很大一部分卻是因為虎斑殘食者無法完全吞噬犧牲者，而出現大、小魚皆亡的悲劇 (Hseu et al., 2007b) (圖 2-2)。為何多數的點

帶及鞍帶石斑殘食者可以將牠們的同伴吞噬入體內，但虎斑卻容易失敗呢？其原因可能是虎斑苗嘴巴發育的速度比體高發育的速度來得慢，所以牠們在殘食時常常會“卡”住了。依照上述方式測量虎斑變態前仔魚 (16 mm) 到 2 吋半左右稚魚嘴寬及體高與體長的關係式為 (Hseu et al., 2007b)：

$$MW = 0.20TL - 1.25 ; BD = 0.28TL - 0.76$$

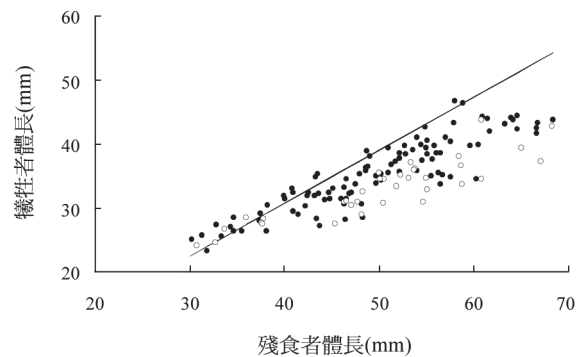


圖 2-1 不同體長之鞍帶石斑配對共處後，發生殘食與否的情形。圖中之實線為不同體長殘食者在 $TLPR = 0.83 TLCA - 2.48$ 公式預測下，所能吞噬之最大犧牲者體長。實驗中發生殘食者以空心圓 (○) 表示，未發生者以實心圓 (●) 表示 (修改自 Hseu et al., 2004)

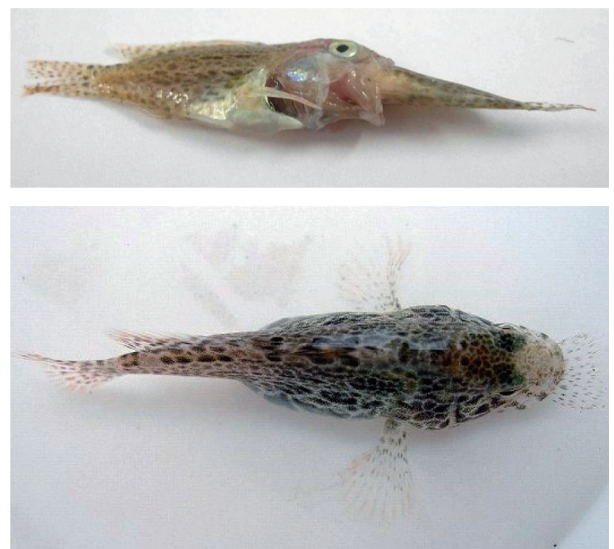


圖 2-2 殘食失敗，共亡的虎斑魚苗 (上) 及成功吞噬同伴的魚苗 (下)

將虎斑的方程式和點帶及鞍帶石斑者比較，就可發現虎斑嘴寬相對體長的斜率（倍數）和點帶石斑的斜率相同（0.20），卻遠小於鞍帶石斑的斜率（0.24）；但體高相對體長的斜率（0.28）卻和鞍帶石斑者（0.29）相近，而遠大於點帶石斑者（0.25）（Hseu et al., 2007b）。這顯示虎斑嘴巴和中型石斑（點帶）發育的速度一樣，但體高發育的速度卻和大型石斑（龍膽）相同，因此牠要吞噬同伴相對地就較為困難。事實上，當我們將上述兩式合併時，所求得殘食者與被殘食者體長之關係式為： $TL_{prey} = 0.71 TL_{cannibal} - 1.75$

依此方程式，在育苗階段（15 – 64 mm），虎斑殘食者要能完全吞噬其同伴時，其體長至少須為被殘食者的 1.44 – 1.52 倍，比起點帶及鞍帶石斑苗只需要 1.3 倍左右的門檻值是大多了。換句話說，殘食過程的損失部分是虎斑的“小嘴”造成的！

四、抑制石斑魚苗殘食的方法

很多學者都曾對魚類種苗生產過程的殘食行為及影響原因做過研究，基本上，會誘

發或促進魚苗發生殘食的原因，主要可分為環境及遺傳因子兩大類。前者主要指某些環境限制因子，如餵食策略不當（包括餵食次數太少、餵食不均、餵食餌料不適、餵食時間未配合魚類習性等）、遮蔽物有無、養殖密度、水質環境等；後者則指因遺傳差異造成的不同體型及攻擊傾向（Hecht and Pienaar, 1993; Baras and Jobling, 2002）。對此，專家們多半建議以適當的餵食策略、合理的蓄養密度及定期分級等方法以降低殘食率。然而魚種不同，發育、型態及行為模式也各有差異，適用於一種魚類的處理方式，不見得在另一個種類也會有相同的效果。

對石斑魚苗而言，抑制殘食最有效的方法應是定期分級（Hseu, 2004）（圖 2-3 及表 2-1）。魚苗成長速度不同會造成體型差異，體型差異愈大，發生殘食的機會就愈高（Hseu, 2002; 許, 2006）。由上述型態數據求出的體長比例，可作為石斑魚苗分級時的數理依據（Hseu, 2004）。不過，分級很耗時、耗力，有時還會對石斑魚苗造成壓迫及機械性傷害，特別是對還未完全變態的「白身仔」魚苗，牠們對人為操作的耐受性較低，因



圖 2-3 分級石斑魚苗之篩網

表 2-1 永安式篩網分級點帶及鞍帶石斑苗的大小 (修改自 Hseu, 2004)

篩 網	篩網尺寸 (mm)		最大穿過篩網之魚長 (mm) ¹	
	篩網邊長 ²	篩網對邊長	點帶石斑苗	鞍帶石斑苗
八 分	4.85	6.86	27.32	24.85
一 吋	5.31	7.50	29.89	27.07
吋 二	7.02	9.93	39.59	35.44
吋 半	8.35	11.80	47.08	41.90
吋 八	9.29	13.13	52.40	46.48
二 吋	10.03	14.18	56.61	50.11
二吋二	11.33	16.01	63.93	56.43
二吋半	13.49	19.07	76.18	66.98

¹ 最大穿過篩網之魚長：因為一個魚體要能穿過一個篩網上，其體高必須小於篩網對邊長 ($\sqrt{2}$ 篩網邊長)。因此，將該篩網對邊長當作體高輸入體長與體高的線性方程式就可以得到穿過該篩網之最大魚體長。

² 十個網目邊長平均值。

此分級也會造成某些損失 (Doi et al., 1991; Lim, 1993; Liao et al., 2001)。此外，由於虎斑殘食者即使體型差異不足以吞噬犧牲者，仍會進行殘食 (Hseu et al., 2007b)，因此定期分級對牠所產生的抑制效果較小，這是牠和點帶及鞍帶石斑不同之處。

一般來說，石斑魚攝餌的高峰應是在黎明及黃昏 (Parrish, 1987; Tseng and Ho, 1988; Yamamoto, 1996; Shima, 2001)，有些餵食實驗也顯示至少在某些種類的仔、稚魚的確是如此。Yamamoto (1996) 以人工照明模擬光照週期蓄養紅斑 (*E. akaara*) 魚苗，再於不同時間解剖魚苗，點算腸道所攝食的豐年蝦數，藉以判斷其攝餌時間。他發現 10 mm 左右的魚苗在完全無光的情形下是不攝餌的，其攝餌主要在白天，尖峰期是在微亮狀態下的黎明及黃昏時，相同的情形在瑪拉

巴石斑最近也被證實 (Fujii et al., 2007)。Shima (2001) 則是以自動攝餌機來計算雲紋石斑 (*E. bruneus*) 的攝餌日週期，同樣發現 82 日齡及 162 – 226 日齡魚的自發攝餌時間集中在白天，尖峰期也是在光亮後及光暗前 1 小時左右的黎明及黃昏時，特別是光亮後 1 小時的攝餌量是一天中最高的時候。不過有趣的是，到了 274 日齡時，雲紋石斑的自發攝餌時間卻會轉向夜間集中，尖峰期則是在天黑後 1 – 2 小時左右，此種夜間攝食的情形也見於七帶石斑的成魚 (Shima, 2001)。我們也曾調查不同餵食時間 (上午 9 點和下午 3 點、上午 9 點和下午 5 點、上午 7 點和下午 5 點及上午 7 點和下午 3 點餵食組等四個時間組合) 對點帶石斑苗殘食率的影響，但發現這四種餵食時間對殘食率並無顯著之影響 (許等, 2002)。

魚苗由於成長較快，所以往往也會比成魚在相對體重上消耗較多的飼料 (Baras and Jobling, 2002)，因此餵食的頻率必須比成魚來得高。相對於箱網養殖中較大的石斑魚成魚僅需兩天餵食一次即有很好成長及飼料轉換率 (feed conversion rate) (Chua and Teng, 1978)，魚苗的餵食頻率通常要較高些。Kayano et al. (1990, 1993) 在紅斑魚苗 (3.4 – 4.7 cm) 的餵食實驗顯示，從飼料轉換率、體組成、存活率的觀點來看，1 天餵食 4 次較佳。我們實驗發現餵食頻率的確會影響點帶石斑苗的殘食率 ($p < 0.05$)，較高的餵食頻率 (每天 3 – 4 次) 在抑制殘食率方面，明顯地優於較低餵食頻率 (每天 1 – 2 次) 組 (許等，2002)。

其他可能會影響石斑魚苗殘食率的環境因子方面，陳 (1997) 分析了光照時間對點帶石斑殘食率的影響，發現石斑魚苗在黑暗的環境中殘食率較高，此似乎和 Yamato (1996) 在紅斑魚苗的實驗結果不同，事實上，若考慮石斑魚攝食需要利用視覺來尋找獵物，完全黑暗應不利於殘食才對，此或許需要進一步的實驗來驗證。除了光照時間外，Takeshita and Soyano (2008a) 發現光的強度及養殖桶的顏色也會影響點帶石斑苗的殘食率，石斑魚苗在光度較強 (1000 Lx)、弱 (20 Lx) 的養殖環境下，殘食率均高於對照組 (200 Lx)；另外，養在紅桶內的石斑魚苗死亡率會較低。Hseu (2002) 則分析蓄養密度對殘食率的影響，發現殘食率雖然會隨蓄養密度增高而上升，但差異並未達到顯著水準 ($p > 0.05$)。很多作者相信提供遮蔽物可以降低石斑魚苗的殘食率 (Fukuhara, 1988; Doi

et al., 1991)，但對遮蔽物的種類、規格及效果卻都語焉不詳。我們也嘗試提供遮蔽物 (牡蠣殼及磚塊) 給點帶石斑苗，但卻未發現魚苗的殘食率有受到影響 (許等，2002)，Takeshita and Soyono (2008b) 甚至發現提供遮蔽物反而會造成魚苗蝟集，提高了牠們被殘食的機會。

除了改變外在的環境外，藉由改變石斑魚內在的生理狀態也能達到降低殘食率的目的。殘食基本上可被視為一種種內的攻擊行為，在脊椎動物中，攻擊行為與多種激素及神經傳遞物質都有關，其中居於中樞地位的是血清動素 (serotonin) (Winberg and Nilsson, 1993; Nelson and Chiavegatto, 2001)。一般來說，增加腦中的血清動素含量，通常會抑制攻擊行為，此在魚類亦然。因此經由提高魚腦中血清動素含量，應可抑制魚苗的殘食行為。而要提高腦中的血清動素含量，可經由餵食血清動素的前驅物—色胺酸 (tryptophan) 而達成 (Winberg et al., 2001; Hseu et al., 2003b; Höglund et al., 2005)，因此只要魚苗能夠攝取含有較多色胺酸的人工餌料，將是一種簡單的抑制魚類攻擊或殘食的方法，此可行性已在鮭魚 (*Oncorhynchus mykiss*)、石斑魚及鱈魚 (*Gadus morhua*) 被證明。我們餵食點帶石斑苗四種不同色胺酸含量的人工飼料 (飼料中乾重的 0、0.25、0.5 及 1%)，發現結果真如預期：石斑魚腦中的血清動素含量隨著飼料中添加之色胺酸含量增加而逐漸升高，兩者呈現明顯的線性關係。而餵食較高量色胺酸者，殘食率及總死亡率基本上也隨著餵食量升高而下降，此顯示降低石斑魚腦中的血清

動素含量的確具有抑制其殘食行為的效果。不過餵食較多色胺酸飼料的石斑魚苗的體型也較小，何以如此？其真正原因仍待進一步追蹤 (Hseu et al., 2003b)。

五、結語

對於石斑魚這種高經濟產業，其種苗的培育自是養殖的基礎。在石斑魚苗養殖過程中所遭遇到的種種問題，如疾病、餌料、殘食等，都是我們極待解決的問題。以殘食行為的研究而言，如何尋找更節省人力、更減少魚苗耗損的方法，都將是我們未來努力的方向。

六、參考文獻

1. 許晉榮 (2006) 點帶石斑魚苗殘食者對不同體型犧牲者之選擇性。水產研究, 14(2): 69-74。
2. 許晉榮、吳淑美、朱永桐、葉信利 (2006) 石斑魚類的早期發育與變態過程。水試專訊, 13: 5-9。
3. 許晉榮、黃鵬鵬、丁雲源 (2002) 餵食策略及遮蔽物對石斑魚苗殘食之影響。水產研究, 10(1&2): 31-40。
4. 陳炯宏 (1997) 點帶石斑魚 (*Epinephelus coioides*) 殘食行為的探討。國立中山大學碩士論文, 43 頁。
5. Baras, E. and M. Jobling (2002) Dynamics of intracohort cannibalism in cultured fish. *Aquacult. Res.*, 33: 461-479.
6. Bombeo-Tuburan, I., E. B. Coniza, E. M. Rodriguez and R. F. Agbayani (2001) Culture and economics of wild grouper (*Epinephelus coioides*) using three feed types in ponds. *Aquaculture*, 201: 229-240.
7. Chua, T. E. and S. K. Teng (1978) Effects of feeding frequency on the growth of young estuary grouper, *Epinephelus tauvina* (Forskål), cultured in floating net-cages. *Aquaculture*, 14: 31-47.
8. Doi, M., M. N. Munir, N. L. Nik Razali and T. Zulkifli (1991) Artificial propagation of the grouper, *Epinephelus suillus* at the Marine Finfish Hatchery in Tanjong Demong, Terengganu, Malaysia. Department of Fisheries, Ministry of Agriculture, Kuala Lumpur, 41 pp.
9. Dominey, J. and L. S. Blumer (1984) Cannibalism and early life stages of fishes. In: *Infanticide: comparative and evolutionary perspectives* (eds. by G. Hausfater and S. B. Hardy). Aldine, New York, 43-64.
10. Elgar, M. A. and B. J. Crespi (1992) Ecology and evolution of cannibalism. In: *Cannibalism: ecology and evolution among diverse taxa* (eds. by M. A. Elgar and B. J. Crespi). Oxford University Press, Oxford, 1-12.
11. Fox, L. R. (1975) Cannibalism in natural populations. *Ann. Rev. Ecol. Syst.*, 6: 87-106.
12. Fujii, A., Y. Kurokawa, S. Kawai, K. Yoseda, S. Dan, A. Kai and M. Tanaka (2007) Diurnal variation of tryptic activity in larval stage and development of proteolytic enzyme activities of Malabar grouper (*Epinephelus malabaricus*) after hatching. *Aquaculture*, 270: 68-76.
13. Fukuhara, O. (1989) A review of the culture of grouper in Japan. *Bull. Nansei Reg. Fish. Res. Lab.*, 22: 47-57.
14. Fukuhara, O. and T. Fushimi (1988) Fin differentiation and squamation of artificially reared grouper, *Epinephelus akaara*. *Aquaculture*, 69: 379-386.
15. Hecht, T. and A. Pienaar (1993) A review of cannibalism and its implications in fish larviculture. *J. World Aquacult. Soc.*, 24: 246-261.
16. Höglund, E., M. J. Bakke, Ø. Øverli, S. Winberg and G. E. Nilsson (2005) Suppression of aggressive behaviour in juvenile Atlantic cod (*Gadus morhua*) by L-tryptophan supplementation. *Aquaculture*, 249: 525-531.
17. Hseu, J. R. (2002) Effects of size difference and stocking density on cannibalism rate of juvenile grouper, *Epinephelus coioides*. *Fish. Sci.*, 68: 1384-1386.
18. Hseu, J. R. (2004) The separating effect of graders used in grouper larviculture. *J. Fish. Soc. Taiwan*, 31(1): 67-71.
19. Hseu, J. R., F. I. Lu, H. M. Su, L. S. Wang, C. L. Tsai and P. P. Hwang (2003b) Effect of exogenous tryptophan on cannibalism, survival, and growth in juvenile grouper, *Epinephelus coioides*. *Aquaculture*, 218: 251-263.
20. Hseu, J. R., H. F. Chang and Y. Y. Ting (2003a) Morphometric prediction of cannibalism in larviculture of orange-spotted grouper, *Epinephelus*

- coioides*. Aquaculture, 218: 203-207.
21. Hseu, J. R., P. P. Hwang and Y. Y. Ting (2004) Morphometric model and laboratory analysis on intracohort cannibalism in giant grouper *Epinephelus lanceolatus* fry. Fish. Sci., 70: 482-486.
 22. Hseu, J. R., P. S. Shen, W. B. Huang and P. P. Hwang (2007a) Logistic regression analysis applied in cannibalism of giant grouper *Epinephelus lanceolatus* fry. Fish. Sci., 73: 472-474.
 23. Hseu, J. R., W. B. Huang and Y. T. Chu (2007b) What causes cannibalization-associated suffocation in cultured brown-marbled grouper, *Epinephelus fuscoguttatus* (Forsskal, 1775)? Aquacult. Res., 38: 1056-1060.
 24. Kayano, Y., D. S. Jeong, T. Oda and H. Nakagawa (1990) Optimum feeding frequency on young red spotted grouper, *Epinephelus akaara*. Suisanzoshoku, 38: 319-326. (In Japanese with English abstract)
 25. Kayano, Y., S. Yao, S. Yamamoto and H. Nakagawa (1993) Effects of feeding frequency on the growth and body constituents of young red-spotted grouper, *Epinephelus akaara*. Aquaculture, 110: 271-278.
 26. Kusaka, A., K. Yamaoka, T. Yamada, M. Abe and I. Kinoshita (2001) Early development of dorsal and pelvic fins and their supports in hatchery-reared red-spotted grouper, *Epinephelus akaara* (Perciformes: Serranidae). Ichthyol. Res., 48: 355-360.
 27. Liao, I. C., H. M. Su and E. M. Chang (2001) Techniques in finfish larviculture in Taiwan. Aquaculture, 200: 1-31.
 28. Lim, L. C. (1993) Larviculture of the greasy grouper *Epinephelus tauvina* F. and the brown-marbled grouper *E. fuscoguttatus* F. in Singapore. J. World Aquacult. Soc., 24: 262-274.
 29. Narisawa, Y., H. Kohno and K. Fujita (1997) Development of swimming- and feeding-related characters in the grouper, *Epinephelus coioides*, larvae. J. Tokyo Univ. Fish., 84(2): 75-92.
 30. Nelson, R. J. and S. Chiavegatto (2001) Molecular basis of aggression. Trend. Neurosci., 24: 713-719.
 31. Parrish, J. D. (1987) The trophic biology of snappers and groupers. In: Tropical snappers and groupers: biology and fisheries management (eds. by J. J. Polovina and S. Raltson). Westview Press, Boulder and London, 405-463.
 32. Sabate, F. de la S., Y. Sakakura, M. Shiozaki and A. Hagiwara (2009) Onset and development of aggressive behavior in the early life stages of the seven-band grouper *Epinephelus septemfasciatus*. Aquaculture, 290: 97-103.
 33. Shima, T. (2001) Demand-feeding of groupers. In: Demand-feeding in fish-from basic to applied use (ed. by M. Tabata). Kouseishya Kouseikaku, Tokyo, 35-42.
 34. Smith, C. and P. Reay (1991) Cannibalism in teleost fish. Rev. Fish Biol. Fish., 1: 41-64.
 35. Takeshita, A. and K. Soyano (2008a) Effects of light intensity and color of rearing tank on cannibalistic in the juvenile orange-spotted grouper (*Epinephelus coioides*). Aquacult. Sci., 56: 175-180.
 36. Takeshita, A. and K. Soyano (2008b) The effect of artificial refuge on mortality by cannibalism in the juvenile orange-spotted grouper, *Epinephelus coioides*. Aquacult. Sci., 56: 255-256.
 37. Takeshita, A. and K. Soyano (2009) Effects of fish size and size-grading on cannibalistic mortality in hatchery-reared orange-spotted grouper *Epinephelus coioides* juveniles. Fish. Sci., 75: 1235-1258.
 38. Tseng, W. Y. T. and S. K. Ho (1988) Ecology. In: Grouper culture: a practical manual. Chien Cheng Pub., Kaoshiung, 94-98.
 39. Winberg, S. and G. E. Nilsson (1993) Roles of brain monoamine neurotransmitters in agnostic behaviour and stress reactions, with particular reference to fish. Comp. Biochem. Physiol., 106C: 597-614.
 40. Winberg, S., Ø. Øverli and O. Lepage (2001) Suppression of aggression in rainbow trout (*Oncorhynchus mykiss*) by dietary L-tryptophan. J. Exp. Biol., 204: 3867-3876.
 41. Yamamoto, S. (1996) Diurnal rhythm of feeding activity and estimation of daily ration of the larval red spotted grouper *Epinephelus akaara*. Nippon Suisan Gakkaishi, 62: 399-405.