

## 點帶石斑魚苗殘食者對不同體型被捕食者之選擇性

許晉榮

行政院農委會水產試驗所 海水繁養殖研究中心

### 摘 要

點帶石斑魚 (*Epinephelus coioides*) 的育苗過程中，殘食是一個經常被發現的現象。本實驗之目的即在探查石斑魚苗殘食者對不同體型被捕食者之選擇性。實驗結果顯示，當提供三種不同體型大小的被捕食者給殘食者時，縱使殘食者吃得下體型最大者，牠仍喜好選擇吞噬體型較小者。此種體型選擇的攝食行為可能與其最適攝食策略有關。因為追獵石斑被捕食者與處理時間，都會隨著被捕食者體型的增大而增長，由此行為所耗損之能量，應會大於其捕獵大型被捕食者所得到之能量，以致得不償失。而捕捉較小的被捕食者，魚體脫落或逃跑的機會較少，殘食者因而可藉此殘食有效率地得到所需之能量。

關鍵詞：殘食、點帶石斑、體型選擇

### 前 言

在魚類學中，殘食 (cannibalism) 指一隻魚殺死並食用同種魚大部份或全部身體的行為 (Smith and Reay, 1991; Hecht and Pienaar, 1993)。在許多養殖魚類的生活史中都可以發現殘食行為 (Smith and Reay, 1991)，特別是在種苗生產過程中，仔、稚魚間的殘食行為更是普遍 (Hecht and Pienaar, 1993; Baras and Jobling, 2002)。此可能與魚類在此階段成長快、攝餌量高、不易接受人工餌料或換餌及易於出現成長差異 (growth depensation) 有關 (Kubitza and Lovshin, 1999; Baras and Jobling, 2002)。此外，養殖池的環境通常較為單調，魚苗無法像在自然的環境中，可以藉由藏匿在天然的遮蔽物以躲避殘食者 (cannibal) 的捕食，而較高的養殖密度下也使得殘食者有較多機會遇到被捕食者 (prey) 而加以獵食 (Baras and Jobling, 2002)。

縱使殘食行為經常會造成魚群較低的存活率，但如果被殘食的個體是魚群中較為體弱或瘦小的個體，由於牠們的經濟效益通常較低，犧牲

牠們來提高魚群中其他個體的存活率與成長率，從養殖效益的觀點來看，未必是一件壞事 (Giles *et al.*, 1986; Parazo *et al.*, 1991; Baras, 1999)。事實上，殘食行為也可被看作一種族群的自我調控機制 (population regulation)，在環境惡劣下，犧牲一些個體可避免在資源匱乏時，對整個族群的穩定與生存造成威脅 (Fox, 1975; Polis, 1981; Juanes, 2002)。而這種行為也可能成為一種篩選的工具，將養殖魚群中成長較差者在育苗過程中即加以淘汰，使成長較快者可以脫穎而出 (Parazo *et al.*, 1991)。

石斑魚 (grouper) 在台灣是一種高經濟的養殖魚類，肉質鮮美，深受國人喜愛，因此其生產技術自然也引發海水養殖業者的興趣。牠有很明顯的殘食行為，以點帶石斑 (*Epinephelus coioides*) 為例，殘食行為通常出現在其體長 13 ~ 16 mm 時，然在整個育苗過程中皆可發現 (Narisawa *et al.*, 1998; Hseu *et al.*, 2003)。石斑魚苗殘食者會先咬住被捕食者的頭部，再將被捕食者由頭部以水平方式完全吞噬入腹中 (Hseu *et al.*, 2003)。因此可想而知，如果殘食者的嘴寬 (mouth width, MW) 沒有大於被捕食者的體高 (body depth, BD)，那麼殘食就有可能會失敗，兩尾魚苗都會死亡 (Hseu *et al.*, 2003)。藉由此觀念，Hseu *et al.* (2003) 測量石

\*通訊作者 / 台南縣七股鄉三股村海埔四號，TEL: (06) 788-04615 轉 219; FAX: (06) 788-1597; E-mail: bporgy12@yahoo.com.tw

**Table 1** Total lengths of grouper fry used in the study. N =20, mean±SEM

| Experiment/Classes  | I            | II           | III          | IV           |
|---------------------|--------------|--------------|--------------|--------------|
| <b>Experiment 1</b> |              |              |              |              |
| Total length (mm)   | 34.18 ± 0.13 | 38.20 ± 0.14 | 43.41 ± 0.15 | 60.49 ± 0.20 |
| Ratio to class I    | 1.00         | 1.12         | 1.27         | 1.77         |
| <b>Experiment 2</b> |              |              |              |              |
| Total length (mm)   | 37.06 ± 0.15 | 42.72 ± 0.13 | 46.42 ± 0.13 | 64.82 ± 0.21 |
| Ratio to class I    | 1.00         | 1.15         | 1.25         | 1.75         |

斑魚苗嘴寬及體高與體長 (total length, TL) 的關係式，再將兩者合併，得到了殘食者與被捕食者體長之關係式為： $TL_{\text{prey}} = 0.80 TL_{\text{cannibal}} - 1.50$ 。由此方程式判斷，點帶石斑殘食者如果要成功地吞嚥被捕食者，且被捕食者體長在 20 ~ 50 mm 之間時，殘食者的體長需為被捕食者的 1.29 ~ 1.34 倍。在進一步和其他海水魚類比較，可發現點帶石斑發生殘食所需的體長倍數值是相當低的，此可能也是在石斑育苗過程中殘食率會較高的原因。

Hseu (2002) 發現，在 5 組水缸中提供不同體型比例的配對 (由 1 : 1~1 : 1.79) 時，石斑魚苗體型差異愈大，殘食率會愈高。但如果同時供給大小不同的石斑苗時，殘食者會選擇先吃體型大者或小者呢？先吃大者，可一次得到較高的攝入能量，但會面臨捕食較為困難，吞嚥時間較久的問題 (Baras, 1999)，甚至有可能因為吞嚥時間過長，在沒有藏匿的狀態下，殘食者本身也可能被其他殘食者捕食；先吃小者，雖然一次捕獵所得攝入能量較低，但捕食所耗能量也較低 (Juanes, 2002)。此種對大 (Baras, 1999; Juanes, 2002)、小型 (Post and Evans, 1989; Amudesen *et al.*, 1995; Blom and Folkvord, 1997; Nilsson and Brönmark, 1999; Baras *et al.*, 2000) 不同被捕食者的殘食選擇在不同魚種皆可發現。為了解石斑魚殘食者對不同體型被捕食者的攝食行為是否亦有選擇性，且其殘食順序究竟為何，本實驗即在水缸中提供不同體型之被捕食者給殘食者，加以詳細觀察，期能對石斑魚的殘食行為有進一步的了解。

## 材料與方法

所使用之點帶石斑魚苗乃購自台南縣私人種苗繁殖場之八分苗 (約 2.4 cm)。購入後，先針對體型加以分級，分批馴養於室外 6 噸水泥池的各個箱網內，馴養期間餵食切碎之冷凍狗母魚肉。

石斑魚殘食者對不同體型被捕食者的攝食行為實驗，共進行兩次，每次方法均相同。進行之方式如下，在市售兩呎玻璃水缸 (61 × 29 × 40 cm) 內置放四種體型石斑魚苗各一尾，每尾石斑魚皆以游標尺量取全長至 0.05 mm。缸中四尾石斑魚苗的體長比例，由小到大 (第 I 到 IV 級)，在第一次實驗為 1.00 : 1.12 : 1.27 : 1.77，第二次實驗為 1.00 : 1.15 : 1.25 : 1.75 (詳細體長資料見 Table 1)。Hseu *et al.* (2003) 的實驗結果顯示，點帶石斑魚苗發生殘食時，殘食者體長需為被捕食者體長的 1.29 ~ 1.34 倍，本實驗中最大體型 (第 IV 級，即殘食者) 的石斑魚苗是第 III 級者的 1.39 與 1.4 倍，所以理論上，足以吞嚥第 I ~ III 級魚苗，但第二大 (第 III 級) 及第三大 (第 II 級) 魚苗的體型尚還不足以吞嚥體長較其小者，亦即在此設計下，本實驗可以簡化為殘食者對三種體型被捕食者的優先選擇順序之檢驗。

每次實驗皆進行 20 組，水族缸中海水維持在 55 L 左右，所使用之海水為沉澱後之自然海水 (37 psu, 28 ~ 30°C)。水族缸上裝置有簡單過濾裝置，缸內並有打氣設備。實驗期間不餵食，每天上、下午分數次觀察，遇有殘食發生，即加以紀錄，每次實驗進行三天。

殘食者對不同體型被捕食者的優先選擇順序

以經葉氏連續性校正 (Yate's correction for continuity) 之卡方 ( $\chi^2$ ) 測驗加以檢定, 顯著水準設定為 5% (沈, 1993)。

## 結 果

兩次實驗結果列於 Table 2。第一次實驗中, 有兩缸分別有一尾第 III 級及第 IV 魚死亡, 不列入計算, 剩餘 18 缸中, 有 15 缸發生殘食, 其中又有 6 缸發生兩次, 殘食者皆是第 IV 級, 也就是缸中體型最大者。殘食者先吃第 I 級(缸中最小者)的情形, 共有 7 次, 其中有兩缸, 殘食者接下來吃了缸中的第 II 級魚苗。殘食者先吃第 II 級的情形共有 6 次, 其中有兩缸, 殘食者之後又吃了缸中的第 I 級魚苗, 有一缸則是殘食者吞噬第 II 級後續吃第 III 級魚苗。除了這 13 缸可以紀錄瞭解殘食發生的順序外, 還有兩缸則是第 I、II 級被殘食, 但是殘食發生時間都在下午五點到隔天清晨八點, 觀察者不在現場的時候, 所以無法辨明殘食發生的順序。

**Table 2** Experimental evidence of prey size selection in cannibalistic orange-spotted grouper

| Result                                                                             | Frequency |
|------------------------------------------------------------------------------------|-----------|
| <b>Experiment 1</b>                                                                |           |
| Class I was the first cannibalized                                                 | 7         |
| Only class I was cannibalize                                                       | 5         |
| Class I → Class II                                                                 | 2         |
| Class II was the first cannibalized                                                | 6         |
| Only class II was cannibalize                                                      | 4         |
| Class II → Class I                                                                 | 1         |
| Class II → Class III                                                               | 1         |
| Both class I and II were cannibalized, but the sequence could not be discriminated | 2         |
| Total                                                                              | 15        |
| <b>Experiment 2</b>                                                                |           |
| Class I was the first cannibalized                                                 | 9         |
| Only class I was cannibalized                                                      | 7         |
| Class I → II                                                                       | 1         |
| Class I → III                                                                      | 1         |
| Only class II was cannibalized                                                     | 1         |
| Total                                                                              | 10        |

第二次實驗中, 20 個水缸中皆未發現魚苗屍體, 然僅有 10 缸發生殘食, 殘食者同樣皆是第 IV 級, 第一個被吃的被捕食者是第 I 級的情形共有 9 次, 其中殘食者續吃第 II 級者 1 次, 續吃第 III 級者也是 1 次。第一個被吃的被捕食者是第 II 級的情形僅有 1 次, 該殘食者在接下來的實驗過程中並未再續吃其他魚苗。

利用上述數據, 以卡方測驗經葉氏連續性校正檢定殘食者對被捕食者的優先選擇順序。理論上, 殘食者吞噬被捕食者如果在體型上沒有選擇性, 則三種體型的被捕食者被殘食的機率應是相等的。因第一次實驗中, 有些組中第 I 級及第 II 級被捕食者被吞噬的順序無法辨明, 因此乃將虛無假設( $H_0$ )定為殘食者第一次選擇吞噬的被捕食者是第 III 級與第 I+II 級的可能性為 1:2。以經葉氏連續性校正之卡方測驗加以檢定, 結果顯示兩次實驗該虛無假設都不被接受 ( $\chi^2$  分別為 5.56 與 6.30, 均大於  $\chi^2_{0.05, 1} = 3.841$ ,  $P < 0.05$ ), 殘食者對被捕食者體型的優先選擇順序上較偏好體型較小的第 I 及第 II 級的魚苗。

## 討 論

本研究結果顯示, 石斑殘食者雖然可以吞噬體型較大的被捕食者 (第 III 級者), 但對被捕食者體型的優先選擇順序上明顯較偏好體型較小者, 並沒有第 III 級者優先被吞噬的情形發生。由體長的統計值看來, 或許由於第 I 及第 II 級被捕食者的體型對殘食者而言之分別性不是那麼大, 以致於在第一次實驗中, 先吃第 I 或第 II 級的順序約略相同。在第二個實驗中, 雖然大多數殘食者事先選擇吃第 I 級者, 不過亦有 1 組是第 II 級被捕食者先被吞噬。實驗結果也顯示, 不論先吃第 I 或第 II 級, 接下來第二個殘食的對象大部分也是第 II 或第 I 級, 會接著吃第 III 級者的機率較低。此顯示石斑魚苗在捕獵不同體型被捕食者時, 會有強烈的選擇性行為發生。

在兩次實驗中, 殘食者的體型 (第 IV 級者) 分別是第 II 與第 III 級者的 1.52 ~ 1.58 倍與 1.39 ~ 1.40 倍, 此體型比例的差異顯然造成了殘食者選擇殘食順序的原因。類似比例的體型差異倍數, 在 Hseu (2002) 以不同體型比例配對實驗中也造

成不同的殘食率，殘食者的體長平均為被捕食者之 1.61 者，其殘食率分別為 57.5%；而 1.44 倍者，殘食率為 20%，兩者有顯著之差異 ( $P < 0.05$ )。由行為生態學的最適覓食理論 (optimal foraging theory) 來看，動物為取得最大的覓食淨效率，會選擇最適當的覓食行為、食物種類、攝食地...等 (尚, 2001)，此在魚類亦然 (Hart, 1986; Hughes, 1997)。隨著發育過程，石斑魚苗躲藏及逃脫的能力應該會逐漸增進，殘食者要能成功地捕捉被捕食者愈來愈難；此外，隨著魚體增長，殘食者即使成功地捕捉到被捕食者，處理時間(handling time，由捕捉獵物到完全吞嚥的時間)也會愈來愈長 (Hoyle and Keast, 1987; Nilsson and Brönmark, 1999)，因為處理時間變長，被殘食者捕捉到的獵物逃走的机会增加，或有可能被其他掠食者搶走 (此種掠食者稱之竊盜寄生者，kleptoparasite) (Nilsson and Brönmark, 1999)，這些都會造成殘食者捕食成本能量付出的增加。此外，攝食體型太大的被捕食者也可能會因為無法完全吞嚥而造成兩者皆亡的情形。因此，捕捉體型較大的被捕食者雖然可以帶給殘食者較高的攝入能量，但石斑魚苗通常喜好選擇獵取體型較小的被捕食者，而這些被捕食者也是經濟效益較低者。

Hseu (2004) 之前曾對台灣石斑育苗階段所使用的篩網 (grader) (永安式篩網) 的分級效果進行分析，由 Hseu (2004) 的計算，除了經由一台吋及一吋二兩相鄰的篩網所篩過之最大點帶石斑魚苗的體長約為小魚的 1.32 倍外，其他不同級的篩網 (八分到二吋二) 網目所篩過的點帶石斑魚苗，最大魚體長約為小魚體長的 1.09 ~ 1.19 倍。因此除了 1.32 倍很接近 Hseu *et al.* (2003) 所推算的 1.34 ~ 1.29 倍值，較可能發生殘食外，剛分級過的魚苗理論上短期之內是不易發生殘食的。由本實驗的結果來看，由於石斑魚對捕食被捕食者有其體型上的選擇性，捕獵體型相近者的機率不高，因此只要在分級後進行充足的餵食，不要造成石斑魚苗體型差異太大，應該可以將該魚殘食行為所造成的損失降到最小。

## 參考文獻

沈明來 (1993) 卡方分布及其應用. 生物統計學入門, 第二版. 九州圖書文物有限公司, 台北, 187-214.

- 尚玉昌 (2001) 覓食行為生態學. 行為生態學, 北京大學出版社, 北京, 20-57.
- Amundsen, P. A., B. Damsgård, A. M. Arnesen, M. Jobling and E. H. Jørgensen (1995) Experimental evidence of cannibalism and prey specialization in Arctic charr, *Salvelinus alpinus*. Environ. Biol. Fish., 43: 285-293.
- Baras, E. (1999) Sibling cannibalism among juvenile vundu under controlled conditions. I. Cannibalistic behaviour, prey selection and prey size selectivity. J. Fish Biol., 54: 82-105.
- Baras, E. and M. Jobling (2002) Dynamics of intracohort cannibalism in cultured fish. Aquacult. Res., 33: 461-479.
- Baras, E., M. Ndao, M. Y. J. maxi, D. Jeandrain, J. P. Thomé, P. Vandewalle and C. Mélard. (2000) Sibling cannibalism in dorada under experimental conditions. I. Ontogeny, dynamics, bioenergetics of cannibalism and prey size selectivity. J. Fish Biol., 57: 1001-1020.
- Blom, G. and A. Folkvord (1997) A snapshot of cannibalism in 0-group Atlantic cod (*Gadus morhua*) in a marine pond. J. App. Ichthyol., 13: 177-181.
- Fox, L. R. (1975) Cannibalism in natural populations. Ann. Rev. Ecol. Syst., 6: 87-106.
- Giles, N., R. M. Wright and M. E. Nord (1986) Cannibalism in Pike fry, *Esox lucius* L.: some experiments with fry density. J. Fish Biol., 29: 107-113.
- Hart, P. B. J. (1986) Foraging in teleost fishes. In The behaviour of teleost fish (T. J. Pitcher ed.) Croom Helm, London and Sydney, 211-2235.
- Hecht, T. and A. Pienaar (1993) A review of cannibalism and its implications in fish larviculture. J. World Aquacult. Soc., 24: 246-261.
- Hseu, J. R. (2002) Effects of size difference and stocking density on cannibalism rates of juvenile grouper, *Epinephelus coioides*. Fish. Sci., 68: 1384-1386.
- Hseu, J. R. (2004) The separating effect of graders used in grouper larviculture. J. Fish. Soc. Taiwan, 31: 67-71.
- Hseu, J. R., H. F. Chang and Y. Y. Ting (2003) Morphometric prediction of cannibalism in larviculture of orange-spotted grouper, *Epinephelus coioides*. Aquaculture, 218: 203-207.
- Hoyle, J. A. and A. Keast (1987) The effect of prey morphology and size on handling time in a piscivore, the largemouth bass (*Micropterus salmoides*). Can. J. Zool., 65: 1972-1977.
- Hughes, R. N. (1997) Diet selection. In Behavioural ecology of teleost fishes (Godin, J. J. ed.) Oxford

- University Press, Oxford, 134-162.
- Juanes, F. (2002) The allometry of cannibalism in piscivorous fishes. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.*, 60: 594-602.
- Kubitza, F. and L. L. Lovshin (1999) Formulated diets, feeding strategies, and cannibalism control during intensive culture of juvenile carnivorous fishes. *Rev. Fish. Sci.*, 7: 1-22.
- 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: 75-92. (In Japanese with English abstract)
- Nilsson, P. A. and C. Brönmark (1999) Foraging among cannibals and kleptoparasites: effects of prey size on pike behavior. *Behav. Ecol.*, 10: 557-566.
- Parazo, M. M., E. M. Avila and D. M. Meyers, Jr. (1991). Size- and weight-dependent cannibalism in hatchery-bred sea bass (*Lates calcarifer* Bloch). *J. Appl. Ichthyol.*, 7: 1-7.
- Polis, G. A. (1981) The evolution and dynamics of intraspecific predation. *Ann. Rev. Ecol. Syst.*, 12: 225-251.
- Post, J. R. and D. O. Evans (1989) Experimental evidence of size-dependent predation mortality in juvenile yellow perch. *Can. J. Zool.*, 67: 521-523.
- Smith, C. and P. Reay (1991) Cannibalism in teleost fish. *Rev. Fish Biol. Fish.*, 1: 41-64.

## Prey Size Selection in Cannibalistic Fry of the Orange-spotted Grouper (*Epinephelus coioides*)

Jinn-Rong Hseu

Mariculture Research Center, Taiwan Fisheries Research Institute

### ABSTRACT

During larviculture of the orange-spotted grouper, *Epinephelus coioides*, cannibalism is a frequent phenomenon. The aim of this study was to investigate the prey size selection of the cannibalistic orange-spotted grouper fry. The results showed that when offered prey of three sizes, the cannibal preferred the smaller prey to the larger ones although it was capable of engulfing the larger individuals. Size selection should be related to an optimal foraging strategy by the grouper. An increase in the energy in pursuit and handling time for larger prey would exceed the benefits gained from consumption of the prey. Eating smaller prey can reduce the risk of failing or the prey escaping. Thus, grouper can efficiently gain energy through cannibalistic acts against smaller prey.

**Key words:** cannibalism, orange-spotted grouper, *Epinephelus coioides*, size selection

---

\*Correspondence: Mariculture Research Center, Fisheries Research Institute, Chigu, Tainan, Taiwan. TEL: (06) 788-0461 ext. 219; FAX: (06) 788-1597; E-mail: bporgy12@yahoo.com.tw