



鰻魚放流與標識方法之探討

周爰瑱^{1*}、韓玉山²、黃瀛生³

¹行政院農業委員會水產試驗所東部海洋生物研究中心

²國立臺灣大學漁業科學研究所

³行政院農業委員會水產試驗所淡水繁養殖研究中心

摘要

日本鰻是水產養殖的重要魚種之一，然而目前養殖所需的大量鰻苗仍然依賴天然捕撈，成為養殖產業的重大瓶頸，而人工增殖放流，為增加降海種鰻的手段之一，進而可以增加天然鰻線的數量，而放流效益評估則有賴於鰻魚標識，本文即探討鰻魚的標識方法及其進展。本所自 1976 年開始執行鰻魚的人工放流計畫，並自 2013 年與臺灣大學團隊合作選定臺灣宜蘭縣宜蘭河，以及新竹縣鳳山溪，進行日本鰻的標識放流，並追蹤野放後之鰻魚之生活史動態與降海洄游情形，結果發現，放流種鰻於放流後 1–2 個月內會集中在河口區，造成回收高峰幾乎集中在前 2 個月，放流鰻於放流後可適應野外環境，且降海洄游之策略與野生成鰻相似。另外，利用衛星標識放流，最長追蹤日本鰻長達 60 天，發現日本鰻於產卵洄游時 80% 棲息於溫度低於 24.5°C 之水域，且棲息溫差小於 8.5°C，並推測日本鰻之產卵洄游深度受到最小溫度的限制。

關鍵字：日本鰻、上浮式衛星標籤、洄游

前言

鰻鱺屬 (*Anguilla*) 鰻魚現生物種含亞種共有 19 種，分布在熱帶地區至溫帶地區，除南北美洲太平洋沿岸、南大西洋南美洲及非洲沿岸以外，東太平洋、大洋洲、印度洋、地中海、北歐及波羅的海等均有其生存的蹤跡 (Ege, 1939; Tesch, 2003; Watanabe et al., 2009)。

鰻魚屬降海產卵 (catadromous) 的魚類，於海洋中繁殖之後，其幼生經由洋流推送至沿岸、河口、河流及湖泊內生長，Schmidt 在 1920 年代發現歐洲鰻 (*Anguilla anguilla*) 的天然繁殖場是位於加勒比海的馬尾藻海 (Sargasso Sea)，並且經由墨西哥灣暖流 (Gulf Stream) 及北大西洋洋流 (North Atlantic Current) 將其幼生推送至數千公里外的歐洲 (Tesch, 2003)，Tsukamoto (1992) 發現日本鰻 (*A. japonica*) 產卵場在北太平洋馬里亞納群島附近之駿河海山，其幼生經由北赤道洋流朝西漂游、再由

* 通訊作者/96143 臺東縣成功鎮五權路 22 號；
TEL: (089)850090; FAX: (089)850092;
E-mail: ytchou@mail.tfrin.gov.tw





鄂克曼海流及黑潮往北推送至東亞各國沿岸。鰻魚幼生從出生地漂流到成長棲地的距離遙遠而耗費時日，且為適應洋流推送而演化出透明扁平形狀的柳葉期幼生 (leptocephalus) (Smith, 1989; Pfeiler, 1999; Miller and Tsukamoto, 2004)。柳葉期幼生在接近河口時，變態為玻璃鰻 (glass eel)，然後經由淡水的吸引，往河川上溯，在河川中成長，直到成熟後再降海產卵結束一生。

1980 年後，全球氣候變遷造成海溫升高 (Bonhommeau et al., 2008)、聖嬰現象 (Kimura et al., 1994; Zenimoto et al., 2009)、人為因素如棲息地破壞、生存水域受污染或濫捕等諸多因素，鰻魚資源不斷下降，國際自然保護聯盟瀕危物種紅皮書 (IUCN Red List) 已經將歐洲鰻列為極度瀕危物種 (critically endangered)，美洲鰻 (*A. rostrata*) 及日本鰻亦列為瀕危物種 (endangered)，且將其他 12 種可作為替代食用物種的鰻魚列入近危物種 (near threatened)，如果列為極度瀕危的鰻魚，產出國無法提供有效管理鰻魚資源的方法及證據，將會被華盛頓公約 (CITES) 列入禁止貿易物種，對臺灣鰻魚產業將造成巨大的影響。

鰻魚養殖需依賴天然捕獲鰻苗，在鰻魚人工繁殖可量產鰻苗之前，資源復育與維續相形重要，尤其是鰻魚人工放流在歐美國家行之有年，而放流效益評估則有賴於鰻魚標識。近十年來，隨著彈脫型衛星標識器 (Pop-up satellite archival tag, PSAT) 之演進研發，現已運用於大洋性魚類及海洋哺乳類

生態習性及洄游路徑探討，衛星標識器可記錄海洋環境溫度及深度資料，配合光照度資料，可進一步推估地理位置。種鰻之產卵洄游特徵及產卵場之海洋環境因子，一直是鰻魚人工繁養殖重要的一環，標識放流結果可提供種鰻洄游時之海洋環境資訊，進一步了解種鰻環境調控及催熟機制，有助於人工繁養殖技術之確立，進而達成鰻魚資源復育之目標。

臺灣鰻魚人工放流

一、標識放流鰻魚的方法

水產試驗所自 1976 年基於鰻魚放流對鰻苗天然資源的培育具有其正面效益的概念，開始執行鰻魚的人工放流計畫。早期先催熟後直接海放，自 2003 年起採用增加河口與淡水棲地中鰻魚資源量的策略，依鰻魚的生態習性，適度的放流大型成鰻，以期能依其生理需要，盡快進行降海產卵並適度的放流幼鰻期能增加河川鰻魚資源量，以增加未來降海產卵的種鰻數量。

人工放流種苗是補充資源最直接的方式 (劉，2011)，而標識鰻魚可用於研究其族群動態、洄游路徑、資源評估等。為了研究鰻魚特殊的生活史，科學家曾用不同的方法來標識鰻魚，例如在個別魚體表或體內以標籤或晶片來加以區分、用浸泡方式在身體或耳石染色、在體表刺青染色或是剪鰭等。以下介紹各種主要標識的差異性及其運用，詳細的方法及優缺點如表 1 所示。

(一) 人工標籤法





在魚體表或體內打上標識，如塑膠標籤 (圖 1)、微電子晶片 (圖 2、3)、鐵環等物品，作為個體辨識之用。主要應用於黃鰻 (yellow eel) 或是銀鰻 (silver eel) 等大型個體上，幼生或幼鰻因體型小而無法置入。

(二) 體表破壞法

在魚體表上刺青、剪除一部分的尾鰭或胸鰭或是利用硝酸銀溶液、液態氮在皮膚上標識，主要用在幼鰻以上個體，鰻線太小而

無法應用。

(三) 浸泡藥劑法

將魚體浸泡於可染色的藥劑中 (圖 4)，例如俾斯麥棕 (bismarck brown) 或是羥四環素 (oxytetracycline)，依照不同之藥理作用，可以將藥劑染於體表、肌肉或是骨骼上來作為與野生鰻的區別，但是染色的個體間無法詳細區分，此方法在所有時期的鰻魚均可應用。

表 1 各種標識鰻魚的方法

標識類別	標識法	適用位置	適用體型	優點	缺點
人工標籤	塑膠標籤	體表	黃鰻、銀鰻	外觀標記、分辨個體	易脫落、侵入性
人工標籤	鐵環	體表	黃鰻、銀鰻	外觀標記、分辨個體	易脫落
人工標籤	微電子晶片	腹腔、皮下	黃鰻、銀鰻	分辨個體、不易脫落	價格稍貴、侵入性
人工標籤	無線電發報器	腹腔	黃鰻、銀鰻	不需重複捕捉	時效短價格貴、侵入性
人工標籤	GPS 發報器	體表	銀鰻	不需重複捕捉	時效短、價格貴、易脫落
體表破壞	剪鰭	體表	黃鰻、銀鰻	外觀標記	易感染
體表破壞	硝酸銀	體表	黃鰻、銀鰻	外觀標記、分辨個體	時效短、易消褪
體表破壞	刺青	體表	黃鰻、銀鰻	外觀標記、分辨個體	時效短、易消褪
體表破壞	液態氮	體表	黃鰻、銀鰻	外觀標記、分辨個體	時效短、易模糊
浸泡藥劑	色素染劑	體表、肌肉	各種體型	外觀標記	時效短、會退色
浸泡藥劑	羥四環素	耳石	各種體型	大量標記	辨識標記需犧牲魚隻
浸泡藥劑	茜素	耳石	各種體型	大量標記	辨識標記需犧牲魚隻



圖 1 塑膠標籤植入鰻魚背部肌肉





圖 2 微電子晶片外觀



圖 3 皮下植入微電子晶片後的魚體表外觀

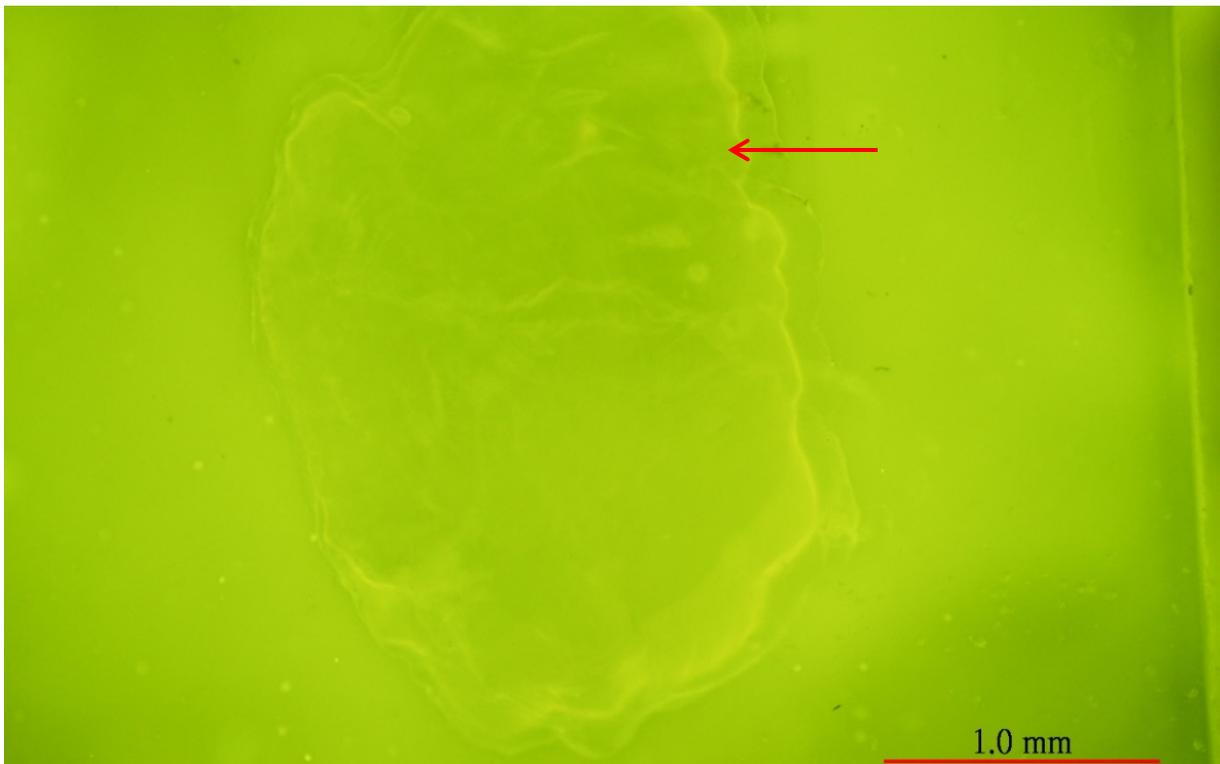


圖 4 鰻魚耳石經四環素染色(放流於 2011 年鳳山溪的幼鰻，於 2013 年捕獲)





Fries (1965) 用 9 種不同染劑將玻璃鰻染色，並認為俾斯麥棕可以用來研究玻璃鰻的近岸洄游路線，這種染料可以讓玻璃鰻染色 6 天以上，並藉由再捕來研究玻璃鰻洄游路徑 (Nielsen, 1988)。Dekker (1986) 利用羧四環素標識研究，評估荷蘭多個地區的鰻線採捕量差異，發現標識 1 週後，可於耳石上留下清楚標記，並且認為此標識法可應用於較大鰻魚。Tzeng (1984) 利用螢光染料研究新北市雙溪玻璃鰻上溯洄游動態，總重複捕獲率約為 47%，此標記方式並沒有造成魚體損傷。

二、近年鰻魚增殖放流作業

以水產試驗所於近年內的鰻魚放流為例，在 2013 年度總共放流成鰻 2,160 尾，之後在放流的河川中採樣，共採集野生鰻 303 尾，放流鰻 36 尾 (雌 23 隻、雄 13 隻)，宜蘭河回收到的成鰻共 24 尾，其中有晶片的有 9 尾，回收率為 2.8%、頭前溪及鳳山溪所回收到的鰻魚總共有 3 尾，回收率為 0.36%，而高屏溪回收到的鰻魚有 9 尾，其回收率為 1.9%。於放流後被捕抓或是自然死亡約佔 5-7 成，最後順利降海洄游約佔 3-5 成。

2014 年度種鰻放流作業，原訂於宜蘭新城溪進行放流作業，經實地考察，發現新城溪河段之中上游有工廠及農田水利會攔水設施，會將溪水引入後再由大排水溝排出，冬季如遇豐水期則水源較充沛，尚有多餘河水流入新城溪下游河道中，但春夏季若逢枯水期間，溪水幾乎全引入大排供灌溉之用，導致新城溪下游河道呈現長期枯竭狀

態，不利於鰻魚生存與遷徙，因此經綜合考量後將地點更換回宜蘭河。

2015 年延續計畫，持續調查鳳山溪、高屏河流域中的日本鰻資源量，2016 年於 10 月 25 日至 11 月 08 日進行日本鰻種鰻放流工作，施放地點為宜蘭河中游與河口處，宜蘭河流域共放流 558 尾，總重量 385 kg。10 月 26 日於鳳山溪麻園生態公園與寶石橋進行日本鰻種鰻放流工作，鳳山河流域共放流 471 尾，總重量 315 kg，放流後定期於麻園生態園區與寶石橋之上下游以電魚法進行採集，採集調查的範圍增加為原本調查距離之 3-5 倍，由回收之晶片標號紀錄，了解放流種鰻的移動路徑，自 2015 年放流開始至年底共進行了 5 次採樣調查，日期與採集結果如下：11 月 2 日於寶石橋往上游約 100 m 的河岸，發現 1 尾已經腐爛且遭到啃食的銀化日本鰻，沒辦法以晶片掃描的方式確認，但透過體態來判斷應該是放流種鰻。11 月 8 日於麻園生態園區捕獲 3 尾放流種鰻，同日於寶石橋沿岸也捕獲 5 尾放流種鰻，都以晶片掃描確認無誤並原處放生。11 月 24 日無捕獲紀錄。12 月 5 日於寶石橋沿岸捕獲 1 尾放流種鰻，以晶片掃描確認無誤後原處放流。12 月 26 日無捕獲紀錄。自放流開始至 2016 年結束，共計 10 尾，而 2017 年 4 月及 5 月的採集調查都無捕獲紀錄，整體而言放流回收率約為 2%。

高屏河流域於 10 月 25 日至 11 月 8 日期間作業共放流 455 尾，總重量 208 kg。高屏溪放流後請當地漁民協助，於雙園大橋下設置蛇籠採集鰻魚，採集之鰻魚送至實驗室





進行基本形質量測與晶片掃描，至 4 月 30 日止共捕獲日本鰻 111 尾，都沒掃描到晶片。造成高屏溪回收率極低的因素，可能是放流位置與捕捉位置相差太遠、地形阻隔或由於高屏溪下游河口廣闊，造成放流的日本鰻不易被捕獲。

鰻魚遷徙洄游動態

一、鰻魚產卵洄游研究

隨著彈脫型衛星標識器 (Pop-up satellite archival tag, PSAT) 之演進研發，現亦已運用於大洋性魚類及海洋哺乳類生態習性及洄游路徑之探討，科學家曾經利用浮上式衛星標識器 (PSAT)，追蹤歐洲鰻或紐西蘭大鰻的降海洄游行為 (Aarestrup et al., 2009; Jellyman and Tsukamoto, 2010)。標識器本體搭載了溫度及壓力感應器 (可轉換為水深) 以記錄被標識個體棲息的水溫與深度，更搭配了光度感應器來解析地理位置，以描繪其洄游路徑。Righton 所主持之歐盟鰻魚資源調查大型研究計畫，發現歐洲鰻每年 10–12 月開始降海，歷經 5,000–10,000 km 之洄游，抵達位於馬尾藻海之產卵場，歐洲鰻降海洄游時，棲息深度範圍為水深 200–1,000 m 之間，棲息環境水溫範圍介於 0–11°C，在產卵洄游的期間進行規律性的日夜垂直洄游。由於 2–5 月下旬可採集到小於 5 mm 的仔魚，因此推斷降海洄游行為介於 80–170 天之間完成，但此理論未能證實，因該團隊追蹤歐洲鰻長達 6 個月後，仍未能追蹤其至產卵場 (Righton

et al., 2016)。日本的研究團隊自 2008 年以後，也數次在日本近海進行日本鰻的衛星標識，追蹤銀鰻如何從陸地河川回到馬里亞納島西側的產卵場 (Manabe et al., 2011)。然而，由於衛星追蹤器大多過早脫離，追蹤日數太短，其降海產卵的洄游路線仍然是個謎。

鰻魚的魚體細長，體表無磷，因此衛星追蹤器易提前脫離，造成記錄時間過短，因此標識技術的良莠為影響鰻魚標識放流成效最重要之一環，本所因此進而研發特殊之鰻魚衛星標識器標識放流方式。

二、彈脫型衛星標識器種類

(一) 上脫型衛星記錄標識器 (PSAT)

上脫型衛星記錄標識器為 Microwave Telemetry (MT) (圖 5) 製造之 Tiny next generation archival Pop-up tag (X-Tag) 適用於中小型魚類，標體長度 32 mm，主體長度為 12 cm，重量 40 g，可承受深度達 3,500 m。感應器元件運作溫度範圍 -4–40°C (標識器記錄誤差為 0.03°C)，深度範圍 0–1,296 m，最大光照靈敏度為 $4 \times 10^{-5} \text{Lux}@555\text{nm}$ 標識器尾，籤體可發射符合 ARGOS 規範之衛星訊號，操作頻率 $401.650 \text{ MHz} \pm 36 \text{ kHz}$ ，發送間隔 45–120 秒。端鼻錐處設有緊急釋放裝置—電解分離鏈接環，倘若達到其中一項彈脫條件，其環狀針腳便會發出電能，緩緩溶斷 (腐蝕) 與碳纖維之間的連接，使標識器從魚體脫離上浮至海水表面 (錨定裝置依然與魚體保持連接)。

(二) 存活標識記錄器 (SPAT)

存活標識記錄器 (圖 6) 為 Wildlife





Computers 製造，標體長度 38 mm，主體長度為 12.4 cm，重量 60 g，標識器在追蹤器植入魚體內 30 天後會自動脫離，並浮至水面上將資料發送至衛星。其具有偵測裝置來確認追蹤生物狀況，若包含以下三種情形，標識器會脫離魚體並上浮至水面：標識器下沉深度超過海平面 1,700 m；標識器連續 24 小時飄浮在水面上；標識器超過 24 小時停留在一定深度 (+/- 2 m)。另追蹤裝置具有光感受器，可以偵測白天或黑夜，因此，若此偵測器沒有晝夜輪替，代表被標識魚類可能已被捕食，標識器在獵食者的腸胃道內。除此外追蹤器可偵測周遭水溫及深度，以判別追蹤器是否被沖上海岸或被捕獲。

(三) 標記報告標識器 (Mark Report PAT, mrPAT)

標記報告標識器 (圖 7) 為一種小型的追蹤裝置，標體長度 23 mm，主體長度為 12.1 cm，重量 31 g、水滴型。主要用來追蹤大範圍的魚群移動情形，其追蹤魚群數量多、使用過程簡單、效率高。當追蹤器標識至於體身上時，過一段時間後，標識器會脫離魚體並上浮至海水面，發射衛星訊號，記錄於電腦中，操作頻率為 401.678 MHz。此追蹤器的電池具有平衡裝置，可在海水中保持其穩定性。

三、彈脫型衛星標識器標識方法

隨著標識器的改良已經越來越的研究開始使用標識器進行生物追蹤，但標識器及手術對生物體造成的影響的研究仍相當闕如，本所測試以下四種不同之標放手術在室內於 0、3、12、36 及 57 小時分別觀察及錄



圖 5
上脫型衛星
記錄標識器
X-Tag



圖 6
存活標識記錄器(SPAT)

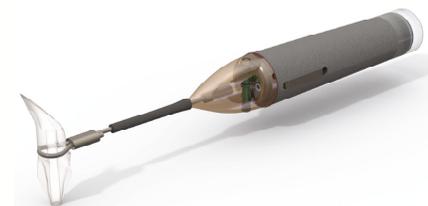


圖 7
標記報告標識器(mr PAT)

影 10 分鐘，待 3 天後將石塊及水管置入蓄養池中，以模擬天然的環境，並持續觀察其後續衛星標連接情形及傷口癒合狀況，並於 1 個月後觀察測量體長體重等數值，以了解標識手術後其成長率之變化，並於野外進行實地試驗。

(一) Jellyman and Tsukamoto 標識法

本方法適用於體型較大之鰻魚，為紐西蘭 Jellyman 博士與日本 Tsukamoto 博士首次研發 (Jellyman and Tsukamoto, 2011)，應用於紐西蘭特有種長鰭鰻魚 (*A. dieffenbachii*) 之標識方式，首先準備 3 個圓型的塑膠片及有墊片之圓形鐵圈 3 個，塑膠片的功能為固定標識器，而圓形鐵圈則為保護魚體。準備完成後在圓形之塑膠片上面鑽孔，其中兩面塑膠片及圓形墊片用來固定在鰻魚身體的兩側，另一片置於鰻魚背部，





用來固定衛星標識器。固定方式是透過兩根空心的針頭植入鰻魚背部兩側的肌肉，尼龍線穿過其中一側之塑膠圓片及空心針頭後，於鰻魚背部與衛星標識器連接，接下來穿過另一側之空心針頭、塑膠圓片及圓形鐵圈後，將所有之空心針頭移除，之後將鐵線拉緊並用鉛扣在鰻魚身體兩側以圓形結固定，並剪除多餘的線材（圖 8）。

(二) Økland 標識法

本方法需要準備兩個硬質塑膠板（ $10 \times 45 \times 2$ mm），將這兩個硬質塑膠板分別置於鰻魚兩側，為減少硬質塑膠板傷害魚體皮膚，在塑膠板及魚體之間放置厚度約 4 mm 之矽膠墊，以減少標識器與皮膚產生磨擦。將兩個空心針頭植入鰻魚背部後，以不鏽鋼絲穿過空心針頭，並將空心針頭移除，並拉緊不鏽鋼絲後固定，最後切除多餘的線材。本標識法之優點為不易脫落（Økland et al., 2013），但對鰻魚的肌肉傷害較大，若是應用於鮭魚等具有鱗片之標識物種則效果極佳。

(三) Westerberg 標識法

本標識法為 Westerberg 博士研究開發，應用鰻魚皮膚韌性極強的特性，無須穿透鰻魚肌肉（Økland et al., 2013）。本方法使用於鰻魚身上設置三個連接點的方式減少標識器掉落之機會，雖然在自然環境中水阻仍將集中於同一個連接點，但如果第一連接點鬆脫，第二連接點同時已經有足夠之時間使術後之傷口癒合，因此可有效降低鬆脫機率，若第二連接點亦鬆脫，則仍有第三連接點與標識器相連。首先準備一條長度為 25 mm 直徑為 0.8 mm 之鐵絲，在兩端分別旋轉為垂直及水平的環並以熱塑管包覆中間的部分，尼龍繩一端與標識器連接，另一端穿過垂直之圓圈並以熱塑管固定為圓形環，三根中空之針頭水平的植入鰻魚背部皮膚下層，再將直徑 0.8 mm 之鐵絲穿過空心針頭，之後移除所有之中空針頭，靠近頭部之鐵絲穿過尼龍繩圓形環後固定，第二條穿過水平之環後將鐵絲固定，第三條鐵絲則穿過垂直之圓圈後固定。

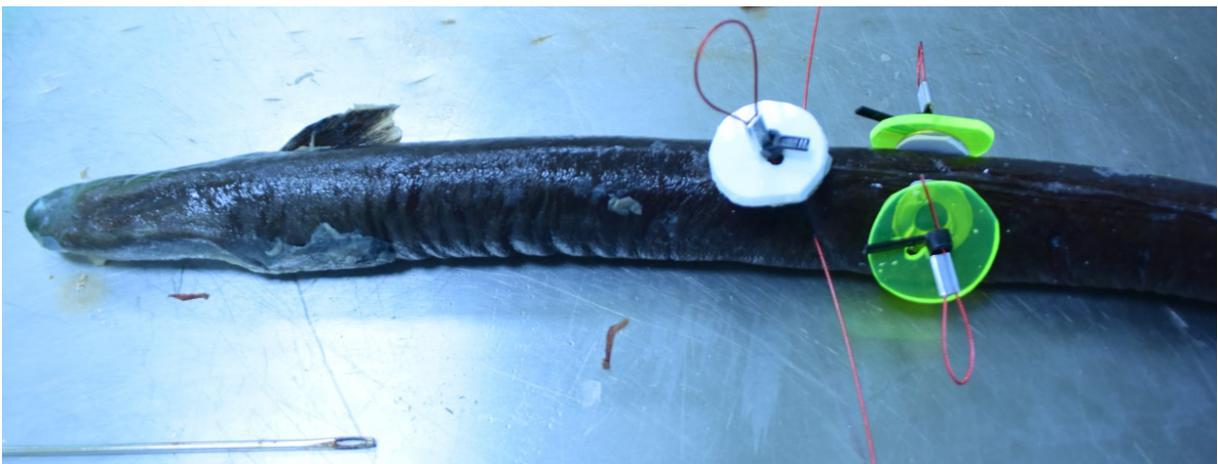


圖 8 Jellyman 與 Tsukamoto 標識法





(四) 本所標識法

本所將 Jellyman and Tsukamoto 標識法之使用圓形鐵圈固定的方式結合 Westerberg 標識法穿過皮膚下層的連結方式，並增加擾流環以減少擾流。結果發現，混合 Westerberg 標識法及 Jellyman and Tsukamoto 標識法之方式來進行標放對鰻魚影響最小，但因該標識法手術時間較久，建議搭配 2-苯氧乙醇，並使用 650 ppm 作為麻醉劑劑量及麻醉時間不得超過 10 分鐘，可達最佳之麻醉效果。

四、鰻魚遷徙動態研究及成果

本所東部海洋生物研究中心分別以 mrPAT、sPAT、X-Tag 及 Highrate X-Tag 於 2016–2017 年標放 6 尾之人工催熟鰻魚，標放彈脫設定為 30、60 天及 8 個月，當符合彈脫條件時，標識器即彈脫於水面，並可透過衛星下載包含地理位置、海溫等資料，該資料與同時區之溫鹽深儀資料進行比對，發現由成功外海放流之鰻魚游泳深度於 50–225 m 之間，並有 80% 之機率棲息於

水溫低於 24°C 之水域，其中 1 尾的鰻魚追蹤達 3 日，由記錄顯示出鰻魚有日夜垂直洄游的行為；2016 年追蹤另一尾日本鰻長達 60 天，發現日本鰻於產卵洄游時，80% 棲息於溫度低於 24.5°C 之水域，且棲息溫差小於 8.5°C，並推測日本鰻之產卵洄游深度受到最小溫度的限制 (圖 9)。

結語

標識放流鰻魚時，標籤遺失或是造成鰻魚出現異常行為，仍是目前需要克服的困難，主要的原因是鰻魚的生理構造與生態習性跟其他魚類不同。標識鰻魚是個試誤實驗 (try and error)，有很多標識方法會對成長產生負面影響。但因為資訊與科技的進步，早期的方法可以現代科技取代，為了解開鰻魚生態之謎及資源管理目的，放流及標識是必須且持續的，而標識方法研究及改進可使後繼研究者不會再因錯誤的標識方法而減少不必要的犧牲。

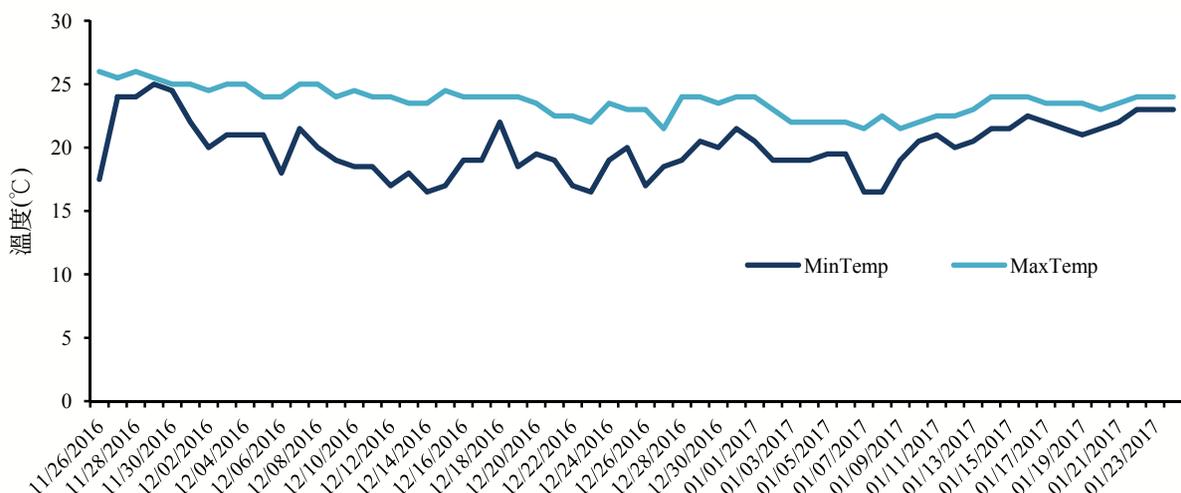


圖 9 日本鰻洄游 60 天之環境溫度變化





參考文獻

- 劉富光 (2011) 回顧臺灣的鰻魚放流。水試專訊, 36: 21-25。
- Aarestrup, K., A. Koed, S. Pedersen and F. Økland (2009) Escapement and progression rate of European silver eel bypassing a hydroelectric power station. *Fish. Manag. Ecol.*, 254: 149-156.
- Bonhommeau, S., E. Chassot, and E. Rivot (2008) Fluctuations in European eel (*Anguilla anguilla*) recruitment resulting from environmental changes in the Sargasso Sea. *Fish. Oceanogr.*, 17: 32-44.
- Dekker, W. (1986) Age reading of European eels using tetracycline labelled otoliths. *International Council for the Exploration of the Sea C. M. 1986/M: 16*, 14 pp.
- Ege, V. (1939) A revision of the genus *Anguilla* Shaw, a systematic, phylogenetic and geographical study. *Dana Report*, 16: 1-256.
- Fries, G. (1965) Färbungsversuche an Glasaalen für Markierungszwecke. *Arch. fish.-Wiissensch. Dtsch.*, 15(3): 165-178.
- Jellyman, D. and K. Tsukamoto (2010) Vertical migrations may control maturation in migrating female *Anguilla dieffenbachii*. *Mar. Ecol. Prog. Ser.*, 404: 241-247.
- Kimura, S., K. Tsukamoto and T. Sugimoto (1994) A model for the larval migration of the Japanese eel - roles of the trade winds and salinity front. *Mar. Biol.*, 119: 185-190.
- Manabe, R., J. Aoyama, K. Watanabe, M. Kawai, M. J. Miller and K. Tsukamoto (2011) First observations of the oceanic migration of Japanese eel, from pop-up archival transmitting tags. *Mar. Ecol. Prog. Ser.*, 437: 229-240.
- Miller, M. J. and K. Tsukamoto (2004) An Introduction to Leptocephali: Biology and Identification. *Ocean Res. Inst., Univ. Tokyo, Oceanogr.*, 17: 32-44.
- Nielsen, J. (1988) Marking and tagging methods applied to eel, *Anguilla anguilla* (L.). *European Inland Fisheries Advisory Commission occasional paper 21*, FAO, Rome, p. 24.
- Økland, F., E. B. Thorstad, H. Westerberg, K. Aarestrup and J. D. Metcalfe (2013) Development and testing of attachment methods for pop-up satellite archival transmitters in European eel. *Anim. Biotelemetry*, 1: 3. (<http://www.animalbiotelemetry.com/content/1/1/3>)
- Pfeiler, E. (1999) Developmental physiology of elopomorph leptocephali. *Comp. Biochem. Physiol.*, A123: 113-128.
- Righton, D., H. Westerberg, E. Feunteun, F. Økland and P. Gargan (2016) Empirical observations of the spawning migration of European eels: The long and dangerous road to the Sargasso Sea. *Sci. Adv.*, 2: e1501694.
- Smith, D. G. (1989) Introduction to leptocephali. *In Fishes of the Western North Atlantic. Leptocephali. Part 9, Vol. 2.* (E. B. Böhlke, ed.), Sears Foundation for Marine Research, New Haven, 657-668.
- Tesch, F. W. (2003) *The eel*. Blackwell Science, Oxford UK, 408 pp.
- Tsukamoto, K. (1992) Discovery of the spawning area for Japanese eel. *Nature*, 356: 789-791.
- Tzeng, W. N. (1984) Dispersal and upstream migration of marked anguillid eel, *Anguilla japonica*, elvers in the estuary of the Shuang River, Taiwan. *Bull. Jap. Soc. Fish. Oceanogr.*, No. 45.
- Watanabe, S. J. (2003) Taxonomy of the freshwater eels, genus *Anguilla* Schrank, 1798. *In Eel Biology* (K. Aida, K. Tsukamoto and K. Yamauchi, eds.). Springer, Tokyo, 3-18.
- Watanabe, S., J. Aoyama and K. Tsukamoto (2009) A new species of freshwater eel *Anguilla luzonensis* (Teleostei: Ananguillidae) from Luzon Island of the Philippines. *Fish. Sci.*, 75: 387-392.
- Zenimoto K., T. Kitagawa, S. Miyazaki, T. Sasai, H. Sasaki and S. Kimura (2009) The effects of seasonal and interannual variability of oceanic structure in the western Pacific North Equatorial Current on larval transport of the Japanese eel *Anguilla japonica*. *J. Fish Biol.*, 74: 1878-1890.

