受賞者総説

ウナギ回遊生態の解明

(平成 17 年度日本水産学会賞受賞)

塚 本 勝 巳*

(東京大学海洋研究所)

Spawning and migratory behavior of the Japanese eel

KATSUMI TSUKAMOTO*

Ocean Research Institute, The University of Tokyo, Nakano, Tokyo 164-8639, Japan

第 1 回の日本水産学会賞に私達の「ウナギの研究」が選ばれたことは、大変光栄なことである。受賞の対象となったウナギ研究の成果は、いうまでもなく筆者個人の力によるものではない。多くの方々との共同研究の成果であり、諸先生、諸先輩、同僚、船舶職員、友人の援助と協力の賜である。そして共にフィールドで汗を流した研究室の学生諸氏の力によるところが大きい。筆者は 30 年余にわたり綿々と続いてきたウナギ研究プロジェクトの研究代表者のひとりにすぎない。

ここでは、筆者がウナギ研究に主体的に関わるようになって、以来 20 年間のウナギ *Anguilla japonica* の回遊生態に関する研究の概要を振り返ってみたい。しかし、紙面の関係で、分類、¹⁻³⁾ 集団構造、^{4,5)} 系統関係、⁶⁻⁸⁾ 塩類細胞と海水適応、^{9,10)} レプトセファルス分布生態、¹¹⁻¹⁴⁾ 淡水生活期の生態 (Yokouchi et al., unpublished), 熱帯ウナギの生態¹⁵⁻²²⁾ などに関する研究は紹介できなかった。別の機会に譲る。

1. 産卵場の解明

ウナギ属魚類の生態は謎であるといわれるが、その中でも第一級の謎が産卵場問題である。ウナギの産卵場はマリアナ諸島西方海域とされているが、²³⁾ 厳密な意味では、ウナギが実際に産卵する場所はまだ特定されていないのである。これは世界中のどのウナギ属魚類についても同様で、天然で誰もまだその卵や親魚の産卵シーンを見たことがない。どのような海洋環境の中で産卵行動が行われるのか？ 産卵水深は？ それは夜なのか昼なのか？ 群で行われるのか、ペアを組むのか？ 興味深い課題が山積している。これらのことが明らかになると、ウナギの人工催熟法や仔魚の飼育技術の改良ができ、人

工種苗生産技術の飛躍的な向上が期待できる。

ウナギの産卵場調査はこれまで冬季に行われることが多かった。漠然とその産卵期は冬であると信じられていたからである。耳石日周輪に基づくシラスウナギの日齢査定から、ウナギの産卵期のピークはこれまでの予想に反し、夏であることがわかった。²⁴⁻²⁶⁾ この結果に基づき 1991 年 6~7 月に調査航海を計画・実施したところ、全長 10 mm 前後のウナギレプトセファルス約 1000 尾が採集され、その産卵場のおおよその位置が特定された。²³⁾ レプトセファルスの分布 (図 1)、体サイズ、海流、海底地形 (図 2) から、ウナギの産卵場は西マリアナ海嶺の北緯 15° 東経 142.5° 前後の 3 つの海山 (スルガ、アラカネ、パスファインダー) にあると推定された (海山仮説 Sea Mount Hypothesis^{27,28)})。またその時採集されたレプトセファルスの孵化日解析から、ウナギは産卵期の各月の新月前後に同期して、一斉に産卵することがわかった (新月仮説 New Moon Hypothesis²⁷⁾)。これら海山は水深 3000~4000 m の海底から海面下 10~40 m の表層まで、海中にそびえ立つ富士山 (3776 m) クラスの高い山々である。これらの海山は東アジアから約 3000 キロの大回遊をしてきたウナギの雌雄が集合する「出会いの場」である。また、新月のあと遅れて産卵場へ辿りついたウナギが次の新月の日まで待機する「待合所」でもある。さらにこれら海山が含まれる西マリアナ海嶺は昔は火山であったことから、ここには磁気異常が生じている。東アジアから南下して産卵場へ至るウナギがこれらの海山列を「道標」として使っている可能性もある (図 2)。²⁷⁾

仮説とはいえ、太平洋のウナギの産卵場問題の場合は、広い海の中でほとんどピンポイントともいえるほど

* Tel : 81-3-5351-6517. Fax : 81-3-5351-6514. Email : ktpc@ori.u-tokyo.ac.jp

図1 ウナギ仔稚魚の分布 (Shinoda & Tsukamoto, unpublished.)

1956–2002年までに行われた31回の研究航海で採集された2418個体の採集測点を示す。●はレプトセファルス、▲は変態仔魚、■は海洋シラスの採集測点をそれぞれ示す。記号の大きさはその測点の採集個体数に対応する(小:1個体, 中:2–9個体, 大10個体以上)。○は採集努力を払ったにもかかわらず、ウナギの仔稚魚が採集されなかった測点を示す。

図2 フィリピン海海底地形²⁷⁾

西マリアナ海嶺南端近くに3つの海山が存在する(▲, 南からスルガ, アラカネ, パスファインダー)。

蔽密に絞り込まれており、世界中のウナギ属魚類の中で、その産卵場問題は最も解明が進んでいるといえる。

2. 接岸回遊過程の解明

産卵場で産まれた卵は、孵化後プレレプトセファルス、レプトセファルスを経て、シラスウナギへと変態し、やがて東アジアの河口域へ接岸してくる。この間の初期生活史は耳石日周輪解析やEPMA(波長分散型X線分析装置)によるストロンチウム濃度の分析から、かなり明らかになっている(図3)^{25,29,30)} また海流を乗り継いで東アジアへ加入するシラスウナギの接岸回遊過程はレプトセファルスの分布調査と海洋構造の解析から明らかにされた。³¹⁾ これらの知見はシラスウナギの接岸量の予測技術の開発とシラスウナギ資源の保全策立案の際に役立つ。また天然仔魚の初期生活史の解明は人工種苗生産技術の開発に寄与する。

まず、プレレプトセファルス期^{32,33)} レプトセファルス期³³⁾ さらにシラスウナギ期³⁴⁾ の耳石日周輪の日周性が確認されており、どの初期発育段階においても、ウナギは日周輪を形成することがわかった。また、耳石ストロンチウム/カルシウム(Sr/Ca)比が急減する点は、耳石輪幅が急増する点と一致し、これがレプトセファルスからシラスウナギへの変態開始と考えられた(図3)。

レプトセファルスは1日に約0.5mmずつ成長しながら北赤道海流で西へ輸送され、やがて黒潮に乗換え北上する(図1)。孵化後150日前後で全長約60mmに到達すると変態を開始し、約3週間かかってシラスウナギになることが明らかになった(図4)。黒潮を離脱したシラスウナギは東アジアの河口を目指し、孵化後180日前後で河口域に到着する。²⁵⁾ 接岸回遊の際、産卵期の早期に孵化したものほど、若齢で、早期に、東アジアの低緯度域に加入する傾向があった。²⁵⁾

レプトセファルスが北赤道海流から北上する黒潮へ乗り換える際に、貿易風が重要な役割を果たすことがわかってきた(貿易風仮説 Trade Wind Hypothesis)。³¹⁾ ウナギが首尾よく東アジアにやって来るには、適度に貿易風が吹くことが重要で、強すぎても、弱すぎてもいけないというのである。強すぎる場合は黒潮へ取り込まれる前に北上しすぎて黒潮反流の渦の中にとりこまれてしまい、東アジアへ順調に接岸できなくなる。逆に弱すぎた場合は、南下するミンダナオ海流に取り込まれ、本来ウナギの分布しないフィリピン南部やインドネシアへ輸送され、無効分散(死滅回遊)になってしまう(図1)。事実、無効分散の例を示す全長42.8mmのかなり発達したウナギのレプトセファルスがセレベス海で採集されている(Miller et al., unpublished)。この貿易風仮説はシラスウナギの接岸回遊メカニズムを説明する仮説として注目されている。またエルニーニョによって産卵場の

図3 シラスウナギの耳石断面の走査型電子顕微鏡写真と耳石輪紋間隔および Sr/Ca 比の変化の模式図 (Shinoda & Tsukamoto, unpublished)
実線は輪紋間隔の変化を、破線は Sr/Ca 比の変化を示す。

図4 ウナギの初期生活史と回遊を示す模式図²⁵⁾
孵化時期とシラスウナギの淡水加入時期の対応関係を示す。
産卵期の早期に生まれたものの成長率は高く、早期にシラスウナギ漁場に参加する。

塩分フロントが南北に移動することでレプトセファルスの輸送環境が大きく変化し、シラスウナギの接岸量が変わるというエルニーニョ仮説 (El Niño Hypothesis) も提出されている。³⁵⁾

3. 海ウナギの発見

耳石に含まれる微量元素のストロンチウム (Sr) を EPMA で計測し、耳石中の分布を調べることで、生活史のどの時期に海にいて、いつ頃淡水に入ったかを推定できる (図5)。すなわち、個体の回遊履歴がわかるのである。その原理は、海水中の Sr 濃度は淡水中のそれより高く、魚類は環境水中の Sr をその濃度に対応して体内に取り込み、耳石の成長層を形成するからである。

図5 日本沿岸域で採集された産卵回遊中の銀ウナギの耳石 Sr の分布 (左) と Sr/Ca 比の変化 (右, Kotake et al., unpublished)

耳石中心部はレプトセファルス期に海洋中で形成されるので Sr 濃度は高い値を示し (中心部の明部), シラスウナギへの変態に伴って急減する。その後, 上段の海ウナギでは Sr/Ca 比が 7 前後の高値を維持して, 終生海域で過ごしたことを示すのに対し, 下段の川ウナギは, 2 前後以下の値を示し, 長い淡水生活期を表している。中段の河口ウナギはこれらの中間的な値を示す。

図6 サケとウナギの通し回遊の起源と進化³⁸⁾

種の産卵場と成育場を結ぶ概念的な回遊経路を回遊環 (Migration loop) と名付け,³⁸⁾ 回遊環の変化より回遊行動の進化を論じた。サケは淡水に起源し、回遊環を河口から沖合へ拡大していった。一方ウナギは海に起源し、その回遊環を沿岸に拡げ、やがて淡水まで進入させることで降河回遊を進化させた。サケが起源した淡水域にその祖先型として降海しない河川残留型を生じるように、ウナギは起源した海に残留型として海ウナギを生じるものと推測される。

日本沿岸で採集された産卵回遊中の銀ウナギ 283 尾の耳石微量元素分析を行ったところ、降河回遊魚とされるウナギの中に、河川に遡上せず、一生海で過ごす“海ウナギ”の多数いることが発見された (図5)。^{36,37)} これは遡河回遊魚のサケ科魚類における河川残留型に対応す

る非回遊型（残留型）の個体群である（図6）。海ウナギの存在はウナギの回遊行動の進化における“先祖返り”とも解釈できる生活史多型である。³⁸⁾ また、高緯度域へいくほど、海ウナギの出現率が高くなる傾向が認められ（Kotake et al., unpublished）、サケ科魚類のスモルト降海率の変化と丁度逆の緯度クラインをもつものと考えられた。

通常の降河回遊型の“川ウナギ”は日本沿岸の銀ウナギ全体に占める割合が14.5%と低く、逆に淡水を経験しない“海ウナギ”や“河口ウナギ”が計85.5%もの高率を示すことが明らかになった（Kotake et al., unpublished）。このことは、本種のマリアナ沖の産卵場における再生産が、現在のところ、主に河川遡上しない非回遊型の個体群によって支えられていることを示唆している。³⁶⁾

海ウナギの発見はウナギの生活史に多型があり、その回遊が可塑性に富んだものであることを示すだけでなく、魚類の回遊行動の進化過程を考察する上で重要な示唆を与えるものと考えられる。さらに海ウナギに関する知見は、本種の増殖、保全対策の立案の際にも重要な基礎資料となる。

4. 大回遊の進化過程の推定

種やその生活史が進化してきた過程を知することは、種の深い理解を導き、ひいてはその種の適切な保全につながる。世界中のウナギ属魚類全18種・亜種を採集し、

そのmtDNAのデータベースを得た。^{39,40)}

分子系統学的解析により（図7）、⁸⁾ ウナギ属魚類はいまから約1億年前の白亜紀に、外洋中深層性のノコバ

図7 下位条鰭類の系統関係⁸⁾
全ミトコンドリアDNAゲノム解析より、レプトセファルス幼生を共有するカライワシ類は単系統であることがわかった。

図8 ウナギ属魚類の起源と進化³⁹⁾

ウナギ属魚類の祖先種は、今から約1億年前の白亜紀に、現在のインドネシア・ボルネオ島周辺の海産魚から起源した。そのレプトセファルス幼生が古環赤道海流に乗って西へ輸送され、回遊環が西へシフトしていくことによりテーティス海を通して北大西洋へ侵入し、現在のアメリカウナギとヨーロッパウナギへ分化していったと考えられる（テーティス海仮説 Tethys Sea Hypothesis³⁹⁾）。

図9 ウナギ属魚類の回遊規模⁴²⁾

ボルネオ島固有種の *Anguilla borneensis* やインドネシア、フィリピンに生息する *Anguilla celebensis* は、セレベス海やインドネシア・スラウェシ島のトミニ湾に産卵場をもち、回遊環の直径がせいぜい数十キロから百数十キロの局所的小規模回遊を行う。²²⁾ 一方、ウナギはマリアナ沖の海山と東アジアの淡水域の間で約3000キロの回遊環を示す大規模回遊種である。両者の中間型の中規模回遊もオオウナギ *Anguilla marmorata* で見つかっている。⁴²⁾

ウナギやフクロウナギと共通の祖先を持つ海産魚から、現在のインドネシア・ボルネオ島付近の熱帯で起源したと推定された(図8)。^{39,41)}

昔は全てのウナギ属魚類が熱帯の沿岸域に産卵場をもち、局地的な小規模回遊を行っていたものと推測される。レプトセファルス(幼魚)の長距離・長期間の浮遊分散により、熱帯海域に産卵場を残したまま、成育場が温帯や亜寒帯の高緯度域にまで拡大された結果、何千キロにも及ぶ大回遊が成立したと考えられた(図9)。^{38,42)} ウナギもおよそ3000万年前に派生した当初は、当時近距離にあったマリアナ沖の海山域と東アジアの成育場の間を小規模回遊していたが、フィリピン海プレート(海板)の拡大にともなって現在のような3000キロもの大回遊を行うようになったものと推測された。

今、温暖化が急激に進む地球において、今後こうしたウナギの回遊パターンがどのように変化するかに注意深く見守る必要がある。

5. おわりに

ウナギの回遊生態の中で、現在最も未解明であるのが

図10 2005年夏の研究航海で採集されたウナギのプレレプトセファルス⁴³⁾

a: 全長5.0 mm (2日齢)。目や口が未発達で大型の油球を持つ。b: 全長4.2 mm (4日齢)。目や口が発達し油球は小さくなっている。

銀ウナギの産卵回遊行動である。今後、回遊水深、回遊ルート、定位メカニズムなどを、ポップアップタグや行動実験を通じて解明していかなければならない。

ここでこの総説は終わる予定であったが、ウナギ産卵場について、つい先日大きな展開があったので付記する。⁴³⁾

2005年6月7日の新月の日、海山仮説でウナギの産卵場と推定されていたスルガ海山の西約100 kmの地点において、孵化後2日齢のプレレプトセファルスが約26尾(遺伝子で正確に種同定されたものののみ)採集された(図10の上段)。海流の平均流速と日齢(2日)および卵期の長さ(約2日)から逆算すると、これらのプレレプトセファルスのパッチは新月の4日前にスルガ海山近傍で産卵されたものであることがわかった。これらのことはウナギ産卵場に関する前述の2仮説を強く支持する証拠であり、ウナギの産卵地点をまさにピンポイントで突きとめたといえる。

これにより研究船白鳳丸による30余年におよぶウナギ産卵場調査は、ひとまず終止符が打たれることになった。しかし、これによって今後ウナギ卵や親魚が採集される可能性が極めて高くなり、さらに大きな展開が期待される。そうなればウナギの産卵回遊生態や繁殖生理学において、研究は全く新しい境地へ入る。ウナギの産卵・回遊生態の謎はつきない。

文 献

- 1) Watanabe S. Taxonomy of the freshwater eels, genus *Anguilla* Schrank, 1798. In: Aida K, Tsukamoto K, Yamauchi K (eds) *Eel biology*. Springer, Tokyo. 2003; 3–18.
- 2) Watanabe S, Aoyama J, Tsukamoto K. Reexamination of Ege's (1939) use of taxonomic characters of the genus *Anguilla*. *Bull. Mar. Sci.* 2004; **74**: 337–351.
- 3) Watanabe S, Aoyama J, Tsukamoto K. A Molecular genetic evaluation of the taxonomy of eels of the genus *Anguilla* (Pisces: Anguilliformes). *Bull. Mar. Sci.* 2005; **76**: 675–689.
- 4) Ishikawa S, Aoyama J, Tsukamoto K, Nishida M. Population structure of the Japanese eel *Anguilla japonica* as examined by mitochondrial DNA sequencing. *Fish. Sci.* 2001; **67**: 246–253.
- 5) Ishikawa S, Tsukamoto K, Nishida M. Genetic evidence for multiple geographic populations of the giant mottled eel *Anguilla marmorata* in the Pacific and Indian oceans. *Ichthyol. Res.* 2004; **51**: 343–353.
- 6) Inoue JG, Miya M, Tsukamoto K, Nishida M. Complete mitochondrial DNA sequence of *Conger myriaster* (Teleostei: Anguilliformes): novel gene order for vertebrate mitochondrial genomes and the phylogenetic implications for anguilliform families. *J. Mol. Evol.* 2001; **52**: 311–320.
- 7) Inoue JG, Miya M, Tsukamoto K, Nishida M. Evolution of the deep-sea gulper eel mitochondrial genomes: large-scale gene rearrangements originated within the eels. *Mol. Biol. Evol.* 2003; **20**: 1917–1924.
- 8) Inoue JG, Miya M, Tsukamoto K, Nishida M. Mitogenomic evidence for the monophyly of elopomorph fishes (Teleostei) and the evolutionary origin of the leptocephalus larva. *Mol. Phylog. Evol.* 2004; **32**: 274–286.
- 9) Sasai S, Kaneko T, Tsukamoto K. Extrabranchial chloride cells in early life stages of the Japanese eel, *Anguilla japonica*. *Ichthyol. Res.* 1998; **45**: 95–98.
- 10) Sasai S, Kaneko T, Hasegawa S, Tsukamoto K. Morphological alteration in two types of gill chloride cells in Japanese eels (*Anguilla japonica*) during catadromous migration. *Can. J. Zool.* 1998; **76**: 1480–1487.
- 11) Minagawa G, Miller MJ, Aoyama J, Wouthuyzen S, Tsukamoto K. Contrasting assemblages of leptocephali in the western Pacific. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 2004; **271**: 245–259.
- 12) Wouthuyzen S, Miller MJ, Aoyama J, Minagawa G, Sugeha HY, Suharti SR, Inagaki T, Tsukamoto K. Biodiversity of anguilliform leptocephali in the central Indonesian Seas. *Bull. Mar. Sci.* 2005; **77**: 209–223.
- 13) Miller MJ, Wouthuyzen S, Minagawa G, Aoyama J, Tsukamoto K. Distribution and ecology of leptocephali of the congrid eel, *Ariosoma scheelei*, around Sulawesi Island, Indonesia. *Mar. Biol.* 2006. (in press)
- 14) Miller MJ, Aoyama J, Mochioka N, Otake T, Castle PHJ, Minagawa G, Inagaki T, Tsukamoto K. Geographic variation in the assemblages of leptocephali in the western South Pacific. *Deep Sea Res. I.* 2006. (in press)
- 15) Arai T, Limbong D, Otake T, Tsukamoto K. Metamorphosis and inshore migration of tropical eels *Anguilla* spp. in the Indo-Pacific. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 1999; **182**: 283–293.
- 16) Arai T, Aoyama J, Limbong D, Tsukamoto K. Species composition and inshore migration of tropical eels, *Anguilla* spp. recruiting to the estuary of the Poigar River, Sulawesi Island. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 1999; **188**: 299–303.
- 17) Arai T, Otake T, Limbong D, Tsukamoto K. Early life history and recruitment of the tropical eel, *Anguilla bicolor pacifica*, as revealed by otolith microstructure and microchemistry. *Mar. Biol.* 1999; **133**: 319–326.
- 18) Arai T, Aoyama J, Ishikawa S, Miller MJ, Otake T, Inagaki T, Tsukamoto K. Early life history of tropical *Anguilla* leptocephali in the western Pacific Ocean. *Mar. Biol.* 2001; **138**: 887–895.
- 19) Arai T, Marui M, Miller MJ, Tsukamoto K. Growth history and inshore migration of the tropical eel *Anguilla marmorata*, in the Pacific. *Mar. Biol.* 2002; **140**: 309–316.
- 20) Arai T, Marui M, Otake T, Tsukamoto K. Inshore migration of a tropical eel, *Anguilla marmorata*, from Taiwanese and Japanese coasts. *Fish. Sci.* 2002; **68**: 152–157.
- 21) Sugeha HY, Arai T, Miller MJ, Limbong D, Tsukamoto K. Inshore migration of the tropical eels *Anguilla* spp. recruiting to the Poigar River estuary on north Sulawesi Island. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 2001; **221**: 233–243.
- 22) Aoyama J, Wouthuyzen S, Miller MJ, Inagaki T, Tsukamoto K. Short-distance spawning migration of tropical freshwater eels. *Biol. Bull.* 2003; **204**: 104–108.
- 23) Tsukamoto K. Discovery of the spawning area for Japanese eel. *Nature*. 1992; **356**: 789–791.
- 24) Tabeta O, Tanaka K, Yamada J, Tzeng WN. Aspects of the early life history of the Japanese eel *Anguilla japonica* determined from otolith microstructure. *Nippon Suisan Gakkaishi*. 1987; **53**: 1727–1734.
- 25) Tsukamoto K. Recruitment mechanism of the eel, *Anguilla japonica*, to the Japanese coast. *J. Fish Biol.* 1990; **36**: 659–671.
- 26) Tsukamoto K, Umezawa A. Early life history and oceanic migration of the eel, *Anguilla japonica*. *La mer*. 1990; **28**: 188–198.
- 27) Tsukamoto K, Otake T, Mochioka N, Lee TW, Fricke H, Inagaki T, Aoyama J, Ishikawa S, Kimura S, Miller MJ, Hasumoto H, Oya M, Suzuki Y. Seamounts, new moon and eel spawning: the search for the spawning site of the Japanese eel. *Environ. Biol. Fish.* 2003; **66**: 221–229.
- 28) Tsukamoto K, Fricke H, Lee TW. Spawning area of the Japanese eel. In: Aida K, Tsukamoto K, Yamauchi K (eds) *Eel biology*. Springer, Tokyo. 2003; 121–140.
- 29) Otake T, Ishii T, Nakahara M, Nakamura R. Drastic changes in otolith strontium/calcium ratios in leptocephali and glass eels of Japanese eel *Anguilla japonica*. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 1994; **112**: 189–193.
- 30) Arai T, Otake T, Tsukamoto K. Drastic changes in otolith microstructure and microchemistry accompanying the onset of metamorphosis in the Japanese eel *Anguilla japonica*. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 1997; **161**: 17–22.
- 31) Kimura S, Tsukamoto K, Sugimoto T. A model for the larval migration of the Japanese eel: roles of the trade winds and salinity front. *Mar. Biol.* 1994; **119**: 185–190.
- 32) Umezawa A, Tsukamoto K, Tabeta O, Yamakawa H. Daily growth increments in the larval otolith of the Japanese eel, *Anguilla japonica*. *J. Ichthyol.* 1989; **35**: 440–444.
- 33) Shinoda A, Tanaka H, Kagawa H, Ohta H, Tsukamoto K. Otolith microstructural analysis of reared larvae of the Japanese eel *Anguilla japonica*. *Fish. Sci.* 2004; **70**: 339–341.

- 34) Tsukamoto K. Otolith daily increments in the Japanese eel. *Bull. Jpn. Soc. Sci. Fish.* 1989; **55**: 1017–1021.
- 35) Kimura S, Inoue T, Sugimoto T. Fluctuation in the distribution of low-salinity water in the North Equatorial Current and its effect on the larval transport of the Japanese eel. *Fish. Oceanogr.* 2001; **10**: 51–60.
- 36) Tsukamoto K, Nakai I, Tesch WV. Do all freshwater eels migrate? *Nature*. 1998; **396**: 635–636.
- 37) Tsukamoto K, Arai T. Facultative catadromy of the eel *Anguilla japonica*, between freshwater and seawater habitats. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 2001; **220**: 265–276.
- 38) Tsukamoto K, Aoyama J, Miller MJ. Migration, speciation, and the evolution of diadromy in anguillid eels. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.* 2002; **59**: 1989–1998.
- 39) Aoyama J, Nishida M, Tsukamoto K. Molecular phylogeny and evolution of the freshwater eel, genus *Anguilla*. *Mol. Phylog. Evol.* 2001; **20**: 450–459.
- 40) Minegishi Y, Aoyama J, Inoue JG, Miya M, Nishida M, Tsukamoto K. Molecular phylogeny and evolution of the freshwater eels genus *Anguilla* based on the whole mitochondrial genome sequences. *Mol. Phylog. Evol.* 2005; **34**: 134–146.
- 41) Tsukamoto K, Aoyama J. Evolution of the freshwater eels of the genus *Anguilla*: a probable scenario. *Environ. Biol. Fish.* 1998; **52**: 139–148.
- 42) Kuroki M, Aoyama J, Miller MJ, Wouthuyzen S, Arai T, Tsukamoto K. Contrasting patterns of growth and migration of tropical anguillid leptocephali in the western Pacific and Indonesian Seas. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 2006; **309**: 233–246.
- 43) Tsukamoto K. Spawning of eels near a seamount. *Nature*. 2006; **439**: 929.