

技術報告

照度付き記録型電子標識（アーカイバルタグ）を用いた魚類の経緯度推定手順と実践上の注意点

木下順二*¹・青木良徳*¹・岡本 俊*²・藤岡 紘*¹・清藤秀理*¹

Procedure and practical points for fish geolocation using archival tag data

Junji KINOSHITA, Yoshinori AOKI, Suguru OKAMOTO, Ko FUJIOKA and Hidetada KIYOFUJI

Archival tags that record light intensity, water temperature and depth have been applied to highly migratory fishes. They are expected to elucidate the long-term migration ecology of other fish species through downsizing of tags and enlarging their storage capacity. To estimate horizontal positions of tagged fish, light-based geolocation and corrections with satellite-derived sea surface temperature and bathymetric data have been used. However, much effort is required to carry out a series of estimation procedures because few technical documents are available to organize important principles and practical points to be noted, especially with actual examples. In this technical report, we aim to explain each principle of the geolocation procedure and to organize practical points showing examples of tagged skipjack tuna *Katsuwonus pelamis* to help in estimating fish geolocation and promote future tagging research.

キーワード：アーカイバルタグ, 経緯度推定, 水平移動, カツオ
2017年8月29日受付 2019年1月10日受理

高度回遊性魚類の移動経路を明らかにするために、漁獲資料の解析やダートタグ（図1A）を用いた標識放流が実施されてきたが（Bégout *et al.* 2016）、これらの手法は漁業に大きく依存するため漁業が行われていない海域や時期の情報は得られないという問題があった。1990年代以降、電子技術の急速な進展により魚類の移動を連続的に計測・記録できるアーカイバルタグ（図1B、以下タグと略記する場合はアーカイバルタグを指す）が利用され始めた（Gunn *et al.* 1994）。タグを用いた魚類の行動計測では、主に大型サイズのマグロ属 *Thunnus* を対象とした回遊経路や生息範囲、それらの季節・経年変化などが解明されてきた（Gunn *et al.* 1994, Block *et al.* 1998, 2001, Kitagawa *et al.* 2000, 2004, Patterson *et al.* 2008, Schaefer *et al.* 2011, 2015, Hokimoto and Kiyofuji 2014）。

最近では、メモリの大容量化や装置の小型化が進み、従来よりも小型サイズの魚を対象とした適用例が増え、クロマグロ *T. orientalis* の0歳魚（尾叉長18.0～31.5cm：Fujioka *et al.* 2015, Furukawa *et al.* 2017, Fujioka *et al.* 2018a, 2018b）やカツオ *Katsuwonus pelamis*（尾叉長37.5～49.0cm：岡本ら2013, Aoki *et al.* 2017）、サケ（Hasegawa 2012）、試験的にマアジ *Trachurus japonicus*（全長18.0～43.0cm：安部ら2015）にも適用されている。また、タグは高価であるため放流数に制約があったものの、国産の安価な記録計の開発も進んでおり（宮下ら2014）、今後は大量放流が期待される。

アーカイバルタグには、個体の経験する水温や照度、遊泳深度などが一定の時間間隔で記録される。各日の経緯度は、タグに記録された照度から日出・日没時刻を計

*¹ 国立研究開発法人水産研究・教育機構国際水産資源研究所
〒424-8655 静岡県静岡市清水区折戸5-7-1

National Research Institute of Far Seas Fisheries, Japan Fisheries Research and Education Agency, 5-7-1, Orido, Shimizu, Shizuoka, Shizuoka 424-8655, Japan

kinoshitaj@fra.affrc.go.jp

*² 国立研究開発法人水産研究・教育機構北海道区水産研究所（釧路庁舎）

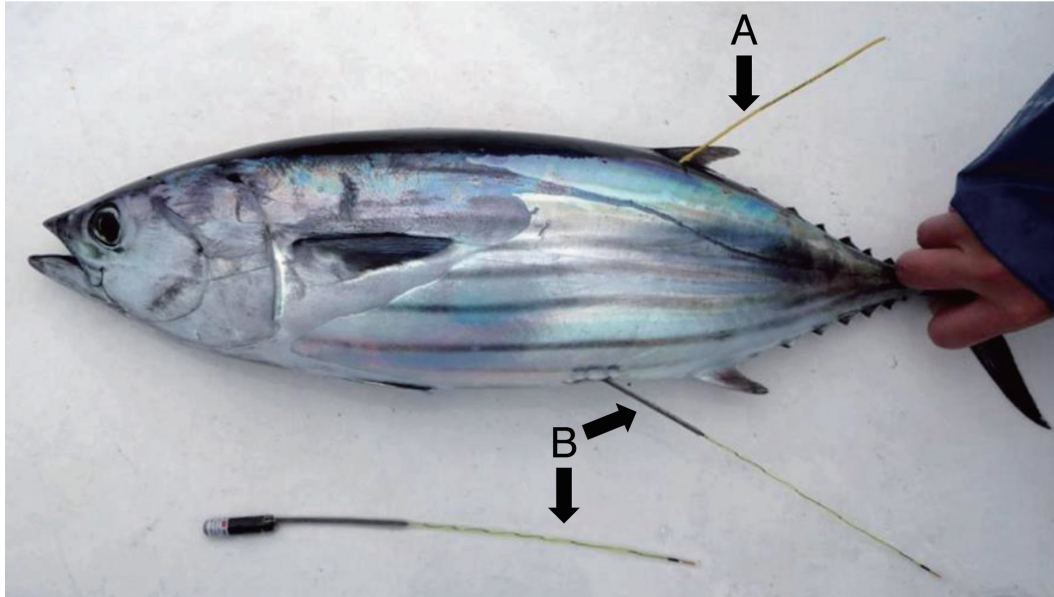


図1. ダートタグ (A, 背側) とアーカイバルタグ (B, 腹側) を装着した状態のカツオ
下部には装着前のアーカイバルタグを示している

表1. 具体例に用いたアーカイバルタグ装着カツオの放流再捕情報

タグ番号	放流			再捕			自由遊泳 日数
	尾叉長 (cm)	日付	経緯度	尾叉長 (cm)	日付	経緯度	
2601	45	2014.5.28	30.74°N, 141.33°E	—	2014.8.2	37.33°N, 147.00°E	67 (66)
3175	40	2015.2.27	24.35°N, 138.40°E	50	2015.9.15	31.00°N, 139.00°E	201
4375	44	2016.2.9	24.27°N, 122.88°E	45	2016.4.9	25.00°N, 127.00°E	61

自由遊泳日数の括弧内の数字は放流日から再捕日まででデータが取得されていた日数を表す

算し、天文学に基づくアルゴリズムにより推定される (Ekstrom 2004)。しかし、定点に設置したタグの照度記録から推定される経緯度であっても日ごとにばらつくため (Ekstrom 2007), 補正が必要である。そこで、照度記録から推定した経緯度上の海表面水温や海底水深をタグに記録された水温や遊泳深度とそれぞれ比較することで経緯度を補正する方法が行われている (例えば Teo *et al.* 2004, Nielsen *et al.* 2006, Lam *et al.* 2008, Galuardi *et al.* 2010)。なお、本報告ではタグの照度記録から日出・日没時刻を求め、天文学的アルゴリズムで各日の経緯度を計算することを「推定」とし、推定された経緯度を現実的な値に近づけることを「補正」とした。現状は、このような経緯度の推定・補正手法について具体例を示しながら日本語で解説した文献は少ない。英語の原著論文に逐一あたりながら (Sibert *et al.* 2003, Teo *et al.* 2004, Lam *et al.* 2008, Winship *et al.* 2012, Wilson *et al.* 2015, Merkel *et al.* 2016 など), どの方法が適しているのかを選択し、推定に必要なデータの整形処理, 補正に必要な外部データの準備などを研究者自身で構築していく必要がある。そのため、日本国内でタグのさらなる普及が期待される中で、新たに経緯度推定・補正を行う研究者にとっては、経緯度推定・補正の原理や実践上の注意点, 処理手順を理解し、魚類の回遊生態を論じるまでには多

大な労力を要する。

そこで本技術報告では、照度、水温、遊泳深度のタグデータを用いた経緯度推定・補正手法について既存のソフトウェアを利用した処理手順を紹介し、それらのソフトウェアを使用した結果 (具体例) を示しながら、各処理の原理・手法と実践上の注意点についての解説を目的とした。既存のソフトウェアを用いる利点は、処理のアルゴリズムを一から構築するよりも大幅に省力化できることである。具体例には北西部太平洋の亜熱帯海域、南西諸島周辺海域および鳥島沖で放流したカツオのタグデータ (表1) を用いた。使用したアーカイバルタグは LAT2910 (Lotek Wireless Inc., Canada) である。また、経緯度推定・補正処理に使用した統計解析言語 R (以降では R と記す) のコードを国際水産資源研究所のサイト (http://fsf.fra.affrc.go.jp/Tag/Atag_proc.html) で公開している。本技術報告は全5章構成で、第1章では経緯度推定・補正のために必要な一連の処理を紹介し、第2章から第4章では経緯度推定・補正処理について実際のタグデータを用いて解説し、第5章では本技術報告のまとめを述べる。なお、本技術報告では厳密な数式を用いた解説は本筋から外れるため詳細には触れない。詳細は各章で紹介するソフトウェアまたは R のパッケージの原著論文を参照されたい。

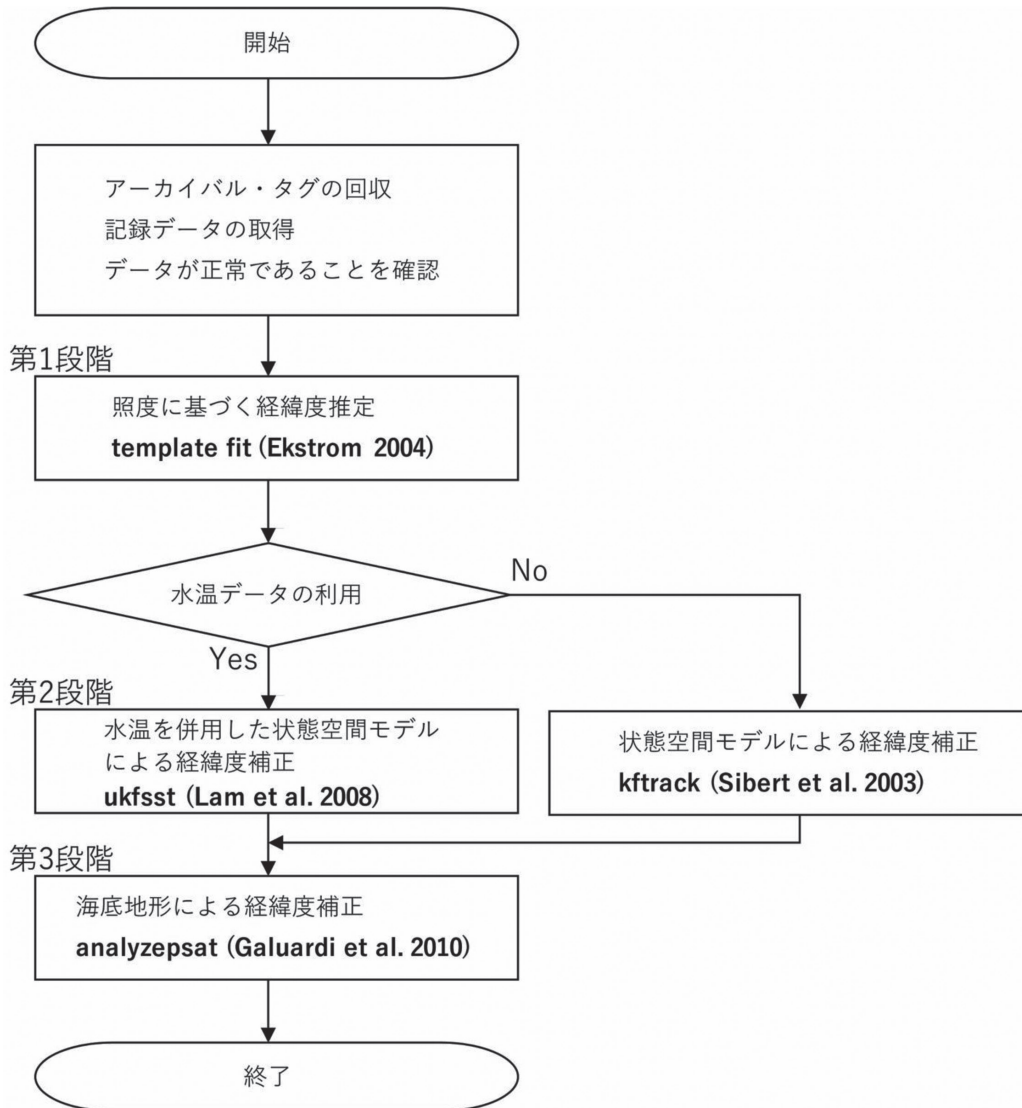


図2. タグデータを用いた経緯度推定と補正の手順例

第1章. タグデータを用いた経緯度推定・補正手順の概要

照度、水温、深度および時刻（標準時）を一定の時間間隔で記録可能なタグLAT2910により取得されたデータを用いて、本技術報告で紹介する経緯度推定・補正の処理手順（フロー）を図2に示す。

はじめに、回収されたタグからデータを取得し、そのデータが正常な記録かを確認する。回収されたタグの中には、タグから記録データを取得できないものや、センサーや記録媒体の故障などにより記録データに異常値が含まれるものがある。異常な記録データの例としては、タグ本体の時計が正常に動作せず、タグに記録された放流時刻と野帳に記載された放流時刻がずれる場合である。この原因の特定は困難であるが、可能性として漁獲時の衝撃によるタグの損傷、あるいは漁獲後に氷水や冷凍庫への搬入に伴う急激な温度変化によるタグの故障が考えられる。このような異常が認められたタグは代理店

や製造会社に返送し、データの復元作業を試みる必要がある。また、タグ内部にある電池の電圧不足などの影響により、タグ装着個体の放流から再捕までの期間のうち一部の期間しか記録データがない場合がある。この場合は利用可能な期間のデータの切り出しが必要となる。なお、タグの異常症状の中でも照度データが正常でない場合は、以降で解説する経緯度推定手法は適用できないので注意していただきたい。

データが正常に記録されていることを確認したのち、次の3段階の経緯度推定・補正処理を行う（図2）。第1段階は、タグが記録した照度の時系列データから1日1点の経緯度を推定する処理である。第2段階は、タグが記録した表面水温と人工衛星観測の海表面水温の比較によって、第1段階で推定した経緯度を補正する。第3段階では、第2段階で補正した経緯度をさらに、タグが記録した魚の最大遊泳深度と海底地形との間で矛盾しないように補正する。

第2章. 照度に基づく経緯度推定

本章では、図2のフローのうち、第1段階の照度に基づく経緯度推定の原理と実践上の注意点について具体例を示しながら解説する。ここでは、著者らが使用したLAT Viewer Studioのtemplate fit (Ekstrom 2004) について説明する。LAT Viewer Studioとは、本報告で例に用いたタグLAT2910の開発・販売元であるLotek社が提供する有料ソフトウェアで、購入する場合は代理店を経由するかLotek社のウェブサイト (<http://www.lotek.com/lat-viewer-studio.htm>) から問い合わせる必要がある。

2.1 原理と実践上の注意点 タグに記録された1日の照度変化をみると、照度は昼夜に変化が小さいのに対し、日出・日没時には大きく変化するという特徴がある(図3上)。この特徴的な変化から日出・日没時刻が推定可能である (Welch and Eveson 1999, Ekstrom 2004)。日出・日没時刻が分かれば、その中間時刻として南中時刻を計算できる(図3上)。この南中時刻とタグの内部時計における標準時の正午時刻との差を利用して経度を推定できる。例えば、タグの記録から推定された南中時刻が日本標準時の正午時刻よりも12分早い場合には、地球は1日に1回自転するため時差1分が経度差0.25°に相当することから、日本標準時の子午線東経135°に対して東経138°と推定される(図3上)。また、日出・日没時刻が分かれば日長を計算できるので(図3上)、日長が緯度と通日(1月1日から通して数えた日数)によって変化すること(図3下)を利用して緯度を推定できる。図3下の例では、夏至の日の日長が14時間5分であるとき緯度は北緯30°と推定されている。以上が照度に基づく経緯度推定の原理であり、この方法により1日1点の経度・緯度が推定できる。

実践上の注意点として、以下の2つが挙げられる。

(1) 日出・日没時刻の推定に必要な照度は、雲の被覆状況や海面(波)の状態、周辺の構造物の有無(山地や人工構造物、大形海藻の影など)、魚の潜水行動によって影響を受けるため誤差を含むという問題 (Welch and Eveson 1999)。日出・日没時刻の推定では、ある一定の照度を閾値としてそれよりも高い値が連続観測され始めた時刻を日出、低い値が連続観測され始めた時刻を日没と定義した閾値法が従来使用されてきたが、この方法では上述した外的要因による影響を受けて推定を誤りやすい (Ekstrom 2004)。この問題を改善するために、LAT Viewer Studioでは日出・日没時刻前後(薄明時)の理論的な照度変化をタグの観測値にあてはめることで天候や水平線上の構造物の影響を可能な限り小さくするtemplate fit法を採用している (Ekstrom 2004, 2007)。Template fit法は、薄明時(太陽高度が地平線上-5°~+3°の時間帯)において(青色光の)照度が雲の被覆状況によらず同様な増減を示すことを利用した方法で、薄

明時の照度の変化率に着目して日出・日没時刻を推定する(図4)。この手法は、従来の閾値法では計算できない各日の日出・日没時刻の推定誤差を計算できるという点で推定精度が改善されている (Ekstrom 2004, 2007)。

(2) 緯度の推定に関して、春分・秋分前後の期間は緯度間の日長差がわずかであるため、推定誤差が大きくなるという問題 (Welch and Eveson 1999)。この問題の具体例として、照度に基づく経緯度推定結果が時季の違いによってどのように変わるのかを示すために、放流から再捕までの期間が長いカツオのタグデータから春分と夏至前後のデータ(各31日分)を抜き出し、template fitを用いた経緯度推定の結果を比較した(図5)。例示した個体(タグ番号3175)は、2015年2月27日に亜熱帯域の小笠原諸島硫黄島西方沖から放流され、同年9月15日に温帯域の伊豆諸島青ヶ島沖で再捕されたカツオである(表1)。春分前後では(図5左)、1日で30°程度(約1800海里)移動した日や、陸上に経緯度推定された日が複数あり、想定されるカツオの行動と大きく逸脱する結果が含まれていた。また、緯度方向への移動範囲は北緯7°から北緯57°と大きくばらついた。これに対して、夏至前後では(図5右)、春分前後に比べれば想定されるカツオの行動と大きく逸脱する結果は少ない。しかし、1日に15°程度(約900海里)移動した日や陸上に経緯度推定された日があり、緯度方向の移動範囲も北緯22°から北緯42°と大きくばらついた。推定原理上は緯度の推定誤差が小さくなると期待される夏至前後であっても、照度を用いた経緯度推定だけでは大きくばらつく結果となった。これは、日出・日没時刻から計算した日長をもとに一日一点の(経)緯度を推定する本手法では、日出・日没時刻の誤推定の影響が出やすいためである。誤推定の原因の1つ目として、template fit法による理論的な照度変化の観測値へのあてはまりが悪かったことが考えられる。あてはめがうまくいかない場合として、Ekstrom (2007) は日出・日没時刻頃の急激な雲量の変化を挙げている。誤推定の原因の2つ目として、日中に生じた対象魚の東西移動が考えられる。ある一日の日出時から日没時にかけて対象魚が東(西)に長距離移動する場合、しない場合に比べて日長が短(長)くなるため推定緯度に誤差が生じる。これら誤推定の要因は季節に関わらず潜在するため、結果として、最も推定誤差が小さいと考えられる夏至前後でも推定経緯度がばらついたと考えられる。以上のことから、照度に基づく推定経緯度については、春分前後だけでなく、夏至前後であっても補正が必要である。次章でその補正方法を解説する。

第3章. 水温を考慮した状態空間モデルによる経緯度補正

本章では、図2のフローのうち、第2章で得られた推定経緯度をもとに第2段階の処理、すなわち表面水温を

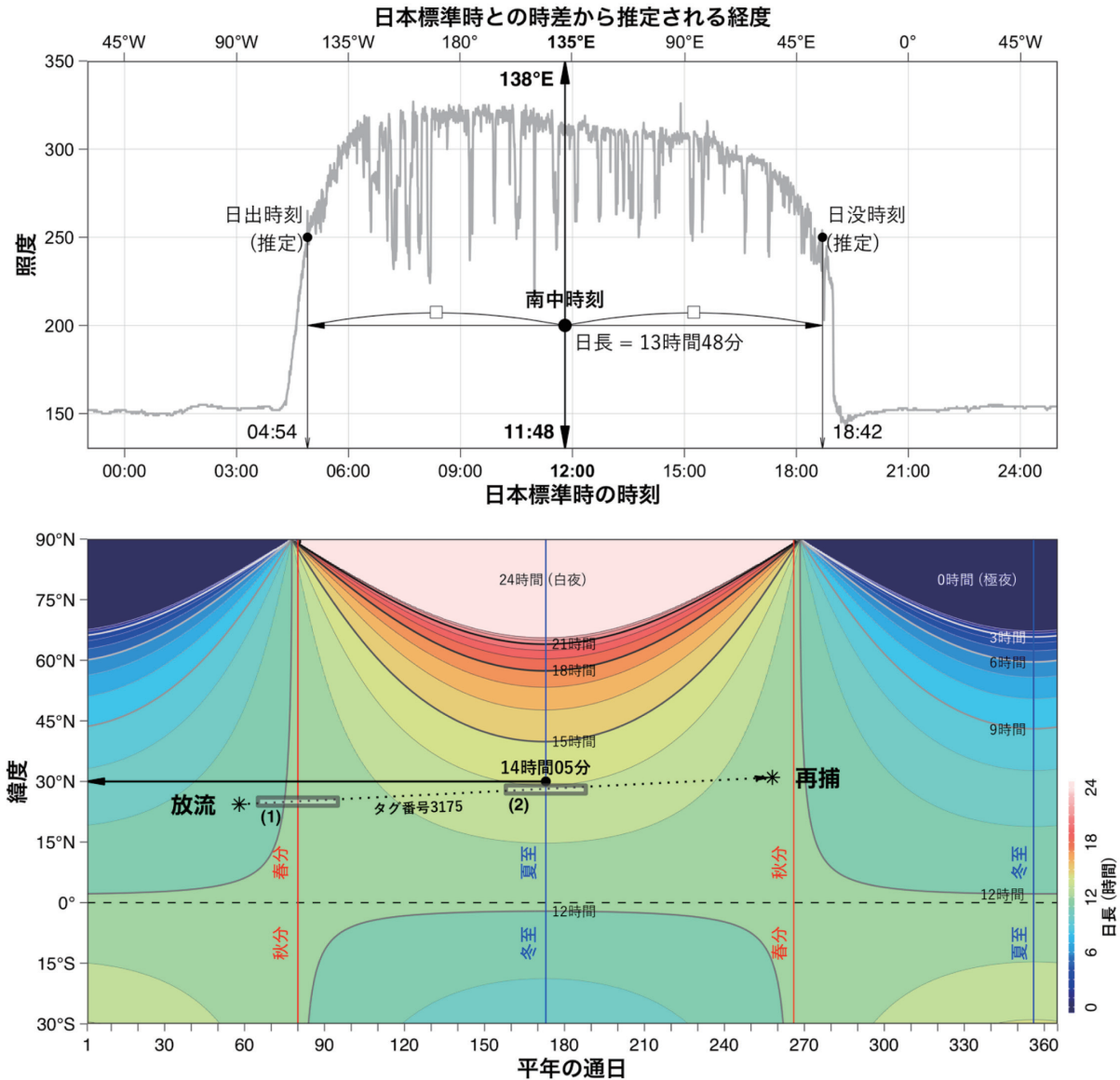


図3. タグに記録されたある一日の照度変化の例（上）と日長と緯度の関係（下）
 この図は図2のフローの第1段階に相当する
 日出・日没時刻は照度変化から推定し、その中間時刻として南中時刻（11:48）、また、日長（13時間48分）を計算する
 下図の赤線は春分・秋分を、青線は夏至・冬至を示す
 照度による経緯度補正に使用した個体（タグ番号3175）の放流から再捕までの期間を点線で結んだ
 (1)、(2)で示した期間のデータは図5、図6で照度による経緯度推定結果を例示する

考慮した状態空間モデルによる経緯度の補正についてその原理と実践上の注意点を具体例とともに解説する。ここでは、Rのパッケージとして公開されている `ukfsst` (Lam *et al.* 2008) を用いた補正手法について詳しく説明する。

本報告で用いた `ukfsst` は2009年に公開されたRのパッケージであり、github (ソフトウェア開発のためのウェブサイト) からダウンロードできる。Rからのダウンロード方法は次のURL (<https://github.com/positioning/kalmanfilter/wiki/ArticleQuickStart>) で解説されている。また、著者らが国際水産資源研究所のホームページ (URLは前掲) で公開しているRコードにも記載した。照度記録から経緯度推定・補正を行うRパッケージはこの10年の間にCRAN (R本体やRの各種パッケージをダウン

ロードできるウェブサイト) やgithubに複数登録されてきている。例えば、最近CRANに登録されたRパッケージ `HMMoce` (Braun *et al.* 2018) では、鉛直的な水温構造を考慮した状態空間モデルによって経緯度の補正が可能である。本報告で紹介する `ukfsst` は表面のみの水温を利用した補正方法ではあるが、この方法を理解することは、最新の複雑な補正方法の理解にも通ずる。また、著者らが `ukfsst` を長年にわたって使用した結果、パッケージのマニュアルには記載されていない実践上のノウハウを得られたため、本報告では `ukfsst` を紹介する。 `ukfsst` の使い方は上記ウェブサイトにて英語での解説があり、また、国際水産資源研究所のホームページで公開しているRコードには日本語の説明を加えた。

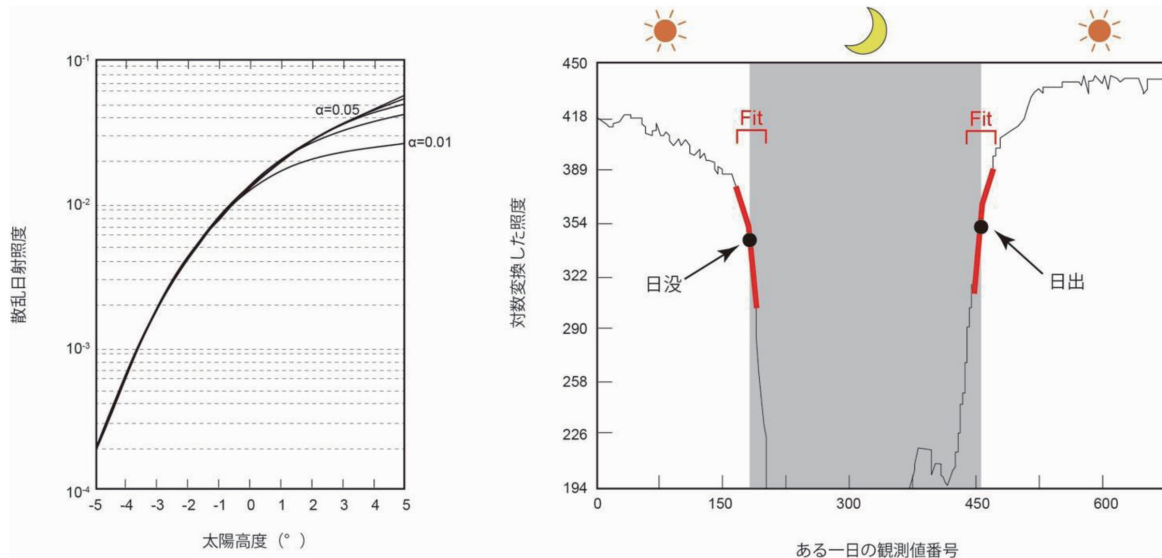


図4. Template fit法による日出・日没時刻推定の概要

この図は図2のフローの第1段階に相当する

図はEkstrom (2004) のFig. 5と6を改変した

左図は薄明時における青色光の散乱日射照度の理論上の曲線を示す

左図中の α は散乱係数で、例えば $\alpha = 0.03$ は大気表面中を光が1 km進むごとに照度が3%失われることを意味する

右図は観測した照度（黒の細実線）に左図の太陽高度 $-5 \sim 3^\circ$ までの曲線（赤の太実線）を当てはめた例を示す

右図の日没、日出の黒丸は、著者らが便宜的に描画したもので、地表から観測した太陽中心が地平線下約50'の時の高度（太陽の上辺が水平線と重なる高度）を示す

ukfsstを使用して補正を実行するためには、タグのデータを所定のフォーマット（日、月、年、経度、緯度、表面水温の6項目をスペースやコンマ等で区切り配置したフォーマット）にして用意する必要があり、経度と緯度には照度に基づいて推定した経緯度を、表面水温にはタグに記録された表面水温（著者らは5mまたは10m以浅遊泳時の水温を日毎に平均して算出している）を入力する。所定のフォーマットへの整形は解析者自身で行う。

3. 1 手法と実践上の注意点 照度に基づいて推定された経緯度の一つの補正方法として、タグに記録された表面水温と、推定された経緯度の周囲の海表面水温（リモートセンシングなどにより取得）を直に照合する方法がある (Teo *et al.* 2004)。また、対象生物の一日あたりの移動距離や移動可能な範囲、あるいは観測上の誤差の影響を考慮できる枠組みとして、状態空間モデルを用いた補正方法がある (Patterson *et al.* 2007, Jonsen *et al.* 2013, Schaefer and Fuller 2016)。状態空間モデルとは、生物の真の状態（本報告では魚の真の経緯度に相当）を表す状態方程式と、その状態を観測する際の観測誤差を表す観測方程式の2つの関係式で構成されたモデルである。本章で紹介するukfsstでは、タグが記録した水温とリモートセンシング等により取得された海表面水温との比較を状態空間モデルの枠組みで実行する。ukfsstの状態空間モデルでは魚の真の経緯度の予測とフィルタリング、平滑化の方法にUnscented Kalman Filter (UKF) を用いている (Lam *et al.* 2008)。UKFでは、予測とフィルタリング、平滑化の計算過程を繰り返しながら、方

式に含まれるパラメータの値もその都度更新され、時系列の最後時点までこれを繰り返す。最後時点のパラメータの値を使って計算（平滑化）された全時点の経緯度が魚の真の経緯度として出力される。このため、UKFは魚の移動経路を割り出すのに有効な手法である。なお「予測 (prediction)」とは、現時点の情報（観測値だけでなく状態変数の情報も）に基づいて未来の状態を計算すること、「フィルタリング (filtering)」とは、現在の情報、特に観測値を用いて現在の状態変数を計算（修正）すること、「平滑化 (smoothing)」とは、未来の情報を用いて現在の状態変数を修正することである。これら3用語の定義は、谷崎 (2007) を参考にして著者が解釈したものである。

ukfsstの状態方程式には魚の移動に関するパラメータが、観測方程式には観測上の誤差に関するパラメータが含まれる (Lam *et al.* 2008, Nielsen *et al.* 2006)。ukfsstで調節可能なパラメータの一覧を表2に示した。表2はukfsstの説明サイト (<https://github.com/positioning/kalmanfilter/wiki/ArticleParUkfsst>) のパラメーター一覧表の和訳であるが、説明サイトの u と v の記述が実際のUKF実行関数 (kfsst関数) とは逆であり、また、 sx と $a0$ のデフォルトの初期値も違っているため、kfsst関数の設定に沿って記述を修正した。パラメータの設定を変更してUKFモデルを実行することで、魚の移動速度や移動可能範囲の調節、経度、緯度、表面水温の観測誤差を調節できる。

各パラメータには適切な初期値を設定する必要がある。初期値を変更できるパラメータは12個あり、4種類

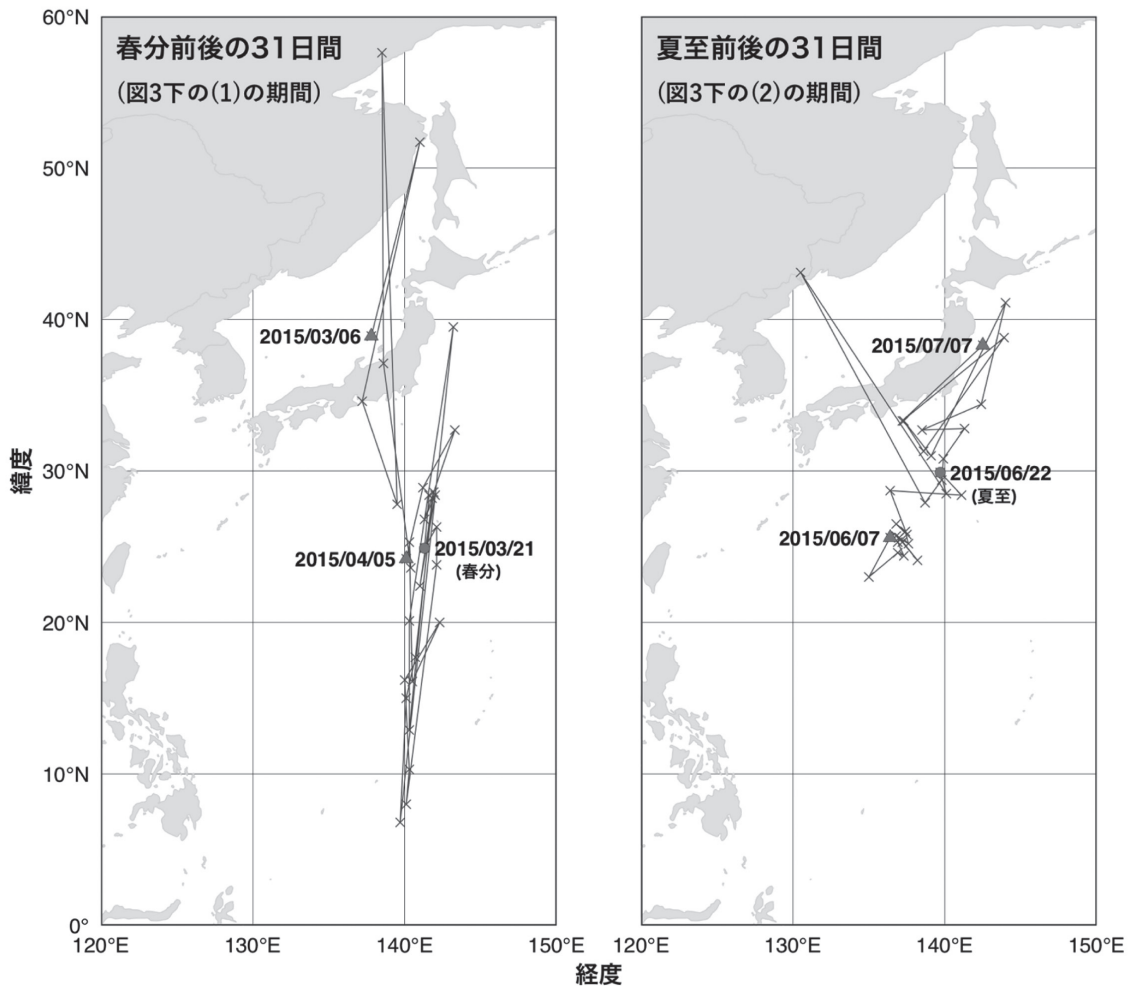


図5. カツオ（タグ番号3175）の照度に基づいて推定された経緯度の例（左）春分前後31日間、（右）夏至前後31日間
この図は図2のフローの第1段階に相当する
推定経緯度について、最初と最後の日を▲印、春分および夏至の日を●印、その他の日を×印で表す

に大別される。(1) 魚の真の経緯度を表す状態方程式のパラメータである、1日当たりの東西、南北方向の移動速度 (u, v) やランダムに移動可能な範囲 (D) のパラメータ。(2) 観測方程式のパラメータである、観測バイアス (b_x, b_y, b_{sst}) と観測誤差 (s_x, s_y, s_{sst}) パラメータ。(3) 緯度の観測誤差パラメータ (s_y) に影響する、緯度の観測誤差の分散の大きさと季節変化を考慮するパラメータ (a_0, b_0)。(4) 人工衛星観測の海表面水温データをスムージングし、欠測値を補間するパラメータ (r)。使用者が初期値を設定しない場合には、ukfsstパッケージで定められているデフォルト値(表2)が初期値となる。また、使用者は各パラメータを初期値のまま固定してモデルを実行するか、モデルの計算過程で更新するかを選択できる。なお、モデル内でのパラメータの値の更新は尤度を最大化させるように行われるが、必ずしもモデルが収束する訳ではない。以下に、各パラメータの設定等について著者らの使用経験からの指針を示す。

(1) 魚の移動のパラメータ (u, v, D) は、ほとんどの場合において初期値をデフォルト値のままとし、モデルの計算過程で更新させることが多い。なぜなら、初期

値を変更して固定して用いる場合には生物学的な根拠が必要になるからである。例えば、東西と南北方向の移動速度を表すパラメータ u と v を固定する場合には、天然海域での対象魚種の平均的な遊泳速度の見解が必要になる。しかし、そもそも対象魚種の天然海域での生態の解明を目指してタグ調査を行なうことが多いため、遊泳速度が既知であることは稀である。また、遊泳速度は海流によっても変化し得るため、どの海域でも常に同じ速度で泳ぐと仮定するのは難しい。一方で、移動速度パラメータ (u, v) の初期値には既知の遊泳速度を利用した研究もあり、クロマグロ0歳魚の例 (Fujioka *et al.* 2018b) が挙げられる。この論文では、既往研究の1日当たりの移動距離 (Fujioka *et al.* 2018a) を参考に3~7海里の範囲で初期値を設定してUKFを実行している。

(2) 個々のタグが有するシステムティックな観測バイアス (b_x, b_y, b_{sst}) は、初期値をデフォルト値 (0) のままとし、モデルが収束しづらいつきは固定するが多い。これらのパラメータも初期値を変更する場合には根拠が必要で、例えば、放流前にタグの動作テストを行い、照度や温度の記録が標準器で測定した値と一定のず

表2. ukfsstパッケージで調整可能なパラメータの一覧

パラメータ	パラメータの説明	デフォルトの初期値	単位	デフォルトの固定・更新設定
<i>u</i>	魚の東西方向の移動速度：正の値は東方向、負の値は西方向	0	海里/日	更新
<i>v</i>	魚の南北方向の移動速度：正の値は北方向、負の値は南方向	0	海里/日	更新
<i>D</i>	魚が1日のうちにランダムに移動可能な範囲	100	海里2/日	更新
<i>bx</i>	タグのシステムに由来する経度の観測バイアス	0	度 (°)	更新
<i>by</i>	タグのシステムに由来する緯度の観測バイアス	0	度 (°)	更新
<i>bsst</i>	タグのシステムに由来する水温の観測バイアス	0	°C	更新
<i>sx</i>	経度の観測誤差	0.1	度 (°)	更新
<i>sy</i>	緯度の観測誤差	1.0	度 (°)	更新
<i>ssst</i>	水温の観測誤差	0.1	°C	更新
<i>a0</i>	緯度の観測誤差の上限値の調整： <i>a0</i> の値が小さいほど緯度の観測誤差の上限値が大きくなる。	0.001	度 (°)	更新
<i>b0</i>	観測誤差を最大と設定する日と春分（または秋分）の日との日数差	0	日	更新
<i>r</i>	人工衛星観測の海表面水温をスムージングする際の円の半径：使用する海表面水温データに欠測点がある場合には非欠測点の値を用いて欠測点の値は補間される。	200	海里	固定

デフォルトの初期値および固定・更新の設定は、解析者が任意に変更できる

れ（バイアス）を示した場合はそのずれを初期値にして固定する。一方、ランダムな観測誤差 (*sx*, *sy*, *ssst*) は、初期値を0～6の範囲で試行錯誤的に変更し、モデルの計算過程で更新させる場合が多い。なぜなら、観測誤差がどんな値をとるかは通常は不明だからである。ただし、実験によって予め観測誤差 (Winship *et al.* 2012) を見積もった場合には、それを初期値として固定する例もある (Wilson *et al.* 2015)。

(3) 緯度の観測誤差 (*sy*) の分散の大きさと季節変化に関係するパラメータ (*a0*, *b0*) は、初期値をデフォルト値のままとし、更新させる場合がほとんどである。*a0* は緯度の観測誤差がとる値の上限値を調整する。*a0* が小さいほど緯度の観測誤差の上限値は大きくなる。*b0* は観測誤差を最大と設定する日と春分（または秋分）との間の日数差を表し、観測誤差が最大となる日を春分（または秋分）からずらすことができる。これらのパラメータに関心のある方は原著論文の数式 (Nielsen *et al.* 2006 の式5) を参照いただきたい。

(4) 人工衛星観測の海表面水温をスムージングし、欠測値を補間するパラメータ (*r*) は、利用した海表面水温データの解像度を考慮して初期値を変更し、固定して用いる場合がほとんどである。パラメータ *r* は任意の経緯度を中心とした半径 *r* 海里の円内の海表面水温データをスムージングし、欠測値が含まれる場合には円内の観測値（非欠測値）を利用して欠測値を補間する。また、海表面水温のスムージングは省メモリ化とUKF計算の効率化にも有効である。海表面水温データの解像度に応じて *r* の適切な初期値を設定する必要性については3.3節で述べる。

以上のように、著者はランダムな観測誤差 (*sx*, *sy*, *ssst*) と海表面水温データのスムージング半径 (*r*) のパラメータの初期値を変更する場合が多い。

なお、タグの記録から表面水温を取得できない場合には (図2の第2段階の右のフロー)、表面水温を考慮しな

い状態空間モデルによる経緯度補正が *kfrack* パッケージ (Sibert *et al.* 2003, 2006) によって可能である。*kfrack* も *github* (<https://github.com/positioning/kalmanfilter/wiki/ArticleQuickStart>) からダウンロードできる。*kfrack* のモデルは *ukfsst* から水温に関するパラメータ (*bsst*, *ssst*, *r*) を除いたモデルになる。*kfrack* ではUKFの代わりにExtended Kalman Filterを用いている (Sibert *et al.* 2006)。

実践上の注意点として、以下の2つが挙げられる。

(1) 利用する人工衛星観測の海表面水温データの時空間解像度を、タグ装着個体が移動したと想定される海域に応じて精査、選択すること。海表面水温の時空間的な変化が小さな海域では、その海域における一定期間の平均海表面水温をその経緯度の代表値とみなせる。このため、その海表面水温データは経緯度補正への影響が小さい。一方、海表面水温の時空間的な変化が大きな海域では、経緯度補正への影響は大きくなる。さらに、沿岸域において空間解像度を低くする場合には、そのグリッド内に陸地が含まれ、水温を適切に考慮できなくなる可能性がある。したがって、対象生物の放流・再捕場所に依って適切な解像度の海表面水温データを選択、準備する必要がある。

(2) 補正の結果が妥当であるかどうかを判断する基準に改善の余地があるため、その他の情報との整合性も考慮しながら結果を選択すること。*ukfsst* では更新させたパラメータの推定値の導出に最尤法（最尤推定）を用いている。一つの設定（初期値選択と固定・更新の選択）でモデルを実行した結果として一つの尤度（実際には負の対数尤度で、この値が低いほどデータへのあてはまりのよいモデルと考えられる）が得られる。例えば、全く異なる設定で複数のモデルを実行した結果、尤度が同程度となるも補正後の経路が大きく異なることがある。このような場合、鉛直的な水温構造と照合したり、漁獲資料と照らし合わせる（過去にその海域で漁獲があったか）

など複数の観点から妥当性を検討する必要がある。

3. 2 本補正手法による推定経緯度の改善 ここでは、例として2.1節(図5)に示したタグ番号3175の結果(図2のフローの第1段階で得られた結果)を使って、図2のフローの第2段階にあたるukfsstによる補正処理で経緯度がどう改善されるかを示す。補正の前後で経緯度がどの程度変化したかを見ると、春分時では、1日で30°(1800海里)を超える移動はなくなり、緯度は北緯23.3°~29.3°の範囲に収まり、変動幅が小さくなった(図6左上)。また、夏至時においても、北緯25.6°~31.8°の範囲に収まった(図6右上)。タグが記録した表面水温と照度による推定経緯度上の人工衛星観測による海表面水温を比較すると(図6中、下)、両者の差は春分・夏至前後ともにそれぞれ最大で19.2°C、10.2°Cとなり、大きな差が認められた。一方、タグが記録した表面水温とukfsstで補正された経緯度上の海表面水温を比較した場合には(図6中、下)、水温差が春分・夏至前後でそれぞれ最大で1.6°C、0.8°Cと小さくなり、整合性がとれた。以上の結果から、水温を考慮した状態空間モデルによる補正によって、タグが記録した表面水温と補正後経緯度上の海表面水温との整合性がとれ、推定誤差を大幅に改善(補正)できることが示された。なお、ここで使用した人工衛星観測の海表面水温は、アメリカ海洋大気庁(National Oceanic and Atmospheric Administration, NOAA)が提供している海表面水温(NOAA OISST V2 High Resolution Dataset, https://www.esrl.noaa.gov/psd/cgi-bin/db_search/DBSearch.pl?Dataset=NOAA+High-resolution+Blended+Analysis&Variable=Sea+Surface+Temperature&group=0&submit=Search, Reynolds *et al.* 2007, 2008)で、時間解像度は日平均、空間解像度は0.25°×0.25°のデータである。

3. 3 解像度の異なる水温を用いた経緯度補正の例 ukfsstパッケージでは人工衛星観測の海表面水温データをウェブサイトから取得する関数が3種類用意されている(`get.sst.from.server`, `get.avhrr.sst`, `get.blended.sst`)。これらの関数で取得可能な海表面水温データの時間解像度は3日、5日、7日、8日平均の4種類で、空間解像度は0.1°×0.1°から1°×1°まで対応している。本節では、githubのukfsstのダウンロードページ(URLは上述)のコード例で使用されている`get.sst.from.server`関数で取得した7日平均、1°×1°の低解像度の海表面水温データ(NOAA Optimum Interpolation (OI) SST V2, Reynolds and Smith 1994)と3.2節(図6)で著者らが準備した1日平均、0.25°×0.25°の比較的高解像度の海表面水温データの2種類を使って、データの解像度の違いが経緯度補正の結果やその解釈にどう影響するかを例示する。例には鳥島沖で放流し、東北沖で再捕されたタグ番号2601のカッコ(表1)のタグデータを使用し、海表面水温データの解像度以外

の条件は全てデフォルト設定(表2)のままにしてモデルを実行した。

低・高解像度データを用いた両モデルにおいてパラメータが収束したことを確認した後、両モデルの補正後の経路と、経度・緯度・表面水温へのあてはまりの良さを比較した(図7)。結果的に、両者の補正後の経路に大差は認められなかったが、表面水温へのあてはまりにわずかな違いが認められた(図7最下段)。放流直後の5月28日~6月6日までの10日間を比較すると、低解像度データのモデルでは、海表面水温の方がタグに記録された表面水温よりも平均(標準偏差)で1.00(±0.44)°C、高解像度データのモデルでは0.45(±0.43)°C高かった。海表面水温とタグに記録された表面水温との差を残差平方和で比較した結果でも、低解像度(11.8)の方が高解像度(3.8)よりも大きかった。実際、この期間の放流海域周辺の海表面水温を確認したところ(図7最上段)、低解像度の海表面水温では放流地点の場の水温はほぼ一様であったのに対し、高解像度の海表面水温では狭い範囲で水温が低くなる場が存在した。おそらくこのカッコはこのような海洋構造の付近を通過したことで、低水温を経験したと考えられる。さらに、6月23日から27日までの5日間にも、ごく短期間ではあるが残差平方和に大きな差が認められた(低解像度:4.2, 高解像度:0.2)。これらの結果は、高解像度データを用いたモデルの方がタグに記録された表面水温とより整合することを示唆する。ただし、必ずしも全ての日で整合性が取れるわけではないことにも言及しておく。7月16日から23日までの8日間では、高解像度データのモデルでもタグに記録された表面水温との間に大きなずれが生じた。この期間だけを見ると、むしろ低解像度データのモデルの方がずれは小さかった(残差平方和:低解像度1.2, 高解像度3.0)。観測期間全体で評価した場合には、整合性のある日の数は高解像度データのモデルの方が多く、このことは残差平方和(低解像度:24.2, 高解像度:11.7)と尤度(低解像度:275.86, 高解像度:261.43)を比較した結果からも確認できる。今回の結果を補正後経路と尤度の差で評価すれば高解像度データを使う利点は些細に見えるかもしれないが、カッコが経験した海洋構造を低解像度データよりも正確に捉えられ、その生態的意味を解釈しやすいという点では利益が大きい。一方で、今回の結果は、複雑な海洋構造が無く時空間の水温変化が小さい海域、例えば海流の影響の小さい外洋域や、魚の大まかな分布を知りたいという場合であれば、低解像度データの使用でも十分であることを意味する。さらに、低解像度データを使用すると照合するデータ数が減るため、計算時間が短縮される。このため、大量のデータを解析する場合には低解像度データの利用は有効であり、状況に応じた使い分けをするとよい。

海表面水温データの解像度の選択に関連して、ここでは、パラメータ r の初期値の設定について補足する。本

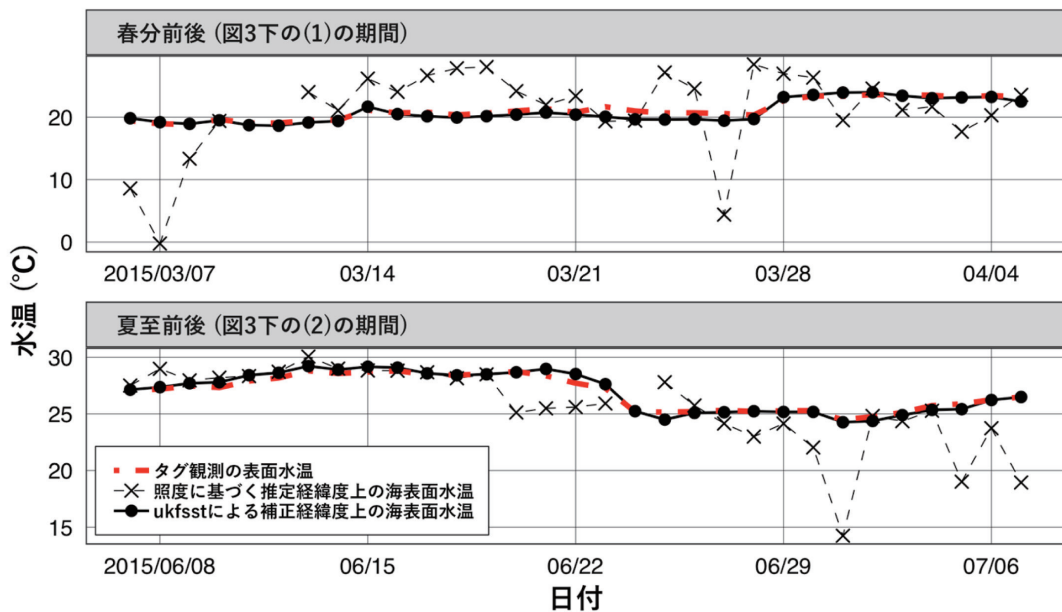
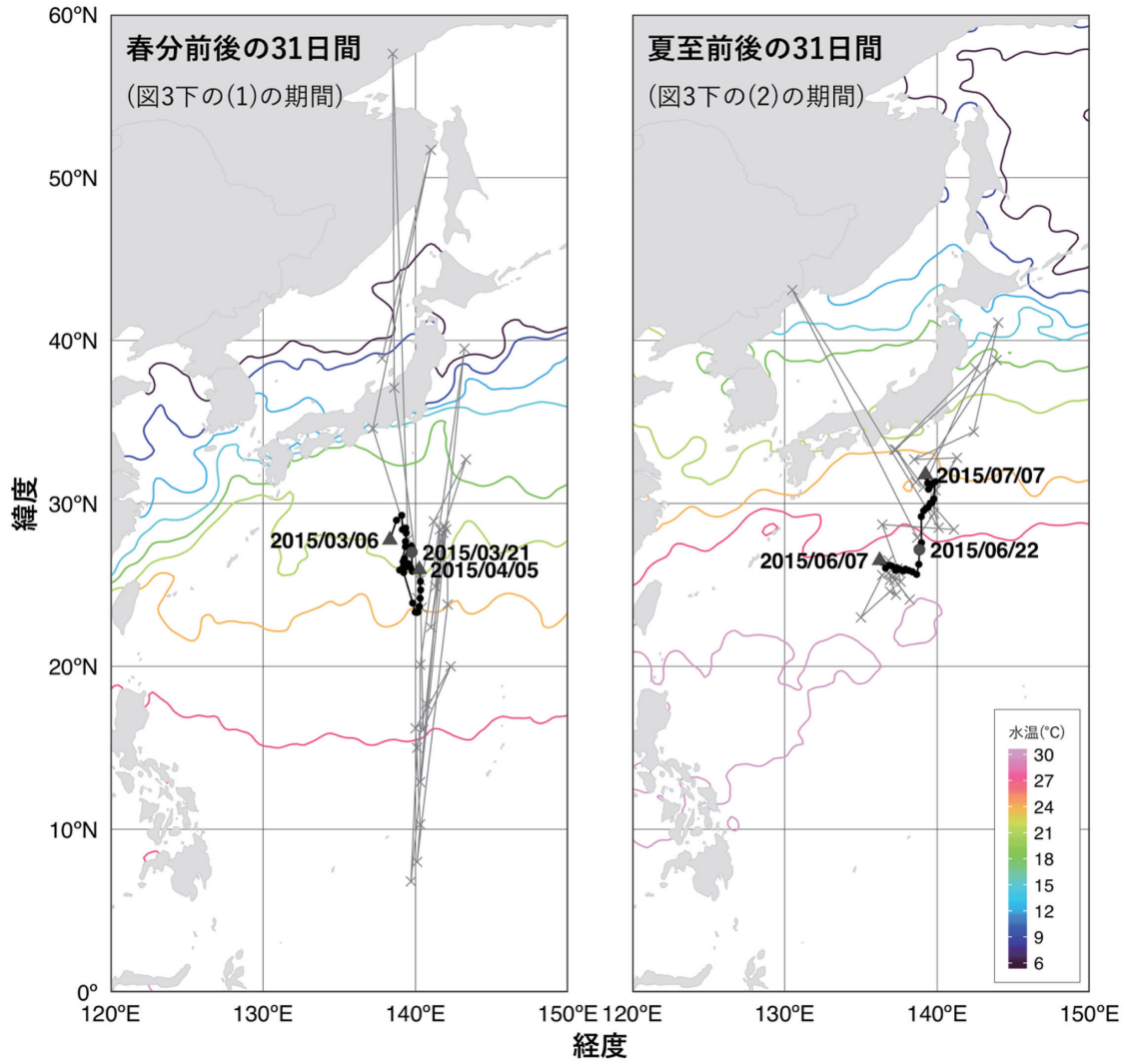


図6. カツオ（タグ番号3175）の照度に基づく推定経緯度を表面水温を考慮した状態空間モデルで補正した例（上）照度に基づく推定経緯度（×印と灰色実線）とuksfstによる補正後経緯度（●印と黒実線）、（下）タグに記録された表面水温（赤色の鎖線）および春分・夏至前後における照度に基づく推定経緯度（×印と破線）とuksfstによる補正後経緯度（●印と実線）上の海表面水温

この図は図2のフローの第2段階の左の流れに相当する

春分時（上左）と夏至時（右）の人工衛星観測の海表面水温の平均値（31日間の平均）は色違いの等温線で示す

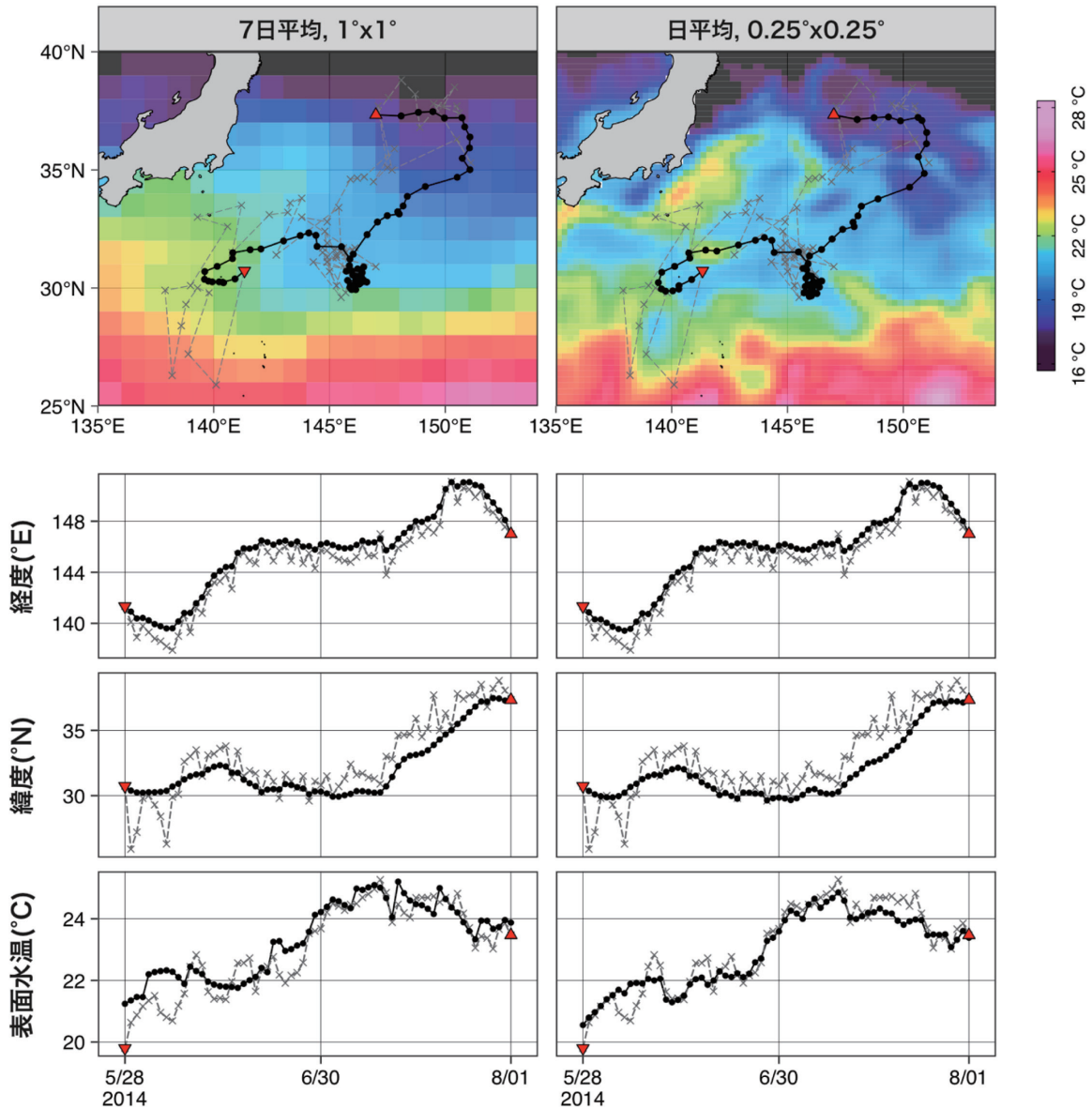


図7. 解像度の異なる海表面水温データを用いた場合のカツオ（タグ番号2601）の推定経緯度の補正例
 この図は図2のフローの第2段階の左の流れに相当する
 上図から下図にかけて経路、経度、緯度、表面水温を（左列）週平均 $1^\circ \times 1^\circ$ 水温、（右列）日平均 $0.25^\circ \times 0.25^\circ$ 水温を使用した場合の結果をそれぞれ示す
 経路の背景に示した海表面水温は（左）2014年6月1日～7日、（右）2014年6月4日の値を使用
 ●印（実線）はukfsstによる補正後の値、×印（破線）は補正前の値（照度に基づく経緯度推定値とタグに記録された表面水温）を示す
 赤色の▼と▲はそれぞれ放流地点と再捕地点の値を示す

節の解析を行うにあたって r の初期値を小さめ（ $r=30$ ）に設定してモデルを実行したところ、低解像度データを使用したモデルにより予測された表面水温が 0°C となることがあった。 0°C の予測値が発生する原因は原著論文（Lam *et al.* 2008）では言及されておらず定かではないが、今回使用したタグデータと海表面水温データ（陸地を含む）に 0°C は含まれていなかったことから、補正の計算過程で生じた何らかのエラーであると考えられた。おそらく、海表面水温データの解像度に対して r の値が小さすぎたため、スムージング範囲内に候補となるデータの数が不足してエラーを返したものと考えられる。実際に、

r の値を高く設定した場合に 0°C となる予測値が出現しなくなることを著者らは確認している（図7の例は $r=200$ ）。こうした症状が確認された場合には、まずはパラメータ r の初期値を十分に高い値に変更することを著者らは薦める。

第4章. 海底地形による経緯度補正

本章では、図2のフローに示した第3段階の処理、すなわち海底地形による経緯度補正手法についてその原理と実践上の注意点を具体例とともに解説する。海底水深

を考慮した状態空間モデルによって魚類の移動経路を補正した研究はあるが (Wilson *et al.* 2015), 残念ながら解析コードは公開されていない。海底地形による補正という目的に合う R パッケージは現状著者らが知る限りでは `analyzepsat` (Galuardi *et al.* 2010) のみであるため、本報告ではこのパッケージについて説明する。`analyzepsat` は 2011 年に公開された R のパッケージで、`ukfsst` と `kfrack` 同様、`github` からダウンロードできる (<https://github.com/positioning/kalmanfilter/wiki/Analyzepsat>)。

4.1 手法と実践上の注意点 `analyzepsat` を用いた海底地形による経緯度補正が必要となるのは、具体的には沿岸域のような水深の浅い海域である。海底水深データは `analyzepsat` の `get.bath.data` 関数で取得でき、2種類の解像度 (0.5' × 0.5' と 1' × 1') から選べる。`analyzepsat` では UKF などカルマンフィルターを使って補正した結果 (例えば `ukfsst` や `kfrack` を使って補正した経緯度とその分散) を入力値としている (Galuardi *et al.* 2010)。`analyzepsat` による補正では、UKF などから出力された経緯度の 95% または 99% 信頼区間内において魚の最大遊泳深度が海底水深を超えない経緯度を探索するため、(水温を考慮した) カルマンフィルターによる経緯度補正の本質は保たれる (Galuardi *et al.* 2010)。`analyzepsat` で補正を実行する関数は `make.btrack` 関数である。`make.btrack` 関数では各種オプションが設定でき、その設定によって補正結果は変わりうるが、本節では `make.btrack` 関数をデフォルトの設定で使用した場合を説明する。まず、各日の UKF 等の 95% または 99% 信頼区間内で 2 次元正規分布を仮定して無作為に 300 個の経緯度点を発生させ (図 8 左上), その中から魚の日最大遊泳深度よりも深い海底水深の経緯度点を抽出する (図 8 右上)。抽出された経緯度点が海底地形による補正後経緯度の候補点となる。続いて、経度、緯度各方向で候補点を用いてカーネル密度推定し、確率密度が最大となった経緯度を求めてそれを基点 1 とし、前日の経緯度を基点 2 として定める。そして、これら 2 つの基点からの距離の和が最小となる候補点を海底地形による補正後の経緯度として採用する。このような計算を行なうため `analyzepsat` では海底地形による補正後経路に信頼区間を示せないが、候補点を利用したカーネル密度推定により、対象の標識魚が存在した可能性の高い海域を利用度分布 (*utilization distribution*) として描くことができる。

`make.btrack` 関数をデフォルト設定で使用する場合、(1) 補正前の経緯度上の海底水深と日最大遊泳深度の間に矛盾がない場合でも補正後の経緯度は多少変化する。図 8 において、放流日の翌日から補正後と補正前の経緯度が異なっているのはこのためである。さらに、(2) 補正後の経緯度点は前日の経緯度点に近い位置にずれ込んでいき、最終日とその前日の経緯度点の距離が補正前よりも長くなる可能性がある。これらを解消するオプション設

定として、(1) については `make.btrack` 関数の `fulldist` 引数を TRUE に設定 (デフォルトでは FALSE) すると、補正対象を深度に矛盾の生じた経緯度に限定できる。(2) については `make.btrack` 関数の `mintype` 引数の数字 (デフォルトは 2 で、オプションで 3 か 4 が選べる) を変更することで、2 つの基点からの距離の最小化手法を変えて翌日の位置を加味する調整ができる。

実践上の注意点として次のことが挙げられる。

(1) この手法では、日最大遊泳深度が補正前の経緯度で観測された、つまり魚が一日中その経緯度に留まっていたと仮定している。これは、照度に基づく経緯度推定の原理に従っているためであるが、実際には遊泳によってその経緯度からは離れている可能性があることに注意が必要である。

(2) 海底地形による補正が有効なのは、補正前の経緯度が陸上にある場合や水深の浅い沿岸域にある場合であり、水深が深く陸地が少ない外洋域では必ずしもこの補正をする必要はない。

4.2 南西諸島周辺の沿岸域における補正例 ここでは、南西諸島の沿岸域で放流した個体 (タグ番号 4375, 表 1) を用いて、図 2 のフローの第 3 段階にあたる海底地形による経緯度補正の具体例を示す。補正前の経路では、西表島周辺 (東経 124°, 北緯 24° 付近) において水深 0 ~ 329m の浅海域あるいは陸上を通過しており、また、沖縄本島南西沖 (東経 127°, 北緯 26° 付近) において水深 92 ~ 338m の浅海域を通過していた (図 8 左上, 下)。この経路上の海底水深とタグに記録された日最大遊泳深度を比較すると (図 8 下), 該当する海域に分布した 3 月 7 日 ~ 14 日 (8 日, 9 日, 12 日は除く) 及び 4 月 3 日 ~ 5 日では、カツオの日最大遊泳深度が 172 ~ 519m 及び 124 ~ 557m と、それぞれ海底水深よりも深くなり、両者の間に矛盾が生じた。そこで `analyzepsat` を用いて補正したところ、補正前経路の 95% 信頼区間内 (図 8 左上), 日最大遊泳深度が海底水深よりも浅い経路に補正され (図 8 右上), カツオの遊泳深度と海底水深との間に整合性がとれた (図 8 下)。

第 5 章. まとめ

本技術報告では、アーカイバルタグに記録された照度、水温、深度を利用した経緯度推定・補正の一連の処理を、公開済みのソフトウェアを用いて行った例を解説した。今回示した 3 段階の処理により、段階を経るごとに合理的な経緯度が得られ、各処理の利点と実践上の注意点が示された。アーカイバルタグを用いた調査・研究の需要は増加する一方で、タグが記録した膨大な時系列データから 1 日 1 点の代表経緯度を推定・補正する処理は、技術的に煩雑で理解しにくく、時間と手間がかかり、さらに具体例を示した和文の解説書の少ないことが問題で

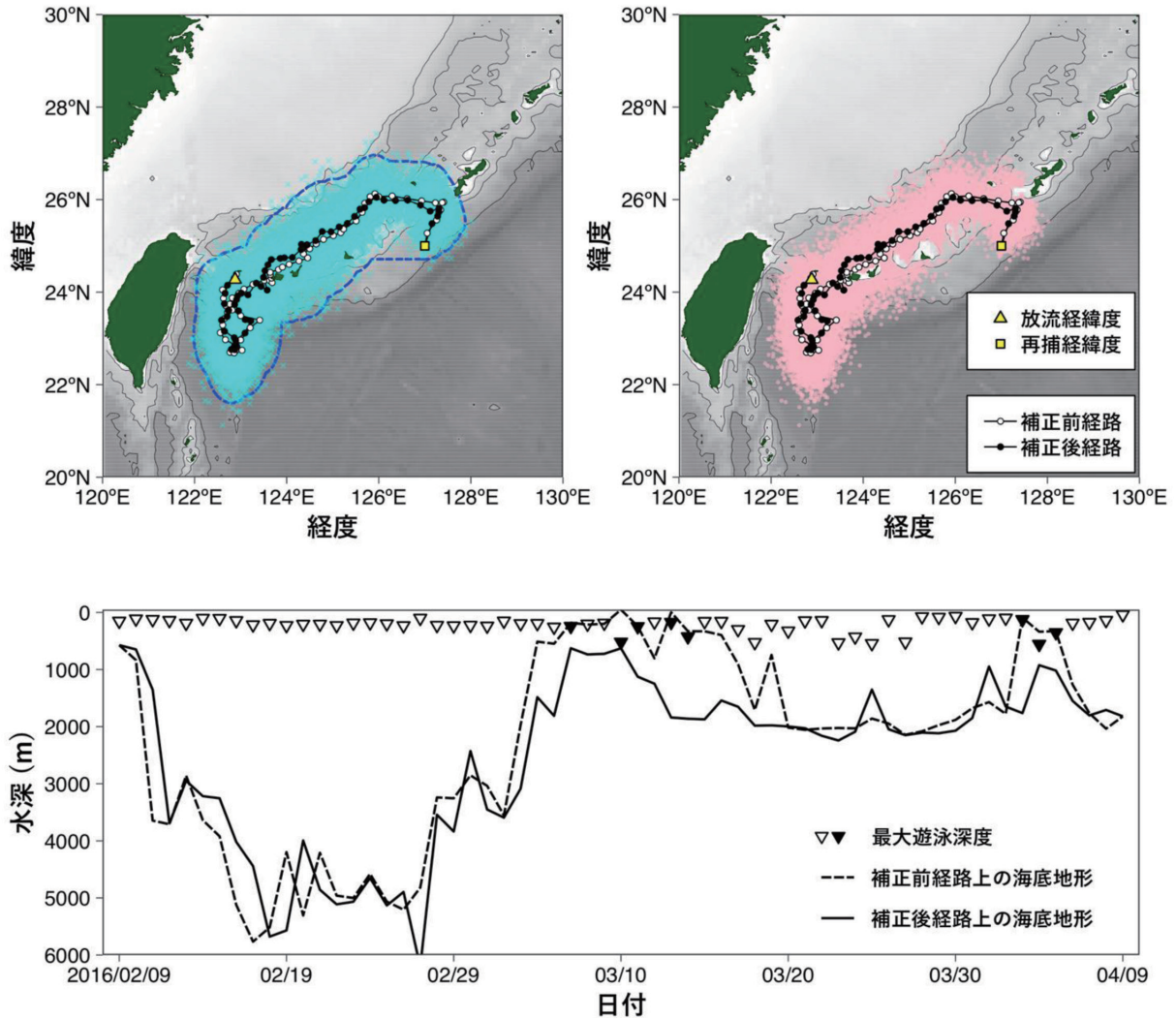


図8. 海底地形による経緯度補正の具体例(タグ番号4375)(上)海底地形による補正前(○)と補正後(●)の水平移動経路,(下)補正前経路の日最大遊泳深度(▽)と海底地形による補正前(点線)と補正後(実線)経路上の水深
この図は図2のフローの第3段階に相当する
上段の図の三角と四角の凡例はそれぞれ放流, 再捕の経緯度を示す
左上図の青色の破線は海底地形による補正前経路の95%信頼区間を, 薄い青色の×印はその区間内に無作為に300個発生させた経緯度を示す
右上図の薄い赤色の●印は左上図の×印のうち, 海底水深がタグに記録された日最大遊泳深度よりも深い点を表す
島周りや陸棚上の●点は候補点から外れていることがわかる
下段の図の補正前経路において, 日最大遊泳深度が海底地形水深よりも深い場合を▼で示す

あった。本技術報告が今後の処理の効率化と調査研究の推進に役立つことを期待する。

謝 辞

本研究に使用した標本魚(タグ番号4375)の放流に際し, 味の素株式会社(当時)の杉本信幸氏には多大なるご尽力を賜った。また, 本文の作成にあたり, 水産研究・教育機構 国際水産資源研究所のくろまぐろ資源グループ石田行正博士には数々のご助言とご指導をいただいた。同機構の業務推進部長(当時)小倉未基博士(現東北水産研究所所長)とかつお・まぐろ資源部長(当時)西田 宏博士(現 中央水産研究所資源研究センター長), かつお・まぐろ資源部かつおグループの大橋慎平

博士ならびに田中文也博士には投稿前の原稿を精読頂き数々の有益なご指摘をいただいた。また, 丁寧な審査と多くの有益なコメントをくださった編集委員および2名の査読者に厚く御礼申し上げる。本報告は, 水産庁「国際水産資源調査・評価推進事業」, 味の素(株)「太平洋沿岸カツオ標識放流共同調査」による成果の一部をまとめたものである。ここに記して著者の甚深なる謝意を表す。

文 献

安部 謙・國森拓也・藤岡 紘(2015) マアジ標識としてのアーカイバルタグの有効性確認試験, 山口県水産研究センター研究報告, 12, 45-48.

- Aoki Y, Kitagawa T, Kiyofuji H, Okamoto S, Kawamura T (2017) Changes in energy intake and cost of transport by skipjack tuna (*Katsuwonus pelamis*) during northward migration in the northwestern Pacific Ocean. *Deep Sea Res., Part II*, **140**, 83–93.
- Begout M-L, Bau F, Acou A, Acolas M-L (2016) Methodologies for Investigating Diadromous Fish Movements: Conventional, PIT, Acoustic and Radio Tagging and Tracking (Chapter 12). In: Morais P, Daverat F (eds.), *An Introduction to Fish Migration*, CRC Press Taylor & Francis Group, Boca Raton, London, New York. 214–250.
- Block BA, Dewar H, Farwell CJ, Prince ED (1998) A new satellite technology for tracking the movement of Atlantic bluefin tuna. *PNAS*, **95**, 9384–9389.
- Block BA, Dewar H, Blackwell SB, Williams TD, Prince ED, Farwell CJ, Boustany A, Teo SLH, Seitz A, Walli A, Fudge D (2001) Migratory movements, depth preferences, and thermal biology of Atlantic bluefin tuna. *Science*, **293**, 1310–1314.
- Braun CD, Galuardi B, Thorrold SR (2018) HMMoce: An R package for improved geolocation of archival-tagged fishes using a hidden Markov method. *Methods Ecol. Evol.*, **9**, 1212–1220.
- Ekstrom PA (2004) An advance in geolocation by light. *Mem. Natl. Inst. Polar Res., Spec. Issue*, **58**, 210–226.
- Ekstrom P (2007) Error measures for template-fit geolocation based on light. *Deep Sea Res., Part II*, **54**, 392–403.
- Fujioka K, Masujima M, Boustany AM, Kitagawa T (2015) Horizontal movements of Pacific bluefin tuna (Chapter 5). In: Kitagawa T, Kimura S (eds.), *Biology and Ecology of Bluefin Tuna*. CRC Press Taylor & Francis Group, Boca Raton, London, New York. 101–122.
- Fujioka K, Fukuda H, Furukawa S, Tei Y, Okamoto S, Ohshimo S (2018a) Habitat use and movement patterns of small (age-0) juvenile Pacific bluefin tuna (*Thunnus orientalis*) relative to the Kuroshio. *Fish. Oceanogr.*, **27**, 185–198.
- Fujioka K, Fukuda H, Tei Y, Okamoto S, Kiyofuji H, Furukawa S, Takagi J, Estess E, Farwell CJ, Fuller DW, Suzuki N, Ohshimo S, Kitagawa T (2018b) Spatial and temporal variability in the trans-Pacific migration of Pacific bluefin tuna (*Thunnus orientalis*) revealed by archival tags. *Prog. Oceanogr.*, **162**, 52–65.
- Furukawa S, Fujioka K, Fukuda H, Suzuki N, Tei Y, Ohshimo S (2017) Archival tagging reveals swimming depth and ambient and peritoneal cavity temperature in age-0 Pacific bluefin tuna, *Thunnus orientalis*, off the southern coast of Japan. *Environ. Biol. Fishes*, **100**, 35–48.
- Galuardi B, Royer F, Golet W, Logan J, Neilson J, Lutcavage M (2010) Complex migration routes of Atlantic bluefin tuna (*Thunnus thynnus*) question current population structure paradigm. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.*, **67**, 966–976.
- Gunn JS, Polacheck T, Davis TLO, Sherlock M, Betlehem A (1994) The development and use of archival tags for studying the migration, behaviour and physiology of Southern bluefin tuna, with an assessment of the potential for transfer of the technology to groundfish research. *Proc. ICES Symp. Fish Migration*, **21**, 1–23.
- Hasegawa EI (2012) Chum salmon *Oncorhynchus keta* respond to moonlight during homeward migrations. *J. Fish Bio.*, **81**, 632–641.
- Hokimoto T and Kiyofuji H (2014) Effect of regime switching on behavior of albacore under the influence of phytoplankton concentration. *Stoch. Environ. Res. Risk. Assess.*, **28**, 1099–1124.
- Jonsen ID, Basson M, Bestley S, Bravington MV, Patterson TA, Pedersen MW, Thomson R, Thygesen UH, Wotherspoon SJ (2013) State-space models for bio-loggers: A methodological road map. *Deep Sea Res., Part II*, **88–89**, 34–46.
- Kitagawa T, Nakata H, Kimura S, Itoh T, Tsuji S, Nitta A (2000) Effect of ambient temperature on the vertical distribution and movement of Pacific bluefin tuna (*Thunnus thynnus orientalis*). *Mar. Ecol. Prog. Ser.*, **206**, 251–260.
- Kitagawa T, Kimura S, Nakata H, Yamada H (2004) Diving behavior of immature, feeding Pacific bluefin tuna (*Thunnus thynnus orientalis*) in relation to season and area: the East China Sea and the Kuroshio-Oyashio transition region. *Fish. Oceanogr.*, **13**, 161–180.
- Lam CH, Nielsen A, Sibert JR (2008) Improving light and temperature based geolocation by unscented Kalman filtering. *Fish. Res.*, **91**, 15–25.
- Merkel B, Phillips RA, Descamps S, Yoccoz NG, Moe B, Strom H (2016) A probabilistic algorithm to process geolocation data. *Mov. Ecol.*, **4**, 26.
- 宮下和士・北川貴士・宮本佳則・荒井修亮 (2014) データ高回収率を実現するバイオロギング・システムの構築～魚類の個体群・群集ダイナミクス解明に挑む～. *日本水産学会誌*, **80**, 1009.
- Nielsen A, Bigelow KA, Musyl MK, Sibert JR (2006) Improving light-based geolocation by including sea surface temperature. *Fish. Oceanogr.*, **15**, 314–325.
- 岡本 俊・清藤秀理・竹井光弘・福田漢生・石川洋一・五十嵐弘道・増田周平・杉浦望実 (2013) アーカイバルタグデータに基づいた冬季北太平洋亜熱帯海域でのカツオ当歳魚の鉛直遊泳行動と生息環境. *水産海洋研究*, **77**, 155–163.
- Patterson TA, Thomas L, Wilcox C, Ovaskainen O, Matthiopoulos J (2007) State-space models of individual animal movement. *Trends in Ecol. Evol.*, **23**, 87–94.
- Patterson TA, Evans K, Carter TI, Gunn JS (2008) Movement and behaviour of large southern bluefin tuna (*Thunnus maccoyii*) in the Australian region determined using pop-up satellite archival tags. *Fish. Oceanogr.*, **17**, 352–367.
- Reynolds RW and Smith TM (1994) Improved global sea-surface temperature analyses using optimum interpolation. *J. Clim.*, **7**, 929–948.
- Reynolds RW, Smith TM, Liu C, Chelton DB, Casey KS, Schlax MG (2007) Daily High-Resolution-Blended Analyses for Sea Surface Temperature. *J. Clim.*, **20**, 5473–5496.
- Reynolds RW, Banzon VF, NOAA CDR Program (2008) NOAA Optimum Interpolation 1/4 Degree Daily Sea Surface Temperature (OISST) Analysis, Version 2. [whole]. NOAA National Centers for Environmental Information. doi:10.7289/V5SQ8XB5, 10 February

2017

- Royer F and Lutcavage M (2009) Positioning pelagic fish from sunrise and sunset times: complex observation: errors call for constrained, robust modeling. In: Nielsen JL, Arrizabalaga H, Fragoso N, Hobday A, Lutcavage M, Sibert J (eds.), *Second International Symposium on Tagging and Tracking Marine Fish With Electronic Devices*, Springer, Dordrecht, the Netherlands, 323 - 341.
- Schaefer KM and Fuller DW (2016) Methodologies for Investigating Oceanodromous Fish Movements: Archival and Pop-up Satellite Archival Tags (Chapter 13). In: Morais P, Daverat F (eds.), *An Introduction to Fish Migration*, CRC Press Taylor & Francis Group, Boca Raton, London, New York, 251 - 289.
- Schaefer KM, Fuller DW, Block BA (2011) Movements, behavior, and habitat utilization of yellowfin tuna (*Thunnus albacares*) in the Pacific Ocean off Baja California, Mexico, determined from archival tag data analyses, including unscented Kalman filtering. *Fish. Res.*, **112**, 22 - 37.
- Schaefer K, Fuller D, Hampton H, Caillot S, Leroy B, Itano D (2015) Movements, dispersion, and mixing of bigeye tuna (*Thunnus obesus*) tagged and released in the equatorial Central Pacific Ocean, with conventional and archival tags. *Fish. Res.*, **161**, 336 - 355.
- Sibert JR, Musyl MK, Brill RW (2003) Horizontal movements of bigeye tuna (*Thunnus obesus*) near Hawaii determined by Kalman filter analysis of archival tagging data. *Fish. Oceanogr.*, **12**, 141 - 151.
- Sibert JR, Lutcavage ME, Nielsen A, Brill RW, Wilson SG (2006) Interannual variation in large-scale movement of Atlantic Bluefin tuna (*Thunnus thynnus*) determined from pop-up satellite archival tags. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.*, **63**, 2154 - 2166.
- 谷崎久志 (2007) 20. 状態空間モデル. 「計量経済学ハンドブック」(蓑谷千風彦・縄田和満・和合 肇 編), 朝倉書店, 東京, p.621 - 642.
- Teo SLH, Boustany A, Blackwell S, Walli A, Weng KC, Block BA (2004) Validation of geolocation estimates based on light level and sea surface temperature from electronic tags. *Mar. Ecol.: Prog. Ser.*, **283**, 81 - 98.
- Welch DW and Eveson JP (1999) An assessment of light-based geoposition estimates from archival tags. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.*, **56**, 1317 - 1327.
- Wilson SG, Jonsen ID, Schallert RJ, Ganong JE, Castleton MR, Spares AD, Boustany AM, Stokesbury MJW, Block BA (2015) Tracking the fidelity of Atlantic bluefin tuna released in Canadian waters to the Gulf of Mexico spawning grounds. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.*, **72**, 1700 - 1717.
- Winship AJ, Jorgensen SJ, Shaffer SA, Jonsen ID, Robinson PW, Costa DP, Block BA (2012) State-space framework for estimating measurement error from double-tagging telemetry experiments. *Methods Ecol. Evol.*, **3**, 291 - 302.

