

令和 4 年 6 月 2 日現在

機関番号：63904

研究種目：若手研究

研究期間：2018～2021

課題番号：18K14772

研究課題名(和文)捕食者による Parallel Navigation 型獲物追跡運動の機能検証

研究課題名(英文)An empirical study on prey capturing performance of parallel navigation in the pursuit predation

研究代表者

西海 望(Nishiumi, Nozomi)

基礎生物学研究所・神経生理学研究室・特別研究員

研究者番号：10760390

交付決定額(研究期間全体)：(直接経費) 3,300,000円

研究成果の概要(和文)：本研究では、動物における追跡行動の進化の理解を目指し、追跡能力に優れた捕食動物においてしばしばみられる「Parallel Navigation (PN)」という移動規則の有効性を検証した。トンボやコウモリを捕食動物に用いた実験で、PNの有効性の実態を確認するとともに、PNを上回る優れた追跡運動やPNとセンシングを協調させた捕食戦略の構成に関して示唆を得た。この他、PNとは異なる移動戦術の分析を行い、相手の逃避開始を待ってから追いかける戦術の有効性を示した。また、追跡運動の詳細な機能検証に向けた実験系開発を行った。

研究成果の学術的意義や社会的意義

何かを追うという行為は、求愛、縄張り争い、捕食など様々な行動文脈において多くの動物に見られるものである。そして、機械なども含め人間社会においても普遍的に見られるものである。本研究は、動物を題材に優れた追跡の仕方を探究するものであり、その成果は動物の行動進化だけでなく工学など多方面へ示唆を与えることになると思われる。

研究成果の概要(英文)：To understand the evolution of chasing behaviors in animals, we examined the effectiveness of a movement rule called "Parallel Navigation (PN)," which is often observed in predators with superior chasing ability. Experiments using dragonflies and bats as predators showed the effectiveness of PN and possibilities of more effective chasing behaviors than PN, and provided insights into effective predation strategies based on the combination of PN and sensing behaviors. In addition, we also analyzed predatory behaviors other than PN, and showed the effectiveness of a tactic of initiating chase after the initiation of the opponent's escape movement. We also developed an experimental system to examine the detailed function of pursuit movements.

研究分野：動物行動学

キーワード：Parallel Navigation 比例航法 捕食者-被食者間相互作用 追跡戦術

## 1. 研究開始当初の背景

何かを追うという行動は、求愛、縄張り争い、捕食など様々な行動文脈において多くの動物に見られるものである。特に捕食者による獲物の追跡は、生存する上で極めて重要な行動であり、その動きは長い進化の歴史を経て高度に洗練されてきたと考えられる。

追跡行動がどのように進化してきたのかを探るべく、これまで主に動物行動学や行動神経科学で、昆虫から哺乳類まで様々な動物種を対象に、獲物追跡時の移動の仕方が調べられてきた。その結果、様々な移動パターンが報告されてきており、また各移動パターンの神経学的なメカニズムも徐々に明らかになってきた。

こうした取り組みの中で、優れた餌追跡行動を行う数種の捕食動物に共通して「Parallel Navigation (PN)」という移動規則に近似した追跡パターンが発見された。PNとは被食者に対して捕食者の方角が一定になるようにして近づくものであり、結果的に被食者の未来位置へ少ない旋回で向かうことになるという性質がある。この性質によってPNは等速直線運動で移動する目標に対して数学上最短経路で近づけるという優れた追跡を発揮し、現代の航空工学分野で利用されるほどの有用性がある。このことから、今日では、PN型追跡運動を行うことが追跡の高度さを示す指標の一つとなっている。

しかしながら、PNが実際の餌追跡の場面において、餌に到達する上でどのように機能しているのか、という問いは依然として残っていた。この問いは、捕食者の追跡行動の進化を考察する上で重要なものであったが、検証実験実施の困難さも相まって、この問いに答えた実証研究例はこれまでになかった。

## 2. 研究の目的

本研究では、PNの持つ戦術的機能の実態を明らかにすることを目指して、PN型追跡運動を行うとされる動物の行動を詳細に調べ、PNが捕食において如何に有効かを検証することを目的とする。実施内容の要点は、以下4点である。なお、4点の内、(4)、(5)に関しては、当初は開発した実験系を運用し更なる研究展開を予定していたが、COVID19の影響により実験実施が叶わなかったため、開発のみに留まったという背景がある。

### (1) 多様な動物種を対象とした追跡運動の基礎的調査

PN型追跡運動の有効性の詳細な検討に先立って、まず様々な捕食動物を対象に行動観察を行い、餌追跡時の移動規則、その際の動作様式や運動学的特性といった基礎的情報を幅広く収集した。

### (2) PN追跡運動の運動学的合理性の検証

PNは等速直線運動で移動する目標に対して最短経路で近づけるという特徴があるものの、実際の被食者は直線的に逃げることは珍しく、むしろ複雑に移動することが多い。こうした目標に対しては、PNを実施しても必ずしも短い経路で近づくことにはならない。そこで、曲線運動をおこなう目標に対するPNの追跡経路の合理性を検証した。

### (3) PN追跡運動による目標センシング安定性の検証

PNの軌道をとることによって、捕食者からみて目標は常に一定の方角に位置することになる。このように捕食者と被食者間の角度変動がない状況は、捕食者が安定して目標を知覚し続けることに寄与する可能性があった。そこで、捕食者と被食者間の角度変動の小ささが、捕食者の目標センシングに及ぼす影響を検証した。

### (4) PN追跡運動による視覚的欺瞞効果の検証にむけた実験系の開発

上記(3)で言及された「捕食者と被食者間の角度変動がない状況」は、被食者の視覚において、捕食者の存在を気付きにくくさせたり、捕食者までの距離の認識を狂わせたりする効果をもつことが想定された。そこで、この効果の実態を検証するための方法論を考案した。

### (5) 捕食者の移動戦術の詳細な分析に向けた実験系の開発

上記(2)~(4)で想定されたPNの戦術的機能をより詳細に分析にする上で、捕食者の運動を自在に制御し、PNとそれ以外の移動規則の有効性を対照実験の形で比較することが重要と考えられた。この実験を成り立たせるための実験技術を開発した。

## 3. 研究の方法

### (1) 多様な動物種を対象とした追跡運動の基礎的調査

小型の飛翔昆虫、コウモリ、魚類などを中心に、野外または屋内での追跡運動を観察し解析した。飛翔昆虫に関しては、2台の高速カメラで行動が記録され、DLT法を用いて3次元座標の形で位置情報が収集された。その他、ヘビに関して、すでに収集済みの観察記録を解析し

た。解析では、追跡時の移動速度、軌道変更能力、状況変化に対する反応時間といった各種運動学的情報を取得した。

## (2) PN 追跡運動の運動学的合理性の検証

放物線運動を行う目標に対する捕食者の追跡経路を計測するとともに、捕食者が PN を行った場合と最短経路をとった場合の運動のシミュレーションを行い、それぞれの経路の短さを比較した。PN 型追跡を行う捕食者としてトンボ目が報告されていたため、本検証ではアキアカネ (*Sympetrum frequens*) を対象とした。アキアカネは待ち伏せ型の採餌様式をとり、上空を飛翔するハエなどを狩る。好都合なことに、本種はハエに限らず同程度の大きさの物体であれば投射体であっても反応し追跡を行う。そこで、野外にて待ち伏せをしているアキアカネ上空に小石を投射することで、放物線運動を行う目標に対する本種の追跡行動を誘発した。小石およびアキアカネの位置は2台の高速カメラで3次元的に計測された。得られた座標は離散情報であるため、運動方程式に近似した。シミュレーションは計算機上で行われ、観察されたアキアカネの追跡開始位置と移動速度ダイナミクスを固定値とした上で、進行方向を PN 型又は最短経路となるように制御し、それぞれ経路生成を行った。生成された経路と実際に観察されたアキアカネの経路を比較した。

## (3) PN 追跡運動による目標センシング安定性の検証

実験下で餌目標に対するセンシング精度とその際の捕食者と被食者間の角度変動の関係を計測した。目標センシングの状態を確認しやすい捕食者としてコウモリを選定した。コウモリは指向性の超音波を発しその反響を利用してセンシングを行うため、この超音波の向きが餌目標からどれだけ逸れているのかを調べることで、センシングの精度を得ることが可能である。コウモリとしてニホンキクガシラコウモリ (*Rhinolophus ferrumequinum Nippon*) を用い、餌目標としてガを使用した。コウモリとガの位置は2台の高速カメラで3次元的に計測し、超音波の照射タイミングはコウモリに装着された小型マイクによって計測した。また、コウモリの放つ超音波の方向は、実験室内に多数配置されたマイクで得た音圧の分布から算出した。コウモリとガの3次元的な運動をもとに両者の角度変動を計測し、これと超音波の照射方向との関係を解析した。

## (4) PN 追跡運動による視覚的欺瞞効果の検証にむけた実験系の開発

捕食動物を用いた詳細な実験は研究目的(5)項の実験系の完成を待つ必要があったため、先行してヒトを用いた認知実験を考案した。航空機2機を捕食者と被食者に見立て、被食者役航空機には操縦士の他に被験者が搭乗し、被験者が捕食者役航空機の接近をどの程度正確に捉えることができるのかを検証するというのが本実験の基本的な設計となる。この実験を成り立たせるために、実験空域、使用航空機、航空機間の通信規則、実験進行手順、緊急時対応の検討を行なった。本検討は、編隊飛行訓練の一環として空中での編隊形成、編隊解消の繰り返しの中で行なった。

## (5) 捕食者の移動戦術の詳細な分析に向けた実験系の開発

運動を自在に制御できる仮想の捕食者をバーチャルリアリティ技術によって作成し、被食者と相互作用し、PN および対照実験用の各種移動規則で被食者を追いかけるようにすることを実験系の設計方針とした。この実験系は、被食者の位置座標計算、仮想捕食者の運動制御、立体映像による捕食者提示といった処理で構成され、各処理が高速で循環することによって成り立つ。以上の各処理を行うコンピュータプログラムを作成した。プログラム作成にあたっては、コンピュータ言語には C++を用い、OpenCV、OpenGL 他各種汎用ライブラリを補助的に使用した。

## 4. 研究成果

### (1) 多様な動物種を対象とした追跡運動の基礎的調査

各種捕食動物の追跡運動を収集した。特に、シマヘビ (*Elaphe quadrivirgata*) に関しては、捕獲段階における軌道変更能力が極めて乏しく、餌となるトノサマガエル (*Pelophylax nigromaculatus*) の動きの変化に対応できないことが確認された。このことから、餌生物の後手に回って捕獲行動を開始するという、これまでの捕食戦略の概念にない行動パターンの合理性が示され、これによってシマヘビの行動をうまく説明できることが示された。

### (2) PN 追跡運動の運動学的合理性の検証

投射体に対してアキアカネは概ね PN に似た追跡を行うことが確認された。放物線運動をとる目標に対して PN 型の追跡経路は最短経路から逸れるものであり、数学的上の予想を裏付ける知見を得た。興味深いことに、いくつかの試行では、図1のようにアキアカネは PN よりも短い経路で目標に到達していることが確認された。特にこの追跡の序盤では、最短経路とほぼ一致した経路がとられていた。このことは、アキアカネは PN より優れた移動規則を備えていること、そして、追跡の序盤の段階で既に最短の迎撃地点を推定できていることを示唆するものであった。これまで動物の追跡運動の研究では、経路的に優れた移動規則としては基本的に

PN および PN 実現用の制御則までしか想定されていなかった。今回のアキアカネの実験結果は、この想定を上回る移動規則の存在を示唆するものとなった。また、アキアカネの知覚能力を鑑みると、追跡の序盤の段階で目標の3次元位置を把握することは難しいと考えられるため、投射体の3次元運動情報なしに最短経路へ自らをいざなう巧妙な仕組みを本種が備えている可能性が示唆された。

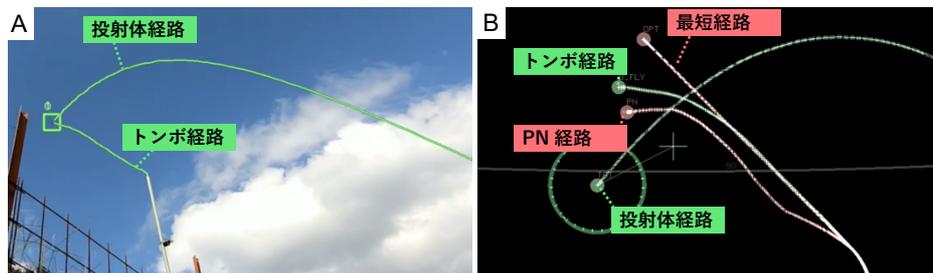


図1 トンボ（アキアカネ）の目標追跡コース

A)カメラ映像 B) コンピュータシミュレーション結果（投射体軌道に対し側方から映像を再構成）  
放物線を描く投射体に対して、トンボは PN よりも直線的な迎撃コースをとっており、より高度な未来位置推定能力が示唆された。

### (3) PN 追跡運動による目標センシング安定性の検証

ガに対する超音波の照準の誤差と、コウモリとガの角度変動の間には有意に正の相関が見られた。すなわち、両者の角度変動は目標センシングを有意に不安定にさせるものであり、PN 追跡運動はこの角度変動を抑え目標センシングを安定化するように働くことが示された。さらに、ニホンキクガシラコウモリはガの方向を予測して超音波方向を制御していることが確認され、これも目標センシングを安定させていることが示された。興味深いことに、この予測制御は、コウモリとガの相対的な移動速度よりも、両者の角度変動に基づいていることが解釈として妥当であることが示された。ある種のコウモリ (*Eptesicus fuscus*) で PN 型追跡運動の存在が確認されていることから、コウモリにおいては獲物に対する角度変動がキーパラメータとなっていて、この角度変動に対応するように超音波照準の誤差を補正し、なおかつ PN 型追跡運動でこの角度変動そのものを低減するといった、センシングと機動を巧みに調和させた追跡戦略を有している可能性が示唆された。

### (4) PN 追跡運動による視覚的欺瞞効果の検証にむけた実験系の開発

実験空域としては、米国 Class E 空域内であり、緊急事態に備え飛行場近郊の貯水湖上空が妥当となった。使用航空機に関して、捕食者役航空機として高翼機を用いると概して接近運動時に相手航空機が死角に入りやすく不適であり、低翼機が望ましいことが確認された。他方、被食者役の航空機としては、捕食者役航空機の飛来する方向と回避方向によって死角の発生領域が大きく変化するため、これらの条件に応じて使用航空機を使い分けるべきであることが確認された。この他、航空機間の通信規則、実験進行手順、緊急時対応に関して実施マニュアルを作成した。



図2 航空機を用いた実験の様子

航空機を用いた実験。捕食者役の航空機が低空から PN 型追跡で、被食者役の航空機に接近している。

A) 捕食者役航空機に搭載されたカメラの映像  
B) 被食者役航空機に搭載されたカメラの映像

### (5) 捕食者の移動戦術の詳細な分析に向けた実験系の開発

被食者の位置座標計算、仮想捕食者の運動制御、立体映像の提示を可能とするコンピュータプログラムを作成した。位置座標計算には高速カメラを用いたリアルタイムトラッキング処理を用い、座標計算における処理遅延を補正する予測アルゴリズムを導入した。仮想捕食者の運

動制御に関しては、任意の運動モデルを適用できるようにモジュール構造にしており、PN や対照実験用の運動モデルを容易に反映させられるようにした。立体映像の提示に関しては、刻々と変化する実験個体の位置に即時対応させてレンダリングすることで、運動視差に基づいた立体映像を構成した。以上の一連の処理を、一般的なノートパソコンにおいて160Hz のレートで循環させられることが確認された。なお、このレートは高速カメラの撮影レートの制限を受けたものであり、潜在的にはより高速の処理が可能である。作成された実験系を用いて魚類に対する実証実験を行い、実際に魚類と仮想捕食者が相互作用し、図3のような状況で追いかけてこが成り立つことが確認された。本プログラムは有料のソフトウェアに依存しない構成となっているため、利用にあたっての制限が少なく、広く行動学実験を支える手段として期待されるものとなった。

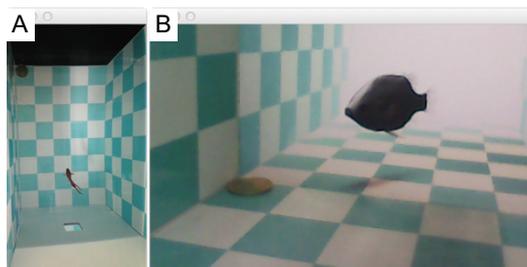


図3 小型魚類と仮想ブルーギルとのVR対面実験の様子

- A) カメラによる俯瞰映像。実験個体となる魚の位置を捉えている。画面上側の黒い領域にディスプレイがある。左上の円はディスプレイの境界を示す500円玉である。
- B) 魚の位置から見た映像。左側の500円玉より奥はディスプレイの描画領域である。ディスプレイの向こうに水槽が広がっているように描画され、仮想ブルーギルが立体的に表示されている。

5. 主な発表論文等

〔雑誌論文〕 計1件（うち査読付論文 1件/うち国際共著 0件/うちオープンアクセス 1件）

1. 著者名 Nishiumi N, Mori A	4. 巻 98
2. 論文標題 A game of patience between predator and prey: waiting for opponent's action determines successful capture or escape	5. 発行年 2020年
3. 雑誌名 Canadian Journal of Zoology	6. 最初と最後の頁 351-357
掲載論文のDOI（デジタルオブジェクト識別子） 10.1139/cjz-2019-0164	査読の有無 有
オープンアクセス オープンアクセスとしている（また、その予定である）	国際共著 -

〔学会発表〕 計10件（うち招待講演 6件/うち国際学会 3件）

1. 発表者名 Nishiumi N
2. 発表標題 Tactics research in predators and prey by quantitative and kinematic measurement
3. 学会等名 第43回日本神経科学大会（国際学会）
4. 発表年 2020年

1. 発表者名 西海 望
2. 発表標題 映像技術を利用した動物行動学研究の展望
3. 学会等名 第37回日本ロボット学会学術講演会
4. 発表年 2019年

1. 発表者名 西海 望, 藤岡 慧明, 飛龍 志津子
2. 発表標題 コウモリの獲物追跡時の超音波照射方向および移動経路選択における戦術性
3. 学会等名 日本動物行動学会第37回大会
4. 発表年 2018年

1. 発表者名 西海 望
2. 発表標題 映像技術を用いた動物行動学研究の紹介
3. 学会等名 第13回NIBBバイオイメージングフォーラム&重点共同利 合同シンポジウム (招待講演)
4. 発表年 2019年

1. 発表者名 Nishiumi N, Watanabe E
2. 発表標題 Application of 3D Display Based on Motion Parallax to Research of Animal Behavior
3. 学会等名 The 18th International Meeting on Information Display (招待講演) (国際学会)
4. 発表年 2018年

1. 発表者名 Higashijima S, Nishiumi N
2. 発表標題 Attempts to reveal the mechanisms of locomotor neural circuit for prey capture
3. 学会等名 International Symposium on Systems Science of Bio-Navigation 2018 (国際学会)
4. 発表年 2018年

1. 発表者名 Nishiumi N
2. 発表標題 Behavioral strategies in the game between predator and prey animals
3. 学会等名 The 43th annual meeting of the Japanese Society for Comparative Physiology and Biochemistry (招待講演)
4. 発表年 2021年

1. 発表者名 西海 望
2. 発表標題 動物の餌追跡/天敵回避におけるナビゲーション戦術の探究 多様な空間スケールを舞台に、捕食者と被食者の動きの合理性を探索
3. 学会等名 第1回中部大学AI数理データサイエンスセンター国内セミナー（招待講演）
4. 発表年 2022年

1. 発表者名 西海 望
2. 発表標題 動物の目標追跡/脅威回避におけるナビゲーション戦術の探究
3. 学会等名 第2回中部大・生理研・基生研連携セミナー（招待講演）
4. 発表年 2022年

1. 発表者名 西海 望
2. 発表標題 学会賞受賞記念講演 シマヘビに対するトノサマガエルの防衛戦術:逃避開始の意思決定における合理性の研究
3. 学会等名 第40回 日本動物行動学会大会（招待講演）
4. 発表年 2021年

〔図書〕 計1件

1. 著者名 西海 望	4. 発行年 2022年
2. 出版社 東京書籍	5. 総ページ数 6
3. 書名 令和5年度用高校教科書「精選論理国語」	

〔産業財産権〕

〔その他〕

-

6. 研究組織

	氏名 (ローマ字氏名) (研究者番号)	所属研究機関・部局・職 (機関番号)	備考
--	---------------------------	-----------------------	----

7. 科研費を使用して開催した国際研究集会

〔国際研究集会〕 計0件

8. 本研究に関連して実施した国際共同研究の実施状況

共同研究相手国	相手方研究機関
---------	---------