解　説

カエルの合唱とその機能に関する研究

合原一究[1†]
[1]筑波大学システム情報系

要旨：多くの動物にとって，音は周辺環境を把握するための重要な手がかりである．本稿では，音を活用する夜行性動物であるカエルに注目する．カエルは多くの種でオスが鳴き声を発し，メスはオスの鳴き声を聞きつけて近寄ってくる．著者らは，ニホンアマガエルのオス同士の音声コミュニケーションを対象に，室内実験と野外調査を実施した．その結果，室内と野外の両方で，近くのオス同士が交互に鳴く傾向を見出した．このような鳴き方には，タイミングをずらして自分の鳴き声が他個体の鳴き声でマスクされないようにして，自分の存在をメスに効率よくアピールする機能があるものと予想している．次に，パナマ共和国でトゥンガラガエルとケヨソイカの関係を調べた．トゥンガラガエルのオスはメスを呼ぶために鳴くのだが，その鳴き声は捕食者や寄生者に盗み聞きされてしまう．ケヨソイカもトゥンガラガエルのオスの鳴き声を聞いており，鳴き声を手がかりに近づいてカエルの血を吸う．著者らはトゥンガラガエルの鳴き声と，その鳴き声に寄ってくるケヨソイカの行動を野外環境で計測した．その結果，たくさん鳴いているオス，一声あたりに複雑な音声成分を多く含むオスのほうが，ケヨソイカに狙われやすいことがわかった．トゥンガエルのオスにとって鳴くことは「メスへのアピール」と「捕食者・寄生者に狙われるリスク」という2つの側面があり，それらのトレードオフによって適切な鳴き方が決まっているのではないかと予想している．

キーワード：カエル，音声コミュニケーション，音響計測，野外調査，音声可視化装置「カエルホタル」

1. はじめに

動物にとって，音は情報をやりとりするための重要な手段である．例えば，私たち人間は音を使って会話する．ジュウシマツのオスは複雑な歌を発して，メスを引き寄せようとする[1]．イルカやクジラも様々な音を発することが知られている[2, 3]．音は空間的に伝わっていくので，相手までの距離が離れていたり，相手までの間に障害物があっても，様々な情報を伝達・取得できるというメリットがある．

一方，暗闇で行動する夜行性動物にとっても，音はその生活に欠かすことのできない要素である．例えば，コウモリは超音波を発し，その反響音によって障害物や餌となる昆虫の位置を推定する[4]．また，メンフクロウは，左右の耳における音情報の違いを活用して，高精度な音源定位を実現している[5, 6]．特に，暗闇や障害物の多い環境では視覚による情報取得が難しく，そのために音は周辺状況を把握するための貴重な手がかりとなりえる．

カエルも音を活用する夜行性動物である．カエルは世界中で6500種以上，日本国内においては42種が報告されている[7]．ほとんどの種が夜行性で，繁殖の際，視覚が効きづらい暗闇でメスがオスを見つける必要がある．そのために，カエルは音を活用している[8]．具体的には，多くの種でオスは鳴嚢（めいのう）という大きな袋をもっており，これを膨張･伸縮させることで鳴き声を発する．また，カエルはオス･メスともに，鼓膜をもっており鳴き声を認識できる．すると，メスはオスの鳴き声を聞いてそちらに近づいていけば，相手を発見できる．このように音はカエルにとって，繁殖のための重要な役割を担っている．

一方，カエルならではの問題も存在する．それは，カエルは主に田んぼや池といった水場で繁殖する[8]のだが，これらの繁殖地には同時期に同種のオスが数多く集まってくるのだ．そのため，個々のオスは，他のライバルに先駆けてメスを獲得する必要がある．このような熾烈な競争下で，オスは他個体の鳴き声を聞きながら，自分の行動をどのように制御しているのだろうか．

本稿では，カエルの鳴き声を対象とした，著者らの研究を紹介する．まず，第2章では，ニホンアマガエルを対象に，複数のオスが鳴き交わす状況で生じる合唱の構造を紹介する．続く第3章では，パナマに生息するトゥンガラガエルと，その鳴き声を聞きつけて血を吸いに寄ってくるケヨソイカとの関係を調べた研究を紹介する．

2. カエルの合唱

2.1　ニホンアマガエル

ニホンアマガエル（図1）は，南は鹿児島県から北は北海道までの日本の広範囲に生息している[9]．繁殖期は4月から7月と長く，水の入った田んぼなどでその姿を観察できる．

2019年4月23日受付
†〒305-8573　茨城県つくば市天王台1-1-1
筑波大学システム情報系
合原一究
E-mail: aihara@cs.tsukuba.ac.jp

オスは喉に鳴嚢を備えており，大きな声で鳴く．一方で，鼓膜を備えており，他のオスの鳴き声を認識できる．そのため，ニホンアマガエルのオス同士は「自分で鳴き声を出して，相手の鳴き声を聞く」という動作によって，音を介してコミュニケーションすることになる．

2.2　室内実験

著者らは複数のニホンアマガエルの鳴き声を録音する室内実験を行なった[10]．実験では，まず田んぼに行き，鳴いているニホンアマガエルのオスを捕まえた．次に，オス同士が物理的に接触しないよう，別々のケースに入れて少し離して配置した．そのうえで，個々のケースの近くにマイクロフォンを配置し，一晩鳴き声を録音した．後日，録音した音声データを独立成分分析法によって解析し，個々の発声成分を分離した．

図 2A に，オス 2 匹の鳴き声の音声データを示す．ここで，それぞれのオスをカエル 1，カエル 2 と呼ぶことにする．すると，カエル 1 とカエル 2 それぞれが 0.3 秒に 1 回程度の周期でリズミカルに鳴いている様子がわかる．実は，このような周期は種によって大きく異なり，例えば，ツチガエルだと 0.7 秒に 1 回程度の周期で，ウシガエルだと 1 秒に 1 回程度の周期で鳴く[9]．鳴き声の周期は種に固有の情報であり，メスにとっては同種のオスを見分ける重要な手がかりとなりえる．

次に，オス 2 匹の鳴くタイミングの差に注目しよう．すると，カエル 1 が鳴いて，次にカエル 2 が鳴いてというように，鳴き声の重複を避けるように交互に鳴いている様子がわかる．このように，2 匹の場合，バラバラのタイミングで鳴くのではなく，ある種の規則性を有していることがわかる．

次に，交互に鳴く状態を識別するための指標として，位相差を導入する．まず図 2A に示すように，分離した音声データからカエル 1 とカエル 2 それぞれの鳴くタイミングを $t_1(n)$, $t_2(m)$ として検出する．これらのタイミングを用いて，位相差$\emptyset$を以下のように定義する：

$$\emptyset = 2\pi \frac{t_2(m)-t_1(n)}{t_1(n+1)-t_1(n)} \qquad (1)$$



図 1　ニホンアマガエルのオス
喉にある袋を膨張・伸縮 させて鳴き声を発する．

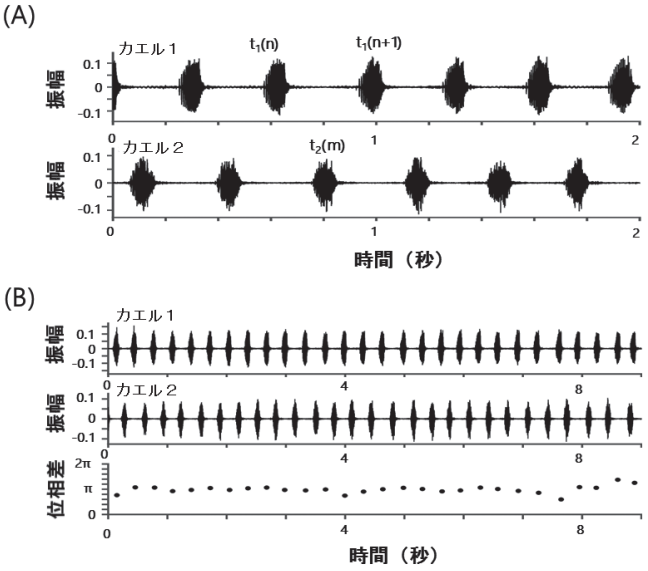


図 2　ホンアマガエルのオス 2 匹の録音データ
2 匹がタイミングをずらして交互に鳴く．

ここで $t_2(m)$ は，図 2A のように $t_1(m) \le t_2(m) < t_1(n+1)$ を満たすタイミングとする．交互に鳴く場合，分子の $t_2(m) - t_1(n)$ が分母の $t_1(n+1) - t_1(n)$ の半分程度となり，そのために位相差は π に近い値をとることになる．

図 2B に，9 秒間の音声データから位相差を計算した結果を示す．この図から位相差が π 付近の値で安定している様子がわかる．これは 2 匹が交互に鳴く状態が持続していたことを意味する．

2.3　野外調査

室内実験から，ニホンアマガエルのオス 2 匹は交互に鳴く傾向がわかった．しかし，田んぼなど実際の野外環境には，もっと多くのオスが存在する．自分以外の多くのオスの鳴き声が聞こえてくる状況では，個々のオスはどの個体に注意を払い，どのようなタイミングで鳴いているのだろうか．

著者らは，実際の田んぼでニホンアマガエルの鳴き声を計測する野外調査に取り組んできた．この野外調査のポイントは，田んぼではオスの位置が事前にはわからないことである．例えば，先ほど紹介した室内実験ではオスをケースに入れていたので，その位置があらかじめわかっていた．そのため，ケースの真横にマイクロフォンをおけば，カエルの鳴き声を識別できた．しかし，野外ではオスは自由に動き回るので，その位置が事前にはわからないのだ．そのため，野外ではまずオスの位置を推定したうえで，鳴くタイミングを計測する必要があった．

このような問題を解決するために，共同研究者の水本武志さん（当時京都大学大学院生，現在 Hylable Inc. 代表取締役）は音声可視化装置「カエルホタル」を開発した[11]．カエルホタルはマイクロフォン，LED，可変抵抗などで構成される電子回路である（図 3）．マイクロフォンで音声信号

を検出し，その信号を内部の電子回路で増幅しLEDを光らせる．このとき，LEDと回路全体の信号増幅率をうまく設定することで，近くで大きな音がなったときだけLEDが光るように調整できる．すると，装置の近くでカエルが鳴いていると，そのタイミングにあわせて，あたかもホタルのようにLEDが明滅するのだ．

著者らは，このカエルホタルをたくさん田んぼに並べて，個々のオスの位置と鳴くタイミングを計測した[11-13]．実際の田んぼに設置した計測システムの概要を図3に示す．著者らが観察した範囲だと，ニホンアマガエルのオスは，田んぼの稲が伸びきっていない時期には，畔に並んで鳴いていることが多かった．そこで，カエルホタルを80台用意して，田んぼの畔に等間隔に並べた．そのうえで，カエルホタルの明滅をビデオカメラで撮影し，その動画データを解析した．

動画データから得られた40台分のカエルホタルの明滅の様子を図4に示す．横軸が時間（秒），縦軸がカエルホタルの識別番号を表している．カエルホタルは田んぼの畔に沿って一次元上に並べたので，縦軸は畔における空間座標に対応する．最後に，濃淡がLEDの明るさを表している．この図を見ると，複数のオスの位置と鳴くタイミングが検出できたことがわかる．例えば，12番目のカエルホタルに着目すると，周期的に明滅を繰り返している．この周期は0.3秒間に1回程度であり，室内実験で観測したニホンアマガエルの鳴く周期とおおよそ一致する（図2）．また，12番目以外にも，複数箇所でカエルホタルが周期的に明滅していたことがわかる（図4の矢印を参照．ただし，カエル1は，この時間帯は鳴いていないことに注意.）．カエルホタルは近傍の音に強く反応するので，空間的に敷きつめられれば，オスの位置と鳴くタイミングが識別できるのだ．

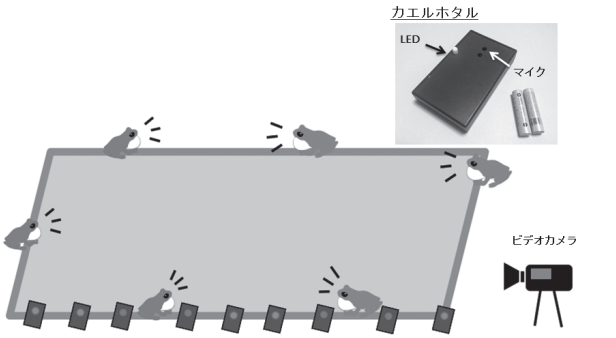


図3　音声可視化装置「カエルホタル」による音源定位システム
たくさんのカエルホタルを並べ，その明滅の様子から個々のオスの位置と鳴くタイミングを推定する．

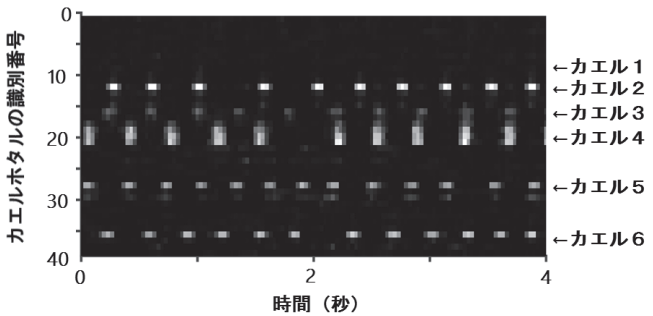


図4　田んぼに並べたカエルホタルの明滅のパターン
複数のオスの鳴き声が検出できた．

次に，動画データからオス同士の鳴くタイミングの差を分析した[13]．今回のデータからは合計6匹の位置と鳴くタイミングを識別できた．そこで，これら6匹の各ペアに対して，式（1）の定義に従って位相差を計算し，そのヒストグラムを表示した（図5）．この図から，いくつかのペアが交互に鳴いていたことがわかる．例えば，カエル3とカエル4のペアに注目すると，位相差のヒストグラムがπ付近にピークをもつ．前節で紹介したように，位相差πは交互に鳴く状態に対応するので，このペアは交互に鳴いていたことになる．次に，修正レイリー検定[14]という角度の偏りを調べる検定手法によって，位相差がπの周りに有意に偏っているペアを検出した．図5で枠で囲まれたものが，有意水準0.001の場合に有意差ありと判定されたペアである．いくつか例外があるものの，カエル2とカエル3のペア，カエル3とカエル4のペア，カエル4とカエル5のペア，カエル5とカエル6のペアというように，近くのオス同士が交互に鳴いていたことがわかる．

2.4　なぜ交互に鳴くのか？

室内実験からはオス2匹が交互に鳴く傾向が，そして野外調査からは近くのオス同士が交互に鳴く傾向がわかった．では，なぜオス同士はタイミングをずらして交互に鳴くのだろうか．著者らは，オスが自分のことをなるべく効率よくメスにアピールしようとしているのではないかと予想している．

例えば，近くにいる2匹のオスが同時に鳴いてしまう状況を考えてみる．このような場合，2匹のオスの鳴き声がほぼ同時にメスに到達することになる．鳴き声は音なので，同時に到達すると2匹分の音が混ざってしまい，メスはそれぞれの鳴き声を識別しづらくなるだろう．すると，オスにとっては自分の鳴き声がメスに伝わりづらくなってしまう．オスはメスを呼ぶために鳴いているので，このような鳴き方は繁殖

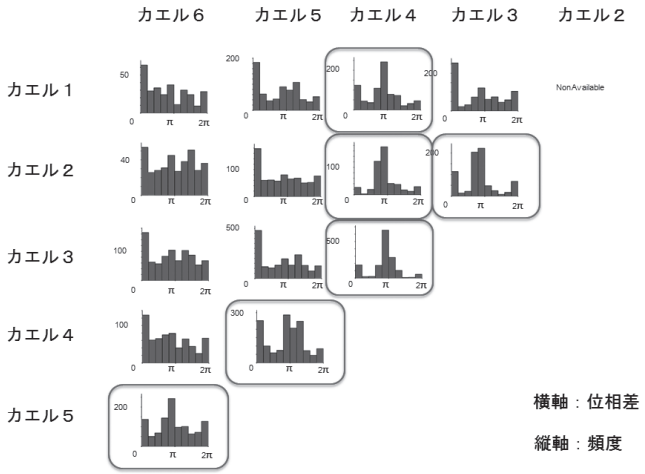


図5　オスの各ペアの位相差のヒストグラム
特定のペアの位相差がπ付近に集中していた．

には不利だと予想される．

一方で，交互に鳴く場合には，自分の鳴き声が他のオスの鳴き声に邪魔されることはない．この場合，オスにとっては自分の鳴き声がメスに明瞭に伝わり，そのために自分のことをうまくアピールできそうである．野外環境では，たくさんのオスが一斉に鳴き交わしている．そのような競争の激しい環境でも，なるべく自分が目立ってメスにアピールしようとして，近くオス同士がタイミングをずらして鳴いているのではないかと著者らは予想している．

3. カエルと寄生者の関係

第 2 章では，ニホンアマガエルのオスが鳴き交わす際に，どのような規則性が観察できるかを紹介した．カエルのオスは鳴き声を発し，メスはその鳴き声を頼りにオスに近づいていく．しかし，鳴き声は目立つので，実は，意図しない動物に盗み聞きされてしまう危険性もある．本章では，中南米に生息するトゥンガラガエルと，その鳴き声を聞きつけて血を吸いにやってくるケヨソイカの関係を調べた研究を紹介する．

3. 1　トゥンガラガエル

トゥンガラガエル（図 6A）は，中南米に生息する体長 3 cm 弱の小型のカエルである．オスは繁殖期になると森の水たまりなどに現れて，水面に浮かびながら鳴嚢を膨張・伸縮させて鳴く．トゥンガラガエルの鳴き声は，異なる 2 つの成分で構成されている（図 6B）．1 つ目の成分は周波数が徐々に下がっていく特徴をもち，英語では whine と呼ばれる．whine は鳴き声の最初に 1 回だけ発せられる．2 つ目以降の成分は複雑な周波数構造をもち，英語では chuck と呼ばれる．chuck は whine よりも前に発せられることはなく，0 回から多いときには 7 回 whine に付与される [15]．このような異なる成分をもつ鳴き声（正確には，1 回の whine とそれに続く 2 回の chuck で構成される鳴き声）が「トゥンガラ」と聞こえることから，トゥンガラガエルと呼ばれているそうである [16]．これにならって，本稿では whine のことを「トゥン」，1 個分の chuck のことを「ガッ」と呼ぶことにする．

トゥンガラガエルのオスはメスを呼ぶために鳴くのだが，

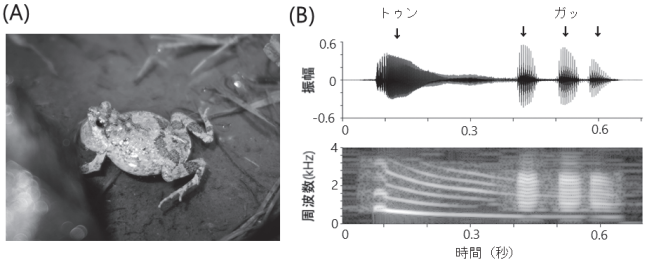


図 6　トゥンガラガエルのオスとその鳴き声
オスの鳴き声は 2 つの異なる成分で構成されている．

捕食者や寄生者にも鳴き声を盗み聞きされてしまうことが知られている．例えば，ある種のコウモリは，トゥンガラガエルの鳴き声を聞きつけて捕食してしまう [17]．また，ケヨソイカという吸血性の昆虫は，トゥンガラガエルの鳴き声を聞きつけて血を吸いにやってくる [18]．オスとしてはメスを呼ぼうとして鳴いているのだが，意図しない動物にも見つかってしまうリスクがあるのだ．そのため，トゥンガラガエルは，鳴くことでメスをうまく引き寄せられるのかという問題と，鳴くことで捕食者や寄生者に見つかってしまうという問題の両方に対処しながら，現在まで残ってきたものと考えられる．

3. 2　野外調査

本研究の目的は，トゥンガラガエルの鳴き声に寄生者のケヨソイカが誘引される機構を野外環境で調べることである．そのためには，(1) 複数個体のオスのトゥンガラガエルの鳴き声を識別し，(2) 個々のオスに寄ってくるケヨソイカの数を計測する必要があった．そこで，著者は共同研究者の Ximena Bernal 博士（米国 Purdue 大学）らとともに，パナマ共和国のスミソニアン熱帯研究所に滞在して野外調査に取り組んだ [19]．

パナマ共和国には豊かな自然が残されており，さまざまな生物が生息している．スミソニアン熱帯研究所も豊かな森に囲まれており，日中にはハキリアリ，ハチドリなど魅力的な生物を観察できる．そして，夜になるとさまざまなカエルが姿を表す．トゥンガラガエルも，他のカエルと同様に夜行性である．実際に日が暮れてから研究所の周囲を歩いてみると，水たまりや水路でトゥンガラガエルが鳴いていた．一方，ケヨソイカはとても小さいので直接目で確認はできなかったが，Bernal 博士によると同じ調査地に生息しているとのことだった．そこで，トゥンガラガエルとケヨソイカの行動を調べる野外調査を実施した．

この調査では，オスのトゥンガラガエルとケヨソイカの行動を同時に調べる必要がある．そこで，著者らはまず，トゥンガラガエルのオス 2 匹ないしは 3 匹の小規模な集団を探した．次に，鳴いているオスの横にカエルホタルを置き（図 7），その明滅をビデオカメラで撮影した．同時に，オスが移動できないよう，小型のメッシュ状のケースを被せ，その上部に捕虫用のトラップを設置した．トラップの先端には小型のファンがついていて，集まってきた昆虫を吸い込むことができる．ただし，ケヨソイカ以外の昆虫も入ってしまうので，捕まえた全ての昆虫を調査後に顕微鏡でチェックした．その結果，複数のケヨソイカを実際に捕獲できていたことがわかった．この分析で得られた，各オスに寄ってきたケヨソイカの数を Y_{midge} と記述し，以降の解析に用いる．

次に，個々のオスが発する鳴き声の特徴を定量化した．一例として，2 匹のオスの計測データを図 8 に示す．上段が動画から抽出した音声のスペクトログラム，下段がカエ

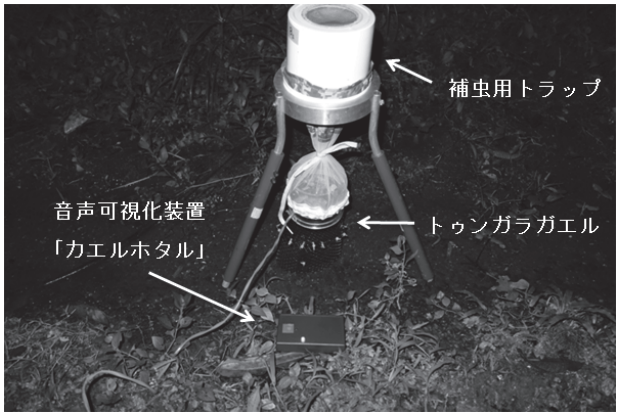


図 7　野外調査の写真
カエルホタルと補虫用トラップを用いて，トゥンガラガエルの鳴き方と寄ってくるケヨソイカの数を定量化した．

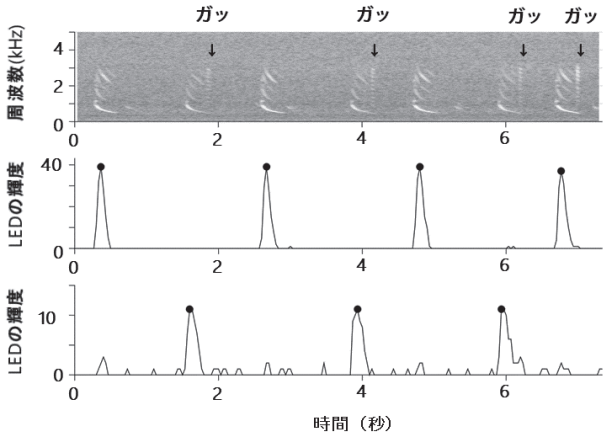


図 8　音声のスペクトログラムとカエルホタルの発光パターン

ルホタルごとの発光パターンである．まず，カエルホタルの発光パターンから 2 匹の鳴き声（「トゥン」）が識別できていることがわかる．ここで，各オスが 1 分間あたりに発した「トゥン」の数を X_{tun} と記述し，以降の解析に用いる．次に，「ガッ」は音量が小さく，カエルホタルの発光パターンからは検出できない場合があった．そこで，これらの発光パターンとスペクトログラムを手作業で比較して，「ガッ」の数を推定した．ただし，全ての鳴き声に対して発光パターンとスペクトログラムを手作業で比較するのは困難であったので，各オスに対して 30 回の「トゥン」に対して「ガッ」の数を算出し，その平均値を一声あたりに含まれる「ガッ」の数 X_{ga} とみなした．

3. 3　統計モデルによるデータ解析

野外調査で得られたデータから，トゥンガラガエルの鳴き声の特徴と誘引されたケヨソイカの数との関係を調べた．具体的には，一般化線形混合モデル [20] を用い，モデル内のパラメータを最尤推定法によって求めた．一般化線形混合モデルでは，着目した応答変数に対して，複数の説明変数による影響を考慮できる．また，説明変数については，定量化された量を固定効果として扱えるほか，定量化が難しい要因についてもランダム効果としてその影響を考慮できる．

本解析においては，以下の一般化線形混合モデルを仮定した：

$$Y_{\mathrm{midge}} \sim Poisson(\lambda) \tag{2}$$

$$\log(\lambda) = \beta_0 + \beta_{\mathrm{tun}} X_{\mathrm{tun}} + \beta_{\mathrm{ga}} X_{\mathrm{ga}} + \beta_{\mathrm{tun,ga}} X_{\mathrm{tun}} X_{\mathrm{ga}} + \xi_{\mathrm{site}} + \log(T_{\mathrm{record}}) \tag{3}$$

ここで Y_{midge} は各オスガエルに誘引されたケヨソイカの数で応答変数である．X_{tun} は各オスガエルが 1 分あたりに発した「トゥン」の数，X_{ga} は各オスガエルの一声あたりに含まれていた「ガッ」の数，X_{temp} は調査地の気温で，それぞれが固定効果を表す説明変数である．なお，X_{tun} と X_{ga} については，ともに鳴き声に関する量で相乗効果がありえると考えたため，両変数間の交互効果を表す項 $X_{\mathrm{tun}} X_{\mathrm{ga}}$ を導入した．また，ξ_{site} はランダム効果を表す説明変数で，これによって調査地におけるケヨソイカのバラツキを考慮した．このランダム効果 ξ_{site} は，調査地ごとに平均 0 の正規分布から生成されるとした．T_{record} は実験を行った時間長で，実験ごとに多少バラついてしまったので全体の値を補正するためのオフセット項 [20] として用いた．

本解析では，式（2）のように，Y_{midge} は平均 λ のポアソン分布から生成されるとした．ポアソン分布の平均は必ず正なので，式（3）のように各説明変数との関係は log 関数で記述した．このモデルでは，ケヨソイカの数 Y_{midge} がポアソン分布に従っていて，その分布の平均値が 1 分間あたりの「トゥン」の数 X_{tun}，一声あたりの「ガッ」の数 X_{ga} などで決まると考えている．そのため，各説明変数（固定効果）の係数 β_{tun}，β_{ga}，$\beta_{\mathrm{tun,\,ga}}$，$\beta_{\mathrm{temp}}$ を求めれば，各説明変数が応答変数に及ぼす影響を推定できる．

上記の一般化線形混合モデルを仮定し，最尤推定法によってパラメータを求めた（表 1）．有意水準を 0.05 として Wald 統計量 [20] を用いた場合，X_{tun}，X_{ga} ともに Y_{midge} と正の相関をもつことが示された．これは（1）たくさん鳴いているオス，（2）一声あたりに多くの「ガッ」が含まれるオスのほうが，より多くのケヨソイカに狙われていたことを示す．また，X_{tun} と X_{ga} の交互作用については，Y_{midge} と負の相関が示され

表 1　一般化線形混合モデルのパラメータ推定結果
最尤推定法によって一般化線形混合モデルのパラメータを求めた．

固定効果	最尤推定値	標準誤差	z (Wald統計量)	p
鳴く頻度	0.072	0.019	3.754	<0.001
ガッの割合	1.707	0.523	3.266	0.001
鳴く頻度 × ガッの割合	-0.074	0.023	-3.226	0.001
温度	0.013	0.104	0.123	0.902

た．これは，たくさん鳴いているオスが，一声あたりの「ガッ」を増やしたとしても，ケヨソイカの数はそれほど増加しないと解釈できるだろう．最後に，調査地の気温X_{temp}と，集まってくるケヨソイカの数Y_{midge}との間には有意な相関は検出されなかった．

3. 4　今後の課題

トゥンガラガエルのオスの場合，たくさん鳴いたり，「ガッ」の多い個体ほどケヨソイカに狙われてしまうことがわかった．実は，カエルは多くの種で，高頻度で鳴くオスほどメスに選ばれやすい性質が知られている[21]．また，トゥンガラガエルに関しては，「ガッ」の多いオスほどメスに選ばれやすいことが報告されている[22]．オスの鳴き声は視覚の効きづらい暗闇でメスにアピールするために有効だが，たくさん鳴いたりして目立ってしまうと捕食者や寄生者に狙われるリスクも増大すると解釈できる．

今後は，このようなメスに対するアピールと，捕食者や寄生者に狙われるリスクのトレードオフの観点から，カエルの鳴き方の研究を進めていく必要がある．実際，著者らも小型のLED装置を用いて野外環境でメスガエルの移動経路を可視化する技術を開発している[23]．オスガエルに加えて，捕食者・寄生者，そしてメスガエルの行動を野外環境で同時に追跡することで，カエルの合唱の機能が今後明らかになっていくものと期待できる．

参考文献

1) 岡ノ谷一夫：「小鳥の歌からヒトの言葉へ」，岩波科学ライブラリー，(2003).
2) Janik, V. M.: Whale song, Current Biology, 19, R109-R111, (2009).
3) 森阪匡通：イルカの音とその進化，日本音響学会誌，71，327-333，(2015).
4) Altringham, J. D.（松村澄子 監修，コウモリの会翻訳グループ 翻訳）：コウモリ－進化・生態・行動，八坂書房，(1998).
5) Knudsen, E. I. and Konishi, M.: Mechanisms of sound localization in the barn owl (Tyto alba), Journal of Comparative Phisiology A, 133, 13-21, (1979).
6) Knudsen, E. I.: The hearing of the barn owl, Scientific America, 245, 82-91, (1981).
7) 松井正文, 関慎太郎：日本のカエル, 誠文堂新光社, (2016).
8) 松井正文：両生類の進化，東京大学出版会，(1996).
9) 前田憲男，松井正文：改訂版日本カエル図鑑，文一総合出版，(1999).
10) Aihara, I., Takeda, R., Mizumoto, T., Otsuka, T., Takahashi, T., Okuno, H. G. and Aihara, K.: Complex and transitive synchronization in a frustrated system of calling frogs, Physical Review E, 83, Article Number 031913, (2011).
11) Mizumoto, T., Aihara, I., Otsuka, T., Takeda, R., Aihara, K. and Okuno, H. G.: Sound imaging of nocturnal animal calls in their natural habitat, Journal of Comparative Phisiology A, 197, 915-921, (2011).
12) Aihara, I., Mizumoto, T., Otsuka, T., Awano, H., Nagira, K., Okuno, H. G. and Aihara, K.: Spatio-temporal dynamics in collective frog choruses examined by mathematical modeling and field observation, Scientific Reports, 4, Article Number 3891, (2014).
13) Aihara, I., Mizumoto, T., Awano, H. and Okuno, H. G.: Call alternation between specific pairs of male frogs revealed by a sound-imaging method in their naural habitat, Proceedings of Interspeech, 2597-2601, (2016).
14) G. K. カンジ:「逆」引き統計学，株式会社講談社，(2009).
15) Bernal, X. E., Page, R. A., Rand, A. S. and Ryan, M. J: Cues for eavesdroppers: do frog calls indicate prey density and quality? The American Naturalist, 169(3), 409-415, (2007).
16) Ryan, M. J.: The Tungara Frogs, The University of Chicago Press，(1985).
17) Page, R. A., Ryan, M. J. and Bernal, X. E.: Be loved, be prey, be eaten, Animal Behavior, 3, Case Studies: Integration and Application of Animal Behavior, (2014).
18) Bernal, X. E., Rand, A. S., and Ryan, M. J.: Acoustic preferences and localization performance of blood-sucking flies (Corethrella Coquillett) to túngara frog calls, Behavioral Ecology, 17(5), 709-715, (2006).
19) Aihara, I., de Silva, P. and Bernal, X. E.: Acoustic preference of frog biting-midges (Corethrella spp) attacking tungara frogs in thier natural habitat, Ethology, 122, 105-113, (2016).
20) 久保拓弥：データ解析のための統計モデリング入門，岩波書店，(2012).
21) Ryan, M. J. and Keddy-Hector, A.: Directional patterns of female mate choice and the role of sensory biases, The American Naturalist, 139, S4-S35, (1992).
22) Rand, A. S. and Ryan, M. J.: The adaptive significance of a complex vocal repertoire in a neotropical frog, Zeitschrift für Tierpsychologie, 57(3-4), 209-214, (1981).
23) Aihara, I., Bishop, P. J., Ohmer, M. E. B., Awano, H., Mizumoto, T., Okuno, H. G., Narins, P. M. and Hero, J. M.: Visualizing phonotactic behavior of female frogs in darkness, Scientific Reports, 7, Article Number 10539, (2017).

合原一究（あいはら いっきゅう）

2011年京都大学理学研究科博士課程修了，理学博士．2011年理化学研究所基礎科学特別研究員．2014年日本学術振興会特別研究員PD．現在，筑波大学システム情報系テニュアトラック助教．主としてカエルの合唱の実験的・数理的研究に従事．電子情報通信学会，生物音響学会の会員．