

科学研究費助成事業 研究成果報告書

平成 27 年 5 月 29 日現在

機関番号：24506

研究種目：挑戦的萌芽研究

研究期間：2012～2014

課題番号：24657019

研究課題名(和文) 動的環境下におけるミツバチコロニーのエネルギー収支と社会性行動との関わり

研究課題名(英文) Effect of social behaviour on carbon budget of honeybee colony under climate change

研究代表者

大橋 瑞江 (Mizue, Ohashi)

兵庫県立大学・環境人間学部・准教授

研究者番号：30453153

交付決定額(研究期間全体)：(直接経費) 3,200,000円

研究成果の概要(和文)：ミツバチは社会性を持つことで、環境に合わせてコロニーの状態を維持している。本研究は、ミツバチコロニーに流入・流出する炭素量を求め、エネルギー収支の季節変化を明らかにすることで、ミツバチの環境適応力を評価した。炭素の流入には明瞭な日変化が見られ、夏では夕方、秋は昼に増加した。また、炭素流入量は夏から秋にかけて小さくなった。3ヶ月間で流入した炭素量の積算値は2.48kgであった。炭素流出量は外気温の低下に伴って直線的に増加し、夏から秋にかけて大きくなった。3ヶ月間で流出した炭素量を蓄積した結果は0.82kgであった。

研究成果の概要(英文)：Honeybee keeps their colony under dramatic change of environment by using social behavior. This study aimed to evaluate honeybee adaptation to environment by measuring energy budget of the hive. The energy budget was estimated from inflow and outflow of carbon from the hive. We found clear daily change of carbon inflow, increasing in evening in summer and increasing noon in autumn. It also decreased from summer to autumn. Total amount of carbon inflow during 3 months was 2.4 kg. Carbon outflow decreased linearly with the decrease of temperature, increasing from summer to autumn. Total amount of the outflow was 0.82 kg.

研究分野：生態系生態学

キーワード：社会性昆虫 炭素循環 ミツバチ 環境 観察巣箱 採餌行動 集団性 分業

1. 研究開始当初の背景

ミツバチは熱帯から亜寒帯まで幅広い範囲で分布し、高度な社会性を持つことで数万個体からなる大規模コロニーを長期にわたって維持している。生態系の成立におけるミツバチの役割は重要で、花粉媒介やコロニー防御を通して他の動植物に関与し、進化の引き金となってきた。人間社会との関わりも深く、ハチミツ生産や栽培作物の花粉媒介生物として古くから利用されている。

ミツバチコロニーは貯蜜によって越冬を可能とし、ダンス言語を用いて集団採餌を行うなど独自のエネルギー循環メカニズムを持つ。コロニーには年間 80kg もの花粉とハチミツが運び込まれ、エネルギー源として消費されており、この独自の代謝メカニズムは、生物の環境適応戦略のなかでも最も進化した成功例の一つであると言える。しかしながら、これまでにコロニーを単位としてミツバチのエネルギー収支を詳細に調べた例は認められない。

ミツバチはコロニー内で運び込んだハチミツから得られるエネルギーを用いて、巣の形成や繁殖など作業を分担して行い、ダンスと呼ばれる特有の行動で他個体に採餌場所に関する情報を伝達、さらに周辺環境の変化から巣を保護するためにコロニー内の温度、湿度、CO₂ 濃度などの環境制御を行っている。ミツバチコロニーの環境制御は、ミツバチの社会性がもたらす特異な能力の一つであり、例えばミツバチは胸筋における発熱やクラスター行動、羽を震わす旋風行動などを用いて外気の激しい温度変化に対して幼虫の巣房を 33-36 の極めて狭い範囲の温度で一定に保っている。

ミツバチコロニーにおけるエネルギー消費は、ミツバチの個体数と各個体の成熟度、コロニー内外の環境バランスと社会的な行動の発現量などに依存していると考えられるが、ミツバチがコロニーを安定な状態に維持するために採餌、造巣、繁殖、巣内環境調節などの一連の行動をどのようにエネルギーの収集や消費と関係づけているかは不明である。すなわち、ミツバチの環境適応機構を理解するためには、コロニーのエネルギー収支だけでなく、コロニー内外の環境変化やミツバチの行動を同時に観測して、各要因の因果関係を総合的に理解する必要がある。

2. 研究の目的

本研究では、ミツバチコロニーのエネルギー収支とそのエネルギー消費メカニズムを解明する。そのため、以下の実験を行った。

- (1) 以下の三項目の同時観測システムの構築
エネルギー循環(炭素流入量・炭素流出量)の計測システム

コロニー内外環境の測定システム 採餌行動の測定システム

- (2) コロニーのエネルギー循環と環境動態、採餌行動の測定

(1)の - のシステムでデータを取得し、これらの動態の日変化と季節変化を明らかにした。さらにお互いの動態を関連付けることで、ミツバチのエネルギー収支の変動とその変動要因を明らかにした。

3. 研究の方法

- (1) エネルギー循環/コロニー内外環境/個体行動の同時観測システムの構築

実験には、兵庫県立大学新在家キャンパス内の実験室におかれた専用観察巣箱で飼育しているセイヨウミツバチ (*Apis mellifera*) 3 群を使用した(Ohashi et al. 2009)。この巣箱は巣板が上下に一枚ずつ入る厚さで、直径 1cm のミツバチの出入り孔が巣箱下部に設けられ、実験室の外へとつなげた。巣箱の側面はポリプロピレンシートで覆われており、巣箱内環境を計測するための各種センサが取り付けられている。この巣箱を用いて、下記の 3 項目を同時に測定した。

エネルギー循環

コロニーへの炭素流入量 (C_{in} , g hr⁻¹ colony⁻¹)は、採餌ハチが運ぶ花蜜と花粉によってもたらされるとして次式で算出した。

$$C_{in} = N_{forage} \times P_{nectar} \times Q_{nectar} \times C_{nectar} + N_{forage} \times P_{pollen} \times Q_{pollen} \times C_{pollen} \dots (式 1)$$

ここで N_{forage} は 1 時間当たりの帰巣ミツバチ数、 P_{nectar} 、 P_{pollen} は花蜜及び花粉採集バチの割合、 Q_{nectar} 、 Q_{pollen} は 1 匹のミツバチが収獲する花蜜と花粉の重量(g)、 C_{nectar} 、 C_{pollen} は花蜜および花粉に含まれる炭素量(g g⁻¹)、とする。帰巣ミツバチ数を求めるため、観察巣箱の出入り口にビデオカメラを設置し、常時モニタリングを行った。

コロニーからの炭素流出量 (C_{out} , g hr⁻¹ colony⁻¹)は、以下の式を用いて求めた。

$$C_{out} = PV/RT \times gC \times ((dB_{CO_2})/dt + 1/a \times B_{CO_2}) \dots (式 2)$$

ここで B_{CO_2} は巣内の CO₂ 濃度と巣外(大気)の CO₂ 濃度の差 (ppm)、 V は巣箱体積(ℓ)、 T は温度(K)、 P は巣箱内気圧(atm)、 R は気体定数、 gC は炭素重量(g mol⁻¹)、 a は時定数 270sec である。CO₂ 濃度と温度は観察巣箱内外のセンサーで 1 分おきに測定した。 P は 1、 R は 0.082、 gC は 12 とした。

コロニー内外環境の測定

観察巣箱に取りつけた温度()、湿度(%）、CO₂ 濃度(ppm)を各種センサで自動モニタすると共に、巣箱外にも温度、湿度、気圧(hPa)センサを設置して、巣箱外の環境を自動測定

した。巣板面では温度が不均一に分布しており、各巣板面の温度分布をサーモグラフィで連続撮影できるようにした。

採餌行動の測定

の炭素貯留量の測定で使用するビデオカメラ画像から採餌行動をデータ化した。画像の撮影においては出入り口のミツバチの動きが詳細に抽出できるようにサイズ、輝度を設定した。

(2) コロニーのエネルギー循環、環境動態、行動変化の測定

(1)の計測システムを用いて、平成26年の夏から冬にかけて実験を行った。巣箱内に女王バチ1匹を含む1群を導入し、飼育と観察を行った。実験期間中、2013年9月20日、10月9日の計2回、巣の状態を維持させるために、蜂蜜に水を混ぜたものをそれぞれ100gずつ給餌した。また、側面のアクリル板が汚れており内部の観察が困難になったため、9月25日にはアクリル板を新しい物と交換した。測定は以下のように進めた。

エネルギー循環

観察巣箱の入口部分の真上にビデオカメラ(CV-S3200,1stVision,USA)を設置し、1時間おきに5分間映像の記録を行った。記録した巣箱入口部分の映像を確認し、外界から巣箱の入口部分に帰還したミツバチの個体数(以降、INと表現する)を手動で計測した。帰巢したミツバチがすべて採餌を行ったものと考え、これを採餌個体数とした。このとき、入口から内部へ確実に侵入した蜂のみを帰巢個体として数えた。入口に着地した後、再び外界へ出て行った個体は除外した。また、過去の実験結果(Iwata et al., 2010)より花粉運搬個体数を全体の採餌バチの個体数のうち40%とし、残り60%を蜜運搬個体とした。また、運搬花粉量を10mg、花粉に含まれる炭素量を花粉重量の30%とした。運搬する蜜量は40mg、花蜜に含まれるショ糖の化学式は $C_{12}H_{22}O_{11}$ 、ショ糖濃度40%とした。

また、巣箱の下部にCO₂計測器(GMP221, Vaisala, Finland)および空気を循環させるためのファン(SY1225SL12M, SCYTHE, Japan)を設け、CO₂濃度を計測した。測定は0.1秒ごとに行ったが、取得したCO₂濃度は後に1分ごとに再サンプリングした。再サンプリングしたデータを気体の状態方程式に基づいた式(2)に当てはめ、コロニーが生産したと予想されるCO₂生産量へと変換した。これを巣からの炭素流出量と考え、コロニーのエネルギー消費量の指標とした。

環境測定

巣箱の上部に温湿度センサを設置し、巣箱を重量計(FG-30KAM,AND,Japan)の上に置き、

巣内の温度、湿度、重量を計測した。温湿度については約10秒間隔、重量については約10分間隔で測定した。外気温および天気については、気象庁による姫路アメダス観測所のデータをインターネットで参照した。

(3) データ解析

炭素流入量の解析に用いた映像の記録も各要素と同様に8月14日から10月31日まで行った。しかしながら、計測機器に問題があり、欠損している日時も多かった。そこで、帰巢個体数INの計測は、ミツバチの採餌活動が盛んな7時~17時のデータが揃っている日に限定し、その時間帯のみ行った。7時~17時のデータが揃っている日は全部で40日間あった。

今回は、このすべての時間の計測を行った。しかし、データが増えた場合、測定には非常に時間がかかる。そこで、一部の時刻のINと1日のINとで線形回帰分析を行い相関を求め、一部の時刻のINが1日分のINを代表する値になるか検証した。ただし、雨の日は採餌活動がほとんどみられなかったため、晴および曇りの日のみで関係を見た。

概算した日ごとのINの結果を式(1)に当てはめ、8月から10月の3ヶ月間に巣箱内に流入した炭素量を算出した。

解析を行った40日間のうち、8月は9日分、9月は3日分、10月は18日分存在した。また、晴の日は27日分、曇りの日は9日分、雨の日は4日分あった。月、天気によって採餌個体数の平均値が異なると考え、月ごと、および天気ごとに採餌個体数を算出し、値を比較した。

炭素流出量に関しては65日分のデータ取得に成功した。流出量についても外気温との関係があると考え、炭素流出量と平均外気温とで線形回帰分析を行い、相関を求めた。また、1日の炭素流入量から炭素流出量を差し引いた値を蓄積炭素量とし、その日1日においてコロニー内に貯められたエネルギーの指標とした。また、蓄積炭素量の積算値と巣箱の重量とで線形回帰分析を行い、相関を求めた。

4. 研究成果

(1) 平均外気温および天気の季節変化
外気温は8月から10月にかけて下降と上昇を繰り返していたが、最終的には低くなった。実験を開始した8月半ばと、終了前の10月後半では、15以上の差がみられた。

ここで、8月、9月、10月の期間に分けて温度変化を評価したとき、傾向に明瞭な差がみられた。8月中は高い気温を保ちつつ緩やかに下降しているが、9月の間は安定した値を

保っている。10月において気温は急激に下降していた。そこで、今後 IN を評価する際にも、月ごとに分けて考えた。

(2) 平均外気温および IN の日変化

IN は、朝の時間帯には少なかったが、昼ごろにピークとなった。夕方にも昼ほどではないが高い数値を示した。外気温に関しても、朝は低く、時間が進むにつれ上昇し、昼ごろにピークを迎えていた。

この平均 IN および平均外気温を月ごとに分けて見ると、採餌行動の傾向の違いが月ごとにみられた。8月においては IN は夕方に最も多く、朝にも高い値がみられた。しかし、9月や10月では IN のピークは昼ごろとなり、朝・夕には値は低くなっていた。気温は8月から10月につれ低くなったが、朝は低く、時間が進むにつれ上昇し、昼ごろにピークを迎えるという外気温の変化の傾向はどの月でも共通していた。

このように時間ごと、月ごとに変化がみられることから、外気温の違いがミツバチの採餌行動に影響を与えていると考えられる。

(3) 天気ごとの IN の変化

IN の1日の平均値を天気ごとに分けた結果、雨の日には晴、曇の日と比べて IN は非常に少なかった。このことより、ミツバチの行動は明らかに天気による影響を受けており、雨の日には採餌活動を行うことは稀であるといえる。

(4) 月ごとの IN の変化

IN の1日ごとの積算値を月ごとに分けた結果、8月が最も高く、次いで9月、10月となった。月ごとに変化がみられたことから、ミツバチの採餌活動には外気温、および日照時間が大きく関わっていると考えられる。

(5) 炭素流入量の概算

15時～17時における IN の値と、1日の IN の値に正の相関があることが分かった(N=36, $r=0.83$, $p<0.01$)。すなわち、15時～17時における IN を計測すれば、一日の IN を概算することができるといえる。また、15時～17時における IN と平均外気温との関連をみると、やはり正の相関がみられた(N=36, $r=0.59$, $p<0.01$)。そこで、IN の計測を行わなくても、15時～17時における外気温から1日の IN を概算することができた。ここで、ミツバチは天気が雨の場合採餌活動を行わないことから、雨の日の場合のみ、計測を行ったうちの雨の日における IN の平均値を採用した。

推定した流入炭素量をすべて積算した結果は、2.47kgであった。この算出した炭素量を蜂蜜と花粉に換算すると、3ヶ月の間に巣内に持ち込まれた蜂蜜の量は約 5.4kg、花粉は

約 1.8kg となった。

(6) 炭素流出量の季節変化

炭素流出量は、実験を開始した8月よりも、その後の9月、10月のほうが値は高い傾向があった。また、最も少ない日で3g程度、多い日では13g程度という結果になった。平均外気温とは負の相関関係がみられた(N=65, $r=-0.65$, $p<0.01$)。よって、気温の高い時期よりも、低い時期のほうが炭素流出量は高い傾向にあるといえる。8月から10月の3ヶ月の間に巣内から流出した炭素量の積算値は、0.82kgであった。

(7) 重量の変化

重量は8月半ばから上昇し、一度減少した後10月上旬にピークを迎えていた。その後再び減少していった。実験開始時の8月14日の値は3.85kg、実験終了前の10月28日の値は4.34kgであった。なお、9月7日から9日、および10月29日以降のデータは欠損していた。また、実験期間中における最も高い値は4.68kgであった。

(8) 今後の展望

本研究の実施により、ミツバチコロニーにおけるエネルギー循環機構の一端が明らかとなった。これにより、自然界の複雑なエネルギー動態の中で、生物を介したエネルギーの流れに関する新たな知見が提供された。この成果は、環境科学分野において今まで考慮されてこなかったエネルギー流のあり方を示し、環境と生物の共存について新しい原理の発見に発展していくことが期待される。さらに社会性昆虫を対象とすることで、社会性をもつ生物集団のエネルギー制御というこれまでの生物学には無かった新しい学術的課題を提案できると考えられる。

また、本研究では巣内の貯蜜過程を説明することで、養蜂の現場でハチミツ生産速度の推定に役立てることができた。気象条件によって変化していくミツバチコロニーの巣内状態を明らかにしたことは、ミツバチの飼育・管理に活用される情報となると期待される。

5. 主な発表論文等

(研究代表者、研究分担者及び連携研究者には下線)

〔雑誌論文〕(計 8件)

1. Ikeno, H., Akamatsu, T., Hasegawa, Y., Ai, H. Effect of olfactory stimulus on the flight course of a honeybee, *Apis mellifera*, in a wind tunnel, 2014, *Insects*, 5, 94-102 doi:10.3390/insects5010092, 査読有
2. Kodama, N., Kimura, T., Yonemura, S., Kaneda, S., Ohashi, M., Ikeno, H. 2014. Automated analysis of

- two-dimensional positions and body lengths of earthworms (Oligochaeta); *MimizuTrack*. PLoS ONE, 9, e97986, doi:10.1371/journal.pone.0097986., 査読有
3. Rautenberg, L. P., Ikeno, H. (10人中10番目) *NeuronDepot: Keeping your colleagues in sync by combining modern cloud storage services, the local file system, and simple web applications.* *Front in Neuroinformatics* 8, 55, 2014. doi: 10.3389/fninf.2014.00055, 査読有
 4. Okada R, Ikeno H, Kimura T, Ohashi M, Aonuma H, Ito E. 2014. Error in the honeybee waggle dance improves foraging flexibility. *Scientific Report* 4, 4175; DOI:10.1038/srep04175, 査読有
 5. Kimura, T, Ohashi, M., Okada, R, Crailsheim, K Schmickl, T., Ikeno, H. 2014. Development of a New Method to Track Multiple Honey Bees with Complex Behaviors on a Flat Laboratory Arena. *PLoS ONE*, 9(1): e84656. doi:10.1371/journal.pone.008465, 査読有
 6. T. Kimura, M. Ohashi, K. Crailsheim, T. Schmickl, R. Okada, H. Ikeno, Tracking of Multiple Honey Bees on a Flat Surface, *Proceeding of the 2012 Fifth International Conference on Emerging Trends in Engineering and Technology (ICETET-12)*, 36-39, 2012, 査読有
 7. R. Okada, H. Ikeno, T. Kimura, M. Ohashi, H. Aonuma, E. Ito 2012. Mathematical analysis of the honeybee waggle dance *Acta Biologica Hungarica*, 63, 75–79, 査読有
 8. R. Okada, T. Akamatsu, K. Iwata, H. Ikeno, T. Kimura, M. Ohashi, H. Aonuma, E. Ito 2012. Waggle dance effect: dancing in autumn reduces the mass loss of a honeybee colony. 2012. *The Journal of Experimental Biology* 215, 1633-1641, 査読有.
- [学会発表](計 19件)
1. 中桐齊之・大橋瑞江・岡田龍一・池野英利, 空間を考慮したミツバチの巣板モデルとシミュレーション, 日本生態学会, 2015年3月18 - 22日, 鹿児島大学(鹿児島県鹿児島市)
 2. 吉田澗・大橋瑞江・木村敏文・岡田龍一・池野英利, ミツバチコロニーにおけるエネルギー収支の季節変化の解析, 日本生態学会, 2015年3月18 - 22日, 鹿児島大学(鹿児島県鹿児島市)
 3. Hidetoshi Ikeno, Segmentation of neuronal structure from confocal image and its applications, Meeting Honeybee Standard Brain, 16-17 March, 2015, Berlin (Germany)
 4. 花田篤宣・岡田龍一・木村敏文・池野英利, ニホンミツバチ分蜂蜂球表面温度の時空間解析, 第4回 ミツバチシンポジウム, 2015年2月20日, 兵庫県立大学(兵庫県姫路市)
 5. 中桐齊之, ミツバチコロニーにおける育児と個体数の変動:格子モデルを用いた解析, 第4回 ミツバチシンポジウム, 2015年2月20日, 兵庫県立大学(兵庫県姫路市)
 6. Ikeno, H., Kamiyama, Y., Ishihara, A., Hirata, Y., Satoh, S., Yamazaki, T., Wagatsuma, H., Okumura, Y., Inagaki, K., Kannon, T., Asai, Y., Yamaguchi, Y., Usui, S., *Simulation Platform: Application Server for Testing and Sharing Mathematical Model and Experimental Data,* INCF Japan Node International Workshop: Advances in Neuroinformatics 2014, 25-26 September, 2014, RIKEN (Wako, Saitama)
 7. Kanzaki, R., Kazawa, T., Takashima, A., Shiga, S., Ikeno, H., Yamaguchi, Y., *The Invertebrate Brain Platform (IVB-PF) - Comparative Expositions and Data Collection about Invertebrate Brain -*, INCF Japan Node International Workshop: Advances in Neuroinformatics 2014, 25-26 September, 2014, RIKEN (Wako, Saitama)
 8. Kazawa, T., Miyamoto, D. Goto, A., Park, H., Ikeno, H., Nishikawa, I. Kanzaki, R. *Constructing Multi-Compartment Parallelized Simulation from Olfactory Input to Premotor Command Generation of Silkworm Brain* INCF Japan Node International Workshop: Advances in Neuroinformatics 2014 25-26 September, 2014, RIKEN (Wako, Saitama)
 9. 岡田龍一・栄美紗・木村敏文・大橋瑞江・池野英利, ミツバチコロニーの生存維持における8の字ダンスの効果, 日本動物学会, 2014年9月11 - 13日, 東北大学(宮城県仙台市)
 10. Kimura, T., Ohashi, M., Crailsheim, K., Schmickl, T., Okada, R., Radspieler, G., Ikeno, H., Improving tracking accuracy of the software to track multiple honeybees, K-Track, Joint meeting of the 11th International Neuroethology Conference and the 36th Annual

- Meeting of the Japanese Society for Comparative Physiology and Biochemistry, 28 July-1 August, 2014, Supporo Convention Center, (Sapporo, Hokkaido)
11. Miyamoto, D., Kazawa, T., Goto, A., Ikeno, H., Kanzaki, R., Constructing a massively parallelized morphological detailed neural circuit simulation of silkworm brain with neuron database, Joint meeting of the 11th International Neuroethology Conference and the 36th Annual Meeting of the Japanese Society for Comparative Physiology and Biochemistry, 28 July-1 August, 2014, Supporo Convention Center (Sapporo, Hokkaido)
 12. Ai, H., Kai, K., Ikeno, H., Vibration processing and olfactory locomotion related to honeybee communication. , 17th International Congress of the Union for the Study of Social Insects, 13-18 July, 2014, Cairns (Australia)
 13. 栄美沙・池野英利, ダンスなしでミツバチは生きていけるのか?, 第 3 回ミツバチシンポジウム, 2014 年 2 月 20 日, 兵庫県立大学(兵庫県姫路市)
 14. Kimura, T., Okada, R., Ohashi, M., Crailsheim, K., Schmickl, T., Radspieler, G., Ikeno, H. Development of a tracking program, K-Track, for analyzing honeybee's behaviors. 日本比較生理生化学会, 第 35 回大会, 2013 年 7 月 13 - 15 日, イーグレ姫路(兵庫県姫路市)
 15. 木村敏文, 行動解析のため複数ミツバチ同時解析システムの構築, 第 2 回ミツバチミニシンポジウム, 2013 年 2 月 22 日, 兵庫県立大学(兵庫県姫路市)
 16. T. Kimura, M. Ohashi, K. Crailsheim, T. Schmickl, R. Okada, H. Ikeno. Tracking of multiple honey bees on a flat surface, The 5th International Conference on Emerging Trends in Engineering & Technology, 5-7 November, 2012, University of Hyogo, (Himeji, Hyogo)
 17. 岡田龍一・池野英利・木村敏文・大橋瑞江・青沼仁志・伊藤悦朗, 動的環境下でのミツバチ採餌行動におけるダンス情報の誤差の効果, 第 83 回日本動物学会 2012 年 9 月 13 - 15 日, 大阪大学(大阪府豊中市)
 18. H. Ikeno, N. Nishimura, Y. Katada, M. Ohashi. Spatiotemporal change of honeybee fanning property in an observation hive, 第 34 回日本比較生理生化学会, 2012 年 7 月 6 - 8 日, 総合研究大学院大学(神奈川県三浦郡葉山町)
 19. 近藤佳子・木村敏文・小林碧・森岡律・池野英利・大橋瑞江・尾崎まみこ, 新規な歩行解析プログラムによるアルゼンチンアリの寛容性/攻撃性検証の試み, 動物学会近畿支部大会, 2012 年 5 月 12 日, 奈良女子大学(奈良県奈良市)
- 6 . 研究組織
- (1) 研究代表者
大橋 瑞江 (OHASHI, Mizue)
兵庫県立大学・環境人間学部・准教授
研究者番号 : 30453153
 - (2) 研究分担者
池野 英利 (IKENO, Hidetoshi)
兵庫県立大学・環境人間学部・教授
研究者番号 : 80176114
 - 木村 敏文 (KIMURA, Toshifumi)
兵庫県立大学・環境人間学部・助教
研究者番号 : 00316035
 - 岡田 龍一 (OKADA, Ryuichi)
兵庫県立大学・環境人間学部・研究員
研究者番号 : 20423006
(平成 26 年度より連携研究者)
 - (3) 連携研究者
中桐 斉之 (NAKAGIRI, Nariyuki)
兵庫県立大学・環境人間学部・准教授
研究者番号 : 30378244