

2016 年度

修士論文

セイヨウミツバチ *Apis mellifera* における
低温条件下の蜂群の動態

Behavior of bee clusters under low-temperature condition
in honeybees (*Apis mellifera*)

21531020 渡邊 雅美

指導教員 野生動物学 教授 山舗 直子

酪農学園大学大学院 酪農学研究科

目次

緒論	1
方法	2
I . 蜂球形成実験	2
1. 実験期間	
2. 実験用ワーカー	
3. 実験器具	
4. 記録	
5. データ解析	
II . 長期連続観察実験	5
1. 実験期間	
2. 実験用ワーカー	
3. 実験器具	
4. 記録	
5. データ解析	
結果	8
I . 蜂球形成実験	8
1. 蜂球形成に要した時間	
2. 各巣板における蜂球形成過程	
3. 蜂球形成途中のワーカーの行動と体温	
4. 巣箱内の温度と湿度の変化	
5. ワーカー無しでの巣板温度と巣箱内温湿度の変化	
II . 長期連続観察実験	13
1. 実験開始から蜂球形成までの蜂群の行動と温度	
2. 実験期間中の蜂球の移動	

3. 巣箱内温湿度の変化と蜂群の動態	
4. ワーカーの行動と蜂球の形状変化	
5. 蜂球内部のワーカーと表面のワーカーの体温	
考察	18
I. 蜂球形成のプロセス	18
1. 巣板の選別	
2. 集団の形成	
II. 蜂球の移動と維持	20
1. 蜂球移動の仕組み	
2. 蜂球の維持	
III. 蜂球形成後のワーカーの行動	21
1. 蜂球表面のワーカーの温度調節と採餌	
2. 活動時間と個体数変化の関連性	
IV. 今後の課題と展望	22
要約	23
Abstract	26
謝辞	29
引用文献	30
図表	32

緒論

真社会性昆虫の一種であるセイヨウミツバチ *Apis mellifera* は、ワーカーと女王蜂からなる集団で1年を過ごす。冬の間もこの集団を維持したまま、巣の中で秋までに蓄えた花蜜を消費しながら生活している。

ミツバチたちは、飛翔筋を震わせることで熱を作り出す。越冬中は、巣の中で緊密にくっつきあい、外側にいるワーカーが断熱殻となることで熱の損失を防いでいる(Owens 1971)。ミツバチは体温が8℃以下に低下すると冷凍昏睡に陥る(Winston, 1987)ため、常に体温を一定以上に保っている。先行研究において、ミツバチたちは蜂球の形状は崩さずに採餌や蜂球移動を行うことが分かった(渡辺・山舗 2014)。しかし、蜂球の形成や移動、形状維持の仕組みまでは解明できなかった。本研究では、低温下に移した1枚の巣板における蜂群の温度変化と行動の追跡から、鍵となる現象を見つけることを目的とした。

実験は四つの条件(①女王蜂のいないワーカーだけの集団を使用する、②一つの実験において使用する巣板は1枚で蜂児がいないものとする、③実験中の外気温は一定にする、④使用するワーカーと巣板は同じ蜂群から取り出す)の元に2種類行った。

一つ目は、巣板の貯蜜状態が蜂球の形成に影響を及ぼしているという仮定のもと、貯蜜量の異なる3種類の巣板を低温下に置き、各巣板でワーカーがどのような行動をするかを解析する実験である(蜂球形成実験と呼ぶ)。二つ目は、女王のいない小規模のワーカーの集団と蜜巣板1枚を入れた実験巣箱を低温下に置いて蜂球を形成

させ、蜂球を構成しているワーカーの位置による行動や体温変化の違いについて1か月以上ワーカーが生存している限りにわたって追跡する実験である(長期連続観察実験と呼ぶ)。

方法

I. 蜂球形成実験

1. 実験期間

2016年8-10月の間で、飼育しているセイヨウミツバチのコロニーになるべく影響の少ない、天気がよく気温が高い日を選んで行った(Table 1)。

2. 実験用ワーカー

当研究室で飼育している蜂群巣箱の、巣房が見えないほど多数のミツバチが付いた巣板から、プラスチックカップでワーカーだけをすくい取り、カップに蓋をして重さを量った。巣板上のワーカーの密度を低くすることで行動が観察できるように、ワーカー個体数は300-500匹(1匹当たり0.1gとして換算)とした。カップ内のワーカーは実験巣箱内の巣板前に振り落とすと、飛翔することなく、塊となって巣箱の床板上に落ちた。

3. 実験器具

(1) 温度制御

先行研究(渡辺・山舗 2014)の結果から、蜂球形成が確認された

5℃の低温条件を作る為、恒温器 (SANYO, MIR-253) を使用した。実験開始時に恒温器内温度が 5℃になるように、実験の 30 分前にスイッチを入れた。

(2) 実験用巣箱

巣箱は、先行研究 (渡辺・山舗 2014) において既成商品の 3 枚巣箱をベースにして作成した実験用巣箱 (縦 28 cm×横 51.5cm×奥行 21cm) を、側面の一部に金網を張り通気性をよくしたもの (Fig.1) を使用した。巣箱の片側に巣板を 1 枚入れ、反対側のスペースに熱画像センサー・web カメラを設置した。

実験中、撮影できるのは巣板の表側 (カメラ側の面) だけであるため、ワーカーが裏側へ行かないように巣板と巣箱との隙間をゴム板で埋めた。

(3) 巣板

貯蜜パターンの異なる 3 種類の巣板 (Fig. 2) を、実験で使用するワーカーを取り出した蜂群が作った巣板から選び出して使用した。第 1 はほぼ全ての巣房が空になっている空巣板 (Empty comb : E 巣板)、第 2 は全ての巣房が蜜を備え、大部分に蜜蓋のある蜜巣板 (Honey comb : H 巣板)、第 3 は中央に空の巣房、周辺に蓋のある蜜巣房とない蜜巣房がある空+蜜巣板 (Empty and honey comb : E + H 巣板) である。

実験中にワーカーが撮影機器の撮影範囲外である巣板の裏側に行かないよう、巣板に開いていた穴は無駄巣を利用してふさいだ。

三つのパターンの巣板において各 5 回ずつ繰り返し実験を行った。各々 E 巣板実験群、H 巣板実験群、H+E 巣板実験群と呼ぶ。

ワーカーがいない状態で巣板のみの温度変化を調べるため、全て

の繰り返し実験が終了した後に、室温にした巣板だけを入れた実験用巣箱を恒温器にセットし、熱画像センサーで測定した。

(4) ライト

Web カメラの明瞭な画像データを得る為、恒温器の扉の内側に LED ライトを取り付け、実験中常時点灯した。

4. 記録

記録時間は、恒温器に実験用巣箱をセットしてから、ワーカーが一カ所に集合し、且つ単独行動をとるワーカーがほとんど見られなくなるまでとした。

(1) 熱画像センサー

実験中のワーカーの温度は、1 個体ごとの体温が認識可能な熱画像センサー (CHINO, FLIR A35W, 視野 $48^{\circ} \times 39^{\circ}$) で記録した。センサーは巣箱手前の左側に固定し、巣板右側から巣板全体の 4 分の 3 程度までカメラの視界に入るようにした。カメラの動画撮影機能を選んでデータを取得した。

(2) Web カメラ

巣板全体における蜂群の行動をとらえる為、視野角の大きい web カメラ (BUFFALO, BSW20KM11BK, 視野 120°) を使用し、巣板全体が視界に入るように、実験巣箱手前の側面中央に固定した。

(3) 温湿度センサー

巣箱内温湿度の変化を記録するため、巣箱内に温湿度センサー (T&D Co., RTR-507) を設置した。データ取得の間隔は 1 分に設定した。

5. データ解析

温湿度センサーのデータはグラフ作成ソフト(Delta Graph 7J)でグラフ化した。熱画像センサーの記録は、専用ソフト(FLIR TOOL+)を使用して画像解析を行った。

Webカメラで記録した動画では、動画編集ソフト(LoiLoScope 2)を使用して集団全体及び個体の行動の追跡を行った。

II. 長期連続観察実験

1. 実験期間

2016年12月4日から実験を開始した。2017年1月9日に蜂群の全滅を確認したので、その日で記録を停止した。

2. 実験用ワーカー

先行研究では、1,500匹程度であれば1ヶ月以上生存できること(渡辺・山舗 2013)、また個体数が多いと行動観察が困難であるという結果を得ている(渡辺・山舗 2014)ので、ワーカー約1,700匹(1匹当たり0.1gとして換算)を使用した。

2016年12月4日に、プラスチックカップで巣箱からワーカーだけを掬い取り、カップごと重量を測ってからワーカーの塊を実験巣箱の中へ落とした。

3. 実験器具

(1) 温度制御

恒温器(SANYO, MIR-253)を使用した。温度は5℃に設定し、ワーカーを入れた実験用巣箱を恒温器内に設置してから冷却を開始し

た。

(2) 実験用巣箱

巣箱は、蜂球形成実験で使用した巣箱に以下の改良を加えたもの (Fig.3) を使用した。金網を取り外し、透明なアクリル板を設置した。アクリル板には中央と左右の計3箇所に穴をあけ、中央の穴には web カメラを固定して視界がぶれないようにした。また、左右の穴は、蜂群の位置に合わせて熱画像センサーを取り付けられるようにした。実験中、撮影できるのは巣板の表側（カメラ側の面）だけであるため、ワーカーが裏側へ行かないように、巣板と巣箱との隙間をゴム板で埋めた。

(3) 巣板

当研究室で飼育している蜂群の巣箱から、全体に蜜蓋のある巣板 (Fig. 4) を1枚選択して使用した。また、巣板右上に蜂球形成の誘導を見込んで、巣板右上の一部の蜜蓋を剥がした。これは熱画像センサーの配置と焦点合わせをあらかじめ行って、実験開始直後から蜂群の行動を確実に熱画像センサーに記録するためである。実験中に撮影機器の撮影範囲外である巣板の裏側に行かないよう、巣板に開いていた穴は無駄巣を利用してふさぎ、実験用巣箱に設置した。

(4) ライト

恒温器の扉の内側に LED ライトを取り付けた。蜂群を野外から実験条件下に移した際に、日周期の急激な変化をなるべく避けるため、実験を開始した12月4日の日出と日入時刻に合わせて、6:50から16:00の間を明期とした。ただし、実験状態に移してからはその明暗期開始時刻の設定を変更することなく、光周期は L:D = 9h:15h で一定とした。

4. 記録

(1) 熱画像センサー

熱画像センサー (CHINO, FLIR A35W, 視野 48°×39°) のインターバル機能を選んで、データの取得の間隔を1秒に設定した。記録は、レンズの清掃や位置調整等をする時に停止する以外は連続して行った。センサー位置は蜂球の位置に合わせてアクリル板の左右の穴のどちらかを選んで固定し、あらかじめフォーカスを手動で合わせておいた。

(2) Webカメラ

Webカメラ (BUFFALO, BSW20KM11BK, 視野 120°) はアクリル板の中央に開けた穴に固定し、巣板全体が視野に入るようにした。撮影時間はライトが点灯している6:50から16:00までとした。

(3) 温湿度センサー

巣箱内の温度と湿度の変化を記録するため、実験用巣箱の天板中央に温湿度センサー (T&D Co., RTR-507) を設置した。データ取得は1分間隔に設定した。

5. データ解析

Ⅱの5に記したものと同様に、次の様に行った。

温湿度センサーのデータはグラフ作成ソフト (Delta Graph 7J) でグラフ化した。熱画像センサーの記録は、専用ソフト (FLIR TOOL+) を使用して画像解析を行った。

Webカメラで記録した動画では、動画編集ソフト (LoiLoScope 2) を使用して集団全体及び個体の行動の追跡を行った。

結果

I. 蜂球形成実験

1. 蜂球形成に要した時間

各実験で、実験巣箱を恒温機に設置してから、蜂球が形成されるまでの時間を計測した(Table 2)。蜂球の形成完了の判断は、ワーカーが巣板の一箇所に集合し且つ移動が見られないこと、また単独行動の蜂がほとんど見られない状態であることの2点を基準とした。蜂球形成に要した時間は、H巣板実験群が最も長く平均1.5時間、E+H巣板実験群とE巣板実験群では平均1時間と観察時間はほとんど変わらなかった。

2. 各巣板における蜂球形成過程

各巣板においてワーカーが蜂球を形成するまでの経過の特徴を以下に記す。各巣板のどの繰り返し実験においても同様の結果が得られたので、代表的な画像を1シリーズずつ、Fig. 5にまとめて示した。

(1) E巣板実験群

5回の繰り返し実験のうち1回の実験では、巣板の隙間から蜂群がカメラの撮影範囲外へと移動してしまったため、途中経過の撮影ができなかった。10匹ほどのワーカーを残して裏側へ移動したことを確認して実験を切り上げ、巣箱を開けたところ、裏側の左上部に多くのワーカーが集合していた。残りの4回の繰り返し実験では、全て巣板表側の右上に蜂球を形成した。蜂球は巣房を通り越して巣板の木枠まで広がり、蜂球上部は天井に接していた。

表側に蜂球を形成した4回の繰り返し実験においては、同じような形成過程だった。初めは二つないし三つの小規模集団に分かれて巣板の上部へと移動していたが、移動の過程で合流し、そのまま右上へと登っていた (Fig. 5-1)。また、4回中2回の実験で最初にワーカーを床に落とした位置から巣板へ直ちには移動を開始しないワーカーがいたが、先に巣板へと向かった集団に向かって、個々に移動していた。実験開始から約30分でほとんどのワーカーが巣板の右上に集合していた。集団は巣板の右半分を移動し、左半分には集団から離れて単独行動をしているワーカーが少数見られた。

(2) H 巣板実験群

5回すべての繰り返し実験で巣板左下に蜂球が形成された。形成場所とその付近には蓋のない蜜巣房があった。

ワーカーの集合ルートは各実験で異なっており、初めから左下にある程度集合する場合 (Fig. 5-2) と、一旦別の場所へと向かってから、左下に徐々に集まる場合 (Fig. 5-3) の2通りがあった。単独行動をするワーカーは巣板全体へと広がり、他の2枚のような行動範囲の偏りは見られなかった。また、巣板の木枠部分を移動するワーカーが多く見られた。

形成場所である巣板左下に集合が見られるまで約30分を要した。その後は徐々にワーカーが集合し始めたが、単独行動をするワーカーはなかなか減らず、ほとんどのワーカーが集合するのにさらに30-60分ほどの時間を要した。

(3) E + H 巣板実験群

5回すべての繰り返し実験で巣板左下に蜂球が形成された。蜂球の形成位置には蓋のある蜜巣房と蓋のない蜜巣房の両方があった。

E 巣板実験群と同じく、初めに巣板の左下や右上などへいくつかの小集団に分かれる場合もあったが、およそ 20-30 分で多くのワーカーが最終形成位置である巣板左下へと集まっていた (Fig. 5-4)。ワーカーが集まっていた場所は主に蜜蓋や、蓋のない蜜巣房の上であり、空巣房の上はたまに単独行動をするワーカーが通るだけだった。5 回目の実験においては、ワーカーが床に落とされた位置から 5 分ほど動かなかったが、一部のワーカーが巣板へと到達すると、流れ込むように少しずつ移動が始まった。

蜂球が形成された巣板の左下は、実験回数を重ねるごとに徐々に蜜蓋がはがされ、5 回すべての繰り返し実験が終了した時には、巣房に入っていた蜜の半分ほどがなくなっていた。

3. 蜂球形成途中のワーカーの行動と体温

(1) ワーカーの行動

蜂球形成過程におけるワーカーの行動の中で、四つの特徴的な行動が巣板パターンにかかわらず観察できた。

一つは向きあって頭部同士を合わせるような行動で、1 秒にも満たないような短い時間の場合もあれば、30 秒以上向き合ったままその場にとどまっている場合もあった。

二つ目は、前を歩いているワーカーの後ろをついて歩く（追従する）というものである。自分の前に別のワーカーが歩いていると、突然そのワーカーの後ろをついて歩き始めていた。ただし、前にいても必ずしもついて歩いていくわけではなかった。ついて歩く時間は 2-3 秒ほどの短い時間の場合もあれば、10 秒近くついて歩く場合もあった。追従した結果、ワーカーの集団がいる場所へたどり着い

ていることもあった。

三つ目は、ワーカーの小集団がいる場所において、体を激しくゆすりながら、集団上を歩く行動である。体をゆすっている時間は短く、数秒であった。

四つ目は、体を細かく震わせるという行動である。他のワーカーの上に乗あげて体を震わせ降りたらまた別のワーカーの上に乗るといった場合と、巣板上を歩いて止まっては体を震わせるという行動を繰り返している場合が観察された。

(2) ワーカーの体温

どの巣板パターンでも、経過時間にかかわらず単独行動をしているワーカーの胸部温度は最も多く見られたのは 30-40℃で、20-25℃や 42℃まで達しているワーカーも見られた。

頭部同士を向き合わせてしばらくとどまっているワーカーは、片方の胸部温度はほぼ変わらないが、もう片方側はだんだん温度が下がり、相手と離れるころには 3-4℃下がっていた。体を震わせているワーカーの胸部温度に変化は見られなかった。

4. 巣箱内の温度と湿度の変化

各実験中の巣箱内の温度と湿度の変化を Fig. 10 に示した。最も温度の低下が早かったのは E 巣板で、5 回すべての繰り返し実験において開始から 30 分で 5℃まで低下した (Fig. 6-1)。実験終了時には 4℃以下になっていた。湿度はどの繰り返し実験でも最低 40%以上まで上昇し、最も高かったのは 2 回目の繰り返し実験で 60%以上を記録した。湿度の上昇は実験開始から 10-20 分の間だった。

H 巣板は開始から 30 分で 7-8℃まで低下したが、一番観察時間が

長かったにもかかわらず、終了時でも設定温度より 1℃ 高い 6℃ 前後を維持していた (Fig. 6-2)。湿度の上昇が始まるのは実験開始から 10 分前後と早かったが、E 巢板よりもやや低く、最低でも約 35% まで上昇し、最も高かったのは 3 回目の繰り返し実験で 58% だった。

E + H 巢板では、E 巢板に比べて巣箱内の温度変化が多少ゆるやかであり、開始 30 分後でも 7-8℃ を保っていた (Fig. 6-3)。実験終了時には恒温器の設定温度と同じ 5℃ 付近まで下がっていた。湿度の上昇が始まったのは E 巢板と同じく実験開始から 10-20 分後だったが、最高でも 45%、最低は 25% と他の二つの巢板に比べて低かった。

5. ワーカー無しでの巢板温度と巣箱内温湿度の変化

(1) 各巢板の温度変化

巢板だけを実験用巣箱にセットして、室温から 5℃ の恒温器に入れたときの温度変化を Fig. 7 に示した。観察は各巢板で 1 時間行った。

E 巢板は 3 枚の中で最も温度変化が急激で、恒温器に入れて 10 分で 10℃ 以上も低下し、20 分後には巢板温度が 10℃ 前後になっていた。およそ 40 分後に 6-8℃ になり、その後変化は見られなかった。

H 巢板は 3 枚の中で最も温度変化が緩やかだった。E + H 巢板と同じく 30 分後でも 20℃ 前後を保ち、1 時間後では E + H 巢板よりも少し高めの 18℃ 前後を保っていた。

E + H 巢板では蜜巣房と空巣房で変化が異なっていた。蜜巣房がある部分は 30 分たっても 20℃ 前後を維持していたのに対し、空巣房部分では 30 分で 10℃ 前後まで低下していた。1 時間後には蜜巣房は 16℃ 前後あったのに対し、空巣房は 10℃ 以下になっていた。

(2) 温湿度の変化

巣板のみを実験用巣箱にセットして、室温から 5℃の恒温器に入れた際の巣箱内温湿度の変化を Fig. 8 に示した。

E 巣板では巣箱内温度が開始から 50 分で 5℃まで低下した (Fig. 8-1)。H 巣板と H + E 巣板は 60 分後でも約 8-7℃を保っていた (Fig. 8-2, 3)。

湿度は H 巣板と H + E 巣板が 23-25%であったのに対し、E 巣板は 28-33%と二つに比べてやや高めだった。

II. 長期連続観察実験

1. 実験開始から蜂球形成までの蜂群の行動と温度

(1) 開始から蜂球形成までの行動

実験 I におけるワーカーの数は 300-500 匹であったが、実験 II ではワーカーの数は約 3 倍の 1,700 匹とした。また、実験用巣箱を恒温器に設置してから冷却を開始したので、蜂球形成の過程は実験 I の H 巣板とは異なり、蜂球が形成されるまで 2.5h ほど要した。蜂球形成位置は蜜蓋をあらかじめ人為的に剥した右上付近で、予想していた蜂球形成位置から外れていなかった (Fig. 9)。詳細は以下の通りである。

撮影を開始した時点では、巣板の蜜蓋をはがした右上から中央にかけてと、左側上部の 2 か所にワーカーが集まっていた。また巣板下部にもワーカーが広がっていた。

巣板左側上部に集まっていたワーカーは時間がたつにつれて少なくなり、15 分ほどで解散した。右上に出来た集合は多少の増減はあったものの集合がなくなることはなく、開始 30 分以降徐々に集合す

るワーカーが増加した。開始から1時間20分後、多くのワーカーが巣板右上から中央にかけて集合し、単独行動をとるワーカーが減少した。その後、集団は徐々に縮小し、開始から2時間半後には集団の上部が天井にくっつき、上下の広がりが半分くらいまでに縮んだ。蜂球を形成しているワーカーは、蜂球の表面や縁を歩く者も少数いたが、そのほとんどが静止している状態だった。

(2) 開始から蜂球形成までの体表温度および巣箱内の温度

開始2時間半ほどまでは、ほとんどのワーカーの胸部が35-40℃、腹部が20-30℃だった(Fig. 10)。開始2時間半以降は、蜂球表面にいるワーカーのほとんどが静止状態で、温度が徐々に低下し、6時間後に表面にいる多くのワーカーの胸部温度は20-25℃になっていた。

巣箱内の開始直後の温度は25℃だった。開始2時間半後には14℃まで、6時間後には8℃まで低下した。

2. 実験期間中の蜂球の移動

実験2日目の朝に、蜂球は巣板上部の中央付近にいた(Fig. 11a)。実験2日目から5日目にかけて、巣板右端へ移動した(Fig. 11b)。実験5日目から9日目までは蜂球の位置はほとんど変わらなかったが、10日目から巣板左側に向かって移動を始めた(Fig. 11c)。12日目からは左に移動すると同時に徐々に下がり、14日目には天井から完全に離れた。その後も左側へ移動を続け、実験開始22日目には巣板中央まで蜂球が移動していた。23日目以降も巣板左側へ移動を続け、実験31日目には巣板左端に到達していた。蜂球のサイズは実験開始時の半分以下までになっていた(Fig. 11d)。その後は頻繁に上下の移動が見られ、全滅の直前に巣板左側上部に移動していた。

3. 巣箱内温湿度の変化と蜂群の動態

(1) 巣箱内温度と蜂群の動態

巣箱内の温度が 6℃以下になったのは 2 日目の明期になる 5 時間前だった。3 日目の明期 7 時間前には 5.5℃以下まで下がり、5.0℃を記録したのは 4 日目の明期 2.5 時間前だった。

4 日目から 21 日目までは 0 時から明期になるまでは 4.9-6.0℃であることが多く、明期になると徐々に上昇していった (Fig. 12)。明期では最低でも 7℃以上、日によっては 8℃以上に温度が上昇していた。22 日目以降は暗期になると温度が低下して 5℃以下になり、明期では温度の上昇は見られるものの 7℃以上になることはなかった (Figs. 13, 14)。

温度が上がる時刻は明期に入った後であり、ワーカーが活動を始める時間帯とほぼ同じだった。また、多少前後することはあるものの、巣箱内温度の下がる時刻は暗期に入った後であり、ワーカーの活動も暗期になると徐々に安静化していた。

(2) 巣箱内湿度

1 日目に 50-60% を記録し、2 日目の午後から温度変化より少し遅れて上昇・下降を繰り返していた。3 日目に 75-80% の間で変動したものが、8 日目に約 80-85% になるまで徐々に上昇した (Fig. 12)。9 日目から 15 日目までは大きな変化は見られなかったが、16 日目以降は徐々に湿度が低下し始め、24 日目から 29 日目まではほぼ 70-80% の間で上下していた (Fig. 13)。低下はその後も続き、全滅を確認した 37 日目には 60% 以下になっていた (Fig. 14)。

4. ワーカーの行動と蜂球の形状変化

(1) 蜂球内部と表面のワーカーの行動

1) 蜂球内部のワーカー

明期では、蜂球の周縁や中央などから、内部にいるワーカーが出てきていた。これらのワーカーは、内部から出てきたあとの行動に、以下のようなパターンが見られた。①蜂球の表面を歩いてから中へと戻っていく、②蜂球周辺を歩き、出てきた場所もしくはその近辺から蜂球内部へ戻る、③出てきた場所とは別の場所から蜂球内部へ戻る、④内部には戻らず蜂球の周辺にとどまる、⑤蜂球から離れて単独行動をとる。

ワーカーが蜂球内部から出てくる位置は蜂球の周縁であることが多く、複数個所から同時にワーカーが出てくる場合もあった。出てきたワーカーの中には、蜂球周辺の蜜蓋がある場所へ留まる者もあり、その翌日には、留まっていた場所の蜜蓋がはがされていた。

内部から出てくるワーカーは実験期間中毎日観察された。ワーカーの行動が開始された後、時間の経過とともにその数が増加した。これらの行動は暗期になるまで続いた。

暗期になると、出てきたワーカーたちが数時間かけて徐々に内部へと戻っていった。実験13日目までは暗期では上記の⑤の行動のみで、他の行動パターンは見られなかったが、14日目以降は暗期でも、蜂球周縁の一部で②と④の行動パターンが見られた。暗期のこの行動の継続時間は、長くても1時間程度だった。

2) 蜂球表面のワーカー

表面にいるワーカーは、明期・暗期に関わらず、自ら動くことはほとんどなかった。内部のワーカーが活発的になった時に、その動

きにつられて位置がずれる、その際に体勢を立て直すような動きをするなど、外部要因による位置変化はあるものの、自発的に行動をする様子は見られなかった。

蜂球サイズが半分以下に縮小していた31日目以降は、内部のワーカーの動きが活発化していないときは、表面のワーカーはほとんど動いていなかった。内部のワーカーが活発化すると、位置のずれが実験開始時の蜂球よりも大きいためか、自発的に動いているのか、内部ワーカーの行動の影響によるものなのか判断できなかった。

(2) ワーカーの行動による蜂球の形状変化

内部から出てくるワーカーの増加に伴い、蜂球の形状に変化が見られた。明期に入った直後の蜂球の輪郭、内部のワーカーが行動しているときの蜂球の輪郭を比較すると、ワーカーの出入りが見られない位置の輪郭が変わっていた (Fig. 15)。この様な蜂球の輪郭の変化は、蜂球周辺の一部にとどまるワーカーが多いのと同時に、それらのワーカーがいる位置とは別の位置でワーカーが内部から出てくる場合に顕著であった (Fig. 16)。

5. 蜂球内部のワーカーと表面のワーカーの体温

(1) 蜂球内部のワーカー

内部のワーカーは、蜂球から出てきた時でも、蜂球周辺に留まっている時でも、常に体温を約 30-40℃ に保っていた (Figs. 17, 18)。

(2) 蜂球表面のワーカー

内部のワーカーが活動的でないときの、蜂球表面にいるワーカーの胸部は 14-20℃ (Fig. 19)、腹部は 11-17℃ 程度で、最も温度が低かったのは蜂球の周縁部にいるワーカーの腹部だった。蜂球表面の

中心やその付近にいるワーカーは、蜂球の周縁付近にいるワーカーよりも腹部や胸部の温度が高くなるが多かったが、蜂球表面の中心付近にいるワーカーでも胸部温度が 15℃まで下がることもあった (Fig. 20)。表面のワーカーは胸部温度が一旦 14-15℃程度まで下がると、数分で胸部の温度を 2-3℃上げていた。

内部のワーカーの行動が活発になってくると、表面のワーカーの胸部温度も 20-25℃に上昇した (Fig. 21)。特に内部ワーカーの集団の表面にいるワーカーは、胸部温度が高くなる傾向があった。

考察

I. 蜂球形成のプロセス

1. 巣房の選別

E+H 巣板において、蜜巣房上を歩くワーカーは多く見られたのに対し、空巣房上を歩くワーカーはほんのわずかであり、集団となるのは全て蜜巣房上であった。これは、ワーカーが自分の位置する場所として、明らかに蜜巣房と空巣房を選別している事を示している。E 巣板実験群では、常に集団で行動し、わずかに蜜巣房のある巣板上方に向かって移動していた。単独行動をとるワーカーは他の二つの実験に比べて少なかった。空巣房は蜜巣房に比べて温度低下がはやく、熱生産のためのエネルギー源もほとんどないことから、熱損失を防ぐため単独で空巣房上を歩くことを避けていると推測される。E+H 巣板と H 巣板においては、最終的な蜂球の形成位置は蜜巣房の中でも蓋のない蜜巣房であった。これらの事から、ワーカーは低温

下において空巣房を避け、蜜のある場所を目指して移動すること、さらに、蜜巣房の中でも蓋のあるなしを選別し、蜂球形成場所として蓋のないところを選ぶことが示された。巣房の選別は、化学的センサーや機械的センサー、さらに温度センサーなどの感覚器官の働きに依存し、移動経路や集団の形成についてはワーカー同士の接触などによるコミュニケーションや情報交換（佐々木 1999）が関与していると推測される。

2. 集団の形成

蜂球形成のどの実験群においても、上記のような巣房の選別・回避を行いながら、幾つか小集団が形成され、分離と他集団への合流を繰り返して最終的に一つの集団にまとまっていた。常に集団で移動していた E 巣板実験群においては、他の巣板に比べて巣板温度の低下が早いことから、熱損失をなるべく抑えるために近くにいたワーカー同士で集まったと考えられる。Sumpter (2002) は、その提唱モデルにおいて、まばらにハチが分布し、かつ外気温 12℃ 以下において、近くにいたハチの熱生産が他の場所よりも大きい場合、近隣同士のハチと一緒に動いて集団で小グループを形成すると述べている。このモデルを本実験結果に当てはめると、空巣房よりも巣板温度が高い H 巣板や E+H 巣板実験群でみられた小集団の形成は、外気温の急激な低下に対応するため、より高い熱を持つワーカーのところへその周囲にいたワーカーが向かったことによると考えられる。最終的な大集団の形成は、熱を求めて形成された小集団を構成するワーカーが、更なる熱源を求めて、周囲で最も熱生産の大きい集団へ移動をした結果、最終的に同じ位置に集合して一つの大集団とな

ったのではないかと考えられる。

大集団が形成されるまでの時間は、E+H 巣板実験群がほぼ 1 時間であったのに対し、H 巣板実験群は 1.5 時間と 0.5 時間長かった。E+H 巣板では、空巣房があることによってワーカーの行動範囲が縮小し、小集団同士の距離が縮まることで、大集団の形成が効率的に行われたのではないかと推測される。

II. 蜂球の移動と維持

今回は、長期間にわたって、蜜を消費した巣房を後にして、蜜のある巣房に向かう蜂球の移動を確実にとらえた。1 日の間におけるわずかな蜂球の形状変化と、そのわずかな蜂球の変化に繋がるワーカーの行動を見出すことができた。

1. 蜂球移動の仕組み

蜂球の内部からワーカーが出ていくと、出て行ったワーカーの分だけ内部に隙間が生まれ、この隙間を内部ワーカーが埋めようとする為に蜂球の形状変化が生じると考えられる。一部のワーカーが蜂球内で移動することで生じる形状変化によって、まるで全体が移動したように見える。蜂球は、実際には全体が動いているわけではなく、内部ワーカーの相対的な位置変化によっておこると考えられる。

2. 蜂球の維持

内部ワーカーの活動が活発化しても、蜂球というワーカーの集まりは維持されていた。どんなに内部ワーカーが活発になろうとも、この蜂球の機能を維持できているのは、常に動かずにいる表面のワーカーによって、蜂球が最低限の形を維持できているためだと考え

られる。もし表面のワーカーも活動的になっていたら、いくら内部のワーカーが産熱してもすぐに熱が逃げてしまうだろうし、蜂球自体を維持することも難しくなるだろう。表面のワーカーは蜂球が崩れないようにする役割を持ち、それによって Stabentheiner (2002) が述べているように熱損失を防いでいると推測される。

Ⅲ. 蜂球形成後のワーカーの行動

1. 蜂球表面のワーカーの温度調節と採餌

蜂球表面のワーカーは、自身の胸部温度が 14-15℃まで落ちると、数分で 2-3℃上昇させていた。内部のワーカーの発熱にある程度依存し、エネルギー消費量を最低限に抑えることで、頻繁に採餌をする必要性がないことになる。しかし、いくら表面から動かず、発熱も必要最低限とはいえ、持っているエネルギー量には限界がある。今回の実験では蜂球表面のワーカーの自発的な移動は観察されなかった。また、蜂球内部へと入り込む行動も観察出来なかった。採餌が必要な際には、自ら移動するのではなく、活発に採餌をするワーカーから口移しで蜜を与えられているのかもしれない。この給餌の役割は蜂児形成中のコロニーにおける分業にある(丸野内 2010)。

2. 活動時間と個体数変化の関連性

内部ワーカーの活動開始時刻は日によって異なっていたが、消灯時は活動が収まり、巣箱内温度の日変動が毎日同じように繰り返されていた。これらのことから、蜂群には活動周期があり、それは明暗周期に合わせていることが考えられる。しかし実験開始から2週間以降では、長時間ではないものの消灯中にも活動している様子が

見られた。実験初期に比べ、ワーカーの死亡による数の減少によって、蜂球の大きさは縮んでいた。蜂群の規模が小さいと、ミツバチの1個体あたりの代謝率は上昇することが Southwick (1985) によって明らかにされている。一匹当たりの代謝率が上がり、個々のワーカーのエネルギー消費が増加したため、集団としての周期性の維持が困難になったのではないかと考えられる。

IV. 今後の課題と展望

今回の実験結果から、蜂球の外側にいるワーカーは蜂球を維持して放熱の防止の役割を果たしていることが示唆された。実際の巣箱内での越冬では、何枚もの巣板にわたって蜂球を形成する。巣板と巣板の間（ビースペース）は 1.5 cm 以下なので、実際に外側にいて外気に触れているワーカーは少ないと予想される。今回の実験結果から示された蜂球内外のワーカーの役割について、実際の巣箱内における複数枚の巣板を挟んで形成される蜂球と対応させていく必要がある。

ワーカーにおける巣房の選別と空巣房を回避する行動は、蜂球の形成位置や越冬中の行動の予測に役立つ可能性がある。今回得られた知見が、今後北海道の長期にわたる越冬期間中の巣箱内環境を調整する方策に繋がることが期待される。

要約

越冬中、セイヨウミツバチは巣の中で緊密に寄り添いあって蜂球を形成している。しかし、蜂球の形成過程や形成後の維持に関する詳細は明らかになっていない。本研究では、低温下に移した1枚の巣板における蜂群の温度変化と行動を追跡し、蜂群の動態と構成ワーカーの役割について、鍵となる現象を見つけることを目的とし、2種類の実験を行った。

蜂球形成実験では、貯蜜状態の異なる3種類の巣板を使用し、各巣板でワーカーの行動と蜂球の形成位置を観察した。巣板1枚と300-500匹のワーカーを入れた実験用巣箱を5℃に設定した恒温器内に置き、蜂球が形成されるまで約1時間、サーモグラフィとwebカメラ撮影法を用いて記録した。長期連続観察実験では、蜜巣板1枚と1700匹のワーカーを入れた実験用巣箱を、温度を5℃、明暗サイクルを9L15Dに設定した恒温器内に置き、蜂群が全滅するまで約1か月間記録した。

蜂球形成実験において、各巣板で5回ずつ繰り返し実験を行ったところ、どれも同様の結果が得られた。ほぼ蜜のない空(E)巣板では、ワーカーは小集団となって空巣房上を移動し、約1時間で少しの蜜巣房がある付近に蜂球が形成された。E巣板は巣板の温度低下が早く、また巣板の半分が蜜巣房でもう半分が空巣房の巣板(E+H巣板)では、空巣房域は蜜巣房域より温度低下が早かった。E+H巣板においては、蜜巣房上を歩くワーカーが多く見られ、空巣房上を歩くワーカーは少なかった。E+H巣板と全体に蜜蓋のある巣板(H巣板)では、蓋の無い蜜巣房のある位置に蜂球を形成した。これらの結果は、

ワーカーは空巣房と蜜巣房を選別し、蜜巣房のある方を目指して移動し、蓋のない蜜巣房に蜂球を形成することを示している。

長期連続観察実験において、蜂群は、あらかじめ人為的に蜜蓋を削って巣房の中の蜜を露出させた巣板の右上付近に蜂球を形成した。蜂球を形成した後は、毎日その位置を少しずつずらすように変え、5日間ほど経過すると、蜜を消費した部分から蜜のある巣房のある方向に向かったの移動が明確となった。巣箱内の温度は、明期で上昇、暗期で低下し、5-8℃の範囲で周期的な変化をしていた。ワーカーの動きは明期に見られ、暗期にはほとんど見られなかった。活動しているワーカーは主に蜂球内部のワーカーであり、蜂球の内部からその周辺へ出て、また内部に戻るといった行動が見られた。活動しているワーカーの胸部温度は常に30-40℃を維持していた。蜂球を出入りするワーカーは明期になってから時間の経過とともに増加し、同時に、蜂球の輪郭が変化していった。暗期になると活動するワーカーが徐々に識別できなくなり、明期直後のような蜂球の輪郭に戻った。蜂球表面のワーカーは明暗期に関わらず自発的に行動する様子は観察されなかった。表面ワーカーの体温は、暗期では14-20℃で、体温が14-15℃まで低下すると、数分で2-3℃ほど上昇させていた。蜂球内部から出てくるワーカーが増加すると、表面のワーカーの温度が20-25℃に上昇した。表面ワーカーが内部に潜りこむ様子は確認できなかった。

長期連続観察実験の結果から、蜂球の移動については次の様な経過が考えられる：①内部ワーカーの出入りによって蜂球内部に隙間が生まれる、②その隙間を埋める為に一部のワーカーが蜂球内で移動する、③蜂球の輪郭が変形し、蜂球の中心位置が動く。蜂球の構

造は、蜂球の表面にいるワーカーが、体温を低く保ち、発熱を最低限に抑え、長時間静止状態になって蜂球表面を固めることで維持されていると考えられる。今回の実験では、1枚の巣板上に形成された平面的な蜂球を観察した。自然状態の蜂群では、複数枚の巣板に亘って蜂球を形成している。今後は、本研究で示された、蜂球内部のワーカーと表面のワーカーの役割について、自然状態で作られる蜂球と対応させていく必要がある。

Abstract

During winter, honeybees (*Apis mellifera*) crowd together and accomplish thermogenesis by consuming stored honey. It has been assumed that the arrangement of honey cells influences the clustering of bees in the hive, but it remains unclear how bees that are tightly aggregated move to feed on the stored honey. The aim of this study was to identify the key behaviors of bee groups and individual workers under low-temperature conditions.

Two kinds of experiments were performed. In the first (the cluster formation experiment), a cluster of workers that formed as a result of stimulation by low-temperature conditions was investigated to determine the influence of the arrangement of the honey cells. In the second (the long cool period experiment), the behavior of worker bees during a long cool period was tracked, with a focus on locomotion, feeding, and body temperature. Worker bees were collected from the hive maintained at Rakuno Gakuen. Each of the test groups, 300-500 workers in the first experiment and 1700 in the second, was introduced into the experimental cage with a comb in a 5°C temperature-controlled cabinet, and the behavior of the workers was monitored with a web camera and infrared thermography. In the cluster formation experiment, three comb patterns were prepared: (1) empty cells (E comb), (2) all cells containing honey (H comb), and (3) a central area of empty cells and a peripheral region with honey cells (E+H comb). In the long cool period experiment, a comb with sealed honey cells was used. The

experiment initiated on December 4, 2016, and an LED light was switched on at 6:50, sunrise on that day, and switched off at 16:00 (sunset). A light/dark cycle of 9L/15D was maintained during the experiment. Monitoring continued for about a month until all the bees were dead.

In the cluster formation experiment, the five replicates for each comb showed a similar process and final disposition of the aggregated bees in about 1 h. In the E combs, workers in small groups walked on the frame and, clustered around the position where a few honey cells were arranged, but not around the empty cells. In the H combs and H+E combs, workers walked on the honey cells and clustered on non-sealed honey cells. The temperature dropped more quickly in the empty cells than in the honey-filled cells. These results show that bees preferentially move to honey cells, prefer unsealed honey cells over sealed honey cells, never select cool empty cells, and move to join the large group.

In the long cool period experiment, the bee group formed a cluster near the upper right where the seal of the honey cells had been artificially torn before the experiment. Five days after the bees formed a cluster, the location of the cluster shifted in such a way as to move from the region where the honey was exhausted toward the honey-filled cells. The temperature in the cage increased during the light period and decreased during the dark period, changing within a range of 5-8°C. Worker movement was observed under the light condition and was not detected under the dark condition. Under the light condition, some core

workers moved to the periphery of the cluster and then entered the core again. The thorax temperature of the active workers was steady at 30-40°C. As the number of active workers increased after the light was switched on, the contour of the bee cluster changed. The active workers became unrecognizable after the light was switched off, and then the contour of the cluster returned to its earlier state. The workers on the surface of the cluster did not move spontaneously under either light or dark conditions. The body temperature of the surface bees remained steady from 14-20°C. When the number of active workers increased, the temperature of the surface bees rose to 20-25°C. The bees on the surface were not observed entering the core.

From observations in the long cool period experiment, the position of bee cluster appears to have changed as follows: (1) as the core workers became active and moved to the cluster periphery, spaces arose inside the cluster, (2) some of the inner workers moved to fill these spaces, (3) the contour of the cluster changed, and as a result the central position of the cluster shifted. The outer bees functioned as a mantle over the cluster, and consequently provided heat insulation.

The present experiment revealed the activities of the inner and outer bees of the cluster. These bees, however, made a flat cluster on one side of a single comb. In real bee nests, bees aggregate to form clusters that range over several combs. It will thus be necessary to conduct experiments on natural bee clusters to determine how bees divide work in natural settings.

謝辞

本論文の執筆、また本研究を遂行するにあたり、始終懇切なるご指導、ご助言賜りました環境共生学類発生生物学研究室 山舗直子教授に厚く御礼申し上げます。

また、本論文を執筆するにあたり、副査としてご助言、ご指導賜りました循環農学類生物学研究室 佐藤元昭教授、環境共生学類野生動物生態学研究室 佐藤喜和教授に厚く御礼申し上げます。

引用文献

Owens, C. D. (1971)

The thermology of wintering honey bee colonies.

Technical Bulletin, 1429;1-32.

Southwick, E. E. (1985)

Allometric relations, metabolism and heat conductance in clusters of honey bees at cool temperatures.

Journal of Comparative Physiology B, 156;143-149.

Stabentheiner, A., Pressl, H., Papst, T., Hrassnigg, N. and Crailsheim, K.(2003)

Endothermic heat production in honeybee winter clusters.

Journal of Experimental Biology, 206;353-358.

Sumpter, D. J. T. and Broomhead, D. S. (2000)

Shape and dynamics of thermoregulating honey bee clusters.

Journal of Theoretical Biology, 204;1-14.

Winston, M. L.(1987)

The biology of the honey bee.

London, Harvard University Press.

佐々木 正己(1999)

ミツバチ情報伝達システムの多様性

ミツバチ科学 pp.199-126.

丸野内 隼 (訳) (2010)

ミツバチの世界 子を越えた驚きの行動を解く

丸善株式会社 8章、pp.207-236.

(Tautz, J.(2006) Phänomen Honigbiene)

渡邊 雅美・山舖 直子(2013)

低温下におけるミツバチの行動と温度調節

日本動物学会第84回大会予稿集

渡邊 雅美・山舖 直子 (2014)

低温下における蜂球移動の仕組み

日本動物学会第85回大会予稿集

Table 1. 実験月日とワーカー重量

Experiments	Dates	Weight of bee cluster (g)	
E	1	8/19 PM	41
	2	8/19 PM	47.5
	3	8/24 AM	-
	4	8/28 AM	29
	5	8/29 AM	33.5
H	1	9/30 AM	31.5
	2	10/4 AM	50
	3	10/4 AM	48
	4	10/4 PM	-
	5	10/4 PM	42.5
E+H	1	10/25 AM	28
	2	10/25 AM	33
	3	10/25 PM	33
	4	10/27 AM	30.5
	5	10/27 PM	38.5

Table 2. 各実験の蜂球形成にかかった時間とその平均(min.)

反復番号	E	H	E + H
No.1	-	115	89
No.2	63	65	62
No.3	62	99	64
No.4	69	98	67
No.5	62	99	60
Ave.	64	91	68

C の 1 回目はワーカーが撮影範囲外に行ってしまったため記録なし



Fig. 1. 蜂球形成実験に使用した実験用巣箱

巣箱の手前左側に熱画像センサー、中央に web カメラ、奥に巣板を設置した様子、温湿度センサーは巣板中央の天井からつり下げた状態を示している。

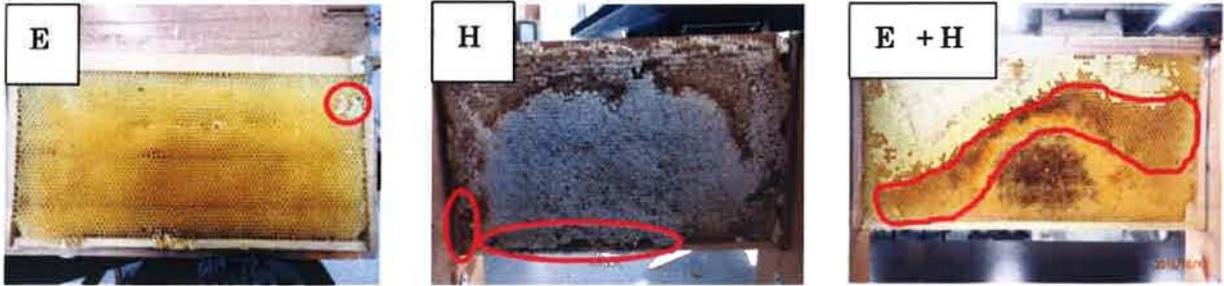


Fig. 2. 蜂球形形成実験に使用した3パターンの巣板

赤枠内は以下を示す。

E: 巣板右上に若干蜜蓋がある

E + H: 巣板左下と中央部分に蓋の無い蜜巣房がある

H: 上半分に蜜蓋、下半分が空巣房。蜜蓋と空巣房の間に蓋の無い蜜巣房がある。

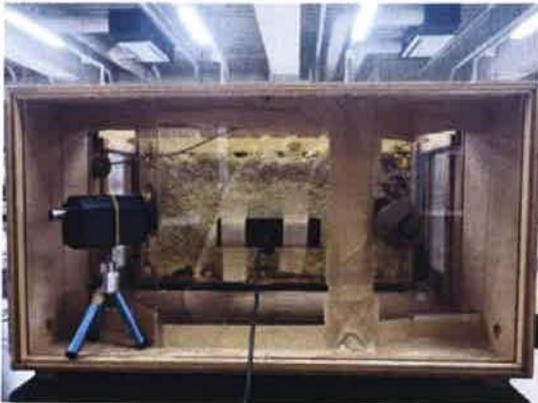


Fig. 3. 長期連続観察実験に使用した実験用巣箱



Fig. 4. 長期連続観察実験に使用した蜜巣板

ほぼ全体に蜜蓋がされている巣板で、右上の蜜蓋を人為的に剥した状態を示す。



実験開始時



40分後



10分後



50分後



20分後



60分後



30分後

Fig. 5-1. E (空)巢板における蜂球形成までの経過
E 実験群 No.2 の結果を示す。



実験開始時



40分後



10分後



50分後



20分後



60分後



30分後



115分後

Fig. 5-2. H (蜜)巢板における蜂球形成までの経過①
H実験群 No.1の結果を示す。



実験開始時



40分後



10分後



50分後



20分後



60分後



30分後

Fig. 5-3. 蜜(H)巣板における蜂球形成までの経過②
H実験群 No.2の結果を示す。



実験開始時



40分後



10分後



50分後



20分後



60分後



30分後

Fig. 5-4. 空巣+蜜 (E + H) 巣板における蜂球形成までの経過
E+H 実験群 No.4 の結果を示す。

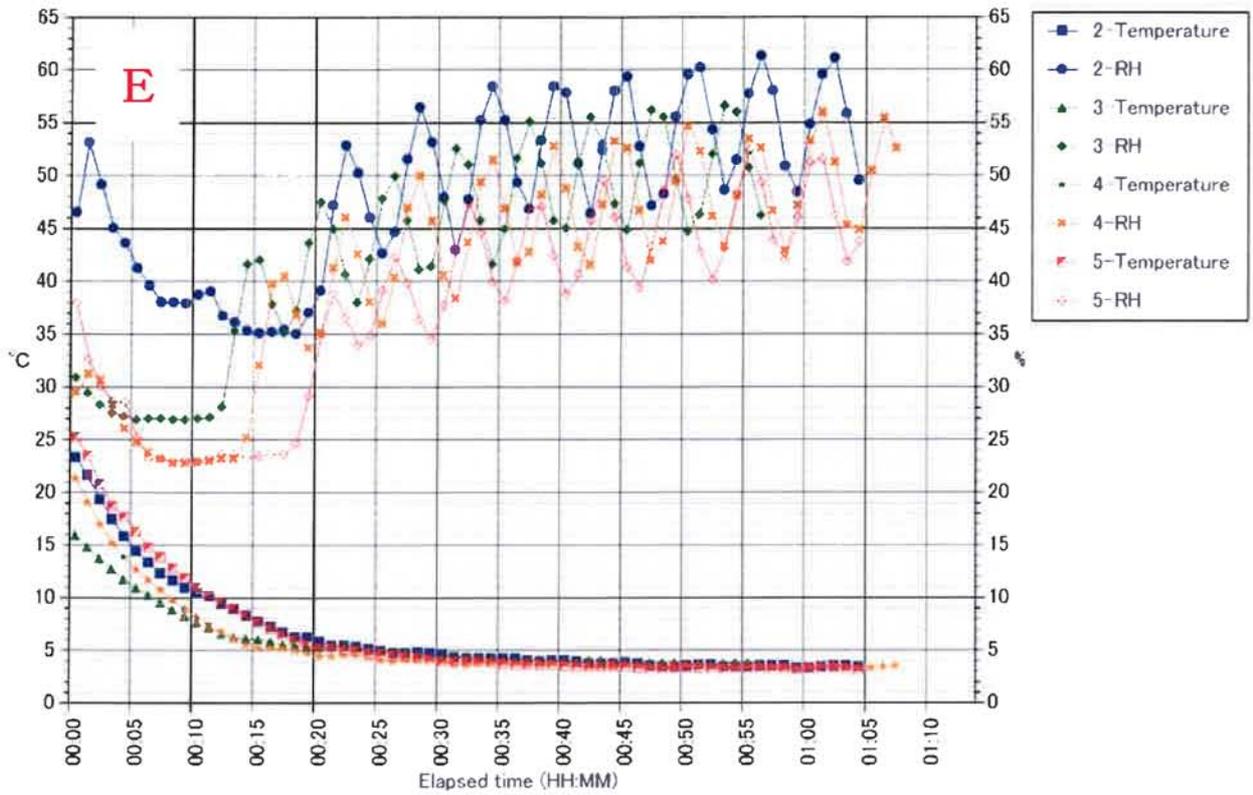


Fig. 6-1. E 実験群における実験中の巣箱内温湿度変化

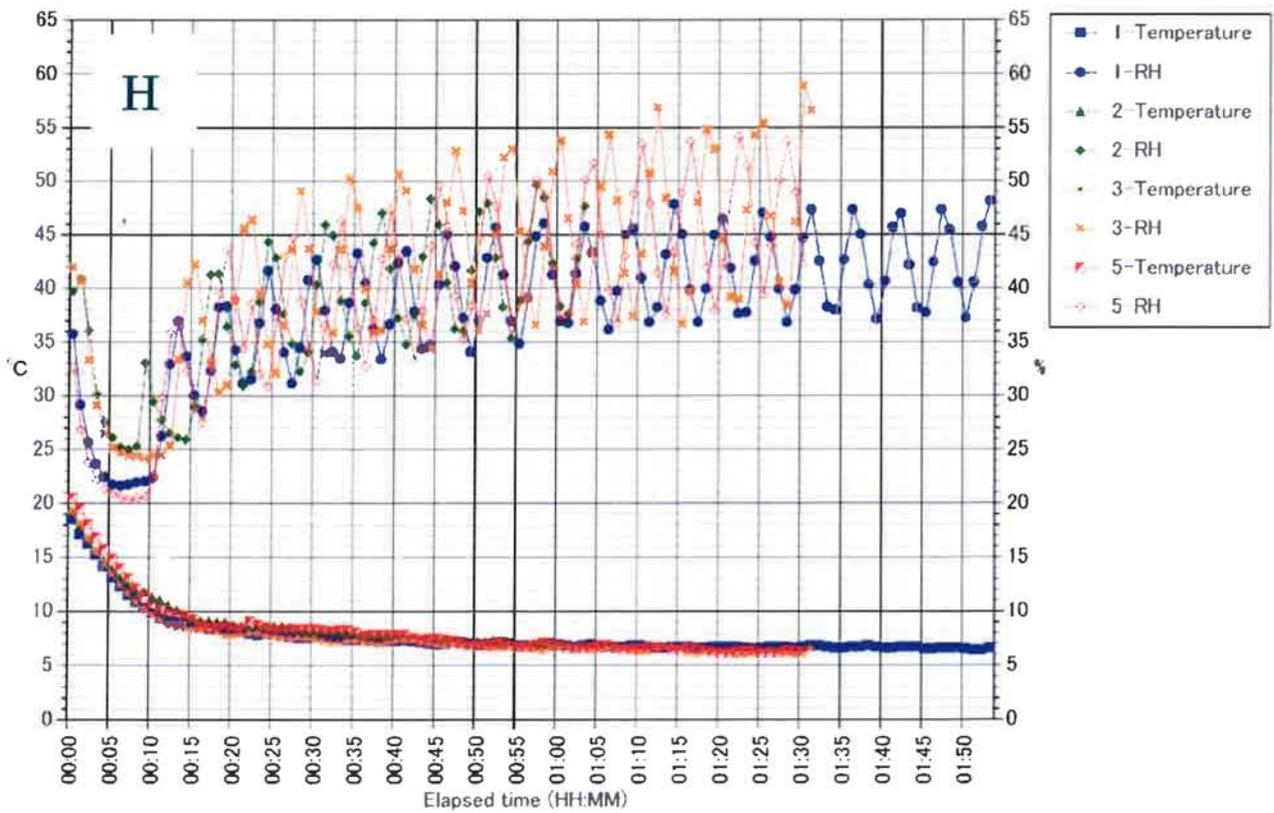


Fig. 6-2. H 実験群における実験中の巣箱内温湿度変化

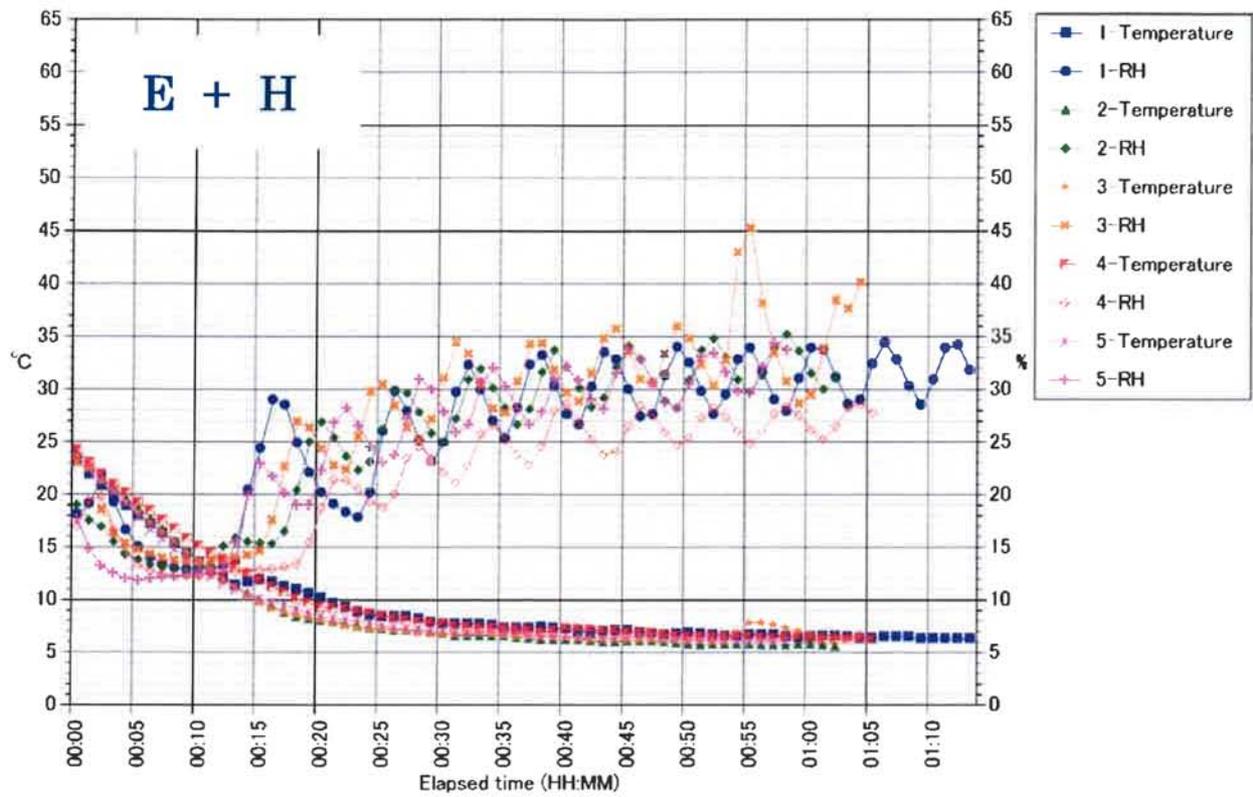
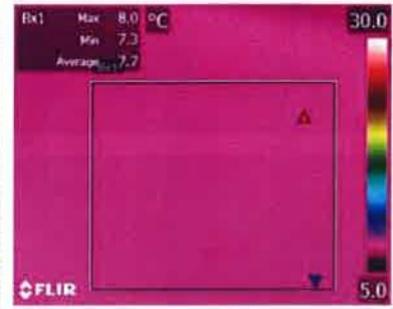
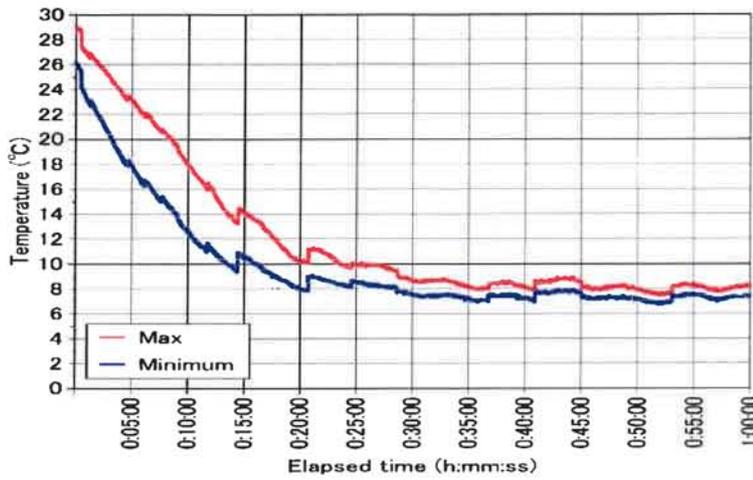
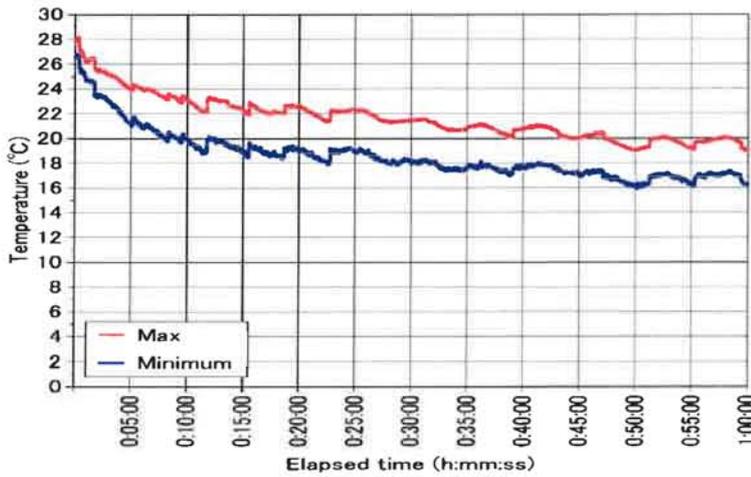


Fig. 6-3. E + H 実験具における実験中の巣箱内温湿度変化

E



H



E + H

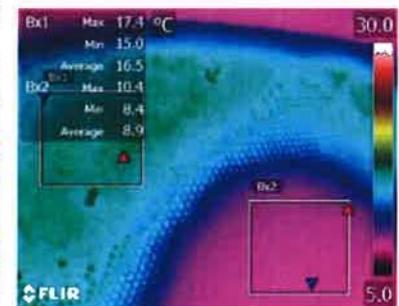
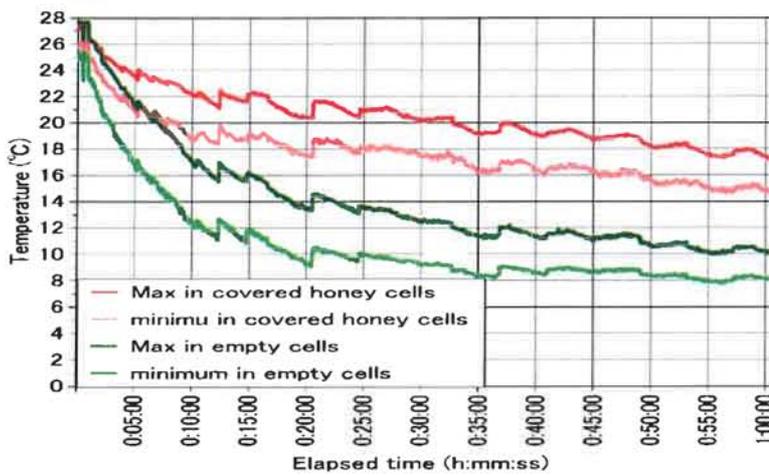


Fig. 7. 低温下においてからの各巣板の温度変化

左は右の熱画像の白枠で示した範囲内の温度データをグラフ化したものである。

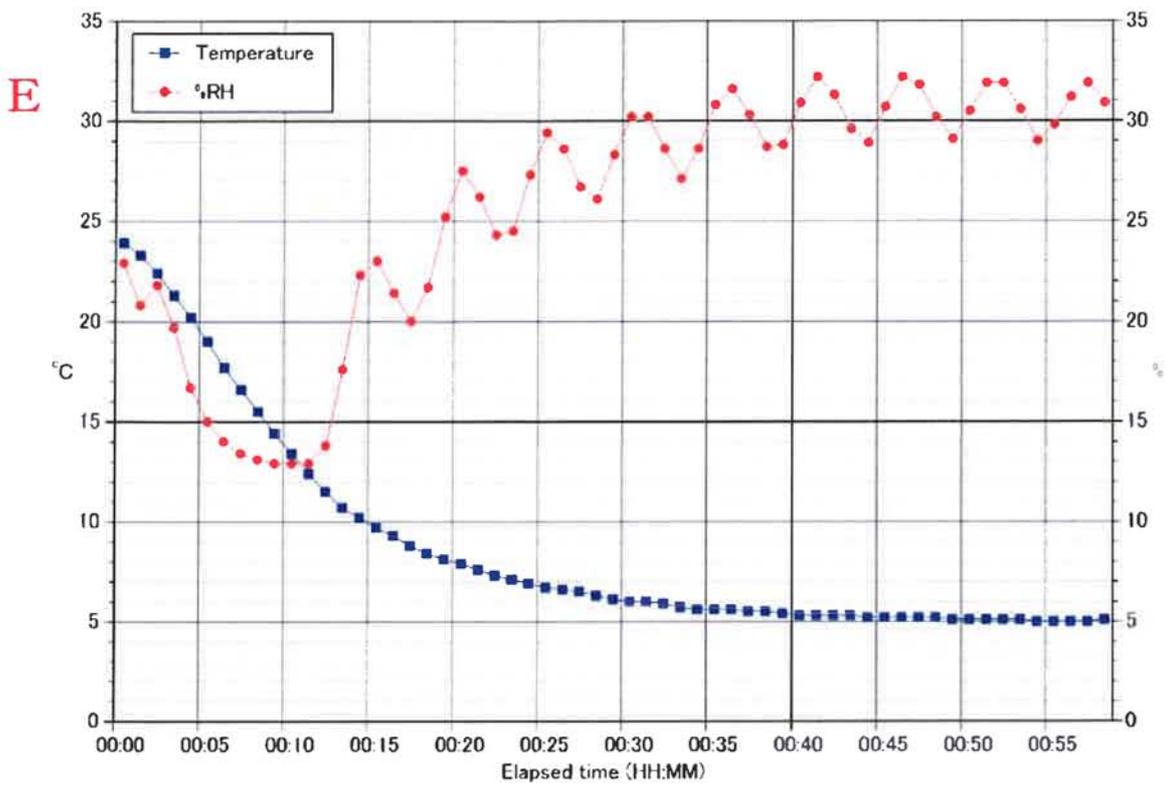


Fig. 8-1. E 巢板（ハチなし）を低温下においてからの実験巣箱内の温湿度変化

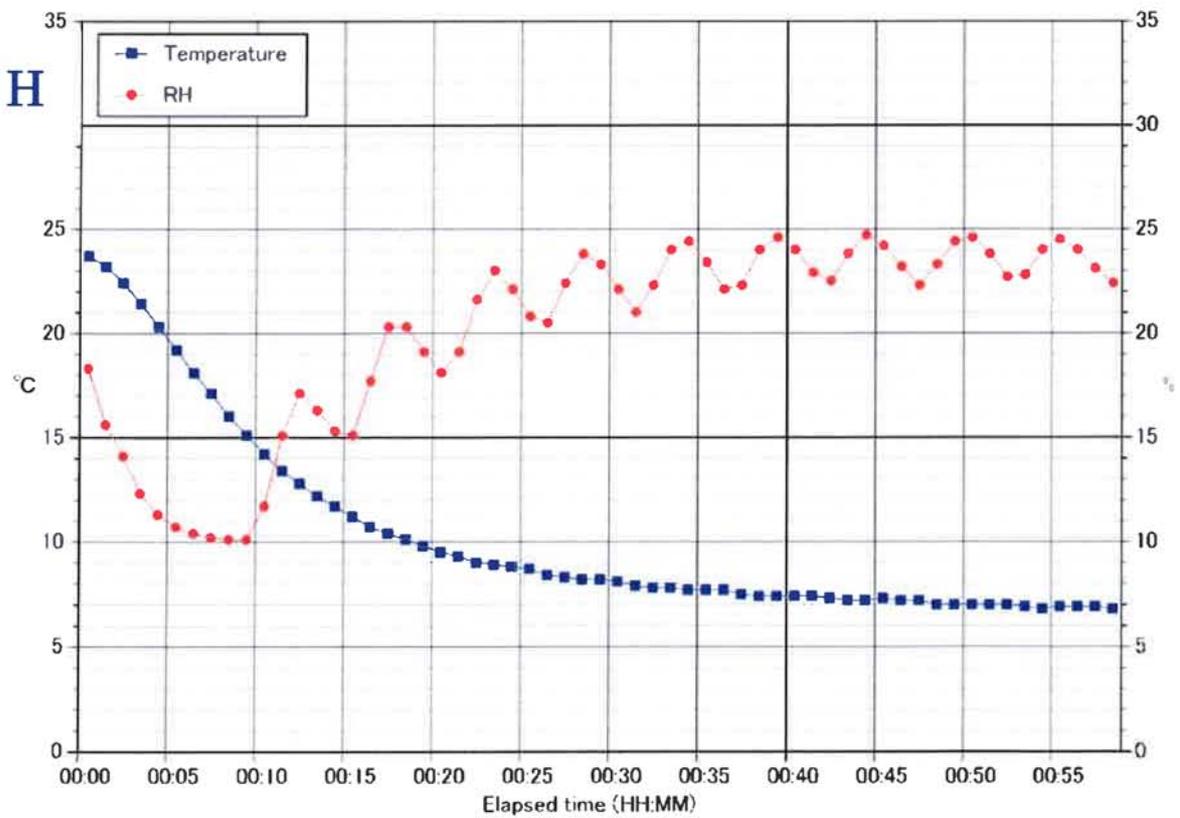


Fig. 8-2. H 巢板（ハチなし）を低温下においてからの実験巣箱内の温湿度変化

E + H

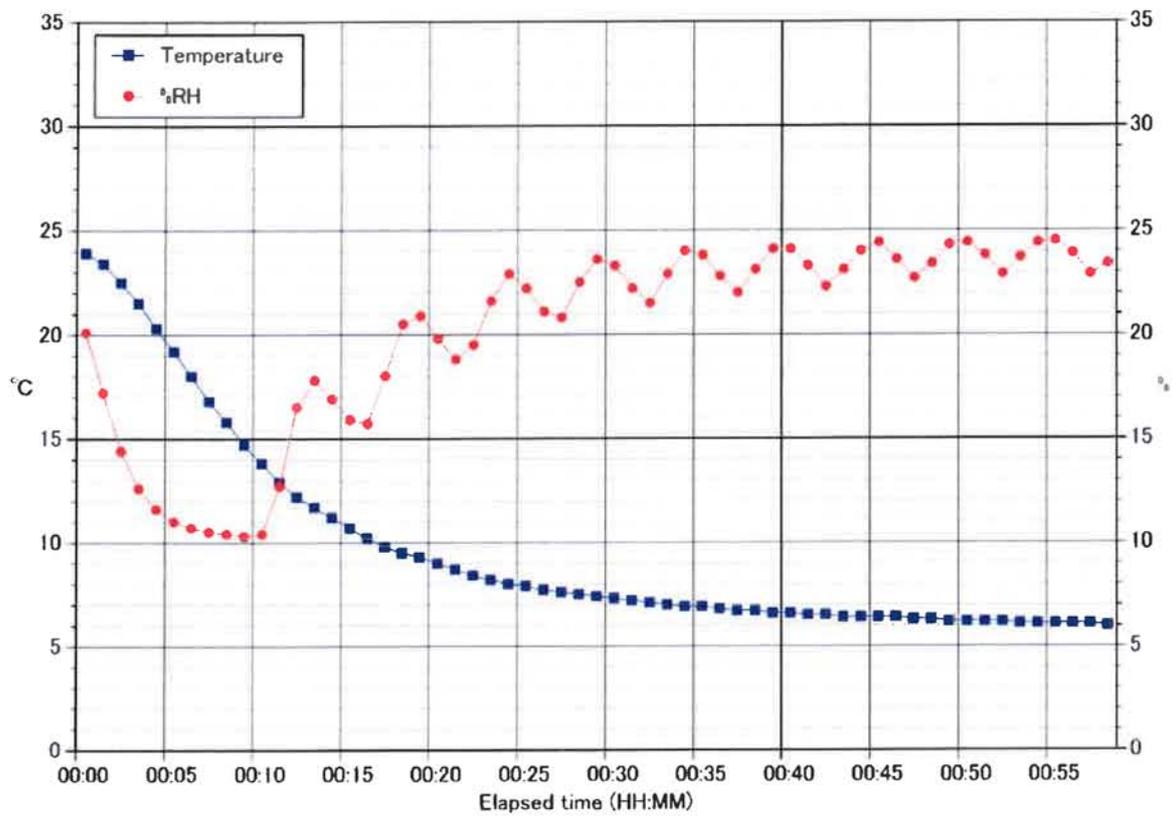


Fig. 8-3. E + H 巣板（ハチなし）を低温下においてからの実験巣箱内の温湿度変化



実験開始直後



15分後



30分後



1時間半後



2時間半後

Fig. 9. 長期連続観察実験蜂群の実験開始から集団ができるまでの様子

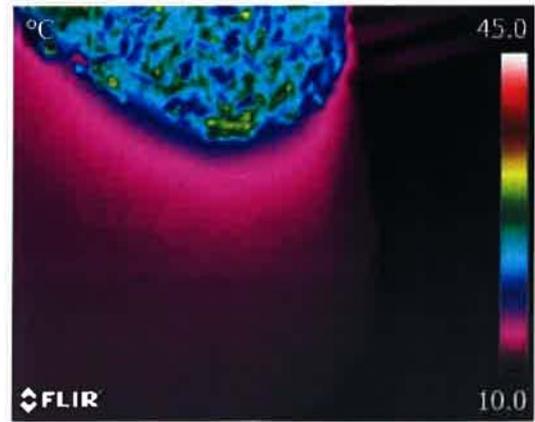
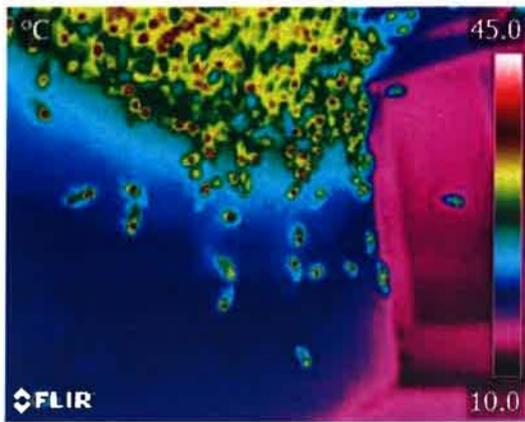


Fig. 10. 長期連続観察実験における実験開始後の蜂群の温度変化
 右：実験開始 2 時間半後 左：6 時間後



Fig. 11. 蜂球の移動経路

a：実験開始から 2 日目のライト点灯時

b：6 日目のライト点灯時、赤線は 2 日目のライト点灯直時の位置。

c：22 日目のライト点灯時、赤線は 9 日目、青は 13 日目、黄は 18 日目のライト点灯時

d：33 日目のライト点灯から約 3 時間後

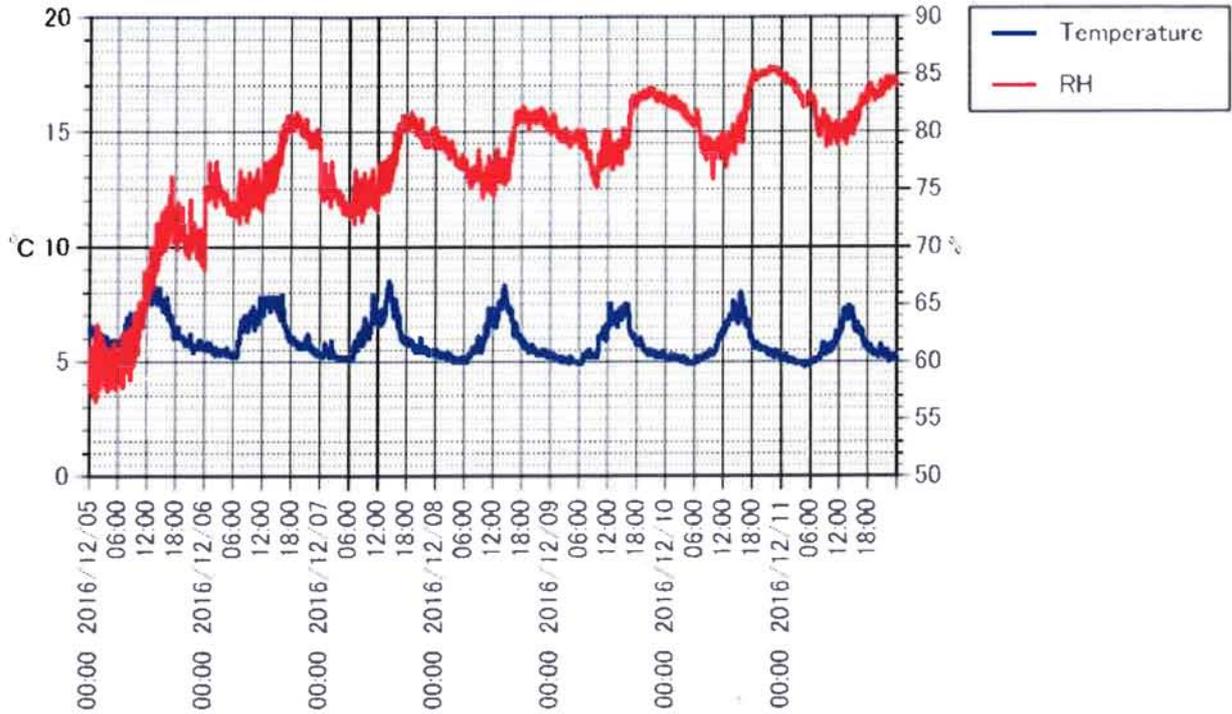


Fig. 12. 実験開始 2 日目から 8 日目までの実験巣箱内温湿度変化

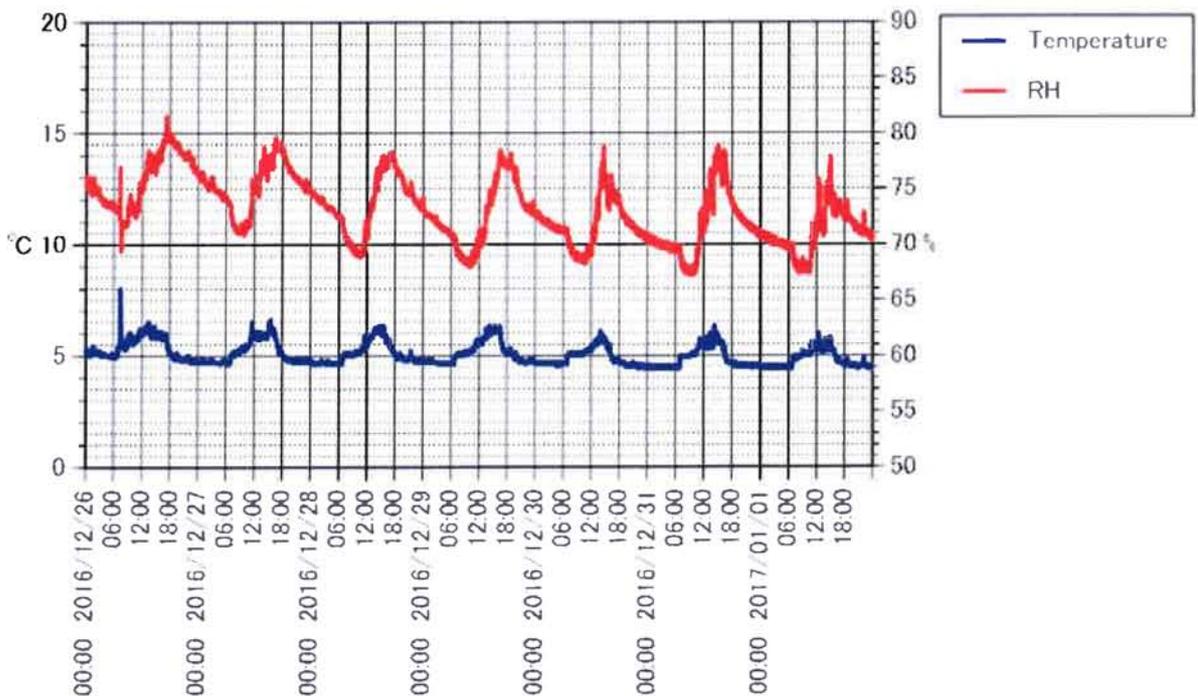


Fig. 13. 実験開始 23. 23 日目から 29 日目までの実験巣箱内温湿度変化

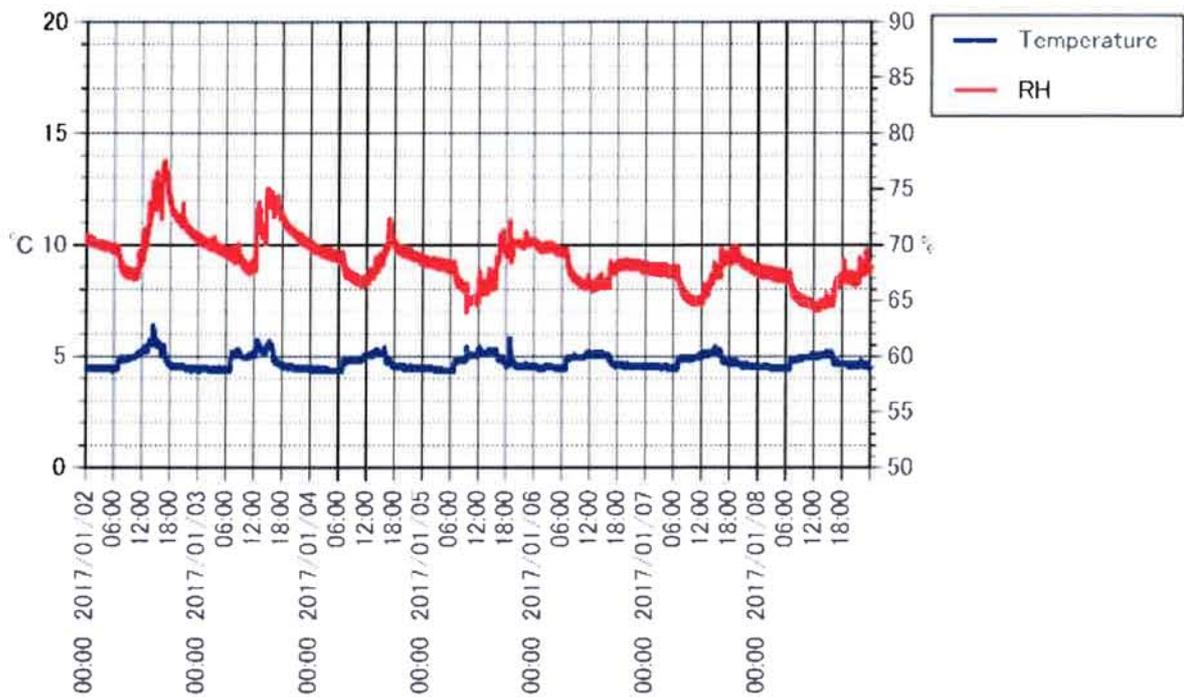


Fig. 14. 実験開始 30 日目から 36 日目までの実験巣箱内温湿度変化

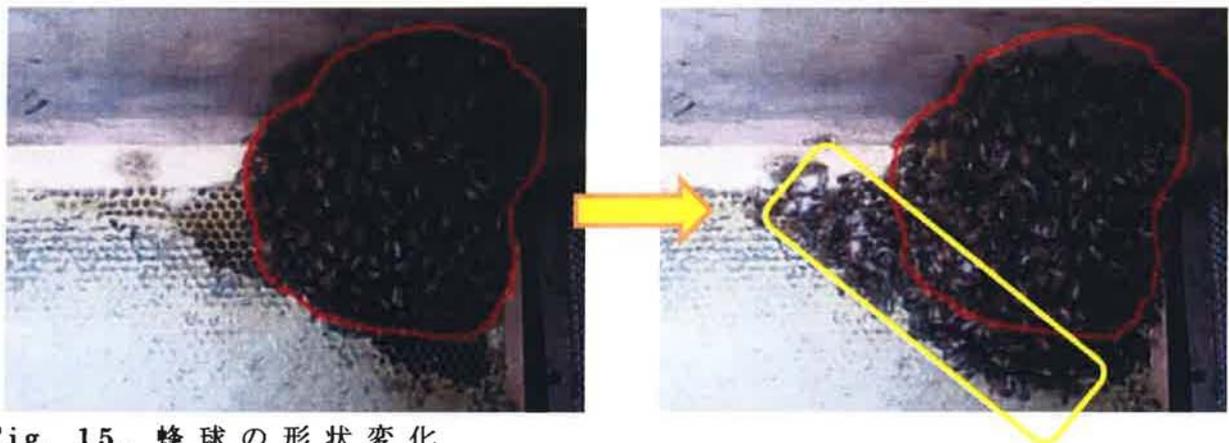


Fig. 15. 蜂球の形状変化

左：実験開始から 5 日目のライト点灯時の蜂球の形状。

右：ライト点灯から約 5 時間後の様子。黄枠内は蜂球周辺で行動している内部ワーカー。蜂球は開始時よりも上部が少し凹んでいる。

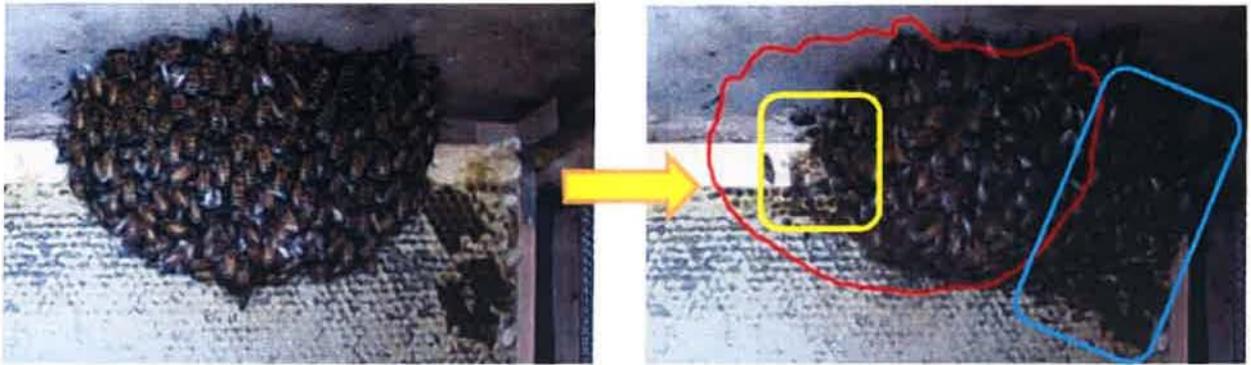


Fig. 16. 形状変化が顕著だったときの内部ワーカーの行動

左：実験開始から2日目の点灯直後の蜂球。

右：ライト点灯から約9時間後の様子。赤線は点灯直後の蜂球の形状、青線は内部ワーカーが多数留まっているところ、黄線は内部ワーカーの出入りが激しい位置を示す。

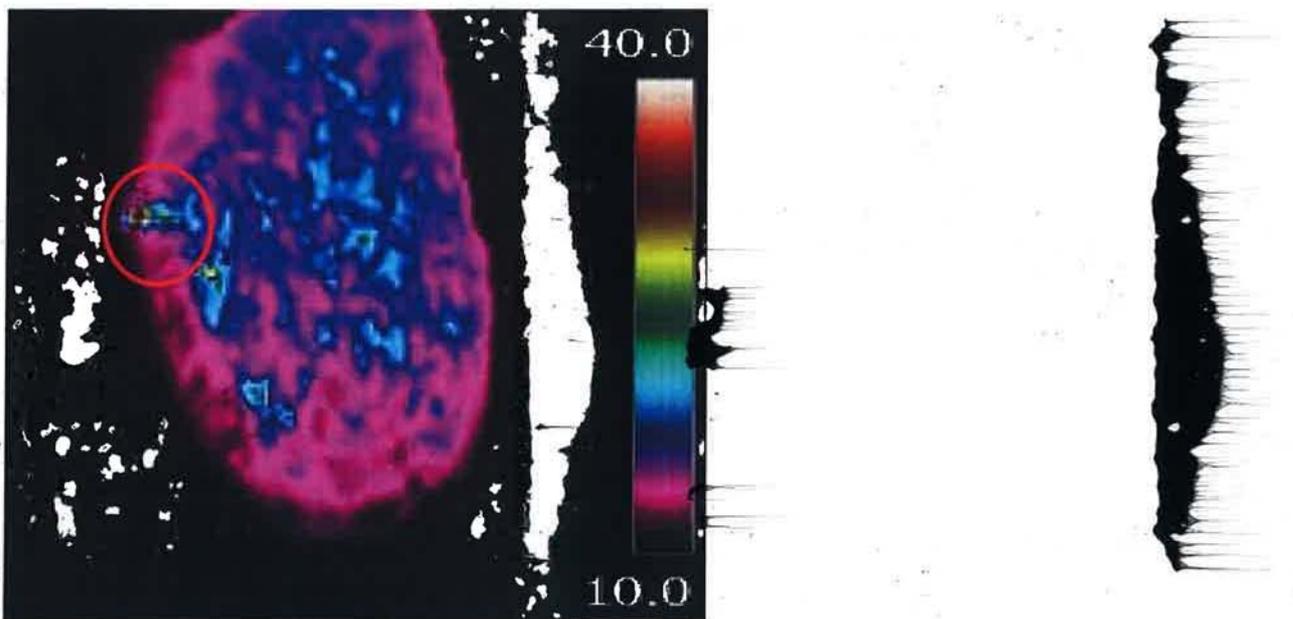


Fig. 17. 蜂球内部から出てきたワーカーの胸部温度

～実験開始10日目の点灯から約30分後のサーモグラフィ。赤枠は内部から出てきたばかりのワーカーがいる部分を示す。画像のワーカーの胸部温度は33℃だった。

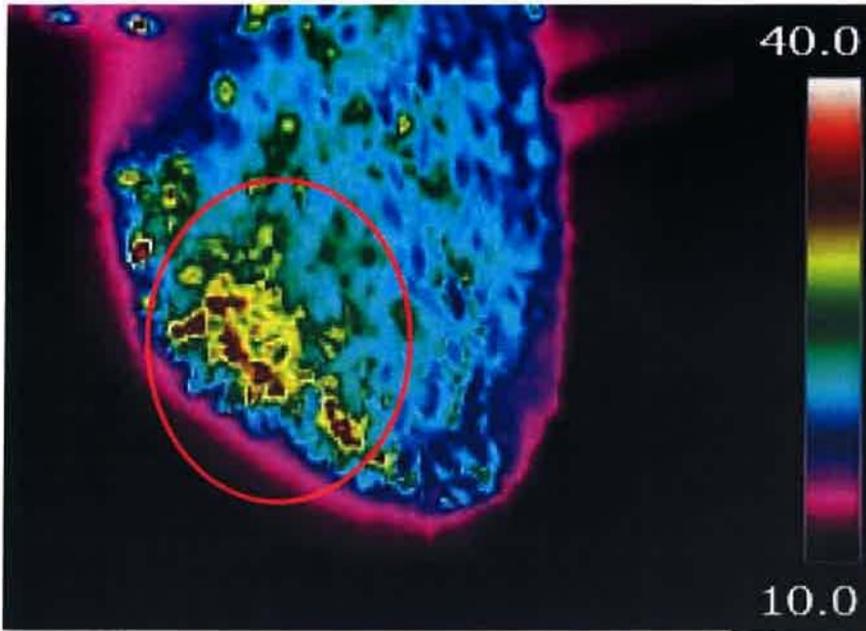


Fig. 18. 蜂球の温度変化

実験開始 6 日目の点灯から約 4 時間半後のサーモグラフィ。赤枠は蜂球を出入りしているワーカーと、その周辺に留まっているワーカーがいる場所を示す。

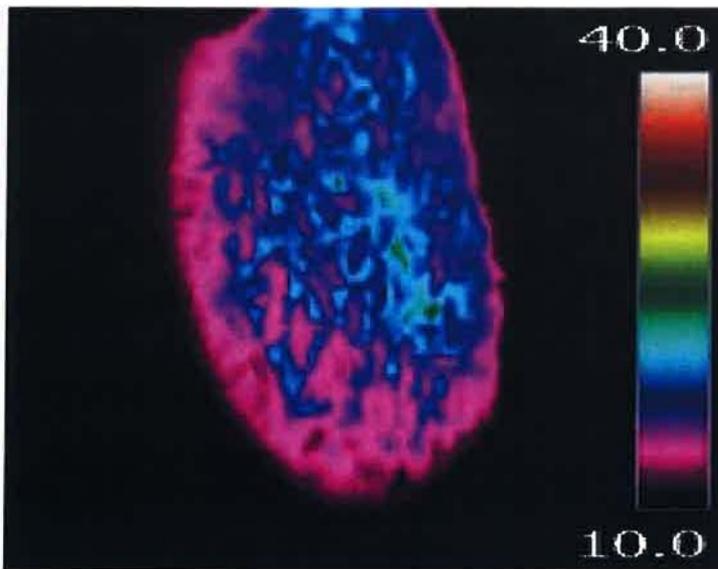


Fig. 19. ライト点灯直後の蜂球温度
実験開始 10 日目のサーモグラフィ。

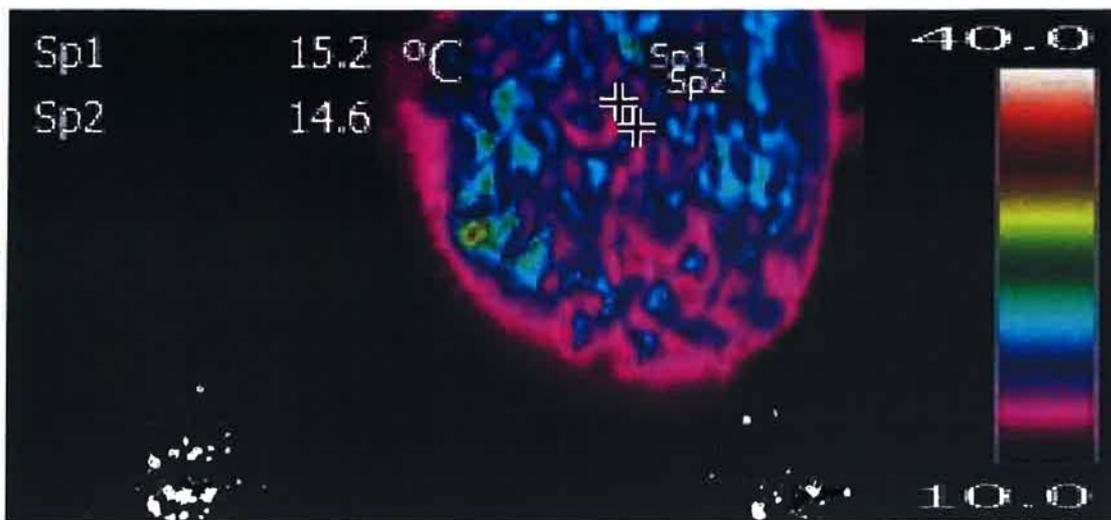


Fig. 20. 胸部が 15℃まで低下した表面のワーカー

実験開始 4 日目の点灯 30 分後のサーモグラフィ。+マークのある場所がワーカーの胸部、左側に描かれている温度が胸部温度。

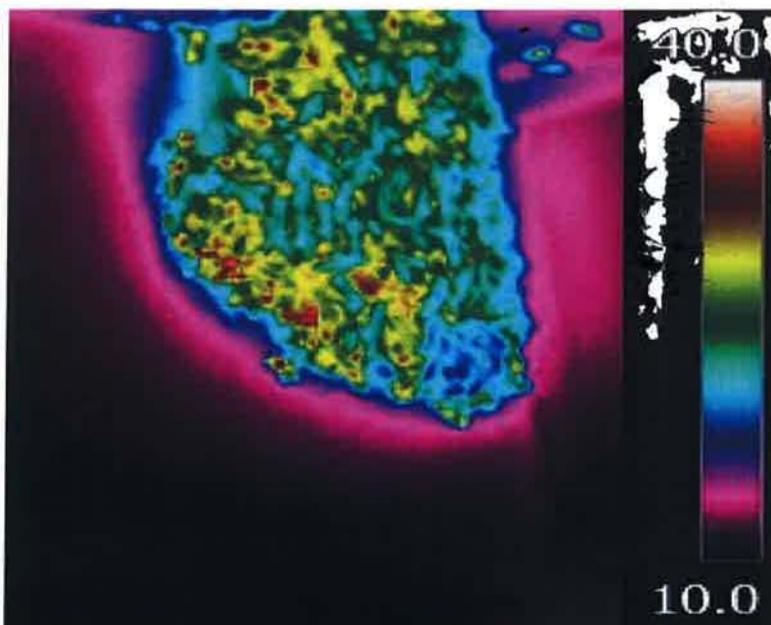


Fig. 21. 蜂球の温度変化

実験開始 6 日目の点灯約 7 時間半後のサーモグラフィ。恒温を示すワーカーが多い