

機関番号：12601

研究種目：基盤研究 (B)

研究期間：2008～2010

課題番号：20370026

研究課題名 (和文) ナメクジウオの内分泌機構の解明と脊椎動物との比較内分泌研究

研究課題名 (英文) Studies on endocrine system of amphioxus in comparison with vertebrates

研究代表者

窪川 かおる (KUBOKAWA KAORU)

東京大学・大学院理学系研究科・特任教授

研究者番号：30240740

研究成果の概要 (和文)：脊椎動物への内分泌機構の進化を考えるため、脊椎動物と同じ脊索動物門に属するナメクジウオの内分泌機構を調べた。共通する性ステロイド代謝系があり、 5α 還元型ステロイドが主要であることがわかった。さらに糖タンパク質ホルモンに相同なホルモンがあり、神経索で合成され、神経葉ホルモンやステロイド受容体の遺伝子発現も神経索でみられた。これらのことから、ナメクジウオは脊椎動物と同様な内分泌物質をもっているが、内分泌器官は無脊椎動物で一般的な神経内分泌機構を利用していることが示唆された。

研究成果の概要 (英文)：In order to consider the evolution of the endocrine mechanism to vertebrates, the endocrine mechanism of amphioxus belonging to the same phylum Chordata as vertebrates was investigated. There is a common sex steroidogenic pathway and 5α -reduced steroids is main in amphioxus. Furthermore, gene expressions of glycoprotein hormones, neurohypophyseal hormone, estrogen receptor and gonadotropin-releasing hormone receptors were shown in nerve cells of a nerve cord. These results suggest that many endocrine substances of amphioxus are homologous to those of vertebrates, but synthesized in a nerve cord as a neuroendocrine system.

交付決定額

(金額単位：円)

	直接経費	間接経費	合計
2008年度	6,800,000	2,040,000	8,840,000
2009年度	4,000,000	1,200,000	5,200,000
2010年度	3,500,000	1,050,000	4,550,000
総計	14,300,000	4,290,000	18,590,000

研究分野：比較内分泌学

科研費の分科・細目：基礎生物学、形態・構造

キーワード：性ステロイド、ナメクジウオ、進化、糖タンパク質ホルモン、神経索

1. 研究開始当初の背景

ホルモンは、動植物を問わず生体調節に極めて重要な役割をもつ。複雑な生体の働きを調節する物質は膨大な数にのぼり、多様な構造と機能をもつ。ゲノム科学の進展は、様々な動物のゲノム解析を可能とし、この膨大な数の生体調節物質の遺伝子の情報を提供している。その結果、生体調節物質を多くの動物間で比較することが可能となっている。

脊椎動物のホルモン分子やその受容体分



図1. ナメクジウオ *Branchiostoma japonicum*

子の構造が解析されているが、近年は多くの無脊椎動物もゲノム解析が進み、脊椎動物と相同な物質をもつことも、また、まったく異なる物質があることもわかってきている。

本研究では、脊椎動物の内分泌機構の進化を明らかにするため、脊椎動物に近縁な無脊椎動物であるナメクジウオに着目した(図1)。

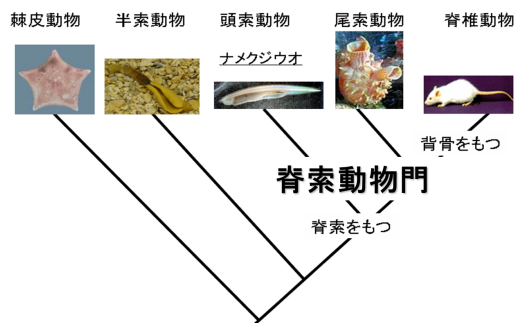


図2. ナメクジウオの系統関係

ナメクジウオは、脊椎動物とホヤとともに脊索動物門に属する。ホヤは尾索動物亜門、ナメクジウオは頭索動物亜門に分類される(図2)。脊椎動物亜門と合わせて、一生の間のある時期に脊索をもつことが脊索動物門の動物の共通点のひとつである。分子系統樹では、脊椎動物にもっとも近縁な動物群はホヤであり、ナメクジウオは脊索動物の中でもっとも原始的な動物の位置にある(図2)。

ナメクジウオの研究は、近年は形態形成の解明を目指す発生学が主流であり、進化に関わる多くの成果があげられているが、生殖、生理、内分泌などの研究は、関連する機能物質がゲノムからわかり、端緒に着いたところと言える。本研究は、1998年にナメクジウオの大きな個体群を遠州灘に見つけて以来、日本のナメクジウオを研究材料に供することを目標としてきた研究の一環である。

産卵・飼育の確立には、生体調節系の把握が必要である。この内分泌機構は前述のように脊椎動物と無脊椎動物との間に大きな溝があるが、ナメクジウオは脊椎動物に近縁であることから、脊椎動物の祖先型の内分泌機構をもつと長い間考えられてきている。実際には、脊椎動物型が多いものの、欠けている内分分泌物もあり、脊椎動物との比較はできるが、ナメクジウオ独自の内分泌機構も存在する。

まず、脊椎動物に固有な性ステロイド代謝酵素はナメクジウオにもあり、性ステロイド代謝経路もある。しかし、その経路はまだ完全には解明されていない。先行研究では、性ステロイド代謝酵素であるいくつかのCYP酵素をナメクジウオからクローニングし、その代謝活性を調べた。

さらに、生殖内分泌系以外にも脊椎動物に特有な甲状腺内分泌系がある。脊椎動物では「脳(視床下部)一下垂体一生殖腺・甲状腺」が確立されているが、ナメクジウオに相当する経路があるかどうかについては長い間の議論となっている。ナメクジウオでは、これ

らの内分泌器官と相同な器官として、神経索(脳胞)、ハチエック小窩、生殖腺、内柱が考えられている(図3)。

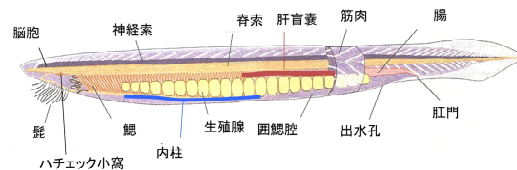


図3. ナメクジウオの体制

ナメクジウオは絶滅の危機に瀕するといわれた動物であり、本研究の遂行には、野生動物であるナメクジウオをいかに実験に供することができるかという点も重要である。日本では、遠州灘、瀬戸内海、九州沿岸にナメクジウオの大規模個体群があり、数百匹が容易に採集でき、人工的環境破壊が進まなければ、絶滅の恐れは少ないと考えられる。瀬戸内海で採集する広島大学臨海実験所、有明海で採集する熊本大学臨海実験所の2か所がナメクジウオの大規模な飼育施設である。本研究では遠州灘で採集し、研究室に持ち帰って飼育している。固定したナメクジウオ胚や遺伝子を利用する研究者は多く、生体分子や遺伝子発現の情報は蓄積されているが、生命現象の本質に議論が進められていない。本研究でナメクジウオの生命現象の基礎研究が少しでも進め、より深い議論の材料を提供できればよいと考えている。

2. 研究の目的

本研究は、ナメクジウオの生殖内分泌機構を明らかとし、脊椎動物への進化を考察することを目的とする。また、産卵誘発や行動に関わる外部環境刺激の候補である光やフェロモンの受容の仕組みも合わせて研究を進め、最終的にはナメクジウオの生殖の全体像を明らかにすることを目標とする。

3. 研究の方法

(1) 採集

渥美半島の太平洋岸の遠州灘で成体のナメクジウオ *Branchiostoma japonicum* を採集した。愛知県田原市の赤羽根漁港の漁船を備船し、水深30-40mの砂地を円筒型ドレッジで5分間曳き、砂ごとナメクジウオを採取した。船上でナメクジウオのみを集め、ビニール袋に入れて研究室に持ち帰った。

100リットルの黒色水槽にガラスビーズを深さ数cmに敷き、海水を適量入れて、最多で約200匹を飼育した。餌は珪藻を用いた。

産卵日には、夜間に産卵直前の個体を採取してシャーレ上で放精・放卵させ、人工授精した。幼生まで飼育し、必要に応じて発生・成長段階ごとに固定した。

(2) 遺伝子の探索

フロリダナメクジウオ *Branchiostoma floridae* のゲノム遺伝子データベースで、ナメクジウオの内分泌関連物質を探索した。検索が困難な短いペプチドは、研究分担者の新村が検索プログラムを作成して検索した。

(3) 遺伝子発現

ナメクジウオの性ステロイド代謝酵素、性ステロイド受容体、糖タンパク質ホルモン、神経葉ホルモン、視床下部ホルモン、エストロゲン受容体、嗅覚受容体の遺伝子発現を *in situ* ハイブリダイゼーション法で調べた。

(4) 免疫組織化学

ナメクジウオの性ステロイド代謝酵素や糖タンパク質ホルモンに対する抗体を作成し、パラフィン切片上で免疫組織化学を行った。

(5) 性ステロイドの定量

ナメクジウオの卵巣または精巣から性ステロイドを抽出し、高速液体クロマトグラフで分離同定し、濃度を測定した。

(6) 性ステロイド代謝酵素の遺伝子発現量の定量

性ステロイド代謝酵素の遺伝子発現量を定量 PCR 法で測定した。

4. 研究成果

無脊椎動物から脊椎動物への進化の過程で脊椎動物に固有の内分泌機構がどのように変化してきたかを明らかにするために、脊索動物でもっとも原始的であるが脊椎動物に類似した遺伝子を多くもっているナメクジウオを材料として、生殖内分泌機構と嗅覚受容体の研究を進めた。本研究の成果は、次のようにまとめることができる。

(1) 性ステロイド

① 主要な性ステロイドの種類

ナメクジウオにはコレステロールを基質とする性ステロイド代謝経路が存在する。性ステロイドは Δ^4 経路で代謝され、プロゲステロンを経てエストロゲン、アンドロゲンが生成される。脊椎動物と比較したナメクジウオの性ステロイド代謝系の特徴があり、そのひとつは 5α 還元型ステロイドの存在である。たとえば、 5α -androstan-3,17-dione がテストステロンより主要なアンドロゲンである。また、エストロゲンは、エストラジオールよりもエストロゲンが主要である。脊椎動物でも放精・排卵に関わる最終性ステロイドは動物グループにより異なるが、ナメクジウオの特徴が脊椎動物の祖先型を示すかどうかについてはさらなる研究が必要である(図. 4)。

② 性ステロイド代謝酵素の産生細胞と活性

ナメクジウオの性ステロイド代謝酵素は、

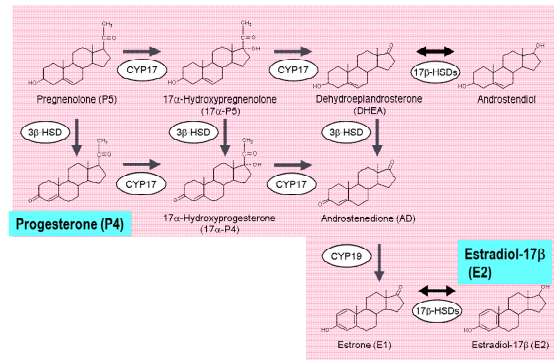


図 4. ナメクジウオの性ステロイド代謝酵素経路。プレグネノロンからエストラジオールまでの経路を示した。

卵巣、精巣で作られる。プロゲステロンからの代謝経路で活性を持つ 6 種類の酵素、CYP19、CYP17、CYP11、 5α -reductase、 17β -Hydroxysteroid dehydrogenase (HSD)、 3β -HSD の遺伝子発現を調べたところ、卵巣では若い卵母細胞および体細胞とみなされる細胞にすべての酵素の遺伝子発現がみられた。精巣での発現は大変弱くさらなる実験が必要であった。産卵期の 7, 8 月に代謝酵素の活性が上がり、産卵直後に、代謝酵素の活性は急激に下がった。神経索にも性ステロイド代謝酵素の遺伝子発現がわずかに検出され継続して実験を行っている。

③ 5α -リダクターゼ

ナメクジウオの性ステロイドの特徴に、 5α 還元型ステロイドの存在がある。高速液体クロマトグラフによる分離同定では、それらが多種存在していた。雄は成熟個体も未成熟個体も遺伝子発現量が同程度であったが、雌は未成熟個体が成熟個体より約 10 倍多く卵巣の成熟・発達に関係した役割を持っていると考えられる。プロゲステロン、エストラジオールなどの性ステロイドを投与したところ、未成熟な雄で発現量が増加した。雌は、エストラジオール投与により成熟個体で発現量が約 4 倍増加した。性ステロイド代謝系の活発化には雌雄差があり、配偶子の成熟様式の違いによる可能性が考えられた。

④ 性ステロイドのまとめ

ナメクジウオが脊椎動物型の性ステロイド代謝経路と 5α 還元ステロイドを利用していることから、脊椎動物の生殖機構の進化は、まず性ステロイド作用が調節系として確立した可能性が考えられた。

(2) 糖タンパク質ホルモン

① サブユニット構造

ナメクジウオには下垂体がなく、下垂体ホルモンもないが、糖タンパク質ホルモンであるサイロスティムリンだけは持っている。このリコンビナントをカイコの系を用いて作成し、このホルモンが他の糖タンパク質ホル

モンと同様にヘテロダイマーを形成することを確認した。これにより、サイロスティムリンが、脊椎動物の4種類の糖タンパク質ホルモン祖先型であることが示された。

② 産生細胞

サイロスティムリンの遺伝子発現は、神経索、腎臓、鰓、生殖腺にみられ、神経索では2つのサブユニットが同一神経細胞で合成されていた。合成細胞は神経索の中心管に沿った背側に散在し、細胞群の構造は見られなかった。また、下垂体の祖先型と考えられてきたハチェック小窩に発現はなかった。

③ 細胞分布

免疫組織化学法でサイロスティムリンの産生細胞の分布を神経索で調べたところ、遺伝子発現していた神経細胞と同様な分布であった。

④ 糖タンパク質ホルモンのまとめ

ナメクジウオには糖タンパク質ホルモンであるサイロスティムリンが2つのサブユニットのヘテロダイマーで存在し、神経索の同じ細胞で産生されている。糖タンパク質ホルモンの分子進化は、2種類のサブユニットであるサイロスティムリンと類似した祖先型分子から全ゲノム重複を経て、脊椎動物の糖タンパク質ホルモンである2種類の生殖腺刺激ホルモンと1種類の甲状腺刺激ホルモンに分化したことが示唆された(図5)。無顎類の糖タンパク質ホルモンの種類と構造が明らかでなければ、全ゲノム重複が無顎類の前で起きたのか後なのか考察でき、分子進化が明らかになると期待される。

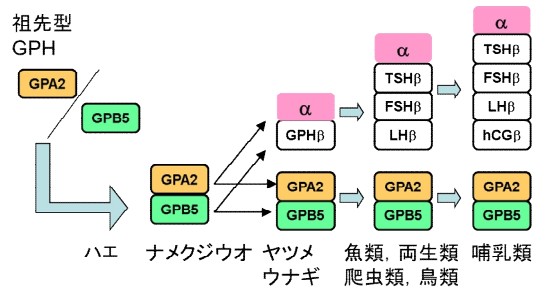


図5. 糖タンパク質ホルモンの分子進化の仮説. GPH: 糖タンパク質ホルモン, GPA2 と GPB5: 糖タンパク質ホルモンであるサイロスティムリンの各サブユニット. TSH: 甲状腺刺激ホルモン, FSH: 濾胞刺激ホルモン, LH: 黄体形成ホルモン, hCG: ヒト絨毛性ゴナドトロピン

(3) ナメクジウオの内分泌機構

神経葉ホルモンであるバソプレシンの遺伝子発現を神経索で調べたところ、脳胞前部の腹側部に強く発現していた。また、生殖腺刺激ホルモン放出ホルモン受容体やエストロゲン受容体などの受容体も神経索の神経

細胞に遺伝子発現がみられた。糖タンパク質ホルモンおよび性ステロイド代謝酵素の遺伝子発現も神経索であった。これらのことから、ナメクジウオの神経索は、内分泌器官に相当する部位特異的な内分泌に関わる領域があり、ナメクジウオは、神経内分泌機構を使って生体調節を行っていることが示唆された。このことは、神経内分泌系が脊椎動物への進化の直前まで主要であり、脊椎動物になってから神経系と内分泌系が分化して独立したことを示唆する(図6)。

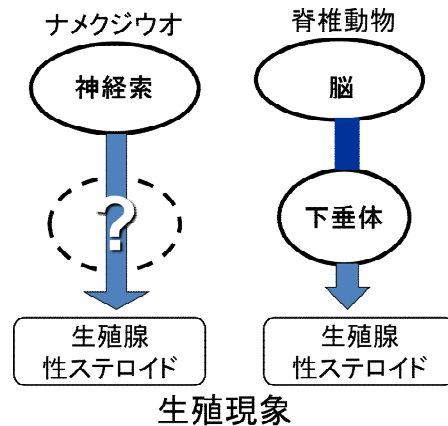


図6. ナメクジウオと脊椎動物の生殖内分泌機構の比較のための概念図

(4) 嗅覚受容体の遺伝子

ナメクジウオの嗅覚遺伝子は脊椎動物と同様な構造をもつ遺伝子が31個あり、9グループに分けられた。脊椎動物と無脊椎動物でわかっている嗅覚受容体の遺伝子の系統樹の上では、ナメクジウオは別に1つの枝となり、ナメクジウオの系統で遺伝子重複により数を増やしてきた。

ナメクジウオの嗅覚受容体のうちいくつかは表皮の神経系に発現しており、その分布は嗅覚受容体のグループにより特異的な部分もみられ、表皮の感覚神経細胞に嗅覚が発達していることが示唆された。

ナメクジウオには目はないが光受容体が9種類あり、神経索の脳胞の神経細胞や神経索後部の色素胞をもつ神経細胞にある。また嗅覚受容体は表皮の神経細胞に多数存在する。これらから、ナメクジウオの環境刺激の受容機構は発達していることが示唆された。

(5) 今後の研究

ナメクジウオの環境刺激の受容から神経索の神経細胞での内分泌物質の合成・分泌へ、そしてその先の受容体との結合から機能の発揮までを、生殖機構を中心に解明し、脊椎動物への進化を考察したいと考えている。

5. 主な発表論文等

[雑誌論文] (計 21 件) すべて査読あり

- ① Guérardel Y, Chang LY, Kubokawa K., et al, (9名中8番目) Sialome analysis of the cephalochordate *Branchiostoma belcheri*, a key organism for vertebrate evolution. *Glycobiology*, 22, 2012, 479-491.
- ② Ohtsuka S, Hanashima A, Kubokawa K., et al, (10名中4番目) Amphioxus connectin exhibits merged structure as invertebrate and vertebrate connectin in A-band region. *J. Mol. Biol.*, 409, 2011, 415-426.
- ③ Onuma TA, Ban M, Ando H., et al, (9名中6番目) Changes in gene expression for GH/PRL/SL family hormones in the pituitaries of homing chum salmon during ocean migration through upstream migration. *Gen. Comp. Endocrinol.* 166, 2010, 537-548.
- ④ Takeshi H, Niimura Y., Tanaka H. Difference in gene duplicability may explain the difference in overall structure of protein-protein interaction networks among eukaryotes. *BMC Evol. Biol.* 10, 2010, 358.
- ⑤ Onuma TA, Makino K, Ando H., Ban M, Fukuwaka M, Azumaya T, Urano A. Expression of GnRH genes is elevated in discrete brain loci of chum salmon before initiation of homing behavior and during spawning migration. *Gen. Comp. Endocrinol.* 168, 2010, 356-368.
- ⑥ Matsui A, Go Y, Niimura Y. Degeneration of olfactory receptor gene repertoires in primates: No direct link to full trichromatic vision. *Mol. Biol. Evol.* 27, 2010, 1192-1200.
- ⑦ Kubokawa K., Tando Y, Roy S. Evolution of the reproductive endocrine system in chordates. *Integrative and Comparative Biology.* 50, 2010, 53-62.
- ⑧ Katsu Y, Taniguchi E, Urushitani H, Miyagawa S, Takase M, Kubokawa K., et al, (12名中6番目) Molecular cloning and characterization of ligand- and species-specificity of amphibian estrogen receptors. *General and Comparative Endocrinology* 168, 2010, 220-230.
- ⑨ Dennisson J.D., Tandoh Y., Ogasawara M., Kubokawa K., Sato N., Obinata T. Functional characteristics of amphioxus troponin in regulation of muscle contraction. *Zoological Science* 27, 2010, 461-469.
- ⑩ Katsu Y, Kubokawa K., Urushitani H, Iguchi T. Estrogen-dependent transactivation of amphioxus steroid hormone receptor via both estrogen- and androgen-response elements. *Endocrinology* 151, 2010, 639-48.
- ⑪ Hanashima A., Kubokawa K., Kimura, S. Structure of the amphioxus nebulin gene and evolution of the nebulin family genes. *Gene* 443, 2009, 76-82.
- ⑫ Tando Y, Kubokawa K. A homolog of the vertebrate thyrostimulin glycoprotein hormone α subunit (GPA2) is expressed in amphioxus neurons. *Zoological Science* 26, 2009, 409-414.
- ⑬ Tando Y., Kubokawa K. Expression of the gene for ancestral glycoprotein hormone β subunit in the nerve cord of amphioxus. *General and Comparative Endocrinology* 162, 2009, 329-339.
- ⑭ Hanashima A., Kubokawa K., Kimura S. Characterization of amphioxus nebulin and similarity to the human nebulin. *Journal of Experimental Biology* 212, 2008, 668-672.
- ⑮ Morita M, Futami K, Zhang H, Kubokawa K., Ojima Y, Okamoto N, Evolutionary analysis of amphioxus myc gene. *Journal of the Tokyo University of Marine Science and Technology* 5, 2009, 11-16.
- ⑯ Niimura Y. On the origin and evolution of vertebrate olfactory receptor genes: Comparative genome analysis among 23 chordate species. *Genome Biol. Evol.* 1, 2009, 34-44.
- ⑰ Matsuda K, Kojima K, Shimakura S, Miura T, Uchiyama M, Shioda S, Ando H., Takahashi A. Relationship between melanin-concentrating hormone- and neuropeptide Y-containing neurons in the goldfish hypothalamus. *Comp. Biochem. Physiol. Part A* 153, 2009, 3-7.
- ⑱ Holland LZ, et al, (64名対等) The amphioxus genome illuminates vertebrate origins and cephalochordate biology. *Genome Research* 18, 2008, 1100-1111.
- ⑲ Mizuta T., Asahina K., Suzuki M., Kubokawa K. In vitro conversion of sex steroids and expression of sex steroidogenic enzyme genes in amphioxus ovary. *Journal of Experimental Zoology* 309, 2008, 1-11.
- ⑳ Nakagawa S, Niimura Y., Gojobori T, Tanaka H, Miura K. Diversity of preferred nucleotide sequences around the translation initiation codon in eukaryote genomes. *Nucleic Acids Res.* 36, 2008, 861-871.
- ㉑ Nakagawa S, Niimura Y., Gojobori T, Tanaka H, Miura K. Diversity of preferred nucleotide sequences around the

translation initiation codon in eukaryote genomes. *Nucleic Acids Res.* 36, 2008, 861-871.

[学会発表] (計 14 件)

① Niimura Y, Matsui A. Diversity of Olfactory Receptor Gene Repertoires among 38 Mammals”, SMBE annual meeting, Kyoto, July 2011.

② Niimura Y. Diversity of Olfactory Receptor Gene Repertoires among 38 Mammals, Penn State SMBE Symposium on Molecular and Genomic Evolution, State College, PA, USA, March 2011.

③ Niimura Y. Diversity of Olfactory Receptor Gene Repertoires among 38 Mammals, The 20th CDB Meeting Molecular Bases for Evolution of Complex Traits, Kobe, February 2011.

④ Kubokawa K. Evolution of reproductive endocrine mechanisms in amphioxus. Society for Integrative and Comparative Biology, Jan.2010, Seattle, WA, US

⑤ Niimura Y. Evolutionary dynamics of olfactory receptor genes in vertebrates: Interaction between environments and genomic contents, Asian Young Researchers Conference on Computational and Omics Biology, Tainan, Taiwan, March 2010

⑥ Kubokawa K. Synthesis of neurohormones in the nerve cord and steroidogenesis in the gonad of amphioxus. The 4th Symposium for Comparative Neuroendocrinology. June 2009, HongKong

⑦ 丹藤由希子, 窪川かおる 糖タンパク質ホルモンの比較ゲノム解析. 2009年10月, 第34回日本比較内分泌学会大会, 大阪.
丹藤由希子, 窪川かおる 脊索動物における糖タンパク質ホルモンの分子進化. 2009年9月, 第11回進化学会, 札幌.

⑧ Niimura Y. Evolution of olfactory receptor genes in vertebrates: From the viewpoint of comparative genomics”, 8th Surugadai International Symposium, September 2009, Tokyo

⑨ Niimura Y. Evolution of vertebrate olfactory receptor gene families: From the viewpoint of comparative genomics”, The Joint Symposium of the 4th International Symposium of Institutes Network and Osaka University Global COE Symposium, January 2009, Osaka

⑩ Niimura Y. On the origin and evolution of vertebrate olfactory receptor genes: Comparative genome analysis among 23 chordate species, Annual Meeting of the Society for Molecular Biology and

Evolution, June 2009

⑪ Niimura Y. On the origin and evolution of vertebrate olfactory receptor genes: Comparative genome analysis among 23 chordate species, 12th Congress European Society for Evolutionary Biology, August 2009

⑫ Kubokawa K. Reproductive biology of amphioxus. International Symposium on Molecular Biology of Reproduction. April 2008, Chonnam National University, Korea.

⑬ 丹藤由希子, 窪川かおる. ナメクジウオの糖タンパク質ホルモンの構造と発現解析, 2008年9月, 第79回日本動物学会大会, 福岡大学, 福岡

⑭ Roy S, Tando Y, Kubokawa K. Function of sex steroids on reproduction of amphioxus. 2008年9月 第79回日本動物学会大会, 福岡大学, 福岡

[図書] (計 2 件)

① Niimura Y. Evolution of chemosensory receptor genes in primates and other mammals. *Post-Genome Biology of Primates, Primatology Monographs* (eds. Hirohisa Hirai, Hiroo Imai, Yasuhiro Go), Springer, 2012, pp. 43-62

② 窪川かおる. 第11章 ナメクジウオにみる脊椎動物の出現, *海洋の生命史* (西田睦編). 2009年, pp420, 東海大学出版会.

6. 研究組織

(1) 研究代表者

窪川 かおる (KUOKAWA KAORU)
東京大学・理学系研究科・特任教授
研究者番号: 30240740

(2) 研究分担者

安東 宏徳 (ANDO HIRONORI)
新潟大学・理学部・准教授
研究者番号: 60221743
新村 芳人 (NIIMURA YOSHIHITO)
東京医科歯科大学・難治疾患研究所・准教授
研究者番号: 90396979

(3) 研究協力者

本研究に協力して下さった代表者の研究室に在籍した方々

水田 貴信 (MIZUTA TAKANOBU)
東京大学・海洋研究所・博士研究員
丹藤 由希子 (TANDO YUKIKO)
東京大学・海洋研究所・大学院生
稲葉 真弓 (INABA MAYUMI)
東京大学・海洋研究所・大学院生
岩田 尚之 (IWATA NAOYUKI)
東京大学・海洋研究所・大学院生
ロイ ソナリ (Sonali Roy)
東京大学・海洋研究所・外国人特別研究員