

令和 2 年 7 月 6 日現在

機関番号：13101

研究種目：基盤研究(B) (一般)

研究期間：2016～2019

課題番号：16H04812

研究課題名(和文) 体内時計と光、潮汐による生殖リズムの形成機構とその可塑性

研究課題名(英文) Lunar synchronized reproductive rhythm: Regulation by biological clock, light and tidal cycle, and its plasticity

研究代表者

安東 宏徳 (Ando, Hironori)

新潟大学・佐渡自然共生科学センター・教授

研究者番号：60221743

交付決定額(研究期間全体)：(直接経費) 13,600,000円

研究成果の概要(和文)：クサブグの松果体では、約800個の遺伝子が約15時間周期で発現変動することが推定され、潮汐サイクルに同調する新規の体内時計の分子基盤情報が得られた。また、松果体から分泌されるメラトニンは、月明かりに応じて分泌量が変化し、生殖機能を調節する脳ホルモンの合成量を月齢に伴って調節することが示唆された。さらに野外調査の結果、クサブグの産卵リズムは生息場所の潮汐サイクルや雌雄によって異なることが明らかになった。

研究成果の学術的意義や社会的意義

生物はそれぞれの生息環境に合わせて繁殖戦略を発達させており、中でも多くの生物は独自の生殖リズムを持っている。生物リズムの調節において体内時計は重要な役割を持っているが、そのしくみは約24時間周期の概日時計について詳細なしくみが明らかになっているだけである。本研究では、浅海域や潮間帯に生息する多くの海洋生物が持つ月齢と潮汐サイクルに合わせた生殖リズムを調節する新規の体内時計の分子基盤を明らかにすると共に、その可塑性を見出した。本研究成果は、生物多様性を作り出すしくみの理解につながるものとして、その学術的また社会的意義は大きい。

研究成果の概要(英文)：To establish the molecular basis of a novel biological clock mechanism underlying the semilunar-synchronized spawning rhythm of the grass puffer, a transcriptome analysis was conducted in the pineal gland to search genes that exhibit ultradian oscillation in expression with about 15 hr of cycle. More than 800 candidate genes were found and, taking together with ultradian oscillation genes in the diencephalon previously determined, the present result suggest that there is a circatidal clock in the brain of grass puffer. For the periodic regulation of hypothalamic neuropeptide gene expression by the pineal gland, the secretion of melatonin may change depending on moon light intensity and melatonin may influence the expression of those genes. Furthermore, field studies of the grass puffer spawning revealed that the semilunar rhythm is variable depending on tidal cycle of the habitat and different between males and females.

研究分野：生殖内分泌学、神経内分泌学

キーワード：生殖リズム 体内時計 松果体 視床下部 月周リズム 潮汐サイクル 神経ホルモン メラトニン

様式 C - 19、F - 19 - 1、Z - 19 (共通)

## 1. 研究開始当初の背景

動物は生息環境に合わせてさまざまな生殖リズムを持っている。脊椎動物の生殖中枢は、視床下部 - 下垂体系を中心とした生殖神経内分泌系であるが、感覚系から入力された環境情報がどのようなしくみで生殖中枢の働きを周期的に調節しているのかは、まだよくわかっていない。また、生物リズムの形成には、松果体に存在する体内時計と、光の情報を中枢と全身に伝えるホルモンであるメラトニンが重要な役割を持つと考えられるが、両者の機能的相互作用や、生物リズム調節系が生殖中枢の機能を周期的に調節するメカニズムは不明である。

本研究では、初夏の新月と満月の日の満潮前に海岸の一角に集まり産卵するクサフグを研究モデルとして、その半月周性(2週間周期)の産卵リズムを調節するしくみについて、体内時計と光、潮汐による調節の観点から研究を進めた。また、そのリズムの可塑性について、地域多様性という点から研究を行った。研究開始当初の背景として、本研究開始以前に明らかになっていた主な点を次に挙げる。

(1) 松果体に関する知見: メラトニン分泌量は、暗期に高く明期に低いという明瞭な日周変動を示す。松果体においてメラトニン受容体(MelR)遺伝子は、約15時間周期の日内変動を示し、概日時計遺伝子Periodは約24時間周期の概日変動を示す。クサフグの松果体には、潮汐サイクルに同調する体内時計と概日時計の2種類の体内時計が存在する可能性がある。

(2) 生殖神経内分泌系に関する知見: 生殖機能を調節する神経ホルモンである生殖腺刺激ホルモン放出ホルモン(GnRH)、生殖腺刺激ホルモン放出抑制ホルモン(GnIH)、キスペプチンの各遺伝子発現量は日周変動、概日変動、月周変動を示す。中でもGnRH2遺伝子は、約15時間周期の日内変動を示すと共に、1か月間に2つのピークを持つ半月周性の変動を示す。MelR遺伝子は、生殖神経内分泌系が含まれる間脳においても約15時間周期で発現変動する。間脳のトランスクリプトーム解析を行い、約15時間周期で発現変動する遺伝子を探索した結果、約200個の候補遺伝子が得られた。

(3) 野外および飼育下における産卵リズムに関する知見: 野外の産卵行動調査において、干満の潮位差が大きい九州では、明瞭な半月周性の産卵リズムが見られる。一方、干満差がほとんどない佐渡では、クサフグは月齢に関係なく一定数の魚が毎日産卵場に集まる。しかし、産卵リズムは不明である。また、九州集団の成熟した雌雄個体を、底面に石で斜面を作った水槽で飼育し、水位一定/恒暗条件下で行動観察した結果、魚は大潮の日の満潮の前に斜面に集合した。クサフグは内因性の半月周性の産卵行動リズムを持つ。

## 2. 研究の目的

これらの結果より、体内時計と光、潮汐による半月周性の産卵リズムの調節機構を明らかにすることを目的として、生殖神経内分泌系の神経解剖学的構造の解明、潮汐サイクルに同調する新規の体内時計の分子機構の解明、メラトニンを介した光による産卵リズムの調節、さらに産卵リズム形成における潮汐サイクルの役割という4点について、研究を行った。

## 3. 研究の方法

### (1) 生殖神経内分泌系の神経解剖学的構造の解明

クサフグのGnIH前駆体、GnIH受容体(GnIH-R)、キスペプチン(Kiss2)前駆体、キスペプチン受容体(Kiss2r)の部分配列を基にしてペプチドを合成し、それに対する抗体を作製した。産卵期にクサフグを採集し、脳を摘出して4%PFAで固定後、脳の薄切切片を作製してABC法による免疫染色を行った。

### (2) 潮汐サイクルに同調する新規の体内時計の分子機構の解明

松果体のトランスクリプトーム解析 - 約15時間周期で発現変動する遺伝子の網羅的同定  
産卵期にクサフグを採集し、恒暗条件下で2-3日間飼育した後、6時間おきに3回(CT18、CT0、CT6)、松果体をサンプリングした。各試料のRNAを調製してcDNAライブラリーを作製し、次世代シーケンサー(NovaSeq6000、イルミナ社)を用いてシーケンシングした。得られた配列データについて、トラフグゲノムを用いてマッピング、アノテーションを行った。各遺伝子の発現量を3試料間で比較して変化する遺伝子を選び出した。

トランスジェニッククサフグとゼブラフィッシュを用いたGnRH2遺伝子の転写調節機構の解析

クサフグ *gnrh2* の5'上流域(1.1 kbp)をPCR法で増幅し、EGFPベクターに挿入した。産卵期にクサフグを採集し、受精卵に *gnrh2:egfp* コンストラクトをマイクロインジェクションした。胚、仔魚、若魚におけるEGFPの発現を蛍光顕微鏡で観察すると共に、PCR法によってジェノタイピングを行った。また、同コンストラクトをゼブラフィッシュ受精卵にマイクロインジェクションして、クサフグと同様に解析した。

### (3) メラトニンを介した光による産卵リズムの調節

血中メラトニン濃度の月齢に伴った変動

産卵期にクサフグを採集し、自然日長下で1カ月間飼育した。5日おきに6回(月齢0、5、

10、15、20、25) 毎回 ZT18 (暗期の midpoint) に血液を採取した。血液中のメラトニン量を LC-MS/MS 法により測定した。

#### 弱光暴露実験 - 血中メラトニン濃度と生殖調節神経ホルモンの遺伝子発現に対する影響

産卵期にクサフグを採集し、自然日長下で飼育後、暗期開始時から 6 時間、月明かり程度の弱光 (~ 0.5 lux) に暴露した。脳と血液をサンプリングして、生殖調節神経ホルモン遺伝子の発現量をリアルタイム PCR 法で解析した。また、血液中のメラトニン量を LC-MS/MS 法により測定した。

メラトニン合成酵素 (アラキルアミン *N*-アセチルトランスフェラーゼ、AANAT) 遺伝子のノックアウトクサフグの作製

*aanat2* をターゲットとしたガイド RNA を作製し、Cas9 ヌクレアーゼの mRNA あるいはタンパク質と共にクサフグ受精卵にマイクロインジェクションした。尻びれから DNA を調製して PCR 法によってジェノタイピングし、変異導入個体を選び出した。

#### (4) 産卵リズム形成における潮汐サイクルの役割

潮位差が最大 30 cm しかない佐渡島の産卵場において、平成 28、29、30 年の 5 月末~7 月末の産卵期のほぼ毎日、産卵のために集合したクサフグの個体数と集団産卵が起こった回数と時間を記録した。

### 4. 研究成果

#### (1) 生殖神経内分泌系の神経解剖学的構造の解明

クサフグの脳内において、Kiss2 免疫陽性細胞は、視索前野の大細胞性視索前核 (PMm) のみに局在していた。また、Kiss2r 免疫陽性細胞は、PMm と視床内側核、糸球体前核 (Pgm) に分布していた。一方、GnIH 免疫陽性細胞は PMm と半円隆起に、GnIH-R 免疫陽性細胞は終脳および PMm、Pgm に分布していた。PMm ではこれらの 4 分子が共同在し、Kiss2 と GnIH の自己分泌調節、Kiss2 ニューロンと GnIH ニューロン間での機能的相互作用 (シナプス接続や細胞体間および神経軸索間の接続) の可能性が示された。さらに、PMm には GnRH ニューロンを含む、下垂体ホルモンの分泌を調節する神経ホルモン分泌細胞が分布していると考えられ、Kiss2、GnIH と GnRH のニューロン間の機能的相互作用を支持する形態学的基盤が明らかにされた。

#### (2) 潮汐サイクルに同調する新規の体内時計の分子機構の解明

松果体のトランスクリプトーム解析 - 約 15 時間周期で発現変動する遺伝子の網羅的同定

松果体で発現していた約 20000 個の遺伝子のうち、約 800 個の遺伝子が約 15 時間周期で発現変動することが推定された。これらの遺伝子には、神経細胞間の情報伝達に関わる分子をコードする遺伝子が多数含まれていた。これらの遺伝子は、松果体あるいは間脳に存在すると考えられる概潮汐時計を形成する分子群や概潮汐時計によって調節される分子群をコードする遺伝子であると考えられる。

トランスジェニッククサフグとゼブラフィッシュを用いた GnRH2 遺伝子の転写調節機構の解析

クサフグの約 3300 個の受精卵にマイクロインジェクションを行い、9% の個体で EGFP の蛍光が観察された。ゼブラフィッシュにおいても、約 3300 個の受精卵にマイクロインジェクションを行い、13% の個体で EGFP の蛍光が観察された。EGFP の蛍光は、クサフグの胚および仔魚において、GnRH2 ニューロンと思われる中脳被蓋領域の細胞に特異的に見られた。また、ゼブラフィッシュにおいても、主に中脳領域の細胞に観察され、個体の成長が進むにつれて他の組織での発現が少なくなった。クサフグ GnRH2 遺伝子 5' 上流域 1.1 kbp は種を超えて細胞特異的なプロモーター活性を有していると考えられる。また、ジェノタイピングの結果、クサフグ 4 匹、ゼブラフィッシュ 6 匹で導入 DNA のゲノムへの挿入が確認された。しかし、稚仔魚の安定した成育が難しく、クサフグ、ゼブラフィッシュ共に遺伝子改変系統の作製には至らなかった。インジェクションしたゼブラフィッシュ仔魚 (F0) において、EGFP 遺伝子の発現量の日内変動をリアルタイム PCR 法で解析した結果、クサフグ GnRH2 遺伝子プロモーターによる発現量は時間に伴って変動する傾向が示された。

#### (3) メラトニンを介した光による産卵リズムの調節

血中メラトニン濃度の月齢に伴った変動

ZT18 (暗期の midpoint) におけるメラトニン量の月齢に伴った変動を、平成 22 年、29 年、30 年に採集した試料を用いて解析した。その結果、いずれの年も統計的に有意な変動は得られなかった。しかし、平成 22 年と 30 年において、新月 (月齢 0 日) と満月 (月齢 15) の量を比較すると、新月の方が満月より高い傾向が得られた。

#### 弱光暴露実験 - 血中メラトニン濃度と生殖調節神経ホルモンの遺伝子発現に対する影響

月光に近い照度 (0.1~1.4 lx) の光への暴露により、GnIH とキスペプチンおよびそれらの受容体の遺伝子発現量が低下する傾向が得られた。また、弱光暴露群では、血液中のメラトニン量が恒暗および恒明暴露群に比べて優位に上昇した。産卵期のクサフグでは、弱光に対する感受性が高く、弱光が生殖調節神経ホルモンの発現に影響することが示唆された。

メラトニン合成酵素 (アラルキルアミン *N*-アセチルトランスフェラーゼ、AANAT) 遺伝子のノックアウトクサフグの作製

CRISPR/Cas9 法による *aanat2* KO クサフグの作製を試みた。クサフグの約 1,700 個の受精卵にマイクロインジェクションを行ない、孵化率は 35% (523 匹)、孵化後 3 ヶ月の仔/稚魚生残率は 22% (115 匹) であった。全長が約 5 cm となった孵化後 4 ヶ月でジェノタイピングを行った結果、変異導入効率は 30% で、71 匹の変異導入個体 (F0) を得ることができた。

#### (4) 産卵リズム形成における潮汐サイクルの役割

平成 28、29、30 年の産卵期に佐渡島の産卵場で野外調査を行った。3 年共に、産卵期の間には毎日ほぼ一定の数の魚が産卵場に集合した。しかし、集団産卵の回数は周期的に変化した。特に、平成 28 年では集団産卵の回数に約 2 週間の周期性が見られた。クサフグは、産卵場に集まる魚の 9 割はオスであり、オスはほぼ毎日産卵場に訪れて放精を繰り返すが、メスは産卵期中に 1 回から数回しか産卵場に訪れない。すなわち、産卵場に集合する個体数はオスの数、集団産卵の回数はメスの数に対応する。したがって、潮汐差が小さい佐渡島では、オスは半月周性のリズムを持たないが、メスは半月周性の産卵リズムを持つと考えられる。本研究結果から、クサフグの半月周性の産卵リズムの形成には潮汐サイクルが重要であるが、オスでは産卵リズムは潮汐サイクルに強く依存するが、メスでは潮汐サイクルに対する依存性は低く、体内時計や他の環境同調因子に依存することが明らかになった。

5. 主な発表論文等

〔雑誌論文〕 計19件（うち査読付論文 19件／うち国際共著 6件／うちオープンアクセス 5件）

1. 著者名 Shahjahan Md., Kitahashi Takashi, Ando Hironori	4. 巻 243
2. 論文標題 Temperature affects sexual maturation through the control of kisspeptin, kisspeptin receptor, GnRH and GTH subunit gene expression in the grass puffer during the spawning season	5. 発行年 2017年
3. 雑誌名 General and Comparative Endocrinology	6. 最初と最後の頁 138 ~ 145
掲載論文のDOI (デジタルオブジェクト識別子) 10.1016/j.ygcen.2016.11.012	査読の有無 有
オープンアクセス オープンアクセスではない、又はオープンアクセスが困難	国際共著 該当する
1. 著者名 Tanaka Hanae, Oishi Gakuto, Nakano Yusuke, Mizuta Hiroko, Nagano Yuta, Hiramatsu Naoshi, Ando Hironori, Shimizu Munetaka	4. 巻 257
2. 論文標題 Production of recombinant salmon insulin-like growth factor binding protein-1 subtypes	5. 発行年 2018年
3. 雑誌名 General and Comparative Endocrinology	6. 最初と最後の頁 184 ~ 191
掲載論文のDOI (デジタルオブジェクト識別子) 10.1016/j.ygcen.2017.06.015	査読の有無 有
オープンアクセス オープンアクセスではない、又はオープンアクセスが困難	国際共著 -
1. 著者名 Ando Hironori, Shahjahan Md., Kitahashi Takashi	4. 巻 印刷中
2. 論文標題 Periodic regulation of expression of genes for kisspeptin, gonadotropin-inhibitory hormone and their receptors in the grass puffer: Implications in seasonal, daily and lunar rhythms of reproduction	5. 発行年 2018年
3. 雑誌名 General and Comparative Endocrinology	6. 最初と最後の頁 印刷中
掲載論文のDOI (デジタルオブジェクト識別子) 10.1016/j.ygcen.2018.04.006	査読の有無 有
オープンアクセス オープンアクセスではない、又はオープンアクセスが困難	国際共著 該当する
1. 著者名 安東 宏徳	4. 巻 35
2. 論文標題 クサフグの半月周期性産卵回遊リズムの調節機構	5. 発行年 2018年
3. 雑誌名 比較生理生化学	6. 最初と最後の頁 45 ~ 53
掲載論文のDOI (デジタルオブジェクト識別子) <a href="https://doi.org/10.3330/hikakuseiriseika.35.45">https://doi.org/10.3330/hikakuseiriseika.35.45</a>	査読の有無 有
オープンアクセス オープンアクセスではない、又はオープンアクセスが困難	国際共著 -

1. 著者名 Shahjahan, Md., Kitahashi, T., Ando, H.	4. 巻 243
2. 論文標題 Temperature affects sexual maturation through the control of kisspeptin, kisspeptin receptor, GnRH and GTH subunit gene expression in the grass puffer during the spawning season.	5. 発行年 2017年
3. 雑誌名 Gen. Comp. Endocrinol.	6. 最初と最後の頁 138-145
掲載論文のDOI (デジタルオブジェクト識別子) 10.1016/j.ygcen.2016.11.012	査読の有無 有
オープンアクセス オープンアクセスではない、又はオープンアクセスが困難	国際共著 該当する

1. 著者名 Qiu, X., Undap, S.L., Honda, M., Sekiguchi, T., Suzuki, N., Shimasaki, Y. Ando, H., Sato-Okoshi, W., Wada, T., Sunobe, T., Takeda, S., Munehara, H., Yokoyama, H., Momoshima, N., Oshima, Y.	4. 巻 311
2. 論文標題 Pollution of radiocesium and radiosilver in wharf roach (Ligia sp.) by the Fukushima Dai-ichi Nuclear Power Plant accident.	5. 発行年 2017年
3. 雑誌名 J. Radioanal. Nucl. Chem.	6. 最初と最後の頁 121-126
掲載論文のDOI (デジタルオブジェクト識別子) 10.1007/s10967-016-4879-1	査読の有無 有
オープンアクセス オープンアクセスではない、又はオープンアクセスが困難	国際共著 該当する

〔学会発表〕 計31件 (うち招待講演 13件 / うち国際学会 14件)

1. 発表者名 Hironori Ando, Md. Shahjahan, Takashi Kitahashi
2. 発表標題 Periodic control of kisspeptin and its receptor gene expression by photic and non-photoc environmental cues in the grass puffer, a semilunar spawner.
3. 学会等名 18th International Congress of Comparative Endocrinology (招待講演) (国際学会)
4. 発表年 2017年

1. 発表者名 安東宏徳
2. 発表標題 “夜のホルモン” から “夕闇のホルモン” へ：月周産卵との関係
3. 学会等名 日本動物学会第88回大会・シンポジウム「メラトニンとその多彩な機能」(招待講演)
4. 発表年 2017年

1. 発表者名 佐藤鴻志郎, 山田佑紀, 渡邊太朗, 兵藤晋, 安東宏徳
2. 発表標題 クサフグの間脳におけるウルトラディアン発現遺伝子の解析
3. 学会等名 日本動物学会第88回大会
4. 発表年 2017年

1. 発表者名 Md. Shahjahan, 山田佑紀, 黒川大輔, 安東宏徳
2. 発表標題 クサフグ仔魚におけるメラトニン受容体遺伝子の発現の日周および概日変動
3. 学会等名 第42回日本比較内分泌学会大会
4. 発表年 2017年

1. 発表者名 安東宏徳
2. 発表標題 クサフグの半月周期性産卵リズムの調節機構：メラトニンシグナルと概潮汐時計
3. 学会等名 第12回水生動物の行動と神経系シンポジウム
4. 発表年 2017年

1. 発表者名 北橋隆史
2. 発表標題 メダカ脳内における脳深部光受容体遺伝子発現の日周変動
3. 学会等名 第42回日本比較内分泌学会大会
4. 発表年 2017年

1. 発表者名 Hironori Ando, Md. Shahjahan
2. 発表標題 Regulation of daily and lunar-synchronized reproductive rhythms by GnIH and kisspeptin.
3. 学会等名 8th Congress of the Asia and Oceania Society for Comparative Endocrinology (招待講演) (国際学会)
4. 発表年 2016年

1. 発表者名 Md. Shahjahan, Atsuhiko Hattori, Hironori Ando
2. 発表標題 In vivo melatonin treatment modulates expression of kisspeptin, kisspeptin receptor and GnRH genes via melatonin receptor in the grass puffer.
3. 学会等名 8th Congress of the Asia and Oceania Society for Comparative Endocrinology (国際学会)
4. 発表年 2016年

1. 発表者名 Hironori Ando, Md. Shahjahan
2. 発表標題 Circadian and lunar age-dependent oscillations in expression of GnIH, kisspeptin and their receptor genes in the grass puffer, a semilunar spawner.
3. 学会等名 Joint meeting of the 22nd International Congress of Zoology and the 87th meeting of the Zoological Society of Japan (招待講演) (国際学会)
4. 発表年 2016年

1. 発表者名 Md. Shahjahan, Takashi Kitahashi, Hironori Ando
2. 発表標題 Thermoregulation of hypothalamic reproductive neurohormone gene expression in the grass puffer during the spawning season.
3. 学会等名 Joint meeting of the 22nd International Congress of Zoology and the 87th meeting of the Zoological Society of Japan (招待講演) (国際学会)
4. 発表年 2016年



1. 発表者名 Md. Shahjahan, Hironori Ando
2. 発表標題 Thermosensitive expression of transient receptor potential genes, TRPV1a and TRPA1, in the brain of grass puffer during the spawning season.
3. 学会等名 87th meeting of the Zoological Society of Japan (国際学会)
4. 発表年 2016年

1. 発表者名 山田佑紀, 渡邊太朗, 土井啓行, 兵藤晋, 安東宏徳
2. 発表標題 クサフグ間脳におけるウルトラディアン発現遺伝子の探索
3. 学会等名 第41回日本比較内分泌学会大会
4. 発表年 2016年

1. 発表者名 佐藤鴻志郎, 山田佑紀, Md. Shahjahan, 加藤陽一郎, 飯田碧, 北橋隆史, 安東宏徳
2. 発表標題 佐渡におけるクサフグの半月周性産卵リズムの解析 - 雄はリズムをもたないが、雌はリズムをもつ？
3. 学会等名 第41回日本比較内分泌学会大会
4. 発表年 2016年

1. 発表者名 安東宏徳
2. 発表標題 クサフグの半月周性産卵リズム：日本海 vs 太平洋
3. 学会等名 形の科学研究センター2016年第2回セミナー
4. 発表年 2017年

## 〔図書〕 計3件

1. 著者名 浦野明央, 安東宏徳	4. 発行年 2016年
2. 出版社 裳華房	5. 総ページ数 169 (1-8)
3. 書名 序論 回遊・渡り - 巡 (ホルモンから見た生命現象と進化シリーズ第6巻)	

1. 著者名 安東宏徳	4. 発行年 2016年
2. 出版社 裳華房	5. 総ページ数 169 (60-83)
3. 書名 サケとクサフグの産卵回遊 回遊・渡り - 巡 (ホルモンから見た生命現象と進化シリーズ第6巻)	

## 〔産業財産権〕

## 〔その他〕

新潟大学理学部附属臨海実験所 <a href="http://www.sc.niigata-u.ac.jp/sc/sadomarine/">http://www.sc.niigata-u.ac.jp/sc/sadomarine/</a>
---

## 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
研究 分担 者	北橋 隆史  (Kitahashi Takashi)  (30749859)	新潟大学・自然科学系・特任助教   (13101)	

## 6. 研究組織（つづき）

	氏名 (研究者番号)	所属研究機関・部局・職 (機関番号)	備考
研究分担者	兵藤 晋 (Hyodo Susumu) (40222244)	東京大学・大気海洋研究所・教授  (12601)	
研究分担者	松田 恒平 (Matsuda Kouhei) (60222303)	富山大学・大学院理工学研究部（理学）・教授  (13201)	
連携研究者	服部 淳彦 (Hattori Atsuhiko) (70183910)	東京医科歯科大学・教養部・教授  (12602)	
連携研究者	黒川 大輔 (Kurokawa Daisuke) (40342779)	東京大学・理学（系）研究科（研究院）・助教  (12601)	