

科学研究費助成事業 研究成果報告書

平成 28 年 5 月 25 日現在

機関番号：10101

研究種目：挑戦的萌芽研究

研究期間：2014～2015

課題番号：26660121

研究課題名(和文) 樹木の機能ゲノム学の創出に向けたブナ目のリファレンス・ゲノム構築法

研究課題名(英文) Generation of Siebold's beech draft genome toward an improvement of functional genomics of trees in Fagales

研究代表者

齋藤 秀之 (SAITO, Hideyuki)

北海道大学・(連合)農学研究科(研究院)・講師

研究者番号：70312395

交付決定額(研究期間全体)：(直接経費) 3,100,000円

研究成果の概要(和文)：ブナ目を代表してブナのゲノム構築法について検討を行い、ドラフトゲノムを構築した。ゲノム配列をアセンブリするソフトウェアはPlatanusが最良であった。ブナゲノムは対立する遺伝子座のヘテロ配列が大きく頻度が高い特徴をもつことが示唆された。RNA-seqのDe novoアセンブリは遺伝子の配列決定において配列数が収束せず、遺伝子推定にはゲノム配列情報が必須と考えられた。遺伝子ファミリー内での遺伝子の機能予測には、塩基配列情報に加えて遺伝子発現パターンが補助情報として有用であることが示唆された。最終的に523Mbp(カバー率96.9%)が完成した。

研究成果の概要(英文)：We generated a draft genome of *Fagus crenata* (Fagaceae), as a case study of tree in Fagales, with some considerations of the methods about its assembly and gene prediction. A software of Platanus resulted in the highest quality of the genome assemble compared to others, SOAPdenove and ALLPaths-LG, due to the efficient algorithm of De novo assembly to frequent heterozygous genome. This result suggest that *F. crenata* genome has heterozygous as a long-living plant with self-incompatibility. De novo assembly of RNA-seq. showed non-convergence relationship between RNA-sequence volume (<73 Gb) and predicted gene number, suggesting unavailable method for gene prediction in *F. crenata*. Gene expression pattern is helpful information for associating the gene annotation in the candidate of the family. Finally, *F. crenata* draft genome (Ver. 3) was generated (523 Mbp with gap) with 96.9% coverage.

研究分野：森林生理生態学

 キーワード：機能ゲノム学 ドラフトゲノム RNA-seq DNA-seq 次世代シーケンス ゲノムアセンブリ ブナ (*Fagus crenata*)

1. 研究開始当初の背景

機能ゲノム学的研究を樹木で推進するにあたり、近縁種でのドラフトゲノムは不可欠である。ブナ目は樹木のみによって構成される分類群であり、樹木の特徴を理解する上で重要な分類群である。また、ブナ目には日本の主要な広葉樹が多く含まれている。したがって、樹木の生物学的特徴をゲノム学的側面から解明して森林技術へと役立てるためには、ブナ目のドラフトゲノムが必要である。しかし、ブナ目ではドラフトゲノムが構築されておらず、近縁種ではウリ目、木本種に限ればバラ目にしかゲノム情報がない。

ブナ (*Fagus crenata*) は日本の冷温帯域の優占樹種で生態的に重要であることや経済的価値も高いこと、さらにブナ目の中ではブナ属のゲノムサイズが比較的小さいことなどから、ブナはブナ目のリファレンスゲノムを構築するのに適した樹種と考えられる。しかし、ブナは自家不和合性のため、対立する2つのゲノムはヘテロな配列の頻度が高いと予想される。このゲノム構造の特徴は、これまでドラフトゲノム解析が行われてきたシロイヌナズナや栽培作物種と比べてドラフトゲノムを構築するにあたっての方法論的な妨げになると考えられる。また、長寿命であることからゲノム進化の過程においても他の一年生植物と異なった遺伝子ファミリーの組成を持つことが予想される。先行研究により、ブナのゲノムシーケンスをモデル生物で採用されたプロトコールで構築を試みたいが、十分な結果が得られなかった。その理由として、上記の樹木(ブナ目)特有のゲノム進化の過程が考えられた。したがって、ブナ目のドラフトゲノムを精緻化するにあたり、永年性で野生種であるブナのゲノムの特徴を理解し、その特徴に適したドラフトゲノム構築法を用いる必要がある。

2. 研究の目的

ブナのゲノム配列の特徴を調べて最適なドラフトゲノム構築法を明らかにすることを目的とした。具体的には、次の小課題を行った。

- (1) ブナの倍数性とゲノムサイズをフローサイトメトリー法で明らかにすること。
- (2) ブナドラフトゲノムの特徴評価と最適アセンブラーの選択
- (3) 遺伝子推定法における RNA-seq データの *De novo* アセンブリの有効性の検討
- (4) 遺伝子発現パターンを用いた遺伝子推定法の有効性評価

3. 研究の方法

(1) ゲノムサイズの推定

材料は倍数性を検討するために北海道大学構内(北海道札幌市)に定植されたブナおよび黒松内ブナ天然林から採取した葉と花粉を用いた。核 DNA 量は 4', 6 - diamidino - 1 - phenylindole (DAPI) 染色によるフローサイ

トメトリー法により推定した (Partec PA; Partec GmbH, Munster, Germany)。核ゲノムサイズはシロイヌナズナ (*Arabidopsis thaliana*, 1C = 134 Mbp, GC 率 = 36%, Tair9)、イネ (*Oriza sativa* spp. *japonica* ca. Nihonbare, 1C = 385 Mbp, GC 率 = 44%, Kawahara et al. 2013, Goff et al. 2002)、ヨーロッパブナ (*Fagus sylvatica* var. *purpurea*, 1C = 540 Mbp, Gallois et al., 1999) を基準に GC 率補正を行い推定した (DAPI はアデニンとシトシンのみ結合するため)。

(2) ゲノム・シーケンスの拡充と *De novo* アセンブリ

ゲノムシーケンスデータの拡充のため、ペアエンド 250 bp (インサートサイズ: 550 bp) を作成し、Illumina 社製 HiSeq2500 を用いたシーケンスを行った (リード長 250 bp)。シーケンス量は約 30 Gbp であった。また Scaffold の拡張のため、メイトペアライブラリを作成し (インサートサイズ: 10 kbp)、Illumina 社製 HiSeq2000 を用いてシーケンスを行った。さらに最新の Pacific Bio (PacBio) 社製の一分子リアルタイムシーケンス解析法 (リード長約 7 kbp) により、約 3 Gbp のシーケンスを行った。

De novo アセンブリには、SOAPdenovo, ALLPaths-LG, Platanus の 3 種類のアセンブラーを用いて比較した。PacBio 配列を利用した Scaffold 作業には PBjelly (<https://sourceforge.net/p/pb-jelly/wiki/Home/>) を用いた。アセンブリされた配列のギャップを補充する作業として、Sealer (Paulino et al. 2015) を用いた。

(3) mRNA-seq 解析

メッセンジャーRNA (mRNA) の材料にはゲノム解析個体から採取した葉、冬芽、シュート、雄花、雌花、花粉、枝、種子、子葉、根、実生個体を用いた。mRNA-seq は HiSeq 2000 (Illumina 社) を用いた。アダプター配列の除去には Trimmomatic を用いた。RNA-seq データの *De novo* アセンブリには Trinity (Haas et al. 2013) を用いた。葉の mRNA については、シーケンス量が *De novo* アセンブリの結果に与える影響を検討するために、10 検体のデータを準備して *De novo* アセンブリを行った。

(4) small RNA-seq 解析

small RNA の材料には、葉および冬芽を用いた。small RNA-seq には HiSeq-2500 (Illumina 社) を用いた。アダプター配列の除去には Trimmomatic を用いた。small RNA から tRNA, rRNA, snRNA, snoRNA を除去した後に、既知の miRNA の検索を miRBase Release 21 データベースを用いて行った。precursor 抽出から miRNA 候補の同定には MIREAP (Williamson et al. 2013)

を用いて行った。

(5) ドラフトゲノムの遺伝子予測

ゲノム配列に対する遺伝子予測には Augustus ([http:// bioinf.uni-greifswald.de/augustus/](http://bioinf.uni-greifswald.de/augustus/)) ならびに BRAKER 1 (Hoff et al. 2015) を用いた。

(6) オースログ遺伝子のデータベース構築

ブナ (ALLPaths-LG 版ドラフトゲノム) と植物 16 種 (キュウリ、リンゴ、モモ、イチゴ、ミヤコグサ、メディカゴ、ダイズ、ユウカリ、ブドウ、イネ、ポプラ、シロイヌナズナ、オレンジ、カカオ、アムボレラ、ドイツトウヒ) の核酸およびタンパク質の配列データをゲノムデータベースから入手した。ブナの全ての遺伝子に対してオースログ遺伝子を同定するために BLAST を用いて同源性検索を行い、ベストマッチした遺伝子によるオースログ遺伝子リストのデータベースを構築した。

ブナ遺伝子を他の植物の MADS-box 遺伝子ファミリー対象に、グループ (MIKC^c、MIKC^{*}、M₁、M₂、M₃) ごとの MADS-box 遺伝子を推定し、その MADS-box 遺伝子の系統樹を作成した。ブナの MADS-box 遺伝子を推定するための同源性検索に BLAST、マルチプルアライメントの作成に MAFFT (v7) 系統樹解析に RAxML (v8.2.0)、系統樹の作成に FigTree (v1.4.2) を用いる。また、遺伝子の機能アノテーションには BLAST と Blast2Go を用いた。

同様に PEBP ファミリーを対象に系統樹解析を行った。

(7) ドラフトゲノムの欠損遺伝子

SOAPdenovo および ALLPaths-LG のゲノムアセンブリで遺伝子が未確認であった *FT* 遺伝子をモデルに解析を行った。*FT* 遺伝子は、ゲノム解析個体を対象にした完全長 cDNA ライブラリの解析で配列ならびに発現の確認がされている遺伝子である。しかし、SOAPdenovo および ALLPaths-LG のゲノムアセンブリでは配列を確認できなかった。そこで、cDNA 配列に基づき予想される 4 つのエクソン配列から 3 つのイントロン配列を PCR 増幅して電気泳動画像にて配列長の概略を把握すると共に、サンガー法にて配列の決定を行った。

(8) 遺伝子発現特性に基づく遺伝子機能推定

CONSTANS (CO) - Flowering locus T (FT) カスケードは花成における日長誘導のカニズムとして知られており、ブナでは先行研究によって *CONSTANS* 遺伝子ファミリーから 4 つの *CO* 様遺伝子と *FT* 遺伝子が単離され cDNA の配列が決定されている。この塩基配列データを用いて特異的プライマーを設計し、量的リアルタイム PCR 法にて mRNA を定量した (Roche 社製, 350S)。材料

には、黒松内ブナ林で 6 月下旬に経時的な採取を行った材料を対象に解析した。また *FT* 遺伝子の器官特異的発現特性を検討するために、雄花、雌花、発達中の種子、成熟した種子、子葉、根、冬芽、枝、葉 (5 月と 7 月) を調べた。

4. 研究成果

(1) ゲノムサイズの推定

花粉由来の核 DNA のフローサイトメトリーは、ヒストグラムが二つのピークを示し、カウント数が等量であった。ブナ科の花粉は二細胞性であることが知られており (Johri et al. 1992)、花粉のフローサイトメトリーが示した 2 つのピークは雄原細胞 (精細胞: 1C) および花粉管細胞 (栄養細胞: 2C) の核 DNA によるものと判断できた。葉のフローサイトメトリーのヒストグラムは 1 つのピークを示した。このピークは花粉の 2C のピークと蛍光強度が一致した。したがって、ブナの葉の核ゲノムは二倍体であると判断できた。これはヨーロッパブナと一致した (Gallois et al. 1999)。なお、葉以外の器官でも倍数性を確認したところ、雌花、枝、胚軸、根では二倍体であったが、葯において多倍体の細胞を確認した。これまでブナ目では多倍体の細胞は確認されておらず、初めての確認となった。

核 DNA 量 (1C) はシロイヌナズナを基準とすると 474 Mbp と推定され、イネを基準にすると 533 Mbp、ヨーロッパブナを基準にすると 549 Mbp と推定された。この推定結果の違いは基準とした各植物種のゲノムサイズにおける定量精度や実験における核の染色効率に起因すると考えられ、三つの結果に対して信憑性を評価することは難しい。本研究の目的はブナゲノムシーケンスの目安として概数を得ることであるため、ブナのゲノムサイズは約 540 Mbp と考えることにした。

(2) ゲノム・シーケンスの拡充と *De novo* アセンブリ

ゲノム配列の精緻化のため、既存のシーケンスデータに対して拡充したシーケンスデータを加えて再アセンブリを行った (表 - 1)。アセンブリのソフトウェア 3 種 (SOAPdenovo, ALLPaths-LG, Platanus) を比較したところ、Platanus のアセンブリ結果が品質の上で最も良かった (表 - 1)。総塩基数が 501 Mbp、コンティグ最長が 2.57 Mbp、コンティグ数が 280,939 本、N50 値が 266 kbp、GC 率が 34.9% であった。フローサイトメトリー法でのゲノムサイズが 530 Mbp であったので、本結果のドラフトゲノムは全体の約 93% をカバーしたと考えられた。アセンブラーで Platanus の結果が最も良かった理由として、Platanus のアルゴリズムがヘテロ配列への対処力が高い特徴を持っており、ブナのゲノムのヘテロ接合度の大きいために Platanus のアセンブリ結果が最も良

かったと考えられた。GC 率については、フローサイトメトリー法によるヨーロッパブナの GC 率が 36.7%であり、ゲノムシーケンスに基づくブナの GC 率 34.9%とほぼ一致した。N50 はアセンブリで得られた配列の繋がり具合を示すパラメータであるが、他の植物種の先行報告に比べて十分な長さとは言えなかった。

PacBio で取得した平均リード長は 7.0kbp、総塩基数が 4.48 Gbp であった。Illumina によるゲノム配列と新規に取得した PacBio の長鎖データとのハイブリッド・アセンブリを行ったが、配列が拡張した結果は認められなかった。

表 - 1 DNA-seq データの *De novo* アセンブリ結果の基本統計量

	SOAPdenovo	ALLPaths-LG	Platanus 1.2.4
総配列数 (本)	3,412,405	6,362	13,263
総塩基数 (withoutN) (Mbp)	972	318.9	471.9
総塩基数 (includeN) (Mbp)	929	433.8	523.1
配列長平均 (bp)	284	68,193	39,444
配列長最大 (Mbp)	0.2	2.1	2.6
配列長最小 (bp)	100	934	934
GC率 (%)	35.1	35.9	35.0
N50	355	318,985	292,161

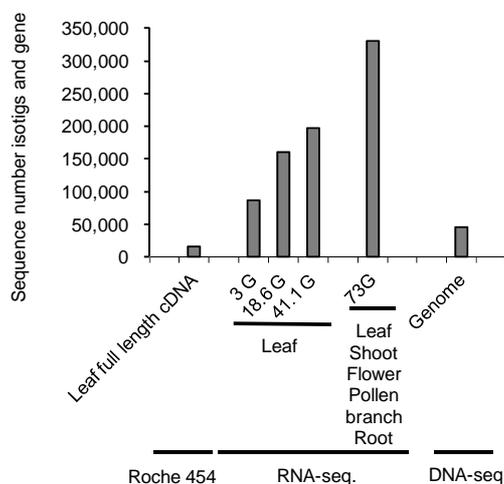


図 - 1 異なる方法とデータ量が遺伝子推定の数に与える影響

(3) 遺伝子推定

ALLPaths-LG によるドラフトゲノム配列に対して Augustus でシロイヌナズナの遺伝子モデルを用いて遺伝子推定を行ったところ 46,297 遺伝子が推定された。また、ブナの RNA-seq データで学習させた遺伝子モデルを用いて遺伝子推定したところ、50,313 遺伝子が推定された。これらの内訳として、シロイヌナズナの遺伝子に基づいて機能注釈が行えた遺伝子の数は、それぞれ 32,311 遺伝子および 33,856 遺伝子であった。

次に Platanus によるドラフトゲノム配列に対して Brarer 1 - Autustus のプロトコルで遺伝子推定を行ったところ 105,685 個の遺伝子が推定された。この結果は ALLPaths-LG からの推定遺伝子数に比べて約 2 倍であった。

2つの方法に基づく推定遺伝子は一致しなかった。ALLPaths-LG - Autustus からの遺伝子推定では、既知の一部の遺伝子ファミリーが欠落していることが確認でき(詳細は(5)で後述) 遺伝子推定に不足があると推察された。他方、Platanus - Brarer 1 - Autustus からの遺伝子推定では遺伝子数が10万を超え、ユーカリの11.9万個のコーディング遺伝子数に比べれば少ないが、バラ目のコーディング遺伝子数に比べて明らかに多く、遺伝子推定法についての再検討が必要と考えられた。

(4) RNA-seq データの *De novo* アセンブリと遺伝子推定

RNA-seq データに基づく *De novo* アセンブリでは、1 サンプルあたり約 3 Gbp のデータに基づき 1 サンプルから 10 サンプル(約 3 Gbp ~ 41.1 Gbp)まで配列を増加させたところ配列数は増加傾向を示し、配列数に収束する兆しは求められなかった(図 - 1)。配列数は約 20 万本で、ゲノムから予測された遺伝子数の約 4 倍であり過剰推定していると判断できた。クラスタリング解析によってシーケンスエラーに基づく偽遺伝子の重複を判別するために相同性の閾値を 99% ~ 90%まで 1%刻みで比較検討したが、多重遺伝子群による真の遺伝子と偽遺伝子との区別を推察できる変曲点は見出されなかった。したがって、RNA-seq データのみによる遺伝子推定をゲノム網羅的に行うことは困難であると考えられた。

(5) miRNA 解析

small RNA の解析では、 15.4×10^6 本の配列を解析し、クリーンデータとして 1.7×10^6 本の配列データを得た。既知の miRNA として 63,491 配列、新規の miRNA 候補として 104 本の miRNA 配列を得た。

(6) オースログ遺伝子のデータベース構築

ブナと植物 16 種(キュウリ、リンゴ、モモ、イチゴ、ミヤコグサ、メディカゴ、ダイズ、ユーカリ、ブドウ、イネ、ポプラ、シロイヌナズナ、オレンジ、カカオ、アムボレラ、ドイツトウヒ)のオースログ遺伝子リストのデータベースを構築した。ゲノム全体での系統樹は APG III と必ずしも一致せず、例えば裸子植物である針葉樹と近縁な関係を示す遺伝子も認められた。

MADS-box 遺伝子ファミリーに注目したところ、MIKC*、M がクレード全体で欠損していた。ブナの RNA-seq データを対象にゲノムで欠落した MADS-box 遺伝子群を Blast 検索したところ該当する配列を示す遺伝子が確認できた。

FEBP 遺伝子ファミリーでは FT クレード、MFT クレード、BFT クレードでの遺伝子が欠落していた。しかし、RNA-seq データでは FT 遺伝子は確認された。

以上から ALLPaths-LG 版のドラフトゲノムには欠落した遺伝子が散在することがわかり、Hiseq2500 による DNA-seq データの補充ならびにゲノムアセンブリから遺伝子推定のプロトコルについて再検討を行い、Platanus による再アセンブリを行った。その結果、欠落していた遺伝子を検出することができ、ドラフトゲノムを精緻化することができた。

(7) 遺伝子推定における欠損の理由(FT 遺伝子の事例から)

FT 遺伝子におけるイントロン 3 の対立する配列を調べたところ、2,835 bp と 3,559 bp の配列長の違いがあった。またヘテロを示した 2 つの配列のいずれにおいても長い繰り返し配列が認められた。SOAPdenovo ならびに ALLPaths-LG によるゲノムアセンブリにおいて FT 遺伝子が構築されなかった理由として、イントロン 3 で配列長が約 700 bp もの異なるヘテロ配列によってアセンブリのソフトウェアが配列を決定できなかったことが考えられた。

(8) 遺伝子発現パターンによる機能推定

FcCO1 ~ FcCO4 の 4 つの CO 様遺伝子と FcFT の mRNA 量の日変化を調べたところ、FcFT の mRNA 量は夕刻 18 時ごろに増加してピークを示す日変化パターンであり、シロイヌナズナの AtCO に最も配列に近い FcCO1 と 2 番目に配列の相同性が高い FcCO2 は FT 遺伝子の日変化における誘導時刻よりも遅い夜間に発現量が増加して朝にピークを示し、FcCO1 と FcCO2 が FcFT を誘導しているとは考えられなかった。FcCO4 は CONSTANS ファミリの系統樹解析で AtCO と異なるクレードに属するがドメインである B-box および CCT 配列が保存されており、FT 遺伝子の誘導の時刻の前に発現量が増加した。この結果から FcCO4 と FcFT の関係が日長誘導経路として機能している可能性が高いと判断できた。これらの結果から、塩基配列の相同性が必ずしも機能的な類似性に相関しない一例と考えられた。

FcFT 遺伝子発現の器官特異性を調べたところ、6 月下旬の葉と発達中の種子で FcFT の mRNA 量の増加が認められた。FT 遺伝子は遺伝子重複にともなう FT パラログ遺伝子群の機能分化が多くの植物で確認されている(大豆: Kong et al. 2010, Plant Physiol.; ポプラ: Hsu et al. 2011; Pin and Nilsson 2012)。ミカンやリンゴでは、FT 遺伝子の機能分化により、葉で器官特異的に発現して花成誘導に関わる FT オーソログ遺伝子と果実で器官特異的に発現する FT パラログ遺伝子が確認されている。ブナではドラフトゲノムを対象に FT に相同する塩基配列を検索したところ 1 つしか見当たらず、遺伝子重複にともなう複数の FT パラログ遺伝子群は無いと考えられた。また、この実験結果では、ブナ

の FT オーソログ遺伝子は葉と種子の両方で発現していることが示された。この結果から、ブナの FT オーソログ遺伝子はゲノム進化の過程で遺伝子重複を生じさせておらず、現在でも 2 つの機能を保持していることが考えられた。

したがって、一般に遺伝子機能の推定は配列情報に基づいて行われるが、遺伝子ファミリー内の機能注釈においては遺伝子発現パターンを補助情報として利用することが望ましいと考えられた。

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 2 件)

齋藤秀之 (2015) 林木のゲノミクス解析による環境影響評価法(1)コンセプト. 北海道の林木育種, 58(2)20-23. (査読無)

齋藤秀之 (2014) 機能ゲノミクスによる林木育種研究の新展開 - 着花制御の技術開発に向けて -. 北海道の林木育種, 57(1)12-17. (査読無)

[学会発表](計 7 件)

齋藤秀之(2016) ゲノムを基盤にした森林樹木の生理生態学. 第127回日本森林学会大会. 2016年3月27日~30日, 日本大学(神奈川県・藤沢市), S4-2(企画シンポジウム講演)

和田尚之・齋藤秀之・渋谷正人・小池孝良(2016) ブナ花成のエピジェネティック制御 - 開葉時の養分とDNAメチル化の関係 -. 第127回日本森林学会大会. 2016年3月27日~30日, 日本大学(神奈川県・藤沢市), P1-175(ポスター発表)

齋藤秀之・神村章子・小林壺徳久・高須賀太一・堀千明・杉村逸郎・和田尚之・山田宰靖・瀬々潤・小倉淳・清水健太郎・齋藤央嗣・谷脇徹・相原敬次(2016) ゲノム網羅的な発現遺伝子を用いたブナ林の環境影響評価 - トランスクリプトーム解析とプロテオーム解析による衰退指標の探索 -. 山地森林域の生物・環境モニタリング第10回ワークショップ, 2016年3月14日~15日, 新潟市万代市民会館(新潟県・新潟市)(講演)

小向 愛・齋藤秀之・渋谷正人・小池孝良(2015) ブナの花成におけるDNAメチル化によるエピジェネティック制御の可能性. 第126回日本森林学会大会. 2015年3月27日~30日, 北海道大学(北海道・札幌市), P1B120(ポスター発表)

齋藤秀之・神村章子・山田宰靖・瀬々潤・小倉淳・清水(稲継)理恵・清水健太郎・齋藤央嗣・谷脇徹(2015) ゲノム網羅的な発現遺伝子を用いたブナ林の環境影響評価法 - 丹沢ブナ林の事例 -. 山地森林域の生物・環境モニタリング第9回ワークショ

ップ, 2015年3月10日~11日, 神奈川大学
(神奈川県・横浜市)(講演)
齋藤秀之・瀬々潤・小倉 淳・齋藤央嗣・
谷脇徹・中村佐知子・村中康秀・山口高志・
野口泉(2014)遺伝子の発現解析は林木の
ストレス診断に有効か? - プナ林の事例
から - . 北方森林学会, Pa-22, 2014年11
月12日, 札幌市コンベンションセンター
(北海道・札幌市)(ポスター発表)
小向愛・齋藤秀之・渋谷正人・小池孝良
(2014)ブナのプロリゲン遺伝子のエピジ
ェネティック制御の可能性 . 第62回北方森
林学会, Pa-17, 2014年11月12日, 札幌市
コンベンションセンター(北海道・札幌市)
(ポスター発表)(第62回北方森林学会大
会学生ポスター賞)

〔図書〕(計0件)

〔産業財産権〕

出願状況(計0件)

取得状況(計0件)

〔その他〕

ホームページ等

6. 研究組織

(1) 研究代表者

齋藤 秀之 (SAITO Hideyuki)
北海道大学・大学院農学研究院・講師
研究者番号: 70312395

(2) 研究分担者

瀬々 潤 (SESE Jun)
国立研究開発法人産業技術総合研究所・人
工知能研究センター・研究チーム長
研究者番号: 40361539

(3) 研究分担者

小倉 淳 (OGURA Atsushi)
長浜バイオ大学・バイオサイエンス学部・
准教授
研究者番号: 60465929