

平成31年度入学試験問題

生物科学専攻

専門科目

[注意事項]

1. 試験開始の合図があるまで、この問題冊子を開いてはならない。
2. 解答には、必ず黒色鉛筆（または黒色シャープペンシル）を使用すること。

[以下、特に重要]

3. 問題冊子1冊と答案用紙4枚が配られているか確かめること。過不足がある場合は挙手して監督者に知らせること。
4. 問題は全部で10問ある。問題の内訳は以下の通りである。
 - 第1問～第4問：分子生物学・細胞生物学・生化学・遺伝学の問題
 - 第5問～第7問：生物化学・生物情報科学分野の問題
 - 第8問～第10問：動物学・植物学・人類学分野の問題これら10問の中から任意の4問を選択して解答せよ。
5. 選択した4問の解答を答案用紙1枚ずつに分けて記入すること。
6. 各答案用紙の所定欄に受験番号および氏名を必ず記入すること。
7. 各答案用紙の問題番号欄に問題番号をひとつだけ記入すること。なお、**第8問～第10問にはそれぞれ複数の選択問題**が含まれている。これらの問題を選んだ場合には、答案用紙の自由記入欄にいずれの選択問題を選択したかを明記し、全体を1枚の答案用紙に収めて解答せよ。
8. 答案用紙の科目名の欄には、「専門科目」と記入すること。
9. 答案用紙の裏面も使用する場合は、表面にその旨明示すること。ただし、答案用紙は上部区切り線で綴じられるので、区切り線より上部は使用しないこと。
10. 答案用紙には、解答に関係のない文字、記号、符号などを記入してはならない。
11. 解答しない場合でも答案用紙には受験番号、氏名、および問題番号を記入して提出すること。
12. 答案用紙を草稿用紙として絶対使用しないこと。草稿用紙は問題冊子にあるが切り離さないで用いること。また問題冊子の余白は自由に使ってよい。
13. 試験時間は2時間30分である。原則として試験終了時間まで席を離れることは許さない。

この問題冊子は試験終了後に回収する。以下の欄に受験番号と氏名を記入すること。

受験番号		氏名	
------	--	----	--

[第1問]

次の文1と文2を読み、以下の問1～6に答えよ。

<文1>

ヒトのゲノム (genome) は約 億塩基対から構成される。ゲノム DNA は細胞内ではヒストン (histone) 等のタンパク質と結合し染色体として核内に収納されている。ヒトゲノム DNA の中で、mRNA への転写を経てタンパク質に される領域は、全体の1～2%にすぎない。^{a)} それ以外の DNA 領域の中には、RNA へと転写されるが、タンパク質には されない部分が多く含まれることがわかってきた。細胞周期のS期 (synthesis phase) にゲノム DNA は半保存的に される。M期 (mitosis phase) の凝集した染色体において、姉妹染色分体は と呼ばれる部位を介して強く結合する。これに対して、染色体の最も末端に位置する構造は と呼ばれ、細胞の分裂回数の制限に関与する可能性が示唆されている。ゲノム DNA が化学物質や紫外線により損傷を受けた場合、通常は、^{b)} 生体がもつ DNA 修復機構がはたらくことにより損傷部位が除去・修復される。

問1. ～ に入る最も適切な数値または語を記せ。

問2. 下線部 (a) について、(a) に述べられている RNA の総称を答えよ。またそれに含まれる RNA の種類を3つあげ、それらの機能についてそれぞれ2行程度で説明せよ。

問3. ヒトを含む真核生物の遺伝子発現調節において、DNA やヒストンの化学修飾が重要な役割を果たしている。真核生物の遺伝子発現調節に関する以下の (1) ～ (4) の説明文それぞれについて、下線部 (c) ～ (f) の記述が、正しい場合は○を、間違っている場合は×を記せ。さらに×をつけた場合は、下線部を正しい語句に直せ。

- (1) 真核生物の DNA のメチル化修飾 (methylation) は、通常 ^{c)} 5'-CAAG-3' 配列中のシトシン (cytosine) の5位におこる。
- (2) ヒストンのアセチル化修飾 (acetylation) は、^{d)} セリン (serine) 残基におこり負電荷を中和することにより、ヒストンと DNA との相互作用を弱めるため、その周辺遺伝子領域に転写因子や RNA ポリメラーゼが結合しやすくなる。
- (3) ヒストンのアセチル化は ^{e)} 可逆的な化学修飾である。
- (4) DNA とヒストンは、ともにメチル化修飾を受けるが、それぞれのメチル化反応は ^{f)} 異なる酵素により触媒される。

問4. 下線部 (b) について。真核生物において、紫外線により受けた DNA の損傷が修復される仕組みについて、以下の5つの語句をすべて用いて4行程度で説明せよ。

語句：ピリミジン二量体 (pyrimidine dimer)、DNA リガーゼ (DNA ligase)、DNA ポリメラーゼ (DNA polymerase)、ニック (nick)、ヌクレアーゼ (nuclease)

<文2>

ある生物において細胞の分化に関わる2つの異なる遺伝子AとBを同定した。これらの遺伝子の発現パターンを g) *in situ* ハイブリダイゼーション (*in situ* hybridization) 法を用いて調べると、遺伝子Aと遺伝子Bは同一の細胞Pに発現することがわかった。続いて、h) 定量RT-PCR (reverse transcription-polymerase chain reaction) 法を用いて遺伝子Aと遺伝子Bの mRNA の発現量を解析した。その結果、遺伝子Aと遺伝子Bは、ともに未分化の細胞ではほとんど発現が見られなかったが、細胞の分化にともない発現が誘導され両者の発現量の時間変化は異なることがわかった (図1)。つぎに、2つの遺伝子の機能を調べるために、それぞれの遺伝子のノックアウト (knockout, KO) 個体を作製し解析した。その結果、野生型個体で細胞Pが完全に分化する条件において、いずれのKO個体においても細胞Pは未分化状態を維持していた。さらに、野生型個体において細胞Pが分化する時期にそれぞれのKO個体の遺伝子発現を調べたところ、遺伝子AのKO個体では遺伝子Bが誘導されないこと、その一方で遺伝子BのKO個体では遺伝子Aの発現は見られるが、その発現量の時間変化は野生型個体とは異なることがわかった (図1)。

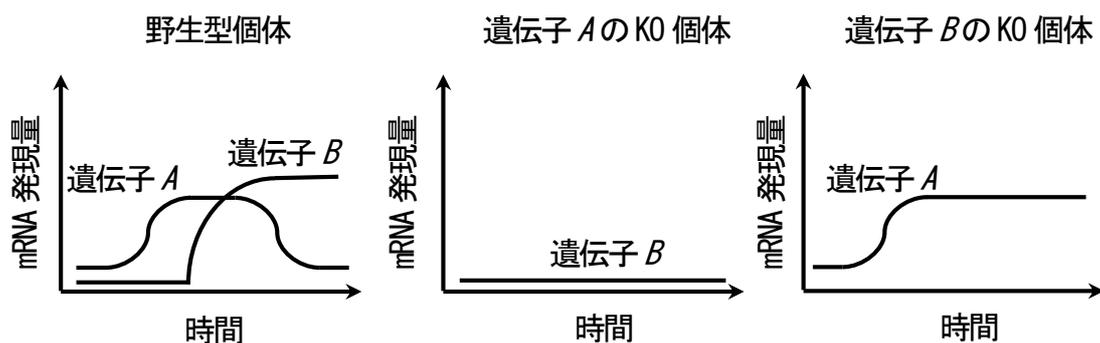


図1. 野生型個体 (左)、遺伝子AのKO個体 (中)、または遺伝子BのKO個体 (右) それぞれの細胞Pにおける、遺伝子Aおよび遺伝子Bの mRNA 発現量の時間変化。

問 5. 下線部 (g) と (h) について。 (g) *in situ* ハイブリダイゼーション法と、 (h) 定量 RT-PCR 法について、基本原理をそれぞれ 4 行程度で説明せよ。

問 6. 文 2 と図 1 について。以下の小問 (1) と (2) に答えよ。

- (1) 遺伝子 A と遺伝子 B がそれぞれがコードするタンパク質 A とタンパク質 B が細胞 P の分化を制御する仕組みを文 2 の内容と図 1 にもとづいて考察し、5 行程度で述べよ。
- (2) (1) で解答した、遺伝子 A (またはタンパク質 A) と遺伝子 B (またはタンパク質 B) の関係を検証するための実験を考案し、5 行程度で説明せよ。

草稿用紙

[第2問]

次の文を読み、以下の問1～6に答えよ。

真核細胞の移動に関わる細胞の構造には、遊泳に用いられる鞭毛や繊毛と、遊走に用いられる仮足がある。これらはそれぞれ、おもに微小管とアクチンフィラメント (actin filament) からなっている。一般に、鞭毛や繊毛の長軸と垂直な断面を観察すると、ダブレット (doublet) 微小管が環状に 本配置され、内側に2本配置されている。微小管は と の二量体を基本単位とし、これが決まった向きに重合したプロトフィラメント (protofilament) が多数並んだ中空の筒状フィラメントである。鞭毛や繊毛の屈曲運動では、モータータンパク質である によって隣り合う微小管の間の滑り運動が生じている。一方、細胞の遊走では、アクチンが重要な役割をはたしている。単量体アクチンは決まった向きに重合し、右巻きの二重らせん構造をもった糸状のフィラメント (filament) を形成する。モータータンパク質である は、アクチンフィラメントの上を動くことが知られているが、遊走する細胞では、細胞の後端に多く集積し、進行方向への細胞後端の収縮を担っている。これに対して、細胞前端的仮足の伸長は に依らずに生じることが知られている。

微小管やアクチンフィラメントは、精製タンパク質を用いて試験管内で形成できる。試験管内反応で用いる基本単位は、微小管の場合、 が結合した状態の と の複合体であり、アクチンフィラメントについては、 が結合した状態の単量体アクチンである。フィラメントに組み込まれると、 と はともに加水分解されやすい。基本単位が複数結合した重合核が生じるまでには時間を要するが、いったん重合核ができれば、重合反応は進みやすい。重合と脱重合の速度が等しくなる基本単位の濃度を、フィラメントの成長に必要な臨界濃度と呼ぶ。露出したフィラメント両端のうち、成長が速い側はプラス端、遅い側はマイナス端と呼ばれる。プラス端の臨界濃度はマイナス端のそれより低い。アクチンの場合、プラス端の臨界濃度以下では、フィラメントの両端において脱重合が重合より速いため、フィラメントが成長できない。プラス端の臨界濃度とマイナス端の臨界濃度の間では、マイナス端で脱重合が進むが、プラス端の重合が圧倒的に速いため、フィラメントが成長する。マイナス端の臨界濃度以上では、両端において重合が進み、フィラメントが成長する。アクチンフィラメントの形成に関して以下の実験 I および実験 II を行った。

[実験 I]

ある移動性の扇型の細胞が、一方向に移動していた (図1左)。細胞を固定し、電子顕微鏡により細胞前端的仮足の固定切片を観察したところ、アクチンフィラメントはY字型に分岐して、樹状の網目をつくっていた (図1右)。分岐の根元やフィラメントの側面にはタンパク質複合体 P (以降、複合体 P と表記する) が観察された。

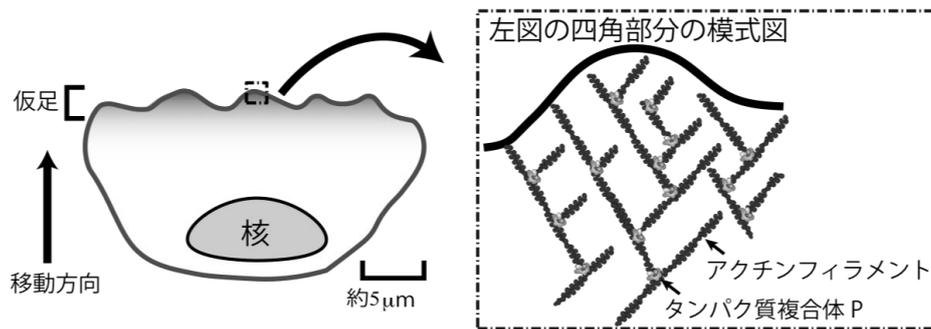


図1. 移動性の細胞と仮足の固定切片の模式図（右は左図の四角部分を拡大した模式図）。

[実験 II]

複合体 P の性質を調べるため、精製タンパク質を用いて以下の実験を行った。全ての反応は十分量のATPを含む適切な緩衝液中で行った。なお、タンパク質 Q はアクチンフィラメントのプラス端側に強く結合するタンパク質で、プラス端側の重合・脱重合反応を阻害する。反応液中でタンパク質 Q はアクチンから離れないものとする。

- (1) アクチン-タンパク質 Q の二量体を重合核として、さまざまな濃度の複合体 P の存在下で単量体アクチンと混合したところ、フィラメントが成長した。反応を開始してから経過した時間とフィラメント量との関係を調べ、図2 (A) の結果を得た。
- (2) アクチン-タンパク質 Q の二量体を重合核として形成させたフィラメントの溶液を、さまざまな濃度の複合体 P の存在下で臨界濃度以下に希釈した。溶液を希釈してから経過した時間とフィラメント量との関係を調べ、図2 (B) の結果を得た。

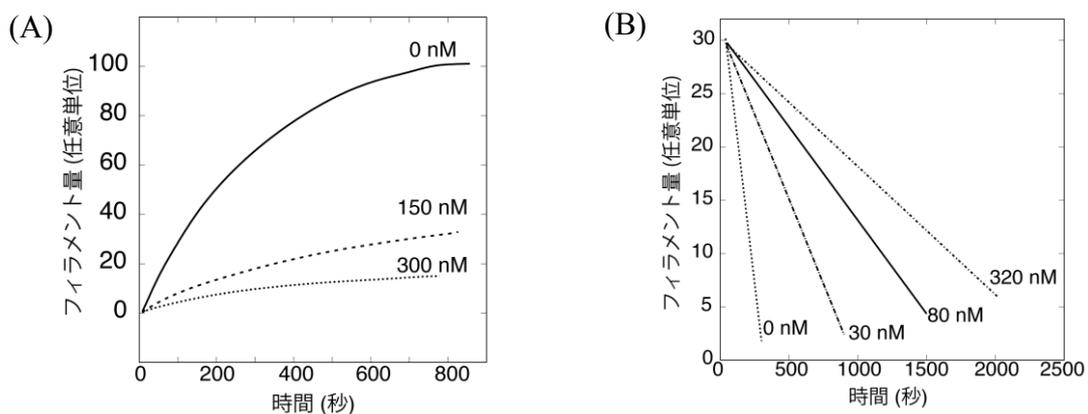


図2. アクチンフィラメント量の測定。

(A) 実験 II (1) におけるフィラメント量の時間変化。(B) 実験 II (2) におけるフィラメント量の時間変化。横軸は (A) では重合反応を開始してから、(B) では溶液を希釈してからの時間を表す。グラフ内の数字は複合体 P の濃度を表す。

- (3) アクチンのみを重合核として、フィラメントを形成させたところ、図3 (A) (複合体 P の濃度 0 nM) の結果を得た。同様の反応を複合体 P の存在下で行ったところ、図3 (A) (複合体 P の濃度 150 nM、2300 nM) の結果を得た。この際のフィラメントを電子顕微鏡で観察すると、図1 の仮足と同様の Y 字型の分岐が多くみられ、分岐の根元に、複合体 P があつた。
- (4) 0 nM または 300 nM の複合体 P の存在下で、様々なアクチン濃度で実験 II (1) または (3) と同様の実験を行った。十分に時間が経過したのちにフィラメント量を測定し、図3 (B) の結果を得た。

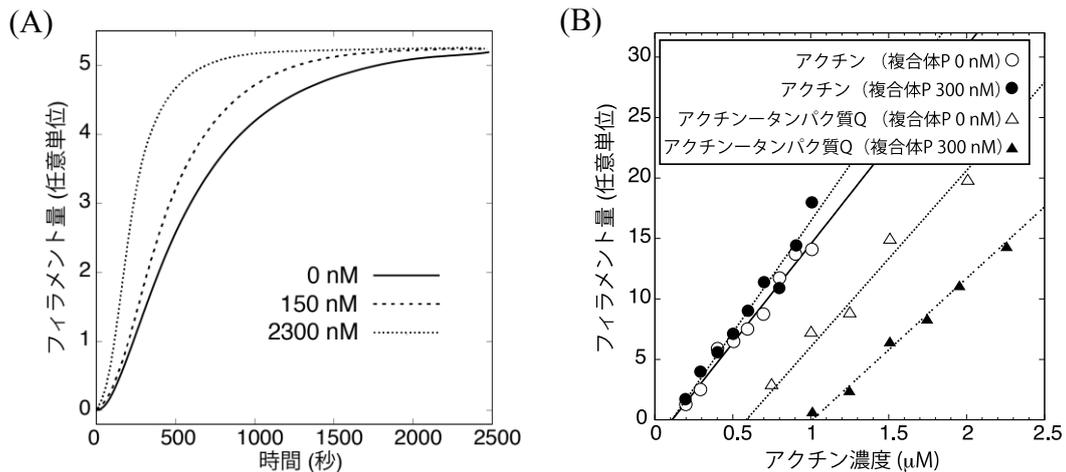


図3. アクチンフィラメント量の測定。

(A) 実験 II (3) におけるフィラメント量の時間変化。横軸は重合反応を開始してからの時間を、グラフ内の数字は複合体 P の濃度を表す。(B) アクチンの濃度とフィラメント量との関係。記号の形は重合核の種類 (丸: アクチンのみ、三角: アクチン-タンパク質 Q 二量体) を表す。記号の色は複合体 P の濃度 (黒塗り: 300 nM、白塗り: 0 nM) を表す。

- 問1. ~ に入る最も適切な語を記せ。
- 問2. 細胞骨格とモータータンパク質のはたらきによって成立している細胞内現象を、本文に記載されている例のほかに2つあげよ。さらに、それぞれについて、細胞骨格とモータータンパク質の種類、および細胞における役割を2行程度で説明せよ。
- 問3. 実験 II (1) および (2) の結果から、複合体 P は、アクチンフィラメントのプラス端とマイナス端のどちらに結合していると考えられるか。理由とともに2行程度で述べよ。
- 問4. 実験 II (3) の結果から、複合体 P はアクチンフィラメントの側面にも結合し、元のフィラメントが維持されたまま、複合体 P の結合部位から枝分かれするように新たなアクチンフィラメントが成長していることが示唆される。実験 I で観察した仮足において、同様の反応が細胞膜のごく近

傍においてのみ観察された。この反応は、どのような役割を果たしていると考えられるか。2行程度で述べよ。

- 問5. 実験Ⅱ(4)の結果から、アクチンフィラメントのプラス端、マイナス端それぞれの臨界濃度を求めよ。また、複合体Pの存在下ではどうか。根拠としたグラフの読み方を含めて5行程度で解説せよ。
- 問6. 単量体アクチンの濃度は細胞質中で100 μM 以上であるが、通常、細胞質中をアクチンフィラメントが埋め尽くすことはない。この理由を3行程度で考察せよ。

[第3問]

次の文1と文2を読み、以下の問1～7に答えよ。

<文1>

カラムクロマトグラフィー (column chromatography) は、タンパク質の分子サイズの違い、表面電荷の違いや疎水性度 (hydrophobicity) の違いにもとづいて、タンパク質を分離する実験手法である。大学院生のSさんは、脳に存在する可溶性のカルシウム結合タンパク質Pの精製を行った。まず、脳抽出液の可溶性画分を1 mMの塩化カルシウムを含む緩衝液 (pH 7.5) に対して透析し、Phenyl-Sepharose (図1) を充填したカラムにかけた。カラムを上述の緩衝液で十分に洗浄した後に、5 mMの^(a) EGTA [ethylene glycol-bis (2-aminoethylether)-N,N,N',N'-tetraacetic acid] を含む緩衝液 (pH 7.5) をカラムに通したところ、^(b) カルシウム結合タンパク質Pはカラムから溶出した。さらに、カルシウム結合タンパク質Pの^(c) 等電点 (isoelectric point) が4.1であることを考慮して、溶出画分を^(d) イオン交換 (ion-exchange) カラムにかけた。緩衝液中の塩濃度を徐々に上昇させることによってカラムに結合したタンパク質を溶出し、カルシウム結合タンパク質Pを精製した。

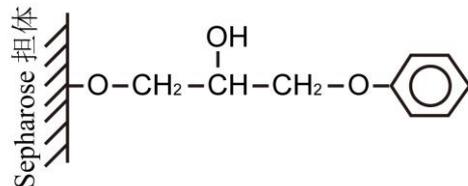


図1. Phenyl-Sepharose の模式図。

問1. 下線部 (a) について。本実験におけるEGTAの役割を1行程度で記せ。

問2. 下線部 (b) について。本実験において、カルシウム結合タンパク質Pがカラムから溶出した理由として、最も妥当なものを、以下の(ア)～(カ)から1つ選べ。

- (ア) 立体構造が変化して分子サイズが小さくなったため。
- (イ) 立体構造が変化して分子サイズが大きくなったため。
- (ウ) 立体構造が変化して表面電荷が正になったため。
- (エ) 立体構造が変化して表面電荷が負になったため。
- (オ) 立体構造が変化して疎水性度が低下したため。
- (カ) 立体構造が変化して疎水性度が増加したため。

問3. 下線部 (c) について。タンパク質の等電点とは何か、2行程度で説明せよ。

問4. 下線部 (d) について。カルシウム結合タンパク質Pを精製する場合、陰イオン交換カラムクロマトグラフィーと、陽イオン交換カラムクロマトグラフィーのどちらを用いるのが妥当か、理由と共に2行程度で答えよ。但し、カラムクロマトグラフィーに使用する緩衝液のpHは7.5とする。

<文2>

タンパク質リン酸化酵素 Y (以降、Y キナーゼと表記する) は、多量体 (酵素複合体と表記する) を形成して機能するタンパク質であり、自己リン酸化 (autophosphorylation) することが知られている。一般的に、自己リン酸化の反応様式は2つあり (図2)、自らの触媒ドメインによって同じ分子内でリン酸化が起こる場合 (分子内自己リン酸化、intra-molecular autophosphorylation) と、異なる分子間でリン酸化が起こる場合 (分子間自己リン酸化、inter-molecular autophosphorylation) である。

大学院生の S さんは、Y キナーゼの自己リン酸化の様式を調べることにした。この目的のため、以下に記すさまざまな酵素複合体を調製した。まず、Y キナーゼを培養細胞に強制発現して精製することによって、Y キナーゼのみで構成される酵素複合体 (以降、Y 複合体と表記する) を精製した。同様の手法により、Y キナーゼの N 末端にペプチドタグ (peptide tag) を融合した分子 (Tag-Y キナーゼと表記する) のみで構成される酵素複合体 (Tag-Y 複合体と表記する) を得た。さらに、1つの酵素複合体中に、Y キナーゼと Tag-Y キナーゼの両者が混在する酵素複合体 (Y/Tag-Y 複合体と表記する) を得た。また、Y 複合体および Y/Tag-Y 複合体において、Y キナーゼを、その触媒ドメインに変異を導入してキナーゼ活性を失った kinase-dead 変異体 (Y^{KD} キナーゼと表記する) に置換した酵素複合体も調製した (それぞれ、 Y^{KD} 複合体および Y^{KD} /Tag-Y 複合体と表記する)。これら酵素複合体を図3に示した組み合わせで混合し、自己リン酸化反応にかけた。得られた反応産物を SDS ポリアクリルアミドゲル電気泳動 (SDS polyacrylamide gel electrophoresis) にかけた後に、自己リン酸化の有無を調べた (図3)。なお、ペプチドタグの融合により Tag-Y キナーゼの分子量は大きくなるが、ペプチドタグは Y キナーゼの機能には影響しない。また、 Y^{KD} キナーゼにおける変異の導入は分子量には影響しない。実験の過程で酵素複合体の組成は変わらないものとする。

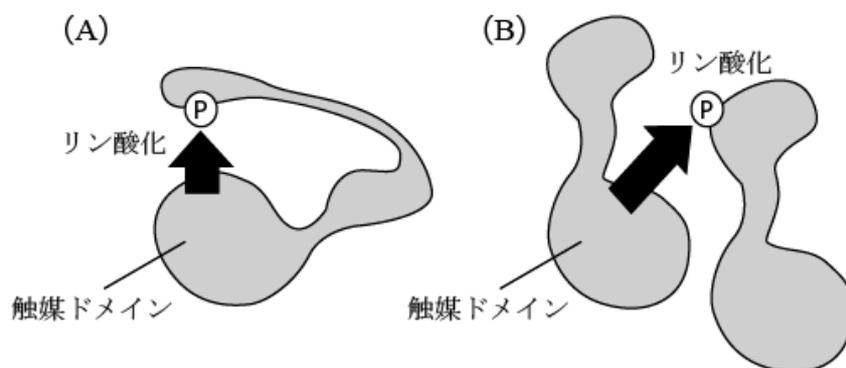


図2. 自己リン酸化の2つの様式。

(A) 分子内自己リン酸化の模式図。自らの触媒ドメインによって同じ分子内でリン酸化が起こる。(B) 分子間自己リン酸化の模式図。自らの触媒ドメインによる同じ分子内でのリン酸化は起こらず、異なる分子でリン酸化が起きる。矢印およびPはリン酸化を表す。

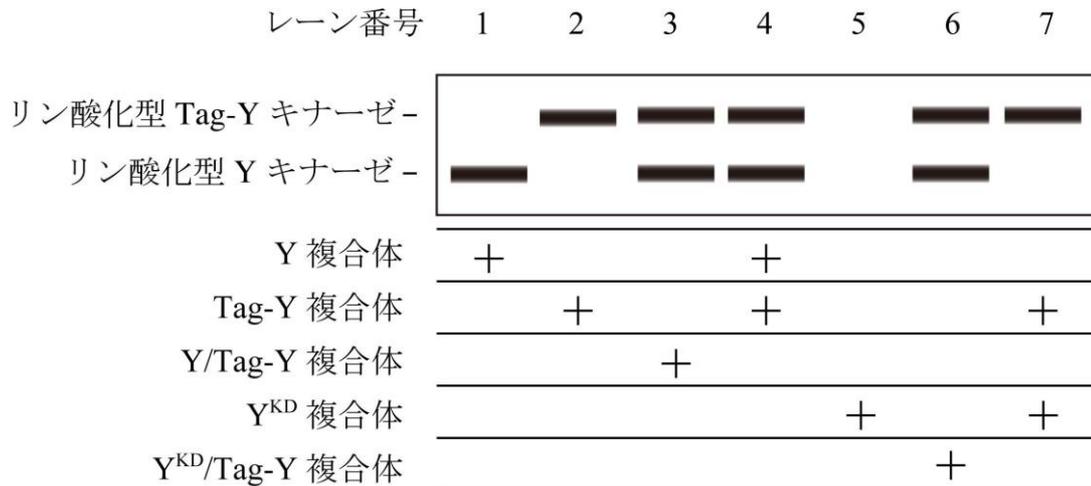


図3. 種々の実験条件における Y キナーゼの自己リン酸化の有無。さまざまな酵素複合体を含む反応液を、自己リン酸化実験にもちいた。各実験条件における Y キナーゼおよび Tag-Y キナーゼの自己リン酸化の有無を、リン酸化型 Y キナーゼを認識する抗体を用いたウエスタンブロット (Western blotting) によって検出した。反応液中に含まれる酵素複合体を、各レーン (lane) の下部に+で示した。なお、それぞれの反応は十分な濃度の ATP を用いて行った。

- 問5. 図3について。酵素複合体は、自分自身とは異なる酵素複合体に含まれる Y キナーゼをリン酸化できるか、あるいはできないか。理由と共に4行程度で記せ。
- 問6. 図3について。Y キナーゼの自己リン酸化が、分子内自己リン酸化または分子間自己リン酸化のいずれか一方の様式で起きる場合、いずれの様式でおこると考えるのが妥当か。理由と共に4行程度で記せ。
- 問7. Y キナーゼとは異なり、タンパク質リン酸化酵素 Z (以降、Z キナーゼと表記する) は単量体で機能し、自己リン酸化する。Z キナーゼの濃度を変えて自己リン酸化実験を行った場合、濃度の低下に伴ってリン酸化の反応速度はどうなると推定されるか。Z キナーゼが分子内自己リン酸化する場合と、分子間自己リン酸化する場合について、理由と共にそれぞれ3行程度で答えよ。ただし、それぞれの反応液は等しい濃度の ATP を含むものとする。

草稿用紙

[第4問]

次の文を読み、以下の問1～8に答えよ。

<文>

生物は進化の過程で (a) 遺伝子の数を増加させてきた。遺伝子が増える1つの要因として、減数分裂時におこる 間の があげられる。

が生じると一方の染色体に全く同じ遺伝子が2つ存在するようになる。このような過程を経て が繰り返されると、共通の祖先に由来する遺伝子が増加し、遺伝子ファミリー (gene family) が形成されるようになる。ある生物種のゲノム (genome) 内で共通の祖先遺伝子 (ancestral gene) に由来する遺伝子どうしを といい、種分化の際に分岐した遺伝子どうしを という。

ある植物の *A* と *B*、および *F* と *G* は、異なる2つの遺伝子ファミリーに属する遺伝子であり、遺伝子 *A* と遺伝子 *B* はオシベ (stamen) の分化を、遺伝子 *F* と遺伝子 *G* はオシベの数を制御している。これらの遺伝子はすべて互いに独立の染色体上に座乗している。また、これらの遺伝子座には、完全に機能を喪失した対立遺伝子 (*a*, *b*, *f*, *g*) が存在する。さらに、遺伝子 *A* と遺伝子 *B* は転写因子をコードし、いずれもオシベが分化する予定領域で発現すること、遺伝子 *A* と遺伝子 *B* が属する遺伝子ファミリーの転写因子は二量体を形成して機能すること、が知られている。これらの遺伝子の相互作用を調べるために実験 I と II を、遺伝子 *A* の発現制御機構を調べるために実験 III と IV を行った。

[実験 I]

AaBb の遺伝子型をもつ植物 (以降、植物 *AaBb* と表記する) を自家受粉させ、その子の表現型を調べたところ、オシベを正常に分化する植物 (正常型) と分化不全の植物 (不全型) が、ほぼ 9:7 の割合で現れた。オシベの分化不全の植物には、全く花粉は形成されなかった。なお、この実験では、*F* と *G* の遺伝子座に関しては、すべて *FFGG* の遺伝子型の植物を用いた。

[実験 II]

植物 *FFGG* は6本 (正常型) のオシベを、植物 *ffgg* は8～10本 (増加型) のオシベを、それぞれ、形成する。植物 *FFGG* と植物 *ffgg* を交配し、得られた F1 植物を自家受粉させた。F2 の表現型を調べたところ、オシベの数に関して正常型と増加型の植物が、ほぼ 15:1 の割合で現れた。なお、この実験では、*A* と *B* の遺伝子座に関しては、すべて *AABB* の遺伝子型の植物を用いた。

[実験 III]

遺伝子 A のプロモーター領域 (*ProA*) を緑色蛍光タンパク質 (green fluorescent protein, GFP) をコードする cDNA に連結した。このコンストラクト (construct) を *ProA::GFP* と表記する。この *ProA::GFP* を植物 *AABB* に導入した場合には、オシベが分化する予定領域で GFP の明瞭な蛍光が持続して検出された。一方、植物 *AAbb* と植物 *aaBB* に導入したときには、予定領域でごく初期に GFP の蛍光が認められたが、すぐに消失した。

[実験 IV]

遺伝子 A のコード領域と GFP のコード領域を両者の融合タンパク質が発現するように連結し、その融合タンパク質を *ProA* で発現誘導するコンストラクトを作製した。これを *ProA::A-GFP* と表記する。この *ProA::A-GFP* を植物 *AABB* に導入すると、オシベが分化する予定領域で GFP の明瞭な蛍光が持続して検出された。植物 *AAbb* に導入したときには、実験 III の *ProA::GFP* の場合と同様の結果であったのに対し、植物 *aaBB* に導入したときには、オシベが分化する領域で明瞭な GFP の蛍光が持続して検出されるようになった。また、*ProA::A-GFP* を導入した植物 *aaBB* においては、オシベが分化した。

問1. ~ に入る最も適切な語を記せ。

問2. 下線部 (a) について。遺伝子の数に大きな差が無い生物間でも、ゲノムサイズ (genome size) が大きく異なることがある。ゲノムサイズに影響を与える因子や配列の名称を 1 つあげ、その因子や配列が増加する仕組みについて、2 行程度で述べよ。

問3. 実験 I について。以下の小問 (1) と (2) に答えよ。

(1) *AAbb* のメシベ (pistil) に *AaBb* の花粉を交配し多数の種子を得た。この種子をまいて成長した植物の表現型を調べたとき、オシベが正常型の植物と不全型の植物はどのような比率で現れるか。

(2) (1) で得た種子が成長した植物個体 X を自家受粉させた。その結果生じた種子をまいたところ、オシベが正常型の植物と不全型の植物が、3:1 の分離比で現れた。この分離比を生じる可能性のある植物個体 X の遺伝子型をすべて答えよ。

- 問4. 実験 II について。以下の小問 (1) と (2) に答えよ。
- (1) オシベの数が正常型となる遺伝子型をすべてあげよ。
 - (2) F2 から 1 つの植物個体 (植物個体 Y と表記する) を選び、*ffgg* の植物と交配し、多数の種子を得た。この種子をまいて成長した植物の表現型を調べたところ、オシベの数が正常型の植物と増加型の植物が、1:1 の割合で現れた。この分離比を生じる可能性のある植物個体 Y の遺伝子型をすべて答えよ。
- 問5. 実験 I と II の結果を考慮して、次の (カ) ~ (ケ) の文の正しいものには○、間違っているものには×を記せ。
- (カ) A と B の遺伝子は冗長的 (redundant) な作用をもっている。
 - (キ) 生体内で $P \rightarrow Q \rightarrow R$ のように物質が生合成されるとき、 $P \rightarrow Q$ と $Q \rightarrow R$ の反応を触媒する酵素の遺伝子どうしは、A と B のような遺伝的關係になる。
 - (ク) F と G のような遺伝的關係の遺伝子を、補足遺伝子 (complementary gene) という。
 - (ケ) F と G のどちらか一方の機能が喪失しても、オシベの数は正常に制御される。
- 問6. <文>と実験 I および III の結果から、遺伝子 A と B がコードするタンパク質 (転写因子) はどのように作用していると考えられるか。タンパク質レベルでの機能を 2 行程度で述べよ。
- 問7. 実験 III について。以下の小問 (1) と (2) に答えよ。
- (1) *ProA::GFP* を導入した植物 *AABB* ではオシベの分化予定領域で GFP の蛍光が持続して検出されるのに対し、なぜ、植物 *AAbb* と *aaBB* では消失するのか。タンパク質 A と B が *ProA* の転写調節にどのようにはたらいているかを考察し、そのように考えた理由とともに 5 行程度で述べよ。
 - (2) (1) で考察した作業仮説を検証したい。どのような実験を行ったら良いか。作業仮説が正しかった場合に予想される結果も含めて、5 行程度で述べよ。
- 問8. 実験 IV について。実験 III とは異なり、*ProA::A-GFP* を導入した植物 *aaBB* において、なぜ、オシベの分化予定領域で明瞭な GFP 蛍光が持続して検出されるようになったのか。その理由を考察し、5 行程度で述べよ。

草稿用紙

[第5問]

次の文を読み、以下の問1～6に答えよ。

ヌクレオシド (nucleoside) は、塩基が (a) 五炭糖 に結合した化合物であり、ヌクレオチド (nucleotide) はヌクレオシドの糖部分が とエステル (ester) をつくっている化合物である。ヌクレオチドは DNA や RNA 等の核酸の構成単位であると同時に、 に代表されるようにエネルギーの受け渡しにも重要な働きをしている。

DNA に含まれる塩基にはプリン (purine) とピリミジン (pyrimidine) がある。プリンヌクレオチドの合成経路には新生経路 (*de novo pathway*) と再生経路 (*salvage pathway*) がある。プリンヌクレオチドの新生経路では、(b) 5-ホスホリボシル 1-二リン酸 (PRPP) を最初の基質とし、イノシン酸 (IMP) の合成を経て、AMP と GMP が合成される。新生経路は 10 を超える反応を含むが、そのうちホルミル基の転移反応にはチミジル酸合成酵素 (thymidylate synthase) にも用いられるテトラヒドロ葉酸 (tetrahydrofolate) の誘導体が補酵素として必須である。

一方、プリンヌクレオチドの再生経路では、遊離したプリンが PRPP と反応し、ヌクレオシド 5'-リン酸を生じ再利用される。例えば、AMP はアデニン (adenine) を再利用してアデニンホスホリボシルトランスフェラーゼ (adenine phosphoribosyltransferase) により合成され、IMP はヒポキサンチン (hypoxanthine) を再利用してヒポキサンチン-グアニンホスホリボシルトランスフェラーゼ (hypoxanthine-guanine phosphoribosyltransferase, HGPRT) により合成される。

問1. 、 に入る適切な物質名 (略称でもよい) を記せ。

問2. 下線部 (a) について。DNA に含まれる五炭糖の名称を記せ。

問3. 下線部 (b) について。PRPP の構造式を記せ。

問4. モノクローナル抗体 (monoclonal antibody) を作製する際には、抗原を感作した動物から単離した寿命の短い B 細胞と B 細胞由来の不死の腫瘍細胞を融合させた不死のハイブリドーマ (hybridoma) を作製する。この時、腫瘍細胞は HGPRT を欠損している。このハイブリドーマを選択するためにヒポキサンチン、アミノプテリン (aminopterin, テトラヒドロ葉酸の合成を阻害する)、チミジン (thymidine) を添加した HAT 培地をもちいる。

HAT 培地をもちいてハイブリドーマのみを増殖させる選択機構の原理を、「新生経路」および「再生経路」という語句をそれぞれ1回以上もちいて7行程度で述べよ。

問5. HGPRT をコードする遺伝子はマウスでは X 染色体上にある。また、6-チオグアニン (6-thioguanine) を添加した培地では、HGPRT を欠損している細胞のみが増殖できる。以下の小問 (1) と (2) に答えよ。

- (1) 野生型の雄および雌由来の胚性幹細胞 (embryonic stem cell) をそれぞれ 1×10^7 個ずつ、6-チオグアニンを含む培地中で、複数のシャーレをもちいて培養した。雄由来の細胞を培養したシャーレからは計 10 個のコロニーが得られたが、雌由来の細胞を培養したシャーレからはコロニーが得られなかった。雄由来の細胞からコロニーが得られた理由および雌由来の細胞からは得られなかった理由を、それぞれ2行程度で述べよ。
- (2) HGPRT を欠損しているマウスを、ゲノム編集やターゲッティングベクター (targeting vector) をもちいないで作製したい。上記の6-チオグアニン耐性の胚性幹細胞をもちいて HGPRT 欠損マウスを作製する方法を「胚盤胞期胚」および「キメラマウス」という語句をそれぞれ1回以上もちいて6行程度で述べよ。

問6. HGPRT を欠損している雄マウスと野生型の雌マウスを交配して2匹の仔マウス A、B を得た。それぞれの仔マウスの尾から線維芽細胞を単離し、放射性同位元素 ^3H で標識した ^3H -ヒポキサンチンを培地に加え、培養した。培養後、細胞に取り込まれなかった ^3H -ヒポキサンチンを洗い流し、固定した細胞のオートラジオグラフィ (autoradiography) を行った。個々の細胞に取り込まれた ^3H からの放射線量を測定し、表 1 に示す結果を得た。以下の小問 (1) と (2) に答えよ。

- (1) 仔マウス A、B の性別を答えよ。また、その理由についてもそれぞれ2行程度で述べよ。
- (2) ^3H -ヒポキサンチンの代わりに ^3H -アデニンを添加して同様の実験を行った場合、表 1 の各放射線量区分に含まれる線維芽細胞の数はどうなるか。A および B 由来の細胞について、それぞれ1行程度で述べよ。

表 1. 各放射線量区分に含まれる線維芽細胞の数

仔マウス	細胞あたりの放射線量 (相対比)		
	0 以上 1 未満	1 以上 10^2 未満	10^2 以上
A	0	1	35
B	17	0	20

草稿用紙

[第6問]

次の文1と文2を読み、以下の問1～7に答えよ。

<文1>

RNAポリメラーゼ (RNA polymerase) は、遺伝子の転写の際に、ゲノム DNA (genome DNA) のコード領域 (coding region) の配列を読み取って RNA を合成する酵素である。RNAポリメラーゼによる転写機構について生化学的な研究を行うために、(a) 好熱性細菌 *Thermus thermophilus* から RNAポリメラーゼの精製を行った。精製した RNAポリメラーゼは、それぞれ β' 、 β 、 α 、 ω と呼ばれる 4 種類のサブユニット (subunit) からなる複合体であった。

細菌の RNAポリメラーゼは、遺伝子の 領域に結合することで転写を開始するが、そのためには、 と呼ばれる別のサブユニットが必要である。 は、遺伝子の から、およそ 10 および 35 塩基対上流に位置する DNA 配列に結合することで、RNAポリメラーゼを 領域に呼びこむ役割を果たす。この が結合した状態の RNAポリメラーゼの複合体を 酵素、 が結合していない状態の RNAポリメラーゼを 酵素と呼ぶ。

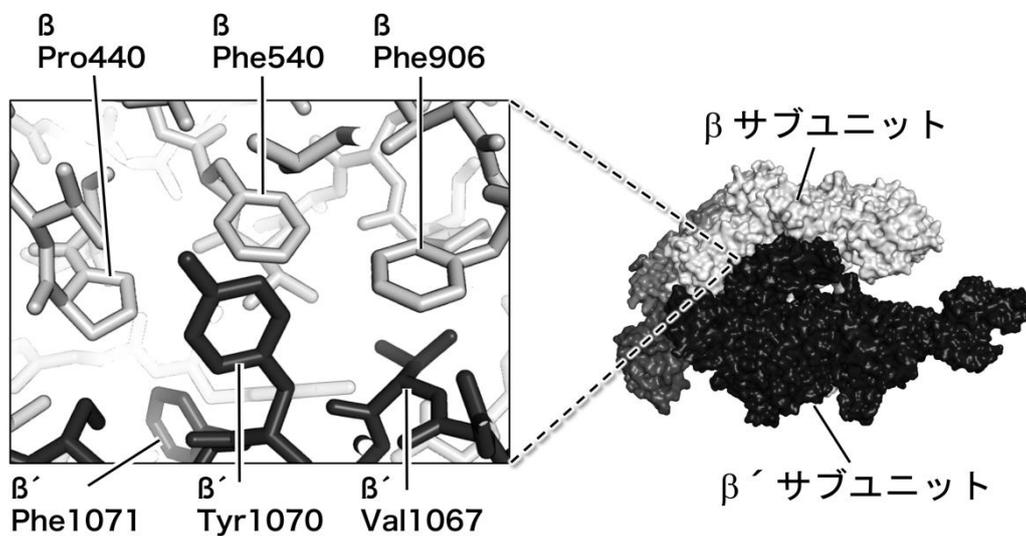


図 1. 好熱性細菌由来の RNAポリメラーゼの立体構造図 (右) と、 β' と β サブユニット間の相互作用に関わるアミノ酸の立体配置図 (左)。左図では、 β' と β サブユニットのアミノ酸について、その種類と番号を表す。

問1. ア ~ オ に入る最も適切な語を記せ。

問2. 下線部 (a) について。タンパク質の生化学的な性質を調べるうえで、好熱性細菌のタンパク質は研究材料として優れた特徴をもつ。どのような点が優れているか、2行程度で答えよ。

問3. 好熱性細菌由来の RNA ポリメラーゼの立体構造を図 1 (右) に示す。図 1 (左) に示す β' と β との相互作用部位のアミノ酸の立体配置図から、RNA ポリメラーゼにおける β' と β との相互作用様式について考察し、2行程度で答えよ。

<文 2>

真核生物由来の RNA ポリメラーゼを抽出するために、以下の実験を行った。

真核細胞を 150 mM NaCl を含む 10 mM トリス緩衝液 (Tris buffer) (pH 7.5) に懸濁したのち、ホモジナイザー (homogenizer) によって破碎し、遠心分離することで核分画を調製した。(b) 集めた核を、塩を含まない 10 mM トリス緩衝液 (pH 7.5) に浸し、室温で 60 分間静置したのちに、適切な条件で遠心分離を行うことで、(c) 上清 1 と沈殿 1 を得た (図 2)。上清 1 に含まれるタンパク質成分を調べたところ、核のタンパク質が含まれていた。次に、沈殿 1 を、(d) 1M NaCl を含む 10 mM トリス緩衝液 (pH 7.5) に懸濁して室温で 60 分間静置したのち、適切な条件で遠心分離することによって上清 2 と沈殿 2 を得た (図 2)。上清 2 に含まれるタンパク質成分を調べたところ、(e) RNA ポリメラーゼが含まれていた。

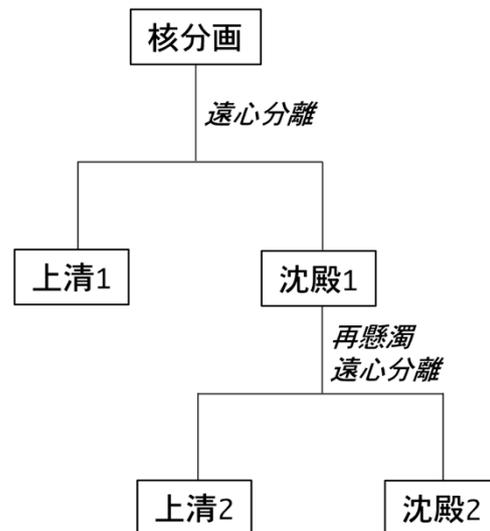


図 2. 分画のフローチャート。

問4. 下線部 (b) について。この操作を行うことで、上清 1 に核のタンパク質が得られた理由を 2 行程度で答えよ。

- 問5. 下線部 (c) について。この真核生物のゲノム DNA を含むクロマチン (chromatin) は、遠心分離によって沈殿 1 に得られることが分かった。上清 1 および沈殿 1 のそれぞれに含まれるタンパク質の性質を、以下の 3 つの語句をすべてもちいて、あわせて 3 行程度で説明せよ。

語句：親水性、疎水性、ゲノム DNA

- 問6. 下線部 (d) について。この操作によって、上清 1 では見られなかった多くのタンパク質が上清 2 に検出された。上清 2 にはどのような性質をもつタンパク質が含まれていると推測されるか。その理由とともに 3 行程度で答えよ。
- 問7. 下線部 (e) について。上清 2 に RNA ポリメラーゼが含まれていた理由を、2 行程度で答えよ。

草稿用紙

[第7問]

次の文を読み、以下の問1～6に答えよ。

ゲノム (genome) とは遺伝子を示す gene とすべてを意味する-ome を合わせた造語であり、一般的には染色体上の遺伝子をもつ全遺伝情報を意味する。エピゲノム (epigenome) は、DNA の塩基配列を変えることなく、DNA やヒストンが化学修飾されることで柔軟で多様な表現型を生み出すしくみである。化学修飾としては、 クロマチン領域で多くみられる (a) DNA のシトシンのメチル化や、 クロマチン領域に多いヒストンのアセチル化などがよく知られているが、これらは後天的に遺伝子の働きを変化させる。このような遺伝子発現や表現型の変化を対象とした研究をエピジェネティクス (epigenetics) と呼ぶ。DNA のシトシンのメチル化は (b) バイサルファイト (bisulfite) 法というシークエンス法で検出することができる。バイサルファイト法では、バイサルファイト (亜硫酸水素塩) 処理により、メチル化されていないシトシンは脱アミノ化されて に変換される。そのため配列を解析すると、元のシトシンがメチル化されていなければ塩基 として、メチル化されていればシトシン塩基として読み取られる。

RNA にもさまざまに化学修飾されることで、遺伝子機能が制御される。その全体像はエピトランスクリプトーム (epitranscriptome) と呼ばれる。化学修飾

としては、アデニンやシトシンのメチル化やアデニンの脱アミノ化等が知られている。図1に示すように、アデニンはウラシルとワトソン-クリック型の塩基対を形成する。アデニンのアミノ基が脱アミノ化されると塩基 に変換される。

塩基 はウラシルとは対合できず、塩基 と対合する。そのため、脱アミノ化したアデニンの配列をサンガー法で解析すると、塩基 として読み取られる。RNA における多様な修飾は、このように (c) 塩基対合のパターンを変換させたり、(d) 塩基対合エネルギーを変化させることによって、RNA の二次構造の形成やその安定性、それに伴う遺伝子発現制御機構に影響を与える。

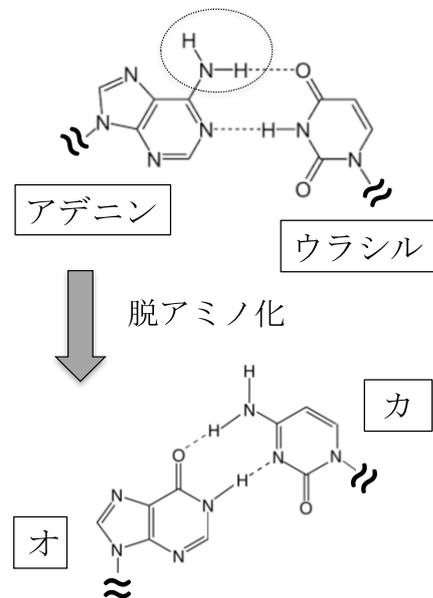


図1. アデニンの脱アミノ化による塩基対合様式の変換。

- 問 1. と に入る最も適切な語を記せ。
- 問 2. ～ に入る最も適切な語を次の選択肢①～⑩から選べ。
- ①グアニン ②アルギニン ③ヒスチジン ④イノシン ⑤リジン
⑥ウラシル ⑦グリシン ⑧チミン ⑨シトシン ⑩アデニン
- 問 3. 下線部 (a) について。シトシンのメチル化は哺乳類の正常発生において必須の現象を制御している。どのような現象に関わっているか、次の選択肢①～⑥から適切なものを2つ選んで、それぞれ2行程度で説明せよ。
- ① 骨格筋収縮
② 未分化状態の維持
③ X染色体不活性化
④ ユビキチン化 (ubiquitination)
⑤ インプリンティング (imprinting)
⑥ 自然免疫応答
- 問 4. 下線部 (b) について。バイサルファイト法以外の方法でシトシンのメチル化状態を検出する方法を2行程度で述べよ。
- 問 5. 下線部 (c) について。RNAの化学修飾はRNAの塩基対合パターンを変化させる場合があるが、塩基対合パターンが変化することで、遺伝子発現にどのような影響をおよぼすと考えられるか。その分子機構について1行程度で説明せよ。
- 問 6. 下線部 (d) について。RNAは二重鎖構造をはじめとするさまざまな構造をとることができる。このようなRNAの構造は温度に応じて可逆的に変化する。そのため、一本鎖状態から二重鎖状態への構造変化における安定化エネルギー ($-\Delta G$) は実験的に求めることができる。核酸二重鎖の塩基対形成にもっとも影響を与えるのはすでに生成している隣の塩基対であることが知られている。そのため、その安定化エネルギーは塩基配列によって異なる。一方で、核酸の二重鎖構造はそれぞれの塩基が塩基対合を形成し、一次的に並んだ単純な構造である。そのため、エンタルピー変化 (ΔH) やエントロピー変化 (ΔS)、および自由エネルギー変化 (ΔG) などの最近接塩基対パラメータをデータ

ベース化して用いることで、任意の二重鎖構造の安定性を、計算によって予測することもできる。 ΔG を用いる場合、解離定数 K_d は次の式から求められる。

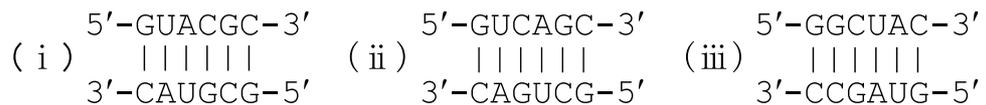
$$\Delta G = -RT \ln(1/K_d) \quad (R = \text{ガス定数}, T = \text{絶対温度})$$

ただし、一定条件下（温度・塩濃度・pH）における、それぞれの塩基対合の ΔG は、表 1 のとおりである。

以下の小問 (1) と (2) に答えよ。

- (1) 表 1 に示した条件のもとで、GC 含量が同じ、次の 3 つの二重鎖 RNA (i) ~ (iii) の安定化エネルギーを予測し、安定と考えられる順にならべよ。また、その根拠について述べよ。

解答例：(i) > (ii) > (iii)



- (2) (1) の結果より、二重鎖構造の安定性のちがいは水素結合だけでは説明できないことがわかる。二重鎖の安定性は、水素結合以外に、どのような性質によって規定されると考えられるか、1 行程度で記せ。

表 1. RNA の最近接塩基対パラメータ ΔG

塩基配列 (伸長方向 5'→3')	ΔG (kcal/mol)	塩基配列 (伸長方向 5'→3')	ΔG (kcal/mol)
5'-AA-3' 3'-UU-5'	-0.93	5'-GU-3' 3'-CA-5'	-2.24
5'-AU-3' 3'-UA-5'	-1.10	5'-UC-3' 3'-AG-5'	-2.35
5'-UA-3' 3'-AU-5'	-1.33	5'-CG-3' 3'-GC-5'	-2.36
5'-AG-3' 3'-UC-5'	-2.08	5'-GG-3' 3'-CC-5'	-3.26
5'-CA-3' 3'-GU-5'	-2.11	5'-AC-3' 3'-UG-5'	-2.24
5'-CU-3' 3'-GA-5'	-2.08	5'-GC-3' 3'-CG-5'	-3.42

草稿用紙

[第8問]

動物学の選択問題 I～V の 5 問題から 3 問題を選び、答えよ。

[選択問題 I]

視覚における光受容に関する次の文を読み、以下の問 1～3 に答えよ。

脊椎動物の眼の桿体細胞 (rod cell) では、光を受容すると、ロドプシン (rhodopsin) に組み込まれた発色団である のコンフォメーション (conformation) 変化が起きてロドプシンが活性化し、共役している (a) トランスデューシン (transducin; Gt) を介して過分極が起きる。一方、前口動物であるショウジョウバエの光受容細胞では、ロドプシンは (b) Gq と共役しており、光を受容すると脱分極が起きる。

問1. に入る光受容物質の名称を述べよ。

問2. 下線部 (a) について。トランスデューシンの活性化から桿体細胞の過分極に至るシグナル経路について、以下の 2 つの語句をもちいて、4 行程度で説明せよ。

語句：cGMP、環状ヌクレオチド依存性チャネル (CNG channel)

問3. 下線部 (b) について。以下の小問 (1) ～ (2) に答えよ。

- (1) Gq の α サブユニットによって活性化される酵素の名称を述べよ。
- (2) (1) で解答した酵素の基質と、産生される 2 つのシグナル分子の名称を述べよ。

解答例；基質-ウリジン、シグナル分子-ウラシル・リボース

[選択問題 II]

カエルの背腹軸形成に関する次の文を読み、以下の問 4～6 に答えよ。

卵は受精すると表層と内部細胞質との間で が起こり、卵の中で局在していた背側決定因子が移動する。 が起こる前に紫外線を植物半球に照射すると、実験的に を阻害することができ、その結果、(c) 胚の形態には異常が生じる。

問 4. に入る最も適切な語を記せ。

問 5. 図 1 は動物半球の表層に黒い色素をもつ卵が受精する様子を表した断面図である。この図をもちい、 が起こった後（卵割前）の図を、図 1 を参照して描け。その際、背側決定因子の局在場所も図示せよ。図中には以下の 4 つの語句をすべてもちいよ。

語句：背側、腹側、背側決定因子、約 30°

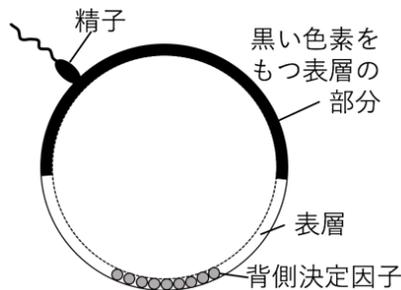


図 1. 卵が受精する様子を表した断面図。

問 6. 下線部 (c) について。以下の小問 (1) ～ (2) に答えよ。

- (1) 胚の形態にはどのような異常が生じるか。2 行程度で説明せよ。
- (2) 異常を救済 (rescue) するにはどのような実験を行えばよいか。その理由とともに、3 行程度で答えよ。

[選択問題 III]

免疫の働きに関する次の文を読み、以下の問 7～9 に答えよ。

免疫応答は、自然免疫と適応免疫（獲得免疫）の 2 つに大別される。自然免疫では、(d) パターン識別受容体（pattern recognition receptor）と総称される受容体群が異物の識別に働き、多くの病原体に共通する分子を認識する。一方、適応免疫では、(e) 多様な分子を識別するリンパ球群が産生され、そのうち提示された抗原を認識する細胞が選択的に活性化されることで異物の排除にはたらく。また、生体には、自己抗原に対して免疫反応を惹起しないように制御する免疫寛容と呼ばれるメカニズムが備わっており、(f) 中枢性寛容と末梢性寛容の 2 つがある。

問 7. 下線部 (d) について。パターン識別受容体を発現する主要な免疫細胞の名称を 2 つあげよ。また、パターン識別受容体を以下の選択肢 (カ) ～ (サ) の中から 2 つ選び、記号で答えよ。

(カ) 糖質コルチコイド (glucocorticoid) 受容体

(キ) T 細胞 (T cell) 受容体

(ク) Toll 様 (Toll-like) 受容体

(ケ) インスリン (insulin) 受容体

(コ) アドレナリン (adrenaline) 受容体

(サ) NOD 様 (nucleotide binding oligomerization domain-like) 受容体

問 8. 下線部 (e) について。B 細胞は多様な抗体分子を産生して異物排除にはたらく。抗体分子の多様性が生じる仕組みについて、3 行程度で説明せよ。

問 9. 下線部 (f) について。中枢性寛容と末梢性寛容それぞれについて、以下の選択肢 (タ) ～ (ト) から該当するものをすべて選び、中枢性寛容- (タ)

(チ) のように記せ。

(タ) 自己反応性リンパ球の除去

(チ) 制御性 T 細胞による自己反応性リンパ球の抑制

(ツ) 未熟なリンパ球

(テ) 脾臓

(ト) 胸腺

[選択問題 IV]

動物の発生に関する次の文を読み、以下の問 10～13 に答えよ。

(g) 神経堤細胞は脊椎動物に広くみられる細胞群であり、様々な細胞種に分化し、遊走することで (h) 多くの組織・臓器の構築に関わり、(i) 幹細胞として機能する。神経堤細胞は、受容体型チロシンキナーゼ KIT の遺伝子を発現するが、十分量の KIT 遺伝子産物を産生できないマウス変異体では、体幹部や顔面の腹側正中領域の一部のみに色素細胞（メラノサイト）を欠くことによる白斑が生じる。

問 10. 下線部 (g) について。神経堤細胞は胚のどの部位で生じるか。1 行程度で述べよ。

問 11. 下線部 (h) について。神経堤細胞はメラノサイト以外にどのような組織・臓器の構築に関わるか。成体の組織・臓器の名称を 2 つ答えよ。

問 12. 下線部 (i) について。幹細胞の定義を 2 行程度で述べよ。

問 13. 十分量の KIT 遺伝子産物を産生できないマウス変異体では、なぜ腹側正中領域のみに白斑が生じるのか。神経堤細胞の発生をふまえて 4 行程度で説明せよ。

[選択問題 V]

動物系統分類学に関する以下の問 14～15 に答えよ。

問 14. 軟体動物門 (Phylum Mollusca) の綱 (class) を 4 つ選び、各綱に特有の形態学的特徴を 2 つずつ述べよ。

問 15. 問 14 で選んだ 4 つの綱の系統関係を形態学的特徴のみにもとづいて推定し、系統樹として図示せよ。なお、この系統関係は実際の分子系統樹と異なってもかまわない。また、なぜそのような系統関係を推定したのか、図示した系統樹をもちいて、その根拠を具体的に説明せよ。

[第9問]

植物学の選択問題 I~VI の 6 問題から **3 問題を選び**、解答せよ。

[選択問題 I]

遺伝に関する以下の問 1~2 に答えよ。

シロイヌナズナの野生型の芽生えは、暗所で育てると下胚軸が伸長するが、明所で育てると伸長しない。この光応答に異常を示す機能喪失変異体として、 x 変異体と y 変異体が知られている。 x 変異体、 y 変異体、ならびに xy 二重変異体の表現型は表 1 に示すとおりである。

問 1. 野生型における遺伝子 X 産物の働きを述べよ。

問 2. 『遺伝子 X 』と『遺伝子 Y 』の遺伝学的関係を『光刺激』から『下胚軸伸長』までの経路中に図示せよ。また、その関係図を考えた理由を 4 行程度で述べよ。図中では、正の関係は「矢印」で、負の関係は「T 字バー」で示すこと。また、遺伝子 Y 産物は一般的な下胚軸伸長応答には関係しないものとする。

表 1. 各変異体の下胚軸表現型

	暗所での下胚軸伸長	明所での下胚軸伸長
野生型	伸長する	伸長しない
x 変異体	伸長する	伸長する
y 変異体	伸長しない	伸長しない
xy 二重変異体	伸長しない	伸長しない

[選択問題 II]

系統・進化に関する次の文を読み、以下の問 3~5 に答えよ。

クロロフィル a と b をもつ一次共生型色素体を保有する緑色植物 (Chloroplastida, Viridiplantae) は、最近の分子系統学的研究から 2 大系統、ストレプト植物 (Streptophyta) と緑藻植物 (Chlorophyta) に大別される。ストレプト植物では、配偶子の鞭毛が消失した系統が少なくとも 3 系統認められる。一方、孢子体と配偶体の世代交代は、ストレプト植物でも緑藻植物でも認められるが、それぞれ

の一部の生物群に限られている。

問 3. クロロフィル a と b をもつ二次共生型色素体を保有する生物群は、6 つのスーパーグループ (Adl *et al.*, (2005)) のうち 2 つに存在する。それぞれのスーパーグループについて、二次色素体を保有する生物群名を 1 つずつ答えよ。

問 4. 陸上植物はストレプト植物に属する。陸上植物以外のストレプト植物を以下から全て選べ。

シャジクモ、ツノゴケ、クラマゴケ、アオミドロ、クンショウモ、ミカヅキモ、ボルボックス

問 5. 全ての陸上植物は、基本的に孢子体と配偶体の世代交代をする。陸上植物以外のストレプト植物の有性生殖を含む生活環はどのようなものか。また、それがどのように陸上植物型に進化したと考えられるか。あわせて 5 行程度で述べよ。

[選択問題 III]

植物の細胞に関する次の文を読み、以下の問 6~7 に答えよ。

植物細胞は、細胞膜上のプロトンポンプ (H^+ -ATPase) によって、プロトンを能動的に排出している。プロトンポンプの量や活性は、さまざまな内的・外的要因に応じて大きく変動し、その結果としてアポプラスト (apoplast) の pH が変化する。アポプラスト pH の変化は、(a) 細胞膜を横切る物質の移動・輸送に影響するほか、(b) 細胞壁の伸展性にも影響を与える。

問 6. 下線部 (a) について。アポプラスト pH に影響される物質移動・輸送には、どのようなものがあるか。単純拡散とトランスポーターによる輸送に分けて、それぞれ 3 行程度で説明せよ。

問 7. 下線部 (b) について。アポプラスト pH は、細胞壁の伸展性にどのように影響するか。関係するタンパク質や多糖の名称を用いて、3 行程度で説明せよ。

[選択問題 IV]

発生に関する次の文を読み、以下の問 8～11 に答えよ。

動物でも植物でも、その発生現象を解析する上で、いわゆる「マーカー遺伝子」は有用である。たとえばシロイヌナズナの *YABBY* 遺伝子群の一部は、(c) 葉の向背軸極性マーカーとしてよくもちいられているが、これについて考えてみよう。

- 問 8. 下線部 (c) について。*YABBY* 遺伝子群のうち、シロイヌナズナで葉の向背軸極性マーカーによく用いられる遺伝子の名称を 1 つ答えよ。また、その遺伝子が葉のどちら側 (向軸側あるいは背軸側) のマーカーとされているかも記せ。
- 問 9. 葉の向背軸性について。問 8 で答えた側で発現し、そのアイデンティティを直接決めている遺伝子の名称を 1 つ答えよ (*YABBY* 遺伝子群を除く)。
- 問 10. 問 8 で答えた遺伝子と類似性の高い遺伝子との多重変異体を作製した時、あらわれる葉の表現型を 2 行程度で記せ。
- 問 11. シロイヌナズナの *YABBY* 遺伝子群のうち、葉以外でも発現している遺伝子の名称を 1 つあげ、その発現部位と発生における役割を 2 行程度で記せ。

[選択問題 V]

樹木の開花に関する以下の問 12～13 に答えよ。

- 問 12. 日本に生育する樹木のほとんどが、個体ごとにみると 2 週間程度の短期間に、その年に生産するほぼ全ての花を咲かせる。短期間に開花を集中させることが植物個体にとって不利益となる場合を 2 つあげ、それぞれ 2 行程度で説明せよ。
- 問 13. 多くの樹木で開花期が短いのは、開花期を短くすることによって得られる利益が、問 12 で答えた不利益よりも大きいためだと考えられる。短期間に開花を集中させることの利点を考察し、3 行程度で説明せよ。

[選択問題 VI]

光合成に関する次の文を読み、以下の問 14～16 に答えよ。

光合成反応で最も重要な反応の 1 つである光エネルギー変換は、葉緑体内に存在するチラコイド膜上の諸反応によって行われる。(d) クロロフィルなどの光合成色素が光エネルギーを吸収して、電子伝達反応によってチラコイド膜内腔とストロマ間に H^+ の電気化学的ポテンシャル差を生み出すとともに、 $NADP^+$ を還元して $NADPH$ を合成する。また、チラコイド膜を介した H^+ の電気化学的ポテンシャル差によって、(e) ATP 合成酵素が駆動し、生物エネルギーである ATP が生産される。このように光合成電子伝達鎖のはたらきで作られた $NADPH$ と ATP は、葉緑体のストロマにある炭酸固定回路で糖の生合成などに使われる。

問 14. 下線部 (d) について。緑色植物のクロロフィル分子が太陽光のエネルギーを吸収して利用できるのは、その独特な構造による。光エネルギーの吸収に重要な環状構造の名称と、その環状構造の中央に配位している金属イオンの名称をそれぞれ述べよ。

問 15. 下線部 (e) について。葉緑体の ATP 合成酵素は、細菌やミトコンドリア由来の ATP 合成酵素と比べて、酵素の活性制御機構に大きな違いがある。葉緑体の ATP 合成酵素活性制御機構の特徴を 2 行程度で述べよ。また、その生理学的意義を 3 行程度で述べよ。

問 16. 光合成生物にとって、光は光合成を駆動するために必要不可欠なものであるが、光合成に利用できない過剰な光エネルギーは、有毒な活性酸素を生じさせ、光合成装置の破壊や細胞の機能障害を引き起こす。光合成生物がこのような過剰な光エネルギーから光合成装置を守る仕組みを 2 例あげ、それぞれを 2 行程度で説明せよ。

[第 10 問]

自然人類学の選択問題 I～V の 5 問題から **2 問題を選び**、答えよ。

[選択問題 I]

骨考古学に関する次の文を読み、以下の問 1～4 に答えよ。

日本のとある沿海にある遺跡の調査で、1 つの埋葬ピットから、多くの頭蓋片、複数の永久歯、数点の四肢長骨といった人骨が重なり合って発見された。人骨に共伴する土器型式はおよそ 2,500 年前を示し、人骨付近からは貝殻も見つかった。

- 問 1. 1 つの埋葬ピットから出土した人骨群について、最小個体数を決定する過程を 3 行程度で記せ。
- 問 2. 上記の人骨の絶対年代を得るのに適した年代測定法の名称を記せ。また、年代値を求めるにあたって注意すべき点を 2 行程度で記せ。
- 問 3. 歯牙には上顎切歯と下顎大臼歯が含まれ、その歯冠形態から縄文人の可能性が高いと判断された。判断基準となる歯冠形質をそれぞれ記せ。
- 問 4. 人骨群が 1 個体であったとして、この個体の性別と死亡年齢を推定する方法をそれぞれ 2 行程度で記せ。

[選択問題 II]

ヒトの直立二足歩行に関する以下の問 5~6 に答えよ。

- 問 5. ヒトの身体構造は、直立二足歩行の生成に適応的な形質を数多く有している。それらの形質を 3 つあげよ。それらの形質は、なぜ直立二足歩行に適応的なのかを、それぞれ 2 行程度で説明せよ。
- 問 6. ヒトの直立二足歩行中の身体運動を観察すると、重心が数 cm 程度の上下動を繰り返していることがわかる。この上下運動の様子を、図を描いて説明し、さらにその機能的意味を 2 行程度で記述せよ。

[選択問題 III]

霊長類に関する次の文を読み、以下の問 7~9 に答えよ。

現生霊長類は、かつては と に分類されていたが、現在では と に分類されている。この 2 種の分類法で異なる位置づけをされる霊長類が である。

- 問 7. ~ に入る最も適切な語を記せ。
- 問 8. の特徴を箇条書きで 2 つ記せ。
- 問 9. の系統上の位置づけに DNA の情報は有用であったが、ミトコンドリア DNA を用いた初期の解析では一貫性のある結果が得られなかった(例えば *Cytochrome b*)。なぜ一貫性のある結果が得られなかったのか、考えられる理由を 3 行程度で述べよ。

[選択問題 IV]

ヒトの遺伝に関する以下の問 10～11 に答えよ。

問 10. 以下の小問 (1) ～ (2) に答えよ。

- (1) 連鎖平衡 (linkage equilibrium) とはどのような状態のことか。2 行程度で説明せよ。
- (2) 突然変異によって生じた新たなアレル (allele) に正の自然選択が作用し、その頻度が急速に増加したとき、突然変異が起きた遺伝子領域の連鎖不平衡の程度は、どのように推移すると予想されるか。その理由とともに、4 行程度で説明せよ。

問 11. ヒトの常染色体上にある遺伝子座 L には A_1 、 A_2 、 A_3 の 3 つのアレルが存在する。図 1 の家系 F の個体 1 と個体 2 の遺伝子型はそれぞれ A_1A_2 と A_1A_3 である。以下の小問 (1) ～ (2) に答えよ。

- (1) 個体 4 の遺伝子型が A_1A_2 である確率を求めよ。解のみ記せ。
- (2) 個体 3 の遺伝子型が A_1A_2 であり、個体 5 の遺伝子型が A_1A_2 であるとき、個体 4 の遺伝子型が A_1A_2 である確率を求めよ。解を得る過程がわかるように記せ。

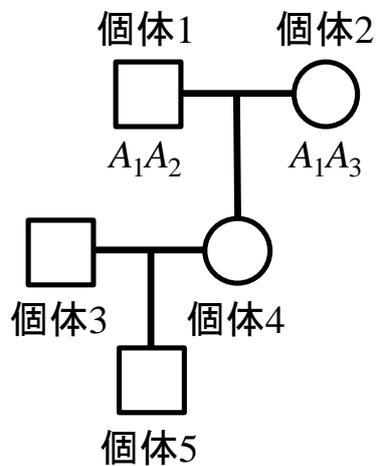


図 1. F の家系図。

[選択問題 V]

進化生態学に関する次の文 1 と文 2 を読み、以下の問 12~15 に答えよ。

<文 1>

性比の進化について考える。ある生物の集団において、すべての雌が有性生殖により、 x 個体の雌の子と $k - x$ 個体の雄の子を産むものとする。また、繁殖までの生存率に性差はなく、繁殖後には親世代のすべての個体が死亡する。ある世代において、突然変異により、 x_m 個体の雌の子と $k - x_m$ 個体の雄の子を産む変異型雌が 1 個体出現した。このとき、任意交配を仮定して、野生型雌の適応度 w 、変異型雌の適応度 w_m を、それぞれ孫の数として、以下のように定義する。

$$w = \left[x + (k - x) \frac{(N - 1)x + x_m}{(N - 1)(k - x) + k - x_m} \right] k$$

$$w_m = \left[x_m + (k - x_m) \frac{(N - 1)x + x_m}{(N - 1)(k - x) + k - x_m} \right] k$$

ただし、 N は集団中の雌の個体数を表し、このうちの $N - 1$ 個体が野生型である。

問 12. $x = k/2$ のとき、すべての x_m に対して $w_m \leq w$ (等号成立は $x_m = k/2$ のとき)であることを示せ。

<文 2>

次に、雌が複数のグループに分かれて繁殖する場合を考える。このとき、どれか 1 つのグループに、上記と同様の変異型雌が 1 個体だけ含まれるとする。子世代の交尾がグループ内でのみ起こるとすると、変異型雌の適応度は次のように書ける。

$$w_m = \left[x_m + (k - x_m) \frac{(n - 1)x + x_m}{(n - 1)(k - x) + k - x_m} \right] k$$

ただし、 n は変異型雌を含むグループ中の雌の個体数を表す。

問 13. 変異型雌を含まないグループにおいて、雌の適応度は $w = 2kx$ と書けることを示せ。

問 14. すべての x_m に対して $w_m \leq w$ (等号成立は $x_m = x$ のとき)であるような x を求めよ。ただし、グループ数が多いことを仮定し、野生型雌の適応度は $w = 2kx$ とみなせるものとする。

問 15. イチジクコバチ (*Blastophaga psenes*) などの寄生蜂では、性比が著しく雌に偏る例が知られている。問 14 の結果にもとづいて、この理由を考察せよ。