

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3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5問ある。問題の内訳と選択解答の方法は以下の通りである。
 - 第1問～第4問：分子生物学・生化学（2問）、細胞生物学、遺伝学の問題。
 - 第5問：生物化学・生物情報科学、動物学、植物学、人類学、進化・自然誌学分野に関する5つの小問。**第1問～第4問から、任意の2問を選んで解答すること。**
また、第5問の5つの小問から、任意の1つを選択して解答すること。
5. **第1問～第4問から選択した2問と、第5問から選択した1問の解答を、それぞれ答案用紙1枚ずつに分けて、合計3枚に記入すること。**
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. 第1問～第4問については、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。第5問については、「5小問 X（Xは小問の問題番号）」のように記入すること。
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分とする。原則として試験終了時間まで席を離れることは許されない。

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	
------	--	----	--

草稿用紙

草稿用紙

[第1問]

次の文1～文3を読み、以下の問1～8に答えよ。

<文1>

真核生物ではタンパク質をコードする遺伝子は、 という酵素により mRNA に転写される。遺伝子には mRNA に転写される領域の他に、遺伝子調節（制御）領域と呼ばれる、その遺伝子の発現を調節する塩基配列が存在する。このうちプロモーターには や、プロモーターへの の結合を助ける複数の が結合し、 には、その遺伝子の転写を促進する転写調節因子（転写因子）が結合する。細胞外からの情報を受け取った細胞では、細胞の種類や細胞外からの情報に応じてさまざまな細胞内 経路が発動し、特定の転写因子が活性化、または抑制される。転写因子の活性化には、(a)転写因子への低分子リガンドの結合や、転写因子の共有結合による化学修飾が関与する例が知られている。

問1. 文1の ～ に適切な用語を入れよ。同じカタカナの空欄には同じ用語が入る。

問2. 下線部 (a) について。具体例を1つあげ、リガンドと転写因子の名称を含めて、その転写調節に関わる生命現象を3行程度で説明せよ。

<文2>

ある昆虫の脳で発現している転写因子 X は、塩基配列 E に結合して、その下流の遺伝子の転写を促進する。この転写の促進が、転写因子 X のリン酸化により調節されるかを調べる目的で、以下の実験 I・II を行った。

[実験 I]

転写因子 X の組換えタンパク質（組換え DNA 技術により、大腸菌を用いて人工的に作製したタンパク質）を調製し、タンパク質に対するリン酸化酵素（キナーゼ）によって *in vitro* でリン酸化されるか調べたところ、(b)転写因子 X は MAP (mitogen-activated protein) キナーゼ (MAPK) によりリン酸化されることがわかった。 転写因子 X には、MAPK により (c)リン酸化され得るアミノ酸残基として、N 末端から 444 番目のセリン(S444)のみが見出されたため、このセリン残基をアラニンに置換した組換えタンパク質(X^{S444A})を作製し、上記と同様の方法により、MAPK によりリン酸化されるか調べたところ、リン酸化されなかった。

[実験 II]

転写因子 X が転写を促進する活性（転写促進活性）が S444 のリン酸化により制御されるかを調べるため、野生型の転写因子 X (X^{wt}) および X^{S444A} の転写促進活性を測定した。具体的には、ショウジョウバエの培養細胞に、ルシフェラーゼ遺伝子のプロモーターの上流に塩基配列 E を 6 つ直列につないだレポーター遺伝子（図 1A）と、 X^{wt} または、 X^{S444A} の発現のためのプラスミド（それぞれ図 1B の上段と下段）を導入し、42 時間後に細胞を回収して、転写促進活性の指標として、細胞抽出液のルシフェラーゼ活性を測定した。また、対照として、レポーター遺伝子のみを発現し、X を発現するプラスミドを導入しない細胞についても測定した。結果を図 1C に示す。なお、この細胞における X^{S444A} の発現量や安定性、高次構造は X^{wt} と変わらないものとする。

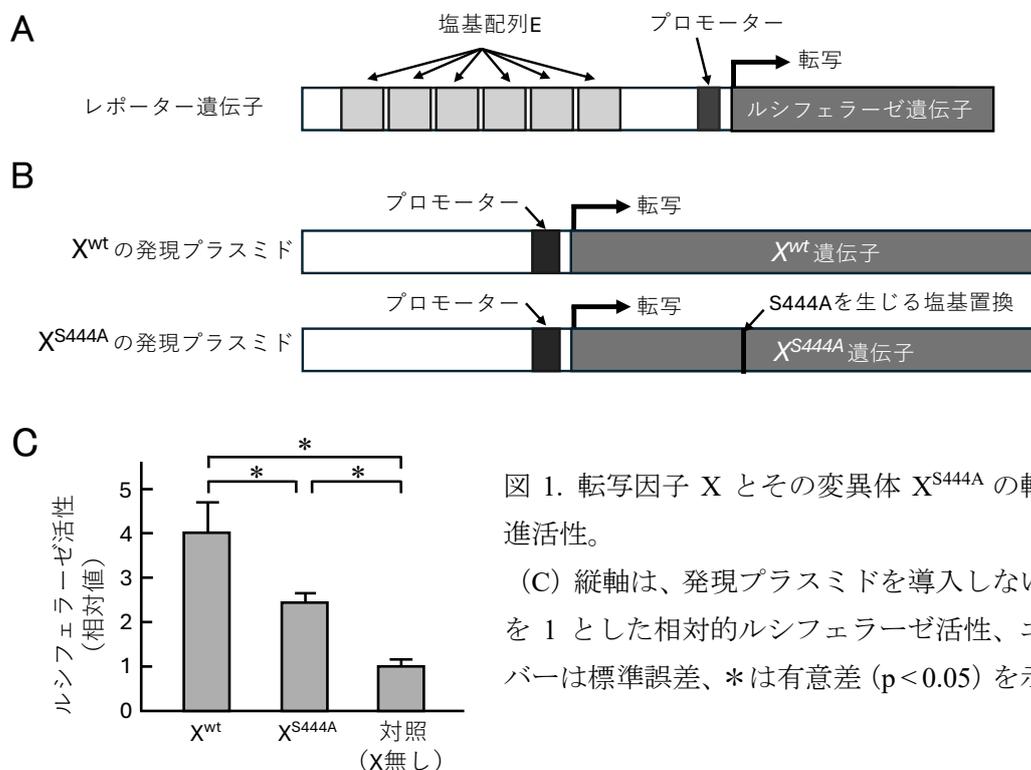


図 1. 転写因子 X とその変異体 X^{S444A} の転写促進活性。

(C) 縦軸は、発現プラスミドを導入しない場合を 1 とした相対的ルシフェラーゼ活性、エラーバーは標準誤差、*は有意差 ($p < 0.05$) を示す。

問3. 下線部 (b) について。このことを *in vitro* で示すための具体的な実験方法を考案し、3 行程度で説明せよ。

問4. 下線部 (c) について。タンパク質を構成するアミノ酸のうち、キナーゼによりリン酸化されるアミノ酸はセリンの他にも複数ある。そのうち、2 つのアミノ酸の名称を述べよ。

- 問5. 転写因子 X の、S444 のリン酸化による活性制御をさらに検証する目的で、実験 II において、X^{wt} または X^{S444A} の発現のためのプラスミドと同時に、ショウジョウバエの MAPK の構成的活性化型（細胞外からの刺激によらず、常に活性化型に固定されている変異 MAPK）を過剰に発現させるプラスミドを細胞に導入し、ルシフェラーゼ活性を測定した。予想される結果を、そう考える理由と合わせて 5 行程度で述べよ。
- 問6. この昆虫の脳において、転写因子 X の S444 がリン酸化されているかを調べたい。そのための具体的な実験方法を考案し、3 行程度で説明せよ。

<文 3>

転写因子 X の遺伝子は哺乳類や線虫 (*Caenorhabditis elegans*) など、多くの動物種で保存されていた。そこで、X 遺伝子の線虫オルソログである *CeX* 遺伝子について、その神経系における機能を調べる目的で、以下の実験 III を行った。

[実験 III]

線虫における *CeX* 遺伝子の発現パターンを可視化するために、*CeX* 遺伝子の遺伝子調節領域の下流に緑色蛍光タンパク質 (GFP) 遺伝子をつないだレポーター遺伝子を全身で発現する線虫株を作製した。その結果、GFP の蛍光は、神経環と呼ばれる体の部位に左右対称に存在する介在神経細胞 (AIM、AIN、RIC) の細胞体とその神経突起で検出された (図 2A、B)。次に、*CeX* 遺伝子欠失変異体を作製し、同様に介在神経細胞の形状を野生型と比較したところ、幼虫では正常であったが (図 2B 下段)、成虫では左右の AIM 介在神経細胞をつなぐ神経突起の形状に異常が観察された (図 2B 上段)。

- 問7. 線虫の幼虫から成虫への発生に伴う介在神経細胞の形状変化において、*CeX* 遺伝子はどのような役割を果たしていると考えられるか。図 2 の結果をもとに、理由とともに 3 行程度で述べよ。
- 問8. 多細胞生物の発生過程では、「プログラムされた細胞死」がさまざまな場面で見られる。これについて、以下の (1)、(2) に答えよ。
- (1) 「プログラムされた細胞死」の具体例を 1 つ挙げ、その生物学的意義を 2 行程度で説明せよ。

(2) 「プログラムされた細胞死」により不要な細胞が除去される現象と、実験 III の野生型線虫で観察された現象について、これら 2 つの生命現象の類似点と相違点を合わせて 4 行程度で述べよ。

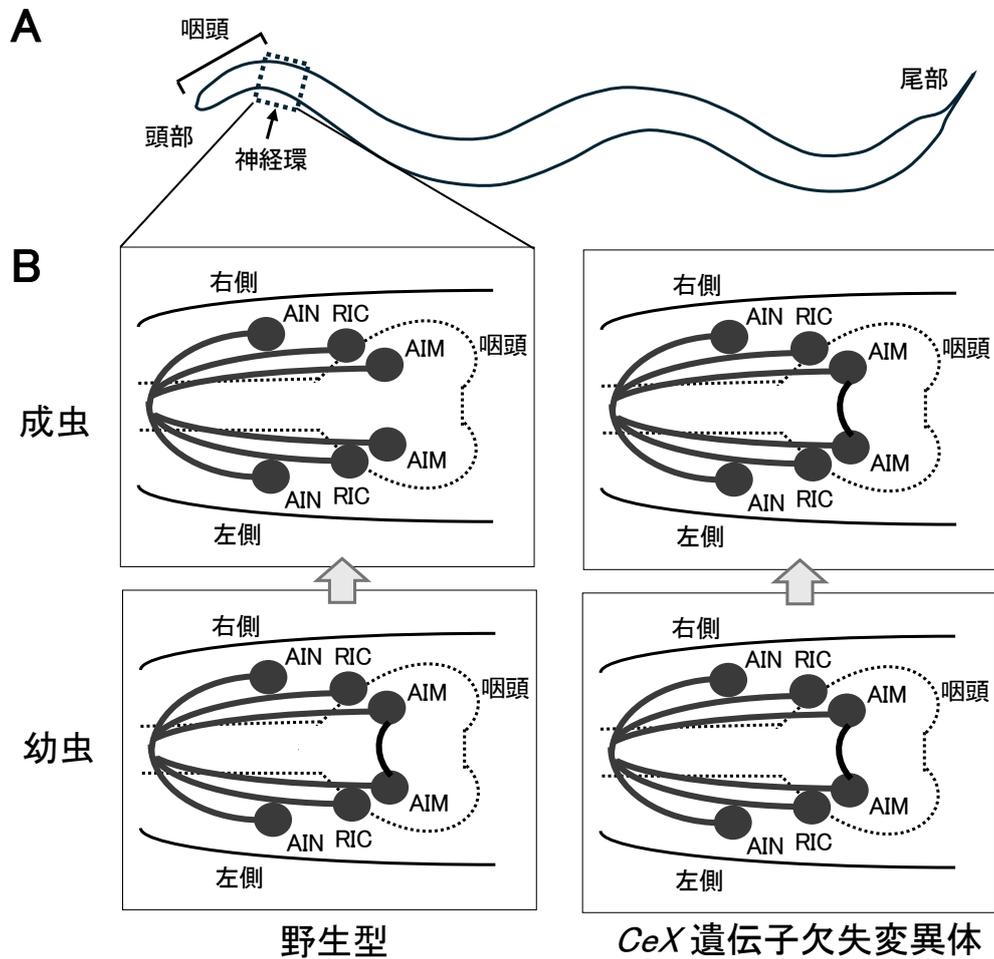


図 2. 野生型と *CeX* 遺伝子欠失変異体における介在神経細胞の形状比較。

(A) 線虫の模式図。神経環が存在する部位を破線枠で示す。(B) 野生型 (左列) と *CeX* 遺伝子欠失変異体 (右列) の、幼虫 (下段) と成虫 (上段) における、介在神経細胞の形状の模式図。4 つのパネルはそれぞれ、(A) の破線枠で示す部分の拡大図。GFP の蛍光が見られた介在神経細胞 (AIN、RIC、AIM) の細胞体を黒丸、細胞体から伸びる神経突起を太く、黒い曲線で示す。

[第2問]

次の文を読み、以下の問1～10に答えよ。

<文>

(a)mRNAの翻訳を担うリボソームには、そのコドンに相補的なアンチコドンをもつtRNAが運ばれ、そのtRNAの末端に結合したアミノ酸を用いて、新生ペプチドが合成されていく。tRNAへのアミノ酸の結合はアミノアシルtRNA合成酵素(aaRS)が行う。通常aaRSは20種の標準アミノ酸ごとに1種類ずつ存在する。翻訳の正確性にはaaRSのアミノ酸およびtRNAへの特異性が重要である。

aaRSの反応は2段階で行われる。ここではトレオニンのaaRS(ThrRS)を例に示す。なおtRNA^{Thr}はトレオニンを運搬するtRNAである。

反応1: トレオニン + ATP → トレオニルAMP + ピロリン酸

反応2: トレオニルAMP + tRNA^{Thr} → トレオニルtRNA^{Thr} + AMP

一部のaaRSでは反応1の特異性が不十分であるが、反応2の後、(b)校正ドメインの校正反応によって正確性が担保されている。例えば、ThrRSは間違っセリンと反応し、セリルtRNA^{Thr}を合成することがあるが、次に示す校正反応でセリンを排除する。

校正反応: セリルtRNA^{Thr} + H₂O → セリン + tRNA^{Thr}

[実験I]

ThrRSのアミノ酸特異性を調べるため、3種類のアミノ酸を基質とした実験を行い、反応1に相当する反応の K_M 、 k_{cat} の測定を試みた(表1)。

表1. 各アミノ酸に対するThrRSの K_M 、 k_{cat} の測定値

基質のアミノ酸	トレオニン	セリン	バリン
K_M (mM)	0.11	82	—
k_{cat} (s ⁻¹)	36	26	—

K_M は最大反応速度の半分の反応速度を与える基質濃度。 k_{cat} は最大反応速度を酵素濃度で割った値。実験は充分量のATP存在下で行い、「—」は反応を検出できなかったことを示す。

[実験II]

精製したThrRSとトレオニンの複合体のX線結晶構造を決定することで、トレオニンの結合様式を解明した(図1)。

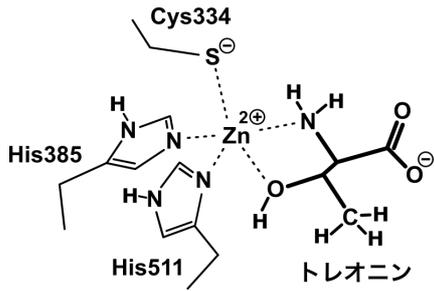


図 1. ThrRS の活性部位におけるトレオニン結合様式。太線の構造式は基質であるトレオニン。破線は配位結合。酵素のアミノ酸残基の名前はアミノ酸の 3 文字表記と N 末端から数えた残基番号をつなげたもの。例えば Cys334 は N 末端から 334 番目の残基でシステイン。以降の図でも同様。

[実験 III]

ThrRS と tRNA^{Thr} の複合体の X 線結晶構造を決定し、ThrRS と tRNA^{Thr} のアンチコドン領域との相互作用を見出した (図 2)。一般に、アンチコドンは tRNA の 5'末端から 34~36 番目のヌクレオチドからなり、ここではシトシン、グアニン、ウラシルを塩基とするヌクレオチド (C34、G35、U36) である。

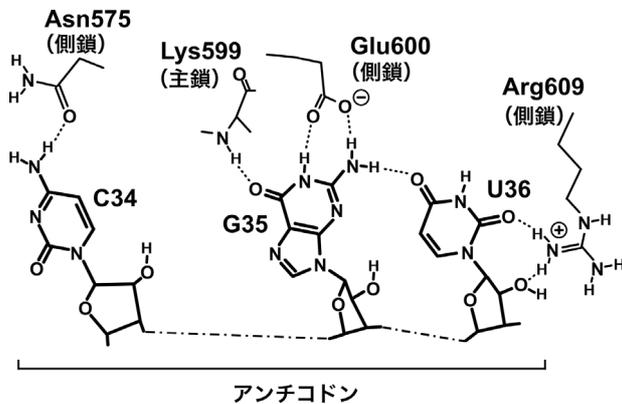


図 2. ThrRS と tRNA^{Thr} のアンチコドンの相互作用。点線は水素結合。リボースの原子の一部とリン酸基は省略してある。

[実験 IV]

ThrRS の校正メカニズムを知るため、ThrRS の校正ドメインとセリル tRNA^{Thr} を模した化合物の複合体の X 線結晶構造を決定し、セリル tRNA^{Thr} のセリン残基の結合様式を解明した (図 3)。

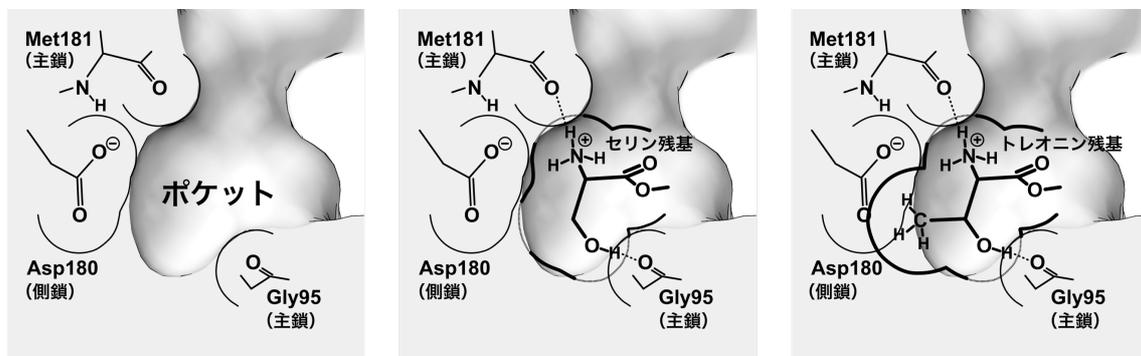


図 3. (左) 校正ドメインの校正活性ポケットの構造 (酵素の表面モデルの断面)。(中) 校正活性ポケットを構成するアミノ酸残基と、基質のセリン残基との結合状態。(右) セリン残基をトレオニン残基に置き換えた仮想モデル。

- 問1. 下線部 (a) について。リボソームの翻訳反応では、RNA 部分が触媒活性を担っている。リボソームと同様に、RNA 分子が触媒活性を担う細胞内分子装置はリボソーム以外に何があるか。名称を1つ答えよ。
- 問2. 実験 I について。セリンはトレオニンに比べ、反応性が低いことがわかった。その主な原因は、次の (ア)、(イ) のどちらと考えられるか。表 1 を踏まえ、理由とともに 2 行程度で答えよ。なお、理由の記述では、 K_M 、 k_{cat} 、解離定数 (K_D) を全て用いること。
(ア) セリンはトレオニンより酵素への結合が弱いため。
(イ) 酵素結合後の反応が、セリンはトレオニンより遅いため。
- 問3. 実験 II について。タンパク質の精製法として、カラムクロマトグラフィーがある。この手法に用いられるカラムを 2 種類挙げよ。また、それぞれのカラムについて、タンパク質をどのような性質に基づいて分離するのか、1 行程度で述べよ。
- 問4. 実験 II の結果から、ThrRS は亜鉛イオンとの配位結合を介してトレオニンと結合することがわかった (図 1)。配位結合は酸素や窒素などがもつ非共有電子対が亜鉛イオンなどに与えられて形成する。この活性部位にトレオニンとセリンは結合できるが、バリンは結合できない理由を構造式 (図 4) の違いに着目して 2 行程度で説明せよ。
- 問5. 図 2 について。一般にタンパク質と基質は、水素結合など、原子またはイオンの間の相互作用で結合する。これらの相互作用を 3 種類挙げ、強い順に左から並べよ。なお、3 種類に配位結合と水素結合を含めても構わない。
- 問6. 実験 III について。図 2 の相互作用の重要性を検証するため、ThrRS のアミノ酸残基を 1 か所置換した改変 ThrRS を調製し、 $tRNA^{Thr}$ にトレオニンを結合させる活性を測定することを考える。改変の候補 (どの残基をどのアミノ酸に置換するか) を 2 例挙げ、どちらの改変の影響がより大きいと考えるか、理由とともに 2 行程度で答えよ。

問7. 実験 III について。トレオニンのコドンは 1、2 番目のヌクレオチドだけで決まる (表 2)。これは図 2 の相互作用からも支持される。C34、G35、U36 のうち、ThrRS との相互作用が最も弱いものはどれか。また、それはトレオニンのコドンの何番目のヌクレオチドとリボソーム上で塩基対を形成するか、答えよ。

問8. 表 2 について。コドン表を見ると似た配列のコドンは、同じアミノ酸または似た性質のアミノ酸をコードする傾向がある。この傾向がもつ生物学的意義を考察し、2 行程度で述べよ。

問9. 実験 IV について。ThrRS の校正活性ポケットにはトレオニル tRNA^{Thr} は結合しない。図 3 をふまえ、そのメカニズムとして最も適当なものを選択肢 (ア) ~ (エ) から 1 つ選べ。

(ア) トレオニル tRNA^{Thr} のトレオニン残基のメチル基が、校正活性ポケットを構成するアミノ酸残基と立体障害を起こすため。

(イ) トレオニル tRNA^{Thr} のトレオニン残基のヒドロキシ基が、校正活性ポケットを構成するアミノ酸残基と立体障害を起こすため。

(ウ) トレオニンはセリンより小さいので、校正活性ポケットを構成するアミノ酸残基との相互作用が不十分なため。

(エ) トレオニンの側鎖は電荷をもっていないので、校正活性ポケットを構成するアミノ酸残基との相互作用が不十分なため。

問10. 下線部 (b) について。ThrRS は、反応 1 と反応 2 の活性を担うドメイン、tRNA^{Thr} のアンチコドンと結合するドメイン、校正ドメインなどで構成される。ThrRS の校正反応自体は、校正ドメインだけで必要十分であり、他のドメインを必要としない。校正ドメインが ThrRS の他のドメインとつながって存在する生化学的利点を考察し、2 行程度で述べよ。

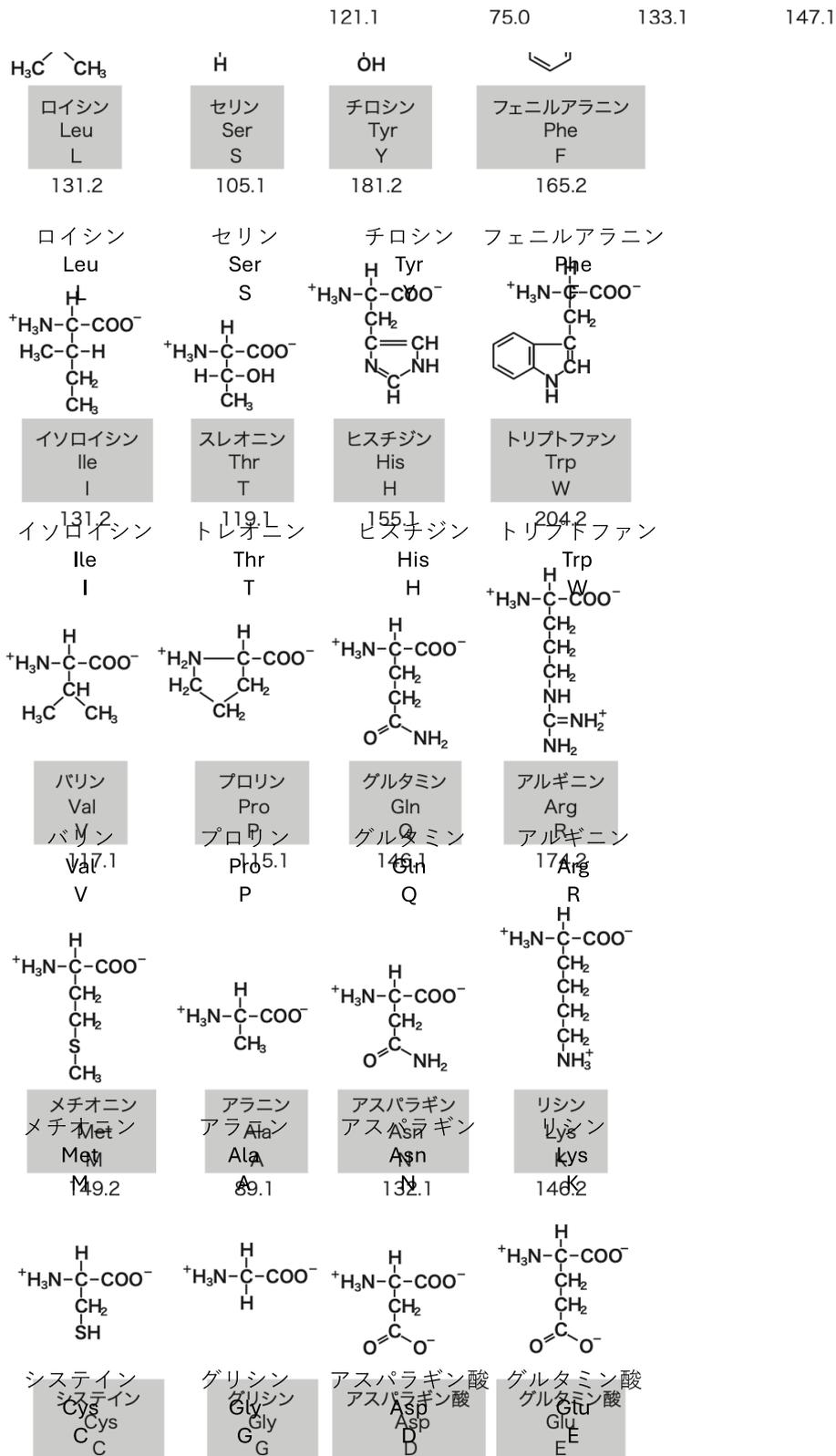


図4. 標準アミノ酸の構造式。

羊土社「物理・化学・数理から理解する生命科学」から改変。

表2. コドン表

		2 番目			
		U	C	A	G
1 番 目	U	UUU Phe	UCU Ser	UAU Tyr	UGU Cys
		UUC	UCC	UAC	UGC
		UUA Leu	UCA	UAA 終止	UGA 終止
		UUG	UCG	UAG	UGG Trp
	C	CUU Leu	CCU Pro	CAU His	CGU Arg
		CUC	CCC	CAC	CGC
		CUA	CCA	CAA Gln	CGA
		CUG	CCG	CAG	CGG
	A	AUU Ile	ACU Thr	AAU Asn	AGU Ser
		AUC	ACC	AAC	AGC
		AUA	ACA	AAA Lys	AGA Arg
		AUG Met	ACG	AAG	AGG
G	GUU Val	GCU Ala	GAU Asp	GGU Gly	
	GUC	GCC	GAC	GGC	
	GUA	GCA	GAA Glu	GGA	
	GUG	GCG	GAG	GGG	

トリプレットは mRNA の 5'側から示す。

[第3問]

次の文を読み、以下の問1～8に答えよ。

<文>

真核細胞の核内ではたらくタンパク質には (a)核局在化シグナル (NLS) をもつものが多い。しかし、(b)核局在は NLS に加えて複数の機構により制御されることがある。ある哺乳類のタンパク質 X は NLS をもち、自身の NLS が核内移行に必要であることがわかっている。しかし、常に核に局在するわけではなく、細胞が特定の刺激を受けると局在が変化する。タンパク質 X の局在制御機構を調べるために、タンパク質 X および、(c)タンパク質 X と複合体を形成するタンパク質 Y を発現する哺乳類培養細胞 A を用いて実験I～IVを行った。

[実験I]

タンパク質 X の局在を免疫蛍光染色法により調べたところ、未処理の細胞では主に細胞質に局在していた。この細胞に細胞外シグナル分子 S を単独で、または核外移行を担うエクスポーチンの阻害剤 T とともに作用させ、3 時間培養した後に調べたところ、タンパク質 X の総量は変化しなかったが、核、細胞質の局在量比は図1に示すように変化した。

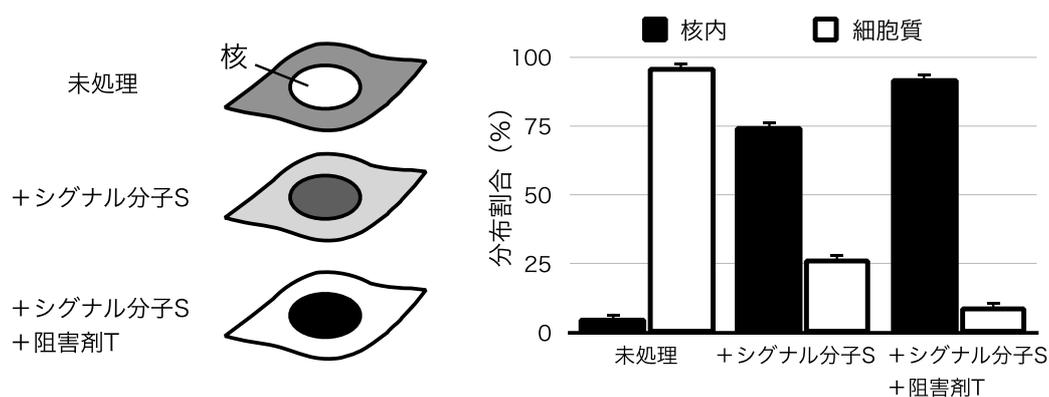


図1. 細胞 A でのタンパク質 X の局在変化。

左図は免疫蛍光染色の結果を模式的に示し、右のグラフは免疫蛍光染色画像の定量解析から算出したタンパク質 X の核内領域、細胞質領域の分布割合を示す。エラーバーは標準偏差。

[実験II]

タンパク質 Y を欠損させた細胞で実験Iと同様の実験、定量解析を行ったところ、タンパク質 X の総量は実験Iと変わらなかったが、核、細胞質の局在量比は図 2 に示す結果となった。

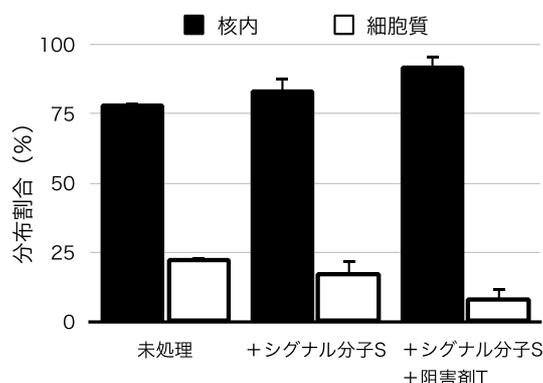


図 2. タンパク質 Y を欠失した細胞 A でのタンパク質 X の局在変化。

図 1 と同様に算出したタンパク質 X の核内領域、細胞質領域の分布割合を示す。エラーバーは標準偏差。

[実験III]

タンパク質 X のゲノム上の遺伝子に変異を導入することで、タンパク質 Y と結合できない変異型タンパク質 X を発現する細胞を作出した。この細胞を用いて、実験Iと同様に変異型タンパク質 X の局在を調べたところ、図 2 と同等の結果となった。

[実験IV]

タンパク質 Y の細胞内局在を調べるために抗タンパク質 Y 抗体を購入したところ、説明書に (d)ウエスタンブロット解析には使えるが、免疫蛍光染色のような、組織・細胞化学的免疫染色法には使えないとの注意書きがあった。そこで、実験 I の 3 時間培養後の各細胞を核と細胞質に分画してウエスタンブロット解析を行ったところ、図 3 に示す結果が得られた。



図 3. 細胞全体 (W)、核画分 (N)、細胞質画分 (C) に対する抗タンパク質 Y 抗体を用いたウエスタンブロット解析の結果の模式図。

各レーンには同じ細胞数のサンプルが泳動されている。

- 問1. 下線部 (a) について。緑色蛍光タンパク質 GFP は約 240 アミノ酸で構成されており NLS をもたないが、細胞に発現させると細胞質だけでなく核にも存在する。その理由を 1 行程度で答えよ。
- 問2. 下線部 (b) について。実験Iの結果から、タンパク質 X の核内存在量は少なくとも 2 つの機構で制御されていると考察できる。どのような機構か 2 行程度で答えよ。
- 問3. 下線部 (c) について。タンパク質 X とタンパク質 Y が細胞内で結合していることを確認するための実験方法を 2 つあげ、それぞれ 2 行程度で説明せよ。
- 問4. 下線部 (d) について。ウエスタンブロット解析では高い特異性や反応性を示す抗体でも、必ずしも免疫蛍光染色のような、組織・細胞化学的免疫染色法に適するとは限らない。その理由を 3 行程度で説明せよ。
- 問5. 実験IVについて。図 3 に示す細胞分画が、画分間の混入なく行えていることを確認するためには、タンパク質 Y の他にどのようなタンパク質に対する抗体を用いたウエスタンブロット解析を行う必要があるか。例として具体的なタンパク質名をあげながら答えよ。
- 問6. 実験IVについて。シグナル分子 S を作用させた細胞内ではタンパク質 Y の細胞内局在と蓄積量はどのように変化する、あるいは変化しないと考えられるか。根拠とともに 4 行程度で説明せよ。
- 問7. 実験I～IVの結果から、タンパク質 Y はタンパク質 X の核局在量をどのように制御していると考えられるか、「NLS」という語を用いて 4 行程度で答えよ。

問8. タンパク質の局在を調べるために、蛍光タグを付けたタンパク質を発現するプラスミドを培養細胞にトランスフェクションする方法もある。この場合、細胞に取り込まれたプラスミドは、(e)細胞が分裂期を経ると核内に取り込まれ転写される。これについて以下の (1)、(2) に答えよ。

- (1) 下線部 (e) について。プラスミドが核内に取り込まれるのは分裂期に核膜崩壊、再形成が起こるためである。核膜崩壊とは具体的に核の構造がどのように変化することか、次の用語をすべて用いて4行程度で説明せよ。

核内膜、核ラミナ、クロマチン、リン酸化

- (2) 非同調的に増殖している細胞集団にトランスフェクション後、すぐにDNA複製阻害剤を加えてそのまま培養を続け、タグ付きタンパク質を発現し蛍光陽性となった細胞の数を経時的に数えた。その結果を示したグラフ（横軸に時間、縦軸に陽性細胞の数を示す）としてもっとも適切なものを以下の (ア) ~ (ウ) から選び、その理由を時間 t_1 についての説明を含めて4行程度で答えよ。ただし、蛍光はタグ付きタンパク質が翻訳されるとすぐに検出できるものとする。また、この細胞の倍加時間は約20時間であるとする。

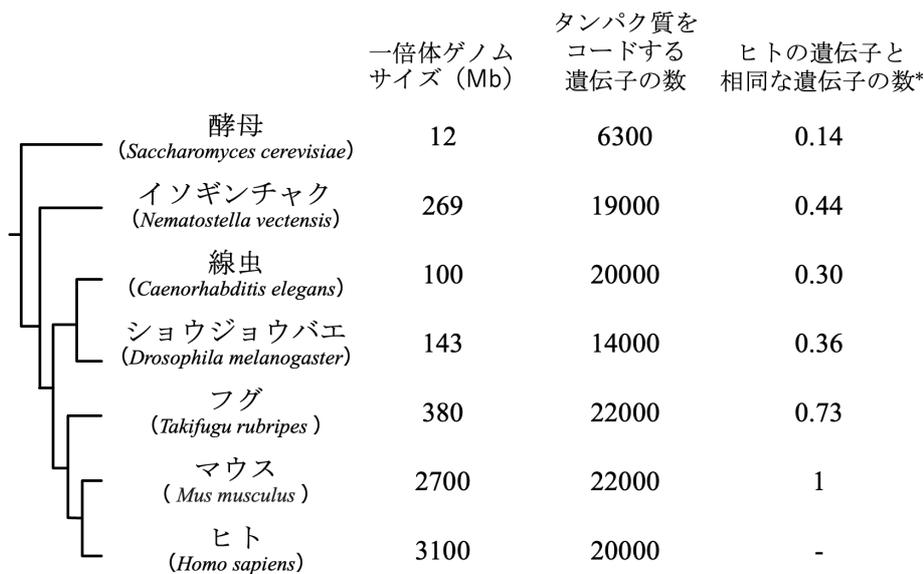
[第4問]

次の文1～文3を読み、以下の問1～9に答えよ。

<文1>

真核生物において、タンパク質をコードする遺伝子の数は、ゲノムのサイズ（ヌクレオチド数）によらず、数千～数万の範囲に収まっている（図1）。しかし、この遺伝子の数は固定的に維持されているわけではなく、進化の過程では、遺伝子の喪失や獲得が繰り返し起こっている。ゲノムが新しい遺伝子を獲得する機構には、(a)遺伝子重複や遺伝子水平伝播などがある。

生物のゲノム配列には太古から現在に至る生命の進化の歴史が刻まれている。例えば、(b)様々な生物種について相同遺伝子の配列を比較することで、種の系統関係を推定することができる。



* マウスの相同遺伝子数を
1としたときの相対値

図1. 真核生物各種における、ゲノムの大きさ、およその遺伝子数、およびヒトの遺伝子と相同な遺伝子の数（相対値）。左端には系統関係を示す。Putnam *et al.*, *Science*, 2007 より改変。

- 問1. 下線部 (a) について。新たに生じた重複遺伝子は、やがてどのような運命をたどるか。進化の過程で、重複した遺伝子に起こると予測される現象を2つ挙げ、それぞれ2行程度で説明せよ。
- 問2. 下線部 (b) について。種の系統関係を再構築するとき、相同遺伝子のオルソログ遺伝子とパラログ遺伝子のうち、どちらを使用すべきか。それぞれの遺伝子の特徴を説明した上で、3行程度で答えよ。
- 問3. 図1について。意外なことに、二胚葉性のイソギンチャクの方が、三胚葉性であるショウジョウバエや線虫よりも、ヒトの遺伝子と相同な遺伝子を多くもっている。また同様に、脊椎動物で高度に保存されているタンパク質ドメインもイソギンチャクの方が多くもっている。これらの理由として考えられる可能性を挙げ、3行程度で考察せよ。

<文2>

一般に動物は化合物 X を合成することができない。しかし2種のアブラムシ(カメムシ目に属する昆虫)から抽出した DNA から、X の生合成経路に含まれる酵素の1つであるタンパク質 Y をコードする遺伝子 Y の配列が PCR により増幅された。当初は DNA サンプルに他の生物の DNA が混入した可能性も疑われたが、検討の結果、確かにアブラムシのゲノムに遺伝子 Y が存在し、アブラムシの系統のみで遺伝子水平伝播で獲得されたものであると推論された。

- 問4. 下線部 (c) について。この推論に矛盾しない記述を、次の (ア) ~ (ウ) から全て選べ。
- (ア) 完全に無菌化したアブラムシから抽出した DNA を用いると、遺伝子 Y の配列は PCR で増幅されない。
- (イ) 昆虫以外の節足動物の一部で、ゲノム上に遺伝子 Y の存在が確認され、系統解析を行うと、アブラムシのサンプルから増幅された遺伝子 Y と単系統群となる。
- (ウ) アブラムシの遺伝子 Y の配列の近傍に、化合物 X の生合成経路に含まれる別の酵素をコードする遺伝子の配列が存在する。

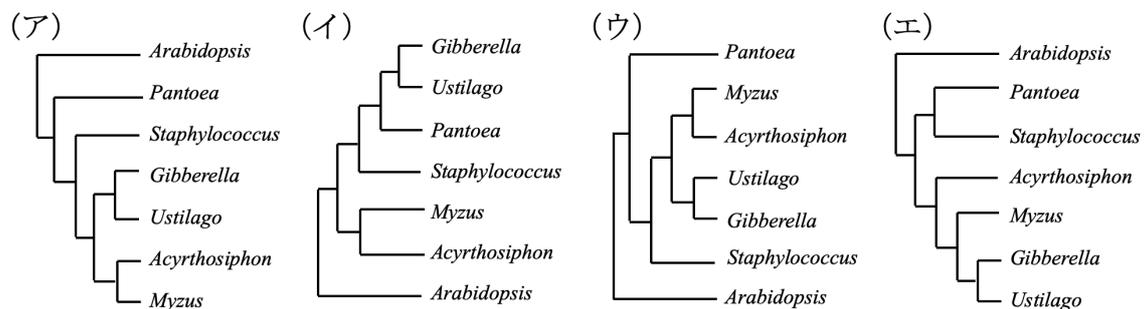
[実験 I]

このアブラムシの遺伝子 Y の進化的背景を明らかにするため、アブラムシ 2 種のほか、植物、細菌、真菌類からこの遺伝子を単離し、タンパク質 Y のアミノ酸配列を決定して比較した (表 1)。

表 1. タンパク質 Y の部分アミノ酸配列における種間の違い (異なるサイトの数の割合)

	<i>Acyrtosiphon pisum</i> (アブラムシ)	<i>Myzus persicae</i> (アブラムシ)	<i>Ustilago maydis</i> (真菌類)	<i>Gibberella fujikuroi</i> (真菌類)	<i>Staphylococcus aureus</i> (細菌)	<i>Pantoea agglomerans</i> (細菌)	<i>Arabidopsis thaliana</i> (植物)
<i>Acyrtosiphon pisum</i> (アブラムシ)	0	0.02	0.33	0.39	0.58	0.65	0.71
<i>Myzus persicae</i> (アブラムシ)	-	0	0.33	0.39	0.58	0.65	0.71
<i>Ustilago maydis</i> (真菌類)	-	-	0	0.32	0.58	0.58	0.67
<i>Gibberella fujikuroi</i> (真菌類)	-	-	-	0	0.54	0.56	0.69
<i>Staphylococcus aureus</i> (細菌)	-	-	-	-	0	0.58	0.69
<i>Pantoea agglomerans</i> (細菌)	-	-	-	-	-	0	0.69
<i>Arabidopsis thaliana</i> (植物)	-	-	-	-	-	-	0

問5. 表 1 の結果を用いて遺伝子 Y の分子系統解析を行うと、どのような系統関係が推定されるか。正しい系統関係を反映している遺伝子系統樹を次の (ア) ~ (エ) から全て選べ。



* 全て距離行列法 (UPGMA) で系統樹を作成している。

問6. 問 5 で推定した系統関係から、アブラムシにおける遺伝子 Y の進化的背景、特に獲得した時期と遺伝子 Y の起源となった生物がもつアブラムシとの生態的關係について、3 行程度で考察せよ。

<文 3>

ある二倍体生物の常染色体上の遺伝子座 L には、アレル (対立遺伝子) A とアレル a が存在する。この生物の 2 つの集団について考える。集団 1 はサイズが非常に大きく、遺伝子座 L は (d) ハーディ・ワインベルグ平衡状態 にあるとする。集団 2 では、単位時間当り m の割合 ($0 < m < 1$) の個体が集団外に移動し、同数の個体が集団 1 から移動してくる。そのため、集団 2 のサイズは変化しないが、アレル A の頻度は時間とともに変化する。

問7. 下線部 (d) について。集団 1 におけるアレル A の頻度が 0.4 であるとき、集団 1 の遺伝子型 Aa の頻度を求めよ。

問8. 集団 1 のアレル A の頻度を q とする (q は定数)。時刻 0 における集団 2 のアレル A の頻度を p_0 、時刻 0 から t 単位時間経過した時刻 t における集団 2 のアレル A の頻度を p_t とする。ここで、 t は正の整数とし、時間経過については離散的に扱う。また、集団 2 において、個体の移動以外の要因でアレル A の頻度が変化することはないものとする。次の (1) と (2) に答えよ。

- (1) p_t を、 p_{t-1} 、 q 、 m を用いて表せ。
- (2) p_t を、 p_0 、 q 、 m 、 t を用いて表せ。

問9. 集団 2 のアレル A の頻度は、時間が経過すると ($t \rightarrow \infty$ とすると) q に近づくと期待される。しかし、遺伝的浮動の効果により、集団 2 のアレル A の頻度は、 q 以外の値も取りうる。図 2 は、 $q = 0.5$ 、 $m = 0.01$ と仮定し、遺伝的浮動の効果まで考慮して、理論的計算によって求めた平衡状態における集団 2 のアレル A の頻度の確率密度分布 (平衡頻度分布) である。次の (ア)、(イ)、(ウ) のうち、最も大きな集団サイズを仮定したのはどれか。また、そのように考えた理由について、3 行程度で述べよ。

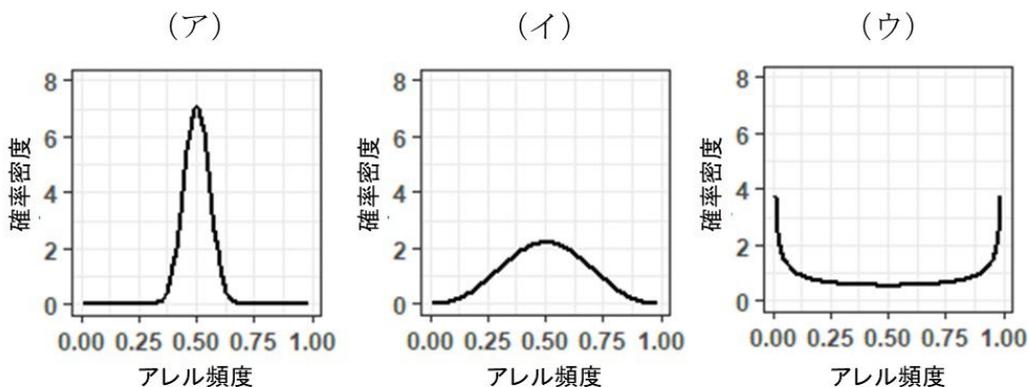


図 2. 集団 2 におけるアレル A の平衡頻度分布。

[第5問]

【小問1】(生物化学・生物情報科学分野)

次の文を読み、以下の(1)～(4)に答えよ。

真核細胞は、解糖系によって、(a)グルコースから正味2分子のATPと2分子の を生成する。 はその後、(b)ミトコンドリアマトリックスへと輸送され、アセチルCoAに変換されてクエン酸回路で利用される。また、アセチルCoAは、 β 酸化と呼ばれる代謝過程を介して、(c)脂肪酸からも生じる。哺乳類の細胞では、 β 酸化は、細胞小器官である または で起こる。

- (1) 文中の空欄 ～ に入る適切な用語を記せ。
- (2) 下線部(a)について。グルコースの重合体であるアミロースとアミロペクチンの構造を、両者の違いに触れつつ以下の語を全て用いて3行程度で説明せよ。

【語群】1-4 結合、1-6 結合

- (3) 下線部(b)について。ミトコンドリアマトリックス内のタンパク質の多くは、細胞質基質(サイトゾル)において合成された後に、ミトコンドリアマトリックス内に輸送される。この輸送メカニズムを、以下の語を全て用いて6行程度で説明せよ。

【語群】シグナル配列、TOM複合体、TIM23複合体

- (4) 下線部(c)について。不飽和脂肪酸は、同じ炭素数の飽和脂肪酸より融点が低い。その理由を3行程度で述べよ。

【小問 2】（動物学分野）

次の文を読み、以下の (1) ～ (3) に答えよ。

脊椎動物の眼の発生においては鍵となる少数の転写因子が重要な役割を果たす。神経管において前後軸に沿った領域化が起こると、Rx1 や Pax6 といった転写因子の作用により、前脳領域の内部に将来眼を形成する領域が特殊化する。Pax6 のオルソログ遺伝子はショウジョウバエにおいても単独で異所的な複眼形成を誘導する能力を持つことから、眼形成の 遺伝子と呼ばれる。脊椎動物と節足動物の間で器官形成の 遺伝子が共通していることは、眼の分子発生プログラムが、(a) 両者の共通祖先以来保存されてきたことを示唆している。

脊椎動物の神経管を構成する神経幹細胞は頂端—基底極性 (apico-basal polarity) を持ち、細胞周期に同期して、頂端—基底極性に沿った核の上下運動を行なう。網膜の場合には、レンズに近い 面で DNA 合成が起こり、色素上皮に接する 面で細胞分裂が起こる。神経幹細胞は 分裂を繰り返すことで未分化な幹細胞を維持しつつ、多様な分化細胞を一定の順序で産生する。分化した細胞は神経幹細胞よりも 側へと移動し、(b) 個々の細胞タイプごとに固有の空間位置を占める。こうした網膜発生プログラムにより、一定の構造の網膜神経回路が形成される。

- (1) 文中の空欄 ～ に入る適切な語を語群から選んで答えよ。同じカタカナの空欄には同じ語が入る。

【語群】 減数、対称、非対称、スーパー、マスター、サーバント、頂端、基底

- (2) 下線部 (a) について。発生プログラムの類似性をもとに推定される、脊椎動物と節足動物の共通祖先のボディプランを 3 行程度で説明せよ。
- (3) 下線部 (b) について。光刺激依存的な情報はどのように脳へと伝達されるか。脊椎動物網膜を構成する「双極性細胞」、「視細胞」、「神経節細胞」の 3 つの細胞タイプについて、レンズ側から色素上皮側への軸に沿った空間配置に言及しつつ、4 行程度で説明せよ。説明に図を用いても構わないが、行数には含めない。

【小問 3】（植物学分野）

陸上植物の世代交代と遺伝について、以下の (1) ~ (3) に答えよ。

- (1) 陸上植物の世代交代の過程について、4 行程度で説明せよ。
- (2) 被子植物シロイヌナズナの個体において、ある遺伝子が Aa の組み合わせとする。 A と a の 2 つのアレル間では遺伝子の機能に差がなく、また遺伝にゆがみはない。この個体から自殖で得られる全ての種子のなかで、以下の 2 つの組み合わせそれぞれの期待される割合とその理由を、合わせて 4 ~ 6 行程度で述べよ。
組み合わせ①：種皮 Aa ・胚 Aa ・胚乳 AAA
組み合わせ②：種皮 aa ・胚 aa ・胚乳 aaa
- (3) シロイヌナズナである表現型を示す変異体個体を調べたところ、変異の原因は遺伝子 B に関してヘテロ接合型 Bb であるためだとわかった。この個体について上記 (2) の遺伝子について調べたところ Aa という遺伝子型であった。この変異体個体の自殖により得られた種子を調べたところ、1 果実から得られた種子数は野生型と変わらなかった。また種子を蒔いたところ全てが発芽したので、それぞれの子葉の遺伝子型を調べたところ、半数は $AABB$ 、残り半数が $AaBb$ であった。この変異体個体の遺伝子 b について実験結果からわかることを、2 つ述べよ。

【小問 4】（人類学分野）

ヒトは霊長類（霊長目）の一員として進化した。以下の（1）～（4）に答えよ。

- （1） 他の哺乳類と比較したときの霊長類の生物学的な特徴を 3 つ挙げよ。
- （2） 遺伝的分析により、ヒトとチンパンジーの分岐年代が推定可能である。約何万年前と推定されているか。またなぜそのような推定が可能なのか、3 行程度で説明せよ。
- （3） 現在最古の初期人類とされているサヘラントロプス・チャデンシス（*Sahelanthropus tchadensis*）は、その頭蓋骨の形態的特徴から直立二足歩行をしていたと考えられている。なぜ頭蓋骨からそのような推定が可能なのか、3 行程度で説明せよ。
- （4） ヒトの「脳の大型化」にはどのような進化的背景が考えられるか。行動や社会を含む生態学的要因に触れつつ 5 行程度で説明せよ。

【小問 5】（進化・自然誌学分野）

種分化について、以下の (1) ~ (3) に答えよ。

- (1) 異所的種分化と同所的種分化について、種分化の要因に触れながら 4 行程度で説明せよ。
- (2) 種分化機構の一つとして、倍数体形成による種分化が知られている。同質倍数体化により、2 倍体生物から 4 倍体の新たな種が同所的に分化する仕組みについて、以下の語をすべて用いて 6 行程度で説明せよ。

3 倍体、配偶子

- (3) 近縁な 2 種の分布域が接触した場合、両種の雑種が作りだされる交雑帯が形成されることがある。交雑帯が近縁な 2 種に及ぼす影響のうち、「融合」と「強化」とは何か、それぞれ 3 行程度で説明せよ。

草稿用紙