

2021 年度
九州大学大学院システム生命科学府
生命系 3 講座入試
(生命医科学・分子生命科学・生命理学)
専門科目・筆記試験問題

解答にあたっての注意事項

- (1) 問題番号 [1]～[20] の中から任意に 4 問を選択して、解答用紙に解答すること。(各 50 点、計 200 点)
- (2) ひとりあたり 4 枚の解答用紙を配布するが、解答用紙は問題毎に 1 枚使用すること。また、それぞれの解答用紙に受験番号と選択した問題番号を必ず記入すること。解答用紙を綴じているホッチキスの針は外さないこと。
- (3) 解答用紙が表側で不足する場合は、裏側も使用してもよい。
- (4) 解答時間は 2 時間とする。

問題番号 [1] <生化学>

次の文章を読んで、設問 (1)、(2) に答えなさい。(計 50 点)

哺乳類の細胞表面に局在するタンパク質の(ア)は、赤血球を除くすべての細胞に発現しており、非感染時には自己タンパク質由来のペプチド断片を抗原提示する。一方、(イ)は、プロフェッショナル抗原提示細胞とも呼ばれる(ウ)、単球・マクロファージ、およびB細胞に発現して抗原提示に関与する。T細胞にはCD抗原である(エ)を発現するキラーT細胞と(オ)を発現しているヘルパーT細胞がある。(ウ)は、貪食したタンパク質由来のペプチド断片を(イ)を介してナイーブヘルパーT細胞に抗原提示する。ナイーブヘルパーT細胞が活性化されるには、抗原提示された断片ペプチドがナイーブヘルパーT細胞上の(カ)によって認識される必要がある。しかし、その活性化には(カ)との相互作用だけでなく、(ウ)に発現されている(キ)分子がナイーブヘルパーT細胞表面のCD28と相互作用する必要がある。この際、(キ)を含まない抗原刺激を受けたT細胞は、麻痺状態の(ク)となる。B細胞は(ケ)と呼ばれる一次リンパ器官で分化し、一方、T細胞は(コ)で分化する。B細胞は、B細胞レセプター(BCR)により抗原を認識するが、BCRの実体は(サ)である。腸管における抗原は、(シ)板に存在するM細胞が取り込んで(ウ)に渡す。無顎類のヤツメウナギにおいては、抗原受容体として(ス)がリンパ球様細胞に発現している。抗体のアイソタイプである(セ)はすべての脊椎動物に見られる。鳥類に進化するとIgAが出現し、さらに哺乳類になるとIgGやアレルギーに関与するアイソタイプである(ソ)が出現する。

(1) 文中の(ア)～(ソ)に入る適切な語句を答えなさい。(30点)

(2) 文章中の下線で示したように、タンパク質抗原を貪食した(ウ)は、抗原由来のペプチド断片をナイーブヘルパーT細胞に抗原提示し、その後、同じ抗原を貪食したB細胞との共同作業により、ペプチド断片に特異的な抗体が産生される。ところが、あるタンパク質に化学物質Aを結合させた抗原で免疫すると、抗原提示されるペプチド断片Xに化学物質Aが含まれていないにも関わらず、化学物質Aに対する特異的な抗体産生が誘導される。その分子機構について、下記の語句をすべて使って説明しなさい。なお、語句は繰り返し使ってもよい。(20点)

語句: 化学物質Aを認識できるナイーブB細胞; 化学物質Aを結合したタンパク質抗原; ペプチド断片Xの抗原提示; ペプチド断片Xに特異的なナイーブヘルパーT細胞; ペプチド断片Xに特異的な活性化ヘルパーT細胞; ペプチド断片Xを抗原提示するB細胞; 化学物質Aに対する抗体産生細胞

問題番号 [2] < 生化学 >

ATP に関する以下の文章について、下の設問 (1) ~ (6) に答えなさい。(計 50 点)

(a) ATP は生体のエネルギー通貨とも呼ばれ、生体の多くの活動を支えている。ATP は生体の活動に伴い、常時消費され、また作られている。1 日に作られる ATP の重さは、私たちの体重と同程度にも達する。ATP はエネルギー通貨としての機能の他、遺伝情報の伝達や翻訳を担う (ア) の合成のための直接の基質としても用いられる。

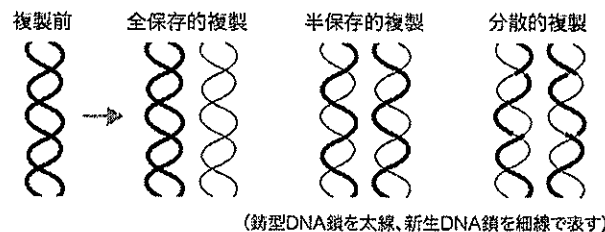
動物細胞においては好氣的条件下では、(b) 大部分の ATP は (イ) と呼ばれるオルガネラで合成される。(c) このオルガネラで最も多くの ATP が作り出される過程は (ウ) 的リン酸化と呼ばれる。一方、多くの植物には、光エネルギーを利用して ATP を合成する光合成の明反応 (光化学反応) と呼ばれる機構が存在する。この機構は (エ) と呼ばれるオルガネラで働いている。(イ) や (エ) における ATP 合成の多くは、(d) 脂質二重層 (脂質二重膜) に埋め込まれた膜タンパク質である ATP 合成酵素が担う。ATP 合成酵素は脂質二重層を挟んだ (オ) の濃度勾配を利用し、触媒反応が α 、 β サブユニットに対する γ サブユニットの (カ) と共役した機構である、(カ) 触媒機構 (あるいは (カ) 型触媒作用) により ADP とリン酸から ATP を合成する。(e) (イ) や (エ) の ATP 合成酵素の立体構造は、サブユニット構成も含め、お互いによく類似している。

- (1) 文中の (ア) ~ (カ) に入る適切な語句を答えなさい。(18 点)
- (2) 下線(a)に関して、ATP 中の全ての種類の元素を元素記号で答えなさい。(5 点)
- (3) 下線(b)に関して、解糖系ではこのオルガネラではない細胞内の別の区画で ATP が合成されるが、それは細胞内のどの区画か答えなさい。(3 点)
- (4) 下線(c)に関して、同じ質量のグルコースとステアリン酸 (脂肪酸の一種) が好氣的条件下で完全に代謝される場合を比較すると、この過程での ATP 合成も含め、代謝経路全体で合成される ATP の量はどちらの方が多いか答えなさい。(3 点)
- (5) 下線(d)に関して、高等動物の細胞膜における脂質二重層を構成する代表的なリン脂質の名称を 2 つ答えなさい。また細胞膜を構成するリン脂質以外の脂質の名称を 1 つ答えなさい。また、リン脂質が水溶液中で脂質二重層を形成する仕組みを、その物理化学的性質に基づいて答えなさい (図を使用してもよい)。(15 点)
- (6) 下線(e)に関して、これらのオルガネラや細菌の ATP 合成酵素の立体構造がどれもよく類似している理由を進化的観点から考察して答えなさい。(6 点)

問題番号 [3] <分子遺伝学>

DNA の複製に関する以下の文章を読み、設問に答えなさい。(計 50 点)

細胞の染色体DNAが半保存的に複製されることはMeselsonとStahlによって示された。彼らは下図に示す全保存的、半保存的、分散的複製モデルを実験的に区別したのである。分散的複製モデルはDelbrückが指摘した二重鎖巻き戻しの問題点に由来する。DNAは(a)10.5塩基対に一回ずつ「まつわる」(あるいは絡まる)ので、長い二重らせんを巻き戻すには、まつわりを解消するため鎖の切断と再結合が必要と思われるのである。MeselsonとStahlの実験結果は明確に半保存的複製モデルを支持したが、二重鎖巻き戻しにはDelbrückが指摘したまつわりの解消も必要であり、細胞内では酵素(b)がDNAの切断と再結合を介してまつわりを解消し、巻き戻しを補助している。



- (1) 下線(a)について、閉環状 DNA においてはまつわりの数 (リンキング数: Lk) が定まる。DNA にひずみがない状態の Lk を Lk_0 とするとき、2100 塩基対からなる閉環状 DNA の Lk_0 を求め、計算式とともに答えなさい。また、この DNA の Lk が 175 であるとき、DNA は正の超らせんをとるか、負の超らせんをとるかを、理由とともに答えなさい。なお、DNA は B 型構造をとると考えてよい。(13 点)
- (2) 酵素(b)は作用機序の違いから大きく I 型と II 型に分けられる。酵素(b)の一般名称を答えなさい。さらに、I 型と II 型それぞれの作用機序を、違いが分かるように説明しなさい。(12 点)
- (3) 真核生物の染色体には半保存的な複製だけでは維持できない領域も存在する。その領域の名称と、特異的な維持機構に必要な酵素名を答えなさい。(10 点)
- (4) A 君は複製モデルを Meselson と Stahl とは異なる方法で再検討した。A 君は G1 期に同調したヒト培養細胞の培地に標識ヌクレオチドを添加し、細胞が S 期を一回通過する間培養を継続して標識ヌクレオチドを複製された DNA に取り込ませ、直後の M 期で、凝縮した分裂期染色体を観察した。(15 点)
 - (a) 全保存的および半保存的複製モデルでは、それぞれどのような分裂期染色体の標識パターンが観察されるか説明しなさい。
 - (b) A 君の実験では半保存的複製モデルと分散的複製モデルを区別することが困難である。二つのモデルを区別するには、A 君の実験にどのような実験を追加すれば良いか、その実験の結果観察される分裂期染色体の標識パターンとともに説明しなさい。

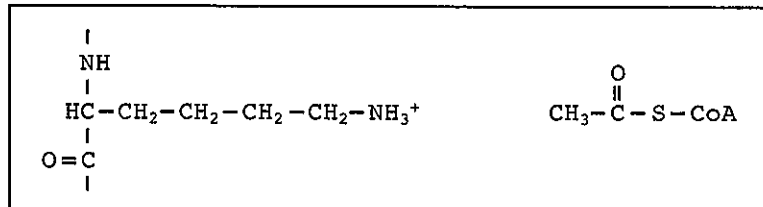
問題番号 [4] <分子遺伝学>

遺伝子の転写調節に関する以下の文章を読み、設問に答えなさい。(計 50 点)

- (1) 以下の文の (ア) (イ) (ウ) に当てはまる語句を答えなさい。

真核生物において、タンパク質をコードする遺伝子の転写は、多くがプロモーターとエンハンサーによって調節される。プロモーターは (ア) 点近傍に存在し、近位調節エレメントとコアプロモーターから構成される。コアプロモーターは、(イ) 群と (ウ) からなる転写開始前複合体が形成される領域である。エンハンサーには転写調節因子が結合し、遺伝子の転写を促進する。遺伝子発現の時空間制御はエンハンサーが担っている。エンハンサーは制御する遺伝子から遠く離れたゲノム領域に位置することもあり、遺伝子の上流にあっても下流にあっても構わない。(15 点)

- (2) エンハンサー領域のヌクレオソームには、ヒストン H3 の N 末端から 27 番目のリジン残基 (H3K27) がアセチル化されている、という特徴が認められる。このアセチル化修飾においてアセチル基の供与体となるのはアセチル CoA である。以下にリジン残基とアセチル CoA の構造式を示す。アセチル化リジン残基の構造式を図示しなさい。(10 点)



- (3) B 君は、クロマチン免疫沈降法を用いて胎齢 14.5 日のマウス生殖腺間質細胞の H3K27 のアセチル化状態を調べ、遺伝子 A の転写開始点から約 5 kb 離れた位置に、この細胞集団特異的にアセチル化 H3K27 が集積する約 300 bp の領域 a を発見した。この領域が遺伝子 A の転写を制御するエンハンサーであるかを調べたい。それを必要十分に示すためには、領域 a にこの細胞集団で働くエンハンサーとしての活性があること、領域 a が遺伝子 A の転写を制御していることの二点を示す必要がある。この二点を証明するための具体的な実験を、それぞれ一つずつ提案しなさい。(15 点)
- (4) エンハンサーの機能は、一般的にエンハンサー領域内に存在する一つもしくは複数の 10 bp 程度の領域 (コア領域) によって発揮される。B 君は、マウス近縁のほ乳類のゲノム情報を調べ、領域 a に相当する領域がそれらのゲノムにも存在することを見いだした。さらに、領域 a に相当する領域の塩基配列をマウス近縁種間で比較することでコア領域を予測した。この方法でコア領域を予測することができた理由を述べなさい。(10 点)

問題番号 [5] <細胞生物学>

以下の文章を読み、下記の問いに答えなさい。(計 50 点)

哺乳動物由来の培養細胞から細胞破碎液を調製し細胞分画を行なった。それぞれの画分について SDS ゲル電気泳動による分離とタンパク質 A、B そして C に対する特異的な抗体を用いてウェスタンブロッティングを行ったところ、これらのタンパク質はいずれも細胞質画分に存在することがわかった。このとき、タンパク質 A と B の見かけ上の検出量は同程度であったが、(a) タンパク質 A と比較してタンパク質 B はその合成と分解を素早く繰り返す代謝回転の早いタンパク質であるという仮説を立て、(b) パルス・チェイス標識法を用いた実験で検証することにした。また、その後の解析から、(c) タンパク質 B はポリユビキチン化されて ATP 依存的なタンパク質分解を受けること、一方、(d) タンパク質 A と C は球状タンパク質であり、お互いに結合してヘテロ複合体を形成していること、さらに(e) タンパク質 C は細胞外からのシグナルに応答してリン酸化を受けていることが推測されたので、引き続き解析を進めた。

- (1) 下線(a)で示した仮説を検証するために行う下線(b)の実験手法について、200 字程度で解説しなさい。(10 点)
- (2) 上記 (1) の実験を行なったとき、下線(a)の仮説が正しかった場合に予想される実験結果について述べなさい。(10 点)
- (3) 下線(c)で示した分解を担うタンパク質複合体の一般的な名称を答えなさい。(4 点)
- (4) 上記 (3) による分解の標的となるタンパク質がポリユビキチン化される仕組みを、その反応を担う 3 種の酵素名と働きに言及しながら簡潔に説明しなさい。(10 点)
- (5) タンパク質 A と C はそれぞれ単量体ではなく、下線(d)で示したようなヘテロ複合体として存在することを検証するための実験手法をひとつ挙げ、予想される実験結果について解説しなさい。(10 点)
- (6) 下線(e)で示したようなタンパク質のリン酸化において、そのリン酸化部位となり得るアミノ酸残基の名前を 3 種類挙げて答えなさい。(6 点)

問題番号 [6] <細胞生物学>

以下の文章を読み、下記の問いに答えなさい。(計 50 点)

上皮組織は、上皮細胞が互いに接着してシートを形成することで、体内と外界を隔てる役割を担っている。また、上皮組織は、細胞外マトリックスから形成される基底膜の上になっている。上皮細胞同士の間および上皮細胞と基底膜の間は、形態や機能の異なる複数の接着装置によりつなぎ止められている。

- (1) 基底膜を構成するタンパク質を 2 つ挙げなさい。(6 点)
- (2) 上皮細胞同士の間につくられる細胞接着装置を 1 つ挙げ、その構造の中心となる膜貫通型の細胞接着分子を答えなさい。(8 点)
- (3) 上皮細胞と基底膜との間に形成される細胞接着装置を 1 つ挙げ、その構造の中心となる膜貫通型の細胞接着分子を答えなさい。(8 点)
- (4) 細胞接着分子は、複数のタンパク質から構成される複合体を介して、細胞骨格と連結している。(2) および (3) で解答した細胞接着分子が、それぞれどのような細胞骨格と連結しているか、細胞骨格の名称を答えなさい。(8 点)

細胞接着装置は、細胞と細胞あるいは細胞と基底膜を機械的に結合する以外にも、細胞内のシグナル情報伝達を制御することで、細胞の増殖や分化など様々な生命現象に関与する。ある細胞接着分子 A の発現を抑制した培養細胞では、アポトーシスが亢進するという表現型が観察された。

- (5) 培養細胞において、特定の遺伝子の発現を抑制する方法を 1 つ挙げて、2 行程度でその方法について説明しなさい。(10 点)
- (6) アポトーシスを起こした細胞の特徴を 2 つ挙げなさい。(10 点)

問題番号 [7] <発生生物学>

次の文章を読んで、以下の問いに答えなさい。(計 50 点)

ひとたび終末分化した体細胞は、基本的に別の種類の細胞に分化することはないと一般的に考えられていた。しかし、ガードン博士が核移植を用いた体細胞クローンの作製に成功したことで、卵の中に核内のエピジェネティックな情報を初期化することが可能な因子が含まれていることが示唆されてきた。受精卵は全ての細胞になりうる可能性をもつ細胞であり、発生が進むと胚盤胞からはすべての体組織が、栄養外胚葉からは胎盤が形成される。山中博士らが胚性幹細胞(ES 細胞)で同定されたリプログラミング因子を強制発現させることで、細胞の強制的な再初期化によって人工多能性幹細胞 (iPS 細胞)を樹立した。

- (1) 幹細胞の特徴を、簡潔に説明しなさい。(10 点)
- (2) ガードン博士が行った核移植実験とはどのような実験か、具体的に説明しなさい。(10 点)
- (3) ES 細胞の説明として正しいものを、以下の (a) ～ (e) の中から全て答えなさい。(10 点)
 - (a) 子宮着床前の胚から樹立された多能性幹細胞
 - (b) 子宮着床後の胎児中胚葉から樹立された多能性幹細胞
 - (c) 体細胞から樹立された多能性細胞
 - (d) ES 細胞を利用してノックアウトマウスを作成することができる。
 - (e) ES 細胞を樹立するには核移植が必要である。
- (4) iPS 細胞の説明として正しいものを、以下の (a) ～ (e) の中から全て答えなさい。(10 点)
 - (a) 液性因子を振りかけることによって体細胞から樹立された多能性幹細胞
 - (b) 複数個の遺伝子導入によって受精卵から樹立された多能性幹細胞
 - (c) 複数個の遺伝子導入によって体細胞から樹立された多能性幹細胞
 - (d) 樹立に受精卵を用いないため倫理的問題を回避できる。
 - (e) ES 細胞より常に多くの分化能をもつ。
- (5) iPS 細胞の問題点を述べたものを、以下の (a) ～ (e) の中から全て答えなさい。(10 点)
 - (a) ES 細胞と比べて大きく分化能が劣ること。
 - (b) 受精卵を滅失して作成するため倫理的問題を伴うこと。
 - (c) ヒト iPS 細胞を動物の胚盤胞に注入してさらに動物の子宮に移植すると、倫理的問題が生じること。
 - (d) 初期化が不完全なことによる細胞株間の差が大きいこと。
 - (e) iPS 細胞の樹立には、癌遺伝子 *c-myc* を必ず用いること。

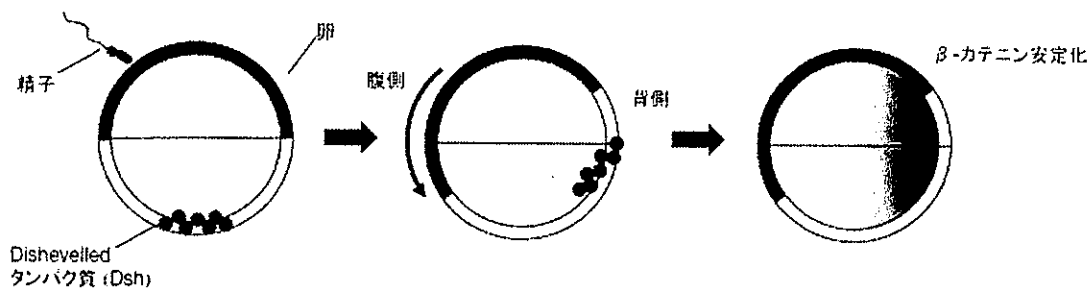
問題番号 [8] <発生生物学>

次の (1) から (3) の問いに答えなさい。(計 50 点)

(1) ウニの原腸陥入に関する以下の記述について正しいものを、全て答えなさい。(10 点)

- (a) ウニの原腸の伸長には原腸壁を構成する細胞の並び替えが重要なはたらきをしている。
- (b) ウニの原腸の伸長には、陥入した原腸の先端から遊離する一次間充織細胞のはたらきが重要である。
- (c) ウニの原腸の伸長には原腸壁を構成する細胞の増殖が重要なはたらきをしている。
- (d) ウニの原腸は陥入して伸長した後、胚の動物半球側の胞胚腔壁と融合して開口する。開口したところが将来の胚における肛門となる。
- (e) ウニの原腸陥入が始まると植物極板の細胞は、アクチンとミオシンの働きによって変形する。

(2) 下図はアフリカツメガエルの受精後の背腹軸の決定過程を模式的に示している。以下の問いに答えなさい。(計 20 点)



- (a) 表層回転が起きる時期に卵の植物極側から紫外線を照射すると、ある細胞骨格系が破壊され表層回転が阻害された。表層回転に関わる細胞骨格系の名称を答えなさい。(5 点)
 - (b) Dsh はどのように β -カテニンを安定化するのか、答えなさい。(7 点)
 - (c) 背腹軸決定において、安定化された β -カテニンが示す細胞内動態とその機能を答えなさい。(8 点)
- (3) ショウジョウバエの発生について以下の問いに答えなさい。(計 20 点)
- (a) ショウジョウバエの卵原細胞は細胞分裂の後に最終的に 2 種類の細胞に分化する。2 種類の細胞の名称を答えなさい。(8 点)
 - (b) ショウジョウバエの初期卵割の様式の名称を答えなさい。(4 点)
 - (c) ショウジョウバエの受精卵が 10 回から 12 回目の核分裂を行っている時期の胚は何と呼ばれているか、答えなさい。(4 点)
 - (d) ショウジョウバエの幼虫の体内に形成されており、変態の後に成虫の付属肢などになる組織は何と呼ばれているか、答えなさい。(4 点)

問題番号 [9] <植物生理学>

次の文章を読んで、以下の問いに答えなさい。(計 50 点)

- (1) 植物細胞を特徴づける代表的なオルガネラであるプラスチド(色素体)について以下の問いに答えなさい。(計 26 点)

- (a) 以下の文章中の(ア)～(ウ)に入る適切な語句を答えなさい。(9 点)

被子植物の場合、プラスチドはその存在する細胞によって様々な形態的・機能的分化を示す。茎頂分裂組織などの未分化な細胞では、小型で内膜系がほとんど発達していない(ア)が存在する。分化した(ア)にはいろいろな名称がある。緑葉では葉緑体が光合成を行い、根では(イ)がデンプンを貯蔵し、ある種の花卉では(ウ)が色素を合成する。

- (b) 葉緑体は光合成の他にも植物にとって重要な機能を果たしている。光合成以外の葉緑体の機能について3つ挙げなさい。(9 点)

- (c) 葉緑体は独自の DNA を保有している。葉緑体 DNA にコードされた遺伝子を2つ挙げ、その機能について簡単に述べなさい。(8 点)

- (2) 葉肉細胞で作られた光合成産物が、最終的に師管に濃縮される過程について以下の問いに答えなさい。(計 24 点)

- (a) 光合成産物の輸送形態となる主な物質を1つ述べなさい。(4 点)

- (b) 以下の文章中の(エ)と(オ)に入る適切な語句を答えなさい。(6 点)

光合成産物を必要な場所へ輸送する器官を(エ)と呼び、光合成の行う葉や塊茎がそれに該当する。一方、その光合成産物を受け取る器官を(オ)と呼び、根や果実などが挙げられる。(エ)と(オ)の関係は植物の成長段階で変化し、例えば成長中の若い葉は(オ)であるが、成熟した葉は(エ)にあたる。

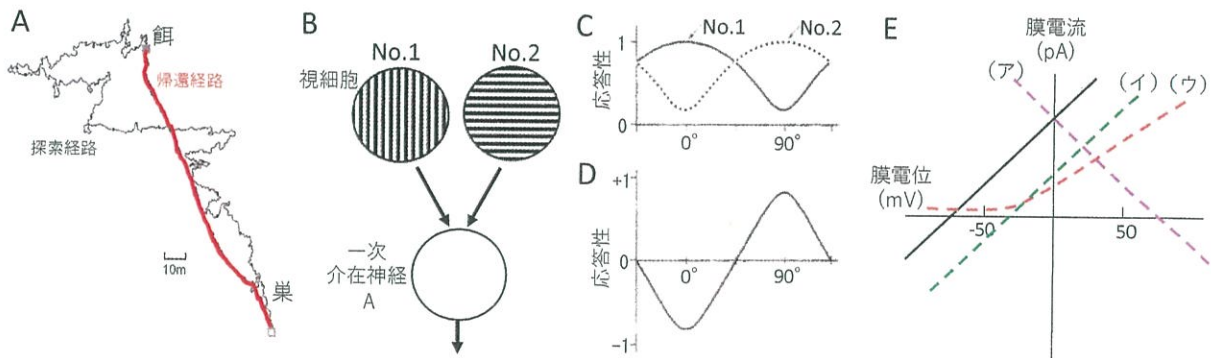
- (c) 師管に光合成産物が濃縮される仕組みを150字程度で述べなさい。(14 点)

問題番号 [10] <神経生物学>

次の文章を読んで、以下の問いに答えなさい。(計 50 点)

ある昆虫の餌探索行動を観察すると、餌を発見するまでの経路に関係なく、餌を発見した後の巣への帰還経路は、ほぼ直線であった(図 A)。この結果はこの昆虫が自分と巣との位置関係を把握していることを示している。この位置関係の把握には、太陽光によって作られる天空の偏光の向きのパターンが重要であることが分かった。この昆虫は、特殊な視細胞群を用いて天空の偏光の向きを読み取ることによって、方位を知ることができた。

この特殊な視細胞群は、光の強度に応じて応答するだけでなく特定の偏光方向に強く応答する性質を持っている。これらのうち視細胞 No. 1 と視細胞 No. 2 は下流の一次介在神経 A に化学シナプスを形成している(図 B)。図 C は、偏光の向きを変化させたときの光刺激(光強度は一定)に対する視細胞 No. 1 と視細胞 No. 2 の応答性を示す。図 D は、一次介在神経 A の応答を同様に測定した結果である。



C,Dグラフ横軸：偏光の向き
C,Dグラフ縦軸：スパイク頻度の相対変化(暗条件でのスパイク頻度を0とした)

- (1) 化学シナプスには抑制性と興奮性の2種類のシナプスがある。抑制性と興奮性のシナプス入力の一つずつ、それぞれ 50-150 字程度で説明しなさい。リガンドの種類、受容体の種類、膜電位の変化を含めて記載すること。(10 点)
- (2) 図 C と図 D から、一次介在神経 A には視細胞 No. 1 と視細胞 No. 2 からそれぞれどのようなシナプス入力がかかっていると考えられるか答えなさい。ただし、他の神経細胞からの入力はないものとする。(10 点)
- (3) 一次介在神経 A における視細胞 No. 1 と視細胞 No. 2 からの情報の統合は、偏光の検出にどのような役割をされると考えられるか、50-150 字程度で答えなさい。ただし、視細胞 No. 1 と視細胞 No. 2 の光強度への応答性は同じであるとする。(10 点)
- (4) シナプス入力が増進性か抑制性かはリガンドの種類だけでは決まらない。例えば、リガンド B が同じ Cl⁻イオンチャネルを介して作用する場合でも、抑制を引き起こされるシナプス後細胞と興奮を引き起こされるシナプス後細胞がある。これは細胞内の Cl⁻イオン濃度の違いに起因する。抑制と興奮が起こる機構を、次の語句をすべて用いて説明しなさい。(15 点)

語句：Cl⁻イオン濃度、ネルンストの式、静止膜電位

参考：20℃でのネルンストの式 $E' = \frac{58}{z} \log_{10} \frac{[\text{ion}]_o}{[\text{ion}]_i}$

(z：移動電子数、[ion]_o：イオンの細胞外濃度、[ion]_i：イオンの細胞内濃度)

- (5) (4) のリガンド B 存在下で、シナプス後細胞の膜電位を変化させながら膜を通過する電流をパッチクランプ法で測定した(図 E)。リガンド B が抑制的に作用するシナプス後細胞では黒い実線のような結果が得られた。リガンド B が興奮的に作用するシナプス後細胞を用いて同じ実験を行った場合の結果を、(ア)-(ウ)の中から選びなさい。ただし、この実験は生体内のイオン環境を維持したまま行い、膜やチャネルの性質に違いはないと考える。(5 点)

問題番号 [1 1] <遺伝学・集団遺伝学>

以下の問い(1)、(2)に答えなさい。(計 50 点)

(1) 血友病 A は X 染色体上の F8 遺伝子の異常により発症する伴性劣性(潜性)遺伝病である。あるメンデル集団において、血友病 A の罹患率 (=患者の頻度) を I 、保因者の頻度を H 、また F8 遺伝子の正常アレルから血友病アレルへの突然変異率は男女ともに μ とし、逆向きの突然変異は考えない。また女性の罹患者はきわめて稀で無視してよく、保因者の適応度は減少しないとする。このとき I は、保因者でない母親の F8 遺伝子が新たに変異を起こす確率 $((1-H) \times \mu)$ と、保因者である母親からすでに存在する変異を受け継ぐ確率 $(1/2 \times H)$ 、さらに保因者である母親の健常アレルに新たに生じた血友病アレルを受け継ぐ確率 $(1/2 \times H \times \mu)$ の和である。しかし $H\mu$ はきわめて小さい値なので $H\mu = 0$ とすると、 $I = \mu + (H/2)$ と近似できる。このとき以下の問いに答えなさい。(計 25 点)

- (a) 罹患した父親の適応度 (= 子供を残す確率) を f とするとき、 H を、 I 、 μ 及び f で表しなさい。(極めて小さい値となる $H\mu$ 及び $I\mu$ は 0 と近似してよい) (7 点)
- (b) I を μ と f で表しなさい。(6 点)
- (c) 血友病 A の適応度 (f) が 0.7 のとき、(i) 罹患率 I と (ii) 保因者の頻度 H を、突然変異率 μ で表しなさい。(各 6 点、計 12 点)

(2) 以下のアサガオの変異体は全て野生型に対して劣性(潜性)として問いに答えなさい。獅子牡丹とよばれる観賞用のアサガオは、第 2 染色体に座乗する獅子とよばれる葉が巻き込み花卉が管状になる変異体と、第 6 染色体に座乗する牡丹とよばれる八重咲きの花をつける変異体との二重ホモ接合変異体である。いずれの変異もホモ接合体は不稔のため、両方の変異についてヘテロ接合となっているきょうだい株を自殖することで江戸時代から維持されてきた。(計 25 点)

- (a) 獅子と牡丹の両方の変異をヘテロ接合で持つことが分かっている株からとった種子をまいたところ、二重ホモ接合変異体(獅子牡丹)は何株に 1 株出現すると期待されるか。また、獅子と牡丹の両方の変異をヘテロ接合で持つ株は全体の何%か。(各 3 点、計 6 点)
- (b) (a)の種子をまいて獅子牡丹を 90%以上の確率で出現させるために、何粒以上まけば良いだろうか。 $\log_{10}2=0.3$ 、 $\log_{10}3=0.48$ として必要な粒数を求めなさい。(6 点)
- (c) 獅子変異から 1%の組換え率の距離に丸葉という稔性のある葉形の変異が存在する。獅子変異を保持する相同染色体とは別の相同染色体上に、丸葉変異を保持した状態(相反、trans)で自殖によって維持している系統がある。不稔の獅子変異を維持する上で、このような系統を用いるとどのような利点があるか。(6 点)
- (d) 獅子と丸葉変異の間で毎世代、わずかに組換えを起こすため(c)の状態が壊れ、同じ相同染色体上に獅子変異と丸葉変異もった状態(相引、cis)の二重ヘテロ接合体が生じる。同じ世代に生じた相反(trans)の二重ヘテロ接合体何株あたり、相引(cis)の二重ヘテロ接合体が 1 株の割合で生じるか。(7 点)

問題番号 [1 2] <遺伝学・集団遺伝学>

以下の問い(1)、(2)に答えなさい。(計 50 点)

(1) 集団の分岐は種分岐のもととなり、正常な交配が集団の間で不可能になることで別種となる。交配不能となるまでは、集団間で交配し子孫を残すことがある。(計 25 点)

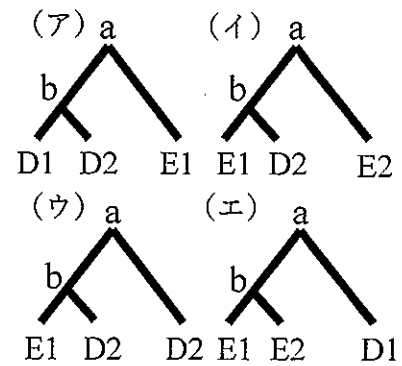
(a) 種 A、種 B、種 C の遺伝子 Q について塩基配列を決定したところ、種 A と種 B にそれぞれ固有の変異が 1 つ、種 A と種 B に共通で種 C にはない変異が 1 つ、種 C に固有の変異が 2 つあった。変異は時間に比例して生じると仮定し、この変異の数をもとに、

種 A、種 B、種 C の系統関係を表す系統樹を変異を黒丸(右例)で示し作成しなさい。(5 点)



(b) 遺伝子 Q のアレル(対立遺伝子)の塩基配列を、種 A の集団 D と集団 E から得て系統樹を作成した。その結果、集団 D からのアレルと集団 E からのアレルの分岐年代が、集団間の分岐年代よりも古かった。この原因について述べなさい。なお年代推定の方法に問題はないとする。(7 点)

(c) 遺伝子 Q のアレルの塩基配列を集団 D と集団 E から得て、系統樹を作成した。右の系統樹のうち集団間交雑が期待されるものをすべて選びなさい。D1、D2、D3、E1、E2、E3 については、アルファベットは集団を、番号は配列番号を示す。(5 点)



(d) (c) の集団間交雑の可能性のある系統樹において、各分岐点の年代(a、b)と集団の分岐年代(Z)の以下の関係のうち、集団間交雑を支持するものをすべて選びなさい。(8 点)

(カ) $a=Z$ 、(キ) $b=Z$ 、(ク) $b < Z < a$ 、(ケ) $a < Z$ 、(コ) $b > Z$

(2) ある集団からサンプルをとり、ゲノム中の離れた二ヶ所の領域の塩基配列を取得した。領域 1 の長さは 5kb であり、領域 2 の長さは 20kb であった。下はそれらの配列から変異サイトのみを抜き出したものである。以下の問いに答えなさい。(計 25 点)

(a) 塩基多様度は n を配列数、 d_{ij} を i 番目と j 番目の配列間のサイトあたり相違数、 C を配列の

領域1-1	G	A	G	C	G	T	T	C	C	G	A	A	G
領域1-2	T	A	G	A	A	T	T	C	T	T	A	A	G
領域1-3	G	A	A	A	A	T	G	A	C	G	C	T	C
領域1-4	G	C	A	A	A	A	G	A	C	G	A	A	C
領域1-5	G	C	A	A	A	T	G	A	C	G	A	A	C

領域2-1	A	T	G	C	A	G
領域2-2	G	C	C	A	T	T
領域2-3	A	T	G	C	A	G
領域2-4	A	T	G	C	A	G
領域2-5	A	T	G	C	A	G

組み合わせ数として $\sum_{i=1}^{n-1} \sum_{j=i+1}^n d_{ij} / C$ で求められる。領域 1 と 2 の塩基多様度をそれぞれ求めなさい。(各 5 点、計 10 点)

(b) これらの領域間の多様性の違いを生んだ原因として何が考えられるか。考えられる要因を二通り挙げてそれぞれ簡潔に説明しなさい。また、これらの可能性を検証するために必要な実験あるいは解析を提案しなさい。(各 5 点、計 15 点)

問題番号 [1 3] <生態学>

以下の問い (1)、(2) に答えなさい。(計 50 点)

(1) 種多様性に関する以下の設問に答えなさい。(計 30 点)

生物群集の種多様性という概念を理解する上で重要なことは、種多様性が空間スケールに依存するという点である。一般に大面積の生息地を小面積の区画に分けた場合、小区画内の種多様性を (ア)、全体の種多様性を (イ)、両者の違いを (ウ) という。

異なる生物群集の種多様性を比較する際に、(エ) と (オ) の両方を含んだ尺度である相対優占度曲線が利用される。相対優占度曲線は、個体数や現存量を多い順に並べた種の順位に対して、各種の相対優占度をプロットしたグラフである (図 1)。

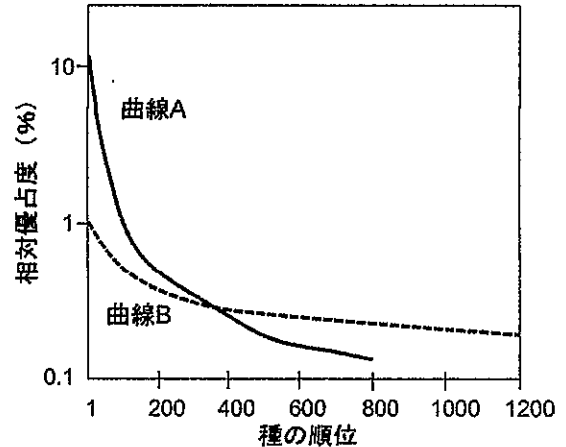


図1

(a) 文中の (ア) ~ (オ) に入る適切な語句を答えなさい。(各 3 点、計 15 点)

(b) 図 1 の曲線 A は海水、曲線 B は土壌における微生物群集の相対優占度曲線を示しているものとする。相対優占度曲線の形は、それぞれの環境における群集の多様性を反映する。曲線 A と曲線 B を比較し、海水と土壌ではどちらの方が多様性が高いかを述べ、その理由も簡潔に説明しなさい。(8 点)

(c) 海水と土壌の微生物群集の多様性の違いには、どのような環境要因が影響していると考えられるか 100 字以内で説明しなさい。(7 点)

(2) 群集の多種共存機構を考える上で、ロトカ・ヴォルテラの競争式が役に立つ。ここで N_1 、 N_2 は種 1、種 2 の個体群密度を表し、この 2 種の環境収容力を、それぞれ K_1 、 K_2 、内的自然増加率を r_1 、 r_2 とする。 α_{12} 、 α_{21} は競争係数である。

$$\frac{dN_1}{dt} = r_1 N_1 \left(1 - \frac{N_1 + \alpha_{12} N_2}{K_1} \right)$$

$$\frac{dN_2}{dt} = r_2 N_2 \left(1 - \frac{N_2 + \alpha_{21} N_1}{K_2} \right)$$

ロトカ・ヴォルテラ競争式から得られる競争の結果は、種 1、種 2 それぞれの増加率がゼロになる N_1 と N_2 の 2 つのゼロ生長線の相対的な位置関係によって 4 通りある。以下の条件の場合、両種の競争の結果はどうなるか、種内競争、種間競争の語句を用いて 150 字以内で説明しなさい。(各 10 点、計 20 点)

(a) $K_1 < \frac{K_2}{\alpha_{21}}$ かつ $K_2 < \frac{K_1}{\alpha_{12}}$

(b) $K_1 > \frac{K_2}{\alpha_{21}}$ かつ $K_2 > \frac{K_1}{\alpha_{12}}$

問題番号[14] <生態学>

動物は他の個体に対して空間を防衛することがあり、防衛される空間は、なわばり（英語では territory）と呼ばれている。以下の（１）から（５）の各問いに答えなさい。（計 50 点）

（１）次の文を読み、その内容が正しいかどうかを理由とともに述べなさい。
自然条件下で、なわばりを持つ動物のほとんどは鳥類、哺乳類、魚類など脊椎動物（脊索動物）であり、それ以外の動物でなわばりを持つものはほとんどない。（10 点）

（２）次の文を読み、その内容が正しいかどうかを理由とともに述べなさい。
同じ種で、個体群密度により、なわばりを持つか持たないかが変わることはない。（10 点）

（３）なわばりをめぐる侵入者と防衛個体のあいだの相互作用は、激しい攻撃のやりとりまでエスカレートしないことも多く、儀式化された闘争の例であるとも考えられている。動物における儀式化された闘争の例を 2 つ挙げなさい。なお、挙げる例はなわばりに関連したものでも関連しないものでもよい。（6 点）

（４）なわばりと行動圏（英語では home range）のちがいを 100 字以内で説明しなさい。（18 点）

（５）オスによる交尾なわばりが見られる動物においては、なわばりを持つオスとは異なる方法でメスを獲得する、なわばりを持たないオスが見られることがある。このような、なわばりを持たないオスをなんと呼ぶか答えなさい。（6 点）

問題番号 [1 5] <海洋生物学>

(解答は英語・日本語のどちらでもよい [英語/ラテン語と指示してある場合以外]。文法などの間違いは採点に影響しない。)

Choose TWO topics from the following five and discuss. Within each chosen topic, mention at least one organism (or group of organisms) and indicate its phylum or class in Latin/English. (total: 50 points, 25 points each)

- (1) Algal blooms in shallow coastal waters
- (2) Ecological characteristics of detritivores in estuaries
- (3) Distribution and ecological roles of seagrass beds
- (4) Problems of acidification in marine environments
- (5) Reproduction and population dynamics of pelagic fishes

問題番号 [1 6] <海洋生物学>

(解答は英語・日本語のどちらでもよい [英語/ラテン語と指示してある場合以外]。文法などの間違いは採点に影響しない。)

Answer the following questions concerning open-water planktonic ecosystems and their organisms. (10 points each, total: 50 points)

- (1) Explain the global distribution of planktonic ecosystems with high biotic productivity.
- (2) Explain the linkages between planktonic and benthic ecosystems.
- (3) Choose one taxonomic group (specify a phylum in Latin) of planktonic organisms and describe their ecological and morphological characteristics which are unique compared with benthic relatives.
- (4) Explain the phenomena of vertical migration in planktonic organisms.
- (5) Discuss the reasons why the temporal variation in productivity is large in high latitude planktonic systems.

問題番号 [1 7] <数理生物学>

資源を巡る闘争を説明するモデルに、タカ・ハトゲームがある。タカ・ハトゲームでは、タカ戦略 (H) は相手の出方に関わらず攻撃し、ハト戦略 (D) は平和的に振る舞う。タカ戦略同士が出会うと激しい闘争に発展し、結果として勝率 $1/2$ で資源 (v) を手に入れるが負けた場合は怪我を負う損失 (c) を支払う。ハト戦略同士が出会うとお互いに資源を半分ずつ分け合う。タカ戦略とハト戦略が出会うとハト戦略は逃げ出しタカ戦略が資源をまるごと手に入れる。これらをまとめると 2 個体間で行われるタカ・ハトゲームの利得表は下記のように表される。なお利得表の () 内の数値は個体 2 の利得を表す。以下の問いに答えなさい。(計 50 点)

		個体 2 の戦略	
		タカ (H)	ハト (D)
個体 1 の戦略	タカ (H)	$\frac{v-c}{2} \left(\frac{v-c}{2} \right)$	$v \ (0)$
	ハト (D)	$0 \ (v)$	$\frac{v}{2} \left(\frac{v}{2} \right)$

(1) 十分に個体数の多い集団を考える。各個体はタカ戦略あるいはハト戦略のいずれかを確定的にとる純粋戦略を持ち、集団内の他個体とランダムに対戦すると考える。このとき、集団中のタカ戦略をとる個体の割合を p 、ハト戦略をとる個体の割合を $1-p$ とすると、ハト戦略をとる個体の適応度の期待値 W_D は $(1-p)v/2$ となる。タカ戦略をとる個体の適応度の期待値 W_H を同様に求めなさい。(10 点)

(2) (1) の状況において、タカ戦略をとる個体の割合変化は、集団の平均適応度 $\bar{W} = pW_H + (1-p)W_D$ を用いた以下の微分方程式(1)に従うと考える。このとき式(1)の平衡点は 3 つ存在し、これら 3 つの平衡点の値は x, y, z である。 x, y, z を求め、各平衡点が示す状態を説明しなさい。(10 点)

$$\frac{dp}{dt} = (W_H - \bar{W})p \quad (1)$$

(3) (2) で得られた各平衡点の局所安定性を求め、ハト戦略が安定して存在するために必要な条件を説明しなさい。(10 点)

(4) これまでは、集団の純粋戦略分布の時間的変化として各戦略の進化過程をとらえた。今度は集団中の野生型個体は、タカ戦略を確率 q で、ハト戦略を確率 $1-q$ で組み合わせた混合戦略を持つと考える。この混合戦略の進化的安定性を以下の手順に沿って調べなさい。(各 10 点、計 20 点)

(a) 野生集団にタカ戦略を確率 q' でハト戦略を確率 $1-q'$ でとる突然変異体がわずかな割合 ε だけ生じた。野生型個体と突然変異体の適応度を求めなさい。(10 点)

(b) (a) で求めた適応度の大小関係をもとに、タカ戦略を確率 x, y, z でもつ 3 通りの混合戦略がそれぞれ進化的に安定な戦略であるかどうかを調べなさい。このとき、 x, y, z は (2) で得られた各平衡点の値に等しい。また突然変異体は任意の確率でタカ戦略をとるとする。(10 点)

問題番号 [1 8] <数理生物学>

2020 年、世界各国で新型コロナウイルスが大流行し、また、日本国内においても甚大な被害を引き起こすことになった。各国政府は、流行の段階に応じた様々な対策を講じることで流行の制御を試みた。以下の問いに答えなさい。(計 50 点)

(1) 新型コロナウイルス感染症は、新型コロナウイルスである“SARS-CoV2”による感染症のことである。WHO はこのウイルスによる感染症のことを“COVID-19”と名付けた。国中や世界中で、感染症が流行することは \boxed{X} と呼ばれており、WHO は感染症の感染力や流行の、その時々状況に応じて、 \boxed{X} に至るまで 6 つの警戒区分に分類している。この警戒区分は、対象となる感染症の原因となる病原体の病原性の強さや、流行の程度を考慮して総合的に WHO が判断して警戒や対策の実行を呼びかけるものである。X を英語で答えなさい。(5 点)

(2) 総人口数が N 人である地域で新型コロナウイルス感染者が発生した瞬間から t だけ経過した時刻における非感染者数を $S(t)$ 、感染者数を $I(t)$ 、回復者数を $R(t)$ とすると、これらは以下の微分方程式に従う。

$$\frac{dS(t)}{dt} = -\beta S(t)I(t),$$

$$\frac{dI(t)}{dt} = \beta S(t)I(t) - rI(t),$$

$$\frac{dR(t)}{dt} = rI(t).$$

ここで、 r は感染者の回復率、 β は新型コロナウイルスの伝播率を表す。また、新型コロナウイルスによる死亡率は無視できるくらい小さいと仮定する。総人口数 $N(t) = S(t) + I(t) + R(t)$ が従う微分方程式を導出し、 $N(t)$ を求めなさい。(5 点)

(3) 典型的な 1 人の感染者を考えた場合、時刻 $t = s$ までに感染者が回復する確率は \boxed{A} である。この時、時刻 $t = s$ における確率密度関数が \boxed{B} となる。感染者が回復するまでの期待時間は \boxed{C} である。従って、感染者は平均して \boxed{C} 時間後に回復する。A、B、C に入る式を答えなさい。(15 点)

(4) 流行初期において感染者が生産する 2 次感染者数の総数は基本再生産数 R_0 と呼ばれる。問題 (2) の数理モデルのパラメータである β と r を含めて、 R_0 を定式化しなさい。(10 点)

(5) 一般的に伝播率 β は単位時間当たりの接触回数 c と単位接触当たりの感染率 p の積、すなわち $\beta = c \times p$ と定義できる。ある地域における新型コロナウイルスの基本再生産数が $R_0 = 2.5$ であった。仮に、接触を一律に制限できると仮定した場合、最低何%の接触回数を制限する政策を実施すれば流行をコントロールできるか答えなさい。(10 点)

(6) また、総人口数が N 人のうち 20% が医療従事者であり、接触を制限できない場合を考える。流行をコントロールするためには、残り 80% の人々の接触を最低何%制限させる必要があるか答えなさい。(5 点)

問題番号 [1 9] <情報生物学>

次の文章を読んで、以下の問いに答えなさい。(計 50 点)

様々な生物種のオーソログ遺伝子のアミノ酸配列を比較することで、それらの生物種の進化的な系統関係を推測することが可能である。図 1 A に示すのは、あるオーソログ遺伝子のアミノ酸配列を用いた分子系統解析から得られた進化系統樹である。通常、アミノ酸配列同士の比較だけからでは、系統樹の根、すなわちもっとも古い分岐点を決めることができず、このような無根系統樹として表すのが一般的である。根の位置を決めるためには、これまでの生物進化の知見に照らして、解析対象としている生物種よりも明らかに遠い生物種 Y の相同配列を加えた比較解析を行う必要がある(図 1 B)。そうすることで、生物種 Y の枝が結合した部分(菱形)が比較したい生物種の共通祖先、すなわち根にあたると予想される有根系統樹が得られ、時間軸に沿った種の分岐順の解釈が可能となる。

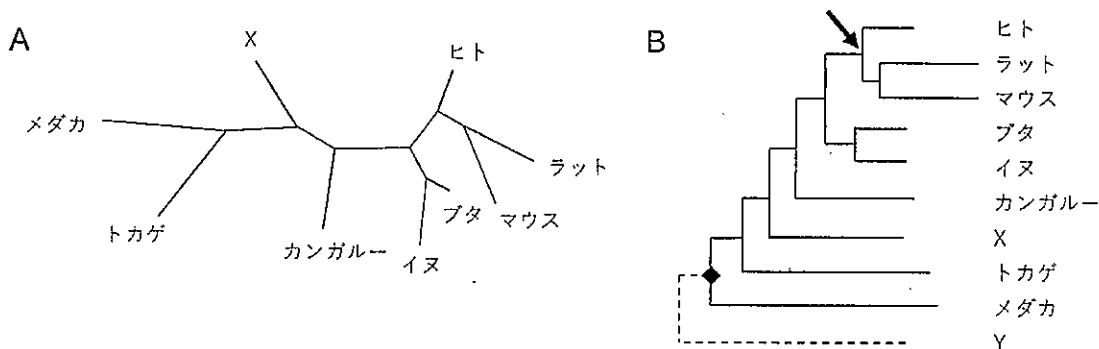


図 1. あるオーソログ遺伝子のアミノ酸配列の比較から得られた無根系統樹(A)とそれらに生物種 Y を加えることで得られた有根系統樹(B).

- (1) 図 1 A の系統樹の生物種 X としてもっとも適当なものを次の中から選び、記号で答えなさい。(5 点)
(ア) クジラ、(イ) カモノハシ、(ウ) イルカ、(エ) カエル
- (2) 図 1 B のような有根系統樹を得るために用いられる生物種 Y のことを何と呼ぶか、次の中から選び、記号で答えなさい。(5 点)
(ア) 外部枝、(イ) 内部枝、(ウ) アウトグループ、(エ) リファレンスゲノム
- (3) 生物種 Y としてもっとも適切なものを次の中から選び、記号で答えなさい。(5 点)
(ア) サメ、(イ) フグ、(ウ) カエル、(エ) ニワトリ
- (4) 問い(3)の選択枝に列挙した4つの生物種それぞれについて、問い(3)の解答として選んだ(あるいは選ばなかった)理由を1行程度で簡潔に述べなさい。(20 点)
- (5) 図 1 B の矢印が示す分岐のおよその年代を次の中から選び、記号で答えなさい。(5 点)
(ア) 75 万年前、(イ) 750 万年前、(ウ) 7,500 万年前、(エ) 7 億 5000 万年前
- (6) ヒトの疾患モデル動物としてマウスがよく用いられるが、その理由について、分子進化的およびその他の観点から 100 字程度で述べなさい。(10 点)

問題番号 [2 0] < 数学 >

次の (1) から (5) に答えなさい。(計 50 点)

ベクトル関数 $\mathbf{u}(t) = \begin{pmatrix} x(t) \\ y(t) \end{pmatrix}$ は、行列 $\mathbf{A} = \begin{pmatrix} -1 & 1 \\ \frac{1}{2} & -\frac{3}{2} \end{pmatrix}$ によって与えられる常微分方程式

$$\frac{d\mathbf{u}}{dt} = \mathbf{A}\mathbf{u} \quad \text{①}$$

を満たす。このとき、次の (1) から (4) に答えなさい。

(1) 行列 \mathbf{A} の固有値をすべて求めなさい。(10 点)

(2) 行列 \mathbf{A} を対角化しなさい。(10 点)

(3) 行列の指数関数 $\exp[t\mathbf{A}]$ を対角化しなさい。(10 点)

(4) 常微分方程式①を解いて、 $\mathbf{u}(t)$ を求めなさい。ただし、初期条件は $\mathbf{u}(0) = \begin{pmatrix} 0 \\ 3 \end{pmatrix}$ と与える。(10 点)

常微分方程式①において、 $\mathbf{A} = \begin{pmatrix} -a & b \\ c & -d \end{pmatrix}$ と改めて与える。ただし、 a, b, c, d は非負の定数

で、 $\det(\mathbf{A}) = 1$ を満たす。このとき、次の (5) に答えなさい。

(5) $\mathbf{u}(t)$ が振動、もしくは、減衰振動する条件を求めなさい。(10 点)