

**1** 次の文章を読み、以下の問1～5に答えなさい。

細胞骨格は細胞の空間的な構成や力学的な性質、及び、細胞運動の基本となる繊維系で、微小管、中間径フィラメント、マイクロフィラメントからなる。

問1 微小管を構成する主要なタンパク質の名称を答えなさい。

問2 中間径フィラメントを構成する主要なタンパク質の名称を三つ答えなさい。

問3 小腸上皮細胞の概略図を描き、中間径フィラメントが密に存在する部位を示して、その部位の名称を答えなさい。

問4 以下の(1)～(4)の記述の正誤を答え、誤っている場合はその理由を説明しなさい。

(1) 微小管とアクチンフィラメントには極性があり、サブユニットの重合速度が速い側をプラス端と呼び、サブユニットの解離速度が速い側をマイナス端と呼ぶ。

(2) 一般に動物細胞では、マイナス端に向かう微小管モータータンパク質が積み荷を細胞の周辺部に運び、プラス端に向かう微小管モータータンパク質が積み荷を細胞の中心部に運ぶ。

(3) 中間径フィラメントは束ねてねじったより合わせコイル構造をしているため、微小管に比べると非常に曲がりやすい性質を持っている。

(4) 細胞膜上での **Cdc42** の活性化は糸状仮足の形成を促進し、**Rac** の活性化はストレスファイバーや **focal adhesion** の形成を促す。

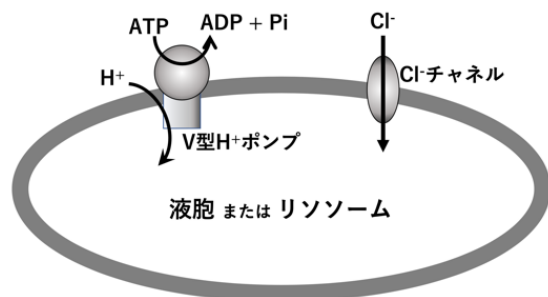
問5 細胞内では臨界濃度以上のアクチン分子がモノマーで存在している場合がある。どのような仕組みにより存在しているのかを答えなさい。また、そのようにモノマーのアクチン分子が存在する生理的意味を答えなさい。

2 次の文章を読み、以下の問1～9に答えなさい。

細胞において、細胞膜は細胞と外部領域とを物理的に分ける透過障壁となっている。細胞膜はリン脂質を基本構造とし、そこに他の脂質や膜タンパク質が埋め込まれている。(a)純粋なリン脂質二重層は糖、アミノ酸、イオンをほとんど透過させない。動物の血液や細胞外液のNaCl濃度は多くの場合「ア」程度である。一方、細胞内液のNa<sup>+</sup>濃度は細胞外液の1/10程度である。この細胞内外のNa<sup>+</sup>濃度勾配形成維持は、細胞内から細胞外にNa<sup>+</sup>を能動輸送すると同時に細胞外から細胞内にK<sup>+</sup>を能動輸送するP型ポンプ（P型Na<sup>+</sup>/K<sup>+</sup>ポンプ）により主に行われている。P型Na<sup>+</sup>/K<sup>+</sup>ポンプにより消費されるATPは、細胞が消費するATPの約1/3にも及ぶ。(b)動物細胞はこの細胞膜を隔てたNa<sup>+</sup>濃度勾配を利用して、細胞外から細胞内への物質輸送を行っている。

細胞膜の片側の陽イオンの数が陰イオンより多く、反対側では少なく、膜の内外での電荷量に差があるときに細胞膜には膜電位が生じる。(c)通常時、動物細胞においては約-70 mV（膜の内側が外側に対して-70 mV）の静止膜電位が生じている。(d)細胞によっては膜の内側が外側に対して正となる膜電位の逆転が起きることがある。

細胞小器官においては、細胞膜とは別の膜タンパク質が存在する。ミトコンドリアの内膜、葉緑体のチラコイド膜、細菌の細胞膜には「イ」の濃度勾配を利用してエネルギーを産生する「ウ」が存在する。(e)リソソーム、植物液胞などにはV型H<sup>+</sup>ポンプが存在し、これらの細胞小器官内腔を酸性化している。(f)V型H<sup>+</sup>ポンプだけでは液胞のpHはあまり下がらないが、液胞膜にあるCl<sup>-</sup>チャネルが開きCl<sup>-</sup>が細胞質から液胞内に流入すれば（図）、より多くのH<sup>+</sup>が流入して、液胞のpHを下げる事が可能となる。



- 問1 下線部(a)の理由をリン脂質二重層の化学的性質から説明しなさい。
- 問2 にあてはまる最も適切な濃度を下記から選びなさい。  
1.5 mM, 5 mM, 15 mM, 50 mM, 150 mM, 500 mM
- 問3 , にあてはまる最も適切な語句を答えなさい。
- 問4 細胞膜透過における能動輸送と受動輸送の違いを簡潔に(1~2行程度で)述べなさい。
- 問5 下線部(b)において輸送される物質を1つ答え、その物質はどのようにして輸送されるか答えなさい。
- 問6 下線部(c)の動物細胞における静止膜電位はP型 $\text{Na}^+/\text{K}^+$ ポンプと $\text{K}^+$ leakチャネル(静止 $\text{K}^+$ チャネル)により発生している。その発生機構を数行程度で説明しなさい。
- 問7 下線部(d)に該当する細胞を1つあげ、その細胞においてどのような機構で膜電位が逆転するか簡潔に(1行程度で)説明しなさい。
- 問8 下線部(e)の細胞小器官内腔の酸性化の生理学的意味(酸性化する必要性)を簡潔に(1~2行程度で)述べなさい。
- 問9 下線部(f)について、V型 $\text{H}^+$ ポンプだけでは液胞のpHはあまり下がらない理由および、 $\text{Cl}^-$ チャネルが開き $\text{Cl}^-$ が細胞質から液胞内に流入すれば液胞のpHを下げるのが可能となる理由をそれぞれ数行程度で説明しなさい。

**3** 以下の問1～2に答えなさい。

問1 以下の5つの用語を簡単に説明しなさい。

a キーストーン種, b 優占種, c 形質置換, d 生態系サービス, e 系統シグナル

問2 以下の①～③に答えなさい。

図1は、英国で継続的に行われている鳥類のモニタリングの結果を示している。それぞれ、英国全体と都市部の庭のスケールでの Simpson 多様度、および、種数の時系列変化を示している。Simpson 多様度 ( $D$ ) は以下の式で算出される。

$$D = 1 - \sum_{i=1}^S p_i^2$$

$p_i$ : 群集中の  $i$  種の相対的な個体数

$S$ : 群集の種数

一方、図2は、英国内で販売されている鳥の餌台用のエサの商品数の年次変化を示している。

① 図1, 2の結果から、英国におけるエサの供給が鳥類群集に与える影響を、英国全体、および庭のスケールそれぞれについて、「均等度」の語をもちいて説明しなさい。ただし、本問題で示した要因のみによってこの現象が説明できるものとする。

② 1970年代と2000年代の英国全体での鳥類群集構造(種個体数関係)は、それぞれどのようになるか。2本の線グラフで示し、図を完成させなさい。横軸は個体数による種の順位、縦軸は相対個体数(%)とする。1970年代を実線、2000年代を破線で示しなさい。グラフは概形で構わないが、確定できる値はすべて図に書き込むこと。

③ 上の①で答えた説明をより確かなものにするには、どのような観察およ

び解析を行うことが有効と考えるか。結果の予想を含めて答えなさい。

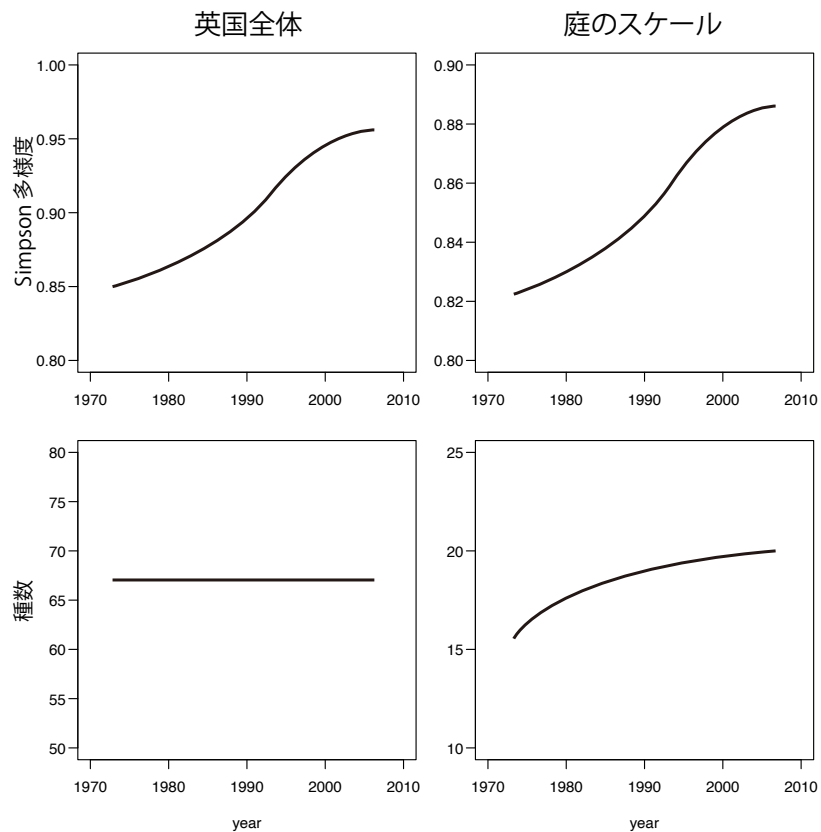


図1. 英国全体（左）と庭のスケール（右）における Simpson 多様度（上）および種数の年次変化（1973~2007 年）。庭のスケールは餌台で観察された鳥についての結果，英国全体はそれらの集計値を示す。

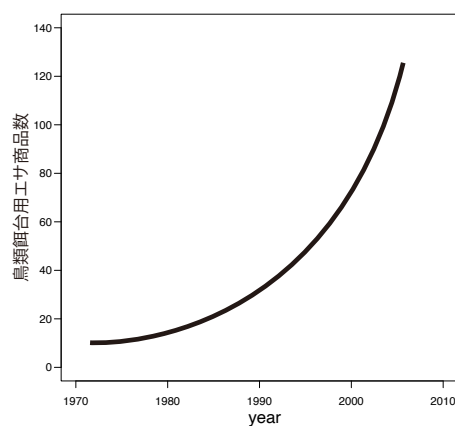


図2. 英国内で販売された鳥類の餌台用のエサの商品数の年次変化（1973~2007 年）。(Plummer et al. (2019) Nature Communications を参考に，一部改変)

**4** 以下の問1～3に答えなさい。

問1 レトロウイルスはどのようにして増殖（複製）するか，その過程について説明しなさい。

問2 真核細胞において転写後修飾が完了したRNAの模式図を描き，さらに以下の用語群から適切な語のみを選んで，模式図にそれらの位置（箇所）を記入しなさい。

用語群：

3' UTR (untranslated region)	5' UTR	5' Cap (cap structure)
CDS (coding sequence)	promoter	enhancer
intron	nuclear localization signal	
polyadenylation signal	poly(A) tail	TATA box
start codon	stop codon	

問3 真核細胞では，突然変異以外に，一つの遺伝子からアミノ酸配列が一部異なる複数のタンパク質が作られることがある。これは，(1) 遺伝子そのものに起こる機構，または (2) 遺伝子由来のRNAに起こる機構による。

(1)と(2)について，それぞれ何という機構か答えなさい。さらにそれらの機構により，どのようにして異なるタンパク質が作られるか説明しなさい。

5 次の文章を読み、以下の問1～3に答えなさい。

異質倍数体化による種分化は、植物では主要な種分化の様式である。古くは、交雑実験と雑種の減数分裂像の観察に基づくゲノム分析が唯一の解析手法であった。しかし、1970年代以降、酵素多型解析といった分子マーカーの利用が進み、新たな知見が得られるようになった。その一つが、<sup>(1)</sup>異質倍数体種の複数回起源が単一起源よりも一般的であるという認識である。

問1 異質倍数体化による種分化は、同所的種分化の一つとみなされることもある。その理由を説明しなさい。なお、祖先種との隔離が生じる機構について必ず述べること。

問2 下線部(1)に関して、Werth et al. (1985; Science 228:731-733)は、酵素多型解析を用いて、シダ植物で初めて異質倍数体種の複数回起源を支持する証拠を示した。以下のTable 1と2は、その論文からの引用である(一部改変)。Table 2の*Asplenium bradleyi*は、Table 1の*A. platyneuron*と*A. montanum*という二倍体を祖先種とする異質4倍体である。*A. bradleyi*が複数回起源を持つとなぜ言えるのか、Table 1と2の結果を見て答えなさい。

Table 1. 祖先二倍体種の5酵素遺伝子座において検出されたアレル(アリル)。アレルは、頻度の順に並べられている。アレルの名は、そのアレルの酵素産物の電気泳動での相対的移動度による。

Locus	<i>A. platyneuron</i>	<i>A. montanum</i>
ACPH	100	119
PGI-2	100, 112, 125	71, 80, 63
PGM-2	100, 42, 75	115
6PGDH	100	100
SKDH	100	135, 120

Table 2. *Asplenium bradleyi*の5集団における推定遺伝子型。( )内の数字は、電気泳動ゲル上でのバンドの濃さに基づいて推定されたgene dosageである。アレルはTable 1と同じ名で示してある。

Locus	Warren, VA	Gaston, NC	Garland, AR	Yell, AR	Callawat, AR
ACPH	100(2)/119(2)	100(2)/119(2)	100(2)/119(2)	100(2)/119(2)	100(2)/119(2)
PGI-2	125(2)/83(2)	125(2)/71(2)	112(2)/80(2)	112(2)/80(2)	112(2)/80(2)
PGM-2	42(2)/115(2)	100(2)/115(2)	42(2)/115(2)	42(2)/115(2)	42(2)/115(2)
6PGDH	100(4)	100(4)	100(4)	100(4)	100(4)
SKDH	100(2)/135(2)	100(2)/135(2)	100(2)/135(2)	100(2)/135(2)	100(2)/135(2)

問3 酵素多型解析では、アレル (アリル) の区別はつくが、アレル間の系統関係はわからない。塩基配列の決定によってアレル間の系統関係がわかれば、異質倍数体種が複数回起源を持つかどうかについても判断できる場合がある。異質4倍体種 Z は、二倍体種 X を母方、二倍体種 Y を父方として形成されたものとする。これら3種について葉緑体 DNA 上の遺伝子である *rbcL* の塩基配列を決定したところ、種 X からは X1 と X2、種 Y からは Y1 と Y2、種 Z からは Z1 と Z2 という塩基配列が得られた。種 Z が単一起源であった場合、および種 Z が複数回起源を持つ場合、それぞれの場合について期待される X1 から Z2 の6種類の塩基配列の系統樹を1例ずつ書き、そう判断した理由も簡単に述べなさい。なお、葉緑体 DNA は母性遺伝するものとする。

6 次の文章を読み、以下の問1～4に答えなさい。

およそ18億年前、真核生物が出現した時、それは単細胞生物であった。その後、長い年月をかけて、多細胞生物が出現する。一口に多細胞生物というが、その内容は多様性に富み、多細胞生物を一言で定義することは難しい。

例えば、真菌類は単細胞の生殖細胞から菌糸が発生し、細胞分裂を繰り返しながら、同じ性質の細胞が積み重なった多細胞体を形成し、生殖細胞形成時などに、特殊に分化した細胞を形成する。真菌類のような多細胞体は、原核生物のシアノバクテリアでも見られる。一方、後生動物は単細胞の受精卵から、細胞分裂によって、生物体を構成する異なる種類の細胞を反復して作ることにより、多細胞体を形成する。

問1 シアノバクテリアの中には、複数の細胞が分離せずに糸状体を形成し、細胞の形態や機能に遺伝的に制御された分化がみられるものがある。どのような機能を持った細胞が分化するか、2種類の細胞について説明しなさい。



問2 後生動物のように、卵細胞が分裂しながら細胞分化が進み、複数の器官を持った多細胞体を形成する生物分類群を、後生動物以外に2つあげなさい。ただし、分類群はできるだけ大きくとらえ、「後生動物」のように、このような多細胞体をつくる生物全体を表す分類群名を答えること。

問3 多細胞性に重要な働きを持ち、後生動物と後生動物に近縁な原生生物に共通に存在するタンパク質に、カドヘリン様タンパク質が知られる。脊椎動物の典型的なカドヘリン (Eカドヘリン) が、多細胞体の形成にどのような働きをしているか答えなさい。ただし、カドヘリンのドメイン構造や結合するタンパク質等については言及しなくてよい。

問4 後生動物内の系統関係は未解決であり、特に基部の分岐についてはいくつかの説がある。図1と図2はその中の代表的な二つを示したものである。これらの系統樹に関する以下の①と②に答えなさい。

- ① 系統樹の a に入る、後生動物に最も近縁な姉妹群となる原生生物の名称を答えなさい。
- ② 後生動物における神経系の進化について、神経系の進化が最節約的に起きたと考えると、図1の系統樹では、縦棒で示した枝上で一回だけ神経系が獲得されたと考えられる。図2の系統樹では、神経系の進化がどのように起きたと考えられるか。最節約基準に基づき、考える全ての過程（仮説）を文章で説明しなさい。補足的に図を用いても良い。

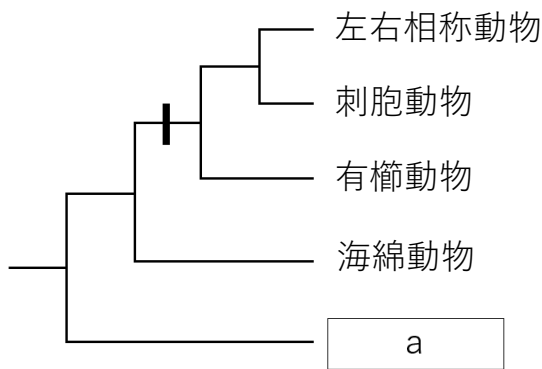


図1

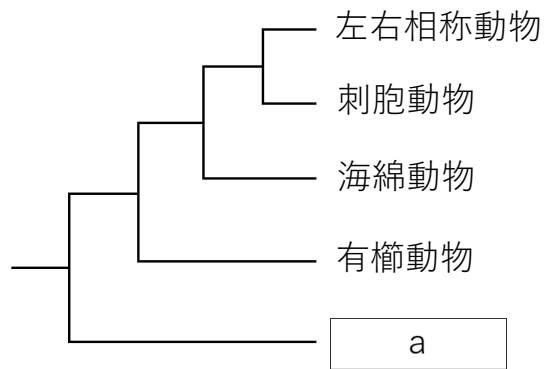


図2

7

次の文章を読み、以下の問1～3に答えなさい。

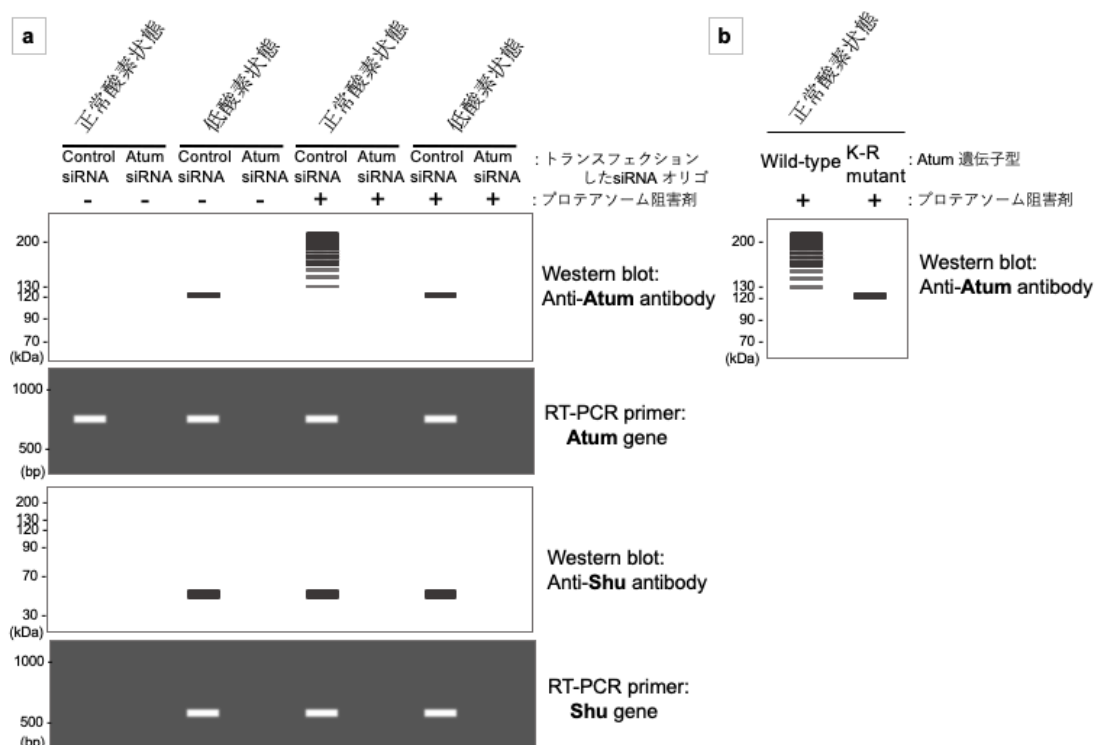
タンパク質 **Atum** はベーシック・ヘリックスループヘリックス(bHLH)をもつ1,048 アミノ酸からなるタンパク質である。その機能を解析するため、以下の実験を行った。

#### [実験 a]

ヒトの細胞に **Atum** 遺伝子を標的とした **Atum siRNA** (short interfering RNA)オリゴまたは **control siRNA** オリゴをトランスフェクションによって導入し、3日後に細胞を正常酸素状態または低酸素状態にしてさらに1日培養した。その後、それぞれの細胞を回収して、図に示す抗体または遺伝子のプライマーを用いてウエスタンブロット (イムノブロット) と reverse transcription PCR を行い、**Atum** と **Shu** の発現について調べた (図 a, プロテアソーム阻害剤(-))。さらに、同様の実験をトランスフェクション3日後の時点で培養培地にプロテアソーム阻害剤を添加した条件でも行った (図 a, プロテアソーム阻害剤(+))。

#### [実験 b]

**Atum** タンパク質の449番目のリジン残基をアルギニンに置換した変異体(K-R)を発現する細胞を作製した。プロテアソーム阻害剤存在下で1日培養してから細胞を回収し、ウエスタンブロットによってタンパク質を検出したところ、図 bの結果を得た。



問1 正常酸素状態において Atum タンパク質が発現しない仕組みを, 実験 a の結果を踏まえて説明しなさい。

問2 低酸素状態において Shu タンパク質が発現する仕組みを, 実験 a の結果を踏まえて, Atum と Shu の関係を含めながら説明しなさい。

問3 実験 b に関する以下の問いに答えなさい。

- ① Atum 野生型(wild-type)と K-R 変異体タンパク質の移動度が異なる理由として考えられることを答えなさい。
- ② Atum K-R 変異体発現細胞では, プロテアソーム阻害剤非存在下での Shu タンパク質の発現がどうなると予想されるか説明しなさい。

**8** 羊膜類（鳥類や哺乳類）の発生に関する以下の問1～4に答えなさい。

問1 胚盤葉上層（エピブラスト，epiblast）とはどのような細胞集団か，形態的な特徴を断面図を用いて示し，ここからどのような胚葉が分化するか答えなさい。

問2 鳥類あるいは哺乳類の原腸形成運動において，細胞集団はどのように移動して各胚葉を形成するか，以下の用語をすべて用いてその概略を説明しなさい。図を用いてもよい。

原条 ヘンゼン結節（あるいは結節，ノード） 胚盤葉上層 胚盤葉下層 外胚葉 中胚葉 内胚葉 脊索

問3 羊膜類も他の脊椎動物と同様に，神経外胚葉のパターン形成の初期において，神経誘導シグナル，後方化シグナル，および前方化シグナルが働いていると考えられている。神経誘導シグナルおよび神経の前方化シグナルの分子機構について，以下のシグナル因子群から2つずつ選び，それぞれの分子機構を説明しなさい。

Chordin FGF Cerberus IGF Nodal Wnt BMP Shh

問4 遺伝子Aのホモ接合体ノックアウトマウスでは，肝臓の形成が異常となり，異常な肝臓では本来発現していない遺伝子Bの発現が上昇していた。これら2つの遺伝子AとBの間に，肝臓の形成に関して機能上の相関があるかどうかを確かめるために，新たにノックアウトマウスとトランスジェニックマウスを作製する実験を計画したい。どのようなマウスを作製すればよいか，それぞれ簡潔に答えなさい。

9

次の文章を読み、以下の問1～5に答えなさい。

種子植物には、両性花のみをもつ雌雄両全株の植物や雌雄両方の単性花をひとつの個体にもつ<sup>(a)</sup>雌雄異花同株の植物が多く見られる。このような植物では、自家受精による生殖（自殖）が可能なのがある。自殖の有利な点として、同種の他個体がない場所に侵入した場合でも種子を生産できるなど受精の確率を高めることが挙げられる。また、母親個体の遺伝子を次世代に伝えるということにおいても、自殖種子は他殖種子の（b）倍の貢献をすることが出来る。この他にも送粉メカニズムの構築に関連したコストを低減させることが出来るということでも自殖は有利である。一方で、自殖の不利な点は、<sup>(c)</sup>自殖種子が他殖種子と比べて生存や繁殖能力において劣ることが多いということにある。このため、自殖を避ける仕組みのひとつとして自家不和合性が知られている。これには、<sup>(d)</sup>配偶体型自家不和合性と孢子体型自家不和合性がある。<sup>(e)</sup>自家不和合性の他にも自殖を避ける仕組みが複数存在する。

問1 下線部(a)について、雌雄異花同株の植物の例を一つ挙げなさい。

問2 (b)に入る数字を答えなさい。

問3 下線部(c)の名称を答えなさい。また、これが起きる理由を説明しなさい。

問4 下線部(d)について、花粉の自家不和合性の表現型の発現に着目して配偶体型自家不和合性と孢子体型自家不和合性の違いを説明しなさい。

問5 下線部(e)について、自殖を避ける仕組みには自家不和合性以外にどのようなものがあるか一つ挙げて説明しなさい。

**10** 以下の問1～4に答えなさい。

問1 進化ゲーム理論のモデルでは、個体間相互作用によって生じる利得（適応度上の利益やコスト）を考えることで、進化の帰結を予測することができる。一般に、ある生物の集団に2つの戦略AとBがあり、それぞれの戦略をとる個体がランダムに他個体と相互作用を繰り返すとき、各相互作用にもとづく利得を表1のような行列（利得行列）により定義することができる。 $E$ は、それぞれの組み合わせにおける利得を示し、たとえば、戦略Aが戦略Aと相互作用した場合の利得を $E(A, A)$ 、戦略Bが戦略Aと相互作用した場合の利得を $E(B, A)$ と表す。

表1 利得行列

		対戦相手の戦略	
		A	B
自身の戦略	A	$E(A, A)$	$E(A, B)$
	B	$E(B, A)$	$E(B, B)$

戦略Aをとる個体の割合を $p$ 、戦略Bの割合を $1-p$ とした場合、戦略Aと戦略Bそれぞれの個体の適応度（それぞれ $W(A)$ と $W(B)$ ）は、

$$W(A) = p \cdot E(A, A) + (1 - p) \cdot E(A, B)$$

$$W(B) = p \cdot E(B, A) + (1 - p) \cdot E(B, B)$$

のように表現できる。それでは、以下の2つの利得行列に従って戦略Aと戦略Bの個体が相互作用する場合、2つの戦略の適応度が等しくなるときの $p$ の値はそれぞれいくつになるか答えなさい。さらに、利得行列1と2のそれぞれの場合について、集団中でAの戦略をとる個体の割合( $p$ )と各戦略の適応度( $W(A)$ と $W(B)$ )の関係性をグラフを描いて示しなさい。そのさい、戦略Aを実線、戦略Bを破線とすること。

表2

利得行列1

		対戦相手の戦略	
		A	B
自身の戦略	A	1	6
	B	2	3

利得行列2

		対戦相手の戦略	
		A	B
自身の戦略	A	4	3
	B	1	6

問2 特定の割合  $p$  において2つの表現型の適応度が等しくなる状態には、安定平衡状態（進化的に安定な状態）と不安定平衡状態がある。前者は、集団中の各戦略の割合の初期値によらず2つの表現型が共存する状態を指す。一方、後者は、2つの戦略の割合の初期値に応じてその集団を席卷する戦略が変わる状況を指す。前ページの表2の2つの利得行列に従って相互作用する場合、問1で求めた割合  $p$  はそれぞれ安定平衡状態と不安定平衡状態のどちらであるか述べなさい。また、適宜、割合や適応度に関する数値を挙げながら、その理由を簡潔に説明しなさい。

問3 二倍体の生物においてヘテロ接合体の適応度がホモ接合体の適応度よりも高い場合には、集団中に複数の対立遺伝子（あるいは表現型）が維持される。このような選択圧は超優性選択と呼ばれる。超優性選択の例を一つ挙げなさい。

問4 対立遺伝子が2つ（A と a）存在し、各遺伝子型の適応度が表3のようになるような超優性選択が働いている場合、平衡状態（対立遺伝子頻度が変化しなくなる状態）では、対立遺伝子 A の割合はいくつか答えなさい。なお、 $s$  と  $t$  は正の値をとるものとする。また、A の割合を  $p$ 、a の割合を  $1 - p$  とする。

表3

遺伝子型	AA	Aa	aa
適応度	$1 - s$	1	$1 - t$