

2025年度千葉大学大学院融合理工学府博士前期課程

選抜試験学力検査問題

先進理化学専攻 生物学コース

令和6年8月1日

[専門科目]

検査時間 120 分

注意事項

- 1) 監督者から解答を始めるよう合図があるまではこの冊子を開かないこと。
- 2) 解答用紙が4枚配られたことを確認すること。
- 3) 全8問中から4問を選択して解答すること。
問い毎に別々の解答用紙を使用すること。
- 4) 解答はじめの合図があったら、すべての解答用紙にコース名と受験番号を必ず記入すること（氏名は記入しないでください）。
- 5) 各解答用紙の答案の最初に必ず問い番号を記入すること。
- 6) この冊子の本文は20ページあります。解答開始の合図後、乱丁や落丁などを発見した場合はすぐに申し出てください。

1 以下の問1～3に答えなさい。

問1 細胞は同一のシグナル分子を受容しても、細胞の種類によって異なる応答を示すことが数多く見出されている。例えば、短期のストレス応答にアドレナリン（エピネフリン）が関わることはよく知られている。その際、アドレナリンにより血糖値が上昇し、骨格筋への血流量が増加するが、逆に消化管への血流量は低下する。次の1と2に答えなさい。

1. 肝臓の細胞のアドレナリンに対する応答の機構を述べた次の文章の ～ に当てはまる物質名を答えなさい。

細胞膜に存在する β アドレナリン受容体はアドレナリンと結合すると細胞質側の細胞膜に存在する を活性化し、引き続き は を活性化する。 は ATP を 2 次メッセンジャーである に変換する。 は との結合により活性化してホスホリラーゼキナーゼをリン酸化して活性化する。こうして活性化されたホスホリラーゼキナーゼは をリン酸化して活性化することになる。これにより、 からグルコース 1-リン酸が切り出される。その後グルコース 6-リン酸を経てグルコースが産生され、細胞外に分泌されて血糖値が上昇することになる。

2. アドレナリンに応答して、供給される血流量が骨格筋と消化管とで逆の応答を示すのは、どのような機構によると考えられるか。血管平滑筋のはたらきとアドレナリン受容体に着目して説明しなさい。

問2 細胞分裂時に形成される紡錘体の微小管の動態を、蛍光標識したチューブリンをインジェクションして調べることにした。中期紡錘体が後期に移行する際に、動原体微小管の一部にレーザー光を照射して蛍光物質のみを図1のように消光させ印をつけた。この際、微小管そのものにはダメージはない。その後、後期が進行していく様子をライブイメージングで追跡した結果、図2のようになった。この結果から、染色体の移動の仕組みについて簡潔に説明しなさい。

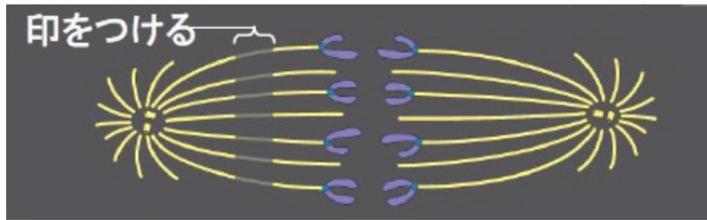


図 1

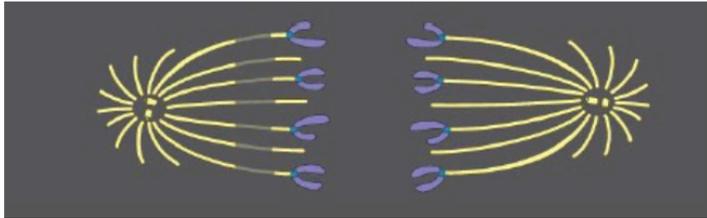


図 2

問 3 嫌気的条件下での哺乳類の細胞では、解糖系で生成した NADH は電子伝達系で酸化されることはない。その結果、ミトコンドリアでは ATP 合成系だけではなくマトリックスの代謝全体が停止する。そうすると細胞は ATP 合成を完全に嫌気的解糖に負うこととなり、最終的に乳酸を生成する。以下の (ア) と (イ) に答えなさい。

(ア) この嫌気的解糖において乳酸が生成されることの意味を、「酸化」と「還元」という用語を必ず用いて説明しなさい。

(イ) 嫌気的条件下でブドウ糖は常に供給されているものとする、この嫌気的解糖の進行が停止することなく維持されるために必要な条件はどのようなことか、その理由も含め答えなさい。

2

次の文章を読み、以下の問1～4に答えなさい。

問1 以下の①～③に答えなさい。

① 真核生物の mRNA の 5'末端と 3'末端に存在する mRNA の安定化に重要な構造や配列の名称をそれぞれ答えなさい。

② DNA の塩基配列決定法のひとつであるサンガー法（ジデオキシ法）の原理について、以下の用語を用いて 5 行以内の文章で説明しなさい。

用語：鋳型 DNA dNTP（デオキシリボヌクレオシド 3 リン酸）電気泳動

③ ショウジョウバエは四対の染色体をもつ。このハエのオスにおいては染色体の組換えがおこらないとすると、このハエの作り出す精子の染色体の組み合わせは何通りになるか答えなさい。

問2 ある二倍体の動物の常染色体上のある遺伝子座が ACGT と ACCT という配列のヘテロ接合になっているメスがいたとする。このメスの未受精卵が単為発生して得られた次世代におけるこの遺伝子座の遺伝子配列を解答例にしたがって答えなさい。ただし、(a) 二次卵母細胞と第一極体が融合してその卵が第二減数分裂を完了したのち単為発生した場合と、(b) 第二減数分裂を完了したのち卵の染色体が倍加して単為発生した場合についてそれぞれ答えなさい。なお、この動物の減数分裂時には染色体の組換えはおこらないものとする。

解答例：ACGT と ACCT のヘテロ接合

問3 哺乳類が自然状態では単為発生できない理由として考えられているエピジェネティックな現象について、その名称と仕組みについて答えなさい。

問4 哺乳類の培養細胞において、G1 期の細胞を M 期の細胞と融合させた。以下の①～③に答えなさい。

① 融合した直後のこの細胞の細胞周期を答えなさい。

② G1 期の細胞由来の染色体はどのようになるか答えなさい。

③ M 期促進因子（MPF）を構成する 2 つのタンパク質の名称を答えなさい。

3

次の文章を読み、以下の問1～6に答えなさい。

(1)左右相称動物は一般的に旧口動物と新口動物に分けられ、前者はさらに冠輪動物と脱皮動物に分けられる。旧口動物と新口動物では、(2)卵割の様式や原口の運命が異なることが多いが、(3)頭尾軸や背腹軸に沿った類似の遺伝子発現のパターンは共有されている。左右相称動物は、形質の発生や機能に関与するオーソログも共有しており、(4)転写因子のなかにはドメインを共有するものがある。さらに、ドメインをコードしている塩基配列が高度に保存されていることもあり、その場合、塩基配列が未解読な種からでも、(5)オーソログ遺伝子の一部をRT(逆転写)-PCR法で増幅することができる。実際には、(6)増幅産物には複数種類の遺伝子断片が含まれていることがあり、目的の遺伝子断片を得るためには、クローニング、塩基配列の解読、分子系統解析などを行う必要がある。

問1 下線部(1)に関して、次の動物(a)～(j)は、新口動物(I)、冠輪動物(II)、脱皮動物(III)のどの動物に分類されるか、それぞれI～IIIの番号で答えなさい。

(a)マウス (b) ショウジョウバエ (c) 線虫 (d) ホヤ (e) ナメクジウオ
(f) プラナリア (g) クマムシ (h) ミミズ (i) ギボシムシ (j) アメフラシ

問2 下線部(2)に関して、①初期の卵割様式と、②原口の運命の違いについて、ゴカイとウニとの違いがわかるように、それぞれ簡潔に説明しなさい。

- ① 卵割様式：
- ② 原口の運命：

問3 下線部(3)に関して、左右相称動物が共有する①頭尾軸、②背腹軸に沿った遺伝子発現のパターンの具体例を挙げ、その発現パターンの特徴を、それぞれ簡潔に説明しなさい。

- ① 頭尾軸：
- ② 背腹軸：

問4 下線部(4)に関して、Pax6が持つドメイン名をひとつあげなさい。また、そのドメイン内のアミノ酸配列の保存性が高い理由を簡潔に説明しなさい。

問5 下線部(5)に関して、次の図1は、あるオーソログ遺伝子のコード領域(センス鎖の一部)の塩基配列を比較したものである。配列上の黒塗り部分は比較した配列間で保存性が高い(3種以上で一致した)塩基を示しており、矢印A~Dはプライマーを作成するための候補領域を示している。近縁動物のオーソログ遺伝子を増幅するためのプライマー作成においては、候補領域内の塩基配列(特に近縁動物の塩基配列)を参考にして、プライマーの塩基配列を決めていく。動物間で保存されていない塩基の場所は、4種類(A, G, T, C)の塩基がランダムに組み込まれるようにプライマーを作成し、GC含量およびTm値は考慮しない。このような方法で、塩基配列が未解読の頭索類から、あるオーソログ遺伝子のコード領域の一部をPCR法で増幅しようとするとき、以下の問①~③に答えなさい。



図1：ある遺伝子のコード領域(センス鎖の一部)のオーソログ間での比較

- ① アスタリスクの位置の塩基は、コドンの何番目の塩基になるか答えなさい。
- ② 矢印Aの領域に設定するプライマーは、矢印Cの領域に設定するプライマーと比べるとPCRに適していない。その理由を、簡潔に答えなさい。
- ③ 矢印Bの領域に設定するプライマーは、矢印Cの領域に設定するプライマーと比べるとPCRに適していない。その理由を、簡潔に答えなさい。

問6 下線部(6)は、なぜそうなるのか。生物学的な要因を、2つ箇条書きで答えなさい。

4 次の文章を読み、以下の問1～6に答えなさい。

ブレント博士は、低分子化合物 Erastin が癌細胞の細胞死を引き起こすことを発見した。Necrosis または apoptosis どちらの細胞死なのか調べたところ、(a) Erastin が引き起こした細胞死は necrosis とも apoptosis とも異なった。その結果に彼は混乱したが、鉄が関与する新しいタイプの誘導性細胞死であると仮説をたてた。

鉄は哺乳類細胞の必須栄養素の一つであるが、 Fe^{2+} は活性酸素種 (ROS) を生じる危険な因子である。細胞内への鉄の取り込みは、**ア**が鉄と結合してエンドサイトーシスによって取り込まれ細胞内へ鉄を供給する。細胞内において**イ**は鉄を貯蔵する役割を担う。Erastin が誘導する細胞死の作用機序を調べるため、下記の実験を行った。

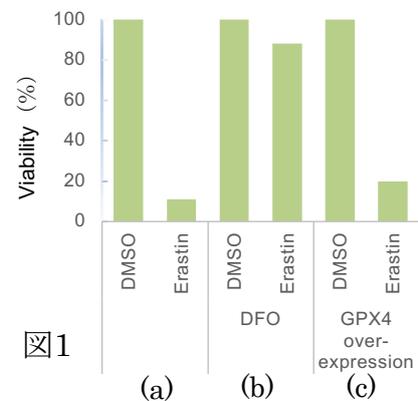
[実験 1]

(a) 野生型細胞を DMSO (コントロール) もしくは Erastin を添加した培地で一晩培養した。

(b) 野生型細胞を(a)と同じ条件に加え、DFO (鉄キレート剤) を同時に添加して培養した。

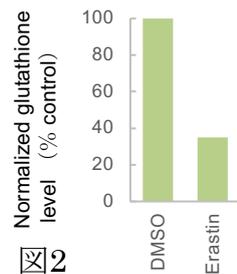
(c) GPX4 (Glutathione Peroxidase 4) 過剰発現細胞を(a)と同じ条件で培養した。

(a), (b), (c) それぞれの実験において、細胞の生存率を測定した結果を図 1 に示す。



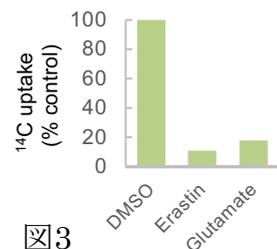
[実験 2]

DMSO, Erastin を培地に添加して一晩培養した野生型細胞内のグルタチオンの量 (還元型と酸化型の合計) を測定した。結果を図 2 に示す。



[実験 3]

^{14}C -Cystine (cystine は cysteine 2 個が結合したもの) を細胞の培地に添加して、さらに Erastin, Glutamate (グルタミン酸) を添加して一晩培養した後、細胞内の ^{14}C の量を測定した。結果を図 3 に示す。



ブレント博士は実験の結果から、鉄イオンにより増加した過酸化脂質が ferroptosis による細胞死を誘導すること、還元型 GPX4 は増大した過酸化脂質を還元することで ferroptosis を抑制すると考え、図 4 に示すモデル図を提唱した。

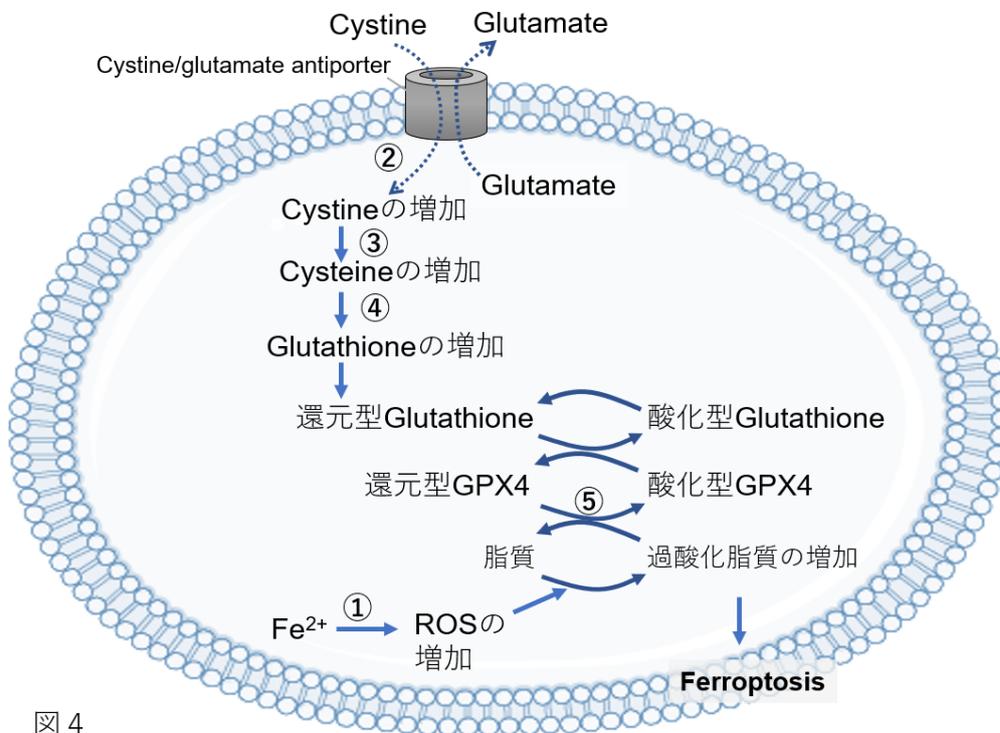


図 4

問 1 と に当てはまる単語を、それぞれ以下の中から選びなさい。

トランスフェリン、トランスサイレチン、フェリチン、
フェロポーチン、ミトコンドリア、ヘモグロビン、ミオグロビン

問 2 下線部(a)に関連して、apoptosis の形態・構造学的特徴について、2つ挙げなさい。

問 3 下線部(a)に関して、Erastin が誘導する細胞死が apoptosis と関連がないと示すためにはどのような分子生物学的実験を行えばよいか具体的に説明しなさい。

問 4 実験 1 から、DFO を処理すると Erastin が誘導する細胞死が抑制されることがわかった。DFO 処理によって細胞死が抑制される原因について、DFO が何を阻害したかを含めて簡潔に説明しなさい。

問5 実験1～3の結果から、Erastinは図4のどのステップを直接阻害し、どのような作用機序を経てferroptosisを誘導すると考えられるか。阻害される箇所を番号①～⑤から選び、その理由を実験1～3のすべての結果を含めて説明しなさい。

問6 過剰なグルタミン酸は神経細胞死を引き起こすことが知られている。実際にマウスの脳の生スライスを過剰なグルタミン酸を含む培地で一晚組織培養すると、ferroptosisが観察された。グルタミン酸がどのようにしてferroptosisを誘導したのか、説明しなさい。

5 次の文章を読み、以下の問1～6に答えなさい。

種の多様性においては、ある局所群集における 多様性、複数の集団全体における 多様性、局所群集間の入れ替わりとしての 多様性という階層性がみられる。多様性を表す指数も多様であり、(1)多様度指数には種ごとの個体数を考慮したものとし、ないものがある。さらに、(2)個体数を考慮した場合には、複数の要素を考慮した様々な多様度指数が提案されている。

このような種多様性をもつ生態系機能について、実験的な検証を試みている。ミネソタのプレーリー草原に多数のプロット(9×9m)を設定し、春に各プロットに1～32種の一年生草本の種子をそれぞれ同等な乾燥重量(生物量)になるようにまき、秋に地上部をすべて刈り取り、その生物量を一次生産性として記録している。その結果は多様性のもつ生態系機能を示すものとして広く知られている(図1)。

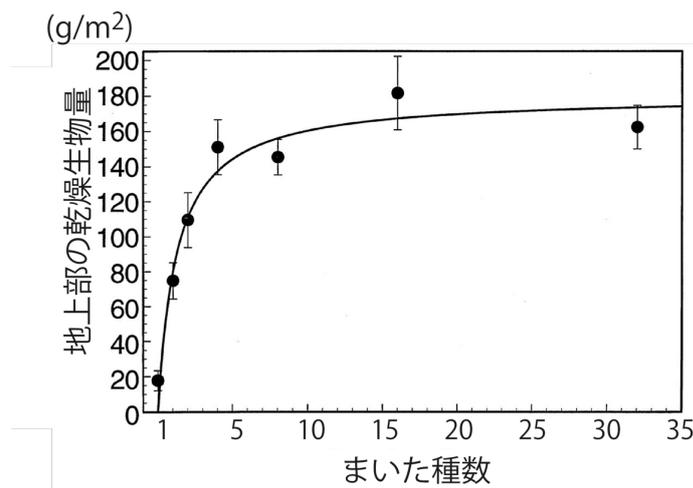


図1. 各プロットにまいた種数と地上部乾燥生物量の関係。

問1 ア～ウにあてはまる語句を書きなさい。

問2 下線部1について、種ごとの個体数を考慮した多様度指数の名称を一つあげなさい。

問3 下線部2に関して、群集における各種の個体数を考慮した場合に、群集の多様性を表現する2つの要素を示しなさい。

問4 図1に示される実験の結果、まいた種子の種数が多いプロットほど地上部の生産性が高いことが示されるが、これをもたらし機構として「相補性効果」と「選択効果」をあげることができる。これら2つの効果のうち「相補性効果」について3行以内で説明しなさい。

問5 一方、「選択効果」がはたらいたことを確かめるには、図1の実験に追加してどのようなデータをとり、どのような結果を得ればよいか3行以内で答えなさい。 _

問6 植物の多様性が消費者や捕食者に与える効果についても、実験的に検証されている。ティルマンのグループは、2 × 2m のプロットを多数設定し、植物（草本）の種数を操作して実験している。植食者や捕食者のプロットへの出入りは自由である。図2は、植物の種数（1～16種）と、植食者群集さらにその捕食者の群集構造の関係を示している。これらのプロットにおいて、栄養段階上位の植食者、捕食者の種数を決定する機構についてそれぞれの種数と個体数の両方に着目して、10行以内で考察しなさい。この問いで与えている3つの要素（植物、植食者、捕食者）以外について考慮する必要はない。

引用) Tilman et al. (1997) Science, および, Haddad et al. (2011) Ecology Letters を一部改変。

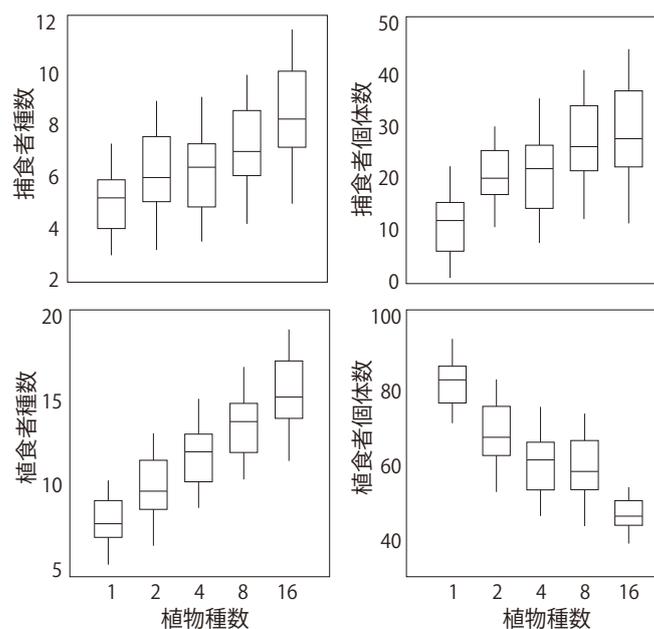


図2. 各プロット（植物種数1～16種）における、植食者と捕食者のそれぞれ種数と個体数。4つの調査項目すべてで植物種数の効果は統計的に有意であった。

6 次の文章を読み、以下の問い（問1～6）に答えなさい。

Aさん：ここ数年、夏はほんとうに暑いですね。

Bさん：そうですね。こんなに暑いと仕事もはかどらないので、ここで問題です。「単一の祖先型がさまざまな生息環境に適応して数多くの系統（種）へと分化していく現象」のことをなんと呼ぶでしょうか？

Aさん：あ、それ、教科書で読んだことがあります。「ア」ですよね？

Bさん：ははは、それは違います。その用語は、生物個体が曝される環境によって形態や行動を発生過程で変化させる現象のことだよ。正しい答えは、「適応放散」です。でも、そんなに「ア」のことが気になるなら、今日は「ア」について考えてみよう。

Aさん：あ、はい。

Bさん：環境に応じてどのような表現型を発現するかについては、横軸を環境（例えば温度など）、縦軸を表現型値としたときの関数として表されることがあります。図1の実線のように曝された環境に応じて連続的に表現型が変化する場合もあれば、図1の破線のように表現型が閾値応答することで不連続な表現型を生み出す場合もあるんです。

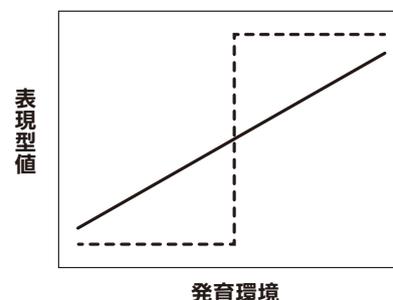


図1. 发育環境と表現型の関係

Aさん：その関数は、「イ」基準（規範）と呼ばれるものです。また、遺伝子型間で環境に対する応答が異なることを「ウ」と呼んだりしますね。

Bさん：なんだ、知っていたのか。では、オオツノムシでは幼虫期の栄養状態によりオスの角の発達に閾値応答をし、表現型が不連続になることは知っているかな？

Aさん：もちろんです。栄養状態が悪く、つまり、体のサイズが小さいときは、オスは角を発達させず、栄養状態が良く一定以上の体サイズになれるくらい成長するときは、オスに立派な角が現れます。野外では、体サイズは正規分布していますが、体サイズがこの閾値を超えるかどうかで角サイズが二峰分布することになるんです（図2）。

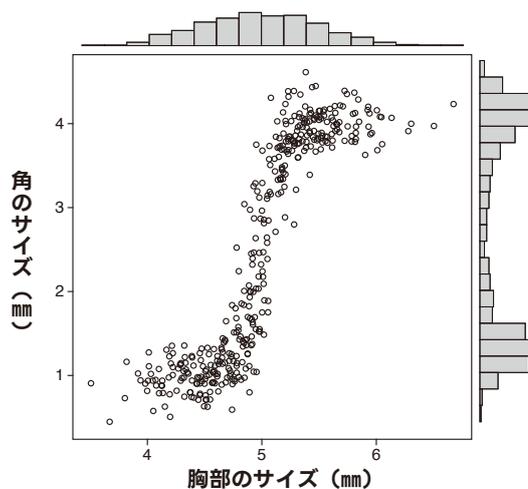


図2. オオツノムシのオスにおける胸部サイズと角サイズの関係。

Bさん：よく知っていますね。

Aさん：ちなみに、図3に示したように、角が大きな個体ほど、オス間の闘争に勝ち、

メスとの交尾の機会が多くなることが知られています。ただし、興味深いことに、中間的なサイズの角をもつ個体より小さな角をもつ個体のほうが一日あたりの交尾回数が多いみたいです。⁽¹⁾ オス同士の闘争では、小型のオスにはほとんど勝ち目がないのに不思議だと思いませんか？

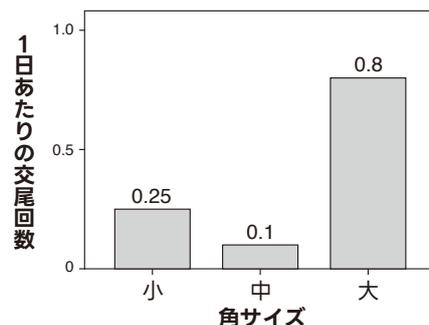


図3. オオツノムシのオスにおける角サイズと1日あたりの交尾回数の関係

Bさん：不思議ですね。とはいえ、中間的なサイズの

角をもつ個体があまり現れないこと背景には、中間的なサイズの角をもつことによる交尾頻度の低下という要因がありそうですね。ところで、角を発達させるには多くの資源投資が必要ですし、角が大きいと俊敏に動くのも難しくなりそうなので、角の大きさによって生存率も異なる可能性がありませんか？

Aさん：ですよね。では、とりあえず、明日から標識再捕獲調査をやって、Jolly-Seber法で生存率を分析してみましょうか。

Bさん：ジョリー・セーバー？急な展開ですが、よろしくお願いします。

(翌日)

Aさん：ここは、オオツノムシがたくさん生息することで有名な公園です。今日から13日間連続で、オオツノムシの標識再捕獲調査をしましょう。

Bさん：捕まえた個体にどんなふうに標識を付けたらよいですか？

Aさん：番号が重複しないように鞆翅に数字を書きましょう。また、捕まえた個体については、角の長さを測ります。標識と測定を終えた個体は、捕獲場所に関係なく、この場所から放逐することにします。2日目や3日目は、新規の個体を捕まえた場合は標識と測定のあとにこの場所から放逐し、過去に捕まえた個体を再捕獲したときには、そのことを記録してから同様に放逐してください。

Bさん：わかりました。結果が楽しみです。

Aさん：ちなみに、一般的には、ある日に標識と放逐、その翌日に再捕獲を行なうという実験を施行した場合、この公園の全生息個体数を N 、1日目の標識個体の数を M 、2日目に捕獲された個体の数を C 、2日目に捕獲された個体のうちの標識個体の数（再捕獲数）を R とすると、 $N = \frac{MC}{R}$ と表すことができますね。この計算方法は Petersen 法と呼ばれます。

Bさん：このような計算でこの場所に生息する個体の数を推定できるわけですね。

Aさん：そうですね。ただし、Petersen 法による推定には、「調査集団において調査期間中に個体の移出入がないこと」をはじめ、⁽²⁾いくつかの前提条件があります。

実際の野外の集団では Petersen 法が使えない場面も多いかも知れません。

Bさん：だとすると、野外集団ではどのような解析方法が使えるのでしょうか？

Aさん：調査期間中の移入や移出を考慮した方法の一つが Jolly-Seber 法です。詳しい説明は省きますが、Jolly-Seber 法による解析を行なうには、3回以上の捕獲が必要になります。今回は13日間行なうので、この手法を適用できます。

(調査終了後)

Bさん：調査おつかれさまでした。やっと13日間捕獲調査の集計が終わりました。

角の長さが15mm以下のもの(小型)と15mmより大きく20mm以下のもの(中型)、20mmより大きいもの(大型)に分けて集計してみました。この表(表1)は小さい角をもつ個体に関する集計結果です。なお、 r_i は*i*日目に捕獲・標識して放逐した個体の数、 m_i は*i*日目に捕獲された個体のうち標識がついていた個体の数、 y_i は*i*日目に捕獲された個体のうち翌日以降に再捕獲され個体の数、 z_i は*i*日目には捕獲されなかったが*i*日目よりあとに再捕獲された*i*日目より前に標識された個体の数を表します。これらから、*i*日目にいるはずの潜在標識個体数 \hat{M}_i を

$$\hat{M}_i = m_i + (z_i r_i / y_i)$$

として算出しました。

Aさん：はい、ここまではなんとかわかりました。

Bさん：ここからが重要なところです。Jolly-Seber 法では、これらの捕獲データから2つの連続する調査日の間の生存率($\hat{\phi}_i$)を次のように計算できます。

$$\hat{\phi}_i = \frac{\hat{M}_{i+1}}{\hat{M}_i - m_i + r_i}$$

この式では、分母が*i*日目に存在するはずの標識個体の数、分子が*i*+1日目に存在するはずの標識個体の数になるので、これが1日の中で生存率になります。この計算をそれぞれの再捕獲日について行なうことができます。たとえば、2日目から3日目の間の生存率は0.95、9日目から10日目までの間の生存率は になります。2~11日目の生存率の平均値は0.93となりました。ちなみに、中程度の角をもつ個体では平均が0.65、大きな角をもつ個体では平均が0.70となりました。

Aさん：大きな角をもつことは、死亡率が高くなってしまうのですね。それと、生存率の点においても、中間的な角サイズの個体は、小さい角をもつ個体よりも不利になっているんですね。本種において 不連続な2つの表現型が現れる理由がわかった気がします。

表 1

i	r_i	m_i	y_i	z_i	\hat{M}_i	$\hat{\phi}_i$
1	54	—	24	—	—	—
2	146	54	80	14	79.6	0.99
3	169	32	70	57	169.6	0.95
4	209	82	71	71	291.0	0.78
(中略)						
8	176	197	99	132	431.7	0.98
9	172	106	70	121	403.3	オ
10	127	172	58	107	406.3	0.99
11	123	111	44	88	357.0	0.99
12	120	159	35	60	364.7	—
13	—	135	—	—	—	—
平均						0.93

問 1 ア ~ ウ に入る適切な用語を答えなさい。

問 2 下線部(1)について、小型の角をもつ闘争に弱い個体が中間的な個体に比べて一日あたりの交尾回数が多くなるのはなぜか。大型、中型、小型の角をもつオスの繁殖戦術の違いに着目して考えられる原因を 150 字程度で答えなさい。また、小型の角をもつオスが採用している戦術の名称も回答の中に含めなさい。

問 3 エ に入る適切な数式を M と C 、 R を用いて答えなさい。

問 4 下線部(2)について、Petersen 法の前提条件として正しいものはどれか。A~F から選びなさい。複数選んでも構わない。

- A. 標識したことにより捕獲されやすさが変わらない
- B. 調査者は標識のある個体を積極的に捕獲し、再捕獲率を高めるように努める
- C. 調査期間中に標識が脱落しない
- D. 標識個体と非標識個体が調査地内で十分に混ざる
- E. すべての個体に固有の標識が付けられている
- F. 調査する集団において調査期間中の出生数と死亡数が等しい

問 5 オ に入る値を小数第三位で四捨五入し、小数第二位までで答えなさい。

問6 下線部(3)について、複数の代替表現型が集団中に安定して現れる状況は、二つに大別できる。一方は遺伝的に異なる複数の表現型が共存している場合で、他方は各個体がそれぞれの曝された環境に依存して異なった表現型を発現する場合である。前者は「代替戦略」、後者は一つの戦略の中の「代替戦術」である。代替戦略として生じる代替表現型と代替戦術として生じる代替表現型では、それぞれの代替表現型間で適応度（生涯繁殖成功度）を比較したときに差異がある。どのような差異があるのか 50 字程度で説明しなさい。

7

次の文章は，“ハーディー・ワインバーグ平衡”の名の元となった Hardy (1908)の一部の和訳である。次の文章を読み以下の問い（問1～5）に答えなさい。

メンデル形質の一組として A と a があり、A が優性（顕性）であるとしよう。またある世代において、純粋な優性（顕性）個体 (AA)，ヘテロ接合個体 (Aa)，純粋な劣性（潜性）個体 (aa) の数が P : 2H : Q で表されるとしよう。個体数は十分に多く、交配はランダムにおきると見なすことができる。また上記の3種類の個体で、性は均等であり等しい繁殖能力を持つ。乗算表を用いてちょっと計算してみればわかることだが、次世代における個体数の比は、

: : ,

もしくは $P_1 : 2H_1 : Q_1$ と表すこともできよう。

どのような状況において、(1)この比が前の世代の比と一致するのか考えてみると面白いだろう。この条件とは $H^2 = PQ$ の場合であることが容易にわかる。 $H_1^2 = P_1Q_1$ であるので、P と H と Q がどのような値であれ、この比は第二世代以降において不変である。

問1 遺伝子型 AA・Aa・aa の比に対応する と と とを、 $P \cdot H \cdot Q$ を使って数式で示しなさい。

問2 単一の遺伝子座の場合、一度任意交配（ランダム交配）が行われれば、下線部(1)に述べられたように遺伝的平衡状態となる。しかし、二個の遺伝子座の場合にはその限りではない。A と B という遺伝子座において異なるアレルに固定した二つの集団を想定する（例えば、 A_1A_1 / B_1B_1 個体のみの集団と A_2A_2 / B_2B_2 個体のみの集団）。この二つの集団が等しい割合で融合し、任意交配が起きた場合の子世代の遺伝子型と各遺伝子型の頻度を述べなさい。また、その子世代の集団が遺伝的に非平衡状態であることを示しなさい。

問3 表1のデータは *Avena barbata*（単子葉植物の一種で有性生殖種）のアメリカのある集団の E4 と E9 という二つの遺伝子座の遺伝子型データである (Allard, 1972)。E4 と E9 は、別の染色体上に位置する。この集団が作る配偶子の遺伝子型 (E4 / E9) は 1/1, 1/2, 2/1, 2/2 の4種類である。それぞれの頻度（パーセント）を計算しなさい。小数点以下第一位まで示すこと。

表 1. E4 と E9 遺伝子座のペアの遺伝子型の観察頻度 (%)

遺伝子型	11/11	11/22	22/11	22/22	11/12	12/11	12/22	22/12	12/12
頻度	4.0	64.0	19.0	6.0	0.6	1.4	1.0	1.2	2.8

問 4 二つの遺伝子座での遺伝的非平衡状態のことを連鎖不平衡という。連鎖不平衡のレベルは連鎖不平衡定数によって定量化できる。連鎖不平衡定数は、「(配偶子の遺伝型頻度の観察値) - (配偶子の遺伝型頻度の期待値)」で表される。問 3 の表 1 のデータから、E4 と E9 間での連鎖不平衡定数を計算しなさい。小数点以下第二位まで示すこと。

問 5 問 3 の表 1 の集団の生育場所には水分に関して勾配がある。最も湿潤なサイトから最も乾燥したサイトまで 4 つのサイト (A から D) における、表 1 の E4 と E9 を含む 5 遺伝子座における配偶子遺伝子型の観察頻度を表 2 に示す。これら五つの遺伝子座のほとんどは別の染色体上にあるにもかかわらず、強い連鎖不平衡が生じている。例えば、湿潤なサイト A では 21112 が優占するのに対し、乾燥したサイト C や D では、もう一方のアレルの組み合わせである 12221 が最も多い。これは環境勾配に対応した自然選択が働くことで、共適応を示すアレル組合せが維持されているためだと解釈されている。この集団は、連鎖不平衡が強だけでなく、単一の遺伝子座においてもハーディー・ワインバーグ平衡から大きくずれている。問 3 の表 1 の E4 遺伝子座の遺伝子型 11, 12, 22 の頻度を計算してみる。観察値では、それぞれ 68.6%, 5.2%, 26.2%であるが、ハーディー・ワインバーグ平衡を仮定した場合の期待値では 50.7%, 41.0%, 8.3%となる。

この集団の強い連鎖不平衡の維持には自然選択だけでなく他の要因も貢献している。この要因とは何か答えなさい。また、この集団においてこの要因が働いていると考えられる理由を述べると共に、なぜこの要因が連鎖不平衡の維持に貢献するのもかも述べなさい。

表 2. 5 遺伝子座における主要な 8 種類の配偶子遺伝子型の頻度の観察値 (%) と期待頻度からのずれ (括弧内).

配偶子 遺伝子型	サイト				4つのサイト 全体
	A	B	C	D	
21112	91.5(13.7)	39.9(24.4)	16.9(15.5)	1.9(1.8)	56.7(38.0)
12221	1.7(1.7)	4.1(3.8)	27.9(22.0)	31.9(9.2)	11.3(11.2)
12211	0.1(0.1)	1.5(0.8)	3.2(-0.2)	30.5(9.4)	4.0(3.5)
11112	0.7(-4.2)	4.8(-1.8)	2.7(1.4)	0.6(0.4)	1.8(-5.1)
21121	0.7(0.4)	5.8(3.4)	8.8(4.5)	5.7(5.3)	4.0(0.7)
21221	0.0(0.0)	4.6(3.3)	5.6(0.1)	1.6(0.2)	2.2(1.0)
12212	0.4(0.4)	10.7(8.9)	1.5(-0.3)	0.3(-1.8)	2.2(1.2)
22221	0.2(0.2)	3.9(3.3)	6.5(0.2)	2.0(-3.9)	2.5(2.0)
サンプル数	577	174	277	111	1218 [†]

引用元 :

Allard, RW. et al. (1972) Proc. Nat. Acad. Sci. USA. 69(10), 3043-3048 (一部改変).

Hardy, GH. (1908) Science. 28(706), 49-50.

8

次の文章を読み、以下の問1～4に答えなさい。

個体が繁殖のために使うことができる資源の量が限られ、現在の繁殖に対してより多くの投資をすればするほど、将来の繁殖成功の期待値（期待繁殖成功）が低下する場合について考える。適応度（個体が一生を通して残す子の数とする）が最大になる繁殖戦略が最適であり、このときとるべき戦略は、現在の繁殖への投資と将来の期待繁殖成功の間のトレードオフ関係を表す曲線の形に依存して決定される。

現在の繁殖成功は現在の繁殖への投資量（ X ）で表されるとする。将来の期待繁殖成功の値を Y とすると、適応度 F は以下の式1で表される。

$$F=X+Y \quad \text{[式1]}$$

問1 現在の繁殖への投資量（ X ）と将来の期待繁殖成功（ Y ）間のトレードオフ関係が図1（a）に示した曲線であり、適応度 F と X と Y の関係が式1（ $F=X+Y$ ）で示されるとき、式1の直線が図1（a）中のどの位置にあれば最適な繁殖戦略となるか。解答用紙に図1（a）を描き、その中に直線を引いて示しなさい。また、その繁殖戦略はどのようなものか説明しなさい。

問2 現在の繁殖への投資量（ X ）と将来の期待繁殖成功（ Y ）間のトレードオフ関係が図1（b）に示した曲線であり、適応度 F と X と Y の関係が式1（ $F=X+Y$ ）で示されるとき、式1の直線が図1（b）中のどの位置にあれば最適な繁殖戦略となるか。解答用紙に図1（b）を描き、その中に直線を引いて示しなさい。また、その繁殖戦略はどのようなものか説明しなさい。

問3 現在の繁殖への投資量を増やすことによって、将来の期待繁殖成功を低下させることに繋がると考えられる例を2つ挙げて簡潔に説明しなさい。

問4 以下の用語の中から3つを選んで簡潔に説明しなさい。

遺伝的浮動、赤の女王仮説、ミューラー型擬態、包括適応度、中立変異

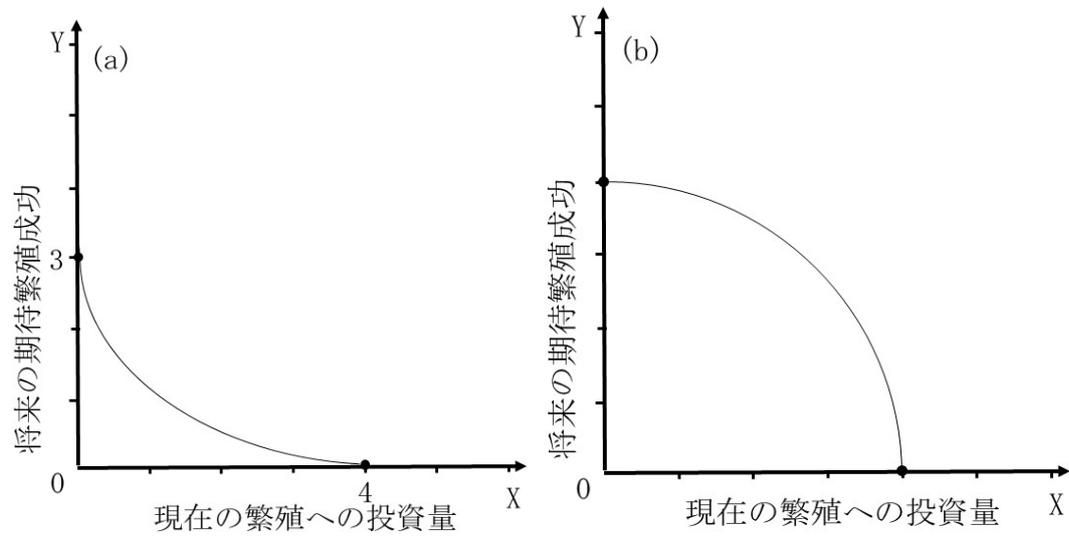


図1. 現在の繁殖への投資量と将来の期待繁殖成功の関係