

日本生物学オリンピック2014

予選問題

2014年7月20日（日） 13:30~15:00

〈正解・解説〉



問1)【正解】F 【部分点】C G

【解説】真正細菌である大腸菌にも化学走性（走化性）があることを証明した初期の研究例である。大腸菌は、細胞の周囲に複数のべん毛を形成し、これらを回転させることによって液体中を遊泳する。その際には、すべてのべん毛は反時計方向に回転し、べん毛が束となって大腸菌は直線的に泳ぐ。大腸菌は、べん毛の回転方向を時計方向に変えることにより、方向変換（tumbling）を行なう。べん毛が時計方向に回転すると、この束がほどけて個々のべん毛がばらばらの方向を向き、遊泳が止まる。その結果、大腸菌はその場でランダムな方向に向く。再びすべてのべん毛を反時計方向に回転して、新たな方向へ直進運動する。方向変換の結果、向かう方向はランダムにセットされるものの、直進運動ではガラクトースのような誘引物質に対しては、それに向かう方向のベクトルが図2のように長くなる。逆に誘引物質から離れる方向の直進運動では、離れる方向のベクトルが短くなる、すなわち方向変換までの時間が短くなり、方向変換の頻度が高くなる。こうした現象は、ガラクトースの濃度の変化に応じて化学走性を示していることに他ならない。したがって、②と④の記述が正しい。

(注) Bacterial flagella に対しては、真核生物の鞭毛とは異なる構造をしているため、微生物学では「べん毛」と記載する伝統があり、ここでも「べん毛」を踏襲した。

<参考>

名古屋大学理学部・大学院理学研究科広報誌「理」October, 2006 p.14

<http://www.sci.nagoya-u.ac.jp/images/kouhou/11.pdf>

問2)【正解】G 【部分点】H

【解説】この問題で、XはFab領域（Fragment, antigen binding）、YはFc領域（Fragment, crystallizable）とよばれている部分である。また、ZはF(ab)₂領域とよばれている部分である。さらに、Vは重鎖（H鎖）、Wは軽鎖（L鎖）である。こういった、ペプチド（断片）の組合せ（分子の構造）を考える上で、それぞれに対する抗体との反応が大きな意味をもった。

まず、問題文から、Zは、Xが2つ組み合わさったものであると考えられ、これがタンパク質の切断場所の違いにより、X2つになると考えられる。（両方とも抗原と結合できるが、Zは抗原との結合部位を2つもつために、抗原を不溶化できる。）また、抗体との反応から、XはVとWの両方と共通部分を持ち、YはVのみと共通部分をもつことがわかる。

図Aと図Bは、ZとXの関係および抗体との反応性から、誤っていることがわかる。

図Cと図Dは、タンパク質分解酵素で切断しても同じ分子2つ（X）にはならないので、誤っている。

図Eと図Fは、還元剤で処理すると分子数の比が2:1になってしまうので、誤っている。

図Hは、XおよびYに対する抗体との反応性の違いから、誤っていることがわかる。

抗体分子が、可変部位と定常部位からなるY字型の分子であることは、よく知られているが、その構造がどのようにして明らかになっていったかを考察させる問題とした。単に、 γ -グロブリンの構造をおぼえていたとしても、問題文を読み理解することから、なぜ、他の構造ではダメなのかを考えてほしい。

ジェラルド・モーリス・エデルマンとロドニー・ロバート・ポーターは、この問題にあるような実験結果を積み重ね、抗体分子の構造を明らかにし、1972年にノーベル生理学・医学賞を受賞した。

鞭毛とべん毛

真核生物の鞭毛は、微小管や多様なタンパク質をもつ複雑な構造をしている。ATP加水分解のエネルギーを使って、ダイニンというモータータンパク質が微小管を滑らせる。その結果、鞭毛は波打ち運動を起こす。

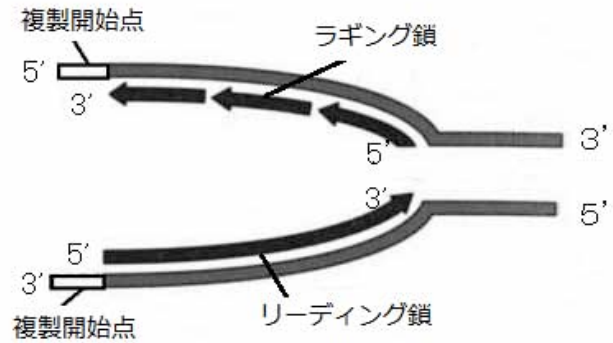
一方、真正細菌のべん毛は、フラジェリンというタンパク質が重合した、比較的単純な構造体であり、これ自体に運動能力はない。細胞膜を介したイオンの電気化学的勾配をエネルギー源として、べん毛の根元にあるモーターが回転する。その結果、べん毛は回転する。

問3) 【正解】G 【部分点】D

【解説】DNA ポリメラーゼのはたらきで DNA 鎖が複製されるとき、その伸長は 5'→3' 方向にしか起きない。複製開始点から右側の DNA フォークに注目してみると (右の図)、リーディング鎖ではヌクレオチド鎖の伸長は複製方向へ連続的に起きるが、ラギング鎖では DNA ポリメラーゼにより、複製方向の逆方向へ小さな断片 (岡崎フラグメント) がつくられ、DNA リガーゼという別の酵素が断片を結合して DNA 鎖ができる。

教科書等には片側の DNA フォークのみが描かれていることが多く、両方向になると混乱する人がいるが、

反対側も同様に考えればよく、正解は G となる。なお、E と F は本質的に同じ図であり、H と I も同じ図である。もちろん、これらは不正解である。



問4) 【正解】C 【部分点】E

【解説】煮沸した酵母抽出液を加えて反応が再開されているので、この反応液には発酵に必要な酵素は残っていることがわかり、反応の再開に必要なものはタンパク質ではないとわかる。このことから A は除外される。またスクロースがなくなってしまうよりも早くに発酵が止まっているので、発酵に関係する以外の酵素が糖を分解して発酵が停止しているわけではない。このため B も除外される。問題文からは、耐熱性の何か別の化学物質が不足していることが明らかであり、C が正解である。発酵は酸素を必要としない反応系であるが、発酵により酸素濃度は増加しない。すなわち、発酵が途中で止まる理由として、酸素の存在と関連付けることはできない。このため D では説明できない。E は可能性として捨てられないが、この範囲の実験からは正誤は判定できない。すなわち、この実験だけでは推測できない。

ハーデンはこの実験から、発酵にリン酸が必要なことを発見し、さらに NAD も発見した。その後、マイヤーホフなどによって、呼吸経路が解明された。ブフナーは 1907 年に、ハーデンは 1929 年にノーベル化学賞を受賞している。またマイヤーホフは 1922 年にノーベル生理学・医学賞を受賞している。

<参考>

生化夜話 第 48 回 仮説から外れた結果でノーベル賞 — 解糖におけるリン酸の研究

https://www.gelifesciences.co.jp/newsletter/biodirect_mail/chem_story/133.html

“The function of phosphate in alcoholic fermentation”, Nobel Lecture, December 12, 1929, Arthur Harden

http://www.nobelprize.org/nobel_prizes/chemistry/laureates/1929/harden-lecture.pdf

問5) 【正解】E 【部分点】F

【解説】第一減数分裂の中期に形成される二価染色体を、遺伝子記号で $d_1p_1/d_1p_1//d_2p_2/d_2p_2$ のように書くことにする。d と p の間で乗換えが 1 回生じると、 $d_1p_1/d_2p_1//d_1p_2/d_2p_2$ ができる。ここで注意すべきことは、乗換えに関与しなかった 2 本の染色分体は非組換え型であること、また動原体からより遠い位置にある遺伝子が非姉妹染色分体間で交換されていることである。 d_1p_2/d_1p_2 (組換え型染色体のホモ接合体) は、③によってのみつくられる。 d_1p_1/d_2p_1 は第一減数分裂でできた産物の一方であるから、②によってつくられる。 d_1p_1/d_1p_2 は d_1p_1/d_2p_1 のうちの 1 本と d_1p_2/d_2p_2 のうちの 1 本が組み合わせられてできたものであるから、①によってつくられる。以上のことは、動原体の挙動 (p は動原体に完全連鎖している) に注目して考えるとわかりやすい。

p は proximal (動原体の近くにあるという意味)、d は distal (動原体の遠くにあるという意味) を省略して表した記号である。①は central fusion, ②は terminal fusion とよばれている。

問6) 【正解】B 【部分点】D G

【解説】グルコースの増加量は、光合成によってつくられたグルコースの量から、呼吸によって分解されたグルコースの量を差し引いて求められる。光合成では6分子のCO₂から1分子のグルコースがつくられ、呼吸では1分子のグルコースから6分子のCO₂が生じる。つまり、CO₂とグルコースの分子数の比率は、光合成でも呼吸でも同じ6:1である。したがって、計算する際には、光合成と呼吸によるCO₂の出入りを相殺してまとめてから、吸収されたCO₂の量をこれに対応するグルコースの量に換算すればよい。CO₂の分子量は12+16×2=44、グルコースの分子量は12×6+1×12+16×6=180であるので、吸収されたCO₂の重量を6×44で割って、180を掛ければ、グルコースの重量が計算できる。

グラフから、10時間の夜の間は、葉100 cm²あたり呼吸により5 mg/時の速度でCO₂が放出されることがわかる。また、14時間の昼の間は、光の強さが光飽和点以上なので、葉100 cm²あたり30 mg/時の速度でCO₂が吸収される。これは光合成によるCO₂の吸収速度から、呼吸によるCO₂の放出速度がすでに差し引かれた数値である。

1日のCO₂吸収量は、昼間の吸収分から夜間の呼吸による放出分を差し引いて、

$$14 \times 30 - 10 \times 5 = 370$$

となる。370 mgのCO₂からつくられるグルコースは

$$\frac{370}{6 \times 44} \times 180 = 252.2 \dots$$

である。したがって、葉面積100 cm²あたり、1日に増えるグルコースの量は約250 mgとなる。

問7) 【正解】F 【部分点】B

【解説】表皮の普通の細胞は発達した葉緑体をもたず透明であるが、孔辺細胞は発達した葉緑体をもっていて、はいだ表皮ではよく目立つ。孔辺細胞は2つが対となって存在し、その隙間が気孔として気体の出入り口となっている。孔辺細胞に青色光があたると、細胞質の浸透圧が増し、水が流入する。その結果、孔辺細胞が膨らむが、細胞壁の厚みが不均一であるため、外側に向かって変形し、孔辺細胞間の隙間が広がる。これが光による気孔開口の主要因である。この性質は孔辺細胞に特徴的で、孔辺細胞からえたプロトプラストでは青色光照射による直径増大として観察される。高張液に浸すと、どの細胞に由来するプロトプラストも、水の流出により収縮し、直径が小さくなる。

問8) 【正解】H 【部分点】B E G I

【解説】図2の曲線の傾きは、根のいろいろな位置での表皮細胞密度（長さあたりの表皮細胞数）を示している。その逆数は細胞の長さに相当する。伸長が止まった領域は、図2では、根端から遠く離れ、曲線の傾きが一定になっているところである。図2の曲線は、伸長の止まった領域も含め、全域でaとbで一致しており、表皮細胞密度、表皮細胞の長さともaとbで違わないことがわかる。したがって、①～③の中では、③が結果にあてはまる。

図1の結果は、根の伸長がaよりもbの方が早いことを意味している。bはaより根の伸長が早いにもかかわらず、細胞密度（逆数で言えば細胞の長さ）がaと変わらないので、細胞分裂率が高いことがわかる。（細胞分裂率が同じなら、根の伸長が早いと、その分、細胞密度が低下するはずである。）したがって、④～⑥の中では、結果にあてはまるのは⑤である。

ノーベル賞を受賞した植物学者

バーバラ・マクリントック（1902年～1992年）は、トウモロコシの細胞遺伝学的研究から、動く遺伝因子を発見した。遺伝子の本体がDNAであることが明らかになる以前のことである。しかし、動く遺伝因子の存在は、当時の研究者には受け入れられなかった。その後、多くの研究者により細菌や動物でも動く遺伝因子の存在が証明された。また、この遺伝因子が動くメカニズムもDNAレベルで解明され、動く遺伝因子はトランスポゾンとよばれるようになった。1983年に彼女はノーベル生理学・医学賞を受賞した。

問9) 【正解】 C

【解説】筋収縮の仕組みについては、1950年代に、アクチンフィラメントとミオシンフィラメントの相互作用による滑り運動によって生じるという「滑り説」が、アンドリュー・ハクスリーのグループ (Huxley, A.F. and Niedergerke, R. (1954) *Nature* 173:971-973) とヒュー・ハクスリーのグループ (Huxley, H. and Hanson, J. (1954) *Nature* 173:973-976) によって独立に提唱された。その後の電子顕微鏡による観察や、張力と筋繊維の長さの関係に関する生理学的実験などによって、それが正しいことが確立された。

サルコメアの短縮において、アクチンフィラメントとミオシンフィラメントの長さは一定で、それらの重なり部分の長さが増える。そして、サルコメアの張力はアクチンフィラメントと相互作用を起こすことができるミオシン分子の頭部の数に比例するので、ミオシン頭部と重なっているアクチンの長さが張力を決定する要因となる。その結果、サルコメアを引き伸ばして両フィラメントの重なり部分がなくなると、張力は生じない。また、両側のZ膜から伸びているアクチンフィラメント同士がぶつかってしまうと、それは抵抗となる。さらに、収縮してミオシンフィラメントの長さまで収縮すると、ミオシンフィラメントがZ膜の間の支え棒となって、張力は激減すると考えられる。これらのことを考慮して、与えられたフィラメントの長さから張力を推測する。

余談になるが、アンドリュー・ハクスリーは、チャールズ・ダーウィンの友人であり支持者であったトーマス・ヘンリー・ハクスリーの孫であり、進化生物学者のジュリアン・ハクスリーや小説家のオルダス・ハクスリーとは異母兄弟である。また、彼は神経生理学の研究で1963年にノーベル生理学・医学賞を受賞している。アンドリュー・ハクスリーとヒュー・ハクスリーに血縁関係はない (Maruyama, K. (1995) *J. Biochem.* 117:1-6)。

問10) 【正解】 H 【部分点】 G

【解説】キメラマウス各組織・器官はW系統とZ系統のマウスの細胞が混ざり合っているため、それぞれの細胞はa鎖またはb鎖を発現し、細胞ごとにa/aかb/bが検出されるはずである。しかし、骨格筋の場合、細胞融合により合胞体(シンシチウム)とよばれる多核細胞が形成されるため、1つの細胞の中でa鎖とb鎖が発現し、結果としてa/bという2量体も形成されることになる。

本問題は、骨格筋細胞の多核化が、1つの細胞内での核分裂によって生じるのではなく、細胞どうしの融合によって生じることを初めて証明した古典的な実験に基づいている (Mintz, B. and Baker, W. W. (1967) *Proc. Natl. Acad. Sci. USA* 58:592-598)。

筋収縮のエネルギー源

ATPがADPとリン酸基に加水分解すると、フィラメントが滑り、筋収縮が生じる。すなわち、筋収縮にはATPが必要である。運動する際に、このATPはどのように供給されるのであろうか。おもなものは次のとおりである。

- ① 筋肉中には少量のATPが存在する。しかし、あまりに少ないため、すぐに枯渇する。
- ② 筋肉中に存在するクレアチンリン酸のリン酸基がADPに転移して、ATPができる。この反応は酸素を必要としない。
- ③ 筋肉中に存在するグリコーゲンは分解され、グルコースになる。グルコースは解糖によりピルビン酸に分解される。このときATPがつけられる。
- ④ 酸素不足の状態では、ピルビン酸は乳酸に変換される。
- ⑤ 有酸素状態では、解糖により産生したピルビン酸はアセチルCoAに変換され、これがクエン酸回路に入り、分解される。このときATPがつけられる。さらに酸化的リン酸化によりATPがつけられる。クエン酸回路や酸化的リン酸化の反応はミトコンドリアで行なわれる。
- ⑥ 有酸素状態では、脂肪酸はベータ酸化とよばれる代謝過程によりアセチルCoAに変換される。あとは、⑤と同様の反応により、ATPがつけられる。

陸上競技において、100m走では②、400m走では②～④、1500m走では③～⑥、10000m走では③と⑤と⑥が、おもに関与しているといわれている。

問 11) 【正解】 D

【解説】 与えられた条件から遺伝子のはたらき方やはたらく場所を理解し、実験結果から複眼の色が決まる仕組みを考察する問題である。実験 1~3 からわかることは次のとおりである。

実験 1：移植された複眼原基が野生型であっても生じた複眼は白色であったことから、移植先の幼虫の「色素の合成にかかわる 2 つの遺伝子」が野生型でないときには、移植された原基から生じる複眼には 2 つの色素がないことがわかる。言い換えると、移植された複眼原基は、その周囲から「色素の合成にかかわる（2 つの）野生型遺伝子の産物」を原基の細胞に取り込むことによって、はじめて色素をもった複眼を生ずると推定できる。

実験 2：白色の複眼を生じる原因は、一般には表現型だけから特定することはできないが、生じた複眼が赤色であったことおよび実験 1 の結果をふまえると、移植先の幼虫は、色素の合成にかかわる 2 つの遺伝子は野生型であり、色素物質の移動に関する遺伝子は機能欠失だと推察される。したがって、移植された原基から生じる複眼は、移植先の幼虫の「色素の合成にかかわる 2 つの野生型遺伝子の産物」を原基の細胞に取り込み、そこ結果、赤色になったと考えることができる。

実験 3：上記の実験 1 と 2 をふまえると、移植された複眼原基の細胞は「色素の合成にかかわる 2 つの遺伝子」は機能欠失であるが「色素物質の移動に関する遺伝子の機能」は正常であったので、移植先の幼虫の「色素の合成にかかわる 2 つの野生型遺伝子の産物」を細胞に取り込み、その結果、赤色になったと考えることができる。さらに、移植される複眼原基の「色素の合成にかかわる 2 つの遺伝子がともに機能欠失」であっても生じた複眼は赤色であったことから、移植される複眼原基の「色素の合成にかかわる 2 つの遺伝子」は生じる複眼の色にはかかわっていないと考えられる。

結局、移植された複眼原基から生じる複眼の色は、複眼原基の「色素物質の移動に関する遺伝子が野生型である（機能がある）か否か」とその周囲（すなわち移植先 [宿主]）の「色素の合成にかかわる 2 つの野生型の対立遺伝子 *Q* と *T* の有無」によって決まると考えられる。

誤答：理由

- A 赤色ではなく、朱色になる。
- B 茶色ではなく、赤色になる。
- C 白色ではなく、茶色になる。
- E 赤色ではなく、白色になる。
- F 朱色ではなく、白色になる。
- G 茶色ではなく、白色になる。

キイロショウジョウバエの複眼の色

野生型のキイロショウジョウバエの複眼は赤色であるが、野生型とは異なる突然変異が多数知られている。もっとも有名なものは *white* 遺伝子 (*w*) であろう。この遺伝子は X 染色体上にあり、劣性である。したがって、*w/w* の雌と *w* の雄の複眼は白い。

右の表は複眼の色に関与する突然変異の一部である。なお、ここに挙げた突然変異はすべて劣性である。2 種類の突然変異を同時にもつ個体の複眼の色は、その組合せにより決定される。*bw/bw* と *v/v* (あるいは *v*) の組合せでは白色になり、*bw/bw* と *cn/cn* の組合せでも白色になる。*cn/cn* と *ca/ca* の組合せでは、暗く赤っぽい黄色になる。*bw/bw* と *ca/ca* の組合せでは、透명한茶色っぽい黄色になる。

遺伝子名	遺伝子記号	複眼の色	位置
<i>brown</i>	<i>bw</i>	茶色	第 2 染色体上
<i>vermilion</i>	<i>v</i>	朱色 (銀朱)	X 染色体上
<i>cinnabar</i>	<i>cn</i>	朱色 (辰砂)	第 2 染色体上
<i>claret</i>	<i>ca</i>	ルビー色	第 3 染色体上

右の表は複眼の色に関与する突然変異の一部である。なお、ここに挙げた突然変異はすべて劣性である。2 種類の突然変異を同時にもつ個体の複眼の色は、その組合せにより決定される。*bw/bw* と *v/v* (あるいは *v*) の組合せでは白色になり、*bw/bw* と *cn/cn* の組合せでも白色になる。*cn/cn* と *ca/ca* の組合せでは、暗く赤っぽい黄色になる。*bw/bw* と *ca/ca* の組合せでは、透명한茶色っぽい黄色になる。

bw と *cn* の組合せは、組換え価を推定する実習によく使われる。ただ一つ注意すべきことは、ショウジョウバエの雄では、ふつう組換えが起きないことである。実習では、このことを考慮して、実験計画を立てる必要がある。

問12)【正解】B

Aは実験1, 2, 3, 5の結果に, Cは実験1, 6の結果に, Dは実験4の結果に, Eは実験1, 2, 3の結果に, Fは実験4の結果に矛盾している。

カイコガの結紮実験は, アラタ体ホルモン(幼若ホルモン)と前胸腺ホルモン(エクジステロイド)のはたらきが確認できる有名な実験である。学校の授業で使用するサブテキスト(生物資料集)に必ず掲載されているので, ぜひ一度読んでほしい。この問題では, 文章と模式図で想像してもらうために, 実験の様子をあえて図で示さなかった。

酵素Xは, ラッカーゼという物質である(Yatsu, J. and Asano, T. (2009) *Insect Biochem. Mol. Biol.* 39:254-262)。問題文に書いたとおり, 活性化されると他の物質と重合し, 表皮硬化を起こす。ラッカーゼは脱皮をする前に表皮の裏側の細胞でつくられ, 蓄積し, 脱皮とともに活性化することがわかっている。また, 幼虫→幼虫, 幼虫→蛹, 蛹→成虫のどの段階の表皮硬化にも関与する。現在のところ, アラタ体ホルモンや前胸腺ホルモンとの関係の詳細は明らかになっていない。大変興味深い性質をもつが, まだまだ未知の部分が多く, 研究結果が待たれる酵素である。

本試験問題はあくまでも仮想実験とその結果であり, 実際に行なってそのとおりの結果がえられるかどうかはわからないので注意してもらいたい。

問13)【正解】I 【部分点】C L

【解説】本来の前後軸方向を卵門の位置で判断し, 正解を導く。また, 仮説2は理解できただろうか。「3つの軸のうち2つの軸方向(“前後軸方向”と“背腹軸方向”)が決まると, 残された軸(左右軸方向)は必然的に決まってしまう」ということである。

この実験は, 林ら(高校生も4名含まれている!)が, 2005年に行なったものである(Hayashi, M., et al. (2005) *Develop. Growth Differ.* 47:457-460)。実際には④の胚がえられたことから, 左右軸方向は, 前後軸方向と背腹軸方向に依存的に決まるということが明らかになった。もし仮説1が正しいと, 左右軸方向は影響を受けないので, ③となるはずであった。

これまで, ショウジョウバエの前後軸方向の決定にかかわる母性因子としてBicoidとOskarが単離されており, 問題文の因子 α はBicoid, 因子 β はOskarのことである。これらの因子は卵内に不均一に分布しており, Bicoidの濃度は, 胚の前側で最も高く, 後ろ側に向かうにつれ低くなる。Oskarはその逆である。一方, 背腹軸方向の決定には, Dorsal(問題文の因子 γ)がかかわっている。Dorsalは, 胚の腹側で最も濃度が高く, 背側に向かうにつれ低くなる。

ショウジョウバエの前後/背腹軸方向が決定される仕組みや消化管の曲がりがつくられる仕組みについては, 詳細が明らかになってきているので, 各自で調べてみてほしい。

問14)【正解】B

【解説】地球環境では, 植物, 動物, 菌類, 微生物が, お互いに深くかかわり合いながら, 生態系を構成している。

植物は, 大気中の二酸化炭素を吸収し, 光合成によって炭素を有機物として固定する。固定された炭素は動物などのその他の生物の炭素源として利用されるし, 植物自身も他の生物と同様に呼吸によって二酸化炭素を大気中に排出する。生物の遺体や排出物は土壌中の微生物によって分解される。

植物のみが光合成によって大気中に酸素を放出するが, 植物自身も他の生物と同様に大気中の酸素を呼吸のために必要としている。生物の遺体や排泄物中の水分の多くは水蒸気として大気中に放出されるが, 一部は土壌中の水分となる。水あるいは水分に含まれる酸素は, 土壌中から植物の根を通して吸収される。

植物や動物は空気中の窒素を直接吸収できないが, 土壌中の微生物などは窒素を固定できる。生物の遺体や排泄物中の窒素も土壌中で微生物によりアンモニウムイオンに分解されて, さらに硝酸イオンへと変換され, 植物の根から吸収され, 利用される。

本問題では, 酸素(C), 窒素(N), 酸素(O)の3元素の循環を考えたが, リン(P), カリウム(K), カルシウム(Ca), マグネシウム(Mg)などの元素の流れも考えてほしい。

問 15) 【正解】 G 【部分点】 C E H

【解説】表は、暖かさの指数（温量指数）の考案で知られる吉良竜夫（1919 年～2011 年）の研究を元にした。森林アのデータは、マレーシアのパナー保護林で行なわれた歴史的な国際共同研究プロジェクトの成果である。森林イのデータは、同じプロジェクトで調査された熊本県水俣市のセイ・カシ林のものである。

熱帯多雨林は、1 年を通して光合成がさかんに行なわれるため、総生産量は大きい。純生産量＝総生産量－呼吸量である。総生産量に対する純生産量の割合を求めると、森林アは $25.7/99.1 \times 100 = 25.9\%$ 、森林イは $16.9/51.0 \times 100 = 33.1\%$ となる。極相林は、森林の年齢が高いので、根・幹・枝の呼吸量が増加し、総生産量に対する呼吸量の割合が増えるため、純生産量の比率が低い。それに対して、伐採後に復活しつつある二次林（遷移途上の林）では、呼吸量を差し引いた純生産量の比率が高い。

<参考>

『生態学入門（第2版）』：東京化学同人、『熱帯林の生態』：人文書院

問 16) 【正解】 E 【部分点】 A C D F

【解説】自然選択の1つである性選択の問題である。

- ① これは必要な実験である。ツバメの生存力が低下しなければ、仮説は棄却される。
- ② これは必要でない。ヒトを含め、体長（身長）や体重などに雌雄差がある動物は多数存在する。ツバメでは雄の方がメスより尾羽が長い、この事実で性選択の有無を議論することはできない。
- ③ これは必要な実験である。自然選択がはたらいても、遺伝しないものは次世代以降に影響を与えない。したがって、遺伝するかどうかは重要である。遺伝しなければ、仮説は棄却される。
- ④ これも必要でない。
- ⑤ これは必要な実験である。抵抗性と尾羽の長さが無関係（無相関）であれば、仮説は棄却される。

問 17) 【正解】 G 【部分点】 A B D

【解説】遺伝様式の問題である。

①の可能性について。 $S_1S_2 [S_1] \times S_2S_2 [S_2]$ の交配から $S_1S_2 [S_1]$ または $S_2S_2 [S_2]$ の子どもが生まれる。したがって、この可能性はある。なお [] 内は表現型を示している。

②の可能性について。 $S_1S_2 [S_1] \times S_2 [S_2]$ の交配から $S_1S_2 [S_1]$ または $S_2S_2 [S_2]$ の娘が生まれる。したがって、この可能性はある。

③の可能性について。父親の遺伝子型は S_2 であり、父親の遺伝子は必ず娘に伝わるので、娘の表現型は S_2 である。したがって、この可能性はある。

④の可能性について。子どもには母親のミトコンドリア DNA だけが伝わる。すなわち母性遺伝である。したがって、子どもの表現型は母親と同じ S_1 でなければならず、この可能性はない。

葉緑体 DNA の遺伝様式

葉緑体は光合成を行なう細胞小器官であり、独自の DNA（葉緑体 DNA）をもっている。葉緑体 DNA には 100 個ほどの遺伝子座がある。葉緑体 DNA の遺伝様式は、例外はあるものの、被子植物、シダ、コケ、藻類などでは母性遺伝である。一方、針葉樹の多くでは、父性遺伝である。母性遺伝は、メンデルの法則の再発見から 9 年後の 1909 年に、メンデルの法則に従わない遺伝様式として報告されている。それから 54 年後の 1963 年になって、葉緑体 DNA の存在が明らかになった (Sager, R. and Ishida, M. R. (1963) *Proc. Natl. Acad. Sci. USA* 50:725-730)。

問 18) 【正解】 I 【部分点】 H

【解説】 常染色体上の遺伝子の N 個の対立遺伝子の頻度を P_1, P_2, \dots, P_N とすると、ハーディ・ワインベルグ平衡にある場合、 i 番目と j 番目の対立遺伝子をヘテロ接合でもつ遺伝子型の頻度は $2P_i P_j$ となる。このことから、(ア)に入る値は $2P_i P_j = 2 \times 0.1 \times 0.1 = 0.02$ となり、2%である。一方、当事者の兄弟や姉妹を考える場合にあっては、少なくとも当事者の一方の親は1つの対立遺伝子を、もう一方の親はもう1つの対立遺伝子をもっていると考えられる。今、一方の親が *HLA-B52* と *X* という対立遺伝子を、もう一方の親が *HLA-B61* と *Y* という対立遺伝子をもつとしよう。すると、この両親から生まれた子供の遺伝子型は次の4通りとなる。

	<i>HLA-B52</i>	<i>X</i>
<i>HLA-B61</i>	①の場合	③の場合
<i>Y</i>	②の場合	④の場合

①の場合は、当事者と同じ *HLA-B52* と *HLA-B61* 対立遺伝子が遺伝した場合であり、当事者と同じ遺伝子型になる。その確率は $0.5 \times 0.5 = 0.25$ である。

②の場合は、当事者と同じ *HLA-B52* 対立遺伝子と当事者とは異なる *Y* 対立遺伝子が遺伝した場合である。この場合であっても *Y* が *HLA-B61* 対立遺伝子であった場合には、当事者と同じ遺伝子型になる。その確率は $0.5 \times 0.5 \times 0.1 = 0.025$ である。

③の場合は、当事者と同じ *HLA-B61* 対立遺伝子と当事者とは異なる *X* 対立遺伝子が遺伝した場合である。この場合であっても *X* が *HLA-B52* 対立遺伝子であった場合には、当事者と同じ遺伝子型になる。その確率は $0.5 \times 0.5 \times 0.1 = 0.025$ となる。

④の場合は、当事者とは異なる *X* と *Y* 対立遺伝子が遺伝した場合である。この場合でも *X* と *Y* が *HLA-B52* と *HLA-B61* 対立遺伝子であった場合には、当事者と同じ遺伝子型になる。その確率は $0.5 \times 0.5 \times 0.1 \times 0.1 \times 2 = 0.005$ となる。

したがって、(イ)に入る値は $0.25 + 0.025 + 0.025 + 0.005 = 0.305$ すなわち 30.5%となる。ただし、ここでは小数点以下を切り捨てるので解答は 30%となる。

ここで取り上げた例は、*HLA-B* 遺伝子座において遺伝子頻度が比較的高い対立遺伝子と考えた特殊な場合である。*HLA-B* 遺伝子座の対立遺伝子の多くはその頻度はもっと低く、血縁関係にない人が同じ遺伝子型である確率は非常に低い。また、両親を同じにする兄弟・姉妹が同じ遺伝子型である確率はほぼ 25%になる。実際には *HLA* 型適合については多型的な複数の連鎖する *HLA* 遺伝子座が関与しているため、親族以外で対立遺伝子が完全一致する場合は非常にまれである。(複数の *HLA* 遺伝子座間の組換えは少ないので、当事者が遺伝子頻度の低い対立遺伝子のヘテロ接合の遺伝子型であっても、兄弟や姉妹であれば約 25%の確率で *HLA* 型は適合する。) さらに、臓器移植では他の分子の影響なども考えなければならない。臓器移植にあたっては *HLA* 型が完全一致しなくても可能であるが、一般的に臓器提供者を探すことは困難で、多くの人々の協力を仰ぐことになる。

HLA 遺伝子座の対立遺伝子数

HLA 遺伝子座は、*HLA-A*, *HLA-B*, *HLA-C*, *HLA-DRB1* のように複数あり、それぞれの遺伝子座で多数の対立遺伝子が検出されている。表は、2007年と2013年に集計された、世界の多くの地域で確認されたか、あるいは多数の研究機関で確認された対立遺伝子の個数である。一部の地域だけで見つかったものや少数の研究機関だけで確認されたものは含んでいないので、実際にはこれ以上の対立遺伝子が存在する。また2007年から2013年までの6年間で対立遺伝子数の合計が401個増加していることから、研究が進めば、対立遺伝子数はさらに増加すると思われる。なお、染色体によっては、*HLA-DRB3*, *HLA-DRB4*, *HLA-DRB5* が存在しない場合もある。問18で取り上げた *HLA-B* は、367個以上の対立遺伝子をもつ、変異に富んだ遺伝子座である。

表：HLA 遺伝子座の対立遺伝子数

遺伝子座	A	B	C	DRB1	DRB3	DRB4	DRB5	DQA1	DQB1	DPA1	DPB1	合計
2007年	130	245	81	142	14	7	8	16	27	0	51	721
2013年	246	367	146	226	12	8	8	19	30	6	54	1122

参考文献：Mack, S. J., et al. (2013) *Tissue Antigens* 81:194-203

問 19) 【正解】 F 【部分点】 D L

【解説】メンデルが交雑実験にもちいたエンドウの7つの形質のうち、2つについての問題である。一見独立の法則が成り立つ簡単な問題に見えるが、2つの点で注意が必要である。

まず、さやの問題文の記述にもあるように子房壁由来であるから母親の形質であり、種子の形は子葉のデンプンの種類で決まるので、受精によってできた胚の子葉の形質である。すなわち、この問題ではさやはF₁世代、種子の形はF₂世代の形質である。エンドウではさや以外にも、種皮は胚珠の珠皮由来であるので、種皮の色もやはり母親の形質になる。したがって、F₁世代であるさやの形は、すべて優性形質が発現するのでふくれとなる。

次に種子の形については、F₂世代であるので、丸形としわ形の分離比は3:1となる。しかし、これはたくさんの種子を収穫したときに3:1の比率になるということであり、1つのさやの中の4個の種子が、必ず丸形3個、しわ形1個になるということではない。1つの種子にすると丸形になる確率が3/4、しわ形になる確率が1/4となる。したがって1つのさやの中の4つの種子はすべて丸形からすべてしわ形までいろいろな割合でみられることになる。それぞれの場合の確率を次に示しておく。丸形が3個で、しわ形が1個である確率が、50%に満たないことを確認してほしい。

	丸4個	丸3個, しわ1個	丸2個, しわ2個	丸1個, しわ3個	しわ4個
確率	$\left(\frac{3}{4}\right)^4$ ≒0.316	$4 \times \left(\frac{3}{4}\right)^3 \times \frac{1}{4}$ ≒0.422	$6 \times \left(\frac{3}{4}\right)^2 \times \left(\frac{1}{4}\right)^2$ ≒0.211	$4 \times \frac{3}{4} \times \left(\frac{1}{4}\right)^3$ ≒0.047	$\left(\frac{1}{4}\right)^4$ ≒0.004

問 20) 【正解】 G

【解説】親個体(緑色の葉で紫色の花をもつ個体)は、その表現型が示すように対立遺伝子SとWをもっている。一方、自家受精から生じた子世代に黄緑色の葉で白色の花をもつ個体(遺伝子型はssww)がいるので、対立遺伝子sとwが存在する。したがって、親個体の遺伝子型はSsWwであることがわかる。しかし、SとWがどのように連鎖しているかわからない。したがって、2つの仮説を立てて検証する必要がある。

1つの仮説は、親個体の遺伝子型がSW/swであるという仮説である。この場合、配偶子SWとswが非組換え型であり、配偶子SwとsWが組換え型である。したがって、非組換え型の半部分がswであり、これらが受精するとsw/swの個体ができる。したがって、組換え価をrとすると、 $\{(1-r)/2\}^2$ が1%であるので、r=80%となる。しかし、2つの遺伝子座間の組換え価は50%を超えることはないので、この仮説は誤りである。

もう1つの仮説は、親個体の遺伝子型がSw/sWであるという仮説である。この場合、配偶子SwとsWが非組換え型であり、配偶子SWとswが組換え型である。したがって、組換え型の半部分がswであり、これらが受精するとsw/swの個体ができる。したがって、組換え価をrとすると、 $(r/2)^2$ が1%であるので、r=20%となる。えられた組換え価は50%より小さいので、これが正解である。

組換え価は、一般的には検定交配により求められるが、別の目的で行なわれた交配実験からも求めることができる。この問題はその1例である。ただし、効率的には検定交配の方がはるかに優れている。

検定交配による組換え価の推定

問20の題材を例に説明する。まず、SW/SW [SW] と sw/sw [sw] を交配し、SW/sw [SW] をえる。(なお、[]内は表現型を示している。) これにsw/sw [sw] を交配すると、SW/sw [SW], sw/sw [sw], Sw/sw [Sw], sW/sw [sW] の4種類の遺伝子型[表現型]の子が観察される。検定交配の利点の1つは、遺伝子型が表現型から直接わかることである。[Sw] と [sW] が組換えの生じた個体であるので、[SW], [sw], [Sw], [sW] の個体数をそれぞれ a, b, c, d とすると、組換え価 (r) は $r = (c + d) / (a + b + c + d)$ で求められる。

問 21) 【正解】 D 【部分点】 G

【解説】 生物学的種概念では、種とは、実際にあるいは潜在的に相互交配する個体の集団であり、他の集団とは生殖的に隔離されている集団である。種 X と種 Y は、雑種はできるものの、雑種は雌雄とも不妊であることから、生殖的に隔離されているといえる。したがって、種 X と種 Y は別種である。

ミトコンドリアは母性遺伝により子孫に伝わる。ミトコンドリアゲノムの遺伝的相違度をみると、種 X と雑種間の遺伝的相違度は小さく、種 Y からの遺伝的相違度は、種 X と雑種でほとんど違いがない。すなわち、雑種のミトコンドリアゲノムは遺伝的に種 X に非常に近い。したがって、雌親のほとんどは種 X であると考えられる。

生物には、遺伝的に雌雄が決定される種 (XY 型や ZW 型など) 以外に、温度などの環境要因により雌雄が決定される種、雌雄同体の種、性転換する種が存在する。魚類では、遺伝的性決定以外の性決定様式で雌雄を決定している種が、多数知られている。たとえば、イソギンチャクと共生しているクマノミでは、例外はあるが、1つのイソギンチャクと共生している個体の中で最も大きい個体が雌であり、2番目に大きい個体が雄である。3番目以下の個体は性的に未成熟である。1番目の雌がいなくなると、2番目の雄が雌に性転換し、3番目の個体が成熟した雄になることが観察されている (Moyer, J. T. and Nakazono, A. (1978) *Japan. J. Ichthyol.* 25:101-106)。まず雄になり、その後雌に性転換することを雄性先熟という。逆のパターンは雌性先熟であり、この例は多数知られている。

本問題では、雑種のミトコンドリアのほとんどは種 X に由来すると考えられるので、どのような性決定様式のもとでも、雌親のほとんどが種 X であるという結論に変わりはない。

問 22) 【正解】 A 【部分点】 G

【解説】 陸上植物の系統樹とそれぞれの植物群の特徴から、それぞれどの植物であるかを推測する問題である。与えられた分子系統樹は葉緑体 DNA 上の遺伝子の塩基配列でつくられているが、どの遺伝子をもちているかはこの問題の本質ではない。

胞子と花粉の有無から、1と2はシダ植物 (あるいはコケ植物)、3~5は種子植物であることが推測される。また、5は被子植物であることが、柱頭により受粉することからわかる。裸子植物である3と4のうち、4では花粉から精子が観察されたことから、4はイチョウかソテツ類であることがわかる。1と2のうち、1がヒカゲノカズラ植物 (小葉類) であり、2がシダ類 (大葉類) であることは、問題文を読んだだけではわからないため、系統樹から判断する必要がある。これらを総合すると正解は A となる。

表紙の写真 (東京国立博物館のユリノキ : 2014 年 4 月 25 日撮影)

ユリノキ (*Liriodendron tulipifera*) は、北アメリカ中東部原産のモクレン科の植物で、インディアナ州、テネシー州、ケンタッキー州では「州の木」になっています。東京国立博物館のユリノキは、明治初年にアメリカからもたらされた 30 粒の種子から育った 1 本の苗木に由来するといわれています。小石川植物園や新宿御苑のユリノキも同様の歴史をもっています。

ユリノキの花 (右の写真) はチューリップに似ていることから、アメリカではユリノキは「チューリップツリー」や「チューリップポプラ」などとよばれています。また、「イエローポプラ」とよばれることもあります。ポプラという名前が入っていますが、ポプラはヤナギ科の植物であり、ユリノキとは近縁ではありません。明治 23 年に小石川植物園に来園された大正天皇 (当時皇太子) がご覧になり、「ユリノキ」と命名されたといわれています。ちなみに、属名の *Liriodendron* は「ユリの樹木」を意味しています。また、*tulipifera* は「チューリップのような花の咲く」という意味です。

