

# 日本生物学オリンピック 2023

## 予選問題

2023年7月16日（日）

〈正解・解説〉



問1) 【正解】C (4点) 【部分点】B (1.1点) A D G K (0.3点)

【解説】体細胞分裂1回目の分裂実験でDNAが合成される時(間期)、 $^3\text{H}$ チミジンが取り込まれる。そのため合成されたDNAを含む染色体全体から $\beta$ 線が放出される。結果、染色体全体で黒い像(銀粒子)が観察される。2回目の分裂実験で合成されるDNAは $^3\text{H}$ チミジンを取り組まないため、1回目の分裂実験で合成された鎖を含む染色分体だけで黒い像(銀粒子)が観察される。一方で体細胞分裂前から存在したDNA鎖を鋳型として合成された染色分体は、 $^3\text{H}$ チミジンが取り込まれず黒い像(銀粒子)が観察されない。そのため2回目の分裂実験では黒い像(銀粒子)が観察される染色分体と観察されない染色分体が並ぶことになる。テイラーの実験として知られるこの実験では半保存的な複製が行われていることが証明されている。

減数分裂で観察されるキアズマは、体細胞分裂では、通常対合や交差はおきず、観察されない。

問2) 【正解】K (4点) 【部分点】B E (1.1点) H I J (0.3点)

【解説】COVID-19(新型コロナウイルス感染症)に対するRNAワクチンの問題である。RNAワクチンが体内に注射された後、さまざまな細胞内で抗原となるタンパク質が作られ、それが細胞外に放出されて抗原となり、免疫系のはたらきによって抗体が作られることを理解していれば易しい問題である。RNAワクチンにおいて抗原として必要な情報はmRNAに含まれており、rRNAは注射された個体の細胞内のものを使うので①は間違い。②は正しい。またRNAワクチンに含まれるRNAは細胞内でタンパク質合成のテンプレートとしてはたらき、体液中でははたらかないから、③は間違い。④は取り込まれる細胞はB細胞とは限らないので間違い。⑤は正しい。よってKが正解である。

問3) 【正解】C (5点) 【部分点】D I (0.4点)

【解説】mRNAとタンパク質の分子量と存在量を比較することによって、遺伝子にどのような突然変異が入ったかを推測する問題である。

野生型のものが基準となり、それとくらべてmRNAおよびタンパク質の分子量がどちらも大きくなっている場合は、mRNAのタンパク質コード領域に余分な配列が挿入されていることになる(iの原因は③)。終止コドンがアミノ酸をコードするコドンに置換された場合には、より下流に出現する終止コドンまでタンパク質の合成が続くため、タンパク質の分子量は大きくなるがmRNAのサイズは変化しない。mRNAの分子量は変化していないのにタンパク質の分子量が小さくなっている場合は、mRNAのアミノ酸をコードする領域のアミノ酸をコードしている1つのコドンがストップコドンに変異したためであると推測される(ivの原因は⑧)。分子量の変化はないが量的な変化がある場合は、mRNAとタンパク質の両方の量の低下は転写量の低下を意味し(iiiの原因は②)、タンパク質の量のみの低下はタンパク質の安定性の低下あるいは翻訳の低下と考えることが妥当である。選択肢の中ではタンパク質の安定性の低下があてはまる。(vの原因は⑥)。mRNAもタンパク質も分子量、存在量ともに変化していないのにアルビノになった場合は、チロシナーゼの活性が失われていると考えられ、活性に必須のアミノ酸が突然変異により別のアミノ酸に置換されてしまったと推測される(iiの原因は⑤)。

この問題自体は仮想実験として作成したものであるが、メラニン色素の合成ができないと、アルビノとなることはよく知られている。メラニン色素の合成には多くの反応中間体と一連の酵素反応が関与しているが、チロシナーゼはその最初の反応にはたらいっている。実際に、アルビノのワラビーがなぜ産まれたかを調べた研究がある。そのアルビノ個体のチロシナーゼ遺伝子を調べたところ、タンパク質をコードしているエキソン領域にトランスポゾンが挿入されて終止コドンが途中で生じた変異遺伝子となっていた。アルビノ個体はその変異遺伝子のホモ接合となった結果、活性の無い短いチロシナーゼタンパク質のみが発現し色素が合成されなくなったことと突き止められた。そのアルビノ個体は、変異型対立遺伝子と正常な対立遺伝子のヘテロ接合体である(アルビノではない)両親から産まれた子であった。

(参考文献) <https://www.kyoto-u.ac.jp/sites/default/files/2022-01/20220118-koga-3c4dedad4556b1a261d97e4eb2192d6.pdf>

問4) 【正解】 J (6点) 【部分点】 I (1.7点) H (0.5点)

【解説】 抗体をもちいた実験で突然変異体 M1 に酵素 Q が確認できないことから、突然変異体 M1 は酵素 Q の遺伝子の突然変異によるものと判断できる。また交配実験 1~2 で F1 世代の表現型は野生型、F2 世代での分離比が 1 : 3 にあることから、これらの突然変異体は1つの遺伝子座での突然変異によるもので、その対立遺伝子は潜性(劣性)であると考えられる。

(さらに野外調査でえられた突然変異体はホモ接合である。) 実験 3 でも F2 世代での分離比が 1 : 2 : 1 にあることから、その突然変異体は1つの遺伝子座での突然変異によるものであり、また F1 世代と F2 世代の半分が物質 Z を生成したもののその量が減少していることから、ヘテロ接合体では物質 Z を生成することができるものの生成量が減少していることが推測できる。

次に交配実験 5 で突然変異体 M1 と突然変異体 M3 の F1 世代(および F2 世代)では物質 Z を生成できないことが示されているのでこれらは同じ遺伝子の突然変異によるものと推測できる。一方で交配実験 4 および 6 から突然変異体 M1 (あるいは突然変異体 M3) と突然変異体 M2 の F1 世代ではともに突然変異体 M1 (あるいは突然変異体 M3) と野生型との交配と同じ結果を示すことから、突然変異体 M1 (あるいは突然変異体 M3) と突然変異体 M2 は異なる遺伝子の突然変異体と推測できる。

これらから、突然変異体 M1, M2, M3 は酵素 Q, P, Q の突然変異体と推測できる。

次に酵素 P, Q の野生型の対立遺伝子を P, Q とする。また酵素 P の突然変異体 M2 の対立遺伝子を p とし、酵素 Q の突然変異体 M1, M3 の対立遺伝子をそれぞれ q, Q<sup>M3</sup> とする。(ここで突然変異体 M3 は潜性(劣性)でないため、Q<sup>M3</sup> と表記している。)

すると突然変異体 M1 (P/P, q/q) と突然変異体 M3 (P/P, Q<sup>M3</sup>/Q<sup>M3</sup>) の交配でえられた F1 世代は (P/P, q/Q<sup>M3</sup>) となる。これと突然変異体 M2 (p/p, Q/Q) を交配すると、(P/p, Q/q) と (P/p, Q/Q<sup>M3</sup>) が 1 : 1 で生じることになる。(P/p, Q/q) は M1 と M2 を親とする F1 世代のものと、(P/p, Q/Q<sup>M3</sup>) は M2 と M3 を親とする F1 世代のものと同じ遺伝子型となるので、(エ)には「野生型と同じ量の物質 Z を生成する個体と物質 Z の生成量が野生型より少ない個体」が入る。

よって正解は J となる。

問5) 【正解】 K (3点) 【部分点】 L (0.8点)

【解説】 選択的スプライシングによってイントロンは除去されるが、エキソンは1カ所だけが残る場合から、すべてのエキソンが残る場合までである。順に考えると、1カ所だと4通り(ア, イ, ウ, エ)、2カ所だと6通り(アイ, アウ, アエ, イウ, イエ, ウエ)、3カ所だと4通り(アイウ, アイエ, アウエ, イウエ)に加え、すべてのエキソンが残る場合が1通りあるので、足すと15種類となる。ア~エが、残る(=1)か残らない(=0)かと考えると、組合せの数はア(1または0)×イ(1または0)×ウ(1または0)×エ(1または0)となるので、何も残らない0の場合を引いて  $2^4 - 1 = 15$  と求めることもできる。このように、限られた数の遺伝子から、多様なタンパク質が作られる可能性がある。しかし、実際には、この算数のような数にはならず、タンパク質合成に至らない RNA も多数できるようである。この過程についての研究はまだ途上にある。選択的スプライシングに関する論文や情報がたくさん出ているので調べてみてほしい。

問6)【正解】A (5点) 【部分点】B C K (14点)

【解説】頂芽優勢とは頂芽が腋芽の発達を抑制することであり、糖とオーキシン、サイトカイニン、ストリゴラクトンの植物ホルモンにより腋芽の発達が制御されている仕組みが近年被子植物で明らかになってきた。糖は被子植物のシュート(茎とそれについている葉)の先端における頂芽優勢の維持に必須である。頂芽を切り取ると頂芽における糖の要求性が解除され、腋芽における糖の利用が高まる。この糖の増加は腋芽の成長を開始させる。オーキシン合成の主要な部位は頂芽である。頂芽から下がってきたオーキシンは腋芽の成長を間接的に抑える。頂芽からシュートの下方へのオーキシン極性輸送は、ストリゴラクトンの合成を誘導し、これが腋芽の成長を直接阻害する。一方、サイトカイニンはおもに根で合成され、根からシュートへ移動する。シュートへ移動したサイトカイニンはオーキシンおよびストリゴラクトンの作用に拮抗して、腋芽の成長を促進する。オーキシン合成の主要部位である頂芽を切り取ると、切り口に近い茎におけるオーキシンとストリゴラクトンの量が低下することになり、切り口に近い腋芽の成長がもっとも盛んになる。こうして成長を始めた腋芽のうち、切り口近くでよく成長した腋芽が最終的に新たな頂芽として引き継がれることになる。またサイトカイニン過剰合成変異体やサイトカイニン処理した植物体は、腋芽の伸長が促進され通常より生い茂る傾向がみられる。頂芽優勢は、コケ植物、シダ植物、裸子植物にもみられ、広く陸上植物一般に知られる現象であるがその仕組みがどの程度被子植物と同じであるのかは不明であり現在も研究されている。

問7)【正解】D (6点) 【部分点】A B C E F (17点)

【解説】孢子体型では、花粉のすべてが受精に関与しない交配と花粉のすべてが受精に関与する交配が可能である。一方、配偶子型では、花粉のすべてが受精に関与しない交配、花粉の半数が受精に関与する交配、花粉のすべてが受精に関与する交配の3種類が可能である。この実験では、花粉の半数が受精に関与する交配と花粉のすべてが受精に関与する交配が観察されている。2つの型の違いは「花粉の半数が受精に関与する交配」の有無であることから、この自家不和合性は配偶子型であると推測される。

自らを除く他個体からの花粉がすべて受精に関与した個体(2, 5, 8, 12)はそれぞれ2種類の他の個体とは違う対立遺伝子をもっている。自家不和合性がペアーで観察された個体(7と9)では、(1つの対立遺伝子は同じなので)3種類の対立遺伝子をもっている。個体1, 6, 10の関係では、個体6と個体10はまったく遺伝的に異なっているため、合計で4種類の対立遺伝子があると考えられる(たとえば、個体6の遺伝子型が $S_1S_2$ 、個体10の遺伝子型が $S_3S_4$ 、個体1の遺伝子型が $S_1S_3$ )。個体3, 4, 11の関係では、1つの対立遺伝子を共有しているため、合計で少なくとも3種類の対立遺伝子があると考えられる(たとえば、個体3の遺伝子型が $S_1S_2$ 、個体4の遺伝子型が $S_1S_3$ 、個体11の遺伝子型が $S_2S_3$ )。なお、4種類の対立遺伝子の場合も考えられる(たとえば、個体3の遺伝子型が $S_1S_2$ 、個体4の遺伝子型が $S_1S_3$ 、個体11の遺伝子型が $S_1S_4$ )。したがって、この実験にもちいた12個体には少なくとも18(=2×4+3+4+3)種類の対立遺伝子があると推測される。

なお、(ア)のみ正解した受験生には部分点をあたえる。

〈参考文献〉Levin, D. L. (1993) S-gene polymorphism in *Phlox drummondii*. *Heredity* 71:193-198.

問8) 【正解】I (4点) 【部分点】J K L (1.1点) A E (0.7点)

【解説】成長について、複葉の方が早いという証拠はないので、①は間違い。1枚の葉が多数の小葉に分かれていると、隙間が多くなり、風の抵抗は少なくなると考えられる。したがって、②は正しい。病原菌に感染した場合、1枚の小葉だけで収まれば、葉全体に感染が広がる可能性が下がる。したがって、③は正しい。開度は  $360 \times \text{回転数} / \text{葉数}$  で計算できるので、答えは 135 度となる。

余談ではあるが、自然界との関係で議論されている数列にフィボナッチ数列がある。フィボナッチ数列とは、1, 1, 2, 3, 5, 8, 13, 21, … のように、それぞれの数字が直前の2つの数字の和になっている数列である (たとえば、 $5 + 8 = 13$ )。花びらの数はフィボナッチ数になっていることが多い (たとえば、ユリやアヤメは3枚、サクラやウメは5枚、コスモスは8枚)。螺旋葉序もフィボナッチ数との関係で議論されている。その他にも、ヒマワリの種、パイナップル、松かさなど、さまざまな場合にもフィボナッチ数が観察されている。この数列を使って問題の開度を計算したものを下図に示す。

回転数	1	1	2	3	5	8	13	21	34
葉数	2	3	5	8	13	21	34	55	89
開度 (度)	180	120	144	135	138.5	137.1	137.6	137.5	137.5

回転数と葉数を増やしていくと、開度は 137.5 に収斂 (しゅうれん) する。この 137.5 度は黄金角とよばれている。

問9) 【正解】K (5点) 【部分点】L (2.4点) F (1.4点) G (0.4点)

【解説】まず、酸素結合型と非結合型で、吸光度が大きく異なる波長で測定すべきであることは言うまでもない。選択肢で挙げた波長は、どれもこの条件は満たしている。

吸光度の値を透過率に換算して考えられるかどうか最大のポイントとなる。mmol/L の吸光度が 10 という事は、1 cm の厚みの中を透過して出てくる光は、もとの  $10^{-10}$  (100 億分の 1) しかないことを意味する。2 mmol/L のヘモグロビンが 1 mm 程度の厚みをもって存在していて、そこを透過することを考えると、414 nm あるいは 433 nm の光に対する吸光度は 100 を超え、550 nm 付近の光に対する吸光度は 10 程度となり、 $T$  に換算すると、それぞれ  $>10^{100}$ 、 $10^{10}$  となり、測定できる限界をはるかに超えてしまう。660 nm 付近の光であれば、 $T$  は  $10^{0.6}$  から  $10^{0.1}$  すなわち 0.25 から 0.8 程度となり十分測定することが可能となる。もちろん、光路長を極めて短くして測定する場合、あるいは血液そのものではなく希薄なヘモグロビン溶液で変化を測定する場合には、550 nm 付近や 414 nm、433 nm の光を利用したほうがよいことはありえて、実際にヘモグロビンの特性を調べる生化学的な実験ではこれらの波長が使われる。これらの波長領域では、わずかな波長の違いで大きなモル吸光度の違いがあるため、ピーク波長をもちいて測定することが望ましい。

さらに、1つの波長だけで測定するよりは、変化幅の大きい2つの波長の比を測定すれば、より変化幅を大きく捉えることができる。800 nm 付近には酸素結合の有無によってほとんど吸光度が変化しない波長があり、ここを基準として変化幅の大きい 660 nm 付近を測定すると、その変化量に定数をかけるだけでそのまま酸素結合度とすることができる。もう少し難しい換算ができるなら (現在はマイコンチップで簡単に可能)、逆方向に変化する 900 nm 付近との比をとれば同じ変化をより大きな値の違いとして捉えることができるようになり正確性が向上する。

実際に現在使われているパルスオキシメーターでは 660 nm 付近と 900 nm 付近の吸光度を測定して酸素化率を求めている。さらに心拍に由来する動脈の脈動 (パルス) によって変化する光だけを測定することで、静脈血や筋組織中のミオグロビンの影響を取り除いて動脈血の酸素化度を測定することができる。

ヘモグロビンのスペクトルデータは Optical Absorption of Hemoglobin by Scott Prahl (<https://omlc.org/spectra/hemoglobin/>) による Tabulated Molar Extinction Coefficient for Hemoglobin in Water (<https://omlc.org/spectra/hemoglobin/summary.html>) をもちいた。

問10) 【正解】 F (5点) 【部分点】 E (1.4点) B H J (0.4点)

【解説】 化学反応 (一般的には状態変化) の自由エネルギー変化が負の値であるときに、その反応は自発的に進行する。

1.  $\text{CrP} \rightarrow \text{Cr} + \text{Pi}$  の標準自由エネルギー変化が  $-43.1 \text{ kJ/mol}$ 、 $\text{ATP} \rightarrow \text{ADP} + \text{Pi}$  の標準自由エネルギー変化が  $-30.5 \text{ kJ/mol}$  なので、 $\text{CrP} + \text{ADP} \rightarrow \text{Cr} + \text{ATP}$  の標準自由エネルギー変化は、その差、すなわち  $-43.1 - (-30.5) = -12.6 \text{ kJ/mol}$  となる。
2. フォスホクレアチンから ADP へのリン酸基転移反応の標準自由エネルギー変化が負の値であるということは、この反応は、標準状態 (反応物、生成物それぞれの濃度が  $1 \text{ mol/L}$ ) で自発的に進行することを意味する。つまり、ATP と ADP が同量存在する条件では、フォスホクレアチンから ADP へのリン酸基転移反応②は進行するが、その逆反応、ATP からクレアチンへのリン酸基転移反応①は自発的には進行しないことになる。
3. 式で与えられているように、反応の自由エネルギー変化は、標準自由エネルギー変化と、反応物、生成物の濃度によって決まる。ATP からクレアチンへのリン酸基転移反応①の自由エネルギー変化は、反応物と生成物の濃度で決まる第2項の値が  $12.6$  よりも大きな負の値 ( $-12.6$  以下) になれば、全体として負の値となり、この反応が進行することになる。問題文中で Cr と CrP は同量であることが示されているので、 $[\text{ADP}]/[\text{ATP}]$  が  $1$  よりもずっと小さくなれば、その対数値は大きな負の値になるはずである。すなわち ATP が ADP よりもずっと高い濃度で存在すれば、ATP から Cr にリン酸基を転移させることができる。式に値を入れて計算すると、 $[\text{ADP}]/[\text{ATP}] < 10^{-221}$  となり、ATP が ADP のおよそ  $160$  倍以上高濃度であればよいことになる。実際に細胞内では ATP は ADP の  $1000$  倍程度の濃度で存在すると言われており、この反応は進行しうる。さて、そうすると逆に CrP から ADP へのリン酸基転移反応②が進行できなくなってしまう。こちらの反応が進むためには、筋収縮によって ATP がどんどん使われ、局所的に ADP 濃度の  $100$  倍程度まで濃度が下がることが条件となる。ミトコンドリアで盛んに ATP が生成され、一方で筋収縮において ATP が盛んに使われているという条件のもとで、このクレアチンシヤトルが機能するということになる。

問11) 【正解】 E (5点) 【部分点】 D (0.9点)

【解説】 糖質  $300 \text{ g}$  は  $300/180 \text{ mol}$  である。酸素を消費する細胞呼吸による代謝  $\text{C}_6\text{H}_{12}\text{O}_6 + 6\text{O}_2 \rightarrow 6\text{H}_2\text{O} + 6\text{CO}_2$  でこの糖質を分解するためには、酸素は  $1$  日あたり  $6 \times 300/180 \text{ mol}$  必要である。これは  $22.4 \times 6 \times 300/180 \text{ L}$  に相当する。

一方、肺において取り込まれる酸素の量は、血液  $1 \text{ L}$  あたり ( $200 - 150$ )  $\text{mL}$  であり、 $1$  分間では  $5 \times (200 - 150) \text{ mL}$  となる。したがって  $1$  回の呼吸あたり、 $5 \times (200 - 150)/15 \text{ mL} = 5 \times (200 - 150)/15 \times 10^3 \text{ L}$  を取り込むことになる。よって必要な呼吸数は、 $22.4 \times 6 \times 300/180 \div \{5 \times (200 - 150)/15 \times 10^3\} = 13,440 \text{ 回} \approx 13,000 \text{ 回}$  となる。これは  $1$  日の呼吸数 ( $15 \times 60 \times 24 = 21,600 \text{ 回}$ ) の約  $62\%$  に相当する。

問12) 【正解】 F (5点) 【部分点】 H L (1.4点)

【解説】 視覚に関する総合的な理解を問う、比較的易しい問題である。水晶体は透明度が高い細胞によって構成され、栄養も血管によらず眼房水によって補給されている。高密度のコラーゲンなどのタンパク質を含む大量の細胞間質があるわけではないので①は間違い。②は実像が網膜上に投影されているので間違い。③の矢印で示されているのは黄斑でなく盲斑。盲斑には視神経が集中し、視細胞がないので実際に視覚がなく盲点とよばれているので④は間違い。⑤は明るい場所ならもっと広角で錐体細胞が機能できるので色を識別でき、眼球を頻りに動かしてはいないので間違い。⑥は桿体細胞が中心窩近傍では少なく外れたところで高密度になっているので、暗く錐体細胞が機能しにくい状況では、視軸を少し外れたところよく見えるので正しい。

問13) 【正解】H (4点) 【部分点】L (1.1点) G (0.3点)

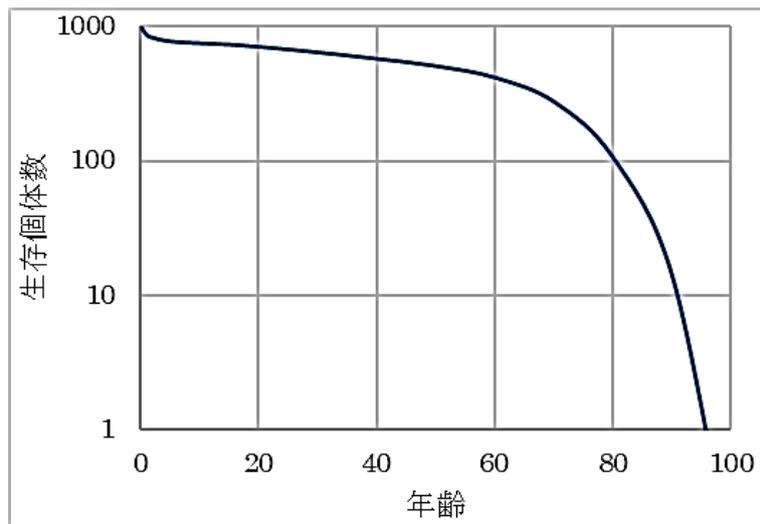
【解説】環境要因によるマウスの行動変化(運動量と不安様行動)を読み取れるかを測る問題である。行動軌跡が増えたり重なったりして過密になれば、運動量の増加を意味する。また、中心区画の滞在が減るということは、マウスが本来もつ好奇心(探索行動)よりも不安が増加することを意味する。これらが幼年期と成年期とでどのように異なるかを読み取れる力を測る。

図から明らかのように幼年期では不安様行動が増している。一方、成年期では運動量が増加し、中心区画での滞在時間も増加していることがわかる。したがって、正解は③⑤となる。

問14) 【正解】K (4点) 【部分点】L (1.1点) A I (0.7点) C E G (0.3点)

【解説】縦軸が対数目盛で示されている生存曲線では、曲線の傾きはその時点での死亡率を反映している。すなわち、死亡率が高いと傾きが大きくなり、死亡率が低いと傾きは緩やかになる。したがって、アは③、イは②である。

出生直後の死亡率が一番高く、次第に死亡率が減少する動物では、曲線bのパターンになる。幼齢期の死亡率は高いが成長とともに死亡率は減少し、その後、高齢になると死亡率が増加する動物では、曲線aのパターンになる。100年以上前の日本では、今ほど医療が発達しておらず、乳幼児の死亡率は高かった。図は、1891~1898年の調査データ(厚生労働省統計情報・白書より)に基づいて作成した女性の生存曲線である。



生存曲線は、曲線bより曲線aに近いパターンになる。

なお、乳幼児の死亡率は、この図では生存個体数は対数目盛で表しているのて低くみえるが、実際は非常に高い。下表は乳幼児の死亡率(1年以内に亡くなる割合)であり、比較のために1960年と2020年の調査結果も示している。

	0歳	1歳	2歳	3歳	4歳	5歳
1891~1898年	13.4%	4.2%	2.8%	1.9%	1.4%	1.0%
1960年	2.74%	0.32%	0.24%	0.19%	0.14%	0.11%
2020年	0.172%	0.017%	0.012%	0.009%	0.007%	0.007%

明治期における乳幼児の死亡率は、現在とは明らかに異なっている。

問 15) 【正解】 A (5 点) 【部分点】 C (1.4 点) B E (0.4 点)

【解説】生物はさまざまな環境に適応し、多様な特徴をもっている。植物にとっては、光合成を行うことがもっとも重要であり、いかに効率よく葉を配置して光を受けるかが課題である。

植物個体群内の照度と葉の分布を比較することで、植物のタイプによる光の利用のしかたの特徴を知ることができる。層別刈取法は、一定区画内の植物を一定の高さごとに刈り取り、それぞれの層について光合成器官（葉）と非光合成器官（根・茎・花）の重量や葉面積を測定する。その結果を高さごとの相対照度とともに表したものを生産構造図という。

問題の図 1 は光合成器官（葉）の量を葉面積指数で表した生産構造図の一部を抜き出したものである。図 1 のアは細い葉がほぼ垂直に立ち上がるイネ科型の植物である。葉が光を吸収する効率は悪いが、下部にも光が届くので、多くの葉を群落内にもつことができる。光合成は上層から下層まで広範囲で行われる。また、イネ科型は植物体全体に対して、葉の占める割合が大きい。イは広い葉が水平に茎の上部につく広葉型の植物である。葉は光を効率よく吸収できるが、下部には光を通さない。つまり、光合成はおもに上層で行われる。また、広葉型は茎など光合成を行わない部分の量が多いので、植物体全体に対して、葉の占める割合は比較的小さい。

図 2 は葉面積と光吸収の関係を詳しく示したものである。各層の葉面積に比例して光が吸収されるので、積算葉面積指数が大きくなれば相対光強度は一定の率で減少する。そのため、縦軸を対数でとるとグラフは直線になる。しかし、相対光強度と積算葉面積指数の関係は群落により異なる。この違いはおもに茎と葉の角度が原因である。広葉型の葉は水平に張りだし、下部に光を逃さない。これに対し、イネ科型の葉は直立していて多くの光が下部へと逃がしている。図 2 の  $\alpha$  と  $\beta$  を同じ積算葉面積指数で比較すると、 $\beta$  の方が相対光強度が小さい。このことから、 $\beta$  は光吸収の効率の良い広葉型だとわかる。 $\alpha$  はイネ科型であり、光吸収の点で効率が悪いが、その代わり下部にも光が届き、多くの葉を群落内にもつことがグラフから読み取れる。

〈出典・参考資料〉『生態学入門 第2版』：東京化学同人

曲線の傾き

曲線の傾きは微分することにより、求めることができる。たとえば、 $y = ax^2 + bx + c$  という曲線では、これを微分して、

$$\frac{dy}{dx} = 2ax + b$$

が  $y$  の傾きになり、この傾きは  $x$  に依存して直線的に変化することがわかる。

問 14 は生存個体数と死亡率の関係を考える問題である。生存個体数  $N$  と死亡率  $r$  の関係は、

$$\frac{dN}{dt} = -rN$$

で表現される。すなわち、 $N$  の傾きは  $-rN$  である。 $N$  の常用対数を  $L (= \log_{10} N)$  とすると、 $L$  を微分したものは、

$$\frac{dL}{dt} = \frac{dL}{dN} \frac{dN}{dt} = \frac{1}{N \log_e 10} \times (-rN) = -\frac{r}{\log_e 10} \approx -0.434r$$

となる。ここで、 $1/\log_e 10 \approx 0.434$  である。この式から、生存個体数  $N$  を対数変換した  $L$  の傾きは死亡率  $r$  に依存することがわかる。

上の例では、問 14 に従い  $N$  の常用対数を使ったが、 $N$  の自然対数を使うともっと簡単になる。すなわち、 $L = \log_e N$  とすると、 $L$  を微分したものは、

$$\frac{dL}{dt} = \frac{dL}{dN} \frac{dN}{dt} = \frac{1}{N} \times (-rN) = -r$$

となり、生存個体数  $N$  を対数変換した  $L$  の傾きは死亡率  $r$  だけで決定されることがわかる。

問16) 【正解】G (5点) 【部分点】H (2.4点) E (1.4点) C (0.4点)

【解説】2022年のノーベル生理学・医学賞は人類の進化を研究しているスバンテ・ペーボ博士に授与された。彼は化石人骨からDNAを抽出し、高精度でゲノム配列を決定することに成功した。その成果の1つがここに紹介したネアンデルタール人と現代人の関係解明である。

ヨーロッパ・アジア・オセアニアのヒトたちのゲノムにはネアンデルタール人由来の遺伝子が含まれているが、アフリカのヒトたちにはそのような遺伝子が含まれていないということは、2種の雑種が生じたのは現代人の祖先がアフリカ大陸から外部へと分布を拡大した後であったということを示している。そうでなければ、アフリカのヒトたちにも同程度にネアンデルタール人由来の遺伝子が含まれているはずである。

一般に過去に種Yと交雑した種Xのゲノムを調べた場合、それらのゲノムを比較して特定の値を求めることで過去の進化過程を推察することができる。塩基は経過した年代にほぼ比例して置換されるので、2種のゲノムの分岐年代を知りたいのであれば、種Yと種X（ただし種Yに由来するゲノム領域を除く）での塩基置換の程度を調べればよい。しかしここで問われているのは、雑種が生まれた年代である。雑種第一代は全ゲノムが2種のヘテロ接合である。この個体から配偶子ができるときには、組換えによって2種由来のゲノムがある程度シャッフルされたゲノムができるが、各種由来のゲノム断片は大きなブロック状になっている。雑種形成後に種Xが戻し交配すると、次世代のゲノムの半分は純粋な種X由来であるが、あとの半分は上記でできた2種の混合ゲノムである。このようにして何世代も種Xが戻し交配を繰り返すと、ゲノムの大部分は種X由来のものになるが、種Y由来のゲノム断片は残存する。毎世代の組換えによってゲノム断片のサイズは小さくなってゆく。そのため、交雑後世代が経った種Xに含まれる種Y由来のゲノム断片の長さを調べることで、雑種が生まれた年代（何世代前か）を推定できる。

ゲノムに生じる変異の大部分は自然選択に対して中立であるが、有益なものや有害なものもある。ネアンデルタール人から受け継いだ現代人の遺伝子の中にも、有益なものや有害なものがある。有害な遺伝子の大部分は自然選択によってある程度は除去されているかもしれないが、完全ではない（たとえば、潜在遺伝子）、有益な遺伝子（たとえば、別種の人類からの遺伝子浸透であるが、高地適応の遺伝子）は自然選択によって頻度が増加しているかもしれない。新型コロナウイルスへの罹患性に関連する遺伝子の1つがネアンデルタール人由来であったという話を聞いた人もいよう。

なお、最近の研究ではアフリカのヒトたちの中にもネアンデルタール人由来の遺伝子をもっているグループがみつかり、ユーラシアからアフリカへの再移動の歴史が示唆されている。

### 分子進化の中立説

故木村資生博士（国立遺伝学研究所）は1968年に「分子進化の中立説」を提唱した。問16と問20に関連しているので、中立説の概略を紹介する、

1. 塩基置換の大部分は、自然選択によらず、選択的に中立である。分子進化速度（塩基置換率）は

$$\text{分子進化速度} = \text{突然変異率}$$

という簡単な等式で与えられる。

2. 種内の遺伝的変異の大部分は、自然選択によらず、選択的に中立な突然変異による。遺伝的変異量の1つである塩基多様度は、二倍体生物の常染色体上の遺伝子座では、

$$\text{塩基多様度} = 4 \times \text{集団の有効な大きさ} \times \text{突然変異率}$$

となる。ここで集団の有効な大きさは、集団を構成する個体のうち、繁殖に貢献する個体などを考慮して決められる個体数である。

この説の下では、突然変異率が高いほど、分子進化速度も遺伝的変異量も大きくなる。一方、集団が大きいほど、遺伝的変異量は大きくなるが、分子進化速度には影響を与えない（分子進化速度の一定性）。

問17) 【正解】A (5点) 【部分点】C D G (14点) B (0.4点)

【解説】 $R_1R_1S_2S_2$ 型と $R_2R_2S_1S_1$ 型が観察されていない。もし遺伝子座Rと遺伝子座Sが違う染色体上にある場合、 $R_1R_1S_2S_2$ 型と $R_2R_2S_1S_1$ 型も観察されるはずである。したがって、①は正しく、②は間違いである。なお、組換え型は $R_1R_1S_1S_2$ 型、 $R_1R_2S_1S_1$ 型、 $R_1R_2S_2S_2$ 型、 $R_2R_2S_1S_2$ 型であり、全体の約33.4% (287/859) である。

これは重要なことであるが、ある特定の遺伝子座に自然選択がはたらいていることを示すためには、この遺伝子座以外と同じである必要がある。使用した系統は長期間独立に維持されてきたものであり、この2系統間には遺伝的に大きな違いがあると推測される。たとえば、遺伝子座Rと連鎖している遺伝子座に自然選択がはたらいている場合、遺伝子座Rはその影響を受ける。したがって、③と④は間違いである。なお、①を選んだC, D, Gには部分点を与える。Bにも、③と④を選ばなかったことを評価して、部分点を与える。

余談ではあるが、2つの遺伝子型を別々に調べてみると、次のようになる。

遺伝子型	$R_1R_1$	$R_1R_2$	$R_2R_2$	$S_1S_1$	$S_1S_2$	$S_2S_2$
観察された個体数	259	429	171	253	430	176

この結果は、 $R_1$ は $R_2$ より、 $S_1$ は $S_2$ より有利であるようにみえる。しかし、上述のように、自然選択がはたらいている個所(複数あるかもしれない)を特定することはできない。たとえば、次のようなモデルを考えてみる。

1. 遺伝子座Rと遺伝子座Sのちょうど中間点に自然選択がはたらいている遺伝子座(M)がある。
2. メスにおける組換え率は、遺伝子座Rと遺伝子座Mの間では0.2であり、遺伝子座Mと遺伝子座Sの間では0.2である。オスでは組換えは生じない。
3. 遺伝子座Mには、2つの対立遺伝子( $M_1$ と $M_2$ )があり、系統Xの個体の遺伝子型はすべて $M_1M_1$ 型であり、系統Yの個体の遺伝子型はすべて $M_2M_2$ 型である。
4.  $M_1M_1$ の相対生存率を1としたとき、 $M_1M_2$ の相対生存率は0.8であり、 $M_2M_2$ の相対生存率は0.6である。

計算の途中経過は複雑なため省略するが、このモデルの下で計算した個体数の期待値(赤字)は以下のとおりである。

遺伝子型	$R_1R_1S_1S_1$	$R_1R_1S_1S_2$	$R_1R_1S_2S_2$
観察された個体数	176	83	0
期待される個体数	180.4	77.3	0
遺伝子型	$R_1R_2S_1S_1$	$R_1R_2S_1S_2$	$R_1R_2S_2S_2$
観察された個体数	77	286	66
期待される個体数	77.3	292.1	60.1
遺伝子型	$R_2R_2S_1S_1$	$R_2R_2S_1S_2$	$R_2R_2S_2S_2$
観察された個体数	0	61	110
期待される個体数	0	60.1	111.7

期待される個体数は観察された期待数に近い値を示している。

このモデルでは自然選択は非常に強い。ショウジョウバエでは生存率を数%下げる弱有害突然変異が多数生じていることが知られている。多数の弱有害突然変異が関与しているモデルの方が現実的であろう。

問18) 【正解】F (5点) 【部分点】A C E G H J (0.4点)

【解説】①～⑤の親の血液型の組合せと子の血液型の関係をまとめると、次のようになる。

	親の組合せ	子の可能性 (旧説)	子の可能性 (現在の考え方)	両者の違い
①	A型とB型	AaBb×AaBb など すべての可能性あり	AO×BO など すべての可能性あり	なし
②	A型とAB型	Aabb×AaBb など すべての可能性あり	AA×AB→A型, AB型 AO×AB→O型は出ない	あり
③	A型とO型	AAbb×aabb→A型 Aabb×aabb→A型 O型 aabb	OO×AA→A型 OO×AO→A型 O型	なし
④	AB型とO型	AaBb×aabbの場合, すべての可能性あり	AB×OO→A型 B型	あり
⑤	O型とO型	aabb×aabb→O型	OO×OO→O型	なし

旧説と現在の考え方では、A型とB型とO型は顕性(優性)と潜性(劣性)の組合せで決まることは同じであるが、AB型の場合、現在の考え方では遺伝子型はABのみであるのに対し、旧説ではAABB, AABb, AaBB, AaBbの4つの遺伝子型が存在することになる。このことに注目すれば、上記の10通りの組合せをすべて考える必要はなく、正解をえるのにそれほど時間はかからない。

問19) 【正解】E (4点) 【部分点】D F (1.1点) B (0.7点) A C K (0.3点)

【解説】アガロースゲルをもちいたDNAの電気泳動では、分子量の大きなDNA断片は移動に伴って大きな抵抗を受けるため、移動度は小さくなる。一方、分子量の小さなDNA断片は移動に伴う抵抗が小さいため、移動度は大きくなる。したがって、バンド1のDNA断片がもっとも分子量が大きく、バンド3のDNA断片がもっとも分子量が小さい。制限酵素によってDNA断片が切断されれば、分子量の小さなDNA断片が複数生じることが予想されるので、①が正しい。

さらに電気泳動の結果から、患者男性1と7はバンド1のみを示し、健常男性3, 5, 6はバンド2と3を示していることがわかる。このことから、健常遺伝子は制限酵素によって切断されるが、病気の原因となる突然変異が生じた遺伝子は切断されなくなることが読み取れる。健常な男性3と女性4の間に患者男性7が生まれていることから、少なくとも男性3と女性4のどちらかは、また図1と図2を考慮すると女性4は疾患の原因となる突然変異の遺伝子をヘテロ接合でもつことがわかる。女性4は健常であるので、この疾患は潜性(劣性)遺伝するとわかる(⑥が正しい)。また患者男性7は健常男性3(正常遺伝子のみをもつ)と女性4の間に生まれている。この遺伝子が常染色体上にあると仮定すると、健常男性3は正常と突然変異の遺伝子をヘテロでもつ必要がある。しかし、健常男性3は正常と突然変異の遺伝子をヘテロでもっていないので、この遺伝子はX染色体上に存在する伴性遺伝であることがわかる(④が正しい)。

問20) 【正解】F (6点) 【部分点】B E G J (1.7点)

【解説】複数の置換が同じ塩基サイトに生じる可能性はほとんどないため、進化の過程でもっとも置換数が小さくなるような配列を祖先種①における配列とみなすことができる(最大節約法の原理が適応できる)。したがって、祖先種①の塩基配列は3種の配列で共通の塩基を選べばよい。すると祖先種①の配列は、第5番目のコドンはGTC (Val)、第12番目のコドンはGAT (Asp)、第67番目のコドンはTCT (Ser)、第121番目のコドンはTAA, TCA, TGAのいずれかになる。第121番目のコドンに対してはTAAとTGAは対応するアミノ酸がない終止コドンで、このようなコドンが存在すると自然選択により淘汰される。そのため、第121番目のコドンはTCA (Ser)と考えられる。

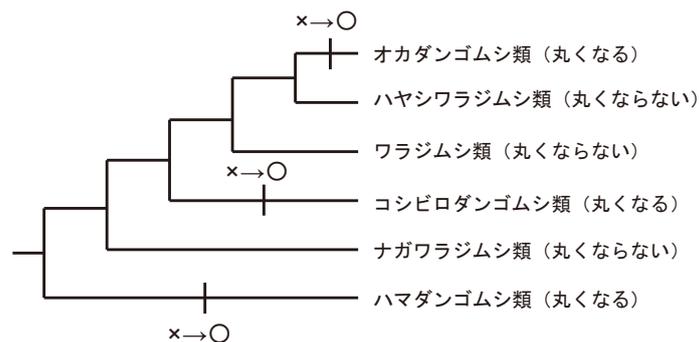
すると、祖先種①→種Xでは、第5番目のコドンはGTC→GTC(変化なし)、第12番目のコドンはGAT (Asp)→GAA (Glu)(非同義置換)、第67番目のコドンはTCT (Ser)→TCA (Ser)(同義置換)、第121番目のコドンはTCA→TCA(変化なし)が生じていたことになる。祖先種①→種Yでは、第5番目のコドンはGTC (Val)→GTT (Val)(同義置換)、第12番目のコドンはGAT→GAT(変化なし)、第67番目のコドンはTCT→TCT(変化なし)、第121番目のコドンはTCA (Ser)→CCA (Pro)→CAA (Gln)(ともに非同義置換)が生じていたことになる。(第121番目のコドンではTCA (Ser)→TAA(終止コドン)→CAA (Gln)の可能性がないことにも留意。)よって正解はFである。

分子進化の研究では多くのタンパク質で非同義置換速度は同義置換速度にくらべて遅いことが観察されている。これはDNA(ゲノム)のレベルでは自然選択とは無関係な中立的な突然変異(たとえば、アミノ酸の変化を伴わない同義置換)が偶然によって頻度が増減し(この過程は遺伝的浮動とよばれる)、このような中立的な突然変異が固定(集団内での頻度が100%になること)されてきたことが主であったことを支持している。このような研究結果は故木村資生博士の提唱した『分子進化の中立説』を支持する重要な証拠の1つとなった。

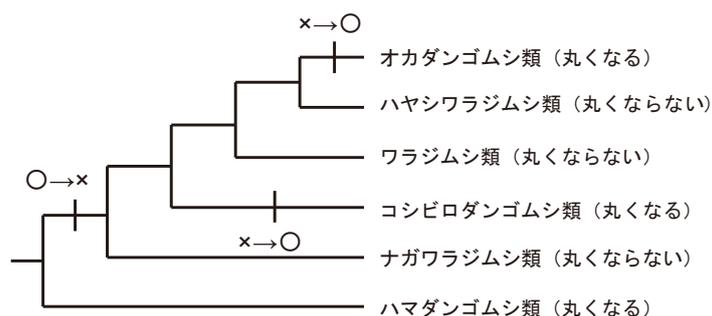
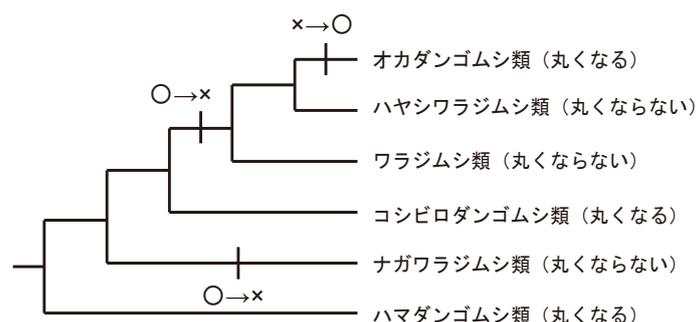
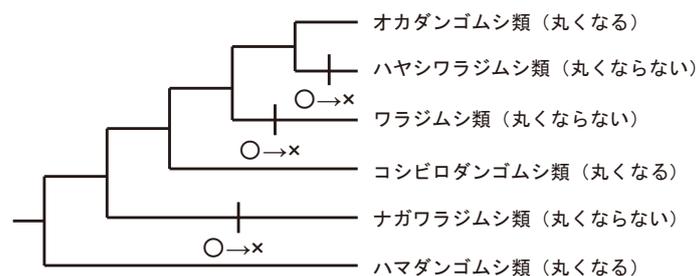
問21) 【正解】D (5点) 【部分点】C H L (1.4点)

【解説】ダンゴムシやワラジムシの仲間は陸棲等脚類とよばれ、陸域で種多様性が高いグループである。ダンゴムシの仲間は、天敵に襲われるなど刺激を受けたときには、体を丸くして防御姿勢をとることはよく知られている。体を丸くすることができる主要なグループとして、オカダンゴムシ類、コシビロダンゴムシ類、ハマダンゴムシ類がいる。オカダンゴムシ類は都市部に多く、コシビロダンゴムシ類は森林、ハマダンゴムシ類は海岸でよくみられる。日本にはこれら3グループが出現するが、オカダンゴムシ類は外来種であり、後者2グループは在来種である。陸棲等脚類を対象とした最近の分子系統解析は、体を丸くするという特徴が収斂(しゅうれん)進化の結果である可能性を示唆している(Dimitriou et al. 2019)。本問題では、Dimitriou et al. (2019)の研究成果を基にして、「体が丸くなる」という形質の進化について問うている。本問題作成過程で、オリジナルの系統樹をシンプルにしたり、論文中では扱われていない形質状態を追加したりした。陸棲等脚類の進化に興味のある方は、是非、もとの論文を読んでみてもらいたい。

さて、「丸くなる」形質を「○」、「丸くならない」形質を「×」で示すと、解析にもちいた種の共通祖先が体を丸くできなかった場合、もっとも形質の変化が少なくなるのは、下図のバーで示した箇所「丸くなる」という形質が獲得されたパターンである。このときの変化回数は3回となる。変化回数が3回になるのは、これら3グループが独立に丸くなるという形質を獲得したパターンのみである。



一方、共通祖先が体を丸くすることができていた場合、もっとも形質の変化が少なくなるのは下図に示した3通りが考えられ、それぞれ変化回数は3回になる。



Dimitriou AC, Taiti S, Sfenthourakis S (2019) Genetic evidence against monophyly of Oniscidea implies a need to revise scenarios for the origin of terrestrial isopods. *Scientific Reports* 9: 18508 (<https://doi.org/10.1038/s41598-019-55071-4>).

表紙の写真 (2023年6月13日, 東京都杉並区にて 写真提供: 伊藤祐成氏)

ツマグロヒョウモンの幼虫です。ツマグロヒョウモンはタテハチョウ科に属し、幼虫はおもにスミレ類を食べて成長します。1980年代までは近畿以西でしか見られませんでした。現在では関東や東北(福島県, 宮城県, 山形県)などでも見られるようになりました。