

日本生物学オリンピック2019

予選問題

2019年7月14日（日） 13:30~15:00

〈正解・解説〉



問1)【正解】B

【解説】大腸菌体内で発現ベクターからタンパク質が合成されるためには、大腸菌の mRNA を作らなければならない。そのためには、ヒトのタンパク質をコードする cDNA の上流に大腸菌ではたらくプロモーターが必要である。

ヒトのエンハンサーは、大腸菌での遺伝子発現には関与しないので、A と C は間違いである。ヒトのプロモーターは大腸菌の RNA ポリメラーゼには認識されない所以、D は間違いである。大腸菌のリプレッサーは、下流にあっても影響しないので、E は間違いである（リプレッサーは転写調節因子）。ヒトの複製開始点は大腸菌体内でははたらかないので、F は間違いである。

問2)【正解】F 【部分点】(配点の3/10) B E

【解説】酸素に接触する糠漬けの表面に膜を張る産膜酵母だけが好気性菌で、乳酸菌と酪酸菌は嫌気性菌と考えられる。

糠漬けの主力は *Lactobacillus* 属乳酸菌だが、乳酸菌が繁殖しすぎると過剰な乳酸のため非常に酸っぱくなるので、天地返しにより酸素を注入して乳酸菌のはたらきを抑える必要がある。酸味が強くなりすぎた糠床には、卵の殻（主成分：炭酸カルシウム）を砕いて入れることにより中和する。産膜酵母は酸素の存在下で乳酸を分解し、アルコールを生成して香味を与えるので、糠漬けにとって有害な菌ではないが、繁殖しすぎるとシンナーのような臭いを発する。天地返しにより、産膜酵母が生育する表面部を酸素が届かない深部に押し込むことにより、産膜酵母の生育が抑えられる。手入れを長く怠った糠床には絶対嫌気性の酪酸菌が生育し、強い不快臭を発するようになる。天地返しを行って酸素を注入することにより、酪酸菌は速やかに死滅する。

問3)【正解】F 【部分点】(配点の3/10) D E J (配点の1/10) B C I

【解説】アスパラギン酸トランスカルバモイラーゼ（ATC アーゼ）の酵素活性の調節に関する問題である。

通常の酵素の場合、反応速度の基質依存性のグラフは飽和曲線となる。しかし、ATC アーゼ（グラフ中の○）はS字型の依存性を示しており、基質アスパラギン酸が結合することで、協同的に活性が上昇することがわかる（正のホモトロピック作用）。さらに基質以外の分子である CTP と ATP によって速度が影響を受けていることから、この酵素はアロステリックな調節を受けていることがわかる。よって①は正しい。反応速度の基質依存性のグラフはS字状なので②は誤り。CTP を加えると反応は阻害され、ATP を加えると反応は促進されているが、CTP と ATP はいずれも基質ではないので、これらは酵素の活性部位とは別の場所に結合していることを示す。このことから、ATC アーゼはヘテロトロピックにも調節を受けており、CTP によって活性が減少し、ATP によって活性が増大すると言える。よって③は誤り。また、CTP は、ATC アーゼの生成物である N-カルバモイルアスパラギン酸の代謝産物である。このことから ATC アーゼはフィードバック阻害を受けていると言え、よって④は正しい。一方、ATP はヘテロトロピックに活性を増大させ、さらに ATP の濃度が上昇すれば、細胞内のカルバモイルリン酸の合成も促進されて濃度が上昇すると予想される。したがって⑤は正しい。

なお、核酸の合成では、プリンとピリミジンの両方がバランスよく合成される必要があり、ATP > CTP の場合 ATC アーゼは促進されて CTP を増やす。逆に ATP < CTP の場合 ATC アーゼは阻害され CTP を減らす。このように細胞内の ATP と CTP の量を釣り合わせるように、酵素活性が調節されていることがわかる。

問4)【正解】E 【部分点】(配点の3/10) C (配点の1/10) A

【解説】Ⅰはクローン繁殖で、すべての個体が遺伝的に同一である。すべての遺伝子がホモ接合であるかどうかはわからない。Ⅱは自家生殖で、新たに生まれた個体は親とは遺伝的に異なり、すべての遺伝子がホモ接合になる。Ⅲは接合で、新たに生まれた個体は親の2個体から対立遺伝子を受けとるので、すべての遺伝子がホモ接合であるとは考えられない。これによって生まれた2個体は遺伝的に同一である。以上のことは、知識としてもっていなくても、図から推理できる。③と④はゾウリムシの遺伝を考える上で重要な点である。比喩的に言えば、ゾウリムシの有性生殖では必ず一卵性双生児が誕生するということであり、一般的な生物の遺伝からみると変わっている。

問5)【正解】E 【部分点】(配点の3/10) D

【解説】高校の生物教科書には「染色分体」の語がないので、高校生の多くは相同染色体と染色分体の区別を苦手とする。同じ染色体の染色分体(姉妹染色分体)のそれぞれに、違った対立遺伝子(アレル)が存在することはありえないので、提示されている図の中で⑤と⑦の入った選択肢は誤りである。減数第一分裂では姉妹染色分体の分離はおこらないので、選択肢C、D、EのうちCは誤り。図では、減数分裂での対合と組換えはとくに想定していないので、染色体のパターンは、体細胞の分裂中期と減数第一分裂中期とは同じになる。したがって正解はEのみ。解答のDでは、減数分裂での染色体と染色分体の分離パターンは理解しているので、部分点を与える。

問6)【正解】C 【部分点】(配点の3/10) D

【解説】減数分裂はDNA複製のあと、DNA複製を介さない2回の連続した細胞分裂を行うことにより、染色体数を半減させる特殊な細胞分裂である。減数分裂がないと、その後の受精により生じる次世代の個体の染色体数は親の倍になってしまうため、減数分裂は有性生殖を行うすべての生物にとって必要不可欠な分裂様式である。本設問の解答には、上記の減数分裂のプロセスを正しく理解しているかが重要となる。

アポミクシスは、イネ科の牧草などによくみられる性質である。問題に登場するアポマイオシスは、多数あるアポミクシス様式のひとつで、減数分裂の体細胞分裂化と雌性配偶子の単為発生が組み合わさった現象である。親とまったく同一の遺伝子型を種子を通じて子に伝達できるため、農業上有用な形質として研究が盛んに行われている。しかし、原因遺伝子の周辺領域には巨大な反復配列の塊が存在するなど、いずれの植物でも原因遺伝子の同定には至っていない。

近年、シロイヌナズナやイネなどのモデル植物で、減数分裂を体細胞分裂化するため、設問のような変異体を組み合わせた遺伝学的手法が開発された(文献1)。この手法はMiMe(Mitosis instead of Meiosis)とよばれている。第一分裂で姉妹染色分体の接着に機能する*REC8*遺伝子に変異が入ると、「姉妹染色分体」の接着が第一分裂で解除される。*rec8*変異に加え、「減数分裂組換え」を促進するシロイヌナズナ*SPO11*(あるいはイネ*PAIR1*)といった遺伝子の変異を組み合わせることで、減数分裂に特徴的な相同染色体分裂(還元分裂)が体細胞様の分裂に変化する。さらに減数第二分裂がスキップされる*osd1*変異を導入することで、減数分裂が体細胞分裂に転換し、親とまったく同じ遺伝子型および染色体数をもつ配偶子が形成される。MiMe法は、2009年にはシロイヌナズナですでに確立されていた。しかし当時は、実用化に向けたパズルのうち、単為発生を引き起こす遺伝子変異という最後のピースがみつかっていなかった。近年、作用機作は不明の部分が多いものの、トウモロコシやイネでみつかった*MTL*遺伝子の変異は、雌性配偶子の単為発生を誘導できることが明らかとなった(文献2)。上記の4つの遺伝子変異(*rec8*, *spoil1*(*pair1*), *osd1*, *mtl*)をすべて導入した植物の種子から、親とまったく同じ遺伝子型をもつ子供が誕生することが示されるに至り、MiMe法は正に実用段階に達したといえる。

現在私たちが口にする多くの作物は、遺伝的に多様な2個体間の交雑により雑種を作り、それが両親より優れた形質を示すこと(いわゆる雑種強勢とよばれる現象)を利用して、その商品価値を高めている。雑種強勢を示す農業上有用な形質は、雑種当代限りで現れ、次世代には伝達しないことが知られる。その原因として、雑種当代での遺伝子の最適な組合せが、減数分裂時の組換えを経て、後代でバラバラになってしまうことが考えられている。このように最適な組合せが次世代に伝達しないという性質のため、農家は種苗会社が生産する雑種種子を購入するしかないのが現状である。

アポミクシスを利用して、親の遺伝子型をそのまま子供に伝達することができれば、種子を介した雑種強勢作物の維持が可能となり、農家のコストダウンにつながる事が期待される。もっとも、種苗会社にとっては種子が売れなくなるので、手放して喜べるニュースではないかもしれないが。

<文献>

1. d'Erfurth I, et al. (2009) Turning meiosis into mitosis. PLOS Biology 7: e1000124.
2. Wang C, et al. (2019) Nature Biotechnology doi: 10.1038/s41587-018-0003-0.

問 7) 【正解】 E

【解説】 気孔が少ない場合、葉の内部と外気との気体交換の効率が低下するため、二酸化炭素不足が光合成を制限している可能性が考えられる。このとき外気の二酸化炭素濃度を高くすれば、気体交換の効率が低くても、それなりに葉内の二酸化炭素濃度は高まるはずである。さらに十分に二酸化炭素濃度を高くすると、野生型、 x ともに二酸化炭素以外の要因が光合成を制限するようになり、両者に成長の差はなくなると予測される。

問 8) 【正解】 F 【部分点】 (配点の 3/10) D G

【解説】

- ① オーキシンの濃度が 0 mg/l の時に、管状要素細胞の割合が 0% であるので、オーキシンは管状要素細胞への分化に必要である。
- ② 表 1 において、オーキシンの濃度が 0.1 mg/l の時に、管状要素細胞の割合がもっとも高く、そして、その濃度よりも低くても高くても、管状要素細胞の割合が低くなっていることから、正しい。
- ③ 表 1 において、オーキシンの濃度が 0.1 mg/l よりも高い処理区では、管状要素細胞の割合が低くなっていることから誤りである。
- ④ 正しい。
- ⑤ サイトカイニンの濃度が 0 mg/l の時に、管状要素細胞の割合が 0% であるので、サイトカイニンは管状要素細胞への分化に必要である。
- ⑥ 表 2 において、サイトカイニンの濃度が 1 mg/l の時に、管状要素細胞の割合がもっとも高いため、誤りである。

【参照】

本問題における表 1, 2 のデータは、

Plant Physiol. 1980 Jan;65(1):57-60.

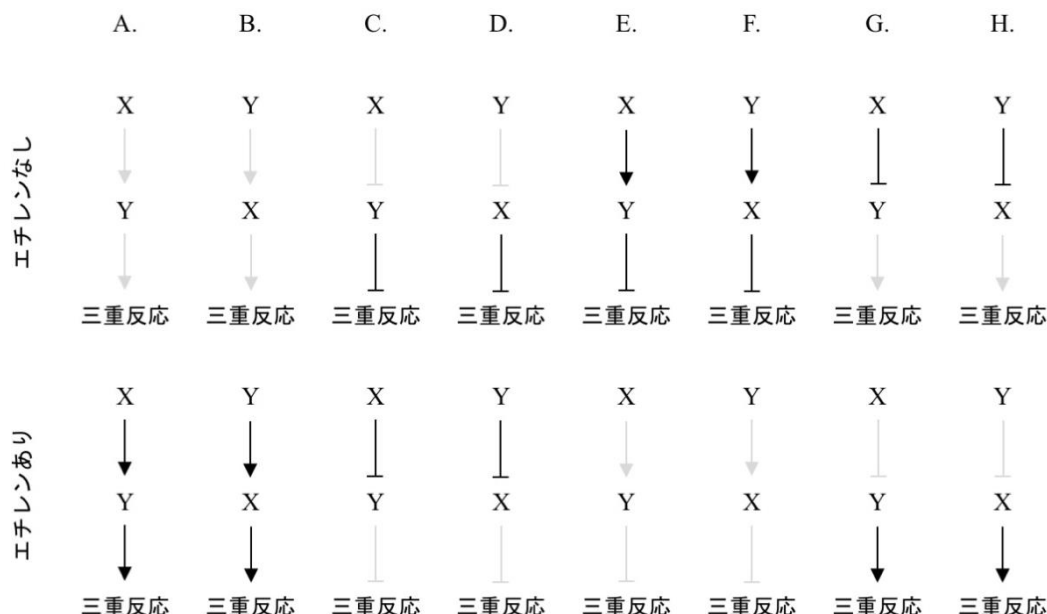
Establishment of an Experimental System for the Study of Tracheary Element Differentiation from Single Cells Isolated from the Mesophyll of *Zinnia elegans*.

Fukuda H, Komamine A

の Table II を引用、一部改したものである。改変事項は、NAA をオーキシン、BA をサイトカイニンと変更し、1 つの表 (Table II) を表 1 と表 2 に分けた点である。

問9) 【正解】 G 【部分点】 (配点の3/10) H (配点の1/10) D

【解説】 タンパク質 X と Y のはたらきを、活性化や誘導であれば矢印、抑制や制止であれば T 字記号で示す。また、はたしている状態は矢印や記号を黒色、はたしていない状態は薄い灰色で表す。そうすると、A～H の内容は、



とまとめられる。このうち、X の欠損でエチレンがなくても三重反応が起きるようになるのは D, E, F, G であり、Y の欠損でエチレンがあっても三重反応が起きないようになるのは A, B, D, G である。これより、x と y のどちらの表現型にも合うのは D と G に絞られる。X と Y がともに欠損した場合、D ではエチレンがなくても三重反応が起き、G ではエチレンがあっても三重反応が起きない。したがって、xy 変異体の表現型も含めて一致するのは、G のみとなる。

上では、解説のために全ての選択肢を図示したが、ポイントを押さえて考えていけば、選択肢を逐一検討する必要はなく、もっと効率的に解くこともできる。まず、エチレンに応答して起きる三重反応という1つの現象に対して、X の欠損と Y の欠損が逆の影響を及ぼし、両方の欠損は Y だけの欠損と同じ影響を及ぼすことに注目する。これより、X と Y はエチレン応答経路で直列的な関係にあり、Y が下流側であること（上流側の因子は下流側の因子を介してエチレン応答に関与しているので、両方の欠損は下流因子の欠損と同じ影響を及ぼす）、X は Y を負に制御していること（正の制御なら X の欠損と Y の欠損は同じ方向に影響する）がわかる。一方、Y の欠損でエチレンがあっても三重反応が起きなくなることからは、Y が三重反応を引き起こすようにはたらくことがわかる。これに、X が Y を負に制御していること、X の欠損でエチレンがなくても三重反応が起きるようになることを考え合わせると、エチレンがないときには X が三重反応を引き起こす Y のはたらきを抑制していると推測できる。これは正に G の記述の通りである。

なお、本問の x と y に相当する変異体は実際に単離されており、エチレンの情報伝達機構の解明に大きな役割を果たした。

問10) 【正解】 G 【部分点】 (配点の3/10) H

【解説】 被子植物では胚のうの卵細胞と中央細胞で受精が起こる。卵細胞は1つの精核と、中央細胞の2つの極核は1つの精核と受精するため、卵細胞に由来する胚と中央細胞に由来する胚乳では核相が異なることになる。これが重複受精である。イネ科植物のような有胚乳種子では、胚乳は種子の完成まで発達を続け、正常な胚の発達のためには胚乳も正常に発達する必要があることがわかっている。一方、植物では2倍体だけでなく、倍数種が知られており、1つの細胞核に存在する染色体セットの数が複数になっている。4倍体の植物では卵細胞や極核や精核に含まれている染色体セットの数が、2倍体植物の倍となっている。なお、近縁種間での交雑による雑種の形成は、異質倍数性進化によって新たな種が誕生する原動力となっている。異質倍数性進化は被子植物で新種が誕生するメカニズムの1つとして大きな役割を担っている。

問 11) 【正解】 L 【部分点】 (配点の 1/10) F

【解説】 一般に雌の卵巣中で形成された卵母細胞は、まだ受精発生能をもたない未成熟卵母細胞であり、卵成熟誘起ホルモンの作用により卵成熟が進行して受精発生可能な成熟卵母細胞となる。ヒトデ類では卵成熟誘起ホルモンが 1 メチルアデニンであることが明らかになっており、その作用経路の研究も行われている。本問では、ヒトデの卵成熟誘起ホルモンの作用経路を理解し、この経路を証明する実験の手順を作成する。ヒトデの腕にある放射神経を単離してすりつぶし、可溶性ペプチドをえる。このペプチドは未成熟卵母細胞周囲の濾胞細胞に作用して卵成熟誘起ホルモンを産生する。そこでこのペプチドを含む溶液中に濾胞細胞のある未成熟卵母細胞を入れると、濾胞細胞において卵成熟誘起ホルモンが産生され、卵成熟が進行する。一方、濾胞細胞を除去した卵母細胞では、ペプチドにより卵成熟誘起ホルモンは産生されず未成熟卵母細胞のままである。卵成熟の進行した卵母細胞の入った溶液中には卵成熟誘起ホルモンが含まれているので、この上澄み溶液に濾胞細胞を除去した卵母細胞を入れると卵成熟が進行する。

問 12) 【正解】 J 【部分点】 (配点の 1/10) C D

【解説】 クローン動物について理解していれば容易な問題である。なお、ガードンは 2012 年にノーベル賞を受賞した。

- ① M がオスならオタマジャクシもオス、M がメスならオタマジャクシもメスであり、間違いである。
- ② オタマジャクシの核ゲノムは M と同じであり、間違いである。
- ③ 成体皮膚の核をもちいてクローンオタマジャクシが作製できることから、この核にはすべての種類の細胞への分化を可能にする遺伝子が保存されていることがわかる。
- ④ 生じたオタマジャクシの細胞核がすべての核ゲノムを保持し、また同じオルガネラのゲノムを保持していることがわかれば、この文章が正しいことも容易に理解できる。

問 13) 【正解】 A 【部分点】 (配点の 3/10) B

【解説】 肺循環と体循環における酸素分圧に関するきわめて容易な問題である。

- (ア) は、酸素を取り込むのが肺胞であることを覚えておればよく、これによって G~L は除外される。
- (イ) は、肺に入る血管、すなわち肺動脈である。
- (ウ) は、実際に体組織とガス交換を行うのは、毛細血管であることも、ほとんど解説を要しない。
- (エ) は、体組織の酸素分圧より高く、肺胞内の分圧より低いので、正しい可能性のある数字は 40 である。

問 14) 【正解】 E

【解説】 両生類の変態のホルモンによる制御を題材とした実験結果から仮説を推論する問題で、与えられた条件と結果を丁寧に考えれば答えに行き着く。

両生類の変態は、甲状腺から分泌されるチロキシンによって制御されていることが知られているが、そのチロキシンの合成と分泌は脳下垂体から分泌される甲状腺刺激ホルモン (TSH) によって制御され、さらにその合成と分泌は脳の視床下部から分泌される甲状腺刺激ホルモン放出ホルモン (TSH-RF, あるいは TRH) によって制御されている。

サンショウウオのネオテニーは、この一連のホルモンによる調節機構の一部に欠陥があるために生じることがよく研究されている。有名な例はメキシコサンショウウオ (*A. mexicanum*) で、いわゆるアホロートルである。これは TSH を分泌しないために変態が抑制されている。また、ネオテニーは、生息環境により左右される例も知られており、北米のトラフサンショウウオ (*A. tigrinum*) は寒いロッキー地方では幼形成熟するが、より暖かい分布域では変態して成体となる。これは、寒冷下では、視床下部で TSH-RF を合成できないことによる。また、*Necturus* 属のサンショウウオでは、変態を起こす組織・器官の細胞がチロキシンに対する反応性を失っており、この種ではネオテニーは永続的なものとなっている。

問 15) 【正解】 L

【解説】 原尿量は、イヌリンの濃縮率×尿量で求めることができるので、

$$\text{原尿量} = 12.0 / 0.1 \times 5.0 = 600 \text{ ml}$$

となる。原尿中の尿素濃度は血しょう中の尿素濃度と等しいから、原尿中の尿素量は、

$$\text{原尿中の尿素量} = 600 \times 0.3 = 180 \text{ mg}$$

となる。また、尿中の尿素量は

$$\text{尿中の尿素量} = 20.0 \times 5.0 = 100 \text{ mg}$$

である。したがって、再吸収量=(原尿中の量-尿中の量) および 再吸収率=再吸収量/原尿中の量から、

$$\text{再吸収率} = (180 - 100) / 180 = 0.444 \cdots \div 44\%$$

となる。

つぎのように考えて、求めることも可能である。もし尿素がイヌリンと同様に再吸収されないと仮定すると、(血しょう中の尿素濃度はイヌリンの濃度の 3 倍であるので) 尿中の尿素濃度は $12 \times 3 = 36 \text{ mg/ml}$ になるはずである。しかし実際は尿中の尿素濃度は 20 mg/ml である。このことは、 $36 - 20 = 16 \text{ mg/ml}$ は再吸収されたことを意味している。したがって、再吸収率は $16/36 \div 44\%$ となる。

問 16) 【正解】 K 【部分点】 (配点の 3/10) C G

【解説】

1. 創傷(切り傷、擦り傷)は、その程度によって免疫系のどこまでが動員されるかが大きく変わってくる。傷口から病原菌が入り込み増殖するような事態になれば免疫系総動員ということになるが、ここでは“膿むことなく治癒した”とのことなので、細菌などの増殖はほとんどなかったと考えられる。おもにはたらくのはマクロファージや好中球ということになるだろう。正解はア。湿潤絆創膏は、旧来の傷口を消毒し乾燥させる治療にくらべて、これら白血球のはたらきや、さらに線維芽細胞の分裂増殖による傷の修復を妨げにくい方法として普及し始めている。
2. ワクチンの効果はヘルパーT細胞、B細胞、キラーT細胞の記憶細胞を作り免疫感作をえることにある。したがってオが正解。ただし、麻疹ワクチンは弱毒化ウイルスであり、接種の際にはウ、エのような免疫応答が起こり(もっと言えばア、イのような自然免疫の過程も、あるいは当然にカの過程も起こる)、それらは免疫感作をえるために必要な過程でもあるので、C、Gに部分点を与える。
3. ヘビ毒血清は、ウマ、ヒツジなどの動物に弱毒化あるいは無毒化したヘビ毒を注射して抗体を作らせ、ヘビ咬傷に対してその血清を投与するものである。投与した血清中のヘビ毒抗体が直接に作用する。カが正解。ウマ血清そのものがヒトにとっては異物であるため、当然にさまざまな免疫応答が起こるが、そうした反応を利用するものではなく、むしろ副作用であって抑制したいものである。

問 17) 【正解】 D 【部分点】 (配点の 1/10) A E F G

【解説】 個体群密度とバイオマス（生物体量）の関係については、植物についてよく研究されている。とくに「暖かさの指数」など植物生態学の研究で知られる吉良竜夫らが行ったダイズの植栽密度と単位面積あたりの総重量についての研究が有名であり、高校の生物の教科書にも「最終収量一定の法則」として載っている。これは、植物を高密度で植栽した場合、成長するにつれて種内競争が激しくなり、平均重量が小さくなるので、低密度で植栽されたものにくらべて、単位面積あたりの総重量は変わらないというものである。この法則は、植物だけでなく、固着生活をする移動性が低い貝類などにもあてはまる場合がある。

この問題のカサガイでは、個体群を構成する個体のサイズ分布において、小さな個体が圧倒的に多く、大きな個体が少ない分布は、激しい種内競争の結果であり、それは個体群密度が高い場合だと考えられる。逆に、大型の個体が多く、小型の個体が少ない分布は、個体群密度が極めて低く、種内競争がほとんど起きていない場合だと考えられる。また、個体群密度の増加に伴ってある程度まではバイオマスが増加するが、種内競争が起こり、激しくなるにつれて、各個体のサイズは小さくなり、バイオマス（個体群全体の生物体量）は一定になる。

<出典・参考資料>『生態学入門 生態系を理解する 第2版』：生物研究社

問 18) 【正解】 C 【部分点】 (配点の 3/10) F

【解説】 花粉の媒体や媒介動物の種類によって、花の形態が似た形状を示すことが知られており、ポリネーションシンドロームとよばれている。

①のマルハナバチ媒花は、左右相称の複雑な構造をもつことが多く、白や黄色の花弁、香り、蜜は昆虫を誘引するのに有効と考えられている。花粉量は比較的少ない。

②の風媒花は、小型で目立たない色の花弁をもつことが多く、香りを発せず、蜜もつぐらない。花粉を効率よく受け取るために、めしべ先端の柱頭が突出することが多いとともに、非常に多くの花粉を作る。

③の鳥媒花は、赤色の花弁で鳥を誘引するが、香りをもたないものが多い。ハチドリ媒は筒状で横向きの花をもち、他の鳥に媒介される花では、鳥が止まれるように花およびその支持器官が固くなっていることが多い。蜜や花粉量は比較的多い。

問 19) 【正解】 D 【部分点】 (配点の 3/10) F (配点の 1/10) E

【解説】 母親の遺伝子型が V_1V_1 であると仮定すると、娘には V_1 遺伝子のみが伝わるので、遺伝子座の位置に関わりなく、娘の遺伝子型が V_2V_2 になることはない。したがって、①は間違いである。

母親の遺伝子型が V_2V_2 である場合も同様で、③は間違いであることがわかる。

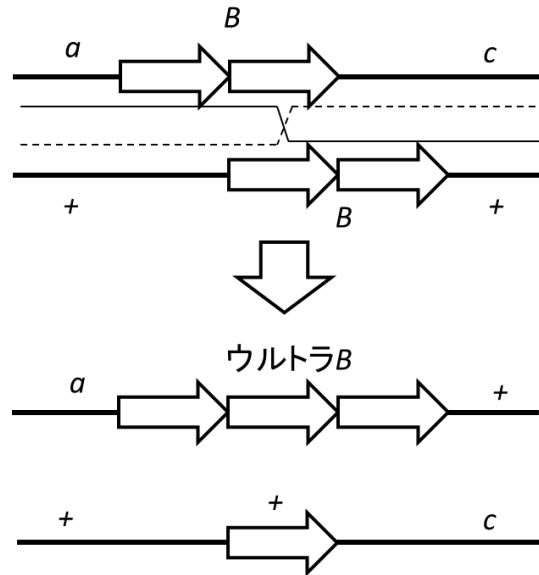
次に母親の遺伝子型が V_1V_2 である場合を考えてみよう。この遺伝子座が常染色体に乗っている場合、父親の遺伝子型が V_1V_2 であるとき、娘の遺伝子型は3種類の遺伝子型 (V_1V_1 , V_1V_2 , V_2V_2) が可能である。

一方、この遺伝子座が X 染色体に乗っている場合はどうであろうか。父親の遺伝子型が V_1 であるとき、娘の遺伝子型は2種類の遺伝子型 (V_1V_1 , V_1V_2) が可能である。また父親の遺伝子型が V_2 であるとき、娘の遺伝子型は2種類の遺伝子型 (V_1V_2 , V_2V_2) が可能である。しかし、二人の娘の遺伝子型が V_1V_1 と V_2V_2 になることはない。したがって②と⑤が正しいことになる。

野生動物の調査において、母子の同定は重要だが、困難な場合がある。以前はタンパク質多型（タンパク質レベルの遺伝的変異）を調べることにより行われることもあったが、今では DNA 多型（DNA レベルの遺伝的変異）を調べることにより正確に同定できるようになった。

問 20) 【正解】 H 【部分点】 (配点の 3/10) L

【解説】これは不等交差の発見の歴史を紹介した文章である。*B* の系統では X 染色体のある領域が縦列に重複している（つまり、同じ領域が 2 個ある）。減数分裂では相同染色体の相同な領域が対合するが、このような重複では 2 カ所の相同な領域がずれた状態で対合することがある。この状態で交差が生じると（④の状況）、配偶子にはこの領域を 3 個もった染色体と 1 個もった染色体ができる（図）。前者がウルトラ *B*、後者が復帰突然変異である。したがって、復帰突然変異とウルトラ *B* はほぼ同数生まれるはずである（⑤は誤り）。また、メスでは X 染色体が 2 本あるのでこのような現象が起こるが、オスには X 染色体が 1 本しかないのでこのような現象は起きない（⑥は正しい）。



ここでは遺伝子名は省略したが、*a* および *c* に相当するのはそれぞれ *forked* (*f*)（剛毛が曲がる）および *fused* (*fu*)（翅脈の一部が融合する）である。いずれも劣性であるため、次世代のオスでのみ表現型が表れ、組換えの結果生まれた個体が検出できる。

問 21) 【正解】 C 【部分点】 (配点の 3/10) D

【解説】 F_1 において、表現型 R と表現型 S には雌雄に差がなく、表現型 T には雌雄に差がある。これは、遺伝子座 *rap* と遺伝子座 *sap* は常染色体に乗っており、遺伝子座 *tap* は X 染色体に乗っていることを意味している。したがって、①、③、⑥は正しい記述である。

遺伝子座 *rap* と遺伝子座 *sap* について、まず、異なる染色体に乗っていると仮定してみる。この場合、RS, Rs, rS, rs は、ランダムな組合せになるので、9 : 3 : 3 : 1 の比になるはずである。したがって、⑧は間違っている。このことから C が正しいことがわかるが、このことを確認してみよう。

F_1 の雌からは、RS, Rs, rS, rs の卵子が $(1-c)/2 : c/2 : c/2 : (1-c)/2$ の比で出現する。ここで c は雌における組換え率である。 F_1 の雄からは、組換えが起きないので、RS と rs が $1/2 : 1/2$ の比で出現する。この結果、 F_2 の表現型のうち、RS の確率は $1/2 + (1-c)/4 = 3/4 - c/4$ 、Rs と rS の確率はそれぞれ $c/4$ 、rs の確率は $(1-c)/4$ となる。表は問題のデータの分析結果である。

表現型	RS	Rs	rS	rs
観察頻度	62.8%	12.0%	12.3%	13.0%
期待頻度 ($c=0.485$)	62.9%	12.1%	12.1%	12.9%

Rs と rS は組換え型であり、その頻度は $245/1010 \div 24.3\%$ である。雄では組換えが起きないことから、雌における組換え率 (c) はその 2 倍の $245/1010 \times 2 \div 0.485$ と推定される。すなわち、雌の組換え率が 0.485、雄の組換え率が 0、雌雄の平均が 0.243 ということになる。 $c=0.485$ と仮定すると、問題のデータは無理なく説明できる (表参照)。なお、 $c=0.485$ とは、2 つの遺伝子座は同じ染色体に乗っていたとしても、その位置は非常に離れていることを意味している。

雄でも組換えが起きる生物では、ショウジョウバエのように雄で組換えが起きない生物にくらべ、遺伝子座の連鎖関係を知ることは容易ではない。たとえば、遺伝子座 *rap* と遺伝子座 *sap* の組換え率が雌雄ともに 0.485 であるとき、RS, Rs, rS, rs の期待頻度は、計算の過程は省略するが、表のようになる。

表現型	RS	Rs	rS	rs
期待頻度 ($c=0.485$)	56.63%	18.37%	18.37%	6.63%
期待頻度 ($c=0.5$)	56.25%	18.75%	18.75%	6.25%

2 つの遺伝子座が別の染色体に乗っているとき (連鎖していないとき)、 $c=0.5$ である。 $c=0.5$ のときの期待頻度は 9 : 3 : 3 : 1 であり、 $c=0.485$ のときの期待頻度は、これらと大差はない。したがって、これらの遺伝子座が同じ染色体に乗っているのか、あるいは別の染色体に乗っているのか、判定するのは容易ではない。

ショウジョウバエは遺伝の実験に長く、広く使われている。理由には、飼いやすいこと、染色体数が少ないこと、突然変異の系統がしっかり維持されていること、などがあるが、雄で組換えが起きないことも理由の 1 つに挙げられる。

balancer 染色体

ショウジョウバエでは、組換えは雄では起きない。balancer 染色体 (balancer chromosome) は、雌でも組換えが起きないように人為的に作られた染色体である。たとえば、キイロショウジョウバエの第 2 染色体で使われる *SM1* という balancer 染色体は、3 つの逆位をもつ。この複数の逆位 (複合逆位) により、balancer 染色体と逆位をもたない染色体の間の組換えはほぼ 100% 抑えられる。さらに、*SM1* は *Cy* (翅がカールする優性遺伝子) と劣性致死遺伝子をもっている。*Cy* により *SM1* の存在を簡単に知ることができる。劣性致死遺伝子により、*SM1/SM1* のホモ接合体は出現しない。このような特性により、balancer 染色体は、突然変異の蓄積実験や突然変異の系統保存などに利用されている。

問 22) 【正解】A 【部分点】(配点の 1/10) C E G

【解説】 w と m をもつ X 染色体を X^w とし、 w または m をもつ X 染色体をそれぞれ X^w および X^m とする。設問より、親の雄の染色体は X^wY に限定され、雌は表現型が野生型なので XX , X^wX^m , XX^w , XX^m などどれかが考えられる。しかし、出現する雌雄モザイクの表現型が左右で野生型と白眼・小翅に分離するので、かけ合わせた親の雌は XX である（また、雌親が XX^m か XX^w であっても、図の表現型を示す雑種第一代は XX^w の遺伝子型の場合だけである）。ショウジョウバエの性は X 染色体と常染色体の組数の比で決まるという前提から、X 染色体を 2 つもてば雌、1 つなら雄となることがわかる。したがって、図は雌雄モザイクなので、左右のどちらか一方の細胞では X 染色体が 1 つ脱落しており、それは表現型から X でなければならない。 X^m が脱落すると雌雄モザイクとなるが眼と翅の表現型は左右ともに野生型となる。

図の出典：Scott F. Gilbert 著 塩川光一郎/深町博史/東中川徹 訳 発生生物学（下）株式会社トッパン（1991 年 3 月）を改変

問 23) 【正解】I 【部分点】(配点の 3/10) A (配点の 1/10) G

【解説】新口動物の系統図である。ウニ、ヒトデ、ナマコを含む棘皮動物は脊索をもっていない。新口動物の他の分類群は脊索を獲得し、脊索動物とよばれている。頭索動物のナメクジウオと尾索動物のホヤは早い段階で分岐した。次に脊椎骨を獲得したグループが脊椎動物であるが、ヌタウナギやヤツメウナギでは顎をもっておらず、口は吸盤状である。顎を獲得した祖先生物から、魚類（ヌタウナギやヤツメウナギを除く）、両生類、爬虫類、鳥類、哺乳類が生じた。一般的に使われる「魚類」の中には、サメやエイなどの軟骨魚類、タイやコイなどの条鰭類、シーラカンスなどの総鰭類、肺魚類が含まれる。さらに、指のある肢を獲得した祖先生物から両生類、爬虫類、鳥類、哺乳類が生じた。爬虫類、鳥類、哺乳類の共通の祖先は羊膜を獲得した。

表紙の写真（ジャコウアゲハ、2018 年 6 月 17 日、千葉県柏市にて）

ジャコウアゲハは、日本では本州、四国、九州、沖縄に生息し、成虫のオスが発する香が麝香（じゃこう）に似ていることから、この名がつけられたといわれている。幼虫の食草はウマノスズクサである。蛹は「お菊虫」とよばれているが、これは怪談「皿屋敷」の「お菊」に由来する。なお、姫路市では、ジャコウアゲハは市蝶になっている。