

日本生物学オリンピック本選2022

鶴岡大会（山形）



理論試験
解答と解説

配点と正解一覧

問題	解答欄	配点	枝間配点	正解
第 1 問	1	7	1	(3)
	2		1	(7)
	3		1	(3)(6)(8)(9)
	4		1	(3)(5)
	5		1	(2)(5)(6)
	6		1	(0)
	7		1	(1)(8)
第 2 問	8	7	3	(1)
	9			(2)
	10			(3)
	11			(5)
	12			(4)
	13		4	(1)
	14			(2)
	15			(3)
	16			(4)
第 3 問	17	10	1	(1)
	18			(2)
	19		1	(13)
	20			(12)
	21			(18)
	22			(19)
	問 3		8	図解説 3-5
第 4 問	23	8	4	(3)(4)
	24		4	(4)(5)
第 5 問	25	8	1	(5)
	26			(8)
	27		1	(5)
	28		1	(4)
	29		1	(2)
	30		1	(1)
	31		1	(3)
	32		1	(3)
	33		1	(2)(3)
第 6 問	34	7	4	(2)(3)(4)
	35		3	(2)
	36			(2)
	37			(1)
	38			(1)

問題	解答欄	配点	枝間配点	正解
第 7 問	39	7	4	(2)(4)(7)
	40		3	(1)
第 8 問	41	8	4	(3)(5)
	42		4	(2)
第 9 問	43	10	4	(4)
	44		2	(2)(3)
	45		2	(3)
	46		2	(1)
第 10 問	47	10	2	(3)
	48		3	(4)(6)
	49		1	(2)
	50		2	(1)
	51			(2)
	52		2	(4)
第 11 問	53	8	4	(2)(4)
	54		4	(4)
第 12 問	55	10	2	(13)
	56			(14)
	57			(29)
	58		2	(18)
	59			(29)
	60		1	(28)
	61		1	(27)
	62		1	(35)
	63		3	(15)
	64			(13)
第 13 問	65	7	5	(1)(2)
	66		1	(1)
	67			(2)
	68		1	(2)
	69			(2)
	70			(1)
	71			(1)
	72			(2)
	73			(2)

合計 107 点満点

なお、部分点については解答解説を参照すること。
解答解説中に特に言及が無い場合、部分点は与えない。

第1問 解答と解説

1	の【正解】は(3) (1点)
2	の【正解】は(7) (1点)
3	の【正解】は(3)(6)(8)(9) (1点)
4	の【正解】は(3)(5) (1点)
5	の【正解】は(2)(5)(6) (1点)
6	の【正解】は(0) (1点)
7	の【正解】は(1)(8) (1点)

ヒト細胞内で機能する有機化合物の化学的構造や物性を正しく理解することは、それらの機能や生命活動における役割を理解する上で重要である。それぞれの構造式や物性や機能に直結している重要な官能基についても確認してもらいたい。

- (あ) 推定される分子量が最も大きい (3) *下記リストの通り
 (い) 含有炭素数が最も少ない (7) *下記リストの通り
 (う) 炭素、酸素、水素、窒素以外の元素が含まれる (3)、(6)、(8)、(9)
 * 下記リストの通り、(3)、(8)、(9) はリン (P)、(6) は硫黄 (S) を含有

それぞれの分子量と化学式は下記リストの通りである (小数点以下四捨五入)。

	化合物名	分子量	化学式
(1)	リボース	150	$C_5H_{10}O_5$
(2)	スクロース	342	$C_{12}H_{22}O_{11}$
(3)	ホスファチジルコリン	約 760	
(4)	コレステロール	387	$C_{27}H_{46}O$
(5)	リノール酸	280	$C_{18}H_{32}O_2$
(6)	メチオニン	149	$C_5H_{11}NO_2S$
(7)	グリシン	75	$C_2H_5NO_2$
(8)	ウリジル酸	324	$C_9H_{13}N_2O_9P$
(9)	アデノシン三リン酸	507	$C_{10}H_{16}N_5O_{13}P_3$

* ホスファチジルコリン (PC) はグルセロール骨格に 1 分子のコリンがリン酸エステル結合、2 分子の脂肪酸 (パルミチン酸、オレイン酸、リノール酸など) がエステル結合した構造である。試験図 1-1 にあるのは 1 位にパルミチン酸、2 位にオレイン酸リノール酸、3 位にコリンが結合したホスファチジルコリンで分子量は約 760 となる。

- (え) 細胞膜のリン脂質成分に含まれる (3)、(5)
 * PC(3) は代表的なリン脂質であり、脂肪酸としてリノール酸 (5) を含む場合がある。コレステロール (4) は細胞膜中にも存在し、細胞膜の流動性に影響を与えるが、リン脂質ではない。
 (お) 細胞内では生育に必要十分な量が合成されない (2)、(5)、(6)
 * スクロース (2) は植物が光合成で合成するが、動物細胞内では合成されない。リノール酸 (5) は必須脂肪酸、メチオニン (6) は必須アミノ酸で、どちらもヒト細胞内では合成量が十分でなく、供給は食事に依存する。
 (か) DNA 鎖の構成成分である (0)
 (き) RNA 鎖の構成成分である (1)、(8)
 * DNA 鎖の構成は糖 (デオキシリボース)、塩基 (アデニン (A)、グアニン (G)、シトシン (C)、チミン (T))、リン酸からなる。RNA の構成は糖 (リボース)、塩基 (A, G, C, ウラシル (U))、リン酸からなる。
 従って、リボース (1)、ウリジル酸 (8)：リボース、ウラシル (U)、リン酸は RNA 鎖の構成成分である。
 アデノシン三リン酸 (9) は ATP とも呼ばれ、RNA 鎖の構成成分であるアデニル酸 (リボース、アデニン (A)、リン酸) にさらに 2 個の高エネルギーリン酸結合を含むが、ATP そのものは RNA 鎖の構成成分とはならない。

第2問 解答と解説

8 の【正解】は(1)

9 の【正解】は(2)

10 の【正解】は(3)

11 の【正解】は(5)

12 の【正解】は(4)

8 - 12 全問正解で3点

13 の【正解】は(1)

14 の【正解】は(2)

15 の【正解】は(3)

16 の【正解】は(4)

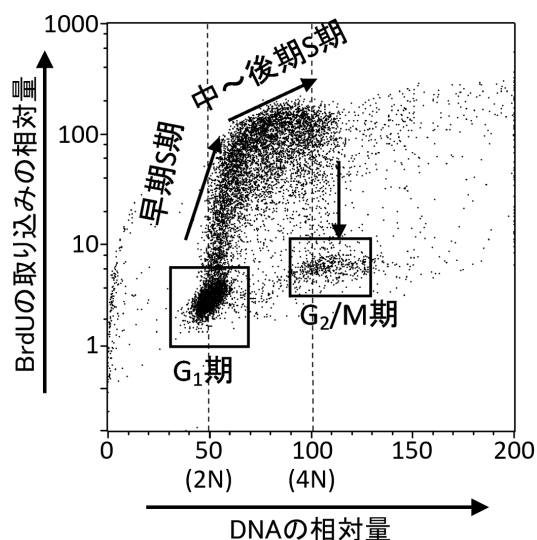
13 - 16 全問正解で4点

問1

細胞周期に関する問題である。 G_1 期 (DNA 合成準備期) $\rightarrow$ S 期 (DNA 合成期) $\rightarrow G_2$ 期 (分裂準備期) $\rightarrow$ M 期 (分裂期) $\rightarrow G_1$ 期と細胞周期は繰り返す。 G_1 期の DNA 量 (2N) に比べて、 G_2 期の DNA 量は 2 倍 (4N) となり、M 期を経てもとの DNA 量 (2N) に戻る。試験図 2-1 では蛍光強度 50 に G_1 期 (2N) のピークがあり、蛍光強度 100 に G_2 期 (4N) のピークがある。末梢血リンパ球細胞のようにほとんど分裂を起こさない細胞は、 G_1 期で停止しているので試験図 2-1B のようなヒストグラムとなる。がん化した細胞は盛んに細胞分裂を繰り返すので、S 期や G_2 期にも細胞集団が現れるので試験図 2-1A のようなヒストグラムとなる。通常状態で、細胞が G_2 /M 期に停止することは考えにくい。

問2

チミジン・アナログであるブロモデオキシウリジン (BrdU) は、細胞周期の S 期において新たに合成される DNA に取り込まれる。BrdU でラベルされた DNA は、蛍光標識 (本問題における X) 付きの抗 BrdU 抗体で検出することができ、本問題では縦軸に指数関数表示で示した。横軸は問 1 と同じく DNA の相対量が蛍光物質 Y の蛍光強度として示した。Y は実際の実験ではプロピジウムイオダイド (PI)/4'-6-ジアミジノ-2-フェニルインドール (DAPI) といった DNA 二重鎖の溝に入り込む物質を使う。実際の実験結果を図解説 2-1 に示す。 G_1 期の細胞は DNA 量が 2N であり、BrdU の取り込みがほとんどない。細胞が S 期に入ると BrdU の取り込みが急速に上昇しつつ DNA 量が 2N を超えてくる (早期 S 期)。さらに複製が進むと BrdU の取り込み量が高い状態で、DNA 量が 4N まで増えていく (中～後期 S 期)。DNA 合成が 4N まで進むと、BrdU の取り込みは急速に低下し、DNA 量が 4N であり、BrdU の取り込みがほとんどない G_2 /M 期の細胞集団が現れる。薬剤 A は G_1 チェックポイントでの進行シグナルとして重要なサイクリンを阻害する薬剤なので、細胞は G_1 期に停滞すると考えられ a が正解となる。実際、乳がんの治療薬として、 G_1 期に作用するサイクリン依存性キナーゼ阻害薬が使用されている。薬剤 B は複製に伴って DNA を損傷させ S 期チェックポイントシグナルを活性化することで、複製スピードが低下する (その間に DNA 損傷を修復する) ため、b が正解となる。実際、がん治療薬として、DNA 障害型抗がん剤 (白金製剤、トポイソメラーゼ阻害剤など) が広く使用されている。薬剤 C は分裂期後半に重要な微小管の脱重合を阻害することで、細胞分裂を停止させるので、DNA 量が 4N の細胞が集積するため c が正解となる。実際タキソールという脱重合阻害剤が広くがん治療に使われている。薬剤 D は DNA 合成後に細胞分裂を経ずに DNA 合成をおこすので、DNA 量が 4N 以上かつ蛍光物質 X の取り込みが盛んな細胞が現れると考えられるので d が正解となる。実際、タンパク質分解を阻害する薬剤でそのような効果が認められ、抗がん剤として臨床試験が行われている。



図解説 2-1. フローサイトメーターによる解析結果。ヒトリンパ腫細胞に BrdU を一定量、1 時間取り込ませた。

第3問 解答と解説

17 の【正解】は(1)

18 の【正解】は(2)

17、18 両方正解で1点

19 の【正解】は(13)

20 の【正解】は(12)

21 の【正解】は(18)

22 の【正解】は(19)

19 - 22 全問正解で1点

問3の【正解】は図解説3-5(8点)

PCRは感度良くDNA断片を増幅する方法として分子生物学に欠くべからざる実験手法となっているが、基本的に3段階の温度設定を自動的に制御する専用装置を必要とする。それに対し、温度変化を必要とせずとも、1段階の温度設定のみで標的DNA配列の増幅を試みる手法が開発されている。等温増幅法と呼ばれるこれらの実験手法のうち、本問は新型コロナウイルス感染に関する診断にも有用なLAMP(Loop-mediated isothermal amplification)法を題材にしたものである。

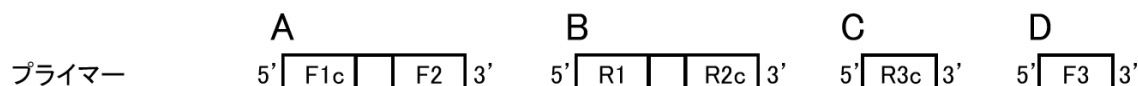
等温増幅法の場合、PCR装置のような専用装置でなくても、恒温槽のように単純かつ汎用的な温度設定装置で反応が進行しうる。このため、遺伝子検査に対する設備的な負担を減らすことができ、それが簡便かつ確実に検査を行う環境の普及に寄与することが期待できる。

問1

一般的に、5'側の状態の如何に関わらず、試験図3-2(イ)のようにプライマーの3'側の相補的な配列同士でアニーリングしていれば、そこを起点にDNAポリメラーゼが機能してDNA伸長反応が進行する。一方で、試験図3-2(ロ)のように3'側の領域でアニーリングが起こっていないと、いかに5'側の配列が会合していてもDNA伸長反応は起こらない。

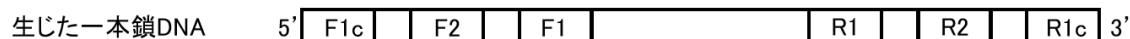
問2

まず、便宜的に本問に用いたプライマーに対して図解説3-1のようにA-Dと名称を付ける。



図解説3-1. 今回の4種類のプライマーにA-Dと名称を付ける。

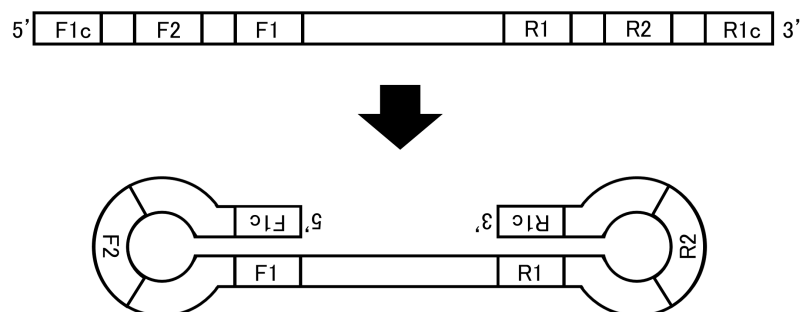
ここで試験図3-1(B)のような鎖置換型DNAポリメラーゼを用い、65℃に保温する。するとプライマーAが鋳型DNAの片方の鎖に対してアニーリングを起こし、二本鎖のDNA構造を解離させながら伸長反応が進む。ところが同じ鋳型DNAに対してプライマーDもアニーリングを起こし、既に生成したDNA鎖を解離させながら伸長反応が進む。このような生成したDNA鎖を鋳型として、こんどはプライマーBとCで同様の反応が生じる。結果として生成した一本鎖DNAは図解説3-2のような構造を取っている。



図解説3-2. 反応5分後に生じた一本鎖DNAの構造。

問 3

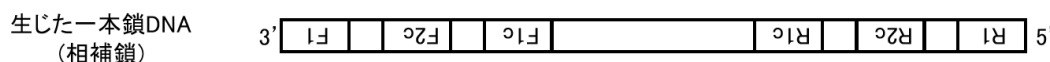
問 1 で生じた一本鎖 DNA は、更に自身で相補的な配列同士が結合しあい、図解説 3-3 のような垂鈴状の構造を取る。この垂鈴状の構造の右側に着目すると、R1 と R1c が会合したところから DNA 伸長反応が始まることが分かる。伸長反応が左側まで達すると鎖置換型 DNA ポリメラーゼの作用によって左側の F1 と F1c の会合は解離し、F1c の領域 (つまり、DNA 鎖の端) まで伸長反応が進み切る。



図解説 3-3. 生じた一本鎖 DNA は更に独自の構造を取る。

一方で、右側のループ状にむき出しになった R2 の領域にはプライマー B が会合し、ここを起点に DNA 伸長反応が開始される。ここでも鎖置換型 DNA ポリメラーゼの作用によって既に生成した DNA 鎖を解離させながら伸長反応が進んでいく。結果として図解説 3-2 の構造がふたつ連なった構造の DNA 断片が生じる^{*1}。生じたこの断片の片端はむき出しの一本鎖となるが、ここでまたループ状の独自構造を取る。そうするとまたそこを起点に伸長反応が生じ、しかしまたプライマー A もループ構造に会合して鎖置換をしながら伸長反応が進む…という繰返しの反応が延々と続いていく。

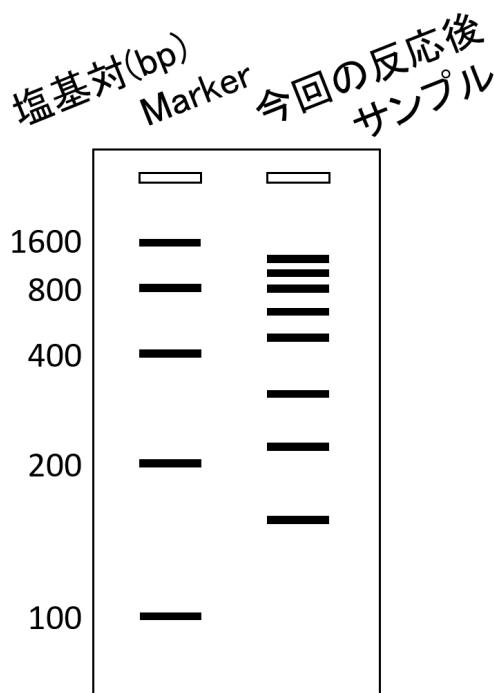
また、問 1 で図解説 3-2 の構造の一本鎖 DNA が生じる際に、その相補鎖では同様に図解説 3-4 のような一本鎖 DNA が生じる。これも同様に垂鈴状の構造を取り、伸長反応を繰返し…という過程を経ていく。



図解説 3-4. 図 3-2 と同様の反応が相補鎖でも起こる。

このように、反応チューブ内では一見複雑な反応が進行するが、反応後の生成物は図解説 3-2 や図解説 3-4 の構造を 1 単位とした繰返し配列である。ただし、ループ状の独自構造を取るさいに、一本鎖自身でおこるループ状のアニーリングと、一本鎖 DNA とプライマー A (および、同様に一本鎖 DNA とプライマー B) とのアニーリングが競合して起こる。もし一本鎖 DNA 自身の自己アニーリングよりもプライマー A・B とのアニーリングと伸長反応が先に起こった場合は、繰返し数の増加は起こらない。従って反応後の試料を電気泳動に供すると、図解説 3-5 のような梯子状のバンドが検出される。図解説 3-2 や図解説 3-4 の構造のまま二本鎖 DNA が生成すれば最短の鎖長は 220 塩基対となるし、図解説 3-3 の垂鈴構造が片方残っていれば最短の鎖長は 160-170 塩基対程度になるだろう (ループの部分をもどのように評価するかによる)。

採点では、約 160-220 塩基対を 1 単位とした様々な長さの DNA 断片が描かれているか、これらの複数の DNA 断片がマーカーと照らし合わせてちょうど良く並んでいるかが基準となる (大まかで良い)。生じた DNA 配列が等間隔に並んでいた場合は不可とする。また、生じた DNA 断片のバンド同士は、鎖長が長くなるにつれてだんだんとバンドの間隔が狭まっていき、ついにはバンドとして認められずに連続的に流れる状態^{*2} になると予想される。本問ではそこまで描かずとも、この図解説 3-5 と同程度に描き入れられていれば良いものとする。



図解説 3-5. 今回の反応産物で予想される電気泳動結果. bp は base pair(s) の略。

^{*1} この段階の反応だけだと、厳密には部分的に 2 本鎖で部分的に一本鎖となるような構造の DNA 断片が生じる。

^{*2} このような状態をスメアと呼ぶ。

実際の反応では、生成物は PCR 断片のような単純な二本鎖のみで構成された構造であるとは限らない。従って反応後に電気泳動を行うと、繰返し構造が綺麗に反映されたバンドパターンが泳動で得られるとは限らない。ただ、そうであったとしても、繰返し配列が一定の法則で生じている限り、複数の生成物のバンドが互いに等間隔に泳動されるということは起こらないだろう（図解説 3-5 のマーカーが示すように、電気泳動において鎖長と泳動度は単なる一次的な比例関係では無い）。これらの事柄を踏まえ、以下に問 3 の具体的な採点基準を示す。

- 図解説 3-5 と同様のバンドが書込まれていた場合、8 点

このようなバンドが書かれた上で、ゲル上方にスメアなバンドが描かれていても良いが、今回はそのスメアなバンドについては加減点も減点もせず満点の 8 点を与える。なお、最短の鎖長が 220 塩基対であっても 160-170 塩基対程度であっても、本問ではどちらでも良いものとする。

- 約 220 塩基対あたりに 1 本のバンドが描かれていた場合、1 点

この解答の場合、LAMP で起こっていることを十分に理解していない (PCR と区別がついていない) と判断されても仕方ないだろう。

- 約 160-220 塩基対あたりにバンドがあり、それより上の位置に複数本のバンドが等間隔に描かれていた場合、2 点

この反応でバンドが複数本現れると考察したことは評価できるが、解答欄の分子量マーカーの流れかたをするようなゲルに対して、サンプルのバンドが等間隔に並ぶことは考えられない（電気泳動に対する理解が足りないと判断されてしまっても仕方ないだろう）。

- ゲルの上の位置に、長鎖 DNA を意味する 1 本のバンドが描かれていた場合、3 点

亜鈴状の構造から連続的かつ繰り返して伸長反応が起こることに気づけば、結果として長い DNA 鎖が生じると結論付ける人がいるかもしれない。解答までもう一歩と評価する。

- 約 160-220 塩基対を泳動の先頭として、それより上方に長いスメアなバンドが描かれていた場合、4 点

伸長反応がいたところで連続的に起こると考えられるため、当初、開発者はこのようなスメアなバンドが得られると予想していたそうである。しかし実際には明確なバンドが出現し、プライマーのアニーリングの段階が律速になっている可能性がスメアにならない理由として挙げられている。

実際には自由記述の解答を採点することになるため、上記基準にあてはまらない解答が出てくるかもしれない。その際はその都度採点を検討することとする。

<参考情報>

- LAMP 法の反応過程を動画で紹介しているページ (DNA 鎖の向き・鎖置換型 DNA ポリメラーゼによる DNA 伸長の方向などで混乱せぬよう注意すること)

① <http://loopamp.eiken.co.jp/lamp/anim.html>

② <https://www.youtube.com/watch?v=L5zi2P4lggw>

③ <https://www.youtube.com/watch?v=V4PyySdk3Jo>

- LAMP の結果得られた DNA の電気泳動像が掲載されている Web ページ

④ <https://labchem-wako.fujifilm.com/jp/category/01617.html>

- 開発者が反応後にスメアなバンドを予想していたと言及している記事

⑤ https://www.eiken.co.jp/uploads/modern_media/literature/MM0810_01.pdf



図解説 3-6. 各ページへリンクする QR コード。丸数字はリンク先 URL に対応する。

第4問 解答と解説

23 の【正解】は(3)(4) (4点)

完全解答で4点、1個のみ正解の場合は2点。ただし誤答1個ごとに2点減点とし、最低点を0点とする。

24 の【正解】は(4)(5) (4点)

完全解答で4点、1個のみ正解の場合は2点。ただし誤答1個ごとに2点減点とし、最低点を0点とする。

ヒトはアフリカに起源し、出アフリカを経て世界中に広まった。その移住過程で強い遺伝的浮動が働いて遺伝的多様性が低下し、また有効に自然選択が働かなくなることによって有害な突然変異の蓄積が起きた。

問1

- (1) 遺伝的浮動により対立遺伝子は消失もしくは固定するため、一般に遺伝的多様性は低下する。
- (2) アフリカ集団の遺伝的多様性が他より高いのは、ヒトがアフリカに起源し、それ以外の地域へ移住したためである。
- (3) 正答。
- (4) アフリカから距離が近い集団ほど遺伝的多様性が高く、対立遺伝子の種類数が多い。そのため、ヘテロ接合体の頻度も高くなる。
- (5) (4) を参照
- (6) ヒトはアフリカに起源し、出アフリカを経て世界中に広がっている。そのため、祖先型対立遺伝子の頻度はアフリカ集団の方が高くなる。

問2

- (1) 大集団のほうが小集団よりも、自然選択が有効に働くことで有害な突然変異が除去されやすい。
- (2) 削除
- (3) (1) を踏まえると、アフリカ集団では集団規模が十分大きかったために創始者効果が寄与しづらく、他の集団より有害な突然変異の蓄積量が少なくなったと考えられる。
- (4) 正答。
- (5) 正答。アフリカから距離の遠い集団ほど遺伝的多様性が低く、ホモ接合の頻度が増加する。
- (6) ハーディー・ワインベルグ平衡は、突然変異が起らないことを仮定している。

第5問 解答と解説

25 の【正解】は(5)

26 の【正解】は(8)

25、26 両方正解で1点

27 の【正解】は(5) (1点)

28 の【正解】は(4) (1点)

29 の【正解】は(2) (1点)

30 の【正解】は(1) (1点)

31 の【正解】は(3) (1点)

32 の【正解】は(3) (1点)

33 の【正解】は(2)(3) (1点)

問1

プロット a (0.4、400 百万年) は点線で示してある。これを用いて分子進化速度を計算する。共通祖先（最古の硬骨魚の化石）からそれぞれヒト、メダカに至る枝で合計 0.4 個（1 残基あたり）置換しているので、実際には 2×400 百万年の時間的な長さで割ってやる必要がある。

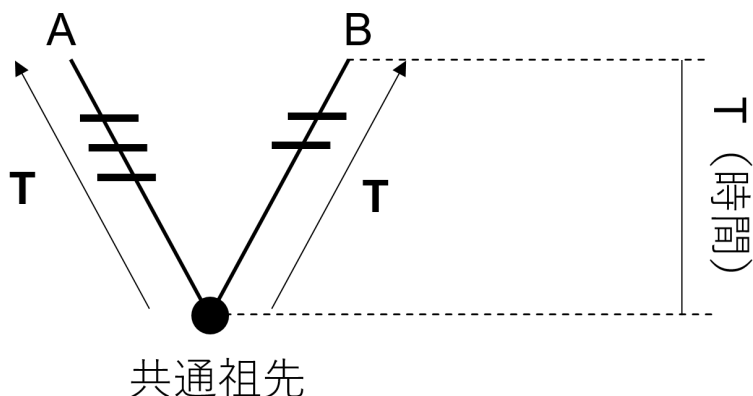
$$0.4 \div (2 \times 400 \times 10^6) = 0.5 \times 10^{-9} = 5 \times 10^{-8}$$

例えば、図解説 5-1 のように、あるタンパク質（長さ 100 残基）において共通祖先から A に至るまでに 3 個、共通祖先から B に至るまでに 2 個の置換が蓄積した場合、A と B の間では 5 個（1 残基あたり 0.05 個）の置換が確認される（まったく同じ場所に繰り返し置換が入る可能性は除外）。この 0.05 個（1 残基あたり）の置換は、共通祖先から A、共通祖先から B まで、それぞれ T 時間の間に起きたことなので、A と B の間では 2T の時間が経過していることになる。つまり、2 種間で観察される置換頻度（1 残基あたり）を、分岐年代 $\times 2$ で割ることで分子進化速度が算出できる。

あるタンパク質のアミノ酸残基数を n 、蓄積した置換数を k 、時間を T とすると、

$$\text{分子進化速度 } v = \frac{k}{n} \cdot \frac{1}{2T}$$

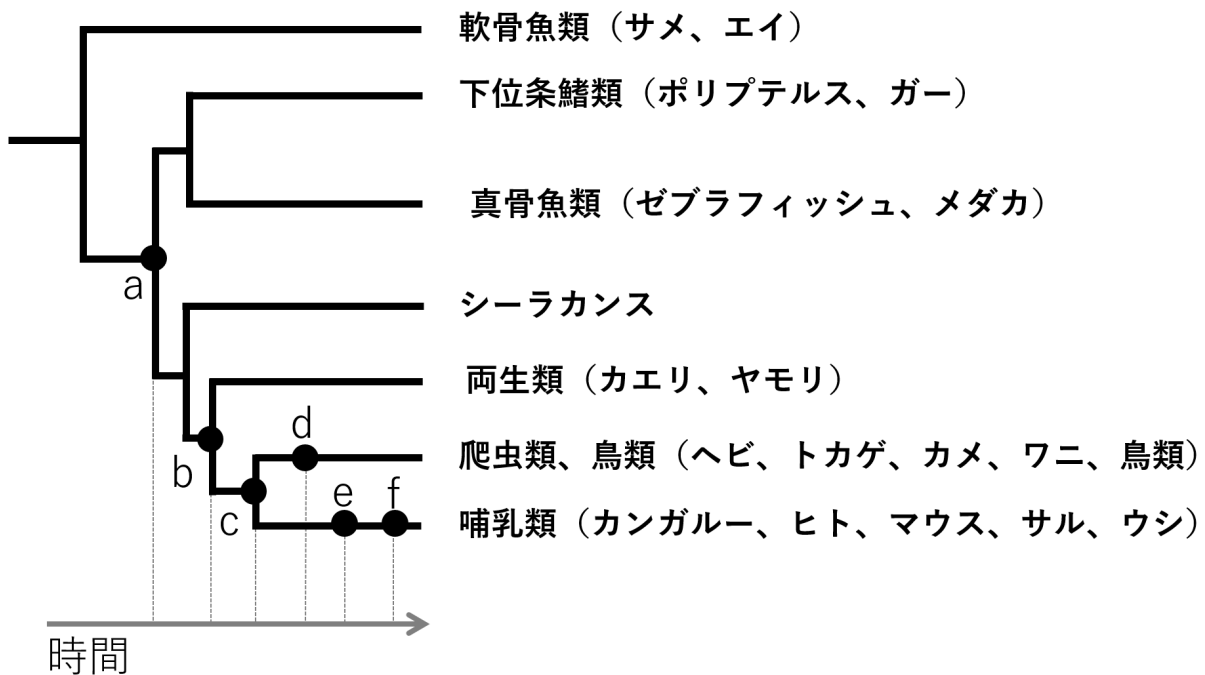
(単位 : 1 残基当たりの置換頻度/年)



図解説 5-1. 分子進化速度計算の概念図.

問 2

脊椎動物における相対的な分岐年代を考える。色々な種類の動物の名前が出てくるが、図解説 5-2 のような系統関係が分かっていたら悩まされることはないはず。



図解説 5-2. 脊椎動物の大まかな系統樹. a から f は、共通祖先の最古の化石の出土したタイミング（地層から推定）を示す。

- a: メダカ - ヒト（真骨魚類と有胎盤類の共通祖先、つまり硬骨魚類の共通祖先）
- b: カエル - ヒト（両生類と有胎盤類の共通祖先）
- c: マウス - ダチョウ（鳥類と有胎盤類の共通祖先、つまり双弓類と単弓類の共通祖先）
- d: ニワトリ - ヘビ（鳥類と有鱗類の共通祖先）
- e: コアラ - ヒト（有袋類と有胎盤類の共通祖先）
- f: サル - ウシ（有胎盤類内部の分岐）他の比較より明らかに最近なのは明白

問 3

ヒトと比較したアミノ酸の置換頻度（1 残基あたり）が 0.3 ということは、問 2 で出てきたマウスとダチョウと同程度である。つまり、哺乳類と爬虫類・鳥類との共通祖先の分岐 c を見ていることになる。そう考えると、問 3 の選択肢の中で、爬虫類、鳥類に含まれるのはコモドドラゴンのみ。そのため答えは 3 となる。

問 4

進化的な制約が強いタンパク質ほど分子進化速度は遅くなる（傾きが緩くなる）。各選択肢のタンパク質について、相対的な制約の強さを考えれば答えが分かる。

ヒストンやアクチンは制約が強く、逆に免疫系は制約が弱い。シトクロム c やフィブリンは教科書にしばしば出てくるもの。

第6問 解答と解説

34 の【正解】は (2)(3)(4) (4点)

完全解答で4点、(2)、(2)(3)、(2)(4)、(3)(4)と解答した場合は2点。ただし、ひとつでも誤答を選択した場合は0点とする。

35 の【正解】は (2)

36 の【正解】は (2)

37 の【正解】は (1)

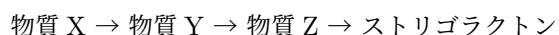
38 の【正解】は (1)

35 - 38 全問正解で3点

問1

(1)：変異体 a、b、c、t のいずれを台木に用いても、穂木を野生型にすると頂芽優勢が維持されることから、地上部でもストリゴラクトンが合成され、頂芽優勢を制御できるので誤り。

(2)：問題文から、下の矢印のいずれかに酵素 A、B、C が入る生合成経路が想定できる。



仮にストリゴラクトンのみが輸送されたとした場合、変異体同士の接ぎ木をすると、いずれの組み合わせでも完全なストリゴラクトンは作られないために、頂芽優勢が打破された表現型になることが予想される。しかし、変異体 a を台木、穂木を変異体 b または変異体 c としたときには、頂芽優勢が維持されている。このことは、酵素 A がはたらく前段階の化合物（例えば、上の生合成経路の物質 Z）が地上部へ輸送され、地上部において酵素 A のはたらきでストリゴラクトンへと変換されてはたらくしていることを示している。また、野生型を台木、三重変異体 t を穂木とした場合にも頂芽優勢が維持されることから、ストリゴラクトンも根から地上部へ輸送されることが分かる。

(3)-(5)：(2) に示した経路を考える。変異体 b や c を台木、穂木を変異体 a とすると、頂芽優勢が打破されたまま（根でも地上部でもストリゴラクトンが合成されない）ことが分かる。よって、上の経路の物質 Z → ストリゴラクトンの経路を触媒するのが酵素 A であることがわかる。一方、その前の物質 X → 物質 Y、物質 Y → 物質 Z を触媒する酵素がそれぞれ酵素 B であるか酵素 C であるかはこの実験からでは分からない（いずれを想定しても実験結果と矛盾しない）。

問2

変異体 d はストリゴラクトンへの応答ができないので、これを穂木とすると、根からストリゴラクトンが輸送されようが輸送されまいが頂芽優勢は打破されることになる。よって、(M)、(N) では頂芽優勢が打破されることが予想される。実験1の結果から、ストリゴラクトンは地上部でも合成され、頂芽優勢の維持に作用できることが分かるので、野生型を台木としている (O) では頂芽優勢が維持されることが予想できる。また、実験1の結果から、頂上部でストリゴラクトンを合成できなくても、根で合成されたストリゴラクトンが地上部で頂芽優勢の維持に作用できることが分かる。変異体 d はストリゴラクトンの合成には異常が無いため、変異体 d を台木、変異体 t を穂木とした場合には頂芽優勢が維持されると予想できる。

第7問 解答と解説

39 の【正解】は(2)(4)(7) (4点)

完全解答で4点、正答をふたつ選択できれば2点。ただし、ひとつでも誤答を選択した場合は0点とする。

40 の【正解】は(1) (3点)

問1

(1)と(2)：オーキシンの極性輸送を阻害することで、下側にも上側にペグができてしまうので、(2)が正解。

(3)-(5)：オーキシン処理をすることで本来ペグができない上側にもペグができてしまうので、オーキシンの濃度が上がるとペグができることが分かる。よってペグができない上側では、できる下側と比べてオーキシン濃度が低い（オーキシン濃度がペグ形成の閾値に達していない）ことが考察される。

(6)、(7)：重力方向の刺激のない微小重力環境においてはペグが境界領域の両側にできることから、重力方向という刺激への応答によって、上側のペグ形成が抑制されていることが考察される。

問2

下側でもペグができないようにすれば良いので、下側でのオーキシン濃度を減らす、またはオーキシン応答を阻害する処理をすれば良いことになる。よって、(1)は正解。(2)は下側でオーキシン濃度がより高くなるため、不適切。実験1の結果から、オーキシン極性輸送阻害剤処理は、組織のオーキシン濃度を高める方向に作用するため、(3)は不適切。過重力を付加しても、重力方向は変化しないので、やはり下側にペグができると予想でき、(4)は不適切。

第8問 解答と解説

41 の【正解】は (3)(5) (4点)

(1)(3)(5) と解答した場合も 4 点とする。

42 の【正解】は (2) (4点)

問 1

光合成ができないと窒素固定のためのエネルギーが得られないため、(3) と (5) が間違い (正答)。(1)(2)(4) は実際のヘテロシスト (異質細胞) で起こっている現象である。ただし、(1) については、ヘテロシスト全体をバリア層が覆うと酸素と共に窒素も流入しないと考える可能性もあるため、(1)(3)(5) と記入した場合も正答とする。

高校の教科書でヘテロシストについては学ぶが、その機能について詳しい記載はない。また、窒素固定反応に酸素が阻害的効果を持つこともあまり触れられていない。窒素固定反応にはエネルギーが必要であることを考え、また問題文から酸素がある環境では窒素固定ができないことを考えると正答が導ける。この問題をきっかけに、ヘテロシストで起こっていることを学んでほしい

問 2

二酸化炭素濃度が上昇すると、Rubisco のオキシゲナーゼ活性が低下し、光合成速度が上昇する。グラフの中で、光合成活性が上昇しているのは試験図 8-2(2) のグラフのみのため、正解が導ける。

試験図 8-1 のグラフと比べ、試験図 8-2(1)(4) のグラフは左右にずれ、(2)(5) のグラフは上下にずれ、(3) のグラフは左右反転、(6) のグラフは上下反転している。このうち、光合成速度が上昇しているのは (2) のグラフだけである。答えがわかっていると簡単だが、グラフをすぐに読み取れる能力がないと、惑わされるかもしれない。

第9問 解答と解説

43	の【正解】は(4)(4点)
44	の【正解】は(2)(3)(2点)
45	の【正解】は(3)(2点)
46	の【正解】は(1)(2点)

植物の葉は多様な形態を持つが、マツのような円柱に見える葉と、その他の薄くて広い葉を持つ植物の環境適応（特に乾燥への対応）について問う問題である。重要なのは、乾燥に対する耐性と林床のような暗い環境での成長速度との間にはトレードオフがあるということである。この問題に取り組む際には、そのことに気付いてもらいたい。

葉の表面には気孔があり、これを開閉することで二酸化炭素の取り込みと水蒸気の放出（蒸散）が制御されている。気孔以外の表面は炭化水素によって覆われており、これがクチクラである。ただし、クチクラでは蒸散を完全に止めることはできず、わずかではあるが、クチクラからも蒸散がおきる。この蒸散量は葉の表面積に比例することになるが、この問題では議論を簡単にするために、クチクラ蒸散は葉の断面の外周長に比例するものとした。

問1

円柱状の葉と薄い直方体と見なせる葉の断面積が等しいため、直方体の断面の厚さを求めることができる。これから両者の外周の長さを求め、その比を計算すれば良い。

問2

円柱状の葉が光合成に関わる葉肉細胞の単位量あたりのクチクラ蒸散量が薄い直方体の葉よりも小さいことから、乾燥に強いことを推論すれば良い。

問3

ヒントがないので、少々戸惑う生徒がいるかもしれない。しかし光－光合成曲線を考えれば解けるものと思われる。強光下での光飽和はすべての葉肉細胞がその光合成能力を発揮できており、葉の下層の葉肉細胞にも光が十分に届いている。弱光下では、葉の上層の葉肉細胞でほとんどの光が吸収されるため、下層の葉はほとんど光合成に関与できないことから、光合成速度が遅い。特に円柱状の厚い葉では光合成に関与できず暗呼吸のみを行う葉肉細胞が非常に多くなる。一方の薄い葉では下層の細胞まである程度光が届くため、葉肉細胞が無駄になることはあまりない。これらの理由によって、暗い林床には薄い葉を持った植物が多く生育している。

問4

実際に円柱状に近い葉を持った植物を見つければ良く、これは知識問題のように見える。高校までの経験からマツの仲間がこのような形状の葉を持つことは知っているはずなので、容易な問題と考えられる。実際のマツの葉の断面は円というよりも三角形あるいは半円に近いのだが、対比すべき植物が薄い断面をもつ広葉樹や草本なので、間違えることはないと思う。

しかし問3までを解くと、マツが海岸沿いや明るい岩尾根に多く見られる理由が明らかになっているため、納得しながら選択肢を選ぶことができるだろう。

マツの仲間は平地でも見かけるが、これは植林されたものであり、アカマツは岩の多い尾根、クロマツは砂浜がその本拠地となっている。マツの仲間は材に油分が多くて、燃やしたときに火力が強いため、薪として重宝された。また、建築では梁としても使えた。そのため、日本の人工林ではスギ、ヒノキにつぐ植栽面積となっている。実は、どのような理由でアカマツが山に、クロマツが海岸に分布するのかはわかっていない。ハイマツは高山の山頂付近に分布するのだが、この理由としては雪の下で冬の強い季節風をやり過ごせることを挙げることができると思う。

第10問 解答と解説

47 の【正解】は(3) (2点)

48 の【正解】は(4)(6) (3点)

完全解答で3点、1個のみ正解の場合は1点。ただし誤答1個ごとに2点減点とし、最低点を0点とする。

49 の【正解】は(2) (1点)

50 の【正解】は(1)

51 の【正解】は(2)

50、51 両方正解で2点。ただし、解答が既約分数で表されていないときは1点とする。

52 の【正解】は(4) (2点)

問1

繊毛不全で起きやすい症状としては選択肢の中ではこれしかない。他は繊毛が直接関与していない。

問2

2本の鞭毛が対称的に見えるので、まずストロボの発光頻度が鞭毛振動数の2倍(2f)の場合がある。これ以上の発光頻度では見える鞭毛の数が増えていく。それ以下の発光頻度として、 $\frac{2}{3}f$ の場合、発光の周期は鞭毛の周期の1.5倍になる。すると半周期の位置にあるものが見えてくるので、鞭毛が2本に見える。

問3

ミハエリス・メンテンの式より、 $[ATP] = K_m$ のときに振動数 f が f_m の $\frac{1}{2}$ となることがわかる。グラフ上の測定点を直線で結ぶと K_m が0.2mM(X軸の目盛り上では-5)となる。そこで $[ATP]$ が0.2mM(X軸の目盛り上では5)の $\frac{1}{f}$ の値を求めるとおよそ0.066となり、およそ15Hzが求まる。

$\frac{1}{2}$ は $\frac{2}{4}$ 、 $\frac{3}{6}$ 、 $\frac{4}{8}$ とも書けるという主張があるかもしれないが、最も適切な値が $\frac{1}{2}$ であることは明白である。

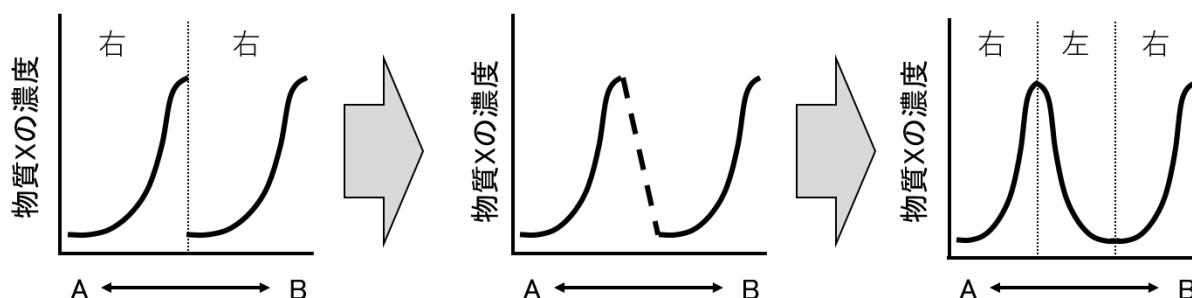
第11問 解答と解説

53 の【正解】は(2)(4) (4点)

54 の【正解】は(4) (4点)

発生や再生時に方向性を持った構造の形態形成が起こる際に、一方の端から分泌・拡散する物質の濃度に従って形態が変化する場合があります。例えば鳥類や哺乳類の四肢の指の形態は、形態形成時に後方（小指側）から分泌される Sonic Hedgehog (shh) と呼ばれるタンパク質の濃度によって制御されることが知られている。この問題の例では物質 X の濃度は A 側 B 側いずれが高くても成り立つので、通常の再生時には試験図 11-2 の (a) or (b)、相同な過剰肢形成時には (f) or (d)、鏡像な過剰肢形成時には (e) or (c) のようになり、問 1 の正答は (2) と (4) となる。

上記のように特定の物質の濃度勾配によって形成される構造の方向性が決まると考えると、ある構造が相同方向にふたつ並んで同時に作られる場合、ふたつの構造の境界部には大きな濃度のギャップが生じることになり不安定であると考えられる（試験図 11-2 の濃度分布 (d) や (f)）。この不連続性を解消するために境界部に勾配が形成されると、図解説 11-1 のような三つの領域に分けられる濃度分布となる。この三つの領域からそれぞれ再生肢の構造が形成されると、中央のひとつだけが逆向きの 3 本の再生肢が生じることとなり、問 2 の正答は (4) となる。



図解説 11-1. 切断部位における濃度分布の遷移。

実際に両生類や昆虫の過剰肢形成では、本来の再生肢に加えて過剰肢がふたつ形成されて合計 3 本となるケースも多く、その際は、右・左・右のように隣合う肢が鏡像関係となりやすい。このように過剰な構造が鏡像関係になりやすいことは Bateson's rule と呼ばれる。詳細なメカニズムは完全に解明されたわけではないが、形態形成の場にふたつの物質（シグナル）の逆向きの勾配が形成されること、更にこれらの物質（シグナル）が互いに制御し合う制御回路を形成することで、説明できると考えられている。本問では簡単のための仮定として単一の物質の勾配で議論を行ったが、ふたつの物質（シグナル）の制御回路とすることで隣接する組織間のギャップはより能動的にスムーズな勾配形成に向かう。この仮定の元では仮に右・右のような相同な方向の過剰肢が形成されそうになると、間に逆向きの勾配を形成することで制御回路を安定化させ、結果的に左向きの過剰肢を形成する応答が起こると考えられる。

参考文献

1. Gregory Bateson, A re-examination of "Bateson's rule". *Journal of Genetics*, 60, 230-240 (1971)
2. Lewis I Held Jr, Stanley K Sessions, Reflections on Bateson's rule: Solving an old riddle about why extra legs are mirror - symmetric. *J Exp Zool B Mol Dev Evol.* 332(7):219-237 (2019)

第12問 解答と解説

55 の【正解】は(13)

56 の【正解】は(14)

57 の【正解】は(29)

55 - 57 全問正解で2点

58 の【正解】は(18)

59 の【正解】は(29)

58、59 両方正解で2点

60 の【正解】は(28) (1点)

61 の【正解】は(27) (1点)

62 の【正解】は(35) (1点)

63 の【正解】は(15)

64 の【正解】は(13)

63、64 両方正解で3点

ただし、60 を誤答した場合、答案内容に関わらず0点とする。

タンパク質合成はエネルギーを要するため、MNR と BMR は不可分に関連している。55 内温性 動物は体温の維持に多くのエネルギーを要する。試験表 12-1 より 55 内温性 動物は、[外温性] 動物に比べ、食餌から 56 炭素 をより多く摂取する必要があると考えられる。そのため 55 内温性 動物が食物から摂取する N/C 値は 57 小さくなる傾向があると考えられる。

内温性動物に限ると、エネルギー要求量が最も高い 58 鳥類 は、MNR/BMR と MNR/FMR の値が最も 59 低くなる傾向が見られる。葉などの植物食に比べ、動物食で摂取できる N/C 値はおおむね 60 高い。既知の 61 ヘビ はすべて動物食だが、この知見は、試験図 12-1 と矛盾しない。今回のデータは、爬虫類については、体重が 62 軽い種ほど、動物食から植物食への移行が難しいことを示唆しているが、調査した生物種の数に限られているため、決定的とはいえない。

進化の過程で、動物食から植物食へと移行した動物は、恒常性維持に必要な 63 窒素 を摂取できるだけの食物を食べると [炭素] が余っただろう。この余剰な [炭素] の使い道として、 64 内温性 が進化したのかもしれない。

<解説>

哺乳類と鳥類は内温性を獲得した代表的なグループである（より小さなグループでは、さらに数回、独立して内温性が進化したことがわかっている）。化石に残らない軟部組織に由来する生理機能の進化過程を解明するのは一般に困難であり、内温性の獲得過程もこうした解明困難な問題のひとつである。近年の古生物学の進歩によって内温性の獲得過程に関する詳細な仮説がいくつか提案されているが、その多くは目的論的説明に主眼をおいており「内温性を獲得することの利点」に注目し、内温性の獲得が適応度向上のために合理的であったことを説明している。こうした説明は「内温性が進化できた理由」を説明しない。本問で用いた Klaassen と Nolet による論文は、脊椎動物の食性に注目して、かなり大ざっぱではあるが「内温性が進化できた理由」にアイディアを提供している。

大多数の生物は、生命活動を維持するために恒常性を維持するよう活動する。原子レベルで恒常性を維持するためには、元素ごとに、体外に排泄・分泌したのと等量を摂取しつづけなければならない。動物食であれ、植物食であれ、特定の元素だけを抽出して摂取することはできず（ヒトが作りだしたサプリメントは特殊な例外）、さまざまな元素をまとめて摂取することになる。

この論文の著者らは、既成の研究から爬虫類、哺乳類（真獣類と有袋類）、鳥類の四つのグループのどれかに属する計 61 種について、代謝率（BMR, FMR）と窒素要求量（MNR）のデータを収集してメタ分析し、窒素要求量と代謝率の比から、それぞれのグループが恒常性を維持するために、窒素とエネルギーをどの程度の比率で必要としているかを、体重だけを変数とする単純な数式としてモデル化した（試験表 12-1）。これによると、爬虫類は他の三つのグループに比べて、エネルギー要求量が低く、低体重のものほど、比の値は大きくなる。四つのグループの中では爬虫類だけが外温性であり、体内で熱産生に必要な膨大なエネルギーが不要な分、代謝率が低いと考えられる。

この結果から、動物は生物種や体格によって、恒常性維持に要する窒素とエネルギー（炭素）の比率が異なることがわかる。どの動物も、窒素と炭素を食餌から摂取する。植物食は、動物食に比べ、おしなべて窒素を摂取できる効率が低い。植物食の動物が、窒素を摂取しやすい植物を餌に選ぶように進化する傾向があることを示す研究もある。著者たちは、398種の陸生植物の葉の窒素と炭素の含有量のデータから、そのそれぞれを消化吸収して同化できる効率（非常に低い）を加味して摂取できる窒素と炭素の比（N/C 比）を算出した。著者たちがこの研究で示したデータは、植物食の種が比較的多い哺乳類と鳥類の MNR/ BMR 値、MNR/ FMR 値が、大部分の種が動物食である爬虫類よりも小さいことと矛盾しない。バランスのとれた食生活を推奨する有名なスローガンに “You are what you eat.”（あなたはあなたの食べたものでできている）があるが、こうした科学的な分析からも、何を食べているかが、どのような生理機能を備えているかと深く関わっていることを読みとれるのは興味深い。

さらに著者たちは、「動物は恒常性を維持するために適切な食餌を選んでいる」という視点を逆転させ、何を食べているかが、その身体が進化的に獲得する生理機能に影響を及ぼした可能性もあるだろうという大胆に推論する。相対的に窒素の摂取効率が悪く、炭素を過剰摂取しがちになる植物食においては、過剰な炭素を処理する必要が生じるはずであり、ひとつの解決策が「余った炭素を燃やす（酸化する）」ことであり、これが内温性の起源であった可能性があるという指摘している。その真偽を確定することは困難だが、ユニークなアイディアである。

哺乳類と鳥類にみられる内温性の進化は、ペルム紀末から三畳紀初期にかけて（P-T 境界）の地球史上最大の生物の大量絶滅のころに進みはじめ、中生代のうちにかなり完成度が高まったと考えられている。ペルム紀末の大量絶滅により、生物種の 90~95 %が絶滅したと考えられている。その後、三畳紀初期に植物食の単弓類（哺乳類の祖先）に属するリストロサウルスが突如として現れ、陸上の脊椎動物の大部分をこの1種が占めるほどの極端な隆盛を極め、数百万年後にやはり突如として絶滅している。リストロサウルスは、大量絶滅によって陸上の動物が激減し、植物食の脊椎動物がほとんどいない状況下で成功し、超大陸パンゲア全体に急速に分布を広げたい。そして、どこにでもリストロサウルスが生息する状況になったことで、これを捕食する動物食の動物が生息可能になり、急速に絶滅へと向かったのかもしれない（リストロサウルスは三畳紀前期の示準化石になっている）。こうした事実から、大量絶滅後に脊椎動物が生き抜くために植物食を強制された期間があったと考えられる。ちょうどそのころに、哺乳類に繋がる系統で内温性の進化が起こったことになる。また、鳥類の祖先における内温性の進化は、哺乳類の祖先よりはやや遅れて、しかし三畳紀の間に始まったと推定されている。内温性動物のふたつの大きなグループに至る進化は、地球史上さほど異なるとはいえない時期に始まっている。これらのシンクロニシティが、偶然なのか、それとも関連しているかは、非常に興味深い生物学の問題といえるだろう。

第13問 解答と解説

65 の【正解】は(1)(2) (5点)

66 の【正解】は(1)

67 の【正解】は(2)

66、67 両問正解の時のみ1点

68 の【正解】は(2)

69 の【正解】は(2)

70 の【正解】は(1)

71 の【正解】は(1)

72 の【正解】は(2)

73 の【正解】は(2)

68 - 73 全問正解の時のみ1点

問1

この体サイズの地理的変異パターン（逆ベルクマン則）が現れるには、発育に充てられる期間（年）が制限される生活史が必要となる。

一年一化性と二年一化性の昆虫では、卵から羽化（性成熟）までの発育期間がそれぞれ1年と2年に固定されているため、発育可能な期間は寒冷な地域で制限される。

逆に、一年多化性の昆虫は発育が早く、発育可能な季節の全てを利用することなく、1世代を終えることができるため、逆ベルクマン則が現れにくい。

化生が変化する場合というのは、温暖な地域では一年二化生、寒冷な地域では一年一化生のような生活史である。この場合、それぞれの生活史型のなかで逆ベルクマン則が現れるが、ふたつの生活史型を合わせると、気温と体サイズの回帰式は直線ではなく、折れ線になる。

一定の幼虫体サイズになるまで羽化しないといった、発育年数を調節できる昆虫も、発育期間の制限がないため、逆ベルクマン則は現れにくい。

参考文献：

逆ベルクマン則の説明 (Mousseau 1997 Evolution; Roff 2000 Journal of Evolutionary Biology; Blanckenhorn and Demont 2004 Integrative and Comparative Biology)

発育は酵素反応 (池本 2011 植物防疫)

発育ゼロ点、有効積算温度定数、積算温度法則 (Trudgill et al. 2005 Annals of Applied Biology; 桐谷 2012 農環研報)

体サイズと発育時間の相関 (Masaki 1978 Oecologia; Roff, 1980; Blanckenhorn, 2000; Kingsolver and Pfennig, 2004)

体サイズと多産性の相関 (Honěk 1993 Oecologia)

問2

問3

68 は「大きい」しか入らない → 69 大きい、70 小さい、71 小さい

72 は「大きい」しか入らない → 73 大きい

以上より 66 小さく、67 大きく