

令和2年度
神戸大学大学院理学研究科
博士課程前期課程（修士）生物学専攻入学者
一般選抜試験問題
生物学

(2019年8月3日実施)

注意事項

- 1) これは問題冊子です。試験監督の指示があるまで、2枚目以降を見ないでください。
- 2) 問題は4-19頁目にあり、全部で7問です（生物学問題1-7）。20-22頁目は下書き用紙です。
- 3) 生物学問題は7問のうち2問を選択して解答しなさい。
- 4) 答案用紙（別紙）は、全部で4枚です。各問題の問題Aと問題Bの解答を、それぞれ別の答案用紙に記入しなさい。答案用紙の上部、問題（ ）のカッコ内に、解答する生物学問題の番号および問題A、Bの別を必ず記入しなさい。例：問題（1A）
- 5) 解答に使用する答案用紙のすべての上部、所定の欄に受験番号と氏名を必ず記入しなさい。未記入の場合は採点できません。解答欄が不足する場合は、続けて各答案用紙の裏面に記入して構いません。
- 6) 試験時間は2時間です。試験監督の指示に従って受験しなさい。
- 7) 試験終了後、問題毎に答案用紙を集めます。試験監督の指示に従ってください。

生物学問題 1

問題 1 A および問題 1 B の両方に解答しなさい。答案用紙はそれぞれ別紙とし、答案用紙の問題番号欄には、1 A、1 B と記しなさい。

問題 1 A. 膜交通に関わる以下の文章を読んで、各問に答えなさい。

真核細胞には生体膜で包まれたさまざまな種類の細胞小器官が存在し、それぞれが特定の機能を発揮している。いくつかの細胞小器官の間では膜小胞による輸送や融合・分裂を介したダイナミックなやり取りが常時行われており、さまざまな輸送経路が複雑に交差する様子から膜交通 (membrane traffic) と呼ばれている。シグナル配列をもつ細胞膜タンパク質や分泌タンパク質、⁽¹⁾ リソソームではたらく消化酵素などは (ア) により認識されて小胞体膜や小胞体内腔に送られ、⁽²⁾ 膜小胞の形成と融合を介してそれらが働くべき場所へと輸送される。ゴルジ体は、一般的には複数の扁平な膜区画からなる層板構造をとる。最外層は (イ) と呼ばれ、網目状の膜構造をとっており、⁽³⁾ 積み荷の仕分けが行われている。この積み荷の一部は、細胞膜へ向かう (ウ) 経路に入る。⁽⁴⁾ ゴルジ体の各区画が特徴づけられる仕組みとして、これまで小胞輸送モデル (図, A) と槽成熟* (cisternal maturation) モデル (図, B) が提案されていたが、現在は槽成熟モデルが支持されている。小胞輸送モデルでは積荷タンパク質が小胞輸送により安定な各区画間を輸送されていくのに対して、槽成熟モデルでは各区画が積荷タンパク質のキャリアとなり、各区画に特異的なタンパク質が逆行輸送されることで区画内のタンパク質組成が変化し、成熟していく。細胞膜タンパク質や細胞外の物質は (エ) により細胞内部に取り込まれ、まず初期エンドソームと呼ばれる細胞小器官に運ばれる。その後、これらはリソソームの働きにより分解されるものと、細胞膜にリサイクルされるものとに分けられる。

*囊成熟、システルネ成熟ともいわれる。

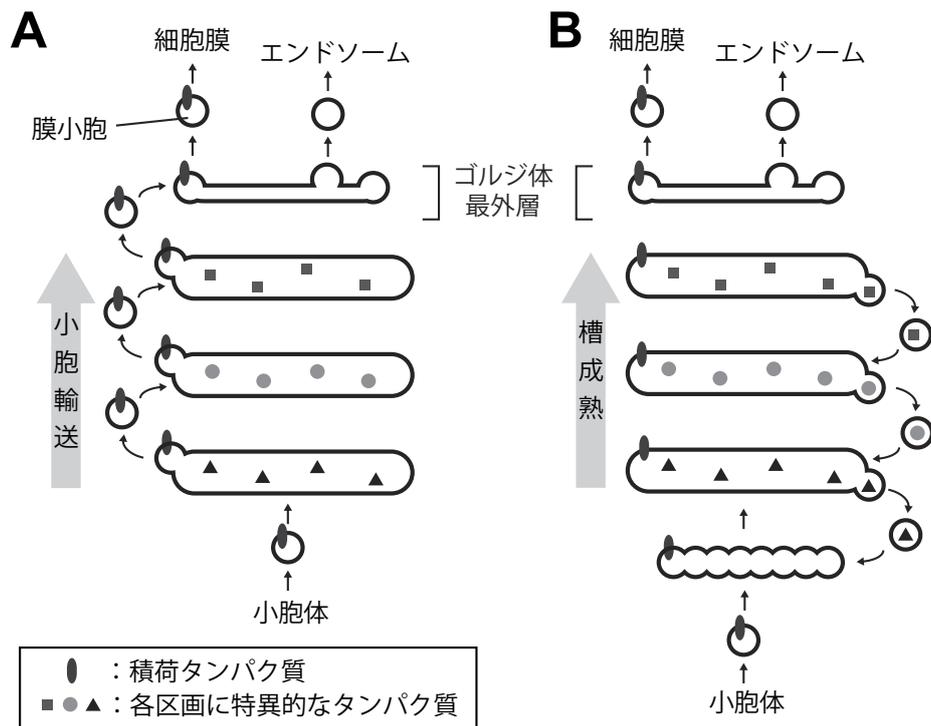
問 1. 空欄 (ア) ~ (エ) にあてはまる最も適切な語を答えなさい。

問 2. 下線部 (1) について、これらは途中の小胞体やゴルジ体などでは消化酵素として働かず、リソソームでのみ働く必要がある。それを保証する仕組みについて説明しなさい。

問3. 下線部(2)について、膜小胞が特異的な細胞小器官の膜を認識し、融合する仕組みについて説明しなさい。

問4. 下線部(3)の仕組みについて、例をあげて説明しなさい。

問5. 下線部(4)について、槽成熟モデルを証明するためにはどのような実験を行えばよいか、理由とともに答えなさい。なお、できるだけ具体的に記述し、実験材料は問わないものとする。



図：ゴルジ体区画形成のモデル (A: 小胞輸送モデル, B: 槽成熟モデル)

問題1 B. 以下のア)～オ)の語句について、その内容や関連して知られていることを、それぞれ100～200字程度で説明しなさい。

- ア) コラーゲン (collagen)
- イ) サイクリン (cyclin)
- ウ) Rb タンパク質 (retinoblastoma protein)
- エ) 中心体周期 (centrosome cycle)
- オ) (細胞外小胞の) エキソソーム (exosome)

生物学問題 2

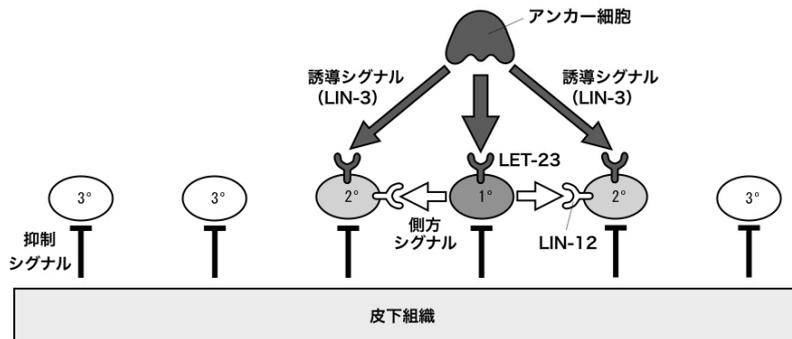
問題 2 A および問題 2 B の両方に解答しなさい。答案用紙はそれぞれ別紙とし、答案用紙の問題番号欄には、2 A、2 B と記しなさい。

問題 2 A. 次の文章を読んで以下の問 1 ~ 4 に答えなさい。

高等動物の器官形成においては、器官を形成する個々の細胞が相対的な位置情報に応じて適切な細胞へと分化することが非常に重要であり、このような細胞の位置情報は、多くの場合、細胞間シグナルを介した細胞間相互作用によりもたらされる。線虫 *C. elegans* の雌雄同体に見られる陰門は産卵や雄との交接に必要な器官であり、陰門形成においては、陰門上皮細胞に近接した生殖巣からのシグナルにより、未分化状態にある陰門上皮細胞から陰門前駆細胞 (vulval precursor cell, VPC) への分化誘導が起こることが知られている。

生殖巣のアンカー細胞による誘導シグナルは、アンカー細胞に対して最も近位にある陰門上皮細胞を一次陰門前駆細胞 (1° VPC) へ、1° VPC と近接した細胞を二次陰門前駆細胞 (2° VPC) へと分化誘導する。次に、1° VPC は、1° VPC の近接細胞が 2° VPC へと分化するのを促進するとともに、(1) 1° VPC へと分化するのを抑制する。2° VPC より遠位にある細胞は、皮下組織からのシグナルにより、1° VPC および 2° VPC への分化が抑制され、三次陰門前駆細胞 (3° VPC) へと分化する。これらの分化誘導により、1° VPC を中心としてその両側に 2° VPC が、さらにその外側に 3° VPC が配置するという VPC の配置パターンが形成される (下図参照)。

アンカー細胞による誘導シグナルの実体は、上皮増殖因子 (EGF) ドメインを持つ LIN-3 タンパク質であり、(2) EGF 受容体 (EGFR) である LET-23 チロシンキナーゼにより受容される。また、1° VPC から 2° VPC へのシグナルは Notch 経路のリガンドである LAG-2, APX-1 および DSL-1 タンパク質であり、Notch ファミリータンパク質である LIN-12 を介して受容される。皮下組織からの抑制シグナルの実体は現在までのところ不明である。



問1. 下線部(1)について,このような細胞間相互作用による近接細胞の分化抑制を一般的に何と呼ぶか,その名称を答えなさい.また,類似の分化制御が行われている例を一つあげ,説明しなさい.

問2. 下線部(2)について,EGFRは受容体型チロシンキナーゼであり,その主要な作用の一つとしてMAPキナーゼ(MAPK)の活性化があげられる.EGFRによるMAPK活性化の分子機構について,以下の語句を全て用いて説明しなさい.

[自己リン酸化, Grb2, GTPase, Raf, Ras, RasGEF]

問3. 2°VPCにおいて,LET-23の恒常活性化型アイソフォームを強制発現した場合,野生型のVPCパターン(3°-3°-2°-1°-2°-3°)はどのように変化すると考えられるか,理由とともに説明しなさい.

問4. 2°VPCの細胞分化には,EGFR経路とNotch経路の両方が関与している.Notch経路だけでなくEGFR経路も2°VPCの分化に必須であるかどうかを検討するためにはどのような解析を行えばよいか,自由に考えて答えなさい.ただし,*lin-3*欠失変異体あるいは*let-23*欠失変異体では1°VPCが形成されず,Notch経路の活性化も起こらないため,これらの欠失変異体を用いた解析だけでは上記の目的に沿わないことに留意すること.

問題2B. 以下のア)~オ)の語句について,その内容や関連して知られていることを,それぞれ100~200字程度で説明しなさい.

- ア) 始原生殖細胞 (primordial germ cell)
- イ) 神経堤細胞 (neural crest cell)
- ウ) ヒストン修飾 (histone modification)
- エ) 選択的スプライシング (alternative splicing)
- オ) 核膜孔複合体 (nuclear pore complex)

生物学問題 3

問題 3 A および問題 3 B の両方に解答しなさい。答案用紙はそれぞれ別紙とし、答案用紙の問題番号欄には、3 A、3 B と記しなさい。

問題 3 A. 以下の文章を読み、各問に答えなさい。

ゲノムは「生命の設計図」とも呼ばれ、⁽¹⁾ 同一個体内の細胞が持つ染色体 DNA の塩基配列は、いずれも基本的に同じである。生物は外界の環境変化に応答する際に、また細胞分化や発生を進行させるために、特定の遺伝子の転写を制御することが多い。転写の制御に重要なものとして、⁽²⁾ 染色体の DNA の塩基配列とそれに結合する ⁽³⁾ 転写制御因子と呼ばれるタンパク質が知られている。

特定の遺伝子の転写制御の仕組みを調べる際には、⁽⁴⁾ 転写制御因子が DNA にどのように結合するか、またそれによって ⁽⁵⁾ 転写が外界の環境の変化に応答したり、分化・発生に伴ってどのように変動するかが調べられる。

問 1. 下線部 (1) について、哺乳動物において同一個体内の細胞でも染色体 DNA の塩基配列が異なる場合があることが知られている。その例について簡潔に説明しなさい。

問 2. 下線部 (2) について、真核生物において、転写の調節に関わる DNA の領域の名称を 2 つあげなさい。それらの DNA 領域の向きがその機能に与える影響、またそれらの DNA 領域とタンパク質をコードする DNA 領域との位置関係が機能に与える影響についても簡潔に述べなさい。

問 3. 下線部 (3) について、具体的な転写制御因子の例を一つあげ、その転写制御因子の名称、タンパク質としての構造 (モチーフあるいはドメイン構造) 上の特徴、転写制御因子としての働きについて説明しなさい。

問 4. 下線部 (4) について、細胞から抽出したタンパク質と DNA との結合を調べる方法を一つあげなさい。

問 5. 下線部 (5) について、特定の遺伝子の転写活性の変動を解析する方法を一つあげ、実験手順を示しながら簡潔に説明しなさい。

問題 3 B. 以下のア) ~オ) の語句について, その内容や関連して知られていることを, それぞれ 100~200 字程度で説明しなさい.

ア) 条件突然変異 (conditional mutation)

イ) CRISPR/Cas9 (clustered regularly interspaced short palindromic repeats / CRISPR associated protein 9)

ウ) コヒーシン (cohesin)

エ) ヒストンテール (histone tail)

オ) 損傷乗り越え DNA 合成 (translesion DNA synthesis)

生物学問題 4

問題 4 A および問題 4 B の両方に解答しなさい。答案用紙はそれぞれ別紙とし、答案用紙の問題番号欄には、4 A、4 B と記しなさい。

問題 4 A. 以下の文章を読み、各問に答えなさい。

神経細胞が情報伝達のために相互作用する部位をシナプスといい、⁽¹⁾ 電気シナプスと化学シナプスの2種類に大別される。化学シナプスでは、シナプス前細胞から放出された⁽²⁾ 神経伝達物質がシナプス後細胞の受容体に結合することによってシグナルが伝達される。シナプス前細胞の末端に活動電位が伝わると⁽³⁾ (ア) イオンの細胞内濃度が上昇し、それによってシナプス小胞から神経伝達物質が放出される。

ドーパミンは中枢神経系ではたらく神経伝達物質の一種である。⁽⁴⁾ これまでに知られているドーパミン受容体は、すべて(イ) 共役型受容体であり、活性化によって神経細胞の興奮性の変化やシナプス伝達の修飾が起こる。

問 1. 空欄 (ア)、(イ) にあてはまる最も適切な語を答えなさい。

問 2. 下線部 (1) はギャップ結合とよばれる細胞間結合からなり、複数の細胞が同期した挙動を示すのに役立つ。動物の体内において実際にギャップ結合が機能する組織や器官を一つあげなさい。

問 3. 下線部 (2) について、神経伝達物質はシナプス後細胞に与える効果により、興奮性のものと抑制性のものがある。興奮性、抑制性の神経伝達物質のうち、ドーパミン以外の代表的な例をそれぞれ一つずつあげなさい。

問 4. 下線部 (3) について、イオン濃度が上昇するしくみを説明しなさい。

問5. 下線部(4)について, 以下の(i), (ii)に答えなさい.

(i) ドーパミン受容体に限らず, このタイプの受容体が神経細胞の興奮性を変化させたりシナプス伝達を修飾したりするしくみについて, 例を一つあげて説明しなさい.

(ii) ドーパミンによる神経伝達がヒトを含む動物の行動を調節する例を一つあげ, それについて知るところを述べなさい.

問題4B. 以下の語句のうちから4つを選び, それぞれア)~ク)の記号を記して, その内容や関連して知られていることを100~200字程度で説明しなさい.

- ア) リアノジン受容体
- イ) 脂肪細胞
- ウ) オプソニン化
- エ) アルドステロン (鉱質コルチコイド)
- オ) モリスの水迷路試験
- カ) 内耳の有毛細胞
- キ) リリーサーフェロモン
- ク) TRP チャネル

生物学問題 5

問題 5 A および問題 5 B の両方に解答しなさい。答案用紙はそれぞれ別紙とし、答案用紙の問題番号欄には、5 A、5 B と記しなさい。

問題 5 A. 以下の文章を読んで、各問に答えなさい。

独立栄養生物である藻類や植物は、太陽からの光エネルギーを用いて、無機物を有機物に変換する反応を行うことができる。多くの植物において、クロロフィルなどの光合成色素によって捉えられた光エネルギーは、葉緑体チラコイド膜において水分子から電子を取り出すとともに、一連の電子伝達過程を経て、還元物質 (NADPH) の生合成に働く。また、電子伝達の過程でチラコイド膜内外に形成された水素イオンの電気化学ポテンシャル勾配を利用して ATP が合成される。

光エネルギーの吸収に主に働くクロロフィルは (ア) クロロフィルと呼ばれる。一方 (イ) クロロフィルによって吸収された光エネルギーは、(イ) と呼ばれる特別なクロロフィル a 分子に移動し、そこで化学反応が生じる。光化学系 (ウ) では、(イ) クロロフィルによって電子を奪われた (エ) 発生複合体が水を酸化し (エ) を発生させる。

こうして合成された還元物質 (NADPH) と ATP は、二酸化炭素からの炭水化物合成、亜硝酸からのアミノ酸合成など、葉緑体内で進められる多くの生合成反応に利用されると考えられている。

二酸化炭素は、葉緑体のストロマにおいて、リブローズ-1,5-二リン酸カルボキシラーゼ/オキシゲナーゼ : Rubisco (Ribulose-bisphosphate carboxylase/oxygenase) の働きで、リブローズ-1,5-二リン酸に結合した後、二分子の 3-ホスホグリセリン酸を形成する。この酵素は、地球上でもっとも大量に存在する酵素として知られている。

問 1. 空欄 (ア) から (エ) にあてはまる最も適切な語を答えなさい。

問 2. 葉緑体内で合成され炭酸同化に機能する還元物質 (NADPH) と, 水素イオンの電気化学ポテンシャル勾配を利用して合成される ATP それぞれの物質名称を英語で書きなさい. ただし, NADPH については, NADP の部分だけでよい.
またそれぞれは類似の化学構造をしている. どのような点が似ているか, 知るところを答えなさい.

NADP :

ATP :

構造の類似点 :

問 3. 下線部について, 炭水化物合成やアミノ酸合成以外にどのようなものがあるか知るところを答えなさい.

問 4. Rubisco が, carboxylase/oxygenase と呼ばれる理由を説明しなさい.

問 5. Rubisco が地球上でもっとも大量に存在する酵素として知られている理由を以下の数字を用いて説明しなさい. なお, RuBP はリブローズ-1, 5-二リン酸を意味する.

- ・ 動力学的特性 (25°Cにおける 50%飽和の基質濃度)
 $K_m [\text{CO}_2] = 9 \mu\text{M}, K_m [\text{O}_2] = 535 \mu\text{M}, K_m [\text{RuBP}] = 28 \mu\text{M}$
- ・ 最大活性 (秒あたりの反応回転数)
 $k_{\text{cat}} [\text{CO}_2] = 3.3 /\text{s}, k_{\text{cat}} [\text{O}_2] = 2.4 /\text{s}$
- ・ カルボキシラーゼ/オキシゲナーゼ特異性の相対比
 $(k_{\text{cat}} [\text{CO}_2] / K_m [\text{CO}_2]) / (k_{\text{cat}} [\text{O}_2] / K_m [\text{O}_2]) = 82$
- ・ 25°Cにおける空気 (0.035%CO₂, 21%O₂とする) と平衡状態の水中の濃度
 $\text{CO}_2 = 11 \mu\text{M}, \text{O}_2 = 253 \mu\text{M}$
- ・ 葉緑体ストロマ中の RuBP 濃度は十分に高いものとする

(問題 5 Aは次ページに続く)

問6. 植物はクロロフィル以外にも、多くの光吸収タンパク質を持つことが知られている。青色光の吸収に働く光吸収タンパク質、赤色光/遠赤色光の吸収に働く光吸収タンパク質の名称を、それぞれ一つずつ答えなさい。

また、それらの光吸収タンパク質によって行われる光応答反応が、光合成をどのように支えているか知るところを説明しなさい。

	光吸収タンパク質の名称	光応答反応と光合成
青色光吸収タンパク質		
赤色光/遠赤色光吸収タンパク質		

問題5 B. 以下の植物に関するア)～カ)の語句について、その内容や関連して知られていることを100～200字程度で説明しなさい。

- ア) アブシシン酸
- イ) カスパリー線
- ウ) オーキシンの極性輸送
- エ) 過敏感反応
- オ) 重複受精
- カ) セルロース微繊維

生物学問題 6

問題 6 A および問題 6 B の両方に解答しなさい。答案用紙はそれぞれ別紙とし、答案用紙の問題番号欄には、6 A、6 B と記しなさい。

問題 6 A. 以下の生態学に関する 5 つの語句について、それぞれア) ~ オ) の記号を記して、その内容や関連して知られていることを 100~200 字程度で説明しなさい。

- ア) 生涯繁殖成功度 (lifetime reproductive success)
- イ) 環境収容力 (carrying capacity)
- ウ) 多様度指数 (diversity index)
- エ) ニッチ相補性 (niche complementarity)
- オ) 負の頻度依存選択 (negative frequency-dependent selection)

問題 6 B. 次の文章を読んで、各問いに答えなさい。

被子植物では、雄機能と雌機能が一つの花に共存する両性花を持つことが多いため、同じ個体由来の花粉が柱頭につく自家受粉がよく起こる。中には、一般的な開放花に加えて、花弁が開かないまま、自動自家受粉する閉鎖花を形成する植物も存在する。⁽¹⁾ このような閉鎖花の進化は、被子植物で独立に 30 回以上起こったことが明らかになっている。

近年、⁽²⁾ 開花初期に起こる自家受粉が、近縁な植物同士の共存に重要な役割を果たすことが明らかになった。一方で、自家受粉によって生じた植物体は、一般的に適応度が低いため、実際には両性花をつける植物でも、⁽³⁾ 自家受粉を避ける仕組みを持つことが多い。 ただし、⁽⁴⁾ 自家受粉を繰り返した集団では、高い適応度が維持されることもある。

問 1. 下線部 (1) について、閉鎖花が進化する背景として、どのような環境要因や生態的要因が考えられるかを、100 字程度で説明しなさい。

問 2. 下線部 (2) について、開花初期に起こる自家受粉が、近縁な植物同士の共存を促進する理由を、繁殖干渉の概念を踏まえて、200 字程度で説明しなさい。

問3. 下線部(3)について、自家受粉を避ける仕組みを複数あげ、合計200字程度で説明しなさい。

問4. 下線部(4)について、自家受粉を繰り返しても、高い適応度が維持される理由を、100字程度で説明しなさい。

生物学問題 7

問題 7 A および問題 7 B の両方に解答しなさい。答案用紙はそれぞれ別紙とし、答案用紙の問題番号欄には、7 A、7 B と記しなさい。

問題 7 A. 以下の語句のうちから 4 つ選び、それぞれア) ~カ) の記号を記して、その内容や関連して知られていることを 100~200 字程度で説明しなさい。

- ア) ストラメノパイル生物群
- イ) 進化におけるボトルネック効果
- ウ) 水圏の有光層と一次生産
- エ) シアノバクテリアと葉緑体の多様性
- オ) 進化における相似と相同
- カ) 渦鞭毛藻とサンゴ礁生態系

問題 7 B. 次の文章を読んで、以下の各問いに答えなさい。

集団の進化に関する研究では、集団内の遺伝子頻度を調査する場合がある。ランダム交配をおこなっているなど ⁽¹⁾ 一定の条件を満たすような生物集団では、ハーディ・ワインベルグの平衡とよばれる状態が成立する。 この平衡の下では、⁽²⁾ 遺伝子頻度と遺伝子型頻度の間に一定の関係が成り立つ。 研究対象としている集団がハーディ・ワインベルグの平衡下にあるか否かについては、ヘテロ接合体の割合（ヘテロ接合度）の観察値 (H_o) と、平衡下での期待値 (H_E) を比較することで検証することができる。

問 1. 下線部 (1) に関して、ハーディ・ワインベルグの平衡が成立する条件のうち、ランダム交配を行なっていること以外にどのような条件があるか、3つあげなさい。

問 2. ハーディ・ワインベルグの平衡の性質について、下線部 (2) 以外にどのような性質があるか、2つあげなさい。

問3. ある遺伝子座に対立遺伝子を2つ (A および a) をもつ二倍体生物集団に関して、以下の (1) ~ (3) に答えなさい。

- (1) 対立遺伝子Aとaの頻度がそれぞれ p と q であり、かつ、この集団においてハーディ・ワインベルグの平衡が成り立つ時、この集団がもちうる全ての遺伝子型の頻度を p , q を用いて表しなさい。
- (2) 遺伝子型AAとaaの頻度がいずれも0.4であったとする。この集団の H_0 および H_E の値を求めなさい。解答には計算過程についても示すこと。
- (3) 表は、この二倍体生物の集団①と②のそれぞれについて、2つの分集団の遺伝子型頻度を調べた結果である。集団①, ②のいずれも、全体としてハーディ・ワインベルグの平衡から逸脱している。この原因として、近親交配または集団の細分化が考えられる。「近親交配」と「集団の細分化」のどちらが原因としてもっともらしいか、集団①と②のそれぞれについて、根拠となる数字をあげながら説明しなさい。

集団 ①	AA	aa
分集団 1	0.4	0.4
分集団 2	0.25	0.25

集団 ②	AA	aa
分集団 1	0.25	0.25
分集団 2	0.04	0.64

