

生物

解答は解答用紙の所定の欄に記入すること。

I 次の文章を読み、問いに答えなさい。

地球上の陸地の大半は植物に覆われており、ある一定の地表を覆っている植物の集まりを総称して植生という。植生を規定する因子として、気温、降水量、日照などの気候条件に加えて、地質の違いも重要である。地質構造線や断層に沿って、しばしば蛇紋岩と呼ばれる緑色調の岩石が見られるが、蛇紋岩はニッケルやマグネシウムをはじめとして、通常の植物にとって有害となる高い濃度の重金属類を含んでいる。(1) そのため蛇紋岩地帯では多くの植物は生育できず、蛇紋岩植物と呼ばれる、蛇紋岩地帯に適応した植物による特徴的な植生を形成している。アブラナ科の一年生植物であるシロイヌナズナ (*Arabidopsis thaliana*) (以下、植物 At) は蛇紋岩植物ではないが、近縁のグンバイナズナ属に分類される *Thlapsi goesingense* (以下、植物 Tg) は蛇紋岩植物の一種であり、オーストリア南東部の蛇紋岩地帯をはじめとした地域に見られる (図1)。



図1 (左) *Arabidopsis thaliana* (植物 At) と、(右) *Thlapsi goesingense* (植物 Tg) と同じグンバイナズナ属に分類される *Thlapsi arvense* の図

蛇紋岩植物に限らず、ニッケルをはじめとする重金属類に耐性を示す植物では、根における重金属類の吸収を抑えたり、根から茎への重金属類の移行を抑えることで耐性を獲得するものが多いが、植物 Tg ではニッケルの根からの吸収や根から茎への移行は植物 At と同程度であることがわかっている。一方で、植物 Tg では葉に高濃度のニッケルを蓄積しているものの、植物 Tg の葉の細胞は高濃度のニッケルに対して耐性を有しており、これは代謝産物や老廃物を貯蔵する細胞小器官である あ 中にニッケルを隔離しているためと考えられている。ここで、植物 Tg がニッケル耐性を示す理由について、さらに次の検討を行った。

<検討 1 >

細胞小器官である あ にニッケルを輸送するトランスポーターである分子 X をコードする遺伝子 X の配列を決定した。植物 At と植物 Tg の遺伝子 X をそれぞれ遺伝子 AtX と遺伝子 TgX とする。植物 Tg のゲノム上に遺伝子 TgX は 1 コピーしか存在しないが、遺伝子 TgX の転写産物である伝令 RNA (mRNA) の塩基配列を調べると、遺伝子 TgX のエキソン領域全長を含む mRNA (mRNA-TgX1) と、エキソン領域の一部を欠く mRNA (mRNA-TgX2) が認められた。これは、mRNA 前駆体から成熟 mRNA になる過程で い の機構が働いたためと考えられた。

<検討 2 >

遺伝子 X の転写産物である mRNA-TgX1, mRNA-TgX2 から翻訳されて生じる分子を、それぞれ分子 TgX1, 分子 TgX2 と呼ぶ。これらの分子の機能の違いを検討するために、う 酵素を用いてそれぞれの mRNA から相補的 DNA (cDNA) に う し、順に、cDNA-TgX1, cDNA-TgX2 とした。植物細胞よりも酵母の方が取り扱いが容易であるため、以降の実験は酵母 Y を用いて行った。酵母 Y は、トランスポーターの変異により細胞小器官である あ に類似した構造内に重金属を輸送できず、重金属の濃度が高いと生育できない。この酵母 Y に cDNA-TgX1 あるいは cDNA-TgX2 を導入して発現させ、異なる濃度の重金属 (カドミウム, コバルト, ニッケル, 亜鉛) の存在下における酵母 Y の増殖抑制度を測定したところ、図 2 の結果を得た。

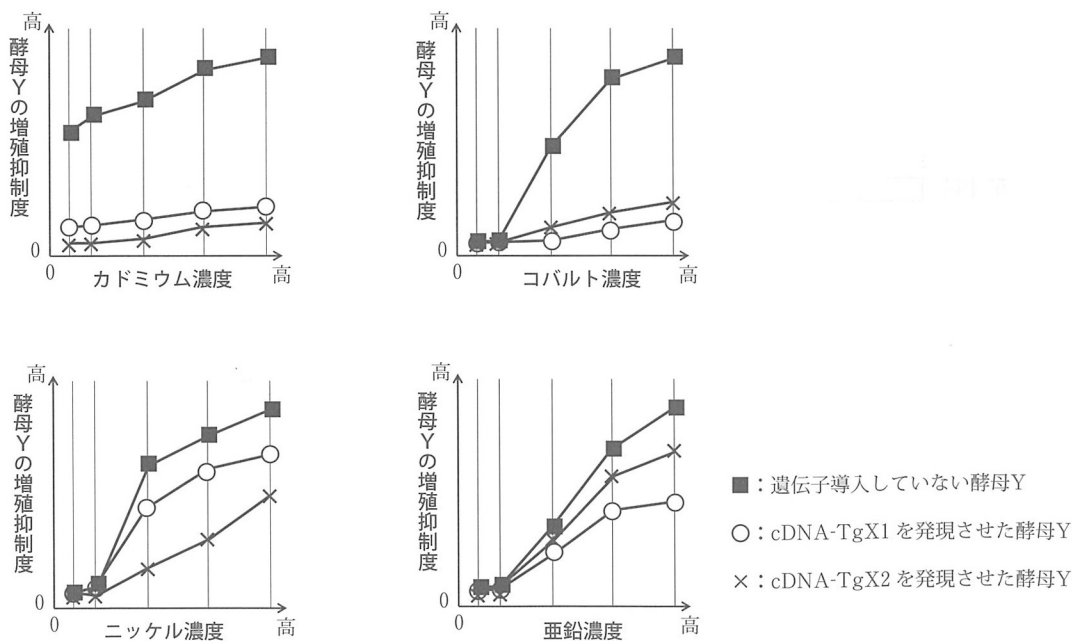


図 2 異なる濃度の重金属存在下における、cDNA-TgX1 と cDNA-TgX2 を発現させた酵母 Y の増殖抑制度のグラフ

<検討3>

遺伝子 *AtX* の転写産物のうち最も代表的なものを mRNA-*AtX* とする。高濃度ニッケルを培地に添加していない状態で育てた植物 *At* ならびに植物 *Tg* と、高濃度のニッケルを2日間培地に添加して育てた植物 *At* ならびに植物 *Tg* の葉からそれぞれ mRNA を抽出し、PCR 法を応用した定量 PCR 法と呼ばれる方法を用いて mRNA-*AtX*、mRNA-*TgX1*、および mRNA-*TgX2* の発現量を検討したところ、**図3**の結果を得た。ここで、mRNA-*AtX* と mRNA-*TgX1* は、塩基配列の一致率が高いため、同一のプライマーで検出可能である。一方、mRNA-*TgX2* 用のプライマーは mRNA-*AtX* を検出できない。

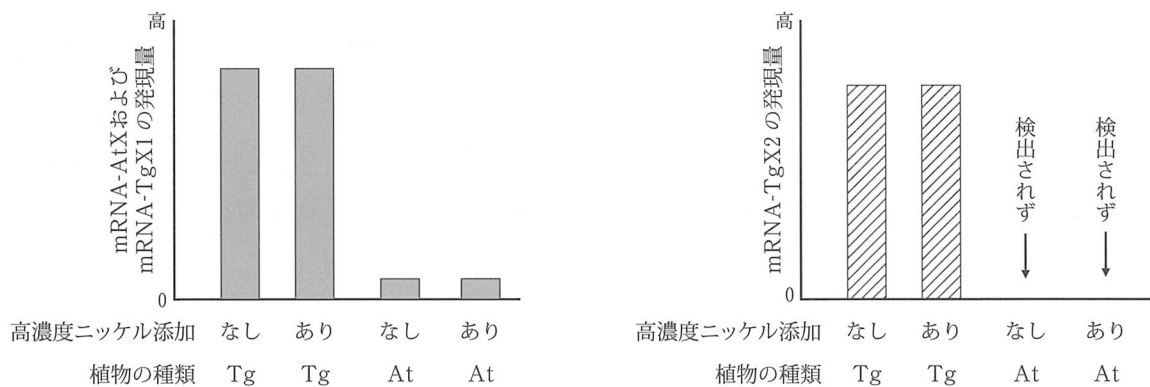


図3 植物 *Tg* と植物 *At* における、高濃度ニッケル添加と mRNA 発現量の関係のグラフ

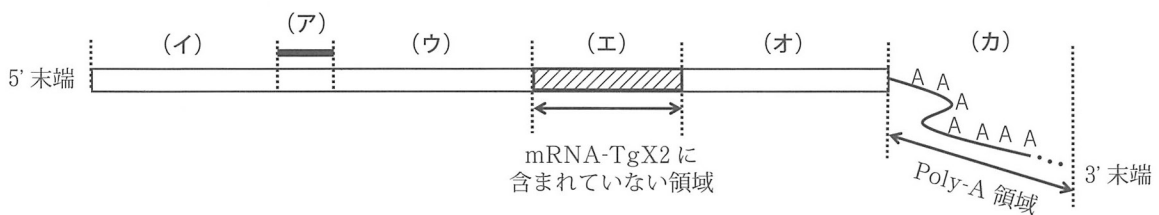


図4 mRNA-*TgX1* の全長の模式図

- 問1 下線部(1)に関連して、蛇紋岩植物を生じる進化の過程において、自然選択が果たす役割を次の語句を用いて簡潔に説明せよ。(語句：蛇紋岩地帯, 世代)
- 問2 今回の蛇紋岩植物の例のような自然選択が働かなくても、遺伝的浮動により集団内の遺伝子頻度に変化することがある。遺伝的浮動と中立進化についてそれぞれ簡潔に説明せよ。
- 問3 空欄 ～ に入る適切な語句を答えよ。また、 の機構が働く細胞内の場所を答えよ。
- 問4 mRNA-TgX1 と mRNA-TgX2 の発現量を区別して PCR 法で検討するためのプライマーをそれぞれ設計したい。一方のプライマーを図4の(ア)の位置に対応させて共通のプライマーとして作成する場合、もう一方のプライマーをそれぞれの位置に対応させて作成するのが良いか、理由とともに答えよ。必要に応じて、図4の(ア)～(カ)の記号を説明に用いて良い。なお、作成するプライマーの向きや塩基配列の詳細については説明しなくてよい。
- 問5 分子 TgX1 と分子 TgX2 の機能の違いに関して、検討2の結果からわかることを述べよ。図2のグラフの縦軸はいずれも増殖の抑制度であることに注意すること。
- 問6 植物 Tg がニッケル耐性を示す機序について、検討1～3の結果から考えられることをまとめよ。
- 問7 根からの吸収を阻害したり、根から茎への移行を阻害するのに比較して、トランスポーターを用いて能動的に葉の特定の細胞小器官内に重金属を取り込むことはエネルギー効率的に不利であると考えられる。そのようなしくみを持つことで植物にどのような利点があると考えられるか述べよ。

II 次の文章を読み、問いに答えなさい。

生態系の中では、炭素を中心とした物質の循環が不可欠である。植物や一部の細菌・アーキアでは、(A) 体外から有機物を取り込まずに、1を用いて糖・アミノ酸・脂質などの有機物を合成できる。一方で、動物や菌類などは、(B) 体外からこれらの有機物を取り込んで分解し、主として共通の中間体に変換する。さらに中間体は、2の存在下で (C) 酸化*されることでエネルギーを生み出し、その過程で1が放出される。この一連の反応はさまざまな酵素によって進められ、炭素の循環とエネルギー獲得が効率的に行われている。

一方、原始の地球環境では、有機物や2はほとんど存在しなかったとされ(図1)、現代の生態系で見られるような炭素の循環は行われていなかったと考えられる。しかし、生物の進化が (D) 「既存のしくみに新しいしくみが積み重なる」形に進んできたことを踏まえると、現在のエネルギーを獲得するための代謝は、原始地球における自然発生的な化学反応を元として形成された可能性が高い。

近年の研究では、酵素がなくても進行可能な始原的な化学反応が報告されている。例えば、(E) 水や1といった原始地球にも存在した分子から、鉄・硫黄を含む鉱物が触媒となり、水素などの還元*的な気体や紫外線などのエネルギーによって、有機物が生成されることが示されている。この反応は、植物における光合成の3回路と同様に1を有機物へ変換する「4反応」とみなすことができ、生命誕生以前から有機物が自然環境中に存在していた可能性を示している。つまり、これは代謝に似た始原的な化学反応の一例と考えることができ、生命の材料となる有機物が地球上に蓄積するきっかけになったとも考えられる。

<注釈> * 酸化と還元は、物質の間で電子のやりとりによって起こる。物質が電子を失うことを「酸化される」といい、電子を受け取ることを「還元される」という。

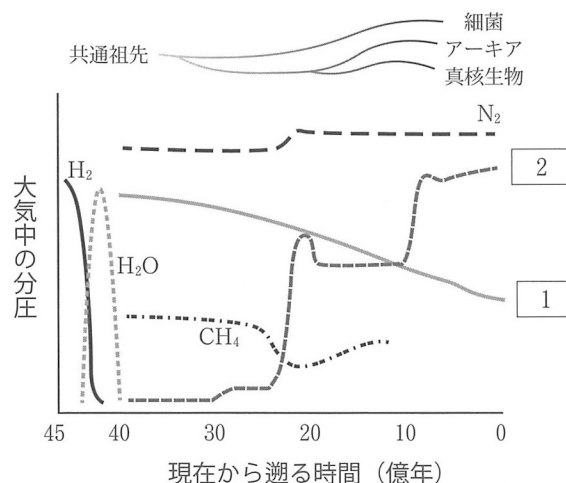


図1 地球の大気を占める気体の変遷

1 および 2 は文中の空欄と同じものが入る。線が途切れている箇所は、未解明または議論がある部分とする。(ten Kate ら, 2015; Catling and Zahnle ら, 2020より改編)

問1 空欄 ～ に入る最も適切な語句を答えよ。

問2 下線 (A) および (B) のような生物をそれぞれ何と呼ぶか。

問3 下線 (B) の中の二重下線「共通の中間体」は、下線 (C) の代謝経路の起点となる。この中間体として適切な化合物の名称を答えよ。

問4 下線 (C) の代謝経路の名称として、最も適切なものを答えよ。

問5 下線 (C) の代謝経路は、 を直接的に消費しないものの、 が存在しないと停止してしまう。その理由を簡潔に説明せよ。

問6 真核生物では下線 (C) の代謝経路は、ある細胞小器官で行われる。この細胞小器官は、(C) の代謝経路を持った細菌が、約20億年前に他の宿主細胞に取り込まれて細胞内に共生して進化したものと考えられている。図1の地球大気の変化の様子から、宿主細胞にとって、この細菌を取り込んだ利点を、エネルギー代謝および酸化・還元の見点から簡潔に説明せよ。

生態系における炭素の循環では、有機物の合成が不可欠な役割を果たしている。植物の光合成では、光から産み出される大量のエネルギーを有機物の合成に必要とする。一方で、一部の細菌は、光やその他のエネルギーを多く必要としない有機物の合成反応の一つとして「下線 (E) の経路」を進化させ、現在の生物で広く用いられている「下線 (C) の代謝経路」とは逆方向の反応を利用している (図 2)。近年、水界や陸上に広く存在する細菌でも「下線 (C) の代謝経路」の逆方向の反応が見出され (図 3)、炭素の循環における重要性が注目されている。

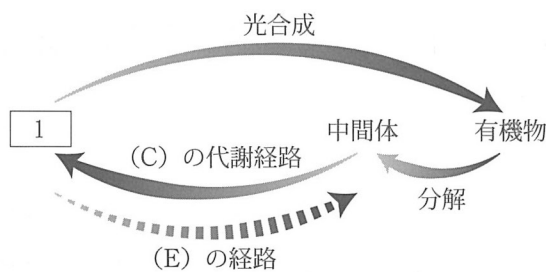
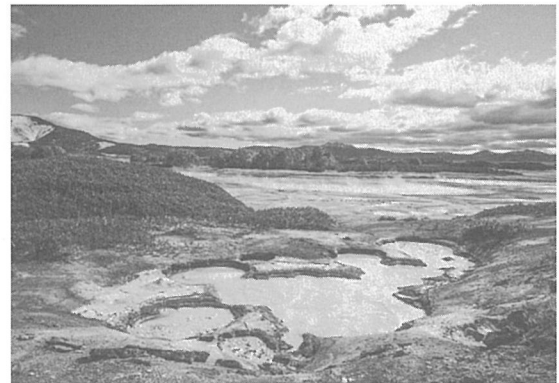


図 2 炭素の循環経路の簡略図



(Ragsdale, 2018より改変)

図 3 (C) と逆方向の反応経路を持つ細菌が生息するカルデラ

問 7 「下線 (C) の代謝経路」はいくつかの不可逆な酵素反応が含まれるため、多くの生物では酸化的に反応が進み、反応はエネルギー獲得の方向に一方である。しかし、上述のように一部の生物は、逆方向の反応を利用している。生物の進化は、下線 (D) 「既存のしくみに新しいしくみが積み重なる」形で行われたとすると、(1) 「不可逆的な反応が存在し、それらがつながって代謝経路が形成された」、(2) 「可逆的な反応を含む代謝経路が生まれたのち、その方向性が決定された」、という考え方のうちどちらが代謝の進化上で妥当であるか。上述の内容を踏まえ、環境の変化、進化、酵素という言葉を使って考察せよ。

問 8 本文の内容を踏まえて、「生物では有機物の分解経路が先に進化し、のちに下線 (C) の代謝経路ができた」という主張に対して、地球環境の変遷と炭素の循環の観点から反論せよ。

Ⅲ ヒドラに関する文章 [A] ～ [D] を読み、問いに答えなさい。

[A] レーウエンフックは水草に付着したアニマルキュル（微小動物）を見つけ、そのからだから (1)「出芽」によって新たな個体が生じることを観察した。トランブレーはこの生物をポリプと呼び、その出芽や再生する能力を確認した（図1 A, B）。彼は再生実験により7本の頭部を持つポリプを作り出し、切られても首が生え変わるギリシャ神話の怪物にちなんでこれをヒュドラと呼んだ（図1 C）。後にリンネが、この生物に *Hydra* という属名を与えた。種の学名はリンネが確立した という方法により、属名と の組み合わせで与えられる。ヒドラは、現在の分類学では 門の仲間とされている。

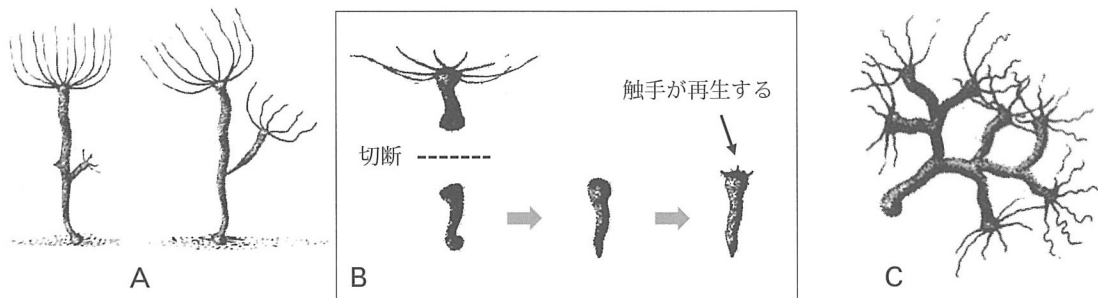


図1 トランブレーのポリプ A, ポリプの出芽。B, ポリプの再生。上下に切ると下半分から頭部が再生する。（上半分からは足部が再生する） C, 7本首のヒュドラ。
(Trembley, 1744より改変)

問1 下線部 (1) は無性生殖の1例である。出芽以外の無性生殖の例を、生物名（種名でなくても良い）とともにあげなさい。（書き方の例：ヒドラが出芽によって殖える）

問2 空欄 ～ に適切な用語を入れなさい。

[B] ヒドラのからだは内胚葉と外胚葉から生じる上皮が形作る(図2)。胴部の上皮細胞は細胞分裂能を保持しており、約3日毎に分裂する。からだの上下に押し出された上皮細胞は末端部から順に脱落し、あるいは胴部からの出芽で失われる。上皮の隙間にある幹細胞は24~30時間毎に細胞分裂し、刺胞細胞・神経細胞・配偶子などに分化する。この体制がヒドラの高い再生能を支えている。

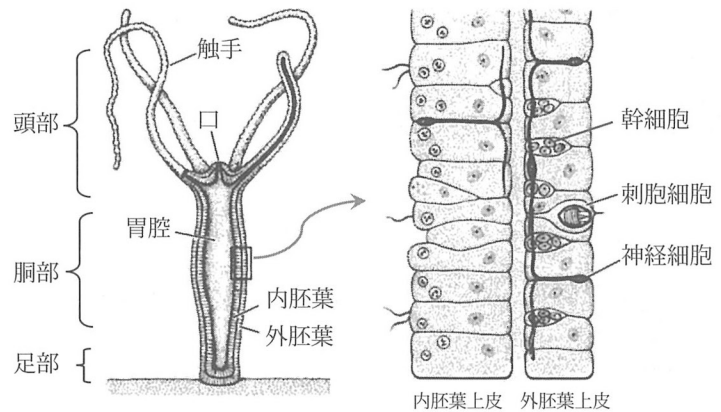


図2 ヒドラの体制

(Lenhoff & Lenhoff, 1988. Sci Amer 258:108-113より改変)

E. N. ブラウンは緑色のヒドラ *Hydra viridis* を用いて次の実験を行った。

実験1：触手を基部の口の周囲の組織(口丘)の一部とともに切り出し、別個体の胴部に移植したところ、翌日から体壁が突出し、2日目には触手が生じ始め、9日目までに双頭のヒドラとなった(図3A)。

実験2：触手のみの移植では、移植片は吸収されて体壁は突出しなかった。

実験3：口丘のみを移植すると、実験1と同様に、そこから体壁が突出して新たな触手が生じ、頭部が再生した。

実験4：再生した組織が宿主か移植片のどちらに由来するかを調べるため、緑色のヒドラと茶色のヒドラ *Hydra oligactis* の間で実験1と同様な移植実験を行ったところ、(2) 移植片はつねに脱落した。

実験5：緑色のヒドラを0.5%グリセロール中に3週間置くことで、ヒドラを殺さず脱色することが可能となった(これを白ヒドラと呼ぶ)。実験1と同様、白ヒドラの触手を口丘の一部とともに切り出し、緑色のヒドラの胴部に移植したところ、頭部が再生した(図3B)。

これらの実験で示された現象は、シュペーマンとマンゴルトが 胚を用いて行った の発見を15年も先取りするものだった。

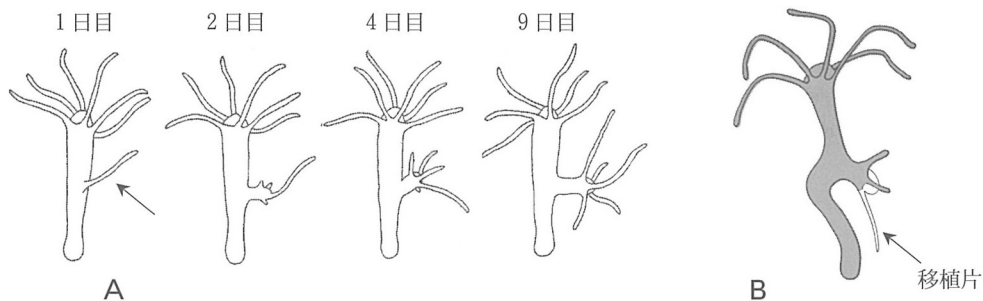


図3 移植実験の結果 A, 実験1の結果。1日目に口丘を含む触手を移植(矢印)。B, 実験5の結果。緑色の組織を、図では灰色で示す。

(Browne, 1909. J. Exp. Zool. 7: 1-23, Plate 1-6より改変)

問3 実験1～3から導かれることを簡潔に説明しなさい。

問4 実験4の下線部(2)の結果は何を示唆するか、考えられることを述べなさい。

問5 実験1～3に加えて実験5の結果から、ヒドラの移植実験の結果がどのように解釈できるか説明しなさい。空欄 に生物名を、 には適切な用語を入れなさい。

[C] 茶色のヒドラ *Hydra oligactis* は主に北半球の温帯域に分布する。この種のオス系統とメス系統それぞれを、実験室の18℃の恒温条件で、ブラインシュリンプ(小型の甲殻類)を餌として培養すると、それらは出芽により無性的に殖え続け、無限の寿命を持つように見える。ところが、このヒドラを10℃に移した後の経過を観察したところ、**図4**、**5**のような結果が得られた。

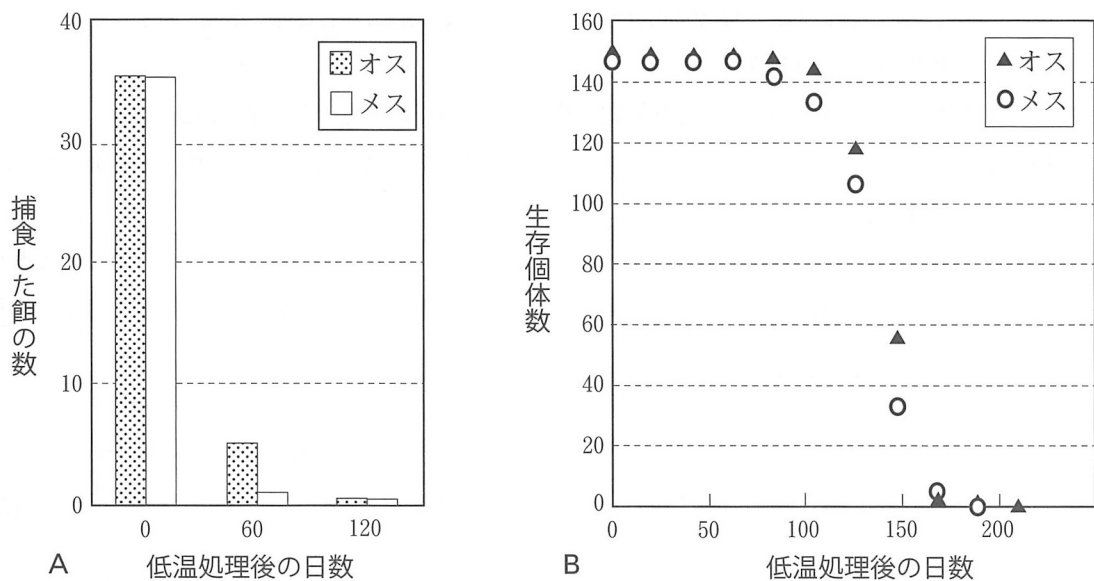


図4 低温処理後のヒドラにみられる変化 A, ヒドラ1匹が1日で餌を捕食した数。B, 生存個体数。横軸は18℃から10℃に移した日を0とした日数。

(Yoshida et al., 2006. Gene 385:64-70より改変)

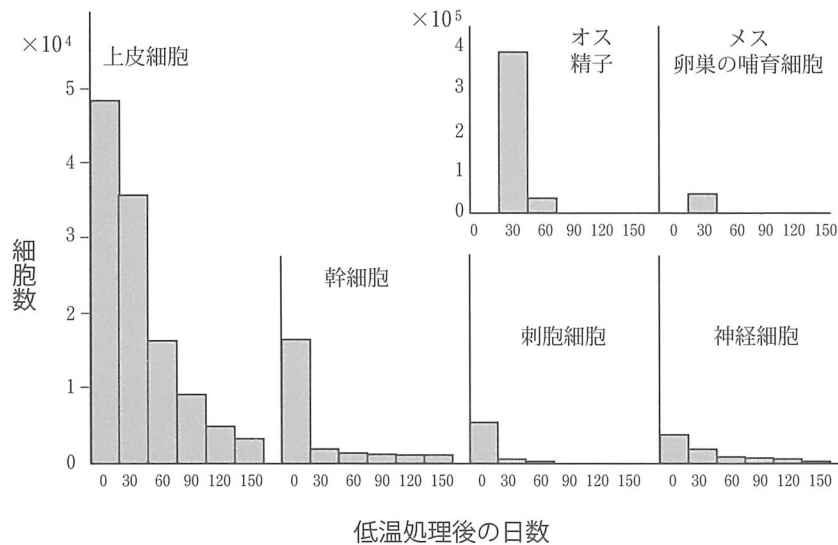


図5 低温処理後のヒドラにおける細胞構成の変化 縦軸は体内の各細胞数。横軸は18℃から10℃に移した日を0とした日数。メス卵巣内の卵母細胞のほとんどは「哺育細胞」となって少数の卵を成熟させる。
(Yoshida et al., 2006. Gene 385:64-70より改変)

問6 このヒドラは18℃では「無限の寿命」があるかのように見えたが、10℃では何が起こったのだろうか。図4と図5から読み取り、説明しなさい。

問7 温帯域の野外環境でこのヒドラが示す生活史・生活環を推定し、説明しなさい。

[D] 昆虫や脊椎動物の発生でも重要な機能を持つとして知られる遺伝子と相同な遺伝子群が、ヒドラ頭部の再生や、出芽の際にもはたらくことがわかってきた。同様に、昆虫・線虫・マウスなどの幹細胞ではたらく遺伝子がヒドラからも見つかり、これらの遺伝子のはたらきが、ヒドラの自己複製能力と「無限の寿命」維持に不可欠であることがわかってきた。つまり、ヒドラとわたしたち3胚葉動物の祖先が、およそ 億年前までに分岐した時には、すでにこれらの重要な遺伝子群を備えていたらしい。何故わたしたちには寿命があり、それが生物の進化とどのように関連するのか、ヒドラの研究からは、ますます興味深い知見が得られることが期待される。

問8 下の選択肢から、空欄 に最も近いと考えられる数字を1つ選びなさい。

選択肢：1, 2, 4, 6, 15, 21, 38

問9 出芽によって殖え続ける世代と、次の受精卵による世代とでは、遺伝的にどのような違いがあるか、簡潔に説明しなさい。