

令和6年度北海道大学大学院生命科学院
生命科学専攻 修士（博士前期）課程
入学者選抜試験問題

専門科目（生命システム科学コース）

令和5年8月17日（木曜日）実施

13:00～15:00（120分）

答案作成上の注意

- 1) 6問中より3問を選択し、各問題につき1枚の解答用紙を使用して解答してください。
- 2) 解答用紙には問題ごとに受験番号と氏名を明記し、選択した問題番号を○で囲んでください。
- 3) 解答は解答用紙の表面のみを使用し、裏面は記入しないでください。
- 4) 解答用紙のみを3枚提出してください。

問題 1

問 1 次の文章を読み、(1)~(5)の問に答えよ。

植物ホルモンであるオーキシンは植物の発生・成長に重要な役割を果たす。①オーキシンは組織中を一方向に輸送されることで、植物の体軸形成に関与する。また、光、重力などの環境刺激に応じた組織・器官の成長方向の制御に関わる。このオーキシンの輸送方向や量は、細胞膜に偏在するオーキシン排出トランスポーターPINによって決定されるが、PINの細胞内局在と活性の制御には、小胞輸送機構やリン酸化制御などが関わっていることがこれまでに明らかにされている。また、②オーキシンによってPINの細胞内局在や活性が制御される可能性も指摘されており、この性質により、オーキシンは組織中を自律的に一方向に流れ続け、オーキシンの濃度勾配を形成すると考えられている。

重力刺激の変化に応答して根や茎が屈曲する現象は重力屈性とよばれる。根の重力屈性の際には、根を構成する細胞のなかでも重力感受細胞である(ア)細胞、および、(イ)細胞、(ウ)細胞におけるPINの細胞内局在や活性が動的に制御される。そしてこれにより、下図に示すように根の上部組織と下部組織との間にオーキシンの不均等な分布が形成される。このオーキシンの濃度差は細胞の伸長度合いに差を引き起こすため、偏差成長が起き、根の成長方向が変化すると考えられている。

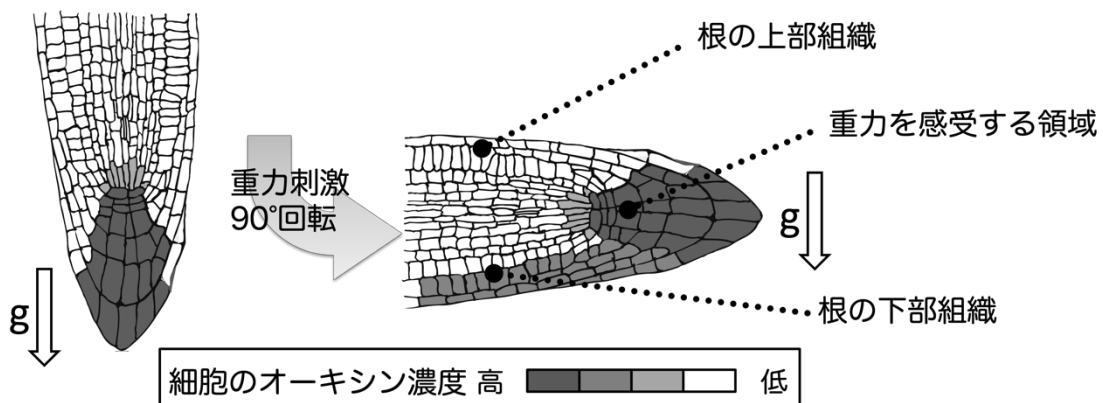


図 1:シロイヌナズナの根の重力屈性時のオーキシンの分布

- (1) 光屈性や重力屈性のほかに、オーキシンが制御する生命現象を 3 つ上げよ。
- (2) 下線部①のオーキシンの特徴的な移動形式は何と呼ばれているか。
- (3) (ア)~(ウ)は、根の組織を構成している細胞の名称である。最も適切な語を下の(a)~(k)の中から一つずつ選び、記号で答えよ。

(a)表皮 (b)内皮 (c)内鞘 (d)コルメラ (e)木部 (f)師部
(g)静止中心 (h)側部根冠 (i)孔辺 (j)維管束 (k)根毛

- (4) 下線部②のように、オーキシンは細胞のオーキシンの排出活性を自律的に制御する作用を持つことが示唆されている。この性質によって組織中のオーキシンの流路形成が可能になると推測されており、この現象はオーキシンキャナライゼーション仮説とよばれる。以下の文中の（ ）において、オーキシンキャナライゼーション仮説を実現するうえで必要となるオーキシンの作用を説明する正しい語句を選べ。

細胞内オーキシン濃度が（高く または 低く）になると、
オーキシンの排出活性が（増大する または 低下する）。

- (5) 根の重力屈性時には、オーキシンの濃度勾配パターンが図 1 のように変化する。このとき、図中の根の上部組織、下部組織の細胞、重力感受細胞のそれぞれにおいて、どのような PIN タンパク質の細胞内局在の変化が起きると考えられるか、下記の語を用いて説明せよ。ただし、すべての語を使用する必要は無い。

PIN2, PIN3, エンドサイトーシス, 液胞, アミロプラスト, オーキシン,
排出, 細胞膜, 偏在, 細胞のオーキシン排出活性

問 2 次の文章を読み、(1)～(3)の問に答えよ。

細胞内のオルガネラは、輸送小胞の往来によって物質的に連絡している。このシステムは小胞輸送や細胞内膜交通と呼ばれている。輸送小胞の形成や移動というプロセスは、GTP 結合型と GDP 結合型の 2 つの状態を遷移しながら分子スイッチとして機能する低分子量 GTP 結合タンパク質によって制御されている。なかでも、おもに小胞の出芽過程を制御する（ア）と標的膜への融合などを制御する（イ）がある。（ア）は小胞の出芽過程で、膜に結合して膜の湾曲、積み荷の選別、被覆タンパク質の出芽膜への集合を制御する。一方、（イ）は小胞の標的膜への融合過程を制御する。この過程は 2 段階に分かれて起こり、まず（イ）は GEF の作用により（ウ）結合型になることで、脂質アンカーを露出し、膜への結合が促進される。つづいて、エフェクタータンパク質との相互作用により、輸送小胞の標的膜への接着を促進する。最後に、エフェクターの一部は SNARE タンパク質、およびその制御因子と結合することで、脂質二重層の膜融合が完了する。

- (1) 文中の（ア）～（エ）にあてはまる最も適切な語を下の(a)～(p)の中から一つずつ選び、記号で答えよ。ただし同じ記号には同じ語があてはまるものとする。

(a) Sar/ARF family small GTPase (b) Ras family small GTPase
(c) Ran family small GTPase (d) Rho family small GTPase
(e) Rab family small GTPase (f) PI3 キナーゼ (g) GTP (h) GDP
(i) ATP (j) ADP (k) 加水分解 (l) リン酸化 (m) 脱リン酸化
(n) ユビキチン化 (o) シグナル伝達

- (2) 小胞体とゴルジ体の間を往来する膜タンパク質 KDEL 受容体は、リガンドとなるタンパク質の小胞体への局在化を担っている。KDEL 受容体がリガンドの小胞体への局在化を可能にする仕組みを説明せよ。解答には、KDEL 受容体とリガンドの親和性、およびその反応が起こるオルガネラ内腔の pH 環境について記述せよ。また、KDEL 受容体の輸送を担う被覆小胞の種類と輸送の方向について記述せよ。
- (3) 細胞内のオルガネラは輸送小胞で物質的に連絡しているだけでなく、経時的に膜や内腔環境を変化させ、オルガネラとしての機能を成熟させていく現象を示す。なかでも、初期エンドソームから後期エンドソームへの成熟過程では、初期エンドソームマーカである **Rab5** の局在が、次第に後期エンドソームマーカである **Rab7** に置き換わる様子が観察され、このような現象は **Rab** カスケードと呼ばれる。このようにひとつの **Rab** タンパク質が別の **Rab** タンパク質に置き換わっていくことを可能にする分子メカニズムを説明せよ。解答には、**RabX1** が **RabX2** に置き換わる場合を想定し、GEF, GAP, エフェクター, GTP の振る舞いについて記述せよ。

問題 2

植物の成長と環境適応に関する次の文を読み、以下の問に答えよ。

芽生えた場所から自発的に移動することのできない植物は、与えられた土壌条件での栄養吸収を最大化しながら、時々刻々と変化する環境に自律的に適応している。全ての植物で必要とされる 17 の必須栄養素のうち、比較的多量に必要とする 9 つを①主要栄養素と呼び、その欠乏や吸収不全は植物の成長を著しく阻害する。そのため、植物は②様々な機構を駆使して土壌から栄養を吸収している。芽生えた場所によっては高濃度の塩や乾燥あるいは冠水にも対応しなければならない。これらの土壌条件は比較的安定である一方で、環境条件は極めてダイナミックに変動する。③光強度は雲の動きによって容易に変化するし、それに応じて葉表面の温度も大きく変動する。周囲の植物の成長によって日陰に追いやられればそれに対応しなければならないし、風の強い日には恒常的に強い物理刺激に晒されていることにもなる。さらに、これらの「非生物学的ストレス」に対応すると同時に極めて多様な環境微生物との相互作用を成立させていかねばならない。果たして④植物はいかにしてこのようなマルチタスクを可能にしているのだろうか。

問 1

(1) 下線部①に関して、9つの主要栄養素とされる元素名を全てあげよ。

(2) 下線部①に関して、土壌から吸収した主要栄養素の多くは同化と呼ばれるプロセスによって生体を構築する有機化合物に変換されることで植物の成長に貢献するが、このプロセスにはエネルギーが必要である。植物は、葉緑体における光合成によって合成したデンプンや糖などの有機化合物にこのエネルギーを蓄積しており、その分解（異化）によってエネルギーを取り出して栄養素の同化に用いている。有機化合物に溜め込まれたエネルギーが同化プロセスに用いられるまでの過程を、以下の用語を全て用いて説明せよ。

加水分解，酸化，還元，ギブズエネルギー変化（あるいは自由エネルギー変化），共役，活性型運搬体分子，ATP，無機リン酸，NADH，電子

問 2

下線部②に関して、植物の土壌栄養吸収にはしばしば微生物が関与している。特に、根粒菌とアーバスキュラー菌根菌が有名である。この2種類の共生微生物の違いについて、次の(1)～(4)の点からそれぞれ簡潔に説明せよ。

- (1) 微生物の種類・分類としての違い
- (2) 宿主特異性の違い
- (3) 宿主に提供する栄養の種類の違い
- (4) 共生の結果構築される細胞内構造の違い

問3

下線部③に関して、植物は光の強度や波長の変化を認識して様々に応答する。特に、赤色光を受容するフィトクロム光受容体がよく知られている。フィトクロムが光応答を制御するメカニズムを、以下の単語を全て用いて説明せよ。

分子スイッチ，赤色光，遠赤色光，暗所， P_r ， P_{fr}

問4

下線部④に関して、植物の巧みなマルチタスキングは、植物のなかでなんらかの役割分担があると仮定することで説明が可能である。たとえば、病原菌に対する応答は迅速かつ短時間に発生するのに対して共生微生物に対する応答は長時間持続する、などの時間的な役割分担が存在すれば、異なる機能をもつ微生物との相互作用を同時に正しく制御することができるかもしれない。他にも、(1) 空間的な役割分担 や (2) 遺伝子・分子レベルでの役割分担 の存在を想定することができる。この2つの役割分担のあり方のうち、一つを選び、具体的にどのような役割分担が考えられるか説明せよ。特に根での土壌との関係における役割分担のあり方について述べよ。

問題 3

問 1

神経細胞におけるシナプス間の情報伝達に関する以下の文を読み、(A) ~ (L) に適当な語句を入れよ。ただし同じ記号には同じ語句が入るものとする。

神経伝達 (修飾) 物質として知られる分子群は、(A), (B), (C), (D), (E) などがあり、シナプス間の情報伝達に関与している。これらの神経伝達 (修飾) 物質は、放出される場所、結合する受容体の種類、周囲のイオン環境等によって、興奮性にも抑制性にもなりうる。例えば、(A) は結合する受容体の種類によって興奮性にも抑制性のどちらにもなる。それに対して、(B), (C) は興奮性伝達物質、(D), (E) は抑制性伝達物質となるのが普通である。

これらの神経伝達 (修飾) 物質をシナプス前終末から、シナプス間隙に放出するために、(F) などの SNARE タンパク質群が、神経伝達 (修飾) 物質を含有する (G) の神経終末膜へのドッキングに関わる。また、この神経終末膜へのドッキングは、細胞膜の脱分極によって神経終末に流入する (H) がその引き金となる。

シナプス間隙に放出された神経伝達 (修飾) 物質は、シナプス後終末膜上に存在する各々の受容体によって結合し、様々な細胞内シグナル応答を惹起させる。このような神経伝達 (修飾) 物質受容体は大きく分類すると 2 種類ある。(I) 型受容体と (J) 型受容体である。(I) 型受容体は、(J) 型受容体に比べて比較的早い生理応答を起こし、 Na^+ や (H) 等を選択的に細胞内に流入させて活動電位の発生に関わる。

一方、(J) 受容体は、(K) やホスホリパーゼ C の活性を促進し、細胞内 cAMP や (L) の産生を制御し、神経興奮に伴って、これらの細胞内セカンドメッセンジャー濃度を変動させる。

問 2

長期増強 (long-term potentiation) は、様々な動物種の神経系において、シナプス可塑性の一形態であり、学習と記憶の基礎となる重要なメカニズムとして知られている。長期増強は通常、高頻度の刺激入力によって誘発される。その際に興奮性シナプスで起こっている現象を、それに関わる具体的な分子群を列挙しながら、図 (絵) を書いてそれを用いながら説明せよ。

問題 4

問 1

親が子の世話をするのは、親自身の適応度を上げるためと考えられている。しかし、親には給餌や保護といったコストがかかるため、子の世話をしない生物も多い。誰が子の世話をを行うのか、担当者は動物の分類群ごとにおおまかな傾向がある。以下の動物について、子供の世話の担当者、およびそれが決まる生態的・進化的要因を、以下の語を用いて簡潔に説明せよ。ただし、すべての語を使用する必要はない。

食料源, 捕食者, 父性, ハーレム, 一夫一妻, 適応度

- (1) ライオンなどの大型哺乳類
- (2) ジョーフィッシュなどの魚類

問 2

「条件付け」は複数の経験を互いに結びつけ、その後の行動が変化する学習のことを指す。以下の「条件付け学習」について、具体例を1つ挙げて説明せよ。

- (1) 古典的条件付け
- (2) オペラント条件付け

問 3

ヒトの聴覚系に関する以下の問に答えよ。

(1) 音を知覚する仕組みを記述した以下の文について、(A) ~ (G) に適切な語句を入れよ。

音刺激は、まず (A) により集音される。その後、音刺激は外耳道に入り、(B) をふるわせ、中耳にある (C) に伝わる。そのうち、あぶみ骨の振動が内耳の蝸牛の入り口である (D) に伝わり、内部のリンパ液を振動させる。つぎに基底膜の (E) にある有毛細胞の毛が屈曲して、(F) を起こす。この電気信号は (G) 神経から脳に伝わり、音として知覚する。

- (2) 音の高さを識別するメカニズムを簡潔に説明せよ。

問題 5

次の文を読み、以下の問に答えよ。

減数分裂は、配偶子を形成するための特別な細胞分裂で、相同染色体間での乗換えにより多様性を生じさせる。相同組換えは、まず SPO11 タンパク質による DNA 二重鎖の切断から開始され、エキソヌクレアーゼにより 1 本鎖が形成される。次に RecA 型の鎖交換タンパク質である RAD51 により、1 本鎖 DNA が対となる二重鎖 DNA に侵入して DNA が合成される。これに起因して①相同染色体間で物理的な結合が形成されるが、MLH1 タンパク質がその安定化に寄与している。

また、マウスでは、透明帯と卵丘細胞層を伴った未受精卵が排卵される。精子は、卵丘細胞層を分解し、続いて SPACA4 タンパク質の機能により透明帯を通過し、さらに精子の細胞膜上の IZUMO1 タンパク質と卵の細胞膜上の JUNO タンパク質が融合して、受精が成立する。

上記のような分子メカニズムは、②遺伝子改変マウスを活用して解明されてきている。

- 問 1 下線部①の結合の一部は、第一減数分裂前期に構造物として顕微鏡下で観察される。その名称を答えよ。
- 問 2 下線部②について、近年、DNA 二重鎖切断を誘導してゲノム編集を行うことが多くなっている。A 遺伝子産物の下流に GFP 遺伝子を挿入したい。上記説明文を参考にして、そのゲノム編集の方法を説明せよ。
- 問 3 *Spo11*, *Rad51*, *Mlh1* 遺伝子のノックアウトマウスホモ接合体の表現型は互いに似ている。その表現型について、下記の語をすべて用いて説明せよ。

精原細胞, 精母細胞, 精細胞, 精子

- 問 4 *Spaca4*, *Izumo1*, *Juno* 遺伝子のそれぞれをノックアウトしたマウス雄ホモ接合体の精子を用いて、正常雌の未受精卵と体外受精を行った。この体外受精における表現型について、下記の語をすべて用いて、(1) *Spaca4* 遺伝子の場合、(2) *Izumo1* 遺伝子の場合、(3) *Juno* 遺伝子の場合のそれぞれを説明せよ。

卵丘細胞層の分解, 透明体の通過, 囲卵腔, 精子の卵との接着

- 問 5 *Spaca4*, *Izumo 1* 遺伝子のダブルノックアウトマウス雄ホモ接合体の精子を用いて、正常雌の未受精卵と体外受精を行った場合の表現型は、*Spaca4* 遺伝子ノックアウト雄ホモ接合体の精子を用いた場合と *Izumo1* 遺伝子ノックアウト雄ホモ接合体の精子を用いた場合の表現型のどちらと似ていることが期待されるか、解答せよ。また、そのように考えた根拠を説明せよ。

問題 6

次の文を読み、以下の問に答えよ。

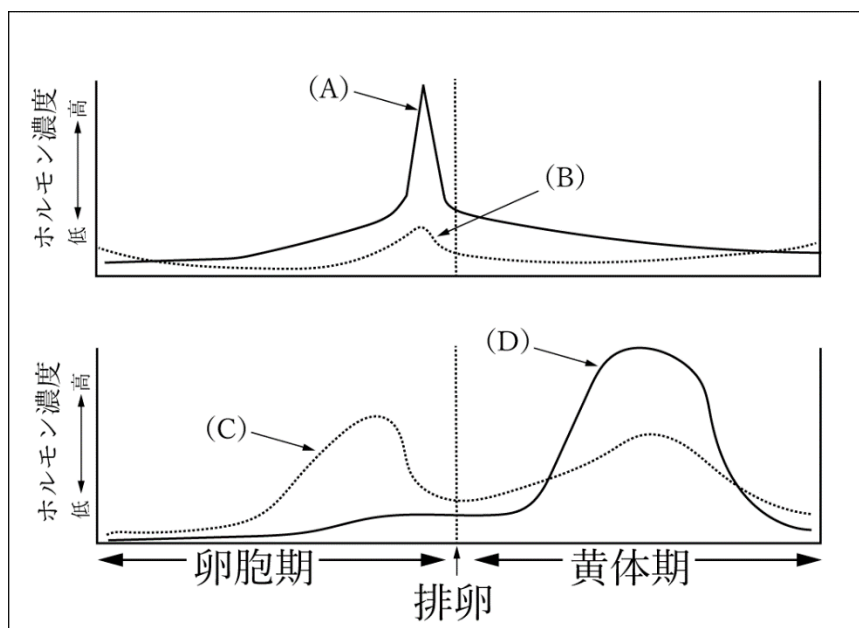
マウスの脳〔ア〕から分泌される生殖腺刺激ホルモン放出ホルモンは脳〔イ〕での濾胞刺激ホルモン (FSH) と黄体形成ホルモン (LH) の産生、分泌を促進する。FSH や LH は、卵巣内での濾胞成長や卵子形成、精巣での精子形成に非常に重要なホルモンである。卵巣では、FSH により濾胞成長が促進され、次いで LH により①卵成熟や排卵、排卵後の黄体化が誘導される。濾胞内の卵母細胞は保育細胞である〔ウ〕細胞により取り囲まれており、卵子形成に重要な役目を果たしている。一方、精巣では、FSH や LH が2種類の細胞に作用する。FSH は、主に発達中の生殖細胞を保育する〔エ〕細胞の活性を促進し、LH は主にライディッヒ細胞を制御し、ホルモンの産生、分泌に関与する。FSH や LH は卵巣や精巣での性ステロイドホルモンであるエストラジオールやプロゲステロン、テストステロンなどの産生、分泌の制御にも関与しており、これらのホルモンも卵子形成や精子形成に対して重要な役割を担っている。

問 1

文中の〔ア〕～〔エ〕に当てはまる適切な語句を答えよ。

問 2

下図はヒト女性の生殖周期における FSH, LH, エストラジオール, プロゲステロンの血中ホルモン濃度の変化を示している。図中の (A) ～ (D) は、どのホルモン濃度の変化を示しているか、答えよ。



問 3

下線部①の卵成熟に関して、卵子（卵母細胞）の減数分裂について記述した以下の文の

□（オ）～□（キ）に当てはまる適切な語句を答えよ。

マウス卵子は、□（オ）で停止した状態で原始濾胞内に存在している。濾胞成長後、LH の刺激により□（オ）から□（カ）に移行し、受精能を獲得（卵成熟）する。また、この過程で第一□（キ）を放出する。排卵後、受精時にさらに減数分裂が進行し、第二□（キ）を放出後、完了する。

問 4

FSH や LH は水溶性のホルモンであり、細胞膜上に存在する FSH 受容体、LH 受容体を介してそのシグナルを細胞内へと伝達する。LH により発現誘導される遺伝子 X は、受容体の下流で cAMP/protein kinase A(PKA)および cAMP response element binding protein (CREB)を介して転写が促進されることが分かっている。このシグナル伝達経路の詳細な分子機構を下記の語句を用いて説明せよ。ただし、すべての語句を用いるとは限らない。なお、遺伝子 X の転写開始点上流領域には、cAMP response element (CRE)が存在するものとする。

促進性 G タンパク質 (Gs), 抑制性 G タンパク質 (Gi), 環状 GMP,
受容体チロシンキナーゼ (RTK), 調節サブユニット, 触媒サブユニット,
核内, CREB 結合タンパク質 (CBP), 一酸化窒素, protein kinase C(PKC)

問 5

遺伝子 Y はエストロゲン受容体により転写が促進されることが分かっている。リガンド結合から標的遺伝子の転写促進に至る過程を受容体の分子的な変化に着目して説明せよ。