

平成 31 年度北海道大学大学院理学院
自然史科学専攻 多様性生物学講座
修士(博士前期)課程 入学者選抜試験問題

-専門科目-

平成 30 年 8 月 20 日(月曜日)実施
13:00～16:00

答案作成上の注意

- 1) 問題 1 から問題 5 のうち、問題 1 は必須(全員解答)です。残りの 4 つの問題から 3 つの問題を選択して解答してください(計 4 つの問題を解答することになります)。
- 2) 解答は問題ごとに別の解答用紙を用いて作成してください。4 枚の解答用紙のそれぞれ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。裏面を使用しても構いません。
- 3) 切取線の 1cm ほど下から解答を記入してください。裏面を使用するときには特に注意してください。
- 4) 解答用紙計 4 枚を提出してください。
- 5) 解答用紙以外に草稿用紙 1 枚がありますので、利用してください。草稿用紙は回収しません。

【必須問題】 問題 1 は全員が解答すること。

問題 1 以下の文章を読み、問 1～問 7 の全てに答えよ。

ダーウィンフィンチ類は、南米大陸からガラパゴス諸島に到達した祖先種が適応放散することで形成されたとされ、14 種の a) 生物学的種に分類されると考えられている。次ページの図 1 は、マイクロサテライト DNA マーカーの分析によって推定されたダーウィンフィンチ類の分子系統樹である。種の分子系統関係と種の分類学的な関係は、おおよそ合致しているが、一部の種では一致していない。 b) オオサボテンフィンチについては、ヘノベサ島とエスパニョラ島の集団が遺伝的に離れている。ハシボソガラパゴスフィンチでは、5 つの島の集団が同一のクラスターを形成するが、ヘノベサ島の集団のみは別のクラスターに含まれる。

異所的種分化は、共通祖先が地理的に隔離された期間を経て、それぞれの地域集団が独自の形質を獲得する過程である。 c) 異所的に生息していた期間に十分な形質の違いを発達させていなければ、二次的接触が生じた時に、どちらかは同じ地域において絶滅することがある。一方、フィンチを例にすると、二次的接触後に嘴（くちばし）のサイズや形状が自然淘汰により分化し、餌をめぐる競争が和らげられる場合がある。この現象は とよばれる。同所的に生息する二種の形態形質に違いがあったとしても、それが の作用によるものか、異所的に生息していた期間に獲得されたものかを判断することは難しい。

オオサボテンフィンチは の影響を受けた可能性が高い。 d) オオガラパゴスフィンチとサボテンフィンチがどちらも生息していないエスパニョラ島では、オオサボテンフィンチの嘴の形状とサイズは両種の間を示す。しかし、オオガラパゴスフィンチが生息し、サボテンフィンチが生息していないヘノベサ島では、オオサボテンフィンチの嘴はサボテンフィンチのような特徴を示す。

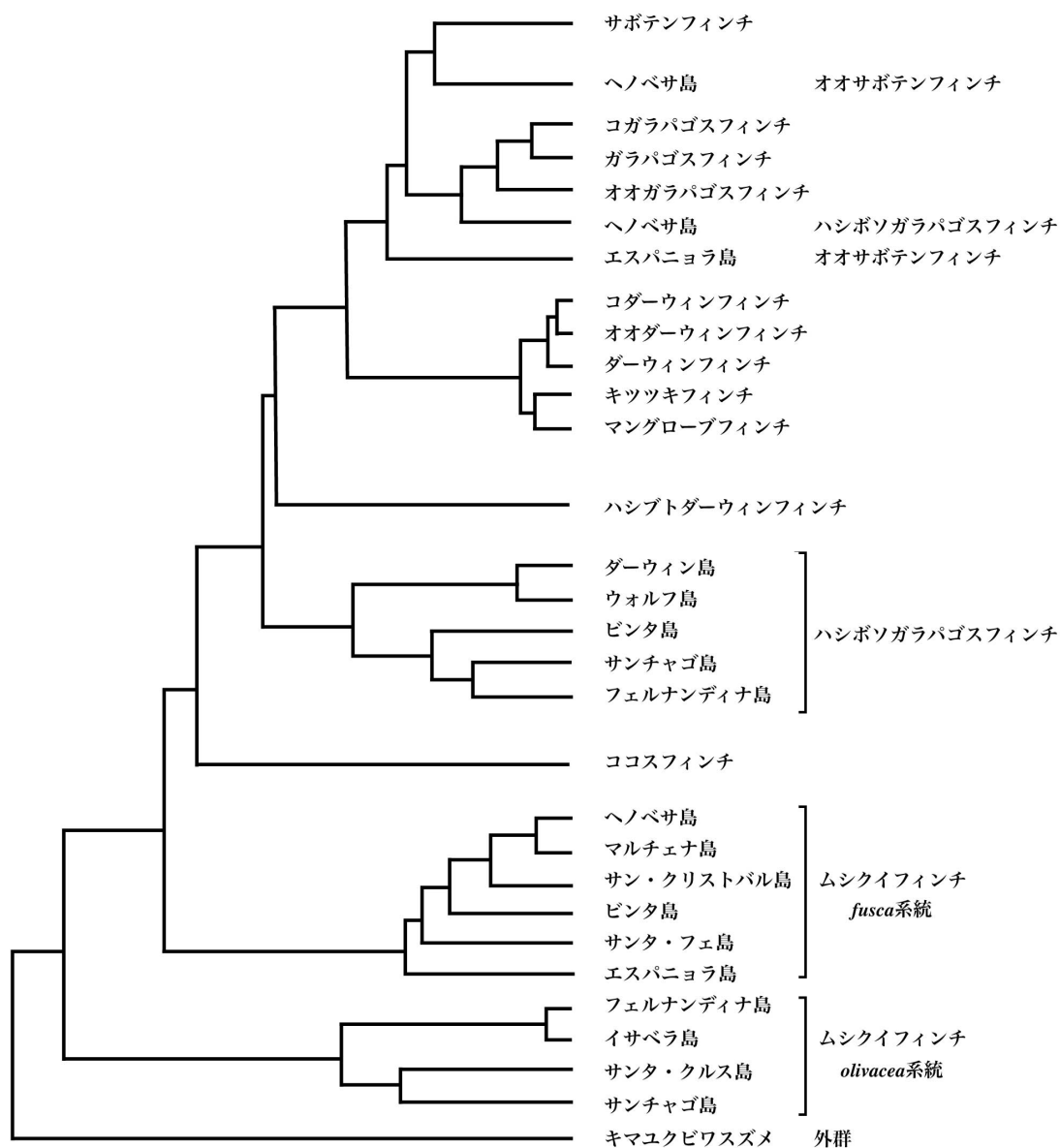


図 1. マイクロサテライト DNA 分析による遺伝的距離に基づいて推定されたダーウィンフィンチ類の集団間および種間の系統関係。ハシボソガラパゴスフィンチ、オオサボテンフィンチ、および、ムシクイフィンチについては各集団が生息する島名を示している。

出典：以下より改変。

Grant PR & Grant BR (2008) How and Why Species Multiply. The Radiation of Darwin's Finches. Princeton University Press, Princeton.

巖佐庸（監訳）・山口諒（訳）（2017）なぜ・どうして種の数が増えるのか。ガラパゴスのダーウィンフィンチ。共立出版。東京。

問 1. 下線部 a について、生物学的種は、生物学的種概念にもとづく単位である。
生物学的種概念の定義を答えよ。

問 2. 系統的種概念をこの系統樹に適用すると、ダーウィンフィンチ類は最大何種に分類されるか、種数を答えよ。

問 3. 系統学種概念の定義を答えよ。さらに、系統的種概念を適用する際に問題とされる点を説明せよ。

問 4. 下線部 b のような系統関係が生じた理由を答えよ。

問 5. 下線部 c の現象を何というか、答えよ。

問 6. の現象を何というか、答えよ。

問 7. 下線部 d について、エスパニョラ島とヘノベサ島のうち、どちらの島の集団が の影響を受けたのかを答えよ。さらに、その根拠について、図 1 の分子系統関係と島へ侵入の過程を考察して、説明せよ。

問題 2 動物の系統分類に関する以下の問 1～問 4 の全てに答えよ。

問 1. 次の 3 つの名義種 *Aius bius* Abraham, 1789、*Cia dia* Isaac, 1854、*Eium fium* Jacob, 1903 は 2 つの分類学的種を構成し、前 2 者 (*Aius bius* Abraham, 1789 と *Cia dia* Isaac, 1854) は同一の分類学的種に含まれることが分かっている。また、これら 3 つの名義種の種小名はラテン語の形容詞・分詞とみなされ、主格・単数では *-us* (男性)、*-a* (女性)、*-um* (中性) のように語尾変化する。この 2 つの分類学的種が属 *Cia* (文法的な性は女性) に含まれるとき、それぞれの学名を著者・公表年とともに答えよ。ただし、これらの学名、著者、公表年は全て架空のものである。

問 2. 多系統群とはどのような分類群か説明せよ。また、多系統群であるような動物の分類群の例を 1 つ挙げよ。

問 3. 襟鞭毛虫類、棘皮動物、刺胞動物、筈虫動物、線形動物、動吻動物、扁形動物の 7 つの分類群の間の進化的な関係を表す系統樹を描け。また、後口動物 (新口動物)、脱皮動物、冠輪動物 (螺旋卵割動物) はそれぞれどの分類群に対応するか、系統樹上に記せ。

問 4. 分類学において伝統的に使用されてきた「動物門」とはどのような分類群か、以下のキーワード 3 つを全て使って説明せよ。

キーワード： 発生学 形態学 類縁関係

問題3 藻類に関する問1および問2の全てに答えよ。

問1. 以下の図1は、酸素発生型光合成原核生物（光合成の際に酸素を発生する原核生物）における葉緑体ゲノムの16SリボソームRNA遺伝子（16S rDNA）に基づく系統樹である（枝長は任意で、末端の三角形はクレードを表す）。外群には、酸素発生型光合成原核生物以外の真正細菌を用いている。この系統樹は正しい系統関係を表していると仮定して、以下の小問(1)~(5)の全てに答えよ。

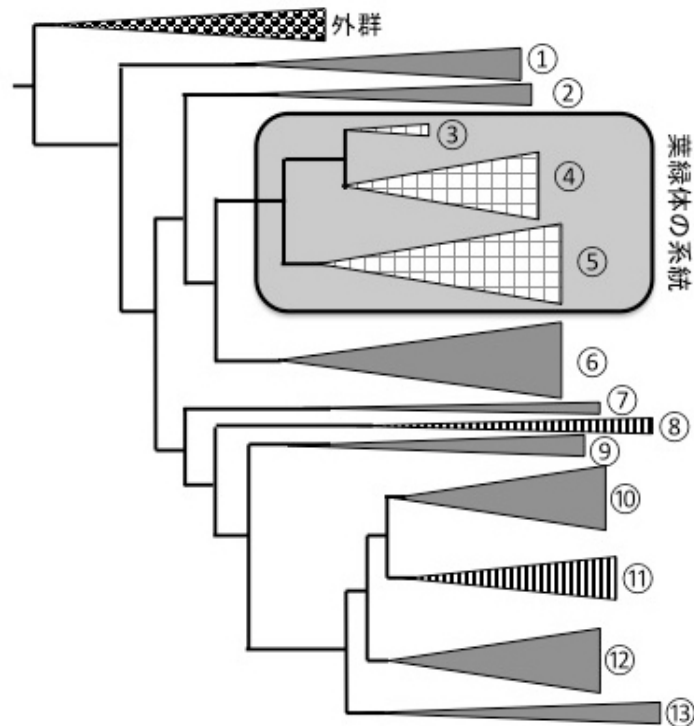


図1. 酸素発生型光合成原核生物と葉緑体の系統関係

(1) クレード⑧と⑪（縦縞のクレード）は酸素発生型光合成原核生物であるが、クロロフィル*a*と*b*をもつことで特徴づけられる生物群である。この生物群の植物門名を答えよ。

- (2) グレーで塗られたクレード (①、②、⑥、⑦、⑨、⑩、⑫、⑬) は藍色植物門のメンバーである。藍色植物門とクレード⑧と⑪からなる植物門との特徴の違いを2つ挙げよ。
- (3) 藍色植物門のメンバーとクレード⑧および⑪との系統関係から、酸素発生型光合成原核生物におけるクロロフィル *b* の進化について考察せよ。
- (4) クレード③、④、⑤ (格子模様) は、それぞれ③灰色植物門、④紅色植物門、⑤緑色植物門の葉緑体の系統的位置を示している。この図を参照し、葉緑体の起源について説明せよ。
- (5) この系統解析で用いた OTU にユーグレナ植物門および珪藻類 (不等毛植物門) のメンバーの葉緑体ゲノムの 16S rDNA 配列を加えて解析すると、これらはそれぞれ①~⑬のクレードとどのような関係になるだろうか。その理由を含めて説明せよ。

問2. 以下の文章を読み、小問(1)~(5)の全てに答えよ。

藻類は多系統群であり多様な生物群を含む。 a) その多様な系統群間では、光合成色素が異なることがよく知られている。 しかし、クロロフィルの種類が同じ場合もあり、それぞれの系統群を認識するためには細胞構造を見ることも重要である。たとえば、 b) 緑色藻類とクロララクニオン藻類は、いずれもクロロフィル *a* と *b* をもち緑色を呈するが、鞭毛や葉緑体などの構造が異なっている。 また、 c) 黄金色藻類とハプト藻類はクロロフィル *a* と *c* をもつが、鞭毛に違いがある。 一方、黄金色藻類と褐藻類の外形は大きく異なるが、両者はクロロフィル *a* と *c* をもつとともに、鞭毛や葉緑体に類似の構造をもっている。そのため、両者は比較的近縁な関係にあると考えられ、ともに不等毛植物門に分類される。

藻類の多くは単細胞性であるが、多細胞性の種も含まれる。多細胞体制を達成させた主な藻類群は、緑色藻類、紅藻類、褐藻類の3者である。これらのうち、とは単細胞性の種を含むが、には単細胞性の種は知られていない。また、では、多細胞体制の獲得が複数回起こったと考えられている。

多細胞体制の藻類群では、生活史のタイプに多様性が見られる。それらは、同形世代交代、異形世代交代、世代交代がない型に分類することができる。同形世代交代では、配偶体と孢子体で形態が同様であるだけでなく、成長や成熟における最適な温度や日長の条件に一般的に大きな差はない。一方、異形世代交代では、配偶体と孢子体で、成長や成熟における最適な温度や日長の条件が異なることが知られている。これは、配偶体と孢子体でそれぞれ異なる環境条件に適応しているためであると考えられている。日本各地の沿岸で、同形世代交代を行う海藻の種数と世代交代を行わない海藻の種数の合計 (I) と異形世代交代を行う海藻の種数 (H) を調べ、その比率 I/H を求めると、南から北へ向かって値が小さくなる傾向がある。これは、北方では異形世代交代を行う海藻種数の割合が大きくなるためであり、d) 季節間での環境の違いが大きい地域では、異形世代交代がより有利であると考えられる。

- (1) 下線部 a に関して、褐藻類と紅藻類の光合成色素（クロロフィルなど）の違いについて述べよ。
- (2) 下線部 b について、2つの藻類群の葉緑体構造の違いについて説明せよ。
- (3) 下線部 c について、2つの藻類群の鞭毛形態の違いについて説明せよ。
- (4) 、、に適切な藻類群名を答えよ。
- (5) 下線部 d について、季節間での環境の違いが大きい地域では、異形世代交代がより有利であると考えられる理由を考察せよ。

問題 4 島嶼生物学に関する以下の文章を読み、問 1～問 4 の全てに答えよ。

野外研究において、動物の生活史形質（たとえば、一腹産仔数）を生じさせる環境要因を解明することは難しい。そこで、島嶼の環境特性を利用する試みがある。島嶼は a) 本土とは異なる環境要因を共有する。動物が島嶼に移入し、個体群を成立させる過程において、島嶼が共有する選択圧にさらされると、本土（注釈参照）とは異なる形質を獲得する。この現象を利用し、 b) 様々な島々の個体群において生活史形質を比較研究することが生活史進化の研究には有用である。

動物の体格は、群集や個体群の中での資源利用や相互作用に影響する。島嶼に生息する動物に共通する体格の特徴を検出できれば、島嶼に特有な生活史戦略の理解に役立つ。島嶼における予想可能な形態の変異様式は とよばれる。 にしたがえば、小さな動物は本土の対応種よりも島嶼で大型化し、大きな動物は小型化する。これは移住前の体格に応じ、選択圧のかかり方が異なるために生じると考えられている。

本土は種多様性が高いので複雑な c) 種間相互作用にさらされる。島嶼ではこの作用が取り払われ、少ない種が様々な環境を利用する が生じる。また、島嶼では種多様性は低いものの個体群密度が高くなる が起こる。その結果、 が激化する。体格が大きくなると競争力が強くなるので、大型化は を有利にさせる。また、種多様性が低い島嶼では、 に空きが生じる。大型化は、 を広く使うことを可能にするため、より多くの餌が利用可能となる。

鳥類は、島嶼における生活史形質の変化の様相を生態学的、および地史的時間スケールの双方で研究するのに適している。鳥は飛翔能力に長けるので、大きな陸地との連結の歴史をもつ陸地から近い だけではなく、大きな陸地と連結の歴史をもたない陸地から遠く離れた にも個体群を成立させることができる。島嶼の生物相は、長期間安定ではなく入れ替わりながら で推移する。島々に分布する鳥類の種数は比較的多く、同一種が環境の異なる島々に広く分布する。しかし、島嶼に個体が到達する頻度は低く、本土からの遺伝子流動は少ない。島嶼の個体群は、創設個体数が少ないため と を

経験し、たとえ配偶様式は だとしても本土からの分岐は進む。

(注釈) 本土とは、それぞれの島に最も近い大きな陸地を意味する。たとえば、南西諸島における本土は台湾や九州であり、九州を島と見なせば、本土はユーラシア大陸となる。

問 1. 文中の ～ に適切な用語を答えよ。

問 2. 下線部 a について、島嶼が共有しており、かつ、本土とは異なる環境要因を 4 つ答えよ。

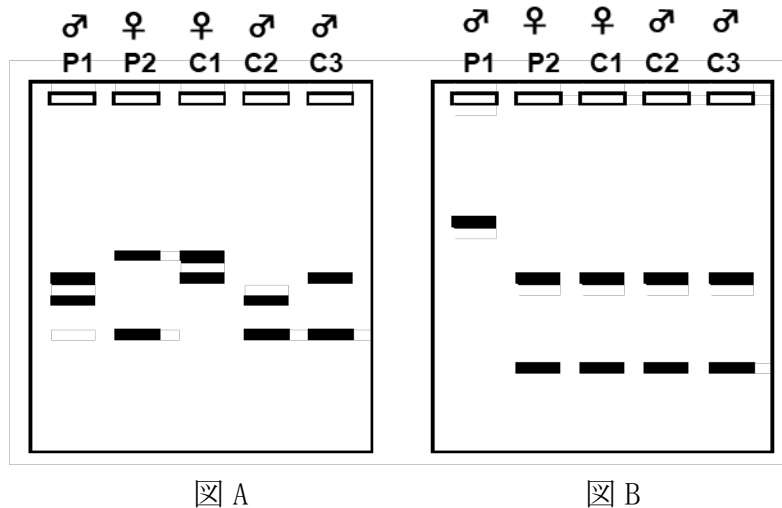
問 3. 下線部 b について、様々な島々を研究対象に比較研究することの利点は何か考え、答えよ。

問 4. 下線部 c について、種間相互作用を 3 つ答えよ。

問題 5 以下の問 1～問 3 の全てに答えよ。

問 1. 以下の文を読んで、以下の小問(1)～(3)に答えよ。

野外でつがい形成する、ある哺乳動物の雌雄個体 (P1♂、P2♀)、および、それらの子供 3 個体 (C1♀、C2♂、C3♂) について、ミトコンドリア DNA とマイクロサテライト DNA を用いた多型解析を行った。ミトコンドリア DNA については、その一部領域を PCR 増幅した後に制限酵素処理を行った。一方、マイクロサテライト DNA については、常染色体上の 1 座位について PCR 増幅した。そして、得られた産物を電気泳動したところ、図 A および図 B のいずれかの泳動像が確認された。



- (1) マイクロサテライト DNA が、親子判定や個人識別のための遺伝マーカーとして、広く用いられている理由を述べよ。
- (2) 制限酵素処理したミトコンドリア DNA の増幅産物、および、マイクロサテライト DNA の増幅産物を電気泳動した結果は、それぞれ、図 A および図 B の泳動像のどちらであると判断されるか。理由とともに述べよ。
- (3) これら 5 個体について、今度は Y 染色体上の特定の DNA 領域に特異的な 1 対のプライマーを用いて PCR 増幅を行うと、電気泳動の結果はどうなるか。上の図にならって電気泳動像を図示するとともに、そのような泳動像になると考えた理由を述べよ。

問 2. 以下の表は、動物種 A、B、C のミトコンドリア DNA のチトクローム *b* 遺伝子領域 (1143 塩基対) を調べ、種間の塩基置換数を示したものである。対角線より右上は転位 (transition)、左下は転換 (transversion) である。以下の小問(1)~(3)の全てに答えよ。

種	A	B	C
A	-	31	105
B	3	-	112
C	47	48	-

- (1) 種 A と種 B の塩基置換率を求めよ。
- (2) チトクローム *b* 遺伝子領域は 100 万年あたり 2.0% 進化すると仮定して、種 A と種 B の分岐時期を推定せよ。
- (3) (2) で求めたような分岐時期では、誤差が大きいと指摘されている。分岐後の時間を長く推定してしまう要因と短く推定してしまう要因を 1 つずつ挙げて、その内容を説明せよ。

問 3. 4 つの塩基配列 A~D を比較し、以下の塩基置換数を示す表 (距離行列 1) が得られた。この距離行列をもとに、平均距離法 (UPGMA) による分子系統樹を作成することにする。解析手順の概略を記した以下の文中の [①] ~ [⑦] にあてはまる適切な塩基配列名 (A~D)、もしくは数値を答えよ。さらに、その手順にしたがって分子系統樹を作成して記せ。なお、系統樹の各枝上にはその長さを示す数値を付記すること。

「解析手順の概略」

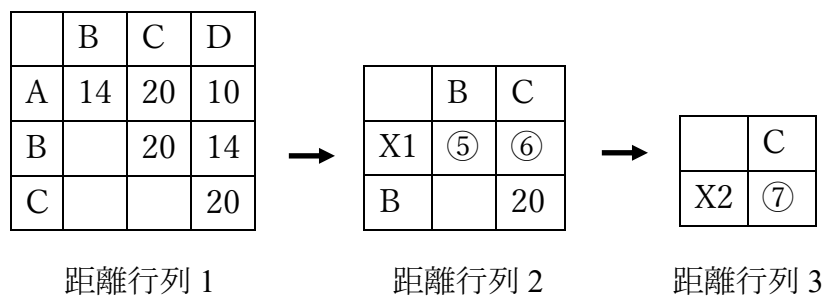
はじめに距離行列 1 における最小値を探す。その値は [①] であり、塩基配列 [②] と塩基配列 [③] との間の距離である。よって、[②] と [③] が最も近縁であるとし、分岐点から同じ長さ [④] の枝をそれぞれに割りふる。

次に、[②] と [③] をまとめて X1 とし、X1 と塩基配列 B、塩基配列 C との距離を計算する。X1 と B との距離は、「[②] と B との距離」と「B と

「 $\textcircled{3}$ との距離」の合計の平均値 $\textcircled{5}$ である。そして、X1とCとの距離は、「 $\textcircled{2}$ とCとの距離」と「Cと $\textcircled{3}$ との距離」の合計の平均値 $\textcircled{6}$ である。これで距離行列2が得られる。

さらに、距離行列2における最小値は $\textcircled{5}$ であるため、X1とBが最も近縁であるとし、適切な長さの枝を割りふる。これらをまとめてX2として次の段階を計算し、距離行列3が得られ、X2とCの距離が $\textcircled{7}$ となる。

以上の結果をもとに、適切な長さの枝をそれぞれ割りふることで、塩基配列A～Dに関する分子系統樹を描くことができる。



なお、距離行列1～3における $\textcircled{5}$ ～ $\textcircled{7}$ は、「解析手順の概略」中の $\textcircled{5}$ ～ $\textcircled{7}$ と同じ値を示す。